

美洲黑杨杂交子代苗期性状遗传变异及选择

严艳兵, 潘惠新

(南京林业大学 林学院, 江苏 南京 210037)

摘要: 【目的】分析美洲黑杨 *Populus deltoides* 杂种苗期生长性状和叶片性状的遗传变异及遗传相关性, 为杨树新品种选育提供材料。【方法】以美洲黑杨不同品种为亲本进行杂交试验, 测定了 9 个杂交组合子代苗期生长性状和叶片性状, 并通过方差分析、遗传参数估算、遗传相关分析及通径分析等, 了解美洲黑杨杂种生长性状和叶片性状的遗传变异规律及性状间遗传互作, 并依此开展美洲黑杨优良杂交组合的联合选择。【结果】杂交组合间 3 个生长性状与 5 个叶片性状存在显著 ($P<0.05$) 或极显著 ($P<0.01$) 差异。苗高、地径、材积与叶长、叶宽、叶柄长、叶周长、叶面积的家系遗传力均达 0.8 以上, 受强度遗传控制, 遗传变异系数为 8.6%(叶长)~31.13%(材积), 有利于优良杂交组合的选择。相关分析表明: 叶长、叶宽、叶柄长、叶周长、叶面积与苗高、地径、材积间均达极显著正遗传相关 ($P<0.01$)。相关遗传进度分析表明: 除叶形指数、侧脉夹角和叶宽基距外, 其他叶片性状对 3 个生长性状的遗传相关进度和间接选择效率较高。通径分析表明: 苗高和地径对材积的直接遗传控制作用较大, 叶长、叶宽、叶柄长、叶面积和叶周长通过苗高和地径对材积产生较大的间接遗传控制作用。利用综合指数选择法开展美洲黑杨 9 个杂交组合的生长与叶片性状联合选择, 选出 3 个速生优质的杂交组合 (B106×NL15、S3239×NL15、NL447×SY2), 材积遗传增益达 26.90%。【结论】美洲黑杨杂交组合子代 1 年生苗的 3 个生长性状和 5 个叶片性状均存在丰富变异, 遗传互作显著; 苗高和地径对材积的直接作用最大, 5 个叶片性状对材积也产生较大的间接控制效应。综合指数选择法能有效地选出速生优质杂交组合, 材积遗传增益较高, 杨树遗传改良效果较好。表 8 参 18

关键词: 林木育种学; 美洲黑杨; 苗期性状; 遗传变异; 综合评价

中图分类号: S722.5

文献标志码: A

文章编号: 2095-0756(2021)06-1144-09

Genetic variation and selection of seedling traits in hybrid progeny of *Populus deltoides*

YAN Yanbing, PAN Huixin

(College of Forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China)

Abstract: [Objective] The objective of this study is to analyze the genetic variation and correlation of seedling growth and leaf traits of *Populus deltoides* hybrid, so as to provide materials for breeding new poplar varieties. [Method] The hybrid experiment was carried out with different varieties of *P. deltoides* as parents, and the seedling growth and leaf traits of nine hybrid combinations were measured. The genetic variation and genetic interaction of growth traits and leaf traits were studied through analysis of variance, estimation of genetic parameters, genetic correlation analysis and path analysis. On this basis, the joint selection of fine hybrid combinations of *P. deltoides* was carried out. [Result] There were significant ($P<0.05$) or extremely significant ($P<0.01$) differences in seedling height, ground diameter, volume and leaf traits among hybrid combinations. The family heritability of the three growth traits (seedling height, ground diameter, volume) and

收稿日期: 2020-12-30; 修回日期: 2021-06-11

基金项目: 江苏省科技计划项目 (BE2016387)

作者简介: 严艳兵 (ORCID: 0000-0003-4877-4761), 从事杨树遗传改良研究。E-mail: 1447025861@qq.com。通信作者: 潘惠新 (ORCID: 0000-0001-5231-6937), 教授, 从事杨树遗传改良研究。E-mail: hxpan@njfu.com.cn

the five leaf traits (leaf length, leaf width, petiole length, leaf perimeter and leaf area) were all above 0.8, which were controlled by intensity heredity. The genetic variation coefficient ranged from 8.6% (leaf length) to 31.13% (volume), which was beneficial to the selection of superior hybrid combinations. The correlation analysis showed that there was a extremely significant positive genetic correlation ($P < 0.01$) between leaf traits (leaf length, leaf width, petiole length, leaf perimeter, leaf area) and seedling height, ground diameter and volume. The analysis of correlation genetic progress indicated that, except for leaf shape index, lateral vein angle and leaf width base distance, the genetic correlation progress and indirect selection efficiency of other leaf traits to the three growth traits were higher. The path analysis showed that seedling height and ground diameter had greater direct genetic control on volume, while leaf length, leaf width, petiole length, leaf area and leaf perimeter had greater indirect genetic control on volume through seedling height and ground diameter. Combined selection of growth and leaf traits of nine hybrid combinations of *P. deltoides* was carried out by comprehensive index selection method, and three fast-growing and high-quality hybrid combinations (B106×NL15, S3239×NL15, NL447×SY2) were selected. The genetic gain of volume reached 26.90%. [Conclusion] The three growth traits and five leaf traits of 1-year-old seedlings of *P. deltoides* hybrid combinations show rich genetic variations and significant genetic interaction. Seedling height and ground diameter have the greatest direct effect on volume, and the five leaf traits also have a large indirect control effect on volume. The comprehensive index selection method can effectively screen fast-growing and high-quality cross combinations. The genetic gain of volume is higher, and the genetic improvement effect of poplar is better. [Ch, 8 tab. 18 ref.]

Key words: forest tree breeding; *Populus deltoides*; seedling traits; genetic variation; comprehensive evaluation

杨树为杨柳科 Salicaceae 杨属 *Populus* 植物, 共包括五大杨派 100 余种, 在世界范围内广泛分布, 以 30°~60° N 的温带或暖温带地区较为常见^[1], 是短期轮伐的造林树种, 对解决生态环境治理和木材短缺问题有利^[2]。目前中国林业发展中推广的杨树新优品种主要来源于人工杂交选育, 具有早期速生、材质好、抗性强等特点, 创造了巨大的生态效益、经济效益以及社会效益^[3]。因此杂交育种仍然是目前乃至今后培育杨树良种的重要手段。美洲黑杨 *Populus deltoides* 原产于北美密西西比河下游地区, 是中国引种的南方型平原地区重要速生工业用材树种和绿化造林树种之一, 是人工杂交选育新品种的常用亲本。李世峰等^[4]发现: 美洲黑杨杂交组合苗高和胸径平均值均超过亲本 (T120 和 I-69)。罗敬^[5]以美洲黑杨与小叶杨 *P. simonii* 为亲本进行杂交发现: 获得的 130 株杂交子代苗高和地径在组合间和组合内都存在广泛变异。李火根等^[6]以美洲黑杨与欧美杨 *P. × euramericana* 作亲本构建杂交组合, 结果发现: 得到的 F₁ 代 13 个无性系及亲本 I-69 杨的生长量和分枝特性在无性系间存在较大差异。王瑞文等^[7]以黑杨派不同杂种无性系为亲本开展杂交试验, 并估算杂种苗期生长性状遗传参数, 结果表明: F₁ 代杂种优势明显, 通过综合评价可初步筛选出优良杂交组合及优良无性系。王庆斌等^[8]以 I-69 杨为母本, 青杨 *P. cathayana* 和小黑杨 *P. simonii*×*P. nigra* 为父本进行杂交, 初选了一批杂种新无性系并进行了综合分析评价, 为杨树改良和新品种选育提供了指导。但目前杨树发展过程中也存在着一些急需解决的问题, 如品种单一, 低产林分多, 良种化率不高, 飘絮严重等, 严重影响长江中下游平原地区杨树生产与发展, 亟待选育出适合本地速生、优质、高产及无絮的南方型美洲黑杨新品种进行更新换代。本研究选择速生、优质、高产及抗性较好的美洲黑杨作亲本构建杂交组合, 对杂种苗期生长性状和叶片性状进行遗传变异分析, 并通过综合指数选择法选出生长量较大的优良杂交组合, 以期长江中下游地区杨树良种化生产提供材料。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于南京市栖霞区八卦洲街道外沙村南京林业大学无絮杨育种基地 (32°13'N, 118°48'E), 该

地区属亚热带季风气候区,四季分明、温暖湿润、雨量集中,全年平均气温为 15.4 ℃,土壤肥沃,土壤结构良好,透气透水性较强,土壤中性偏碱。

1.2 试验材料

2020年3月进行杂交试验。9个杂交组合分别为:NL15(*P. deltoids* ‘Nanlin 15’, ♀)×S3239(*P. deltoides*, ♂), SY2(*P. deltoids* ‘Siyang-2’, ♀)×NL447(*P. deltoides* ‘Nanlin 447’, ♂), NL15(♀)×NL780(*P. deltoides* ‘Nanlin 780’, ♂), NL15(♀)×SH3(*P. deltoids* ‘Hong-3’, ♂), NL15(♀)×B106(小叶杨回交 F₁ 代, ♂), SY2(♀)×NL3804(*P. deltoids* ‘Nanlin 3804’, ♂), NL15(♀)×SH2(*P. deltoids* ‘Hong-2’, ♂), SY2(♀)×SH2(♂), NL15(♀)×NL447(♂), 各杂交亲本遗传背景信息详见表 1。5月收集所有的杂交种子带回实验室处理,随后在研究区河泥苗床上播种育苗,7月初将所有的杂种苗分区移栽到普通苗床上,遮阳数日,苗期正常水分管理。每个杂交组合按单因素随机排列,6株为1小区。

表 1 美洲黑杨杂交亲本信息

Table 1 Basic information of parents in hybrid experiment of *P. deltoides*

杂交亲本	来源
S3239、SH3(洪3)、SH2(洪2)、NL3804(南林3804杨)	起源于美国密西西比河下游的美洲黑杨无性系,属美洲黑杨,原产地美国密西西比河下游第38号洲,1991年从美国南方林业试验站引进,2008年从美洲黑杨种质资源库中选出
NL447(南林447杨)	来源于I-69×445杂种无性系(属于欧美杨,开花早)
NL780(南林780杨)	来源于85杨半同胞家系
B106	来源于小叶杨与美洲黑杨优良亲本回交F ₁ 代杂种无性系
SY2(泗杨2号)	来源于母本I-69杨×S3239杂种无性系
NL15(南林15杨)	来源于I-69×S3244杂种无性系,母本I-69杨来源20世纪70年代引自意大利杨树研究所,父本S3244来自美国密西西比河下游第32号洲

1.3 试验方法

1.3.1 苗期生长性状测定 2020年10月调查苗高和地径。苗高用精确到1cm的3m塔尺测量,地径用精确到1mm的游标卡尺测量,材积根据王明床等^[9]的方法计算,公式为: $V_{材} = \pi D^2 H \times 10^{-2} / 12$ 。其中 $V_{材}$ 为材积 (cm³), H 为苗高 (cm), D 为地径 (mm)。

1.3.2 苗期叶片性状测定 2020年9月,从各杂交组合小区内选取2个标准株,各株采集第5~7片叶。测定叶长 (cm)、叶宽 (cm)、叶柄长 (cm),叶宽基距 (叶最宽处距叶基距离, cm) 用直尺测量,侧脉夹角 (主脉与最大叶宽处侧脉的夹角, °) 用量角器测量,叶面积 (cm²) 和叶周长 (cm) 用 IMAGE J 的图像处理功能计算获得,叶形指数=叶长/叶宽。

1.4 数据处理与分析

采用 R 语言、DPS 软件和 Excel 2016 对试验数据进行统计分析、处理和绘图。

用 R 语言进行性状方差分析,线性模型如下: $X_{ijk} = \mu + t_i + b_j + e_{ijk}$, $X_{ij} = \mu + t_i + e_{ij}$ 。其中: X_{ij} 、 X_{ijk} 为实际观测值, μ 为总体平均数, t_i 为组合效应, b_j 为区组效应, e_{ij} 、 e_{ijk} 为随机误差。

遗传参数估计公式:

$$h_1^2 = \frac{r\sigma_f^2}{\sigma_e^2 + r\sigma_f^2} \times 100\%;$$

$$h_2^2 = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_e^2 + \sigma_f^2} \times 100\%;$$

$$C_{vg} = \frac{\sqrt{\sigma_s^2}}{\bar{X}} \times 100\%;$$

$$C_{ve} = \frac{\sqrt{\sigma_e^2}}{\bar{X}} \times 100\%;$$

$$C_{vp} = \frac{\sqrt{\sigma_p^2}}{\bar{X}} \times 100\%。$$

其中： h_1^2 、 h_2^2 为家系和单株遗传力， r 为各组合的重复数， C_{vg} 为遗传变异系数， C_{ve} 为环境变异系数， C_{vp} 为表型变异系数， σ_s 为遗传标准差， σ_e 为环境标准差， σ_p 为表型标准差， σ_f 为遗传方差， \bar{X} 为各性状的平均值。

遗传进度和选择效率计算：

$$G_s = q \times \sqrt{\sigma_y^2} \times \sqrt{h_y^2} \times 100\%;$$
$$G_y = q \times \sqrt{h_x^2} \times \sqrt{h_y^2} \times r_{xy} \times \sqrt{\sigma_{py}^2};$$
$$E = (G_y/G_s)/100\%。$$

其中： G_s 为直接选择遗传进度， q 为选择强度， σ_y^2 为性状 y 的遗传方差， h_y^2 为性状 y 的遗传力； G_y 为相关遗传进度， h_x^2 为性状 x 的遗传力， r_{xy} 为性状 x 与性状 y 的遗传相关， σ_{py}^2 为性状 y 的表型方差； E 为选择效率。

通径分析模型。根据遗传相关系数建立多元高斯方程组，求解方程组，计算得到直接通径系数，具体参照王庆斌等^[10]方法。计算间接通径系数= $r_{da} \times b_{ay}$ ，其中 r_{da} 为自变量 d 与自变量 a 之间的遗传相关系数， b_{ay} 为自变量 a 与响应变量 Y 之间的直接通径系数。计算遗传增益： $\Delta G = \frac{h_1^2 S}{u} \times 100\%$ ；其中 S 为选择差， u 为某一性状总均值。

多性状综合指数选择。指数选择法采用 Smith-Hazel 指数选择对各杂交组合进行综合评价，公式为： $I = \sum_{g=1}^n b_g x_g$ 。其中： I 为选择指数值， b_g 为 g 性状的指数系数， x_g 为 g 性状的表型均值。指数系数计算公式为： $b_g = P^{-1}GW$ ；其中 P 为每个性状的表型协方差矩阵， G 为遗传协方差矩阵， W 为每个性状的经济权重构成的向量；利用等权重法估算杂交组合各性状的经济权重 W_g ，假设各性状表型标准差的单位变化具有同等重要性，即 $W_g = 1/\sigma_g$ ^[11]，其中 σ_g 表示各性状的表型标准差。

2 结果与分析

2.1 美洲黑杨不同杂交组合子代苗期性状遗传变异分析

由表 2 可知：杂种苗期生长性状与叶片性状在杂交组合间均达到差异极显著水平 ($P < 0.01$)，表明不同杂交组合间子代苗高、地径、材积和各叶片性状均存在较大差异。杂种苗期生长性状和叶片性状的遗传变异分析得出 (表 3)：9 个杂交组合的子代苗高、地径、材积平均值分别为 150.10 cm、9.95 mm、41.16 cm³，其中 NL3804×SY2 子代苗高最大 (170.63 cm)，NL447×NL15 最小 (119.94 cm)，两者相差 42.26%。B106×NL15 子代地径最大，为 11.71 mm，NL447×NL15 子代地径最小，为 8.23 mm，前者为后者的 1.17 倍；S3239×NL15 子代材积最大 (60.62 cm³)，NL447×NL15 最小 (21.90 cm³)，两者相差 2.76 倍。叶片长度均值为 13.63 cm，B106×NL15 平均叶片长度最大，达 15.98 cm，超出群体均值的

表 2 美洲黑杨不同杂交组合生长性状与叶片性状方差分析

Table 2 Variance analysis of growth and leaf traits of different hybrid combinations in *P. deltoides*

性状	变异来源	自由度	<i>F</i>	<i>P</i>	性状	变异来源	自由度	<i>F</i>	<i>P</i>
苗高	组合间	8	8.372	0.000***	叶柄长	组合间	8	6.865	0.000***
地径	组合间	8	5.951	0.000***	侧脉夹角	组合间	8	3.288	0.009**
材积	组合间	8	5.055	0.001***	叶宽基距	组合间	8	3.469	0.007**
叶长	组合间	8	6.696	0.000***	叶面积	组合间	8	6.748	0.000***
叶宽	组合间	8	8.097	0.000***	叶周长	组合间	8	6.677	0.000***
叶形指数	组合间	8	3.885	0.004**					

说明：***表示 $P < 0.001$ ；**表示 $P < 0.01$

表3 美洲黑杨杂种苗期生长性状和叶片性状变异分析

Table 3 Analysis on variation of growth traits and leaf traits of *P. deltoides* hybrids at seedling stage

性状	苗高/cm	地径/mm	材积/cm ³	叶长/cm	叶宽/cm	叶形指数	叶柄长/cm	侧脉夹角/(°)	叶宽基距/cm	叶面积/cm ²	叶周长/cm
平均值	150.10	9.95	41.16	13.63	13.13	1.041	7.27	72.62	2.46	142.25	58.59
最小值	119.94	8.23	21.90	12.04	11.32	0.968	6.18	69.52	2.00	110.95	51.16
最大值	170.63	11.71	60.62	15.98	15.25	1.093	8.64	75.42	3.05	188.71	69.15
遗传变异系数/%	12.21	11.97	31.13	8.60	9.37	3.36	10.52	2.56	12.34	16.65	9.45
表型变异系数/%	15.54	16.09	43.88	11.22	11.72	5.18	13.64	4.25	19.98	21.69	12.34
家系遗传力	0.881	0.832	0.802	0.851	0.877	0.743	0.854	0.696	0.712	0.852	0.850
单株遗传力	0.648	0.553	0.503	0.588	0.640	0.419	0.595	0.364	0.382	0.590	0.587

17.24%，是最小组合 SH3×NL15(12.04 cm) 的 1.32 倍；叶片宽度均值为 13.13 cm，B106×NL15 平均叶片宽度最大，为 15.25 cm，高于总均值 16.14%，是叶片宽度最小组合 NL780×NL15 (11.32 cm) 的 1.34 倍；叶长/叶宽平均值为 1.041，NL780×NL15 长宽比最大，达 1.093，SH3×NL15 最小，为 0.968；叶柄长度平均值为 7.27 cm，组合 B106×NL15 最大 (8.64 cm)，超出总均值 18.84%，是最小组合 NL447×NL15 (6.18 cm) 的 1.76 倍；侧脉夹角平均值为 72.62°，最大组合为 S3239×NL15，达 75.42°，最小为 NL3804×SY2，只有 69.52°；叶宽基距平均值达 2.46 cm，最大组合为 NL447×SY2，可达 3.05 cm，最小为 SH3×NL15，只有 2.00 cm；叶面积平均值为 142.25 cm²，最大组合 B106×NL15 (188.71 cm²) 与最小组合 NL780×NL15 (110.95 cm²) 相差 1.70 倍；叶周长平均值为 58.59 cm，最大组合 B106×NL15 (69.15 cm) 与最小组合 NL780×NL15 (51.16 cm) 相差 35.16%。由表 3 可知：各性状表型变异系数均大于遗传变异系数，其中材积的遗传变异系数 (31.13%) 和表型变异系数 (43.88%) 均最大，说明具有较大选择潜力；除叶形指数和侧脉夹角外，其他叶片性状的表型变异系数均大于 10%，其中叶面积表型性状变异最大 (21.69%)，说明具有较大的选择空间。各性状的家系遗传力均大于单株遗传力，其中苗高、地径、材积、叶长、叶宽、叶柄长、叶面积和叶周长的家系遗传力均大于 0.8；单株遗传力为 0.503~0.648，均属偏强度遗传控制；叶形指数、侧脉夹角和叶宽基距的家系遗传力分别为 0.743、0.696、0.712，单株遗传力分别为 0.419、0.364、0.382，均为中度以上遗传控制。

2.2 美洲黑杨杂种苗期叶片性状与生长性状相关分析及间接选择

2.2.1 叶片性状与生长性状的相关性分析 由表 4 可知：在表型和遗传上，3 个生长性状 (苗高、地径和材积) 之间均呈极显著正相关 ($P<0.01$)；叶长、叶宽、叶柄长、叶面积、叶周长分别与生长性状间呈显著 ($P<0.05$) 或极显著 ($P<0.01$) 正相关。叶形指数与生长性状间在遗传上呈显著负相关 ($P<0.05$)，在表型上负相关，但相关性不显著；侧脉夹角、叶宽基距与生长性状间相关性均不显著。叶长、叶宽、叶柄

表4 美洲黑杨不同杂交组合叶片性状与生长性状的相关性分析

Table 4 Correlation analysis between leaf and growth traits of different hybrid combinations of *P. deltoides*

性状	苗高	地径	材积	叶长	叶宽	叶形指数	叶柄长	侧脉夹角	叶宽基距	叶面积	叶周长
苗高		0.788**	0.880**	0.653*	0.792**	-0.615*	0.708**	-0.078	0.089	0.697**	0.735**
地径	0.711**		0.988**	0.857**	0.969**	-0.570*	0.960**	0.206	0.287	0.967**	0.978**
材积	0.833**	0.977**		0.882**	1.010**	-0.628*	0.958**	0.204	0.311	0.980**	1.004**
叶长	0.543*	0.762**	0.760**		0.941**	-0.128	0.990**	0.388	0.404	0.956**	0.969**
叶宽	0.672*	0.881**	0.892**	0.923**		-0.454	1.063**	0.359	0.357	0.988**	0.984**
叶形指数	-0.415	-0.395	-0.430	0.069	-0.320		-0.506	0.014	0.057	-0.377	-0.330
叶柄长	0.552*	0.860**	0.847**	0.899**	0.983**	-0.329		0.277	0.603*	1.052**	1.050**
侧脉夹角	0.170	0.379	0.389	0.444	0.495	-0.168	0.491		-0.061	0.472	0.507
叶宽基距	-0.142	0.138	0.119	0.353	0.287	0.167	0.408	-0.024		0.329	0.282
叶面积	0.579*	0.872**	0.858**	0.943**	0.985**	-0.227	0.974**	0.564*	0.270		1.001**
叶周长	0.606*	0.866**	0.860**	0.957**	0.973**	-0.163	0.949**	0.591*	0.228	0.993**	

说明：对角线下方为表型相关，对角线上方为遗传相关；*表示 $P<0.05$ ，**表示 $P<0.01$

长、叶面积和叶周长相互之间存在着显著 ($P<0.05$) 或极显著 ($P<0.01$) 正相关, 叶形指数、侧脉夹角和叶宽基距与其余叶片性状间呈较弱相关或负相关, 相关性均未达到显著水平, 表明叶形指数、侧脉夹角和叶宽基距与其他性状间的遗传互作较小。

2.2.2 叶片性状对生长性状的间接选择 为进一步了解苗期叶片性状对生长性状的相关遗传进度和间接选择效率, 参照王明床^[12]方法研究估算 5% 入选率 (选择强度为 2.06) 下间接选择的相关遗传进度和选择效率。由表 5 可以看出: 利用叶长、叶宽、叶柄长、叶面积和叶周长对生长性状进行间接选择, 相关遗传进度较大, 苗高、地径、材积分别为 26.492~32.615、2.378~2.729、27.106~31.508, 间接选择效率苗高、地径、材积分别为 74.8%~92.1%、106.27%~121.97%、114.66%~133.28%, 其中对材积的选择效率最大。叶形指数、侧脉夹角和叶宽基距对生长性状的相关遗传进度和间接选择效率均较低, 表明叶形指数、侧脉夹角和叶宽基距不适合作为生长性状的间接选择性状。

表 5 美洲黑杨不同杂交组合叶片性状对生长性状的间接选择

性状	苗高		地径		材积	
	相关遗传进度		相关遗传进度		相关遗传进度	
	间接选择效率/%		间接选择效率/%		间接选择效率/%	
叶长	26.492	74.80	2.378	106.27	27.106	114.66
叶宽	32.615	92.10	2.729	121.97	31.508	133.28
叶形指数	-23.310	-65.82	-1.478	-66.03	-18.031	-76.27
叶柄长	28.785	81.28	2.669	119.30	29.505	124.81
侧脉夹角	-2.862	-8.08	0.517	23.10	5.670	23.98
叶宽基距	3.303	9.33	0.728	32.55	8.742	36.98
叶面积	28.295	79.90	2.685	119.99	30.137	127.48
叶周长	29.810	84.17	2.713	121.24	30.847	130.48

2.3 美洲黑杨杂种苗期材积生长量的遗传控制通径分析

单株材积是影响苗期生长量的主要因子。由苗高、地径、叶片性状对材积的遗传作用 (表 4 和表 5) 可知: 苗高、地径、叶长、叶宽、叶柄长、叶面积和叶周长等 7 个性状对材积生长量具有较强的遗传控制作用。由表 6 可知: 7 个性状对材积生长量均呈不同程度的遗传控制, 其中地径对材积的直接控制作用最大, 通径系数达 0.565, 其次为苗高, 通径系数达 0.417, 同时苗高通过地径对材积产生较大的间接遗传控制作用; 叶长、叶宽、叶柄长、叶面积和叶周长对材积的直接通径系数均较弱, 但这些性状通过地径对材积生长量的间接通径系数较大, 达 0.485~0.554, 说明这些性状对材积生长量具有较大的正向间接遗传控制作用, 并且这种间接遗传控制作用主要是通过与地径的遗传相关来实现。

表 6 美洲黑杨不同杂交组合各性状对材积的通径分析

性状	Table 6 Path analysis of volume in different hybrid combinations of <i>P. deltoides</i>					
	通过叶长	通过叶宽	通过叶柄长	通过叶面积	通过叶周长	通过地径
叶长	0.327	-0.542	0.160	0.269	-0.182	0.272
叶宽	0.308	-0.575	0.171	0.278	-0.184	0.330
叶柄长	0.324	-0.612	0.161	0.296	-0.197	0.295
叶面积	0.313	-0.569	0.170	0.282	-0.187	0.290
叶周长	0.317	-0.566	0.169	0.282	-0.187	0.307
苗高	0.213	-0.455	0.114	0.196	-0.138	0.417
地径	0.281	-0.559	0.155	0.273	-0.184	0.565

说明: 粗体为各性状对材积的直接作用, 其他为各性状通过另一性状对材积的间接作用

2.4 美洲黑杨优良杂交组合综合评价与遗传增益估算

采用多性状综合指数选择法对 9 个杂交组合进行综合评价。由于叶形指数、侧脉夹角和叶宽基距与生长性状间的遗传互作及对材积生长量的直接或间接遗传控制均较弱, 因此利用苗高 (X_1)、地径 (X_2)、

叶片长 (X_3)、叶片宽 (X_4)、叶柄长 (X_5)、叶面积 (X_6) 和叶周长 (X_7) 等 7 个性状构建选择指数方程, 进行生长性状与叶形性状的联合选择。根据等权重法估算各性状指标的经济权重, 经济权重向量分别为 $W=(0.085, 1.059, 1.088, 1.166, 1.721, 0.056, 0.238)$ 。

不同性状组合的指数选择方程和性状综合育种值选择进展 (表 7) 显示: 指数方程 I_1 、 I_2 、 I_3 的综合育种值选择进展 (ΔH)、指数遗传力和综合选择指数的估计准确度均较高, 但苗高和地径的偏回归系数均存在负值, 即为负向遗传进展; 生长性状是育种改良的首要目标, 不能以牺牲生长量的改良进行选择, 所以这些方程不太理想。以苗高、地径、叶面积和叶柄长构建指数方程 I_4 , 其各性状的偏回归系数均为正值, 即均为正向选择; 综合育种值选择进展为 5.71, 指数遗传力为 0.862, 综合选择指数的估计准确度为 0.926, 方程较为理想。

表 7 不同性状组合指数选择方程

Table 7 Index selection equation of different characteristics

指数选择方程	综合育种值 选择进展(ΔH)	指数遗 传力	综合选择指 数的估计准确度
$I_1=0.0975X_1-0.1890X_2+0.6725X_3+2.5578X_4+2.8459X_5+0.1195X_6-0.3977X_7$	10.08	0.868	0.928
$I_2=0.1047X_1-1.1988X_2-0.4551X_3+2.0360X_4+3.6552X_5+0.0774X_6$	8.62	0.872	0.930
$I_3=-0.1347X_1+4.1451X_2+13.6535X_3+4.0199X_4-0.7178X_6$	7.35	0.896	0.937
$I_4=0.0954X_1+0.0249X_2+2.0220X_3+0.0613X_6$	5.71	0.862	0.926

根据方程 I_4 计算各杂交组合的选择指数, 按 30% 的入选率^[12] 选出 B106×NL15、S3239×NL15、NL447×SY2 等 3 个杂交组合 (表 8)。其中 B106×NL15、S3239×NL15 的材积和叶面积的遗传增益较大, 分别达 29.00%、27.82% 和 37.91%、19.60%。从整体评价效果来看, 材积生长量所获得遗传增益最大, 达 26.90%, 超出总均值 33.55%; 叶片性状中叶面积所获得遗传增益最大, 达 16.85%, 高于总均值 19.78%。

3 结论与讨论

选育出速生、优质、高产及无絮的南方型美洲黑杨新品种进行更新换代是目前开展美洲黑杨杂交试验的主要目的, 其中生长性状是黑杨派良种选育的首要目标。本研究对美洲黑杨 9 个杂交组合子代苗期生长性状进行了遗传变异分析, 发现苗高、地径和材积等 3 个生长性状在杂交组合间均存在极显著差异, 生长性状家系遗传力均达 0.80 以上, 均大于单株遗传力, 表明生长性状受强度遗传控制^[13]; 其中材积性状的遗传变异最大 (31.13%), 说明选择潜力较大, 苗高次之 (12.21%), 地径相对较小 (11.97%)。生长性状变异主要来源于杂交组合间基因型的遗传基础差异。叶片是植物重要的营养器官, 尤其叶柄和叶面积对林木的同化产物运输、光合产物的积累起着重要作用。本研究中杂交组合间各叶片性状差异显著, 叶长、叶宽、叶柄长、叶周长和叶面积的家系遗传力均在 0.85 以上, 表明这些叶片性状受较强的遗传控制^[14]; 叶柄长和叶面积的表型变异系数和遗传变异系数较大, 均超过 10%, 说明选择空间较大; 叶长、叶宽和叶周长的遗传变异系数均低于 10%, 选择空间相对较小。与李金花等^[15] 对美洲黑杨与青杨杂交子代叶形、成星奇等^[16] 对美洲黑杨与小叶杨杂交子代叶片的研究结果类似。叶形指数和侧脉夹角的家系遗传力相对较弱, 遗传变异较低, 受环境影响较明显。

研究美洲黑杨苗期叶片性状与生长性状间的遗传互作, 对美洲黑杨早期选择具有重大意义。本研究中苗高、地径和材积等 3 个生长性状间的遗传相关和表型相关十分密切。叶片性状中叶长、叶宽、叶柄长、叶面积和叶周长间均呈极显著正遗传相关, 并与苗高和地径间也存在极显著或显著正遗传相关, 而叶形指数、侧脉夹角和叶宽基距与其他性状间存在负弱相关或相关性不显著; 与张勇等^[17] 对橡胶树 *Hevea brasiliensis* 无性系生长和叶片表型性状的研究结果相类似, 表明叶长、叶宽、叶柄长、叶面积、

表 8 美洲黑杨优良家系生长性状与叶片性状遗传增益估算

Table 8 Estimation of genetic gain of growth and leaf characteristics in superior families of *P. deltoides*

杂交组合	苗高/%	地径/%	材积/%	叶柄长/%	叶面积/%
B106×NL15	3.06	14.69	29.00	16.07	27.82
S3239×NL15	9.56	14.14	37.91	12.54	19.60
NL447×SY2	8.36	3.27	13.80	3.13	5.89
平均增益/%	6.99	10.70	26.90	11.50	16.85

叶周长与生长性状间的遗传互作较明显。通过叶片性状联合对苗高、地径和材积进行间接选择,发现叶长、叶宽、叶柄长、叶面积和叶周长对3个生长性状的遗传相关进度和间接选择效率较大,而叶形指数、侧脉夹角和叶宽基距的间接选择效率较弱,说明叶形指数、侧脉夹角和叶宽基距不适合作为评选优良杂交组合的标准。材积是评价苗期生长量的主要因子,利用通径分析方法分析苗高、地径和叶片性状对材积生长量的遗传控制作用大小及控制途径,结果发现苗高、地径对材积的直接遗传控制作用最大,苗高通过地径对材积的间接控制作用也较大,可知苗高和地径是影响材积生长量的首要因子,在综合评价过程中苗高和地径性状可作为主要选择目标;叶片性状中,叶柄长、叶面积对材积的直接通径系数较小,叶宽和叶周长的直接通径系数为负,即为负向选择,但这些叶片性状通过苗高和地径对材积产生的正向间接遗传控制作用较大,说明叶片性状对材积的控制途径主要通过苗高和地径间的遗传相互作用来实现。这与李春明等^[18]对毛白杨 *Populus tomentosa* 杂种无性系苗高、地径的构成因素研究结果相类似,表明开展苗期生长性状与叶片性状的联合选择是可行的。

育种目标是杂交亲本选择与选配的首先考虑因素。美洲黑杨作为中国南方型速生工业用材和绿化造林树种,速生、优质和高产是主要育种目标。本研究选用生长量较大、干形圆满通直及抗褐斑病的主要美洲黑杨(S3239、南林3804、南林15杨和泗杨2号等)品种作亲本,研究生长性状与叶形性状间的遗传互作,进行生长性状与叶片性状的联合改良;以苗高、地径作为选择依据,选出B106×NL15、S3239×NL15、NL447×SY2等3个速生、高产的优良杂交组合,同时发现材积生长量获得的遗传增益最大(26.90%),改良效果较好。但本研究只是1年生苗和单地点试验数据,后续研究需增加多年多点的无性系苗期对比试验,以便选出性状更优良、遗传稳定的优良杂种无性系。

4 参考文献

- [1] 徐纬英. 杨树[M]. 哈尔滨: 黑龙江人民出版社, 1988: 237–253.
- [2] 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.
LI Shanwen, ZHANG Zhiyi, HE Chengzhong, et al. Progress on hybridization breeding of poplar in china [J]. For Res, 2004, 17(2): 37–41.
- [3] 杨洋, 张蕾, 宋菲菲, 等. 人工林速生材高值化利用研究进展[J]. 林产工业, 2020, 57(5): 53–55.
YANG Yang, ZHANG Lei, SONG Feifei, et al. Research progress on high value utilization of fast-growing wood in plantation [J]. China For Prod Ind, 2020, 57(5): 53–55.
- [4] 李世峰, 戴咏梅, 潘惠新, 等. 杨树不同杂交组合苗期性状遗传变异[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2003, 27(3): 47–50.
LI Shifeng, DAI Yongmei, PAN Huixin, et al. Genetic variation of the seedling traits in various types of poplar crosses [J]. J Nanjing For Univ Nat Sci Ed, 2003, 27(3): 47–50.
- [5] 罗敬. 美洲黑杨杂交试验及杂种苗期重要性状变异研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2008.
LUO Jing. Study on *Populus deltoides* Hybridization and Genetic Variations of Seedling Important Traits of Hybrids [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2008.
- [6] 李火根, 黄敏仁, 王明麻. 美洲黑杨×欧美杨 F₁ 无性系一级分枝特性与生长及干形关系的研究[J]. 南京林业大学学报, 1994, 18(1): 7–13.
LI Huogen, HUANG Minren, WANG Mingxiu. Study on relationship between first-order branch characteristics and growth traits, stem form for *Populus deltoides*×*Populus euramericana* F₁ clones [J]. J Nanjing For Univ, 1994, 18(1): 7–13.
- [7] 王瑞文, 黄国伟, 李振芳, 等. 黑杨派杨树不同杂交组合 F₁ 代遗传分析及苗期选择[J]. 中国农学通报, 2017, 33(10): 48–52.
WANG Ruiwen, HUANG Guowei, LI Zhenfang, et al. F₁ genetic analysis and seedling selection of different cross combinations of black poplar [J]. Chin Agric Sci Bull, 2017, 33(10): 48–52.
- [8] 王庆斌, 张玉波, 刘国刚, 等. 美洲黑杨杂种无性系引种苗期选择[J]. 东北林业大学学报, 2002, 30(5): 11–14.
WANG Qingbin, ZHANG Yubo, LIU Guogang, et al. Introduction selection of *Populus deltoides* hybrid clones in seedling stage [J]. J Northeast For Univ, 2002, 30(5): 11–14.
- [9] 王明麻, 黄敏仁, 吕士行, 等. 黑杨派新无性系研究: 苗期测定[J]. 南京林业大学学报, 1987, 11(2): 1–12.

- WANG Mingxiu, HUANG Minren, LÜ Shixing, *et al.* Study on new clones of *Aegeiros* popular: nursery testing [J]. *J Nanjing For Univ*, 1987, **11**(2): 1 – 12.
- [10] 王庆斌, 张玉波, 邹威, 等. 杨树新品种生长性状遗传相关及通径分析[J]. *林业科技*, 2011, **36**(1): 5 – 7.
WANG Qingbin, ZHANG Yubo, ZOU Wei, *et al.* Correlation and path analysis on new poplar variety growth traits [J]. *For Sci Technol*, 2011, **36**(1): 5 – 7.
- [11] 冯延芝, 乔杰, 王保平, 等. 南方低山丘陵区泡桐无性系主要性状的综合选择[J]. *林业科学研究*, 2017, **30**(6): 969 – 976.
FENG Yanzhi, QIAO Jie, WANG Baoping, *et al.* Comprehensive selection of main phenotypic characters of *Palilownia* clones in the hilly area of southern China [J]. *For Res*, 2017, **30**(6): 969 – 976.
- [12] 王明庥. 林木育种学概论[M]. 北京: 中国林业出版社, 1989: 109 – 115.
- [13] 秦光华, 姜岳忠, 乔玉玲, 等. 黑杨派杨树杂交 F_1 子代苗期遗传测定[J]. *东北林业大学学报*, 2011, **39**(4): 29 – 32.
QIN Guanghua, JIANG Yuezhong, QIAO Yuling, *et al.* Genetic testing of F_1 hybrid progeny of *Aaigeiros* section at seeding stage [J]. *J Northeast For Univ*, 2011, **39**(4): 29 – 32.
- [14] ZHU Yanhua, KANG Hongzhang, XIE Qiang, *et al.* Pattern of leaf vein den-sity and climate relationship of *Quercus variabilis* populations remains unchanged with environmental changes [J]. *Trees*, 2012, **26**: 597 – 607.
- [15] 李金花, 张绮纹, 苏晓华, 等. 美洲黑杨与不同种源青杨杂种苗叶片和生长性状多水平变异研究[J]. *林业科学研究*, 2002, **15**(1): 76 – 82.
LI Jinhua, ZHANG Qiwen, SU Xiaohua, *et al.* Multi-level genetic variation in leaf and growth of hybrid system between *Populus deltoides* and *P. cathayana* [J]. *For Res*, 2002, **15**(1): 76 – 82.
- [16] 成星奇, 贾会霞, 孙佩, 等. 丹红杨×通辽 1 号杨杂交子代叶形性状的遗传变异分析[J]. *林业科学研究*, 2019, **32**(2): 100 – 110.
CHENG Xingqi, JIA Huixia, SUN Pei, *et al.* Genetic variation analysis of leaf morphological traits in *Populus deltoides* cl. ‘Danhong’×*P. simonii* cl. ‘Tongliao 1’ hybrid progenies [J]. *For Res*, 2019, **32**(2): 100 – 110.
- [17] 张勇, 朱文, 高梅, 等. 橡胶树无性系苗期生长和叶片表型性状比较分析[J]. *西部林业科学*, 2020, **49**(3): 66 – 73.
ZHANG Yong, ZHU Wen, GAO Mei, *et al.* Comparison analysis of phenotypic growth and leaf traits of *Hevea brasiliensis* clones at seedling stage [J]. *J West For Sci*, 2020, **49**(3): 66 – 73.
- [18] 李春明, 严冬, 夏辉, 等. 毛白杨种内杂交无性系苗期生长量及叶片性状变异研究[J]. *植物研究*, 2016, **36**(1): 62 – 67.
LI Chunming, YAN Dong, XIA Hui, *et al.* Variations of growth and leaf traits of intraspecific hybridization clones of *Populus tomentosa* [J]. *Bull Bot Res*, 2016, **36**(1): 62 – 67.