

目 录

前 言

第一章 绪论	(1)
一、森林遗传学的特殊问题	(1)
二、树木改良的可能性	(4)
三、资料的一般来源	(4)
第二章 遗传学的基本概念	(7)
一、染色体的构造和功能	(7)
二、DNA 和 RNA	(11)
三、基因	(12)
四、非染色体基因的遗传	(20)
五、基因型及表现型	(21)
六、细胞分裂和新基因组合的机率	(22)
习题	(25)
第三章 遗传学基本概念的补充	(27)
一、 <u>近亲繁殖</u>	(27)
二、杂种优势	(38)
三、在 F_2 代中纯合基因恢复的比率	(41)
习题	(42)
第四章 群体遗传学——选择	(44)
一、定义	(44)
二、哈第一万因伯格平衡	(45)
三、淘汰全部纯合隐性树木	(45)
四、对隐性个体的部分选择	(48)
五、选择有利于隐性的个体 (不利于显性个体)	(50)
六、对加性效应基因的选择	(51)

七、“适合度”和菲席尔定理	(52)
八、有利于和不利于杂合体的选择	(54)
九、对小群体的选择	(56)
十、如何增加选择压力	(57)
十一、选择的一个缩影	(58)
十二、摘要	(59)
习题	(60)
第五章 群体遗传学——突变，迁移，隔离	(61)
一、突变	(61)
二、迁移	(62)
三、隔离	(73)
习题	(78)
第六章 有用的技术——控制授粉	(80)
一、选择亲本	(80)
二、爬树	(81)
三、套袋防止外源花粉	(83)
四、花粉处理	(85)
五、授粉程序	(88)
六、室内的控制授粉	(91)
七、果实采收和种子处理	(92)
八、控制授粉的预期成就	(94)
习题	(95)
第七章 有用的技术——营养繁殖	(97)
一、序言	(97)
二、枝接和芽接	(97)
三、插条繁殖	(104)
四、利用根和根生萌条扦插繁殖	(107)
五、利用叶扦插繁殖	(107)
六、根蘖	(108)
七、偶尔采用的其他方法	(108)
八、无融合生殖	(109)

九、部位效应或持久性非遗传效应	(109)
习题	(112)
第八章 有用的技术——测验林的建立和测定	(114)
一、序言	(114)
二、定义	(114)
三、常用的试验设计	(115)
四、非统计上的考虑	(117)
五、统计上的考虑	(123)
六、建立试验的样本程序	(128)
七、关于测定和数据记载的提示	(130)
习题	(134)
第九章 选择育种的一般原理及方法	(136)
一、选择育种在树木改良中的作用	(136)
二、一般原理	(137)
三、育种方法的描述	(141)
习题	(158)
第十章 育种方法和种子园类型的选择	(160)
一、影响选择的因素	(160)
二、疏伐后的天然林分与人工栽植种子园的对比	(161)
三、混合选择与家系选择的对比	(162)
四、半同胞与全同胞后代测验的对比	(164)
五、半同胞与全同胞家系选择的对比	(164)
六、后代测验种子园与无性系种子园的对比	(167)
七、嫁接苗和实生苗开花的早晚	(170)
习题	(172)
第十一章 通过选择育种和经营种子园取得进展的例子	(174)
一、序言	(174)
二、简单遗传的例子	(174)
三、数量性状的变异及改良	(175)
四、火炬松及湿地松种子园的经营	(187)

五、脂松实生种子园的经营	(194)
六、特殊情况	(197)
习题	(199)
第十二章 遗传力和遗传增益的估算	(201)
一、试验程序及估值的应用	(201)
二、亲子回归法	(201)
三、方差分析法——半同胞后代测验	(203)
四、方差分析法——全同胞后代测验	(207)
五、家系遗传力换算成单株树木遗传力	(211)
六、方差分析法——无性系测验	(212)
七、基因型与环境相互作用对育种计划的影响	(213)
习题	(214)
第十三章 种源试验	(215)
一、种源试验在树木改良中的作用	(215)
二、影响地理变异数量的因子	(216)
三、一般的地理趋势	(217)
四、对自然选择的已知及未知	(220)
五、种源试验设计	(222)
六、种源试验数据的实际应用	(224)
习题	(225)
第十四章 欧洲赤松的地理变异	(227)
一、序言	(227)
二、表现型及基因型变异类型	(228)
三、遗传多样性的数量和类型	(229)
四、变种描述	(233)
五、欧洲赤松种源资料的实际应用	(238)
六、欧洲赤松的典型和非典型方面	(239)
习题	(240)
第十五章 美国树木的地理变异	(242)
一、太平洋沿岸，加利福尼亚到阿拉斯加	(242)
二、美国西部是一个遗传多样性很大的地区	(243)

三、美国北部是渐变群及遗传变异大的地区	(247)
四、东北部树种的少量和中度变异	(250)
五、中部阔叶林区的地理变异	(254)
六、美国东南部是遗传性中度变异地区	(258)
习题	(262)
第十六章 种间和小种间杂交	(264)
一、杂交在农业上的利用	(264)
二、树木杂交的目的	(265)
三、杂交可能性的类型	(267)
四、杂交与进化	(271)
五、按属论述杂交可能性类型	(273)
习题	(286)
第十七章 种间及小种间杂交的实际应用	(288)
一、历史背景	(288)
二、 F_1 代杂种的大量生产	(289)
三、 F_2 代杂种的利用	(294)
四、杂交和随后进行的后代选择	(295)
习题	(301)
第十八章 外地树种的引种	(302)
一、序言	(302)
二、外来种预期成功的理由	(303)
三、控制引种成功的因素	(306)
四、地区间的交换关系	(314)
五、引种方法及新种试验	(315)
六、成功的和不成功的外来种举例	(318)
七、各地区对外来种的利用概述	(327)
习题	(333)
第十九章 多倍性, 非整倍性及单倍性	(335)
一、定义	(335)
二、染色体研究技术	(336)
三、松树的染色体组型	(338)

四、裸子植物中很少多倍性	(339)
五、被子植物多倍性的重要性	(340)
六、多倍体及非整倍体的繁殖动态	(354)
七、多倍性的诱发及辨认	(357)
八、单倍体育种	(360)
习题	(363)
参考文献	(364)
附录一	(376)
附录二	(384)

第一章 绪 论

森林遗传学是研究林木遗传变异的一门科学。遗传的差异是指那些树木内部的基因和（或）细胞质所引起的差异，这些差异在种子形成的时候就预先决定了。从这个意义上说，它与外界环境所引起的差异不是一回事。

但是认为树木的大多数特性只取决于遗传性或只取决于环境条件那是错误的。事实上，生产上许多重要的特性是由内部、外部两个因素共同决定的。生长速度就是一个例子，为了加快生长速度可用速生育种或栽培来实现。同样，许多遗传控制的性状可以在一种环境中比在另一种环境内更明显。例如当树木栽植在无霜地区时，抗寒性的遗传差异就不明显，但是当同样树木栽培在生长季节有低温危害的地方时，抗寒性的差异就很重要了。

林木的改良就是森林遗传学在实践中的应用。要完成这项工作，通常是测试各种天然林木以及测定在特定地方，哪一种树木生长得最好。在更加先进的规划中，这是由选育来完成的，例如增加生长速度，提高对病虫害的抗性，然后栽培我们选育的新品种。

遗传的基本原理对于树木、人及果蝇是同样的，但是遗传类型和试验方法大不相同，所以森林遗传学有其自己的研究课题，是一个极待努力的特殊领域。

一、森林遗传学的特殊问题

1. 森林遗传学应用间接证明法

大多数的特性是在基因和环境条件控制之下，基因是细胞中的

亚显微部分，甚至用电子显微镜也不能判断它的“好”、“坏”，必需用间接的方法来识别，即栽培树木的后代和观测这些后代的特性。

所以后代测验是森林遗传学研究的一个重要部分。后代测验的意思就是把不同树种，不同种系，不同植株的后代置于相同条件下进行重复试验，如果某一特殊后代生长较快，这就可以大胆假定这一生长速度是在遗传控制之下产生的，或者如果某一特殊后代具有较长的针叶，就可以大胆假定这也是在遗传控制下产生的。

2. 不定性和需要继续试验

大多数森林遗传学研究得出一些概念如“高大的树木产生速生的后代”或者“从南方来的树木生长较快”，每一个这样的概念通常只适用于一个树种。假如对一个特定树种已做了必要的研究工作，而且这个类型的规律已经阐明，用户就可订购这种种子，并可得到某些遗传改良的效果。

但是这些规律很难说是绝对的，几乎常常有些不能解释的变异。确实如此，例如有些最高树木的后代生长速度较平均木后代快1%，然而，另一些树木的后代生长较平均木快5%。这样，栽培者利用一般的规律只能得到1%的增益，而他必需试验每个亲本的后代以期获得5%的增益。

美国五针松有这样一个一般的规律，即南方树木栽植在南部或中部地区时生长最快，但是这个规律有不少例外（如树木来自弗吉尼亚南部的则生长比较慢）。从许多地方来的树木必需进行栽培试验来确定那一种生长最好。因为很多情况不明，所以继续试验无论从理论上和实践上，都是树木改良规划不可缺少的一部分。

3. 时间因素

树木是需要好几年才能结籽的长寿植物，一个松树育种者不能象玉米育种者那样在4年内产生8个世代。然而，时间并非象初看起来那样是一个很大的限制因素。有些树种在几年之内便可产生种子，另一些树种生长迅速，在10年内就能收获。

树木育种者已经熟悉存在的问题，并调整他们的程序来补偿他们工作的对象是生长周期较长的木本植物而不是草本植物这一事实。这个问题能够从几个方面同时进行工作来得到补偿。一个计划可以在 10 年内产生有价值的结果，第二个在第 11 年，第三个在第 12 年等等就可以有结果。可以利用嫁接，因为许多树种嫁接的树木开花较实生苗显著为早，在树木只有几年生的时候，就可得出究竟那种树生长得最好的结论。对那些正常生长时轮伐期 40 多年的树木进行幼树试验中，我们正做着大量的工作来证明其结果的好坏。在许多试验中早期的结果至少有中等程度的可靠性。

4. 生产种子的必要性

利用种子繁殖是任何改良工作的一个重要部分。在农作物的育种中这几乎是一个极易遇到的问题，因为大多数农作物之所以被人们种植就是为了要获得它们的种子。大量的、整齐的种子生产被认为是理所当然的。虽然大多数树木不是为了种子而栽培的，但有许多其它方面需要种子，树木仅仅偶而结实或者根本不结实。于是一个树木育种者不论他是否热心于种子生产，他必需关心并经常分出精力从事刺激开花和结实的实验工作。

5. 树木基本遗传知识的缺乏

研究树木改良和树木遗传学已经进行了 150 年，但是仅仅在最近 25 年研究工作才加强了。同时，树木是比农作物和酵母菌更难于试验的有机体。这样，即使是研究得最多的森林树种，我们也缺乏其基本遗传知识。我们知道松树自交一代是什么样，但是我们不知道它自交第五代是什么样的。我们知道松树有多少个染色体，但是我们不知道位于任何特定染色体上的是什么基因，我们也不知道树木大多数的特性由多少基因决定的。

当计划改良工作时应当考虑到缺乏基本知识这个事实，看起来很简单的已经在农作物如玉米、小麦上作过的工作，对于一个树木育种者还需要专门去做。树木的改良工作不仅要符合树木栽培者的需要，而且要特别考虑有多少基本资料可用。从这方面来看目前状

况是有利的，农作物经过了几十或几百代的选择，所以现在的作物育种者必需在已经大大提高的基础上去改良。而树木育种者通常是从没有改良过的野生类型或最多从选择了 2—3 代的树木中进行工作的。这样，改良工作具有很大潜力，许多简单的试验也能获得很大成果。

二、树木改良的可能性

第一个树木遗传试验约开始于 200 年前，但是仅仅在最近 20 年才集中了许多人力到这上面来。因此尚不能预测森林遗传研究对一般林学实践的整个影响。

但可以这样说，许多早期的成果是有希望的，在美国南部每年栽植的数千万株南方松苗，大部分即将成为改良类型，较同种野生树木长得更快或更直。南非共和国黑荆树种植场因利用种子园的种子单宁生产有了很大的提高。在朝鲜靠着仅仅 20 年前开始的工作，现在改良的松树第二代已经栽植起来。在几个亚热带国家里引进的几个新种，几年来已使树木的生产实践发生了根本的变革。这些研究的成果表明，遗传的改良在维持和提高森林生产率上将起到越来越大的作用。

三、资料的一般来源

下列的书籍和论文提供了林木育种的一般资料，它们是按照出版的日期先后排列的：

Kalela, A. (1937). "Zur Synthese der experimentellen Untersuchungen über Klimarassen der Holzarten. Publ. 26. Forest Research Institute of Finland, Helsinki. (Detailed numerical data and abstracts of pre-1937 provenance tests.)

Richens, R. H. (1945), Forest tree breeding and genetics. *Imp. Agr.*

- Bur. Joint Publ. No. 8*, pp. 1-79. (Compilation of work done prior to World War II.)
- Lindquist, B. (1948). "Genetics in Swedish Forestry Practice." *Chronica Botanica*, Waltham, Massachusetts. (Available in Swedish, German and English.) Description of mass selection in Swedish pines and spruces.
- Sato, K. (1950). "Forest Tree Breeding," 2 vols. Asakura Press, Tokyo. (General text. Available in Japanese only.)
- Larsen, C. S. (1956). "Genetics in Silviculture." Essential Books, Fairlawn, New Jersey. (Devoted mainly to Danish experimental work.)
- Rohmeder, E., and Schonbach, H. (1959). "Genetik und Zuchtung der Waldbaume." Parey, Berlin. (General text.)
- Wright, J. W. (1982). The genetics of forest tree improvement. *FAO Forest, Forest Prod. Stud.* 16, 1-399. [General text. Available in English, French, Spanish, Rumanian and (some parts) Japanese.]
- Gerhold, H. D., Schreiner, E. J., McDermott, R. E., and Winieski, J. A. (eds.). (1966). "Breeding Pest-Resistant Trees." Pergamon, Oxford. (Text of papers presented at a symposium held in 1964 at Pennsylvania State University, Philadelphia.)
- Vidakovic', M. (1969). "Genetics and Forest Tree Breeding," Mimeo. UNDP-FAO, Pakistan National Forestry Research and Training Project. (General text.)
- FAO-North Carolina State University, (1969). Lecture notes. Forest Tree Improvement Training Centre, North Carolina State University at Raleigh, School of Forest Resources. (Manual for practicing tree breeders.)
- Van Buijtenen, J. P., Donovan, G. A., Long, E. M., Robinson, J. F., and Wocssner, R. A (1971). Introduction to practical forest tree improvement. *Tex. Forest Serv., Circ. No. 207*, pp. 1-17.
- Zobel, B. J. (1971). The genetic improvement of southern pines. *Sci.*

- Amer.* 225, 94-103. (Popular account of southern pine improvement.)
- Enescu, V. (1972). "Ameliorarea arborilor." Editura CERES, Bucharest, Romania. (General text written in Romanian.)
- Namkoong, G. (1972). "Foundations of Quantitative Forest Genetics." Government Forest Experimental Station of Japan, Meguro, Tokyo, Japan. (Text used for a short course on quantitative genetics.)
- Burley, J., and Nikles, D. G. (eds.). (1973). "Selection and Breeding to Improve Some Tropical Conifers." 2 vols. Commonwealth Forestry Institute, Oxford, England and Queensland Dept. of Forestry, Queensland, Australia. (Papers presented at a 1971 symposium which was part of the 15th IUFRO Congress at Gainesville, Florida.)
- Stern, K., and Roche, L. (1974). "Genetics of Forest Ecosystems." *Ecol. Stud.* No. 6. Springer-Verlag, Berlin and New York. (Primarily a study of natural vegetation, with heavy emphasis on ecology.)

西德法兰克福出版的森林遗传是唯一的专门论述森林遗传学的一本杂志。这些论文用德文、英文或法文出版，但是在其他许多国家也进行此项工作。此外，还对论文及报告冗长的章节进行了摘要并发表在其他杂志上。

关于森林遗传学的论文通常出现于林业杂志上以及试验站的报告中，但是极少发表于遗传学杂志上。

加拿大树木改良协会及美国的东北部，东南部，大湖州，中部各州和西部树木改良协会每年或两年举行一次会议，这些会议是公开对外的，通常包括一些野外调查和许多论文，这类论文常常以油印的方式出版。

几乎每年有国家的和国际的关于某些林木改良方面的会议，这些会议由象国际林业研究协会组织，联合国粮农组织等不同单位主办，在这些会上提出的论文通常被发表出来。

第二章 遗传学的基本概念

遗传学的某些基本原理对所有的有机体，不论是植物还是动物都是同样适用的。本书因篇幅所限不能对所有的基本原理详加叙述，只想对树木遗传中用得最多的几个基本概念加以描述。

一、染色体的构造和功能

树木是由细胞组成的，有些细胞是活的，有些是死的。每个活细胞由外面的“细胞壁”和一种称为“细胞质”的液状体以及被细胞质包围的“细胞核”所组成。细胞核中包含着许多东西，其中有“染色体”。

染色体在遗传上是特别有趣的，因为它们携带着大量的遗传信息，并且把这些信息从一代细胞传递到下一代中去，它们在整个树木或整个物种体细胞中的数目几乎是不变的。假如可能看到树木染色体内部的详细情况，则人们对那株树木遗传潜力的各种情况就几乎全都清楚了。然而这是一件困难的事情。

在细胞的一个世代中，染色体在外貌上有很大的变化，大部分时间它们呈现长线状，互相纠缠在一起，很难研究。在细胞刚分裂前的一个时候（中期阶段），它们强烈地短缩并且易于被观察。在这个时候人们能数出它们的数目和搞清它们构造的某些一般特征（图 2.1）。

不同种树木间染色体大小是有变化的。在杨树、柳树、桉树以及许多其他被子植物中，它们仅仅只有几微米长（ $1\mu\text{m}=0.001\text{mm}$ ），稍稍大于高质量光学显微镜所能分辨的限度，因此在这些

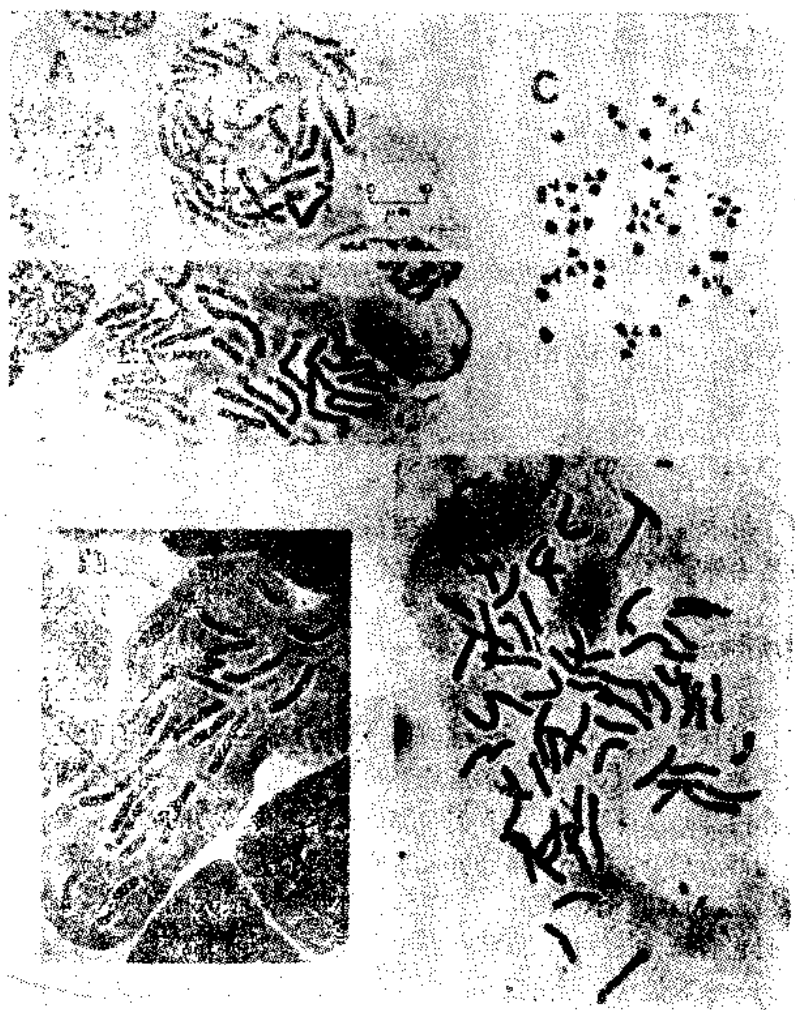


图 2.1 有丝分裂中期的染色体

(A) 矮化的北美黄杉枝条非整倍体 ($2n=27$)，(B) 正常的北美黄杉 ($2n=26$)，(C) 正常的美洲榆 (四倍体， $4n=56$)，(D) 正常的思格曼松 (二倍体， $2n=24$) 和 (E) 正常的红杉 (六倍体， $6n=66$)。多出的一个染色体 (图 A 中 27 个染色体) 导致北美黄杉生长缓慢。靠近染色体中央的大的缢痕称为着丝点。所有的染色体都放大到近乎同样程度，染色体明显度的差异主要是染色的技术问题。

树种中，细胞学的工作常限于研究染色体数目和减数分裂的配对。在大多数裸子植物中染色体是相当大的，有可能进行更详细的研究。

从光学显微镜下能够观察到的中期染色体的外貌如图2.1所示。可看到每一个染色体如同一根腊肠状的器官，在其接近中心处具有一缢痕，即“着丝点”。在某些松树中在靠近染色体末端还有副缢痕。赛勒（1972）经过详细的测定，能区别出松树体细胞12对染色体中的每一对，并找出了不同松树各相应染色体上着丝点位置的差异。

我们对于染色体详细构造和功能的知识大部分来自对低等植物如酵母和细菌的研究工作，这些研究工作已有许多被狄白斯克（1968）在其所著的“分子遗传学”一书中作了综述。许多研究正在进一步开阔我们的眼界，这些研究表明染色体是一个长的线状构造，由去氧核糖核酸（DNA）和一个蛋白质外鞘所组成。DNA是具有活性的遗传物质，是由螺旋形的两股所组成的一个非常长的分子。每股由四个有机碱基（胞嘧啶C，鸟嘌呤G，腺嘌呤A，胸腺嘧啶T）构成并附着在糖基上。一个这样的碱基和它附着的糖基被称为一个“核糖”。核糖在单股上是紧紧的和磷酸根连在一起，而螺旋形的两股由氢键较松地连在一起。

自身复制能力是DNA的一个秘密，这使得染色体有可能从细胞的一个世代往下一代传递信息，这种自身复制能力是由分子的双股性质和四个碱基的特性所决定的。腺嘌呤和胸腺嘧啶由两个氢键连在一起（ $A = T$ ），具有这样分子结构，使得只有A和T能连接在一起。胞嘧啶和鸟嘌呤是由三个氢键连接的（ $C \equiv G$ ），其分子结构使得只有C和G能连接在一起。当染色体分裂时，这两股DNA分解开，每股上的碱基把与其相补的碱基吸过来，每一单股很快的变成一个新的双股和原来的完全相同，如图2.2及下表所示：

在单股上碱基A，T，C和G是直线状排列的并且每三个成一

原来双股	分解开来的单股	新的双股，每一个复制成原始状	
C G	C G	CG	CG
A T	A T	AT	AT
G C	G C	GC	GC
A T	A T	AT	AT
T A	T A	TA	TA
T A	T A	TA	TA

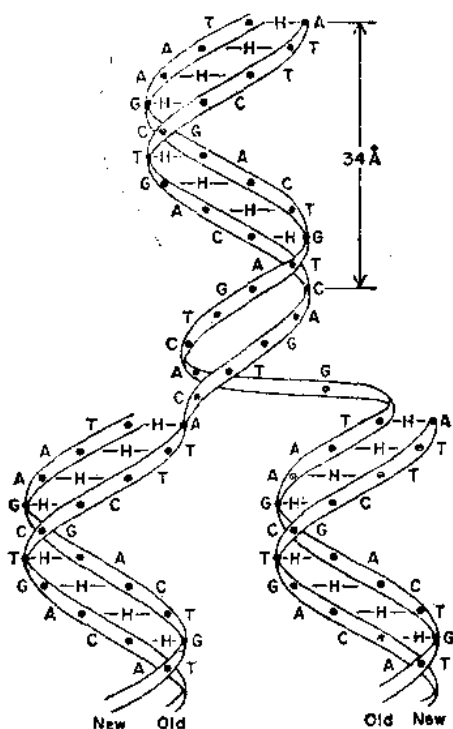


图 2.2 复制中的双螺旋 DNA 分子

两股间的距离是 $20 \text{ \AA}$ ，一股上两个核苷酸间的距离是 $3.4 \text{ \AA}$ ，在一个单股上每 10 个核苷酸形成一个完整的螺旋，即每个螺旋长 $34 \text{ \AA}$ 。核苷酸对以 A—T 和 C—G 表示，两股由氢键相连，而在一股内核苷酸是由磷酸盐连接的（未绘出来）。当亲本分子（上部）分解成两个子股（下部）时，它们迅速地复制自己，确切地形成亲本分子的复制品。