

文章编号: 1001-1498(2003)02-0141-05

美洲黑杨 × 青杨 F₂ 代基本材性 性状遗传变异研究

黄秦军, 苏晓华

(中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091)

摘要: 利用美洲黑杨 × 青杨杂交三代谱系探索了木材密度、纤维长、纤维宽、纤维长宽比和微纤丝角等性状的遗传变异规律。结果表明: 基本密度与纤维长受主基因的控制, 表现为“质量-数量性状”, 其杂种优势明显且在 F₂ 代中继续存在; 纤维宽与微纤丝角表现出较为典型的微效多基因控制的数量性状遗传特点; 纤维宽与基本密度、纤维宽与纤维长宽比均为显著负相关; 基本密度与纤维长和微纤丝角均为弱负相关, 与纤维长宽比为弱正相关; 纤维长和纤维宽、纤维长和纤维长宽比显著相关; 而微纤丝角与纤维长、纤维宽和纤维长宽比之间不相关。

关键词: 美洲黑杨; 青杨; 三代谱系; 木材材性; 遗传变异

中图分类号: S792.113 S781.3 **文献标识码:** A

我国是一个少林国家, 人均森林面积为 0.112 hm², 占世界第 119 位。随着社会经济的发展、生产结构和消费结构的迅速变化, 使我国造纸纤维原料的需求迅猛增加。现有资源, 尤其是天然资源, 难以适应造纸工业的发展与产品结构的调整。通过实施定向集约栽培, 经营短周期的纸浆原料林是缓解我国纸浆原料供需矛盾的根本途径。杨属树种具有速生、成林容易、成活率高、木材纤维长而壁薄、纤维含量高、长宽比大、易漂白及得浆率高等特点, 是阔叶树中理想的造纸原料树种之一^[1]。目前, 杨树人工林木材已成为我国短周期工业材的主要产出木材之一, 广泛地应用于制浆造纸、浆粕及人造板生产等方面。

在杨树优良品种的定向培育中, 与造纸有关的性状为木材密度、纤维形态和微纤丝角等, 是仅次于生长速度的主要考虑因素。对这些性状的改良研究很多, 但多数是针对不同杨树品种间、种源间、无性系间、栽培模式、F₁ 代群体内以及株内变异进行的研究^[2-7]。国内外利用杨树亲三代谱系为材料对某些数量性状进行的研究已有报道。苏晓华等^[8-9]利用美洲黑杨 (*Populus deltoids* Marsh.) × 青杨 (*P. cathayana* Rehd.) 三代谱系对杨叶枯病的遗传变异、叶片数量性状相关联标记及其图谱定位以及鉴别抗杨叶枯病基因连锁分子标记等方面进行了研究。Wu 和 Settler 等^[10-13]进行了毛果杨 (*P. trichocarpa*) × 美洲黑杨亲三代侧枝数量变化、树冠结构、近交衰退、QTLs 定位等方面的研究; 关于木材性状在亲本、F₁ 和 F₂ 三代谱系间的遗传变异规律和性状传递关系的研究仍未见有关报道。本文利用美洲黑杨 × 青杨杂交三代谱系探索材

收稿日期: 2002-04-23

基金项目: 国家“973”重大基础研究课题“树木重要木材性状基因的定位及克隆”

作者简介: 黄秦军(1971-), 男, 云南昭通人, 助理研究员, 北京林业大学在读博士。

性性状的遗传变异研究,了解材性性状在杨树世代间的遗传变异规律,探讨杨树纸浆材优良无性系的选育方法,试图为杨树杂交育种和材性改良寻求新途径,从而为杨树纸浆材新品种的选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料

中国林科院林业所 20 世纪 70 年代利用美洲黑杨为母本,青杨为父本杂交获得了许多 F_1 代杂种,先后选择出数个新品种。1996 年春利用从 F_1 代中选育的个体中黑防 3 号(暂定名 ZH3)与中黑防 1 号(ZH1)杂交得到 F_2 代杂种群体,同时与原祖代和父、母代亲本无性系一并种植于中国林业科学研究院苗圃内。试验按 5 次重复,单株小区设计,所用材料(美洲黑杨、青杨、4 个 F_1 无性系和 67 个 F_2 无性系,共 73 个无性系)均为 1998 年扦插的 1 年生苗。

1.2 材性测定

每无性系取 1 株进行材性测定。所测定的材性性状包括:木材基本密度、纤维丝长、纤维宽、微纤丝角。各试样均为 1 年生苗,从距地面 1 cm 处,向上取 3 cm 木段,采用排水法测基本密度;采用常规析测纤维长度、宽度和微纤丝角,每样株分别测纤维长度 50 根,纤维宽度和微纤丝角各 25 根,取其平均值。

2 结果与分析

2.1 亲本、 F_1 和 F_2 材性性状表现

从测定结果看(表 1), F_1 群体的木材基本密度低于双亲中的低值亲本, F_2 代呈现有广泛的分离,但未见超高亲者,平均基本密度为 $0.387 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$,与 F_1 均值近似;而纤维长则与之相反, F_1 和 F_2 群体的纤维长度均大大超过双亲,其中 F_1 平均为 606 μm , F_2 平均为 650 μm ,即有明显的杂种优势现象。纤维宽、纤维长宽比与微纤丝角的变异相似,分别有一高值

表 1 亲本、 F_1 及 F_2 基本材性性状值

项目	基本密度/ ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)	纤维长/ μm	纤维宽/ μm	纤维 长宽比	微纤丝 角/ $^\circ$
美洲黑杨	0.455	526	12.60	43	16.84
青杨	0.409	539	18.20	30	21.68
中黑防 3 号	0.391	559	15.00	37	21.56
中黑防 1 号	0.366	673	16.50	41	20.48
F_1	0.381	606	16.10	38	21.43
F_2	0.387	650	16.18	40	19.24

亲本和低值亲本, F_1 、 F_2 个体的纤维宽、纤维长宽比和微纤丝角值分散均匀,近似正态分布,呈连续变异,子代的纤维宽均值接近于亲本平均值,而微纤丝角的子代平均值更倾向于父本,即 F_1 均值接近于青杨, F_2 均值接近于中黑防 1 号,但群体内也是呈连续变异模式。从而推测该性状受母本影响小,而受父本影响大。

王克胜^[2]等研究表明在杨树杂种 F_1 代中纤维长、纤维长宽比、木材密度等性状具有明显的杂种优势且受中度到强度的遗传控制,其重复力均在 64.3% 以上。张立非等^[4]对大青杨幼苗的研究表明:大青杨群体内纤维长度和基本密度的广义遗传力分别为 0.475 和 0.345。本试验的 4 个 F_1 单株是从 F_1 群体中选优而保留的,其平均值高于真实的 F_1 平均值,由于 F_2 有广泛的分离现象,且 F_2 的平均表现优于 F_1 ,从而也说明在 F_2 中进行材性性状的选择可行,也就是说通过杂交进行杨树的高世代育种行之有效。

2.2 各材性性状间的相关分析

从相关分析结果来看(表 2), 纤维宽与基本密度($r = -0.479$)、纤维宽与纤维长宽比($r = -0.638$) 均为显著负相关关系; 基本密度与纤维长和微纤丝角之间为弱负相关, 与纤维长宽比为弱正相关, 相关系数分别为 -0.258 、 -0.222 、 0.225 ; 纤维长和纤维宽($r = 0.330$)、纤维长和纤维长宽比($r = 0.504$) 之间为显著正相关关系; 而微纤丝角与纤维长、纤维宽和纤维长宽比之间无相关性, 这与大多数的研究结果相一致^[2,3,5]。王明庥^[5]、朱湘渝等^[3]认为杨树杂种的生长与材性性状间相关不显著或较弱, 生长速度、木材密度、纤维形态和微纤丝角可独立选择; 同时, 木材密度与微纤丝角在 6 年生的不同年轮上均呈极显著相关, 可在幼龄期对木材密度与微纤丝角进行早期选择。

表 2 各木材性状间的相关分析

木材性状	基本密度	纤维长	纤维宽	纤维长宽比	微纤丝角
基本密度	1				
纤维长	-0.258	1			
纤维宽	-0.479 [*]	0.330 ^{**}	1		
纤维长宽比	0.225	0.504 ^{**}	-0.638 ^{**}	1	
微纤丝角	-0.222	-0.059	0.084	-0.128	1

2.3 F₂ 群体木材性状变异分析

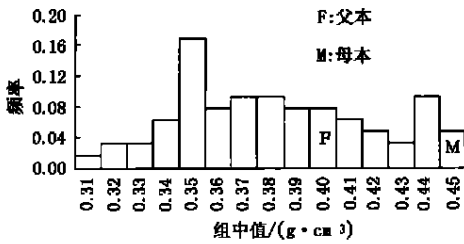
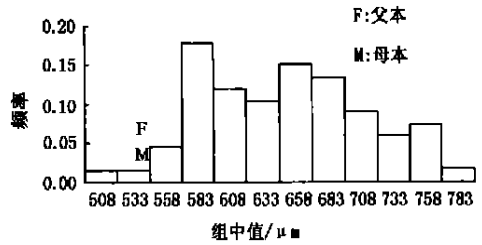
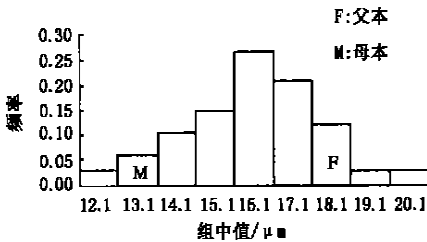
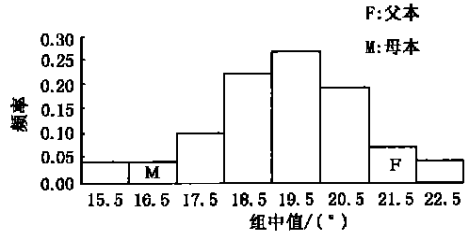
从表 3 中看到 F₂ 群体内个体间各木材性状变异大, 如基本密度的变异幅度为 $0.317 \sim 0.454 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$, 纤维长为 $509 \sim 820 \mu\text{m}$, 纤维宽为 $11.6 \sim 20.2 \mu\text{m}$, 纤维长宽比为 $27.66 \sim 54.18$, 微纤丝角 $13.04 \sim 24.72^\circ$ 。F₂ 群体内纤维长宽比变异幅度最大, 变异系数为 12.27% 。F₂ 群体内有 4.6% 单株的基本密度接近母本美洲黑杨 ($0.455 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$), 32% 的个体超过父本青杨 ($0.409 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$); 97.9% 个体的纤维长度大于父母本, 表明木材基本密度和纤维长度具有一定的杂种优势, 基本密度为负效应, 纤维长为正效应。 2.9% 个体的纤维宽小于母本, 8.9% 的个体超过父本, 89.2% 个体的纤维宽介于母本和父本之间; 纤维长宽比接近于母本, 明显高于父本; 7.4% 个体的微纤丝角小于母本, 7.4% 的个体超过父本, 其余的介于母本和父本之间。

表 3 F₂ 群体木材性状变异分析

项目	基本密度/($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)	纤维长/ μm	纤维宽/ μm	纤维长宽比	微纤丝角/ $^\circ$
F ₂ 平均	0.387	650	16.18	40.49	19.24
最小值	0.317	509	11.60	27.66	13.04
最大值	0.454	820	20.20	54.18	24.72
标准误差	0.0046	7.881	0.2146	0.6070	0.2252
变异系数/%	9.57	9.93	10.85	12.27	9.58
标准差	0.0370	64.15	1.76	4.97	1.8436

Stettler 等^[12]对毛果杨×美洲黑杨 3 代群体的研究也表明: 在 F₂ 代中, 地径和树高等生长性状的变异是连续的且平均值介于双亲之间。然而 Niklas^[13]认为, 在 F₂ 中存在一些极端的个体。本研究中纤维长和微纤丝角性状也表现如此。

从频率分布图看(图 1~4), F₂ 群体在基本密度和纤维长度这两个性状上的分离出现多峰与偏态, 推测该性状受主基因的控制, 表现为“质量-数量性状”或“具有主基因效应的数量性状”; 纤维宽与微纤丝角在 F₂ 群体的分离中则基本上符合单一正态分布特征, 说明这两个性状表现出较为典型的微效多基因控制的性状遗传特点^[14]。

图1 F₂ 基本密度频率分布图图2 F₂ 纤维长频率分布图图3 F₂ 纤维宽频率分布图图4 F₂ 微纤丝角频率分布图

3 讨论与结论

杂种优势是指两个遗传组成不同的亲本杂交产生的子代比双亲具有较强的生活力、生长势、适应性、抗逆性和丰产性等表现的现象。在农作物中,两个亲缘关系较远的品系杂交, F₁ 代往往表现出杂种优势, F₂ 则表现出近交衰退。Stettler 等^[12] 认为由全同胞产生的 F₂ 近交衰退率为 12% ~ 19%, 半同胞的则为 2%。本研究认为 F₂ 代群体木材基本密度和纤维长度的杂种优势继续得到保持, 基本密度为负效应, 纤维长为正效应, 并没有表现出近交衰退(图 1、图 2), 这可能与这两个树种为种间杂交以及异花授粉有关。而农作物往往为自花授粉植物的种内杂交, 纯合性高。

本研究的相关分析表明, 木材基本密度与纤维长、纤维宽和微纤丝角之间都呈现出弱负相关, 基本密度与纤维长宽比为弱正相关, 纤维长宽比与纤维长为正相关关系, 与纤维宽为负相关关系, 这结果与大多数研究者的结论相吻合^[2-6, 15]。木材性状随年龄变化的总体规律是: 随着年龄的增加, 木材密度、纤维长度和宽度逐渐增加, 而微纤丝角渐渐减小。虽然纤维长和纤维宽均随年龄的增长而增加, 但两者增长的幅度并不等速, 可能受不同基因组调控, 纤维长的增长速度要快于纤维宽, 所以纤维的长宽比随年龄的增长而缓慢增长。这也是一般认为幼龄材的制浆性能不如成熟材的原因。

在本研究中 F₁ 和 F₂ 群体的木材基本密度极少有超过双亲的, 而纤维长则与之相反; 纤维宽、纤维长宽比和微纤丝角值分散均匀, 但子代的纤维宽均值接近于亲本的平均值, 而微纤丝角的子代平均值受父本影响更大。经过基因的分离与重组后, F₂ 群体内遗传变异范围广, 从 F₂ 各性状的频率分布图来看, 基本密度与纤维长度这两个性状表现为“质量-数量性状”, 纤维宽与微纤丝角表现出较为典型的微效多基因控制的数量性状遗传特点。

纸浆原料要求木材密度大(0.40~0.60 g·cm⁻³)、纤维较长、纤维长宽比大(35~45)、纤维壁薄、微纤丝角小(5°~10°)为好。根据这些要求, 作者利用基本密度、纤维长宽比、微纤丝角

等性状早晚相关性强, 早期选择完全可行的特点, 在 F₂ 群体中初步遴选出数个基本密度高、纤维长宽比大、微纤丝角小的优良个体并加以无性系化。目前, 这些无性系已经达到纸浆工业对原料材性指标的基本要求。

参考文献:

- [1] 赵天赐, 陈章水, 王彦, 等. 中国杨树集约栽培[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1994
- [2] 王克胜, 卞学瑜, 佟永昌, 等. 杨树无性系生长和材性的遗传变异及多性状选择[J]. 林业科学, 1996, 32(2): 111~ 117
- [3] 朱湘渝, 王瑞玲, 佟永昌, 等. 10 个杨树杂种组合木材密度与纤维遗传变异研究[J]. 林业科学研究, 1993, 6(2): 131~ 135
- [4] 张立非, 姜笑梅, 苏晓华, 等. 大青杨等天然群体幼苗基本材性变异研究[J]. 林业科学研究, 1996, 9(5): 517~ 520
- [5] 王明麻, 黄敏仁, 李火根, 等. 黑杨派新无性系木材性状的遗传改良[J]. 南京林业大学学报, 1989, 13(3): 9~ 6
- [6] 童再康, 郑勇平, 罗士元, 等. 黑杨派南方型新无性系纸浆材材性株内变异规律[J]. 浙江林学院学报, 2000, 17(4): 345~ 349
- [7] 李大纲, 徐永吉. 造林密度对 1- 63 杨木材密度的影响[J]. 江苏林业科技, 1994(1): 6~ 8, 11
- [8] 苏晓华, 李金花, 陈伯望, 等. 杨树叶片数量性状相关联标记及其图谱定位研究[J]. 林业科学, 2000, 36(1): 33~ 40
- [9] 苏晓华, 张绮纹, 沈瑞祥, 等. 美洲黑杨 × 青杨 F₂ 代抗杨叶枯病遗传变异研究[J]. 林业科学研究, 1998, 11(6): 565~ 568
- [10] Wu R, Stettler R F. Quantitative genetics of growth and development in *Populus*. I. A three generation comparison of tree architecture during the first two years of growth[J]. Theor Appl Genet, 1994, 89: 1046~ 1054
- [11] Bradshaw H D, Stettler R F. Molecular genetics of growth and development in *Populus*. IV. Mapping QTLs with large effects on growth, form, and phenology traits in a forest tree[J]. Genetics, 1995, 139: 963~ 973
- [12] Stettler R F, Bradshaw H D, Heilman P E, et al. Biology of *Populus* and its implications for Management and Conservation[M]. Ottawa. CRC Research Press, 1996
- [13] Niklas K J. Plant Biomechanics[M]. Chicago and London. The University of Chicago Press, 1992
- [14] 王建康, 盖钧猛. 利用杂种 F₂ 世代鉴定数量性状主基因—多基因混合遗传模型并估计其遗传效应[J]. 遗传学报, 1997, 24(5): 432~ 440
- [15] 邱肇荣, 刘君良, 张士诚. 长白落叶松木材管胞微纤丝角的变异研究[J]. 吉林林学院学报, 1996, 12(3): 152~ 155

Study on Genetic Variation of Wood Properties in Three-generation Pedigree of *Populus deltoids* Marsh. × *P. cathayana* Rehd.

HUANG Qinjun, SU Xiao-hua

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

Abstract: A Three generation of *Populus deltoids* × *P. cathayana* was used to study the genetic variation of basic wood properties and the results showed that: wood specific gravity and fiber length have major gene effects of quantitative traits and the heterosis of those traits exist in F₂ population; the other way round, fiber width and microfibril angle have polygene effects of quantitative traits. High negative correlations were found between fiber width and specific gravity, fiber width and ratio of length to width. High positive correlations were found between fiber length and fiber width, fiber length and width and ratio of length to width. And correlations were not found between fiber length and microfibril angle, fiber width and ratio of length to width. This research can provide reference for pulp wood breeding and selecting of poplars.

Key words: *Populus deltoids*; *P. cathayana*; three-generation pedigree of poplar; wood properties; genetic variation