



张瑶,蔡军火,魏绪英,等.红花石蒜开花过程中不同部位糖类和蛋白质含量变化[J].江西农业大学学报,2022,44(6):1419-1427.

ZHANG Y,CAI J H,WEI X Y,et al.Changes of carbohydrate and protein contents in different parts of *Lycoris radiata* during flowering[J].Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis,2022,44(6):1419-1427.

红花石蒜开花过程中不同部位糖类和蛋白质含量变化

张瑶¹,蔡军火^{1*},魏绪英²,马美霞¹,杨玉¹,吴靖¹,萨日娜¹

(1.江西农业大学 园林与艺术学院,江西 南昌 330045;2.江西财经大学 艺术学院,江西 南昌 330032)

摘要:【目的】石蒜属为东亚特有,具有较高的药用和观赏价值。了解石蒜的开花规律,尤其是开花过程中的生理变化,可为有效调控花期提供基础资料。【方法】以不同开花时期红花石蒜的根系、鳞茎、花葶为研究材料,首先采用定株观察法进行开花物候形态学观测,再分别采用蒽酮比色法、考马斯亮蓝法和分光光度法测定了不同器官内的可溶性糖、可溶性蛋白及淀粉、葡萄糖、果糖、蔗糖含量。【结果】(1)在红花石蒜开花过程中,鳞茎内的蔗糖和葡萄糖含量呈逐渐升高趋势,可溶性糖含量则呈先升后降趋势,而淀粉、果糖和可溶性蛋白质的含量变化不显著。(2)在开花过程中,花葶和根系内的6种内含物的含量均有显著变化。其中,从出葶期至始花期,花葶和根系内的可溶性蛋白质和蔗糖含量均呈显著下降趋势,花葶内的葡萄糖含量则持续上升,根系内的葡萄糖含量则呈先升后降趋势;而花葶与根内的果糖含量变化趋势正好相反。(3)不同器官间的6种内含物的含量差异显著。其中,可溶性糖、果糖、蔗糖、可溶性蛋白质均以鳞茎中最高;葡萄糖含量以花葶中最高,而淀粉含量却以根系中最高。(4)鳞茎内葡萄糖的含量变化与开花时期呈极显著正相关,蔗糖的含量变化与开花时期呈极显著负相关;且葡萄糖与可溶性糖、蔗糖的含量变化均呈显著负相关,而与淀粉、果糖含量变化的相关性均不显著。【结论】石蒜开花是一个耗能过程,且以可溶性糖中的蔗糖消耗最为显著。同时,石蒜的开花也是一个能量合成过程,主要表现为体内有大量的葡萄糖积累,这可能与花葶的光合作用有关。

关键词:红花石蒜;开花期;可溶性蛋白;糖类物质;不同器官

中图分类号:Q949.71*8.25 文献标志码:A 文章编号:1000-2286(2022)06-1419-09

Changes of Carbohydrate and Protein Contents in Different Parts of *Lycoris radiata* During Flowering

ZHANG Yao¹,CAI Junhuo^{1*},WEI Xuying²,MA Meixia¹,
YANG Yu¹,WU Jing¹,SA Rina¹

(1.College of Landscape and Art, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2.College of Art, Jiangxi University of Finance and Economics, Nanchang 330032, China)

Abstract: [Objective] As a unique plant in East Asia, *Lycoris* Herb has high medicinal and ornamental

收稿日期:2022-04-25 修回日期:2022-10-09

基金项目:国家自然科学基金项目(31960327)和江西省自然科学基金项目(20202BABL205004)

Project supported by the National Natural Science Foundation of China(31960327)and the Natural Science Foundation Project of Jiangxi Province(20202BABL205004)

作者简介:张瑶,orcid.org/0000-0003-4985-4894,2729396106@qq.com;*通信作者:蔡军火,教授,博士,主要从事球根花卉的开花调控与应用研究,orcid.org/0000-0002-7731-4492,Cjhuo7692@163.com。

value. This study aims to understand the flowering law of *Lycoris* spp., especially the physiological changes during flowering, thus providing basic data for effective regulation offlowering period. [Method] The roots and bulbs of *Lycoris radiata* with different flowering periods were used as the research materials. First, the morphological observation of flowering phenology was conducted by the fixed plant observation method. Then, the contents of soluble sugar, soluble protein, starch, glucose, fructose and sucrose in different organs were determined by anthrone colorimetry, coomassie brilliant blue method and spectrophotometry, respectively. [Results] The research results showed that: (1) During flowering, sucrose and glucose content in bulbs increased gradually, while soluble sugar content increased first and then decreased, while starch, fructose and soluble protein content did not change significantly. (2) During flowering, the contents of six inclusions in scape and root changed significantly. Among them, from the scape stage to the flowering stage, the soluble protein and sucrose content in scape and root showed a significant downward trend, while the glucose content in scape continued to increase, and the glucose content in root showed a trend of increase firstly and then decrease. The variation trend of fructose content in scape and root was opposite. (3) There were significant differences in the contents of six inclusions between different organs. Among them, soluble sugar, fructose, sucrose and soluble protein were the highest in bulbs; glucose content was the highest in scape, while starch content was the highest in root. (4) The change of glucose content in bulbs was significantly positively correlated with flowering period, while the change of sucrose content was in a significantly negative correlation with the flowering period. Moreover, glucose was in a significant negative correlation with the contents of soluble sugar and sucrose, but not significantly correlated with the contents of starch and fructose. [Conclusion] Flowering is an energy-consuming process, and sucrose consumption in soluble sugar is the most significant. At the same time, the flowering of *Lycoris radiata* is also an energy synthesis process, which is mainly manifested in the large accumulation of glucose in the body. This may be related to photosynthesis of scape.

Keywords: *Lycoris radiata*; flowering physiology; soluble protein; sugars; different organs

【研究意义】红花石蒜 [*Lycoris radiata* (L'Her.) Herb.] 是石蒜科石蒜属多年生鳞茎类球根花卉, 又称为蟑螂花、龙爪花^[1], 具有较高的观赏和药用价值^[2-5]。石蒜属均具有“夏眠”习性, 其生长节律与原产地的气候节律不相协调^[6], 故具有特殊科学研究价值。因“花期至今难以实现周年调控”, 其在切花产业中的份额不大^[7]。为此, 近年来有关石蒜花叶期不遇的独特习性及其生理机制研究倍受关注。【前人研究进展】开花是植物库-源转换的一个重要生理过程^[8], 而糖类物质又是参与新陈代谢的主要原料和贮存物质^[9]。因此, 系统了解红花石蒜开花进程中结构性碳水化合物的含量变化, 对于揭示开花生理及其调控意义重大。目前有关石蒜属植物的开花研究多集中于花芽分化^[10]及影响因子(温度、干旱、光照、贮藏方式等)对植物的开花生理影响方面^[11-14], 而开花过程中不同器官中的糖类和蛋白质含量的动态变化研究较少。有研究表明, 碳水化合物、可溶性蛋白质、激素的含量变化与石蒜的花芽分化及开花有着密切的关系^[7,15]。在萱草花芽分化过程中, 茎尖内高含量的碳水化合物和可溶性蛋白有利于启动花芽分化^[16]。郁金香鳞片可溶性糖含量和淀粉酶活性同时增加是郁金香花芽形态分化启动的标志^[17]。在百合花芽分化过程中, 鳞茎盘和生长点的碳水化合物含量变化不大, 外鳞片起主要供能的作用^[18]。【本研究切入点】为更深入地了解红花石蒜独特的开花习性, 拟在红花石蒜不同开花阶段比较植株根系、鳞茎、花茎等不同部位糖类物质和可溶性蛋白含量的变化。【拟解决的关键问题】为进一步探究其花期调控机理提供基础数据。

1 试验材料与方法

1.1 试验地概况

试验地点位于江西省南昌市青山湖区江西农业大学南区(28°45'34"N, 115°49'48"E), 属亚热带湿润季风气候, 年均降雨1 600~1 700 mm, 日照充足, 年均气温17~17.7℃。供试石蒜种植在校园南区先骊楼广场绿地, 其附近植被种类丰富, 光照较弱, 含有高大建筑物(6层教学楼), 种植土壤类型为红壤土, 常规管理。

1.2 试验材料

于2021年8月,在红花石蒜5个开花时期(图1)分别进行取样。每次随机挖取6株状况良好,无病虫害的石蒜,将鳞茎、根系、花葶分别装入密封袋,并置于-80℃超低温冰箱,待测。



①出葶期:花葶刚露出地面;②葶快速伸长期:自花葶露出地面至停止伸长时止;③始花期:伞形花序第一朵花苞张开时;④盛花期:所有花朵全部开放;⑤末花期:花序第一朵开始枯萎至所有花朵枯萎时止。

① Scaping period: scaping just appeared on the ground; ②Rapid elongation of scape: from scape exposed to the ground to stop elongation; ③ Flowering period: when the first bract of an umbrella inflorescence opens; ④ Full bloom: all flowers open; ⑤ Late flowering stage: the first inflorescence begins to wilt until all flowers wilt.

图1 红花石蒜花期划分
Fig.1 Division of *Lycoris radiata* flowering period

1.3 测定指标与方法

可溶性糖含量采用蒽酮比色法测定,可溶性蛋白的含量采用考马斯亮蓝法测定^[19],其余指标(淀粉、葡萄糖、果糖、蔗糖等)含量使用苏州科铭生物技术有限公司检测试剂盒和分光光度法检测。淀粉、葡萄糖、果糖、蔗糖产物分别在620,505,480,480 nm处读取吸光值。检测详细过程参考说明书。

2 结果与分析

2.1 红花石蒜不同开花时期植株各部位糖类及蛋白质含量的变化

2.1.1 不同开花时期植株各部位的可溶性蛋白含量变化 不同开花时期红花石蒜花葶内可溶性蛋白含量从出葶期至盛花期显著降低,盛花期至末花期其含量显著增高;而根系中可溶性蛋白含量仅在出葶期至葶快速生长期显著降低,其他时期差异均不显著(图2)。

2.1.2 不同开花时期植株各部分可溶性糖含量变化 由图3可知,开花过程中各器官内可溶性糖含量由高到低依次为鳞茎、花葶和根系。其中,鳞茎和花葶内的可溶性糖含量变化趋势基本一致,均呈先升后降趋势(峰值在葶快速生长期);而根系内的可溶性糖含量变化正好呈相反趋势(先降后升),且于始花期含量最低。此后,其含量显著升高,盛花期后的含量变化不明显。由此可知,红花石蒜的开花过程要消耗大量的可溶性糖。

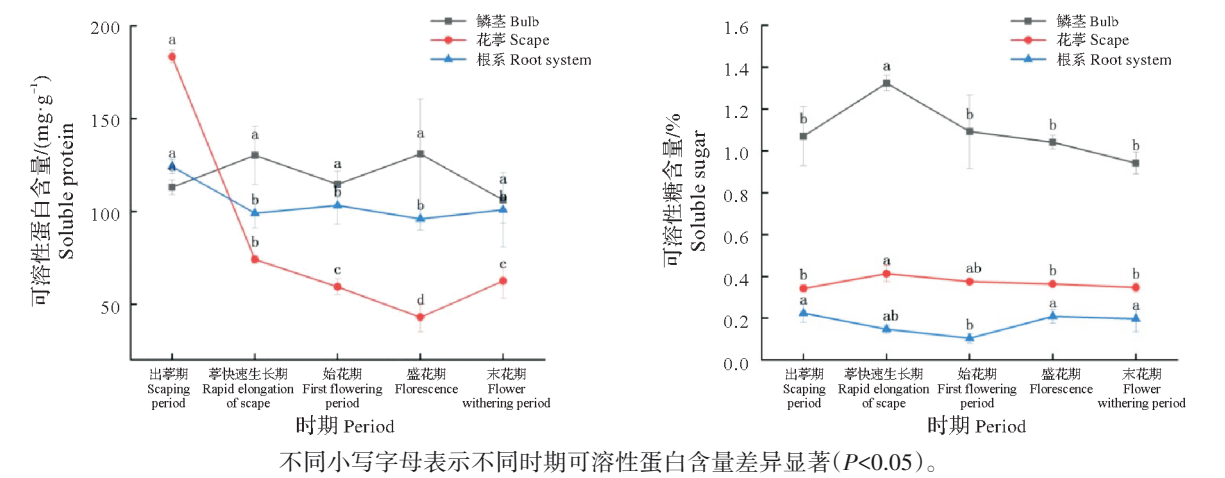


图2 红花石蒜开花过程中的可溶性蛋白含量变化
Fig.2 Changes in the content of soluble protein during the flowering process of *Lycoris radiata*

图3 红花石蒜开花过程中的可溶性糖含量变化
Fig.3 Changes in the content of soluble sugar during the flowering process of *Lycoris radiata*

2.1.3 不同开花时期植株各部位的淀粉含量变化 由图4可知,在红花石蒜开花过程中,鳞茎和花葶中的淀粉含量均明显高于根系,且5个不同时期鳞茎内的淀粉含量差异不显著($P<0.05$),花葶和根系内的淀粉含量变化呈相反趋势。其中,花葶中的淀粉以出葶期最高,除显著高于盛花期外,与其他3个时期相比淀粉含量差异不显著。根系中的淀粉含量以葶快速生长期最高,除与始花期差异不显著外,与其他3个时期相比差异均达显著水平。这说明,在红花石蒜的开花过程中,不是单纯的“耗能”过程,绿色的花葶可能通过光合途径进行了部分能量物质的合成。

2.1.4 不同开花时期植株各部位葡萄糖含量变化 在红花石蒜开花过程中,不同阶段的鳞茎、花葶、根系中的葡萄糖含量均有显著性差异($P<0.05$),且花葶中的葡萄糖含量显著高于根系和鳞茎(图5)。其中,鳞茎和花葶中的葡萄糖含量均呈持续升高趋势,而根系中的葡萄糖含量则总体呈先升后降趋势。此外,花葶和鳞茎中的葡萄糖含量在末花期达到峰值,而根系中的葡萄糖含量则在盛花期最高。以上说明,不同器官中的能源物质的供应优先秩序不同。

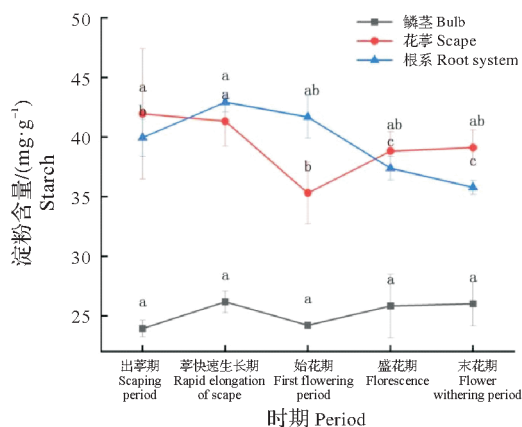


图4 红花石蒜开花过程中的淀粉含量变化

Fig.4 Changes in the content of starch during the flowering process of *Lycoris radiata*

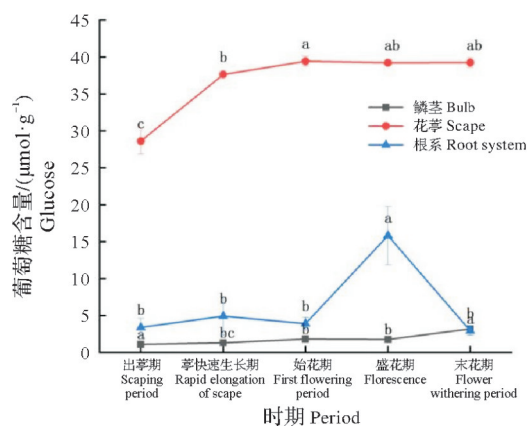


图5 红花石蒜开花过程中的葡萄糖含量变化

Fig.5 Changes in the content of glucose during the flowering process of *Lycoris radiata*

2.1.5 不同开花时期植株各部分果糖含量变化 由图6可知,在红花石蒜的开花过程中,不同时期的鳞茎内果糖含量无显著差异($P<0.05$);在葶快速生长期,花葶内的果糖含量显著高于出葶期、盛花期、末花期。根系内的果糖含量在盛花期最高,其次为末花期,均显著高于其他3个时期。这说明,果糖含量与石蒜花葶和根系的生长密切相关。

2.1.6 不同开花时期植株各部分蔗糖含量变化 由图7可知,在开花过程中,鳞茎、花葶、根系内的蔗糖含量均有显著性变化($P<0.05$)。其中,鳞茎和花葶内的蔗糖含量总体均呈“下降”趋势;而根系中的蔗糖

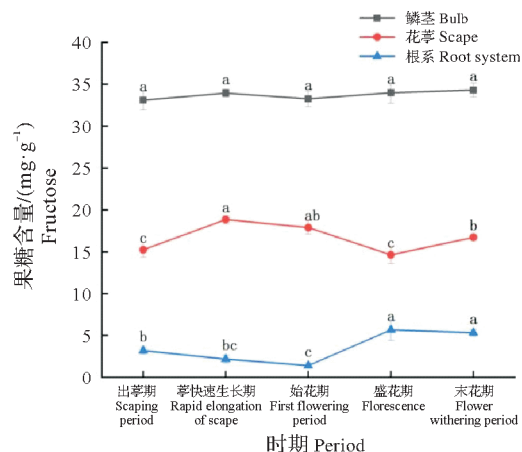


图6 红花石蒜开花过程中的果糖含量变化

Fig.6 Changes in the content of fructose during the flowering process of *Lycoris radiata*

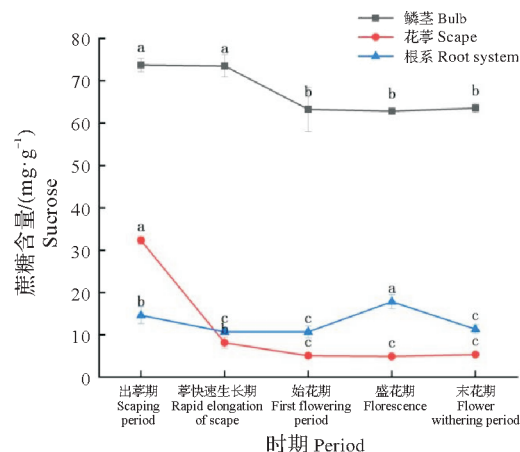


图7 红花石蒜开花过程中的蔗糖含量变化

Fig.7 Changes in the content of sucrose during the flowering process of *Lycoris radiata*

含量则呈“先降后升再降”趋势,且峰值出现在盛花期。另外,从出莖期至莖快速伸长期,花莖内的蔗糖含量急剧下降,根系中的蔗糖也有显著下降。这说明,蔗糖作为主要的能量供应特质与运输形态,其含量变化与红花石蒜的花莖生长显著相关。

综合图2~图7得知,在红花石蒜的开花过程中,鳞茎内的可溶性糖、果糖、蔗糖、可溶性蛋白的含量始终明显高于花莖和根系;而花莖中的葡萄糖和淀粉含量却高于鳞茎和根系。

另外,5个时期的鳞茎内淀粉、果糖和可溶性蛋白质含量的变化均无显著差异($P<0.05$),但蔗糖、葡萄糖以及可溶性糖的含量差异显著(莖快速生长期-始花期);而5个时期花莖和根系内的6种内含物(淀粉、可溶性糖、果糖、蔗糖、葡萄糖和可溶性蛋白质)的含量均有显著变化($P<0.05$)。

2.2 红花石蒜不同部位间的糖类及蛋白质含量比较

2.2.1 在相同开花时期不同部位间的蛋白质含量比较

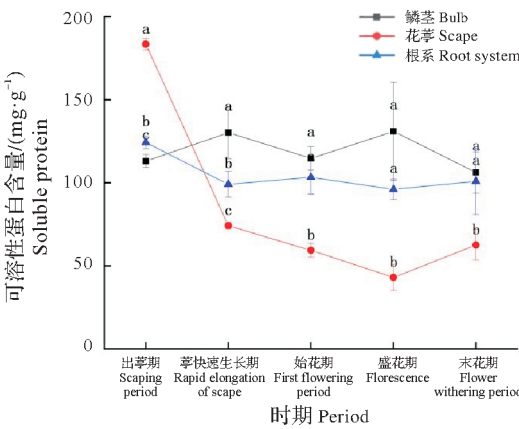
由图8可知,在石蒜开花过程中,不同时期的各个器官(鳞茎、花莖、根系)内的可溶性蛋白含量差异显著($P<0.05$)。其中,除出莖期外,其他4个时期的鳞茎内可溶性蛋白质的含量均显著高于花莖和根系,由大到小依次为鳞茎、根系和花莖。在出莖期,以花莖中的可溶性蛋白质的含量最高,其次为根系,鳞茎最低。以上说明开花过程中的花形态建成和根系的生长所需的可溶性蛋白均由鳞茎提供。

2.2.2 在相同开花时期不同部位间的蛋白质含量比较

由图9可知,在开花的过程中,不同器官在同一时期的可溶性糖含量差异显著($P<0.05$)。其中,每一个时期均表现为鳞茎内的可溶性糖的含量始终显著高于花莖,而花莖中的可溶性糖的含量又显著高于根系。以上说明鳞茎是红花石蒜可溶性糖存储最主要的部位,是开花过程的“营养源”。

2.2.3 在相同开花时期不同部位间的淀粉含量的比较

由图10可知,在同一时期,不同器官(鳞茎、花莖、根系)内的淀粉含量差异显著($P<0.05$)。其中,在5个开花时期,鳞茎中的淀粉含量均显著低于根系和花莖(总体表现于根系>花莖>鳞茎)。在始花期,根系中的淀粉含量显著高于花莖,而在末花期,花莖中的淀粉含量又显著高于根系。这说明,在红花石蒜的开花过程中,需要消耗大量鳞茎中的淀粉来满足地上部的开花与地下部的根系生长;也从侧面证明了在地上部的旺盛生长时(开花期),地下的根系生理也较为活跃。



图中不同小写字母表示不同器官间差异显著($P<0.05$)。

The lowercase letters in the figure indicate significant differences between different position ($P<0.05$).

图8 不同部位可溶性蛋白含量变化
Fig.8 Changes in soluble protein content in different position

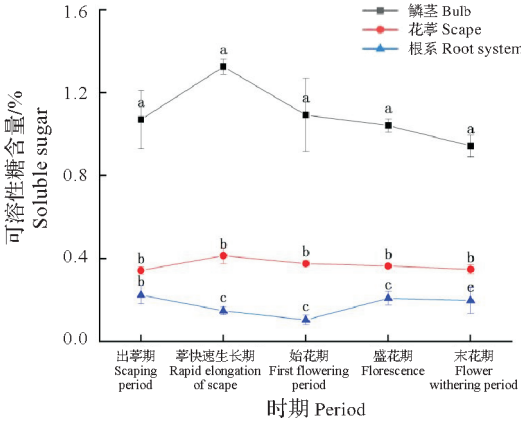


图9 不同部位可溶性糖含量变化
Fig.9 Changes in soluble sugar content in different position

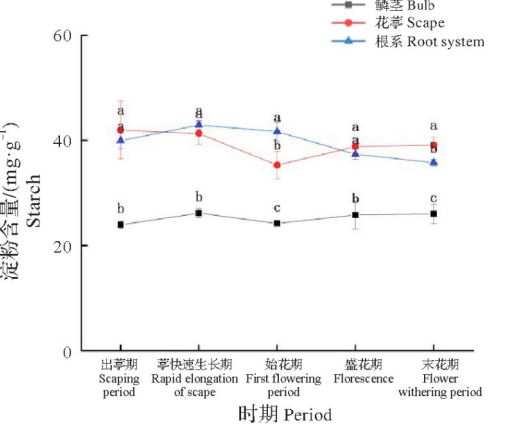


图10 不同部位淀粉含量变化
Fig.10 Changes in soluble starch content in different position

2.2.4 在相同开花时期不同部位间的葡萄糖含量比较 由图11可知,在开花过程中,3个不同器官内的葡萄糖含量差异显著($P<0.05$),葡萄糖含量由大到小依次为花葶、根系和鳞茎。其中,花葶内的葡萄糖含量始终显著高于鳞茎和根系;根系中的葡萄糖含量在花快速生长期至盛花期也显著高于鳞茎,而其他时期无显著差异。这说明,在石蒜开花过程中,绿色的花葶很可能作为光合器官,存在较为旺盛的光合作用,从而使得花葶内快速积累了相对较高含量的葡萄糖。

2.2.5 在相同开花时期不同部位间的果糖含量比较 由图12可知,在红花石蒜的开花过程中,3个不同器官中的果糖含量在同一时期内的差异显著($P<0.05$)。其中,鳞茎内的果糖含量始终显著高于花葶和根系,而花葶中的果糖含量也明显高于根系,但二者的果糖含量无显著差异。这说明,石蒜的开花消耗的主要能量物质不是果糖。

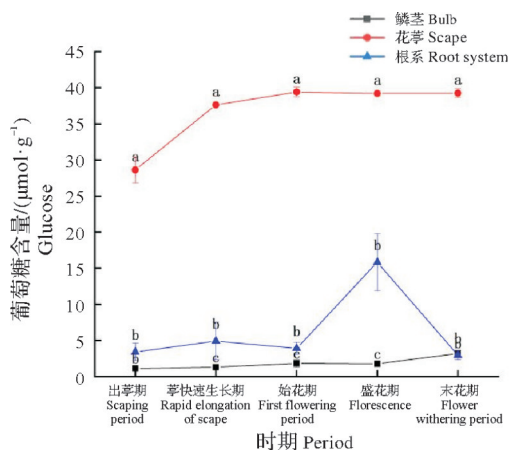


图11 不同部位葡萄糖含量变化

Fig.11 Changes in glucose content in different position

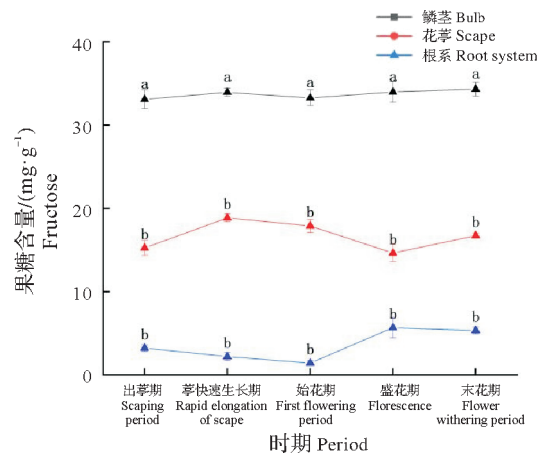


图12 不同部位果糖含量变化

Fig.12 Changes in fructose content in different position

2.2.6 不同部位蔗糖在不同时期的比较 由图13可知,在红花石蒜的开花过程中,3个不同器官中的蔗糖在同一时期内的差异显著($P<0.05$)。其中,鳞茎内的蔗糖含量始终显著高于花葶和根系;而花葶中的蔗糖含量在出葶期显著高于根系,但在盛花期和末花期却显著低于根系。

综上得知,分别在红花石蒜开花的5个不同时期,不同器官(鳞茎、花葶、根系)间的可溶性蛋白、可溶性糖、淀粉、葡萄糖、果糖、蔗糖含量差异显著($P<0.05$)。其中,可溶性糖、果糖、蔗糖、可溶性蛋白质以鳞茎中最高;而葡萄糖含量表现为以花葶中最高,淀粉含量以根系中最高。

2.3 鳞茎内各营养物质含量指标与开花时期的相关性分析

由表1可知,在红花石蒜开花过程中,鳞茎内葡萄糖的含量与开花时期之间呈极显著正相关($r=0.85$, $\text{sig}=0.000$),而蔗糖的含量却与开花时期呈极显著负相关($r=-0.79$, $\text{sig}=0.000$)。这说明,石蒜的开花虽然是一个耗能的过程,且以可溶性糖中的蔗糖消耗最为明显;但同时也有能量的合成过程,主要表现在鳞茎内葡萄糖的大量积累,这可能与花葶的光合及鳞茎内淀粉的水解双重作用有关。

此外,鳞茎内葡萄糖含量与可溶性糖和蔗糖含量均呈显著负相关(相关系数分别为 -0.52 和 -0.56);果糖含量与淀粉含量呈显著正相关($r=0.55$)。这表明,石蒜开花过程中鳞茎作为能源物质被大量消耗的主要是蔗糖,果糖和淀粉含量的变化不大,而葡萄糖含量显著增加。

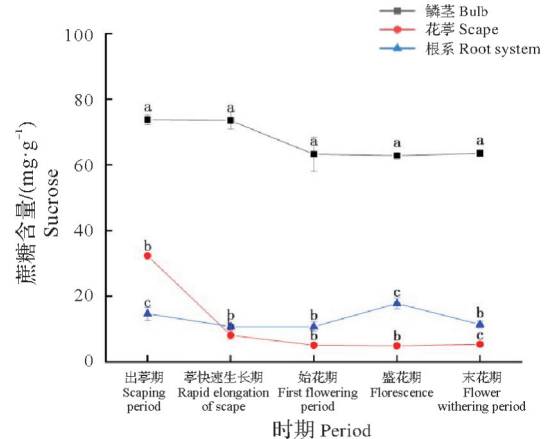


图13 不同部位蔗糖含量变化

Fig.13 Changes in sucrose content in different position

表 1 红花石蒜开花过程中各生理指标间的相关性分析
Tab.1 Correlation analysis between physiological indicators during *Lycoris radiata* flowering

相关系数 Correlation coefficient	时期 Period	可溶性蛋白 Soluble protein	可溶性糖 Soluble sugar	淀粉 Starch	葡萄糖 Glucose	果糖 Fructose	蔗糖 Sucrose
时期 Period	1						
可溶性蛋白 Soluble protein	-0.11	1					
可溶性糖 Soluble sugar	-0.50	0.27	1				
淀粉 Starch	0.34	0.28	0.08	1			
葡萄糖 Glucose	0.85**	-0.31	-0.52*	0.25	1		
果糖 Fructose	0.38	0.40	0.15	0.55*	0.31	1	
蔗糖 Sucrose	-0.79**	0.07	0.39	-0.15	-0.56*	-0.28	1

**表示在 0.01 水平(双侧)上显著相关,*表示在 0.05 水平(双侧)上显著相关。
** Significant correlation at the 0.01 level(bilateral),* Significant correlation at the 0.05 level(bilateral).

3 结论与讨论

3.1 红花石蒜的开花进程与糖分、可溶性蛋白的含量变化密切相关

糖和淀粉是石蒜属植物鳞茎主要的养分转运形式和养分贮藏形式^[20]。其中,非结构性碳水化合物(NSC,主要包括淀粉和可溶性糖,如蔗糖、葡萄糖、果糖等)的含量与鳞茎的大小、部位、植物的发育阶段密切相关^[6]。根据红花石蒜地上部的物候性征,可将其开花过程中划分出薹期、薹快速生长期、始花期、盛花期和末花期 5 个时期。本研究表明,在开花过程中,可溶性糖和果糖含量均以鳞茎最高,花薹次之;葡萄糖的含量则以花薹最高,根系次之,鳞茎最低;而淀粉的含量,以根系中最高;从出薹期至始花期,3 种器官(鳞茎、花薹和根)内的蔗糖含量均急剧下降。另外,根系中的果糖与可溶性糖的含量变化显著,且变化趋势基本一致。这一方面说明,红花石蒜的开花是一个耗能过程,且以蔗糖的消耗为主,其含量变化与石蒜花薹的伸长生长显著相关;另一方面,也从侧面反映了在石蒜的开花过程中,地下根系的生理活动也较为活跃(淀粉含量较高)。

此外,在红花石蒜的开花过程中,红花石蒜鳞茎内的可溶性蛋白的含量变化呈升-降-升趋势。这与番红花^[21]、换锦花^[22]、中国石蒜在花芽分化期以及唐菖蒲^[23]在花朵衰老过程中蛋白质含量变化基本一致。以上说明可溶性蛋白质的含量在一定程度上也是衡量植物代谢活跃程度的重要指标之一^[9]。

3.2 花薹参与了,开花过程中部分能量物质的合成

蔗糖、葡萄糖和果糖等糖类在植物代谢的过程中具有十分重要的作用^[24],其中葡萄糖和蔗糖还可在生物胁迫和非生物胁迫中起到信号调节作用^[25]。本研究表明,在红花石蒜开花过程中鳞茎内果糖与葡萄糖含量总体呈上升的趋势,这与青岛百合(*Lilium tsingtauense*)花开放时的表现基本一致^[26]。然而,在红花石蒜开花过程中,鳞茎内的淀粉与果糖的含量变化不显著,且花薹中的葡萄糖和淀粉含量却始终高于鳞茎和根系。这说明,在石蒜的开花过程中,淀粉的水解强度并不大;另外,在开花过程中,鳞茎内的可溶性糖、果糖、蔗糖、可溶性蛋白的含量始终明显高于花薹和根系。这表明,红花石蒜的开花不是单纯的“耗能”过程,绿色的花薹可能通过光合途径也参与了部分能量物质的合成。这与鲍淳松等^[27]研究发现石蒜属植物在开花结实过程中,其绿色的花薹和果皮部分能进行光合作用的结果一致。

参考文献 References:

- [1] 令狐昱慰,李多伟.石蒜属植物的研究进展(综述)[J].亚热带植物科学,2007,36(2):73-76.
LING H Y W, LI D W. Advances in the research of *Lycoris* [J]. Subtropical plant science, 2007, 36(2): 73-76.
- [2] 江燕,朱炜,章银柯.石蒜属植物资源及其在园林中的应用(综述)[J].亚热带植物科学,2009,38(3):79-82.
JIANG Y, ZHU W, ZHANG Y K. A review on plant resources of *Lycoris* and their landscaping application [J]. Subtropical plant science, 2009, 38(3): 79-82.
- [3] 张兆金.石蒜属植物在园林绿化中的应用研究[J].农村经济与科技,2021,32(21):56-57.
ZHANG Z J. Application of *Lycoris* plants in landscape greening [J]. Rural economy and science-technology 2021, 32(21): 56-57.
- [4] 于海洋.中药石蒜生物碱类抗肿瘤活性研究[J].中国药理学与毒理学杂志,2019,33(9):728.
YU H Y. Study on the antitumor activity of alkaloids of *Lycoris radiata* in traditional Chinese medicine [J]. Chinese journal of pharmacology and toxicology, 2019, 33(9): 728.
- [5] JI Y B, WEI C, XIN G S. The study of chemical composition and pharmacological action of the alkaloid from plants of *Lycoris* Herb [J]. IOP conference series: earth and environmental science, 2017, 100(1): 12045.
- [6] 蔡军火,魏绪英,陈慧婷,等.休眠期石蒜鳞茎NSC分布格局[J].江西农业大学学报,2020,42(6):1159-1166.
CAI J H, WEI X Y, CHEN H T, et al. The distribution pattern of non-structured carbohydrate in dormancy bulbs of *Lycoris radiata* [J]. Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis, 2020, 42(6): 1159-1166.
- [7] CAI J H, FAN J J, WEI X Y, et al. A three-dimensional analysis of summer dormancy in the red spider lily (*Lycoris radiata*) [J]. Hort science, 2019, 54(9): 1459-1464.
- [8] 叶香媛,周文彬.植物果糖激酶研究进展[J].科学通报,2021,66(22):2820-2831.
YE X Y, ZHOU W B. Research advances in plant fructokinases [J]. Chinese science bulletin, 2021, 66(22): 2820-2831.
- [9] 魏钰,张辉,刘娜.激素处理对郁金香开花及其生理的影响[J].分子植物育种,2018,16(10):3343-3348.
WEI Y, ZHANG H, LIU N. Effects of hormone treatments on florescence and physiologica mechanism of tulipa [J]. Molecular plant breeding, 2018, 16(10): 3343-3348.
- [10] 张莹婷,杨秀莲,何岭,等.2种石蒜花芽分化与碳水化合物、抗氧化酶及内源激素变化的关系[J].安徽农业大学学报,2019,46(2):342-349.
ZHANG Y T, YANG X L, HE L, et al. Relationships between flower bud differentiation in two kinds of *Lycoris* and the changes of carbohydrate, antioxidant enzymes and endogenous hormones [J]. Journal of Anhui agricultural university, 2019, 46(2): 342-349.
- [11] 薛璟祺,只艳玲,王顺利,等.五种石蒜属植物的低温耐性研究[J].植物生理学报,2015,51(5):721-728.
XUE J Q, ZHI Y L, WANG S L, et al. Study on low temperture tolerance of five *Lycoris* plants [J]. Plant physiology journal, 2015, 51(5): 721-728.
- [12] 汪仁,徐晟,蒋明敏,等.换锦花和中国石蒜对于干旱胁迫的生理响应[J].西北植物学报,2014,34(10):2041-2048.
WANG R, XUE S, JIANG M M, et al. Physiological response of *Lycoris sprengeri* and *Lycoris chinensis* to drought stress [J]. Acta botanica boreali-occidentalia Sinica, 2014, 34(10): 2041-2048.
- [13] 郭文华,邓波,杨海梅,等.不同光质对石蒜鳞茎生理特性影响的研究[J].安徽农业科学,2015,43(10):13-15.
GUO W H, DENG B, YANG H M, et al. Effects of light qualities on physiological characteristics in bulb of *Lycoris radiata* [J]. Journal of Anhui agricultural sciences, 2015, 43(10): 13-15.
- [14] 魏绪英,陈慧婷,李金峰,等.变温处理对红花石蒜鳞茎生理及开花的影响[J].江西农业大学学报,2019,41(6):1086-1092.
WEI X Y, CHEN H T, LI J F, et al. Effects of alternating temperature on the bulb physiology and flowering of *Lycoris radiata* [J]. Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis, 2019, 41(6): 1086-1092.
- [15] CAI J H, FAN J J, WEI X, et al. Differences in floral development between *Lycoris radiata* and *Lycoris sprengeri* [J]. Science Asia, 2020, 46(6): 271-279.
- [16] 李志娟.萱草花芽分化及二次成花诱导的分子调控机制[D].北京:北京林业大学,2019.
LI Z J. Molecular regulation mechanism of floral bud differentiation and re-fowering induction in *Hemerocallis lilioasphodelus* [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2019.

- [17] 汪晓谦,张延龙,牛立新,等.郁金香花芽分化过程中鳞茎碳水化合物和蛋白质含量的变化[J].植物生理学报,2011,47(4):379-384.
- WANG X Q,ZHANG Y L,NIU L X,et al.Changes of carbohydrate and protein contents in bulbs of *Tulipa gesneriana* L. during flower bud differentiation[J].Plant physiology journal,2011,47(4):379-384.
- [18] 张英杰.国产与进口东方百合‘索邦’种球开花进程与切花品质对比研究[D].北京:北京林业大学,2013.
- ZHANG Y J.Comparison of flowering processes and cut-flower quality of oriental hybrid lily ‘Sorbonne’ cultivated from domestic and imported bulbs[D].Beijing:Beijing Forestry University,2010.
- [19] 张治安,陈展宇.植物生理学实验技术[M].长春:吉林大学出版社,2008.
- ZHANG Z A,CHEN Z Y.Experimental technique of plant physiology[M].Changchun:Jilin University Press,2008.
- [20] 邵京.石蒜鳞茎中淀粉的积累规律与应用基础研究[D].南京:南京林业大学,2010.
- SHAO J.Basic study on accumulation and utilization of starch in bulbs of *Lycoris*[D].Nanjing:Nanjing Forestry University,2010.
- [21] 张衡锋,韦庆翠,张焕朝.番红花花芽分化期显微结构及核酸、可溶性蛋白质量分数的变化[J].东北林业大学学报,2017,45(1):33-36.
- ZHANG H F,WEI Q C,ZHANG H C.Contents of microscopic structure, nucleic acid and soluble protein during flower bud differentiation in *Crocus sativus*[J].Journal of northeast forestry university,2017,45(1):33-36.
- [22] 任佳佳,于磊,王珺,等.换锦花花芽分化过程生理生化变化[J].现代园艺,2009(8):36-38.
- REN J J,YU L,WANG J,et al.Physiological and biochemical changes during flower bud differentiation of *Lycoris sprengeri* [J].Xiandai horticulture,2009(8):36-38.
- [23] 于凤鸣.唐菖蒲开花过程中的部分生理生化变化[J].河北农业技术师范学院学报,1999,13(2):41-43.
- YU F M.Some physiological and biochemical changes in the flowering of *Gladiolus hybrids* flower[J].Journal of Hebei agro-technical teachers college,1999,13(2):41-43.
- [24] SJEFF S.Sugar-induced signal transduction in plants[J].Annual review of plant physiology & plant molecular biology,2000(51):49-81.
- [25] KEUNEN E,PESHEV D,VANGRONSVELD J,et al.Plant sugars are crucial players in the oxidative challenge during abiotic stress:extending the traditional concept[J].Plant cell & environment,2013,36(7):1242-1255.
- [26] JIANG X,CHI X,LI W,et al.Cellular patterns and metabolic changes during tepal development in *Lilium tsingtauense*[J].Turkish journal of botany,2019,43(3):308-319.
- [27] 鲍淳松,张鹏翀,张海珍,等.长筒石蒜生物量构成和养分质量分数季节动态[J].东北林业大学学报,2012,40(9):34-38.
- BAO C S,ZHANG P C,ZHANG H Z,et al.Seasonal changes of biomass allocation and micronutrient contents in *Lycoris longituba*[J].Journal of northeast forestry university,2012,40(9):34-38.