

北方型美洲黑杨不同无性系重要性状评价

丁昌俊, 黄秦军, 张冰玉, 褚延广, 张伟溪, 苏晓华*

(林木遗传育种国家重点实验室, 国家林业局林木培育重点实验室, 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091)

摘要: [目的] 为杨树高产低耗高效工业用材新品种选育筛选新种质。 [方法] 采用布雷金多性状综合评定法和模糊数学隶属函数法, 系统分析和评价北方型美洲黑杨种质生长及光、水分、养分等关键环境资源利用性状。 [结果] 表明: (1) 种源间、种源内无性系间在生长、光合、水分和养分利用方面的差异显著或极显著。 (2) 总叶面积、成叶速率、暗呼吸速率、氮素转移率、生长旺期水分利用效率与北方型美洲黑杨胸径显著或极显著相关。 (3) 筛选出 M6、Q1、Q5、M5、Q7、Q3、M3、Q9 等高产型种质, M6、Q1、Q2、M5、Q5、M3、Q4、M2 等高产高光效型种质, Q5、Q1、W9、M5、Q7、M6、M3、W2 等高产高水分利用型种质, Q9、Q5、Q3、Q8、Q1、M10、Q7、I5 高产高养分利用型种质。其中, Q5、M6、Q1、Q2、Q9 等无性系兼具生长和对资源(光、水分和养分)的利用优势。 [结论] 北方型美洲黑杨遗传变异丰富, 为优良种源和种质选择提供了依据; 总叶面积、成叶速率、暗呼吸速率、氮素转移率等 5 个与生长关系密切的指标可作为种质资源评价的可靠指标; 筛选出的优良种质特别是综合表现最优的 5 个无性系是后续育种工作的有效资源。

关键词: 北方型美洲黑杨; 生长; 光合产量; 水分利用效率; 氮利用效率

中图分类号: S792.119

文献标识码: A

Evaluation of Important Traits of Different Clones of North-Typed *Populus deltoides*

DING Chang-jun, HUANG Qin-jun, ZHANG Bing-yu, CHU Yan-guang, ZHANG Wei-xi, SU Xiao-hua

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

Abstract: [Objective] To select new germplasm for integrative breeding of poplar new varieties for industrial timber with high-yielding, superior quality and outstanding efficient traits. [Method] The comprehensive evaluation and subordinate function were used to analyze and evaluate comprehensively the growth, photosynthetic productivity, water use efficiency (*WUE*) and nutrient use efficiency (*NUE*) of North-typed *Populus deltoides* germplasm resources. [Result] (1). There were significant or very significant differences in growth, photosynthetic productivity, *WUE* and *NUE* among different genotypes in the same provenance and among different provenances. (2). The traits of North-typed *P. deltoides* were significantly or very significantly correlated to DBH growth, including total leaf area, leaf number, leaf number growth rate, internode length, respiration rate, N transfer rate, N content in leaf & *WUE* in the suitable growth period. (3). According to comprehensive evaluation, 8 clones with high growth, 8 with high growth and photosynthetic productivity, 8 with high growth and *WUE*, and 8 with high growth and *NUE* were selected. Among them, 5 clones were found with high growth and high environmental resources use efficiency. [Conclusion] The abundant variations of North-typed *P. deltoides* provide a basis for breeding parents in the provenances and individuals levels. The total leaf area, leaf number growth rate, respiration rate, N transfer rate, and *WUE* in

收稿日期: 2015-09-23

基金项目: 国家“十二·五”科技支撑计划课题(2012BAD01B03); 国家林业公益性行业科研专项经费重大项目(201004004).

作者简介: 丁昌俊, 男, 河南信阳人, 助理研究员, 主要从事林木遗传育种研究. E-mail: changjund@126.com

* 通讯作者: 研究员, 中国林业科学研究院林业研究所林木育种首席专家. 研究方向: 林木遗传育种. E-mail: suxh@caf.ac.cn

the suitable growth period can be used as selection index. The excellent germplasm, including 5 best clones, selected by complex evaluation, could be applied in poplar breeding.

Key words: North-typed *Populus deltoides*; growth; photosynthetic productivity; water use efficiency; N use efficiency

杨树(*Populus* spp.)是我国主要造林树种,其繁殖方法简单、造林成活率高、木材加工容易、用途广泛,尤其在在我国北方地区的工业用材林、防护林以及四旁绿化中具有不可替代的作用。根据第八次全国森林资源清查统计,截至2013年底,我国杨树人工林总面积已达853.83万 hm^2 ,居世界第一,其木材产量约占全国人工林木材总产量的30%。种质资源是育种的物质基础,其丰富度和有效性决定着良种选育成败和可持续发展^[1]。我国虽是世界上杨树种质资源最丰富的国家之一,分布着杨属5大派53个种,占世界的一半以上,然而具有高生产潜力的黑杨派(Section Aigeiros)种质资源极度缺乏。大量实践表明,作为当今世界中纬度地区最适合的短轮伐期工业用材集约经营树种之一^[2],美洲黑杨(*Populus deltoides* Marsh.)及其杂种后代欧美杨(*Populus* × *euramericana*)在我国各地杨树商业化种植中占主体地位^[3]。因此,有针对性地规模引进美洲黑杨种质资源,在对其重要性状评价基础上筛选有效育种资源,培育生态适应性新品种,是促进杨树育种发展的有力途径。

随着全球气候变化带来的严峻形势和经济社会发展对用材需求的日益增长,高产、低耗、高效已成为杨树育种目标。杨树种质资源评价在兼顾生长表现的同时注重其对光能、水分、养分等关键环境资源的利用能力。在生长量方面,国内外大量研究表明^[4-6],生长、形态等表型性状在种源间、种源内家系间以及家系内无性系间等多个水平上存在广泛的遗传变异,为杨树高产种质选择提供了可能;在光能利用方面,作为制造光合产物最重要的器官,叶片面积、数量、成叶速率、节间等性状以及净光合速率、暗呼吸速率等的研究受到广泛重视^[7-10],多集中于不同无性系光合能力的比较分析^[11-12],而将光合生产、呼吸消耗与生长统一应用于资源评价的研究尚未见报道;在水分利用方面,相关研究多是利用 $\delta^{13}\text{C}$ 值和瞬时水分利用效率分析比较不同无性系的差异,从而评选出抗旱、节水新品系^[13-16],还很少见到在资源评价方面的研究^[2,17];在养分利用方面,氮素是影响杨树生长的

最重要营养因素^{16-21]},对杨树养分利用的研究主要集中在氮素利用上^[21,26-28],但在资源评价方面鲜有报道。本文通过分析比较新引进北方型美洲黑杨种质资源生长、资源(光能、水分、养分)利用等育种目标性状的差异,探求这些重要性状的遗传变异规律,为已引进资源的育种价值挖掘和后续资源引进提供有效依据;研究引进资源光合产量、水分利用和养分利用性状与生长性状的关系,筛选可靠指标,为种质资源评价提供有益参考;根据育种目标评选出符合要求的种质,为后续育种工作提供正确有效的育种资源,从而促进我国杨树高产低耗高效工业用材新品种选育。

1 材料与方法

1.1 试验材料和设计

针对我国黑杨派杨树特别是美洲黑杨种质资源极度匮乏问题,根据自然地理条件相似理论和育种目的要求,中国林科院林业研究所从2006年起分别由密西西比河流域上游地区的美国艾奥瓦州(Iowa)、密西西比河流域中游地区的美国密苏里州(Missouri)、哥伦比亚河流域的美国华盛顿州(Washington)和圣劳伦斯河下游地区的加拿大魁北克省(Quebec)等美洲黑杨天然分布区收集引进302份北方型美洲黑杨种质资源(表1)。2008年3月,将引进的种质资源在北京市房山区中国林科院林业研究所试验田扦插育苗,以当前生产上主栽杨树品种108杨(库安托杨(*P.* × *euramericana* ‘Guariento’))为对照,采用随机完全区组排列,3个区组,每无性系每区组5株,株行距为0.5 m × 0.5 m。该试验田所在地海拔43 m,年平均气温为11 ~ 13℃,极端最高气温42.5℃,极端最低气温为-27.4℃;降水多集中在7—8月份,年平均降水量为400 ~ 500 mm;土壤类型为沙质轻壤土。

根据2008年当年苗高和地径年生长量,采用布雷金多性状综合评定法^[22]将北方型美洲黑杨4个种源的生长表现分为优、良、中、差4个类别,从每个类别中按比例(每类别无性系数与种源无性系数总数比值)随机抽取无性系作试材,每个种源区选取10

个无性系,4个种源区共计40个无性系,于2009年春平茬后测定各项指标。

表1 北方型美洲黑杨种质资源引进地区基本情况

种源	经度(W)	纬度(N)	气候类型	海拔/m	年均降水量/mm	引进种质资源数量	引进方式
美国艾奥瓦州	93°06'00"	41°52'48"	温带大陆性气候	302	860	20	穗条
美国密苏里州	89°32'24"	37°18'00"	温带大陆性气候	130	1 000	20	穗条
美国华盛顿州	119°04'48"	46°12'36"	温带大陆性气候	115	1 000	20	穗条
加拿大魁北克	71°59'24"	46°34'12"	温带大陆性气候	38	900	242	种子

1.2 评价指标及其测定方法

1.2.1 生长指标测定 2009年11月底待苗木落叶结束后,用米尺和数显游标卡尺分别测量北方型美洲黑杨2年生苗的株高年生长量和胸径年生长量。

1.2.2 叶片相关指标测定 北方型美洲黑杨每无性系选取3株,进行相关指标测量和计算。于生长期(速生期)开始(2009年7月初)至旺期结束期间,间隔15d数取植株总叶片数和苗高中段200cm(或150cm)长度内叶片数,数取3次,计算均值;在苗木生长完全停止后,数取植株全部叶片(叶痕)数;于苗木生长期结束前(2009年8月中旬),每植株选取成熟生长正常叶5片(自植株顶第10片叶始向下取),采用纸样称质量法^[23],计算叶面积。

1.2.3 光合参数指标测定 采用LI-6400便携式光合仪(Li-COR,美国)测定北方型美洲黑杨的光合参数指标,每无性系3株,每株选取已成熟具代表性功能叶片3片(自植株顶向下6、7、8片叶),自生长期开始(2009年7月初)至旺期结束期间测量,间隔15d1次,共3次,计算均值。净光合速率(P_n)和蒸腾速率(Tr)于晴朗无风的上午8:30-11:30在气路开放条件下测定,光强设定为 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,叶温设定为 $30\sim 35\text{ }^\circ\text{C}$,相对湿度控制在60%左右, CO_2 浓度为 $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 左右;暗呼吸速率于晴朗无风的晚上22:00后在气路开放条件下测定,不特别控制温度、湿度和 CO_2 浓度。

1.2.4 稳定碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)测定 2009年9月底(苗木生长期结束)采集叶片,每无性系3株,每株选取植株自顶向下第9片叶(已成熟具代表性),上、下表面用洁净纱布擦干净,置 $105\text{ }^\circ\text{C}$ 烘箱杀青0.5h后在 $80\text{ }^\circ\text{C}$ 条件下烘48h至恒质量。粉碎后过120目筛,密封干燥保存。 $\delta^{13}\text{C}$ 值分析测定采用同位素比率质谱仪(Finnigan MAT Delta V advantage),在中国林科院稳定同位素比率质谱实验室完成。

1.2.5 叶片氮素含量测定 于2009年8月中旬(苗

木生长期结束前)和2009年11月中旬(叶片完全枯黄脱落)采集美洲黑杨的绿叶和落叶(脱落前套上透光透气透水塑料袋,叶柄用细线系于苗干),每无性系3株,每株选取植株中上部方位、叶龄、层次尽可能一致的正常稳定叶5片,上、下表面用洁净纱布擦干净,剪去叶柄和叶尖部分,混合制样后置 $105\text{ }^\circ\text{C}$ 烘箱杀青0.5h后在 $80\text{ }^\circ\text{C}$ 条件下烘48h至恒质量。粉碎后过60目筛,密封干燥保存。采用浓 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮、凯氏定氮法分析测量叶片氮含量^[23]。

1.3 数据处理分析

1.3.1 相关指标计算

总叶面积(m^2) = 5片叶平均叶状纸质量(mg) × 标准纸面积(cm^2) / 标准纸质量(mg) × 叶片数量(片) × 10^{-4}

节间长($\text{cm}\cdot\text{片}^{-1}$) = 生长长度(cm) / 叶片数(片)

成叶速率($\text{d}\cdot\text{片}^{-1}$) = 生长时间(d) / 叶片数(片)

生长期瞬时水分利用效率(WUE_i , $\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$) = 生长旺期的瞬时净光合速率(P_n , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) / 蒸腾速率(Tr , $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)

稳定碳同位素比率 $\delta^{13}\text{C} = [(^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{样品}} - ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{PDB}}) / (^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{PDB}})] \times 1\ 000\text{ }‰$

式中: $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{样品}}$ 为杨树叶片中的 ^{13}C 与 ^{12}C 的比值, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{PDB}}$ 为国际标准物质PDB中 ^{13}C 与 ^{12}C 比值。

N转移率^[24] = (生长期叶中N含量 - 枯叶期叶中N含量) / 生长期叶中N含量 × 100%

1.3.2 数据分析方法及模型 利用Excel和SPSS17.0软件对各指标的观测数据进行处理和统计分析。

对北方型美洲黑杨种质资源生长性状的评价采用布雷金多性状综合评定法,其公式为^[22]:

$$Q_i = \sqrt{\sum_{j=1}^n a_{ij}}, \quad a_{ij} = \frac{X_{ij}}{X_{j\max}}$$

式中: n 为株高(或胸径)年生长量, X_{ij} 为株高或胸径年生长量的平均值, X_{jmax} 为株高或胸径年生长量的最大值, Q_i 为株高(或胸径)年生长量的综合评价。

对北方型美洲黑杨种质资源(光、水分、养分)利用性状与生长性状的综合评价采用模糊数学隶属函数值法, 求取各指标的隶属函数值后进行平均, 得到综合评定值。

隶属函数($U(X_i)$)公式^[25]:

$$U(X_i) = (X_i - X_{min}) / (X_{max} - X_{min})$$

式中: $U(X_i)$ 为隶属函数值, X_i 为无性系某指标测定值; X_{max} 、 X_{min} 为所有无性系中某一指标内最大值和最小值。如果某一指标与综合评判结果为负相关, 则用反隶属函数进行定量转换, 公式为:

$$U(X_i) = 1 - (X_i - X_{min}) / (X_{max} - X_{min})$$

2 结果与分析

2.1 北方型美洲黑杨生长和资源利用性状的变异

2.1.1 种源间变异 对 4 个种源北方型美洲黑杨的生长(株高、胸径)、光合产量(总叶面积、成叶速率、节间长、净光合速率、暗呼吸速率)、水分利用(WUE_i 、 $\delta^{13}C$ 值)及养分利用(氮素转移率、叶片氮素含量)等指标进行种源间变异分析, 结果(表 2)显示: 株高、净光合速率种源间差异不显著, 胸径、总叶面积、成叶速率、节间长、暗呼吸速率、 WUE_i 、 $\delta^{13}C$ 值、氮素转移率和叶片氮素含量种源间差异显著或极显著, 说明不同种源北方型美洲黑杨在前述性状上存在广泛变异, 为优良种源的选择提供参考。

表 2 40 个北方型美洲黑杨不同种源无性系各指标的方差分析

性状	变异来源	平方和	自由度	均方	F 值
株高	种源间	0.808	3	0.269	0.835
胸径	种源间	3.083	3	1.028	4.980**
总叶面积	种源间	240 188.180	3	80 062.727	21.723**
成叶速率	种源间	0.694	3	0.231	3.014*
节间长	种源间	12.241	3	4.080	20.172**
净光合速率	种源间	3.274	3	1.091	0.775
暗呼吸速率	种源间	16.181	3	5.394	26.446**
$\delta^{13}C$ 值	种源间	4.125	3	1.375	2.987*
WUE_i	种源间	25.559	3	8.520	31.185**
氮素转移率	种源间	0.128	3	0.043	4.504**
叶片氮素含量	种源间	4.629	3	1.543	10.539**

注: * 表示 0.05 水平差异显著; ** 表示 0.01 水平差异极显著。

2.1.2 种源内基因型遗传变异 对北方型美洲黑

杨的生长(株高、胸径)、光合(总叶面积、成叶速率、节间长、净光合速率、暗呼吸速率)、水分利用(WUE_i 、 $\delta^{13}C$ 值)及养分利用(氮素转移率、叶片氮素含量)等指标进行无性系间变异分析, 结果(表 3)表明: 来自美洲黑杨同种源不同无性系的株高、胸径、总叶面积、节间长、暗呼吸速率、 $\delta^{13}C$ 和氮素转移率的差异均显著或极显著, 成叶速率(除魁北克种源外)、叶片氮素含量(除华盛顿种源外)的差异均显著或极显著, 净光合速率和 WUE_i (除密苏里州种源外)的差异不显著。北方型美洲黑杨种源内不同无性系的生长、光合、水分利用和养分利用性状的变异丰富, 这些变异是多性状联合选育的基础, 为种源内优良基因型选择提供可能。

表 3 北方型美洲黑杨种源内不同无性系生长、光合、水分和养分利用指标的方差分析

项目	种源			
	美国艾奥瓦州	美国密苏里州	加拿大魁北克	美国华盛顿州
差异来源	无性系间	无性系间	无性系间	无性系间
自由度	9	9	9	9
株高 F 值	6.868**	32.696**	24.403**	14.897**
胸径 F 值	2.408**	22.836**	29.016**	12.804**
总叶面积 F 值	71.191**	58.372**	66.739**	61.522**
成叶速率 F 值	14.273**	36.265**	2.340	5.275**
节间长 F 值	3.416*	2.567*	15.903**	4.049**
净光合速率 F 值	0.465	2.153	0.648	0.230
暗呼吸速率 F 值	18.632**	81.061**	4.409**	5.558**
$\delta^{13}C$ 的 F 值	8.108**	4.063**	17.950**	3.498**
WUE_i 的 F 值	0.290	2.768*	0.183	0.197
氮素转移率 F 值	18.824**	34.540**	27.147**	24.027**
叶片氮素含量 F 值	3.252*	25.861*	16.765*	2.126

注: * 代表 0.05 水平上差异显著, ** 代表 0.01 水平上差异极显著。

2.2 北方型美洲黑杨光合产量、水分利用、养分利用指标与生长量的相关性分析

以生长在相同地点、相同气候条件下北方型美洲黑杨的总叶面积、成叶速率、节间长、净光合速率、暗呼吸速率、 $\delta^{13}C$ 值、生长旺期平均 WUE_i 、氮素转移率、生长旺期叶片氮素含量与生长指标(株高、胸径)进行相关性分析, 结果(表 4)显示: 供试美洲黑杨总叶面积与株高呈极显著正相关, 相关系数为 0.522, 氮素转移率与株高呈显著正相关, 相关系数为 0.394, 而其它指标均与株高呈不显著正相关, 其中暗呼吸速率与株高几乎不相关, 相关系数仅为 0.003; 总叶面积、成叶速率、 WUE_i 、氮素转移率和叶片氮素含量均与胸径呈极显著正相关, 相关系数分

别为 0.696、0.563、0.495、0.543 和 0.339,节间长与胸径呈显著正相关,相关系数为 0.337,而暗呼吸速率与胸径显著负相关,相关系数为 -0.400,其它指标均与胸径呈不显著正相关。

表 4 40 个北方型美洲黑杨无性系光合、水分、养分利用性状与生长量的相关系数

性状	与株高相关系数	与胸径相关系数
总叶面积	0.522 **	0.696 **
成叶速率	0.300	0.563 **
节间长	0.186	0.337 *
净光合速率	0.274	0.205
暗呼吸速率	0.003	-0.400 *
$\delta^{13}C$ 值	0.208	0.089
WUE_i	0.258	0.495 **
氮素转移率	0.394 *	0.543 **
叶片氮素含量	0.306	0.339 **

注: * 表示 $P=0.05$ 时显著相关; ** 表示 $P=0.01$ 时极显著相关。

在本研究的 9 个指标中,总叶面积与株高、胸径生长均达极显著关系且相关系数均最大,对其影响也最大。 $\delta^{13}C$ 值是衡量植物长期水分利用效率的指标,而本文中的 WUE_i 是生长旺期美洲黑杨的平均水分利用效率。从水分利用表现看,在供水充足地区,美洲黑杨在生长旺期的水分利用效率比长期水分利用效率($\delta^{13}C$ 值)对株高、胸径生长的影响均大,且与胸径生长关系极为密切。养分转移提高了植物体内养分利用效率,叶片养分元素含量反映植物养分供应水平^[24]。在本研究中,美洲黑杨氮素转移率与株高、胸径生长关系均很密切,比生长旺期叶片氮素含量更能反映美洲黑杨对氮素的吸收能力和利用效率,更适合作为养分利用效率的评价指标。

2.3 综合评选

2.3.1 北方型美洲黑杨高产型种质综合评选 采用布雷金多性状综合评定法对北方型美洲黑杨种质资源 40 个无性系和对照 108 杨的株高、胸径年生长表现进行综合评选。结果(表 5)显示:M6、Q1、Q5、

M5、Q7、Q3、M3 和 Q9 的综合评定值位居前 8 位,其中排在前 5 位的无性系生长表现均优于对照 108 杨,是具有较高育种价值的美洲黑杨高产种质资源。从种源看,排名前 20 位的无性系中加拿大魁北克种源占 8 个、美国密苏里州种源占 6 个,它们是较为理想的高产型种源。

表 5 排名前 20 位的北方型美洲黑杨无性系生长性状及综合评价

无性系	株高/m	胸径/cm	评价值	排位
M6	4.57 ± 0.13	3.03 ± 0.16	1.385 5	1
Q1	4.32 ± 0.08	3.02 ± 0.26	1.365 0	2
Q5	4.32 ± 0.10	2.87 ± 0.09	1.347 3	3
M5	4.25 ± 0.23	2.91 ± 0.39	1.346 3	4
Q7	4.10 ± 0.10	2.48 ± 0.04	1.283 9	5
108 杨	3.99 ± 0.34	2.54 ± 0.05	1.281 5	6
Q3	3.90 ± 0.09	2.49 ± 0.02	1.268 4	7
M3	4.00 ± 0.40	2.39 ± 0.28	1.264 1	8
Q9	4.03 ± 0.08	2.35 ± 0.09	1.262 0	9
M2	4.18 ± 0.40	2.21 ± 0.16	1.257 7	10
W2	4.35 ± 0.13	2.10 ± 0.10	1.257 7	11
Q8	4.05 ± 0.05	2.29 ± 0.03	1.256 3	12
I5	4.17 ± 0.03	2.21 ± 0.23	1.255 8	13
W9	4.50 ± 0.20	1.95 ± 0.15	1.251 3	14
Q2	4.00 ± 0.05	2.23 ± 0.23	1.243 7	15
M4	3.90 ± 0.20	2.28 ± 0.08	1.241 9	16
W10	4.22 ± 0.03	1.96 ± 0.03	1.229 1	17
Q4	3.73 ± 0.20	2.17 ± 0.15	1.213 9	18
M10	3.95 ± 0.13	1.93 ± 0.14	1.201 9	19
I8	4.02 ± 0.13	1.82 ± 0.15	1.192 6	20

注:限于篇幅,表中只列出了排名前 20 位的无性系。

2.3.2 北方型美洲黑杨高光效型种质综合评选

以供试美洲黑杨 40 个无性系株高、胸径、总叶面积、成叶速率、节间长、净光合速率、暗呼吸速率为性状指标,采用模糊数学隶属函数综合评定法进行高光效型种质的综合评选。综合评价值排在前 8 位的无性系分别为 M6、Q1、Q2、M5、Q5、M3、Q4 和 M2(表 6),不仅在光合产量方面表现优异,而且兼具生长优势,为后续高产高光效型种质的筛选和进一步种质创新提供有效资源。从种源分布来看,入选无性系主要来源于加拿大魁北克(4 个)和美国密苏

表 6 排名前 8 位北方型美洲黑杨无性系种质生长量与光合产量性状的综合评价

无性系	总叶面积 / m^2	成叶速率 /($d \cdot 片^{-1}$)	节间长 /($cm \cdot 片^{-1}$)	净光合速率 /($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	暗呼吸速率 /($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	评价值	排位
M6	2.73 ± 0.06	2.55 ± 0.08	5.14 ± 0.09	23.13 ± 1.76	2.26 ± 0.35	0.874 6	1
Q1	2.86 ± 0.36	1.34 ± 0.06	3.23 ± 0.05	24.09 ± 3.95	2.46 ± 0.86	0.660 7	2
Q2	3.32 ± 0.02	1.34 ± 0.05	4.23 ± 0.06	22.99 ± 4.97	2.39 ± 0.50	0.658 4	3
M5	3.41 ± 0.19	1.56 ± 0.25	4.14 ± 0.15	22.94 ± 1.89	3.74 ± 0.28	0.656 9	4
Q5	3.41 ± 0.08	1.27 ± 0.03	3.78 ± 0.15	20.28 ± 3.79	2.18 ± 0.54	0.631 0	5
M3	2.76 ± 0.04	1.13 ± 0.06	3.85 ± 0.04	23.41 ± 1.02	1.96 ± 0.10	0.630 0	6
Q4	2.76 ± 0.05	1.06 ± 0.23	3.78 ± 0.04	24.34 ± 1.01	1.72 ± 0.23	0.629 4	7
M2	3.32 ± 0.17	1.09 ± 0.20	4.54 ± 0.01	22.88 ± 2.65	3.56 ± 0.25	0.597 8	8

注:表中无性系株高、胸径值见表 4。

里州(4个),这2个种源可能是今后高光效型种质收集重点考虑的种源地区。

2.3.3 北方型美洲黑杨高水分利用型种质综合评选 杨树是强速生性树种,水分利用对其生长作用巨大,而在许多地区水资源供给往往与其用水需求不匹配。开展杨树水分利用效率评价,对于筛选水资源高效利用型种质具有重要意义。以供试美洲黑杨4个种源40个无性系株高、胸径、 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 WUE_i 为性状指标,采用模糊数学隶属函数综合评定法进行高水分利用型种质的综合评选。综合评价价值排在前8位的无性系分别为Q5、Q1、W9、M5、Q7、M6、M3和W2(表7),不仅在水分利用方面表现优良,而且兼具生长优势,为后续高产高水分利用型种质的筛选和进一步种质创新提供有效资源。从种源分布来看,入选无性系主要来源于加拿大魁北克(3个)、美国密苏里州(3个)和华盛顿州(2个),它们可能是今后高水分利用型种质收集重点考虑的种源地区。

表7 排名前8位的北方型美洲黑杨无性系种质的水分利用效率与综合评价

无性系	$\delta^{13}\text{C}$ 值/ ‰	WUE_i / $(\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1})$	评价值	排位
Q5	-26.71 ± 0.10	4.60 ± 0.77	0.892 7	1
Q1	-27.65 ± 0.68	4.35 ± 0.71	0.826 3	2
W9	-26.97 ± 0.16	2.90 ± 0.68	0.757 6	3
M5	-28.16 ± 0.10	2.75 ± 0.57	0.753 9	4
Q7	-27.36 ± 0.00	4.58 ± 0.75	0.750 9	5
M6	-29.19 ± 0.13	2.85 ± 0.64	0.714 4	6
M3	-27.48 ± 0.70	4.58 ± 1.10	0.713 6	7
W2	-27.49 ± 0.72	2.57 ± 0.60	0.713 3	8

注:表中无性系株高、胸径值见表4。

2.3.4 北方型美洲黑杨高养分利用型种质综合评选 不同植物或同种植物不同基因型间养分利用效率差异明显^[26],养分转移能使枝叶的凋落不至于造成大量营养的损失,提高体内养分的利用效率^[24],因此,可以通过养分利用效率评价,筛选出养分资源高效利用型种质。以供试美洲黑杨40个无性系株高、胸径、生长旺期氮素含量和氮素转移率为性状指标,采用模糊数学隶属函数综合评定法进行高养分利用型种质的综合评选。综合评价价值排在前8位的无性系为Q9、Q5、Q3、Q8、Q1、M10、Q7和I5(表8),不仅在养分(氮素)利用方面表现优良,而且兼具生长优势,为后续高产高养分利用型种质的筛选和进一步种质创新提供有效资源。从种源分布来看,入选无性系主要来源于加拿大魁北克(6个),该种源

是今后高养分利用型种质收集重点考虑的种源地区。

表8 排名前8位北方型美洲黑杨无性系种质养分利用与生长指标综合评价

无性系	氮素转移率/ $\%$	叶片氮素含量/ $\%$	评价值	排位
Q9	47.57 ± 0.93	4.19 ± 0.11	0.859 7	1
Q5	43.14 ± 2.75	3.43 ± 0.24	0.829 9	2
Q3	50.87 ± 1.27	3.73 ± 0.15	0.828 3	3
Q8	43.70 ± 0.54	3.93 ± 0.06	0.804 0	4
Q1	38.60 ± 0.84	3.21 ± 0.06	0.796 6	5
M10	49.02 ± 1.45	3.78 ± 0.17	0.768 7	6
Q7	36.99 ± 1.84	3.50 ± 0.14	0.742 8	7
I5	41.98 ± 3.23	3.22 ± 0.26	0.715 8	8

注:表中无性系株高、胸径值见表4。

2.3.5 北方型美洲黑杨高产高效型种质筛选 采用模糊函数综合评定法对供试美洲黑杨40个无性系的生长(株高、胸径)与光合、水分、养分等资源利用性状指标进行综合评选。综合评定值排在前5位的无性系为Q5、M6、Q9、Q2和Q1(表9)。这些无性系高生长量、高水分和养分利用效率、高光合产量,可经过区域试验测评后作为新品系应用于生产,也可作为优良种质为后续核心种质库构建及杂交育种提供有效育种资源。

表9 排名前5位北方型美洲黑杨无性系种质综合评价结果

项目	Q5	M6	Q9	Q2	Q1
综合排位	1	2	3	4	5
综合评价值	0.677 8	0.653 6	0.648 6	0.647 3	0.647 2
株高隶属函数值	0.909 4	1.000 0	0.806 8	0.794 7	0.909 4
胸径隶属函数值	0.930 5	1.000 0	0.705 3	0.653 7	0.995 3
总叶面积隶属函数值	1.000 0	0.731 6	0.423 6	0.966 6	0.784 4
成叶速率隶属函数值	0.227 0	1.000 0	0.210 8	0.266 1	0.267 9
节间长隶属函数值	0.423 7	1.000 0	0.264 4	0.611 6	0.186 8
净光合速率隶属函数值	0.101 5	0.598 6	0.636 9	0.573 1	0.765 7
暗呼吸速率隶属函数值	0.824 7	0.791 9	0.820 0	0.743 3	0.715 1
$\delta^{13}\text{C}$ 隶属函数值	0.838 3	0.143 3	0.430 3	0.336 7	0.574 3
WUE_i 隶属函数值	0.718 7	0.156 1	0.909 1	0.825 7	0.638 5
氮素转移率隶属函数值	0.829 4	0.553 9	0.927 1	0.815 0	0.729 0
叶片氮含量隶属函数值	0.653 0	0.214 6	1.000 0	0.534 2	0.552 5

3 讨论

3.1 北方型美洲黑杨遗传变异评价

北方型美洲黑杨无性系种源间胸径生长、总叶面积、成叶速率、节间长、暗呼吸速率、 $\delta^{13}\text{C}$ 值、生长旺期平均水分利用效率(WUE_i)、氮素转移率和生长旺期叶片氮素含量变异显著;除净光合速率、 WUE_i (不含美国密苏里州)外,在生长、光合产量、水分和养分利用性状上美洲黑杨4个种源内无性系间差异均达显著水平,并且资源利用性状与生长性状、资源

利用性状间的变异表现具有较好的一致性。这些对于优良种源和优良种质的选择非常有利。此外,性状间表现也存在一定的不一致性,如生长旺期平均 WUE_i 在种源间差异极显著而在无性系间差异不显著,可能与树种的 WUE_i 与其所在地的气候条件影响有关^[27],从种源选择看,加拿大魁北克种源的表现优于其他3个种源,是较为理想的种源区;然而由于其所在地气候类型、海拔等与本研究试验田所在区域较为一致,来自该种源区的美洲黑杨更为适应栽植地环境,从而可能具有更优表现。因此,美洲黑杨优良种质资源的选择不能局限于某一区域,而是要根据生态育种原则在将来的育种区域“适地适种质”,既要考虑美洲黑杨种源间的遗传变异,又要考虑其种源内无性系间的遗传变异,尽可能地筛选遗传基础丰富的育种材料,从而充分合理有效地利用引进资源^[1]。

3.2 北方型美洲黑杨高产资源高效型种质早期评选指标

北方型美洲黑杨种质资源总叶面积、成叶速率、节间长、暗呼吸速率、氮素转移率等7个与生长关系密切的指标可以作为高产资源高效利用型种质评选的可靠指标。种质资源是育种的物质基础,种质资源评价是利用林木种质资源开展育种工作的前提。在进行种质资源评价时,需要选取可靠简便的指标,从而简化评价程序,提高选择效率和效果。杨树是速生性树种,生长表现始终是第一位要考虑的因素。由于现实需要,杨树新品种定向培育的目标日趋多样化。出于经营管理水平、成本和环保等问题的考虑,对光能、水分、养分等环境资源的利用已成为选育的重要目标性状。

光合作用对植物生长至关重要,其能力强弱在一定程度上决定植物生长快慢^[28-29]。总叶面积是植物进行光合作用的空间范围,对光合作用能力有着直接影响,叶面积大对植物进行光合作用有利^[30]。成叶速率表征叶片生长的快慢,而暗呼吸速率反映夜间单位叶面积有机物消耗,其值小,有利于植株生长^[31]。在本研究中,总叶面积对株高和胸径生长均有显著影响,而成叶速率和暗呼吸速率主要与胸径生长相关。这与前人的研究结果一致^[11-12,31]。综合来看,总叶面积是进行美洲黑杨高产高光效种质评选最重要的指标,在条件允许的情况下,成叶速率和暗呼吸速率也是可以考虑的评价指标。水分和养分是植物生长不可或缺的物质,对

水分和养分利用效率的高低决定植物水肥利用能力和潜力^[16]。大量研究证明, $\delta^{13}C$ 值和植物长期水分利用效率关系密切,可以作为筛选高水分利用效率杨树的有效指标^[2,32]。在本研究中,北方型美洲黑杨生长旺期平均瞬时水分利用效率(WUE_i)与生长特别是胸径生长呈显著相关,而 $\delta^{13}C$ 值对生长的影响微弱,可能是由于来源于水分供应充足地区的北方型美洲黑杨因长期环境塑造形成了稳定的长期水分利用效率,而引种时间较短,以生长旺期的平均水分利用效率体现其对水分的利用能力。这表明,生长旺期水分利用效率可以作为北方型美洲黑杨高产高水分利用型种质早期评选的简便可靠指标。由于养分转移能提高植物体内养分的利用效率^[24],且氮素是影响杨树生长的最重要营养因素^[7,18],本研究结果显示,美洲黑杨氮素转移率不仅与其生长有更密切的关系,而且比生长旺期叶片氮素含量更能反映其对氮素的吸收利用能力和效率,可以作为高产高养分利用型种质早期评选指标。

3.3 北方型美洲黑杨高产、资源高效利用型种质资源筛选

杨树新品种选育不仅要具备速生优质等优良性状,而且要兼顾品种自身对水分、养分、光等关键环境资源的利用效率,把低耗和高资源利用作为无性系评选的重要目标性状^[1],从而定向培育出适应不同栽培区自然、气候及立地条件的高产低耗高效型新品种。美洲黑杨是我国杨树遗传改良的重要育种资源,以其为亲本育成的良种在我国杨树主要栽培区的商业化种植中占主体地位,充分利用其杂交优势培育适合栽培区环境条件的优良新品种,对于我国人工林和生态环境建设具有重要意义^[1,11]。本研究综合株高和胸径年生长表现,评选出M6、Q1、Q5、M5、Q7、Q3、M3、Q9等8个高生长量美洲黑杨种质,为杨树高产新品种选育提供优良种质材料。林木主要以木材为收获物,其对光能的利用能力,从根本上影响林木生长和效益产出。本研究将生长与光合产量相结合,筛选出M6、Q1、Q2、M5、Q5、M3、Q4、M2等8个美洲黑杨无性系高生长高光合产量,可以作为杨树高产高光效新品种选育的优良种质材料。由于全球气候的变化,水资源的区域分配也会发生变化,杨树人工林的营造面临林地灌溉不足或根本没有灌溉条件的难题。本研究结合水分利用和生长指标评选出的Q5、Q1、W9、M5、Q7、M6、M3、W2等8个无性系,高生长量,高水分利用效率,为后续高产高

水分利用型新品种选育提供亲本材料,丰富了困难立地造林的树种选择。为避免“与农争地”,杨树人工林营建的区域更多是在养分缺乏的贫瘠立地条件,同时鉴于成本和经营管理水平,对现有林地和贫瘠立地进行科学合理的人工施肥基本不可能,并且对土壤施肥的技术方法不当还会引起局部土壤的营养富集及污染环境等问题。本研究结合生长量,对美洲黑杨养分利用能力进行综合评价,评选出的Q9、Q5、Q3、Q8、Q1、M10、Q7、I5等8个无性系,高生长量,高氮素利用效率,对于选育高产高养分资源利用型杨树新品种,提供贫瘠立地条件下造林优良种植材料,对增加杨树人工林面积和木材产量具有重要的现实意义。

4 结论

北方型美洲黑杨遗传变异丰富,进行种源和无性系选择均可行;总叶面积、成叶速率、暗呼吸速率、氮素转移率、生长旺期水分利用效率等指标与生长关系密切,且观测简便,是北方型美洲黑杨早期评价的可靠指标;评选出一批高产高光效型、高产高水分利用型和高产高养分利用型种质,其中,Q5、M6、Q9、Q2和Q1等5个无性系在生长、光合能力、水分及养分利用方面综合表现最优,是后续杂交育种和生产直接应用的首选材料。研究对于充分发掘利用美洲黑杨资源进行我国北方地区高产低耗高效杨树工业用材新品种选育具有重要参考价值。鉴于时间和条件所限,本研究仅选取了部分北方型美洲黑杨种质资源进行评比试验,还需要对其余无性系开展多方面的研究,如借鉴同派树种研究结果利用分子标记技术等手段充分挖掘其潜在育种价值^[33],以期更全面地了解引进资源并尽可能地加以利用。此外,由于生长发育多阶段性,幼苗到成龄期间的性状表现会发生波动^[34],还必须通过大田栽培试验观测评价入选无性系的生长、资源利用、抗性、适应性等综合表现,最终获得其在后续育种和生产中的应用策略和方案。

参考文献:

- [1] 苏晓华,丁昌俊,马常耕.我国杨树育种的研究进展及对策[J].林业科学研究,2010,23(1):31-37.
- [2] 赵凤君,高荣孚,沈应柏,等.水分胁迫下美洲黑杨不同无性系间叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和水分利用效率的研究[J].林业科学,2005,41(1):36-41.
- [3] 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.

- [4] 黄逢龙,焦一杰,梁军,等.杨树无性系树冠性状间的相关性与遗传差异[J].西北林学院学报,2010,25(1):61-65.
- [5] Harper G J. Quantifying branch, crown and bole development in *Populus tremuloides* Michx. from north-eastern British Columbia[J]. Forest ecology and management, 2008, 255: 2286-2296.
- [6] Stevens M T, Esser S M. Growth-defense tradeoffs differ by gender in dioecious trembling aspen (*Populus tremuloides*) [J]. Biochemical systematics and ecology, 2009, 37: 567-573.
- [7] 吴晓成,张秋良,臧润国,等.额尔齐斯河天然杨树林叶面积指数及比叶面积的研究[J].西北林学院学报,2009,24(4):10-15.
- [8] Rae A M, Robinson K M, Street N R, et al. Morphological and Physiological traits influencing biomass Productivity in short - rotation coppice poplar[J]. Canadian journal of forest research-revue canadienne de recherche forestiere, 2004, 34(7): 1488-1498.
- [9] Lu Y W, Duan B L, Zhang X L, et al. Differences in growth and physiological traits of *Populus cathayana* populations as affected by enhanced UV-B radiation and exogenous ABA [J]. Environmental and experimental botany, 2009, 66: 100-109.
- [10] Lenz K E, Host G E, Roskoski K, et al. Analysis of a Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf-level photosynthetic rate model for *Populus tremuloides* in the context of modeling and measurement limitations [J]. Environmental pollution, 2010, 158: 1015-1022.
- [11] 黄秦军,黄国伟,丁昌俊,等.美洲黑杨杂种不同生长势无性系光合特征[J].林业科学,2013,49(3):56-62.
- [12] 高 暝,丁昌俊,苏晓华,等.美洲黑杨及其杂种 F1 无性系光合特性研究[J].林业科学研究,2014,27(6):721-728.
- [13] Monclus R, Dreyer E, Villar M, et al. Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* × *Populus nigra* [J]. New Phytol, 2006, 169(4): 765-777.
- [14] Dillen S Y, Marron N, Koch B, et al. Genetic variation of stomatal traits and carbon isotope discrimination in two hybrid poplar families (*Populus deltoides* 'S9-2' × *P. nigra* 'Ghoy' and *P. deltoides* 'S9-2' × *P. trichocarpa* 'V24') [J]. Ann Bot (Lond), 2008, 102(3): 399-407.
- [15] Tanaka-Oda A, Kenzo T, Koretsune S, et al. Ontogenetic changes in water-use efficiency ($\delta^{13}\text{C}$) and leaf traits differ among tree species growing in a semiarid region of the Loess Plateau, China [J]. Forest ecology and management, 2010, 259: 953-957.
- [16] 高 暝,黄秦军,丁昌俊,等.美洲黑杨及其杂种 F1 不同生长势无性系叶片 ^{13}C 和氮素利用效率[J].林业科学,2013,49(8):51-57.
- [17] 丁明明,苏晓华,黄秦军.欧洲黑杨基因资源稳定碳同位素组成特征[J].林业科学研究,2006,19(3):272-276.
- [18] 刘克林,孙向阳,王海燕,等.三倍体毛白杨叶片营养 DRIS 诊断[J].生态学报,2009,29(6):2893-2898.
- [19] Rivest D, Cogliastro A, Olivier A. Tree-based intercropping systems increase growth and nutrient status of hybrid poplar: A case study from two Northeastern American experiments [J]. Journal of environmental management, 2009, 91: 432-440.

- [20] Yin C Y, Pang X Y, Chen K. The effects of water, nutrient availability and their interaction on the growth, morphology and physiology of two poplar species[J]. *Environmental and experimental botany*, 2009, 67: 196 – 203.
- [21] 张 颖, 孙向阳, 曲天竹, 等. 三倍体毛白杨不同无性系叶片养分含量研究[J]. *西北林学院学报*, 2008, 23(2): 64 – 68.
- [22] 周永学, 苏晓华, 樊军锋, 等. 引种欧洲黑杨无性系苗期生长测定与选择[J]. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2004, 32(10): 102 – 106.
- [23] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 74 – 76, 87 – 88, 133 – 138.
- [24] 理永霞, 茶正早, 罗 微, 等. 3种桉树幼苗叶片养分变化及其转移特性[J]. *林业科学*, 2009, 45(1): 152 – 157.
- [25] 李 环, 丁昌俊, 苏晓华, 等. 涝渍胁迫对转基因库安托杨生长及生理性状的影响[J]. *林业科学研究*, 2010, 23(1): 44 – 52.
- [26] 吴鹏飞, 马祥庆. 植物养分高效利用机制研究进展[J]. *生态学报*, 2009, 29(1): 427 – 437.
- [27] 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝. 六种木本植物水分利用效率及其小生境关系研究[J]. *生态学报*, 2001, 21(11): 1952 – 1956.
- [28] 李文文, 黄秦军, 丁昌俊, 等. 南方型和北方型美洲黑杨幼苗光合作用日季节变化[J]. *林业科学研究*, 2010, 23(2): 227 – 233.
- [29] 褚延广, 苏晓华, 黄秦军, 等. 欧洲黑杨基因资源光合生理特征与生长的关系[J]. *林业科学*, 2010, 46(7): 77 – 83.
- [30] Fujimoto R, Taylor J M, Shirasawa S, *et al.* Heterosis of *Arabidopsis* hybrids between C₂₄ and Col is associated with increased photosynthesis capacity [J]. *Proceedings of The National Academy of Sciences of The United States of America*, 2012, 109(18): 7109 – 7114.
- [31] 黄国伟, 苏晓华, 黄秦军. 美洲黑杨不同生长势无性系生长和生理特征的差异[J]. *林业科学*, 2012, 48(4): 27 – 34.
- [32] 曹生奎, 冯 起, 司建华, 等. 植物叶片水分利用效率研究综述[J]. *生态学报*, 2009, (297): 3882 – 3892.
- [33] Chu Y G, Su X H, Huang Q J, *et al.* Patterns of DNA sequence variation at candidate gene loci in black poplar (*Populus nigra* L.) as revealed by single nucleotide polymorphisms [J]. *Genetica*, 2009, 137(2): 141 – 150.
- [34] 丁昌俊, 张伟溪, 高 暝, 等. 不同生长势美洲黑杨转录组差异分析[J]. *林业科学*, 2016, 52(3): 47 – 58.

(责任编辑:詹春梅)