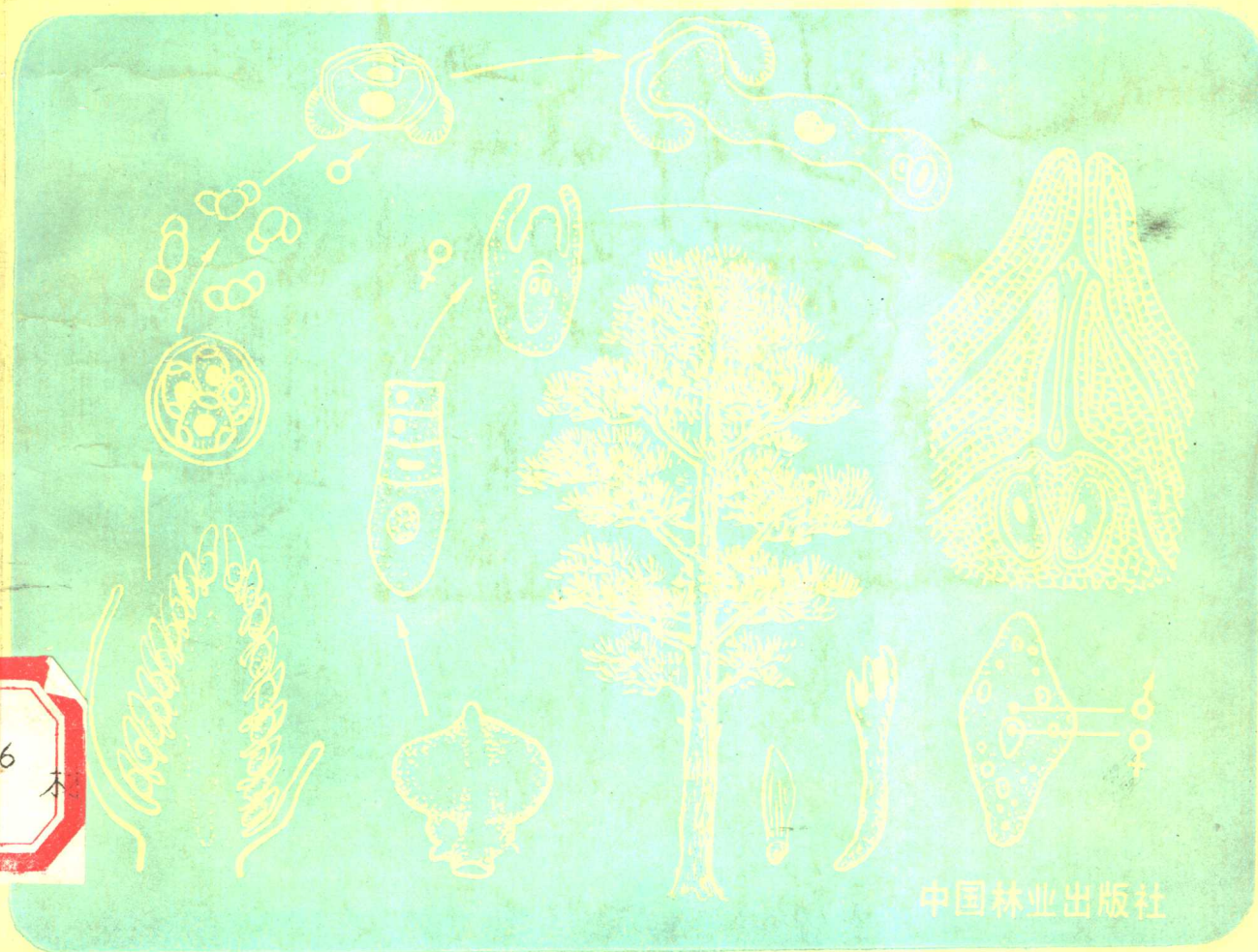


全国高等林业院校试用教材

林木遗传学基础

朱之悌 主 编



8.46
39

中国林业出版社

全国高等林业院校试用教材

林木遗传学基础

朱之悌 主编

中国林业出版社

主编 朱之悌
编者 朱之悌 林惠斌 续九如 朱大保
审稿 侯治溥 邱明光 李继耕

全国高等林业院校试用教材

林木遗传学基础

朱之悌 主编

中国林业出版社出版 (北京西城区刘海胡同7号)

新华书店北京发行所发行 振兴印刷厂印刷

787×1092毫米16开本 12.5印张 261千字

1990年4月第一版 1990年4月第一次印刷

印数 1—5,000册 定价: 2.55元

(京)第033号 ISBN7-5038-0521-8/S·0231

前 言

编写一本适用于我国林业院校的遗传学教材，是当前刻不容缓的事。新中国成立以来我国林业院校遗传学教材变化很大，自70年代以后各校才根据现代遗传学的体系开设遗传学课程，作为指导林木育种学的理论基础。因此对我国林木遗传学的教学来说，就有个转轨定向的问题，就有个学习普及和重新讲授现代遗传学问题，这就产生了编写遗传学教材的必要性。其次，目前我国各行各业高等院校的遗传学教学中，几乎都有以行业特点组织编写的遗传学，如植物遗传学、微生物遗传学、人类遗传学、动物遗传学等教材，唯独没有林木遗传学。1980年全国林业院校51位林木遗传育种学的主讲教师利用在北京西山开会的机会，一致主张针对木本植物的特点，编写一本适合林业院校教学需要、篇幅较小、精简扼要的遗传学教材，以满足当前教学需要，同时对这本教材的内容和学时也作了讨论，制定了教学大纲，并建议各兄弟院校试行编写，以推陈出新，推动教学。我们这本“林木遗传学基础”就是出于这一倡议，根据上述教学大纲而编写的。开初以油印的方式，1983年以后改用铅印，在北京林业大学和其他一些兄弟院校林业专业中试用。在广泛听取本专业师生意见的基础上，1988年又进行了大量的修改和补充，1989年作为全国试用教材，交由中国林业出版社出版发行。

本书内容除绪论外，共分十一章，由五个部分组成：第一部分（第一章至第四章）主要阐述遗传的细胞学基础及遗传的基本规律；第二部分（第五章）为分子遗传学基础；第三部分（第六章至第八章）为遗传的变异，包括基因突变、染色体数目及结构的变异；第四部分（第九章）为细胞质遗传；第五部分（第十章和第十一章）为林木群体遗传和数量性状遗传。第一章由林惠斌同志编写；第九章由朱大保同志编写；第十章和第十一章由续九如同志修改和编写；绪论和其余各章则由朱之悌同志编写、林惠斌同志修改。由于编者水平有限，错误和疏漏之处在所难免。敬希读者批评指正。

朱之悌

1989年7月于北京

目 录

前言

绪论..... (1)

- 一、遗传学研究的对象和任务..... (1)
- 二、遗传学的发展历史..... (2)
- 三、林木遗传学和树木育种学的关系..... (3)
- 四、林木树种在遗传学研究中的特殊性..... (6)

第一章 遗传的细胞学基础..... (8)

第一节 植物细胞的结构和功能..... (8)

- 一、细胞膜..... (8)
- 二、细胞质..... (9)
- 三、细胞核..... (10)

第二节 染色体的形态、结构和数目..... (11)

- 一、染色体的形态特征..... (11)
- 二、染色体的结构..... (12)
- 三、染色体的数目..... (13)

第三节 细胞的分裂..... (14)

- 一、细胞的有丝分裂..... (15)
- 二、细胞的减数分裂..... (16)

第四节 染色体在树木生活史中的周期变化..... (19)

第二章 分离定律..... (21)

第一节 一对相对性状的遗传..... (21)

- 一、相对性状及其特点..... (21)
- 二、一对相对性状的杂交试验..... (22)

第二节 分离现象的解释..... (24)

- 一、遗传因子分离假说..... (24)
- 二、基因型与表现型..... (26)

第三节 因子分离假说的验证..... (27)

- 一、测交法..... (27)
- 二、自交法..... (28)
- 三、花粉测定法..... (29)

第四节 分离定律的应用..... (29)

第三章 独立分配定律..... (31)

第一节 两对相对性状的遗传..... (31)

第二节 遗传因子自由组合假说——自由组合定律..... (33)

第三节 林木树种中遗传因子自由组合的例子..... (35)

第四节 遗传因子自由组合假说的验证..... (36)

- 一、测交法..... (36)

二、自由组合定律的细胞学基础	(37)
第五节 统计学原理在遗传研究中的应用	(39)
一、概率的应用	(39)
二、二项式展开的应用	(41)
三、 χ^2 测验(卡方测验)	(43)
第六节 孟德尔遗传定律的发展——基因的相互作用	(44)
一、等位基因与非等位基因	(45)
二、不完全显性	(46)
三、基因的互补作用	(46)
四、基因的累加作用	(47)
五、基因的重叠作用	(48)
六、基因的上位作用	(48)
七、基因的抑制作用	(49)
第七节 独立分配定律的应用	(51)
第四章 连锁遗传定律	(52)
第一节 性状的连锁遗传现象	(52)
第二节 连锁遗传的解释和验证	(54)
第三节 连锁和互换的遗传机理	(56)
一、完全连锁和不完全连锁	(56)
二、交换的细胞学证据	(57)
第四节 交换值及其测定	(60)
第五节 基因定位与连锁图	(60)
一、两点测验法	(60)
二、三点测验法	(61)
三、干扰和符合	(63)
四、连锁遗传图	(63)
第六节 连锁遗传定律的应用	(63)
第五章 遗传物质的分子基础	(65)
第一节 DNA作为主要遗传物质的证据	(65)
一、DNA作为主要遗传物质的间接证据	(65)
二、DNA作为主要遗传物质的直接证据	(66)
第二节 DNA和RNA的分子结构和复制	(68)
一、核酸的分类及其组分	(69)
二、DNA和RNA的分子结构	(72)
三、DNA的复制	(76)
第三节 DNA和遗传密码	(73)
一、三联体密码	(78)
二、三联体密码的翻译	(78)
第四节 DNA与蛋白质合成	(80)
一、信使核糖核酸(mRNA)	(80)
二、核糖体核糖核酸(rRNA)与核糖体	(81)
三、转移核糖核酸(tRNA)	(83)

四、蛋白质在核糖体上的合成过程及中心法则	(86)
第五节 遗传工程	(88)
一、基因工程实施的一般步骤	(83)
二、林木基因工程进展	(92)
第六章 基因突变	(96)
第一节 性状的变异和原因	(96)
一、变异的普遍性和多样性	(96)
二、变异的种类与区分	(96)
第二节 基因突变	(99)
一、基因突变的概念和意义	(99)
二、基因突变的频率和种类	(99)
三、基因突变的一般特征	(101)
四、基因突变的表现和鉴定	(103)
五、基因突变的分子基础	(104)
第三节 诱变剂及其诱变机理	(108)
一、紫外线照射诱导突变	(108)
二、电离射线照射诱导突变	(109)
三、化学物质处理诱导突变	(110)
第七章 染色体的结构变异	(112)
第一节 缺失	(112)
一、缺失的类别和检查	(112)
二、缺失的遗传效应	(113)
第二节 重复	(114)
一、重复的类别与检查	(114)
二、重复的遗传效应	(115)
第三节 倒位	(116)
一、倒位的类别和检查	(116)
二、倒位的遗传效应	(118)
第四节 易位	(118)
一、易位的类别和检查	(118)
二、易位的遗传效应	(119)
第八章 染色体的数目变异	(121)
第一节 染色体组及其变异	(121)
一、染色体倍数性系列	(121)
二、染色体组及染色体数目变异类型	(122)
第二节 整倍体的变异	(123)
一、单倍体	(123)
二、多倍体	(124)
三、染色体组加倍的途径和秋水仙素处理	(129)
第三节 非整倍体的变异	(130)
一、单体与缺体	(130)
二、三体与四体	(131)

三、非整倍体在育种上的利用.....	(133)
第九章 细胞质遗传.....	(136)
第一节 细胞质遗传的概念和特点.....	(136)
一、细胞质遗传的概念.....	(136)
二、细胞质遗传的特点.....	(137)
第二节 细胞质遗传的物质基础.....	(138)
一、细胞质基因.....	(138)
二、细胞质基因与细胞核基因之间的关系.....	(139)
第三节 植物雄性不育的遗传.....	(139)
一、雄性不育的类型.....	(139)
二、雄性不育性发生的机制.....	(141)
三、雄性不育的利用.....	(141)
第十章 群体的遗传.....	(143)
第一节 基因频率与基因型频率.....	(143)
一、群体遗传学的产生.....	(143)
二、基因频率和基因型频率.....	(143)
第二节 遗传平衡定律.....	(146)
一、遗传平衡定律的证明.....	(146)
二、平衡状态下基因频率的计算.....	(149)
第三节 影响群体基因频率和基因型频率的因素.....	(151)
一、选择.....	(151)
二、基因突变.....	(157)
三、基因迁移.....	(158)
四、遗传漂移.....	(158)
五、杂交与近交.....	(159)
六、隔离及其在进化上的作用.....	(161)
第十一章 数量性状的遗传.....	(163)
第一节 数量性状的概念和遗传机理.....	(163)
一、数量性状的概念和特征.....	(163)
二、数量性状遗传的机理——微效多基因假说.....	(164)
第二节 数量性状表型值的剖分及其方差.....	(167)
一、表型值的剖分.....	(167)
二、基因型值的剖分.....	(169)
三、数量性状的数学模型.....	(170)
四、数量性状表型值方差及其剖分.....	(173)
第三节 遗传力的估算.....	(174)
一、遗传力的概念.....	(174)
二、遗传力估算的方法.....	(175)
三、遗传力的应用.....	(186)
第四节 数量性状的选择改良和遗传增益的估算.....	(187)
一、选择改良的步骤.....	(187)
二、遗传增益的估算与实际增益的对比.....	(190)

绪 论

一、遗传学研究的对象和任务

遗传学是生物科学中一门十分重要的理论学科，它涉及到生命起源和生物进化的机理；它又直接为动植物和微生物的育种工作服务，是良种选育和遗传控制的理论基础；与人类的医学和保健事业也有密切的关系。所以遗传学不仅在理论研究上，而且在生产实践上都有十分重要的意义，是当今生物科学中最为活跃的学科之一。

遗传学研究的对象是生物的遗传与变异，所以遗传学就是研究生物遗传与变异的科学。什么是遗传与变异、生物为什么产生遗传与变异、它们遵循什么规律、其物质基础是什么、能否通过控制遗传与变异为人类服务等等，所有这些问题都是遗传学要研究的主要内容。

在生物界有两个最普遍、最基本的特征，就是性状的遗传与变异。所谓遗传是指子代与亲代相似的现象，“种瓜得瓜，种豆得豆”这是对遗传现象的形象描述。比如，林木育种不管繁殖了多少代，也不管分布有多么广，但终究松树还是松树、杨树还是杨树，总不致于种瓜得豆、育柳成杨。这说明遗传是伴以稳定性为基础的，没有遗传的稳定性，也就不成为其遗传，这是生物最普遍、最基本的特征之一；然而，遗传的稳定性仅仅是相对的，遗传只意味着相似，绝不是相同。亲子代间，子代各个体之间，总是存在这种或那种差异，决不会完全相同，例如林木，即使同株母树后代，它们在冠形、干形、分枝、皮色、叶形、生长速度等性状上总会有些差异，它们彼此间有差异，与亲代也有差异，这种有差异的现象，就叫变异。性状的丰富性和多样性，正是来源于变异，变异是生物又一个最普遍、最基本的特征。变异贯穿在生物系统发育和个体发育之中，变异是绝对的，无一例外的。

遗传与变异是生命物质不断运动、通过繁殖反映出来的现象，是既对立又统一的两个矛盾着的方面，它们相互对立，相互制约，在一定条件下又相互转化。试想，如果没有遗传，则生物性状就得不到继承与积累，就没有性状的稳定；没有变异，则新性状将不会产生，物种就不会发展与进化，进化也就没有原料；没有变异新性状的产生，遗传也就是一句空话。另一方面，遗传的性状受到变异的“破坏”，新产生的性状又得到遗传。所以遗传不单是消极的、保守的，它也是积极的、建设的，而变异不单是“破坏”的，取消的，而也是进取的、创造的。遗传与变异在物种进化发展的漫长长河中，自然选择为其规定了前进的方向。所以遗传、变异及自然选择是物种进化的三大动力，也是新品种选育中实现在人工条件下进化的手段。

遗传与变异的性质既然如此，因此遗传学研究的任务，自然就是从研究遗传变异的现象出发，了解引起遗传变异的原因，进而掌握其规律，最终为新品种选育和遗传控制服

务,使遗传学成为人类改造自然、控制种性、为人类谋福利的有力武器。

二、遗传学的发展历史

遗传学的发展历史,大致经历了经典遗传学与现代遗传学两个发展阶段和个体遗传学、细胞遗传学与分子遗传学三个研究水平。直到今天,遗传学已发展成为拥有30多个分支学科的庞大的日趋复杂和精密的理论系统。

19世纪是科学思想上非常活跃的时代,当时许多新兴概念形成了今天的物理学、化学、地质学与生物学的基础。例如19世纪在生物科学上三个发现,就成为今天的细胞学、进化论和遗传学的基础。第一是发现了活的细胞,证明一切有机体俱由细胞所组成,在细胞的繁殖与分化中,产生了有机体及其器官,从而肯定了细胞是有机体的结构单位和生命活动单位,宣告了细胞学的诞生。第二是1859年出版了达尔文的《物种的起源》,证明了一切动植物种俱由进化而来,一个种起源于另一个种。进化的动力来源于遗传、变异与自然选择,宣告了“进化论”思想的建立。第三是1865年发表了孟德尔(Mendel G.J, 1822—1884)的“植物杂交试验”的结果,证明控制豌豆的性状和遗传的有一种专门的物质(孟德尔称之为遗传因子),能不改变地通过性细胞一代传给一代,并确定了这些因子的遗传规律(即后来称之为基因分离定律和自由组合定律),奠定了遗传学的基础。孟德尔对于遗传因子的成分并没有明确的概念,因当他发表论文的时候(1865年),细胞学还处于萌芽状态,虽然细胞是被确认了,但染色体还未发现,细胞核的作用直到1880年才较清楚。由于孟德尔的学术成就,超越了他所处的时代,所以他的贡献没有为当代所赏识,以致论文发表后被遗忘了30多年,直到1900年重新发现时,才为生物界所接受。1900年由三位生物学家,即德国的柯林斯(Carl Correns)、荷兰的戴弗里斯(Hugo de Vries)和奥国的薛尔马克(Von. Tschermak)重复了孟德尔的杂交试验,并作出了与孟德尔同样的结论。这时孟德尔工作的全部意义和结论才为多数细胞生物学家、动植物育种学家所认识,于是重新发现孟德尔工作的1900年,标志着遗传学的诞生。

孟德尔的遗传假说在1900年后才被认识的另一重要原因是由于在这段时期,细胞学在其发展史上,经历了一个转折时刻:染色体被认识了,而且猜想是遗传物质的载体;有丝分裂的意义已被赏识,减数分裂开始理解,1903年认识到减数分裂和其同源染色体分开,形成配子,接着受精结合成为合子,这些都为接受孟德尔的假设,提供了理解基础。经过这些准备之后,人们接受了孟德尔的遗传理论,及至1906年,遗传学这一学科名称,首次为贝特逊(Bateson, W.)提了出来。

1906年贝特逊等人在香豌豆杂交试验中发现了性状的连锁现象,1909年约翰逊(Johannsen 1859—1927)发表了“纯系学说”,他提出用“基因”一词,代替孟德尔假想的遗传因子,并启用基因型和表现型术语,把遗传基础与表现性状科学地区别开来。尤其在1910年以后,摩尔根(Morgan T.H. 1866—1945)等人用果蝇为材料,进行了大量的遗传试验,同样也发现了性状的连锁现象,证明孟德尔的遗传定律与染色体的遗传行为一致,把孟德尔所假想的遗传因子(即后来称为基因)具体落实到细胞核内的染色体上,从而创

立了基因论,证明基因就在染色体上,染色体是基因的载体,基因呈直线排列,于是提出连锁与互换的遗传定律。摩尔根的连锁定律与孟德尔的分离和自由组合定律结合起来,称为遗传学的三大基本定律。所以遗传规律的细胞学研究,把遗传学相对性状通过假想因子世代相传的个体研究水平推进到细胞学研究水平,于是细胞遗传学遂告诞生。这时的遗传学,即建立在细胞染色体的基因理论基础之上的遗传学,被称为经典遗传学,或经典遗传学发展阶段。

现代遗传学发展阶段,是从1940年开始的,这时的遗传学研究,进入了一个转折时期,一些生化学家和微生物学家,他们带着自己的先进研究手段,参加到遗传学的研究中来,对遗传物质——基因的化学本质进行研究,研究的材料也不用前人的豌豆、果蝇等动植物了,而改为小巧、繁殖快的微生物。如1941年比都尔(Beadle,W.)等人用红色面包霉为材料,系统地研究了基因与生化合成间的关系,证明基因是通过它所控制的酶,在代谢中去控制生化反应,从而控制遗传的性状,于是比都尔提出“一个基因一个酶”的理论。1944年艾委瑞(Avery,O.T.)等人用细菌转化试验,有力地证明了去氧核糖核酸(DNA)就是遗传物质。特别是英国学者克里克(Crick,F.H.C.)和美国学者瓦特生(Watson,J.D.)提出了著名的DNA双螺旋结构模型。这一理论更清楚地说明了遗传物质就是DNA分子,基因就是DNA的片段,它控制着蛋白质的合成。基因的化学本质的确定,标志着遗传学的研究进入了一个崭新阶段——分子遗传学的发展阶段,宣告了分子遗传学的诞生,使遗传学的研究由细胞学的水平进入到分子水平。分子遗传学犹如遗传学中的“生长点”,表现出巨大的生命力。70年代后,分子遗传学家已成功地进行人工分离基因和人工合成基因,然后在体外进行组装,再引入受体细胞中,定向地改变生物遗传性状,从而开创了遗传工程的新时代。

从细胞遗传学问世前后到分子遗传学的今天,遗传学的研究已呈多手段、多层次、多方面的迅速发展,它不仅从宏观到微观,从个体到细胞到分子,而且同时也从孟德尔时代的个体遗传学向群体遗传学的发展方向。由于一些数学家、生态学家也加入到遗传学研究中来,从而建立了数量遗传学、群体遗传学、生态遗传学和进化遗传学等分支。与此同时,原来一些从事动植物遗传学研究的科学家,他们将遗传学的一般原理,应用到具体研究对象上,从而建立了动物遗传学、作物遗传学、微生物遗传学和人类遗传学等,遗传学真象长上了翅膀一样,向多方面飞跃发展,它真不愧为生物科学中的带头学科,从1900年至今的几十年中,就发展成为拥有30多个遗传学分支的学科,成为一个十分庞大和完整的系统,并日趋复杂和精密。

三、林木遗传学和树木育种学的关系

虽然广义的林木遗传学或林木遗传育种学,在将普通遗传学一般原理结合到以树木为对象的遗传育种研究上已有几十年的历史了,然而狭义的林木遗传学,即以树木为材料的细胞遗传学、分子遗传学、群体和数量遗传学的研究,今天还处于不断发展与形成之中。这是因为林木生长周期长、树体大、经营分散等特点,使研究者都不愿以林木为研究遗传变

异的材料,所以在几个应用遗传学研究部门中,如与动物遗传研究中的家畜遗传学、植物遗传研究中的作物(如玉米、小麦、水稻等)遗传学以及微生物遗传学、人类遗传学等相比,不能不承认,就数林木遗传学产生得较晚,发展得较慢。虽然在国外的一些书刊文献上,有关林木遗传学的材料很多,但主要还是一些树木育种或树木改良等方面的内容。

其实林木遗传学、林木育种和树木改良这三者在字面上虽有相近之处,但其含义与目的则各有不同。根据Bruce Zobel等人的意见认为:林木遗传学是指限于对林木进行遗传学研究的那些活动,研究的目的在于弄清树木或树种间的遗传关系。例如对同一属内不同种间进行可配性研究,这时采用杂交的目的是为了了解其遗传关系,而不是为了育种。林木育种学是指为解决某些专门性问题或进行良种选育的那些活动,例如进行抗性育种或材性育种。至于林木改良则是指将树木种性的控制和林地经营(如林土准备和施肥等)二者结合起来,使林地总产量和质量都得到提高。所以林木改良是指良种和良法的结合,通过育种和栽培技术措施,在同一林地上,多快好省地生产出更多的产品。

下面谈一下遗传学与育种学的关系。

遗传学是理论学科,而育种学则是在遗传学理论指导下的应用,所以育种学是应用学科。育种学上一切行之有效的技术措施,无不植根于遗传学的理论之中。在遗传学的理论宝库当中,对林木树种的遗传改良来说有三个方面(或分支)对林木育种学关系极大,是林木育种研究中必不可缺的理论基础。这三个方面一个是细胞遗传学,一个是分子遗传学,第三个是群体遗传学和数量遗传学。它们各自与林木育种的联系简要引述如下:

(一) 细胞遗传学

在树木辐射育种和杂交育种中,研究者常从细胞学的角度来研究细胞特别是核中染色体的结构、数目、生殖时的分离与重组、交叉与互换等遗传效应。一切性状是由基因控制的,而染色体是基因的载体,如在有性过程中,染色体发生了重组,当然染色体上边的基因也就发生了重组,这就带来了性状的重新组合。好的性状组合在一个个体之中,这当然是杂交育种所希望的,因为这样我们就可以在两个以上的杂交亲本中,取长补短,培育出自然界所不存在的品种或类型。

一般情况下,染色体的形态、结构和数目都是相对稳定的,这导致了物种、性状的稳定性。但在特殊的诱变剂影响下,发生基因和染色体结构的变异,如发生了缺失、重复、倒位、易位的变异,这种变异与自然界自发产生的变异相比,频率要高出几百倍,从而我们可以不等待自然的恩赐,而通过突变育种向自然夺取。这就为我们辐射育种打下了基础。事实上,在农作物、果树、蚕桑、工业微生物的辐射育种上,获得了许多有价值的成果。

在自然树木中,一般都是二倍体树木,即细胞核中含有两套染色体组,一套来自父方,一套来自母方。如杨树,每套染色体含有19根,两套为19对38根,这38根染色体世代相传,控制了杨树的各种性状及其稳定性,但如果在某种诱变剂作用下,父方染色体缺失一根,为18根,即产生了 $(n-1)$ 的配子,则受粉后产生 $(2n-1)$ 的单体;如母方也为18根,则产生 $(2n-2)$ 的缺体;如父方产生了20根 $(n+1)$,则受精后将产生 $(2n+1)$ 的三体;

如母方也为20根,则将产生 $(2n+2)$ 的四体。这些染色体的非整倍变化,常导致产生育种上极为有价值的育种材料,人们据此可以进行基因(性状)染色体定位和进行染色体替换的染色体工程,象目前在小麦、玉米、烟草上,完全可以有把握地在分析某一性状所属的某根染色体的基础上,进行染色体替换,使载有优良基因的染色体,都囊括在栽培品种之中。这种技艺,是细胞遗传学的近代成果,将它用于育种,巧夺天工,令人赞叹。

染色体除了有非整倍变化外,尚有整倍体的变异,即细胞核中含有三套、四套染色体组,形成三倍体、四倍体。如树木中的巨型山杨,先是天然发现,后是人工培育的三倍体类型,它的生长速度,比二倍体快一倍,而且抗心腐病,是树木多倍体育种中成功的例子。多倍体与单倍体育种,为林木育种工作者增添了又一有力武器。

(二) 分子遗传学

分子遗传学是研究基因的化学本质及性状表达的科学。从1868年米希尔(Miescher)第一次发现了核酸,到1944年艾委瑞证明DNA是遗传物质;从1953年克里克和瓦特森建立的DNA双螺旋结构模型到1970年后的基因工程的兴起,短短的几十年时间分子遗传学的进展是惊人的。今天基因物质已不是从前某些学派嘲弄的借口了,而是当前人们对遗传与变异、性状的复杂性与多样性、性状传递中的稳定性与变异性等遗传现象的理解所必不可少的理论基础。在林木育种中,不论是自然条件下的芽变或人工条件下的诱变,都必须提高到分子遗传学的水平上加以理解。

虽然从现阶段来看,基因工程只是在微生物中应用,农业上正在研究,在林业上应用和成功的例子很少,然而基因工程是一个十分先进而有效的学科,它在林业上的应用未必象一般人想象的那么困难;应用的时间也未必比一般人预料的晚。1987年第一个抗灭草剂的基因成功地人工转移到白杨杂种上,使这一杨树无性系获得能抵抗灭草剂扑杀,在四周杂草遭到灭顶之灾中,杨树安然无恙。这说明象树木这种庞然大物,在精巧的基因工程面前却变得十分驯服,比常规改良要容易和有效得多。所以分子遗传学的研究,基因工程的尝试,在树木育种上也是十分有前途的。

(三) 群体遗传学与数量遗传学

在遗传学分支中,对树木遗传育种来说,今天一个十分重要的方面,可能是群体遗传学与数量遗传学。群体遗传学和数量遗传学是继孟德尔遗传学之后,由一些数学家研究遗传而建立起来的遗传学分支。孟德尔遗传学是研究一个家系,追踪一个性状从亲代到子代的传递规律。这是从自花授粉繁殖方式上研究出来的遗传学,是在“家庭水平”上建立起来的,但对异体受精的动植物,如对畜牧与森林来说,它们的繁殖方式,则几乎是随机交配的;它们的子女,是一个异交群体的后代,接着又进行异交;所以它的子女,是一个混杂的社会,而不是一个家系;是群体而不是个体;主要的研究性状,是数量性状(如产肉量、产奶量,和木材产量)而不是质量性状(如红花、白花……);所以以研究群体和数量性状而建立起的群体遗传学和数量遗传学,当然对林木育种的推动和应用,就显得十分贴切和

重要,这一点在畜牧育种上已经证明了,并在生产上取得显著的成就;在林木育种上,今天已成为不可缺少的工具。

强调群体遗传学和数量遗传学的重要,一点也不能忽视孟德尔遗传学的重要性。因为孟德尔遗传学+数学,产生了群体遗传学;而群体遗传学+统计,又产生了数量遗传学。这二个遗传学都是运用孟德尔遗传学的基本概念(如基因对性状的控制)和基本规律(分离律、自由组合律和连锁与互换)来进行分析的。差别之处,只是它们应用数学的手段,来研究某一性状在群体中的频率(p 或 q)和频率的变化;研究在无干扰的情况下,群体各基因型频率守恒($p^2 + 2pq + q^2 = 1$);以及在干扰的情况下,平衡群体的破坏、群体的演变与分解。差异之处,还在于数量遗传学发展了孟德尔“一个基因一个性状”的概念,而引进“微效多基因”的概念,说明数量遗传受多基因控制,它们是众多的、微效的、作用相等可加的,和容易受环境影响的。基因与基因之间,虽无孟德尔所说的显性与隐性之分,但有增效与减效之别。再加上统计上的平均数、标准差、方差、相关与回归等分析手段,数量遗传就可以将一个表型结果的成因($P = G + E$),分割为它的方差组分 $\sigma_p^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2$,从而计算出遗传力(h^2)、重复力(t)和遗传相关(r)这些遗传参数,然后运用这些参数去进行良种选育,使我们能透过表型的假象而识别遗传性状的好坏,和性状受遗传制约的程度、预期的遗传增益和环境对基因的互作等。这个分支对林木选种、杂交、种子园、采穗园和种源试验等方面都有切实的用场,是一个行之有效、立竿见影的武器。

四、林木树种在遗传学研究中的特殊性

林木树种在遗传学研究中的特殊性来自两个方面:一是林木树种的本身;二是为之服务的林木育种学当前发展阶段的需要。林木树种生长周期长,目前多数处于野生状态,基本上属于随机交配的群体,栽培的产品主要是木材,而不是食品。因此栽培的目的不是取其种子与果实,而是可以进行无性繁殖产生的产品,它们又都属于数量性状。由于这一缘故,林木树种在遗传学研究中就具有其区别于一般农作物和家畜遗传学研究的特殊性。

(一) 群体遗传学与数量遗传学在林木遗传学研究中占有突出的地位

当前林木遗传学的研究,主要还是通过林木育种的渠道,结合育种任务而进行,从中促进遗传学的发展。而现阶段林木育种的主要内容,还是停留在对野生资源的选择和利用上。因林木树种种类繁多、生境复杂、变异多样,种内有丰硕宽厚的基因库,而且这些树木又很少选择,主要处于野生资源水平,稍加选择就可获得很大增益,所以今天的林木种源选择、林分选择、单株选择,这三级水平的生长变异,及其变异模式的研究和多点栽培后同一无性系、家系或种源基因型与环境互作的研究等,就成为现阶段林木育种关心的问题。象种子园建园前的选优、无性系建园前的选优、种源试验、家系或无性系测定等活动,无不必须在群体变异研究的基础上开始。

对群体进行研究,对群体数量性状进行估算,自然就离不开群体遗传学与数量遗传学的理论指导。森林是群体,而不是个体;是着眼于数量性状,而不是质量性状;对群体进

行改良,是通过选择压对群体基因型频率和基因频率进行影响或人为干涉,而不是从头人造一个群体……所有这些都要求从事林木育种工作者有很好的群体遗传学与数量遗传学的知识,有很好的数学和统计水平,才能适应林木育种所要求的理论基础,所以在林木遗传学研究中,群体和数量遗传学的研究就占有突出的地位。

(二) 个体改良的遗传学研究成为林木无性系育种注意的中心

自本世纪70年代以来,传统的用种子繁殖而进行的林业改用无性系繁殖而使遗传增益倍增,从而开创了无性系林业的新阶段。一些能用无性繁殖方法繁殖的树种,纷纷走无性系育种道路,决不再搞种子园,这成为当前各国林业发展的趋势。在这种情况下,理所当然个体改良的遗传学研究,就成为无性系育种的中心。人们着眼于一个单株获得改良以后,通过无性繁殖成为无性系再去造林,使个体基因型值就转化为群体均值,增益就上去了。这样一来,对个体进行改良的理论和技术的提高到新的高度,这就必须求助于一切能够对个体进行改良的理论和技术的,如细胞遗传学、分子遗传学和辐射遗传学等理论,进行基因重组、杂交优势获得、染色体加倍、染色体替换、染色体理化诱变及至细胞融合、外源DNA导入、基因工程等先进技术的引进。这些技术都是在遗传学坚实的理论基础指导下进行的,所以林业部门从事林木遗传育种的专家,不仅要有坚实的群体遗传学和数量遗传学的理论基础,而且还要有坚实的细胞遗传学和分子遗传学的理论基础,否则对今天发生的、明天更加普遍和重要的无性系育种的要求,就会相形见绌,变得准备不足。所以今天林木遗传学研究的动向,在强调群体遗传学重要性的同时,又把个体改良的遗传学研究,列入当前林木遗传学研究的重点课题。个体改良的技艺,就成为无性系育种注意的中心。

(三) 与几个生物部门相比,林木遗传学发展最晚、干扰最多、力量最弱

与农业、畜牧业几个部门应用遗传学相比,今天林木遗传学的研究还处于较低水平。原因除林木本身研究材料的不便性外,先天不足、后天失调、对遗传学的重要性认识不足也是原因之一。我国林业院校中现代遗传学的普遍开设与传播是在1976年以后才正式开始的,在这以前林业院校多数是讲“米丘林遗传学”。这个遗传学因不是建立在科学试验的客观基础之上,缺乏科学的理论依据,也说不上是遗传学的一个科学流派,所以在一些国家推行近30年之后,就被包括苏联在内的各国遗传学家们所屏弃了。这是遗传学发展史上的一段曲折,它对科学的遗传学的建立与传播,是个严重的干扰。我国也是受害国之一,林业尤为深刻。这是因为林业院校多数是在解放后新建的,建立后就几乎清一色的“米丘林遗传学”,一学就近30年,使我们的思想认识和林木育种事业蒙受严重的干扰,这样就造成了林木遗传学的先天不足,后天失调的局面。这种影响直至现在还未完全消除。林业院校中对遗传学的重要性的认识,远不能与农业院校相比,这是我国林木遗传学与别的生物遗传学相比的一个认识差距。

第一章 遗传的细胞学基础

细胞是生物体结构和生命活动的基本单位，除病毒和噬菌体等最简单的生命类型外，所有的生物都是由细胞组成。细胞内含有全套遗传信息，在生命活动中具有遗传的全能性，所以不论是研究代谢活动的生理功能、还是性状的遗传变异，都必须以细胞为基础。

繁殖是生物的本能，没有繁殖就没有世代绵延，就没有物种的发展与进化。而遗传与变异，则是只有通过繁殖后代才能观察出来的现象，不论是哪一种繁殖，有性繁殖或无性繁殖，都必须在细胞的基础上，通过一系列的细胞分裂，繁育出有性或无性的后代。所以在正式进入研究遗传和变异规律及其机理以前，必须首先了解细胞的结构、功能、细胞的分裂方式、以及生物繁殖方式与遗传表现的关系。

第一节 植物细胞的结构和功能

一般植物细胞虽因种类、器官、或组织的不同而在形状、大小上有所差异，但它们都由细胞壁和原生质体所构成。细胞壁内的原生质体，是细胞有生命的部分，它包括细胞膜、细胞质和细胞核三部分（图1-1）。

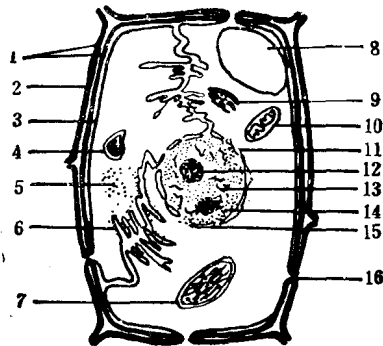


图 1-1 植物细胞模式

- 1.细胞壁 2.胞间层 3.细胞膜 4.溶酶体
- 5.核糖体 6.内质网 7.叶绿体 8.液泡
- 9.高尔基体 10.线粒体 11.细胞核 12.核仁
- 13.染色质 14.核液 15.核膜 16.胞间连丝

一、细胞膜

细胞膜又称为原生质膜或简称为质膜，是一切细胞不可缺少的表面结构，是包被在细

胞原生质外边的一层薄膜，它使细胞成为具有一定形态的结构单位，藉以维持和调节细胞内微小环境的相对稳定性。

在一般光学显微镜下，质膜很难看清，但在电子显微镜下，可看出它的超微结构，这种膜并非只有细胞膜才有，在细胞其他方面，如在核膜和液泡膜上，在内质网上以及细胞器如质体、线粒体、溶酶体，都具有膜状结构，事实上它们是被膜隔开的部分，使整个原生质体成为有着各种各样膜分隔的膜系统。

在膜系统中，所有的膜都是由蛋白质和磷脂组成，此外还有少量的糖、核酸和水。大量试验证明，膜显然不是一种静态结构，它的组成经常随细胞生命活动而有所变化。

质膜对细胞生命活动具有重要的作用。据近来研究，认为质膜是流动性的、嵌有蛋白质的磷脂双分子层结构。它的主要功能是主动而有选择地通透某些物质，既能阻止胞内有机物的渗出，又能选择胞外一些物质的渗入。许多研究证明，质膜上各种蛋白质可与某些物质相结合引起蛋白质空间结构的改变，即所谓变构作用，而导致物质的排出或摄入。此外质膜还有能量与信息传递的功能，质膜上有大量的酶，是进行生化反应的重要场所。质膜上还有许多微孔，是胞间连丝的通道，使相邻细胞原生质成为一体。一些大分子物质，通过这些微孔从一个细胞穿壁进入另一个细胞。

二、细胞质

细胞质是指细胞膜与细胞核之间的全部物质，包括细胞浆和细胞器，细胞浆呈胶体溶液状态，内有许多蛋白质、脂肪和溶解在内的氨基酸分子和电解质。细胞器是指细胞质中具有一定形态、结构和功能的物体，其中线粒体、质体、核糖体和内质网等具有重要的遗传功能。

(一) 线粒体

除细菌和蓝绿藻外，线粒体是动植物细胞中普遍存在的细胞器。在光学显微镜下，线粒体呈多种形态，如圆形、椭圆形、圆柱形甚至线形，但多数呈椭圆形。它们数量很多，尤其在细胞生命活动旺盛时期。在电镜下，可看到线粒体的超微结构，它是由内外两层膜组成，外膜光滑，内膜向内回旋折叠，形成许多横隔，上附有致密的基粒。线粒体含有多种氧化酶，能进行氧化磷酸化，产生高能键的三磷酸腺苷（ATP），是贮存和传递能量的场所。因而线粒体成为细胞里氧化和呼吸作用的中心。实验表明，细胞代谢活动中所需的能，95%来自线粒体，所以线粒体可认为是细胞中的动力站。

线粒体含有大量的脂类，主要是磷脂类，它是线粒体双膜结构的重要成分。线粒体含有DNA、RNA和核糖体等，有独立合成蛋白质的能力，因此线粒体被认为象染色体那样，是遗传物质的载体。但由于线粒体DNA的碱基成分又和核内DNA不同，这两种DNA在杂交试验中不相互作用，线粒体DNA不与组蛋白相结合，表现为裸露的、紧密排列的环状，因此有人认为细胞质里的线粒体与细胞核是两个不同的遗传体系。线粒体有自己的DNA聚合酶，可进行自我复制。还有资料证明，线粒体有自行加倍和突变的能力，这些都是作为