

芽苗砧嫁接与扦插油茶营养器官显微结构的比较

杨鸿玉^a, 孙茂理^b, 陈涛^a, 冯士令^a, 周莉君^a, 丁春邦^{a,①}

(四川农业大学: a. 生命科学学院, b. 理学院, 四川雅安 625014)

摘要: 以油茶 (*Camellia oleifera* Abel) 品种‘长林 40 号’ (‘Changlin 40’) 为研究对象, 通过微波快速石蜡切片法, 比较芽苗砧嫁接和扦插油茶营养器官 (根、茎、叶) 显微结构的变化规律, 解析不同繁殖方式油茶愈伤组织形成和根系发育过程, 揭示植株宏观生长与微观结构间的内部联系, 分析根、茎、叶显微结构指标间的相关性。结果显示: 芽苗砧嫁接和扦插油茶的愈伤组织形成及愈合期分别为 0~40 和 0~20 d。扦插 20 d, 油茶插穗基部皮层诱导产生根原基细胞; 扦插 90 d 侧根开始形成。芽苗砧嫁接 40 d, 油茶砧木和接穗愈伤组织完全连接; 芽苗砧嫁接 90 d, 主根增粗, 大量侧根产生。芽苗砧嫁接 2 年生油茶茎木质部增厚, 茎木质部率约为扦插油茶的 2 倍; 叶主脉木质部厚度 (334.41 μm) 显著高于扦插油茶 (249.70 μm), 木质化程度明显增大。相关性分析结果显示: 芽苗砧嫁接油茶大多数显微结构指标间存在显著或极显著相关性。芽苗砧嫁接油茶 19 个显微结构指标在平方欧氏距离 4.0 处分为 4 类, 其中, 根维管柱厚度、叶片厚度、茎髓部厚度和根中柱鞘厚度 4 个指标聚为 II 类, 茎木质部厚度 (III 类) 和茎直径 (IV 类) 单独聚类, 其余 13 个指标聚为 I 类; 根维管柱厚度、茎木质部厚度和叶主脉厚度分别为根、茎、叶的代表性指标, 相关指数分别为 0.897、0.882 和 0.650。综合结果显示: 芽苗砧嫁接油茶的生根情况较好, 根维管柱增粗, 茎和叶木质部分化能力强, 叶主脉增厚, 组织结构紧密度增加, 芽苗砧嫁接可作为油茶品种‘长林 40 号’低产林改造的繁殖方式; 根维管柱厚度、茎木质部厚度和叶主脉厚度可作为评价芽苗砧嫁接油茶发育特性的典型指标。

关键词: 油茶; ‘长林 40 号’; 芽苗砧嫁接; 扦插; 营养器官; 显微结构

中图分类号: Q944.53; S723.1⁺3; S794.4 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2025)01-0042-10

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2025.01.05

Comparison on microscopic structures of vegetative organs of nurse seed grafted and cutting *Camellia oleifera* YANG Hongyu^a, SUN Maoli^b, CHEN Tao^a, FENG Shiling^a, ZHOU Lijun^a, DING Chunbang^{a,①} (Sichuan Agricultural University: a. College of Life Science, b. College of Science, Ya'an 625014, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2025, 34(1): 42-51

Abstract: Taking cultivar ‘Changlin 40’ of *Camellia oleifera* Abel as the research subject and using a microwave rapid paraffin section method, the variation patterns of microscopic structures of vegetative organs (root, stem, and leaf) of nurse seed grafted and cutting *C. oleifera* were compared, the processes of callus formation and root system development of *C. oleifera* under different propagation methods were elucidated, the internal relationships between macroscopic growth and microscopic structures of plant were revealed, and the correlations between microscopic structure indexes of root, stem, and leaf were analyzed. The results show that the callus formation and healing period of nurse seed grafted and cutting *C. oleifera* are 0-40 and 0-20 d respectively. After 20 d of cutting, root primordium cell is induced in the basal cortex of *C. oleifera* cuttings; after 90 d of cutting, lateral root begins to form. After 40 d of nurse seed grafting, the callus of rootstock and scion of *C. oleifera* are completely connected; after 90 d of nurse seed grafting, the taproot thickens and a large number of lateral roots are produced. The stem xylem of the nurse seed grafted two-year-old *C. oleifera* become thicker, and the stem xylem rate is

收稿日期: 2024-03-29

基金项目: 四川省科技支持计划项目 (2024YFHZ0236); 雅安市雨城区科技计划项目 (2023QXHZ06)

作者简介: 杨鸿玉 (1988—), 女, 吉林吉林人, 硕士, 讲师, 主要从事油茶种质资源评价研究。

①通信作者 E-mail: dcb@sicau.edu.cn

引用格式: 杨鸿玉, 孙茂理, 陈涛, 等. 芽苗砧嫁接与扦插油茶营养器官显微结构的比较[J]. 植物资源与环境学报, 2025, 34(1): 42-51.

approximately twice that of cutting *C. oleifera*; the main vein xylem thickness of leaf (334.41 μm) is significantly higher than that of cutting *C. oleifera* (249.70 μm), indicating a notable increase in lignification. The correlation analysis result shows that there are significant or extremely significant correlations between most of the microscopic structure indexes of nurse seed grafted *C. oleifera*; the 19 microscopic structure indexes of nurse seed grafted *C. oleifera* can be divided into four categories at square Euclidean distance of 4.0, among them, the four indexes of vascular cylinder thickness of root, leaf thickness, stem pith thickness and root pericycle thickness are clustered into class II, stem xylem thickness (class III) and stem diameter (class IV) are clustered separately, and the other 13 indexes were clustered into class I; vascular cylinder thickness of root, stem xylem thickness, and main vein thickness of leaf are representative indexes of root, stem and leaf respectively, and the correlation indexes are 0.897, 0.882 and 0.650 respectively. It is suggested that the rooting condition of nurse seed grafted *C. oleifera* is relatively good, with thickened root vascular cylinder, strong differentiation ability of stem and leaf xylem, thickened leaf main vein, and increased tissue structure tightness, and nurse seed grafting can be used as a propagation method for low-yielding forest improvement of cultivar 'Changlin 40' of *C. oleifera*; the vascular cylinder thickness of root, stem xylem thickness, and main vein thickness of leaf can be used as typical indexes to evaluate the developmental characteristics of nurse seed grafted *C. oleifera*.

Key words: *Camellia oleifera* Abel; 'Changlin 40'; nurse seed grafting; cutting; vegetative organ; microscopic structure

油茶 (*Camellia oleifera* Abel) 隶属于山茶科 (Theaceae) 山茶属 (*Camellia* Linn.), 其种子富含油脂, 是中国特有的木本油料物种, 距今已有 2 300 多年栽培和利用历史^[1-2]。油茶品种 '长林 40 号' ('Changlin 40') 在 2021 年被确立为四川盆地西部及东南部低山丘陵主推良种, 具有长势旺、枝叶茂密、出油率高等特点^[3-4]。在生产实践中, 油茶良种苗木繁殖主要通过播种、扦插和嫁接 3 种方式。油茶种子直播实生苗后代根系发达、抗逆性强, 但因有性生殖过程中的基因重组, 很难保持母本的优良特性, 生产上少用^[5]。扦插具有操作简单、育苗周期短、成本低、成活率高、繁殖系数大、不易发生变异等特点, 已成为油茶快速繁殖育苗技术之一^[6]。实际研究发现, 扦插苗虽保持了油茶母本的优良特性, 但存在主根系不发达、侧根生长缓慢、苗生根滞后等问题, 在生产上亟待解决^[6]。相对而言, 芽苗砧嫁接育苗可保持接穗的优良性状, 且砧木根系发达, 可与接穗融合成完整个体, 彼此竞争共生^[7-8], 已成为实现油茶规模化育苗的常用技术。

微波快速石蜡切片是一种经典的组织学常规快速制片技术, 在显微镜下可以清晰地观测样本组织形态结构^[9]。根、茎、叶作为植物重要营养器官, 了解其微观结构变化能认知植物从微观到宏观形态构造衔接的一系列生长规律。目前, 油茶显微结构研究主要集中在花芽、叶片和果皮等单一结构^[10-13], 而有关

芽苗砧嫁接和扦插油茶根、茎、叶形态解剖结构变化规律的研究尚无系统报道。鉴于此, 本研究通过比较不同繁殖方式油茶品种 '长林 40 号' 营养器官的结构变化, 探究植株营养器官形态构成的共性规律, 了解芽苗砧嫁接和扦插油茶愈伤组织形成和生根发育过程, 以期今后油茶的合理栽培经营提供技术参考和理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

供试油茶品种 '长林 40 号' 的插穗、接穗、砧木种子均由雅安市天全县油茶专家大院 (北纬 30°07'、东经 102°28') 提供。材料为成年普通油茶, 株龄 5 a, 长势基本一致, 水肥管理基本相同。

1.2 方法

1.2.1 芽苗砧培育及芽苗砧嫁接 于 2021 年 10 月中旬收集同一株上大小均一、饱满且无病虫害的油茶种子在四川农业大学现代畜牧农业园区试验苗床进行室温沙藏, 沙藏基质为河沙, 深度 15 cm; 翌年 2 月进行砧木河沙培育, 温度 (22±2) °C; 5 月上旬, 取出砧木进行芽苗砧嫁接。选当年生、健壮、半木质化的油茶新稍为接穗 (劈接完成), 选根系长度 15 cm 的芽苗, 一端从胚芽近基部 1.5 cm 处切除, 另一端从主根顶端切除至根长 8 cm 后作为砧木, 铝薄片套砧, 使接穗

和砧木完整结合。芽苗砧嫁接后将嫁接苗移栽到苗床的营养钵(高8 cm、直径5 cm)中,基质为营养土、椰糠和珍珠岩(体积比6:2:2),遮阳网遮光率为70%,覆白色塑料薄膜,苗床室内温度(28±2)℃,光照时间8 h·d⁻¹,光照强度200 μmol·m⁻²·s⁻¹。每钵1株,每个重复50株,3次重复。

1.2.2 扦插培育 2022年5月上旬,采集当年生、健壮、半木质化的油茶枝条,将枝条剪成长度为5~10 cm的插穗,每段插穗带有一叶一芽,上剪口平齐,下剪口斜剪马蹄状。将插穗插入苗床的营养钵中,插穗的2/3插入基质。基质为珍珠岩和营养土(体积比1:2),并提前用体积分数0.1%多菌灵溶液浇透消毒2 d。每钵1株,每个重复50株,3次重复。

1.2.3 后期管理 在苗床上方搭建高1.5 m拱棚,覆白色塑料薄膜保湿、保温。通过温度计测量和监控,保持拱棚内温度为(28±2)℃。使用遮阳网调节拱棚内光照强度,保持在300 μmol·m⁻²·s⁻¹。芽苗砧嫁接和扦插的第1周,根据拱棚内空气相对湿度适当在油茶叶面喷施自来水,保持空气相对湿度在35%~50%;试验期间每隔15 d用体积分数0.1%多菌灵溶液消毒拱棚1次,共消毒4次;培育90 d,揭去塑料薄膜,搭建高2 m拱棚,覆盖遮阳网,遮光率70%,保护幼苗免受强光直射,温度(24±2)℃,光照强度200 μmol·m⁻²·s⁻¹。材料培育期间定期检查植株生长和生根情况,适时浇水;根据植株生长需要,逐步减少遮阳时间,以增强幼苗的抗性和适应性,1年后采集样品进行指标测量。

1.2.4 指标测量 采用完全随机方法进行3次重复取样,每次取样5株,样品植株用流水洗净。分别在扦插20 d的扦插口处以及芽苗砧嫁接20和40 d的芽苗砧嫁接接口处取面积约1 cm×1 cm的愈伤组织;培育90 d,分别取芽苗砧嫁接和扦插油茶主根根尖、侧根处面积约8 mm×8 mm的愈伤组织;2023年5月上旬,摘取芽苗砧嫁接和扦插油茶春梢底部及上部第1和第2枝上的成熟叶片,分别随机剪取叶片及主脉中部面积约2 mm×2 mm的组织3块;去除春梢底部及上部第1和第2枝上其余叶片后,于茎中上部取面积约1 cm×1 cm的组织。使用FAA液固定,采用微波快速石蜡切片法制备各组织横切面石蜡切片,使用体积分数1.0%番红-固绿染色,经体积分数70%、80%、90%乙醇和无水乙醇(分析纯)梯度脱水,二甲苯透明,中性树胶封片^[14-15]。使用Nikon DS-Ri1正置荧

光显微镜(日本Nikon公司)观察拍照,使用Image-Pro-plus软件分析图像,并测量各部位横切面的最大长度,即根皮层厚度、根中柱鞘厚度、根维管柱厚度、茎髓部厚度、茎木质部厚度、茎韧皮部厚度、茎皮层厚度、茎周皮厚度、茎直径、叶片厚度、叶角质层厚度、叶上表皮厚度、叶下表皮厚度、叶栅栏组织厚度、叶海绵组织厚度、叶主脉厚度、叶木质部厚度和叶韧皮部厚度。茎髓部率、茎木质部率、茎韧皮部率、茎皮层率、茎周皮率、叶栅海比、叶组织结构紧密度和叶组织结构疏松度的计算公式分别为茎髓部率=(茎髓部厚度/茎直径)×100%、茎木质部率=(茎木质部厚度/茎直径)×100%、茎韧皮部率=(茎韧皮部厚度/茎直径)×100%、茎皮层率=(茎皮层厚度/茎直径)×100%、茎周皮率=(茎周皮厚度/茎直径)×100%、叶栅海比=叶栅栏组织厚度/叶海绵组织厚度、叶组织结构紧密度=(叶栅栏组织厚度/叶片厚度)×100%、叶组织结构疏松度=(叶海绵组织厚度/叶片厚度)×100%。使用GXY-A根系分析仪(浙江托普云农科技股份有限公司)扫描植株根系。

1.3 数据统计和分析

使用SPSS 27.0软件进行数据单因素方差分析、多重比较(Tukey法)、Pearson相关性分析和聚类分析(平均联接谱系图)。根据相关系数进一步计算各显微结构指标的相关指数(R_i^2)并进行排序,计算公式为 $R_i^2 = \sum r^2 / (n-1)$,式中, i 表示某个指标, n 表示某个指标的个数, r 表示各显微结构指标间的相关系数;在同类别中,相关指数最大即为该类中的典型指标,若相关指数相同,选取变异系数最大的指标为典型指标^[16]。使用Origin 2021软件作图,使用Photoshop 2022软件进行图像处理。

2 结果和分析

2.1 芽苗砧嫁接与扦插油茶根系发育及愈伤组织显微结构比较

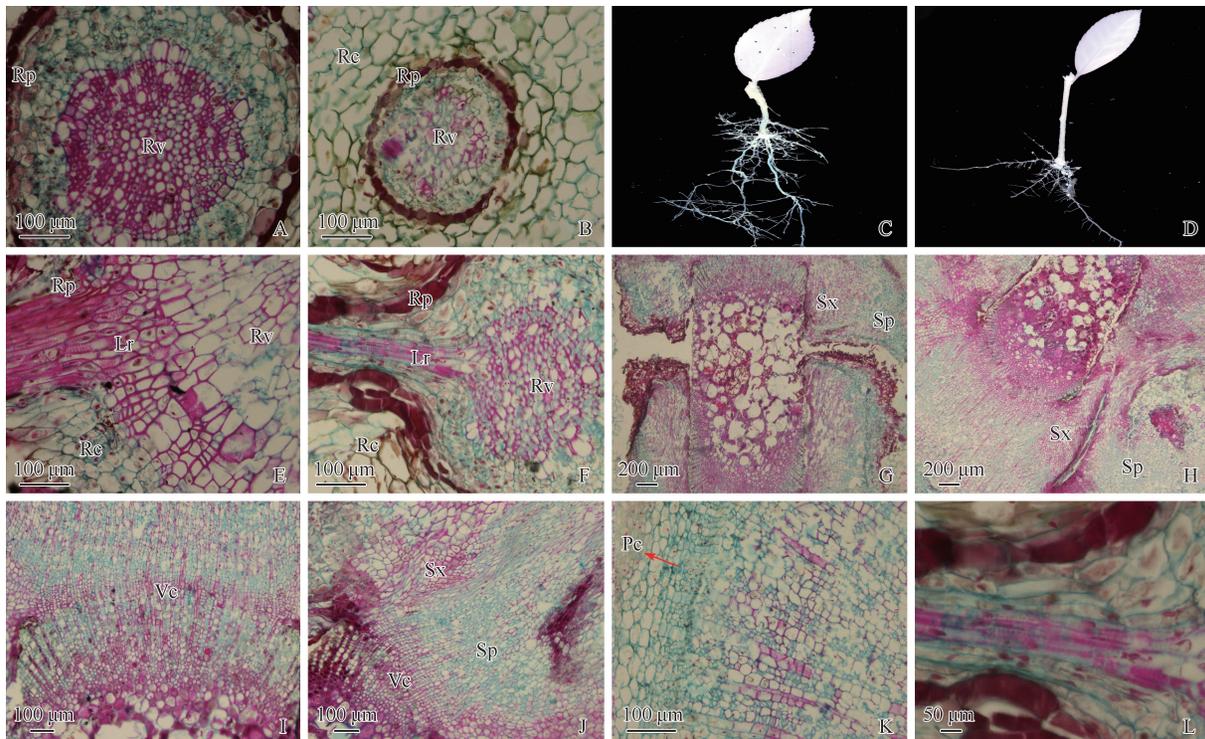
2.1.1 根尖显微结构比较 结果(图1)显示:芽苗砧嫁接与扦插油茶根尖横切结构有明显差异。芽苗砧嫁接油茶根尖细胞饱满,排列规则、均匀;根皮层薄壁细胞较小,厚度178.56 μm;根维管柱厚度较大,为589.52 μm;根中柱鞘细胞较小,紧贴内皮层,排列紧密,厚度30.80 μm;初生木质部呈辐射状,导管和管胞染成红色,外始式发育明显,初生木质部与初生韧

皮部相间排列(图 1-A)。扦插油茶根尖细胞扁平, 排列紊乱; 根皮层薄壁细胞较大, 厚度 $264.42 \mu\text{m}$; 根维管柱厚度较小, 为 $281.99 \mu\text{m}$; 根中柱鞘细胞排列整齐, 厚度 $18.90 \mu\text{m}$; 初生木质部导管发育稀疏, 初生韧皮部在初生木质部辐射角间排列(图 1-B)。多重比较结果表明: 芽苗砧嫁接和扦插油茶根尖皮层、维管柱和中柱鞘的厚度差异显著($P < 0.05$)。说明与扦插油茶相比, 芽苗砧嫁接油茶砧木根系维管柱的分生能力强, 皮层薄壁细胞发育迟缓, 更有利于根系横向和纵向运输, 大大提高砧木根的抗逆性和吸收效率。

2.1.2 侧根显微结构比较 芽苗砧嫁接油茶生根耗时较短, 90 d 大量侧根产生(图 1-C); 扦插油茶生根耗时较长, 从扦插到有侧根形成约 90 d(图 1-D)。

芽苗砧嫁接油茶主根维管柱较厚, 中柱鞘细胞分裂能力旺盛, 向外横向平周分裂, 纵向垂周分裂, 穿过皮层形成侧根。初生木质部脊处侧根生长点细胞核大且染色较深, 分裂能力强, 螺纹导管结构清晰可见(图 1-E)。扦插油茶主根维管柱初生木质部和初生韧皮部结构清楚, 初生木质部脊处侧根生长点向外分裂, 中柱鞘细胞水平分化, 向各个方向延伸生长, 穿过皮层形成侧根(图 1-F)。说明与扦插油茶相比, 芽苗砧嫁接油茶主根维管柱增厚明显, 中柱鞘细胞分裂旺盛, 穿透表皮发育成侧根的时间明显缩短。

2.1.3 芽苗砧嫁接油茶愈伤组织愈合过程 愈伤组织的分化、产生及延伸是芽苗砧嫁接油茶成活的关键。芽苗砧嫁接 20 d, 油茶砧木和接穗愈伤组织形成于次生韧皮部和次生木质部之间, 细胞结构清晰, 排



Rp: 根中柱鞘 Root pericycle; Rv: 根维管柱 Root vascular cylinder; Rc: 根皮层 Root cortex; Lr: 侧根生长点 Lateral root growth point; Sp: 次生韧皮部 Secondary phloem; Sx: 次生木质部 Secondary xylem; Vc: 维管形成层 Vascular cambium; Pc: 根原基细胞 Root primordium cell.

A: 芽苗砧嫁接根尖显微结构 Microscopic structure of root tip in nurse seed grafting; B: 扦插根尖显微结构 Microscopic structure of root tip in cutting; C: 芽苗砧嫁接 90 d 根系 Root system in nurse seed grafting for 90 d; D: 扦插 90 d 根系 Root system in cutting for 90 d; E: 芽苗砧嫁接 90 d 侧根显微结构 Microscopic structure of lateral roots in nurse seed grafting for 90 d; F: 扦插 90 d 侧根显微结构 Microscopic structure of lateral roots in cutting for 90 d; G: 芽苗砧嫁接 20 d 愈伤组织显微结构 Microscopic structure of callus in nurse seed grafting for 20 d; H: 芽苗砧嫁接 40 d 愈伤组织显微结构 Microscopic structure of callus in nurse seed grafting for 40 d; I: 芽苗砧嫁接 40 d 愈伤组织完全连接 Callus connected completely in nurse seed grafting for 40 d; J: 芽苗砧嫁接 40 d 茎维管形成层显微结构 Microscopic structure of stem vascular cambium in nurse seed grafting for 40 d; K: 扦插 20 d 皮层根原基细胞显微结构 Microscopic structure of cortical root primordium cells in cutting for 20 d; L: 扦插 90 d 皮层根原基细胞与木质部相通 The cortical root primordium cells communicated with xylem in cutting for 90 d.

图 1 不同繁殖方式油茶根系发育及愈伤组织显微结构的比较

Fig. 1 Comparison on root system development and microscopic structure of callus of *Camellia oleifera* Abel under different propagation methods

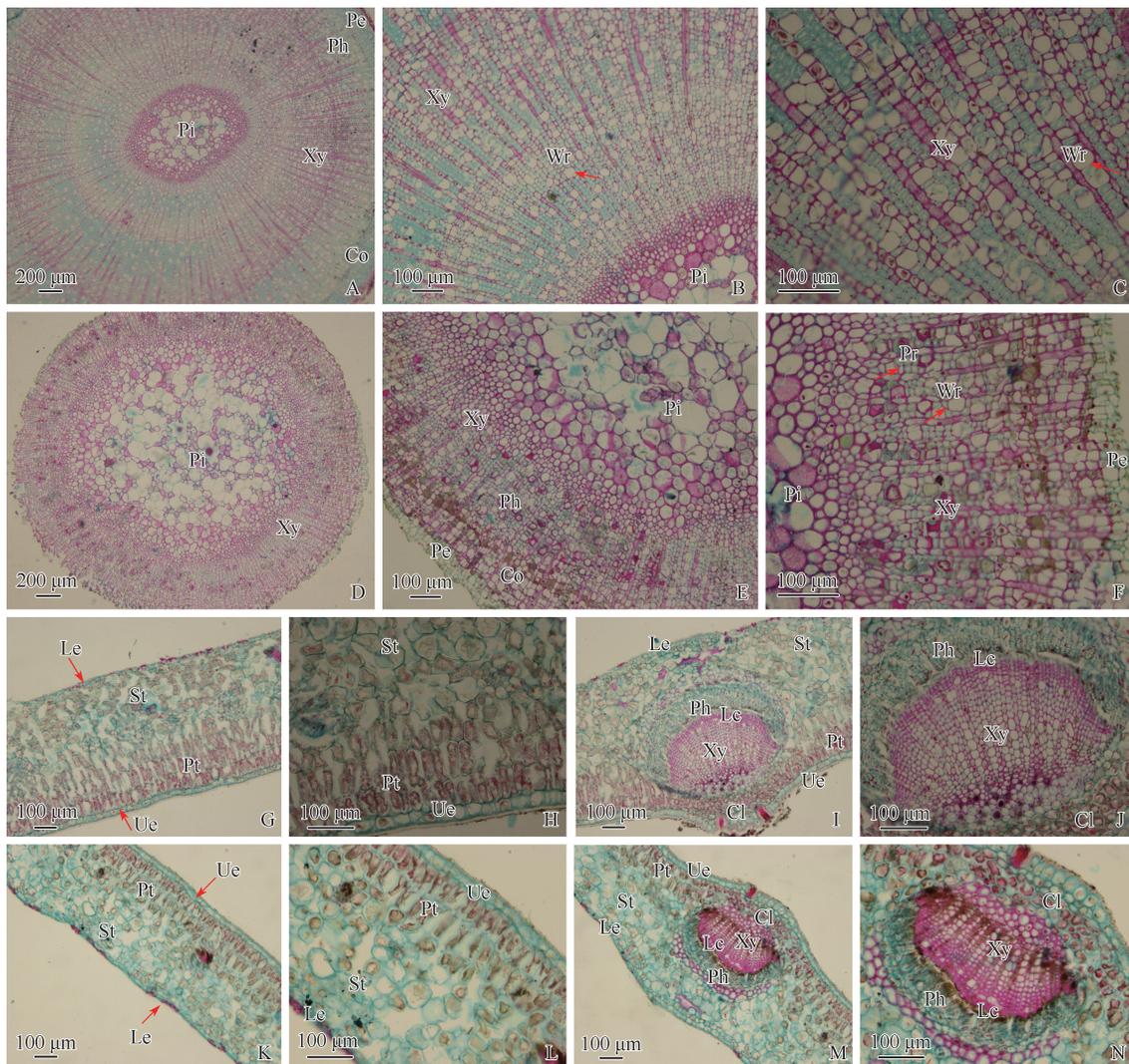
列紧密,但愈伤组织未完全连接(图1-G)。芽苗砧嫁接40 d,油茶砧木和接穗愈伤组织内外逐渐分裂延伸,完全连接,充满整个嫁接口(图1-H)。放大可见,刚分裂的愈伤组织细胞尚未分化成熟,与维管形成层细胞结构相似(图1-I),砧木与接穗多层扁平细胞一起构成茎维管形成层,二者结合紧密(图1-J)。

2.1.4 扦插油茶插穗愈伤组织形成和生根过程 扦插20 d,插穗基部皮层区可见排列紧密、分裂性极强

的透明状根原基细胞(图1-K)。扦插90 d,皮层根原基细胞向内横向发育穿过维管形成层,与木质部维管束相通,向外纵向分裂分化(图1-L),侧根开始形成。说明扦插油茶根原基的产生与皮层细胞有关。

2.2 芽苗砧嫁接与扦插油茶茎显微结构比较

芽苗砧嫁接和扦插2年生油茶茎显微结构(图2)显示:芽苗砧嫁接和扦插油茶茎的显微结构清晰,皮层和韧皮部之间通过厚壁组织连接,内部未发现可



Pi: 髓 Pith; Xy: 木质部 Xylem; Ph: 韧皮部 Phloem; Co: 皮层 Cortex; Pe: 周皮 Periderm; Wr: 木射线 Wood ray; Pr: 韧皮射线 Phloem ray; Ue: 上表皮 Upper epidermis; Le: 下表皮 Lower epidermis; Pt: 栅栏组织 Palisade tissue; St: 海绵组织 Spongy tissue; Cl: 厚角组织 Collenchyma; Lc: 叶形成层 Leaf cambium.

A, B, C: 芽苗砧嫁接茎显微结构 Microscopic structures of stem in nurse seed grafting; D, E, F: 扦插茎显微结构 Microscopic structures of stem in cutting; G, H: 芽苗砧嫁接叶肉显微结构 Microscopic structures of mesophyll in nurse seed grafting; I, J: 芽苗砧嫁接叶主脉显微结构 Microscopic structures of leaf main vein in nurse seed grafting; K, L: 扦插叶肉显微结构 Microscopic structures of mesophyll in cutting; M, N: 扦插叶主脉显微结构 Microscopic structures of leaf main vein in cutting.

图2 不同繁殖方式油茶茎和叶的显微结构比较

Fig. 2 Comparison on microscopic structures of stem and leaf of *Camellia oleifera* Abel under different propagation methods

发育的原基细胞。芽苗砧嫁接油茶茎的次生结构清晰(图 2-A), 导管和管胞染色鲜明, 木纤维结构明显, 木射线在茎横截面上呈放射状排列(图 2-B)。放大测量计算可得, 茎木质部率达 45.55%, 约为扦插油茶的 2 倍(图 2-C 和表 1)。扦插油茶髓部较厚, 薄壁细胞体积较大, 排列疏松, 茎髓部率为 57.95%, 约为芽苗砧嫁接油茶的 2.5 倍(图 2-D 和表 1), 内部储藏大量营养物质。扦插油茶茎的木质化程度较低(图 2-E), 木射线和韧皮射线排列紧凑, 维管射线短(图 2-F)。

测量结果(表 1)显示: 芽苗砧嫁接油茶茎直径、茎髓部率、茎木质部率、茎韧皮部率、茎皮层率和茎周皮率与扦插油茶差异显著($P < 0.05$), 植株生长发育明显不同。说明与扦插油茶相比, 芽苗砧嫁接油茶茎次生木质部分生能力强, 韧皮部增大, 皮层薄壁细胞增厚, 髓部薄壁细胞发育迟缓, 周皮减小, 更有利于茎营养物质和水分的传导, 加快植物体生命活动, 提高芽苗砧嫁接油茶茎的生长速率。

表 1 不同繁殖方式油茶茎显微结构指标 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 1 Microscopic structure indexes of stem of *Camellia oleifera* Abel under different propagation methods ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

繁殖方式 Propagation method	茎直径/ μm Stem diameter	茎髓部率/% Stem pith rate	茎木质部率/% Stem xylem rate	茎韧皮部率/% Stem phloem rate	茎皮层率/% Stem cortex rate	茎周皮率/% Stem periderm rate
芽苗砧嫁接 Nurse seed grafting	3 607.86 \pm 2.59a	22.26 \pm 1.08b	45.55 \pm 3.29a	20.88 \pm 1.58a	8.05 \pm 0.59a	2.57 \pm 0.35b
扦插 Cutting	2 686.16 \pm 2.67b	57.95 \pm 2.19a	22.63 \pm 2.27b	10.24 \pm 3.08b	5.49 \pm 0.14b	3.54 \pm 0.11a

¹⁾ 同列中不同小写字母表示显著差异 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant differences ($P < 0.05$).

表 2 不同繁殖方式油茶叶肉显微结构指标 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 2 Microscopic structure indexes of mesophyll of *Camellia oleifera* Abel under different propagation methods ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

PM	$\delta_L/\mu\text{m}$	$\delta_{Le}/\mu\text{m}$	$\delta_{Ue}/\mu\text{m}$	$\delta_{Le}/\mu\text{m}$	$\delta_{Pt}/\mu\text{m}$	$\delta_{St}/\mu\text{m}$	P/S	TST/%	TSL/%
NSG	558.00 \pm 2.03a	7.22 \pm 0.37a	21.87 \pm 0.81a	17.46 \pm 0.48a	224.14 \pm 1.01a	302.49 \pm 3.98a	0.74 \pm 0.08a	40.17 \pm 3.18a	54.21 \pm 2.21b
C	436.15 \pm 2.88b	4.94 \pm 0.23b	18.33 \pm 0.69b	13.27 \pm 0.57b	125.87 \pm 2.99b	264.69 \pm 2.30b	0.48 \pm 0.12b	28.86 \pm 4.01b	60.69 \pm 3.69a

¹⁾ PM: 繁殖方式 Propagation method; NSG: 芽苗砧嫁接 Nurse seed grafting; C: 扦插 Cutting. δ_L : 叶片厚度 Leaf thickness; δ_{Le} : 叶角质层厚度 Leaf cuticle thickness; δ_{Ue} : 叶上表皮厚度 Upper epidermis thickness of leaf; δ_{Le} : 叶下表皮厚度 Lower epidermis thickness of leaf; δ_{Pt} : 叶栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness of leaf; δ_{St} : 叶海绵组织厚度 Spongy tissue thickness of leaf; P/S: 叶栅海比 Ratio of palisade tissue and spongy tissue of leaf; TST: 叶组织结构紧密度 Tissue structure tightness of leaf; TSL: 叶组织结构疏松度 Tissue structure looseness of leaf. 同列中不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant differences ($P < 0.05$).

2.3.2 叶主脉显微结构比较 芽苗砧嫁接和扦插 2 年生油茶叶主脉显微结构(图 2)显示: 芽苗砧嫁接和扦插油茶叶主脉形态结构基本相似, 厚角组织、木质部、韧皮部、形成层结构清晰(图 2-I, M)。放大发现, 维管束呈扇形排列, 靠近上、下表皮处厚角组织增厚, 使叶片在叶脉上、下方隆起。主叶脉木质部、韧皮部红绿染色鲜明, 且木质部厚度大于韧皮部; 叶形成

2.3 芽苗砧嫁接与扦插油茶叶显微结构比较

2.3.1 叶肉显微结构比较 芽苗砧嫁接和扦插 2 年生油茶叶肉显微结构(图 2)显示: 芽苗砧嫁接和扦插油茶叶均为典型异面叶, 由上、下表皮以及栅栏组织和海绵组织构成; 上、下表皮均由 1 层排列紧密、整齐的长方形扁平细胞构成, 外壁较厚且角质化, 上表皮厚度大于下表皮厚度(图 2-G, K)。芽苗砧嫁接和扦插油茶叶肉显微结构相似, 栅栏组织细胞与上表皮垂直, 叶绿体染色清晰, 由 3~4 层长柱形细胞栅栏状排列; 海绵组织排列松散, 细胞间隙大、形态不规则, 多为疏松的薄壁细胞, 可见簇状晶体(图 2-H, L)。

测量结果(表 2)显示: 芽苗砧嫁接油茶叶片厚度、叶角质层厚度、叶上表皮厚度、叶下表皮厚度、叶栅栏组织厚度、叶海绵组织厚度、叶栅海比、叶组织结构紧密度均显著 ($P < 0.05$) 高于扦插油茶, 而叶组织结构疏松度显著低于扦插油茶。说明与扦插油茶相比, 芽苗砧嫁接油茶叶片增厚, 组织结构紧密度变大、疏松度减小。

层由 2~3 层扁平小细胞构成(图 2-J, N)。

测量结果(表 3)显示: 芽苗砧嫁接油茶叶主脉厚度为 849.70 μm , 其中, 木质部厚度 334.41 μm , 韧皮部厚度 96.35 μm , 均高于扦插油茶; 芽苗砧嫁接油茶叶主脉显微结构指标与扦插油茶差异显著。说明与扦插油茶相比, 芽苗砧嫁接油茶叶主脉增厚, 叶主脉内营养物质和水分传导效率提高。

表3 不同繁殖方式油茶叶主脉显微结构指标 ($\bar{x} \pm SD$)¹⁾
 Table 3 Microscopic structure indexes of main vein of leaf of *Camellia oleifera* Abel under different propagation methods ($\bar{x} \pm SD$)¹⁾

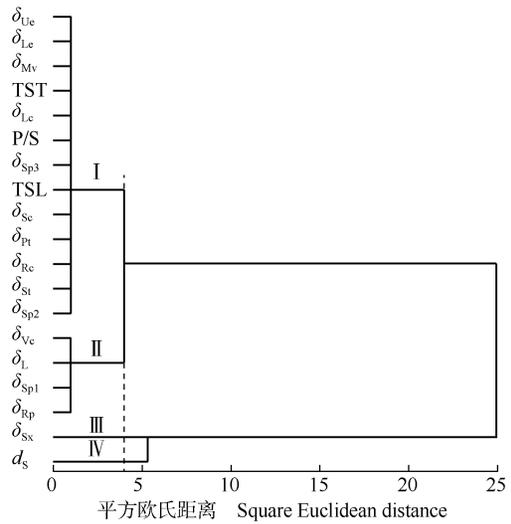
PM	主脉厚度/ μm Main vein thickness	主脉木质部厚度/ μm Main vein xylem thickness	主脉韧皮部厚度/ μm Main vein phloem thickness
NSG	849.70 \pm 2.34a	334.41 \pm 4.88a	96.35 \pm 3.56a
C	638.21 \pm 2.53b	249.70 \pm 2.95b	56.67 \pm 1.18b

¹⁾ PM: 繁殖方式 Propagation method; NSG: 芽苗砧嫁接 Nurse seed grafting; C: 扦插 Cutting. 同列中不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant differences ($P < 0.05$).

2.4 显微结构指标的聚类分析和相关性分析

基于多重比较结果,对芽苗砧嫁接油茶根皮层厚度、根中柱鞘厚度、根维管柱厚度、茎髓部厚度、茎木质部厚度、茎韧皮部厚度、茎皮层厚度、茎周皮厚度、茎直径、叶片厚度、叶角质层厚度、叶上表皮厚度、叶下表皮厚度、叶栅栏组织厚度、叶海绵组织厚度、叶栅海比、叶组织结构紧密度、叶组织结构疏松度和叶主脉厚度 19 个显微结构指标进行聚类分析,结果见图 3。19 个显微结构指标间的相关性分析见表 4。根据相关系数计算芽苗砧嫁接油茶 19 个显微解剖指标的相关指数,排序结果见表 5。

结果(图 3)显示:在平方欧氏距离 4.0 处,19 个显微结构指标可分为 4 类。叶上表皮厚度、叶下表皮厚度、叶主脉厚度、叶组织结构紧密度、叶角质层厚



δ_{Rc} : 根皮层厚度 Root cortex thickness; δ_{Rp} : 根中柱鞘厚度 Root pericycle thickness; δ_{Vc} : 根维管柱厚度 Vascular cylinder thickness of root; δ_{Sp1} : 茎髓部厚度 Stem pith thickness; δ_{Sx} : 茎木质部厚度 Stem xylem thickness; δ_{Sp2} : 茎韧皮部厚度 Stem phloem thickness; δ_{Sc} : 茎皮层厚度 Stem cortex thickness; δ_{Sp3} : 茎周皮厚度 Stem periderm thickness; d_s : 茎直径 Stem diameter; δ_L : 叶片厚度 Leaf thickness; δ_{Lc} : 叶角质层厚度 Leaf cuticle thickness; δ_{Uc} : 叶上表皮厚度 Upper epidermis thickness of leaf; δ_{Lc} : 叶下表皮厚度 Lower epidermis thickness of leaf; δ_{Pt} : 叶栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness of leaf; δ_{St} : 叶海绵组织厚度 Spongy tissue thickness of leaf; P/S: 叶栅海比 Ratio of palisade tissue and spongy tissue of leaf; TST: 叶组织结构紧密度 Tissue structure tightness of leaf; TSL: 叶组织结构疏松度 Tissue structure looseness of leaf; δ_{Mv} : 叶主脉厚度 Main vein thickness of leaf.

图3 基于芽苗砧嫁接油茶营养器官显微结构指标的聚类分析
 Fig. 3 Cluster analysis based on microscopic structure indexes of vegetative organs of nurse seed grafted *Camellia oleifera* Abel

表4 芽苗砧嫁接油茶营养器官显微结构指标相关性分析¹⁾
 Table 4 Correlation analysis on microscopic structure indexes of vegetative organs of nurse seed grafted *Camellia oleifera* Abel¹⁾

指标 Index	相关系数 Coefficient of correlation								
	δ_{Rc}	δ_{Rp}	δ_{Vc}	δ_{Sp1}	δ_{Sx}	δ_{Sp2}	δ_{Sc}	δ_{Sp3}	d_s
δ_{Rp}	-0.94 **								
δ_{Vc}	-0.29	0.98 **							
δ_{Sp1}	0.79 **	-0.37	0.95 **						
δ_{Sx}	-0.99 **	0.87 **	0.95 **	-0.80 **					
δ_{Sp2}	0.49	0.48	0.87 **	-0.90 **	0.03				
δ_{Sc}	-0.79 **	0.38	0.09	-0.29	0.59 *	-0.69 *			
δ_{Sp3}	0.60 *	-0.34	-0.51 *	0.53 *	-0.51 *	0.81 **	0.88 **		
d_s	-0.95 **	0.97 **	0.80 **	-0.70 *	0.88 **	0.65 *	0.89 **	-0.52	
δ_L	-0.89 **	0.88 **	0.76 *	-0.39	0.32	0.82 **	0.63 *	-0.49	1.00 **
δ_{Lc}	-0.55 *	-0.92 **	0.08	-0.97 **	0.38	0.28	0.32	-0.34	0.58 *
δ_{Uc}	0.91 **	0.59 *	0.85 **	-0.94 **	0.35	-0.95 **	0.36	-0.23	0.85 **
δ_{Lc}	0.36	0.46	0.98 **	-0.88 **	0.38	0.78 **	0.32	-0.34	0.28
δ_{Pt}	0.25	0.78 **	0.08	-0.69 *	0.90 **	0.83 **	0.90 **	-0.49	0.69 **
δ_{St}	0.97 **	0.49	0.39	-0.59 *	0.79 **	-0.82 **	0.09	0.41	-0.89 **
P/S	-0.79 **	0.93 **	0.85 *	-0.84 **	-0.85 **	0.85 **	0.89 **	0.02	0.85 **
TST	-0.84 **	0.96 **	0.89 **	-0.84 **	0.89 **	0.89 **	0.91 **	-0.07	0.89 **
TSL	0.85 **	-0.65 *	-0.78 **	0.80 **	-0.78 **	0.79 **	-0.54 *	0.93 **	-0.79 **
δ_{Mv}	0.82 **	0.98 **	0.65 *	-0.90 **	0.81 **	0.90 **	0.86 **	-0.51 *	-0.80 **

续表4 Table 4 (Continued)

指标 Index	相关系数 Coefficient of correlation								
	δ_L	δ_{Le}	δ_{Ue}	δ_{Le}	δ_{Pt}	δ_{St}	P/S	TST	TSL
δ_{Le}	0.78 **								
δ_{Ue}	0.76 **	-0.79 **							
δ_{Le}	0.49	0.86 *	0.79 **						
δ_{Pt}	-0.96 **	0.98 **	0.95 **	0.29					
δ_{St}	0.29	-0.53 *	0.28	-0.69 *	0.49				
P/S	0.86 **	0.43	0.97 **	0.73 *	0.86 **	0.90 **			
TST	0.90 **	0.96 **	0.39	0.76 **	0.90 **	0.94 **	0.29		
TSL	-0.77 **	-0.66 *	-0.56 *	-0.64 *	0.79 **	0.71 *	-0.34	-0.42	
δ_{Mv}	-0.53 *	0.98 **	0.95 **	0.98 **	0.92 **	0.93 **	0.85 **	0.90 **	-0.78 **

1) δ_{Re} : 根皮层厚度 Root cortex thickness; δ_{Rp} : 根中柱鞘厚度 Root pericycle thickness; δ_{Vc} : 根维管柱厚度 Vascular cylinder thickness of root; δ_{Sp1} : 茎髓部厚度 Stem pith thickness; δ_{Sx} : 茎木质部厚度 Stem xylem thickness; δ_{Sp2} : 茎韧皮部厚度 Stem phloem thickness; δ_{Sc} : 茎皮层厚度 Stem cortex thickness; δ_{Sp3} : 茎周皮厚度 Stem periderm thickness; d_s : 茎直径 Stem diameter; δ_L : 叶片厚度 Leaf thickness; δ_{Le} : 叶角质层厚度 Leaf cuticle thickness; δ_{Ue} : 叶上表皮厚度 Upper epidermis thickness of leaf; δ_{Le} : 叶下表皮厚度 Lower epidermis thickness of leaf; δ_{Pt} : 叶栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness of leaf; δ_{St} : 叶海绵组织厚度 Spongy tissue thickness of leaf; P/S: 叶栅海比 Ratio of palisade tissue and spongy tissue of leaf; TST: 叶组织结构紧密度 Tissue structure tightness of leaf; TSL: 叶组织结构疏松度 Tissue structure looseness of leaf; δ_{Mv} : 叶主脉厚度 Main vein thickness of leaf. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

表 5 芽苗砧嫁接油茶各类指标的相关指数及排序¹⁾
Table 5 Correlation index and order of each class index of nurse seed grafted *Camellia oleifera* Abel¹⁾

指标 Index	相关指数 Correlation index	类中排序 Order in class	指标 Index	相关指数 Correlation index	类中排序 Order in class
I			δ_{Re}	0.120	12
δ_{Mv}	0.650	1	TSL	0.011	13
δ_{Pt}	0.639	2	II		
TST	0.468	3	δ_{Vc}	0.897	1
P/S	0.423	4	δ_{Rp}	0.497	2
δ_{Le}	0.350	5	δ_L	0.417	3
δ_{Sp2}	0.347	6	δ_{Sp1}	0.063	4
δ_{St}	0.307	7	III		
δ_{Sc}	0.293	8	δ_{Sx}	0.882	1
δ_{Ue}	0.256	9	IV		
δ_{Le}	0.162	10	d_s	0.882	1
δ_{Sp3}	0.139	11			

1) δ_{Re} : 根皮层厚度 Root cortex thickness; δ_{Rp} : 根中柱鞘厚度 Root pericycle thickness; δ_{Vc} : 根维管柱厚度 Vascular cylinder thickness of root; δ_{Sp1} : 茎髓部厚度 Stem pith thickness; δ_{Sx} : 茎木质部厚度 Stem xylem thickness; δ_{Sp2} : 茎韧皮部厚度 Stem phloem thickness; δ_{Sc} : 茎皮层厚度 Stem cortex thickness; δ_{Sp3} : 茎周皮厚度 Stem periderm thickness; d_s : 茎直径 Stem diameter; δ_L : 叶片厚度 Leaf thickness; δ_{Le} : 叶角质层厚度 Leaf cuticle thickness; δ_{Ue} : 叶上表皮厚度 Upper epidermis thickness of leaf; δ_{Le} : 叶下表皮厚度 Lower epidermis thickness of leaf; δ_{Pt} : 叶栅栏组织厚度 Palisade tissue thickness of leaf; δ_{St} : 叶海绵组织厚度 Spongy tissue thickness of leaf; P/S: 叶栅海比 Ratio of palisade tissue and spongy tissue of leaf; TST: 叶组织结构紧密度 Tissue structure tightness of leaf; TSL: 叶组织结构疏松度 Tissue structure looseness of leaf; δ_{Mv} : 叶主脉厚度 Main vein thickness of leaf.

度、叶栅海比、茎周皮厚度、叶组织结构疏松度、茎皮层厚度、叶栅栏组织厚度、根皮层厚度、叶海绵组织厚度和茎韧皮部厚度 13 个指标聚为 I 类; 根维管柱厚度、叶片厚度、茎髓部厚度和根中柱鞘厚度 4 个指标

聚为 II 类; 茎木质部厚度和茎直径单独聚为一类, 分别为 III 类和 IV 类。

结果(表 4)显示: 芽苗砧嫁接油茶大多数显微结构指标间存在显著或极显著相关性。

结果(表 5)显示: I 类指标中叶主脉厚度的相关指数最大(0.650), 作为叶的代表性指标; II 类指标中根维管柱厚度的相关指数最大(0.897), 作为根的代表性指标; III 类的茎木质部厚度和 IV 类的茎直径相关指数均为 0.882, 由于茎木质部厚度的变异系数(0.003 2)大于茎直径的变异系数(0.000 6), 且茎木质部率达到 45.55%, 因而选择茎木质部厚度作为茎的代表指标。综上, 根维管柱厚度、茎木质部厚度和叶主脉厚度 3 个指标可作为评价芽苗砧嫁接油茶发育特性的典型指标。

3 讨 论

3.1 不同繁殖方式与生根的关系

本研究结果显示: 芽苗砧嫁接和扦插油茶生根与砧木和接穗愈合时期、插穗愈伤组织形成时期和大量侧根产生时间密切相关。显微结构显示: 育苗 90 d, 芽苗砧嫁接油茶侧根大量形成, 扦插油茶侧根发生并伸长。芽苗砧嫁接和扦插油茶愈伤组织形成及愈合期分别为 0~40 和 0~20 d。袁婷婷等^[17]的观察结果显示: 芽苗砧嫁接油茶品种‘长林 4 号’(‘Changlin 4’)愈伤组织完全充满嫁接接口并分化成疏导组织需 20~40 d, 与本文研究结果基本相似。植物宏观生长

发育中,生根的难易程度与微观结构密切相关。Said等^[18]的研究结果显示:植物茎内部的根原基细胞和皮层中的连续厚壁细胞是侧根产生的关键。油茶等木本植物插穗的生根类型分为皮部生根型、愈伤组织生根型和混合生根型3类^[19-20]。显微结构观察发现,油茶品种‘长林40号’属生根困难型植物。茎的内部未发现可发育的根原基细胞,皮层和韧皮部之间厚壁组织连续且不间断,属皮部生根型。扦插油茶皮层薄壁细胞增大,主根维管柱厚度较小,导致中柱鞘细胞分裂延伸发育成侧根耗时更长。扦插油茶生根进程与扦插后诱导产生根原基细胞和根原基细胞成功冲破连续厚壁组织的时间和数量有关。与扦插油茶相比,芽苗砧嫁接油茶为种子自然生根,砧木根系分生能力强,皮层薄壁细胞发育迟缓,根系横向运输功能强;主根维管柱增厚,纵向传导能力提高。研究侧根发生过程发现,芽苗砧嫁接油茶主根形成层不断增粗,主根维管柱增厚明显,中柱鞘细胞分裂能力旺盛,穿透表皮发育成侧根的时间明显减少。综上所述,芽苗砧嫁接更有利于油茶根系固定和吸收,可有效维持接穗的生长和发育。

3.2 不同繁殖方式与茎和叶发育的关系

油茶为多年生木本植物,茎的形成层向内分生木质部、向外分生韧皮部,茎秆不断增粗,承担机械支撑、水分疏导和营养物质运输功能。愈伤组织愈合过程研究发现,芽苗砧嫁接40 d,油茶砧木和接穗愈伤组织完全连接构成茎的维管形成层。观察结果显示:芽苗砧嫁接油茶茎内部的导管、管胞和木纤维解剖结构清晰,木质部呈射线状分布,茎木质部率约为扦插油茶的2倍,芽苗砧嫁接油茶茎的机械强度较高,更有利于营养物质和水分长距离运输。结合测量数据,与扦插油茶相比,芽苗砧嫁接油茶茎直径、茎木质部率、茎韧皮部率、茎皮层率显著增大,次生维管束增多,木质部分生能力强;茎髓部率和茎周皮率显著减小,髓部薄壁细胞发育迟缓,有利于茎内营养物质和水分传导,加快植物体生命活动,提高芽苗砧嫁接油茶茎的生长速率。

叶是植物进行光合、蒸腾和呼吸作用的主要器官,叶的形态结构直接反映植物养分变化,影响光合面积和呼吸效率^[21]。相对其他营养器官,木本植物叶片取材简单,内部形态指标容易测量,且不会对植株造成二次伤害。观察结果显示:不同繁殖方式油茶叶内部解剖结构差异明显。芽苗砧嫁接油茶叶片厚

度、叶角质层厚度、叶上表皮厚度、叶下表皮厚度、叶栅栏组织厚度、叶海绵组织厚度、叶栅海比、叶组织结构紧密度均显著高于扦插油茶。相关研究结果^[22-23]表明:芽苗砧嫁接接穗和扦插插穗的木质化程度会直接影响芽苗砧嫁接和扦插油茶的存活和生长。本研究中,芽苗砧嫁接油茶叶主脉厚度为849.70 μm ,其中木质部厚度334.41 μm ,韧皮部厚度96.35 μm ,均显著高于扦插油茶,芽苗砧嫁接油茶叶木质化程度明显增大、叶木质部分化能力强,营养物质和水分的传导效率提高,与根和茎的显微结构结果相似。说明不同繁殖方式的油茶品质与植株木质化程度有很大关联。

3.3 芽苗砧嫁接油茶的评价指标筛选

相关性分析结果显示:芽苗砧嫁接油茶19个显微结构指标中大多数指标间存在显著或极显著相关性;利用多重比较和聚类分析,对芽苗砧嫁接油茶19个显微结构指标进行降维、去重,提取出具有代表性的综合指标。19个显微结构指标在平方欧氏距离4.0处分为4类,其中根维管柱厚度、茎木质部厚度和叶主脉厚度的相关指数较大,特点突出,可作为评价芽苗砧嫁接油茶发育特性的典型指标,分别定义芽苗砧嫁接油茶的根、茎和叶。相关性分析结果显示:根维管柱厚度与根中柱鞘厚度、茎髓部厚度、茎木质部厚度、茎韧皮部厚度、茎直径、叶片厚度、叶上表皮厚度、叶下表皮厚度、叶栅海比、叶组织结构紧密度和叶主脉厚度呈显著或极显著正相关,与茎周皮厚度和叶组织结构疏松度呈显著或极显著负相关;茎木质部厚度与根中柱鞘厚度、根维管柱厚度、茎皮层厚度、茎直径、叶栅栏组织厚度、叶海绵组织厚度、叶组织结构紧密度和叶主脉厚度呈显著或极显著正相关,与根皮层厚度、茎髓部厚度、茎周皮厚度、叶栅海比、叶组织结构疏松度呈显著或极显著负相关;叶主脉厚度与其余18个指标均有显著或极显著相关性。相关性分析结果也佐证了这3个典型指标的代表性。已有研究结果^[24-26]表明:木质化调控不仅有利于维持植物体正常生命活动,而且与机械组织的形成有关,增强了植物细胞的机械强度和负重能力。本研究筛选出的3个典型指标均与芽苗砧嫁接油茶木质化水平有关,芽苗砧嫁接油茶根维管柱厚度、茎木质部厚度和叶主脉厚度均较大,根、茎和叶木质部轮廓清晰,呈放射状排列。说明芽苗砧嫁接有利于油茶品种‘长林40号’木质部的生长和发育。

4 结 论

油茶品种‘长林40号’属生根困难型木本植物。芽苗砧嫁接40 d,芽苗砧嫁接油茶愈伤组织完全愈合;芽苗砧嫁接90 d,芽苗砧嫁接油茶主根增粗,大量侧根产生。与扦插油茶相比,芽苗砧嫁接油茶主根维管柱增厚明显,穿透表皮发育成侧根的时间短;茎和叶木质部的分化能力强,叶主脉增厚,叶组织结构紧密度增加,有利于营养物质和水分的传导,提高油茶的生长速率。根维管柱厚度、茎木质部厚度和叶主脉厚度可作为评判油茶植株整体生长状况的典型指标。芽苗砧嫁接可作为油茶品种‘长林40号’合理栽培经营、提高生产的繁殖方式。

参考文献:

- [1] 庄瑞林. 中国油茶[M]. 2版. 北京: 中国林业出版社, 2008: 23-29.
- [2] 束庆龙. 油茶栽培与病虫害防治[M]. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2019: 1-4.
- [3] 国家林业和草原局国有林场和种苗管理司, 国家油茶科学中心. 油茶实用栽培技术[M]. 北京: 中国林业出版社, 2018: 1-10.
- [4] 向婷婷, 郑倩, 汪秋风, 等. 四川雅安野生油茶经济性状及脂肪酸组成[J]. 中国油脂, 2021, 46(10): 98-103.
- [5] 钟秋平, 余江帆. 油茶良种繁育[M]. 北京: 中国林业出版社, 2010: 11-14.
- [6] 刘燕. 威宁短柱油茶插穗生根发育及生理特性研究[J]. 西部林业科学, 2022, 51(2): 13-19.
- [7] 郑芳奕, 杨志坚, 陈辉, 等. 接穗对油茶砧木根生理特性及解剖结构的影响[J]. 森林与环境学报, 2020, 40(6): 636-642.
- [8] 何荷, 贾瑞瑞, 付钰, 等. 不同砧穗组合榿树嫁接苗的生理生化特性[J]. 林业科学, 2023, 59(10): 99-111.
- [9] BOON M E, HENDRIKSE F C J, KOK P G, et al. A practical approach to routine immunostaining of paraffin sections in the microwave oven[J]. The Histochemical Journal, 1990, 22: 347-352.
- [10] 王湘南, 蒋丽娟, 陈永忠, 等. 油茶花芽分化的形态解剖学特征观测[J]. 中南林业科技大学学报, 2011, 31(8): 22-27.
- [11] ZHANG X Y, TONG H L, HAN Z Q, et al. Cytological and morphology characteristics of natural microsporogenesis within *Camellia oleifera*[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2021, 27(5): 959-968.
- [12] JIANG B, PENG Q F, SHEN Z G, et al. Taxonomic treatments of *Camellia* (Theaceae) species with secretory structures based on integrated leaf characters[J]. Plant Systematics and Evolution, 2010, 290: 1-20.
- [13] WANG Q Q, HU J B, YANG T S, et al. Anatomy and lignin deposition of stone cell in *Camellia oleifera* shell during the young stage[J]. Protoplasma, 2021, 258: 361-370.
- [14] 张书敏, 杨尚君, 刘红云, 等. 微波快速石蜡切片法观察谷子幼嫩叶片组织技术的优化[J]. 基因组学与应用生物学, 2015, 34(3): 669-673.
- [15] 田琴, 邵成艳, 段涵宁, 等. 中国云南8种堇菜属植物的叶形解剖特征及分类学意义[J]. 植物研究, 2023, 43(3): 447-460.
- [16] 曾建亮, 邓全恩, 李建安, 等. 6个油茶品种叶片解剖结构与耐寒性的关系[J]. 经济林研究, 2020, 38(1): 117-124.
- [17] 袁婷婷, 钟秋平, 丁少净, 等. 植物生长调节剂对油茶芽苗砧嫁接愈合的影响[J]. 林业科学研究, 2015, 28(4): 457-463.
- [18] SAID H, SHOUSHAN A A. Root-formation on cuttings of plants which normally do not root[J]. Nature, 1945, 155(3948): 791.
- [19] DAVIS T D, HAISSIG B E, SANKHLA N. Adventitious Root Formation in Cuttings[M]. Portland: Dioscorides, 1988: 114.
- [20] 朱晓宇, 童婉婉, 赵楚, 等. 冬青‘长叶阿尔塔’扦插生根及解剖学研究[J]. 浙江农林大学学报, 2022, 39(2): 347-355.
- [21] 郑瑞, 周方方, 林萍, 等. 不同油茶品种叶片横切面解剖特征及其亲缘关系分析[J]. 植物资源与环境学报, 2013, 22(2): 18-29.
- [22] FENG J L, YANG Z J, CHEN S P, et al. Signaling pathway in development of *Camellia oleifera* nurse seedling grafting union[J]. Trees, 2017, 31: 1543-1558.
- [23] BANNOUD F, BELLINI C. Adventitious rooting in populus species: update and perspectives[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 668837.
- [24] SMITH R A, SCHUETZ M, KARLEN S D, et al. Defining the diverse cell populations contributing to lignification in Arabidopsis stems[J]. Plant Physiology, 2017, 174(2): 1028-1036.
- [25] BARROS J, SERK H, GRANLUND I, et al. The cell biology of lignification in higher plants[J]. Annals of Botany, 2015, 115(7): 1053-1074.
- [26] NOVASES E, KIRST M, CHIANG V, et al. Lignin and biomass: a negative correlation for wood formation and lignin content in trees[J]. Plant Physiology, 2010, 154(2): 555-561.

(责任编辑: 郭严冬)