

# 湿地松 × 洪都拉斯加勒比松生长性状遗传参数年度变化趋势及相关分析\*

赵奋成<sup>1</sup> 林昌明<sup>2</sup> 吴惠珊<sup>1</sup> 钟岁英<sup>2</sup>  
李福明<sup>2</sup> 李义良<sup>1</sup> 郭文冰<sup>1</sup> 黄永权<sup>3</sup> 廖仿炎<sup>1</sup>

(1. 广东省森林培育与保护利用重点实验室 / 广东省林业科学研究院, 广东 广州 510520; 2. 广东省台山市红岭种子园, 广东 台山 529223; 3. 广东省林木种苗管理总站, 广东 广州 510173)

**摘要** 利用种植于广东省台山市红岭种子园的2块湿地松 (*Pinus elliottii* var. *elliottii*) × 洪都拉斯加勒比松 (*P. caribaea* var. *hondurensis*) 杂种 (简称湿加松 EH 杂种) 测定林 2~21 a 间多个年度的生长性状观测数据, 研究了树高、胸径、单株材积的遗传效应、早晚相关、及早期选择的最佳年龄, 结果如下: (1) 父本效应、母本效应、以及父母本的互作效应均对杂交子代的树高、胸径、单株材积生长有一定程度的影响, 为获得优良的杂交组合, 需要选育优良杂交亲本, 并开展广泛的交配与测定; (2) 树高、胸径、单株材积多个观测年度的单株狭义遗传力为 0.157~0.762、家系平均遗传力为 0.609~0.920, 显示对湿加松 EH 杂种开展家系选择和单株选择是有效的; (3) 早期的树高、胸径、单株材积与 21 a 或 18 a 生的单株材积间存在极显著的遗传相关, 说明对生长性状开展早期选择是可行的, 在考虑单位时间效益的前提下, 单株选择和家系选择的最佳年龄分别是 5~6 a 和 3~4 a; (4) 针对测定林在生长中、后期保存率偏低的情况, 讨论了遗传测定的适宜评价年龄。

**关键词** 湿地松 × 洪都拉斯加勒比松; 生长性状; 遗传参数; 早晚相关; 早期选择

**中图分类号**: S722.5 **文献标识码**: A **文章编号**: 2096-2053 (2018) 02-0001-12

## Age Trends and Correlation Analysis of Genetic Parameters on Growth Traits in *Pinus elliottii* var. *elliottii* × *P. caribaea* var. *hondurensis*

ZHAO Fencheng<sup>1</sup> LIN Changming<sup>2</sup> WU Huishan<sup>1</sup> ZHONG Suiying<sup>2</sup>  
LI Fuming<sup>2</sup> LI Yiliang<sup>1</sup> GUO Wenbing<sup>1</sup> HUANG Yongquan<sup>3</sup>  
LIAO Fangyan<sup>1</sup>

(1. Guangdong Provincial Key Laboratory of Silviculture, Protection and Utilization/ Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou, Guangdong 510520, China; 2. Taishan Hongling Seed Orchard, Taishan, Guangdong 529223, China; 3. General Administration of Tree Seeds and Seedlings of Guangdong Province, Guangzhou, Guangdong 510173, China)

**Abstract** Two tests of *Pinus elliottii* var. *elliottii* × *P. caribaea* var. *hondurensis* hybrids (EH hybrids) which were planted in Hongling Seed Orchard, Taishan, Guangdong Province were used for measuring growth traits at the ages from 2 to 21a. The genetic effect, juvenile-mature correlation, and the best age of early selection on tree height, DBH, and individual volume were analyzed. The results were as follows: ① Parental effect, maternal effect, and parental interaction effect all had a certain impact on tree height, DBH and individual volume growth of hybrid progeny. To obtain excellent progenies, it was necessary to breed good crossing parents and

\* 基金项目: 广东省林业科技创新专项“湿加松优良新种质创制研究”(2015KJCX011, 2017KJCX014)。

第一作者: 赵奋成(1963—), 男, 研究员, 主要从事松树遗传改良研究, E-mail: zhaofc@sinogaf.cn。

carried out a wide range of mating and testing. ② The range of individual narrow-sense heritabilities and family mean heritabilities for tree height, DBH and individual volume at different ages were 0.157-0.762 and 0.609-0.920, respectively. These indicated that it was effective to carry out family selection and individual selection in EH hybrids. ③ There was a significant correlation between the early tree height, early DBH, early individual volume and individual volume at 21a or 18 a, which showed that the early selection of growth traits is feasible. Under the premise of considering the unit time benefit, the best ages of individual selection and family selection were 5-6 a and 3-4 a, respectively. ④ Since the survival rates of experimental stands in middle and late stages were usually low, this study provided a discussion about the appropriate evaluation ages of genetic test.

**Key words** *Pinus elliottii* var. *elliottii* × *P. caribaea* var. *hondurensis*; growth trait; genetic parameters; juvenile-mature correlation; early selection

遗传测定的主要目的是研究目标树种性状的遗传变异、遗传控制模式及性状间的遗传相关等遗传因素<sup>[1]</sup>,国内外多个用材树种都开展了大规模的遗传测定,研究目标性状的遗传变异规律和基因对性状的控制模式<sup>[2-6]</sup>,随着试验时间的推移,关于性状早晚相关和早期选择研究的报道逐渐增加<sup>[6-10]</sup>,这些信息为制订目标树种的育种策略提供了重要的理论依据。

湿地松 (*Pinus elliottii* var. *elliottii*) 与洪都拉斯加勒比松 (*P. caribaea* var. *hondurensis*) 杂交的子代简称为湿加松 EH 杂种,其生长优势极为突出<sup>[11-14]</sup>,是中亚热带以南地区优良的丰产林树种。对于湿加松 EH 杂种的遗传变异研究,国内外都有一些报道,但多数研究结果仅涉及林龄为 15 a 之前的试验材料<sup>[14-16]</sup>。广东省自 1991 年起系统开展湿加松良种选育研究以来,利用自有的湿地松、加勒比松育种资源,采用不连续的析因交配设计,累计配制杂交组合 500 多个,并在广东省内及邻近省份开展遗传测定。目前,早期营建的遗传测定林林龄已近 20 a,达到或接近 1 个轮伐期的时间,试验结果能够可靠反映湿加松杂种的现实生长能力。本文根据 2 块早期营建的湿加松测定林的多个年度生长性状调查数据,分析生长性状的遗传参数的年度变化趋势和性状间的早晚相关,为合理评价湿加松的生长优势、开展早期选择提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验材料取自广东省台山市红岭种子园试验区内,其地理位置为 22°11' N, 112°49' E,属南亚热带

带海洋性气候,年均温 21.8 ℃,年积温 7 654 ℃,无霜期 360 d,年降雨量 1 940 mm;平均海拔 30 m,土壤为花岗岩发育的酸性砖红壤,pH 值 5.0~5.5,土层深厚。

本研究利用 2 块湿地松 (PEE) × 洪都拉斯加勒比松 (PCH) 杂种测定林的数据作分析研究。测定林 (1) 于 1995 年 3 月育苗,1996 年 5 月种植。参试家系 41 个,对照 5 个。参试家系中,湿地松 × 洪都拉斯加勒比松组合 24 个 (表 1),湿地松种内全同胞家系 8 个,湿地松自由授粉家系 9 个。田间设计为随机完全区组设计,5 株单行小区,8 个重复,每个家系的设计总株数 40 株。测定林 (2) 于 1998 年 12 月初播种育苗,1999 年 6 月中旬种植。共 27 份参试家系或对照,其中,湿地松 × 洪都拉斯加勒比松杂交组合 17 个 (表 2),杂交组合母本、父本在种子园的自由授粉子代分别为 4 个和 3 个,对照 3 个。采用随机完全区组设计,7 个重复,重复间小区大小不等,为 5~7 株单行小区。

两块测定林地势均较平缓,前茬为湿地松人工林。造林前除杂、炼山、挖穴,穴规格为 40 cm × 40 cm × 30 cm,株行距 3 m × 3 m,造林前每穴施过磷酸钙 0.25 kg。试验林四周种植 2 行湿地松树木作为保护行。

### 1.2 数据收集

测定林 (1) 在造林后第 2.5、3、4、5、6、7、9、10、11、12、16、21 年作每木生长量调查,测定林 (2) 在造林后第 2、4、5、6、7、8、10、15、18 年作每木生长量调查。测量其树高 ( $H$ )、胸径 ( $D$ ),并据此计算单株材积 ( $V$ ):

$$V = f \times \pi \times H \times D^2 / 4 \dots\dots\dots (1)$$

式 (1) 中,  $\pi$  为圆周率,  $f$  是形数,取 0.5。

表 1 测定林 (1) 参试家系交配设计  
Tab. 1 The mating design for the first family testing trial

母本 Female	父本 Male							
	H3	H4	H5	H6	H7	B02	B97	PEE (op)
B106	✓							
B91	✓		✓	✓				
B01		✓	✓	✓		✓		✓
B102	✓		✓					
B48	✓		✓	✓		✓		✓
B16			✓	✓				✓
B02		✓	✓	✓	✓			✓
B02-2				✓			✓	✓
B02-4				✓				✓
A01				✓		✓		✓
A02				✓		✓		✓
A03						✓		
A04				✓		✓		
A05				✓		✓		✓

注：母本中全部无性系为湿地松；父本中，H3~H7 为洪都拉斯加勒比松，B02、B97、PEE (op) 为湿地松。Note: All the female parent clones are *P. elliottii* var. *elliottii*; H3-H7 are *P. caribaea* var. *hondurensis*; B02, B97, and PEE (op) as male parents are *P. elliottii* var. *elliottii*.

表 2 测定林 (2) 参试家系交配设计  
Tab. 2 The mating design for the second family testing trial

母本 Female	父本 Male						
	ZH3	HL17	HQ09	HQ27	HL09	PEE (op)	PCH (op)
A06	✓	✓	✓	✓		✓	
B118	✓	✓	✓	✓	✓	✓	
B20	✓	✓	✓	✓		✓	
SS05-2	✓	✓	✓	✓		✓	
HL17							✓
HQ09							✓
HQ27							✓

注：母本中，无性系 A06、B118、B20、SS05-2 是湿地松，HL17、HQ09、HQ27 为洪都拉斯加勒比松；父本中，PEE (op) 为湿地松，其它为洪都拉斯加勒比松。Note: Among the females, A06、B118、B20、SS05-2 are *P. elliottii* var. *elliottii*, HL17、HQ09、HQ27 are *P. caribaea* var. *hondurensis*; PEE (op) as male parent is *P. elliottii* var. *elliottii*, while the others are *P. caribaea* var. *hondurensis*.

### 1.3 统计分析

这 2 块测定林均包含有杂种和对照等参试材料，本文仅利用杂种的测定数据进行统计分析。使用统计软件 Asreml 估算各个试验因子的方差分量，根据方差分量计算研究性状的父本效应、母本效应、遗传力、相关系数<sup>[17]</sup>。

以杂交亲本为基础的数据作分析的线性模型为：

$$y_{ijkl} = \mu + b_i + f_j + m_k + (fm)_{jk} + (bfm)_{ijk} + e_{ijkl} \dots\dots\dots(2)$$

以杂种家系为基础的数据作分析的线性模型为：

$$y_{ijk} = \mu + b_i + fam_j + (bfam)_{ij} + e_{ijk} \dots\dots\dots(3)$$

式 (2)、(3) 中， $y_{ijkl}$  和  $y_{ijk}$  为单株观测值， $\mu$  为群体平均值， $b_i$  为区组效应， $f_j$  为母本效应， $m_k$  为父本效应， $(fm)_{jk}$  为父母本互作效应， $(bfm)_{ijk}$  为区组与父母本的互作效应， $fam_j$  为家系效应， $(bfam)_{ij}$  为区组与家系互作效应， $e_{ijkl}$  和  $e_{ijk}$  为误差效应。其中，区组为固定效应，其它因素为随机效应。

### 1.4 遗传参数<sup>[18]</sup>

$$h_i^2 = 4 \times \frac{\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_{bf}^2 + \sigma_e^2} \dots\dots\dots(4)$$

$$h_f^2 = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \frac{n_1}{n_2} \sigma_{bf}^2 + \frac{1}{n_2} \sigma_e^2} \dots\dots\dots(5)$$

$$r_g = \frac{\text{cov}_g(x, y)}{\sqrt{\sigma_g^2(x) \times \sigma_g^2(y)}} \dots\dots\dots(6)$$

$$r_p = \frac{\text{cov}_p(x, y)}{\sqrt{\sigma_p^2(x) \times \sigma_p^2(y)}} \dots\dots\dots(7)$$

$$R_x = i_x \times h_x^2 \times \sigma_{px} \dots\dots\dots(8)$$

$$CR_y = i_x \times h_x \times h_y \times r_g \times \sigma_{py} \dots\dots\dots(9)$$

$$Q_g = \frac{CR_y}{R_y} = r_g \times \frac{i_x \times h_x}{i_y \times h_y} \dots\dots\dots(10)$$

$$Q_{\text{year}} = r_{A_{jm}} \frac{(i_j h_j h_m \sigma_{pm})(T_m + d)}{(i_m h_m^2 \sigma_{pm})(T_j + d)} \dots\dots\dots(11)$$

式(4)~(11)中,  $\sigma_f^2$ 、 $\sigma_{bf}^2$ 、 $\sigma_e^2$ 分别为家系方差、区组 × 家系互作方差、误差方差,  $h_i^2$ 、 $h_f^2$ 分别为单株狭义遗传力、家系平均遗传力;  $n_1$ 、 $n_2$ 分别为小区内树木数量的调和平均数、家系内树木数量的调和平均数;  $r_g$ 为遗传相关系数,  $r_p$ 为表型相关系数,  $\text{cov}_g(x, y)$ 、 $\text{cov}_p(x, y)$ 分别为性状  $x$  与性状  $y$  的遗传协方差、表型协方差, 遗传协方差等于家系协方差;  $\sigma_p^2(x)$ 、 $\sigma_p^2(y)$ 和 $\sigma_g^2(x)$ 、 $\sigma_g^2(y)$ 分别为性状  $x$  或性状  $y$  的表型方差和遗传方差, 表型方差等于遗传方差、区组 × 家系互作方差、误差方差之和;  $Q_g$ 为间接选择效率,  $R_x$ 、 $R_y$ 是直接选择性状  $x$  或性状  $y$  的选择响应,  $CR_y$ 是选择性状  $x$  而间接选择性状  $y$  的相关遗传响应,  $i_x$ 、 $i_y$ 分别是性状  $x$  和性状  $y$  的选择强度,  $h_x$ 、 $h_y$ 分别是性状  $x$ 、性状  $y$  的遗传力的平方根,  $\sigma_{px}$ 、 $\sigma_{py}$ 分别是性状  $x$ 、 $y$  的表型标准差;  $Q_{\text{year}}$ 为年平均间接选择效率,  $r_{A_{jm}}$ 为性状早期和成熟期的加性遗传相关系数, 计算式与  $r_g$  相同,  $i_j$ 、 $i_m$ 分别为早期、成熟期性状的选择强度,  $h_j$ 、 $h_m$ 为早期、成熟期性状的遗传力的平方根,  $\sigma_{pm}$ 为成熟期性状的表型标准差,  $T_m$ 、 $T_j$ 、

$d$ 分别为成熟期的选择年龄、早期选择年龄和育种时间(育种时间为从育种材料选择、嫁接、制种到收获种子的时间)<sup>[7,19]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 湿加松 EH 杂种的生长表现分析

两块测定林的造林成活率均较高, 测定林(1)在种植2a后保存率为91.23%, 测定林(2)的保存率更高, 达到95.82%(表3)。2块测定林的保存率变化趋势比较一致, 11~12a之前变化较小, 之后保存率下降较大, 到15~16a时保存率为70%左右, 18a之后, 下降到60%左右。

湿加松 EH 杂种的树高、胸径速生期在3~12a之间, 树高平均年生长量超过1m, 胸径年均生长量到达1.8cm。但单株材积的增量则在11~21a间有很大的增加, 测定林(1)在21a时平均单株材积为0.55190m<sup>3</sup>, 而测定林(2)在18a时, 平均单株材积为0.40166m<sup>3</sup>, 根据林分保存率计算, 测定林(1)、(2)每公顷的年均蓄积量分别为17.50, 14.86m<sup>3</sup>。说明湿加松 EH 杂种具有较大的生长量, 采用普通的管理措施其生长量就可以达到甚至超过国家的松树速生丰产用材林生长量指标<sup>[20]</sup>。

### 2.2 湿加松 EH 杂种的遗传效应及年度变化分析

测定林(1)中, 遗传因素和环境因素对湿加松生长的影响结果如表4, 试验误差是影响生长变异的主要因素, 说明控制环境变异、增加测量的准确性很有必要。在遗传方面: 对于树高生长, 父本、母本及父母本交互作用效应均有影响, 父本效应大于母本效应, 而且这种情况在多个生长时期中是相对稳定的; 对于胸径生长, 父本效应在整个测定期都保持较大的影响, 母本效应在4~5a生时影响较大, 其它年龄均影响较弱, 父母本交互作用在6a生起显示出较大的作用。对于单株材积生长, 3~16a生时的遗传模式与胸径生长的基本一致, 但在21a生出现异常, 即母本效应为主, 父本效应、父母本交互作用作用较小。总体而言, 在该批测定群体中, 对于本研究的3个性状, 父本效应大于母本效应, 父母本的交互效应对胸径、单株材积的影响大于对树高生长的影响; 湿加松 EH 杂种的生长, 在每个时期均受一定程度的基因加性效应所控制, 在6a生起基因的非加性效应逐渐加强。

表 3 2 块测定林的生长表现及保存率  
Tab. 3 The growth performance and survival rates at the 2 testing trials

试验林 Trial	林龄 Age/a	树高 Height/m	胸径 DBH/cm	单株材积 Volume/m <sup>3</sup>	保存率 Survival rate/%
1	2.5	1.07			91.23
	3	1.95	2.39	0.00056	90.45
	4	3.73	5.84	0.00569	89.53
	5	5.43	9.33	0.02063	89.66
	6	7.10	11.94	0.04336	88.35
	7	8.23	14.09	0.06990	89.01
	9	10.39	16.67	0.12409	87.83
	10	11.42	17.82	0.15653	87.57
	11	12.24	18.56	0.18254	87.17
	12	13.36	19.56	0.21941	83.64
	16	16.33	22.86	0.36272	72.25
	21	18.61	26.51	0.55190	61.52
2	2	1.70	1.81	0.00026	95.82
	4	5.00	8.52	0.01871	94.71
	5	6.32	11.56	0.03524	93.73
	6	8.04	13.62	0.06294	92.62
	7	9.17	14.95	0.08627	92.34
	8	10.28	16.42	0.11650	91.09
	10	11.97	18.05	0.16411	88.58
	11	12.78	19.04	0.19385	82.45
	15	14.74	22.21	0.30327	67.27
18	16.67	24.01	0.40166	60.45	

测定林(2)中,遗传因素和环境因素对湿加松生长的影响结果如表5,试验误差同样是影响生长变异的主要因素。在遗传因素方面,3个性状的遗传模式比较一致,母本效应对杂交子代的影响较大,父本效应和父母本的互作效应较小,这种相对影响力在多个观测年龄中同样是稳定表达。显示母本遗传品质对杂交子代有显著的影响。父、母本的交互作用、以及杂交组合与区组的交互作用效应在林分早期占比略大,10 a后可以忽略。

### 2.3 湿加松 EH 杂种的生长性状遗传力估值

2块测定林的树高、胸径、单株材积的单株狭义遗传力和家系平均遗传力列于表6。测定林(1)的树高、胸径、材积单株狭义遗传力分别介于0.524~0.762、0.237~0.752、0.243~0.659之间,家系平均遗传力分别介于0.659~0.842、0.656~0.808、0.668~0.822,除胸径的家系平均遗传力外,其它5项遗传力的最大值出现在4~6 a之间。遗传力的

最小值出现在2~3 a,或者是最后1年。在测定林(2),树高、胸径、单株材积的单株狭义遗传力分别为0.274~0.483、0.157~0.425、0.167~0.426,家系平均遗传力分别为0.774~0.920、0.609~0.900、0.646~0.905,树高的单株狭义遗传力最大值出现在第5年,胸径和材积的单株狭义遗传力最大值出现在第18年,但其标准误偏大;家系平均遗传力的最大值则出现在5~8 a之间。单株遗传力和家系遗传力的最小值出现在第2年,或者第15年。说明湿加松 EH 杂种的生长性状受较强的遗传控制,开展选择是有效的,而且以在4~8 a开展选择的可靠性较高。

### 2.4 湿加松 EH 杂种的生长性状早晚相关

估算了测定林(1)各个年份的树高、胸径、单株材积与21 a生单株材积的遗传相关和表型相关系数,以及测定林(2)各个年份的树高、胸径、单株材积与18 a生单株材积的遗传相关和表

表4 测定林(1)各个林龄的生长性状方差分量占比  
 Tab.4 Ratios of variance components for the growth traits at different ages in the first trial

性状 Trait	林龄 Age/a	方差分量占比 The ratios of variance components/%				
		父本 Male	母本 Female	父本 × 母本 Male × Female	父本 × 母本 × 区组 Male × Female × block	误差 Error
树高 Height	3	23.98	17.28	0.00	11.49	47.25
	4	25.89	21.12	2.59	10.54	39.86
	5	24.02	16.75	5.14	11.72	42.38
	6	26.91	13.73	6.52	11.92	40.92
	7	16.65	9.27	11.44	6.54	56.10
	9	14.95	6.89	13.57	5.63	58.96
	10	19.56	7.86	8.90	7.04	56.63
	11	18.34	8.13	7.08	7.98	58.45
	12	19.46	13.29	3.38	5.65	58.22
	16	20.10	11.82	10.94	6.01	51.14
	21	10.69	6.19	13.51	0.00	69.60
胸径 DBH	3	11.50	2.39	2.09	11.07	72.95
	4	19.49	15.85	3.51	11.67	49.48
	5	18.27	15.39	4.21	8.72	53.41
	6	18.41	8.61	16.13	7.87	48.98
	7	14.02	4.87	16.24	4.67	60.21
	9	11.23	0.00	18.11	7.01	63.65
	10	12.92	0.00	16.69	4.58	65.81
	11	13.46	0.00	14.15	4.02	68.37
	12	15.05	0.00	16.87	0.00	68.07
	16	14.42	4.52	22.00	1.39	57.66
	21	8.62	1.86	19.45	0.00	70.08
单株材积 Volume	3	12.91	4.12	0.57	16.36	66.05
	4	24.32	15.60	1.48	11.81	46.79
	5	20.42	21.97	2.67	6.03	48.90
	6	23.32	10.93	8.56	7.37	49.83
	7	16.01	5.69	11.57	3.59	63.14
	9	12.03	0.00	16.89	3.99	67.09
	10	13.17	0.00	14.57	3.21	69.05
	11	13.52	0.00	12.78	1.89	71.80
	12	16.33	6.25	9.54	0.00	67.89
	16	13.41	10.01	10.84	0.00	65.75
	21	7.57	14.67	5.18	0.00	72.58

表 5 测定林 (2) 各个林龄生长性状的方差分量占比  
 Tab.5 Ratios of variance components for the growth traits at different ages in the second trial

性状 Trait	林龄 Age/a	方差分量占比 The ratios of variance components/%				
		父本 Male	母本 Female	父本 × 母本 Male × Female	父本 × 母本 × 区组 Male × Female × Block	误差 Error
树高 Height	2	7.70	15.73	4.72	5.98	65.88
	4	7.14	9.58	5.66	4.83	72.80
	5	8.54	8.76	8.69	1.64	72.37
	6	5.93	8.03	7.15	3.13	75.76
	7	6.81	8.36	6.07	2.47	76.29
	8	7.11	6.81	6.98	0.30	78.80
	10	4.38	7.45	7.88	0.00	80.29
	11	6.35	6.16	5.76	0.00	81.73
	15	2.55	9.46	4.55	0.58	82.85
胸径 DBH	18	4.64	17.24	0.85	1.95	75.33
	2	2.09	4.68	3.57	11.68	77.99
	4	0.76	12.02	0.54	2.73	83.95
	5	2.86	12.21	2.29	0.71	81.93
	6	3.55	12.44	2.18	0.00	81.82
	7	3.76	14.63	1.90	0.00	79.71
	8	2.94	16.44	1.88	0.00	78.73
	10	3.17	16.78	2.17	0.00	77.88
	11	3.93	14.26	2.66	0.00	79.15
单株材积 Volume	15	3.25	14.02	1.45	0.00	81.28
	18	3.18	17.34	3.86	0.00	75.62
	2	7.04	6.59	0.00	10.07	76.31
	4	0.00	13.57	0.93	4.80	80.70
	5	0.00	15.74	3.10	0.00	81.16
	6	0.85	16.11	2.36	0.00	80.68
	7	1.51	17.88	1.67	0.00	78.94
	8	0.89	19.00	2.12	0.00	77.99
	10	1.11	18.54	2.47	0.00	77.87
11	1.72	15.32	2.14	0.00	80.82	
15	1.95	15.19	1.82	0.00	81.04	
18	2.20	20.42	2.65	0.00	74.72	

型相关系数, 结果列于表 7。

在测定林 (1) 中, 每个年份的遗传相关系数均大于表型相关系数, 但标准误也比表型相关系数的大。单株材积的早晚期相关值, 4 a 生开始, 遗传相关系数就达到 0.840 以上, 随着林龄的增大, 相关系数也逐渐增大; 早期胸径与 21 a 生单株材积的遗传相关, 趋势与单株材积 - 单株材积的基本一致; 树高 - 单株材积的早晚相关, 在 7 a

生时达到最大, 为 0.957, 然后逐渐降低。

在测定林 (2) 中, 2 a 生的树高、胸径、单株材积与 18 a 生的单株材积出现负的遗传相关, 随着林龄的增大, 相关系数也增大。4 a 生之后, 早期的单株材积生长或胸径生长与 18 a 生的单株材积生长相关程度较大, 树高生长与 18 a 生单株材积的相关性相对较小, 但都达到极显著的水平。

这些结果表明, 在对晚期单株材积作早期选择

表 6 2 块测定林的生长性状遗传力估值  
Tab.6 Estimates of heritability for the growth traits in the 2 trials

测定林 Trial	林龄 Age/a	树高 Height		胸径 DBH		单株材积 Volume	
		单株狭义遗传力 ± 标准误	家系遗传力 ± 标准误	单株狭义遗传力 ± 标准误	家系遗传力 ± 标准误	单株狭义遗传力 ± 标准误	家系遗传力 ± 标准误
		$h_i^2 \pm SE$	$h_f^2 \pm SE$	$h_i^2 \pm SE$	$h_f^2 \pm SE$	$h_i^2 \pm SE$	$h_f^2 \pm SE$
1	2.5	0.529 ± 0.136	0.785 ± 0.061				
	3	0.644 ± 0.150	0.789 ± 0.059	0.237 ± 0.093	0.656 ± 0.103	0.243 ± 0.096	0.668 ± 0.102
	4	0.762 ± 0.156	0.832 ± 0.047	0.571 ± 0.146	0.763 ± 0.066	0.563 ± 0.144	0.790 ± 0.060
	5	0.696 ± 0.155	0.800 ± 0.056	0.56 ± 0.144	0.748 ± 0.069	0.546 ± 0.140	0.794 ± 0.058
	6	0.719 ± 0.153	0.842 ± 0.045	0.727 ± 0.155	0.808 ± 0.053	0.657 ± 0.151	0.822 ± 0.050
	7	0.604 ± 0.141	0.830 ± 0.048	0.602 ± 0.145	0.784 ± 0.059	0.540 ± 0.139	0.800 ± 0.057
	9	0.586 ± 0.138	0.840 ± 0.046	0.520 ± 0.137	0.769 ± 0.064	0.514 ± 0.136	0.796 ± 0.058
	10	0.562 ± 0.138	0.813 ± 0.053	0.519 ± 0.135	0.773 ± 0.062	0.491 ± 0.134	0.781 ± 0.062
	11	0.526 ± 0.135	0.802 ± 0.056	0.472 ± 0.129	0.759 ± 0.066	0.459 ± 0.129	0.773 ± 0.064
	12	0.536 ± 0.136	0.801 ± 0.056	0.566 ± 0.140	0.779 ± 0.060	0.533 ± 0.141	0.783 ± 0.061
	16	0.687 ± 0.156	0.799 ± 0.057	0.752 ± 0.159	0.807 ± 0.053	0.589 ± 0.154	0.766 ± 0.066
	21	0.524 ± 0.155	0.659 ± 0.090	0.560 ± 0.157	0.689 ± 0.083	0.458 ± 0.141	0.684 ± 0.087
2	2	0.463 ± 0.146	0.881 ± 0.045	0.157 ± 0.086	0.609 ± 0.148	0.167 ± 0.087	0.646 ± 0.136
	4	0.392 ± 0.134	0.871 ± 0.055	0.204 ± 0.088	0.777 ± 0.089	0.222 ± 0.094	0.785 ± 0.088
	5	0.483 ± 0.148	0.920 ± 0.030	0.301 ± 0.111	0.861 ± 0.052	0.317 ± 0.114	0.874 ± 0.047
	6	0.381 ± 0.129	0.889 ± 0.044	0.314 ± 0.112	0.880 ± 0.045	0.325 ± 0.114	0.889 ± 0.041
	7	0.384 ± 0.129	0.894 ± 0.041	0.351 ± 0.12	0.894 ± 0.039	0.355 ± 0.121	0.900 ± 0.037
	8	0.381 ± 0.127	0.904 ± 0.036	0.358 ± 0.122	0.900 ± 0.037	0.367 ± 0.124	0.905 ± 0.035
	10	0.359 ± 0.123	0.883 ± 0.043	0.374 ± 0.126	0.899 ± 0.038	0.370 ± 0.125	0.900 ± 0.037
	11	0.329 ± 0.129	0.859 ± 0.057	0.358 ± 0.233	0.889 ± 0.078	0.319 ± 0.115	0.874 ± 0.047
	15	0.274 ± 0.120	0.774 ± 0.089	0.326 ± 0.317	0.836 ± 0.159	0.320 ± 0.122	0.817 ± 0.068
18	0.363 ± 0.165	0.805 ± 0.086	0.425 ± 0.437	0.861 ± 0.156	0.426 ± 0.148	0.841 ± 0.059	

时, 根据早期的单株材积生长或胸径生长选择优良家系或个体, 效果要优于根据树高的间接选择。

## 2.5 湿加松 EH 杂种材积生长早期间接选择效率

为评价对单株材积的间接选择效果, 分单株选择和家系选择计算间接选择效率。在预测选择效率中, 一方面是没有考虑时间因素的单株选择效率  $Q_{ig}$  和家系选择效率  $Q_{fg}$ , 另一方面是考虑了时间因素的单株选择效率  $Q_{iy1}$  和  $Q_{iy2}$ , 家系选择效率  $Q_{fy1}$ 、 $Q_{fy2}$ 。单株选择的目的是选择下一代的育种亲本, 在一般情况下, 松树的育种时间为 6 a 以上, 如果采用强化育种, 可以缩短到 3~4 a。家系选择的目的是当代利用, 从评选出来到应用最快为需要 0~2 a 的时间。基于这些时间因素, 计算了 2 块试验林 21 a 生或 18 a 生单株材积的间接

选择效率, 结果如表 8、9。

在测定林 (1) 中, 单株选择方面 (表 8), 根据早期单株材积间接选择 21 a 生单株材积, 如果不考虑时间因素, 以 16 a 生选择效率最大, 但如果考虑了时间因素, 则以 4 a 生的选择效率最高, 其效率值达到 3.19 和 2.76。根据树高或者胸径对 21 a 生单株材积作选择, 效率均低于早期材积对后期材积的选择。在家系选择方面 (表 8), 加与不加时间因素的最佳选择年龄分别为 3 a 和 9 a, 比单株选择提前 1 a, 而且效率比单株选择的更高。

表 9 显示, 在测定林 (2), 不考虑时间因素的单株材积选择和家系选择的最佳选择年龄均为 18 a, 在考虑时间因素后, 最佳的选择林龄为 4~5 a, 选择性状为单株材积或胸径, 其最大的选

表 7 早期生长量与成熟期单株材积的遗传相关 ( $r_g$ ) 和表型相关 ( $r_p$ ) 系数Tab. 7 Estimates of genetic ( $r_g$ ) and phenotypic ( $r_p$ ) correlations between early growth and volume at mature stage

测定林 Trial	林龄 Age/a	单株材积 - 单株材积 Volume-Volume		树高 - 单株材积 Height-Volume		胸径 - 单株材积 DBH-Volume	
		$r_g \pm SE$	$r_p \pm SE$	$r_g \pm SE$	$r_p \pm SE$	$r_g \pm SE$	$r_p \pm SE$
1	3	0.725 ± 0.145	0.318 ± 0.054	0.863 ± 0.075	0.498 ± 0.056	0.776 ± 0.130	0.339 ± 0.053
	4	0.847 ± 0.084	0.509 ± 0.050	0.908 ± 0.056	0.569 ± 0.049	0.843 ± 0.083	0.527 ± 0.051
	5	0.851 ± 0.086	0.546 ± 0.045	0.880 ± 0.071	0.585 ± 0.046	0.815 ± 0.100	0.540 ± 0.047
	6	0.919 ± 0.048	0.733 ± 0.028	0.931 ± 0.046	0.695 ± 0.034	0.916 ± 0.046	0.749 ± 0.030
	7	0.961 ± 0.027	0.810 ± 0.020	0.957 ± 0.035	0.753 ± 0.026	0.936 ± 0.037	0.799 ± 0.023
	9	0.972 ± 0.020	0.882 ± 0.012	0.938 ± 0.042	0.791 ± 0.022	0.964 ± 0.023	0.875 ± 0.013
	10	0.975 ± 0.016	0.919 ± 0.008	0.934 ± 0.041	0.832 ± 0.018	0.960 ± 0.022	0.910 ± 0.010
	11	0.972 ± 0.016	0.933 ± 0.007	0.899 ± 0.057	0.819 ± 0.02	0.960 ± 0.022	0.926 ± 0.008
	12	0.983 ± 0.010	0.951 ± 0.005	0.829 ± 0.082	0.801 ± 0.024	0.977 ± 0.014	0.936 ± 0.007
	16	1.000 ± 0.002	0.966 ± 0.004	0.857 ± 0.070	0.765 ± 0.031	0.996 ± 0.003	0.958 ± 0.006
21	1	1	0.833 ± 0.086	0.797 ± 0.026	0.991 ± 0.005	0.979 ± 0.003	
2	2	-0.154 ± 0.307	0.219 ± 0.063	-0.03 ± 0.285	0.224 ± 0.075	-0.093 ± 0.308	0.224 ± 0.063
	4	0.670 ± 0.175	0.561 ± 0.042	0.239 ± 0.269	0.432 ± 0.063	0.817 ± 0.120	0.610 ± 0.038
	5	0.799 ± 0.116	0.676 ± 0.034	0.298 ± 0.257	0.492 ± 0.062	0.880 ± 0.081	0.688 ± 0.033
	6	0.835 ± 0.098	0.742 ± 0.027	0.457 ± 0.228	0.606 ± 0.046	0.854 ± 0.091	0.734 ± 0.028
	7	0.849 ± 0.088	0.794 ± 0.023	0.502 ± 0.215	0.601 ± 0.046	0.848 ± 0.090	0.785 ± 0.024
	8	0.849 ± 0.083	0.856 ± 0.018	0.508 ± 0.212	0.672 ± 0.041	0.848 ± 0.085	0.841 ± 0.019
	10	0.895 ± 0.059	0.895 ± 0.013	0.644 ± 0.168	0.715 ± 0.035	0.845 ± 0.083	0.880 ± 0.016
	11	0.901 ± 0.057	0.901 ± 0.012	0.549 ± 0.204	0.712 ± 0.035	0.828 ± 0.092	0.865 ± 0.018
	15	0.982 ± 0.012	0.950 ± 0.006	0.659 ± 0.175	0.684 ± 0.034	0.933 ± 0.040	0.927 ± 0.009
18	1	1	0.714 ± 0.146	0.732 ± 0.033	0.962 ± 0.022	0.962 ± 0.005	

注：表中除测定林 (2) 2 a 生与 18 a 生的遗传相关系数和表型相关系数没有达到显著水平外，其它相关系数均达到极显著水平。  
Note: The correlations between 2 a and 18 a growth in trial(2) were not significant ( $P > 0.05$ ), while the others were significant ( $P < 0.01$ ).

择效率为 3.53。

### 3 结论与讨论

3.1 根据 2 块测定林试验数据估计的湿加松 EH 杂种生长性状的遗传效应，得到不同的结果。在测定林 (1) 中，对生长性状的影响，父本效应大于母本效应，而且父母本的互作效应也占了较大的比例；在测定林 (2) 中，母本效应占绝对优势。可见不同的育种材料组配产生不同的效果。根据以上结果，可以认为湿加松 EH 杂种生长受一定的遗传控制，父本效应、母本效应、以及父母本的互作效应都可能发挥作用，这说明在选择出优良杂交亲本之后，开展广泛的交配可以选育出杂种优势突出的杂交组合。本研究结果也显示，杂种的生长性状受一定程度的基因加性效应控制，通过轮回选择可以积累目的基因，提高子代的生长量。因此，在具有

丰富遗传基础的前提下，湿加松 EH 杂种可以作为一个树种来开展多世代遗传改良。

3.2 在 1 个具体的湿加松 EH 杂种测定群体中，父、母本的遗传效应在不同生长年龄中是相对稳定的，但交互作用可能有较大的变动。湿加松生长性状的单株狭义遗传力和家系平均遗传力分别介于 0.157~0.762 和 0.609~0.920 之间，与 Kain<sup>[15]</sup> 估计的 8 a 生家系遗传力估值 (遗传力 ± 标准误：树高 0.73 ± 0.15、胸径 0.40 ± 0.83、材积 0.45 ± 0.48) 相比，本文相应性状的遗传力估值较大，并且标准误较小，说明本研究估计的湿加松 EH 杂种生长性状遗传力值可靠性较大。与本项目组在相似立地条件下获得的湿地松生长性状遗传力值<sup>[21]</sup> 相比，湿加松 EH 杂种的遗传力相对较大，说明对湿加松开展选择更加有效、可靠。

3.3 早期选择是缩短林木育种周期的重要手段，

表 8 测定林 ( 1 ) 对 21 a 生单株材积的间接选择效率  
 Tab.8 The indirect selection efficiency on 21-year-old individual volume in the first trial

性状 Trait	林龄 Age/a	单株选择 Individual selection			家系选择 Family selection		
		$Q_{ig}$	$Q_{iy1}$	$Q_{iy2}$	$Q_{fg}$	$Q_{fy1}$	$Q_{fy2}$
单株材积 Volume	3	0.80	2.87	2.41	0.79	5.55	3.65
	4	1.02	3.19	2.76	0.95	4.99	3.65
	5	0.98	2.72	2.41	0.94	3.94	3.08
	6	1.08	2.69	2.42	1.04	3.63	2.99
	7	1.03	2.35	2.14	1.08	3.24	2.76
	9	1.03	1.98	1.85	1.10	2.56	2.30
	10	1.01	1.80	1.70	1.08	2.27	2.07
	11	0.97	1.62	1.55	1.07	2.05	1.90
	12	0.99	1.55	1.49	1.08	1.90	1.78
	16	1.14	1.43	1.40	1.10	1.44	1.41
21	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	
树高 Height	3	0.58	2.07	1.74	0.86	6.03	3.96
	4	0.95	2.96	2.56	0.98	5.13	3.75
	5	0.91	2.53	2.23	0.94	3.94	3.08
	6	1.10	2.74	2.47	1.03	3.61	2.96
	7	1.03	2.33	2.13	1.04	3.13	2.67
	9	0.93	1.80	1.68	1.01	2.36	2.12
	10	0.93	1.66	1.57	1.01	2.12	1.94
	11	0.85	1.42	1.35	0.96	1.84	1.71
	12	0.86	1.35	1.29	0.90	1.58	1.48
	16	1.03	1.28	1.26	0.95	1.24	1.21
21	0.86	0.86	0.86	0.85	0.85	0.85	
胸径 DBH	3	0.53	1.89	1.58	0.78	5.47	3.59
	4	0.87	2.73	2.36	0.92	4.85	3.54
	5	0.83	2.31	2.04	0.89	3.76	2.94
	6	1.03	2.56	2.31	1.02	3.58	2.94
	7	0.95	2.16	1.97	1.03	3.09	2.64
	9	0.95	1.84	1.72	1.06	2.47	2.21
	10	0.93	1.66	1.57	1.05	2.19	2.00
	11	0.90	1.50	1.43	1.04	1.98	1.84
	12	0.98	1.54	1.48	1.06	1.86	1.75
	16	1.06	1.32	1.30	1.07	1.41	1.37
21	0.93	0.93	0.93	1.01	1.01	1.01	

注:  $Q_{ig}$  为未考虑时间因素的单株选择效率;  $Q_{iy1}$ 、 $Q_{iy2}$  分别是育种时间为 4 a 和 6 a 的单株选择效率;  $Q_{fg}$  为未考虑时间因素的家系选择效率,  $Q_{fy1}$ 、 $Q_{fy2}$  分别是制种时间为 0 a 和 2 a 的家系选择效率。

Note:  $Q_{ig}$  indicates the individual selection efficiency regardless of the time factor;  $Q_{iy1}$ 、 and  $Q_{iy2}$  indicates the individual selection efficiency when the number of years to breed is 4 a and 6 a respectively;  $Q_{fg}$  indicates the family selection efficiency regardless of the time factor;  $Q_{fy1}$ 、 and  $Q_{fy2}$  indicates the family selection efficiency when the number of years for seed production is 0 a and 2 a respectively.

表 9 测定林 (2) 对 18 a 生单株材积的间接选择效率

Tab.9 The indirect selection efficiency on 18-year-old individual volume in the second trial

性状 Trait	林龄 Age/a	单株选择 Individual selection			家系选择 Family selection		
		$Q_{ig}$	$Q_{iy1}$	$Q_{iy2}$	$Q_{fg}$	$Q_{fy1}$	$Q_{fy2}$
单株材积 Volume	2	-0.10	-0.35	-0.29	-0.14	-1.22	-0.68
	4	0.48	1.33	1.16	0.65	2.91	2.16
	5	0.69	1.69	1.50	0.81	2.93	2.33
	6	0.73	1.60	1.46	0.86	2.57	2.15
	7	0.78	1.55	1.43	0.88	2.26	1.95
	8	0.79	1.45	1.35	0.88	1.98	1.76
	10	0.83	1.31	1.25	0.93	1.67	1.54
	11	0.78	1.14	1.10	0.92	1.50	1.41
	15	0.85	0.99	0.97	0.97	1.16	1.14
树高 Height	2	-0.03	-0.11	-0.09	-0.03	-0.27	-0.15
	4	0.23	0.63	0.55	0.24	1.09	0.81
	5	0.32	0.78	0.69	0.31	1.12	0.89
	6	0.43	0.95	0.86	0.47	1.41	1.17
	7	0.48	0.95	0.88	0.52	1.33	1.15
	8	0.48	0.88	0.82	0.53	1.19	1.05
	10	0.59	0.93	0.89	0.66	1.19	1.10
	11	0.48	0.71	0.68	0.55	0.91	0.85
	15	0.53	0.61	0.60	0.63	0.76	0.74
胸径 DBH	2	-0.06	-0.21	-0.17	-0.08	-0.72	-0.40
	4	0.56	1.55	1.36	0.78	3.53	2.62
	5	0.74	1.81	1.61	0.89	3.20	2.54
	6	0.73	1.61	1.47	0.87	2.62	2.18
	7	0.77	1.54	1.42	0.87	2.25	1.94
	8	0.78	1.43	1.33	0.88	1.97	1.75
	10	0.79	1.24	1.19	0.87	1.57	1.46
	11	0.76	1.11	1.07	0.85	1.39	1.31
	15	0.82	0.95	0.93	0.93	1.12	1.09
18	0.96	0.96	0.96	0.97	0.97	0.97	

注： $Q_{ig}$  为未考虑时间因素的单株选择效率； $Q_{iy1}$ 、 $Q_{iy2}$  分别是育种时间为 4 a 和 6 a 的单株选择效率； $Q_{fg}$  为未考虑时间因素的家系选择效率， $Q_{fy1}$ 、 $Q_{fy2}$  分别是制种时间为 0 a 和 2 a 的家系选择效率。

Note:  $Q_{ig}$  indicates the individual selection efficiency regardless of the time factor;  $Q_{iy1}$  and  $Q_{iy2}$  indicates the individual selection efficiency when the number of years to breed is 4 a and 6 a respectively;  $Q_{fg}$  indicates the family selection efficiency regardless of the time factor;  $Q_{fy1}$  and  $Q_{fy2}$  indicates the family selection efficiency when the number of years for seed production is 0 a and 2 a respectively.

是很多林木育种工作者所关注的焦点。钟伟华<sup>[6]</sup>总结了近 20 a 的子代测定数据，得出了火炬松 (*P. taeda*) 材积最佳的早期选择年龄为 6 a 的结论；Johnson 等<sup>[7]</sup>根据 25 a 花旗松 (*Pseudotsuga menziesii*) 子代测定数据，推测到 60 a 轮伐期时，花旗松的树高和胸径的最佳早期选择年龄分别

为 10 a 和 13 a。Lee 等<sup>[8]</sup>认为，西加云杉 (*Picea sitchensis*) 在考虑单位时间增益的情况下，对树高的单株选择和家系选择的最佳年龄分别为 9 和 5 a；Kain<sup>[15]</sup>以 12 a 为湿加松 F<sub>1</sub> 杂种的成熟期，确定断面积的最佳选择年龄为 6 a。目前，在考虑经济和时间价值的前提下，采伐年龄的 25%~50%

常被引用作为最佳选择年龄<sup>[1]</sup>。本研究结果表明,湿加松 EH 杂种生长性状在年度间存在极显著的遗传相关和表型相关,表明开展早期选择是可能、有效的。在考虑单位时间增益的情况下,为育种目的选择优良个体,单株材积的最佳选择年龄为 4~5 a,为选择优良家系作当代利用,最佳选择年龄为 3~4 a。显示本研究结果符合普遍规律。

3.4 本研究的测定林,其树木保存率随着林龄的增大、树木间竞争加大而降低,尤以 11~12 a 生之后快速降低。据观察,死亡的树木以林冠内中、下层的树木居多,这些生长量偏小的树木的死亡,必将导致对参试家系实际生长量的评价及遗传参数的估计出现偏差。因此,对于本研究中采用的小小区、多重重复的田间设计,比较参试家系生长量的相对优劣以及估计生长性状的遗传参数,可能在林分进入郁闭状态、而树木还没有大量死亡前作评价,结果较为可靠。至于要比较准确评价参试家系在达到轮伐期时的现实生产力,则采用大小区设计或加大种植空间可能更为合适。

**致谢:** 参加本项工作的还有台山红岭种子园廖树森、黄永达、王炳新、罗区富、邓乐平、谭志强,广东省林业科学研究院李宪政、张应中、蔡坚,谨此致谢。

### 参考文献

- [1] 怀特 T L, 亚当斯 W T, 尼尔 D B. 森林遗传学[M]. 崔建国, 李火根, 译. 北京: 科学出版社, 2013: 101-130.
- [2] 郑仁华. 杉木遗传育种研究进展及对策[J]. 世界林业研究, 2005, 18(3): 63-65.
- [3] 秦国峰. 马尾松改良及培育[M]. 杭州: 浙江大学出版社, 2000: 77-145.
- [4] 陆钊华. 尾叶桉种内种间交配遗传分析及F1选择研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2009.
- [5] HODGE G R, WHITE T L. Genetic parameter estimates for growth traits at different ages in slash pine and some implications for breeding[J]. *Silvae Genetica*, 1992, 41(4-5): 252-262.
- [6] 钟伟华. 林木遗传育种实践与探索[M]. 广州: 广东科技出版社, 2008: 402-412.
- [7] JOHNSON G R, SNEZKO R A, MANDEL N L. Age Trends in Douglas-fir Genetic Parameters and Implications for Optimum Selection Age[J]. *Silvae Genetica* 1997, 46(6): 349-358.
- [8] LEE S J, WOOLLIAMS J, SAMUEL C J A, et al. A study of population variation and inheritance in Sitka Spruce II. age trends in genetic parameters for vigour traits and optimum selection ages[J]. *Silvae Genetica*, 2002, 51(2-3): 55-64.
- [9] XIANG B, LI B, ISIK F. Time Trend of Genetic Parameters in Growth Traits of *Pinus taeda* L[J]. *Silvae Genetica*, 2003, 52(3-4): 114-121.
- [10] 钟日妹, 周保彪, 全国栋, 等. 本种加勒比松自由授粉家系的遗传变异分析与早期选择[J]. 林业与环境科学, 2016, 32(3): 1-6.
- [11] NIKLES D G. The first 50 years of the evolution of forest tree improvement in Queensland[C]// Proc. of the QFRI-IUFRO conference on Tree Improvement for Sustainable Tropical Forestry. Caloundra, Queensland, 1996: 51-64.
- [12] DIETERS M, BRAWNER J. Productivity of *Pinus elliotii*, *P. caribaea* and their F1 and F2 hybrids to 15 years in Queensland, Australia [J]. *Annals of Forest Science*, 2007, 64(7): 691-698.
- [13] POMERAYI M, RURAMAI M, WASHINGTON J G. Genetic parameters in subtropical pine F1 hybrids: heritabilities, between-trait correlations and genotype-by-environment interactions[J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2015, 11(5): 93.
- [14] 赵奋成, 李宪政, 张应中, 等. 湿地松与洪都拉斯加勒比松的杂交效果分析[J]. 林业科学研究, 2006, 19(4): 409-415.
- [15] KAIN D P. Genetic parameters and improvement strategies for the *Pinus elliotii* var. *elliotii* × *Pinus caribaea* var. *hondurensis* hybrid in Queensland [D]. Australia: Australian National University, 2003.
- [16] DUNGEY H S. *Pine hybrids* - a review of their use, performance and genetics[J]. *Forest Ecology and Management*, 2001, 148(1-3): 243-258.
- [17] 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.
- [18] 马育华. 植物育种的量遗传学基础[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1982.
- [19] LAMBETH C C. Juvenile-mature correlations in *Pinaceae* and implications for early selection [J]. *Forest Science*, 1980, 26(4): 571-580.
- [20] 李斌, 李文英, 万杰, 等. 速生丰产用材林培育技术规程: LY/T 1706-2007[S]. 北京: 中国标准出版社, 2007.
- [21] 赵奋成, 林昌明, 吴惠珊, 等. 湿地松生长性状遗传参数的年度变化趋势[J]. 广东林业科技, 2015, 31(5): 1-7.