

· 专题论坛 ·

杨属(*Populus* L.)种质资源遗传学评价研究进展

栾鹂慧, 苏晓华, 张冰玉*

中国林业科学研究院林业研究所国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091

摘要 杨属(*Populus* L.)种质资源极其丰富, 为了有效保存、合理利用杨属种质资源, 国内外开展了大量的种质资源遗传学评价研究。该文在介绍杨树系统分类的基础上, 概述了白杨派、青杨派和黑杨派等在生物学特性、抗性(耐盐、抗旱、抗冻及抗病虫)、适应性及DNA遗传多态性等方面的遗传学评价研究进展, 重点讨论了杨树种质资源评价研究中存在的问题和不足, 并对其研究前景进行了展望。

关键词 遗传学评价, 种质资源, 杨属, 研究进展

栾鹂慧, 苏晓华, 张冰玉 (2011). 杨属(*Populus* L.)种质资源遗传学评价研究进展. 植物学报 46, 586–595.

杨树是杨柳科(Salicaceae)杨属(*Populus* L.)树种的统称, 由于其生长快、适应性强、极易产生杂交种等特点而被世界许多国家和地区广泛引种栽培, 是当今世界中纬度地区栽培面积最广、木材产量最多的树种之一, 仅中国杨树人工林种植面积就已超过 7×10^6 hm² (方升佐等, 2004; 卢孟柱和胡建军, 2006)。

杨树天然种类丰富, 全属共有100余种, 多分布于北半球温带, 包括欧亚大陆、北美及北非, 但主要集中在北纬30°–72°之间。中国是世界杨树集中分布区之一, 种质资源十分丰富, 包含5大派53种, 特有35种(应俊生, 2001)。

1 杨属的系统分类及其主要代表种

杨属树种主要依据其形态特征、地理分布及杂交亲和力和力等进行系统分类。但杨属种内变异丰富, 种间天然和人工杂种较多, 仅靠传统的形态学系统分类已经不能满足需要, 近年来随着分子标记技术的发展, 使人们能从基因组水平对杨树进行系统分类(张金凤和朱之悌, 2007)。

1.1 杨属的传统分类

传统上杨属树种一般可分为5大派, 即白杨派(Sect *Leuce* Duby)、大叶杨派(Sect *Leucoides* Spach)、青杨派(Sect *Tacamahaca* Spach)、黑杨派(Sect

Aigeiros Duby)和胡杨派(Sect *Turanga* Bge)(徐纬英, 1988)。白杨派适应性较强, 在温带和寒带的大陆性气候、海洋性气候区都可见白杨派树种的生长, 其根蘖繁殖能力强, 耐干旱和瘠薄。黑杨派分布于温带、亚热带地区, 喜欢肥沃湿润、排水良好的疏松土壤, 主要代表种为欧洲黑杨(*Populus nigra* L.)和美洲黑杨(*P. deltoides* Marsh)。青杨派是包含树种最多的一派, 分布于寒带和温带, 有广泛的气候适应性和地理替代性。大叶杨派分布于温带的中高山地区, 在我国多见于中部和西部地区。胡杨派适合干旱的大陆性气候, 对阳光和气温要求很高, 是干旱内陆河流沿岸分布的树种(表1)。

1.2 杨属的分子系统学分类

分子标记尤其是DNA分子标记受环境影响小, 并且具有数量多、遍布整个基因组及多态性高等特点, 近年来常被用于分类和系统演化的研究(邹喻苹等, 2001; 张金凤和朱之悌, 2007)。目前应用于杨树系统分类的分子标记有RFLP(restriction fragment length polymorphism)、RAPD(random amplified polymorphic DNA)、AFLP(amplified fragment length polymorphism)和SSR(simple sequence repeat)等(张志毅等, 2002; Cervera et al., 2005)。

早在1993年, Castiglione等就采用RAPD技术对

收稿日期: 2011-03-30; 接受日期: 2011-06-14

基金项目: 国家林业公益性行业科研专项经费项目(No.201004004)

* 通讯作者。E-mail: byzhang@caf.ac.cn

表1 杨树5大派及其代表种

Table 1 Five sections in *Populus L.* and their representatives

派	代表种	叶	叶柄	生物学特性	生长特性
白杨派	银白杨(<i>P. alba L.</i>)	短嫩枝上的	白杨亚派:	适应性较强, 大陆性气候、海洋性气候、温带和寒带都可见白杨派树种的生长	主要靠萌蘖更新, 但也可从伐根萌条和种子更新; 无性繁殖成活率低, 常要靠嫁接繁殖
	银灰杨(<i>P. canescens Smith.</i>)	叶小, 椭圆	短而圆; 山		
	山杨(<i>P. davidiana Dode.</i>)	到圆形; 白	杨亚派: 长		
	河北杨(<i>P. hopeiensis Hu et Chow.</i>)	嫩枝上的叶	而扁		
	响叶杨(<i>P. adenopoda Maxim.</i>)	有浅裂			
	大齿杨(<i>P. grandidentata Michx.</i>)				
黑杨派	欧洲黑杨(<i>P. nigra L.</i>)	正三角形、三	叶柄扁	分布于温带、亚热带, 喜欢肥沃湿润、疏松和排水良好的土壤; 阳性树种, 对酸性土壤和死水极端敏感	较利于无性繁殖、插条等; 种子繁殖主要用于选种工作
	美洲黑杨(<i>P. deltoides Marsh</i>)	角形或菱形,			
	额河杨(<i>P. jirtyschensis Ch. Y. Yang</i>)	叶缘具半透			
	阿富汗杨(<i>P. afghanica Schneid.</i>)	明的边			
	钻天杨(<i>P. nigra var. italica Koehne.</i>)				
	箭杆杨(<i>P. nigra var. thevestina Bean.</i>)				
青杨派	小叶杨(<i>P. simonii Carr.</i>)	卵圆形, 长	叶柄圆	与黑杨大致相同, 分布于寒带和温带; 抗寒性好, 但易受病虫害的干扰	插条很容易生根
	毛果杨(<i>P. trichocarpa Torr.</i>)	大于宽, 基			
	大青杨(<i>P. ussuriensis Kom.</i>)	部圆, 背面			
	甜杨(<i>P. suaveolens Fisch.</i>)	有金属光泽			
	苦杨(<i>P. laurifolia Ledeb</i>)				
	香杨(<i>P. koreana Rehd.</i>)				
	滇杨(<i>P. yunnanensis Dode.</i>)				
	青杨(<i>P. cathayana Rehd.</i>)				
大叶杨派	大叶杨(<i>P. lasiocarpa Oliv.</i>)	叶大, 心形	叶柄圆	分布于温带地区的中高山地区, 在我国多产于中部和西部地区; 适应性强, 生长迅速, 适于西北区造林	插条生根较其它派系难, 茎条很强壮
	椅杨(<i>P. wilsonii Schneid.</i>)				
	灰背杨(<i>P. glauca Haines.</i>)				
	长序杨(<i>P. pseudoglauca C. Wang et Fu</i>)				
胡杨派	胡杨(<i>P. euphratica Oliv.</i>)	变异很大	横切面圆	极需光和热, 能忍受极端干旱和“大陆性气候”, 耐盐	极少进行人工繁殖, 但可插条
	灰叶胡杨(<i>P. pruinosa Schrenk</i>)		或近叶片处扁		

分属杨树黑、青、白三派的10个种和20个杂种进行了分类, 分类结果与已知的传统分类基本一致, 其中欧美杨杂种无性系聚为一类, 与它们的母本美洲黑杨关系较近, 而与其父本欧洲黑杨关系较远(Castiglione et al., 1993)。李宽钰等(1996)用RAPD标记分析了黑杨派、青杨派、白杨派3派杨树DNA的多态性及系统进化, 聚类结果表明3个派明显独立, 且得到的分子系统树显示各样本间的关系与传统分类一致。史全良等(2001)对分属于5大派的15种杨树的ITS(internal transcribed spacer)片段进行全序列测定, 研究杨属各组之间的系统发育关系, 结果显示, 杨属5大派分为2大支, 一支为白杨派, 另一支为黑杨派、胡杨派、青杨派和大叶杨派4派构成的单系群; 并且各派在杨

属中是明显独立的。李善文等(2007)选择杨属白杨派、黑杨派、青杨派和胡杨派中的部分种和杂种为亲本进行杂交, 对各杂交亲本进行AFLP分析, 并根据AFLP标记结果计算杨属派间、派内种间和种内无性系间的分子遗传距离, 聚类分析结果表明, 派间聚类与经典形态分类完全一致, 派内种间及种内无性系间聚类与经典形态分类基本相同。

因此, 杨属分子系统学分类与经典的传统分类基本一致。杨属分子系统学分类是从DNA水平上探究杨树的起源、进化、分类及亲缘关系, 对杨树杂交亲本的选配也具有一定的指导意义。但杨树分子系统学研究还处于起步阶段, 无法为杨树杂交亲本的选择提供直观有力的指导, 不能完全替代传统分类在种质资源

收集和亲本选育中的重要作用。

2 杨属种质资源遗传学评价研究现状

杨树天然种质资源极其丰富,同时由于其派内种间极易产生自然杂交,从而拥有大量的种间和种内杂交种,给杨树的系统分类和育种利用带来了困难。为了合理利用杨树种质资源,近半个世纪以来,国内外开展了大量的种质资源遗传评价研究,主要集中在大田条件下白杨派、青杨派和黑杨派等的生物学特性、形态特征、抗性(即耐盐、抗旱、抗冻、抗病虫等)和适应性评价等方面(马常耕, 2004)。随着育种目标的改变及资源评价技术的不断发展,目前更加关注资源的木材品质、资源利用效率以及DNA遗传多样性等方面的评价研究,使其能更加有效地服务于杨树育种中亲本材料的选择及杂交组合的合理配置。评价方法包括传统技术(如田间多重实验和系谱分析)及分子标记技术(如RAPD、RFLP、SSR等)。

2.1 白杨派种质资源的评价研究

白杨派是杨属中适应性较强且分布较广的树种。白杨派分为2个亚派,即白杨亚派和山杨亚派,包括分布极为广阔的银白杨(*P. alba* L.)、山杨(*P. davidiana* Dode.)、响叶杨(*P. adenopoda* Maxim.),以及少数狭域种,如清溪杨(*P. rotundifolia* Griff. var. *duclouxiana* (Dode.))、河北杨(*P. hopeiensis* Hu et Chow.)、美洲山杨(*P. tremuloides* Michx.)和大齿杨(*P. grandidentata* Michx.)。毛白杨(*P. tomentosa* Carr.)是在我国林业生产中具有重要地位的白杨派树种,但由于其具体起源还没有定论,在此不做叙述。

国内外对白杨派种质资源的遗传学评价研究主要从形态、生长、材性和适应性等方面开展,同时在分子水平上探讨其遗传差异。蒋选利等(1997)采用光学显微镜和扫描电子显微镜对中国9种白杨派树种的叶片表皮特征进行了研究,结果表明该派树种的气孔器为不规则型,仅分布于叶片背面,气孔器与表皮细胞平齐、不呈下陷状,大小变化较大;表皮毛为单细胞、非腺性的长绒毛,毛细长而扁平,不具分枝;气孔器密度、表皮毛、角质层和蜡质层等表皮特征不仅与树种有关,而且在同一树种的长枝叶与短枝叶之间也存在明显差异。顾万春等(1995)在山杨主要分布区

随机抽取了6个天然群体进行研究,发现木材密度和纤维长度的差异在群体及个体间均达到极显著水平。李开隆等(1999)采集了山杨主要分布区内15个种源的171份材料,对其进行生长与纸浆材性的综合分析,结果表明,种源树高、地径、材积、新生长和冠幅等生长性状及纤维长、宽、长宽比、基本密度和纤维素含量等材性指标的差异达显著或极显著水平。Sixto等(2006)测定了盐胁迫下5个银白杨无性系的叶绿素荧光参数,发现部分无性系的叶绿素荧光参数与耐盐的胡杨相似,而其它无性系则与不耐盐的欧美杨相似,说明银白杨无性系在耐盐性上分化较大。

在DNA多态性方面,Ingvarsson(2005)对来自欧洲4个不同地点的24株欧洲山杨(*P. tremula* L.)5个基因位点的遗传多样性进行了研究,发现这5个位点存在着显著的遗传差异($F_{ST}=0.116$);同时,欧洲山杨的多态性水平是其它多年生树木的2-10倍。傅明洋等(2009)运用RAPD技术对白杨派中7个树种和3个人工杂交种共计50个无性系进行了分析。结果表明,筛选出的26条随机引物共扩增产生222条谱带,其中200条为多态性谱带,多态性带占90.09%,且种间遗传变异大于种内无性系间的遗传变异。Brundu等(2008)采用SSR和cpSSR方法对意大利撒丁岛上的银白杨群体结构和遗传多样性进行了分析,为银白杨的原境保存提供了科学依据。

另外,也有学者对表型变异和DNA多态性差异进行了比较。Hall等(2007)对跨度为10个纬度的12个地区的欧洲山杨表型性状的遗传差异和分子标记(SSR和SNP)遗传差异进行了对比,发现表型性状的遗传差异远大于分子标记所反映的遗传差异。

2.2 青杨派种质资源的评价研究

我国拥有的青杨派树种最多,分布地最广,其天然种的数量占我国杨树天然种总数的一半以上,并各有其不同的生物学特性和适应性。其中包括喜光、喜温、耐旱的滇杨(*P. yunnanensis* Dode.)、小叶杨(*P. simonii* Carr.),喜欢湿润或寒冷气候的青杨(*P. cathayana* Rehd.)以及速生、耐寒、喜光、中生偏湿的大青杨(*P. ussuriensis* Kom.)等。

我国自20世纪90年代起就开展了青杨派种质资源评价研究,其中以青杨和大青杨的研究居多。在青杨种质资源研究方面,杨自湘等(1995a)对不同产地

不同单株青杨的16个叶片特征值进行了方差分析。结果表明,在叶长、叶长/叶宽、叶最宽处系数等9个性状上产地间差异极显著,叶宽/叶中宽、第2对侧脉左夹角及右夹角等性状的产地间差异也基本达到显著水平;同时,三年生青杨木材基本密度的变异产地间大于个体间,密度随产地纬度升高而增大;纤维、导管性状的产地间变异达到显著水平($P<0.05$),当被测个体数较大时产地内表现出差异;纤维、导管性状的单株内变异较大。杨自湘等(1996)应用电导法测定电解质渗漏率,研究了青杨分布区内21个产地、每产地17个单株的三年生幼树上的一年生休眠枝条的抗寒性,结果表明,产地内单株间有差异,产地间抗寒能力与纬度变化呈显著正相关。高建社等(2004a, 2004b)应用统计分析方法研究了22个不同种源青杨幼树的生长特性及抗病特性,结果表明,所有参试青杨种源间和无性系间的生长特性及对锈病、黑斑病的抗性均有显著差异,在优良的种源中选择好的单株作杂交亲本是有意义的。在大青杨种质资源研究方面,张绮纹等(1993)在黑龙江大兴安岭地区对来自9个产地群体的大青杨进行了生长、生根、抗寒、抗锈病的主要经济性状的测定,然后综合评定,选择出了最佳群体。张雪松和杨自湘(1992)对大兴安岭10个不同地区大青杨过氧化物同工酶的遗传多样性进行了研究,结果表明,大青杨种群内同工酶遗传多样性普遍存在。张立非和姜笑梅(1996)对8个产地大青杨天然群体间和1个产地大青杨群体内不同个体幼苗的基本材性进行了研究,结果表明,纤维长度、宽度和基本密度在群体间和群体内差异显著,纤维长度和基本密度的广义遗传力在大青杨天然群体间分别为0.225和0.217,群体内分别为0.475和0.345。苏晓华等(2001)对大青杨自然分布区22个地点收集的400多份基因资源的生长、物候、抗病性和材性等性状进行遗传分析,结果表明,不同产地杨树的封顶期和落叶期差别很大,生长量差异极为显著,群体间及群体内个体间的基本材性差异均显著,不同产地的杨树发生锈病的程度也差异较大。RAPD标记分析显示,大青杨天然群体在多态位点百分率(P)和多样性(H_o)上差异较高,Shannon表型多样性估测值在群体间变动范围为0.271–0.392,分子水平变异群体间占总变异的62.3%,群体内只占37.7%。对大青杨、甜杨(*P. suaveolens* Fisch.)、香杨(*P. koreana* Rehd.)和马氏

杨(*P. maximowiczii* Henry)等青杨派主要树种种间及种内遗传变异的RAPD检测表明,7个随机引物对4个树种的DNA扩增产物绝大部分呈现为单型性,而有3个引物的扩增产物显示出丰富的种间多型性;所有引物的扩增产物在4个树种内均表现出不同程度的多态性。同时,各树种内也均存在遗传多样性(苏晓华等,1996)。

小叶杨是我国北方地区重要的乡土树种。为保护和利用小叶杨资源,早在20世纪90年代“三北”造林局的国际合作研究009项目就组织了对我国西北小叶杨资源的考察工作。考察发现该地区小叶杨形态各异,蕴藏着丰富的基因资源(杨自湘等,1999)。祁如英和樊萍(2005)对青海省4个木本植物物候观测站的小叶杨叶芽开放期进行了观察,发现同一地区的小叶杨叶芽开放期有很大的差异,最早与最迟间相差22–31天。卫尊征等(2010)以东北和华北地区5个种源的小叶杨为材料,分别对17个表型及生理性状进行了比较分析,结果显示小叶杨各性状在种源间和种源内均存在广泛的遗传变异,平均表型分化系数(V_{st})为47.11%,种源内变异大于种源间变异;小叶杨群体各性状变异呈梯度变化规律,高海拔的种源表现为苗高、叶大,而低海拔的种源表现则相反。

滇杨是我国西南地区特有的青杨派树种之一,是世界上少有的分布于低纬度高海拔地区的杨树。与其它青杨派树种相比,滇杨种质资源的研究才刚刚起步。何承忠等(2009)对从5个产地收集的52株滇杨优树1年生苗木的叶片性状变异情况进行了调查,发现无性系间叶长、叶宽等6个叶片性状的遗传变异较丰富,差异达到显著水平,且无性系叶片性状表型变异与其优树地理来源无关。王德新等(2009)依据41个滇杨优树无性系的物候期数据,将其分为5种物候类型,即总体物候出现较晚类型、总体物候出现较早类型、生长期较短类型、生长期较长类型和中间型物候类型,滇杨优树无性系展叶始期的差异最小,落叶始期的变幅最大。

国外关于青杨派种质资源评价研究的报道以毛果杨(*P. trichocarpa* Torr.)为主。Heilman和Stettler(1990)对从哥伦比亚、华盛顿、俄勒冈地区10个毛果杨群体中选择的50个无性系的萌芽更新情况、生长状况及干物质产量进行了研究,上述性状差异显著,并筛选出了适合超短轮伐育种的亲本无性系。

Dunlap等(1995)对来自华盛顿地区4个河谷的80个毛果杨无性系8个叶片性状和14个冠型性状的遗传变异进行了分析,发现种源间和种源内存在着广泛的遗传变异。Dunlap和Stettler(2001)对生长于美国华盛顿湿润区(Nisqually)和干旱区(Yakima)的40个毛果杨无性系的叶片表皮细胞和气孔性状进行观测,发现生长在干旱区的无性系叶片远轴面表皮细胞的直径和叶片面积均比生长在湿润区的小,但细胞密度较大,表皮细胞特征的变异系数变幅为42%–84%,气孔性状在无性系间差异显著。Gornall和Guy(2007)对5个种源的20个毛果杨无性系的光合及水分利用相关性状的研究发现,株高、比叶面积、气孔密度、CO₂同化、气孔导度、瞬时水分利用效率、N利用效率在种源间差异极显著,种源内差异不显著,而稳定碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)在种源间差异不显著,种源内差异显著。除毛果杨外,Khurana等(1983)分析了18个种源的缘毛杨(*P. ciliate* Wall ex. Royle)的木材化学成分与生长性状的遗传相关性,结果显示木质素含量与胸径呈显著正相关,并且木质素含量随生长性状(高度、胸径)的变异在雌株中要比在雄株中更大。

2.3 黑杨派种质资源的评价研究

黑杨派是杨属中有重要经济价值的一派,主要代表种为欧洲黑杨和美洲黑杨。我国现存黑杨种质资源少(仅新疆阿尔泰地区有少量欧洲黑杨分布),为了丰富我国的杨树育种种质资源,近年来已从美国、加拿大、欧洲等地的欧洲黑杨和美洲黑杨天然分布区引进了大量的黑杨种质资源,并对其进行了评价研究。

我国研究者非常重视对引进欧洲黑杨种质资源的评价研究,已经从生长、抗病性、抗旱性以及资源利用效率等方面开展了系列研究。周永学等(2004)对引进的59个欧洲黑杨无性系苗期生长性状的研究表明,无性系间苗高和地径表现出极显著差异,具有丰富的遗传变异基础;其中,N8、N51、N48的综合评比超过或接近参照种欧美杨107号(*Populus × euramericana* clone “74/76”)。周永学等(2005)又对引进的59个欧洲黑杨无性系苗木感染黑斑病和叶枯病的情况进行了调查,发现N38等8个无性系高抗叶枯病,N34等10个无性系高抗黑斑病。樊军锋等(2005)和郑书星等(2005)分析了引进的34个欧洲黑杨无性系在水分胁迫条件下的生理和生长指标,结果

显示各项指标在不同无性系间及水分处理间均存在显著或极显著差异,大多数无性系对干旱的适应能力及抗旱生产力强于对照品种107杨和陕林3号。丁明明等(2006)测定不同种源的134个欧洲黑杨无性系叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值,发现叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值为-30.40‰–-27.02‰,水分利用效率具有丰富的多样性,优于国内乡土树种,来自俄罗斯、土耳其和德国的基因资源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显高于其它国家的基因资源。褚延广等(2010)对108个欧洲黑杨基因资源的研究表明,气体交换、叶绿素荧光特征和生长性状具有丰富的遗传变异,广义遗传力和变异系数较高。刘希华等(2010)对2个供氮水平下104个欧洲黑杨无性系的生长量和生理指标进行测定,并根据苗木年平均材积生长量将欧洲黑杨群体划分为4个类型:双高效型、高氮高效型、低氮高效型和双低型,并结合氮反应指数在双高效型与高氮高效型中分别筛选出8个氮素利用效率高、生长表现优良的基因型,具有较高的育种价值。

我国从20世纪70年代开始引进美洲黑杨,引进的种质资源为杨树新品种的培育作出了巨大贡献,但对美洲黑杨种质资源的评价研究并不多。唐镇敏(1990)对美洲黑杨的15个南方种源进行了研究,5年的实验结果表明,不同地理种源产生的遗传变异对树高、胸径和树干通直度的总变异分别占50%–80%、64%和21%,同一种源的不同林分对树高、胸径和树干通直度总变异无显著影响。徐红和张绮纹(1994)对引进的21个美洲黑杨无性系的电导率和膜脂脂肪酸饱和度进行了测定,发现来源纬度在45°N以上的无性系抗寒性较强,40°N–45°N之间的抗寒力中等,40°N以下的抗寒力则较弱,并筛选出了5个抗寒无性系。姜笑梅等(1994)对从法国、意大利、加拿大、荷兰和南斯拉夫等国引进的34个美洲黑杨无性系的基本材性遗传变异的研究表明,材性和生长性状受中等或较强遗传控制,无性系间木材基本密度、纤维长度、树高和胸径等4个性状变异达极显著水平。张绮纹等(1999)连续10年对基因库内52个美洲黑杨无性系进行了系统研究,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显著的差异,遗传变异丰富。

近年来,我国也着手在DNA多态性方面对黑杨派基因资源的遗传多样性进行研究。张香华等(2006)利用SSR标记对来自16个国家的120份欧洲黑杨遗

传材料进行多态性比较分析,发现利用所收集的欧洲黑杨建立的基因库遗传差异较大,具有丰富的遗传多样性。李世峰等(2006)以从美国密西西比河沿岸采集的美洲黑杨半同胞家系建立的美洲黑杨种质资源库为研究对象,应用12对SSR标记对其中的11个半同胞家系的遗传变异进行研究,共检测到103个等位基因,观测杂合度平均值(H_o)为0.39,平均期望杂合度(H_e)为0.75,基因分化系数(G_{st})平均值为0.22,基因多样性(h)为0.55–0.72。利用UPGMA方法进行聚类分析的结果表明,家系间的遗传相似性与其地理位置差异基本相符。丁明明等(2008)利用SNP(single nucleotide polymorphism)标记对不同基因型的欧洲黑杨的综纤维素含量进行差异分析,结果显示,TT基因型的综纤维素含量为78.026%,与CC基因型和CT基因型差异显著,即基因型为CC和CT的欧洲黑杨相对于基因型为TT的欧洲黑杨具有较高的纤维素含量。

国外育种工作者非常重视黑杨的种质资源评价研究,欧洲各国于1994年成立了欧洲黑杨网络(*Populus nigra network*),通过该网络对欧洲黑杨基因资源进行了全面系统的保护并开展了一系列评价研究。Krystufek(2001)以奥地利Eferding和Lobau两地天然欧洲黑杨种群为材料,利用AFLP、SSR标记对其基因组和叶绿体DNA进行了研究,结果显示奥地利欧洲黑杨遗传变异较高,基因流动以花粉扩散为主。Isik和Toplu(2004)对从土耳其主要河道收集的欧洲黑杨在其东南干旱地区进行了田间实验,结果表明,成活率、生长性状、顶端优势和树干通直度等性状在无性系间差异显著,无性系间遗传变异占总变异的27%–39%,广义遗传力为0.27–0.37,能够在该群体中选出优良无性系。Storme等(2004)采用AFLP和SSR标记对9个欧洲黑杨基因库中的675个无性系进行了遗传多样性分析,发现来自南欧的无性系遗传多样性最大。Smulders等(2008)采用AFLP和SSR标记对欧洲11个河流流域的17个欧洲黑杨群体(包括1 069个个体)的遗传多样性进行了研究,结果表明群体杂合度平均为0.74,主要遗传差异来自群体内,同一流域不同群体间差异不大,不同流域群体间差异显著。美洲黑杨天然分布区主要位于美国和加拿大南部地区,从20世纪70年代开始育种者就从生长和叶片性状、扦插生根能力、光合生理等方面对美洲黑杨基因资源进行了系统研究(Ying and Bagley, 1977;

Drew and Bazzaz, 1978; Nelson and Tauer, 1987; Gebre and Kuhns, 1991)。近年来,对气孔等微观表型性状及基因资源的材性评价也有报道。Mohanty和Khurana(2000)对56个美洲黑杨的表型变异进行了研究,结果显示美洲黑杨叶面积的变异幅度为90.78–126.09 cm²,在叶片气孔密度、气孔长度和宽度方面无性系间具有显著差异。Tuskan等(2001)对来自美国的310株美洲黑杨四年生全同胞家系进行了材性评价,结果表明其木材基本密度的变化幅度为24.0%–48.0%,均值为34.0%;木质素含量均值为24.8%;此外,平均戊聚糖含量(包括综纤维素和部分半纤维素成分)为45.4%,平均甘露聚糖、阿拉伯糖和木聚糖含量分别为2.7%、0.5%和17.0%。

2.4 胡杨派种质资源的评价研究

胡杨(*P. euphratica* Oliv.)和灰叶胡杨(*P. pruinosa* Schrenk)是杨属中最古老、最原始的荒漠树种,它们具有很强的抗逆能力,能在干旱、盐碱化、多风沙的恶劣环境下生长,对维持荒漠区脆弱的生态环境具有极其重要的生态作用。早在1993年6月召开的联合国粮农组织(FAO)林木种质资源专家组例会上,胡杨就被确定为全世界最急需优先保护的林木种质资源。我国研究人员对胡杨和灰叶胡杨种间生物学和遗传学差异、灰叶胡杨种群生存状况及数量等进行了系统研究,为胡杨派种质资源的保护和利用奠定了基础。李志军等(1996)对胡杨和灰叶胡杨营养器官进行了解剖学研究,结果表明灰叶胡杨根、茎、叶旱生结构特征与胡杨相比更为明显。周正立等(2005)从居群水平研究了胡杨、灰叶胡杨不同居群的开花物候特征,结果表明,胡杨、灰叶胡杨各居群均表现为雄株开花物候早于雌株。在同一居群内,胡杨、灰叶胡杨同性单株间开花期的不一致性较高。两个种相比较,胡杨居群的开花进程比灰叶胡杨居群早2–5天。罗青红等(2006)认为胡杨与灰叶胡杨在光合和叶绿素荧光特性上的差异,是胡杨更能适应干旱荒漠区高光、高温与低相对湿度环境,从而表现出高净光合速率的部分生理学原因之一。刘建平等(2005)对胡杨、灰叶胡杨果实空间分布及其数量特性进行种间比较研究,结果表明,胡杨单果重是灰叶胡杨的2.68倍,千粒重是灰叶胡杨的1.33倍,单果种子量是灰叶胡杨的2.14倍,单株种子量是灰叶胡杨的1.28倍,而单株果实量灰叶

胡杨是胡杨的1.59倍。同一个种不同居群间进行比较,胡杨、灰叶胡杨均表现为单株果穗数和果穗果实数各居群间都存在差异,胡杨各居群间单果重、单果种子量差异不显著,而灰叶胡杨各居群间单果重及单果种子量差异极显著。表明胡杨在物质和能量上对后代的投资能力强于灰叶胡杨,并且其较小的种子占据空间生态位的潜能较占优势。

国外对胡杨基因资源的研究主要集中在分子遗传多样性方面。Fay等(1999)对西班牙的一个胡杨群体的257个样品进行了AFLP分析,在个体间未检测到任何遗传变异,证明该群体为无性系起源。Rottenberg等(2000)对分布在以色列的3个胡杨群体进行同工酶变异分析,在12个酶系统中检测到20个位点,其中13个位点具有多态性。

2.5 大叶杨派种质资源的评价研究

大叶杨派居于高山地带,处于野生状态,仅分布于我国。因其对环境要求特殊,经济价值不大,所以研究很少。今后的研究重点应放在发掘其特有的优良性状方面,使其在杨树遗传改良中发挥作用。

3 展望

杨树种质资源是研究杨树遗传变异和品种改良的物质基础,杨树种质资源评价研究工作的开展,可为杨树引种、选种、育种策略的设计提供理论依据,是决定杨树育种效果、提高杨树遗传改良水平的重要前提。从目前的研究现状以及植物生理生化、分子生物学最新进展来看,我们认为今后杨树的种质资源评价研究应该从以下几个方面开展。

(1) 广开思路,对杨树种质资源进行系统深入的评价。杨属种质资源存在广泛的遗传变异,有地理种源的变异、生态型变异和无性系的变异。为了使杨树育种工作更具预见性和提高杨树的育种效率,今后应进一步加强对水肥利用效率和光能利用效率的研究,特别是对杨树狭域种的生物学、生态学、材性的研究,发掘狭域种优良性状,提高其育种价值。同时,将分子水平的多样性与亲本选配结合起来,加强主要亲本种(如小叶杨、青杨、欧洲黑杨、美洲黑杨)的研究,并在继续引入欧洲黑杨和美洲黑杨种质资源的基础上,系统进行杨属种质资源收集、保存、评价和利用的研

究,从杨树种质资源中挖掘优异资源,再设计开发优良品种及其配套栽培措施,推进世界杨树资源评价和遗传改良可持续、健康发展。

(2) 多种生物技术的整合。杨属种质资源丰富,只采用某种标记技术并不能满足其评价需要。在今后的研究中,需要将形态标记、生化标记及分子标记技术进行有机整合,全面鉴定杨树资源的特异类型,最大限度地保存杨树种质资源的多样性。并在此基础上坚持基础研究与应用研究相结合,将林木生态学、细胞遗传学、分子遗传学与林木品种选育等结合起来,对杨树种质资源进行评价、分子设计和品质改良,加快杨树超高产品种的育种进程。

(3) 根据杨属各树种的特殊性,对评价技术体系进行优化创新。毛果杨全基因组序列测定的完成,是林木分子生物学的里程碑,但杨属各树种在基因组序列上的遗传差异仍有待解析。对杨树种质资源进行评价时,要适当考虑杨属各树种的特殊性,对评价技术体系进行不断的优化与创新。未来有必要发展应用分子标记、基因工程及分子设计等新方法和新手段对杨树种质资源进行评价研究,并评估其对环境安全性和可持续性的影响,为新种质的选育提供理论基础。

总之,杨树作为模式树种,不但具有种质资源优势,还具有技术创新的潜能。目前,胡杨、毛白杨等树种的全基因组测序工作即将完成,高通量测序等生物技术和创新必将为杨树等经济林木的资源发掘和评价带来革命性变革。

致谢 衷心感谢中国林业科学研究院林业研究所林木遗传育种室马常耕研究员在成文过程中给予的宝贵建议!

参考文献

- 褚延广, 苏晓华, 黄秦军, 张香花 (2010). 欧洲黑杨基因资源光合生理特征与生长的关系. 林业科学 46, 77-83.
- 丁明明, 黄秦军, 苏晓华 (2008). 欧洲黑杨基因资源材性关联基因的SNP分析. 遗传 30, 795-800.
- 丁明明, 苏晓华, 黄秦军 (2006). 欧洲黑杨基因资源稳定碳同位素组成特征. 林业科学研究 19, 272-276.
- 樊军锋, 郑书星, 苏晓华 (2005). 水分胁迫下欧洲黑杨无性系生理和生长指标的数量遗传分析. 西北林学院学报 20, 51-53.

- 方升佐, 徐锡增, 吕士行 (2004). 杨树定向培育. 合肥: 安徽科学技术出版社. pp. 4-5.
- 傅明洋, 樊军锋, 周永学, 高建社 (2009). 白杨派树种亲缘关系的RAPD分析. 西北植物学报 **29**, 2408-2414.
- 高建社, 樊军锋, 周永学, 杨自湘 (2004a). 不同种源青杨幼树抗锈病、黑斑病的研究. 西北林学院学报 **19**, 24-25, 27-27.
- 高建社, 刘玉媛, 符毓秦, 符军, 王军, 杨自湘 (2004b). 不同种源青杨幼树的生长特性. 浙江林学院学报 **21**, 115-118.
- 顾万春, 李斌, 郭文英 (1995). 山杨材性群体变异趋势及个体遗传差异的研究. 林业科学研究 **8**, 101-106.
- 何承忠, 张晏, 段安安, 韩燕, 吴裕 (2009). 滇杨优树无性系苗期叶片性状变异分析. 西北林学院学报 **24**, 28-32.
- 姜笑梅, 张立非, 张绮纹, 陈一山, 于中奎, 谢荷峰 (1994). 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 **7**, 253-257.
- 蒋选利, 杨桐春, 曹薇, 雷建菊 (1997). 中国白杨派杨树叶片表皮特征的研究. 西北植物学报 **17**, 83-87.
- 李开隆, 张清正, 张德安, 胡俭峰, 莫金忠, 商充波 (1999). 山杨纸浆材优良种源的选择. 林业科技 **24**, 1-3.
- 李宽钰, 黄敏仁, 王明麻, 陈道明, 何祯祥 (1996). 白杨派、青杨派和黑杨派的DNA多态性及系统进化研究. 南京林业大学学报(自然科学版) **20**, 6-11.
- 李善文, 张有慧, 张志毅, 安新民, 何承忠, 李百炼 (2007). 杨属部分种及杂种的AFLP分析. 林业科学 **43**, 35-41.
- 李世峰, 张博, 陈英, 潘惠新, 黄敏仁 (2006). 美洲黑杨种质资源遗传多样性的SSR分析. 南京林业大学学报(自然科学版) **30**, 10-14.
- 李志军, 吕春霞, 段黄金 (1996). 胡杨和灰叶胡杨营养器官的解剖学研究. 塔里木农垦大学学报 **8**, 21-25, 33-33.
- 刘建平, 周正立, 李志军, 龚卫江, 高山, 于军 (2005). 胡杨、灰叶胡杨果实空间分布及其数量特性的研究. 植物研究 **25**, 336-343.
- 刘希华, 丁昌俊, 张伟溪, 李文文, 黄秦军, 苏晓华 (2010). 不同基因型欧洲黑杨幼苗氮素利用效率差异及其机理初探. 林业科学研究 **23**, 368-374.
- 卢孟柱, 胡建军 (2006). 我国转基因杨树的研究及应用现状. 林业科技开发 **20**, 1-4.
- 罗青红, 李志军, 伍维模, 韩路 (2006). 胡杨、灰叶胡杨光合及叶绿素荧光特性的比较研究. 西北植物学报 **26**, 983-988.
- 马常耕 (2004). 我国杨树育种中的若干问题商榷. 青海农林科技 (B03), 1-8.
- 祁如英, 樊萍 (2005). 青海小叶杨叶芽开放期变化及其对气候变化的响应. 气象 **31**, 87-89.
- 史全良, 诸葛强, 黄敏仁, 王明麻 (2001). 用ITS序列研究杨属各组之间的系统发育关系. 植物学报 **43**, 323-325.
- 苏晓华, 黄秦军, 张香华, 张绮纹, 王冰, 姚盛智 (2001). 中国大青杨基因资源研究. 林业科学研究 **14**, 472-478.
- 苏晓华, 张绮纹, 张望东, 卞祖娴 (1996). 大青杨及其近缘种的遗传变异和系统关系研究. 林业科学 **36**, 118-124.
- 唐镇敏 (1990). 美洲黑杨南方种源的遗传变异. 南京林业大学学报(自然科学版) **14**, 15-21.
- 王德新, 张晏, 段安安, 何承忠 (2009). 滇杨优树无性系物候期观测. 西南林学院学报 **29**, 20-23.
- 卫尊征, 潘炜, 赵杏, 张金凤, 李百炼, 张德强 (2010). 我国东北及华北地区小叶杨形态及生理性状遗传多样性研究. 北京林业大学学报 **32**, 8-14.
- 徐红, 张绮纹 (1994). 基因库中21个美洲黑杨无性系的抗寒性. 林业科学研究 **7**, 234-237.
- 徐伟英 (1988). 杨树. 哈尔滨: 黑龙江人民出版社.
- 杨自湘, 李钢铁, 高志华 (1999). 中国西北小叶杨资源概述. 世界林业研究 **12**, 49-53.
- 杨自湘, 王守宗, 韩玉兰 (1996). 不同产地青杨抗寒性变异的研究. 林业科学研究 **9**, 475-480.
- 杨自湘, 王守宗, 徐红, 韩玉兰 (1995a). 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 (2), 17-18, 43-43.
- 杨自湘, 王守宗, 徐红, 韩玉兰 (1995b). 不同产地青杨的幼树木材材性变异的研究. 林业科学研究 **8**, 437-441.
- 应俊生 (2001). 中国植物志, 第29卷. 北京: 科学出版社. pp. 50-214.
- 张金凤, 朱之悌 (2007). 杨树分派的分子系统学与派间杂交研究进展. 安徽农学通报 **13**, 48-51.
- 张立非, 姜笑梅 (1996). 大青杨等天然群体幼苗基本材性变异研究. 林业科学研究 **9**, 517-520.
- 张香华, 苏晓华, 黄秦军, 张冰玉 (2006). 欧洲黑杨育种种质资源SSR多态性比较研究. 林业科学研究 **19**, 477-483.
- 张雪松, 杨自湘 (1992). 大青杨过氧化物同工酶遗传多样性研究. 林业科技通讯 (2), 28-29.
- 张绮纹, 苏晓华, 姜兴林 (1993). 大青杨群体变异及其选择的研究. 林业科学 **29**, 57-62.
- 张绮纹, 苏晓华, 李金花, 陈一山, 解荷峰 (1999). 美洲黑杨基因资源收存及其遗传评价的研究. 林业科学 **35**(2),

31–37.

- 张志毅, 林善枝, 张德强, 张谦 (2002). 现代分子生物学技术在林木遗传改良中的应用. 北京林业大学学报 **24**, 250–261.
- 郑书星, 樊军锋, 苏晓华 (2005). 欧洲黑杨无性系抗旱性综合鉴定研究. 西北林学院学报 **20**, 57–64.
- 周永学, 樊军锋, 高建社 (2004). 几种杨树无性系扦插育苗高年生长规律的研究. 西南林学院学报 **24**, 23–26.
- 周永学, 樊军锋, 高建社, 刘永红, 苏晓华 (2005). 欧洲黑杨无性系苗期抗病性测定. 西北林学院学报 **20**, 43–45.
- 周正立, 李志军, 龚卫江, 高山 (2005). 胡杨、灰叶胡杨开花生物学特性研究. 武汉植物学研究 **23**, 163–168.
- 邹喻苹, 葛颂, 王晓东 (2001). 系统与进化植物学中的分子标记. 北京: 科学出版社. pp. 1–8.
- Brundu G, Lupi R, Zapelli I, Fossati T, Patrignani G, Camarda I, Sala F, Castiglione S** (2008). The origin of clonal diversity and structure of *Populus alba* in Sardinia: evidence from nuclear and plastid microsatellite markers. *Ann Bot* **102**, 997–1006.
- Castiglione S, Wang G, Damiani G, Bandi C, Bisoffi S, Sala F** (1993). RAPD fingerprints for identification and for taxonomic studies of elite poplar (*Populus* spp.) clones. *Theor Appl Genet* **87**, 54–59.
- Cervera MT, Storme V, Soto A, Ivens B, van Montagu M, Rajora OP, Boerjan W** (2005). Intraspecific and interspecific genetic and phylogenetic relationships in the genus *Populus* based on AFLP markers. *Theor Appl Genet* **111**, 1440–1456.
- Drew AP, Bazzaz FA** (1978). Variation in distribution of assimilate among plant parts in three populations of *Populus deltoides* Bartr. *Silvae Genet* **27**, 189–193.
- Dunlap JM, Stettler RF** (2001). Variation in leaf epidermal and stomatal traits of *Populus trichocarpa* from two transects across the Washington Cascades. *Can J Bot* **79**, 528–536.
- Dunlap JM, Stettler RF, Heilman PE** (1995). Genetic variation and productivity of *Populus trichocarpa* and its hybrids. VIII. Leaf and crown morphology of native *P. trichocarpa* clones from four river valleys in Washington. *Can J For Res* **25**, 1710–1724.
- Fay MF, Lledó MD, Kornblum MM, Crespo MB** (1999). From the waters of Babylon? *Populus euphratica* in Spain is clonal and probably introduced. *Biodivers Conserv* **8**, 769–778.
- Gebre GM, Kuhns MR** (1991). Seasonal and clonal variations in drought tolerance of *Populus deltoides*. *Can J For Res* **21**, 910–916.
- Gornall JL, Guy RD** (2007). Geographic variation in eco-physiological traits of black cottonwood (*Populus trichocarpa*). *Can J Bot* **85**, 1202–1213.
- Hall D, Luquez V, Garcia VM, St Onge KR, Jansson S, Ingvarsson PK** (2007). Adaptive population differentiation in phenology across a latitudinal gradient in European aspen (*Populus tremula* L.): a comparison of neutral markers, candidate genes and phenotypic traits. *Evolution* **61**, 2849–2860.
- Heilman PE, Stettler RF** (1990). Genetic variation and productivity of *Populus trichocarpa* and its hybrids: IV. Performance in short-rotation coppice. *Can J For Res* **20**, 1257–1264.
- Ingvarsson PK** (2005). Nucleotide polymorphism and linkage disequilibrium within and among natural populations of European aspen (*Populus tremula* L., Salicaceae). *Genetics* **169**, 945–953.
- Isik F, Toplu F** (2004). Variation in juvenile traits of natural black poplar (*Populus nigra* L.) clones in Turkey. *New Forests* **27**, 175–187.
- Khurana DK, Kaushal AN, Khosla PK** (1983). Studies in *Populus ciliate* Wall ex. Royel IV. Variation in wood chemical analysis in relation to sex and ecological factors. *J Tree Sci* **2**, 63–73.
- Krystufek V** (2001). Population genetic analysis of *Populus nigra* in Austria using nuclear and chloroplast DNA markers. Dissertation. Vienna: University of Vienna. pp. 47–52.
- Mohanty TL, Khurana DK** (2000). Morphological characterization of selected clones of *Populus deltoides* Marsh. *Environ Ecol* **18**, 948–951.
- Nelson CD, Tauer CG** (1987). Genetic variation in juvenile characters of *Populus deltoides* Bartr. from the southern Great Plains. *Silvae Genet* **36**, 216–221.
- Rottenberg A, Nevo E, Zohary D** (2000). Genetic variability in sexually dimorphic and monomorphic populations of *Populus euphratica* (Salicaceae). *Can J For Res* **30**, 482–486.
- Sixto H, Aranda I, Grau JM** (2006). Assessment of salt tolerance in *Populus alba* clones using chlorophyll fluorescence. *Photosynthetica* **44**, 169–173.
- Smulders MJM, Cottrell JE, Lefèvre F, van der Schoot J, Arens P, Vosman B, Tabbener HE, Grassi F, Fossati T, Castiglione S, Krystufek V, Fluch S, Burg K, Vornam B, Pohl A, Gebhardt K, Alba N, Agúndez D, Maestro C, Notivol E, Volosyanchuk R, Pospíšková M, Bordács S,**

- Bovenschen J, van Dam BC, Koelewijn HP, Halfmaerten D, Ivens B, van Slycken J, Vanden Broeck A, Storme V, Boerjan W** (2008). Structure of the genetic diversity in black poplar (*Populus nigra L.*) populations across European river systems: consequences for conservation and restoration. *For Ecol Manage* **255**, 1388–1399.
- Storme V, Vanden Broeck A, Ivens B, Halfmaerten D, van Slycken J, Castiglione S, Grassi F, Fossati T, Cottrell JE, Tabbener HE, Lefèvre F, Saintagne C, Fluch S, Krystufek V, Burg K, Bordács S, Borovics A, Gebhardt K, Vornam B, Pohl A, Alba N, Agúndez D, Maestro C, Notivol E, Bovenschen J, van Dam BC, van der Schoot J, Vosman B, Boerjan W, Smulders MJM** (2004). Ex-situ conservation of black poplar in Europe: genetic diversity in nine gene bank collections and their value for nature development. *Theor Appl Genet* **108**, 969–981.
- Tuskan G, West D, Davis M, Toby Bradshaw HD, Neale D, Sewell M, Wheeler N, Dinus R** (2001). Applications of molecular beam mass spectrometry and computer assisted X-ray tomography to forest tree improvement. The 26th Southern Forestry Tree Improvement Conference. Athens: GA-2001. pp. 26–26.
- Ying CC, Bagley WT** (1977). Variation in rooting capability of *Populus deltoides*. *Silvae Genet* **26**, 204–207.

Research Progress in Genetic Evaluation of *Populus L.* Germplasm Resources

Hehui Luan, Xiaohua Su, Bingyu Zhang*

Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract The natural genetic resources of poplar (*Populus L.*) are abundant. To effectively preserve and use these genetic resources, genetic evaluation has been carried out worldwide. From the classification of poplar, we briefly summarize the progress in genetic evaluation of poplar resources in terms of biological characteristics, resistant traits (resistance to salt, drought, frost, disease and pests), adaptability and genetic polymorphism of DNA. In addition, we discuss the problems in genetic evaluation of poplar and suggest research in this area.

Key words genetic evaluation, germplasm, *Populus L.*, research progress

Luan HH, Su XH, Zhang BY (2011). Research progress in genetic evaluation of *Populus L.* germplasm resources. *Chin Bull Bot* **46**, 586–595.

* Author for correspondence. E-mail: byzhang@caf.ac.cn