

百合种球发育及膨大的研究进展

周蕴薇, 刘芳

(东北林业大学园林学院, 哈尔滨 150040)

摘要: 阐述了百合种球形成的机理, 探讨了影响陆地栽培百合种球形成的因素及影响百合组培鳞茎的成因, 并对种球发育过程中的动态变化进行了综述, 就今后鳞茎研究趋势进行了展望。

关键词: 百合; 鳞茎; 繁育; 生理变化

中图分类号: S682.2⁺9 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2007)02-0053-04

百合(*Lilium* spp.)为百合科(*Liliaceae*)百合属(*Lilium*)植物。有很高的观赏价值和经济价值。全世界百合属植物约有94个种, 起源于我国的有47个种, 18个变种, 占世界百合属植物的一半, 其中36个种15个变种为我国特有种^[1]。我国百合种球生产尚处于探索阶段, 由于受气候条件、繁育技术等方面的限制, 生产用优质种球大多依赖从荷兰进口, 关于百合种球的发育已有不少报道, 但国内外对于种球的膨大生理研究很少, 作者对百合种球形成的机理及种球繁育多种影响因子的研究进行了详细的综述。以期能为我国百合育种工作提供参考。

1 种球形成的机理

传统的百合繁殖方法主要采用常规分球、分珠芽鳞片扦插、鳞片包埋等^[2]。鳞片扦插是百合种球繁育的重要方式, Matsuo等^[3]对百合鳞片扦插成球的研究表明, 扦插的鳞片一般在近轴面基部伤口处分化出分生组织, 分生组织产生后形成愈伤组织, 然后由愈伤组织分化发育成膨大的小鳞茎。

宁云芬等^[4]采用解剖学方法研究新铁炮百合鳞片扦插繁殖中小鳞茎的组织发生过程指出, 小鳞茎起源于鳞片基部内层薄壁细胞而非愈伤组织。刘建常等^[5]报道, 种球鳞茎内部中央萌发幼芽, 剥去外部鳞片, 可以看到在鳞茎盘上, 幼芽基部两侧, 新生的生长点。幼芽出土, 茎叶生长, 新生生长点以自身为中心不断分化新的鳞片, 从而在种球鳞茎内部茎秆的基侧形成侧生小鳞茎。鳞芽内不断分生鳞片, 使整个鳞茎膨大增重。

第一作者简介: 周蕴薇, 女, 副教授, 1970年生, 主要研究方向为园林植物栽培生理与育种。

基金项目: 教育部留学回国人员科研启动基金项目, 编号: 413207; 哈尔滨市留学回国人员基金项目, 编号: 2003AFLXJ003。

收稿日期: 2006-11-15

2 种球繁育的影响因素

2.1 影响栽培百合种球形成的因素

2.1.1 光照和温度 光照是影响百合生长发育的因素之一。百合生长期需要适宜的光照, 长日照条件可以促进茎叶生长和叶面积增大进而促进鳞茎的膨大。温度对小鳞茎的生长极为重要。王锦霞等^[6]对百合种球进行栽培复壮研究的研究表明, 在百合鳞茎的整个增长期, 在哈尔滨地区栽培种球增重2~4倍, 在帽儿山老爷岭地区种球增重3~4.5倍。气温和地温都低于哈尔滨地区的帽儿山地区更有利于百合种球的复壮。

2.1.2 低温处理时间 低温处理不但影响开花率, 而且还影响植株的高度、到花日数和花蕾数。曹毅等^[7]对药百合生长发育的研究表明5℃~8℃为鳞茎感受低温的最佳范围。一些研究表明, 切花百合和毛百合的扦插繁殖最适温度为25℃恒温, 2℃~5℃低温处理4~5周, 可显著提高鳞片扦插的繁殖率和成苗率^[8]。不同品种对温度变化反应不同, 少数品种如Marco Polo在变温条件下有更高的繁殖率^[9]。

2.1.3 基质与矿质营养 百合生长的适宜土壤是中性至微酸性的。魏兴琥等^[10]研究表明在基质、营养液和营养液的施用量3因素中, 影响更新球的因素主要为基质, 其次为营养液及营养液的用量。不同基质下, 百合的株高、花数、花期不同。Hero^[11]利用无土栽培培育的百合鳞茎鲜重比土壤栽培获得的小鳞茎重, 但土壤做基质, 百合地上部分生长量高。鳞茎的生长与K⁺、Mg²⁺、Ca²⁺、NO₃⁻或NH₄⁺的浓度有关, Haruki^[12]认为10~20mM的NH₄⁺最利于鳞茎膨大, 高浓度的SO₄²⁻会抑制鳞茎的膨大。百合不同品种在不同发育阶段对N、P、K的吸收量不同, 鳞茎发育对钾营养的需求大于氮和磷。采花后喷施硫酸钾、磷酸二氢钾和硼酸溶液可促进鳞茎的增大和充实^[13]。

2.1.4 激素组合与浓度 方少忠等^[14]应用激素CEPA和KT对东方百合的籽球进行了栽培复壮研究表明,KT可以促进小鳞茎进一步膨大,改善鳞茎质量,使植物体更多的积累同化产物,CEPA可以促进地下鳞茎的总重,促进小鳞茎发生,提高繁殖系数。在体外培养诱导百合小鳞茎中,生长素、细胞分裂素、精胺类物质都有利于小鳞茎的生成^[15]。

2.1.5 花蕾处理 摘除花蕾是促使百合鳞茎增大增重的有效措施。国内外曾有报道,Wang^[16]研究提出,除去花蕾改变了麝香百合当年光合产物的分配,植株第一朵花蕾长3.5~4cm时摘顶比花蕾长1cm时摘顶效果更好。刘建常等^[5]人研究表明,摘蕾的时间以花蕾伸出顶端2~3cm时最适宜。王兆禄等人^[17]研究表明,摘顶以生长叶数多少为依据,摘顶应在植株已长出60张以上叶片,日平均气温又尚未上升到25℃为宜,一般多在5月下旬至6月上旬间进行,吴学尉等^[18]研究指出,百合种球生产过程中,不打花蕾会显著影响百合种球增大。

2.2 影响百合组培鳞茎形成的因素

2.2.1 光照与温度 光照条件对鳞茎发育的影响体现在光周期、光照强度和光质等方面,光照可促进鳞茎对氮和钾的吸收及对培养基中糖的吸收^[19]。王月芳等^[20]对兰州百合研究表明高温明显抑制鳞片诱导再生苗形成,但对不定芽的发生有促进作用,红、蓝、白、红蓝4种光质试验表明蓝光下幼苗增殖比最高,但幼苗素质以白光下最好。赵祥云^[21]提出,百合组培苗的最适温度为18℃~22℃,温度升高或降低,生长状况则不佳,另外对百合组培苗进行暗处理也有利于诱导百合鳞茎的形成。Qrunfle^[22]以麝香百合品种White American为材料,发现温度在20℃~25℃范围适合百合鳞茎的发生。

2.2.2 低温处理时间 傅玉兰等^[23],对接种用试管鳞茎预先给予8℃的低温处理,处理时间分别为10d、20d、30d,凡经过8℃低温处理过的鳞茎均比对照组的增殖率高。其中,以处理20d的试管鳞茎增殖率最高,达857.5%,明显高于其他组。说明一定的低温条件可提高百合鳞茎的生理活性,有利于促进其生长和增殖,低温程度则以8℃、20d效果最佳。

2.2.3 培养基种类与激素浓度 不同培养基对其外植体的诱导情况不同。用于百合组织培养的基本培养基,主要采用MS培养基,也有用SH、N6等作为基本培养基。不同激素及其配比与百合鳞片形成小鳞茎有密切的关系。赤霉素不利于鳞茎膨大,是抑制鳞茎形成的激素,细胞分裂素是鳞茎形成的启动因素之一,但对鳞茎的膨大作用不大。生长素、乙烯对于鳞茎的膨大有促进作用^[24]。不同激素组合对百合鳞片分化小鳞茎能力有明显影响。王家福等^[25]认为

MS+6BA0.15mg/L+NAA0.15mg/L组合最适于矮鹿百合鳞片的分化,因此,对于矮鹿百合鳞片诱导适宜的6BA质量浓度大约在0.15mg/L左右。杨增海等^[26]认为MS+6BA0.15mg/L+NAA0.15~1.10mg/L有利兰州百合鳞片分化小鳞茎,Rybczynski^[27]证明MS+NAA0.11mg/L+6BAmg/L适于欧洲百合鳞片分化。

2.2.4 蔗糖 王家福等^[25]对百合小鳞茎继代培育研究表明蔗糖质量浓度逐渐提高时,百合小鳞茎直径也随着增加,当蔗糖质量浓度为100g/L时,鳞茎的直径最大。傅玉兰等^[23]指出,培养基中糖的补给是必需的,但糖的含量和鳞茎增殖率之间并未表现出正相关性。对于百合试管鳞茎增殖而言,培养基中糖的浓度以2%为最佳浓度,其次为3%。而糖的补给过多或过少均不利于鳞茎的增殖。

2.2.5 外植体与鳞片的不同处理 百合的许多器官、组织都可作为外植体,用百合鳞片作外植体比较多,但不同部位的鳞片对分化有差异,王刚等^[28]认为兰州百合鳞片产生芽的能力从强到弱依次为外层、中层、内层。中层鳞片扦插产生鳞茎最多且较大,内层鳞片次之,外层鳞片最差。外层鳞片积累营养多,但出苗时间迟缓,可能与其处于休眠状态有关^[29]。在进行扦插前,选中层鳞片进行扦插效果好。Robb以鹿子百合为实验发现其鳞片基部最易结鳞茎,中部较难分化和结鳞茎,上部不能结鳞茎^[30]。Joung^[31]也认为东方百合(L. Oriental)鳞茎的外层鳞片分生小鳞茎的能力较强,外植体在培养基上的不同放置方式对百合鳞片的诱导也有影响,其诱导出芽能力的从强到弱依次为:鳞片内侧向上平放>鳞片竖直插入>鳞片内侧向下平放。王爱勤等^[32]用百合鳞片切割成不同部位进行扦插处理,带基部的鳞片增殖系数最高。在百合繁殖过程中,不切割扦插所得的小鳞茎比切割扦插所得的多。

3 百合种球发育过程中动态变化

3.1 性状变化

鳞茎生长和茎叶生长关系密切,大的种球鳞茎长出的茎秆粗壮,叶片繁茂。在鳞茎膨大增重过程中,地上部茎叶和地下部茎叶的比例也在相应发生变化。百合鳞茎的增重和膨大决定于鳞片数目的增多和鳞片自身的增大增重^[5]。孙红梅^[33]发现兰州百合现蕾之前植株鲜重迅速增加而鳞茎鲜重迅速下降。宁云芬^[34]对新铁炮百合的主要性状的发育动态进行了研究表明,鳞茎的发育动态与茎叶有较大的差别,前者前期发育缓慢,中期加快,后期快速,而后者前期较快,中期高速,后期衰弱。鳞茎周径、叶片数目、植株高度、茎叶鲜重及干重、根鲜重及干重、鳞茎鲜重及干重等形状在不同发育时期表现不同。

3.2 贮藏物

糖、淀粉、可溶性蛋白质是百合重要的储藏物质,其含量在不同品种间差异比较显著,不同的品种由于生产地区的适应性的原因表现出不同的含量规律。Miller 等^[35]利用鳞片扦插培育小鳞茎过程中,鳞片顶端比中部淀粉先开始降低,顶端可溶性糖逐渐升高。Gude^[39]研究发现百合芽生长过程中,蔗糖含量逐渐升高。郝瑞杰等^[37]通过对百合不同直径等级小子球三种贮藏物的比较得出,可溶性糖与可溶性蛋白质都表现出随着直径的增大而先降低后增高的趋势,而淀粉含量与之相反表现出了先降低后升高的趋势。周一兵等^[38]研究组织培养过程中鳞片内蛋白质含量呈规律性变化,培养后第 1、2d 内外植体中蛋白质含量基本稳定,然后蛋白质含量降低,第 5d 降至最低点,然后回升,7d 后又降低。蛋白质的含量及组分都发生变化。孙德兰等^[39]以兰州百合 (*L. davidii. willmottiae*) 的成熟鳞茎最外两层大鳞片和子鳞茎最内两层小鳞片为材料,比较其总蛋白质电泳照片与光密度扫描图谱,发现大鳞片在 3 个主峰下,多 2 条多肽,可能是百合鳞茎在发育过程中新合成的蛋白质。

3.3 酶

百合鳞茎膨大发育过程中,往往通过有关酶活性的增加和加速物质转化以满足鳞片形态发生的需要。屈姝存等^[40]认为不定芽直接分化过程中基因表达活跃, RNA 与蛋白质含量升高,同时有关酶活性增加,转化这些物质以提供形态发生的需要,并通过提高 SOD 等酶活性来增加组织的抗逆性与防止组织老化,提高组织的分化力。周一兵等^[38]指出鳞茎培养过程中,过氧化物酶活性逐渐增强,过氧化物酶同工酶数量增多,在阴极端出现四条区别明显的条带。酯酶同工酶数量增多,淀粉酶同工酶数量逐渐增多和活力逐渐增强。

4 展望

百合鳞茎发育的分子机理相当复杂,鳞茎发育过程中各种物质的调控作用还不十分清楚。有报道阐述在百合鳞茎的发育膨大过程中,新鳞茎的 GA_3 含量呈现下降趋势,而母鳞茎中 GA_3 含量却明显上升, GA_3 和 ABA 比值的变化与 GA_3 的变化相似^[41],说明母鳞茎与新鳞茎的作用机制不同。ABA 与鳞茎形成、膨大的关系的报道不多,其作用还不明确。高晓晨^[42]和宁云芬^[34]等分别以麝香百合和新铁炮百合为试材研究了鳞茎发育过程中 POD、CAT、SOD、PPO 等的变化,结果并不一致。在未来的研究中,内源激素和酶的变化将有待于进一步深入。关于百合种球发育膨大过程中相应的生理生化变化等问题还需要进一步研究,以促进国内百合产业化发展。

参考文献:

- [1] 张云,原雅玲,刘青林.百合品种改良与生物技术研究进展[J].北京林业大学学报,2001,23(6):56-591.
- [2] 蒋细旺,司怀军.百合的组织培养技术综述[J].湖北农业科学,2004,(11):78-82
- [3] MATSUO E, KURANO T, ARISUMI K. Scale bulblet malformations in *Lilium longiflorum* during scale propagation [J]. Hortscience, 1986, 21(1): 150.
- [4] 宁云芬.新铁炮百合鳞片扦插繁殖的小鳞茎形态发生[J].园艺学报,2003,30(2):229-231.
- [5] 刘建常,魏周兴.兰州百合鳞茎增重规律的探讨[J].中国蔬菜,1994,(5):27-30.
- [6] 王锦霞.利用冷凉气候进行百合种球复壮的研究[J].沈阳农业大学学报,2002,33(1):27-29.
- [7] 曹毅.低温及乙烯利处理鳞茎对药百合的影响[J].种子,2002(1):35-36.
- [8] WANG Y T, GREGG L L. Developmental stage, light, and foliage removal affect flowering and bulb weight of Easter lily [J]. Hortscience, 1991, 27(2): 824-826.
- [9] 刘晓辉.切花百合寒地引种及其鳞片扦插技术探讨[J].中南林学院学报,2003,23(5):72-75.
- [10] 魏兴琥.不同无土基质和营养液对切花百合种球及生长的影响[J].东北林业大学学报,2004,32(2):59-61.
- [11] Hero B G, Yang W M, Jin Y O. Effects of nutrient solutions and medium temperature on bulblet formation in scaling of *Lilium longiflorum* cv [J]. Georgia. Journal of the Korean Society for Horticultural Science, 1993, 34(6): 439-445.
- [12] Hanuki k, Yamada k, Hosoki T, Ohta k, Effects of sugar and temperature on the growth of miniature bulbs of *Lilium japonicum* Thunb [J]. cultured on rotary shaker Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 1996, 65(2): 363-371.
- [13] 买自珍,黄玉库.食用百合需肥规律的研究[J].宁夏农林科技,1993(1):19-22.
- [14] 方少忠. CEPA 和 KT 对东方百合籽球复壮的影响[J].江西农业大学学报,2004,26(6):893-895.
- [15] Tanimoto S, Matsubara Y. Stimulating effect of spermine on bulblet formation in bulb scale segments of *Lilium longiflorum* [J]. Plant Cell Reports, 1995, 15(3): 297-300.
- [16] Wang Y T. Growth and photosynthesis of easter lily in response to flower bud removal [J]. J. Ame. Soc. Hort. Sci, 1986, 111(3): 442-446
- [17] 王兆祿,金波.宜兴百合生长发育特性及其增产技术的初步研究[J].中国蔬菜,1986,(3):30-33.
- [18] 吴学尉.百合种球生产 3 种花蕾处理方法对种球大小的影响[J].云南农业大学学报,2004,19(6):714-716.
- [19] Haruki K, Hosoki T, Nako Y. Effects of illumination on nutrient absorption from the liquid-shaking medium by enlarging miniature lily bulbs (*Lilium japonicum* Thunb.) [J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 1998, 67(1): 106-111.
- [20] 王月芳,陆维忠.兰州百合体细胞组织培养的光温效应[J].江苏农业科学,1991,(5):53-54.
- [21] 赵祥云,程谦,邢尤美,等.百合珠芽组培及脱毒研究[J].园艺学报,1993,20(3):284-288.
- [22] Qumfleh I M, Propagation of easter lily (*Lilium longiflorum* Thunb.) 'White American' by scaly leaves [J]. Amman, 1997, 44.
- [23] 傅玉兰,何凤群.影响百合试管鳞茎增殖因素的研究[J].安徽农业大学学报,2001,28(2):179-181.

巢蕨盆栽与观赏

黄瑞海, 张春风, 韩行舟, 张彤

(黑龙江农业经济职业学院, 牡丹江 157041)

巢蕨(*Neottoptis nidus*), 铁角蕨科, 巢蕨属, 亦称鸟巢蕨、山苏花。

1 形态特征

巢蕨系多年生草本植物。根状茎粗短直立, 顶端密生深棕色纤维状条形鳞, 周缘环状丛生叶片, 斜面辐射, 茎顶中空如鸟巢状。叶片带状, 阔披针形, 长 100~120cm, 宽 10~15cm, 两面光洁, 革质, 无毛, 全缘, 具软骨的边, 中脉粗状, 向两面突起, 紫黑色, 侧脉二叉或单一, 近平行, 叶端尖, 叶基渐窄, 叶柄 2~3cm。孢子囊群狭条形, 生于叶背上部侧脉处, 向叶缘延伸 1/2, 成熟时褐色。

2 生态习性

巢蕨原产热带、亚热带雨林中, 在我国台湾、海南、云南、广西均有分布, 附生或地生, 常成丛生于大树分枝上或岩石上。巢蕨喜温暖阴湿环境, 生长最适温度为 20℃~25℃, 冬季温度不能低于 5℃, 不耐寒, 畏强光, 怕酷热。

3 盆栽与管理

巢蕨在北方露地栽培不能越冬, 故以室内盆栽为主, 少有温室地栽。

3.1 盆土配制 巢蕨喜疏松透气保水良好的土质环境, 盆栽时可根据巢蕨的特性, 因地制宜配制盆土。通常是草炭(或林下腐叶土)、肥沃田土、河沙等量混合而成。

3.2 栽植换盆 栽植巢蕨最好使用陶盆, 塑料盆、瓷盆等亦可。盆径选择应以植株大小及摆放位置而定。株高 30cm 的小型苗可用 180~200mm 盆; 50cm 的中型株可用 280~300mm 盆, 长成的大株用 380mm 以上的大盆栽植。上盆或换盆时, 先在盆底垫 1/4 高的松针或树皮, 然后栽苗加土, 每盆栽一株或三株, 栽后浇透水。换盆可 2~3 a 一次。

3.3 日常管理 巢蕨喜潮湿, 应经常浇水, 保持盆土湿润, 夏季生长盛期更需多浇水, 并向叶面喷水, 增加湿度, 冲洗叶面。中等强度光照或遮阳的散射光, 适宜生长, 夏季在室外应放于蔽荫处, 强烈光照会灼伤叶片。在适宜温度下, 可终年生长, 超过或低于最适温度生长缓慢, 酷热和过低的温度叶片短小而畸形以至停止生长。生长旺盛期每 2~3 周应施一次稀薄液肥, 可用 0.2% 的磷酸铵浇灌或用 1% 磷酸二氢钾喷叶作根外追肥。

注意防治虫害, 夏季发生虫害可将盆搬至室外荫处, 喷洒杀虫药。如果出现介壳虫类为害, 可用 200~300 倍中性洗衣粉液擦拭为害叶面, 清除附着虫体。

4 观赏应用

巢蕨叶片丛生, 整齐密集, 单株叶数可达 50 片以上, 一年四季翠绿光洁, 为著名的观叶植物。

4.1 厅堂摆放 大厅、宾馆可选用大型成长植株摆放, 也可选吊盆、篮悬挂。

4.2 会场布置 大型会场可选中型植株, 在前台成排摆放, 使会场呈现生气勃勃、整齐有序的气氛。小型会场可在圆桌空心稀疏摆放。

4.3 居室点缀 客厅宽大可选大中型植株摆放, 书房卧室宜摆小型株盆或选用一盆多株, 叶丛密集的丰满盆型。

4.4 室外配置 夏季可结合其它花卉, 选大型植株, 摆放在荫凉的门旁、窗下或树荫处增强观赏层面。

[24] 夏宜平. 百合鳞茎形成与发育生理研究进展[J]. 园艺学报, 2005, 32(5): 947-953.

[25] 王家福, 陈振光. 百合快速繁殖条件的优化[J]. 福建农业大学学报, 1999, 28(2): 152-156.

[26] 杨增海, 王聚瀛. 植物生长调节剂对百合组织培养繁殖的效应[J]. 西北农业大学学报, 1987, 15(3): 72-77.

[27] RYBCYNSKI J, GOMOLINSKA H. 6-benzyladenine control of the initial bulblets formation of wild *Lilium martagon* L. [J]. Acta Horticulturae, 1989, 251: 183-189.

[28] 王刚, 杜捷, 李桂英, 等. 兰州百合和野百合组织培养及快速繁殖研究[J]. 西北师范大学学报(自然科学版), 2002, 38(1): 69-71.

[29] 王爱勤, 何龙飞, 周琼, 等. 百合试管苗的移栽对比试验[J]. 广西农业生物科学, 1999, 18(3): 187-189.

[30] OBBSM. The culture of excised tissue from bulb scales of *Lilium speciosum* [J]. Thun J. Exp Bot, 1957, 8: 348-352.

[31] Joung H Y, Kim J Y, Shin H K, Cho H R. The formation and growth of bulblets from bulblet sections with swollen basal plate in *Lilium oriental* hybrid 'Casa Blanca' [J]. Journal of the Korean Society for Horticultural Science, 2001, 40(6): 747-750.

[32] 王爱勤, 何龙飞. 百合鳞片不同处理与鳞茎形成关系的研究[J]. 广西农业生物科学, 2003, 182-185.

[33] 孙红梅, 李天来. 百合鳞茎发育过程中碳水化合物含量及淀粉酶活性变化[J]. 植物研究, 2005, 25(1): 59-63.

[34] 宁云芬. 新铁炮百合种球形成机理与繁育技术的研究[D]. 广西大学硕士学位论文, 2001.

[35] Miller W B. Localization of reserve mobilization during scale formation on Easter lily scales [J]. Acta Horticulturae, 1990, 266: 95-100.

[36] Gude H, Verbruggen J. physiological markers for lily bulb maturity [J]. Acta Horticulturae, 2000, 517: 343-350.

[37] 郝瑞杰. 不同直径等级百合子球的几种重要贮藏物研究[J]. 陕西农业科学, 2005(3): 15-17.

[38] 周一兵. 百合鳞片离体形态发生过程中几种同工酶的变化[J]. 北京大学学报, 1995, 31(4): 499-507.

[39] 孙德兰, 董云洲. 几种植物贮藏器官淀粉质体蛋白质和总蛋白质的电泳分析. 武汉植物学研究[J]. 1999, 17(4): 375-377.

[40] 屈妹存, 刘选明. 百合鳞片细胞形态发生中生理生化特性研究[J]. 生命科学研究, 1998, 4(2): 288-294.

[41] 孙红梅. 低温解除百合鳞茎休眠的效应及其生理生化机制研究[D]. 沈阳农业大学博士学位论文, 2003.

[42] 高晓晨. 百合鳞茎发育和冷藏期间生理生化变化的研究[D]. 浙江大学硕士学位论文, 2002.