



松树扦插及规模化繁育技术

赵媛媛^{1,2}, 张贵芳^{1,2}, 杨潜泉², 林昌明³, 黄婷³, 刘天颐^{4,5}, 黄少伟^{4,5*}, 林金星^{1,2*}

1. 北京林业大学, 林木分子设计育种高精尖创新中心, 北京 100083;

2. 北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083;

3. 广东省台山红岭种子园, 台山 529200;

4. 华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642;

5. 广东省森林植物种质创新与利用重点实验室, 广州 510642

* 联系人, E-mail: shwhuang@scau.edu.cn; linjx@ibcas.ac.cn

收稿日期: 2020-05-25; 接受日期: 2020-07-14; 网络版发表日期: 2020-08-11

无性系林业(clonal forestry)是以近代遗传育种学理论为指导, 在选种基础上选取一些植株做无性系原株, 通过无性繁殖, 生产无性系造林苗木的一种营林方式. 科学地在林地配置这些无性系, 可达到集约经营的目的^[1~3]. 经过一个多世纪的发展, 无性系林业已成为当今世界各国林业界广泛应用的营林方式. 与有性育种相比, 它的优点在于能获得显著的遗传增益, 极大地缩短育种周期, 降低成本, 更便于规模化繁育和集约化经营. 正是因为如此, 一些可以通过无性繁殖树种的规模化繁育, 逐渐放弃传统营建种子园的方式, 逐步走无性系育种乃至无性系林业的道路^[4~6].

无性繁殖是指植物的某一器官、组织或细胞, 在适当条件下能够繁育出新植株, 包括扦插、嫁接、植物组织培养、体细胞胚胎发生等. 其理论基础是植物细胞具有全能性或多能性, 即在一定的外界环境条件下, 植物的某一组织或细胞可以诱导再生出完整的植株^[7,8]. 在无性繁殖中, 扦插繁殖是利用植物细胞的多能性, 将植物的根、茎、叶等离体器官插入基质中, 在适当条件下发育成完整新植株的方法. 扦插繁殖作为一种最简便和经济实用的无性繁殖技术, 具有可保持母株的优良特性、产苗量大、成苗速度快等特点, 因

而在无性系林业研究中受到越来越多的重视^[9].

松树是当今世界最主要的工业用材树种之一, 在商品材料贸易中居首位. 然而, 由于松类树种早期生长缓慢, 实生种子园和无性系种子园良种进程较慢, 在一定程度上影响了其经济效益和遗传改良的进程. 尽管杉类和柏类等针叶树种的扦插已经获得成功, 但松类树种的扦插繁殖一直以来都是林学界的难题^[10~12]. 由于富含松脂以及酚类等物质, 松树扦插的成活率普遍偏低. 加之树木生理成熟使得侧枝扦插生根困难, 尤其树龄较大的个体, 如果未经合适处理, 其生根能力非常低或不能生根, 阻碍了优良基因型规模化繁殖^[13].

近年来, 随着人们对无性繁殖机制和激素作用的深入了解, 松树扦插已取得了很大进展. 通过近10年的摸索和对比实验, 研究人员在实践的基础上总结出一套有效的松树扦插技术. 按照这个技术规程, 不少良种基地每年能生产近1000万株苗木, 产值达到数千万元, 经济效益十分显著. 目前, 松类树种的扦插已成为针叶树种中无性系林业发展较快且较有成效的树种. 本文根据多年的实验结果, 从穗条类型和质量、采穗母树年龄位置效应、矮桩平台、插床、基质选择、

引用格式: 赵媛媛, 张贵芳, 杨潜泉, 等. 松树扦插及规模化繁育技术. 中国科学: 生命科学, 2020, 50: 996–1004

Zhao Y Y, Zhang G F, Yang Q Q, et al. Cutting breeding and massive propagation technique in pine species (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2020, 50: 996–1004, doi: 10.1360/SSV-2020-0165

激素类型、浓度和处理时间, 以及制约松树扦插生根内外因素等方面进行了较为系统的总结, 同时提出今后重点研究的方向, 以期对松树扦插的规模化繁殖提供理论指导.

1 松树扦插的技术流程

松属(*Pinus* L.)树种包含约100个种, 占裸子植物的20%左右, 是北半球分布最广的一个属, 更是森林生态系统和人工林的重要树种^[14,15]. 通过对扦插成活的影响因素进行各种实验, 研究人员已经找到了一些能较好地提高扦插成活率的方法, 至今油松(*Pinus tabulaeformis*)、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、湿地松(*Pinus elliottii*)、红松(*Pinus koraiensis*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、晚松(*Pinus serotina*)、湿加松(*Pinus elliottii* × *P. caribaea*)、思茅松(*Pinus kesiya* var. *langbianensis*)等的扦插繁殖都取得了成功^[16~29]. 尽管各树种之间的技术有一些差别, 但其扦插繁育的技术流程基本相似(图1).

1.1 插穗的准备及选择

长期以来, 松树树种的扦插主要是采用硬枝扦插, 插穗来源于优树的木质化枝条; 后来, 慢慢过渡到采用优树半木质化或嫩枝作为穗条进行扦插, 虽然扦插成活率有所提高, 但是繁殖效率仍然比较低. 本团队在前期优树选择的基础上, 利用优树种子的实生苗作为采穗母株, 建立规模化的采穗圃, 批量生产高质量插穗, 实现了工厂化育苗和规模化繁殖.

(1) 采穗圃建立及管理. 采穗圃的建设是目前松树扦插的基础和关键环节. 通过优树选择确定生长快抗性强的优良单株, 获得优树种子后进行有性繁殖. 本团队选择9~12个月长势健壮、主干直立的实生苗, 作为采穗母株进行定植. 就大部分松树而言, 定植密度以50 cm × 60 cm为宜(图2).

(2) 采穗圃母株促萌. 增加松树苗木生产量最有效的途径是延长采穗母株的使用寿命, 从而增加单位采穗母株的插穗产量. 其中, 保持采穗母株长势适中的幼化生理状态, 是松树扦插成败的关键. 在早期, 我国

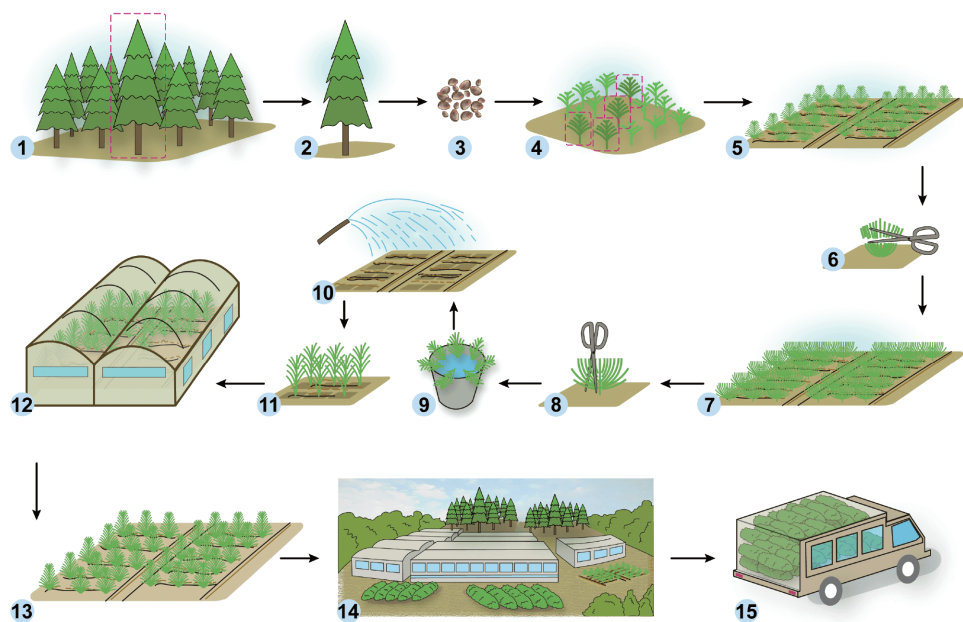


图1 种子园松树扦插流程: 1-2: 优树选择; 3: 优树种子; 4: 优树种子实生苗的筛选; 5: 采穗圃建立; 6: 采穗母株截顶促萌; 7: “矮桩平台式”采穗圃的建立; 8: 穗条采摘; 9: 穗条处理; 10: 扦插基质预处理; 11: 扦插育苗; 12: 扦插圃的建立; 13: 炼苗圃的建立; 14: 扦插繁殖圃功能区; 15: 扦插苗出圃

Figure 1 Cutting breeding processes in pine species. 1-2: Selection of individual superior tree; 3: seeds of superior tree; 4: selection of seedlings generating from the seeds of superior tree; 5: establishment of cuttings orchard; 6: pruning of stock plants; 7: establishment of pruned cutting propagation orchard; 8: picking of cuttings; 9: pretreatment of cuttings; 10: pretreatment of cutting substrate; 11: cutting seedling; 12: establishment of cutting propagation orchard; 13: establishment of hardening seedling orchard; 14: functional areas of cutting propagation orchard; 15: output of cutting seedlings from cutting propagation orchard

松树采穗圃对采穗母株修剪不及时, 导致插穗数量少、穗条过粗、适用性差。为了保持采穗母株幼化, 培育理想株型, 需要进行定期修剪。根据本团队多年的实践经验, “矮桩平台式”株型能够较好地保持母株处于幼化状态, 而且插穗产量高。具体做法是, 在母株定植2个月左右, 对母株进行截顶, 将其主梢剪断, 保留母株高度(10 cm), 同时将较粗的侧枝截顶, 剪除生长过密过细弱的侧枝, 最终将主茎与所有侧枝修剪到同一水平面上, 形成平台状, 这种修剪方式简称“矮桩平台式”修剪。当新萌芽条高度大于第一次截顶时的高度时, 还要定期进行修剪, 确保其四周枝条紧凑, 分布均匀。每次修剪时, 切口要保持在第一次修剪位置附近, 且确保株型为“矮桩平台式”。

以湿加松为例, 传统技术形成的各种株型, 第一年插穗产量少于20条/株, 两年生母株插穗产量少于50条/株·次, 三年以后产量增长慢, 穗条纤弱且不均匀, 母株早衰, 使用寿命短(不超过4年), 扦插成活率低, 苗木质量下降。本团队所采用的“矮桩平台式”株型第一年的插穗产量可达50~70条/株, 两年生母株产量可达150~250条/株·次(450~750条/株·年), 三年以后平台不断扩大, 产量不断增加, 最高可达400~500/株·次(1200~1500条/株·年), 而且穗条均匀、粗细适中、母株基本保持幼化状态, 使用寿命可达到6年或更长, 扦插成活率高, 苗木质量有保证。与传统方法相比, 采用“矮桩平台式”株型这种采穗母株的促萌方法, 能够实现集约化经营, 在节省土地和劳力的基础上, 采穗母株可以获得最大的插穗产出(图3)。

1.2 扦插育苗

(1) 穗条采收及选择。扦插穗条的质量是获得高质

量高产量苗木的重要环节。根据本团队多年的工作经验, 松树最适宜扦插的穗条是次生针叶尚未萌发, 顶端初生针叶未张开的时期, 长度约为10 cm左右的萌芽条。此时采收插穗之后, 需要对采穗母株进行修剪整形。用这种成熟度和形态的穗条进行扦插育苗, 基部愈伤组织形成时间短、生根快、成苗时间也短, 成活率可达85%左右。在穗条不足的情况下, 也可以采用半木质化、已长出部分次生针叶的穗条, 期间通过管理也可生根, 但生根时间比较长, 生根率为30%~50%。而对于那些已经木质化、长得粗、肉棒状、次生叶呈米粒状的穗条, 扦插后容易腐烂, 且很难生根, 应该尽量避免使用。

(2) 扦插基质。优良的基质一般多孔且富有营养, 以确保根系容易延伸且能贮藏一定量空气和养分, 以免插条根系浸泡在水中而腐烂。常用的扦插基质材料有珍珠岩、泥炭、蛭石、椰糠、河沙、沙壤土、稻壳、菌根土等。在湿加松扦插的实际生产中, 过筛的黄泥心土是很多苗圃通用的基质。扦插前需要用0.1%~0.5%的高锰酸钾对土壤进行消毒, 并用薄膜覆盖, 覆盖1周之后揭开薄膜, 使气体充分散发, 用清水充分淋洗, 再过2~3天之后再行插苗。

(3) 穗条处理。采下的穗条一般要在当天完成扦插, 并且在采集过程中要注意保湿(常用清水浸泡和湿布覆盖等)。通过清水浸泡可以除去松脂, 从而提高穗条扦插成活率。之后, 可用1500~2000倍的液多菌灵进行穗条消毒。在穗条的处理过程中, 最重要的是促根生长, 在扦插实验中, 常常采用激素和生长调节剂对插条进行前处理, 主要包括萘乙酸(naphthyl acetic acid, NAA)、吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)、吲哚丁酸(indole-3-butytric acid, IBA)、绿色植物生长调节剂



图2 采穗圃建立。A: 湿加松采穗母株定植; B: 湿加松两年生采穗圃; C: 一年生采穗母株; D: 两年生采穗母株

Figure 2 Establishment of cutting propagation orchard. A: Planting of stock plants of *Pinus elliottii*×*P. caribaea*. B: two-year-old cutting orchard of *Pinus elliottii*×*P. caribaea*; C: one-year-old stock plant; D: two-year-old stock plant



图 3 矮桩平台式采穗圃. A: 3年生湿加松采穗圃; B: 5年生湿加松采穗圃; C: 4年生湿加松采穗圃; D: 4年生采穗母株; E: 5年生采穗母株

Figure 3 Low pile platform of cutting propagation orchard. A: Three-year-old cutting orchard of *Pinus elliottii*×*P. caribaea*; B: five-year-old cutting orchard of *Pinus elliottii*×*P. caribaea*; C: four-year-old cutting orchard of *Pinus elliottii*×*P. caribaea*; D: four-year-old stock plant; E: five-year-old stock plant

(green plant growth regulator, GGR)、ABT系列生根粉等. 不同的试剂种类、浓度及处理时间均会不同程度地影响松树插穗成活率与生根率, 大多数插穗的生根率在使用生根促进剂后会得到显著提升.

本团队根据多年的工作经验还发现, 通过黄化、环割与刻伤等, 结合清水浸泡等处理, 可以获得更高的生根率. 黄化处理指使植物在无光照环境中生长一段时间, 这期间植物由于不能合成叶绿素而呈现黄色, 通过避光条件促进生长素在插条基部的均匀分布, 从而促进插条生根. 刻伤与环割处理可以加大插穗基部创伤面积, 阻断光合产物的运输, 减少伤口以上营养物质的流失, 同时增强基部吸收养分的能力, 提高生根率.

(4) 穗条扦插. 将经过预处理的穗条插入育苗袋的基质中, 每袋插1支穗条, 扦插深度2~3 cm, 用手压实基部和适当淋水, 并在当天插完后喷杀菌剂1次. 最后再用1000倍的液多菌灵杀菌剂喷施苗床作2次消毒处理(图4A).

1.3 扦插苗管理

(1) 扦插圃建立及管理. 为了提高成活率, 扦插圃

一般要建在有喷雾系统、能控温控湿的阴棚或简易温室内. 阴棚或简易温室的棚高要能满足苗木生根所需的光照条件. 棚内的温、湿度主要通过喷雾和通风来调节, 空气湿度要求保持在85%左右, 温度在25~30℃之间, 并通过调整遮荫率来调节光照. 针对病虫害, 每隔10天左右揭膜喷施多菌灵、百菌清或甲基托布津1次. 扦插后一个月, 一部分穗条已生根, 也有部分穗条开始抽梢, 这时要开始喷施低浓度叶面肥, 以后每周定期喷施, 并随着时间的推移增加肥液的浓度. 在穗条扦插生根后, 可使用菌根菌剂水溶液(1:100)喷施松苗或淋根, 菌根可提升扦插苗根系吸收养分的能力, 促进苗木生长(图4B).

(2) 炼苗圃建立. 当80%以上的穗条已生根时, 即可逐步进行出圃炼苗工作. 炼苗时, 一般先揭开扦插圃阴棚两端通风透气, 逐渐过渡到完全揭开棚膜, 最后完全揭开遮阳网. 在炼苗的同时, 可每隔10~15天追施水溶性复合肥. 苗木出圃后, 可根据苗高及长势, 对苗木进行分级并分区管理. 在实际生产中, 还可以在圃地上铺上一层地膜, 并在地膜上铺一薄层泥土, 单独进行炼苗. 本团队根据多年的工作经验还发现, 单独建立炼苗



图 4 扦插育苗及插穗圃建立. A: 扦插繁殖; B: 插穗圃; C: 炼苗圃

Figure 4 Cutting breeding and establishment of cutting orchard. A: Cutting propagation; B: cutting orchard; C: hardening seedling orchard

圃能使苗木更健壮、造林成活率高(图4C).

2 制约松树扦插成活率的内外因素

影响松树树种扦插成活率的有内部和外部两方面的因素, 内部因素主要有: 采穗母株年龄、采穗位置、插穗特性等. 影响扦插成活的外部因素主要是穗条的处理、育苗袋基质、光照、温度和(或)湿度等条件^[30~32]. 本文重点叙述一些关键的因素.

(1) 采穗母株年龄. 在一般情况下, 随着采穗母树年龄上升, 会出现扦插生根率下降、根系质量下降、生长势衰退及早期造林发育缓慢等现象. Browne等人^[33]在不同树龄北美短叶松(*Pinus banksiana*)扦插繁殖中发现, 十年生母树插穗成活率远低于二或三年生的. 尽管母树年龄效应的影响在不同松树种间存在差

异, 但大部分松树树种中, 超过10年以上的母树枝条难以扦插成活, 而10年以下的母树枝条可以扦插成活, 5年以下则成活率更高, 因此建议最好采用5年以下的母株枝条.

(2) 采穗位置. 采穗母树插穗的生根率和它在母株上的着生部位密切相关. 前人的研究表明, 松类扦插繁殖存在着明显的位置效应, 由树冠不同枝序剪取的插穗不仅在形成的植株形态有很大的差异, 生长速度也不相同, 主要原因可能是不同位置插穗的再生潜能及细胞内含物不同. 本团队发现, 在同一植株中, 下部枝条的生根率比上部枝条好; 同一枝条上, 上端的枝条比基部枝条有更高的扦插成活率. 所以, 在实际生产中, 建议多使用采穗母株的下部枝条.

(3) 插穗特性. 插穗最好选择尚未完全木质化的当年新枝. 这类枝条正在从幼嫩开始向成熟转化, 此时

的嫩枝细胞分生能力强, 伤口容易愈合并产生愈伤组织, 生根成活率高. 本团队根据多年的实验发现, 插穗长度以4~7 cm、直径在0.5~1.0 cm为宜, 带有顶芽的插穗成活率更高.

(4) 取穗的时间. 插穗生根率常随季节产生周期性变化, 季节因素有时甚至会对生根率起决定性作用. 本团队根据多年的对比实验发现, 取穗的时间以母株进入休眠、顶芽和维管形成层停止分裂时为宜, 在南方一年四季均可进行, 最适宜秋末、初春季节, 北方在9~10月份最好. 休眠期间, 蒸腾作用小, 营养物质积累多, 有利于生根.

(5) 插穗处理. 前人的研究揭示, 以吲哚乙酸、奈乙酸为主要成分, 添加微量元素及其他新型生长调节剂的促根复配试剂, 对促进针叶树种的插穗生根具有重要作用^[34~36]. 由中国林业科学研究院的王涛研究员研制出的促进插穗生根的生根粉系列, 能显著地促进植物插穗生根, 对许多树种都有很好的效果^[37]. 插穗尚未生根前不能从土壤中吸收生长发育所需要的养分, 而插穗营养状况是不定根形成的物质基础, 因此有必要在插穗生根过程中喷施一定的营养液. 营养液一般由N、P、K以及微量元素等组成. 在插穗生根期间喷施一定量的营养液有利于插穗生根, 插穗生根率、生根量、生根数都比对照有明显提高, 而且苗木根系生长发育良好, 单株鲜重和干重都较高.

3 松树扦插繁殖未来的主要研究方向

当前, 松树扦插繁殖及规模化繁育的实验主要集中在采穗母株的幼化保持、基质类型的选择、生根剂浓度的配比、扦插环境因子的调控等. 这些研究初步探明了与扦插繁殖相关的关键技术、生根机制等. 然而, 松树扦插生根的核心问题尚待进一步研究.

在扦插生产中, 年龄是限制扦插成活率的一个重要内部因子^[38,39]. 幼龄母株通常具有旺盛和通直的生长习性与较强的抗逆性, 尤其是具有良好的生根能力^[40]. 随着母株的成熟, 这些特性逐渐丧失, 插穗形成不定根的能力逐渐下降. 因此, 在今后的生产中, 首先要做好子代测定, 选出配合力高的组合重复制种, 用其全同胞种子进行育苗, 再用其幼苗扦插扩大繁殖系数.

再者, 为了克服母株的年龄效应, 插穗需要“复幼(rejuvenation)”才能重新具备根再生能力^[41,42]. 实现松类树种的复幼, 归根结底需要揭示年龄影响其发生的机制. 目前, 年龄影响松树扦插生根的研究仍集中在生理层面, 对于这一过程的分子机制的研究尚不多见. 已有研究表明, microRNA 156作为年龄因子在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的复幼中发挥了重要调控功能^[43,44], 并且年龄能够通过影响生长素合成或细胞分裂素信号输出控制拟南芥的再生能力^[45,46], 这些发现为揭示年龄调控树木再生能力的研究提供了重要启示. 今后, 应该从分子水平深入探讨采穗母株的年龄效应和位置效应, 重点揭示人工修剪的复幼机制, 为树木扦插和工厂化生产提供重要的理论指导.

虽然部分易生根树种已实现优良无性系造林, 但对于不易生根的树种仍是一个难题. 近年来, 研究者通过建立微扦插体系, 对根从头再生过程进行研究, 例如在拟南芥^[47,48]和矮牵牛(*Petunia hybrida*)^[49]中的各种不定根再生体系, 以探究植物体细胞在激素作用下发生细胞命运重编程的机制^[50]. 其中, 已经确定*AtWOX11*(WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN 11)、*AtLBD16*(LATERAL ORGAN BOUNDARIES-DOMAIN)和*AtWOX5/7*在拟南芥细胞命运转变中发挥了关键作用^[51,52], 本文推测, 这些基因可能是定向控制植物外植体再生的分子工具. 因此, 应该利用这些模式植物细胞重编程的研究理论, 设法定向地控制松树的扦插生根, 推动林木遗传改良工程的发展^[53].

除了可以尝试从分子水平控制松树扦插快繁技术, 优化促进插条生根的激素配方仍是值得关注的方向. 尽管生长素是控制不定根再生能力的核心激素^[52,54,55], 但以其为有效成分配成的生根粉对很多松类树种的效果并不显著. 近年来研究发现, 茉莉素作为伤口信号在不定根再生的早期发挥重要作用, 且其信号通路在再生后期需关闭, 这也暗示激素对于再生的时间调控是精细划分的^[56]. 因此, 在未来扦插实践中, 仍需要采用两步法或三步法外源施加激素, 进一步探究茉莉素、乙烯、脱落酸、赤霉素等其他激素与生长素在时间与剂量上的精细配比, 以研制出在生产实践中更加高效且具有普适性的新型植物生长调节剂, 从而提高不同种松树的扦插生根率, 实现树木扦插和规模化繁育的可持续发展.

参考文献

- 1 Ahuja M R, Libby W J. Clonal Forestry. Berlin: Springer-Verlag, 1993
- 2 Libby W J, Rauter R M. Advantages of clonal forestry. For Chronicle, 1984, 60: 145–149
- 3 Hou Y Z. The development trend of world forestry science and technology and the countermeasures (in Chinese). World For Res, 1994, 4: 1–9 [侯元兆. 世界林业科学技术发展趋势及对策. 世界林业研究, 1994, 4: 1–9]
- 4 Kang X Y. Cognition and suggestions on some issues related to clonal forestry: taking poplar as an example (in Chinese). J Beijing For Univ, 2017, 9: 1–7 [康向阳. 关于无性系林业若干问题的认识和建议. 北京林业大学学报, 2017, 9: 1–7]
- 5 Ma C G. Clonal forestry and clonal breeding (in Chinese). Hunan For Sci Technol, 1984, 4, 1–8 [马常耕. 无性系林业与无性系育种. 湖南林业科技, 1984, 4, 1–8]
- 6 Wang M X. Clonal forestry: idea and application (in Chinese). Eucalypt Sci Technol, 1991, 1: 6–10 [王明麻. 论无性系林业: 概念和应用. 桉树科技, 1: 6–10]
- 7 Xu Z H, Zhang X S, Su Y H, et al. Plant cell totipotency and regeneration (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2019, 49: 1282–1300 [许智宏, 张宪省, 苏英华, 等. 植物细胞全能性和再生. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 1282–1300]
- 8 Lindgren D. Advantages of clonal propagation. In: Welander M, Zhu L H, eds. Proceedings of the Workshop on High Quality Birch: Clonal Propagation and Wood Properties. Ronneby. 2001. Alnarp: Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Crop Science, 2002. 98–109
- 9 Yill-Sung P, Jan B, Hyeung-Kyu M. Vegetative Propagation of Forest Trees. Seoul: National Institute of Forest Science, 2016
- 10 Ma C G. Development strategies and present status of pine clonal forestry in the world (in Chinese). World For Res, 1994, 2: 11–18 [马常耕. 世界松类无性系林业发展策略和现状. 世界林业研究, 1994, 2: 11–18]
- 11 Witcher A L, Blythe E K, Fain G B, et al. Stem cutting propagation in whole pine tree substrates. HortTechnology, 2014, 24: 30–37
- 12 Högberg K A, Hajek J, Gailis A, et al. Practical testing of Scots pine cutting propagation—A joint Metla-Skogforsk-Silava project. BMC Proc, 2011, 5: P129
- 13 Farjon A, Filer D. An Atlas of the World's Conifers: An Analysis of Their Distribution, Biogeography, Diversity, and Conservation Status. Leiden: Brill, 2013
- 14 Lin J X, Hu Y X. Atlas of Structure of Gymnosperms (in Chinese). Beijing: Science Press, 2000 [林金星, 胡玉熹. 裸子植物结构图集. 北京: 科学出版社, 2000]
- 15 Qian B. Asexual propagation of pines (in Chinese). J Fujian For Sci Technol, 1990, 17: 51–54 [钱波. 松类的无性繁殖. 福建林业科技, 1990, 17: 51–54]
- 16 Zhang Q R, Fang C, Zhou S, et al. Cutting propagation of masson pine (in Chinese). J Cntrl South For Univ, 1993, 13: 1–7 [张全仁, 方程, 周盛, 等. 马尾松扦插繁殖技术的研究. 中南林学院学报, 1993, 13: 1–7]
- 17 Li J N, Wan X R, Zeng P S, et al. Propagation techniques of slash and loblolly pine by cuttings (in Chinese). For Res, 1993, 6: 493–498 [李江南, 万细瑞, 曾平生, 等. 湿地松、火炬松扦插繁殖技术研究. 林业科学研究, 1993, 6: 493–498]
- 18 Xue C B, Xi H J, Wang Y F, et al. Test report on cuttage technology of *Pinus tabulaeformis* (in Chinese). Shaanxi For Sci Technol, 1984, 2: 1–8 [薛崇伯, 郗宏钧, 王亚峰, 等. 油松硬枝扦插育苗技术试验报告. 陕西林业科技, 1984, 2: 1–8]
- 19 Chen X Y. Successful cutting propagation of loblolly pine and slash pine (in Chinese). For Res, 1992, 5: 208–209 [陈孝英. 火炬松、湿地松扦插繁殖成功. 林业科学研究, 1992, 5: 208–209]
- 20 Ren J R, Miao S L. Study on cutting propagation technology of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* (in Chinese). Shanxi For Sci Technol, 1996, 3: 7–11 [任建茹, 苗世龙. 樟子松扦插繁殖技术的研究. 山西林业科技, 1996, 3: 7–11]
- 21 Pu C B, Shen Y X, Liu W H, et al. Study on the situation of cuttings and the capacity of root growth for *Pinus koraiensis* (in Chinese). For Sci Technol, 1995, 20: 7–9 [朴楚炳, 申云孝, 刘文和, 等. 红松插穗的条件和生根能力关系的研究. 林业科技, 1995, 20: 7–9]
- 22 Song Y Q, Zhou K X, Yu X H, et al. A brief report on cutting experiment of late pine (in Chinese). Jiangxi For Sci Technol, 1992, 4: 35–36 [宋永庆, 周克熙, 余翔华, 等. 晚松扦插试验简报. 江西林业科技, 1992, 4: 35–36]
- 23 Zhang X S, Ji N, Zhou Z L, et al. Study on the asexual propagation of slash and loblolly pine in Guizhou province (in Chinese). Guizhou For Sci Technol, 1997, 25: 44–46 [张晓珊, 姬宁, 周竹林, 等. 贵州省湿地松、火炬松无性繁殖技术研究. 贵州林业科技, 1997, 25: 44–46]
- 24 Lin C M, Peng G M, Huang Z Y, et al. Dynamic effects of root purging on growth and root morphology in *P. elliotii*×*P. caribaea* cuttings (in

- Chinese). *For Res Manag*, 2019, 3: 118–123 [林昌明, 彭冠明, 黄增悦, 等. 控根对湿加松扦插苗生长与根系形态的动态影响. *林业资源管理*, 2019, 3: 118–123]
- 25 Liu Y, Tang H Y, Jia P, et al. Technology of cutting seedling raising of *Pinus kesiya* var. *langbianensis* (in Chinese). *Hunan For Sci Technol*, 2015, 42: 65–69 [刘悦, 唐红燕, 贾平, 等. 思茅松扦插育苗技术研究. *湖南林业科技*, 2015, 42: 65–69]
 - 26 Zhang J. Thoughts on cutting propagation technology of masson pine clones in Chongqing (in Chinese). *Agri Technol*, 2018, 38: 199 [张俊. 重庆地区马尾松无性系扦插繁殖技术的思考. *农业与技术*, 2018, 38: 199]
 - 27 Wang X, Liu J C, Dai X F. Cuttage technology of *Pinus bungeana* (in Chinese). *Sci Silva Sin*, 2016, 4: 123 [王霞, 刘剑丛, 戴小芬. 白皮松扦插育苗技术. *林业科学*, 2016, 4: 123]
 - 28 Deng G X, Zeng D X, Shi B, et al. Study on the construction technology of scion garden of Simao pine (in Chinese). *Pract For Technol*, 2014, 9: 73–76 [邓桂香, 曾德贤, 施彬, 等. 思茅松采穗圃营建技术研究. *育苗技术*, 2014, 9: 73–76]
 - 29 Lin J, Huang S W, Huang Y Q, et al. Construction and management techniques of scion garden of *P. elliottii*×*P. caribaea* (in Chinese). *Dev For Sci Technol*, 2007, 21: 104–105 [林军, 黄少伟, 黄永权, 等. 湿加松采穗圃的营建与管理技术. *林业科技开发*, 2007, 21: 104–105]
 - 30 Zhao X M, Huo C F, Shen H L. Review on physiological and environmental factors for rooted cuttings of forest trees (in Chinese). *World For Res*, 2007, 5: 12–16 [赵晓敏, 霍常富, 沈海龙. 影响林木插条生根的内部及环境因子研究综述. *世界林业研究*, 2007, 5: 12–16]
 - 31 Zhang X, Li T S, Duan A A. Research development of cutting breeding techniques for *Pinus* genus in China and related countermeasures (in Chinese). *J Southwest For Coll*, 2004, 3: 67–80 [张兴, 李桐森, 段安安. 国内松树扦插技术研究进展及对策. *西南林学院学报*, 2004, 3: 67–80]
 - 32 Ragonezi C, Klimaszevska K, Castro M R, et al. Adventitious rooting of conifers: influence of physical and chemical factors. *Trees*, 2010, 24: 975–992
 - 33 Browne R D, Davidson C G, Steeves T A, et al. Effects of ortet age on adventitious rooting of jack pine (*Pinus banksiana*) long-shoot cuttings. *Can J For Res* 1997, 27: 91–96
 - 34 Zhou X C, Pan B L, Zhang H G, et al. Study on rooting of twig cuttings of larch (in Chinese). *For Sci Technol*, 1991, 16: 1–5 [周显昌, 潘本立, 张含国, 等. 落叶松嫩枝扦插的研究. *林业科技*, 1991, 16: 1–5]
 - 35 Hinesley L E, Blazich F A. Influence of postseverance treatments on the rooting capacity of Fraser fir stem cuttings. *Can J For Res*, 2011, 11: 317–324
 - 36 Han B W, Shao L M, Chen H B. *Plant Growth Substance* (in Chinese). Beijing: Science Press, 1987 [韩碧文, 邵莉楣, 陈虎保. 植物生长物质. 北京: 科学出版社, 1987]
 - 37 Li L, Zhang G F, Jiang Q K. Effect of ABT on softwood cutting rooting in *Liriodendron chinese*×*L.tulipifera* (in Chinese). *J Shandong For Technol*, 2017, 2: 57–59 [李磊, 张广峰, 姜仟坤. ABT生根粉对杂交鹅掌楸嫩枝扦插生根的影响. *山东林业科技*, 2017, 2: 57–59]
 - 38 Ji K S, Wang Z R, Chen T H, et al. A study on rooting ability variation of masson pine (*Pinus massoniana* Lamb.) cuttings (in Chinese). *J Nanjing For Univ*, 1998, 23: 66–70 [季孔庶, 王章荣, 陈天华, 等. 马尾松插穗生根能力变异的研究. *南京林业大学学报*, 1998, 23: 66–70]
 - 39 Zhu Z T, Sheng Y P. On Ageing of trees: juvenility, maturity, their relations and utilization (in Chinese). *J Beijing For Univ*, 1992, 14: 92–103 [朱之悌, 盛莹萍. 论树木的老化——幼年性、成年性、相互关系及其利用. *北京林业大学学报*, 1992, 14: 92–103]
 - 40 Bonga J M. Clonal propagation of mature trees: problems and possible solutions. In: Bonga J M, Durzan D J, eds. *Cell and Tissue Culture in Forestry*. Dordrecht: Springer, 1987. 249–271
 - 41 Wendling I, Trueman S J, Xavier A. Maturation and related aspects in clonal forestry—part II: reinvigoration, rejuvenation and juvenility maintenance. *New Fors*, 2014, 45: 473–486
 - 42 Pei D, Gu R S. A review on the rejuvenation of mature trees (in Chinese). *Chin Bull Bot*, 2005, 22: 753–760 [裴东, 谷瑞升. 树木复幼的研究概述. *植物学通报*, 2005, 22: 753–760]
 - 43 Xu M, Hu T, Zhao J, et al. Developmental functions of miR156-regulated SQUAMOSA PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE (SPL) genes in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genet*, 2016, 12: e1006263
 - 44 Ye B B, Zhang K, Wang J W. The role of miR156 in rejuvenation in *Arabidopsis thaliana*. *J Integr Plant Biol*, 2020, 62: 550–555
 - 45 Ye B B, Shang G D, Pan Y, et al. AP2/ERF Transcription factors integrate age and wound signals for root regeneration. *Plant Cell*, 2020, 32: 226–241
 - 46 Zhang T Q, Lian H, Tang H, et al. An intrinsic microRNA timer regulates progressive decline in shoot regenerative capacity in plants. *Plant Cell*, 2015, 27: 349–360
 - 47 da Rocha Correa L, Troleis J, Mastroberti A A, et al. Distinct modes of adventitious rooting in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biol*, 2011, 14: 100–

- 48 Chen X, Qu Y, Sheng L, et al. A simple method suitable to study *de novo* root organogenesis. [Front Plant Sci](#), 2014, 5: 208
- 49 Druege U, Franken P, Hajirezaei M R. Plant hormone homeostasis, signaling, and function during adventitious root formation in cuttings. [Front Plant Sci](#), 2016, 7: 381
- 50 Xu L. *De novo* root regeneration from leaf explants: Wounding, auxin, and cell fate transition. [Curr Opin Plant Biol](#), 2018, 41: 39–45
- 51 Hu X, Xu L. Transcription factors WOX11/12 directly activate *WOX5/7* to promote root primordia initiation and organogenesis. [Plant Physiol](#), 2016, 172: 2363–2373
- 52 Liu J, Sheng L, Xu Y, et al. *WOX11* and *12* are involved in the first-step cell fate transition during *de novo* root organogenesis in *Arabidopsis*. [Plant Cell](#), 2014, 26: 1081–1093
- 53 Zhang S G, Qi L W, Li L G, et al. Overview on the genetic basis of tree improvement in China (in Chinese). *China Bas Sci*, 2016, 2: 61–66 [张守攻, 齐力旺, 李来庚, 等. 中国林木良种培育的遗传基础研究概览. *中国基础科学*, 2016, 2: 61–66]
- 54 Chen L, Tong J, Xiao L, et al. *YUCCA*-mediated auxin biogenesis is required for cell fate transition occurring during *de novo* root organogenesis in *Arabidopsis*. [J Exp Bot](#), 2016, 67: 4273–4284
- 55 Sun B, Chen L, Liu J, et al. TAA family contributes to auxin production during *de novo* regeneration of adventitious roots from *Arabidopsis* leaf explants. [Sci Bull](#), 2016, 61: 1728–1731
- 56 Zhang G, Zhao F, Chen L, et al. Jasmonate-mediated wound signalling promotes plant regeneration. [Nat Plants](#), 2019, 5: 491–497