

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2022.004.001

尾叶桉 × 细叶桉多年生生长及其与材性相关的遗传分析

邱妍^{1,2}, 翁启杰¹, 李梅¹, 陈升侃^{1,3},
周长品¹, 李发根¹, 甘四明^{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和草原局重点实验室, 广东广州 510520; 2. 南京林业大学, 江苏南京 210037; 3. 广西壮族自治区林业科学研究院, 中南速生材繁育国家林业和草原局重点实验室, 广西优良用材林资源培育重点实验室, 广西南宁 530002)

摘要: [目的] 了解尾叶桉 × 细叶桉多年生生长的遗传规律, 为大径材良种培育的早期选择年龄的确定提供可靠依据。[方法] 对 10 株尾叶桉 × 10 株细叶桉不完全析因交配产生的 59 个杂种组合 13、16 年生树高、胸径和材积采用混合线性模型估算母本、父本和母本 × 父本互作的方差分量, 计算狭义遗传力, 检测与早期生长及 10 年生材性性状间的表型相关和加性遗传相关, 并基于遗传相关和主成分回归分析进行生长性状早期选择年龄的确定。[结果] 尾叶桉 × 细叶桉杂种组合 13、16 年生树高、胸径和材积均高于母本自由授粉家系, 16 年生时 1 个组合和 47 株单株的胸径达到 ≥28 cm 的大径材标准; 母本效应对 2 个年龄的树高、胸径和材积均显著, 但父本效应仅对材积显著, 母本 × 父本互作仅对 13 年生树高显著, 表明母本对杂种生长的影响明显大于父本; 2 个年龄的树高、胸径和材积的狭义遗传力为 0.17~0.23, 均属中等偏低的水平; 16 年生树高、胸径和材积与之前年龄 (0.5、1.5、2.5、4、7.5、10 和 13 年生) 的相应生长性状的表型相关和加性遗传相关均达 0.01 或 0.001 的显著水平 (与 1.5 年生材积的相关除外), 2.5 年生开始加性遗传相关即较稳定。16 年生与早期生长性状的回归分析显示: 2.5 年生能够分别解释 16 年生树高、胸径和材积变异的 73.9%、71.9% 和 66.2%; 13 年生和 16 年生的生长与 10 年生木材基本密度均呈显著的正相关, 而与木质素含量均呈显著的负相关 (H_{16} 除外)。[结论] 尾叶桉 × 细叶桉 13、16 年生生长具有一定的杂种优势, 可用于选育大径材良种; 生长性状持续受母本效应的显著影响, 父本效应对晚期材积亦影响显著, 需要重视优良杂交母本和父本的选择; 早晚期生长显著相关, 早期选择可在 2.5 年生时进行; 晚期生长与 10 年生木材基本密度和木质素含量分别呈显著的正和负相关, 可进行间接选择。

关键词: 尾叶桉 × 细叶桉; 生长性状; 遗传力; 遗传相关; 材性性状

中图分类号: S718.46; S792.39

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2022)04-0001-08

林木生长既是对光照和气温等环境条件的适应性表现^[1], 也是用材树种育种的基本目标性状^[2]。林木为多年生植物, 其生长过程有自身的节律, 并受环境条件的影响^[1,3]。目前, 已在多类树种中报道了生长性状的遗传力和遗传相关等遗传参数的研究, 如桉属 (*Eucalyptus* L'Hérit.)^[4-23] 和松

属 (*Pinus* Linn.)^[24-25] 树种, 但多数研究仅分析了单个年份或早期的生长性状。因此, 需要加强林木多年生生长的遗传分析, 这有助于加深对林木生长动态遗传基础的理解, 也将为早期选择提供有效指导。

尾叶桉 (*E. urophylla* S. T. Blake) 和细叶桉

收稿日期: 2021-06-08 修回日期: 2021-09-13

基金项目: 广东省林业科技创新项目 (2022KJCX024)

* 通讯作者: 甘四明, 博士, 研究员。研究方向: 林木分子育种。E-mail: siminggan@caf.ac.cn

(*E. tereticornis* Smith) 均为桉属双蒴盖亚属 (*Symphyomyrtus* (Schauer) Brooker) 树种^[26], 前者天然分布于东帝汶和印度尼西亚的一些岛屿 (7°23'~10° S), 后者分布于巴布亚新几内亚的南部至澳大利亚的维多利亚州南部沿海的狭长区域 (6°~38° S)^[27-28]。两树种亲缘关系较近, 其杂种常用于遗传参数的估算^[9-10, 16, 20]。尾叶桉 × 细叶桉杂种具有较好的速生、高产、抗风和耐寒潜力^[19, 29-30], 已较广泛地用于华南地区桉树人工林的营建。

本研究对尾叶桉 × 细叶桉不完全析因交配产生的 59 个杂种组合 13、16 年生的树高、胸径和材积进行了狭义遗传力估算, 并结合前期生长和材性^[9]进行了遗传相关分析, 以期进一步了解桉属树种生长动态的遗传规律, 并为大径材良种培育的早期选择年龄的确定提供可靠依据。

1 材料与方 法

1.1 参试材料与试验设计

参试材料为 10 株尾叶桉母本与 10 株细叶桉父本不完全析因交配产生的 62 个杂种组合, 大田试验最终保存 59 个组合^[9, 20]; 参试材料也包括 10 个母本的自由授粉家系。2003 年 7 月在福建省漳州市长泰县岩溪林场美山工区 (117°52' E, 24°46' N) 营建试验林, 试验地概况见文献^[20]。试验设计为随机完全区组, 4 株单行小区, 4 次重复, 株行距为 2 m × 3 m。

1.2 性状测定

生长性状包括树高 (H)、胸径 (D) 和材积 (V)。利用 Vertex III 激光超声波测高测距仪 (瑞典 Haglof 公司) 测量 13、16 年生的树高 (分别缩写为 H_{13} 和 H_{16}), 利用胸径尺测量 13、16 年生的胸径 (D_{13} 和 D_{16})。前期生长包括 0.5、1.5、2.5、4、7.5、10 年生的树高 (依次缩写为 $H_{0.5}$ 、 $H_{1.5}$ 、 $H_{2.5}$ 、 H_4 、 $H_{7.5}$ 、 H_{10}) 和 1.5、2.5、4、7.5、10 年生的胸径 (依次为 $D_{1.5}$ 、 $D_{2.5}$ 、 D_4 、 $D_{7.5}$ 、 D_{10}) 及 1.5、2.5、4、7.5、10、13、16 年生的材积 (依次为 $V_{1.5}$ 、 $V_{2.5}$ 、 V_4 、 $V_{7.5}$ 、 V_{10} 、 V_{13} 、 V_{16}), 按文献^[16]的公式计算:

$$V = H \times D^2 / 30\ 000$$

10 年生材性的测定见文献^[9]。基于之前建立的预测模型^[10], 利用近红外光谱仪 MPA (德国

Bruker) 测定 10 年生木材基本密度 (BD_{10})、纤维素含量 (CC_{10})、半纤维素含量 (HC_{10})、木质素含量 (LC_{10}) 和紫丁香基木质素/愈创木基木质素比例 (S/G_{10})。

1.3 统计分析

利用 ASReml 程序包^[31]在 R 软件上进行数据统计分析。对 13、16 年生树高、胸径和材积及杂种组合与自由授粉家系间的差异显著性通过 t 检验进行检测。方差分析和方差分量分析采用混合线性模型: $y = Xb + Zu + e$, 式中: y 为单株性状值的向量, b 为固定效应的向量 (本分析中为重复的效应)、 X 为 b 的关联矩阵, u 为随机效应的向量 (包括母本、父本和母本 × 父本互作的效应)、 Z 为 u 的关联矩阵, e 为随机误差的向量。采用程序包的似然比法进行随机效应的方差分量显著性检验。

基于有关的方差分量计算单株狭义遗传力 (h_s^2) 和显性遗传效应 (α_s^2), 公式如下:

$$h_s^2 = \frac{2(\sigma_f^2 + \sigma_m^2)}{\sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{fm}^2 + \sigma_e^2}$$

$$\alpha_s^2 = \frac{4\sigma_{fm}^2}{\sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_{fm}^2 + \sigma_e^2}$$

式中: σ_f^2 、 σ_m^2 、 σ_{fm}^2 和 σ_e^2 分别为母本效应、父本效应、母本 × 父本互作效应和随机误差效应的方差分量。标准误利用 pin 函数估算。

生长性状不同林龄间、生长与材性性状间的表型相关系数和加性遗传相关系数估算公式如下:

$$r_p = \frac{\sigma_{p(x,y)}}{\sqrt{\sigma_{px}^2 \sigma_{py}^2}}$$

$$r_g = \frac{\sigma_{g(x,y)}}{\sqrt{\sigma_{gx}^2 \sigma_{gy}^2}}$$

式中: $\sigma_{p(x,y)}$ 和 $\sigma_{g(x,y)}$ 分别为林龄 x 与 y 的生长性状或者性状 x 与 y 的表型和加性协方差, σ_{px}^2 和 σ_{py}^2 分别为 x 和 y 的表型方差分量, σ_{gx}^2 和 σ_{gy}^2 分别为 x 和 y 的加性遗传方差分量。相关显著性水平通过相关系数值与标准误 (SE) 的比较进行判定^[32], 即: $\geq 1.45 \times SE$ ($P \leq 0.05$)、 $\geq 2.326 \times SE$ ($P \leq 0.01$) 和 $\geq 3.09 \times SE$ ($P \leq 0.001$)。

基于主成分回归进行 16 年生 (因变量 Y) 与

早期生长(树高、胸径和材积)的回归分析,模型如下:

$$Y = b_0 + b_1X_1 + b_2X_2 + b_3X_3 + b_4X_4 + b_5X_5 + b_6X_6 + f$$

式中: b_0 为常数, $b_1 \sim b_6$ 为回归系数, $X_1 \sim X_6$ 依次为 1.5、2.5、4、7.5、10、13 年生生长经主成分变换后的自变量矩阵, f 为误差。

2 结果与分析

2.1 尾叶桉×细叶桉生长表现

尾叶桉×细叶桉 59 个杂种组合 13、16 年生

平均树高、胸径和材积均高于母本自由授粉家系(表 1), 表现出一定的杂种优势, 尤其是 13 年生平均树高及 13、16 年生平均材积显著或极显著高于母本自由授粉家系 ($P \leq 0.05$ 或 0.001)。杂种组合的树高变异系数较小, 但材积变异系数较大。

参照大径材(胸径 ≥ 28 cm)的标准^[33], 只 16 年生时 1 个杂种组合(UX-07×T2508, 11 株)的平均胸径达 28.34 cm, 13、16 年生时分别有来自 21 和 28 个杂种组合的 29 和 47 株达到大径材的规格(表 1), 这为进一步培育大径材良种(包括无性系)提供了备选材料。

表 1 尾叶桉×细叶桉杂种组合及母本自由授粉(OP)家系的生长及其变异系数(CV)

Table 1 Growth and coefficient of variation (CV) of *Eucalyptus urophylla* × *E. tereticornis* crosses and maternal open-pollinated (OP) families

生长性状 Growth trait	杂种组合 Inter-specific cross				自由授粉家系 OP family	
	均值 Mean	变异系数 CV/%	平均胸径 ≥ 28 cm 杂种组合数 The number of crosses ≥ 28 cm in D_{13} or D_{16}	胸径 ≥ 28 cm 单株数 The number of trees ≥ 28 cm in D_{13} or D_{16}	均值 Mean	变异系数 CV/%
13年生						
树高 H_{13} /m	17.69 [*]	26.8			16.60	28.5
胸径 D_{13} /cm	15.89	43.5	0	29	14.58	41.2
材积 V_{13} /m ³	0.250 ^{***}	81.7			0.154	82.4
16年生						
树高 H_{16} /m	21.89	28.6			20.41	31.3
胸径 D_{16} /cm	17.68	41.8	1	47	16.61	37.6
材积 V_{16} /m ³	0.377 [*]	81.1			0.293	86.2

注: * $P \leq 0.05$, *** $P \leq 0.001$ 表示杂种组合与母本自由授粉家系的差异显著性水平分别达 0.05、0.001。

Notes: * $P \leq 0.05$, *** $P \leq 0.001$ for the significant difference at 0.05 and 0.001, respectively, between inter-specific crosses and maternal OP families.

2.2 生长性状的遗传效应

表 2 表明: 母本方差分量对 13、16 年生树高、胸径和材积均影响极显著 ($P \leq 0.001$ 或 0.01); 父本方差分量只对 13、16 年生材积影响极显著 ($P \leq 0.01$), 对树高和胸径均影响不显著(尤其是树高的方差分量接近 0); 母本×父本互作的方差分量仅对 13 年生树高影响显著 ($P \leq 0.05$)。这表明母本效应显著影响杂种组合的子代生长, 而父本效应仅对材积性状影响显著, 母本对子代生长的影响明显大于父本; 同时, 母本×父本互作效应仅对某些年龄的树高有显著影响, 且随着年龄增长呈减弱趋势。

13、16 年生树高、胸径和材积的单株狭义遗传力 (h_s^2) 为 0.17~0.23, 均属中等偏低的水平, 材积的 h_s^2 稍高于树高和胸径, 表明材积受相对较高

的加性遗传控制。与母本×父本互作效应多不显著相对应, 显性遗传效应 (d_s^2) 为 $3.37 \times 10^{-7} \sim 0.16$, 均处于较低或极低的水平, 表明显性效应对较晚年龄生长的影响普遍低于加性效应。这与早期生长的遗传效应有异, 如 0.5、1.5、2.5、4 年生树高和胸径的 h_s^2 为 0.08~0.13, d_s^2 为 0.11~0.17, 加性效应均小于显性效应(除 2.5 年生胸径)^[9], 表明加性效应和显性效应在早晚年龄的相对重要性不同。

2.3 性状间的表型相关和加性遗传相关

除 1.5 年生材积外, 16 年生树高、胸径和材积与之前年龄的相应生长性状的表型相关和加性遗传相关均达 0.01 或 0.001 的显著水平(图 1), 且加性遗传相关系数均大于对应的表型相关系数, 这表明遗传相关是影响表型相关的重要因素。在

表 2 尾叶桉 × 细叶桉生长的母本 (σ_f^2)、父本 (σ_m^2) 和母本 × 父本 (σ_{fm}^2) 的方差分量及单株狭义遗传力 (h_s^2) 和显性遗传效应 (d_s^2)

Table 2 Female (σ_f^2), male (σ_m^2) and female × male (σ_{fm}^2) variance components as well as single-tree narrow sense heritability (h_s^2) and dominance ratio of phenotypic variance (d_s^2) for growth of *E. urophylla* × *E. tereticornis* crosses

生长性状 Growth trait	方差分量 Variance component (\pm SE)			单株狭义遗传力 h_s^2 (\pm SE)	显性遗传效应 d_s^2 (\pm SE)
	母本 σ_f^2	父本 σ_m^2	母本 × 父本 σ_{fm}^2		
13年生					
树高 H_{13}	1.79 (\pm 1.12) ***	1.84 (\pm 0.12) × 10 ⁻⁶	0.85 (\pm 0.60) *	0.17 (\pm 0.10)	0.16 (\pm 0.11)
胸径 D_{13}	3.91 (\pm 2.28) ***	0.52 (\pm 0.63)	3.79 (\pm 0.24) × 10 ⁻⁶	0.20 (\pm 0.10)	3.37 (\pm 0.18) × 10 ⁻⁷
材积 V_{13}	2.91 (\pm 1.78) × 10 ⁻³ ***	1.17 (\pm 0.93) × 10 ⁻³ **	3.88 (\pm 0.27) × 10 ⁻⁸	0.21 (\pm 0.09)	3.91 (\pm 0.20) × 10 ⁻⁵
16年生					
树高 H_{16}	3.17 (\pm 2.03) ***	3.34 (\pm 0.25) × 10 ⁻⁶	1.14 (\pm 1.20)	0.17 (\pm 0.10)	0.12 (\pm 0.13)
胸径 D_{16}	4.54 (\pm 2.77) ***	1.09 (\pm 1.10)	0.57 (\pm 1.41)	0.22 (\pm 0.11)	0.04 (\pm 0.11)
材积 V_{16}	4.96 (\pm 3.72) × 10 ⁻³ ***	5.65 (\pm 4.11) × 10 ⁻³ **	2.58 (\pm 3.41) × 10 ⁻³	0.23 (\pm 0.11)	0.11 (\pm 0.15)

注: SE, 标准误; * $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$, *** $P \leq 0.001$ 。下同。
Notes: SE, Standard error; * $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$, *** $P \leq 0.001$. The same below.

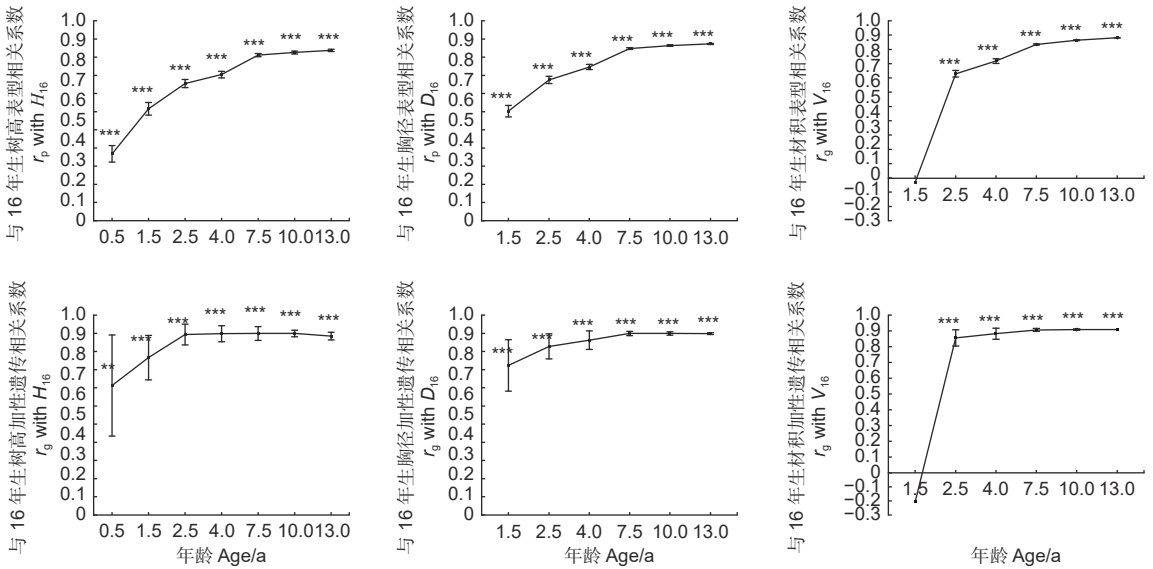


图 1 16年生树高 (H_{16})、胸径 (D_{16}) 和材积 (V_{16}) 与之前年龄相应生长的表型相关和加性遗传相关

Fig. 1 Phenotypic and additive genetic correlations of 16-year-old height (H_{16}), breast-high diameter (D_{16}) and volume (V_{16}) with earlier height, breast-high diameter and volume, respectively

2.5年生时加性遗传相关即较稳定,表明对16年生生长性状的早期选择可早至2.5年生时进行。

13、16年生生长与10年生材性性状的表型相关系数和加性遗传相关系数见表3。无论是树高、胸径还是材积,13年生生长与材性的相关显著性与16年生类似(树高与木质素含量(LC_{10})的加性遗传相关除外)。13、16年生生长与10年生基本密度(BD_{10})均呈显著正相关($P \leq 0.01$ 、0.05或0.001),而与 LC_{10} 均呈显著负相关($P \leq 0.05$ 或0.01, H_{16} 的 r_g 除外),表明13、16年生时对

生长的选择可间接提高木材基本密度,并降低木质素含量;13、16年生生长与10年生紫丁香基木质素/愈创木基木质素比例(S/G_{10})均呈显著的表型正相关($P \leq 0.01$ 或0.001),胸径和材积与纤维素含量(CC_{10})均呈显著的表型负相关($P \leq 0.05$ 或0.01),但加性遗传相关均不显著,3个生长性状与半纤维素含量(HC_{10})的表型相关和加性遗传相关均不显著。

2.4 生长性状的回归分析

16年生与早期树高、胸径和材积回归分析的

表3 13、16年生生长与10年生材性的表型相关(r_p)和加性遗传相关(r_g)Table 3 Phenotypic (r_p) and additive genetic (r_g) correlations of 13- and 16-year-old growth with 10-year-old wood properties

生长性状 Growth trait	相关系数 r_p or r_g	材性性状 Wood property trait (\pm SE)				
		BD_{10}	CC_{10}	HC_{10}	LC_{10}	S/G_{10}
H_{13}	r_p	0.630 (\pm 0.035) **	-0.072 (\pm 0.062)	0.007 (\pm 0.059)	-0.102 (\pm 0.059) *	0.204 (\pm 0.064) **
	r_g	0.606 (\pm 0.225) **	0.072 (\pm 0.337)	0.108 (\pm 0.416)	-0.505 (\pm 0.307) *	0.061 (\pm 0.311)
D_{13}	r_p	0.633 (\pm 0.035) **	-0.126 (\pm 0.062) *	-0.001 (\pm 0.056)	-0.137 (\pm 0.056) **	0.243 (\pm 0.064) **
	r_g	0.537 (\pm 0.252) *	0.082 (\pm 0.333)	0.043 (\pm 0.435)	-0.604 (\pm 0.298) *	0.024 (\pm 0.238)
V_{13}	r_p	0.550 (\pm 0.040) ***	-0.162 (\pm 0.061) **	0.015 (\pm 0.053)	-0.151 (\pm 0.054) **	0.244 (\pm 0.066) ***
	r_g	0.472 (\pm 0.261) *	0.035 (\pm 0.345)	-0.142 (\pm 0.363)	-0.508 (\pm 0.306) *	-0.147 (\pm 0.315)
H_{16}	r_p	0.618 (\pm 0.038) **	-0.005 (\pm 0.067)	0.016 (\pm 0.062)	-0.097 (\pm 0.061) *	0.208 (\pm 0.054) **
	r_g	0.493 (\pm 0.257) *	0.001 (\pm 0.346)	-0.007 (\pm 0.424)	-0.427 (\pm 0.334)	-0.043 (\pm 0.314)
D_{16}	r_p	0.630 (\pm 0.036) **	-0.135 (\pm 0.065) *	-0.019 (\pm 0.059)	-0.144 (\pm 0.058) **	0.222 (\pm 0.067) **
	r_g	0.474 (\pm 0.261) *	0.093 (\pm 0.360)	0.012 (\pm 0.414)	-0.559 (\pm 0.299) *	-0.089 (\pm 0.315)
V_{16}	r_p	0.560 (\pm 0.043) ***	-0.131 (\pm 0.068) *	-0.030 (\pm 0.056)	-0.152 (\pm 0.054) **	0.238 (\pm 0.071) ***
	r_g	0.568 (\pm 0.227) **	-0.123 (\pm 0.327)	-0.152 (\pm 0.325)	-0.500 (\pm 0.264) *	-0.057 (\pm 0.313)

表4 16年生与早期生长回归分析的第1主成分

Table 4 PC1 of principal components regression of 16-year-old growth with earlier growth traits

年龄 Age/a	第1主成分 PC1/%		
	树高 H	胸径 D	材积 V
1.5	49.0	52.2	45.1
2.5	73.9	71.9	66.2
4	81.5	86.8	78.4
7.5	97.0	98.6	96.4
10	98.3	99.1	99.5
13	97.1	97.3	99.2
模型 Model	83.0	91.3	93.7

决定系数分别为 0.842、0.942、0.960, 第1主成分可分别解释 83.0%、91.3%、93.7% 的表型变异 (表4), 其中, 2.5年生树高、胸径和材积可分别解释 16年生时的 73.9%、71.9%、66.2% 的表型变异, 表明 2.5年时进行早期选择是可行的。

3 讨论

尾叶桉 × 细叶桉早期生长的杂种优势已有报道 [20, 29-30]。本研究中, 杂种组合 13、16年生的平均生长均好于母本自由授粉家系, 表明杂种优势持续存在, 其中, 1个杂种组合 16年生的胸径达到了大径材的规格, 后续可利用其亲本建立种子园,

生产 (母本的) 优良种子用于营林实践, 从而实现杂种优势的遗传增益。尾叶桉 × 细叶桉易于无性快繁 [34], 杂种组合的优良单株经无性系测试后亦可大规模地快速推广。

尾叶桉母本的效应显著影响杂种 13、16年生生长, 这与 7.5年生 [20, 30] 和 10年生 [9] 的研究结果一致, 表明母本对尾叶桉 × 细叶桉整个生长期均存在显著的遗传效应。显著的母本效应也存在于尾叶桉 × 赤桉 (*E. camaldulensis* Dehnh.) 5年生 [12] 和 8.3年生 [22] 生长性状中。相反, 父本效应对 13、16年生树高和胸径的影响不显著, 这与 10年生生长 [9] 的研究结果一致, 但异于 7.5年生生长 [20, 30] 的研究结果, 表明父本效应可能随着年龄增长而趋于减弱。另一方面, 父本效应对材积的影响显著。可见, 杂交育种中需要重视杂交力高的优良母本和父本的选择。此外, 母本 × 父本互作效应对 13、16年生生长 (除 H_{13} 外) 的影响均不显著, 这与 7.5年生 [20, 30] 和 10年生树高、胸径 [9] 的研究结果相似, 但与对 1.5年生和 2.5年生的显著影响 [20] 相反, 表明母本 × 父本互作效应随年龄减弱, 且程度可能比父本效应更大。当然, 这并不能说明大径材良种培育中可以忽略母本 × 父本互作 (特殊杂交力) 的效应, 因为, 这些效应仍有一定程度的影响, 尤其特定环境下或对生长之外的其他性状可能影响显著 [9, 16]。

桉属树种中,对 10 年生以上性状(包括生长)遗传分析的报道不多,且材料均为纯种的自由授粉家系,如蓝桉(*E. globulus* Labill.)^[5-6, 8, 15]、尾叶桉^[7]和赤桉^[23],因此,本研究基于尾叶桉×细叶桉杂种群体对此提供了有益的补充。树高、胸径和材积的遗传力一般较低,尾叶桉×细叶桉 13、16 年生生长的 h_s^2 值(0.17~0.23)与 10 年生及之前生长的相应估值^[9]类似,均为桉属中报道的正常范围,如蓝桉在 Latrobe 试验点 4、8、16 年生胸径的狭义遗传力为 0.15~0.29^[5],在 La Florida 试验点 3、11、17、23 年生胸径的狭义遗传力为 0.10~0.36^[8];尾叶桉 14 年生树高和胸径的狭义遗传力分别为 0.34 和 0.14^[7],这也表明,桉属近缘杂种与纯种在生长性状上可能具有相似的遗传模式。

早晚期生长的相关分析及主成分回归分析为尾叶桉×细叶桉早期选择提供了理论支持。类似地,蓝桉 16 年生与 4 年生胸径的加性遗传相关达 0.95^[5],23 年生与 3、11、17 年生胸径的遗传相关分别为 0.53、1.00、1.00^[8],均表明 3 年生左右进行早期选择是可行的。采用主成分回归分析法估算了火炬松(*P. taeda* Linn.)^[35]早期选择年龄,表明 7 年生胸径能够解释 19 年生胸径变异的 88.13%。另一方面,尾叶桉×细叶桉晚期生长与木材基本密度和木质素含量的显著相关也为间接选择提供了可能。类似地,蓝桉 16 年生胸径与木质素含量呈显著的遗传负相关^[6]、与基于 Pilodyn 检测的 6 年生木材密度呈显著正相关^[5];但本研究中一些性状间的相关与之前的报道有异,如尾叶桉 14 年生树高和胸径与木材基本密度呈显著的遗传负相关^[7],蓝桉 16 年生胸径与纤维素含量和 S/G 比例均呈显著的遗传相关^[6],这种差异可能是由于不同树种、地点和年龄引起的^[11, 16]。

4 结论

尾叶桉×细叶桉 13、16 年生生长具有一定的杂种优势,具备大径材选育的潜力,这为下一步培育大径材良种(包括无性系)提供了备选材料。多年生生长性状持续受母本效应的显著影响,13、16 年生时父本效应只对材积影响显著,杂交育种中需要重视优良母本和父本的选择。16 年生与早期树高、胸径和材积遗传相关及回归分析均显示,

在 2.5 年生时可解释 16 年生生长变异的 66.2%~73.9%,表明尾叶桉×细叶桉大径材良种培育的早期选择可早至树龄 2.5 年时进行。晚期生长与 10 年生木材基本密度和木质素含量分别呈显著的正相关和负相关,对晚期生长的选择可间接提高木材基本密度,并降低木质素含量。

参考文献:

- [1] Singh R K, Bhalerao R P, Eriksson M E. Growing in time: exploring the molecular mechanisms of tree growth[J]. *Tree Physiology*, 2021, 41(4): 657-678.
- [2] 康向阳. 关于林木育种策略的思考[J]. *北京林业大学学报*, 2019, 41(12): 15-22.
- [3] Grattapaglia D, Plomion C, Kirst M, et al. Genomics of growth traits in forest trees[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12(2): 148-156.
- [4] 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 Genetics & Genomes*, 2008, 4(3): 445-460.
- [5] Stackpole D J, Vaillancourt R E, de Aguiar M, et al. Age trends in genetic parameters for growth and wood density in *Eucalyptus globulus*[J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2010, 6(2): 179-193.
- [6] Stackpole D J, Vaillancourt R E, Alves A, et al. Genetic variation in the chemical components of *Eucalyptus globulus* wood[J]. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 2011, 1(2): 151-159.
- [7] 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.
- [8] Salas M, Nieto V, Perafán L, et al. Genetic parameters and comparison between native and local landraces of *Eucalyptus globulus* Labill. ssp. *globulus* growing in the central highlands of Colombia[J]. *Annals of Forest Science*, 2014, 71(3): 405-414.
- [9] Chen S, Weng Q, Li F, et al. Genetic parameters for growth and wood chemical properties in *Eucalyptus urophylla* × *E. tereticornis* hybrids[J]. *Annals of Forest Science*, 2018, 75(1): 16.
- [10] Yang H, Weng Q, Li F, et al. Genotypic variation and genotype-by-environment interactions in growth and wood properties in a cloned *Eucalyptus urophylla* × *E. tereticornis* family in southern China[J]. *Forest Science*, 2018, 64(3): 225-232.
- [11] MacDonald A C, Borralho N M G, Potts B M. Genetic variation for growth and wood density in *Eucalyptus globulus* ssp. *globu-*

- lus in Tasmania (Australia)[J]. *Silvae Genetica*, 1997, 46(4): 236-241.
- [12] Gan S, Li M, Li F, *et al.* Genetic analysis of growth and susceptibility to bacterial wilt (*Ralstonia solanacearum*) in *Eucalyptus* by interspecific factorial crossing[J]. *Silvae Genetica*, 2004, 53(5): 254-258.
- [13] 王建忠,熊涛,张磊,等. 25年生大花序桉种源生长与形质性状的遗传变异及选择[J]. *林业科学研究*, 2016, 29(5): 705-713.
- [14] Kien N D, Quang T H, Jansson G, *et al.* Cellulose content as a selection trait in breeding for kraft pulp yield in *Eucalyptus urophylla*[J]. *Annals of Forest Science*, 2009, 66(7): 711.
- [15] Stackpole D J, Vaillancourt R E, Downes G M, *et al.* Genetic control of kraft pulp yield in *Eucalyptus globulus*[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2010, 40(5): 917-927.
- [16] He X, Li F, Li M, *et al.* Quantitative genetics of cold hardiness and growth in *Eucalyptus* as estimated from *E. urophylla* × *E. tereticornis* hybrids[J]. *New Forests*, 2012, 43(3): 383-394.
- [17] Callister A N, England N, Collins S. Genetic analysis of *Eucalyptus globulus* diameter, straightness, branch size, and forking in Western Australia[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2011, 41(6): 1333-1343.
- [18] 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.
- [19] 彭仕尧,徐建民,李光友,等. 尾细桉无性系在雷州半岛的生长与遗传分析[J]. *中南林业科技大学学报:自然科学版*, 2013, 33(4): 23-27.
- [20] Weng Q, He X, Li F, *et al.* Hybridizing ability and heterosis between *Eucalyptus urophylla* and *E. tereticornis* for growth and wood density over two environments[J]. *Silvae Genetica*, 2014, 63(1-2): 15-24.
- [21] Hung T D, Brawner J T, Roger M, *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.
- [22] Zhu Y, Wu S, Xu J, *et al.* Genetic parameters for growth traits and stem-straightness in *Eucalyptus urophylla* × *E. camaldulensis* hybrids from a reciprocal mating design[J]. *Euphytica*, 2017, 213(7): 142.
- [23] Nezu I, Ishiguri F, Aiso H, *et al.* Repeatability of growth characteristics and wood properties for solid wood production from *Eucalyptus camaldulensis* half-sib families growing in Thailand[J]. *Silvae Genetica*, 2020, 69(1): 36-43.
- [24] 董雷鸣,张守攻,孙晓梅. 日本落叶松全双列交配生长性状的遗传分析[J]. *林业科学研究*, 2019, 32(4): 11-18.
- [25] Belaber E C, Gauchat M E, Rodríguez G H, *et al.* Estimation of genetic parameters using spatial analysis of *Pinus elliotii* Engelm. var. *elliotii* second-generation progeny trials in Argentina[J]. *New Forests*, 2019, 50(4): 605-627.
- [26] Brooker M I H. A new classification of the genus *Eucalyptus* L'Hér. (Myrtaceae)[J]. *Australian Systematic Botany*, 2000, 13(1): 79-148.
- [27] FAO. *Eucalypts for planting*[M]. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1979.
- [28] Eldridge K, Davidson J, Harwood C, *et al.* *Eucalypt domestication and breeding*[M]. New York: Oxford University Press, 1993.
- [29] 何旭东,李发根,翁启杰,等. 尾叶桉×细叶桉杂种生长和耐寒性的联合选择[J]. *中南林业科技大学学报:自然科学版*, 2010, 30(8): 68-71.
- [30] 陈升侃,周长品,翁启杰,等. 尾叶桉×细叶桉木材密度与生长的联合选择[J]. *林业科学研究*, 2018, 31(2): 77-82.
- [31] Gilmour A R, Gogel B J, Cullis B R, *et al.* *ASReml user guide release 3.0*[M]. Hemel Hempstead: VSN International Ltd, 2009.
- [32] 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.
- [33] 陈少雄,欧阳林男,王军锋,等. *中国桉树大径材培育与利用*[M]. 北京:中国林业出版社, 2020.
- [34] 刘奕清,王大平. 尾细桉的组织培养和快速繁殖[J]. *西南农业大学学:自然科学版*, 2005, 27(2): 237-239.
- [35] 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.

Genetic Analysis on Multiple-year Growth Traits and Their Correlations with Wood Properties in *Eucalyptus urophylla* × *E. tereticornis* crosses

QIU Yan^{1,2}, WENG Qi-jie¹, LI Mei¹, CHEN Sheng-kan^{1,3},
ZHOU Chang-pin¹, LI Fa-gen¹, GAN Si-ming¹

(1. Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration on Tropical Forestry Research, Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, Guangdong, China; 2. Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China; 3. Guangxi Key Laboratory of Superior Timber Trees Resource Cultivation, Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Central South Fast-growing Timber Cultivation, Guangxi Forestry Research Institute, Nanning 530002, Guangxi, China)

Abstract: [Objective] To understand the genetic mechanism underlying multiple-year growth in *Eucalyptus urophylla* × *E. tereticornis* crosses and provide reliable support for determining the early selection age in large-diameter-timber variety breeding. [Method] For 13- and 16-year-old tree height, breast-high diameter and volume of 59 crosses derived from an incomplete factorial mating between 10 *E. urophylla* females and 10 *E. tereticornis* males, a mixed linear model was used to estimate the variance components of female, male, and female × male interaction effects and calculate the narrow-sense heritability. Phenotypic and additive genetic correlations with earlier growth and 10-year-old wood properties were also analyzed. Genetic correlations and principal components regression (PCR) analysis were used to estimate early selection age for growth traits. [Result] Overall growth of crosses at ages 13 and 16 was better than the maternal open-pollinated families, and there were one cross and 47 individuals qualified for the large-diameter-timber criterion ≥ 28 cm. For all the three growth traits at both ages, the variance components of female, male, and female × male interaction were all significant, only significant for volume, and only significant for 13-year-old height, respectively. It indicated that the effect of female was larger than male. Narrow-sense heritability ranged from 0.17 to 0.23, being moderate to low levels of genetic control. Phenotypic and additive genetic correlations of 16-year-old height, diameter and volume with earlier (age of 0.5, 1.5, 2.5, 4, 7.5, 10 and 13 years) counterparts were all positively significant except for 1.5-year-old volume, and the additive genetic correlations for 2.5 and higher years were notably stable. PCR analysis showed that 2.5-year-old growth could explain 73.9%, 71.9% and 66.2% of phenotypic variation in 16-year-old height, diameter and volume, respectively. Growth traits at both ages were significantly genetically correlated with 10-year-old wood basic density (positive) and lignin content (negative, except H_{16}). [Conclusion] Certain degree of growth heterosis is present at ages 13 and 16 in *E. urophylla* × *E. tereticornis* crosses, indicating the potential of selection for large-diameter-timber varieties. Female effects on growth are consistently significant while male effect on volume is significant, demonstrating the necessity of selection of female and male parents in hybrid breeding. Both significant correlations between 16-year-old and earlier growth and around 70.0% of 16-year-old phenotypic variation explained by 2.5-year-old growth suggested the practical age of early selection at 2.5 years. Significant correlations of growth with 10-year-old wood basic density and lignin content imply the feasibility of indirect selection.

Keywords: *E. urophylla* × *E. tereticornis*; growth trait; heritability; genetic correlation; wood property