第 36 卷 第 2 期
2000 年 3 月

林 业 科 学
SCIENTIA SILVAE SINICAE

Vol. 36, No. 2
Mar., 2000

马尾松木材化学组分的遗传控制及对木材育种的意义*

周志春
(中国林业科学研究院亚热带林业研究所 富阳 311400)
李光荣 黄光霖 陈炳星 林尧珂
(福建省南平造纸厂 南平 353000)

摘 要: 本文利用 13 年生马尾松子代测定林的 20 个自由授粉家系的木材试样,着重研究木材化学组分的遗传学问题。研究结果表明,木材化学组分、基本密度和生长性状在家系间的差异都达到了极显著水平,并受中等至强度的遗传控制。在 6 个木材化学组分中,灰分、戊聚糖和 1 % NaOH 抽出物含量的遗传力较高,木质素、综纤维素和热水抽出物含量的遗传力稍低。生长性状与木材密度呈显著的负相关,而与木材化学组分相关性很小,似相互独立。遗传相关认为灰分和热水抽出物含量可分别作为综纤维素和木质素的间接选择指标。由于综纤维素和木质素含量在家系间的绝对差异较小,仅为 2 % ~ 3 %,对选育的实际意义不大。可选择综纤维素含量高的优株进行无性繁殖加以利用。

关键词: 马尾松, 木材化学组分, 遗传控制, 木材育种

GENETIC CONTROL OF WOOD CHEMICAL COMPOSITIONS AND ITS IMPLICATION FOR WOOD BREEDING OF MASSON PINE

Zhou Zhichun
(*The Research Institute of Subtropical Forestry CAF Fuyang* 311400)
Li Guangrong Huang Guanglin Chen Bingxing Lin Yaoke
(*Nanping Paper Mill of Fujian Nanping* 353000)

Abstract: The wood samples of 20 open-pollinated families taken from a 13-year-old progeny test of masson pine were used to study the genetics of wood chemical compositions including percentages of ash, pantosan, lignin, holocellulose, hot-water extractive and 1 % NaOH extractive. The results showed that there were significant differences between families tested for wood chemical compositions, basic density and growth traits which were found to be under moderate or strong genetic control. Among 6 chemical components of wood, the heritabilities of contents of ash, pantosan and 1 % NaOH extractive were higher than ones of content of lignin, holocellulose and hot water extractive. The growth traits such as tree height, diameter at breast height and stem volume were significantly and negatively related to wood basic density and seemed to be independent of wood chemical components. Genetic correlations suggest that ash and hot-water extractive content could be good indicators to predicate percentage holocellulose and lignin respectively. The absolute differences between families for holocellulose and lignin content are small, however,

收稿日期: 1998-08-04。
基金项目: "九五"国家科技攻关"马尾松优质纸浆用材树种良种选育及培育技术研究"专题(96-011-01-01)及中国林业科学研究院亚热带林业研究所与福建省南平造纸厂科技合作内容。
* 参加研究的还有福建省南平造纸厂罗玉仙、杨林、陈静,福建省邵武市卫闽林场蔡天贵、赵世荣等,敬此谢忱。

i.e.2 to 3 %,suggesting that it is impractical to breed for increased cellulose content through a selection program. The differences among individuals or clones can be utilized through vegetative propagation.

Key words: Masson pine, Wood chemical composition, Genetic control, Wood breeding

大量研究证实,多数木材性状在不同遗传控制水平上存在着丰富的遗传变异,受较强的遗传控制,对遗传操纵较为敏感(Zobel,1989)。虽然培育生长快、树形良好、适应性强的树木是人们的主要目的,但在林木育种方案中包含木材改良这个次程序,将对整个林业都无疑是有利可图的。据 Campinhos 报道,Aracruz 公司利用综纤维素含量高的桉树无性系后,可使制浆得率从 47 %提高到 51 %(Zobel,1983)。Zobel 等在巴西对桉树经过 3 个阶段的无性系选育,材性均一性得到了改善,木材密度变异范围从 0.35 ~ 0.85g/cm^3 变为 0.52 ~ 0.63 g/cm^3,纤维产量也大幅度提高,10 个最佳无性系的木材产量从 36 m^3/hm^2/年提高到 70 m^3/hm^2/年(Campinhos,1980)

从众多文献报道来看,木材育种仅涉及木材密度和纤维长度等少数几个性状,而对其它指标的研究较少。虽然木质素、纤维素和抽出物含量等木材化学组分是影响制浆过程和浆纸性能的重要因子,但由于人们对其遗传改良所取得的效果信心不足,加之测定和评价的费用很高,因而对木材化学组分的遗传式样所知甚少(Zobel,1966;Jett,1977)。

马尾松是中国主要的乡土造林树种,其木材是最重要的针叶浆原料。近十年来,马尾松木材遗传学研究和木材育种受到了广泛重视,取得了一定的进展(秦国峰,1995)。期间,中国林业科学研究院亚热带林业研究所和福建省南平造纸厂合作,摸清了马尾松天然林木材化学组分和浆纸性能的地理模式(周志春,1995),在造纸材优良种源区确定的基础上(周志春,1993),对 30 个优良产地的木材化学组分和浆纸性能进行了测定,依据纸浆产量、浆纸性能和吨干浆材耗量等综合评选出 6 个最佳产地(秦国峰,1995)。本文将利用设置在福建省闽北地区的马尾松自由授粉家系测定林材料,首次系统研究木材化学组分的遗传学问题,为正确制定造纸材育种计划和策略提供科学理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验材料

试材取自设立在福建省邵武市卫闽林场的 13 年生马尾松子代测定林,该测定林 1984 年春利用裸根苗营造,完全随机区组设计,9 次重复,5 株单行小区,株行距为 1.5 m × 2 m,目前试验林保存完整。参试的 80 个家系(另加 1 个当地对照)来自福建省马尾松天然林主要分布区内选出的优树,多数属于武夷山脉优良种源区。1997 年 3 月进行全林调查,测定树高和胸径,用部颁标准公式估算单株树干材积。在每一试验重复小区中,选择一生长最佳株,在其胸高上坡方位用生长锥钻取一髓心至树皮的完整无疵木芯,测定木材基本密度。同时,选择其中 20 个生长较优异的家系,5 次重复,在每重复小区内,伐倒一株平均木,共 100 株,用于木材化学组分分析和制浆造纸。不同家系和家系内不同个体的制浆造纸试验结果将在另文中报道。

1.2　试材处理和木材化学组分分析

伐倒后树木及时人工剥皮,按单株全树削片,经网筛和人工剔除不合格木片后充分混合,从中随机取得用于木材化学组分测试的木样,其它则装入塑料桶内平衡水分以备制浆造纸试验之用。人工将随机取得的木样削成火柴棍大小,经粉碎,筛选 40 ~ 60 目木粉为试样。测定项目有灰分、热水抽出物、1 %NaOH 抽出物、戊聚糖、木质素、综纤维素含量 6 项,分别按国家标准 GB2677:2 - 81、4 - 81、5 - 81、9 - 81、8 - 81 和 10 - 81 进行测试。综纤维素含量的测定与国标略有不同,即多加了一次亚氯酸钠。

木芯基本密度采用最大含水量法测定。

1.3　性状遗传分析

性状方差分析按线性模型 $y_{ij} = u + b_j + f_j + e_{ij}$ 进行,式中 y_{ij} 为第 i 重复第 j 家系的测定值,u 为固定的总体平均值,b_i 为第 i 重复的固定效应,f_j 为第 j 家系的随机效应,$E(f_j) = 0$,$\mathrm{var}(f_j) = \sigma^2_f$,$e_{ij}$

为第 ij 小区的随机误差 , $E(eij)=0$,$\mathrm{var}(eij)=\sigma 2e$,可看作家系内效应。以上所有因子间的协方差为 0 ,$\Sigma bi=0$ 。性状单株和家系遗传力、性状间遗传相关等参数估算参见 Falconer(1981) 。

表 1 20 个自由授粉家系的单株树干材积、基本密度和木材化学组分之均值

Tab.1 Average of stem volume, basic density and wood chemical compositions of 20 open-pollinated families

家系号 No. of family	单株材积 Stem volume (m^3)	基本密度 Basic density (g/cm^3)	木材化学组分(%) Content of wood chemical compositions					
			灰分 Ash	戊聚糖 Pantosan	木质素 Lignin	综纤维素 Holocellulose	热水抽出物 Hot-water extractive	1 % NaOH 抽出物 1 % NaOH extractive
3	0.0318	0.4058	0.256	13.37	27.44	77.50	2.12	13.30
5	0.0216	0.3951	0.256	14.16	28.62	77.35	2.72	14.04
19	0.0391	0.3714	0.244	13.26	27.86	79.71	2.07	12.88
22	0.0279	0.3494	0.280	13.42	27.96	79.21	2.28	12.81
24	0.0331	0.3889	0.228	12.40	28.39	76.30	2.26	12.18
27	0.0328	0.3498	0.272	13.42	27.94	79.98	2.57	11.90
30	0.0315	0.3794	0.268	13.32	27.81	77.97	2.46	12.00
31	0.0301	0.3521	0.264	14.28	29.10	79.78	2.75	12.64
35	0.0324	0.3499	0.256	13.60	27.95	80.10	2.18	12.58
39	0.0337	0.3667	0.234	13.31	27.84	79.50	2.26	12.26
42	0.0372	0.3553	0.264	13.66	28.60	79.28	2.69	13.24
51	0.0384	0.3590	0.288	13.60	27.20	78.68	2.42	13.86
55	0.0344	0.3497	0.354	13.48	28.06	79.05	2.58	13.24
56	0.0348	0.3602	0.350	13.25	28.11	80.67	2.71	13.34
59	0.0310	0.3837	0.350	14.12	27.63	79.74	2.72	12.88
64	0.0360	0.3719	0.304	14.15	27.58	77.59	3.15	13.85
65	0.0248	0.3822	0.266	13.42	27.49	78.83	2.52	13.04
66	0.0318	0.3758	0.294	13.71	27.46	79.80	2.73	12.20
69	0.0382	0.3927	0.306	13.43	27.79	78.32	2.56	13.07
77	0.0331	0.3736	0.302	14.30	28.69	78.26	2.70	12.93

2 结果与分析

2.1 木材化学组分在家系间和家系内个体间的遗传差异

表 1 列出了 20 个家系木材化学组分、基本密度和单株树干材积的平均值。性状方差分析表明(表 2) ,研究的所有性状在家系间都存在着极显著的差异 ,然而进一步研究发现 ,木材化学组分在家系间的绝对差异是比较小的 ,如戊聚糖和木质素在家系间的绝对差异都为 1.9 % ,综纤维素的差异也仅 3.8 % ,这不足以进行深入的选育。与木材化学组分不同 ,生长性状和木材基本密度在家系间的绝对差异对林木育种学家是非常有吸引力的 ,简单的家系选择就可望获得相当大的遗传进展。

与家系间的差异相比 ,除灰分外 ,木材化学组分在家系内个体间的差异更大。从表 3 可发现除灰分外的 5 个木材化学组分其家系间方差与家系内方差之比在 0.11 ~ 0.41 间 ,家系内个体选择和育种具有较大的现实意义。图 1 表示综纤维素含量在个体间的变异式样 ,发现综纤维素含量基本上呈正态分布 ,变异幅度从 71 % ~ 83 % ,相差 12 %左右 ,多数树木的综纤维素含量在 78 % ~ 81 %间 ,可选择综纤维素含量高的植株通过无性繁殖加以利用。然而由于家系间综纤维素含量的绝对差异很小 ,通过选择综纤维含量高的优树建立无性系种子园以获得一般配合力 ,看来难以成功。与综纤维含量相比 ,个体间木质素含量的变异范围相对较小 ,仅 4 %左右 ,选择的意义不大。

表 2　生长、基本密度和木材化学组分的方差分析

Tab.2　Analysis of variation for growth, basic density and wood chemical compositions

性状 Traits	区组 Block	家系 Family	机误 Error
树高 Tree height	6.056376(8)	0.797656**(80)	0.439899(620)
胸径 DBH	33.941100(8)	5.788921**(80)	2.161086(620)
单株树干材积 Stem volume	0.001476(8)	0.000254**(80)	0.000100(620)
基本密度 Basic density	0.012276(8)	0.003349**(80)	0.001122(608)
灰分 Ash	0.000233(4)	0.006835**(19)	0.001241(75)
戊聚糖 Pantosan	0.572754(4)	1.020498**(19)	0.337333(75)
木质素 Lignin	0.347656(4)	1.196546**(19)	0.604271(75)
综纤维素 Holocellulose	2.737500(4)	5.784211**(19)	3.017833(75)
热水抽出物 Hot-water extractive	0.560491(4)	0.357217**(19)	0.230691(75)
1 %NaOH 抽出物 1 %NaOH extractive	0.568945(4)	1.881785**(19)	0.735984(75)

这里有一点要说明的是,在测定综纤维素含量时虽然较 GB2677:10 - 81 多加了一次亚氯酸钠处理,但测定值还是偏高,这也许是试验系统误差,对品种间的对比和遗传分析无妨。表中列出的综纤维素含量未减去 3 %的平均残留木质素。

2.2　木材化学组分的遗传控制

生长性状、基本密度和木材化学组分的单株和家系遗传力估算值列于表 3,发现研究性状都受中等至强度的遗传控制。在 6 个木材化学组分中,灰分含量、戊聚糖含量和 1 %NaOH 抽出物是遗传性很强的性状,其家系和单株遗传力分别在 0.60 和 0.95 以上,而木质素含量、综纤维素含量和热水抽出物的遗传力略低,家系和单株遗传力分别在 0.34 ~ 0.50 和 0.40 ~ 0.66 之间。研究发现木材基本密度也是一个呈高度遗传的一个木材性状,遗传力估算值远高于先前的报道(周志春,1994)。

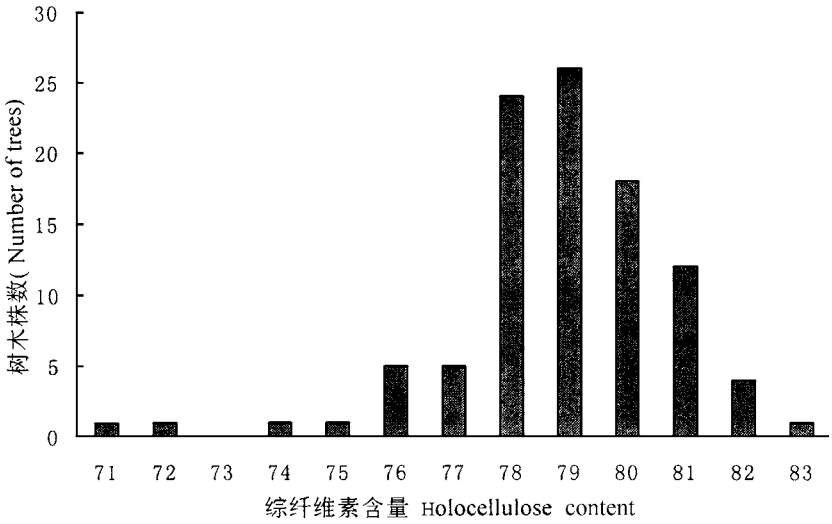


图 1　综纤维素含量在个体间的变异式样

Fig.1　Variation pattern among individuals in holocellulose content

2.3　木材化学组分与生长性状和木材密度的遗传相关

研究性状间的遗传相关,对于林木育种学家进行有效的选育极其重要,特别是由于木材化学组分的测定非常耗时费财,通过性状相关分析,可以进行有效的间接选择。从表 4 可知高、径和材积生长与木材基本密度呈显著的负相关,遗传相关系数在 - 0.49 ~ - 0.56 之间,虽然选择木材产量高的家系往往致使木材密度的下降,但在生产中仍然可以选择相当数量的生长快木材密度大的家系,这已得到实

践的证实。生长性状与木材化学组分间多呈微弱的正相关至微弱的负相关,两类性状似相互独立。试验观察到戊聚糖的差异与木材密度没有密切的关系,而综纤维素含量与木材基本密度呈极显著负相关,但由于综纤维素含量在家系间的绝对差异甚微,这一相关关系的实际意义不大。发现灰分含量与综纤维素,热水抽出物与戊聚糖和木质素间遗传相关非常显著,内在原因尚不清楚。由于灰分和热水抽出物含量较易测定,可将灰分含量作为综纤维素,热水抽出物作为戊聚糖和木质素的间接选择指标。表 4 还发现灰分含量与抽出物含量相关紧密。

表 3 生长、基本密度和木材化学组分的遗传参数估算

Tab.3 Estimation of genetic parameters for growth, basic density and wood chemical compositions

性状 Traits	平均值 Mean	变异幅度 Range	家系间方差/家系内方差 Variance between family/ variance within family	单株遗传力 $h^2 i$	家系遗传力 $h^2 f$
树高 Tree height(m)	7.19	6.24 ~ 7.80	0.0904	0.33	0.45
胸径 DBH(cm)	9.86	7.30 ~ 11.62	0.1865	0.63	0.63
单株树干材积 Stem volume(m^3)	0.0300	0.0148 ~ 0.0441	0.1700	0.58	0.61
基本密度 Basic density(g/cm^3)	0.3738	0.3402 ~ 0.4165	0.2201	0.72	0.67
灰分 Ash(%)	0.282	0.228 ~ 0.354	0.9017	0.99	0.82
戊聚糖 Pantosan(%)	13.58	12.40 ~ 14.30	0.4050	0.99	0.67
木质素 Lignin(%)	27.98	27.20 ~ 29.10	0.1960	0.66	0.50
综纤维素 Holocellulose(%)	78.85	76.30 ~ 80.10	0.1833	0.62	0.48
热水抽出物 Hot-water extractive(%)	2.52	2.07 ~ 3.15	0.1100	0.40	0.34
1%NaOH 抽出物 1%NaOH extractive(%)	12.9	11.90 ~ 14.04	0.3114	0.95	0.61

表 4 生长性状、基本密度和木材化学组分间遗传(下三角)和表型(上三角)相关系数

Tab.4 Genotypic (below diagonal) and phenotypic (above diagonal) correlations among growth, basic density and chemical compositions

性状 Traits	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
树高 Tree height		0.70	0.78	-0.28	-0.16	0.31	-0.25	0.19	-0.21	-0.33
胸径 DBH	0.80		0.98	-0.40	0.29	-0.01	0.22	0.33	0.07	-0.01
单株树干材积 Stem volume	0.85	0.98		-0.38	0.21	-0.06	-0.22	0.30	0.04	-0.07
木材基本密度 Basic density	-0.49	-0.58	-0.56		-0.11	-0.08	-0.31	-0.24	-0.15	0.02
灰分 Ash	-0.14	0.23	0.17	-0.17		0.33	-0.15	0.27	0.55	0.31
戊聚糖 Pantosan	-0.17	-0.05	-0.08	0.05	0.37		0.24	0.19	0.65	0.40
木质素 Lignin	-0.18	-0.22	-0.21	0.22	-0.26	0.30		-0.04	0.20	-0.06
综纤维素 Holocellulose	0.01	0.20	0.16	-0.67	0.50	0.19	-0.04		-0.01	-0.26
热水抽出物 Hot-water extractive	-0.28	-0.04	-0.08	-0.07	0.92	0.99	0.73	0.24		0.33
1%NaOH 抽出物 1%NaOH extractive	-0.26	0.04	0.01	0.16	0.44	0.71	-0.10	-0.36	0.30	

3 讨论

对木材化学组分变异和遗传的研究远不及木材密度和纤维形态那样深入和广泛,从仅有的几篇报道来看,木材各化学组分的遗传式样是不相同的。发现火炬松木材多糖含量在家系间非常一致,且多糖差异与木材密度无关(Zobel,1971),综纤维素和 α-纤维素含量的主要差异来源于株间,家系变异很小,似以非加性方式遗传。对花旗松和异叶铁杉的研究也发现木材纤维素的变异几乎来自个体间

(Wellwood,1962)。而 Einespahr 等则发现湿地松和美洲山杨的木质素呈强度遗传,广义遗传力为 0.72 (Euespahr,1964)。本文研究了马尾松 6 个木材化学组分在家系间的差异和遗传特性,虽然木材化学组分在家系间差异非常显著,并受中等至强度的遗传控制,但家系间的绝对差异较小,仅为 2%~3%,要指望通过家系选择来提高木材综纤维素含量是不切合实际的,选择综纤维素含量高的个体建立无性系种子园以利用一般配合力,也将难以取得预期的效果。与家系差异相比较,木材化学组分在个体间的差异对木材育种具有现实意义,特别是综纤维素含量这一组分,在个体间的变化范围从 71%~83%,可以选择那些生长快、木材密度大和纤维素含量高的个体通过无性繁育加以利用。然而马尾松属难生根树种,虽已突破扦插繁殖关,但规模繁殖还比较困难;离体微繁技术虽有一定进展,但与生产应用还有相当的距离,因此通过营养繁殖利用综纤维素在个体间的差异似不容乐观。

马尾松材积生长和木材密度在家系间的差异很大,材积生长量最高家系是最低家系的 3 倍,而木材基本密度在家系间的绝对差值在 0.08 g/cm^3 左右,木材产量和木材密度应是马尾松造纸材育种的主要内容。虽然生长性状与木材密度在家系水平上呈显著的负遗传相关,但由于两类性状的变异幅度大,在育种实践中仍然可以选出产量高、木材密度大的家系。生长性状与木材化学组分相关性很小,对木材化学性质育种与产量改良的关系难以把握。由于不同家系的纤维素和木质素等组分含量的变异范围相对较小,综纤维素含量与木材密度虽呈显著负相关,但对育种学家来说意义不大。从本研究结果来看,对木材化学组分的直接选择是比较困难的。而通过对诸如树干通直度和分枝大小等形质指标的间接选择较为容易。树干通直、分枝习性良好的树木品系,其应压木含量低,相应地综纤维素含量高而木质素含量低。在将提高单位面积纸浆产量作为马尾松造纸材遗传改良的主要内容时(这里主要涉及单株树干材积、木材密度、制浆得率和成活率等指标),不应忽视树干通直度和分枝习性等形质的改良。

参 考 文 献

秦国峰,周志春,李光荣等.马尾松造纸材的变异、遗传和选择育种策略.林业科学研究,1995a,8(5):506~513

秦国峰,周志春,李光荣等.马尾松造纸材最优产地的确定,林业科学研究,1995b,8(3):266~272

周志春,傅玉狮,吴天林.马尾松生长和材性的地理遗传变异及最优种源区的划定.林业科学研究,1993,6(5):556~564

周志春,金国庆,周世水.马尾松自由授粉家系生长和材质的遗传分析及联合选择.林业科学研究,1994,7(3):323~328

周志春,秦国峰,李光荣等.马尾松天然林木材化学组分和浆纸性能的地理模式.林业科学研究,1995,8(1):1~6

Campinhos E. More wood of better quality through intensive silviculture with rapid-growth improved Brazilian Eucalyptus. Tappi,1980,63(11):145~147

Einespahr D W, Goddard R E, Gardner H S. Slash pine wood and fiber property heritability study. Silvae Genetica,1964,13:103~109

Falconer D S. Introduction to quantitative genetics, second edition. Longman Press, New York,1981,340

Jett J B, Weir R, Barker J A. The inheritance of cellulose in loblolly pine. Tappi for Biol Comm Meet Madison, Wisconsin,1977,4

Wellwood R W, Smith J G. Variation in some important qualities of wood from young Douglas-fir and hemlock trees. Res Pap 50 Univ Brit Columbia Vancouver, Canada,1962,15

Zobel B J, Stonecypher R, Browne C, Kellison R C. Variation and inheritance of cellulose in southern pines. Tappi,1966,49:383~387

Zobel B J. Genetic manipulation of wood of the southern pines including chemical characteristics. Wood Sci Technol,1971,54:255~271

Zobel B J, Campinhos E, Ikemori Y. Selecting and breeding for desirable wood. Tappi,1983,66(1):70~74

Zobel B J, Van Buijtenen J P. Wood variation: its causes and control. Springer-Verlag, Berlin,1989,393