

百合鳞茎发育生物学研究进展

吕英民 吴沙沙 张启翔

(北京林业大学园林学院·国家花卉工程技术研究中心)

摘要:百合是重要的鲜切花,也可以做盆花,还可以在园林中应用。要生产出优质的百合切花,需要优良的百合种球,生产出优质种球需要对百合鳞茎的发育生物学深入了解。在阐述了百合鳞茎生长发育特点的基础上,对其生长发育过程中重要的生理生化变化进行了综述,其中包括鳞茎中淀粉含量变化、淀粉代谢的关键酶、可溶性糖及蛋白质的相关研究进展,并就今后鳞茎发育研究趋势进行了展望。

关键词:百合; 鳞茎; 子鳞茎; 发育生物学

中图分类号:S682.2 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2009)05-0145-06

LÜ Ying-min; WU Sha-sha; ZHANG Qi-xiang. **Advances in the developmental biology of lily bulb.** *Journal of Beijing Forestry University* (2009) 31 (5) 145-150 [Ch, 52 ref.] College of Landscape Architecture, National Engineering Research Center for Floriculture, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China.

Lily (*Lilium* spp.) is an important cut flower species, and it also can be raised as potted flower and used in landscape horticulture. To produce nice lily flower, high quality lily bulbs are needed and the understanding of its developmental biology is absolutely necessary. This paper reviews the important physiological and biochemical changes in the process of bulb development, including recent progress on the concentration change of starch, key enzymes (such as amylase) during the metabolism of starch, soluble sugars and proteins in lily bulbs. The prospect of further research on the metabolism and accumulation of nutrients, the regulation of endogenous hormone or enzymes activities for bulblet differentiation and bulb development were discussed.

Key words lily (*Lilium* spp.); bulb; bulblet; developmental biology

百合 (*Lilium* spp.) 为百合科 (Liliaceae) 百合属所有植物的总称^[1], 是世界著名的园艺植物, 有很高的观赏价值和经济价值。作为球根类植物, 百合已经成为仅次于郁金香 (*Tulipa* spp.) 的第二大球根类产品; 作为花卉类植物, 百合是仅次于月季 (*Rosa* spp.)、菊花 (*Chrysanthemum* spp.) 和郁金香的第四大花卉类产品, 在国内外花卉产业中占有重要地位^[2]。本文对百合鳞茎发育生物学的研究进行综述, 旨在为百合种球的国产化繁育生产提供理论参考。

1 百合鳞茎的生长发育特点

1.1 鳞茎的形态起源

百合的地下贮藏器官从形态起源上属于鳞茎 (bulb), 其地下茎短缩形成鳞茎盘 (basal plate), 鳞茎盘上着生肉质肥大的变态叶, 成为鳞片 (scales), 是

主要的营养贮存部位。成年鳞茎顶芽发育成地上茎、叶后开花, 而幼龄鳞茎的顶芽为营养芽, 不能抽生地上茎只能形成基生叶。鳞茎盘上鳞片的腋内分生组织形成子鳞茎 (bulblet)。百合鳞茎属于无皮鳞茎 (nontunicated bulb), 鳞片沿鳞茎中轴呈覆瓦状叠生。外层鳞茎在一个生长季内不完全消耗。生长点每年形成新鳞茎, 使球体逐年增大, 外层鳞茎的鳞片在新形成球体的外围, 并依次营养消耗殆尽而衰亡^[3]。

1.2 鳞茎发育过程时期的划分

百合鳞茎作为“库”和“源”的复合体, 在不同时期承担着不同的作用, 根据百合鳞茎的发育过程大致可划分为母鳞茎失重期、营养生长期、鳞茎膨大期和鳞茎充实期^[4-6]。前两个时期百合鳞茎是作为“源”提供营养供植株生长, 后两个时期鳞茎是作为

收稿日期: 2008-11-06

http://www.bjfujournal.cn, http://journal.bjfu.edu.cn

基金项目:“948”国家林业局引进项目(2006-4-85)。

第一作者:吕英民, 教授。主要研究方向:园林植物资源与育种。电话:010-62338304 Email:Luyingmin@bjfu.edu.cn 地址:100083 北京林业大学园林学院。

©1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

“库”积累养分,为来年的生长做准备。刘建常等^[5]讨论兰州百合(*L. davidii* var. *unicolor*)鳞茎增长规律时把鳞茎发育期分为:发芽出苗期、鳞茎失重期、鳞茎补偿期、鳞茎缓慢增重期、鳞茎迅速膨大期、鳞茎充实期和休眠期。赵祥云等^[7]研究了百合组织培养苗鳞茎的发生发育规律,结果表明,鳞茎的生长期一般分为生长初期、迅速生长期、缓慢生长期3个阶段,这3个阶段不论是株高、叶片的生长均有不同的表现。

1.3 鳞茎的发生方式

鳞茎的发生有下列几种方式:①由种子的胚发芽而来;②由茎顶端叶腋形成珠芽;③由鳞茎基部和茎基部以不定芽形式形成鳞茎;④由母鳞茎鳞片的腋芽形成鳞茎;⑤由鳞片扦插形成的不定芽形成鳞茎^[8]。

鳞片扦插是百合种球繁育的重要方式^[8],Matsuo等^[9]对铁炮百合(*L. longiflorum*)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。后来又研究发现由维管束所在处形成新生鳞茎,先生根,继而由内层鳞片先端向外伸长形成1~3片细长的绿叶,靠自身光合作用促进鳞茎生长发育^[10]。这可能是由于维管束负责碳水化合物的运输,其周围营养较多的原因。宁云芬等^[11]采用解剖学方法研究新铁炮百合(*L. formolongi*)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。

由母鳞茎发生新生鳞茎是商品种球生产的常见方式^[12]。高彦仪^[13]、刘建常等^[5]报道,当位于种鳞茎内部中央的幼芽生长伸出鳞茎顶约2~3 cm时,剥去外部所有的鳞片,可以看到鳞茎盘上幼芽基部两侧新生出1~3个生长点。随着幼芽出土,茎叶生长,新生的生长点也以自身为中心,不断分化新的鳞片,形成1~3个侧生小鳞茎,侧生鳞茎内不断分生鳞片,鳞片本身也不断增大增厚,从而使整个侧生鳞茎膨大增重。

2 百合鳞茎发育过程中的生理生化变化

2.1 鳞茎中淀粉的研究

碳水化合物是植物体内非常重要的物质,一方面它是植物的主要组织成分,另一方面它参与新陈代谢,为植物提供能量来源,其组成形式及含量的变化影响着植物的生长发育^[14]。淀粉被认为是植物体内碳水化合物主要的贮藏形式,普遍存在于植物

王国中。淀粉也是百合鳞茎内主要的贮藏物质,为其前期的生长提供能量和营养物质^[15],百合的整个生长发育过程其实就是淀粉积累的过程^[16]。因此,研究百合鳞茎生理离不开对淀粉的研究。

2.1.1 鳞茎中淀粉含量变化与生长发育

淀粉是百合鳞茎中主要的贮藏性碳水化合物,以培育鳞茎膨大成为商品种球为目的的研究均证实,在百合生长发育的全过程中,母鳞茎与新鳞茎的淀粉含量始终高于茎叶和根,体现了鳞茎作为主要贮藏器官的功能。从栽植期至苗期鳞茎内淀粉含量明显下降,之后随着生育进程的推进淀粉含量迅速提高。这表明,栽植初期由于发根出叶的营养生长,植株体的光合作用不能满足植株生长的需要之前,鳞茎为主要的能源提供者,消耗分解其贮藏的淀粉供植物体生长发育的需要。之后,随着植株体渐渐长成,光合能力逐渐提高,鳞茎作为主要的能源库也不断地充实,标志着百合鳞茎正在逐渐充实膨大。但母鳞茎中淀粉开始积累的时期因种不同而有差异^[8, 17-20]。

2.1.2 鳞茎不同部位淀粉含量差异与变化

百合鳞茎的不同部位中淀粉含量也不尽相同,内层鳞片的淀粉含量普遍高于外层鳞片,尤其在含苞期二者的差别最大,表明在鳞茎的自然更新发育过程中,一般先消耗外层鳞片内的贮藏性养分,外层鳞片随后干枯萎缩,再消耗内层鳞片的养分,次外层鳞片则更新成为外层鳞片,而此时也可能与母鳞茎体内的子鳞茎形成有关^[21-22]。值得注意的是鳞茎盘,尽管其淀粉含量较其他部位低,但其淀粉含量的变化趋势基本同鳞片中一样呈现先下降后上升,进入半枯期又有所下降,这与鳞茎盘在鳞茎的物质代谢和运转中所起作用相呼应^[21]。

2.1.3 鳞片中淀粉颗粒理化性质

百合鳞茎中作为细胞主要能量和碳架贮藏库的造粉体中贮藏的淀粉粒,其数量和形态的变化与植物发育密切相关^[23]。利用I₂-KI染色后在光学显微镜下能够明显地观察到百合鳞片中的淀粉颗粒的显微结构。近几年随着扫描电子显微镜在园艺植物研究中广泛应用,其也被用来进行百合鳞片淀粉粒的亚显微结构变化的研究。

夏宜平等^[21]用扫描电子显微镜对东方百合(*Lilium oriental hybrid*)‘索蚌’(‘Sorbonne’)栽种期鳞片中细胞的亚显微结构进行观察,看到淀粉粒呈稍不规则的薄晶体状的近圆形或圆柱体形态,其内部无任何结构。中等淀粉粒大小为15~25 μm×20~25 μm,较大颗粒大小为30~40 μm×25~30 μm,形成的淀粉粒多集聚在细胞壁附近。通过观察淀粉粒

的积累过程,发现在栽种期的内、外层鳞片中存在的明显淀粉颗粒,多集中在细胞壁附近,内层鳞片的淀粉颗粒稍多于外层鳞片;在花后期的鳞片细胞中,可见大量淀粉颗粒,淀粉颗粒较大并充满整个细胞腔,而且中层鳞片的淀粉颗粒也多于外层鳞片。

张月等^[23]系统研究了百合鳞茎发育过程中不同时期鳞片不同部位中淀粉粒数量及单个淀粉粒形态和表面纹理变化。结果表明:处于大、小维管束中心位置的细胞,其淀粉粒的数量明显少于大维管束周围细胞中淀粉粒的数量;并且在营养生长期和花蕾透色期,淀粉粒表面有裂纹存在。这说明了百合鳞片中韧皮部是碳水化合物运输的主要途径;淀粉粒表面的裂纹与该时期淀粉含量明显下降,与淀粉处于大量分解状态是相呼应的。

武丽华等^[24]研究了百合淀粉物理化学特性,结果表明,百合淀粉中含有25%的直链淀粉和60 mg/g的磷。通过分析还原性和非还原性末端发现,直链淀粉分子是一个聚合度为2 300,平均带有4.9个分子链的多链分子,用甘薯 β -淀粉酶水解,降解率为98%。百合淀粉还具有双折射性,其颗粒有偏光十字;X-衍射图谱表明百合淀粉颗粒的结晶结构属于B型^[25]。不同地区的百合直链淀粉含量存在一定的差别,但百合淀粉中的直链淀粉含量确实比其他块茎、块根类植物淀粉中直链淀粉含量高^[24]。

2.2 鳞茎中淀粉代谢相关酶的研究

2.2.1 淀粉分解相关酶

淀粉酶广泛分布于所有植物中, α -淀粉酶和 β -淀粉酶是其中最主要的两种。淀粉酶活性的强弱表明植物体内碳水化合物代谢状况,与植物地上部分的长势密切相关^[26],因此了解淀粉酶活性与淀粉含量相关性,及淀粉酶作用机理对于百合鳞茎生长发育是很有意义的。在甘薯(*Ipomea batatas* 'Xushu 18')和苹果(*Malus domestica* 'Starkimson')中进行了较深入的淀粉酶研究,涉及了酶活性的变化、酶的免疫印记及亚细胞定位等方面^[27-29],而百合中淀粉分解相关酶的研究目前仅限于不同低温冷藏期间和不同生长期酶的活性变化。然而淀粉磷酸化酶、淀粉合成酶、D酶等也可参与淀粉的分解作用,百合鳞茎中是否含有这些酶,它们对于百合鳞茎中淀粉分解的作用如何尚没有报道。

孙红梅等^[17]研究兰州百合发育过程中淀粉酶活性变化得出:淀粉酶在百合鳞茎发育过程中对调节和平衡碳水化合物的形态起重要作用,其活性随着鳞茎发育呈下降趋势。从栽种到出苗这一阶段淀粉酶活性迅速升高,在现蕾期达到最大值,现蕾到开花变化不大,花后明显降低。这与唐菖蒲(*Gladiolus*)球茎形成过程中淀粉酶的变化趋势是一致的^[30-31]。

针对百合鳞茎淀粉含量及淀粉酶活性,发现低温导致淀粉的分解, α -淀粉酶和 β -淀粉酶在低温处理阶段活性增加^[16, 32],该结论在郁金香^[33]、风信子(*Hyacinthus orientalis*)^[34]等其他鳞茎植物的研究中得到证实。同时发现在百合鳞茎培养过程中,酯类同工酶和淀粉同工酶数量逐渐增多和活力逐渐增强^[35]。

孙红梅等^[3]在研究贮藏温度对兰州百合生长及鳞茎碳水化合物代谢的影响中指出,淀粉酶活性变化与淀粉含量变化趋势相反,与可溶性糖含量变化趋势成正相关,且淀粉酶活性以10℃低温贮藏处理最高,2℃低温贮藏处理最低。

2.2.2 淀粉合成相关酶

在鳞茎发育后期鳞茎由代谢源转变为代谢库时,主要是通过将韧皮部运输来的蔗糖等可溶性糖转化成淀粉贮藏在鳞片中,从而完成鳞茎膨大和充实的过程,为下一年的生长准备充足的营养物质。糖卸载到鳞茎中在很大程度上取决于鳞茎的库强,而库强大小的一个重要的生化指标就是糖代谢相关的关键酶活性^[36]。但淀粉合成相关的酶在百合鳞茎研究中未见报道。

2.3 鳞茎中可溶性糖的研究

可溶性糖是百合鳞茎可以直接利用和运输的养分形式^[21, 37],与百合植株生长和鳞茎膨大关系密切^[21],同时可溶性糖也是植物花芽形态分化进程中所需最多的营养物质之一^[21, 26, 38]。郑慧俊^[39]在研究东方百合‘西伯利亚’('Sibberia')鳞茎膨大生理时得出:子鳞茎栽种时的可溶性总糖含量水平较高;随着百合地上茎抽生,可溶性总糖的含量迅速减少,到含苞期继续下降;之后随着鳞茎内淀粉的积累,鳞茎逐渐膨大,鳞茎内可溶性总糖含量仍然呈现下降趋势,但变化比较缓慢。

植物体内的可溶性总糖主要有还原糖和蔗糖,蔗糖在可溶性总糖中的比例高达82.0%~90.2%,且变化趋势与可溶性总糖一致,多年来的研究表明,百合母鳞茎中淀粉的降解与蔗糖的增加是呈正相关的^[7, 40],因此鳞茎内糖分转运的主要形态是蔗糖^[3]。蔗糖也是铁炮百合碳水化合物的主要运输形式。蔗糖含量从栽种期到含苞期迅速下降,之后蔗糖含量变化趋缓,整个变化过程与总糖变化过程一致,证实了上述观点^[39]。另外在百合离体培养形成小鳞茎过程中,占主导的可溶性碳水化合物形态也是蔗糖^[32]。百合鳞茎中还原糖的含量相对蔗糖较低,在可溶性糖中所占比率平均不到30%^[3],但在整个生

长阶段所占比率较大,说明还原糖的变化体现了植物碳水化合物的供应及转化。

2.4 鳞茎发育过程中内源激素的研究

GA₃一直被认为对马铃薯等变态器官的形成有抑制作用^[41],但GA₃在百合鳞茎膨大过程中的作用研究结果并不一致。孙红梅^[4]的研究结果表明:在百合鳞茎的发育膨大过程中,新鳞茎的GA₃含量呈下降趋势,而母鳞茎的GA₃含量却明显上升,GA₃与ABA比值的变化与GA₃的变化相似,说明在鳞茎发育成熟过程中,母鳞茎和新鳞茎的作用机制是不同的。但由于收获时新鳞茎的重量和体积均占鳞茎的主导地位,因此新鳞茎的变化趋势可能决定了鳞茎的生理状态。李云飞等^[42]研究表明:兰州百合鳞茎更新发育过程中随着新鳞茎膨大生长,GA₃含量持续上升并维持较高水平,这可能与GA₃可促进细胞的分裂和扩大,利于鳞茎维持膨大生长的时间延长有关。

一般认为细胞分裂素是调控球根形成的重要物质。一方面细胞分裂素能够促进细胞分裂,另一方面细胞分裂素抑制了细胞伸长,促进细胞膨大,这些都是球根形成及其膨大所必需的,其中ZR被认为是主要的细胞分裂素之一。细胞分裂素调节了物质的分解代谢、矿质营养的转移和再分配等多种生理生化过程^[43]。百合植株现蕾期至植株半枯期,新鳞茎内源ZR处于较高水平^[4],这与新鳞茎鳞片数目增加、体积增大的结果一致。鳞茎充实期,内源ZR含量开始下降,说明此时细胞分裂和扩展已经不是主要的生长趋势。

有关IAA在球根发育过程中变化的研究明显少于ABA和GA₃等。百合母鳞茎和新鳞茎的内源IAA含量均在新鳞茎形成初期最高,而后呈下降趋势^[4],其作用机制有待于深入研究。鳞茎发育特性显著不同的百合种类之间以及同一鳞茎的母鳞片与新鳞片之间,IAA含量以及IAA与ZR的比值均无明显差异^[3],因此可以推断IAA的变化不是影响百合鳞茎发育的关键因素^[41]。

铁炮百合和东方百合鳞茎发育过程中ABA含量有明显的高峰^[44],但东方百合出现的较晚,而铁炮百合在整个生长过程中ABA含量均处于较低水平。孙红梅^[4]研究表明,鳞茎形成初期,ABA含量最低,随着鳞茎的发育膨大,ABA含量显著升高,在植株半枯期达到最大值,这种变化趋势与鳞茎的淀粉积累极其相似。母鳞茎从幼苗期开始、新鳞茎从形成始期即现蕾期开始,淀粉酶活性呈下降趋势,综合分析碳水化合物变化和ABA含量变化的趋势可知,ABA很可能通过调节水解酶的活性促进了不溶性

碳水化合物在鳞茎内的积累^[42,45]。在植株半枯期和植株全部枯萎期兰州百合鳞茎的生理状态明显不同^[4],而半枯期较高的ABA含量和淀粉含量则可能是产生上述结果的原因。

2.5 鳞茎发育过程中蛋白质的研究

百合鳞茎膨大是一个复杂的形态建成过程,不仅涉及到各种物质和能量的代谢转换,还涉及到代谢途径中多种蛋白的变化^[39]。

马铃薯块茎特异蛋白(Patatin)是一组分子量为40 kD的糖蛋白,占马铃薯块茎总可溶性蛋白的40%左右,而且仅在块茎发生和形成过程中才特异地出现和累积,许多学者把它作为研究块茎形成的可靠生化标志^[46]。孙德兰等^[47]以兰州百合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,发现百合的大鳞片在3个主峰下,多两条分子量为14、11.7 kD的多肽,但蛋白质含量低,这被认为是百合鳞茎在发育过程中新合成的蛋白质。曾仲奎等^[48]研究发现百合鳞茎中含有一种对木瓜蛋白酶有强烈抑制作用的巯基蛋白酶抑制剂(CPI),这种百合CPI为单链蛋白,在100°C内和pH 2~12范围内都非常稳定,是研究鳞茎植物蛋白质结构和功能的理想材料。

3 展望

目前对于百合碳水化合物的研究主要集中在鳞茎中内含物,如淀粉、糖和淀粉酶含量和活性的变化上,摘除花蕾对百合鳞茎膨大的影响^[39]和通过同位素示踪法研究碳水化合物的分配^[37,39,49~50]也开展了一些研究,对于分析碳水化合物在鳞茎中的分配规律具有重要意义,而对于碳水化合物是怎样合成、运输并在鳞茎中积累的研究甚少,且关于碳水化合物代谢与鳞茎生长发育之间的关系还处于推测阶段,并没有用试验方法证明,但研究鳞茎碳水化合物在源端的形成、转运与库端的积累的机理,将能更好地解释鳞茎的生长发育过程。其中百合鳞茎从只长基生叶进行缓慢的养分积累到能够抽生茎轴产生花蕾并快速大量积累营养物质的过程将是研究的重点,解决该问题后将缩短通过扦插、组织培养等方法生产的小鳞茎膨大和开花的年限,从而结合百合脱毒和冷藏技术的研究实现优质百合种球国产化生产。

众所周知,结构和功能之间的关系是密不可分的,在果实膨大机理的研究中果实显微结构和亚显微结构的分析是主要的研究方法,这在苹果^[51]、葡萄(*Vitis vinifera*)^[52]等果实中已有深入研究,但目前关于百合鳞茎结构的研究,多集中在鳞片中淀粉粒

的形态和数量^[21,23-24]变化,其他方面的研究甚少,尤其是在代谢中起关键转运功能的鳞茎盘的结构研究未见报道。而解析百合鳞茎的显微结构及亚显微结构,尤其是与碳水化合物代谢密切相关的韧皮部的结构,对于了解百合鳞茎个体发育及其更新发育具有重要的意义。结合透射电子显微镜和扫描电子显微镜解析百合鳞茎的结构将是揭示百合鳞茎作为库和源功能的一个重要环节。

在其他一些作物上,碳水化合物代谢及与抗性相关的关键酶^[13]、激素和特异性蛋白^[46]的分子生物学研究较多,一些关键基因已得到克隆,而百合鳞茎中的相关研究较少,随着蛋白质组学和后基因时代的到来,结合开展蛋白质等代谢组学方面的研究,解析百合鳞茎形成和膨大的生化标志及其编码基因,为进一步在分子水平上深入研究百合鳞茎发育机理将成为未来研究的一个重要方向。

参 考 文 献

- [1] 程金水. 园林植物遗传育种学[M]. 北京:中国林业出版社, 2002;134-136.
- [2] 穆鼎. 观赏百合[M]. 北京:中国农业出版社, 2005.
- [3] 孙红梅, 李天来, 李云飞. 低温解除休眠过程中兰州百合中部鳞片物质变化的生理机制[J]. 中国农业科学, 2005, 38(2):376-380.
- [4] 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:沈阳农业大学, 2003.
- [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] KAWAGISHI K, MIURA T. Growth characteristics and effect of nitrogen and potassium topdressing on thickening growth of bulbs in spring-planted edible lily (*Lilium leichtlinii* var. *maximoviczii* Baker)[J]. *Japanese Journal of Crop Science*, 1996, 65(1):51-57.
- [7] 赵祥云, 王树栋, 陈新露, 等. 中国百合二十年研究进展[C]//高俊平. 中国花卉科技二十年. 北京:科学出版社, 2000: 515-525.
- [8] 夏宜平, 黄春辉, 郑慧俊, 等. 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.
- [9] MATSUO T, MIZUNO T. Changes in the amounts of two kinds of reserve glucose-containing polysaccharides during germination of the Easter lily bulb[J]. *Plant Cell Physiology*, 1974, 15:555-558.
- [10] MATSUO E, KURANO T, ARISUMI K. Scale bulblet malformations in *Lilium* during scale propagation [J]. *HortScience*, 1986, 21(1): 150.
- [11] 宁云芬, 周厚高, 黄玉源, 等. 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.
- [12] 龙雅宜, 张金政, 张兰年. 百合——球根花卉之王[M]. 北京:金盾出版社, 1999;5.
- [13] 高彦仪. 兰州百合生长发育特性特征观察[J]. 甘肃农业科技, 1986(10):2-5.
- [14] CHRISTOPHE C, MONIQUE B, JEAN C A. Floral organ growth and carbohydrate content during pollen development in *Lilium* [J]. *American Journal of Botany*, 1996, 83(4):459-469.
- [15] 陈晓芳. 百合鳞茎低温处理及田间生长生理和形态变化相关性研究[D]. 北京:北京林业大学, 2007.
- [16] 王祥宁, 熊丽, 吴学尉, 等. 淀粉糖化与东方百合鳞片分生小鳞茎的关系[J]. 西南农业学报, 2007, 20(1):115-119.
- [17] 孙红梅, 李天来, 李云飞. 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.
- [18] 景艳丽. 百合鳞茎膨大发育生理与外源水杨酸影响初探[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2007.
- [19] XIA Y P, ZHENG H J, HUANG C H. Studies on the bulb development and its physiological mechanisms in *Lilium* oriental hybrids[J]. *Acta Hort*, 2005, 673:91-98.
- [20] SKIN K S, CHAKRABARTY D, PAEK K Y. Sprouting rate, change of carbohydrate contents and related enzymes during cold treatment of lily bulblets regenerated in vitro[J]. *Scientia Horticulturae*, 2002, 96(1-4):195-204.
- [21] 夏宜平, 郑慧俊, 黄春辉, 等. 东方百合鳞茎更新发育的碳同化物积累与分配[J]. 核农学报, 2006, 20(5):417-422.
- [22] HAN B H, YAE B W, GOO D H, et al. The formation and growth of bulblets from bulblet sections with swollen basal plate in *Lilium* oriental hybrid 'Casa Blanca'[J]. *J Korean Soc Hort Sci*, 1999, 40(6):747-750.
- [23] 张月, 孙红梅, 沈向群, 等. 百合鳞茎发育和低温贮藏过程中淀粉粒亚显微结构的变化[J]. 园艺学报, 2007, 34(3):699-704.
- [24] 武丽华, 刘建龙. 百合淀粉的物理化学特性[J]. 山东食品发酵, 1994(4):51-56.
- [25] 吴雪辉, 黄永芳, 谢治芳, 等. 百合淀粉颗粒结构与性质研究[J]. 食品科学, 2004, 25(2):43-45.
- [26] 路革, 郭蕊, 于同泉, 等. 切花百合鳞茎花芽形态分化期碳水化合物代谢变化[J]. 北京农学院学报, 2003, 18(4):259-261.
- [27] 王永章, 张大鹏. 发育过程中苹果果实的 β -淀粉酶:活性、数量变化和亚细胞定位[J]. 中国科学:C辑 生命科学, 2006, 32(3):201-210.
- [28] WANG Y Z, ZHANG D P. Activities, quantitative changes and subcellular localization of α -amylase during development of apple fruit [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44(1):34-41.
- [29] QIN Y, WANG Y, DUAN C Q, et al. β -amylase is predominantly localized to plastids in the developing tuberous root of sweet potato [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(5):581-588.
- [30] 苑智华, 何秀丽, 徐哲, 等. 唐菖蒲球茎形成期蔗糖和淀粉代谢及其相关酶活性[J]. 林业科学, 2008, 44(8):47-51.
- [31] 钱树林, 何秀丽, 义鸣放. 唐菖蒲籽球发育特点及其碳水化合物代谢变化[J]. 中国农业大学学报, 2007, 12(2):34-39.
- [32] 李云飞, 王玉坤. 低温贮藏对兰州百合碳水化合物代谢的影响[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(23):7 262-7 263.
- [33] KOMIYAMA S, YAMAZAKI T, HORI E, et al. Degradation of storage starch in tulip bulb scales induced by cold temperature [J]. 日本土壤肥料学会誌, 1997, 68(1):23-29.
- [34] AZUSA S, HIROSHI O, KAZUYUKI S. Increase in the expression of an alpha-amylase gene and sugar accumulation induced during cold period reflects shoot elongation in hyacinth bulbs[J]. *Journal of the American Society for Horticulture Science*, 2006, 131(2):185-191.
- [35] WANG Y T, GREGG L L. Developmental stage, light, and foliage removal affect flowering and bulb weight of Easter lily [J]. *HortScience*, 1992, 27(7):824-826.

- [36] 吕英民,张大鹏.果实发育过程中糖的积累[J].植物生理学通讯,2000,36(3):258-265.
- [37] 郑慧俊,夏宜平,黄春辉,等.东方百合鳞茎的山地膨大发育与养分积累研究[J].浙江大学学报,2006,32(5):535-540.
- [38] 涂淑萍,穆鼎,刘春.不同百合品种花芽分化期的生理生化变化[J].中国农业通报,2005,21(7):207-209.
- [39] 郑慧俊.东方百合的山地繁育及养分代谢机制研究[D].杭州:浙江大学,2005.
- [40] MILER W B, LANGHANS R W. Low temperature alters carbohydrate metabolism in Easter lily bulbs[J]. *HortScience*, 1990, 25(4):463-465.
- [41] 蒙美莲,刘梦芸,门福义.赤霉素和脱落酸对马铃薯块茎形成的影响[J].马铃薯杂志,1994,8(3):134-137.
- [42] 李云飞,孙红梅,李天来.经低温贮藏的兰州百合种球种植后的鳞茎生长过程中GA₃和ABA含量变化[J].植物生理学通讯,2006,42(5):867-870.
- [43] 李宗霆,周燮.植物激素及其免疫检测技术[M].南京:江苏科学技术出版社,1996:124-130.
- [44] GUDE H, VERBRUGGEN J. Physiological markers for lily bulb maturity[J]. *Acta Hort*, 2000, 517:343-350.
- [45] 孙红梅,李天来,李云飞.内源ABA对兰州百合鳞茎顶芽内物质变化的调节作用[J].林业科学,2003,42(10):19-23.
- [46] 李灿军,王军,龙维彪.马铃薯块茎特异蛋白Patain研究进展[J].马铃薯杂志,1998,12(3):179-187.
- [47] 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[J].武汉植物学研究,1999,17(4):375-377.
- [48] 曾仲奎,杨育红,鲍锦库,等.百合巯基蛋白酶抑制剂的纯化及部分性质研究[J].生物化学杂志,1996,12(2):182-186.
- [49] WANG Y T, BRENN P J. Distribution, storage, and remobilization of ¹⁴C-labeled assimilate in Easter lily [J]. *Journal of the American Society for Horticulture Science*, 1987, 112(3):569-573.
- [50] WANG Y T, BREEN P J. Partitioning of ¹⁴C-assimilate in Easter lily as affected by growth stage and flower removal [J]. *Scientia Horticulturae*, 1986, 29(3):273-281.
- [51] 吕英民,张大鹏,严海燕.苹果果实韧皮部及其周围薄壁细胞的超微结构观察和功能分析[J].植物学报,2000,42(1):32-42.
- [52] 张大鹏,李珉,王毅.葡萄果实发育过程中果肉细胞超微结构的观察[J].植物学报,1997,39(5):389-396.

(责任编辑 董晓燕)

欢迎订阅《北京林业大学学报(社会科学版)》

《北京林业大学学报(社会科学版)》是教育部主管、国内外公开发行的全国性社科类期刊,《北京林业大学学报(社会科学版)》重点研究林业和生态环境建设中的哲学、社会科学问题,力求对林业和生态环境建设中全局性、战略性和前瞻性的重大课题作出科学的理论回答。本刊目前主要设“森林文化”、“林业史”、“森林与环境法律问题”、“生态与文化”、“园林与艺术”、“农林经济理论与政策”等栏目。本刊为“中文社会科学引文索引”(CSSCI)核心期刊。

本刊为大16开,季刊,季末月出版。国内定价为每期30.00元。国内统一刊号为CN11-4740/C,邮发代号为80-322,欢迎各单位及个人投稿、订阅。订阅也可与编辑部直接联系,联系方式如下:

地址:100083北京林业大学148号信箱社会科学版编辑部

电话:010-62338397