

〔苏〕H. B. 斯塔罗娃 著

杨柳科的育种

科学技术文献出版社

杨 柳 科 的 育 种

〔苏〕H.B.斯塔罗娃 著

马常耕 译

科学技术文献出版社

1 9 8 4

内 容 简 介

本书是作者根据二十多年从事杨柳科的育种实践写成的。介绍了杨柳科的生物学特性、育种经验、选种过程、遗传性状和造林技术。着重讨论了杂种优势显现的规律和预测，以及形态学性状的遗传特点。总结了科研与生产单位协作、多点选育良种、推广良种以及实现不同地区杨树品种化等方面的经验。

本书可供树木遗传、育种、林业、植物学工作者以及大专院校有关专业的师生参考。

Н.В.Старова

СЕЛЕКЦИЯ ИВОВЫХ

Издательство «Лесная промышленность», 1980

杨 柳 科 的 育 种

马常耕 译

科学技术文献出版社出版

中国科学技术情报研究所印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行

各地新华书店经售

开本：787×1092¹/₃₂

印张：7.5 字数：160千字

1984年10月北京第一版第一次印刷

印数：1—4200册

科技新书目：79—58

统一书号：16176·104

定价 1.40元

前 言

卓越的苏联遗传学家、现代选种科学的奠基人Н.И. Вавилов曾指出：“可以把选种学看成是一门科学、一种艺术和农业生产的一定部门。”¹⁾

Н. И. Вавилов 对选种学所做的这一涵义广泛的定义完全表达了所讨论问题的整个复杂性。随着社会主义国民经济的发展，选种学作为国民经济的一个部门的意义越来越重大了，它提供了农业和林业增产的可能性。选种学作为一种艺术，从它出现的那一天起就是为人类服务的。与所有的艺术一样，除了顽强的劳动之外，它还要求选种工作者能直观地从大量由自然界所创造的各种各样的原始材料中，找到人类需要的类型，在表型中看到可能被掩盖着的基因型的那种卓越才能。选种学作为一门科学，要求有许多相邻的学科参与，如遗传学、生物化学、生物物理学、解剖学、生理学、分子生物学、生态学等等。随着这些学科的发展，农业选种学在更大程度上变成了一门科学，但树木选种学在这方面只是迈出了头几步。

树木选种学的特殊性在于它的对象乃是长期进化的直接产物——野生植物。这一特点是从事树种选种的工作者，在选择选种方向和方法时都应加以考虑的问题。现在在森林选种

1) Н. И. Вавилов选集，莫斯科，麦穗出版社，1966年，164页。

学中已形成两个基本的方向：其一为群体选择，这是为创造森林生物群落进行的；其二为无性系选择，这是为营造人工林分的。在前一种情况下，必须利用自然界所创造的有价值的基因资源，并最大限度地保持在长期适应进化的过程中形成的群体的遗传学平衡性；在第二种情况下，乃是把在某些珍贵经济性状上优越的各种个体当作选种原始材料。由一些个体或无性系不能创造出森林生物群落，但是集约型人工林却能大大扩大木材产量、产脂力和抗病害的能力等等。

由于培植树种的周期很长，要花费数十年时间，这就使得许多树木选种学的科学问题的解决产生了困难。因此，速生而又易于无性繁殖的杨树就成为遗传学和生物学的十分方便的对象。

本书的目的就是旨在探讨经营人工林所用的杨柳科选种的部分问题。本书介绍了杨柳科的系统学和分类学；开花和受精生物学；性别的遗传和早期预测；揭示了在远缘杂交情况下一些形态学性状的遗传规律性；杂交中一些多倍体种的行为特点；同时也阐述了一些有关杂种的杂种优势形成的规律性问题。这本书是作为杨柳科选种学的生物学基础的第一个尝试，它并不强求彻底解决杨柳科选种中的全部生物学问题，但它已揭示出的许多规律性却有普遍的生物学意义，可以将它们应用到其它树种的选种工作中去。

不组织选种过程和制定选种过程中的技术问题，就不可能有目的地选种，所以本书为杨柳科选种制定出选种过程、鉴定方法、原种的繁殖方法、培植杂交材料的农业技术措施、主管行政部门的品种比较试验方法和品种区域化的模式。把品种杨和品种柳引入人工林、防护林和鉴定这一措施

的经济效能的经验已经表明，林分的生产力仅仅由于品种化就能提高 2 — 3 倍，而轮伐期可缩短15—25年。

本著作是根据作者和乌克兰林业与农林土壤改良研究所的同事和生产者，从1956年到1978年的22年间所得到的研究资料共同写成的，其中参加研究的人员有：Н. Н. Пчелина、С. В. Эфрос、Б. В. Ткаченко、Д. П. Торопогрицкий、И. А. Гаврилова、Л. В. Черняк、Т. Ф. Пищемуха、Ю. Ф. Руденко、В. Н. Руденко；参加生产活动的有：Н. С. Крупей、И. К. Есипов、Н. И. Поддубный、Н. И. Кравченко、А. И. Волков、Б. Л. Мищенко、А. Г. Таран。

目 录

前 言

第一章 杨柳科的生物学特性 (杨、柳、朝鲜柳、 胡杨)	(1)
第一节 杨柳科的分类和系统学	(1)
第二节 杨柳科的开花和结实生物学	(31)
第三节 性别的遗传、变异和早期诊断	(43)
第二章 国内外杨柳科的育种经验	(70)
第一节 概况	(70)
第二节 杨树育种	(72)
第三节 柳树育种	(86)
第三章 选种过程的组织	(90)
第一节 选种性选择方案	(90)
第二节 选种地点的布局和试验地段	(93)
第三节 选种工作方法的基础	(94)
第四节 主管机构的品种比较试验	(100)
第四章 杂种第一代的分析和亲本性状的遗传	(101)
第一节 生产力的遗传和杂种优势	(101)
第二节 杂种优势及其预测	(113)
第三节 杨树形态学性状遗传的特点	(141)
第四节 柳树形态性状的遗传	(163)
第五节 在树木的远缘杂交中利用天然多倍体	(169)
第六节 杨柳科的属间杂交	(170)
第五章 利用杨树营造工业用材林、防护林和游息林	(172)

第一节	品种杨树的生 产 力.....	(173)
第二节	用品种杨造林时的经济 效益	(179)
第三节	原种品种杨树林和柳树林的组织。科学-生产综 合 体	(181)
结束语		(186)
参考文献		(188)

第一章 杨柳科的生物学特性

(杨、柳、朝鲜柳、胡杨)

第一节 杨柳科的分类和系统学

杨柳科是杨柳目 (*Salicales* Lindl.) 的唯一代表。杨柳科的分类学问题十分复杂, 因为该科在生殖和花的专化上经历了漫长的道路。有些研究者将部分次生的原始化性状看成是本科的低级组织, 例如 A. Engler [309] 把杨柳排在被子植物系统的最原始的位置上。后来, 大多数分类学家认为杨柳目是处于较高的专化水平上 [95, 262, 214, 196], 但是对这个目在系统学中的位置和系统发生关系上仍然是有争议的。许多作者将本目与 *Tamaricales* Hutch 放到一起 [95, 358, 444], 其根据是认为它的种子上有纤维毛丛、种胚原基排列类似、蒴果开裂的方式也一样。А. Л. Тахтаджян 在不否认杨柳科与檉柳科的亲缘关系的同时 (他认为它们都共同起源于堇菜目), 却又同意 Н. Hallier [336] 和 X. Гоби [54] 的看法, 把杨柳科与大风子科联系起来。 “对杨柳科花的形态学和解剖学研究清楚地表明, 它们的祖先应是大风子科型的花” [214, 221 页], 这种意见已由木材解剖学研究的材料所证实 [51, 52]。М. С. Гзырян 确定, 在木材解剖学上杨柳科与大风子科中的山桐子属 (*Idesia* Maxim.) 最为接近。

古生物学的研究结果既未证明杨柳科与檉柳科的系统发生关系，也未证实它与大风子科的系统发生关系，但古生物学家们确定了杨柳目与毛茛目（*Ranales*）木本种的关系，在花粉上则与金缕梅目最为相似〔115〕。看法上的这种不一致性显然是由于大多数研究者都是以单方面的材料作为自己见解的根据所造成（或者只是形态学的、解剖学的或古生物学的）。我们认为，为弄清杨柳科在被子植物系统中的位置和确定它与其他科的系统发生学关系，需要植物形态学家、解剖学家、古生物学家和细胞胚胎学家们的综合研究。

在选种工作中进行远缘杂交时，最重要的是要弄清科内的系统发生关系，但在杨柳科中还没有准确地确定这种关系。林奈把杨柳科分成两个属：杨属（*Populus* L.）和柳属（*Salix* L.）〔407〕。1920年在杨柳科中又分出一个新属——钻天柳属（*Chosenia*）〔435, 97, 96〕，而稍后又分出了一个*Tsavo*属〔245〕。A. Engler〔308〕、L. Dode〔299〕和其他一些学者则把*Tsavo*当作杨属的成员而归入胡杨亚属内。A. K. Скворцов〔196〕认为把*Tsavo*当做一个属是不妥的。

A. kimura在1928年〔381〕提出将杨柳科划分成杨亚科（*Populoideae* Kim.）和柳亚科（*Salicordeae* Kim.）。古生物学者〔115〕根据A. Kimura的这一著作的观点就走得更远了，他们把杨属划分成一个独立的科。杨树在花粉结构上与柳树有很大差异。杨树的花粉无沟、无萌发孔、花粉外壁上的饰纹不清晰；而柳树的花粉为三沟或三沟孔的，外壁的饰纹清晰。

此外，杨树与柳树在其他一些性状上也有差别。杨树

(胡杨除外)的分枝为单轴型,柳树为假轴型。大多数杨树种的木材(胡杨除外)为同质射线,而柳树为异质射线。杨树的花有花柄,花柱连生,花被膜质,盘状或高脚杯状,花药具短花丝,雄蕊多数;柳树的花无花柄,花柱1或2,花被蜜腺状,花药具有长的花丝,通常为2。

但是胚胎学的研究和花的形态学描述〔332,74,434等〕表明,杨树和柳树是近缘,它们应同属于一个科。杨树和柳树的雌花在心皮数目和排列上是一致的,而且它们在花的输导组织的解剖上也无差异。具有多细胞的孢原组织也是共同的,在大多数情况下,由这种多细胞的孢原组织中只有一个细胞能够发育。在胚珠层的结构、四分体形成的方式、胚囊中的分裂方式、受精过程中反足细胞的行为、已受精卵细胞的分裂特点、果实的形成和结构等方面,杨树和柳树也是相似的。所有这些都说明把杨树划分成一个独立的科是缺乏根据的。

A. Kimura〔382〕以后又制定了科的一个完整的系统,他所提出的杨柳科的分类系统如下:

杨柳科 (Salicaceae Lindl.)

I. 杨亚科 (Populoideae Kim.)

杨族 (Populeae Nakai)

杨属 (*Populus*)

胡杨族 (Turangeae Kim.)

胡杨属 (*Turanga* Kim.)

II. 柳亚科 (Salicoideae Kim.)

朝鲜柳族 (Chosenieae Kim.)

托伊苏苏柳亚族 (Toisusuinae Kim.)

托伊苏苏柳属 (*Toisusu* Kim.)

朝鲜柳亚族 (*Chosenieae* Kim.)

朝鲜柳属 (*Chosenia* Nakai.)

柳族 (*Saliceae* Kim.)

柳属 (*Salix* L.)

普罗蒂柳亚属 (*protitea* Kim.)

埃尼柳亚属 (*Enitea* Kim.)

在这一分类系统中存在着有争议的问题。例如,把 *Toisusu* 划分出来作为一个属这一点未必能够使人认为是有根据的。尽管我们认为把胡杨划分成一个属是合适的,但把朝鲜柳和胡杨划分成独立的族的理由是不充分的。总的说, A. Kimura 的这一分类系统在很大程度上反映了杨柳科内的系统发生关系。

考虑到后来有关杨柳科的分类学著作〔351,51,52,115,195,196〕,根据我们的见解,在表 1 中提出了一个科的分类系统,并根据我们的研究和文献材料,作了科内各分类单位的描述。

杨属、柳属和朝鲜柳属是大家公认的,但将胡杨作为一个独立的属分出来则需做一些补充论证才行。A. kimura 在划分出这个属时只考虑了胡杨的一些与杨树不同的性状:如假轴型分枝、在内皮中没有硬化细胞、早期脱落的花被有缺刻等。

在研究杨属的分类系统时,大多数植物学家把胡杨归入杨属,我们认为胡杨在许多对分类有重要意义的性状上在杨属中有独特的地位。例如,假轴型分枝、异质的木髓射线、花被有缺刻、苞片在形状上有变化、没有顶芽、芽鳞数目不多、胚珠量大、在花粉粒上经常遇到有残遗的纹孔和沟。这些

性状中的许多都表明胡杨与柳树很接近（例如有缺刻的花被在构造上与一些有整圈蜜腺的柳树如*S. australior*等的花被很接近）。胡杨除有象杨树一样的缺刻的苞片外，还有像柳树一样的全缘的苞片。与柳树一样，胡杨具有假轴型分枝、木射线的异形性，在花粉粒上有残遗纹孔和沟等，这也表明它和柳树很接近。

胡杨的这种特殊性表明了把它们划分成一个独立的胡杨属是合理的。从柳亚科方面看，朝鲜柳属具有一些使本属与杨属接近的性状（同形的木射线、花粉圆形而无饰纹、风媒授粉、染色体数 $2n=38$ ），而从杨亚科方面看，胡杨又具有一些与柳属有亲缘的性状。所以将这两个属杂交是有很意义的。

在总结杨柳科内的分类系统时还应当指出，这一科内的属、亚属和组是处在不同的系统发生阶梯上，而且具有不同的进步程度。杨柳科的不同分类单位的性状根据其结构的进步性已归纳入表 1 中。关于进步程度是根据 А.Л. Тахтаджян (214) 和 А.К. Скворцов (196) 的标准确定的。原始和进步性状的区分如下：

表 2 的材料说明，柳属和朝鲜柳属在多数性状上都比杨属要原始些，而胡杨属在大量性状上则居于比杨属为高的水平上，但在个别性状上胡杨又十分原始（例如在胚珠的数目上）。胡杨还明显地表现出异质性。在杨属内真杨亚属又比白杨亚属原始得多。在真杨亚属中，香脂杨派具最原始的性状。

杨属的分类系统在等级及其名称上十分混乱，本属的最初分类尝试在上世纪就有人进行。例如 J.E. Duby 将杨属分成两个派——黑杨派 (*Aigeiros* Duby) 和白杨派 (*Le-*

表1 杨柳科内亚科和属的描述

性 状	杨 亚 科	柳 亚 科
芽	多复被	单复被
花序	总状或单总状柔荑花序，下垂	穗状柔荑花序，常直立，罕有下垂的
心皮数	2—3—4	2
花被	膜质	蜜腺状或缺
雄蕊数	5—70	2—5，罕有12
花粉	无萌发孔，无沟	三沟或三沟孔
	杨 属	朝 鲜 柳 属
芽	侧芽或顶芽 鳞片 4—12	只有侧芽 鳞片 1
分枝	单轴型	假轴型
花序	单总状圆筒形下垂 柔荑花序 (小花数40—161)	穗状柔荑花序，雄 花序下垂，雌花序 直立 (小花数130—200)
	胡 杨 属	柳 属
	只有侧芽， 鳞片 3 假轴型 单总状柔荑花序， 直立和下垂 (小花数20—27)	只有侧芽 鳞片 1 假轴型 穗状柔荑花序，直 立或下垂

(续表 1)

	杨	属	胡 杨 属	朝 鲜 柳 属	柳 属
小花	有花柄		有花柄	无柄	无柄
心皮数	2—4		3	2	2
心皮内胚珠数	2—15		27—30	1—2	2—9
花柱	连生或柱头无柄		连生, 柱头无柄	二裂	完全或二裂
花被	膜质盘状或杯状		膜质盘状或杯状有齿状边缘	无	成蜜腺
苞片	有缺刻		二型全缘和有缺刻	截形或啮啃状	全缘
花药	与花盘连生, 多枚		与花盘连生	与苞片连生	独立生长 (2,
	(5—76)		(16—26)	(3—5)	罕有3—5)
花粉	无萌发孔, 无沟		无萌发孔, 圆球形, 常见到有残遗的沟和孔	无萌发孔, 圆球形	三沟或三沟孔
授粉方式	风媒		风媒	风媒	虫媒
木髓射线	同形的		异形的	同形的	异形的

(续表 1)

性 状	原 始	进 步
心 皮	多	少
胎座式	层状-分散	基底侧膜胎座
胚 珠	多	少
孢原组织	多细胞	一个细胞
鞘细胞(氈绒层)	多	少
珠 被	2	1
雄蕊发育顺序	向心的	离心的
小 花	有花被	无花被
苞 片	无	有
子 房	有	无
花 柱	柄	柄
雄 蕊	分裂, 柱头具分离的裂片	完整, 柱头向上收缩
雄蕊数	分 离	与花被连合
花 药	多, 数目不定	多, 数目一定
分类单位范围	小	大
内染色体基数	一	多
	样	样

(续表 1)

性 状	原 始	进 步
染色体	大	小
芽	多复被	一个复被
芽鳞	有分离的边缘	有呈帽状的连生边缘
叶	全 缘	有缺刻
叶片	光滑, 叶脉不凸出	叶脉向下凸出
分枝型	单 轴	假 轴
木髓射线	异形的	同形的