

文章编号: 1001-1498(1999)06-0650-06

# 林木遗传改良与我国21世纪林业可持续发展

苏晓华<sup>1</sup>, 李金花<sup>1</sup>, 卢宝明<sup>2</sup>

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091; 2. 北京市林木种子苗木管理总站, 北京 100011)

**摘要:** 概述了我国林木遗传改良的发展和现状, 分析了我国林木遗传改良中存在的问题, 阐述了生物技术(基因工程、细胞工程、分子遗传标记)在林木遗传改良研究中的应用, 论述了林木遗传改良在我国林业可持续发展中所起的重要作用, 最后提出了林木遗传改良进程中生物技术发展的重点领域, 包括基因构建、高密度遗传图谱构建和 QTL 定位、材性分子遗传改良和抗逆、抗病虫基因工程育种。

**关键词:** 林木; 遗传改良; 林业; 可持续发展

中图分类号: S722.3 文献标识码: A

随着经济的增长和人口的增加, 预期我国21世纪社会对木材的需求量将会逐年大幅度增长, 同时森林改善生态环境的作用也越来越受到重视。要提高林业生产的经济和生态效益, 林业必须能可持续发展, 而根本途径之一是选育和应用良种。

## 1 我国林木遗传改良现状

建国以来, 我国林木遗传改良有了长足的进步。它的发展基本经历了3个阶段, 即: 初创阶段(50~60年代)、全面发展阶段(70~80年代中期)和深入系统常规育种与高技术领域相结合阶段(80年代后期到90年代)<sup>[1]</sup>。我国的林木遗传改良在提高人工林生产力和适应性, 提高林业的经济效益、生态效益、社会效益以及加速祖国绿化等方面都起到了十分显著的作用。林木良种基地建设已有一定成效。据报道<sup>[2]</sup>, 到1994年, 全国已建母树林、种子园、采穗圃等基地747处, 总面积约6.7万 hm<sup>2</sup>, 其中27个主要造林树种的种子园面积达1.3万 hm<sup>2</sup>, 年产种子约50万 kg, 穗条1.5亿条; 已有30多个树种得到了不同水平的改良, 其中乡土树种有杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.), 马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.), 黄山松(*P. taiwanensis* Hayata)、红松(*P. koraiensis* Sieb. et Zucc.), 油松(*P. tabulaeformis* Carr.), 樟子松(*P. sylvestris* var. *mongolica* Litvin.), 兴安落叶松(*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), 云杉(*Picea asperata* Mast.), 侧柏(*Platycladus orientalis* (L.) Franco)、白桦(*Betula platyphylla* Suk.), 泡桐属(*Paulownia* Sieb. et Zucc.), 杨属(*Populus* L.)等, 外来树种有刺槐(*Robinia pseudoacacia* Linn.), 柚木(*Tectona grandis* Linn.), 桉属(*Eucalyptus* L. Herit)等; 育种资源收集已广泛开展, 收集了2万多株针、阔叶优树, 部分进行了遗传测定, 并建立了大面积的各种试验林和示范推广林。对30多个主要树种研究了地理变异规律, 其中约有一半已初步区划了种子(种源)区,

收稿日期: 1999-06-01

基金项目: 国家“九五”攻关项目“杨树纸浆用材树种良种选育及培育技术研究”和国家“九五”攀登项目“人工林木材性质及其生物合成与功能性改良机理的研究”。

第一作者简介: 苏晓华(1961-), 女, 黑龙江克山人, 研究员。

并筛选出各造林生态区的适宜种源(区);选育出优良家系和无性系2 000多个,它们的材积增幅为10%~15%,对人工林的良种化提供了保证。在各类种子园和采穗圃营建、促进开花结实、无性繁殖和无性系选择、性状早期预测、育种世代缩短、遗传和育种参数的估算、新技术育种等方面积累了大量经验,在应用技术和理论上也有所建树,其中有些研究已达到了林业发达国家的水平<sup>[2]</sup>。当然,由于认识、政策和投入等方面的原因,也存在不少问题,主要表现在<sup>[3]</sup>:(1)对现有林木基因资源的基础性研究不深入,缺乏优良的育种材料。虽已收集保存了一些主要工业用材树种和珍稀树种种质资源,但由于受财力、物力及研究手段等因素的限制,长期以来缺乏对拥有的种质资源进行深入的鉴定、评价研究,这与育种工作需求相差甚远。因此,加强种质资源的基础性研究,充分收集、利用现有的种质资源,不断补充新的基因资源,拓宽遗传基础,建立起遗传基础丰富的育种群体是保证今后我国林业生产再上新台阶的关键。(2)长期以来,林木遗传改良方法、测试手段落后。以往的育种目标主要集中在生长量上,随着社会的发展,育种目标在不断地发生变化。就今后一段时期的林业发展目标而言,材质的提高、抗逆性的改良以及育种策略和手段的改进相当重要。林木生长周期长,并且有高度的杂合性和高度的遗传负荷,限制了像农作物自交系那样的基本遗传材料的产生。因此,传统的孟德尔遗传理论在林木育种中的应用受到一定限制,使得林木遗传改良远远落后于其它物种,极大地影响了林木育种研究的进程。如能在分子水平上对林木特性进行遗传操作,将是一次根本性变革,有望使林木遗传研究取得重大突破,对加速林木育种进程具有重大意义。

## 2 生物技术在我国林木遗传改良中的应用进展

生物技术是当代科学的最新技术之一,其研究领域甚广,其中应用于林木遗传改良的主要有:基因工程、细胞工程和分子标记技术等。近年来,国外在探索应用这些新技术培育高产、优质、抗病虫、抗逆境的林木品种上已有良好开端,个别领域取得了较大突破<sup>[4]</sup>,显示出广阔的发展前景。我国利用生物技术进行林木遗传改良起步虽晚,但进展较快,取得了很大的成就<sup>[5]</sup>。

### 2.1 基因工程育种

基因工程育种是基因工程研究领域的一个重要部分,可在体外定向进行基因重组和基因改造,通过相应的载体实现基因转移。林木遗传转化研究始于80年代中期,目前,国际上已获得转基因树种达20余种<sup>[4]</sup>,包括毛果杨×美洲黑杨(*P. trichocarpa* Torr. et Groy. × *P. deltoides* Marsh.)、白云杉(*Picea glauca* (Moench) Voss.)、火炬松(*P. taeda* L.)、兴安落叶松、花旗松(*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco)等。涉及到的基因有抗病虫、耐盐碱、抗旱、抗除草剂及木材品质改良等。我国在该研究领域也取得了较大的进展。在杨树育种中,将苏云金杆菌(*B. t.*)杀虫蛋白基因导入欧洲黑杨(*P. nigra* L.),成功获得欧洲黑杨转*B. t.*基因抗虫植株;将*B. t.*基因和马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)的胰蛋白酶抑制剂基因导入毛白杨(*P. tomentosa* Carr.)及美洲黑杨×小叶杨(*P. simonii* Carr. cv. 'NL-80121')F<sub>1</sub>杂种中,获得一批转基因植株;利用ACC合酶反义基因转化美洲黑杨获得成功,研究证明ACC合酶反义基因能有效地抑制其乙烯的释放;而盐转基因杨树也获得了成功。此外,获得了泡桐转基因植株,为培育抗泡桐属大袋蛾(*Clania variegata* Snellen)无性系提供了可能。开展了利用根癌农杆菌(*Agrobacterium tumefaciens*)和发根农杆菌(*Agrobacterium rhizogenes*)马尾松转化试验,建立了松树的转化系统等。

## 2.2 细胞工程育种

细胞工程在加速杂种纯合速度, 缩短育种周期, 脱毒快繁, 创造新变异及诱导外源基因渗入, 克服种、属不亲合性等方面有重要作用。我国从1990年开始, 相继报道<sup>[4,9]</sup>毛白杨(*P. tomentosa* Carr.)、悬铃木(*Platanus acerifolia* (Ait.) Willd.)、白花泡桐(*Paulownia fortunei* (Seem.) Hemsl.)、桑树(*Morus alba* L.)、小叶杨等树种原生质体培养获得再生植株, 为体细胞杂交、外源基因导入创造了良好条件, 还获得小叶杨及美洲黑杨×小叶杨 F<sub>1</sub>杂种原生质体培养的再生植株。在体细胞无性系变异研究方面, 开展了杨树、黑荆树(*Acacia mearnsii* De Wild.)、东北红豆杉(*Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc.) 细胞培养、杨树体细胞胚胎发生、耐盐体细胞突变体筛选等研究。首次在林木中建立了群众杨39号(*P. xiaozhuanica* W. Y. Hsu et Liang cv. 'Popularis' 39) 悬浮细胞系, 利用逐步加大培养基中的 NaCl 浓度的方法, 获得群众杨39号耐盐体细胞变异体植株, 开始大田试验和分子检测。另外, 从红豆杉(*Taxus chinensis* (Pilg.) Rehd.) 的叶片诱导出愈伤组织, 对愈伤组织培养、细胞克隆的培养以及细胞悬浮培养进行了研究, 并获得较高生长量的紫杉醇体细胞培养物。

## 2.3 分子遗传标记

分子标记是一种新型的遗传标记, 它可真正代表物种本身遗传特性, 不受环境条件和发育时期等因素的影响。借助分子标记进行性状选择准确性好, 速度快, 将成为林木育种研究的有力工具。目前, 分子标记主要应用在基因标记、基因图谱绘制、指纹分析、基因型鉴别等。利用分子标记已绘制出一些重要树种遗传连锁图谱, 不少重要的农艺性状基因已被标记<sup>[4]</sup>。

2.3.1 遗传连锁图谱的构建 遗传连锁图谱的构建是分子遗传学研究中一个有划时代意义的领域, 是对基因组进行系统研究的基础, 是在分子遗传学基础上强化动植物育种的依据, 也是林木育种和基因转导的有力工具<sup>[6,7]</sup>。目前, 我国在林木遗传连锁图谱研究方面进展较快, 已相继成功地构建了马尾松<sup>[8]</sup>、美洲黑杨×青杨(*P. cathayana* Rehd.)<sup>[9]</sup>、银杏(*Ginkgo biloba* L.)<sup>[10]</sup>的中、低密度遗传连锁图谱。目前, 正在利用多种标记方法构建高密度遗传连锁图谱。

2.3.2 数量性状位点定位(QTL) 对数量性状位点(QTL), 如: 对树高、树形、材性、物候和各种抗性性状位点进行定位, 可进行育种策略和标记辅助选择育种研究, 加速树木改良的过程。我国已开展了美洲黑杨×青杨叶部特征、高和径生长、物候等数量性状位点定位研究<sup>[11]</sup>。

2.3.3 标记辅助选择(MAS) 利用与目的基因位点连锁的标记进行标记选择, 为林木早期测定提供了可能, 同时也提高了早期测定的精度和可靠性, 从而大大缩短了选种周期。目前, 标记辅助选择研究多集中于抗病性状。利用分子标记鉴定选择抗病基因的优势在于提供了一种不依赖于人工接种鉴定选择抗病基因的手段, 尤其对同时鉴定会有多个抗病基因的杂交后代个体具有接种鉴定无法代替的作用。在林木抗病质量性状研究中, 主要对青杨锈病(*Melanpsora laricis-populina* Kleb.)、松树疱锈病(*Cronartium quercuum* (Berk.) Miyabe ex. Shirai f. sp. *fusiforme*)、榆树黑斑病(*Stegophora ulmea*) 基因研究较多, 现已找到与这些病紧密连锁的标记, 并分别定位在连锁图谱上<sup>[6-7, 12-17]</sup>。我国主要开展了抗杨叶枯病(*Alternaria alternata* (Fr.) Keissler)、杨黑斑病(*Marssonina populi* (Lib.) Magn.)、杨灰斑病(*Coryneum populinum* Bres.) 等相连锁的标记及基因位点定位研究, 但迄今为止还未见已找到与某种抗病相连锁标记的报道。另外, 利用分子标记分析找到了南抗杨(*P. deltoides* Bartr. cl. 'Nan Kang') 新品种抑制害虫的物质和与抗虫相连锁的标记, 为杨树抗虫育种的可行性提供了依据。

2.3.4 树种鉴定及DNA指纹图谱绘制 近年来,分子标记被广泛应用于林木基因型的鉴定,具体体现在树木分类学、树木系统进化关系、树木生物学及遗传指纹图谱的绘制等方面。分子标记的出现为育种工作者将分类学同基础遗传学接合提供了一个机会。现代分子分类学的方法已取代了表征分类的方法并应用于树木分类学的研究。我国对杨属<sup>[18]</sup>、落叶松属(*Larix* Mill.)等种间进行了分子水平分类及亲缘关系研究<sup>[19]</sup>,为其系统发育、分子进化的研究和育种策略制定提供了资料。

2.3.5 群体遗传结构、分化及多样性研究 分子标记已用于研究一些树种的群体遗传结构、估计基因保存时取样策略的效率、了解基因流动和渗入的作用、相关类别间的杂交和它们在产生和维持遗传多样性中的作用,对于鉴定具有遗传多样性和生产力最佳搭配群体等具有重要作用。我国利用分子标记主要进行了林木种间和种内群体遗传结构、分化、多样性分析。利用RAPD方法研究落叶松属树种间的遗传分化、大青杨(*P. ussuriensis* Kom.)及青杨等群体遗传结构及分化、鹅掌楸(*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg.)群体遗传的多样性和黑荆树种源遗传关系等。

随着现代分子生物学的发展,生物技术对未来的树木改良定会产生巨大的影响。生物技术的某些方面(如抗病转基因工程)将拓展育种学家的工作领域,产生一些过去从未有过的性状。一旦分子标记技术与现有的育种程序相结合,育种学家就能以前所未有的速度和精度来鉴定、转移、整合基因。由于分子标记技术直接影响育种方法,它将成为第一个参与商业和政府育种计划的生物技术,也可能是第一个影响植物产量的生物技术。通过检测连锁的分子标记,多基因和主基因的遗传转化将变得相对容易。因此,有可能育成综合许多性状的林木品种,大大提高新品种的性能。20世纪的生物技术主要还是技术开发和科研阶段的工作,产业建设尚在初创阶段;21世纪的生物技术将进入广泛的商业产业化阶段,并进入促进人类社会经济发展的贡献时期。在林业上,基因工程技术培育的高产优质抗逆的林木新品种,将与细胞工程技术培育的新品种一样,不断推向林业生产。相信通过不断的探索和努力,新的林业生物技术将从科技阶段向产业化阶段迈进。今后的任务就是尽快实现这一目标。

### 3 林木遗传改良在我国林业可持续发展中的作用

我国森林资源贫乏,而且日渐枯竭,导致生态环境恶化,木材严重短缺。为了解决上述问题,我国目前已在部分地区施行天然林保护工程,采伐利用已由天然林为主向以人工林为主的战略转变。这就意味着集约培育人工林将在满足不断高速增长木质产品需求和天然林保护中起着越来越重要的双重作用。

发展集约人工林是缓解木材供给不足的根本。据世界粮农组织预测,全球木材消费将由1990年的36.36亿 $m^3$ 增加到2010年的46.59亿 $m^3$ <sup>[20]</sup>。增加的木材需求量将由人工林提供<sup>[12]</sup>。FAO公布的数据表明,利用优良品种营造的人工林生产效率可达到天然林的10倍。林业先进国家通过人工林定向培育技术,用极少的林地面积,生产出大量优质的工业原料。例如,澳大利亚人工林仅占林地的2%,却提供了约1/2的工业用材。智利利用9%的林地生产了占总商品材产量91%的木材。我国自60年代开始营造人工林,保存面积已达3 379万 $hm^2$ ,居世界首位,但能达到用材标准的仅有403万 $hm^2$ <sup>[21]</sup>。长期以来,人工林良种化程度不高,生产中应用的良种平均占有率只有百分之几;树木品种单一,个别短周期速生树种比率达50%,主要以杨树、杉木等为

主; 营林与加工利用脱节, 导致现有已成材的人工林的数量和品质很难满足经济建设和市场的需求, 人工林资源在缓解我国木材供求矛盾中未能起到应有的作用。天然林面积不断减少, 森林资源枯竭, 物种灭绝和由此产生的森林生态系统退化, 森林功能和生态效益低下, 使我国步入天然林不可再减少的阶段。随着经济的发展和人民生活水平的进一步提高, 我国对木材的需求量逐年扩大, 对木材品质的要求越来越高, 对种类的要求也越来越多。解决上述问题的根本途径就是提高单位面积的产量, 采用增益水平较高的良种造林, 全面实现林木的良种化和产品的定向培育。人工林面积的增加不但可以缓解天然林的压力, 延长采伐周期, 还能减少人们对天然林中薪炭材、饲料等次要林产品的需求量。另外, 由于天然林中林下植被收获量减少, 使林下植被中的养分回归土壤之中, 能改善林地条件和促进森林的可持续性。由于林木遗传改良对人工林的发展起着关键性的作用, 更关系到我国林业是否能可持续发展, 所以随着我国天然林保护工程的实施, 林木遗传改良的重要性更加突出了。

#### 4 利用生物技术进行林木遗传改良的重点领域

从近50 a我国林业生产的发展看, 每一次林业生产飞跃都与新良种的广泛采用密不可分。因此, 着眼于21世纪我国林业的可持续发展策略, 针对林木生长周期长、多年生、树体高大等特点, 除利用现有树种的遗传多样性资源和常规改良技术外, 积极有计划地开展生物高新技术研究, 以加速育种进程、提高育种质量、缩短育种周期, 对林木病虫害的无公害防治及林产工业的无公害生产等将有不可估量的作用<sup>[22]</sup>。一切能加速良种培育和推广的生物技术, 将成为今后优先研究的领域, 它们包括:

(1) 林木基因构建。在林木基因工程方面, 虽然对基因转化和检测具有一定研究基础, 但所用的基因均是由农作物中分离出的, 农杆菌、抗菌肽等只在叶子中表达, 在树干上不能表达。林木需要载体必须在树干形成层活组织中生长, 生根农杆菌、内生菌类作为载体可将基因转入林木中。只有构建适合林木的基因才能真正解决林木蛀干害虫问题。

(2) 重要造林树种(杨树、杉木等)高密度遗传图谱构建及数量性状基因位点(QTL)定位。遗传图谱的建立是整个基因组进行系统研究的基础, 主要QTL定位将使鉴定控制这些数量性状基因成为可能, 有利于育种策略和分子标记辅助选择育种, 加速林木改良的进程。

(3) 重要工业用材树种材性分子遗传改良。以往对林木材性改良是宏观研究, 现应侧重利用DNA微观研究控制木纤维、密度及木质素基因, 实现定向培育, 缩短培育周期。

(4) 主要造林树种和经济林树种抗逆和抗病虫基因工程育种。我国“三北”地区病虫害严重, 尤其是蛀干害虫天牛危害极其严重。盐碱地面积很大, 没有适生和经济高效的树种。要想解决这些问题, 生物技术育种的潜力不可忽视, 可能比通过分子技术进行材质改良更容易达到预期目的, 必须对该领域优先研究。

#### 参考文献:

- [1] 张培果. 林木遗传育种的进展与任务[A]. 见: 涂忠虞, 沈熙环. 中国林木遗传育种进展[M]. 北京: 科学技术文献出版社, 1993. 1~3.
- [2] 沈熙环. 巩固我国林木育种成果, 迎接21世纪[A]. 见: 面向21世纪的中国林木遗传育种[C]. 中国林学会林木遗传育种第四届年会. 广西桂林, 1997.
- [3] 徐纬英. 发展森林遗传及树种改良学科努力为林业建设服务[A]. 见: 徐纬英, 张培果. 全国林木遗传育种第五次学术报告会论文集[C]. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1987. 1~4.

- [4] 李强, 韩一凡. 木本植物分子生物学的研究进展[J]. 世界林业研究, 1996, 9(4): 10~17.
- [5] 苏晓华, 郭志伟, 刘挺军. 我国林业生物技术新进展[J]. 林业科技通讯, 1994, (6): 20~21.
- [6] Bradshaw H D Jr, Stettler R F. Molecular genetics of growth and development in *Populus*. A genetic linkage map of a hybrid poplar composed of RFLP, STS and RAPD markers[J]. Theor. Appl. Genet., 1994, 89: 167~178.
- [7] Grattapaglia D, Sederoff R. Genetic linkage maps of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus urophylla* using a pseudo-testcross: mapping strategy and RAPD markers[J]. Genetics, 1994, 137: 1121~1137.
- [8] 尹冬明, 黄敏仁, 王明麻, 等. 利用 RAPD 标记和单株树大配子体构建马尾松的分子标记连锁图谱[J]. 植物学报, 1997, 39(7): 607~612.
- [9] 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[J]. 林业科学, 1998, 34(6): 29~37.
- [10] 谭晓风, 胡芳名, 黄晓光, 等. 银杏 RAPD 分子遗传图谱的构建[A]. 见: 中国林学会. 中国青年绿色论坛——中国林学会第四届青年学术年会论文选集[C]. 北京: 1998. 45~49.
- [11] 李金花, 苏晓华, 张绮纹, 等. 用 RAPD 标记检测与杨树生长和物候期有关的 QTLs[J]. 林业科学研究, 1999, 12(2): 111~117.
- [12] Benet H, Guries R P, Boury S, et al. Identification of RAPD markers linked to a black leaf spot resistance gene in Chinese elm[J]. Theor. Appl. Genet., 1995, 90: 1068~1073.
- [13] Cervera M T, Gusmao J, Stenackers M, et al. Identification of AFLP molecular markers for resistance against *Melampsora lariciopulvina* in *Populus*[J]. Theor. Appl. Genet., 1996, 93: 733~737.
- [14] Devey M E, Delfino-Mix A, Kinloch B B J, et al. Random amplified polymorphic DNA markers tightly linked to a gene for resistance to white pine blister rust in sugar pine[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1995, 92: 2066~2070.
- [15] Newcombe G, Bradshaw H D Jr, Chastagner G A, et al. A major gene for resistance to *Melampsora medusae* f. sp. *deltoides* in a hybrid poplar pedigree[J]. Phytopathology, 1996, 86(1): 87~94.
- [16] Villar M. Molecular genetics of rust resistance in poplars (*Melampsora lariciopulvina* Kleb. / *populus* sp.) by bulked segregants analysis in a 2 × 2 factorial mating design[J]. Genetics, 1996, 143: 479~501.
- [17] Wilcox P I, Sederoff R R. Detection of a major for resistance to fusiform rust disease in loblolly pine by genomic mapping[J]. Applied Biological Sciences, 1996, 93: 3859~3864.
- [18] 苏晓华, 张绮纹, 郑先武, 等. 大青杨及其近缘种遗传变异和系统关系研究[J]. 林业科学, 1996, 4(2): 118~124.
- [19] 唐谦, 顾万春, Ennos R A, 等. 几种落叶松树种叶绿体 DNA 的分化及其系统演化关系的含义[J]. 林业科学, 1995, 31(4): 373~378.
- [20] 关百钧. 2010年世界木材消费预测[J]. 世界林业研究, 1997, 10(4): 10~17.
- [21] 沈照仁. 人工造林与持续经营[J]. 世界林业研究, 1994, 7(4): 8~13.
- [22] 李向辉. 生物技术及其在林业发展中的作用[A]. 见: 面向21世纪的中国林木遗传育种[C]. 中国林学会林木遗传育种第四届年会, 广西桂林, 1997.

## Genetic Improvement of Forest and Sustainable Development of Forestry in China for Next Century

SU Xiao-hua<sup>1</sup>, LI Jin-hua<sup>1</sup>, LU Bao-min<sup>2</sup>

(1. The Research Institute of Forestry, CAF, Beijing 100091; 2. The Forestry Station of Seed and Seedling of Beijing, Beijing 100011)

**Abstract:** The present advances of forest genetic improvement in China were summarized and the problems existing in genetic improvement of forest were analyzed. Application of biotechnology in forest genetic improvement and role of forest genetic improvement in sustainable development of forestry in China were described. The future key fields of biotechnology development in process of forest genetic improvement were presented.

**Key words:** forest; genetic improvement; forestry; sustainable development