

# 桉树及其杂交种叶片形态的遗传变异特征

齐杰, 卢万鸿, 李鹏, 王楚彪, 林彦, 罗建中\*

(国家林业局桉树研究开发中心, 广东 湛江 524022)

**摘要:** 为了解桉树重要性状在杂交种亲本、子代间的遗传变异规律, 以尾叶桉(*Eucalyptus urophylla*)为母本、粗皮桉(*E. pellita*)和细叶桉(*E. tereticornis*)为父本、8个全同胞杂交子代为材料, 对亲本和子代的叶片形态性状进行了分析。结果表明, 亲缘关系近的尾叶桉和粗皮桉的叶片性状大多无显著差异; 但他们与亲缘关系远的细叶桉间的差异显著; 尾粗桉与父母本间的性状无显著差异或仅与母本差异显著, 属偏父本型; 尾细桉与双亲间的多数性状都差异显著, 且多偏向于母本。在树种内的家系间或个体间, 叶片数量性状差异显著, 而质量性状仅叶面革质厚度、叶面朝向差异显著; 杂交种家系部分性状有超亲现象, 且尾细桉家系超亲频率显著高于尾粗桉。叶长、叶长宽比、形状因子、叶色、叶面革质是区别叶片形态特征的决定性状。

**关键词:** 桉树; 杂交; 叶; 遗传模式

doi: 10.11926/jtsb.3882

## Genetic Variation Patterns in Leaf Morphology on Eucalypts and Their Hybrids

QI Jie, LU Wan-hong, LI Peng, WANG Chu-biao, LIN Yan, LUO Jian-zhong\*

(China Eucalypt Research Centre, State Forest Administration, Zhanjiang 524022, Guangdong, China)

**Abstract:** To understand the genetic pattern on leaf traits variation between eucalypt hybrid progenies and their parents, the leaf morphological characters of female parent *Eucalyptus urophylla*, male parents *E. pellita* and *E. tereticornis*, and 8 hybrid progenies were studied. The results showed that there were not significant differences in leaf traits between two close relations of *E. urophylla* and *E. pellita*, whereas there were significant differences with distant relation *E. tereticornis*. The leaf traits of *E. urophylla* × *E. pellita* progenies had not significant differences with their parents, or there were more similar to male parent (*E. pellita*) than female (*E. urophylla*) parent. The leaf traits of *E. urophylla* × *E. tereticornis* progenies had significant differences with their parents, and had high similarity to female parents. Among individuals and families within species, the differences in leaf quantitative traits were significant, but qualitative traits showed significant differences only in leaf wax thickness and leaf orientation. Some leaf traits of hybrid progenies showed transgressive inheritance, the frequency of transgressive inheritance in *E. urophylla* × *E. tereticornis* were significantly higher than those in *E. urophylla* × *E. pellita*. Therefore, the length, ratio of length to width, shape factors, color and wax of leaf were determined properties in leaf morphological characteristics.

**Key words:** *Eucalyptus*; Hybrid; Leaf; Genetic pattern

叶片是植物的重要器官, 具有光合作用、蒸腾作用等重要功能, 同时, 还是植物体和外界环境接

触的界面, 会表现出一系列与其功能相关的特性, 并对生物和非生物胁迫因子产生反应<sup>[1]</sup>。对树木来

收稿日期: 2018-01-17

接受日期: 2018-03-28

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31670680)资助

This work was supported by the General Program of National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31670680).

作者简介: 齐杰(1993~), 男, 硕士, 主要从事桉树遗传改良。E-mail: qjycyz@outlook.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: luojz69@hotmail.com

说,叶片能反映对环境的适应性,分析其功能性叶片性状是树木种、种源水平基因型分析的有力工具,可用作树木对长期、大空间尺度环境响应因子<sup>[1]</sup>,还成功地用于茶属(*Camellia*)<sup>[2]</sup>、桦属(*Betula*)<sup>[3]</sup>植物的种类区分上。研究表明,叶片的大小和叶脉是决定植物对过去和当前生态系统适应性的关键因子,在生物地理、生物演化和地球生态等的研究方面具有重要应用价值<sup>[4]</sup>。已建立的木本植物叶片形态、叶面积等与降雨量关系的模型,使叶片形态可用于植物的适应能力判断<sup>[5]</sup>。在林木经营中,叶片性状与理想株型的培育、生物量积累和速生工业用材林不同造林密度的经营措施、材积和林分结构等密切相关,是遗传改良早期选择和营林等研究的重要内容<sup>[6]</sup>。

种间杂交因能产生杂种优势、改良多种性状,是产生变异、品种改良的重要方法<sup>[7-8]</sup>。在农作物<sup>[9-11]</sup>、林木<sup>[12-14]</sup>培育中发挥着重要作用。叶片作为容易受杂交改变的重要性状,其主要形态特征的遗传变异特性、杂交子代与亲本的遗传关系等均很少见报道,在多年生植物中的研究更少。

桉树是世界性的速生用材林树种,其杂交种是我国工业用材林的主要树种,并预计在相当长的时

间内承担我国人工用材的生产任务<sup>[15]</sup>。本研究选取亲缘关系不同的 3 树种,尾叶桉(*Eucalyptus urophylla*)、粗皮桉(*E. pellita*)和细叶桉(*E. tereticornis*),及其杂交种尾粗桉(*E. urophylla* × *E. pellita*)和尾细桉(*E. urophylla* × *E. tereticornis*)为材料,研究亲本与杂交子代叶片性状的遗传变异规律,为掌握桉树不同亲缘关系树种基因渗透中的叶片变化规律、配制特定叶形的桉树杂交种和桉树杂交子代的鉴定等提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

材料为 3 种桉树:尾叶桉(*Eucalyptus urophylla*)、粗皮桉(*E. pellita*)和细叶桉(*E. tereticornis*),以及以尾叶桉为母本,粗皮桉、细叶桉为父本的 8 个全同胞杂交种家系(表 1)。作亲本的个体共 7 个,其中尾叶桉 2 个(U1 和 U2),粗皮桉 2 个(P1 和 P2),细叶桉 3 个(T1、T2 和 T3)。亲本均来自广东省湛江市建立的桉树基因库,为适应性、生长量均优良的单株,由国家林业局桉树研究开发中心在湛江市配制人工杂交种。

表 1 亲本和杂交子代情况

Table 1 Parents and hybrids of the experiment

编号 No.	亲本 Parent		树种 Species	地点 Site	地理位置 Geographic position
	母本 Female	父本 Male			
1	U1	P1	尾粗桉 <i>Eucalyptus urophylla</i> × <i>E. pellita</i>	岭北镇 Lingbei Town	21°15' N, 110°07' E
2	U1	P2	尾粗桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. pellita</i>	岭北镇 Lingbei Town	21°15' N, 110°07' E
3	U2	P1	尾粗桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. pellita</i>	纪家镇 Jijia Town	20°55' N, 109°44' E
4	U2	P2	尾粗桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. pellita</i>	纪家镇 Jijia Town	20°55' N, 109°44' E
5	U1	T1	尾细桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. tereticornis</i>	岭北镇 Lingbei Town	21°15' N, 110°07' E
6	U1	T2	尾细桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. tereticornis</i>	岭北镇 Lingbei Town	21°15' N, 110°07' E
7	U2	T2	尾细桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. tereticornis</i>	纪家镇 Jijia Town	20°55' N, 109°44' E
8	U2	T3	尾细桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. tereticornis</i>	纪家镇 Jijia Town	20°55' N, 109°44' E
9		U1	尾叶桉 <i>E. urophylla</i>	岭北镇 Lingbei Town	21°15' N, 110°07' E
10		U2	尾叶桉 <i>E. urophylla</i>	岭北镇 Lingbei Town	21°15' N, 110°07' E
11		P1	粗皮桉 <i>E. pellita</i>	城月镇 Chengyue Town	21°07' N, 110°05' E
12		P2	粗皮桉 <i>E. pellita</i>	城月镇 Chengyue Town	21°07' N, 110°05' E
13		T2	细叶桉 <i>E. tereticornis</i>	岭北镇 Lingbei Town	21°15' N, 110°07' E

U: 尾叶桉; P: 粗皮桉; T: 细叶桉。下表同。

U: *Eucalyptus urophylla*; P: *E. pellita*; T: *E. tereticornis*. The same is following Tables.

亲本和杂交种子代均在广东省湛江市 2 个年度的试验林中采集,树龄为 3~5 a。采集点位于湛江市的纪家镇、城月镇、岭北镇,相距较近,地处北

回归线以南的低纬地区,属热带北缘季风气候。年平均气温 23℃,年平均雨量 1 417~1 802 mm; 4-9 月为多雨季节,8 月雨量最多; 10-翌年 3 月雨量较

少, 常有旱情出现; 夏秋之间热带风暴和台风较为频繁。试验地地势都较平坦, 土壤为花岗岩发育的砖红壤, 土层厚度大于 1 m, 较为肥沃。试验采用完全随机区组设计, 单行 5 株小区, 6 个重复, 株行距 2 m × 3 m。

## 1.2 方法

在生长季节(7-9月)采集发育正常植株的完全伸展成熟叶片(枝条新芽下第 3~5 对), 每株采集 10 片, 每个杂交子代随机选取 5 株。叶片采集后用塑料袋密封保存, 带回实验室即进行鲜叶的测量。

叶片的质量性状测定采用中华人民共和国林业行业标准(LY/T 2600-2016)<sup>[16]</sup>的方法。各性状的计分标准如下, 叶色: 绿色(1), 深绿色(2); 叶正反面色差: 是(0), 否(1); 叶面革质: 薄(1), 厚(2); 叶柄形状: 扁(1), 圆(2); 叶尖: 渐尖(1), 急尖(2); 叶片朝向: 斜展(1), 平展(2), 下垂(3)。叶片数量性状有叶面积、长度、宽度、周长, 用 CI-203 叶面积仪(美国)测定, 并计算长宽比、形状因子, 形状因子  $f=4\pi a/p^2$ , 式中  $a$  为叶面积,  $p$  为叶周长。

采用 EXCEL 2016 对数据进行整理, 采用 SAS 软件(PROC GLM)的一般线性模型进行方差分析、

Duncan 多重比较, 分析模型为:  $Y_{ijk}=m+S_i+F_{j(i)}+e_{ij}$ , 式中:  $Y_{ijk}$  是  $i$  重复中  $j$  树种的  $k$  家系的小区平均值;  $m$  是总体平均值;  $S_i$  是  $i$  树种的效应;  $F_{j(i)}$  是  $i$  树种的  $j$  家系的效应;  $e_{ij}$  代表随机误差, 平均值为 0。

用 SPSS 对数据进行标准差标准化处理, 然后再进行 Pearson 相关性分析、主成分分析, 同时采用组间连接和平方欧氏距离进行聚类分析。

## 2 结果和分析

### 2.1 树种水平的遗传变异

差异显著性分析表明, 树种水平上所有性状均存在显著差异( $P<0.05$ )或极显著差异( $P<0.01$ )。

#### 2.1.1 质量性状的遗传变异

在树种水平, 包括亲本和杂交种在内的 5 树种间的质量性状均差异显著(表 2)。在亲本间, 细叶桉的大多数质量性状与另 2 树种的差异显著, 而尾叶桉和粗皮桉间则不存在显著差异, 如叶色、叶正反面色差、叶朝向。粗皮桉叶面的革质厚度显著较高(1.97), 而尾叶桉和细叶桉均为薄(1.00), 无显著差异。在叶柄形状、叶尖类型上, 3 个亲本均无显著差异。这也佐证了尾叶桉与粗皮桉具有近的亲缘关系, 而与细叶桉的关系稍远。

表 2 亲本和子代叶片的质量性状

Table 2 Leaf qualitative traits of parents and hybrids

树种 Species	关系 Relation	叶色 Leaf color	色差 Chromatism	革质厚度 Wax thickness	叶柄形状 Petiole shape	叶尖 Leaf apex	朝向 Orientation
尾叶桉 <i>Eucalyptus urophylla</i>	母本 Female	2.00a	0.00c	1.00d	1.00b	2.00a	1.69c
尾粗桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. pellita</i>	子代 1 Hybrid 1	1.95a	0.00c	1.79b	1.03b	2.00a	1.66c
粗皮桉 <i>E. pellita</i>	父本 1 Male 1	2.00a	0.00c	1.97a	1.00b	2.00a	1.48d
尾细桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. tereticornis</i>	子代 2 Hybrid 2	2.00a	0.22b	1.38c	1.36a	1.57b	2.72b
细叶桉 <i>E. tereticornis</i>	父本 2 Male 2	1.00b	1.00a	1.00d	1.00b	2.00a	3.00a

同列数据后不同字母表示差异显著( $P<0.05$ )。下表同。

Date followed different letters within column indicate significant difference at 0.05 level. The same is following Tables.

在杂交子代和亲本间, 尾粗桉与亲本尾叶桉、粗皮桉的质量性状表现较一致, 叶色、叶正反面色差、叶尖类型 3 个性状上不存在显著差异。亲本和子代间仅叶面革质厚度达差异显著, 尾粗桉叶面革质厚度(1.79)与父本(1.97)更近, 与母本(1.00)差异大; 子代与母本的叶面朝向差异不显著, 与父本差异显著, 三者的叶面朝向为 1.48~1.69, 均表现为“平展”和“斜展”。

尾细桉与亲本间的 6 个质量性状均有显著差

异, 比两个亲本间本身的差异更广泛。叶色、叶正反面色差、叶朝向在父母本间差异显著, 子代在叶色(2.00)、叶正反面色差(0.22)上与母本(分别为 2.00 和 0.00)很相近, 而与父本差异显著(1.00 和 1.00); 而子代的叶朝向倾向于下垂(2.72), 与父本(3.00)极相似, 与母本的斜展和平展(1.69)差异显著。在叶面革质厚度、叶柄形状、叶尖类型 3 个性状上, 父母本间均不存在显著差异, 而子代与亲本间有显著差异, 出现了亲本未出现的性状,

即超亲现象,叶面革质厚度为 1.38,而双亲都为 1.00,属革质薄的类型。和尾粗桉相比,尾细桉与亲本的差异广泛、差异显著度高,是两个亲本的亲缘关系远所致。

比较尾粗桉和尾细桉两杂交种,它们的叶色极为相近,而尾粗桉的叶面革质厚度与粗皮桉相似。尾细桉则因叶色、叶正反面色差与尾叶桉更相似,但叶面朝向与细叶桉相似,总体为尾叶桉与细叶桉的中间型。

### 2.1.2 数量性状的遗传变异

在数量性状上,亲本和子代间均差异显著(表 3)。细叶桉叶片最为细长,长度最大(34.16 cm)、宽度最小(3.98 cm),长宽比(8.64)显著大于其他树种;粗皮桉叶片长度中等(23.45 cm),但宽度最大(6.17 cm),长宽比在亲本中最小(3.82);尾叶桉的叶片长度最小(19.53 cm),宽度中等(4.77 cm),长宽比也居中(4.34);3 树种间的数量性状差异虽达显著水平,但尾叶桉、

粗皮桉间更相近,而与细叶桉差异更大。亲本的周长排序与叶长相同,三者间达差异显著。叶面积则是粗皮桉的最大(73.96 cm<sup>2</sup>),其次为细叶桉(70.05 cm<sup>2</sup>)和尾叶桉(58.82 cm<sup>2</sup>)。叶柄长度在树种间的变化与叶面积相似,细叶桉(2.43 cm)和粗皮桉(2.47 cm)的较长,差异不显著,而尾叶桉(1.94)则显著较小。

尾粗桉,除叶周长、叶面积上略高于双亲,且与粗皮桉的差异未达显著水平外,其他 5 个性状都处于父母本之间,叶片与父本有高度的相似性,周长、面积、叶柄长、长宽比、形状因子均与父本相近且无显著差异,但均显著大于母本。而尾细桉,除叶柄长度与父本相近,显著大于母本外,其余 6 个性状都处于父母本之间,且与父母本间的差异均达显著水平。可见,在数量性状上,尾粗桉叶片与作为父本的粗皮桉相近、尾细桉的则为父母本的中间型,与质量性状的特点一致。

表 3 亲本和杂交子代叶片的数量性状

Table 3 Leaf quantitative traits of parents and hybrids

树种 Species	长度 Length (cm)	宽度 Width (cm)	长宽比 Length/width	周长 Perimeter (m)	叶面积 Leaf area (cm <sup>2</sup> )	形状因子 Shape factor	叶柄长 Petiole length (cm)
尾叶桉 <i>Eucalyptus urophylla</i>	19.53 ± 0.72d	4.77 ± 0.13c	4.34 ± 0.27c	47.55 ± 1.56c	58.82 ± 1.63c	0.39 ± 0.03a	1.94 ± 0.39b
粗皮桉 <i>E. pellita</i>	23.45 ± 0.72b	6.17 ± 0.15a	3.82 ± 0.10d	52.96 ± 1.54b	73.96 ± 3.38a	0.34 ± 0.02b	2.47 ± 0.05a
细叶桉 <i>E. tereticornis</i>	34.16 ± 1.38a	3.98 ± 0.08e	8.64 ± 0.46a	73.49 ± 2.96a	70.05 ± 1.68a	0.17 ± 0.01d	2.43 ± 0.05a
尾粗桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. pellita</i>	21.64 ± 0.34c	5.54 ± 0.06b	3.96 ± 0.07d	54.59 ± 0.81b	74.04 ± 1.12a	0.33 ± 0.01b	2.38 ± 0.04a
尾细桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. tereticornis</i>	23.64 ± 0.51b	4.50 ± 0.08d	5.29 ± 0.18b	56.02 ± 1.34b	64.07 ± 1.38b	0.29 ± 0.01c	2.46 ± 0.07a

## 2.2 树种内的遗传变异

分析表明,各树种的家系间或个体间(亲本为个体间),大多数数量性状存在显著差异(表 4);但多数质量性状,如叶色、叶正反面色差、叶柄形状、叶尖类型等高度一致,无显著差异(未列出),仅叶面革质厚度、叶面朝向的差异极显著(表 4)。

作为亲本的尾叶桉和粗皮桉,树种内亲本间的差异特点并不相同。在形状上,尾叶桉不同个体的叶片大小、形状都差异显著;但不同个体的粗皮桉叶片大小虽差异大,但长宽比、形状因子却非常一致。两树种的个体间在叶片大小、叶面朝向差异显著,而叶色、叶革质厚度、叶柄和叶尖类型等差异极小。

在杂交种的家系间,性状的差异广泛而显著,与亲本间的差异特征一样,无论是尾粗桉还是尾细桉,叶的大小、形状、叶革质厚度、叶朝向在

家系间的差异均达显著水平;而且,即使是同一母本的不同杂种家系间,差异也可能显著,显示强的受特殊配合力控制特点。但是,杂交种家系无论数量性状还是质量性状,子代几乎均处于父、母本之间,超亲现象很少。在这两种杂交种中,尾细桉的家系水平超亲现象出现较多,且出现超亲的性状也更多,如 U2 × T2 (家系 7)的叶长小于双亲、叶宽却大于双亲,相应地其长宽比(5.03)显著小于母本(6.40)和父本(8.64);这个家系的叶面革质厚度也属超亲型,家系均值为 2.00,属革质厚的类型,而其双亲都为 1.00,属革质薄的类型。在尾粗桉中,U1 × P2 的叶面积属明显的超亲型,家系值为 80.62 cm<sup>2</sup>,显著大于母本(63.59 cm<sup>2</sup>)和父本(66.31 cm<sup>2</sup>)。经统计,尾细桉的超亲比例为 50.0%,尾粗桉的为 12.5%;尾细桉的超亲现象出现在所有性状中,可能的超亲性状为 100%,而尾粗桉的只

表 4 家系水平亲本和杂交子代叶片性状均值及多重比较

Table 4 Means and Duncan's multiple range test of leaf traits of parents and hybrids at family level

家系编号 Family No.	树种 Species	亲本 Parent		长度 Length (cm)	宽度 Width (cm)	长宽比 Length/width	叶面积 Leaf area (cm <sup>2</sup> )	革质厚度 Wax thickness	朝向 Orientation
		母本 Female	父本 Male						
1	UP	U1	P1	19.57 ± 2.76fg	5.23 ± 0.61e	3.77 ± 0.61ef	76.92 ± 12.90b	2.00 ± 0.00a	1.00 ± 0.00f <sup>*</sup>
2		U1	P2	20.79 ± 3.72ef	5.58 ± 0.49cd	3.76 ± 0.80ef	80.62 ± 12.42b <sup>*</sup>	2.00 ± 0.00a	1.00 ± 0.00f
3		U2	P1	24.27 ± 3.71cde	6.05 ± 0.81b	4.09 ± 0.88de	68.82 ± 10.60cd	1.72 ± 0.46c	2.28 ± 0.98d
4		U2	P2	23.68 ± 3.71cd	5.51 ± 0.82d	4.40 ± 1.03d	65.64 ± 8.54cdef	1.26 ± 0.45e	3.00 ± 0.00a <sup>*</sup>
5	UT	U1	T1	19.44 ± 2.97fg	5.19 ± 0.68e	3.77 ± 0.58ef	81.01 ± 16.95b	1.32 ± 0.48d	2.58 ± 0.51c
6		U1	T2	19.18 ± 2.91fg	5.14 ± 0.41e	3.76 ± 0.65ef	59.54 ± 8.32g <sup>*</sup>	1.00 ± 0.00f	1.00 ± 0.00f <sup>*</sup>
7		U2	T2	22.61 ± 3.40de <sup>*</sup>	4.49 ± 0.51f <sup>*</sup>	5.03 ± 0.41c <sup>*</sup>	61.25 ± 12.31efg	2.00 ± 0.00a <sup>*</sup>	3.00 ± 0.00a
8		U2	T3	25.44 ± 4.55bc	4.25 ± 0.70f	6.16 ± 1.58b	60.60 ± 10.40fg	1.32 ± 0.47d	3.00 ± 0.00a
9	U	U1		17.57 ± 3.20g	5.22 ± 0.42e	3.39 ± 0.68f	63.59 ± 7.37defg	1.00 ± 0.00f	2.00 ± 0.00e
10		U2		23.8 ± 2.86cd	3.79 ± 0.24g	6.40 ± 0.94b	48.41 ± 3.92h	1.00 ± 0.00f	1.00 ± 0.00f
11	P	P1		26.04 ± 2.60bc	7.07 ± 0.75a	3.74 ± 0.67ef	94.38 ± 10.89a	1.89 ± 0.33b	2.78 ± 0.67b
12		P2		22.48 ± 4.20de	5.83 ± 0.66bc	3.85 ± 0.55ef	66.31 ± 16.05cdef	2.00 ± 0.00a	1.00 ± 0.00f
13	T	T2		34.16 ± 4.14a	3.98 ± 0.25g	8.64 ± 1.39a	70.05 ± 5.04c	1.00 ± 0.00f	3.00 ± 0.00a

\*: 超亲表现; U: 尾叶桉; P: 粗皮桉; T: 细叶桉; UP: 尾粗桉; UT: 尾细桉。

\*: Transgressive inheritance; U: *Eucalyptus urophylla*; P: *E. pellita*; T: *E. tereticornis*; UP: *E. urophylla* × *E. pellita*; UT: *E. urophylla* × *E. tereticornis*.

出现在叶面积、叶朝向上, 占性状的 33.3%。

### 2.3 主成分分析

基于 12 个叶片形态性状的主成分分析表明, 特征值大于 1 的前 4 个主成分, 其累计贡献率达 77.72%, 基本可以反映亲本和杂交子代叶片形态性状的主要信息(表 5)。第 1 主成分中叶长、长宽比、形状因子的特征向量值都大于 0.80, 而在第 2、3 主成分中, 特征向量最大的为叶面积(0.72)和叶宽(0.42)。第 4 主成分中, 特征向量较大的有叶色和叶

片革质厚度。可见, 前 3 个主成分可以概括为数量性状因子, 第 4 主成分概括为质量性状因子。数量性状在叶片形态特征中占据主导地位, 其中叶长宽比、叶长、形状因子又占据主导地位, 在质量性状中叶色和叶片革质厚度占据主导地位。

### 2.4 聚类分析

基于这 12 个性状的聚类分析结果表明(图 1): 当平方欧氏距离为 5 时, 亲本和子代的 5 树种可分为 3 类: 粗皮桉和尾粗桉为第 I 类, 尾叶桉和尾细桉

表 5 叶片形态性状的主成分分析

Table 5 Principal component analysis of leaf morphological traits

	主成分 Principal component			
	PC1	PC2	PC3	PC4
叶面积 Leaf area	-0.29	0.72	0.41	-0.27
叶长 Leaf length	0.83	0.42	0.26	-0.02
叶宽 Leaf width	-0.62	0.5	0.42	-0.24
叶周长 Leaf perimeter	0.74	0.57	0.23	0.14
叶长宽比 L/W	0.95	0.02	-0.09	0.08
形状因子 Shape factor	-0.81	-0.13	-0.14	-0.36
叶色 Leaf color	-0.51	-0.22	0.41	0.61
叶正反面色差 Chromatism	0.70	0.22	-0.37	-0.12
叶面革质厚度 Wax thickness	-0.26	0.58	-0.18	0.57
叶柄长度 Petiole length	0.36	-0.48	0.36	0.13
叶尖 Leaf apex	-0.23	0.62	-0.37	0.02
叶朝向 Orientation	0.58	-0.29	0.32	-0.29
累积贡献率 Accumulating contribution rate /%	38.39	58.64	68.65	77.72

为第 II 类, 细叶桉单独为第 III 类; 当平方欧氏距离为 10 时, 则可分为 2 类: 粗皮桉、尾粗桉、尾叶桉、尾细桉为第 I 类, 细叶桉为第 II 类。可见, 尾叶桉与粗皮桉的杂交种与父本粗皮桉关系

紧密, 与母本尾叶桉的关系更远; 尾叶桉与细叶桉的杂交种与母本尾叶桉相近, 与父本细叶桉的关系远。在所有 5 个树种中, 细叶桉为差异最大的树种。

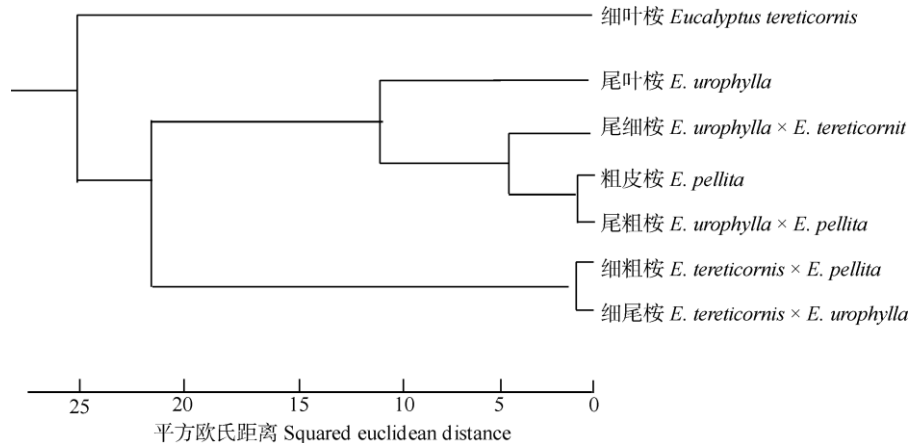


图 1 亲本和子代聚类分析

Fig. 1 Cluster analysis of parents and hybrid

### 3 结论和讨论

#### 3.1 树种间的遗传差异

作为亲本的尾叶桉、粗皮桉和细叶桉, 无论是叶片的质量性状还是数量性状都具有显著的差异, 但均表现出尾叶桉和粗皮桉相似度高, 与细叶桉差异大的特点。尾叶桉和粗皮桉的重要质量性状叶色、叶正反面色差、叶朝向都无显著差异; 反映叶形状的长宽比、形状因子差异显著。粗皮桉的叶面革质厚度(1.97)显著大于尾叶桉(1.00)。细叶桉则在叶色、叶正反面色差、叶朝向、叶长宽比、形状因子等性状与尾叶桉、粗皮桉均存在极显著差异。这与 3 树种的亲缘关系是一致的, 尾叶桉和粗皮桉同属横脉组树种, 亲缘关系很近; 而细叶桉属隆缘组, 与横脉组亲缘关系远<sup>[17]</sup>。

两杂交种与其亲本间的关系具有不同的特点。亲缘关系相近的尾叶桉与粗皮桉的杂交种尾粗桉, 在主要质量性状上与父母本均无显著差异, 而在叶面革质厚度、反映叶片形状和大小的参数(长宽比、形状因子、周长、叶面积)上均与父本无显著差异, 但与母本差异显著, 总体上与粗皮桉相似。以尾叶桉母本和粗皮桉父本进行杂交, 其子代生长性状显示出父本效应所起的作用大于母本, 子代更偏向于父本粗皮桉<sup>[18]</sup>, 本研究结果与其一致。而亲缘关系

较远的尾叶桉与细叶桉的杂交种(尾细桉)与亲本的关系则复杂很多, 绝大多数性状和母本、父本均有显著差异, 属于父母本的中间类型; 主要质量性状中, 叶色、叶正反面色差等与母本相似, 与父本显著相异; 叶面朝向则与父本相似, 与母本差异显著。同时, 一些质量性状出现超亲现象(如叶面革质厚度、叶尖类型)。

#### 3.2 树种内的遗传差异

在树种内的家系间或个体间, 数量性状的差异往往显著, 而大多质量性状稳定, 仅叶面革质厚度、叶面朝向的差异显著。杂交种家系的性状大多处于父母本之间, 也有超亲现象, 且尾细桉在家系水平的超亲频率显著高于尾粗桉, 尾细桉的超亲频率为尾粗桉的 4 倍、超亲性状数为尾粗桉的 3 倍。在切花菊(*Chrysanthemums morifolium*)杂交子代的观赏性状中也有很多超亲表现<sup>[19-20]</sup>, 类似的现象也发生在华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)和日本落叶松(*L. kaempferi*)种间杂交中<sup>[21]</sup>。

#### 3.3 特征性状

本研究的主成分分析表明, 数量性状是桉树叶片形态中的主导特征, 其中叶长宽比、叶长、形状因子为最主要的性状; 质量性状中叶色和叶片革质

厚度是主要性状,可作为桉树种叶片形态特征的主要区别性状。这些性状在何首乌(*Polygonum multiflorum*)<sup>[22]</sup>、灰木莲(*Manglietia conifer*)<sup>[23]</sup>、花椰菜(*Brassica oleracea* var. *botrytis*)<sup>[24]</sup>等植物中也是区别品种的重要指标。

### 3.4 聚类分析

聚类分析结果表明,杂交种尾粗桉属于偏父本型,尾叶桉和粗皮桉的杂交子代叶片更多地遗传了父本粗皮桉的特性;杂交种尾细桉属于偏母本型,尾叶桉和细叶桉的杂交子代叶片更多地遗传了母本尾叶桉的特性。随着亲本亲缘关系的不同,子代叶片特征的遗传控制也不同,让特定类型叶片的定向杂交配制变得较为困难。

本研究的意义在于,通过了解亲本与杂交子代叶片性状的遗传变异规律,为掌握桉树不同亲缘关系树种基因渗透中的叶片变化规律、配制特定叶形的桉树杂交种、鉴定桉树杂交子代等提供科学依据。本研究只是对桉树叶片形态性状进行了分析,后续还将对桉树的树皮、果实等性状做进一步的研究。

### 参考文献

- [1] BUSSOTTI F, POLLASTRINI M. Evaluation of leaf features in forest trees: Methods, techniques, obtainable information and limits [J]. *Ecol Ind*, 2015, 52: 219–230. doi: 10.1016/j.ecolind.2014.12.010.
- [2] LU H F, JIANG W, GHIASSI M, et al. Classification of *Camellia* (Theaceae) species using leaf architecture variations and pattern recognition techniques [J]. *PLoS One*, 2012, 7(1): e29704. doi: 10.1371/journal.pone.0029704.
- [3] THÓRSSON Æ T, PÁLSSON S, SIGURGEIRSSON A, et al. Morphological variation among *Betula nana* (diploid), *B. pubescens* (tetraploid) and their triploid hybrids in Iceland [J]. *Ann Bot*, 2007, 99(6): 1183–1193. doi: 10.1093/aob/mcm060.
- [4] SACK L, SCOFFONI C, MCKOWN A D, et al. Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological patterns [J]. *Nat Commun*, 2012, 3(3): 837–846. doi: 10.1038/ncomms1835.
- [5] GREGORY-WODZICKI K M. Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: Implications for estimating paleoclimate from fossil floras [J]. *Paleobiology*, 2000, 26(4): 668–688. doi: 10.1666/0094-8373(2000)026<0668:RBLMAC>2.0.CO;2.
- [6] ZHANG J. Growth, morphology and frost hardiness of F<sub>1</sub> genotypes of *Populus × canadensis* Moench cv. 'Neva' × *P. ussuriensis* Kom [D]. Baoding: Agricultural University of Hebei, 2012: 19–21.
- [7] SHI Y Z, LIU A Y, LI J W, et al. Heterosis and genetic analysis of fiber quality traits of interspecific hybrid of *G. hirsutum* L. × *G. barbadense* L. [J]. *Cott Sci*, 2008, 20(1): 56–61. doi: 10.3969/j.issn.1002-7807.2008.01.011.
- [8] WANG N J, CHEN J, JIANG J M, et al. Genetic analysis on fruits and seedlings characters variation of F<sub>1</sub> between *Carya cathayensis* and *C. illinoensis* [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci)*, 2011, 35(3): 141–144. doi: 10.3969/j.issn.1000-2006.2011.03.030.
- [9] PAN Z J, YI Z L, YANG S, et al. Study on genetic diversity of quantitative traits in the natural hybrid progeny of triploid *Miscanthus* [J]. *J Plant Genet Resour*, 2017, 18(5): 984–990. doi: 10.13430/j.cnki.jpgr.2017.05.022.
- [10] YIN H H, LI Q Z, LI H T, et al. Analysis of genetic diversity of the main agronomic and fibre quality characters of 134 foreign upland cotton germplasm [J]. *J Plant Genet Resour*, 2017, 18(6): 1105–1115. doi: 10.13430/j.cnki.jpgr.2017.06.012.
- [11] WAN S W, SONG F J, HAO J J, et al. Genetic diversity of agronomic traits in foreign pea germplasm resources [J]. *J Plant Genet Resour*, 2017, 18(1): 10–18. doi: 10.13430/j.cnki.jpgr.2017.01.002.
- [12] DONG H Y, LIU Q H, ZHOU Z C, et al. Correlation between heterosis in the growth of progeny and combining ability and genetic distance of the parents for *Pinus massoniana* [J]. *Sci Silv Sin*, 2017, 53(2): 65–75. doi: 10.11707/j.1001-7488.20170208.

- 11707/j.1001-7488.20170208.
- [13] JIN G Q, QIN G F, LIU W H, et al. Effects of mating manners on growth traits of *Pinus massoniana* and selection of cross combinations [J]. *Sci Silv Sin*, 2008, 44(6): 28–33. doi: 10.3321/j.issn:1001-7488.2008.06.006.
- 金国庆, 秦国峰, 刘伟宏, 等. 马尾松生长性状交配效应的遗传分析及杂交组合选择 [J]. *林业科学*, 2008, 44(6): 28–33. doi: 10.3321/j.issn:1001-7488.2008.06.006.
- [14] JIN G Q, QIN G F, LIU W H, et al. Genetic analysis of growth traits on tester strain progeny of *Pinus massoniana* [J]. *Sci Silv Sin*, 2008, 44(1): 70–76. doi: 10.3321/j.issn:1001-7488.2008.01.012.
- 金国庆, 秦国峰, 刘伟宏, 等. 马尾松测交系杂交子代生长性状遗传分析 [J]. *林业科学*, 2008, 44(1): 70–76. doi: 10.3321/j.issn:1001-7488.2008.01.012.
- [15] XIE Y J. Study on eucalyptus selection objectives and current situation of genetic resources in China [J]. *Eucalypt Sci Technol*, 2012, 29(2): 33–39. doi: 10.3969/j.issn.1674-3172.2012.02.007.
- 谢耀坚. 我国桉树种质资源现状及育种目标探讨 [J]. *桉树科技*, 2012, 29(2): 33–39. doi: 10.3969/j.issn.1674-3172.2012.02.007.
- [16] LUO J Z, XIE Y J, LIN Y, et al. LY/T 2600–2016, Guidelines for the conduct of tests for distinctness, uniformity and stability (DUS): *Eucalyptus* (*Eucalyptus*, subgenus *Symphyomyrtus* L'Herit) [S]. Beijing: Standards Press of China, 2016: 5–11.
- 罗建中, 谢耀坚, 林彦, 等. LY/T 2600–2016, 植物新品种特异性、一致性、稳定性测试指南: 桉属; 双蒴盖亚属 [S]. 北京: 中国标准出版社, 2016: 5–11.
- [17] WANG H R. A Chinese Appreciation of Eucalypts [M]. Beijing: Science Press, 2010: 10–11.
- 王豁然. 桉树生物学概论 [M]. 北京: 科学出版社, 2010: 10–11.
- [18] LU Z H. Genetic analysis and F<sub>1</sub> selection of *Eucalyptus urophylla* intraspecific and interspecific crossing combinations [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2009: 47–48.
- 陆钊华. 尾叶桉种内种间交配遗传分析及 F<sub>1</sub> 选择研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2009: 47–48.
- [19] LI F Y, YANG Y Y, WEN C, et al. Genetic analysis of ornamental characters in hybrid F<sub>1</sub> of *Chrysanthemum morifolium* [EB/OL]. Beijing: Sciencepaper Online. <http://www.paper.edu.cn/releasepaper/content/201601-507>.
- 李方圆, 杨云燕, 温超, 等. 切花菊杂交 F<sub>1</sub> 代观赏性状的遗传分析 [EB/OL]. 北京: 中国科技论文在线. [2016-01-25]. <http://www.paper.edu.cn/releasepaper/content/201601-507>.
- [20] YANG Y Y, WEN C, WANG K Y, et al. Heredity analysis of several characters in F<sub>1</sub> hybrid generation of cut-flower chrysanthemums [J]. *J China Agric Univ*, 2015, 20(5): 179–187. doi: 10.11841/j.issn.1007-4333.2015.05.24.
- 杨云燕, 温超, 王珂永, 等. 切花菊杂交 F<sub>1</sub> 代若干性状的遗传分析 [J]. *中国农业大学学报*, 2015, 20(5): 179–187. doi: 10.11841/j.issn.1007-4333.2015.05.24.
- [21] ZHANG H J, DAI J F, LIN Y. Variation of crossability and seed shape of *Larix principis-rupprechtii* and *Larix kaempferi* interspecific hybrids [J]. *J NW A F Univ (Nat Sci)*, 2015, 43(9): 36–42. doi: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2015.09.006.
- 张鸿景, 代剑峰, 林艳. 华北落叶松与日本落叶松种间杂交亲和性及种子形态的变异研究 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2015, 43(9): 36–42. doi: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2015.09.006.
- [22] WEI Y M, WANG L H, CAO F L, et al. Variation and cluster analysis on leaf characters from different provenance sources of *Polygonum multiflorum* Thunb [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2010, 38(32): 18136–18139. doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2010.32.058.
- 韦艳梅, 王凌晖, 曹福亮, 等. 何首乌不同种源的叶性状变异及聚类分析 [J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(32): 18136–18139. doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2010.32.058.
- [23] WEN S N, ZHONG C L, JIANG Q B, et al. Phenotypic diversity analysis of seedling leaf traits of *Manglietia confifera* Dandy [J]. *Bull Bot Res*, 2017, 37(2): 288–297. doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2017.02.018.
- 文珊珊, 仲崇禄, 姜清彬, 等. 灰木莲种源幼苗叶片性状表型多样性分析 [J]. *植物研究*, 2017, 37(2): 288–297. doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2017.02.018.
- [24] ZHU S Y, ZHANG X L, LIU Q, et al. Principal component analysis and cluster analysis for main morphological characteristics of cauliflower inbred lines [J]. *J Plant Genet Resour*, 2012, 13(1): 77–82. doi: 10.3969/j.issn.1672-1810.2012.01.013.
- 朱世杨, 张小玲, 刘庆, 等. 花椰菜自交系主要形态性状的主成分分析和聚类分析 [J]. *植物遗传资源学报*, 2012, 13(1): 77–82. doi: 10.3969/j.issn.1672-1810.2012.01.013.