

绞缢对苹果矮砧压条新梢激素含量及生根相关基因表达的影响

杨利粉, 孟红志, 马 宏, 孙天骅, 李中勇, 张学英*, 徐继忠*

(河北农业大学园艺学院, 河北保定 071001)

摘 要: 以 1 年生苹果矮化砧木 ‘9-3’ 为试材, 研究了绞缢处理对压条新梢生根和生根过程中内源激素含量及生根相关基因表达的影响。结果表明: 绞缢处理的新梢生根时间早于对照, 且其生根率显著高于对照; 在愈伤组织形成期, 绞缢处理的新梢内 IAA、ABA、ZR 含量和 IAA/ABA、IAA/GA₃、IAA/ZR 比值均显著高于对照, *ARRO-1*、*ARF7* 和 *ARF19* 基因表达量也显著高于对照; 在不定根发生始期, 绞缢处理的新梢内 IAA 和 GA₃ 含量及 *ARRO-1* 基因的表达量均显著高于对照; 在不定根发生盛期, 绞缢处理的新梢内 IAA 含量和 IAA/ABA、IAA/GA₃、IAA/ZR 比值均显著低于对照, 而 ZR 含量和 *ARRO-1* 基因表达量均显著高于对照。

关键词: 苹果; 矮化砧木; 水平压条; 绞缢; 内源激素; 生根基因

中图分类号: S 661.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2017) 04-0613-09

Effect of Constriction on Content of Endogenous Hormones and Expression Rooting Related Genes During Shoot Layering of Apple Dwarfing Rootstock ‘9-3’

YANG Lifan, MENG Hongzhi, MA Hong, SUN Tianhua, LI Zhongyong, ZHANG Xueying*, and XU Jizhong*

(College of Horticulture, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071001, China)

Abstract: One-year-old apple dwarfing rootstock ‘9-3’ was used as material to study the effect of constriction on rooting of layering shoots and the content of endogenous hormones and the expression of rooting related genes during the rooting process. The results showed that the rooting time of shoots treated with constriction was earlier than that of the control, and the rooting rate reached 90.63%, significantly higher than that of the control. At callus formation stage, the content of IAA, ABA and ZR, the ratio of IAA/ABA, IAA/GA₃ and IAA/ZR in the treated shoots were significantly higher than those of the control. Meanwhile the expression of *ARRO-1*, *ARF7* and *ARF19* in the treated shoots was also significantly higher than that of the control. During the adventitious-root-formation stage, the content of IAA and GA₃ and the expression of *ARRO-1* in the treated shoots were significantly higher than those of the control. At the

收稿日期: 2016-10-08; **修回日期:** 2017-03-27

基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (CARS-28); 公益性行业 (农业) 科研专项子课题 (201203075-05); 河北省科技厅资助项目 (16226312D-7)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: zhangxueying1996@163.com; xjzhxw@126.com)

adventitious-root-formation peak stage, the content of IAA and the ratio of IAA/ABA, IAA/GA₃ and IAA/ZR were significantly lower than those of the control, while the content of ZR and the expression of *ARRO-1* were significantly higher than those of the control.

Keywords: apple; dwarf rootstock; horizontal layering; constriction; endogenous hormone; rooting gene

矮化密植已成为现代苹果生产发展的趋势。目前各主要苹果生产国实现矮化密植栽培最主要的途径是利用适宜的矮化砧木。矮化砧木的利用方式有自根砧和中间砧两种。自根砧具有矮化效果好、易成花、结果早、产量高、苗木整齐度高等优点（杨蕊，2013），欧美及日本等在生产中主要采用苹果自根砧苗木；而中国苹果产区应用的矮化砧木，采用扦插、压条等方法繁殖效率较低（王丽，2015）。探索适宜的苹果矮化砧木压条繁殖技术显得尤为重要。梁春莉等（2012）通过比较环割、纵切和铁丝绞缢对平欧杂交榛压条生根的影响，发现枝条采取铁丝绞缢处理生根效果较好。绞缢可使有机物由叶及生长茎尖向下的运输中断，这些物质积累在处理点的附近，并在此区域促进生根（贾志远等，2015）。但有关绞缢对苹果矮砧压条生根影响及生根机理的研究鲜见报道。

董胜君等（2013）研究了山杏扦插生根过程中内源激素的变化，提出植物生长调节剂处理能够引起插穗 IAA、ABA、ZT 和 GA₃ 含量及其比值（IAA/ABA 和 IAA/ZT）的变化，从而促进插穗生根。徐继忠等（1989）研究了桃硬枝插条生根时内源激素的变化，发现内源生长素 IAA 含量在愈伤组织和根原基形成过程中下降，在根突出前上升达高峰，根突出后又下降；ABA 含量在整个生根期间持续下降。Butler 等（1999, 2000）从 'Jork 9' 苹果中分离出 *ARRO-1* 基因，并发现生长素处理嫩枝基部 24~72 h 后，其表达上调。Smolka 等（2009）向苹果砧木 M26 转入 RNAi-*ARRO-1*，利用 RNAi 将 *ARRO-1* 沉默，发现 M26 组培苗和茎圆片不定根形成能力显著降低，表明 *ARRO-1* 参与不定根的形成。*ARF7* 和 *ARF19* 两个基因属于拟南芥 *ARF* 家族成员，是生长素早期响应基因，调节侧根的形成，利用基因敲除技术可使植株侧根的形成严重损坏（Wilmoth et al., 2005; Okushima et al., 2007）。本试验中采用绞缢处理苹果矮砧压条新梢，分析其生根过程中内源激素含量和生根相关基因表达的变化，以为苹果矮化砧木压条繁殖技术的研究和应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验地点在河北省顺平县何家营，试材为长势一致的 1 年生苹果矮化砧木 9-3/八棱海棠，剪留 1 m。2015 年 3 月下旬，将试材与地面呈 30°~45° 夹角倾斜栽于定植沟内，在每株砧木苗的基部与梢部用 U 型铁丝水平固定。株行距为 15 cm × 120 cm。待其上多数新梢长至 15 cm 以上时，第 1 次培锯末，厚度 5 cm 以上，以后随新梢生长增加锯末厚度，每次培锯末间隔约 15 d，至 7 月中旬为止，培锯末总厚度为 30~40 cm。培锯末后水分管理采用间歇式喷雾装置，每 2 d 喷水 1 次（视天气情况而定），每次持续喷水时间 3 h，保持锯末湿度为 80%~90%。

1.2 试验设计

田间试验采用完全随机区组设计。第 1 次培锯末之前，每个母株上保留 7~8 个新梢。5 月下旬，多数新梢长至 15 cm 以上时，摘除新梢下部叶片，在距离新梢基部 2~3 cm 处，用细铁丝绞缢至木

质部, 铁丝保留在绞缢处, 对照不处理。每个处理重复 4 次, 每重复 8 个新梢。10 月中旬苗木出圃, 取下绞缢铁丝, 调查并统计生根率、平均根数和平均总根长。

另选一部分母株同样处理作对照, 于培锯末后 0、13、25 和 31 d 随机选取对照和绞缢处理 7 个新梢, 用去离子水洗净并擦干, 取距新梢基部 2 ~ 10 cm 部位的茎皮, 剪碎并混合, 液氮速冻, 存放于 - 80 °C 冰箱; 每个处理重复 3 次, 用来测定内源激素含量和生根相关基因的表达。

1.3 测定项目及测定方法

1.3.1 压条新梢生根情况观察

在培锯末后 0、7、13、19、25、31 和 41 d 进行生根动态观察, 分别记录基部的变化及愈伤组织出现期、不定根出现期、发生的部位和生根情况。

1.3.2 内源激素含量的测定

提取样品内源激素 (吴曼 等, 2013), 采用酶联免疫分析法 (李宗霆和周燮, 1996) 测定吲哚乙酸 (IAA)、脱落酸 (ABA)、赤霉素 (GA₃) 和玉米素核苷 (ZR) 含量。酶联免疫分析试剂盒由中国农业大学提供, 测定在中国农业大学农学与生物技术实验室进行。每个处理重复 3 次。

1.3.3 实时荧光定量 PCR 检测生根相关基因表达量

采用 RNAprep Pure Plant Kit 法提取总 RNA, 反转录为 cDNA, 实时荧光定量 PCR 检测 *ARRO-1*、*ARF7*、*ARF19* 的表达。利用 7500 Real-time PCR system 进行 qRT-PCR, 反应程序为起始模板 95 °C 变性 10 min; 95 °C 变性 15 s, 58 °C 退火 20 s, 72 °C 延伸 27 s, 40 个循环; 4 °C 终止反应。每个基因 3 次平行测定, 取平均值, 在 EXCEL 中分析数据, 每个处理重复 3 次。

以苹果中的 β -Actin 为内参, 对 *ARRO-1*、*ARF7* 和 *ARF19* 进行定量表达分析, 基因特异性引物 (肖祖飞, 2014) 由生工生物工程 (上海) 股份有限公司合成 (表 1)。

表 1 实时荧光定量 PCR 基因引物序列
Table 1 Primer sequences for the quantification of transcripts by real-time PCR

基因名称 Gene name	基因 ID Gene ID	引物序列 Primer sequence
<i>β-Actin</i>	AB638619	Fwd 5'-GGATTTGCTGGTGATGATGCT-3'
		Rev 5'-AGTTGCTCACTATGCCGTGCT-3'
<i>ARRO-1</i>	AJ225045	Fwd 5'-GAACCACATGATCCCACCGGCT-3'
		Rev 5'-ATCCACTGCCCCTATCACATCCT-3'
<i>ARF7</i>	MDP0000876321	Fwd 5'-TACCGAAACAGATGAGGTCTATGC-3'
		Rev 5'-TATGTCTGAATGTCCACGCACTATC-3'
<i>ARF19</i>	MDP0000886637	Fwd 5'-TACCGAAACAGATGAGGTCTATGG-3'
		Rev 5'-TATGTCTGAATGTCCACGCACTATC-3'

2 结果与分析

2.1 压条新梢的生根动态

观察结果表明, 绞缢处理的新梢上肉眼可见不定根的时间早于对照 10 d 左右。覆锯末当天, 绞缢和对照新梢基部均为棕绿色且表皮光滑, 二者无差异; 覆锯末后 7 d 时, 处理新梢的绞缢部位形成缢痕; 13 d 时部分处理新梢基部已明显膨大, 皮孔明显开裂, 而对照新梢无变化; 覆锯末后 19 d 时, 部分处理新梢基部形成愈伤组织和突起, 而对照新梢基部只是轻微黄化; 覆锯末后 25 d 时, 处理新梢形成的愈伤组织和突起增多, 并可见不定根, 对照新梢基部有明显突起, 无愈伤组织; 覆锯

末后 31 d 时, 处理新梢生根率达 42.9%, 而对照新梢才开始可见不定根。对不定根的发生部位观察发现, 处理新梢的不定根既有从皮部发生, 也有从愈伤组织发生, 而对照的不定根只从皮部发生。根据以上观察, 将 ‘9-3’ 压条新梢不定根的形成期划分为 3 个阶段, 即愈伤组织形成期、不定根发生始期 and 不定根发生盛期 (表 2)。

表 2 压条新梢生根动态
Table 2 The rooting tendency of layering shoots

处理 Treatment	愈伤组织形成期/d Callus formation stage	不定根发生始期/d Adventitious-root-formation stage	不定根发生盛期/d Adventitious-root-formation peak stage
绞缢 Constriction	7 ~ 19	20 ~ 25	26 ~ 41
对照 Control	—	25 ~ 31	32 ~ 41

注: “—” 表示无愈伤组织形成。

Note: “—” showed none callus formation.

2.2 绞缢对压条新梢生根的影响

覆锯末 90 d 后, 砧木水平压条生根情况如表 3 所示, 绞缢处理的生根率、平均单株根数和总根长分别为 90.63%、31.45 条和 587.2 cm, 均显著高于对照, 表明绞缢处理利于促进压条新梢生根, 提高其繁殖系数。

表 3 绞缢对苹果矮化砧木压条新梢生根的影响
Table 3 The effect of constriction on rooting of layering shoots of apple dwarfing rootstock

处理 Treatment	新梢总数 The amount of shoots	生根新梢数 The amount of rooted shoots	生根率/% The rooting rate	平均单株根数 The average root number of individual plant	平均单株根长/cm The average root length of individual plant
绞缢 Constriction	32	29	90.63 a	31.45 ± 4.48 a	587.2 ± 70.7 a
对照 Control	32	18	56.25 b	4.65 ± 0.87 b	81.8 ± 13.7 b

注: 统计分析采用邓肯氏新复极差法检验, 不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著。

Note: The statistical analysis was performed by Duncan’s multiple range test, different lowercase showed significantly different at 0.05 level.

2.3 绞缢对压条新梢茎皮内源激素含量的影响

由图 1, A 可以看出, 新梢生根期间, 绞缢处理和对照的新梢茎皮中 IAA 含量均呈单峰变化趋势, 峰值均出现在覆锯末 25 d。覆锯末 13 和 25 d 时, 绞缢处理的 IAA 含量显著高于对照; 31 d 时, 对照显著高于处理。可见绞缢处理提高了压条新梢愈伤组织形成期和不定根发生始期 IAA 的含量, 降低了不定根发生盛期 IAA 的含量。

由图 1, B 可以看出, 新梢生根期间, 绞缢处理和对照的新梢茎皮中 ABA 含量均呈单峰变化趋势, 峰值分别出现在覆锯末后 13 和 25 d。覆锯末后 13 d 时, 处理的 ABA 含量显著高于对照; 25 d 时, 对照的 ABA 含量显著高于处理; 31 d 差异不显著。可见绞缢处理有利于提高压条新梢愈伤组织形成期的 ABA 含量, 降低不定根发生始期的 ABA 含量。

由图 1, C 可以看出, 新梢生根期间, 绞缢处理和对照新梢茎皮中 GA₃ 含量峰值均出现在覆锯末后 25 d, 此时绞缢处理的 GA₃ 含量显著高于对照; 其他时期二者差异均不显著。可见绞缢处理提高了压条新梢不定根发生始期 GA₃ 的整体水平, 而对愈伤组织形成期和不定根发生盛期 GA₃ 的含量影响不大。

由图 1, D 可以看出, 新梢生根期间, 绞缢处理的 ZR 含量一直升高, 而对照为先升高再降低。覆锯末后 13 d 时, 处理显著高于对照, 25 d 时, 对照显著高于处理; 31 d 时, 处理显著高于对照。

可见绞缢处理可降低压条新梢不定根发生始期 ZR 含量, 提高愈伤组织形成期、不定根发生盛期 ZR 的含量。

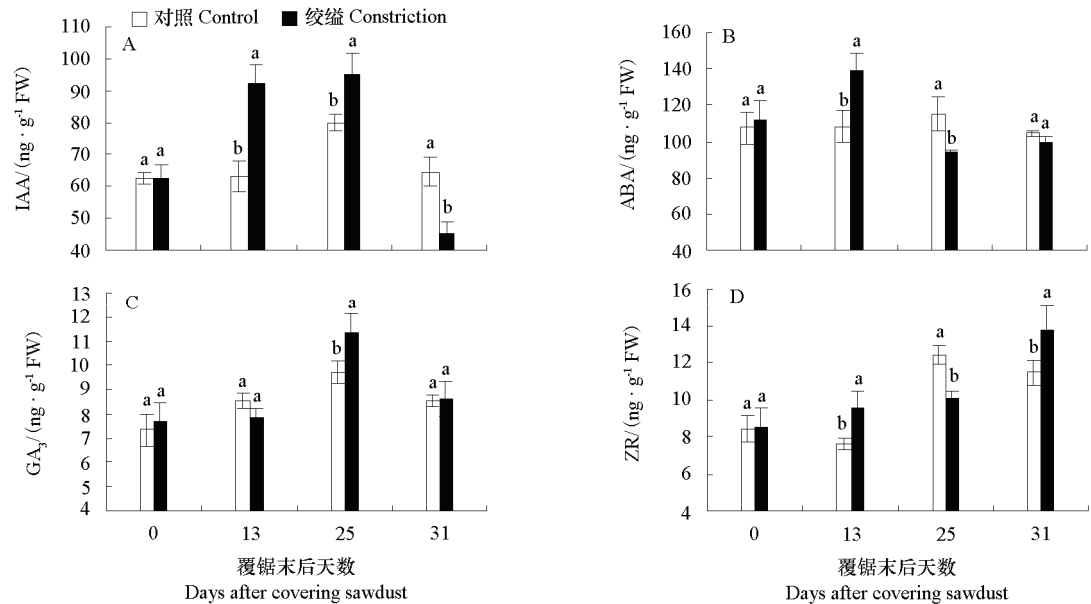


图 1 压条新梢生根过程中新梢茎皮中 IAA、ABA、GA₃ 及 ZR 含量的变化
Fig. 1 Changes of IAA, ABA, GA₃ and ZR content of layering shoots during rooting

由图 2 可以看出, 新梢生根期间, 绞缢处理的新梢茎皮中 IAA/ABA、IAA/GA₃ 和 IAA/ZR 比值均呈现先升高后降低的变化趋势, 峰值分别出现在覆锯末后 25、13 和 13 d。覆锯末后 13 d 时, 绞

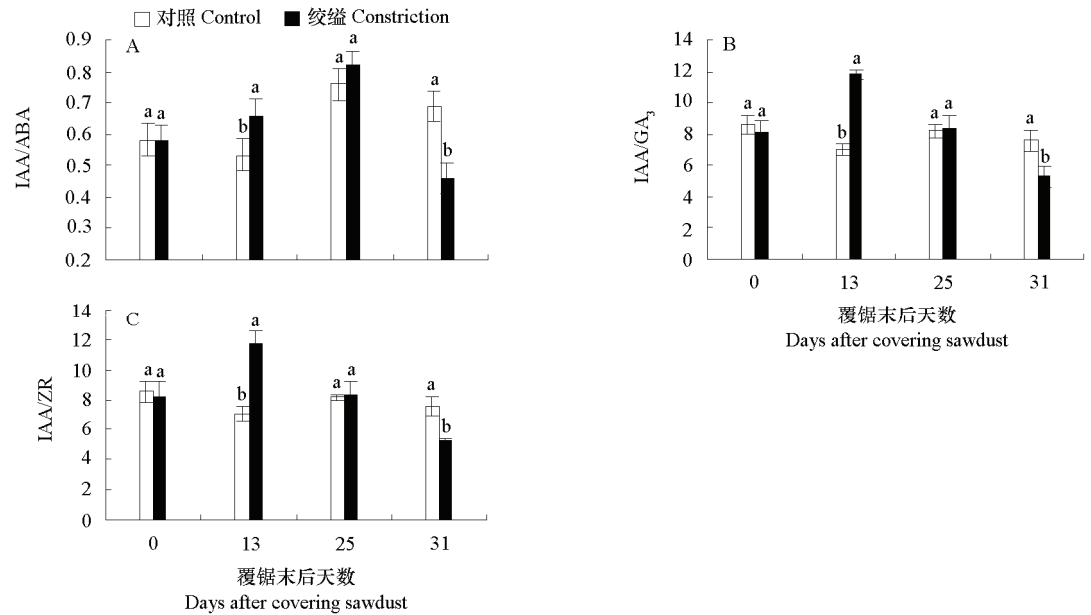


图 2 压条新梢生根过程中新梢茎皮内 IAA/ABA、IAA/GA₃ 及 IAA/ZR 比值变化
Fig. 2 Changes of IAA/ABA, IAA/GA₃ and IAA/ZR ratio of layering shoots during rooting

缢处理均显著高于对照; 31 d 时, 对照均显著高于处理。由此可知, 绞缢处理有利于提高压条新梢愈伤组织形成期三者比值, 而降低不定根发生盛期三者比值。

2.4 绞缢对压条新梢生根相关基因表达量的影响

由图 3 可以看出, 压条新梢生根期间, 绞缢处理与对照新梢茎皮中 *ARRO-1* 相对表达量变化趋势均是先升高再降低, 但对照变化幅度很小。覆锯末当天, 处理和对照相对表达量较低且一致; 覆锯末后 13 和 25 d 时, 绞缢处理分别为对照的 1.75 倍和 3.45 倍; 31 d 二者均回落, 但绞缢处理仍高于对照。可见绞缢处理有利于促进压条新梢整个生根过程中的 *ARRO-1* 表达。

绞缢处理与对照的新梢中 *ARF19* 和 *ARF7* 相对表达量均呈下降趋势。覆锯末后 13 d 时, 绞缢处理显著高于对照; 25 和 31 d 时, 处理与对照差异不显著。可见绞缢处理有利于促进压条新梢愈伤组织形成期的 *ARF19* 和 *ARF7* 表达。

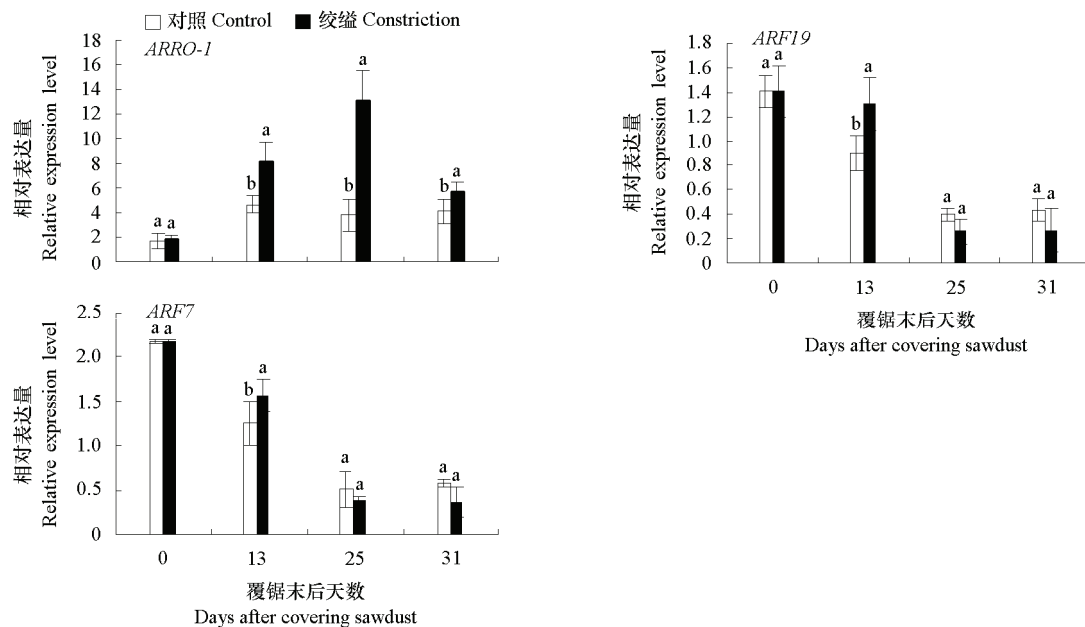


图 3 压条新梢生根过程中新梢茎皮中 *ARRO-1*、*ARF19* 及 *ARF7* 的相对表达量变化

Fig. 3 Changes of *ARRO-1*, *ARF19* and *ARF7* genes relative expression levels of layering shoots during rooting

3 讨论

3.1 绞缢对压条新梢内源激素含量的影响

在众多参与生根调控的因子中, 内源激素的变化是不定根发生的主导因子。其中, 生长素是促进不定根形成的主要激素 (欧阳芳群 等, 2015)。前人关于扦插繁殖的研究结果表明, 内源 IAA 初始含量和生根率响应呈正相关, 低浓度的内源 ZR 促进根原基分化形成, 而较高浓度的内源 ZR 有利于根原基伸长生长, 低浓度的内源 ABA 有利于插条生根, 高浓度 ABA 对植物的扦插生根起抑

制作用(李永欣 等, 2010; 袁利利 等, 2012)。但关于绞缢对苹果矮砧压条生根影响及生根机理的研究尚未见报道。

本试验中以苹果矮化砧木‘9-3’为试材, 通过研究绞缢处理对压条新梢生根和生根过程中内源激素含量的影响, 发现压条新梢生根期间, 无论是绞缢处理还是对照, 新梢韧皮部的 IAA 含量均呈现先升高后降低的变化趋势, 且最高峰均出现在不定根发生始期, 这与糙叶杜鹃和兔眼蓝浆果嫩枝扦插生根的研究结果(赵云龙 等, 2013; 宋鹏飞 等, 2014)相似, 表明高水平的 IAA 是不定根发生所必需的, 后期 IAA 含量下降, 可能与根系生长消耗 IAA 有关。本研究中绞缢处理的压条新梢在愈伤组织形成期和不定根发生始期 IAA 的含量显著高于对照, 且在覆锯末后 13 ~ 25 d 一直维持较高水平, 覆锯末后 25 ~ 31 d, IAA 的含量迅速下降, 最终显著低于对照。

绞缢处理的 ZR 含量在覆锯末 25 d 内升高缓慢, 而在不定根发生盛期迅速升高, 并显著高于对照。分析认为, 绞缢处理引起压条新梢的 IAA 和 ZR 的上述变化, 均有利于压条生根及根的生长, 这与本研究中绞缢处理的新梢生根早于对照, 生根率、平均单株根数和根长均显著高于对照的结果也相符。

本试验中绞缢处理的压条新梢在愈伤组织形成期 ABA 含量显著高于对照, 这可能是由于在绞缢的刺激下, 新梢产生 ABA 以增强其抗逆性, 还需进一步研究。

绞缢处理的新梢在愈伤组织形成期至不定根发生始期的内源 GA_3 含量升高并达到峰值, 且在不定根发生始期显著高于对照, 表明高浓度 GA_3 有利于不定根形成, 这与赵云龙等(2013)在糙叶杜鹃扦插中的结果一致; 但郭英超等(2012)认为低浓度的 GA_3 含量对兴安圆柏生根有促进作用, 这是由于试材间的差异还是其他原因还需进一步研究。

内源激素与生根的关系不是简单的单一内源激素含量的变化, 而是多种激素互相作用, 协同参与愈伤组织的形成、根原基的诱导、形成和不定根的形成与伸长(郭素娟 等, 2004)。激素比值较单一激素水平能更好地说明其对生根的影响。前人研究表明, IAA/ABA 比值与生根率呈正相关(师晨娟 等, 2006; 董胜君 等, 2013)。本研究结果表明, 绞缢处理显著提高了愈伤组织形成期 IAA/ABA、IAA/ GA_3 和 IAA/ZR 的比值, 并且不定根发生始期 IAA/ABA 比值也明显高于对照, 从而有利于不定根的发生。

3.2 压条新梢生根与相关生根基因表达的关系

ARRO-1 被认为是木本植物不定根形成的相关基因之一, 是一种生长素触发的生根特异性表达基因, 其基因功能的表达与植物组织中内源生长素水平有关, 即通过调节内源激素含量而影响不定根发生(Butler & Gallagher, 1999, 2000)。Klerk 等(1995)发现在苹果不定根形成过程中的诱导期(24 ~ 96 h) *ARRO-1* 上调表达。本研究中, 绞缢新梢压条生根期间, *ARRO-1* 基因表达量呈现先升高后降低的趋势, 在不定根发生始期达到最高, 与 IAA 含量、IAA/ABA 比值的变化趋势相一致。由此认为, 绞缢处理促进了生根过程中 *ARRO-1* 的表达, 从而促进了压条生根。

ARF7 和 *ARF19* 属于拟南芥 *ARF* 家族成员, 是生长素早期响应基因, 调节侧根的形成(Wilmoth et al., 2005; Okushima et al., 2007)。本研究中发现, 覆锯末后 13 d 时, 绞缢处理压条新梢正是愈伤组织形成期, *ARF7* 和 *ARF19* 的表达量显著高于对照, IAA 含量、IAA/ABA、IAA/ GA_3 和 IAA/ZR 也均显著高于对照, 说明绞缢处理促进了 *ARF7* 和 *ARF19* 的表达, IAA 含量及其与 ABA、 GA_3 、ZR 比值提高, 从而利于根原基的分化, 导致试验中绞缢处理的新梢生根率、平均根数显著高于对照的结果。

References

- Butler E D, Gallagher T F. 1999. Isolation and characterization of a cDNA encoding a novel 2-oxoacid-dependent dioxygenase which is up-regulated during adventitious root formation in apple (*Malus domestica* 'Jork 9') stem discs. *Journal of Experimental Botany*, 50 (333): 551 - 552.
- Butler E D, Gallagher T F. 2000. Characterization of auxin-induced *ARRO-1* expression in the primary root of *Malus domestica*. *Journal of Experimental Botany*, 51 (351): 1765 - 1766.
- Dong Sheng-jun, Liu Ming-guo, Dai Fei, Wu Yue-liang, Shan Shou-tian, Ding Rui-jun. 2013. Variation of endogenous hormone contents in softwood cuttings of *Armeniaca sibirica* during adventitious root formation. *Nonwood Forest Research*, 31 (4): 108 - 114. (in Chinese)
- 董胜君, 刘明国, 戴菲, 吴月亮, 单守田, 丁瑞军. 2013. 山杏嫩枝扦插生根过程中插穗内源激素含量的变化. *经济林研究*, 31 (4): 108 - 114.
- Guo Su-juan, Ling Hong-qin, Li Feng-lan. 2004. Physiological and biochemical basis of rooting of *Pinus bungeana* cuttings. *Journal of Beijing Forestry University*, 26 (2): 43 - 47. (in Chinese)
- 郭素娟, 凌宏勤, 李凤兰. 2004. 白皮松插穗生根的生理生化基础研究. *北京林业大学学报*, 26 (2): 43 - 47.
- Guo Ying-chao, Du Ke-jiu, Jia Zhe. 2012. Analysis of the characteristics of endogenous hormones during root formation of *Sabina davurica* (Pall.) Ant. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 28 (1): 44 - 48. (in Chinese)
- 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.
- Jia Zhi-yuan, Ge Xiao-min, Tang Luo-zhong. 2015. Research progress in cutting propagation technology for woody plants and its affecting factors. *World Forestry Research*, 28 (2): 36 - 40. (in Chinese)
- 贾志远, 葛晓敏, 唐罗忠. 2015. 木本植物扦插繁殖及其影响因素. *世界林业研究*, 28 (2): 36 - 40.
- Klerk D G J, Keppel M, Brugge J T, Meekes H. 1995. Timing of the phases in adventitious root formation in apple microcuttings. *Journal of Experimental Botany*, 46 (289): 965 - 972.
- Li Yong-xin, Zeng Hui-jie, Wang Xiao-ming, Cai Neng. 2010. Changes of endogenous hormones during *Swida wilsoniana* Wanger cutting. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 26 (15): 247 - 251. (in Chinese)
- 李永欣, 曾慧杰, 王小明, 蔡能. 2010. 光皮树扦插过程中内源激素变化. *中国农学通报*, 26 (15): 247 - 251.
- Li Zong-ting, Zhou Xie. 1996. Plant hormones and their immunological detection techniques. Nanjing: Phoenix Science Press: 279 - 286. (in Chinese)
- 李宗霆, 周燮. 1996. 植物激素及其免疫检测技术. 南京: 江苏科学技术出版社: 279 - 286.
- Liang Chun-li, Yu Li-jie. 2012. Study on influencing factor of hybrid hazel layering. *Northern Horticulture*, (3): 19 - 21. (in Chinese)
- 梁春莉, 于立杰. 2012. 平欧杂交榛子压条影响因素研究. *北方园艺*, (3): 19 - 21.
- Okushima Y, Fukaki H, Onoda M, Theologis A, Tasaka M. 2007. ARF7 and ARF19 regulate lateral root formation via direct activation of LBD/ASL genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19 (1): 118 - 130.
- Ouyang Fang-qun, Fu Guo-zan, Wang Jun-hui, Ma Jian-wei, An San-ping, Wang Mei-qin, Li Yue. 2015. Qualitative analysis of endogenesis hormone and polyphenol during rooting of cuttings in norway spruce (*Picea abies*). *Scientia Silvae Sinicae*, 51 (3): 155 - 162. (in Chinese)
- 欧阳芳群, 付国赞, 王军辉, 马建伟, 安三平, 王美琴, 李悦. 2015. 欧洲云杉扦插生根进程中内源激素和多酚类物质变化. *林业科学*, 51 (3): 155 - 162.
- Shi Chen-juan, Liu Yong, Wang Chun-cheng, Si Rui-xin, Zhang Lin-yu. 2006. Study on the age effect of cutting propagation of *Picea crassifolia* and its rooting mechanism. *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry (Natural Science Edition)*, 34 (12): 101 - 104. (in Chinese)
- 师晨娟, 刘勇, 王春城, 司瑞新, 张林玉. 2006. 青海云杉扦插的年龄效应及其生根机理研究. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 34 (12): 101 - 104.
- Smolka A, Welander M, Olsson P, Holefors A, Zhu L H. 2009. Involvement of the *ARRO-1* gene in adventitious root formation in apple. *Plant Science*, 177 (6): 710 - 715.
- Song Peng-fei, Chen Hua-jiang, Jiang Yan-qin, Wei Ji-guang, Li Jian-hua. 2014. Effect of IBA on adventitious root formation and endogenous

- hormones dynamics in softwood cutting of rabbit eye blueberry. Chinese Agricultural Science Bulletin, 30 (16): 117 - 122. (in Chinese)
- 宋鹏飞, 陈华江, 姜燕琴, 韦继光, 李建华. 2014. IBA 对兔眼蓝浆果嫩枝扦插生根及内源激素变化的影响. 中国农学通报, 30 (16): 117 - 122.
- Wang Li. 2015. Study on cutting propagation technique and rooting mechanism on SH40 apple dwarf rootstock[M. D. Dissertation]. Baoding: Agricultural University of Hebei. (in Chinese)
- 王 丽. 2015. SH40 苹果矮化砧木扦插繁殖技术及生根机理初探[硕士论文]. 保定: 河北农业大学.
- Wilmoth J C, Wang S C, Tiwari S B, Joshi A D, Hagen G, Guilfoyle T J, Alonso J M, Ecker J R, Reed L W. 2005. NPH4/ARF7 and ARF19 promote leaf expansion and auxin-induced lateral root formation. Plant Journal for Cell & Molecular Biology, 43 (1): 118 - 130.
- Wu Man, Zhang Wen-hui, Wang Rong, Dong Yan, Mao Zhi-quan, Shen Xiang. 2013. Changes of endogenous hormones of precocious crabapple during development. Acta Horticulturae Sinica, 40 (1): 10 - 20. (in Chinese)
- 吴 曼, 张文会, 王 荣, 董 彦, 毛志泉, 沈 向. 2013. ‘红丽’海棠早实植株发育过程中内源激素变化. 园艺学报, 40 (1): 10 - 20.
- Xiao Zu-fei. 2014. Impact of juvenility on the adventitious rooting of leafy cuttings in apple rootstocks [Ph. D. Dissertation]. Beijing: China Agriculture University. (in Chinese)
- 肖祖飞. 2014. 童性对苹果砧木绿枝扦插生根的影响[博士论文]. 北京: 中国农业大学.
- Xu Ji-zhong, Chen Si-wei. 1989. The effect of the changes of the endogenous hormone's contents (ABA and IAA) in hardwood cuttings of peach to rooting. Acta Horticulturae Sinica, 16 (4): 275 - 278. (in Chinese)
- 徐继忠, 陈四维. 1989. 桃硬枝插条内源激素 (ABA、IAA) 含量变化对生根的影响. 园艺学报, 16 (4): 275 - 278.
- Yang Rui. 2013. Research on the propagate technology of several apple dwarfing rootstocks self-rooted rootstocks[M. D. Dissertation]. Yangling: Northwest A & F University. (in Chinese)
- 杨 蕊. 2013. 几种苹果矮化砧自根砧苗繁殖技术的研究[硕士论文]. 杨凌: 西北农林科技大学.
- Yuan Li-li, Zhang Lin, Wang Hou-xin, Sun Fang, Yu Yong-chang, Niu Tian, Li Cheng-xiu, Wang Chang-xian. 2012. Changes of endogenous hormones during *Acer truncatum* Bunge cutting. Chinese Agricultural Science Bulletin, 28 (13): 61 - 64. (in Chinese)
- 袁利利, 张 林, 王厚新, 孙 芳, 于永畅, 牛 田, 李承秀, 王长宪. 2012. 华北五角枫 ‘京 2’ 插穗生根过程中内源激素变化. 中国农学通报, 28 (13): 61 - 64.
- Zhao Yun-long, Chen Xun, Li Chao-chan. 2013. Dynamic of physiology and biochemistry during wild *Rhododendron scabrifolium* cutting propagation. Scientia Silvae Sincae, 49 (6): 45 - 51. (in Chinese)
- 赵云龙, 陈 训, 李朝婵. 2013. 糙叶杜鹃扦插生根过程中生理生化分析. 林业科学, 49 (6): 45 - 51.