

# 睡莲属植物的研究进展

曹婧<sup>1</sup>, 李风童<sup>2</sup>, 孙春青<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>江苏丘陵地区镇江农业科学研究所, 句容 212400; <sup>2</sup>江苏里下河地区农业科学研究所, 扬州 225000)

**摘要:** 睡莲属植物是重要的水生观赏植物,在水生态修复、园林绿化、园艺康养等方面发挥着重要的作用。本文系统综述了利用形态学、细胞学、孢粉学、分子标记技术等对睡莲属植物类群划分及特点的研究进展,从不同角度深入分析睡莲属植物的系统进化和亲缘关系;并概述了睡莲基因组学及基因家族功能分析与鉴定研究现状、睡莲生理生化及抗性研究进展,为系统研究睡莲属植物的生殖生长及逆境响应机制提供基础;同时,还综述了睡莲属植物的胚胎发育、繁殖过程及育种等方面的相关内容;并对睡莲属植物今后的研究方向进行展望,睡莲属植物的研究应持续深入,建立遗传转化体系,加强睡莲育种及全基因组测序工作,以期利用分子生物学技术进行睡莲新品种选育及繁殖、睡莲属植物的种质资源保存与利用等方面提供重要理论依据。

**关键词:** 睡莲;形态学;胚胎学;基因功能;杂交育种

## Research Progress on *Nymphaea*

CAO Jing<sup>1</sup>, LI Fengtong<sup>2</sup>, SUN Chunqing<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Zhenjiang Institute of Agricultural Science in Jiangsu Hilly Areas, Jurong 212400; <sup>2</sup>Institute of Agricultural Sciences for Lixiahe Region in Jiangsu, Yangzhou 225000)

**Abstract:** *Nymphaea* is an important aquatic ornamental plant that plays an important role in aquatic ecological restoration, landscaping, horticultural health and other areas. The research progress on the classification and characteristics of *Nymphaea* by morphology, cytology, palynology and molecular markers was reviewed, and the phylogeny and phylogenetic relationships of *Nymphaea* were analyzed from different perspectives. The current situation of genomics and gene family function analysis and identification of *Nymphaea*, as well as the research progress of physiology, biochemistry and resistance of *Nymphaea* were reviewed, which provided the basis for the systematic study of reproductive growth and stress response mechanism of *Nymphaea*. At the same time, the research contents of embryonic development, reproductive process and breeding of *Nymphaea* were reviewed. And in the future, the research of *Nymphaea* should continue to deepen, the genetic transformation system should be established, and the breeding, whole genome sequencing of *Nymphaea* should be strengthened, in order to provide important theoretical basis for the breeding and propagation of new varieties of *Nymphaea* and the preservation and utilization of germplasm resources of *Nymphaea* by using molecular biology technology.

**Key words:** waterlily; morphology; embryology; gene function; cross breeding

睡莲为睡莲科(Nymphaeaceae)睡莲属(*Nymphaea*)多年生草本花卉,其品种丰富,花色艳丽,姿态优美,具有很高的观赏价值和园艺研究价值,被称为池塘“调色板”,也是目前水景园林中浮

收稿日期: 2024-05-24 网络出版日期: 2024-11-25

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240524001>

第一作者研究方向为水生花卉遗传育种, E-mail: 458002463@qq.com

通信作者: 孙春青, 研究方向为水生花卉遗传育种, E-mail: 56482975@qq.com

基金项目: 镇江市农业科学院青年基金项目(QNJJ2023003); 江苏省省级农业科技创新与推广补助项目

**Foundation projects:** Youth Fund of Zhenjiang Academy of Agricultural Sciences (QNJJ2023003); Jiangsu Provincial Agricultural Science and Technology Innovation and Extension Subsidy Project

水观赏植物的首选材料。睡莲的应用历史悠久,在我国2000年前的汉代,睡莲就应用到私家园林的造景中;同样地,在16世纪的意大利,睡莲就作为主要的水景装饰材料应用到室外景观配置中。此外,睡莲也是水体生态修复植物,可以吸收水体中的重金属以及有机污染物质,修复富营养化水体<sup>[1-2]</sup>,在水生态环境修复工程中应用广泛<sup>[3]</sup>。同时,睡莲的根茎含有大量的淀粉,可作为酿酒的原料;有些原生种的根茎还可作为药物用于治疗疾病<sup>[4]</sup>。本文概述了近20年国内外睡莲属植物的研究进展,以期为后续睡莲属植物的相关研究提供参考。

## 1 睡莲属植物的类群及特点研究

### 1.1 睡莲属植物的分类

睡莲是睡莲属植物的通称,共有原生种50多种,根据其耐寒性可分为耐寒睡莲(Hardy waterlily)与热带睡莲(Tropical waterlily)两大类<sup>[5]</sup>。在中国分布的原生种有5个,其中雪白睡莲(*N. candida*)、白睡莲(*N. alba*)和睡莲子午莲(*N. tetragona*)为耐寒睡莲,延药睡莲(*N. nouchali*)和柔毛齿叶睡莲(*N. lotus cv. pubescens*)为热带睡莲<sup>[5]</sup>。睡莲属根据雌蕊附属物形态特征可被细分为5个亚属,即广温带睡莲亚属(*Nymphaea*)、广热带睡莲亚属(*Brachyceras*)、古热带睡莲亚属(*Lotos*)、澳大利亚睡莲亚属(*Anecephya*)以及新热带睡莲亚属(*Hydrocallis*)<sup>[6]</sup>。

### 1.2 睡莲属植物的形态学研究

睡莲属作为古老的开花植物类群,其形态学、孢粉学、组学等方面的研究对睡莲属植物的系统进化、分类及亲缘关系间的鉴定具有重要意义,可为开花植物的进化特点和特征提供理论依据。

根据形态学特征可将睡莲属植物分为离生心皮组和聚合心皮组两类,离生心皮组又可分为缺柱亚属(Subgenus *Anecephya*)与短柱亚属(Subgenus *Brachyceras*),聚合心皮组又可分为南非睡莲亚属(Subgenus *Nymphaea*)、棒柱亚属(Subgenus *Hydrocallis*)和带柱亚属(Subgenus *Lotos*)<sup>[7]</sup>。近年来,研究者利用形态特征在睡莲属植物的种质鉴定、系统分类和亲缘关系分析等方面做了大量研究。余翠薇等<sup>[8]</sup>将不同睡莲亚属的块茎、花和叶形态指标进行比较分析,表明5个睡莲亚属的块茎繁殖方式差异显著,为睡莲属植物种质鉴定和亲缘关系分析提供了参考。苏群等<sup>[9]</sup>对49个睡莲品种的30个形态学指标进行了综合分析,聚类分析结果显示澳大利亚睡莲亚属的品种聚为一支,说明该亚属

植物形态差异小,亲缘关系较近,为进一步了解睡莲亚属间的亲缘关系提供参考。潘庆龙等<sup>[10]</sup>对86个睡莲品种的45个表型性状综合分析,将参试材料分成4个类群,并建议将叶片是否胎生和花的大小作为睡莲亚属进一步分类的标准。余翠薇等<sup>[11]</sup>将5个睡莲亚属的子房和种子的形态特征进行比较分析,发现不同睡莲亚属的子房和种子形态特征具有显著差异,认为墨西哥黄睡莲(*N. mexicana*)与广温带亚属睡莲亲缘关系较近,为睡莲亚属的分类标准提供新思路。

### 1.3 睡莲属植物的细胞学研究

睡莲属植物的染色体数量进化较为复杂,各个亚属间的染色体数目差异也较大。例如,广热带睡莲亚属有二倍体(埃及蓝睡莲,*N. caerulea*)和六倍体(延药睡莲,*N. nouchali*),澳大利亚睡莲亚属有六倍体(永恒睡莲,*N. immutabilis*)、八倍体(紫色睡莲,*N. violacea*)和十六倍体(澳洲巨花睡莲,*N. gigantea*),古热带睡莲亚属有四倍体(柔毛齿叶睡莲,*N. pubescens*),广温带睡莲亚属有四倍体(墨西哥黄睡莲,*N. mexicana*)和八倍体(香睡莲,*N. odorata*),新热带睡莲亚属有三倍体(鲁吉娜睡莲,*N. rudgeana*)和四倍体(亚马逊睡莲,*N. amazonum*)<sup>[12]</sup>。但尚未有根据染色体倍性对睡莲属植物进行分类的报道,其染色体进化与亲缘关系之间的联系仍需深入探讨。

为了解睡莲特性、区分睡莲属植物,已有多篇报道集中于睡莲内在结构的研究。例如:杨宽<sup>[13]</sup>对6个睡莲属植物进行叶的解剖结构观察,发现睡莲属植物的气孔在叶的上表皮,且上表皮厚于下表皮,其中夜雪睡莲(*N. potamophila*)的叶片解剖结构最紧密,白睡莲(*N. alba*)的较疏松,并以叶片解剖结构作为评价睡莲叶片耐寒性的主要指标,为后续睡莲的耐寒性研究提供依据。研究者还发现睡莲属植物各部位之间也存在显著差异,Zini等<sup>[14]</sup>利用扫描电镜技术对睡莲属4种植物的花被片进行研究,白睡莲的内花被片具有光滑角质层的表皮细胞,而亚马逊睡莲(*N. amazonum*)、加德纳睡莲(*N. gardneriana*)和埃及白睡莲(*N. lotus*)的花被片的表皮细胞具有许多乳状凸起纹饰,可从外壁纹饰形态对睡莲属植物进行区分。

### 1.4 睡莲属植物的孢粉学研究

花粉形态特征不受环境的影响,具有保守性,可用于植物种质鉴定和亲缘关系分析。睡莲属植物花粉形态差异较大,环槽型萌发沟的位置在花粉

远极端和赤道间变化<sup>[15-18]</sup>。不同睡莲亚属间的外壁纹饰也存在显著差异,其中新热带睡莲亚属和古热带睡莲亚属的花粉外饰面较光滑,如加德纳睡莲<sup>[17]</sup>、埃及白睡莲<sup>[19]</sup>和秘鲁睡莲(*N. sp.* 'Peru-Puerto')<sup>[20]</sup>,而广温带睡莲亚属、广热带睡莲亚属和澳大利亚睡莲亚属的花粉外饰有疣状、棒状、颗粒状等,且纹饰的高度、大小和密度也存在差异<sup>[15]</sup>,因此,花粉特征可作为睡莲属系统分类的重要依据。但目前,睡莲属植物花粉的研究只聚焦于部分种或品种,仍需推进睡莲亚属花粉形态特征的系统研究,从孢粉学角度深入分析睡莲属植物的系统进化和亲缘关系。

### 1.5 睡莲属植物的分子标记技术

分子标记技术在系统分类和亲缘关系鉴定中应用广泛,目前睡莲属植物已涉及的技术包括 ISSR 分子标记、SSR 分子标记、SRAP 分子标记和 DNA 条形码。苏群等<sup>[21]</sup>利用 ISSR 分子标记对 46 个睡莲属植物进行遗传多样性分析,构建了原生种及变种的 DNA 指纹图谱,明确了 46 个睡莲属植物的亲缘关系。Poczai 等<sup>[22]</sup>利用 ISSR 分子标记分析了 Hévíz 湖及其周边水域中睡莲的遗传多样性,并鉴定了 1 个入侵杂种睡莲。Chen 等<sup>[23]</sup>利用 ISSR 标记分析了黑龙江流域 8 个小白子午莲(*N. tetragona*)的遗传变异和群体结构,结果表明,种群内基因多样性水平较低。苏群等<sup>[24]</sup>利用新开发出的 16 对 SSR 荧光标记分析了 240 份睡莲资源的遗传多样性和群体结构,并基于最小距离逐步取样法构建睡莲核心种质,为睡莲资源的保存和新品种选育奠定基础。Parveen 等<sup>[25]</sup>利用 57 对 SSR 分子标记,对来自印度 6 个不同地区的 90 份小花睡莲(*N. micrantha*)个体和 92 份延药睡莲个体进行了遗传多样性研究。毛立彦等<sup>[26-27]</sup>分别筛选出 10 个 SRAP 引物<sup>[26]</sup>、11 对 SSR 引物<sup>[27]</sup>,用于睡莲属植物的亲缘关系鉴定和遗传多样性分析。此外,苏群等<sup>[28]</sup>和毛立彦等<sup>[29]</sup>分别利用生物信息学技术分析蓝星睡莲(*N. colorata*)和小花睡莲叶片转录组序列、蓝星基因组序列的 SSR 位点特征<sup>[28]</sup>以及保罗蓝睡莲(*N. 'Paul Stetson'*)花朵转录组<sup>[29]</sup>,为睡莲属植物的分类、系统进化和遗传多样性研究提供有力依据。

此外, Qian 等<sup>[30]</sup>利用核基因间隔区(ITS, internal transcribed spacer)、叶绿体基因 *rpl16* 和 *trnT-trnF* 对非洲 158 种睡莲属植物进行种质鉴定,表明 ITS、*rpl16* 和 *trnT-trnF* 可有效鉴定供试材料,且证明 158 种睡莲属植物属于广热带睡莲亚属或古热

带睡莲亚属,利用分子标记技术对睡莲属植物进行了明确分类。

### 1.6 细胞质基因组研究

叶绿体基因组常被用于构建系统进化树、种间亲缘关系鉴定。Sun 等<sup>[31]</sup>利用睡莲属 7 个种的叶绿体基因组进行系统进化分析,表明睡莲属主要分为广温带睡莲亚属(subg. *Nymphaea*)、subg. *Anecphyta-Brachycearas* 和 subg. *Hydrocallis-Lotos* 3 个分支,为深入研究睡莲属进化提供依据。Zhang 等<sup>[32]</sup>和 Kim 等<sup>[33]</sup>通过测序得到了完整的睡莲叶绿体基因组,并用整个叶绿体基因组构建系统发育树,揭示睡莲属的系统发育位置,为研究睡莲属植物的进化历程提供重要资料。除叶绿体基因组研究外,核糖体 DNA 的 ITS 序列也常用来研究植物的系统进化。Dkhar 等<sup>[6]</sup>对 7 种睡莲属植物的 nrDNA 的 ITS 区进行研究,并补充了 GenBank 中的相关序列,分别建立睡莲属植物的系统发育树,研究结果支持睡莲属植物划分为 5 个亚属,证明核糖体 DNA 的 ITS 序列可作为系统分类的有效依据。

## 2 睡莲属植物的基因家族分析及功能鉴定

### 2.1 睡莲属植物的基因家族鉴定和分析

目前,睡莲属植物中侏儒卢旺达睡莲(*N. thermarum*)和蓝星睡莲的基因组已测序完成并发布,侏儒卢旺达睡莲基因组测序获得组装的基因组总长度为 368014730 bp,短插入 reads 的 k-mer 分析预估基因组大小为 49733903 bp,与现有的植物蛋白数据相结合后,共注释了 25760 个蛋白质编码基因,包含 956 个保守植物蛋白中的 865 个(90%),表明其基因区具有较好的代表性;根据获得的数据对其谱系模式、多效性基因的差异模式等进行探讨,揭示了草本植物的进化,是被子植物进化早期阶段的关键生物学创新之一<sup>[34]</sup>。蓝星睡莲基因组测序共获得 49.8 Gb 数据,被组装成 1429 个 contigs,总长度为 409 Mb,共有 804 个 scaffolds,其中 770 个固定在 14 条染色体上,共注释 31580 个蛋白质编码基因,预测重复元件的总长度为 160.4 Mb,占基因组的 39.2%;测序结果揭示了蓝星睡莲和无油樟(*Amborella trichopoda*)在现存被子植物中具有较高的同源性,且与蕨菜科亲缘关系紧密,揭示了被子植物的早期进化<sup>[35]</sup>。基因组测序结果为睡莲基因组学、分子生物学等方面的研究提供了重要参考价值。多篇报道已对蓝星睡莲基因组中部分基因家

族进行分析和探讨,黄祥等<sup>[36]</sup>利用生物信息学技术对蓝星睡莲全基因组 CBF 基因家族进行了鉴定和分析,筛选出 11 个蓝星睡莲 CBF 家族成员,基因功能鉴定结果表明 *NcCBFs* 在睡莲花蕾期发挥重要作用,为深入研究睡莲 *NcCBFs* 基因对逆境胁迫的调控机制提供依据。潘鑫峰等<sup>[37]</sup>对蓝星睡莲的 WRKY 家族基因组进行鉴定和分析,共鉴别出 *NcWRKY* 转录因子 69 个,并分析不同转录因子在不同部位的表达量情况,对后续 WRKY 转录因子的筛选及功能研究提供基础。叶方婷等<sup>[38]</sup>对蓝星睡莲基因组的 bZIP 家族进行鉴定和分析,共鉴别出 *NcbZIP* 家族成员 46 个,*NcbZIP* 家族成员启动子区有脱落酸和茉莉酸甲酯调控的结合位点,其中 *NcbZIP45* 是睡莲育种中的候选基因,研究结果可作为睡莲分子育种研究的重要参考。

## 2.2 睡莲属植物基因的克隆与表达分析

睡莲基因功能的研究也逐渐深入,多个学者对睡莲的生长发育和内在调控机制进行了探讨。陈凯利等<sup>[39]</sup>克隆和分析睡莲花色相关基因 *NcANS*,表明 *NcANS* 在蓝星花药中表达量最高,*NcANS* 的启动子序列有转录因子 MYB 和 MYC 的结合位点以及参与响应低温、厌氧、光、生长素、茉莉酸甲酯等的顺式作用元件,解答了睡莲逆境胁迫下的部分应激反应原理。罗火林<sup>[40]</sup>克隆了睡莲花器官发育相关的基因 *NsAGL6* 和 *NsAP2*,功能鉴定结果显示 *NsAGL6* 能使拟南芥花期提前并促进侧枝发育,*NsAP2* 可调控拟南芥株高和花瓣发育。花色研究方面,吴倩<sup>[41]</sup>研究发现睡莲类黄酮糖基转移酶基因 (*NnGT6*) 在体外对矢车菊素、飞燕草素、槲皮素、山萘酚、异鼠李素和杨梅素都具催化活性,在烟草中过表达该基因可加深花冠颜色;Zhang 等<sup>[35]</sup>推断花青素合酶基因 (*NC9G0274510*) 和类黄酮糖基转移酶基因 (*NC8G0218160*) 是蓝星睡莲花色形成的重要基因;Wu 等<sup>[42]</sup>利用转录组和代谢组分析了睡莲品种泰国王 (*N. 'King of Siam'*) 蓝色花的形成机制,发现 *UA3GTs* 基因在类黄酮代谢中发挥关键作用,可能诱导睡莲泰国王蓝色花瓣的形成,这些研究成果为睡莲新品种选育增加了可靠的理论依据。此外,毛立彦等<sup>[43]</sup>明确热带睡莲萜类香气物质合成的关键基因 *HMGR* 和 *DXS* 在花瓣和雌蕊中表达量较高,可利用基因编辑等技术调控不同品种睡莲的花香浓度;Li 等<sup>[44]</sup>利用转录组学揭示了睡莲花朵衰老与钙离子、活性氧、远红光、生长素、乙烯和茉莉酸信号通路相关,为系统研究睡莲属植物的生殖

生长及逆境响应机制提供依据。

## 3 睡莲属植物发育的胚胎学研究

### 3.1 大小孢子和雌雄配子体发育研究

睡莲的雌雄配子体发育特点及结构特征,对研究被子植物的胚胎学具有重要参考意义。Povilus 等<sup>[45]</sup>利用光学、荧光和激光共聚焦显微镜对侏儒卢旺达睡莲的雌配子体发育过程进行了研究,结果表明其大孢子母细胞减数分裂后形成四分体,成熟雌配子体由 2 个助细胞、1 个位于珠孔端的卵细胞和 1 个中央极核组成。Zini 等<sup>[46]</sup>利用石蜡切片技术研究新热带睡莲亚属的胚珠和雌配子体,发现其具有倒生型且双珠被的胚珠,成熟雌配子体具有四细胞四核结构;代海芳等<sup>[47]</sup>利用石蜡切片技术研究埃及白睡莲的繁育器官,发现埃及白睡莲的绒毡层属于分泌型,小孢子四分体属于四面体类型,成熟花粉具有三细胞,胚珠为厚珠心、双珠被、倒生类型,大孢子形成三分体,珠孔端的细胞为功能大孢子,成熟胚囊为四细胞四核结构;两项研究结果均证实热带睡莲的成熟胚囊为四细胞四核结构,大孢子母细胞减数分裂后有形成三分体和四分体两种发育模式,为热带睡莲胚胎学研究提供依据。耐寒睡莲的配子体研究中,孙春青等<sup>[48]</sup>发现耐寒睡莲子午莲的大孢子为四分体发育模式,其合点区的大孢子为功能大孢子,成熟胚囊为四细胞四核结构,是区别于大多数被子植物的重要生殖特征,且大小孢子、雌雄配子体和胚胎发育过程中的败育可能会降低睡莲的异花自交结实率,从胚胎学角度解释了睡莲结实率低的原因。

### 3.2 花粉活力、授粉受精和胚胎发育研究

花粉活力是花粉是否萌发的重要因子,关于睡莲花粉萌发的相关研究报道较多<sup>[49-50]</sup>。例如,唐毓玮等<sup>[50]</sup>对澳大利亚睡莲亚属植物的花粉离体保存条件和花粉活力进行研究,发现 4 个澳大利亚睡莲亚属植物的花粉生活力最高可达 45.63%,且花粉均不适宜在超低温条件下保存。毛立彦等<sup>[51]</sup>研究离体条件下睡莲保罗兰花粉生活力,表明 20 mg/L 氯化钙、20% mg/L 硼酸和 10% 蔗糖是保罗兰花粉离体萌发的最适培养基。但杨梦飞等<sup>[52]</sup>认为睡莲的柱头液是睡莲花粉离体萌发的最适培养基。以上利用不同花粉离体萌发条件改善萌发情况的研究,为提高睡莲花粉萌发率打开新思路。

睡莲授粉后的萌发过程及其结实率低的原因也是重要的研究内容。Williams 等<sup>[53]</sup>研究香睡莲

(*N. odorata*)授粉后花粉管的发育过程,表明授粉15 min后花粉在柱头上萌发,授粉后1 h进入花粉管传导组织,花粉管通道长2~6 mm,授粉后2.5 h穿透上部胚珠,并且在柱头液、传导组织和子房分泌物中花粉管均以1 mm/h的速度生长。Povilus等<sup>[45]</sup>对侏儒卢旺达睡莲自交授粉受精和胚胎发育过程进行研究,结果表明授粉后花粉管内存在大量淀粉,授粉后22 d胚胎成熟,此时内胚乳空泡化,而外胚乳层持续存在。以上两项研究充分展示了授粉后睡莲花粉萌发过程及胚胎成熟过程,为研究睡莲花粉在柱头上的萌发及杂交败育原因提供参考。孙春青等<sup>[54]</sup>研究了影响睡莲品种墨宝异花自交结实率低的主要因素,结果表明柱头上花粉萌发率低和胚胎败育是导致墨宝异花自交结实率低的主要原因,为研究如何增加花粉萌发率、提高睡莲结实率提供重要参考。

## 4 睡莲的生理生化、抗性 & 繁殖研究

### 4.1 花色和花香

睡莲具有丰富的花色,其中古热带睡莲亚属植物花色主要为红色和粉色系,而广温带睡莲亚属植物花色包含除蓝色外的所有色系<sup>[55]</sup>。睡莲花色研究主要集中在花瓣中花色素的构成和合成途径等方面<sup>[56]</sup>。目前,睡莲花瓣中花色素共检测到117种,其中查尔酮甘9种、花青甘20种、黄烷酮2种、黄烷酮甘3种、黄酮4种、黄酮甘5种、黄酮醇6种和黄酮醇苷68种,对睡莲花瓣中类黄酮化合物的合成途径进行了初步推断,但有待进一步优化<sup>[56]</sup>。

关于睡莲花香研究方面,苏群等<sup>[57]</sup>对62个睡莲属植物的花香成分进行检测,热带睡莲中检测到39种化合物与花香相关,耐寒睡莲中检测到27种化合物与花香有关。石凝等<sup>[58]</sup>利用气相色谱-质谱技术对热带睡莲的花香成分进行分析,结果表明醛类、烯类和醇酯类物质是睡莲花香的主要成分。

### 4.2 抗性评价

睡莲是重要的水生态修复植物,杨英豪<sup>[3]</sup>研究了睡莲(*N. tetragona*)各部位对镉的吸附能力,其根中镉的累积量最大,证实睡莲可以对重金属镉进行吸收,修复水体。陈冰琼<sup>[1]</sup>研究睡莲对氮、全磷及非造成的水体富营养化污染的修复情况,结果表明睡莲霞妃(*N. 'Xiafei'*)对富营养化水体的修复效果最佳,可作为水生态修复植物的优质材料。

睡莲耐寒性、耐阴性方面的研究较为全面。黄祥等<sup>[59]</sup>选取耐寒睡莲的2个品种,人工模拟低温环

境处理睡莲的不同部位,对其抗寒性进行综合评价,研究结果为睡莲的抗寒机制研究提供理论基础。迟明宏等<sup>[60]</sup>和程哲等<sup>[61]</sup>对热带睡莲在自然低温下的耐寒性进行评价,结果表明埃及白睡莲的耐寒性较强,而蒂娜(*N. 'Tina'*)和蓝女神(*N. 'Wood's Blue Goddess'*)的耐寒性较差。杨梅花等<sup>[62]</sup>进行的抗寒性评价表明科罗拉多(*N. 'Colorado'*)耐寒性最强,这些耐寒性评价为睡莲不同地区栽培及品种选育提供重要资料。此外,刘光杨等<sup>[63]</sup>等选取11个睡莲品种进行耐阴性评价,发现科罗拉多、黑美人(*N. 'Black Beauty'*)、保罗蓝和约瑟芬(*N. 'Josephine'*)的耐阴性较强,克里三萨的耐阴性较差,为不同光照地区及不同场景下的睡莲种植提供参考。王虹妍等<sup>[64]</sup>对微型热带睡莲米奴塔(*N. minuta*)在南宁地区不同遮光条件下的生长特性及抗性进行研究,结果表明,米奴塔睡莲可以通过自身形态特征的改变及抗氧化生理的调节来适应不同的光环境,在中度遮光(50%)条件下虽然花量有所减少,但睡莲植株仍能良好生长,具有较强的抗氧化酶系统及耐阴性,是优良的微型睡莲育种材料,对盆栽睡莲的应用推广起到一定的促进作用。

### 4.3 繁殖

睡莲的繁殖具有多样性,既可进行有性繁殖,又可进行无性繁殖,无性繁殖包括块茎分生繁殖、球茎分生繁殖以及花胎生、叶胎生、走茎等特殊无性繁殖方式。苏群等<sup>[65]</sup>利用转录组学分析小花睡莲胎生发生过程中的基因表达情况,发现差异基因主要参与苯丙烷类生物合成、植物激素信号传导、氨基酸类代谢、甘油磷脂类代谢以及类黄酮生物合成等过程。谢欢等<sup>[66]</sup>对热带睡莲叶胎生的生理机制进行研究,结果表明睡莲胎生过程中的蔗糖磷酸合成酶(SPS, sucrose phosphatase)和中性转化酶(NI, neutral invertase)可能促进了蔗糖的积累,从而促使叶片胎芽的发生。这些差异基因及酶活性的差异,可能是导致睡莲胎生现象产生的原因。

Guo等<sup>[67]</sup>采用浮饥法导致黑睡莲(*N. atrans*)营养缺乏,使其进入休眠状态,经过休眠后的块茎积累了大量碳水化合物、可溶性糖和淀粉,并可在解除休眠后产生更多的新植株,也可减少热带睡莲因拒绝进入休眠阶段而导致的霜冻伤害和死亡,对促进热带睡莲的快速繁殖和新品种选育具有重要意义。

此外,孙春青等<sup>[68]</sup>研究了幼胚诱导愈伤组织的影响因素,结果表明在含有2 mg/L 2,4-二氯苯氧乙

酸+2 mg/L 6-苄氨基嘌呤的1/2 MS培养基中诱导愈伤组织的比例最高,并且杂交授粉后13~18 d的幼胚是诱导愈伤组织的最佳外植体。

## 5 睡莲属植物的育种进展

睡莲育种方式多样,除常规杂交育种外,还有芽变、生物技术育种等方式。目前,通过芽变获得的睡莲品种包括:睡莲栽培种诱惑(*N. 'Attraction'*)芽变获得的可稳定遗传的新品种天赐(*N. 'Tian Ci'*)<sup>[69]</sup>;印度红睡莲(*N. rubra*)芽变中筛选得到的新品种粉月亮(*N. 'Pink Moon'*)<sup>[70]</sup>;睡莲栽培品种黄乔伊(*N. 'Joey Tomocik'*)芽变中筛选得到的品种万维莎(*N. 'Wanvisa'*)<sup>[71]</sup>。生物技术育方式目前报道较少,仅Yu等<sup>[72]</sup>利用花粉管通道法将*CodA*基因转到热带睡莲中,获得了一批能够在杭州地区自然越冬的热带睡莲转基因株系。因此,杂交育种方法仍是目前获得睡莲新品种的主要手段。

在150多年前,“世界耐寒睡莲之父”Joseph Bory Lartour-Marliac利用人工杂交选育出了100多个耐寒睡莲品种,当前许多品种仍被应用<sup>[73]</sup>。李淑娟等<sup>[73]</sup>选择埃及白睡莲作为父本,柔毛齿叶睡莲(*N. lotus cv. pubescens*)作为母本进行杂交选育,得到了4个观赏性状优良的无性系。

近年来,利用跨亚属杂交选育睡莲新品种是目前睡莲育种的热点。例如,Songpanich等<sup>[74]</sup>分别以耐寒睡莲中的超粉红(*N. 'Supranee Pink'*)和热带睡莲为母本和父本,选育出了耐寒的蓝色睡莲。我国的睡莲育种者也相继开展了耐寒睡莲和热带睡莲的杂交育种,成功选育出跨亚属新品种侦探艾丽卡(*N. 'Detective Erika'*)<sup>[75]</sup>。此外,在睡莲的杂交育种过程中,许多睡莲育种者发现,睡莲进行跨亚属杂交后,其杂交结实率差,有些杂交组合甚至得不到种子。说明睡莲在进行跨亚属杂交时,出现了杂交不亲和现象,这严重影响了睡莲的跨亚属杂交进程,对睡莲的育种工作产生了巨大影响。利用植物结构、细胞与生殖生物学等基础学科研究手段,从人工杂交受精前和受精后两个方面开展了深入地研究,结果发现受精前障碍(Pre-fertilization barriers)和受精后障碍(Post-fertilization barriers)是导致睡莲跨亚属杂交结实率差的主要原因,其中受精前障碍发生更为普遍<sup>[76-77]</sup>。活性氧调控途径中的受体激酶基因*Feronia* (*FER*)和呼吸爆发酶基因*RBOHD*,  $Ca^{2+}$ 信号中的CBLs、CIPKs和CDPKs, ABA合成基因以及果胶甲酯酶基因*PME*可能在睡

莲受精前障碍中起关键作用<sup>[78-79]</sup>。这些成果为深入研究睡莲属植物的生殖障碍提供基础。

## 6 展望

目前,国内外研究者对睡莲的形态学、系统进化分类、生殖生物学、分子生物学等方面都进行了相关研究,但研究的深度和广度仍有待提高<sup>[5,9]</sup>。关于睡莲属植物的基础性研究工作仍然有许多待研究的内容,主要有以下几个方面。

第一,应加强睡莲属植物的种质资源的评价与鉴定。首先,要对现有的原生种野生生境进行保护,了解其在野生生境中的形态特征和生长状况。其次,利用分子标记技术对现有种质资源进行遗传多样性研究,以期了解不同种质资源间的遗传背景以及它们间的亲缘关系,并对睡莲属植物的种质资源进行保护。最后,利用生理生化等技术手段对不同种质的遗传特征和生理特点进行研究,为睡莲育种提供背景资料。

第二,急需建立睡莲遗传转化体系。睡莲的繁殖方式多样化,但其离体组培培养难度较大,因此基于组培培养技术的遗传转化体系还未建立。建立高效的睡莲遗传转化和基因编辑体系,可用于睡莲重要调控基因功能的鉴定,并利用转基因技术手段获得性状改良的新品种,对于开展睡莲分子育种工作十分重要。

第三,继续开展睡莲属植物全基因组测序工作。到目前为止,热带蓝星睡莲和侏儒卢旺达睡莲已经完成全基因组测序并已发布,但是热带睡莲和耐寒睡莲的基因组序列差异较大,因此应选择耐寒睡莲的几个种进行全基因组测序工作。通过得到耐寒睡莲基因组的序列,可以更好地了解睡莲属植物基因组结构和功能,揭示睡莲属植物种间的遗传差异,对于解析睡莲属植物基因功能、系统演化、基因改良等具有重要意义。

第四,应加强睡莲育种工作。目前,国内睡莲新品种的选育处于快速发展阶段,但是种质资源收集和育种成果均与国外有差距,在育种目标方面还未形成自己的特色。一是进行睡莲的基因改良,以获得集多重优良性状于一体的睡莲新品种。二是加强阳台盆栽睡莲新品种的选育,育种目标为花色艳丽、耐荫、花期长的微小型睡莲。三是加强切花型睡莲新品种的选育,育种目标为花梗粗壮、花瓶插期长。四是加强应用于水体绿化的新品种选育,育种目标为花和叶观赏价值高且花期长的中大型

睡莲。五是加强特色睡莲新品种的选育,主要是食用、茶用、香精香料用等系列睡莲新品种的筛选及选育。

第五,加强睡莲分子生物学的深入研究。充分利用成熟的分子生物学技术,重点研究睡莲的抗性、花色、新品种选育等方面。一是利用基因编辑技术,将可能调控耐寒睡莲耐寒性的关键基因(*CodA*、*CBFs*、*HSP90*、*bHLHs*等)转入热带睡莲,从而提高热带睡莲的耐寒性。二是充分挖掘并运用热带睡莲特有的蓝色花色,通过转基因技术育成蓝色的耐寒睡莲。三是研究睡莲胎生繁殖的分子机制,运用关键基因(*ERFs*、*WRKYs*)及激素相关调控通路调节胎生繁殖过程,实现胎生苗的大量繁殖,解决部分睡莲品种不耐运输、繁殖难的情况。四是进行睡莲跨亚属杂交障碍的相关研究,对跨亚属杂交障碍的关键基因(*RbohC1*、*CIPK6*等)的作用机制进行深入研究,为破除睡莲跨亚属杂交障碍提供理论依据。

#### 参考文献

- [1] 陈冰琼.睡莲和荷花对非污染和富营养化的修复效果研究.南京:南京农业大学,2021  
Chen B Q. Effect of water lilies and lotus on remediation of phenanthrene pollution and eutrophication. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2021
- [2] 刘敏.水生观赏植物组合对富营养化水体的修复效果研究.南京:南京农业大学,2021  
Liu M. Study on the restoration effect of aquatic ornamental plants combination on eutrophic water. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2021
- [3] 杨英豪.重金属镉胁迫对睡莲生理生态效应的研究.南京:南京农业大学,2013  
Yang Y H. Studies on the physiological and ecological responses of cadmium stress on waterlily. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2013
- [4] Jesurun J, Jagadeesh S, Ganesan S, Rao V, Eerike M. Anti-inflammatory activity of ethanolic extract of *Nymphaea alba* flower in swiss albino mice. International Journal of Medical Research & Health Sciences, 2013, 2(3): 474-478
- [5] 李淑娟,尉倩,陈尘,张燕,吴永朋,余刚.中国睡莲属植物育种研究进展.植物遗传资源学报,2019,20(4): 829-835  
Li S J, Yu Q, Chen C, Zhang Y, Wu Y P, Yu G. Breeding progress of waterlilies in China. Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20(4): 829-835
- [6] Dkhar J, Kumaria S, Rao S R, Tandon P. Sequence characteristics and phylogenetic implications of the nrDNA internal transcribed spacers (ITS) in the genus *Nymphaea* with focus on some Indian representatives. Plant Systematics and Evolution, 2012, 298(1): 93-108
- [7] 黄国振,邓惠勤,李祖修,李钢.睡莲.北京:中国林业出版社,2008: 23-24  
Huang G Z, Deng H Q, Li Z X, Li G. Waterlily. Beijing: China Forestry Publishing House, 2008: 23-24
- [8] 余翠薇,陈煜初,余东北,何圣米.睡莲5个亚属花、叶、块茎和基因组大小比较.浙江农业科学,2017,58(8): 1353-1356  
Yu C W, Chen Y C, Yu D B, He S M. Comparison of flower, leaf, tuber and genome size of 5 subgenera of waterlily. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 2017, 58(8): 1353-1356
- [9] 苏群,杨亚涵,田敏,张进忠,毛立彦,唐毓玮,卜朝阳,卢家仕.49份睡莲资源表型多样性分析及综合评价.西南农业学报,2019,32(11): 2670-2681  
Su Q, Yang Y H, Tian M, Zhang J Z, Mao L Y, Tang Y W, Bu Z Y, Lu J S. Phenotypic diversity analysis and comprehensive evaluation of 49 waterlily resources. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2019, 32(11): 2670-2681
- [10] 潘庆龙,付瑛格,谷佳,盛玉辉,李清雪,饶英,朱天龙,周扬,史佑海,赵莹,王健.海南引种睡莲表型多样性分析及评价.热带作物学报,2021,42(10): 2777-2788  
Pan Q L, Fu Y G, Gu J, Sheng Y H, Li Q X, Rao Y, Zhu T L, Zhou Y, Shi Y H, Zhao Y, Wang J. Analysis of phenotypic diversity of *Nymphaea* L. in Hainan, China. Chinese Journal of Tropical Crops, 2021, 42(10): 2777-2788
- [11] 余翠薇,陈煜初,余东北,何圣米.睡莲属不同亚属果实和种子的初步比较.浙江农业科学,2016,57(5): 718-720  
Yu C W, Chen Y C, Yu D B, He S M. Preliminary comparison of fruits and seeds of different subgenera of *Nymphaea*. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 2016, 57(5): 718-720
- [12] Pellicer J, Kelly L J, Magdalena C, Leitch I J. Insights into the dynamics of genome size and chromosome evolution in the early diverging angiosperm lineage Nymphaeales (water lilies). Genome, 2013, 56(8): 437-449
- [13] 杨宽.6种睡莲叶片解剖结构及耐寒性评价.分子植物育种,2021,19(20): 6910-6917  
Yang K. Leaf anatomic structure and cold tolerance evaluation of 6 *Nymphaea* varieties. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(20), 6910-6917
- [14] Zini L M, Galati B G, Ferrucci M S. Perianth organs in Nymphaeaceae: Comparative study on epidermal and structural characters. Journal of Plant Research, 2017, 130: 1047-1060
- [15] 杨梅花,郑新开,刘升学,黄祥,程锦涛,徐迎春.4种睡莲花粉形态的扫描电镜观察.电子显微学报,2022,41(1): 61-65  
Yang M H, Zheng X K, Liu S X, Huang X, Cheng J T, Xu Y C. Scanning electron microscope observation of pollen morphology of 4 kinds of waterlily. Journal of Chinese Electron Microscopy Society, 2022, 41(1): 61-65
- [16] Taylor M L, Cooper R L, Schneider E L, Osborn J M. Pollen structure and development in Nymphaeales: Insights into character evolution in an ancient angiosperm lineage. American

- Journal of Botany, 2015, 102(10): 1685-1702
- [17] Zini L M, Galati B G, Zarlavsky G, Ferrucci M S. Developmental and ultrastructural characters of the pollen grains and tapetum in species of *Nymphaea* subgenus *Hydrocallis*. *Protoplasma*, 2017, 254(4): 1777-1790
- [18] 曹婧, 戴忠良, 徐迎春, 刘春贵, 徐婷, 孙春青. 睡莲属植物花粉形态研究. *西北植物学报*, 2023, 43(7): 1227-1235  
Cao J, Dai Z L, Xu Y C, Liu C G, Xu T, Sun C Q. Studies on pollen morphology of *Nymphaea*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(7): 1227-1235
- [19] 周庆源. 睡莲科的花的生物学和生殖形态学研究. 北京: 中国科学院, 2005  
Zhou Q Y. *Floral biology and reproductive morphology of the Nymphaeaceae*. Beijing: Chinese Academy of Sciences, 2005
- [20] 刘子毓, 杨光穗, 黄素荣, 谌振, 朱天龙, 张琼尹, 余文刚. 睡莲属5个亚属16种植物的花粉形态扫描电镜观察. *分子植物育种*, 2023, 8(15): 1-14  
Liu Z Y, Yang G S, Huang S R, Chen Z, Zhu T L, Zhang Q Y, Yu W G. SEM observation of pollen morphology of 16 species of 5 subgenera of *Nymphaea*. *Molecular Plant Breeding*, 2023, 8(15): 1-14
- [21] 苏群, 杨亚涵, 田敏, 卜朝阳, 毛立彦, 张进忠, 潘介春, 卢家仕. 睡莲种质资源遗传多样性分析及DNA指纹图谱构建. *热带作物学报*, 2020, 41(2): 258-266  
Su Q, Yang Y H, Tian M, Bu Z Y, Mao L Y, Zhang J Z, Pan J C, Lu J S. Genetic diversity analysis and DNA fingerprinting construction of waterlily germplasm resources. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2020, 41(2): 258-266
- [22] Poczai P, Mátyás K K, Szabó I, Varga I, Hyvönen J, Cernák I, Gorji A M, Decsi K, Tallér J. Genetic variability of thermal *Nymphaea* (Nymphaeaceae) populations based on ISSR markers: Implications on relationships, hybridization, and conservation. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2011, 29: 906-918
- [23] Chen Y Y, Fan X R, Li Z, Li W, Huang W M. Low level of genetic variation and restricted gene flow in water lily *Nymphaea tetragona* populations from the Amur River. *Aquatic Botany*, 2017, 140: 55-61
- [24] 苏群, 王虹妍, 刘俊, 李春牛, 卜朝阳, 林玉玲, 卢家仕, 赖钟雄. 基于SSR荧光标记构建睡莲核心种质. *园艺学报*, 2023, 50(10): 2128-2138  
Su Q, Wang H Y, Liu J, Li C N, Bu Z Y, Lin Y L, Lu J S, Lai Z X. Construction of core collection of *Nymphaea* based on SSR fluorescent markers. *Acta Horticulturae Sinica*, 2023, 50(10): 2128-2138
- [25] Parveen S, Singh N, Adit A, Kumaria S, Tandon R, Agarwal M, Jagannath A, Goel S. Contrasting reproductive strategies of two *Nymphaea* species affect existing natural genetic diversity as assessed by microsatellite markers: Implications for conservation and wetlands restoration. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 773572
- [26] 毛立彦, 龙凌云, 黄秋伟, 丁丽琼, 李慧敏, 池昭锦, 唐毓玮. 基于SRAP分子标记的147份睡莲属植物遗传多样性分析. *南方农业学报*, 2023, 54(2): 454-466  
Mao L Y, Long L Y, Huang Q W, Ding L Q, Li H M, Chi Z J, Tang Y W. Genetic diversity analysis of 147 *Nymphaea* Linn. plants based on SRAP molecular marker. *Journal of Southern Agriculture*, 2023, 54(2): 454-466
- [27] 毛立彦, 李慧敏, 龙凌云, 黄秋伟, 唐毓玮, 於艳萍, 黄歆怡, 檀小辉, 农晓慧, 朱天龙, 陆祖双. 基于SSR分子标记的睡莲遗传多样性分析. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2024, 48(5): 57-68  
Mao L Y, Li H M, Long L Y, Huang Q W, Tang Y W, Yu Y P, Huang X Y, Tan X H, Nong X H, Zhu T L, Lu Z S. Genetic diversity analysis of *Nymphaea* Linn. based on SSR markers. *Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition*, 2024, 48(5): 57-68
- [28] 苏群, 田敏, 刘俊, 王凌云, 李春牛, 李先民, 黄展文, 王虹妍. 基于生物信息学的睡莲SSR位点特征分析. *西南农业学报*, 2021, 34(10): 2076-2083  
Su Q, Tian M, Liu J, Wang L Y, Li C N, Li X M, Huang Z W, Wang H Y. Construction of core collection of *Nymphaea* based on SSR fluorescent makers. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2021, 34(10): 2076-2083
- [29] 毛立彦, 黄秋伟, 於艳萍, 丁丽琼, 蔡元保, 黄歆怡, 覃茜, 苏群, 农晓慧, 朱天龙, 龙凌云. 保罗蓝睡莲花器官转录组SSR的分布及其序列特征分析. *福建农业学报*, 2024, 39(7): 775-784  
Mao L Y, Huang Q W, Yu Y P, Ding L Q, Cai Y B, Huang X Y, Qin Q, Su Q, Nong X H, Zhu T L, Long L Y. Distribution and properties of SSR in transcriptome of *Nymphaea* Paul stetson flowers. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2024, 39(7): 775-784
- [30] Qian Z Z, Justus M M, Wang Q F, Itambo M, Li Z Z, Chen J M. Molecular identification of African *Nymphaea* species (water lily) based on ITS, trnT-trnF and rpl16. *Plants*, 2022, 11(18): 2431
- [31] Sun C Q, Chen F D, Teng N J, Xu Y C, Dai Z L. Comparative analysis of the complete chloroplast genome of seven *Nymphaea* species. *Aquatic Botany*, 2021, 170: 103353
- [32] Zhang H H, Si Y, Zhao R A, Sheng Q Q, Zhu Z L. Complete chloroplast genome and phylogenetic relationship of *Nymphaea nouchali* (Nymphaeaceae), a rare species of water lily in China. *Gene*, 2023(858): 147139
- [33] Kim Y S, Min J, Kwon W, Song M J, Nam S, Park J. The complete chloroplast genome sequence of the *Nymphaea capensis* Thunb. (Nymphaeaceae). *Mitochondrial DNA part B: Resources*, 2019, 4(1): 401-402
- [34] Povilus R A, Dacosta J M, Grassa C, Satyaki P R V, Moeglein M, Jaenisch J, Xi Z Z, Mathews S, Gehring M, Davis C C, Friedman W E. Water lily (*Nymphaea thermarum*) genome reveals variable genomic signatures of ancient vascular cambium losses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2020, 117(15): 8649-8656



- [35] Zhang L S, Chen F, Zhang X T, Li Z, Zhao Y Y, Lohaus R, Chang X J, Dong W, Ho S Y W, Liu X, Song A X, Chen J H, Guo W L, Wang Z J, Zhuang Y Y, Wang H F, Chen X Q, Hu J, Liu Y H, Qin Y, Wang K, Dong S S, Liu Y, Zhang S Z, Yu X X, Wu Q, Wang L S, Yan X Q, Jiao Y N, Kong H Z, Zhou X F, Yu C W, Chen Y C, Li F, Wang J H, Chen W, Chen X L, Jia Q D, Zhang C, Jiang Y F, Zhang W B, Liu G H, Fu J Y, Chen F, Ma H, Van de Peer Y, Tang H B. The water lily genome and the early evolution of flowering plants. *Nature*, 2020, 577(7788): 79-84
- [36] 黄祥, 楚光明, 程锦涛, 王蕾蕾, 徐迎春, 杨梅花. 蓝星睡莲 CBF 基因家族的全基因组鉴定与分析. *分子植物育种*, 2024, 22(12): 3829-3841  
Huang X, Chu G M, Cheng J T, Wang L L, Xu Y C, Yang M H. Genome-wide identification and analysis of CBF gene family in *Nymphaea colorata*. *Molecular Plant Breeding*, 2024, 22(12): 3829-3841
- [37] 潘鑫峰, 叶方婷, 毛志君, 李兆伟, 范凯. 睡莲 WRKY 家族的全基因组鉴定和分子进化分析. *园艺学报*, 2022, 49(5): 1121-1135  
Pan X F, Ye F T, Mao Z J, Li Z W, Fan K. Genomic identification and molecular evolution of the WRKY family in *Nymphaea colorata*. *Acta Horticulturae Sinica*, 2022, 49(5): 1121-1135
- [38] 叶方婷, 潘鑫峰, 毛志君, 李兆伟, 范凯. 睡莲转录因子 bZIP 家族的分子进化及功能分析. *中国农业科学*, 2021, 54(21): 4694-4708  
Ye F T, Pan X F, Mao Z J, Li Z W, Fan K. Molecular evolution and function analysis of bZIP family in *Nymphaea colorata*. *Scientia Agricultura Sinica*, 2021, 54(21): 4694-4708
- [39] 陈凯利, 班文卓, 杜灵娟, 李淑娟, 周兴华, 罗统钦, 刘亚平. 蓝星睡莲花青素合成酶(NcANS)基因及启动子克隆与分析. *分子植物育种*, 2024, 22(6): 1815-1822  
Chen K L, Ban W Z, Du L J, Li S J, Zhou X H, Luo T Q, Liu Y P. Cloning and analysis of anthocyanidin synthase gene and promoter in *Nymphaea colorata*. *Molecular Plant Breeding*, 2024, 22(6): 1815-1822
- [40] 罗火林. 睡莲花器官发育相关基因克隆、表达和功能分析. 南京: 南京农业大学, 2011  
Luo H L. Isolation, expression and function analysis of floral organ identify genes in water lily. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011
- [41] 吴倩. 睡莲类黄酮糖基转移酶基因克隆及功能分析. 北京: 中国科学院大学, 2018  
Wu Q. Cloning and functional analysis of flavonosyltransferase gene from water lily. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2018
- [42] Wu Q, Wu J, Li S S, Zhang H J, Feng C Y, Yin D D, Wu R Y, Wang L S. Transcriptome sequencing and metabolite analysis for revealing the blue flower formation in waterlily. *BMC Genomics*, 2016, 17: 897
- [43] 毛立彦, 檀小辉, 龙凌云, 黄秋伟, 邓有展, 於艳萍, 丁丽琼, 韦勇杰. 睡莲品种保罗蓝花器官不同部位的转录组测序分析. *植物遗传资源学报*, 2024, 25(4): 647-659  
Mao L Y, Tan X H, Long L Y, Huang Q W, Deng Y Z, Yu Y P, Ding L Q, Wei Y J. Sequencing analysis of transcriptome in different parts of *Nymphaea* 'Paul Stetson' flower. *Journal of Plant Genetic Resource*, 2024, 25(4): 647-659
- [44] Li Z J, Zhou W J, Wang P, Chen Y F, Huo S J, Wang J, Tian D, Niu J, Zhao Y, Song X Q. Transcriptome analysis reveals the senescence process controlling the flower opening and closure rhythm in the waterlilies (*Nymphaea* L.). *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 701633
- [45] Povilus R A, Losada Juan J M, Friedman W E. Floral biology and ovule and seed ontogeny of *Nymphaea thermarum*, a water lily at the brink of extinction with potential as a model system for basal angiosperms. *Annals of Botany*, 2014, 115(2): 211
- [46] Zini L M, Galati B G, Ferrucci M S. Ovule and female gametophyte in representatives of *Nymphaea* subgenus hydrocallis and victoria (*Nymphaeaceae*; *Nymphaeoidae*). *Aquatic Botany*, 2015, 120: 322-332
- [47] 代海芳, 周庆源. 埃及白睡莲的胚胎学研究. *西北植物学报*, 2010, 30(1): 78-84  
Dai H F, Zhou Q Y. Embryological studies in *Nymphaea lotus* (*Nymphaeaceae*). *Acta Botanica Boreali -Occidentalia Sinica*, 2010, 30(1): 78-84
- [48] 孙春青, 陶美奇, 姚悦梅, 戴忠良. 睡莲生殖器官发育过程中解剖结构的变化. *植物资源与环境学报*, 2022, 31(1): 21-28  
Sun C Q, Tao M Q, Yao Y M, Dai Z L. Change of anatomical structure during the development process of reproductive organs of *Nymphaea tetragona*. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2022, 31(1): 21-28
- [49] Zhang H H, Wu H Y, Zhou Q, Zhao R A, Sheng Q Q, Zhu Z L. Flowering characteristics and reproductive biology of *Nymphaea* hybrid, a precious water lily. *Scientia Horticulturae*, 2021, 287: 110268
- [50] 唐毓玮, 龙凌云, 黄秋伟, 苏群, 池昭锦, 卢家仕, 毛立彦. 澳系睡莲花粉离体萌发及低温保存研究. *热带作物学报*, 2020, 41(7): 1380-1386  
Tang Y W, Long L Y, Huang Q W, Su Q, Chi Z J, Lu J S, Mao L Y. Pollen germination in vitro and cryopreservation research of anecphyta waterlily. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2020, 41(7): 1380-1386
- [51] 毛立彦, 唐毓玮, 谢振兴, 龙凌云, 黄秋伟, 陆祖正, 於艳萍, 苏群, 丁丽琼. '保罗兰'睡莲花粉离体萌发及花粉管生长的研究. *西南农业学报*, 2019, 32(5): 1155-1161  
Mao L Y, Tang Y W, Xie Z X, Long L Y, Huang Q W, Lu Z Z, Yu Y P, Su Q, Ding L Q. Pollen germination in vitro and tube growth characteristics of *Nymphaea* 'Paul Stetson'. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2019, 32(5): 1155-1161
- [52] 杨梦飞, 李怡鹏, 楼宇涛, 郑寨生, 张尚法, 王凌云, 袁名

- 安. 培养液组分及培养时间对睡莲花粉萌发和花粉管生长的影响. 浙江农业科学, 2016, 57(10): 1689-1691  
Yang M F, Li Y P, Lou Y T, Zheng Z S, Zhang S F, Wang L Y, Yuan M A. Effects of culture medium composition and culture time on pollen germination and pollen tube growth of waterlily. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 2016, 57(10): 1689-1691
- [53] Williams J H, Mcneilage R T, Lettre M T, Taylor M L. Pollen tube growth and the pollen-tube pathway of *Nymphaea odorata* (Nymphaeaceae). Botanical Journal of the Linnean Society, 2010, 162(4): 581-593
- [54] 孙春青, 潘跃平, 单延博, 孙国胜, 戴忠良. 睡莲品种墨宝自交结实率低的细胞学机理. 江苏农业学报, 2017, 33(4): 890-894  
Sun C Q, Pan Y P, Shan Y B, Sun G S, Dai Z L. Cellular mechanisms of low self-fertility of water lily variety almost black. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2017, 33(4): 890-894
- [55] 奚良, 谌振, 朱天龙, 黄素荣, 李海燕, 刘子毓, 杨光德. 睡莲4个亚属资源的表型变异与花色分析. 分子植物育种, 2024, 4(9): 1-14  
Xi L, Chen Z, Zhu T L, Huang S R, Li H Y, Liu Z Y, Yang G S. Phenotypic variation and color phenotype in 4 *Nymphaea* subgenera. Molecular Plant Breeding, 2024, 4(9): 1-14
- [56] 吴倩, 张会金, 王晓晗, 赵文, 周娴, 王亮生. 睡莲花色研究进展. 园艺学报, 2021, 48(10): 2087-2099  
Wu Q, Zhang H J, Wang X H, Zhao W, Zhou X, Wang L S. Research progress on flower color of waterlily (*Nymphaea*). Acta Horticulturae Sinica, 2021, 48(10): 2087-2099
- [57] 苏群, 田敏, 王虹妍, 王凌云, 刘俊, 赵培飞, 卜朝阳. 睡莲属62个栽培种花朵挥发性成分GC-MS分析. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(4): 567-574  
Su Q, Tian M, Wang H Y, Wang L Y, Liu J, Zhao P F, Bu Z Y. Volatile components in flowers of 62 *Nymphaea* cultivars by GC-MS. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2022, 30(4): 567-574
- [58] 石凝, 刘晓静, 杜凤凤, 常雅军, 李乃伟, 姚东瑞. 热带睡莲鲜花中挥发油成分的GC-MS分析. 植物资源与环境学报, 2017, 26(4): 104-106  
Shi N, Liu X J, Du F F, Chang Y J, Li N W, Yao D R. GC-MS analysis on components of essential oil from fresh flowers of tropical water lily. Journal of Plant Resources and Environment, 2017, 26(4): 104-106
- [59] 黄祥, 楚光明, 徐迎春, 王雪莲, 杨梅花. 2种睡莲不同部位对低温胁迫的生理响应及抗寒性评价. 江苏农业科学, 2022, 50(9): 128-134  
Huang X, Chu G M, Xu Y C, Wang X L, Yang M H. Physiological response and cold resistance evaluation of different parts of two kinds of water lily to low temperature stress. Jiangsu Agricultural Sciences, 2022, 50(9): 128-134
- [60] 迟明宏, 程哲, 杨志娟, 王彦杰, 金奇江, 杨梅花, 王雪莲, 徐迎春. 50份热带睡莲材料的耐寒性评价. 植物资源与环境学报, 2023, 32(1): 39-49  
Chi M H, Cheng Z, Yang Z J, Wang Y J, Jin Q J, Yang M H, Wang X L, Xu Y C. Evaluation on cold tolerance of 50 tropical water lily materials. Journal of Plant Resources and Environment, 2023, 32(1): 39-49
- [61] 程哲, 王彦杰, 吕存红, 金奇江, 杨梅花, 王雪莲, 叶春秀, 徐迎春. 自然低温下7种热带睡莲的耐寒性评价. 江西农业学报, 2022, 34(5): 46-52  
Cheng Z, Wang Y J, Lv C H, Jin Q J, Yang M H, Wang X L, Ye C X, Xu Y C. Evaluation of cold tolerance of seven tropical waterlily varieties under natural low temperature. Acta Agriculturae Jiangxi, 2022, 34(5): 46-52
- [62] 杨梅花, 黄祥, 韩彦奇, 郭佳星, 李卓怡, 钟敏, 徐迎春, 刘长青. 8种睡莲对低温胁迫的生理响应及抗寒性评价. 江苏农业科学, 2023, 50(23): 123-128  
Yang M H, Huang X, Han Y Q, Guo J X, Li Z Y, Zhong M, Xu Y C, Liu C Q. Physiological response and cold resistance evaluation of 8 water lilies under low temperature stress. Jiangsu Agricultural Sciences, 2023, 50(23): 123-128
- [63] 刘光杨, 周炜, 陈磊, 王华, 金奇江, 王彦杰, 李娜, 徐迎春. 11个睡莲品种的耐阴性综合评价. 植物资源与环境学报, 2020, 29(1): 44-51  
Liu G Y, Zhou W, Chen L, Wang H, Jin Q J, Wang Y J, Li N, Xu Y C. Comprehensive evaluation of shade tolerance of 11 *Nymphaea tetragona* cultivars. Journal of Plant Resources and Environment, 2020, 29(1): 44-51
- [64] 王虹妍, 卜朝阳, 李先民, 卢家仕, 李春牛, 黄展文, 苏群. 不同光照条件下米奴塔睡莲生长特性及抗氧化生理响应. 热带作物学报, 2022, 43(4): 798-806  
Wang H Y, Bu Z Y, Li X M, Lu J S, Li C N, Huang Z W, Su Q. Growth and antioxidant physiology effects of *Nymphaea minuta* under different light conditions. Chinese Journal of Tropical Crops, 2022, 43(4): 798-806
- [65] 苏群, 田敏, 李春牛, 李先民, 卢家仕, 黄展文, 李杰梅, 卜朝阳, 王虹妍. 睡莲叶片胎生发育转录组分析. 热带作物学报, 2021, 42(12): 3443-3450  
Su Q, Tian M, Li C N, Li X M, Lu J S, Huang Z W, Li J M, Bu Z Y, Wang H Y. Transcriptome sequencing analysis of leaf vivipary in water lily. Chinese Journal of Tropical Crops, 2021, 42(12): 3443-3450
- [66] 谢欢, 艾星梅, 李宇航, 赵财宝, 孙媛媛. 睡莲叶脐着生胎芽与叶片不同部位碳水化合物代谢的关系. 应用生态学报, 2022, 33(9): 2431-2440  
Xie H, Ai X M, Li Y H, Zhao C B, Sun Y Y. Relationship between epiphyllous bud of tropical waterlily (*Brachyceras*) umbilics and carbohydrate metabolism in different parts of leaves. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(9): 2431-2440
- [67] Guo Y, Li X, Yuan C, Lu J P, Lin F, Li Y M, Kang Y, Yang G S, Su Q, Yin J M. Dormancy induced by floating starvation method in *Nymphaea atrans*. Scientia Horticulturae, 2024, 337: 113512

- [68] 孙春青, 戴忠良, 潘跃平. 睡莲不同杂交组合幼胚愈伤组织诱导研究. 江西农业学报, 2014, 26(1): 49-52  
Sun C Q, Dai Z L, Pan Y P. Study on callus inducement from young embryos of different water lily hybrid combinations. Acta Agriculturae Jiangxi, 2014, 26(1): 49-52
- [69] 李淑娟, 尉倩, 张昭, 尚煜东, 刘安成, 吴永朋. 耐寒睡莲新品种‘天赐’的选育. 北方园艺, 2018(3): 208-210  
Li S J, Wei Q, Zhang Z, Shang Y D, Liu A C, Wu Y P. Breeding of a new variety of cold tolerant *Nymphaea* ‘Tian Ci’. Northern Horticulture, 2018(3): 208-210
- [70] 柏斌. 云南睡莲新品种‘粉月亮’国际登录. 中国花卉园艺, 2017, 16: 24  
Bai B. Yunnan new variety of *Nymphaea* ‘Pink Moon’ received international registration. Chinese Flower Horticulture, 2017, 16:24
- [71] Stroupe S. “One man's weed is another man's flower” the story of *Nymphaea* ‘Wanvisa’. IWGS Water Garden Journal, 2010, 25 (3): 24-27
- [72] Yu C W, Qiao G R, Qiu W M, Yu D B, Zhou S R, Shen Y, Yu G C, Jiang J, Han X J, Liu M Y, Zhang L S, Chen F, Chen Y C, Zhuo R Y. Molecular breeding of water lily: Engineering cold stress tolerance into tropical water lily. Horticulture Research, 2018, 5: 73
- [73] 李淑娟, 陶连兵. 柔毛齿叶睡莲×埃及白睡莲新品种选育. 西北林学院学报, 2008, 23(5): 95-98  
Li S J, Tao L B. Breeding of new varieties of *Nymphaea lotus* var. *pubescens*×*Nymphaea lotus*. Journal of Northwest Forestry University, 2008, 23(5): 95-98
- [74] Songpanich P, Hongtrakul V. Intersubgeneric cross in *Nymphaea* spp. L. to develop a blue hardy waterlily. Scientia Horticulturae, 2010, 124(4): 475-481
- [75] 李子俊. 我国首批跨亚属耐寒睡莲育成. 中国花卉盆景, 2013(10): 4-7  
Li Z J. The first batch of cross-subgenus cold-tolerant water lilies were cultivated in China. Chinese Flower Bonsai, 2013 (10): 4-7
- [76] Sun C Q, Ma Z H, Sun G S, Dai Z L, Teng N J, Pan Y P. Cellular mechanisms of reproductive barriers in some crosses of water lily (*Nymphaea* spp.) cultivars. Horticultural Science, 2015, 50: 30-35
- [77] Sun C Q, Ma Z H, Zhang Z C, Sun G S, Dai Z L. Factors influencing cross barriers in interspecific hybridizations of water lily. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2018, 143(2): 130-135
- [78] Sun C Q, Chen F D, Teng N J, Yao Y M, Shan X, Dai Z L. Transcriptomic and proteomic analysis reveals mechanisms of low pollen-pistil compatibility during water lily cross breeding. BMC Plant Biology, 2019, 19: 542
- [79] Sun C Q, Cao J, Wang J H, Zhou P, Xu Y C, Chen F D. Pectin methylesterase regulates pollen germination on stigma after pollination in water lily. Scientia Horticulturae, 2023, 320 (7): 112207