

The background of the cover is a light yellow color. It is decorated with several white wheat stalks that have golden-brown heads. The stalks are arranged in a way that they appear to be growing from the bottom and spreading outwards. In the upper left, there is a dark red hexagonal badge containing the text '世界农业丛刊' in white.

世界农业
丛刊

果树译丛

(二)

SA7

农业出版社

S66-53
8.9 (17)



《世界农业》丛刊

果树译丛 (二)

中国农业科学院果树研究所主编

农业出版社出版 (北京城内大街130号)

新华书店北京发行所发行 天津红磡印刷厂印刷

287×1092毫米 16开本 8印张 191千字
1981年8月第1版 1981年8月天津第1次印刷
印数 1—2,320册

统一书号 16144·2361 定价 0.85元

果 树 译 丛 (二)

目 录

综 述

- 以苹果根插繁殖为例综述植物的再生.....J. C. Robinson (1)
植物抗寒性的研究.....李本湘 (15)
病毒对落叶果树的影响.....H. R. Cameron (20)
不同染色体倍数的梨品种在解剖学和形态学上的某些特征
.....С. П. Потапов等 (25)

光合作用

- 光合作用与光呼吸.....James R. Ehleringer (29)
在间歇光下苹果叶片的光合作用.....Alan N. Lakso等 (37)
篱壁形整枝的苹果幼树的光照状况.....Г. Я. Рудь等 (40)
集约化果园果树树冠最佳参数模式试验的原则.....Н. В. Агафонов (44)

组织培养

- 植物细胞和器官培养的现状 T. Murashige (54)
培养中的细胞和组织的细胞分化..... John G. Torrey (59)
花药与花粉培养产生单倍体的进展.....K. C. Sink (62)
用组织培养繁殖温带树种.....A. J. Abbott (70)
柑桔育种和发育研究用的细胞培养和组织培养.....J. Kochba 等 (75)
柑桔的细胞培养 原生质体的分离与平面培养密度 突变
因素的效应与胚的再生能力.....Aliza Vardi 等 (80)
从胚离体培养获得梨的新类型.....А. И. Здруйковская-Рихтер 等 (84)

菌根接种

- 有利于柑桔栽培的菌根菌接种体的经济生产.....J. A. Menge (87)
应用内生菌根类真菌接种巴西酸橙种子的研究.....M. J. Hattingh等 (91)
苹果苗对施锌和接种菌根的反应.....N. R. Benson 等 (95)
内生菌根菌对桃实生苗生长的影响.....A. E. Gilmore (98)

生长发育

- 树冠整形方法对苹果果皮中花青素和糖的影响..... Н. С. Посохлярова (102)
从不同起源的芽获得苹果植株的生物学特性..... Е. Н. Седов等 (104)
葡萄浆果的耐压力、浆果与果柄间耐拉力的研究..... 刘裕严 (108)

贮藏运输

- 液态氮在水果贮藏和运输中的应用..... В. А. Гуляковский 等 (112)
减少苹果贮藏中损失的方法..... З. А. Метлицкий 等 (115)
现代化果品贮藏的基本问题 Шашш П. (117)
应用内部品质分析器测定苹果贮藏性与品质的方法..... 福田博之 (123)

以苹果根插繁殖为例综述植物的再生

J.C.Robinson

引 言

近十年来,用根插方法繁殖营养系材料已越来越受到果树界的重视。从一个离体的根段长出新梢即所谓根插繁殖,并不是什么新鲜事物。Stoutemyer (1968) 提到过19世纪中叶已有很多有关根插的报道,当时就有150多种植物已成功地运用这种方法繁殖。随后,这种方法被认为是繁殖遗传性状一致的材料的一种迅速有效而经济的手段。然而事实上在无性繁殖技术中很少用这种方法,因为从土壤中取出根的插条会对母株有很大的伤害。Flemer (1961) 说,只有对某些枝插成活比较困难的种类,才迫不得已使用这种方法(如合欢属、杨属、榆属等多种植物)。

利用根插繁殖的一个最大特点是,它能够使植物恢复到童期性更强的状态,而童期性强则早已熟知意味着更容易发根。Stoutemyer (1937) 研究了苹果成年期与童期两个不同阶段的生理特性,他发现苹果树的根,在形态上越是年幼的越容易发出不定枝梢,也容易生根。正是这一现象,证明了根插可以迅速地繁殖苹果营养系材料,以及那些枝插生根困难的种类。

Stoutemyer (1968) 回顾了19世纪文献中的报道,看到Yerkes (1926) 最早发现苹果根插繁殖方法的能力之后,又有Upshall (1931)、Stoutemyer (1935)、Siegler与Bowman (1939) 等许多人在苹果属多种植物中进行了大量的研究,他们都是在美国工作的。嗣后,Way (1955)、Garner与Hatcher (1958) 等,又在英国东茂林进行了不少的研究。最近,在苹果上的研究活动以苏联最活跃,因为他们那里根插已成为生产上一种重要的繁殖方法(Florov, 1962; Turovskaya, 1965; Stoilov, 1970; Tarasenko, 1971)。

除苹果外,还对许多其他种类也作了有关的研究。Hudson (1953) 研究过覆盆子 (*Rubus idaeus*) 的根插在生产上的应用。Marston与Heydecker (1966) 研究过菊苣属植物的根插。Williams (1957) 研究过辣根 (horseradish) 的扦插。杨属 (*Populus*) 植物容易从根上发生萌蘖,为离体和连体根段上芽的形成生理提供了良好的研究材料 (Eliasson, 1961)。杂草的萌蘖在中耕后的再生作用,已成了研究有效除草措施的重要方面 (Woods等, 1959)。

繁殖方面的研究

根插的繁殖技术

为了避免混乱,首先应当说明一下,本文中提到的“根插”是指用根段作插条的意

思,不是用根上发的枝条作插条。同样,再生通常认为是新根的发生,也就是从根段上发新根,不是从“根出枝”的基部发新根。

剪取根段的母株年龄,对根插繁殖的成功率起着重要作用。Garner与Hatcher(1958)研究指出,从苹果砧木茂林Crab C的一个营养系上,用它的一年生压条苗栽培6年,从每株母株上取得的根插条数(5—12毫米直径),每年增加一倍,一株6年生的母株可以采到55条根段。但从逐渐变老的砧木上采得的根段,其发枝能力则持续下降,而每株能采得的根段数却有所增加。此外,试验还证明,二年生植株上的根段,成活率为76%;四年生的则为13%。所以他们得出结论:3—4年生植株是采得数量多和成活率高的根段的最适时期。这一结论也得到Hartmann与Kester(1968)的证实。

因此,再生能力的大小并不取决于根的年龄或采根的部位,而是取决于采根母株本身的年龄。例如,樱桃、李树,从三年生母株上采得的根段,发根率为58%;从20年生母株上采得的根段,发根率仅为2%。虽然如此,从这样一株老树的根段长成的新植株上,又能再生出健壮的根段(Kursakov, 1968)。梨树则不同,从老梨树的砧木上取下的根段,扦插后却不能产生新梢(即不定梢),但若将根段嫁接在成年树的枝上,则发枝率可达50%(Kazakov, 1968)。

在某些特定树种中,枝梢的再生量可能因品种而异。这一现象已被Yerkes(1926)在苹果的试验中证实,他认为品种间根段的发枝能力差异很大,低的6%,如Arkansas Black;高的66%,如Hyslop。他还指出,在同一类果树中,接穗品种的根段成株率小,砧木品种的根段成株率大,前者主要是发根困难。Upshall(1931)在二年生苹果品种上,也看到有发根困难的现象(指接穗扦插而言——译者),只能形成不定芽,不能发出新根。相反,从一年生砧木幼苗上剪取根段,则能再生大量的枝与根。关于东欧品种间有关根段再生能力的详细差异情况,Florov(1966)已经有所描述。

研究工作者为根插试验定了一个比较宽的幅度(直径与长度)。就落叶果树品种而言,试验用的根段,通常是直径0.5—1.5厘米,长10—18厘米。Way等人(1955)用苹果作成株率的比较试验,结果表明,根段的成株率因长度而异:18厘米长的成株率为90%,5厘米长的成株率为32%。根段的发枝能力,也是以短根段为小。Turovskaya(1969a)说,短根段的发枝力低,发枝也不可能长,这可能与它的贮藏养分少有关。她还看到从短根段上发出的再生枝,比较细弱,小叶丛生,呈簇状。

Stoilov(1970)从30年生森林苹果(*Malus sylvestris*)树上采取根段,比较了不同直径之间的差异。他看到根段直径到达1厘米时再生能力最好,直径超过1厘米的再生能力下降。这里有可能是年龄的效应问题,掩盖了直径大小的效应。因为Kursakov与Kocanova(1968)用3—5年生李作的试验指出,根段直径1.5厘米的,80%发了根,直径0.3厘米的,30%发根(看来根段的再生能力并不是到直径1厘米为止——译者)。实际上,要用比直径1.5厘米更粗的根段,在幼年树的根系中并不是不适用,而是不可能取得。

许多品种的根插,由于它再生枝梢的组织极为嫩弱,所以特别需要环境保护。Upshall(1936)报道指出,用苹果接穗的根段露地扦插,结果全部失败。Stoutemyer(1937)在有玻璃复盖的冷床里,用弗吉尼亚小苹果根插,认为能否成功取决于根际的通气状况与大气湿度的保持。苏联园艺家通常是秋季在地里种植根段,他们说根段有一

种秋冬低温的生理需要。Florov (1962) 描述, 秋季如果把根段贮藏在 2℃ 的沟里, 随后在春季露地种植, 成活率高。Turovskaya (1969b) 研究了对根段进行不同程度低温处理之后指出, 根段低温贮藏 60—120 天比直接种植在露地的, 枝梢生长量要旺盛 4 倍。她还说, 苹果、梨、樱桃、李等果树的根段, 如果在贮藏期间没有腐烂, 那么明年春季长出的新梢就会有充分的抗霜、抗旱能力。

通常我们在种植根段时, 可以水平放置, 也可以垂直放置, 但有一点要注意, 要让一部分根段露在光照条件下。Tognoni (1962) 用梨作试验, 认为垂直种植时以露出近心端 (Proximal end) 为好。Heydecker (1968) 用树莓根段作试验, 认为浅栽 (1.25 厘米) 效果好, 深栽 (4.0 厘米) 就会抑制枝梢的生长。同样, Stoutemyer 等人 (1935) 说, 用弗吉尼亚小苹果根段在普通土壤里不容易生根, 可是如果放在湿沙土的表层, 则成功率非常之高。这一事实说明了, 光照与空气虽不能直接增加芽的分化, 却有促进再生的能力。例如, Torrey (1958) 与 Bonnett (1972) 从旋花属 (*Convolvulus*) 植物的根插中看到, 曝光能增加枝梢的延长生长, 但不能影响发枝数量。据 Upshall (1936) 与 Way (1955) 等人报告, 根段插条如果曝光能促使远心端 (distal end) 大量发根, 并有利于扦插的成活。Turovskaya (1965) 发现一年生苹果幼苗的根段, 从曝光的一端, 发生新梢数量虽然不多, 但是比不曝光的新梢长度要长一倍, 而且新叶的形成也快得多, 新根的发生也要多些。因此, 曝光的成活率 100%, 不曝光的只有 75%, 说明了曝光对新形成的枝梢能促进叶片的迅速分化, 并激发它的光合作用活性, 有利于成活。这在树莓方面也被 Hudson (1954) 所证实。

“光能”能不能直接促进不定芽的发生, 目前还没有可靠的证据。Kormanik 与 Brown (1967) 研究了枫香 (*Sweetgum*) 的吸芽发生过程之后, 认为植株的根系 (连体) 上早已有芽。不过这种芽处于受抑状态不能发出, 要想“发”出来, 就必须把根曝晒在日光之下。

许多工作者指出, 根段曝于日光之下的一端容易干燥, 但事实上, 它能适应这种失水状态而不致于死亡, 至于对根段充分通气, 大家都认为是必不可少的条件, 根段如果长期浸泡在水里, 那是有害的。Williams 等人 (1957) 用辣根作了试验, 证明根段全部泡在水里能完全阻碍根的再生作用, 如果浸泡的时间短, 重新干燥 11 天后, 又可以正常的再生生长。Kaleganov (1963) 说, 李树根段栽前浸泡虽无大害, 但并不能增加新根的发生。Way 等人 (1955) 根据这一现象, 对 Crab C 苹果根给以 4 种不同程度的湿度处理: 最重的泡在水里, 最轻的完全干燥。结果, 泡在水里的处理, 正常情况的与干燥到减重 23% 的, 其枝梢生长都没有多大差异; 只有干燥后失重 54% 的, 导致了根段的死亡。

温度在再生现象方面的作用, 文献中还很少有人谈到。由于在芽的分化过程中, 可以有很宽的生理温度范围, 因此控制日夜温差似乎没有必要了。Williams 等人 (1957) 认为新截下的辣根, 其叶原基的发生与外界环境 (温度) 无关。他指出, 在扦插 8 天后, 器官分化作用旺盛时, 枝梢生长与根的呼吸的最适温度是 30℃, 到 35℃ 时生长就要受阻。Kaleganov (1963) 还指出, 在器官分化最旺盛的时候, 要特别注意空气湿度与遮荫处理的控制。

在再生现象过程中, 只有一部分过程与根段发枝有关, 要想得到既有枝又有根的完

整植株，必须使原来的根段完成这一过程。如果让不定枝继续与母体根段相连，则从不定枝的基部长出新根的可能性就非常之小，但合欢属与树莓是例外。想获得一株完整的植株，只有两种方法：（1）一面设法促进根段上自己发出侧根，一面只让一个新梢旺盛生长；（2）先让根段上发出大量的新梢，然后把新梢断离，使每个新梢各自生根。苏联在生产上多采用前一方法，因此，通常说再生现象是指发根百分率而言，不是指发枝百分率。Stoutemyer（1935）用弗吉尼亚小苹果作试验，比较了两种方法的优劣，他认为离体新梢发根良好（接近70%），如果新梢不离体，而是继续与母体（根段）相连，则完全不发根。Tognoni（1962）用梨树作根插试验表明，由根段发育而成新植株的成功率可达100%，新根多发自插条的远心端（distal end），新梢多发自插条的近心端（Proximal end），如果新梢有几个的话，只留一个。

为了获得较大的根插繁殖率，继续不断地将根段上长出的新梢分离下来进行扦插是一种比较好的方法。Turovskaya（1969a）介绍了一种在3—5片叶阶段进行分离新梢的方法，据说可以避免新梢牵制其他新梢的发生。她从10厘米长的一条根段上获得了10个新梢，而且这些新梢，78—100%都成功地发了根。

根插繁殖的季节性影响

选择正确的采根季节，对根插繁殖成活率有决定性的影响。通常采根是在树体的休眠季节，这样容易发生新梢，如果在生长季节里采根，成活率是很低的。Graham（1936）在关于营养繁殖方法的综述中，把开花同再生问题联系起来，研究了不同采根时间（花前、花后、花中）的再生效率，他认为开花本身与再生效率无关，重要的是根段本身的营养状态与生长势强弱。Hartmann（1968）说，总之在春季开始生长以后，采根是不适宜的。

Wenger（1953）用枫香（Sweetgum）作了试验，一年内每隔两星期砍掉一次主干，仅留树桩，用以观察它们发芽与季节的关系。结果表明，发枝多少与主干直径大小成正比。发枝力强弱（即枝梢生长势）有季节性差异，冬季砍的，发枝力最强；夏季砍的，发枝力最弱。Hudson（1954）研究了树莓根段再生能力的季节性变化之后，认为根插繁殖有两个不同时期。从11月到翌年3月为“有效期”，根段再生成活率为60%。从5月到9月为“无效期”，根段成活率只有5%。6—7月，即使是大根并带有芽，其再生能力仍为零。McKenzie（1957）在树莓根插试验中也得到同样结果，即再生能力以11月最强，随后则逐渐递减。他说，根段本身的存活时间与季节也有密切相关，根段在夏天只能存活几天，而在冬天可以存活9周，这种差异主要归因于根内碳水化合物贮存多少。

Sterrett等人（1968）用洋槐（*Robinia pseudoacacia*）的根蘖作了试验，结果也是一样，6月采的根段发枝率为6%，休眠季节采的根段发枝率达60—90%。作者的解释是，由于6月间根内碳水化合物贮存少，生长素含量高，因而发枝能力低。关于碳水化合物和生长素在再生现象中的作用，下面还要详细讨论。

Florov（1962）在苏联研究了落叶果树根插的季节效应以后，认为根段的采集时间是休眠期的开始，栽植时间则应该是休眠期的结尾而不是开头，意思是说，不是春季采根春季种，而是秋季采根春季种，这样根段可以有一段冷藏时间。Turovskaya（1970）在休眠季节的不同时期剪取安托诺夫卡苹果的根，进行了对比试验。她说，每个

根段的发枝数，10月采的根段是4.0，4月采的根段是3.1，发枝数虽下降了，但平均枝梢高度（即长势）却从6.5增加到7.9厘米。同时再生（发枝）时间也相应地有所减少，如10月采的根是66天，12月采的根54天，4月采的根39天。苏联有些研究工作，其结果不是用生物统计来分析的，所以这里的数字仅供参考。

尽管许多植物都有明显的季节效应，但是 Hudson（1955）报道，辣根与蒲公英的根，在再生能力上却没有季节上的不同，相反，全年内任何时间都可以有很好的再生能力。

根出枝（即扦插根段上发出的新梢）离体以后发根能力有无季节变化，目前还很少有人研究。但可以肯定的是，与根段发枝能力相似的相关现象，在离体根出枝上是不存在的，因为根段本身的淀粉含量同茎段一样有季节上的差异，而根出枝则没有这种差异。因此，Turovskaya（1969a）说：“苹果根段的再生能力有季节上的差异，但根出枝离体后则没有季节上的变化，其发根率周年都很高”，这就不足为奇了。

根插繁殖与童期性

Hartmann与Kester（1968）说，幼苗的形态同成年树相比有许多不同之处，如叶的形状、叶的大小、着生棘刺或柔毛的程度等等。某些树种的幼苗具有很长的童期，在此期内植株不能开花，若从它身上取茎段或根段扦插却很容易生根。一株植物从童期到成年期在顶端生长着的分生组织中肯定要出现某些变化，这些变化能够改变形态上的特征，但不会改变它的基本遗传型。实生苗之所以要经过一段漫长的时间才能开花，就是因为它有很强的童期性。根出枝（即根段上发生的不定枝）在形态上虽也有同样的童期性，但转变到开花阶段则比实生苗要快（Garner, 1962）。多数实生苗含有比较复杂的遗传因子，性状表现与亲本相比往往有很大变异，因此，用它作为某一特定品种的营养系繁殖材料来源，显然是不相宜的。反过来说，对于某些成年树难于发根的种类，如苹果，又可以利用根插繁殖产生出容易发根的单株，即恢复它的童性（又叫做复壮 re-juvenation）。

苹果枝条的童期性在形态上的表现是：小而薄的叶片，锐利的锯齿形叶缘，不太明显的叶脉，在细而长的枝条上长有细毛或无毛，最突出的是茎内富含花青素等等。

关于童期状态下苹果枝条的发根能力，Smith（1959）与 Tarasenko（1964）分别有过报道，他们认为从老苹果树（8—18年生）采下的根蘖，扦插后很容易发根（发根率可达80%），若从老树的结果枝上采集枝条扦插，则根本就不发根。虽然从老树上挖取根段扦插，能长出旺盛的新梢，但这种旺盛的长势是随着年龄的增长而衰退的，这从一年生和二年生的根出枝上也可以看到（Garner 与 Hatcher, 1962）。从果树基部发出的徒长枝，在其生长势和发根能力方面，也显示出一定程度的童期性（Stoutemyer, 1937; Smith, 1959）。一根枝条如果发自早已形成的潜伏芽，而不是发自不定芽，其童期性要比根出枝（发自不定芽）差一些（MacDaniels, 1953）。

就发根能力大小总结一下苹果树不同枝梢的童性，可以暂且这样排一排队，顺序是从高度的童期性到成年：年幼的实生苗枝条（发根能力最强）；从实生幼树发出的根出枝；从某品种的幼年树发出的根出枝；从某品种的老年树发出的根出枝；从成年树主干基部发出的徒长枝；从成年树树枝上发出的幼嫩新梢（通常是不发根的）。

Garner 与 Hatcher（1962）说，植物一旦开花以后，即使还有一些童性表现，但

就整个植株来说，应该算是脱离了童期。童期愈长不仅结果愈晚，而且采集容易发根的插条数量愈大。Visser (1964) 指出，苹果实生苗开花，正常的需要 6—12 年，平均为 7.5 年。当实生苗嫁接在 M₀ 号砧上时，童期长度可以缩短为 5.7 年。Garner (1961) 说，根出枝，或者是 Crab C 上的具有球芽的接穗，嫁接在 M₀ 号砧木上时，4 年开花，童期虽进一步有所缩短，但与茎出枝的接穗相比还是长的。Curtis (1966) 用老实生树上不同的接穗材料(茎出枝与根出枝)进行嫁接，结果表明，茎出枝接在 M₀ 号砧上，2 年开花；根出枝接在 M₀ 号砧上，4—5 年开花。从经济栽培来看，这个时间仍嫌太长。

最近研究表明，要使苹果树提早开花，可以利用生长延缓剂。Batjer 等人 (1964) 曾经报道，在苹果、梨、甜樱桃等果树上喷施“琥珀酸 2-2-二甲酰肼”(daminozide, 又简称“SADH”)，对营养生长有明显的延缓效应，并有增加翌春开花座果数量的作用。同样，Luckwill 与 Child (1970) 将 SADH 喷施在嫁接后的桔苹品种上，第一年就开了花，而正常情况是不能开花的。因此，对根出枝也可以采取同样办法，利用激素处理，抑制童性表现，促进早日开花。

从根插繁殖而成的树

从根插获得的有根植株，究竟有什么好处，过去的介绍是不完全的；质量上有无改进迹象，这方面的报道也很少。Florov (1966) 与 Polikarpova (1970) 谈到了从根插繁殖而成的李和樱桃，与同龄的嫁接树相比，在枝梢和根系生长方面都要好得多，因而可使根插成苗时间提早一年。根插之所以能节省时间，是由于嫁接对苗木生长有牵制作用。Turovskaya (1967) 比较了实生苗和根插苗的生长，并作了以它作砧木的适应能力试验，结果表明，用根插苗作砧木，根系发达，树体变异性小，一致性强。不过用根插苗作砧木，是不是比用压条苗作砧木好，目前还不太清楚。

研究一个由根插繁殖而成的接穗品种(如元帅、金冠等等)，必须与同品种嫁接树相比较，研究它的早期结果能力、果实品质特性与遗传上的“真实性”。只有 Cernenko (1968) 的报道材料中，提到了根插繁殖树所有果实的特性都能像嫁接树一样全部保留下来。应当指出的是，某些品种(如无刺黑树莓)的周边嵌合体也容易出现在根中，那么，根插时就会产生与亲本完全不同的新植株。

解剖方面的研究

本文在前面谈到过“不定芽”这个名词，但以后没有进一步加以阐明。根据 Esau (1962) 与 Hartmann、Kester (1968) 的报道，所谓不定芽，即芽发自一个不正规的部位，包括茎上生的根，或者是顶芽和腋芽以外的任何地方发出的芽，如根上的芽，节间的芽等。如果从解剖方面比较一下不定芽与腋芽的不同，就可以明白，不定芽在发生初期同维管形成层是没有联系的，以后会很快自己发生。通常是在除掉顶芽和腋芽之后，才发生不定芽。

不定芽的起源

在不同植物种的根上，不定芽发生的确切位置是不容易识别的，因此学者的早期看法差异性很大。正如 Wilkinson (1966) 谈到的，关键是研究工作者在不定芽发生的位置

上看不到分生组织活性的初期信号。Brown(1935)指出杨树根上的不定芽起源于维管束鞘上的木栓形成层,与此同时,Stoutemyer(1937)却说,苹果上的不定芽,起源于次生皮层上的薄壁组织,属于维管束鞘的外层,这些都与维管射线系统无关。Siegler与Bownan(1939)、Vasilevskaya(1957),用苹果树的根作试验,认为不定芽与维管射线有联系,而且从原生木质部沿着射线直到根的周边,任何部位都能发出不定芽。MacDaniels(1953)说,苹果根上的不定芽,可以从皮层或维管束鞘区的任何地方发生,以后1956年Baldini与Mosse又加以证实。他们研究了不定芽在苹果根上的起源位置,认为从维管束鞘的内层到周皮都能发芽。至于与芽的发生有关联的特殊组织,如维管射线和根迹的关系,只在苹果属植物中才是相关的。

关于芽的起源问题,在其他属的植物中也认为存在着与维管束鞘等的某种联系。Dore(1955)指出“辣根”芽的起源,可能是从主根的维管束鞘发出。不过这种芽原始体,只发生在侧根痕迹(Scars)的附近。Emery(1955)看到柳兰(*Chamaenerion angustifolium*)的根芽,也是从维管束鞘的外层发出,发生部位通常是在靠近凹陷处的象要发根的根迹上。最近, Schier(1973c)证实了杨树根上的芽以及新的侧根,确实是发自维管束鞘的。他认为,在许多种植物中,不定芽的最初阶段,可能和侧根的早期阶段是相同的,只是在随后的分化过程中,由于其他因素(如激素)的作用,才使它分别分化成根或枝条。尽管植物上的许多部位均能产生芽,如皮层上的薄壁组织,受伤的愈伤组织与表皮层组织等等,但芽的分化总是分别独立进行的。

苹果树上通常发自枝条基部的旺盛生长枝条,都是来自早已形成的潜伏芽,至于不定芽,则很少从茎上发出。MacDaniels(1953)研究了这些潜伏芽以后,把它们当作不定芽看待,因为它们不是典型的腋芽,而是随机出现在老枝的基部。后来经过进一步的研究,认为这些潜伏芽都不是不定芽,因为这些芽与维管束形成层都是完全相连的,所以是一种休眠状态的腋芽,当解除了对它的抑制状态以后,就可以发出徒长枝(这些枝并不处于真正的童期)。有时真正的不定芽也可以从苹果枝条上发出,但它不能长成枝条,而是一种球芽。Hatcher(1955)与Baldini(1956)说,把苹果树主干砍到离地面一米的高度,随后抹去它上面由休眠腋芽发出的全部萌蘖,最后可以诱发出球芽。它们发生的位置,就象根上长出的芽一样是在次生皮层的薄壁组织上。这种球芽才算是真正的童期。

虽然在苹果属植物的根系组织上,找不到休眠芽,但它确实存在于其他种植物的根系中,如枫香树(*Liquidambar styraciflua*)。Kormanik与Brown(1967)看到枫香树的根周皮层上,存在着许多受压抑的芽,而且这些芽与维管束形成层都是联系着的。同样, Schier(1973c)在颤杨(*Populus tremuloides*)的连体根上也看到有三种芽:一种是起源于维管束鞘的新形成的芽;一种是埋藏在周皮中早已形成的芽;一种是所谓的“受到压抑的短枝”。

根段上不定枝的发育

不定芽的发育初期被认为是一团孤立的具有浓厚细胞质与明显细胞核的薄膜细胞,处于尚未分化的薄壁组织中。Emery(1955)、Vasilevskaya(1957)等人指出,这样一团细胞就是一种“分生组织源”(Meristematic foci),随后的发育才是顶端冠盖与第一叶原基。据Siegler与Bowman(1939)说,这种原基可能在同维管束连结以前就已

经有了高度分化。Dore(1955)在截下“辣根”的根三天后,检查了分生组织带,芽本身的正式分化是在采根后两天开始的。MacDaniels(1953)说,枝从根上发出以前,先有芽的分化,直至根的表皮向外膨起时,才能检查得到。

芽分化到一定时期之后,维管束原(pro-vascular strands)即在芽与母根形成层之间形成,通常是从芽的基部起,走向维管束系统,而不是相反。芽在分化期中,维管束出现的早晚,取决于分生组织带到形成层之间的远近。当木质层物质在维管束原之间形成以后,才成为一组完整的维管束,最后,冲破根周表皮,发出枝梢(Esau, 1962)。

有些植物一旦给以某种刺激,也能从根上发出新枝,而且茎的分化和发育极为迅速,几天之内就可以发生出分化完全的新梢。Brown(1935)与最近 Schier(1973c)描述了杨树的根(连体的),未受刺激,从芽的分化开始到维管束原的形成,需要两年时间;假如要从地面冒出枝条来,那就还要经过一段很长的时间。根据 Baldini与Mosse(1956)的研究,苹果枝条上的球状体原,可以很快地形成茎尖并发出新梢,也可以不发,保持静止状态,最后木质化。

生理方面的研究

控制生长的生长素

最早提出在苹果属多种植物的枝条中有生长素(Auxin)存在的是 Avery 等人(1937)。他们认为顶芽是生产“生长激素”的中心,而这种激素能激发形成层的活性。Luckwill与Powell(1956)从苹果叶片和果实上提取了三种酸性生长素,叫做苹果生长素1、2、3,但其中没有一种是吲哚乙酸(IAA)。随后, Von Bargaen(1960)指出,IAA确实存在于苹果的芽与果肉中,并认为IAA是苹果属品种生长过程中一种重要调节剂。

据很多人(Goldschmidt, 1967; Sterrett与Chappell, 1967; Wareing与Phillips, 1970; Elkinawy与Raa, 1973)报告,植物根内有较高的IAA-氧化酶水平和较低的内源IAA水平。可是 Nakamura与Arima说,在检查了葡萄的根流出液之后,发现有类-IAA物质存在。Eliasson(1969)在杨树植物的根中看到有较高的生长素活性,并初步肯定这种生长素就是IAA。但始终没有看到苹果根中肯定存在IAA的报道。

某些苹果矮化砧木能控制树冠大小,有人对于它是否与IAA氧化酶活性有关作过试验。Miller(1965)说,矮化砧 M_0 叶片内的IAA-氧化酶比乔化砧 M_2 多,并认为 M_0 中由于IAA少,因而枝展小,树冠矮化。他还说, M_0 的根,皮层组织比较多(M_0 , 67%; M_2 , 51%)。Gur与Samish(1968)也看到同样结果,并认为植物的表皮组织比木质部组织有较多的IAA-氧化酶活性。他们指出,矮化砧之所以有控制树冠大小的能力,是由于其中有比较活跃的IAA-氧化酶系统,并对接穗产生的IAA有较大的破坏能力。

有人曾指出,苹果枝条中内源生长素的发生量有季节性变化。Avery等人(1937)检查到一个膨大的芽有较高的生长激素水平,这种水平的高峰恰好出现在枝条生长最速时间的前面。随后, Pieniazek 与 Saniewski(1968)证实,苹果枝条的生长素水平,从春芽膨大时开始增长,一直延续到仲夏。Eliasson(1971a)在欧洲山杨(*Populus tremula*)

的枝条中也看到同样情况。与此同时，他还看到根中的生长素也有相应的增长，而且是6月最高，11月最低。根内生长素的这种波动，是因为枝条中生长素的合成有所减少，从而降低了根内的含量。用同位素标记的 IAA 作了施体/受体区组试验，结果表明，生长素的运输途径，枝条内是向基部运输(即向下)，根内是向根尖运输。因此，生长素的流向从枝到根是没有什么阻碍的 (Yeomans, 1964; Fayle, 1965; Rirk, 1968) 根据 Scott 与 Wilkins(1968) 的报告，重力与根内生长素的流向无关，它不能影响生长素的向上运动。而且生长素的流速，接近每小时 1 厘米 (Bonnett, 1965a)，这种流速可以因光照加强而增大 (Scott 与 Wilkins, 1969)，也可以因温度升高而增大 (Wilkins 与 Cane, 1970)。

生长素与根的再生

生长素的控制生长效应，主要是抑制芽的分化与发生 (Skoog 与 Tsui, 1951)。这是一个与顶端优势有关的问题。最早发现这个现象的是 Snow(1925)，但第一个把它同生长素联系起来的是 Thimann 与 Skoog(1934)。Wareing 与 Phillips(1970) 对顶端优势的解釋是，腋芽的生长势被顶芽的优势所控制，以致腋芽形成一种不发育状态。腋芽之所以受到抑制是由于枝条上部的生长素不断向下移动，其浓度已经超过了芽的生长需要 (Wareing 与 Nasr, 1951)。但是 1958 年，据 Wickson 与 Thimann 报道，豌豆 (*Pisum sativum*) 与锦紫苏 (*Coleus*) 若去掉顶芽，就能够促进侧枝的发生。这时施用生长素却不能完全恢复它的顶端优势。对此，他们认为顶端优势的形成可能还涉及其他因素或激素存在。

相对地说，在一个未离体的根上要想看到芽的分化是不大可能的，但一旦与母体分离之后，根段就非常容易产生不定芽。Maini(1968) 看到，离体的杨树根，不管根的长度、光照与重力的影响如何，产生芽最多的地方是近心端。许多工作者企图用顶端优势的作用来解释，也就是说，一方面从茎顶产生的生长素必然要影响根上部芽的发生；另一方面，当根离体后，局部生长素的减少，也会促进发芽。Farmer(1962) 曾经指出，对杨树进行根剪，往往在远离切断面的末端萌发大量的萌蘖，所以他说，根是茎的生理延长。同样，当茎被切断后，如果把 IAA-羊毛脂涂在切面上，则不萌发新枝但并不完全抑制。Sterrett 与 Chappell(1967) 说，洋槐的幼树根部通常是不萌发根蘖的。假如砍掉树冠，树桩切面周围即大量萌发萌蘖(茎出枝)，但根蘖仍不能形成，只有去掉这些萌蘖以后，才可以激发根蘖的发生。他认为根上枝不定芽的发生比树桩上休眠芽的萌发更容易受到生长素的抑制。随后，如果砍掉根蘖并在切面上再涂上 IAA-羊毛脂，又能再抑制根蘖的形成。Eliasson(1971b) 用欧洲山杨的两种根作了试验，一种是“连体”的根，一种是离体 14 天的根。他看到离体根的生长素水平非常之低。他又说，当离体根上的根蘖长出 7 天以后，生长素水平又增长到与“连体”根的一样。

顶端优势也有季节上的变化。1971 年 Eliasson 首先指出，欧洲山杨的根，从 5 月到 10 月生长素含量极高。这是地上部活跃生长的结果。“连体”根在此期内当然不会产生根蘖，只要根一离体，生长素可在 24 小时内消失，最后出现根蘖。他认为每年 11 月和 12 月根中的生长素水平最低，即使是连体根也有可能产生根蘖，但是作者又说，此时土温低是发枝困难的限制因素，如果冬天切断根以后，立即给以温暖条件，则根段可以迅速地再生。Miller(1965)；Gtur 与 Samish(1968) 曾经报道过，苹果矮化砧内生长素含量非

常之低，因而这种砧木即使是连体根，在夏季也能长出根蘖。相反，Quinlan(1973)报道，在苹果、李和樱桃树上喷施含有生长素的萘乙酸(NAA)可以控制萌蘖(茎出枝)的发生。

Schier(1972a)发现，一株树的顶端优势可以被树冠枝条强加于根上。根插后，根段上一个发育着的根出枝，又能够把顶端优势再强加于本离体根上。例如，颤杨(*Populus tremuloides*)根插时最初形成的根出枝，使得其上早已分化的芽，只有10%可以形成新枝，其余90%均受抑制不能发育。根段上如果只有芽(没有枝)，并不阻碍新梢的发出，也不阻碍芽的进一步分化。因此，根内顶端优势是两个不同位置的支配结果：第一，在连体根上，芽的分化受阻，是由于本株树冠的影响；第二，在离体根上(即根段上)，新的根出枝对芽的发生又有新的阻碍作用，这是由于新的根出枝本身所产生的生长素导致的结果。

生长素在茎段上的影响，早在1938年Link与Eggers就已经知道，他们认为吲哚乙酸(IAA)可以阻止亚麻胚轴上不定芽的发生。Plant(1940)看到Seakale(一种欧洲产，肉质的宿根草——译者)的根段插条，在远心端(distal end)长出新根，在近心端(Proximal end)长出新芽，他认为前者是归因于生长素的积累，后者是归因于生长素的消失。如果在近心端用NAA处理一下，就会完全改变它的极性，两端都不发新芽而是都发新根。Warmke(1950)用蒲公英(*Taraxacum*)与菊苣(*Cichorium*)的根作试验，证明了生长素的运动规律。他在供试植物的远心端涂以25毫克/立升吲哚丁酸(IBA)后，发现生长素并不往近心端流动，也不影响近心端的发枝。据Mittra与Allsopp(1959)的试验指出，用0.1毫克/立升NAA施在*Pohlia nutans*的原丝体上，就足以阻止芽的形成。Eliasson(1961)通过杨属植物根插试验中芽的受抑表现，证明了苯酚类物质、2,4-D与2,4,5-T比吲哚类生长素的活性要强。

与控制生长和再生现象有关的细胞激动素

许多植物的根中含有细胞激动素，这是众所周知的事实。Skene与Kerridge(1967)从葡萄的根出液中就测定到激动素。Carr与Reid(1968)也从许多植物中看到有类-细胞激动素物质的活性。他们认为，根的汁液中之所以产生激动素，是为了保持叶片中的蛋白质与叶绿素水平。Luckwill与Whyte(1968)在早春期间，从苹果枝条的汁液中提取到大量的细胞激动素。随后，他们发现，在4月间全部抹掉新梢和新芽之后，并不影响5月间激动素的高水平，这就证明了激动素确实是在根内而不在芽内合成。当9月份枝条停止延长生长时，细胞激动素的活性也随着消失。总之，多数试验证明，细胞激动素是在根中合成，然后顺着蒸腾水分的流向，运输到树冠的枝条中去。Pieniazek与Jan-kiewicz(1965)指出，苹果枝条环剥以后，若枝上喷以6-苄基氨基嘌呤(6-BAP)，它并不因环剥而停止向上移动，而且环剥处以上的芽均解除了休眠并有发芽趋势。这就说明了6-BAP可能是通过木质部向上运输的。Jones(1973)进一步研究后指出，以去头的苹果树作试验，从根的木质部流出的汁液中测定到一种像玉米素核糖甙(Zeatin riboside)的化合物。它能促进离体苹果枝条的生长。

以上试验说明了，从苹果根中产生的细胞激动素，含量有时多有时少，同枝条延长生长的开始和停止似相吻合的。

与根段上生长素的抑芽效应相比较，对根段施用细胞激动素有更显著的促进发芽作

用。Danckwardt-Lilliestrom (1957) 在菘蓝 (*Isatis tinctoria*) 的离体根上, 施用0.2毫克/立升6-糠基氨基嘌呤 (Kinetin) 后, 诱发了根出枝。同样, Heide (1965) 描述了用6-BAP促进苔藓类植物叶上生芽的事例。在一次田旋花 (*Convolvulus arvensis*) 用6-BAP刺激诱发根出芽的研究中, Bonnett与Torrey (1965b) 发现, 如果6-BAP施在根的远心端, 就会阻碍侧根的形成。激动素的浓度为0.5毫克/立升时, 可以促进烟草愈伤组织大量发芽 (Audus, 1972)。细胞激动素对苹果树上处于受抑状态的腋芽有催芽作用, 也被 Kender与Carpenter等人 (1972) 所证实。他们用6-BAP喷在苹果枝条上, 可以刺激腋芽的生长。

细胞激动素与生长素的相互影响

实验已经证明, 顶端优势不完全是一种被顶芽所控制的生长素诱发现象, 其中也有细胞激动素与它的相互作用。1966年, Davies等人对一株去头的大豆植株喷以生长素, 只能起到部分的抑芽作用, 如果生长素之外再加上细胞激动素, 就能起到全面的抑芽作用。为了找到解释, 他用同位素(示踪元素)作了试验。他看到(^{32}P 与 ^{14}C)标记的代谢产物, 从腋芽走向生长素发生点(或施用点), 证明激动素有促进作用。他说植物中激动素的向上移动进入腋芽后, 有时可以消除生长素在那里的抑制影响。Sachs与Thimann (1967)曾经发现, 当豌豆幼苗的腋芽由于生长素的抑制不能发芽时, 如用细胞激动素处理, 可以解除抑制效应。而且在这以后, 解除了抑制作用的芽, 在其继续生长中, 生长素却起着促进作用。最近, Wareing与Phillips (1970)对顶端优势下了一个结论, 即顶端优势可能是生长素与细胞激动素相互作用的结果。

根据以上情况, 有理由这样认为, 即根插时的再生现象中, 细胞激动素与生长素之间也可能有相互作用。Dore与Williams (1956)说, 从辣根的根插再生试验中可以看到, 如果单纯是生长素的转移或耗尽, 似乎不大好解释, 其他的内源因素可能同样重要, 也许更为重要。Bonnett与Torrey (1965b)用激素处理田旋花的根, 企图找出与再生作用有关的生长素/细胞激动素的临界比例, 结果没有成功。他们说, 用细胞激动素处理近心端, 不能影响或阻碍远心端形成根。后来, 又进一步证实, 细胞激动素在根内的流向不是向根尖的(这一点不像生长素)。最近, Pieniazek与Saniewski (1970)对苹果根插分别或联合施用生长素与细胞激动素: 20毫克/立升NAA只发根; 70毫克/立升6-BAP只发芽; 20毫克/立升NAA + 70毫克/立升6-BAP也只发芽; 20毫克/立升NAA + 10毫克/立升6-BAP仍只发根。这个结果表明, 苹果根中有着一个临界的内源生长素/细胞激动素比例, 超过或低于这个比例, 插条上只发根或只发芽。由于没有经过激素处理的根段, 同时长出根或枝的这一事实, 因此推测, 在根段的近心端与远心端之间, 随时改变这种比例的可能性也是存在的。对于根段的再生, 内生细胞激动素水平究竟要多少才合适, 目前还没有这样的报告。

其他生长物质与再生

赤霉素在再生过程中的作用, 通常认为没有像生长素和细胞激动素那样重要。Mitra与Allsopp (1959)对苔藓植物的原丝体进行了100毫克/立升的赤霉酸处理, 结果只看到有轻微的催芽作用, 而施用0.1毫克/立升激动素时, 则有强烈的催芽作用。同样, 对矮灌木越桔的根茎(rhizome)插条, 施以500毫克/立升赤霉酸(GA_3), 并不能增加不定芽的发生 (Kender, 1969)。相反, 还有人报道, 赤霉素对烟草愈伤组织和离体秋海

柴叶片的发芽与发根都有阻碍作用(Thorpe与Meier, 1973)。Schier(1973b)说, 25毫克/立升GA₃能够阻止杨树的根发生, 而对于已经形成的萌蘖, 施以50毫克/立升GA₃则可使枝条的延长生长增加一倍。

Eliasson(1969)发现, 杨树根中的抑制物质含量比茎中少, 后来又用茎作试验, 结果一样。1971年他又报道说, 杨树根的再生能力有波动性, 不稳定, 其主要原因当然是由于生长素的多少, 部分原因与根内抑制物质含量的变化有关。当根皮中抑制物质-β的活性下降时, 则萌蘖大量出现。Schier(1973a)将欧洲山杨的根段, 扦插前先用100毫克/立升脱落酸(ABA)处理, 插后每个根段上的萌蘖由对照的8个减为0.2个。ABA对萌蘖的抑制作用, 在叶原基的发育早期比后期要大。Thorpe与Meier(1973)认为, ABA对萌蘖发生的抑制作用, 能够部分地被GA₃所抵销。

很多学者研究过不同物质对生长素活性和运转的影响。例如, Warmke(1950)用生长素-抑制剂“乙撑氯醇”的蒸气处理蒲公英与菊苣的根段, 导致根段的两端都发芽。在烟草茎的某一段上用三碘苯甲酸(TIBA)处理, 则茎上生长素的极性运转受到了阻碍, 并使整个植株中的生长素含量低于对照的植株。同样, Bonnett与Torrey(1965b)看到, TIBA可以阻止田旋花根段上的生长素流向远心端, 因而侧根不能在远心端形成, 但是芽的形成却不受TIBA的影响。Audus(1972)回顾了这些事实以后, 认为TIBA可能是由于它加强了IAA氧化酶的作用, 从而引起生长素水平的降低。至于TIBA对极性运转的影响, 可能是因它解放了IAA对蛋白质分子的束缚力的缘故, 或者是因它争作IAA运转的载体而引起的。目前对这一看法还没有肯定的资料予以证明。Morgan(1964)、Keitt与Baker(1966)等人同样看到萘酚乙酸(NPA)对生长素运转的强烈抑制作用, 最后导致顶端优势的解除。

有理由这样认为, 根插的再生能力可能被施用这种生长素拮抗剂而有所改进。

苹果树的碳水化合物来源

苹果树中碳水化合物的含量与分配, 有很大的季节性变化。这种现象对根的生理影响很大, 以致与根插能不能成活、根段能不能再生都有关系。Mochizuki与Hanada(1957)调查了三年生苹果树总糖量和淀粉含量的季节变化。他们看到根内贮藏的淀粉, 在春季发芽前差不多耗尽, 所有水解产物均流向地上部分。他说根中淀粉最少的时间是5月, 随后, 从8月到11月急剧增加到原有的10倍。这与同化产物从茎向下移动的事实恰好吻合。根中的可溶性糖类水平也是11月比5月高, 但季节性波动没有淀粉那样大。Priestley(1960)也说, 在苹果根系的木质部组织与皮层组织之间, 淀粉含量有很大的季节性变化。贮藏在皮部的淀粉, 以6—7月最低, 10—11月最高。贮藏在木质部的淀粉, 以10—11月最低, 2—3月最高。Priestley(1962)还证实了, 果树从根中吸取贮藏物质最多的时间是整个春季和早夏。他把从果树中提取到的碳水化合物分类为: 可溶性糖(主要是蔗糖、葡萄糖和果糖)、淀粉、半纤维素与根皮苷等数种。最后一种根皮苷与其他部分不一定是平衡的。最近, Chong(1971)报道, 在晚夏和秋季期间, 山梨糖醇是可溶性糖中的重要成分。

用二年生苹果苗作材料, 在一系列的环剥试验之后, Priestley(1964)强调了秋季叶片内碳水化合物含量的重要性。他认为, 根在冬季的生长与代谢如何, 取决于枝条的延长生长停止以后碳水化合物的积累状况。Kaplya(1968)研究了一棵结果的苹果树冬

天根中的生理变化。他说10月测到的根中淀粉，在冬季逐渐水解成可溶性糖，因而根中的渗透浓度也随着增加。水解作用进行得比较多的地方是根的表皮及大的骨干根，因为那里温度比较低。Hansen(1967)与Quinlan(1969)在枝条生长停止之后还看到，从叶片到根的¹⁴C-标记同化物的迅速运转，并指出随后水解产物又从根中回到地上部分的时间是在春季生长以前就开始的，而且当冬季根中进行水解作用时要伴随着干物质的减少。最近，Hansen(1971)认为，只有春季生长的最初阶段是依靠根中的贮藏养分，一旦新叶长出后，就会通过光合作用完全自给，甚至当叶片只有正常叶的1/2大小时，同化产物就可以开始由叶片外运。

Priestley(1970)指出，根皮为淀粉贮藏的重要器官，在根皮组织中60%的干物质属于可浸提的碳水化合物，如以整株而言，只有30%的干物质属于可浸提的碳水化合物。他还说，如果植物中可浸提物质的减少量超过1/3，就会严重地伤害组织的存活能力。一棵正常的树，其内部的生理平衡有阻止这种显著减少的能力。但是，根段没有碳水化合物的补充来源，所以必须在根内累积贮藏物最多时剪取根段。

其他植物根中碳水化合物的变化

关于碳水化合物在其他植物根中的变化，报道内容多数涉及冷藏处理对它的影响。Arrequin-Lozano与Bonner(1949)证实了Muller-Thurgan(1882)的早期工作，他们说冷藏马铃薯块根能导致淀粉的水解和蔗糖、己糖的增加。Sakai(1960)指出，根内蔗糖含量的增加，就会相应地增加细胞汁的渗透浓度，即从0.35增至0.53M(NaCl当量)，因而可使薄膜细胞有更好的抗霜能力。Rutherford与Weston(1968)观察到菊芋、菊苣、蒲公英等块根在冷藏后碳水化合物的变化情况，认为最大的水解过程出现在冷藏的头5个星期中，其中多糖类物质的干重从50%降低到10%，从这以后才稳定下来。但总干物重仍然不变，因为可溶性糖也相应增加了。Rutherford与Sewell(1972)用大黄属的根作了试验，也取得了同样结果：冷藏8周后，多糖类的干物重从35%降到10%。他们还看到冷藏期间可溶性糖的增加，主要是非还原性糖，至于还原性糖则始终没有任何变化。

碳水化合物与根的再生

研究工作者已经明确了根段中碳水化合物含量及其产生新梢的能力同根插成活率之间的关系。Upshall(1931)早期工作指出，苹果树根段扦插后两周，总的碳水化合物含量要减少50%，其中还原性糖与蔗糖则减少到70%。MacKenzie(1957)发现树莓根中的淀粉含量与它们的扦插成活能力之间有密切相关。当11月出现淀粉含量最大浓度时，扦插成活率可达100%，而且插条本身即不扦插也能成活几周。从5月到9月是淀粉含量最低时期，这时剪取的插条只能成活几天。Sterrett等人(1968)用6月剪下的洋槐根扦插，成活率非常之低，这是由于此时碳水化合物水平太低的缘故。

看来由于冷藏而使根段内产生高水平的可溶性糖，对根段扦插的再生能力和新梢的生长势均有明显的促进作用。Rutherford与Sewell(1972)指出，大黄的块根经过8周的冷藏之后，叶柄数量与重量都有所增加。一个离体根段供应糖分的能力大小，取决于它在秋季多糖类的贮存量多少。Turovskaya(1969b, 1970)认为苹果树扦插的根段，不论是取自冬末，或是取自秋末并经过冬季冷藏的，均有刺激迅速再生的能力，而且根段上的枝梢生长势也极为旺盛。因此可以这样认为，上述两个时期剪取的根段，可以含