

## 杉木高世代遗传参数估算及高世代育种材料选择技术

张能军, 邱勇斌, 凌高潮, 郑文华, 余雪琴

(开化县林场, 浙江 开化 324300)

**摘要:** 通过为估计杉木 *Cunninghamia lanceolata* 多代自由授粉试验林的诸多遗传参数和育种值, 为开展林木多世代育种提供经验借鉴和技术支撑。以浙江省杭州市余杭区长乐林场的杉木 2 代种子园家系自由授粉 13 年生子代林为研究对象, 测定杉木 39 个 2 代家系子代试验林的胸径和木材基本密度抽样数据, 利用 GeneXpro Tools 4.0 软件, 挖掘木材基本密度与胸径间的函数关系, 获得全林的木材基本密度, 并采用转化分析法等进行方差分析和遗传分析, 估计全林的遗传参数和育种值。结果表明, 13 年生杉木胸径和木材基本密度在家系间的差异极显著, 家系遗传力大于单株遗传力, 胸径遗传变异系数为 6.78%, 木材基本密度的遗传变异系数为 3.07%; 胸径与木材基本密度呈现出极显著的负遗传相关 ( $P < 0.01$ ), 在此基础上估算出亲本和子代个体的育种值, 逆向选择评选出 8 个胸径优良家系、9 个木材基本密度突出的家系; 采用独立淘汰法, 前向选择评出 3 代育种亲本 18 个。上述研究结果表明, 基于杉木胸径与木材基本密度间存在极显著的负遗传相关, 通过预测不同世代个体育种值, 可提高杉木高世代育种材料选择的准确性。

**关键词:** 杉木; 2 代试验林; 育种值; 前向选择

中图分类号: S718.46 文献标识码: A 文章编号: 1001-3776 (2023) 01-0009-06

## Estimation of Genetic Parameters and Selection of Advanced Generation for Breeding Parents of *Cunninghamia lanceolata*

ZHANG Neng-jun, QIU Yong-bin, LING Gao-chao, ZHENG Wen-hua, YU Xue-qin

(Kaihua Forest farm of Zhejiang, Kaihua 324300, China)

**Abstract:** In the second generation clonal *Cunninghamia lanceolata* seed orchard in Yuhang Changle Forest Farm, Zhejiang province, a total of 39 open-pollinated filial generations (including 2 controls) were selected for seedling cultivation and afforestation test in 1997. In 2009, sampling determinations were carried out on their DBH and wood basic density. Genex Protocols 4.0 software was used to excavate the functional relationship between basic density and DBH. The results showed that there were significant differences among families in DBH and basic density. The heritability of family was greater than that of individual plant. The genetic coefficient of variation of DBH and basic density were 6.78% and 3.07%. DBH had extremely significant negative genetic correlation with basic density. Breeding values of parents and filial generation were estimated. 8 families with excellent DBH and 9 families with basic density were selected by reverse selection of breeding value. Eighteen breeding parents of the third generations were selected by forward selection.

**Key words:** *Cunninghamia lanceolata*; 2<sup>nd</sup> generation stand; breeding value; forward selection

收稿日期: 2022-07-03; 修回日期: 2022-11-07

基金项目: 浙江省十四五育种专项“高碳汇优质用材树种新品种选育”(2021C02070-8)

作者简介: 张能军, 工程师, 从事林木遗传改良工作; E-mail: zhangnengjun123@126.com; 通信作者: 余雪琴, 会计师, 从事林木品种繁育研究; E-mail: 517977749@qq.com。

研究材料的评价和选择贯穿于林木育种的各个环节,是林木遗传改良的关键。选择育种通常是以表型值为基础,因含有环境效应,所以选择效率和准确性都较差,加之林木育种试验占地面积大、周期长,受人为干扰和外界条件的影响大,这必然会增大评价试验材料的难度,更不容易准确地选择出遗传品质真正优良的改良材料<sup>[1-2]</sup>。为克服以上缺点,国外自 20 世纪 80 年代中期以来,开始大量地应用育种值来评价育种材料,目前已报道的树种有白花泡桐 *Paulownia fortunei*、湿地松 *Pinus elliottii*、火炬松 *P. taeda*、日本落叶松 *Larix kaempferi* 等<sup>[1-4]</sup>,揭示了林木主要经济性状的遗传变异规律和遗传参数,提高了林木的遗传增益水平,为选育优良亲本和筛选高代种质提供理论基础。

杉木 *Cunninghamia lanceolata* 是我国南方最主要的用材树种之一,其遗传改良工作在国内林木遗传改良中居前列,经过几十年的遗传改良,杉木已进入到高世代改良阶段<sup>[5-7]</sup>。目前,浙江省的杉木 3 代初级种子园已经投产,并开展了 3 代种子园的自由授粉和控制授粉家系的子代试验林测定工作,采用育种值评选了杉木一代幼林优良家系和前向选择 2 代育种亲本<sup>[8]</sup>,这为研究杉木 3 代育种材料的评选积累了经验。但是,对杉木高世代育种的遗传参数和亲本育种值估算研究鲜见报道。如何精确地估计林木高世代改良性状的遗传参数和育种值,提高逆向选择优良家系和前向选择高世代育种亲本效率,是当前亟需解决的问题。本研究利用 GeneXpro Tools 4.0 软件,挖掘木材密度与胸径间的关系式,获得全林木材密度值和其转化分析法的结果,基于最佳线性预测(Best linear prediction, BLP)处理杉木二代半同胞家系非平衡试验数据,获得精确的调节系数,有效地估计遗传参数,可减少预测育种值的误差方差,预测不同世代个体育种值,提高选择的准确性<sup>[7]</sup>,这可为林木多世代多性状改良提供理论依据和技术支撑。

本研究以浙江省杭州市余杭区长乐林场的杉木 2 代种子园家系自由授粉子代林为研究对象,解决如下问题:(1)处理杉木 2 代家系试验林木材基本密度抽样测量数据,以获得该性状若干参数;(2)估计杉木主要经济性状的遗传参数和家系育种值,逆向评选优良家系;(3)估计 2 代杉木木材基本密度和胸径性状间的遗传相关,估算个体育种值,评选高世代育种亲本。

# 1 材料和方法

## 1.1 研究材料

从长乐林场杉木 2 代初级种子园中挑选 37 个自由授粉家系(种子园亲本间没有亲缘关系),于 1997 年在长乐林场黄坑桥林区进行育苗造林试验,除参试材料外,还包括两份对照:CK2(龙 15 混种)和 CK4(浙江审定良种)。野外田间试验设计为完全随机区组,4 株小区,重复 10 次。2009 年秋,对黄坑桥林区的这片杉木 2 代试验林进行调查,由于黄坑桥林区这片 13 年生的杉木试验林高度郁闭,自然整枝厉害,难以测定树高等性状,同时其中的 1 和 2 区组人为破坏严重,全林测定了其余 8 个区组重复的胸径(DBH),同时每个家系在每个小区抽取胸径最大的优株,于胸高处进行木芯取样,室内测定木材基本密度<sup>[9]</sup>。

## 1.2 研究方法

有鉴于该田间试验设计为正交试验类型,故可将原试验的 4 株小区转化为单株小区,8 个区组转化为 32 个区组重复的试验,模型为:

$$Y_{ijk} = u + f_i + b_j + e_{ijk} \tag{1}$$

式中,  $i = 1 \rightarrow a$ ;  $j = 1 \rightarrow b$ ;  $k = 1$  或  $0$ ;  $u$  为群体平均效应;  $f_i$  是家系效应;  $b_j$  是重复效应;  $e_{ijk}$  是随机误差。

试验获得的非平衡数据采用转化分析法进行统计分析<sup>[10]</sup>,期望均方结构见表 1。

表 1 单因素随机区组不平衡数据的期望均方结构  
Tab. 1 Expected mean square structure of imbalanced datasets from single-factor randomized block

变因	自由度	均方	期望均方结构
家系间	$a - 1$	$MS_f$	$\sigma_e^2 + k_1\sigma_f^2 + k_2\sigma_b^2$
重复间	$b - 1$	$MS_b$	$\sigma_e^2 + k_3\sigma_f^2 + k_4\sigma_b^2$
株间变异	$ab(n - 1)$	$MS_e$	$\sigma_e^2 + k_5\sigma_f^2 + k_6\sigma_b^2$
总变异	$abn - 1$		

注:  $\sigma_f$ 、 $\sigma_b$  和  $\sigma_e$  分别家系、重复因子和株间变异的方差分量,  $k$  是参试因子方差的调节系数。

主要计算以下遗传参数:

表型变异系数 (PCV) =  $\sigma_f$ /群体平均值;

遗传变异系数 (GCV) =  $\sigma_p$ /群体平均值;

家系遗传力 ( $h_f^2$ ) =  $\sigma_f^2/[\sigma_f^2 + (k_4/k_3) \times (\sigma_b^2 + (1/k_3) \times \sigma_e^2)]$ ;

单株遗传力 ( $h_i^2$ ) =  $3 \times \sigma_f^2/[\sigma_f^2 + \sigma_b^2 + \sigma_e^2]$ 。

1.3 育种值的估计及高世代亲本选择

1.3.1 逆向选择亲本家系的育种值 亲本家系育种值  $\hat{A}_i$  计算公式为:

$$\hat{A}_i = 2\sigma_f^2 \times [\sigma_f^2 + (1/n_i) \times \sigma_b^2 + (1/n_i) \times \sigma_e^2]^{-1} \times (y_i - \mu)$$
 (2)

1.3.2 前向选择高世代育种亲本时的育种值 个体育种值  $\hat{A}$  的通用公式为:

$$\hat{A} = C \times V^{-1}(y - \mu)$$
 (3)

式中,  $y - \mu = [Y_{ijk} - u; \bar{y}_i - E(\bar{y}_i)]$ ;  $y$  是个体观察值;  $u$  群体平均值;  $E$  是对  $\bar{y}_i$  求数学期望;  $C = [4\sigma_f^2, \sigma_f^2 + (3/n_i) \times \sigma_f^2]$ ,  $C$  是加性方差矩阵。  $V = [\sigma_f^2 + \sigma_b^2 + \sigma_e^2, \sigma_f^2 + (\sigma_b^2 + \sigma_e^2)/n_i; \sigma_f^2 + (\sigma_b^2 + \sigma_e^2)/n_i, \sigma_f^2 + (\sigma_b^2 + \sigma_e^2)/n_i]$ ,  $V$  是表型方差矩阵。

1.4 杉木木材基本密度全林数据的获得及遗传参数的估计

利用 GeneXpro Tools 4.0 软件, 挖掘木材基本密度与胸径间的函数关系:

$$F(x) = F_1(x) + F_2(x)$$
 (4)

式中,  $x$  是胸径 (cm),  $F(x)$  是木材基本密度。

根据该函数获得全试验林的木材基本密度值, 对于有实测值的样株, 仍采用实测值参与木材基本密度的统计分析, 获得木材基本密度若干遗传参数。在此基础上, 利用抽样数据, 估算木材基本密度的个体育种值。

1.5 数据处理

采用 Excel 和 Matlab R2016a 软件处理采样数据。应用基因表达式编程 GeneXpro Tools 4.0 软件挖掘与拟合木材基本密度与胸径关系, 基本参数设置: 训练样本 39; 染色体数 30; 头长 7; 基因数 2; 变异量 0.044; 转置量 0.1; 基因重组参数 0.1; 基因连接运算符为加、减、乘和除。获得的挖掘函数如下:

$$F(x) = [-\sin(70.334\ 7 \times x^{1.5})] + [1/x - x + 47.242\ 51]$$
 (5)

式中, 木材基本密度分析时扩大 100 倍。

2 结果与分析

2.1 杉木 2 代自由授粉子代试验林的胸径和木材基本密度的差异分析

13 年生杉木 2 代自由授粉家系的胸径平均值为 14.45 cm, 表型变异系数为 18.79%, 遗传变异系数为 6.78%。由表 2 可知, 胸径在高世代自由授粉家系间差异显著, 半同胞家系的遗传力为 0.810 1, 单株遗传力为 0.390 9; 木材基本密度的平均值为 31.56, 表型变异系数 PCV 为 8.59%, 遗传变异系数 GCV 为 3.07%。

表 2 随机模型条件下杉木半同胞家系的胸径和木材基本密度的方差分析结果  
Tab. 2 ANOVA on DBH and basic density of half-sib *C. lanceolata* families under random model

变因	胸径					
	平方和	自由度	均方	胸径期望均方结构	家系遗传力( $h_f^2$ )	单株遗传力( $h_i^2$ )
重复	424.776 0	31	10.891 7	$\sigma_e^2 + 0.118\ 2\sigma_f^2 + 34.08\ 88\sigma_b^2$		
家系	630.968 5**	38	33.208 9	$\sigma_e^2 + 27.964\ 9\sigma_f^2 + 0.125\ 1\sigma_b^2$	0.810 1	0.390 9
误差	6 486.4	102 1	6.285 2	$\sigma_e^2 - 0.003\ 6\sigma_f^2 - 0.004\ 7\sigma_b^2$		

变因	木材基本密度			
	木材基本密度	木材基本密度期望均方结构	家系遗传力( $h_f^2$ )	单株遗传力( $h_i^2$ )
重复	11.187 0	$\sigma_e^2 + 0.118\ 2\sigma_f^2 + 34.08\ 88\sigma_b^2$		
家系	35.533 0**	$\sigma_e^2 + 27.964\ 9\sigma_f^2 + 0.125\ 1\sigma_b^2$	0.806 6	0.384 2
误差	6.850 9	$\sigma_e^2 - 0.003\ 6\sigma_f^2 - 0.004\ 7\sigma_b^2$		

注: \*\*表示处理间的差异达到 1%统计水平。

2.2 杉木 2 代自由授粉家系木材基本密度和胸径的育种值及优良家系选择

从表 3 可得, 胸径育种值突出的家系有 8 个, 分别是 B42、B11、A77、B105、B101、B13、B164 和 B163, 其育种值均超过了 1.000; 而木材基本密度突出的家系有 9 个, 分别是 C23、C30、B9、C32、J30、B111、B68、B149 和 B122, 其育种值也均超过了 1.000。

表 3 杉木高世代自由授粉家系木材基本密度和胸径的育种值及成活子代数  
Tab. 3 Breeding values and filial generation survival number of basic density and DBH of open-pollination families in advanced generation orchard of *C. lanceolata*

家系编号	木材密度	胸径	成活子代样本数/株	家系编号	木材密度	胸径	成活子代样本数/株
A10	0.470 7	- 0.638 6	24	B9	2.320 5	- 1.968 4	28
A76	- 0.847 1	0.605 1	31	B164	- 0.554 3	1.060 3	29
A9	- 0.217 4	0.212 3	31	B148	0.295 9	0.097 2	26
A78	0.604 9	- 0.618 6	30	B101	- 1.327 2	1.361 0	30
A77	- 1.497 7	1.557 3	30	B111	1.494 9	- 1.370 1	27
A45	0.584 1	- 0.578 6	31	B68	1.493 9	- 1.344 7	29
A4	- 0.829 3	0.840 0	23	B2	- 0.775 0	0.910 5	27
A75	0.422 3	0.000 8	29	B105	- 1.667 1	1.422 7	31
B42	- 2.615 9	2.431 3	31	B46	- 0.853 8	0.617 5	29
B65	0.490 2	- 0.630 2	28	B163	- 0.772 9	1.023 4	27
B155	- 0.638 3	0.001 5	22	B121	- 0.600 8	0.504 2	31
B11	- 1.733 1	1.688 2	30	C23	3.211 6	- 3.130 7	21
B149	1.124 4	- 0.882 1	26	C32	2.098 8	- 2.565 0	18
B154	- 0.739 2	0.552 2	28	C44	- 0.145 8	0.374 5	32
B145	- 0.258 7	0.321 4	28	C30	2.388 0	- 2.575 1	24
B122	1.073 4	- 1.036 3	29	C28	- 0.406 0	0.387 4	31
B161	0.713 3	- 0.749 4	24	CK4	0.863 9	- 0.437 6	27
B49	0.081 7	- 0.209 6	30	CK2	- 0.279 4	0.339 7	31
B13	- 1.464 8	1.065 6	28	J30	1.900 8	- 2.000 6	29
B56	- 1.102 3	0.891 8	31				

2.3 杉木研究性状的遗传相关及高世代亲本的选择策略

木材基本密度与胸径间的遗传相关系数  $R = -0.981\ 6$ , 这与表 3 中胸径育种值突出的家系与木材基本密度育种值突出的家系不同的结果相一致, 与胡德活等<sup>[11]</sup>研究结果有很大的不同。林木高世代亲本的选择策略通常是先进行逆向选择, 评选优良家系, 然后再在优良家系内进行前向选择优良个体(即下个世代的育种亲本)。由于本试验林中也是先进行逆向选择优良家系, 然后在此基础上对入选优良家系的抽样子代进行个体育种值的估算, 采用独立淘汰法, 控制亲缘关系, 选择优良个体。由于各家系的参试子代样本数不同, 所以个体育种值须分家系求算; 优良家系内个体木材基本密度的育种值( $BV_i$ )公式:  $BV_i = C \times V_i \times (y - u)$ 。

例如: 本试验中木材基本密度突出的一个家系 C23, 有子代样本数 23 个, 求各子代木材基本密度的育种值:

$$E(y_{ijk}) = u = 31.56; E(\bar{y}_i) = 31.69; \bar{y}_1 = 35.068\ 6; n_1 = 23; y_{ijk} = [\text{单株观察值}]_{8 \times 1}; \sigma_f^2 = 1.024\ 9; \sigma_b^2 = 0.123\ 5; \sigma_e^2 = 6.855\ 1; C = [4 \times 1.024\ 9, 1.024\ 9 \times (1 + 3/23)]; V_i = [1.024\ 9 + 0.123\ 5 + 6.855\ 1, 1.024\ 9 + (0.123\ 5 + 6.855\ 1)/23, 1.024\ 9 + (0.123\ 5 + 6.855\ 1)/23]; BV_i = 0.440\ 6 \times y_{ijk} - 12.7164。$$

C23 家系内的 8 个体育种值如表 4。

表 4 C23 号家系内 8 个区组重复中的个体育种值  
Tab. 4 Individual breeding values of C23 family with 8 block repeat

区组-株号	3-2	4-1	5-1	6-3	7-2	8-4	9-1	10-2
育种值	0.721 9	2.625 3	- 0.599 9	0.567 7	0.757 1	0.889 3	2.779 5	0.937 8

其它家系中的个体育种估算仿上述过程进行, 家系内个体胸径性状的育种值估算, 亦仿上述过程进行。由于本试验中杉木胸径与木材基本密度呈重度负相关, 高世代亲本的多性状选择, 不能像常规方法那样采用构建选择指数的方式进行, 而要采用独立淘汰法: 入选的木材基本密度优良的个体其胸径值不得低于群体平均胸径; 入选的胸径优良个体其木材基本密度值不得低于群体平均值。为了控制亲缘关系, 每个优良家系内仅选 1 株, 最多 2 株, 总共评选出其 18 株高世代亲本, 其株号及育种值见表 5。针对本试验结果, 再次说明杉木高世代育

种宜采用亲本互补的杂交育种的技术路线。

表 5 入选个体的木材基本密度或胸径育种值及约束性状值大小  
Tab. 5 Breeding values of basic density and DBH and restricted traits of selected individuals

木材密度性状的个体优株评选结果				胸径性状的个体优株评选结果			
家系号	区组株号	育种值	约束胸径	家系号	区组株号	育种值	约束比重
C23	4-1	2.625 3	14.50	B42	6-1	1.744 1	32.55
C30	3-3	3.130 2	16.80	B11	5-4	4.562 7	31.29
B9	3-2	3.928 4	17.80	A77	4-2	1.594 2	33.16
B9	10-4	2.923 9	16.20	B105	9-2	2.905 7	33.15
C32	3-3	3.351 2	14.50	B101	9-1	2.807 9	32.89
J30	3-3	2.160 7	14.80	B13	3-3	2.627 2	33.52
B111	3-4	3.502 1	14.60	B164	3-4	3.569 6	32.21
B68	5-1	4.126 5	16.40	B163	10-3	2.120 9	31.61
B149	4-2	1.662 6	18.10				
B122	3-3	4.945 1	17.10				

3 讨论与结论

本研究以 13 年生杉木 2 代试验林为对象，主要解决如何从试验林抽样测定方法获得的部分木材基本密度数据来获得其全林数据，从而使分析结果成为有价值的遗传参数结果，以及当改良性状间存在严重的负遗传相关时，如何评选林木高世代的育种亲本。木材基本密度与生长性状之间的关系十分复杂。由于林木高世代改良性状间的遗传相关大小影响着选择方法，故此有必要对林木的材性（木材基本密度）与生长性状的遗传相关进行讨论。Zobel 等通过对欧洲云杉 *Picea abies* 研究发现，幼龄材的木材密度和加权比重都与生长速度（包括胸径）存在着负相关，遗传相关通常最强，环境相关居中，而表型相关最弱<sup>[12]</sup>。与一般的文献进行比较看来，木材密度与生长性状间的负相关对一些林木种类是相当典型的，例如，研究赤桉 *Eucalyptus camaldulensis*、白云杉 *Picea glauca*、毛果杨 *Populus trichocarpa*、一球悬铃木 *Platanus occidentalis*、火炬松 *Pinus taeda*、湿地松 *P. ellittorii*、辐射松 *P. radiata*、欧洲赤松 *P. sylvestris* 和花旗松 *Pseudotsuga menziesii* 等树种均有报道其生长性状与木材密度呈负相关<sup>[13-14]</sup>。杉木的遗传相关参数是制订杉木育种方案的基础和依据。与其他速生林木报道的结果相似，杉木种内生长（胸径、材积）与木材密度的遗传相关也是复杂的。何贵平等<sup>[5]</sup>和胡德活等<sup>[11]</sup>报道了杉木木材基本密度与胸径、材积间存在明显的负遗传相关的结果，本研究也发现杉木木材基本密度与胸径负的遗传相关高达 -0.981 6，这个结果很可能与参加试验的材料特性、造林地好的立地条件和管理等诸多因素有关。

本研究获得的其它遗传参数比较理想，但与 Zhang 等在黄花落叶松 *Larix olgensis* 的研究中发现其生长性状（树高、胸径和材积）的家系遗传力分别为 0.951、0.955 和 0.943，而单株遗传力分别为 0.958、0.983 和 0.866 的研究结果不同<sup>[15]</sup>。这是由于研究材料、采用的分析方法等因素不同造成的，其通过构建 Henderson 方法 I 的线性模型，采用混合模型条件下使用广谱性的 SPSS 软件来估算研究性状的遗传参数，而本文则是采用转化理论构建统计分析的线性模型，在随机模型条件下使用 Matlab R2016a 软件来处理非平衡试验数据，获得研究性状的遗传参数。通过以上比较分析还可发现，转化分析法较 Henderson 方法 I 更科学和精确，这与以前的研究结果相一致<sup>[10]</sup>。

综上所述，本研究表明，当林木试验林的某些研究性状只能获得部分数据时，要想办法获得全林的数据，然后采用转化分析法可获得高精度的参数。当改良性状间存在严重的负遗传相关时，高世代亲本的评选应先估算育种值，然后采用独立淘汰法进行；当对具有复杂相关的多性状进行遗传改良时，可采用主成分分析，然后选取两个主要的主分量进行独立淘汰法评选，或估算改良性状的育种值再构建选择指数，进行亲本评选<sup>[7]</sup>。

参考文献：

[1] 马浩，邓华平，张冬梅，等. 泡桐属植物育种值预测方法的研究[J]. 林业科学，2003，39（1）：75－80.  
[2] 孙晓梅，杨秀艳. 林木育种值预测方法的应用与分析[J]. 北京林业大学学报，2011，33（2）：65－71.  
[3] 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.

