

林学基础研究系列



白桦种群的材性变异与 木材腐朽的分子机理探析

杨传平 尚 洁 刁桂萍 闫绍鹏 王秋玉◎著



科学出版社

白桦种群的材性变异与木材 腐朽的分子机理探析

杨传平 尚 洁 刁桂萍

著

闫绍鹏 王秋玉

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

本书在白桦天然种群木材理化性质遗传变异研究的基础上,根据白桦木材易腐朽的特点,从木材特性和木腐菌侵染机制入手探讨其木质纤维素降解酶活性和降解相关基因多样性的变化。同时,以白桦木材和两种典型的白桦专性腐朽菌——木蹄层孔菌(白腐菌)和桦剥管菌(褐腐菌)为研究材料,采用转录组的高通量测序和蛋白质双向电泳技术检测白桦木材腐朽过程中的基因和蛋白质表达水平的变化,为最终揭示白桦木材腐朽的分子机制,以及木材的保护和经济真菌的利用提供依据。

本书的读者对象主要为国内从事林业、森林培育和森林保护等专业的研究人员,以及高校相关专业的教师 and 研究生等。

图书在版编目(CIP)数据

白桦种群的材性变异与木材腐朽的分子机理探析 / 杨传平等著. —北京: 科学出版社, 2018.2

ISBN 978-7-03-054752-1

I. ①白… II. ①杨… III. ①白桦-基因变异-研究 VI. ①S792.153

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2017)第 246366 号

责任编辑: 张会格 / 责任校对: 郑金红

责任印制: 张 伟 / 封面设计: 刘新新

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

北京京华虎彩印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2018 年 2 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

2018 年 2 月第一次印刷 印张: 22 3/4

字数: 537 000

定价: 198.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

前 言

白桦适应性强,天然更新快,在我国东北地区分布面积最广,占全国桦木类的 87%,而且在阔叶树中白桦的蓄积量最大,是全国所有杨树栽培品种总蓄积量之和。它的材质优良,具有纹理细致、颜色洁白、表面光滑度高、木质素含量低等独有特点,因此,是传统的单板、胶合板生产中最适宜和最重要的原料。同时,它可作工艺材、家具材、纸浆材等,在餐饮业和医药业中也被广为利用。“八五”以前,在我国林业传统的粗放式经营中,对白桦几乎未采取任何良种选育和培育措施,甚至在次生林经营改造时,白桦也是首先被伐除的对象。“八五”以后,白桦被列为国家科技攻关的树种,育种目标主要是单板类人造板材以及纸浆材良种选育,为白桦木材品质定向改良及木材产量和质量的综合选育奠定良好的基础。

木材腐朽是林业生产和木材使用的最主要病害,每年都会给各个国家造成重大的经济损失。现有的木材防腐剂的使用对环境存在着潜在的风险,因此,对木材腐朽机制的研究与耐腐朽树种和品种的选育一直是国内外关注的重点。白桦是极易腐朽的树种,心材腐朽最严重,既可被白腐菌侵染,也能被褐腐菌侵染。一般小径木的立木病害率较小,随树龄的增加病害率增大,老龄立木的病害情况极为严重。一般情况下,病原真菌自外向内侵入,木材变为黄白色棉絮状,并出现黑色线带、材质变脆等多种现象,严重时木材失去利用价值。因此,白桦作为木材腐朽的研究对象具有广泛的研究基础和重要的实际意义。同时,与使用木材防腐剂相比而言,通过传统的林木育种技术筛选天然耐腐的白桦种群和个体来培育白桦新品种,是一种环境友好的处理技术。

本书总结近年来的研究成果,对白桦天然种群的木材材质性状在群体间和群体内的变异规律进行全面系统分析,利用白桦天然种群内个体间生长和材性变异强度大的特点,在白桦天然种群内筛选对木材腐朽菌的抗腐和易腐植株,检测抗腐易腐植株之间的材性差异特点,为今后利用这种变异进行白桦木材品种改良、培育抗腐朽的白桦单板材和易腐朽的白桦纸浆材奠定基础,也为其他树种的森林培育、环境保护、生物制浆和木材利用等方面提供有用信息。

以白桦木材和两种典型的白桦木材专性腐朽菌——木蹄层孔菌(白腐菌)和桦剥管菌(褐腐菌)为研究材料,采用常规生物学技术、转录组的高通量测序和蛋白质双向电泳技术检测两菌种在白桦木材腐朽过程中的理化特点、基因和蛋白质表达水平的变化,探讨其木质素、纤维素、半纤维素降解相关酶活性和降解相关酶基因以及其他相关基因和蛋白质的表达变化;同时,采用红外光谱技术研究木材腐朽过程中木质纤维素各组分官能团损失状况。为最终揭示白桦木材腐朽的分子机制,为今后新一代快速高效木质纤维素酶系和工程菌的研发提供技术支持,为白桦木材保护和经济真菌的利用提供依据。

参加本书写作的主要人员有东北林业大学的杨传平教授(第1章),王秋玉教授(第2章),刁桂萍副教授(第5、第9章),闫绍鹏高级工程师(第3、第4、第7章);北方民族大学的尚洁副教授(第6、第8章)。刘欣博士和赵敏、吕世翔、徐烨、王玉英、曹宇、李海峰、彭木等硕士在本书的数据收集和整理分析过程中给予了支持和帮助,以及科学出版社责任编辑为本书的出版付出了辛勤劳动,在此一并致以衷心的感谢。

杨传平

2017年11月10日

目 录

1 绪论	1
1.1 白桦与白桦木材特点	1
1.1.1 白桦生物学特征	1
1.1.2 白桦的分布	1
1.1.3 白桦的木材特点	2
1.1.4 国内外白桦研究历史与现状	3
1.2 木材与木材材性	5
1.2.1 木材	5
1.2.2 木材材性	6
1.3 木材腐朽菌	11
1.3.1 木材腐朽菌的特征与分布	11
1.3.2 木材腐朽菌的研究现状	14
1.3.3 木材腐朽菌的酶学特性	16
1.4 木材腐朽的特点与木材天然抗腐性	20
1.4.1 木材腐朽与腐朽类型	20
1.4.2 木材腐朽后的主要成分变化	21
1.4.3 木材腐朽的酶学原理	22
1.4.4 木材的天然耐腐性与木材主要化学成分的关系	23
参考文献	28
2 白桦天然种群木材材性变异	39
2.1 白桦天然种群木材物理性质的变异	39
2.1.1 实验材料	39
2.1.2 实验方法	39
2.1.3 白桦种群木材纤维性状变异	43
2.1.4 白桦种群木材基本密度变异	50
2.1.5 白桦木材胞壁率变异分析	52
2.1.6 白桦木材微纤丝角变异	54
2.1.7 白桦木材组织比量变异	56
2.1.8 白桦木材小拉伸强度变异	60
2.1.9 白桦木材年轮宽度变异	61
2.1.10 白桦木材性状的相关性	63
2.1.11 结论与讨论	67

2.2 白桦天然种群木材化学性质的变异·····	68
2.2.1 实验材料与方法·····	68
2.2.2 白桦化学成分在种群间与种群内的变异·····	76
2.2.3 白桦种群间木材化学成分含量与地理、气候因子的相关性分析·····	89
2.2.4 白桦种群间木材化学成分含量与材性性状相关性分析·····	90
2.2.5 小结·····	91
参考文献·····	91
3 白桦木材腐朽的耐受性变异·····	93
3.1 实验材料·····	93
3.2 实验方法·····	93
3.2.1 白桦木材天然耐腐性测定·····	93
3.2.2 白桦木材总酚含量检测·····	94
3.2.3 白桦木材总黄酮含量检测·····	95
3.2.4 数据处理·····	96
3.3 白桦木材腐朽后重量损失率的株间方差分析·····	96
3.4 白桦木材腐朽后重量损失的频度分布·····	97
3.5 白桦抗腐和易腐群体的筛选·····	98
3.6 抗腐和易腐白桦群体木材主要化学成分比较·····	99
3.6.1 抗腐和易腐白桦群体腐朽木材的主要化学成分比较·····	99
3.6.2 抗腐和易腐白桦群体新鲜木材的主要化学成分比较·····	101
3.7 抗腐和易腐白桦群体总酚和总黄酮含量比较·····	104
3.7.1 总酚含量测定方法的比较·····	104
3.7.2 抗腐和易腐白桦群体新鲜木材总酚含量比较·····	107
3.7.3 总黄酮含量测定的标准曲线的绘制·····	108
3.7.4 抗腐和易腐白桦群体新鲜木材中总黄酮含量比较·····	109
3.8 白桦耐腐和易腐群体木材理化性质间的相关分析·····	111
3.9 不同菌种对白桦木材降解能力比较与菌种选择·····	112
3.9.1 木材腐朽菌腐朽白桦木材后的质量、纤维素与木质素损失率比较·····	113
3.9.2 白桦腐朽木材与新鲜木材主要化学成分比较·····	113
3.9.3 腐朽后白桦木材主要化学成分含量与木材纤维素、木质素损失率 的相关分析·····	115
3.9.4 小结·····	115
参考文献·····	116
4 木材腐朽菌的生物学及酶学特性·····	117

4.1	实验材料	117
4.2	实验方法	117
4.2.1	木材腐朽菌菌株的鉴定、组织分离和保存	117
4.2.2	木屑麦麸培养基的配制	118
4.2.3	菌丝生长速度的测定	118
4.2.4	菌丝体干重的测定	118
4.2.5	木质素降解相关酶活性检测	118
4.2.6	纤维素降解相关酶活性检测	119
4.3	木材腐朽菌的生长速度与生物量	121
4.3.1	3种层孔白腐菌的生长特性	121
4.3.2	3种海绵状白腐菌的生长特性	122
4.3.3	4个地点木蹄层孔菌的生长特性	124
4.3.4	5种不同木材腐朽菌的生长特性	126
4.4	木材木质素降解相关酶活性变化	131
4.4.1	3种层孔白腐菌木质素降解相关酶的活性	131
4.4.2	3种海绵状白腐菌木质素降解相关酶的活性	132
4.4.3	4个地点木蹄层孔菌木质素降解相关酶的活性	135
4.4.4	5种不同木材腐朽菌木质素降解相关酶的活性	138
4.5	木材纤维素降解相关酶活性变化	143
4.5.1	3种层孔白腐菌纤维素降解相关酶的活性	143
4.5.2	3种海绵状白腐菌纤维素降解相关酶的活性	144
4.5.3	4个地点桦剥管菌纤维素降解相关酶的活性	146
	参考文献	155
5	几种木材腐朽菌种内和种间分子标记遗传变异	157
5.1	同一地点不同菌种 TRAP 分子标记遗传变异	157
5.1.1	3种海绵状木材白腐菌 TRAP 分子标记遗传变异	157
5.1.2	3种层孔白腐菌 TRAP 分子标记遗传变异	166
5.2	不同地点木蹄层孔菌 SRAP 分子标记遗传变异	178
5.2.1	实验材料	178
5.2.2	实验方法	179
5.2.3	DNA 提取结果	181
5.2.4	SRAP-PCR 反应体系的优化	182
5.2.5	木蹄层孔菌 SRAP 分子标记的分析	183
5.2.6	讨论	190

5.2.7 小结	191
5.3 不同地点桦剥管菌的 TRAP 和 SRAP 分子标记遗传变异	192
5.3.1 材料与方法	192
5.3.2 讨论	212
5.3.3 小结	218
参考文献	219
6 白桦木材木质纤维素降解的分子机制	223
6.1 材料和方法	223
6.1.1 实验木材及菌种	223
6.1.2 培养基的配制	223
6.1.3 白桦木材的腐朽实验	224
6.1.4 腐朽前后白桦试样的红外光谱检测	224
6.1.5 腐朽木材重量、纤维素和木质素损失率的计算方法	224
6.2 结果与分析	225
6.2.1 白桦木材生物降解后重量损失率的差异	225
6.2.2 白桦木材生物降解后主要化学成分变化	225
6.2.3 白桦木材腐朽的红外光谱分析	226
6.2.4 4 种腐朽菌对白桦木质素官能团的降解	229
6.2.5 4 种腐朽菌对白桦纤维素官能团的降解	230
6.3 结论与讨论	230
参考文献	231
7 白桦木屑诱导下木材腐朽菌降解相关基因差异表达	233
7.1 材料与方法	233
7.1.1 实验材料	233
7.1.2 实验方法	233
7.1.3 总 RNA 提取	234
7.1.4 DDRT-PCR 反应和检测	235
7.1.5 反向 Northern 杂交	238
7.1.6 克隆、测序及序列分析	239
7.1.7 数据处理	240
7.2 结果与分析	240
7.2.1 白囊耙齿菌腐朽木材前后的 cDNA 差异显示	240
7.2.2 cDNA 差异片段的反向 Northern 杂交鉴定	242
7.2.3 白囊耙齿菌差异 cDNA 片段测序结果分析	242

7.2.4	桦剥管菌腐朽木材前后的 cDNA 差异显示	244
7.2.5	cDNA 差异片段的反向 Northern 杂交鉴定	246
7.2.6	桦剥管菌差异 cDNA 片段测序结果分析	247
7.3	结论与讨论	250
7.3.1	白囊耙齿菌和桦剥管菌腐朽木材前后基因表达差异的比较	250
7.3.2	未知片段的分析	251
	参考文献	251
8	木材腐朽菌腐朽白桦木材过程中基因表达的转录组分析	253
8.1	材料和方法	253
8.1.1	主要培养基配制	253
8.1.2	菌种培养条件和方法	253
8.1.3	总 RNA 的提取	253
8.1.4	cDNA 文库的制备和测序	254
8.1.5	测序数据分析	254
8.1.6	荧光定量 PCR 验证	254
8.2	白桦木屑诱导下木蹄层孔菌腐朽相关基因转录组结果与分析	257
8.2.1	总 RNA 提取与质量检测	257
8.2.2	组装结果统计	259
8.2.3	All-Unigene 的功能注释	264
8.2.4	差异表达基因分析	269
8.2.5	木质纤维素酶相关基因分析	274
8.2.6	碳水化合物活性酶	282
8.2.7	产 H ₂ O ₂ 酶	285
8.2.8	细胞色素 P450 单加氧酶	286
8.2.9	乙二酸代谢	286
8.2.10	荧光定量 PCR 验证	287
8.3	白桦木屑诱导下桦剥管菌腐朽相关基因转录组差异表达结果与分析	288
8.3.1	总 RNA 提取质量检测与评估	288
8.3.2	转录组 de novo 组装	290
8.3.3	All-Unigene 的功能注释	291
8.3.4	基因表达量分析	295
8.3.5	两样本差异表达基因分析	296
8.3.6	木质纤维素降解相关差异表达基因的分析	303
8.4	讨论	309

8.4.1	木蹄层孔菌转录组与其他木腐真菌转录组的比较	309
8.4.2	木蹄层孔菌中木质纤维素酶研究	310
8.4.3	木蹄层孔菌中碳水化合物活性酶研究	310
8.4.4	产 H_2O_2 酶	310
8.4.5	乙二酸代谢	310
8.4.6	细胞色素 P450 单加氧酶	311
8.5	结论	311
8.5.1	木蹄层孔菌	311
8.5.2	桦剥管菌	312
	参考文献	313
9	白桦木屑诱导下木材腐朽菌基因表达的蛋白质组研究	316
9.1	木蹄层孔菌蛋白质组的差异表达	316
9.1.1	材料与方法	316
9.1.2	结果与分析	319
9.1.3	讨论	331
9.1.4	小结	332
9.2	桦剥管菌蛋白质组的差异表达	333
9.2.1	材料与方法	333
9.2.2	桦剥管菌胞内蛋白质组差异表达	337
9.2.3	桦剥管菌部分胞外分泌蛋白的鉴定	342
9.2.4	讨论	346
9.2.5	小结	347
	参考文献	348

1 绪 论

1.1 白桦与白桦木材特点

1.1.1 白桦生物学特征

白桦 (*Betula platyphylla*) 是适应性较广、结实量多、萌生能力强的先锋树种。一般情况下, 主要以天然纯林为主, 有时与山杨 (*Populus davidiana*)、栎 (*Quercus* sp.) 等形成以桦木为主的混交林。在原生群落内作为红松林、云冷杉林和落叶松林的伴生树种存在。白桦林是原生针叶林或针阔叶林受破坏后所形成的次生林, 对恢复森林和维护森林的生态效益有重要意义, 其木材也有重要的经济价值。

白桦在次生林区是生长比较迅速的树种。高和径生长高峰出现较早, 数量成熟期、自然稀疏的起始期与结束期皆早于同属的枫桦 (*Betula costata*)、黑桦 (*B. dahurica*)、红桦 (*B. albo-sinensis*) 等, 而与主要伴生树种山杨较接近。白桦的树高生长节律与落叶松接近, 属持续生长类型^[1]。

白桦种子更新及萌芽更新能力都很强, 中国现有的白桦林中实生起源与萌生起源都存在。天然白桦在林龄达 15~20 年时即可产生大量种子, 一株 30 年生的白桦年结实量达 1.0~1.5kg, 且结实频繁, 隔 1~2 年丰收一次。在采伐迹地、火烧迹地及其他生土熟化地段很容易获得良好的天然种子更新。白桦对光照条件要求很严格, 属喜光树种, 林冠下更新不良。白桦伐根萌芽力也很强, 利用白桦的萌芽能力培育萌生林, 方法简便, 成材迅速。

白桦木材纹理直, 结构细, 易腐烂; 可供胶合板、车辆、箱板、建筑、火柴杆、造纸及家具等用。树皮含鞣质 7.28%~11%, 可提取栲胶, 又可提取桦皮油, 是重要的工业原料。种子含油量 11.43%, 叶可作黄色染料, 树皮药用。

1.1.2 白桦的分布

白桦林分布广泛, 遍及东北、华北、西北以及陕北、宁夏、甘肃、青海和西南的四川等地。国外分布于俄罗斯的东西伯利亚和远东以及蒙古国、朝鲜北部、日本。中国境内白桦林分布范围从 28°N (四川木里) 到 53°N (黑龙江漠河), 从 96°E (青海囊谦吉曲) 到 135°E (黑龙江东部边境三江口), 南北跨纬度 25°, 东西跨经度 39°, 在新疆境内天山林区的阴坡与谷地云杉林中, 能见到白桦存在, 西藏米林甲格沟、太昭和林芝的森林中均有分布。

中国白桦林分布区内, 白桦林分布的地理特点具有如下规律: 由北向南、由东向西, 白桦林的分布由多渐少, 由各坡向逐渐集中于阴坡、半阴坡; 由低海拔逐渐转向高海拔, 由连续分布逐渐转向间断分布。东北林区集中了全国白桦面积和蓄积量的 2/3 以上, 仅内蒙古大兴安岭北部的中心地带 (呼伦贝尔地区和兴安盟), 就有白桦林 189.95 万 hm^3 , 约占全国白桦林 489.97 万 hm^3 的 38.8%。东北林区白桦林多为次生幼中林,

分布于大小兴安岭、长白山和辽宁东部山地天然林的四周,除个别较高山峰外,分布于 1000m 以下的各种坡向。在阴坡、缓坡河谷地形成大片纯林或与山杨、椴树、色木槭、榆树等形成混交林。

白桦林能分布在各种森林土壤上。在寒温带的大兴安岭山地分布在棕色针叶林土、漂灰土、暗棕色森林土、沼泽土上。在温带的东北东部山地,白桦林分布在暗棕色森林土、腐殖质潜育土、草甸土和完达山林区的白浆土上。华北、西北和四川的白桦林分布在山地棕色森林土和山地褐色土上。白桦林分布的土壤肥力较高,有较多腐殖质,为团粒结构,淋溶作用较弱。土壤反应呈中性或弱酸性与微碱性,土层为中层和厚层。

1.1.3 白桦的木材特点

1.1.3.1 木材粗视构造

白桦木材黄白至黄褐色,心边材区别不明显,立木因腐朽常出现假心材(暗褐色);有光泽;无特殊气味和滋味。生长轮略明显,轮间呈浅色细线;散孔材;宽度略均匀,每厘米 2~7 轮。管孔略多至多;略小,在肉眼下呈白点状;大小略一致,分布略均匀;散生;侵填体未见。轴向薄壁组织在放大镜下可见;轮界状。木射线密度中等;极细至略细,在放大镜下略见,比管孔小;在肉眼下径切面上射线纹明显。波痕及胞间道缺如。

1.1.3.2 木材显微结构

导管横切面为卵圆及椭圆形,略具多角形轮廓;每平方毫米平均 65 个;单管孔及短径列复管孔(2~4 个,间或 5~6 个),少数呈管孔团;散生;壁薄(3.7 μm);最大弦径 93 μm 或以上,多数为 55~80 μm ;导管分子长 600~1220 μm ,平均 940 μm ;侵填体未见;螺纹加厚缺如。复穿孔,梯状,少数具分枝;横隔窄(4.5 μm),中至多(10~30 条或以上);穿孔板甚倾斜。管间纹孔式局部对列,或对列-互列,卵圆形,长径 4.0~4.9 μm ;纹孔口内涵,外展及合生,线形及裂隙状。轴向薄壁组织量少;轮界状(通常宽 1 列细胞),少数星散状;间或星散-聚合状及环管状;端壁节状加厚不明显;多含树胶;晶体未见;筛状纹孔式常见。木纤维壁薄;直径多数为 18~24 μm ;长 980~2000 μm ,平均 1430 μm ;具缘纹孔数少,略明显,圆形,直径 3.4~4.3 μm ;纹孔口外展,裂隙状(多直立),少数略呈 X 形。木射线非叠生;每毫米 7~9 根。单列射线宽 9~16 μm ;高 1~10 细胞(23~387 μm)或以上,多数 7~15 细胞(160~310 μm)。多列射线宽 2~3 细胞(13~31 μm);高 7~29 细胞(105~496 μm)或以上,多数 10~20 细胞(192~340 μm)。射线组织同形单列及多列,偶见异形 III 型,射线细胞卵圆及椭圆形,部分含树胶,晶体未见,端壁节状加厚及水平壁纹孔明显。射线-导管间纹孔式类似管间纹孔式。胞间道缺如^[2]。

1.1.3.3 纤维形态特征

白桦只含两种形态的纤维,即纤维管胞及韧型木纤维,而纸浆中不存在管胞。白桦的管胞分子,基本上看不出早材和晚材的区别。桦木导管分子全部为复穿孔,即梯

状穿孔,穿孔上的横条较多,排列细密。导管分子管壁上的纹孔特别小,通常呈群集状。孔口大小均匀,呈互列状排列,与交叉处的纹孔直径相差不大。交叉处有明显的横格状的木射线遗痕。导管的两端倾斜,有渐变的舌状尾部^[3]。

1.1.3.4 白桦木材的主要缺陷

白桦是极易腐朽的树种。水心型腐朽最严重,一般小径木的立木病害率较小,随树龄的增加而病害率增大,老龄立木的病害情况极为严重。水心腐朽横切面上呈红褐色圆形或不规则形状,极似心材,但外部的边缘与年轮不吻合,通常还夹有淡黄色的波状带纹。此腐朽可由变色菌和假木紫芝菌引起,通常对材质影响不大,但质稍脆,冲击、弯曲及剪切强度略有降低,利用时可不加限制。此外,水心材中常出现白色斑点,掺杂黑褐色线圈的大理石腐朽,或具粗糠状干心腐朽,致使材质松软。干瓜子型腐朽,主要由水心产生,是假木紫芝菌腐朽的后期,出现的情况远较水心产生的少。

白桦在存放期间,边材极易感染大理石状腐朽,系由木紫芝菌、彩绒革盖菌、粗毛瓦菌和桦木白腐菌引起。真菌自外向内侵入,木材变为黄白色棉絮状,并出现黑色线带、材质变脆等多种现象,严重时木材失去利用价值。储存的原木若不加以适当处理,大部分将被腐朽,原木剥皮是减轻桦木边材腐朽的有效方法之一,但剥皮后又易引起严重的开裂。所以在保管期间采用端部涂刷封闭剂和剥离外皮对防止腐朽和开裂的效果较好。

桦木天然整枝能力较差。在主干部分,除裸出节外,还有许多隐生节,这些隐生节在外部表现为树皮上“八”字状节疤。在桦木主干上最多的是角质节、轻微腐朽节和松软节,其次是健康节、活节,最少的是腐朽节,腐朽节常使桦木形成心腐^[4]。

1.1.4 国内外白桦研究历史与现状

森林树种生长周期长,多处于野生或半野生状态,由于长期异交,具有高度的杂合性和高度的遗传负荷。种源试验证明了很多树种都具有很大的遗传变异性,这些变异的原因是一些引起群体中不同基因频率发生变化的偶然因子或机制。可将这些因子分为两类,其一是创造或加大自然变异,其二是相应地减小这种变异^[5,6]。

国外在桦树方面的研究最早可追溯到1940年,瑞典的哈格·约翰逊报道了桦树育种概况,随后苏联、德国、芬兰、荷兰及英国、美国、日本等国也都有详细的报道。研究的内容比较广泛,涉及种源试验、优树选择和子代测定、杂交育种、无性繁殖、种源的地理变异规律及最佳种源的选择、引种、强化育种等多个方面^[5]。

Kinoshita 和 Saito^[7]报道了日本白桦采用腋芽包被法获得再生植株。Leege 和 Tripepi^[8]研究了欧洲白桦的组培快繁。结果发现,桦树叶片再生嫩枝的能力因植株个体不同而异,而与植株的年龄无关。这种可靠的嫩枝再生系统可用于快速嫩枝繁殖,为欧洲白桦的遗传转化提供基础。

对白桦幼苗(欧洲白桦)的次生代谢物的研究发现,提高 CO₂ 含量和温度时桦树叶中和根中的含碳次生代谢物不同。并且桦树在对食草动物的抵抗方面,CO₂ 和温度的共同作用比 CO₂ 和温度单独作用小^[9]。在 UV-B 辐射下,白桦叶片的(+)儿茶素、

槲皮素、桂皮酸衍生物、五碳糖含量增加,尤其是槲皮素浓度和抗脂质过氧化作用水平表明桦树叶受到 UV-B 辐射时次生代谢物有抗氧化作用^[10]。比较欧洲白桦幼苗和成年树的基因型、环境、个体发生对次生代谢产物改变的影响,发现大多数酚类化合物的变异都可以由母树的基因型不同解释,然而,三萜系化合物在母树和个体树冠上都有很高的变异,个体发生对于个别化合物有很高的影响,环境对于某些化合物的积累没有明显影响^[11]。

我国在白桦方面的研究起步较晚,“八五”期间林业部将白桦列为科技攻关项目后,进行了种源试验、优树选择、强化育种、扦插繁殖等方面的研究,取得了可喜的成果。

杨贺道和宋杨^[12]采用方差分析和最小显著全距测验等方法,对白桦分布区 4 个地点的白桦在产地间、产地内林分间、林分内个体间的生长特性的遗传差异进行了初步研究,研究表明,生长特性在产地间、林分间、个体间 3 个层次上均达到了极显著的差异水平,其中,个体间的差异最大,在最佳产地的最佳林分中选择最佳个体遗传增益达 107.24%。鲍甫成和江泽慧^[13]分析了黑龙江等 5 省白桦天然种群的木材特性,表明各种群间纤维长度差异达到极显著,物理力学性质差异极显著。种群间变异大于种群内变异,部分指标种群内变异大于种群间变异,这在种群选择的基础上进行个体选择提供了依据。刘欣欣和惠楠^[14]测定国内 7 个省份的天然白桦的树高和胸径的家系遗传力分别为 0.456 和 0.424,表明白桦家系树高和胸径受中等强度的遗传控制,白桦不同种源间树高、胸径差异达到极显著水平。姜静和杨传平^[15]对东北 3 个地区 13 个种源的白桦采用 RAPD 分子标记技术进行了遗传多样性分析表明,遗传变异在 3 个地区之间占 23.88%,13 个种源之间占 27.99%,种源内个体间占 48.13%。Hamrick 和 Godt^[16]的等位酶分析结果虽然有些差异,但与作为风媒异交植物遗传变异主要分布于种群内的规律是一致的。

李绍臣等^[17]利用拟测交策略,采用 RAPD 分子标记技术,以欧洲白桦×白桦 F₁ 代 79 个个体为研究群体,对欧洲白桦和白桦的遗传连锁群结构进行分析,检测到 296 个多态性位点,分别构建了欧洲白桦和白桦的遗传连锁群。高福玲和姜廷波^[18]以 80 个中国白桦 (*Betula platyphylla* Suk.) × 欧洲白桦 (*Betula pendula* Roth.) 的 F₁ 个体为作图群体,利用扩增片段长度多态性 (amplified fragment length polymorphism, AFLP) 标记,按照拟测交作图策略,分别构建了中国白桦和欧洲白桦的分子标记遗传连锁图谱。

李开隆等^[19]以 5 个白桦优树作为杂交亲本,按 5×5 完全双列交配设计进行控制杂交,发现 25 个杂交组合的种子千粒重、发芽率、发芽势及其苗高、地径均存在着极显著的差异;从 25 个杂交组合中选出 5 个组合为优良组合。陆爱君^[20]对白桦×欧洲白桦 2 号杂交种、欧洲白桦 29 号、小北湖 5 号白桦优树子代进行苗期研究,结果表明,它们之间苗高、地径生长差异极显著,生长表现最好的是白桦×欧洲白桦 2 号,杂种优势明显。于洪芝和张胜^[21]对 3 年生杂交的白桦幼树高生长及径生长进行方差分析,结果表明白桦不同杂交品系间存在显著差异,筛选出 2 个优良家系,2 个试验组树高、地径的遗传增益分别为 47%~49%和 26%~33%。王志英等^[22]利用基因工程的方法,将杀虫基因导入白桦,转抗虫基因白桦对舞毒蛾幼虫具有直接致死作用,还具有降低其生殖力、体长、体质量和延缓生长发育的间接抗性。

1.2 木材与木材材性

1.2.1 木材

木材是地球上蕴藏能量最大的资源之一，但其组成成分中只有极少的一些单糖和淀粉能被其他生物直接利用，而主要的构成成分为纤维素、半纤维素和木质素。纤维素和半纤维素是多糖，而木质素是一种由苯丙烷的前体合成的芳族聚合物。不同树种的木材通常是由40%~50%纤维素、20%~35%的半纤维素和15%~35%的木质素组成。

1.2.1.1 木质素

木质素是由芳香醇构成的复杂聚合物，它是通过碳—碳键(C—C)和醚键(C—O—C)连接在一起的苯丙烷单元。木质素为植物纤维提供结构支撑，抵抗微生物的攻击，提高木质部和韧皮部水的运输。木质素生物合成的前体是 *p*-香豆醇、松柏醇和芥子醇。它通常来自于木材，是植物次生细胞壁和一些藻类第二层细胞壁的重要组成部分。全球木质素的产量大约每年 110 万 t，它是地球上最丰富的有机聚合物之一，仅次于纤维素，它占非化石有机碳的 30%，占木材干重的 1/4~1/3。作为一种生物聚合物，因为本质素的非均质性和缺乏明确的主要结构，所以是与众不同的。

在细胞壁中，木质素填充在纤维素、半纤维素和果胶成分的空隙之间，特别是在木质部管胞、导管分子和石细胞中。木质素被共价连接到半纤维素，因此交联不同的植物多糖，赋予细胞壁机械强度，并扩展到整个植物使其成为一个整体。

1.2.1.2 纤维素

纤维素是地球上最丰富的有机聚合物，由重复的纤维二糖构成，这些纤维二糖是由 β -1,4-糖苷键连接的葡萄糖构成。木材来源的纤维素的聚合度(DP)通常大于 10 000，相邻的纤维素聚合物通过氢键相互作用，形成包含非晶和结晶区高度稳定的结构。纤维素是分子式为 $C_6H_{10}O_5$ 的有机化合物，一个多糖由几百甚至超过一万个 β (1 $\rightarrow$ 4) 键连接的 *D*-葡萄糖单元构成的直链组成。纤维素是绿色植物、不同形式的藻类和真菌初生细胞壁的一种重要结构，一些细菌分泌纤维素以形成生物膜。棉纤维中的纤维素含量为 90%，木材的是 40%~50%，而干燥亚麻约为 45%。

纤维素主要用于生产纸板和纸张。少量的纤维素被转换成各种各样的衍生产品，从能源作物转化为生物燃料，如纤维素乙醇正在被研究作为替代燃料来源。工业用纤维素主要来源于木浆和棉花。

1.2.1.3 半纤维素

像纤维素一样，半纤维素主链也是由 β -1,4-糖苷键连接的多糖。然而，半纤维素的特定糖组成取决于多糖的来源。例如，初生细胞壁中木葡聚糖是主要的半纤维素成分，这些木葡聚糖由 β -1,4-葡萄糖骨架构成，同时被木糖、半乳糖、岩藻糖修饰，有时被分支糖修饰。半纤维素（也称为多糖）是由几种不同类型单糖构成的杂聚物（基质多糖），如阿拉伯木聚糖，它伴随着纤维素存在于几乎所有的植物细胞壁中。纤维素是结晶体，

坚韧、耐水解,而半纤维素具有随机、无定形的结构,也具有一点韧性。它很容易被稀酸或碱以及无数的半纤维素酶水解。

半纤维素包括木聚糖、葡萄糖醛酸、阿拉伯木聚糖、葡甘露聚糖和木葡聚糖。这些多糖含有很多不同的糖单体。与此相反,纤维素只包含无水葡萄糖。除了葡萄糖,半纤维素中的糖单体可以包括木糖、甘露糖、半乳糖、鼠李糖和阿拉伯糖。半纤维素含有大部分 *D*-戊糖,偶尔也有少量的 *L* 型糖。木糖在大多数情况下是存在最多的糖单体。半纤维素中不仅能发现常规的糖,而且还能发现它们的酸化形式,如葡萄糖醛酸和半乳糖醛酸。

半纤维素(多糖)由 500~3000 糖单元短链组成,而不像出现在纤维素聚合物中的 7000~15 000 葡萄糖分子。此外,半纤维素是一种支链化的聚合物,而纤维素是直链的。

1.2.2 木材材性

木材是一种重要的材料,用途广泛。木材材性是描述木材品质的指标,决定着木材的经济价值,同时对木材的加工和利用有着直接影响。只有掌握木材的性质,才能科学合理地利用木材。木材性质包括木材的宏观构造、显微构造、超微构造等木材解剖性质;木材的密度、含水率、吸湿性、湿胀、干缩、电学、热学、声学 and 光学等木材物理性质;抗弯、抗压、抗拉、韧性、抗剪、硬度、蠕变等木材力学性质;木材的元素组成、各化学成分的形成和分布等化学性质。

材性是木材利用的基础,人们对一个树种木材的高效利用依赖于对其材性的研究和了解。由于木材在生产和社会生活中有着非常广泛的用途,不同的利用目的对木材材性的要求不同,即使是同一树种的不同利用目的也是如此。相应地,用材林的育种目标也要转变,在追求原有生长量、干形、抗性等方面的同时,还要重视管胞长度、纸浆得率、内含物等多方面的综合利用^[23]。因而,单纯以生长量为主要改良目标的林木遗传改良已经不能满足经济和社会发展的需要,用材树种的木材品质定向改良以及木材产量与质量的综合遗传改良已经成为当前世界林木遗传改良的重要发展方向。

1.2.2.1 木材材性研究历史与现状

关于木材性质和变异的研究起始于德国的 Karl Sanio 于 1872 年对欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)管胞长度变异模式的研究(称为“Sanio”规律)。而早期的研究多侧重于木材的种属间差异的研究,目的是为科学分类提供依据。公认的最早对现代木材解剖构造变异进行系统研究的学者是 Rendle 和 Clark^[24]。随后,1936 年德国的 Kollmann 出版了 *Principles of Wood Science and Technology* 一书,对木材的性质和加工利用作了较为详细的论述;1940 年美国木材学家 Panshin 和 de Zeeuw 编写了 *Text Book of Wood Technology* 一书,论述木材构造、识别和性质的基本概念,另外还涉及与生产实践有关的木材性质和用途^[25]。20 世纪 50 年代末期,国际上已注意到木材材性的遗传变异性。60 年代初美国和日本等开始了针叶树改良的基础研究,并陆续制定和实施了美国南方松和日本落叶松的材性改良计划,一些著名学者就木材材性的变异原因及控制发