

## 植物不定根再生与扦插生根相关激素调控研究进展

吴卫倩<sup>1,2</sup> 胡子建<sup>1,2</sup> 沈诗雅<sup>1,2</sup> 张贵芳<sup>1,2</sup> 林金星<sup>1,2</sup> 张曦<sup>1,2\*</sup>

(1. 北京林业大学生物科学与技术学院林木遗传育种全国重点实验室,北京 100083; 2. 北京林业大学生物科学与技术学院,北京 100083)

**摘要** 植物不定根再生是植物体对损伤结构的自我修复或代替的过程,通常发生于组培或扦插期间。在扦插过程中,伤口刺激引发一系列级联反应与信号传递,通过调控下游因子,从而诱导不定根发生。植物激素在不定根发生过程中发挥关键调控作用,然而,某些木本植物扦插生根的成活率较低,植物激素调控其不定根再生分子机制尚不明确。该文综述了植物扦插不定根再生的基本过程,探讨了伤口激活信号转导规律,总结了参与不定根发生的激素、转录因子和基因家族的调控分子机制,为木本植物扦插再生机制研究提供参考。

**关键词** 植物再生;生根机制;植物激素;调控机制

中图分类号:Q945.3 文献标志码:A doi:10.7525/j.issn.1673-5102.2026.01.002

## Research Progress on the Hormonal Regulation Related to Adventitious Root Regeneration and Cuttings Rooting in Plants

WU Weiqian<sup>1,2</sup> HU Zijian<sup>1,2</sup> SHEN Shiya<sup>1,2</sup> ZHANG Guifang<sup>1,2</sup> LIN Jinxing<sup>1,2</sup> ZHANG Xi<sup>1,2\*</sup>

(1. State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083; 2. College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083)

**Abstract** Plant adventitious root regeneration is a self-repair or replacement process of damaged structures by the plant body, usually occurring during tissue culture or cutting. During the cutting process, wound stimulation triggers a series of responses and signal transduction that regulates downstream factors, thereby inducing adventitious root formation. Plant hormones play a crucial regulatory role in the process of adventitious root formation. However, the survival rate of cuttings from certain woody plants is relatively low, and the molecular mechanisms by which plant hormones regulate the regeneration of adventitious roots remain unclear. This article reviewed the basic process of adventitious root regeneration in plant cuttings, explored the rules of wound activation signal transduction, and summarized the regulatory molecular mechanisms of hormones, transcription factors, and gene families involved in adventitious root development. It provided a reference for the study of the regeneration mechanism of woody plant cuttings.

**Key words** plant regeneration; rooting mechanism; plant hormones; regulation mechanism

为应对生物或非生物造成的损害,植物进化出专门的发育途径来闭合损伤或替换失去的器官,此过程表现出强大的再生能力<sup>[1-4]</sup>。当植物体受到伤害时,伤口处细胞通过去分化再现早期发育阶段,进而完成植物体再生<sup>[5]</sup>。

在农业生产中,扦插作为植物扩繁的主要技

术,借助植物体再生能力,利用离体茎秆或叶片基部再生不定根(adventitious root, AR),实现营养繁殖。根据生根部位的不同,扦插生根分为皮部生根、愈伤组织生根及混合生根3种类型。在皮部生根类型中,植物不定根由形成层细胞直接分裂形成,如楸树(*Catalpa bungei*);愈伤组织生根型的插

基金项目:科技创新2030重大项目(2022ZD0401605(2)-3);中央高等学校基本科研业务费(QNTD202301);北京市自然科学基金(5232016);国家自然科学基金(32000558,32030010);高等学校学科人才引进计划(111项目,B13007);北京林业大学“5·5工程”科研创新团队项目(BLRC2023C06)。

第一作者简介:吴卫倩(2000—),女,硕士研究生,主要从事树木分子细胞生物学研究。

\* 通信作者:E-mail:zhangxi@bjfu.edu.cn。

收稿日期:2025年1月22日。

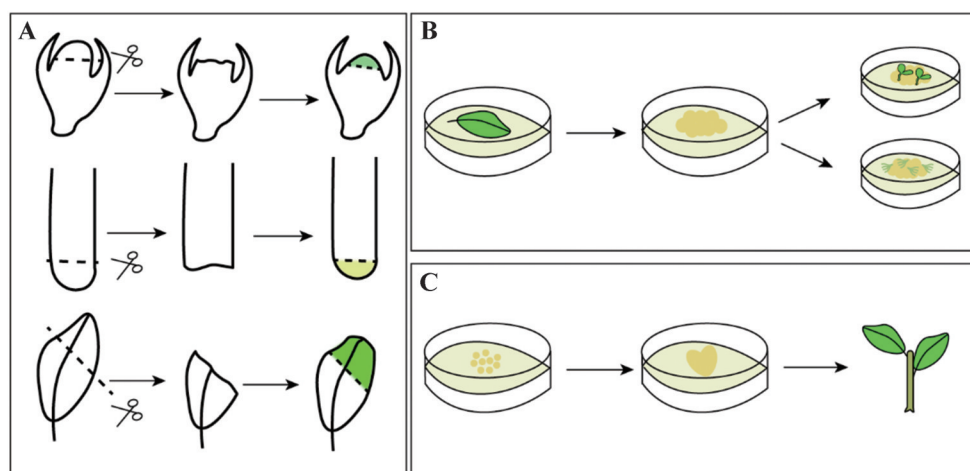
穗,其伤口处细胞首先发生脱分化,形成一团无特定结构和功能的薄壁细胞,即愈伤组织细胞<sup>[6]</sup>。愈伤组织中的部分细胞会进一步分化形成根原基,最终发育成不定根。这一过程涉及众多基因的精准调控与多种植物激素的协同作用,持续时间相对较长,尤其在愈伤组织向根原基转化过程中,细胞内部进行复杂的网络调控以促进根原基的形成。然而,部分植物的插穗会出现愈伤组织终止向根原基转化的现象,进而导致插穗死亡,影响插穗的成活率。混合生根型兼具皮部生根和愈伤组织生根方式,故而插穗的生根成活率相对较高。为研究生根过程中愈伤组织形成与根原基转化的机制,Zhai等<sup>[7]</sup>将愈伤组织形成过程划分为4个阶段:(1)伤口诱导阶段:通过激活再生潜能干细胞,诱导其表达转录因子 *WOX11/12* (*wuschel-related homeobox*),随后在生长素作用下形成愈伤创始细胞;(2)起始阶段:愈伤创始细胞进行平周分裂,形成愈伤原基,*WOX5/7*等基因取代 *WOX11/12* 基因的表达;(3)模式形成阶段:愈伤原基经平周分裂形成3层细胞,进而发育为成熟的愈伤组织。外层、中层、内层细胞分别表达对应的特征基因,其中,中层细胞依赖短根基因 *SHR* (*short-root*) 维持多能干细胞属性,并通过“稻草人”基因 *SCR* (*scarecrow*)-*SHR*-*WOX5-PLT1/2* (*plethora*)-*JKD* (*jackdaw*) 调控网络维持愈伤组织的持续发育和分化的潜能;(4)成熟愈伤维持阶段:成熟愈伤组织持续分裂生长并维持外、中、内3层属性。尽管某些生根过程的调控通路已被研究,但不定根再生各阶段细胞内分子调控网络目前尚不明晰,如 *WOX11/12* 基因表达如何调控 *WOX5/7* 基因,*PLT1/2* 基因如何激活 *JKD* 基因来维持愈伤组织器官再生潜能等分子机制有待深入探索<sup>[8]</sup>。

细胞命运转变是一个复杂的生物学过程,其调控机制涉及基因网络、激素比例及相关转录因子的协同作用。植物受到伤口刺激后,茉莉酸 (*jasmonic acid*, *JA*) 在短时间内升高后降低,其通过作用于乙烯响应因子 *ERF/AP2* (*apetala2/ethylene response factor*) 家族中的转录因子 *ERF109* 促进生长素 (*indol-3-acetic acid*, *IAA*) 合成,从而促进生根。此外,*JA* 还可以直接与低浓度 *IAA* 相互作用,激活相关基因表达与转录。另一方面,乙烯 (*ETH*) 与高浓度 *IAA* 互作激活转录因子 *ANAC071*,从而促进伤口愈合和不定根再生<sup>[9]</sup>。*IAA* 与细胞分裂素 (*cytokinins*, *CTK*) 的动态平衡是影响扦插生根

的关键因素,二者通过差异化的路径调控植物发育,其中,*IAA* 主导细胞的伸长、分化及根原基的诱导,*CTK* 则主要负责促进细胞的分裂活动。*IAA/CTK* 过低时,插穗基部细胞大量分裂形成愈伤组织,但进一步分化出根原基的过程会受到阻碍,因此,在插穗扩繁培育中,适当提高 *IAA/CTK* 有助于生根和提高成活率<sup>[10]</sup>。激素在植物不定根再生中的作用既包括独立调控下游基因表达以促进或抑制生根,也涉及激素间的互作协同调控基因表达。由于激素间存在复杂的串扰作用,因此,激素信号通路之间的交叉调控、激素与转录因子的相互作用及环境因素对激素动态平衡的影响等,在未来均具有重要研究价值。

## 1 植物再生功能及其特点

为适应恶劣环境,植物进化出复杂的再生功能,主要包括组织再生、器官从头再生和体细胞胚再生(图1)<sup>[11-13]</sup>。组织再生主要是植物对受伤组织进行修复的过程,其中,茎尖分生组织、根尖分生组织和叶片组织受伤后的再生修复研究较为深入(图1A)。例如,植物嫁接过程中,断裂的维管组织会历经伤口愈合、组织融合及维管再生等阶段,最终实现同种或异种植物组织间的再生<sup>[14-15]</sup>。器官再生是植物从受伤部位再生出不定根或不定芽的过程,充分体现植物细胞的多能性<sup>[11]</sup>。根据再生方式不同,器官从头再生可分直接型和间接型,其中,直接型是从伤口处直接生出不定根或不定芽,而间接型则是在培养基中诱导分化形成不定根或不定芽(图1B)<sup>[16]</sup>。间接型器官从头再生需先脱分化形成愈伤组织,传统观点认为愈伤组织是无序、未分化的细胞团,然而,研究表明愈伤组织的结构和功能与根分生组织的尖端十分类似,此外,新生根的器官发生与愈伤组织形成在起始机制上也具有相似性<sup>[7,15]</sup>。侧生器官边界结构域 (*lateral organ boundaries domain*, *LBD*) 基因家族和生长素响应因子 (*auxin response factors*, *ARFs*) 基因家族在愈伤组织和不定根的形成与发育中发挥重要作用<sup>[16]</sup>。体细胞胚发生是植物体细胞在离体培养条件下,经过一系列形态、生理生化方面的变化之后形成体细胞胚胎,最终发育成为再生植株的过程(图1C)<sup>[17]</sup>。尽管体细胞胚再生技术具有繁殖效率高,繁殖速度快等优点,但在木本植物中的发展与应用十分缓慢。



A. 组织再生; B. 器官再生; C. 体细胞胚再生。

A. Tissue regeneration; B. Organ regeneration; C. Somatic embryo regeneration.

图1 植物再生分类

Fig.1 Classification of plant regeneration

因此,进一步提高木本植物体细胞胚胎发生效率,克服再生过程中出现的胚胎发育异常、植株生长困难等问题对于木本植物扦插繁育至关重要。加强多学科交叉研究,运用高时空分辨率单细胞组学等新技术深入解析分子机制,同时,针对性地开发木本植物新基因编辑方法,将有力推动植物再生领域研究的发展。

## 2 扦插生根基本过程

当植物受到外界作用产生切口时,切口处的细胞会遭受不同程度的损伤,这一损伤直接打破了细胞内部原本稳定的代谢平衡。在适宜的环境下,切口处形成层的薄壁细胞逐渐开始脱分化,进而形成白色突起状的愈伤组织,随着愈伤组织的形成,根原基开始在此基础上逐步发育。根原基由一群具有特定分化潜能的干细胞组成,这些细胞在一系列内部生理信号和外部环境因素的协同作用下不断发育,最终形成不定根。

### 2.1 不定根原基形成过程与机制

不定根原基的形成是一个复杂的过程且受到多种因素调控,涉及植物内部的生理变化及多种基因的协同作用(表1)。在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中,*WOX11/12*是标记根创始细胞并控制不定根原基发生的重要基因。在根原基起始阶段,*WOX11*基因发挥关键作用,能够促使根原始细胞形成根原基细胞,当根原基细胞形成后,*WOX11*基因表达水平下降,而*WOX5*基因表达水平升高,

因此*WOX5*基因不仅作为根原基细胞的标记基因,同时也是根尖干细胞微环境的标记基因,其表达模式表明:根原基是处于原始状态的根尖干细胞团,具有分化成不定根的潜能<sup>[7,14,18]</sup>。前人<sup>[19]</sup>以异花授粉且具复杂遗传特性的木本植物茶树(*Camellia sinensis*)为研究对象,探讨其根原基形成方式,结果发现与拟南芥类似,均通过调控*WOX*和*ARFs*基因表达来促进根原基形成。

### 2.2 不定根生长分化过程与机制

根原基细胞团持续分裂,形成明确分区的根分生组织,主要由位于中央位置的干细胞及环绕在其周围的初始细胞共同构成。在根发育体系中,位于中央的组织者(organizer)被称作静止中心(quiescent center, QC),由透镜状细胞逐步发育而来<sup>[14]</sup>。QC向周围发出信号维持初始细胞的干细胞属性,初始细胞分裂时,其中1个子细胞维持干细胞属性,另1个子细胞分化,分生细胞不断分裂,最终形成不定根。

根分生组织中,干细胞微环境的维持需要多通路协同。研究<sup>[20]</sup>表明,拟南芥根尖干细胞维持因子PLETHORA(PLT)在根尖干细胞微环境中表达量较高,对根尖干细胞池的维持具有重要作用,当PLT表达量低时,会引起干细胞的分裂、分化。SCR和SHR作为GRAS(GAI-RGA-SCR)家族转录因子,调控QC以维持根尖干细胞微环境的功能<sup>[21]</sup>。SCR基因直接影响细胞分裂素响应基因(*Arabidopsis response regulator 1, ARR1*)的表达,进

而影响细胞分裂素的表达,最终导致干细胞活性丧失<sup>[22-23]</sup>。二者对植物根部基本组织的成熟具有重要作用。在植物不定根发生过程中,NAM、ATAF1/2和CUC2结构域蛋白1(NAC1)同时与顶端抑制因子(topless, TPL)-SCR形成复合体并以协同的方式抑制细胞周期蛋白CYCD6;1表达,NAC1与SHR蛋白还可通过拮抗的方式抑制各自结合下游CYCD6;1及转录表达,从而维持根尖正常的发育进程和内皮层分裂水平,使根部维持正常长度和形态<sup>[24]</sup>。此外,基因WOX5和蛋白CLAVATA对

植物根尖分生组织干细胞微环境具有重要作用。WOX5基因发生突变,会导致QC细胞扩大和远端干细胞分化<sup>[25]</sup>。在拟南芥中,根尖远端细胞区域表达的CLAVATA3/ESR相关蛋白40(clavata3/esr-related 40, CLE40)与拟南芥皱缩蛋白4(*Arabidopsis crinkly 4*, ACR4)相互作用,维持远端干细胞状态。总而言之,根尖干细胞调控涉及不同种类植物激素与大量基因构成分子调控网络,参与调控不定根发育的关键阶段<sup>[26-29]</sup>。

表 1 不同基因在植物不定根生成过程中的作用

Table 1 The roles of different genes in the process of plant adventitious root formation

基因名称 Gene name	基因功能 Gene function	参考文献 References
<i>ALF4-1 CLF-50 SWN-1</i>	参与不定根起始 Involved in adventitious root initiation	[7-8]
<i>WOX11</i>	参与根冠萌发和生长的激活 Involved in the activation of root crown germination and growth	[8, 18]
<i>WOX12</i>	控制根创始细胞的发生 Control of root founder cells occurrence	[27]
<i>WOX5</i>	调控根尖干细胞微环境 Regulation of the root tip stem cell microenvironment	[27]
<i>PLT</i>	维持根尖干细胞微环境 Maintaining the root tip stem cell microenvironment	[7-8]
<i>SCR-SHR</i>	调控静止中心及维持根尖干细胞微环境 Regulation of the quiescent center and maintaining the root tip stem cell microenvironment	[21-22]
<i>ARR1/2</i>	影响细胞分裂素的合成和干细胞活性 Affection on the synthesis of cytokinins and the activity of stem cells	[23]
<i>CLE40, ACR4</i>	调节根尖干细胞自我更新 Regulation of the self-renewal of root tip stem cells	[26]
<i>ERF109</i>	靶向调控茉莉酸信号通路 Targeted regulation of the jasmonate signaling pathway	[28]
<i>ASA1</i>	控制生长素合成 Control of auxin synthesis	[28]
<i>LOG</i>	控制细胞分裂素合成 Control of cytokinin synthesis	[29]

### 3 激素及其他环境因素对扦插生根的调控

在植物生长发育过程中,不定根再生是一个极为关键的过程,而激素在这一过程中发挥核心作用。激素作为植物体内天然存在的信号分子,通过精细的调控网络,从多个层面影响不定根的起始、发育及最终形成。

#### 3.1 植物激素的调控机制

植物激素是植物体内合成的微量有机物质,在植物生长发育和应对环境压力等方面起着至关

重要的调节作用。在植物受伤再生过程中,伤口信号会触发一系列内部反应,而植物激素的生物合成发挥了核心作用。各种植物激素可以通过自身的途径或机制对不定根再生产生独特的作用,也可以通过相互作用构建复杂的网络调控不定根再生过程(图2、表2)。当植物遇到生物或非生物胁迫时,它们会启动多种内源应对策略,包括植物激素生物合成以适应和抵御逆境条件<sup>[30]</sup>。相较于拟南芥等模式植物,木本植物因其木质化和细胞分化程度相对较高,扦插生根过程更为复杂,涉及

多种激素相互作用,这些激素在时空上呈现出动态变化的精细调控模式。解析不同激素在

再生过程中的作用与功能,可为木本植物不定根发育提供重要理论依据。

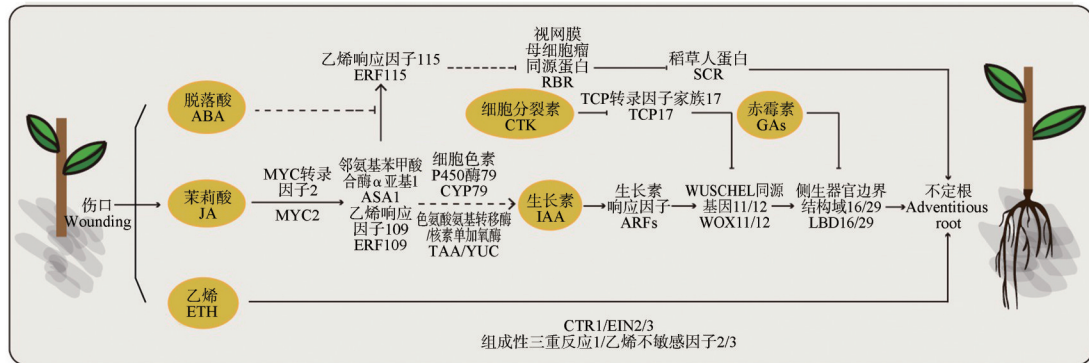


图2 扦插生根过程中相关激素和调控因子作用机制

Fig.2 Mechanisms of hormone and regulatory factors action during rooting process of cuttings

表2 不同激素在植物不定根再生过程中的作用

Table 2 The roles of different hormones in the process of plant adventitious root regeneration

激素 Hormones	作用 Function	参考文献 References
茉莉酸 JA	响应伤口信号 Responding to wound signals	[31-33]
生长素 IAA	诱导根原基发生和不定根形成 Inducing the occurrence of root primordia and the formation of adventitious roots	[35-36, 41]
细胞分裂素 CTK	促进植物组织细胞的分裂、分化和维持根尖分生作用 Promoting the division and differentiation of plant tissue cells and maintaining root tip meristem function	[37-40]
赤霉素 GAs	促进愈伤组织的形成 Promoting the formation of callus tissue	[48-49]
乙烯 ETH	响应损伤且负调控不定根形成 Responding to damage and negatively regulating the formation of adventitious roots	[56]
脱落酸 ABA	抑制生长素合成并影响生根 Inhibiting auxin synthesis and affecting rooting	[46-47]

### 3.1.1 茉莉酸调控机制

JA在介导植物损伤引发的复杂生理反应中发挥核心调控作用<sup>[31-32]</sup>。当植物受到机械损伤或昆虫取食等外界胁迫时,伤口信号迅速激活茉莉酸盐的生物合成途径,诱导具有生物活性的茉莉酸及其衍生物,如茉莉酸甲酯(MeJA)的系统性积累<sup>[33]</sup>,在JA信号转导过程中,核内抑制因子JAZ(jasmonate-zim-domain)蛋白通过与茉莉素受体COI1(coronatine insensitive 1)相互作用,抑制JA信号转导。COI1作为SCF(skp-cullin-f-box)泛素连接酶复合体的组成部分,在茉莉酸异亮氨酸(JA-Ile)识别后,介导JAZ蛋白的泛素化降解,从而解除对JA响应基因的抑制,激活转录因子并传递JA信号<sup>[32-33]</sup>。在不定根再生调控方面,基部伤口信号

通过激活JA信号通路,促进转录因子ERF109的表达,进而作用于邻氨基苯甲酸合酶α亚基1ASA1(anthranilate synthase alpha subunit 1),加速IAA合成,最终促进不定根形成<sup>[31-32]</sup>。此外,在番茄(*Solanum lycopersicum*)相关研究中还发现,JA可联合褪黑素信号通路协同作用,通过褪黑素受体(phytomelatonin receptor 1/2, PMTR1/2)与G蛋白α亚基GPA1(G protein α subunit 1)互作,将信号传递至下游LBD家族转录因子SBRL1(shootborne rootless 1),进一步促进插条生根<sup>[34]</sup>。然而,大部分木本植物研究中,伤口信号如何通过胞内转录因子调控促进生根通路的机制仍有待深入研究。

### 3.1.2 生长素调控机制

不定根形成进程中,生长素起到核心作用。

衰老的植物中生长素含量降低,导致扦插生根相对困难,而来自幼嫩的植物插穗较易生根。RNA-seq 分析显示,参与拟南芥生长素合成途径的色氨酸氨基转移酶 1 (tryptophan aminotransferase of *Arabidopsis*, *TAA1*) 基因、*YUC2/6* 等基因在老化叶片中表达下调,且插穗不定根再生能力也随之下降<sup>[35-36]</sup>。不定根原基形成过程中 *WUSCHEL* 相关基因起到调节作用。IAA 通过上调 *WOX11/12* 基因表达,促进具有再生能力的细胞向生根细胞过渡和不定根的器官发生<sup>[35]</sup>,因此,受 IAA 调控的 *WOX* 基因在植物不定根形成及生根能力调控方面发挥至关重要的作用。在难生根物种核桃 (*Juglans regia*) 中,通过复幼处理,众多 *JrWOX* 基因被显著诱导,同时在核桃插穗的不定根再生过程中 *JrWOX11* 和 *JrWOX5* 的转录显著增加,皮层和韧皮部厚壁组织密度降低,为不定根形成提供条件<sup>[36]</sup>。在植物不定根再生过程中,根原基出现时期与内源 IAA 含量达到高峰时期一致,而外源施加生长调节剂 IBA (indole-3-butyric acid) 可通过促进 IAA 合成或抑制其分解来维持 IAA 内源水平,从而促进生根。IAA 与 F-box 蛋白 TIR1 (transport inhibitor 1) 直接相互作用并激活 *ARFs* 基因表达转录,而后作用于下游 LBD 转录因子促进生根过程。而在高大木本植物杨树 (*Populus*) 不定根发生过程中,根原基的发生同样涉及 IAA-*WOX11-LBD16* 信号转导通路<sup>[32]</sup>。通过深入探究生长素在衰老或木质化程度较高植物中的相关基因、蛋白质表达及代谢产物变化对不定根形成的影响,精准定位调控 IAA 平衡的关键因子,构建完整的调控网络,以突破当前植物生根研究与应用的瓶颈。

### 3.1.3 细胞分裂素调控机制

细胞分裂素可通过稳态依赖途径 (ARR1 途径),负调控芽再生,同时也可以通过 *WOX* 家族调节根生长<sup>[37]</sup>。CTK 稳态依靠诸多基因在不定根再生过程中发挥关键作用。例如,CTK 合成限速酶 IPTs 催化异戊烯基向腺嘌呤核苷酸转化,腺嘌呤核苷酸在细胞色素 P450 单加氧酶的作用下转化为活性形式玉米素,其中反式玉米素 (ZT) 为细胞分裂素的有效形式<sup>[38]</sup>。适宜浓度 CTK 能够提升生根的数量与质量,而高浓度 CTK 则会对根的发生产生一定抑制作用。在木本植物苹果 (*Malus domestica*) 插穗生根中,低浓度 CTK 通过抑制 MdTCP17 与 MdWOX11 的相互作用,释放 WOX11

并作用于 LBD29 促进生根<sup>[29]</sup>。在 CTK 发挥作用过程中,通过诱导多个 1-氨基环丙烷-1-羧酸 (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, ACC) 合酶 (ACS) 和 ACC 氧化酶 (ACO) 基因的转录,以细胞分裂素和 ETH 特异的方式刺激 ACC 和 ETH 的产生来抑制生根<sup>[38]</sup>。在拟南芥中,还可以通过内源性物质硫化氢 (H<sub>2</sub>S) 对 CKX2 蛋白 Cys62 位点的过硫化修饰负向调节 CTK 含量,进而影响根系结构<sup>[39]</sup>。CTK 对不定根再生的调控涉及多个方面,从基因层面的合成与代谢调控,到与其他激素如 ETH 的相互作用,再到与其他物质的拮抗;这些调控机制揭示了植物生根过程中 CTK 调控网络的高度复杂性。然而,CTK 与其他激素在调节根生长的协同作用及其分子机制方面还有待深入研究。

### 3.1.4 乙烯调控机制

植物根、茎、叶等器官都可以产生 ETH,可促使细胞增大、顶芽萌发和果实生长,同时还能促进不定根的生成<sup>[40]</sup>。ETH 生物合成受伤口和其他胁迫影响,被认为是不定根再生早期信号分子,而在生根后期 ETH 对根系生长具有抑制作用。ETH 在不同外植体中发挥的作用有所不同,其含量影响外植体生根效果。ETH 信号通路的关键元件包括 ETH 受体、Raf 样激酶 CTR1 (constitutive triple response 1)、跨膜蛋白 EIN2/3 (ethylene insensitive 2/3) 转录因子家族。这些元素共同调节 ETH 信号通路,影响植物的发育状态和应对环境压力的能力。在 ETH 生物合成过程中,前体物质 S-腺苷甲硫氨酸 (s-adenosyl methionine, SAM) 转化为 ACC 是关键步骤,此过程需要 ACC 合酶参与,随后,ACC 通过 ACC 氧化酶转化为 ETH<sup>[36,41-42]</sup>。然而,研究表明 ACC 合成和 ETH 合成是分开进化的,这使得伤口信号来临时可以快速响应,迅速合成 ETH 以启动防御反应。当不需要 ACC 时,其变成无活性的共轭状态<sup>[43]</sup>,以维持植物体内 ACC 含量的稳定及 ETH 稳态。此过程可能与植物短时间响应伤口信号,从而促进不定根再生有关,但在桉树 (*Eucalyptus*) 不定根再生过程中外源施加 ACC,起到抑制生根作用,苹果插穗生根过程中,并未表现出促进或抑制作用。总之,ETH 对植物不定根形成的作用复杂且精细,对不同的物种也具有特异的调控机制。

### 3.1.5 脱落酸调控机制

脱落酸 (abscisic acid, ABA) 是一种应对非生

物胁迫的关键激素,在植物根系生长中发挥至关重要的作用。研究<sup>[44]</sup>表明,ABA 缺乏型突变体、ABA 信号转导过程及 ABA 转运方面存在缺陷的突变体,通常表现出根系构型异常的现象。在单子叶植物中,ABA 可以通过促进生长素合成关键基因 *YUC8* 表达调控根系发育,ABA 突变体会导致水稻 (*Oryza sativa*) 中生长素含量显著降低而影响根系生长<sup>[45]</sup>。在木本植物中,外源施加 ABA 可通过 miR159-*PeMYB33* 模块的协同作用促进不定根形成<sup>[46]</sup>。此外,ABA 对草本植物分生组织的维持也至关重要,使其保持未分化状态并促进生长。在扦插繁殖过程中,ABA 作为伤口信号在再生过程中也发挥重要功能。插穗产生伤口后,ABA 水平迅速变化,激活相关信号通路以响应损伤。然而,外源施加 ABA 通常会抑制生根,其机制可能与 ABA 和生长素之间的平衡调节有关。ABA 可通过降低生长素的合成与运输,从而减缓根的生长速度<sup>[47]</sup>。尽管 ABA 的细胞生物学作用机制和表达调控相关知识较为有限,但随着研究技术的不断进步,如基因编辑技术、转录组学和蛋白质组学等方法的应用,未来有望全面解析 ABA 在植物不定根生长调控中复杂的信号网络。

### 3.1.6 赤霉素调控机制

赤霉素 (gibberellins, GAs) 属于二萜类植物激素,在植物生长及多个发育进程中发挥调节作用。研究<sup>[48-49]</sup>表明,GAs 与多种植物激素存在复杂的相互作用。在拟南芥的研究<sup>[48]</sup>中发现,当 GAs 的生物合成和信号传导受阻时,花序中 PIN (pin-formed) 蛋白水平下降,导致生长素水平降低,表明赤霉素和生长素存在密切的互作关系,但其具体机制尚不明确;此外,GAs 还可通过调控 *LBD* 基因表达影响侧根生长,进一步揭示了赤霉素在根系发育中的重要作用<sup>[48-49]</sup>。GAs 与 JA 间的相互作用同样受到关注。GA 信号转导抑制子 (DELLA) 蛋白家族是 GAs 信号转导途径中的重要负调控因子,DELLA 蛋白阻止 JAZ 蛋白与碱性螺旋-环-螺旋 bHLH 家族转录因子 (myelocytomatosis-related transcription factor, MYC2) 相互作用,从而增强 MYC2 调节靶基因表达能力。当 GAs 浓度升高时,DELLA 蛋白被降解,促使 JAZ 蛋白与 MYC2 相互作用并抑制 MYC2 依赖的茉莉酸信号传导<sup>[49]</sup>。GAs 与 IAA、JA 等多种激素的相互作用在植物生长发育调控网络中构成了复杂的信号网络。尽管现有研

究取得一定进展,但这些互作的分子机制及信号整合途径仍不明晰。后续研究需运用多组学及基因编辑等技术,全面解析 GAs 与其他激素相互作用的调控网络,为植物生长精准调控奠定理论基础。

### 3.1.7 激素互作对不定根再生的影响

在植物组织器官受损后,IAA 通常与其他激素 (JA、GAs、ETH 和 CTK) 相互作用协同调控不定根再生。在 IAA 和 JA 互作研究中,IAA 通过抑制 Aux/IAA 蛋白的表达,促进 ARFs 作用于生长素酰胺合成酶基因 *GH3.3/3.5/3.6* (gretchen hagen),进而负调节 JA 对生根的抑制作用。伤口信号同样可促进 JA 含量短时间升高,并泛素化降解 JAZ 蛋白,促进 AP2/ERF 家族 ERF109 转录因子的转录,激活 IAA 合成中的重要基因 *ASA1*,从而促进 IAA 介导的生根过程<sup>[33]</sup>。在 IAA 与 GAs 互作研究中,杨树中转录因子 ARF7 是整合 GAs 和 IAA 信号的核心成分,通过与 DELLA 和 Aux/IAA 蛋白的物理相互作用来实现,而外源联用 GAs 和 IAA 发现杨树形成层活性显著增强<sup>[50]</sup>。在毛白杨 (*Populus tomentosa*) 中发现,通过表达 GAs 合成酶关键基因 *GA3OX*,可使 IAA 水平显著升高,进而调控维管形成层形成<sup>[51]</sup>,推测 GAs 调控 IAA 信号通路,促进插穗不定根再生。此外,IAA 与 ETH 互作研究也取得重要进展。IAA 水平升高,可使 ARFs 结合 IAA 响应基因的启动子,进而调控 IAA 合成,例如激活 *ACS* 基因促进 ACC 合成,进而引发 ETH 信号转导<sup>[52]</sup>。同时 ERFs 还可反向调控 IAA 运输载体基因的表达,如 *PIN* 基因家族。ERFs 通过调节 *PIN* 基因表达改变 IAA 的极性运输方向和速率,进而影响 IAA 在植物组织中的分布<sup>[36]</sup>。这些研究多在草本植物 (如拟南芥、水稻、大豆 (*Glycine max*)) 根系发育和木本植物果实发育过程中被深入探索。在苹果插穗中,CTK 通过浓度依赖途径作用于 *WOX* 基因影响不定根发生,在拟南芥不定根发生过程中,发现 CTK 可能拮抗 IAA 的分布,进而促进根冠和维管组织的形成<sup>[29,53]</sup>。CTK 和 IAA 在植物再生过程中起主导作用,二者之间的平衡对分生组织的形成具有决定性影响<sup>[54]</sup>。

深入研究植物激素之间的相互作用有助于全面解析植物生根的调控网络,还有助于揭示植物如何通过精细调节激素反应来适应复杂多变生长环境的作用机制<sup>[55-56]</sup>。植物激素之间的相互作用

处于极为复杂的动态变化中,受到环境、组织类型、植物物种和木质化程度等众多因素影响,因此激素串扰给不定根再生的研究带来诸多挑战。例如在特定的生根条件和植物种类中,还可能会研究得到不同激素相互作用模式。相较于一年生草本植物,多年生木本研究难度相对较大,先前在草本模式植物中得到证实的通路在木本植物中是否同样适用需进一步探索。

此外,激素信号通路的复杂性也为研究带来了技术瓶颈。各激素信号转导途径相互交织,且不同物种和组织对激素响应存在显著差异,难以构建通用的激素串扰调控模型。同时,现有激素检测技术在灵敏度、空间分辨率等方面仍存在不足,难以精确呈现细胞及亚细胞层面的激素动态变化;而传统基因操作技术也难以全面解析复杂激素串扰网络。为突破这些研究局限,创新研究思路与方法势在必行。跨学科研究路径可能成为突破现有困境的关键。融合生物学、化学、物理学等多学科的技术手段,为植物激素研究开拓全新视角提供有力工具。例如,借助先进成像技术提升激素检测的空间分辨率,运用建模手段模拟复杂的激素相互作用网络,从而深入揭示激素串扰规律。此外,研究范围应进一步拓展,不应仅局限于模式植物,而应涵盖更多具备经济价值或特殊生态功能的木本或其他植物,这不仅有利于挖掘更多独特的激素调控机制,还可为实际应用积累更为丰富的理论依据。

### 3.2 环境因素的影响

环境因素对于外植体不定根再生有着不可忽视的影响。光照、温度和营养等因素相互关联、相互作用,共同塑造不定根再生的环境条件<sup>[55,57]</sup>。深入理解这些环境因素的影响机制,不仅有助于揭示植物在特定环境下的适应策略,还能为植物培育实践提供科学依据。

#### 3.2.1 光照

光照是不定根再生的关键环境影响因素之一,其作用机制复杂多样。一方面,它能够通过提升温度间接促进生根过程;另一方面,光照还能诱导叶片合成生长素,并通过极性运输输送到基部,从而直接促进不定根形成。尽管植物根系通常深埋于土壤中,但近年来的研究表明,根系中同样存在多种感光基因的表达。例如,紫外光可被UVR8光感受器感知,并进一步通过抑制生长素信号传

导途径,降低侧根密度<sup>[58-59]</sup>。此外,蓝光感受器CRY1/2、PHOT1/2在拟南芥中被发现抑制植物生根,而红光感受器PHY1/2则促进植物生根<sup>[57]</sup>。在木本植物中,光照对不定根再生的调控作用也得到广泛验证。例如,在挪威云杉(*Picea abies*)插条中,红光通过抑制JA-CTK对根原基形成的负调控作用显著促进插条不定根再生<sup>[58]</sup>,但此过程在其他杉树插穗的转录调控机制还未被深入研究。同样,远红光通过增加生长素反应蛋白和生长素转运蛋白促进南瓜(*Cucurbita moschata*)砧木不定根再生<sup>[59]</sup>。而红光处理扦插难生根的黄山苦茶(*Camellia sinensis*)后,通过ERF、MYB、碱性螺旋-环-螺旋(bHLH)和WRKY(WRKY domain)等转录因子显著提高IAA、ZT和GA<sub>3</sub>含量,同时降低ABA水平,促进不定根再生并缩短茶树育种周期<sup>[60]</sup>。综上,红光和远红光作为重要的光信号调控因子,通过影响内源激素的合成、运输及信号传导,在插穗不定根再生过程中发挥关键作用,为植物无性繁殖技术的优化提供理论和实践依据。

#### 3.2.2 温度

温度是影响外植体不定根再生的重要因素之一<sup>[61]</sup>。研究<sup>[62]</sup>表明,18~25℃最适合大多数植物的不定根生成。温度过高或过低均会对生根过程产生显著影响,例如,在拟南芥中,土壤温度过高时严重影响根系中的细胞分裂,从而阻止根生长,同时还会增加QC分裂频率。此外,研究<sup>[63]</sup>发现,高温条件下,大豆、水稻和拟南芥等植物的热形态学建成转录因子HY5(elongated hypocotyl 5),通过直接抑制硝酸盐转运体NRT1.1(nitrate transporter 1.1)的表达,调控根系对高温的适应性反应。在低温胁迫研究<sup>[64]</sup>中,拟南芥AP2/ERF转录因子DREB1/CBFs(dehydration-response element-binding protein 1/C-repeatbinding factors)蛋白可介导水杨酸和GAs信号通路,影响植物生长发育。同样,在杨树低温诱导的休眠芽中,*PtoHY5a*通过调控GAs打破休眠状态<sup>[65]</sup>。尽管温度对植物生长影响的研究已有进展,但多集中在日照长度与温度协同作用影响顶芽生长,而在植物根系生长尤其木本植物扦插的研究中仍有空白。目前,植物如何感知温度变化而作用于内源激素通路,启动调控不定根生成的分子机制尚不清楚,温度传感器和信号传递路径的研究仍处于初步阶段。

### 3.2.3 营养元素

营养元素在植物生长中不仅提供物质基础,还通过调控信号通路和基因表达影响不定根的形成。氮、磷、钾作为植物生长的三大必需营养元素,分别通过调控激素合成、能量代谢和细胞渗透压,在不定根再生过程中发挥关键作用。在苹果砧木中,高氮环境通过 *WOX11* 通路促进 CTK 积累,进而影响不定根的发生<sup>[66]</sup>。同时,参与氮素吸收利用的 BTB (broad-complex, tramtrack and bric a brac) 家族成员 MdBT2 (broad-complex, tramtrack and bric a brac and transcription adaptor putative zinc finger domain protein 2) 蛋白,通过泛素化降解 MdARF8,抑制 IAA 信号通路,从而抑制苹果不定根再生<sup>[67]</sup>。在大青杨 (*Populus ussuriensis*) 的研究<sup>[68]</sup> 中发现,低磷胁迫通过 PuMYB40 和 PuWRKY75 转录因子促进不定根再生。此外,钾元素通过上调生长素信号相关通路基因 *MdPIN1/2*、*MdWOX11*、*MdLBD16* 等的表达,促进不定根再生<sup>[69]</sup>。大量相关研究为木本植物扦插生根提供了科学依据,但植物如何感知环境变化并启动相应的分子信号通路未被充分解析,特别是在木本植物扦插生根的研究中仍存在大量空白。深入解析环境因素调控不定根再生的分子网络,并通过优化环境条件提高扦插繁殖效率,将为植物育种和农业生产提供理论支撑和技术保障。

## 4 展望

在植物再生研究领域,模式植物凭借生长周期短、遗传背景清晰等优势,相关研究已取得丰硕成果。然而,不同基因型的木本植物,受内在遗传特性影响,再生能力差异显著。随着树龄增长,木本植物生理机能改变,再生能力大幅减弱,适宜的培养条件,如精准调控温度、光照及营养物质配比等,又在一定程度上激发木本植物的再生潜能,推进再生进程<sup>[35-36]</sup>。因此,相较于模式植物研究,木本植物再生机制极为复杂,存在大量空白。扦插是木本植物繁育的关键技术,但对部分难生根的木本植物而言,扦插成活率极低。深入探究难生根木本植物的再生机制及其限制因素,不仅能提高木本植物无性繁殖效率,同时为植物再生领域研究提供更多有价值的线索。

在探寻植物再生机制的过程中,一个关键的切入点便是植物受伤后的生理反应。植物伤口会

释放多种早期信号物质,其中激素尤为重要。激素与下游受体结合,激活相应信号通路,在植物根系再生各阶段发挥关键作用。值得注意的是,植物生根各时期并非单一激素起作用,激素间存在复杂相互作用。目前,JA 伤口信号通路研究取得一定进展,JA 信号还可与褪黑素通路互作,将信号传递至下游转录因子促进生根,但其他根尖修复信号物质通路及外植体细胞生物学变化过程仍需进一步解析<sup>[32-34]</sup>。根系干细胞的分裂对维持根尖形态起核心作用。根尖干细胞区的维持机制及干细胞分裂分化具体过程对解析外植体器官再生的内部调控网络机制,以及全面认识植物细胞全能性和植物再生过程至关重要。

展望未来,强化多学科交叉融合是推动植物再生研究发展的关键。新型基因编辑技术能精准调控木本植物相关基因、深度剖析具体分子机制,为攻克木本植物再生难题提供新思路与方法。分子生物合成技术可合成具精准调控功能的激素类似物,更有效地调节 ETH 和生长素代谢、精准激活不定根再生相关基因,应用于植物组织培养能显著提高不定根诱导效率,为植物繁殖提供更有效手段。单细胞测序技术可捕获植物胚胎发生能力,获得植物不定根再生分化轨迹,在分化细胞中筛选候选基因,在单细胞层面重构不同培养细胞类型的连续细胞分化轨迹,通过调控相关信号通路及其他因素进一步探索不定根再生发生机制,为相关研究开辟新路径。蛋白质组学分析通过揭示生根不同阶段蛋白质丰度变化,阐明关键基因涉及的关键代谢过程,为不定根再生研究提供新思路。综上所述,多学科技术的协同应用将为植物再生研究,尤其是木本植物再生机制的深入解析与繁殖技术的优化带来前所未有的机遇,有望突破当前研究瓶颈,推动植物再生领域取得更为显著的进展。

## 参 考 文 献

- [1] LEE K, SEO P J. Dynamic epigenetic changes during plant regeneration [J]. Trends in Plant Science, 2018, 23 (3): 235-247.
- [2] FEHÉR A. Callus, dedifferentiation, totipotency, somatic embryogenesis: what these terms mean in the era of molecular plant biology? [J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 536.
- [3] OMARY M, MATOSEVICH R, EFRONI I. Systemic con-

- trol of plant regeneration and wound repair[J]. *New Phytologist*, 2023, 237(2):408-413.
- [4] 温绍廷, 顾泽玮, 喻杰, 等. 伤口信号调节植物再生的研究进展[J]. *植物生理学报*, 2020, 56(8):1719-1728.  
WEN S T, GU Z W, YU J, *et al.* Research progresses on wound signaling in regulation of plant regeneration [J]. *Plant Physiology Journal*, 2020, 56(8):1719-1728.
- [5] SUGIMOTO K, GORDON S P, MEYEROWITZ E M. Regeneration in plants and animals: dedifferentiation, trans-differentiation, or just differentiation? [J]. *Trends in Cell Biology*, 2011, 21(4):212-218.
- [6] 赵冰雪, 周琳, 张永春, 等. 月季扦插繁育及生根机理[J]. *安徽农学通报*, 2024, 30(15):38-45.  
ZHAO B X, ZHOU L, ZHANG Y C, *et al.* Cutting propagation and rooting mechanism of *Rosa chinensis* [J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2024, 30(15):38-45.
- [7] ZHAI N, PAN X, ZENG M H, *et al.* Developmental trajectory of pluripotent stem cell establishment in *Arabidopsis* callus guided by a quiescent center-related gene network[J]. *Development*, 2023, 150(5):dev200879.
- [8] LIU J C, SHENG L H, XU Y Q, *et al.* *WOX11* and *12* are involved in the first-step cell fate transition during *de novo* root organogenesis in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2014, 26(3):1081-1093.
- [9] ASAHINA M, AZUMA K, PITAKSARINGKARN W, *et al.* Spatially selective hormonal control of RAP2.6L and ANAC071 transcription factors involved in tissue reunion in *Arabidopsis* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(38):16128-16132.
- [10] 刘国彬, 廖婷, 王焯, 等. 金塔柏扦插不定根形成与内源激素的调控研究[J]. *植物研究*, 2022, 42(2):278-288.  
LIU G B, LIAO T, WANG Y, *et al.* Regulation mechanism of endogenous hormones in adventitious roots formation of *Platycladus orientalis* 'Beverleyensis' [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2022, 42(2):278-288.
- [11] 徐麟, 吴双. 植物再生的理论发展和应用革新[J]. *植物生理学报*, 2020, 56(8):1651-1652.  
XU L, WU S. Theory development and application innovation in plant regeneration [J]. *Plant Physiology Journal*, 2020, 56(8):1651-1652.
- [12] YIN H, YAN B, SUN J, *et al.* Graft-union development: a delicate process that involves cell-cell communication between scion and stock for local auxin accumulation[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(11):4219-4232.
- [13] SCARPELLA E, BARKOULAS M, TSIANTIS M. Control of leaf and vein development by auxin [J]. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2010, 2(1):a001511.
- [14] 孙贝贝, 刘杰, 葛亚超, 等. 植物再生的研究进展[J]. *科学通报*, 2016, 61(36):3887-3902.  
SUN B B, LIU J, GE Y C, *et al.* Recent progress on plant regeneration [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2016, 61(36):3887-3902.
- [15] SUGIMOTO K, JIAO Y L, MEYEROWITZ E M. *Arabidopsis* regeneration from multiple tissues occurs via a root development pathway [J]. *Developmental Cell*, 2010, 18(3):463-471.
- [16] CHENG L B, LIANG S T, ZHAO C, *et al.* *NnARF17* and *NnARF18* from lotus promote root formation and modulate stress tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana* [J]. *BMC Plant Biology*, 2024, 24(1):163.
- [17] 王浩, 冯健, 于世河, 等. 林木体细胞胚胎发生过程表观遗传学调控作用研究进展[J]. *世界林业研究*, 2024, 37(6):20-25.  
WANG H, FENG J, YU S H, *et al.* Research progress in epigenetic regulation of somatic embryogenesis in forest trees [J]. *World Forestry Research*, 2024, 37(6):20-25.
- [18] WAN Q H, ZHAI N, XIE D X, *et al.* *WOX11*: the founder of plant organ regeneration [J]. *Cell Regeneration*, 2023, 12(1):1.
- [19] 董月校. 茶树全基因组 *WOX* 和 *LBD* 家族成员鉴定及在不定根发生过程中的表达分析[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2019.  
DONG Y X. Genome-wide identification and expression analysis of *WOX* and *LBD* family gene during adventitious root development in tea plant [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2019.
- [20] TSUWAMOTO R, YOKOI S, TAKAHATA Y. *Arabidopsis* *EMBRYOMAKER* encoding an AP2 domain transcription factor plays a key role in developmental change from vegetative to embryonic phase [J]. *Plant Molecular Biology*, 2010, 73:481-492.
- [21] CRUZ-RAMÍREZ A, DÍAZ-TRIVIÑO S, BLILOU I, *et al.* A bistable circuit involving SCARECROW-RETINOBLASTOMA integrates cues to inform asymmetric stem cell division [J]. *Cell*, 2012, 150(5):1002-1015.
- [22] WINTER C M, SZEKELY P, POPOV V, *et al.* SHR and SCR coordinate root patterning and growth early in the cell cycle [J]. *Nature*, 2024, 626(7999):611-616.
- [23] MOUBAYIDIN L, DI MAMBRO R, SOZZANI R, *et al.* Spatial coordination between stem cell activity and cell differentiation in the root meristem [J]. *Developmental Cell*, 2013, 26(4):405-415.
- [24] XIE C T, LI C L, WANG F X, *et al.* NAC1 regulates root

- ground tissue maturation by coordinating with the SCR/SHR-CYCD6; 1 module in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant*, 2023, 16(4):709-725.
- [25] KONG X P, TIAN H Y, YU Q Q, *et al.* PHB3 maintains root stem cell niche identity through ROS-responsive AP2/ERF transcription factors in *Arabidopsis* [J]. *Cell Reports*, 2018, 22(5):1350-1363.
- [26] QIN Y Y, YANG L, SUN Z H, *et al.* Redox-mediated endocytosis of a receptor-like kinase during distal stem cell differentiation depends on its tumor necrosis factor receptor domain [J]. *Plant Physiology*, 2019, 181(3):1075-1095.
- [27] SHARMA M, FRIEDRICH T, OLUOCH P, *et al.* A coherent feed-forward loop in the *Arabidopsis* root stem cell organizer regulates auxin biosynthesis and columella stem cell maintenance [J]. *Nature Plants*, 2024, 10(11):1737-1748.
- [28] LIU Z H, DAI X H, LI J, *et al.* The type-B cytokinin response regulator ARR1 inhibits shoot regeneration in an ARR12-dependent manner in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2020, 32(7):2271-2291.
- [29] MAO J P, NIU C D, LI K, *et al.* Cytokinin-responsive MdTCP17 interacts with MdWOX11 to repress adventitious root primordium formation in apple rootstocks [J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(4):1202-1221.
- [30] RAZA A, SALEHI H, RAHMAN M A, *et al.* Plant hormones and neurotransmitter interactions mediate antioxidant defenses under induced oxidative stress in plants [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:961872.
- [31] ZHANG G F, ZHAO F, CHEN L Q, *et al.* Jasmonate-mediated wound signalling promotes plant regeneration [J]. *Nature Plants*, 2019, 5(5):491-497.
- [32] ZHANG G F, GUI C, ZHANG Y G, *et al.* Transcriptome framework of root regeneration reveals the conservation of the LBD16-mediated pathway in poplar cuttings [J]. *The Innovation Life*, 2023, 1(1):100007.
- [33] LYONS R, MANNERS J M, KAZAN K. Jasmonate biosynthesis and signaling in monocots: a comparative overview [J]. *Plant Cell Reports*, 2013, 32(6):815-827.
- [34] LIU Y, WANG X Y, JING S R, *et al.* Integration of phyto-melatonin signaling with jasmonic acid in wound-induced adventitious root regeneration [J]. *Advanced Science*, 2025, 12(11):e2413485.
- [35] PAN J, ZHAO F, ZHANG G F, *et al.* Control of *de novo* root regeneration efficiency by developmental status of *Arabidopsis* leaf explants [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2019, 46(3):133-140.
- [36] CHANG Y Y, SONG X B, ZHANG Q X, *et al.* Genome-wide identification of *WOX* gene family and expression analysis during rejuvenational rhizogenesis in walnut (*Juglans regia* L.) [J]. *Forests*, 2020, 11(1):16.
- [37] PARK S H, JEONG Y J, KIM S, *et al.* Trichostatin promotes *de novo* shoot regeneration from *Arabidopsis* root explants via a cytokinin related pathway [J]. *Scientific Reports*, 2025, 15(1):978.
- [38] YAMOUNE A, ZDARSKA M, DEPAEPE T, *et al.* Cytokinins regulate spatially specific ethylene production to control root growth in *Arabidopsis* [J]. *Plant Communications*, 2024, 5(11):101013.
- [39] WANG X Y, LIU C X, LI T, *et al.* Hydrogen sulfide antagonizes cytokinin to change root system architecture through persulfidation of CKX2 in *Arabidopsis* [J]. *New Phytologist*, 2024, 244(4):1377-1390.
- [40] 李浩, 汲宁宁, 钱关泽, 等. 植物扦插繁殖机理研究进展 [J]. *南方农业*, 2020, 14(35):134-136.
- LI H, JI N N, QIAN G Z, *et al.* Research progress on the mechanism of plant cutting propagation [J]. *South China Agriculture*, 2020, 14(35):134-136.
- [41] POLKO J K, KIEBER J J. 1-aminocyclopropane 1-carboxylic acid and its emerging role as an ethylene-independent growth regulator [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10:1602.
- [42] HOUBEN M, VAN DE POEL B. 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase (ACO): the enzyme that makes the plant hormone ethylene [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10:695.
- [43] PEISER G, YANG S F. Evidence for 1-(malonylamino) cyclopropane-1-carboxylic acid being the major conjugate of aminocyclopropane-1-carboxylic acid in tomato fruit [J]. *Plant Physiology*, 1998, 116(4):1527-1532.
- [44] ROWE J H, TOPPING J F, LIU J L, *et al.* Abscisic acid regulates root growth under osmotic stress conditions via an interacting hormonal network with cytokinin, ethylene and auxin [J]. *New Phytologist*, 2016, 211(1):225-239.
- [45] XIONG Y L, SONG X Y, MEHRA P, *et al.* ABA-auxin cascade regulates crop root angle in response to drought [J]. *Current Biology*, 2025, 35(3):542-553.
- [46] ZHAO M Q, LEI Y J, WU L, *et al.* The miR159a-*PeMYB33* module regulates poplar adventitious rooting through the abscisic acid signal pathway [J]. *The Plant Journal*, 2024, 118(3):879-891.
- [47] ZHANG H M, HAN W, DE SMET I, *et al.* ABA promotes quiescence of the quiescent centre and suppresses stem cell differentiation in the *Arabidopsis* primary root meristem [J]. *The Plant Journal*, 2010, 64(5):764-774.
- [48] WILLIGE B C, ISONO E, RICHTER R, *et al.* Gibberel-

- lin regulates PIN-FORMED abundance and is required for auxin transport-dependent growth and development in *Arabidopsis thaliana*[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(6): 2184-2195.
- [49] ZHOU Y M, PANG Z Q, JIA H F, *et al.* Responses of roots and rhizosphere of female papaya to the exogenous application of GA<sub>3</sub>[J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 35.
- [50] LAKEHAL A, CHAABOUNI S, CAVEL E, *et al.* A molecular framework for the control of adventitious rooting by TIR1/AFB2-Aux/IAA-dependent auxin signaling in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(11): 1499-1514.
- [51] 苏会丽. 赤霉素与生长素协同调控毛白杨维管形成层分裂活性的分子机理[D]. 重庆: 西南大学, 2020.
- SU H L. Molecular mechanism of gibberellin and auxin synergistic regulating vascular cambial activity in *Populus tomentosa*[D]. Chongqing: Southwest University, 2020.
- [52] DENG Y Z, WANG C L, ZHANG M L, *et al.* Identification of key genes during ethylene-induced adventitious root development in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(21): 12981.
- [53] MA Y R, XU J H, QI J H, *et al.* Crosstalk among plant hormone regulates the root development [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2024, 19(1): 2404807.
- [54] ZHAI N, SUN B B, WU S S, *et al.* Cytokinin facilitates the patterning of the adventitious root apical meristem from leaf cuttings [J]. *Molecular Horticulture*, 2024, 4(1): 11.
- [55] GONIN M, SALAS-GONZÁLEZ I, GOPAULCHAN D, *et al.* Plant microbiota controls an alternative root branching regulatory mechanism in plants [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2023, 120(15): e2301054120.
- [56] CASTRO-CAMBA R, NEVES M, CORREIA S, *et al.* Ethylene action inhibition improves adventitious root induction in adult chestnut tissues [J]. *Plants*, 2024, 13(5): 738.
- [57] MONI A, LEE A Y, BRIGGS W R, *et al.* The blue light receptor phototropin 1 suppresses lateral root growth by controlling cell elongation [J]. *Plant Biology*, 2015, 17(1): 34-40.
- [58] ALALLAQ S, RANJAN A, BRUNONI F, *et al.* Red light controls adventitious root regeneration by modulating hormone homeostasis in *Picea abies* seedlings [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 586140.
- [59] WU X, ZHANG X Y, WANG Y Y, *et al.* Additional far-red light promotes adventitious rooting of double-root-cutting grafted watermelon seedlings [J]. *Horticultural Plant Journal*, 2024, 10(6): 1424-1436.
- [60] FU H, WEI X, CHEN Q, *et al.* Comparative transcriptome analysis of molecular mechanisms underlying adventitious root developments in Huangshan bitter tea (*Camellia gymnogyna* Chang) under red light quality [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1154169.
- [61] 蒋浩哲, 丁洁平, 杨晋良, 等. 茶树全光照喷雾扦插影响因素研究进展 [J]. *中国茶叶*, 2023, 45(3): 19-25.
- JIANG H Z, DING J P, YANG J L, *et al.* Review on influencing factors of full illumination spray cutting propagation of *Camellia sinensis* [J]. *China Tea*, 2023, 45(3): 19-25.
- [62] GONZÁLEZ-GARCÍA M P, CONESA C M, LOZANO-ENGUIA A, *et al.* Temperature changes in the root ecosystem affect plant functionality [J]. *Plant Communications*, 2023, 4(3): 100514.
- [63] LEE S, SHOWAALTER J, ZHHANG L, *et al.* Nutrient levels control root growth responses to high ambient temperature in plants [J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 4689.
- [64] KIDOKORO S, SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K, *et al.* Transcriptional regulatory network of plant cold-stress responses [J]. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(9): 922-935.
- [65] GAO Y F, CHEN Z H, FENG Q, *et al.* ELONGATED HYPOCOTYL 5a modulates FLOWERING LOCUS T2 and gibberellin levels to control dormancy and bud break in poplar [J]. *The Plant Cell*, 2024, 36(5): 1963-1984.
- [66] TAHIR M M, TONG L, FAN L, *et al.* Insights into the complicated networks contribute to adventitious rooting in transgenic *MdWOX11* apple microshoots under nitrate treatments [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2022, 45(10): 3134-3156.
- [67] JI X L, LI H L, QIAO Z W, *et al.* The BTB protein Md-BT2 recruits auxin signaling components to regulate adventitious root formation in apple [J]. *Plant Physiology*, 2022, 189(2): 1005-1020.
- [68] WANG H Z, PAK S, YANG J, *et al.* Two high hierarchical regulators, PuMYB40 and PuWRKY75, control the low phosphorus driven adventitious root formation in *Populus ussuriensis* [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2022, 20(8): 1561-1577.
- [69] LI K, LI H, LIANG W L, *et al.* Identification of the AHP family reveals their critical response to cytokinin regulation during adventitious root formation in apple rootstock [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2025, 15: 1511713.