

杂种鹅掌楸插穗不定根发生与发育的解剖学观察

张晓平, 方炎明^①

(南京林业大学森林资源与环境学院, 江苏 南京 210037)

摘要: 从解剖学角度着手, 对杂种鹅掌楸 [*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg. × *L. tulipifera* L.] 扦插过程中不定根的发生发育进行了研究。结果表明: 杂种鹅掌楸插穗内未发现潜伏根原基。扦插后, 不定根原基起源于维管形成层区, 属于诱导生根类型。维管形成层恢复活动后, 在不定根发生的部位附近形成 1 个明显的多薄壁细胞区域, 在此区域不定根较容易发生。愈伤组织内没有发现根原基, 愈伤组织在发育的过程中, 内部细胞部分分化, 并形成不规则的输导组织。大量的愈伤组织对不定根的发生有较强的抑制作用。杂种鹅掌楸插穗上不定根的发生可分为 4 个阶段: (1) 维管形成层恢复活动, 分裂出多层薄壁细胞; (2) 维管形成层及附近的薄壁细胞脱分化, 形成不定根原基发端细胞; (3) 根原基发端细胞不断分裂成具有方向性的根原基, 根原基穿过韧皮射线和皮层, 向皮孔或下切口方向发展; (4) 不定根从皮孔或下切口伸出, 其内部的维管系统开始发育。

关键词: 杂种鹅掌楸; 不定根; 发生与发育; 解剖学

中图分类号: Q944.54 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-0978(2003)01-0010-06

Anatomical observation of the origin and development of adventitious roots in hybrid tuliptrees during cutting ZHANG Xiao-ping, FANG Yan-ming^① (College of Forestry Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2003, 12(1): 10-15

Abstract: The anatomical observation on cuttings of *Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg. × *L. tulipifera* L. was carried out by means of paraffin section method. It is significantly clear that incubate root primordium has not been found in cuttings. The induced root primordium of cuttings initialed from the vascular cambium cells near the pith ray. There are much more parenchyma cells near the vascular cambium, where the root primordium is formed, than those in other positions. No root primordium has been found in the callus, and too much callus is disadvantageous to formation of adventitious roots. Processes of adventitious roots in cuttings can be fallen into four stages: (1) proliferation of vascular cambium cells at the base of the cuttings; (2) dedifferentiation of the vascular cambium cells and formation of a root initial; (3) growth and development of the root primordium; (4) emergence of adventitious roots from the lenticle or the callus of the cuttings.

Key words: *Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg. × *L. tulipifera* L.; adventitious roots; origin and development; anatomy

杂种鹅掌楸 [*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg. × *L. tulipifera* L.] 是由中国马褂木 [*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg.] 和北美鹅掌楸 (*L. tulipifera* L.) 杂交培育形成的, 经过多年的栽培试验, 杂种鹅掌楸在生长、抗性、花色和叶形等方面均表现出杂种优势, 是重要的园林绿化和造林树种。随着无性系林业和无性系育种的发展, 过去一些扦插难生根的树种相继扦插成功。而不定根原基的发生和发育是扦插成功与否的关键^[1,2]。不定根原基有潜伏根原基和诱导根原基 2 种类型。潜伏根原基是指在扦插以前, 枝条内就有根原基存在, 但处于休眠状态, 在插条离体后适当的环境下继续发育成不定根; 诱导根原基是指在扦插过程中通过诱导而形

成的根原基^[3,4]。

随着园林绿化及造林事业的发展, 对杂种鹅掌楸苗木的需求日趋增加, 扦插繁殖在苗木生产上起着重要的作用。杂种鹅掌楸属于扦插难生根的树种, 探讨其插穗不定根的起源与发育过程, 有利于扦插生根机理的研究, 并为促进其扦插生根提供一定的理论依据。

收稿日期: 2002-10-11

基金项目: 江苏省“九五”农业科技攻关项目 (BE96350)

作者简介: 张晓平 (1972-), 女, 河北易县人, 博士生, 主要从事结构和发育植物学研究。

^① 通讯作者

1 材料与方法

扦插实验于2000年3月和6月进行。实验材料杂种鹅掌楸 [*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg. × *L. tulipifera* L.] 选自:1)南京林业大学树木园,1~3年生实生苗上当年生枝条和第1年生枝条;2)校园内道路两旁,20年生大树上的当年生枝条。每根插条上有3~4个芽。插条切口为平切口,夏插时,插条上留最顶上1~2片叶,每片叶留取1/2叶片。

扦插池为长方形,长10 m,宽1 m,插壤选用珍珠岩,插床配置自动间歇喷雾装置,每条插床上装6个喷头。插床上方2 m处搭建遮阴网,遮光率为75%,避免强光直射的伤害。在扦插前,用10 g 50%的多菌灵溶于2 L水中,喷洒于珍珠岩上,然后再深翻珍珠岩并搅拌均匀。

春插时,每隔7 d取材1次,夏插时,每隔3~4 d取材1次,取材部位是插条基部。用FAA固定,酒精-甘油软化,常规石蜡切片法制片,切片厚度10~15 μm,番红-固绿染色,OLYMPUS 万能显微镜观察及拍照。

2 观察结果

2.1 扦插前茎的解剖构造

从横切面上看,杂种鹅掌楸茎主要由层次分明的3种组织系统组成(见图1-1,2,3)。即周皮(皮组织系统)、皮层(基本组织)和维管束(维管系统)。维管束具一般木质部的基本结构(图1-2,3)从茎的横切面上看,未发现潜伏根原基存在(图1-1)。

2.2 扦插后茎的解剖结构变化及不定根的发生发育

2.2.1 扦插后茎基部变化 插条在3月份插入插床,随着时间的推移,温度不断升高,插条内外均发生一定的变化。外部变化主要表现为插穗上芽的萌动、叶的展开及愈伤组织的形成,皮孔膨大、开裂,并伴有白色絮状物质出现于皮孔处。插条内部的结构变化主要是维管形成层及木栓形成层的活动,引起茎基部加粗及皮孔的变化。

2.2.2 维管形成层的活动 春季扦插,起初温度低,形成层恢复分裂较慢,在扦插后1个月内,插条内维管形成层分裂的薄壁细胞很少,直到5月,插条

基部维管形成层开始活跃,次生木质部与次生韧皮部间有5~6层分生细胞,此后,随着时间的推移,形成层细胞更加活跃,向内向外分裂出大量的薄壁细胞,在形成层以内的细胞很快分化成导管分子,而外部的薄壁细胞分化较慢,一直到根原基的发生,仍保留多层薄壁细胞,这一明显的变化主要表现在插条基部1 cm左右。而夏插时,由于形成层本身处于活跃期,根原基的形成只需20 d左右。

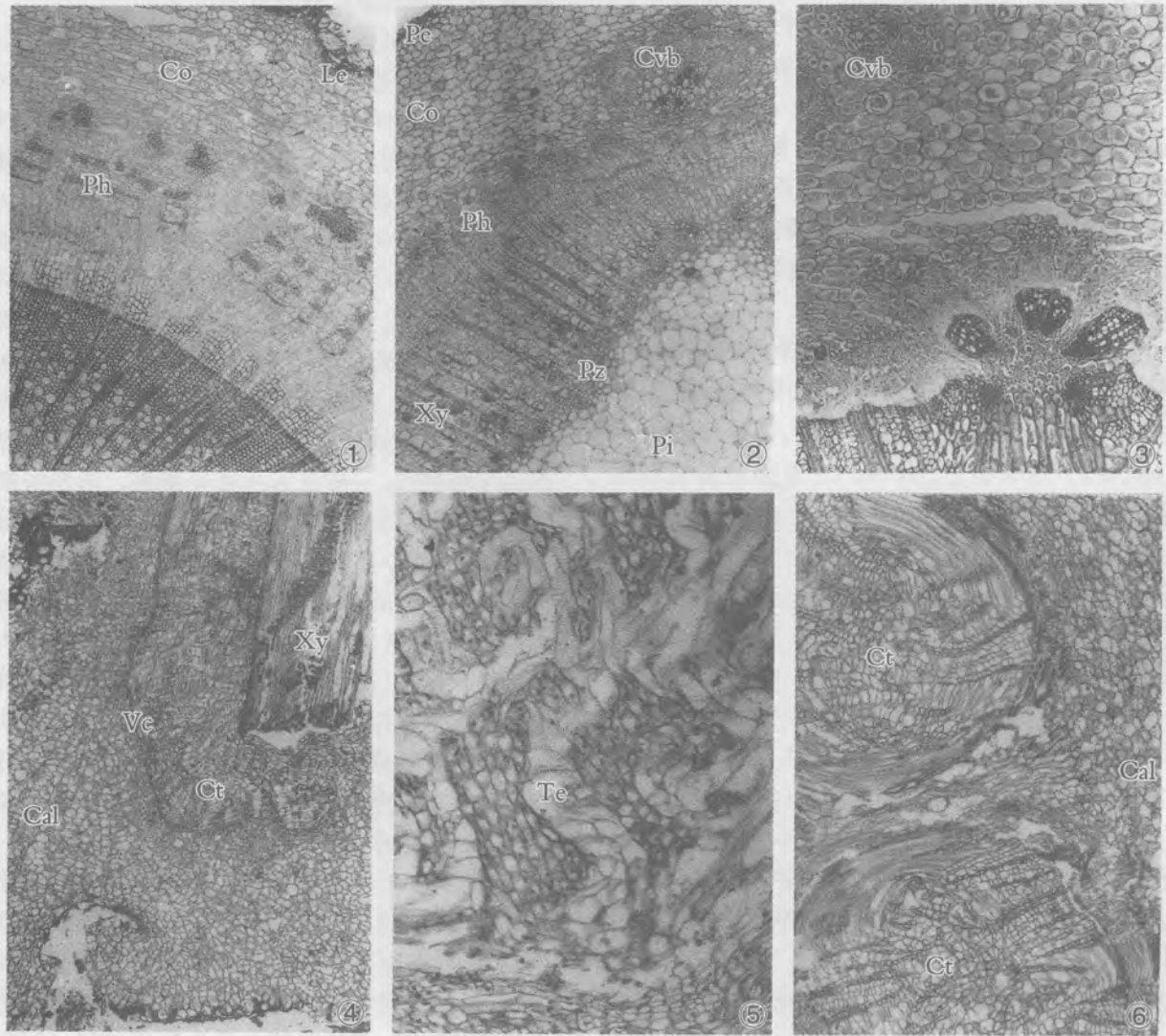
2.2.3 愈伤组织的形成 愈伤组织是在扦插生根过程中插条基部的形成层恢复分裂能力后产生的一种组织。春插时,杂种鹅掌楸的愈伤组织形成较慢,多呈环状,从切口处长出,不覆盖切口;夏插时,愈伤组织较春插时多,有些会将切口覆盖,有时还会从小侧枝的上切口长出。杂种鹅掌楸插穗的愈伤组织由维管形成层发育而来,由薄壁细胞组成,细胞呈圆形,排列较疏松,核不明显。有些插条基部的维管形成层可延伸到愈伤组织内,并在愈伤组织内不断的发育(图1-4)。愈伤组织在不断增加的同时,其内部的部分细胞开始分化并伴随细胞壁的增厚,一部分形成厚壁细胞,一部分形成输导组织。愈伤组织内的输导组织一部分是插穗基部维管形成层分裂分化的延续,一部分是独立形成于愈伤组织内部,这些愈伤组织内导管的分化有时没有方向性,会发生弯曲缠绕,有些杂乱无章(图1-5)。而有些愈伤组织内会形成束状结节(图1-6)。同时一部分愈伤组织可形成自己的形成层,但未见不定根原基发生。愈伤组织较根原基形成提前,在一定程度上能防止水分的过分散失及细菌的侵入,尤其在夏插时,对防止插条腐烂有一定的作用。

2.2.4 不定根的发生发育 杂种鹅掌楸插条中未发现潜伏根原基存在,不定根是在扦插后才发生的,属诱发根原基类型。杂种鹅掌楸在扦插一段时间后,形成层恢复强烈的分裂能力,在向内分裂分化木质部的同时,有的区域木质化程度较慢、较低,因此在此区域保留大量的薄壁细胞,加上形成层向外分裂的薄壁细胞,形成一个较宽的薄壁细胞区域,在此区域对应的形成层附近,有30个细胞左右的分生细胞团,与周围的薄壁细胞明显不同,这些细胞排列的非常紧密,大小相等,细胞质浓,细胞核大呈球形,与周围细胞相比,核仁尤为明显,呈球型,染成红色。此时,这些细胞只是一团,还没有朝一定的方向发展,这一团细胞就是根原始细胞,而有些人称之为根

原基发端细胞或根原基位点细胞(图 2-1)。根原基发端细胞及其附近形成层细胞表现出强烈的分裂能力,染色较深,形成层带加宽,这些细胞不断分裂,并朝着根原基发端细胞发育方向伸展,形成 1 个明显的根原始体区域。随着细胞的分裂,根原基向着韧皮射线方向发展(图 2-2),并穿过韧皮射线到达皮层

(图 2-3)。最终大部分不定根从皮孔伸出(图 2-4),部分不定根从下切口或愈伤组织伸出。

不定根在通过韧皮射线时,由于受空间的限制,通过射线的部位相对较窄,到达皮层时,不定根已有一定的长度,根尖具有一定的分裂能力,并进行垂周分裂,增加根的粗度,使得不定根在皮层边缘以外

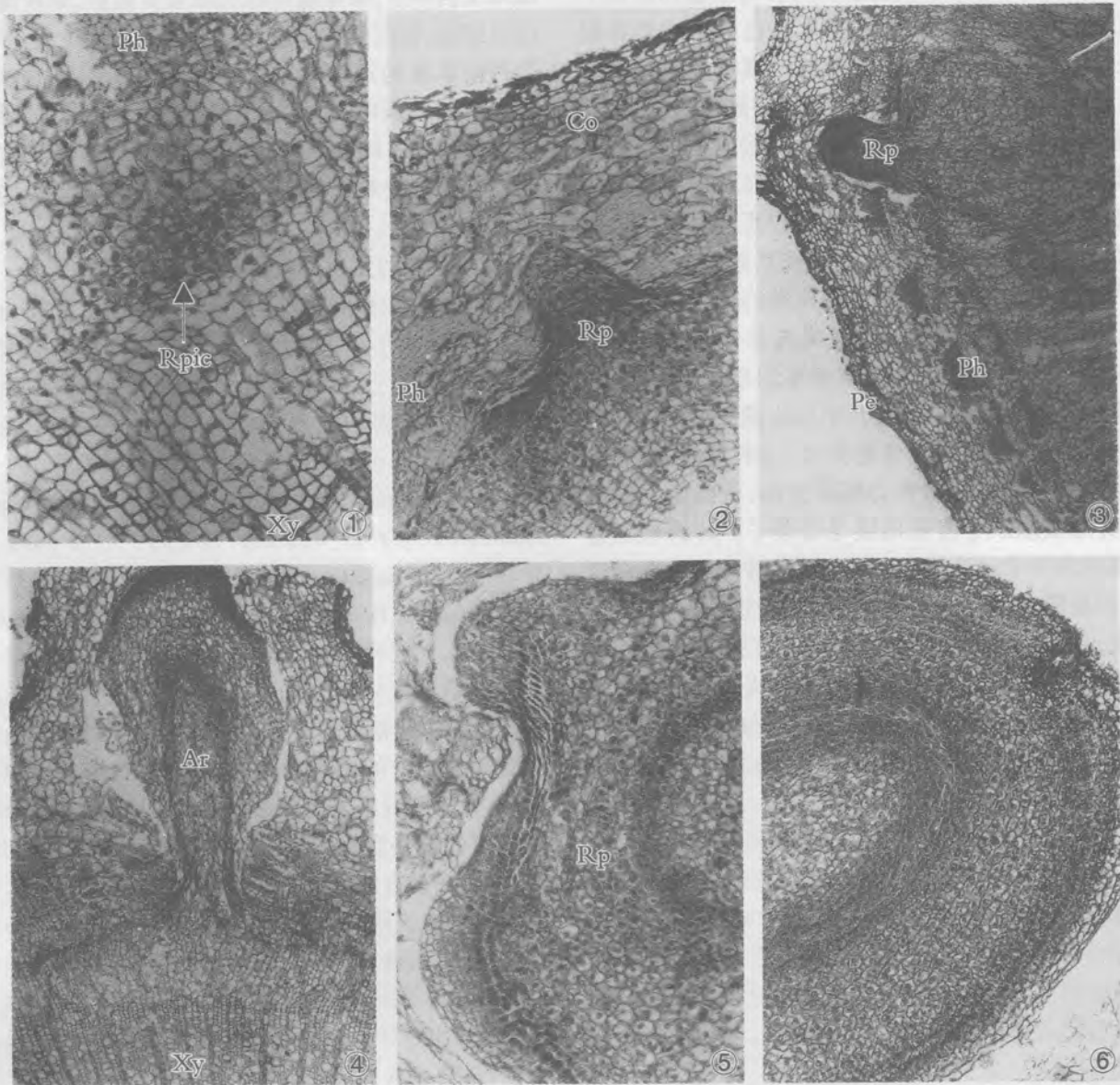


Cal: 愈伤组织 callus; Co: 皮层 cortex; Ct: 输导组织 conducting tissue; Cvb: 皮层维管束 cortex vascular bundle; Le: 皮孔 lenticle; Pe: 周皮 periderm; Ph: 韧皮部 phloem; Pi: 髓 pith; Pz: 环髓带 perimedullary zone; Te: 管状分子 tracheary element; Vc: 维管形成层 vascular cambium; Xy: 木质部 xylem

1: 茎的次生解剖构造,内部未发现有潜伏根原基存在($\times 100$) The anatomical structure of the stem and no root primordium has been found in the stem before cutting($\times 100$); 2,3: 杂种鹅掌楸皮层维管束的特征($\times 100, \times 140$) The characters of the cortex vascular bundle($\times 100, \times 140$); 4: 维管形成层延伸到愈伤组织内,并形成愈伤组织的输导组织($\times 100$) Vascular cambium developed into callus, and formed the conducting tissue($\times 100$); 5: 愈伤组织内输导组织的特征($\times 400$) The character of the tracheary element of the callus($\times 400$); 6: 愈伤组织内独立的束状输导组织系统($\times 140$) The conducting tissue systems like bundle in the callus($\times 140$)

图 1 杂种鹅掌楸插条内部解剖结构及愈伤组织的特征

Fig. 1 The anatomical structures and the characters of callus of *Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg. \times *L. tulipifera* L. cutting



Ar: 不定根 adventitious root; Co: 皮层 cortex; Pe: 周皮 periderm; Ph: 韧皮部 phloem; Rp: 根原基 root primordium; Rpic: 根原基原始细胞 root primordium initial cell; Xy: 木质部 xylem

1: 根原基原始细胞起源于维管形成层区 ($\times 350$) Root primordium initial cells originate from the vascular cambium ($\times 350$); 2: 不定根根原基伸向韧皮射线 ($\times 350$) Adventitious root primordium develops into phloem ray ($\times 350$); 3: 不定根伸向皮层 ($\times 100$) Adventitious root primordium develops into cortex ($\times 100$); 4: 不定根已经伸出皮孔, 其轴心细胞开始发生变化 ($\times 140$) Root primordium comes out from the lenticel and the internal cells begin to change ($\times 140$); 5: 不定根与周围组织有明显的界限 ($\times 400$) The obvious borderline has been found between adventitious root and the tissue near it ($\times 400$); 6: 不定根在伸出皮孔时, 已经有明显的分层现象 ($\times 400$) Different layers occur in the adventitious root when it comes out from lenticel ($\times 400$)

图 2 杂种鹅掌楸插条上不定根发生和发育的过程

Fig. 2 The origin and development of the adventitious root of *Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg. \times *L. tulipifera* L. cutting

的部分明显较其在韧皮射线处粗壮。不定根要突破皮层细胞或愈伤组织细胞, 可以破碎和酶解阻挡它们向外生长的组织, 从而使得不定根与周围的组织有明显的界限(图 2-5)。在不定根伸出皮孔时, 根原基在内部排列上出现明显的分层现象(图 2-6)。位

于最先端的几层细胞与横切面的圆周平行, 象根冠一样在外层起保护作用, 其下面是排列紧密的分生细胞, 并形成明显的半环状。不定根从皮孔伸出后, 则表现出向地性弯曲向下生长。而靠近切口处形成的根原基, 在刚形成不久就表现出向切口或愈伤组

织方向发育、伸展,最终直接从下切口或愈伤组织中伸出。当不定根伸出来时,根原基已分化成具有根冠、分生区和伸长区的根。杂种鹅掌楸根原基的发生,因不同的枝条以及同一枝条不同部位的差异,有些根原始体较大,不定根则较粗;有些则在插条内就很细小。经大量的切片观察发现,根原基的发生都是在皮孔附近对应的形成层区域,而这一区域形成层在当年分裂分化的薄壁细胞较其他地方多,这是杂种鹅掌楸根原基形成部位最典型的解剖特点。

2.2.5 不定根维管系统的发育及其与插条内维管系统的连接 随着杂种鹅掌楸不定根的发生发育,在根原基基部的薄壁细胞开始分化成大量的导管分子,而且这些导管分子变化很大,有的短粗,有的细长。导管分子细胞壁有的螺纹加厚,有的则网纹加厚,并形成螺纹导管和网纹导管分子。此时根原基基部的导管分子弯曲,并向着根原基伸展的方向发展,随着薄壁细胞的不断分化,导管分子不断增多,使得一些导管分子慢慢靠近并相互连接。与此同时,在根纵轴方向,其轴心细胞从基部向根尖不断地发生变化:轴心细胞开始伸长,细胞核不明显,细胞质稀少,细胞染色较浅。在根伸出皮孔以前,不定根内未见有导管分子形成。当不定根伸出皮孔后,已经伸长的细胞开始分化,形成螺纹导管分子,并与茎内的导管分子相连。与茎内当年分化的导管分子相比,不定根内的导管分子又细又长,随着不定根的发育,导管分子从基部向根尖不断的分化并慢慢相连,最终与茎内维管系统相通。韧皮部筛管的分化较慢,落后于木质部的分化,在根伸出皮孔并长到一定的长度时,靠近次生韧皮部的新生薄壁细胞仍没有分化的迹象。

3 讨论与结论

3.1 不定根发生部位的单一性

不同植物中,有些树种根原基起源部位单一,有些树种的根原基则多位点发生。板栗(*Castanea mollissima* Blume)不定根起源于维管形成层及附近薄壁细胞区域^[5];较难生根的毛白杨(*Populus tomentosa* Carr.)的根原基只在髓射线与形成层交叉部位形成^[6];红皮云杉(*Picea koraiensis* Nakai)不定根原基在愈伤组织、维管形成层和叶隙薄壁组织细胞部位产生^[7];而桉树属(*Eucalyptus* L'Herit)不同种类植物经

过人工诱导后,根原基可以从维管形成层、韧皮薄壁组织细胞、韧皮射线和愈伤组织等多个部位发生^[8]。杂种鹅掌楸的不定根无论是从皮孔伸出,还是从切口或愈伤组织伸出,根原基均发生于维管形成层及其附近的薄壁细胞。由此可见,杂种鹅掌楸不定根的发生部位较单一,是杂种鹅掌楸扦插难生根的解剖学原因之一。

3.2 不定根的发生与愈伤组织的关系

不定根的发生同愈伤组织产生的关系较为复杂,可分为愈伤组织生根类型和非愈伤组织生根类型。愈伤组织生根是指:首先在插条下切口产生愈伤组织,然后再由愈伤组织分化出根原基,如杨树(*Populus* spp.)、榆树(*Ulmus pumila* L.)、槐树(*Sophora japonica* L.)、柳杉(*Cryptomeria fortunei* Hooibrenk)、落羽杉[*Taxodium distichum* (L.) Rich.]、紫杉(*Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc.)、长白落叶松(*Larix olgensis* Henry)等树种均存在愈伤组织生根的情况^[9,10],对于此种生根类型的树种而言,愈伤组织的产生是不定根发生的先决条件,因此,愈伤组织的产生对不定根的发生来说是非常必要的。非愈伤组织生根类型的树种,在扦插时有时也会产生愈伤组织,但解剖观察未发现愈伤组织中有不定根形成,虽然有些愈伤组织中有分裂细胞团、厚壁细胞和输导系统,甚至有的愈伤组织会形成自己的形成层,但均不能形成或转化为不定根原基。林艳等对白桦的研究表明:白桦(*Betula platyphylla* Suk.)愈伤组织的起源比根原基的起源和发育晚,愈伤组织的形成及其迅速发展,对不定根原基细胞的分化具有较强的抑制作用,尤其是与皮部生根存在相互抑制作用^[11]。

杂种鹅掌楸愈伤组织与不定根的关系是由愈伤组织的发育程度决定的。杂种鹅掌楸愈伤组织的起源与发育较不定根发生发育要早,与白桦情况相反。杂种鹅掌楸在春插时,愈伤组织产生的较少,只成环状并不覆盖整个切口,从生根统计情况来看,此时的愈伤组织对不定根的产生影响不大,或者说春插时,愈伤组织的产生与不定根的发生并不存在直接相关关系;在夏插时,插穗在扦插1周后就可以产生愈伤组织,不定根则20多天才能产生。夏季温度高、湿度大,插条极易腐烂,而少量的愈伤组织可防止细菌侵入,并可维持插条水分的平衡,对防止插条腐烂有一定的作用,间接地对不定根的产生有一定的有利影响。但如果愈伤组织产生过多,把整个切口全部

覆盖并大量堆积成球体时,从外表观察则只有1~2条不定根产生,或自始至终根本不产生不定根;插条在产生愈伤组织的同时,内部的细胞迅速分化出大量的厚壁细胞和导管分子,虽然对插条吸收水分有一定的作用,但并不利于根原基的发生,甚至具有一定的抑制作用。虽然从外观上看有一部分不定根从愈伤组织内伸出,从解剖学角度研究证明:不定根的发生部位仍是形成层及其周围的薄壁细胞。

3.3 不定根与射线的关系

射线是植物茎内物质横向运输的径向系统。不定根的发生与射线的关系因植物种类不同而不同:有些植物不定根的发生与射线有密切关系,如苹果(*Malus pumila* Mill.)枝条上发生的不定根是在射线加宽的地方形成的;而且较宽的髓射线和维管射线也是黑穗醋栗(*Ribes nigrum* L.)茎扦插容易生根的解剖学特征^[12];而法国梧桐(*Platanus orientalis* L.)的根原基则是由较宽的髓射线细胞恢复分生能力后,通过形成层分化而来的,因此较宽的射线有利于上述植物插穗上不定根的发生。但马德滋对圆柏[*Sabina chinensis* (L.) Ant.]的研究发现:圆柏的不定根原基是由单列射线发生的,并认为植物扦插生根的难易不完全在于射线的宽窄,而主要是植物本身的遗传特性和射线细胞的状况决定的^[13]。

从横切面上看,杂种鹅掌楸根原基发生部位对应的木射线与其他地方的木射线没有明显的不同之处,仍为2~3列细胞宽;从纵切面(径向切面)上看,个别根原基发生部位对应的木射线较其他地方宽,

有20多列细胞。从总体情况看,不定根的发生与射线的宽窄没有直接关系或者说关系不大。

参考文献:

- [1] 王永利. 树木扦插生根解剖学研究[J]. 林业科技通讯, 1989, (4): 9-11.
- [2] Ritchie G A. The commercial use of conifer rooted cutting in forestry: a world overview[J]. *New Forests*, 1991, 5: 247-275.
- [3] 哈特曼 H T, 凯斯特 D E. 植物扦插原理与技术[M]. 郑开文译. 北京: 中国林业出版社, 1985.
- [4] 森下一郎, 大山浪雄. 植物扦插理论与技术[M]. 李云森译. 北京: 中国林业出版社, 1988.
- [5] 刘勇, 肖德兴, 黄长干, 等. 板栗嫩枝扦插生根解剖学特征研究[J]. 园艺学报, 1997, 24(1): 8-12.
- [6] 王瑞勤, 董源. 毛白杨1~2年生根萌条不定根起源和发育的观察[J]. 东北林业大学学报, 1987, 9(3): 249-256.
- [7] 姜静, 翁玉辉, 刘桂丰. 红皮云杉茎的解剖构造与插条不定根形成的研究[J]. 植物研究, 1994, 14(4): 448-452.
- [8] 丘醒球, 余倩珠. 桉树插条生根解剖学研究[J]. 林业科学研究, 1995, 8(2): 170-176.
- [9] 陈四维, 徐继忠. 茎插条中不定根的起源与发育[J]. 河北农业大学学报, 1987, 10(3): 86-89.
- [10] 刘桂丰, 杨书文, 杨春华, 等. 长白落叶松嫩枝扦插生根的解剖研究[J]. 东北林业大学学报, 1992, 20(1): 9-13.
- [11] 林艳, 詹亚光, 刘玉喜, 等. 白桦嫩枝扦插不定根形成的解剖观察[J]. 东北林业大学学报, 1996, 24(3): 15-18.
- [12] 林金莲, 王馥兰. 黑穗醋栗(*Ribes nigrum* L.)茎的解剖结构与不定根形成的研究[J]. 东北农学院学报, 1990, 21(3): 284-287.
- [13] 马德滋, 赵玉珑. 圆柏先生不定根原基的观察[J]. 林业科学, 1983, 19(1): 98-101.