

百合育种技术研究进展

韩 焯, 杨柳燕, 陈敏敏, 李 心, 杨云尧, 张永春

(上海市农业科学院林木果树研究所, 上海 201403)

摘要: 百合(*Lilium* spp.)是多年生球根草本植物,包括观赏、食用和药用百合,具有较高的经济价值。百合遗传背景复杂、杂合度高、远缘杂交不亲和,且传统杂交育种周期长、育种精度低,难以快速高效地培育目标品种。目前,包括现代杂交育种、诱变育种、倍性育种、体细胞杂交育种和基因工程育种在内的现代育种技术均已在百合中应用。本文总结了百合杂交育种中远缘杂交不亲和的克服方法,诱变育种中的诱变条件,倍性育种中多倍体育种和单倍体育种主要采取的技术手段,体细胞杂交育种原生质体分离纯化和杂交的条件以及基因工程育种中百合遗传转化体系和基因编辑体系的研究进展。在此基础上,列举了不同百合育种方法和技术的研究案例,分析了不同育种技术面临的问题,并展望了百合育种技术的进一步发展和应用前景,旨在为未来百合育种技术及其应用的研究提供有价值的参考,并为更多百合新品种的创制提供依据。

关键词: 百合(*Lilium* spp.); 育种技术; 研究进展

Research Progress of the Techniques Applicable in Lily Breeding

HAN Xin, YANG Liuyan, CHEN Minmin, LI Xin, YANG Yunyao, ZHANG Yongchun

(Forestry and Fruit Tree Research Institute, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201403)

Abstract: *Lilium* spp. are perennial bulbous herbs that include ornamental, edible, and medicinal lilies all with high economic value. Since Lily is identified with complex genetic background, high heterozygosity, incompatibility in distant hybridization, long cycle of traditional cross breeding as well as low breeding accuracy, it is difficult to breed for new varieties. These modern breeding techniques, including crossbreeding, mutation breeding, polyploidization breeding, protoplast fusion breeding, and genetic engineering, have been applied in lily. This article reviews and summarizes the methods for overcoming the barriers of distant hybridization in lily hybrid breeding, the treatments in mutation breeding, the technical approaches in polyploidization breeding and haploid breeding, the methods in protoplast isolation and fusion in protoplast fusion breeding, and the advances in lily genetic transformation and editing. In addition, several examples in lily breeding methods and techniques are listed, and the problems in techniques are proposed. The future development and application prospects in lily breeding technologies are discussed. This article aims to provide insights for future research on lily breeding technologies and their applications in breeding of lily varieties.

Key words: *Lilium* spp.; breeding technology; research progress

百合(*Lilium* spp.)是百合科(*Liliaceae*)百合属(*Lilium*)多年生草本球根植物的统称,具有观赏、食用和药用等多种经济价值。因其优雅别致,色彩丰

富,幽香袭人,百合花被誉为“云裳仙子”,受到人们的喜爱。目前,百合已被广泛应用于园林造景、盆花和鲜切花的生产,成为世界五大切花之一^[1]。百

收稿日期: 2023-10-16 网络出版日期: 2024-01-15

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20231016002>

第一作者研究方向为球根花卉细胞工程育种, E-mail: hanxin@saas.sh.cn

通信作者: 张永春, 研究方向为园林植物种质创新与花卉栽培与生理, E-mail: saasflower@163.com

基金项目: 上海市中央引导地方科技发展资金项目(YDZX20223100003004); 上海市专业技术服务平台能力提升项目(21DZ2292300); 上海市现代农业产业技术体系项目([2023]第8-07号)

Foundation projects: Shanghai Local Science and Technology Development Fund Program Guided by the Central Government (YDZX2022 3100003004); Shanghai Professional Technical Service Platform Capability Improvement Project (21DZ2292300); Agriculture Research System of Shanghai, China ([2023]8-07)

合的地下鳞茎由数百片鳞片合抱而成,寓意“百年好合”、“百事合意”,同时也是食用和药用的主要部分。百合的食用历史可以追溯到南朝时期^[2],因其富含淀粉,常被应用于点心和菜肴的制作^[3]。百合也是一味传统中药,主要涉及卷丹(*L. lancifolium*)等百合品种,《本草纲目》中记载其具有润肺止咳、清心安神等功效^[4]。我国是世界百合属植物的自然分布中心^[5],起源于我国的百合有47种和18个变种,占世界百合属植物的一半以上^[6]。为了更好地保护百合种质、开发百合新品种,近年来许多科技工作者围绕百合的观赏性、食用品质和抗逆性进行了大量的育种工作,包括杂交育种、诱变育种、倍性育种、体细胞杂交育种和基因工程育种等。本文综述了上述技术的发展和应用情况,为后续百合育种工作提供参考。

1 杂交育种

杂交育种是百合新品种选育的主要途径。育种目标主要包括改良花型花色花香、培育多功能兼用型以及提高百合抗逆性等方面^[7]。百合属的分类,最早由Comber^[8]根据15个形态指标将百合分成7大类群。在此基础上,众多研究者基于各种分子标记,对其中具有争议的部分进行了修改^[9-12]。英国皇家园艺协会将百合各个栽培品种和其原始亲本与杂种按照遗传衍生关系分为9大类,是目前百合属较为通用的分类关系^[13],其中广泛栽植的百合品系主要包括4个类群及其杂交种:亚洲百合(A, Asiatic)、麝香百合/铁炮百合(L, Longiflorum)、长筒百合/喇叭百合(T, Trumpet)和东方百合(O, Oriental)。近年来,随着育种技术的发展,百合类群间的远缘杂交种,如LA(*longiflorum*/Asiatic hybrids)、LO(*longiflorum*/Oriental hybrids)、OA(Oriental/Asiatic hybrids)、OT(Oriental/Trumpet hybrids),综合了不同类群的特点,逐步成为优质的商业推广品种。由于不同品系间亲缘关系较远,百合不同的组间或品种群之间杂交通常比较困难,杂交不亲和的水平在不同组合之间具有不同的表现,产生不亲和的原因也不尽相同,如山百合(*L. auratum*)×湖北百合(*L. henryi*)存在受精后障碍导致杂交不亲和,而鹿子百合(*L. speciosum*)×湖北百合的杂交不亲和兼有受精前障碍和受精后障碍^[14]。目前,根据百合杂交不亲和障碍的不同成因,育种者主要采取切割柱头、蒙导花粉、柱头涂抹处理、蕾期授粉、延迟授粉、正反交和胚挽救等技术来克服杂交不亲和性带来

的杂交困难^[15-16]。

百合受精前障碍表现为花粉不萌发或花粉管生长受阻,蕾期授粉和延迟授粉等授粉技术是克服受精前障碍的重要方法^[17-18]。舒珂等^[19]利用蕾期授粉、正常授粉、延迟授粉、切割柱头授粉等方式将3个观赏百合与母本卷丹百合杂交,结果发现索邦百合蕾期授粉的卷丹结实率最高,能够有效克服杂交不亲和的问题。在中国部分野生百合自交和组内及组间杂交亲和性研究中,大多数杂交组合的延迟授粉比切割柱头可更有效地克服受精前障碍^[20]。也有研究表明,同一种技术在不同组合间的效果差异巨大,切割花柱法在东方百合、OT杂交种百合与白天堂的杂交中有促进作用,而在亚洲百合与白天堂的杂交中反而起到抑制作用^[21]。此外,由于百合杂交组合存在单侧不亲和的问题,也有报道通过正反交技术^[22-23],再结合切割柱头授粉法来获得特定亲本组合的杂交子代^[24]。

百合受精后障碍通常表现为种胚发育不良或中途败育,常与受精前障碍同时存在。百合的胚挽救工作是克服百合受精后障碍最有效的方法^[14]。不同百合杂交后代的胚挽救时机(授粉后天数)有差异,和杂交组合、挽救方式有关^[25]。研究表明亚洲百合栽培品种杂交40~50 d后的杂种幼胚发育较好,萌发率也较高,最适于胚培养^[26]。即使是同一组合,杂交方向也可能导致最佳挽救时机存在差异,如*L. concolor*×*L. longiflorum*杂交组合,20 d的离体子房切片挽救效果好,而反交组合中则是25 d的挽救效果更好^[27]。挽救方式也是影响挽救时机的重要因素,在不同O杂种系的杂交组合中,30 d胚龄的幼胚更适合子房切片培养,而60~75 d胚龄的幼胚则更适合进行胚培养^[28]。

不同百合品种的杂交亲和性主要受到遗传背景的影响,针对不同的杂交组合,需要采取相应的技术才能更好地解决杂交不亲和的问题。李润根等^[29]建立了一套龙牙百合(*L. brownie* var. *viridulum*)和兰州百合(*L. davidii* var. *unicolor*)远缘杂交杂种后代的胚挽救及增殖技术,针对性地为食用百合育种提供了支持。百合杂交育种中胚挽救技术的发展,也为百合有性多倍化工作奠定了基础。有研究者基于二倍体和四倍体百合,利用胚挽救技术创制了无花粉的三倍体百合杂种^[30]。同样,基于胚挽救技术,利用百合胚囊分裂的特殊性质,创制百合非整倍体也是目前培育百合新品种的新机会。百合产生的贝母型胚囊使百合胚囊中极核的倍性始终

为体细胞的两倍,与减数分裂是否正常无关。而整倍体极核(胚乳)较非整倍的发育更好,所以通常减数分裂异常的远缘杂交 F_1 或三倍体能够作为母本与适合的二倍体或四倍体杂交获得非整倍体百合^[15,31]。有研究者以三倍体OT百合为母本,二倍体东方百合为父本进行杂交,利用胚挽救得到15个非整倍体的杂交子代幼苗^[32]。

现阶段百合中仍然缺乏普适性的克服杂交不亲和的手段,不同杂交组合的亲亲和改良方式需要科研工作者进行实验评估,这不仅增加了育种周期,也不利于高效整合百合的优异性状。

2 诱变育种

诱变育种通过人为方式提高植物发生突变的频率,由于突变不定向,大多数为有害突变。近10年百合诱变育种工作开展较多,常用方法包括物理诱变(例如 ^{60}Co - γ 射线)和化学诱变(例如甲基磺酸乙酯EMS和叠氮化钠 NaN_3)等。

^{60}Co - γ 射线在百合鳞茎的诱变中有着广泛的应用。11个百合主要栽培品种的辐照诱变研究表明,拔节株率可以代表百合辐照敏感性,西伯利亚(Siberia)和卡莎布兰卡(Casablanc)的半致死剂量为5 Gy左右,索邦(Sorbonne)为3 Gy,欧宝(Lombardia)为1 Gy^[33]。以湖南龙山卷丹百合为材料,朱校奇等^[34]成功诱导出药食兼用型百合突变株,结果表明 ^{60}Co - γ 射线辐射诱变卷丹百合有明显效果,适宜诱变剂量为2 Gy,并获得1株优良卷丹百合变异株。李丽辉等^[35]、胡瑶等^[36]在4个百合原种中开展了类似的辐照实验,发现金百合(*L. bosniacum*)、湖北百合、岷江百合(*L. regale*)和卷丹百合的适宜辐射剂量分别为2~4 Gy、2 Gy、2 Gy和2~3 Gy。有研究表明,水杨酸、谷胱甘肽和褪黑素等辐照保护剂的组合、浓度对不同百合品种、不同器官都有保护作用,但保护效果存在差异^[37]。此外,用不同剂量的 ^{60}Co - γ 射线处理3个百合品种的中层鳞片薄切片,发现再生不定芽出现了变异,且当代鳞茎长成的植株也表现出诱变效应。值得注意的是,鳞片薄切片的适宜辐照剂量相比鳞茎材料的普遍偏低,不同品种敏感性也存在差异^[38]。Xi等^[39]研究了 ^{60}Co - γ 射线对麝香百合小球粒级薄细胞层不定芽形成的影响,并利用ISSR分子标记进行DNA指纹鉴定,鉴定形态突变体间的遗传变异,7条ISSR引物的遗传变异频率达到36.06%。

甲基磺酸乙酯(EMS, ethyl methane sulfonate)是一种常用的化学诱变剂,能诱发产生高密度的系列等位基因点突变。用 NaN_3 与EMS处理湖北百合鳞片愈伤组织,并以盐胁迫环境进行筛选,结果表明3 mmol/L的 NaN_3 处理3 h达半致死,诱变率为46.7%,使用0.4% EMS再次诱变3 h达半致死,诱变率为53.3%;筛选出的湖北百合新陈代谢水平较高,表现出对盐胁迫的适应性^[40]。Keykha等^[41]首次用ISSR分子标记鉴定了EMS诱变百合鳞片得到的突变体,认为较高浓度的EMS诱变效果更好,且ISSR标记对遗传变异的检测效率高,有利于遗传变异的早期选择。郭思雨^[42]以获得耐盐碱和观赏性兰州百合为目标,利用EMS诱变处理百合鳞片,通过ISSR分子标记技术鉴定突变株,结果表明,0.8% EMS处理兰州百合鳞片2 h为其半致死剂量;从诱变的400株兰州百合中筛选得到3株耐盐碱突变体。金鸽等^[43]研究了不同浓度EMS对岷江百合干种子和沙藏种子萌发的影响,获得了岷江百合最佳的EMS诱变条件,即用0.4%的EMS处理干种子4 h,处理沙藏种子2 h较为适宜。

百合的诱变育种工作起步较晚,由于诱变的随机性,目前百合的诱变育种主要是对诱变条件的摸索以及诱变材料的鉴定和评价。这些结果为大规模开展百合诱变工作,建立突变体库提供了理论依据。

3 倍性育种

3.1 多倍体育种

多倍体植物含有多套染色体组,一般在组织和器官上都表现出明显的巨大性,表现为茎秆粗壮、叶片宽厚、表面粗糙、叶色加深、花大色艳、重瓣性加强等,对于观赏价值的提升有明显的作用。天然的多倍体植物不易获得,百合的多倍体主要通过有性多倍化和无性多倍化两种路径获得。百合的有性多倍化在杂交育种工作中已经进行了归纳,主要是基于百合减数分裂异常和倍性间杂交^[15]。而无性多倍化则需要有丝分裂抑制剂的辅助下综合诱导产生^[44]。目前百合多采用化学试剂如秋水仙素、除草剂氨基磺灵(Oryzalin)等诱导百合种子、愈伤组织、鳞茎(片)等材料得到多倍体百合,并利用原位杂交技术、流式细胞检测技术和根尖染色体制片等方式鉴定其倍性(表1)。

表 1 百合的多倍化及倍性鉴定

Table 1 Polyploidy and polyploid identification of lily

类型 Type	植物组织 Tissue	化学试剂 Chemical reagent	最适浓度 Optimal concentration	处理时间 (h) Time	加倍率(%) Induction rate	倍性鉴定方法 Methods of polyploid Identification	参考文献 References
东方百合 <i>L. Oriental</i> 'Con. Amore'	幼嫩花芽	秋水仙素	0.1%	72	9.5	根尖染色体计数	[45]
东方百合 <i>L. Oriental</i> 'Acapulco'					25.8		
亚洲百合波莉安娜(A) <i>L. hybrida</i> var. <i>polyanna</i> (A)	鳞茎	氨磺灵	0.001%	6	1.1	根尖染色体计数	[46]
兰州百合 <i>L. davidii</i> var. <i>unicolor</i>	鳞片	秋水仙素	0.1%	24	60	根尖染色体计数	[47]
山丹 <i>L. pumilum</i>	鳞茎	秋水仙素	0.04%	24	—	根尖染色体计数和 流式细胞术	[48]
		氨磺灵	0.01%	24	—		
		氨磺灵	0.006%	48	—		
泸定百合 <i>L. sargentiae</i>		秋水仙素	0.02%	48	—		
		氨磺灵	0.01%	24	—		
		氨磺灵	0.006%	48	—		
崂山百合 <i>L. tsingtauense</i>		秋水仙素	0.04%	48	—		
		氨磺灵	0.01%	24	—		
		氨磺灵	0.006%	48	—		
杂交百合(A) Lily hybrid(A)	小鳞茎	氨磺灵	0.003%	4	19	荧光原位杂交技术	[49]
		氨磺灵	0.005%	4	23		
细叶百合 <i>L. pumilum</i>	种子	秋水仙素	0.1%	24	30	根尖染色体计数	[50]
淡黄花百合 <i>L. sulphureum</i>	2年生种球 新芽	秋水仙素	0.15%	48	16.67	根尖染色体计数	[51]
朝鲜百合 <i>L. amabile</i>	小鳞茎	秋水仙素	0.1%	48	50	根尖染色体计数	[52]
湖北百合 <i>L. henryi</i>	鳞片	秋水仙素	0.1%	48	20	根尖染色体计数	[53]
大花卷丹 <i>L. leichtlinii</i> var. <i>maximowiczii</i>	小鳞茎	秋水仙素	0.2%	9	50	根尖染色体计数 流式细胞术	[54]
条叶百合 <i>L. callosum</i>	小鳞茎	秋水仙素	0.1%	48	100	根尖染色体计数	[55]
紫斑百合 <i>L. nepalense</i>	丛生芽	秋水仙素	0.3%	浸泡 12 h	10	根尖染色体计数	[56]
		秋水仙素	0.7%	混培	46.67		
有斑百合 <i>L. concolor</i> var. <i>pulchellum</i>	种子	秋水仙素	0.1%	36	44.43	根尖染色体计数 流式细胞术	[57]
杂交百合(FO) Lily hybrid(FO)	小鳞茎	秋水仙素	1.25 mmol/L	24	51.05	根尖染色体计数 流式细胞术	[58]
细叶百合 <i>L. pumilum</i>	胚性愈伤	秋水仙素	0.1%	24	48	根尖染色体计数	[59]
兰州百合 <i>L. davidii</i> var. <i>unicolor</i>	胚性愈伤	秋水仙素	0.1%	24	57.14	根尖染色体计数	

表 1 (续)

类型 Type	植物组织 Tissue	化学试剂 Chemical reagent	最适浓度 Optimal concentration	处理时间 (h) Time	加倍率(%) Induction rate	倍性鉴定方法 Methods of polyploid Identification	参考文献 References
轮叶百合 <i>L. distichum</i>	体细胞胚 鳞片	秋水仙素	0.05% 0.1%	48 24	28.57 25	根尖染色体计数	[60]
垂花百合 <i>L. cernuum</i>	体细胞胚 鳞片	秋水仙素	0.05% 0.05%	24 48	23.08 20	根尖染色体计数	
东方百合 <i>L. Oriental 'Sorbonne'</i>	胚性愈伤	秋水仙素	0.5 mg/L	24	12.14	根尖染色体计数 流式细胞术	[61]
岷江百合 <i>L. regale</i>	鳞片	秋水仙素	0.01%	24	27.3	根尖染色体计数	[62]
渥丹 <i>L. concolor</i>	种子	秋水仙素	0.05%	48	20	根尖染色体技术	[63]
杂交百合黄精灵(OT) Lily hybrid OT Yelloween	鳞片	秋水仙素	0.1%	48	56	根尖染色体计数	[64]
兰州百合 <i>L. davidii</i> var. <i>unicolor</i>	鳞片	秋水仙素	0.025%	24	33.33	根尖染色体计数 流式细胞术	[65]
南川百合 <i>L. rosthornii</i>	种子	秋水仙素 氨基磺灵	0.05% 0.01%	36 24	27.78 22.22	根尖染色体计数 流式细胞术	[66]
岷江百合 <i>L. regale</i>	鳞片 种子	秋水仙素	0.025% 0.1%	2 36	16.67 12.00	根尖染色体计数 流式细胞术	[67]
杂交百合(FA) Lily hybrid(FA)	小鳞茎	秋水仙素	0.05%	-	-	根尖染色体计数 流式细胞术	[68]

括号内为百合杂交种的亲本类群,A指亚洲百合,L指麝香百合/铁炮百合,T指长筒百合/喇叭百合,O指东方百合;-表示数据不明,下同
Data in parentheses indicates the parental groups of hybrid lilies, where A stands for Asian lilies, L stands for Longiflorum lilies, T stands for Trumpet lilies, and O stands for Oriental lilies;- indicates data is unknown, the same as below

近年来,国内外研究者对不同百合品种的多倍体诱导条件进行了探索,并对诱导得到的材料进行了倍性鉴定。利用山丹(*L. pumilum*)、泸定百合(*L. sargentiae*)、崂山百合(*L. tsingtauense*)、玫红百合(*L. amoenum*)以及部分百合杂交子代等材料,陆续开展了使用氨基磺灵作为有丝分裂抑制剂进行的多倍化试验,证实了氨基磺灵应用于百合染色体加倍的有效性,并在个别品种上有优于秋水仙素的效果^[46,48-49,66]。此外,其他的百合多倍体诱导仍使用秋水仙素为诱导试剂(表1)。诱导材料主要包括百合鳞片、小鳞茎和种子,也有部分研究采用了胚性愈伤/体细胞胚或芽(花芽)。其中,Wu等^[45]通过加倍花芽得到二倍体配子,再杂交得到的三倍体百合有着较明显的生长优势。因为在常见的体细胞有丝分裂多倍化过程中,同源染色体会优先配对,异源染色体之间不会发生基因重组,而以配子为材料的减数分裂多倍化中异源基因组间能发生重组,很容易实现遗传变异,为商业品种的选育拓宽选择基

础。不同百合材料最适的秋水仙素处理浓度和时间有较大的差异,诱导效率也有明显的不同,表现出基因型依赖性。

为了促进百合多倍体的早期高效鉴定,张锡庆等^[57]建立了野生有斑百合(*L. concolor* var. *pulchellum*)多基因型种子离体多倍体诱导方法和多倍体鉴定技术,在形态学上以下胚轴膨大作为早期筛选指标。Wang等^[66]在利用秋水仙碱和氨基磺灵诱导南川百合(*L. rosthornii*)多倍体时,也发现了下胚轴肿胀与百合的多倍化呈显著正相关。除了形态学指标,百合多倍体的倍性鉴定主要依靠根尖染色体计数和流式细胞术,也有部分报道采用了更为准确的荧光原位杂交技术(FISH, fluorescence *in situ* hybridization)^[49]。在百合多倍体的稳定性上,孙红梅等^[59]进一步使用简单序列重复区间(ISSR, inter simple sequence repeat)分子遗传标记对由体细胞胚发生途径产生的二倍体和多倍体再生植株进行遗传分析,发现二倍体植株遗传较稳定,而多倍体植株均发生遗传变异,其

中细叶百合和兰州百合遗传变异率分别为15.48%和9.75%。以上研究结果为其他百合的多倍体诱导鉴定体系提供了参考。

随着百合多倍体诱导技术的不断完善,一些育种工作者已经成功培育出多倍体百合新品种。盖美竹^[69]对细叶百合和兰州百合的体细胞胚为基础诱导获得的2个百合的四倍体种质进行ISSR的检测,结果表明人工诱导加倍导致了植株的表型发生改变,且多倍体植株优良性状稳定遗传的概率较高。雷美艳等^[70]诱导获得了3个稳定的卷丹变异株系,为染色体在5倍到6倍之间的非整倍型嵌合体,其中渝百合1号(*L. lancifolium* 'Yu Baihe No.1')综合性状较优,具有较强的市场竞争力。张震林等^[71]通过秋水仙素诱导LO百合新希望(*Lilium* 'xinxiwang')的四倍体,再与二倍体东方百合杂交,获得了具有高度遗传稳定性的异源三倍体百合。最近,日本研究者Yamagishi等^[72]在含秋水仙碱的培养基中对大花卷丹进行多倍体诱导,得到的四倍体材料开花时间早、叶片宽、花被片大,鳞茎鲜重较二倍体增加25%且对葡萄孢菌病的耐受性更高。

北京林业大学贾桂梅团队在百合多倍化方面也开展了较为深入的研究。对南川百合、川滇百合(*L. primulinum* var. *orchraceum*)和岷江百合等原种进行多倍化,以充分提高百合原种的抗逆性,提升其潜在的育种价值^[57,66,73];对FO、FA(F为新铁炮百合*L. formolongi*)百合种间杂交种进行多倍化,以恢复其F₁的可育性^[68,74]。在得到多倍体植株的基础上,该团队进一步研究了多倍化对百合形态、光合特性和蔗糖代谢等方面的影响,发现四倍体百合在形态上更加粗壮,且叶片中的叶绿素含量显著增加,对光能的获取效率更高;在蔗糖代谢方面,四倍体百合在发育过程中还具有更高的非结构性碳水化合物含量,蔗糖代谢相关基因在多倍体中的表达量更高^[68,74]。

目前,不同多倍体的诱导方式已经在不同的百合中得到了实践,百合的多倍化诱导能产生强生长势的新种质,为杂交育种提供多样性的遗传资源,还具有恢复F₁可育性的作用,具有重要的应用价值。

3.2 单倍体育种

单倍体育种作为杂交育种的补充,能够显著提高植物育种效率。发展单倍体育种能够快速得到纯合基因型百合,显著提高百合育种和基础研究效率。百合单倍体育种主要是以花药(小孢子)和胚

珠(大孢子)为单倍体育种材料,最早于20世纪90年代在麝香百合等材料中开始运用^[75]。韩秀丽等^[76]基于新铁炮百合的小孢子发育过程,建立其花药愈伤组织诱导体系,并成功得到单倍体百合植株,较正常二倍体植株纤弱。Han等^[77]对台湾百合(*L. formosanum*)的花药进行离体培养,得到的单倍体植株经秋水仙素处理恢复成二倍,并监测了这些单倍体和纯合二倍体百合的倍性稳定情况,发现5个花药愈伤系中的2个保持在单倍体水平,2个变成了二倍体,另外1个是由单倍体、二倍体和三倍体细胞组成的混合倍体群体。通过花药愈伤得到的单倍体植株表现较差,花和叶都比双单倍体小,在单倍体植株中观察到减数分裂异常和不育花粉;双单倍体植株具有正常的花和叶片,与二倍体植株相似,但花粉粒仍然是不育的^[77]。袁素霞等^[78]对1个百合野生种和3个杂种系百合的未授粉子房进行离体培养,发现开花前一天是取材最佳时期,不同基因型适用不同培养基,添加2 mg/L 2,4-二氯苯氧乙酸(2,4-D)+2 mg/L 6-苄氨基嘌呤(6-BA)或细胞分裂素KT能够促进百合未授粉子房的胚胎发育。Zhai等^[79]从‘索邦’的未授粉子房共获得87株再生植株,通过根尖染色体技术鉴定20株的染色体倍性,其中8株为单倍体,11株为二倍体,1株为非整倍体,单倍体植株生长势相比正常植株弱小。

在百合中,利用花药进行的单倍体诱导在培养过程中易受花药壁、药隔及其他组织的影响,使再生困难且耗时,而从胚珠再生单倍体则相对容易,不过,仍然需严格把握花药或未授粉子房的发育时间,才能尽可能减少非单倍体的产生,最适宜的发育时间在不同百合种中可能存在差异^[79]。报道的单倍体百合植株均表现为生长弱勢,且加倍得到的双单倍体依旧存在花粉不育的问题^[77]。总体上,百合单倍体诱导的相关报道还较少,相关研究需进一步深入。

4 体细胞杂交育种

体细胞杂交是产生遗传变异的重要来源,其导致的变异被称为体细胞无性系变异。在细胞质原生质体融合中,原生质体可以完全或部分融合来自不同品种或种或属的体细胞,以此分为对称融合与非对称融合^[80]。百合中的体细胞杂交工作已有开展,但进展缓慢。据报道,百合中有多个品种已经建立原生质体分离体系^[81-91](表2),为不同品种的体细胞杂交奠定了基础。

表2 百合原生质体分离条件

Table 2 Isolation conditions of lily protoplasts

类型 Type	组织材料 Tissue	酶组合 Enzyme combination	渗透压 Osmotic pressure concentration	酶解时间(h) Enzymatic hydrolysis time	产量 Yield	活力 (%) Viability	培养方法 Cultural method	参考文献 References
岷江百合 <i>L. regale</i> Wilson.	组培鳞茎	2.0% 纤维素酶 0.1% 果胶酶 0.5% 离析酶	山梨醇 140 g/L	6	7.17×10^5 /g	70.6	液体浅层 培养	[81]
龙牙百合 <i>L. longiflorum</i> Thunb.	40 d 小鳞茎	1.0% 纤维素酶 1.0% 果胶酶	-	3	6.60×10^6 /mL	88	-	[82]
东方百合伯尼尼 <i>L. bernini</i>	叶片	2.0% 纤维素酶 0.1% 果胶酶 0.5% 离析酶	甘露醇 0.6 mol/L	2	8.9×10^6 /mL	86.9	-	[83]
东方百合索邦 <i>L. oriental</i> 'Sorbonne'	胚性愈伤	2.0% 纤维素酶 0.5% 离析酶 0.05% 果胶酶	甘露醇 0.6 mol/L	12	4.00×10^5 /mL	52	看护培养	[84]
东方百合索邦 <i>L. oriental</i> 'Sorbonne'	幼叶	2.0% 纤维素酶 0.5% 离析酶	山梨醇 0.4 mol/L	4	1.39×10^6 /g	-	-	[85]
	愈伤组织	2.0% 纤维素酶 0.5% 离析酶 0.05% 果胶酶			1.21×10^6 /g	-	液体浅层 培养	
卷丹百合 <i>L. lancifolium</i> Thunb.	再生苗 小鳞片	1.5% 纤维素酶 1.0% 果胶酶	-	2.5	5.30×10^6 /mL	85	-	[86]
龙牙百合 <i>L. brownie</i> var. <i>viridulum</i> Baker								
山丹 <i>L. pumilum</i> DC.	愈伤组织	1.5% 纤维素酶 0.5% 果胶酶	甘露醇 0.12 g/mL	6	3.46×10^5 /mL	39.17	-	[87]
莉黛柏蕊百合 <i>L. ledebourii</i> (Baker) Boiss	幼叶	4.0% 纤维素酶 1.0% 果胶酶	甘露醇 0.7 mol/L	24	6.65×10^6 /g	-	-	[88]
麝香百合 <i>L. longiflorum</i> Overig	愈伤组织	2.0% 纤维素酶 0.1% 果胶酶 0.5% 离析酶	甘露醇 0.5 mol/L	4	7.28×10^4 /g	-	-	[89]
东方百合天鹅 <i>Lilium</i> \times <i>formolongi</i> cv. Hakucho	悬浮细胞	4.0% 纤维素酶 0.5% 离析酶 0.1% 果胶酶	山梨醇 0.9 mol/L	2	-	-	看护培养	[90]
日本百合 <i>L. japonicum</i>								[91]

产量指单位质量植物组织或单位体积缓冲液中百合原生质体的数量,不同实验统计方式不同。活力指分离的百合原生质体中活性细胞占全部细胞的百分比,表示原生质体状态

Yield refers to the quantity of lily protoplasts per unit mass of plant tissue or per unit volume of buffer solution, and different experimental statistical methods may vary. Vitality refers to the percentage of viable cells in the separated lily protoplasts relative to the total number of cells, indicating the state of the protoplasts

目前,百合体细胞杂交主要通过电融合与化学融合两种方式进行。Horita等^[92]通过电融合,将东方百合与麝香百合进行原生质体杂交,获得了可育的体细胞杂交植株,分子标记检测证明其杂种的真实性,且其表型性状与亲本有显著差异。在以卷丹百合和龙牙百合为材料通过电融合进行的体细胞

杂交中,最佳电融合参数为成串交流电压2.5 V,时间30 s,方波脉冲强度300 V,脉冲幅宽45 μ s,脉冲次数10次,放电后缓冲电压6.0 V,时间25 s,原生质体有效融合率68.35%,破损率为15.35%^[86]。在东方百合索邦和云南大百合(*Cardiocrinum giganteum* var. *yunnanense*)体细胞杂交及培养研究中,在35%

的聚乙二醇, 27±3℃环境温度, 混合 15 min, 黑暗处理后的百合体细胞融合率达 30%, 在改良的 MS+Picloram 2 mg/L+6-BA 1.5 mg/L+ 萘乙酸 0.1 mg/L+2,4-D 0.1 mg/L 看护培养基中培养 50 d 后可获得再生细胞团, 但未形成愈伤组织^[93]。

百合的原生质体分离纯化作为体细胞杂交的前提, 已在多个百合品种中建立相应的体系(表 2)。化学融合和电融合方法在百合中有报道, 不少研究者也评估了不同条件的融合效率。但目前原生质体融合后的再生仍然是百合体细胞杂交育种的“卡脖子”问题, 亟待解决。

5 基因工程育种

生物育种技术方法已被用于改善观赏植物的花色、大小和香味, 以及提高抗病性和瓶插寿命。近年来, 随着全基因组测序技术的发展, 新的植物育种技术不断涌现^[94]。越来越多的科研工作者从基因工程育种角度对百合进行研究, 建立了不同百合的遗传转化体系^[95-97]。这不仅促进了转基因育种, 也为百合基因功能的研究和精准育种提供了平台。

5.1 转基因育种

百合的转基因育种主要运用农杆菌介导法、电激法、基因枪法、花粉介导法。已有部分研究报道获得了转基因百合植株, 并产生与所表达基因相符的表型。祁银燕^[98]运用基因枪法瞬时转化索邦百合花瓣, 相较于对照, 单独转化蝴蝶兰 *F3'5'H* 后, 花瓣细胞从粉色变成淡紫色, 转化蝴蝶兰 *F3'5'H* 和风信子 *DFR* 后, 产生了深紫色的细胞。Vieira 等^[99]利用基因枪法, 转化麝香百合 Nellie White。结果表明与野生型相比, 过表达 *OcLAD86* 的百合植株表现出更高的植株质量和更好的生长性能, 对于提高产量和减少线虫伤害有重要意义。Nunez 等^[100]通过电激转化获得了转水稻几丁质酶基因的转基因百合, 对灰霉病的抗性得到增强且没有产生转基因植株的有害表现。近年来, 基于农杆菌介导的遗传转化体系在各种百合中逐步建立, 并得到应用。Fu 等^[101]通过对胚性愈伤组织、不定芽和生根诱导条件的优化, 建立了龙牙百合的高效再生体系, 平均转化效率达到 65.56%。Chen 等^[102]通过筛选抗生素的临界浓度、细菌浓度和感染时间, 优化百合遗传转化体系, 并将耐寒基因 *LINAC2* 和球茎生成基因 *LaKNOX1* 成功转移到东方百合西伯利亚和索邦中, 获得百合转基因品系, 转化效率达到 60%。Yan 等^[103]研究建立了山丹及麝香百合白天堂的遗传转

化体系, 转化效率分别为 29.17% 和 4%。随着体系的建立, 研究者开始对百合进行转基因, 进而开展基因功能研究和新品系创制工作。郑雨婷等^[104]将卷丹抗性基因转入东方百合索邦和西伯利亚, 显著提高了 2 种百合的抗寒性和抗旱性。刘娜^[105]以西伯利亚体细胞胚为受体材料, 过量表达了 *LoBPM3* 基因; 在转基因植株内, 下游基因 *RAV* 的表达显著受到抑制, 器官组织生长速度加快。Zhang^[106]等建立了一套涉及花粉磁化的瞬时转化方法, 优化了花粉活力, 并对磁化花粉和不同种质花粉的外源基因表达进行了比较, 结果显示该方法开展百合遗传转化时有较强的基因型依赖性, 在 Sweet Surrender 中的转化效率达到 85.80%。

5.2 基因编辑育种

基因编辑也是基因工程育种中一个重要的技术, 可以加快观赏园艺植物的改良^[107]。百合作为重要的园艺花卉, 在基因编辑上已有相关研究, 这些工作主要围绕基因编辑体系构建、提高编辑效率和验证基因功能等方面^[108]。Yan 等^[103]利用 CRISPR/Cas9 基因编辑体系敲除 *LpPDS* 基因, 得到完全白化、淡黄色和白化绿色嵌合的敲除株系。该研究中获得的敲除株系是 CRISPR/Cas9 系统首次在百合基因编辑中成功应用, 具有重要的意义。Song 等^[109]利用过表达和 CRISPR/Cas9 技术获得了 *LpABCB21* 的 3 个过表达和 7 个突变系, *LpPILS7* 的 7 个过表达和 6 个突变系; 证明 *LpABCB21* 调控了体胚的早期形成, 但过量表达 *LpABCB21* 会抑制体胚诱导效率; *LpPILS7* 主要调控体胚诱导效率。李莲莲^[110]设计并构建了百合 *AGPase* 基因的编辑载体, 获得 10 个阳性转化株, 但测序结果显示靶序列并未发生编辑。

与杂交育种相比, 百合中的基因工程育种是最近几年才逐渐开展的工作, 多个百合品种中已经建立了遗传转化体系^[101-106], 不同百合的不同转化方法的转化效率有较大差异, 最高的达到 80% 以上。然而, 更多的百合中未报道成功建立遗传转化体系, 也未见适用于百合多基因型的遗传转化方法。在已报道的百合遗传转化体系中, 转基因百合的研究多用于关键基因的功能鉴定等, 在新种质创制上还有待进一步应用。

6 结论与展望

百合育种历史悠久, 国内外育种学者已经通过杂交育种获得了丰富的百合新品种, 其中 LA、OT、

LO、OA等已成为经典的百合品系,广泛运用于盆栽花卉和鲜切花的生产,并受到消费者的喜爱。百合作为传统的赏、食、药多功能花卉资源,有极大的开发前景。

从育种技术的发展和应用情况来看,远缘杂交不亲和仍是百合杂交育种的难点。尽管切割花柱授粉、蒙导授粉和胚挽救等技术在一定程度上解决了这个问题,但百合不同品系间亲和性具有较大差异,育种操作技术的实际效率在不同的杂交组合中的表现不稳定。近期,Lan等^[111]解析了被子植物柱头-花粉识别的“锁-钥模型”和花粉蒙导效应的分子机制,并通过人工合成同种花粉的pRALF小肽施加到柱头上,成功替代了“同种蒙导花粉”,让远缘花粉能够有效地穿入柱头,成功克服了生殖障碍,并在十字花科的两个属之间实现了远缘杂交并获得了杂交胚。这一技术是通过有性生殖实现远缘杂交的一种简便且有效的新方法,在百合杂交育种中具有良好的前景,需要科研工作者的进一步推进。

在远缘杂交中,组间杂交的二倍体 F_1 和三倍体百合通常存在雄性不育,这是由于百合异常减数分裂产生无功能的 n 配子或近 n 配子以及少量有功能的 $2n$ 配子。但不论其雄性不育性如何,均可作为种子亲本与二倍体回交产生有性多倍化的异源三倍体百合^[112]。同时,通过化学试剂诱导的无性多倍化百合不仅是新品种的来源,也是通过倍性间杂交获得异源三倍体百合的重要材料^[15,71,113]。百合的体细胞杂交育种仍在起步阶段,随着不同品种百合原生质体分离和培养体系的逐步建立,可用于杂交的品系不断增多,进一步推动了百合的体细胞杂交育种工作。

近年来,百合的基因工程育种也有了较大的发展。生物信息技术的发展在一定程度上促进了百合基因的研究,越来越多的研究者解析百合的基因功能^[109,114],这为通过转基因和基因编辑技术创造新的百合种质提供了理论支持。Zhong等^[115]利用从益生菌中发现的LrCas9蛋白构建了一个高效的植物基因组编辑系统、碱基编辑系统,以及CRISPRi和CRISPRa转录调控系统。类似的技术也在不断涌现,因此百合育种工作者需要积极探索这些新技术在百合中的适用性,以期更好地应用于新品种的育种工作。

参考文献

[1] 冯秀丽,赵兴华,裴新辉,杨佳明.切花百合育种研究概述.

辽宁农业科学,2016(2):60-62

Feng X L, Zhao X H, Pei X H, Yang J M. Overview of research on cut flower lily breeding. Liaoning Agriculture Sciences, 2016(2): 60-62

[2] 宋阳,刘理想,赵凯维,张玉辉,张敏.百合药用食用考略及其药食两用关系探讨.中国中医基础医学杂志,2023,29(2):276-279

Song Y, Liu L X, Zhao K W, Zhang Y H, Zhang M. Discussion on the relationship between lily's edible medicine and food. Journal of Basic Chinese Medicine, 2023, 29(2): 276-279

[3] 李兴桃,秦朵朵,崔芳芳,杜方.11种观赏百合营养和品质研究.山西农业大学学报:自然科学版,2020,40(6):38-45

Li X T, Qin D D, Cui F F, Du F. Study on nutritional and functional quality of 11 ornamental lilies. Journal of Shanxi Agricultural University: Natural Science Edition, 2020, 40(6): 38-45

[4] 王昌华,舒抒,银福军,赵纪峰,张植玮,刘翔,詹志来.药用百合正源考证研究.中国中药杂志,2018,43(8):1732-1736

Wang C H, Shu S, Yin F J, Zhao J F, Zhang Z W, Liu X, Zhan Z L. Research on the source of medicinal lily. China Journal of Chinese Materia Medica, 2018, 43(8): 1732-1736

[5] 周艳萍.百合遗传多样性和亲缘关系的研究.北京:北京林业大学,2020

Zhou Y P. Studies on genetic diversity and genetic relationship of *Lilium*. Beijing: Beijing Forestry University, 2020

[6] 程金水,刘青林.园林植物遗传育种学.2版.北京:中国林业出版社,2010:340-344

Cheng J S, Liu Q L. Genetics and breeding of garden plants. 2nd edn. Beijing: China Forestry Publishing House, 2010: 340-344

[7] 王红,高婷婷,辛昊阳,戴兆霞,席梦利.异源三倍体百合为母本的杂交后代GISH分析.园艺学报,2016,43(9):1834-1838

Wang H, Gao T T, Xin H Y, Dai Z X, Xi M L. GISH analysis of the progenies from allotriploid lily as female parent. Acta Horticulturae Sinica, 2016, 43(9): 1834-1838

[8] Comber H F. A new classification of the genus *Lilium*. Lily Year Book of RHS, 1949, 13: 85-105

[9] Nishikawa T, Okazaki K, Uchino T, Arakawa K, Nagamine T. A molecular phylogeny of *Lilium* in the internal transcribed spacer region of nuclear ribosomal DNA. Journal of Molecular Evolution, 1999, 49(2): 238-249

[10] Gao Y D, Harris A, Zhou S D, He X J. Evolutionary events in *Lilium* (including *Nomocharis*, Liliaceae) are temporally correlated with orogenies of the Q-T plateau and the Hengduan Mountains. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2013, 68(3): 443-460

[11] Du L J, Qi Y Y, Liu Y L, Tian F F, Zhou Q, Wang Y J. Embryogenic cultures of lily (*Lilium* spp.): Optimising callus

- initiation, maintenance, and plantlet regeneration. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 2014, 89(2): 159-166
- [12] Kim H T, Lim K B, Kim J S. New insights on *Lilium* phylogeny based on a comparative phylogenomic study using complete plastome sequences. *Plants*, 2019, 8(12): 547
- [13] Matthews V. The international lily register and checklist. 4nd edn. London: Royal Horticultural Society, 2007: 13-15
- [14] Marasek-Ciolakowska A, Nishikawa T, Shea D J, Okazaki K. Breeding of lilies and tulips—Interspecific hybridization and genetic background. *Breeding Science*, 2018, 68(1): 35-52
- [15] 周树军. 现代百合品种培育的技术途径及其杂交特殊现象的机制. *农业生物技术学报*, 2014, 22(10): 1189-1194
Zhou S J. Technical ways of breeding modern lily (*lilium*) cultivars and the mechanisms of the special phenomena of their hybridizations. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2014, 22(10): 1189-1194
- [16] 陈琼, 穆鼎, 义鸣放, 明军, 刘春. 不同授粉方法对克服百合杂交受精前障碍的作用. *中国农业大学学报*, 2007, 12(4): 35-40
Chen Q, Mu D, Yi M F, Ming J, Liu C. Effects of different pollination method on bypassing pre-fertilization barriers in lily breeding. *Journal of China Agricultural University*, 2007, 12(4): 35-40
- [17] Montalt R, Prósper L, Vives M C, Navarro L, Ollitrault P, Aleza P. Breakdown of self-incompatibility in citrus by temperature stress, bud pollination and polyploidization. *Agriculture*, 2022, 12(2): 273
- [18] Chen S Y, Zhang J W, Wei X M, Tao K L, Niu Y Z, Pan L, Zheng Y Y, Ma W G, Wang M Q, Ou X K, Liao J G. The morphological and physiological basis of delayed pollination overcoming pre-fertilization cross-incompatibility in Nicotiana. *Plant Biology*, 2020, 22(6): 1002-1012
- [19] 舒珂, 李建红, 陈璐, 傅海燕, 蔡维, 刘李晨, 李玉帆. 卷丹百合远缘杂交及杂种后代的鉴定. *湖南农业大学学报: 自然科学版*, 2022, 48(5): 556-562
Shu K, Li J H, Chen L, Fu H Y, Cai W, Liu L C, Li Y F. Distant hybridization of *Lilium lancifolium* Thunb. and identification of its hybrid progeny. *Journal of Hunan Agricultural University: Natural Sciences*, 2022, 48(5): 556-562
- [20] 耿兴敏, 夏婷, 罗凤霞. 中国部分野生百合自交和组内及组间杂交亲和性研究. *西北植物学报*, 2013, 33(2): 7
Geng X M, Xia T, Luo F X. Study on self- and cross-compatibility within sinomartagon section and intersectional wild lilies in China. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, 33(2): 7
- [21] 冯秀丽, 岳玲, 赵兴华, 裴新辉. 百合系间杂交以铁炮百合为父本的亲和性. *浙江农业科学*, 2018, 59(1): 56-57, 63
Feng X L, Yue L, Zhao X H, Pei X H. The compatibility between *lilium* interlineae hybridization using Iron gun *Lilium* as paternal parent. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2018, 59(1): 56-57, 63
- [22] Kim J Y, Song Y S, Na J K, Kim J H. Interspecific crossing between *lilium hansonii* leichtlin and *l. Brownii* var. *Colchesteri* for the breeding of new lily cultivars. *Agronomy*, 2022, 12(3): 621
- [23] 王冲, 贺卫丽, 张伟, 雷家军. 亚洲百合与东方百合远缘杂交花粉管生长荧光观察及胚培养. *北方园艺*, 2018(10): 88-96
Wang C, He W L, Zhang W, Lei J J. Fluorescence observation of pollen tube growth and embryo culture of distant hybridization of Asiatic Lily and Oriental Lily. *Northern Horticulture*, 2018(10): 88-96
- [24] 刘玉. 百合种间杂种与LA系百合及亚洲百合杂交亲和性研究. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020
Liu Y. Study on compatibility of interspecific hybrids crossed with LA and Asiatic lilies. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2020
- [25] Van Tuyt J M, Van Diën M P, Van Creij M G M, Van Kleinwee T C M, Franken J, Bino R J. Application of in vitro pollination, ovary culture, ovule culture and embryo rescue for overcoming incongruity barriers in interspecific *Lilium* crosses. *Plant Science*, 1991, 74(1): 115-126
- [26] 马冰. 卷丹百合种间杂种与亚洲百合杂交亲和性及胚培养研究. 沈阳: 沈阳农业大学, 2017
Ma B. Cross compatibility between interspecific hybrids derived from *Lilium Lancifolium* Thunb. and Asiatic lily cultivars and embryo culture. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2017
- [27] Arzate-Fernández A M, Nakazaki T, Tanisaka T. Production of diploid and triploid interspecific hybrids between *Lilium concolor* and *L. longiflorum* by in vitro ovary slice culture. *Plant Breeding*, 1998, 117(5): 479-484
- [28] 周敏, 赵秋燕, 张迪, 魏春梅, 陶宇蝶, 黄美娟, 黄海泉. 不同类型及不同品种百合的杂交亲和性与胚挽救. *江苏农业科学*, 2023, 51(7): 132-138
Zhou M, Zhao Q Y, Zhang D, Wei C M, Tao Y D, Huang M J, Huang H Q. Cross compatibility and embryo rescue of different types and varieties of lily. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2023, 51(7): 132-138
- [29] 李润根, 黄琴, 融花珍, 卢其能, 高柱. 龙牙百合和兰州百合远缘杂交胚挽救及杂种苗快繁体系的建立. *宜春学院学报*, 2018, 40(12): 93-96
Li R G, Huang Q, Rong H Z, Lu Q N, Gao Z. Embryo rescue and clonal propagation system of distant crossing of Longya lily and Lanzhou lily. *Journal of Yichun University*, 2018, 40(12): 93-96
- [30] Zhang W, Wang C, Xue L, Zheng Y, Lei J J. Production of pollenless triploid lily hybrids from *Lilium pumilum* DC. × 'Brunello'. *Euphytica*, 2018, 214(10): 171
- [31] Zhou S, Ramanna M S, Visser R G F, Van Tuyt J M. Genome composition of triploid lily cultivars derived from sexual polyploidization of *Longiflorum* × Asiatic hybrids (*Lilium*). *Euphytica*, 2008, 160(2): 207-215

- [32] 张文亮. OT系列百合‘Robina’与东方百合‘Sorbonne’杂交亲和性分析及胚拯救体系构建. 沈阳: 沈阳农业大学, 2022
Zhang W L. Analysis of the cross-compatibility of OT series Lily ‘Robina’ and Oriental Lily ‘Sorbonne’ and construction of embryo rescue system. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2022
- [33] 王丹, 苏乾治, 苏军, 彭林, 李卫锋, 王熙. $^{60}\text{Co-}\gamma$ 射线辐照百合鳞茎对植株生长发育的影响. 北方园艺, 2007(1): 82-84
Wang D, Su Q Z, Su J, Peng L, Li W F, Wang X. Effect of $^{60}\text{Co-}\gamma$ ray irradiation on the growth and development of lily bulbs. Northern Horticulture, 2007(1): 82-84
- [34] 朱校奇, 周佳民, 黄艳宁, 鲁耀雄, 李文革, 罗志平, 张天术. 卷丹百合辐射诱变的生物学效应及变异研究初报. 南方农业学报, 2012, 43(11): 1638-1641
Zhu X Q, Zhou J M, Huang Y N, Lu Y X, Li W G, Luo Z P, Zhang T S. Preliminary studies on biological effects of *Lilium lancifolium* radiation mutagenesis and its variation. Journal of Southern Agriculture, 2012, 43(11): 1638-1641
- [35] 李丽辉, 胡瑶, 雷星宇, 张跃龙, 李宏告, 胡蝶, 张勇, 邓钢桥. $^{60}\text{Co-}\gamma$ 射线辐射对4种百合的诱变效应. 核农学报, 2021, 35(8): 1725-1730
Li L H, Hu Y, Lei X Y, Zhang Y L, Li H G, Hu D, Zhang Y, Deng G Q. Mutagenic effects of $^{60}\text{Co-}\gamma$ irradiation on four species of *lilium*. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2021, 35(8): 1725-1730
- [36] 胡瑶, 李宏告, 雷星宇, 周毅吉, 张勇, 李丽辉. $^{60}\text{Co-}\gamma$ 射线及化学诱变剂对卷丹百合诱变效应的研究. 江西农业学报, 2022, 34(3): 58-63
Hu Y, Li H G, Lei X Y, Zhou Y J, Zhang Y, Li L H. Study on mutagenic effects of $^{60}\text{Co-}\gamma$ ray and chemical mutagen on *lilium lancifolium*. Acta Agriculturae Jiangxi, 2022, 34(3): 58-63
- [37] 李玲钰. $^{60}\text{Co-}\gamma$ 射线辐射百合诱变效应及辐射保护剂应用研究. 绵阳: 西南科技大学, 2022
Li L Y. Study on the mutagenic effects of lily irradiated by $^{60}\text{Co-}\gamma$ -ray and the application of radiation protectant. Mianyang: Southwest University of Science and Technology, 2022
- [38] 孙利娜, 施季森. $^{60}\text{Co-}\gamma$ 射线对百合薄切片的诱变效应研究. 现代农业科技, 2011(4): 193-194
Sun L N, Shi J S. Effects of $^{60}\text{Co-}\gamma$ rays on thin section scales of *lilium spp.* Modern Agricultural Science and Technology, 2011(4): 193-194
- [39] Xi M L, Sun L N, Qiu S, Liu J J, Xu J, Shi J S. *In vitro* mutagenesis and identification of mutants via ISSR in lily (*Lilium longiflorum*). Plant Cell Reports, 2012, 31(6): 1043-1051
- [40] 田鑫, 钟程, 李性苑. 叠氮化钠、甲基磺酸乙酯复合诱变对湖北百合耐盐性的影响. 北方园艺, 2019(11): 80-85
Tian X, Zhong C, Li X Y. Effect of sodium azide and ethyl sulfonate combined mutation on salt tolerance of *lilium henryi*. Northern Horticulture, 2019(11): 80-85
- [41] Keykha A F, Khadem A, Sharifi A, Nemati Z, Yazdi M, Bagheri A. *In vitro* mutation induction on TCL explants of *Lilium* (*Lilium* spp.) with Ethyl Methane Sulfonate (EMS). Journal of Biology and Today’s World, 2016, 5(10): 01051002
- [42] 郭思雨. EMS诱变创建兰州百合突变体. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020
Guo S Y. EMS mutagenesis creates *Lilium davidii* var. unicolor mutants. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2020
- [43] 金鸽, 张铭芳, 魏蕾, 韩东洋, 杜运鹏, 杨凤萍, 薛静, 陈绪清, 张秀海, 董然. EMS诱变对岷江百合种子萌发的影响. 种子, 2023, 42(3): 81-87, 157
Jin G, Zhang M F, Wei L, Han D Y, Du Y P, Yang F P, Xue J, Chen X Q, Zhang X H, Dong R. Effect of EMS mutagenesis on *Lilium regale* wilson seed germination. Seed, 2023, 42(3): 81-87, 157
- [44] Manzoor A, Ahmad T, Bashir M, Hafiz I, Silvestri C. Studies on colchicine induced chromosome doubling for enhancement of quality traits in ornamental plants. Plants, 2019, 8(7): 194
- [45] Wu H Z, Zheng S X, He Y Q, Yan G J, Bi Y F, Zhu Y Y. Diploid female gametes induced by colchicine in Oriental lilies. Scientia Horticulturae, 2007, 114(1): 50-53
- [46] Chandanie M A, Singh S K, Sindhu S S, Singh A, Tomar S M S, Prasad K V. Efficacy of oryzalin as a potent chemical for *in vitro* induction of polyploids in Asiatic lily (*Lilium hybrida* L.) var. Polyanna. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 2011, 71(3): 262-268
- [47] 刘静, 赵庆芳, 丁兰. 兰州百合多倍体诱导及鉴定. 北方园艺, 2011(18): 138-141
Liu J, Zhao Q F, Ding L. Induction and identification of polyploid in Lanzhou lily. Northern Horticulture, 2011(18): 138-141
- [48] Sun M, Li X F, Kong Y, Shi J F, Zhang Q X. Polyploidy induction of three *Lilium* species endemic to China (*Lilium pumilum*, *L-sargentiae*, *L-tsingtauense*). Acta Horticulturae, 2012, 935: 83-90
- [49] 简佳, 方李琴, 谭欣, 袁国良, 徐萍, 周树军. 盆栽亚洲百合的杂交和染色体加倍. 农业生物技术学报, 2013, 21(5): 627-630
Jian J, Fang L Q, Tan X, Yuan G L, Xu P, Zhou S J. Hybridization and chromosome doubling for potted Asiatic lilies (*Lilium*). Journal of Agricultural Biotechnology, 2013, 21(5): 627-630
- [50] 杨英杰, 葛蓓亭, 魏倩, 高俊平, 洪波. 秋水仙素诱导细叶百合多倍体研究. 中国农业大学学报, 2013, 18(1): 128-133
Yang Y J, Ge B B, Wei Q, Gao J P, Hong B. Colchicines-induced polyploid plants and identification in *Lilium pumilum* DC. Journal of China Agricultural University, 2013, 18(1): 128-133
- [51] 钟程, 田鑫, 刘伦沛, 李性苑, 杨芬. 秋水仙素诱导贵州野生淡黄花百合的多倍体. 贵州农业科学, 2015, 43(8): 9-11
Zhong C, Tian X, Liu L P, Li X Y, Yang Q. Polyploid

- induced from wild *Lilium sulphureum* with colchicine in Guizhou. *Guizhou Agricultural Science*, 2015, 43(8): 9-11
- [52] 刘洋, 杨利平. 朝鲜百合离体多倍体诱导. *河北农业大学学报*, 2015, 38(3): 30-33
Liu Y, Yang L P. Polyploid induction of *Lilium amabile* in vitro. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2015, 38(3): 30-33
- [53] 钟程, 田鑫, 李性苑. 秋水仙素诱变湖北百合试验. *湖北农业科学*, 2016, 55(12): 3117-3122
Zhong C, Tian X, Li X Y. Colchicines induced mutation of *Lilium henryi*. *Hubei Agricultural Sciences*, 2016, 55(12): 3117-3122
- [54] Heo J Y, Jeong S H, Choi H R, Park S M. Polyploid production in *Lilium leichtlinii* var. *Maximowiczii* using colchicine. *The Journal of Animal & Plant Sciences*, 2016, 26(4): 1111-1116
- [55] 吴雪娟, 杨利平, 陈敏. 条叶百合的离体多倍体诱导. *贵州农业科学*, 2016, 44(8): 84-86
Wu X J, Yang L P, Chen M. In vitro polyploid induction of *Lilium callosum*. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2016, 44(8): 84-86
- [56] 李旦, 罗一然, 韩国伟, 张雪, 吴英英, 何承忠. 野生紫斑百合多倍体诱导研究. *云南农业大学学报: 自然科学*, 2017, 32(4): 678-684
Li D, Luo Y R, Han G W, Zhang X, Wu Y Y, He C Z. Studies on polyploidy induction of Wild *Lilium nepalense* D. Don. *Journal of Yunnan Agricultural University: Natural Science*, 2017, 32(4): 678-684
- [57] 张锡庆, 汪莲娟, 曹钦政, 贾桂霞. 有斑百合多倍体诱导及鉴定. *北京林业大学学报*, 2017, 39(7): 96-102
Zhang X Q, Wang L J, Cao Q Z, Jia G X. Polyploidy induction and identification in *Lilium concolor* var. *pulchellum*. *Journal of Beijing Forestry University*, 2017, 39(7): 96-102
- [58] Zhang X Q, Cao Q Z, Jia G X. A protocol for fertility restoration of F₁ hybrid derived from *Lilium* × *formolongi* 'Raizan 3' × Oriental hybrid 'Sorbonne'. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2017, 129(3): 375-386
- [59] 孙红梅, 付麟岚, 王志平, 盖美竹, 王春夏. 基于体细胞胚发生的细叶百合和兰州百合多倍体诱导及鉴定. *园艺学报*, 2018, 45(6): 1136-1146
Sun H M, Fu L L, Wang Z P, Gai M Z, Wang C X. Polyploidy induction and identification of *Lilium pumilum* and *Lilium davidii* var. *unicolor* based on somatic embryogenesis. *Acta Horticulturae Sinica*, 2018, 45(6): 1136-1146
- [60] 付麟岚. 基于体细胞胚发生的轮叶百合和垂花百合多倍体创制. 沈阳: 沈阳农业大学, 2018
Fu L L. Polyploidy creation based on somatic embryogenesis in *Lilium distichum* Nakai and *Lilium cernuum* Komar. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2018
- [61] 陈敏敏, 周音, 孙亿敬, 李心, 张建军. 秋水仙素诱导百合多倍体及流式细胞仪倍性鉴定研究. *上海农业学报*, 2018, 34(2): 81-87
Chen M M, Zhou Y, Sun Y J, Li X, Zhang J J. Polyploidy induction of *Lilium* spp. by colchicine and ploidy identification by flow cytometry. *Acta Agriculturae Shanghai*, 2018, 34(2): 81-87
- [62] Jeloudar N I, Chamani E, Shokouhian A, Zakaria R A. Induction and identification of polyploidy by colchicine treatment in *Lilium regale*. *Cytologia*, 2019, 84(3): 270-275
- [63] 王宇婷, 张雅倩, 杨青杰. 秋水仙素对溧丹百合种子多倍体诱导的影响. *贵州农业科学*, 2019, 47(7): 5-9
Wang Y T, Zhang Y Q, Yang Q J. Effect of colchicine on polyploid induction of *Lilium concolor* Seeds. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2019, 47(7): 5-9
- [64] 吴青青, 胡小京, 崔崑, 杨澜, 石乐娟, 许红娟, 班甜甜, 夏景烽. 秋水仙素诱导百合黄精灵多倍体研究. 种子, 2019, 38(11): 96-100
Wu Q Q, Hu X J, Cui W, Yang L, Shi L J, Xu H J, Ban T T, Xia J F. Study on polyploid induction of Lily Yelloween by colchicine. *Seed*, 2019, 38(11): 96-100
- [65] Li S J, Lin Y H, Pei H D, Zhang J J, Zhang J W, Luo J J. Variations in colchicine-induced autotetraploid plants of *Lilium davidii* var. *unicolor*. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, 2020, 141(3): 479-488
- [66] Wang L J, Zhang Q, Cao Q Z, Gao X, Jia G X. An efficient method for inducing multiple genotypes of tetraploids *Lilium rosthornii* Diels. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, 2020, 141(3): 499-510
- [67] 王凯琪. 基于两种不同外植体的岷江百合多倍体诱导研究. 延安: 延安大学, 2021
Wang K Q. Study on polyploid induction of *Lilium regale* wilson. Based on two different explants. Yan'an: Yan'an University, 2021
- [68] Zhang Q, Hu H, Jiang Y Z, Wang L J, Kong X F, Huang Y X, Jia G X. Effects of polyploidization on morphology, photosynthetic parameters and sucrose metabolism in lily. *Plants*, 2022, 11(16): 2112
- [69] 盖美竹. 基于体细胞胚发生的两种中国原产百合多倍体创制. 沈阳: 沈阳农业大学, 2017
Gai M Z. Polyploidy creation based on somatic embryogenesis in two *Lilium* species native to China. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2017
- [70] 雷美艳, 杨利平, 杨天建, 符勇耀, 韩量, 全健, 蒲盛才. 卷丹多倍体新品种“渝百合1号”的培育. *分子植物育种*, 2020, 18(14): 4714-4724
Lei M Y, Yang L P, Yang T J, Fu Y Y, Han L, Quan J, Pu S C. Cultivation of a new polyploid *Lilium lancifolium* variety 'Yu Baihe 1'. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18(14): 4714-4724
- [71] 张震林, 郑梓唯, 郑思乡, 廖晓珊, 宋志伟, 宋荣, 林庆丹. 异源三倍体百合的培育及鉴定. *分子植物育种*, 2022, 20(19): 6424-6432
Zhang Z L, Zheng Z W, Zheng S X, Liao X S, Song Z W, Song R, Lin Q D. Cultivation and identification of allotriploid lily. *Molecular Plant Breeding*, 2022, 20(19): 6424-6432

- [72] Yamagishi M, Jitsuyama Y, Hoshino Y. Agronomic performance in tetraploid *Lilium leichtlinii*: Larger flowers and earlier flowering. *Euphytica*, 2023, 219(12): 126
- [73] Wang L J, Cao Q Z, Zhang X Q, Jia G X. Effects of polyploidization on photosynthetic characteristics in three *Lilium* species. *Scientia Horticulturae*, 2021, 284: 110098
- [74] Cao Q Z, Zhang X Q, Gao X, Wang L J, Jia G X. Effects of ploidy level on the cellular, photochemical and photosynthetic characteristics in *Lilium* FO hybrids. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 133: 50-56
- [75] Segui-Simarro J M. Doubled haploid technology: Volume 1. General topics, alliaceae, cereals. New York, NY: Springer US, 2021: 41-103
- [76] 韩秀丽, 田晓明, 贾桂霞. 新铁炮百合单倍体植株的诱导. *园艺学报*, 2010, 37(2): 263-268
Han X L, Tian X M, Jia G X. Induction of haploid plantlets for *Lilium* × *formolongi*. *Acta Horticulturae Sinica*, 2010, 37(2): 263-268
- [77] Han D S, Niimi Y. Production of haploid and doubled haploid plants from anther-derived callus of *Lilium formosanum*. *Acta Horticulturae*, 2005(673): 389-393
- [78] 袁素霞, 李佳, 明军, 刘春, 徐雷锋, 袁迎迎. 百合未授粉子房离体培养胚胎形成及植株再生. *植物学报*, 2015, 50(3): 378-387
Yuan S X, Li J, Ming J, Liu C, Xu L F, Yuan Y Y. Embryogenesis and plant regeneration from unpollinated ovary culture of lily. *Chinese Bulletin of Botany*, 2015, 50(3): 378-387
- [79] Zhai Z G, Liu C X, Huang S Q, Xie P F, Zhang Q F, Guo S, Cai H L, Li Y F, Jia R D, Cai Y F, Chen J R, Zeng W A. *In vitro* embryo formation and plantlet regeneration from unpollinated ovaries of *Lilium* L. *Agronomy Journal*, 2022, 114(4): 2132-2139
- [80] Mehbub H, Akter A, Akter M A, Mandal M S, Hoque M A, Tuleja M, Mehraj H. Tissue culture in ornamentals: Cultivation factors, propagation techniques, and its application. *Plants (Basel, Switzerland)*, 2022, 11(23): 3208
- [81] 张宁. 岷江百合原生质体的分离与培养. 武汉: 华中农业大学, 2011
Zhang N. The protoplast isolation and culture of *Lilium Regale* Wilson. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2011
- [82] 陈曼, 涂艺声, 叶丽娟. 食用百合试管苗原生质体制备条件的优化. *中国蔬菜*, 2015(3): 54-57
Chen M, Tu Y S, Ye L N. Optimization of edible lily seedling protoplasts preparation. *China Vegetables*, 2015(3): 54-57
- [83] 柳玉晶. 百合原生质体分离及培养的研究. 哈尔滨: 东北农业大学, 2006
Liu Y J. Studies on protoplast isolation and culture of *Lilium*. Harbin: Northeast Agricultural University, 2006
- [84] 秦晓杰, 段华金, 朱永平, 王小巧, 李琼洁, 赵兴富, 和凤美. 东方百合 'Sorbonne' 原生质体培养初步研究. *分子植物育种*, 2013, 11(5): 600-604
Qin X J, Duan H J, Zhu Y P, Wang X Q, Li Q J, Zhao X F, He F M. Preliminary study on protoplast culture of *Lilium oriental* Hybrids 'Sorbonne'. *Molecular Plant Breeding*, 2013, 11(5): 600-604
- [85] 孙晓梅, 王晶, 罗凤霞, 杨宏光, 孙素芬. '素蚌' 百合原生质体分离及培养的研究. *北方园艺*, 2007(10): 170-172
Sun X M, Wang J, Luo F X, Yang H G, Sun S F. Isolation and culture of lily 'Sorbonne' Protoplasts. *Northern Horticulture*, 2007(10): 170-172
- [86] 涂艺声, 吉枝单, 何紫嫣, 周惠乔. 百合原生质体制备与体细胞电融合参数的优化//中国生物化学与分子生物学会. 第八届全国医学生物化学与分子生物学 第五届全国临床应用生物化学与分子生物学 2013 华东六省一市生物化学与分子生物学联合学术研讨会论文集汇编. 青岛: 山东生物化学与分子生物学会, 2013: 85
Tu Y S, Ji Z D, He Z Y, Zhou H Q. Optimization of protoplasmic system preparation and somatic cell electrofusion parameters in lily// Chinese Society of Biochemistry and Molecular Biology. Proceedings of the Eighth National Congress of Medical Biochemistry and Molecular Biology and the Fifth National Congress on Clinical Application of Biochemistry and Molecular Biology, East China Six Provinces and One City Biochemistry and Molecular Biology Joint Academic Symposium 2013. Qingdao: Shandong Society of Biochemistry and Molecular Biology, 2013: 85
- [87] 王珺华. 山丹丹原生质体分离初探. 延安: 延安大学, 2020
Wang J H. Study on protoplast isolation of *Lilium pumilum* DC. Yan'an: Yan'an University, 2020
- [88] Tahami S K, Chamani E, Zare N. Plant regeneration from protoplasts of *Lilium ledebourii* (Baker) Boiss. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2014, 16(5): 1133-1144
- [89] Yousuf S, Ashraf F, Kazmi S, Khan S, Kayani H A. A study on the isolation of protoplasts from the callus of *lilium longiflorum* overig. *Pakistan Journal of Botany*, 2015, 47: 2391-2396
- [90] Horita M, Morohashi H, Komai F. Regeneration of flowering plants from difficile lily protoplasts by means of a nurse culture. *Planta*, 2002, 215(5): 880-884
- [91] Komai F, Morohashi H, Horita M. Application of nurse culture for plant regeneration from protoplasts of *Lilium japonicum* Thunb. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 2006, 42(3): 252-255
- [92] Horita M, Morohashi H, Komai F. Production of fertile somatic hybrid plants between Oriental hybrid lily and *Liliumx formolongi*. *Planta*, 2003, 217(4): 597-601
- [93] 秦晓杰, 王园媛, 和凤美. 云南大百合与 '素蚌' 百合体细胞融合培养初报. *分子植物育种*, 2022, 20(18): 6104-6112
Qin X J, Wang Y Y, He F M. Preliminary report on the somatic cell fusion culture of *Cadiocrinum giganteum* and *Lilium oriental* 'Sorbonne'. *Molecular Plant Breeding*, 2022, 20(18): 6104-6112
- [94] Ahn C H, Ramya M, An H R, Park P M, Kim Y J, Lee S Y,

- Jang S. Progress and challenges in the improvement of ornamental plants by genome editing. *Plants*, 2020, 9(6): 687
- [95] Kamo K, Han B H. Biolistic-mediated transformation of *Lilium longiflorum* cv. Nellie White. *Hortscience*, 2008, 43(6): 1864-1869
- [96] 赵欢蕊, 潘荣兰, 张亿军. 百合遗传转化研究进展. *陕西农业科学*, 2010, 56(6): 74-79
- Zhao H R, Pan M L, Zhang Y J. Advances in genetic transformation of lily. *Shaanxi Journal of Agricultural Sciences*, 2010, 56(6): 74-79
- [97] Liu J H, Zhang J, Xu B Y, Jia C H, Zhang J B, Tan G L, Jin Z Q. Regeneration and production of transgenic *Lilium longiflorum* via *Agrobacterium tumefaciens*. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 2011, 47(3): 348-356
- [98] 祁银燕. 两种单子叶植物蓝色花相关基因的功能验证. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013
- Qi Y Y. Functional analysis of blue flowers related genes derived from two monocotyledons. Yangling: Northwest Agriculture & Forestry University, 2013
- [99] Vieira P, Wantoch S, Lilley C J, Chitwood D J, Atkinson H J, Kamo K. Expression of a cystatin transgene can confer resistance to root lesion nematodes in *Lilium longiflorum* cv. 'Nellie White'. *Transgenic Research*, 2015, 24(3): 421-432
- [100] Nunez de caceres gonzalez F F, Davey M R, Cancho sanchez E, Wilson Z A. Conferred resistance to *Botrytis cinerea* in *Lilium* by overexpression of the *RCH10* chitinase gene. *Plant Cell Reports*, 2015, 34(7): 1201-1209
- [101] Fu Y Y, Shu L L, Li H Y, Zhang X M, Liu X, Ou Z Y, Liang X M, Qi X Y, Yang L P. Establishment of highly efficient plant regeneration, callus transformation and analysis of *Botrytis cinerea*-responsive pr promoters in *Lilium brownii* var. *viridulum*. *Plants*, 2023, 12(10): 1992
- [102] Chen Y, Hou X R, Zheng Y P, Lyu Y M. The establishment of a genetic transformation system and the acquisition of transgenic plants of oriental hybrid lily (*Lilium* L.). *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(1): 782
- [103] Yan R, Wang Z P, Ren Y, Li H Y, Liu N, Sun H M. Establishment of efficient genetic transformation systems and application of CRISPR/Cas9 genome editing technology in *Lilium pumilum* DC. Fisch. and *Lilium longiflorum* White Heaven. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(12): 2920
- [104] 郑雨婷, 陈月, 吕英民. 百合抗逆基因遗传转化及转化后植株的抗逆性鉴定. *河南农业大学学报*, 2023, 57(5): 1-15
- Zheng Y P, Chen Y, Lü Y M. Genetic transformation of lily stress resistance gene and identification of stress resistance of transformed plants. *Journal of Henan Agricultural University*, 2023, 57(5): 1-15
- [105] 刘娜. 两种百合体细胞胚高效再生与遗传转化体系优化. 沈阳: 沈阳农业大学, 2022
- Liu N. The high-efficiency generation of somatic embryos and optimization of genetic transformation system of two lily varieties. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2022
- [106] Zhang M F, Ma X, Jin G, Han D Y, Xue J, Du Y P, Chen X Q, Yang F P, Zhao C L, Zhang X H. A modified method for transient transformation via pollen magnetofection in *Lilium germplasm*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(20): 15304
- [107] Jadhav P R, Aglawe S B, Harish D, Wagh Y S, Barbadikar K M, Kumar P N, Kawar P G, Prasad K V, Kumar S P J. Improvement of floricultural traits in ornamental crops using genome editing tools. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*, 2023, 32:773-790
- [108] Giovannini A, Laura M, Nesi B, Savona M, Cardi T. Genes and genome editing tools for breeding desirable phenotypes in ornamentals. *Plant Cell Reports*, 2021, 40(3): 461-478
- [109] Song S L, Yan R, Wang C X, Wang J X, Sun H M. Improvement of a genetic transformation system and preliminary study on the function of *LpABCB21* and *LpPILS7* based on somatic embryogenesis in *Lilium pumilum* DC. Fisch. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(18): 6784
- [110] 李莲莲. 铁炮百合‘萨利’遗传转化体系构建. 昆明: 云南大学, 2022
- Li L L. Construction of genetic transformation system on Longiflorum lily 'Cali'. Kunming: Yunnan University, 2022
- [111] Lan Z J, Song Z L, Wang Z J, Li L, Liu Q Y, Zhi S H, Wang R H, Wang J Z, Bleckmann A, Zhang L, Dresselhaus T, Dong J, Gu H Y, Zhong S, Qu L J. Antagonistic RALF peptides control an intergeneric hybridization barrier on Brassicaceae stigmas. *Cell*, 2023, 186:1-15
- [112] Liu Y M, Zhang L, Sun Y N, Zhou S J. The common occurrence of 2n eggs by lily F₁ distant hybrids and its significance on lily breeding: A case of analyzing OT hybrids. *Euphytica*, 2021, 217(11): 204
- [113] 周桂雪, 李克虎, 张线线, 任贵玲, 郭方其, 周树军. 亚洲百合品种倍性、花粉育性及其杂交研究. *园艺学报*, 2011, 38(4): 733-739
- Zhou G X, Li K H, Zhang X X, Ren G L, Guo F Q, Zhou S J. Studies on ploidy levels, pollen fertility and interploid hybridization of Asiatic lilies. *Acta Horticulturae Sinica*, 2011, 38(4): 733-739
- [114] 范文广, 柴佳靖, 李保豫, 田亚琴, 田辉, 任海伟, 白鹏, 潘香逸. 百合花青苷分子调控研究进展. *植物遗传资源学报*, 2023, 24(5): 1236-1247
- Fan W G, Chai J J, Li B Y, Tian Y Q, Tian H, Ren H W, Bai P, Pan X Y. Advances in molecular regulation of anthocyanin biosynthesis in *Lilium*. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24(5): 1236-1247
- [115] Zhong Z H, Liu G Q, Tang Z J, Xiang S Y, Yang L, Huang L, He Y, Fan T T, Liu S S, Zheng X L, Zhang T, Qi Y P, Huang J, Zhang Y. Efficient plant genome engineering using a probiotic sourced CRISPR-Cas9 system. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 6102