

杨树定向遗传改良 及高新技术育种

张绮纹 苏晓华 等著



10.4

中国林业出版社

杨树定向遗传改良 及高新技术育种

张绮纹 苏晓华 等著

中国林业出版社

图书在版编目(CIP)数据

杨树定向遗传改良及高新技术育种/张绮文等著.-北京:
中国林业出版社, 1999.8

ISBN 7-5038-2296-1

I. 杨… II. 张… III. ①杨属-木本植物-品种-改良
②杨属-木本植物-植物育种 IV. S792.110.4
中国版本图书馆 CIP 数据核字(1999)第 15703 号

出版 中国林业出版社(100009 北京西城区刘海胡同 7 号)
发行 新华书店北京发行所
印制 北京地质印刷厂
版次 1999 年 9 月第 1 版
印次 1999 年 9 月第 1 次印刷
开本 787mm×1092mm 1/16
印张 17.5
字数 429 千字
印数 1~500 册
定价 35.00 元

序

杨属是当今世界中纬度地区栽培面积最广、木材产量较高的树种。据世界粮农组织 (FAO) 统计, 欧洲不少人工林由杨树组成。西欧一些国家以发展杨树来缓解其木材供应紧张的矛盾。杨树也是我国工业人工林主栽树种之一, 目前中国杨树人工林占全国人工林总面积的 $1/5$, 是世界各国杨树人工林总面积 140 万 hm^2 的 4 倍。杨木不仅是用材林中纸浆材的好原料, 也适合于作胶合板材和包装箱材。因此, 杨树将对缓解世界森林资源渐趋缺乏、木材供需矛盾尖锐起着非常重要的作用。

杨树是林木中最早开展杂交育种研究的树种之一。经过多年的努力, 世界杨树杂交育种研究取得了很大成就。如意大利、比利时、法国、荷兰等一些国家早在 70 年代就选育出一批产量高、抗病强的欧美杨优良品种, 被引种到世界各地, 取得了巨大的经济效益。我国育种工作者通过近 20 多年的研究, 也选育出适合我国生长的杨树杂交新品种, 并已在全国各地推广应用, 在我国林业生产中起着重要作用。

杨树新技术育种进展迅速。杨树是公认的树木生物学的模式树种, 因此, 它在基因工程、细胞工程和分子标记方面的研究均处于树木之首, 取得了较大进展。

我国杨树遗传改良研究已从初创阶段 (50 年代到 60 年代)、全面发展阶段 (70 年代到 80 年代中期) 进入到深入系统常规育种与高新技术领域相结合阶段 (80 年代后期到 90 年代)。我国杨树遗传改良已经对提高人工林生产力和适宜性, 提高林业的经济效益、生态效益、社会效益以及加速国土绿化等方面都起到了十分显著的作用。我国杨树遗传改良研究的广度和深度方面都处于世界前列。本书汇集了作者近期研究所取得的成果, 内容十分丰富, 反映了目前杨树研究的方向和水平, 它将促进林木遗传育种研究的不断深入, 在科学上及实用上都十分有价值, 是一本林业科研及教学的良好参考书。

徐玮英

1999-06-15

前言

杨树是散生在北半球温带和寒温带的森林树种。19 世纪到 20 世纪初期,人们将杨树作为绿化树种,在世界各地广泛栽培。随着时代的进步,在近半个世纪以来,人们在深入认识杨树生物学特性的基础上,将杨树用途主要分为 3 种:一是作为四旁绿化树种;二是作为生态防护效益树种;三是作为工业用材原材料树种(主要是纸浆和板材原材料),而后 2 种用途在营建杨树人工林更显示其突出地位。

据联合国最新统计,全世界杨树人工林面积为 140 万 hm^2 (不包括中国在内)。在最近一次即 1996 年 10 月在匈牙利布达佩斯召开的第 20 届国际杨树委员会上,专家一致认为,世界各国发展杨树的总趋势是工业发达国家杨树造林保持平衡或略为下降;发展中国家杨树造林面积则保持增长的态势。如意大利曾以占全国 2.5% 的森林面积 (15 万 hm^2) 种植杨树人工林,而向木材市场提供 50% 的杨木产量的惊人成绩,近几年来,由于本国劳动力昂贵,杨木在市场竞争中逐渐失去优势地位,杨树人工林总面积下降为 6 万~7 万 hm^2 。与此相反,在亚洲如印度、巴基斯坦以及南美洲阿根廷和智利等国家,杨木确有很好市场,每立方米木材价格为 50~100 美元。

我国是杨树之乡、杨树起源中心,杨树天然纯种达 53 种之多,杨树人工林面积大约 667 万 hm^2 (包括不能提供商品、生产力低下的人工林),这个数字说明杨树在中国是相当重要的。

中国的杨树遗传改良研究也有近 50 年的历史,开创和奠基这项研究的我国著名学者是南京林业大学的叶培忠先生和中国林业科学研究院的徐伟英先生,他们不但开拓了杨树遗传改良的理论和方法,而且创造出的新品种如北京杨、群众杨等至今仍在生产中使用,贡献之大不言而喻。随着杨树育种发展和生产的需要,国家在“八五”“九五”重点提出定向培育,培育杨树人工用材林品种的遗传改良任务。根据这一任务,我们对杨树进行了基因资源、定向改良、综合性状选育、新技术育种等全方位且较为系统的研究,陆续发表了专著及论文,本书收集我们在我国主要林业研究刊物《林业科学》和《林业科学研究》等刊物发表了近 50 篇论文,包括在世界会议有关论文集中发表的论文 10 篇。将这些有关学术论文系统汇集出版此书,旨在推动杨树遗传改良研究的进展,同时也为同行研究提供参考。

在这里我特别感谢我的同行及助手多年给予的合作，苏晓华、李金花同志为本书校稿。

本书限于著者水平，不妥及错误之处，恳请各方给予指正。

张绮文
1999年4月

目 录

序 前 言

一、杨树种质资源

美洲黑杨基因资源收存及其遗传评价的研究	张绮纹等 (1)
黑杨组 54 个无性系生根性状的遗传分析	张杰等 (10)
36 个美洲黑杨无性系基本材性遗传变异的研究	姜笑梅等 (14)
黑杨派基因库内无性系生长特性的遗传分析	解荷锋等 (21)
基因库中 21 个美洲黑杨无性系的抗寒性	徐红等 (26)
美洲黑杨无性系的生长与抗寒性	解荷锋等 (30)
美洲黑杨无性系物候期的观察研究	解荷锋等 (34)
黑杨派杨树基因库内无性系病虫发生的调查研究	解荷锋等 (39)
9 个不同产地大青杨抗寒性研究	姜兴林等 (43)
6 个国外杨树新品种生根力的研究	苏晓华等 (47)
50 号杨和 36 号杨生根性状的比较	苏晓华等 (51)
杨属各派代表树种花粉粒表面微观结构研究	张绮纹等 (54)
大青杨等天然群体幼苗基本材性变异研究	张立菲等 (60)
山海关杨的分类学地位研究	张杰等 (65)

二、杨树定向遗传改良

中国杨树遗传改良	张绮纹等 (73)
黑杨派内杨树的遗传改良	张绮纹 (81)
意大利杨树良种选育的程序和方法	张绮纹 (89)
世界杨树杂交育种亲本利用的进展及对策	苏晓华等 (92)
林木遗传改良与我国 21 世纪林业可持续发展	苏晓华等 (98)
杨属派间远缘杂交的现状	苏晓华 (105)
克服杨树远缘杂交受精前障碍的研究	张绮纹等 (108)
大青杨群体变异及其选择的研究	张绮纹等 (113)
不同个体 (基因型) 差异在杨树杂交育种中的效应研究	苏晓华等 (119)
美洲黑杨×甜杨亲本无性系遗传参数估算	苏晓华等 (126)
美洲黑杨×青杨 F ₂ 代抗杨叶枯病遗传变异研究	苏晓华等 (131)

三、国外杨树引种

国外杨树引种的进展	张绮纹 (135)
-----------------	-----------

国外杨树引种及区域化试验的研究	张绮纹等 (141)
阿万佐杨和西玛杨的引种试验	张绮纹等 (150)

四、新技术育种

跨世纪林木高新科技——林木生物工程育种	张绮纹等 (155)
我国林业生物技术新进展	苏晓华等 (163)
我论农业新技术革命——生物技术在林业新技术革命中的作用及发展对策	苏晓华等 (165)
细胞工程育种——林木耐盐体细胞突变体育种研究进展	李金花等 (170)
分子标记在林业辅助选择育种中的应用	张绮纹等 (176)
中国重要工业用材树种分子遗传标记	张绮纹等 (182)
林木遗传图谱研究的现状与展望	苏晓华等 (187)
基因工程和细胞工程在林木遗传改良中的进展	张绮纹 (190)
美国杨树抗虫育种取得突破性进展	张绮纹 (196)
用 RAPD 技术估测柳树种及无性系的变异	苏晓华等 (197)
大青杨及其近缘种的遗传变异和系统关系研究	苏晓华等 (202)
利用 RAPD 分析大青杨天然群体的遗传结构	苏晓华等 (210)
美洲黑杨 (<i>Populus deltoides</i> Marsh.) × 青杨 (<i>P. cathayana</i> Rehd.) 分子连锁图谱的构建	苏晓华等 (218)
用 RAPD 标记检测与杨树生长和物候期有关的 QTLs	李金花等 (226)
杨树叶片数量性状相关联标记及其图谱定位研究	苏晓华等 (234)
杨树无性系抗灰斑病离体培养的早期选择	苏晓华等 (243)
派间远缘杂种银白杨 × 美杨的组织培养	张绮纹等 (248)
杨树不同材料游离原生质体的研究	张绮纹等 (249)
杨树原生质体分离技术的研究	张绮纹等 (252)
群众杨悬浮细胞系的建立和耐盐体细胞变异体的初步筛选	张望东等 (257)
群众杨 39 号无性系耐盐悬浮细胞系的建立和体细胞变异体完整植株的诱导	张绮纹等 (264)

美洲黑杨基因资源收存及其遗传评价的研究

张绮纹 苏晓华 李金花

(中国林业科学研究院林业研究所 北京 100091)

陈一山 解荷锋

(山东省林业厅林木种苗站 济南 250014)

摘要 从 17 个国家引进 331 个黑杨派无性系 (其中 52 个美洲黑杨无性系), 在山东省长清县营建我国第一个黑杨派无性系基因库。连续 10 年对基因库内美洲黑杨无性系进行了多性状系统研究, 结果表明各无性系间在物候期、生长、生根、抗寒和抗病虫等方面均存在着显著的差异, 遗传变异丰富; 系间的主要性状与无性系起源纬度及各性状间存在一定相关性。主要材性性状变异的研究结果表明, 38 个 8 年生美洲黑杨无性系在木材基本密度、纤维长度无性系间变异达到极显著水平; 木材密度和纤维长度与树高和胸径呈一定相关性; 木材密度和纤维长度这 2 个性状在遗传上相互独立, 受不同遗传机制控制。利用分子遗传标记 RAPD 技术研究库内美洲黑杨无性系 DNA 多态性, 结果表明本库美洲黑杨 DNA 多态率为 86%, 再次证明本库美洲黑杨遗传多样性高, 可为我国杨树改良提供丰富的育种材料。

关键词 美洲黑杨, 基因库, 主要性状, 遗传分析及评价。

美洲黑杨 (*Populus deltoides* Marsh.) 原产于北美密西西比河沿岸, 是北美重要的森林树种, 又是美洲和欧洲的造林树种。美洲黑杨、美洲黑杨与欧洲黑杨的杂种——欧美杨 (*P. ×euramericana*) 的优良无性系在世界上, 尤其在欧洲、北美洲和亚洲国家的杨木生产中占重要地位。如美国南方杨树蓄积量的 90% 是有商业价值的美洲黑杨, 意大利的杨树人工林中欧美杨占 75%, 法国的杨树人工林中欧美杨占 89%。近年来, 印度、巴基斯坦等南亚国家也十分重视美洲黑杨和欧美杨的引种和育种研究, 并选出适合本国自然条件的主栽无性系。这些优良无性系具有生长快、材质好、抗性強以及造林易成活等特点, 目前已在全世界传播和栽培, 为各国杨树短轮伐期工业用材如造纸材、纤维板材及建筑材等提供优良原料 (赵天锡, 1980)^[1]。

我国虽为杨树分布中心区之一,具有杨树 5 大派中青杨派、白杨派、大叶杨派、胡杨派的丰富资源,但惟独缺乏黑杨派中美洲黑杨自然分布(张绮纹,1991)^[2]。而实践证明,美洲黑杨和它的杂种欧美杨,在我国亚热带、暖温带冲积土上生长良好,成为人工林主栽品种,并成为重要的育种亲本。自新中国建立至今,我国已有计划、有组织地引进 4 批黑杨派无性系,并成功筛选出近 20 个优良品系,如 50 年代初的加拿大杨,60 年代的 1—214 杨、沙兰杨,70 年代的 1—63 杨、1—69 杨、1—72 杨,80 年代的 50 号杨、36 号杨、74 号杨、Be 杨等。但前 3 批引进无性系数量少、基因狭窄,对我国杨树育种十分不利,如近十多年育成的杨树无性系多为 1—69 杨与 1—63 杨杂交种,且有的为这 2 个无性系的直接衍生后代。尽管推出不少新无性系,但遗传基础极窄,生态缓冲力弱。

本项研究以美洲黑杨无性系为主进行大规模收集、保存,建立了基因型十分丰富的美洲黑杨无性系基因库及对其遗传变异规律进行了研究,其目的是建立育种群体,加强亲本遗传改良,其策略为:

从国外大力收集主产区和主引区美洲黑杨不同无性系基因资源;在国内杨树主栽培区建立美洲黑杨基因库;对搜集的美洲黑杨无性系基因资源追溯起源、国家、产地、经纬度,建立档案;对收集的各份材料进行了主要经济性状(生长、材性、开花生物学、生根力、耐寒、病虫害)连年测定,并探索它的主要经济性状遗传变异水平、规律、利用潜力;利用分子标记技术对无性系进行 DNA 多态及遗传分化的评价;面对生产与科研为杨树遗传改良提供育种材料及无性系性状遗传背景材料,加速我国杨树遗传改良,并同时提供优良无性系插穗,直接应用于人工林建设。

1 材料与方法

1.1 美洲黑杨无性系基因资源收集

我国有目的的欧美杨和美洲黑杨引种分别始于 50 年代和 70 年代中期,80 年代初借我国加入世界杨树委员会之际,我们从世界杨树委员会 17 个成员国以穗条形式引进其最新培育的黑杨派无性系 331 个。

1.2 美洲黑杨无性系基因资源保存

1982 年春将 331 个黑杨派无性系放入北京、山东、湖南的 3 个检疫苗圃加速繁殖,并做苗期初步筛选。在苗期按无性系名称、来源、引进日期、国家、起源等项建档入册,并对物候期(发芽、封顶、落叶期)、扦插成活率、病虫害等进行观测。1984 年利用这些无性系在山东省长清县建立黑杨派基因库,进行长期收集和保存。1988 年库内无性系陆续开始开花。

1.2.1 基因库自然概况 山东省长清县位于 36°30'N,116°45'E,地处山东省中部平原,海拔 34m,属暖温带气候,土壤为棕壤,肥力中等,pH7.0,地下水位 1.5m,年平均气温 14.2℃,极端最高气温 42.7℃,极端最低气温 -19.7℃,年平均相对湿度 66%,年平均降水量 685mm,无霜期 218d,年平均日照时数 2 737.3h。

1.2.2 基因库设计 基因库内 114 个无性系,其中美洲黑杨 52 个无性系、欧美杨 56 个无性系、欧洲黑杨 6 个无性系,库内按欧美杨、美洲杨和欧洲黑杨 3 个大区栽植,大区内完全随机区组排列,3 次重复,6 株小区,株行距 4m×6m,占地 7.33hm²。

1.3 美洲黑杨性状测定

从 1984 年起连续 10 年对美洲黑杨包括物候、生长、生根、抗寒、材性、抗病虫等性状

进行观测,并开展了遗传变异及性状相关分析。

1.3.1 物候性状(解荷锋等,1988)^[3] 在美洲黑杨第Ⅱ区组每个无性系的6个分株中,选2棵生长发育正常的树株为标准株,进行10个物候期的定株观察。物候期观察分别在芽膨大期 X_1 、芽开放始期 X_2 、展叶始期 X_3 、展叶盛期 X_4 、叶始变色期 X_5 、叶全部变色期 X_6 、落叶盛期 X_7 、落叶末期 X_8 、长枝封顶始期 X_9 、长枝封顶盛期 X_{10} 。

以各物候期距1月1日的天数对物候期进行数据转换后,再进行多元统计分析。用主分量分析法划分物候型,用典型相关分析法分析物候期与生长因子间的关系。

1.3.2 生长性状(解荷锋等,1995)^[4] 对47个美洲黑杨和53个欧美杨无性系的树高和胸径,以小区平均值或无性系平均值进行统计,从而进行生长的遗传变异和相关分析。

1.3.3 生根性状(张杰等,1991)^[5] 从欧洲黑杨、美洲黑杨和欧美杨中选取3、27和24个无性系作为试验材料,从各无性系大树1年生枝上截取4个长度20cm、粗度1.5cm的相似穗条,在10~25℃的温室内,4次重复进行水培。水培后13d,一些无性系开始生根,每隔10d观测统计1次,共观测3次。观测的生根性状为:初始早生根时间、先期根数、诱导根数、侧根总数及侧根总长。

1.3.4 抗寒性状(徐红等,1994)^[6] 1993年2月在黑杨派基因库内的21个10年生美洲黑杨无性系大树上,采集树冠中下部1年生经过越冬的枝条进行试验。

(1)电导率的测定 将采集的枝条用自来水冲洗擦干,截取1cm长小段,再用去离子水冲洗3次,洗后用滤纸吸干水分。称取各无性系样品1.5g,重复3次。将枝条置于50mL的小烧杯中,加去离子水30mL。在26℃恒温箱中浸提16h,然后在同样的温度下用DDS-11型电导仪测浸提液的电导度(P),以代表经自然低温后离体茎细胞电解质的外渗值。测定后放入水浴中煮沸25min,按上述相同条件再次浸提测定电导度(PP),以代表离体茎电解质的总含量。最后计算电导率。

$$\text{电导率}(\%) = \text{电导度}(P) / \text{煮沸电导度}(PP) \times 100\%$$

(2)膜脂脂肪酸的测定 将枝条置于110℃下5min热杀钝化脂酶。冷却后称取样品3g,用氯仿—甲醇溶液研磨抽提总脂,再根据液—液分离法用石油醚除去总脂中的中性脂,得到膜的极性脂。

(3)膜脂脂肪酸不饱和度的测定 将提取的膜脂甲酯化,再用日本岛津GC-7AG型气相色谱仪测定脂肪酸组分。SE-30分柱长3m,内径3.5mm,柱温为程序升温,每分钟升4℃,由170℃升至220℃,汽化室温度为300℃,载气 N_2 的压力为30kg/cm²,燃气 H_2 的压力为0.6kg/cm²,压缩空气压力为0.4kg/cm²。用日本岛津CR3A型色谱数据处理机计算各组分的峰面积,再计算不饱和脂肪酸的峰面积之和与饱和脂肪酸峰面积之和的比值,作为膜脂脂肪酸不饱和度。

1.3.5 材性性状(姜笑梅等,1994)^[7] 36个美洲黑杨无性系的每个小区取样2株,重复3次,共213株。用生长锥在样树胸径处钻取直径为5mm(从树皮至髓心)。将木芯最外一个生长轮切下,供测定纤维,余下部分供测木材基本密度。木芯样品基本密度采用排水法测定,用常规法离析木纤维,测纤维长度50次、宽度25次。

利用方差分析估计广义遗传力,其公式为:

$$H^2 = \sigma^2_g / (\sigma^2_g + \sigma^2_e)$$

式中: H^2 为广义遗传力; σ^2_g 为遗传方差分量; σ^2_e 为环境方差分量。

依照 Namkoong 方法, 预估在一定选择强度下木材密度的改良增益。使用 Falconer 公式计算遗传相关。遗传相关系数 $r_g = \text{cov } g_{xy} / \sqrt{\sigma^2 g_x \sigma^2 g_y}$; 表型相关系数 $r_p = \text{cov } p_{xy} / \sqrt{\sigma^2 p_x \sigma^2 p_y}$; 环境相关系数 $r_e = \text{cov } e_{xy} / \sqrt{\sigma^2 e_x \sigma^2 e_y}$ ($\text{cov } g_{xy}$ 为遗传协方差; $\text{cov } p_{xy}$ 为表型协方差; $\text{cov } e_{xy}$ 为环境协方差; x, y 为性状)。利用 4 个主要性状 (木材基本密度、纤维长度、树高和胸径) 对 36 个无性系采用下列公式进行综合评价: $A = \sqrt{\sum K_j (1 - a_{ij})^2}$ (K_j 为权重因子; a_{ij} 为各因子的标准化值)。

1.3.6 抗病虫性状 (解荷锋等, 1995)^[8] 在对试验林进行全面踏察的基础上, 确定引起明显危害症状的病虫种类, 主要有杨扇舟蛾、杨树水泡溃疡病、破腹病和顶梢干枯。再按各自不同危害程度的分类标准进行每木调查, 记录危害株数和危害程度, 以小区为单位计算被害率和被害指数。

分类标准为: 以杨扇舟蛾对树冠叶片吃食所占比例 0、20% 以下、20%~60%、60% 以上, 分为 0、1、2、3 四个等级。

因杨树水泡溃疡病系幼树时发病, 现只在树干上留有已愈合的病斑, 故仅记载是否曾发病, 分为 0、1 两个等级。

破腹病和顶梢干枯以其受害部位所占树干的比列大小进行危害程度分级: I 级为无病; II 级为病区 < 1/3; III 级为 1/2 > 病区 > 1/3; IV 级为 1/2 < 病区 < 2/3; V 级为病区 > 2/3。

1.4 分子遗传标记对黑杨派无性系 DNA 多态性进行测定

用 RAPD 技术 (10 个引物) 对 47 个黑杨派无性系 (包括欧美杨和美洲黑杨) 进行 DNA 多态性检测。

2 结果与分析

2.1 美洲黑杨无性系遗传变异规律

2.1.1 美洲黑杨无性系物候性状遗传变异分析 (解荷锋等, 1985)^[3] 根据基因库内 49 个美洲黑杨无性系物候期的观测结果, 分析系间不同物候期的变异, 利用 10 个物候期主分量进行物候型划分及进行生长量 (树高 Y_1 、胸径 Y_2 、材积 Y_3) 与物候期之间的典型相关分析。美洲黑杨 10 个无性系间物候期差异结果表明: 不同无性系间在物候期出现的早晚上存在较大的差异, 有些物候的极差为 25~30d; 生长初期物候期的变异水平低于生长后期的物候期; 主分量分析的前 2 个主分量的累积贡献率为 85%, 可将 49 个无性系分为物候特点各异的 4 类不同物候型。生长后期的物候期与立木的材积生长有很大的相关性, 其中以落叶期为最。

2.1.2 美洲黑杨无性系生长性状遗传变异分析 (解荷锋等, 1995)^[3] 根据无性系平均值计算的广义遗传力可知, 美洲黑杨无性系间树高和胸径的遗传变异水平较高, 遗传力也很高, 且无明显年度变化, 树高的平均遗传力大于胸径。生长与原产地的经纬度的相关分析表明, 树高和经度呈正相关, 但相关关系不明显; 胸径与纬度呈极显著的负相关, 树高与纬度的负相关关系也达显著水平, 但不如胸径表现密切。

2.1.3 美洲黑杨无性系生根性状遗传变异分析 (张杰等, 1991)^[5] 用美洲黑杨 27 个无性系为试材进行室内水培, 观测所得 5 个生根性状的结果表明, 最早生根时间的广义遗传力最大, 说明该性状受遗传基因控制, 环境影响较小; 而其他几个性状的遗传力较小, 说明受环境控制程度较大, 受遗传控制较小。在 3 个不同观测时期, 广义遗传力基本保持稳定, 说明生根

力对环境条件不敏感。Zsuffa (1976)^[9]对美洲黑杨无性系生根能力的差异解释为是由于各无性系遗传型—环境互作的结果。Michele (1976)^[10]认为,美洲黑杨北方种源的无性系比南方的生根能力强。从我们的试验看,各无性系生根能力虽然也有随纬度的升高而增加的趋势,但不十分明显。

2.1.4 美洲黑杨无性系抗寒性状遗传变异分析 (徐红等, 1994)^[6]

(1) 细胞膜的透性与抗寒性 方差分析表明不同无性系的电导率值存在着显著差异,根据多重比较的结果,可将被测无性系相对地分为较抗寒、抗寒力中等和不抗寒 3 个抗寒等级。

(2) 膜脂脂肪酸不饱和度与抗寒性 杨树茎膜脂脂肪酸中的主要饱和脂肪酸为月桂酸、肉豆酸、棕榈酸;主要不饱和脂肪酸为亚油酸和亚麻酸,其比值反映着膜脂脂肪酸的不饱和度。膜脂脂肪酸不饱和度与抗寒性呈正相关关系 (解荷锋等, 1985)^[3],因为植物膜系统中不饱和脂肪酸含量高,能抵抗冰冻脱水所造成的伤害。按膜脂脂肪酸不饱和度也可将无性系同样相对地分为上述的 3 个抗寒等级。

(3) 电导率、膜脂脂肪酸不饱和度与纬度的相关性 无性系的电导率和膜脂脂肪酸不饱和度都和纬度变化有较高的相关性,随纬度由高到低,电导率值呈上升趋势,膜脂脂肪酸不饱和度呈下降趋势。两者与纬度的相关系数分别为 $-0.6467 (>r_{0.01}(20)=0.5368)$ 和 $0.8286 (>r_{0.01}(20)=0.6524)$,相关系数都达到了极显著水平。

2.1.5 美洲黑杨无性系木材性状遗传变异分析 (解荷锋等, 1995)^[4] 从黑杨派基因库中取出 36 个 8 年生植株为试验材料,对其树高、胸径和木材基本密度和纤维长度进行测定,研究各无性系的木材基本材性遗传变异,以揭示这些性状的遗传变异水平和杂交育种中利用的潜力。研究表明:木材基本密度的均值 0.4057g/cm^3 ,变幅 (95% 置信区域) 为 $0.3853\sim0.4260\text{g/cm}^3$,密度最高和最低的 2 个无性系差 0.095g/cm^3 ,表明最高者在 8 年生时比最低者每立方米木材多积累 95kg 干物质。纤维长度的均值 1.1515mm ,变幅为 $0.9473\sim1.3557\text{mm}$,纤维最长和最短 2 个无性系差 0.3730mm 。树高均值 10.018m ,变幅 $8.076\sim12.060\text{m}$,树高最高和最低的相差 5.890m 。胸径均值为 14.5586cm ,变幅 $12.5166\sim16.6006\text{cm}$,胸径最粗和最细 2 个无性系差 11.9667cm 。方差分析说明在 3 个重复内,基本密度、纤维长度、树高差异不显著,而胸径差异显著;在 36 个无性系间,基本密度、纤维长度、树高和胸径的差异均达极显著水平。

2.1.6 美洲黑杨无性系抗病虫性状遗传变异分析 (解荷锋等, 1995)^[8] 1994 年秋对基因库内主要病虫的发生情况进行了调查研究,以期评价不同无性系的抗病虫能力,探索其遗传变异规律,为优良无性系选择和抗性育种利用提供科学依据。结果:①杨扇舟翅蛾发生情况:美洲黑杨各无性系发病均较轻,只有 78 号 1 个无性系达 III 级危害,其他无性系均未发生。②杨树水泡溃疡病主要发生在树皮光滑的无性系上,因此,美洲黑杨仅有 57 号 1 个无性系发病。③破腹病及顶梢干枯发生情况:纵观整个基因库此 2 种病表现症状最为突出,受危害植株在树干基部和中部出现不同长短、宽窄的纵裂,顶梢出现长度不等的干枯,发病严重的无性系整株枯死,美洲黑杨此 2 种病状均超过欧美杨,美洲黑杨无性系间具有更大差异。

方差分析的结果表明,美洲黑杨在感病指数和感病率上无性系间存在极显著的差异,且病害更多地受无性系间遗传差异的影响。

部分美洲黑杨无性系的感病指数、感病率与无性系起源地的经、纬度的相关分析结果表明,感病指数和感病率与纬度呈负相关,但不严格,与经度呈极弱的正相关。

2.1.7 美洲黑杨无性系的 DNA 多态性及其遗传分化的 RAPD 分析 以 RAPD 分析为研究手段,对 47 个黑杨派无性系进行了 DNA 多态性和遗传分化的探讨。用来检测的 10 个引物中每个引物都能在无性系中或多或少地观察到 DNA 多态性,多态性百分率为 86%。对谱带数据矩阵进行聚类分析后,可将这些无性系划分为 6 个类群,Ⅰ、Ⅱ类群包含的无性系较多,占全体的 83%,且两者之间的遗传距离较近,为 0.01,说明它们之间的分化程度不太大;Ⅲ、Ⅴ、Ⅵ类群相距较远,平均遗传距离为 0.7 左右,相对分化程度较大。

2.2 美洲黑杨无性系性状间相关关系分析

2.2.1 美洲黑杨无性系物候与生长(解荷锋等,1985)^[2] 为综合讨论 49 个美洲黑杨无性系的 10 个物候期与树高 Y_1 、胸径 Y_2 、材积 Y_3 等 3 个生长性状的关系,我们进行了生长量与物候期之间的典型相关分析。结果表明,3 对典型变量中只有第一对 ($\lambda_1=0.7352$) 达极显著水平 ($\alpha=0.01$)。第 I 典型变量为: $Z_1=0.0184X_1+0.0106X_2-0.0385X_3+0.0187X_4+0.0017X_5-0.0014X_6-0.0481X_7+0.0046X_8+0.0030X_9+0.0151X_{10}$, $W_1=0.0018Y_1+1.7871Y_2-4.6847Y_3$ 。

Z_1 和 W_1 与原变量的相关系数说明:生长初期的物候期与第 I 典型变量呈正相关,生长后期的物候期和生长性状与之呈负相关,表明初期物候期越早,后期物候期越晚,对生长越有利,这与正常的生物发育规律相吻合。 W_1 与 Y_1 、 Y_2 、 Y_3 均有极显著的负相关关系,相关系数都在 -0.90 以上,又以材积为最。因此, W_1 可相对的理解为主要描述材积大小的综合性状。同理分析, Z_1 与落叶盛期 (X_7) 和落叶末期 (X_8) 的相关性,显著大于其他物候期,相关系数分别为 -0.8078 和 -0.8068。因此, Z_1 可理解为主要描述落叶期早晚的综合性状。典型相关分析表明,不同无性系的落叶期是影响立木材积大小的主要物候期,落叶期早或晚,通过影响胸径生长而影响树干材积的大小。

2.2.2 美洲黑杨无性系生长与抗寒(解荷锋等,1995)^[11] 为评价不同无性系的抗寒能力,对库中 21 个美洲黑杨无性系的抗寒性变异及其与生长的关系进行了研究,为今后美洲黑杨无性系的科学引种提供了依据。

用树高和胸径分别与电导率、起源纬度进行相关分析,结果表明:生长因子与电导率之间呈显著的正相关关系,随着无性系的抗寒性增强生长量降低;无性系生长水平与起源纬度呈显著的负相关;无性系电导率与起源纬度表现出极显著的负相关,随纬度由高到低,抗寒性逐渐下降,而生长力相应增高。

2.2.3 美洲黑杨无性系生长与材性(解荷锋等,1995)^[4] 216 株 8 年生美洲黑杨无性系生长与材性的分析结果说明,木材密度与胸径呈微弱遗传负相关,与树高不相关;纤维长度与树高和胸径呈显著和弱遗传正相关。Zebel (Zobel et al., 1989)^[12] 指出树木生长速度与木材密度和纤维长度之间的相关性,因树种、树龄和地理位置等不同而异,有的明显相关,有的不相关。本实验结果说明生长快的树木,其木材密度在总体上有下降的趋势,其纤维有增长的趋势。与 Banniatier 等 (Zobel et al., 1989)^[12] 对辐射松 (*Pinus radiata* D. Don) 研究结果相似,他的研究表明木材密度和生长速度呈微弱负相关。Mia 等 (Zobel et al., 1989)^[12] 在研究日本柳杉 [*Cryptomeria japonica* (L. f.) D. Don] 时指出,生长快的树木一般具较低基本密度和较长纤维,这不意味生长快的无性系的木材密度都低,有 5 个生长快的优良无性系,同时也具较高的密度。生长速度与密度呈负遗传相关,而与纤维长呈正遗传相关,证明木材密度和纤维长度 2 个性状在遗传上可能相互独立,受不同遗传机制控制,利用这 2 个性状可独立

进行选择,进而可培育出木材密度较高和纤维较长而又速生的品种。

2.2.4 美洲黑杨无性系抗寒与抗病(徐红等,1994)^[4] 对美洲黑杨无性系的电导率值与相应系号的感病指数和感病率进行相关分析,结果表明二者均呈正相关,但相关关系不紧密,如前者在5%的水平上显著,后者仅接近10%的显著水平,说明美洲黑杨无性系的抗寒性与抗病力呈正相关,即抗寒性强其抗病力也随之提高。

3 结 论

本研究所收集的美洲黑杨无性系主要性状变异相当丰富,且表现出一定的规律性:①各无性系间在物候期、生长、生根力、抗寒和抗病虫等方面存在着显著的差异。②各无性系生长快慢是与其原产地纬度呈显著负相关,即随纬度升高生产力而降低;抗寒性与无性系起源纬度呈显著正相关,随纬度升高而增强;各无性系生根能力也有随纬度升高而增加的趋势,但不严格;抗病性(抗破腹病)与纬度呈负相关,但不严格,与纬度呈弱的正相关。③生长后期物候期与立木的材积生长有较大的相关性,其中落叶期早晚影响最大;抗寒性与生长力呈显著负相关,即抗寒性增强而生长降低;抗病力(抗破腹病)与抗寒性呈正相关,即抗寒性强其抗病力也随之提高。

对库内38个8年生美洲黑杨无性系木材性状进行遗传变异分析,结果表明:在木材基本密度、纤维长度上,无性系间变异达极显著水平;木材密度与胸径呈微弱遗传负相关,与树高不相关;纤维长度与树高和胸径呈显著和弱遗传正相关,说明美洲黑杨木材密度和纤维长度2个性状在遗传上相互独立,受不同遗传机制控制。

利用RAPD分析对库内47个黑杨派无性系进行了DNA多态性和遗传分化的探讨,结果表明:用来检测的10个引物中每个引物都能在无性系中或多或少地观察到DNA多态性,多态性百分率为86%。对谱带数据矩阵进行聚类分析后,可将这些无性系划分为6个类群,I、II类群包含的无性系占全体的83%,且两者之间的遗传距离为0.01,说明它们之间的分化程度不太大;III、V、VI类群平均遗传距离为0.7左右,相对分化程度较大。

库内美洲黑杨无性系选择可以直接用于杨树工业用材优良无性系造林。本研究在试验设计(6株小区,3次重复)基础上,用材性和生长直接选出木材密度高、纤维较长、生长较快的2个优良无性系,即*P. deltoides* 2KEN8(引种编号36,称36号杨)和*P. deltoides* 55/65(引种编号50号),再结合“国外杨树引种及区域化试验”攻关专题研究,确定其区域范围在黄淮地区及长江中下游流域广大冲积平原和湖区为两无性系最佳栽培区,平均材积生长高于美洲黑杨I—69杨19.3%,造林成活率高于20%。目前已在全国10多个省造林约 $3.333 \times 10^4 \text{hm}^2$,丰富了北亚热带湿润地区杨树品种,促进了该地区的绿化进程,为工业用纸浆材及板材提供了更多的原材料,缓解了工业用材紧张局面。

4 讨 论

我国杨树育种实践证明,美洲黑杨是我国能形成杨树人工林最为重要的造林树种和亲本树种,而我国现存美洲黑杨资源少。本研究收集、建立了我国第一个黑杨派杨树基因库,弥补了我国黑杨派基因资源的不足,为我国杨树未来高效育种在种质上给予了应有的保证,该基因库规模、设计、管理已达到世界杨树基因库建设同等水平。

发展杨树多世代种间杂交育种体系应是我国杨树育种界面临的迫切任务,其前提是建立

育种群体,加强亲本的遗传改良。本研究对收集的美洲黑杨众多无性系生长、物候、生根力、抗寒性、抗病虫及木材材性等项遗传变异作了系统研究,这为今后杨树定向改良如理想型育种、高经济干材出材率育种、抗性育种等提供具全面系统遗传背景的遗传材料,把基因资源保存与育种项目相结合,使我国的林木基因资源研究上了一个新台阶。

育种学中基因资源保存的目的是保存能供近期和远期应用的足够数量的各类等位基因,评价搜集效果的标准不在于个体的数量和基因型多样性。因此,本研究利用分子遗传标记 RAPD 技术对库内美洲黑杨无性系 DNA 多态性进行检测,结果证明本库美洲黑杨 DNA 多态率为 86%,表明本库美洲黑杨无性系遗传多样性高,可为我国杨树改良提供丰富的育种材料。用 RAPD 标记可将库内形态上难以区分的无性系在分子水平上区分开,这些无性系指纹图谱不仅可用来进行无性系鉴定,且为选用不同的遗传材料进行杂交提供了方便。

国家“八五”和“九五”确定杨树攻关专题为杨树纸浆材和板材定向改良和栽培,该基因库内一批美洲黑杨无性系为这项杨树定向遗传改良发挥了巨大作用。育种学家一方面为创造新品种已成功利用这批美洲黑杨,作为亲本开展约 40 个杂交组合以上的系列试验研究,选择初具成效,如 50 号 (*P. deltoides* 55/56) × 欧洲黑杨 (*P. nigra*)、50 号 × 36 号 (*P. deltoides* 2KEN8)、50 号 × 63 号 (*P. deltoides*)、50 号 × 五台青杨 (*P. cathayana*)、50 号 × 波氏杨 (*P. purdomii*) 等组合,已从 F_1 代筛选优质无性系,将为国家攻关任务提供优良纸浆材和板材新品种。另一方面利用这一批美洲黑杨无性系开展与不同种源不同个体青杨杂交,进行亲本种源个体选择的遗传改良的研究,这将彻底改变以往杨树遗传改良采用随机个体作亲本的现象,使我国杨树遗传改良进入有序状态迈出坚实的步伐。

参 考 文 献

- [1] 赵天锡编译. 美洲黑杨和欧美杨杂种在世界杨树栽培中的地位和作用(综述). 国外杨树栽培. 中国林业科学研究院林业研究所. 林业译丛, 1980 (2): 46~68
- [2] 张绮纹. 国外杨树引种进展. 杨树遗传改良. 北京: 北京农业大学出版社, 1991, 182~187
- [3] 解荷锋, 于中奎, 陈一山等. 美洲黑杨无性系物候期的观察研究. 山东林业科技, 1985 (4): 12~16
- [4] 解荷锋, 于中奎, 陈一山等. 黑杨派基因库内无性系生长特性的遗传分析. 林业科学研究, 1995, 8 (2): 226~229
- [5] 张杰, 张绮纹, 张祝山等. 黑杨组 54 个无性系生根性状的遗传分析. 杨树遗传改良. 北京: 北京农业大学出版社, 1991, 201~204
- [6] 徐红, 张绮纹, 陈一山等. 基因库中 21 个美洲黑杨无性系的抗寒性. 林业科学研究, 1994, 7 (2): 234~237
- [7] 姜笑梅, 张立菲, 张绮纹等. 36 个美洲黑杨无性系基本材性遗传变异的研究. 林业科学研究, 1994, 7 (3): 253~258
- [8] 解荷锋等. 黑杨派杨树基因库内无性系病虫害发生的调查研究. 林业科技通讯, 1995, 4: 24~25
- [9] Zsuffa L. (王世绩编译). 美洲黑杨的扦插繁殖. 国外杨树栽培. 中国林业科学研究院林业研究所林业译丛, 1976 (2): 25~28
- [10] Michele Sekawin (董天慈译). 意大利北部的杨树(包括美洲黑杨)育种. 国外杨树栽培. 中国林业科学研究院林业研究所. 林业译丛, 1976 (2): 78~81
- [11] 解荷锋等. 美洲黑杨无性系的生长与抗寒性. 山东林业科技, 1995, 3: 9~12
- [12] Zobel B J, Buijten J P. Wood variation—its causes and control. New York, London, Paris, Tokyo:

Study on Collection, Preservation and Genetic Valuation of Genetic Resources of *Populus deltoides*

Zhang Qiwen Su Xiaohua Li Jinhua

(The Research Institute of Forestry, CAF Beijing 100091)

Chen Yishan Xie Hefeng

(The Seed and Seedling Station of the Bureau of Forestry, Shandong Province Jinan 250014)

Abstract The genetic resource of *Populus deltoides* Marsh., a fast growing species of rich genetic variation, is poor in China and need to be introduced from foreign country. In 1980's 331 clones of Section *Aigeiros* consisting of 52 clones of *P. deltoides*, 56 clones of *P. × euramericana* and 6 clones of *P. nigra* were introduced from 17 foreign countries. In 1984 the first gene pool of Section *Aigeiros* in China was established in Changqing County, Shandong Province. The several characters in clones of Section *Aigeiros* had been measured and studied for ten years. The results showed that there were significant in phenology, growth, rooting, cold resistance, disease and pest resistance between different clones, and the genetic variation was rich. The rules were as follows: (1) Growth showed significant negative correlation to the original latitude. (2) Cold resistance showed significant positive correlation to the original latitude. (3) Rooting ability tended to add little with the height of latitude. (4) Disease resistance showed slight significant positive correlation to the original latitude, as well as negative correlation to the original longitude. (5) Change of season showed significant correlation to growth of standing stock. (6) Cold resistance showed significant positive correlation to growth. (7) Disease resistance shows positive correlation to cold resistance. Basic wood properties such as wood basis density, fiber length, tree height, and DBH were also measured and analyzed. The results showed that a significant variance was observed in 4 traits among 46 clones and there was slight negative genetic correlation between the wood basic density and tree growth rate, as well as positive genetic correlation between the fiber length and tree growth rate. RAPD analysis was applied to the analysis of DNA polymorphism and genetic differentiation among the clones. The percent of polymorphism was up to 80%, which showed that genetic diversity of this gene pool was significant. The gene pool will provide rich breeding material for improvement of poplar in China.

Key words *Populus deltoides* Marsh., Gene Pool, Main characters, Genetic analysis and evaluation.