

DOI:10.13332/j.1000-1522.20190098

关于林木无性系育种策略的思考

康向阳

(林木分子设计育种高精尖创新中心, 林木育种国家工程实验室, 城乡生态环境北京实验室,
北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083)

摘要:林木无性系育种随着森林工业的兴起而诞生并取得快速发展, 在世界林业产业中占具越来越重要的地位。其始终围绕高产、优质的育种目标, 通过选择和利用天然群体或人工创制的育种后代群体中遗传增益最为突出的个体, 经无性繁殖实现规模生产并适时采收, 以满足社会对木材、果实、药物等林产品的巨大需求。由于受树体高大、多为异花授粉, 性成熟较晚, 生长周期和测试时间长且占地多等限制, 决定大多数林木必然在相当长的时期内选择与作物不同的育种策略。现代生物科学和育种技术进步为突破基于传统交配设计杂交育种的遗传改良策略提供了可能。基于种间杂交或异花授粉树种的种内杂交育种时, 可采取在毛白杨中成功应用的综合 SSR 遗传距离和优良单株父本鉴定构建育种亲本群体, 并与配子染色体加倍选育三倍体相结合的育种策略, 即首先通过 SSR 分子标记分析林木种质资源库亲本遗传距离, 同时采用 SSR 分子标记对种质资源库自由授粉半同胞家系优株进行父本鉴定, 在此基础上通过亲本遗传距离以及半同胞家系优株父本鉴定双重筛选构建育种亲本群体, 进而利用高配合力育种亲本开展基于有性多倍化的多倍体育种, 并通过无性繁殖实现倍性优势和杂交优势最大限度的利用, 经济而高效地推进林木无性系育种进程。

关键词: 林木; 无性系育种; 育种策略; 育种亲本群体; 三倍体育种

中图分类号: S722 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2019)07-0001-09

引文格式: 康向阳. 关于林木无性系育种策略的思考 [J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(7):1-9. Kang Xiangyang. Thinking about clonal breeding strategy of forest trees [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(7): 1-9.

Thinking about clonal breeding strategy of forest trees

Kang Xiangyang

(Beijing Advanced Innovation Center for Tree Breeding by Molecular Design, National Engineering Laboratory for Tree Breeding, Beijing Laboratory of Urban and Rural Ecological Environment, College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: With the rise of forest industry, clonal breeding of forest trees was born and developed rapidly. It played an important role in forest industry all over the world. Focused on the breeding objective of high-yield and high-quality, some individuals with high genetic gain were selected out from natural populations or artificially generated breeding offspring to meet the huge demand of society for forest products such as timber, dried fruits and medicines, after they were produced in a large scale and timely harvested. Compared with crops, it was necessary that different breeding strategies for forest trees were conducted owing to the limits of tree height, cross-pollination, late sexual maturity, long growth cycle, long testing period and large land occupation. Advances in modern biological sciences and breeding technologies make it possible to break through the genetic improvement strategy of cross breeding based on traditional mating designs. When cross breeding was conducted in interspecific hybrids or intraspecific hybrids in cross-pollinated tree species, a breeding strategy, combined gamete chromosome doubling for triploid production with construction of

收稿日期: 2019-02-28 修回日期: 2019-05-30

基金项目: 国家重点研发计划课题(2016YFD0600403)。

作者简介: 康向阳, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 林木细胞遗传与细胞工程育种。Email: kangxy@bjfu.edu.cn 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号 北京林业大学生物科学与技术学院。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

breeding parental group by screening SSR genetic distance and paternity identity of superior individual, could be adopted, which has been successfully applied in *Populus tomentosa*. In this strategy, genetic distance among parents in the germplasm bank was firstly estimated using SSR markers. Meanwhile, the paternal origin of superior half-sib individuals derived from the free-pollinated offspring in the germplasm bank was determined by SSR. Then, the breeding parental group would be constructed according to SSR genetic distance and paternity identity of superior individual in half-sib families. Parents with high combining ability were used to produce polyploid by sexual polyploidization. Therefore, the maximal utilization of ploidy vigor and heterosis would be achieved, and the process of forest clonal breeding would be also economically and efficiently promoted.

Key words: forest trees; clonal breeding; breeding strategy; breeding parental population; triploid breeding

无性系育种(Clonal breeding)是指从天然群体或人工杂交、诱变群体中选择优良个体,通过无性繁殖成无性系,再经无性系测定,选育出优良无性系并应用于生产的过程。通过无性系育种可获得目标性状表现突出的林木新品种,是利用群体中遗传增益最为显著的个体而不是群体平均值,与种子繁殖相比具有明显的优势:综合利用加性与非加性遗传效应,遗传增益高;优良无性系造林性状整齐一致,利于株行距安排等集约栽培、管理,可大幅度提高林产品产量;采用无性系品种生产的木材等林产品性状稳定一致,利于森林工业产品加工工艺的调配等^[1-4]。杨树(*Populus* spp.)、桉树(*Eucalyptus* spp.)等用材林以及一些经济林树种遗传改良的巨大成就证明,无性系育种具有广阔的发展前景^[1-7]。

随着现代分子生物学、基因组学及计算生物学的发展,使得大规模挖掘控制林木复杂性状的基因信息成为可能,为通过分子标记辅助选择和分子设计育种实现林木复杂性状遗传改良创造了条件。而不定根发生和调控机制、组织培养和体胚诱导等理论和技术进步,也使得更多树种优良基因型能够通过大规模无性繁殖进入生产。此时,如何借助现代生物学基础理论和技术方法,制定更为科学、高效的林木无性系育种策略,从而更为显著地提高林木育种效率和效果,有必要引起我们重视和更为深入的思考。

1 林木无性系育种的起源及发展

早在 2 000 多年前我国已经采取压条、扦插方法进行杨树和柳树(*Salix* spp.)等树木繁殖。公元前 200 年的战国时期的著作《战国策》中已有“杨横之即生,侧之即生,折而树之又生”的记载。而无性系育种也很早就在果树和经济林树种中得到应用。北魏末年贾思勰所著《齐民要术》记载了果树和经济林树种品种可源于实生选种,如枣(*Ziziphus jujuba*)“常选好味者,留栽之”。当时人们已经知道梨(*Pyrus* spp.)

等果树种子繁殖易产生变异,不宜于品种保纯,如有“梨有十许子,唯二子生梨,余皆生杜”的认识。因此,梨、柿(*Diospyros kaki*)为等宜采用“插梨”嫁接繁殖,而石榴(*Punica granatum*)、桑(*Morus* spp.)等多采取压条繁殖。甚至还描述了梨树嫁接“用根蒂小枝,树形可喜,五年方结子;鸠脚老枝,三年既结子,而树丑”的无性繁殖成熟和位置效应问题。朴素的良种繁育思想在人类的栽培实践中一代代传承下来,并始终以品质和产量为选育目标,不断通过嫁接、压条等方法固定和繁殖所发现的自然变异类型、芽变及实生选种品种。前人的智慧成果在我们今天仍然享用的成百上千种味美、高产的桃(*Prunus persica*)、苹果(*Malus domestica*)、梨、枣、核桃(*Juglans regia*)等果树和经济林农家品种中得到完美体现。就经济林树种良种选育而言,直到 20 世纪 60 年代,世界各国才开始进行系统杂交育种研究,选育出一批产量更高、品质更优的优良品种并应用于生产^[7]。而从经济林树种的繁殖方法看,即使在组织培养技术日渐成熟的今天,枣、板栗(*Castanea* spp.)、核桃、油茶(*Camellia* spp.)等利用花、果及种子的树种依然通过短枝接穗嫁接繁殖,以保证其早日开花结果;橡胶树(*Hevea brasiliensis*)、杜仲(*Eucommia ulmoides*)、漆树(*Toxicodendron verniciflum*)等利用营养器官及其代谢产物的树种则注重利用幼化的穗条嫁接或扦插繁殖,以减缓过早开花结实对树木生长的影响。

当人类社会进入 19 世纪后,随着蒸汽机、电动机等发明和投入使用,车船、桥梁、电杆、枕木、坑木、发电、造纸等行业的发展导致木材需求剧增,并带动了人工林发展。此时,用材树种无性系选育及其造林开始引起关注。1892 年,国际林业研究组织联盟(IUFRO)成立。国际林联第一次会议上就讨论制定了主要造林树种国际种源试验计划,并于 1907 年组织了第一次欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)国际种源试验^[5]。研究证明不同种源在木材蓄积、材质以及适应

性等方面的显著遗传变异,同时也注意到种源内个体间同样存在差异。因此, Larson 认为在适宜种源区选择优良单株营建种子园是最佳方案^[8]。1912 年, Henry 在英国进行了杨树种间杂交,并选育出速生、适应性强的格氏杨(*P. generosa*)^[9]。此后,以速生、优质为目标,杨树、柳树、栎树(*Quercus* spp.)、云杉(*Picea* spp.)、榆树(*Ulmus* spp.)、落叶松(*Larix* spp.)、松树(*Pinus* spp.)等均进行了大规模的优树选择和杂交试验,选育出一大批优良单株^[5,6,9-13]。但限于无性繁殖技术问题,大多数树种并没有将选育出的优良单株通过规模无性繁殖应用于生产,因此,这时只有杨树、柳树等少数树种实现了真正意义上的无性系育种,其中以杨树成果最为显著,包括得到大面积应用的著名的欧美杨天然杂交品种加拿大杨、欧美杨(*P. canadensis*)与卡罗林杨(*P. deltoides* var. *angulata*)杂交品种 I-214 杨(*P. × canadensis* ‘I-214’)^[12-13],以及小叶杨(*P. simonii*)与美洲黑杨(*P. deltoides*)杂交品种群众杨(*P. popularis* ‘35-44’)等^[14]。

20 世纪 70 年代,随着胶合板、纤维板、木浆造纸等世界森林工业发展及其木材供给要求的提高,加之现代生物学的进步,以及组织培养、体胚诱导、全光喷雾育苗等技术快速发展,无性系育种开始提出并寄予了更高的期望。在 1973—1983 年的 10 余年间,国际林联(IUFRO)等连续召开 6 次涉及无性繁殖专题的国际会议,讨论林木无性繁殖技术方法以及无性系品种利用等问题,推动了以森林工业用材培育为目标的无性系育种乃至无性系林业的发展^[1-4]。此时,重要用材树种均开展了基因资源收集保存以及地理变异研究,杂交育种也由直接根据表型选择亲本逐步进入基于配合力分析选择杂交亲本组合的阶段,并在桉树、杨树、刺槐、榆树等树种中选育出一批速生、质优的优良无性系^[1-8,12-19]。其中,以意大利杨树研究所欧美杨远缘杂交育种研究最为系统,取得的成就也最为突出。自 1981 年起,他们基于多年杨树远缘杂交育种经验,参考农作物杂交育种成果,制定并实施了以轮回选择为核心的杨树遗传改良策略,即在广泛收集欧洲黑杨(*P. nigra*)和美洲黑杨基因资源的基础上,通过种间杂交和配合力测定,为当前生产培育新品种;同时进行种内控制授粉和配合力测定,丰富种质资源库,为下一代育种培育优良亲本等^[12-13]。这一育种策略将亲本改良置于杂交育种的优先地位,改变了长期以来每次育种都从零开始,育种程序仅包括随机选择的亲本杂交和 F₁ 无性系选优的做法,提高了杂交无性系育种的系统性以及育种效率和效果。据此培育出适合不同栽培目标的优良无性系,包括在我国大面积推广应用

的欧美杨 107(*P. × euramericana* ‘Neva’)、108(*P. × euramericana* ‘Guariento’)等品种^[13]。体胚诱导与超低温保存技术突破则为针叶树等一些难以扦插繁殖树种无性系育种带来了希望。即通过采取配合力最优家系一批未成熟种子胚为外植体分别进行胚性愈伤诱导,将每个基因型胚性愈伤一部分超低温保存,一部分诱导体细胞胚再生植株用于无性系田间测定,再选择其中表现优良的基因型进行无性系生产等^[20]。目前,已经成功实现采用生物反应器技术对辐射松(*Pinus radiata*)、欧洲云杉(*P. abies*)、黑云杉(*P. mariana*)等林木优良基因型进行大规模体胚繁殖^[5-6,20]。

1935 年, Nilsson 在瑞典发现了一株叶片巨大、生长迅速的巨型三倍体欧洲山杨(*P. tremula*),由此成为林木多倍体育种的开端^[21]。1937 年, Blakeslee、Avery 证实秋水仙碱在诱导植物染色体加倍方面具有巨大的效果,进一步推动了世界多倍体诱导研究。受三倍体欧洲山杨以及作物、果树多倍体育种成果的鼓舞,20 世纪 50—70 年代,林木多倍体育种长期居于研究热点,并在杨树、桦木(*Betula* spp.)、刺槐、桑树、橡胶树等树种中获得一系列三倍体和四倍体,但其中只有桑树四倍体、刺槐以及欧美山杨杂种三倍体等多倍体品种得到生产应用^[22-26]。进入 20 世纪 80 年代后,鉴于多数林木多倍体育种效果欠佳,以及基因工程育种的兴起,相关研究日渐稀少。直到进入 90 年代,朱之悌等利用天然 2n 花粉与毛新杨(*P. tomentosa* × *P. bolleana*)回交成功选育出一批速生、质优的三倍体毛白杨新品种^[15,27]之后,又重新引起人们对多倍体育种的关注。此后,经对生产中应用的一些林木品种染色体检查发现,我国广泛栽培的著名杨树品种 ‘I-214’、‘中林 46’(*P. × euramericana* ‘Zhonglin-46’)、‘沙兰杨’(*P. × canadensis* ‘Sacrau 79’)、‘武黑 1 号’(*P. × euramericana* ‘Wuhei-1’)、‘辽河杨’(*P. × liaohenica*)、‘廊坊 3 号’(*P. × langfangensis*-3)、‘银中杨’(*P. alba* × *P. berolinensis*)^[28-29],以及云南省大规模栽培的橡胶树品种 ‘云研 77-2’(*Hevea brasiliensis* ‘Yunyan 77-2’)、‘云研 77-4’(*H. brasiliensis* ‘Yunyan 77-4’)等实际都是三倍体^[30]。这些三倍体杨树、橡胶树品种都源于天然未减数配子杂交。表明基于有性多倍体化的三倍体育种实现了杂交优势和倍性优势的综合利用,是提高林木无性系育种遗传增益的有效途径。

2 毛白杨无性系育种研究进展

毛白杨(*P. tomentosa*)是我国特有的乡土树种,

已有两千多年的栽培历史^[16]。《齐民要术》已有“斫取白杨枝，大如指、长三尺者，屈著垅中，以土压上，令两头出土，向上直竖”的毛白杨压条繁殖记载。其生长迅速、材质优良、树干通直挺拔、冠形优美，用途广泛，是能快速提供木材的树种，也是能快速形成遮阳的优良城乡绿化树种。“新年鸟声千种啭，二月杨花满路飞(北周·庾信)”。从诗人的佳句中，我们仿佛能够看到当年古都长安种植的一株株高大挺拔的毛白杨，浓荫蔽日，彰显古都的庄严气象。

1946年，叶培忠首次开展了毛白杨杂交试验^[31]。而大规模无性系育种则始于20世纪80年代初。在国家科技攻关课题支持下，朱之梯等针对毛白杨造林前期生长缓慢、无性繁殖困难等问题开展研究，创造性地采取分部位取样、分部位保存的技术路线，收集分布于100万km²区域内的毛白杨优树1047株，建立了优树根萌苗档案库和花枝标本园(即种质资源库)；在10省采用根段人工促萌获得的幼化材料建成了含500个无性系的测定林，保存了遗传基础日益缩小的毛白杨优树资源，并成功地选育出一系列雄株行道树和短周期胶合板材、建筑材新品种^[15,32]。同时，将组培分步培养的思路运用于大田苗圃育苗之中，通过采穗圃、砧木圃、繁殖圃、根繁圃等4圃配套，解决了毛白杨无性繁殖材料幼化、复壮以及规模扩繁的世界性技术难题，使繁殖系数剧增，3年可从1株扩繁到100万株，实现良种与良法配套，为毛白杨优良品种推广奠定了技术基础^[15,33]。进而采用毛白杨雄株产生的2n花粉与毛新杨回交，实现染色体部分替换和染色体加倍，获得了一批速生、优质的三倍体毛白杨新品种^[15,27]。与普通毛白杨相比，三倍体新品种材积生长提高1倍以上，纤维长度长52.4%，木质素含量低17.9%， α -纤维素含量提高53.2%，实现了多目标性状综合改良^[15]。

毛白杨种群中的大多数雄株可自然产生一定比率的2n花粉^[34-36]。但因2n花粉发生比率较低，且受环境影响大，育种利用较为困难。如何提高毛白杨多倍体的诱导率？张志毅等开展施加理化处理诱导白杨花粉染色体加倍研究，最高获得95%的2n花粉^[37]。康向阳等首先在掌握小孢子母细胞减数分裂规律的基础上，明确了施加秋水仙碱和高温处理诱导白杨花粉染色体加倍的有效处理时期，适时处理最高可获得80%以上的2n花粉^[38-39]；证明2n花粉萌发相对迟缓而导致的受精竞争能力差，是利用2n花粉授粉杂交选育三倍体得率低的根本原因^[40]；提出利用花粉倍性对辐射敏感性差异增进2n花粉在受精过程中参与竞争机率的方法，成功地获得了一批杂种三倍体^[41]。并从中选出国家良种‘北林雄

株1号’和‘北林雄株2号’。李云等报道采用秋水仙碱和高温处理水培1~5d的毛新杨等雌花芽，再授以正常花粉获得了三倍体植株^[42]。Li等利用白杨雌、雄花芽发育进程的时序性相关，以雄配子发育进程为参照，相对准确地解决了大孢子染色体加倍的有效处理时期即时判别的技术方法问题；并进一步采用雄配子发育进程为参照适时加倍处理，获得了高达16.7%的三倍体诱导得率^[43]，使白杨大孢子染色体加倍诱导三倍体技术趋于实用化。康向阳等发现对授粉后一定时间的雌花序施加秋水仙碱处理诱导胚囊染色体加倍获得白杨三倍体的新途径，最高处理组合三倍体得率高达57.1%^[44]。同时还应用于青杨和响叶杨(*P. adenopoda*)等杨树配子染色体加倍，三倍体的率达到40%~80%^[45-49]。有性多倍化选育三倍体主要来源于FDR型、SDR及PMR型2n配子3条途径，其中青杨由这3条途径获得的2n配子分别传递亲本杂合性74.8%、39.6%、35.9%^[50]。而从其生长表现看，FDR型2n配子来源的三倍体杂种后代群体生长性状平均值最大，但SDR及PMR型2n配子来源的三倍体杂种后代群体中也有表现特别突出的基因型^[51]。其原因在于SDR及PMR型2n配子传递亲本杂合性来源于同源重组，而转录本丰度越高的区域同源重组发生的频率越高^[52]。从理论和技术层面为基于多倍体育种的毛白杨林木遗传改良奠定了基础。

此前，限于毛白杨母本育性差的缘故，育种多为以毛白杨为父本进行种间杂交或回交，其种内杂交一直未取得突破。那么，如何充分利用毛白杨种质资源库中丰富的基因资源？由于我们已经知道毛白杨种群中存在天然三倍体^[35]，首先对毛白杨种质资源库内优树无性系进行倍性鉴定，从中检出28个天然三倍体，其中雌性三倍体24个，剔除了严重败育的三倍体可能被选做杂交母本的影响^[53]。进而采集种质资源库内43个毛白杨二倍体雌株半同胞种子播种育苗，证明不同雌株无性系间存在育性差异，可选出育性及一般配合力较高的杂交母本^[54]。在此基础上，参考El-Kassaby等提出的通过分子标记对来源已知的人工林半同胞优株父本鉴定实现谱系重建的BWB(breeding without breeding)育种策略^[55]，在完成毛白杨种质资源库SSR多态引物库和指纹图谱库构建^[56]的基础上，对保留下来的6065株毛白杨半同胞子代进行生长等性状综合评价，从中筛选出77株优良单株；利用筛选出的14对高多态性SSR引物对77个优良单株进行父本鉴定，为59个优良单株鉴定出唯一父本，包括49个杂交亲本组合，含17个母本、29个父本^[57]。此时，自由授粉免去

了人工杂交工作量;每个半同胞家系的杂交父本理论上可能包括基因库内的300余个产生花粉雄株,43个毛白杨半同胞家系可能包括成千上万个杂交组合,提高优良杂种无性系选择的概率。然而,仅仅根据半同胞优株父本鉴定组培杂交组合也可能出现一定的误判,其原因在于优株在半同胞群体内的表现会影响选择结果,如其性状表现高于群体平均值则会导致重建杂交组合特殊配合力高估;此外,受散粉时间、花粉竞争力等因素影响,半同胞家系子代并非完全随机交配的结果,通过父本鉴定组配的高配合力杂交组合也不可能覆盖种质资源库内所有雌雄株交配组合。为此,进一步根据毛白杨全同胞子代群体株高与地径特殊配合力与亲本间SSR遗传距离存在显著正相关的研究结果,选择种质资源库内18株育性好、一般配合力高的雌株以及68株花粉量大的雄株进行SSR遗传距离分析,按遗传距离高于群体平均值2倍标准差进行初选,从中筛选出15个母本、12个父本,预测其中可组配52个生长性状特殊配合力高的杂交组合;进而综合SSR遗传距离选择以及优良单株父本鉴定结果,筛选出14个高特殊配合力杂交组合,包括母本10个,父本4个^[56]。为验证育种亲本群体构建效果,从中选择3个母本、4个父本组配5个期望高特殊配合力杂交组合,并选择育性好且与这3个母本遗传距离小的父本组配3个对照杂交组合,子代株高、地径生长性状遗传变异分析结果表明,不同的母本与父本杂交对子代株高与地径的影响极显著;5个目标杂交组合株高与地径都显著高于同一母本的对照杂交组合^[56]。显然,综合亲本SSR遗传距离以及半同胞子代优株SSR父本鉴定结果,可以更为快速地实现杂交亲本组配和育种亲本群体构建,并有效保证重建全同胞群体的可靠性,是一种经济、快速而高效的育种策略(图1)。

3 问题与建议

(1)从林木无性系育种的起源及发展看,无性系育种一直是围绕木材和经济林产品的产量和品质而展开,并最终应用于林业生产。尤其是随着森林工业的发展,从降低生产成本、保障自动化大规模生产以及加工工艺要求等方面考虑,对保障木材等原材料供应运距以及性状稳定性的要求也相对更高,无论是从提高人工林产量方面,还是从原料品质保障方面,无性系育种都与林产品加工业的发展要求相一致,可以说林木无性系育种就是因林产品加工业的兴起而诞生并取得快速发展的。此外,无性系品种在其适生区域内可以兼具生态防护功能,但绝不

能期望无性系人工林,包括经过选择的遗传基础窄化的实生人工林像天然林一样能够形成稳定的生态系统,这是因为遗传基础过度窄化甚至为少数无性系的人工林个体竞争能力相似,不可能像天然林那样通过自然稀疏进行林分的自我调整,如不及时采取施肥灌水或疏伐等抚育管理措施,随着树木生长必然会发生无性系人工林群体衰退^[58]。因此,林木无性系育种的主攻目标自始至终就是高产和优质,即利用林木无性系品种高产、优质的特性,在其适生区通过无性繁殖实现规模栽培,并适时采收满足社会需求。

(2)提高林木无性系育种效率和效果的关键是育种亲本选配。作物育种取得的突出成就证明,通过轮回选择和亲本选配可以有效聚合目标性状有利基因。问题是林木树体高大、多为异花授粉,性成熟较晚,生长周期和测试时间长且占地多等,完成一代改良就需要相当长的时期和较大的投入,因此,林木育种交配设计无论是试验规模,还是选择世代都是有限的。其中,完全谱系设计既可以估算一般配合力,也可以估算特殊配合力,但涉及亲本较多时很难实施;而采取不完全谱系设计,尤其是自由授粉半同胞子代测定虽然可以覆盖较多的亲本,但这种测定属于只能评价母本的单亲测定,不能估算特殊配合力。此时,无论采取何种交配设计,受随机选择、规模有限且异质性的亲本限制,都难以保证杂种优势的充分利用。而现代生物科学和育种技术进步为突破基于传统交配设计杂交育种的遗传改良策略提供了可能。而从高度杂合且异花授粉的毛白杨育种亲本群体构建结果看,采取综合SSR遗传距离选择以及优良单株父本鉴定双重筛选构建育种亲本群体的策略,可以快速而高效地筛选出高配合力育种亲本,最大限度地提高育种效率和效果。

(3)在最佳杂交亲本选配的基础上开展多倍体新品种选育,是林木无性系育种高效发展的最佳技术路线。林木多倍体育综合杂交和倍性优势,可以通过一轮次的育种过程实现多目标性状综合改良^[59],获得生长提速、次生代谢产物增加、败育无籽等特性的林木多倍体新品种。对于能够无性繁殖的树种而言,可以不必担心多倍体育性差而导致繁殖困难的难题,而多年生习性又保证品种一旦育成就可长期持续利用等^[27]。需要注意的是,因植物生物学特性和育种目标存在差异,多倍体育种并不一定适用于所有林木;选择单细胞染色体加倍更有利于提高林木多倍体诱导效率;掌握染色体加倍的有效处理时期具有事半功倍的效果;亲本选配与杨树多倍体性状表现密切相关,在借鉴以往杂交育种经

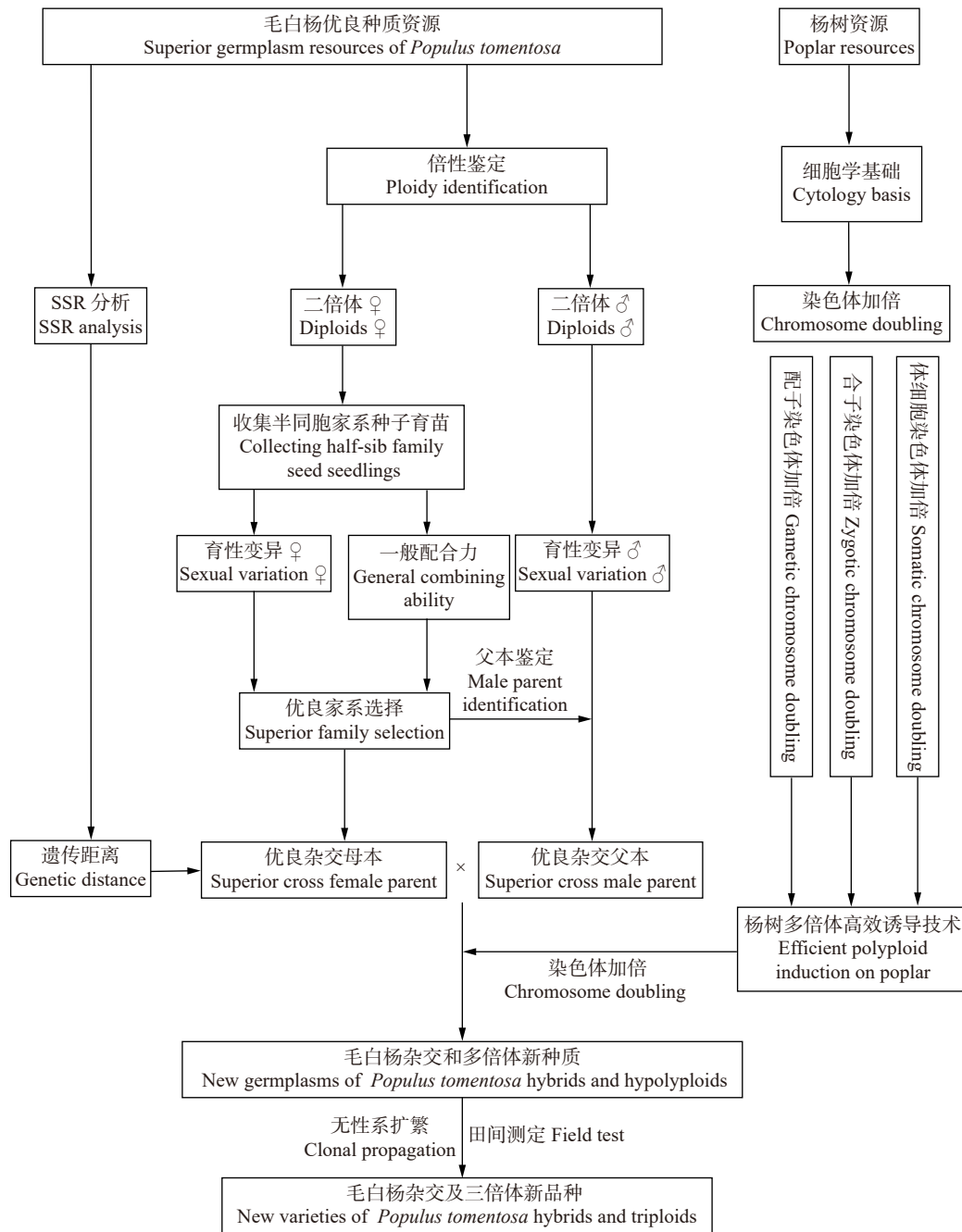


图1 毛白杨无性系选育技术路线图

Fig. 1 Technology roadmap for clonal breeding of *Populus tomentosa*

验的基础上,采取综合 SSR 遗传距离选择、优良单株父本鉴定构建育种亲本群体与配子染色体加倍选育三倍体相结合的育种策略,通过有性多倍化开展林木三倍体等多倍体新品种选育,可以最大限度地实现倍性优势和杂交优势综合利用。此外,林木杂种多倍体并非株株皆优,同样需要坚持大群体、强选择育种。可以预见,随着世界森林资源紧缺和环境问题的加剧,以及市场多样化需求的增加,基于高配合力亲本选择的林木多倍体育种必将在速生优质木材生产、药物和橡胶等次生代谢产物利用,以及大果或无籽经济林产品等新品种选育方面发挥更为重要的作用。

参 考 文 献

- [1] Libby W J, Rauter R M. Advantages of clonal forestry[J]. *Forestry Chronicle*, 1984, 60(3): 145-149.
- [2] Zobel B, Talbert J. Applied forest tree improvement[M]. New York: Wiley, 1984: 232.
- [3] 朱之梯. 树木的无性繁殖与无性系育种 [J]. 林业科学, 1986, 22(3): 280-290.
Zhu Z T. Vegetative propagation and clonal breeding of forest trees[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 1986, 22(3): 280-290.
- [4] 马常耕. 无性系林业: 工业人工林世界潮流新营林体系 [J]. 世界林业研究, 1989, 2(1): 10-19.
Ma C G. Clonal forestry: a global new current of industry plantation[J]. *World Forestry Research*, 1989, 2(1): 10-19.

- [5] 马常耕. 世界林木遗传改良研究水平与趋向 [J]. 世界林业研究, 1991, 4(1): 85-87.
Ma C G. Research level and trend of forest genetic improvement in the world[J]. World Forestry Research, 1991, 4(1): 85-87.
- [6] White T L, Adams W T, Neale D B. Forest genetics[M]. Wallingford: CABI Publishing, 2007.
- [7] 谭晓风, 裴东, 袁德义, 等. 经济林学发展 [C]//中国科学技术学会主编. 2008—2009 林业科学学科发展报告. 北京: 中国科学技术出版社, 2009: 160-176.
Tan X F, Pei D, Yuan D Y, et al. Economic forestry development[C]//The China Science and Technology Society. 2008—2009 Report on advances in forestry sciences. Beijing: China Science and Technology Press, 2009: 160-176.
- [8] Paterson D N. Tree improvement in Malawi[M]//Toda R, ed. Forest tree breeding in the world. Tokyo: Yamato-ya Ltd. Tyuuoo-ku, 1974: 125-128.
- [9] Henry A. Note on *Populus generosa* [J]. The Gardeners' Chronicle, 1914, 12: 285-290.
- [10] Wright J W. Introduction to forest genetics[M]. New York: Academic Press, 1976.
- [11] Duffied J W. The importance of species hybridization and polyploidy in forest tree improvement[J]. Journal of Forestry, 1954, 52(9): 645-646.
- [12] 张绮纹. 黑杨派内杨树的遗传改良 [J]. 林业科学, 1987, 23(2): 174-181.
Zhang Q W. *Populus* genetic improvement within Aigeiros[J]. Scientia Silvae Sinicae, 1987, 23(2): 174-181.
- [13] 张绮纹, 李金花. 杨树工业用材林新品种 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2003.
Zhang Q W, Li J H. New varieties of poplar industrial timber forest[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2003.
- [14] 徐纬英. 杨树 [M]. 哈尔滨: 黑龙江人民出版社, 1988.
Xu W Y. Poplar[M]. Harbin: Heilongjiang People's Publishing House, 1988.
- [15] 朱之悌. 毛白杨遗传改良 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2006.
Zhu Z T. Genetic improvement of *Populus tomentosa* Carr. [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2006.
- [16] 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.
Su X H, Ding C J, Ma C G. Research progress and strategies of poplar breeding in China[J]. Forest Research, 2010, 23(1): 31-37.
- [17] Binkley D, Stape J L, Ryan M G. Thinking about efficiency of resource use in forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 193(1-2): 5-16.
- [18] 陈少雄, 刘杰锋. 科学经营, 持续改良, 巴西桉树领先的法宝 [J]. *桉树科技*, 2012, 29(1): 1-12.
Chen S X, Liu J F. Scientific management and continuous improving breeding, the magic key of leading Brazilian eucalypt plantation in the world[J]. Eucalypt Science & Technology, 2012, 29(1): 1-12.
- [19] 谢耀坚. 中国桉树育种研究进展及宏观策略 [J]. 世界林业研究, 2011, 24(4): 50-54.
Xie Y J. Research progress on *Eucalyptus* breeding and its strategy in China[J]. World Forestry Research, 2011, 24(4): 50-54.
- [20] 陈金慧, 王洪云, 诸葛强, 等. 林木体胚发生技术进展 [J]. 林业科技开发, 2000, 14(3): 9-11.
Chen J H, Wang H Y, Zhuge Q, et al. Advances in somatic embryogenesis of forest trees[J]. China Forestry Science and Technology, 2000, 14(3): 9-11.
- [21] Nilsson E H. Note regarding the gigas form of *Populus tremula* found in nature[J]. Hereditas, 1936, 21: 372-382.
- [22] Johnsson H. Development of triploid and diploid *Populus tremula* during the juvenile period[J]. Z Forstgenet, 1953, 2(4): 73-77.
- [23] Einspahr D W. Production and utilization of triploid hybrid aspen[J]. Iowa State Journal of Research, 1984, 58(4): 401-409.
- [24] Weisgerber H, Rau H M, Gartner E J, et al. 25 years of forest tree breeding in Hessen[J]. Allgemeine-forstzeitschrift, 1980, 26: 665-712.
- [25] 杨今后, 杨新华, 骆承军. 桑树多倍体及其育种研究进展 [J]. 蚕业科学, 1992, 18(3): 195-201.
Yang J H, Yang X H, Luo C J. Progress in polyploidy study and polyploidy breeding of mulberry[J]. Science of Sericulture, 1992, 18(3): 195-201.
- [26] 康向阳. 林木多倍体育种研究进展 [J]. *北京林业大学学报*, 2003, 25(4): 70-74.
Kang X Y. Advances in researches on polyploid breeding of forest trees[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2003, 25(4): 70-74.
- [27] 朱之悌, 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.
Zhu Z T, Lin H B, Kang X Y. Studies on allotriploid breeding of *Populus tomentosa* B301 clones[J]. Scientia Silvae Sinicae, 1995, 31(6): 499-505.
- [28] 陈成彬, 齐力旺, 张守功, 等. 三倍体杨树核型分析 [J]. 武汉植物学研究, 2004, 53(2): 69-75.
Chen C B, Qi L W, Zhang S G, et al. A report of triploid *Populus* of the section Aigeiros[J]. Silvae Genet, 2004, 53(2): 69-75.
- [29] 张守攻, 陈成彬, 韩素英, 等. 中国部分杨属植物的染色体数目 [J]. 植物分类学报, 2005, 43(6): 539-544.
Zhang S G, Chen C B, Han S Y, et al. Chromosome numbers of some *Populus* taxa from China[J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2005, 43(6): 539-544.
- [30] 李惠波, 周堂英, 宁连云, 等. 橡胶树新品种云研 77-2 和云研 77-4 的细胞学鉴定及育种过程 [J]. 热带亚热带植物学报, 2009, 17(4): 602-605.
Li H B, Zhou T Y, Ning L Y, et al. Cytological identification and breeding course of *Hevea* 'Yunyan77-2' and 'Yunyan77-4' [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2009, 17(4):

- 602-605.
- [31] 叶培忠. 白杨繁殖育种 [J]. 林业科学, 1955, 1(1): 37-46.
Ye P Z. Poplar breeding [J]. Scientia Silvae Sinicae, 1955, 1(1): 37-46.
- [32] 朱之悌. 全国毛白杨优树资源收集、保存和利用的研究 [J]. 北京林业大学学报, 1992, 14(增刊 3): 1-25.
Zhu Z T. Collection, conservation and utilization of plus tree resources of *Populus tomentosa* in China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 1992, 14(Suppl. 3): 1-25.
- [33] 朱之悌. 毛白杨多圃配套系列育苗新技术研究 [J]. 北京林业大学学报, 2002, 24(增刊): 4-33.
Zhu Z T. Study on new breeding techniques of many nursery supporting series of *Populus tomentosa* [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2002, 24(Suppl.): 4-33.
- [34] 朱之悌, 康向阳, 张志毅. 毛白杨天然三倍体选种研究 [J]. 林业科学, 1998, 34(4): 22-31.
Zhu Z T, Kang X Y, Zhang Z Y. Studies on selection of natural triploids of *Populus tomentosa* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 1998, 34(4): 22-31.
- [35] 康向阳. 毛白杨 2n 花粉发生机制研究 [J]. 北京林业大学学报, 2002, 24(5/6): 67-70.
Kang X Y. Mechanism of 2n pollen occurring in Chinese white poplar [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2002, 24(5/6): 67-70.
- [36] Zhang Z H, Kang X Y. Cytological characteristics of numerically unreduced pollen production in *Populus tomentosa* Carr. [J]. Euphytica, 2010, 173(2): 151-159.
- [37] 张志毅, 李凤兰. 白杨染色体加倍技术研究及三倍体育种 (I): 花粉染色体加倍技术 [J]. 北京林业大学学报, 1992, 14(增刊 3): 52-58.
Zhang Z Y, Li F L. Studies on chromosome doubling and triploid breeding of white poplar (I): the techniques of the pollen chromosome doubling [J]. Journal of Beijing Forestry University, 1992, 14(Suppl. 3): 52-58.
- [38] 康向阳, 朱之悌, 林惠斌. 杨树花粉染色体加倍有效处理时期的研究 [J]. 林业科学, 1999, 35(4): 21-24.
Kang X Y, Zhu Z T, Lin H B. Study on the effective treating period for pollen chromosome doubling of *Populus tomentosa* × *P. bolleana* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 1999, 35(4): 21-24.
- [39] 康向阳, 朱之悌, 张志毅. 高温诱导白杨 2n 花粉有效处理时期的研究 [J]. 北京林业大学学报, 2000, 22(3): 1-4.
Kang X Y, Zhu Z T, Zhang Z Y. Suitable period of high temperature treatment for 2n pollen of *Populus tomentosa* × *P. bolleana* [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2000, 22(3): 1-4.
- [40] 康向阳, 朱之悌. 白杨 2n 花粉生命力测定方法及萌发特征的研究 [J]. 云南植物研究, 2000, 22(3): 1-4.
Kang X Y, Zhu Z T. A study on the 2n pollen vitality and germinant characteristics of white poplar [J]. Acta Botanica Yunnanica, 2000, 22(3): 1-4.
- [41] 康向阳, 朱之悌, 林惠斌. 白杨不同倍性花粉的辐射敏感性及其应用 [J]. 遗传学报, 2000, 27(1): 78-82.
Kang X Y, Zhu Z T, Lin H B. Radiosensitivity of different ploidy pollen in poplar and its application [J]. Acta Genetica Sinica, 2000, 27(1): 78-82.
- [42] 李云, 朱之悌, 田砚亭, 等. 极端温度处理白杨雌花芽培育三倍体植株的研究 [J]. 北京林业大学学报, 2000, 22(5): 7-12.
Li Y, Zhu Z T, Tian Y T, et al. Obtaining triploids by high and low temperature treating female flower buds of white poplar [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2000, 22(5): 7-12.
- [43] Li Y H, Kang X Y, Wang S D, et al. Triploid induction in *Populus alba* × *P. glandulosa* by chromosome doubling of female gametes [J]. Silvae Genetica, 2008, 57(1): 37-40.
- [44] 康向阳, 张平冬, 高鹏, 等. 秋水仙碱诱导白杨三倍体新途径的发现 [J]. 北京林业大学学报, 2004, 26(1): 1-4.
Kang X Y, Zhang P D, Gao P, et al. Discovery of a new way of poplar triploids induced with colchicine after pollination [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2004, 26(1): 1-4.
- [45] Wang J, Kang X Y, Li D L, et al. Induction of diploid eggs with colchicine during embryo sac development in *Populus* [J]. Silvae Genetica, 2010, 59(1): 40-48.
- [46] Wang J, Kang X Y, Li D L. High temperature-induced triploid production during embryo sac development in *Populus* [J]. Silvae Genet, 2012, 61(3): 85-93.
- [47] Lu M, Zhang P D, Kang X Y. Induction of 2n female gametes in *Populus adenopoda* Maxim by high temperature exposure during female gametophyte development [J]. Breeding Science, 2013, 63: 96-103.
- [48] 康宁, 白凤莹, 张平冬, 等. 高温诱导胚囊染色体加倍获得毛白杨杂种三倍体 [J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(2): 79-86.
Kang N, Bai F Y, Zhang P D, et al. Inducing chromosome doubling of embryo sac in *Populus tomentosa* with high temperature exposure for hybrid triploids [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37(2): 79-86.
- [49] 康向阳, 王君. 杨树多倍体诱导技术研究 [M]. 北京: 科学出版社, 2010.
Kang X Y, Wang J. Poplar polyploid induction technology research [M]. Beijing: Science Press, 2010.
- [50] Dong C B, Suo Y J, Wang J, et al. Analysis of transmission of heterozygosity by 2n gametes in *Populus* (Salicaceae) [J]. Tree Genetics & Genomes, 2015, 11(1): 1-7.
- [51] Liao T, Cheng S P, Zhu X H, et al. Effects of triploid status on growth, photosynthesis, and leaf area in *Populus* [J]. Tress-Structure and Function, 2016, 30(4): 1137-1147.
- [52] Dong C B, Mao J F, Suo Y J, et al. A strategy for characterization of persistent heteroduplex DNA in higher plants [J]. The Plant Journal, 2014, 80(2): 282-291.
- [53] 白凤莹, 曾青青, 康宁, 等. 毛白杨基因库优树倍性检测及性状对比分析 [J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(4): 113-118.
Bai F Y, Zeng Q Q, Kang N, et al. Ploidy level and contrast

- analysis of the traits for superior trees of *Populus tomentosa* Carr. in gene pool[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37(4): 113–118.
- [54] Bai F Y, Kang N, Zhang P D, et al. Selection of female parents with high fertility and high combining abilities for cross-breeding *Populus tomentosa*[J]. Journal of Forestry Research, 2018, 4: 1–6.
- [55] El-Kassaby Y A, Lstiburek M. Breeding without breeding[J]. *Genetics Research*, 2009, 91(2): 111–120.
- [56] 韩志强. 基于 SSR 分子标记分析的毛白杨育种亲本选配策略研究[D]. 北京: 北京林业大学图书馆, 2018.
- Han Z Q. Study on the selection strategy of *Populus tomentosa* breeding parents based on SSR markers[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2018.
- [57] Han Z Q, Gao P, Geng X N, et al. Identification of the male parent of superior half-sib *Populus tomentosa* individuals based on SSR markers[J/OL]. *Molecular Breeding*, 2017, 37(12): 155 [2019–02–13]. <https://doi.org/10.1007/s11032-017-0754-1>.
- [58] 康向阳. 关于无性系林业若干问题的认识和建议 [J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(9): 1–7.
- Kang X Y. Cognition and suggestions on some issues related to clonal forestry: taking poplar as an example[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2017, 39(9): 1–7.
- [59] 康向阳. 新一轮毛白杨遗传改良策略的思考和实践 [J]. 北京林业大学学报, 2016, 38(7): 1–8.
- Kang X Y. Thinking and practices for strategy on a new round genetic improvement of *Populus tomentosa* [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2016, 38(7): 1–8.

(责任编辑 范娟
责任编辑委 赵秀海)