

【育种与栽培】

中国杨树遗传改良*

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)

摘要 中国是杨树资源丰富的国家。杨树遗传改良主要为中国杨树工业用材林和生态防护林提供杨树新品种。本文主要论述了中国林科院主持国家攻关杨树育种项目的研究进展。近年来在青杨派和黑杨派树种遗传改良取得了可喜进展。主要包括:①杨树育种亲本材料的遗传改良策略;②杨树种质资源的研究;③杨树配合性杂交,亲本与子代相关的研究;④杨树杂种优势和新品种创造;⑤杨树生物技术育种等。

关键词 中国 杨树 遗传改良

杨树是我国和世界有关国家的重要造林树种,也是工业用材林和生态防护林主要树种,因此它的定向改良具有十分重要的意义。我国杨树遗传改良的历史与共和国同年诞生,半个世纪以来取得了巨大成绩。本文重点探讨了目前杨树工业用材林遗传改良的进展及我国黑杨派树种和青杨派树种遗传改良研究中的几个重要问题,主要包括育种亲本材料的遗传改良、杂种优势利用、多性状综合选育、无性系繁殖和高新科技育种。

1 杨树育种亲本材料的遗传改良研究

1.1 杨树育种策略的转变

1912年英国学者 A. Henry 进行了世界首例杨树种间杂交并获得明显杂种优势,从那时起各国相继开展了杨树杂交育种。他们认为同一物种的不同个体基本特性是相似的,所以在杨树杂交育种早期都是采用种内随机遇到的、未经选择的个体作杂交亲本,而研究主体是从 F₁ 代中选择的无性系^[1]。这种随机杂交→选择的育种策略,随着人们对种内种源、家系及个体差异的认识到种内巨大遗传异质性,将育种策略改为选择→杂交→选择的模式,将群体间和群体内基因型变异用于亲本选择,提高了育种的预见性。我国育种工作者直至 80 年代后期到 90 年代初期,全面改变了育种策略,加强了育种亲本材料的遗传改良研究。

1.2 杨树育种群体的研究

有关国家正在开展杨树育种原始材料的另一个重要问题的研究,即杨树育种群体保存问题。育种专家基本认为有两种方式可保存杨树育种群体:一种是单群体育种流程,可以通过杂合的无性系选择来完成,但严格说来单群体育种在杨树保存十分困难,因而必须将它们分割加以保存、利用。另一种是亚群体育种,建立没有共同祖先的亚群体,能有效地保存遗传变异,并更好地应用,通过测定分离的亚群体,可采用多种育种群体来开发利用新的遗传结构^[2]。

1.3 中国杨树种质资源的研究

从 80 年代后期到 90 年代,我们陆续开展了我国乡土树种和外来树种杨树种质资源研究,其中包括:

1.3.1 青杨(*Populus cathayanas* Rehd.)的种质资源研究

青杨在中国杨树育种上的地位:青杨是中国的特有树种,主要分布在我国东经 100°~123°,北纬 29°~44°。青杨生长速度一般,但有一定的耐寒性和耐湿性,木材材质较好,育种学家为培育杨树工业用材林,加入青杨作为亲本材料,创造了耐寒、耐湿杨树新品种途径。

青杨群体间和群体内遗传变异的研究:在 38 个试验点采集 500 份样品进行形态(小枝形状和叶部形态)遗传变异研究,采用聚类分析的方法对 16 个叶片特征值进行了聚类分析。其结果表明,区分产地间叶形差异有 94.17% 的准确性;区分产地内单株间叶形差异有 63.3% 的准确性^[3]。同工酶和 DNA 多态性研究表明,青杨种内表现出充分的遗传多样性,群体间变异大于群体内变异。木材材性遗传变异较大,产地间差异达极显著,木材密度与纬度呈正相关,纤维性状变异产地内单株间大于产地间的变异^[4]。

1.3.2 大青杨(*P. ussuriensis* Kom.)种质资源的研究

大青杨在中国杨树育种中的地位:大青杨是中国

* 本文是“八五”、“九五”国家攻关、自然科学基金项目林业部指南项目研究的综合结果

北方森林树种,由于树体高大通直及材质洁白等特点,适宜工业用材的需要,但由于大青杨要求森林生态环境严格,如酸性森林土壤等,因此在林区以外平原地区改良大青杨变得十分困难。

大青杨群体间和群体内的遗传变异:在大青杨产地收集 9 个种源大青杨,并对其重要性状进行了测定,综合评定生长、生根、抗寒、抗叶锈病等的最佳种源为塔河种源^[1]。

用 RAPD 分子遗传标记技术从 DNA 水平探讨大青杨天然群体遗传结构和分化程度,14 个随机引物产生 180 个扩增片段,结果分析群体间分量占总变异 62.3%,群体内变异只占 37.7%^[6]。

用分子遗传标记 RAPD 进行大青杨及其近缘种的遗传变异和系统关系研究,其结果认为马氏杨(*P. maximowiczii* Henry)在系统发育中出现最早,甜杨(*P. suaveolens* Fisch)次之,香杨(*P. koreana* Rehd.)再次之,大青杨最晚。大青杨与香杨亲缘关系最远^[7]。

1.3.3 美洲黑杨(*P. deltoides* Bartr.)基因资源收存及其遗传评价

美洲黑杨在我国杨树遗传改良中的地位:美洲黑杨是外来树种,产于北美洲,无论是在历史上还是在今天,引入我国尤其引入东部平原地区生长良好,与我国乡土树种相比,具有早期速生、树干通直、繁殖容易、材质优良等特性。美洲黑杨及美洲黑杨与欧洲黑杨(*P. nigra* L.)杂交形成的欧美杨(*P. × euramericana*)引入我国,成为我国东部平原人工林主栽树种,我国“七五”、“八五”及“九五”国家科技攻关项目“培育杨树人工林主要品种”均是美洲黑杨和欧美杨优良无性系,已占我国杨树人工林的 70%。当然,随着国家要求欧美杨和美洲黑杨无性系要不断更新,培育适宜我国北方地区耐寒品种和西北地区抗干旱品种,育种学家在研究用乡土青杨派树种改良美洲黑杨,期待达到上述目的。因此,美洲黑杨是我国重要造林树种和杨树育种重要原始材料。

美洲黑杨基因资源收存及其遗传评价: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两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^[8]。

2 杨树配合性杂交、亲本与子代相关研究

杨树亲本的群体和个体变异直接影响育种 F_1 的效果;另一方面,杨树亲本个体之间的配合也影响着育种效果。世界杨树育种先进国家意大利从 1958~1990 年连续做了如下研究:

① 1958~1981 年对美洲黑杨种源和子代进行了测定,收集 300 个美洲黑杨无性系测定其生长、表型、抗锈性等。

② 1982~1984 年在全意大利收集了 300 个欧洲黑杨进行测定。

③ 1987 年对所有雄欧洲黑杨即 6 个美洲黑杨 × 147 个欧洲黑杨子代进行测定。

④ 1988 年对所有雄美洲黑杨多项杂交即 95 个美洲黑杨 × 欧洲黑杨混合花粉进行测定。

⑤ 1989~1991 年对雄美洲黑杨子代即 6 个美洲黑杨 × 148 个雄美洲黑杨的子代进行测定。

⑥ 1990 年雌欧洲黑杨多项杂交即 97 雌欧洲黑杨与欧洲黑杨混合花粉^[2]。

中国林业科学研究院林业研究所在 1992 年开始进行黑杨派和青杨派的探索性研究,所用材料是一个无性系的美洲黑杨与不同种源及个体的青杨杂交,并同时探讨亲本对 F_1 代影响,设计如下:

美洲黑杨 50 号杨
(*P. deltoides* cl. '55/65')[♀]

河北青龙青杨 10 单株(N42°,E116°)
山西五台青杨 10 单株(N37.5°,E114°)
陕西洛南青杨 10 单株(N43°,E113°)
陕西长安青杨 10 单株(N33°,E108°)
陕西周至青杨 10 单株(N34°,E107°)

在 50 个组合控制杂交共获得 34 个组合苗木,获得实生苗 1680 株,分别在陕西和北京育苗并无性系化,营建了试验林。目前正在开展亲本与子代生态、形态(叶形、树皮)及抗性个体水平变异的研究,探讨杂交效应及亲本对子代的遗传方式。

3 杨树定向遗传改良

3.1 杨树定向遗传改良的意义

中国是一个少林国家,且分布不均,质量不高,人均林地面积、森林蓄积量和木材消耗量只占世界人均水平的17.2%、12%和17.6%。目前天然中可采资源濒临枯竭,而随着我国经济发展对木材需求日益剧增,大约20%的木材不能自给^[9]。因此,解决我国木材供应需求矛盾,只有发展人工林。

中国杨树人工林目前已发展600多万 $\text{hm}^{2[10]}$,超过世界其他国家杨树人工林面积的总和。因此,杨树在人工林中的位置是相当重要的。新中国建立后的杨树改良方向主要以速生为主营建防护林和四旁绿化植树。到90年代初,我国开展杨树定向遗传改良研究即杨树工业用材林(纸浆材和板材)及生态工程林定向遗传改良。开展定向工业用材林研究的技术关键是开展速生和木材材质优良性状的综合选育,选育出速生、材质好、出材量大、抗性强的优良工业用材林新品种,并进入工业用材林的资源林的产业化管理。

扩大森林资源、改善生态环境是我国一项基本国策。杨树作为主要生态树种,在建立三北防护林体系中起着关键作用,杨树遗传改良关键技术是以提高杨树抗逆性为核心的选育。创造速生、优良干形以及优良抗逆性状生态防护效益新品种,这是我们研究的一个方向。

3.2 杂种优势和无性系选择

杨树遗传改良的核心是杂种优势利用,即在 F_1 代选择超过亲本的无性系,科学家证明杂种优势是存在的。 F_1 杂种优势应该认为是在不同位点来自双亲分离的显性或部分显性基因互补^[11]。杨树遗传改良可以认为是种间杂交创造杂种优势,在 F_1 代无性系化过程中选择超过两个亲本的无性系^[2]。

杂交所用亲本亲缘关系远近与杂交的可配性和杂种表现有密切关系。在系统发育中,由于遗传隔离,造成亲缘关系较远的派(如黑杨派和白杨派)间杂交,可配性低,其杂种生活力低。而美洲黑杨和欧洲黑杨属于同一派的两个种,在系统发育中没有造成很大的遗传隔离,杂交亲和力高,很容易产生杂种并富有杂种优势。

杨树育种家通过一系列黑杨派内和种间交配试验,得到以下结果:

- ① *P. deltooides* × *P. nigra* → 产生好的结果
- ② *P. nigra* × *P. deltooides* → 没有好的结果

③ *P. deltooides* × *P. euramericana* → 母本中美洲黑杨种源与父本中美洲黑杨种源关系较远能产生好结果

④ *P. euramericana* × *P. deltooides* → 结果较差

⑤ *P. nigra* × *P. euramericana* → 没有好的结果

⑥ *P. euramericana* × *P. nigra* → 没有好的结果

⑦ *P. euramericana* × *P. euramericana* → F_1 分离现象严重

通过组合①、②可以看出,美洲黑杨作母本,杂种能充分显出速生性,比作父本好,这就是育种常出现的母本效应。从组合③看出,杂种与亲本之一回交产生杂种优势比较困难,因此杂交要用原种作亲本,杂种可用作父本,杂种的父本效应比母本好。此外,要注意亲本生态学上互补,只有在母本中的美洲黑杨和父本中的美洲黑杨种源关系较远,运用地理远缘种间杂交才有杂种优势。组合⑦用杂种与杂种杂交,其 F_1 必然产生严重的分离现象。总之,在上述组合中只有组合①以美洲黑杨为母本,以欧洲黑杨为父本的种间杂交,所产生 F_1 常能表现出母本的速生性,又能表现父本适应性强的特点。这是黑杨派内遗传改良的最佳组合,利用这个组合大量杂交,能得到 F_1 平均值以上杂种优势代。我们正应用这一理论与实践研究我国的杨树遗传改良工作^[12]。

杨树无性系的利用是将有限资源在短期内最大效益化,杨树无性系选择力量可由世界育种专家培育出大量无性系栽培种来验证。杨树无性系选择也是育种项目重要环节,它的大小与主树优越性和来源有关。一方面无性系选择可作为高世代育种有价值的亲本,但总的无性系选择目的以短期经济效益为主要动机。

无性系选择要逐步进行多性状综合选择,选择方法有指数选择、串联选择、独层次淘汰以及主成分分析^[2]。

我国进行杨树定向培育中新品种诞生主要采用杂种优势,在 F_1 代进行无性系选择,在工业用材林定向培育中,特别注意生长性状和木材优良性状的综合选育,我们开展对47号杨(*P. euamericana* N2136)无性系进行生长材性年龄效应的研究。同时在对比利也也开始对13个无性系无性生长和材性的综合选育。

3.3 我国杨树工业用材林新品种创造

适宜培育我国杨树人工林的地域,主要在我国长江流域以北的东半部平原地区。考虑我国农业发展,应把杨树工业用材林大面积种植地区放在大河流沿岸沙滩地,如长江、淮河、黄河、海河、辽河流域两岸滩

地。综合我们曾经做过的 100 多个杂交组合,适宜工业用材林杨树杂交组合应重点考虑以下三种为主:

美洲黑杨 × 美洲黑杨 适宜长江以北淮河以南地区

美洲黑杨 × 欧洲黑杨 以华北中原地区为主

美洲黑杨 × 青杨派树种 适宜高纬度和较高海拔各地区

由于美洲黑杨的生物特性是早期速生、材质好,但根系生长需要大量水分,种植的地域要考虑土壤水分充足的地区,不然造林成活率受到制约;如果用欧洲黑杨改良美洲黑杨,其目的是增加美洲黑杨适宜性和生根性,与此同时冠形得到改良。

用青杨改良美洲黑杨期待增加美洲黑杨的抗寒性,能在较高纬度和海拔地区培育出一批新品种。

目前我国生产使用的一批品种是 69 杨(*P. deltoides* cv 'Lux I-69/55'), 63 杨(*P. deltoides* cv 'Harvard I-63/51'), 72 杨(*P. eur.* cv 'San Martina I-72/58'), I-214 杨(*P. deltoides* cv 'Lux I-69/55'), 沙兰杨(*P. deltoides* cv 'Sacrau79'), 小黑杨(*P. × xioahei* T. S. Huang et. Ling)等,我们将有一批工业用材林新品种,已在开发使用和陆续问世,它们是:

- 50 号杨 (*P. deltoides* 55/65) 美洲黑杨引种
- 36 号杨 (*P. deltoides* 2KEN8) 美洲黑杨引种
- 725 号杨 (*P. deltoides* 725) 美洲黑杨引种
- 107 号杨 (*P. deltoides* 74/76) 欧美杨引种
- 108 号杨 (*P. deltoides* 114/69) 欧美杨引种
- N3016 号杨 (*P. deltoides* N3016) 欧美杨引种
- N2136 号杨 (*P. deltoides* N2136) 欧美杨引种
- 新世纪 1 号 美洲黑杨有性种内杂交创造新品种
- 新世纪 2 号 美洲黑杨与欧洲黑杨种间杂交创造新品种
- 新世纪 3 号 美洲黑杨与青杨种间杂交创造新品种

4 杨树高新科技育种

杨树是世界公认模式树种,主要特征是属内遗传多样性杂种易于结合;所有种类染色体数目一致($2n=38$),核基因组小($2C=1.2pg$);温室中易于无性繁殖,4~8 周内能获大量种子;一些种和杂种性成熟早(4~6 年),可迅速进入高世代育种;易于无性繁殖,

可以同果蝇或拟南芥属杂交系一样在同样时间和空间复制^[2]。

在杨树高新科技育种领域,我们开展的研究工作主要有三项。

4.1 杨树耐盐细胞工程育种和分子遗传检测

杨树在 3‰ 以上 NaCl 含量土壤中不能正常生长,群众杨 39(*P. × Popularis*-39)是我国西北地区防护林体系主栽品种。90 年代初,我们以群众杨 39 号为试材,通过耐盐胁迫悬浮培养建立耐盐悬浮细胞系,经愈伤组织成功地培育出耐 NaCl 3‰~3.5‰ 的群众杨体细胞变异体完整植株。现已获体细胞变异体植株 8 个无性系,并扩繁为 400 多个植株,并已进入大田耐盐的检测^[13]。与此同时,我们利用 RAPD 标记对这些耐盐体细胞变异体无性系进行分子遗传检测,这是我国首次通过细胞悬浮培养在耐盐胁迫下获得体细胞变异体植株,并繁殖大量苗木,如大田和分子检测成功,则是我国林木细胞工程育种的一大飞跃。

4.2 美洲黑杨 × 青杨分子连锁图谱的构建

我们利用随机扩增 DNA 多态性 RAPD 标记,在美洲黑杨(*P. deltoides* Marsh) × 青杨(*P. cathayana* Rehd.) 三代谱系中分析分子标记,构建出第一张美洲黑杨 × 青杨分子连锁图谱,共从 300 个 10-mer 随机引物中筛选出 79 个适合引物,检测出可供构图的分离标记 180 个,该图谱由 20 个连锁群 110 个标记组成。总图距为覆盖基因组总长度 70.35%,标记间平均图距为 17.7cM,连锁群长度 37.1~189.8cM,相应标记分别在 3~10。本图谱为杨树性状基因定位提供框架结构,为实现杨树分子遗传育种迈出了最重要的一步^[14]。

4.3 分子遗传标记辅助选择育种

4.3.1 用 RAPD 标记检测与杨树生长和物候有关的 QTLs 应用美洲黑杨和青杨杂交后获得 F_2 群体样本 80 株,应用 RAPD 标记检测与 F_2 群体 3 个数量性状(苗高、地径和封顶期)有关的 QTLs。在 F_2 群体中一年生苗高、地径和封顶期表现显著分离,基本符合正态分布。单因子方差分析检测出与苗高、地径和封顶期性状相关的标记座位,并计算出各标记对相关性状变异的贡献率。这是我国林木首次用分子标记开展的数量性状研究^[15]。

4.3.2 用分子标记开展美洲黑杨 × 青杨 F_2 代抗杨叶枯病遗传变异研究 杨叶枯病(*Alternaria alternata*)是杨树主要病害之一,该项研究首先利用抗杨叶枯病的美洲黑杨与感杨叶枯病的青杨杂交三代谱

系为材料,确定 F₂ 代抗性分离,确定抗病群和感病群,在此基础上利用 300 个 10-mer 随机引物在 F₂ 群体中进行抗病连锁标记的筛选,寻找与抗叶枯病相连锁的分子标记。这是我国第一次利用自建林木分子遗传图谱,探索林木抗病性状相连锁的分子标记,为开展分子标记辅助抗病育种奠定基础^[16]。

此外,我们正在开展杨树抗病基因定位、杨树木材性质如纤维密度及木材密度等 QTLs 研究,以及多种标记高密度的遗传图谱建立研究等。

在常规杨树遗传改良中,本文只是涉及探讨了部分问题,其他重要研究问题如早期性状选择、抗逆性状的研究以及基因型与环境互作等,以后再共同讨论。

参 考 文 献

- 1 马常耕. 从世界杨树杂交育种的发展和成就看我国杨树育种研究. 世界林业研究, 1994, 7(3): 23~30
- 2 Stettler R F, Jr Branshaw H D, Heilman P E ed. Biology of Populus and its Implications for Management and Conservation. NRC Research Press, Ottawa, 1996
- 3 杨自湘, 王守宗等. 用叶片特征区别不同产地不同单株青杨的研究. 林业科技通讯, 1995, (2): 17~18
- 4 杨自湘, 王守宗等. 不同产地青杨的幼树木材材性变异的研究. 林业科学研究, 1995, 8(4): 437~441
- 5 张绮纹, 苏晓华等. 大青杨群体变异及其选择的研究. 林业科学, 1993, 29(1): 57~62
- 6 苏晓华, 张绮纹等. 利用 RAPD 分析大青杨天然群体的遗传结构. 林业科学, 1997, 33(6): 504~512
- 7 苏晓华, 张绮纹等. 大青杨及其近缘中的遗传变异和系统关系研究. 林业科学, 1996, 32(2): 118~124
- 8 张绮纹, 苏晓华等. 美洲黑杨基因资源收存及其遗传评价的研究. 林业科学, 1999, 35(2): 31~37
- 9 鲍甫成, 江泽慧著. 中国主要人工林树种木材性质. 北京, 中国林业出版社, 1998, 序
- 10 王世绩主编. 杨树研究进展. 北京, 中国林业出版社, 1995, 序
- 11 Jinks J L. Biometrical genetics of heterosis. In Heterosis, Edited by R Frankel, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 1983: 1~46
- 12 张绮纹. 黑杨派内杨树的遗传改良. 林业科学, 1987, 23(2): 174~181
- 13 张绮纹, 张望东. 群众杨 39 无性系耐盐悬浮细胞系的建立和体细胞突变体完整植株的诱导. 林业科学, 1995, 8(4): 395~401
- 14 苏晓华, 张绮纹, 郑先武等. 美洲黑杨 (*Populus deltoides* Marsh) × 青杨 (*P. cathayana* Rehd.) 分子连锁图谱的构建. 林业科学, 1998, 34(6): 29~37
- 15 李金花, 苏晓华等. 用 RAPD 标记检测与杨树生长和物候有关的 QTLs. 林业科学研究, 1999, 12(2): 111~123
- 16 苏晓华, 张绮纹等. 美洲黑杨 × 青杨 F₂ 代抗杨叶枯病遗传变异研究. 林业科学研究, 1998, 11(6): 565~568

Genetic Improvement of Poplar in China

Zhang Qiwen Su Xiaohua Li Jinhua

(The Research Institute of Forestry CAF, Beijing, 100091)

Abstract China is replete with rich natural resource of *Populus*. The work of directional genetic improvement, mainly aimed at developing genetically improved poplar cultivars, used industrial woody plantations and protective stands in China. This paper summarizes the key results of several national key five-year projects undertaken by researchers of the Chinese Academy of Forestry. Significant genetic developments of species of *Tacamachaca* and *Aigeiros* described include (1) strategies for genetic improvements of parent materials, (2) collection and evaluation of poplar resources in China, (3) match-crossing of poplar species and relationships between parent and progeny, (4) insights on heterosis and new cultivars obtained by selection and breeding, and (5) results of breeding integrated in biotechnologies such as salt-tolerant somatic mutants of *Populus* × *xiaozhuanica*, the molecular linkage map of *Populus deltoides* Marsh × *P. cathayana* Rehd., and associations between quantitative traits and molecular markers.

Key word China *Populus* Genetic improvement