

湿地松样本量大小对性状遗传力估算的影响

张帅楠, 姜景民, 栾启福*

(中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江省林木育种技术研究重点实验室, 浙江 杭州 311400)

摘要: [目的] 在保证遗传力估算精确度较高的前提下, 探讨对已有湿地松测定群体遗传力评估最经济有效的调查取样数量(样本量), 为遗传选择提供最佳的遗传参数和选择策略。[方法] 以 61 个湿地松 22 年生半同胞家系的胸径、树高等生长性状和木材基本密度、弹性模量等材性性状测定值为试验数据, 利用 ASReml-R 软件混合线性模型的限制性极大似然估计法(REML)估算各性状在不同参试样本量下的遗传力及其标准误。通过比较分析在不同样本量下各性状遗传力及其标准误估算值的收敛性, 讨论样本量对性状遗传力估算的影响, 进而确定各性状遗传力评估所需的最少样本量。[结果] 对于 61 个湿地松自由授粉家系测定林, 当测定的家系数少于 39 个或者随机测量的单株数小于 600 株时, 估算的遗传力极不稳定, 标准误偏大, 随着样本容量或家系容量的增加其精度与准确性逐渐增加; 遗传力较低的性状其遗传力估计所需样本量普遍大于遗传力较高的性状。[结论] 对本研究的测定群体而言, 要获得精确度较高的遗传力估算值, 所需测定的湿地松家系数应该大于 39 个或者随机测量的单株数大于 600 株; 由于材性性状遗传力相对较高, 其需要测定的样本量可相对少一些。本文为大型用材树种遗传力估算提供了一个具有参考价值的实例研究, 结果及相应的研究方法对于类似遗传测定群体遗传参数估算具有参考意义。

关键词: 湿地松; 遗传力; 样本量; 生长性状; 材性性状

中图分类号: S791.246

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2017)04-0610-07

Effect of Slash Pine Sampling Size on Estimation of Trait Heritability

ZHANG Shuai-nan, JIANG Jing-min, LUAN Qi-fu

(Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Tree Breeding of Zhejiang Province, Hangzhou 311400, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] To determine the amount of slash trial samples for high precision and efficiency of heritability estimation, which provide the optimal genetic parameters and selection strategies for tree breeding. [Method] The growth traits (diameter at breast height and tree height) and the wood properties (basic wood density and modulus of elasticity) of 1 023 sample trees from 61 half-sib families of 22-year-old slash pine (*Pinus elliottii*) were investigated as the experimental data. Then the heritability of each trait was estimated using Residual Maximum Likelihood (REML) in the flexible mixed modeling program ASReml-R. And the critical or least sample size for heritability estimation of each trait was determined by comparing and analyzing the convergence of the estimated values of heritability and their standard errors under different sample sizes. [Result] (1) In this trial, the estimated values of heritability and their standard errors were extremely unstable when less than 39 families or 600 individuals were used. And the accuracy of these values increased gradually by increasing sample size or family size. (2) The sample size should increase correspondingly in the estimation of the genetic parameters of the traits with low heritability. [Conclusion] In this study, more than 39 families or 600 individuals should be used for the reliable heritability estimation.

收稿日期: 2016-12-06

基金项目: 国家自然科学基金项目(31570668); “十二·五”国家林业科技支撑计划专题(2012BAD01B0203)

作者简介: 张帅楠(1993—), 男, 河南安阳人, 硕士研究生, 主要从事林木遗传育种研究。

* 通讯作者: 栾启福, 副研究员, 博士, 从事国外松遗传育种和林木遗传学研究. E-mail: qifu.luan@caf.ac.cn

tion. The sample size for heritability estimation of wood properties could be less because of their high heritability. This paper provides a case study for estimating heritability of timber tree species. The results and the methods for determination of the critical sample size also have reference value for the corresponding study.

Keywords: slash pine (*Pinus elliottii*); heritability; sample size; growth traits; wood properties

在林木遗传改良进程中,性状遗传参数的正确估计对改良方案的制定具有重要的指导意义^[1]。遗传参数是与特定群体结构有关的动态函数^[2],它受测定材料遗传背景、试验设计、外部环境及样本容量或群体大小等许多因子的影响。因此,对于某一特定群体而言,其遗传参数的估算主要受样本容量(或育种群体)大小的影响。从已有研究文献来看,样本量对遗传参数估算的影响研究多集中在其对群体遗传结构(如遗传多样性)的影响方面^[3],对遗传力等参数估计的影响研究较少。

样本量对遗传力估计的影响可以从两方面分析:一是在一定的样本量或小样本量下,如何提高遗传力估计的精度与准确性;二是在样本量足够或大样本量下,如何在一定的误差允许范围内确定参数估计所需的临界样本量。第一种情况可以从选择较优的交配设计和样本容量的最优分配即最优群体构成2个角度解决^[4],而受性状评估技术或试验成本等因素的限制,小样本量抽样调查一直以来都是性状遗传分析的主要方式^[5-7]。针对样本量足够时不同样本量对于遗传力估计的影响研究也只是停留在计算机模拟数据这一理论研究方面^[4],基于性状调查评估的遗传力估计与样本量之间关系的实例研究以及遗传力估计所需的临界样本量研究仍未见报道。因此,本文将针对这一问题,从实例研究角度出发,以大规模取样调查为前提,研究同一育种群体内取样规模或样本量大小对遗传力估计的影响,探讨对已有湿地松测定群体遗传力评估最经济有效的调查取样数量(样本量),为遗传选择提供最佳的遗传参数和选择策略。

湿地松(*Pinus elliottii* Engelm.)原产于美国东南部,是世界性工业用材林的主要造林树种^[8]。本研究以61个湿地松22年生半同胞家系为试验对象,基于Pilodyn和AV(Acoustic Velocity)技术,评估了1023株样木的胸径、树高等生长量性状和木材基本密度、弹性模量等材性性状,并利用ASReml-R软件混合线性模型的限制性极大似然估计法(REML)估算了各性状在不同参试样本量下的遗传力及其标准误。通过比较分析在不同样本量下各性

状遗传力及其标准误估算值的收敛性,讨论参试样本量或群体大小对性状遗传力估算的影响,进而确定各性状遗传力评估所需的临界样本量。本研究为大型用材树种遗传力估算提供了一个具有参考价值的实例研究,研究结果及相应的研究方法对于类似遗传测定群体遗传参数估算具有参考意义。

1 材料与方法

1.1 试验林概况

试验地位于浙江省杭州市余杭区长乐林场(30°27' N, 119°48' E),亚热带湿润季风性气候,年均气温16.1℃,年均降水量1399 mm,属低山缓坡,土壤以红壤为主。试验林营建于1994年春,为湿地松子代测定林,含有158个半同胞家系,试验布置采取随机完全区组设计,6个重复,6株单行小区。根据培育规程,在林分10年生时对其进行隔株间伐,现保留单株共计2500余株。本研究选取6个重复中的61个家系共计1023个单株作为参试材料。

1.2 数据测定方法

1.2.1 生长性状测定 2015年12月,在林分停止生长期,用围尺、测杆等对胸径(DBH)、树高(H)、枝下高(Hb)等主要生长性状进行每木调查,单株材积(Vol)测定按 $Vol = 0.375H \times DBH^2$ 估算^[9]。

1.2.2 材性无损测定 利用Pilodyn(6J, PROCEQ, Switzerland)测定获得样木Pilodyn值(P)^[10],P与木材基本密度呈显著线性负相关关系,因此,本文中P作为基本密度相对值 DEN_p ^[9];利用活立木AV值测量专用工具Hitman(Fibre-gen, Christchurch, New Zealand)对选择的样木进行测量获得AV值——波速 v ^[11-12],并利用弹性模量、木材基本密度和波速之间的关系式 $MOE = DEN \times v^{2[13]}$ 计算出弹性模量相对值 MOE_p ($MOE_p = 1/P \times v^2$)^[14]。

1.3 统计分析方法

(1)描述性数据分析利用R软件(v3.1.3, CRAN, <http://cran.r-project.org>)中pastecs程序包的stat.desc()函数进行^[15]。

(2)通过ASReml-R软件,利用其混合线性模型的限制性极大似然估计法(REML)对各性状的数据

进行方差分析、遗传力估算^[15-16]。该线性模型如下:

$$Y_{ijk} = \mu + R_i + F_j + R \times F_{ij} + e_{ijk} \quad (1)$$

式(1)中: Y_{ijk} 表示第 ijk 株树的性状观测值, μ 表示该性状观察值的总体平均值, R_i 表示重复效应, F_j 表示家系效应, $R \times F_{ij}$ 表示重复和家系交互效应, e_{ijk} 表示误差效应,其中, R_i 作为模型固定效应, F_j 和 $R \times F_{ij}$ 作为模型随机效应。

性状狭义遗传力(h^2)估算公式为:

$$h^2 = \frac{4\sigma_F^2}{\sigma_F^2 + \sigma_{RF}^2 + \sigma_e^2} \quad [2]$$

式(2)中: σ_F^2 、 σ_{RF}^2 、 σ_e^2 分别表示各性状的家系效应、重复和家系交互效应及标准误的方差组分。

1.4 临界样本量的确定

1.4.1 样本量梯度的设置

1.4.1.1 试验一 总样本容量对遗传参数估算的影响。设置样本容量分别约为100、200、300、400、500、600、700、800、900、1 000,共10个样本量梯度(S_1 、 S_2 、...、 S_{10}),其中,每1梯度均包含所有的61个家系在内(第1梯度 S_1 仅含33个家系)且至少包含3个重复,同时保证 S_n ($1 \leq n \leq 9$)的所有家系及单株均包含在 S_{n+1} 内。

1.4.1.2 试验二 同一样本量下,家系容量对遗传参数估算的影响。在总样本容量为600时,设置家系容量分别为23、30、39、50、61,共5个家系容量梯度(F_1 、 F_2 、...、 F_5),其中,每一梯度均至少包含3个重复,同时保证 F_n ($1 \leq n \leq 5$)的所有家系均包含在 F_{n+1} 内。

1.4.2 临界样本量的确定 本研究以各性状的遗传力估算值趋于平稳(即随样本量的增加,其遗传力估算值不再发生显著变化)时的样本容量/家系容量作为临界样本量,并参考文献[17]设计3种方法用以确定临界样本量。

1.4.2.1 方法一 计算所有相邻2个梯度性状遗传力估算值的平均绝对差值(MAD):

$$MAD = \frac{1}{n-1} \sum_{i=2}^n |h_i^2 - h_{i-1}^2| \quad (3)$$

式(3)中: h_i^2 表示性状在梯度 i 时的狭义遗传力, n 为梯度等级($1 \leq n \leq 9$ 或 $1 \leq n \leq 5$);同时再确定一个正整数 m ,使得相邻梯度间性状遗传力满足条件 $|h_i^2 - h_{i-1}^2| < MAD$ (其中 $i = m+1, m+2, \dots, n$)。正整数 m 的确定方法为:从最后2个梯度开始判断,若其不能满足上述条件,则记 $m = n$,即临界样

本量为梯度 n 所含样本量;若满足上述条件,则再往前推一个梯度,判断梯度 $n-2$ 和 $n-1$ 是否满足该条件,不满足则记 $m = n-1$,满足则继续依次进行判断,直至不满足为止。

1.4.2.2 方法二 计算所有梯度下性状遗传力估算值的平均值(AV),再确定1个正整数 m ,使得相邻梯度间遗传力满足条件 $AV_m - k \times AV \leq h_i^2 \leq AV_m + k \times AV$ (其中, k 为随机比例因子,如0.1或0.2, AV_m 为最后 $n-m+1$ 个梯度的遗传力的平均值)。正整数 m 的判定方法同方法一。

1.4.2.3 方法三 计算所有梯度下性状遗传力估算值的标准差(SD),再确定1个正整数 m ,使得相邻梯度间遗传力满足条件 $AV_m - k \times SD \leq h_i^2 \leq AV_m + k \times SD$ 。正整数 m 的判定方法同方法一。

2 结果与分析

2.1 各性状测定值在不同样本容量与家系容量下的基本情况

由各样本容量与家系容量下各性状均值(表1、2)可知:湿地松生长速度较快,是优质的速生树种,其22年生半同胞家系试验林的DBH、H、Vol和Hb等生长因子分别约为21.11 cm、16.71 m、0.294 5 m³和9.565 m,其中,DBH和H年均生长量分别达0.96 cm和0.76 m。Vol与MOE_p的变异系数处于较高水平且明显大于其它性状,这可能是由于二者的观测值分别是通过因子DBH和H、DEN_p和v计算得来,而增大了其观测值的变幅引起的。比较性状间的变异系数,还能看出生长性状的变异系数普遍高于材性指标(MOE_p除外),即生长性状观测值波动更大,材性指标则较稳定。同时,通过样本容量及家系容量内各梯度间t检验分析,得出各性状均值及其变异系数在各梯度间的差异均不显著,即各梯度内样本均随机取自同一正态总体。因此,本研究所取试验材料具有典型代表性,每一梯度下计算出来的遗传力及其标准误结果均具有无偏性。

2.2 各性状遗传力及其标准误估算受样本容量的影响

对各性状遗传力及其标准误估算值随样本容量增加的变化趋势分析结果(图1、2)显示:在样本容量少于600时,各性状的遗传力波动很大,与最大样本量($S_{10} = 1\ 000$)时的遗传力估算值相差较大;而在样本量增加到600以后,遗传力估算值变化逐渐趋于平稳(DBH、H、Vol、Hb、DEN_p)或缓慢增长(v、

MOE_p)状态。各性状的标准误估算值大小则随样本容量的增加逐渐降低;然而,在样本容量小于600时,标准误估算值处在较高水平且随样本容量的增加急速降低,在样本容量增加到700以后趋于平稳状态。这说明在样本容量较小(<600)时,遗传力

估算的准确度较低,其估算值具有很大的偶然性。因此,尽管会出现遗传力估算值显著高于其标准误的情形(如DEN_p在S₁=100时的遗传力及其标准误估算值分别为0.886 0、0.452 0),其仍不能有效代表该性状的遗传力大小。

表1 各性状在不同样本量内的基本情况

Table 1 The basic situations of growth and wood properties in different simple sizes

样本容量 Sample size	生长性状 Growth traits								材性性状 Wood properties					
	DBH/cm		H/m		Vol/m ³		Hb /m		DEN _p /cm		v / (km · s ⁻¹)		MOE _p /GPa	
	均值 (标准误) Mean (SE)	变异系数 CV/%	均值 (标准误) Mean (SE)	变异系数 CV/%	均值 (标准误) Mean (SE)	变异系数 CV/%	均值 (标准误) Mean (SE)	变异系数 CV/%	均值 (标准误) Mean (SE)	变异系数 CV/%	均值 (标准误) Mean (SE)	变异系数 CV/%	均值 (标准误) Mean (SE)	变异系数 CV/%
S ₁ = 100	21.22 (0.311 9)	14.63	16.59 (0.193 7)	11.62	0.2912 (0.011 1)	38.04	9.176 (0.152 2)	16.50	1.928 (0.017 7)	9.13	3.048 (0.046 9)	15.22	4.994 (0.170 7)	33.84
S ₂ = 200	21.52 (0.215 7)	14.18	17.04 (0.132 1)	10.97	0.307 3 (0.008 1)	37.22	9.736 (0.113 1)	16.43	1.933 (0.013 1)	9.61	3.136 (0.031 4)	14.11	5.264 (0.117 3)	31.42
S ₃ = 300	21.65 (0.1973)	15.97	16.97 (0.115 5)	11.93	0.3131 (0.007 4)	41.60	9.707 (0.099 0)	17.86	1.935 (0.011 0)	9.95	3.126 (0.024 3)	13.60	5.218 (0.090 6)	30.38
S ₄ = 400	21.72 (0.178 2)	17.14	16.81 (0.110 8)	13.43	0.2994 (0.006 5)	44.17	9.503 (0.082 4)	17.66	1.956 (0.009 4)	9.82	3.167 (0.020 4)	13.13	5.288 (0.076 0)	29.26
S ₅ = 500	21.27 (0.165 9)	17.46	17.03 (0.100 2)	13.17	0.3063 (0.006 1)	44.27	9.807 (0.079 6)	18.16	1.960 (0.008 8)	10.07	3.130 (0.018 6)	13.28	5.165 (0.070 1)	30.38
S ₆ = 600	21.10 (0.156 1)	17.36	16.72 (0.095 4)	12.84	0.2944 (0.005 4)	44.25	9.565 (0.064 4)	17.47	1.945 (0.007 9)	9.86	3.103 (0.017 7)	13.98	4.960 (0.065 1)	32.82
S ₇ = 700	20.78 (0.148 2)	18.73	16.54 (0.083 6)	13.27	0.2864 (0.005 2)	47.48	9.602 (0.065 8)	17.99	1.949 (0.007 5)	10.19	3.059 (0.016 6)	14.19	4.990 (0.062 8)	32.98
S ₈ = 800	20.68 (0.137 8)	18.84	16.48 (0.079 5)	13.65	0.2830 (0.004 8)	47.92	9.515 (0.059 9)	17.81	1.934 (0.006 9)	9.96	3.074 (0.015 5)	14.17	5.023 (0.058 3)	32.72
S ₉ = 900	20.61 (0.134 5)	19.56	16.47 (0.075 7)	13.78	0.2820 (0.004 7)	49.57	9.487 (0.055 0)	17.39	1.956 (0.006 6)	10.13	3.085 (0.014 6)	14.17	5.055 (0.055 6)	32.91
S ₁₀ = 1 000	20.57 (0.126 5)	19.67	16.49 (0.071 4)	13.84	0.2816 (0.004 4)	47.92	9.553 (0.052 1)	17.43	1.955 (0.060 9)	9.97	3.110 (0.013 7)	14.09	5.135 (0.052 1)	32.44
平均值 Mean	21.11 (0.177 2)	17.35	16.71 (0.105 8)	12.85	0.2945 (0.006 4)	44.24	9.565 (0.082 4)	17.47	1.945 (0.015 0)	9.87	3.104 (0.022 0)	13.99	5.109 (0.081 9)	31.92
遗传力 Heritability	0.145 0 (0.070 6)		0.099 3 (0.061 5)		0.070 9 (0.068 5)		0.202 0 (0.079 9)		0.181 0 (0.083 4)		0.298 0 (0.094 0)		0.255 0 (0.087 1)	

注:表中遗传力为样本容量为1 000株,家系容量为61个时的估算结果。

Note: The heritability was estimated based on simple size S₁₀ and family size F₅.

表2 各性状在不同家系容量(S₆ = 600)下的基本情况Table 2 The basic situations of growth and wood properties in different family sizes (S₆ = 600)

家系容量 Family size	生长性状 Growth traits								材性性状 Wood properties					
	DBH/cm		H/m		Vol/m ³		Hb /m		DEN _p /cm		v / (km · s ⁻¹)		MOE _p /GPa	
	均值 (标准误) Mean (SE)	变异系数 CV/%	均值 (标准误) Mean (SE)	变异系数 CV/%	均值 (标准误) Mean (SE)	变异系数 CV/%	均值 (标准误) Mean (SE)	变异系数 CV/%	均值 (标准误) Mean (SE)	变异系数 CV/%	均值 (标准误) Mean (SE)	变异系数 CV/%	均值 (标准误) Mean (SE)	变异系数 CV/%
F ₁ = 23	20.69 (0.182 7)	19.49	16.41 (0.100 8)	13.56	0.282 8 (0.006 3)	49.28	9.493 (0.078 8)	18.33	1.953 (0.009 0)	10.22	3.035 (0.019 6)	14.20	4.907 (0.074 4)	33.38
F ₂ = 30	20.79 (0.180 2)	19.40	16.60 (0.100 3)	13.52	0.288 6 (0.006 3)	48.24	9.554 (0.074 4)	17.41	1.961 (0.009 1)	10.38	3.082 (0.019 5)	14.18	5.036 (0.074 0)	32.88
F ₃ = 39	20.10 (0.172 3)	19.14	16.27 (0.100 4)	13.75	0.265 1 (0.005 8)	48.96	9.454 (0.070 6)	16.64	1.957 (0.008 4)	9.57	3.167 (0.019 9)	14.02	5.312 (0.075 0)	31.46
F ₄ = 50	20.78 (0.180 2)	19.36	16.65 (0.102 3)	13.70	0.290 2 (0.006 5)	49.98	9.603 (0.075 8)	17.59	1.968 (0.009 0)	10.28	3.121 (0.019 9)	14.19	5.143 (0.075 3)	32.65
F ₅ = 61	20.73 (0.183 9)	19.83	16.61 (0.105 3)	14.18	0.289 2 (0.006 7)	51.68	9.516 (0.076 9)	18.00	1.956 (0.008 7)	9.93	3.123 (0.019 7)	14.07	5.171 (0.074 5)	32.12
平均值 Mean	20.62 (0.179 9)	19.44	16.51 (0.101 8)	13.74	0.283 2 (0.006 3)	49.63	9.524 (0.075 3)	17.59	1.959 (0.008 8)	10.08	3.106 (0.019 7)	14.13	5.114 (0.074 6)	32.50

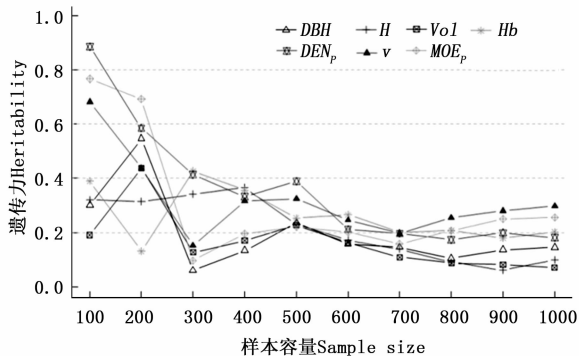


图1 各性状遗传力估算值随样本容量增加的变化趋势

Fig. 1 The trends of the estimating values of heritability of each trait with the increasing simple size

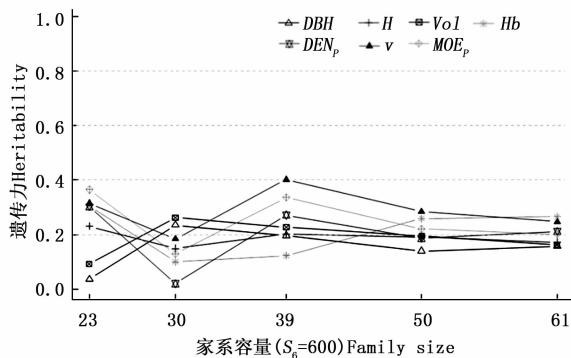


图3 各性状遗传力估算值随家系容量($S_0 = 600$)增加的变化趋势

Fig. 3 The trends of the estimating values of heritability of each trait with the increasing family size ($S_0 = 600$)

2.3 各性状遗传力及其标准误估算受家系容量的影响

图3、4显示:在总样本容量为600($S_0 = 600$)时,各性状遗传力及其标准误估算值随家系容量增加的变化趋势,总的来说,在家系容量小于39时,遗传力及其标准误估算值波动程度较大且无明显规律性;在家系容量增加至39后,其估算值逐渐减小(DBH 、 H 、 Vol 、 DEN_p 、 v 、 MOE_p)或增大(Hb)直至平稳。也就是说,参与估算的家系数越接近总参试家系数($F_5 = 61$),其估算的遗传力与标准误准确度越高。在遗传分析研究中,应利用尽可能多的家系参与遗传参数估算,以增加其估算精度。结合以上分析及图3、4所示,湿地松半同胞家系各性状(包括生长性状和材性性状)遗传参数评估时利用39个或更多的家系参试为宜。

2.4 临界样本量下各性状遗传力及其标准误估算值

通过3种方法判定的各性状遗传力及其标准误

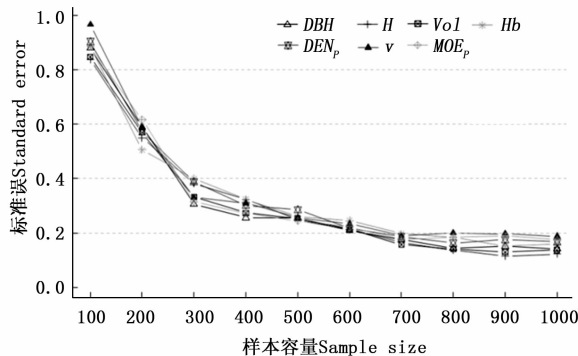


图2 各性状遗传力标准误估算值随样本容量增加的变化趋势

Fig. 2 The trends of the estimating values of standard error of the heritability of each trait with the increasing simple size

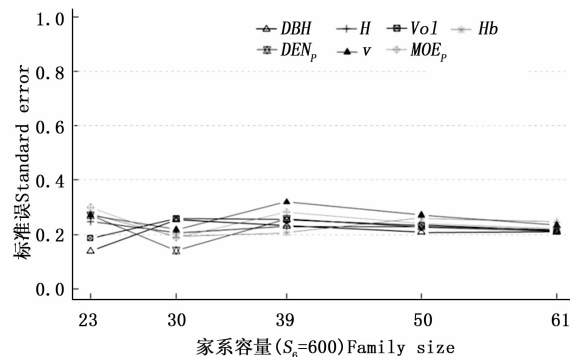


图4 各性状遗传力标准误估算值随家系容量($S_0 = 600$)增加的变化趋势

Fig. 4 The trends of the estimating values of standard error of the heritability of each trait with the increasing family size ($S_0 = 600$)

估算所需的临界样本量结果(表3)显示:方法一确定的临界样本量最小,方法三确定的临界样本量最大,其中,方法二、方法三中的比例因子 k 的取值代表了判定临界样本量所要求的遗传力估算值变化趋于平稳的程度, k 越小,表示所要求遗传力估算值波动越小,其临界样本量下估算出来的遗传力与标准误准确度越高。综合3种方法结果,方法一确定的临界样本量为400~600,此时各性状的遗传力估算值仍处于明显波动状态,其结果不具备客观代表性。方法二将波动幅度与相应测度的平均值进行比较,其意义比较明确且直观^[17],当比例因子 $k = 0.1$ 时,对于生长和材性性状而言,一般采用800~900株样本进行参数评估即可。方法三取比例因子 $k = 0.1$ 时各性状遗传力估算所要求的临界样本量最高,其将相邻估算值的波动幅度与所有估算值的标准差相比较,此时生长性状需采用1000株、材性性状需采用800株样本进行遗传力估算。综合前文性状遗传力及其标准误估算结果,对本研究的测定群体而

言,要获得精确度较高的遗传力估算值,所需测定的湿地松家系数应该大于39个或者随机测量的单株

数大于600株。由于材性性状遗传力相对较高,其需要测定的样本量可相对少一些。

表3 3种方法下各性状遗传力估算所需的临界样本量与遗传力及其标准误估算值趋于平稳后的平均值
Table 3 The critical sample size for estimating the heritability under the three methods and the average value of the estimating values of heritability and standard error after they become relatively stable of each trait

方法 Method	生长性状 Growth traits									材性性状 Wood properties											
	DBH/cm			H/m			Vol/m ³			Hb/m			DEN _p /cm			v/(km·s ⁻¹)			MOE _p /GPa		
	S _n	h ²	SE	S _n	h ²	SE	S _n	h ²	SE	S _n	h ²	SE	S _n	h ²	SE	S _n	h ²	SE	S _n	h ²	SE
方法一 Method 1	400	0.1514	0.0952	600	0.1125	0.0753	400	0.1300	0.0934	600	0.2108	0.0939	700	0.1875	0.0865	500	0.2667	0.1055	400	0.2127	0.1044
方法二 k=0.1	900	0.1410	0.0731	800	0.0838	0.0625	800	0.0799	0.0680	700	0.1970	0.0867	600	0.1924	0.0908	800	0.2773	0.0975	800	0.2377	0.0911
Method 2 k=0.2	600	0.1382	0.0824	700	0.0976	0.0677	700	0.0872	0.0706	700	0.1970	0.0867	600	0.1924	0.0908	400	0.2737	0.1125	400	0.2127	0.1044
方法三 k=0.1	900	0.1410	0.0731	1000	0.0993	0.0615	800	0.0799	0.0680	1000	0.2020	0.0799	600	0.1924	0.0908	800	0.2773	0.0975	800	0.2377	0.0911
Method 3 k=0.2	600	0.1382	0.0824	800	0.0838	0.0625	800	0.0799	0.0680	700	0.1970	0.0867	600	0.1924	0.0908	800	0.2773	0.0975	800	0.2377	0.0911

注:S_n, 样本容量;h², 遗传力;SE, 标准误。

Note: S_n, Simple size; h², Heritability; SE, Standard error.

3 讨论

加强用材树种综合性状遗传改良研究,是发展利用高效人工林的必由之路,在现有森林资源有效供给与不断增长的社会需求矛盾日益突出的大环境下^[18-19],其对有效增加木材产量、提高木材质量、缓解国内木材供需矛盾有重要意义。胸径、树高等生长量性状一直以来都是各用材树种遗传改良的主要选择目标,因其直观、易测等特性,这方面的研究工作已经取得较大成功^[20-22]。木材基本密度(DEN)、弹性模量(MOE)等木材物理力学性状是木材强度的重要测量指标,也是纸浆材、建筑材的重要选择性状^[23],其改良虽然也取得了一定的进展,但由于传统方法取样测量困难,试验测量取样较少,因此,无法验证最适合的取样数量。

本研究利用无损检测技术使湿地松相关材性和生长性状取样数量突破1000株,使得探讨相关性状的最佳取样数量成为可能;然而,在该项遗传变异分析研究过程中,所取样本量越大,也即参试群体越大,研究所需的人力、物力就相对越多,改良成本也就越高。因此,遗传力估计与样本量大小的关系以及如何确定各性状尤其是材性性状遗传分析所需的临界样本量大小,成为用材树种遗传改良研究中的首要问题。

研究结果显示,湿地松小样本量下的遗传力及其标准误估算值是不稳定的,随着样本容量或家系容量的增加其精度与准确性逐渐增加。因此,在遗传力估计时应采用较大的样本与尽可能多的家系数,以保证其估计的精度及准确性^[4, 25-26]。比较不

同性状的临界样本量还发现,遗传力较高的性状遗传力估计所需临界样本量普遍小于遗传力较低的性状,这与遗传力较低的性状在估测遗传参数时更应该增加样本量的结论一致^[24]。然而,在现实研究中受试验规模、改良成本等条件的限制,不可能无限制的增加样本量,这就需要确定一个最适或者临界样本量以在保证参数估算准确性的同时降低试验成本。

从以上的分析可以看出,遗传力并不是一个绝对的、孤立的数据,而是一个与试验材料、估算方法、外部环境等因子息息相关的相对值,对于同一群体的同一性状也会出现较大差异甚至是相互矛盾的结论^[4, 25],其估算值的不一致性是客观存在的,这决定了不可能获得某一性状遗传力具体值的大小。因此,本文以各性状的遗传力估算值趋于平稳(即随样本量增加,其遗传力估算值不再发生显著变化)时的样本容量作为临界样本量,即使随样本量的继续增加,遗传力估算值呈缓慢上升或者下降状态,用临界样本量估算的遗传力大小仍具有足够的代表性与现实应用价值。对于本研究的测定群体而言,要获得精确度较高的遗传力估算值,所需测定的湿地松家系数应该大于39个或者随机测量的单株数大于600株。由于材性性状遗传力相对较高,其需要测定的样本量可相对少一些^[24]。

4 结论

本文以61个湿地松22年生半同胞家系共计1023株样木的胸径、树高等生长性状和木材基本密度、弹性模量等材性性状测定值为试验数据,估算了

不同参试样本量下的各性状遗传力与标准误。通过比较分析不同样本量下各性状遗传力与标准误估算值的稳定性,讨论了样本容量对性状遗传力估算的影响,确定了各性状遗传力评估所需的临界样本量。

(1)小样本量下的遗传力及其标准误估算值是不稳定的,随样本容量或家系容量的增加其精度与准确性逐渐增加,在遗传力估计时应采用较大的样本与尽可能多的家系数,以保证其估计的精度及准确性。

(2)遗传力较低的性状其遗传力估计所需临界样本量普遍大于遗传力较高的性状,在估测遗传参数时应该相应地增加样本量。

(3)对于本研究的测定群体而言,要获得精确度较高的遗传力估算值,所需测定的湿地松家系数应该大于 39 个或者随机测量的单株数大于 600 株。

参考文献:

[1] Svensson J C, McKeand S E, Allan H L, *et al.* Genetic variation in height and volume of loblolly pine open-pollinated families during canopy closure[J]. *Silvae Genetica*, 1999, 48(3-4): 204-208.

[2] 孙晓梅,张守攻,侯义梅,等. 短轮伐期日本落叶松家系生长性状遗传参数的变化[J]. *林业科学*, 2004, 40(6): 68-74.

[3] 毕志宏,魏敏静,刘莹莹,等. 样本数量对白桦群体遗传参数估算的影响[J]. *浙江农林大学学报*, 2016, 33(4): 564-570.

[4] 任全兴,刘良舟,翟虎渠. 不同样本容量下几种交配设计估计遗传参数的可靠性[J]. *作物学报*, 1993, 19(6): 531-538.

[5] 吴际友,龙应忠,余格非,等. 湿地松半同胞家系主要经济性状的遗传分析及联合选择[J]. *林业科学*, 2000, 36(1): 56-61.

[6] 徐有明,鲍春红,周志翔,等. 湿地松种源生长量、材性的变异与优良种源综合选择[J]. *东北林业大学学报*, 2001, 29(5): 18-21.

[7] 骆秀琴,姜笑梅,殷亚方,等. 湿地松 15 个家系木材材性遗传变异及优良家系评估[J]. *林业科学研究*, 2003, 16(6): 694-699.

[8] Barnett J P, Sheffield R M. Slash pine: characteristics, history, status and trends[R]// Dickens E D, Barnett J P, Hubbard W G, *et al.* Slash pine: still growing and growing! Proceedings of the slash pine symposium, Jekyll Island, Georgia, USA, 23-25 April 2002. Gen. Tech. Rep. SRS-76. Asheville, NC: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, 2005: 1-6.

[9] 栾启福,姜景民,张建忠,等. 火炬松×加勒比松 F1 代生长、树干通直度和基本密度遗传和配合力分析[J]. *林业科学*, 2011, 47(3): 178-183.

[10] 朱景乐,王军辉,张守攻,等. 毛白杨材性指标预测及选择[J]. *林业科学*, 2008, 44(7): 23-28.

[11] Fibre-gen. Director ST300 - operating manual [EB/OL]. 2004. <http://www.fibre-gen.com/documents/ST300OperatingManual.pdf>

[12] Carter P, Briggs D, Ross R J, *et al.* Acoustic testing to enhance Western forest values and meet customer wood quality needs [C]//Harrington C A, Schoenholtz S H. Productivity of Western forests: a forest products focus. General technical report PNW-GTR-642. Portland: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research, 2005: 121-129.

[13] Ross R J, Pellerin R F. NDE of wood-based composites with longitudinal stress wave [J]. *Forest Products Journal*, 1988, 38(5): 39-45.

[14] Chen Z Q, Karlsson B, Lundqvist S O, *et al.* Estimating solid wood properties using Pilodyn and acoustic velocity on standing trees of Norway spruce [J]. *Annals of Forest Science*, 2015, 72(4): 1-10.

[15] 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: 36-251.

[16] Butler D G, Cullis B R, Gilmour A R, *et al.* ASReml-R reference manual [R]. Brisbane: Department of Primary Industries and Fisheries, 2009.

[17] 刘灿然,马克平,于顺利,等. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 IV. 样本大小对多样性测度的影响[J]. *生态学报*, 1997, 17(6): 584-592.

[18] 徐济德. 我国第八次森林资源清查结果及分析[J]. *林业经济*, 2014, 36(3): 6-8.

[19] 朱光前. 2014 年中国进口木材情况[J]. *中国木材*, 2015(1): 1-5.

[20] Rehfeldt G E, Wykoff W R. Periodicity in shoot elongation among populations of from the northern rocky mountains [J]. *Annals of Botany*, 1981, 48(3): 371-377.

[21] Hannerz M, Aitken S N, King J N, *et al.* Effects of genetic selection for growth on frost hardiness in western hemlock [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, 29(4): 509-516.

[22] Aitken S N, Hannerz M. Genecology and gene resource management strategies for conifer cold hardiness [M]// Bigras F J, Columbo S J. Conifer cold hardiness. Dordrecht: Kluwer Academic, 2001: 23-54.

[23] Zobel B J, Van Buijtenen J P. Wood variation: its causes and control [M]. Berlin: Springer Science & Business Media, 1989.

[24] 潘沈元,何斯美. 影响数量性状遗传参数估计的两个因素[J]. *遗传*, 1991, 13(4): 19-21.

[25] 单保山. 遗传力的概念及其发展 I. 关于传统遗传力的几个问题[J]. *河北农业大学学报*, 1988, 11(1): 39-44.

[26] 齐 明. 参试子代样本数对数量性状遗传分析结果的影响[J]. *林业科学研究*, 1997, 10(6): 629-633.

(责任编辑:金立新)