

## 植物扦插生根机理的研究进展

孙雪莲,杨楚童,胡亚楠,邹显花

(福建农林大学林学院,福州 350002)

**摘要:**扦插作为一种无性繁殖的重要技术被广泛应用于生产实践中,然而目前一些优良植物的扦插生根率低,制约着其扦插繁殖技术的长足发展,而探明植物的扦插生根调控机理是提高植物扦插生根率的关键。本文从插穗不定根发生的形态解剖学、生理学及分子学研究三方面对植物扦插生根机理的研究进行综述。结合国内外研究现状,从解剖学角度对不定根形成的进程和机理进行说明,分析了插穗内含物质与生根之间的关系,阐明了不定根形成和发育的关键分子调控机理。目前植物的扦插生根机理研究已从解剖学、生理学深入到分子学水平,基于分子生物学的发展趋势,提出利用基因工程手段提升植物扦插繁殖技术,以实现植物扦插繁殖的技术创新,提高繁殖数量和质量,适应发展需要。

**关键词:**扦插繁殖;生根机理;形态解剖学;内含物质;分子机理

中图分类号:S722

文献标志码:A

论文编号:cjas2020-0016

### Rooting Mechanism of Plant Cuttings: A Review

Sun Xuelian, Yang Chutong, Hu Ya'nan, Zou Xianhua

(Fujian Agricultural and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China)

**Abstract:** Cutting is widely used in production practice as an important technique of asexual reproduction. However, the low cutting rooting rate of some quality plants still restricts the rapid development of cutting propagation technology, and the key to improve the cutting rooting rate of plants is to find out the regulation mechanism. This article summarized the research on the mechanism of cutting rooting of plant from three aspects of morphology and anatomy, physiology and molecular biology during the adventitious root formation. Combined with the current research status at home and abroad, the process and mechanism of adventitious root formation were explained from the morphology and anatomy, the relationship between adventitious root formation and rooting was analyzed. The key molecular regulation mechanism of adventitious root formation and development was clarified. At present, the research on the rooting mechanism of plant cutting has gone deep into the molecular level from anatomy and physiology. Based on the development trend of molecular biology, it is proposed to use genetic engineering to improve the cutting propagation technology of plants, so as to achieve technological innovation, improve the quantity and quality of reproduction and adapt to the needs of production development.

**Keywords:** Cutting Propagation; Rooting Mechanism; Morphology and Anatomy; Embedded Substance; Molecular Mechanism

### 0 引言

相较于埋条、组织培养、嫁接等技术,扦插繁殖拥

有成本低、不受植物种类限制、操作简单易行、易于产业化及繁殖速度快等优点<sup>[1]</sup>。随着植物幼化理论与技

**基金项目:**福建省林业科学技术推广项目“珍贵树种沉水樟的无性繁殖生根机理研究”(闽林推[2016]SJ15号)。

**第一作者简介:**孙雪莲,女,1997年出生,安徽合肥人,研究生,研究方向:林木抗性生理。通信地址:350002 福建省福州市仓山区上下店路15号 福建农林大学林学院,E-mail:1576690808@qq.com。

**通讯作者:**邹显花,女,1987年出生,福建三明人,博士,助理研究员,研究方向:林木营养生理。通信地址:350002 福建省福州市仓山区上下店路15号 福建农林大学林学院,E-mail:zhouxianhua111@163.com。

**收稿日期:**2020-04-23,修回日期:2020-07-06。

术在扦插繁殖中的突破,无性扦插繁殖逐渐开始受到世界各地农林业工作者的重视<sup>[2]</sup>。但有些优良植物由于从根原基发端分化到成活的过程长而复杂,导致其扦插生根率较低,生根率仍然是制约植物扦插繁殖技术的关键瓶颈<sup>[2-4]</sup>。

多年来人们对植物的扦插生根机理进行多方面多角度研究探讨,为创新扦插技术,提升植物的扦插生根率提供了丰富的理论指导<sup>[5]</sup>。本文对国内外扦插生根机理的综述概况进行研究,从形态解剖学<sup>[6-9]</sup>、生理学<sup>[10-12]</sup>以及分子学水平<sup>[13-14]</sup>等方面来研究植物的扦插生根机理,为提升植物的扦插生根率,促进无性系繁殖技术发展,实现农林业增效,同时保护和扩大优良植物资源提供理论依据。

## 1 植物扦插生根的解剖学研究

20世纪40年代至今,随着高倍电子显微镜和石蜡切片技术的逐渐掌握,人们对植物的解剖学方面的研究突飞猛进。有研究报道,从扦插生根的解剖学角度来看,根原基类型、插穗的生根类型、茎的解剖结构是决定扦插的难易程度的三大重要影响因素<sup>[14-15]</sup>。

### 1.1 根原基类型

根原基是由插穗内部的组织经脱分化转变为分生组织并不断分裂形成的细胞群。根原基类型可依据植物不定根不同的形成时间分成诱生根原基和潜伏根原基<sup>[16-17]</sup>。

根据是否存在根原基可以看出部分存在潜伏根原基的植物生根较易。如桑树(*Morus alba* L.)插穗有两种生根类型,其中潜伏性根原基形成于原株发育的早期,在适宜环境下形成定位根,而不定根则形成于诱生根原基,所以桑树更容易成活<sup>[18]</sup>。一些植物没有潜伏根原基,如矮丛越橘(*Vaccinium angustifolium*)<sup>[21]</sup>、桉属树种<sup>[19-20]</sup>、合欢(*Albizia julibrissin*)<sup>[22]</sup>、东方杉(*Taxodium mucronatum* × *Cryptomeria fortune*)<sup>[24]</sup>、秤锤树(*Sinojackia xylocarpa*)<sup>[23]</sup>等其不定根均由诱生根原基发育形成,插条内都没有原生根原基,只能通过外界化学或物理条件诱导刺激,使之诱导成为诱生根原基,才能成活,因此在自然条件下这类植物的插穗成活率低。

插穗生根的难易程度与诱生根原基所产生位点也具有一定关联<sup>[25]</sup>。形成层、髓射线、皮层薄壁细胞、韧皮薄壁细胞、初生射线和愈伤组织<sup>[26]</sup>等均为诱生根原基所产生的位点,如欧洲鹅耳枥(*Carpinus betulus*)的诱生根原基起源于髓射线、初生的韧皮部薄壁细胞和形成层交叉处的一些薄壁细胞<sup>[17]</sup>,杂种鹅掌楸(*Liriodendron chinense*)<sup>[28]</sup>扦插的不定根原基起源于维管形成层,随着薄壁细胞的不断分化,导管分子不断变

化、增多,使诱导薄壁细胞生根扦插艰难,导致不定根的发生较为缓慢。垂丝海棠(*Malus halliana* Koehne)的诱生根原基形成于愈伤组织本身所形成的维管形成层和初生射线交汇处的细胞进行分裂分化<sup>[29]</sup>。

### 1.2 插穗的生根类型

根据不定生根部位的不同,可分为插穗生根类型为皮部生根型、愈伤生根型以及混合生根型,且植物插穗的难易程度和其生根类型紧密联系<sup>[30-31]</sup>。

研究表明,物种特性决定了大多数植物的插穗生根类型。费约果(*Feijoa sellowiana*)<sup>[34]</sup>、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)<sup>[33]</sup>、花楸(*Sorbus pohuashanensis*)<sup>[35]</sup>以及三角梅(*Bougainvillea spectabilis*)<sup>[32]</sup>等都属于皮部生根型,而皮部生根的根原基多是由形成层细胞直接分裂而成,继而发育为不定根,并很快通过皮孔伸出茎外,所以皮部生根时间较短。垂丝海棠<sup>[6,29]</sup>、椴树(*Tilia tuan*)<sup>[36]</sup>等植物属于愈伤组织生根型,其首先形成一群半透明的薄壁细胞位于扦插的基部切口处,它不仅能保护扦插切口不被外界病原体等所侵染,而且拥有继续分化的能力。在适宜的条件下,不定根由初生愈伤组织继续分化而来的根原基发育形成<sup>[27]</sup>。有研究认为,愈伤组织生根型的植株插条生根率低,且生根速度慢。而高效的皮部生根效果显著高于传统的插穗技术如愈伤组织生根等<sup>[14]</sup>;此外,台湾桉(*Alnus formosana*)<sup>[38]</sup>、桉树<sup>[37]</sup>等混合生根型植物,与单一生根型植物相比,根系较多,在相同生长条件下根系发育较多,成活率较高。

### 1.3 茎的解剖结构

插穗的结构同植物扦插生根的难易程度也有一定关系,插穗的横切面结构在一定程度上影响着不定根发育<sup>[39]</sup>。在红桉木(*Alnus rubra*)<sup>[41]</sup>、桉树(*Eucalyptus robusta*)<sup>[40]</sup>等对于不定根的研究中表明,皮层内环状厚壁组织对其发育形成有抑制作用。卓嘎等<sup>[7]</sup>在研究红豆杉扦插生根的解剖结构时发现周皮中存在一圈环状的厚壁细胞导致红豆杉的生根时间延长。洪汉辉等<sup>[43]</sup>从白杨硬枝的扦插效果中也发现年龄大的插穗其木栓层细胞壁木质化加重,茎皮部周皮变厚,从而增加了生根的机械阻力并阻挡了根的形成;且植物年龄越大其插穗木质部越发达,分化程度更高,再分化能力减弱,导致年龄越大的植物的扦插生根率下降。而王戈戎等<sup>[44]</sup>在对喜树(*Camptotheca acuminata*)的解剖结构研究中却发现,插穗横切面中的不连续厚壁组织并不影响不定根的生长发育。甚至在赵今哲等<sup>[45]</sup>的对于洒金柏(*Platycladus orientalis*)插穗横切面的研究中没有发现厚壁细胞和环状厚壁组织。

## 2 植物扦插生根的内含物质研究

### 2.1 内源激素对植物扦插生根的影响

内源激素产生于植物体内,在植物的生理生化过程中起到一定调控作用,主要分为赤霉素类、乙烯、细胞分裂素类、生长激素类和脱落酸(ABA)。其中,低浓度的赤霉素(GA)、细胞分裂素(ZR)、生长激素(IAA)在插穗过程中可促进不定根的形成,有利于植物的生长发育<sup>[5]</sup>。IAA/ABA值升高或IAA/ZT值增大,都会促进愈伤组织的形成和根原基的发育,插穗生根过程中不定根的形成是由内源激素的动态平衡调控的<sup>[46]</sup>。

不同的植物生长激素对扦插生根有不同的影响。IAA对植物不定根的促进作用已为国内外许多学者所证实<sup>[47-49]</sup>。IAA参与调节了植物的根原基的诱导、愈伤组织的形成与不定根发育生长每个阶段。适宜浓度的IAA生长调节剂可以使插穗贮藏营养物质重新分配,扦插苗基部可以作为一个有效的养分库。同时IAA还能加快植物的呼吸速率,有利于细胞的分裂分化,在插穗基部细胞内调节并增强相关酶的活性<sup>[50]</sup>。研究表明,IAA有利于miRNA的合成,进一步对差异蛋白质的表达造成影响,从而增强插穗的胁迫抗性、能量代谢和信号转递的能力。同时浓度适宜的IAA能够使沙生柽柳(*Tamarix taklamakanensis*)<sup>[52]</sup>诱导出根原基并促进不定根的形成。也有些试验证明在北美香柏(*Thuja occidentalis*)<sup>[53]</sup>插穗生根过程中发现高浓度的IAA可以加速形成愈伤组织,促进伤口愈合。研究证明,较高浓度的细胞分裂素有利于细胞的分裂分化,提高其扦插生根率<sup>[50]</sup>,蓝莓(*Semen Trigonellae*)在外源激素处理对照时,ZR在表达期和不定根诱导期具有较高的活性,促进了不定根的生长<sup>[54]</sup>。也有研究表明,低浓度的细胞分裂素也会对不定根的分化有促进作用,张金浩在裸花紫株(*Callicarpa nudiflora* Hook.et Arn)的插穗机理实验中发现较低浓度的ZR有利于不定根的分化<sup>[57]</sup>,能够促进植物的插穗生根<sup>[55-56]</sup>。高浓度的GA含量会抑制不定根的生长,反之,较低浓度的GA含量能促进不定根的形成<sup>[56]</sup>,这是因为GA会在插穗基部起始期阻碍细胞分裂,进一步抑制不定根的发育,阻碍IAA诱导植物的根原基形成。此外,研究表明,脱落酸会明显抑制植物的扦插生根,较高浓度的ABA不利于插穗生根<sup>[10]</sup>,吴文浩等<sup>[49]</sup>研究发现薄壳山核桃(*Carya illinoensis*)在愈伤组织到不定根整个的形成阶段中,ABA浓度一直处于下降趋势,有利于形成IAA受体,促进插穗内的淀粉水解成糖和提高插穗生根率<sup>[51]</sup>。

然而,单个内源激素含量的变化很难对插穗生根和内源激素产生明显作用,主要通过多种内源激素的

共同调控<sup>[10]</sup>,因此,植物的生理效应不是由某种激素的绝对含量决定的,而是由各种激素的相对含量决定的<sup>[57]</sup>。麻文俊等<sup>[58]</sup>实验证明IAA无法单一地对植物扦插生根起主要作用,一定浓度的IAA/ZT增加有利于插条生根,而ZT/ABA增加则会抑制插条生根。而对于白桦(*Betula platyphylla*)<sup>[59]</sup>、白皮松(*Pinus bungeana*)<sup>[10]</sup>和长白落叶松(*Larix olgensis* Henry)<sup>[50]</sup>等内源激素的研究都发现IAA/ABA比值与生根率呈正比,张晓平等<sup>[47]</sup>通过杂种鹅掌楸(*Liriodendron chinense*)的扦插生根机理研究发现IAA/ABA比值较小是影响植物难生根的主要因素。

### 2.2 内源营养物质对植物扦插生根的影响

插条生根是新根形成和插条底部伤口愈合过程,因此在生根早期需要丰富的能量和营养物质,而可溶性蛋白、可溶性糖、淀粉等碳水化合物就是植物新根形成能量的主要来源<sup>[50]</sup>。在根的诱导过程中碳水化合物作为仅有的能量来源发挥着重要作用<sup>[61]</sup>,可溶性糖是不定根形成的重要营养成分之一<sup>[62]</sup>,而淀粉则是通过转化为糖为植物提供能量<sup>[63]</sup>。敖红等<sup>[50]</sup>在长白落叶松解剖学研究发现,插穗中的淀粉在生根过程中会分解并提供能量。

在扦插生根的过程所消耗的大量养分和能量中,碳水化合物和氮素化合物为愈伤组织形成根系提供丰富的能量,在植物生长中起到重要作用<sup>[64]</sup>。研究表明,发育粗壮良好的插穗比生长较差纤细的插穗更容易生根<sup>[65]</sup>,采用曲枝、刻伤和环剥等方法处理插条,其生根率也显著提高<sup>[65]</sup>。碳水化合物的含量高低也对扦插生根有很大影响<sup>[9]</sup>,实验发现在生根高峰期可溶性糖的含量达到最大值,而此峰值可在生长素的诱导下提前发生,从而促进不定根的形成<sup>[12]</sup>。Haissig<sup>[66]</sup>通过对北美短叶松(*Pinus banksiana*)的碳水化合物含量的研究中发现,虽然其对不定根的形成没有直接影响,但能促进不定根的伸长。

然而,插穗内部碳水化合物的含量与插穗生根过程并非简单的相互制约或影响,插穗生根与碳水化合物和含氮化合物的比率有关<sup>[66-67]</sup>。研究发现,生根率与新梢和硬枝的C/N比值呈正相关<sup>[69]</sup>,嫩枝的可溶性蛋白质、可溶性糖和总氮含量都同植物的扦插生根成正比,而虽然硬枝的总氮和可溶性糖含量高于嫩枝,但C/N和可溶性蛋白质含量比嫩枝低,不利于生根<sup>[4]</sup>。师晨娟等<sup>[69]</sup>青海云杉(*Picea crassifolia*)的全C含量与生根率研究中发现其呈正相关,全氮含量与生根率成反比,C/N比越低,生根率越低。麻文俊等<sup>[58]</sup>在研究不同生根类型的日本落叶松(*Larix kaempferi*)中发现,在插



穗过程中,其总氮含量会随着时间的增加而趋势不同,其中较易生根型总氮含量不断降低,而难生根型的含量先降低后升高,说明插穗中氮、碳水化合物和生长素的比例到达一定关系时,才可以促进插穗生根<sup>[70]</sup>。

### 2.3 酶的活性对植物扦插生根的影响

除了营养物质,植物体内的吲哚乙酸氧化酶(IAAO)、多酚氧化酶(PPO)、过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)酶活性也与植物不定根的生长发育有关<sup>[71]</sup>。其中吲哚乙酸氧化酶(IAAO)和多酚氧化酶(PPO)参与了植物中的根原基诱导,而过氧化物酶(POD)参与了根的诱导和伸长<sup>[72]</sup>,插穗皮层内的POD可通过内源激素的处理提高其活性,在不定根形成之前,POD在植物体内普遍存在,使其体内的IAA氧化<sup>[73]</sup>。宋金耀等<sup>[75]</sup>在对植物生根过程的研究中发现不定根与POD活性有着紧密关联,在植物生根早期其活性会超出正常值,但当根系穿过表皮后其活性又会降至初始水平。刘玉艳等<sup>[74]</sup>研究发现部分碳水化合物在POD酶的促进作用下转化为木质素,使插穗木质化程度大大提高,POD酶活性高于新生组织。常见于植物体内的多酚氧化酶PPO,可以直接控制酚类物质的合成,并催化其和IAA形成一种生根辅助因子“IAA-酚酸复合物”,诱导根原基的生长发育<sup>[77]</sup>。诱导期PPO的活性较高,有利于不定根的形成,表达期活性较低,促进不定根的伸长<sup>[78]</sup>。IAAO在高等植物中广泛存在,它能够通过分解IAA来调节其含量,进一步影响植物不定根的形成<sup>[79]</sup>。研究证明,在诱导期IAAO活性较高,能够充分分解内源IAA,降低IAA含量促进植物生根;在表达期IAAO活性较低,内源IAA含量升高,促进植物根的伸长<sup>[12]</sup>。植物中SOD的酶活性越高,插穗的抗性越强,有利于不定根的生长,同时加快其发生的时间<sup>[80]</sup>。言倜信等<sup>[80]</sup>在南酸枣[*Choerospondias axillaris* (Roxb.)Burt et Hill.]扦插的生根过程研究时认为SOD活性先上升再下降,能够提高POD和酶的活性,从而促进生根发育。

### 2.4 生根抑制物对植物扦插生根的影响

植物扦插插穗内存在阻碍生根的物质称为生根抑制物质<sup>[81-85]</sup>。刘卫东等<sup>[40]</sup>在研究过程中通过统一环境对难生根直干桉(*Eucalyptus maidenii*)和易生根赤桉(*Eucalyptus camaldulensis* Dehnh.)进行物质动态测定,测其生根率可以得出主要抑制物为酚类和单宁类。李永进与丁贵杰<sup>[82]</sup>对不同家系马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)插穗进行研究发现,插穗中存在的内源抑制物质黄酮类、苯酚类和脱落酸类等七种活性较高的内源抑制物质是影响马尾松生根率低下的主要原因之一。

王芳等<sup>[85]</sup>通过对梭梭(*Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge)嫩枝和硬枝的研究验证了其体内确有生根抑制物的存在,主要存在的物质有碱性物质、酚类物质和酸性物质等。而对于植物的不同部位其生根抑制物活性的比较发现,梭梭嫩枝木质部的活性要比韧皮部弱,下部的生根抑制剂比中上部弱。程广有<sup>[83]</sup>在紫杉(*Ramulus TaxiCuspidatae*)生根抑制剂的研究中,采用有机和生物方法分析了紫杉生根抑制剂的主要成分是酚类物质,其中韧皮部含量最多,针叶次之,木质部最少。在扦插苗中,其枝龄不同酚含量不同,其中3年生扦插苗含量最低,1年生扦插苗含量最高。朱鹏与徐建民<sup>[84]</sup>通过对邓恩桉(*Eucalyptus dunni*)组织生根抑制剂的研究,发现试验材料经组织提取液处理后均表现出不同程度的抑制作用,成熟树木提取物的抑制强度高于幼苗和萌芽树干,结果表明插条中生长素与抑制剂的比例是影响不定根发育的关键因素,而且这一比例关系达到一定关系时,才能促进根原始体的分化。抑制剂和生长素的含量随植株年龄的变化而变化。伴随着枝龄的增加,植物中抑制物含量增加,生长素含量降低,同一树冠其上部枝干的生长素含量少,抑制物含量多<sup>[86-87]</sup>,而从下部采集的枝条却刚好与之相反。

### 3 植物扦插生根的分子机理研究

随着植物蛋白质组学、基因组学、代谢组学、转录组学等学科的创新,分子生物学技术的迅速发展,人们对植物扦插生根机理的研究从解剖学和生理学等方面逐渐转向分子水平的研究。随着相关研究逐渐深入,越来越多不定根发生、发育过程中的关键调控基因被发现,而绝大多数如 *TRHI*<sup>[90]</sup>、*AXR4*<sup>[89]</sup>、*LRP1*<sup>[90]</sup>、*SAMS*<sup>[92]</sup>、*AXR1*<sup>[88]</sup>、*RHL1*<sup>[91]</sup>等都与生长素应答、细胞生长和信号转导有关。除此之外,大量与不定根形成有关的转录因子也被深入挖掘,如 *AP2/EREBP*<sup>[95]</sup>、*AP2/ERF*<sup>[94]</sup>、*ARFs*<sup>[93]</sup>等。

生长素在不定根和侧根的生长发育中起着重要作用,因此生长素诱导基因的表达及其相关分子开始被人们广泛研究<sup>[95]</sup>。Vieten等<sup>[96]</sup>通过对不定根发育的调控机制研究发现,影响不定根发育的PAT(生长素极性运输)作为一种重要调控机制,由输出载体PINs和生长素输入载体AUX/LAX共同介导。IBA作为一种优良的诱导生根剂被普遍使用于植物扦插生根。在IBA诱导初期,芒果(*Mangifera indica*L.)不定根的PIN基因和AUX/LAX基因的诱导水平较低,4天后其基因表达迅速上升<sup>[98]</sup>。胡春华等<sup>[99]</sup>在枳橙(*Citrange*)的转ROLA、B、C基因的快速繁殖时发现,转基因的移栽成活率高达90%,且生根率明显高于对照组。在转基因

猕猴桃 (*Actinidia chinensis* Planch) 与玫瑰 (*Rosa rugosa*) 的研究发现, 转 *ROLA*、*B*、*C* 基因能够诱导促进不定根形成, 有利于不定根的发育生长<sup>[100-101]</sup>。Thomas P 等<sup>[98]</sup>通过对葡萄插穗生根机理的研究发现, 葡萄插穗在经过生长素处理后, 基因 *PRP 1* 和 *PRP 2* 被诱导并迅速表达, 且插穗其他部位明显低于基部表达水平, 说明 *PRP 1* 和 *PRP 2* 基因促进了葡萄插穗早期不定根的形成。在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 分子机理的实验中, *AUX/IAA* 基因家族突变体 *MSG2/IAA19*, *SLR/IAA14*, *SHY2/IAA3* 和 *IAA28* 均表现为侧根生长减少或无侧根生长。*NAC1*、*AUX1* 或 *TIR1* 的过量表达有利于侧根的形成, 而 *SINAT5* 过量表达的侧根形成却较少<sup>[102]</sup>。

在细胞周期如何参与植物根系发生的过程研究中, 主要研究侧根形成的相关基因, 但对不定根和初生根的研究较少。侧根的形成过程主要有两方面: 建立新分裂组织与木质部中柱鞘细胞周期再活化<sup>[105]</sup>。虽然关于如何控制细胞周期重建并未完全清楚, 但植物激素在控制植物生长过程中的细胞周期调节起着至关重要的作用, 特别在转录水平中, 与之接触的亚基依赖性激酶 CDKs 需要同细胞周期蛋白结合才能具有活性。一段保守的氨基酸区域的主要有 CDK 抑制蛋白 (KRPs) 磷酸化与去磷酸化与共同决定酶活性, 而在植物中, 至少有 5 种 CDKs (*CDKA*、*CDKB*、*CDKC*、*CDKD* 和 *CDKE*)<sup>[106]</sup>。在侧根发育过程中细胞周期依赖性激酶抑制剂有着重要影响: *KRP2* 通过调节生长素含量, 在植物生长早期通过细胞周期 G1 期向 S 期转变来调节侧根的发育。研究发现, 具有独特的细胞规律性的木质部中柱鞘细胞是处于 G1 期, 而其它休眠状态的中柱鞘细胞则处在 G2 期。生长素的极性运输如果阻断, 就能够效阻碍第一次有序的细胞分裂从而阻止侧根发生, 说明生长素能够调控细胞周期。同时, 细胞周期的活跃性也受生长素所影响。磷脂中在 *KRP1* 和 *KRP2* 在 NPA 处理后, 中柱鞘静止根被高度表达, 而 *KRP3* 仅在生长素处理后大量表达, 在限制侧根生长的环境中仅有少量表达, 生长素的诱导对 *KRP4* 影响较小。这些研究一定程度上表明 CDK 活性从生长素到中柱鞘细胞的信号接收被阻断<sup>[104]</sup>。Kristiina 等<sup>[103]</sup>在 6 个小时的生长素诱导烟草基因表达实验发现, G1 期被生长素转运抑制剂 NPA 处理后, *KRP2*、*CKS1* 与 *Arath* 被强烈表达; 细胞周期在 G2/M 阶段诱导出细胞周期基因和依赖性激酶, 如 *CDKB1*, *CYCB1*, *Arath*; 而 *Myb* 和 *c-myc* 等转录因子也同时被诱导。以上研究表明生长素可以诱导细胞周期相关基因的表达, 与之密切相关, 从

而改变植物细胞周期过程, 进一步诱导侧根的发育生长。

#### 4 展望

近年来, 人们对植物的扦插生根机理做了大量研究, 研究探明了扦插繁殖不定根发生的起源与过程, 掌握了植物扦插过程中内源激素、营养物质、酶活性、生根抑制物等内含物质与生根的动态变化关系, 挖掘出植物扦插生根过程中与不定根发育相关的关键基因, 并探明其功能, 研究从解剖学、生理学深入到分子学水平, 取得了较大的研究进展。然而植物扦插不定根的发生、发育、成根到成活的这一复杂过程, 还有许多机理需要去探讨研究。问题及建议主要总结为以下几点。

(1) 目前, 通过解剖学研究发现插穗横切面结构中皮层内环状厚壁组织对不定根发育的作用存在显著的种间差异, 有待进一步研究确定皮层内环状厚壁组织与不定根发育的相关性。

(2) 植物扦插过程中内含物质的差异会导致植物生根特性产生巨大的差异。目前研究多集中在单个内含物质对扦插生根的影响研究, 而内含物质与生根的关系不仅仅是单一物质含量的变化, 决定生理效应的是激素、营养物质、酶活性、生根抑制物等多种内含物质共同作用的结果。今后应进一步加强各内含物质在生根过程中的协同作用及其互作机制研究。

(3) 植物不定根的发育和形成是一个由多个基因控制的复杂过程。目前在分子研究水平主要集中在与不定根和侧根形成过程的生长素应答、细胞生长及信号转导等方面相关的基因挖掘, 应加强其他相关方面关键基因的深入挖掘。另一方面, 目前分子水平的植物扦插生根机理研究主要集中在草本植物, 如拟南芥、烟草等, 木本植物的研究报道较少, 分子水平的准确研究对木本植物植物扦插生根机理具有重要作用。对植物不定根发育和形成过程中关键调控基因的挖掘, 可为利用基因工程手段提升植物扦插繁殖技术提供理论与技术支撑。

#### 参考文献

- [1] 郭素娟. 林木扦插生根的解剖学及生理学研究进展[J]. 北京林业大学学报, 1997, 19(4): 64-69.
- [2] 周志刚, 刘果厚, 邱润生, 等. 珍稀濒危植物四合木嫩枝扦插生根特性的研究[J]. 内蒙古农业大学, 2011, 30(12): 21-25, 29.
- [3] 魏礼文, 范红鹰. 影响难生根植物插条生根因素及解决措施[J]. 惠州大学学报: 自然科学版, 1996, 16(4): 63-66.
- [4] 潘瑞炽, Rui-Chi Pan. 植物生长调节剂与扦插生根[J]. 植物学报, 1995, 12(专辑 3): 8-14.



- [5] 洪汉辉,康向阳,汪晓峰. 年龄效应对白杨硬枝扦插苗生长及其茎皮部解剖结构和叶片生化指标的影响[J]. 西北植物学报,2018,38(2):274-281.
- [6] 陈鸿鹰. 外源酚酸对欧美杨‘I-107’扦插苗细根形态建成和生理特性的影响[D]. 泰安:山东农业大学,2017.
- [7] 卓嘎,杨小林,幸福梅. 西藏2种红豆杉扦插生根过程及解剖结构研究[J]. 西部林业科学,2015,44(1):88-91.
- [8] 李朝娉,赵云龙,张冬林,等. 长蕊杜鹃扦插内源激素变化及解剖结构观察[J]. 林业科学研究,2012,25(3):360-365.
- [9] 郭素娟,凌宏勤,李凤兰. 白皮松插穗生根的生理生化基础研究[J]. 北京林业大学学报,2004,26(2):43-47.
- [10] 黄丽媛,袁军,周乃富,等. 不同磷源处理对油茶扦插苗不定根发生及生理生化的影响[J]. 植物生理学报,2016,67(5):678-684.
- [11] 刘玉民,刘亚敏,马明,等. 马尾松扦插生根过程相关生理生化分析[J]. 林业科学,2010,46(9):28-33.
- [12] 闫绍鹏. 欧美山杨杂种扦插生根的理化与分子机理研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2011.
- [13] 杜伟. 桑树硬枝扦插生根的生理生化与分子机理研究[D]. 镇江:江苏科技大学,2016.
- [14] Hatzilazarou S P, Syros T D, Yupsanis T A, et al. Peroxidases, lignin and anatomy during in vitro and ex vitro rooting of gardenia (*Gardenia jasminoides* Ellis) microshoots[J]. Journal of Plant Physiology. 2006,163(8):827-836.
- [15] Zhang W, Fan J, Tan Q, et al. The effects of exogenous hormones on rooting process and the activities of key enzymes of *Malus hupehensis* stem cuttings[J]. Plos One, 2017,12(2).
- [16] 杜伟,程嘉翎. 桑树绿枝扦插皮部生根过程的形态解剖学观察[J]. 蚕业科学,2014,40(1):13-17.
- [17] 金建邦,祝遵凌,林庆梅. 欧洲鹅耳枥扦插生根及解剖特性[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2015,43(2):92-98.
- [18] 杜伟. 人工诱导桑树绿枝扦插皮孔生根机理的研究[J]. 江苏科技大学,2010.
- [19] 谭健晖. 桉树嫩枝扦插繁殖的研究进展及对策[J]. 广西林业科学, 2003,33(2):74-76.
- [20] 林建,陈培,莫光武,等. 桉树的枝条扦插繁殖技术研究[J]. 热带林业,2007,35(2):23-29.
- [21] 朱聃,吕凤霞,陶洪波,等. 矮丛越橘扦插生根的形态解剖学研究[J]. 东北农业大学学报,2011,42(7):143-146.
- [22] 周祥明,刘玉堂,赵宪争,宋兆伟,王姝. 合欢硬枝扦插生根解剖及相关酶活性变化研究[J]. 植物研究,2016,36(1):58-61.
- [23] 张颖. 秤锤树扦插繁殖技术及生根机理的研究[D]. 南京:南京林业大学,2009.
- [24] 徐佩贤. 东方杉嫩枝扦插繁殖技术及其生根机理研究[D]. 南京:南京林业大学,2009.
- [25] 周容涛,刘洋,冷珊珊,等. 欧美杂种山杨微扦插不定根发生过程的解剖学研究[J]. 西北植物学报,2013,33(11):2184-2188.
- [26] 金建邦,祝遵凌,林庆梅. 欧洲鹅耳枥扦插生根及解剖特性[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2015,43(2):92-98.
- [27] 林如,曹玉芳,胡正海. 绞股蓝扦插生根的解剖学研究[J]. 福建农业大学学报,2003,32(4):464-467.
- [28] 张晓平,方炎明. 杂种鹅掌楸插穗不定根发生与发育的解剖学观察[J]. 植物资源与环境学报,2003,12(1):10-15.
- [29] 许晓岗. 垂丝海棠、楸子的扦插生根机理研究[D]. 南京:南京林业大学,2006.
- [30] 付红祥. 海棠的繁殖技术研究[D]. 南京:南京林业大学,2004.
- [31] 李春燕,杨廷桢,高敬东,等. 苹果矮化砧扦插生根解剖学机理研究进展[J]. 山西农业科学,2017,45(10):1719-1720.
- [32] 谢志南,赖瑞云,林丽仙,等. 三角梅插穗扦插生根过程解剖学观察[J]. 闽西职业技术学院学报,2008,10(3):97-99.
- [33] 姚景瀚,李伟. 沙棘微扦插不定根发生的形态解剖学研究[J]. 北京林业大学学报,2013,35(2):130-133.
- [34] Meng Z, Tang H R, Dan W, et al. Studies on rooting characteristics and anatomical structure of feijoa cuttings[J]. Journal of Fruit Science, 2009, 99(2): 86-90.
- [35] 郑健,郑勇奇,吴超. 花椒树嫩枝扦插繁殖技术研究[J]. 林业科学研究,2009,22(1):91-97.
- [36] 刘云强,杨建民,彭伟秀,等. 两种椴树嫩枝扦插生根的解剖学研究[J]. 河北农业大学学报,2004(2):33-37.
- [37] 丘醒球,余倩珠,张少翊,等. 桉树插条生根解剖研究[J]. 林业科学研究,1995,8(2):170-176.
- [38] 廖德志,李志辉,吴际友,等. 台湾桉木无性系扦插繁殖试验[J]. 湖南林业科技,2010,37(6):48-51.
- [39] Porfirio S, Silva M D R G, Cabrita M J, et al. Reviewing current knowledge on olive (*Olea europaea* L.) adventitious root formation [J]. Scientia Horticulturae, 2016, 198(5):207-226.
- [40] 刘卫东,万朝琨,饶龙兵,等. 桉树扦插生根的解剖学研究[J]. 中南林学院学报,1997,3(4):32-36.
- [41] 鲁丹,张瑞,彭方仁,等. 红桉木扦插繁殖技术及生根过程的解剖学观察[J]. 西南林业大学学报,2013,33(2):24-28.
- [42] 柯益富,彭克宇,曹梦黑. 鸡桑(*Morus australis* Catting Lype)枝条解剖构造与扦插发根机制的研究[J]. 西南大学学报:自然科学版,1992, 36(3):278-282.
- [43] 洪汉辉,康向阳,汪晓峰. 年龄效应对白杨硬枝扦插苗生长及其茎皮部解剖结构和叶片生化指标的影响[J]. 西北植物学报,2018,39(2):274-281.
- [44] 王戈戎,袁晓颖. 喜树茎解剖构造及插条不定根的形成[J]. 东北林业大学学报,2007,51(3):88-89.
- [45] 赵今哲,刘国彬,张鸿翎,等. 生长调节剂处理的洒金柏扦插不定根解剖学研究[J]. 西南林业大学学报:自然科学,2019,39(2):173-178.
- [46] 郭英超,杜克久,贾哲. 兴安圆柏扦插生根过程中相关内源激素特征分析[J]. 中国农学通报,2012,29(1):44-48.
- [47] 张晓平,方炎明,黄绍辉. 杂种鹅掌楸扦插生根过程中内源激素的变化[J]. 南京林业大学学报:自然科学版,2004,47(3):79-82.
- [48] 张往祥,宋元超,赵明明,等. 金雀花扦插生根过程中内源激素动态变化[J]. 林业科技开发,2014,28(5):61-64.
- [49] 吴文浩,曹凡,刘壮壮,等. NAA对薄壳山核桃扦插生根过程中内源激素含量变化的影响[J]. 南京林业大学学报:自然科学版,2016,59(5):191-196.
- [50] 敖红,王崑,冯玉龙. 长白落叶松插穗的内源激素水平及其与扦插生根的关系[J]. 植物研究,2002,44(2):190-195.
- [51] 曹凡,彭方仁,梁有旺,等. 美国山核桃不定根形成过程中相关蛋白质的鉴定及功能分析[J]. 南京林业大学学报:自然科学,2016,40(2):53-58.
- [52] 张锦春,刘有军,王方琳,等. 沙生怪柳扦插生根过程插穗相关理化

- 特征分析[J]. 西北植物学报, 2018, 38(3): 484-492.
- [53] 姚锐. 北美香柏扦插繁殖技术及其生根生理生化机理的研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2017.
- [54] 王雪娇. 蓝莓组培苗扦插繁殖技术与生根机理的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2016.
- [55] 张乐华, 王书胜, 单文, 等. 基质、激素种类及其浓度对鹿角杜鹃扦插育苗的影响[J]. 林业科学, 2014, 50(3): 45-54.
- [56] 李永欣, 曾慧杰, 王晓明, 等. 光皮树扦插过程中内源激素变化[J]. 中国农学通报, 2010, 26(15): 247-251.
- [57] 张金浩. 裸花紫珠扦插繁殖技术及生根机理研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2014.
- [58] 麻文俊, 张守攻, 王军辉, 等. 日本落叶松扦插生根期内源激素和营养物质及酚含量变化特征[J]. 西北植物学报, 2013, 33(1): 109-115.
- [59] 詹亚光, 杨传平, 金贞福, 等. 白桦插穗生根的内源激素和营养物质[J]. 东北林业大学学报, 2001, 29(4): 1-4.
- [60] Correa L D, Paim D C, Schwambach J, et al. Carbohydrates as regulatory factors on the rooting of *Eucalyptus saligna* Smith and *Eucalyptus globulus* Labill[J]. Plant growth regulation, 2005, 45(1): 63-73.
- [61] 魏海蓉, 陈新, 宗晓娟, 等. 甜樱桃矮化砧‘吉塞拉6号’扦插过程中氧化酶活性和碳氮含量变化[J]. 林业科学, 2013, 49(9): 172-177.
- [62] 吕明霞. 梅花扦插繁殖技术的研究[J]. 江西林业科技, 2000, 20(2): 43-45.
- [63] Druege U, Zerche S, Kadner R. Nitrogen- and storage- affected carbohydrate partitioning in high- light- adapted *Pelargonium* cuttings in relation to survival and adventitious root formation under low light[J]. Annals of Botany, 2004, 94(6): 831-842.
- [64] 唐玲, 王艳芳, 李荣英, 等. 插穗规格与遮荫度对肾茶扦插苗质量的影响[J]. 中药材, 2017, 40(2): 281-283.
- [65] 罗坤水, 罗忠生, 叶金山, 等. 珍稀树种沉水樟嫩枝扦插技术研究[J]. 南方林业科学, 2016, 44(5): 21-23, 34.
- [66] Haissig B E. Origins of adventitious roots[J]. New Zealand Journal of Forestry Science, 1974, 4(2): 299-310.
- [67] 王新建, 何威, 张秋娟, 等. 豫楸1号扦插生根过程中营养物质含量及氧化酶类活性的变化[J]. 林业科学, 2009, 45(4): 156-161.
- [68] 刘曼. 棱角山矾扦插繁殖技术及其生根机理研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2010.
- [69] 师晨娟, 刘勇, 王春城, 等. 青海云杉扦插的年龄效应及其生根机理研究[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2006, 34(12): 101-104.
- [70] 张雪, 李隆云, 杨宪. 灰毡毛忍冬扦插繁殖过程中营养物质含量的变化研究[J]. 中国中药杂志, 2010, 34(1): 1378-1381.
- [71] Dash G K, Senapati S K, Rout G R. Effect of auxins on adventitious root development from nodal cuttings of *Saraca asoka* (Roxb.) de Wilde and associated biochemical changes[J]. Journal of Horticulture & Forestry, 2011.
- [72] Husen A. Changes of Soluble Sugars and Enzymatic Activities During Adventitious Rooting in Cuttings of *Grewia optiva* as Affected by Age of Donor Plants and Auxin Treatments[J]. American Journal of Plant Physiology, 2012, 7(1): 1-16.
- [73] 赵云龙, 陈训, 李朝婵. 糙叶杜鹃扦插生根过程中生理生化分析[J]. 林业科学, 2013, 49(6): 45-51.
- [74] 刘玉艳, 于凤鸣, 韩淑丽. 影响木槿硬枝扦插若干生理指标的研究[J]. 林业科技, 2002, 27(5): 4-7.
- [75] 宋金耀, 刘永军, 宋刚, 等. 几个常见树种扦插生根过程中 POD、IAAO 活性及酚含量的变化[J]. 江苏农业科学, 2007, 35(6): 115-118.
- [76] Satisha J, Raveendran P, Rokade N D. Changes in polyphenol oxidase activity during rooting of hardwood cuttings in three grape rootstocks under Indian conditions[J]. South African Journal for Enology & Viticulture, 2008, 29(2): 94-97.
- [77] 闫绍鹏, 武晓东, 王秋玉, 等. 欧美山杨杂种嫩枝微扦插生根相关氧化酶活性变化及繁殖技术[J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(11): 5-7, 11.
- [78] 孟庆伟, 高辉远. 植物生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2011.
- [79] 侯江涛, 沈聪聪, 张毅芳, 凌娜. 植物扦插繁殖生根机理研究综述[J]. 安徽农业科学, 2019, 47(19): 1-3, 6.
- [80] 言偶信. 南酸枣扦插繁殖技术与生理机理研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2015.
- [81] 姚瑞玲, 王胤, 项东云, 等. 邓恩校插条生根抑制物质鉴定[J]. 福建林学院学报, 2010, 30(3): 275-278.
- [82] 李永进, 丁贵杰. 不同家系马尾松插穗内源生根抑制物的分离、纯化及鉴定[J]. 浙江林学院学报, 2010, 27(4): 507-512.
- [83] 程广有. 紫杉插穗中生根抑制物的鉴定[J]. 北华大学学报: 自然科学版, 2000, 1(2): 163-166.
- [84] 朱鹏, 徐建民. 邓恩校组织材料生根抑制物研究[J]. 安徽农业科学, 2007, 47(32): 10236-10238, 10560.
- [85] 王芳, 谢健, 王泽, 等. 梭梭枝条生根抑制物研究[J]. 西北农业学报, 2016, 25(1): 136-141.
- [86] 王志敏. 五个圆柏品种扦插繁殖技术与生根机理研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2019.
- [87] Gray W M, Del Pozo J C, Walker L, et al. Identification of an SCF ubiquitin-ligase complex required for auxin response in *Arabidopsis thaliana*[J]. Genes Dev, 1999, 13(13): 1678-1691.
- [88] Hobbie L, Estelle M. The *axr4* auxin- resistant mutants of *Arabidopsis thaliana* define a gene important for root gravitropism and lateral root initiation[J]. Plant Journal, 2010, 7(2): 211-220.
- [89] Rigas S, Debrosses G, Haralampidis K, et al. TRH1 encodes a potassium transporter required for tip growth in *Arabidopsis* root hairs[J]. Plant Cell, 2001, 13(1): 139-152.
- [90] Schneider K, Mathur J, Boudonck K, et al. The ROOT HAIRLESS 1 gene encodes a nuclear protein required for root hair initiation in *Arabidopsis*[J]. Genes & Development, 1998, 12(13): 2013.
- [91] Quan J, Zhang S, Zhang C, et al. Molecular Cloning, Characterization and Expression Analysis of the SAMS Gene during Adventitious Root Development in IBA-Induced Tetraploid Black Locust[J]. Plos One. 2014, 9(10): e108709.
- [92] Xing H, Pudake R N, Guo G, et al. Genome-wide identification and expression profiling of auxin response factor (ARF) gene family in maize[J]. BMC Genomics, 2011, 12(178).
- [93] Dalila T, Yordan Y, Sharon R, et al. Identification, characterization of an AP2/ERF transcription factor that promotes adventitious, lateral root formation in *Populus*[J]. Planta, 2013, 238(2): 271-282.
- [94] Rigal A, Yordanov Y S, Perrone I, et al. The AINTEGUMENTA

- LIKE1 Homeotic Transcription Factor PtAIL1 Controls the Formation of Adventitious Root Primordia in Poplar[J]. Plant Physiology, 2012, 160(4): 1996-2006.
- [95] Pacurar D I, Perrone I, Bellini C. Auxin is a central player in the hormone cross-talks that control adventitious rooting[J]. Physiol Plant, 2014, 151(1): 83-96.
- [96] Vieten A, Sauer M, Brewer P B, Friml J. Molecular and cellular aspects of auxin-transport-mediated development[J]. Trends in Plant Science, 2007, 12(4): 160-168.
- [97] Li Y H, Zou M H, Feng B H, et al. Molecular cloning and characterization of the genes encoding an auxin efflux carrier and the auxin influx carriers associated with the adventitious root formation in mango (*Mangifera indica* L.) cotyledon segments[J]. Plant Physiology & Biochemistry, 2012, 55(2): 33-42.
- [98] Thomas P, Lee M M, Schiefelbein J. Molecular identification of proline-rich protein genes induced during root formation in grape (*Vitis vinifera* L.) stem cuttings[J]. Plant Cell & Environment, 2010, 26(9): 1497-1504.
- [99] 胡春华, 谢玉明, 黄训才, 等. 转 *rolA*、*B*、*C* 基因枳橙快繁技术[J]. 果树学报, 2006, 23(1): 142-144.
- [100] Rugini E, Pellegrineschi A, Mencuccini M, et al. Increase of rooting ability in the woody species kiwi (*Actinidia deliciosa* A. Chev.) by transformation with *Agrobacterium rhizogenes* *rol* genes[J]. Plant Cell Reports, 1991, 10(6-7): 291-295.
- [101] Salm T P M V, Toorn C J G V, Bouwer R, et al. Production of *ROL* gene transformed plants of *Rosa hybrida* L. and characterization of their rooting ability[J]. Molecular Breeding, 1997, 3(1): 39-47.
- [102] Chen H, Zhao Y, Xu Z H. Overexpression of *OsRAA1* Causes Pleiotropic Phenotypes in Transgenic Rice Plants, including Altered Leaf, Flower, and Root Development and Root Response to Gravity [J]. Plant Physiology, 2004, 135(3): 1502-1513.
- [103] Kristinna Himanen, Elodie Boucheron, Steffen Vanneste, et al. Auxin-Mediated Cell Cycle Activation during Early Lateral Root Initiation[J]. The Plant Cell, 2002, 14(10): 2339-2351.
- [104] Steffen Vanneste, Lies Maes, Ive De Smet, et al. Auxin regulation of cell cycle and its role during lateral root initiation[J]. Physiologia Plantarum, 2005, 123(2): 139-146.
- [105] Laskowski M J, Williams M E, Nusbaum H C, et al. Formation of lateral root meristems is a two-stage process[J]. Development, 1995, 121(10): 3303-3310.
- [106] Lieven De Veylder, Gerrit T S. Beemster, Tom Beeckman, et al. *CKS1At* overexpression in *Arabidopsis thaliana* inhibits growth by reducing meristem size and inhibiting cell-cycle progression[J]. The Plant Journal, 2001, 25(6): 617-626.