

中国柳树遗传育种研究进展

何旭东, 隋德宗, 王红玲, 黄瑞芳, 郑纪伟, 王保松*

(江苏省林业科学研究院, 国家林业和草原局柳树工程技术研究中心, 江苏省农业种质资源
保护与利用平台柳树资源圃, 江苏 南京 211153)

摘要: 柳树是我国重要的乡土树种, 具有数量众多、分布广泛、变异丰富、生长迅速、易于繁殖等特点, 可作为园林景观、速生用材、生态防护、生物质能源、生物修复、柳编工艺等多功能树种。柳树具有广泛而重要的生态与经济价值。近年来, 我国柳树研究发展迅速, 通过常规育种选育了一大批良种和新品种, 在遗传学与基因组学方面也取得重大进展, 在国际上处于领先地位。笔者从柳树的分类与分布、种质资源收集与保存、重要性状评价、遗传改良、分子遗传学等方面对近60年来我国柳树遗传育种的研究进展进行了系统总结, 并分析了目前我国柳树遗传育种工作中存在的问题, 展望了今后的重点研究方向, 旨在进一步提高我国柳树遗传育种工作的水平, 也为其他木本植物的遗传育种研究提供有益参考。

关键词: 柳树; 遗传变异; 分子标记; 全基因组; 生物质能源; 生物修复

中图分类号: S718.46; S722.3

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)06-0051-13



Research progresses of willow genetic breeding in China

HE Xudong, SUI Dezong, WANG Hongling, HUANG Ruifang, ZHENG Jiwei, WANG Baosong*

(Jiangsu Academy of Forestry, Willow Engineering Technology Research Center of National Forestry and Grassland Administration, Willow Nursery of the Jiangsu Provincial Platform for Conservation and Utilization of Agricultural Germplasm, Nanjing 211153, China)

Abstract: Willows are a prominent group of native tree species in China, mainly due to the large quantities, wide distribution, abundant variation, fast growing and easy propagating. Willows have extensive and critical ecological and economic values as multi-functional tree species that serve for landscape planting, ecological protection, bioremediation and as an important wood source for timber, bioenergy and weaving. In recent years, willow research has developed rapidly in China. A large number of improved varieties or new varieties have been selected through conventional breeding, and major breakthroughs in genetics and genomics made China as a world leader in these fields. In this paper, we systematically summarize the progresses of willow mainly focused on taxonomy and distribution, germplasm collection, conservation as well as evaluation, genetic improvement, and molecular genetics around 60 years in China. Meanwhile, we analyzed the problems on genetic breeding at present and discussed the major prospects in future in order to promote the level of willow research in China, provide useful information for genetic breeding research of other woody plants.

Keywords: willow; genetic variation; molecular marker; whole genome; bioenergy; bioremediation

柳树属杨柳科(Salicaceae), 是柳属(*Salix*)和钻天柳属(*Chosenia*)植物的统称。柳树雌雄异株, 是发叶最早、落叶最晚的阔叶树种之一, 在我国的栽培历史可以追溯至夏商时期。柳树分布范围广、

适应性强、生长迅速、类型丰富, 具有治水、固沙、改碱的作用, 是绿化沙漠、荒滩、水淹地和盐碱地的重要树种, 也是用材林和生物能源林的重要组成部分, 具有较高的生态和经济价值, 被广泛用于生态

收稿日期 Received: 2022-09-18

修回日期 Accepted: 2022-10-17

基金项目: 江苏省林业科学研究院自主科研项目(ZZKY202101); 国家林业和草原局重点研发项目(GLM[2021]83)。

第一作者: 何旭东(hxd_519@163.com), 副研究员。*通信作者: 王保松(965238292@qq.com), 研究员。

引文格式: 何旭东, 隋德宗, 王红玲, 等. 中国柳树遗传育种研究进展[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2022, 46(6): 51-63. HE X D, SUI D Z, WANG H L, et al. Research progresses of willow genetic breeding in China[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2022, 46(6): 51-63. DOI: 10.12302/j.issn.1000-2006.202209035.

防护、工业原料、生物修复、生物能源及园林观赏^[1]。

柳树繁殖容易,世代周期短,后代性状差异显著,是开展林木遗传改良研究的理想材料。目前世界上已有70多个国家和地区开展了柳树遗传改良及栽培研究工作。我国自20世纪60年代起,已系统开展柳树遗传育种工作。前期主要围绕工业用材、园林观赏及柳编工艺方向,2010年后以生物修复、生物能源和抗逆品种选育为重点。通过选优、人工杂交、无性系育种等遗传改良手段选育出以苏柳172、苏柳1011、苏柳52-2等为代表的一大批具有不同优良性状的柳树良种,为东北、西北、华北及长江中下游生态防护林建设及国土绿化造林工作做出了重要贡献^[2]。

随着新时期林业发展对林木良种的需求变化以及分子设计育种等先进育种技术的发展,当前柳树遗传育种工作面临着诸多机遇和挑战。笔者从种质资源、遗传改良和分子遗传研究等方面,总结过去几十年来我国柳树遗传育种研究的主要工作进展,分析目前柳树遗传育种研究中存在的突出问题,提出未来柳树遗传改良研究的重点方向,为提高中国柳树遗传育种水平、充分挖掘利用重要乡土树种资源提供参考。

1 柳树种质资源的分类与分布

根据《中国植物志》记载,我国将柳属划分为37个组,共有野生种257个,变种122个,变型33个,其中2/3为灌木柳,1/3为乔木柳^[3]。基因组学证据表明:杨树(*Populus* spp.)和柳树起源于共同的古四倍体祖先,古四倍化事件发生在距今约5800万年前,比迄今发现的化石记录早了约1300万年。自古四倍体形成约6百万年后,其基因组重新二倍化,由于染色体片段重连和融合的方式不同,分别形成了杨树和柳树两个分支^[4]。钻天柳(*C. arbutifolia*)作为杨柳科中唯一一个单属种树种,其系统进化与分类地位一直争议不断,目前尚未达成共识。根据形态学的显著差异,一些植物学家认为钻天柳是杨树与柳树分化过程中的一个过渡类型,并将钻天柳划分为一个独立的属。近年来,利用钻天柳叶绿体全基因组序列构建了大量的系统进化树,这些研究表明:钻天柳与柳属物种具有极为紧密的亲缘关系,钻天柳应作为柳属内的一个种而不单独成属^[5-9]。

柳属是杨柳科进化水平最高的属,其现代演化中心和分布中心在东亚地区,这里分布的柳属自然

种数量最多。中国—日本森林亚区拥有世界柳属植物的全部组(类),而中国则是这一区域中柳属植物分布种类最多的国家^[10]。目前,有关我国柳树地理分区的科学界定,尚无统一的标准。我国各省区均有柳树自然分布,以西部地区和东北地区最为集中,其中四川省和西藏自治区各有93种,云南省有89种。从气候特点看,我国温带地区柳树分布最多,约106种;青藏高原以其独特的地理与气候条件,也分布了大量的柳树种质资源,约93种;亚热带区域约51种;热带地区仅有10余种。从海拔看,从海拔-72 m的吐鲁番盆地到海拔5400 m的高原,分布着株高20 m以上大乔木到株高不足30 cm的各种柳属植物。从生长环境看,无论是沼泽、沙漠、盐碱地,还是高山、平原、湿地,均有柳树自然种分布。

2 柳树种质资源的收集与保存

虽然柳树种类繁多,但目前具有经济价值且被广泛利用的也只有15种乔木、14种大灌木和27种灌木^[11]。我国柳树种质资源系统收集保存工作始于1962年,由江苏省林业科学研究所组建柳树杂交技术研究课题组,从江苏省开始调查收集和保存具有利用价值柳树种的主要类型。1986年,柳树育种及栽培技术研究得到国家科技部和林业部的项目支持,成立了由江苏、陕西、宁夏、甘肃、山东、河北、天津、北京、吉林和辽宁等地相关研究机构参加的全国性的柳树科研协作组,在全国范围内开展柳树优良类型调查、收集、保存、引种和多点区域性试验工作。后期江苏省林业科学研究院又相继从美国和英国引进了一批耐寒、耐旱、高生物量以及商业品种柳树种质资源。2004年起,柳树种质资源收集保护工作纳入国家林木种质资源平台。截至目前,国家种质资源平台上已上传保存36种共计1493份柳树种质资源信息,以迁地保存形式主要保存在江苏、山东、黑龙江、吉林等地。

3 柳树种质资源的评价

3.1 遗传多样性与亲缘关系评价

柳树遗传多样性丰富、群体结构复杂,造成这种情况的主要原因是柳树内在的交配系统和外在的基因流动,这是物种长期进化和适应生态环境的结果。对不同种的37份柳树种质资源进行遗传多样性和亲缘关系分析,结果表明柳树种质间的遗传多样性较高,多态率为80.65%~94.67%^[12]。而对同属于旱柳(*S. matsudana*)的222份无性系的种内

遗传多样性进行分析,结果表明旱柳种内也存在丰富的质量性状和表型数量性状的变异,且无性系之间差异极显著^[13]。对18个不同基因型欧洲红皮柳(*S. purpurea*)的种内遗传多样性进行分析,结果表明不同个体间表现出了不同水平的遗传变异^[14]。而对来源于杞柳(*S. integra*)的78个个体和簸箕柳(*S. suchowensis*)的19个个体进行遗传多样性分析发现,2个亲本群体的遗传变异水平存在差异,杞柳种内遗传多样性高于簸箕柳^[15]。由此可见,无论是种间还是种内,柳树种质资源均存在遗传多样性差异。一般而言,柳树群体内的遗传变异要比群体间丰富^[16]。通过环境变量与分子标记的联合分析,可以在群体水平揭示外来柳树树种的本土适应性过程^[17]。此外,利用分子标记对柳树濒危树种进行群体遗传多样性和群体结构分析,有助于解析濒危成因,揭示树种或种群进化历史,也可作为遗传资源的保护提供有益参考^[18-19]。

柳属树种天然变异丰富,有性和无性繁殖均容易,因而难以根据其表型差异区分不同层次变异。利用分子标记绘制的指纹图谱鉴别或区分不同个体比形态学标记更准确、方便且直观,可以将利用形态学标记难以鉴别的个体完全区分开来,确定其树种^[20-21]。何旭东等^[22]利用12对EST-SSR标记构建了33个杨树和柳树良种的指纹图谱,通过不同标记间的组合,可准确、高效地区分所有的品种。利用荧光SSR标记还可分析柳树新品种间的亲缘关系,为柳树新品种的鉴定提供分子证据^[21]。此外,通过分析遗传变异情况揭示不同个体间的亲缘关系,还可以为柳树种质资源核心库的构建提供理论依据和技术支持^[12,14]。

3.2 材性相关性状评价

柳树作为重要的工业原料林树种,生长性状的遗传变异十分显著,性状间的相关关系也达到显著或极显著水平^[23-29]。王宝松等^[23]对柳树属间和种间杂交的15个杂种、39个杂交组合及151个无性系的木材基本密度遗传变异情况进行研究,结果表明:不同杂交种间和不同无性系间木材基本密度存在极显著差异。151个无性系中有72.2%的木材基本密度为0.40~0.50 g/m³,超过0.50 g/m³的无性系占9.3%,而属间杂种如(旱柳×钻天柳)×旱柳则有23.8%的无性系密度超过0.50 g/m³。潘明建等^[24]对2.5年生的31个无性系纤维素含量进行分析,结果显示各无性系差异极显著($P<0.01$),最高的J749(51.84%)与J266(49.15%)等6个无性系差异未达0.05水平,但显著高于J743

(48.72%)、J505(48.18%)等7个无性系,极显著地高于J701(48.03%)、J755(45.28%)等16个无性系。柳树优良无性系的年均林木蓄积生长量可达18.18 m³/hm²,5年生纸浆材林年均产材为15.89~20.22 m³/hm²,9年生纸浆材林平均年产木材22.81~28.69 m³/hm²,平均纤维素含量(质量分数,下同)48.6%~51.55%;制强韧硫酸盐浆细浆得率达52%~53%^[25-26]。

3.3 抗性相关性状评价

抗性相关性状的研究是柳树种质资源评价的重点,目前主要集中在耐旱、耐水、耐盐、抗病虫害等方面。

一般而言,耐旱型柳树叶片较厚,表皮均有角质层,具有发达的主脉,且栅栏组织发达^[30-31]。叶组织蒸腾强度、离体叶片水分自然散失速度、叶组织含水率等也是评价耐旱性的重要指标^[32]。研究表明:黄柳(*S. gordejewii*)、沙杞柳(*S. kochiana*)、沙柳(*S. psammophila*)、瑞典能源柳C号(*S. viminalis*)等柳树的抗旱性较好^[32-35]。

柳树是强耐水湿的树种,能持续30 d在深水中淹浸,其根仍能保持活力或者在淹水期间主根成为休眠状态,而次生根和不定根仍能迅速发育成长,即使水淹过顶也不会死亡,水退后,仍能正常生长^[36]。王保松等^[37]利用插条水培的方法研究了柳树55个无性系淹水死亡时间的遗传变异情况,结果表明:柳树无性系间在淹水死亡时间等12个性状上均存在极显著差异,以垂柳(*S. babylonica*)耐水时间最长,为56 d;白柳(*S. alba*)耐水时间最短,为34 d,表明不同柳树品种的耐水性存在很大差异。赵竑绯等^[38]比较了1年生红皮杞柳和青皮杞柳的耐水湿能力,发现渍水处理促进了青皮杞柳的生长,相比红皮杞柳更耐水淹,更适合在河岸带生长。

近年来,随着沿海战略的实施,柳树耐盐性的研究也越来越深入,主要集中在盐胁迫对生长^[39-44]、渗透调节物质^[45-50]、离子分布^[51]、光合作用测定^[52-53]和蛋白质表达的影响等^[54]。研究发现在含盐量(质量分数)0.3%的土壤中,‘垂爆109’(*Salix* × ‘Chuibao109’)、柳树无性系L0911、苏柳(*S. jiangsuensis*)、金丝垂柳(*S. vitelina* ‘Pendula Aurea’)等均能正常生长^[40,48,55-56]。

柳树抗病虫害能力较强,在我国北方地区较少发生病虫害,而在南方地区,溃疡病是造成柳树生命周期较短的重要原因之一。不同的无性系由于杂交亲本的来源不同,感病率和感病指数出现较明

显的差异,抗病性也有所不同^[57-58]。柳树的虫害主要为天牛^[59],防治的方法大多为天敌防治^[60]。

3.4 观赏性相关性状评价

柳树展叶早、落叶迟,树形多姿,叶、枝、干等变化多样,极具观赏价值,但目前林木观赏性状评价没有固定的评价方法,主要有百分制法、层次分析法、模糊数学法、灰色关联度法、主成分分析法等。郭佳惠等^[61]建立了宫布氏柳(*S. miyabeana*)、杞柳、黄花柳(*S. caprea*)、钻石柳(*S. eriocephala*)、花叶柳(*S. integra* ‘Hakuro Nishiki’)、欧洲红皮柳等灌木柳基于皮色、株型、分枝特性、雌雄育性、适应性等的综合评价体系,筛选出适合江苏地区的红黄色系彩枝宫布氏柳品种。费英杰^[62]运用层次分析法建立了北方柳树观赏价值评价层次模型,筛选了适合北京地区推广的观赏树种蒿柳(*S. viminalis*)和龙爪柳(*S. matsudana* f. *tortuosa*)等。刘丽等^[63]初步建立基于柳树叶、枝特性的观赏性评价层次结构模型,对柳树无性系的观赏性进行评判,从20种柳树无性系中筛选出观赏价值较高的红叶腺柳(*S. chaenomeloides*)、SH31、绵毛柳(*S. erioclada*)、旱柳、‘垂爆109’、苏柳J799和金丝垂柳。

3.5 生物能源相关性状评价

柳树作为生物能源作物,其主要性状与生长性状、生物量和热值相关。王伟伟等^[64]从310个不同种间杂交子代中优选出22个无性系种植在不同浓度的盐碱地上,研究表明:2年生无性系平均保存率为64.5%,无性系间保存率存在极显著差异($P<0.01$),苏柳2345保存率最高,为94.9%;无性系平均生物量为 $21.457 \text{ t}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$,不同无性系间生物量存在极显著差异($P<0.01$),无性系2521生物量最高,为 $39.507 \text{ t}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$,是平均值的1.8倍;无性系间的低位发热量也存在极显著差异($P<0.01$),平均值为 $14\ 143 \text{ J/g}$,最高的无性系51-5,为 $14\ 641 \text{ J/g}$ 。贾会霞^[65]以绵毛柳P718×P719杂交的 F_1 代群体280个个体为材料,研究表明,2年生的生物量间存在极显著差异($P<0.01$),平均值为 $9.77 \text{ t}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$,其中最高值为 $21.21 \text{ t}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$,最低值为 $1.15 \text{ t}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$;热值存在极显著差异($P<0.01$),平均值为 19.43 MJ/kg ,最高值为 19.80 MJ/kg ,最低值为 19.02 MJ/kg 。此外,施士争等^[66]从20多种灌木柳330个组合杂交子代中优选61个无性系进行区域试验,3个地点无性系生长量均表现出极显著差异;而3个试验点的区组内差异均不显著,无性系2345、52-2和20号生物量分别达到 42.25 、 40.28 和 $39.68 \text{ t}/\text{hm}^2$,显

著高于其他无性系,与苏柳8-26相比,产量增加34%以上。

3.6 生物修复相关性状评价

有研究表明,乔木柳无性系对水体镉污染修复能力要强于灌木柳^[67]。汪有良等^[68]用水培法研究了25个乔木型柳树无性系的镉吸收积累特性,发现各无性系叶片和枝条的镉含量、转运系数都存在显著的差异,叶片镉含量为 $34.88 \times 10^{-6} \sim 289.25 \times 10^{-6} \text{ mg/kg}$,叶片镉转运系数为 $2.91\% \sim 25.89\%$,其中无性系J1010叶片镉含量和转运系数均为最高;枝条的镉含量为 $44.79 \times 10^{-6} \sim 154.38 \times 10^{-6} \text{ mg/kg}$,枝条的镉转运系数为 $3.36\% \sim 16.48\%$ 。研究还发现杂种间的叶片及枝条的镉含量没有显著差异,而不同无性系间存在较大的差异;各杂种叶片和枝条的镉含量间显著或极显著相关,多数无性系的叶片镉含量高于枝条的镉含量^[69-70]。此外,对8个杂交组合的51个灌木柳树无性系的铅胁迫结果显示:铅含量和铅总量在不同杂交组合间的差异均不显著,而无性系间差异显著^[71]。针对灌木柳无性系铅胁迫能力以及铅修复能力相关性状的评价也有少量报道^[72-73]。

4 柳树常规育种相关研究

4.1 柳树杂交可配性

杂交可配性是指遗传型不同的两个体交配能否形成具有生命力的种子。柳树是雌雄异株,种内、种间杂交容易,杂交可配率较高,由于亲缘关系、性状及染色体数的差异,其可配率有所不同^[1]。柳树种内杂交可配率通常更高,一些柳树种还存在雌雄间性现象。在柳树育种中,利用雌雄间性的柳树进行自体授粉,为实现柳树杂性纯合提供了可能性,对柳树的遗传学研究具有重要意义^[74]。亲缘关系近的种杂交可配率高,如钻天柳×白皮柳(*S. pierotii*),其亲缘关系近,可配率为100%。亲缘关系远的种杂交可配率低,如旱柳×朝鲜柳(*S. koreensis*)^[75]。旱柳×旱柳每授粉花絮产种子72.74粒,旱柳×钻天柳仅有4.53粒,垂柳×钻天柳只有1.18粒;但(旱柳×垂柳)×钻天柳可产生8.26粒,与旱柳回交甚至可以达到正常水平^[76]。柳树与杨树亲缘关系虽然较远,如果采用特殊手段进行杂交,也可取得成功,但种子萌发率和成活率极低^[77]。

此外,亲本染色体数不同对可配性也有明显影响,虽然染色体数不同的种可以杂交,形成不同倍性的异源多倍体,但杂交亲本染色体数差异越大,

则可配性越低^[76]。柳树是多倍体种群,亲本染色体数不同,对可配性也有明显影响。柳树染色体基数等于19,杞柳、蒿柳等灌木柳大多为二倍体,垂柳、旱柳、爆竹柳(*S. fragilis*)等乔木柳大多为四倍体^[1]。在已知染色体数的65种柳树中,三倍体以上的树种所占比例高达75.4%。同一种内,同时存在二倍体、三倍体和四倍体变异,如三蕊柳(*S. nipponica*)、白柳和黄花柳^[20]。为探明柳树不同种质间核DNA含量及变化规律,何旭东等^[78]以柳树14个自然种和8个品种为材料,基于流式细胞仪检测并分析了每份种质的核DNA含量,表明柳树大部分种质个体间核DNA含量1C值存在显著差异,且不同类型乔木组和灌木组间存在极显著差异。

4.2 柳树花粉的生物学特性

花粉是自然条件下的种子植物杂交遗传信息交流的载体,花粉活力是植物育种成败的关键。自然条件下柳树2—6月开花,花期不遇降低了柳树种间人工杂交的效率。研究表明:种间、杂种间花粉活力差异明显,低温干燥保存5个柳树种和5个杂种无性系的花粉活力为16.42%~96.00%;绵毛柳的花粉较耐储存,低温干燥保存4天后,花粉活力仍达79.93%^[79];而低温冷冻干燥保存旱柳花粉24 h后,萌发率仅27.24%^[80]。此外,花粉离体培养的研究结果表明,25℃的温度最适合花粉离体培养,适宜培养时间为10~12 h,萌发率能达到66.8%~84.7%^[81]。Zhang等^[82]利用欧洲红皮柳(*S. purpurea*)、狭叶柳(*S. exigua*)和绵毛柳(*S. erioclada*)的花粉与褪色柳(*S. discolor*)的花粉进行对比,发现褪色柳花粉小孢子形成过程中细胞分裂时多聚糖和蛋白质不足,导致大部分花粉败育。江苏省林业科学研究院研发了柳树花粉低温与超低温保存的方法,保存花粉种质资源,一定程度上解决了花期不遇的难题^[83-84]。

4.3 柳树遗传改良

自20世纪60年代开始,中国林业工作者就开始了柳树良种选育工作。截至目前,已审定国家级柳树良种2个、审(认)定省级良种30多个,授权国家植物新品种权66个。

4.3.1 工业用材柳树良种选育

柳树工业用材良种选育主要围绕纤维材和矿柱材等。以生物量和干形为主要育种目标,涂忠虞等^[5]以旱柳和垂柳为基础亲本进行杂交与回交,选育出苏柳172、苏柳194、苏柳333和苏柳369共4个乔木柳纸浆用材良种,9个地点4年生平均树高8.22 m、胸径9.25 cm,其中苏柳172增产最高,

树高和胸径分别达8.48 m和10.71 cm;平均气干密度0.46~0.55 g/cm³,干缩系数0.48%,平均顺纹抗压强度和抗弯强度分别为241~325 kg/cm²和564~785 kg/cm²,木纤维素长度为808.05~895.22 μm,平均纤维长宽比为36.90~51.31。以纸浆材培育为目标,潘明建等^[24]综合材积生长、纤维性状,选育出苏柳J799、苏柳J903两个纸浆材优良无性系;5年生苏柳J799的木材产量达170 m³/hm²(按2 m×3 m造林密度);平均纤维长1.09 mm,纤维长径比47.22,纤维素含量48.60%,木材基本密度0.43 g/cm³。以干型、弯曲度、木材密度等为主要目标,涂忠虞等^[25]从1984年起,用不同产地的旱柳、白柳、垂柳、爆竹柳和钻天柳进行了74个组合的种间杂交,选育出了苏柳795等3个造纸和矿柱材两用柳树良种。王保松等^[6]综合评价了柳树生长、干型和木材物理力学性能等,从234个无性系中筛选了苏柳795和苏柳794为矿柱用材林的优良无性系。以生长量和分枝特性为目标,涂忠虞等^[7]通过8年的栽培试验,从垂柳天然实生苗和垂柳×旱柳人工杂交的无性系中选出J1-75和J4-75,可用于土层深厚冲击滩地营造速生用材林及矿柱林,或用作农田林网。以纸浆材等工业用材培育为主要目标,近年来又陆续选育出J485、J191、J483和J126^[8],山东优良品种‘鲁选8号’‘鲁选10号’‘鲁选15号’^[9],JH30、JH19^[85],‘盐柳1号’‘盐柳2号’,以及安徽良种9901柳等。

4.3.2 生态防护柳树良种选育

柳树耐水湿能力强,是传统的滩地造林树种。江苏省林业科学研究院利用44种640个柳树亲本材料,开展了293个组合的远源杂交与回交,选出83个杂种无性系在南京长江滩地上进行林期测定,最终选出J287、J483、J485等8个无性系,可作为长江中下游防护林的种植材料。同时对来自全国不同产地的主要乔木柳树种的55个杂种无性系进行了耐水性测定,优选出苏柳194和苏柳172等一批耐水湿无性系。经20年造林观测,发现苏柳932在江苏、安徽等地生物量最高、适应性好,苏柳549、苏柳797、苏柳335、苏柳1034生长量高、树形优美,可用于长江中下游低湿、淹水立地营建防护林^[86]。此外,在北方地区,垂柳×爆竹柳是十分有价值的杂种,如‘垂爆109’适合用于黑龙江等三北地区营建防护林^[87-88];垂爆B80适宜在干旱沙地上营造用材林^[89]。

随着宜林地的拓展和生态防护需求的增加,柳树的生态防护功能得到进一步发掘。为解决东北

松嫩平原盐碱地造林困难问题,以垂柳、白柳、河柳、旱柳为亲本,选育出在轻度盐碱地具有较强速生性的优良无性系 85-86,以及在中度盐碱地上生长良好的 85-70、85-96 两个优良无性系^[90]。近年来,陆续有‘鲁柳 1 号’^[91]‘鲁柳 2 号’^[92]‘鲁柳 3 号’^[93]‘渤海柳 1 号’‘渤海柳 2 号’‘渤海柳 3 号’,以及‘盐柳 2 号’^[94]和‘仁居柳 2 号’^[95]等获得国家植物新品种授权。

4.3.3 观赏柳树良种选育

柳树是传统的景观绿化树种,枝、叶、花和形态均具有较好的观赏性。以垂性和皮色为主要目标,涂忠虞等^[96]利用垂柳和白柳杂交,选育出枝条金黄且下垂的观赏乔木柳无性系苏柳 1010、1011、841 和 842,并已在全国各地推广多年。我国灌木柳遗传资源非常丰富,其中具有较好景观效果的有杞柳、黄花柳、红皮柳(*S. sinopurpurea*)、棉花柳(*S. × leucopithecia*)和细柱柳(*S. gracilistyla*)等十余种。这些灌木柳皮色丰富且鲜艳,花芽大、多且密,冬天可观枝,春天可观芽,是非常好的观赏材料。以观芽和观叶为主要目标,涂忠虞等^[97]分别选育了苏柳 887、1037、1055、1050、1052 等银芽柳良种,花芽较大,长超过 1 cm,芽间距小(2~3 cm);并选育出花叶柳良种^[2],观叶期可至 6 月。近年来,‘瑞雪’‘喜洋洋’等 10 个优良观赏无性系获国家植物新品种授权。

4.3.4 生物能源柳树良种选育

江苏省林业科学研究院从 1975 年开始灌木柳树种间杂交,选育高生物量优良无性系。以青条产量为主要目标,选育簸箕柳(*S. suchowensis* × *S. integra*)JW8-26 和杞簸柳(*S. integra* × *S. suchowensis*)JW9-6 两个灌木柳树良种,青条产量分别为 29.12 和 26.19 t/hm²^[98]。以生物量为主要筛选目标,涂忠虞等^[97]杂交选育出的簸箕柳 × 银芽柳(*S. argyracea*)杂交组合最高产量可达 76.67 t/hm²,选育的苏柳 J2345 和 J52-2 良种 1 年生平茬生物量分别达 42.25、40.27 t/hm²,在边际土地如轻度盐碱地、低湿滩地上产量达 40 t/hm² 以上^[52]。近年来,王伟等^[64]选育出‘苏柳 2521’等 12 个适合苏北淤泥质滩涂生长的柳树生物能源专用新品种,年均生物量为 21.15~39.51 t/hm²,折合年均标准煤产量为 10.28~17.39 t/hm²。

4.3.5 生物修复柳树良种选育

我国生物修复研究起步相对较晚,良种选育也侧重灌木柳树。为了筛选镉富集优良无性系,汪友良等^[70]利用水培法筛选了 J42-9 优良无性系,其枝

镉含量可达 162.40 mg/kg、无性系 885 叶片镉含量达 298.43 mg/kg。以单位面积重金属镉富集量为主要目标,黄瑞芳等^[72]利用 78 个灌木柳树无性系进行大田生物修复试验,筛选获得苏柳 J2644 和 J2681 两个高富集镉柳树品种,已授权国家植物新品种权,其茎和叶的镉含量高于根,平均富集系数分别为 1.20、5.04 和 1.53、5.36,茎和叶的平均转运系数分别为 2.27、6.43 和 2.16、7.61,对镉具有较强的富集和转移能力,达到近超积累植物标准。在矿柱材的应用过程中,发现乔木柳树同样具有较好的污染物富集功能,苏柳 172 干物质可以从煤矿塌陷地粉煤灰覆地的土壤中吸收氟 27.78 mg/kg、汞 0.70 mg/kg 和铅 1.68 mg/kg,苏柳 J194 干物质则分别可吸收氟 30.90 mg/kg、汞 0.06 mg/kg 和铅 1.78 mg/kg^[99]。

5 柳树分子遗传相关研究

5.1 全基因组测序

2006 年,毛果杨(*Populus trichocarpa*)作为第一个完成全基因组测序的木本植物,开启了林木分子育种新篇章^[100]。2012 年,美国橡树岭国家实验室完成了欧洲红皮柳的全基因组测序(https://phytozome-next.jgi.doe.gov/info/Spurpurea_v5_1),这是继毛果杨和巨桉(*Eucalyptus grandis*)之后完成全基因组测序的又一重要木本树种,标志着柳树基因组的研究进入后基因组时代。2014 年,南京林业大学尹佟明团队利用 Roche 454 和 Hiseq 2000 测序平台完成了簸箕柳的全基因组测序,测得簸箕柳基因组大小约为 303.8 Mb^[101]。2020 年,该团队又利用三代测序平台和 Hi-C 技术,组装出 356.5 Mb 染色体级别的簸箕柳全基因组,contigN50 与 scaffold N50 分别为 263.9 kb 与 16.8 Mb^[102]。同时,中国科学院昆明植物研究所 Chen 等^[103]利用二代与三代测序及 Hi-C 平台技术测序组装了我国横断山脉地区小垫柳(*S. brachista*)高质量染色体级别的基因组,基因组大小为 339.59 Mb,contigN50 与 scaffold N50 分别达到 9.52 Mb 与 17.92 Mb。Zhang 等^[104]结合二代和三代测序技术平台,组装得到旱柳的基因组大小为 655.72 Mb, scaffold N50 为 12.35 Mb。此外,对长梗柳(*S. dunnii*)^[105]、钻天柳等也相继完成全基因组测序。

5.2 分子标记与性状定位

分子育种中,与目的性状关联的功能标记是开展研究的前提。2016 年,报道了以北沙柳(*S. psammophila*)转录组测序获得的 Unigene 数据为来

源,开发出 27 对 EST-SSR 标记用以北沙柳 8 个自然群体的遗传多样性和群体结构分析^[16]。随之在簸箕柳中,利用同样的方法开发出了 21 对 EST-SSR 标记^[106]。2018 年,在 GenBank 中仅上传柳树 EST 序列 707 条,且只有 123 个基因组 SSR 标记和 59 个 EST-SSR 标记被报道^[107-108]。虽然杨树全基因组测序已完成,大量的功能标记被开发,但由于标记属间通用性的问题,柳树基因组学的研究受到了极大的限制,亟需开发一组适合于柳树基因组研究的功能标记。Tian 等^[108]通过转录组测序技术,利用垂柳和簸箕柳测序产生的 EST 序列,开发了 1 083 个 EST-SSR 标记,并验证其多态性,有效地促进了柳树分子育种的进程。同时,还对这两个树种 EST-SSR 标记分布规律及特征进行比较^[109],并与其他两个木本模式植物(杨树和桉树)进行了对比分析^[110]。

遗传连锁图谱有助于研究基因组结构、基因定位、鉴定数量性状位点或 QTL 定位,而且图谱上与基因紧密连锁的标记可用于分子标记辅助选择育种。目前国内此方面研究较少,仅见 1 个灌木柳^[111]框架图谱和 1 个乔木柳^[112]高密度连锁图谱报道。教忠意等^[113]利用 SLAF-BSA 技术,对灌木柳耐盐相关位点进行快速鉴定并开发 SNP 标记,为耐盐灌木柳早期鉴定与分子标记辅助育种提供理论依据和技术支持。此外,Liu 等^[114]结合 QTL 与转录组分析,鉴定了 4 个旱柳速生性状相关的基因。

5.3 转录组与基因家族分析

伴随着高通量测序技术的飞速发展,转录组测序(RNA-seq)技术在各个研究领域已经得到了大量的运用。目前,在柳树上已经广泛应用于差异基因筛选与表达分析^[115-121]、小 RNA 分析^[122]、分子标记开发^[16,106,108]、比较转录组学^[123-124]以及多组学联合分析^[125]等研究。同时,也进行了基因家族的起源、演化以及功能的分化相关研究。理清基因组内基因家族成员分类组成,是挖掘与物种特性相关的生物学问题的第一步工作,也可以为后续基因功能的研究打下坚实基础。在柳树上,相继开展了一些重要基因的克隆,如 *BADH* 基因^[51]、*SjMIPS* 基因^[126]、*SlChi* 基因^[127]、*NAC* 基因^[128]以及 *R2R3 MYB* 基因^[129]等,以及一些基因家族的挖掘和信息分析,如 α -与 β -tubulin 基因家族^[130]、*WRKY* 基因家族^[131]、*SPL* 基因家族^[132]、*SpMDP1* 和 *SpWRKY33* 基因等^[133]。

5.4 性别决定机制

植物的性别决定是遗传、环境及激素互作调控的动态过程,较动物更为复杂。同时,有花植物的生殖系统多样,既存在雌雄同株及雌雄异株,也存在多种中间过渡类型,柳树也是如此^[134]。柳树是我国重要的园林绿化树种,但雌株柳树每年春天的飞絮污染带来严重的环境问题,所以柳树性别决定机制的研究不仅有助于了解其染色体进化过程,具有重要的理论意义,而且对指导柳树育种与生产具有极为重要的实践价值。Liu 等^[115]利用转录组技术研究雌雄簸箕柳的转录组,获得了 33 个位于性染色体上差异表达基因,其中 12 个基因可能参与柳树的性别分化。Hou 等^[135]研究发现,簸箕柳为母本杂合的 ZW 性别决定系统,15 号染色体为正在形成中的性染色体。在小垫柳基因组中,15 号染色体与其他柳属植物相比具有大量的大片段重组事件,说明柳属的性别决定区域的演化是动态的,具有物种特异性,其性染色体的演化尚未完成^[103]。此外,长梗柳的基因组数据揭示其具有 XY 性别决定系统,性别决定区域位于 7 号染色体上且与着丝粒区域重合,其性别关联区域中的基因受到了纯化选择以维持重要功能的稳定性,重复序列在该区域中富集^[105]。相对于性别决定机制研究的其他模式植物而言,柳树性别决定机制在环境调控、激素调控、环境与激素交叉调控、环境与基因互作等方面的研究尚未见报道。

6 问题与展望

国外柳树遗传育种的研究报道主要来源于瑞典农业大学、英国洛桑试验站以及美国康奈尔大学等的研究团队,其研究目标主要集中在高生物量灌木柳的遗传改良及相关基础研究。尽管我国柳树资源丰富,研究对象涵盖乔木柳与灌木柳,研究内容也涉及生态防护、生物能源、生物修复、工业用材、园林景观等多个方向,但就针对某一个具体的育种目标而言,我国柳树遗传育种的研究相比国外还缺乏一定的系统性、持续性和先进性,研究的深度还存在一定的差距。在种质资源的收集保存方面,英国洛桑试验站是英国国家柳树保存中心,从 1923 年开始研究柳树,目前已收集保存了 100 个柳树纯种及其他类型的 1 500 余份资源。此外,加大拿蒙特利尔大学收集保存了 122 种柳树种质资源^[136]。就单一种而言,瑞典农业大学与英国洛桑试验站收集保存了整个欧洲范围内的 505 个蒿柳基因型^[137],美国康奈尔大学收集保存了 273 个来

自美国本土及欧洲的欧洲红皮柳基因型^[138]。而国内的研究机构如江苏省林业科学研究院,也仅保存了全国范围内的40余种,每一个种也仅有少量的基因型,无论是种质资源的数量,还是覆盖面,相比国外都有较大差距。在种质资源评价和挖掘方面,美国康奈尔大学针对高生物量灌木柳重点评价了高生物量、叶结构、株型、化学组分、表型、生理、病虫害等相关的多个性状,并进行多性状的联合分析,而国内一般只关注某一类别中的个别性状,数量较少,且不同类别性状间的关联度较低。此外,英国洛桑试验站对柳树内含物进行深度挖掘,发现了一种可以杀死神经细胞瘤的化学物质^[139]。在遗传群体构建方面,国内一方面缺少类似蒿柳、欧洲红皮柳的自然群体,另一方面也未能将一些杂交群体进行长期的保存与观测,以至于在连锁图谱的构建与相关性状的定位研究方面远落后于国外。早在1999年,英国洛桑试验站就构建了诸如K3、K1、K8等多个作图群体,多年来,利用不断回交构建的多世代K8群体,已经有多个生长、生物量、抗逆等相关性状的QTL被陆续报道^[140]。在育种技术方面,国内还基本停留在传统的杂交育种水平,而国外除了常规育种,已经通过关联作图鉴定了多个与生长、高生物量、物候相关性状紧密连锁的分子标记,并应用于分子标记辅助育种^[141-144]。此外,在灌木柳生物能源林栽培技术上,发达国家多利用休闲农田进行短轮伐经营,已实现在扦插栽植、水肥管理、收割粉碎、转化利用的过程中全机械化操作。

在我国严防耕地“非农化”“非粮化”的背景下,林业的发展将面临严峻的挑战,特别是部分地区自然禀赋的限制,使得造林空间被进一步压缩,这也决定了未来造林的方向只能向“上山下滩”发展。而柳树是温带最速生的树种之一,适应性极强,更新和萌蘖容易,且对环境有很强的修复与净化作用,在未来盐碱滩涂、低湿滩地、污染废弃地等困难地造林以及生物修复等方面具有极为广阔的应用前景,同时作为一种杰出的生物质能源材料,在实现“碳达峰、碳中和”的目标中具有重要的战略价值。在柳树遗传育种后续的研究中,一是应加强高抗柳树育种材料的系统收集与保存工作,特别是针对有重大利用价值的旱柳、白柳、簸箕柳、杞柳等种及种内不同基因型的种质资源,在东北、西北、西南、华东或华中建立几个长期的区域种质资源保存圃;二是要系统开展柳树种质资源的评价,注重具有药用价值种质资源的挖掘,构建柳树核心种质

库,并应用多组学、泛组学、系统生物学等技术,揭示主要核心种质的全景多维组学特征,解析生长、抗逆、观赏等重要性状的遗传基础、演化规律和调控网络;三是应加大柳树多目标性状聚合育种研究力度,实现育种目标的多元化、本土化,进一步融合柳树的生态和经济价值,如针对低湿滩地、废弃污染地等,选育速生、高抗,甚至兼具观赏性的柳树良种;四是要尽快提升育种技术的水平,在传统杂交育种的基础上融合分子设计育种技术,同时加快柳树遗传转化体系的构建,为实现柳树基因组编辑育种打下坚实的基础,逐步构建更加精准高效的柳树育种技术体系,进一步加快和提升柳树遗传改良的进程与效率。

参考文献(reference):

- [1] 涂忠虞. 柳树育种与栽培[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1982. TU Z Y. Willow breeding and cultivation[M]. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Press, 1982.
- [2] 王保松, 施士争. 中国柳树种质资源[M]. 北京: 中国林业出版社, 2018. WANG B S, SHI S Z. Actinidia germplasm resources in China[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2018.
- [3] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第20卷第二分册[M]. 北京: 科学出版社, 1984: 81-380.
- [4] HOU J, YE N, DONG Z Y, et al. Major chromosomal rearrangements distinguish willow and poplar after the ancestral “salicoid” genome duplication[J]. Genome Biol Evol, 2016, 8(6): 1868-1875. DOI:10.1093/gbe/evw127.
- [5] 涂忠虞, 潘明建. 乔木柳四个无性系的选育与利用[J]. 江苏林业科技, 1987, 14(3): 1-23. TU Z Y, PAN M J. The breeding and the utilization of four willow's clones[J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 1987, 14(3): 1-23.
- [6] 王宝松, 涂忠虞, 潘明建, 等. 柳树矿柱材优良无性系选育[J]. 江苏林业科技, 1998, 25(3): 1-5. WANG B S, TU Z Y, PAN M J, et al. The selection of willow excellent clones for pitwoot[J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 1998, 25(3): 1-5.
- [7] 涂忠虞, 潘明建, 张日连, 等. 柳树速生无性系J1-75及J4-75的选育[J]. 江苏林业科技, 1983, 10(1): 1-8. TU Z Y, PAN M J, ZHANG R L, et al. Breeding of fast-growing willow clones J1-75 and J4-75[J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 1983, 10(1): 1-8.
- [8] 王宝松, 潘明建, 郭群, 等. 乔木柳纸浆用材优良无性系选育[J]. 江苏林业科技, 2002, 29(4): 1-8. WANG B S, PAN M J, GUO Q, et al. Selection of willow excellent clones for pulpwood[J]. J of Jiangsu For Sci & Technol, 2002, 29(4): 1-8.
- [9] 李景涛, 唐国梁, 段春玲, 等. ‘鲁选8号’等3个速生柳优良无性系选育[J]. 山东林业科技, 2017, 47(3): 18-25. LI J T, TANG G L, DUAN C L, et al. Breeding of three excellent clones of fast-growing willow ‘Luxuan No.8’[J]. J Shandong For Sci Technol, 2017, 47(3): 18-25.
- [10] 诸葛强, 张博, 黄敏仁, 等. 植物近等基因系培育及在林木遗传改良上的应用探讨[J]. 林业科学研究, 2003, 16(6): 754-759. ZHUGE Q, ZHANG B, HUANG M R, et al. Progress in the selection of plant near isogenic lines and its application in the genetic improvement of forest trees[J]. For Res, 2003, 16(6): 754-759.
- [11] 任宪威. 树木学[M]. 北京: 中国林业出版社, 1997. REN X Q. Dendrology[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1997.

- [12] 贾会霞,吴立栓,胡建军,等.柳树种质资源遗传多样性和亲缘关系的 CE-AFLP 分析[J].林业科学,2013,49(6):37-44. JIA H X, WU L S, HU J J, et al. Genetic diversity and genetic relationship of *Salix* germplasms revealed by CE-AFLP analysis[J]. Sci Silvae Sin, 2013, 49(6): 37-44.
- [13] 于振旭,秦光华,宋玉民,等.早柳野生种质资源收集及多样性分析[J].北京林业大学学报,2018,40(10):67-76. YU Z X, QIN G H, SONG Y M, et al. Collection and genetic diversity analysis of wild germplasm in *Salix matsudana*[J]. J Beijing For Univ, 2018, 40(10): 67-76. DOI: 10.13332/j.1000-1522.20170330.
- [14] 郑纪伟,孙冲,周洁,等.基于 EST-SSR 标记的欧洲红皮柳遗传变异分析[J].江苏林业科技,2016,43(6):6-11,37. ZHENG J W, SUN C, ZHOU J, et al. Analysis of genetic variation of *Salix purpurea* based on EST-SSR markers[J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 2016, 43(6): 6-11, 37.
- [15] 王源秀,徐立安,黄敏仁.杞柳和簸箕柳候选杂交亲本 SSR 指纹分析[J].南京林业大学学报(自然科学版),2008,32(2):1-5. WANG Y X, XU L A, HUANG M R. Analysis of fingerprinting of *Salix integra* Thunb. and *Salix suchowensis* Cheng using microsatellite (SSR) markers[J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2008, 32(2): 1-5. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.2008.02.001.
- [16] JIA H X, YANG H F, SUN P, et al. De novo transcriptome assembly, development of EST-SSR markers and population genetic analyses for the desert biomass willow, *Salix psammophila* [J]. Sci Rep, 2016, 6: 39591. DOI: 10.1038/srep39591.
- [17] HUANG J T, ZHOU Y X, YIN L H, et al. Climatic controls on sap flow dynamics and used water sources of *Salix psammophila* in a semi-arid environment in northwest China[J]. Environ Earth Sci, 2015, 73(1): 289-301. DOI: 10.1007/s12665-014-3505-1.
- [18] WU J, NYMAN T, WANG D C, et al. Phylogeny of *Salix* subgenus *Salix* s.l. (Salicaceae): delimitation, biogeography, and reticulate evolution [J]. BMC Evol Biol, 2015, 15: 31. DOI: 10.1186/s12862-015-0311-7.
- [19] WANG Y, JIAO Z Y, ZHENG J W, et al. Population genetic diversity and structure of an endangered Salicaceae species in northeast China: *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. skv [J]. Forests, 2021, 12(9): 1282. DOI: 10.3390/f12091282.
- [20] 王源秀,徐立安,黄敏仁.柳树遗传学研究现状与前景[J].植物学通报,2008,25(2):240-247. WANG Y X, XU L A, HUANG M R. Research progress on *Salix* genetics [J]. Chin Bull Bot, 2008, 25(2): 240-247. DOI: 10.3969/j.issn.1674-3466.2008.02.014.
- [21] 郑纪伟,教忠意,王保松,等.柳树新品种指纹图谱构建[J].江苏林业科技,2020,47(2):1-5,56. ZHENG J W, JIAO Z Y, WANG B S, et al. Construction of fingerprint for new *Salix* varieties [J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 2020, 47(2): 1-5, 56.
- [22] 何旭东,郑纪伟,孙冲,等.33个杨柳品种指纹图谱构建[J].南京林业大学学报(自然科学版),2021,45(2):35-42. HE X D, ZHENG J W, SUN C, et al. Construction of fingerprints for 33 varieties in Salicaceae [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2021, 45(2): 35-42. DOI: 10.12302/j.issn.1000-2006.2021.08048.
- [23] 王宝松,涂忠虞,郭群,等.柳树杂种木材基本密度的遗传变异[J].江苏林业科技,1997,24(1):22-26. WANG B S, TU Z Y, GUO Q, et al. Genetic variation of wood basic density of willow hybrids [J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 1997, 24(1): 22-26.
- [24] 潘明建,涂忠虞,郭群,等.柳树纤维性状遗传变异的研究[J].江苏林业科技,1997,24(1):14-21. PAN M J, TU Z Y, GUO Q, et al. A study on fibre genetic variation of willow [J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 1997, 24(1): 14-21.
- [25] 涂忠虞,潘明建,郭群,等.柳树造纸及矿柱用材优良无性系选育[J].江苏林业科技,1997,24(1):1-6,21. TU Z Y, PAN M J, GUO Q, et al. The selection of willow excellent clones for pulp and pitwood [J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 1997, 24(1): 1-6, 21.
- [26] 郭群,涂忠虞,潘明建,等.工业用材柳树新无性系生长、干形及适应性比较研究[J].江苏林业科技,1997,24(1):7-13. GUO Q, TU Z Y, PAN M J, et al. A comparative study on new willow clones growth, truncl form and adaptation for industrial usage [J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 1997, 24(1): 7-13.
- [27] 张继明,张彩军,郭俊.柳树杂交育种研究[J].内蒙古林业科技,2001,27(2):9-13. ZHANG J M, ZHANG C J, GUO J. Cross-breeding of *Salix* L [J]. Inn Mong For Sci & Technol, 2001, 27(2): 9-13.
- [28] 安守芹,乌云塔娜,周凤娟,等.沙柳优良无性系选择[J].内蒙古农业大学学报,2001,22(1):49-54. AN S Q, WU Y T N, ZHOU F X, et al. Selection of excellent clones [J]. J Inn Mongola Inst Agric Animal Husb, 2001, 22(1): 49-54. DOI: 10.3969/j.issn.1009-3575.2001.01.010.
- [29] 韩杰峰,王宝松,潘明建,等.乔木柳无性系木材基本密度株内变异的研究[J].江苏林业科技,2001,28(1):14-18. HAN J F, WANG B S, PAN M J, et al. Studies on variation within tree of wood density in arbor willow clones [J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 2001, 28(1): 14-18.
- [30] 于兆英,常朝阳.水土保持林和能源林的优良树种:柳树抗旱性能的研究[J].水土保持学报,1989,3(4):83-87. YU Z Y, CHANG C Y. Study on drought-resistance nature of willow: a fine tree species for soil and water conservation and energy [J]. J Soil Water Conserv, 1989, 3(4): 83-87. DOI: 10.13870/j.cnki.stbxb.1989.04.011.
- [31] 董建芳,李春红,刘果厚,等.内蒙古6种沙生柳树叶片解剖结构的抗旱性分析[J].中国沙漠,2009,29(3):480-484. DONG J F, LI C H, LIU G H, et al. Analysis of drought resistance by leaf anatomical structure of six species of sandy willows [J]. J Desert Res, 2009, 29(3): 480-484.
- [32] 杨斌,石培贤.柳树叶组织蒸腾强度及离体叶片水分自然散失速度测定分析[J].西北林学院学报,2006,21(5):22-25. YANG B, SHI P X. The determination analysis on transpiration intensity and natural dissipation speed of detached leaf moisture in willow [J]. J Northwest For Univ, 2006, 21(5): 22-25.
- [33] 杨甲定,赵哈林,张铜会.黄柳与垂柳的耐热性和耐旱性比较研究[J].植物生态学报,2005,29(1):42-47. YANG J D, ZHAO H L, ZHANG T H. A comparative study on heat and drought tolerance between *Salix gordejewii* and *Salix babylonica* [J]. Acta Phytoecol Sin, 2005, 29(1): 42-47.
- [34] 王贞红,张文辉,何景峰,等.瑞典能源柳无性系保护酶活性对水分胁迫的响应[J].西北林学院学报,2008,23(2):21-23,35. WANG Z H, ZHANG W H, HE J F, et al. Water adaptation and responses of cell defense enzyme to young seedling of different clones of *Salix* under the water stress [J]. J Northwest For Univ, 2008, 23(2): 21-23, 35.
- [35] CHEN J H, SUN H, YANG Y P. Comparative morphology of leaf epidermis of *Salix* (Salicaceae) with special emphasis on sections Lindleyanae and Retusae [J]. Bot J Linn Soc, 2008, 157(2): 311-322.
- [36] 顾佳清,张智奇,周音,等.树种耐水湿筛选研究综述[J].上海农业学报,2004,20(4):66-69. GU J Q, ZHANG Z Q, ZHOU Y, et al. Review on screening of waterlogging tolerant trees [J]. Acta Agric Shanghai, 2004, 20(4): 66-69. DOI: 10.3969/j.issn.1000-3924.2004.04.019.
- [37] 王宝松,潘明建,郭群,等.柳树杂种及无性系耐水性遗传变异的研究[J].江苏林业科技,2000,27(5):1-6. WANG B S, PAN M J, GUO Q, et al. Study on genetic variation of tolerance to water

- stress of willow hybrids and clones[J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 2000, 27(5): 1-6.
- [38] 赵竑绯, 赵阳, 张驰, 等. 模拟淹水对杞柳生长和光合特性的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(3): 898-906. ZHAO H F, ZHAO Y, ZHANG C, et al. Effect of flooding stress on growth and photosynthesis characteristics of *Salix integra*[J]. Acta Ecol Sin, 2013, 33(3): 898-906.
- [39] 张建锋, 孙启祥, MAKES CHIN F. 盐胁迫对柳树新无性系苗木生长和土壤酶活性的影响[J]. 水土保持学报, 2005, 19(3): 125-129. ZHANG J F, SUN Q X, MAKESCHIN F. Effect of salinity stress on soil enzymes activity and growth of 2 new willow clones[J]. J Soil Water Conserv, 2005, 19(3): 125-129. DOI: 10.13870/j.cnki.stbxb.2005.03.031.
- [40] 隋德宗. 盐胁迫对柳树无性系幼苗生长影响的研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2006. SUI D Z. Effect of salt on growth of willow clones seedling [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2006.
- [41] 隋德宗, 王保松, 施士争. 盐胁迫对5个柳树无性系幼苗根系生长发育的影响[J]. 江苏林业科技, 2007, 34(4): 5-8. SUI D Z, WANG B S, SHI S Z. Effects of salt stress on root growth of 5 willow clones seedling[J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 2007, 34(4): 5-8.
- [42] 陈建建. 柳树种质资源收集及抗盐碱性评价[D]. 泰安: 山东农业大学, 2015. CHEN J J. Willow germplasm collection and saline-alkali evaluation [D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2015.
- [43] 王伟伟, 乔志攀, 何旭东, 等. 灌木柳种质资源的耐盐性变异[J]. 江苏林业科技, 2016, 43(6): 15-19. WANG W W, QIAO Z P, HE X D, et al. Variation of salt tolerance of shrub germplasm resources[J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 2016, 43(6): 15-19.
- [44] 李小艳. 七种柳树对NaCl盐胁迫的生长生理响应[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2018. LI X Y. The growth and physiological response of several willows to NaCl salt stress[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2018.
- [45] 季永华. 海滨湿地杨树、柳树新无性系苗期耐盐性研究[J]. 江苏林业科技, 2005, 32(4): 1-4. JI Y H. Research of the seedling salt-tolerance of new poplar and willow clones on the seashore marsh[J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 2005, 32(4): 1-4.
- [46] 李敏, 张健, 李玉娟, 等. 盐胁迫对柳 L0911 生理指标的影响[J]. 江西农业学报, 2012, 24(8): 56-58. LI M, ZHANG J, LI Y J, et al. Effects of salt stress on physiological indexes of osier variety L0911[J]. Acta Agric Jiangxi, 2012, 24(8): 56-58. DOI: 10.19386/j.cnki.jxnyxb.2012.08.017.
- [47] 刘铎, 丛日春, 党宏忠, 等. 柳树幼苗渗透调节物质对中、碱性钠盐响应的差异性[J]. 生态环境学报, 2014, 23(9): 1531-1535. LIU D, CONG R C, DANG H Z, et al. Comparative effects of salt and alkali stresses on plant physiology of willow[J]. Ecol Environ Sci, 2014, 23(9): 1531-1535. DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2014.09.024.
- [48] 韩彪, 解孝满, 董昕, 等. 盐胁迫对柳树无性系幼苗生理生态特性的影响[J]. 山东林业科技, 2013, 43(3): 9-12. HAN B, XIE X M, DONG X, et al. Effects of salt stress on growth and physiological characteristics of willow clones seedling[J]. J Shandong For Sci Technol, 2013, 43(3): 9-12.
- [49] 周鹏, 方炎明, 孙婷, 等. 2种灌木柳叶片细胞膜相稳定性及抗氧化酶活性对NaCl胁迫的响应[J]. 江苏林业科技, 2014, 41(2): 1-5. ZHOU P, FANG Y M, SUN T, et al. Membrane stability and antioxidant enzyme activity in the leaves of two clones of shrub willow in response to salinity stress[J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 2014, 41(2): 1-5.
- [50] 李子英, 丛日春, 杨庆山, 等. 盐碱胁迫对柳树幼苗生长和渗透调节物质含量的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(24): 8511-8517. LI Z Y, CONG R C, YANG Q S, et al. Effects of saline-alkali stress on growth and osmotic adjustment substances in willow seedlings[J]. Acta Ecol Sin, 2017, 37(24): 8511-8517. DOI: 10.5846/stxb201611082263.
- [51] 周鹏, 张敏. 盐胁迫对灌木柳体内离子分布的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(1): 7-11, 26. ZHOU P, ZHANG M. Effects of salt stress on ionic distribution of shrub willow[J]. J Central South Univ For & Technol, 2017, 37(1): 7-11, 26. DOI: 10.14067/j.cnki.1673-923x.2017.01.002.
- [52] 施士争, 隋德宗, 王红玲, 等. 灌木柳速生无性系的耐盐性选择研究[J]. 西北林学院学报, 2010, 25(4): 72-77. SHI S Z, SUI D Z, WANG H L, et al. Selection for fine shrub willow clones with high biomass and salt-tolerance[J]. J Northwest For Univ, 2010, 25(4): 72-77.
- [53] 周鹏, 陈庆生, 张敏, 等. 灌木柳叶 PS II 对盐胁迫的响应及耐盐性[J]. 东北林业大学学报, 2014, 42(9): 98-101, 106. ZHOU P, CHEN Q S, ZHANG M, et al. Responses of PS II of shrub willow to salt stress and its salt-tolerance[J]. J Northeast For Univ, 2014, 42(9): 98-101, 106. DOI: 10.13759/j.cnki.dlxb.20140721.002.
- [54] SUI D Z, WANG B S, SHI S Z, et al. Changes of protein expression during leaves of shrub willow clones in response to salt stress[J]. Acta Physiol Plant, 2015, 37(3): 51. DOI: 10.1007/s11738-015-1811-1.
- [55] 李敏, 张健, 王奎山, 等. 耐盐柳树 *BADH* 基因克隆及表达分析[J]. 江苏农业学报, 2013, 29(3): 485-489. LI M, ZHANG J, WANG K S, et al. Molecular cloning and expression analysis of *BADH* gene from salt-tolerant *Salix*[J]. Jiangsu J Agric Sci, 2013, 29(3): 485-489.
- [56] 聂莉莉, 张越, 刘仲齐. 盐胁迫对柳树幼苗生长及生理特性的影响[J]. 天津农业科学, 2010, 16(3): 20-23. NIE L L, ZHANG Y, LIU Z Q. Effects of salt stress on growth and physiological characteristics of willow seedlings[J]. Tianjin Agric Sci, 2010, 16(3): 20-23.
- [57] 张珏, 吴小芹, 施士争, 等. 溃疡病侵染对6个柳树无性系丙二醛及相关酶活性的影响[J]. 江苏林业科技, 2008, 35(6): 9-12. ZHANG J, WU X Q, SHI S Z, et al. Effect of canker on malonaldehyde and its related enzyme activities of among the six willow clones[J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 2008, 35(6): 9-12.
- [58] 张珏, 施士争, 吴小芹, 等. 柳树无性系抗溃疡病接种试验[J]. 江苏林业科技, 2010, 37(1): 13-17, 39. ZHANG J, SHI S Z, WU X Q, et al. Preliminary screening of anti-ulcer willow clones by inoculation test[J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 2010, 37(1): 13-17, 39.
- [59] 张寰. 柳树抗天牛序列及其机制研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2003. ZHANG H. Study on the sequence and mechanisms of willow resistance to longhorn beetles[D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2003.
- [60] 高悦, 解春霞, 刘云鹏, 等. 花绒寄甲对柳树光肩星天牛的防治效果及寄生能力[J]. 西南林业大学学报, 2013, 33(5): 104-106. GAO Y, XIE C X, LIU Y P, et al. Study on parasitic efficiency of releasing *Dastarcus helophoroides* to control *Anoplophora glabripennis* in park willows[J]. J Southwest For Univ, 2013, 33(5): 104-106.
- [61] 郭佳惠, 教忠意, 何旭东, 等. 基于层次分析法对柳树观赏性及适应性的综合评价[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2021, 45(6): 169-176. GUO J H, JIAO Z Y, HE X D, et al. A comprehensive evaluation of ornamental characteristics and adaptability of willows based on analytic hierarchy processes[J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2021, 45(6): 169-176.
- [62] 费英杰. 柳树优良无性系在北京地区的观赏和用材价值评价

- [D].北京:中国林业科学研究院,2014.FEI Y J.The ornamental and timber value evaluation of willow excellent clones in Beijing [D].Beijing:Chinese Academy of Forestry,2014.
- [63] 刘丽,李振坚,翟云飞,等.基于叶、枝特性的柳树苗期观赏性评判[J].林业科学研究,2016,29(6):926-932.LIU L,LI Z J,ZHAI F F,et al.Ornamental judge of willow based on leaf and branch characteristics[J].For Res,2016,29(6):926-932.DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2016.06.019.
- [64] 王伟伟,何旭东,郑纪伟,等.盐碱地柳树生物能源林专用品种的选育[J].江苏林业科技,2018,45(6):1-7.WANG W W,HE X D,ZHENG J W,et al.Breeding of special varieties of willow bio-energy forest in saline-alkali soil[J].J Jiangsu For Sci & Technol,2018,45(6):1-7.
- [65] 贾会霞.绵毛柳遗传图谱构建及生物能源性状的 QTLs 定位[D].北京:中国林业科学研究院,2013.JIA H X.Construction of genetic map and QTLs analysis of bioenergy traits in *Salix eriocla-da* [D].Beijing:Chinese Academy of Forestry,2013.
- [66] 施士争,潘明建,张珏,等.高生物量灌木柳无性系的选育研究[J].西北林学院学报,2010,25(2):61-66.SHI S Z,PAN M J,ZHANG J,et al.Selection of shrub willow clones with high biomass[J].J Northwest For Univ,2010,25(2):61-66.
- [67] 汪有良,王保松,施士争,等.柳树种苗修复水体环境镉污染的研究[J].林业科技开发,2008,22(4):46-49.WANG Y L,WANG B S,SHI S Z,et al.Study on phytoremediation of cadmium contaminated water-body by willow seedlings in solution culture [J].China For Sci Technol,2008,22(4):46-49.
- [68] 汪有良,王保松,施士争,等.乔木型柳树无性系镉积累特性研究[J].江苏林业科技,2008,35(2):1-4.WANG Y L,WANG B S,SHI S Z,et al.Cadmium absorption characters of arbor willow (*Salix* sp.) in solution culture[J].J Jiangsu For Sci & Technol,2008,35(2):1-4.
- [69] 汪有良,王保松,施士争.乔木型柳树杂种无性系对镉的吸收和积累特性[J].南京林业大学学报(自然科学版),2011,35(2):135-138.WANG Y L,WANG B S,SHI S Z.Research on cadmium absorption characters of arbor willows[J].J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed),2011,35(2):135-138.
- [70] 汪有良,王保松,施士争.灌木型柳树镉吸收积累性状的研究[J].西北林学院学报,2011,26(2):105-110.WANG Y L,WANG B S,SHI S Z.Cadmium absorption characters of bush willow[J].J Northwest For Univ,2011,26(2):105-110.
- [71] 黄瑞芳,王红慧,王红玲,等.灌木型柳树杂种无性系铅的积累特性及其遗传变异[J].江苏林业科技,2020,47(6):28-33,41.HUANG R F,WANG H H,WANG H L,et al.Lead accumulation characteristics and genetic variation of shrub willow hybrid clones[J].J Jiangsu For Sci & Technol,2020,47(6):28-33,41.
- [72] 黄瑞芳,王红玲,施士争.7个灌木柳无性系铅富集能力比较[J].江苏林业科技,2020,47(1):11-16,22.HUANG R F,WANG H L,SHI S Z.Accumulation ability comparison of 7 hydroponically cultivated shrub *Salix* species to heavy metal Pb[J].J Jiangsu For Sci & Technol,2020,47(1):11-16,22.
- [73] 黄瑞芳,王红玲,施士争.灌木柳无性系铅积累特性及其与生物量的关系研究[J].江苏林业科技,2020,47(5):32-36.HUANG R F,WANG H L,SHI S Z.Lead accumulation and its relationship with biomass of shrub willow clones[J].J Jiangsu For Sci & Technol,2020,47(5):32-36.
- [74] 涂忠虞,潘明建,张日连,等.杂种柳树的雌雄间性现象[J].江苏林业科技,1981,8(4):5-8.TU Z Y,PAN M J,ZHANG R L,et al.Intersex phenomenon of hybrid willow[J].J Jiangsu For Sci & Technol,1981,8(4):5-8.
- [75] 涂忠虞,潘明建,樊丛梅,等.柳属与朝鲜柳属远缘杂交的研究[J].江苏林业科技,1984,11(2):1-9.TU Z Y,PAN M J,FAN C M,et al.Study on the distant hybridization between *Salix* and *Chosenia* [J].J Jiangsu For Sci & Technol,1984,11(2):1-9.
- [76] 涂忠虞,黄敏仁.阔叶树遗传改良[M].北京:科学技术文献出版社,1991:167-179.TU Z Y,HUANG M R.Genetic improvement of broadleaf trees[M].Beijing:Scientific and Technical Documents Publishing House,1991:167-179.
- [77] 徐涵,李文钊.小叶杨×早柳属间杂交实验胚胎学研究[J].林业科学研究,1990,3(1):29-37.XU H,LI W D.Experimental study on the embryology of the intergeneric cross between *Populus simonii* and *Salix matsudana* [J].For Res,1990,3(1):29-33,103.
- [78] 何旭东,郑纪伟,王宇,等.柳树种质核 DNA 含量的流式测定[J].江苏林业科技,2021,48(1):1-6.HE X D,ZHENG J W,WANG Y,et al.Evaluation of nuclear DNA content in willow germplasm by flow cytometry[J].J Jiangsu For Sci & Technol,2021,48(1):1-6.
- [79] 王源秀,江聪,徐立安.柳树花粉生活力分析[J].林业科技开发,2007,21(1):28-30.WANG Y X,JIANG C,XU L A.Analysis of the pollen viability of *Salix* [J].China For Sci Technol,2007,21(1):28-30.
- [80] 张明照.旱柳生殖生物学特性研究[D].北京:中国林业科学研究院,2014:36-39.ZHANG M Z.The characteristics of reproductive biology of *Salix matsudana* Koidz [D].Beijing:Chinese Academy of Forestry,2014:36-39.
- [81] 王伟伟,姚玲,何开跃,等.不同柳树花粉离体培养及活力测定方法比较研究[J].江苏林业科技,2018,45(4):1-7.WANG W W,YAO L,HE K Y,et al.Comparative study on in vitro pollen germination and viability evaluation of different willow species [J].J Jiangsu For Sci & Technol,2018,45(4):1-7.DOI:10.3969/j.issn.1001-7380.2018.04.001.
- [82] ZHANG S L, FERNANDO D. Structural, histochemical, and protein analysis of male reproductive development in willow[J].Sex Plant Reprod,2005,18(1):37-46.DOI:10.1007/s00497-005-0249-9.
- [83] 何旭东,姚玲,郑纪伟,等.一种灌木柳花粉保存方法:CN104351170A[P].2015-02-18.HE X D,YAO L,ZHENG J W,et al. Shrub willow pollen preservation method: CN104351170A[P].2015-02-18.
- [84] 何旭东,姚玲,周洁,等.一种柳树花粉超低温保存方法:CN104206378A[P].2014-12-17.HE X D,YAO L,ZHOU J,et al. Willow pollen ultralow-temperature storage method: CN104206378A[P].2014-12-17.
- [85] 李建新,刘建军,许庆标,等.柳树新品种 JH30、JH19 选育研究[J].乡村科技,2019(4):82-83,85.
- [86] 郭群,董德友,闻朝鲜,等.长江中下游滩地柳树无性系造林对比试验[J].江苏林业科技,2019,46(4):27-32.GUO Q,DONG D Y,WEN Z X,et al.Comparative experiment on afforestation of willow clones in the middle and lower reaches of Yangtze River beach[J].J Jiangsu For Sci & Technol,2019,46(4):27-32.DOI:10.3969/j.issn.1001-7380.2019.04.006.
- [87] 涂忠虞,潘明建,张绍宏.垂柳×爆竹柳的变异及无性系选择[J].江苏林业科技,1988,4:1-7.TU Z Y,PAN M J,ZHANG S H. Variation on *Salix babylonica* × *fragilis* and selection of excellent clones [J]. Journal of Jiangsu Forestry Science&Technology, 1988, 4: 1-7.
- [88] 李峰,朱弘,言关珍,等.垂爆109柳和旱爆329柳生长动态研究[J].防护林科技,1996,27(2):19-21.LI F,ZHU H,YAN G Z,et al. Research on growth dynamics of *Salix* × 'Chuibao109' and *Salix matsudana* × *Salix bulkingensis* [J]. Prot For Sci Technol, 1996, 27(2): 19-21.
- [89] 李振洲,马盈慧,黄雪峰,等.干旱沙地垂爆B80柳造林试验[J].内蒙古林业科技,2009,35(2):29-31.LI Z Z,MA Y H,HUANG X F,et al.Forestation of *I. babyiynicid* × *S. fragilis* in

- arid sandy land[J]. J Inn Mong For Sci Technol, 2009, 35(2): 29-31.
- [90] 王彦, 刘保东, 付喜臣. 新品种柳树在盐碱地上造林试验[J]. 吉林林业科技, 2002, 31(6): 17-20. WANG Y, LIU B D, FU X C. Forestation test of new variety willow in alkali-saline land[J]. J Jilin For Sci Technol, 2002, 31(6): 17-20. DOI: 10.3969/j.issn.1005-7129.2002.06.004.
- [91] 秦光华, 宋玉民, 乔玉玲, 等. 柳树新品种‘鲁柳3号’[J]. 园艺学报, 2018, 45(S2): 2839-2840. QIN G H, SONG Y M, QIAO Y L, et al. A new willow cultivar ‘Luliu 1’[J]. Acta Horti Sin, 2018, 45(S2): 2839-2840. DOI: 10.16420/j.issn.0513-353x.2018-0809.
- [92] 秦光华, 宋玉民, 乔玉玲, 等. 柳树新品种‘鲁柳2号’[J]. 园艺学报, 2018, 45(S2): 2841-2842. QIN G H, SONG Y M, QIAO Y L, et al. A new willow cultivar ‘Luliu 2’[J]. Acta Horti Sin, 2018, 45(S2): 2841-2842. DOI: 10.16420/j.issn.0513-353x.2018-0808.
- [93] 秦光华, 宋玉民, 乔玉玲, 等. 柳树新品种‘鲁柳3号’[J]. 园艺学报, 2018, 45(S2): 2843-2844. QIN G H, SONG Y M, QIAO Y L, et al. A new willow cultivar ‘Luliu 3’[J]. Acta Horti Sin, 2018, 45(S2): 2843-2844. DOI: 10.16420/j.issn.0513-353x.2018-0809.
- [94] 卢振宇, 杨欢, 焦传礼, 等. 盐柳2号的选育及扦插育苗技术[J]. 农业科技通讯, 2021(9): 307-309. LU Z Y, YANG H, JIAO C L, et al. Breeding and cutting seedling raising techniques of willow No.2[J]. Bull Agric Sci Technol, 2021(9): 307-309.
- [95] 卢振宇, 焦传礼, 刘世杰, 等. 仁居柳2号的选育及育苗栽培管理技术[J]. 农业科技通讯, 2021(4): 310-312. LU Z Y, JIAO C L, LIU S J, et al. Breeding, seedling cultivation and management techniques of Renliu 2[J]. Bull Agric Sci Technol, 2021(4): 310-312.
- [96] 涂忠虞, 郭群, 王宝松, 等. 金丝垂柳的选育[J]. 江苏林业科技, 1996, 23(4): 1-5. TU Z Y, GUO Q, WANG B S, et al. The selection of *Salix × aureo pendula* [J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 1996, 23(4): 1-5.
- [97] 涂忠虞, 潘明健, 郭群, 等. 银芽柳的选育[J]. 江苏林业科技, 2000, 27(2): 1-11. TU Z Y, PAN M J, GUO Q, et al. The selection of *Salix × agyrobractealis* [J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 2000, 27(2): 1-11.
- [98] 涂忠虞, 潘惠新, 潘明建. 簸箕柳 Jw8-26 及杞柳 Jw9-6 新无性系选育[J]. 江苏林业科技, 1989, 16(4): 1-8. TU Z Y, PAN H X, PAN M J. The breeding of new willow's clones with jw8-26 and jw9-6[J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 1989, 16(4): 1-8.
- [99] 潘明建. 柳树的遗传改良及栽培技术[J]. 林业科技开发, 2004, 18(3): 3-7. PAN M J. Genetic improvement and cultivation techniques of willow[J]. China For Sci Technol, 2004, 18(3): 3-7.
- [100] TUSKAN G A, DIFAZIO S, JANSSEN S, et al. The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray) [J]. Science, 2006, 313: 1596. DOI: 10.1126/science.1128691.
- [101] DAI X G, HU Q J, CAI Q L, et al. The willow genome and divergent evolution from poplar after the common genome duplication [J]. Cell Res, 2014, 24(10): 1274-1277. DOI: 10.1038/cr.2014.83.
- [102] WEI S Y, YANG Y H, YIN T M. The chromosome-scale assembly of the willow genome provides insight into Salicaceae genome evolution [J]. Horticulture Research, 2020, 7: 45. DOI: 10.1038/s41438-020-0268-6.
- [103] CHEN J H, HUANG Y, BRACHI B, et al. Genome-wide analysis of Cushion willow provides insights into alpine plant divergence in a biodiversity hotspot [J]. Nat Commun, 2019, 10: 5230. DOI: 10.1038/s41467-019-13128-y.
- [104] ZHANG J, YUAN H W, LI Y J, et al. Genome sequencing and phylogenetic analysis of allotetraploid *Salix matsudana* Koidz [J]. Horti Res, 2020, 7: 201. DOI: 10.1038/s41438-020-00424-8.
- [105] HE L, JIA K H, ZHANG R G, et al. Chromosome-scale assembly of the genome of *Salix dunnii* reveals a male-heterogametic sex determination system on chromosome 7 [J]. Mol Ecol Resour, 2021, 21(6): 1966-1982. DOI: 10.1111/1755-0998.13362.
- [106] DAI X G, ZHU T W, LI X P, et al. Gene discovery and marker resource development by transcriptome sequencing from a short-rotation coppice willow, *Salix suchowensis* [J]. Plant Breed, 2017, 136(2): 279-286. DOI: 10.1111/pbr.12458.
- [107] HE X D, ZHENG J W, SERAPIGLIA M, et al. Development, characterization and cross-amplification of eight EST-derived microsatellites in *Salix* [J]. Silvae Genetica, 2014, 63(3): 113-115.
- [108] TIAN X Y, ZHENG J W, JIAO Z Y, et al. Transcriptome sequencing and EST-SSR marker development in *Salix babylonica* and *S. suchowensis* [J]. Tree Genet Genomes, 2019, 15(1): 9. DOI: 10.1007/s11295-018-1315-4.
- [109] 郑纪伟, 周洁, 王保松, 等. 基于 RNA-seq 的两种柳树转录组微卫星特征比较分析 [J]. 分子植物育种, 2019, 17(5): 1558-1566. ZHENG J W, ZHOU J, WANG B S, et al. Comparison of microsatellites characteristics of two *Salix transcriptome* based on RNA-seq [J]. Mol Plant Breed, 2019, 17(5): 1558-1566. DOI: 10.13271/j.mpb.017.001558.
- [110] HE X D, ZHENG J W, ZHOU J, et al. Characterization and comparison of EST-SSRs in *Salix*, *Populus*, and *Eucalyptus* [J]. Tree Genet Genomes, 2015, 11(1): 820. DOI: 10.1007/s11295-014-0820-3.
- [111] 刘恩英, 王源秀, 徐立安, 等. 基于 SSR 和 SRAP 标记的簸箕柳×绵毛柳遗传框架图 [J]. 林业科学, 2011, 47(5): 23-30. LIU E Y, WANG Y X, XU L A, et al. A genetic frame map of *Salix suchowensis* × *S. erioclada* based on SSR and SRAP markers [J]. Sci Silvae Sin, 2011, 47(5): 23-30. DOI: 10.11707/j.1001-7488.20110504.
- [112] ZHANG J, YUAN H W, LI M, et al. A high-density genetic map of tetraploid *Salix matsudana* using specific length amplified fragment sequencing (SLAF-seq) [J]. PLoS One, 2016, 11(6): e0157777. DOI: 10.1371/journal.pone.0157777.
- [113] 教忠意, 田雪瑶, 郑纪伟, 等. 灌木柳耐盐 SNP 位点的快速鉴定与标记开发 [J/OL]. 南京林业大学学报(自然科学版), (2022-05-16) [2022-05-16]. <http://kns.cnki.net>. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.202111025. JIAO Z Y, TIAN X Y, ZHENG J W, et al. Rapid identification and marker development of SNP loci for salt tolerance in shrub willow [J/OL]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), (2022-05-16) [2022-05-16]. <http://kns.cnki.net>. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.202111025.
- [114] LIU G Y, YANG Q S, GAO J F, et al. Identify of fast-growing related genes especially in height growth by combining QTL analysis and transcriptome in *Salix matsudana* (Koidz) [J]. Front Genet, 2021, 12: 596749. DOI: 10.3389/fgene.2021.596749.
- [115] LIU J J, YIN T M, YE N, et al. Transcriptome analysis of the differentially expressed genes in the male and female shrub willows (*Salix suchowensis*) [J]. PLoS One, 2013, 8(4): e60181. DOI: 10.1371/journal.pone.0060181.
- [116] YANG J L, LI K, ZHENG W, et al. Characterization of early transcriptional responses to cadmium in the root and leaf of Cd-resistant *Salix matsudana* Koidz [J]. BMC Genom, 2015, 16(1): 705. DOI: 10.1186/s12864-015-1923-4.
- [117] NAN G X, ZHANG Y, LI S, et al. NaCl stress-induced transcrip-

- tomics analysis of *Salix linearistipularis* (syn *Salix mongolica*) [J]. J Biol Res-Thessaloniki, 2016, 23 (1): 1. DOI: 10.1186/s40709-016-0038-7.
- [118] RAO G D, ZENG Y F, SUI J K, et al. De novo transcriptome analysis reveals tissue-specific differences in gene expression in *Salix arbutifolia* [J]. Trees, 2016, 30 (5): 1647–1655. DOI: 10.1007/s00468-016-1397-2.
- [119] SHI X, SUN H J, CHEN Y T, et al. Transcriptome sequencing and expression analysis of cadmium (Cd) transport and detoxification related genes in Cd-accumulating *Salix integra* [J]. Front Plant Sci, 2016, 7: 1577. DOI: 10.3389/fpls.2016.01577.
- [120] ZHANG Y X, HAN X J, CHEN S S, et al. Selection of suitable reference genes for quantitative real-time PCR gene expression analysis in *Salix matsudana* under different abiotic stresses [J]. Sci Rep, 2017, 7: 40290. DOI: 10.1038/srep40290.
- [121] ZHOU J, HUANG J, TIAN X Y, et al. Transcriptome analysis reveals dynamic changes in the salt stress response in *Salix* [J]. J For Res, 2020, 31 (5): 1851–1862. DOI: 10.1007/s11676-019-00941-w.
- [122] RAO G D, SUI J K, ZENG Y F, et al. De novo transcriptome and small RNA analysis of two Chinese willow cultivars reveals stress response genes in *Salix matsudana* [J]. PLoS One, 2014, 9 (10): e109122. DOI: 10.1371/journal.pone.0109122.
- [123] ZHAO Y J, LIU X Y, GUO R, et al. Comparative genomics and transcriptomics analysis reveals evolution patterns of selection in the *Salix phylogeny* [J]. BMC Genomics, 2019, 20 (1): 253. DOI: 10.1186/s12864-019-5627-z.
- [124] HE X D, WANG Y, ZHENG J W, et al. Full-length transcriptome characterization and comparative analysis of *Chosenia arbutifolia* [J]. Forests, 2022, 13 (4): 543. DOI: 10.3390/f13040543.
- [125] ZHANG Q W, TANG S H, LI J Q, et al. Integrative transcriptomic and metabolomic analyses provide insight into the long-term submergence response mechanisms of young *Salix variegata* stems [J]. Planta, 2021, 253 (5): 88. DOI: 10.1007/s00425-021-03604-5.
- [126] 周洁, 宋雪晴, 何旭东, 等. 柳树 *SjMIPS* 基因的克隆及其表达分析 [J]. 江苏林业科技, 2016, 43 (6): 1–5. ZHOU J, SONG X Q, HE X D, et al. Molecular cloning and expression analysis of *MIPS* gene from *Salix* under salt stress [J]. J Jiangsu For Sci & Technol, 2016, 43 (6): 1–5. DOI: 10.3969/j.issn.1001-7380.2016.06.001.
- [127] 周洁, 黄婧. 柳树几丁质酶基因 *SlChi* 的克隆和功能验证 [J]. 分子植物育种, 2018, 16 (24): 8013–8021. ZHOU J, HUANG J. Cloning and functional identification of chitinase gene *SlChi* in *Salix* [J]. Mol Plant Breed, 2018, 16 (24): 8013–8021. DOI: 10.13271/j.mpb.016.008013.
- [128] 田雪瑶, 周洁, 王保松, 等. 柳树 *NAC* 基因的克隆与表达模式分析 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2020, 44 (1): 119–124. TIAN X Y, ZHOU J, WANG B S, et al. Cloning and expression pattern analysis of *NAC* genes in *Salix* [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2020, 44 (1): 119–124. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.201905031.
- [129] ZHOU F W, CHEN Y N, WU H T, et al. Genome-wide comparative analysis of *R2R3 MYB* gene family in *Populus* and *Salix* and identification of male flower bud development-related genes [J]. Front Plant Sci, 2021, 12: 721558. DOI: 10.3389/fpls.2021.721558.
- [130] RAO G D, ZENG Y F, HE C Y, et al. Characterization and putative post-translational regulation of α - and β -tubulin gene families in *Salix arbutifolia* [J]. Sci Rep, 2016, 6: 19258. DOI: 10.1038/srep19258.
- [131] BI C W, XU Y Q, YE Q L, et al. Genome-wide identification and characterization of *WRKY* gene family in *Salix suchowensis* [J]. PeerJ, 2016, 4: e2437. DOI: 10.7717/peerj.2437.
- [132] 冯凯, 侯静, 戴晓港, 等. 簸箕柳 SPL 基因家族分析 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2017, 41 (2): 55–62. FENG K, HOU J, DAI X G, et al. Analyzing the SPL gene family in *Salix suchowensis* [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2017, 41 (2): 55–62. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.2017.02.009.
- [133] JIA H, ZHANG J, LI J, et al. Genome-wide transcriptomic analysis of a desert willow, *Salix psammophila*, reveals the function of hub genes *SpMDPI* and *SpWRKY33* in drought tolerance [J]. BMC Plant Biol, 2019, 19 (1): 356. DOI: 10.1186/s12870-019-1900-1.
- [134] 丁一, 徐启江. 被子植物成花诱导和性别决定机制的研究进展 [J]. 植物生理学报, 2014, 50 (1): 19–36. DING Y, XU Q J. Progress on floral induction and sex determination in angiosperm [J]. Plant Physiol J, 2014, 50 (1): 19–36. DOI: 10.13592/j.cnki.ppj.2014.01.013.
- [135] HOU J, YE N, ZHANG D F, et al. Different autosomes evolved into sex chromosomes in the sister genera of *Salix* and *Populus* [J]. Sci Rep, 2015, 5: 9076. DOI: 10.1038/srep09076.
- [136] LAURON-MOREAU A, PITRE F E, ARGUS G W, et al. Phylogenetic relationships of American willows (*Salix* L., Salicaceae) [J]. PLoS One, 2015, 10 (4): e0121965. DOI: 10.1371/journal.pone.0121965.
- [137] BERLIN S, TRYBUSH S O, FOGELQVIST J, et al. Genetic diversity, population structure and phenotypic variation in European *Salix viminalis* L [J]. Tree Genet Genomes, 2014, 10 (6): 1595–1610. DOI: 10.1007/s11295-014-0782-5.
- [138] GOUKER F E, DIFAZIO S P, BUBNER B, et al. Genetic diversity and population structure of native, naturalized, and cultivated *Salix purpurea* [J]. Tree Genet Genomes, 2019, 15 (3): 47. DOI: 10.1007/s11295-019-1359-0.
- [139] WARD J L, WU Y Q, HARFLETT C, et al. Miyabeacin: a new cyclodimer presents a potential role for willow in cancer therapy [J]. Sci Rep, 2020, 10: 6477. DOI: 10.1038/s41598-020-63349-1.
- [140] HANLEY S J, KARP A. Genetic strategies for dissecting complex traits in biomass willows (*Salix* spp.) [J]. Tree Physiol, 2013, 34 (11): 1167–1180. DOI: 10.1093/treephys/tpt089.
- [141] CARLSON C H, GOUKER F E, CROWELL C R, et al. Joint linkage and association mapping of complex traits in shrub willow (*Salix purpurea* L.) [J]. Ann Bot, 2019, 124 (4): 701–715. DOI: 10.1093/aob/mcz047.
- [142] HALLINGBÄCK H R, FOGELQVIST J, POWERS S J, et al. Association mapping in *Salix viminalis* L. (Salicaceae) - identification of candidate genes associated with growth and phenology [J]. Glob Change Biol Bioenergy, 2016, 8 (3): 670–685. DOI: 10.1111/gcbb.12280.
- [143] WARD S P, SALMON J, HANLEY S J, et al. Using Arabidopsis to study shoot branching in biomass willow [J]. Plant Physiol, 2013, 162 (2): 800–811. DOI: 10.1104/pp.113.218461.
- [144] SALMON J, WARD S P, HANLEY S J, et al. Functional screening of willow alleles in a rhabdopsis combined with QTL mapping in willow (*Salix*) identifies *SxMAX4* as a coppicing response gene [J]. Plant Biotechnol J, 2014, 12 (4): 480–491. DOI: 10.1111/pbi.12154.