

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第8期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.08.005

论文标题： 福建柏不定芽诱导及内源激素研究

作　　者： 卢冰冰，肖 帅，王雨溪，等

收稿日期： 2025-07-19

引文格式： 卢冰冰,肖帅,王雨溪,等.福建柏不定芽诱导及内源激素研究[J].中南林业科技大学学报,2026,46(8):46-55,89.

Lu B B, Xiao S, Wang Y X, et al. Induction of adventitious buds and study on endogenous hormones in *Chamaecyparis hodginsii*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(8):46-55,89.

相关论文推荐

Recommended articles

不同种源福建柏生长性状的差异与评价

Difference and evaluation of grow traits of *Fokienia hodginsii* caused by different provenances

不同生物炭处理对福建柏光合荧光特性的影响

Effects of different biochar treatments on photosynthetic fluorescence characteristics of *Fokienia hodginsii*

福建柏优树子代容器苗生长特性及光合能力

Growth characteristics and photosynthetic capacity among container seedlings of *Fokienia hodginsii* plus-tree progeny

福建柏遗传多样性ISSR分析

ISSR analysis on genetic diversity of *Fokienia hodginsii*

不同坡位对福建柏生长影响的研究

Effects of different slope positions on growth of *Fokienia hodginsii*

植物生长调节剂对木姜叶柯花序生长、内源激素和营养物质的影响

Effects of plant growth regulators on inflorescence growth, endogenous hormones and nutrients of *Lithocarpus litseifolius*

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.08.005 http: //qks.csuft.edu.cn

福建柏不定芽诱导及内源激素研究

卢冰冰[a]，肖 帅[a]，王雨溪[b]，肖集泓[b]，王小妹[a]，荣俊冬[a]，陈礼光[a]，郑郁善[a,b]
（福建农林大学 a. 林学院；b. 风景园林与艺术学院，福建 福州 350000）

摘 要：【目的】聚焦福建柏 *Chamaecyparis hodginsii* 不定芽诱导体系的优化，为其种质资源保护与组培离体繁殖提供理论支撑。【方法】通过筛选 6-BA、ZT、KT 等细胞分裂素，明确最适宜的外植体、外植体消毒配方以及不定芽诱导配方，探究芽诱导培养内源激素机理。【结果】1）福建柏最适宜的外植体为当年生带芽茎段；2）75% 乙醇消毒 10 s，4% 次氯酸钠消毒 600 s 组合处理为外植体最佳消毒配方，能显著降低污染风险；3）福建柏不定芽诱导的最佳培养基配方为 MS+Sucrose 30.0 g/L+Agar 6.5 g/L+KT 0.1 mg/L，芽诱导率达 85.56%。AC 和 VC 组合处理的抗褐化效果显著，污染率低于 10%，有效提升了培养效率；4）不定芽诱导过程中的内源激素动态变化表明，IAA、ABA、GA_3、CTK 含量及相互间比值呈现规律性波动。其中，ABA 与 GA_3 存在拮抗作用，而 IAA/ABA 和 CTK/IAA 的平衡是调控福建柏芽萌发的核心机制；培养 7 ～ 14 d，IAA 含量、IAA/ABA 和 CTK/IAA 达峰值，这一时期是福建柏芽萌发的关键阶段，此时激素的协同作用共同构成了其适应环境、促进生长发育的调控机制。【结论】初步建立了福建柏低污染不定芽诱导体系，明确了不同培养条件对内源激素含量的影响，揭示了内源激素在不定芽诱导过程中的调控规律。

关键词：福建柏；不定芽；抗褐化剂；内源激素
中图分类号：S795 **文献标志码：**A **文章编号：**1673-923X(2026)08-0046-10

Induction of adventitious buds and study on endogenous hormones in *Chamaecyparis hodginsii*

Lu Bingbing[a], Xiao Shuai[a], Wang Yuxi[b], Xiao Jihong[b], Wang Xiaomei[a], Rong Jundong[a], Chen Liguang[a], Zheng Yushan[a,b]
(a. College of Forestry; b. School of Landscape Architecture and Art, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350000, Fujian, China)

Abstract:【Objective】Focusing on the optimization of the adventitious bud induction system of *Chamaecyparis hodginsii*, a native species of Fujian, this study aims to provide theoretical support for the conservation of its germplasm resources and the development of in vitro propagation techniques.【Method】By screening 6-BA, ZT, KT and other cytokinins, determining the most suitable implants, the best sterilization formula for implants, and the best incubation formula for adventitious bud induction, and exploring the mechanism of endogenous hormones in germination.【Result】1) *C. hodginsii* is most suitable for extraction as a young,young, sprouted stem that was born in the year; 2) 75% alcohol disinfection for 10 s, 4% sodium hypochlorite disinfection for 600 s was the best disinfection formula of explants,which significantly reduced the risk of contamination; 3) The optimum culture medium for adventitious bud induction was MS + Sucrose 30.0 g/L + Agar 6.5 g/L + 0.1 mg/L KT, the rate of bud induction was 85.56%. At the same time, for the common browning problem in tissue culture of *C. hodginsii,* we found that the combination of AC and VC treatment had significant anti-browning effect, and the pollution rate was below 10%, effectively improving the culture efficiency; 4) The dynamic changes in the endogenous hormone levels during the process of adventitious bud induction indicate that the concentrations and ratios of IAA, ABA, GA_3, and CTK exhibit regular fluctuations. Among these, ABA and GA_3 have antagonistic effects. The balance between the ratios of IAA/ABA and CTK/IAA is the core mechanism regulating the bud germination of *C. hodginsii*. The period of 7-14 days is when the concentrations of IAA and the ratios of IAA/ABA, CTK/IAA reach their peak levels, making it a critical stage for the bud germination of *C. hodginsii*. During this period, the synergistic action of these hormones collectively contributes to their ability to adapt to the environment and promote growth and development.【Conclusion】This study has preliminarily established a low-pollution adventitious bud induction system for *C. hodginsii*, clarified the impact of different cultivation conditions on the content of endogenous hormones, and revealed the regulatory rules of endogenous hormones in the process of adventitious bud induction.

Keywords: *Chamaecyparis hodginsii*; adventitious buds; anti-browning agent; endogenous hormones

收稿日期（Received）：2025-07-19 **修订日期**（Revised）：2025-10-09
基金项目：福建省林业种苗科技攻关项目（ZMGG-0811）；福建农林大学科技创新专项（KFB23057）。
第一作者：卢冰冰（13183090276@163.com），硕士。 **通信作者：**陈礼光（fjclg@qq.com），副教授，博士，硕士研究生导师。
引文格式：卢冰冰 , 肖帅 , 王雨溪 , 等 . 福建柏不定芽诱导及内源激素研究 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026,46(8):46-55,89.
Lu B B, Xiao S, Wang Y X, et al. Induction of adventitious buds and study on endogenous hormones in *Chamaecyparis hodginsii*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(8):46-55,89.

福建柏 *Chamaecyparis hodginsii* 为柏科 Cupressaceae 扁柏属常绿乔木，喜光喜湿，分布区狭窄，种群规模小，在我国南方山区呈零星分布[1]。福建柏目前已被列为我国二级保护野生植物，是珍贵的乡土用材树种。福建柏繁殖方式主要有种子繁殖、扦插繁殖、组织培养等，无性繁殖是培育福建柏优良品种的重要手段。天然林中福建柏存在种子繁殖容易自然杂交、后代遗传性状不稳定的问题，很难获得稳定遗传的优良品种。而组织培养技术具有繁殖系数高、周期短、受繁殖材料限制小等特点，能实现植物种源高效扩繁[2]。因此，通过探究组织培养对福建柏不定芽诱导及内源激素的影响，对福建柏相关物种的种源保护，维持生物多样性和生态平衡具有重要意义。

植物组织培养是指在无菌条件下，将植物的器官、组织、细胞等外植体接种到人工配制的培养基上，通过调控营养和激素等条件，使其发育成完整植株的技术。尽管已有学者对福建柏开展了组织培养研究[3-5]，但福建柏组织培养仍面临繁殖系数低、生根难的问题。不同树种在诱导不定芽的过程中，所需的培养基和激素组合各异。如张秀华[6]和赵育新[7]研究表明，在相同条件下，以圆柏 *Juniperus chinensis* 和龙柏 *Juniperus chinensis* 当年生幼嫩茎段作为外植体进行组织培养，圆柏在 1/2 MS+ 低浓度（0.5 mg/L）BA+ 低浓度（0.5 mg/L）NAA 的培养基上，不定芽分化率最高；而龙柏则在 1/2 MS+ 高浓度（1.5 mg/L）BA+ 低浓度（0.5 mg/L）NAA 的培养基上分化效果最佳。植物内源激素水平是反映植物组织培养过程的一个重要指标，在组织培养的脱分化、分化、再生等环节中发挥着关键作用[8]。目前，对植物内源激素的研究主要包括生长素（IAA）[9]、脱落酸（ABA）[10]、细胞分裂素（CTK）[11]、赤霉素（GA）[12]、玉米素（ZT）[13]、乙烯（ETH）和多胺（Polyamines）共 7 种[14]。韦丽君等[15]和黄润生等[16]认为，生长素、赤霉素和细胞分裂素能促进植物的生长发育，而脱落酸则会抑制植株的生长过程。目前组培苗应用有限，快速繁殖体系尚处于初步研究阶段，亟待进一步研究。

本研究通过细胞分裂素（6-BA、KT、TDZ、ZT）对福建柏不定芽诱导进行探索，明确最适宜的外植体，选择最佳消毒配方和诱导配方，并探究福建柏不定芽诱导过程中内源激素（IAA、ABA、CTK、GA）的含量变化，建立福建柏低污染不定芽诱导体系，为其种质资源的保护及组培快繁提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

福建柏不定芽的诱导培养可以直接从外植体上诱导不定芽产生，也可以先以外植体诱导出愈伤组织，再通过愈伤组织再分化产生不定芽[5]。但从愈伤组织中诱导出不定芽的成功率较低，性状不稳定。因此，本试验选择直接从外植体上诱导不定芽。试验材料采自福建农林大学工业原料研究所 2019 年种植的 1 ～ 3 年生优良福建柏植株。外植体类型为福建柏植株的茎尖、带芽茎段和不带芽茎段。

1.2 培养基成分与培养条件

基础培养基为 MS+Sucrose 30.0 g/L+Agar 6.5 g/L，pH 值为 5.80 ～ 6.00，121 ℃灭菌 15 min 后分装于无菌组培瓶中。

不定芽诱导过程均在培养室内进行，培养室温度（25±2）℃，相对湿度 60% ～ 70%，光照强度为 800 ～ 1 600 Lux，波长 350 ～ 750 nm，光照周期为 14 h/d。

1.3 外植体选择与消毒处理

1.3.1 外植体选择

分生能力旺盛的茎类组织因含先天分生组织和内源激素储备，更易诱导芽分化[17-18]。因此，本研究聚焦不定芽高效诱导，外植体选择茎尖、带芽茎段和不带芽茎段。

在夏季，采集生长健壮的茎尖、带芽茎段及不带芽茎段，并分别接入 2 mg/L 6-BA 的基础培养基中。共计 3 个处理，每个处理 30 瓶，每瓶 1 个外植体，重复 3 次。观察记录芽萌发与生长情况。

1.3.2 不同消毒方式效果

将采集的福建柏茎段剪成长 1 ～ 3 cm 的小段，依次用饱和洗衣粉液浸泡 20 min，流水冲洗 2 h，无菌水冲洗 3 ～ 5 次后转入超净工作台。用 75% 乙醇和 NaClO 对福建柏茎段进行组合消毒（表 1），每种消毒剂处理后均用无菌水冲洗 3 ～ 5 次。将外植体接入添加 2 mg/L 6-BA 的基础培养基中，共计 10 个处理，每个处理 30 瓶，每瓶 1 个外植体，重复 3 次。观察记录外植体的诱导率、污染率、褐化率等情况，筛选出福建柏不定芽的最佳消毒方法。诱导率、污染率和褐化率计算公式如下：

诱导率 = 诱导数 / 接种总数 ×100%；（1）

污染率 = 污染数 / 接种总数 ×100%；（2）

褐化率 = 褐化数 / 接种总数 ×100%。（3）

表 1 茎段消毒正交试验设计

Table 1 Orthogonal experiment design of stem segment disinfection

处理水平 Treatment level	75% 乙醇处理时间 Alcohol treatment time /s	NaClO 浓度 NaClO concentration / %	NaClO 处理时间 NaClO treatment time /s	外植体类型 Type of explants
CK	0	0	0	茎段
1	10	1	300	茎段
2	30	2	600	茎段
3	60	4	900	茎段

1.4 不定芽启动培养

1.4.1 不同细胞分裂素诱导不定芽

参考林木组培常规流程 [19]，先通过固定浓度确定活性激素类型，再进一步优化梯度浓度。本研究将单一浓度（2.0 mg/L）的不同细胞分裂素（6-BA、ZT、KT、TDZ）添加到基本培养基中，共计 4 个处理，每个处理 30 瓶，每瓶 1 个外植体，重复 3 次。培养 28 d 后，观察并记录不定芽诱导率、污染率和死亡率。诱导率和污染率计算公式同 1.3.2，死亡率计算公式如下：

死亡率 = 死亡数 / 接种总数 ×100%。（4）

1.4.2 不同抗褐化剂筛选

3 种不同抗褐化剂及其浓度分别为 PVPP（100、500、1 000 mg/L）、AC（100、500、1 000 mg/L）、VC（100、500、1 000 mg/L）。将 3 种抗褐化剂根据设置的浓度单一或者组合添加到芽诱导培养基中，以不添加任何褐化剂为对照（CK），pH 值为 5.8 ～ 6.0。共计 10 个处理，每个处理 30 瓶，每瓶 1 个外植体，重复 3 次。观察并记录不定芽诱导率、污染率、褐化率和生长状态。

1.5 芽诱导内源激素测定方法

本试验利用高效液相色谱法（HPLC）测定植物内源激素含量 [20-21]。利用岛津超高效液相色谱仪 LCMS-2020 进行内源激素测定，分析仪器系统为 LC-20A，色谱柱为 Welch Ultimate & Polar-RP 250×4.6 mm，5 μm，流动相为甲醇 -0.8% 乙酸水溶液（体积分数配比为 90∶10），流速 0.8 mL/min，紫外光波长 254 nm，进样量 10 μL，柱温 40 ℃。分别称取鲜样 0.2 g，测定 CTK、GA_3、IAA 和 ABA 含量，每个处理设置 3 个生物学重复。试验在避光、快速和低温条件下进行。

1.6 数据统计分析

采用 Excel 2020 软件完成数据统计，运用 SPSS 26.0 软件进行单因素方差分析（ANOVA）及差异显著性分析，运用 Origin 2018 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 外植体处理与消毒

2.1.1 福建柏茎段取材部位对芽萌发的影响

由表 2 可以看出，不同部位茎段的萌发率差异显著（$P < 0.05$）。从每株芽萌发数来看，茎尖每株芽萌发数最多，带芽茎段整体萌发率较高（72.33%）。从污染率来看，茎尖和不带芽茎段污染率较低。带芽茎段死亡率显著低于茎尖和不带芽茎段，仅为 2.11%。因此，带芽茎段虽然萌发数不及茎尖，但在萌发率、死亡率控制上表现最优，即最适外植体为带芽茎段。

表 2 茎段不同取材部位对芽萌发的影响 †

Table 2 Effects of different harvesting parts on bud induction

取材部位 Sampling site	取材时间 Sampling time	每株芽萌发数 Germination number per plant / 个	萌发率 Germination rate /%	污染率 Contamination rate /%	死亡率 Mortality rate /%
茎尖 Stem tip	夏季	1 ～ 3	59.67±6.49 b	36.67±2.03 b	15.67±2.96 b
带芽茎段 Stem segments with buds	夏季	1 ～ 2	72.33±2.91 a	45.33±2.33 a	2.11±1.00 c
不带芽茎段 Stem segments without buds	夏季	0 ～ 2	27.67±4.67 c	31.00±1.00 b	36.67±3.33 a

† 不同小写字母表示差异显著（$P < 0.05$），下同。Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$), the same below.

2.1.2 不同消毒方式对福建柏茎段消毒效果的影响

以福建柏带芽茎段为外植体，用 75% 乙醇和 NaClO 进行组合消毒。由表 3 可见，随着 NaClO 浓度的升高，茎段的污染率显著降低（$P < 0.05$）。其中，未消毒的对照组（CK）污染率达到了 100%；采用 75% 乙醇消毒 10 s 后，XJ3 处理污染率显著降低，为 14.67%，这表明高浓度 NaClO 与乙醇结合使用能有效控制污染。此外，XJ3 处理的

诱导率达到了 66.67%，与其他处理组差异显著。在抑制褐化方面，1% NaClO 处理的褐化率总体较低，XJ1 处理褐化率最低，仅为 3.00%，说明低浓度（1%）NaClO 消毒 300 s 在抑制褐化方面效果最显著。以诱导率极差分析所得的最佳消毒组合（XD）进行验证试验，重复 3 次，带芽茎段的平均诱导率为 100%，污染率为 3.33%，褐化率为 0%。结果表明，最适宜的消毒处理为 XD（75% 乙醇消毒 10 s，4% NaClO 消毒 600 s）。

表 3　不同消毒处理对茎段的影响
Table 3　Effects of different disinfection treatments on stem segments

处理编号 Treatment code	75% 乙醇消毒时间 75% Ethanol disinfection time /s	NaClO 浓度 Concentration of NaClO /%	NaClO 处理时间 NaClO handling time /s	诱导率 Induction rate /%	污染率 Contamination rate /%	褐化率 Browning rate /%
CK	0	0	0	0.00±0.00 c	100.0±0.0 a	67.67±3.93 a
XJ1	10	1	300	57.67±2.91 ab	38.67±2.96 bcd	3.00±0.00 c
XJ2	10	2	600	60.00±7.51 a	42.33±2.91 bc	11.00±4.93 bc
XJ3	10	4	900	66.67±2.03 a	14.67±2.33 g	15.67±2.96 b
XJ4	30	1	900	41.33±4.33 b	47.67±3.93 b	11.00±1.00 bc
XJ5	30	2	300	60.00±6.81 a	35.67±4.67 cd	14.33±4.33 b
XJ6	30	4	600	59.00±4.93 a	23.33±2.03 efg	17.67±2.91 b
XJ7	60	1	600	59.67±3.33 a	32.00±1.00 de	4.33±1.33 c
XJ8	60	2	900	51.00±9.87 ab	21.00±2.00 fg	19.00±2.00 b
XJ9	60	4	300	49.67±3.33 ab	30.00±4.04 def	15.67±2.96 b
XD	10	4	600	100.00	3.33	0

2.2　不定芽启动培养

2.2.1　不同细胞分裂素对芽诱导的影响

在建立无菌体系的基础上，为深入探究植物组织培养过程中的内在调控机制，需进一步探究激素的调控效应。4 种细胞分裂素（ZT、6-BA、KT、TDZ）对福建柏不定芽诱导的影响结果（表 4）显示，6-BA 诱导率最高，达 77.78%，ZT、KT、TDZ 诱导率无显著差异；TDZ 污染率最高，为 32.22%，而 ZT、6-BA、KT 污染率均显著低于 TDZ（$P < 0.05$），说明 TDZ 处理更易发生污染，经 TDZ 处理的茎段大多呈现浅黄色或褐色，且不定芽的叶片尖端出现枯萎现象（图 1）；TDZ 死亡率最高，6-BA、KT 的死亡率较低，且与 ZT、TDZ 差异显著（$P < 0.05$）。由此可见，在降低死亡风险方面，6-BA 和 KT 的表现显著优于 ZT 和 TDZ。因此，芽诱导综合效果最好的为 6-BA 和 KT，效果最差的为 TDZ。

表 4　不同细胞分裂素对芽诱导的影响
Table 4　Effect of different cytokinins on bud induction

激素 Hormone	浓度 Concentration /(mg·L^{-1})	诱导率 Induction rate /%	污染率 Contamination rate /%	死亡率 Mortality rate /%
ZT	2.0	73.33±5.09 a	17.78±4.01 b	24.44±2.92 b
6-BA	2.0	77.78±4.01 a	14.44±2.22 b	1.11±1.11 c
KT	2.0	67.78±4.84 a	15.56±4.00 b	4.44±1.11 c
TDZ	2.0	68.78±3.85 a	32.22±2.94 a	35.56±2.94 a

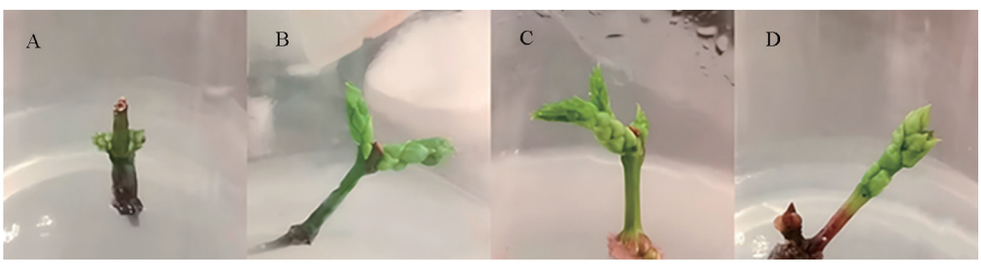
2.2.2　不同浓度 KT、6-BA 对芽诱导的影响

为进一步明确植物激素对福建柏不定芽诱导的影响，对不同浓度 KT 和 6-BA 进行植物激素组合试验，以生长健壮且无病害的福建柏茎段作为外植体材料，KT 和 6-BA 的浓度梯度均设置为 0.1、0.5、1.0、2.0 mg/L。每个处理 30 瓶，每瓶 1 个外植体，共 3 个重复，观察记录不定芽的诱导率、污染率、死亡率和生长状况，筛选出不定芽最佳诱导培养基。由表 5 可以看出，各处理诱导率存在显著差异。KT1、KT2 和 6-BA4 处理的诱导率显著高于其他处理，污染率显著低于其他处理。KT1 处理促进芽伸长且叶片绿色，生长状况良好（图 2A）；KT2 处理促进叶伸长且叶片深绿（图 2B）；KT3 处理促进叶片伸展（图 2C）；KT4 处理的茎段基部出现褐化现象，抑制芽的诱导（图 2D）。6-BA1 处理叶片翠绿（图 3A），6-BA2 处理叶片黄绿（图 3B），6-BA3 处理叶片呈嫩黄绿色，茎段基部褐化程度较轻（图 3C），6-BA4 处

理不定芽生长后期基部容易褐化，褐化问题突出（图 3D）。综上所述，0.1 mg/L KT 处理在提升诱导率、控制褐化现象以及改善生长状况方面均表现最优。因此，福建柏不定芽诱导的最佳培养基配方为 MS 培养基 +30.0 g/L 蔗糖 +6.5 g/L 琼脂 + 0.1 mg/L KT。

2.2.3 不同浓度 PVPP、AC、VC 对不定芽诱导的影响

由表 6 可以看出，YH1、YH2 处理（添加 100、500 mg/L PVPP）诱导率较高，YH4、YH5、YH6 处理（添加 AC）的诱导率较低，这表明部分抗褐化剂对不定芽诱导具有积极效应。除 YH9、



A、B、C、D 分别表示 2.0 mg/L ZT、6-BA、KT、TDZ 芽诱导。A, B, C, D represent 2.0 mg/L ZT, 6-BA, KT, TDZ bud induction.

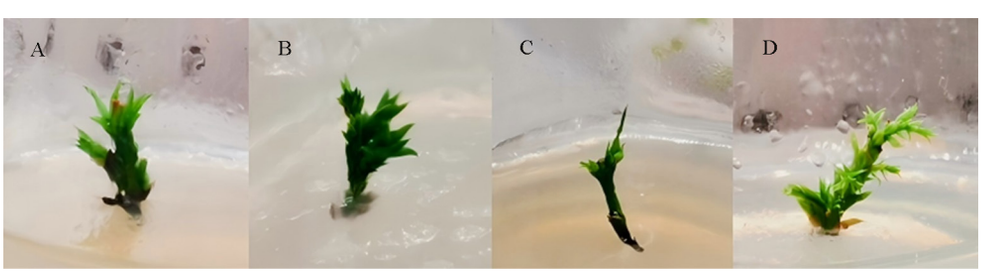
图 1 不同分裂素诱导芽萌发

Fig. 1 Bud germination induced by different mitogens

表 5 不同浓度 KT、6-BA 对芽诱导的影响

Table 5 Effect of different concentrations of KT and 6-BA on bud induction

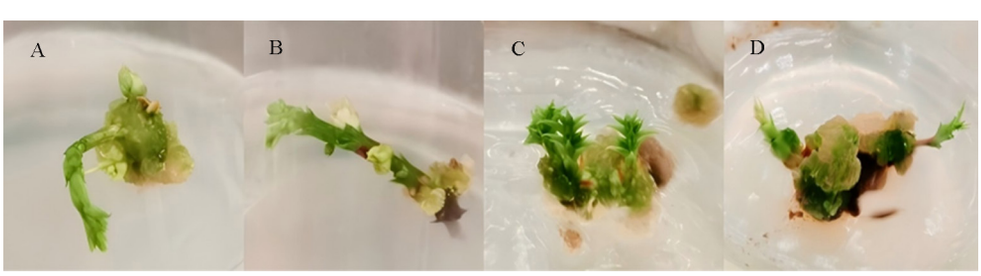
处理编号 Treatment code	浓度 Concentration /(mg·L^{-1})	诱导率 Induction rate /%	污染率 Contamination rate /%	死亡率 Mortality rate /%	生长特征 Growth characteristics
KT1	0.1	85.56±4.84 a	14.44±4.83 b	0.00±0.00 b	芽伸长
KT2	0.5	81.11±4.44 a	21.11±4.84 b	0.00±0.00 b	叶伸长
KT3	1.0	38.89±6.76 e	48.89±4.84 a	17.78±4.00 a	叶伸展
KT4	2.0	35.56±2.94 e	50.00±3.85 a	24.44±6.76 a	无明显生长
6-BA1	0.1	65.56±4.84 bc	21.11±2.22 b	1.11±1.11 b	叶片翠绿
6-BA2	0.5	42.22±2.94 de	46.67±3.85 a	0.00±0.00 b	叶片黄绿
6-BA3	1.0	55.56±4.84 cd	43.33±8.39 a	0.00±0.00 b	叶片嫩黄绿色
6-BA4	2.0	77.78±4.01 ab	17.78±4.01 b	1.11±1.11 b	叶片绿色



A、B、C、D 分别表示 0.1、0.5、1.0、2.0 mg/L KT 芽诱导。A, B, C, D represent 0.1, 0.5, 1.0, 2.0 mg/L KT bud induction.

图 2 KT 对芽诱导的影响

Fig 2 Effect of KT on bud induction



A、B、C、D 分别表示 0.1、0.5、1.0、2.0 mg/L 6-BA 芽诱导。A, B, C, D represent 0.1, 0.5, 1.0, 2.0 mg/L 6-BA bud induction.

图 3 6-BA 对芽诱导的影响

Fig. 3 Effect of 6-BA on bud induction

表 6　不同吸附剂和抗氧化剂筛选试验结果
Table 6　Results of screening tests for adsorbents and antioxidants

处理编号 Treatment code	添加剂 Additive	浓度 Concentration /(mg·L^{-1})	诱导率 Induction rate /%	污染率 Contamination rate /%	褐化率 Browning rate /%	生长状态 Growth states
CK	—	0	61.11 bcde	46.67 abc	42.22 b	茎叶伸长
YH1	PVPP	100	71.11 abc	12.22 gh	2.22 hi	茎叶伸长
YH2	PVPP	500	72.22 abc	15.56 gh	0.00 i	茎叶伸长
YH3	PVPP	1 000	63.33 bcd	27.78 ef	11.11 fghi	茎叶伸长
YH4	AC	100	34.44 fg	38.89 bcde	26.67 cde	基部失绿
YH5	AC	500	33.33 fg	21.11 fgh	13.33 fgh	茎叶伸长
YH6	AC	1 000	47.78 ef	34.44 de	11.11 fghi	基部枯萎
YH7	VC	100	54.44 de	44.44 abcd	34.44 bc	不伸长
YH8	VC	500	36.67 fg	35.56 cde	54.44 a	基部枯萎
YH9	VC	1 000	74.44 ab	54.44 a	35.56 bc	枯萎严重
YH10	VC+PVPP	100+100	57.78 cde	22.22 fg	16.67 efg	芽萌发
YH11	VC+PVPP	100+500	55.56 de	40.00 bcd	37.78 bc	芽萌发
YH12	VC+AC	100+100	80.00 a	10.00 g	8.89 ghi	叶浓绿
YH13	VC+AC	100+500	34.44 fg	50.00 ab	28.89 cd	叶深绿
YH14	VC+ AC	500+100	28.89 g	55.56 a	22.22 def	叶深绿

YH13、YH14 外，其他处理的污染率均显著低于 CK，特别是 YH1 的污染率仅为 12.22%，显著低于 CK（46.67%）。从生长状态来看，单独添加 AC 或 VC 会导致芽生长状况不佳，具体表现为芽变黄和枯萎；但同时添加 AC 和 VC 时，则能促进叶芽的生长。在褐化抑制效果上，YH6 处理高浓度（1 000 mg/L）AC 可使褐化率较 CK 降低 31.11%，但也会导致不定芽生长不良；PVPP 处理可显著降低褐化率，其中 YH2 处理褐化率低至 0.00%，且芽体生长状况良好。随着 PVPP 浓度升高，外植体诱导率呈先升后降趋势，污染率则逐渐上升，褐化率先降后升。不同浓度 VC 处理均造成茎段生长不良，但其诱导率最高可达 74.44%。综上，YH12 处理（AC+VC 组合）在控制污染、褐化及维持芽生长状态上综合表现最优，诱导率最高达 80.00%。

2.3　芽诱导过程中内源激素变化

如图 4A 所示，根据不定芽诱导过程中内源激素含量变化结果可知，GA_3、IAA、ABA 含量存在明显变化，CTK 含量变化较小。GA_3 含量为 11.52 ～ 40.05 ng/g，培养 7 ～ 21 d 变化幅度较大，为芽萌发生长最旺盛时期。培养 0 ～ 7 d，IAA 含量呈下降趋势；培养 7 ～ 14 d，IAA 含量开始上升，变化幅度最明显，最高达 118.42 ng/g；培养 14 ～ 28 d，IAA 含量显著下降。ABA 含量在培养 0 ～ 14 d 时降低，14 ～ 21 d 逐渐增加，21 d 后又降低，总体随着时间的增加呈现先下降后上升再下降趋势。CTK 含量在培养 7 ～ 14 d 和 21 ～ 28 d 上升，其他阶段基本稳定，整体变化幅度较小。如图 4B 所示，根据内源激素含量的比值分析结果可知，IAA/GA_3、IAA/ABA 先升高后降低；ABA/GA_3 在 0 ～ 14 d 显著下降，14 ～ 21 d 显著升高，21 d 后下降，变化幅度较大；CTK/IAA 变化幅度较小。

3　讨　论

3.1　福建柏外植体预处理与芽启动培养

在植物组织培养过程中，选择合适的外植体并保证外植体低污染率至关重要 [22]。试验结果表明，福建柏带芽茎段的芽诱导率显著高于茎尖和不带芽茎段，死亡率显著低于茎尖和不带芽茎段。这可能是当年幼嫩带芽茎段具有高细胞活性与分化能力，与植物细胞全能性理论相符，显著提高了诱导效率 [23]，成为不定芽诱导的理想材料。灭菌方式同样影响着组织培养体系的建立，不同浓度的灭菌试剂及处理时间对无菌体系的建立起重要作用 [24]。在 75% 乙醇 10 s（短时间）+4% NaClO（高浓度）600 s 消毒处理中，带芽茎段的平均诱导率为 100%，显著优于其他处理组合。其原因可能是 75% 乙醇能迅速破坏细菌细胞膜，短时间处理可高效杀灭表面微生物，减少外植体损伤风险 [25]；而 4% NaClO 兼具强氧化性和腐蚀性，可清除真菌孢子、细菌芽孢等顽固微生物，且残留物质容易通过无菌水冲洗去除，可避免化学残留抑制芽茎段萌发 [26]。

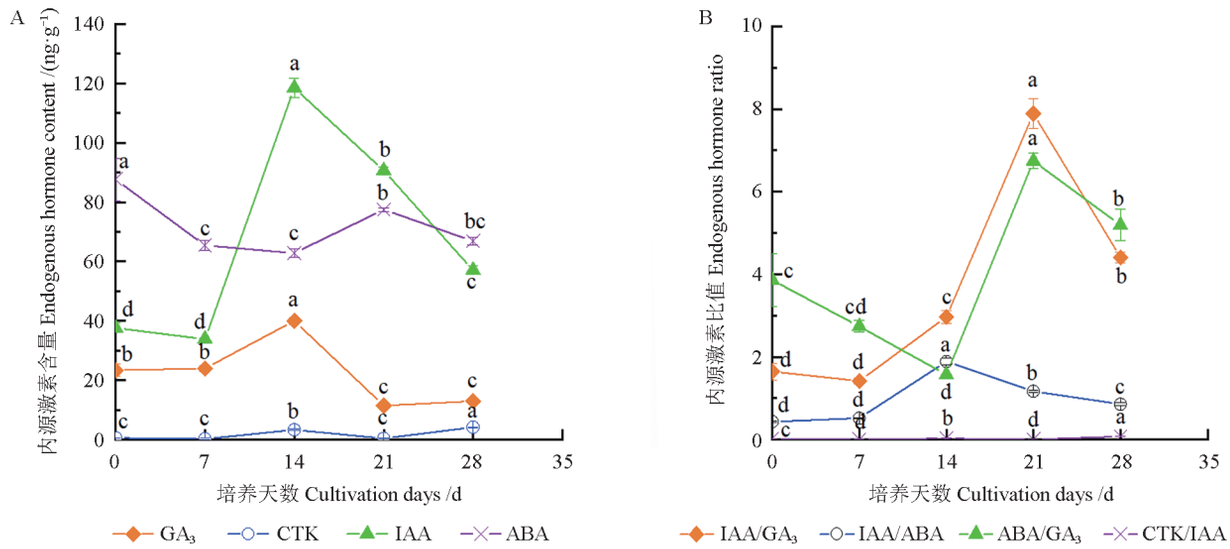


图 4　芽萌发过程内源激素含量与比值随时间变化

Fig. 4　Changes in the content and ratio of endogenous hormones during the bud germination process over time

在植物不定芽培养过程中，植物生长调节剂的种类和浓度是影响不定芽诱导的关键因素，细胞分裂素和生长素可以调控不定芽的分化 [27]。本研究通过对不同浓度 KT 和 6-BA 进行植物激素试验发现，随着 KT 浓度的升高，芽诱导率逐渐降低，低浓度（0.1 和 0.5 mg/L）KT 和高浓度（2.0 mg/L）6-BA 处理的诱导率显著升高，污染率和死亡率显著降低，且芽体与叶片伸长良好、叶片浓绿，表现出良好的生长状况。而高浓度（2.0 mg/L）KT 和中等浓度（1.0 mg/L）6-BA 处理的茎段基部出现褐化现象，芽诱导受到抑制。陈岑 [28] 在对芦竹幼叶进行诱导时发现，效果最佳的培养基配方为 MS+2.5 mg/L 2,4-D+1.0 mg/L NAA+0.05 mg/L KT，诱导率为 93.33%，表明低浓度 KT 能促进细胞分裂并表现出较好的诱导潜力，显著提升芽质量。这与本研究中低浓度（0.1 mg/L）KT 表现出最优诱导率（85.56%）且芽体生长健壮的结果一致。在本研究中，用单一浓度 6-BA 对福建柏进行不定芽诱导时，低浓度（0.1 mg/L）6-BA 可使叶片生长良好；随着浓度增加，基部易出现褐化，不利于福建柏不定芽诱导。这一结果与 Mine 等 [29] 对柳杉 *Cryptomeria japonica* 不定芽培养的研究结论不相符，其原因可能是不同植物对激素的反应存在差异。福建柏因富含多酚类物质，组织培养中外植体易褐化死亡 [5]，其不定芽诱导需要多种植物激素协同作用，单一使用 6-BA 进行诱导，缺乏生长素的协同，打破了激素间的平衡，无法启动不定芽的分化。这可能是单一抗褐化剂 AC 在吸附培养基中酚、醌等物质的同时，还会吸附培养基中的营养物质和生长调节物质，从而导致丛生芽生长效果较差 [30]。本研究在此基础上添加了 VC，处理组合为 100 mg/L VC+100 mg/L AC，使不定芽获得了高诱导率（80.00%）与低褐化率（8.89%）。该处理为福建柏抗褐化最优组合，其原因可能是在植物组织培养过程中添加一定量的 AC 和 VC，会抑制氧化反应 [31]，进而减少培养基中的酚、醌等物质的生成与积累，突破传统单一抗褐化剂的局限性 [32]，有效缓解了组织培养过程中的褐化现象。

3.2　福建柏不定芽诱导过程中内源激素的变化

植物内源激素是植物调控自身生长发育的关键物质，参与植物整个生长发育过程 [33]。内源激素对植物的影响是一个复杂的调控过程，涉及多种激素的相互作用以及环境因素对激素合成与运输的影响 [34]。IAA、GA_3 和 CTK 都属于植物生长类激素，而 ABA 被认为是抑制生长类激素。IAA 在植物生长发育中起关键作用，促进植物生长和芽萌发 [35]；ABA 在植物应对逆境及生长发育调控中发挥关键作用 [36]，主要功能包括抑制细胞分裂和伸长，使植物生长放缓，还能与其他激素协同作用 [37]，如与 IAA、CTK 等相互拮抗或协同，共同调控植物生长周期。因此，分析内源激素含量及比值的变化对福建柏不定芽诱导具有重要意义。结果表明，IAA 与 ABA 之间存在协同作用 [38]，IAA/ABA 较高时能促进萌发 [39]，IAA/ABA 呈现先升高后降低的趋势。ABA 含量在培养 0 ～ 7 d 显著下降，其对植物体休眠的抑制显著减弱，促使细胞恢复分裂能力，为芽诱导奠定基础。这一时期 IAA 含量也有一定程度的下降，因此 IAA/ABA

变化不显著。培养 7 ～ 28 d，ABA 含量基本保持稳定，这可能是一定浓度的 ABA 有增强植物抗逆性和提高植物对组织培养环境适应性的作用 [40]，从而保障芽原基正常发育。而这段时间 IAA 浓度显著高于 0 ～ 7 d，说明 7 ～ 28 d 是福建柏芽萌发的主要时期，需要大量的 IAA 来促进芽萌发 [41]，因此该时期的 IAA/ABA 显著高于其他时期。培养 7 ～ 14 d，IAA 浓度达到峰值，IAA/ABA 也随之达到峰值，表明这一阶段是福建柏芽萌发的最关键时期。在 14 ～ 21 d，ABA 浓度显著上升，这可能是因为该阶段处于福建柏芽萌发的后半程，需要更多的 ABA 来增强植物抗逆性。而随着芽体萌发生长，植物对 IAA 浓度的需求降低 [42]，IAA 浓度在 14 d 后显著下降，进而导致 IAA/ABA 比值也显著下降。

GA_3 在抑制芽的休眠、促进芽的萌发中具有重要作用 [41]。IAA/GA_3 反映二者在植物生长调控中的相对作用，ABA/GA_3 反映生长抑制与生长促进之间的相对作用。IAA/GA_3 与 ABA/GA_3 在培养过程中都呈现先降低后升高再降低的趋势。GA_3 与 ABA 的浓度变化趋势完全相反，其原因可能是 ABA 与 GA_3 存在拮抗作用 [37]。GA_3 含量在 7 ～ 21 d 先显著升高后下降，在 21 ～ 28 d 基本保持稳定，在整个培养过程中 IAA 和 ABA 的浓度都高于 GA_3。0 ～ 14 d，随着 ABA 含量显著下降，其对 GA_3 的抑制作用减弱，GA_3 浓度在 14 d 显著上升，打破植物休眠并促进芽的萌发 [43]，此时 ABA/GA_3 显著下降。7 ～ 14 d，IAA 浓度显著高于 GA_3，导致 IAA/GA_3 比值上升。14 ～ 21 d，ABA 含量显著上升，该变化可能通过抑制 GA_3 的合成或促进其分解 [37] 来调节激素平衡，以保证芽的正常诱导，最终导致 ABA/GA_3 升高。21 ～ 28 d，GA_3 浓度较低，原因可能是这个时期处于芽萌发后期，植物对 GA_3 浓度的需求降低。此时 IAA 和 ABA 含量均显著下降，因此 IAA/GA_3 和 ABA/GA_3 也随之回落。CTK 广泛存在于高等植物体内，具有促进细胞分裂与扩大、诱导芽分化、消除顶端优势以及延缓叶片衰老等生理功能 [43]。已有研究表明，CTK 是一类促进芽顶端分生组织的细胞增殖，与 IAA 共同决定器官形成的植物激素 [44]。CTK/IAA 反映细胞分裂与细胞伸长之间的平衡，CTK/IAA 在 7 ～ 14、21 ～ 28 d 均显著上升，其他阶段基本稳定，整体变化幅度较小，其原因是 CTK 具有“稳态作用”[45]，即 CTK 含量变化小，本质是通过“低波动，高稳态”的策略，与 IAA 的剧烈变化形成分工。7 ～ 14 d 为福建柏芽萌发关键期的初始阶段，随着芽萌发，CTK 浓度显著上升，通过促进细胞分裂以推动芽诱导 [43]，CTK/IAA 显著升高。21 ～ 28 d，CTK 浓度显著上升，为进入增殖阶段做准备，促进芽原基分化，而 IAA 在该阶段的作用减弱，因此 CTK/IAA 极显著升高。综上，这些激素比值的变化反映了福建柏在培养过程中内源激素之间的动态平衡。IAA 和 GA_3 可能主导了生长促进过程，而培养后期 ABA 的作用增强，可能与逆境响应或生长抑制有关。CTK 的变化则可能与细胞分裂、分化和再生过程密切相关。整体来看，激素比值的动态变化可能反映了福建柏在培养过程中生长、发育和环境适应的复杂调控机制。

4　结　论

本研究结果表明，带芽茎段是福建柏组织培养最佳外植体，采用 75% 乙醇 10 s+4% NaClO 600 s 灭菌组合可显著降低福建柏污染率并提高芽诱导率。在福建柏激素调控方面，低浓度（0.1 mg/L）KT 与高浓度（2.0 mg/L）6-BA 协同作用可促进福建柏芽萌发，而 100 mg/L VC+100 mg/L AC 组合能有效抑制褐化。内源激素分析表明，IAA、ABA、GA_3、CTK 的含量及相互间比值呈现动态变化。其中，IAA、GA_3 作为生长促进类激素主导福建柏芽的萌发过程，且均在培养 14 d 时达到峰值，ABA 作为抑制类激素参与逆境响应，ABA 与 GA_3 存在拮抗作用，CTK 则通过稳态特性调控细胞分裂与分化；IAA/ABA 和 CTK/IAA 平衡是调控福建柏芽萌发的关键，7 ～ 14 d 是福建柏芽萌发的关键阶段，这些动态变化共同构成了其生长发育与环境适应的调控机制。

本研究成功构建了福建柏不定芽诱导阶段的组培体系，虽未开展生根优化相关研究，但为其高效组培体系的建立提供了理论与技术支撑，同时揭示了 IAA/ABA、CTK/IAA 在不定芽诱导过程中的核心调控作用。但是，目前针对激素比值调控芽萌发的解析仅停留在生理水平，其分子机制尚未明晰。后续研究可从两方面推进：一是基于芽与根的激素需求差异，调整激素配比，破解福建柏组培生根难题；二是通过福建柏转录组结合代谢组分析筛选激素比值下游信号通路基因（如 *ARF*、*PYR*/*PYL*、*ARR* 家族），并借助 CRISPR-Cas9 验证关键基因功能，解析“激素比值 - 基因表达 - 生理表型”的调控链路，为福建柏不定芽诱导的激素精准调控及组培快繁提供更为完善的理论支撑。

参考文献：

[1] 刘凯 , 韩永振 , 王希贤 , 等 . 不同种源福建柏生长性状的差异与评价 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2023,43(3):62-72.
Liu K, Han Y Z, Wang X X, et al. Difference and evaluation of grow traits of *Fokienia hodginsii* caused by different provenances[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2023,43(3):62-72.

[2] 张文亮 , 张燕 , 边时羽 , 等 . 百合组织培养技术概论 [J]. 河北农业 ,2025(5):104-106.
Zhang W L, Zhang Y, Bian S Y, et al. Introduction to tissue culture technology of lily[J]. Hebei Agriculture,2025(5):104-106.

[3] 汪长水 . 福建柏茎段腋芽继代培养技术研究 [J]. 林业勘察设计 ,2010,30(1):84-87.
Wang C S. Axillary buds subculture technology of Fujian cypress[J]. Forestry Prospect and Design,2010,30(1):84-87.

[4] 常二梅 , 江泽平 , 刘建锋 , 等 . 侧柏古树组织培养体系的建立 [J]. 林业科学研究 ,2023,36(4):41-49.
Chang E M, Jiang Z P, Liu J F, et al. Establishment of tissue culture system of the ancient trees of *Platycladus orientalis*[J]. Forest Research,2023,36(4):41-49.

[5] 王小妹 , 吴霞 , 张禹欣 , 等 . 福建柏愈伤组织诱导与抗褐化研究 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版),2024,52(5):57-68.
Wang X M, Wu X, Zhang Y X, et al. Healing tissue induction and anti-browning of *Fokienia hodginsii*[J]. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition),2024,52(5):57-68.

[6] 张秀华 . 龙柏组织培养研究 [J]. 安徽农业科学 ,2011,39(24):14548-14549,14592.
Zhang X H. Study on the tissue culture of *Sabina chinensis* cv. Kaizuka[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences,2011,39(24):14548-14549,14592.

[7] 赵育新 . 侧柏古树组织培养再生及其端粒相关基因克隆研究 [D]. 北京 : 中国林业科学研究院 ,2015:44.
Zhao Y X. Researches on tissue culture of old *Platycladus orientalis* and cloning relevant genes of telomere[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry,2015:44.

[8] 赵阳 , 何炎红 , 林涛 , 等 . 胭脂红杏果实发育过程中内源激素与糖酸代谢的关联研究 [J]. 果树学报 ,2025,42(9):2080-2096.
Zhao Y, He Y H, Lin T, et al. Association study between endogenous hormones and sugar-acid metabolism during fruit development in Yanzhihong apricot[J]. Journal of Fruit Science, 2025,42(9):2080-2096.

[9] Fang C W, Chen H Y, Castillo-Díaz D, et al. Regeneration and endogenous phytohormone responses to high-temperature stress drive recruitment success in hemiepiphytic fig species[J]. Frontiers in Plant Science,2021,12:754207.

[10] Yan X, Liu J, Wu K X, et al. Comparative analysis of endogenous hormones and metabolite profiles in early-spring flowering plants and unflowered plants revealing the strategy of blossom[J]. Journal of Plant Growth Regulation,2022,41:2421-2434.

[11] Shareef H J, Al-Khayri J M. Photooxidative stress modulation of endogenous phytohormone and antioxidant accumulations and fruit maturity in date palm (*Phoenix dactylifera* L.)[J]. Journal of Plant Growth Regulation,2020,39:1616-1624.

[12] 王湘莹 , 黄兰清 , 王晓明 , 等 . 不同施肥配比对紫薇叶片内源激素含量的影响 [J]. 湖南林业科技 ,2024,51(4):61-67.
Wang X Y, Huang L Q, Wang X M, et al. The effect of formula fertilization on the endogenous hormone content of leaves of *Lagerstroemia indica*[J]. Hunan Forestry Science & Technology, 2024,51(4):61-67.

[13] Dziurka K, Dziurka M, Warchoł M, et al. Endogenous phytohormone profile during oat (*Avena sativa* L.) haploid embryo development[J]. In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant,2019,55:221-229.

[14] Lubna, Asaf S, Hamayum M, et al. Aspergillus niger CSR3 regulates plant endogenous hormones and secondary metabolites by producing gibberellins and indoleacetic acid[J]. Journal of Plant Interactions,2018,13:100-111.

[15] 韦丽君 , 俞奔驰 , 宋恩亮 , 等 . 内源激素及氨基酸对木薯花芽分化的响应 [J]. 西南农业学报 ,2021,34(7):1400-1406.
Wei L J, Yu B C, Song E L, et al. Responses of endogenous hormones and amino acids to flower bud differentiation of cassava[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences,2021,34(7):1400-1406.

[16] 黄润生 , 张晖 , 廖柏勇 , 等 . 油茶花芽分化后期内源激素与代谢组学差异分析 [J]. 经济林研究 ,2021,39(3):99-113,155.
Huang R S, Zhang H, Liao B Y, et al. Difference analysis of endogenous hormones and metabolomics in the late stage of flower buds differentiation of *Camellia oleifera*[J]. Non-wood Forest Research,2021,39(3):99-113,155.

[17] 石美丽 , 宋西德 . 叉子圆柏组织培养和快速繁殖研究 [J]. 陕西林业科技 ,2008,36(2):15-17,27.
Shi M L, Song X D. Tissue culture and rapid propagation techniques of *Sabina vulgaris*[J]. Shaanxi Forest Science and Technology,2008,36(2):15-17,27.

[18] 章亮 . 年龄对侧柏茎段培养快速繁殖的影响与黄帝手植柏克隆 [D]. 杨凌 : 西北农林科技大学 ,2021:18-19.
Zhang L. Effect of age on micropropagation of *Platycladus orientalis* and clone of the *Platycladus orientalis* tree plant by Huangdi[D]. Yangling: Northwest A & F University,2021:18-19.

[19] 张吴滔 , 白卫国 , 苏国芬 , 等 . 尾巨桉 DH32-28 组培再生过

程中激素浓度筛选与转基因愈伤组织获得 [J]. 桉树科技 , 2024,41(2):1-10.
Zhang W T, Bai W G, Su G F, et al. Hormone concentrations transgenic calli production during tissue culture regeneration of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* DH32-28[J]. Eucalypt Science & Technology,2024,41(2):1-10.

[20] 黄华宏 , 童再康 , 廖望仪 , 等 . 香椿雌花芽部分内源激素的 HPLC 分析及动态变化 [J]. 浙江林学院学报 ,2005,22(4):390-395.
Huang H H, Tong Z K, Liao W Y, et al. High performance liquid chromatographic analysis and changes of endogenous hormones in female floral buds of *Torreya grandis* 'Merrillii'[J]. Journal of Zhejiang Forestry College University,2005,22(4):390-395.

[21] 朱松 , 袁晓晴 , 戴军 , 等 .QuEChERS/HPLC/DAD 法同时检测果蔬中多种植物激素残留 [J]. 分析测试学报 ,2017,36(4):513-518.
Zhu S, Yuan X Q, Dai J, et al. Simultaneous determination of different phytohormones residues in fruits and vegetables by QuEChERS/DAD/HPLC[J]. Journal of Instrumental Analysis, 2017,36(4):513-518.

[22] 李雪 , 李国泽 , 杨玲 , 等 . 越桔属植物组织培养研究进展 [J]. 植物生理学报 ,2020,56(5):921-930.
Li X, Li G Z, Yang L, et al. Research progress in tissue culture of *Vaccinium* plants[J]. Plant Physiology Communications, 2020,56(5):921-930.

[23] 周厚成 , 赵霞 , 李明 , 等 . 李砧木 Marianna 离体叶片再生体系优化研究 [J]. 西北植物学报 ,2011,31(10):2113-2118.
Zhou H C, Zhao X, Li M, et al. Optimizing system of plant regeneration from *in vitro* leaves of plum rootstock 'Marianna' (*Prunus cerasifera*×*P.munsoniana*)[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,2011,31(10):2113-2118.

[24] 宋微 , 张虎 , 王磊 , 等 . 铁线莲 'Polish Spirit' 组培快繁体系的建立 [J]. 分子植物育种 ,2020,18(1):261-267.
Song W, Zhang H, Wang L, et al. Clematis 'Polish spirit' establishment of tissue culture and rapid propagation system[J]. Molecular Plant Breeding,2020,18(1):261-267.

[25] 郝梓博 , 于水民 , 张洪伟 , 等 . 承德地区红景天组培苗消毒条件筛选及启动培养研究 [J]. 园艺与种苗 ,2024,44(3):5-7.
Hao Z B, Yu S M, Zhang H W, et al. Disinfection conditions screening and initiation culture study of *Rhodiola rosea* tissue culture seedlings in Chengde area[J]. Horticulture & Seed,2024, 44(3):5-7.

[26] 王凯彬 , 王晓敏 , 王林 , 等 . 番茄幼胚离体培养影响因素的筛选 [J]. 甘肃农业大学学报 ,2025,60(2):163-171.
Wang K B, Wang X M, Wang L, et al. Study on the screening of factors affecting *in vitro* culture of immature embryos of tomato[J]. Journal of Gansu Agricultural University,2025,60(2): 163-171.

[27] 陈菲 , 沈光 , 曲彦婷 , 等 . 不同植物生长调节剂对橡胶草组培苗不定芽分化和生根的影响 [J]. 北方园艺 ,2017(19):95-98.
Chen F, Shen G, Qu Y T, et al. Effects of different plant growth regulators on adventitious bud differentiation and rooting in tissue culture seedlings of *Taraxacum koksaghyz*[J]. Northern Horticulture,2017(19):95-98.

[28] 陈岑 . 芦竹的组织培养研究 [D]. 桂林 : 广西师范大学 ,2016:33.
Chen C. Study on the tissue culture of *Arundo donax*[D]. Guilin: Guangxi Normal University,2016:33.

[29] Mine T, Kitagami Y, Tanikawa T, et al. Archaeal community structures associated with fine root systems of *Cryptomeria japonica* (Cupressaceae) in central Japan[J]. Journal of Forest Research,2023,28(1):33-41.

[30] 冯代弟 . 宝莲灯组培褐化作用机制的初步研究 [D]. 合肥 : 安徽农业大学 ,2015:21-23.
Feng D D. Preliminary study on browning mechanism of tissue culture of *Medinilla magnifica*[D]. Hefei: Anhui Agricultural University,2015:21-23.

[31] 高红兵 , 杜凤国 , 王欢 . 抗褐化剂对天女木兰芽外植体褐化与酚酸氧化的影响 [J]. 林业科学研究 ,2017,30(3):525-532.
Gao H B, Du F G, Wang H, et al. Effects of browning inhibitors on bud explants browning and phenolic acids oxidation of *Magnolia sieboldii*[J]. Forest Research,2017,30(3):525-532.

[32] 杨瑞玮 . 林荫银莲花组织培养过程中褐变控制技术及相关机理研究 [D]. 武汉 : 华中农业大学 ,2012:30-31.
Yang R W. Studies on browning control technology and its mechanism in tissue culture of *Anemone flaccida* Fr. Schmidt[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University,2012:30-31.

[33] Ilyas M, Nisar M, Khan N, et al. Drought tolerance strategies in plants: a mechanistic approach[J]. Journal of Plant Growth Regulation,2021,40:926-944.

[34] 纪薇 , 郭荣荣 , 王静波 , 等 . 无核葡萄胚败育生理生化因子灰色关联分析 [J]. 园艺学报 ,2019,46(8):1473-1485.
Ji W, Guo R R, Wang J B, et al. Grey correlation analysis of physiological and biochemical factors in embryo abortion of seedless grape[J]. Acta Horticulturae Sinica,2019,46(8): 1473-1485.

[35] Eichmann R, Richards L, Schafer P. Hormones as go-betweens in plant microbiome assembly[J]. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology,2020,105:518-541.

[36] Li Q Q, Xu F, Chen Z, et al. Synergistic interplay of ABA and BR signal in regulating plant growth and adaptation[J]. Nature Plants,2021,7:1108-1118.

（下转第 89 页）

phosphorus addition on tree growth and productivity in forest ecosystems[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2020,44(6): 583-597.

[20] Ye J Y, Tian W H, Jin C W. Nitrogen in plants: from nutrition to the modulation of abiotic stress adaptation[J]. Stress Biology, 2022,2:4.

[21] Liu Y, Von Wirén N. Ammonium as a signal for physiological and morphological responses in plants[J]. Journal of Experimental Botany,2017,68(10):2581-2592.

[22] Tian D S, Niu S L. A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition[J]. Environmental Research Letters,2015, 10:024019.

[23] Li W B, Zhang H X, Huang G Z, et al. Effects of nitrogen enrichment on tree carbon allocation: a global synthesis[J]. Global Ecology and Biogeography,2020,29:573-589.

[24] Zhang L Q, Zhao Z H, Jiang B L, et al. Effects of long-term application of nitrogen fertilizer on soil acidification and biological properties in China: a meta-analysis[J]. Microorganisms, 2024,12:1683.

[25] Lambers H. Phosphorus acquisition and utilization in plants[J]. Annual Review of Plant Biology,2022,73:17-42.

[26] Cao W Y, Sun H, Shao C, et al. Progress in the study of plant nitrogen and potassium nutrition and their interaction mechanisms[J]. Horticulturae,2025,11:930.

[27] Obeso J R. The costs of reproduction in plants[J]. New Phytologist,2002,155:321-348.

[28] Prescott C E, Grayston S J, Helmisaari H S, et al. Surplus carbon drives allocation and plant-soil interactions[J]. Trends in Ecology & Evolution,2020,35(12):1110-1118.

[29] Varpe Ø. Life history adaptations to seasonality[J]. Integrative and Comparative Biology,2017,57(5):943-960.

[30] Loewe-Muñoz V, Delard C, Del R R, et al. Long-term effect of fertilization on stone pine growth and cone production[J]. Annals of Forest Science,2020,77:69.

[31] Zhang T A, Chen H Y H, Ruan H H. Global negative effects of nitrogen deposition on soil microbes[J]. The ISME Journal, 2018,12:1817-1825.

[32] Long Y, Peng J S. Interaction between boron and other elements in plants[J]. Genes,2023,14:130.

[本文编校：戴欧琳]

（上接第 55 页）

[37] 刘一灵 , 李振华 , 刘仁祥 . 植物激素 ABA 调控种子发育与萌发的研究进展 [J]. 种子 ,2014,33(10):47-50.
Liu Y L, Li Z H, Liu R X. The research of ABA regulation in seed development and germination[J]. Seed,2014,33(10):47-50.

[38] Yang J, He H, He Y M, et al. TMK1-based auxin signaling regulates abscisic acid responses via phosphorylating ABI1/2 in *Arabidopsis*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2021,118(24):e2102544118.

[39] 袁理春 , 陈翠 , 杨丽云 , 等 . 温度和赤霉素对滇重楼种子二次发育的影响 [J]. 种子 ,2003,22(5):33-34.
Yuan L C, Chen C, Yang L Y, et al. Effects of temperature and gibberellin treatments on the second growth of seeds of *Paris polyphylla* var. *yunnanensis*[J]. Seed,2003,22(5):33-34.

[40] 潘琼玉 . 苦瓜离体再生体系的建立及不定芽再生机理初步研究 [D]. 海口 : 海南大学 ,2019:34-35.
Pan Q Y. The establishment of *in vitro* regeneration system of bitter gourd and preliminary study on the mechanism of adventitious bud regeneration[D]. Haikou: Hainan University,2019:34-35.

[41] 周双 , 孙伟 , 杨光 , 等 . 绥李 3 号李叶芽萌发过程中内源激素含量的变化 [J]. 中国果树 ,2022(1):45-49.
Zhou S, Sun W, Yang G, et al. Changes of endogenous hormones content in leaf buds of ‘Suili 3’[J]. China Fruits,2022(1):45-49.

[42] 张慧君 , 栾非时 , 王学征 , 等 . 甜瓜自交系不定芽再生过程中内源激素含量的变化 [J]. 中国蔬菜 ,2012(24):43-47.
Zhang H J, Luan F S, Wang X Z, et al. Changes of endogenous hormone contents during *in vitro* regeneration of adventitious bud of *Cucumis melo* L. inbred line[J]. China Vegetables,2012(24): 43-47.

[43] Prasad R. Cytokinin and its key role to enrich the plant nutrients and growth under adverse conditions-an update[J]. Frontiers in Genetics,2022,13:883924.

[44] Schaller G E, Bishopp A, Kieber J J. The Yin-Yang of hormones: cytokinin and auxin interactions in plant development[J]. The Plant Cell,2015,27:44-63.

[45] 朱宝 , 赵江哲 , 张可伟 , 等 . 水稻细胞分裂素氧化酶 9 参与调控水稻叶夹角发育 [J]. 植物学报 ,2024,59(1):10-21.
Zhu B, Zhao J Z, Zhang K W, et al. OsCKX9 is involved in regulating the rice *Lamina* joint development and leaf angle[J]. Bulletin of Botany,2024,59(1):10-21.

[本文编校：戴欧琳]