

榧树属植物的无性繁殖技术研究进展

王小河 辜夕容 李杰 崔瑶

(西南大学资源环境学院, 重庆 400715)

摘要: 榧树属植物现存 7 种, 有性生殖障碍大, 野生种质资源稀少, 多为渐危至濒危的重点保护植物。无性繁殖是扩大种群规模, 保护及开发利用该属植物的必要前提, 目前所用技术主要是嫁接、组织培养和扦插。其中, 嫁接成功率受接穗与砧木的亲合力及活力、嫁接方法与嫁接时期等影响; 组织培养效果与植物基因型、外植体类型及取材时间、基本培养基种类、激素种类及浓度、外源添加物、培养环境等密切相关; 扦插生根率高低与插穗类型、扦插时期、扦插基质, 外源激素的种类、浓度和处理时间以及扦插后管理等密切相关。未来还需继续加强无性繁殖技术研究, 并探索其机理, 从根源上解决榧树属植物无性繁殖难题, 全面推进无性繁殖技术在榧树属植物种群扩大中的应用。

关键词: 榧树属; 快速繁殖; 扦插; 嫁接; 组织培养

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2020-0155

Review on Vegetative Propagation Techniques of *Torreya* Arn.

WANG Xiao-he GU Xi-rong LI Jie CUI Yao

(College of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400715)

Abstract: There are 7 species of genus *Torreya* in existence, with large barriers of sexual reproduction and scarce wild germplasm resources. Most of them are key protected plants that are gradually endangered to endangered. Asexual reproduction is an essential prerequisite for expanding the population size, protecting, developing and using this genus. The current techniques used are mainly grafting, tissue culture and cuttings. Among them, the success rate of grafting is affected by the affinity and vigor of scion and rootstock, grafting method and grafting period, etc.; tissue culture effect are closely related to plant genotype, explant type and material extraction time, basic medium type, hormone type and concentration, exogenous additives and culture environment; the rooting rate of cuttings is closely related to cutting type, cutting period, cutting substrate, the type, concentration and treatment time of exogenous hormones, and management after cutting. In the future, it is necessary to continue to strengthen the research on asexual reproduction technology, and to explore its mechanism, thus to fundamentally solve the problem of asexual reproduction of the genus *Torreya*, and finally to comprehensively promote the application of asexual reproduction technology in the expansion of the population of genus *Torreya*.

Key words: *Torreya* Arn; rapid propagation; cutting; graft; tissue culture

榧树属 (*Torreya* Arn.), 为裸子植物门 (Gymnospermae) 红豆杉科 (Taxaceae) 常绿乔木, 叶交叉对生或近对生, 基部扭转排成两列, 条形或条状披针形, 坚硬, 先端有刺状尖头, 基部下延生长, 上面微拱凸, 中脉不明显或微明显, 下面有两条较窄的气孔带, 横切面维管束之下方有 1 个树脂道, 雌

雄异株, 稀同株; 雄球花单生叶腋, 椭圆形或短圆柱形, 有短梗, 雄蕊排列成 4-8 轮, 每轮 4 枚, 各有 4 (稀 3) 个向外一边排列有背腹面区别的下垂的花药, 药室纵裂, 药隔上部边缘有细缺齿; 雌球花无梗, 两个成对生于叶腋, 每一雌球花具两对交叉对生的苞片和一枚侧生的苞片, 胚珠 1 个, 直立,

收稿日期: 2020-02-22

基金项目: 重庆市林业科技兴林攻关项目 (渝林科研 2016-7)

作者简介: 王小河, 男, 硕士研究生, 研究方向: 经济林培育与林业生物技术; E-mail: swuwxh@qq.com

通讯作者: 辜夕容, 女, 博士, 副教授, 研究方向: 经济林培育与林业生物技术; E-mail: gxr0956@163.com

生于漏斗状珠托上，通常仅一个雌球花发育，受精后珠托增大发育成肉质假种皮。种子第二年秋季成熟，核果状，全部包于肉质假种皮中，基部有宿存的苞片，胚乳略内皱或周围向内深皱，或胚乳具两条纵槽而周围向内深皱，发芽时子叶不出土^[1]。榧树属植物现存7种^[2]，其中北美2种〔佛罗里达榧(*T. taxifolia* Am.)和加州榧(*T. californica*)〕，日本1种〔日本榧(*T. nucifera* (L.) Sieb. et Zucc.)〕，我国4种〔榧树(*T. grandis*，栽培种为香榧(*T. grandis* cv. *Merrillii*))、巴山榧树(*T. fargesii franch*)、长叶榧树(*T. jackii*)和云南榧树(*T. yunnanensis*)〕。该属植物形态优美、木材结构紧密，是良好的观赏和用材树种^[1]。而且日本榧和香榧的种仁可入药，有化痰、止咳、润肺、明目、杀虫、杀菌、改善脂质代谢的功效^[3-5]，炒熟后酥脆可口，营养丰富，香味独特；提取的香榧油可预防血管硬化、冠心病，是集药用、果用、油用、观赏为一体的优良干果经济树种^[3-6]。香榧种仁年产值每公顷可达15万元–45万元^[7-8]，具有良好的经济效益。

然而，榧树属植物现存资源稀少，多为渐危至濒危状态。如巴山榧树为渐危植物^[9]，长叶榧树濒临灭绝^[10]，它们与云南榧树一起被列为我国二级重点保护野生植物^[9, 11-12]；佛罗里达榧也处于濒危状态，被认为是北美最稀有的针叶树^[13-14]；加州榧树更是即将消失^[15]。种群自然分布区域狭窄，密度小，生长环境恶劣，生殖障碍大，开花结实率低，加上种子后熟，天然下种后出苗慢，成苗率低等，是导致榧树属植物渐危或濒危的主要原因^[4, 9-11, 14-16]。克服其繁育难题，在短期内扩大其种群规模，是保护榧树属植物以及开展后期研究利用的必要前提。由于种子稀少且难以获得，人们对榧树属植物主要采取无性繁殖的方式，目前集中于嫁接、组织培养和扦插3种技术的研究，且香榧是其中研究得最多的榧树属树种。

1 榧树属植物的嫁接技术

嫁接是将接穗与砧木相互结合，使它们愈合生长在一起并发育成完整植株的方法。接穗与砧木的亲合力及活力，嫁接方法与嫁接时期等都会影响榧树属植物的嫁接成功率。

1.1 接穗与砧木的亲合力

亲合力是影响嫁接能否成功的主要因素之一。接穗和砧木结合时，会彼此识别和适应内部组织结构、遗传性质和生理特性^[17]。一般而言，两者亲缘关系越近，亲合力越强，越能相互愈合成为完整植株，增加嫁接成功可能性^[18]。如杜敏红等^[19]以来自于18个地方的接穗嫁接浙江东阳的3年生香榧实生苗发现，接穗来源显著影响嫁接成功率，这可能与接穗和砧木间的亲缘关系远近有关^[18-20]。

1.2 接穗与砧木的活力

榧树属植物嫁接时，选取的接穗多从树冠发达的盛产期优树上获得，砧木则多为1–2年生或2–3年生榧树实生幼苗，也有进行高接换种的大树^[21-28]。此外，近年来人们开始探索以胚根萌发后的种子为砧木的胚枝嫁接方式^[29]，或者以组织培养的嫩枝作接穗的微型嫁接方式^[30-31]。无论哪一种嫁接方式，接穗与砧木活力的高低会直接影响到嫁接成功率。

1.2.1 砧木活力 砧木活力对嫁接愈合率及嫁接苗生长都有显著影响。砧木的年龄越小其活力越强，则嫁接越易成功。如郭钦标等^[32]发现，以胚根萌发后的种子为砧木得到的嫁接苗根系发达，苗木粗壮；金航标等^[31]用4种年龄的实生苗为砧木进行嫁接发现，3月龄砧木的嫁接后成活率可达86.67%，而6月龄、1年生和2年生砧木的嫁接成活率分别依次降低至68.33%、31.67%和6.67%。但也有研究发现1年生和2年生砧木对嫁接成活率无显著影响，但两种嫁接苗的生长差异明显，1年生砧木嫁接苗生长量不如2年生砧木嫁接苗^[26]。

1.2.2 穗条活力 穗条活力主要受枝龄的影响。榧树嫁接用枝条多为树冠中上部的直立、粗壮、顶芽健全、组织充实的1年生或2年生枝硬枝，也有未形成顶芽的嫩梢^[29]、半木质化嫩梢^[24]和组织培养的嫩枝^[28, 30-31]。吴连海等^[28]发现，1年生枝和嫩枝接穗的活力高于2年生枝，前者的嫁接成活率可达85%以上，而后者仅为40%，建议不以2年生枝为接穗。虽然穗条粗细、顶枝侧枝对嫁接成活率无显著影响，但穗条粗的新梢生长量大^[33]；而顶枝的枝条向上且冠幅好，侧枝斜向生长严重^[32]。因此，为有利于穗条的后期快速生长并保持良好树冠，应

尽量选择较粗的顶枝作嫁接用穗条。

1.3 嫁接方法

可用于榧树属植物的嫁接方法很多,有劈接^[23, 25, 29-34]、切接^[21-22, 30]、切腹接^[25, 29-30, 33]、贴枝接^[28]、挖骨皮接^[21, 34]、挑皮接^[21]、钻孔接^[29]和根接^[25]等,其中常用的是劈接和切接。嫁接方法的差异会显著影响嫁接成活率和嫁接苗的生长。如谷红霞等^[29]比较了劈接、钻孔接和切腹接3种方法后发现,劈接法在香榧嫁接苗的成活率、接穗萌芽动态、接穗生长量以及嫁接工效上具有明显优势,其嫁接成活率可达89.7%;吴连海等^[28]比较了贴枝接和劈接发现,贴枝接的嫁接成活率、新梢抽生数、新梢个数、新梢生长量等都高于劈接,前者的嫁接成活率达到90.58%,而后者为76.67%。

1.4 嫁接时期

榧树属植物喜温凉湿润气候,幼年时期喜阴,不耐强光和高温。嫁接时的温度、湿度和光照等都会影响榧树属植物的嫁接成活率。每年春季为榧树形成层活跃时期,因而多数研究发现^[21, 23-24, 26, 28-29, 31, 33],每年的2-4月为香榧的嫁接适宜期,此时温度、湿度和光照都有利于砧穗愈合,过早或过晚都不利于嫁接成活。如吴连海等^[28]发现,在2-4月间的嫁接时期对嫁接成活率无显著影响,但随嫁接时间推迟新梢生长量减小;庄观山^[24]认为,香榧的嫁接时期以“惊蛰”至3月底最为适宜,此时接穗未绽芽,适合嫁接。

榧树属植物虽然喜湿润,但若嫁接时为雨天或嫁接后短期有降雨,则不利于嫁接苗的成活。如阳桂平等^[26]发现,晴天嫁接的成活率在91.5%以上,明显高于雨天嫁接或嫁接后1 h内有降雨的成活率(61.5%-77.3%),因雨天易使嫁接面水分过多,增加病菌感染机率,不利于砧穗愈合。此外,庄观山^[24]认为嫁接后适当遮荫有利于嫁接成活,但吴连海等^[28]发现嫁接枝用箬叶包扎防晒对嫁接成活率无明显作用。

2 榧树属植物的组织培养

组织培养因能保持母体植株的优良遗传特性、繁殖系数高、繁殖速度快,且能使繁殖材料在短期内恢复幼态等优点而广泛利用于植物的无性繁殖。

近年来,不少学者开展了一些榧树属植物如香榧、佛罗里达榧、云南榧树的组织培养研究,其中部分获得成功。在这些研究中发现,基因型、外植体类型与取材时间、基本培养基、激素种类及浓度、外源添加物、培养环境等都会影响榧树属植物的组织培养效果。

2.1 基因型

榧树属植物的基因型显著影响组织培养效果。如Ma等^[14]离体培养佛罗里达榧6个株系的未成熟合子胚后发现,各个株系的离体胚萌发率从64%到82%不等,存在明显差异;陈怡和刘海琳^[4]以榧树11个品系进行组织培养,发现组织培养效果因品种不同而异:雄榧的愈伤组织诱导率与分化率、茎段不定芽诱导率、不定芽生根率都最高,分别达到69%与5.6%、73.3%、46.7%,并且得出榧树各基因型在组织、器官的再生能力上具有同一性,即愈伤组织诱导与分化能力强的品系其不定芽诱导和生根能力也强。刘海琳等^[35]还发现,经选育出来的产量高、品质优、生长健壮的优良品系在组培时也有较强的生长势和茎段再生能力。此外,不同基因型所用的植物生长调节剂种类和浓度、生根所需时间与不定根生长量等方面也存在差异^[4]。

2.2 外植体类型与取材时间

在榧树属植物的组织培养研究中,常用的外植体类型有未成熟合子胚^[36-37]、茎段^[30-31, 35, 38-39]、叶和芽^[30, 38]等。外植体类型不同其组织培养效果不一,以未成熟合子胚和茎段为外植体的培养效果较好。如Ma等^[14]以佛罗里达榧的未成熟合子胚诱导出体胚;项伟波等^[36-37]以香榧未成熟合子胚为外植体,成功诱导出愈伤组织并分化出丛生棒状体胚;王辉^[38]以香榧的叶、芽、茎段为外植体诱导愈伤组织,发现茎段的诱导率最高,且形成的愈伤组织可继代增殖、诱导出丛生芽并生根,而由叶或芽诱导出的愈伤组织易褐化死亡致不能继代;陈怡等^[4]、刘海琳等^[35]、金航标等^[30-31]等也都以香榧茎段为外植体成功诱导出愈伤组织或不定芽。

此外,外植体的取材时间也明显影响组织培养效果,以榧树属植物生理活性强、生长旺盛时期较好。如刘海琳等^[35]于4月、6月、10月和12月分别采

集香榧茎段进行组织培养发现,以4月下旬到6月中旬期间的茎段不定芽分化时间最短,生长速度最快;金航标^[30]在4月、7月、11月分别采集香榧茎段作组织培养,同样发现4月比7月和11月采集的茎段有更高的腋芽诱导率。

2.3 基本培养基

榧树属植物组织培养用到的培养基有多种,包括B₅、MS、WPM、SH、LM、DCR、BM、White和BW^[30, 35-39]等,不同的外植体所适宜的基本培养基种类有所差异。如香榧茎段在B₅、1/2B₅、MS培养基上均能诱导分化出丛生芽,但在B₅培养基上的诱导效果好于1/2B₅和MS培养基^[30];刘海琳等^[35]、金航标等^[30]也发现B₅培养基更适于香榧茎段腋芽的诱导,而MS培养基则较适于腋芽的继代培养;符荣等^[39]则认为WPM培养基有利于降低云南榧树的外植体污染率。对于未成熟合子胚的培养,不同榧树属植物适宜的培养基有异:SH培养基适宜于香榧未成熟合子胚的萌发^[36],针叶树培养基可用于佛罗里达榧未成熟合子胚的培养^[14]。

2.4 激素种类和浓度

培养基中添加的激素种类和浓度对外植体诱导与分化、无根芽苗的继代增殖和生根培养都非常重要。在榧树属植物的组织培养中,常用的植物激素有2,4-D、IBA、NAA、BA、KT、BR、ABA、GA等^[14, 30-31, 35-39],其中BR、ABA和GA主要用于未成熟合子胚的培养^[14, 36]。适宜的激素种类和浓度配比因树种、外植体和培养阶段不同而异。如王辉^[38]发现,香榧叶片在KT 0.5 mg/L+ 2,4-D 0.5 mg/L的激素组合时出愈率最高,可达81.7%,芽在KT 0.5 mg/L+ 2,4-D 2.0 mg/L时的出愈率最高,可达79.8%,而茎段在KT 0.1 mg/L+ IBA 0.8 mg/L时出愈率最高,达84.2%;茎段愈伤组织继代增殖以BA 0.5 mg/L+ 2,4-D 0.5 mg/L,丛生芽发生则以BA 0.1 mg/L+ NAA 2.0 mg/L为宜;茎段腋芽诱导在KT 0.1 mg/L+ NAA 2.0 mg/L时诱导率最高,可达144%。刘海琳等^[35]发现KT 0.1 mg/L+ IBA 0.5 mg/L适于诱导茎段不定芽,IBA 0.1 mg/L适于不定芽生根。金航标等^[30]发现香榧茎段的腋芽诱导适于BA 0.1 mg/L+ NAA 0.5 mg/L+

IBA 1.0 mg/L,腋芽继代适于BA 1.0 mg/L+ NAA 0.1 mg/L,愈伤组织诱导的最适组合则为2,4-D 1.0 mg/L+ BA 0.1 mg/L。相对于茎段培养,榧树属植物的未成熟合子胚培养所用的激素种类和配比明显不同。如Ma等^[14]启动培养佛罗里达榧未成熟合子胚时用到的激素种类和配比为2,4-D 0.5 mmol/L+ 6-BA 0.2 mmol/L+ KT 0.2 mmol/L+ BR 0.1 mmol/L+ ABA 3.8 mmol/L,而用于其体胚萌发的为ABA 37.8 μmol/L+ BR 0.1 μmol/L;而项伟波等^[36-37]仅用一种激素即NAA 0.1 mg/L就可诱导香榧未成熟合子胚产生愈伤组织并分化出丛生棒状体胚。

2.5 外源添加物

香榧、巴山榧、佛罗里达榧等含有香榧酯、18-氧弥罗松酚、18-羟基弥罗松酚、花柏酚、4-epiagathadial等较多的酚类物质^[3],在组织培养过程中易褐变死亡^[30]。因此,在培养基中往往通过添加活性炭等物质来降低褐变率,且添加的浓度因榧树属植物种类、外植体类型、培养阶段而异,多为800 mg/L。如榧树的11个品系中,多数品系在含800 mg/L活性炭的培养基中褐变率较低,但两性榧、米榧和细榧仍易褐变^[4];由香榧茎段诱导的愈伤组织能在含800 mg/L活性炭的培养基上继代增殖,但由叶和芽诱导的愈伤组织却仍褐变死亡^[30];香榧未成熟合子胚在含500 mg/L活性炭的培养基上即可诱导出愈伤组织并产生原胚,在含400 mg/L活性炭的培养基上可促萌^[30];而在佛罗里达榧未成熟合子胚培养中,添加的活性炭浓度在诱导阶段为250 mg/L,在体胚发生阶段为1 000 mg/L^[14]。

此外,在佛罗里达榧或香榧的未成熟合子胚培养时,还在培养基中添加有乙磺酸、丙酮酸、谷氨酰胺、水解酪蛋白等外源物质^[14]。

2.6 培养环境

榧树属植物为慢生树种,喜温凉湿润气候,细胞分裂生长缓慢^[40]。组织培养时若能给予适当的低温并弱光处理,可减轻褐变率,有利于外植体成活。如刘海琳等^[35]发现,将香榧茎段接种后,先4℃低温处理3 d,再置于温度18-22℃和光照强度400 lx的弱光照培养箱中培养,其不定芽诱导率明显比常

温 $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 和光照强度 $1\ 600\ \text{lx}$ 下的高。

3 榧树属植物的扦插技术

扦插繁殖是快速繁育苗木的常规技术,广泛用于珍稀濒危植物的无性繁殖。在榧树属植物的扦插繁殖中,影响因素有很多,包括植物种类或品系,采穗母树的年龄,插穗年龄、长度、粗度与留叶量等内在因素,以及扦插基质、插条预处理方式、扦插后管理等外在因素。

3.1 插穗选择与处理

榧树属植物插穗一般从生长健壮、无病虫害、无机械损伤的优树树冠外围中上部健壮枝条中选取,采集后用湿毛巾包裹以防止插穗失水和氧化。插穗的年龄、长度、粗度、留叶量等都会影响扦插生根率。

3.1.1 插穗年龄 多数研究认为,枝条越嫩,其生长素含量越高,生根率也越高,以半木质化的当年生嫩枝或木质化的1年生带踵枝作插条较好,2年生以上老枝发根困难,不宜用作扦插^[41]。如巴山榧树插条的生根率为1年生枝 > 2年生枝,3年生插穗基本不生根^[42];日本榧的1年生越冬木质化带节踵枝^[43-44]、香榧的当年生半木质化带节踵枝^[41]、云南榧树的当年生木质化枝^[45]以及长叶榧树的1年生越冬木质化枝^[12]都有较高的扦插生根率。

3.1.2 插条粗度与长度 扦插初期插条无根,不能吸收养分供其生长发育,此时插条自身贮藏的营养物质越多,越有利于生根^[41]。因此,选取的插穗发育越健壮充实,其生根率越高,而且插穗太短太细都不利于成苗。在香榧嫩枝扦插中,郭维华^[46]比较了3种不同粗度插穗的扦插试验结果,发现插条越粗,长势越好,建议选0.3 cm以上粗度的枝条作插穗。榧树属植物节间普遍较短,所用插条长度多12-15 cm。但何小弟等^[43-44]比较了5 cm和10 cm两种长度对日本榧扦插的影响,发现5 cm短枝的发育年龄较轻,木质化程度低,比10 cm长枝有更高的生根率,建议以短枝作插条以提高生根率。

3.1.3 留叶量 插条上的叶片和芽能利用光能制造生根所需养分,但叶量过多可能导致蒸腾失水量大,引起插条干枯死亡,反而不利于生根^[46]。因此,留叶量的多寡对插条生根率有显著影响。香榧、云南榧树在扦插时,多保留上端约2/3叶量,有利于插

条生根和成活^[46-48]。

3.2 扦插时期

榧树属植物在春季开始抽枝,之后进入旺盛生长期,6-7月为形成层活动旺盛期,在秋、冬季(10月至第二年2月)进入相对休眠期^[17],而且嫩枝的生长素含量高于休眠期^[17]。在6月下旬至7月上旬,榧树属植物的新梢发育已基本完成,此时顶芽形成,枝条处于半木质化,正是生长素含量较高且形成层活动旺盛期^[49]。因此,在春、夏、秋、冬4个季节中,夏季的扦插成活率和生根率都高于其他3季^[50],这也是大多数研究选择6月至7月扦插香榧的重要原因^[46]。

3.3 扦插基质

基质是插条成活的关键之一,良好的通气、保水、保肥和保温性能是对扦插基质的基本要求^[17],这也是扦插技术中研究得较多的因素之一。榧树属植物多为浅根性树种,具肉质根,须根多,表皮上分布有多而大的气孔,喜通透性好的基质^[51]。常用的扦插基质有蛭石、珍珠岩、河沙、园土、泥炭土、草炭、黄心土等,其中河沙因通透性较好且易得,在榧树属植物特别是香榧的扦插中应用较多,扦插效果较好,若配以保水保肥能力强的黄心土或黄壤土等,则更能提高扦插成活率和生根率。如王俊杰等^[52]用粗河砂:黄心土=8:2,粗河砂、黄心土3种基质扦插香榧发现,粗河砂:黄心土=8:2的基质上插条生根率最高,达75.8%,其次为粗河砂,为70.4%,最差的是黄心土,仅为10.2%;李柏奇^[49]以河沙、黄壤土和泥炭土扦插香榧发现,河沙中插条生根率最高,可达68.9%。其它基质如蛭石、珍珠岩等虽然通透性较好,但保水保肥能力不足,插条在其中虽能生根,但生根率较低。如尚进等^[42]比较了泥炭土、蛭石、园土及3种混合(泥炭土:蛭石:园土=3:1:1)共4种基质对巴山榧插条生根的影响后发现,混合基质中的插条生根率、生根数和根长等都显著优于单独的3种基质,生根率可达51.1%;李鹏等^[53]以5种基质(草炭:珍珠岩=3:1、河沙:园土=1:1、珍珠岩:园土:草炭=1:1:1、河沙:园土:草炭=1:1:1、下垫粗煤渣并上铺砷糠灰)扦插香榧,发现草炭:珍

珠岩=3:1基质中生根率最高,可达54.1%;金侯定等^[41]比较了泥炭:珍珠岩:蛭石=1:1:1、泥炭:珍珠岩:蛭石=1:2:1、泥炭:珍珠岩:蛭石=1:4:1、泥炭:珍珠岩:蛭石=1:8:1、泥炭:珍珠岩:蛭石:稻壳炭=1:3:1:1共5种基质对香榿扦插的影响,发现泥炭:珍珠岩:蛭石=1:1:1基质的含水量最高,在其中的插条生根率、成活率、抽稍率、侧根数、生根指数都高于其它4种基质,生根率为23.3%。

3.4 外源激素的种类、浓度和处理时间

外源激素能促进插穗薄壁细胞内贮藏的淀粉粒转化为水溶性糖,提高细胞的渗透压和吸水压,使细胞内水分含量迅速提高、体积膨大、皮部变软,同时细胞中酶活性提高、呼吸作用增强、原生质膜透性增加、原生质黏性降低而流动加快,合成和分解代谢活动维持到较高水平。这些使原有的已成熟细胞变得活跃,重新具有分生和分化能力而形成愈伤组织^[17]。因此,使用适宜的外源激素可以促进插穗根原基的诱导和不定根的生长,提高插条生根能力^[17]。在榿树属植物扦插中常用的外源激素有NAA^[41, 43-45, 49, 53]、IBA^[41, 49, 52-53]、IAA^[43-44, 49]、ABT^[41, 46]等,其中使用得较多的是NAA。所用激素浓度和处理时间因植物种类、激素种类而异,一般浓度高时处理时间短,浓度低时处理时间长。如香榿插条用NAA 2 000 mg/L浸泡基端10s,生根率可达72.1%^[53],NAA 100-200 mg/L处理20 min,生根率为64.4%-55.6%^[41],6号ABT生根粉速蘸后的翌年保存率为83%^[41, 47],NAA 1 000-1 500 mg/L处理10 s可使生根率达70.5%-72.2%^[49];巴山榿插条用ABT 1 000 mg/L+IBA 200 mg/L处理40 min,生根率为75.5%^[42];日本榿插条用NAA 2 000 mg/L浸泡基端10 s,生根率为68.6%^[44];云南榿树插条用1 000 mg/L NAA处理30 min,生根效果较好^[45]。

3.5 扦插后管理

插条在生根前失水干枯是扦插失败的主要原因之一^[41]。因此,保水保湿并降低蒸腾作用是扦插后管理技术的关键。榿树属植物喜温凉湿润,幼年时喜阴,不耐强光和高温,在扦插后需注意对湿度、温度和光照的管理。一般而言,扦插后第一次应浇

透水^[45-46, 49-50, 53],以固定插穗,减少插穗与基质间的孔隙,使之紧密结合;之后在有条件时尽量使用自动化喷灌设施,可选用全日照迷雾喷施^[41, 44],湿度控制在50%-100%^[41, 50];无条件时增加喷灌次数来维持较高的空气湿度和基质水分,保持插条活力以利于生根^[45-46]。此外,插床温度控制在20-25℃范围内^[41, 45, 48, 53],4月底后需搭荫棚或遮阳网遮荫,透光率在25%-50%^[41, 53],以防止强光照射。

需注意的是,插穗自带病菌或插床湿度较高时都易发生病菌感染。可从两方面进行防治:一是插条消毒灭菌处理,可用1%的高锰酸钾溶液浸泡插条基部15 min^[45],或0.125%多菌灵(25%有效含量)浸泡插条2 min^[41],或0.5%波尔多液喷施插条^[47],或1 000倍多菌灵喷施消毒^[45];二是土壤消毒处理,可用2%硫酸亚铁^[47-48, 52]、敌克松^[46]或1 500倍多菌灵水溶液喷雾防治^[46]。此外,每周使用多菌灵800倍液喷施一次插条^[45],也能有效预防病害。

4 榿树属植物无性繁殖技术研究中存在的问题与建议

目前对榿树属植物的无性繁殖技术研究已取得较大进展,部分技术较为成熟且在生产上已得到广泛应用,为该属植物的保护和开发利用提供了种苗保障。然而,为更好更快地繁育出榿树属植物的良种壮苗,仍有部分问题亟待解决。

4.1 组织培养技术和扦插技术还有待提高

在常用的3种无性繁殖技术中,嫁接技术较为成熟且应用最广。而组织培养技术和扦插技术基本上还停留在摸索阶段。组织培养技术中的愈伤组织再分化、褐化与生根问题,以及扦插技术中的生根率低、生根时间长、扦插苗偏冠等问题仍未有效解决。因此,未来还应继续探索解决这些问题的方法,以能尽快推广应用组织培养技术和扦插技术。

4.2 除香榿外的其他榿树属植物的无性繁殖技术亟需探索

在榿树属的现存7种植物中,研究得最多、开发利用最广的是香榿,目前在浙江诸暨等地已广泛种植并获得较高的经济、生态和社会效益,其嫁接、组织培养和扦插技术也研究得最多。而对于其他种类,特别是巴山榿树的无性繁殖技术则研究较少。

这些榧树属植物目前尚处于渐危至濒危状态, 短期内繁殖出大量种苗是保护和后期开发利用它们的重要保障。因此, 未来需加强巴山榧树等榧树属植物的无性繁殖技术研究, 以尽快获得大量种苗来扩大其种群规模。

4.3 无性繁殖中的机理研究薄弱

从现有文献看, 对榧树属植物的无性繁殖技术研究多停留在凭经验摸索阶段, 对导致无性繁殖难以成功的原因则少有探索。未来可对无性繁殖过程的激素作用机理和规律、酶的作用及活性变化、代谢物的产生与作用、促进或抑制生根的原因、褐变的产生等生理、生化及分子机理进行探索, 从根本上了解榧树属植物无性繁殖难的原因并提出相应解决措施。

5 结论

榧树属植物的无性繁殖技术主要有嫁接、组织培养和扦插, 其中嫁接技术最成熟、适用植物最多、育苗效果最好。

榧树属植物的嫁接技术主要受接穗与砧木的亲和力及活力、嫁接方法与嫁接时期的影响; 组织培养技术主要受植物基因型、外植体类型与取材时间、基本培养基种类、激素种类及浓度、外源添加物、培养环境等的影响; 扦插技术主要受插穗类型、扦插时间、扦插基质、外源激素(包括激素的种类、浓度和处理时间)和扦插后管理等的影响。

榧树属植物的无性繁殖技术还有待提高, 未来可重点关注无性繁殖机理研究, 从根本上探索榧树属植物无性繁殖困难的原因并据此提出解决措施。

参考文献

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 1977: 457.
Delectis florae reipublicae popularis sinicae agenda academiae sinicae edita. Flora reipublicae popularis sinicae [M]. Beijing: Science Press, 1977: 457.
- [2] 于华平, 赵鹏, 程晓建, 等. 人工绘制品种鉴别图法鉴定榧树属植物 [J]. 浙江林业科技, 2016 (3): 19-23.
Yu HP, Zhao P, Cheng XJ, et al. Identification of *Torreya* Arn. by MCID Method [J]. Journal of Zhejiang Forestry Science & Technology, 2016 (3): 19-23.
- [3] 王向阳, 修丽丽. 香榧的营养和功能成分综述 [J]. 食品研究与开发, 2005 (2): 20-22.
Wang XY, Xiu LL. Review of the nutritional and functional components of *Torreya grandis* [J]. Food Research and Development, 2005 (2): 20-22.
- [4] 陈怡, 刘海琳. 11 种榧属植物离体培养中再生能力的差异性研究 [J]. 浙江林业科技, 2009 (2): 29-32.
Chen Y, Liu HL. *In vitro* culture of 11 cultivars and strains of *Torreya* and their variations of regeneration [J]. Journal of Zhejiang Forestry Science & Technology, 2009 (2): 29-32.
- [5] Endo Y, Osada Y, Kimura F, et al. Effects of *Japanese torreya* (*Torreya nucifera*) seed oil on lipid metabolism in rats [J]. Nutrition, 2006, 22 (5): 553-558.
- [6] Kang H, Shin S. Sex ratios and spatial structure of the dioecious tree *Torreya nucifera* in Jeju Island, Korea [J]. Journal of Ecology and Environment, 2012, 35 (2): 111-122.
- [7] 韩宁林, 王东辉. 香榧栽培技术 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2006: 78.
Han NL, Wang DH. Cultivation technology of *Torreya grandis* [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2006.
- [8] 戴文圣, 黎章矩, 喻卫武, 等. 图说香榧实用栽培技术 [M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 2009: 54-59.
Dai WS, Li Zhang ZJ, Yu WW, et al. Picture shows the practical cultivation techniques of *Torreya grandis* [M]. Hangzhou: Zhejiang Science & Technology Press, 2009: 54-59.
- [9] 周先容, 张薇, 何兴金, 等. 巴山榧树 (*Torreya fargesii*) 资源及其保护 [J]. 东北林业大学学报, 2012, 40 (2): 42-46.
Zhou XR, Zhang W, He XJ, et al. Resources and conservation of *Torreya fargesii* [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2012, 40 (2): 42-46.
- [10] 姜顺兴. 珍稀濒危树种长叶榧树的生态结构及栽培技术 [J]. 福建林业科技, 1987 (2): 37-39.
Jiang SX. Ecological structure and cultivation techniques of the rare and endangered tree species *Torreya jackii* [J]. Journal of Fujian Forestry Science & Technology. 1987 (2): 37-39.
- [11] 侯昭强, 文光玉, 周丹, 等. 云南榧树群落及其植物区系特征研究 [J]. 西部林业科学, 2015 (3): 37-44.
Hou ZQ, Wen GY, Zhou D, et al. Floristic characteristics and flora of *Torreya yunnanensis* community [J]. Journal of West China

- Forestry Science, 2015 (3): 37-44.
- [12] 杨胜利, 高兆蔚. 长叶榧生物学特性及繁育栽培技术研究[J]. 农业开发与装备, 2013 (6): 116-117.
- Yang SL, Gao ZW. Study on biological characteristics and breeding and cultivation techniques of *Torreya jackii* [J]. Agricultural Development & Equipments, 2013 (6): 116-117.
- [13] Schwartz MW, Hermann SM. Is slow growth of the endangered *Torreya taxifolia* (Arn.) normal [J]. Journal of The Torrey Botanical Society, 1999, 126 (4): 307-312.
- [14] Ma X, Bucalo K, Determann RO, et al. Somatic embryogenesis, plant regeneration, and cryopreservation for *Torreya taxifolia*, a highly endangered coniferous species [J]. In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant, 2012, 48 (3): 324-334.
- [15] Godfrey RK, Kurz H. The *Florida Torreya* Destined for Extinction [J]. Science, 1962, 136 (3519): 900-902.
- [16] 江波, 周先容, 龚练, 等. 巴山榧树种子特性与幼苗生长规律[J]. 种子, 2016 (10): 14-18.
- Jiang B, Zhou XR, Gong L, et al. Research on seed characteristics and seedling growth law of *Torreya fargesii*, an endangered plant in China [J]. Seed, 2016 (10): 14-18.
- [17] 何方, 胡芳名. 经济林栽培学[M]. 第2版. 北京: 中国林业出版社, 2004: 114-132.
- He F, Hu FM. Economic forestry cultivation [M]. 2nd Edition. Beijing: China Forestry Publishing House, 2004: 114-132.
- [18] 范成民. 核桃快速繁殖技术的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2008.
- Fan CM. Study on the rapid propagation technique of *Juglans Regia* [D]. Yangling: Journal of Northwest A&F University, 2008.
- [19] 杜敏红, 厉锋, 胡文翠, 等. 香榧嫁接成活因素研究[J]. 华东森林经理, 2007 (1): 35-36.
- Du MH, Li F, Hu WC, et al. A study of factors influencing survival of Chinese torreyia stocks by grafting [J]. East China Forest Management, 2007 (1): 35-36.
- [20] 张勇. 三种木麻黄的遗传改良研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2013.
- Zhang Y. Study on genetic improvement of three casuarina species [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2013.
- [21] 陈秀龙, 陈李红, 孙蔡江. 香榧树雄榧枝嫁接技术初报[J]. 林业科技开发, 2001 (S1): 76-77.
- Chen XL, Chen LH, Sun CJ. The male branch grafting technique of *Torreya grandis* [J]. China Forestry Science and Technology, 2001 (S1): 76-77.
- [22] 森木. 香榧嫁接繁育法[J]. 湖南林业, 2006 (5): 23.
- Sen M. Grafting cultivation of *Torreya grandis* [J]. Forestry and Ecology, 2006 (5): 23.
- [23] 郭维华, 杨共鸣, 李金昌, 等. 香榧容器育苗技术[J]. 现代农业科技, 2010 (5): 191.
- Guo WH, Yang GM, Li JC, et al. Container seedlings cultivation technology of *Torreya grandis* [J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2010 (5): 191.
- [24] 庄观山. 香榧嫁接苗培育与低产林管理[J]. 园艺与种苗, 2012 (10): 9-12.
- Zhuang GS. Cultivation of grafted seedlings and low-yield forest management of *Torreya grandis* [J]. Horticulture & Seed, 2012 (10): 9-12.
- [25] 黄静. 香榧生物学特性及嫁接育苗技术[J]. 农技服务, 2017 (6): 106.
- Huang J. Biological characteristics and grafting technology of *Torreya grandis* [J]. Agricultural Technology Service, 2017 (6): 106.
- [26] 阳桂平, 肖振才, 蒋紫艳, 等. 香榧嫁接试验研究[J]. 园艺与种苗, 2017 (1): 43-45, 59.
- Yang GP, Xiao ZC, Jiang ZY, et al. Research of *Torreya grandis* grafting experiment [J]. Horticulture & Seed, 2017 (1): 43-45, 59.
- [27] 裘玲玲. 香榧嫁接过程中 ARF 功能及转录组测序初步分析[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2017.
- Qiu LL. ARF gene function and transcriptome analysis of the *Torreya grandis* 'Merrillii' during graft process [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2017.
- [28] 吴连海, 颜福花, 姜根平, 等. 香榧实生大苗嫁接技术试验[J]. 浙江林业科技, 2013 (2): 67-70.
- Wu LH, Yan FH, Jiang GP, et al. Experiment on grafting of *Torreya grandis* cv. Merrillii seedling [J]. Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology, 2013 (2): 67-70.
- [29] 谷红霞, 叶雯, 钱宇汀, 等. 香榧不同微型嫁接方法初探[J]. 浙江农林大学学报, 2018 (1): 183-188.
- Gu HX, Ye W, Qian YT, et al. Micrografting methods with *Torreya grandis* 'Merrillii' [J]. Journal of Zhejiang A&F University,

- 2018 (1): 183-188.
- [30] 金航标. 香榧组织培养及室内嫩枝嫁接技术研究 [D]. 杭州: 浙江林学院, 2008.
- Jin HB. Study on the technique of tissue culture and the shoots-grafting of *Torreya grandis* 'Merrillii' in greenhouse [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2008.
- [31] 金航标, 戴文圣, 吴慧敏, 等. 香榧腋芽组培及嫩枝嫁接技术研究 [J]. 浙江林业科技, 2008 (3): 56-58.
- Jin HB, Dai WS, Wu HM, et al. Study on tissue culture for axillary bud and softwood grafting technique of *Torreya grandis* cv. Merrillii [J]. Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology, 2008 (3): 56-58.
- [32] 郭钦标, 任钦良, 马正三, 等. 香榧胚枝嫁接 [J]. 浙江林业科技, 1986 (S1): 30-31, 39.
- Guo QB, Ren QL, Ma ZS, et al. Embryo grafting of *Torreya grandis* [J]. Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology, 1986 (S1): 30-31, 39.
- [33] 毛根松, 高樟贵, 吴恒祝, 等. 香榧大砧嫁接技术试验 [J]. 华东森林经理, 2017 (3): 1-3.
- Mao GS, Gao ZG, Wu HZ, et al. The technical experiment of grafting on big understock for *Torreya grandis* [J]. East China Forest Management, 2017 (3): 1-3.
- [34] 吴晓明. 香榧嫁接育苗与管理 [J]. 特种经济动植物, 2010 (6): 28-29.
- Wu XM. Grafting seedlings cultivation and management of *Torreya grandis* [J]. Special Economic Animal and Plant, 2010 (6): 28-29.
- [35] 刘海琳, 陈力耕, 童品璋, 等. 香榧茎段离体培养再生植株的研究 [J]. 果树学报, 2007 (4): 477-482.
- Liu HL, Chen LG, Tong PZ, et al. *In vitro* organogenesis and plant regeneration from stem segments of *Torreya grandis* [J]. Journal of Fruit Science, 2007 (4): 477-482.
- [36] 项伟波. 香榧体胚发生体系优化及发育过程的显微观察 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2015.
- Xiang WB. Optimization of somatic embryogenesis in *Torreya grandis* 'Merrillii' and microscopic observation on somatic embryos at developmental stages [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2015.
- [37] 项伟波, 李金霞, 黄坚钦. 香榧离体胚培养的初步研究 [C]. 第十六届中国科协年会论文集. 杭州: 浙江农林大学, 2014: 1-6.
- Xiang WB, Li JX, Huang JQ. Preliminary study on *in vitro* embryo culture of *Torreya grandis* [C]. Papers Collection of the 16th Annual Conference of the Chinese Association of Science and Technology. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2014: 1-6.
- [38] 王辉. 香榧的组织培养及快繁技术的研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2006.
- Wang H. Tissue culture and rapid-propagation in *Torreya grandis* [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2006.
- [39] 符荣, 李炎, 陶汉成, 等. 云南榧树组培初代培养降低污染率的方式筛选 [J]. 西部林业科学, 2017 (6): 30-33.
- Fu R, Li Y, Tao HC, et al. Screening of appropriate disinfection method of early cultured *Torreya yunnanensis* tissue culture [J]. Journal of West China Forestry Science, 2017 (6): 30-33.
- [40] 周先容, 余岩, 周颂东, 等. 巴山榧树地理分布格局及潜在分布区 [J]. 林业科学, 2012, 48 (2): 1-8.
- Zhou XR, Yu Y, Zhou SD, et al. Geographic distribution and potential distribution of *Torreya fargesii* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2012, 48 (2): 1-8.
- [41] 金侯定, 喻卫武, 曾燕如, 等. 香榧 *Torreya grandis* 'Merrillii' 的扦插繁殖 [J]. 浙江农林大学学报, 2017, 34 (1): 185-191.
- Jin HD, Yu WW, Zeng YR, et al. Cutting-based propagation in *Torreya grandis* 'Merrillii' [J]. Journal of Zhejiang A & F University, 2017, 34 (1): 185-191.
- [42] 尚进, 秦明一, 江波, 等. 不同基质、插穗和生根剂对巴山榧树扦插生根的影响 [J]. 分子植物育种, 2018, 16 (15): 5059-5064.
- Shang J, Qin MY, Jiang B, et al. Effects of different medium, cutting types and rooting agents on rooting of *Torreya fargesii* cuttings [J]. Molecular Plant Breeding, 2018, 16 (15): 5059-5064.
- [43] 何小弟. 日本榧扦插生根研究 [N]. 中国花卉报. 2003/10/28.
- He XD. Study on cutting of *Torreya nucifera* [N]. China Flower & Gardening News. 2003-10-28.
- [44] 何小弟, 陆民, 王海燕. 基质和植物生长调节剂对日本榧扦插生根影响试验 [J]. 江苏林业科技, 2003 (1): 23-24.
- He XD, Lu M, Wang HY. Rooting effects of substrate and plant growth regulators on the cutting of *Torreya nucifera* Sieb. et Zucc [J]. Journal of Jiangsu Forestry Science & Technology,

- 2003(1): 23-24.
- [45] 马长乐, 符荣, 黄晓霞, 等. 云南榧树的扦插繁殖及园林应用[J]. 绿色科技, 2015(10): 84-85.
- Ma CL, Fu R, Huang XX, et al. Cutting propagation and landscape application of *Torreya Yunnanensis* [J]. Journal of Green Science and Technology, 2015(10): 84-85.
- [46] 郭维华. 香榧扦插育苗试验[J]. 林业科技开发, 2002(S1): 91-92.
- Guo WH. Experiment on cutting propagation of *Torreya grandis* [J]. Journal of Forestry Engineering, 2002(S1): 91-92.
- [47] 马正三. 香榧嫩枝扦插试验简报[J]. 浙江林业科技, 1978(3): 23-24.
- Ma ZS. Brief report on cutting test of tender branches of *Torreya grandis* [J]. Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology, 1978(3): 23-24.
- [48] 陈树茂. 香榧扦插育苗的探讨[J]. 北京林业大学学报, 2001, 23(S2): 128.
- Chen SM. Discussion on cuttage propagation of *Torreya grandis* [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2001, 23(S2): 128.
- [49] 李柏奇. 香榧无性系扦插生根技术研究[J]. 绿色科技, 2016(9): 32-33.
- Li BQ. Study on cutting rooting technology of *Torreya grandis* [J]. Journal of Green Science and Technology, 2016(9): 32-33.
- [50] 王小玲. 四倍体刺槐插条不定根发生的生理生化基础研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011.
- Wang XL. Physiological and biochemical basis of adventitious roots in tetraploid locust cuttings [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2011.
- [51] 林昌礼, 张大伟. 榧树容器苗培育[J]. 中国花卉园艺, 2017(22): 48-49.
- Lin CL, Zhang DW. Cultivation of container seedlings of *Torreya grandis* [J]. China Flowers & Horticulture, 2017(22): 48-49.
- [52] 王俊杰, 唐海兵, 王泽超, 等. 香榧营养袋扦插育苗试验研究[J]. 安徽林业科技, 2001(2): 7-8.
- Wang JJ, Tang HB, Wang ZC, et al. Study on cutting and seedling cultivation of *Torreya grandis* in nutrition bag [J]. Anhui Forestry Science and Technology, 2001(2): 7-8.
- [53] 李鹏, 管珍妮, 求鹏英, 等. 不同基质和植物生长调节剂对香榧扦插生根的影响[J]. 湖北农业科学, 2017(12): 2294-2296.
- Li P, Guan ZN, Qiu PY, et al. The influence of different substrates and plant growth regulator to *Torreya grandis* cv. *Merrillii* cutting [J]. Hubei Agricultural Sciences, 2017(12): 2294-2296.

(责任编辑 狄艳红)