

郁金香鳞茎更新与植物激素变化关系

陈敏敏¹, 顾俊杰², 沈强², 杨柳燕¹, 李心¹, 张永春^{1,*}

¹上海市农业科学院林木果树研究所, 上海市设施园艺技术重点实验室, 上海201403

²上海鲜花港企业发展有限公司, 上海201303

摘要: 提高郁金香更新鳞茎的利用率是郁金香种球产业化中的关键问题, 而郁金香更新鳞茎数的多少与鳞茎品质直接相关。掌握更新鳞茎产生过程中植物激素的变化规律是提高更新鳞茎品质的前提。本研究观察了6个郁金香品种在上海地区温室大棚种植过程中母球的生长发育情况、更新鳞茎数目及这一过程中植物激素的变化情况, 以分析郁金香母球植物激素及种球重量等因素对更新鳞茎数目的影响。研究表明: 不同品种郁金香在种植过程中产生更新鳞茎的数目不同, 其中‘紫旗’和‘阳光王子’更新鳞茎数目多, 种球退化现象最为严重。综合分析植物激素、种球重量与更新鳞茎数目的相关性, 发现不同品种中IAA、ABA、GA₃、种球重量与更新鳞茎数目的相关性不同, 其中IAA在‘甘德狂想曲’、‘紫旗’、‘粉色印象’、‘阳光王子’4个品种中与更新鳞茎数极显著相关; ABA在‘甘德狂想曲’、‘紫旗’、‘粉色印象’、‘红色印象’4个品种中与更新鳞茎数极显著相关; GA₃在‘甘德狂想曲’、‘紫旗’2个品种中与更新鳞茎数极显著相关; 种球重量在‘甘德狂想曲’、‘红色印象’、‘阳光王子’3个品种中与更新鳞茎数目极显著相关。综合分析表明: ABA、IAA、GA₃及种球重量对郁金香更新鳞茎的发生及更新鳞茎数目的多少起关键作用。

关键词: 郁金香; 上海地区; 鳞茎更新; 植物激素

郁金香(*Tulipa gesneriana*), 百合科郁金香属多年生球根植物, 起源于地中海沿岸及土耳其地区, 在我国新疆地区也有分布, 观赏效果佳。近年来, 中国各地植物园在花展期间大量种植郁金香导致种球需求量逐年上升, 仅2017年进口郁金香种球就超过了3亿粒。然而郁金香种球极易退化, 更新鳞茎开花不整齐或者完全不开花, 部分开花的更新种球出现观赏性状的退化, 因此我国郁金香栽培种球目前仍严重依赖国外进口, 限制了我国郁金香种球产业的发展。开展郁金香更新种球生长发育规律的研究, 找到提高更新鳞茎品质的方法, 对于节约花展成本、提高国产种球的质量具有重要的产业意义。

目前国外学者对郁金香的研究多集中在组织培养(Maślanka和Bach 2014)、有效成分分析(Nomura等2012, 2015)、抗性相关研究(Tang等2015)及分子生物学相关基因信息的挖掘(Shahin等2012)。国内学者对郁金香的研究主要集中在更新种球提纯复壮研究, 如夏宜平等(1994)在浙江缙云海拔800~1 000 m的高山地区种植退化的郁金香种球, 其开花率和种球增重均明显提高。孙立攀等(2003)研究了5℃低温处理对复壮的影响, 结果表明低温冷

藏后子代球的收获量较常温下会上升。王生旭和朱东兴(2003)利用小拱棚栽植, 提高了成球率, 使得大部分郁金香种球可以二次利用, 实现了国产化生产。戴忠良等(2015)开展了郁金香子球繁育成商品种球的研究, 商品种球达标(鳞茎周长大于11 cm)率达到143%。以上研究对提高郁金香更新种球的利用有一定帮助, 但是都尚未形成系统的解决方案, 在产业上也尚未大规模应用, 而关于郁金香更新种球的发生规律、发生数量及对更新鳞茎品质的影响等研究尚未见报道。

郁金香不同品种更新鳞茎的质量与数量差异很大, 有的品种开花性状无明显变化, 有的品种则退化严重, 更新鳞茎产生的数量和质量直接关系到郁金香更新种球的再次利用, 因此, 对郁金香种球更新鳞茎产生的规律进行研究是提高种球品质的基础。目前关于唐菖蒲的分蘖相关研究已取得一定进展, 如钱树林和义鸣放(2006)报道唐菖蒲籽

收稿 2018-09-25 修定 2019-02-26

资助 上海市农业科技成果转化项目(沪农科转字(2015)第1-1号)、上海市花卉产业技术体系专项(沪农科产字(2018)第7号)和上海市植物种苗组培专业技术服务平台(18DZ2291400)。

* 通讯作者(saasflower@163.com)。

球的生长发育过程与植物激素的变化密切相关,认为GA₃在籽球的形态建成初期抑制籽球形成,ZR促进籽球膨大。何秀丽等(2008)报道脂氧合酶(lipoxygenase, LOX-1)在唐菖蒲籽球形成和膨大过程中起重要作用,可能是通过影响茉莉酸类化合物(jasmonates, JAs)的生物合成对籽球的发生进行调控,蔗糖、淀粉和纤维素对唐菖蒲新球和籽球的形成和膨大起重要作用。为了解决郁金香更新鳞茎退化的问题,首先需要掌握其生长发育规律。目前对郁金香种球在生长发育过程中的生理指标、植物激素的研究仍缺乏系统的数据,尤其对植物激素是否影响更新鳞茎发生的研究尚未见报道。

本文对6个品种郁金香母球在上海地区温室大棚种植过程中的生长情况进行调查统计,并分析了生长过程中各品种母球中的IAA、ABA、GA₃、ZR四种主要植物激素的含量变化规律,并对其与更新鳞茎间的相关性进行分析,以期为解决郁金香种球的退化问题提供理论数据参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以单瓣早花、单瓣晚花、凯旋群及达尔文杂交群类的6个郁金香(*Tulipa gesneriana* L.)品种(表1)的健康种球为试验材料,于2017年12月22日种植于花盆中,生长过程中随机选取生长状况良好、长势较一致的植株作为样株,约15 d采样1次,共取6次,每次每个品种取样9株,记录采样当天的土壤温湿度等指标。

1.2 试验方法

分别在郁金香的种植期、茎叶生长期、始花期、盛花期、叶枯期(表2)整株连根拔出种球,清

洗后统计种球重、种球直径、更新鳞茎数等指标,后每3个种球为一组,将内层鳞片、中层鳞片、外层鳞片混合后放入液氮中速冻,置于-80℃冰箱保存,用于后续植物激素指标的测定,重复3次。

采用酶联免疫法(enzyme-linked immunosorbent assay, ELISA)进行郁金香母球样品中植物激素ABA、IAA、GA₃、ZR含量的测定(Zhao等2006),每个样品重复3次,采用Excel软件对种球重、种球直径、更新鳞茎数、GA₃、ABA、IAA、ZR进行数据处理与差异显著性分析;采用Excel软件对种球重、种球直径、更新鳞茎数进行作图。

2 实验结果

2.1 郁金香种球生长过程中种球重量与种球周径的变化情况

对6个郁金香品种取样日的温度、生长天数及生育期进行调查统计,从开始种植到茎叶生长期、始花期、盛花期及叶枯期均采集样品(表2)。对6个郁金香品种在种植过程中种球变化情况进行调查,结果表明不同品种郁金香生长过程中种球重量与周径变化程度不同(图1)。6个品种中‘粉色印象’(PI)、“紫旗”(PF)和“阳光王子”(SP)种球重量在茎叶生长期、始花期、盛花期与叶枯期较种植期均极显著增加,“红色印象”(RI)种球重量在茎叶生长期较种植期极显著增加,在始花期、盛花期与叶枯期较种植期均极显著降低,而“甘德狂想曲”(GR)和“杏色万艾可”(SVE)种球重量在茎叶生长期较种植期极显著减少,始花期、盛花期和叶枯期种球重量较茎叶生长期极显著增加。‘粉色印象’(PI)在茎叶生长期和叶枯期、“紫旗”(PF)在盛花期和叶枯期的种球重量差异不显著,其余品种在不

表1 郁金香品种
Table 1 Tulip cultivars

品种名称	类型	花色
‘甘德狂想曲’ (Gander’s Rhapsody, GR)	单瓣晚花型	粉色、白色
‘粉色印象’ (Pink Impression, PI)	单瓣早花型	粉色
‘紫旗’ (Purple Flag, PF)	凯旋群, 单瓣	紫色
‘红色印象’ (Red Impression, RI)	达尔文杂交型, 单瓣	红色
‘杏色万艾可’ (Salmon Van Eijk, SVE)	达尔文杂交型, 单瓣	橙红色
‘阳光王子’ (Sunny Prince, SP)	单瓣早花型	黄色

表2 郁金香品种取样日的土壤温度变化及生育期观察

Table 2 Changes in soil temperature and growth period observation at sampling day of the tulip

取样日期(年-月-日)	最高温/°C	最低温/°C	均温/°C	生长时间/d	生育期
2017-12-22	18.8	7.9	9.13	0	种植期
2018-1-8	11.0	6.5	8.29	17	茎叶生长期
2018-1-20	18.7	8.8	14.04	29	始花期
2018-2-5	20.3	0.9	8.34	45	盛花期
2018-2-26	21.0	6.5	12.41	66	叶枯期

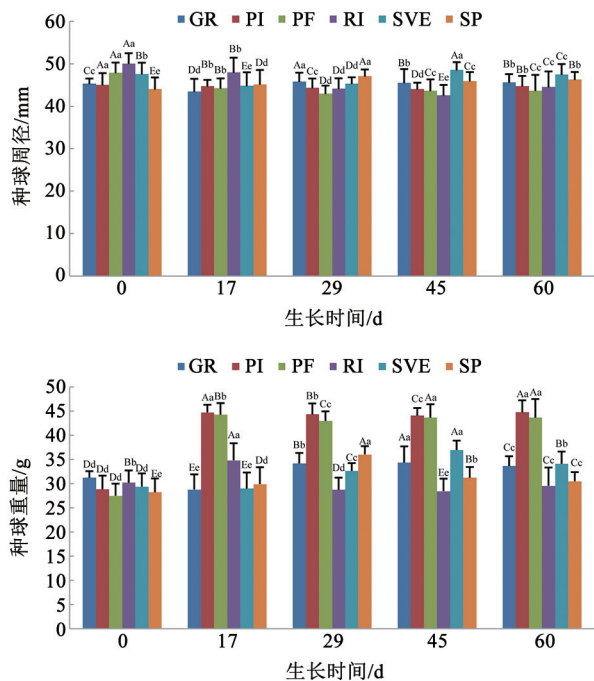


图1 6个郁金香品种种球重量与周径的变化
Fig.1 Bulb weight and circumference changes in the 6 tulip cultivars

同的发育时期种球重量均为极显著差异(图1)。随着培养时间的延长,‘甘德狂想曲’(GR)、“粉色印象”(PI)、“紫旗”(PF)、“红色印象”(RI)和“杏色万艾可”(SVE)种球周径先变小后增加,而“阳光王子”(SP)的种球周径则先增加后变小(图1)。“甘德狂想曲”(GR)在盛花期和叶枯期、“粉色印象”(PI)在茎叶生长期和叶枯期、“紫旗”(PF)在盛花期和叶枯期的种球周径差异不显著,其余品种在不同的发育时期种球周径变化均表现为极显著差异(图1)。

2.2 郁金香种球生长过程中鳞茎更新数目的变化
对6个品种生长发育过程中更新鳞茎数进行

统计,结果表明到取样结束时,“紫旗”(PF)和“阳光王子”(SP)由1个母球产生5~8个更新鳞茎,“甘德狂想曲”(GR)、“粉色印象”(PI)、“红色印象”(RI)和“杏色万艾可”(SVE)也产生3~4个更新鳞茎(图2和3)。6个品种产生更新鳞茎的数量不同,“紫旗”(PF)(每个母球平均产生5.5个)>“阳光王子”(SP)(每个母球平均产生5.1个)>“杏色万艾可”(SVE)(每个母球平均产生3.5个)>“粉色印象”(PI)(每个母球平均产生3.07个)>“甘德狂想曲”(GR)(每个母球平均产生3个)>“红色印象”(RI)(每个母球平均产生2.67

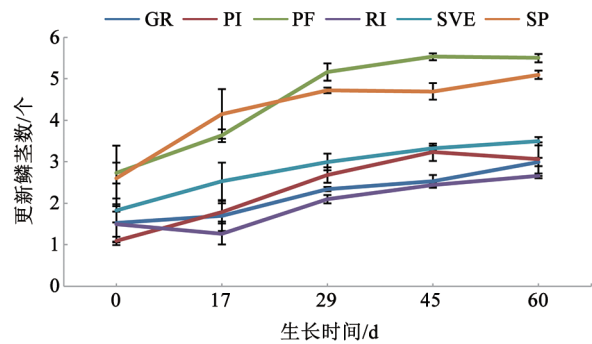


图2 6个郁金香品种种球更新鳞茎数目
Fig.2 The number of renewal bulbs in the 6 tulip cultivars

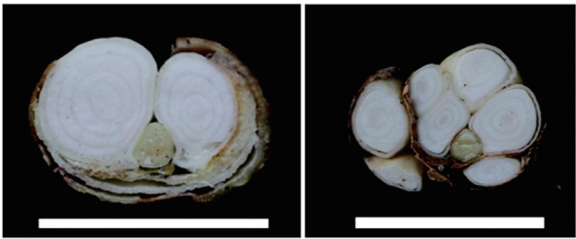


图3 郁金香更新鳞茎横切图
Fig.3 Cross section of tulip renewal bulbs
A: 品种‘红色印象’; B: 品种‘紫旗’; Bar=5 cm.

个)。更新鳞茎随着母球生长发育而增加, 到盛花期、叶枯期更新鳞茎数目基本保持不变。

2.3 郁金香鳞茎更新过程中植物激素变化分析

对6个品种在生育期种球中激素含量进行了测定, 结果表明: 大部分品种激素含量变化趋势一致, 个别品种不同(表3~6)。ABA测定结果(表3)表明, ‘紫旗’(PF)和‘红色印象’(RI)在茎叶生长期和始花期与种植期相比含量极显著下降, 到叶枯期

表3 郁金香母球取样日植物激素ABA含量
Table 3 Concentrations of ABA at sampling days in the tulip mother bulbs

ng·g ⁻¹ (FW)						
生长时间/d	GR	PI	PF	RI	SVE	SP
0	35.29±1.74 ^{ABb}	19.38±0.56 ^{De}	40.90±0.63 ^{Aa}	33.44±0.32 ^{Bb}	25.55±0.28 ^{Cc}	29.70±1.42 ^{Cc}
17	37.64±1.05 ^{Aa}	23.71±0.94 ^{Cc}	29.28±0.62 ^{Cc}	23.53±0.40 ^{Ee}	32.32±0.83 ^{Bb}	36.61±1.81 ^{Bb}
29	23.49±0.21 ^{Cd}	22.06±1.18 ^{Cd}	28.89±0.71 ^{Cc}	29.62±0.46 ^{Cc}	43.79±1.92 ^{Aa}	26.32±1.46 ^{Cd}
45	33.47±0.92 ^{Bbc}	28.34±0.80 ^{Bb}	24.53±1.29 ^{Dd}	26.94±0.52 ^{Dd}	20.25±0.23 ^{Dd}	28.14±0.31 ^{Ccd}
60	32.89±0.99 ^{Bc}	41.06±0.63 ^{Aa}	33.90±0.85 ^{Bb}	58.82±1.80 ^{Aa}	27.12±0.54 ^{Cc}	54.12±1.54 ^{Aa}

小写字母表示在0.05水平上显著差异, 大写字母表示在0.01水平上极显著差异, 下表同此。

表4 郁金香母球取样日植物激素GA₃含量
Table 4 Concentrations of GA₃ at sampling days in the tulip mother bulbs

ng·g ⁻¹ (FW)						
生长时间/d	GR	PI	PF	RI	SVE	SP
0	4.51±0.20 ^{Cd}	5.47±0.22 ^{ABa}	4.00±0.10 ^{Dd}	6.87±0.27 ^{Aa}	5.04±0.06 ^{Bb}	4.86±0.15 ^{Cc}
17	5.00±0.18 ^{Bb}	5.62±0.11 ^{Aa}	3.32±0.18 ^{Ee}	4.26±0.09 ^{Dd}	5.28±0.11 ^{ABa}	4.89±0.13 ^{Cc}
29	4.52±0.14 ^{Ccd}	5.09±0.10 ^{Bb}	5.09±0.21 ^{Cc}	5.33±0.04 ^{Cc}	4.22±0.05 ^{Cc}	3.56±0.11 ^{Dd}
45	8.39±0.11 ^{Aa}	5.33±0.17 ^{ABab}	6.02±0.21 ^{Aa}	7.09±0.17 ^{Aa}	5.45±0.21 ^{Aa}	8.10±0.21 ^{Aa}
60	4.80±0.14 ^{BCbc}	5.37±0.20 ^{ABab}	5.57±0.11 ^{Bb}	5.88±0.17 ^{Bb}	3.74±0.12 ^{Dd}	7.40±0.21 ^{Bb}

表5 郁金香母球取样日植物激素IAA含量
Table 5 Concentrations of IAA at sampling days in the tulip mother bulbs

ng·g ⁻¹ (FW)						
生长时间/d	GR	PI	PF	RI	SVE	SP
0	32.73±1.65 ^{Bb}	19.21±0.63 ^{Cc}	32.15±0.91 ^{Bb}	23.49±0.69 ^{Bb}	12.44±0.27 ^{Ee}	15.18±0.54 ^{Dd}
17	19.07±0.49 ^{Dd}	15.64±0.25 ^{Dd}	42.78±1.83 ^{Aa}	19.99±0.58 ^{Cc}	24.82±0.46 ^{Bb}	25.86±1.09 ^{Bb}
29	14.27±0.56 ^{Ee}	19.13±0.48 ^{Cc}	21.16±0.45 ^{Dd}	18.32±0.41 ^{Cd}	29.70±1.33 ^{Aa}	18.15±0.63 ^{Cc}
45	29.51±0.39 ^{Cc}	27.94±1.24 ^{Aa}	20.69±0.47 ^{Dd}	22.45±0.35 ^{Bb}	22.87±0.67 ^{Cc}	25.71±1.09 ^{Bb}
60	41.18±0.75 ^{Aa}	24.43±0.73 ^{Bb}	28.90±1.06 ^{Cc}	26.74±1.40 ^{Aa}	15.91±0.35 ^{Dd}	32.12±0.53 ^{Aa}

表6 郁金香母球取样日植物激素ZR含量
Table 6 Concentrations of ZR at sampling days in the tulip mother bulbs

ng·g ⁻¹ (FW)						
生长时间/d	GR	PI	PF	RI	SVE	SP
0	7.62±0.21 ^{Bb}	3.92±0.11 ^{Cd}	6.90±0.15 ^{Bb}	10.57±0.27 ^{Aa}	4.11±0.11 ^{Dd}	9.33±0.23 ^{Aa}
17	4.84±0.15 ^{Dd}	5.80±0.12 ^{Ab}	8.51±0.02 ^{Aa}	6.68±0.26 ^{Cd}	9.39±0.31 ^{Aa}	6.74±0.06 ^{Bc}
29	3.30±0.04 ^{Ee}	3.78±0.08 ^{Cd}	6.58±0.13 ^{Bc}	6.26±0.23 ^{Ce}	5.16±0.11 ^{Cc}	3.87±0.07 ^{Cd}
45	6.77±0.26 ^{Cc}	6.04±0.04 ^{Aa}	6.04±0.24 ^{Cd}	8.16±0.22 ^{Bc}	5.48±0.16 ^{BCb}	6.92±0.11 ^{Bc}
60	9.30±0.05 ^{Aa}	5.37±0.15 ^{Bc}	6.65±0.15 ^{Bbc}	8.69±0.10 ^{Bb}	5.72±0.10 ^{Bb}	9.00±0.21 ^{Ab}

与盛花期相比ABA含量极显著上升。‘粉色印象’(PI) ABA含量在茎叶生长期与种植期相比极显著上升, 始花期与茎叶生长期差异不显著, 到盛花期和叶枯期与茎叶生长期相比极显著上升。‘杏色万艾可’(SVE) ABA含量在茎叶生长期和始花期与种植期相比极显著上升, 到盛花期与始花期相比极显著下降, 在叶枯期略上升(与种植期相比差异不显著)。“阳光王子”(SP) ABA含量在茎叶生长期极显著上升, 到始花期和盛花期较茎叶生长期极显著下降, 叶枯期极显著升高。6个品种中“甘德狂想曲”(GR)和“紫旗”(PF) ABA含量在叶枯期略下降。

GA₃含量测定结果(表4)表明6个品种中, “甘德狂想曲”(GR)中GA₃含量在茎叶生长期与种植期相比极显著上升, 到始花期含量下降, 盛花期较始花期极显著上升, 叶枯期较盛花期极显著下降, 呈现非连续变化的趋势。“杏色万艾可”(SVE)和“阳光王子”(SP)鳞茎中GA₃含量在茎叶生长期略上升(差异不显著), 在始花期较茎叶生长期极显著下降, 盛花期较始花期极显著上升, 叶枯期较盛花期极显著下降, 变化趋势也不连续。“紫旗”(PF)和“红色印象”(RI)则表现为茎叶生长期较种植期极显著下降, 始花期和盛花期较茎叶生长期极显著上升, 叶枯期较盛花期极显著下降。除“粉色印象”(PI)外, 其余5个品种均在盛花期GA₃含量达到最高, 分别为“甘德狂想曲”(GR) 8.39 ng·g⁻¹ (FW)、“紫旗”(PF) 6.02 ng·g⁻¹ (FW)、“红色印象”(RI) 7.09 ng·g⁻¹ (FW)、“杏色万艾可”(SVE) 5.44 ng·g⁻¹ (FW)、“阳光王子”(SP) 8.09 ng·g⁻¹ (FW) (表4)。

IAA测定结果(表5)表明不同品种在生育期变化趋势不一致。“甘德狂想曲”(GR)和“红色印象”(RI) IAA含量在茎叶生长期和始花期与种植期相比连续下降, 盛花期较始花期极显著上升, 叶枯期达到最高, 分别为41.18 ng·g⁻¹ (FW)和26.74 ng·g⁻¹ (FW)。“阳光王子”(SP)茎叶生长期较种植期极显著上升, 始花期较茎叶生长期极显著下降, 盛花期上升, 叶枯期达到最高, 为32.12 ng·g⁻¹ (FW)。“粉色印象”(PI)则表现为茎叶生长期较种植期极显著下降, 始花期开始升高, 盛花期达到最高, 为27.94 ng·g⁻¹ (FW)。“紫旗”(PF) IAA含量在茎叶生长期最

高, 为42.78 ng·g⁻¹ (FW), 始花期、盛花期和叶枯期较茎叶生长期极显著下降。“杏色万艾可”(SVE) IAA含量在茎叶生长期和始花期较种植期极显著升高, 在始花期达到最高, 为29.70 ng·g⁻¹ (FW)。

ZR测定结果(表6)表明“紫旗”(PF)和“杏色万艾可”(SVE)变化趋势相同, 在茎叶生长期含量最高, 分别为8.51 ng·g⁻¹ (FW)和9.39 ng·g⁻¹ (FW), 始花期、盛花期和叶枯期较茎叶生长期均极显著下降。“红色印象”(RI)、“阳光王子”(SP)和“甘德狂想曲”(GR)变化趋势相同, 但“红色印象”(RI)和“阳光王子”(SP)在种植初期含量最高, 分别为10.57 ng·g⁻¹ (FW)和9.33 ng·g⁻¹ (FW), “甘德狂想曲”(GR)在叶枯期含量最高, 为9.30 ng·g⁻¹ (FW)。“粉色印象”(PI) ZR含量在茎叶生长期较种植期极显著升高, 始花期较茎叶生长期极显著下降, 盛花期含量达到最高, 为6.04 ng·g⁻¹ (FW)。

对6个品种生育期母球激素间相关性分析(表7)表明, ABA与IAA在“粉色印象”(PI)生育期显著相关, 在“甘德狂想曲”(GR)、“红色印象”(RI)、“杏色万艾可”(SVE)、“阳光王子”(SP)生育期极显著相关; IAA与GA₃在“红色印象”(RI)生育期显著相关, 在“紫旗”(PF)、“甘德狂想曲”(GR)和“阳光王子”(SP)生育期极显著相关; ABA与ZR在“甘德狂想曲”(GR)、“粉色印象”(PI)和“阳光王子”(SP)生育期显著相关; IAA与ZR在“甘德狂想曲”(GR)、“紫旗”(PF)和“红色印象”(RI)生育期极显著相关; GA₃与ZR在“阳光王子”(SP)生育期显著相关, 在“紫旗”(PF)和“红色印象”(RI)生育期极显著相关。

分析四种植物激素、种球重与更新鳞茎数目间的相关性, 发现“甘德狂想曲”(GR)、“紫旗”(PF)两个品种IAA、ABA、GA₃与更新鳞茎数目极显著相关, “粉色印象”(PI) IAA、ABA与更新鳞茎数目极显著相关, “红色印象”(RI) ABA与更新鳞茎数目显著相关, “阳光王子”(SP) IAA与更新鳞茎数目极显著相关, “甘德狂想曲”(GR)、“红色印象”(RI)、“阳光王子”(SP)种球重与更新鳞茎数目极显著相关, “粉色印象”种球重与更新鳞茎数目显著相关, “杏色万艾可”(SVE)更新鳞茎数目与激素与种球重无相关性(表7)。

表7 6个郁金香品种种球重、植物激素及更新鳞茎相关性分析
Table 7 Correlation analysis of bulb weight, phytohormone and renewal bulbs number in 6 tulip cultivars

品种		IAA	GA ₃	ZR	ABA	种球重量
‘甘德狂想曲’(GR)	IAA	1				
	GA ₃	0.699**	1			
	ZR	0.234	0.482	1		
	ABA	0.790**	0.433	0.529*	1	
	种球重量	0.106	0.377	-0.239	-0.041	1
	更新鳞茎数	0.719**	0.650**	0.183	0.665**	0.632*
‘粉色印象’(PI)	IAA	1				
	GA ₃	-0.270	1			
	ZR	0.400	0.338	1		
	ABA	0.577*	-0.018	0.499*	1	
	种球重量	-0.563*	0.443	-0.345	-0.098	1
	更新鳞茎数	0.739**	-0.351	0.366	0.810**	-0.561*
‘紫旗’(PF)	IAA	1				
	GA ₃	-0.863**	1			
	ZR	0.924**	-0.874**	1		
	ABA	0.334	-0.417	0.122	1	
	种球重量	0.368	-0.507	0.138	0.822**	1
	更新鳞茎数	-0.669**	0.850**	-0.567*	-0.666**	-0.855**
‘红色印象’(RI)	IAA	1				
	GA ₃	0.456*	1			
	ZR	0.699**	0.717**	1		
	ABA	0.806**	0.153	0.366	1	
	种球重量	0.010	-0.164	0.445	-0.154	1
	更新鳞茎数	0.449	0.396	0.034	0.580*	-0.793**
‘杏色万艾可’(SVE)	IAA	1				
	GA ₃	0.058	1			
	ZR	0.398	0.263	1		
	ABA	0.648**	-0.426	0.151	1	
	种球重量	-0.620*	0.098	-0.632*	-0.826**	1
	更新鳞茎数	0.320	-0.511	0.086	0.064	0.117
‘阳光王子’(SP)	IAA	1				
	GA ₃	0.699**	1			
	ZR	0.234	0.482*	1		
	ABA	0.790**	0.433	0.529*	1	
	种球重量	0.350	0.054	-0.676**	0.112	1
	更新鳞茎数	0.672**	0.356	-0.399	0.363	0.823**

*: 在0.05水平上显著相关; **: 在0.01水平上极显著相关。

3 讨论

郁金香种球生长发育是一个非常复杂的生物学过程, 种球重、植物激素间的平衡均会影响到郁金香母球的生长发育及更新鳞茎的发生, 同时, 有的品种(‘紫旗’和‘阳光王子’)母球产生更新鳞茎的能力强, 更新鳞茎数目多, 每个鳞茎营养物质不足,

退化严重。有的品种(‘红色印象’等)母球产生更新鳞茎的能力弱, 更新鳞茎退化现象不明显。更新鳞茎的生长发育与母球紧密相关, 因此, 通过对不同品种郁金香种球的生长发育、营养物质及激素变化测定, 有助于了解不同郁金香品种的生长发育规律, 为今后采取外源激素等处理等方法控制种球更新鳞茎数, 提高更新种球利用率提供可能。

3.1 植物激素在郁金香不同品种中的变化趋势分析

植物激素作为体内重要的信息传递物质, 不仅在植物营养生长与生殖生长过程中发挥着重要的调控作用, 而且能参与调节植物体内同化物的运输和分配(段娜等2015)。本研究测定了6个郁金香品种种球中植物激素含量及对植株生长发育的影响, 结果表明GA₃在6个品种中的变化趋势基本一致, 在茎叶生长期到盛花期含量急剧上升, 末花期下降, 夏宜平等(2005)报道GA₃与诱导百合的茎叶生长与花芽抽生有关系, 与本研究GA₃的变化趋势结果一致。ABA也是高等植物中的重要激素, 在植物体中有多重功能, 如调控植物的生长发育及植物对胁迫应答的反应。除此之外, ABA可能在贮藏性器官膨大过程中发挥作用, 如史春余等(2002)报道甘薯块根中ABA含量高有利于其块根的膨大, 古今等(2017)报道ABA有促进滇重楼根茎膨大的作用, 李明军等(2017)报道ABA含量与怀山药微型块茎形成呈正相关, 吴银亮等(2017)报道ABA可通过刺激细胞分裂尤其是次生木质部的生长使储藏根直径增大。本研究对ABA测定结果表明, 6个品种中表现为茎叶生长期略上升、盛花期下降, 叶枯期急剧上升。叶枯期整个植株进入衰老, 叶片有脱落现象, 同时个别品种如‘粉色印象’(PI)出现母球重增加的现象, 与本研究报道结果一致, 推测ABA在郁金香种球生长发育及衰老进程中起关键作用。对6个郁金香品种生长发育5个时期的种球重、种球直径、植物激素、更新鳞茎数等指标进行测量, 发现不同郁金香品种在5个取样时期个别激素如IAA、ZR变化趋势不完全一致, 出现这一现象的原因可能与不同品种生长开花习性不同有关, 如6个品种中‘阳光王子’(SP)为早花品种, 45 d已达到盛花期, ‘紫旗’(PF)开花期略晚于阳光王子, 但其花期长, 达到15 d以上。其余4个品种为中花品种, 基本到66 d达到盛花期, 其中‘红色印象’(RI)和‘杏色万艾可’(SVE)花期短, 只有10 d左右, ‘甘德狂想曲’(GR)开花最晚, 而采样时间相同, 因此, 植株发育时期不同, 测得的激素变化趋势略有差异。

3.2 郁金香母球植物激素及重量对更新鳞茎数目的影响

目前关于郁金香母球植物激素及种球重对

更新鳞茎是否有影响尚未见报道, 本研究首次分析了郁金香母球植物激素及种球重对更新鳞茎数目的影响, 发现‘甘德狂想曲’、‘紫旗’两个品种IAA、ABA、GA₃与更新鳞茎数目极显著相关, ‘粉色印象’IAA、ABA与更新鳞茎数目极显著相关, ‘红色印象’ABA与更新鳞茎数目显著相关, ‘阳光王子’IAA与更新鳞茎数目极显著相关, ‘甘德狂想曲’、‘红色印象’、‘阳光王子’种球重与更新鳞茎数目极显著相关, ‘粉色印象’种球重与更新鳞茎数目显著相关, ‘杏色万艾可’更新鳞茎数目与激素间无相关性。推测IAA、ABA及种球重量在郁金香更新鳞茎的发生及更新鳞茎数目的多少起关键作用。

郁金香更新鳞茎的产生与单子叶植物的分蘖有相似之处, 可能也是受顶端生长优势控制的一种生物学现象。而植物的顶端优势又是由一类具有抑制作用的生长素进行调控, 在水稻等禾本科植物中, 这类生长素在其顶端产生, 由茎中向基部运输来影响腋芽的生长(李叶2018), 因此生长素可能会抑制分蘖的产生, 在水稻中发现*OsIAA6*、*OsPIN2*会影响水稻分蘖的发生(Jung等2015; Chen等2012), 在甘蔗上也已得到验证(丘立杭等2018)。本研究发现IAA与4个品种更新鳞茎的产生有极显著相关性, 与前人研究结果一致, 说明IAA对更新鳞茎的产生有重要影响。本研究采用传统酶联免疫法(ELISA)测定郁金香生长素, 由于灵敏度等问题, 所测含量可能不能完全代表有生理活性的IAA, 而植物生长发育中发挥作用的主要为生理活性激素, 因此, 下一步仍需采用精确度更高的高效液相色谱等方法进一步检测。另外本研究发现同为单瓣早花型郁金香品种, 到取样末期‘阳光王子’更新鳞茎数平均值为5.1, 而‘粉色印象’更新鳞茎平均值为3.07, 这一现象在其他郁金香类群中也观察到, 如同为凯旋系郁金香, ‘Mistress’更新鳞茎平均数为4.27, ‘Baracuda’更新鳞茎平均数为2.77, 而‘Sweet Rosy’更新鳞茎平均数仅1.37(结果未报道)。说明亲缘关系较近的同一类群郁金香在更新鳞茎的数目上并不完全一致, 遗传关系的远近与鳞茎更新能力尚未观察到明显的相关性。下一步拟开展叶面喷施生长素运输抑制剂(1-*N*-naphthylphthalamic

acid, NPA)、打顶去除顶端优势等处理研究生长素对郁金香籽球数目及发育的影响研究。

ABA与侧芽的休眠有密切关系(Pei等1998)。Wang等(2018)报道ABA通过调节独脚金内酯来影响大麦的分蘖,蔡铁等(2013)报道外源施用ABA明显减缓小麦分蘖芽的生长速率,但并未完全抑制其生长。本研究中的相关性分析结果表明ABA与4个品种更新鳞茎数有相关性,猜测ABA可能通过与其他激素的平衡来调节更新鳞茎的发生。

参考文献(References)

- Cai T, Xu HC, Yin YP, et al (2013). Mechanisms of tiller occurrence affected by exogenous IAA, GA₃, and ABA in wheat with different spike-types. *Acta Agron Sin*, 39 (10): 1835–1842 (in Chinese with English abstract) [蔡铁, 徐海成, 尹燕萍等(2013). 外源IAA、GA₃和ABA影响同穗型小麦分蘖发生的机制. *作物学报*, 39 (10): 1835–1842]
- Chen Y, Fan X, Song W, et al (2012). Over-expression of *Os-PIN2* leads to increase tiller numbers, angle and shorter plant height through suppression of *OsLAZY1*. *Plant Biotechnol J*, 10 (2): 139–149
- Dai ZL, Xiao DZ, Cheng ZM (2015). Study on breeding of tulip commodity ball by bulb. *Jiangsu Agric Sci*, 43 (9): 215–216 (in Chinese) [戴忠良, 肖笃志, 程争鸣(2015). 郁金香子球繁育成商品种球的研究. *江苏农业科学*, 43 (9): 215–216]
- Duan N, Jia YK, Xu J, et al (2015). Research progress on plant endogenous hormones. *Chin Agric Sci Bull*, 31 (2): 159–165 (in Chinese with English abstract) [段娜, 贾玉奎, 徐军等(2015). 植物内源激素研究进展. *中国农学通报*, 31 (2): 159–165]
- Gu J, Li WC, Yan J, et al (2017). Effects of endogenous hormones on growth and development of root stem. *Chin Agric Sci Bull*, 33 (21): 27–32 (in Chinese with English abstract) [古今, 李文春, 严娟等(2017). 内源激素对滇重楼根茎生长发育的影响. *中国农学通报*, 33 (21): 27–32]
- He XL, Yuan ZH, Xu Z, et al (2008). Effects of lipoxygenase on the cormels formation and enlargement in *Gladiolus hybridus*. *Acta Horti Sin*, 35 (1): 87–93 (in Chinese with English abstract) [何秀丽, 苑智华, 徐哲等(2008). 脂氧合酶对唐菖蒲籽球形成和膨大的影响. *园艺学报*, 35 (1): 87–93]
- Jung H, Lee DK, Choi YD, et al (2015). *OsIAA6*, a member of the rice *Aux/IAA* gene family, is involved in drought tolerance and tiller outgrowth. *Plant Sci*, 236: 304–312
- Li MJ, Liu SY, Liu W, et al (2017). Physiological and biochemical changes in *Dioscorea opposita* during the process of microtuber formation. *Plant Physiol J*, 53 (5): 807–814 (in Chinese with English abstract) [李明军, 刘世宇, 刘雯等(2017). 怀山药微型块茎形成过程中的生理生化变化. *植物生理学报*, 53 (5): 807–814]
- Li Y (2018). Advances in strigolactones regulating the dormancy of rice tiller bud. *J Agric*, 8 (6): 5–9 (in Chinese with English abstract) [李叶(2018). 独脚金内酯调控水稻分蘖芽休眠的研究进展. *农学学报*, 8 (6): 5–9]
- Mašlanka M, Bach A (2014). Induction of bulb organogenesis in *in vitro* cultures of tarda tulip (*Tulipa tarda* Stapf.) from seed-derived explants. *In Vitro Cell Dev Biol Plant*, 50: 712–721
- Nomura T, Murase T, Ogita S, et al (2015). Molecular identification of tuliposide B-converting enzyme: a lactone-forming carboxylesterase from the pollen of tulip. *Plant J*, 83 (2): 252–262
- Nomura T, Ogita S, Kato Y (2012). A novel lactone-forming carboxylesterase: molecular identification of a tuliposide A-converting enzyme in tulip. *Plant Physiol*, 159 (2): 565–578
- Pei ZM, Ghassemian M, Kwak CM, et al (1998). Role of farnesyltransferase in ABA regulation of guard cell anion channels and plant water loss. *Science*, 282: 287–290
- Qian SL, Yi MF (2006). Analysis on the changes of endogenous hormones with gladiolus cormels during different growth and development stages. *J Hebei Agric Univ*, 29 (2): 9–18 (in Chinese with English abstract) [钱树林, 义鸣放(2006). 不同生长发育时期唐菖蒲籽球内源激素变化的分析. *河北农业大学学报*, 29 (2): 9–18]
- Qiu LH, Fan YG, Luo HM, et al (2018). Advances of regulation study on tillering formation and stem forming from available tillers in sugarcane (*Saccharum officinarum*). *Plant Physiol J*, 54 (2): 192–202 (in Chinese with English abstract) [丘立杭, 范业庚, 罗含敏等(2018). 甘蔗分蘖发生及成茎的调控研究进展. *植物生理学报*, 54 (2): 192–202]
- Shahin A, van Kaauwen M, Esselink D, et al (2012). Generation and analysis of expressed sequence tags in the extreme large genomes *Lilium* and *Tulipa*. *BMC Genomics*, 13: 640
- Shi CY, Wang ZL, Guo FF, et al (2002). Changes of ATPase activity, ATP and ABA content in storage roots during storage root thickening of sweet potato. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 22 (2): 315–320 (in Chinese with English abstract) [史春余, 王振林, 郭风法等(2002). 甘薯块根膨大过程中ATP酶活性、ATP和ABA含量的变化. *西北植物学报*, 22 (2): 315–320]
- Sun LP, Shi YM, Tao YW (2003). Effect of cold treatment on rejuvenation of tulip bulbs. *Plant Physiol J*, 39 (4): 308–310 (in Chinese with English abstract) [孙立攀, 史益敏, 陶懿伟(2003). 冷藏对郁金香种球复壮的影响. *植物生*

- 理学报, 39 (4): 308–310]
- Tang N, van der Lee T, Shahin A, et al (2015). Genetic mapping of resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *tulipae* in tulip. *Mol Breeding*, 35: 122
- Wang H, Chen W, Eggert K, et al (2018). Absciscic acid influences tillering by modulation of strigolactones in barley. *J Exp Bot*, 69 (16): 3883–3898
- Wang SX, Zhu DX (2007). Studies on the growth and bulb rejuvenation of tulips in protected culture. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 16 (6): 178–181 (in Chinese with English abstract) [王生旭, 朱东兴(2007). 保护地栽培条件下郁金香生长发育与种球复壮的研究. *西北农业学报*, 16 (6): 178–181]
- Wu YL, Wang HX, Yang J, et al (2017). Advances in storage root development and regulation in sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.]. *Plant Physiol J*, 53 (5): 749–757 (in Chinese with English bstract) [吴银亮, 王红霞, 杨俊等 (2017). 甘薯储藏根形成及其调控机制研究进展. *植物生理学报*, 53 (5): 749–757]
- Xia YP, Huang CH, Zheng HJ, et al (2005). Advances in researches on bulb development of *Lilium* spp. and its physiological mechanisms. *Acta Horti Sin*, 32 (5): 947–953 (in Chinese with English abstract) [夏宜平, 黄春辉, 郑慧俊等(2005). 百合鳞茎形成与发育生理研究进展. *园艺学报*, 32 (5): 947–953]
- Xia YP, Zheng XZ, Qiu HB (1994). Studies on the bulb development and rejuvenation of tulip. *Acta Horti Sin*, 21 (4): 371–376 (in Chinese with English abstract) [夏宜平, 郑献章, 裘洪波(1994). 郁金香鳞茎的膨大发育及其山地复壮研究. *园艺学报*, 21 (4): 371–376]
- Zhao J, Li G, Yi GX, et al (2006). Comparison between conventional indirect competitive enzyme-linked immunosorbent assay (icELISA) and simplified icELISA for small molecules. *Anal Chim Acta*, 571: 79–85

Relationship between phytohormone changes and bulb renewal of tulip

CHEN Min-Min¹, GU Jun-Jie², SHEN Qiang², YANG Liu-Yan¹, LI Xin¹, ZHANG Yong-Chun^{1,*}

¹Forestry and Pomology Research Institute, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai Key Laboratory of Protected Horticultural Technology, Shanghai 201403, China

²Shanghai Flower Port Enterprise Development Co. Ltd., Shanghai 201303, China

Abstract: Improving the utilization rate of tulip bulbs is important in the industrialization of tulip bulbs, while the number of renewal bulbs directly affect the quality of bulbs. Mastering the changes of phytohormones during the process of regenerating bulbs formation is the prerequisite for improving the quality of bulbs. The growth and development of the mother bulb was observed as well as the changes of phytohormones and the number of renewal bulbs in the greenhouse cultivation of six tulip cultivars. Results showed that the number of renewal bulbs in the six cultivars was different. Among them, ‘Purple Flag’ and ‘Sunny Prince’ had more renewal bulbs and more serious degeneration phenomenon. A comprehensive analysis of the correlation between plant hormones, bulb weight and number of renewal bulbs was conducted. Results revealed that the correlation between IAA, ABA, GA₃, bulb weight and number of renewal bulbs varied among different cultivars. IAA had a significant correlation with the number of renewal bulbs in ‘Gander’s Rhapsody’, ‘Purple Flag’, ‘Pink Impression’ and ‘Sunny Prince’. ABA had a significant correlation with the number of renewal bulbs in ‘Gander’s Rhapsody’, ‘Purple Flag’, ‘Pink Impression’ and ‘Red Impression’. GA₃ had a significant correlation with the number of renewal bulbs in ‘Gander’s Rhapsody’ and ‘Purple Flag’. Bulb weight had a significant correlation with the number of renewal bulbs in ‘Gander’s Rhapsody’, ‘Red Impression’ and ‘Sunny Prince’. It is speculated that the weight of the mother bulbs, ABA, IAA and GA₃ play a key role in the occurrence and quantity of tulip renewal bulbs.

Key words: tulip; Shanghai; bulb renewal; phytohormones

Received 2018-09-25 Accepted 2019-02-26

This work was supported by Transformation Project of Shanghai Agricultural Science and Technology Achievements (Hu NongkeZhuanzi (2015) No. 1-1), Shanghai Flower Industry Technology System (201807) and Plant Seedlings Tissue Culture Service Platform of Shanghai (18DZ2291400).

*Corresponding author (saasflower@163.com).