

国家科学技术学术著作出版基金资助出版

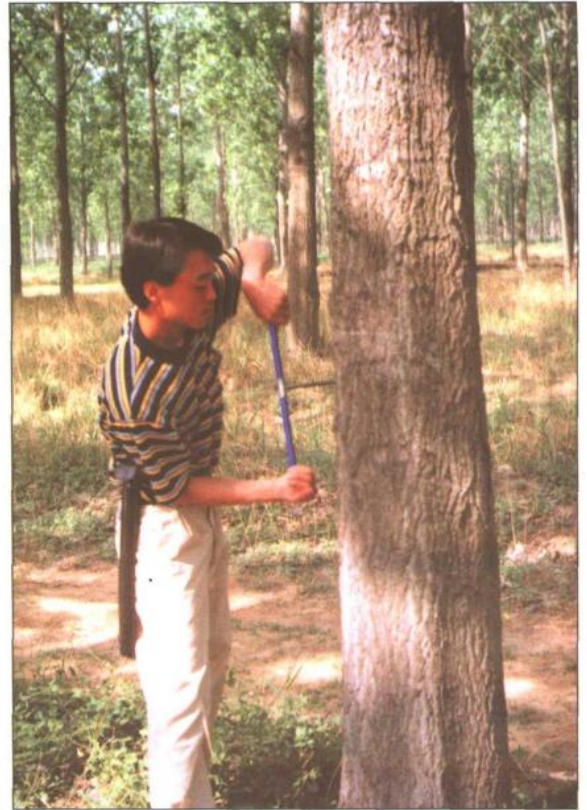
# 林木遗传育种学

王明庥 主编

中国林业出版社



南京林业大学通过种源间杂交选育出的美洲黑杨新无性系NL-80351,具有速生、干形圆满通直、侧枝细、材质优、抗黑斑病等综合优良性状,正在淮北平原大面积推广(马有基 摄)



钻取木芯进行杨树无性系木材品质的测定(潘惠新 摄)



南京林业大学设在江苏宝应县的美洲黑杨96个新无性系测定林,1991年定植,面积5.3hm<sup>2</sup>(马有基 摄)



南京林业大学设在江苏泗洪县陈圩县林场的美洲黑杨种质资源库,1998年3月定植,面积20 hm<sup>2</sup>。搜集保存了原产地南部3个州天然林中的42个半同胞家系、350余个无性系(马有基 摄)

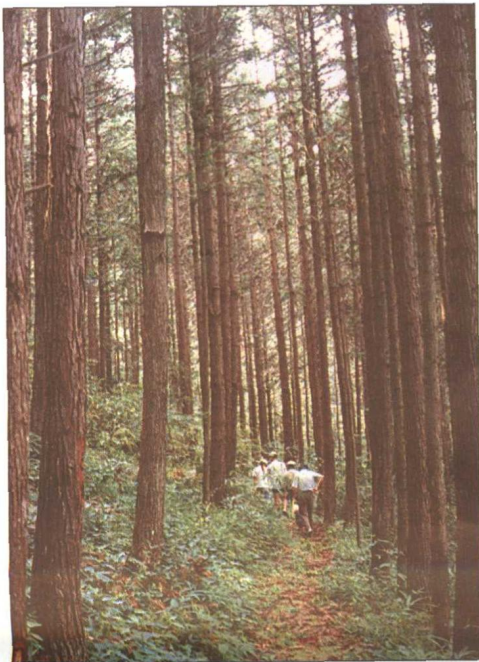




设在福建洋口林场的杉木子代测定林 (施季森 摄)



浙江开化县林场3年生的杉木无性系林地 (周天相 摄)



南京林业大学设在福建洋口林场的杉木种源和家系两水平双列杂交测定林 (马有基 摄)

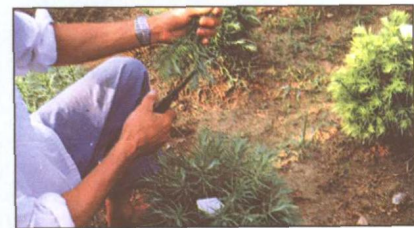
杉木无性系选育 (何祯祥 摄)



a. 选优良家系中的优良单株截干后建立采穗圃



b. 萌条用于各无性系生根能力的测定



c. 根部萌条位置效应的研究

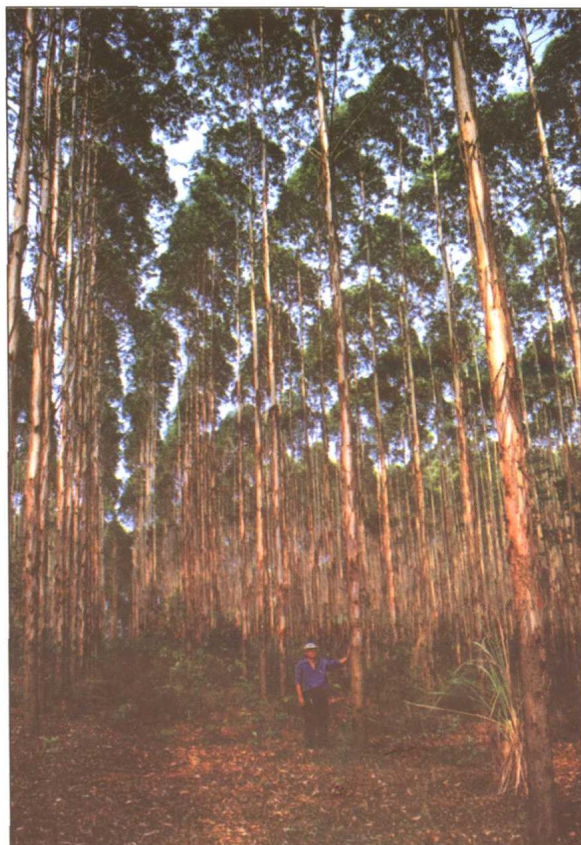


d. 全光喷雾扦插繁殖





马尾松优树, 27年生, 树高25.30m, 胸径32.5cm, 生长量突出, 主干通直圆满, 侧枝细, 树冠窄 (王章荣 摄)



广西东门林场7年生的尾叶桉 × 巨桉无性系林地 (项东云 摄)



马尾松球果在林分内株间与株内的形态变异 (王章荣 摄)



鹅掌楸杂种 (*Liriodedron chinense* × *L. tulipifera*) 测定林。中间一行是母本 *L. chinense*, 两边为杂种, 杂种生长优势十分明显 (王章荣 摄)





油松分布于我国北方14个省、自治区、直辖市,是重要的造林绿化树种。全国自20世纪70年代共建油松种子园17处。图为内蒙古土默特左旗大青山油松种子园(沈熙环 摄)



美国北卡罗来纳州火炬松遗传改良协作组已由第一代改良进入第三代,1999年协作组共生产火炬松种子35.9t,其中第二代种子园的种子已约占总产量56%。图为第二代火炬松种子园(沈熙环 摄)



营养繁殖是重要的良种繁殖方式之一。图为巴西圣保罗州造纸公司在露地用容器大规模繁殖桉树优良无性系扦插苗(沈熙环 摄)



一个树种在特定的地区采用何种遗传改良方式是由多种因素决定的,其中树种生物学特性和经济效益是考虑的主要因子。图为美国华盛顿州西北部采用选留母树更新美国黄松(沈熙环 摄)



湿地松于20世纪30年代引进我国,已在我国南方大面积推广。图为1972年在湖北荆门彭场林场营造的湿地松林,目前平均高和胸径为18.6m,36.7cm;1992年产种子近50kg/hm<sup>2</sup>(沈熙环 摄)

# 前 言

在过去的 20 多年中，我国的林木遗传育种工作取得了长足进步和可喜成绩，自 1980~2000 年，国家科技攻关、国家自然科学基金资助项目和部、省（自治区）重点项目中，有关林木遗传育种的研究取得了丰硕成果和重要进展，这些直接来源于实践的知识，需要系统总结和理论上的提高。为了向广大读者介绍近年来国内外林木遗传育种各个领域的研究进展，以适应现代科学技术和生产发展新形势的需要，在国家科学技术著作出版基金资助下，我们撰写了这部学术专著。

本书作者都是长期从事林木遗传育种研究的学者，在撰写过程中，广泛收集了国内外有关资料，结合自己多年来的研究成果和学术见解，有针对性地解答了我国林木育种工作者面临的实际问题。

本书从遗传的基础知识出发，系统阐述林木遗传育种的方方面面，涉及森林遗传、林木育种原理和常规技术、生物技术在林木遗传育种中的应用等内容。在章节安排上，力求循序渐进，深入浅出，拓宽知识面，扩大信息量；在内容取舍上，力图保证重点，讲透基本理论，注意联系实际，使科学性、先进性和实用性统一，以飨读者。

全书共分为 14 章。参加本书撰写的人员如下：

王明庥：绪论、第 3 章、第 7 章、第 8 章；陈天华：第 1 章、第 2 章、附录 IV；沈熙环：第 4 章、第 9 章、第 14 章；王章荣：第 5 章、第 6 章；施季森，潘惠新：第 10 章；黄敏仁，诸葛强：第 11 章；黄敏仁，饶红宇：第 12 章；黄敏仁，尹佟明：第 13 章；王明庥对全书进行了审校和统一整理。

当前，国内外林木遗传育种的研究进展很快，新思路、新成果层出不穷，虽然我们在撰写时希望能全面系统地论述有关林木遗传育种的诸方面，反映当代科学水平，但是，由于本学科内容涉猎面广，我们业务水平有限，研究工作的深度和广度也不够，书中难免有错误和不当之处，恳请读者不吝指正，以助于进一步推动我国林木遗传育种事业的发展。

王明庥

2000 年 10 月于南京

# 目 录

前言	
绪论	(1)
第1章 染色体与基因	(8)
第2章 群体的遗传与进化	(44)
第3章 遗传资源的保存与利用	(88)
第4章 林木育种策略	(110)
第5章 地理变异与种源试验	(130)
第6章 选择与测定	(156)
第7章 杂交的遗传效应及利用	(180)
第8章 无性繁殖的遗传效应及其利用	(200)
第9章 种子园	(226)
第10章 木材品质定向遗传改良	(246)
第11章 林木细胞工程	(278)
第12章 林木基因工程	(310)
第13章 林木遗传图谱构建和数量性状基因定位	(336)
第14章 林木遗传育种的回顾和展望	(370)
附录	
中华人民共和国种子法	(384)
中华人民共和国植物新品种保护条例	(391)
中华人民共和国植物新品种保护条例实施细则(林业部分)	(396)
名词解释	(403)

# 绪 论

森林不仅是极其重要的生物资源，也是陆地生态系统的重要组成部分，对全球环境及国土保安具有重要作用，同人类的生活及经济建设有极其密切的关系。

我国是世界上少林的国家，森林资源总量不足，结构失衡，分布不均，人均森林面积仅为世界平均值的 12%，人工林林分质量和生产力仍很低。森林资源的贫乏和经营管理粗放，严重影响国民经济持续发展，造成了国土生态环境恶化，自然灾害频繁，林产品供需矛盾尖锐。另一方面，我国植树造林事业取得了举世瞩目的巨大成就，我国人工林保存面积已达 3 425 万  $\text{hm}^2$ ，居世界第一位。不论是建立林业生态工程、国土绿化，还是培育速生丰产林等都需要林木遗传育种为其提供技术支撑，特别是我国从今年起实施天然林保护工程，今后的木材生产将主要依靠人工林，森林遗传和林木改良研究水平直接关系到人工林的产量和质量。林木遗传育种已成为现代林学中最活跃的支柱学科之一。

## 1 什么是林木遗传育种学

林木遗传育种学是以现代生物科学及其他有关自然科学的成就为基础的一门应用科学，它以遗传学为理论指导，根据林木的特性及其遗传变异的规律，进而研究如何有效地控制和利用这种遗传和变异，为人类的需要服务。

林木遗传育种学（或称森林遗传学、林木改良），其广义的意义是指对森林（或林木群体）进行遗传管理，或遗传学原理在森林管理中的应用，其目的是为了提高和维护森林的生产力、再生能力和生物多样性。

狭义的林木育种，是指为某种明确目标而育成栽植繁殖材料，如提高产量、品质，增强抗逆性、适应性等。造林用种苗的遗传改良，属于狭义的育种，将遗传学知识运用于营林，研究林木是怎样变异的，怎样运用这些变异来提高森林生产力。

作为育林学和保护生物学的基础，林木育种和林木改良两个名词的字面含义虽然有差别，但人们常常是混用的，视为同义词。林木育种是营林技术的组成部分，为了追求高产、优质、高效的林业，将林木的亲缘关系控制与其他一些营林措施密切结合，即提高林木群体的遗传品质与集约经营相结合，将遗传控制与环境控制相结合，提高营林的科学水平。



## 2 遗传学是指导育种实践的基础理论

遗传学是指导育种实践的基础理论。作为生命科学主导学科的遗传学, 历经了百余年的发展。19 世纪中叶细胞学、进化论和经典遗传学的创立, 为生命科学的发展打下了坚实的基础; 20 世纪上半叶基因论的创立和 DNA 功能的确定, 特别是 20 世纪中叶 DNA 双螺旋结构及遗传信息存储、复制、转录和翻译机制的阐明, 蛋白质、核酸人工合成的成功等一系列突破, 导致 70 年代和 80 年代的基因工程、单克隆抗体、聚合酶链反应 (PCR) 为代表的技术上的突飞猛进, 以基因和基因组为基础的育种系统正在快速发展。使人类有可能在分子层次上深入认识生命现象和对生物体的遗传改良进行实验室设计和操作。遗传学与农、林、医、环保等部门均有密切联系, 是人类认识自然、改造自然的有力武器。

现代遗传学认为, 生物的千差万别, 根本的差别在蛋白质的氨基酸顺序上, 其信息储存于遗传物质脱氧核糖核酸的核苷酸顺序中。近 20 多年来, 大量的蛋白质得到纯化并测定了氨基酸顺序, 可以看到 2 种生物亲缘越近顺序越接近, 亲缘越远, 氨基酸的替换也越多。

同工酶的发现和深入研究, 为系统学家提供了一个相当简便的方法。同工酶是结构基因编码在进化中由最初的基因经基因重组和突变形成的。因为脱氧核糖核酸的核苷酸顺序和蛋白质的氨基酸顺序有共线性关系, 进化中形成的不同生物的不同基因组组成会反映在同工酶酶谱上, 构成同工酶谱的种属专一性。

同工酶是基因位点差异的生化表现, 只有在对大量的测定数据进行严密的数学分析之后才能确定遗传上的差异。

组成高等植物性状的遗传信息贮存于核染色体和细胞器基因组的 DNA 中, DNA 的基本结构是 4 种不同核苷酸通过磷酸二酯键相连接, 在植物的自然群体中存在着由于点突变、倒位、易位、缺失或插入等碱基对的变化而导致大量变异, 用分子标记手段可揭示种质的遗传多样性, 为生态保护和恢复提供新的科学依据。

目前, 人类基因组计划已提前完成, 水稻和猪等农业动植物的基因组计划在紧张进行中, 通过基因工程和细胞工程可以定向和有效地对植物进行遗传改良, 培育出抗虫、抗病、抗除草剂、耐旱、耐寒、耐盐碱等性状, 增加产量, 改进品质, 提高效益, 减少农药、化肥和水的投入, 保护资源和环境。生物工程技术越来越广泛和深刻地影响和改变着人类的经济社会生活以至人类自身。

由于遗传学需要深入研究的问题往往不是单一学科所能解决的, 为了从分子、细胞、个体和群体等生命不同结构层次深入探讨生命现象, 各门学科之间发生了密切的联系。现代遗传学发展的一个突出特点, 一方面是它冲破了本学科的狭隘界限, 综合运用了当代自然科学的广泛成果, 特别是应用近代数学、物理和化学的新成就、新技术和新仪器设备, 使遗传学从早年的描述性学科上升为精密实验性学科, 并取得了卓越成就; 另一方面, 它与许多学科相结合, 交叉渗透, 促进了一些边缘学科的形成, 建立了许多新分支。例如, 细胞学与遗传学的理论和方法相结合, 产生了细胞遗传学, 它主要是讨论通过交配以后, 杂种后代所表现的遗传规律及其与染色体行为的关系。遗传学与数学

相结合产生了群体遗传学，主要是研究基因在整个群体中的频率分布和变化速度，也就是建立数学模型，讨论在各种不同干扰因素作用的情况下，基因频率如何改变并达到新的平衡。近 20 年来计算机的普及给数量遗传学的发展提供了极为有利的条件，数量遗传学的原理和方法越来越多的在动、植物育种中，特别是对经济性状的遗传改良起了重大作用。遗传学与化学相结合产生了生化遗传学，进而诞生了分子遗传学，也就是通过生物大分子物质的行为来说明生物的遗传现象，了解这些大分子的化学和生化结构、生化功能以及活动和变化的规律。以生物分子为基础的进化生物学，正成为当代理论生物学的热点。在分子遗传学的基础上，1974 年又出现了遗传工程学，它为核酸的分割、基因的转移和新生命类型的塑造与合成提供了起点。近年来，DNA 和 RNA 的重组技术和蛋白质工程的兴起，进一步开拓了改造生物的广阔天地。遗传学与物理学相结合发展了辐射遗传学，通过辐射来研究基因的突变机理，并利用辐射来产生动、植物的新类型。

由于遗传学渗入到生物科学的各个领域或各种生物门类，依研究的对象和特点的不同形成了动物遗传学、植物遗传学、微生物遗传学、人类遗传学、森林遗传学、生理遗传学、生态系统遗传学等，使遗传学的研究越来越深入，从而揭示了更多的自然秘密，遗传学的发展对农业、林业、畜牧业、医药卫生和环保事业都产生了不可估量的影响。

### 3 林木育种的特点和途径

木本植物与谷物和果蝇相比较，其有机体的形态、结构、生活史不尽相同，但在分子水平上的遗传机制是相同的，森林遗传学的研究提供了树木个体或群体遗传特性的信息，确定树木之间或树种之间的遗传关系，为森林资源的保存和利用提供理论基础。

森林树种生长周期长，多处于野生或半野生状态，由于长期异交，具有高度的杂合性和高度的遗传负荷，传统的孟德尔遗传理论在林木上的应用受到了一定限制，限制了像自交系这样的基本遗传材料的产生，树木多数性状的基因作用数目、基因位点和作用效果尚不很清楚，没法在分离世代识别目的基因位点是纯合还是杂合，是显性还是隐性，在几对基因作用相同时，无法识别哪些基因在起作用。林木数量性状改良主要停留在加性效应操作上，人们利用自然界现有的遗传多样性，通过简单表型选择，改良产量、品质和抗逆性等特性。

有关林木天然遗传变异的信息大多是从种源试验中获得的，据欧洲文献记载，自 17 世纪中叶已有人注意到林木种源的变异。法国人菲莫林 (Phillipe - André de Vil-morin) 于 1820~1850 年在自己的庄园中用欧洲各地所产的欧洲赤松种子造林，观察到不同产地的欧洲赤松在高、径生长、针叶长度、干形等性状上存在很大的变异，他认为种源间的差异是由于林木遗传因子的差异所产生的，后人用大量的实验重复和证实了此项结论。

种源试验证明了很多树种都具有很大的遗传变异性，这些变异的原因是由于一些引起群体中不同基因频率发生变化的偶然因子或机制。可将这些因子分为两类，其一是创造或加大自然变异，其二是相应地减小这种变异。



突变是遗传变异的根本原因，它提供了最原始的遗传变异。虽然多数突变通常是有害的，突变的频率很低，突变个体生存的概率很小，但它是进化过程中最活跃的部分。突变包括单个基因的变化，也包括遗传物质的大变化，如染色体组型和数目的变化。

在有性繁殖群体中，遗传重组虽然是间接的变异来源，但是最重要的来源，树木在减数分裂过程中，染色体和基因的分离、配对和重组，使得每个世代产生新的基因组合，可以重新排列组合的数量几乎是无限的，这就是为什么通过有性生殖不可能产生2个基因型完全相同的个体的原因，即使是他们有共同的亲本也不例外。由于所有树木都能有性繁殖，遗传重组可能是森林树种群体最重要的进化机制。

选择、迁移、隔离等因素都影响着林木群体遗传结构的变异。19世纪末叶，达尔文（Darwin 1809~1882）创立了生物进化的理论，他用自然选择过程来解释群体适应的多样性，指出选择对遗传变异的重要作用。按照现代的观点，尽管自然选择起重要作用，但自然选择不过是一些基因型较另一些基因型留下较多的后代而已，对于给定的任一世代，自然选择是具有产生后代能力的个体间存在差异的结果。

掌握人工选择作用下群体的变化规律，是动植物育种的基本依据，人工选择较易进行，在这里人类是选择的动力，在自然选择建立起来的种群范围内，人工选择促使物种向前发展，提高物种的价值。不管我们是否进行人工选择，都不能忽略自然选择仍在进行这一事实。

过去，生物科学研究的主体一直是观察和认识世界的多样性，如从分子水平来看，从多年生的木本植物到单细胞生物，基本组成物质都是蛋白质和核酸，生命世界中最本质的东西，在不同生物体中都是高度一致的。生物工程技术正在引发一场新的农业科技革命，同时也将为解决林业面临的资源、生态环境等重大问题，展现出诱人的前景。

可以说，现代植物育种，就是遗传学理论、生物技术、计算机、系统工程和育种者的实践经验的一个集合。

森林植物种类繁多，分布区和自然条件各不相同，树种用途多种多样，不能完全沿袭栽培植物的育种模式。我们要根据树种特性、地区自然条件、产品的经济价值、育种工作基础及用种量大小等诸多因素，分别采用不同的育种模式。当前林木育种工作大多集中于经济价值大、用种量大的少数针、阔叶树种，实施高投入高产出高强度的育种，这种高成本的育种方式并不是对所有森林树种都适用的，只有某些经济价值高的工业用材树种和特用经济树种值得实施高强度育种。而对于一些分布区小、资源贫乏、育种工作基础差的珍稀特有树种或外来树种，则可实施低成本、低强度的育种，低成本、低强度的育种措施有：

- (1) 表现型选择；
- (2) 表现型选择加无性繁殖；
- (3) 表现型选择加半同胞测定；
- (4) 用母树林、基因保存林进行繁育；
- (5) 对林地进行一般的遗传管理。

## 4 林木遗传育种学的任务

长时期以来,人们经营森林的主要目的是获取木材,木材是林业生产的主要产品,林木遗传改良工作也多集中在提高木材产量和改进木材品质方面。

20世纪中叶以来,人们对森林资源的利用,从单纯生产木材,转向发挥森林的多种效益,特别是保护自然生态环境的功能日益受到人们的重视,虽然,追求森林资源的经济效益仍是当前大多数林业部门的主要目标,但森林资源的生态效益和社会效益的重要性正在日益提高,从整体来看,提高木材的产量已不是林业经营的惟一和根本目的,而是拓宽到所有资源,包括非木材林产品利用和各种服务功能的发挥。林木育种要为在我国建立起一个比较发达的林业产业体系和一个比较完备的林业生态体系这两大任务中发挥自己应有的作用。具体任务是:

(1) 为人工用材林,特别是集约经营的短周期工业原料林提供遗传控制的理论和技术,使遗传控制与环境控制密切结合,推动人工林集约栽培技术的进步,提高经济效益,缩短轮伐期,使木材质量更符合工业加工和产品的要求,为人工用材林实现定向、速生、丰产、优质、稳定与高效六项目标服务。

(2) 为非木材林产品的生产,对主要经济性状进行遗传改良,提供遗传品质优良的繁殖材料,提高这些产品的产量和品质,增强抗逆性和商品价值,提高经济效益和对市场的适应性。

(3) 为荒漠治理、水源涵养林及各种防护林的建设,增强林木抗逆性和再生能力,从林木遗传组成上提高对病虫害的抵抗能力和对环境的适应能力,增强森林生态系统对环境的保护功能。环境变化对森林遗传组成的影响,是构成森林生态系统管理的一个重要方面。

(4) 保护生物多样性,评价森林遗传多样性的现状和受胁迫的自然、社会和经济因素,特别是对濒危、珍稀物种遗传多样性的保护,为最小生存种群的确定和保护策略,提供理论依据。

(5) 生物技术的应用,是高新技术在林业中应用的组成部分。以分子遗传学为基础,包括细胞工程和基因工程,在分子水平上深入探讨林木遗传变异规律,森林的遗传结构,改良林木性状,提高林木遗传改良水平。如数量性状基因定位及遗传图谱的构建,分子标记辅助选择育种,外源目的基因的构建和导入,林木原生质体融合,多倍体及辐射育种等。林业生产周期长,充分应用高新技术,或许是解决这一困境的有效途径。

21世纪将是知识经济时代,将是多学科相互交叉、相互渗透、高度综合以及系统化、整体化的科学发展的重要时代,知识经济时代正向我们走来,我们要最大限度地发挥知识在改天换地中的作用,不仅在重视运用,更要重视创新。林木遗传育种学是一门创造性的学科,又是一个实践性很强的应用技术,它综合运用现代遗传学、林学及其他有关学科的理论和技术,对森林或林木的遗传性进行有效地管理、控制和改造,促进林业高效和可持续发展。





### 1.1 染色体 (8)

- 染色体形态和结构 (8)
- 染色体的运动 (13)
- 染色体的功能 (16)
- 染色体的结构变异 (19)
- 染色体数目的变异 (21)

### 1.2 基 因 (22)

- 基因的概念 (22)
- 基因的性质 (24)
- 基因的作用 (24)
- 基因的表现型表现 (27)
- 基因突变 (30)

### 1.3 染色体外遗传 (31)

- 细胞质基因 (31)
- 判断依据 (32)
- 线粒体和叶绿体遗传学分析 (33)
- 染色体外遗传因子和染色体基因的相互作用 (33)

### 1.4 繁 殖 (33)

- 生活周期 (33)
- 受精 (34)
- 自交与异交 (35)
- 无融合生殖 (36)
- 营养繁殖 (37)
- 雌雄异体 (37)
- 雄性不育 (38)
- 不亲和性 (39)

参考文献 (40)



在生物的生命活动中,繁殖是一个重要的基本特征。正因为生物具有繁殖能力,才能维持生命的连续,表现遗传变异和促进生物进化。

生物无论是无性繁殖还是有性繁殖,都是通过细胞把亲代的遗传物质传给子代,在生殖过程中,每个亲本通过配子把他们的基因的一半样本传给他们的后代。本章的目的就是要讨论种内产生新一代所涉及的某些基础物质和原理。

### 1.1 染色体

#### 1.1.1 染色体形态和结构

##### 1.1.1.1 染色体形态和类型

在细胞分裂的一定时期才显出染色体(chromosome)。动植物细胞染色体形态多样,但也有共同点(图 1-1)。在染色体上有一比较不易着色且直径较小的点,叫着丝点(centromere),在细胞分裂中起着重要作用。着丝点两侧部分是染色体臂(arm),一般染色体都有两臂。染色体经过染色后,着丝点不染色,使染色体在光学显微镜下就像在着丝点部分中断了,于是着丝点区域又称主缢痕(primary constriction)。染色体的另一比较不着色的部位,叫作次级缢痕(secondary constriction);染色体在次级缢痕处不弯曲,只有着丝点弯曲。有些染色体的末端还有一小球形或棒状突出物,叫作随体(satellite)。

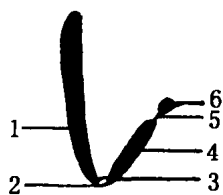


图 1-1 中期染色体的形态

1. 长臂 2. 主缢痕 3. 着丝点  
4. 短臂 5. 次缢痕 6. 随体

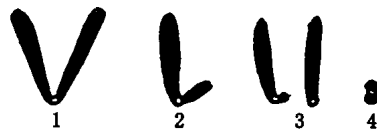


图 1-2 后期染色体的形态

1. “V”形染色体 2. “L”形染色体  
3. 棒状染色体 4. 粒状染色体

根据着丝点在染色体上的位置,一般把染色体分为 4 种类型(图 1-2):具近端着丝点染色体(acrocentric chromosome)——着丝点位于染色体一端,形成一长臂和一极短臂,呈棒状,或着丝点在染色体末端,称端着丝点染色体(telocentric chromosome);具近中部着丝点染色体(sub-metacentric chromosome)——着丝点在染色体中部偏左或偏右,形成两个

不等长的臂呈“L”型;具中部着丝点染色体(metacentric chromosome)——着丝点在染色体中部,形成两等长臂,呈“V”形;粒状染色体——染色体的两臂都极其相似。

不同物种或同一物种不同染色体间在大小上有很大差异。各种生物染色体的形态结构是相对稳定的,而且一般成对出现,形态结构相同的成对染色体,称同源染色体(homologous chromosome),而形态结构彼此不同的,不同对间的染色体,则互称为非同源染色体(non-homologous chromosome),例如杨树有 19 对同源染色体;这 19 对同源染色体间,彼此互称为非同源染色体。在细胞遗传学上,可按各对同源染色体长度和长短臂的比值予以编号,以识别其形态特征,便于研究。

### 1.1.1.2 染色体数目

各种生物染色体数目都是恒定的,在体细胞里成双,在性细胞里成单。含有两套染色体的细胞或个体称二倍体(diploid,  $2n$ )。含有性细胞或配子(gamete)染色体数目的细胞或个体称单倍体(haploid,  $1n$ )。对给定物种来说,一个基因组(genome)是指该物种配子中的一套染色体。一般树种的体细胞染色体数目变化在 16~100 以内(表 1-1)。物种的染色体数目与其在进化中的位置没有必然联系。

表 1-1 若干树木的染色体数

树木名称	染色体数( $2n$ )
银 杏	<i>Ginkgo biloba</i> 24
日本柳杉	<i>Cryptomeria japonica</i> 22
落 叶 松	<i>Larix gmelinii</i> 24
欧洲赤松	<i>Pinus sylvestris</i> 24
巨 杉	<i>Sequoiadendron giganteum</i> 22
北美红杉	<i>Sequoia sempervirens</i> 66
树锦鸡儿	<i>Caragana arborescens</i> 16
欧洲山毛榉	<i>Fagus silvatica</i> 24
白 榆	<i>Ulmus pumila</i> 22
夏 栎	<i>Quercus robur</i> 24
柳 属	<i>Salix</i> 38,14
欧洲板栗	<i>Castanea sativa</i> 24
油 橄 榄	<i>Olea europaea</i> 46
核 桃	<i>Juglans regia</i> 32
核 桃 楸	<i>Juglans mandshurica</i> 32
沙 棘 属	<i>Hippophae</i> 12,20,24
刺 槐	<i>Robinia pseudoacacia</i> 20
锦熟黄杨	<i>Buxus sempervirens</i> 28
杨 属	<i>Populus</i> 38
稠 李	<i>Padus racemosa</i> 32
蓝 桉	<i>Eucalyptus globulus</i> 22
山 荆 子	<i>Malus baccata</i> 34
洋 白 蜡	<i>Fraxinus pennsylvanica</i> 46
小叶白蜡	<i>Fraxinus bungeana</i> 46

(引自朱之梯,1989)

### 1.1.1.3 染色体组型(或核型)

染色体组型(karyotype)或核型,通常是指体细胞染色体所有可测定的表型特征的总称。这些特征包括 4 个不同层次的内容,核型能反映生物种属的特性。

#### (1)染色体数目

染色体数目包括基数(X)、多倍体、非整倍体、B-染色体和性染色体等。某些属甚至某些科,往往具有同一基数,而在种内,染色体数目通常具有相对稳定性。因此,染色体数目的变异,用以阐明属、科以及更高等级分类群的亲缘关系及演化路线是有价值的核型特征。在属下等级,也是鉴别多倍体、非整倍性变异、B-染色体以及某些杂交种的最可靠的细胞学证据。

### (2)染色体形态

染色体形态主要包括染色体的绝对大小和相对大小值;着丝点和次缢痕以及随体的数目的位置等特征。有些物种或种间的核型差异不表现在染色体数目上,而是表现在染色体形态上,赛勒(Saylor)经过详细测定,能区别出松树体细胞12对染色体的每一对,并找出了不同松树各相应染色体上着丝点位置。染色体形态,是研究属下或种下等级的物种或居群的亲缘关系和演化趋向的主要核型特征。Stebbins 主要根据染色体形态特征,按照核型不对称等级,将核型分为12种类型,用以分析核型的变异和进化。陈天华等(1992)用松科8个属54个种核型材料研究了8个属的进化关系。她还通过分析世界6个地区的松属28个种的核型和染色体臂比模糊聚类,讨论了松属的起源及其系统演化过程。

### (3)染色体的“解剖学”特征

染色体的“解剖学”特征是指在一般光学显微镜下可观察到的染色体内部结构特征,即主要指的是分带特征,可显示染色体在纵长的内部结构的分化。这些分化为在现水平上识别染色体及其变异提供了更精确的信息,这种信息,对于在群体水平上分析染色体结构变异与物种形成,以及在系统演化中物种之间的亲缘关系,是很有价值的。

植物染色体分带,常用的主要有两大类,即荧光分带和 Giemsa 分带。荧光分带包括 Q 带、H 带、AO 带等,一般根据荧光试剂来命名的。Giemsa 分带则包括 C 带、N 带和 G 带等。树木分带技术研究比较少,近年来报道的有:苏铁属(*Cycas*)、云杉属(*Picea*)、黄杉属(*Pseudotsuga*)、落叶松属(*Larix*)、松属(*Pinus*)、杉木属(*Cunninghamia*)、柳杉属(*Cryptomeria*)、水松属(*Glyptostrobus*)、落羽杉属(*Taxodium*)、北美红杉属(*Sequoia*)、水杉属(*Metasequoia*)等。其中松属研究的种较多,如赤松(*Pinus densiflora*)、黑松(*P. thunbergii*)、欧洲黑松(*P. nigra*)、琉球松(*P. luchensis*)等,但多为荧光显带和 C 带。陈天华等首次报道过马尾松(*P. massoniana*)染色体银染和 G 带复合分带,在同一细胞内同时显示出染色体 Ag-NOR(银染次缢痕带)和 G 带。通过计算机扫描,带型清晰。龙光生等(1987)报道过杉木、马尾松的 C 带带型。徐进等(1997, 1998)报道过马尾松、油松及云南松的色素霉  $A_3$ (简称 CMA)和 4'-6-二脒基-2-苯基吡啶(简称 DAPI)荧光带型(图 1-3),这为林木中染色体较大的树种(特别是裸子植物)细胞遗传研究提供了手段。如松科的染色体数大多  $2n = 24$ [除黄杉属(*Pseudotsuga*)  $2n = 26$ , 金钱松属(*Pseudolarix*)  $2n = 44$ ]。核型相似,单从核型方面来比较鉴别属、种及种内差异有一定难度,通过荧光显带技术,利用染色体各成员荧光带型不同,就可以有效鉴别。此外,在不同地理分布遗传变异研究中也有明显效果,例如落叶松(*Larix gmelinii*)的两地理变种,变种 1 分布在俄罗斯的符拉迪沃斯托克(海参崴)、朝鲜北部和我国的长白山一带,变种 2 分布在中国的华北,即山西和河北等地,两者形态变异较大,但核型相似,  $2n = 24$ , 都有 6 对大的中间着