

毛白杨研究现状

朱莉飞,王华芳

(北京林业大学 生物科学与技术学院,北京 100083)

摘要:毛白杨主要分布在温带,是雌雄异株的阔叶落叶乔木。因其生长速度快、材质好,可用于防护林、经济林,同时是很好的纸浆原料。毛白杨有性生殖能力较低,嫁接、根繁、扦插等不能满足经济发展的需要,组织培养具有周期短,不受气候限制等特点是毛白杨规模化生产的有效途径。毛白杨育种工作一直是研究热点,基因工程在育种工作中的应用,加快了毛白杨品种改良和选育。同时,毛白杨性状相关基因的研究推动了林木耐逆工程的发展。

关键词:毛白杨;育种;基因工程

中图分类号:S792.117

文献标识码:A

文章编号:1002-2767(2010)06-0155-03

毛白杨(*Populus tomentosa* Carr.),被子植物亚门,双子叶植物纲,杨柳目(Salicales),杨柳科,杨属落叶乔木,树干通直,树皮灰白色或灰绿色;皮孔菱形,老树干基部灰褐色或黑褐色,纵列。短枝叶三角状卵形,先端短尖或钝尖,基部心形或截形,边缘波状或近圆形,有不规则缺刻或粗锯齿;叶柄基部近圆形,有毛,通常具腺体。幼叶、嫩枝密被白绒毛,后逐渐脱落。雌雄异株,蒴果锥形或卵形。花期3月,风媒授粉,果成熟期4月上中旬~5月上中旬^[1]。毛白杨是我国特有的乡土树种,生长速度快,材质优良,适应性强,一直是黄河流域及华北平原地区用材林、农田林网和城乡绿化树种之一。

1 毛白杨繁殖能力及方式概述

毛白杨有性生殖能力较低^[2-3],1999年康向阳对毛白杨花粉败育机制研究中发现毛白杨染色体结构和行为异常,花粉母细胞和绒毡层发育异常以及天然三倍体株系的存在均是造成毛白杨败育的主要原因^[4]。鉴于毛白杨自身有性繁殖能力低,常采用嫁接、根繁和扦插等繁殖方法进行繁殖育苗。目前已报道用于毛白杨嫁接的砧木有八里庄杨、107杨、意杨和青杨等^[5]。扦插枝条一般12~15 cm,王宁等做的84K毛白杨枝条扦插试验中15 cm枝条比12 cm枝条易形成愈伤组织,且易生根^[6]。当年生扦插枝条要比老枝易成活。扦插时的温度和湿度也很关键,温度过低不宜生

根,且生长缓慢;刚扦插的枝条基部生成愈伤组织,根系发育不完善,温度过高枝条失水,严重时导致死亡,因此确保合适的湿度对于扦插成活同样重要。同时,在毛白杨容器育苗时,容器规格、扦插基质的营养成分和物理化学性质均影响苗木成活率^[7]。

这些方法均受季节限制,繁殖速度慢、成活率不高,不能满足现代工业化生产的需要。组织培养的方法可克服上述缺点,而且组织培养周期短、不受气候限制等优点加速了苗木繁殖速度。毛白杨组织培养体系的相关报道较多,方法均是用MS培养基或B₅培养基中加入不同比例的细胞分裂素、生长素进行愈伤组织、不定芽及根的诱导^[8-11],获得再生植株后进行驯苗和移栽,从而使毛白杨的繁殖达到规模化和批量化生产。在毛白杨叶片诱导不定芽的实验中,BA是诱导不定芽最好的细胞分裂素诱导剂,但BA浓度过高会导致玻璃化,且浓度越高玻璃化越严重;0.05~0.10 mg·L⁻¹ NAA对愈伤组织和不定根的诱导有很好的效果;不同部位的叶片及叶片的不同部位再生能力也不同,嫩叶再生能力要高于老叶,叶片基部再生能力要高于叶尖及中部^[12]。

2 毛白杨育种

2.1 毛白杨传统育种

1935年瑞典Nilsson Ehle发现巨型欧洲山杨,1936年Müntzing镜检,确认为天然三倍体。杨树天然三倍体生长速度快,在纤维长度、木材力学和对病虫害的抗性上都优于同种二倍体^[13-14]。自此之后,三倍体杨树选育工作在各国纷纷开展。在我国,1983年毛白杨良种选育列入国家攻关课题。20世纪80年代以来对易县毛白杨雌株进行杂交,均败育;1990年曾其蕴对二十

收稿日期:2010-03-09

基金项目:国家林业局公益林专项资助项目(20070417);
高等学校博士学科重点资助项目(20060022012)

第一作者简介:朱莉飞(1983-),女,山东省枣庄市人,博士,
从事植物生物技术研究。E-mail: judy_109@163.com。

八年生的易县毛白杨雌株进行纤维形态测定,其纤维长度平均达 1.5 mm 以上^[15];同年,杨自湘通过毛白杨类型间过氧化物酶同工酶分析,认为易县毛白杨雌株在同功酶分子水平上有别于普通毛白杨^[16];基于易县毛白杨雌株的生长、育性、纤维、抗性、同工酶等指标的特殊性,1992 年朱之悌等对易县毛白杨雌株茎尖体细胞染色体数镜检,发现其染色体数为 $57(2n=3x=57)$,证实了易县毛白杨雌株中存在天然三倍体(B385)。此后朱之悌等,在 1993~1994 年又选出 4 个三倍体毛白杨无性系 B381, B382, B383 和 B384。我国毛白杨天然三倍体的检出,是世界上第 4 个有杨树天然三倍体检出的树种,是继欧洲山杨、银白杨、香脂白杨和美洲山杨之后,第一次在亚洲发现的白杨三倍体,对我国杨树遗传育种研究和生产意义重大^[13]。

2.2 毛白杨基因工程育种及相关研究

毛白杨作为木本植物具有多年生特点,不易通过传统育种的方法提高毛白杨抗虫、抗病、抗寒、抗旱、抗盐碱等抗性,而基因工程在改良杨树抗逆性中起着关键作用^[17]。目前,农杆菌介导法、PEG 法、电击法和基因枪法等广泛使用于杨树遗传转化实验中。郝贵霞等,用根癌土壤农杆菌介导法将广谱抗虫基因豇豆胰蛋白酶抑制剂(CpTI)基因导入毛白杨 1285 雌株和毛新杨×毛白杨回交杂种中,获得大量抗虫转基因株系^[18]。郑军宝等成功的将改造过的 *Bt CryIAc* 基因与雌菇蛋白酶抑制剂(API)基因构建的双抗虫基因表达载体转入 741 毛白杨 [*Populus alba* L. × (*P. davidiana* Dode + *P. simonii* Carr.) × *P. tomentosa* Carr.], 转化率达 80%^[19]。李敏等通过农杆菌介导法,获得的转 *mtl-D* 基因毛白杨,耐盐性较对照植株有显著提高^[20]。由于植物性状大多由多基因控制,多基因转化策略也应用于毛白杨遗传转化体系。邓伟等通过优化培养基激素配比、抗生素浓度筛选、GUS 组织学染色和分子生物学检测等方法建立了毛白杨二次遗传转化体系,并获得了 60.7% 二次转化频率^[21]。

基因工程对毛白杨的品质改良不仅局限于遗传转化的研究,毛白杨性状相关基因研究及应用已经成为新的热点^[22-24]。毛白杨纤维素合成酶基因、钙离子依赖型脱氧核糖核酸酶基因和巯基蛋白酶抑制基因等基因均已克隆^[25-27],对于这些基因在毛白杨生长发育过程中的功能表达的研究为林木抗逆性提供了参考依据,同时为遗传转化提供了新的目的基因。

2.3 转基因杨树生物安全性

随着转基因毛白杨等杨树的研究发展,转基因植物的安全性问题在林业发展上起到了不可低估的作用。虽然转基因生物存在潜在的风险,但严格加以监控,合理利用,可对现代经济发展起着不可替代的作用。目前,我国部分转基因杨树正在进行或已经完成生物安全性风险评价,如在我国已有转基因抗虫杨、741 杨等完成生物安全风险评价进入商品化生产阶段^[28]。

3 生态及经济价值

我国森林面积 1.75 hm²,覆盖率为 18.21%,远低于发达国家,而且林地生产力不高,单位面积蓄积量较低,可采资源减少,对后备资源培育构成极大威胁,同时因森林植被面积较少造成的水土流失问题也相当严重。因此培育轮伐期段的速生品种是林业工作的重点,毛白杨具有杨树适应性强,生长速度快,材质较好,轮伐期短的优点,不仅可作防护林而且还是很好的木材。

我国有 13 亿人口,对任何消费品的需求量都相当的大,用纸量也不例外。目前我国造纸业原料多为稻草、麦秆等非木浆原料,这些原料加工容易,但废水难于处理,直接排放对环境污染极为严重。我国森林覆盖率低,如果为了造纸业的发展随意砍伐将会导致水土流失,使生态环境遭到严重的破坏。同时,每年用于进口纸浆和纸的资金也逐年增加,据统计 1993 年用于购纸耗去 16 亿美元,1994 年 25 亿美元,1996 年 48 亿美元,1998 年 117 亿美元,2000 年 106 亿美元,2002 年 134 亿美元。如何解决造纸业原料短缺,减少木浆原料进口量的问题,对于我国经济发展有着举足轻重的作用。这一问题的关键在于如何保证我们的经济发展走可持续发展这一道路。因此,需选育既能解决生长速度快,也可以解决纸浆原料问题的优良树种。杨木基本密度低于 350 kg·m⁻³^[29],满足浆材基本密度低于 570 kg·m⁻³,弦面硬度低于 5 750 N^[30]的条件。在阔叶浆原料上,国外常采用的树种有二,北美和欧洲用的是山杨(*Aspen*),巴西与澳大利亚用的是桉树^[31]。山杨和毛白杨同属白杨派,在我国虽没有山杨的主要分布区,但毛白杨有很广阔的分布区,10 a 以上树龄的毛白杨年生长量可达 68 m³^[29],较相同树龄的山杨、美洲黑杨、欧美杨年生长量速度要快,且毛白杨的材质好,是我国理想的造纸原料。

4 展望

毛白杨生长速度快,是防护林、速生丰产林的优选树种。同时,毛白杨材质好,对我国造纸业来

说是很好的木浆原料,可解决长期以来造纸木浆原料依赖进口的问题。毛白杨因树形高大,枝叶繁茂,可作庭荫树和行道树,但是毛白杨雌株飞絮,对环境污染严重,危害人类健康,限制了毛白杨雌株的用途。因此,有效解决毛白杨飞絮问题,可拓宽毛白杨的用途。

基因工程加快了毛白杨耐逆性及生长发育特性的改良,对转基因毛白杨进行严格地监控,合理地利用,将带来可观的经济价值。目前,毛白杨自身抗逆性相关基因研究已成为研究的新趋势,毛白杨相关功能基因的研究不仅深入了解杨树的生长发育机理,同时推进了林木生长发育机理研究,加快了林木品种改良进程。

参考文献:

- [1] 贺士元,邢其华,尹祖棠. 北京植物志(上册)[M]. 北京:北京出版礼出版,1984:76.
- [2] 朱大保. 毛白杨有性生殖能力的研究[J]. 北京林业大学学报,1990,12:1-9.
- [3] 张志毅,于雪松. 三倍体毛白杨有性生殖能力的研究[J]. 北京林业大学学报,2000,22:1-4.
- [4] 康向阳. 毛白杨花粉败育机制的研究[J]. 林业科学,2001,37(3):35-39.
- [5] 宋子镜,马林山. 毛白杨短枝嫁接育苗[J]. 中国林业,2009(5):42.
- [6] 王宁,曹帮华,刘济明. 杨树嫩枝扦插试验[J]. 山地农业生物学报,2004,23(1):10-14.
- [7] 张平冬,王红静,宋金利,等. 三倍体毛白杨硬枝扦插容器育苗基质的筛选[J]. 安徽农业科学,2009,37(1):104-105.
- [8] 卢善发,赵华燕,魏建华,等. 三倍体毛白杨组织培养再生系统的建立[J]. 植物学报(英文版),2001,43(4):435-437.
- [9] 李毅,马海芸. 三倍体毛白杨组织脱分化培养与植株体再生[J]. 植物研究,2002,22(3):288-291.
- [10] 孔祥生,徐鑫,张妙霞. 三倍体毛白杨组织培养快繁技术[J]. 福建林学院学报,2003,23(1):18-20.
- [11] 朱红斌,魏晓兰,陈晓妮,等. 三倍体毛白杨组织培养再生系统的建立[J]. 甘肃林业科技 2002,27(3):6-7,36.
- [12] DU Ning-xia, LI Yun, YU Hai-wu. Establishment of high frequency regeneration system of *Populus tomentosa* [J]. Forestry Studies in China, 2002(4):48-51.
- [13] 朱之悌,康向阳. 毛白杨天然三倍体选种研究[J]. 林业科学,1998,34(4):22-31.

- [14] Johnsson H. Development of triploid and diploid *Populus tremula* during the juvenile period[J]. Z Forstgenet, 1953,2:73-77.
- [15] 曾其蕴. 河北毛白杨木材纤维长度变异的研究[J]. 林业科学,1990,26(3):232-238.
- [16] 杨自湘,顾万春. 毛白杨种内过氧化物同工酶变异[J]. 林业科学研究,1990,3(4):335-340.
- [17] 郝贵霞,朱祯. 杨树基因工程进展[J]. 生物工程进展,2000,20(4):6-10.
- [18] 郝贵霞,朱祯,朱之悌. 豇豆蛋白酶抑制剂基因转化毛白杨的研究[J]. 植物学报,1999,41(12):1276-1282.
- [19] 郑均宝,田颖川. 转双抗虫基因 741 毛白杨的选择及抗虫性[J]. 林业科学,2000,36(2):13-19.
- [20] LI Min, WANG Hua-fang, YIN Wei-lun, et al. Improvement in salt tolerance of *populus tomentosa* from transformation by a *mtl-d* gene[J]. 中国林学(英文版),2006,8(4):20-24.
- [21] 邓伟,吕立堂,罗克明,等. 毛白杨二次遗传转化体系的建立[J]. 生物技术通报,2009(4):77-81.
- [22] 张勇,张守攻,齐力旺,等. 杨树——林木基因组研究的模式物种[J]. 植物学通报,2006,23(3):286-293.
- [23] Bradshaw H D, Ceulemans R, Davis J, et al. Emerging model systems in plant biology: poplar (*Populus*) as a model forest tree[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2000,19:306-313.
- [24] Brunner A M, Busov V B, Strauss S H. Poplar genome sequence: functional genomics in an ecologically dominant plant species[J]. Trends in Plant Science, 2004,9:49-56.
- [25] 张星耀,覃庆峰,贺伟,等. 毛白杨疏基蛋白酶抑制剂基因 cDNA 的克隆及序列分析[J]. 北京林业大学学报,2007,29(6):23-28.
- [26] 李琰,张谦,李海霞,等. 毛白杨 NBS 型基因 PtDRG01 原核表达研究[J]. 西北植物学报,2008,28(5):882-888.
- [27] 曹秀丽,杜娟,王敏杰,等. 毛白杨 *PtCDD* 基因 5' 片段的原核表达及功能分析[J]. 林业科学,2008,44(9):54-58.
- [28] 尹伟伦,王华芳. 林业生物技术[M]. 北京:科学出版社,2009:241-242.
- [29] 房桂干,谢国恩,李萍,等. IV. 10 种速生材制化学机械浆适应性综合评估的研究[J]. 林产化学与工业,1995,15(S1):1-7.
- [30] Einspahr D W, Peckham J R, Benson M K. Fiber and pulp properties of triploid and triploid hybrid aspen[J]. Tappi, 1970,53:1853.
- [31] 朱之悌. 我国造纸国情的若干特点及其解决对策[J]. 中华纸业,2001,22(12):17-20.

Research Review on *Populus tomentosa* Carr.

ZHU Li-fei, WANG Hua-fang

(Biological Sciences and Biotechnology College of Beijing Forestry University, Beijing 100083)

Abstract: *Populus tomentosa* Carr. is deciduous tree with sexually differentiated male and female plants distributed in temperate regions. It can be used as shelter forest, economic forest and a source of pulp fibers. The sexual reproduction of *Populus tomentosa* is relatively low, and graft, root propagation, cuttage can not meet demands of economic development, the application of plant tissue culture in *Populus tomentosa* Carr. can solve this problem. The application of genetic engineering in the breeding work has accelerated improvement and selection of *Populus tomentosa* Carr.. The paper reviews propagation methods of *Populus tomentosa*, advances of breedings of *Populus tomentosa* and the values of poplar in ecology and economy.

Key words: *Populus tomentosa* Carr.; breeding; genetic engineering