

微域环境因子对落基山圆柏插穗生根的影响

孟 鹏^{1,2} 李玉灵^{1*} 尤国春² 张 硕²

¹河北农业大学林学院, 河北保定 071000; ²辽宁省固沙造林研究所, 辽宁阜新 123000

摘 要 以8年生落基山圆柏(*Juniperus scopulorum*)的嫩枝为试验材料, 采用不同扦插密度和基质等处理措施, 研究了微域环境因子对插穗生根的影响。结果表明, 两种不同扦插密度的生根部位、愈伤率、生根率、炼存率、生根效果指数(root effect index, *REI*)、离散度指数(rooting dispersion index, *RDI*)和分形特征均存在显著差异。综合分析生根率、炼存率、*REI*和*RDI*等发现, 密插处理的效果好于稀插, 稀插处理的插穗生根能力较差, 生根性状离散度较大。密插处理的插穗的根系平均分形维数是稀插处理的1.24倍, 两者差异极显著($p < 0.01$)。不同扦插密度下插穗的生根部位和生根机制不同: 插穗在密插处理下形成诱生根, 在稀插处理下形成原基根。不同的扦插密度造成了落基山圆柏微域环境的显著差异, 但同一密度下不同基质种类对微域环境因子的调控作用有限。密插处理下插穗的微域环境相对湿度较高(最高可达83.5%), 温度较低, 光合有效辐射较小。这些环境因子的差异导致密插处理下插穗的净光合速率(P_n)较高, 蒸腾速率(T_r)较低。在0–60天内, 密插和稀插处理的插穗的 P_n 均呈上升趋势, 并且二者相差的幅度随着试验时间的延长而迅速增大; 在60天以后, 二者均呈下降趋势, 相差幅度基本保持不变。密插处理下的 T_r 值在0–30天内基本保持不变, 而此时稀插处理下的 T_r 迅速增加。在30–60天内密插处理下的 T_r 快速增加, 60天时达到最大值, 但仍低于稀插处理。这些结果表明, 外部微域环境因子对插穗生根的影响是通过影响其内在生理指标来实现的, 插穗营养状况的差异是造成生根机制不同的主要原因。

关键词 密插, 分形特征, 落基山圆柏, 生根效果, 生根机制, 稀插

Effects of microenvironmental factors on rooting of *Juniperus scopulorum* cuttings

MENG Peng^{1,2}, LI Yu-Ling^{1*}, YOU Guo-Chun², and ZHANG Shuo²

¹Forestry College of Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071000, China; and ²Liaoning Sand-Fixation and Afforestation Research Institute, Fuxin, Liaoning 123000, China

Abstract

Aims Microenvironmental factors such as relative humidity, temperature and light intensity have significant effects on rooting. Our objective was to study the impact of microenvironmental factors on rooting of cuttings of *Juniperus scopulorum* (Rocky Mountain juniper), a native of western North America.

Methods We used the softwood of eight-year-old *J. scopulorum* in a split plot experiment with five plots in river sand and peat substrates and two subplots in each plot with different cutting densities of 400 cuttings·m⁻² (thin) and 1 666 cuttings·m⁻² (dense). Data were analyzed using SPSS software.

Important findings The rooting site, rate of callus-formation, rooting percentage, survival rate after training, root effect index (*REI*), rooting dispersion index (*RDI*) and fractal feature of *J. scopulorum* cuttings in the two densities were significantly different. Analysis of rooting percentage, survival rate after training, *REI* and *RDI* indicated that the integrated effect in dense cuttings was better than thin cuttings. The rooting ability of thin density cuttings was worse, but degree of rooting dispersion was higher. The average rooting fractal dimension of dense cuttings was significantly 1.24 times higher than of thin cuttings, and dense cuttings had changed rooting position and mechanism. Cuttings often produced induced roots in dense cuttings and primordial roots in thin cuttings. Different cutting densities resulted in significant different microenvironments of cuttings, whereas the regulating effect of different media in same density on microenvironment was limited. The microenvironmental humidity of dense cuttings was higher (up to 83.5%), while temperature and photosynthetically active radiation (*PAR*) were lower, leading to higher net photosynthetic rate (P_n) and lower transpiration rate (T_r). Within 60 days after insertion, P_n of cuttings in both dense and thin cuttings were rising, and the difference between them increased quickly with time. After 60 days, both were declining, and the difference between them remained relatively constant. Transpiration rate of dense cuttings remained relatively unchanged from 0 to 30 days, while T_r in thin

cuttings displayed a rapid increase during the same periods. Transpiration rate of dense cuttings rose sharply in 30–60 days and peaked on the 60th day, but it was still lower than in thin cuttings. These results implied that the effect of microenvironmental factors on rooting of *J. scopulorum* cuttings was achieved by influencing physiological indexes and that disparity of nutriment status in the two cutting densities was a major cause of differences in the rooting mechanism.

Key words dense cutting, fractal feature, *Juniperus scopulorum*, rooting effect, rooting mechanism, thin cutting

落基山圆柏(*Juniperus scopulorum*)是柏科刺柏属的常绿小乔木,树高6–15 m,具有树干直、冠细长、尖顶、枝柔弱、叶灰绿色及芳香的特点。它分布在落基山山脉,是当地主要乡土造林和绿化树种,具有较强的耐旱和耐寒性。遵循未来的造林地区和引进树种原产地气候相似原则,通过联合国粮农组织与比利时政府无偿援助我国的“三北”防护林体系建设工程技术开发合作项目(009项目),辽宁省固沙造林研究所于20世纪90年代将该树种引入科尔沁沙地南缘。在此地此树种生长良好,树形美观,且未对本地物种造成危害。落基山圆柏的引入对缓解沙地造林树种缺乏,增加物种多样性具有重要意义。目前国内外针对落基山圆柏的研究还不多,落基山圆柏的种子昂贵且具有多重休眠特性,需要进行复杂的冷暖交替层积催芽处理(Barbour *et al.*, 2009),所以探索其嫩枝扦插技术及其生根效果和生根机制具有重要意义。

环境因子对离体繁殖材料生根影响的研究表明,根际温度低于20 °C时不利于针叶树的生根(程广有等, 2003),温度过高又会增大基质蒸发量,降低根际湿度,导致插穗新形成的幼根易于失水萎蔫,且这种萎蔫很难恢复(Boeijink & van Broekhuizen, 1973)。初期插穗微域环境的相对湿度(relative humidity, RH)应控制在临界饱和状态(95%以上),以满足插穗光合作用的需要,因为此时薄壁细胞代替导管起输导作用,输导能力较弱,插穗很难从根际获得充足的水分(王小平和孟迪, 2005)。光照对插穗的生根时间、数量和腐烂率等均有影响,充足光强连续24 h的照射可以杀灭番茄灰霉菌(*Botrytis cinerea*),保护插穗免受其侵染;提高光强可加速生根并增加根生物量(Phillion *et al.*, 1983),并增强插穗中激素运输的极性,有利于生根(Baadsmand & Andersen, 1984)。也有一些树种在低水平光强下生根较好(Eliasson & Brunes, 1980)。

量化环境因子对生根的影响需要引入生根效

果评价体系(朱湘渝等, 1991; 季孔庶等, 1998),该评价体系除根系效果指数(root effect index, REI)外,还包括生根力方面的指标(生根率和生根量等)、根系形态方面的指标(根面积、根平均直径、根体积、根干重和偏根率等)及生根性状方面的指标(侧根数(number of branch roots, NBR)、不定根数(number of adventitious roots, NAR)、最长不定根长度(the longest adventitious root length, LARL)、最长不定根粗度(the longest adventitious root thickness, LART)和根总长度(total root length, TRL)等)(牛山等, 2007; 孟鹏等, 2008; 孙敬爽等, 2008)。植物根系的形状与大小各异,是一个具有自相似性的不规则几何体,可以应用分形理论来研究,将其作为根系特征描述的新尺度和新方法。目前在针叶树种中利用分形理论研究根系的报道很少,廖成章和余翔华(2001)曾以马尾松(*Pinus massoniana*)为例,分析了根系结构与分形维数的关系。在柏科植物中,此类研究还是空白。

早在1758年,法国树木学家Duhamel du Mancieu就对木本植物插条生根的形态进行了解剖研究(Hartmann *et al.*, 1983)。后来又有多位学者根据插条生根的解剖机理,将其分为“原基根”(primordial root)和“诱生根”(induced root),原基根又称潜伏根,诱生根又称愈伤根(Barazi & Schwabe, 1982)。切口的愈伤组织内存在不定根发生位点,早期该位点薄壁组织的细胞出现核膨大,胞质浓缩,并经一系列分裂,最终凸起发育成根原基。离体条件下的插穗对同化物的供给量敏感,会通过权衡“存活”策略,调整生物量的分配,对生根机制产生一定影响。

本文研究了不同基质、不同密度处理下扦插的落基山圆柏所形成的微域环境因子,并对不同处理下插穗的光合生理指标、生根效果、根系分形特征和生根机理进行了探讨,以期为该树种在旱区沙区的进一步应用提供技术支持,也为微域环境因子对木本植物生根机制影响方面的研究提供一次初探。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

本研究于2008年6月16日至10月21日在辽宁省彰武县章古台镇辽宁省固沙造林研究所的种子园中进行。章古台位于42°43' N, 122°22' E, 海拔226.5 m, 年降水量300–600 mm (近5年的平均降水量为433 mm), 年蒸发量1 570 mm, 年平均气温5.7 °C (近5年的平均气温为7.2 °C), 无霜期154天, ≥ 10 °C的有效积温2 800–3 200 °C。试验在安装有“全光自动间歇喷雾”装置的圆形插床内展开, 全光喷雾装置(北京林科林业技术公司)由中国林业科学研究院设计, 由WK-1型微喷时间间歇控制仪和旋转喷雾器两部分组成。控制仪可以控制旋转喷雾器间歇喷雾, 旋转喷雾器的双臂水管靠喷出水的反作用力自动旋转。旋转喷雾器安装在插床圆心处, 左右悬臂与插床半径等长(7 m)。试验期间扦插池外的地表温度白天可达60 °C, 扦插池内的地表温度通过喷雾和地热线(功率2 000 W)加温控制, 苗床温度控制在20–35 °C。

1.2 采穗及穗条处理

试验用的穗条均采自种子园中的8年生落基山圆柏‘蓝剑’(Blue Sabre)品种的同一家系母树, 为了避免位置效应(topophsis)对试验结果的干扰, 均在第二轮侧枝上采穗。插穗长10–15 cm, 直径0.2–0.4 cm, 插穗下切口用单面刀片平切, 保持切口干净平滑, 不除去叶片。然后立即用100 mg·kg⁻¹ GGR₆生根粉(中国林业科学研究院研制)对插穗进行处理, 浸泡4 h后用于扦插。扦插时间为7:00–9:00。

1.3 生根条件设置

插床的东北半圆的基质为河沙, 养分含量较低, 有机质含量低于1%, 粒径为0.35–0.50 mm, 大孔隙多, 基质透水透气性较好; 西南半圆的基质为草炭, 属低位草炭, 养分丰富, 有机质含量大于50%, 粒径为0.01–0.02 mm, 小孔隙多, 基质透水透气性较差。两种基质的铺设厚度均为15 cm。扦插前48 h用1‰的甲基托布津(Topsin-M)对基质进行灭菌处理, 扦插前24 h用0.5%的高锰酸钾溶液对基质进行消毒处理, 形成半无菌无毒基质。

喷雾时间设置: 喷雾的目的是使叶片维持一定厚度的水膜, 但过度喷雾会导致叶片养分的流失及基质有效氧气的缺乏(Wilkerson & Richard, 2005), 最佳的喷雾量为0.05–0.10 mm·h⁻¹ (Greenwood *et*

al., 1980)。根据这一标准, 试验中将喷雾间隔时间设定为5 min, 每次持续时间60 s, 并根据气温和阳光直射的强度给予适当调整。

1.4 插穗微域环境和生理指标的测定及生根效果评价

1.4.1 生根效果指标的测定和评价

试验采用裂区设计, 在河沙和草炭基质中分别设定5个小区, 每个小区设立2个亚区, 排布两个不同的扦插密度: 稀插和密插处理分别为400和1 666株·m⁻²。密插处理下插穗之间的小侧枝和叶片彼此相连, 形成一种无间距状态。扦插后每隔10天通过随机拔出插穗, 调查不同处理下插穗生出第一个 ≥ 3 mm根的时间。扦插127天后开始移苗, 分别调查20个亚区的愈伤率(愈伤组织形成的株数/总插穗数)、生根率和炼存率(于扦插后第94天撤除喷雾设备, 进行炼苗, 炼苗期限为33天, 炼存率为炼苗后苗木的存活数/总插穗数)。在每个亚区中随机选取10株生根插穗, 调查插穗的生根性状, 包括NBR、NAR、LARL、LART和TRL等5个指标, 用游标卡尺测量根的长度和直径。不同处理下插穗生根效果的评价用REI和生根状态离散度指数(rooting dispersion index, RDI)表示。式(1)根据朱相渝等(1991)的REI进行了变换和改造, 式(2)参照孟鹏等(2008)文献。

$$\text{根系效果指数}(REI) = \frac{\text{平均TRL} \times (NBR + NAR)}{\text{生根率}} \quad (1)$$

$$\text{离散度指数}(RDI) = \frac{\Sigma \text{变幅}}{\Sigma \text{平均值}} \quad (2)$$

式中, TRL (单位m)、NBR和NAR分别为根总长度、侧根数和不定根数, Σ 变幅是5种生根性状的变幅数值之和, Σ 平均值是5种生根性状的平均值之和。

1.4.2 根系分形特征调查

根据McMahon和Kronauer (1976)的方法, 调查分枝系统的几个分枝点的直径(d)和从该部分直到分枝末梢的所有根系总长度(L_p), 用最小二乘法建立相关关系式: $d = \gamma (L_p + L_0)^\beta$, γ 与 L_0 是常数, β 为分形维数。

1.4.3 插穗微域环境和生理指标的测定

扦插期间用温湿度计和GLZ-A型光合有效辐射计(西化仪科技有限公司, 北京)测定两种基质中不同密度处理下插穗的微域环境的RH、温度和光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR), 微域环境是指基质表面上方5 cm处插穗周围的环

境; 扦插床外为对照区。在整个试验期间, 每30天选择晴朗稳定的天气, 连续3天从两种基质的不同密度处理区随机选择3个插穗, 再从每一插穗上随机选取1个活体侧枝作为测试对象, 用LI-6400便携式光合作用测定系统(LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA)测定其净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)和蒸腾速率(transpiration rate, T_r)。测定时间为6:00–18:00, 每次间隔3 h。取3天的 P_n 与 T_r 平均值代表扦插进程中各时间点的生理指标值。 CO_2 浓度、叶室内外气温、RH和光强设定为一致。叶面积采用排水法(叶面积=排水体积/叶片厚度)测定。

1.5 数据处理

采用SPSS 17.0软件对数据进行统计分析, 对组间数据进行单因素方差分析(One-way ANOVA), 差异显著的采用LSD法作多重比较。采用Microsoft Excel 2003软件制作图表。

2 结果和分析

2.1 不同处理下插穗生根效果对比

2.1.1 愈伤率、生根率、炼存率、根系效果指数及离散度指数的对比

密插处理下生出第一个根的时间为扦插后第30天, 稀插处理下要推迟10天。密插处理下的插穗在扦插127天后依然健康, 叶片大部分为绿色(图1), 而稀插处理下的插穗叶片多枯黄, 生根的苗木也表现出亚健康状态(图2)。同时, 稀插处理下的插穗虽然切口处形成了愈伤组织并且膨大, 而生根却大都发生在皮部, 属皮部生根类型, 密插处理下的都是愈伤组织生根类型。

由表1可以看出, 无论是河沙或草炭基质, 稀插和密插处理下的愈伤率均在90%以上, 并且密插>稀插, 但差异不显著($p > 0.05$), 说明落基山圆柏形成愈伤组织的能力较强, 通过密插处理可略微提高愈伤组织形成率。密插处理显著提高了生根率和炼存率($p < 0.05$), 在河沙基质中提高幅度分别为41.0%和50.6%, 草炭基质中为31.6%和33.5%。 REI 标志着根系的发达程度, 密插处理下的 REI 是稀插处理的1.56倍(河沙)和1.62倍(草炭)。稀插处理下草炭基质的生根率、炼存率和 REI 较河沙基质高, 密插处理下这3个指标低于河沙, 但差异均未达到显著水平。 RDI 标志着生根状态的离散程度, RDI 值越大说明插穗的生根状态越不一致。由 RDI 值可以看出,



图1 密插处理的平均生根状态(诱生根)。

Fig. 1 Average rooting status in dense cutting treatment (induced root).



图2 稀插处理的平均生根状态(原基根, 大多数插穗只产生愈伤组织)。

Fig. 2 Average rooting status in thin cutting treatment (primordial root, the majority of cuttings produced calli only).

不同基质间的差异不大, 同一基质中密插与稀插处理相差较大, 密插处理下的 RDI 值均小于稀插处理, 表明密插处理下插穗间的生根状态更加均匀一致, 离散程度较小。在同一密度不同基质间, 以上各指标均未表现出显著差异($p > 0.05$)。

2.1.2 不同处理下插穗分形特征对比

由表2可以看出, 密插处理下的插穗根系的平均分形维数极显著高于稀插处理($p < 0.01$), 是稀插处理的1.24倍。稀插处理下各单株间的分形维数相差很大, 变幅为0.675–8, 个别很高, 甚至比密插处理下的还高, 但大多数很低; 密插处理下的相对

表1 两种密度下落基山圆柏插穗的愈伤率、生根率、炼存率、根系效果指数及离散度指数

Table 1 Callus percentage, rooting percentage, survival rate after training, root effect index and rooting dispersion index of *Juniperus scopulorum* cuttings in two densities

基质种类 Media type	处理 Treatment	愈伤率 Callus percentage (%)	生根率 Rooting percentage (%)	炼存率 Survival rate after training (%)	根系效果指数 Root effect index	离散度指数 Rooting dispersion index
河沙 River sand	密插 Dense cutting	96.1 ^a	75.6 ^a	75.0 ^a	9.002 4 ^a	0.858 ^a
	稀插 Thin cutting	91.2 ^a	53.6 ^b	49.8 ^b	5.788 8 ^b	1.266 ^b
草炭 Peat	密插 Dense cutting	95.3 ^a	73.3 ^a	72.1 ^a	8.994 3 ^a	0.820 ^a
	稀插 Thin cutting	90.1 ^a	55.7 ^b	54.0 ^b	5.846 2 ^b	1.105 ^b

不同字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

Treatments labeled with different letters mean significant difference at 0.05 level.

表2 两种密度下落基山圆柏插穗的根系分形特征比较

Table 2 Comparison of rooting fractal feature of *Juniperus scopulorum* cuttings in two densities

亚区编号 Serial number of subarea	密插 Dense cutting		稀插 Thin cutting	
	回归方程 Regression equation	分形维数 Fractal dimension	回归方程 Regression equation	分形维数 Fractal dimension
1	$d = 0.00003 (Lp + 590.1)^{1.5989}$	1.598 9	$d = 0.00055 (Lp + 800.5)^{1.1038}$	1.103 8
2	$d = 0.00003 (Lp + 790.1)^{1.5534}$	1.553 4	$d = 0.00055 (Lp + 800.5)^{1.1238}$	1.123 8
3	$d = 0.00003 (Lp + 385.9)^{1.6469}$	1.646 9	$d = 0.00055 (Lp + 865.3)^{1.1151}$	1.115 1
4	$d = 0.00003 (Lp + 350.0)^{1.7308}$	1.730 8	$d = 0.00055 (Lp + 865.3)^{1.1154}$	1.115 4
5	$d = 0.00005 (Lp + 205.1)^{1.7010}$	1.701 0	$d = 0.00055 (Lp + 1196.2)^{1.0754}$	1.075 4
6	$d = 0.00004 (Lp + 605.4)^{1.6238}$	1.623 8	$d = 0.00003 (Lp + 523.4)^{1.5423}$	1.542 3
7	$d = 0.00003 (Lp + 405.4)^{1.7135}$	1.713 5	$d = 0.00003 (Lp + 654.8)^{1.5211}$	1.521 1
8	$d = 0.00003 (Lp + 405.4)^{1.6393}$	1.639 3	$d = 0.00012 (Lp + 1539.8)^{1.2412}$	1.241 2
9	$d = 0.00003 (Lp + 234.4)^{1.7011}$	1.701 1	$d = 0.00004 (Lp + 283.2)^{1.7512}$	1.751 2
10	$d = 0.00005 (Lp + 359.8)^{1.6548}$	1.654 8	$d = 0.00010 (Lp + 100.5)^{1.7358}$	1.735 8
平均值 Mean		1.656 4 ^a		1.332 5 ^b

a、b表示处理间差异极显著($p < 0.01$)。

a, b means very significant difference between treatments ($p < 0.01$).

均匀, 变幅仅为0.177 4。经检验, 同一密度不同基质间插穗的分形维数没有显著差异($F_{密插} = 2.532 7$; $F_{稀插} = 1.068 5$)。

2.2 不同处理下插穗微域环境因子对比

由表3可知, 微域环境的RH在密插、稀插处理和对照间存在差异, 尤其是不同密度处理间差异显著($p < 0.05$), 在各不同时间点表现的一致规律为: 密插>稀插>对照。密插处理下的RH最高是因为其插穗彼此紧密排列, 互相依靠, 在外在喷雾的条件下形成了独特的微气候, 受阳光和风等因子的干扰小, 微域空气中的水分子散失少, 所以微域环境RH最高。稀插处理下插穗彼此互不影响, 其RH完全由喷雾控制, 所以低于密插处理, 但高于对照。资料表明, 扦插初期插床的RH达90%以上有利于生根(王小平和孟迪, 2005), 可见密插处理的RH更接近

这一数值。微域温度的排序正好与RH相反, 而与PAR一致, 即对照>稀插>密插。在任何被测时间点上, 密插处理下的温度均显著低于对照($p < 0.05$); 而稀插处理下的温度只在8:00或16:00时显著低于对照, 在12:00时与对照差异不显著。密插处理下的温度变幅最小, 在20.5–30.0 °C之间。扦插期间, 密插处理下PAR的日变幅为0–253.5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 明显低于稀插处理和对照($p < 0.05$); 在各被测时间点, 稀插处理下的PAR略低于对照, 这是由雾膜阻光引起的。密插处理下的PAR和微域温度较低也是其能维持较高微域RH的重要原因。

统计分析发现, 无论在何种密度条件下, 不同基质处理间的PAR和温度均不存在显著差异($F_{光照} = 0.065 4$; $F_{温度} = 0.439 4$)。在密插处理下, 两种基质间的RH没有显著差异(表4)。但稀插处理下, 在扦插

表3 两种密度下插穗微环境因子的对比(平均值±标准偏差)
Table 3 Comparison of microenvironmental factors of cuttings in two densities (mean ± SD)

处理 Treatment	6月16日-7月15日 June 16 to July 15 (n = 30)			7月16日-8月15日 July 16 to Aug. 15 (n = 31)			8月16日-9月15日 Aug. 16 to Sept. 15 (n = 31)		
	08:00	12:00	16:00	08:00	12:00	16:00	08:00	12:00	16:00
相对湿度 Relative humidity (%)									
密插 Dense cutting	81.2 ± 13.562 ^a	65.4 ± 11.020 ^a	76.5 ± 15.683 ^a	83.5 ± 16.986 ^a	63.2 ± 12.654 ^a	74.6 ± 13.548 ^a	79.7 ± 12.658 ^a	54.5 ± 9.654 ^a	66.3 ± 15.926 ^a
稀插 Thin cutting	58.6 ± 11.561 ^b	44.0 ± 14.620 ^b	55.4 ± 11.347 ^b	63.1 ± 9.175 ^b	42.2 ± 11.054 ^b	53.2 ± 8.932 ^b	60.5 ± 10.896 ^b	33.2 ± 16.011 ^b	46.9 ± 11.912 ^b
苗床外 Outside nursery bed	57.6 ± 8.621 ^b	32.1 ± 6.392 ^c	41.9 ± 5.895 ^c	53.7 ± 8.495 ^b	30.5 ± 6.498 ^c	46.8 ± 8.215 ^b	57.1 ± 6.548 ^b	26.4 ± 3.825 ^b	39.4 ± 6.214 ^c
气温 Air temperature (°C)									
密插 Dense cutting	23.4 ± 2.194 ^a	29.4 ± 5.381 ^a	29.1 ± 3.485 ^a	23.5 ± 2.004 ^a	30.0 ± 3.458 ^a	28.7 ± 2.045 ^a	20.5 ± 1.154 ^a	27.5 ± 3.120 ^a	24.6 ± 1.006 ^a
稀插 Thin cutting	25.8 ± 2.438 ^{ab}	33.3 ± 6.666 ^b	30.2 ± 3.841 ^a	26.3 ± 3.100 ^b	34.8 ± 6.219 ^b	30.0 ± 3.564 ^{ab}	21.5 ± 3.140 ^a	29.9 ± 6.038 ^{ab}	26.1 ± 4.763 ^{ab}
苗床外 Outside nursery bed	27.1 ± 3.233 ^b	35.9 ± 5.119 ^b	32.4 ± 2.587 ^b	28.4 ± 3.564 ^c	36.2 ± 6.549 ^b	32.5 ± 5.421 ^a	23.4 ± 3.599 ^b	31.4 ± 5.602 ^b	28.6 ± 6.314 ^b
光合有效辐射 Photosynthetically active radiation (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)									
密插 Dense cutting	25.4 ± 3.458 ^a	145.6 ± 32.145 ^a	41.6 ± 3.685 ^a	43.4 ± 2.564 ^a	200.3 ± 32.485 ^a	52.6 ± 7.365 ^a	24.5 ± 6.524 ^a	253.5 ± 16.865 ^a	30.6 ± 5.451 ^a
稀插 Thin cutting	35.6 ± 6.452 ^{ab}	384.7 ± 66.228 ^b	52.4 ± 6.746 ^b	57.0 ± 5.081 ^b	448.8 ± 40.589 ^b	68.3 ± 9.822 ^{ab}	35.1 ± 9.852 ^b	329.6 ± 21.270 ^b	37.7 ± 8.193 ^b
苗床外 Outside nursery bed	36.5 ± 5.528 ^b	395.4 ± 40.236 ^b	57.8 ± 5.264 ^b	67.3 ± 4.165 ^b	450.4 ± 50.456 ^b	72.3 ± 11.653 ^b	38.6 ± 4.352 ^b	335.2 ± 19.545 ^b	41.2 ± 9.654 ^b

不同处理的数据为两种基质的平均值。a、b、c表示处理间差异显著(p < 0.05), 含相同字母为差异不显著(p > 0.05)。Data in different treatments are mean value of these two media. Treatments labeled with different letters mean significant difference at p < 0.05, and treatments labeled with the same letter means insignificant difference (p > 0.05).

初期(6.15-7.15)和扦插后期(8.15-9.15), 12:00时基质间的RH存在显著差异(p < 0.05), 表现为草炭基质的RH较高, 分别比河沙基质高3.1%和5.1%, 草炭基质蒸发速率较大是造成这种差异的根本原因。扦插中期(7.15-8.15)正午时RH没有显著差异, 可能是由于这期间阴雨天气较多, 减小了基质间在蒸发速率上的差异。密插处理下RH没有出现基质间的异质性应归因于微域环境温度较低, 减小了两个基质在蒸发速率上的差异。由于同一密度不同基质间环境因子的差异远小于密度处理间的差异, 在进行不同密度间的比较时可以忽略, 所以不同微域环境对插穗生根的影响, 实质上是不同密度处理对插穗生根的影响。

2.3 不同密度下插穗生理指标的对比

图3表明, 在整个扦插进程中, 密插处理下插穗的P_n均大于稀插处理。在0-60天内, 二者均呈上升趋势, 且相差的幅度随着扦插时间的延长而迅速加大, 在第60天时达到最大值, 密插和稀插处理下P_n的最大值分别为0.414和0.265 μmol·m⁻²·s⁻¹; 在60天以后, 二者均呈下降趋势, 相差幅度基本保持不变。密插处理下的T_r值在扦插前期(0-30天)和中期(30-60天)均小于稀插处理, 0-30天内基本保持不变, 此时稀插处理下的T_r迅速增加。在30-60天内密插处理下的T_r快速增加, 60天时达到最大值, 但仍低于稀插处理, 之后逐渐下降。稀插处理下的插穗在30-90天内一直保持着很高的T_r, 90天后由于气温降低等原因, 开始大幅下降, 并最终低于密插处理的。

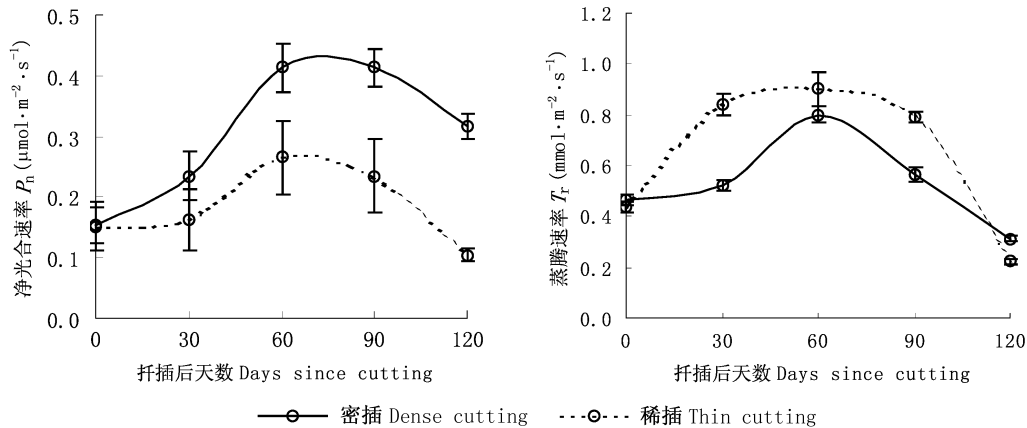
3 讨论和结论

不同扦插密度下, 插穗的愈伤率、生根率、炼存率、REI和RDI均表现出一定差异, 除愈伤率外, 其他4个指标差异显著(p < 0.05)。密插处理下落基山圆柏的前4个指标均高于稀插处理, RDI低于稀插处理, 而且生根后苗木更加健康, 叶片充水饱满、鲜绿如初(图1)。分形维数反映了根系的复杂程度, 根系发育程度越高, 分形维数越高; 根系越简单, 分形维数越小(杨小林等, 2009)。通过分形维数可以看出, 密插处理下的插穗根系发达且均匀, 稀插处理下的根系多数欠发达, 这与REI的结果一致; 通过分形维数还可以看出, 稀插处理下的插穗根系离散程度较高, 这与稀插处理的RDI值较高的结果一致。可见分形维数携带了根系结构的大部分信息,

表4 落基山圆柏插穗在不同基质间微域环境相对湿度的方差分析

Table 4 Variance analysis on microenvironmental relative humidity of *Juniperus scopulorum* cuttings in different media

变异来源 Source of variation	自由度 df	F值 F value								
		6月16日-7月15日 June 16 to July 15 (n = 30)			7月16日-8月15日 July 16 to Aug. 15 (n = 31)			8月16日-9月15日 Aug. 16 to Sept. 15 (n = 31)		
		08:00	12:00	16:00	08:00	12:00	16:00	08:00	12:00	16:00
基质 密插 Dense cutting	1	1.356 4	3.754 7	2.245 6	1.668 7	1.678 9	1.100 0	1.161 2	2.957 4	2.754 7
Media 稀插 Thin cutting	1	1.385 2	4.838 0*	2.483 3	1.968 3	2.007 9	1.100 1	1.194 0	4.073 8*	3.398 8

*, $p < 0.05$.图3 两种密度处理下插穗的净光合速率与蒸腾速率的变化(平均值±标准偏差, $n = 6$)。Fig. 3 Changes of net photosynthetic rate (P_n) and transpiration rate (T_r) of cuttings in two density treatments (mean \pm SD, $n = 6$).

是调查根系形态特征的有效手段。不同扦插密度下生根部位的差异, 揭示了落基山圆柏插穗生根的组织学起源不同, 即有两个根生长点: 一个是切口形成的愈伤组织(诱生根); 另一个是皮部上插穗主干和个别分枝之间的交叉点, 即分枝的基部(原基根), 其根原基起源于茎髓射线末端细胞的分裂分化。本研究发现稀插处理下的插穗多为原基根(图2), 着生在分枝的基部, 切口处虽形成了膨大的愈伤组织(直径为8 mm), 但没有形成根系。密插处理下的插穗全是愈伤组织生根型(图1), 其愈伤组织直径平均为5 mm。

在绝大部分被测时间内, 不同密度处理的插穗微域环境因子存在显著差异($p < 0.05$)。针对火炬松(*Pinus taeda*)嫩枝扦插的研究表明, 重度水分胁迫或完全没有水分胁迫都不利于生根(Lebude *et al.*, 2004)。插穗在未生根之前是暴露于水分胁迫之中的, 密插处理下的插穗微域环境RH很高(最高可达83.5%), 叶片在高湿环境下会减小蒸腾防止水分过度流失, 所以密插处理下插穗受到的水分胁迫程度要轻于稀插处理。密插处理的生根效果好, 表明密

插处理创造了比较适中的水分胁迫程度。插穗根系的形成依赖于光合作用产物, 但插穗在未生根前, 由于叶片水分关系、激素生理及源汇生理等被改变, 导致与光合作用有关的基因表达下调(Brinker *et al.*, 2004), 光合作用通常较弱, 所以此时PAR过高没有益处(Gay & Loach, 1977; Svenson & Davies, 1989)。本研究中前30天(6.15-7.15)插穗处于未生根状态, 此时密插处理下的PAR最大仅为 $145.6 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而稀插处理的已达 $384.7 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。高光会导致插穗内溶质积累和膨压损失, 从而导致生根率降低(Grange & Loach, 1985); 同时高光会导致叶温升高, 造成叶片与空气的水汽压差增大, 提高了插穗的蒸腾强度(Grange & Loach, 1983), 在扦插初期加重了插穗的水分胁迫程度。基质养分含量高及透水透气性好对插穗生根具有一定的促进作用(Bilderback & Lorscheider, 1995), 河沙养分含量低但透水透气性好, 而草炭正相反, 养分含量高而透水透气性较差, 两种基质各自有相反的优缺点, 导致了它们在对生根效果的影响上没有显著差异(表1)。稀插处理下草炭基质的生根率、炼存率和REI较河沙基质高, 主

要是由于草炭基质在正午时能维持相对高的RH(表4)。

外部微域环境因子对插穗生根的影响,是通过影响其内在的生理指标来实现的。本研究对不同密度处理下插穗的蒸腾作用和光合作用进行了动态监测,发现正如所预料的那样,密插处理下的高湿环境和低光强导致了插穗具有较小的 T_r (图3)。落基山圆柏作为 C_3 植物,产生净光合的最适条件是中等光强、气温 $\leq 30^\circ\text{C}$ (龚春梅等,2009),密插处理正好能达到这样的微域环境条件(表3),所以密插处理较稀插处理能维持较高的 P_n (图3)。密插处理30天后 T_r 迅速增加是由于此时插穗生出幼根,吸水能力增强引起的。密插处理的 P_n 较高,同化物供给量充足;稀插处理的 P_n 较低,同化物供给量亏缺。不同的养分条件决定了两种密度处理下生根效果的差异,密插处理下的插穗养分充足,可以形成复杂的根系,而稀插处理下的插穗养分不足导致不定根与侧根生长的养分竞争,所以很难形成发达的根系。本研究发现,稀插处理下的NAR与NBR呈显著的负相关关系($r = -0.674\ 0, p < 0.05$),而密插处理下二者没有显著相关性($r = 0.546\ 9$),支持了上述观点。

不同微域环境下插穗营养状况的差异也是造成生根机制不同的主要原因。在扦插初期,无论插穗内养分是否充足,最初的切口都具有吸收营养的“优先地位”,大部分净光合产物都向切口输送。研究表明,在根原基发展和初根形成过程中,插穗切口处干重增加最快(Svenson *et al.*, 1995)。切口处具有“优先地位”的原因是植物外源激素(双吉尔-GGR₆)和伤口相关化合物(wound related compounds)共同作用的结果(de Klerk *et al.*, 1999),它们调节插穗内的养分向切口附近积聚,主要成分是还原糖和淀粉(Haissig, 1984)。养分聚集使切口形成愈伤组织并不断膨大,稀插处理下这个过程持续了1个月,插穗将大量的营养输送到愈伤组织,自身的 P_n 过小和 T_r 过大造成养分和水分代谢出现逆差,营养不足导致愈伤组织在膨大过程中向根系转化时缺乏物质基础。同时,过于庞大的愈伤组织不仅消耗了养分,而且容易老化褐变,导致内部细胞木质化和细胞膜的降解,再生能力减弱(Laukkanen *et al.*, 1999)。表面木质化的愈伤组织形成空间位阻,阻挡了内部薄壁细胞对水分的吸收,导致近40%已产生愈伤组织的插穗由于养分和水分的严重亏缺

而死亡。余下的插穗在基质长达1个多月的诱导下,在未枯萎的分枝基部产生根原基,插穗在权衡“存活”策略时,不再向距离较远的愈伤组织分配生物量,而是将营养就近输送到根原基处,产生皮部生根现象。密插处理下插穗的 P_n 一直很高,不会产生营养不足,愈伤组织在未老化前伴随自身生长的同时也有充足的养分进行根分化,而在生根之后愈伤组织将不再生长,所以密插处理下插穗的生根速度快,且都是愈伤组织生根类型,同时愈伤组织平均直径较小。值得注意的是,这些诱生根的发根部位并不在愈伤组织底部(其与韧皮部距离较远),而是在愈伤组织上距离韧皮部较近的部位,这说明促进愈伤组织内根原基发根(细胞分裂)的激素是由韧皮部传输到愈伤组织的,也就是说产生愈伤组织靠的是愈伤激素(wound hormone),而生根靠的是韧皮激素(lopto hormone),在愈伤组织中远离韧皮部的地点没有形成有效的韧皮激素传输通道;这也说明在生根的不同阶段所需的激素类型不同。以上现象揭示:适应环境是植物最原始的本能,为此植物会改变自己的生物量分配模式(Müller *et al.*, 2000),会通过信号转导等方式准确感知自身存在的不足,并通过加速和减缓转录速度,把生物量分配到最紧迫需要的部位去,而这样的部位往往是分生能力较强的器官。权衡理论能够解释这一现象,Obeso (2002)在总结前人大量研究成果的基础上发现,多年生木本植物的繁殖与营养生长或存活间普遍存在着权衡关系。本研究发现,在插穗的生根过程中,地上部分没有出现营养生长现象,说明植物存在“存活-生长”的权衡策略。

一个树种能否通过扦插的方式进行苗木的产业化生产,不仅需要较高的生根率,而且在经过炼苗后依然要有高保存率。密插处理下的炼存率达到75.6%,而稀插处理下的只有53.6%,这是由于密插处理下插穗的根系均匀发达,高质量的根系保证了在水分不足的情况下插穗对水分和养分的吸收,从而提高了炼存率。从经济角度看,生根率低及根系质量差是造成无性繁殖损失的两个主要原因,密插处理可以降低这样的损失。另外密插处理下基质上杂草很少,也可减少管理成本,所以对落基山圆柏进行产业化育苗,应该采用密插方式。

致谢 河北省自然科学基金项目(C2011204096)、林业公益性行业科研专项(201004023和201104104)和

中央财政林业科技推广示范基金项目([2009]01号)资助。

参考文献

- Baadsmand S, Andersen AS (1984). Transport and accumulation of indole-3-acetic acid in pea cuttings under two levels of irradiance. *Physiologia Plantarum*, 61, 107–113.
- Barazi ZA, Schwabe WW (1982). Rooting softwood cutting of adult *Pistacia vera*. *The Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 2, 247–252.
- Barbour JR, Carvaiho JPF, Usda FS (2009). Response of Rocky Mountain juniper (*Juniperus scopulorum*) seeds to seed conditioning and germination treatments. *Seed Technology*, 31, 43–54.
- Bilderback TE, Lorscheider MR (1995). Physical properties of double-processed pine bark: effects on rooting. *Acta Horticulturae*, 401, 77–83.
- Boeijink DE, van Broekhuizen JTM (1973). Rooting of cuttings of *Pinus sylvestris* under mist. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 4, 127–132.
- Brinker M, van Zyl L, Liu WB, Craig D, Sederoff RR, Clapham DH, von Arnold S (2004). Microarray analyses of gene expression during adventitious root development in *Pinus contorta*. *Plant Physiology*, 135, 1526–1539.
- Cheng GY (程广有), Tang XJ (唐晓杰), Shen XH (沈熙环) (2003). Variance of rooting ability of cuttings from natural population of *Taxus cuspidata* and cutting technique. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 31(6), 23–25. (in Chinese with English abstract)
- de Klerk GJ, van der Krieken W, de Jong JC (1999). Review the formation of adventitious roots: new concepts, new possibilities. *In Vitro Cellular & Developmental Biology—Plant*, 35, 189–199.
- Eliasson L, Brunen L (1980). Light effects on root formation in aspen and willow cuttings. *Physiologia Plantarum*, 43, 13–18.
- Gay AP, Loach K (1977). Leaf conductance changes on leafy cuttings of *Cornus* and *Rhododendron* during propagation. *Journal of Horticultural Science*, 52, 509–516.
- Gong CM (龚春梅), Ning PB (宁蓬勃), Wang GX (王根轩), Liang ZS (梁宗锁) (2009). A review of adaptable variations and evolution of photosynthetic carbon assimilating pathway in C₃ and C₄ plants. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 33, 206–221. (in Chinese with English abstract)
- Grange RI, Loach K (1983). Environmental factors affecting water loss from leafy cuttings in different propagation systems. *Journal of Horticultural Science*, 58, 1–7.
- Grange RI, Loach K (1985). The effect of light on the rooting of leafy cuttings. *Scientia Horticulturae*, 27, 105–111.
- Greenwood MS, Marino TM, Meier RD, Shahan KW (1980). The role of mist and chemical treatments in rooting loblolly and shortleaf pine cuttings. *Forest Science*, 26, 651–655.
- Haissig BE (1984). Carbohydrate accumulation and partitioning in *Pinus banksiana* seedlings and seedling cuttings. *Physiologia Plantarum*, 61, 13–19.
- Hartmann HT, Kester DE, Davies FTJ, Geneve RL (1983). *Plant Propagation Principles and Practices*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs. 302–303.
- Ji KS (季孔庶), Wang ZR (王章荣), Chen TH (陈天华), Wang MX (王明麻) (1998). A study on rooting ability variation of masson pine (*Pinus massoniana* Lamb.) cuttings. *Journal of Nanjing Forestry University* (南京林业大学学报), 22(3), 66–70. (in Chinese with English abstract)
- Laukkanen H, Rautiainen L, Taulavuori E, Hohtola A (1999). Changes in cellular structures and enzymatic activities during browning of Scots pine callus derived from mature buds. *Tree Physiology*, 20, 467–475.
- Lebude AV, Goldfarb B, Blazich FA, Wise FC, Frampton J (2004). Mist, substrate water potential and cutting water potential influence rooting of stem cuttings of loblolly pine. *Tree Physiology*, 24, 823–831.
- Liao CZ (廖成章), Yu XH (余翔华) (2001). Application of fractal theory on studies of the root structure of plant. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis* (江西农业大学学报), 23, 192–196. (in Chinese with English abstract)
- McMahon TA, Kronauer RE (1976). Tree structures: deducing the principle of mechanical design. *Journal of Theoretical Biology*, 59, 443–466.
- Meng P (孟鹏), Zhang XL (张学利), Li YL (李玉灵), Song XD (宋晓东), You GC (尤国春) (2008). Rooting characteristics of *Pinus densiflora* var. *zhangwuensis* cuttings in various culture media. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 28, 504–508. (in Chinese with English abstract)
- Müller I, Schmid B, Weiner J (2000). The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3, 115–127.
- Niu S (牛山), Han QF (韩清芳), Jia ZK (贾志宽) (2007). Effects of different treatments on rooting capacity of *Medicago sativa*. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica* (西北农业学报), 16, 149–152. (in Chinese with English abstract)
- Obeso JR (2002). The costs of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155, 321–348.
- Phillion BJ, deWitt J, Bunting WR (1983). Propagation of juvenile Scots pine cuttings under a 24-hour photoperiod. *Tree Planters' Notes*, 34, 39–42.
- Sun JS (孙敬爽), Zheng HJ (郑红娟), Jia DX (贾杜霞), Sun CZ (孙长忠), Wen L (文磊) (2008). Effects of different substrates, growth regulators, grades of cuttings and metabolism regulator on cutting propagation of *Juniperus*

- squamata* 'Blue Star'. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 30(1), 67–73. (in Chinese with English abstract)
- Svenson SE, Davies FT Jr (1989). Photosynthesis and growth during root initiation and root development in poinsettia cuttings. *Proceedings of the International Plant Propagators' Society*, 39, 385–389.
- Svenson SE, Davies FT Jr, Duray SA (1995). Gas exchange, water relations, and dry weight partitioning during root initiation and development of poinsettia cuttings. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 120, 454–459.
- Wang XP (王小平), Meng D (孟迪) (2005). The structure study on callus of cuttings branch of *Taxus cuspidate*. *Journal of Tonghua Teachers College* (通化师范学院学报), 26(6), 74–75. (in Chinese with English abstract)
- Wilkerson EG, Richard SG (2005). Transpiration capacity in poinsettia cuttings at different rooting stages and the development of a cutting coefficient for scheduling mist. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 130, 295–301.
- Yang XL (杨小林), Zhang XM (张希明), Li YL (李义玲), Xie TT (解婷婷), Wang WH (王伟华) (2009). Root fractal characteristics at the hinterland of Taklimakan Desert. *Arid Land Geography* (干旱区地理), 32, 249–254. (in Chinese with English abstract)
- Zhu XY (朱湘渝), Wang RL (王瑞玲), Huang DS (黄东森) (1991). Research on the rooting properties of the new clones of *Populus euramericana*. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 27, 163–167. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 骆世明 实习编辑: 黄祥忠

作者更正

王晶苑等发表于《植物生态学报》2011, 35(6): 587–595的“中国四种森林类型主要优势植物的C:N:P化学计量学特征”一文中的热带季雨林(tropical monsoon forest)应为热带季节性雨林(tropical seasonal rainforest)。

Erratum of Author

In the June 2011 issue, *Chinese Journal of Plant Ecology* 35(6): 587–595, the following incorrect name appears on the paper by Jingyuan Wang *et al.* (“C : N : P stoichiometric characteristics of four forest types' dominant tree species in China”): tropical monsoon forest, the correct name is: tropical seasonal rainforest.