

马尾松遗传改良的成就、问题和思考

周志春 秦国峰 李光荣 黄光霖 兰永兆 钟德华

摘要 经过3个连续5年的协作攻关研究,马尾松遗传改良和良种生产获得了重大进展。本文简要介绍在地理变异和种源选择、生产群体和育种群体建设、无性繁殖和无性系育林、工业用材树种定向选育、育种策略和一些基础性研究等方面的主要成就,对种源研究和推广、育种区划分、优良基因资源保护和利用、建园技术和种子生产、造纸材定向选育、抗性育种、遗传参数估算、基因型与环境互动、早期选择、育种计划和方案制定等诸多领域中存在的问题进行重点阐述和分析,并提出作者对这些问题的相应看法,希望能为我国马尾松遗传育种一些领域未来研究方案的制定,提供某种有益的启示。

关键词 马尾松 遗传改良 成就 问题对策

马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)是我国南方重要的乡土造林树种和工业原料树种,其木材和松脂是许多森林工业、林产工业和造纸工业的支柱,而其花粉则营养丰富,是新一代的食疗珍品。马尾松分布广泛,遍及南方15个省(区),纬向(N)纵越12°,经向(E)横跨20°;分布区内具有众多的高山大川,地理环境条件变化多端,因长期自然选择和生殖隔离等原因,马尾松存在着极为丰富的遗传变异。长期以来,人们着眼于对自然资源的索取,乱采滥伐,种质资源减少,而对遗传改良工作未引起应有的重视。

早在1958年福建林学院俞新妥教授就开始了马尾松种源试验^[1],此后因多方面原因,马尾松遗传改良研究工作进展缓慢。1972年全国召开首次林木良种科研协作会,马尾松于70年代末列为主要树种开展研究,自1980年后马尾松良种选育正式列入国家重点科研项目。经过三个连续5a的协作攻关,在地理变异和种源选择^[2,3]、种子园建设^[4]、造纸材定向选育^[5]、种内变异和遗传等基础研究^[5,6]领域获得了巨大成就和进展。然而马尾松遗传改良中还存在着许多问题,有些甚至是失误。总结过去,目的是展望未来。本文将简要阐述马尾松在上述几个领域成就的基础上,针对其存在的问题进行仔细剖析,总结经验,并就未来遗传育种提一点不成熟的意见,供参考。

1 地理变异和种源选择

两次全分布区的种源试验表明,马尾松具有显著的地理遗传变异,多数性状呈纬向倾群变异模式,并发现产地温度的影响是造成这种纬向变异的主要原因。全分布区可分为南、中、北3带6区^[2],种子调拨区分为9区22亚区^[7]。在历次的种源试验中,云开大山、南岭山地、大娄山地和武夷山地是马尾松的优良种源区^[3]。与北带种源相比,南带种源生长量大,一年可抽梢2

1996—06—13收稿。

周志春副研究员,秦国峰(中国林业科学研究院亚热带林业研究所 浙江富阳 311400);李光荣,黄光霖(福建省南平造纸营林总公司);兰永兆,钟德华(福建省武平县林业委员会)。

~ 3 次, 冠幅较宽, 始花较晚, 封顶较迟^[12]。据俞新妥等^[8]研究, 南带种源具有高的净光合生产率、低的暗呼吸率、高的单株叶量和光合生产率, 联系其原产地的生态环境和生长习性, 证实了南带种源的速生性具有内在的遗传基础。南带种源向北一定距离推广能获得较大的经济效益。但南带种源适应性差, 裸根苗造林成活率低, 不耐冻害、雪压和风折^[9, 10], 在推广和引种时应慎重。根据种源试验已为不同生态区评选出一批优良种源^[3]。

在生产实践中, 人们往往较少考虑南带种源向北推移时的潜在风险和损失, 而较多地考虑其速生性。对主要的速生性种源至今没有系统地研究其适生范围和在新环境下的丰产性。由于以下各种原因, 不同生态区优良种源选择的遗传增益理论估算值通常较现实值高出许多: 一是种源试验林的现有设计大多为单列或双列小区, 致使种源间激烈竞争, 因设计问题而人为加大种源间的差异; 二是从逐年调查的数据来看, 南带种源似为早期速生型, 现有表现难以说明伐期时的结果; 三是种源的评价主要依据单株树干材积, 而忽略群体生产力这一指标; 四是未考虑因适应性而造成的生态灾害; 五是未考虑引种至新环境条件下材性, 特别是木材密度的变化。

育种区的划分不能简单地利用气候区划和种源区划的结果^[11], 而要基于遗传生态学或基因型与环境互作(GEI)的系统研究。育种区划分的目的旨在使适合栽植地上的产量最高, 减小因利用不适应种源而引起的风险^[12]。育种区的划分除基于生物学信息外, 还要考虑行政上、管理上和经济上的因素。应利用马尾松优良种源的区域试验, 系统研究群体生产力的 GEI、遗传稳定性、优良种源对栽植地的相对可塑性以及最宜栽植的环境区域; 分析试验地点间的异同性, 进行育种区的划分, 确定各育种区内产量最高时所需的优良种源数; 建立风险预测模型, 分析优良种源推广和引种的潜在风险大小。

目前在研究和生产实践中, 种源这一术语的使用比较混乱, 往往按采种点命名种源, 这样不同试验和不同研究者提出的一些优良种源, 有些其实是同一种源内的几个优良林分, 这一问题在其它树种的种源研究中也有出现。每一种源是有一定范围和一定界限的, 但对于呈倾群变异的树种来说, 精确确定一种源的范围是比较困难的。作者认为, 马尾松种源除分为 3 带 6 区外, 还应根据所有的适用材料进行细分, 并结合地理气候因子, 划分和命名种源。利用新的分子遗传标记 RAPD 技术, 研究马尾松不同产地的 DNA 指纹图谱, 根据其相似或相异性, 揭示地理遗传分化规律和群体间的血缘关系, 可在 DNA 水平上划分马尾松种源, 确定主要种源的范围。由于研究结果不受环境和树木生长发育的影响, 其结果就更精确。

人们在重视马尾松种源试验的同时, 忽视系统生物学或亲本种群表型变异的研究。从种群生态学角度来看, 种群在分布区内各种天然生境下亲本种群的表型变异, 是基因型与环境交互作用的结果, 亲本种群的表型变异研究是种源试验的基础。对于天然分布的林木种群, 国内外都倾向于将两者结合起来研究^[13], 以掌握和了解生态型的遗传分化和进化规律。

2 生产群体和育种群体建设

自“六五”以来, 马尾松生产群体和育种群体的建设取得了重大进展。全国共选出优树 5 500 多株, 其中高产脂优树 500 余株, 建立优树收集圃和育种园 100 hm², 无性系初级种子园和实生种子园 1 100 hm², 子代测定林 320 hm², 现在许多种子园已为生产提供一定数量的经过遗传改良的种子。然而马尾松生产群体所产种子的质量和数量还远远满足不了人工林发展

的需要。

由于行政、经济和管理方面的原因, 马尾松无性系初级种子园的建立未及时借鉴和利用已有的和美国南方松等种源试验成果。当时马尾松种子园建立技术攻关课题, 各协作组是以行政省(区)为单位开展研究工作, 只限在省内选优建园, 同时全分布区种源试验尚未提出优良种源的研究结果, 选优未能在真正优良种源区进行, 以致建园材料在速生、优质两方面均不甚理想。特别是对于一些设置在马尾松分布区中北部的种子园, 其建园亲本材料通常来源于生产力水平较低的北带和中带种源区一部分。虽然这些种子园的遗传品质较当地对照高, 但不及许多优良种源。各地的种子园其实代表了相应种源较高的遗传水平, 遗传增益有限。因边建园, 边进行子代测定, 马尾松无性系初级种子园并不是由为数较少的优良无性系组成, 而是包含着几百至上千个无性系, 甚至在一个小区中也有上百个无性系。据马尾松优树和种子园自由授粉子代测定结果, 虽然有较大比例的家系其生长量大于对照, 但还有相当比例的家系其生长低于或等于对照^[4], 可想而知目前的初级种子园的遗传增益不会很高。

建立种子园的目的是能大量生产经过遗传改良的种子, 但现在的情况是虽然有些马尾松种子园的产量较高, 如广西贵港市覃塘林场的马尾松种子园(单株平均产种子 0.23 kg, 最高无性系单株产种 1.0 kg), 但是多数种子园的产量较低, 每公顷产量徘徊在 7.5~30 kg 之间, 有些种子园每公顷产种子甚至不到 1.5 kg。种子园产量不高的原因是多方面的; 有些因为南方集体林区地形复杂, 适合建立种子园的立地较难选择, 坡度较大、土壤瘠薄、光照不足等; 有些是因为种子园密度过大, 未及时进行疏伐; 而有些则因为种子园遭受到病虫害和兽害的严重危害等。目前马尾松无性系种子园的生产管理与一般速丰林相差无几, 并没有提高到林木果园的要求来对待; 疏伐去劣、土壤培肥、花粉管理和病虫害防治等的必要性还缺乏足够的认识, 影响种子园的高产稳产。

随着时间的推移, 马尾松无性系种子园也同样暴露出其它松类种子园面临的问题, 诸如种子园必须去劣、无性系间花期不同步、产量不均等、随机交配不充分、近交存在、建园成本过高、世代间隔较长等。现在国内外育种界都认为实生种子园是第一代种子园营建的良好形式。实生种子园结合种子园的去劣疏伐, 进行家系和家系内二次选择, 种子园建立和子代测定融为一体, 从而提高了遗传价值, 降低了建园成本, 缩短了世代间隔。

与其它树种相比, 收集的马尾松育种资源较多, 约 5 000~6 000 份, 这是一份非常珍贵的财富, 但与其丰富的自然资源相比, 收集的资源还显得不足。近年来, 在马尾松优良种源区的十万大山、云开大山和南岭山地, 许多高产的优良天然林被砍伐, 如被认为是最高产区的广西壮族自治区的宁明桐棉和忻城古蓬两地, 因采伐过度, 优良天然林所剩无几。现在应该是下大力气在这些优良种源区保护丰富的遗传资源, 并由政府行政干预划一些禁伐区加以保护的时候了。

马尾松遗传改良伊始, 没有制定长期的育种方案, 人们注重的是生产群体和子代测定林的建设, 而忽视育种群体的培育。马尾松遗传改良虽已经 15 a, 但双亲控制授粉的杂交育种工作还很有限, 二代种子园的建设亲本材料还无从选择。与美国南方松的育种相比, 马尾松的第一代改良将花费更长的时间, 这是一个较为深刻的经验教训。从现在开始, 必须重视多世代育种群体的建设, 借鉴育种群体亚系化^[14]和核心群体育种^[15]等新的育种系统理论, 开展多世代的轮回选择。

3 无性繁殖和无性系育林

从树种生物学特性来看,马尾松种子繁殖能力很强,而无性繁殖如嫁接、扦插生根和组织培养等能力较差,甚至是非常困难的。在“六五”和“七五”期间,各省(区)承担了大量无性系种子园和收集圃建设的任务,都面临着嫁接技术问题,为此开展了嫁接技术的研究。如秦国峰等^[16]通过对接穗规格(外部形态、解剖结构和营养成分)、砧木年龄大小、嫁接方法、嫁接时间、砧木愈合过程和接后管理等问题进行系统研究,认为嫁接的关键在于选择1~2年生的小砧,采用针叶芽态和鞘叶态的嫩穗,以髓心形成层对接法低接或诱根嫁接,加强接后保湿措施等。目前这项技术已完全实用,在生产上大面积成活率稳定在85%以上,且能保证有较大的当年穗梢生长量。诱根嫁接^[17]是介于嫁接和扦插生根之间的一种新无性繁殖方法,是一项能防止后期穗砧不亲和的嫁接新技术,值得推广。

马尾松扦插繁殖属愈伤部位生根型,是难生根树种。近年来,已突破其扦插繁殖关。通过对影响扦插生根的母树年龄、穗条类型、扦插基质、扦插季节、激素处理、水分管理等因素的系统研究,可使5年生以下母树穗条扦插的生根率达85%以上^[18~20]。此外,马尾松离体微繁殖技术也有一定的进展^[21,22],这样马尾松杂种优势利用和优良遗传型的无性系化将成为可能。然而从研究到商品化生产还有很长的路要走。目前马尾松扦插育苗成本很高,生产上难以接受;存在的成熟效应,难以使初繁材料保持幼态;利用离体培养虽能获得丛生芽或不定芽,但要获得生根的小植株仍然是一大难题。虽然通过反复修剪和反复嫁接,或通过组织培养等措施能达到复壮的效果,但是对于根部萌芽性很差的马尾松来讲,其营养繁殖的主要途径,应该是利用优良的控制授粉家系子代幼苗繁殖,繁殖圃随植株老化更新,不断推出新材料。应加强不定根发生和发育机理的基础研究,包括遗传特性与生根、植株生理和栽培条件与生根、激素处理与生根、不定根发生的基因表达等。然而,作者以为,马尾松无性系育林的前途是不容乐观的,其主要繁育途径还是应以有性繁殖,即以经营种子园为主。

4 工业用材树种定向选育

“八五”国家科技攻关项目的马尾松遗传改良研究作了较大的转向,主要以造纸材为培育目标开展了短周期工业用材的定向选育。几年来的研究系统揭示了生长、材性和浆纸性能在不同层次的变异式样和遗传规律^[5],提出了由西南-东北走向的造纸材优良种源区^[20],并以速生性为主,兼顾材性,采用木材干物质产量的综合性状比较法,评选出一批适合不同生态区栽培的优良种源^①,中国林业科学研究院亚热带林业研究所与福建省南平造纸营林总公司紧密合作,对优良种源区内30个产地的马尾松进行制浆造纸分析,根据其木材产量、材质材性和浆纸性能评选出适合广大中亚热带地区的6个造纸材最佳产地^[24],这是马尾松造纸材定向选育的良好开端。

作为造纸材,马尾松具有广阔的前景。随着中国经济的快速发展和人民生活水平的提高,其用量将会日益增大。然而马尾松是多用途树种,其木材可大量地用于建筑和胶合板生产,还

^① “八五”国家重点科技项目(攻关)计划专题——马尾松短周期工业用材良种选育的执行情况验收评估报告。南京大学,中国林科院亚热带林业研究所,1995。

是优质的高产脂树种。由于市场经济变化纷纭,难以预测若干年后的市场动态,以造纸材为单一目标的定向培育,无法适应市场经济变化的各种要求。主张应根据不同需求或不同材种要求进行多目标的定向选育,不能局限在一个目标上。已有的研究表明,马尾松在所有重要经济性状上如木材产量、材质材性、浆纸性能、松脂产量及其组分等^[25,26]都存在着极其丰富的遗传变异,改良潜力很大。

如上所述,马尾松造纸材选择在种源水平上获得了较大突破,然而在家系和个体水平上进展缓慢^[27],这将是下一阶段的主要任务。目前,生长、材质材性兼优的造纸材种源和家系的选择大多借助于多性状选择指数。虽然选择指数充分考虑到各种遗传信息和经济信息来源,从理论上讲,在选择一部分性状同时,能使另一部分性状保持不变或使其育种值按一定的改进量变化,但是选择指数构建的最大问题是遗传参数估算的不稳定性和性状经济权重确定的主观性^[28],特别是对于森林树木更是如此。林木的遗传参数是与特定群体结构有关的一个动态函数,而经济权重,人们通常简单地用等权法或由人为主观地确定,常导致选择结果的偏差。对于造纸材定向选育,应精确地估算主要育种目标性状如群体木材产量、木材密度和制浆得率等性状的遗传力和性状间相关,根据各类纸厂的不同生产成本结构估算其相对经济权重,建立选择指数方程,以精确地选择造纸材优良品系。

杂交育种也是林木遗传改良的一个主要手段和途径。除进行马尾松不同变异层次的选择育种外,还在建立的育种群体内,开展了双亲控制授粉的杂交育种工作。如中国林业科学研究院亚热带林业研究所在浙江省淳安县姥山林场建立了较大规模的育种群体,收集了全国 10 省(区) 1 000 多个优树无性系、57 个种源、多个特异类型以及很多其它松类,连续几年来进行种间和种内不同交配设计的杂交育种。然而,总的看来,各地的马尾松杂交育种工作仍然具有很大的盲目性,忽视杂交亲本的选配工作。对收集的众多基因资源,未进行细致的调查、分类和全面评价,任意选配杂交亲本,这必将影响二代育种亲本材料的选择。我们应借鉴作物育种的成功经验,注意基因资源主要经济性状的研究分析,包括生长、形质、材性、适应性等,估算无性系或不同类型间的遗传距离,根据培育目标选配亲本。

与其它树种相比,马尾松遭受到的病虫(如马尾松毛虫(*Dendrolimus punctatus* Walker)、松材线虫(*Bursaphelenchus xylophilus*(Steiner and Buhrer) Nickle)、日本松干蚧(*Matsucoccus matsumurae*(Kuwana))、松突圆蚧(*Hemiberlesia pitysophila* Takagi)等)的危害最烈,有时甚至是毁灭性的。在马尾松工业用材树种的定向选育中,抗虫和抗病育种未得到应有的重视,这将严重威胁着已有的和未来的育种成果。应加强马尾松的抗性遗传机理和抗性育种的研究,培育抗性强的品系,以抵御这些病虫的危害和其它生态灾害。研究发现不同种源对日本松干蚧和松材线虫抗性是不同的,有些表现为高抗,有些为中抗,而有些则为低抗^[29-31]。如徐元福等^[30]在南京地区对 14 年生的 40 个马尾松种源对松材线虫的感病抗性进行了测定,发现来源于两广的马尾松种源抗性较强,并选出了 5 个抗松材线虫病的种源,认为推广抗性强的种源,营造混交林,彻底清除病死木,加强检疫工作,能够控制松材线虫病的蔓延。另外种间杂交和遗传转化技术也是培育抗性品种的有效手段,应重视现代生物技术在抗性育种中的应用。

5 育种策略和一些基础性研究

在过去的三个五年计划中,马尾松数量遗传、群体遗传和遗传生态学等领域的研究进展较

大,揭示和掌握了主要经济性状的变异大小和式样、遗传和遗传相关^[5]、天然群体和种子园人工群体的遗传结构和交配系统^[32,33]、^②,种源和家系水平上的基因型与地点互作等^[3,34,35],这些都从理论上为马尾松多世代育种创造了条件。根据研究已初步提出了马尾松造纸材的选择育种策略,认为不同变异层次的性状选择应有所侧重,应充分利用种源和家系(个体)两个层次的变异,并采用逐步选择改良的程序^[5]。

因经济等方面的原因,马尾松遗传改良研究的经费资助强度不足,并按每5 a制定一个短期计划,而没有根据林业生产的需求和马尾松的生物学特性制定一个长远的育种方案和规划,以保证按预定计划和目标逐步实施。目前的改良工作目标不够明确,过多地强调生产种子,而忽视种子遗传品质的提高。可借鉴辐射松、火炬松和湿地松等育种的成功经验,在现有条件下,制定一个较完善的马尾松多世代遗传改良计划。区别不同群体的功能,加强基因资源保存和多世代育种群体建设等方面的工作,开展多世代轮回选择有关的基础研究,如育种群体组成、大小与长期遗传增益、近交避免和控制等。

有关性状在不同遗传控制水平上的变异大小和式样,性状遗传和遗传相关等研究已有许多文献报道,可详见陈天华等^[6]、秦国峰等^[5]有关综述性论文。已有的报道涉及的主要是一些生长和木材性状,较少涉及干形、开花结实、适应性等性状。对木材性状的研究也仅限于木材密度、管胞长度和晚材率等几个指标。性状遗传参数的估算大多利用天然林优树自由授粉家系子代测定林材料,难以估算性状的遗传组成,并且遗传力的估算值也往往偏高。因此今后应开展不同遗传交配设计的杂交育种工作,根据不同材种定向培育的方向,各有侧重地研究生长、材质性(包括木材缺陷)等经济性状的遗传组成,估算遗传参数及其时空变化,以指导长期育种方案的制定。

在林业中,基因型与环境互作(GEI)是个潜在问题,对马尾松这样呈倾群变异的树种来说尤为突出,GEI的存在将使得育种群体的建立和育种策略的制定更为复杂。研究发现,马尾松生长和木材性状在种源和家系水平上存在显著的基因型与地点互作^[3,30,31],GEI对育种程序具有实际的重要性。但马尾松GEI的研究缺乏系统性,未涉及遗传型与具体的立地条件、森林经营方式的互作效应。在研究遗传型与地点互作时,涉及的地点仅覆盖马尾松分布区的一部分,研究结果无法说明优良遗传型在不同生态区,特别是在重要商品材产区的表现。目前中国林业科学研究院亚热带林业研究所和福建省武平县林业委员会加强合作,针对闽西地区马尾松人工林的发展现状和前景,布置优良种源与立地、初植密度、肥种和肥量等互作效应研究的试验林,开展GEI的系统研究,以充分利用存在的各种GEI,寻找优良遗传型,尤其是主栽种源与环境 and 森林经营措施间的最佳匹配,使人工林的生产力达到最高水平。

早期选择问题是多世代育种中的一个重要研究领域,确定初选和决选年龄,促进性成熟,缩短选择周期,一直受到人们的重视。然而马尾松早期选择的研究薄弱,仅利用树干解析资料研究人工林的早晚期相关和选择年龄^[36]。树干解析法研究结果是不稳定的,因其依据的表型相关易受外界环境因子的影响,一般认为只能作为树木改良初期表型选择的参考。马尾松早期选择的研究还必须依据遗传测定林的逐年调查材料,研究种源、家系和家系内个体不同水平上遗传参数随时间的动态变化、早晚期相关和选择年龄,同时加强树木在人工条件下的自然模

② 赖焕林,陈天华,王章荣.马尾松种子园交配系统研究.“八五”国家科技攻关课题——短周期工业用材树种良种选育学术讨论会论文摘要,林业部科技司,1995.

拟、树高的抽高模式和机理以及现代生物技术 in 早期选择中应用的研究。

生物标记是研究物种变异和进化的有效工具。同工酶是直接的基因产物, 适用于群体遗传学研究, 如葛颂等^[32], 解荷峰等^[33], 赖焕林等^[2] 利用同工酶研究马尾松天然群体和种子园人工群体的遗传结构和交配系统。然而, 同工酶应用的最大局限是适用于分析的基因组样本小, 易出现偏差。90 年代初 Williams 等^[37] 发展的以 PCR 为基础的新的分子遗传标记 RAPD 技术, 简单、速度快、多态性识别率高, 可广泛地应用于群体遗传分化、品种鉴定、遗传图谱构建和重要数量性状基因定位等研究领域^[38]。魏令波等^[39] 利用马尾松半同胞种子雌配子体, 通过对 RAPD 标记的分离分析, 以筛选扩增效果好, 重复性好, 符合孟德尔分离率的 RAPD 标记。这对于利用 RAPD 标记来研究马尾松个体和群体遗传变异和构建遗传连锁图是一个良好的开端。

参 考 文 献

- 1 福建林学院林学系种源试验小组. 马尾松种源试验阶段报告. 林业科学, 1978, 14(1): 4 ~ 13.
- 2 全国马尾松种源试验协作组. 马尾松种源变异及种源区划分的研究. 亚热带林业科技, 1987, (2): 81 ~ 89.
- 3 荣文琛, 岳水林, 赵世远, 等. 马尾松造林区优良种源选择. 林业科学研究, 1994, 7(5): 542 ~ 549.
- 4 王章荣, 秦国峰, 陈天华主编. 马尾松种子园建立技术论文集. 北京: 学术书刊出版社, 1990.
- 5 秦国峰, 周志春, 李光荣, 等. 马尾松造纸的变异、遗传和选择育种策略. 林业科学研究, 1995, 8(5): 506 ~ 513.
- 6 陈天华, 王章荣. 马尾松遗传改良研究进展与多世代育种. 见: 涂忠虞, 沈熙环主编. 中国林木遗传育种进展. 北京: 科学技术文献出版社, 1993, 138 ~ 144.
- 7 徐化成主编. 中国林木种子区划. 北京: 中国林业出版社, 1990.
- 8 俞新妥, 卢建煌. 不同种源马尾松光合能力的比较研究. 福建林学院学报, 1991, 11(2): 132 ~ 135.
- 9 涪陵地区林科所马尾松组. 不同种源马尾松抗雪压能力初探. 涪陵林业科技, 1991, (总 15): 58 ~ 60.
- 10 汪企明, 徐立安, 陈天华, 等. 马尾松种源耐寒性的地理变异. 南京林业大学学报, 1993, 17(3): 32 ~ 38.
- 11 陈天华, 王章荣. 马尾松生长气候区划与育种区划分的探讨. 见: 王章荣, 秦国峰, 陈天华主编. 马尾松种子园建立技术论文集. 北京: 学术书刊出版社, 1990, 86 ~ 92.
- 12 Raymond C A, Lindgren D. Genetic flexibility——A model for determining the range of suitable environments for a seed source. *Silvae Genetica*, 1990, 39(3 ~ 4): 112 ~ 120.
- 13 徐化成, 郭广荣. 油松植物系统学的研究. 林业科学, 1982, 18(3): 225 ~ 236.
- 14 Mckeand S E. Sublining for half-sib breeding population for forest trees. *Silvae Genetica*, 1982, 29(1): 14 ~ 17.
- 15 Cotterill P P. The nucleus breeding system. 20th South Conf. For. Tree Improv. Proc., 1989, 36 ~ 42.
- 16 秦国峰, 王培蒂. 马尾松嫩枝嫁接若干问题的分析. 浙江林业科技, 1992, 12(2): 1 ~ 5.
- 17 秦国峰. 马尾松诱根嫁接技术研究. 林业科学研究, 1989, 2(6): 552 ~ 557.
- 18 余能键, 游为贵, 陈明武, 等. 马尾松扦插繁殖技术的研究. 福建林学院学报 1991, 12(1): 18 ~ 25.
- 19 张全仁, 方程, 周盛, 等. 马尾松扦插繁殖技术的研究. 中南林学院学报, 1993, 13(1): 1 ~ 7.
- 20 秦国峰. 马尾松嫩枝扦插繁殖. 林业科学研究, 1994, 7(亚林所所庆专刊): 95 ~ 102.
- 21 吴若青. 马尾松离体组织培养初报. 福建林学院学报, 1993, 13(2): 98 ~ 100.
- 22 成小飞, 花晓梅, 李文钿. 马尾松离体培养条件下的微繁殖和菌根的形成. 林业科学研究, 1995, 8(3): 241 ~ 246.
- 23 周志春, 傅玉狮, 吴天林. 马尾松生长和材性的地理变异及最优种源区的划定. 林业科学研究, 1993, 6(5): 556 ~ 564.
- 24 秦国峰, 周志春, 李光荣, 等. 马尾松造纸材最优产地的确定. 林业科学研究, 1995, 8(3): 266 ~ 272.
- 25 广东省高脂松研究协作组. 马尾松高产脂类型选育之研究. 广东林业科技, 1988, (6): 14 ~ 19.
- 26 岳水林, 荣文琛. 马尾松种源松脂组分的地理变异. 林业科学研究, 1994, 7(4): 431 ~ 436.
- 27 周志春, 金国庆, 周世水. 马尾松自由授粉家系生长和材质的遗传分析及联合选择. 林业科学研究, 1994, 7(3): 263 ~ 268.

- 28 秦国峰,周志春,金国庆,等. 马尾松遗传参数估算和优良家系评选. 林业科学研究, 1992, 5(2): 127~133.
- 29 葛振华,陆琴华. 马尾松不同种源对日本松干蚧抗性的初步研究. 亚热带林业科技, 1987, (1): 26~32.
- 30 徐元福,葛明宏,朱正昌,等. 南京地区不同种松和马尾松种源对松材线虫病的抗性及其病害流行规律. 林业科学研究, 1996, 9(5): 521~524.
- 31 杨宝君,胡凯基,王秋丽,等. 松树对松材线虫抗性的研究. 林业科学研究, 1993, 6(3): 249~255.
- 32 葛颂,王明麻,陈岳武. 用同工酶研究马尾松群体的遗传结构. 林业科学, 1988, 24(4): 399~409.
- 33 解荷峰. 马尾松天然群体的遗传结构. 南京林业大学学报, 1990, 14(4): 36~43.
- 34 周志春,秦国峰,洪杏春,等. 马尾松生长和木材密度的种源与地点互作效应. 林业科学研究, 1994, 7(亚林所所庆专刊): 81~88.
- 35 李建民. 马尾松自由授粉家系与环境互作的分析. 南京林业大学学报, 1992, 16(2): 63~70.
- 36 王章荣,陈天华,周志春,等. 福建华安马尾松生长早晚期相关及早期选择. 南京林业大学学报, 1987, 11(3): 41~46.
- 37 Williams J G K, Kubelik A R, Livak K J, et al. DNA polymorphisms amplified by arbitray primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research*, 1990, 18:6531~6535.
- 38 Forrest G I. Biochemical markers in tree improvement programmes. *Forestry Abstracts*, 1992, 55(2): 123~153.
- 39 魏令波,唐谦,郑先武,等. 马尾松随机扩增多态性 DNA 标记的分离研究. 林业科学, 1996, 32(5): 476~480.

Achievements, Problems and Its Countermeasures of Genetic Improvement of Masson Pine

*Zhou Zhichun Qin Guofeng Li Guangrong
Huang Guanglin Lan Yongzhao Zhong Dehua*

Abstract Great progress has been made in the genetic improvement and seed production of masson pine through the cooperative researches during the last 3 Five-Year-Plans of China. In this paper we briefly review the major achievements including geographic variation and provenance selection, establishment of production population and breeding population, vegetative propagation and clonal forestry, directional selection of industrial timber, breeding strategy and some basic research items, emphatically discuss and analyze the existing various problems in the researches and production practices on provenance study and extension, breeding zone development, protection and utilization of superior gene resources, techniques for seed orchard establishment and seed production, pulp wood selection, resistance breeding, genetic parameter estimate, genotype by environment interaction, early selection, breeding plan and programme etc., and put forward certain views to benefit the future breeding of masson pine in China

Key words masson pine genetic improvement achievement problem counter-measure

Zhou Zhichun, Associate Professor, Qin Guofeng (The Research Institute of Subtropical Forestry, CAF Fuyang, Zhejiang 311400); Li Guangrong, Huang Guanglin (The General Company of Afforestation, Paper Mill of Nanping, Fujian Province); Lan Yongzhao, Zhong Dehua (Wuping Forestry Committee, Fujian Province).