



北京市高等教育精品教材立项项目

# 林木育种学

陈晓阳 沈熙环 主编



高等教育出版社  
Higher Education Press



北京市高等教育精品教材立项项目

# 林木育种学

陈晓阳 沈熙环 主编



高等教育出版社  
Higher Education Press

### 图书在版编目(CIP)数据

林木育种学/陈晓阳,沈熙环主编. —北京:高等教育出版社,2005.12

ISBN 7-04-018621-7

I. 林... II. ①陈...②沈... III. 林木育种-高等学校-教材 IV. S722.3

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 159144 号

项目总策划 吴雪梅    策划编辑 李光跃    责任编辑 李光跃  
封面设计 张楠    责任绘图 朱静    责任印制 杨明

---

出版发行 高等教育出版社

社 址 北京市西城区德外大街 4 号

邮政编码 100011

总 机 010-58581000

经 销 蓝色畅想图书发行有限公司

印 刷 北京嘉实印刷有限公司

购书热线 010-58581118

免费咨询 800-810-0598

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

<http://www.hep.com.cn>

网上订购 <http://www.landaco.com>

<http://www.landaco.com.cn>

畅想教育 <http://www.widedu.com>

开 本 787×1092 1/16

印 张 15.75

字 数 380 000

版 次 2005 年 12 月第 1 版

印 次 2005 年 12 月第 1 次印刷

定 价 19.50 元

---

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 18621-00

## 前 言

自1956年来,林木育种学一直是林学本科专业的骨干专业课程,先后出版过几部教材。2002年,本教材被列为北京市精品教材建设项目,并得到出版资助。在教材编写过程中,我们注意体现常规育种与生物技术相结合,生长性状改良与木材品质和抗逆性遗传改良相结合,经典理论和实例与最新研究成果相结合,力求概念准确,文字简明,篇幅小,易阅读。

本教材分12章。第4、7、8、10章由北京林业大学陈晓阳教授编写;第1、12章由北京林业大学沈熙环教授编写;第9章由河北农业大学杨敏生教授编写;第6章主要由北京林业大学康向阳教授编写,李云副教授参加了部分(脱毒)编写工作;第2、3章由沈熙环教授和陈晓阳教授(遗传参数、选择、引种)编写;第5章由陈晓阳教授和康向阳教授(倍性育种)编写;第11章由杨敏生教授、李云副教授、陈晓阳教授、林善枝副教授、杜金友博士编写。北京林业大学赵广杰教授提供了木材品质及其改良有关资料。全书由陈晓阳教授修改和统稿,沈熙环教授主审。

在教材编写过程中得到了全国高等农林院校和科研院所许多同行专家的大力支持。其中,中国林业科学院卢孟柱教授、东北林业大学刘桂丰教授和王秋玉教授、南京林业大学徐立安教授、西南林学院段安安教授、中南林学院刘友全教授、浙江林学院童再康教授、华南农业大学钟伟华教授和黄少伟教授、江西农业大学郭起荣副教授和张露教授、四川农业大学周兰英副教授、新疆农业大学董玉芝副教授审阅了初稿,并提出了修改意见。此外,北京林业大学胡冬梅实验师、李伟博士,以及李慧、骈瑞琪、熊锦等研究生帮助绘制部分插图和录入资料。对大家的热心帮助,表示衷心的感谢。

本书是为林学专业编写的教材,也可作为水土保持与荒漠化、森林保护与游憩、生物技术等相关专业的教学参考书。由于我们的业务水平有限,书中难免有不当之处,甚至有错误,希望各位老师在教学实践中提出意见,以便今后修正。

陈晓阳

2005年5月30日

# 目 录

|                           |      |
|---------------------------|------|
| 第 1 章 绪论 .....            | (1)  |
| 1.1 林木育种学的研究对象及任务 .....   | (1)  |
| 1.2 林木育种发展历程与现状 .....     | (2)  |
| 1.2.1 发展历程 .....          | (2)  |
| 1.2.2 国内外林木育种进展 .....     | (3)  |
| 1.3 林木育种的特点和发展趋势 .....    | (5)  |
| 1.3.1 林木和林木育种特点 .....     | (5)  |
| 1.3.2 林业和林木育种的发展趋势 .....  | (6)  |
| 思考题 .....                 | (8)  |
| 第 2 章 林木选育技术基础 .....      | (9)  |
| 2.1 物种和生物进化 .....         | (9)  |
| 2.1.1 生物进化和自然选择 .....     | (9)  |
| 2.1.2 物种及种内分类 .....       | (11) |
| 2.1.3 种内多层次变异 .....       | (12) |
| 2.2 影响基因频率变化的因素 .....     | (13) |
| 2.2.1 突变 .....            | (13) |
| 2.2.2 选择 .....            | (14) |
| 2.2.3 迁移 .....            | (14) |
| 2.2.4 遗传漂变 .....          | (14) |
| 2.2.5 交配系统 .....          | (15) |
| 2.3 遗传参数及其估算 .....        | (15) |
| 2.3.1 遗传力 .....           | (16) |
| 2.3.2 配合力与育种值 .....       | (17) |
| 2.3.3 遗传增益 .....          | (19) |
| 2.3.4 遗传相关和表型相关 .....     | (20) |
| 2.3.5 影响选择效果的主要因素 .....   | (21) |
| 2.4 选择与选择方法 .....         | (22) |
| 2.4.1 人工选择和选择类型 .....     | (22) |
| 2.4.2 选择方式 .....          | (23) |
| 2.4.3 选育方式与繁殖方式 .....     | (27) |
| 思考题 .....                 | (28) |
| 第 3 章 遗传育种资源和树木引种 .....   | (29) |
| 3.1 遗传资源 .....            | (29) |
| 3.1.1 遗传资源的重要性 .....      | (30) |
| 3.1.2 国际林木遗传资源工作的发展 ..... | (31) |
| 3.1.3 我国的自然保护工作 .....     | (32) |
| 3.2 生物多样性和遗传流失 .....      | (32) |

|                                  |             |
|----------------------------------|-------------|
| 3.2.1 生物多样性的内涵 .....             | (32)        |
| 3.2.2 遗传多样性的检测 .....             | (33)        |
| 3.2.3 遗传流失及其危害 .....             | (34)        |
| <b>3.3 林木遗传资源管理 .....</b>        | <b>(34)</b> |
| 3.3.1 搜集 .....                   | (34)        |
| 3.3.2 保存 .....                   | (35)        |
| 3.3.3 评价和利用 .....                | (37)        |
| 3.3.4 开发利用遗传资源信息管理系统 .....       | (37)        |
| <b>3.4 乡土树种和外来树种 .....</b>       | <b>(37)</b> |
| 3.4.1 正确对待各类树种资源 .....           | (38)        |
| 3.4.2 充分开发利用乡土树种 .....           | (38)        |
| 3.4.3 积极、稳妥地利用外来树种 .....         | (39)        |
| 3.4.4 我国林木引种成就 .....             | (39)        |
| <b>3.5 引种技术和程序 .....</b>         | <b>(41)</b> |
| 3.5.1 引种考虑的因素 .....              | (41)        |
| 3.5.2 主要生态因子剖析 .....             | (43)        |
| 3.5.3 引种程序 .....                 | (46)        |
| 3.5.4 引种成功的标准 .....              | (47)        |
| 3.5.5 驯化措施 .....                 | (47)        |
| 3.5.6 引种中值得注意的几个问题 .....         | (47)        |
| <b>思考题 .....</b>                 | <b>(50)</b> |
| <b>第4章 种源与优树选择 .....</b>         | <b>(51)</b> |
| <b>4.1 种源试验研究历史 and 意义 .....</b> | <b>(52)</b> |
| <b>4.2 地理变异的规律 .....</b>         | <b>(56)</b> |
| 4.2.1 地理变异趋势 .....               | (56)        |
| 4.2.2 地理变异模式 .....               | (57)        |
| <b>4.3 种源试验方法 .....</b>          | <b>(59)</b> |
| 4.3.1 全分布区试验和局部分布区试验 .....       | (59)        |
| 4.3.2 采种点的确定 .....               | (59)        |
| 4.3.3 采种林分和采种树的确定 .....          | (60)        |
| 4.3.4 苗圃试验 .....                 | (60)        |
| 4.3.5 造林试验 .....                 | (61)        |
| <b>4.4 种子区划 .....</b>            | <b>(62)</b> |
| 4.4.1 种子区划系统 .....               | (62)        |
| 4.4.2 种子区划依据 .....               | (62)        |
| 4.4.3 造林用种原则 .....               | (63)        |
| <b>4.5 优树选择 .....</b>            | <b>(66)</b> |
| 4.5.1 选优林分条件 .....               | (66)        |
| 4.5.2 优树评定方法 .....               | (67)        |
| <b>思考题 .....</b>                 | <b>(70)</b> |
| <b>第5章 杂交与倍性育种 .....</b>         | <b>(71)</b> |
| <b>5.1 杂种优势 .....</b>            | <b>(71)</b> |
| 5.1.1 杂种优势的遗传学解释 .....           | (72)        |

|                                 |              |
|---------------------------------|--------------|
| 5.1.2 杂种优势度量方法 .....            | (72)         |
| <b>5.2 天然杂种与人工杂种 .....</b>      | <b>(73)</b>  |
| 5.2.1 天然杂种 .....                | (73)         |
| 5.2.2 人工杂种 .....                | (74)         |
| <b>5.3 杂交方式与亲本选择 .....</b>      | <b>(76)</b>  |
| 5.3.1 杂交方式 .....                | (76)         |
| 5.3.2 杂交亲本的选择和选配 .....          | (78)         |
| <b>5.4 人工杂交技术 .....</b>         | <b>(79)</b>  |
| 5.4.1 开花生物学 .....               | (79)         |
| 5.4.2 花粉技术 .....                | (80)         |
| <b>5.5 杂交方法 .....</b>           | <b>(81)</b>  |
| 5.5.1 树上杂交 .....                | (81)         |
| 5.5.2 切枝杂交 .....                | (82)         |
| <b>5.6 克服远缘杂交不亲和性的方法 .....</b>  | <b>(82)</b>  |
| <b>5.7 杂种的测定、选择和推广 .....</b>    | <b>(84)</b>  |
| 5.7.1 杂种苗的培育 .....              | (84)         |
| 5.7.2 杂种的测定和选择 .....            | (84)         |
| 5.7.3 杂交品种的繁殖、推广和命名 .....       | (87)         |
| <b>5.8 林木多倍体及其诱导的基本途径 .....</b> | <b>(87)</b>  |
| 5.8.1 体细胞染色体加倍 .....            | (88)         |
| 5.8.2 不同倍性体间杂交 .....            | (88)         |
| 5.8.3 未减数配子杂交 .....             | (89)         |
| 5.8.4 胚乳培养与细胞融合 .....           | (89)         |
| <b>5.9 林木染色体加倍的方法 .....</b>     | <b>(90)</b>  |
| 5.9.1 化学诱导 .....                | (90)         |
| 5.9.2 物理因素诱导 .....              | (91)         |
| 5.9.3 林木多倍体的鉴定 .....            | (92)         |
| 思考题 .....                       | (92)         |
| <b>第6章 无性系选育、繁殖与造林 .....</b>    | <b>(93)</b>  |
| <b>6.1 无性繁殖技术概述 .....</b>       | <b>(94)</b>  |
| 6.1.1 扦插繁殖 .....                | (94)         |
| 6.1.2 嫁接繁殖 .....                | (95)         |
| <b>6.2 无性繁殖材料退化与复壮 .....</b>    | <b>(98)</b>  |
| 6.2.1 无性繁殖材料退化原因 .....          | (98)         |
| 6.2.2 无性繁殖材料复壮及其方法 .....        | (98)         |
| <b>6.3 苗木脱病毒技术 .....</b>        | <b>(100)</b> |
| 6.3.1 病毒特性及其侵染 .....            | (100)        |
| 6.3.2 脱病毒方法与技术 .....            | (100)        |
| 6.3.3 植物脱病毒苗检测与保存 .....         | (101)        |
| <b>6.4 采穗圃营建与管理 .....</b>       | <b>(102)</b> |
| 6.4.1 采穗圃及其优越性 .....            | (103)        |
| 6.4.2 采穗圃营建与管理的基本原则 .....       | (103)        |
| 6.4.3 林木采穗圃营建和管理实例 .....        | (104)        |

|                             |       |
|-----------------------------|-------|
| 6.5 林木无性系选育及其应用 .....       | (106) |
| 6.5.1 无性系选育基本程序 .....       | (106) |
| 6.5.2 无性系选育实例 .....         | (107) |
| 6.5.3 无性系造林的问题及对策 .....     | (107) |
| 思考题 .....                   | (109) |
| <b>第7章 种子园</b> .....        | (110) |
| <b>7.1 种子园种类</b> .....      | (111) |
| 7.1.1 无性系种子园与实生苗种子园 .....   | (112) |
| 7.1.2 初级种子园与高世代种子园 .....    | (112) |
| 7.1.3 其他形式的种子园 .....        | (113) |
| <b>7.2 种子园总体规划和区划</b> ..... | (114) |
| 7.2.1 种子园规模 .....           | (114) |
| 7.2.2 园址选择 .....            | (114) |
| 7.2.3 种子园区划 .....           | (115) |
| 7.2.4 优树收集区 .....           | (116) |
| 7.2.5 建园亲本数目 .....          | (116) |
| <b>7.3 种子园建立技术</b> .....    | (117) |
| 7.3.1 苗木准备 .....            | (117) |
| 7.3.2 无性系配置 .....           | (117) |
| 7.3.3 栽植密度 .....            | (118) |
| <b>7.4 生殖生物学</b> .....      | (119) |
| 7.4.1 花芽分化与胚胎发育进程 .....     | (119) |
| 7.4.2 开花物候与配子贡献 .....       | (120) |
| 7.4.3 花粉空间分布 .....          | (123) |
| 7.4.4 球果与种子败育 .....         | (124) |
| <b>7.5 种子园经营管理</b> .....    | (125) |
| 7.5.1 去劣疏伐 .....            | (125) |
| 7.5.2 辅助授粉 .....            | (127) |
| 7.5.3 土壤管理 .....            | (129) |
| 7.5.4 有害生物防治 .....          | (130) |
| 7.5.5 整形修剪 .....            | (131) |
| 7.5.6 其他措施 .....            | (131) |
| 思考题 .....                   | (132) |
| <b>第8章 遗传测定</b> .....       | (133) |
| <b>8.1 交配设计</b> .....       | (134) |
| 8.1.1 不完全谱系设计 .....         | (134) |
| 8.1.2 完全谱系设计 .....          | (135) |
| <b>8.2 环境设计与试验观测</b> .....  | (139) |
| 8.2.1 提高试验精确性的主要措施 .....    | (139) |
| 8.2.2 试验地选择 .....           | (139) |
| 8.2.3 常用试验设计 .....          | (140) |
| 8.2.4 区组和小区设计 .....         | (140) |
| 8.2.5 测定林建立 .....           | (141) |



|                                  |              |
|----------------------------------|--------------|
| 8.2.6 试验观测 .....                 | (142)        |
| <b>8.3 试验数据处理 .....</b>          | <b>(142)</b> |
| 8.3.1 数据转换 .....                 | (143)        |
| 8.3.2 缺区数据弥补 .....               | (143)        |
| <b>8.4 遗传参数估算 .....</b>          | <b>(145)</b> |
| 8.4.1 无性系对比试验 .....              | (145)        |
| 8.4.2 子代测定 .....                 | (145)        |
| 8.4.3 全同胞子代测定 .....              | (147)        |
| <b>8.5 遗传型与环境交互作用 .....</b>      | <b>(152)</b> |
| 思考题 .....                        | (158)        |
| <b>第9章 林木抗逆性育种 .....</b>         | <b>(159)</b> |
| <b>9.1 树木对胁迫的反应及其抗逆性机制 .....</b> | <b>(160)</b> |
| 9.1.1 非生物胁迫 .....                | (160)        |
| 9.1.2 生物胁迫 .....                 | (163)        |
| <b>9.2 抗逆性测定方法 .....</b>         | <b>(165)</b> |
| 9.2.1 抗旱、寒、盐碱能力的测定 .....         | (165)        |
| 9.2.2 抗病性测定 .....                | (166)        |
| 9.2.3 抗虫性测定 .....                | (166)        |
| <b>9.3 林木抗逆育种途径与策略 .....</b>     | <b>(167)</b> |
| 9.3.1 选择育种 .....                 | (167)        |
| 9.3.2 杂交育种 .....                 | (170)        |
| 9.3.3 耐盐突变体的筛选 .....             | (171)        |
| <b>9.4 展望 .....</b>              | <b>(171)</b> |
| 思考题 .....                        | (172)        |
| <b>第10章 木材品质遗传改良 .....</b>       | <b>(173)</b> |
| <b>10.1 木材品质改良的木材学基础 .....</b>   | <b>(174)</b> |
| 10.1.1 木材的构造 .....               | (174)        |
| 10.1.2 力学性质 .....                | (176)        |
| 10.1.3 主要生长缺陷 .....              | (176)        |
| <b>10.2 主要改良性状及其测定方法 .....</b>   | <b>(177)</b> |
| 10.2.1 木材密度 .....                | (178)        |
| 10.2.2 其他性状的测定方法 .....           | (179)        |
| <b>10.3 主要木材性状的遗传变异与控制 .....</b> | <b>(180)</b> |
| 10.3.1 木材性状遗传与变异 .....           | (180)        |
| 10.3.2 遗传相关与早期选择 .....           | (183)        |
| 10.3.3 育林措施对木材性状的影响 .....        | (185)        |
| 思考题 .....                        | (185)        |
| <b>第11章 生物技术在林木育种中的应用 .....</b>  | <b>(186)</b> |
| <b>11.1 组织培养 .....</b>           | <b>(187)</b> |
| <b>11.2 体细胞胚胎发生和人工种子 .....</b>   | <b>(189)</b> |
| 11.2.1 体细胞胚胎发生 .....             | (189)        |
| 11.2.2 人工种子 .....                | (190)        |

|                                |              |
|--------------------------------|--------------|
| 11.3 遗传标记技术在林木遗传育种中的应用 .....   | (192)        |
| 11.3.1 遗传标记的概念 .....           | (192)        |
| 11.3.2 分子标记技术 .....            | (194)        |
| 11.3.3 分子标记在林木遗传育种中的应用 .....   | (197)        |
| 11.4 基因工程在林木育种中的应用 .....       | (200)        |
| 11.4.1 植物基因工程基本步骤 .....        | (200)        |
| 11.4.2 基因工程技术在林木育种中的应用 .....   | (203)        |
| 思考题 .....                      | (206)        |
| <b>第12章 林木育种策略与多世代育种 .....</b> | <b>(208)</b> |
| 12.1 林木育种主要环节、一般模式与策略 .....    | (208)        |
| 12.1.1 育种各环节的衔接及与生产的联系 .....   | (208)        |
| 12.1.2 育种一般模式及育种策略 .....       | (209)        |
| 12.2 育种策略基本内容和原则 .....         | (210)        |
| 12.2.1 育种策略基本内容 .....          | (210)        |
| 12.2.2 制定育种策略的原则 .....         | (212)        |
| 12.3 制定策略的主要问题及其对策 .....       | (212)        |
| 12.3.1 育种群体组成及大小 .....         | (212)        |
| 12.3.2 群体的划分和育种群体的组织 .....     | (213)        |
| 12.3.3 多世代育种的交配设计 .....        | (215)        |
| 12.3.4 两种配合力及近交 .....          | (216)        |
| 12.3.5 加速育种世代的遗传增益 .....       | (217)        |
| 12.4 不同类树种的育种策略和实例分析 .....     | (219)        |
| 12.4.1 不同类树种的育种策略 .....        | (219)        |
| 12.4.2 实例分析 .....              | (220)        |
| 思考题 .....                      | (224)        |
| <b>主要参考文献 .....</b>            | <b>(225)</b> |
| <b>英汉名词对照 .....</b>            | <b>(230)</b> |
| <b>主要树种拉中名称对照 .....</b>        | <b>(235)</b> |

# 1 绪 论

## 提要

首先,对林木育种学、林木遗传学和树木改良学的含义作了定性叙述,阐明了良种和品种的概念。林木育种的根本任务是选育和繁育林木优良品种,本章介绍选育林木良种的主要技术措施。其次,对林木育种的历史和取得的主要成就,以及我国林木育种的发展作简要介绍,从而可以了解林木育种的发展梗概。在此基础上,介绍林木育种的特点、优点和局限性。从林业发展的现状阐述了当前及今后相当长的时期内常规育种仍是林木改良的主要途径,并列举了林木育种工作者面临的主要任务。

## 1.1 林木育种学的研究对象及任务

林木育种学(*forest tree breeding*)是以遗传进化理论为指导,研究林木选育和良种繁育原理和技术的学科。在本学科范畴内,还有两个术语——“林木遗传学”和“林木遗传改良”也是经常能读到和听到的。林木遗传学(*forest tree genetics*)是研究林木遗传和变异的科学。林木遗传改良(*forest tree improvement*)与林木育种学的含义接近,当初对林木遗传改良这一术语规定的含义是:为达到提高和改良林木产量和品质的目的,既包含控制树木遗传特性的技术措施,也包含施肥、整枝等营林措施。可见,这两个术语的含义不完全相同,但近年来,育种界不少人对这两个术语视为同义词,不严格地加以区别。

林木育种的任务是选育和大量繁殖遗传品质得到不同程度改良的林木繁殖材料,其最高目标是选育林木优良品种。用遗传品质优良的繁殖材料造林,能充分利用自然生产潜力,提高林产品的产量和品质,增强林木抗性以及充分发挥森林多种效益。在当前林业生产实践中,往往把通过选育,性状有一定程度改良的繁殖材料统称为良种。但这个意义上的良种,严格来说

并不一定符合品种的条件。林木品种 (variety) 是指产品的数量和品质符合生产需要,能适应一定自然和栽培条件,特征和特性明显,性状遗传稳定,由人工选育出来的林木群体。

目前,改良和丰富造林树种的主要途径和研究内容包括:引种 (introduction)、选种 (selection) 和育种 (breeding)。引种是从国内外引进非本地原有的树种,即外来树种 (exotic species)。选种是指在种的范围内的选择。林业上主要的选种方式是种源选择和优树选择。林木育种的方法比较多,包括杂交育种、倍性育种、辐射育种以及 20 世纪 80 年代中期发展起来的基因工程等。林木繁育的主要途径有母树林、种子园和采穗圃,也可包括组织培养和体细胞胚胎发生等。对选育材料进行遗传测定和选择是提高改良效果的重要环节,是育种工作的重要组成部分。本教材重点讲授遗传资源、引种、种源和优树选择、杂交育种、种子园和采穗圃以及遗传测定等内容,即通常称为林木的常规育种的内容。但也专辟几章介绍了抗逆性育种、材性育种以及生物技术 in 林木育种中的应用,反映林木遗传育种上的新进展。

林木育种学是一门应用科学,它是以进化论、遗传学理论为基础,同时与植物生理学、生物化学、森林生态学、造林学及生物统计学等学科内容有密切的联系。当代科学发展的趋势是各学科相互渗透,相互依赖。一个科学的发展,没有其他学科的配合是不可能的。因此,要学好林木育种学,必须具备坚实的现代生物学基础知识,也需熟练地掌握林学理论与技术。同时,林木育种学又是一门实践性很强的科学,需要密切结合生产实践,掌握杂交、遗传测定以及种子园、采穗圃营建等相关技术。

## 1.2 林木育种发展历程与现状

### 1.2.1 发展历程

林木育种的实践活动由来已久,其中引种可追溯到 2 000 年前。对林木种内遗传变异的早期研究也可查考至 400 年前。但是,系统的、严格的研究始于 19 世纪。在 19 世纪,英国博物学家达尔文 (1809—1882) 在《物种起源》等著作中提出的以自然选择为基础的进化论学说,阐明了物种的可变性和生物的适应性。他的学说对林学界产生过重要影响。美国植物育种学家 L. Burbank (1849—1926)、苏联植物育种学家米丘林 (1855—1935) 的工作对果树育种的发展都起过积极作用。

大规模的引种工作是从 19 世纪 50 年代由澳大利亚、新西兰等南半球国家引种松树开始的。引种能充分利用自然资源潜力,是丰富林产品种类、提高生产率和改善生态环境的重要途径。用材或绿化树种缺乏或不足的国家,对引种工作十分重视。现在,杨树、桉树、云杉、花旗松及落叶松等树种都已远远超越了各自的自然分布区,已成为国际性的重要造林树种。

种源研究始于 19 世纪。法国 Phillipe-André de Vilmorin 于 1821 年在巴黎附近对欧洲赤松首次作了种源试验。到 1892 年国际林联 (IUFRO) 第一次会议讨论制定了主要造林树种的国际种源试验计划,1908 年布置了欧洲赤松和欧洲云杉的国际种源试验。30 年代第二次世界大战后,开展了许多树种的种源试验。经几十年努力,国外主要造林树种,包括自然分布区不大的树种,如辐射松和日本落叶松都已开展了种源试验。种源试验虽由来已久,但迄今仍是树种改良的基本方法。这项工作对了解树木种内的地理变异规律,为各造林地区提供生产力高、适应性强的种源,为种子区划,以及为进一步选育提供繁殖材料等都有重要意义。

杂交是19世纪植物育种工作的活跃领域。德国植物学教授 Klotzch 于1845年首次试验了欧洲赤松和欧洲黑松间的杂交。19世纪末,爱尔兰 A. Henry 开始在杨树中杂交。到20世纪初,美国、意大利、德国也都搞了杨树杂交。其中,意大利的成绩尤为显著,著名的欧美杨无性系 1-214 是在20年代育成的。我国叶培忠教授于1945年在甘肃天水作了杨树杂交试验。30年代曾掀起过林木杂交育种的高潮,在松、落叶松、板栗和榆树等树种中都做过大量试验,但成效最大的还推杨属。杂交育种体现为利用杂种优势和综合双亲的优良性状。欧美杨、小黑杨等杨树种间杂种以及欧洲落叶松和日本落叶松、刚松和火炬松等杂种都有较大的生产规模。在创育抗病品种中,杂交育种是一个重要途径。

瑞典 Nilson - Ehle 于1936年发现了三倍体山杨。秋水仙碱的发现和利用曾掀起过多倍体育种的热潮,但他们的努力并没有取得显著成效,多数人工多倍体育种成效不大。然而,朱之悌院士主持的毛白杨三倍体育种取得的成绩已成为这一选育途径的成功实例。

19世纪末到20世纪初,国外不少林学家注意到了林分内单株间的变异,但直到20世纪30年代,丹麦林学家 C. Larsen 才把选择出来的落叶松、欧洲白蜡等优树通过嫁接生产种子。随后,瑞典、美国等一些林学家完善并发展了这一技术,成为今天的种子园。种子园是生产遗传品质优良种子的主要方式,其本身又是良种选育体系中的重要组成环节。种子园自50年代后在少数国家已有较大进展。据不完全统计,现在5大洲约50个国家建立了种子园,建园树种约有90个,多为针叶树种。美国、瑞典、芬兰、日本等国主要树种的造林用种已全部或大部分由种子园提供。现在已有第三代种子园的消息。

杨、柳等阔叶树种以及日本柳杉的无性繁殖都已有几百年的历史。但无性系繁殖和选育到20世纪70年代才得到林业界的重视。除杨、柳、桉等阔叶树种外,近20年来无性繁殖在辐射松、柳杉、欧洲云杉等针叶树种中也取得了实质性的进展,达到了规模化扦插苗造林的要求。

各国在开展选育和良种繁殖工作的同时,对育种资源的收集和保存方面也给予了高度重视。联合国粮食与农业组织(FAO)于1963年成立植物资源考察专家小组,组织并制定种质资源收集、保存和交换条例。1968年成立森林遗传资源专家小组,1995年工作范围扩大,包括了农业生物多样性的内容。

### 1.2.2 国内外林木育种进展

从世界范围来看,20世纪50年代以前,林木育种尚处于酝酿准备阶段。50年代,由于木材消费急剧增加,林地面积渐趋缩小等原因,提高单位林地面积的木材产量以及在非林业用地上造林等问题提到了议事日程,林木育种因此得到了迅速发展。可见,林木育种的诞生、发展是与林业生产实践密切结合的,林木育种已成为营林工作的重要措施之一。现代生物技术是70年代初发展起来的,受到了世界各国的普遍关注,分子生物学技术在林木遗传育种中的应用主要包括分子标记和基因工程等方面。1992年国外首次报道了白云杉分子标记连锁图谱,现在已在杨、松、桉等20多个树种中构建了遗传连锁图谱,杨树的基因测序工作已经完成。

#### 1. 国外林木育种成效

美国,尤其是美国东南部是世界上林木育种成效显著的地区之一。该地区湿地松、火炬松的遗传改良工作始于20世纪50年代。由大学、森工企业、科研和行政部门等数十个单位,共建立了北卡罗来纳、西海湾和佛罗里达等3个协作组。主要采用选优——遗传测定——营建

种子园技术,至1991年共营建种子园约4000 hm<sup>2</sup>,每年提供苗木13.3亿株,造林75万 hm<sup>2</sup>以上。40多年来已由初级种子园、去劣疏伐种子园、1.5代和第二代种子园,发展到个别企业营建的第三代种子园。北卡罗来纳协作组用初级种子园种子造林,材积增益为8%~12%,再考虑树干通直,木材密度大等因素,林分的实际增益达20%。该协作组在36年中累计投资7500万美元,而由木材产量和品质提高带来的收益高达15亿美元,投入与产出比为1:20,获得了丰厚的经济效益。近10多年来,各国着重研究多世代育种、多种育种措施的综合利用等策略。西海湾协作组在梭锈病危害程度不同地区,用第一代种子园种子营建的20年生林分,材积的实际增益为7.6%~12.9%;去劣疏伐种子园为12.8%~17.9%;1.5代种子园为17.1%~22.5%。梭锈病是南方松的严重病害,每年因病害造成的损失高达4900万美元。1983年该地区启动抗病育种工作,到1993年抗病品种已大量投入生产,已证明抗病育种是有效的。

加拿大不列颠哥伦比亚省是该国林业最发达的省份,育种始于20世纪50年代初。经几十年试验,到90年代已制定了主要树种造林种子的调运方案,立法实施,保证了合理用种,明显促进了林业生产。

近20多年来,巴西在巨桉和杂种桉无性系造林工作中取得了举世闻名的成就。用优良无性系营造的7年生林分与一般实生苗比较,木材生长量由33 m<sup>3</sup>/(hm<sup>2</sup>/年)提高到70 m<sup>3</sup>/(hm<sup>2</sup>/年),增加了112%;7.85 t/(hm<sup>2</sup>/年)提高到18.47 t/(hm<sup>2</sup>/年),增加了135%;木材密度由460 kg/m<sup>3</sup>提高到575 kg/m<sup>3</sup>,增加了115 kg/m<sup>3</sup>。巴西南部圣卡塔林纳州 Rigesa 纤维造纸公司与美国 Westveco 公司合作,借助于引进先进技术和优良繁殖材料,建立了湿地松和火炬松种子园,利用良种造林2.4万 hm<sup>2</sup>,同时采取集约经营,人工林的年生长量高达51 m<sup>3</sup>/hm<sup>2</sup>。

南非在第二次大战后,依靠占国土1%的人工林由木材进口国一跃成为木材出口国。林业建设的成就与采用良种密切相关。现在每年栽植5000多万株松树苗木都由种子园提供,材积和材质的平均增益为20%,已建立第三代种子园。

杨树选育历史久,研究的国家多,成绩也大。选育的欧美杨优良无性系 Robusta、I-214 等,在匈牙利、法国、荷兰占杨树总栽植面积的60%~81%;德国用组织培养方法大量繁殖三倍体山杨 Astria,组培苗两年生时高达187~257 cm,根径13~23 mm;瑞典用选育的柳树无性系营建短轮伐期林,2~4年采伐,年产干材12~15 t/hm<sup>2</sup>,干物质总产量30 t/hm<sup>2</sup>以上。

瑞典有1/2以上的国土用于木材生产,林业是重要的国民经济部门。瑞典是世界上最早开展林木育种的国家,欧洲赤松和欧洲云杉是该国主要造林树种,约有2/3采伐迹地造林更新,1/3自然更新。现在松树栽植造林的苗木基本由无性系种子园供应,云杉优质种子供应量也在增加。由初级种子园种子营建的林分,能增加木材产量10%以上。瑞典、芬兰和挪威数十年来一直坚持经营松树种子园,云杉也采用无性繁殖。芬兰栽植的欧洲云杉 V383 无性系,20年生时每公顷木材产量高达380 m<sup>3</sup>。

澳大利亚、新西兰早在20世纪50年代从北半球引进上百种针叶树,经长期试验,证明只有辐射松、湿地松和火炬松等少数树种适于营建用材林。在澳大利亚辐射松林占针叶树人工林面积的90%以上。他们对筛选出来的外来树种开展种内选育。辐射松人工林普遍生长良好,在澳大利亚45年生辐射松林的优势木树高可达40 m,平均胸径为60 cm,材积高达653 m<sup>3</sup>/hm<sup>2</sup>。澳大利亚人工林仅占总林地的2%,却提供了一半以上的工业用材。在松树杂交育种中也取得了明显的进展。新西兰在过去40年的林业研究项目中,以遗传育种取得的成绩

最为显著,投入与产出比为1:46。新西兰用改良繁殖材料营建的辐射松林已达50万 $\text{hm}^2$ ,占该国人工林总面积的一半。到80年代,已由初级无性系种子园转向用优良亲本控制授粉制种,由控制授粉种子育苗造林,或建采穗圃,培育优良家系的扦插苗造林。

可见,不少国家和地区,通过采用良种和集约经营措施,增加了木材产量,促进了本国木材工业的发展,不仅解决了自己的木材需求,有的还变成了木材出口国,取得了显著成效。林木育种已成为实现高效、优质林业的根本措施之一。

## 2. 我国林木育种进展

半个多世纪来,特别自20世纪70年代以来,科研与生产密切配合,我国林木育种工作取得很大的成绩。筛选并逐步推广了20多个有希望的外来树种,如南方地区的桉树、相思树、湿地松、火炬松、加勒比松及木麻黄等和北方地区的刺槐、日本落叶松等都已成为重要的造林绿化树种。自20世纪50年代以来,在马尾松、杉木、油松、红松、樟子松、兴安落叶松、长白落叶松、白榆、侧柏、黄山松、檫树和香椿等约40个树种中陆续开展了种源试验,1988年对油松、杉木、马尾松、落叶松及侧柏等13个树种作了第一次种子区划。近年,对枫杨、厚朴、榉、樟树、马褂木以及白皮松、福建柏等树种也开展了种源试验。“六五”期间我国在13个针叶树种中选择优树1.1万株以上,建立种子园9000多 $\text{hm}^2$ 。无性系选育是常规育种工作的热点,杨、桉、泡桐、刺槐、杉木,木麻黄以及落叶松等树种中都开展过这方面工作。在主要造林树种中已选出优良种源1284个,优良家系2550个,优良无性系475个,材积增益多在10%~15%以上,优良繁殖材料已开始在生产中推广。自1989年来,据《中华人民共和国种子管理条例》,国家林业局和24个省(区、市)分别成立了国家和省级林木品种审定委员会,在我国确立了林木良种审定制度。分布比较合理的林木良种基地建设已初具规模,到21世纪初我国已建成林木良种繁育中心23处,良种基地697处,总面积9.47万 $\text{hm}^2$ ,采种基地520处,面积108万 $\text{hm}^2$ 。与此同时,研究了树种地理变异、种子园和采穗圃营建、促进开花结实、无性繁殖、缩短育种世代、生长早期预测以及遗传和育种参数估算等技术和理论,其中不少研究达到了林业发达国家的水平,从实践到理论都已奠定了比较扎实的基础。20世纪70年代末到80年代中期是我国林木育种发展迅速的时期。

1997年国内首次发表用RAPD标记构建马尾松的连锁图谱,随后,利用RAPD、AFLP、SSR、ISSR等标记对杨、杉木、桉等树种构建了连锁图谱,并探讨了性别分化、木材密度和数量性状的基因定位。在基因工程方面,20世纪末已成功地进行了杨、松和桉等树种的遗传转化,掌握了遗传转化技术,并成功地将*Bt*基因导入欧洲黑杨、欧美杨和美洲黑杨,获得对舞毒蛾有毒杀作用的杨树转化再生植株。

# 1.3 林木育种的特点和发展趋势

## 1.3.1 林木和林木育种特点

林业和农业一样,促使速生、丰产的措施不外两个方面:一是改善栽培条件,如选择适宜的造林地、整地、抚育、疏伐及病虫害防治等;二是改良树种本身,即为特定的造林地选育良种。在整个生活周期中,良种只需采用一次,即可达到增产或提高抗逆能力的目的。从这个意义上

说,良种选育较其他栽培措施更为经济和有效。然而,有了良种并不等于有了一切。实践证明,只有把良种选育和其他营林措施结合起来,才能达到理想的效果。

人们往往过度地强调了林木育种的困难。其实,林木育种既有它困难的一面,也有它有利的一面。从树木的生物学特性和林业经营条件考虑,林木育种有如下特点。

(1) 多数树种达到性成熟和经济成熟需要几年,乃至数十年,世代长,育种周期也长,同时,树体大,占地多。这些特点对开展遗传测定(包括子代测定和无性系测定)和多世代育种等造成了一定困难。但是,现有经验表明,优树选择(表型选择)总体上是有效的。因此,只要注意繁殖材料原产地和造林推广地区的生态条件的相似性,在对选择优树做出最终遗传评定之前就可以逐步繁殖推广,从而有可能使选种工作尽早在生产中发挥作用。

(2) 由于树木属多年生植物,开花结实周期长,选育可供繁殖利用材料的时间也长,因而有可能根据子代性状的表现进行再选择。即可能开展后向选择(backward selection),提高选择效果。这是在一年生作物中无法实行的。

(3) 多数树种分布广,开发利用水平不一,选育历史都比较短,自然界尚存在着大量未被发现和利用的优良基因型,选种和引种的潜力大,见效快。

(4) 主要造林树种都属异花授粉植物,自花授粉或近亲繁殖会引起衰退,要采用异花授粉植物育种方式。同时,不少树种又能无性繁殖,可进行无性系选育,有性与无性选育相结合,是有效的林木育种方式。

(5) 在多数情况下,选育和繁殖遗传基础广泛的林木品种,或使用混合品种是适宜的。如果能够充分利用它有利的一面,巧妙地把树木短期选育工作与多世代改良结合起来,对一些树种,特别是生活周期短,生长快,或育种工作有基础的树种,即使在几年或十几年内取得较好成果也是可能的。

但是,要使林木育种取得辉煌业绩,必须遵循林木育种的特点,从长计议。以澳大利亚和新西兰经营辐射松人工林为例,澳大利亚悉尼植物园早在 1857 年引进了 200 多个针叶树种,通过对引进树种的筛选,最终挑选出了辐射松等极少数有希望的松树,又经过种源试验和优树选择,遗传测定,不断探索和完善有性和无性繁育技术,以及选择适合的造林地和栽培措施等有关的繁杂技术环节,经几代人上百年的持续努力,才得以实现今天辐射松大面积造林取得的好成绩。树木生长发育特性决定了林木育种从开始投入到产出,要经历比较长的过程,这就要求工作目标要明确,要有预见性,后续工作必须要在前期繁殖材料和数据积累基础上开展。此外,由于各地自然条件不同,林木良种的应用和推广都受到不同地域生态条件等的限制。因此,长期性、继承性、地域性和超前性是林木育种工作和良种使用、推广的显著特点。只有遵循林木育种的特点,采取稳定、持续的技术政策,林木育种才能在生产中发挥作用。不考虑林木育种的特点,工作不能持续开展,只能使辛辛苦苦取得的成绩付之东流,无益于林木育种和林业建设。

### 1.3.2 林业和林木育种的发展趋势

长期以来,经营森林的主要目的是获取木材,林木育种也是在提高木材产量和木材品质的目标下发展和兴旺起来的。我国是一个少林国家,森林总量不足。目前,我国计划内的木材需求量约为 1.5 亿  $\text{m}^3$ ,加上薪材等需求,总消耗量约为 2.5 亿 ~ 3.0 亿  $\text{m}^3$ 。2002 年我国进口原木、锯材、胶合板、纤维板和枕木实际材积共计约 3 151 万  $\text{m}^3$ ,比上年同期增加 894 万  $\text{m}^3$ ,增幅



40%。进口木材总值 39 亿美元,比上年同期增加 6 亿美元,增幅 19%。木材是不可取代的重要原材料,为满足木材的需求,我国政府历来重视造林,用材林资源已达 8 125 万  $\text{hm}^2$ ,蓄积 67.6 亿  $\text{m}^3$ 。但由于林分生产力低,平均蓄积仅 31  $\text{m}^3/\text{hm}^2$ 。现有人工用材林在缓解我国木材供需矛盾方面尚不能发挥应有的作用。产生这一后果的原因是多方面,但没有采用良种壮苗是其中的一个主要原因。

20 世纪中叶以来,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,重视森林的生态效益和社会效益。“九五”期间我国林业部门提出了以生态建设为主的“六大林业工程”<sup>①</sup>建设方针。国家实施天然林保护等工程,对挽救濒于毁灭的天然林、改善生态环境、保护生物多样性具有重要意义。事实上,“六大工程”是相辅相成,互为促进的,营建用材林本身就是保护现有天然林的最积极措施。由于实施天然林保护和自然保护区的建立,这将不可避免地加剧我国木材供求矛盾,同时,国际木材市场会因全球环境保护运动的加强而趋于紧缺。我国是一个拥有 13 亿人口的发展中国家,不可能长期依靠进口来弥补木材供应的不足,自力更生是解决木材供求矛盾的根本出路。更何况我国拥有适宜于营建用材林的气候和土地,良种工作已有一定基础,用材树种选育技术已比较成熟。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两大任务发挥应有的作用。

综观林业任务、林木育种的发展过程和特点、育种目标将打破在相当长时间内以速生、材质、林副产品为主的格局,提高抗逆性和生态效益将会提到重要日程,各地区各个树种的育种目标将会更加明确和具体。在相当长的时间内,常规育种仍将是提供优良繁殖材料的主要途径,引种、选种和杂交育种仍将是林木改良的主要技术措施。种子园和插条等无性繁殖方法将因树种、改良性状、造林地区的自然和经济条件等不同而分别成为良种繁殖的主要方式;多世代育种能提高改良效果,必然会得到发展。根据上述情况,今后应着重进行下列育种工作。

(1) 继续加强对育种(遗传)资源的调查、搜集、保存、研究和利用。树木育种资源是生物长期演化的产物,是选育新品种的物质基础。育种资源的量和质,不仅关系到当前的育种成效,也关系到育种活动能否持续进行。没有丰富的育种贮备资源,不仅会限制世代育种的开展,也将无法适应随生产和生活需要的改变而变化的育种目标。主要造林树种的资源工作虽已有一定基础,但仍需不断补充新的资源,对性状的研究和评定要深化;对新开发的树种,特别是具有生态效益的树种,要扩大资源的收集,加强繁殖生物学特性的研究和生态效益的评定,为开发利用这些树种,必须做好资源工作,收集必要的资源和信息。

(2) 普遍开展种源试验和遗传测定,逐步搞清主要造林绿化树种的遗传参数。这些是提高树木改良效果的重要依据。种内的地理变异模式,性状的遗传力,亲本的一般配合力和特殊配合力,正交和反交效应,家系和家系内个体间变量组分的大小等都是重要的参数。子代测定中采用的交配设计不仅决定了能提供哪些参数,取得数据的时间、工作的繁简等,也决定了子代间的亲缘关系,并将影响到多世代的改良。田间试验设计决定了所得数据的准确性和工作量的大小,这些都需要妥善处理。

(3) 加强良种繁育技术和原理的研究。为保证母树林、种子园高产、稳产,提高种子的遗传品质,对树木开花、传粉、授精和结实习性的机制,以及土壤管理等措施尚需作大量深入的观

<sup>①</sup> 天然林资源保护、三北和长江中下游地区等重点防护林体系建设、退耕还林(草)、环北京地区防沙治沙、野生动植物保护及自然保护区建设、重点地区以速生丰产用材林为主的林业产业基地建设,统称为六大林业工程。