

林木遗传育种基础



著

林木遗传育种基础

顾万春 编著

科学出版社

林木遗传育种基础

顾万春 编著



广西人民出版社出版

(南宁市河堤路14号)

广西新华书店发行 广西民族印刷厂印刷

*

开本787×1092 1/32 11·25印张 247千字

1984年2月第1版 1984年2月第1次印刷

印数 1—4,200册

书号：16113·108 定价：1.00元

前　　言

森林是地球上给人类贡献最大的可再生的资源，它对于环境保护、提供林产品和生物能源等都有重大意义。由于世界人口不断增加，森林和宜林地面积逐渐缩小，因此迫切需要提高现有林地的生产率。林木遗传育种学是用以提高营林生产率的重要学科，在国内外发展都很快。

林木育种的任务就是为在特定立地条件下，选择生长快而又安全的造林材料，为各种立地条件下寻求适宜的高生产率品种的最佳组合；或者说，以育种手段实现林地最佳生产力。不同树种、不同生态条件和经济条件，在育种技术上可能有较大的不同，但林木育种的原理是相通的。同时，林木育种的大部分原理是个体遗传学、数量遗传学和群体遗传学的应用和发展。

为了满足林业工作者尤其是林木育种和种苗专业人员学习的需要，编者将自1978年以来分别多次在全国性和省（区）级的林木遗传育种训练班上的讲稿，加以补充编成本书。全书十三章，第一章绪论；第二至四章梗概地介绍遗传学基本概念、数量遗传、群体遗传和生态遗传；第五至七章介绍林木变异和遗传改良的原理和方法；第八至十章系统地介绍林木种源试验原则和方法；第十二章综合分析当前林木育种中的多世代育种、基因库、育种区、育种方案，以及国

外林木育种的借鉴；第十三章是集中解答林木遗传育种的试验分析方法和例题。本书在阐述遗传理论时注意联系林木育种工作实践，在介绍育种技术时联系遗传原理和新的研究方法与成果，其中引用了一些完全不同的试验结果，有助于在育种实际工作中开拓思路。书后附常用林木育种名词简释。总之，全书力求理论联系实际，便于读者理解和运用。本书可供林业、园林科技人员阅读，还可供林业大专院校师生参考。

在编写过程中，承蒙徐纬英教授的指导，得到黄鑫、马常耕、王瑞玲等同志的帮助，中国林木种子公司涂光涵高级工程师和李振誉工程师以及广西林业局给予的热情帮助，在此一并致谢。

顾万春

1982年10月于中国林业科学
研究院林业科学研究所

目 录

第一章 绪论	(1)
第一节 遗传学与林木育种.....	(1)
第二节 林木育种工作中的认识论.....	(3)
第二章 遗传学的基本概念	(7)
第一节 遗传学的发展.....	(7)
第二节 遗传物质和细胞学基础.....	(12)
第三节 个体遗传的基本规律.....	(21)
第四节 细胞质遗传.....	(39)
第五节 遗传物质的突变.....	(40)
第六节 林木的个体遗传.....	(43)
第三章 数量性状遗传	(53)
第一节 数量性状的特点.....	(53)
第二节 数量性状的遗传方式.....	(54)
第三节 分析数量性状的统计符号.....	(57)
第四节 遗传力的估算.....	(58)
第五节 林木遗传力的估算方法.....	(68)
第六节 杂种优势的解释.....	(72)
第四章 群体遗传与生态遗传的概念	(76)
第一节 群体与群体遗传.....	(76)
第二节 自交对群体的影响.....	(87)
第三节 森林群体遗传的特点.....	(90)

第四节	森林生态遗传的概念	(96)
第五章	林木的变异与育种途径	(101)
第一节	林木变异的特点与生物系统学	(102)
第二节	种内变异的判别	(104)
第三节	表型现变异与育种途径	(106)
第六章	林木育种的基本原则与方法	(108)
第一节	选择育种的原理和方法	(108)
第二节	引种的原理和利用	(115)
第三节	杂交育种的成功与失败	(119)
第四节	人工诱变与倍体育种的前景	(124)
第七章	育种技术	(129)
第一节	良种生产与母树林	(129)
第二节	种子园	(132)
第三节	表现型测验	(142)
第四节	早期选择	(150)
第五节	无性系选种	(155)
第八章	林木的种源试验	(161)
第一节	种源试验的概念	(161)
第二节	种源试验的意义	(162)
第三节	种源选择能提高生产力	(175)
第四节	种源试验的研究内容	(182)
第五节	种源试验中的若干倾向	(191)
第九章	种源试验方法	(202)
第一节	种源试验的规划	(202)
第二节	采样林分的选择和种子供应	(205)
第三节	试验设计的要求和内容	(207)
第四节	苗期试验	(213)

第五节	造林试验	(215)
第六节	结果分析	(219)
第十章	种源试验有关问题的分析	(223)
第一节	种源试验的组织	(223)
第二节	种源选择与选择育种	(226)
第三节	种源母树林与种源种子园	(229)
第四节	种源基因林	(231)
第十一章	林木的抗性育种	(233)
第一节	林木抗性育种的发展	(234)
第二节	抗性育种的原理与方法	(236)
第三节	林木抗性遗传的分析	(245)
第四节	抗性育种程序	(249)
第十二章	林木育种的有关问题	(254)
第一节	多世代育种	(254)
第二节	林木的基因库	(257)
第三节	中国林木育种区的区划	(262)
第四节	国外林木育种的借鉴	(268)
第五节	确定育种方案的有关因子剖析	(274)
第十三章	林木遗传育种的试验分析	(282)
第一节	用 χ^2 分析验证林木遗传规律	(282)
第二节	验证群体的基因平衡	(284)
第三节	统计量、检验方法与常用数表	(286)
第四节	选择育种统计分析例题	(295)
第五节	种源试验统计分析	(302)
第六节	试验设计与数学模型	(314)
附录：	林木育种常用名词简释	(325)
主要参考文献		(349)

第一章 絮 论

林木遗传育种学，是应用遗传学知识于林木改良的学科，是营林工作由粗放经营走向集约栽培条件下提出的课题。它形成学科系统至今约150年时间。

林木个体大，寿命长，分布与栽培面积大，多为群体；不少是雌雄同株，而且多为异花授粉，一些树种可以用无性繁殖无限制地增殖个体。林木的这些特点，表明搞林木遗传育种具有一定的优越性，也会遇到很多困难。因此，林木遗传育种学，是相似于农作物与畜牧的育种原理，而又具有独特个性的学科。林木的遗传品质，直接关系到森林的生长与适应能力，关系到林木的产量与产品质量。目前，林木遗传育种工作的重点在于提高生长量，增强抗逆性能，缩短生产周期与发挥林木的多种效益。林木育种工作者的责任，还在于获得最大限度遗传改良的同时，保持和发展种群的多样性，不断扩大种群的遗传基础，而且力求将优良基因型、最适生态空间和经营措施三者相配合。

第一节 遗传学与林木育种

遗传学是研究生物遗传与变异对立统一规律的科学。它是选择和培育动植物和微生物优良品种，以及解决医药实践

中有关问题的理论基础。无论是那种生物，从动物、植物到人类、细菌，都表现出子代与亲代之间的相似或类同。生物通过各种生殖方式繁衍种族，保证了生命在世代间的连续，这种世代间的连续叫做“遗传”。同时，子代与亲代之间，子代个体之间总能观察出不同程度的差异。生物这种结构和功能的相互差异，取决于它们遗传结构的不同和随之而来的代谢过程的差别，这种生物个体间的差异叫做“变异”。遗传与变异现象是生物界普遍存在的现象，是生命活动的基本特征之一。没有变异，生物界就失去进化的条件，遗传只能是简单的重复；没有遗传，变异不能积累，变异就失去意义，生物也不能进化。

遗传学与农林业生产有着广泛而密切的联系，为了提高林木和农作物的产量和质量，最直接的手段就是育种。长期以来，随着遗传学的发展，人们应用各种遗传学方法，改造它们的遗传结构，以育出高产优质的品种。现在人们正在试图应用“遗传工程”创造含有高赖氨酸的玉米和希望得到能固氮的粮食作物。因此，研究生物的遗传现象，深入探讨它们的本质，已成为育种工作不可缺少的基础，也是育种工作者的基本任务。育种学上每取得一项成就，都与指导育种理论基础——遗传学的进步分不开的。这种理论和技术结合，一方面促进了育种学的发展，使它植根于遗传学的高度，以洞察和分析一切性状的组合与分离的遗传和变异的原因，以及了解性状的发生与发展上同遗传物质和环境的相互关系，从而使我们能按照意志培育出需要的新品种和新类型。另一方面，由于育种学的成就，反过来又推动了遗传学的深化和进步。

遗传学的发展，经历了从本世纪初孟德尔的遗传因子阶

段，到实验细胞遗传学阶段，一直到今天的分子遗传学阶段。而与这些阶段相适应的育种方法，也经历了一番深刻的变化：从最初模仿天然杂种的人工杂交，到有计划的、受到控制性状的人工育种。这个变化过程，从杂交对象来说，从最初个体间传粉受精的杂交，发展到今天的体细胞杂交和分子间杂交；从育种的技术水平来说，从利用原有性状加以分离和重组的育种，发展到今天的遗传工程。在这一过程中，育种学一刻也少不了遗传学。育种技术的发展过程，是从个体（植株）水平、细胞水平，到分子学水平，正是近代遗传学逐步深化的反映，也是遗传学在育种技术指导上的生动写照。

林木育种也与其他育种事业一样，越来越要以遗传学为基础。过去长期在造林树种选择中旧的种的概念造成不良后果，从而却促进了生物系统学发展；种源的选择和个体选择的育种工作促进了群体遗传、数量遗传和生态遗传的发展；杂交育种促进了细胞遗传的发展；而随着生理、生化的发展，在林木育种工作中又带动了生化遗传、分子遗传和发育遗传的发展。这一切初步为森林选种学奠定了理论基础，使育种工作在一定程度上减少了盲目性，逐步走上能够按照预期目标实现定向培育的道路。

第二节 林木育种工作中的认识论

林木遗传育种学有着很强的理论性和实践性。过去，我们林木育种工作者由于缺乏遗传理论作指导，常常步入弯途；因实验手段和技术缺少科学运筹，常常费力不小、所得资料价值不大，有时有了数据往往又难以正确的归纳分析。为

此，我们共同的任务之一，便是学好遗传理论与技术，用正确的认识论来剖析我们的工作对象，以求高效率、省资源、低成本、多成果。

实践是检验真理的唯一标准。我们在工作中要十分强调正确的认识论。遗传学每前进一步，都是对客观实际认识的深化。就达尔文主义来说，达尔文从信奉上帝创造物种到发现物种进化，可以归为实践，归纳，理想，演绎的理性上的飞跃。



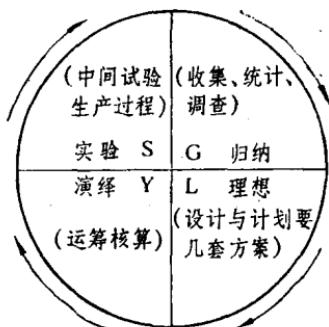
上图是杨纪珂教授提出的“LYSG”生物科学实验中的方法论，即在科学动力下无头无尾地循环下去。达尔文进化论的创建是从神学院开始接触动植物、地质矿石等，特别是在贝格尔舰上的环球旅行，收集了大量有关“物竞天择”的资料和标本，这可谓“自然现象”（S）；归国后他进行了大量材料的“归纳”（G），并接受了华莱士、拉马克等人的进步观点，然后“创立模型”（L）、“推导（演绎）”（Y），最终发表了《物种起源》等巨著（学说）。在此基础上，后人又按照“自然现象”……“逻辑推理”循环下去，经过一百多年的科学实践，发展到目前人工可以“摆弄”基因。人们就是通过“实践——理论——实践”的若干循环，推动着遗传学的不断发展。

林木遗传育种工作也离不开上述过程的正确循环（见下图），其目的是提高生产力。为此，就必须遵循实践论，合理运筹（达到最优化），最优的流程和最优的综合利用，而且

最省资源，真正做到因地制宜。然而，当今在生产中那种不尊重实践、不科学的例子是不少的。如浙江一带的特产“湖羊”，是一种高度亲子近交的“品系”，多子，毛皮质量也好，在国内外享有盛誉。但由于收购部门不懂遗传，或者说不懂科学，收购皮毛价格中甲级皮价高二元，这样一来把好

羊羔都卖了，留次的做种。只经过一、二十年，甲级皮率从30%下降到0.5%。后因国际市场降低售价，才引起重视。现在是先选优留种，再收购羊。再如林业生产中的“拔大毛”，实际上也是负向选种，云南松扭干类型的增加就是很好的说明。还有，我们有些林场，将引种来的域外树种奉为“上宾”，挖大坑、多施肥、勤浇水，结果将“上宾”誉为超群树种。其实，外来树种到底好坏？好到什么程度？必须把外来树种与当地优良乡土树种在相同条件下，拿出正规田间试验结果的材料，才能使人信服，也符合科学。

新中国诞生三十多年来，林木育种工作取得了很大成绩，但也确实吃了不少苦头。就拿杨树品种来说，由于缺少严密的区域化试验，至今仍不能准确地划定适生区域，也难于选定在某一特定生境下的最优品系，更谈不上科学地分析各种立地条件下基因型×环境互作的依据。直至八十年代初，各造林树种的种源调拨区划根本未加解决，给营林生产造成了不少损失。实践告诉我们，树木的群体、个体（包括无性系）鉴定是林木育种的关键；各种选种材料的区域性试验，造林评比，是林木育种中不可逾越的环节。这是关系到



目前与将来事业的基础工作。林业生产周期长，面积大，任何一个环节都应基于严格的科学实验的基础上，要有足够的科学依据；否则，其恶果将是十分长效的。在林木育种中更应要求科学的、定量的、准确的试验和行为。所以，我们应该遵循“LYSG”这个正确循环，反复实践，不断提高，促进林木育种和林业生产的发展。

第二章 遗传学的基本概念

为了深化对林木遗传变异的认识，这里将介绍遗传学的一些基础知识，有助于对以下几个主要方面的认识。第一，生物体遗传有其物质基础，遗传物质的存在保证了生物的连续性和相对稳定性；第二，生物界的多样性有着相当的遗传根据：配子的多样性，配子随机结合所产生合子的多样化（基因重组）、交换、突变等；第三，基因连锁，常带来性状相关表现，是相关选择和早期测验的依据之一；第四，只有掌握遗传理论基础，育种工作者才能把握研究对象的遗传变异规律，从而实现优良基因的筛选、创造、利用等各种育种目标。

第一节 遗传学的发展

一、遗传学加速发展的一百年（1850—1950）

生物进化的问题首先是在1859年，随着达尔文《物种起源》一书的问世而受到广泛的注意。达尔文推断：一切生物类型都是与过去的生命相关，从过去的生物经过缓慢的变化进化而来。“物竞天择”即自然选择，是进化的机制。由于时代的限制，达尔文没有阐述遗传与变异的性质，而孟德尔遗

传学正好弥补了这个不足。

在达尔文时代由于不清楚遗传与变异性质，大大阻碍了对进化的全面了解。十九世纪，孟德尔的豌豆实验使得他能够提出遗传规律。当时，流行的观点认为，遗传物质是与液体相似。孟德尔提出遗传是粒子性的，这种粒子性按特殊的规律从亲代传给子代，这一发现直到1900年才被当时生物学家所承认。

十九世纪后期，研究细胞的技术有了很大进步，利用这些技术可以清楚地观察到：在细胞核内有染色深的长形东西——染色体。并利用这种技术，发现了普通细胞分裂（有丝分裂）时染色体复制和分裂的方式，还知道了在精子或卵子形成时性细胞染色体数目减半的特殊分裂（减数分裂）。因此，在孟德尔学说重新发现后不久，就提出了染色体遗传理论。

基因在染色体上按一定的方式排列。最成功的实验是摩尔根和他的学生用果蝇进行的。他们从各种交配所产生的后代数目、性状表现，推断出成对基因控制成对性状以及基因的位置。通过实验，逐渐摸清了基因群，这种基因群即所谓的染色体“图”，提供基因的准确顺序和彼此相对距离。目前，果蝇、玉米、猩猩等染色体图比较完整。过了一段时间，有了适当的技术，便使用显微镜直接检查断裂的染色体来确定基因位置。断裂染色体表明，失去的染色体部分，正好与失去的或改变的遗传性状相对应。1915年，基因与染色体的一般规律开始为人们所了解，到1940年染色体遗传传递机制被人们所认识，遗传学又向前推进一步。

突变广义指基因或染色体上的变化，一般包括染色体畸变与基因突变。突变现象于二十世纪初期报道。在提出染色

体遗传理论和确定基因在染色体上的位置以后，发现新的突变基因同产生它的原来的基因一样稳定。1950年，突变的一些规律就被弄清楚了——突变的频率虽然可以测定，但一个突变的发生基本上是不能预料的；大多数突变是有害的；突变的频率随着温度的增加以及辐射与化学物质的处理而增多，但对突变过程的物理或化学性质还不了解。

以上便是遗传学一百年发展简况。通过对染色体机制彻底分析，遗传传递的基本规律也就清楚了。突变，孟德尔遗传与自然选择为圆满解释生物进化提供了基础。有关上述染色体遗传学的基本内容，有人称为“细胞遗传学”或“普通遗传学”。这就大大推动了育种学的发展和对人类医学的认识。如农业育种上经济杂交的应用，杂种优势的利用，小黑麦育种成功，无子西瓜($3n$)的培育等。在人类医学上，1959年发现了第一个三体病，即先天愚型，病人性染色体三体(正常人性染色体XY或XX二体)。现在的技术，可以从胚胎的羊水取得细胞进行培养检验，染色体不平衡的即可把胎儿打下来。胚胎早期测定不正常小孩的技术可能会有进一步的发展，所以也将会有越来越多的病可以避免。

植物发育的主要系统在染色体上，但不是一个遗传控制系统。目前知道的有三个系统：细胞染色体、线粒体、叶绿体，可能还有第四、第五个系统。基因在染色体上，呈念珠状，DNA、组蛋白是染色体的主要成分，DNA双螺旋结构把组蛋白围绕起来，当然还有RNA的遗传机能。DNA双螺旋把组蛋白压缩，双螺旋松了就转录。

二、从生化遗传到分子遗传学

随着传递遗传学基础的建立，人们注意力开始转向基因