

# 新疆额尔齐斯河流域杨属植物种间关系的 SSR 分析

殷继艳<sup>1,2</sup>, 张建国<sup>1\*</sup>, 何彩云<sup>1</sup>, 保尔江<sup>3</sup>, 段爱国<sup>1</sup>, 曾艳飞<sup>1</sup>, 王 健<sup>3</sup>

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091;

2. 中国武警警种学院, 北京 102202; 3. 阿勒泰地区林业科学研究所, 新疆 阿勒泰 836500)

**摘要:** [目的] 为探讨额河杨和银灰杨天然杂种的起源机制, [方法] 应用 18 对 SSR 标记, 从分子水平上对新疆额尔齐斯河流域杨属植物的种间关系进行分析研究。 [结果] 表明: (1) SSR 系统发育树将整个流域天然杨属植物分为两大类群, 即黑杨派和青杨派为一类, 白杨派为一类; (2) 白杨派内系统聚类图显示, 银白杨、欧洲山杨、银灰杨三个树种均有较大的遗传分化, 特别是杂种银灰杨似乎更大; (3) 黑杨派和青杨派的 UPGMA 分类图显示, 青杨派和黑杨派分属于 2 个分支, 其中, 青杨派内部分化相对简单, 分为 2 支, 均为典型的苦杨; 黑杨派内部的分化较为复杂, 可分为 4 类, 包括典型的欧洲黑杨、额河杨和回交子代。 [结论] 杂种额河杨具有更多的欧洲黑杨的遗传成分, 因此, 将额河杨放到黑杨派是正确的。

**关键词:** 额尔齐斯河; 杨属; 种间关系; SSR

中图分类号: S792.11

文献标识码: A

## Phylogenetic Relationship Analysis of *Populus* along Erqis River

YIN Ji-yan<sup>1,2</sup>, ZHANG Jian-guo<sup>1</sup>, HE Cai-yun<sup>1</sup>, BAO Er-jiang<sup>3</sup>, DUAN Ai-guo<sup>1</sup>, ZENG Yan-fei<sup>1</sup>, WANG Jian<sup>4</sup>

(1. Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. The Services Command College of Chinese People's Armed Police Force, Beijing 102202, China;

3. Altay Research Institute of Forestry, Altay 836500, Xinjiang, China)

**Abstract:** To explore the hybrid origin mechanism of *Populus* × *jrtyshensis* and *P. canescens*, the phylogenetic tree based on nuclear microsatellite markers (SSR) analysis was structured. The result show that the natural *Populus* populations can be classified into two groups, the one is Section Leuce, and the other is Section Aigeiros and Section Tacamahaca. In Section Leuce, significant genetic differentiation was found in the populations of *Populus alba*, *P. canescens* and *P. tremula*, especially the crossbreed *Populus* (*P. canescens*). A UPGMA phylogenetic tree shows that Section Aigeiros and Section Tacamahaca can be divided into two groups. Compared with Section Tacamahaca, the genetic differentiation in Section Aigeiros is more complex, and they can be further divided into four subgroups, including *P. nigra*, *P. × jrtyshensis* and their backcross progeny. It is confirmed that *P. × jrtyshensis* should be classified as Section Aigeiros based on their smaller genetic distance.

**Key words:** Erqis River; *Populus*; origin mechanism; SSR

杨属树种传统上主要依据其形态特征、地理分布及杂交亲和力等进行系统分类, 但杨属种内变异丰富, 种间天然和人工杂种较多, 仅靠传统的形态学

系统分类已经不能满足需要, 近年来, 随着分子标记技术的发展, 使人们能从 DNA 水平上探究杨树的起源、进化、分类及亲缘关系<sup>[1-5]</sup>。SSR 标记被广泛用

收稿日期: 2014-01-26

基金项目: 中央公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目“额尔齐斯河天然杨树种群遗传多样性研究”(201004035)

作者简介: 殷继艳(1976—), 女, 副教授, 主要从事林学方面的研究。

\* 通讯作者: 研究员, 博士生导师。

于遗传图谱构建、QTL 定位、亲本分析、群体遗传结构分析、品种鉴定、亲缘关系等方面<sup>[6-14]</sup>。SSR 标记是对核内 DNA 的分析。核基因是双亲遗传的,利用其序列变异探讨植物的系统发育过程具有独特的优势,特别是解决网状进化问题<sup>[15]</sup>。SSR 标记以 PCR 为基础,快速简便,可靠性强,重复性高且品种间多态性丰富<sup>[16]</sup>。SSR 可以在不同谱系、群体、甚至在属内相近的种之间通用<sup>[17]</sup>,同时 SSR 标记属共显性标记,对杨树天然林种间亲缘关系的研究更具有优势,并已成为鉴别杨树无性系、品种和杂种的理想标记<sup>[6,9,18]</sup>。

新疆北疆额尔齐斯河流域天然杨属植物种间关系目前主要从形态特征的角度进行了分析和推论。本研究拟通过对杨树 SSR 标记引物的筛选和鉴定,选择有效和清晰的引物进行标记实验,对额尔齐斯

河流域杨属植物的种间关系从分子水平上进行分析研究,通过构建系统发育树,重点探讨额河杨和银灰杨 2 个天然杂种的起源机制及其分类地位问题,为杨属植物分类系统的进一步完善提供分子证据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

试验材料采自新疆阿勒泰额尔齐斯河河谷的天然杨树林分和玛纳斯林场杨树基因库,大树采集典型的具有代表性植株的枝条。由于样品是秋冬季收集的材料,主要通过水培催芽、扦插和盆栽等方法,待叶芽长出后,进行采集芽、幼叶或成熟叶片,放入 -70℃ 冰箱保存。额河杨、欧洲黑杨、欧洲山杨、银灰杨、苦杨和银白杨 6 个树种共收集了 34 份单株样本,详细的来源和分布见表 1。

表 1 材料来源

树种名	性别	采集地点	编号
黑杨 ( <i>P. nigra</i> L.)	♂	阿尔泰北屯林场(优树,枝条)	B11
黑杨	♀	阿尔泰北屯林场 216 国道大桥边(采种优树,枝条)	B21
黑杨	♀	阿尔泰北屯林场(枝条)	B22
黑杨		阿尔泰 53 公顷基地(欧洲黑杨播种苗,插条)	B3
黑杨		阿尔泰北屯林场(欧洲黑杨播种苗插条)	B4
黑杨		阿尔泰 53 公顷基地(欧洲黑杨播种苗,根段)	B5
黑杨		阿尔泰北屯林场(欧洲黑杨播种苗)	B6
黑杨		阿尔泰北屯林场(欧洲黑杨播种苗,条形叶,)	B61
黑杨		阿尔泰北屯林场(欧洲黑杨播种苗,菱形叶)	B62
苦杨 ( <i>P. laurifolia</i> Ledeb.) (果穗三棱锥果型)	♀	新疆玛纳斯平原林场 杨树基因库第二块 第 3 行第 20 株(枝条)	C11
苦杨(果穗卵圆型)	♀	新疆玛纳斯平原林场 杨树基因库第二块 第 3 行第 23 株(枝条)	C12
苦杨	♂	阿尔泰大东沟(枝条)	C21
苦杨	♀	阿尔泰大东沟(枝条)	C13
额河杨 ( <i>P. × jrtyschensis</i> Ch. Y. Yang) (卵圆形)	♂	新疆玛纳斯平原林场 杨树基因库第二块 第 3 行第 21 株(枝条)	C22
银白杨 ( <i>P. alba</i> L.)	♂	新疆玛纳斯平原林场 母树林边行第 1 株(枝条)	E11
银白杨	♀	阿尔泰北屯林场(根蘖苗)	E22
银白杨	♀	阿尔泰北屯林场(大树枝条)	E23
银白杨	♀	阿尔泰北屯林场(根蘖条)	E24
额河杨	♂	阿尔泰北屯林场 216 国道边(枝条)	F11
黑杨	♂	阿尔泰北屯林场(枝条)	F12
苦杨	♀	阿尔泰桦林公园(枝条)	F23
苦杨	♂	阿尔泰桦林公园(枝条)	F13
黑杨	♀	阿尔泰北屯林场(枝条)	A11
额河杨(北 2#68 优)		新疆玛纳斯平原林场 杨树基因库第一块 第 42 行第 6 株(枝条)	F0
银灰杨 ( <i>P. canescens</i> (Ait.) Smith.)	♀	阿尔泰布尔津县平原林场果园边(大树枝条)	G11
银灰杨	♀	阿尔泰布尔津县平原林场果园边(根蘖苗)	G12
银灰杨		阿尔泰北屯林场(播种苗)	G2
银灰杨	♂	阿尔泰北屯林场(根蘖苗)	G3
欧洲山杨 ( <i>P. tremula</i> L.)	♂	阿尔泰大东沟,根蘖条	H11
欧洲山杨	♂	阿尔泰大东沟(枝条)	H12
欧洲山杨	♀	阿尔泰大东沟(根蘖条)	H21
欧洲山杨	♀	阿尔泰大东沟(枝条)	H22
山杨 ( <i>P. davidiana</i> Dode)		黑龙江(扦插苗)	H3
新疆杨(光皮) ( <i>P. alba</i> var. <i>pyramidalis</i> Bunge)	♂	新疆玛纳斯平原林场 杨树基因库第一块(枝条)	J1



位点有 11.22 个等位基因。等位基因的变异范围 5 ~ 20 个,引物 GCPM\_124 的扩增带型见图 2。不同位点的等位基因的数目不同,GCPM\_1074 引物上获得 5 个,GCPM\_1214 引物上获得 20 个。扩增和电泳中,样

品 B3 在 GCPM\_139 和 GCPM\_1158 中经过反复的扩增和电泳均无带出现,可能是属于零等位现象,有可能是与引物配对的基因组 DNA 序列发生了突变、缺失等,导致该基因扩增效率降低或无产物<sup>[16]</sup>。

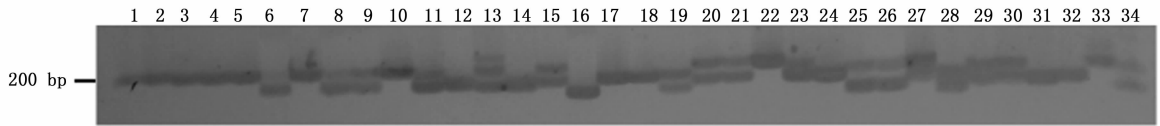


图2 引物 GCPM\_124 的全部样本(1~34)SSR 电泳图谱

## 2.2 聚类与遗传相似分析

利用 Genetic distance、coefficient = NEI 72 计算遗传相似系数矩阵,在此基础上,采用 SAHN 法

method = UPGMA, tie = FIND 进行聚类分析。遗传相似系数的结果见表 3、4,UPGMA 聚类结果见图 3 ~ 5。

表3 白杨派内遗传相似系数

	E11	E22	E23	E24	G11	G12	G2	G3	H11	H12	H21	H22	H3	J
E11	1.000													
E22	0.918	1.000												
E23	0.897	0.935	1.000											
E24	0.832	0.870	0.913	1.000										
G11	0.821	0.815	0.793	0.745	1.000									
G12	0.821	0.815	0.793	0.745	0.957	1.000								
G2	0.804	0.832	0.810	0.783	0.799	0.767	1.000							
G3	0.815	0.799	0.788	0.739	0.810	0.799	0.815	1.000						
H11	0.750	0.723	0.734	0.755	0.793	0.783	0.723	0.745	1.000					
H12	0.810	0.783	0.793	0.755	0.859	0.848	0.777	0.799	0.935	1.000				
H21	0.783	0.766	0.788	0.728	0.842	0.821	0.772	0.804	0.842	0.908	1.000			
H22	0.793	0.777	0.766	0.707	0.842	0.853	0.772	0.793	0.832	0.897	0.967	1.000		
H3	0.810	0.804	0.793	0.755	0.815	0.837	0.788	0.810	0.826	0.891	0.853	0.886	1.000	
J	0.837	0.842	0.842	0.793	0.810	0.810	0.815	0.853	0.728	0.788	0.771	0.783	0.821	1.000

表4 黑杨派和青杨派遗传相似系数

	A11	B11	B21	B22	B3	B4	B5	B6	B61	B62	C11	C12	C13	C21	C22	F0	F11	F12	F13	F23
A11	1.000																			
B11	0.942	1.000																		
B21	0.923	0.971	1.000																	
B22	0.933	0.952	0.962	1.000																
B3	0.793	0.813	0.822	0.822	1.000															
B4	0.841	0.841	0.841	0.841	0.721	1.000														
B5	0.875	0.904	0.923	0.904	0.803	0.861	1.000													
B6	0.832	0.832	0.841	0.832	0.755	0.942	0.851	1.000												
B61	0.837	0.827	0.837	0.827	0.736	0.957	0.827	0.947	1.000											
B62	0.885	0.865	0.865	0.875	0.760	0.841	0.875	0.851	0.837	1.000										
C11	0.822	0.813	0.813	0.813	0.702	0.817	0.793	0.808	0.813	0.813	1.000									
C12	0.808	0.798	0.798	0.798	0.683	0.793	0.788	0.793	0.798	0.788	0.928	1.000								
C13	0.774	0.760	0.764	0.764	0.659	0.745	0.750	0.745	0.750	0.736	0.856	0.841	1.000							
C21	0.760	0.745	0.750	0.750	0.654	0.760	0.755	0.760	0.745	0.750	0.851	0.865	0.880	1.000						
C22	0.827	0.846	0.846	0.846	0.726	0.841	0.823	0.841	0.827	0.827	0.861	0.865	0.793	0.779	1.000					
F0	0.803	0.813	0.803	0.803	0.683	0.841	0.784	0.832	0.827	0.798	0.798	0.764	0.712	0.721	0.817	1.000				
F11	0.865	0.875	0.865	0.865	0.745	0.861	0.856	0.851	0.846	0.856	0.851	0.827	0.784	0.779	0.875	0.865	1.000			
F12	0.880	0.899	0.880	0.870	0.760	0.817	0.851	0.817	0.822	0.851	0.808	0.784	0.731	0.736	0.841	0.822	0.870	1.000		
F13	0.803	0.803	0.803	0.804	0.702	0.837	0.803	0.817	0.832	0.813	0.894	0.880	0.846	0.822	0.851	0.793	0.841	0.808	1.000	
F23	0.808	0.808	0.808	0.808	0.697	0.803	0.798	0.793	0.798	0.798	0.870	0.837	0.865	0.832	0.837	0.784	0.837	0.803	0.889	1.000

图 3 为杨属白杨派、黑杨派、青杨派 SSR 系统发育树。图 3 表明:相关系数在 2.10 的位置可以把整个流域天然杨属植物分为两大类群,即黑杨派和青

杨派为一类,白杨派为一类,很明显黑杨派和青杨派的亲缘关系更近。

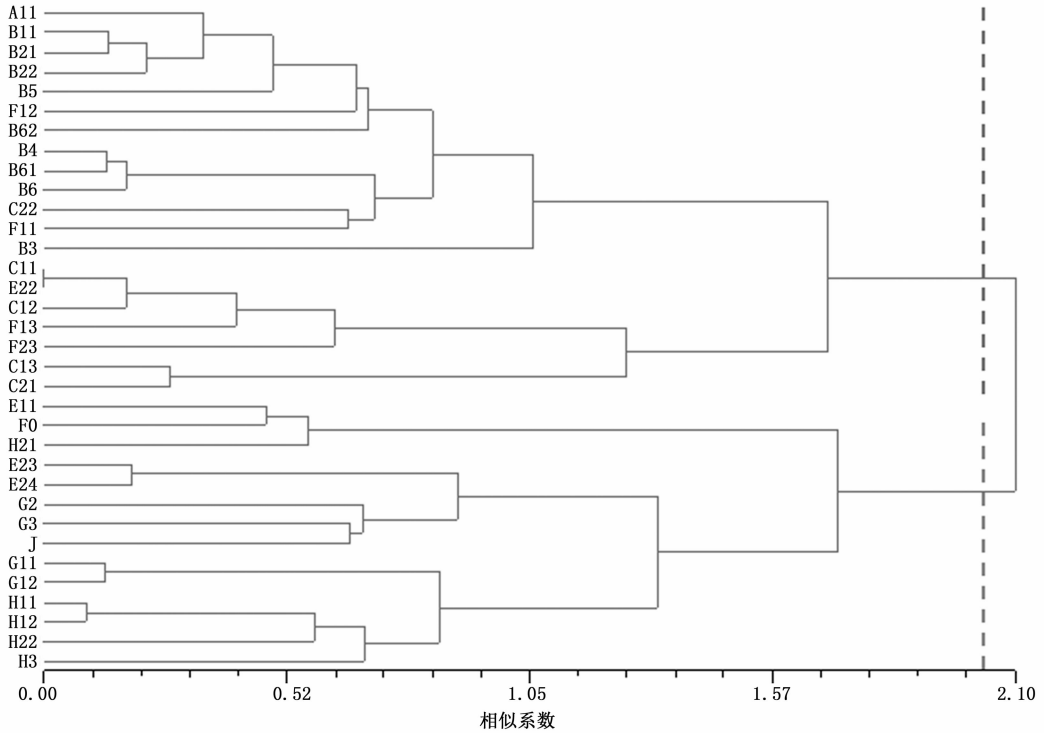


图 3 白杨派、青杨派和黑杨派遗传距离 UPGMA 聚类

图 4 为白杨派派内系统聚类图。从图 4 可以看出:相关系数在 1.28 的位置把整个白杨派分为两大类群,一大类群是以银白杨为主,另一大类群是以欧洲山杨为主。在第 1 类群中相关系数在 0.93 的位置可以把银白杨分为 1 支,另外 1 支是银灰杨 (G2、G3) 和新疆杨 (J)。在欧洲山杨为主的类群中,相关系数在 0.70 的位置把整个类群分为 3 个分支,1 个分支是欧洲山杨,1 个分支是东北山杨,另 1 个分支是银灰杨。从树种遗传相似矩阵 (表 3) 可以看出:银白杨 (E11、E22、E23、E24) 之间的遗传相似系数为 0.832 ~ 0.935,欧洲山杨 (H11、H12、H21、H22) 之间的遗传相似系数为 0.832 ~ 0.967,而银灰杨 (G2、G3、G11、G12) 之间的遗传相似系数为 0.767 ~ 0.957,表明银白杨、欧洲山杨、银灰杨 3 个树种内部结构也均有较大的遗传分化,特别是杂种银灰杨似乎更大。从图 4 可明显看出:新疆杨 (J♂) 与银灰杨 (G3♂) 的亲缘关系很近。一般认为新疆杨是银白杨的变种,SSR 分析似也证明了这一点。银灰杨单株 G2 和 G3 与银白杨的遗传关系更近,而单株 G11 和 G12 与欧洲山杨的遗传关系更近,显示出似乎银

灰杨杂种的形成可能具有双向基因流的特征。

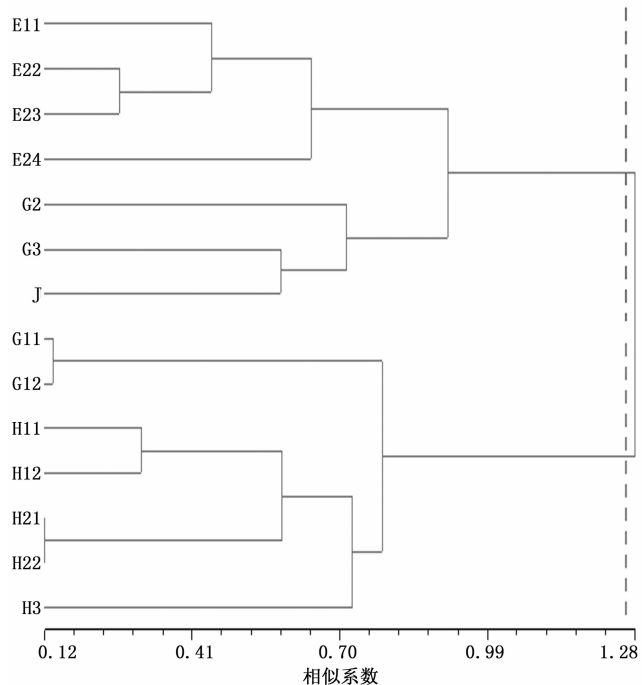


图 4 白杨派遗传距离 UPGMA 聚类

图5为黑杨派和青杨派的UPGMA分类图。从图5可明显看出:当相关系数在1.52时,系统聚类图很明显可分为黑杨派和青杨派2个分支。在黑杨派中,C11、C12、C13、C21、F13、F23聚为一类,遗传相似系数0.822~0.928(表4),是比较典型的苦杨。需指出的是C11和C12都是雌株,材料采集于玛纳斯平原林场杨树基因库,果穗形态分别为三棱锥果形和卵圆形,这些苦杨类型早先(1982)采集于额尔齐斯河流域的天然林分。阿勒泰大东沟采集的C13(♀)和C21(♂)为一支,桦林公园的F13(♂)和F23(♀)为一支。很明显,尽管大东沟与桦林公园均位于克郎河同一流域,但由于两地距离有3 km,导致不同地理种群间存在一定的遗传差异。此外,苦杨树干形态变化比较大,桦林公园的苦杨有光皮和褐色粗皮两种类型,而且干形非常通直。过去科研人员把这两种类型均作为杂交杨(额河杨),实际上SSR分析结果均是典型的苦杨。

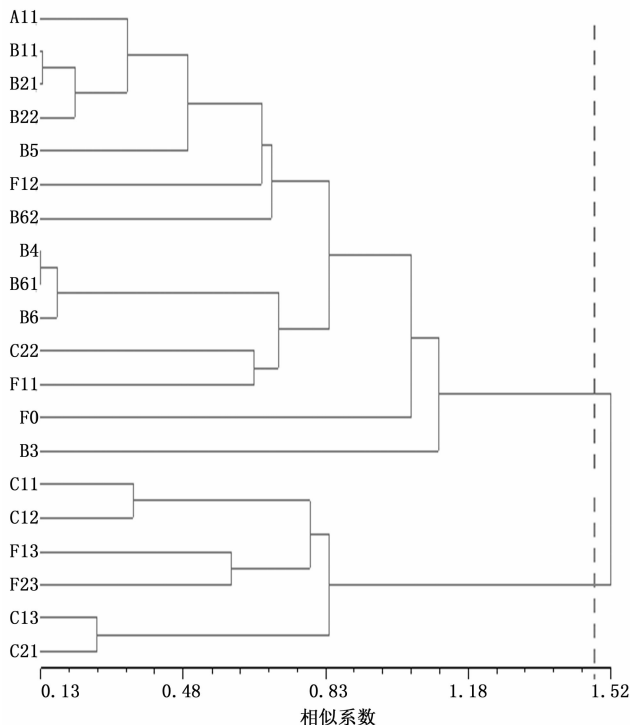


图5 黑杨派和青杨派遗传距离 Nei (1972) UPGMA 聚类

与青杨派相比,黑杨派内部的分化更复杂。图5表明:相关系数大约在0.80的位置时,整个黑杨派可分为4类。A11、B11、B21、B22、B5、F12、B62聚为一类,相似系数为0.851~0.971,这一类可确认为比较典型的欧洲黑杨;从叶型上看,A11、B11、B21、B22似更为纯正,其叶片近三角形或菱状卵圆形。B4、B61、B6、C22、F11为一类,F0和B3各为一

类,这三类可初步确定为额河杨或回交杂种单株,但B4、B61、B6、C22、F11与典型欧洲黑杨类的遗传距离明显低于F0和B3(图5)。需指出的是B3和B5是B21(♀)的天然授粉种子人工播种苗材料,B3和B5聚类到不同的分支,表明其后代发生了分离,这是非常合理的,因为B21(♀)所处的林分既有苦杨,也有额河杨和欧洲黑杨。C22(♂)与C11和C12一样,来自于玛纳斯平原林场杨树基因库,果穗形态卵圆形,在基因库中标明为苦杨,但SSR聚类图中却属于杂种(额河杨),这反映出在额尔齐斯河流域对额河杨和苦杨的识别仅从形态上进行区别存在一定难度或模糊性。此外,从图5还可以看出:B3虽然在总体UPGMA聚类中与B21独立开来,但在相似系数矩阵中,和其它各样本相比较,与B21的关系最近,相似系数为0.822,这表明可用SSR来鉴别子代的来源。同样B4、B6和B61都是阿尔泰北屯的欧洲黑杨天然授粉种子播种苗,遗传关系最为接近也是自然的。

### 3 结论与讨论

#### 3.1 额尔齐斯河流域杨属派间亲缘关系

额尔齐斯河流域的杨树天然林非常独特,白杨派的3个种、黑杨派2个种、青杨派的2个种、胡杨派的胡杨1个种共同分布在同一流域,这在国内外是极其罕见的。经过长期的自然演替和天然杂交,杨树天然林林分的遗传结构非常复杂。本文构建的SSR系统树把整个流域天然杨树林分分为两大类,即黑杨派和青杨派为一类,白杨派为一类,这表明黑杨派和青杨派的亲缘关系比较近,而白杨派与其较远,因此可以确定白杨派可能较早从杨属中分离出来,而青杨派和黑杨派则较晚,这一结果与以往许多学者对杨树各派系统发育和亲缘关系的研究结果完全一致<sup>[2,4,19-21]</sup>。在生产实践中,杨属种间杂交育种中黑杨派和青杨派间容易得到杂种,而白杨派与黑杨派、青杨派很难得到杂种后代,这也从另一个侧面说明白杨派与黑杨派、青杨派亲缘关系的远近。

从整体的聚类结果(图3)还可以看出:银白杨(E22)聚到黑杨和青杨派中,额河杨(F0)聚到白杨派中,产生这种结果的原因还需要进一步验证,但不能排除白杨派与黑杨派、青杨派两大派间仍然存在基因交流的可能性,这表明杨属内白杨派与黑杨派和青杨派进行组间杂交也许是可能的。张金凤等<sup>[22]</sup>曾对黑白杨派进行杂交实验,黑白杨派间杂交

虽然不容易成功,但所得杂种一般兼有黑白杨的特征且变异类型丰富。因此,开展黑白杨派间杂交育种工作,获得兼有黑杨、白杨优良性状的杂种无性系是有希望的,需要进一步分析造成远缘种之间杂交亲合性的障碍机理。此外,如果对白杨派单独进行聚类分析(图4),很明显 E22 与 E23 遗传距离最小,而在总体聚类中 E22 却聚类到黑杨派和青杨派中,与白杨派(E23)产生了较大的遗传距离。实际上 E22 和 E23 均来自北屯林场同一块银白杨天然林分,E22 是根蘖苗,E23 是大树,白杨派单独聚类时二者亲缘关系最近,这非常容易理解,但在总体聚类中二者距离拉大,其原因有待进一步研究。

### 3.2 额尔齐斯河流域白杨派的系统发育

杨属分子水平的研究中,基于白杨派的研究也有相关报道<sup>[4,6,12,14,23-24]</sup>。本文研究结果表明,银白杨、欧洲山杨、银灰杨3个树种内部结构均有很大的遗传分化,特别是银灰杨似乎更大。本研究 SSR 的分析表明(图4),来自北屯类群的银灰杨 G2 ♂ 和 G3 ♂ 与银白杨的亲缘关系最近,来自布尔津类群的 G11 ♀ 和 G12 ♀ 与欧洲山杨和山杨的亲缘关系最近,因此可以确定银灰杨的确是欧洲山杨和银白杨的天然杂种;但同时需要进一步指出的是来自2个不同地点的银灰杨类群其遗传差异如此之大,以至于分别位于2个大的分支类群中,可见地理相近的银灰杨2个类群之间存在较大的差异,这显示出银灰杨杂种的形成可能具有双向基因流的特征,这一点将在 cpDNA 分析中进一步予以证明。

从欧洲最新的 AFLP 标记研究结果显示,标准的银灰杨杂种样本居于山杨和银白杨两大类群中间,有些单株样本向银白杨方向倾斜,居于银白杨和杂种之间<sup>[6]</sup>。根据 Lexer 等<sup>[25]</sup> 最新的研究,结果推断出基因渐渗是通过欧洲山杨花粉的传播优先于从银白杨到欧洲山杨,并且认为欧洲山杨花粉的传播比种子的扩散更有效率,这就暗示了银灰杨是欧洲山杨向银白杨单向授粉的杂交结果;但是额尔齐斯河流域的银灰杨与欧洲银灰杨类群明显不同,分别位于银白杨和欧洲山杨两大类群中,这说明我国的银灰杨杂种产生的杂种方式与欧洲可能不完全相同,因此基因的渗透与欧洲也不完全相同。根据作者的推测,北屯的银灰杨类群的 G2 ♂ 和 G3 ♂ 杂种产生的方式与欧洲类似,但布尔津类群的 G11 ♀ 和 G12 ♀ 则明显不同,一种解释是基因渗透的方式与欧洲的方式相反,存在银白杨向山杨的基因渗透,但

是与欧洲类似的是山杨主要分布在海拔较高的山区,而且山杨分布区并没有银灰杨与山杨相伴分布的现象,因此要解释布尔津类群的 G11 ♀ 和 G12 ♀ 形成的机制,一种可能是银白杨向欧洲山杨的单向花粉基因流产生的杂合子虽然不适应山地生态环境,但杂合体通过布尔津河从上游漂移到下游额尔齐斯河河谷,由于杂合体适应低海拔河谷流域生态环境而生存下来。

关于新疆杨(J♂),由于在 UPGMA 分类中与银白杨聚到一类,可以推测新疆杨是银白杨的变种。需指出的是在本研究中只有1个新疆杨样本,因此,可靠的结果还需要收集更多的样本进一步分析和研究。

### 3.3 额尔齐斯河流域黑杨派和青杨派系统发育

在 UPGMA 分类(图5)中,当相关系数在 1.52 时,分为黑杨派和青杨派2个分支,这表明黑杨派和青杨派有相当的遗传分化。青杨派中,聚类结果说明苦杨种内仍然有相当的变异,即不同生态环境可以导致不同群体遗传结构的差异<sup>[26]</sup>,但同一群落的苦杨其遗传更接近。

关于额河杨分类位置问题,在中国植物志和中国树木志均把额河杨放到黑杨组中。从本文的聚类结果可以明显看出,额河杨与欧洲黑杨位于同一个大的分支,与苦杨有显著差异,因此,把杂交额河杨分到黑杨组是正确的。此外,由于额河杨与欧洲黑杨位于同一个大的分支,表明杂种额河杨所具有的欧洲黑杨的成分更多,分子水平上均呈现黑杨的特征,反映出欧洲黑杨的遗传力似乎强于苦杨。关于额河杨杂种形成的遗传机制,从 SSR 标记尚难判断,需要进一步做母系遗传 cpDNA 标记来确认。

### 参考文献:

- [1] Cervera M T, Storme V, Soto A, et al. Intraspecific and interspecific genetic and phylogenetic relationships in the genus *Populus* based on AFLP markers [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111: 1440 - 1456
- [2] 李宽钰,黄敏仁,王明麻,等. 白杨派、青杨派和黑杨派的 DNA 多态性及系统进化研究[J]. *南京林大学学报*, 1996, 20(1): 6 - 11.
- [3] 李善文,张有慧,张志毅,等. 杨属部分种及杂种的 AFLP 分析[J]. *林业科学*, 2007, 43(1): 35 - 41.
- [4] 史全良,诸葛强,黄敏仁,等. 用 ITS 序列研究杨属各组之间的系统发育关系[J]. *植物学报*, 2001, 43(3): 323 - 325.
- [5] 张金凤,朱之梯. 杨树分派的分子系统学与派间杂交研究进展[J]. *安徽农学通报*, 2007, 13(1): 48 - 51.
- [6] Fossati T. Development of molecular markers to assess the level of

- introgression of *Populus tremula* into *P. alba* natural populations [J]. *Plant Breeding*, 2004, 123: 382 – 385.
- [7] Fossati T, Grassi F. Molecular analysis of natural populations of *Populus nigra* L. intermingled with cultivated hybrids [J]. *Molecular Ecology*, 2003, 12: 2033 – 2043.
- [8] Imbert E. Dispersal and gene flow of *Populus nigra* (Salicaceae) along a dynamic river system [J]. *Journal of Ecology*, 2003, 91: 447 – 456.
- [9] Rahman M H, Rajora O P. Microsatellite DNA somaclonal variation in micropropagated trembling aspen (*Populus tremuloides*) [J]. *Plant Cell Report*, 2001, 20: 531 – 536.
- [10] Smulders M J M, Van Der Schoot J, Arens P. Trinucleotide repeat microsatellite markers for black poplar (*Populus nigra* L.) [J]. *Molecular Ecology Notes*, 2001, 1: 188 – 190.
- [11] 徐立安, 李新军, 潘惠新 等. 用 SSR 研究栲树群体遗传结构 [J]. *植物学报*, 2001, 43(4): 409 – 412.
- [12] 郑书星, 张建国, 段爱国, 等. 新疆阿尔泰山地区白杨派 3 个树种半同胞家系子代遗传多样性分析 [J]. *林业科学研究*, 2013, 26(3): 366 – 372.
- [13] 郑书星, 张建国, 何彩云, 等. 新疆额尔齐斯河流域苦杨与欧洲黑杨遗传多样性分析 [J]. *林业科学研究*, 2014, 27(3): 295 – 301.
- [14] 郑书星, 张建国, 何彩云, 等. 新疆额尔齐斯河流域白杨派植物居群遗传多样性分析 [J]. *林业科学研究*, 2014, 27(2): 222 – 229.
- [15] 汪小全. 植物分子系统学近五年的研究进展概况 [J]. *植物分类学报*, 1997, 35(5): 465 – 480.
- [16] 李云海, 肖 含, 张春庆, 等. 用微卫星 DNA 标记检测中国主要杂交水稻亲本的遗传变异 [J]. *植物学报*, 1999, 41(10): 1061 – 1066.
- [17] 李新军, 黄敏仁, 潘惠新. 林木基因组中的微卫星 (SSR) 及其应用 [J]. *南京林业大学学报*, 1999, 23(5): 669.
- [18] Dayanandan S, Bawa K S, Kesseli R. Conservation of microsatellites among tropical trees (Eguminosae) [J]. *American Journal of Botany*, 1997, 84(12): 1658 – 1663.
- [19] Faiver-Rampant P, Castiglione S, Le Guerroue B, *et al.* Molecular approaches to study of poplar systematic [C]. *Proceeding of the international poplar symposium*. Seattle, WA, USA: University of Washington, 1995: 45.
- [20] Smith R L, Sytsma K J. Evolution of *Populus nigra* (Sect. Aigeiros): introgressive hybridization and the chloroplast contribution of *Populus alba* (sect *Populus*) [J]. *American Journal of Botany*, 1990, 77: 1176 – 1187.
- [21] 张绮纹, 苏晓华, 李金华, 等. 美洲黑杨基因资源收存及其遗传评价的研究 [J]. *林业科学*, 1999, 35(3): 31 – 37.
- [22] 张金凤, 张志毅, 朱之梯. 黑白杨派间杂种苗的形态学和同工酶研究 [J]. *北京林业大学学报*, 1999, 21(3): 20 – 25.
- [23] 李宽钰, 黄敏仁, 王明麻, 等. 青杨的 DNA 多态性及遗传分化—I. 青杨的 DNA 多态性 [J]. *科学通报*, 1997, 42(9): 969 – 972.
- [24] 唐 谦, 顾万春. 几种落叶松树种叶绿体 DNA 的分化及其系统演化关系的含义 [J]. *林业科学*, 1995, 31(4): 373 – 379.
- [25] Lexer C. Barrier to gene flow between two ecologically divergent populus species, *P. alba* (white poplar) and *P. tremula* (European aspen): the role of ecology and life history in gene introgression [J]. *Molecular Ecology*, 2005, 14: 1045 – 1057.
- [26] 苏晓华, 张绮纹, 张望东, 等. 大青杨及其近缘种的遗传变异和系统关系研究 [J]. *林业科学*, 1996, 32(2): 118 – 124.

(责任编辑:詹春梅)