北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

青黑杨杂种全同胞二倍体与三倍体长枝叶性状变异研究

马鸿文 任宇昕 龙羿辛 王楠 冯祥元 俞天泉 华晓琴 王君

Variation in leaf traits on long branches in full-sib diploid and triploid hybrids between section Tacamahaca and sect. Aigeiros of *Populus*

Ma Hongwen, Ren Yuxin, Long Yixin, Wang Nan, Feng Xiangyuan, Yu Tianquan, Hua Xiaoqin, Wang Jun

引用本文:
马鸿文, 任宇昕, 龙羿辛, 王楠, 冯祥元, 俞天泉, 华晓琴, 王君. 青黑杨杂种全同胞二倍体与三倍体长枝叶性状变异研究[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(1):27–34. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220339
Ma Hongwen, Ren Yuxin, Long Yixin, Wang Nan, Feng Xiangyuan, Yu Tianquan, Hua Xiaoqin, Wang Jun. Variation in leaf traits on long branches in full–sib diploid and triploid hybrids between section Tacamahaca and sect. Aigeiros of *Populus*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(1):27–34. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220339

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220339

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

青黑杨全同胞杂种功能叶片及气孔性状变异的倍性、基因型和性别效应解析

Ploidy, genotype and gender effects of functional leaf and stomatal traits on short branches in full–sib hybrids between section Tacamahaca and sect. Aigeiros of *Populus*

北京林业大学学报, 2020, 42(9): 11–18. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200095

青黑杨杂种三倍体花粉母细胞减数分裂染色体行为及其花粉变异研究

Meiotic chromosome behavior of pollen mother cells and pollen variation in triploid hybrid between section Tacamahaca and sect. Aigeiros of *Populus*

北京林业大学学报, 2019, 41(7): 75–82. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190099

不同2n雌配子来源的青杨杂种三倍体与其亲本蛋白质组差异研究

Comparative proteomics of two *Populus* spp.(Section *Tacamahaca*) allotriploid derived by different types of 2n female gamete and their parents

北京林业大学学报, 2018, 40(5): 1–9. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170425

杨树*PsnGA20ox1*过表达对烟草叶片发育的影响

Effects of poplar *PsnGA20ox1* overexpression on leaf development of tobacco

北京林业大学学报, 2018, 40(2): 22–30. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20170245

三倍体毛白杨新无性系多性状与环境互作及稳定性分析

Interactions between environment and traits and analysis of stability in new triploid clones of *Populus tomentosa*

北京林业大学学报, 2019, 41(7): 31–38. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190106

切根贴膜对农田防护林杨树叶片解剖特征及光合生理特性的影响

Effects of root excision mulched with plastic film on leaf anatomical characteristics and photosynthetic characteristics of poplar farmland shelterbelts

北京林业大学学报, 2017, 39(4): 38–45. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20160406

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220339

青黑杨杂种全同胞二倍体与三倍体长枝叶性状变异研究

马鸿文[1,2]　任宇昕[1]　龙羿辛[1]　王　楠[1]　冯祥元[2]　俞天泉[2]　华晓琴[2]　王　君[1]
（1. 林木遗传育种全国重点实验室，林木育种与生态修复国家工程研究中心，林木花卉遗传育种教育部重点实验室，北京林业大学生物科学与技术学院，北京 100083；2. 武威市林业综合服务中心，甘肃 武威 733200）

摘要:【目的】探明青黑杨杂种全同胞二倍体与三倍体植株的扦插苗长枝叶叶片和气孔性状的遗传变异规律，解析基因型效应和倍性效应对长枝叶性状的影响。**【方法】**以‘哲引 3 号杨’×‘北京杨’杂种全同胞二倍体和三倍体扦插苗为材料，对其长枝叶叶片和气孔性状的变异情况进行分析。**【结果】**长枝叶叶片长度、叶片宽度、叶片长宽比、叶面积、叶柄长度、叶绿素含量、气孔长度、气孔宽度、气孔密度等性状在不同基因型间存在极显著差异，各性状的变异系数范围为 8.54%～36.20%，重复力介于 0.645～0.916 之间，表明叶片及气孔性状受到较强的遗传控制。三倍体群体叶片的叶绿素含量极显著高于二倍体，气孔长度、气孔宽度极显著大于二倍体，气孔密度极显著小于二倍体，而不同倍性群体间其他叶片各性状间未发现显著性差异。尽管如此，并非所有的三倍体基因型均显示出更优的性状表现。相关性分析显示，叶片长度与叶片宽度、叶面积和叶柄长度间相互均呈极显著正相关；叶绿素含量、气孔长度和气孔宽度间相互呈极显著正相关，均与气孔密度呈极显著负相关。进一步分析发现，叶片长度、叶片宽度、叶面积、叶柄长度等叶片性状主要受基因型效应影响，其基因型方差贡献率在 59.5%～76.8% 之间，叶绿素含量和气孔长度、气孔宽度、气孔密度等性状主要受倍性效应所影响，其倍性效应方差贡献率在 46.0%～78.0% 之间。**【结论】**青黑杨杂种全同胞二倍体及三倍体 5 月龄扦插苗长枝叶叶片和气孔性状受到不同程度的基因型效应和倍性效应的共同影响，基因型间存在丰富的性状变异，三倍体也并非株株皆优，杨树异源三倍体育种需秉持“大群体，强选择”理念。

关键词：杨树；异源三倍体；叶片性状；气孔性状；倍性效应；基因型效应
中图分类号：S792.11　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2024)01−0027−08
引文格式：马鸿文，任宇昕，龙羿辛，等. 青黑杨杂种全同胞二倍体与三倍体长枝叶性状变异研究 [J]. 北京林业大学学报，2024，46(1)：27−34. Ma Hongwen, Ren Yuxin, Long Yixin, et al. Variation in leaf traits on long branches in full-sib diploid and triploid hybrids between section Tacamahaca and sect. Aigeiros of *Populus*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(1): 27−34.

Variation in leaf traits on long branches in full-sib diploid and triploid hybrids between section Tacamahaca and sect. Aigeiros of *Populus*

Ma Hongwen[1,2]　Ren Yuxin[1]　Long Yixin[1]　Wang Nan[1]　Feng Xiangyuan[2]
Yu Tianquan[2]　Hua Xiaoqin[2]　Wang Jun[1]
(1. State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, National Engineering Research Center of Tree Breeding and Ecological Restoration, Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants of Ministry of Education, School of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Wuwei Comprehensive Forestry Service Center, Wuwei 733200, Gansu, China)

Abstract: [**Objective**] This study aimed to investigate the variations on leaf and stomatal traits of long branch leaves in the full-sib diploid and triploid hybrids between sections Tacamahaca and Aigeiros of *Populus*, and to analyze the genotype and ploidy effects on the traits. [**Method**] Cuttings of the full-sib

收稿日期: 2022−08−16　**修回日期:** 2022−11−01
基金项目: “十四五”国家重点研发计划项目(2021YFD2200105)。
第一作者: 马鸿文，工程师。主要研究方向：林木良种繁育研究。Email: 23422510@qq.com　地址：733200 甘肃省武威市凉州区民勤路 762 号农林牧大厦 1306 室。
责任作者: 王君，博士，教授，博士生导师。主要研究方向：林木倍性育种与细胞遗传学研究。Email: wangjun@bjfu.edu.cn　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

diploid and triploid hybrids between *P. pseudo-simonii* × *P. nigra* ‘Zheyin3#’ and *P.* × *beijingensis* were randomly selected to investigate variations on leaf and stomatal traits of the long branch leaves. [**Result**] The leaf length (LL), leaf width (LW), leaf length-width ratio (LWR), leaf area (LA), petiole length (PL), chlorophyll content (SPAD), stomatal length (SL), stomatal width (SW), and stomatal density (SD) exhibited highly significant differences among different genotypes. The coefficient of variations for each trait ranged from 8.54% to 36.20%, and their repeatability values of these traits ranged from 0.645 to 0.916, indicating that the leaf and stomatal traits were controlled by strong heredity. The SPAD, SL and SW of the triploid population were significantly higher than those of the diploid population, and the SD was significantly lower than that of diploids, but there were no significant differences in leaf traits between different ploidy levels. However, not all triploid genotypes showed better performance on these traits than diploids. The correlation analysis showed that LL, LW, LA and PL were significantly positively correlated with each other. The SPAD, SL and SW were also positively correlated with each other, but negatively correlated with SD. Further analysis showed that leaf traits, such as LL, LW, LA, and PL, were mainly affected by the genotype effect, which contributed 59.5%−76.8% of the variance contribution rate for these traits. The SPAD, SL, SW, and SD were mainly affected by the ploidy effect, and the variance contribution rate of the ploidy effect for these traits ranged from 46.0% to 78.0%. [**Conclusion**] Leaf and stomatal traits of the long branch leaves in 5-month-old cuttings of the full-sib diploid and triploid hybrids between sects. Tacamahaca and Aigeiros of *Populus* are affected by both genotype and ploidy effects with different degrees. There are large variations in leaf and stomatal traits among genotypes, and not all triploids are excellent. Therefore, the idea of “large population, strong selection” should be adhered to allotriploid breeding program in *Populus*.

Key words: poplar; allotriploid; leaf trait; stomatal trait; ploidy effect; genotype effect

杨树(*Populus* spp.)是温带地区重要树种，具有生长迅速、适应性强等优点，在我国用材林、防护林建设中发挥了巨大作用[1]。当前，三倍体育种已成为杨树遗传改良的重要途径。我国已选育出‘三毛杨’(*P. tomentosa* ‘Sanmaoyang’)、‘中林 46’(*P.* × *euramericana* ‘Zhonglin-46’)、‘北林雄株 1 号’(*P.* × ‘Beilinxiongzhu 1’)、‘银中杨’(*P. alba* × *P. berolinensis* ‘Yinzhong’)、‘中怀 1 号’(*P.* × ‘Zhonghuai 1’)等杨树三倍体品种，具有生长迅速、材质优良、抗逆性强等优点，在林业生产中被广泛推广[2−6]。花粉染色体加倍、雌配子染色体加倍等杨树有性多倍化技术也愈发成熟，成为杨树三倍体育种的主要途径。Wang 等[7−8]开发了杨树大孢子和胚囊染色体加倍等技术途径，分别实现了 60% 和 66.7% 的三倍体诱导率，创制了一批青黑杨杂种三倍体种质。近年来，杨树多倍体性状变异规律及其遗传解析受到广泛的关注。Liao 等[9]对青黑杨杂种扦插苗的光合特征分析，发现三倍体杂种比二倍体具有更高的生长量、更强的净光合速率和更高的气孔导度，其中也存在一些光合效率高而生长较差的个体。Du 等[10]进一步研究发现，高生长青黑杨杂种三倍体具有更高效的光合与碳同化作用，其生长素、细胞分裂素等代谢更加旺盛，可能是导致杨树三倍体生长优势的主要原因之一。

叶片是植物进行光合、呼吸和蒸腾作用的主要器官，其大小和形态结构等对植物生长量具有重要影响[11−12]。商静等[13]分析了青黑杨全同胞二倍体和三倍体杂种 10 年生大树短枝功能叶片的形态指标、气孔属性等性状变异规律，发现倍性和基因型效应是影响叶片及气孔性状的主要因素，而环境效应影响较小，性别效应影响最小。那么，不同倍性材料间扦插苗长枝叶的性状变异情况如何呢?就此问题，本研究以青黑杨杂种全同胞二倍体和三倍体扦插苗为材料，分析了长枝叶片相关表型性状变异规律，解析了基因型和倍性效应对长枝叶变异的影响，从而进一步丰富了杨树三倍体叶片及气孔性状的遗传变异特征，为杨树三倍体育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究材料

试验材料为北京林业大学经有性杂交和胚囊染色体加倍法诱导获得的‘哲引 3 号杨’(*P. pseudo-simonii* × *P. nigra* ‘Zheyin3#’) × ‘北京杨’(*P.* × *beijingensis*)杂种全同胞二倍体和三倍体[8]，共计 20 个基因型，其中包含 10 个二倍体基因型(编号分别为 D08、D14、D20、D21、D22、D25、D38、D43、

D44、D52)和 10 个三倍体基因型(编号分别为 T02、T06、T07、T12、T13、T19、T30、T31、T33、T36)。三倍体的获得方法为对授粉后 54 ~ 66 h 的'哲引 3 号杨'雌花序利用 0.5% 秋水仙碱浸泡处理 18 ~ 30 h[8]。2020 年，采取以苗繁苗的方式，扦插繁殖于甘肃省武威市林业综合服务中心，每个基因型繁殖 10 株，形成无性系。每个基因型随机选取 3 株长势良好的 5 月龄扦插苗，于当年 8 月下旬植株生长旺盛时，对第 6 ~ 10 叶序的叶片进行叶片长度(LL)、叶片宽度(LW)、叶片长宽比(LWR)、叶面积(LA)、叶柄长度(PL)、叶绿素含量(SPAD)、气孔长度(SL)、气孔宽度(SW)、气孔密度(SD)等性状测量。

1.2　研究方法

1.2.1　叶片性状测量

叶片长度、叶片宽度和叶面积使用 CI-203 便携式激光叶面积仪(美国 CID)进行测量，叶柄长度采用直尺进行测量。使用 SPAD-502 Plus 叶绿素仪(日本 Konica Minolta)对叶片的叶绿素含量进行测量，测量时避开叶脉，每个叶片测量 3 次。

1.2.2　气孔性状测量

将采集的叶片置于 4 ℃ 冰箱 24 h，确保气孔处于闭合状态。采用涂抹指甲油撕取法进行气孔性状观察。在叶背部避开叶脉的部位均匀涂抹直径约 1 cm 的透明指甲油，充分晾干后，用尖头镊子轻轻撕下指甲油片，置于载玻片上，使用 Olympus CX31 显微镜进行观察、测量。每叶片至少测量 30 个闭合气孔的长度和宽度，随机选取 5 个清晰视野统计气孔密度。

1.2.3　统计分析方法

使用 Excel 2016 进行数据的整理，应用 R 语言进行统计分析和绘图。其中，各基因型的各性状数据由于不满足正态分布或方差齐次，使用非参数 Kruskal-Wallis 秩和检验进行差异显著性分析。二倍体子代群体与三倍体子代群体间各性状的均值差异性分析采用 *t* 检验方法。使用 Pearson 相关分析法计算各性状之间的相关系数。采用 heritability 包的 repeatability 函数计算各性状的重复力和 95% 置信区间。计算各性状变异的基因型效应、倍性效应和残差的方差分量，并分析不同效应对各性状变异的方差贡献率。

2　结果与分析

2.1　基因型对青黑杨杂种全同胞长枝叶片及气孔性状的影响

性状调查发现，不同基因型的长枝叶片和气孔性状波动较大(表 1)。其中，D22 的叶片平均长度、宽度和叶面积均最大，分别达到(11.90 ± 0.26) cm、(11.99 ± 0.34) cm 和(118.56 ± 2.22) cm^2；T31 的叶片长宽比最大，为 1.18 ± 0.02；T12 的叶柄长度最大，达到(7.63 ± 0.21) cm；T02 的叶绿素含量最高，达到(42.96 ± 0.80)；T07 的气孔长度和宽度最大，分别达到(32.57 ± 0.65) μm 和(19.77 ± 0.31) μm；D25 的气孔密度最大，达(89.4 ± 5.3)个/mm^2。长枝叶各性状变异系数的范围为 8.54% ~ 36.20%，其中叶片长宽比的变异系数最小，叶面积的变异系数最大。非参数 Kruskal-Wallis 秩和检验显示，青黑杨杂种全同胞扦插苗长枝叶片及气孔性状在不同基因型间均存在极显著差异($P < 0.001$，表 2)。

重复力是衡量一个数量性状在同一个体多次度量值之间相关程度的指标，常用来预测无性系的稳定程度，其大小表明某个数量性状遗传稳定性的高低[14−15]。本研究分析显示，青黑杨杂种全同胞无性系长枝叶各性状的重复力均较高(图 1)，表明叶片性状和气孔性状都受到较强的遗传控制。其中，叶片长度、叶片宽度、叶片长宽比、叶面积、叶柄长度和叶绿素含量等叶片性状的重复力分别为 0.711、0.645、0.667、0.646、0.787 和 0.825，气孔长度、气孔宽度和气孔密度等气孔性状的重复力分别为 0.916、0.887 和 0.879，气孔性状可能比叶片性状具有更高的遗传稳定性。

2.2　倍性水平对青黑杨杂种全同胞长枝叶片及气孔性状的影响

如表 2 所示：青黑杨二倍体群体的叶片长度、叶片宽度、叶片长宽比、叶面积、叶柄长度、叶绿素含量、气孔长度、气孔宽度和气孔密度的均值分别为 8.78 cm、8.52 cm、1.04、63.61 cm^2、4.74 cm、33.60、22.84 μm、14.21 μm 和 76.2 个/mm^2，变异系数分别为 16.04%、16.47%、6.30%、35.57%、25.37%、11.47%、7.61%、7.36% 和 12.86%；三倍体群体的叶片长度、叶片宽度、叶片长宽比、叶面积、叶柄长度、叶绿素含量、气孔长度、气孔宽度和气孔密度的均值分别为 8.92 cm、9.15 cm、0.99、65.74 cm^2、4.65 cm、39.75、29.38 μm、16.90 μm 和 47.3 个/mm^2，变异系数分别为 18.26%、21.83%、10.31%、38.57%、29.02%、7.89%、5.75%、9.72%、17.43%，可见，三倍体群体的性状变异程度普遍大于二倍体。

对青黑杨杂种全同胞二倍体和三倍体扦插苗的长枝叶片及气孔性状进行差异分析，结果表明：不同倍性群体间的叶片长度、叶片宽度、叶片长宽比、叶面积、叶柄长度不存在显著差异，而三倍体群体的平均叶绿素含量极显著高于二倍体群体($P = 0.001$)，气孔长度和气孔宽度均极显著大于二倍体群体($P <$

表 1 青黑杨杂种二倍体和三倍体各基因型的长枝叶叶片及气孔性状统计

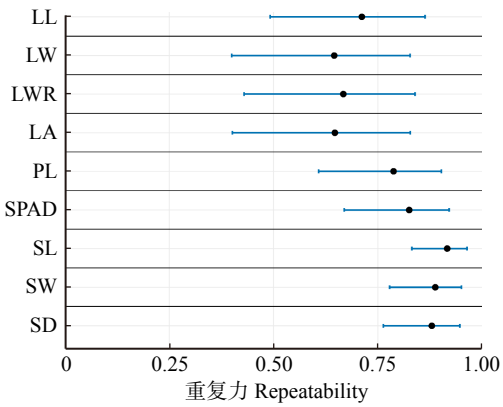
Tab. 1 Statistical analysis of leaf and stomatal traits of long branch leaves in different genotypes of diploid and triploid hybrids between sections Tacamahaca and Aigeiros of *Populus*

基因型 Genotype	指标 Index	叶片长度 Leaf length/cm	叶片宽度 Leaf width/cm	叶片长宽比 Ratio of leaf length to width	叶面积 Leaf area/cm^2	叶柄长度 Petiole length/cm	叶绿素含量 Chlorophyll content (SPAD)	气孔长度 Stomatal length/μm	气孔宽度 Stomatal width/μm	气孔密度/（个·mm^{-2}） Stomatal density/ (number·mm^{-2})
D08	变化范围 Variation range	7.77 ~ 11.67	5.74 ~ 11.81	0.77 ~ 1.35	40.40 ~ 112.00	3.91 ~ 5.06	31.30 ~ 38.03	18.87 ~ 23.47	11.86 ~ 14.16	49.0 ~ 79.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	9.52 ± 0.36	8.99 ± 0.48	1.08 ± 0.04	78.55 ± 5.75	4.43 ± 0.10	33.78 ± 0.59	21.09 ± 0.38	13.18 ± 0.19	68.5 ± 2.2
D14	变化范围 Variation range	6.32 ~ 12.73	5.17 ~ 11.66	0.90 ~ 1.22	47.81 ~ 116.67	4.30 ~ 7.53	21.37 ~ 39.00	19.23 ~ 22.50	12.69 ~ 14.50	70.0 ~ 106.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	9.79 ± 0.42	9.00 ± 0.44	1.10 ± 0.03	74.35 ± 5.63	5.68 ± 0.23	33.75 ± 1.20	21.26 ± 0.23	13.65 ± 0.14	89.0 ± 3.1
D20	变化范围 Variation range	6.05 ~ 10.51	5.58 ~ 11.15	0.88 ~ 1.15	26.12 ~ 95.84	2.72 ~ 5.04	34.53 ~ 42.57	21.23 ~ 25.70	14.35 ~ 16.81	51.0 ~ 76.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	8.11 ± 0.34	8.27 ± 0.42	0.99 ± 0.02	61.75 ± 5.31	4.02 ± 0.15	39.09 ± 0.59	24.01 ± 0.32	15.51 ± 0.17	61.9 ± 1.8
D21	变化范围 Variation range	7.04 ~ 11.35	5.50 ~ 10.79	0.87 ~ 1.29	29.44 ~ 98.70	3.30 ~ 6.11	25.50 ~ 31.10	17.46 ~ 23.10	11.45 ~ 14.03	63.0 ~ 129.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	8.92 ± 0.40	8.25 ± 0.42	1.09 ± 0.03	58.43 ± 5.69	4.75 ± 0.24	28.51 ± 0.47	20.56 ± 0.41	12.93 ± 0.18	84.7 ± 5.4
D22	变化范围 Variation range	10.41 ~ 12.89	9.94 ~ 12.96	0.84 ~ 1.14	107.43 ~ 126.33	6.72 ~ 8.00	27.43 ~ 38.40	19.29 ~ 23.38	12.32 ~ 13.98	61.0 ~ 103.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	11.90 ± 0.26	11.99 ± 0.34	1.00 ± 0.03	118.56 ± 2.22	7.45 ± 0.14	33.08 ± 1.04	21.06 ± 0.42	13.21 ± 0.16	80.3 ± 4.3
D25	变化范围 Variation range	5.56 ~ 8.71	5.47 ~ 7.78	0.77 ~ 1.20	28.63 ~ 55.43	3.91 ~ 7.08	27.17 ~ 33.90	21.79 ~ 26.95	13.18 ~ 16.82	57.0 ~ 112.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	7.16 ± 0.32	6.74 ± 0.24	1.07 ± 0.04	42.04 ± 2.88	5.57 ± 0.30	30.37 ± 0.58	23.52 ± 0.63	14.48 ± 0.37	89.4 ± 5.3
D38	变化范围 Variation range	5.57 ~ 8.73	5.72 ~ 10.87	0.80 ~ 1.05	27.23 ~ 58.34	2.74 ~ 4.67	25.83 ~ 40.87	21.65 ~ 24.23	13.73 ~ 15.43	54.0 ~ 91.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	7.17 ± 0.20	7.91 ± 0.33	0.91 ± 0.02	46.60 ± 2.40	3.81 ± 0.14	34.28 ± 0.97	23.04 ± 0.22	14.48 ± 0.13	75.5 ± 2.7
D43	变化范围 Variation range	5.02 ~ 10.45	5.38 ~ 9.05	0.93 ~ 1.18	21.42 ~ 75.72	2.50 ~ 5.55	31.50 ~ 39.03	23.57 ~ 27.96	14.91 ~ 17.27	63.0 ~ 96.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	7.99 ± 0.35	7.35 ± 0.27	1.08 ± 0.02	47.37 ± 3.74	4.05 ± 0.22	34.39 ± 0.51	25.48 ± 0.37	15.94 ± 0.18	77.1 ± 2.6
D44	变化范围 Variation range	7.40 ~ 10.78	6.74 ~ 9.96	0.98 ~ 1.27	30.63 ~ 64.46	3.47 ~ 5.32	34.03 ~ 47.57	18.64 ~ 29.53	11.32 ~ 19.28	46.0 ~ 103.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	8.93 ± 0.23	8.11 ± 0.25	1.11 ± 0.02	50.66 ± 2.72	4.21 ± 0.13	40.06 ± 1.04	24.82 ± 1.08	15.03 ± 0.74	71.3 ± 5.6
D52	变化范围 Variation range	7.32 ~ 9.15	6.94 ~ 9.92	0.88 ~ 1.07	38.09 ~ 71.17	2.50 ~ 4.53	23.33 ~ 32.40	19.37 ~ 25.70	11.91 ~ 14.80	47.0 ~ 75.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	8.29 ± 0.14	8.54 ± 0.23	0.98 ± 0.02	57.81 ± 2.48	3.38 ± 0.12	28.70 ± 0.74	23.54 ± 0.40	13.64 ± 0.21	64.1 ± 2.0
T02	变化范围 Variation range	7.69 ~ 10.07	8.05 ~ 10.81	0.78 ~ 1.06	46.01 ~ 78.53	4.62 ~ 6.90	37.07 ~ 47.93	25.12 ~ 32.06	16.72 ~ 19.42	39.0 ~ 67.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	9.05 ± 0.20	9.57 ± 0.21	0.95 ± 0.02	62.48 ± 2.56	5.85 ± 0.15	42.96 ± 0.80	29.27 ± 0.54	17.59 ± 0.18	53.6 ± 2.3
T06	变化范围 Variation range	8.08 ~ 11.53	6.80 ~ 10.01	1.00 ~ 1.25	29.68 ~ 84.01	3.20 ~ 5.51	35.67 ~ 50.03	25.94 ~ 33.95	14.67 ~ 18.46	40.0 ~ 83.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	9.50 ± 0.30	8.54 ± 0.30	1.12 ± 0.02	54.86 ± 4.32	4.35 ± 0.18	42.72 ± 0.90	29.88 ± 0.62	16.92 ± 0.26	57.5 ± 3.0
T07	变化范围 Variation range	4.20 ~ 7.82	4.64 ~ 8.66	0.82 ~ 1.06	20.48 ~ 51.91	2.00 ~ 4.81	34.07 ~ 43.87	29.36 ~ 36.23	18.69 ~ 21.65	28.0 ~ 41.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	5.86 ± 0.31	6.48 ± 0.39	0.91 ± 0.02	32.14 ± 2.63	3.45 ± 0.25	40.06 ± 1.07	32.57 ± 0.65	19.77 ± 0.31	37.1 ± 1.2
T12	变化范围 Variation range	9.55 ~ 12.17	9.72 ~ 14.28	0.84 ~ 1.04	50.79 ~ 135.48	6.33 ~ 9.30	26.10 ~ 37.83	24.55 ~ 29.62	14.04 ~ 17.82	43.0 ~ 65.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	10.98 ± 0.22	11.93 ± 0.33	0.92 ± 0.02	100.65 ± 5.42	7.63 ± 0.21	33.67 ± 0.81	27.29 ± 0.40	15.14 ± 0.25	56.1 ± 1.6
T13	变化范围 Variation range	5.99 ~ 10.86	7.34 ~ 13.45	0.69 ~ 1.02	31.12 ~ 117.62	3.72 ~ 5.83	37.47 ~ 44.90	25.84 ~ 30.55	12.93 ~ 16.21	36.0 ~ 62.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	8.99 ± 0.36	10.60 ± 0.49	0.86 ± 0.02	81.68 ± 7.13	4.98 ± 0.19	40.74 ± 0.57	28.41 ± 0.34	14.71 ± 0.20	51.9 ± 2.0
T19	变化范围 Variation range	7.01 ~ 11.94	6.74 ~ 12.01	0.87 ~ 1.18	39.45 ~ 104.44	3.19 ~ 5.17	32.73 ~ 42.30	25.90 ~ 31.19	14.42 ~ 18.55	39.0 ~ 59.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	9.89 ± 0.40	9.70 ± 0.41	1.02 ± 0.02	72.71 ± 4.48	4.20 ± 0.14	37.90 ± 0.80	28.44 ± 0.34	16.36 ± 0.29	47.3 ± 1.2
T30	变化范围 Variation range	6.16 ~ 11.96	5.74 ~ 11.72	0.94 ~ 1.28	49.15 ~ 97.61	2.92 ~ 5.24	31.13 ~ 43.17	23.67 ~ 30.09	14.13 ~ 16.49	33.0 ~ 72.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	10.08 ± 0.35	9.64 ± 0.42	1.05 ± 0.02	71.63 ± 4.23	4.53 ± 0.17	35.60 ± 0.86	27.54 ± 0.54	15.54 ± 0.21	49.3 ± 2.8
T31	变化范围 Variation range	6.10 ~ 7.97	4.87 ~ 7.08	1.08 ~ 1.28	22.99 ~ 41.36	2.39 ~ 3.21	36.77 ~ 42.13	26.77 ~ 31.01	15.97 ~ 18.71	26.0 ~ 40.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	6.86 ± 0.19	5.85 ± 0.22	1.18 ± 0.02	30.29 ± 1.75	2.80 ± 0.10	39.75 ± 0.56	28.88 ± 0.46	17.33 ± 0.23	34.9 ± 1.30
T33	变化范围 Variation range	8.90 ~ 12.58	7.93 ~ 13.70	0.83 ~ 1.14	80.69 ~ 138.08	4.03 ~ 5.87	38.90 ~ 44.73	29.50 ~ 35.57	17.48 ~ 21.32	32.0 ~ 56.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	10.26 ± 0.27	11.40 ± 0.37	0.91 ± 0.02	103.10 ± 4.37	4.91 ± 0.17	42.29 ± 0.47	31.66 ± 0.42	19.18 ± 0.24	37.0 ± 1.5
T36	变化范围 Variation range	5.06 ~ 9.34	4.48 ~ 9.73	0.91 ~ 1.13	27.85 ~ 65.79	2.51 ~ 5.02	37.63 ~ 46.80	25.56 ~ 34.45	14.32 ~ 21.31	34.0 ~ 60.0
	均值 ± 标准误 Mean ± SE	7.68 ± 0.27	7.77 ± 0.35	1.00 ± 0.02	47.86 ± 2.95	3.81 ± 0.17	41.84 ± 0.76	29.82 ± 0.80	16.43 ± 0.52	48.2 ± 2.1

表 2　青黑杨杂种二倍体与三倍体长枝叶叶片及气孔性状基因型间变异分析

Tab. 2　Variations in leaf and stomatal traits of long branch leaves among genotypes in diploid and triploid hybrids between sections Tacamahaca and Aigeiros of *Populus*

性状 Trait	二倍体 Diploid				三倍体 Triploid				所有基因型间差异显著性 Difference significance among all genotypes
	变化范围 Variation range	均值 ± 标准误 Mean ± SE	变异系数 CV/%	*P*	变化范围 Variation range	均值 ± 标准误 Mean ± SE	变异系数 CV/%	*P*	
叶片长度 Leaf length/cm	5.02 ~ 12.89	8.78 ± 0.14	16.04	< 0.001	4.20 ~ 12.58	8.92 ± 0.15	18.26	< 0.001	< 0.001
叶片宽度 Leaf width/cm	5.17 ~ 12.96	8.52 ± 0.15	16.47	< 0.001	4.48 ~ 14.28	9.15 ± 0.19	21.83	< 0.001	< 0.001
叶片长宽比 Ratio of leaf length to width	0.77 ~ 1.35	1.04 ± 0.01	6.30	< 0.001	0.69 ~ 1.28	0.99 ± 0.01	10.31	< 0.001	< 0.001
叶面积 Leaf area/cm^2	21.42 ~ 126.33	63.61 ± 2.10	35.57	< 0.001	20.48 ~ 138.08	65.74 ± 2.39	38.57	< 0.001	< 0.001
叶柄长度 Petiole length/cm	2.50 ~ 8.00	4.74 ± 0.10	25.37	< 0.001	2.00 ~ 9.30	4.65 ± 0.12	29.02	< 0.001	< 0.001
叶绿素含量 Chlorophyll content	21.37 ~ 47.57	33.60 ± 0.40	11.47	< 0.001	26.10 ~ 50.03	39.75 ± 0.35	7.89	< 0.001	< 0.001
气孔长度 Stomatal length/μm	17.46 ~ 29.53	22.84 ± 0.20	7.61	< 0.001	23.67 ~ 36.23	29.38 ± 0.21	5.75	< 0.001	< 0.001
气孔宽度 Stomatal width/μm	11.31 ~ 19.28	14.21 ± 0.12	7.36	< 0.001	12.93 ~ 21.65	16.90 ± 0.16	9.72	< 0.001	< 0.001
气孔密度/(个·mm^{-2}) Stomatal density/(number·mm^{-2})	46.00 ~ 129.00	76.20 ± 1.30	12.86	< 0.001	26.00 ~ 83.00	47.30 ± 0.90	17.43	< 0.001	< 0.001



LL. 叶片长度; LW. 叶片宽度; LWR. 叶片长宽比; LA.叶面积; PL. 叶柄长度; SPAD. 叶绿素含量; SL. 气孔长度; SW. 气孔宽度; SD. 气孔密度。下同。LL, leaf length; LW, leaf width; LWR, leaf length-width ratio; LA, leaf area; PL, petiole length; SPAD, chlorophyll content; SL, stomatal length; SW, stomatal width; SD, stomatal density. The same below.

图 1　长枝叶叶片及气孔性状无性系重复力及 95% 置信区间

Fig. 1　Repeatability and 95% confidence interval of leaf and stomatal traits of long branch leaves

0.001)，气孔密度的均值极显著小于二倍体群体(P < 0.001，图 2)，表明三倍体植株普遍具有更高的叶绿素含量、更大的气孔和更小的气孔密度。尽管如此，就个体而言，部分二倍体基因型，如 D44，也具有较高的叶绿素含量，而部分三倍体，如 T13 等，气孔宽度也小于部分二倍体基因型。

2.3　青黑杨杂种全同胞长枝叶各性状的相关性分析

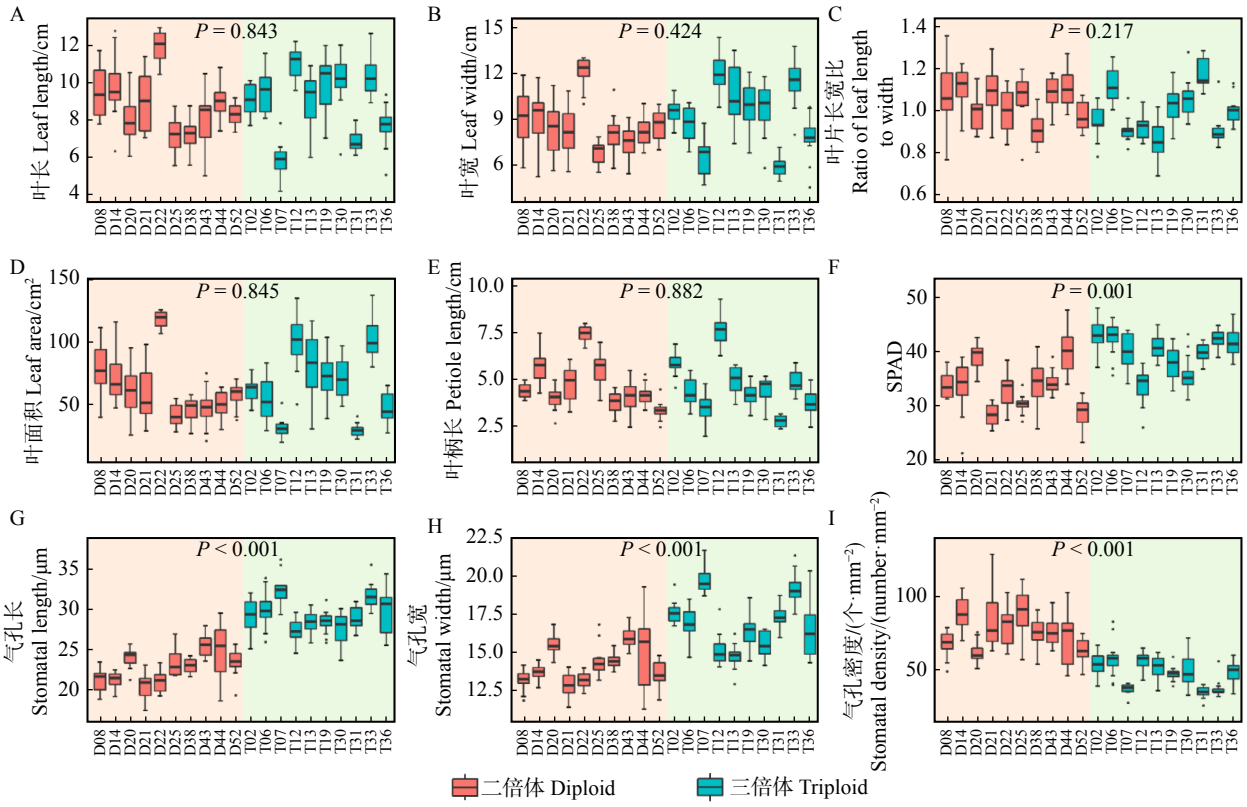
对青黑杨杂种全同胞扦插苗长枝叶各性状进行相关性分析发现，各叶片性状间及各气孔性状间均存在一定的相关性(图 3)。其中，叶片长度与叶片宽度、叶面积和叶柄长度间相互均呈极显著正相关，表明叶片性状存在相似的变异趋势，在有性多倍化过程中受到相似因素的影响。叶绿素含量、气孔长度和气孔宽度间相互呈极显著正相关，均与气孔密度呈极显著负相关，表明叶绿素含量和气孔性状存在相似的变异趋势，在有性多倍体化过程中同样受到相似因素的影响。

2.4　基因型效应和倍性效应对长枝叶片和气孔性状的影响解析

为深入解析基因型效应和倍性效应对青黑杨杂种全同胞扦插苗长枝叶片和气孔各性状的影响程度，对各效应的方差贡献率进行了统计分析(图 4)。叶片长度、叶片宽度、叶面积、叶柄长度等叶片性状主要受基因型效应影响，其中，叶柄长度的基因型效应方差分量在表型总方差分量中占比高达 76.8%，叶面积的基因型方差分量占 65.5%，各叶片性状的倍性效应方差贡献率均很低，仅为 0 ~ 3.4%。叶绿素含量和气孔长度、气孔宽度、气孔密度等性状主要受倍性效应所影响，其中，气孔长度的倍性效应方差分量占表型总方差分量的 78.0%，气孔密度的基因型方差分量占 68.4%，叶绿素含量和各气孔性状的基因型效应方差贡献率在 9.9% ~ 30.8% 之间。

3　讨　　论

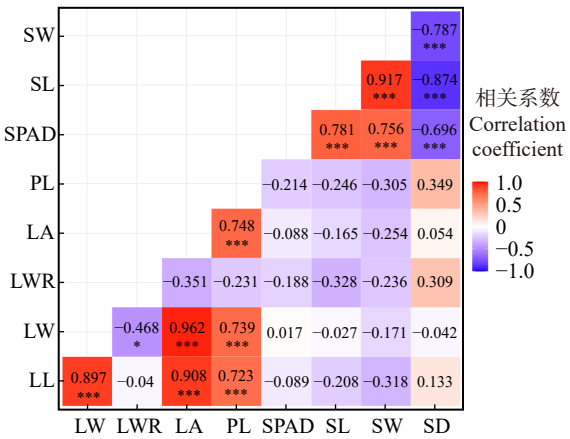
异源多倍体具有高度杂合的基因型和增加的染色体组，与单纯的杂交和多倍化相比，往往具有更加丰富的遗传变异。其中，基因型效应和倍性效应及其互作是异源多倍体性状变异的主要原因[16]。正因如此，相关学者对异源多倍体基因型效应和倍性效应的解析均十分关注。研究发现，拟南芥



横坐标为 10 个二倍体基因型（D08、D14、D20、D21、D22、D25、D38、D43、D44、D52）和三倍体基因型（T02、T06、T07、T12、T13、T19、T30、T31、T33、T36）。The horizontal-axis shows 10 diploid genotypes（D08, D14, D20, D21, D22, D25, D38, D43, D44, D52）and 10 triploid genotypes（T02, T06, T07, T12, T13, T19, T30, T31, T33, T36）.

图 2 不同倍性青黑杨杂种不同基因型间长枝叶叶片及气孔性状比较

Fig. 2 Comparison of leaf and stomatal traits of long branch leaf among genotypes of (*P. pseudo-simonii* × *P. nigra* 'Zheyin3#') × *P.* × *beijingensis* with different ploidy



*、***分别表示在 $P < 0.05$ 和 $P < 0.001$ 水平上差异显著. *, *** demonstrate significant differences at the $P < 0.05$ and $P < 0.001$ levels, respectively.

图 3 长枝叶片和气孔性状的 Pearson 相关分析

Fig. 3 Pearson correlation analysis of leaf and stomatal traits of long branch leaves

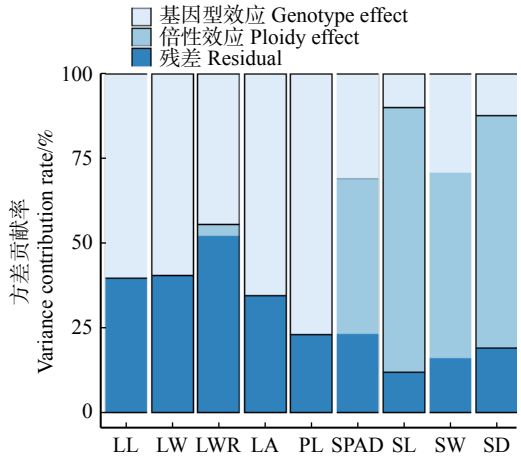


图 4 基因型效应和倍性效应对长枝叶片和气孔性状的方差贡献率

Fig. 4 Variance contribution rates of genotype and ploidy effect of leaf and stomatal traits for long branch leaves

（*Arabidopsis thaliana*）异源三倍体的植株大小不仅受基因组的剂量影响，更与其亲本基因组的相对剂量密切相关[15]。杨树作为模式树种[17]，深度解析其异源多倍化过程中基因型效应和倍性效应的关系，对于指导多倍体育种策略的制定具有重要意义。Huang 等[18]发现，杨树异源多倍体的木材基本密度、木质素含量及纤维宽度受基因型效应的高度影响，而纤维长度和纤维细胞长宽比受倍性效应的高度影响。商静等[12]发现，青黑杨杂种多倍体短枝叶叶片性状主要受基因型影响，而气孔性状受倍性效应影响较大。

作为重要育种方式的有性杂交，其杂种基因型效应是导致植物性状变异的主要原因之一[19]。对美洲黑杨(*P. deltoides*) × 大青杨(*P. ussuriensis*)杂种不同基因型间的叶片长度、叶片宽度、叶面积等表型性状分析发现，各性状的变异系数分别为 6.64%、7.61% 和 16.01%，各性状在不同基因型间均存在极显著差异[20]。本研究发现，青黑杨杂种全同胞扦插苗长枝叶叶片和气孔各性状在不同基因型间的差异均达到极显著水平($P < 0.001$)，表明有性多倍化过程中，有性杂交过程是产生性状变异的重要来源，有性多倍化过程可以实现杂种优势的同步利用。

多倍化往往导致巨大性、代谢产物含量增加、抗逆性增强等遗传效应，是植物性状变异的重要来源之一[21−22]。罗汉果(*Siraitia grosvenorii*)三倍体和四倍体的叶长、叶宽、叶面积、叶厚、气孔长、气孔宽等性状分别较二倍体增加了 4.46% 和 9.34%、8.15% 和 18.89%、10.06% 和17.64%、20.69% 和41.38%、17.08% 和 41.67%、7.75% 和 13.20%[23]。对枇杷(*Eriobotrya japonica*)同系二倍体、三倍体和四倍体的叶片特征分析表明，三倍体和四倍体的叶片长度、宽度均极显著大于二倍体[24]。有性多倍化途径产生的多倍体子代的表型特征往往受到基因剂量效应和杂合效应的共同影响[25]。本研究发现，青黑杨杂种全同胞三倍体群体的长枝叶叶片长度、叶片宽度、叶片长宽比、叶面积、叶柄长度等叶片性状与二倍体群体相比并未表现出显著差异，仅叶绿素含量以及气孔长度、气孔宽度和气孔密度等气孔性状呈现出极显著差异水平。这可能是由于叶片发育相关性状受有性杂交所导致的基因型间性状分离影响较大，故而巨大性效应不明显；而叶绿素含量及气孔性状可能对多倍化引起的基因剂量增加更为敏感，呈现出代谢旺盛和细胞巨大性的变化趋势。然而，二倍体基因型 D44，相比三倍体基因型 T12、T30 等具有较高的叶绿素含量，而三倍体 T13 的气孔宽度也小于 D43 等二倍体基因型，可能与不同基因型个体的基因组成及其遗传调控有关，倍性效应与杂合性互作对杨树叶绿素代谢及细胞发育的遗传调控机制有必要深入研究。研究还发现，青黑杨杂种全同胞三倍体群体的性状变异系数普遍大于二倍体，这可能是由于三倍体增加的 1 套基因组，使得基因型组合更加丰富，增加了性状变异的程度。

在多倍体育种研究中，气孔性状往往被作为快速鉴定多倍体的指标之一[26]。多倍体由于巨大性特征，与二倍体相比，通常具有更大的气孔、更小的气孔密度[27−28]。本研究发现，青黑杨杂种全同胞三倍体群体的气孔长度、气孔宽度极显著大于二倍体群体，气孔密度极显著小于二倍体群体，并且气孔性状的重复力均较高，分别达到 0.916、0.887 和 0.879，表明气孔性状与倍性水平密切相关，且遗传稳定性较强，进一步证明气孔观察是间接鉴定植株倍性的一种有效方法。然而，研究也发现，由于有性多倍化造成的性状广泛分离，不同倍性植株间气孔性状存在一定重叠区域，并非所有的三倍体都具有显著差别于二倍体的气孔性状。王君等[29]曾统计发现，利用气孔大小和气孔密度鉴定‘哲引 3 号杨’ × ‘北京杨’的三倍体，存在 14% 的检测误差。因此，气孔观察法仅适用于对大规模候选材料进行倍性水平的快速初步鉴定。

有性多倍化过程整合了杂交和多倍化操作，可以综合利用杂种优势和倍性优势，是植物遗传改良的重要手段，在杨树多倍体育种中也广泛采用，已成为良种选育的重要途径[30−31]。本研究发现，经过异源多倍化后，基因型效应和倍性效应对青黑杨杂种全同胞二倍体和三倍体群体长枝叶性状的变异均产生重要影响。其中，叶片长度、叶片宽度、叶面积和叶柄长等叶片性状受基因型效应影响较大，而叶绿素含量和气孔长度、气孔宽度、气孔密度等气孔性状则主要受倍性效应影响，与商静等[13]在短枝叶性状上的研究结论相似。然而，并非所有三倍体基因型的性状均显著优于二倍体，因此，杨树有性多倍化育种遵循“大品种，强选择”的育种策略是十分必要的，对三倍体种质进行进一步的选择是保障三倍体育种效果的必要环节。

参　考　文　献

[1] 何承忠, 张志毅, 安新民, 等. 我国杨树育种现状及其展望 [J]. 西南林学院学报, 2006, 26(4): 86−89.
He C Z, Zhang Z Y, An X M, et al. Present situation and prospect to poplar in China[J]. Journal of Southwest Forestry University, 2006, 26(4): 86−89.

[2] 朱之悌, 林惠斌, 康向阳. 毛白杨异源三倍体 B301 等无性系选育的研究 [J]. 林业科学, 1995, 31(6): 499−505.
Zhu Z T, Lin H B, Kang X Y. Studied on allotriploid breeding of *Populus tomentosa* B301 clones[J]. Scientia Silvae Sinicae, 1995, 31(6): 499−505.

[3] Zhang S, Qi L, Chen C, et al. A report of triploid *Populus* of the section Aigeiros[J]. Silvae Genetica, 2004, 53(2): 69−75.

[4] 张守攻, 陈成彬, 韩素英, 等. 中国部分杨属植物的染色体数目 [J]. 植物分类学报, 2005, 43(6): 539−544.
Zhang S G, Chen C B, Han S Y, et al. Chromosome numbers of some *Populus* taxa from China[J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 2005, 43(6): 539−544.

[5] 贾会霞, 姬慧娟, 胡建军, 等. 杨树新品种的 SSR 指纹图谱构建和倍性检测 [J]. 林业科学, 2015, 51(2): 69−79.
Jia H X, Ji H J, Hu J J, et al. Fingerprints of SSR markers and ploidy detection for new *Populus* varieties[J]. Scientia Silvae

Sinicae, 2015, 51(2): 69−79.

[6] Kang X Y. Polyploid induction techniques and breeding strategies in poplar[M]//Mason A S. Polyploidy and hybridization for crop improvement. Boca Raton: CRC Press, 2016: 76−96.

[7] Wang J, Kang X Y, Zhu Q. Variation in pollen formation and its cytological mechanism in an allotriploid white poplar[J]. Tree Genetics & Genomes, 2010, 6(2): 281−290.

[8] Wang J, Kang X Y, Li D L. High temperature-induced triploid production during embryo sac development in *Populus*[J]. Silvae Genetica, 2012, 61(3): 85−93.

[9] Liao T, Cheng S, Zhu X, et al. Effects of triploid status on growth, photosynthesis, and leaf area in *Populus*[J]. Trees, 2016, 30(4): 1137−1147.

[10] Du K, Liao T, Ren Y Y, et al. Molecular mechanism of vegetative growth advantage in allotriploid *Populus*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(2): 441−458.

[11] 徐朝斌, 钟全林, 程栋梁, 等. 刨花楠苗木叶片表型性状与构件生物量关系 [J]. 河南师范大学学报 (自然科学版), 2014, 42(6): 124−130.
Xu C B, Zhong Q L, Cheng D L, et al. Relationship of leaf phenotypic traits and biomass allocation of different provenances of *Machilus pauhoi*[J]. Journal of Henan Normal University (Natural Science Edition), 2014, 42(6): 124−130.

[12] Baker R L, Yarkhunova Y, Vidal K, et al. Polyploidy and the relationship between leaf structure and function: implications for correlated evolution of anatomy, morphology, and physiology in *Brassica*[J]. BMC Plant Biology, 2017, 17: 3.

[13] 商静, 薛胤轩, 宋连君, 等. 青黑杨全同胞杂种功能叶片及气孔性状变异的倍性、基因型和性别效应解析 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(9): 11−18.
Shang J, Xue Y X, Song L J, et al. Ploidy, genotype and gender effects of functional leaf and stomatal traits on short branches in full-sib hybrids between section Tacamahaca and sect. Aigeiros of *Populus*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(9): 11−18.

[14] 董胜君, 王力, 刘立新, 等. 不同种源西伯利亚杏无性系数量性状研究 [J]. 经济林研究, 2018, 36(4): 1−8.
Dong S J, Wang L, Liu L X, et al. Study on quantitative characteristics in *Armeniaca sibirica* clones from different provenances[J]. Nonwood Forest Research, 2018, 36(4): 1−8.

[15] 王瑞文, 黄国伟, 李振芳, 等. 黑杨派杨树不同杂交组合 F_1 代遗传分析及苗期选择 [J]. 中国农学通报, 2017, 33(10): 48−52.
Wang R W, Huang G W, Li Z F, et al. F_1 Genetic analysis and seedling selection of different cross combinations of black poplar[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2017, 33(10): 48−52.

[16] Fort A, Ryder P, McKeown P C, et al. Disaggregating polyploidy, parental genome dosage and hybridity contributions to heterosis in *Arabidopsis thaliana*[J]. New Phytologist, 2016, 209(2): 590−599.

[17] 张勇, 张守攻, 齐力旺, 等. 杨树——林木基因组学研究的模式物种 [J]. 植物学通报, 2006, 23(3): 286−293.
Zhang Y, Zhang S G, Qi L W, et al. Poplar as a model for forest tree in genome research[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2006, 23(3): 286−293.

[18] Huang X Y, Shang J, Zhong Y H, et al. Disaggregation of ploidy, gender, and genotype effects on wood and fiber traits in a diploid and triploid hybrid poplar family[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 866296.

[19] Ceccarelli M, Sarri V, Caceres M E, et al. Intraspecific genotypic diversity in plants[J]. Genome, 2011, 54(9): 701−709.

[20] 江锡兵. 美洲黑杨与大青杨杂种无性系遗传变异研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2011.
Jiang X B. Genetic variation clone between *Populus deltoides* Bartr. and *Populus ussuriensis* Kom. [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2011.

[21] Ding M Q, Chen Z J. Epigenetic perspectives on the evolution and domestication of polyploid plant and crops[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2018, 42(1): 37−48.

[22] Sattler M C, Carvalho C R, Clarindo W R. The polyploidy and its key role in plant breeding[J]. Planta, 2016, 243(2): 281−296.

[23] 闫海锋, 黄夕洋, 梁萍, 等. 二倍体与多倍体罗汉果生物学性状的比较研究 [J]. 广西科学, 2011, 18(2): 177−180,184.
Yan H F, Huang X Y, Liang P, et al. Comparative study on biological characteristics between diploid and polyploid *Siraitia grosvenorii*[J]. Guangxi Sciences, 2011, 18(2): 177−180,184.

[24] 温国, 孙皓浦, 党江波, 等. 多倍体与二倍体枇杷叶片特征及抗旱性初步分析 [J]. 果树学报, 2019, 36(8): 968−979.
Wen G, Sun H P, Dang J B, et al. A preliminary study on leaf characteristics and drought resistance of polyploid and diploid loquat[J]. Journal of Fruit Science, 2019, 36(8): 968−979.

[25] Miller M, Zhang C, Chen Z J. Ploidy and hybridity effects on growth vigor and gene expression in *Arabidopsis thaliana* hybrids and their parents[J]. Genes Genomes Genetics (G3), 2012, 2(4): 505−513.

[26] 王美玲, 李兴桃, 王文和, 等. 用气孔性状鉴定 100 份百合倍性的研究 [J]. 江西农业学报, 2021, 33(12): 27−33.
Wang M L, Li X T, Wang W H, et al. Ploidy identification of 100 lily accessions based on stomatal characteristics[J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 2021, 33(12): 27−33.

[27] Cai X, Kang X Y. *In vitro* tetraploid induction from leaf explants of *Populus pseudo-simonii* Kitag.[J]. Plant Cell Reports, 2011, 30(9): 1771−1778.

[28] Wu J, Cheng X, Kong B, et al. *In vitro* octaploid induction of *Populus hopeiensis* with colchicine[J]. BMC Plant Biology, 2022, 22: 176.

[29] 王君, 康向阳. 青杨派树种多倍体诱导技术研究 [M]. 北京: 中国环境出版社, 2018.
Wang J, Kang X Y. Techniques of polyploid induction in *Populus* spp. (Section Tacamahaca) [M]. Beijing: China Environmental Press, 2018.

[30] 康向阳, 王君. 杨树多倍体诱导技术研究 [M]. 北京: 科学出版社, 2010.
Kang X Y, Wang J. Poplar polyploid induction technology research [M]. Beijing: Science Press, 2010.

[31] 康向阳. 关于杨树多倍体育种的几点认识 [J]. 北京林业大学学报, 2010, 32(5): 149−153.
Kang X Y. Some understandings on polyploid breeding of poplars[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2010, 32(5): 149−153.

（责任编辑 范 娟 赵田芸
责任编委 康向阳）