

# 杉木育种中 GCA 与 SCA 的相对重要性\*

齐 明

**摘要** 选取九个待测优树无性系(材料 ),进行  $9 \times 9$  杉木半双列交配试验,以及采用经过生长性状方面 GCA 测定评选出来的六个速生优良无性系(材料 ),进行  $6 \times 6$  杉木全双列交配试验。杉木配合力分析结果表明:采用 类材料,进一步进行遗传测定时,群体一般配合力(GCA)方差  $\sigma_g^2$  小于群体特殊配合力(SCA)方差  $\sigma_s^2$ ;而采用 类材料,进行遗传测定时则:  $\sigma_g^2 > \sigma_s^2$ 。不同的试验得出不同的结果,这主要是由研究材料的性质决定的。在杉木遗传改良领域中,加性学说与显性学说其实并不矛盾,因为 GCA 的测定与评选和 SCA 的测定与评选之间具有相对的独立性。

**关键词** 杉木育种、一般配合力、特殊配合力、遗传控制

杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.)的配合力育种,在杉木遗传学以及杉木遗传改良实践中具有十分重要的价值。通过试验研究,不仅可以鉴别各亲本无性系的育种值,对现有种子园进行留优去劣,或选出好的无性系(或交配组合),建立改良代种子园或双系种子园,还可以为未来的杉木遗传改良提供选育材料;同时还可以了解杉木各性状的基因作用方式,制订出更有效的遗传改良方案等。自叶培忠等人于 1974 年展开杉木配合力育种试验以来,在杉木遗传改良领域中,有关杉木性状遗传控制方面的研究报道颇为常见。但这一问题至今没有得出一个能为公众接受的结论。有些人<sup>[1,2]</sup>主张显性学说,显性学说为杉木的无性系育种提供了理论依据;可是也有许多人<sup>[3-6]</sup>认为杉木性状的遗传控制是加性基因效应占主导地位。根据加性学说,在杉木的遗传改良中,应以建立种子园的方式来利用加性效应,加速杉木良种化进程。

杉木主要经济性状的遗传控制方式,影响着杉木遗传改良的方向,认识清楚杉木性状的遗传控制方式十分重要。本文将着重对这一问题进行探讨。

## 1 材料与研究方法

研究材料包括  $9 \times 9$  半双列和  $6 \times 6$  全双列交配设计的两片试验林,现分述如下。

**研究材料** :杉木  $9 \times 9$  半双列交配试验。亲本材料来自浙江省龙泉初级种子园中的待测优树无性系。亲本选择时,要求不是很严格,尽量要求其形态特征有所不同,它们分别来自浙江丽水、江西、湖南和广东。控制授粉工作是在 1980 年春龙泉种子园中进行,由于无性系自身开花结实特性,其中一个组合  $023 \times 335$  制种失败。1981 年在江西分宜育苗,1982 年上山造林,按完全平衡随机区组设计进行田间试验。1988 年秋对这片全同胞试验林进行了调查,观测并推算了材积、胸径、树高、枝下高及枝高比五个性状,以单株观测值参与统计分析。配合力分析按

1995—12—20 收稿。

齐明助理研究员(中国林业科学研究院亚热带林业研究所 浙江富阳 311400)。

\* 陈益泰、施季森等提供了研究材料,在此致谢。

Griffin 模式<sup>[7]</sup>进行。组合缺值按最小二乘法进行估计。

研究材料 : 杉木 6×6 全双列交配试验。交配设计中采用的亲本是经过一般配合力(GCA)测定后评选出的六个速生优良无性系。杂交制种工作于 1979 年在福建省洋口林场完成。1980 年在洋口林场育苗, 1981 年在福建官庄进行造林试验。田间试验设计采用单因素随机区组设计, 单株小区, 重复 30 次。1986 年夏, 对官庄林场这片 5 年生的全同胞试验林进行观测, 其中有两个重复因缺株太多, 而未加量测。全林调查测算了材积、胸径、树高、枝下高及枝高比等五个性状。以单株观测值参与方差分析, 按 Griffin 模式进行配合力分析<sup>[7]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 杉木性状在各组间的差异

7 年生的 9×9 杉木半双列交配试验及 5 年生的 6×6 杉木全双列交配试验, 各性状在组合间的差异列于表 1。

表 1 杉木各性状方差分析结果

试验类型	变 因	材 积		树高均方	胸径均方	枝下高均方	枝高比均方
		自由度	均方				
9×9 半双列交配	重 复	39	631.284 1	3.524 8	6.886 1	319.62	439.452 6
	家系间	34	710.500 9**	4.099 2**	8.950 9**	343.32**	457.979 0**
	误 差	1 276	188.877 5	0.788 2	2.679 7	44.05	81.275 4
6×6 全双列交配	重 复	27	2 188.017 0	7.561 5	454.276 5	63.940 7	150.054 2
	家系间	29	588.752 4**	4.391 5**	97.612 6**	53.491 4**	95.656 6**
	误 差	681	152.920 3	0.777 1	17.780 5	10.863 7	25.225 4

注: \*\* \* 表示达到 1% 的显著水平, 下同。

由表 1 可见: 不论是 9×9 半双列交配试验, 还是 6×6 全双列交配试验, 杉木主要经济性性状在不同组合间都存在着极其显著的遗传差异, 这是全同胞家系选择的依据, 据此也可进一步对其遗传差异的成因进行配合力分析。

### 2.2 杉木性状的配合力分析

杉木各研究性状配合力分析结果列于表 2。由表 2 可以看出: (1) 在 9×9 半双列交配试验中, 其生长性状的一般配合力(GCA)效应均达到 1% 差异水平, 而特殊配合力(SCA)效应都不明显。在干形性状上, GCA 与 SCA 效应对性状的表达都具有明显的作用。(2) 在 6×6 全双列交配试验中, 其生长性状上 GCA 的作用不显著, 但是 SCA 及正反交(REC)效应的作用均达

表 2 杉木主要经济性性状配合力分析结果(按随机模式检验)

试验类型	变 因	材 积		树高均方	胸径均方	枝下高均方	枝高比均方
		自由度	均方				
9×9 半双列	GCA	8	62.511 8**	0.311 11**	0.731 34**	30.891 3**	32.425 3**
	SCA	27	4.834 6 <sup>NS</sup>	0.028 95 <sup>NS</sup>	0.075 36 <sup>NS</sup>	2.325 2*	3.694 8*
	ERROR		4.721 9	0.020 24	0.069 53	1.137 0	2.110 27
6×6 全双列	GCA	5	45.110 5 <sup>NS</sup>	0.352 48 <sup>NS</sup>	7.802 4 <sup>NS</sup>	9.445 9**	14.245 5**
	SCA	9	23.445 5**	0.171 92*	4.664 2**	0.868 4*	1.872 2 <sup>NS</sup>
	REC	15	17.611 8**	0.124 92*	2.261 4**	0.561 0 <sup>NS</sup>	1.730 1*
	ERROR		6.227 9	0.031 34	0.716 1	0.437 6	1.019 0

注: \*\* \* 表示达到了 5% 的显著水平; <sup>NS</sup> 表示差异水平不显著, 下同。

到了极其显著的统计水平。在干形性状上, GCA 的作用极其显著, 而 SCA 及 REC 效应的作用较弱。其中 SCA 对枝下高的表达具有一定的作用, 而 REC 对枝高比的表达有一定的作用。(3) 进一步比较上述两个试验的配合力分析结果, 可以发现不同试验间分析结果差异较大, 其中在干形性状上, 两个试验的研究结果比较一致, 即 GCA 效应的作用占主导地位; 而在生长性状上, 两个试验研究结果完全相反: 其中在  $9 \times 9$  半双列交配试验中, GCA 效应的作用极其显著, 而在  $6 \times 6$  全双列交配试验中, GCA 效应的作用不明显, SCA 与 REC 效应的作用极其显著。

### 2.3 配合力方差分量的估计

配合力的方差分量能够反映性状的遗传控制方式。为了估计若干遗传参数, 需先作几点假设: (1) 亲本是从随机交配群体中随机抽取的, (2) 减数分裂严格遵从孟德尔行为, (3) 存在连锁平衡, 控制性状的基因位点进行独立分离, 或者存在连锁, 但基因型的分布律可以象不存在连锁时那样进行预测, (4) 存在上位效应时, 那么它主要是由三对以上的基因位点间的交互作用引起的。

由于近交系数  $F = 0$ , 因此在上述前提条件下, 有 GCA 的方差<sup>[8]</sup>:

$$\sigma_g^2 = COV(hs) = 1/4 \sigma_A^2 + 1/16 \sigma_{AA}^2 + 1/64 \sigma_{AAA}^2 + \dots \approx 1/4 \sigma_A^2$$

即: GCA 方差主要是由加性基因效应引起的。SCA 的方差<sup>[8]</sup>:

$$\begin{aligned} \sigma^2 = COV(FS) - 2 COV(hs) = & 1/4 \sigma_p^2 + 1/8 \sigma_{AA}^2 + 1/8 \sigma_{AD}^2 + 1/16 \sigma_{DD}^2 + 3/32 \sigma_{AA}^2 \\ & + 1/16 \sigma_{AD}^2 + \dots \approx 1/4 \sigma_D^2 \end{aligned}$$

即: SCA 方差主要是由显性效应引起的。REC 的方差<sup>[8]</sup>:

$$\sigma_r^2 = k\sigma^2; \sigma^2 = \sigma_{AA}^2 + \sigma_{AD}^2 + \sigma_{DD}^2 + \sigma_{AAA}^2 + \sigma_{AAD}^2 + \sigma_{DDD}^2 + \dots$$

即: REC 方差是由上位效应引起的。上述等式中  $\sigma_A^2$ 、 $\sigma_D^2$ 、 $\sigma^2$  分别表示加性方差、显性方差及上位效应方差;  $\sigma_{AA}^2$ 、 $\sigma_{AD}^2$ 、 $\sigma_{DD}^2$  表示两个位点间的加性  $\times$  加性、加性  $\times$  显性、显性  $\times$  显性交互作用方差; 与此类似  $\sigma_{AAA}^2$ 、 $\sigma_{AAD}^2$ 、 $\sigma_{DDD}^2$ 、 $\sigma_{DDD}^2$ ... 分别表示多位点间交互作用方差。

现在按照 Griffing 方法及方法 中的随机模型, 就两个试验配合力分析结果, 进一步估计杉木主要经济性状的遗传参数, 其结果列于表 3。

表 3 杉木主要经济性状的遗传参数

试验类型	性状	$\sigma_g^2$	$\sigma_s^2$	$\sigma_r^2$	$\frac{\sigma_A^2}{\sigma_D^2} = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_s^2}$
9 × 9 半双列试验	材积	8.239 6	0.112 7		73.1 1
	树高	0.041 58	0.008 71		4.8 1
	胸径	0.094 91	0.005 83		16.3 1
	枝下高	4.081	1.188		3.4 1
	枝高比	4.104 4	1.584 5		2.6 1
6 × 6 全双列试验	材积	2.708 1	8.608 8	5.692 0	1 3.2
	树高	0.022 57	0.070 29	0.046 79	1 3.1
	胸径	0.392 30	1.974 05	0.772 65	1 5.0
	枝下高	1.072 2	0.215 4	0.061 7	5.0 1
	枝高比	1.546 7	0.426 6	0.355 6	3.6 1

关于杉木性状的遗传控制,表 3 中的结果比表 2 具体、更清楚:(1)在杉木  $9 \times 9$  半双列交配试验中,所有的研究性状上,基因作用方式具有一致趋势,即加性基因效应起主导作用,非加性基因效应(显性与上位效应)次之。按照这一结论,在杉木的遗传改良中,应以利用加性遗传效应为主,采用建立种子园的方式来利用杉木育种成果。(2)在杉木  $6 \times 6$  全双列交配试验中,在生长性状上,显性基因效应起主导作用,加性基因效应以及上位效应也起一定作用。而在干形性状上,其研究结果与  $9 \times 9$  半双列交配试验一致,即加性基因效应起主导作用,非加性基因效应居次要地位。根据这一结果,要求杉木生长性状改良应以利用非加性基因效应为主,展开无性繁殖及无性系选育;而干形性状的改良则应以利用加性基因效应为主。(3)上述分析表明,关于杉木生长性状的基因作用方式,在两个试验中截然相反,这一现象也正反映出在杉木遗传育种领域中,加性学说与显性学说的根本对立。

#### 2.4 杉木性状遗传控制方式的进一步论证

关于杉木主要经济性状的遗传控制方式,为什么在干形性状上,两个试验的研究结果彼此一致,而在生长性状上,两个试验的研究结果截然相反呢?

一般而论,研究材料的性质,试验方法决定了研究结果。Sprague 等人<sup>[9]</sup>于 1945 年曾报道过对异花授粉作物——玉米的配合力育种结果。一方面对经过一般配合力测定评选出的材料,施行杂交育种,结果发现:一般配合力方差  $\sigma_g^2$  小于特殊配合力方差  $\sigma_s^2$ 。另一方面对未经一般配合力测定的材料施行杂交育种,结果观察到相反的现象,其一般配合力方差  $\sigma_g^2$  大于特殊配合力方差  $\sigma_s^2$ 。于是他们得出了配合力育种中的两个重要结论:

(1) 一般配合力选择与特殊配合力选择之间具有相对的独立性。

(2) 对于经过一般配合力测定的材料,则需要进行特殊配合力的选择与测定;而未经一般配合力测定与选择的材料,则其一般配合力选择比特殊配合力选择更为重要。

笔者认为,与玉米这一异花授粉作物一样,在杉木遗传学的研究中,有关性状遗传控制方面的研究结果也主要是由于研究材料性质决定的。在杉木  $9 \times 9$  半双列交配试验中,亲本材料是未经一般配合力测定与选择的待测优树无性系,因而在所有的研究性状上其一般配合力方差  $\sigma_g^2$  大于特殊配合力方差  $\sigma_s^2$ 。而在杉木  $6 \times 6$  全双列交配试验中,交配的亲本材料是经过(生长性状方面)一般配合力测定而评选出的速生优良无性系,或说亲本材料的 GCA 评定与选择时,仅考虑到生长性状,而没有涉及到干形性状。因而在该试验中,在生长性状上其  $\sigma_g^2 < \sigma_s^2$ ; 而干形性状上的研究结果则与试验 相同,其  $\sigma_g^2 > \sigma_s^2$ 。

为了防止个别的现象,得出普遍性的结论,不妨再引用其它材料的研究结果(见表 4)。

(1) 交配亲本为待测优树无性系,进行  $8 \times 8$  杉木半双列交配试验,进行一般配合力测定,结果是  $\sigma_g^2 > \sigma_s^2$ 。

(2) 交配亲本是经过一般配合力测定而评选出的速生优良无性系,分别进行杉木  $5 \times 5$ ,  $6 \times 6$  两个全双列交配试验,进行特殊配合力测定,试验结果是  $\sigma_g^2 < \sigma_s^2$ 。

以上两类试验的亲本材料性质以及试验方法与本文前面报道的两个试验是完全一致的,其研究结果也完全一致。考虑到逻辑上的严密性,对 类材料的其它更完备的交配设计的研究结果列于表 5。类似的例证还很多,可参考有关文献<sup>[4,7]</sup>。

从表 5 可以看出:不论是在  $7 \times 7$  杉木全双列交配试验中,还是在杉木  $5 \times 5$  全双列交配试验中,由于交配亲本均为初级种子园中的待测优树无性系,因而有关杉木生长性状的遗传控制

表 4 不同性质的研究材料与其配合力方差比率间的关系<sup>[1,2]</sup>

研究材料性质	类型	三年生树高				四年生树高		
		变因	均方	方差分量	方差比率	均方	方差分量	方差比率
交配亲本从待测优树无性系中任意选择	8×8 半双列	GCA	16.77* <sup>*</sup>	$\sigma_g^2 = 2.487$	$\sigma_g^2$ $\sigma_s^2$ = 2.0 1	70.30* <sup>*</sup>	$\sigma_g^2 = 11.05$	$\sigma_g^2$ $\sigma_s^2$ = 5.0 1
		SCA	1.85* <sup>*</sup>	$\sigma_s^2 = 1.30$		4.00* <sup>*</sup>	$\sigma_s^2 = 2.47$	
		ERROR	0.55			1.53		
交配亲本是经过 GCA 测定评选出来的速生优良无性系	5×5 全双列	GCA	0.048 <sup>NS</sup>	$\sigma_g^2 = 0.002 5$	$\sigma_g^2$ $\sigma_s^2$ = 1 4.7	0.070 3 <sup>NS</sup>	$\sigma_g^2 = 0$	$\sigma_g^2 < \sigma_s^2$
		SCA	0.024* <sup>*</sup>	$\alpha^2 = 0.011 7$		0.092 5* <sup>*</sup>	$\alpha_s^2 = 0.049 5$	
		REC	0.017* <sup>*</sup>	$\sigma_r^2 = 0.006 4$		0.082 7* <sup>*</sup>	$\sigma_r^2 = 0.035 6$	
		ERROR	0.004 3			0.011 6		
交配亲本是经过 GCA 测定评选出来的速生优良无性系	6×6 全双列 <sup>①</sup>	GCA	34.901 4* <sup>*</sup>	$\sigma_g^2 = 2.069 4$	$\sigma_g^2$ $\sigma_s^2$ = 1 2.8	0.001 8 <sup>NS</sup>	$\sigma_g^2 = 0$	$\sigma_g^2 < \sigma_s^2$
		SCA	10.389 0* <sup>*</sup>	$\sigma_s^2 = 5.760 4$		0.007 9* <sup>*</sup>	$\alpha_s^2 = 0.004 3$	
		REC	10.014 0* <sup>*</sup>	$\sigma_r^2 = 4.772 9$		0.000 6 <sup>NS</sup>	$\sigma_r^2 = 0$	
		ERROR	0.408 3			0.000 6		

①杉木 6×6 全双列交配试验,其研究性状为苗高、地径。

表 5 类材料全双列交配的配合力分析结果<sup>[3,4]</sup>

研究材料性质	类型	胸 径				树 高			
		变因	自由度	均方	F 值	方差及其比率	均方	F 值	方差及其比率
四年生交配亲本为待测优树无性系	7×7 全双列	GCA	6	0.331 2	6.57* <sup>*</sup>	$\sigma_g^2 = 0.028 6$	0.117 95	5.96* <sup>*</sup>	$\sigma_g^2 = 0.010 5$
		SCA	14	0.045 3	0.90 <sup>NS</sup>	$\sigma_s^2 = 0$	0.012 46	0.63 <sup>NS</sup>	$\sigma_s^2 = 0$
		REC	21	0.110 9	2.20* <sup>*</sup>	$\alpha^2 = 0.030 25$	0.017 18	0.87 <sup>NS</sup>	$\sigma_r^2 = 0$
		ERROR	287	0.050 4		$\sigma_g^2 > \sigma_s^2$	0.019 8		$\sigma_g^2 > \sigma_s^2$
		992	0.030 0			0.007 08			
五年生交配亲本为待测优树无性系	5×5 全双列	GCA	4	1.092 1	9.96* <sup>*</sup>	$\sigma_g^2 = 0.163 8$	0.325 2	15.2* <sup>*</sup>	$\sigma_g^2 = 0.050 6$
		SCA	5	0.109 6 <sup>NS</sup>	0.65 <sup>NS</sup>	$\sigma_s^2 = 0$	0.021 4	1.63 <sup>NS</sup>	$\sigma_s^2 = 0.004 2$
		REC	10	0.066 5 <sup>NS</sup>	0.40 <sup>NS</sup>	$\sigma_r^2 = 0$	0.015 5	1.18 <sup>NS</sup>	$\alpha^2 = 0.001 2$
		ERROR	171	0.167 4		$\sigma_g^2 > \sigma_s^2$	0.013 1		$\sigma_g^2 / \sigma_s^2 = 12.0 \cdot 1$

方式完全一致,即加性基因效应占主导地位,这一结论也与本文前述的杉木 9×9 半双列试验中的研究结果一致,因而有充分的理由认为,对于 类材料,本文中杉木 9×9 半双列交配试验的研究结果是可靠的,并且本文中两类材料,尽管交配设计类型各异,但其研究结果完全具有可比性。

### 3 讨论与结论

杉木研究性状的表达,通常是受加性、显性、上位效应及环境因子共同支配着的。但是究竟是加性基因效应,还是非加性基因效应占主导地位,这主要是由亲本群体的材料性质决定的。杉木研究性状的基因作用方式,归根结底是由交配群体的遗传结构(亲本材料的基因型)决定的。在杉木遗传改良领域中,加性学说与显性学说之争,是由于研究者各自采用不同性质的研究材料引起的。一般来说,在 类材料中,所有的研究性状上,加性效应占主导地位,非加性基因效应居次要地位;在 类材料中,非加性基因效应起主要作用,加性效应起次要作用。

Spragne 等人在玉米配合力育种中得出的两个重要结论,同样适合于杉木的配合力育种。因此在杉木遗传改良活动中:(1)要正确对待加性学说与显性学说之争,正确地对待有性育种和无性育种方式,而不应当相互排斥,相互否定,因为在杉木育种中,GCA 的测定与评选和 SCA 的测定与评选之间具有相对的独立性。(2)对于杉木育种园中的亲本材料,若是已经经过

GCA 测定评选的,则需要进一步就其 SCA 进行测定评选,以期充分地创造和利用有突出表现的杂交组合;而对于未经 GCA 测定评选的亲本材料,则 GCA 的测定评选比 SCA 测定评选更为重要。因为 GCA 的测定与评选是 SCA 测定与评选的基础,按这一程序进行操作,可以避免盲目性,少走弯路,节约时间和财力,提高经济效益。

### 参 考 文 献

- 1 叶培忠,陈岳武,刘大林,等.配合力分析在杉木数量遗传学中的应用.南京林产工业学院学报,1981,(3):1~21.
- 2 陈岳武,施季森,刘大林.杉木种内杂种优势及亲本配合力分析.南京林产工业学院学报,1982,(2):1~18.
- 3 陈益泰,吕本树,王赵民,等.杉木双列杂交配合力分析.亚林科技,1986,(1):7~20.
- 4 王赵民,陈益泰.杉木主要生长性状配合力分析及杂种优势的利用.林业科学研究,1988,1(6):614~623.
- 5 施季森,叶志宏,李寿茂,等.杉木测交系设计后代遗传分析.见:沈熙环主编.种子园技术.北京:北京科学技术出版社,1990.93~97.
- 6 叶志宏,施季森,翁玉榛,等.杉木十一个亲本双列交配遗传分析.林业科学研究,1991,4(4):380~385.
- 7 刘来福,毛盛贤,黄远樟.作物数量遗传.北京:农业出版社,1984.206~243.
- 8 Mullin T J, Park Y S. Estimating genetic gains alternative breeding strategies for clonal forestry. Can. J. For. Res., 1992, 22: 14~23.
- 9 马育华.植物育种的数量遗传学基础.南京:江苏科学技术出版社,1982.376~437.

## Relative Importance of GCA and SCA in Genetic Breeding of Chinese fir

Qi Ming

**Abstract** Two types of parents of Chinese fir with different genetic properties were adopted for mating design and field test:  $9 \times 9$  half diallel cross and  $6 \times 6$  complete diallel cross were made respectively. The results of the combining ability analysis indicated: when genetic test was carried out by using material (cross parents were rapid growth clones through evaluation and selection of GCA in growth traits), its population variances of GCA (general combining ability)  $\sigma_g^2 < \sigma^2$  population variances of SCA (special combining ability). But when genetic test was carried out by using material (parents clones from plus tree to be studied),  $\sigma_g^2 > \sigma^2$ . The experimental results in different tests were opposite, which was determined by the properties of material being studied. In the field of genetic improvement of Chinese fir, additive theory (additive genetic variance plays a leading role in controlling character inheritance) and dominant theory (dominant genetic variance plays a leading role) were not contradictory, the reason causing the phenomenon was because test and selection of GCA was in a state of independence of those of SCA.

**Key words** genetic breeding of Chinese fir, GCA, SCA, genetic control