

‘中山杉’的选育和利用及相关研究进展

殷云龙^①, 於朝广, 华建峰

[江苏省中国科学院植物研究所(南京中山植物园) 江苏省落羽杉属树木种质创新与繁育工程研究中心, 江苏 南京 210014]

摘要: ‘中山杉’(*Taxodium* ‘Zhongshanshan’)为落羽杉属(*Taxodium* Rich.)杂交品种,具有速生、耐水湿、耐盐碱、抗病虫害和材质优良等优点,广泛用于沿海防护林、农田林网和城市绿化建设及湿地生态修复。依据相关文献,从‘中山杉’的选育、抗逆性、扦插繁殖、推广应用和木材加工利用等方面对其研究成果进行了总结和分析;在此基础上,提出了‘中山杉’的进一步研究方向。总体来看,虽然‘中山杉’的各方面研究都取得了一定的成果,但兼顾稳定性和分辨率的分子鉴定新方法、组织培养体系、高效扦插繁殖技术、抗逆机制深入分析及成熟材性质综合评价等问题仍没有解决,均需要进一步的深入研究,从而为‘中山杉’的进一步选育和利用提供科学依据。

关键词: ‘中山杉’; 选育; 抗逆性; 扦插繁殖; 推广应用; 木材加工利用

中图分类号: S791.04; S791.08 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2019)04-0099-08

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2019.04.11

Breeding, utilization and related research progress of *Taxodium* ‘Zhongshanshan’ YIN Yunlong^①, YU Chaoguang, HUA Jianfeng (Jiangsu Engineering Research Center for *Taxodium* Rich. Germplasm Innovation and Propagation, Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2019, 28(4): 99-106

Abstract: *Taxodium* ‘Zhongshanshan’ is a hybrid cultivar of *Taxodium* Rich. with advantages of fast growth, resistances to waterlogging, saline-alkaline, disease and pest, and good wood quality, etc., it is widely used in coastal protection forest, farmland shelterbelt network and urban greening construction, and wetland eco-restoring. According to related literatures, research results of breeding, stress resistance, cutting propagation, popularization and application, and wood processing and utilization, etc. of *T.* ‘Zhongshanshan’ were summarized. On the basis, further research directions of *T.* ‘Zhongshanshan’ were proposed. Overall, some achievements have been made on each research aspect of *T.* ‘Zhongshanshan’, but questions of new molecular identification methods with both stability and resolution, tissue culture system, high efficiency cutting propagation technique, in-depth analysis on stress resistance mechanism, and comprehensive evaluation on mature wood property, etc. are still unsolved, all of them need to be further studied to provide scientific evidence for further breeding and utilization of *T.* ‘Zhongshanshan’.

Key words: *Taxodium* ‘Zhongshanshan’; breeding; stress resistance; cutting propagation; popularization and application; wood processing and utilization

落羽杉属(*Taxodium* Rich.)植物原产于北美和墨西哥,隶属于杉科(Taxodiaceae),为落叶或半常绿乔木,共有落羽杉[*T. distichum* (Linn.) Rich.]、墨西

哥落羽杉(*T. mucronatum* Tenore)和池杉(*T. ascendens* Brongn.)3个种,这3个种是世界上重要的绿化和用材树种,在中国长江流域、东南沿海及内陆

收稿日期: 2019-06-19

基金项目: 中国科学院战略生物资源服务网络项目(kfj-brsn-2018-6-003); 国家自然科学基金资助项目(31870592; 31700588); 江苏省现代农业重点研发计划(BE2018390)

作者简介: 殷云龙(1964—),男,江苏丹阳人,博士,研究员,主要从事植物资源与生态环境研究。

^①通信作者 E-mail: yiny1066@sina.com

地区的湖泊湿地、水网、滩涂和平原绿化造林工程中具有广阔的应用前景和巨大的市场需求。

自20世纪70年代开始,落羽杉属植物在长江以南各省被大量推广种植,但由于落羽杉和池杉不耐盐碱及墨西哥落羽杉林学性状较差等原因,导致该属植物的推广应用受到限制。江苏省中国科学院植物研究所科研人员针对上述问题对落羽杉属植物进行了杂交改良,以期提高其抗逆性(包括抗盐、耐水、抗病和抗风)、速生性、观赏价值和繁殖效率,经过40余年的不懈努力,最终培育出杂交品种——‘中山杉’(*T. 'Zhongshanshan'*),并加以推广应用,为落羽杉属植物的品种化和良种化研究奠定了基础。

1 ‘中山杉’的选育研究

1.1 育种基础

众所周知,亲本种质资源越多,选育出杂交种的概率越高。江苏省中国科学院植物研究所相关研究人员于1975年在河南省鸡公山林场筛选出6个落羽杉优良单株,并于1991年采集南京东南大学四牌楼校区内树龄90 a的墨西哥落羽杉枝条进行嫁接和繁殖,从而建立了‘中山杉’最初的优良基因库和杂交亲本材料。此后,江苏省中国科学院植物研究所于2000年至2010年先后从美国引进5个批次的落羽杉、池杉和墨西哥落羽杉种质资源,并选出17个优良的墨西哥落羽杉实生单株^[1],又分别在2010年和2013年从墨西哥引进11份墨西哥落羽杉古树穗条和花粉材料。目前江苏省中国科学院植物研究所落羽杉属林木种质资源圃中保存有落羽杉材料21份、池杉材料17份和墨西哥落羽杉材料33份。

亲本种质资源遗传多样性越丰富越有利于优良杂交种的选育。相关研究结果表明:基于外部形态性状变异的聚类分析结果能够在一定程度上反映落羽杉属各种类(包括栽培变种和杂交种)间的亲缘关系^[2]。分子标记是研究植物遗传多样性的重要方法,为落羽杉属植物种质资源的收集、鉴定及新品种保护研究提供了一种稳定、可靠且简便的方法。已有研究表明:SRAP标记能够有效用于落羽杉属植物种质资源间的亲缘关系鉴定及遗传多样性分析^[3-4];EST-SSR标记和SRAP标记可用于构建落羽杉属植物分子指纹图谱^[5-6]。

1.2 ‘中山杉’的选育

1.2.1 杂交落羽杉 F_1 代的选育 中国东部沿海滩涂资源丰富,土壤盐碱度较高,适生树种极少。为了培育出适合在盐碱地生长的落羽杉属树种,相关研究者从20世纪70年代开始利用墨西哥落羽杉中度耐盐碱以及落羽杉和池杉生长快、干形佳的特点,逐步开展落羽杉属植物速生、耐盐碱树木的杂交选育工作,并最终筛选出3个优良无性系,分别为落羽杉(♀)和墨西哥落羽杉(♂)杂交 F_1 代‘中山杉301’(‘Zhongshanshan 301’)和‘中山杉302’(‘Zhongshanshan 302’)以及池杉(♀)和墨西哥落羽杉(♂)杂交 F_1 代‘中山杉401’(‘Zhongshanshan 401’)。经过20余年的试验研究,‘中山杉302’兼具观赏价值高、材质优良、适应性广、耐水湿和耐盐碱等特点,能够在土壤酸碱度低于pH 8.5、含盐量低于0.3%的立地条件下正常生长^[7-10]。2002年,‘中山杉302’通过了国家林业局(现国家林业和草原局)林木良种审定委员会的审定(编号:国S-SC-TDM-004-2002),成为首批通过国家级审定的16个林木良种之一^[11]。

1.2.2 杂交落羽杉回交1代的选育 虽然‘中山杉302’有众多优点,但随着树龄不断增大,逐渐出现生根率低和繁殖困难等问题,针对这些问题,相关研究者于20世纪90年代初开展了‘中山杉302’与墨西哥落羽杉回交1代的选育工作,以期选育出新品种,并通过新品种弥补旧品种老化产生的一系列问题。在该组合杂交苗中共筛选出13个优良无性系,这些优良无性系多数具有干形圆满通直和常绿性佳等特点,其中,‘中山杉9’(‘Zhongshanshan 9’)、‘中山杉27’(‘Zhongshanshan 27’)、‘中山杉102’(‘Zhongshanshan 102’)、‘中山杉118’(‘Zhongshanshan 118’)、‘中山杉136’(‘Zhongshanshan 136’)、‘中山杉146’(‘Zhongshanshan 146’)和‘中山杉149’(‘Zhongshanshan 149’)在2004年至2017年先后通过江苏省林木良种审(认)定,‘中山杉118’还在2006年通过了国家林业局(现国家林业和草原局)林木良种审定委员会的认定(编号:国R-SC-TD-001-2006)^[11]。因具有耐盐、观赏价值高、生长优势突出和生根率高等优点,“十五”期间‘中山杉118’在全国10多个省(市)(如江苏、浙江和上海等)被广泛推广,已经用于城市园林绿化、高速公路绿化和农田林

网建设等,产生了巨大的社会、经济和生态效益。此外,‘中山杉 9’、‘中山杉 27’、‘中山杉 102’、‘中山杉 136’、‘中山杉 146’和‘中山杉 149’等也有一定数量的推广。

1.2.3 杂交墨西哥落羽杉 F_1 代的选育 虽然墨西哥落羽杉(♀)和落羽杉(♂)杂交组合具有巨大的杂种优势,但杂交育种却较难成功。2003年,相关研究者开始进行墨西哥落羽杉(♀)和落羽杉(♂)杂交育种研究,并于2010年获得国家发明专利(专利号:ZL200710025662.4)授权。经过多年的人工杂交育种研究,已经获得‘中山杉 405’(‘Zhongshanshan 405’),‘中山杉 406’(‘Zhongshanshan 406’),‘中山杉 407’(‘Zhongshanshan 407’),‘中山杉 502’(‘Zhongshanshan 502’),‘中山杉 503’(‘Zhongshanshan 503’)和‘中山杉 703’(‘Zhongshanshan 703’)的国家植物新品种权^[12-13],这些新品种不但保持了母本墨西哥落羽杉半常绿和景观价值高的优良特性,而且在生长特性方面表现出显著的超亲特征,且在抗赤枯病方面较母本墨西哥落羽杉有显著提高,杂种优势十分明显^[14],其中,‘中山杉 405’、‘中山杉 406’、‘中山杉 407’和‘中山杉 502’已获得江苏省林木良种审(认)定。

林木传统育种方式具有一定的局限性。一方面,林木是高大的固着植物,其育种群体需要占据较大的土地资源,在自然环境下很难获得重要经济性状和适应性性状的表型数据;另一方面,林木多数性状受基因和环境互作影响很大,这对准确评价林木表型性状有一定影响。随着基因分型技术的发展,可通过候选个体及其亲缘个体的标记数据间接评估候选个体的育种价值。为了实现‘中山杉’的分子标记辅助育种,Qi等^[15]开发了落羽杉属首个转录组数据库,拼接获得108 692个 unigenes,并在8 137个 unigenes上检测到SSR位点,共检测到10 038个SSR位点。Cheng等^[5]在排除不合格的SSR位点、单核苷酸重复序列和复合SSR后,选择1 958对EST-SSR位点设计SSR标记,并随机挑选503对引物对3个树种的12个基因组DNA模板进行扩增,筛选出81对多态性SSR标记和176对单态性SSR标记;王紫阳等^[16]利用上述多态性SSR标记和SRAP标记构建了23个‘中山杉’品种及其亲本的指纹图谱;除此之外,Wang等^[17]使用SRAP和SSR标记构建了落羽杉属植物的首张框架遗传图谱,此图谱包含179个分子标记(即

171个SRAP标记和8个SSR标记),总图距976.5 cM,标记间平均距离7.0 cM,共34个连锁群,约为‘中山杉’单倍体染色体数的3倍。Yang等^[18]采用特异位点扩增片段测序(SLAF-Seq)方法进一步构建了落羽杉属植物高密度遗传图谱,此图谱包含6 156个SLAF标记,总图距1 137.86 cM,标记间平均距离0.18 cM,共11个连锁群。此外,Yang等^[18]还基于构建的落羽杉属植物高密度遗传图谱对‘中山杉’的苗高、基径、冠幅和胸径4个生长性状进行了数量性状位点分析,利用复合区间作图法检测到7个QTLs,并利用完备区间作图法检测到13个QTLs,最终筛选出3个可调控‘中山杉’生长性状的主效QTLs。

2 ‘中山杉’的抗逆性研究

选育出的‘中山杉’普遍具有耐水湿、耐盐碱、耐干旱、抗病虫害和材质优良等优点,在沿海防护林、农田林网和城市绿化建设及湿地生态修复中均得到广泛应用,有关研究者对‘中山杉’的抗逆性及抗逆机制进行了大量的研究,主要集中在耐淹性、耐盐性、耐旱性和抗病性4个方面。

2.1 耐淹性研究

实验结果表明:渍水处理和淹水(淹水深度10 cm)处理对室内盆栽的‘中山杉 406’的生物量、株高和光合特性等指标没有显著影响^[19-20];淹水胁迫下,‘中山杉 405’、‘中山杉 406’、‘中山杉 407’和‘中山杉 502’的株高生长、生物量累积和根系形态均优于落羽杉^[21]。重庆三峡库区消落带试验结果^[22-24]表明:在基部淹水149 d或者没顶淹水122 d后仍有90%‘中山杉’植株存活,并且,消落带原土利用类型对‘中山杉’树高和胸径生长无显著影响;另外,在一定高程范围内,消落带淹水胁迫程度加重能促进‘中山杉’树高生长,同时,‘中山杉’能防止消落带水土流失。近年来,人们越来越重视对‘中山杉’耐淹性的有效利用,目前已经将其大量应用于重庆三峡库区、江苏八卦洲、云南滇池和安徽巢湖等地湿地生态系统的构建^[25-27]。此外,‘中山杉’对富营养化水体中氮和磷等营养元素有较强的清除能力,以‘中山杉 406’的清除能力最强^[28-29],因此,可将‘中山杉’尤其是‘中山杉 406’作为富营养化水体净化的优良树种。

为了明确‘中山杉’的耐淹机制,研究者从植株形态和解剖结构、生理及分子水平等方面对其耐淹机

制进行了研究。在半淹水胁迫条件下,‘中山杉 406’植株形成了通气组织、肥大的皮孔和不定根,并且细胞间隙增大,光合适应性增强,这些均有利于其在淹水胁迫条件下生长;而在没顶淹水胁迫条件下,‘中山杉 406’通过减缓植株生长来增加植株的成活率^[30]。在没顶淹水胁迫解除后,‘中山杉 407’能够合理调整植株的生长和光合能力,表现出良好的适应性;经过 10 个月的恢复期,没顶淹水组植株的总干质量和地上部分生物量与对照(未淹水处理)均无显著差异^[31]。长期淹水胁迫可使‘中山杉 118’叶片和根系中乙醇脱氢酶、丙酮酸脱羧酶和乳酸脱氢酶 3 种无氧呼吸酶的活性显著增强,促使植株通过加强以乙醇发酵为主的无氧呼吸来适应长期缺氧的环境^[32]。在分子水平上,‘中山杉’的耐淹水能力与其乙醇发酵途径和乙烯信号代谢通路中相关基因的表达密切相关。在‘中山杉 406’根系淹水 1 h 后其根内糖酵解通路中的大部分差异表达基因表达水平上调,其中编码乙醇脱氢酶、丙酮酸脱羧酶和乳酸脱氢酶的基因表达水平的上调促进了乙醇的发酵,为植株的生理代谢活动提供了能量^[15];与对照相比,‘中山杉 406’的 *ThERF15*、*ThERF39* 和 *ThRAP2.3* 基因表达水平差异显著,且均与下游淹水应答基因的表达调控有关,*ThRAP2.3* 基因很可能是 ERF 下游应答的关键基因,负责淹水胁迫生成的乙烯信号的输出^[33]。研究结果^[33-34]表明:*ThRAP2.1* 及 *ThRAP2.3* 属于 ERF 亚家族中的第 VII 类成员,是‘中山杉 406’响应淹水胁迫和调控低氧相关基因表达的重要转录因子;并且,‘中山杉 406’的 *ThRAP2.1* 基因表达模式与淹水胁迫程度及乙烯积累模式呈正相关,因此,*ThRAP2.1* 基因很可能是淹水胁迫下‘中山杉 406’乙烯信号通路中的关键响应基因。

2.2 耐盐性研究

20 世纪 80 年代,陈永辉等^[9]对江苏滨海盐碱地种植的‘中山杉 302’和‘中山杉 401’的生态适应性和生长表现进行了研究,认为与其母本落羽杉和池杉相比,这 2 个无性系分别表现出生长快和耐盐碱的特点,可种植在江苏东部沿海的轻盐碱地。‘中山杉 406’的耐盐性较强,耐盐阈值达到 $4.42 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ^[35],是沿海地区盐碱地改良和造林绿化的优选树种^[36]。研究发现,‘中山杉 406’可通过提高全日照弱光利用率和维持瞬时水分利用率来缓解盐胁迫对其光合作用的影响^[37];‘中山杉’不同无性系对盐胁迫的适应

性存在明显差异,这种差异与各无性系对矿质元素的吸收和平衡特性有关^[38]。Yu 等^[39]还采用高通量测序(RNA-Seq)技术对‘中山杉 405’根系响应盐胁迫进行了转录组分析,共鉴定出 9 038 个差异表达基因(DEGs),其中盐胁迫与对照间有 7 959 个 DEGs,包括 489 个上调的 DEGs 和 570 个下调的 DEGs,这些 DEGs 涵盖了与运输、信号转导及未描述的转录组相关的基因;并且,与盐胁迫相关的“氧化还原酶活性”、“金属离子结合”和“膜”DEGs 高度富集,此研究结果为‘中山杉’耐盐分子机制研究提供了基础资料。

2.3 耐旱性研究

关于‘中山杉’的耐旱能力也开展了许多研究,并发现‘中山杉’具有较强的耐旱能力。例如:种植于昆明滇池湖滨带西岸和南岸人工湿地以及松华坝水源保护区源头河滨人工湿地区(部分地块属于干旱或半干旱的山区和半山区的退耕还林区域)等地的近 20 万株‘中山杉’在 2010 年经历了特大旱灾,但其植株在灾后均保持了稳定的生长状况,没有出现枝叶枯萎或蔫瘪的现象^[26]。随着干旱胁迫时间延长,‘中山杉 302’、‘中山杉 407’、‘中山杉 118’、落羽杉和墨西哥落羽杉的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、叶绿素含量、叶片相对含水量和比叶面积均逐渐降低;随着复水时间延长,上述各指标均逐渐恢复;根据各指标的变化,这些植物的耐旱能力由强到弱依次为墨西哥落羽杉、‘中山杉 118’、‘中山杉 407’、‘中山杉 302’、落羽杉^[40-41]。在自然干旱条件下,‘中山杉 406’的根长、根表面积、根体积和根系生物量显著降低,直径大于 2 mm 的根系死亡率较高,并且,其根尖细胞器结构明显受损,细胞核膨胀且杂乱无序^[42]。研究发现,脯氨酸的积累和代谢与植物的耐旱性密切相关^[43-44],*Th δ -OAT* 和 *ThP5CS* 基因可正、反向调节干旱胁迫和恢复期间‘中山杉 407’及其亲本的脯氨酸水平,且 *ThP5CS* 基因在脯氨酸合成过程中起重要作用^[45]。

2.4 抗病性研究

赤枯病是杉科植物在生长过程中的易发病害之一,病原菌可在落羽杉属植物的病叶和小枝上潜伏越冬,病原菌的孢子主要通过风媒传播,在次年 5 月开始传播,6 月中旬最多,7 月下旬停止传播;感病植株在 7 月下旬开始发病,8 月至 9 月为高发期,11 月气温骤降之后病情趋于平稳^[46]。比较研究发现,‘中山

杉407’、‘中山杉118’和‘中山杉405’易感染赤枯病,而‘中山杉406’不易感病^[46]。结合形态特征及分子生物学技术,最终确定落羽杉属植物赤枯病的病原菌为斑污拟盘多毛孢(*Pestalotiopsis maculans*)^[47];并且,多菌灵、甲基硫菌磷、蛇床素和苯甲丙环唑对斑污拟盘多毛孢的抑菌效果较好,有效半抑菌浓度分别为1.051、24.283、4.356、14.320 mg·L⁻¹^[46],因此,可将这4种抑菌剂尤其是甲基硫菌磷和苯甲丙环唑作为敏感型‘中山杉’防治赤枯病的优选抑菌剂。

3 ‘中山杉’的扦插繁育研究

目前,‘中山杉’种苗扩繁的主要途径是扦插繁殖,但不同扦插基质对插穗生根影响很大^[48-49];不同无性系插穗的生根能力存在差异^[48],而且,插穗的生根能力随着生理年龄的增长而衰退^[50],限制了‘中山杉’优良品系的繁育和推广。为了妥善解决上述问题,提高‘中山杉’的繁殖效率,相关研究者对‘中山杉’不同无性系的繁育技术进行了优化,并对其扦插生根机制进行了研究。徐建华等^[48]认为,V(泥炭土):V(珍珠岩):V(沙壤土)=3:3:1混合基质适于‘中山杉405’、‘中山杉406’、‘中山杉407’和‘中山杉502’扦插生根,可作为这4个无性系快速、高效、大规模生产的扦插基质;并且,将优化的复合基质与基部设置排水孔的砖制结构插床连为一体,构建了一种适合‘中山杉’高效繁育的插床设施^[51]。不定根形成是扦插成功的必要条件,其与植物内源激素密切相关,生产中可通过施用外源生长激素促进插穗生根,但不同激素种类和组合诱导生根的效果差异较大,2000 mg·L⁻¹吲哚乙酸和2000 mg·L⁻¹萘乙酸等体积混合液对‘中山杉’插穗生根的诱导效果最佳^[50]。研究表明:‘中山杉’的不定根原基属于诱导型根原基,其不定根的发生和发育与内源激素、氧化酶系统和营养物质储备均有关^[52]。不同蛋白及基因在不定根形成各阶段中的作用各异,例如:参与吲哚生物碱生物合成及过氧化物酶和三羧酸循环代谢通路的蛋白量或基因表达水平在根原基形成和初生根形成阶段较高,但在根系生长阶段较低,而参与植物激素信号转导通路的蛋白量或基因表达水平主要在根原基形成和初生根形成阶段较高,参与泛素介导的蛋白质降解代谢通路的蛋白量或基因表达水平在不定根发生和发育过程中较低^[53];GRAS转录因子

家族成员参与调控‘中山杉’不定根的发生和发育^[54]。

4 ‘中山杉’的推广应用

土壤是影响植树造林的重要立地条件,同时,树木对立地土壤也有一定的影响,明确‘中山杉’与土壤的关系是其推广种植的前提条件。研究表明:‘中山杉407’适宜生长在中性偏弱碱性土壤中,且其全氮、全磷和全钾含量与土壤的全氮、速效磷和速效钾含量呈显著正相关^[55],说明土壤中较高的氮、磷、钾元素有助于‘中山杉407’积累营养元素,并促进植株的光合作用;同时,‘中山杉’能显著提高其林下土壤的质量^[56]。

区域试验是植物推广应用的基础。迄今为止,已经开展了许多关于‘中山杉’抗逆性和生态适应性的区域试验,发现‘中山杉302’和‘中山杉401’可在江苏省北部的低洼盐碱地和轻盐碱地速生丰产林基地进行推广^[57];‘中山杉118’、‘中山杉102’和‘中山杉149’适宜生长在pH 8.5的轻盐碱地中^[58];盐城市亭湖区和南通市如东县的区域试验结果表明:‘中山杉405’、‘中山杉406’、‘中山杉407’和‘中山杉502’在江苏省及周边地区的盐碱地绿化造林、沿海防护林建设,以及农田林网和城乡绿化等方面具有广阔的发展前景^[14]。

纵观‘中山杉’的推广历程,其首先被引种到江苏省代表性区域,然后逐渐扩展到华东、华中、华北、华南以及西南地区10多个省(市)^[26]。总体来看,‘中山杉’的应用范围较广,不但可作为水盐协同胁迫下上海地区海岸防护林体系建设的适宜树种^[59],还可作为长江三峡库区消落带生态修复树种^[22]、云南省昆明地区新型耐水湿乔木树种^[26]、长江中下游地区淡水森林湿地资源植被恢复树种^[27]和鄱阳湖滩涂地适生造林树种^[60]。

5 ‘中山杉’的木材加工利用

5.1 木材特性

‘中山杉’木材的生长特性明显,其物理力学性质与树高关系密切,且其解剖结构和物理力学特性与落羽杉有明显区别。‘中山杉302’的平均单株材积为0.359 m³,平均生长轮宽度为8.12 mm,径向变异规律为由髓心向外先增大后减小再趋于稳定;冬季休

眠期的平均立木生材含水率为 153.61%, 径向变异规律为由髓心向外先逐渐减小后逐渐增大再趋于稳定, 在边材向心材转化前 1~2 a 降到最低值(59.44%); 平均心材含水率为 179.46%, 平均边材含水率为 127.79%; 基本密度的径向变异规律为自髓心向外以抛物线形式逐渐增大^[61]。‘中山杉 302’木材的基本密度、气干密度、抗弯弹性模量、抗弯强度和顺纹抗压强度的平均值均较高, 且树干上段(高度 3.3~5.3 m)木材的大部分物理力学性质低于树干下段(高度 1.3~3.3 m)木材, 仅树干上段木材的抗弯弹性模量高于树干下段木材^[62]。‘中山杉’木材的管胞长度均值为 2 737.84 μm , 管胞宽度均值为 44.84 μm , 管胞长宽比均值为 60.86, 早材和晚材的管胞弦向壁厚均值分别为 5.91 和 7.57 μm ; 其木材解剖特征的径向变异规律为管胞长度和宽度、弦向壁厚和管胞组织比量均从髓心向树皮逐渐增大, 而射线组织比量则从髓心向树皮逐渐减小, 薄壁细胞比量及其径向变异均较小且无明显变化规律; ‘中山杉’木材的管胞宽度和长度、早材和晚材的管胞弦向壁厚、管胞和射线组织比量在不同生长轮间存在极显著($P < 0.01$)差异, 其晚材壁腔比和管胞长宽比在不同生长轮间存在显著($P < 0.05$)差异, 而其薄壁细胞组织比量和管胞早材的壁腔比在不同生长轮间无显著差异^[63]。

5.2 木材加工利用

任何木材在利用前都需要进行加工处理, ‘中山杉’木材也不例外。研究表明: 以 CCA 和 ACQ-D 为木材防腐剂的‘中山杉’防腐胶合板密度高于未经防腐处理的普通中山杉胶合板, 且其防腐胶合板的含水率和胶合强度均达到室外胶合板 I 类要求; 采用不同方法处理单板, 胶合板的载药量差异很大, 以满细胞法的处理效果最佳^[64-65]。潘彪等^[66]开发了‘中山杉’单板螺旋缠绕空心柱及其制备方法; 郭颖恺等^[67]则研发了一种结构简单、成本低廉、使用方便的制备‘中山杉’单板螺旋缠绕空心柱的专用工装, 能够高效、快捷地制备高质量的‘中山杉’单板螺旋缠绕空心柱。采用‘中山杉’单板进行单面涂胶, 施胶量为 $260 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 并以 30° 倾角螺旋交错缠绕组坯、加压制备圆管, 单板顺纹横纹混合螺旋缠绕圆管的轴压性能在 3 种圆管中最好, 内径 110 mm 的圆管轴压极限荷载可达 22.2 kN^[68]。

池杏微等^[69]发现, ‘中山杉’可采用硫酸盐法(KP 法)蒸煮制浆, 并且其 KP 浆与其他浆料(CEH、

CEHP 和 TCF 等)进行组合漂白, 浆液白度大幅提高, 完全可以满足人们对不同类型纸张的需求, 因此, 可将‘中山杉’作为一种优质的造纸新原料进行合理的开发和利用, 能够缓解中国长纤维造纸原料短缺的问题, 并可产生良好的社会效益和经济效益。

6 研究展望

‘中山杉’的生态适应性强, 已被广泛应用于湿地生态修复以及沿海防护林、城乡绿化和农田林网建设等方面。随着产学研合作推广的不断深入和新品种研发力度的不断加强, ‘中山杉’在长江中下游地区湿地造林及沿海和平原林业建设中的地位越来越突出, 有望成为中国乃至国际林木育种成果应用于生产实践的一个成功典范。虽然在‘中山杉’的选育、抗逆性、扦插繁殖、推广应用和木材加工利用等方面已经取得了一定的研究进展, 但仍有许多问题尚未解决, 有待进一步深入研究。例如: 落羽杉属植物的 SSR 标记分辨率高, 但稳定性欠佳, 而 DNA 条形码技术稳定性好, 但分辨率低, 建议在今后的研究中可结合这 2 种方法, 探索兼顾稳定性和分辨率的鉴定新方法。众所周知, 植物组织培养技术具有生长周期短、繁殖率高、生产成本低和便于管理等优点, 但是‘中山杉’的组织培养技术仍没有取得突破性进展, 亟需加快高效繁育技术尤其是组织培养体系的建立; 在‘中山杉’的扦插繁殖过程中, 成龄品种的复幼、因地制宜的基质选择(配比)和基于物联网技术的环境因子精准调控等均尚未明确, 有待深入研究。此外, 还运用分子生物学、蛋白组学和代谢组学等技术系统深入分析‘中山杉’的抗逆机制, 从而为‘中山杉’的分子育种研究提供科学依据; 在木材加工利用方面, 建议对不同品种‘中山杉’成熟材的性质进行综合评价, 并对其加工性能进行深入研究, 以实现‘中山杉’木材的合理、高效利用, 这对整个‘中山杉’产业发展有重要意义。

致谢: 江苏省中国科学院植物研究所徐建华、杨颖、王芝权、宣磊、王紫阳和施钦等老师在本文撰写过程中给予了帮助和支持, 在此一并表示感谢!

参考文献:

- [1] 周冬琴, 莫海波, 芦治国, 等. 基于 SRAP 标记的墨西哥落羽杉优良单株的遗传多样性分析[J]. 植物资源与环境学报, 2012,

- 21(1): 36-41.
- [2] 杨美凌, 殷云龙, 方炎明, 等. 落羽杉属种类、栽培变种及杂种的外部形态变异及亲缘关系研究[J]. 植物资源与环境学报, 2010, 19(2): 40-47.
- [3] 於朝广, 殷云龙. 落羽杉属树木基因组总 DNA 的提取及 SRAP 反应体系的优化[J]. 基因组学与应用生物学, 2009, 28(1): 109-114.
- [4] 於朝广, 殷云龙, 徐建华. 落羽杉属不同种及其杂交后代的 SRAP 分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2011, 30(5): 1112-1119.
- [5] CHENG Y, YANG Y, WANG Z, et al. Development and characterization of EST-SSR markers in *Taxodium 'zhongshansa'* [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2015, 33: 1804-1814.
- [6] 王紫阳, 於朝广, 华建峰, 等. 23 个中山杉品种及其父母本的指纹图谱构建[J]. 分子植物育种, 2018, 16(4): 1222-1228.
- [7] 陈永辉, 王名金, 伍寿彭, 等. 落羽杉属树木速生耐碱类型的杂交选育[C]//《南京中山植物园研究论文集》编辑组. 南京中山植物园研究论文集. 南京: 江苏科学技术出版社, 1987: 92-97.
- [8] 陈永辉, 王名金, 伍寿彭. 落羽杉属的引种和选育[J]. 江苏林业科技, 1988, 15(2): 43-47, 49.
- [9] 陈永辉, 伍寿彭, 王名金, 等. 中山杉 302 和 401 无性系在碱地上的生长和适应性的初步研究[J]. 江苏林业科技, 1989, 16(3): 14-18.
- [10] 陈永辉, 伍寿彭, 殷云龙, 等. 江苏滨海盐碱地中山杉造林推广试验[J]. 江苏林业科技, 1996, 23(4): 18-22.
- [11] 於朝广, 殷云龙. 落羽杉属杂交良种‘落羽杉中山 302’和‘中山杉 118’[J]. 林业科学, 2010, 46(5): 181-182.
- [12] 於朝广, 殷云龙, 徐建华. 落羽杉属 4 个新品种[J]. 林业科学, 2011, 47(5): 181-182.
- [13] 於朝广, 徐建华, 殷云龙. 落羽杉新品种‘中山杉 503’和‘中山杉 703’[J]. 林业科学, 2016, 52(12): 156.
- [14] 於朝广, 徐建华, 芦志国, 等. “杂交墨杉”新品种区域试验初报[J]. 南方林业科学, 2015, 43(6): 27-30.
- [15] QI B, YANG Y, YIN Y, et al. De novo sequencing, assembly, and analysis of the *Taxodium 'Zhongshansa'* roots and shoots transcriptome in response to short-term waterlogging [J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 201.
- [16] 王紫阳, 成彦丽, 殷云龙, 等. 中山杉 EST-SSR 引物通用性及基因分型检测[J]. 分子植物育种, 2015, 13(7): 1631-1638.
- [17] WANG Z, CHENG Y, YIN Y, et al. Genetic linkage map construction and QTL mapping of seeding height, basal diameter and crown width of *Taxodium 'Zhongshanshan 302' × T. mucronatum* [J]. *Springer Plus*, 2016, 5: 936.
- [18] YANG Y, XUAN L, YU C, et al. High-density genetic map construction and quantitative trait loci identification for growth traits in (*Taxodium distichum* var. *distichum* × *T. mucronatum*) × *T. mucronatum* [J]. *BMC Plant Biology*, 2018, 18: 263.
- [19] 华建峰, 胡李娟, 杜丽娟, 等. 水分条件对中山杉 406 光合特性的影响[J]. 生态环境学报, 2011, 20(8/9): 1221-1225.
- [20] 华建峰, 殷云龙, 周冬琴, 等. 不同水分条件对中山杉 406 生长与生理的影响[J]. 生态与农村环境学报, 2011, 27(6): 50-54.
- [21] 韩路弯, 施 钦, 宣 磊, 等. 淹水胁迫下中山杉及落羽杉的生长特性研究[J]. 浙江林业科技, 2017, 37(3): 1-8.
- [22] 殷云龙, 於朝广, 华建峰, 等. 重庆万州三峡库区消落带中山杉造林试验[J]. 林业科技开发, 2014, 28(2): 110-114.
- [23] 张艳婷, 张建军, 吴晓洪, 等. 长江三峡库区消落带中山杉耐淹试验[J]. 中国水土保持科学, 2015, 13(2): 56-62.
- [24] 赵 洋, 饶良懿, 徐子棋, 等. 水淹对三峡库区消落带中山杉生长的影响[J]. 环境科学与技术, 2017, 40(2): 19-25.
- [25] 韩亚平, 徐 杉, 朱 勇. 滇池湖滨湿地中山杉和黑杨的光合特性[J]. 林业科技开发, 2012, 26(2): 57-59.
- [26] 马 林, 杨红明, 钟 华, 等. 中山杉引种研究进展及其在昆明地区的应用现状[J]. 林业调查规划, 2011, 36(1): 19-25.
- [27] 徐 庆, 潘云芬, 程元启, 等. 安徽升金湖淡水森林湿地适生树种筛选[J]. 林业科学, 2008, 44(12): 7-14.
- [28] 韩路弯, 华建峰, 殷云龙, 等. 4 个中山杉品种对富营养化水体的净化作用[J]. 环境工程学报, 2015, 9(7): 3311-3318.
- [29] 华建峰, 莫海波, 於朝广, 等. 中山杉 406 对富营养化水体营养物质去除效能的研究[J]. 安全与环境学报, 2012, 12(4): 99-104.
- [30] HUA J, HAN L, WANG Z, et al. Morpho-anatomical and photosynthetic responses of *Taxodium* hybrid ‘*Zhongshanshan 406*’ to prolonged flooding [J]. *Flora*, 2017, 231: 29-37.
- [31] 华建峰, 韩路弯, 王芝权, 等. 完全淹水解除后‘中山杉 407’生长及光合特性的恢复[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2017, 41(5): 191-196.
- [32] 张艳婷, 张建军, 王建修, 等. 长期水淹对‘中山杉 118’幼苗呼吸代谢的影响[J]. 植物生态学报, 2016, 40(6): 585-593.
- [33] FAN W, YANG Y, WANG Z, et al. Molecular cloning and expression analysis of three *ThERFs* involved in the response to waterlogging stress of *Taxodium 'Zhongshanshan 406'*, and subcellular localization of the gene products [J]. *PeerJ*, 2018, 6: e4434.
- [34] 范文才, 宣 磊, 王芝权, 等. 淹水胁迫下‘中山杉 406’*ThRAP2.1* 基因的克隆、亚细胞定位与表达分析[J]. 分子植物育种, 2018, 16(9): 2818-2826.
- [35] 华建峰, 杜丽娟, 王菁丰, 等. 混合盐胁迫对江苏省沿海常用绿化树种生长的影响及耐盐性评价[J]. 植物资源与环境学报, 2015, 24(3): 41-49.
- [36] 郭金博, 杜丽娟, 范文才, 等. 混合盐胁迫对 3 个乔木树种生理指标及 K^+ 和 Na^+ 分布的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2017, 26(4): 45-53.
- [37] 郭金博, 施 钦, 熊豫武, 等. 盐碱混合胁迫对‘中山杉 406’生长及光合特性的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2019, 43(1): 61-68.
- [38] 於朝广, 李 颖, 谢寅峰, 等. NaCl 胁迫对中山杉幼苗生长及离子吸收、运输和分配的影响[J]. 植物生理学报, 2016, 52

- (9): 1379-1388.
- [39] YU C, XU S, YIN Y. Transcriptome analysis of the *Taxodium* 'Zhongshanshan 405' roots in response to salinity stress[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 100: 156-165.
- [40] 施 钦, 殷云龙, 王芝权, 等. 中山杉及其父母本幼苗对干旱胁迫和复水的响应[J]. 应用生态学报, 2016, 27(11): 3435-3443.
- [41] SHI Q, YIN Y, WANG Z, et al. Physiological acclimation of *Taxodium* hybrid 'Zhongshanshan 118' plants to short-term drought stress and recovery [J]. HortScience, 2016, 51: 1159-1166.
- [42] SHI Q, YIN Y, WANG Z, et al. Lateral root traits of *Taxodium* hybrid 'Zhongshanshan 406' in response to drought stress [J]. HortScience, 2018, 53: 547-551.
- [43] 邵艳军, 山 仑. 植物耐旱机制研究进展[J]. 中国生态农业学报, 2006, 14(4): 16-20.
- [44] BHASKARA G B, YANG T H, VERSLUES P E. Dynamic proline metabolism: importance and regulation in water limited environments [J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 789-791.
- [45] 王芝权, 喻方圆, 施 钦, 等. 中山杉 407 *ThP5CS* 和 *Th δ-OAT* 的克隆及干旱胁迫下的表达分析[J]. 林业科学研究, 2018, 31(4): 126-134.
- [46] 冯 婷, 张 凡, 殷云龙, 等. 落羽杉属树种赤枯病发生规律及其防治药剂筛选[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(19): 110-113.
- [47] 张 凡, 冯 婷, 韩正敏, 等. 落羽杉赤枯病原菌的分离鉴定及生物学特性分析[J]. 植物保护学报, 2018, 45(4): 900-907.
- [48] 徐建华, 胡李娟, 殷云龙, 等. 不同栽培基质对 4 个杂交墨西哥落羽杉无性系扦插苗的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2013, 22(2): 114-116.
- [49] 韩路弯, 华建峰, 刘 江, 等. 不同基质和扦插时间对'中山杉 118' 插条生根的影响[J]. 亚热带植物科学, 2015, 44(2): 150-153.
- [50] 王紫阳, 徐建华, 李火根, 等. 中山杉优良无性系 302, 118, 405 扦插生根能力比较[J]. 浙江农林大学学报, 2015, 32(4): 648-654.
- [51] 徐建华, 殷云龙, 於朝广, 等. 一种中山杉系列品种高效繁育的插床设施构建方法: ZL201310064870.0[P]. 2016-09-28.
- [52] 王芝权. 中山杉扦插生根生理生化与分子机理研究[D]. 南京: 南京林业大学林学院, 2018: 11-17.
- [53] WANG Z, HUA J, YIN Y, et al. An integrated transcriptome and proteome analysis reveals putative regulators of adventitious root formation in *Taxodium* 'Zhongshanshan' [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20: 1225.
- [54] WANG Z, YIN Y, HUA J, et al. Cloning and characterization of *ThSHRs* and *ThSCR* transcription factors in *Taxodium* hybrid 'Zhongshanshan 406' [J]. Genes, 2017, 8: 185.
- [55] SHI Q, YIN Y, WANG Z, et al. Influence of soil properties on the performance of the *Taxodium* hybrid 'Zhongshanshan 407' in a short-term pot experiment [J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2017, 63: 145-152.
- [56] 施 钦, 韩路弯, 华建峰, 等. 两种林龄中山杉 (*Taxodium* hybrid 'Zhongshanshan') 林地土壤质量评价 [J]. 土壤通报, 2016, 47(4): 832-837.
- [57] 殷云龙, 陈永辉. 中山杉与池杉、落羽杉和水杉对比造林的调查和评价[J]. 植物资源与环境, 1997, 6(3): 23-28.
- [58] 殷云龙, 尹晓明, 於朝广, 等. 中山杉 302 回交一代的早期选育[J]. 植物资源与环境学报, 2003, 12(2): 22-27.
- [59] 杨 东, 万福绪, 顾汤华, 等. 上海海岸防护林造林树种的选择[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2012, 36(2): 95-100.
- [60] 王丽艳, 罗坤水, 陈新红, 等. 江西引种中山杉造林试验研究 [J]. 南方林业科学, 2018, 46(5): 24-27, 36.
- [61] 严晓红, 潘 彪, 施建中, 等. 海岸防风林中山杉木材生长特性[J]. 林业科技开发, 2010, 24(6): 72-74.
- [62] 赵荣军, 费本华, 虞华强, 等. 中山杉与落羽杉木材物理力学性质比较研究[J]. 东北林业大学学报, 2007, 35(2): 4-6.
- [63] 虞华强, 费本华, 赵荣军, 等. 中山杉和落羽杉木材解剖性质研究[J]. 林业科学研究, 2007, 20(2): 213-217.
- [64] 张雪峰, 罗真付, 王 翔, 等. 中山杉单板防腐处理对胶合板性能的影响[J]. 林业科技开发, 2012, 26(5): 123-125.
- [65] 张雪峰, 罗真付, 潘 彪, 等. ACQ-D 中山杉防腐胶合板加工工艺研究[J]. 林产工业, 2012, 39(4): 28-30, 50.
- [66] 潘 彪, 陈迎建, 杨保铨, 等. 中山杉单板螺旋缠绕空心柱及其制备方法: ZL201710477343.0[P]. 2019-04-09.
- [67] 郭颖恺, 朱越骅, 潘 彪, 等. 制备中山杉单板螺旋缠绕空心柱的专用工装: ZL201720730039.8[P]. 2018-01-02.
- [68] 陈迎建, 朱越骅, 杨保铨, 等. 中山杉单板缠绕圆管的轴压行为及环刚度研究[J]. 林业工程学报, 2019, 4(2): 43-47.
- [69] 池杏微, 亓白岩, 吕佳青, 等. 中山杉纸浆材制浆特性初探 [J]. 林业科技开发, 2014, 28(5): 96-98.

(责任编辑: 佟金凤)