

## 亚精胺调控菊花不定根发生的生理机制

徐东花, 孙霞, 孙宪芝\*, 徐璐

山东农业大学园艺科学与工程学院, 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安271018

**摘要:** 以菊花(*Dendranthema morifolium*)品种‘神马’为试验材料, 研究外源亚精胺(spermidine, Spd)及其抑制剂二环己胺(dicyclohexyl amine, DCHA)对不定根发生及相关生理生化指标的影响。结果显示, 外源Spd处理可以比对照提前2 d生根, 并且对生根和种苗质量提高有显著效果, 增加了扦插菊花叶片叶绿素、可溶性糖、淀粉和可溶性蛋白的积累, 并且显著提高了茎基部IAA的含量以及IAA/ABA和IAA/ZR的比值, 降低了ABA、ZR、JA、GA含量, 同时提高茎基部POD和PPO活性; DCHA对生根和种苗质量有抑制作用, 并且生理指标均表现出不同程度的抑制作用; DCHA处理完再用Spd处理的插穗可以缓解DCHA的抑制。结果表明: 一定浓度的Spd通过影响叶绿素、营养物质、内源激素及相关酶活性, 影响菊花不定根的形成。

**关键词:** 菊花; 亚精胺; 扦插生根; 营养物质; 内源激素; 氧化酶

## Physiological Mechanism of Spermidine Regulation on Formation of Adventitious Roots in Chrysanthemum

XU Dong-Hua, SUN Xia, SUN Xian-Zhi\*, XU Lu

State Key Laboratory of Crop Biology, College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China

**Abstract:** Chrysanthemum ‘Jinba’ was used as material to study the influence of exogenous spermidine (Spd) and its inhibitor dicyclohexyl amine (DCHA) on formation of adventitious roots and relative physiological and biochemical parameters. Results showed that, rooting was advanced for 2 days with the treatment of exogenous Spd compared with CK, and Spd significantly promoted rooting and seeding quality. Spd could increase the accumulation of chlorophyll, soluble sugar, starch and soluble protein and increased the activities of POD and PPO compared with those of the control. Plant hormones were specially affected by exogenous Spd application. Compared to the control, the content of IAA and the ratios of IAA/ABA and IAA/ZR in the base of stems were higher with the Spd treatment. Spd reduced the contents of ABA, ZR, JA and GA. DCHA had the opposite results. The rooting ability induced by submerged in DCHA, and then submerged in Spd was similar to the control. The results illustrate that, polyamine may influence the contents of chlorophyll, nutrients, hormones and related enzyme activities, thereby regulate adventitious rooting of chrysanthemum.

**Key words:** chrysanthemum; spermidine; rooting of softwood cuttings; nutrients; endogenous hormones; oxidases

多胺(polyamines, PAs)是普遍存在于生物体内的一类具有较高生物活性的含氮碱, 其中, 精胺(spermine, Spm)、亚精胺(spermidine, Spd)以及腐胺(putrescine, Put)是最常见的3种多胺。Spd是植物多胺的生物合成过程中的中心产物, 其抑制剂DCHA通过抑制氨丙基转移酶活性, 从而抑制亚精胺生物合成(黄作喜等2009)。Spd与植物生长发育密切相关(刘强等2009), 外源Spd对根系生长有影响(Mohan和Hosetti 2006)。外源Spd增加苹果幼苗新根数量, 促进根系生长, 提高根系的活性(杨洪强等1995; 杨洪强和黄天栋1996)。李海航和潘瑞焱

(1988)指出, 适量的外源Spd促进绿豆下胚轴切段生根, 提高每个切段上的根数和根总重。李振唐等(1990)利用Spm促进文竹插枝的生根和根的生长。Faivre-Rampant等(2000)在烟草组培苗中发现, 在无生长素培养基中添加多胺能促进不定根发生, 而添加多胺抑制剂则阻碍生根。

收稿 2014-07-28 修定 2014-09-07

资助 国家自然科学基金(31101564)。

\* 通讯作者(E-mail: sunxianzhi@126.com; Tel: 0538-8246139)。

植物扦插生根过程中主要消耗插穗的营养物质来维持其生命活动, 而且生根早期插穗基部伤口的愈合和新根的形成需要消耗大量的体内营养。多酚氧化酶(PPO)和过氧化物酶(POD)在植物的生长、发育中起重要的作用, 这些酶与植物不定根的发生和发展有着密切的关系(Bassuk等1981; Kieliszewska-Rokicha 1989)。POD活性高低可作为判定生根难易的指标之一(原牡丹等2008)。曹帮华等(2008)研究表明PPO活性的升高有助于生根。不定根的发生受多种内外因素的影响, 内源植物激素是诱导不定根发生的主导因子(蒙海涛等2008)。多胺影响植物组织中生长素、细胞分裂素、赤霉素、乙烯、脱落酸的水平, 并调节这些激素的生理作用(曹敏1984; 戴尧仁1988; 徐继忠等1998; Costa等1986)。营养水平特别是可溶性糖及可溶性蛋白对于扦插生根也是很重要的, 含量高有利于生根(敖红等2002)。

‘神马’菊是目前生产上用的主要的白色切花品种, 繁殖能力强, 生根快, 是研究根系发生机理的良好材料。本文以‘神马’为材料, 在插穗基部浸泡外源亚精胺及其抑制剂, 测定扦插生根过程中叶片营养物质(可溶性蛋白质、可溶性糖、淀粉和叶绿素)、基部皮层激素(IAA、ABA、GA、ZR、JA)和氧化酶类(POD、PPO)等生理生化指标的变化。旨在探讨亚精胺对扦插过程中插穗叶片碳氮营养协调以及内源激素和POD、PPO活性变化以及生根的影响, 初步提出亚精胺调控植物根发生的理论基础。

## 材料与方法

### 1 材料培养与处理

试验在山东农业大学科技创新园进行。2014年3月25日在生长健壮的菊花[*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.]品种‘神马’(‘Jinba’)母株上采取粗细均匀的新梢作插穗。摘去下部叶片, 留取上部未展开叶和2~3片完全展开叶, 用利刀斜切为长约8 cm的插穗, 插入消毒过的沙床内, 并且外罩聚乙烯薄膜来保持空气湿度。温室内温度为18~22 °C, 相对湿度为85%左右。扦插后所有处理均每隔3 h喷雾一次, 夜间停止喷雾, 直到试验结束。根据前期实验, 试验共设4个处理: (1)蒸馏水

基部2 cm浸泡1 min (以下简称CK); (2) 0.05 mmol·L<sup>-1</sup> Spd基部2 cm浸泡1 min; (3) 1 mmol·L<sup>-1</sup> DCHA基部2 cm浸泡1 min; (4)先用1 mmol·L<sup>-1</sup> DCHA基部2 cm浸泡1 min, 表面溶液干后再放入0.05 mmol·L<sup>-1</sup> Spd基部2 cm浸泡1 min。扦插后每天观察记录初始生根的天数。扦插后0、5、10、15、20和25 d, 取其茎基部2 cm皮层和自生长点向下第1~2片完全展开叶, 取样后放入冰盒带回实验室, 用液氮速冻后, 存储到-70 °C冰箱中保存待测。每个处理用100个插穗, 3次重复。

### 2 测量方法

形态指标测定时幼苗均随机取样, 每次抽取10株。扦插第25天种苗的株高、根长用直尺测量, 株高从茎基部量起, 到生长点为止。用游标卡尺测量露土点茎粗; 插穗鲜样质量用万分之一天平称量; 插穗干重测定: 先在烘箱中105 °C杀青15 min, 然后放在60 °C烘干24 h后称其干重。根系指数=(平均根长+3×总根条数)/4。菊花生根数(根长>0.5 cm)。壮苗指数=(茎粗/株高)×干重。

叶绿素含量用80%丙酮提取测定, 可溶性总糖和淀粉含量采用蒽酮比色法测定, 可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝G-250法测定(李合生2000)。POD活性采用愈创木酚比色法测定(李玲2009); PPO活性的测定参照宋丽红和曹帮华(2005)的方法。采用酶联免疫吸附试验(ELISA)测定5种植物激素IAA、ABA、ZR、GA和JA含量。该试剂盒由中国农业大学提供, 每个处理重复3次(Huang等2007)。

### 3 数据处理及分析

试验数据用Microsoft Excel绘图, 并用SPSS Statistics 17.0软件对数据差异进行显著性分析(Duncan法)。

## 实验结果

### 1 外源亚精胺及其抑制剂对菊花插穗生根情况的影响

由表1和图1可以看出, Spd处理的菊花根长、总根数、根系体积与对照相比均显著增加( $P<0.05$ ), DCHA处理的显著减少( $P<0.05$ )。根系指数和壮苗指数Spd处理菊花最大, DCHA处理的最小。Spd处理的插穗始根时间与对照相比提前

了2 d, 而DCHA处理的插穗始根时间推迟了2 d。Spd处理下的最大根长、平均根长、总根数、根系体积、根系指数、壮苗指数分别高于对照22.7%、14.8%、27.3%、64.0%、27.1%、18.6%。DCHA处理的平均根长、总根数、根系体积、根系指数、壮苗指数分别低于对照29.5%、18.5%、36.4%、40.0%、36.1%、25.2%。DCHA处理完再用Spd处理的插穗和对照差异不显著( $P>0.05$ )。

表1 外源亚精胺及其抑制剂对菊花插穗生根情况的影响

Table 1 Effects of exogenous spermidine and its inhibitor on rooting of chrysanthemum cuttings

处理	始根时间/d	最大根长/cm	平均根长/cm	总根数/条	根系体积/cm <sup>3</sup>	根系指数	壮苗指数
CK	14±0.20 <sup>b</sup>	4.4±0.08 <sup>b</sup>	2.7±0.08 <sup>b</sup>	55±0.27 <sup>b</sup>	0.25±0.04 <sup>b</sup>	41.925±0.28 <sup>b</sup>	1.67±0.02 <sup>b</sup>
Spd	12±0.19 <sup>c</sup>	5.4±0.12 <sup>a</sup>	3.1±0.11 <sup>a</sup>	70±0.36 <sup>a</sup>	0.41±0.02 <sup>a</sup>	53.275±0.19 <sup>a</sup>	1.98±0.05 <sup>a</sup>
DCHA	16±0.16 <sup>a</sup>	3.1±0.06 <sup>c</sup>	2.2±0.04 <sup>c</sup>	35±0.18 <sup>c</sup>	0.15±0.02 <sup>c</sup>	26.800±0.24 <sup>c</sup>	1.25±0.04 <sup>c</sup>
DCHA+Spd	14±0.33 <sup>b</sup>	4.6±0.07 <sup>b</sup>	2.6±0.15 <sup>b</sup>	53±0.14 <sup>b</sup>	0.26±0.03 <sup>b</sup>	40.400±0.31 <sup>b</sup>	1.57±0.03 <sup>b</sup>

以上为扦插第25天测定的数据。同列数字旁不同小写字母表示处理间存在 $P<0.05$ 显著性差异。

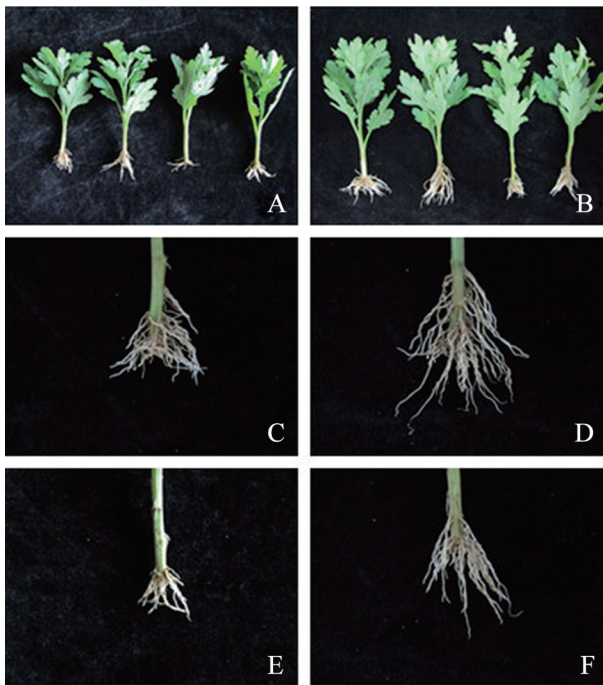


图1 外源亚精胺及其抑制剂对菊花插穗生根的影响

Fig.1 Effects of exogenous spermidine and its inhibitor on rooting of chrysanthemum cuttings

A: 扦插20 d不同处理的插穗; B: 扦插25 d不同处理的插穗; A、B中的4个插穗从左向右依次是CK、Spd处理、DCHA处理、DCHA+Spd处理。C: 扦插25 d CK的插穗生根情况; D: 扦插25 d Spd处理的插穗生根情况; E: 扦插25 d DCHA处理的插穗生根情况; F: 扦插25 d DCHA处理后再Spd处理的插穗生根情况。

## 2 外源亚精胺及其抑制剂对菊花扦插生根过程中叶片叶绿素、淀粉、可溶性糖及可溶性蛋白含量的影响

### 2.1 对叶绿素含量的影响

插穗光合作用的主要部位是叶片, 光合作用产生营养物质, 是生根的能量来源。从图2-A可以看出, Spd处理的插穗在整个扦插过程中叶绿素的含量最高, 显著高于对照( $P<0.05$ ), DCHA处理的最

低, 并且从10 d起显著低于对照( $P<0.05$ )。所有的处理整体变化趋势相似。扦插0~5 d, 所有处理的插穗叶片叶绿素含量都有所下降, Spd处理的插穗下降幅度最小, 并在5~10 d迅速增加到高值, 可能是Spd处理后, 加快了光合作用。扦插15~20 d, 4种处理的叶绿素含量都上升。

### 2.2 对淀粉含量的影响

从图2-B中可以看出, 4种处理的淀粉含量0~10 d极显著下降( $P<0.01$ ), 10 d后有所回升, 15 d后又显著下降( $P<0.05$ ), 20 d后4种插穗的淀粉含量显著上升( $P<0.05$ )。扦插15 d后, Spd处理的菊花淀粉含量显著高于对照( $P<0.05$ )。整个生根过程中, Spd处理的淀粉含量最高, DCHA含量最低, DCHA处理完再用Spd处理的插穗和对照变化趋势一致, 差异不显著( $P>0.05$ )。从中我们可以得出, Spd处理插穗可以增加光合产物淀粉的含量, 增加能量来源, DCHA处理插穗可以减少光合产物淀粉的含量, 外源Spd可以解除DCHA对光合作用的抑制。

### 2.3 对可溶性糖含量的影响

从图2-C中可以看出, 扦插生根过程中所有处理的插穗叶片可溶性糖含量在扦插0~5 d均有所下降, 扦插10~15 d, 可溶性糖含量除DCHA处理的菊花外, 其他3种处理含量变化极显著上升( $P<0.01$ ),

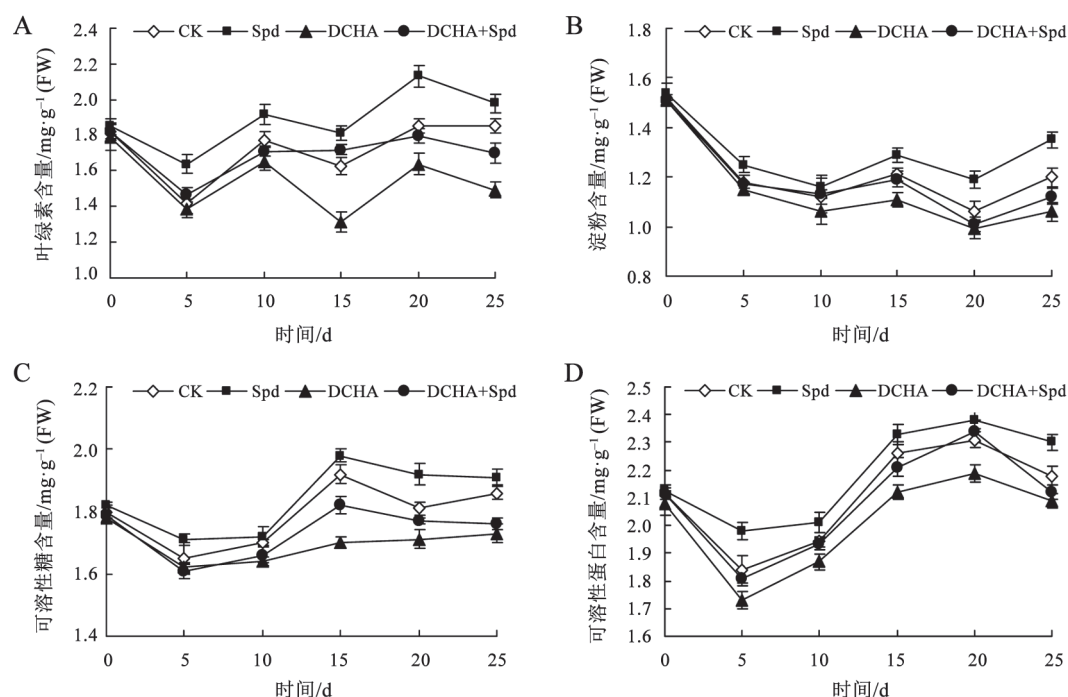


图2 外源亚精胺及其抑制剂对叶片叶绿素、淀粉、可溶性糖及可溶性蛋白含量的影响

Fig.2 Effects of exogenous spermidine and its inhibitor on the contents of chlorophyll, starch, soluble sugar and soluble protein in leaves

达到峰顶。15 d后, DCHA处理的菊花仍保持上升趋势, 其余处理呈下降趋势。整个生根过程中, 始终是Spd处理的可溶性糖含量最高, DCHA处理的最低, DCHA处理完再用Spd处理的插穗和对照变化趋势一致, 并且差异不显著( $P>0.05$ )。

#### 2.4 对可溶性蛋白质含量的影响

从图2-D可以看出, 扦插过程中所有处理插穗叶片可溶性蛋白质含量在扦插0~5 d均出现下降趋势, Spd处理减小了下降的幅度。扦插10~15 d, 4种处理的叶片可溶性蛋白质含量都极显著增加( $P<0.01$ ), 到第20天后都呈下降趋势。扦插生根过程中, Spd处理的可溶性蛋白的含量显著高于对照( $P<0.05$ ), DCHA处理的最低, 显著低于对照( $P<0.05$ ), DCHA处理完再用Spd处理的插穗和对照变化趋势一致, 并且差异不显著( $P>0.05$ )。

### 3 外源亚精胺及其抑制剂对菊花扦插生根过程中插条茎基部皮层内源激素含量的影响

#### 3.1 对IAA含量的影响

从图3-A可以看出, 扦插0~5 d, 4种处理的基部皮层IAA含量都极显著下降( $P<0.01$ )。扦插10 d, Spd处理的菊花IAA含量较高; 扦插15 d, 对照处理

的菊花IAA含量较高; 扦插20 d, DCHA处理的菊花IAA含量较高。扦插20~25 d, 4种处理的菊花IAA含量都显著下降( $P<0.05$ )。外源Spd显著促进了基部皮层IAA含量( $P<0.05$ ), 整个扦插生根过程中, DCHA处理完再用Spd处理的插穗基部皮层IAA含量和对照的含量相似, 差异不显著( $P>0.05$ )。

#### 3.2 对ABA含量的影响

从图3-B可以看出, 扦插0~5 d, 4种处理基部皮层ABA含量都有所下降。扦插5~10 d, Spd处理的ABA含量最高, DCHA处理的最低, DCHA处理完再用Spd处理含量和对照的含量相似。扦插15~20 d, DCHA处理的ABA含量显著高于对照( $P<0.05$ )。扦插15 d, DCHA处理的ABA含量达到顶峰, 为 $126.09 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1} \text{ (FW)}$ 。扦插20~25 d, 除DCHA处理的菊花外, 其他3种处理基部皮层ABA含量都显著上升( $P<0.05$ )。

#### 3.3 对ZR含量的影响

从图3-C可以看出, 扦插0~5 d, 4种处理基部皮层ZR含量都显著下降( $P<0.05$ )。扦插10 d, 除DCHA处理的菊花外, 其他3种处理基部皮层ZR含量都较高, 其中Spd处理的菊花基部皮层ZR含量最

高, 为 $7.96 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$  (FW)。扦插20~25 d, DCHA处理的菊花基部皮层ZR含量显著高于对照和其他两种处理( $P < 0.05$ )。

### 3.4 对GA含量的影响

从图3-D可以看出, 扦插0~5 d, 4种处理基部皮层GA含量都显著下降( $P < 0.05$ ), 其中, DCHA处理的

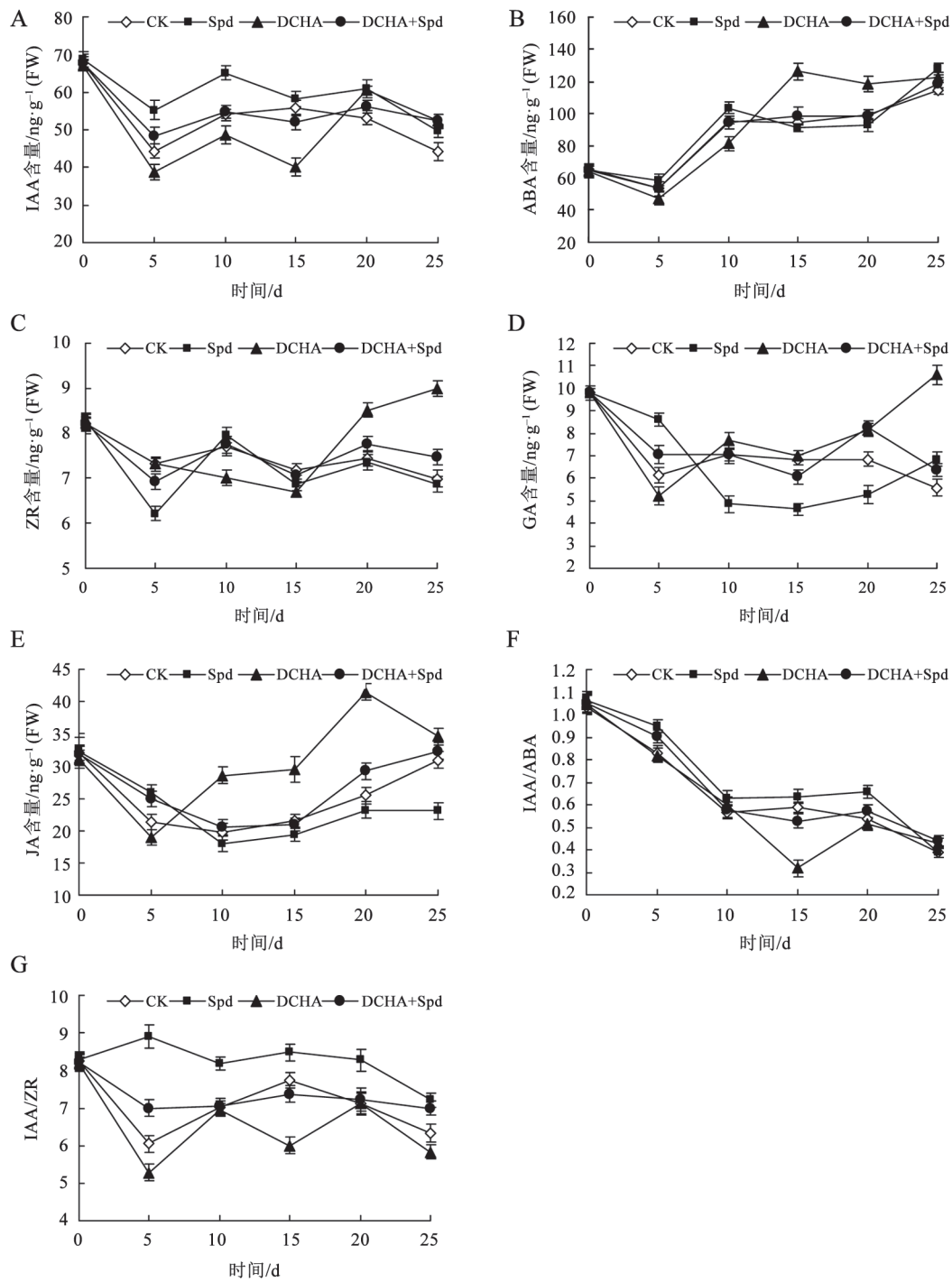


图3 外源亚精胺及其抑制剂对茎基部皮层内源激素含量的影响

Fig.3 Effects of exogenous spermidine and its inhibitor on the contents of endogenous hormones in the cortex of basal stems

菊花基部皮层GA含量最低, 为 $5.19 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$  (FW)。扦插10~20 d, 4种处理基部皮层GA含量都处于较低水平, Spd处理的基部皮层GA含量显著低于对照 ( $P<0.05$ ), DCHA处理的菊花基部皮层GA含量高于对照。扦插10~15 d, 不定根开始形成, 4种处理基部皮层GA含量都呈下降趋势, 由此我们可以看出内源GA活性的暂时降低有利于不定根原基的诱导。

### 3.5 对JA含量的影响

从图3-E可以看出, 扦插0~5 d, 4种处理基部皮层JA含量都显著下降 ( $P<0.05$ ), 其中, DCHA处理的菊花基部皮层JA含量最低, 为 $19.03 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$  (FW), 其他3种处理JA含量在扦插10 d下降到最低值。扦插10~15 d, 4种处理的菊花基部皮层JA含量比较稳定, 变化趋势不明显 ( $P>0.05$ )。扦插15~20 d, 不定根伸长, 4种处理的菊花基部皮层JA含量都显著上升 ( $P<0.05$ )。

### 3.6 对IAA/ABA的影响

从图3-F可以看出, 扦插0~10 d, 4种处理的菊花基部皮层IAA/ABA的值极显著下降 ( $P<0.01$ )。扦插10~15 d, DCHA处理的菊花IAA/ABA的值继续减小, 达到最小值, 为0.31。扦插15~20 d, IAA/ABA的值开始上升。扦插10~20 d, Spd处理和对照处理的IAA/ABA的值呈上升趋势。扦插20~25 d, 不定根逐渐伸长, 4种处理的菊花基部皮层IAA/ABA的值显著下降 ( $P<0.05$ )。扦插过程中, Spd处理的菊花基部皮层IAA/ABA的值最高, DCHA处理的最低, DCHA处理完再用Spd处理的含量和对照相似。

### 3.7 对IAA/ZR的影响

从图3-G可以看出, 扦插0~5 d, Spd处理的菊花基部皮层IAA/ZR的值呈上升趋势, 其他3种处理呈下降趋势。扦插10~15 d, DCHA处理的菊花基部皮层IAA/ZR的值显著下降 ( $P<0.05$ ), 其他3种处理呈上升趋势。扦插20~25 d, 不定根逐渐伸长, 4种处理的菊花基部皮层IAA/ZR的值都呈下降趋势。扦插过程中, Spd处理的菊花基部皮层IAA/ZR的值显著高于对照 ( $P<0.05$ )。

## 4 外源亚精胺及其抑制剂对菊花扦插生根过程中插条茎基部皮层POD和PPO活性的影响

### 4.1 对POD活性的影响

由图4-A可以看出, 在扦插生根过程中, POD活性经历了先升高后降低的过程。扦插0~15 d, 4种处理的POD活性都极显著升高 ( $P<0.01$ ), Spd处理的菊花POD活性上升幅度最大, DCHA处理的菊花POD活性上升幅度最小。扦插15~20 d, 菊花插穗生成的不定根逐渐伸长, 此时POD活性下降。整个生根过程中, DCHA处理完再用Spd处理的插穗和对照变化趋势一致, 并且差异不显著 ( $P>0.05$ )。

### 4.2 对PPO活性的影响

由图4-B可知, 4种处理的PPO活性在整个扦插阶段均呈现出先上升后下降的趋势。扦插15 d, 4种处理的菊花PPO活性都达到顶峰, 之后都急剧下降。此时, Spd处理的插穗PPO活性显著高于对照 ( $P<0.05$ ), DCHA处理的插穗PPO活性显著低于对照 ( $P<0.05$ ), DCHA处理完再用Spd处理的插穗PPO活性和对照差异不显著 ( $P>0.05$ )。由此可见, 不定

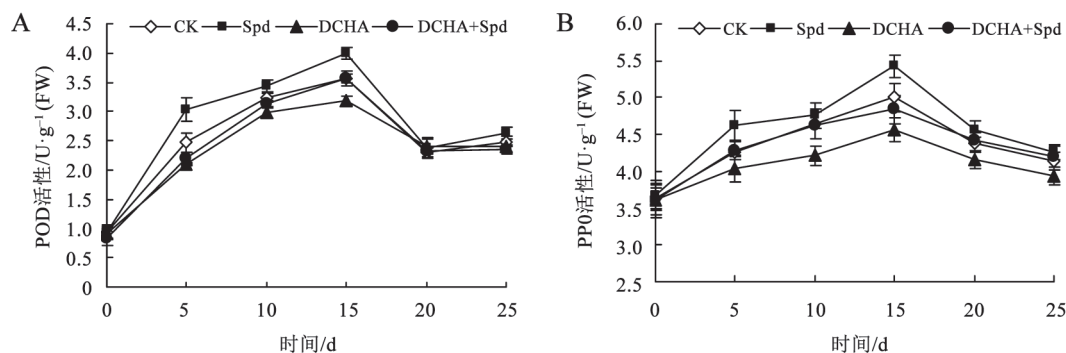


图4 外源亚精胺及其抑制剂对茎基部皮层POD和PPO活性的影响

Fig.4 Effects of exogenous spermidine and its inhibitor on the activities of POD and PPO in the cortex of basal stems

根形成需要较高的PPO活性, 不定根伸长需要较低的PPO活性。

## 讨 论

插穗扦插生根过程中生根速度以及生根数量和质量决定插穗的成活率。生根速度快, 就可以保证插穗短时间内恢复正常的生命活动; 生根数多且质量好, 移栽后可以促进根系对矿物质和水分的吸收。

Cristofori等(2010)及孙娜等(2010)研究表明外源多胺可促进根的生长。Sharma等(1997)研究表明Spd促进植物根的生长。沈惠娟(1990)研究表明DCHA抑制幼苗根的伸长。本实验中, 外源Spd对插穗生根和种苗质量提高有显著效果, 抑制剂DCHA抑制生根和种苗质量的提高, DCHA处理完再用Spd处理的插穗和对照差不多。

### 1 外源亚精胺及其抑制剂在营养水平上与扦插的关系

植物扦插生根过程中主要消耗种苗的营养物质来维持其生命活动, 而且生根早期种苗基部伤口的愈合和新根的形成需要消耗大量的体内营养。研究中, 外源Spd促进了生根过程中营养物质的合成与积累, DCHA抑制了营养物质的合成与积累。生根初期(扦插10~15 d)可溶性糖、可溶性蛋白和淀粉含量增加, 随后下降, 可见根形成可能对营养物质有一个需求高峰。在菊花扦插(0~5 d)早期, 插穗叶绿素、淀粉、可溶性糖和可溶性蛋白质均出现下降趋势, 这是由于插穗基部正处于生根阶段, 叶片的光合速率下降, 光合产物合成受阻所导致的, 因此引起了叶片可溶性糖和可溶性蛋白质含量下降(马原松等2005), 之后各项指标均出现了上升趋势, 这与贾挺进等(2010)、杨雪萌等(2010)和郑成淑等(2007)的研究结果相吻合。外源Spd使菊花种苗叶片叶绿素含量增加, 这为扦插种苗有足够的光合色素进行光合作用提供了保障, 也增加了植物生长所需的营养物质, 并使蛋白质的合成增多(王关林等2006), 抑制剂DCHA起到相反的结果, 抑制剂DCHA处理后, 再用Spd处理, 缓解了DCHA的抑制效果。

### 2 外源亚精胺及其抑制剂在内源激素水平上与扦插的关系

实验过程中, 扦插0~5 d, 插穗茎基部皮层IAA

含量下降, 扦插10 d (不定根生成前)穗茎基部皮层IAA含量较高, 这和Heloir等(1996)的试验结果一致。Spd处理提高了插穗体内IAA含量, 提前了生根时间, 说明Spd影响了IAA含量, 影响着不定根的形成。DCHA处理抑制了扦插过程中IAA含量。

ABA一般被认为抑制生根, 但是实验中菊花扦插过程中ABA含量出现上升的趋势, 所有处理ABA含量在不定根形成前期都出现一个较高值, 生根期内源ABA含量下降。生根后(扦插20~25 d), ABA含量开始回升, 这和蒙海涛等(2008)实验结果一致。

扦插10 d, 插穗内的ZR含量处于较高水平, 其中Spd处理的菊花含量最高, 可能是ZR促进了生根前期的细胞分裂和分化(郭英超等2012)。不定根产生期间, ZR含量较低, Spd处理的菊花含量最低, 较低的ZR水平有利于不定根的产生。

四种处理生根初期(扦插10~15 d) GA含量均呈下降趋势, Spd处理降低了插穗体内GA含量, 这与低水平GA有利于不定根形成的观点相符(蒙海涛等2008)。但张玉臣(2010)在白木香(*Aquilaria sinensis*)研究中得出了相反的结论, 认为GA促进插条生根, 这可能由于品种差异引起的。

JA对不定根的形成有抑制作用(Gutierrez等2012)。扦插生根期间, 插穗内的JA含量保持较低水平, 不定根产生后, JA含量开始上升, 说明JA不利于不定根的产生。扦插10 d后, Spd处理的插穗内JA含量低于对照处理, DCHA处理的插穗最高, 这都与Spd促进不定根的产生相符合。

IAA/ABA常用来评价扦插生根能力(郑均宝等1991)。在一定范围内, 较高的IAA/ABA比值有利于生根(张芹等2007; 张玉臣2010)。本实验中, Spd处理提高了IAA/ABA比值, DCHA处理降低了IAA/ABA比值, 抑制剂DCHA处理后, 再用Spd处理, IAA/ABA比值和对照相似, 这和Spd促进了生根, DCHA抑制了生根相符合。

本实验中, Spd处理显著提高了IAA/ZR的比值, 促进了不定根的形成, DCHA降低了IAA/ZR的比值, 抑制了不定根的形成。很多学者认为生长素与细胞分裂素的比值越高, 对不定根形成的促进作用就越明显(麻文俊等2013), 这与本试验中研究结果一致。IAA/ZR的比值在不定根形成时期含

量最高, 说明较高的IAA/ZR的比值有利于不定根的形成。

实验研究表明, 外源多胺和多胺生物合成抑制剂也可影响植物内源激素的含量变化, 这与桂仁意等(2003)的结果一致, 并且本实验结果显示, 外源Spd可以解除DCHA对不定根的抑制作用。

### 3 外源亚精胺及其抑制剂在生根相关酶水平上与扦插的关系

许多研究认为, POD作用的某些产物可能是不定根发生和生长的辅助因子, 有利于不定根的形成。POD是普遍存在于植物体内的含铁卟啉辅基的酶, 它参与植物体内的多种生理生化过程(Kieliszewska-Rokicha 1989)。扦插0~15 d, 插穗中的POD活性上升, 说明不定根诱导需要较高的POD活性。扦插15~20 d, POD活性显著下降, 说明生根期间, 较低的POD活性才能促进不定根的形成, 其中Spd处理的插穗的POD活性最高, 这与王新建等(2009)的结论一致。PPO的一个重要功能就是催化酚类物质与IAA形成一种“IAA-酚酸复合物”, 这是一种生根的辅助因子, 促进不定根形成(Bassuk等1981)。本实验中, 4种处理的PPO活性生根期间不断升高到顶峰, 其中Spd处理最大, DCHA处理最小。在PPO活性与不定根的发生研究中发现, 高浓度的酚类物质在插穗内积累, 在PPO的作用下形成促根物质, 促进不定根的形成(扈红军等2008)。黄卓烈等(2002)在桉树(*Eucalyptus*)扦插试验中发现, 不定根发生以及发展过程中PPO活性大幅度提高。Molnar和LaCroix (1972)研究发现, 八仙花(*Hydrangen macrophylla*)的插穗产生不定根时, 体内的PPO活性剧烈上升。王小玲等(2011)研究中, PPO活性下降, 促进不定根伸长, 这都与本研究结果一致。

因此, 外源Spd影响内源激素、营养物质的含量以及POD和PPO活性, 并且相互影响, 相互作用, 共同调节植物的生长发育。有关其内在的相互作用机理则需要进一步研究。

### 参考文献

敖红, 王昆, 陈一菱, 张杰(2002). 长白落叶松插穗内的营养物质及其对扦插生根的影响. 植物研究, 22 (3): 301~304  
曹帮华, 扈红军, 张大鹏, 朱晓达(2008). 桑树硬枝扦插生根能力及其生根关联酶活性的研究. 蚕业科学, 34 (1): 96~100

曹敏(1984). 多胺及其植物生理学作用. 植物生理学通讯, (6): 1~5  
戴尧仁(1988). 多胺及其在植物体内的生理作用. 植物学通报, 5 (2): 69~76  
桂仁意, 曹福亮, 沈惠娟, 谢寅峰(2003). 多胺代谢对石竹试管苗成花中内源激素含量的影响. 南京林业大学学报(自然科学版), 27 (4): 27~30  
郭英超, 杜克久, 贾哲(2012). 兴安圆柏扦插生根过程中相关内源激素特征分析. 中国农学通报, 28 (1): 44~48  
扈红军, 曹帮华, 尹伟伦, 翟明普(2008). 榛子嫩枝扦插生根相关氧化酶活性变化及繁殖技术. 林业科学, 44 (6): 60~65  
黄作喜, 段辉国, 田生辉, 徐海英(2009). 亚精胺及其抑制剂对黄瓜去顶苗雌花分化及内源多胺的影响. 江苏农业科学, (6): 208~210  
黄卓烈, 李明, 詹福建, 谭绍满(2002). 不同生长素处理对桉树无性系插条氧化酶活性影响的比较研究. 林业科学, 38 (4): 46~52  
贾挺进, 马文慧, 曾海鹏, 肖敏, 赵梁军(2010). 喷施营养液对切花菊‘神马’种苗形态及生理指标的影响. 中国农业科学, 43 (18): 3892~3900  
李海航, 潘瑞焱(1988). 多胺、青霉素、苯甲酸钠和多菌灵对绿豆下胚轴插条生根的影响. 植物生理学通讯, (2): 39~42  
李合生(2000). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 184~225  
李玲(2009). 植物生理学模块实验指导. 北京: 科学出版社, 95~98  
李振唐, 曾培玉, 李凤玉, 梁海曼(1990). 植物激素和精胺对文竹组织培养生根的影响. 植物生理学通讯, (1): 42~44  
刘强, 王庆成, 徐静, 孙晶(2009). 外源亚精胺和精胺对NaHCO<sub>3</sub>胁迫下南蛇藤抗氧化系统的影响. 应用生态学报, 20 (3): 549~554  
麻文俊, 张守攻, 王军辉, 孙晓梅, 赵海祥, 宁延龙(2013). 日本落叶松扦插生根期内源激素和营养物质及酚酸含量变化特征. 西北植物学报, 33 (1): 109~115  
马原松, 王启明, 吴诗光, 徐心诚(2005). 干旱胁迫下大豆苗期生理生化指标的研究. 安徽农业科学, 33 (6): 974~976  
蒙海涛, 韩清芳, 贾志宽, 李子芳, 王莹(2008). 水培紫花苜蓿的茎段生根过程中内源激素含量变化. 植物生理学通讯, 44 (3): 498~500  
沈惠娟(1990). 多胺生物合成抑制剂对番茄幼苗根伸长和小米种子发芽的影响. 植物生理学通讯, (1): 20~23  
宋丽红, 曹帮华(2005). 光叶楮扦插生根的吡啶乙酸氧化酶、多酚氧化酶、过氧化物酶活性变化研究. 武汉植物学研究, 23 (4): 347~350  
孙娜, 王立伟, 张凤芝, 苏国兴(2010). 外源多胺在莴苣幼苗侧根发育中的作用及其与一氧化氮的关系. 园艺学报, 37 (8): 1273~1278  
王关林, 苏冬霞, 吴海东(2006). 代谢调节剂对嫩枝扦插繁殖成活率的影响及其机理. 园艺学报, 33 (2): 395~398  
王小玲, 赵忠, 权金娥, 张晓鹏, 张博勇(2011). 外源激素对四倍体刺槐硬枝扦插生根及其关联酶活性的影响. 西北植物学报, 31 (1): 116~122  
王新建, 何威, 张秋娟, 王念, 祝亚军, 朱延林(2009). 豫楸1号扦插生根过程中营养物质含量及氧化酶类活性的变化. 林业科学, 45 (4): 156~161  
徐继忠, 史常青, 马宝, 章文才(1998). 外源多胺对苹果花粉管伸长及胚珠寿命的影响. 园艺学报, 25 (1): 91~92



- 杨洪强, 黄天栋(1996). 多胺和精氨酸对苹果实生根系的影响. 植物学通报, 13 (1): 51~53
- 杨洪强, 黄天栋, 束怀瑞, 接玉玲(1995). 外源IBA和PAs对苹果幼苗新根形成、多胺及核酸含量的影响. 园艺学报, 22 (2): 123~126
- 杨雪萌, 房伟民, 陈发棣, 陈素梅(2010). 两个菊花品种扦插生根过程及其插穗碳氮营养和内源激素的变化. 南京农业大学学报, 33 (4): 19~24
- 原牡丹, 侯智霞, 翟明普, 苏艳(2008). IAA分解代谢相关酶(IAAO、POD)的研究进展. 中国农学通报, 24 (8): 88~92
- 张芹, 李保会, 柴建国, 王文凤, 刘云强, 梁海永, 杨建民(2007). IBA和发根农杆菌对糠椴嫩枝扦插的影响. 园艺学报, 34 (1): 201~204
- 张玉臣(2010). 白木香扦插繁殖技术及生根机理研究[硕士论文]. 北京: 中国林业科学研究院
- 郑成淑, 王文莉, 孙宪芝, 梁芳(2007). 喷施营养液对菊花扦插生根和生理生化代谢的影响. 山东农业大学学报(自然科学版), 38 (4): 561~565
- 郑均宝, 刘玉军, 裴保华, 蒋湘宁(1991). 几种木本植物插穗生根与内源IAA, ABA的关系. 植物生理学报, 17 (3): 313~316
- Bassuk NL, Hunter LD, Howard BH (1981). The apparent involvement of polyphenol oxidase and phloridzin in the production of apple rooting cofactors. J Hort Sci, 56 (4): 313~322
- Costa G, Biasi R, Bagni N (1986). Effect of putrescine on fruiting performance of apple (cv. hi early). Acta Hort, 179: 355~367
- Cristofori V, Roupheal Y, Rugini E (2010). Collection time, cutting age, IBA and putrescine effects on root formation in *Corylus vellea* L. cuttings. Sci Hort, 124: 189~194
- Faivre-Rampant O, Kevers C, Dommès J, Gaspar T (2000). The recalcitrance to rooting of micropropagated shoots of the *rac* tobacco mutant: Implications of polyamines and of the polyamine metabolism. Plant Physiol Biochem, 38 (6): 441~448
- Gutierrez L, Mongelard G, Flokova K, Pacurar DI, Novak O, Staswick P, Kowalczyk M, Pacurar M, Demailly H, Geiss G, Bellini C (2012). Auxin controls *Arabidopsis* adventitious root initiation by regulating jasmonic acid homeostasis. Plant Cell, 24: 2515~2527
- Heloir MC, Kevers C, Hausman JF, Gaspar T (1996). Changes in the concentrations of auxins and polyamines during rooting of *in-vitro*-propagated walnut shoots. Tree Physiol, 16: 515~519
- Huang Y, Ji KS, Zhai JR (2007). Relationship between rooting ability and endogenous phytohormone changes in successive continuous generation cuttings of *Buxus sinica* var. *parvifolia*, an endangered woody species in China. For Stud China, 9 (3): 189~197
- Kieliszewska-Rokicha B (1989). Effect of treating scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings with phytohormone on the growth of the root system and on the peroxidase and IAA oxidase enzyme activities in roots. Arbortum-Kornckie, 32: 207~219
- Mohan BS, Hosetti BB (2006). Phytotoxicity cadmium on the physiological dynamics of *Salvinia natans* L. grown in macrophyte ponds. J Environ Biol, 27 (4): 701~704
- Molnar JM, LaCroix LJ (1972). Studies of the rooting of cuttings of *Hydrangea macrophylla*: enzymes changes. Can J Bot, 50: 315~322
- Sharma P, Yadav JS, Rajam MV (1997). Induction of laterals in root cultures of eggplant (*Solanum melongena* L.) in hormone-free liquid medium: a novel system to study the role of polyamines. Plant Sci, 125: 103~111