

目 录

前 言

1. 树木插条繁殖研究的进展..... 裴保华 (1)
2. Р.Х. Турецкая 关于生根理论的研究.....
.....В.И. Кефели М.Х. Чаплякян (34)
3. 从树篱上采集的西特喀云杉插穗经冷藏后的生根.....
.....R. Van Den Driessche (40)
4. 吡啶 3-丁酸和硼处理以及母株水分逆境和遮荫对西特
喀云杉插穗生根的影响..... R. Van Den Driessche (46)
5. 美国香脂冷杉茎插穗切制后处理对生根能力的影响.....
.....L. E. Hinesley F. A. Blazich (53)
6. 美国香脂冷杉的插穗生根
——提前冷藏和光周期对生根的作用.....
.....N. F. Miller L. E. Hinesley F. A. Blazich (64)
7. 美国香脂冷杉嫩枝扦插营养繁殖.....
.....Farrell C. Wise等 (70)
8. 用环状剥皮法促进湿地松插穗生根.....
..... Robert C. Hare (78)
9. 杂种落叶松夏季与冬季插穗繁殖..... A. John (83)
10. 珍贵林木育种中的插条繁殖..... И. И. Даньшин等 (91)

11. 绿梣硬枝扦插繁殖..... C. A. Kазанцев (95)
12. 桉树的营养繁殖..... V. J. Hartney (98)
13. 希蒙得木的营养繁殖.....
..... Clifford B. Low Wesley P. Hackett (109)
14. 成熟栎树插条生根..... Robert C. Hare (115)
15. N-苯基-4-(β -吡啶基)丁酰胺和4-(β -吡啶基)丁
 酰硫代苯酯对不定根原基发育的促进作用.....
..... Bruce E. Haissig (119)
16. 生长素类物质在银白杨、欧洲山杨、挪威云杉、欧洲
 刺柏的营养繁殖中对根形成的影响.....
..... Dr. Adil Al-Kinany (129)
17. 外源激素对油橄榄半硬枝插穗生根的促进作用
..... M. Saleem Khattak等 (140)
18. 脱落酸在杨树和山杨伐根萌芽条生根中的生理作用
..... Terence J. Blake Susan M. Atkinson (144)
19. 决定阿月浑子和欧洲甜樱桃插条生根难易的内部因
 素的研究..... Z. Al Barazi W. W. Schwabe (154)
20. 留叶对鳄梨插穗生根的重要性.....
..... O. Reuveni M. Raviv (164)
21. 生根基质组成和pH对杜鹃硬枝微插穗生根的影响.....
..... Athanasios S. Economou Paul E. Read (170)
22. 在极幼小的斑克松实生苗插穗上不定根原基的发端.....
..... Cheryl
 R. Montain Bruce E. Haissig John D. Curtis (176)
23. 欧洲栗离体枝茎生根过程中生长素保护剂和IAA氧化
 酶的变化..... M. C. Mato A. M. Vieitez (181)

1 树木插条繁殖研究的进展

裴保华

一、引言

树木插条作为易生根树种的繁殖方法，已有很长的历史。例如三千多年前我国人民已经用插木法繁殖杨柳科的某些树种^[1]。本世纪五十年代以前人们主要是把插条单纯作为繁殖易生根树种的一种手段。二十世纪初期林业受农业的影响，开始注意选育良种，首先是对杨树的选育，通过天然杂交、人工杂交和选择，创造了许多良种。为保持良种不致在繁殖中退化，用插条繁殖法培育了许多良种无性系。这样，插条繁殖便成为育种工作的组成部分。当前，林木良种选育走无性系改良的途径，已成为一种发展趋势。但是，一些良种往往因为插条繁殖困难，不能迅速发展，因而激发了树木栽培、生理、育种学家研究插条繁殖的兴趣。

林木育种经过多年探讨，终于在五十年代总结出以林木种子园作为选育和生产良种的形式。在我国这个工作60年代也受到重视和发展，目前杉木和油松等树种的种子园已经结实^[2]。利用优树培育的嫁接种子园常常因为砧木和接穗亲合不好，导致成年树木大批死亡。如加拿大的火炬松 (*Pinus taeda*) 嫁接种子园成年母树由于不亲合死亡近半。此外，种子园建国时间太长，种子产量不稳定也是难克服的缺点。于是，迫使人们考虑走无性系改良的途径。实践证明，种子园的种子其遗传增益一般只有20%。用插条繁殖的良种无性系，不仅后代整齐一致，而且遗传增益超

过实生良种，如挪威云杉（*Picea abies*）无性系良种的遗传增益可达40%¹³。当然这些较难繁殖的针叶树种需要在温室中育苗，因而提高了苗木成本。

树种选育是提高木材产量、品质、增强适应不利环境，抗御病虫害的重要手段。良种的无性繁殖比种子园生产种子有较多优点。因此，插条繁殖的研究和应用倍受重视。国际上1973年、1977年和1981年先后召开过三次会议，讨论树木营养繁殖与遗传应用等问题⁴。据统计近十年来（1976—1985）在我国发行最广的《林业科技通讯》上刊载的有关营养繁殖的文章达163篇，为育苗方面论文总数的60.1%。

关于树木插条繁殖的研究工作主要集中在两个方面，一是研究提高插条成活率的技术措施，如母树年龄、采条部位、采条时间、促进生根和预防腐烂的措施和药剂的选择及使用方法、插穗制备、插壤选择、生根过程中最佳环境因子的调控技术等。这些研究成果有效地解决了许多较难生根树种的插条繁殖技术。另一方面是侧重于解剖、生理、生化方面的研究，试图从理论上阐明不定根发端、发育的原委，为技术措施提供生理依据。通过多学科的努力使插条繁殖的理论和技術都得到迅速发展。

二、不定根形成的研究

不定根是指从嫩枝、枝条、地上茎、地下茎和老根上形成的根，它不同于起源于胚胎的根极和由这种正常程序所形成的分枝根，这些称为初生根和次生根。不定根是由根原基发育而来的。插条苗的不定根原基按其形成的时间、部位和形成的原因，可分为先生根原基和诱生根原基两种。先生根原基是在母株正常生长过程中形成的，因为它是在扦插以前早已形成，所以称为先生根

原基。诱生根原基是在母株切制成插穗以后，扦插到适宜的环境中，经过一定时间的诱导而形成的根原基，它们在诱导以前是不存在的。过去我们听说的皮部根多是先生根原基发育形成的，插穗下切口生根是由诱生根原基发育形成的。

(一) 先生根原基^{15,16}

1809年Knight 第一个描述了苹果树茎中粗糙突起的形态，证明它们能形成根，是先生根原基。1905年 Borthwick 在扁柏属、美国西部侧柏 (*Platycladus orientalis*) 的嫩枝和老枝上发现了类似乳头状的突起。它们在桤树茎上的分布没有规律。1925年Swingle测定了500个苹果变种，发现其中有180个变种的枝条内有粗糙的突起。它们多发生在枝条下侧靠近芽并位于枝条基部。突起中只有一部分能发育成根。

1844年 De Bary 开始研究不定根组织学上的起源，认为不定根发生在具有中柱鞘的、维管系统附近的韧皮薄壁组织中或形成层中。Swingle 等 (1929) 肯定了根原基发生的位置都靠近射线。它们发生在正在发育着的维管组织附近，如嫩茎发生在维管系统的棱上。老茎的根原基从形成层处发生 (Esau等1953)。

Swingle (1929) 和Vanderlek (1925) 的研究认为，根原基多发生在叶迹、枝迹和髓射线。在1927—1930年的研究中，提出芽隙 (或枝隙)、叶隙和髓射线是根原基发生的位置。如果根原基是从髓射线发生的，它们常位于射线横过形成层的维管束中。

对毛白杨先生根原基的研究⁷⁾指出，先生根原基起始于形成层区，向外形成乳头状突起，向内通过加宽的射线与髓角相通，与北京杨先生根原基连接的射线一般不加宽⁵⁾。河北杨先生根原基⁸⁾是由髓角顶端的一群较大的细胞分裂分化形成的。

先生根原基因为其发生的位置有规律，所以容易研究它们的发端、发育和分化。1884年Vochting发现，柳树的根原基在3—4月龄即可形成，所以它们发端的时间还要早些。1938年Carlson⁹用撕皮法发现一种柳树(*Salix* sp.)枝条6月份在基部节上已发生了根原基，到晚秋除去嫩枝顶端外，每个节都出现了根原基。1970年Haissig发现，柳枝在顶端第四个节以下都能形成根原基。圆柏(*Sabina Chinensis*)的先生根原基由第1—3年的年轮发生⁽¹⁰⁾。

用剥皮法和削皮法研究毛白杨、新疆杨、银白杨、加杨、沙兰杨、旱柳、馒头柳、河北杨等树种的先生根原基^(5, 8, 10)时指出，它们都是在一年生茎中就形成的。毛白杨(*Populus tomentosa*)插条苗、埋条苗或根蘖苗在当年的6月初即已在苗茎基部形成先生根原基。这批根原基发端的时间至少是在5月下旬。此后随着苗高生长，根原基逐步向上分布。

先生根原基的发育要受到径向分布的相邻组织的吞没和阻碍。它们通过径向伸长和其周围的组织保持并列。柳树的形成层能保持根原基的生长速度和次生韧皮部生长速度相同，构子属的根原基则是依赖其根原基内部细胞的分裂和扩大使它生长。

先生根原基在枝条不离开母体时其分化很慢。例如有的多年也不能完成，一般也需要2—3年。很幼嫩、很少分化的先生根原基在适合的条件也能发育成根。

(二) 诱生根原基⁽⁶⁾

诱生根原基是指在压条、枝扦插或叶扦插过程中，经过切伤和一定环境条件的诱导而形成的根原基。这类不定根在母株正常发育中并未分化出根原基来。

诱生根原基一般是在插穗的下端切口附近形成。例如，产生在

插穗下切口以上0.1—3mm 的范围内或者更靠上些，诱生根原基也常在插穗下端的愈伤组织中发生。黑云杉 (*Picea mariana*)、白云杉 (*Picea glauca*)、胶冷杉 (*Abies balsamea*)、板栗 (*Castanea mollissima*) 的压条，其根原基发生的部位和休眠芽接近。落叶松 (*Larix* sp) 枝条的诱生根原基出现在死亡的短枝的附近。这些根原基产生的部位很像先生根原基的部位。

诱生根原基虽然可从多种组织中产生，但以形成层、韧皮部和中柱鞘一带为主，皮层、木质部和髓不很重要。诱生根原基多在射线附近、射线内部，尤其是在维管束的边缘束中形成层和射线相接触的部分发生。它们发生的部位也和叶迹、芽迹有联系。

诱生根原基也可以在愈伤组织内发生，但是插穗愈伤组织的发育并不能保证诱生根原基的形成。木本植物中冷杉 (*Abies* sp)、云杉 (*Picea* sp)、柳杉 (*Cryptomeria fortunei*)、侧柏 (*Platycladus orientalis*)、落羽杉 (*Taxodium distichum*)、东北红豆杉 (紫杉) (*Taxus cuspidata*) 等插穗的诱生根原基可从愈伤组织中产生。针叶树的愈伤组织产生于形成层和木质部细胞，之后通过髓、皮层细胞分裂，使愈伤组织长大。在此愈伤组织中，在靠近插穗木质部的部分分化出木质部来。诱生根原基是在愈伤组织中的形成层发育之前由韧皮部细胞形成的。松属、湿地松 (*Pinus elliotii* var. *elliotii* Engelm) 的愈伤组织起源于髓并通过插穗的形成层和韧皮部的细胞分裂使愈伤组织长大。愈伤组织内部产生的形成层以离心方式隔开木质部，而根原基是在向心发育着的细胞中形成。在湿地松等插穗上的大块的愈伤组织中，只含有无定向的维管组织，并无根原基发生。

很难说诱生根原基是在什么时候发生以及需要多长时间。因为这些根原基不能在同一时间或一定部位发生。Gramberg(1971)指出，用丫啶橙染色和荧光显微镜观察相配合将会帮助研究根原

基的发生和发育^[11]。某些难生根树种的木质化插穗，根原基的发生需要几个月^[12]，但是容易生根的树种只要几天。如丁香（*Syringa* sp）插后5—7天分化，12天左右出现最初的根组织，毛白杨嫩枝扦插11天即可发根^[13]。

根原基的发育依靠发端的原始细胞及其子细胞的分裂，但是与它们相邻的细胞也参加发育过程。例如刚刚从形成层产生的韧皮部和皮层细胞参加根原基的发育，成为根原基生长点的外套。

生长着的根原基可以“吃掉”阻挡它们向外生长的组织，例如把它弄碎或水解。人们观察到围绕着正在发育的根原基的尖端形成囊状或空腔，从而认为处于根原基前端的组织是被水解了。Mecully（1970）指出，位于正在前进的根冠前面的皮层细胞分离、崩溃并缺乏蛋白质和核酸。

有些研究认为，茎中厚壁束是阻碍生根的因子^[14、15]。在一些树种或品种中，厚壁组织确实是出根的机械障碍。从生理学观点分析，到底是厚壁组织影响根原基的发生还是生理原因决定根原基的发生和发育，看来生理原因大于机械阻碍。

当根原基穿入皮层的时候，组织开始分化。中柱首先分化，其中有原分生组织、根冠、部分维管柱和皮层。根和茎之间的维管连接发生在组织分化的前后。根和茎之间的维管桥是由幼根及其邻近末端的组织发育而成。形成层、中柱鞘、木质部和韧皮部以及皮层将形成维管桥的一部分。维管连接通常在出根之前已经完成。

先生根原基的发育过程与诱生根原基相似。

三、不定根发端和发育过程中的代谢作用^[16]

根原基发端和发育过程也和其它生理过程一样，需要酶的催化。发育反映代谢，代谢为发育提供必需的有机分子（包括酶）

和能量。没有代谢，发育将不能进行。可以推断，发育的各个时期决定于特定的代谢类型，控制代谢也就控制了发育。

直接探讨代谢与发育的方法是把放射性示踪法和发育解剖学结合起来。例如，用放射性物质处理组织，跟踪这些物质的代谢途径和代谢速度，同时进行发育解剖学研究，把两方面研究的结果结合起来分析。此外，也可用各种方法促进或抑制物质处理组织，研究处理后的代谢变化，同时观察其在发育上的反应。

(一) 碳水化合物的代谢

1. 淀粉的水解和游离糖的形成 生根需要能量，而茎插穗中主要贮藏物质是淀粉，所以在生根过程中通过糖酵解、三羧酸循环和磷酸戊糖途径进行碳水化合物降解，可能是供能物质的主要途径。

过去一些研究者的结论认为，插穗中碳水化合物含量和根原基发端的能力不是正相关关系。后来经过许多人研究，认为作出上述结论是因为没有考虑到根原基发端所需的其它生理因素。例如Nanda等^[17]用木槿 (*Hibiscus syriacus*) 插穗试验，其自然生根能力是6月份最强，而这时插穗中的淀粉含量是全年最低的。如果用IBA处理插穗，就不是在淀粉含量最低的时期生根能力最强。所以在研究淀粉与插穗根原基发端之间的关系时，必须考虑到内源生长素水平的季节变化以及和生长素代谢有关的因素。

三十年代的研究指出，在根原基发端和发育初期，茎插穗内皮层、韧皮射线、木射线中的淀粉水解并向下游输，使插穗下端的游离糖含量增加。含有淀粉的插穗在生根过程中其游离糖虽然进行再分配，但其含量相对稳定，可是淀粉的含量却在降低。所以插穗至少在早期是依赖水解淀粉才能维持游离糖的水平。

只有在内源淀粉和游离糖的贮量低的条件下,从外部供应游离糖才有效。如果内源碳水化合物充足,再从外部供应单糖,对生根或无效或有抑制作用。

当插穗中存在淀粉时,用生长素处理插穗,能显著提高淀粉的降解速度^[14]。淀粉降解的酶来自茎插穗组织,而不是来自根原基。用生长素处理黄化的茎插穗,证明插穗能渗出水解酶,使外源淀粉水解为葡萄糖,以促进黄化茎插穗的生长^[17]。

2. 葡萄糖的代谢 淀粉水解形成的单糖需要经过磷酸化作用合成葡萄糖-6-磷酸,才能作为糖酵解和磷酸戊糖途径的底物。磷酸化作用可通过淀粉磷酸化酶或己糖磷酸激酶的催化作用而形成。葡萄糖-6-磷酸的代谢途径对根原基的发端和发育有重要作用,因为这一过程不仅可以提供能量物质并且为根原基的发端和发育提供碳素骨架。

从30年代到70年代许多研究者证明,根原基的发端和发育需要氧气。抑制有氧代谢就会降低根原基的发端和发育。如果人为施用氧化磷酸化的解联剂或抑制剂也会抑制根原基的形成。正在发育的根原基中,其琥珀酸脱氢酶、细胞色素氧化酶活性提高。由上证明葡萄糖-6-磷酸的降解是通过糖酵解形成丙酮酸(或部分地经过磷酸戊糖途径形成丙酮酸)并进一步进入三羧酸循环,排除了单独糖酵解途径的无氧降解过程。

1955年Gibbs等提出,在根原基发育过程中葡萄糖降解的途径不是一成不变的。在生长区以糖酵解途径为主,到分化区则转化为以戊糖磷酸途径为主。近年来的工作对这个假说尚未得到完全的解决。

Kaminek (1967) 以豌豆的茎插穗为材料,证明在形成根的分生点时,在前64h内其戊糖磷酸途径活性增加而后下降。这和Gibbs的假说是矛盾的。

Haissig (1971) 发现菜豆上胚轴茎插穗在根原基发端 (0—72h) 的过程中糖酵解途径活性显著提高。带叶插穗比不带叶插穗 (无根) 的3-磷酸甘油醛脱氢酶的活性高。如果用IAA处理带叶插穗则其3-磷酸甘油醛脱氢酶比未处理的带叶生根和无叶无根插穗的酶活性进一步提高。用IAA处理无叶插穗既促进了根原基发端, 也提高了3-磷酸甘油醛脱氢酶的活性, 所以认为 EMP 与发端有关。当然戊糖磷酸途径也可形成3-磷酸甘油醛。

但是, 葡萄糖-6-磷酸脱氢酶无论插穗是否发生, 根原基或是否用IAA处理, 其活性在72 h 内都显著提高。在生根的插穗中, 特别是用IAA处理过的插穗中, 其3-磷酸甘油醛脱氢酶的活性远超过葡萄糖-6-磷酸脱氢酶的活性。

鉴于戊糖磷酸途径在根原基发端过程中活性增强, 根据上述材料人们认为糖酵解途径的活性增强是有深刻意义的。因为用生长素处理或内源生长素向下运输都能促使糖酵解途径增强。把赤豆切段用NAA处理, 确实使其糖酵解途径增强。Garlier (1964) 用 ^{14}C -葡萄糖证明NAA促进糖酵解途径的活性超过戊糖磷酸途径。

(二) 氮代谢

在根原基发端和发育过程中氮素和碳水化合物一样也是向插穗的基部进行再分配的。生长素处理提高了再分配的数量、速度及其利用。Sircar (1973) 发现插穗基部的总氮、可溶性氮和自由氨基酸含量都增加, 直到根原基发端为止, 然后再下降。但是氮素含量并不能触发根原基的发端, 因为即使不生根的插穗其下端的含氮水平也是先提高而后降低。

有很多材料认为碳、氮比率影响根原基的形成 (1924—1953)。碳、氮比率高促进根原基发端和发育, 碳、氮比率低促进枝条

的生长。一些研究者认为,生根和发枝对碳、氮绝对量的需要程度超过对碳、氮相对量的需要。Starting(1923)指出,高碳、氮促进根原基的发端和发育,低碳、氮不能生根。

如果内源氮素水平超过根原基发端和发育的最适程度,氮有可能激发芽的生长,这些生长的枝芽将形成养分“库”,致使可利用的碳水化合物或其他代谢产物从根原基的发育中转移出去(Reid 1924),根原基的再生部分是不可能和它争夺养分的。当然氮素的最适水平也是因内外因素而改变的。应当说根原基的发端和发育需要氮素合成核酸和蛋白质,所以应当有一个氮素临界水平问题。氮素低于临界值,外施硝酸盐能提高根原基的发端和发育。

Cattwright(1972)提出,过多施氮抑制糖酵解的酶活性,提高戊糖磷酸途径中酶的活性,而糖酵解途径可能是根原基发端过程中碳水化合物代谢的必需途径。适量氮素可能使代谢过程从戊糖磷酸途径转变为糖酵解途径,内源或外部施IAA可以引起这个过程。

Kaminek(1968)发现,在生根或未生根的插穗中,其自由氨基酸含量都随时间而降低,只有天门冬酰胺和谷酰胺是例外。自由氨基酸的含量和根原基发端之间并没有什么相关(Sircar 1973)。Kaminek指出,在葡萄糖的代谢中至少有一部分用于合成为根原基形成所必需的氨基酸。例如,用 ^{14}C -葡萄糖处理插穗,它通过谷酰胺进入氨基酸的量最多,谷酰胺来源于 α -酮戊二酸,谷氨酸脱氢酶来自三羧酸循环。

Hyun(1967)发现,如果插穗中的精氨酸、组氨酸、赖氨酸特别是 γ -氨基丁酸含量较高时,则生根不良。Kaminek(1968)指出,用激动素处理插穗,抑制根原基的发端,增加了 γ -氨基丁酸的含量,降低了谷氨酸、精氨酸、赖氨酸的含量。分析上述材

料, Haissig认为, 不是精氨酸、赖氨酸, 而是 γ -氨基丁酸降低了根原基发端能力。Kaminek的研究结果说明 在根原基发端能力和 α -酮戊二酸转化之间的关系是, 谷酰胺和氨基酸支持根原基发端; γ -氨基丁酸抑制根原基发端, 它是通过代谢途径直接或间接地把谷酰胺转移掉, 从而抑制根原基发端所必需的氨基酸的合成。

(三) 核酸和蛋白质代谢

根原基的发端和发育常被抑制DNA、RNA和蛋白质合成的物质所阻碍, 氧化磷酸化的解联剂、抑制剂也抑制根原基的发端和发育。例如, 用放线菌素-D抑制RNA的合成或用氯霉素抑制蛋白质的合成, 这些都能抑制菜豆茎插穗生根。

类嘌呤、类嘧啶物质可导致形成有缺陷的DNA、RNA, 合成不正常的蛋白质, 从而抑制(或促进)根原基的发端和发育。Fellenberg(1966)发现8-氮杂鸟嘌呤提高根原基的发端, 但却不可逆地(不能被鸟嘌呤逆转)抑制插穗生根。Fellenberg(1966)发现 α -硫脲嘧啶抑制根原基的发端, 它抑制的方式类似2, 4-二硝基苯酚和半胱氨酸的抑制, 说明它对氧化过程有显著作用。

IAA所引起的根原基的发端决定于它对RNA和DNA合成的促进作用。这种促进作用在施用生长素后11—48h内发生。把 $2-^{14}\text{C}$ 引入插穗, 用放射性自显影法研究IAA对根原基发端的影响时发现, 使用IAA增加RNA的合成, 这种促进作用不仅在根原基发端时期存在, 而且在根原基发育的早期也存在。

Fellenberg(1966—1969)的研究指出, 外源的IAA或插穗自己合成的生长素是通过消除对基因的抑制, 促进RNA合成, 从而促进根原基发端的。如果给插穗施用组蛋白, 因为组蛋白掩盖着或抑制着必需的基因信息, 也就抑制了根原基的发端。

用生长素处理插穗能降低从插穗再生区提取的染色质和 DNA 的熔点, 显然生长素促使组蛋白和 DNA 解偶联, 或解开了 DNA 的互补链, 很可能是由于这种作用使基因解除抑制的。

Fellenberg 的工作指出, 生长素可能是影响 mRNA 的转录作用。Bottger 等 (1964) 证实, 根原基的发端和发育需要有 mRNA 的合成。用 ^{32}P 供给插穗, 磷迅速累积到可能是 mRNA 中。从试验开始直到根从插穗中长出, ^{32}P mRNA 迅速增加, 当根向前生长时才降下来。

这些特有的 mRNA 将会促进合成某些特殊的酶。实验证明, 在插穗下部或根原基中许多种酶活性增强, 如过氧化物酶、细胞色素氧化酶、琥珀酸脱氢酶、6-磷酸葡萄糖脱氢酶和淀粉水解酶等。Chandra (1971) 等提出在根原基发端和发育过程中同功酶谱也是变化的。当然这些酶活性的增强或新的同功酶的出现倒是否是因为酶的再合成、酶的活化或酶分子的释放, 还有待严密的试验。进一步研究酶活性的变化是不是因为根原基的发端和发育造成的, 也是很重要的。

以上研究只是以整个器官或器官的一部分为材料, 所以这些生化定量结果还不能说明根原基发端和发育过程中其细胞内或其邻近部分的确实情况。只有把生物化学、细胞化学和解剖学联合起来研究, 在根原基的发端和发育的研究中才有前途。

四、激素和生长调节物质对

插条生根的影响^[18]

植物内源激素 (如生长素和生长抑制剂) 和外施的生长调节物质对促进或抑制树木插条生根具有明显的作用。此外, 插穗营

养水平是不定根形成的物质基础，只有在保证营养物质的供应时，才能发挥激素或生长调节物质对生根的促进作用。

关于激素和生长调节物质与插条生根关系的研究，可以归纳为两种观点：一是生长素和生长抑制剂平衡的观点，二是生长素和生长素增效剂结合的观点。

(一) 生长素和生长抑制剂与插条生根

同一树种在不同的年生育期采穗扦插，其插条成活率差异很明显。И.И.高尔基仁科(1976)的研究指出，桧柏只有在3月下旬和8月上旬采条扦插成活率最高^[19]。北美黄杉(*Pseudotsuga menziesii*) 9、10月插条不能生根，7、8月采条生根很少，只有3月采条生根最好(勃赫拉等1975)^[20]。Nanda(1971)指出，木槿的插穗只有6月份其自然生根能力最强^[17]。北京杨的插穗1—3月生根能力最强，10—12月生根能力最弱^[21]。

同一树种的插穗随母树年龄的增长，成活率也有下降的趋势。例如，桉树(*Eucalyptus* sp.)实生苗插穗生根容易，但用5年生以上的桉树母树上的枝条扦插几乎不能成活。水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)、雪松(*Cedrus deodara*)、板栗、云杉、油橄榄^[18, 22]等许多树种的插条繁殖都有类似现象。

生长素和生长抑制剂控制插条生根的观点认为，上述现象是由于插穗内部生长素和生长抑制剂的消长随年生育期而变化，也随母树年龄而变化造成的。只有在两者的平衡适于生根时，插条成活率才能提高。这里所指的生长素类物质就是IAA、IBA、NAA和2, 4-D等。关于抑制物质的化学成分还研究得不多，一般认为脱落酸、 β 抑制剂、酚羧酸类和黄酮类物质可能是主要的内源抑制剂。

1. 生长素和类似生长素物质与插条生根 植物组织受到机械

伤害以后,一般都要产生愈伤组织,以修补机械伤害。Sheldrake (1968)报道,生长素的产生是由于细胞的自溶。在高等植物中,IAA的形成可能是细胞死亡的结果。制作插穗使一部分组织受伤,可以促使切口出现生长素。此外由于内源生长素的极性运输,切制好的插穗其下切口的生长素含量一般也比较高。

内源生长素在插穗下切口的积累或外施生长素或类似生长素药剂(如IBA、NAA、2,4-D等)对许多易生根树种的插穗都有促进愈伤组织增殖的作用,尤其是促进插穗诱生根原基的形成,使根原基形成的速度和数量都有明显提高。关于内源生长素和外施类似生长素药剂在生根过程中的生理作用虽然已有不少报道,但并未取得较好的成果。研究工作多限于用外施生长素处理插穗,观察其解剖、生理变化,用以推断生长素的作用。

内源生长素的积累或外施类似生长素药剂处理插穗首先影响到插穗内部养分分配,插穗下切口附近变成吸收体内营养物质的中心。大田馨(1975)指出,IAA对杨树嫩枝插条生根的主要作用是促进生根所需物质的运转。Mulis等发现,IAA促进 ^{14}C 蔗糖的运转,Hartmann等也指出,供应IAA能使插穗基部积累氨基酸。插穗氮素代谢的研究指出,用IAA处理的插穗使其基部的全氮、蛋白质和氨基酸的含量增加,直到生根后才降下来。

内源生长素的积累或外施类似生长素药剂,促进了插穗多种酶的生成或活性加强。例如,IAA能诱发茎组织形成淀粉水解酶,促进磷酸激酶的活性,从而推动着有氧呼吸和三羧酸循环的运转。此外,如过氧化物酶、6-磷酸葡萄糖脱氢酶、琥珀酸脱氢酶以及细胞色素氧化酶等的活性也都因IAA处理而得到加强。

Fellenberg(1966)指出,IAA影响再生初期蛋白质(包括酶)合成的数量和质量,进而影响到根原基的发端和发育。Fellenberg(1967)又指出,IAA由于消除了基因的抑制,促进

了RNA的合成,再进一步影响到酶和蛋白质的合成。

可溶性有机养分集中,多种酶活性增强,使插穗基部组织的呼吸强度增加,促进了形成层的分裂活动,使插穗基部膨胀,下切口形成愈伤组织。由于细胞渗透势降低,组织含水率也远超过没有处理的插穗。处于这样状态的插穗有利于形成诱生根原基。

对易生根树种的研究证明,插条生根除了必需一定的IAA,还要有一定的有机营养供应,否则是不能生根的。

黑杨(*Populus nigra*)的黄化茎切段,因为体内没有可供生根的营养物质,所以单独施用IAA不能生根,只有以IAA和核糖、葡萄糖相配合才能大量生成不定根(K.K.Nanda 1974)^[17]。

杨树插穗内如有足够的贮藏营养物质,即使在黑暗中也能良好地生根。但是缺乏贮藏营养的嫩枝的插穗,只有带叶并照光才能很好地生根(100%);带叶不照光生根率只有30%。显然叶和光主要是供应光合产物(大田馨 1975)。

2. 生长抑制剂与插条生根 树木能在严冬来临以前停止生长,积累保护物质,形成保护组织,逐步转入休眠状态;一旦严冬过后又能适应春暖花开,解除休眠,发芽展叶,转入生长状态。研究指出,生长和休眠是受着内源激素消长控制的。秋季随着日照缩短,气温降低,叶片预感到严冬将临,其代谢过程发生改变,形成抑制生长的物质。这些物质在叶内合成以后运输到茎、根和生长点,使那里的生长活动停止,并转入越冬准备过程。

生长抑制物质不仅在休眠芽和其它休眠组织中广泛存在,控制着这些组织和器官的休眠,而且在休眠的种子中广泛存在,使许多深休眠的种子在正常的发芽条件下不能顺利发芽。生长抑制物的研究使人们联想到它是否也控制着插条的愈合和生根。

И.И.高尔基连科(1976)研究指出^[18],松柏插条生根能力与其母树年生育期和内源生长促进物质的季节变化有关。它只