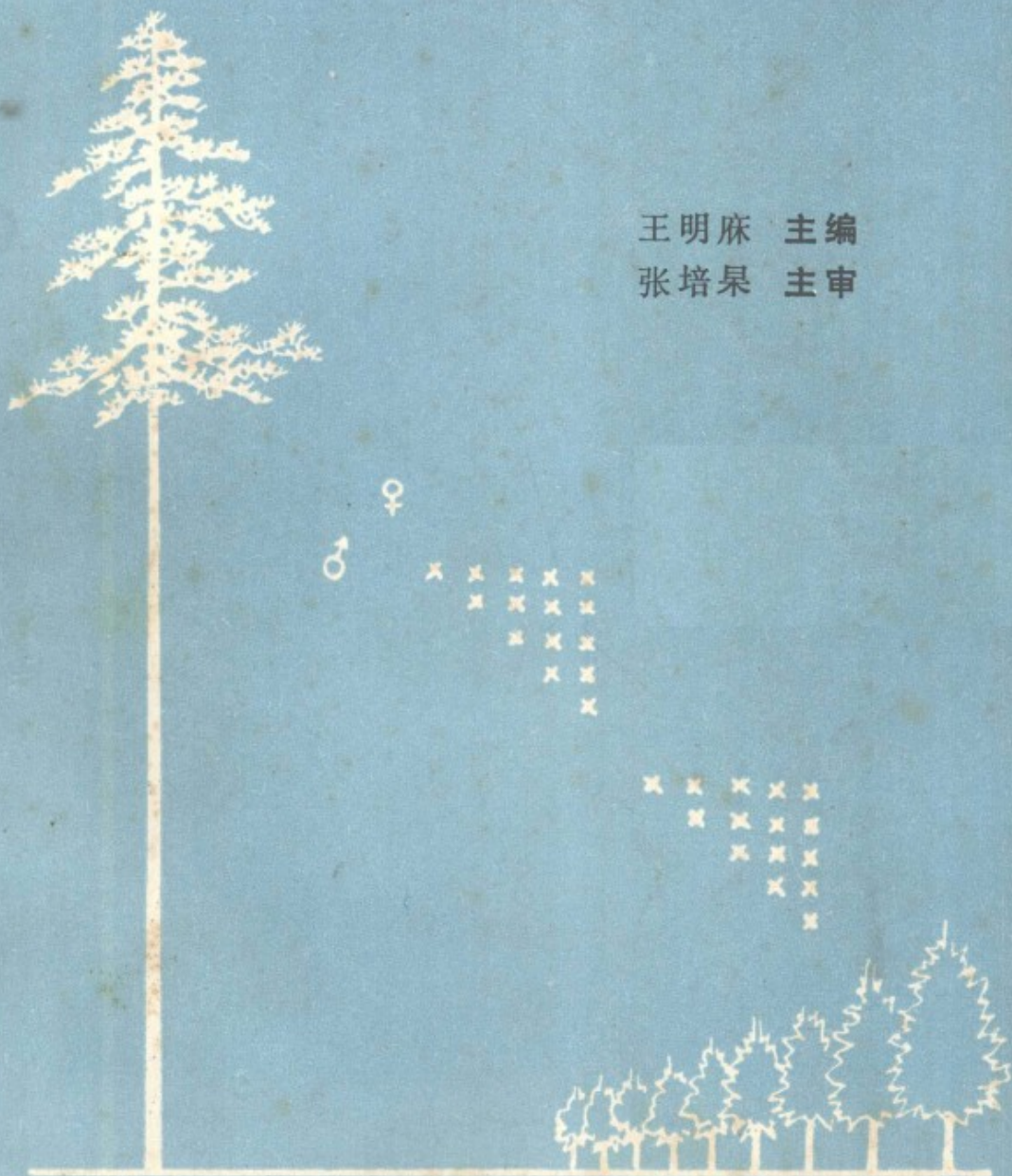


S722.3

林木育种学概论

王明麻 主编

张培泉 主审



中国林业出版社

林木育种学概论

王明庥 主编
张培杲 主审

责任编辑 蔡观华
封面设计 熊良猷

林木育种学概论

王明庠 主编

张培泉 主审

中国林业出版社出版发行（北京西城区刘海胡同七号）

南京林业大学印刷厂印刷

787×1092毫米 16开本 18印张 360千字

1989年1月第一版 1989年1月第1次印刷

印数 1-4,000册 定价：5.40元

ISBN7-5038-0426-2·S·0187

前 言

林木遗传育种学是高等林业院校林业专业教学计划中的一门专业必修课。这门课程由林木遗传和林木育种两大部分所组成。考虑到遗传学已有通用教材，为了适应林业专业教学的需要，我们编写了这本《林木育种学概论》，作为育种部分的教材。

根据教学大纲的要求，本教材除绪论外，正文共十章，由三个部分组成：第一部分为一、二两章，主要阐述群体、数量遗传的一般原理，以便与普通遗传学的内容相衔接；第二部分为三至九章，阐述林木群体改良的一般原理和方法；第三部分为第十章，介绍遗传力和遗传增益的估算，它是决定育种战略的重要依据。此外还有四个附录，即遗传设计；环境设计；林木育种中的多元统计分析；林木育种中的特殊育种技术。附录部分比较详细地介绍了各种具体的设计、计算和操作方法，以便于要求深入学习者参考。本书每章都附有复习题与内容摘要，以满足学生自学和课外作业的需要。

在编写内容上，力求保持林木群体改良自身的系统性，注意密切联系林业生产实践，坚持理论与实践相结合的原则。书中除必须采取的经典例证以外，尽量收集和总结国内外近年来有关林木群体改良的新经验和新成果。本书初稿编成后，曾在南京林业大学林学专业试用，在广泛听取本专业师生意见的基础上，又进行了大幅度的修改。

感谢张培晔教授在本书修改过程中所给予的精心指导，并由他仔细审阅了全书。本书中的绪论、第三、四、五、九章由王章荣副教授编写；第一、二、六、七、八、十章以及四个附录由陈天华副教授编写。由于受编者的业务水平及编写时间所限，谬误之处在所难免，敬请批评指正，以便今后有机会时再予订正。

王明麻

1988年11月于南京

目 录

前 言

绪论	(1)
第一节 林木育种学的性质与任务	(1)
第二节 林木遗传改良与林业生产	(3)
第三节 林木改良的程序与途径	(5)
第一章 林木群体的遗传基础	(8)
第一节 概 述	(8)
第二节 随机交配群体的特性	(8)
第三节 近亲交配及遗传漂变	(13)
第四节 突变和迁移	(18)
第五节 选 择	(24)
第六节 遗传多态性	(29)
第七节 林木群体与育种方案	(31)
摘 要	(34)
第二章 林木数量性状的遗传分析	(36)
第一节 数量性状的遗传特征	(36)
第二节 数量性状的研究方法	(38)
第三节 数量性状平均数的遗传分析	(38)
第四节 数量性状的遗传方差分析	(42)
第五节 遗传协方差	(43)
第六节 基因型与环境	(45)
摘 要	(50)
第三章 林木的地理变异与种源试验	(53)
第一节 树木的自然变异	(53)
第二节 林木地理变异的规律	(55)
第三节 种源试验	(58)
摘 要	(64)
第四章 林木改良中的选择原理与方法	(67)
第一节 概 述	(67)

第二节	选择方法	(68)
第三节	影响选择效果的主要因素的分析	(69)
第四节	优树选择	(74)
第五节	子代测定	(80)
	摘 要	(81)
第五章	母树林与种子园	(92)
第一节	概述	(92)
第二节	母树林建立的方法	(92)
第三节	种子园的概念与种类	(95)
第四节	建园地区与地点的选定	(97)
第五节	种子园的总体规划	(100)
第六节	种子园的设计	(109)
第七节	种子园营建方法	(115)
第八节	种子园的管理措施	(116)
第九节	第二代种子园的建立	(125)
第十节	种子园的验收标准与遗传增益	(128)
	摘 要	(134)
第六章	无性系育种	(135)
第一节	无性系育种的概念和意义	(135)
第二节	无性系测定	(136)
第三节	无性系选育程序	(138)
第四节	无性繁殖及采穗圃的建立	(140)
第五节	无性系育种中的几个问题	(143)
	摘 要	(144)
第七章	林木的杂交及其杂种的利用	(146)
第一节	林木杂交的目的	(146)
第二节	杂种优势	(147)
第三节	林木的天然杂交	(152)
第四节	人工杂交	(154)
第五节	杂交技术	(159)
	摘 要	(167)
第八章	林木抗性育种	(169)
第一节	抗病育种	(169)
第二节	抗虫育种	(176)
第三节	其他抗性育种	(180)

摘 要	(182)
第九章 森林树木种质资源的收集、保存与引种	(184)
第一节 种质资源收集与保存的概念和意义	(184)
第二节 种质资源的保存方法	(185)
第三节 遗传资源保护的策略	(186)
第四节 引 种	(187)
摘 要	(190)
第十章 遗传力和遗传增益	(191)
第一节 遗传力	(191)
第二节 遗传增益	(202)
第三节 有关遗传力和遗传增益的几个问题	(207)
附录：自由度和方差组成的确定	(207)
摘 要	(209)
附录 I 遗传设计	(211)
一、遗传设计的目的	(211)
二、配合力的概念	(211)
三、遗传交配设计	(214)
四、配合力的分析	(228)
五、不规则双列交配设计的配合力分析	(244)
附录 II 环境设计	(247)
一、林木试验特点	(247)
二、试验设计的原则	(247)
三、常用的试验设计	(247)
四、测定林田间实施方法和要求	(257)
五、建立试验样本的程序	(261)
六、稳定性测定的计算方法	(262)
附录 III 林木育种中的多元统计分析	(269)
一、聚类分析	(269)
二、主分量分析	(275)
附录 IV 林木育种中的特殊技术	(286)
一、微体繁殖概述	(286)
二、微体繁殖中培养基的制备	(289)
三、微体繁殖技术	(289)

绪 论

第一节 林木育种学的性质与任务

一、林木育种学的性质与内容

林木育种学是研究林木群体遗传结构与改良方法，研究林木优良品种（或类型）选育与繁殖的理论及技术的科学。它是运用遗传学原理对林木群体的遗传组成、林木的遗传品质进行改良，以达到速生、丰产、优质和最大限度地发挥多种效能的目的。林木育种学是一门应用科学，是近三四十年来所发展起来的一门年轻学科，目前仍处在发展过程中。它的内容主要包括四个部分。

（一）林木育种的遗传学基础理论

重点介绍群体遗传学、数量遗传学的基础理论。林木改良的实践必须以遗传学的理论为指导，避免工作中的盲目性，提高效率。

（二）林木遗传改良的原理与方法

主要有种源选择、林分选择、优树选择、无性系选择以及杂种利用、抗性育种等。这些方法应根据树种特性和改良工作的具体条件灵活运用，其中选择育种是最基本的方法。

（三）林木经过改良的种子或穗条的繁育技术

做好林木良种的繁殖工作，是实现林木良种在生产上使用的重要环节。根据种源试验结果，划定种子区，选定采种林分，建立母树林，营建种子园和采穗园。逐步实现良种生产基地化，造林良种化。

（四）林木改良有关的一些实用技术与方法

包括遗传设计和环境设计及其统计分析方法，杂交技术及其它特殊育种技术等。

二、林木育种学的特点和任务

（一）林木育种学的特点

林木育种学的研究对象是森林树木。森林树木与农作物和园艺植物相比，具有以下特点：个体高大，寿命长，育种周期长；多为异花传粉，变异大，有关遗传规律和生物学特性的资料都很缺乏；生长分布或是栽培的环境条件复杂多样；多为野生或半野生状态，改良的潜力大；有的易于无性繁殖，一旦选育成功，可长期地多次使用。

林木的这些特点，决定了林木育种学具有下列特点：

（1）森林树种多数处于野生或半野生状态，其分布区域和栽培的环境条件复杂多样，存在着丰富的变异。因此，林木改良工作应十分重视林木群体结构的遗传差异，通过多层次的选择，积累有利基因的频率，改变林木群体的遗传结构，提高林木群体的遗传水平，实现对林木群体多层次变异的综合利用。

（2）森林树种多为异花传粉，具有高度的杂合性，近亲繁殖会带来生活力的衰退。因

此，在改良工作中必须重视育种群体的建设，维持林木群体的广泛遗传基础，加强遗传资源的收集和保护。

(3) 林木遗传型及栽培环境条件多样，要充分发挥良种作用，达到最大的增产效益，在良种推广栽培中必须重视遗传型与环境的交互作用，重视适地适树（树种、种源、家系或无性系）的原则，并十分注意适应性、抗性的选择与利用。

(4) 森林树种的寿命长，育种周期长，故在育种工作中须重视性状早期预测、早晚期相关的研究，并设法采取措施，促进提早开花结实，或是采用其它有效途径缩短育种世代；运用多种育种途径的结合以及长期与近期的结合，提高育种效率。

(二) 林木育种学的任务

总的来说，林木育种的目标是通过选择优良的基因型，提高有利的基因的频率，改变林木群体结构，提高林木群体的遗传水平，选育出木材或其它林产品产量高、品质好、抗逆性强的优良家系和优良无性系；或是选育出具有特种效能价值，如抗烟害、抗盐碱、抗风、抗雪压、耐干旱、观赏美化价值高的优良类型或优良品种。

为了实现上述总的目标，林木育种的任务是：

1. 做好遗传资源的收集、保护工作，加强育种群体的建设

树木的基因资源是林木育种的物质基础。树木的基因资源越丰富，对它们的研究愈深入，林木育种就愈有成效，愈有预见性。我国幅员辽阔，地理、气候复杂，森林树木的资源极其丰富，且具有长期栽培的历史，有的树种形成了许多优良的地方品种，可以就地直接繁殖，推广栽培。另一方面由于绝大多数森林树木仍处于野生或半野生状态，人为的影响很少，受到长期的自然选择或是基因的随机漂变和地理上隔离的影响，变异类型繁多，可供选择育种的基因资源潜力很大，有待进行调查、发掘、保护和利用。应积极建立育种基因库，优树收集区和自然保护区，防止优良基因资源损失。

2. 积极开展树木育种新技术和基础理论的研究

随着科学的发展和实验手段的革新，育种技术也在创新。树木无性繁殖方法与无性系选育的研究，早期性状鉴定的研究和应用，都为创造新的树木品种、类型，提高育种水平开辟了新的途径。林木育种以遗传学原理为基础理论。遗传学已从个体水平发展到群体水平，从细胞水平发展到分子水平，正在朝着遗传工程的领域前进。而林木育种学是近代发展起来的，各方面都远不够完善。树木遗传变异的规律至今还缺乏系统深入的研究，树木群体遗传变异及性状遗传传递等规律还需要去探索，树木生殖生物学及交配系统需深入观察与研究。只有掌握了树木遗传变异的规律与基本生物学特性，才能提高育种的效果，增强树木育种的预见性。

3. 科学制订育种策略，改进育种方法，提高育种效果

在研究与掌握林木变异模式的基础上，制定出每个树种或每个地区的林木改良方案，划定种子区和育种区，利用多层次的加性或非加性的变异，注意多种育种方法的配合使用，提高育种效果。

4. 加强技术培训与科技协作，加速基地建设

林木育种工作技术性强，专业化程度高，需要建立专业技术队伍，加强技术培训，提高林木育种科学水平。许多工作还需要组织协作才能顺利进行。林木育种园、采穗圃、种子园的建设也是一项基础工作。藉以开展育种研究，实行良种基地化，良种推广区域化和良种经营专业化。

林木育种学是一门应用性技术科学，它与细胞遗传学、群体遗传学、数量遗传学、树木分类学、树木生理学、生物统计学、森林生态学、造林学等学科有着紧密的联系。只有掌握这些学科的知识并应用于林木育种实践活动中，才能把林木育种学提高到新的水平，使它在林业生产中发挥更大的作用。

第二节 林木遗传改良与林业生产

一、林业生产发展的趋势

有计划地合理开发利用现有森林资源，大力发展人工造林，实行集约的林业经营，这是当今世界林业生产发展的普遍趋势。

随着世界人口的不断增长，工业生产迅速发展，人民生活水平日益提高，对林木产品的需要量越来越大，而世界天然林的资源却日益减少。据联合国粮农组织第五次(1968—1972)世界森林资源清查资料，全世界森林总面积为28亿公顷，覆盖率为22%，林木总蓄积量为3100亿米³。1967—1975年间，世界木材需要量增长约31%，即由20.5亿米³增加到26.89亿米³。预计到2000年时，木材需要量将增加到40亿米³，但可能提供的木材只有38亿米³。为了解决木材供需之间的矛盾，自50年代以来，世界各国对发展人工造林越来越重视。因为人工林生长快，轮伐期短，尤其在热带和亚热带地区更为明显，它能较快地提供后备资源，较迅速地改变木材供需之间不平衡的状况。人工林在一些地区10—30年即可采伐，每年每公顷生长量可达10—30米³。据印度报道，石梓(*Gmelina arborea* L.)天然林每公顷蓄积量在轮伐期100年时为102米³，人工林轮伐期26年时为190米³；柚木(*Tectona grandis* Linn.)天然林每公顷蓄积量在轮伐期100年时为58米³，人工林轮伐期30年时为90米³。世界上已有一些少林国家通过发展人工林解决了木材资源不足的问题。例如，新西兰自1920年以来只花了40年功夫，就变成了木材自给有余并可供出口的国家，1974年人工林面积达65万公顷。目前每年造林5.5万公顷，树种主要是辐射松和桉树，木材生产已为人工林所代替，可提供的木材已由1921年的5.6万米³增加到1973年的820万米³，相当于全国总采伐量的87%，而林产品出口量相当于原木347万米³。智利从20世纪30年代开始大规模造林，到1970年，造林面积达45万公顷，1980年后每年造林10万公顷左右，现在木材已自给有余，并已把人工林当作主要木材原料基地。1973年生产原木450万米³，其中有80%木材(即350万米³)来自人工林。其它如澳大利亚、阿根廷、意大利、匈牙利、美国、日本等国在这方面也作出了显著成绩。

此外，森林具有多种效能，尤其对环境保护有着特殊的重要作用。如森林能调节气候，保持水土，防风固沙，净化大气，减少噪音等。同时，森林是一种重要的能源。因而，大力发展人工造林越来越得到普遍的重视。第二次世界大战后，各国造林面积显著增长，目前全世界每年人工造林约400万公顷。

为了提高人工林单位面积的生长量，达到速生丰产的目的，许多国家实行了集约经营，精细栽培。例如意大利近30年来大力发展速生杨树林，要求选择肥沃土壤，采用优良品种(I-214等)，大苗稀植，施肥灌溉等措施，10—15年生胸径为30—40厘米，每公顷木材产量300—400米³，每公顷年生长量20—30米³。意大利现有速生杨树林20万公顷，占全国森林面积的5%，但生产木材达400万米³，占木材总产量的24%。

我国人工林发展规模大，速度快。南京林业大学引种试验成功的美洲黑杨无性系 I-63

杨和 I-69 杨, 10 年生时蓄积量分别为 $255.85\text{米}^3/\text{公顷}$ 和 $261.41\text{米}^3/\text{公顷}$ 。1980 年以来, 仅在江苏、湖北、湖南 3 个省, 南方型黑杨派无性系推广成片造林面积达 600 多公顷, 四旁植树 9514 万株。1976 年以来, 我国南方共营造了 322.8 万公顷用材林, 建成用材林基地。第七个五年计划期间, 全国计划新造速生丰产用材林 100 万公顷, 其中南方 14 个省(区)为 86.6 万公顷。

人工造林事业的发展, 林木集约精细栽培的实施, 为林木的遗传改良工作开辟了广阔的前景, 提出了更加迫切的要求。由过去随意到处采种发展到今天专门建立良种生产基地的母树林、种子园和采穗园, 由仅仅注意选择造林树种发展到重视选择种源和栽培品种, 这是林业生产事业的不断发展推动林木遗传改良工作不断前进的结果。为了达到林木速生丰产, 美化环境, 发挥森林的多种效能, 就要求从改良树木本身的遗传品质入手, 做好林木遗传改良工作, 实行造林良种化、良种基地化。

二、林木改良在林业生产中的地位和作用

欲使林业产品增加, 品质提高, 林木抗性增强, 其措施不外乎两个方面。一是采取人为措施, 如整地、施肥、灌溉、抚育等, 改善林木栽培的环境条件, 使林木的生长发育处在较为优越的环境条件中。二是通过选育途径, 如选择、引种和育种等措施, 调整林木群体的遗传结构, 提高林木群体遗传水平, 改良树木本身的遗传品质, 在林木栽培中选用优良品种(包括优良类型、无性系等)。前者是促成林木增产的外部条件, 后者是提高林木产量的内在因素。农谚说得好: “土是根, 肥是劲, 种是本”。说明了“种”在林业生产中的重要地位和作用, 以及“种”与栽培条件之间的辩证关系。农业上这方面例子很多。墨西哥推广了设立在该国的“国际小麦和玉米改良中心”选育的高产、矮秆、抗病的墨西哥小麦新品种, 一跃而为小麦的输出国, 从而改变了农业生产的面貌, 提高了人民的生活水平。墨西哥的小麦产量, 50 年代初期亩产水平仅为 55 公斤, 60 年代初期为 110 公斤, 70 年代初期增至 190 公斤。1976 年, 全国 1200 万亩小麦平均亩产达 250 公斤。与 50 年代初期相比, 亩产提高了 4 倍多, 总产增加 5 倍。

林木和农作物一样, 通过人们的不断选育, 产量和品质不断提高。在林木中, 人们最早改良的是热带的经济树种。如橡胶, 过去主要是利用实生的橡胶树割胶, 现在选育出高产无性系品种割胶。我国引种的实生橡胶树, 单株产胶量一般为 1 公斤左右, 亩产胶约 30 公斤。现在选育出的无性系品种单株产胶量一般为 6 公斤, 最高的达 10 公斤以上, 亩产胶约 80 公斤, 最高达 100 公斤以上。又如千年桐, 利用高产无性系品种栽培, 与原来的实生树相比, 产量提高 10 倍左右。用材树种也一样。据研究, 用第一代初级种子园经过去劣淘汰后生产的种子造林, 可增产 10—20%。若进行无性系间控制授粉, 从子代测定中再选择优良亲本建成的第二代种子园的种子造林, 可增产 35—45%。由此可见, 林木的遗传改良工作是林业生产事业的一个重要方面, 良种壮苗是林木栽培的物质基础。农业生产周期短, 林业生产周期长, 农业上一个品种不好, 第二茬就可以淘汰。而在林业上, 造林后从成活、成林到成材利用, 少则十几年, 多则几十年。若造林用的品种、树种选用不当, 影响可想而知。从这个意义上讲, 林木良种化更有其迫切性和慎重性。同时, 栽培林木的环境多为面广量大的山地条件。要采用人为措施改良林木的栽培环境条件, 投资大, 成本高, 受到种种限制。事实证明, 选用良种造林, 是投资少, 收益大, 多快好省地发展林业生产的重要途径。当然, 林木高产、优质和多效能的实现, 是由多种因素所决定的。一方面要求具备优良的遗传特性, 另一方面

要求提供良好的栽培环境条件。“良种”与“良法”一起抓，才能实现这一目标，良种也才能发挥最大效益。

第三节 林木改良的程序与途径

一、林木改良的程序与途径

林木遗传改良就是通过人为的措施，发掘和利用树木优良的基因型，同时不断改进和控制树木遗传特性，促进林业事业的发展。因此要求树木育种工作者善于发现树木的变异，加以分析、利用。根据国内外经验，用材树种的改良程序与途径大体如下。

(一) 确定树种

根据当地的环境条件和国民经济要求，选择适宜的造林树种。即利用种间的最大差异，达到林木增产的目的。首先应充分利用乡土树种，因为乡土树种对当地的土壤气候条件是比较适应的。但如当地的乡土树种资源贫乏，或价值低，或病虫害严重，不适于造林，就需积极引种外来树种。许多引种事例表明，一些外来树种的产量大大超过乡土树种。如英国引种花旗松，在相同的立地条件下，50年的收获量为本地栎树100年收获量的2倍。我国引种的美国湿地松、火炬松，在我国南方丘陵低山地区栽种，一般也比当地马尾松生长快。但是，外来树种的采用应建立在引种试验的基础上。

(二) 选好种源

先进行地理种源试验，从中挑选出造林最适宜的种源。具体做法可以先按纬度、山系、河流、气温、降雨量、土质等自然条件初步划定种子区，选出种子采集样点，把从各样点采集来的半同胞种子进行多点试验。尔后根据一些较为稳定的性状作多变量统计分析，判别划分种源。在此基础上，各地根据试验中各个种源的表现来选定本地区最佳的造林种源。

上面两步工作，是树木遗传改良的起点和基础工作，在此基础上开展树木多世代的轮回选择育种工作。

(三) 选择优良林分，建立母树林

在最适宜的种源区域，选择优良林分，通过去劣疏伐等措施，建立母树林（种子生产区）；或利用优良林分中优良树木的种子育苗造林，新营建母树林。这一方法虽然选择强度低，遗传增益小，但技术简单，收效快，成本低，而且有一定的改良增产效果。据芬兰研究，在优良林分的表型优良的林木上采种，材积增益可达6.2%；优良林分经过处理，伐除表型不良林木，在这种改造的林分中采种，材积增益可达7.3—12.8%。

母树林的建立还要考虑林分的年龄，花粉隔离条件和面积。母树林面积最少为50—60亩，周围要有花粉的隔离带。

(四) 建立初级种子园

在适宜的种源区，选择优良单株。在优良单株上采集自由授粉种子，结合单亲本测定建立实生种子园；或是在优良单株上采集种条，建立无性系种子园。经过子代测定，淘汰无性系种子园中遗传品质差的无性系。据报道，不同类型的辐射松种子园，从通直度和直径两个性状的遗传增益来看，当选择强度1:100时，第一代种子园的通直度增益为38%，直径为9%。经子代测定后，将最差的亲本淘汰，其增益分别提高到57%和15%。

无性系种子园与实生苗种子园各有其特点，应根据树种特性与条件来选定。一般来说，

要求改良的性状遗传力高，无性繁殖容易，嫁接不亲和情况少，接株结实良好，这样的树种可建立无性系种子园。如果要求改良的性状遗传力低，实生条件下开花结果早，而无性繁殖困难，子代能较快地获得鉴定结果，测定林分能转变成种子园，这种情况可采用实生苗种子园。

近20多年来，种子园在世界各国发展很快，建园早的国家已开始应用种子园生产的种子造林。我国也有很大发展，截至1985年，我国已选出优树30000多株，建立初级种子园9066.67公顷。建园树种约40余种。主要有杉木、马尾松、油松、樟子松、华山松、红松、落叶松、湿地松、火炬松、柳杉、福建柏、柏木、檫树等。

(五) 建立第二代或更高世代种子园

通过双亲本子代测定，从优良家系中选择优良个体为亲本，建立第二代种子园。第二代种子园可选择特殊配合力高，花期一致，开花结果良好的两个亲本组成。这种类型的种子园遗传增益更高。

能进行无性繁殖的树种，可采用无性繁殖来繁殖优良单株建成无性系，通过无性系测定，评选出优良无性系推广应用于林业生产。无论是性繁殖或是无性繁殖，都必须考虑多世代改良问题。在选择育种计划中，应考虑轮回的多世代改良问题。在上述各个育种阶段中，有些阶段可以结合进行。如种源试验和子代测定可与建立实生苗种子园结合进行。子代测定可与第二代种子园的建立结合起来。子代测定的结束，也就是第二代种子园的建成。这样可以缩短育种周期。

为了不断地提供建立种子园材料，必须不断地选择新的优树，收集各种基因资源，扩大优树收集区，做好育种群体的建设工作。

二、加强领导，健全林木种子工作的经营管理制度

林木种子是林业生产资料。林木种子工作是林业生产的基础工作。为了搞好林木种子的生产、分配和使用，许多国家制定了林木种子法规。如英国（1920）、联邦德国（1957）、奥地利（1960）等国家都先后制定了种子法。1939年以来，美国也有1/3的州建立了种子法。

目前我国生产使用的林木种子，按其种子品质的遗传改良程度可分为以下几类。

(一) 从未经分级评定的林分或林木上采来的种子

采种的林分或采种的母树未经过选择评定，甚至从小老树、孤立木、早结实树上采种。因为这些树木结实多，树身低矮，采种容易。这类种子遗传品质最差，往往未达到生理成熟就采种。由商业部门收购来的种子往往属于这类种子。

(二) 从优良林分采来的种子

如在一些主要造林树种的分布中心区，专门划出优良林分作为采种林分。这类种子的遗传品质能得到基本的保证。

(三) 母树林生产的种子

优良林分经过去劣疏伐，改造成由较优良的林木组成的采种林分，或新营造的母树林，并采取某些栽培措施，促进林分种子丰产。由母树林林分采来的种子的遗传品质经过了一定的改良。

(四) 种子园生产的种子

这是由表型上优良的无性系分株或子代实生树组成的人工林生产的种子，它们可能经过

遗传测定，或是尚未经过遗传测定但其亲本都经过了强度选择，按照一定的设计配置在一定面积上，与周围花粉源有严格的隔离，并采用一些栽培管理措施，所以种子园生产的种子遗传品质较以上几类都高，增益也较大。

目前，我国使用的林木种子中，第一类种子仍占有一定比例。我们应该逐步缩减或禁止生产和使用第一类种子，至少做到采用第二类种子，逐步做到全部采用第三、四类种子，使林木种子的生产走上专业化的道路。

为了保证林木种子的遗传品质，以便在育苗造林工作中正确使用，必须建立和健全相应的制度：①建立和健全种子的专业组织机构，如种子公司、采种专业队、良种场等，从组织上保证种子生产和经营管理的正确实施。②对种子进行评定分级，督促种子生产，批准种子的使用。至少要求使用优良林分的种子，禁止使用小老树、孤立木、劣等林分的种子。对种子的采集、处理、贮藏必须科学化、制度化。③继续组织主要造林树种的地理种源试验和提出种子调拨的建议，科学地划分种源区和种子区，作出种子调拨范围的规定。④逐步制定林木种子技术标准，使林木种子技术工作规范化。⑤建立种子苗木档案，每批种子苗木必须有记载，注明树种、变种、栽培种、地理种源、种子类别等，并发给种子合格证明书。

第一章 林木群体的遗传基础

第一节 概 述

群体遗传学是研究群体的遗传结构及其变化规律的遗传学分支学科。它应用数学和统计学方法研究群体中基因频率以及影响这些频率的选择效应和突变作用，研究迁移和遗传漂变等与遗传结构的关系，由此来探讨进化的机制。这就有助于解释生态型和物种的发育以及在多世代育种程序中的各种类型的选择。

群体指的是孟德尔群体，即一群相互繁育的个体。一个最大的孟德尔群体是一个物种。一个群体中全部个体所共有的全部基因称为基因库。群体中各种基因的频率，以及由不同的交配体制所带来的各种基因型在数量上的分布称为群体的遗传结构。获知了不同世代中遗传结构的演变方式就可探讨生物的进化过程，进而为人类培育各种新的生物品系和品种。可是群体遗传学并不等于进化遗传学。后者探讨的是物种内变异转化为物种间变异的过程，即物种的形成和绝灭，而前者则仅仅涉及品系间、品种间和亚种间等的变迁。

群体遗传学起源于英国数学家G. H. Hardy和德国医学家W. Weinberg，他们于1908年提出了遗传的平衡规律。在此基础上，群体遗传学发展成为一门独立的学科。

第二节 随机交配群体的特性

一、随 机 交 配

随机交配的形式定义是：在有两个性别的生物群体中，一种性别的任何一个个体有同样的机会和相反性别的任何一个个体交配。也就是说，任何一对雌雄的结合都是随机的，不受任何选配的影响。

随机交配不是自然交配，自然交配是将雌雄个体混杂在一个群体中，任其自由结合。这样的交配方式实际上是有选配在其中起作用的。最明显的就是在种子园中花粉量大的雄性个体，其交配的概率就高于其他花粉量少的雄性个体，这就不符合随机交配的定义。

在自然界中绝对随机的交配是不多的，但是就某一性状而言，随机交配的情况也不少。例如人类在婚配时，根本不注意双方的血型，因此就血型这个性状来说，可以说是随机交配。这里有一个前提，就是人的血型这个性状与其他被注意选择的性状之间没有相关，否则由于选择了血型相关的性状就会对血型进行间接选择，可能不再是随机交配。

二、群体的基因型频率与基因频率

基因频率是指在一个群体中，在一个基因位点内某种等位基因所占的比例。设一对等位基因为A和a，某一群体的个体数为N，AA、Aa、aa三种基因型的个体分别为 n_1 、 n_2 、 n_3 ，则A基因的频率 p 为

$$A: p = \frac{2n_1 + n_2}{2N} = \frac{n_1 + \frac{1}{2}n_2}{N}$$

即为AA纯合体的频率 (n_1/N) 加 $\frac{1}{2}$ 杂合体Aa的频率 (n_2/N) 之和; a基因的频率为

$$a: q = \frac{2n_3 + n_2}{2N} = \frac{n_3 + \frac{1}{2}n_2}{N}$$

即为aa纯合体的频率 (n_3/N) 加 $\frac{1}{2}$ 杂合体Aa的频率 (n_2/N) 之和。

基因型频率是指某种基因型个体在群体全部个体中所占的比例, 仍以上述群体为例, 基因型AA, Aa, aa的频率分别用符号D、H、R来表示。于是有

$$AA: D = \frac{n_1}{N}$$

$$Aa: H = \frac{n_2}{N}$$

$$aa: R = \frac{n_3}{N}$$

由基因型频率求基因频率时可把式子改写成

$$p = D + \frac{1}{2}H \quad q = R + \frac{1}{2}H$$

例如, 共有100,000株云杉苗木群体, 其中绿苗 (AA) 30,000株, 黄苗 (Aa) 60,000株, 白苗 (aa) 10,000株。则

$$\text{绿苗} \quad AA: D = \frac{n_1}{N} = \frac{30000}{100000} = 0.30$$

$$\text{黄苗} \quad Aa: H = \frac{n_2}{N} = \frac{60000}{100000} = 0.60$$

$$\text{白苗} \quad aa: R = \frac{n_3}{N} = \frac{10000}{100000} = 0.10$$

而 $D + H + R = 1$, 即群体的各种基因型频率的总和为1, 群体的两种等位基因A和a的频率即为

$$A: p = \frac{2n_1 + n_2}{2N} = \frac{120000}{200000} = 0.60$$

$$a: q = \frac{2n_3 + n_2}{2N} = \frac{80000}{200000} = 0.40$$

故 $p + q = 1$

三、随机交配群体的遗传平衡

(一) Hardy-Weinberg平衡定律

一个大的随机交配群体，在没有迁移、突变和选择的情况下，如果一对等位基因A与a的频率分别为p和q， $p+q=1$ ，则经过一代的随机交配，群体的基因型频率就可在世代相传中保持不变。这就是所谓的Hardy—Weinberg遗传平衡法则。例如各群体的AA、Aa、aa基因型频率分别为： $(0.05, 0.30, 0.65)$ ， $(0.01, 0.38, 0.61)$ ， $(0.18, 0.04, 0.78)$ ， $(0, 0.40, 0.60)$ ， $(0.20, 0, 0.80)$ 等等，经过一次随机交配，下一代都将变为 $(0.40, 0.32, 0.64)$ 。继续随机交配其基因型的比例始终是 $(0.04, 0.32, 0.64)$ 。

亲代基因频率用公式表示为 $p^2AA + 2pqAa + q^2aa$ ，在随机交配下其基因型的平衡如表1—1。

表1—1 在随机交配下的遗传平衡

亲代交配类型	交配频率	子 代		
		AA	Aa	aa
AA × AA	D^2	D^2	—	—
AA × Aa	$2DH$	DH	DH	—
Aa × Aa	H^2	$\frac{1}{4}H^2$	$\frac{1}{2}H^2$	$\frac{1}{4}H^2$
AA × aa	$2DR$	—	$2DR$	—
Aa × aa	$2HR$	—	HR	HR
aa × aa	R^2	—	—	R^2
Σ	$(D+H+R)^2=1$	$D^2 + DH + \frac{1}{4}H^2$ $= (D + \frac{1}{2}H)^2$	$DH + \frac{1}{2}H^2 + 2DR + HR$ $= 2(D + \frac{1}{2}H)(R + \frac{1}{2}H)$	$\frac{1}{4}H^2 + HR + R^2$ $= (R + \frac{1}{2}H)^2$
基因频率		p^2	$2pq$	q^2

从表1—1可知，通过一代随机交配，子代的基因型频率也是 $p^2AA + 2pqAa + q^2aa$ 。亲代基因型频率同子代保持平衡。

举一实例说明：若0世代的基因型频率 $D_0=0.6$ ， $H_0=0.4$ ， $R_0=0$ ，则

基因频率 $p_0 = D + \frac{1}{2}H = 0.6 + 0.2 = 0.8$

$q_0 = \frac{1}{2}H + R = 0.2 + 0 = 0.2$

一世代基因型频率 $D_1 = p_0^2 = 0.8^2 = 0.64$

$H_1 = 2p_0q_0 = 2 \times 0.8 \times 0.2 = 0.32$

$R_1 = q_0^2 = (0.2)^2 = 0.04$

一世代的基因频率 $p_1 = D_1 + \frac{1}{2}H_1 = 0.64 + 0.16 = 0.8$

$q_1 = \frac{1}{2}H_1 + R_1 = 0.16 + 0.04 = 0.2$

二世代的基因型频率 $D_2 = p_1^2 = 0.8^2 = 0.64$

$H_2 = 2p_1q_1 = 2 \times 0.8 \times 0.2 = 0.32$