北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

长白落叶松家系多性状综合评价

刘梦圆 宋瑞珂 王礼彬 闫平玉 王佳兴 苗晓甜 张磊 郝俊飞 张含国

Comprehensive multi-trait evaluation of *Larix olgensis* progeny families

Liu Mengyuan, Song Ruike, Wang Libin, Yan Pingyu, Wang Jiaxing, Miao Xiaotian, Zhang Lei, Hao Junfei, Zhang Hanguo

引用本文:
刘梦圆, 宋瑞珂, 王礼彬, 闫平玉, 王佳兴, 苗晓甜, 张磊, 郝俊飞, 张含国. 长白落叶松家系多性状综合评价[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(11):85–95. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250308
Liu Mengyuan, Song Ruike, Wang Libin, Yan Pingyu, Wang Jiaxing, Miao Xiaotian, Zhang Lei, Hao Junfei, Zhang Hanguo. Comprehensive multi–trait evaluation of *Larix olgensis* progeny families[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(11):85–95. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250308

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250308

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

青海云杉半同胞家系子代测定与亲本评价

Half–sib progeny test and evaluation of parents of *Picea crassifolia*

北京林业大学学报, 2021, 43(4): 17–24. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200370

4年生火炬松半同胞家系生长和分枝性状遗传评估

Genetic evaluation on growth and branching traits of 4–year–old half–sib families of loblolly pine

北京林业大学学报, 2020, 42(9): 1–10. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190456

长白落叶松水曲柳混交林冠幅预测模型

Crown width prediction models for *Larix olgensis* and *Fraxinus mandshurica* mixed plantations

北京林业大学学报, 2020, 42(7): 23–32. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20190250

基于SRAP分子标记的流苏树天然群体遗传多样性研究

Genetic diversity analysis of *Chionanthus retusus* natural population based on SRAP molecular markers

北京林业大学学报, 2020, 42(12): 40–50. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200212

小兴安岭长白落叶松径向生长的周向异质性及影响因素

Circumferential heterogeneity and influencing factors of radial growth of *Larix olgensis* in Lesser Khingan Mountains of northeastern China

北京林业大学学报, 2023, 45(10): 47–58. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230177

基于潜在生产力的吉林省长白落叶松人工林立地质量评价

Site quality evaluation of *Larix olgensis* plantations based on potential productivity in Jilin Province of northeastern China

北京林业大学学报, 2025, 47(1): 1–10. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240173

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250308

长白落叶松家系多性状综合评价

刘梦圆 宋瑞珂 王礼彬 闫平玉 王佳兴 苗晓甜
张 磊 郝俊飞 张含国
（东北林业大学林木遗传育种全国重点实验室，黑龙江 哈尔滨 150040）

摘要:【目的】通过对长白落叶松自由授粉家系多性状综合评价，初步筛选出优良家系，为育种群体的构建提供优良材料。**【方法】**以黑龙江省林口县青山林场，辽宁省抚顺县哈达林场和清原县大孤家林场 3 个地点 12 年生 39 个自由授粉家系的多点试验林为材料，对其生长性状进行调查，采用无损检测技术对其应力波速、振幅等材性性状进行检测，取针叶样品提取 DNA，进行 InDel 分子标记。利用布雷金综合评价法以 25% 入选率对长白落叶松进行生长、材性兼顾的常规评价，以及生长、材性和遗传多样性兼顾的综合评价。**【结果】**(1)长白落叶松各性状在家系间、地点间、家系和地点的互作上均差异极显著($P < 0.01$)，变异系数变幅为 10.54% ~ 64.34%，表明长白落叶松具有较大选择潜力；家系遗传力变幅为 0.693 ~ 0.798，属于高遗传水平。(2)分子方差分析表明遗传变异主要发生在个体间，整体遗传分化指数为 0.148，属于中等遗传分化；群体平均 Shannon-Wiener 多样性指数为 0.514，整体遗传多样性较高，各家系近交系数均小于 0，说明各家系均存在过度杂合；群体总体可分为小北湖 1、穆棱和混合群体 3 个类群。(3)常规选择的家系与综合选择家系相比现实增益较大，但遗传多样性较低。两种方法综合选出了 LK299、NB124、NB173、LK450、CH309、CH171 共 6 个优良家系。**【结论】**长白落叶松家系的生长和材性性状在家系间具有丰富的遗传变异，整体为高遗传多样性；选出的 6 个优良家系分属于不同亚群，兼顾了表型性状和遗传多样性，可为长白落叶松良种生产提供优良材料。

关键词：长白落叶松；无损检测；遗传多样性；多性状综合评价；优良家系；遗传育种
中图分类号：S792.153 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2025)11−0085−11
引文格式：刘梦圆，宋瑞珂，王礼彬，等. 长白落叶松家系多性状综合评价［J］. 北京林业大学学报，2025，47(11)：85−95. Liu Mengyuan, Song Ruike, Wang Libin, et al. Comprehensive multi-trait evaluation of *Larix olgensis* progeny families［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(11): 85−95.

Comprehensive multi-trait evaluation of *Larix olgensis* progeny families

Liu Mengyuan Song Ruike Wang Libin Yan Pingyu Wang Jiaxing Miao Xiaotian
Zhang Lei Hao Junfei Zhang Hanguo
(National Key Laboratory of Forest Tree Genetics and Breeding, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China)

Abstract: ［**Objective**］ This study aimed to conduct a multi-trait comprehensive evaluation of open-pollinated families of *Larix olgensis* to preliminarily screen superior families and provide high-quality materials for the construction of a breeding population. ［**Method**］ The study utilized 12-year-old multi-site trial forests comprising 39 open-pollinated families from three locations: Qingshan Forest Farm in Linkou County, Heilongjiang Province; Hada Forest Farm in Fushun County, Liaoning Province; and Daguijia Forest Farm in Qingyuan County, Liaoning Province of northeastern China. Growth traits were investigated, and wood property traits such as stress wave velocity and amplitude were measured using non-destructive

收稿日期: 2025−08−11 **修回日期:** 2025−09−28
基金项目: 国家重点研发计划(2022YFD220030202)。
第一作者: 刘梦圆。主要研究方向：林木遗传育种。 Email: 15100219653@163.com 地址：150040 黑龙江省哈尔滨市南岗区林兴街 6 号东北林业大学林木遗传育种全国重点实验室。
责任作者: 张含国，博士生导师，教授。主要研究方向：林木遗传育种。 Email: hanguozhangl@sina.com 地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

testing techniques. Needle samples were collected for DNA extraction and InDel molecular marker analysis. The Burke-Gilman comprehensive evaluation method was applied with a 25% selection rate to perform both conventional evaluation (considering growth and wood properties) and comprehensive evaluation (integrating growth, wood properties and genetic diversity). [**Result**] (1) All traits of *L. olgensis* showed highly significant differences ($P < 0.01$) among families, locations and their interactions. The coefficient of variation ranged in 10.54%−64.34%, indicating substantial selection potential. The family heritability ranged in 0.693−0.798, indicating a high level of genetic control. (2) Molecular variance analysis revealed that genetic variation primarily occurred among individuals. The overall genetic differentiation index was 0.148, indicating moderate genetic differentiation. The average Shannon-Wiener diversity index of the population was 0.514, reflecting high overall genetic diversity. The inbreeding coefficients of all families were less than 0, suggesting excessive heterozygosity in each family. The population was broadly divided into three clusters, including Xiaobeihu 1, Muleng and mixed group. (3) Compared with comprehensive selection, conventional selection resulted in higher actual genetic gains but lower genetic diversity. Through the integration of both methods, six superior families of LK299, NB124, NB173, LK450, CH309, and CH171 were selected. [**Conclusion**] The growth and wood property traits of *L. olgensis* families exhibit rich genetic variation among families, with overall high genetic diversity. The six selected superior families belong to different subpopulations, balancing phenotypic traits and genetic diversity, and can serve as excellent materials for improving variety production in *L. olgensis*.

Key words: *Larix olgensis*; non-destructive testing; genetic diversity; multi-trait comprehensive evaluation; superior family; genetic breeding

长白落叶松(*Larix olgensis*)是我国优良的速生用材树种，也是东北地区森林更新和荒山造林的主要树种之一[1]。长白落叶松具有生长快速、分布广泛、适应性好、材质优良等特性，在东北地区人工造林以及森林经营过程中发挥着重要作用，生态和经济价值显著[2−3]。我国对于长白落叶松的研究已经开展多年，于 20 世纪 60 年代开始陆续建立了多个长白落叶松种子园，虽取得了一定的成效，但大多数种子园仍处于初级阶段，普遍存在结实量低下、遗传增益不稳定、良种产量无法满足生产需求等问题。随着现代林木遗传改良理念和技术的持续发展，构建高效、可持续的长白落叶松育种群体已成为当前发展的迫切需要。

育种群体的构建需要考虑优良家系选择、优良单株选择、遗传多样性的评估、亲缘关系的分析等多个因素[4]。家系评价在林木遗传改良中具有重要意义，通过家系评价可初步为高世代遗传改良提供基础材料。林强等[5]对 1～7 年生柳杉(*Cryptomeria japonica*)半同胞家系的生长性状进行测定分析，发现家系间各生长性状差异极显著($P < 0.01$)，并筛选出 8 个优良家系和 35 个单株，可为构建柳杉第 2 代育种群体和提升柳杉遗传改良水平提供育种材料。陈雅丽等[6]以 100 个青海云杉(*Picea crassifolia*)半同胞家系为研究对象，调查其 15 年生和 20 年生子代的树高、当年高生长量、地径和冠幅等 4 个生长指标并进行分析，发现青海云杉家系间具有丰富的遗传变异，筛选出了 7 个生长性状优良的家系。遗传多样性评估和亲缘关系分析在育种群体构建过程中必不可少。在育种工作初期，大多把生产群体直接作为育种群体，导致遗传基础变窄，不利于长期育种工作的开展。因此，育种群体在获得较高遗传增益的同时，也应具有较宽遗传基础，且避免近交衰退[7−8]。苏顺德[9]基于生长性状育种值和遗传多样性构建了福建柏(*Fokienia hodginsii*)第 1 代核心育种群体，构建的育种群体单株立木材积育种值是第 1 代育种群体的 1.63 倍，并保留了第 1 代育种群体 73.58% 的遗传多样性。这说明在林木育种群体构建中，综合考量表型性状和遗传多样性，能高效筛选出优良育种材料，并维持较宽的遗传基础，为高世代遗传改良奠定重要基础。

木材弹性模量是表征木材力学性能的重要指标之一[10]。自 Ross 等[11]对弹性模量进行研究并明确关系式以来，弹性模量在挪威云杉(*Picea asperata*)[12]、火炬松(*Pinus taeda*)[13]等树种中广泛应用。但以往弹性模量大多采用破坏性取样的方法来获取，不利于试验数据的长期观察和测量。为此，拟采用无损检测技术来对弹性模量进行测定。本研究以黑龙江省林口县青山林场，辽宁省抚顺县哈达林场和清原县大孤家林场 3 个地点共有的 39 个长白落叶松自由授粉家系子代林为研究对象，对其生长与材性性

状进行调查，并利用 InDel 分子标记技术分析各家系遗传多样性和亲缘关系，在此基础上开展生长和材性兼顾的常规选择，以及生长、材性和遗传多样性相结合的综合选择。通过对其子代家系进行全面评价，以期为长白落叶松高世代育种群体的构建提供科学依据。

1　材料与方法

1.1　试验材料

试验材料为 2013 年在林口播种育苗，2014 年换床，2015 年定植在黑龙江省林口县青山林场、辽宁省抚顺县哈达林场、清原县大孤家林场的长白落叶松自由授粉家系。大孤家、青山定植 91 个处理，哈达 93 个处理，完全随机区组设计，4 行 32 株小区，4 次重复（本试验所用材料为每个地点成活率较高的 3 个重复），株行距 1.5 m × 2.0 m。本试验参试家系为 3 个地点共有的 39 个处理（含 1 个白刀山（BDS）种源对照）。

林口县青山林场（45°16′N、130°16′E）年均气温为 3.2 ℃，年均降水量为 650 mm；抚顺县哈达林场（42°18′N、124°04′E）年均气温为 7.8 ℃，年均降水量为 720.6 mm；清原县大孤家林场（42°22′N、124°51′E）年均气温为 5.3 ℃，年均降水量为 806.5 mm。

自由授粉种子来源于黑龙江省林口青山（LK）、龙江错海（CH）和宁安渤海（NB/BS）3 个种子园，青山种子园优树来源为小北湖、穆棱、江山娇，错海种子园优树来源为汪清、小北湖，渤海种子园优树来源为小北湖。

1.2　研究方法

1.2.1　长白落叶松生长与材性性状分析

1.2.1.1　生长性状调查

树高和胸径是评估林木生长速度最直观、最基础的指标，直接决定了单株立木的材积大小，是计算木材产量和经济收益的基础。因此，本试验于 2024 年秋季对 12 年生长白落叶松自由授粉家系子代林的树高（H）、胸径（DBH）进行调查，并根据材积公式计算材积（V）[14]。

$$V = (H+3)g_{1.3}f$$

式中：$g_{1.3}$为 1.3 m 处胸高断面积，f为落叶松平均试验形数（0.41）。

1.2.1.2　材性性状调查

弹性模量是树木作为结构材的重要指标，本研究选取弹性模量来表征其材性性状进行评价。每家系选取 9 株（每区组 3 株，取 3 个区组）平均木进行无损材性检测。利用木质检测仪（IML Micro Hammer）测量所选单株纵向应力波速（v）。分别将传输探头和接收探头在 1.3 m 和 0.3 m 处插入其表层，保证传输探头与接收探头位于同一垂直方向，敲击传输探头，记录数据，取 3 次平均值作为该样木的纵向应力波速。利用微钻阻力仪（IML-RESI PD300）对所选单株的振幅（A）进行检测，在每株样木 1 m 处垂直主干方向自南向北进行测定，保证探针经过髓心且穿透树干，钻针推进速度为 50 cm/min，转速 2 500 r/min。弹性模量（MOE）计算公式为

$$\mathrm{MOE} = \rho v^2$$

式中：ρ为木材基本密度。

Isik 等[15−16]研究表明，振幅与木材基本密度呈显著正相关，因此本试验以振幅代替木材基本密度得到弹性模量相对值（MOEp）。

$$\mathrm{MOEp} = Av^2$$

1.2.1.3　生长与材性性状变异分析

为深入解析长白落叶松各性状的遗传变异来源，评估其变异程度与育种选择潜力，本研究运用 SPSS 27.0 与 Excel 2021 对表型数据进行单点及多点联合方差分析，并计算各性状的变异系数。变异系数越大，表明长白落叶松家系在该性状上具有更丰富的遗传变异，选择潜力也相应更高。家系遗传力可用于衡量性状受遗传控制的程度，0.4 以下为低等遗传力，0.4 ~ 0.6 为中等遗传力，0.6 以上为高等遗传力。中、高等遗传力表明选择结果真实可靠。

单点方差分析模型[17]

$$y_{jkl} = \mu + B_j + F_k + \mathrm{BF}_{jk} + e_{jkl}$$

式中：y_{jkl}为 j 区组 k 家系 l 单株观测值，μ为总体平均值，B_j为区组效应，F_k为家系效应，BF_{jk}为区组 × 家系效应，e_{jkl}为随机误差效应。

多点方差分析模型[17]

$$Y_{ijkl} = \mu + S_i + B_{j(i)} + F_k + \mathrm{SF}_{ik} + \mathrm{BF}_{j(i)k} + e_{ijkl}$$

式中：Y_{ijkl}为 i 地点 j 区组 k 家系 l 单株观测值，S_i为地点效应，$B_{j(i)}$为 i 地点内 j 区组效应，F_k为家系效应，SF_{ik}为地点 × 家系效应，$\mathrm{BF}_{j(i)k}$为地点内区组 × 家系效应，e_{ijkl}为随机误差效应。

变异系数（CV）[18]

$$\mathrm{CV} = \frac{\sigma}{\overline{X}} \times 100\%$$

式中：σ为某一性状标准差，$\overline{X}$为某一性状平均值。

家系遗传力（h^2）[18]

$$h^2 = \frac{\sigma_{\mathrm{F}}^2}{\frac{\sigma_{\mathrm{E}}^2}{nb} + \frac{\sigma_{\mathrm{FB}}^2}{b} + \sigma_{\mathrm{F}}^2}$$

式中：σ_{F}^2为家系的方差分量，σ_{FB}^2为家系 × 区组的方

差分量，σ_E^2为误差的方差分量，n为小区株数，b为区组个数。

1.2.2 长白落叶松遗传多样性分析

1.2.2.1 DNA 样品制备

2024 年 7 月采集青山长白落叶松子代林针叶样品，每家系 9 株(每区组 3 株，取 3 个区组)。利用一步法植物基因组 DNA 快速提取试剂(Bioteke Corporation)进行 DNA 提取，1% 的琼脂糖凝胶及 MicroDrop3000(Bio-DL，Shanghai，China)分别对 DNA 质量和浓度进行检测，−20 ℃ 储存。

所用引物为本团队开发的未发表引物。利用 TBtools-II 软件对简化后的落叶松基因组进行 InDel 挖掘，共检测到 25 059 个位点，参考 Yan 等[19]方法进行筛选。经筛选剩 130 个 InDel 标记，剔除低质量位点后剩余 78 个，利用 primer6 批量设计引物，使用 NCBI ePCR 工具和通用引物法检测引物的特异性和多态性，最终筛选出 12 对引物(表 1)。PCR 反应体系为 20 μL，包括 DNA 模板 1 μL、引物(上游/下游)各 0.5 μL、Taq 酶 0.4 μL、去离子水 14 μL、dNTP 1.6 μL、Buffer 2 μL。PCR 扩增条件：94 ℃ 预变性 3 min；94 ℃ 变性 30 s，50 ~ 60 ℃ 退火 30 s，72 ℃ 延伸 15 s，35 次循环；72 ℃ 最终延伸 7 min。PCR 产物送由上海生工生物工程股份有限公司检测，使用 ABI3730 遗传分析仪的自带 Data Collection 3.0 软件收集二倍体基因型原始数据。

1.2.2.2 遗传多样性分析

为精确评估育种群体的遗传多样性，运用 GenAIEX6.51b2 计算等位基因数(N_a)、有效等位基因数(N_e)、Shannon-Wiener 多样性指数(I)、观测杂合度(H_o)、期望杂合度(H_e)、近交系数(F)等遗传参数。进行分子方差分析并计算遗传分化指数(Fst)来剖析变异来源，Fst 小于 0.05 为低遗传分化，0.05 ~ 0.15 为中等遗传分化，大于 0.15 为高遗传分化。生成种群间 Nei's 遗传距离，利用 MEGA 软件生成系统发育树，揭示家系间的聚类关系。

运用 Structure2.3.4 软件进行遗传结构分析，进一步解析群体内是否存在亚群分化，为科学的良种选育提供直接依据。群体数(K)设置为 1 ~ 10，每个 K 值模拟运算 15 次，将 MCMC 预热期设为一万次迭代，预热期后的正式数据采集设为十万次迭代，运算结果导入 StructureSelector(https://lmme.ac.cn/StructureSelector/)网站，根据 ΔK 和 ln($P(K)$)的变化趋势来确定最佳 K 值。计算群体遗传分化指数和基因流对遗传结构分析进行验证。

1.2.3 长白落叶松家系综合评价

为系统评价长白落叶松家系的育种潜力，利用 SPSS 27.0 对长白落叶松各性状进行相关性分析，剔除冗余性状。在此基础上，利用布雷金综合评价法，以 25% 入选率对长白落叶松家系进行生长、材性兼顾(常规评价)，以及生长、材性和遗传多样性兼顾(综合评价)的两个维度选择，对长白落叶松家系进行全面评价。最终，通过计算优良家系的现实增益来验证本次选择策略的有效性。

布雷金综合评价法[20]

$$Q_i = \sqrt{\sum_{j=1}^{n} \frac{x_{ij}}{x_{j\max}}}$$

式中：n为评价指标个数，x_{ij}为各家系某一性状均值，$x_{j\max}$为各家系该性状均值中的最大值。

表 1 InDel 引物编号及序列

Tab. 1 Primer No. and sequences for InDel

引物编号	正向引物(5′—3′)	反向引物(3′—5′)
2	GGAGAAGGTGAGTGGAGCAACA	AGAGGCAAGCACACATATAGTTTCA
15	GGCAGGATGTCCTTCTCTTCTCTTC	CTCTCTCAGGCACTAGGGTTTCTTT
20	TGGAGAACAACTTATTGAGGTAGGC	ATTACAACAGTAAGGCACAGGATTG
24	GCAAGACTTCTTACGGTCCACAC	AAATAGCATTCCTCCGGTTCCTTT
33	CTCGCTCTCCCTCATCTGAATTGC	ACTGTTATTGCCACCACTGCTGAAT
34	ACCTCCACTCCTACTTATTCATCGT	CTCAAGGAAGACCAGACCCTAAAGA
61	ACTTTGATCCAATCTCCTTCACTCA	CAAACCATCCTCCTTGAATTCTTGT
83	ACATTAGTCGGAATGGTCACAGTTC	AATGTGATGAGAGCAAAGTCGTTCA
88	TTCAAAGTTCGGTGAACCTGGAAAT	AAACAACTTCTTTCAACCCTGTAGC
91	GGTGAGCATACACAAACAAACATTC	AGAAGAGAAGTAAATCCCGTGAAGT
106	GGAAGTCATCTGTCTGTTGTGGTCT	TCCCTTAAATGTTGCACCGCCTAG
111	TCAGCCAGTCTAATCAGCCATTACT	GCACATCTTCCTCTCCTTTGTCATA

现实增益（G）[21]

$$G = \frac{S}{\overline{X}}$$

式中：S 为选择差（入选家系性状的平均值与该性状平均值的差值）。

2　结果与分析

2.1　生长与材性性状遗传变异分析

对 3 个地点 12 年生长白落叶松生长与材性性状进行方差分析。单点方差分析结果（表 2）显示：树高、胸径、材积、应力波速、振幅、弹性模量相对值等性状在家系间均差异极显著；青山的生长性状，大孤家的材性性状，哈达的应力波速在家系和区组的交互作用方面差异显著。这表明家系间具有较大的选择潜力。对各性状的变异系数进行计算，变异系数变幅为 10.54% ~ 64.34%，表明长白落叶松家系间存在着丰富的遗传变异。根据单点方差结果对 3 个地点各性状家系遗传力进行估算并取平均值。家系遗传力变幅为 0.693 ~ 0.798，属于高遗传水平。多地点联合方差结果（表 3）显示：树高、胸径、材积、应力波速、振幅、弹性模量相对值等性状在地点间、家系间以及地点与家系的交互作用方面均差异极显著（$P < 0.01$），表明生长环境对长白落叶松的生长性状和材性性状具有显著影响，不同长白落叶松家系对环境的响应存在差异，长白落叶松的生长性状和材性性状受遗传因素和环境因素共同影响。

2.2　遗传多样性分析

分子 ANOVA 结果（表 4）显示：地点间、家系间、个体间遗传变异分别占 4%、7% 和 89%，说明遗传变异主要发生在个体间。整体遗传分化指数为 0.148，为中等遗传分化，且差异显著（$P = 0.001$），表明参试家系间存在显著但不强烈的遗传分化。

家系间遗传多样性分析结果（图 1a）显示：家系平均 Shannon-Wiener 多样性指数为 0.514，说明整体遗传多样性较高。家系 NB206 的 Shannon-Wiener 多样性指数和期望杂合度最大，分别为 0.697 和 0.439；家系 CH333 的等位基因数、Shannon-Wiener 多样性指数、期望杂合度均最小，分别为 1.667、0.347、0.232，说明家系 NB206 的遗传多样性最大，家系 CH333 的遗传多样性最小。各家系近交系数为

表 2　单点方差分析与遗传参数分析

Tab. 2　Single-point ANOVA and genetic parameter analysis

变异来源	性状	自由度	青山	哈达	大孤家	家系遗传力（h^2）	变异系数（CV）/%
家系	树高（H）	38	9.998**	3.420**	7.718**	0.752	21.21
	胸径（DBH）	38	7.987**	2.025**	3.633**	0.694	27.68
	材积（V）	38	9.120**	2.014**	4.054**	0.704	64.34
	应力波速（v）	38	4.223**	3.578**	13.460**	0.708	10.54
	振幅（A）	38	6.498**	2.201**	9.794**	0.693	20.15
	弹性模量相对值（MOEp）	38	7.495**	3.509**	17.252**	0.798	36.74
家系 × 区组	H	76	3.765**	0.931	0.743		
	DBH	76	1.926**	0.900	0.817		
	V	76	2.145**	0.907	0.811		
	v	76	1.305	1.409*	2.324**		
	A	76	1.266	1.225	1.642**		
	MOEp	76	1.147	1.141	2.219**		

注：*表示在 $P < 0.05$ 水平上差异显著，**表示在 $P < 0.01$ 水平上差异极显著。下同。

表 3　三地点联合方差分析

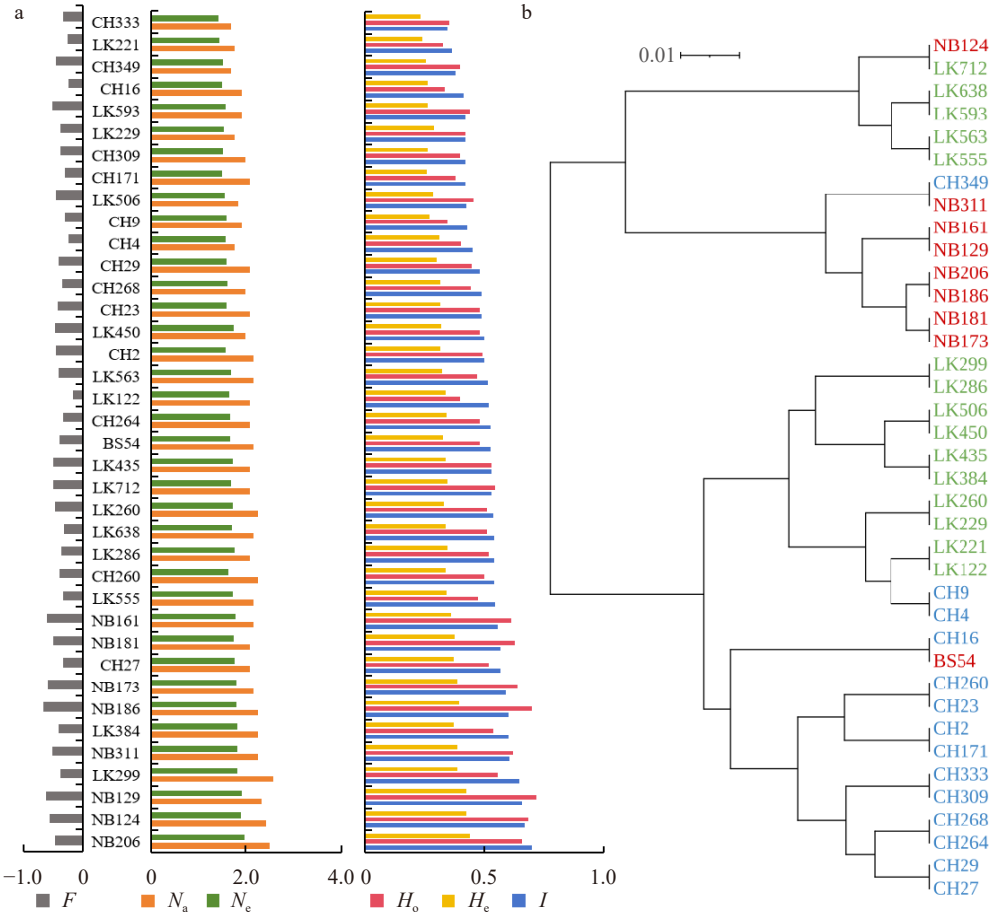
Tab. 3　Combined ANOVA for three sites

变异来源	自由度	H	DBH	V	v	A	MOEp
地点	2	264.653**	113.908**	164.236**	112.357**	123.461**	227.162**
地点内区组	6	1.341	0.756	0.729	4.669**	5.263**	7.299**
家系	38	8.264**	5.397**	5.113**	6.569**	6.971**	10.065**
地点 × 家系	76	4.221**	3.166**	3.032**	6.089**	5.299**	9.574**
地点内区组 × 家系	228	1.561**	1.134	1.062	1.593**	1.392**	1.551**

表 4 分子 ANOVA 分析

Tab. 4 Molecular ANOVA analysis

变异来源	自由度	平方和	均方	方差分量	方差分量/%	遗传分化指数	*P*
地点	2	73.381	36.690	0.149	4	0.148	0.001
家系	35	172.166	4.919	0.216	7		
个体	327	977.500	2.989	2.989	89		
总计	653	1 570.089		3.354	100		



F. 近交系数；N_a. 等位基因数；N_e. 有效等位基因数；H_o. 观测杂合度；H_e. 期望杂合度；*I*. Shannon-Wiener 多样性指数。图 b 中红色为来自渤海种子园的家系，绿色为来自林口青山种子园的家系，蓝色为来自错海种子园的家系。

图 1 遗传多样性分析(a)与遗传聚类(b)

Fig. 1 Genetic diversity analysis (a) and genetic clustering (b)

−0.666 ~ −0.163，均小于 0，说明各家系间均存在过度杂合。

为探索各家系间亲缘关系，利用 Nei's 遗传距离矩阵进行遗传聚类，结果(图 1b)显示：家系间 Nei's 遗传距离变幅为 0.006 ~ 0.287，说明各家系间存在一定的遗传分化，家系 LK286 与 LK506 亲缘关系最远，来自同一种子园的家系并未完全聚在一起。在 0.02 水平上各家系可分为 3 类，第 1 类为来自林口青山种子园的家系，第 2 类为来自渤海种子园的家系，第 3 类为来自错海和林口青山 2 个种子园的家系。3 个种子园的种源组成不同，渤海种子园为单一种源(小北湖)组成，林口青山种子园由 3 个种源(小北湖、穆棱、江山娇)组成，错海种子园由 2 个种源(小北湖、汪清)组成。结合种源进行分析发现，来自同一种源的家系并未完全聚在一起，第一类家系种源为穆棱，第二类家系种源为小北湖，第三类由江山娇、小北湖、汪清 3 个种源的家系组成。这说明重新组成的交配系统以及不同的环境产生了新的遗传结构。

为进一步探索家系间的遗传关系，对群体进行遗传结构分析(图 2)。在 $K = 1 \sim 10$ 中，ΔK 在 K 等于 2 和 5 时出现峰值，$\ln(P(K))$ 随 K 值增加而增加，在 K 等于 5 时达到最大值，随后开始逐渐减少。说明长白落叶松子代群体可分为 5 个群体。第 1 类群(蓝色)由来自渤海种子园的小北湖种源的家系组成，

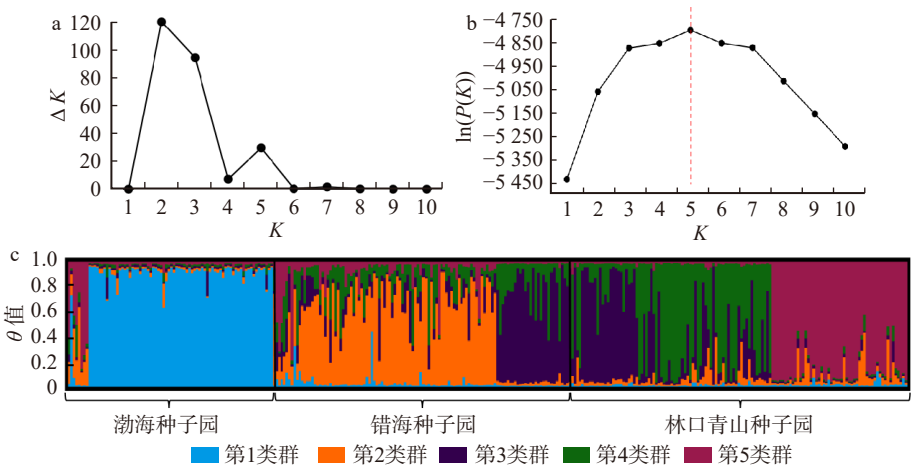


图 2　遗传结构分析

Fig. 2　Analysis of genetic structure

第 5 个类群(暗红色)主要由来自林口种子园的穆棱种源的家系组成，其余类群由来自林口和错海种子园的小北湖、江山娇、汪清种源的家系组成，并且没有明显的遗传分化。这说明种源间发生基因交流，使小北湖种源分为小北湖 1(渤海)和小北湖 2(错海和林口)两个类群，小北湖 2 与汪清、江山娇种源遗传分化程度较低。综上，可以把长白山落叶松群体分为小北湖 1、穆棱和混合群体 3 个类群。

为验证遗传结构分析的可靠性，对分化后的 2 个小北湖群体、汪清、江山娇和穆棱 5 个群体间的遗传分化指数和基因流进行计算，结果(表 5)显示，小北湖 1 和穆棱与其他群体间的遗传分化指数较大，基因流较小，说明小北湖 1 和穆棱与其他类群遗传分化较明显。小北湖 2、江山娇、汪清间的遗传分化指数较小，基因流较大，说明 3 者之间遗传分化较小，结果与遗传结构分析一致。

2.3　长白落叶松家系多性状综合评价

对长白落叶松的生长性状、材性性状和遗传多样性进行相关性分析，结果(表 6)显示：长白落叶松的生长性状、材性性状和遗传多样性间相关性较弱，

表 5　长白落叶松群体间遗传分化系数与基因流

Tab. 5　Genetic differentiation coefficients and gene flow among *L. olgensis* populations

群体	江山娇	穆棱	汪清	小北湖1	小北湖2
江山娇		4.046	13.485	2.784	17.483
穆棱	**0.058**		6.627	4.037	6.230
汪清	**0.018**	**0.036**		3.616	46.687
小北湖1	**0.082**	**0.058**	**0.065**		4.031
小北湖2	**0.014**	**0.039**	**0.005**	**0.058**	

注：加粗的为遗传分化指数，下划线的为基因流。

表 6　各性状相关性分析

Tab. 6　Correlation analysis of various traits

	N_a	I	H_e	H	DBH	V	v	A	MOEp
N_a	1								
I	0.908**	1							
H_e	0.828**	0.984**	1						
H	0	0.047	0.076	1					
DBH	−0.009	−0.05	−0.048	0.851**	1				
V	−0.002	−0.023	−0.012	0.909**	0.977**	1			
v	−0.006	−0.021	−0.013	0.329*	0.224	0.313	1		
A	−0.078	−0.156	−0.176	0.082	0.122	0.123	0.650**	1	
MOEp	−0.029	−0.085	−0.094	0.198	0.182	0.229	0.900**	0.910**	1

而树高、胸径、材积之间，应力波速、振幅、弹性模量相对值之间，等位基因数、Shannon-Wiener 多样性指数、期望杂合度之间均呈极显著正相关，后续选取 Shannon-Wiener 多样性指数代表遗传多样性，材积代表生长性状，弹性模量相对值代表材性性状来对长白落叶松子代家系进行综合评价。

利用布雷金综合评价法计算各家系综合得分，以 25% 入选率对长白落叶松进行生长和材性兼顾的常规选择，及生长、材性和遗传多样性三者联合的综合选择，两种方法均选出 10 个家系(表 7)。常规选择得分高的家系为 CH309、CH171、LK299、LK450、LK229、NB173、NB124、CH4、LK506、LK593。综合选择得分高的家系为 LK299、NB124、NB173、LK450、CH309、NB206、CH171、NB181、NB129、LK435。常规方法选择出的家系材积和弹性模量相对值的平均现实增益分别为 27.54%、21.47%，均大于综合方法选择出的家系(25.46%、13.19%)，但常规方法选择出的家系遗传多样性(0.495)与综合方法选择出的家系(0.569)及总体平均水平相比较低(0.514)。两种选择方法共同选出 LK299、NB124、NB173、LK450、CH309、CH171 等 6 个优良家系。共同选择出的优良家系平均 Shannon-Wiener 多样性指数为 0.54，遗传多样性与总体平均水平相比较高；与对照相比，材积现实增益为 13.76% ~ 49.31%，弹性模量相对值现实增益为 11.06% ~ 42.62%。

3 讨 论

长白落叶松的已有研究主要集中在根据单一性状的优良家系选择，这种单一目标的选育策略，虽短期内取得了一定成效，但难以满足市场对高品质木材的多元化需求，长期更易导致遗传基础窄化，不利于该树种的持续遗传增益。随着育种水平的提高和育种目的的多样化，对长白落叶松进行多性状综合评价，构建高遗传增益与遗传多样性兼顾的育种群体变得更有意义。因此，本研究从生长与材性性状兼顾，及生长、材性性状和遗传多样性三者兼顾的两个维度分别对长白落叶松进行了常规选择与综合选择，这将为长白落叶松的良种选育与高世代育种群体构建提供理论与实践依据。常用的多性状综合评价方法有主成分分析法、育种值排名法、布雷金综合评价法、熵权法等。文浩雨等[22]通过主成分分析计算白桦(*Betula platyphylla*)各性状综合育种值来进行综合选择，筛选出 4 个优良家系，筛选出的家系与总体平均值相比遗传增益显著增加。梁德洋等[23]利用布雷金综合评价法从 50 个红松(*Pinus koraiensis*)无性系中筛选出 5 个优良无性系。本研究则采用布雷金综合评价法对长白落叶松进行上述常规选择与综合选择。

常规选择联合了生长和材性性状，在落叶松育种工作中，生长性状是重要的选择指标，直接决定树木的木材产量与育种效率。如邢雪梅等[24]通过对 5 个地点 26 个处理的杂种落叶松子代林的生长性状进行研究，成功选出 9 个优良家系。木材弹性模量反映的是木材在弹性变形阶段抵抗外力产生形变的能力，是表征木材力学性能最基本和最重要的指标之一，在建筑、桥梁的木结构、家具制造等方面具有重要作用[10]。因此，本研究以弹性模量代表材性性状来进行良种选择。以往弹性模量大多采用破坏性

表 7 优良家系现实增益

Tab. 7 Realized gain from elite families

常规选择(生长 + 材性)				综合选择(生长 + 材性 + 遗传多样性)			
家系	*I*	现实增益/%		家系	*I*	现实增益/%	
		V	MOEp			*V*	MOEp
CH309	0.419	49.31	12.40	LK299	0.645	13.76	42.62
CH171	0.421	28.54	29.65	NB124	0.668	35.11	11.10
LK299	0.645	13.76	42.62	NB173	0.589	36.96	11.06
LK450	0.499	29.33	25.19	LK450	0.499	29.33	25.19
LK229	0.419	22.14	26.78	CH309	0.419	49.31	12.40
NB173	0.589	36.96	11.06	NB206	0.697	19.20	−16.62
NB124	0.668	35.11	11.10	CH171	0.421	28.54	29.65
CH4	0.450	27.09	15.73	NB181	0.566	22.64	4.59
LK506	0.424	15.25	22.54	NB129	0.657	0.90	3.32
LK593	0.419	17.94	17.64	LK435	0.528	18.85	8.62
均值	0.495	27.54	21.47	均值	0.569	25.46	13.19

取样的方法来获取，不利于长远发展；而本研究基于无损检测技术测定了黑龙江省林口县青山林场、辽宁省抚顺县哈达林场和清原县大孤家林场 3 个地点长白落叶松的弹性模量。通过对长白落叶松的生长性状和材性性状进行单点和多点方差分析，发现同一地点内家系间差异显著，且同一家系在不同地点的表现也各不相同。各性状变异系数的变幅为 10.54% ~ 64.34%，说明长白落叶松家系间存在丰富的遗传变异，这为后续选择奠定了基础。家系遗传力反映了性状受遗传控制的程度，较高的家系遗传力意味着性状可以更稳定的遗传给后代，有利于优良家系的评价与选择[25]。王佳兴等[26]通过对长白落叶松半同胞家系在 4 个地点 6、7、8 年生时的生长性状进行研究发现，各性状遗传力变幅为 0.611 ~ 0.852，表明各性状受中、高遗传控制。王浩浩等[27]研究也发现杂种落叶松多年份多地点生长性状家系遗传力为 0.573 ~ 0.905，受较强的遗传控制。本研究中各性状家系遗传力范围为 0.693 ~ 0.798，同样说明各性状受较强的遗传控制，基于此可以更有效地筛选出符合育种目的的优良家系。常规选择共选择出 CH309、CH171、LK299、LK450、LK229、NB173、NB124、CH4、LK506、LK593 这 10 个优良家系，可为长白落叶松的生产造林提供优良材料。但常规选择得到的家系遗传多样性较总体平均值更低。因此，在良种选育时需要综合考虑遗传多样性，这更有利于该树种的持续发展。

随着生物技术不断发展，分子标记已成为重要的研究手段，利用分子标记技术可快速分析物种群体遗传学参数和亲缘关系[28−30]。近年来，该技术广泛用于育种群体构建、核心种质筛选等方面。InDel 标记在基因组中分布广泛，是仅次于 SNP 的第二大分子标记类型，与 SSR、SNP 等分子标记相比，具有稳定性好、准确性高、成本低、对 DNA 的质量要求低等优点[31]。本研究利用 InDel 分子标记对长白落叶松家系间的遗传多样性进行了分析，分子方差分析结果显示，遗传变异主要发生在个体间(89%)，家系间(7%)遗传变异比地点间(4%)更大，表明遗传分化主要发生在同一区域的群体间。遗传多样性分析结果显示，各家系平均 Shannon-Wiener 多样性指数为 0.514，与邱新宇等[32]研究(0.694)相比略低，可能是因为所用的分子标记方法不同导致的。家系 NB206 的遗传多样性最高，是拓宽育种群体遗传基础的优良材料。各家系近交系数均小于 0，说明各家系均存在过度杂合。遗传距离是反映群体遗传分化的重要指标，本研究利用 Nei's 遗传距离矩阵对长白落叶松子代群体进行遗传聚类，结果显示，来自同一种子园的家系并未完全聚在一起，在 0.02 水平上可分为 3 类，这可能与 3 个种子园由不同种源组成有关。结合各种子园种源信息对其遗传结构进行进一步分析发现，小北湖种源分为小北湖 1(渤海)和小北湖 2(错海和林口)两个类群，且小北湖 2 与汪清、江山娇种源的遗传分化程度较低，因而可以把群体分为小北湖 1、穆棱和混合群体 3 个类群。通过对群体材料进行遗传结构分析，在各类群中选取优良家系可有效避免近交衰退。对分化后的 2 个小北湖群体、汪清、江山娇和穆棱 5 个群体间的遗传分化系数和基因流进行了计算，结果与遗传结构分析一致。基于遗传分析，结合生长与材性性状进行综合选择，共选择出 LK299、NB124、NB173、LK450、CH309、NB206、CH171、NB181、NB129、LK435 这 10 个优良家系，综合选择出的家系既有一定的遗传增益，也有较宽的遗传基础，可为长白落叶松育种群体构建提供优良材料。

基于常规选择和综合选择两个维度，共同筛选出了 LK299、NB124、NB173、LK450、CH309、CH171 这 6 个优良家系；结合遗传结构分析发现，这 6 个家系分属于 3 个亚群，这种跨亚群的选育策略可有效规避近交衰退风险，为长白落叶松高世代遗传改良提供优良材料。后续可继续开展优良单株选择，构建育种群体，以期为长白落叶松高世代杂交育种奠定基础。

4　结　　论

本研究针对长白落叶松传统育种中单一性状选择的局限性，采用多维度综合评价体系，结合无损检测技术与分子标记技术，系统开展了生长与材性协同、表型与遗传多样性兼顾等两个维度的遗传改良研究。研究得到以下主要结论。

(1)长白落叶松家系间存在丰富的遗传变异，具有较大的遗传潜力，各性状家系遗传力较高，可有效选出符合育种目的的家系。

(2)长白落叶松家系整体遗传多样性丰富，群体可划分为小北湖 1、穆棱和混合群体 3 个类群。

(3)基于常规选择和综合选择两个维度，筛选出 LK299、NB124、NB173、LK450、CH309、CH171 这 6 个优良家系，既考虑了长白落叶松的表型性状，又兼顾了遗传多样性。

研究结果可为长白落叶松高世代育种群体的构建提供核心种质资源和重要理论支撑。未来可在优良家系基础上进一步开展优良单株选择和多世代杂交育种，以进一步完善长白落叶松的持续遗传改良体系。

参 考 文 献

[1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 1978.
Editorial Committee of Flora of China, Chinese Academy of Sciences. Flora of China[M]. Beijing: Science Press, 1978.

[2] 夏辉. 长白落叶松种子园优良亲本评价选择 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2017.
Xia H. Evaluation and selection of superior parents in *Larix olgensis* seed orchards [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2017.

[3] Peng W, Pukkala T, Jin X J, et al. Optimal management of larch (*Larix olgensis* A. Henry) plantations in Northeast China when timber production and carbon stock are considered[J]. Annals of Forest Science, 2018, 75(2): 63.

[4] 王章荣. 高世代种子园营建的一些技术问题 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2012, 36(1): 8−10.
Wang Z R. Some technical issues in the establishment of advanced-generation seed orchards[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition), 2012, 36(1): 8−10.

[5] 林强, 徐进, 李上前, 等. 柳杉半同胞子代遗传变异分析与早期选择 [J/OL]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 1−8[2025−10−24]. https://link.cnki.net/urlid/32.1161.S.20240530.1436.002.
Lin Q, Xu J, Li S Q, et al. Genetic variation analysis and early selection in half-sib progeny of *Cryptomeria japonica* [J/OL]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 1−8 [2025−10−24]. https://link.cnki.net/urlid/32.1161.S.20240530.1436.002.

[6] 陈雅丽, 吕东, 赵明, 等. 青海云杉半同胞家系子代测定与亲本评价 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(4): 17−24.
Chen Y L, Lü D, Zhao M, et al. Progeny testing and parental evaluation of half-sib families of *Picea crassifolia*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(4): 17−24.

[7] 康向阳. 论林木常规育种与非常规育种及其关系 [J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(6): 1−7.
Kang X Y. On conventional and unconventional tree breeding and their relationship[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2023, 45(6): 1−7.

[8] Zhu Y Z, Liang D Y, Song Z J, et al. Genetic diversity analysis and core germplasm collection construction of *Camellia oleifera* based on fruit phenotype and SSR data[J]. Genes, 2022, 13(12): 2351.

[9] 苏顺德. 基于生长性状育种值和遗传多样性构建福建柏 1 代核心育种群体 [J]. 西北林学院学报, 2022, 37(6): 85−91.
Su S D. Construction of the first-generation core breeding population of *Fokienia hodginsii* based on breeding values of growth traits and genetic diversity[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2022, 37(6): 85−91.

[10] 刘镇波, 刘一星, 于海鹏, 等. 木材弹性模量自动检测的研究进展 [J]. 林业科技, 2004(1): 45−48.
Liu Z B, Liu Y X, Yu H P, et al. Research progress in automatic detection of wood elastic modulus[J]. Forestry Science and Technology, 2004(1): 45−48.

[11] Ross R J, Pellerin R F. NDE of green material with stress waves: preliminary results using dimension lumber[J]. Forest Products Journal, 1991, 41(6): 57−59.

[12] Adibaskoro T, Makowska M, Rinta-Paavola A, et al. Elastic modulus, thermal expansion, and pyrolysis shrinkage of Norway spruce under high temperature[J]. Fire Technology, 2021, 57(5): 1−40.

[13] Mora M R C, Schimleck S R L, Isik I F, et al. Relationships between acoustic variables and different measures of stiffness in standing *Pinus taeda* trees[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2009, 39(8): 1421−1429.

[14] 孟宪宇. 测树学 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2004.
Meng X Y. Forest mensuration [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2004.

[15] Isik F, Li B. Rapid assessment of wood density of live trees using the resistograph for selection in tree improvement programs[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2003, 33(12): 2426−2435.

[16] 宋瑞珂, 刘梦圆, 王礼彬, 等. 杂种落叶松生长和材性优良家系选择 [J/OL]. 中南林业科技大学学报, 1−11[2025−10−04]. https://link.cnki.net/urlid/43.1470.S.20250923.2318.002.
Song R K, Liu M Y, Wang L B, et al. Selection of superior families for growth and wood properties in hybrid larch[J/OL]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 1−11[2025−10−04]. https://link.cnki.net/urlid/43.1470.S.20250923.2318.002.

[17] Zhang H, Zhang Y, Zhang D W, et al. Progeny performance and selection of superior trees within families in *Larix olgensis*[J]. Euphytica, 2020, 216(4): 60.

[18] 陈晓阳, 沈熙环. 林木育种学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2005.
Chen X Y, Shen X H. Forest tree breeding [M]. Beijing: Higher Education Press, 2005.

[19] Yan P Y, Zhang W Y, Hao J F, et al. RAD-Seq-derived SSR markers: a new paradigm for genetic analysis and construction of genetically improved production populations in *Pinus koraiensis*[J]. BMC Plant Biology, 2025, 25(1): 238.

[20] Pan Y Y, Jiang L P, Xu G Y, et al. Evaluation and selection analyses of 60 *Larix kaempferi* clones in four provenances based on growth traits and wood properties[J]. Tree Genetics & Genomes, 2020, 16(2): 27.

[21] 李帅锋, 苏建荣, 郎学东, 等. 思茅松自由授粉家系遗传参数与早期选择分析 [J]. 林业科学研究, 2017, 30(6): 929−935.
Li S F, Su J R, Lang X D, et al. Genetic variation and early selection analysis of open-pollinated families of *Pinus kesiya* var. *langbianensis*[J]. Forest Research, 2017, 30(6): 929−935.

[22] 文浩雨, 张杰, 李慧玉, 等. 基于 BLUP-GGE 双标图的白桦子代多地点速生性及稳定性分析 [J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(10): 53−62.
Wen H Y, Zhang J, Li H Y, et al. Multi-site analysis on growth rate andstability of *Betula* progenies using BLUP-GGE biplot[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(10): 53−62.

[23] 梁德洋, 金允哲, 赵光浩, 等. 50 个红松无性系生长与木材性状

变异研究 [J]. 北京林业大学学报, 2016, 38(6): 51−59.
Liang D Y, Jin Y Z, Zhao G H, et al. Variation in growth and wood properties of 50 *Pinus koraiensis* clones[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2016, 38(6): 51−59.

[24] 邢雪梅, 宋瑞珂, 孙国飞, 等. 杂种落叶松多点稳定性分析及优良家系选择 [J]. 东北林业大学学报, 2025, 53(7): 16−26.
Xing X M, Song R K, Sun G F, et al. Multi-site stability analysis andsuperior family selection of hybrid larch[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2025, 53(7): 16−26.

[25] Zhang Z, Jin G Q, Feng Z P, et al. Joint influence of genetic origin and climate on the growth of masson pine (*Pinus massoniana* Lamb.) in China[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 4653.

[26] 王佳兴, 闫平玉, 孙佰飞, 等. 长白落叶松自由授粉家系生长变异及优良家系早期选择 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2024, 48(5): 81−89.
Wang J X, Yan P Y, Sun B F, et al. Growth variation and early selection of superior open-pollinated families of *Larix olgensis*[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2024, 48(5): 81−89.

[27] 王浩浩, 邢雪梅, 李志新, 等. 杂种落叶松自由授粉家系生长变异及优良家系的选择 [J]. 东北林业大学学报, 2025, 53(7): 27−34, 43.
Wang H H, Xing X M, Li Z X, et al. Growth variation and selection of superior open-pollinated families of hybrid larch[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2025, 53(7): 27−34, 43.

[28] 闫平玉, 张磊, 王佳兴, 等. 红松天然种群遗传多样性分析及核心种质构建 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2024, 48(5): 69−80.
Yan P Y, Zhang L, Wang J X, et al. Genetic diversity analysis and core germplasm construction of natural populations of *Pinus koraiensis*[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2024, 48(5): 69−80.

[29] 卢万鸿. 尾叶桉多世代育种群体的遗传多样性及其改良性状的关联分析 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.
Lu W H. Genetic diversity of multi-generation breeding populations of *Eucalyptus urophylla* and association analysis of improved traits [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2017.

[30] 王宣, 陈秋夏, 刘宇, 等. 海滨木槿 EST-SSR 分子标记开发及群体遗传多样性评价 [J/OL]. 分子植物育种, 1−12[2025−07−23]. https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20230615.1851.019.
Wang X, Chen Q X, Liu Y, et al. Development of EST-SSR markers andevaluation of population genetic diversity in *Hibiscus hamabo* [J/OL]. Molecular Plant Breeding, 1−12[2025−07−23]. https://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20230615.1851.019.

[31] 杨洁, 赫佳, 王丹碧, 等. InDel 标记的研究和应用进展 [J]. 生物多样性, 2016, 24(2): 237−243.
Yang J, He J, Wang D B, et al. Research progress and applications of InDel markers[J]. Biodiversity Science, 2016, 24(2): 237−243.

[32] 邱新宇, 张磊, 张含国, 等. 长白落叶松种子园遗传多样性分析 [J]. 森林工程, 2022, 38(3): 16−25.
Qiu X Y, Zhang L, Zhang H G, et al. Genetic diversity analysis of *Larix olgensis* seed orchards[J]. Forest Engineering, 2022, 38(3): 16−25.

（责任编辑　赵田芸
责任编委　康向阳）