

我国杨树育种的研究进展及对策^{*}

苏晓华¹, 丁昌俊^{1,2}, 马常耕¹

(1. 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;

2. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

摘要: 简要介绍了我国杨树育种研究的发展历程、进展状况及取得的成就, 分析了制约我国杨树良种选育的主要因素, 提出了今后我国杨树育种应以社会需求为导向, 制定长短目标结合的系统育种计划, 大力丰富并创新杨树种质, 重视亲本选择, 加强生态育种和低耗高效型品种选育, 在不断革新的育种理论和技术基础上, 探索建立现代杨树育种体系, 从而促使我国杨树育种获得新突破。

关键词: 杨树育种; 研究进展; 限制因素; 发展对策

中图分类号: S792.11

文献标识码: A

Research Progress and Strategies of Poplar Breeding in China

SU Xiao-hua¹, DING Chang-jun^{1,2}, MA Chang-geng¹

(1 Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration,

Beijing 100091, China; 2. Key laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education,

Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: This paper briefly introduces the research progress and achievements of China's poplar breeding, and tries to identify the main factors restraining poplar breeding in China. Strategies for the development of poplar breeding in China were proposed: Making systematic breeding programmes by combining long and short-term objectives under the guidance of the society needs; Paying attention to the parent choices; Enriching and creating the genetic base of poplar breeding; Maintaining genetic diversity in breeding programs and promoting selection and breeding for high efficient resources use; Based on constant innovation in breeding theory and technology, the modern poplar breeding system is going to be established. And new breakthroughs will be achieved in China's poplar breeding.

Key words: poplar breeding; research progress; restraining factors; strategies

我国是个缺材少林的国家, 杨树 (*Populus spp.*) 由于生长迅速、繁殖容易、适应性强、木材用途广, 其栽培繁育历来受到重视。自 20 世纪 40 年代开展的杨树种间杂交试验始^[1], 历经半个多世纪的发展, 我国杨树育种工作取得显著成绩, 不仅选育出一批生长表现优良的杨树品种, 而且育成的品种已在国内各大栽培区推广种植。截至 2007 年, 我国杨树人工林总面积已达 700 万 hm^2 , 杨树人工林在我国特别是北方的生态防护林建设和工业用材林建设中发挥

了巨大作用^[2]。随着经济的发展, 社会对杨树良种的需求日益增长, 而现实的杨树良种选育由于受有效育种资源缺乏、主栽培区和自然分布区不一致、育种理论和方法不完善等限制, 育种在时间和效果上都相对滞后。我国杨树育种需要尽快过渡到现代育种方向上来, 制定系统的育种计划, 大力丰富育种资源, 在不断革新的育种理论和现代生物技术基础上, 探索建立现代杨树育种体系, 从而及时获得高效的杨树良种并使其更好地发挥生产潜力。

1 我国杨树育种的发展及现状

1.1 20 世纪 40—60 年代的杨树育种

1946 年,在著名育种学家叶培忠先生的带领下,河北杨 (*P. hopeiensis* Hu et Chow) 与山杨 (*P. davidiana* Dode)、河北杨与毛白杨 (*P. tomentosa* Carr.) 的杂交试验^[1] 得以开展,正式开始了我国杨树育种工作在科学研究层面上的探索。20 世纪 50 年代中期,国家进行了有计划有目的的杨树育种项目,主要是以国产杨树为主(包括少量引进的黑杨)的大规模杂交育种研究,既有室内切枝杂交,也有室外以一株雌株为母本大批量与多个父本种的立木树上杂交,并把初选无性系散发到各地作为区域试验,在此期间育成了以北京杨 (*P. beijingensis* W. Y. Hsu)、群众杨 (*P. × xiaozhuanica* W. Y. Hsu et ling cv. 'Popularis')、合作杨 (*P. × xiaozhuanica* W. Y. Hsu et ling cv. 'Opera') 等命名的我国第 1 批杨树优良品系^[3]。这一时期杨树育种工作的特点是:以国产乡土杨树为育种主体,同时也引进了少量国外杨树品种,如加拿大杨 (*P. canadensis* Moench.)、I-214 杨 (*P. × euramericana* (Dode) Guineir cv. 'I-214')、沙兰杨 (*P. × euramericana* (Dode) Guineir cv. 'Sacrau 79') 等^[4];杂交用亲本种多;杂交批量多、组合多;组合和基因型入选率低;推广的品种由多个无性系组成^[5]。由于以国产种质为主,亲本种的遗传性受限制,虽使原有杨树栽培区生产力大幅度提高,但入选无性系不能适应黄河以南高温高湿和短日照的自然条件,栽培区未能扩大,杨树产业种植仍限于黄河流域以北的低生产力地区。

1.2 20 世纪 70—90 年代的杨树育种

1.2.1 育种资源的收集利用

20 世纪 70 年代,我国从意大利、荷兰、比利时等国引进了一批杨树育种资源。随着我国 80 年代加入国际杨树委员会,扩大了杨树引种的渠道和规模,引进的无性系数量达到数百个^[4,6]。特别是引自意大利的美洲黑杨南方型无性系 I-63 杨 (*P. deltoides* cv. 'Harvard')、I-69 杨 (*P. deltoides* cv. 'Lux') 和欧美杨杂种无性系 I-72 (*P. × euramericana* cv. 'San Martino') 能够很好地适应我国亚热带地区的自然气候条件,而且具有较高的生产力^[3,7]。建立了国内首个黑杨派杨树基因库,以此作为资源收集、评价的研究平台,从中筛选出一批综合表现优良的无性系^[4,8],为提升我国南温带黄河流域杨树生产力创造了优质的种植材料。

国外白杨派无性系如美洲山杨 (*P. tremuloides* Michx.)、大齿杨 (*P. gnandidentata* Michx. cv. 'Faverit') 等在我国成功引种^[1],为我国乡土树种改良、优良无性系筛选、杂交品种选育提供了宝贵的育种资源料。

1.2.2 优良品种选育

随着 1972 年吴中伦等将美洲黑杨南方型无性系 I-69 杨、I-63 杨成功引种我国和北方型美洲黑杨山海关杨的再发现,以此两型美洲黑杨为主体亲本,到 90 年初我国已培育出一批包括中林系统、南林系统和陕林系统在内的新品系^[5],彻底改变了我国杨树栽培的格局。概括起来可以归纳为 6 大系列^[6,9]:中林抗虫系列^[10]、中林速生系列、中皖系列^[11]、南林速生系列^[12]、北林倍性育种系列^[13]、北方抗寒系列^[14-17](主要包括辽宁及黑龙江育成的新品系)。我国步入了以美洲黑杨种质为基础的品种国产化育种时代,利用外来杨树创造出的优良品种(系),不仅提高了生产力,而且把杨树产业种植扩大到长江流域,但忽视了北方区品种的更新研究,辽阔干旱和半干旱区仍缺乏可换代品种。

近代杨树育种的研究弥补了早期杨树育种良种局限于三北地区的不足,用国产品种丰富了黄淮和江淮高温高湿短日照地区杨树栽培品种,并使南方型美洲黑杨的栽培区向北推进;但在育种方式上仍然停留在一次性短期育种水平,随机取用种内个体(未选择的)做亲本,研究仍停留在 F₁ 的有价值无性系的选择上,选择程序和方法并无很大改变,对指导进一步育种的理论信息重视不够。

1.3 20 世纪 90 年代至今的杨树育种

20 世纪 90 年代以来,随着经济社会的发展和科学技术的进步,新的育种理论和方法不断出现,我国杨树良种选育发生了巨大转变^[9]。以产品服务社会 and 理论有所创新为指导,将选育品种的生产可操作性和方法配套的栽培经营体系结合起来研究,重视国内外主要杨树基因资源的收集、评价和利用以及现代生物技术特别是杨树重要经济性状分子水平上操纵技术的研究,以提高育种效率、扩展育种目标,这是该时期杨树良种选育研究的主要特点。

杨树育种的目标向专用性育种和优质高抗多性状综合改良转变,追求育种与环境、林种和材种需求的紧密统一^[9]。在新的育种理论指导下,培育出一批与以往不同的杨树优良新品种,如中林抗寒系列(西丰 25 号杨 (*P. deltoides* × *P. cathayana* cl. 'Xifeng_25')、西丰 6 号杨 (*P. deltoides* × *P.*

cathayana cl. 'Xifeng_6') 等)^[18]。不仅收集了一批重要的乡土树种基因资源,而且以“948”项目为依托大规模引进了美洲黑杨、欧洲黑杨等我国十分短缺又迫切需求的特异资源和种质^[6],大大丰富了我国杨树育种资源。在引进资源的基础上开展了杨树工业用材林速生与材质综合选育研究,选出一批综合表现优良的无性系,如欧美杨 107 号 (*P. × euramericana* cv. 'Neva')、108 号 (*P. × euramericana* cv. 'Guariento'), 并进行大面积推广种植。

现代生物技术尤其是基因工程技术应用于杨树良种选育,使得杨树育种工作迅速发展。杨树基因工程育种成效显著,不仅获得抗虫、抗病、抗逆境转基因杨树植株^[19-28],优质纸浆材的转基因杨树新品系也即将走向产业化^[29],实现了抗食叶害虫基因工程欧洲黑杨的商品化生产,而且成功获得了转多基因多抗(抗蛀干害虫、耐盐碱、抗旱、耐涝)杨树株系^[30],并已进入环境释放和生产性试验阶段,使我国该领域研究达到了世界先进水平。在杨树分子标记辅助育种研究方面,与抗病、材性紧密连锁分子标记的获得^[31-33],以及对控制杨树生长、物候、材性等重要性状的 QTL 作图研究^[34-37],为杨树功能基因的分离克隆和性状的早期选择奠定了初步的理论和方法基础。杨树全基因组序列测定的完成^[38-39],为采用蛋白质组学技术、全基因组芯片技术分析杨树木质部发育相关基因和抗旱耐盐、抗病、抗冻有关的调控基因、转录因子及下游功能基因提供了条件,奠定了杨树抗逆和木材性状基因工程的改良基础,为基因组时代的杨树分子育种研究提供了前所未有的大好机遇。

2 中国杨树良种选育的主要限制因素

2.1 主栽培区与种的自然地理分布不同——生态适应性弱

杨树在我国的自然地理分布区域约在 25°~53°N, 76°~134°E, 遍及东北、西北、华北和西南等地,即从寒温带针叶林区到亚热带常绿阔叶林区,从森林草原区到干旱荒漠区均可见天然生长的杨树;但多数在山区,主要分布在北方海拔 500 m 左右的低山地区以及中、西部海拔 1 000 m 以上的高山区、高原区^[40]。我国杨树集中栽培区为长江中下游各省,淮河、黄河流域各省以及东北三省和内蒙东部及河套地区,即主要在低海拔的河流沿岸和平原地区,大约可分为九个规模化栽培生态区: 北温带松

嫩平原—三江平原区; 温带的内蒙东部和吉、辽西部森林草原区; 温带的环渤海—海河平原区; 中纬度暖温带的黄淮—汾、渭河平原区; 长江中下游及钱塘江—杭州湾周边区; 黄河两套灌区及桑干河流域; 河西走廊—新疆北部绿洲灌溉区; 南疆绿洲区; 青海高原东部黄河—湟水灌溉区。其中,长江中下游主栽品种为美洲黑杨,淮河流域和黄河流域各省主栽各种欧美杨,东北和内蒙、甘肃及新疆以小叶杨 × 欧洲黑杨的杂种为主,同时栽种少量北方型欧美杨。这些主栽品种多数为黑杨派种质,而我国只有新疆阿尔泰地区有欧洲黑杨的天然分布,自然分布种被边缘化。由于杨树栽培区与种的自然分布区空间异位,选育出来的品种对栽培区的生态环境条件适应较弱,不能很好地利用栽培区的自然生态因子发挥其生产潜力,从而导致品种产量低,育种可用性差。

2.2 自然资源丰富与有效育种资源缺乏——遗传基础窄

我国是杨树分布中心区之一,国产杨树有 53 种之多,居世界各国之首,但却极缺乏高生产潜力的黑杨派树种种质。这与商品化栽培区以美洲黑杨、欧美杨及欧洲黑杨与青杨派杂种为主栽品种的育种需求相矛盾。近年来,虽然引进了一些高生产潜力的美洲黑杨和欧洲黑杨外来资源,但有效基因的丰富度仍不能适应我国气候区多样性的需要。

由于有效的杨树原生种质匮乏,造成育成品种遗传基础狭窄,不仅育成品种的生长节律与栽培区气候不完全匹配,而且未能充分利用当地水热条件,导致生产力较低,而且病虫害严重,存在较大的生态风险。

2.3 育种理论和方法不完善——育种效率低

我国杨树育种经历 50 余年的发展,虽然取得不少成绩,但是育种的理论、方法都尚待完善。长期以来,我国杨树良种选育只重视在大量杂交组合的形成和 F₁ 群体中的选择,对杂交后代的目的性状表现预见性差,育种效率低。育种工作缺乏亲本选择的理论基础探讨,轻视性状互补,单纯强调所谓的种间杂种优势,每次杂交都要重新从未改良群体中随机选择亲本开始,育种目标不明确,效果差。如我国从 20 世纪 50 年代起做过数百个种间、派间的杂交组合,但平均起来,每 30 个杂交组合还选不出一个优良无性系,选择效率比同期的国外杨树良种选育低很多^[41]。育种策略简单,缺乏长期稳定的研究计

划,不重视重要性状遗传变异及其测定方法的研究,在品种形成过程中忽视基因型与环境(即栽培区生态因子综合)的互动,只是把在一个地区育成的品种分送各地作区域化试验,即适应性(范围、地域等)测定。由于测定时间短,种植轮伐期长,致使不能正确选定不同栽培区(育种区)的适宜品种,大规模、长期生产应用后出现不适应,不能发挥品种应有的作用。在育种方法和手段上仍停留在传统水平,现代生物技术与常规育种研究结合不够紧密,没有更好地发挥出优势。

3 我国杨树良种选育发展对策

总结50多年育种和生产利用的经验教训,我国杨树良种选育必须遵循生物与其生存环境协调统一、环境与资源可持续利用原则,以服务社会需求为理念,坚持短期目标和长期目标紧密统一;以常规育种为主导,同时注重现代生物技术与常规育种技术的有机融合,建立以亲本选择创造为基础、以生态育种理念(分栽培区即育种区)为指导、不断吸收现代生物技术和分子遗传学成就、重视各地自然选择压力和栽培水平的现代杨树育种体系,从而缩短育种过程和品种投产时间,使品种在充分适应性基础上发挥出高生产潜力。

3.1 以社会需求为导向,育种目标长短结合

随着经济的发展,加之全球气候的变迁,社会对杨树良种的需求由单一的木材向产量、品质、适应性、抗逆性等多样化转变;因此,我国杨树育种必须以社会需求为导向,制定近期需要与潜在需要、目标性状和非目标性状兼顾、长期可持续改良和短期育种紧密统一的系统育种计划。短期育种是根据目前社会对杨树良种的要求,充分利用现有育种资源和技术条件,最大限度地选育出满足现实生产需要、目标性状优良的杨树品种,主要是育种时间相对较短、经济效益明显的无性系选择。长期育种的目的在于育种资源持续有效利用,即维持足够的遗传变异,包括目标性状和非目标性状,为将来的良种选育创造基础,为社会对良种的潜在和长远需求做准备。国外的育种实践表明^[41],在长期育种中,有计划地改良育种亲本,可以使育种群体和杂种无性系的遗传品质持续高效的提高,从而获得更好的育种效果。

3.2 丰富育种资源,创新杨树种质

作为育种工作的物质基础,育种资源的丰富度和有效性直接决定良种选育的成败。由于选育品种

必须兼备优良经济性状、较强适应性和抗逆性才能真正发挥良种的作用,杨树育种工作首先要具备包含足够有益遗传变异的育种资源。其一,立足国内,重视乡土杨树种质资源收集。我国乡土杨树资源丰富,特别是主要分布于东北、西北、西南地区的青杨派、白杨派树种,种类居世界之首^[42]。这些杨树都是经历了我国自然环境的长期选择而保存下来,对环境适应能力很强,虽然不是都具有很好的速生性,但可能具有一些特殊性状,可在多世代育种中改良、创新亲本。因此,要分育种区建立乡土育种资源的保存群体,并根据不同育种目标的需求,选择包含生长快、材质优、抗病、抗虫、抗逆性等多种性状类型个体的代表性群体进行保存。其二,必须认识到种质资源缺乏是我国杨树育种事业一直落后于国际先进水平的主要原因,加大力度突破速生优良种质匮乏瓶颈,以提升我国杨树产业化能力。生产实践已证明,美洲黑杨和各种生态适应型的欧美杨是我国各地商业化品种的主体^[43]。近年来,虽然美洲黑杨、欧洲黑杨等我国十分短缺又迫切需要的遗传种质资源规模化地引入^[6],但有效基因的丰富度仍不能适应我国气候区多样性的要求,且引进资源的保存和改良受到很大限制。因此,必须在轮回改良的多世代多群体的育种理论指导下,积极开展有计划、有目标、实用性强的黑杨组基因资源系统的引入工作,丰富我国杨树种质。第三,利用人工方法创造育种资源。如利用转基因技术、辐射诱变技术、航天育种技术都可以获得新的变异和基因型资源,这些基因资源通过必要的观察测定后,能够作为新的育种资源。此外,在多世代育种过程中,改良后的亲本也可以成为新的杨树种质。尽可能地发掘、收集、保存各种育种资源,为收集的育种资源建立表型及分子学档案,创新杨树育种种质,并滚动式动态经营育种资源群体,通过分子标记的遗传多样性评价不断弃旧补新,从而保证我国今后杨树育种的强劲创新能力。

3.3 重视亲本选择,提高育种效率

50余年来,我国杨树育种一直停滞在不重视亲本遗传改良,只在亲本种中随机选用基因型杂交,重点仅放在从杂种一代中选出的少数优良无性系水平。很少从有利用的种内种源间、个体间(基因型间)遗传变异方面考虑,更无简单轮回选择举措。多世代轮回选择育种重视亲本的选用,把亲本改良作为有目的育种的基础,先用一般配合力改良原则聚合有利性状于亲本,再选用两个性状可互补、又可能

产生杂种优势的亲本组合成预见性高的杂交组合,通过 F_1 子代的产生获得并改良双亲的加性和非加性基因效应^[44],最后在 F_1 中选择。国外育种研究表明,在轮回选择理论的指导下,有计划地改良育种亲本,可以使育种工作获得较大增益^[45-46];然而,由于在种间杂交程序中将亲本 A、亲本 B 及其 F_1 代杂种联合选育的成本过高,阻碍了轮回选择的进一步应用。近年来,国外育种学家研究提出,采用种内杂交育种值来指导亲本群体的选择^[47],以降低由于树种间杂交可育能力不足带来的种间杂种育种值估算难度^[48],依据单一树种和树种间组合亲本育种值的相关性开展混合育种,可以提高种间杂交子代测定的效率^[49],从而促进长期改良程序的经济性^[50-51]。

中国杨树育种要想取得新的突破,必须在充分利用不同水平(种源、家系、无性系等)遗传变异的基础上,开展亲本群体的多世代遗传改良,建立种内一般配合力高的育种群体;以交互轮回选择为手段,结合种内杂交育种值与种间组合亲本育种值的相关性分析,创造和选配种间高杂交力的亲本,提高种间杂交的育种效率。在亲本的多世代改良过程中,对于目的性状的选择评价,要把复合性状剖析成其构成因素,然后分别选择通过改良的基础性状来改良的原则,如材积由树高、直径、削度、树干通直度、枝干比等决定,要了解材积的决定因子,分别进行评价选择。运用多世代轮回选择理论创造持续育种群体,把亲本改良作为提高杂种优势的根本,创建高育种值的核心种质,从而在继承性和可持续性上提高杨树育种效率和质量。

3.4 加强生态育种和低耗高效型品种选育,持续有效利用环境资源

植物只有与其生长环境协调统一,即具有较强的生态适应性,才能充分发挥其生产潜力。过去进行的杨树育种是先育成品种再通过引种或新种的区域性生产试验确定适种范围,后果就是引种时间短,外域品种不能完全符合本地独有的生态条件,既存在长期的生态风险,又不能主动发挥生产潜力。如生态脆弱区引进外域杨树品种一般都因不适应而终被生产淘汰;另外,引入品种由于生长节律不能与本地自然气候节律吻合,浪费本地光热资源。目前长江流域以南种植的品种就因夏季高温,中夏停止生长或早期落叶而浪费当地秋季的光热资源。我国从 20 世纪 90 年代针对地域辽阔、复杂多样的生态环境,在育种区概念的基础上初步探索性地开展了杨

树生态育种研究,即把各生态自然选择压力作为育种动力,立足在适应性的基础上生产力最大化。“十五”以来,中国林业科学研究院推出了具有地域特色的杨树新品种,如适宜青海高原独特生态类型的西丰杨系列品种^[18],使近半个世纪泛性育种模式转到专性育种区育种的模式上来。现实证明生态育种对植物品种创新是非常必要的,各地推广在本地区(育种区)选出的品种,不但可减少生态风险,又充分利用本地自然生产力资源获得高产。针对我国的气候特点形成的栽培区(育种区)特点和各区域的杂交优势群模式,坚持自然选择压力和人工选择压力结合的生态育种原则,开展了与材种需求的经营模式相适应的域性、专性育种工作。

育种的目的是栽培,而栽培是为了获取效益。因此,杨树育种要由过去的高产、高抗、优质向既高产、多抗又优质、高效(降低经营成本和保护环境)的方向发展,即由过去的单纯考虑高产出转向注意低投入与高产出结合(水肥投入少),把低耗和高资源利用作为无性系评价选择的重要目标性状之一,开展以水分和养分利用效率为中心的营养遗传学和育种学研究,通过多层次的串联式选择压筛选,培育适合不同生态区气候的资源高效型品种,使品种更加符合当地生态条件和经营水平,实现经营工业人工林的经济回报率最大化,达到环境友好、经营者获利。

3.5 探索现代生物技术与常规育种的有效结合,建立现代杨树育种技术体系

林木由于本身独特的生物学特性,常规手段的遗传改良效果受到很大限制。常规有性杂交是亲本性控制基因的全基因组群体融合和重组过程,但这种重组过程目前还不可能调控,子代群体分化表现出巨大的随机性和模糊性。根据双亲的表现还不能预言必然获得品种设计所锚定的目标性状组配,加之有些预定目标性状也不是亲本可能携带的。现代生物技术是创新林木育种系统的有力工具,探索现代生物技术与常规育种有效结合,探讨在常规育种各个环节中为提高鉴别、选择等过程中正确运用生物技术的高效性,以创建效率更高、功能更强的杨树育种新技术体系,从而加速育种进程,提高育种效果。就杨树而言,育种目标追求的高产、优质、多抗性性状一般为数量性状遗传特性,由多基因控制,涉及的基因位点很多,需将这些有利基因组合到同一超高产杨树品种,而常规育种手段是无法实现这一目的的。现代生物技术特别是遗传转化技术和分子

标记技术在杨树良种选育过程中的应用,使常规育种的一些环节全面更新。转基因技术是目的基因的单体调控,育种成效显著,获得了抗虫、抗病、抗逆境转基因杨树植株^[20-28]、优质纸浆材的转基因杨树新品系^[29]和转多基因多抗杨树株系^[30],但由于多种原因转基因林木还未真正达到实用阶段。过去的习惯作法是把已投产的既成品种作为受体,育种效果并不是很理想,今后可以在无性系选择早期就把目的基因转入初选无性系,补充 F₁ 所缺基因,作为选择的一个组分纳入新无性系综合评价过程,使转基因技术成为补充杨树有性育种性状组配不可控性的有力工具。20 世纪 90 年代初开始的林木分子育种技术使杨树常规育种的许多环节得到了整合,取得了显著的研究进展^[31-37],但也面临着许多挑战^[52]。目前利用分子标记技术进行直接选择还没有真正实现,还需要对表型性状进行精确的测定与分析,从而使可获得的大量基因组信息真正能有效地应用于实际育种操作。

杨树全基因组序列测定的完成以及植物基因组和蛋白质组学工具的开发,杨树功能基因陆续被克隆,标志着杨树育种已进入功能基因组时代。杨树全基因组序列信息和功能基因的克隆鉴定将有助于对有利基因进行剪切、集合和改良,这使通过基因设计育种培育出在高产、优质、抗逆性等方面都具有强优势的超级杨树品种成为可能。基因设计育种是指从基因、表达、细胞层次上研究生物体(植物品种)所有成分的网络互作行为和生长、发育过程及其对环境反应的动力学行为,并了解其作用机制,继而使用各种“组学”(基因组、转录组、蛋白质组、结构基因组、代谢组、生理组、生物信息)数据,在计算机平台上建模、预测和验证,构建出符合育种目标的品种设计蓝图,最终结合育种技术实践(包括分子育种技术)培育出符合设计要求的植物新品种^[53]。分子标记辅助育种、遗传转化和基因组学研究是基因设计育种的技术和理论基础。目前,基因设计育种尤其是基因组辅助育种(包括全基因组分子检测技术、虚拟基因组技术、全基因组 QTL 定位技术和定向诱导基因局部突变技术)已成为作物水稻后基因组时代育种的研究热点,并获得了设计目标与实际育种要求相符的水稻分蘖理想基因型^[54],对于林木也开始进行桉树基因组的选择尝试研究^[55];然而,基因设计育种是相当复杂的,现有杨树育种的研究基础与基因设计育种相距尚远,尽管如此,随着各种“组

学”的发展,基因发掘和基因互作研究的深入,精确分子连锁标记技术和其它育种技术的改进以及基于基因型和目标表型的高通量数据库的逐步建立,杨树基因设计育种将成为现代杨树育种体系的重要内容。

在经济和社会迅速发展的 21 世纪,科学技术的进步日新月异,林木育种的理论和技术也必将不断革新,因此,杨树育种必须尽快过渡到现代育种方向上来,在多世代轮回选择理论的指导下,广泛收集有效的育种资源,采取多世代长短期育种相结合的策略,滚动式动态经营种内育种群体,从而持续提升育种效果,构建现代杨树育种体系。杨树基因组测序的完成及其全基因组芯片的开发,为现代生物技术与常规育种技术的有机结合提供了新的思路,势必加速多年生林木遗传改良进程、优化林木遗传育种程序^[39]。随着现代生物技术的不断发展,现代杨树育种体系的逐步建立,加之林业科研环境的不断改善,我国杨树育种工作在不久的将来会取得新的突破。

参考文献:

- [1] 何承忠,张志毅,安新民,等.我国杨树育种现状及其展望[J].西南林学院学报,2006,26(4):86-89
- [2] 方升佐.中国杨树人工林培育技术研究进展[J].应用生态学报,2008,19(10):2308-2316
- [3] 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[J].世界林业研究,1994,7(3):23-29
- [4] 张绮纹,苏晓华,李金花,等.美洲黑杨基因资源收存及遗传评价的研究[J].林业科学,1999,35(2):31-37
- [5] 马常耕.我国杨树杂交育种的现状和发展对策[J].林业科学,1995,31(1):60-68
- [6] 苏晓华,丁明明,黄秦军.外来杨树遗传资源及其存在的问题[J].林业科学研究,2005,18(6):743-748
- [7] 张忠涛,孙乐智.我国的杨树资源与开发利用[J].林业建设,2001(5):21-24
- [8] 刘 闯.国内外杨树发展现状与趋势[J].辽宁林业科技,1993(1):47-50
- [9] 苏晓华,黄秦军,张冰玉,等.中国杨树良种选育成就及发展对策[J].世界林业研究,2004,17(1):46-49
- [10] 韩一凡.美洲黑杨南抗 1 号、2 号新品种选育[J].林业科技开发,1997(3):18-20
- [11] 黄东森.中林 46 等 12 个杨树新品种杂交育种——不同气候带杨树育种研究[M]//杨树遗传改良.北京:北京农业大学出版社,1991:8-38
- [12] 潘惠新.杨树新品种选育研究[J].林业科技开发,2002(3):3-4
- [13] 朱之梯,林惠斌,康向阳.毛白杨异源三倍体 B301 等无性系选育的研究[J].林业科学,1995,31(6):499-505
- [14] 陈鸿雕,刘志成,潘成良,等.抗病速生新杂交种辽宁杨、辽河

- 杨、盖杨的选育[J]. 辽宁林业科技, 1995(5): 1 - 6
- [15] 董雁, 王丽钧, 王玉华, 等. 耐寒、速生杨树新无性系研究[J]. 辽宁林业科技, 1999(2): 6 - 10
- [16] 温宝阳, 周丽君, 李晶, 等. 杨树新品种——中黑防 1、2 号杨[J]. 林业科技通讯, 2000(4): 13 - 14
- [17] 王福森. 杨树新品种——拟青杨 × 山海关杨选育成功[J]. 防护林科技, 2000(1): 30
- [18] 杨自湘, 苏晓华, 黄秦军, 等. 西丰杨系列无性系育种报告[J]. 青海农林科技, 2004(S1): 11 - 13
- [19] 王敏杰, 卢孟柱. 林木基因工程育种现状与发展趋势[J]. 世界林业研究, 2002, 15(3): 7 - 13
- [20] 王学聘, 韩一凡, 戴连韵, 等. 抗虫转基因欧洲美杨的培育[J]. 林业科学, 1997, 33(1): 69 - 74
- [21] 郝贵霞, 朱祯, 朱之悌. 转 *CpTI* 基因毛白杨的获得[J]. 林业科学, 2000, 36(专刊 1): 116 - 119
- [22] 饶红宇, 陈英, 黄敏仁, 等. 杨树 NL-80106 转 *Bt* 基因植物的获得及抗虫性[J]. 植物资源与环境学报, 2000, 9(2): 1 - 5
- [23] 杨传平, 刘桂丰, 梁宏伟, 等. 耐盐基因 *Bet-1* 转化小黑杨的研究[J]. 林业科学, 2001, 37(6): 34 - 38
- [24] 刘斌, 李红双, 王其会, 等. 反义磷脂酶 *Dr* 基因转化毛白杨的研究[J]. 遗传, 2002, 24(1): 40 - 44
- [25] 诸葛强, 王婕琛, 陈英, 等. 豇豆胰蛋白酶抑制剂 (*CpTI*) 抗虫转基因新疆杨的获得[J]. 分子植物育种, 2003, 1(4): 491 - 496
- [26] 张冰玉, 苏晓华, 李义良, 等. 转双价抗蛀干害虫基因杨树的获得及其抗虫性鉴定[J]. 林业科学研究, 2005, 18(3): 364 - 368
- [27] 张冰玉, 苏晓华, 李义良, 等. 转抗鞘翅目害虫银腺杨的获得及其抗虫性的初步研究[J]. 北京林业大学学报, 2006, 28(2): 102 - 105
- [28] Lin T, Wang Z Y, Liu K Y, *et al.* Transformation of spider neurotoxin gene with prospective insecticidal properties into hybrid poplar *Populus simonii* × *P. nigra*[J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2006, 49(4): 593 - 598
- [29] 卢孟柱, 胡建军. 我国转基因杨树的研究及应用现状[J]. 林业科技开发, 2006, 20(6): 1 - 4
- [30] Wang J G, Su X H, Ji L L. Multiple transgenes *Populus* × *euramericana* 'Guariento' plants obtained by biolistic bombardment[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2007, 52(2): 224 - 230
- [31] 丁明明, 黄秦军, 苏晓华. 欧洲黑杨基因资源材性关联基因的 SNP 分析[J]. 遗传, 2008, 30(6): 795 - 800
- [32] 黄秦军, 丁明明, 张香华, 等. SSR 标记与欧洲黑杨材性性状的关联分析[J]. 林业科学, 2007, 43(2): 43 - 47
- [33] 黄烈健, 苏晓华, 张香华, 等. 与杨树木材密度、纤维性状相关的 SSR 分子标记[J]. 遗传学报, 2004, 31(3): 299 - 304
- [34] 李金花, 苏晓华, 张绮纹. 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
- [35] 苏晓华, 李金花, 陈伯望, 等. 杨树叶片数量性状关联标记及其图谱定位研究[J]. 林业科学, 2000, 36(1): 33 - 40
- [36] 黄秦军, 苏晓华, 黄烈健, 等. 美洲黑杨 × 青杨木材性状 QTLs 定位研究[J]. 林业科学, 2004, 40(2): 55 - 60
- [37] 黄秦军, 苏晓华, 张香华. 利用 AFLP 和 SSR 标记构建美洲黑杨 × 青杨遗传图谱[J]. 林业科学研究, 2004, 17(3): 291 - 299
- [38] Tuskan G A, Difazio S, Jansson S, *et al.* The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Tort. & Gray)[J]. *Science*, 2006, 313(5793): 1596 - 1604
- [39] 胥猛, 潘惠新, 张博, 等. 林木遗传改良中的分子生物学研究进展[J]. 林业科学, 2009, 45(1): 136 - 143
- [40] 徐纬英. 杨树[M]. 哈尔滨: 黑龙江人民出版社, 1988: 14 - 15
- [41] 苏晓华, 张绮纹. 世界杨树杂交育种亲本利用的进展及对策[J]. 世界林业研究, 1992(2): 29 - 33
- [42] 李善文, 张志毅, 何承忠, 等. 中国杨树杂交育种研究进展[J]. 世界林业研究, 2004, 17(2): 37 - 41
- [43] 马常耕. 我国杨树育种中的若干问题商榷[J]. 青海农林科技, 2004(S1): 1 - 8
- [44] Riemenschneider D E, Stanton B J, Vallee G, *et al.* Poplar breeding strategies. In: *Poplar Culture in North America*[M]. Ottawa: NRC CNRC, 2001: 43 - 76
- [45] Mohrdiek O. Discussion: future possibilities for Poplar breeding[J]. *Can J For Res*, 1983, 13: 465 - 471
- [46] Stettler R F, Brdshaw H D, Heilman P E, *et al.* *Biology of Populus*[M]. Ottawa: NRC CNRC, 1996: 139 - 155
- [47] Bisoffi S, Gulberg U. Poplar breeding and selection strategies. In: *Biology of Populus and its implications for management and conservation*[M]. Ottawa: NRC CNRC, 1996: 139 - 158
- [48] Stanton B J. The effect of reciprocal hybridization on reproduction of the intersectional cross, *Populus* × *generosa*[J]. *Forest Genetics*, 2005, 12: 131 - 140
- [49] Wheeler N, Payne P, Hipkins V, *et al.* Polymix breeding with paternity analysis in *Populus*: a test for differential reproductive success (DRS) among pollen donors[J]. *Tree Genetics and Genomes*, 2006, 2: 53 - 60
- [50] Dungey H S. Pine hybrids—a review of their use performance and genetics[J]. *For. Ecol and Manag*, 2001, 148: 243 - 258
- [51] Kerr R J, Dieters M J, Tier B. Simulation of the comparative gains from four different hybrid tree breeding strategies[J]. *Can For Res*, 2004, 34: 209 - 220
- [52] Dario G. Marker-assisted selection in *Eucalyptus*. In: *Marker-Assisted Selection: Current status and future perspectives in crops, livestock, forestry and fish*[M]. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2007: 252 - 281
- [53] 郭龙彪, 程式华, 钱前. 水稻基因设计育种的研究进展与展望[J]. 中国水稻科学, 2008, 22(6): 650 - 657
- [54] 钱前, 郭龙彪, 杨长登. 水稻基因设计育种[M]. 北京: 科学出版社, 2007
- [55] Grattapaglia D, Plomion C, Kirst M, *et al.* Genomics of growth traits in forest trees[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12: 148 - 156