

美洲黑杨与青杨杂交 F_1 代苗期表型性状的分化及其类型划分

张庆源¹, 田野^{1*}, 王 淼², 翟 政¹, 周诗朝¹

(1. 南京林业大学林学院, 南方现代林业协同创新中心, 江苏 南京 210037;

2. 江苏省泗洪县半城马浪湖林场, 江苏 泗洪 223900)

摘要:【目的】研究美洲黑杨‘I-69’杨(*Populus deltoides* ‘Lux’)×青杨(*P. cathayana*) F_1 代初选无性系苗期表型性状指标的分化, 解析不同性状分化的生物学和生态学意义, 并对无性系进行类型划分, 综合考虑无性系性状以及对应的目标用途, 为应对干旱等条件下杨树造林的适地适树(无性系)选择提供参考。【方法】以江苏省宿迁市泗洪县半城马浪湖林场 36 个‘I-69’杨×青杨 F_1 代无性系 3 根 1 千苗为材料, 调查苗木的生长量、叶片形态、气孔特征、侧芽萌发情况和分枝特性等 17 个指标, 分析各指标的变异特征, 并根据性状变化对无性系进行分类和评价。【结果】 F_1 代无性系的生长和表型指标均具有显著的分化, 总体上呈连续的正态分布特征, 其中侧枝数与侧芽萌发率的变异系数最大, 分别达 102.0% 和 93.5%。相关分析表明, 苗木生长指标与叶片形态以及分枝特性指标显著正相关, 但与叶片气孔特征无显著相关。叶面积以及叶干质量分别与叶片长宽比呈显著负相关, 与上下表皮气孔密度比呈显著正相关。叶片长宽比与叶柄相对长呈显著负相关, 同时也与上下表皮气孔密度比呈显著负相关。叶面积和叶干质量的异速生长指数为 1.007 4, 整体呈等速生长关系, 与分枝特性等无相关关系。基于主成分分析方法, 利用表型性状可以把 36 个 F_1 代无性系分为 8 类, 不同类型具有独特的生长、分枝特性和潜在的抗旱性能。【结论】美洲黑杨和青杨杂交 F_1 代无性系表型性状变异丰富, 通过早期判断可以针对不同气候和立地条件造林提供无性系选择的初步信息, 其中类型 IV 中的 4 个无性系生长量最大、侧枝少, 叶型和气孔特性等表型性状表现出一定的耐旱特征, 可以选择用于在偏干旱的平原地区或山地进行进一步的适应性造林试验。

关键词: 南方型杨树; 杂交子代; 表型性状; 叶型; 异速生长分析; 分枝特性; 气孔密度

中图分类号: S722

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号: 1000-2006(2022)05-0040-09



Phenotypic traits differentiations and classifications of the F_1 hybrid progenies of *Populus deltoides* × *P. cathayana* at the seedling stage

ZHANG Qingyuan¹, TIAN Ye^{1*}, WANG Miao², ZHAI Zheng¹, ZHOU Shichao¹

(1. Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, College of Forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. Bancheng-Malanghu Forest Farm, Sihong 223900, China)

Abstract: 【Objective】The variations in growth and phenotypic traits of the F_1 hybrid progenies of *Populus deltoides* ‘Lux’ × *P. cathayana* were investigated at the cutting-seedling stage to interpret their biological and ecological significance, and to classify the F_1 hybrid clones in order to evaluate the resistance of clones and their target uses comprehensively. The results can provide basic information for matching suitable poplar clones with afforestation sites under the background of climate change such as frequent drought. 【Method】Using the cuttings with one-year stem and three-year root of 36 F_1 hybrid progenies in Bancheng-Malanghu Forest Farm of Sihong City, Jiangsu Province, 17 traits on seedling growth, leaf morphology, stomatal properties, and lateral branching characteristics were investigated and the variations of each trait were analyzed. Based on the trait variations, the 36 hybrid clones were categorized and evaluated

收稿日期 Received: 2021-04-21

修回日期 Accepted: 2021-08-22

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFD0600402)。

第一作者: 张庆源(2474644402@qq.com)。* 通信作者: 田野(tianye@hotmail.com; tianye@njfu.edu.cn), 副教授。

引文格式: 张庆源, 田野, 王淼, 等. 美洲黑杨与青杨杂交 F_1 代苗期表型性状的分化及其类型划分[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2022, 46(5): 40-48. ZHANG Q Y, TIAN Y, WANG M, et al. Phenotypic traits differentiations and classifications of the F_1 hybrid progenies of *Populus deltoides* × *P. cathayana* at the seedling stage[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2022, 46(5): 40-48. DOI: 10.12302/j.issn.1000-2006.202104031.

for potential use on afforestation selection on different sites. 【Result】 The 36 F₁ hybrid progeny showed a significant variation on growth and phenotypic traits, expressing continuous normal distributions for each trait in general. Among all the traits, the number of lateral branches and the germination ratio of lateral buds showed the largest coefficients of variations as 102.0% and 93.5%, respectively. A correlation analysis showed that the traits related to growth were positively correlated with those related to leaf morphology and branching characteristics significantly; however, no significant correlation was found with stomatal properties. The single leaf area and dry mass were negatively correlated with the leaf length-to-width ratio, and positively correlated with the upper-to-lower ratio of leaf stomatal density significantly. The leaf length-to-width ratio was also negatively correlated with the relative length of petiole (the ratio of petiole length to leaf length) and the upper-to-lower ratio of leaf stomatal density significantly. Single leaf area and dry mass showed a constant scaling relation for all the 36 clones, with an allometric index of 1.007 4, which was not related to branching characteristics. Using a principal component analysis, the 36 F₁ hybrid clones were classified into eight categories with specific properties on growth, branching and potential drought resistance. 【Conclusion】 The F₁ hybrid progenies of *P. deltoides* × *P. cathayana* have abundant variations in growth and phenotypic traits, which provides phenotype-function information for clone choice for afforestation under changing climate and site conditions at an early stage. The four clones in category IV have highest growth performances, few lateral branches, and phenotypic traits such as leaf morphology and stomatal characteristics that show drought tolerance, and are suitable for further adaptive afforestation experiments in arid plains or mountainous areas.

Keywords: southern type poplar; hybrid progeny; phenotypic traits; leaf morphology; allometric scaling analysis; branching characteristics; stomatal density

我国杨树 (*Populus*) 人工林面积位居世界第一^[1]。据第9次全国森林资源清查统计,截至2018年,我国杨树人工林面积已达757.07万hm²,在解决我国木材供需矛盾、维护国家木材和生态安全方面起着重要作用^[2]。其中以美洲黑杨 (*P. deltoides*) 和欧美杨 (*P. × euramericana*) 为代表的南方型杨树因生长迅速、材质优良,在江淮和长江中下游平原地区受到极大关注,并得到广泛应用^[3]。但是,由于南方型黑杨对水、肥等立地条件要求高,目前主要利用立地条件良好的农耕地进行造林。2021年中央一号文件再次强调要“坚决守住18亿亩耕地红线”“严格控制耕地转为林地、园地等其他类型农用地”^[4],因此,将来南方型黑杨人工林的发展更多需要面向条件较差、容易干旱、较为贫瘠的山地。此外,受温暖化等全球气候变化的影响,我国长江流域等平原地区逐渐变得干燥化,极端干旱天气频发^[5],对现有南方型黑杨人工林的生产和生产提升也产生了很大影响。基于以上现状,迫切需要进一步开展南方型黑杨的品种选育工作,为应对气候变化和我国杨树人工林发展方向调整提供更多的适生无性系。

杂交育种是杨树改良的主要途径。我国西南山区广泛分布的青杨 (*P. cathayana*) 具有耐干旱、贫瘠的特性,对山地等干旱条件具有很好的适应性,但存在生长较为缓慢、分枝较多等缺点。在自然条件下,黑杨派与青杨派可以进行天然杂交,且具有显著杂种优势^[6]。因此,选择有代表性的黑

杨与青杨进行杂交,在一定程度上有望选育出生长迅速、干形良好、且抗旱性优良的子代。自美洲黑杨引入我国以后,育种工作者在黑杨派与青杨派间进行了多个组合的杂交试验,获得过许多杂交子代无性系^[7-12],但目前缺乏后续的适应性筛选,用于造林生产的较少。

表型是基因与环境相互作用而塑造的结果,与植物的生理响应和生长密切相关^[13-14],因此,表型性状是理解植物基因功能和环境效应的重要指标,可以在一定程度上反映植物的生长性能和适应性^[15]。通过对杂交子代表型性状的比较,能够在早期有效地判断其潜在的生长性能和适应能力,从而可以对无性系进行初步筛选,为满足不同立地条件下的造林提供适宜的无性系。而通过杂交获得的子代无性系变异越大,筛选的空间也相应越大。

笔者以南京林业大学林学院森林培育系杨树课题组(本课题组)于2010年利用‘I-69’杨 (*P. deltoides* ‘Lux’) × 青杨 (*P. cathayana*) 杂交并初选保留的36个F₁代无性系为研究对象,对其1年生苗进行表型性状分析,探讨表型性状分化的生物学和生态学意义,并利用表型性状指标进行主成分分析,以期对应于干旱等气候变化背景下杨树造林的适地适树(无性系)选择提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况和供试材料

试验地位于江苏省宿迁市泗洪县半城马浪湖

林场(118°36'E, 33°32'N), 地处江苏中北部的洪泽湖西岸, 属中纬度暖温带湿润半湿润气候区。年均气温 14.4 ℃, 7 月平均气温最高 27.4 ℃, 1 月平均气温最低 -7 ℃; 全年日照时间 2 250~2 350 h; 年平均降水量约 1 000 mm, 主要集中在 6—8 月。试验地地势平坦, 地下水位较高(< 1 m), 有季节性淹水。土壤母质为洪泽湖淤积土, 土壤质地为黏壤土, 透水透气性不良。

供试材料为本课题组以四川甘孜州康定市炉城镇的成年天然青杨为父本、江苏省宿迁市泗阳县泗阳农场的成年‘I-69’杨为母本, 于 2010 年通过人工控制授粉的方式进行立木杂交得到 312 个 F_1 代无性系, 经过初步筛选并保留下来的 36 个子代。于 2017 年选取各无性系粗度均匀(约 1.5 cm)的 1 年生木质化主干截制成 16~18 cm 长的插穗进行扦插, 扦插株行距为 40 cm×60 cm, 无性系布置采用完全随机设计, 每个无性系扦插 50 株。分别于 2018 年和 2019 年的 3 月初进行平茬, 保留 1 个健壮、位置合理的芽用于主干更新。生长期间进行正常的杂草控制, 每年于 5 月底追施复合肥 1 次, 施用量为 100 kg/hm²。

1.2 试验设计和调查方法

于 2019 年 9 月下旬从每个无性系的小区中随机选取生长均匀、健康、无病虫害的 3 根 1 干苗 5 株(去除边缘行), 分别测定苗高和地径, 并对苗干上的总芽数以及萌发的侧枝数量进行计数。

从 5 株苗木中随机选取 3 株, 自顶部向下选择每株的第 5 片成熟功能叶, 采用印迹法, 于其上下表面均匀涂抹 1 cm² 见方的指甲油(主要成分为硝化纤维素溶于挥发性溶剂), 待溶剂挥干后, 用透明胶将凝固的硝化纤维素膜取下, 转移至载玻片上, 带回实验室, 用电子显微镜于×200 放大倍数下观察气孔的分布, 并进行气孔数量计数, 每个样本随机观测 3 个视野。

从每个无性系的 5 株苗木上随机采集植株中上部的 10 片完整、无病虫害的成熟功能叶, 封入自封袋后, 带回实验室用于叶片性状的指标测定。

取回的叶片擦拭干净并分离叶柄, 测量叶柄长度, 采用 WinRHIZO 根系分析系统(Regent, 德国)进行叶片扫描后测定叶片长度、叶片宽度(最宽处)和单叶面积。测量结束后将叶片装入纸质信封放入烘箱, 在 65 ℃ 下烘干 72 h 至质量恒定, 取出冷却后用电子天平称量每片叶子的干质量。

1.3 数据处理

各无性系的侧芽萌发率、叶片长宽比、叶柄相

对长、正反气孔密度比以及比叶质量等指标的计算方法如下:

侧芽萌发率 = 侧枝数/总芽数×100%;

叶片长宽比 = 叶长/叶宽;

叶柄相对长 = 叶柄长/叶长;

上下表皮气孔密度比 = 上表皮气孔密度/下表皮气孔密度;

比叶质量 = 叶干质量/叶面积。

使用 SPSS 20.0 软件进行各性状间的统计分析与方差分析, 并用 Pearson 相关模型分析各性状间的相关关系, 最后对除生长指标外的 15 个表型性状进行主成分分析, 使用 Origin 2018 软件作图。

叶片面积和叶片干质量之间的异速生长关系分析时, 将叶片面积以及叶片干质量进行对数转化, 采用 Origin 2018 软件绘制散点图并进行线性拟合, 采用 R 语言的 Smatr 包计算拟合方程的斜率, 采用 Pitman^[16] 的方法计算斜率置信区间, 对斜率和截距的差异进行方差检验, 同时检验斜率与 1.0 的差异。

2 结果与分析

2.1 初选 F_1 代无性系的生长和表型性状变异

对 36 个初选 F_1 代无性系的 17 个生长和表型性状指标进行统计分析, 结果(表 1)表明, 17 个指标的偏度均小于 2, 峰度均小于 4, 符合正态分布; 方差分析结果表明 17 个指标在 36 个无性系间均存在极显著差异; 除叶片长宽比以外, 其余 16 个性状变异系数均大于 0.1, 表明绝大部分性状均具有较大分化。

36 个无性系中, 生长量最大的无性系其平均苗高和地径达 4.7 m 和 3.1 cm, 苗高和地径的变异系数分别为 15.7% 和 20.4%。

主干的总芽数、侧枝数与侧芽萌发率反映 F_1 代无性系的分枝特性和树冠形态。36 个无性系的侧枝数量和侧芽萌发率变异很大, 变异系数分别达 102.0% 和 93.5%, 平均侧枝数量为 5.0, 其中有 3 个无性系当年无侧枝萌发, 而侧芽萌发率最大的无性系达 20.0%。

叶长、叶宽、叶柄长、叶面积、叶干质量、比叶质量、叶片长宽比和叶柄相对长 8 个指标主要反映叶片形态。叶面积与叶干质量的变异系数较大, 分别为 26.7% 和 26.0%; 比叶质量以及叶柄相对长的变异系数分别为 11.2% 和 14.3%; 叶片长宽比最小的无性系平均为 1.0, 最大的无性系平均可达 1.5, 但变异系数最小, 为 7.1%。

叶片上、下表皮气孔密度、上下表皮气孔密度

比以及总气孔密度 4 个指标反映了叶片气孔的分布特征,其中上下表皮气孔密度比变异系数最大,为 25.0%。参照刘静涵等^[17]的结果,将上下表皮气孔密度比>0.8 的叶片视为等面叶、<0.6 的叶片视为异面叶,则 36 个无性系中,有 8 个无性系叶片属于等面叶,16 个无性系叶片属于异面叶,12 个无性系叶片介于两者之间。

表 1 美洲黑杨×青杨 F₁ 代无性系的生长和表型性状变异

Table 1 Variations in growth and phenotypic traits of the F₁ hybrid progenies of *Populus deltoides* × *P. cathayana*

性状 traits	量符号 symbol	变异范围 range	平均值 average	标准差 SD	变异 系数/% CV	偏度 skewness	峰度 kurtosis	<i>F</i>	<i>P</i>
苗高/m seedling height	<i>X</i> ₁	2.3~4.7	3.3	0.5	15.7	0.7	0.7	12.2	<0.001
地径/cm ground diameter	<i>X</i> ₂	1.3~3.1	2.1	0.4	20.4	0.7	0.0	8.9	<0.001
总芽数 number of buds	<i>X</i> ₃	54.3~96.7	74.2	9.2	12.4	0.4	0.3	9.1	<0.001
侧枝数 number of lateral branches	<i>X</i> ₄	0.0~19.2	5.0	5.1	102.0	1.1	0.4	6.8	<0.001
侧芽萌发率/% germination ratio of lateral buds	<i>X</i> ₅	0.0~20.0	6.2	5.8	93.5	0.8	-0.6	6.4	<0.001
叶长/cm leaf length	<i>X</i> ₆	16.0~27.2	21.5	2.4	11.1	0.1	0.3	6.8	<0.001
叶宽/cm leaf width	<i>X</i> ₇	11.6~22.2	16.6	2.5	15.1	0.3	-0.2	9.6	<0.001
叶片长宽比 leaf length-to-width ratio	<i>X</i> ₈	1.0~1.5	1.3	0.1	7.1	-0.5	1.0	5.4	<0.001
叶柄长/cm petiole length	<i>X</i> ₉	6.1~14.0	8.8	1.6	17.6	1.6	3.7	24.4	<0.001
叶柄相对长 relative length of petiole	<i>X</i> ₁₀	0.3~0.6	0.4	0.1	14.3	1.5	3.8	7.5	<0.001
单叶面积/cm ² single leaf area	<i>X</i> ₁₁	118.0~376.5	235.0	62.8	26.7	0.4	0.0	7.8	<0.001
单叶干质量/g single leaf dry mass	<i>X</i> ₁₂	1.0~3.3	2.1	0.5	26.0	0.2	0.0	7.3	<0.001
比叶质量/(g·m ⁻²) specific leaf mass	<i>X</i> ₁₃	70.5~112.8	88.4	9.9	11.2	0.5	0.2	6.8	<0.001
上表皮气孔密度/(个·mm ⁻²) stomatal density of upper leaf epidermis	<i>X</i> ₁₄	53.6~169.0	88.0	22.5	25.6	1.2	3.3	35.4	<0.001
下表皮气孔密度/(个·mm ⁻²) stomatal density of lower leaf epidermis	<i>X</i> ₁₅	108.2~175.8	137.7	16.1	11.7	0.2	-0.5	16.3	<0.001
上下表皮气孔密度比 upper-to-lower ratio of leaf stomatal density	<i>X</i> ₁₆	0.4~1.0	0.6	0.2	25.0	0.5	-0.2	50.7	<0.001
总气孔密度/(个·mm ⁻²) total leaf stomatal density	<i>X</i> ₁₇	88.6~151.8	112.9	14.3	12.7	0.6	0.0	17.6	<0.001

2.2 初选 F₁ 代无性系生长和表型性状的相关性

初选的 36 个 F₁ 代无性系的生长和表型性状指标间的相关性分析结果见表 2。由表 2 可知,侧枝数量与侧芽萌发率与苗高和地径之间均呈极显著正相关,表明子代无性系的分枝特性和树冠形态与生长密切关联,当年侧枝萌发多的无性系具有更大的生长量。此外,苗高、地径与叶长、叶宽、叶柄长、叶面积以及叶干质量之间也呈极显著正相关,

但苗高与叶片气孔特性指标之间不显著相关,而地径与下表皮气孔密度呈显著负相关,与上下表皮气孔比呈显著正相关,表明 F₁ 代无性系的生长量整体上受叶片形态的显著影响,但与叶片气孔特征之间关联性较弱。

此外,叶面积以及叶干质量分别与叶片长宽比呈显著负相关,与上下表皮气孔密度比呈极显著正相关,而叶片长宽比则与叶柄相对长呈极显著负相

关,同时与上下表皮气孔密度比也呈显著负相关,说明F₁代无性系的叶片形态特征受父、母本的遗传因子影响较大,偏父本性状、狭长型叶片的子代总体上具有较小的叶面积和叶片质量,同时叶柄较短,并且在气孔分布特征方面更接近于异面叶,而偏母本性状、宽大型叶片的子代则具有较大的叶面积和单叶质量,叶柄较长且气孔分布趋近于等面叶。

表 2 美洲黑杨×青杨 F₁ 代无性系的生长和表型性状指标的相关性 (n=108)

Table 2 Correlations of growth and phenotypic traits of the F₁ hybrid progenies of *P. deltoides* × *P. cathayana* (n = 108)

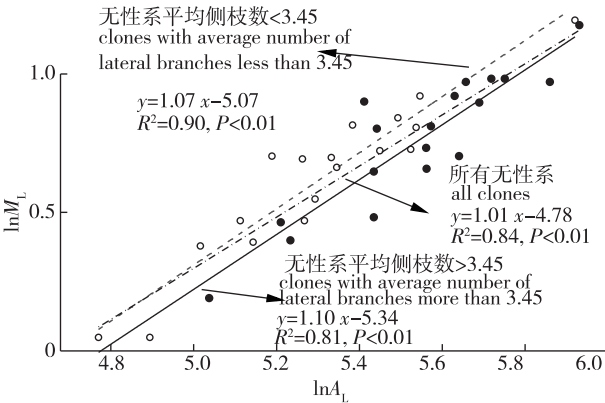
性状 traits	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇	X ₈	X ₉	X ₁₀	X ₁₁	X ₁₂	X ₁₃	X ₁₄	X ₁₅	X ₁₆
X ₂	0.90 **															
X ₃	0.57 **	0.41 *														
X ₄	0.63 **	0.61 **	0.79 **													
X ₅	0.62 **	0.64 **	0.74 **	0.99 **												
X ₆	0.71 **	0.66 **	0.39 *	0.41 *	0.42 *											
X ₇	0.69 **	0.66 **	0.37 *	0.42 *	0.43 **	0.88 **										
X ₈	-0.37 *	-0.38 *	-0.19	-0.27	-0.29	-0.32	-0.72 **									
X ₉	0.62 **	0.63 **	0.14	0.25	0.26	0.55 **	0.69 **	-0.56 **								
X ₁₀	0.18	0.23	-0.16	-0.03	-0.02	-0.11	0.15	-0.44 **	0.76 **							
X ₁₁	0.70 **	0.68 **	0.37 *	0.43 **	0.44 **	0.94 **	0.98 **	-0.59 **	0.65 **	0.05						
X ₁₂	0.54 **	0.56 **	0.11	0.17	0.20	0.91 **	0.88 **	-0.44 **	0.56 **	-0.03	0.92 **					
X ₁₃	-0.38 *	-0.26	-0.64 **	-0.59 **	-0.57 **	-0.10	-0.25	0.37 *	-0.21	-0.18	-0.22	0.19				
X ₁₄	0.13	0.15	-0.07	-0.00	-0.01	0.20	0.48 **	-0.67 **	0.51 **	0.48 **	0.39 *	0.37 *	-0.07			
X ₁₅	-0.24	-0.42 *	0.03	-0.11	-0.14	-0.14	-0.22	0.21	-0.24	-0.16	-0.22	-0.18	0.06	0.07		
X ₁₆	0.28	0.37 *	-0.01	0.10	0.10	0.32	0.60 **	-0.72 **	0.59 **	0.46 **	0.53 **	0.49 **	-0.10	0.87 **	-0.39 *	
X ₁₇	-0.03	-0.12	-0.04	-0.07	-0.09	0.08	0.25	-0.41 *	0.27	0.28	0.18	0.19	-0.03	0.83 **	0.62 **	0.46 **

注: X₁~X₁₇ 分别代表苗高、地径、总芽数、侧枝数、侧芽萌发率、叶长、叶宽、叶片长宽比、叶柄长、叶柄相对长、单叶面积、单叶干质量、比叶质量、上表皮气孔密度、下表皮气孔密度、上下表皮气孔密度比和总气孔密度。* 表示在 0.01 水平上极显著相关, * 表示在 0.05 水平上显著相关。X₁~X₁₇ represent seedling height, ground diameter, number of buds, number of lateral branches, germination ratio of lateral buds, leaf length, leaf width, leaf length-to-width ratio, petiole length, relative length of petiole, single leaf area, single leaf dry mass, specific leaf weight, stomatal density of upper leaf epidermis, stomatal density of lower leaf epidermis, upper-to-lower ratio of leaf stomatal density, and total leaf stomatal density, respectively. * indicates the extremely significant correlation at the 0.01 level, * indicates the significant correlation at the 0.05 level.

2.3 初选 F₁ 代无性系单叶面积和单叶干质量的异速生长分析

叶片面积和叶片质量的异速生长关系可以反映无性系叶片光合产物投资和叶片光合性能之间的权衡关系。36 个杂交 F₁ 代无性系的单叶面积和单叶质量经过对数转置后的异速生长拟合结果(图 1)表明,两者呈现显著的线性关系,异速生长指数(斜率)为 1.01,95% 置信区间为 0.88~1.16,与 1.0 差异不显著,表明 36 个无性系的单叶面积和单叶干质量总体上呈等速生长关系。

单叶面积和单叶质量的异速生长关系在一定程度上决定叶片的比叶质量,为了究明不同类型 F₁ 代无性系间异速生长关系是否存在差异,选择与比叶质量显著负相关、并且变异系数最大、与生长量显著正相关的侧枝数指标作为子代分组性状,以侧枝数的中位数(3.45)为界,将 36 个无性系分为侧枝数较少的组 A 和侧枝数较大的组 B,分别对两



lnA_L 和 lnM_L 代表单叶面积和单叶干质量的自然对数;3.45 为无性系平均侧枝数的中位数。lnA_L and lnM_L represent the natural logarithm of single leaf area and dry mass. Value 3.45 represents the median number of lateral branches of the 36 clones.

图 1 美洲黑杨×青杨 F₁ 代无性系的单叶面积与单叶干质量的异速生长关系

Fig.1 Allometric scaling between leaf area and leaf dry mass of the F₁ hybrid progeny of *P. deltoides* × *P. cathayana*

组无性系进行单叶面积和单叶质量异速生长拟合。结果(图 1)表明,两组无性系也均分别呈现良好的线性关系,侧枝数较少的组 A 的异速生长指数(1.07)略小于侧枝数较多的组 B(1.10),两者皆与 1.0 差异不显著,说明组 A 和组 B 均为等速生长,同时两者间差异并不显著($P=0.53$),表明单叶面积和单叶质量的异速生长关系并没有受到无性系分枝特征的影响。

2.4 基于表型性状的初选 F₁ 代无性系类型划分

对 36 个 F₁ 代无性系除苗高、地径等生长指标外的 15 个表型性状进行主成分分析,前 3 个主成分的贡献率分别为 41.57%、21.11%和 13.70%,累积方差贡献率达 76.38%。前 3 个主成分对应的旋转后的因子载荷系数见表 3。

表 3 前 3 个主成分对应的因子载荷(旋转后)
Table 3 Rotated factor loading of the first three principal components

性状 traits	PC1	PC2	PC3	性状 traits	PC1	PC2	PC3
X_3	0.20	-0.09	0.86	X_{11}	0.91	0.28	0.24
X_4	0.26	-0.02	0.91	X_{12}	0.96	0.20	-0.10
X_5	0.29	-0.02	0.88	X_{13}	0.11	-0.21	-0.83
X_6	0.93	0.05	0.20	X_{14}	0.17	0.92	-0.08
X_7	0.86	0.40	0.26	X_{15}	-0.36	0.07	-0.03
X_8	-0.36	-0.72	-0.25	X_{16}	0.40	0.78	-0.02
X_9	0.49	0.64	0.15	X_{17}	-0.07	0.77	-0.08
X_{10}	-0.14	0.75	0.03				

以旋转后的载荷系数大于 0.7 作为评价各指标对主成分的贡献度,第 1 主成分(PC1)主要反映叶长、叶宽、叶面积以及叶干质量等指标的信息,表

征 F₁ 代无性系的叶片光合性能相关因子;第 2 主成分(PC2)主要反映叶片长宽比、叶柄相对长、上表皮气孔密度、上下表皮气孔密度比以及总气孔密度等指标的信息,表征 F₁ 代无性系的叶形与气孔因子;第 3 主成分(PC3)主要反映总芽数、侧枝数量、侧芽萌发率以及比叶质量等指标的信息,表征 F₁ 代无性系的分枝特性因子。

基于 PC1、PC2 和 PC3 对 36 个 F₁ 代无性系进行类型划分,共分为 8 类(图 2),各个类型的 F₁ 代无性系数数量及相关性状描述见表 4。类型 I、类型 II、类型 III 及类型 IV 总体上生长量较大,其中类型 I 侧枝少,叶片长宽比小,叶片表型性状体现较弱的抗旱能力;类型 IV 生长量最大,侧枝相对较少,叶片长宽比大,叶片表型性状体现较强的抗旱能力;类型 II 和类型 III 虽然生长量大,但侧枝较多。

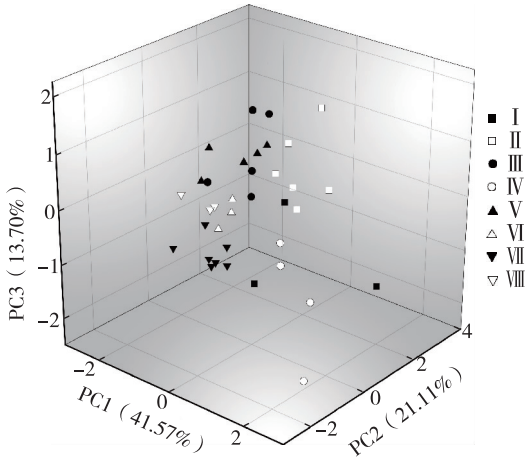


图 2 基于主成分分析的 F₁ 代无性系表型性状三维聚类图

Fig.2 The three-dimension cluster of F₁ hybrid progenies of *Populus deltoides* × *P. cathayana* based on principal component analysis of phenotypic traits

表 4 F₁ 代无性系类型划分及基本性状描述

Table 4 Classifications and descriptions of F₁ hybrid progenies of *Populus deltoides* × *P. cathayana*

类型 category	无性系数 number of clones	表型性状 phenotypic traits	生长性状 growth traits
I	3	侧芽萌发率接近 0,几乎无侧枝,叶片长宽比小,上下表皮气孔密度比大	生长量大
II	6	侧芽萌发率较高,侧枝多,叶片长宽比小,上下表皮气孔密度比大	生长量大
III	5	侧芽萌发率高,侧枝多,叶片长宽比大,上下表皮气孔密度比小	生长量大
IV	4	侧芽萌发率较低,侧枝较少,叶片长宽比大,上下表皮气孔密度比小	生长量最大
V	5	侧芽萌发率较低,侧枝较少,叶片长宽比小,上下表皮气孔密度比大	生长量较小
VI	3	侧芽萌发率低,侧枝少,叶片长宽比小,上下表皮气孔密度比大	生长量较小
VII	7	侧芽萌发率较低,侧枝较少,叶片长宽比大,上下表皮气孔密度比小	生长量较小
VIII	3	侧芽萌发率较高,侧枝多,叶片长宽比大,上下表皮气孔密度比小	生长量较小

3 讨论

1) 树木的功能受到多种表型性状的交叉作用^[18],同时,树木可利用的各种资源通常有限,因此,具有不同遗传性状的树木个体对不同功能性状的资源优化配置是一种权衡策略^[19],如叶、叶柄、茎之间的生物量分配^[20];同时,各性状间的相互作用与联系也反映了树木的生长策略以及适应性^[21]。因此,通过单一性状对某些个体的功能进行判别存在偏差,需要通过多个性状的综合比较才能进行有效判断。

树木的树冠主要由分枝和叶片组成的空间所构成。分枝是组成树冠的基础因子,是反映树冠结构的主要特征,分枝特性影响植物的光能利用率和生物量分配^[22]。当年生枝条是植物最具活力的部分,叶片大多着生在这些小枝上,分枝数量与生长指标以及地上生物量密切相关^[23],因此植物分枝的构型特征是植物生长策略研究的重要内容之一^[24],通过对分枝特性以及生长量的综合分析可以评价无性系的生长效率。本研究测定的美洲黑杨×青杨 F_1 代无性系的分枝特性因子中,侧枝数和比叶质量之间呈极显著负相关,说明侧枝数量越多,无性系获得单位叶片面积所需要投入的光合产物就越少,光能利用率越高,有利于生物量的积累;而侧枝数量和与生长量相关的指标(苗高和地径)均具有较大变异,且具极显著正相关关系也说明了这一点,这与罗敬^[25]的研究结果相类似,表明无性系间生长量的差异取决于分枝特性,进行无性系选择时可以利用分枝性状获得丰富的选择空间。但是,杨树速生丰产用材林的营造通常倾向于具有较少侧枝的无性系,分枝少一方面可以改善造林后杨树木材的形质指标,提高无节良材的比例;另一方面也可以减少苗木培育过程的除萌以及林分抚育过程的修枝工作量,因此,在无性系选择过程中综合考虑生长量和侧枝数量非常必要。

叶片是树木进行光合作用并生产物质及能量的主要器官,是生态系统中初级生产者的能量交换器^[26],在碳同化与能量平衡方面具有重要的作用^[27]。树木叶片功能性状间的差异主要来自植物对环境变化所产生的适应^[28-29]。植物的光合细胞器主要分布在叶片栅栏组织和海绵组织中,因此较大的叶面积有助于物质的积累,提高植物的生长速率^[30],而较小的叶面积能够减少植物内部水分的散失,提高水分利用效率^[31]。因此,比叶质量是权衡叶片光合速率、植物生长速率和产量与植物抗逆

性的非常重要的叶片性状之一^[32],比叶质量较大的叶片通常具有较强的机械结构与生理抗性,在资源缺乏的环境中尤为突出^[33]。叶片长宽比较大的植物具有较短的侧脉,可以有效降低物质运输中的能量损耗和水分散失。此外,叶片质量是从叶基向顶点分布的,叶片质量的大部分靠近叶片基部分布,由此决定了叶片的弯曲力矩以及叶片所需要的支撑^[34]。本研究中,叶片长宽比较大的无性系具有较长的杠杆臂,叶片需要利用较多的光合产物用于支撑结构的构建以提高机械强度,因此对叶片面积的生物量投资可能相应减少。本研究结果还表明,叶片长宽比较大的 F_1 代无性系相对来说具有更短的叶柄,一方面增强了对叶片的机械支持,同时进一步缩短了水分的运输距离,具有不同叶柄长度的无性系因此也具有不同的支撑与疏导能力^[35]。

叶片气孔的分布方式以及密度是判断植物抗旱性的重要指标。一般来说,上表皮与下表皮气孔密度比值越小,越接近于异面叶的植物其抗旱能力相对较强^[36]。本研究中 36 个无性系的地径与叶片上下表面气孔密度比显著正相关,但相关性低于分枝特性和叶片形态。叶片性状偏母本美洲黑杨的 F_1 代无性系一般较偏父本青杨叶片性状的 F_1 代无性系具有较大的上下表皮气孔密度比,表现出较为明显的等面叶特征,从光合性能来看可能具有较高的光合和生长潜力,但相应地也可能具有较大蒸腾速率和较高的水分需求;与之相对应,叶片性状偏父本青杨 F_1 代无性系的光合能力相对较低,但可能具有更好的抗旱能力。而处于中间状态的 F_1 代无性系在一定程度上可以均衡生长量与抗旱性之间的关系,可以实现生长与抗旱性兼优的无性系选择。

2) 异速生长是指生物体某两个性状的相对生长速率出现差异的现象,异速生长特性同时受物种遗传特性和周围环境因子的影响,可以体现植物器官生物量分配的内在规律^[37]。探讨叶片面积和叶片质量的异速生长关系有助于研究树木在生长与抗旱性间的权衡关系,本研究中, F_1 代无性系单叶面积和单叶质量的生长速度近似相等,说明本次杂交的子代不存在光合面积和叶片生物量投入之间的偏向性。

3) 各无性系性状差异与其对资源的利用率以及自身生长策略密切相关,是评价自身生长状态以及对环境变化生存策略的有效指标。杨树造林时的无性系选择应同时满足造林目的和适地适树的

要求,选择具有适合环境以及满足目标用途特性的无性系进行造林,如具有较少侧枝的冠形更利于主干的木材培育,侧枝更多的冠形则具有更多的叶面积,光合效率更高,有利于总体生物量的积累。叶片长宽比较大、叶柄较短的无性系则具有更好的抗逆性,适用于偏干旱地区造林。本研究中子代无性系表型性状具有显著分化,对分化后的表型性状进行主成分分类能够作为无性系的抗性以及对对应目标用途的早期判断,为适地适无性系造林提供参考。本研究中类型Ⅰ所包含无性系生长量大且侧枝少,干形良好,将来有望作为江淮及长江中下游平原地区大径级无节良材培育的备选无性系;类型Ⅱ所包含无性系生长量大但侧枝较多,可以选育用作该地区生态防护林或生物质能源林营造的备选无性系;类型Ⅲ和类型Ⅳ的各无性系均生长量较大,且表型性状体现出一定的抗旱性,但类型Ⅲ分枝较多,可以考虑用于山地等偏干旱地区的生态防护林营造;而类型Ⅳ的分枝少,有望用于山地或干旱平原地区进行用材林培育。

当然,本研究是基于洪泽湖低湿地单一生态区的苗期材料得出的初期结论,目前仅可以在一定程度上为杨树造林适地适无性系选择提供初步参考,将来还需要在平原、山地、以及具备水、养等立地条件梯度的各种生态区开展进一步的多点造林试验,对各无性系的长期生长性能、木材材性以及干旱适应性等综合性状作出完善和可靠的评价,以期在全球气候变化背景下为维护我国的木材和生态安全提供支撑。

参考文献(reference):

- [1] ISEBRANDS J G, RICHARDSON J. Poplars and willows; trees for society and the environment[M]. Wallingford: CABI, 2014. DOI: 10.1079/9781780641089.0000.
- [2] 国家林业和草原局. 中国森林资源报告(2014—2018)[M]. 北京: 中国林业出版社, 2019. National Forestry and Grassland Administration. China forest resources report (2014 - 2018) [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2019.
- [3] 陈良华, 赖娟, 胡相伟, 等. 接种丛枝菌根真菌对受胁迫美洲黑杨雌、雄株光合生理的影响[J]. 植物生态学报, 2017, 41(4): 480-488. CHEN L H, LAI J, HU X W, et al. Effects of inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthetic physiology in females and males of *Populus deltoides* exposed to cadmium pollution[J]. Chin J Plant Ecol, 2017, 41(4): 480-488. DOI: 10.17521/cjpe.2016.0210.
- [4] 中华人民共和国中央人民政府. 中共中央国务院关于全面推进乡村振兴加快农业农村现代化的意见[EB/OL]. (2021-02-21). http://www.gov.cn/xinwen/2021-02/21/content_5588098.htm.
- [5] ZHANG Z Z, CHAO B F, CHEN J L, et al. Terrestrial water storage anomalies of Yangtze River Basin droughts observed by GRACE and connections with ENSO[J]. Glob Planet Change, 2015, 126: 35-45. DOI: 10.1016/j.gloplacha.2015.01.002.
- [6] 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 S W, ZHANG Z Y, HE C Z, et al. Progress on hybridization breeding of poplar in China[J]. World For Res, 2004, 17(2): 37-41. DOI: 10.13348/j.cnki.sjlyj.2004.02.010.
- [7] 王明麻, 黄敏仁, 吕士行, 等. 黑杨派新无性系研究: I、苗期测定[J]. 南京林业大学学报, 1987, 11(2): 1-12. WANG M X, HUANG M R, LU S X, et al. Study of new clones of the aegiros poplar I. nursery testing[J]. J Nanjing For Univ, 1987, 11(2): 1-12.
- [8] 符毓秦, 刘玉媛, 李均安, 等. 美洲黑杨杂种无性系: 陕林3、4号杨的选育[J]. 陕西林业科技, 1990(3): 1-9, 13. FU Y Q, LIU Y Y, LI J N, et al. Cottonwood hybrid clones: selection of 'Shaanlin No. 3' and 'No. 4' [J]. Shaanxi For Sci Technol, 1990(3): 1-9, 13.
- [9] 庞金宣, 郑世锴, 刘国兴, 等. 窄冠型杨树新品种的选育[J]. 林业科技通讯, 2001(4): 8-9. PANG J X, ZHENG S K, LIU G X, et al. Selection of new poplar tree variety with narrow crown type[J]. For Sci Technol, 2001(4): 8-9. DOI: 10.13456/j.cnki.lykt.2001.04.002.
- [10] 张玉波, 王庆斌, 李淑玲, 等. 牡丹江地区杨树遗传改良现状、问题及对策[J]. 东北林业大学学报, 2002, 30(4): 65-66. ZHANG Y B, WANG Q B, LI S L, et al. Present situation, problem and countermeasure of poplar genetic improvement in Mudanjiang region[J]. J Northeast For Univ, 2002, 30(4): 65-66. DOI: 10.3969/j.issn.1000-5382.2002.04.018.
- [11] 姬慧娟. 丹红杨与小叶杨杂交子代苗期抗旱相关性状遗传分析[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2015. JI H J. Genetic analysis of characters related to drought tolerance in seedlings of *Populus deltoides* cv. 'Danhong' × *P. simonii* progeny[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2015.
- [12] 李娟, 郭斌, 安新民. 欧美杨与藏川杨杂交子代苗期性状 QTLs 定位分析[J]. 西南林业大学学报, 2016, 36(5): 10-15. LI J, GUO B, AN X M. Mapping of QTLs in hybrid progeny of *Populus euramericana* and *Populus szechuanica* var. *tibetica* [J]. J Southwest For Univ (Nat Sci), 2016, 36(5): 10-15. DOI: 10.11929/j.issn.2095-1914.2016.05.002.
- [13] BRADSHAW A D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants[J]. Adv Genet, 1965, 13: 115-155. DOI: 10.1016/S0065-2660(08)60048-6.
- [14] PINTADO A, VALLADARES F, SANCHEZ L G. Exploring phenotypic plasticity in the lichen *Ramalina capitata*: morphology, water relations and chlorophyll content in north-and south-facing populations[J]. Ann Bot, 1997, 80(3): 345-353. DOI: 10.1006/anbo.1997.0453.
- [15] 潘映红. 论植物表型组和植物表型组学的概念与范畴[J]. 作物学报, 2015, 41(2): 175-186. PAN Y H. Analysis of concepts and categories of plant phenome and phenomics[J]. Acta Agron Sin, 2015, 41(2): 175-186. DOI: 10.3724/SP.J.1006.2015.00175.
- [16] PITMAN E J G. A note on normal correlation[J]. Biometrika, 1939, 31(1/2): 9-12. DOI: 10.1093/biomet/31.1-2.9.
- [17] 刘静涵, 刘宣劭, 金昊, 等. 美洲黑杨与青杨及其杂交子代的叶角度变化与解剖结构[J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(2): 11-21. LIU J H, LIU X S, JIN H, et al. Leaf angle

- change and anatomical structure of *Populus deltoides*, *P. cathayana* and their hybrid F_1 [J]. J Beijing For Univ, 2018, 40 (2): 11–21. DOI: 10.13332/j.1000-1522.20170317.
- [18] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. Aust J Bot, 2003, 51(4): 335. DOI: 10.1071/bt02124.
- [19] STEARNS S C. The role of development in the evolution of life histories[C]. Evol Dev, 1982: 237–258. DOI: 10.1007/978-3-642-45532-2_12.
- [20] 杨冬梅, 毛林灿, 彭国全. 常绿和落叶阔叶木本植物小枝内生物量分配关系研究: 异速生长分析[J]. 植物研究, 2011, 31(4): 472–477. YANG D M, MAO L C, PENG G Q. Within-twig biomass allocation in evergreen and deciduous broad-leaved species: allometric scaling analyses[J]. Bull Bot Res, 2011, 31(4): 472–477. DOI: 10.7525/j.j.issn.1673-5102.2011.04.015.
- [21] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high-and low-nutrient habitats [J]. Funct Ecol, 2001, 15(4): 423–434. DOI: 10.1046/j.0269-8463.2001.00542.x.
- [22] LIU Z G, LI F R. The generalized Chapman-Richards function and applications to tree and stand growth[J]. J For Res, 2003, 14(1): 19–26. DOI: 10.1007/BF02856757.
- [23] 董玉峰. 杨树纸浆材优良无性系选择及高效群体结构研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2014. DONG Y F. Studies on selection of poplar clones for pulpwood and population structure for high-efficient cultivation[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2014.
- [24] REISS M. Plant resource allocation[J]. Trends Ecol Evol, 1989, 4(12): 379–380. DOI: 10.1016/0169-5347(89)90104-3.
- [25] 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 J. Study on *Populus deltoides* hybridization and genetic variations of seedling important traits of hybrids[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2008.
- [26] 黄文娟, 李志军, 杨赵平, 等. 胡杨异形叶结构型性状及其与胸径关系[J]. 生态学杂志, 2010, 29(12): 2347–2352. HUANG W J, LI Z J, YANG Z P, et al. Heteromorphic leaf structural characteristics and their correlations with diameter at breast height of *Populus euphratica* [J]. Chin J Ecol, 2010, 29(12): 2347–2352. DOI: 10.13292/j.1000-4890.2010.0385.
- [27] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature, 2004, 428(6985): 821–827. DOI: 10.1038/nature02403.
- [28] VENDRAMINI F, DÍAZ S, GURVICH D E, et al. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species [J]. New Phytol, 2002, 154(1): 147–157. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2002.00357.x.
- [29] XUE Z J, AN S S, CHENG M, et al. Plant functional traits and soil microbial biomass in different vegetation zones on the Loess Plateau[J]. J Plant Interact, 2014, 9(1): 889–900. DOI: 10.1080/17429145.2014.990063.
- [30] 高暝, 丁昌俊, 苏晓华, 等. 美洲黑杨及其杂种 F_1 无性系光合特性的研究[J]. 林业科学研究, 2014, 27(6): 721–728. GAO M, DING C J, SU X H, et al. Comparison of photosynthetic characteristics of *Populus deltoides* and their F_1 hybrid clones[J]. For Res, 2014, 27(6): 721–728. DOI: 10.13275/j.cnki.lykxyj.2014.06.002.
- [31] 王进, 朱江, 艾训儒, 等. 湖北星斗山地形变化对不同生活型植物叶功能性状的影响[J]. 植物生态学报, 2019, 43(5): 447–457. WANG J, ZHU J, AI X R, et al. Effects of topography on leaf functional traits across plant life forms in Xingdou Mountain, Hubei, China[J]. Chin J Plant Ecol, 2019, 43(5): 447–457. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0228.
- [32] REICH P B, WALTERS M B, ELLSWORTH D S, et al. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups[J]. Oecologia, 1998, 114(4): 471–482. DOI: 10.1007/s004420050471.
- [33] CASTRO-DÍEZ P, PUYRAVAUD J P, CORNELISSEN J H C. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types [J]. Oecologia, 2000, 124(4): 476–486. DOI: 10.1007/PL00008873.
- [34] NIKLAS K J. A mechanical perspective on foliage leaf form and function[J]. New Phytol, 1999, 143(1): 19–31. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1999.00441.x.
- [35] LI G Y, YANG D M, SUN S C. Allometric relationships between lamina area, lamina mass and petiole mass of 93 temperate woody species vary with leaf habit, leaf form and altitude [J]. Funct Ecol, 2008, 22(4): 557–564. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2008.01407.x.
- [36] 晏新安, 符毓秦, 刘玉媛. 美洲黑杨杂种无性系叶片解剖及同工酶分析[J]. 陕西林业科技, 1989(4): 5–9. YAN X A, FU Y Q, LIU Y Y. Dissecting blade and analysing isoenzyme of hybrid clones of *Populus deltoides* [J]. Shaanxi For Sci Technol, 1989(4): 5–9.
- [37] 李春萍, 李刚, 肖春旺. 异速生长关系在陆地生态系统生物量估测中的应用[J]. 世界科技研究与发展, 2007, 29(2): 51–57. LI C P, LI G, XIAO C W. The application of allometric relationships in biomass estimation in terrestrial ecosystems [J]. World Sci-Tech R & D, 2007, 29(2): 51–57. DOI: 10.16507/j.issn.1006-6055.2007.02.010.

(责任编辑 吴祝华)