

杉木主要经济性状多层次的遗传变异*

齐 明

摘要 借助于 10 年生的杉木种源—家系两水平试验林,研究了杉木主要经济性状在多层次上的遗传变异规律,其主要结果如下:(1)在相同的研究性状上,通常家系内个体间的变异量>种源间变异量>种源内家系间的变异量;性状的遗传力通常是种源>种源内家系>家系内个体;不同变异层次的遗传改良潜力是不同的:通常种源>家系内个体>种源内家系;多层次联合选择将获得最大的选择进展。(2)在相同的变异层次上,杉木各研究性状具有各自不同的遗传改良潜力,因而在制订杉木遗传改良方案时,应针对不同的研究性状确定各自合适的改良目标。(3)优良种源内优良家系中优良个体的选择,其选择进展十分明显:材积、胸径、树高及枝下高的选择进展分别为:50.55%、23.39%、17.71%及30.81%。这远远大于杉木第一代遗传改良任何选择方案所产生的遗传进展。因此目前应该把更多的注意力放在杉木第二代遗传改良工作上。既采用有性育种方式,又采用无性育种方式来利用杉木遗传改良取得的成果。

关键词 杉木 种源—家系 遗传变异 选择进展

选择育种是林木遗传改良的主要途径之一。林木群体变异模式的研究以及群体不同层次遗传变异大小的分析,是林木选择育种的基础,也是制订林木选择改良方案的依据^[1]。迄今,杉木[*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.]遗传学方面的研究已经积累了大量的资料,但这些研究多半是孤立地从杉木群体某一个层次某一个性状来研究性状变异大小,因而得不出有关杉木群体不同层次上遗传变异更丰富更全面的信息。1985年陈益泰等报道了两个杉木两水平后代试验结果^[2],那是以3年生的幼林为研究材料,单独对苗高性状进行分析得出的。本文将从多经济性状多层次上进行杉木遗传变异分析,试图达到如下目的:(1)通过对杉木种源—家系两水平试验林的调查分析,以期了解杉木诸性状在种源、家系、个体不同层次上的遗传变异信息;(2)根据杉木诸多性状在多层次上的遗传变异规律,研究不同选择方式的遗传改良效果,并对不同的选择方案作出评价,为杉木遗传改良方案的制定提供参考依据。

1 材料与方法

试验材料为10年生的杉木种源—家系两水平试验林。1980年秋在有关单位的协助下,从全国各地采集200多株优树的种子,次年在江西大岗山实验中心育苗。1982年春从中选取7个种源,这7个种源是:浙江丽水,江西宜丰,江西分宜,湖南攸县,湖南靖县,广西南丹,湖南江华,每个种源各选6株优树自由授粉后代苗木,配合成这样一个两水平试验,分别在江西和浙江两地进行造林试验。采用家系密集型设计,即同一种源的6个家系相邻排列,7个种源视为

1997—08—11 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)。

* 本文中所有资料的试验设计、材料收集及其育苗造林工作等均由中国林科院亚林所“六五”至“八五”国家攻关杉木课题组诸位老同志完成,在此致谢!

一个单位随机排列, 4 株纵行小区, 重复 10 次。1993 年春夏之交对浙江富阳三山林场这片试验林进行了全林调查, 共有材积、胸径、树高及枝下高四个性状参与计算, 以单株个体观察值参与统计分析, 其线性模型为:

$$y_{ijkl} = u + b_i + p_j + (b \times p)_{ij} + f_{klj} + e_{ijkl}$$

式中: b_i 表示区组效应, $i = 1 \sim 40$; p_j 表示种源效应, $j = 1 \sim 7$; $(b \times p)_{ij}$ 表示种源与区组间的互作效应; f_{klj} 表示第 j 个种源内第 k 个家系效应; e_{ijkl} 表示株间个体的随机误差; y_{ijkl} 表示试验群体内的个体观察值。

表 1 中列举了各因子的期望均方结构。

表 1 两水平试验各因子的期望均方结构

变 因	自 由 度	均 方	期望均方结构
区 组 间	$\sum_i (1) - 1$	MS_b	$\delta_e^2 + K_1 \delta_{f/p}^2 + K_2 \delta_{pb}^2 + K_3 \delta_p^2 + K_4 \delta_b^2$
种 源 间	$\sum_j (1) - 1$	MS_p	$\delta_e^2 + K_5 \delta_{f/p}^2 + K_6 \delta_{pb}^2 + K_7 \delta_p^2 + K_8 \delta_b^2$
种源 × 区组	$\sum_{ij} (1) + 1 - \sum_i (1) - \sum_j (1)$	MS_{pb}	$\delta_e^2 + K_9 \delta_{f/p}^2 + K_{10} \delta_{pb}^2 + K_{11} \delta_p^2 + K_{12} \delta_b^2$
种源内家系间	$\sum_{jk} (1) - \sum_j (1)$	$MS_{f/p}$	$\delta_e^2 + K_{13} \delta_{f/p}^2 + K_{14} \delta_{pb}^2 + K_{15} \delta_b^2$
家系内个体间	$N \dots + \sum_j (1) - \sum_{ij} (1) - \sum_{jk} (1)$	MS_e	$\delta_e^2 + K_{16} \delta_{f/p}^2 + K_{17} \delta_{pb}^2 + K_{18} \delta_b^2$
总 变 异	$N \dots - 1$		

注: 表中: $K_1 = 0.15716$, $K_2 = 5.19047$, $K_3 = 0.15214$, $K_4 = 35.24390$, $K_5 = 33.81723$, $K_6 = 5.21283$, $K_7 = 201.38085$, $K_8 = 0.16817$, $K_9 = 0.15853$, $K_{10} = 5.00459$, $K_{11} = -0.02536$, $K_{12} = -0.00431$, $K_{13} = 33.52073$, $K_{14} = 0.15723$, $K_{15} = 0.15723$, $K_{16} = -0.03948$, $K_{17} = -0.00503$, $K_{18} = -0.00503$ 。 δ_e^2 , $\delta_{f/p}^2$, δ_{pb}^2 , δ_p^2 , δ_b^2 分别表示机误、家系间/种源、种源 × 区组、种源、区组重复的方差分量。

用建立联立方程组的办法求各因子的方差分量:

$$MS_b = \delta_e^2 + K_1 \delta_{f/p}^2 + K_2 \delta_{pb}^2 + K_3 \delta_p^2 + K_4 \delta_b^2 \quad (1)$$

$$MS_p = \delta_e^2 + K_5 \delta_{f/p}^2 + K_6 \delta_{pb}^2 + K_7 \delta_p^2 + K_8 \delta_b^2 \quad (2)$$

$$MS_{pb} = \delta_e^2 + K_9 \delta_{f/p}^2 + K_{10} \delta_{pb}^2 + K_{11} \delta_p^2 + K_{12} \delta_b^2 \quad (3)$$

$$MS_{f/p} = \delta_e^2 + K_{13} \delta_{f/p}^2 + K_{14} \delta_{pb}^2 + K_{15} \delta_b^2 \quad (4)$$

$$MS_e = \delta_e^2 + K_{16} \delta_{f/p}^2 + K_{17} \delta_{pb}^2 + K_{18} \delta_b^2 \quad (5)$$

种源遗传力: $h_p^2 = \delta_p^2 / [\delta_p^2 + (1/K_7) \delta_e^2 + (K_5/K_7) \delta_{f/p}^2 + (K_6/K_7) \delta_{pb}^2 + (K_8/K_7) \delta_b^2]$

种源内家系遗传力: $h_{f/p}^2 = \delta_{f/p}^2 / [\delta_{f/p}^2 + (1/K_{13}) \delta_e^2 + (K_{14}/K_{13}) \delta_{pb}^2 + (K_{15}/K_{13}) \delta_b^2]$

种源内家系内进行优良个体选择时, 个体遗传力为^[2,3]: $h_i^2 = 3 \delta_{f/p}^2 / (\delta_e^2 + \delta_{f/p}^2 + \delta_b^2)$

选择改良进展按 Namkoong G. 给出的公式计算: $\Delta G = i \times \delta_p \times h^2 / \bar{x}$

各因子的 F 检验参照 Eisen E. J.^[4] 方法进行。

2 结果与分析

2.1 杉木种源一家系两水平试验群体的遗传变异

10 年生的杉木两水平试验林各性状方差分析结果列于表 2。由表 2 可见: (1) 在杉木两水平试验林中的各研究性状上, 种源间及种源内家系间均存在极其显著的遗传差异, 这是种源选择、种源内家系选择的依据。(2) 在该试验群体中, 群体的遗传组成在不同的变异层次上是不同的: 在种源这一层次上, 变异量从胸径的 4.22% 到枝下高中的 16.17% 范围内变动; 在家系这

一层次上, 变异量从枝下高的 2.39% 到胸径的 6.31% 范围内变动; 而在个体水平上, 变异量则从枝下高的 54.26% 到胸径的 80.38% 范围内变动; (3) 种源与区组间的交互作用分量是显著的, 该分量通常比种源效应的变异分量小, 但比种源内家系效应的变异分量大, 这一结果表明, 在杉木种源的推广及良种的栽培时要适地适种源。(4) 环境因子对性状的表达亦具有一定的作用, 且随研究性状的变化而变化。(5) 在相同的研究性状上, 通常家系内个体间变异量 > 种源间的变异量 > 种源内家系间的变异量。只有胸径这一性状例外: 家系内个体间的变异量 > 种源内家系间的变异量 > 种源间的变异量。

表 2 杉木两水平试验主要经济性状在各层次上的变异分量

变 因	自由 度	材 积		胸 径		树 高		枝 下 高	
		均方	绝对量 (%)	均方	绝对量 (%)	均方	绝对量 (%)	均方	绝对量 (%)
区 组 间	39	2713.23	46.6340 4.64	13.9556	0.15596 2.32	11.7723	0.2782 13.71	8.5591	0.1956 15.89
种 源 间	6	20612.58* * 89.0234 8.85	70.0280* * 0.28363 4.22	56.8363* * 0.2874 14.17	25.3639* * 0.1988 16.17				
种源×区组	234	1043.69	54.0207 5.37	7.9098	0.45453 6.77	1.8874	0.1269 6.25	1.3814	0.1390 11.30
种源内家系间	35	2397.09* * 48.1223 4.78	17.8041* * 0.42363 6.31	4.0256* * 0.0899 4.44	1.5262* * 0.0294 2.39				
家系内个体间	1095	765.77	76.8 17.17 76.36	5.3875	5.39756 80.38	1.2403	1.2461 61.43	0.6651	0.6677 54.26

2.2 杉木诸性状遗传参数的估计及选择进展

杉木两水平试验各性状遗传参数的估计结果及选择进展列于表 3。观察表 3 可见: 在杉木两水平试验中, (1) 性状的表型变异大小次序通常为: 家系内个体间 > 种源间 > 种源内家系间; (2) 而性状的遗传力的大小次序则为: 种源间 > 种源内家系间 > 家系内个体间。(3) 在相同的选择压力作用下, 通常种源的选择进展 > 种源内家系间的选择进展 > 家系内个体的选择进展, 只有在胸径这一性状中例外: 种源内家系间 > 家系内个体间 > 种源间。

表 3 杉木两水平试验诸性状的选择进展

选择层次	项 目	材 积 (dm^3)	树 高 (m)	胸 径 (cm)	枝下高 (m)
种 源 间	群体均值	69.14	9.71	12.18	3.58
	表型标准差	10.117 1	0.559 8	0.632 4	0.460 8
	遗传力(%)	86.97	91.73	70.92	93.62
	选择进展	$0.127 3 \times i_p$	$0.052 9 \times i_p$	$0.036 8 \times i_p$	$0.120 6 \times i_p$
种源 内家 系间	表型标准差	8.456 4	0.365 1	0.781 4	0.234 7
	遗传力(%)	67.29	67.49	69.38	53.33
	选择进展	$0.082 3 \times i_F$	$0.025 4 \times i_F$	$0.044 5 \times i_F$	$0.035 0 \times i_F$
家系 内个 体间	表型标准差	29.375 6	1.270 6	2.444 8	0.944 8
	遗传力(%)	16.73	16.73	21.26	9.87
	选择进展	$0.071 1 \times i_I$	$0.021 9 \times i_I$	$0.042 7 \times i_I$	$0.026 0 \times i_I$

注: i_p 、 i_F 、 i_I 分别表示种源、种源内家系、家系内个体的选择强度。

由于不同的变异层次的遗传变异大小各异, 因而在进行选择时应采用各自不同的选择强度。根据杉木遗传改良的实际情况, 种源、种源内家系、家系内个体分别按 15%、15%、1% 的入选率进行选择, 那么进行单性状改良时, 杉木各研究性状各变异层次的选择进展列于表 4。

表4 杉木各试验不同层次的选择改良进展

选择层次	选择强度	进 展	改良性状及其选择进展(%)			
			材积	树高	胸径	枝下高
种 源 间	1.56	ΔG_p	19.86	8.25	5.74	18.81
种源内家系间	1.56	$\Delta G_{f/p}$	12.84	3.96	6.94	5.47
家系内个体间	2.51	ΔG_i	17.85	5.50	10.71	6.53

观察表4可以发现:(1)在相同的变异层次中,杉木各研究性状具有各自不同的遗传改良潜力。因此在制订杉木遗传改良方案时,应针对不同的经济性状,确定合适的改良目标。(2)在相同的研究性状上,不同变异层次上的遗传改良潜力不同。通常种源水平>家系内个体间>种源内家系间。种源间的选择,在所有研究性状上的选择进展始终明显,因此种源的选择非常重要。种源内优良家系的选择进展也明显,因此优良家系的选择也不容忽视。家系内的优良个体选择,其选择进展十分明显,杉木多世代改良和无性繁殖非常重要。多层次的联合选择,将获得最大的遗传进展。这一结果与众多学者的研究结果一致。

2.3 关于不同选择改良方案遗传进展的探讨

由于不同的选择改良方案其育种周期长短各异,育种成本不同,遗传改良的经济收益及良种推广应用的难易程度不同,因而从本质上讲,这些选择方案间缺乏可比性。但是作为杉木选择改良的技术方案制订,选择改良进展大小却是重要的依据之一,因此不同的选择改良方案间的比较,仅仅限于选择改良进展大小的比较。借助于杉木两水平试验,不同的选择方案的选择进展大小列于表5。

表5 杉木两水平试验各种选择方案的遗传进展

(单位:%)

选 择 育 种 方 案	选择进展构成	材积	胸径	树高	枝下高
1. 种源选择	ΔG_p	19.86	5.74	8.25	18.81
2. 建第一代生产性种子园					
(1) 一般种源内优良家系之亲本	$2 \times \Delta G_{f/p}$	25.68	13.88	7.92	10.94
(2) 优良种源内优良家系之亲本	$\Delta G_p + 2 \times \Delta G_{f/p}$	45.54	19.62	16.20	29.75
3. 建第二代种子园					
优良种源内优良家系中优良个体	$\Delta G_p + \Delta G_{f/p} + \Delta G_i$	50.55	23.39	17.71	30.81

由表5可见:(1)在树高及枝下高中,种源选择方案一般要优于种源内选择优良家系之亲本建立生产性种子园方案;但在材积和胸径中,种源内选择优良家系之亲本建园方案一般要优于单纯的种源选择方案。(2)从优良种源中选择优良亲本建园方案明显优于单纯的种源选择方案。(3)选择优良种源内优良家系中的优良个体,营建第二代种子园,这样的选择改良方案所产生的遗传进展,比杉木第一代任何选择改良方案所获得的遗传进展大得多。这一结论与国外其它树木中的研究结果^[5,6]一致,它为杉木的多世代育种提供了理论依据。表明杉木第二代遗传改良不仅十分必要,而且有着诱人的前景,它比第一代遗传改良更为重要。另外,建立第二代种子园的育种方案是对遗传方差分量中的加性方差加以利用。杉木萌条能力强,又易于无性繁殖,目前已经寻找了一些克服成熟效应和位置效应的方法,因此如果采用对试验林中的优株进行无性繁殖这样的选择方案,由于它能利用所有的遗传方差分量(加性+显性+上位),因而可以预计,无性繁殖的选育方案取得的遗传进展比建第二代种子园的遗传进展还要高。杉木第

二代遗传改良中, 无性繁殖与无性系选育工作也十分重要。有鉴于此, 杉木遗传改良在完成第一代改良的基础上, 应从速抓紧若干试验林内的优树选择, 展开第二代遗传改良研究, 一方面采条建第二代种子园, 另一方面将优树伐倒, 采取萌条进行无性繁育。

参 考 文 献

- 1 陈天华, 王章荣. 马尾松树高生长的遗传变异. 见: 王章荣, 秦国峰, 陈天华主编. 马尾松种子园建立技术论文集. 北京: 学术书刊出版社, 1990, 1~8.
- 2 陈益泰, 吕本树, 郑水明, 等. 杉木生长的遗传变异初步研究. 亚林科技, 1985, (2): 1~7.
- 3 Vasquez J, Dvorak W S. Trends in variances and heritabilities with stand development of tropical pines. Can. J. For. Res., 1996, 26: 1473~1479.
- 4 Eisen E J. The quasi- F test for an unnested fixed factor in an unbalanced hierarchal design with a mixed model. Biometrics, 1966, 22: 937~942.
- 5 Namkoong G, Conkle M T. Time trends in genetic control of height growth in ponderosa pine. For. Sci., 1976, 22: 2~12.
- 6 Talbert J T. An advanced-generation breeding plan for the N. C. State University-Industry pine tree improvement cooperative. Silvae Genetica, 1979, 28: 72~75.

Genetic Variations among Multiple Levels in Main Economic Traits of Chinese fir

Qi Ming

Abstract Genetic variations among multiple levels in main economic traits of Chinese fir had been studied by means of two-level plantation of provenance-family at 10-year-old. The main results are as follows: (1) In the same interested trait, component of variance among individuals within families > that among provenances > that among families within provenances; but heritability of provenances > that of families within provenances > that of individuals among families. Genetic improvement potential at different variation levels is distinct. Improvement potential of provenance > that of individual within families > that of families within provenances, in general. Joint selection of multiple levels will produce the biggest genetic gains. (2) In the same variation level, there are different genetic improvement potentials in different interested traits. Thus, when genetic improvement scheme of Chinese fir will be worked out, appropriate objective should be determined in accordance with different traits. (3) Selecting the good individuals within good families within good provenances, their selective advances of volume, diameter, total height, height under the first living branch are 50.55%, 23.39%, 17.71%, 30.81%, respectively. They are much more bigger than those from the first generation genetic improvement of Chinese fir. So, at present we must pay attention to the second generation genetic improvement of Chinese fir. Both the second generation seed orchard and vegetative propagation are used for utilizing the achievements of genetic breeding and improvement of Chinese fir today.

Key words Chinese fir two-level of provenance-family genetic variation selective advance