

榧树半同胞子代幼苗生长性状的遗传参数估算

叶淑媛^{1,2}, 董雷鸣^{1,3}, 董 昂¹, 喻卫武¹, 戴文圣¹, 曾燕如¹

(1. 浙江农林大学 省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 浙江 杭州 311300; 2. 中国林业科学研究院 亚热带林业研究所, 浙江 杭州 311400; 3. 中国林业科学研究院 林业研究所, 北京 100091)

摘要: 【目的】研究生产上香榧 *Torreya grandis* ‘Merrillii’嫁接繁殖砧木用榧树 *T. grandis* 幼苗生长性状的遗传, 选育天然优良榧树种质。【方法】以天然林自由授粉的榧树半同胞子代为材料, 连续 2 a 测定榧树幼苗苗高、地径及分枝数, 采用常规线性混合模型 (LMM) 和广义线性混合模型 (GLMM) 拟合并估算相关的遗传参数, 计算了遗传和表型相关系数。【结果】总体上榧树幼苗苗高的变异系数大于地径的变异系数, 且随幼苗年龄的增加而降低。各生长性状指标在系间均存在极显著差异 ($P < 0.01$), 且遗传力都较高, 1 年生幼苗各指标的遗传力均大于 2 年生幼苗的遗传力, 遗传相关大于表型相关。遗传增益方面则表现为幼苗苗高大于地径及分枝数, 以 1 年生枝条的遗传增益最高。生长表型性状相关分析表明: 同批榧树幼苗除分枝数外, 各指标间的遗传及表型均有极显著的相关性。【结论】天然群体榧树在生长性状上具有较强的选育潜力, 可以根据 1 年生幼苗的苗高来选择培育砧木的采种树。表 3 参 24

关键词: 经济林学; 榧树; 香榧; 砧木; 遗传参数; 选育; 线性混合模型

中图分类号: S664.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2020)04-0817-06

Estimation of genetic parameters for juvenile growth of half-sib seedlings of *Torreya grandis*

YE Shuyuan^{1,2}, DONG Leiming^{1,3}, DONG Ang¹, YU Weiwu¹, DAI Wensheng¹, ZENG Yanru¹

(1. State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China;

2. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, Zhejiang, China;

3. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: [Objective] To provide rationale for the selection and breeding of natural superior individuals of *Torreya grandis*, this research is intended to study the inheritance of the growth traits of *T. grandis* seedlings which are generally used as the rootstock for grafting scions from *T. grandis* ‘Merrillii’ in production. [Method] With half-sib seedlings of *T. grandis* openly pollinated in the natural forests as a material, the height, basal diameter and number of branches were measured for two consecutive years while the relevant genetic parameters were fitted and estimated employing conventional linear mixed model (LMM) and generalized linear mixed model (GLMM) so as to calculate the genetic and phenotypic correlation coefficients. [Result] The coefficient of variation of seedling height was greater than that of basal diameter and decreased with the seedling age. Every growth trait parameter displayed a very significant difference among families ($P < 0.01$) and a relatively high heritability. The heritability of one-year-old seedlings for each parameter was higher than that of two-year-old seedlings and the genetic correlation was greater than that of phenotypic correlation. In terms of genetic gain, the seedling height was bigger than the basal diameter and the number of branches, and the genetic gain of the annual shoot was the highest. The correlation analysis of growth phenotypic traits showed that there

收稿日期: 2019-09-17; 修回日期: 2020-03-14

基金项目: 浙江农林大学省部共建亚热带森林培育国家重点实验室项目 (ZY20180208); 浙江省科技厅重点研发项目 (2018C02004)

作者简介: 叶淑媛, 从事森林培育研究。E-mail: 1483857667@qq.com。通信作者: 曾燕如, 教授, 博士, 从事森林培育研究。E-mail: yrzeng@zafu.edu.cn

was a significant correlation between genotype and phenotype of the same batch seedlings in all the parameters except the number of branches. [Conclusion] Natural *T. grandis* populations have displayed the great potential for selection and breeding in growth traits. Seed-bearing trees could be selected based on the height of one-year-old seedlings for the purpose of stock cultivation. [Ch, 3 tab. 24 ref.]

Key words: non-timber forestry; *Torreya grandis*; *T. grandis* ‘Merrillii’; rootstock; genetic parameter; selection and breeding; linear mixed model

榿树 *Torreya grandis* 多雌雄异株, 因天然杂交而群体内遗传多样性丰富^[1]。此外, 榿树分布范围广, 地理环境复杂, 极大地增加了榿树种内的性状变异^[1-3]。丰富的自然变异为榿树优良种质的选育提供了物质基础。迄今为止, 唯一进行人工大面积栽培的香榿 *T. grandis* ‘Merrillii’ 是榿树优良变异类型经无性繁殖培育而成的优良栽培类型^[4-5]。除香榿外, 近年来在榿树中发现了许多优良自然变异类型, 包括以种子生产为目的种质^[6]及种子营养成分含量高^[7]或生长性状优良的种质^[8], 一些优株的综合性状品质甚至超过香榿^[6-7]。嫁接是经济树种无性繁殖的方式之一, 可以保持嫁接品种的优良性状。生产上榿树优良种质的扩繁以嫁接繁殖为主, 而嫁接用的砧木均以榿树种子实生繁殖而成。目前生产上提倡香榿大苗造林, 培养的嫁接苗至少为 2+2(砧木培养 2 a 后嫁接, 嫁接苗至少再培养 2 a 才能造林)。研究表明: 砧木显著影响接穗生长势^[9]、嫁接植株的抗旱性^[10]、果实化学成分的积累^[11]。香榿嫁接时发现, 直径越粗的砧苗往往根系更强壮, 有利于嫁接苗的快速生长, 并促进开花结实, 这对童期长且生命周期达上千年的香榿及其他优良种质而言尤其重要。此外, 砧苗的分枝数越少, 表皮越光滑, 嫁接时越方便, 越有利于接口的愈合。榿树优良砧木育种资源的选育目前尚未见相关报道。对林木而言, 子代测定中包括各方分量及其计算的遗传力、遗传相关系数和遗传增益, 以及加性效应值等遗传参数的估计来自线性混合模型 (linear mixed model, LMM), 且林木中的目标改良性状多为数量性状, 即连续性状, 服从高斯分布, 采用普通的线性混合模型即可估算遗传参数。对于诸如存活、干形、颜色、分枝数等非连续性性状, 早期研究多数采用原始数据或通过转换使数据呈正态和方差齐次后, 再采用普通的线性混合模型建模。然而, 广义线性混合模型 (generalized linear mixed model, GLMM) 可以直接对这类表型数据进行分析, 无需进行额外处理。尽管常规转换数据的线性混合模型和广义线性混合模型的结果差异不大, 但利用广义线性混合模型更合理, 且无需担心常规方法数据转换失败等问题^[12], 此类方法已在动物及林木育种中得到发展, 并逐渐普及^[13-15]。本研究对天然榿树群体半同胞子代 1 年生和 2 年生幼苗生长性状 (苗高、地径) 和分枝数, 分别采用常规线性混合模型和广义线性混合模型拟合并估算相关的遗传参数, 以期天然优良嫁接砧木用榿树种质的选育及利用提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

榿树在自然分布区内资源分布不均, 以浙江省最多, 安徽黄山市也有较多分布^[6]。黄山市徽州区呈坎镇小容村 (29°57'N, 118°14'E) 分布有大量百年以上的野生榿树。2010 年 10 月待榿树种子开始开裂并脱落时, 在小容村随机选择 50 株彼此至少相距 50 m 以上, 生长健壮、正常结实的雌株, 每株分别采集不少于 50 颗种子。种子带回浙江农林大学国家林业与草原局林木良种基地 (30°26'N, 119°73'E) 后, 采用双层薄膜结合湿沙储藏催芽法进行种子处理。种子萌发出土后除去稻草及薄膜, 按时进行浇水、除草及病害防治等日常管理。2012 年 3 月将培养 1 a 的幼苗单株移栽至培养钵内。培养钵规格为 18 cm×16 cm (直径×高度); 培养基质由黄土、泥炭、蛭石和珍珠岩按 6:1:1:1(V:V) 混合而成。培养钵按编号摆放于开阔的水平地面上。

1.2 生长性状测量

移栽结束后, 在每个半同胞家系内选择 20 株生长良好的幼苗进行编号挂牌, 然后用电子数显卡尺和卷尺测定苗高 (H_1 , 999 株)、地径 (D_1 , 999 株)。由于 1 年生幼苗多无分枝, 所以到具有一定分枝能力的 2 年生苗时才观察记录分枝数。2013 年 1 月, 对挂牌幼苗进行第 2 次生长性状测定, 指标包括苗

高 (H_2 , 946 株)、地径 (D_2 , 946 株)、分枝数 (B_2 , 944 株)。

1.3 统计分析

连续性状采用以下常规线性混合模型：

$$y = X\beta + Zu + e. \quad (1)$$

式 (1) 中： y 为表型观测值向量； β 为固定效应向量 (均值)； u 为随机家系效应向量，服从 $u \sim N(0, I\sigma_u^2)$ ， N 表示正态分布， I 表示单位矩阵， σ_u^2 表示家系效应方差； X 和 Z 分别表示固定和随机效应的关联矩阵； e 表示随机残差向量，服从 $e \sim N(0, I\sigma_e^2)$ ， σ_e^2 表示残差方差。

非连续性状采用以下广义线性混合模型：

$$y = \eta + e = X\beta + Zu + e; \quad (2)$$

$$\eta = I(\mu) = X\beta + Zu. \quad (3)$$

式 (2)~(3) 中： η 为线性预测值； $I(\mu)$ 为链接函数；其余项与公式 (1) 相同。

统计分析主要由 R 语言计算平台的 ASReml-R 包 3.0 版完成。模型参数由限制性最大似然估计法 (REML) 估计，随机效应的效应值由最佳无偏线性预测法 (BLUP) 预测。各方差组分的统计显著性检验由似然比检验 (LRT) 完成。利用泰勒级数展开法计算遗传参数标准误。

因为家系数少 (50 个)，每家系取样量也少 (20 个)，采用常规遗传力计算方法得到的遗传力估计值大于 1，超出其取值范围 (0~1)，因此采用 CULLIS 等^[16] 提出的方法计算遗传力，公式为：

$$H_c = 1 - V/2\sigma_g^2. \quad (4)$$

式 (4) 中： H_c 为遗传力； V 为成对基因型最佳无偏线性预测差值的方差， $\sigma_g^2 = 4\sigma_u^2$ 。遗传力的标准误采用自主抽样法估计。

采用下式计算拟合双性状模型连续性状 x 和 y 间的遗传相关 ($\hat{r}_g$) 和表型相关 ($\hat{r}_p$)：

$$\hat{r}_g = \hat{\sigma}_{g(xy)} / \sqrt{\hat{\sigma}_{g(x)}^2 \hat{\sigma}_{g(y)}^2}; \quad (5)$$

$$\hat{r}_p = \hat{\sigma}_{p(xy)} / \sqrt{\hat{\sigma}_{p(x)}^2 \hat{\sigma}_{p(y)}^2}. \quad (6)$$

式 (5)~(6) 中： $\hat{\sigma}_{g(xy)}$ 和 $\hat{\sigma}_{p(xy)}$ 分别表示性状 x 和 y 间的加性遗传和表型协方差估计值； $\hat{\sigma}_{g(x)}^2$ 和 $\hat{\sigma}_{g(y)}^2$ 分别表示性状 x 和 y 的加性遗传估计值； $\hat{\sigma}_{p(x)}^2$ 和 $\hat{\sigma}_{p(y)}^2$ 分别表示性状 x 和 y 的表型方差估计值。由于 ASReml-R 包 3.0 版不能拟合含有非连续性状的双变量模型，因而分枝数与生长性状的遗传相关用性状最佳无偏线性预测育种值间的 Pearson 相关系数替代，表型相关由表型值间的 Pearson 相关系数替代。

设定入选率为 10%，采用 WHITE 等^[17] 提出的公式计算各性状的遗传增益 ΔG ：

$$\Delta G = (\bar{A}_s - \bar{A}_p) \times 100\%. \quad (7)$$

式 (7) 中： $\bar{A}_s$ 和 $\bar{A}_p$ 分别为入选群体和试验群体的平均育种值。

2 结果与分析

2.1 幼苗生长性状的表型变异

从表 1 可见：1 年生榿树幼苗苗高均值为 (19.428±4.465) cm，地径均值为 (3.608±0.635) mm；2 年生幼苗的平均苗高和地径分别为 (29.105±6.267) cm 和 (4.383±0.630) mm；分枝数为 1~17 条。苗高和地径在年龄尺度上呈不同程度的变异，总体上苗高的变异系数大于地径，且随年龄的增加而降低；在 2 a 的观测中，苗高的变异系数均大于 20%，地径的变异系数略小 (表 2)。

2.2 生长性状的遗传参数

表 2 表明：5 个表型性状家系间在统计学上存在极显著差异 ($P < 0.01$)，说明各性状在家系间存在丰富的变异，具有在家系水平开展选择的潜力。1 年生苗高的遗传变异系数最大，第 2 年分枝数的遗传变异系数最小；遗传变异系数苗高大于地径。苗高和地径表型变异系数与遗传变异系数有相同的变化趋

表1 榿树生长与分枝性状的描述性统计

Table 1 Descriptive statistics for growth and branching traits in *T. grandis*

项目	H_1/cm	H_2/cm	D_1/mm	D_2/mm	$B_2/\text{条}$
均值±标准差	19.428±4.465	29.105±6.267	3.608±0.635	4.383±0.630	7.451±2.902
最小值	9.00	13.00	1.56	2.64	1
最大值	35.00	50.00	5.63	6.98	17

表2 榿树生长与分枝性状的遗传参数

Table 2 Genetic parameters for growth and branching traits in *T. grandis*

性状	家系方差	残差方差	遗传力	遗传变异系数/%	表型变异系数/%	遗传增益/%
H_1	9.963(2.134)**	11.932(0.548)	0.943(0.015)	22.98	24.08	32.60
H_2	9.506(2.238)**	29.784(1.407)	0.857(0.014)	14.98	21.54	18.49
D_1	0.099(0.023)**	0.306(0.014)	0.866(0.012)	12.33	17.64	11.65
D_2	0.073(0.018)**	0.326(0.015)	0.808(0.018)	8.72	14.42	8.04
B_2	0.020(0.005)**	1.000(NA)	0.734(0.029)	1.89	13.55	11.00

说明: 括号内数值为标准误; **表示在 $P<0.01$ 水平上差异显著; NA表示不可用

势, 且遗传及表型变异系数随年龄的增加而降低, 但分枝数的遗传变异系数很小, 苗高和地径变异系数则较大。5个表型性状均有较大的遗传力估计值($H_c>0.7$), 且标准误不大(0.012~0.029)。在相同年龄水平上, 苗高的遗传力最高, 变幅为0.857~0.943; 地径略低, 变幅为0.808~0.866; 分枝数的遗传力最低, 为0.734。在遗传增益上幼苗苗高大于地径及分枝数, 1年生枝条的遗传增益最高, 达32.60%; 苗高和地径的遗传增益第1年高于第2年。

2.3 表型性状及遗传相关性分析

由表3可见: 同一批榿树幼苗, 无论生长年限多长, 表型上苗高、地径及分枝数两两间都具有极显著的相关性($P<0.01$), 且以不同年份地径间及苗高间的相关性较高, 说明第1年的生长对第2年的生长有影响; 此外, 第1年的苗高与第2年的地径, 第2年的苗高与第2年的地径及分枝数的相关性处于中等水平, 说明苗高的影响比较大。遗传相关表明: 不同年份苗高间及地径间相关性高, 且相关极显著($P<0.01$); 而分枝数与第1年的苗高及地径相关不显著, 但与当年的苗高及地径相关显著($P<0.05$) (表3), 说明遗传相关与表型相关格局基本一致, 选择第1年苗高及地径数值大的幼苗, 第2年苗高及地径值也大。可见, 当年的生长影响苗木的分枝。遗传增益的分析结果也是第1年大于第2年(表2)。

表3 生长性状间遗传及表型相关

Table 3 Genetic and phenotypic correlations between growth traits

性状	H_1	H_2	D_1	D_2	B_2
H_1	1.00	0.61 (0.03) **	0.53 (0.04) **	0.51 (0.04) **	0.20 (0.05) **
H_2	0.84 (0.05) **	1.00	0.34 (0.04) **	0.46 (0.03) **	0.59(0.03) **
D_1	0.63 (0.10) **	0.51 (0.13) **	1.00	0.71 (0.02) **	0.14 (0.04) **
D_2	0.58 (0.11) **	0.57 (0.12) **	0.82 (0.06) **	1.00	0.34(0.04) **
B_2	0.21 (0.16)	0.55(0.13) **	0.13 (0.18)	0.33(0.16) *	1.00

说明: 上三角是表型相关, 下三角是遗传相关; 括号内数值为标准误; *表示显著相关($P<0.05$), **表示极显著相关($P<0.01$)

3 讨论

香榿产业发展迅猛, 大量榿树用作香榿嫁接的砧木, 但用于选育的丰富榿树遗传资源没有得到很好的利用, 有必要制订保护策略, 对榿树开展遗传基础研究。然而, 相对于对香榿生产的重视程度, 人们对榿树的兴趣主要在于采种生产砧木苗及采集花粉, 仅对包括雌性榿树^[1, 18]、雄性榿树及物种水平榿树的遗传多样性开展了研究, 未涉及遗传参数的研究。以混合线性模型估算遗传参数和预测相关性状的育种值是一种较为先进的遗传评定方法, 已得到了广泛运用^[19-20]。

目前, 以结果为生产目的的经济树种往往要求树冠开张, 这样不仅受光面大, 且有利于枝条养分积累、生殖生长和果实的生长发育, 可提高经济产量。由于香榧嫁接使用的是 2 年生砧木, 故本研究重点关注幼苗前 2 年的生长和遗传变异情况。本研究中榧树苗第 1 年基本没有分枝, 第 2 年绝大多数幼苗产生分枝, 且表型变异系数大于遗传变异系数, 其遗传力也不低, 达 0.734 ± 0.029 , 说明分枝性状受营养条件的影响较大。苗高与地径生长都需要营养。作为砧木, 嫁接前要截梢, 苗高与地径相比地径更为重要。因此, 培育砧木苗可考虑到 1 年生苗地径比较粗短的雌株上去采种。育种群体的遗传变异 (遗传力或加性遗传变异系数) 随年龄变化的规律受多个因素影响, 如群体组成、群体遗传背景、树种及测试地点的气候及立地条件等。虽然多数研究表明: 生长性状的遗传力随年龄的增加先增加而后趋于稳定, 但并不总是这样, 如杉木 *Cunninghamia lanceolata*^[21]、美国黑松 *Pinus contorta*^[22] 等。此外, 榧树生产大粒种子, 可食部位主要是胚乳, 因而营养含量要远高于其他树种的种子, 对幼苗的生长有更为显著的影响。随着幼苗的生长, 营养物质逐渐消耗, 作用逐渐减弱, 可能使家系间差异缩小, 加上家系内误差逐渐增大, 造成遗传力估计值下降的现象。因此第 2 年的遗传力小于第 1 年应该是榧树的正常现象。

经营管理中的培育措施往往会影响生长性状表现, 这在高度集约经营的经济林生产中尤其如此。因此, 从优良基因型入手的优良种质选育, 结合经营管理中的良法, 是促进经济林生产的关键。从分析结果来看, 生长性状表型上两两间呈极显著正相关 (表 3), 说明它们的遗传改良可以同步进行^[21]。在榧树半同胞幼苗中, 苗高与地径性状受较高的遗传力 (>0.8) 控制, 这与黧蒴栲 *Castanopsis fissa*^[23]、麻疯树 *Jatropha curcas*^[24] 等的研究较为一致。此外, 各性状的表型变异系数均大于遗传变异系数, 且各性状在家系间均存在极显著的差异, 表明天然榧树种内存在丰富的变异, 具有极高的选育潜力。从年均生长量来看, 2 a 间地径增量不大, 而苗高生长增量较大 (表 1), 且苗高的遗传力也较高 (表 2), 因此可以基于苗高生长尤其是 1 年生苗的苗高来选择培育砧木的采种树, 因为 1 年生苗高的遗传增益最大 (32.60%), 基因型的变异系数也最大 (16.25%), 在相同栽培条件下表型的变异系数最大 (24.08%), 选择相对容易。榧树生产育苗过程确实发现生长量特别大的优良个体^[8]。在育种实践中, 由于遗传相关不包括环境因素的影响, 因此性状间的遗传相关更为重要。从遗传力相关来看, 1 年生苗高与 2 年生苗高及地径均极显著相关。因此, 无论从生长性状表型相关还是遗传相关来讲, 两者的结果比较一致。

4 参考文献

- [1] 刘浩凯, 胡树恒, 董雷鸣, 等. 雌性榧树 4 个居群遗传多样的 SRAP 分析[J]. *经济林研究*, 2014, **32**(3): 30–35.
LIU Haokai, HU Shuheng, DONG Leiming, et al. SRAP analysis of genetic diversity of four female populations in *Torreya grandis* [J]. *Nonwood For Res*, 2014, **32**(3): 30–35.
- [2] 易官美, 邱迎君. 榧树居群遗传多样性的 cpSSR 分析[J]. *果树学报*, 2014(4): 583–588.
YI Guanmei, QIU Yingjun. Genetic diversity of *Torreya grandis* populations as revealed by chloroplast microsatellite markers [J]. *J Fruit Sci*, 2014(4): 583–588.
- [3] 董雷鸣, 沈登锋, 喻卫武, 等. 榧树雄株若干性状变异初探[J]. *浙江农林大学学报*, 2012, **29**(5): 715–721.
DONG Leiming, SHEN Dengfeng, YU Weiwu, et al. Trait variations of male *Torreya grandis* trees [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2012, **29**(5): 715–721.
- [4] 黎章矩, 程晓建, 戴文圣, 等. 香榧品种起源考证[J]. *浙江林学院学报*, 2005, **22**(4): 443–448.
LI Zhangju, CHENG Xiaojian, DAI Wensheng, et al. Origin of *Torreya grandis* ‘Merrillii’ [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2005, **22**(4): 443–448.
- [5] 黎章矩, 程晓建, 戴文圣, 等. 浙江香榧生产历史、现状与发展[J]. *浙江林学院学报*, 2004, **21**(4): 471–474.
LI Zhangju, CHENG Xiaojian, DAI Wensheng, et al. History and status and development of *Torreya grandis* in Zhejiang Province [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2004, **21**(4): 471–474.
- [6] 程晓建, 黎章矩, 戴文圣, 等. 榧树种质资源调查与评价[J]. *果树学报*, 2009, **26**(5): 654–658.
CHENG Xiaojian, LI Zhangju, DAI Wensheng, et al. Investigation and evaluation of *Torreya grandis* germplasm resource [J]. *J Fruit Sci*, 2009, **26**(5): 654–658.
- [7] 沈登锋, 曾燕如, 喻卫武, 等. 榧树种质资源的收集与种子理化性质的初步分析[J]. *浙江农林大学学报*, 2011, **28**(5): 747–752.

- SHEN Dengfeng, ZENG Yanru, YU Weiwu, *et al.* Collection of *Torreya grandis* germplasm and analysis of seeds' physico-chemical characteristics [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2011, **28**(5): 747 – 752.
- [8] 沈登峰, 付秋华, 骆成方, 等. 榿树变异类型的初步研究[J]. 林业科技开发, 2014, **28**(2): 68 – 71.
- SHEN Dengfeng, FU Qiuhua, LUO Chengfang, *et al.* Preliminary analysis on special *Torreya* individuals [J]. *China For Sci Technol*, 2014, **28**(2): 68 – 71.
- [9] BITHELL S L, TRAN-NGUYEN L, HEARNDEN M, *et al.* Fine root dry matter relative to mango (*Mangifera indica*) tree scion size grafted on size-controlling rootstocks, is negatively related to scion growth rate [J]. *Trees*, 2016, **30**(4): 1181 – 1190.
- [10] GALBIGNANI M, MERLI M C, MAGNANINI E, *et al.* Gas exchange and water-use efficiency of cv. Sangiovese grafted to rootstocks of varying water-deficit tolerance [J]. *Irrig Sci*, 2016, **34**(2): 105 – 116.
- [11] HEMMATI N, GHASEMNEZHAD A, MOGHADDAM J F, *et al.* Variation in the content of bioflavonoids of orange as affected by scion, rootstock, and fruit part [J]. *Acta Physiol Plant*, 2018, **40**(5): 83.
- [12] WENG Yuhui, FORD R, TONG Zaikang, *et al.* Genetic parameters for bole straightness and branch angle in jack pine estimated using linear and generalized linear mixed models [J]. *For Sci*, 2016, **63**(1): 111 – 117.
- [13] CAPP A E P, VARONA L. An assessor-specific Bayesian multi-threshold mixed model for analyzing ordered categorical traits in tree breeding [J]. *Tree Genetics Genomes*, 2013, **9**(6): 1423 – 1434.
- [14] WILSON B J, NICHOLAS F W, JAMES J W, *et al.* Heritability and phenotypic variation of canine hip dysplasia radiographic traits in a cohort of Australian German shepherd dogs[J]. *PLoS One*, 2012, **7**(6): e39620. doi: 10.1371/journal.pone.0039620.
- [15] XIONG J S, MCKEAND S E, WHETTEN R, *et al.* Genetics of stem forking and ramicorn branches in a cloned loblolly pine family [J]. *For Sci*, 2013, **60**(2): 360 – 366.
- [16] CULLIS B R, SMITH A B, COOMBES N E. On the design of early generation variety trials with correlated data [J]. *J Agric Biol Environ Stat*, 2006, **11**(4): 381 – 393.
- [17] WHITE T L, ADAMS W T, NEALE D B. *Forest Genetics*[M]. Oxford: CABI Publishing, 2007
- [18] 吴昊, 喻卫武, 吴敏慧, 等. 基于种子性状及分子标记分析确定榿树核心种质[J]. 分子植物育种, 2019, **17**(16): 5513 – 5520.
- WU Hao, YU Weiwu, WU Minhui, *et al.* Determination of coregermplasm in *Torreya grandis* Fort. ex Lindl. based on seed traits and molecular makers [J]. *Mol Plant Breed*, 2019, **17**(16): 5513 – 5520.
- [19] HALLINGBÄCK H R, JANSSON G. Genetic information from progeny trials: a comparison between progenies generated by open pollination and by controlled crosses [J]. *Tree Genetics Genomes*, 2013, **9**(3): 731 – 740.
- [20] FURLOTTE N A, ESKIN E. Efficient multiple-trait association and estimation of genetic correlation using the matrix-variate linear mixed model [J]. *Genetics*, 2015, **200**(1): 59 – 68.
- [21] ZHENG Renhua, HONG Zhou, SU Shunde, *et al.* Inheritance of growth and survival in two 9-year-old, open-pollinated progenies of an advanced breeding population of Chinese firs in southeastern China [J]. *J For Res*, 2016, **27**: 1067 – 1075.
- [22] HAYATGHEIBI H, FRIES A, KROON J, *et al.* Genetic analysis of lodgepole pine (*Pinus contorta*) solid-wood quality traits [J]. *Can J For Res*, 2017, **47**(10): 1303 – 1313.
- [23] 童方平, 蒋焱, 刘振华, 等. 黧蒴栲半同胞家系生长性状变异规律及遗传参数估算[J]. 湖南林业科技, 2013, **40**(3): 5 – 8.
- TONG Fangping, JIANG Yi, LIU Zhenhua, *et al.* Growth traits genetic variation analysis and genetic parameters estimation of half-sib families of *Castanopsis fissa* [J]. *Hunan For Sci Technol*, 2013, **40**(3): 5 – 8.
- [24] SPINELLI V M, DIAS L A S, ROCHA R B, *et al.* Estimates of genetic parameters with selection within and between half-sib families of *Jatropha curcas* L [J]. *Ind Crops Prod*, 2015, **69**: 355 – 361.