

杉木十一个亲本双列交配遗传分析

叶志宏 施季森 翁玉榛 余荣卓

(南京林业大学)

(福建省洋口林场)

摘要 利用杉木11个亲本进行双列交配设计(含自交和反交),结果表明,对于8年生树木的树高、胸径、材积和木材比重这四个性状,都显示出近乎一致的遗传控制模式。一般配合力效应和母本效应十分显著,而特殊配合力效应、父本效应、特殊正反交效应则可以忽略。说明这些性状存在显著的加性遗传变异,同时也涉及显著的母体和(或)细胞质遗传现象。材积与木材比重之间未见有明显的遗传相关性存在。并就双列交配设计的分析模型以及配合力效应问题进行了讨论。

关键词 杉木; 双列交配; 配合力效应; 母本效应; 遗传相关

在森林遗传研究和林木改良实践中,双列交配设计已成为一种使用最为广泛的设计类型。这种设计可以估算出大量的有关群体的遗传和环境参数^[1],是一种十分有效的参数估计方法之一^[2,3]。此外,双列交配还具有统计上的稳健性^[4],即当试验中一些组合的数据因某种原因而缺失时,这种设计仍具较高的统计效率和精度。

比起NC I(测交系设计)和NC II(巢式设计),双列交配设计在林业上应用的历史相对要短得多,但有关的研究文章却很多。自从陈岳武等最早将双列交配设计方法引入杉木的配合力育种以来,研究的结果陆续显示,对大多数经济性状,都存在着显著的加性遗传变异,而显性变异的程度则随测定的性状、材料、地点等而有较大的变化^{[6-8],1)}。

本研究采用11个杉木无性系亲本进行双列交配设计,旨在分别生长和材性性状,进一步将总的表型方差分解成加性遗传效应、显性遗传效应、一般正反交效应、特殊正反交效应以及随机误差等各部分,估算出相应的方差分量并作显著性检验。同时,为今后的选择和利用提供各亲本的有关效应值及标准差等。

1 材料与方 法

1979年春从福建省洋口林场杉木初级种子园的亲本中选出11个待测亲本的无性系,作11×11的双列交配设计(含正、反交和自交组合)。但由于杂交和育苗上的问题,现存观测数据完整的杂交组合仅96个(图1)。

1980年春育苗,1981年春进行造林试验。采用随机区组设计来控制 and 降低环境误差,4株小区,重复20次。1988年秋在树木个体停止生长后,测量所有个体的树高(m)和胸径(cm),并按公式 $V = 0.000\ 087\ 2\ D^{1.785\ 388\ 70}\ H^{0.831\ 392\ 370}$ 求出每株立木的单株材积(m³)。同时,在每株树木的胸高处用生长锥各取一生长木芯,用饱和含水量法测定其木材比重^[7]。

本文于1990年7月28日收到。

1) 陈益泰等,1985,杉木双列杂交配合力分析,交流资料。

♀ \ ♂	4	10	11	12	13	15	20	21	36	40	45
4	×	×		×	×	×	×	×	×	×	×
10	×		×	×	×	×	×	×	×	×	×
11	×	×	×		×	×	×	×	×	×	×
12	×				×	×	×	×			
13	×	×	×	×		×	×		×	×	×
15	×	×		×	×			×	×	×	
20	×	×	×	×	×	×		×	×	×	×
21	×	×		×	×		×	×	×	×	
36	×			×	×	×	×	×	×	×	×
40	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
45	×	×	×	×			×	×	×	×	

图 1 示 11×11 双列交配设计

试验数据用南京林业大学育种室开发的“林木遗传改良实用统计应用软件包 (SPQG)”中的 FACT 和 DIALL 软件处理²⁾。利用前者进行数据不平衡时的随机区组设计方差和协方差分析, 利用后者进行不完全双列交配设计的配合力分析及效应估计。为了计算上的方便, 单株材积和木材比重分别乘上 100 和 10 后用于统计分析。

双列分析的模型采用 Griffing 方法的一种变更形式, 分别随机和固定模型进行。该统计模型允许进行母本(或父本)效应及特殊正反交效应的估算。线性模型为:

$$y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + f_i + m_j + r_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

其中 y_{ijk} 为第 i 和 j 亲本交配后所得的杂种在第 k 重复的观测值; μ 为群体平均数; g_i (或 g_j) 为第 i (或 j) 亲本的一般配合力 (gca); s_{ij} 为第 i 和 j 亲本杂交组合的特殊配合力 (sca), 且 $s_{ji} = s_{ij}$; f_i (或 m_j) 为由第 i 个母本 (或第 j 个父本) 引起的一般正反交效应 (gre), 或称母本效应 (fem) (或父本效应 (mal)); r_{ij} 为第 i 和 j 亲本杂交组合的特殊正反交效应 (sre); ε_{ijk} 为 y_{ijk} 观测值的试验误差。

Keuls 和 Garretsen (1977, 1978) 曾分别给出这种不完全双列遗传分析随机和固定模型的具体计算方法和有关公式^[8,9]。

在本研究中, 由最小二乘法所得的期望均方见表 1,

表 1 随机模型下期望均方表达式

变 因	自由度	期 望 均 方 (EMS)
GCA	10	$\sigma^2 + \sigma^2_{sre} + 4.266 \sigma^2_{mal} + 4.260 \sigma^2_{fem} + 1.742 \sigma^2_{sca} + 16.646 \sigma^2_{gca}$
SCA	47	$\sigma^2 + \sigma^2_{sre} + 0.135 \sigma^2_{mal} + 0.135 \sigma^2_{fem} + 1.6348 \sigma^2_{sca}$
FEM	10	$\sigma^2 + \sigma^2_{sre} + 0.196 \sigma^2_{mal} + 8.702 \sigma^2_{fem} + 0.926 \sigma^2_{sca} + 8.146 \sigma^2_{gca}$
MAL	10	$\sigma^2 + \sigma^2_{sre} + 8.696 \sigma^2_{mal} + 0.202 \sigma^2_{fem} + 0.926 \sigma^2_{sca} + 8.146 \sigma^2_{gca}$
SRE	28	$\sigma^2 + \sigma^2_{sre} - 0.227 \sigma^2_{mal} - 0.227 \sigma^2_{fem} - 0.0648 \sigma^2_{sca}$
ERROR	1533	σ^2

注: 表中 σ^2 , σ^2_{sre} , σ^2_{mal} , σ^2_{fem} , σ^2_{sca} , σ^2_{gca} 分别为误差、特殊正反交、父本、母本、特殊配合力以及一般配合力效应的方差分量。

2 结果与分析

2.1 遗传变异

由方差分析的结果(表 2)可以看出, 对所研究的这四个性状而言, 组合平均值之间存在较大的差异。这清楚地表明, 这些性状存在着遗传上的差异。例如对于树高、胸径、材积和木材比重这些性状, 最劣家系的平均值分别只有最优家系的 62.2%、48.2%、20.7% 和

2) 叶志宏, 1990, 林木遗传改良实用统计应用软件包 (SPQG) 使用手册, 内部资料。

75.3%。由于篇幅所限,表3仅列出每个性状的最优和最劣各5个家系的均值,以说明家系均值变异的大小。

表2 各性状方差分析结果(均方差)

变 因	自 由 度	树高(<i>HT</i>)	胸径(<i>DBH</i>)	材积(<i>VOL</i>)	比重(<i>SG</i>)
区 组	19	3.161	14.233	14.471	0.234
组 合	95	6.641**	30.645**	25.153**	0.507**
误 差	1533	0.337	2.562	2.227	0.0395

注: **示达到1%的显著水平,后同。

表3 各性状5个最优和5个最劣家系的性状均值

名 次	<i>DBH</i>	<i>HT</i>	<i>VOL</i>	<i>SG</i>	名 次	<i>DBH</i>	<i>HT</i>	<i>VOL</i>	<i>SG</i>
1	14.11	9.00	7.715 5	3.604 3	92	8.99	6.83	3.021 3	2.907 8
2	14.02	8.97	7.610 1	3.569 2	93	8.98	6.76	2.764 3	2.888 1
3	13.96	8.97	7.510 4	3.528 2	94	8.77	6.70	2.753 1	2.878 9
4	13.85	8.96	7.332 2	3.521 1	95	8.51	6.64	2.554 8	2.723 1
5	13.84	8.96	7.284 3	3.506 6	96	6.81	5.60	1.598 4	2.714 1
平均	13.96	8.97	7.490 5	3.545 9	平均	8.41	6.51	2.538 4	2.822 4
CK	11.76	8.14	5.000 9	3.215 2	总平均	12.08	8.14	5.597 5	3.196 6

注:表中CK为当地初级种子园后代(对照)的平均值。

2.2 方差分量及效应的显著性

随机模型的方差分析结果表明(表4、5),这四个性状具有类似的遗传变异模式。特殊配合力方差、特殊正反交效应方差以及父本方差出现负的估值,按约定可取零值。在性状的总变异中,母本的贡献最大,其次是亲本的一般配合力效应。固定模型的方差分析结果及F测验也得出与之相一致的结论(表5)。各性状的母本效应及一般配合力效应均达到统计上的极显著水平。这说明,母本效应和一般配合力效应是真实存在的,而对特殊配合力效应和特殊正反交效应则未发现真实差异。

表4 随机模型配合力效应方差分析及方差分量

变 因	自 由 度	树高(<i>HT</i>)		胸径(<i>DBH</i>)		材积(<i>VOL</i>)		比重(<i>SG</i>)	
		均 方	方差分量	均 方	方差分量	均 方	方差分量	均 方	方差分量
<i>GCA</i>	10	2.047 4	0.050 8	9.361 7	0.272 3	7.254 9	0.212 8	0.118 0	0.002 2
<i>SCA</i>	47	0.071 9	-0.059 3	0.473 1	-0.203 5	0.386 7	-0.214 0	0.007 4	-0.004 0
<i>FEM</i>	10	3.282 0	0.321 8	13.907 8	1.294 1	10.609 1	0.974 4	0.184 3	0.018 2
<i>MAL</i>	10	0.152 5	-0.046 4	0.933 0	-0.232 3	0.949 1	-0.162 1	0.027 9	-0.000 2
<i>SRE</i>	28	0.072 9	-0.205 3	0.434 1	-1.900 2	0.455 9	-1.600 7	0.007 8	-0.027 9
<i>ERROR</i>	1533	0.336 9	0.336 9	2.562 3	2.562 3	2.227 2	2.227 2	0.039 5	0.039 5

各亲本的一般配合力和母本效应估值及相应的标准差分别列表6、7中,并在 $\alpha=0.05$ 的显著性水平上作Bonferroni t测验(Miller, R. G.)^[10]。结果表明,12号和13号亲本无论在生长还是木材比重上都具有良好的一般配合力效应,13号和21号亲本则都具有较高的母本效应。

表5 固定模型配合力效应方差分析(均方值)及 F 测验

变 因	自由度	HT	DBH	VOL	SG
GCA	10	2.0474 **	9.3617 **	7.2549 **	0.1180 **
SCA	47	0.0787	0.5147	0.4229	0.0069
FEM	10	3.2767 **	13.8740 **	10.5290 **	0.1859 **
MAL	10	0.1472	0.8992	0.8690	0.0295
SRE	28	0.0732	0.4648	0.3952	0.0086
ERROR	1533	0.3369	2.5623	2.2272	0.0395

表6 各亲本的 gca 和 fem 效应估值

亲 本	一般配合力估值 (gca)				母本效应估值 (fem)			
	HT	DBH	VOL	SG	HT	DBH	VOL	SG
4	-0.7700 *	-1.8637 *	-1.5591 *	0.0614	-0.7829 *	-1.5318 *	-1.3373 *	0.0707
10	-0.2098	0.1658	0.0230	-0.0409	-0.0608	0.3249	0.2202	-0.0676
11	0.3895 *	0.2273	0.4120	0.1040 *	0.1670	0.0859	0.1375	-0.0192
12	0.2483	0.6199 *	0.6206 *	0.0033	0.2608 *	0.3228	0.3325 *	-0.0399
13	0.3653 *	0.6402 *	0.6441 *	0.1422 *	0.2172 *	0.3828 *	0.3771 *	0.1168 *
15	0.0621	0.0034	-0.0404	0.0280	0.1842	0.1662	0.1864	0.1174 *
20	0.0818	0.2335	0.1605	-0.0779	-0.0188	-0.1900	-0.2381	0.0332
21	0.2183	0.4353	0.3942	-0.0611	0.1375	0.4751 *	0.4164 *	-0.0820
36	-0.0107	-0.4040	-0.3841	-0.0148	0.0999	-0.1315	-0.1167	-0.0006
40	-0.2154	0.0916	-0.1121	-0.0076	-0.0240	0.2518	0.1916	-0.0247
45	0.1439	0.4985 *	0.4691 *	-0.1725 *	0.0609	0.2472	0.2165	-0.1275 *

注: 表中*代表在 $\alpha=0.05$ 时与零有显著差异。

表7 各亲本 gca 和 fem 效应估值的标准差

亲 本	一般配合力估值标准差				母本效应估值标准差			
	HT	DBH	VOL	SG	HT	DBH	VOL	SG
4	0.1754	0.4739	0.4528	0.0638	0.1868	0.5047	0.4822	0.0679
10	0.2062	0.5571	0.5324	0.0749	0.1971	0.5325	0.5088	0.0716
11	0.1991	0.5380	0.5141	0.0724	0.1917	0.5180	0.4950	0.0697
12	0.2281	0.6164	0.5890	0.0829	0.2921	0.7892	0.7541	0.1062
13	0.2004	0.5415	0.5175	0.0729	0.1938	0.5233	0.5000	0.0704
15	0.2135	0.5768	0.5511	0.0776	0.2382	0.6436	0.6150	0.0866
20	0.2006	0.5420	0.5179	0.0729	0.1730	0.4675	0.4467	0.0629
21	0.1928	0.5209	0.4977	0.0701	0.2955	0.7986	0.7631	0.1074
36	0.1795	0.4849	0.4634	0.0652	0.2111	0.5705	0.5451	0.0767
40	0.1753	0.4736	0.4525	0.0637	0.1697	0.4584	0.4380	0.0617
45	0.2279	0.6159	0.5885	0.0829	0.2189	0.5916	0.5653	0.0796

2.3 材积与木材比重的相关性

材积与木材比重之间的协方差分析(随机模型)结果列于表8中, 假定没有连锁、上位以及近交存在, 那么半同胞之间的协方差即为加性遗传方差的1/4, 亦即为一般配合力方差的1/4。结合表8和表4可知, 材积与木材比重两性状之间的遗传相关系数(r_g)仅为0.19, 相关

微弱。这与我们过去在单亲子代测验、种源试验等研究中所获得的结论基本吻合^[11,13]。这个结果说明,两性状之间具相对独立的遗传性。

3 问题讨论

3.1 关于双列设计的分析模型

双列交配设计最早由 Schmidt (1919) 进行探索和应用。但直到 Griffing (1956) 对这一设计进行全面的综合性的整理和研究以后,才得以广泛的应用^[13]。虽然在此以后 Kempthorne 和 Curnow (1961), Fyfe 和 Gilbert (1963) 以及 Curnow (1963) 等又提出了一些双列交配设计的变更类型,但 Griffing 的四种方法及其相应的分析方法,至今仍是最常用的双列交配分析模型^[12]。Griffing 模型将组合均值区分为一般配合力效应(*gca*)、特殊配合力效应(*sca*)、正反交效应(*rec*)和随机误差这些组分,并可以作相应的方差分量和效应值估算。但事实上,这里的 *rec* 有着丰富的内涵,进一步又可分解为由父本和母本之间的总体差异造成的一般正反交效应(*gre*)和由正反交组合之间的差异引起的特殊正反交效应(*sre*)。前者包含父本效应(*mal*)和母本效应(*fem*),后者则反映出母本与父本之交交互效应的大小。这些效应产生的原因不同,起的作用亦不同,因此有必要加以分别考虑。Keuls 和 Garretsen (1977, 1978) 提供的分析模型较好地解决了这个问题^[8,9]。此外,该模型采用最小二乘法原理,使一些数据不完整的各种双列交配设计的分析仍具有较高的精度和可靠性。虽然其计算过程复杂,但笔者以为,在计算机的辅助下,这应该是一种较好的、值得推荐的双列交配分析模型。

3.2 关于各种配合力效应

本研究所涉及的四个生长和材性性状,都显示出近乎一致的性状控制方式,即 *gca* 和 *fem* 效应十分显著, *sca*, *mal*, 以及 *sre* 则无明显的影响效应。这一结论与已报道的结果略有不同。叶培忠、陈岳武等(1981)认为, *gca*, *sca* 和 *rec* 对生长性状都有明显的效应。他们通过比较父本和母本的加性基因效应的大小,认为母本效应对 F_1 代个体的树高性状具有相当大的作用,并将 *rec* 效应归因于父母本正反交互作用(即特殊正反交效应)^[6]。笔者认为这似乎有些欠妥。正如前述,这里的 *rec* 效应包含一般正反交效应(*mal*, *fem*)和特殊正反交效应在内。陈益泰等(1985)的研究结果表明,决定杉木生长的主要遗传效应是 *gca*, 而 *sca* 较为次要, *rec* 则更为次要¹⁾。总之,现在看来,对杉木的主要生长性状和材性性状而言, *gca* 效应十分明显,这一点似有足够的证据。而 *sca* 和 *rec* 等效应的大小则随测定的性状、试验材料、测试地点以及分析模型等有较大的变化。

参 考 文 献

- [1] Kempthorne, O., 1956, The theory of the diallel cross, *Genetics*, 41: 450~451.
 [2] Kearsey, M. J., 1965, Biometrical analysis of a random mating population: a comparison of five experimental designs, *Heredity*, 20: 205~235.

表 8 随机模型配合力效应协方差分析及协方差分量($VOL \times SG$)

变 因	自由度	均 积	协方差分量
<i>GCA</i>	10	-0.1033	0.0041
<i>SCA</i>	47	-0.0052	0.0205
<i>FEM</i>	10	-0.3223	-0.0392
<i>MAL</i>	10	-0.0040	-0.0018
<i>SRE</i>	28	-0.0253	0.0587
<i>ERROR</i>	1533	-0.0919	-0.0919

- [3] Pederson, D. G., 1972, A comparison of four experimental designs for the estimation of heritability, *Theor. Appl. Genet.*, 42: 371~377.
- [4] Braaten, M. O., 1965, The union of partial diallel mating designs and incomplete block environmental designs, Univ. of North Carolina, Instit. of Statistics, *Mimeograph Series*, No. 432, 77p.
- [5] 叶培忠等, 1981, 配合力分析在杉木数量遗传研究中的应用, 南京林产工业学院学报, (3)。
- [6] 陈岳武等, 1982, 杉木种内杂种优势及亲本配合力的分析, 南京林产工业学院学报, (2)。
- [7] 叶志宏等, 1987, 杉木木材材性的遗传和变异研究 I. 材性性状的株内变异性及取样方法, 南京林业大学学报, (3): 1~12。
- [8] Keuls, M. et al., 1977, A general method for the analysis of genetic variation in complete and incomplete diallels and North Carolina II. designs, Part I. Procedures and general formulas for the random model, *Euphytica*, 26: 537~551.
- [9] Garretsen, F. et al., 1978, A general method for the analysis of genetic variation in complete and incomplete diallels and North Carolina II designs, Part II. Procedures and general formulas for the fixed model, *Euphytica*, 27: 49~68.
- [10] Miller, R. G., 1966, Simultaneous statistics inference, McGraw Hill Book Company, New York, 272.
- [11] 施季森等, 1987, 杉木木材材性的遗传和变异研究 II. 杉木种子园自由授粉子代间木材密度的遗传变异和性状之间的相关性, 南京林业大学学报, (4): 15~25。
- [12] 马育华, 1982, 植物育种的数量遗传学基础, 江苏科技出版社, 470。
- [13] 叶志宏等, 1990, 杉木地理种源的地理变异模式, 南京林业大学学报, (4)。

Genetic Analysis for Eleven Parent Incomplete Diallel of Chinese Fir

Ye Zhihong Shi Jisen

(Nanjing Forestry University)

Wen Yuzheng Yu Rongzhuo

(Yankou Forestry Farm, Fujian Province)

Abstract A diallel cross, including selfs and reciprocals, of eleven Chinese Fir (*Cunninghamia lanceolata*) parents was analyzed. Analysis of eight-year data revealed that there is a similar genetic variation model for height (*HT*), diameter at breast height (*DBH*), volume (*VOL*), and wood specific gravity (*SG*). Significant general combining ability as well as maternal effects were obtained. But specific combining ability, male effects, specific reciprocal effects seem to be negligible. These results suggested that besides significant additive genetic variance, there exist significant cytoplasm inheritance phenomenon. No significant genetic correlation between *VOL* and *SG* was obtained. Discussions on the analysis models of diallel and combining ability effects were made.

Key words *Cunninghamia lanceolata*; diallel; combining ability; maternal effect; genetic correlation