

● 梁一池 编著

SHU MU YU ZHONG

YUAN LI YU FANG FA

树木育种

原·理·与·方·法



厦门大学出版社
XIA MEN DA XUE CHU BAN SHE

树木育种原理与方法

梁一池 编著

厦门大学出版社

树木育种原理与方法

梁一池 编著

*

厦门大学出版社出版发行

(地址: 厦门大学 邮编: 361005)

福州市鼓楼印刷精装厂印刷

(地址: 福州市北大路钱塘巷9号 邮编: 350003)

*

开本 787×1092 毫米 1/16 25 印张 608 千字

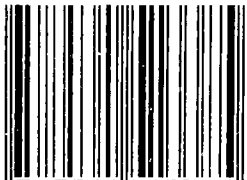
1997 年 12 月第 1 版 1997 年 12 月第 1 次印刷

印数: 1—2500 册

ISBN 7-5615-1338-0/Q.36

定价: (平装) 38.00 元 (精装) 48.00 元

ISBN 7-5615-1338-0



9 787561 513385 >

前 言

树木良种是林木速生、优质、丰产的重要物质基础。树木育种已成为林业生产上一项重要的营林措施。“树木育种学”是林业高等院校林学类专业的必修课，有的专业还将其列为主干课程。然而当代树木育种学科的发展速度很快，内容更新较大，目前我国介绍树木育种原理和方法的书籍，尤其是适合大学生、研究生与育种工作者阅读的书籍却比较少，这和树木育种发展的要求是不相适应的。

为此，将历年来为高等林业院校的大学生、研究生所编的各种教材、讲稿，以及多年从事树木育种研究的成果和近年来国内外的一些有关专著、教科书中的最新内容结合在一起，编写成本书。希望能对树木育种的基本原理和方法及其在林业方面的应用，提供稍为完整的轮廓，能在我国树木育种事业的发展方面起到促进作用。树木育种理论牵涉到遗传学、细胞学、生态学、植物学、生理学、生物统计学等许多学科的知识，而育种方法则需要丰富的实践经验。因此在编写过程中，特别注意理论联系实际，从交代清楚基本概念入手，引入能说明原理和方法的实例，相信读者能从中得到有益的启示。必须说明的是，本书中引用的一些例子及部分内容是笔者 20 多年来陆续收集到的，原出处有些已难以准确标注。谨向原作者致以衷心的感谢。

“树木育种学”与植物遗传育种学的发展关系密切，在许多理论与实践方面受其深刻的影响。本书根据论述需要，考虑到拓宽知识面和“通识”教育的需要，在无法得到合适的树木育种有关资料的情况下，有限度地、探索性地引用了一些农业乃至畜牧业上的育种方法资料。这样做或许是必要的，可供读者参考借鉴。

本书在写作过程中，得到福建林学院陈存及教授和吴若菁副教授等许多同志的热心帮助与支持。在此，谨向各位深表谢意。限于水平，加上写作是断续而成，错误与欠妥之处在所难免，祈望读者不吝赐正。

梁 一 池

1997.6 于福建林学院

目 录

绪论	(1)
一、树木育种学发展简史	(2)
二、树木育种的特点	(4)
三、树木良种在林业生产中的作用	(5)
四、我国树木育种成就与展望	(6)
第一章 树木良种的组成	(12)
第一节 良种的概念	(12)
第二节 品种的遗传组成	(15)
第三节 树木良种的认识与发展	(18)
第四节 树木育种的目标及林木良种的模型设计	(20)
第二章 树木繁殖方式与育种	(24)
第一节 有性生殖与育种	(24)
第二节 无性繁殖与育种	(37)
第三章 树木育种资源	(69)
第一节 树木育种资源的作用	(69)
第二节 树木育种资源的现状	(70)
第三节 树木育种资源的保存方法	(71)
第四节 树木种质资源开发利用	(73)
第四章 树木的引种驯化	(75)
第一节 引种驯化的概念	(75)
第二节 引种的意义	(75)
第三节 引种驯化的历史	(77)
第四节 引种驯化的植物地理学基础	(81)
第五节 引种驯化的原理	(82)
第六节 引种的方法	(92)
第七节 驯化的措施和方法	(95)
第八节 引种驯化成功的标准	(96)
第五章 选择育种	(98)
第一节 选择育种的概念和意义	(98)
第二节 选择的基本原理	(99)
第三节 树木种内的多层次变异	(108)
第四节 选择的方式	(110)

第五节 种源选择·····	(115)
第六节 优树选择·····	(127)
第七节 树木早期选择原理与方法·····	(140)
第六章 杂交育种 ·····	(147)
第一节 概念和意义·····	(147)
第二节 杂交亲本的选择·····	(148)
第三节 杂交的方式·····	(150)
第四节 杂交的技术·····	(155)
第五节 远缘杂交·····	(157)
第六节 杂种优势的原因及其度量·····	(161)
第七节 树木杂种优势的应用·····	(165)
第八节 杂种苗的培育与选择·····	(167)
第九节 杂交育种方案·····	(169)
第七章 抗性育种 ·····	(171)
第一节 抗性育种的意义·····	(171)
第二节 抗病育种·····	(172)
第三节 抗虫性育种·····	(181)
第四节 其它抗性育种·····	(183)
第八章 无性系育种 ·····	(187)
第一节 无性系育种在树木改良中的作用·····	(187)
第二节 无性系育种原理·····	(189)
第三节 无性系优良原株选择的方法·····	(190)
第四节 无性系测定·····	(192)
第五节 无性系育种中的几个问题·····	(194)
第六节 无性系育种研究动向·····	(195)
第七节 无性系造林·····	(195)
第九章 育种新技术 ·····	(197)
第一节 细胞工程·····	(197)
第二节 染色体技术·····	(205)
第三节 基因工程·····	(223)
第十章 遗传测定 ·····	(233)
第一节 遗传测定的意义与任务·····	(233)
第二节 遗传测定设计·····	(235)
第三节 品种区域化测定·····	(240)
第四节 基因型×环境互作效应及稳定性测定·····	(253)
第十一章 数量遗传分析 ·····	(268)
第一节 遗传力·····	(268)
第二节 重复力·····	(274)

第三节	遗传增益及其估算方法·····	(276)
第十二章	遗传交配设计及配合力分析·····	(278)
第一节	遗传交配设计·····	(278)
第二节	配合力分析·····	(286)
第十三章	树木良种繁育·····	(305)
第一节	母树林·····	(306)
第二节	采穗圃营建技术·····	(308)
第三节	种子园营建技术·····	(318)
第十四章	多世代育种·····	(348)
第一节	多世代育种目标·····	(348)
第二节	多世代育种的基本体系·····	(349)
第三节	多世代育种方案的要点·····	(350)
第四节	多世代育种中的群体·····	(351)
第五节	多世代育种中的轮回选择·····	(354)
第六节	多世代育种进展和效率·····	(358)
第七节	多世代育种中的几个关键问题·····	(359)
第八节	一个多世代育种方案例子·····	(360)
第十五章	树木育种田间试验设计·····	(364)
第一节	树木育种田间试验的特点·····	(364)
第二节	田间试验基本原理·····	(365)
第三节	田间试验设计的要求和原则·····	(366)
第四节	田间试验的设置技术·····	(369)
第五节	田间试验设计的类型·····	(376)
第六节	树木育种田间试验设计方法·····	(378)
第七节	田间试验方案拟定·····	(393)

绪 论

树木育种学 (forestry breeding), 是以改良树木遗传特性为目的, 应用遗传学等学科知识, 从自然界中选择适合的遗传材料, 将其培育为符合人们愿望的良种, 从而提高林业生产力, 实现林木良种化的科学。

树木遗传育种领域有几个术语经常与树木育种学混用, 如“森林遗传学”, “林木改良”等。Zobel (1984) 为此专门作了解释: 树木育种、森林遗传学 (forestry genetic) 和树木改良 (forest improvement) 三个术语是有区别的。仅限于林木遗传学研究的各种活动称为“森林遗传学”。其目标是确定树木之间或树种之间的遗传关系。举例来说, 如果要确定一个属内不同种间可配性模式就属于森林遗传学的活动范围。它开展杂交的目的仅仅是为了确定遗传关系, 并没有其它特别的育种目标。在“树木育种”范畴内, 从事的各项工作的总目标是要培育出一个符合特殊要求的新品种, 如速生、抗病、抗虫或某种特殊材质要求品种的培育等。这是一个十分精细和循序渐进的过程, 从基本群体选择开始, 通过表型选择获得优良类型, 优良类型通过表型测定获得原种, 原种通过良种繁殖成为品种, 品种通过区域化测定上升为适应一定生态要求的良种。这个过程在多年生树木育种上是要耗费相当多时间、人力和物力的, 目前只有走无性系育种系统, 才能得到遗传上纯一的真正的“品种”。林木改良有效地把营林和育种的全部技巧有机结合起来, 既考虑改进林地全部产品的产量和质量, 又考虑控制育种材料的亲缘关系和其他一些营林措施, 尽可能在单位时间内, 最快而廉价地培育出最有价值的生产材料。这些材料的遗传基础也许是混杂的, 但都经过某种程度的改良, 遗传增益有所提高。这些育种材料, 可广义地看作“良种”, 即经过改良的种子。

户田良吉 (1979) 认为, 过去日本树木育种因片面追求传统农业上狭义的良种, 曾困扰了日本树木育种界相当长时期, 现在可以从困惑中解脱出来了。考虑到树木育种的特点, 笔者认为, 完全走“改良”——广义育种的途径, 对高度集约的工业用材林来说, 要达到生产整齐产品的要求, 极大地提高效益, 显然是不够的。只有走狭义与广义育种相结合的道路, 才能满足人们对树木良种的要求。在这方面, 果树等植物育种给我们提供了一个很好的参考范例。因此, 笔者对当代树木育种的研究途径作了如下设想:

(1) 对于容易无性繁殖、生长周期短的那些树木, 走精细的“林木育种”之路, 培育出遗传基础纯一的狭义的新品种。但要注意组成几个乃至几十个无性系组成的综合品种, 以防病虫害危害。

(2) 大多数林木走树木遗传改良的途径, “创造在遗传上比目前既存的栽培材料更为优越的品种”。这种以“对林木群体进行遗传管理”为目的的广义的育种, 内涵大致有: 去劣疏伐, 选定母树林; 保留母树, 促进天然更新; 选择优树, 建立初级种子园; 遗传测定, 建立高世代种子园; 把经改良的材料尽快地推广到生产中去, 使之产生效益。从研究到推广, 或边推广边从事研究, 把未经确认育成材料特性的“品种”推向生产, 是解决林木育种生产周期难题

的最佳方案。

(3) 不排除树种间的杂交育种、多倍体单倍体育种、自交系育种、诱变育种等特性育种；在有条件的机构抓紧进行树木遗传工程研究，力求有所突破。与此同时，积极开展森林遗传学研究，以丰富林木育种的知識。

本书的编撰从概念入手，综合广义和狭义的育种学内容，以常规育种的“选、引、测、繁”四大环节为主线，介绍近代树木育种学的原理和方法。

树木育种学是一门应用科学。它以遗传学为基础，与一些基础理论学科和应用学科有密切的联系，涉及的知识范围很广，如细胞遗传学、细胞学、生态学、数量遗传学、植物学、植物生理学、生物化学、生物统计学等等。如果没有这些学科的现代知识作为基础，没有各学科的互相渗透和紧密结合，树木育种学是不可能得到迅速发展的。现代生物学的各个分支都逐渐地由定性的研究过渡到定量的研究，由描述的工作进入实验室的工作。遗传学也从个体水平发展到群体结构的研究，从细胞水平进入分子水平领域。随着树木育种学的发展，运用遗传工程等新技术进行基因操作，人工创造新品种的技术也已日趋成熟，因此，要学好树木育种学，还必须具备其他学科的知识。

一、树木育种学发展简史

树木育种学的兴起和发展与人类的生产实践、社会条件以及有关科学技术，尤其是植物遗传育种学的发展息息相关。

植物育种一般认为是从株穗选育开始的。我国周朝的《尚书》中有“唐叔得乐，异亩同颖”。后魏的《齐民要术》中有“习以性成”。清代的《格物编》中有“丰泽园中，有水田数道，布玉田谷种，岁至九月始获登场，一日循行阡陌，时方六月下旬，谷穗方颖，忽见一科上出于众稻之上，实已坚好，因收藏其种，待来年验其成熟之早否。明六月时，此种果先熟，从此生生不已，岁取千百”。说明我国水稻的选育是从株穗选择开始的。19世纪中叶，达尔文(Darwin, 1859)的《物种起源》、孟德尔(Mendel, 1865)的《植物的杂交试验》、恩格斯(Engels, 1874)的《自然辩证法》等有关名著的相继出版，孕育了现代育种学，而第一次产业革命则是育种学的催生剂。此时有杜弗里(Hugo de Vries)的突变论(1901)、约翰生(W. L. Johannsen)的纯系说(1903)、沙尔(G. H. Shull)等关于玉米的杂种优势(1914)及琼斯(H. A. Jones)关于显性理论(1917)等科研成果问世，为遗传学和育种学奠定了理论基础。特别应该提到的是尼尔逊——爱尔(Nilson-Ehle)的小麦粒色遗传(1908)、伊斯特(B. M. East)的玉米果穗长度遗传(1913)和烟草花冠长度遗传(1916)等论著证明了这些性状是数量性状，其遗传机制是微效多基因，以此代替了混合遗传的理论，并提出了研究数量性状遗传的最基本的试验设计与统计分析方法，能把人们观察到的表型变异量剖析成为遗传变异量与环境变异量两大组成部分，因而为统计遗传学打下了基础，使得以数量性状为育种目标的育种技术有了相应的理论作为指导。

在1920—1960年这40年中，在遗传育种理论方面的研究进展很快，如摩尔根(T. H. Morgan)于1928年出版的《染色体遗传学说》论证了孟德尔的遗传定律， χ 射线诱发大麦的突变(1928)，玉米雄性不育性的发现(1933)，秋水仙素对细胞分裂进程的影响(1934)，多倍体品种育成(1937)以及用辐射线为工具，将山羊草的抗叶锈病基因转移到小麦

(1956)等研究成果,使育种理论得到了论证和充实。在试验方法与资料分析方面有《亲子间的生物统计关系》(1921)、《研究工作者的统计方法》(1925)、《生统遗传学》(1949)等专著出版,以及1930年以后关于田间设计、小区技术与方差分析的介绍和应用,对以数量性状为育种目标的资料分析和遗传力、配合力等遗传参数的估算起到了指导作用。

树木育种的实践活动由来已久,林木引种可追溯到2000年前。对林木种内遗传变异的早期研究也可查考到400年前。如在我国,杉木选种已有悠久的历史。早在《本草纲目》中对杉木就有白杉、油杉的记载:“其木有赤白二种,赤者实而多油,白者虚而干燥”。湖南、广西、福建等省山区的群众习惯把杉木分为糠杉(灰杉)和油杉(黄杉)。比较系统地开展树木遗传育种研究,应从19世纪算起。树木育种的早期工作由日本的Toda在两本书(1970,1974)中作了概述。他引用的林木改良方面的文献可追溯到17世纪。Sziklai编著的《森林遗传当年表》(1981)记述了一些森林遗传学育种先驱者们的工作(表1-1):

表 1-1 一些树木遗传育种先驱者及其研究领域

年代	研究者(国名)	研究领域
1717	Bradley (England)	种子起源的重要性
1760	Duhamel de Manceau (France)	橡树的遗传
1761	Koehlreuter (Germany)	杂交
1787	Bursdorf (Germany)	种子生产林
1840	Marrier de Boisduver (France)	无性繁殖
1840	de Vilmorin (France)	冷杉杂种
1845	Klotzsch (Berlin)	种内杂种:橡、榆、赤杨
1904	Cieslar (Austria)	种源:落叶松和槭
1905	Engler (Switzerland)	树种垂直分布的变异:冷杉、松、云杉和落叶松
1905	Dengler (Germany)	种源试验:云杉和冷杉
1906	Andersson (Sweden)	无性繁殖
1907	Sudworth, Pinchot (U. S. A.)	坚果及其它树种的育种
1908	Oppermann (Denmark)	通直度:山毛榉和橡树
1909	Johannsen (Sweden)	优良林分
1909	Sylvén (Sweden)	自体授粉:欧洲云杉
1912	Zederbauer (Austria)	冠型:奥地利松
1918	Sylvea (Sweden)	种子园
1922	Fabricius (Austria)	种子生产林
1923	Oppermann (Denmark)	实生种子园
1924	Schreiner (U. S. A.)	杨树育种
1928	Durger (Switzerland)	松树选种
1928	Bates (U. S. A.)	种子园
1930	Larsen S. (Denmark)	控制授粉:落叶松
1930	Heikinheimo and M. Larsen (Finland)	木材纹理:桦木
1930	Nilsson - Ehle, Sylvén, Johnsson, Linqvist (Sweden)	松树和山杨育种
1935	Nilsson - Ehle (Sweden)	三倍体山杨

本表摘自参考文献 [1]

早期一些工作者的主要贡献之一是对重要用材树种的变异方式进行了观察和分类,这点对于其后树木育种来说是重要的。虽然许多论文的内容大多只提出了一般的概念和想法,但现今某些在树木遗传育种学上的一些精辟观点是由早期的一些学者提出的。美国早期的一些

著述 [如 Austin (1927), Leopold (1929), Schreiner (1935), and Righter (1946)], 连同其它一些论文, 象 Richens (1945) 的文章, 使得林业育种工作者认识到了“林木上亲缘关系的重要性”。

树木育种应该说是从引种开始的, 经历了种源试验、杂交育种、优树选择、种子园和无性系育种等几个阶段。

我国从汉朝 (公元前 100 年) 就开始从欧洲和中亚细亚引进悬铃木、核桃、石榴等经济林木。埃塞俄比亚 1895 年从澳大利亚引进蓝桉, 很短时间就解决了当地的建筑用材和薪炭材短缺问题, 现在桉树已经在埃塞俄比亚全国栽培。19 世纪 50 年代澳大利亚、新西兰等南半球国家从美洲引种松树, 现在新西兰 50% 的人工用材林是用引进树种营造的。

世界上最早进行种源试验的是法国、奥地利、德国、比利时等欧洲国家。1745 年, 法国人 Duliame du Monceau 从苏格兰和波罗的海沿岸等地取得欧洲松种子, 在自己的土地上进行比较栽培。这是世界上第一个有记载的种源试验。1821 年, 另一个法国人 P. de Vilmorin 在巴黎附近开展欧洲赤松种源试验, 种子来自波罗的海沿岸、俄国西部、德国、苏格兰、瑞士和法国等地, 他的研究成果 1862 年出版后, 对以后种源的研究影响很大。据现今的统计, 目前世界上已有 30 多个国家从事近 50 个树种的种源研究。

在 19 世纪, 杂交是植物育种的中心工作。最早是德国植物学教授 Klotzsch 于 1845 年进行了欧洲赤松和欧洲黑松间的杂交。19 世纪末, 爱尔兰的 A. Henry 开始进行杨树杂交。到 20 世纪初, 美国、意大利、德国也开展杨树杂交的研究工作, 其中意大利的成绩尤其显著。著名的欧美杨无性系 I-214 就是在 20 世纪 20 年代育成的。30 年代掀起过杂交育种的高潮, 在松、落叶松、板栗、榆树等树种中都作过大量试验。我国叶培忠教授于 1945 年在水进行了杨树杂交试验。杂交育种主要目的是利用杂种优势和综合双亲的优良性状。如欧美杨、小黑杨等杨树种间杂种以及欧洲落叶松×日本落叶松、刚松×火炬松等杂种都产生较大的杂种优势。

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 S. 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, 瑞典一些林学家完善了该方法并发展成为今天的种子园。50 年代后种子园建设在国内外有显著的进展。据不完全统计, 现在已有约 50 个国家建立了种子园。美国、瑞典、芬兰、日本等国, 主要树种的造林用种已全部或部分由种子园提供。

无性系选育在近 20 年来得到了林业界的重视。除杨、柳、桉树等阔叶树种外, 在柳杉、欧洲云杉、辐射松等针叶树种中也取得了较明显的进展。中国在杉木、水杉、落叶松等针叶树种中, 近年来也做了较多工作, 在繁殖技术和无性系利用方面有突破性的进展。

可以说, 20 世纪 50 年代前, 林木育种是处于酝酿准备阶段。到 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, 被提到了重要日程。林木育种因此得到迅猛发展。现在, 它已成为营林工作的重要措施之一。所以, 树木育种的发生、发展是与林业生产实践密切结合的。

二、树木育种的特点

历史上, 许多人曾把树木当作与其它一些具有遗传规律的生物体一样的典型植物看待。他们忽略了树木遗传变异的特异性, 认为树木的发育仅仅决定于它生长的环境条件。只是到了

近代,人们才对此有了一般性的认识:林木的“亲缘关系是重要的”。通过育种和控制亲缘关系,能够使树木的生长和品质得以改变或改良。也只有在认识到这点之后,林木改良工作才大规模展开。

树木育种与其他作物或植物育种相比较,有如下几点特殊性:

(1) 生长周期长。树木大都是长寿植物,多数树种达到性成熟及经济成熟,需要很长的时间,不少性状是在个体发育的不同时期才能逐渐表现出来。这对树木改良来说是一个很大的限制因素。针对这一事实,树木改良中必须特别注意群体的遗传结构,既要有当前的改良措施,又要有长远的打算,要有进行几个世代改良的总体规划,坚持长期耐心地工作,才可克服盲目性,增加预见性,避免走弯路。从另一方面来看,树木是个多年生植物,有利于在较长的时间内进行选择、淘汰和利用。

(2) 树种资源丰富、种类繁多、分布区域广阔。自然界的树种存在着极其丰富的变异。它们多数是未经人为选育处理的原始材料,改良的潜力比较大。

(3) 树木多属于异花传粉植物,除作自交外都是高度杂合的,这种杂合性在育种中既有利也不利,但大多数树种易于进行扦插、嫁接、分根等营养繁殖。利用这个特点,可以缩短育种程序,简化育种手续,固定杂种优势。

(4) 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,因此改良的目标是怎样产生大量优质的、整齐一致的种子。而目前大多数树木育种的目的是为了获得木材,从这个意义上看,树木育种比作物育种来得更容易些。

(5) 树木基本遗传知识的缺乏。研究林木改良和树木遗传学已经进行了 150 多年,但仅仅在最近二三十年才得以加强。同时,树木又是比微生物和农作物更难用以进行遗传学试验的有机体。这样,即使是研究得最多的森林树种,也缺乏其基本的遗传学知识。我们只知道松树自交一代是什么样子,但不知道它自交五代是什么样的。我们只知道松树有多少个染色体,但不知道位于任何特定染色体位点是什么基因,也不知道树木大多数特性是由多少基因决定的。基于这一事实,目前树木的许多遗传知识只能用农作物、植物的进行解释。

三、树木良种在林业生产中的作用

林业和农业一样,要达到速生、优质、丰产的目的,不外乎有两种途径:一是改善树木的栽培和生长条件,如立地条件的选择、整地、抚育、疏伐、施肥、灌溉、防治病虫害、密度控制等等;二是改良树种本身的遗传品质,即在适地适树的前提下选育优良品种。与其它栽培措施相比较,选育良种的措施具有更加经济长效的优点,在生产周期中只需采用一次,即能获得长久的效果。林木生长周期长,一粒种子播下后,十几年或几十年才能收益。而农业上一个品种不行,第二年甚至第二季就可换一个。从这个意义上看,林木良种选育具有更为迫切的意义。然而,有了良种也不等于有了一切,实践表明,只有把良种选育和整个营林措施结合起来,才能达到理想的效果。因此要做到良种良法,既要重视树木的选择和改良,又要重视加强栽培技术措施,才能达到林木速生丰产的目的。

在国内外,通过树木育种取得明显效益的事例不胜枚举。桉树原产澳大利亚等地,引进巴西后,经过改良,采用无性系营造商品林,3 年时树高可达 15 m,5 年时树高可达 25 m,7~8 年即可砍伐更新,蓄积量超过 $600 \text{ m}^3/\text{hm}^2$ 。刚果进行的桉树育种计划取得的遗传增益为:

种源选择 50%~80%；杂交、个体选择、无性系增益 100%~150%。福建省林科所熊年康(1990)选育的油茶闽优—20 等 4 个无性系，产量达 500~600 kg/hm²，而普通林分的产量为 40~45 kg/hm²，经过选育的油茶良种增产效益是未改良的 12 倍。笔者选育的马尾松高产脂优树，日产脂量可达 0.5~0.7 kg/株，年产脂 80~100 kg/株，而全国平均单株年采脂量是 2.5~3.0 kg/株。全国种源试验的结果表明，选择优良种源造林，可获较大的增益，如杉木(*Cunninghamia lanceolata*)为 30.46%，马尾松(*P. massoniana*) 50.1%，长白落叶松(*L. olgensis*) 79.2%，兴安落叶松(*L. gmelini*) 15%~25%，白榆(*Ulmus pumila*) 15%~20%，火炬松(*Pinus taeda*) 20%~25%以上。

四、我国树木育种成就与展望

我国有计划地开展林木遗传改良和育种研究始于 50 年代。50~60 年代，着重进行主要用材、经济树种的物种资源和品种类型的调查和分类整理；杨树的引种和杂交育种；杉木、马尾松种源试验，并开始选优和种子园营建研究。70 年代实施“主要造林树种优树选择，种子园建立技术计划”和“主要造林树种种源选择”。进入 80 年代，中国主要造林树种良种选育成为“六五”国家科技攻关课题，内容包括：“重要造林树种种源试验”，“优良林分选择和促进结实技术”，“油茶、油桐、板栗、核桃”良种选育和“珍稀濒危树种保存和繁殖技术研究”。“七五”国家科技攻关又列进了“主要速生丰产树种选育”课题，内容仍包括上述六大内容共 47 个专题。90 年代初，随着中国工业用材资源日趋枯竭，国家提出建设短周期工业用材林计划，与此相适应，“短周期工业用材树种良种选育”课题被列入“八五”国家科技攻关计划，内容包括 17 个主要用材造林树种的遗传改良和育种。其中针叶树种 7 个，阔叶树种 10 个。育种目标突出短周期和定向培育。走向根据材种培育目标，实施速生与材性兼顾的定向育种的轨道。通过建国 40 多年来，特别是近 15 年 3 个“五年计划”的科技攻关，中国的树木遗传育种研究和林木良种生产工作取得明显的进步，截止 1995 年的资料，我国在如下几个方面获得显著成就。

(一) 种源试验

我国林木种源试验始于 50 年代中期，福建林学院俞新妥教授在福建南平、三明开展杉木、马尾松的种源试验。70 年代后期，国家把林木种源试验列入国家重点科研计划，使我国林木种源试验进入了一个有计划的全面、系统试验的新阶段。到目前为止，中国有 41 个树种进行种源试验，其中包括 22 个针叶树种，18 个阔叶树种和 1 个灌木树种。列入国家重点研究计划的树种是杉木、马尾松、油松(*P. tabulaeformis*)、红松(*P. koraiensis*)、华山松(*P. armandi*)、樟子松(*P. sylvestris*)、云南松(*P. yunnanensis*)、湿地松(*P. elliotii*)、火炬松、加勒比松(*P. caribaea*)、长白落叶松、兴安落叶松、华北落叶松(*L. principis rupprechtii*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)、白榆、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、桉树(*Eucalyptus spp*)、柚木(*Tectona grandis*)等。试验林总面积为 1 761 hm²。

通过对种源性状变异的研究，如发芽率、年生长节律、生长量、生物量、树干形质、开花结实、抗逆性(成活率、保存率、抗寒、抗旱、抗病、抗瘠)、形态解剖、细胞核型、染色体组型、染色体分带、同工酶、萜烯组分、氨基酸、材质材性等，证明中国主要乡土树种种源间存在着地理差异。其性状的变异与种源的地理生态环境因子明显相关，不同树种呈现不同的地理变异趋势。多数

树种,如杉木、马尾松、云南松、樟子松、红松、黄山松(*Pinus taiwanensis*)、长白落叶松、兴安落叶松、侧柏、白榆等树种呈连续变异。在这些树种中,由于各种树种分布区地理生态环境差别,有的树种呈纬向渐变;有的树种多数性状呈纬向渐变,少数性状呈纬向为主的经纬双向渐变;有的树种表现为经向为主或经纬双重控制的变异;有的树种多数性状呈以海拔梯度渐变为主,经纬为辅的三重综合连续变异;引起变异的主导环境因子是温度和相对湿度或降水。

早期开展种源试验的树种或速生树种,如杉木等已选出一批优良种源于不同生态区造林,材积实际增益均在15%以上。根据地理变异的研究结果,划分了种源区。在种源区划分基础上参考行政区划及种子经营管理要求,制定了包括13个主要造林树种的“中国林木种子区国家标准”。与此同时,还开展了群体遗传结构、遗传力、遗传增益、遗传相关、遗传距离、稳定性以及种源DNA分析。

(二)种子园

60年代早期,南京林学院陈岳武等人在福建省洋口林场开展杉木的优树选择工作。70年代,除西藏、青海、台湾少数省区外,在全国范围内相继开展主要造林树种优树选择,截至1990年,全国共选出36个树种的优树2.6万株,营建收集圃614 hm²,优树选择标准和方法也取得重大进展。用材树种指标是生长量和树干质量;选择方法,由开始单一的3~5株大树比较法,发展到小标准地法、固定标准地法、绝对值评分法、回归法、生长过程表法、生长率法、综合评分法、选择指数法等。油茶(*Camellia oleifera*)选择法确定了第一年初选、第二年复选、第三年决选的选种程序。其它经济树种如核桃(*Juglans regia*)、板栗(*Castanea mollissima*)、油桐(*Aleurites fordii*)、乌桕(*Sapium sebiferum*)等,也研究和制定了适于树种特性的选优方法和标准。对收集的优树约有半数用于种子园,其中不少进行开花习性、花期、生长节律的观察,对杉木、马尾松、落叶松等树种作了材性、松脂成分和含量以及抗寒性分析,油松和马尾松还作了同功酶谱组分的分析。部分树种建立了技术档案和数据库。

中国建立嫁接种子园工作始于1964年。据不完全统计,到目前为止,全国已建立嫁接或实生种子园的树种共45个,其中针叶树30个、阔叶树12个、经济树种3个,面积共11 673 hm²,其中部省联营重点种子园面积6 710 hm²,年产种子约40万kg,每年可提供10%造林面积用种。有的树种比例高些,如杉木20%~35%,湿地松35%~40%。

结合种子园建设,开展了种子园营建技术和提高种子园产量途径的研究,包括园址、气候、土壤因子与种子产量的分析,花粉传播距离、花粉传播期、传播浓度以及影响花粉传播的主要环境因子的研究,种子园去劣疏伐和营建1.5代种子园技术,辅助授粉、土壤和水肥管理促进种子园种子稳产高产技术,环扎、环剥、截根、地膜覆盖以及赤霉素、细胞分离素、脱落酸等促花技术,种子园主要病虫害生活史和综合防治技术,以及杉木第二代种子园、落叶松杂种种子园营建技术。其中杉木、马尾松、樟子松等树种还作了授粉、受精、种子发育过程的显微观察,都取得了显著进展。

为了提高种子园遗传增益,建立高世代种子园,进入70年代就相继开展了子代测定工作。全国测定树种22个,子代测定林面积4 510 hm²,多数是半同胞子代林,全同胞子代林共150 hm²。据不完全统计,十几年来经过测定已提供优良家系近2 500株,材积增益幅度10%~15%。杉木还选出二代亲本40个,平均材积生长比第一代种子园提高32%~85%。80年代后期,特别是进入90年代,随着定向工业材选育提出,优良家系的评选指标在速生丰产基础

上,已向提高材质、增强适应性方面发展。马尾松、落叶松、杉木、桉树等树种都提出包括单位面积生长量、材种出材率、纤维性质、木材密度、适应性、抗逆性等综合选择的要求。

结合子代测定,也进行家系选择生长早期预测研究。日本落叶松初选在8年,决选在12年。马尾松决选在9年。杉木初选在造林后第3年,决选在造林后6~7年。长白落叶松在12年进行选择,精度可达到70%左右。杉木还利用硝酸还原酶(NR)活力进行早期选择研究,不同家系树高生长率相差30%~80%,可作为生长早期预测方法。同时,还开展了光合作用效率、氨基酸、同工酶、代谢作用等方法进行日本落叶松、油松和杨树早期预测的研究。

通过子代测定,还研究了各种交配设计效应、配合力和性状遗传参数。在杉木育种中,若为估算遗传参数,宜选用测交、巢式交配、双列杂交等复杂设计。如为生产建园需要,则用最简单的自由授粉设计。杉木杂交试验发现,杂交后代存在明显的遗传差异,杂交组合的表现取决于一般配合力、特殊配合力和反应效应的综合。优良组合大多来自一般配合力高的亲本。因而杉木子代测定应以研究亲本一般配合力为主。同时还发现,杉木高生长不仅受加性效应的影响,而且也受显性效应的影响,因此在杉木良种繁育中既可建立多系混交的种子园,也可建立2~4个无性系的种子园。

(三) 杂交育种

自50年代以来,中国开展杂交育种的树种有杨类、松类、落叶松类、杉木、柳杉、油茶、油桐、核桃、板栗、泡桐、榆树和竹类等几十种。育出并已在生产中推广造林的杨树新品种有:北京杨、群众杨、小黑杨、箭河小杨、小意杨、小美12号、小美47号、小青黑杨、优胜杨、山新杨、银新1号杨、银新2号杨,以及近年新培育的中林46等12个杨树新品种;南抗1号、南抗2号,美洲黑杨×小叶杨新无性系NL-80105、NL-80106、NL-80121、毛新杨(*P. tomensa* × *P. bolleana*)、北林193号等6个品种;榆树有鲁榆1号、鲁榆2号;泡桐有豫杂1号、桐杂1号;竹类有撑麻青竹;柳树有苏柳194、苏柳172、苏柳333、苏柳369;桉树有雷林1号、柳隆安、细尾桉等;核桃有辽宁经济林研究所培育的2个新品种,中国林科院林业科学研究所选育的16个新品种,以及杂种马褂木等。中国科学院林业土壤研究所培育的日本落叶松与兴安落叶松、长白落叶松、华北落叶松、西伯利亚落叶松和欧洲落叶松的杂种F1代,已在辽宁东部及吉林南部山地造林。东北林业大学培育的落叶松4个杂交组合,也表现出杂种超亲优势。

在杂交育种理论上,研究和弄清了上述亲本树种生物系统学、地理学、生态学和开花生物学特性。通过属间、种间和种内杂交配合力试验,探明了杨树不同派间、派内种间和种内,落叶松属间、种间和种内,几种主要松树种间,油茶种间和种内类型间,核桃种间和种内,以及杉木与柳杉、池杉、落羽杉、柏类等杂交的亲合力和可配规律,为这些树种杂交亲本选择提供了丰富的基础材料。

近年来,中国林科院林业研究所还开展树木杂交生殖生物学研究,比较全面、系统地研究了杨树人工杂交的生殖生物学,弄清了小叶杨、大叶杨和胡杨有性生殖全过程,查明了胡杨组(母本)和白杨组(父本)组间杂交不亲和的原因,并创造了杂种未成熟胚离体培育法,克服了杂种胚中途败育问题,获得了一些杂种亲和性弱的杂种试管苗,并已在苗圃生长。江苏省林业科学研究所也开展旱柳胚胎学研究,观察了旱柳有性生殖过程的形成和形态发育及持续时间,找出了授粉前后雄花的外部特征与小孢子发育程度的关系。

在育种新技术应用方面,花粉单倍体育种已在杨树属 20 多个树种和杂种、橡胶树、枸杞等树种中获得植株。用未授粉子房(胚珠)的离体培养,已培育出枸杞四倍体植株、杨树的母系单倍体植株。用枸杞和中华猕猴桃的原生质体培养,已获愈伤组织。辽宁省杨树研究所进行杨树耐盐性细胞筛选,在含盐培养基上获得抗盐品系“辽河 9 号杨”;中国林科院林业研究所用杨树愈伤组织诱导耐盐突变体也获得完整植株。近年来,中国林科院利用 B.t. 基因导入杨树获得抗虫植株,正在田间测试;北京林业大学杂交培育了三倍体杨树新品种;南京林业大学杨树细胞融合获得植株;中国林科院用国产 EA₃-867 纤维素酶,成功地将群众杨、小黑杨、健杨的花药体细胞愈伤组织和意大利 I-214 杨形成层体细胞愈伤组织分离出完整的有活力的原生质体;中国林科院亚林所油桐自交系育种进入实用阶段,完成第四代,开始进入第五代。

(四) 无性系育种

无性系育(选)种具有能获得希望性状、遗传变异能全部利用、育种周期短、测定过程简单及易于繁殖等特点。近年来,由于国家林业政策规定发展短周期工业用材林,因而加速了无性系育种和无性系林业的发展。除了杨树、柳树、板栗、核桃及其它经济树种之外,进行无性系育种的树种还有水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)、池杉(*Taxodium ascendens*)、木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)、桉树、柚木、刺槐、白榆、落叶松、马尾松、湿地松、火炬松、相思树、白桦以及一些经济树种如油茶、油桐、乌桕等。

中国无性系育种策略是:在多世代遗传改良理论指导下,对易于无性繁殖或有性育种周期长、结实量低的树种,实行无性系选育,走“有性制种、无性利用”的道路;对无性繁殖困难或育种周期短的树种建立种子园,实施有性世代育种。根据中国的情况,除经济林树种外,目前重点发展无性系育种的树种是杨树、柳树、杉木、桉树等;落叶松、云杉、马尾松、湿地松、火炬松等树种,或因有性种子园结实量低,或有性育种周期长,或为充分利用优良杂交组合,而实行家系无性繁殖造林。

发展无性系育种和无性系林业取决于二大要素:一是要有大量适于不同立地生长的优良无性系或无性种植材料;二是要突破无性快速繁殖技术。

近年来,在无性系材料选育方面,杉木和桉树发展比较快,杉木无性系育种材料规定选自优良种源中,经子代测定优良家系(全同胞或半同胞)中的优良单株(按 8 株优势木法选择),或是从优良种源林中选择优树。优良材料无性化后经苗圃测定(两年)和造林测定后选择出来的优良无性系才用于造林。桉树也大体如此。到目前为止,杉木已选出优良材料 20 379 件,建立无性系采穗圃 51 hm²,无性系测定林 135 hm²,参试无性系 4 300 个,初选优良无性系 382 个,正用于生产的优良无性系 120 个。桉树选出尾叶桉、巨尾桉、尾细桉、雷林一号柳窿桉等育种材料近 5 000 件,初选优良无性系 336 个,已大面积用于造林的优良无性系 63 个。

无性繁殖技术也有很大突破,杉木选用根际基部萌条扦插繁殖办法,一株优良单株通过 3 年繁殖就可以获得 10 000 株分殖体,一年生采穗圃的穗条产量可供造林 50 hm²。采穗圃的形式有斜干式、压干式和换干式。桉树除已突破尾叶桉、巨叶桉无性繁殖技术外,细叶桉、刚果 12 号以及云南直干兰桉快繁技术也已突破,并用于规模生产,桉树的采穗圃主要用盆栽母树取条,有的也用成片种植的采穗圃。

准备实行优良家系无性化造林的落叶松,无性繁殖技术也已突破。1~3 年生日本落叶松、

华北落叶松和长白落叶松的幼苗在全光喷雾条件下,扦插生根率达90%以上。实行优良杂交组合造林的树种,如马尾松嫩枝插条成活率达80%~90%,湿地松和火炬松生根率达80%~94%,白杨派中的毛白杨、河北杨生根非常困难,现生根率也已达95%~100%,白桦插条成活率达80%以上,大叶相思的大树萌条扦插成活率达73.9%。楸树和山杨扦插繁殖生根率都达80%以上,刺槐采用根系短穗扦插苗,第一年一株可产80株扦插苗,第二年产6000株,第三年达50万株。白榆、油茶、油桐、乌桕使用经改良的嫁接方法,也提高了成活率和劳动效率。

70年代以来,中国林木组织培养技术发展也很快。截止目前,公开发表用组织培养已产生植株的树种达70余种,其中比较重要的树种有杨树、桉树、杉木、泡桐、黄菠萝、银杉、珙桐、秃杉、金花茶、乌桕、木兰、樟树等主要造林及珍稀濒危树种。

(五) 引种驯化

中国林木引种驯化已有2000年的悠久历史,但只是在建国后才进入有目的、有计划的引种驯化阶段。50年代,中央林业研究所(现中国林科院)对全国引种树种进行了调查清理,针对中国的自然条件提出了新的引进树种目录,有计划地引进杨树、桉树、木麻黄、橡树等树种。60年代引进美国南方松类、油橄榄、黑荆树、柏类和桃花心木等各种热带珍贵树种。进入70年代,由中国林科院主持召开的全国引种驯化科研协作会议(1974年)和引种驯化学术会议(1981年),系统地总结了驯化经验和科研成果,鉴定和推广了一批优良引种驯化树种,制定了科研规划,把我国的引种驯化事业推向新的高潮。迄今为止,从外国引进树种已有1000多种,有推广价值的100多种。其中I-214杨、I-89杨、I-72杨、沙兰杨、阿万佐杨(*Populus euramericana luisa* Avanzo)、西玛杨(*P. euramericana* Cima)、柠檬桉、兰桉、直干兰桉、赤桉、巨桉、尾叶桉、巨尾桉、刚果12号桉、火炬松、湿地松、加勒比松、日本黑松、赤松、日本扁柏、铅笔柏、墨西哥柏、池杉、落羽杉、刺槐、木麻黄、黑荆树、银荆、大叶相思、马占相思、油橄榄、美国薄壳山核桃、巴西橡胶、咖啡、可可、以及雪松、日本五针松、南洋杉、法国梧桐、银桦、广玉兰、凤凰木、大叶黄杨等,已成为中国重要的用材林、防护林、经济林和城镇绿化树种。其中I-69杨、I-72杨在长江流域北纬37℃以南地区造林,总面积达193 hm²。湿地松适于生长在中国亚热带的中南部和热带地区海拔低于300 m的丘陵盆地。火炬松可往北推移到长江中下游的北亚热带地区。据统计,截止目前,两松造林面积已达255万hm²,其中25%为火炬松。桉树已是中国亚热带和热带地区主要造林树种之一,全国已拥有46万hm²片林和近15亿株的四旁桉树。1981年以前成林树种主要是大叶桉、窿缘桉和柠檬桉。随着大规模树种试验结束,近几年来已逐步为尾叶桉、细叶桉、巨尾桉、直干兰桉、刚果12号桉、赤桉等所代替,单位面积产量大幅度提高。另外,近几年来推广的加勒比松、马占相思、大叶相思也在热带地区发展很快,也将成为这些地区主要的造林树种。

80年代以来,中国对成为主要造林树种的引进树种,如湿地松、火炬松、加勒比松、刺槐、桉树、相思树、柚木等都开展了系统的种源试验,有的还在这基础上进行系统的遗传改良研究工作。

40多年来,在引种实践中,各地总结了不少的好经验,已故中国林科院吴中伦教授主编的《外来树种引种概论》,从理论上对中国的国外树种引种实践进行了总结,提出了我国造林成功的树种和地区,并且根据自然地理条件,将全国划成10个引种区,列出了各区范围、引