

长白落叶松种群

中国林业青年科学家著作丛书

遗传变异与利用

杨传平 著



长白落叶松种群遗传变异与利用

杨传平 著

东北林业大学出版社

图书在版编目(CIP)数据

长白落叶松种群遗传变异与利用/杨传平著. —哈尔滨:东北林业
大学出版社, 2001. 3

ISBN 7-81008-955-2

I. 长... II. 杨... III. 落叶松-种群-变异-研究 IV. S791.22

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2001)第 18193 号

责任编辑:王忠诚

封面设计:曹 晖



NEFUP

长白落叶松种群遗传变异与利用

Changbailuoyesong Zhongqun

Yichuan Bianyi Yu Liyong

杨传平 著

东北林业大学出版社出版发行

(哈尔滨市和兴路 26 号)

黑龙江省教委印刷厂印刷

开本 850×1168 1/32 印张 8.5 字数 213 千字

2001 年 3 月第 1 版 2001 年 3 月第 1 次印刷

印数 1—1 000 册

ISBN 7-81008-955-2

S·217 定价:28.00 元

如发现印、装质量问题,请与本厂质量科联系调换。

地址:哈尔滨市南岗区和兴路 147 号 邮编:150080

内容简介

本书以作者 20 年长白落叶松种群遗传变异及其利用途径的研究为基础，全面系统地介绍了长白落叶松种内种群的地理变异规律与模式；种源区划；优良种源选择；种群的遗传结构；优良种群的繁殖利用等，进而提出了长白落叶松遗传改良的程序和方法，是我国“六五”～“九五”期间林木良种选育及其利用技术研究的重大成果之一。为深入开展林木遗传育种的研究工作和应用于“天然林资源保护工程”、“退耕还林还草工程”、“主要用材树种的速生丰产林基地建设工程”等提供了重要的科学依据和物质基础，具有重大的理论意义和生产价值。

本书可供林业管理部门以及教学、科研、生产单位的教师、研究人员、学生和广大林业工作者阅读参考。

序

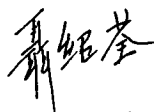
长白落叶松 (*Larix olgensis* Henry.) 是我国东北林区主要工业用材树种, 在规划到 2000 年营造 1 亿亩 ($1/15 \times 10^8 \text{ hm}^2$) 速生丰产林的工程中, 长白落叶松的造林面积约占 10%, 在我国用材树种中占有重要地位。从“六五”至今, 长白落叶松的遗传改良一直被列为国家重点科技攻关课题, 现已经历了 20 年。本文以长白落叶松不同地理种源全分布区造林对比试验 9 个参试地点连续 17 年的观测资料为据, 采用当代先进的单变元、多变元统计分析方法和电算技术。从生态遗传学的观点出发, 对长白落叶松种内种群的地理变异、遗传结构及优良种群的利用途径等进行了全面系统的深入研究, 揭示了长白落叶松不同地理种群的地理变异规律与模式; 进行了长白落叶松的种源区区划; 选出了适于长白落叶松不同造林生态相似区的优良种源; 弄清了长白落叶松各类种群的遗传组成; 阐明了优良种群的遗传机制; 建立了长白落叶松短期内供应良种的优良种源母树林基地; 营造了长白落叶松长期供应良种的优良种源种子园人工林; 观察了长白落叶松的开花结实规律; 找到了促进长白落叶松种子林的增产措施; 提出了长白落叶松扦插繁殖的关键技术; 总结出长白落叶松遗传改良的程序和途径; 制定了长白落叶松进一步深入遗传改良的策略与计划。

杨传平同志从事长白落叶松种群的遗传变异研究 20 余年,

由他参加主持完成的“长白落叶松种源试验研究”成果在 1990 年林业部主持的 7 个科技攻关成果的鉴定会上,被评为唯一国际先进水平的成果。该成果 1991 年被评为林业部科技进步一等奖,这是东北林业大学建校 40 周年以来,荣获的第一个林业部科技进步一等奖。该成果 1992 年荣获国家科技进步二等奖和我国林业行业科学研究的最高学术奖——中国林学会“梁希”奖。这也是“八五”林业行业国家科技攻关的 267 个成果中唯一获此殊荣的成果。杨传平同志提出了“种源试验的程序与方法;造林生态相似区的概念和划分方法;林木优良种源综合指数选择的权重确定和等效纬度的引进和应用”等全部四个创新点,受到了国内外同行的充分肯定和高度赞扬。

本书是杨传平同志在博士论文的基础上完成的。这是他 20 年研究工作的结晶,凝聚着他长期蹲点基层、刻苦钻研的汗水,蕴含着 he 广博基础知识、科学研究的水平。作为杨传平同志的导师,我为他取得的优异成绩感到欣慰,更为我国林木遗传育种学科已露头角的新星感到自豪。

本书系统、完整的研究内容,丰富了国内外林木种群遗传变异与利用上的理论与实践。本书的出版问世,是对我国 21 世纪实施的“天然林资源保护工程”、“退耕还林还草工程”、“用材林基地建设工程”等六大工程中的营林造林事业提供有利的科学借鉴,具有重要的理论价值和生产意义。



2001.3.3

目 录

1 落叶松属与长白落叶松	(1)
1.1 落叶松属及其发生发展	(1)
1.1.1 落叶松的发生及演化	(1)
1.1.2 落叶松组树种系统学和地理分布	(3)
1.2 落叶松检索表	(6)
1.2.1 北方落叶松组种群按针叶形态的检索	(8)
1.2.2 北方落叶松组种群按枝条形态的检索	(9)
1.2.3 北方落叶松组种群按幼苗特征的检索	(10)
1.3 长白落叶松在国民经济中的地位与作用	(10)
1.3.1 长白落叶松是我国东北林区最主要的速生用材树种	(11)
1.3.2 长白落叶松是“八五”国家科技攻关建筑材、纸浆材种	(12)
1.3.3 长白落叶松是“九五”国家科技攻关纤维材种	(12)
1.4 长白落叶松种质资源	(13)
1.4.1 天然长白落叶松林	(13)
1.4.2 人工长白落叶松林	(17)
1.5 长白落叶松的分布范围	(17)
1.5.1 长白落叶松种的界定	(17)
1.5.2 长白落叶松的分布区域	(18)
1.5.3 长白落叶松分布区内生态环境特点	(19)
1.5.4 长白落叶松的引种北界	(20)

2	林木种源研究	(23)
2.1	林木种源试验的发展概况	(23)
2.1.1	种群、种源与种源试验	(23)
2.1.2	种源试验的基本原理	(24)
2.1.3	种源试验的发展概况	(25)
2.2	落叶松种源研究	(27)
2.2.1	国外落叶松种源研究概况	(27)
2.2.2	我国落叶松种源研究现状	(30)
2.2.3	长白落叶松种源研究的目的和依据	(31)
3	技术路线与试验过程	(33)
3.1	技术路线	(33)
3.1.1	长白落叶松产区的气候区划	(33)
3.1.2	试验取样样点的确定与种子采集	(33)
3.1.3	长白落叶松生物系统学研究	(33)
3.1.4	长白落叶松种子区划	(33)
3.1.5	长白落叶松种源苗期与造林试验	(33)
3.1.6	各类观测特征(性状)的确定与观测	(34)
3.1.7	观测特征(性状)的汇总与处理	(34)
3.1.8	种源试验的结果分析	(34)
3.1.9	长白落叶松种群的遗传结构	(34)
3.1.10	长白落叶松优良种群的利用途径	(35)
3.2	试验过程	(35)
3.2.1	试验材料与来源	(35)
3.2.2	参试地点的布局	(36)
3.2.3	育苗	(36)
3.2.4	造林	(36)
3.2.5	补植	(37)
3.2.6	管理	(37)

3.2.7	观测项目	(37)
3.2.8	观测数据的处理	(38)
4	试验研究材料与方法	(39)
4.1	木材材性测定试验	(39)
4.1.1	试样的采集	(39)
4.1.2	试材的加工	(39)
4.1.3	试验方法	(39)
4.2	开花结实规律及种子产量预测预报研究	(42)
4.2.1	胚胎学研究取材及切片制作	(42)
4.2.2	雌雄球花树体分布的调查研究	(44)
4.2.3	球果、种子及种子萌发性状的个体间变异研究	(44)
4.2.4	花粉飞散规律的调查方法	(45)
4.2.5	低温逆境对雄球花及花粉影响的研究	(45)
4.2.6	种子产量预测预报研究	(46)
4.2.7	间伐和修枝对结实影响的研究	(48)
4.3	长白落叶松种群遗传结构的同工酶分析	(49)
4.3.1	材料来源	(49)
4.3.2	同工酶实验	(49)
4.3.3	育苗试验及表型性状的观测	(50)
4.3.4	数据处理方法	(50)
4.4	研究采用的各类统计分析方法	(51)
4.4.1	种内种群差异显著性测定	(51)
4.4.2	种内种群多点试验的统计分析	(51)
4.4.3	种内种群遗传稳定性测定	(51)
4.4.4	综合指数分析	(53)
4.4.5	各类遗传参数的估算	(54)
4.4.6	各类回归分析与相关分析	(55)

4.4.7	种群的分类与排序	(55)
4.4.8	判别分析	(55)
5	长白落叶松种群的遗传变异	(56)
5.1	长白落叶松产区气候区划	(56)
5.1.1	区划的目的和依据	(56)
5.1.2	长白落叶松气候类群的归并	(56)
5.1.3	长白落叶松各气候区范围	(58)
5.2	长白落叶松种子区划	(59)
5.2.1	种子区划的目的和意义	(59)
5.2.2	种子区划与种源调种	(60)
5.2.3	种子区划的科学依据	(60)
5.2.4	长白落叶松种子区划结果	(67)
5.3	长白落叶松地理变异规律与模式	(70)
5.3.1	研究分析的统计方法和程序	(70)
5.3.2	造林生态相似区的划分与代表参试点的 选择	(71)
5.3.3	长白落叶松生长性状的地理变异	(73)
5.3.4	长白落叶松材性性状的地理变异	(82)
5.3.5	长白落叶松物候特征的地理变异	(84)
5.3.6	长白落叶松形态特征的地理变异	(86)
5.3.7	长白落叶松不同种源的生长节律	(88)
5.3.8	长白落叶松抗性特征的地理变异	(89)
5.4	长白落叶松种源区的划分	(90)
5.4.1	研究方法与程序	(90)
5.4.2	长白落叶松种源区区划	(91)
5.4.3	长白落叶松种源区分区概述	(97)
5.5	长白落叶松生长性状的稳定性分析	(97)
5.5.1	种源原产地与参试点距离的关系	(99)

5.5.2	种源遗传稳定性与生产力指数分析	(99)
5.6	长白落叶松最佳种源的选择	(102)
5.6.1	研究方法与程序	(103)
5.6.2	种源早期选择可能性与可靠性	(103)
5.6.3	各造林生态相似区及参试点最佳种源的选择	(105)
5.6.4	长白落叶松生长性状的遗传力与遗传增益估算	(108)
6	长白落叶松天然种群的遗传结构	(111)
6.1	同工酶遗传及位点间的连锁	(111)
6.1.1	酶系统的遗传分析	(111)
6.1.2	连锁分析	(112)
6.2	种群的变异和遗传平衡	(114)
6.2.1	种群的变异水平	(114)
6.2.2	种群的遗传平衡状况	(116)
6.3	种群的遗传分析	(117)
6.3.1	等位基因频率的差异	(117)
6.3.2	基因分化系数	(117)
6.3.3	遗传距离	(117)
6.4	表型性状的变异和分化	(119)
7	长白落叶松优良种群利用途径	(123)
7.1	长白落叶松优良种源区确切范围	(123)
7.1.1	优良种源区划分的意义	(123)
7.1.2	小北湖优良种源区确切范围	(124)
7.2	长白落叶松优良种源母树林——天然良种基地的建立	(125)
7.2.1	优良林分的选择	(125)
7.2.2	母树林的经营管理	(127)

7.3 长白落叶松优良种源种子园——人工良种基地的建立	(129)
7.3.1 优良林分内的优树选择	(130)
7.3.2 长白落叶松第一代无性系种子园的建立	(130)
7.3.3 第一代改良种子园的建立	(133)
7.3.4 长白落叶松实生种子园的建立	(135)
7.3.5 种子园的经营管理技术	(135)
7.4 长白落叶松开花结实规律与种子产量的预测	
预报	(139)
7.4.1 试验地确定及其自然概况	(140)
7.4.2 大小孢子叶球的发生	(142)
7.4.3 大小孢子叶球发育与雌雄配子体的形成	(145)
7.4.4 受精作用	(176)
7.4.5 胚胎发育	(178)
7.4.6 雌雄球花在树冠上的分布	(187)
7.4.7 球果、种子及种子萌发性状的个体间变异	(188)
7.4.8 长白落叶松结实的一般规律	(192)
7.4.9 结实周期性	(193)
7.4.10 提高种子园和母树林种子产量措施	(194)
7.4.11 种子园和母树林种子产量的预测预报	(201)
7.5 长白落叶松扦插繁殖	(210)
7.5.1 插条的准备和插床的建立	(210)
7.5.2 扦插	(215)
7.5.3 插后的管理	(215)
7.5.4 插穗生根的解剖及观察	(216)
7.5.5 影响扦插成活因素分析	(218)
7.6 长白落叶松遗传改良程序	(220)

8 小结	(221)
8.1 长白落叶松种群的遗传变异	(221)
8.2 长白落叶松种群的遗传结构	(223)
8.3 长白落叶松优良种群的利用途径	(225)
8.4 尚需进一步深入开展的研究工作建议	(232)
8.5 本项研究存在的主要问题	(232)
8.6 本项研究的主要创新点	(233)
8.7 本项研究受到的各项奖励	(234)
图版	(236)
图版说明	(244)
参考文献	(247)
后记	(257)

1 落叶松属与长白落叶松

1.1 落叶松属及其发生发展

落叶松 (*Larix* spp.) 属松科 (Pinaceae) 中的落叶松亚科 (Laricoideae) 有 3 个属, 即落叶松属 (*Larix* Mill), 金钱松属 (*Pseudolarix* Gord) 和雪松属 (*Cedrus* Trew)。落叶松属内究竟有多少物种, 不同学者持不同的见解, 多数学者认为约 25 种, 我国有 10 种 5 变种。前苏联学者曾对落叶松做过系统研究, Кеппен Ф. 最早提出了落叶松属的发生发育史问题。他认为近代落叶松的摇篮是阿尔泰山区, 本属最早的一个类型是兴安落叶松, 这一落叶松主要沿山脉, 部分也沿平原向外迁移, 在日本形成了日本落叶松 (*L. leptolepis*), 由日本经千岛群岛和阿留申群岛进入美洲, 在那里发育成现代的北美各种落叶松。向南沿天山和兴都库什山推进, 形成了今天存在的西藏红杉, 而留在阿尔泰的兴安落叶松转变成现代的西伯利亚落叶松, 而兴安落叶松自身只保留在西伯利亚北部和其他更高的山地中, 因为它适应更严酷的气候。当然, 由于这一看法是在研究落叶松属系统关系早期, 在资料缺乏情况下提出的, 在今天已只有历史性意义了。

1.1.1 落叶松的发生及演化

前苏联学者们长期对落叶松的发生和演化进行了大量研究。Дылис 综合了大量研究材料, 论证了西伯利亚东北地区落叶松存在的古老性和种的发生年代。如在鲜新世和中新世的地壳中已

发现了近似近代日本落叶松的叶簇化石，所以日本落叶松是一个最古老的，在鲜新世就与东北亚其他落叶松分离单独进化的一个种，它与西伯利亚落叶松类一样古老。在鲜新世末和最新世的大部分时期里，今天大面积分布着兴安落叶松的地区生长着与近代西伯利亚落叶松相近，而不与兴安落叶松相近的古老落叶松。而在第二次间冰期这里已出现了西伯利亚落叶松型的落叶松。大量化石材料还表明，在最新世末期和全新世，西伯利亚落叶松的分布区东界远远在现代西伯利亚落叶松东界之东，达到了西伯利亚东北部的广大地区。只在第二次间冰期初的地层中，在古西伯利亚落叶松分布的西伯利亚东北部才出现兴安落叶松的化石。这些化石材料与现代兴安落叶松西部小种的球果特征十分相似，说明兴安落叶松西部小种比东部小种要古老，同时也说明兴安落叶松是在冰期发生于西伯利亚东北部地区的一个落叶松，而西伯利亚落叶松是个古老的种，当时占据西伯利亚东部。材料还表明，西伯利亚落叶松的分布区从最新世中期开始缩小，其分布区东界逐渐向西退缩，而兴安落叶松的分布区则相应向西和向南扩展，且这种扩展是与气候变劣、土壤永冻层面积的扩大而平行发展的，兴安落叶松侵占西伯利亚落叶松分布区的过程迄今尚未停止。

关于华北落叶松的发生历史，Дыпис 认为它不是中国古落叶松的孑遗种，而是兴安落叶松向南部迁移中遇到温和气候而形成的一个年青衍生物——南部小种。也就是说在兴安落叶松的发展过程中形成了三个地理小种。而他所谓的东部小种已被 Поздняков 作为一个独立的种——卡氏落叶松对待。由于气候适宜于阔叶树和其他针叶树生长，所以兴安落叶松在向外迁移的过程中无法占据今日乌苏里江以东的日本海沿海地区。至于这一地区现存的一些分布区狭小的落叶松种的发生历史，由于缺少化石材料，迄今还没有科学的解释。但从特征上看，它们在遗传上不

属于远东系群中的兴安落叶松系，认为它更接近环极落叶松系群中的西伯利亚落叶松，与它有共同的祖先。现在还不能确定长白落叶松和西伯利亚落叶松分化的时间和因子是什么。据 Колесников 的看法，长白落叶松与西伯利亚落叶松类群分离的时间并不很早，是由于兴安落叶松类群在亚洲东北部突出地带发生后，向南和向西南迁移时挤入了西伯利亚落叶松类的连续分布区内，把其分布区分割开来，如此在太平洋沿岸被隔离的一些群体就发展成今日的这一地区中分布特殊而狭小的落叶松种。

至于千岛落叶松的发生和系统关系，最早前苏联学者认为它起源于古兴安落叶松的某一类型。以后认为它是鄂霍茨克落叶松在最新世晚期由于气候变冷同时发生的一个年青种。但 Дылис 认为，它在形态和遗传上更近似古日本落叶松，应是鲜新世时东北部太平洋长带状海岸区生活的日本落叶松某些群体的直接后裔。

根据上述论点，Дылис 提出了远东系群落叶松 (*Extremiorientalis*) 的发生上代和系统关系图 (见图 1-1)。

从图 1-1 中可看到，东北亚地区在鲜新世—全新世是一个活跃落叶松属种形成和发展的场所，直到今天在一些系中种的发生也未结束。在这一落叶松属物种形成进程中，种的迁移部分在当地发生，就产生出了一些新种、变种或杂种群。它们与在本地区保存下的原始落叶松类型一起构成了地球上落叶松种和类型形成的高级集中地。了解东北亚地区分布的远东系群落叶松中种的关系对深刻理解在落叶松种和种源研究中看到的一些现象是必要的。

1.1.2 落叶松组树种系统学和地理分布

最早进行落叶松系统研究的是 Patschke W.，他根据落叶松各种的球果、果鳞构造及叶的解剖特征把落叶松属各种分为两个

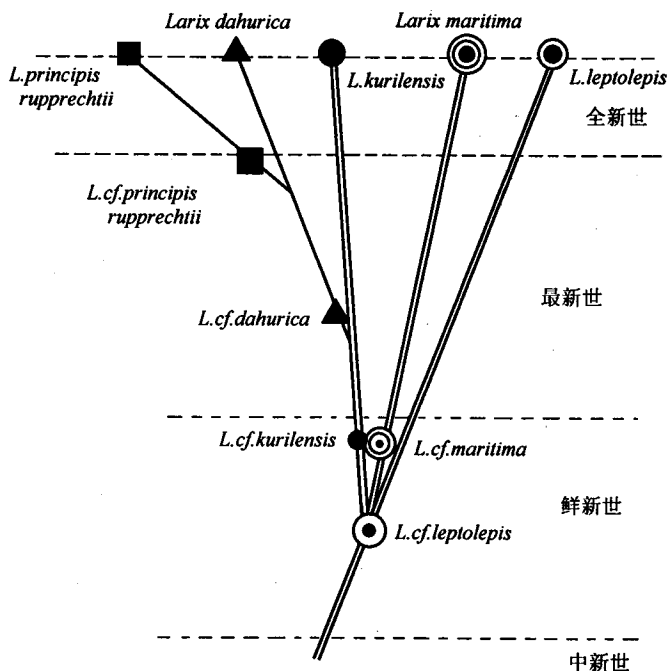


图 1-1 远东系群落叶松历史关系

组，即红杉组 (Sect. *Multiseriales*) 和落叶松组 (Sect. *Larix*)，前一组包括各种红杉，认为是一些较原始的种，第二组包括高纬度的各种落叶松，被认为是较进化的种。以后前苏联学者 Сукачев, Колесников 和 Поздняков 也广泛深入地研究了亚洲的落叶松分类和系统学关系，并提出了各自的见解。Колесников 基本采用了 Patschke 分类观点，把落叶松组进而分成两个系群，即环极系群 (Circumpolares) 和远东系群 (Extremiorientalis)，前者包括了欧洲和北美洲的各种落叶松，后者包括了今天亚洲北