

# 中国睡莲属植物育种研究进展

李淑娟, 尉倩, 陈尘, 张燕, 吴永朋, 余刚

(陕西省西安植物园 / 陕西省植物研究所 / 陕西省植物资源保护与利用工程技术研究中心, 西安 710061)

**摘要:** 睡莲在水景园、水体净化和生态文明建设中发挥着越来越重要的作用。该文从种质资源、育种目标、育种技术及育种成果等方面综述了中国睡莲育种研究的进展。(1) 中国睡莲的物种多样性日渐丰富。中国原产 5 个原生种, 仅占全球资源 (50 余种) 的 10%, 花色单一且产地偏远; 1950 年前仅有 2 个品种。通过半个世纪来的引种驯化, 目前已保存原生种 30 个、园艺品种 400 余个; 并摸清了睡莲属各亚属的开花生物学特性, 为杂交育种奠定了很好的基础。(2) 育种目标以特异花色为主。中国睡莲育种研究始于 1998 年, 前 10 年以特异花色为育种目标, 近 10 年紧跟国际睡莲育种趋势, 以蓝紫色耐寒睡莲和亚属间杂交为主; 但与中国的市场需求结合不好, 缺乏独特的育种目标。(3) 育种手段多样化。杂交组合已从种内、种间发展到亚属间, 发明了免去雄的睡莲杂交技术, 提高了杂交育种效率; 初步分析了部分睡莲的遗传规律, 物理和化学诱变、倍性育种和转基因等新技术已经应用到睡莲育种中, 并取得成效。(4) 育种成果显著。在过去的近 20 年间, 中国已育成新品种 205 个, 其中中国鉴定 18 个、国际登录 187 个; 红焰焰、蓝剑、天赐和侦探艾力卡 4 个新品种在国际睡莲新品种竞赛中荣获 6 个奖项。

**关键词:** 睡莲属; 种质资源; 开花生物学; 杂交

## Breeding Progress of Waterlilies in China

LI Shu-juan, YU Qian, CHEN Chen, ZHANG Yan, WU Yong-peng, YU Gang

(Xi'an Botanical Garden of Shaanxi Province/Institute of Botany of Shaanxi Province/Shaanxi Engineering Research Centre for Conservation and Utilization of Botanical Resources, Xi'an 710061)

**Abstract:** Waterlilies (*Nymphaea* L.) play an increasingly important role in water garden, water purification and ecological construction. This paper reviews the advances on studies of germplasm resources, breeding objectives, breeding techniques and achievements. (1) The genetic diversity of waterlilies in China is constitutively increasing. Only five species were originally found in China, which accounted for only 10% of global water lily species. Nowadays, 30 species and 400 cultivars have been conserved, in which the flowering biology has been studied. (2) The modern breeding aimed at the selection of colorful cultivars before 2009, while breeding for hardy waterlilies with blue-purple flower colors by inter-subgenera crosses has been thereafter conducted. However, this international breeding steps of waterlilies didn't meet to the demand in domestic market. (3) Application of advanced breeding methods. The cross combinations have moved from intraspecific, interspecific to inter-subgeneric. The hybridizing technology without emasculation of waterlily has been invented and the efficiency of hybridization has been improved. The inheritance of some characteristics in waterlilies was analyzed. Some new techniques such as physical and chemical mutagenesis, ploidy breeding and transgenic breeding have been applied to the breeding of waterlilies. (4) Over past 20 years, Chinese breeders have released 205 new varieties including 18 nationally-approved cultivars and 187 internationally-registered cultivars. Especially, these four varieties, composing of 'Hong Yanyan', 'Lan Jian', 'Tian Ci' and 'Detective Erika', have been approved by winning six awards in the International New Waterlily Competition.

收稿日期: 2018-12-09 修回日期: 2019-01-01 网络出版日期: 2019-01-22

URL: <http://www.doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20181209001>

第一作者主要从事水生花卉育种及应用研究, E-mail: lishujuanxbg@163.com

**基金项目:** 陕西省科学院重大项目 (2016K-08); 陕西省科技厅重点研发项目 (2017NY-028); 陕西省科学院青年人才培养项目 (2018nk-14)

**Foundation project:** Major Project of Shaanxi Academy of Sciences (2016K-08); Major Project of Shaanxi Provincial Science and Technology Department (2017NY-028), Talent Training Program of Shaanxi Academy of Sciences (2018nk-14)

**Key words:** *Nymphaea* L.; germplasm; flowering biology; hybridization

睡莲为多年生水生浮叶植物,品种繁多,花色丰富,或素雅或艳丽,被誉为“池塘调色板”。应用历史长达5000年,在西方文明中,被认为是“圣洁纯美”的化身,类似于荷花(*Nelumbo Adans.*)在中华文明中的地位<sup>[1]</sup>。睡莲的根、茎和叶对水中营养物质和有害物质具有极强的吸附能力,是优良的水质净化材料,因而,睡莲被广泛应用于水景园林中。

睡莲的育种研究起源于19世纪中叶的欧洲,第1个从事睡莲杂交育种的是英国人 Joseph Paxton 先生,但最具成就的是被誉为“世界耐寒睡莲之父”的法国人 Joseph Bory Lartour-Marliac 先生,他先后培育出了100多个耐寒睡莲品种,很多品种现在仍被广泛应用,如诱惑(Attraction)、克罗马蒂拉(Chromatella)、亚克(Arc-en-ciel)等<sup>[2]</sup>。20世纪,睡莲的育种中心逐渐转移到美国,George L. Thomas、Martin E. Randig、George Pring、Perry D. Slocum 等先后培育出数以百计的品种<sup>[3-4]</sup>。21世纪以来,泰国的睡莲育种飞速发展,以 Nopchai N. Chansilpa 博士为代表,培育出 Wanvisa, Siam Blue Hardy 等一批优秀品种。

由于原生种分布地域较偏远和花色相对单一,以及国际交流和文化差异等方面的影响,中国的睡莲育种研究起步较晚。随着国际交流的增多和中国生态文明建设的开展,水景园林如雨后春笋般涌现,大量的睡莲品种被引进并广泛应用,激发了国人对“水中皇后”睡莲的高度兴趣。特别是武汉植物园的黄国振先生,1999年从美国带回一批杂交种子,2000年初选出一批优良株系。2001年黄先生应邀与青岛畅绿科技发展有限公司合作建立了中华睡莲世界,从这批苗中2002年育成5个热带品种,2003年育成10个耐寒睡莲品种。这些品种由青岛市科技局组织鉴定验收,成为中国有自主知识产权的品种,填补了中国这一领域的空白。在10年间培育出100多个睡莲品种;并与国际睡莲及水景协会(IWGS, International Waterlily & Water Gardening Society)建立了良好的联系,2011年该国际组织在青岛举办年度学术研讨会有力地推动了中国睡莲育种事业的发展<sup>[1]</sup>。2010年前,中国睡莲育种刚刚起步,多处于摸索学习阶段,以花色丰富和性状特异为目标。之后,特别是受第1个蓝色系耐寒睡莲新品种 Siam Blue Hardy 诞生的影响,中国睡莲育种紧跟国际睡莲育种方向,如跨亚属杂交、蓝色耐寒睡莲品

种和澳洲睡莲新品种的选育等。目前中国培育的睡莲品种逐年增加,在国际上崭露头角。本文希望通过对我国睡莲育种成就的总结和存在问题的剖析,为睡莲育种研究的进一步发展提供参考。

## 1 睡莲属种质资源的收集与保藏

### 1.1 中国保藏睡莲属原生种达30余个

睡莲是睡莲科(*Nymphaeaceae*)睡莲属(*Nymphaea* L.)植物的通称,该属有50多个种(含变种),遍布全球除南极洲外的所有大陆,园艺品种多达1000余种<sup>[1-5]</sup>。1905年, Henry S. Conard 博士依据心皮间分离或融合分为2个大类群,即离生心皮类(Group *apocarpiae*)和聚合心皮类(Group *syncarpiae*)。再依其他形态特征进一步分为5个亚属,即离生心皮类分为缺柱亚属(Subgen. *Anecphyia* Casp.)和短柱亚属(Subgen. *Brachyceras* Casp.),聚合心皮类分为南非睡莲亚属(Subgen. *Castalia* Salisb. 或 *Nymphaea* L.)、带柱亚属(Subgen. *Lotos* Decandolle)和棒柱亚属(Subgen. *Hydrocallis* Casp.)<sup>[2-6]</sup>;与分布区域相对应的分别俗称为澳洲睡莲亚属、广热带睡莲亚属、耐寒睡莲亚属、古热带睡莲亚属和新热带睡莲亚属。其中耐寒睡莲亚属分布或适宜于亚热带到暖温带地区,其余均分布或适宜于热带地区,耐寒性较差。

据最新修订的《Flora of China》第6卷记载,我国分布的睡莲属原生种(含变种)有5个,约占世界总资源的10%。耐寒睡莲亚属3种,白睡莲(*N. alba* L.)、雪白睡莲(*N. candida* C. Presl)和睡莲(子午莲, *N. tetragona* Georgi);古热带睡莲亚属1种,柔毛齿叶睡莲(*N. lotus* L. var. *pubescens* (Willd.) Hook. f. & Thomson);广热带睡莲亚属1种,延药睡莲(*N. nouchali* Burm. f.)<sup>[7]</sup>。其中以睡莲(*N. tetragona* Georgi)的分布最为广泛<sup>[1,8]</sup>。

除了白睡莲和雪白睡莲外,其他3个种在分类上仍存在一些疑问。分布于中国的睡莲(*N. tetragona* Georgi)形态多变,叶片下表面或暗绿色或微带红色,叶背脉纹凸起或下陷,柱头盘黄色或微红色,其中是否存在一些变种或变型、及柔毛齿叶睡莲与印度红睡莲(*N. rubra* Roxb. ex Salisb.)的关系等尚不十分清楚。延药睡莲与星形睡莲(*N. stellata* Willd.)的关系也比较模糊,这些均有待进一步的研究<sup>[1,7-8]</sup>。

相对于全球睡莲种质资源,在亚属方面,我国缺乏澳洲亚属和新热带亚属。在花色方面,缺乏黄色种

质。3 个耐寒睡莲花均为白色,白睡莲和雪白睡莲花较大,但都分布于人烟稀少的区域,子午莲分布较广,但花朵只有 3~6 cm; 携带红、蓝、紫色基因的 2 个热带睡莲种(柔毛齿叶睡莲和延药睡莲)仅分布于我国海南和云南两省<sup>[1,7]</sup>。原生种花色单一,自然杂交受地域限制,是制约睡莲园林应用和育种的主要因素。

近 50 年来,特别是 21 世纪以来,国际交流变得便利和频繁,科研院所和业余爱好者通过交换、赠予和购买等形式收集了不少睡莲种质。据不完全统计,中国目前收集保存的睡莲属原生种或变种 30

种(表 1),主要保存在青岛睡莲世界、人文园林水生植物研究院、上海辰山植物园、武汉植物园、中科院植物园、华南植物园、陕西省西安植物园及一些睡莲爱好者手中。目前收集的原生种或变种占全球总数的 1/2 以上,涵盖睡莲属的所有亚属、所有生态类型(耐寒型和热带型)和所有色系。如此丰富的物种为我国睡莲育种提供了丰富的种质资源基础。目前,睡莲种质资源的收集仍在以各种形式进行,如 2016 年,一位援非人员陈汉雄先生,在安哥拉的一处水塘中发现了野生的睡莲,收集了成熟的种子带回中国。

表 1 中国目前保藏的睡莲原生种或变种

Table 1 Species and varieties of *Nymphaea* L. that are conserved in China

亚属名	拉丁名	中文名	生态型	花色	原产地
Subgenus names	Latin names	Chinese names	Ecotype	Flower color	Distribution
耐寒亚属	<i>N. alba</i> L.	白睡莲	耐寒型	白色	希腊马其顿
<i>Castalia</i> Salisb. (or <i>Nymphaea</i> L.)	<i>N. alba</i> L. var. <i>rubra</i> Lönrr.	红睡莲	耐寒型	红	瑞典
	<i>N. candida</i> C. Presl	雪白睡莲	耐寒型	白色	欧洲、亚洲
	<i>N. mexicana</i> Zucc.	墨西哥黄睡莲	耐寒型	黄色	中美洲
	<i>N. odorata</i> Aiton	香睡莲	耐寒型	粉色	北美洲
	<i>N. odorata</i> Aiton var. <i>rubra</i> Lönrr.	粉红香睡莲	耐寒型	白色	北美洲
	<i>N. odorata</i> Aiton var. <i>rosea</i> Pursh	望角睡莲	耐寒型	淡粉色	北美洲
	<i>N. tetragona</i> Georgi	睡莲子午莲	耐寒型	白色	北美、东欧、亚洲
	<i>N. tuberosa</i> Paine	球茎睡莲	耐寒型	白色	北美
	<i>N. tuberosa</i> Paine	红球茎睡莲	耐寒型	红色	北美
广热带亚属	<i>N. ampla</i> (Salisb.) DC.	美洲大花白睡莲	热带型	白色	中美洲
<i>Brachyceras</i> Casp.	<i>N. caerulea</i> Savigny	埃及蓝睡莲	热带型	淡蓝色	非洲
	<i>N. caerulea</i> Savigny var. <i>albiflora</i> Caspary	埃及蓝睡莲(白)	热带型	白色	非洲
	<i>N. capensis</i> Thunb.	海角睡莲	热带型	蓝色	非洲南部
	<i>N. capensis</i> Thunb. var. <i>zanzibariensis</i> Conard	桑给巴尔睡莲	热带型	蓝色	非洲东部
	<i>N. colorata</i> Peter.	蓝星睡莲	热带型	蓝色	非洲
	<i>N. colorata</i> Peter.	蓝星睡莲(白)	热带型	白色	非洲
	<i>N. micrantha</i> Guill. & Perr.	小花睡莲	热带型	蓝色	非洲
	<i>N. micrantha</i> Guill. & Perr.	小花睡莲(白)	热带型	白色	非洲
澳大利亚睡莲亚属	<i>N. atrans</i> S. W. L. Jacobs	变色睡莲	热带型	白-红色	澳洲
<i>Anechpaya</i> Casp.	<i>N. gigantea</i> Hook.	巨花睡莲	热带型	蓝色	澳洲
	<i>N. gigantea</i> Hook. f. <i>alba</i> Benth. & Müll	巨花白睡莲	热带型	白色	澳洲
	<i>N. immutabilis</i> S. W. L. Jacobs	永恒睡莲	热带型	复色	澳洲
古热带亚属	<i>N. lotus</i> L.	埃及白睡莲	热带型	白色	非洲
<i>Lotos</i> Decandolle	<i>N. rubra</i> Roxb. ex Salisb.	印度红睡莲	热带型	红色	南亚
	<i>N. lotus</i> L. var. <i>pubescens</i> (Willd.) Hook. f. & Thomson	柔毛齿叶睡莲	热带型	红色	南亚
新热带亚属	<i>N. prolifera</i> Wiersema	多育睡莲	热带型	白色	南美洲
<i>Hydrocallis</i> Casp.	<i>N. potamophila</i> Wiersema	河溪睡莲	热带型	白色	南美洲
	<i>N. tenerinervia</i> Casp.	泰勒英勒睡莲	热带型	白色	南美洲
	<i>N. rudgeana</i> G. Mey.	腊季氏睡莲	热带型	白色	南美洲

## 1.2 中国引进的睡莲品种超过 400 个

由于我国原生睡莲分布及花色等方面的限制,历史上鲜见应用,更不会有园艺品种。20世纪,可能是传教士或商人将睡莲园艺品种红色的诱惑和黄色的克罗马蒂拉带入中国<sup>[1]</sup>,鲜艳的花色很快得到人们的喜爱;这2个品种目前也是园林中应用最广泛的。我国主动引进睡莲最早的是中国科学院北京植物园,仅1973-1994年,就引进19种、4变种和5个品种<sup>[9]</sup>。20世纪80年代初南京中山植物园从美国华盛顿树木园引进耐寒品种17个。20世纪90年代末中国科学院武汉植物所也搜集到热带及耐寒品种50多个。1999年黄国振先生从美国引进约100个睡莲品种。到20世纪末,中国睡莲品种约150种,主要为耐寒睡莲品种。如红色的玛丽姑娘(Martha)、红仙子(Rose Arey)、红蕾克(*N. × leydekeri* Fulgens)等;粉色的粉日出(Pink Sunrise)、粉牡丹(Pink Peony)、粉宝石(Pink Opal)、彼得(Peter Slocum)、荷兰粉(Darwin或Hollandia)等;黄色的德克萨斯(Texas Dawn)、日出(Sunrise)、海尔芙拉或姬睡莲(Helvola或Yellow Pygmy)等;白色的怀特(Richardsonii White)、白仙子(Gonnere)等;复色的科罗拉多(Colorado)、佛罗里达(Florida Sunset)、渴望者(Comanche)等;花叶的阿肯塞(Are-en-ciel)。热带睡莲相对较少,主要有紫红色的鲁比(Ruby)、蓝紫色的蓝鸟(Blue Bird)、查尔斯·托马斯(Charles Thomas)、粉色的甘娜·瓦尔斯卡(Canna Walska)等<sup>[1, 10-11]</sup>。

21世纪以来,青岛中华睡莲世界、南京艺莲苑、北京天水园艺公司、上海辰山植物园、杭州天景水生植物园、陕西省西安植物园和上海古猗园等单位先后从美国、泰国、日本等国家引进数百个品种,极大地丰富了中国睡莲品种资源。近5年来,出现了一批睡莲爱好者,加入了睡莲原生种和品种引进的行列,以各种方式引进近年来国际上新育成的品种,如粉色黎明(Pink dawn)、Jakkaphong、万维莎(Wanvisa)、公牛眼(Bull's Eye)、雪崩(Avalanche)、泰王(King of Siam)、诗吉利皇后(Queen Sirikit)、谭群(Tan Khwan)、紫外线(Ultra Violet)、中曾根(Yasuhiro)等。据不完全统计,目前,我国保藏的睡莲品种已超过400个,囊括了除新热带亚属(该亚属尚无品种)外所有的亚属。

## 2 睡莲种质资源的研究

### 2.1 睡莲开花生物学的观察研究

黄国振等<sup>[1]</sup>和尚煜东等<sup>[12]</sup>观察研究了各亚属

睡莲花的结构,特别是雌雄蕊和子房结构;还研究了耐寒亚属、广热带亚属、澳洲亚属与古热带亚属的开花生物学特征及各亚属的进化关系。笔者观察了新热带亚属睡莲的开花习性;代海芳<sup>[13]</sup>对埃及白睡莲花的生物学及生殖形态学进行了深入细致的研究。基本掌握了各亚属睡莲的开花生物学特性。睡莲属植物,花在开放过程中有数次开合,或日开夜合或夜开日合;均为常异花授粉植物,雌蕊在花第1次开放时先熟,柱头盘中柱头液充盈,同时雄蕊未成熟,直立向上或向内弯曲(澳洲亚属和新热带亚属)形成上部开口的圆筒状或灯笼状;除广热带亚属部分种及品种外,雄蕊均从花开第2天起逐渐成熟,同时柱头液消失,失去花粉接受能力;花朵最后一次闭合后沉入水中,果实在水中成熟。耐寒亚属,白天开花型,每朵花开合4次即开放4d;第1天开放时,雌蕊成熟;第2天,内层雄蕊先熟散出花粉,并向内弯曲覆盖柱头盘;第3~4天,雄蕊逐渐从内向外层成熟,直至全部花粉散出。广热带亚属,白天开花型,每朵花亦开合4次;第1天,雌蕊成熟,绝大多数种和品种雄蕊未成熟,但个别种和品种最外层雄蕊成熟开裂,有少量花粉散出;第2天,雄蕊呈向中心收拢的圆锥状,外层雄蕊开始成熟散粉,此后3日自外层向内层逐渐成熟,散粉的雄蕊呈曲指状离开中心圆锥雄蕊群。澳洲睡莲亚属,白天开花型,单花花期5~8d,气温较低时可达10d以上;第1天雌蕊先熟,第2天起雄蕊自外层向内层逐渐成熟,散粉雄蕊向外弯曲或伸展;花朵每晚的闭合程度随着开放天数逐渐减弱,直至无法闭合。古热带亚属,夜间开花型,每朵花可开合4次;第1次开放,雌蕊成熟;第2次开放所有雄蕊上部向中心靠拢且同时成熟,但花粉囊是缓慢开裂的。新热带亚属,夜间开花型,每朵花可开合2次;第1次开放,雌蕊成熟;第2次开放所有雄蕊同时成熟,且花粉尽数散出,雄蕊姿态同广热带亚属。

### 2.2 睡莲遗传规律的初步研究

李淑娟等<sup>[14]</sup>观察了柔毛齿叶睡莲 × 埃及白睡莲后代的颜色性状分离情况:花瓣、萼片近轴及远轴、花丝、心皮附属物、叶片及花梗颜色,均表现为两亲本及其之间的过渡色。

### 2.3 热带睡莲的花色素及相关基因的表达

Zhu等<sup>[15]</sup>和朱满兰等<sup>[16]</sup>以不同花色的35个热带睡莲品种和119个耐寒睡莲品种为材料,利用高效液相色谱-二极管阵列检测器联用(HPLC-DAD)和液质联用技术(HPLC-ESI-MSn),分别检

测到 34 种和 14 种类黄酮化合物;同时,运用多元线性回归方法分析了花色与类黄酮组成之间的关系。通过比较发现,主成分为飞燕草素-3-半乳糖苷类型(Dp3Ga 型)的品种其花瓣呈现紫红色,而主成分为飞燕草素-3'-半乳糖苷类型(Dp3'Ga 型)的品种呈现蓝色;Dp3Ga、Dp3galloylGa、Cy3Ga(1→2)Ga 和 Cy3galloylGa 是决定耐寒睡莲呈色的关键花青素苷。该研究结果阐明了睡莲花色形成的物质基础和成色机理,为该属植物通过杂交或分子育种途径选育蓝花色的耐寒新品种提供了理论依据。

Wu 等<sup>[17]</sup>以泰国王(King of Siam)为材料,对不同发育阶段花瓣进行了转录组测序和黄酮类物质的含量分析,获得 26206 个有注释信息的 unigenes,其中 127 个与类黄酮合成、花青素合成以及黄酮醇合成途径相关,包括 28 个上调基因和 5 个下调基因。在花瓣中检测到 16 种类黄酮物质,其中 UA3GTs 作为黄酮类代谢途径中最重要的候选物质,诱导了 *N. 'King of Siam'* 花瓣颜色的形成。

### 3 育种技术的发展

#### 3.1 睡莲亚属、种和品种间杂交亲和性的研究

睡莲种及品种繁多,并非所有种和品种都适合做杂交亲本。黄国振等<sup>[1]</sup>通过近 10 年的观察与试验,公布了各亚属适合作雌雄亲本的种和品种;一些在其他季节极少结实的种和品种在秋季结实率有所提高。牛红云等<sup>[18]</sup>进行了中国北方原产的 4 种睡莲<sup>①</sup>(*N. tetragona* Georgi, *N. jingbohuensis*, *N. tetragona* Georgi var. *crassifolia* (Hand.-Mazz.) Chu, *N. sp.*) 的严格自交、同种异花自交和杂交,研究了它们之间的亲和性。结果显示所有的组合均可结实,以 *N. tetragona* Georgi 和 *N. tetragona* Georgi var. *crassifolia* (Hand.-Mazz.) Chu 的正反交结实率最高,亲和性最强,*N. jingbohuensis* 和 *N. sp.* 之间亲和性最差。Sun 等<sup>[19]</sup>进行了耐寒睡莲亚属、广热带亚属和澳洲亚属 3 个亚属间的杂交试验。通过对花粉活力、雄蕊可授性、胚珠及胚乳发育等方面的研究,发现在彼得 × 巨花睡莲组合中存在授粉前障碍,而彼得 × 蓝星和彼得 × 小花的组合中,授粉前后都存在障碍,这可能是导致跨亚属杂交失败的原因。近 10 年来,参与睡莲杂交育种的人越来越多,涉及的种和品种也日益增多。目前,已基本摸清了中国

保藏种质的雌雄可育性,为育种目标确定及亲本选择提供了一定理论依据。

黄国振等<sup>[1,20]</sup>从一开始就同时进行了耐寒亚属和广热带亚属内品种间和种间杂交、耐寒亚属和广热带亚属间杂交;李淑娟等<sup>[14]</sup>则重点进行耐寒亚属内和古热带亚属内杂交。目前,中国睡莲育种者所做跨亚属杂交以耐寒亚属和广热带亚属间、广热带亚属和澳洲亚属间为主。

#### 3.2 改进了人工杂交技术

黄国振等<sup>[1,20]</sup>通过观察研究睡莲开花生物学特性,发现睡莲均具有雌蕊先熟的特点,据此发明了免去雄睡莲杂交技术,简化了杂交程序,大大提高了杂交效率。但应该指出的是,免去雄睡莲杂交技术不适用于广热带亚属那些在开放第 1 天外层少数雄蕊就已成熟散粉的种和品种。

#### 3.3 育种手段的多样化

中国睡莲育种以传统的杂交育种为主,物理化学诱变技术及转基因技术也被应用到睡莲育种中。

张启明等<sup>[21]</sup>对睡莲科罗拉多植株进行了剂量为 5 Gy、10 Gy、15 Gy、20 Gy、25Gy、30 Gy、50 Gy 的电子束辐照。结果表明,电子束辐照可引起睡莲花量减少、花色改变,并诱发 DNA 产生变异。

刘鹏等<sup>[22]</sup>用秋水仙素处理了二倍体蓝美人(Blue Beauty)种子。结果显示,以 0.25% 秋水仙素处理 12 h 获得的诱导效果最佳,存活率为 88%,诱导率达 100%,并获得四倍体(2n=4x=56)植株。四倍体植株比二倍体植株具有植株粗壮、针状叶叶片宽厚、叶色浓绿、根短而粗的特点,可作为加倍初期的有效判断指标。笔者用秋水仙素处理了墨西哥黄睡莲的地下茎,获得了一批变异植株。

在 24°N 以北,热带睡莲地下茎通常无法安全越冬。Yu 等<sup>[23]</sup>运用花粉管通道法(pollen tube pathway)将耐寒基因转入热带睡莲中,以提高其耐寒性。印迹法测试及转录组 PCR 结果表明,耐寒基因已融合到转基因植株中并得到有效表达;多项生理试验表明,经冷胁迫处理后,转基因植株的电导率和丙二醛(MDA)水平均明显低于非转基因植株,甜菜碱含量和超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶活性均高于非转基因植株。目前转基因个体已在我国杭州(120°12'E, 30°16'N)露地渡过了 2 个冬天,地下茎能耐 -8.9 °C 的低温。该研究将热带睡莲的栽培纬度提高了 6°。

① 疑为 *N. tetragona* 的不同生态型。

## 4 中国睡莲育种成果显著

### 4.1 培育了 200 余个新品种

中国睡莲的育种始于 20 世纪末。1998 年,西安植物园进行了柔毛齿叶睡莲 × 埃及白睡莲的杂交,并获得了成熟种子,1999 年,黄国振先生与夫人

表 2 中国研究人员选育的睡莲品种

Table 2 The water lily varieties released by Chinese breeders

生态型 Ecotype	鉴定形式 Authentication way	自然杂交 Natural hybridization	人工杂交 Artificial hybridization	芽变 Variation	合计 Total
耐寒型 Hardy	国际登录	26	50	1	77
	中国鉴定	5	11	0	16
热带型 Tropical	国际登录	31	49	1	81
	中国鉴定	0	2	0	2
跨亚属杂交 Intersubgeneric	国际登录	0	29	0	29
	中国鉴定	0	0	0	0
合计 Total		62	141	2	205

### 4.2 获得多项国际奖励

在近 20 年间,中国睡莲遗传育种研究的成就得到了国际同行的认可。黄国振先生从事睡莲荷花等水生花卉的育种 40 余年,培育出睡莲品种 200 余个、荷花品种 300 余个,在睡莲荷花的育种技术方面作出重要贡献,推动了睡莲育种发展及睡莲多功能开发利用,荣获 IWGS 最高荣誉 - 名人堂奖<sup>[28]</sup>。

在 IWGS 主办的一年一度的国际睡莲新品种竞赛中先后荣获 6 项国际奖励。黄国振先生培育的睡莲新品种蓝剑(Lan Jian)和红焰焰(Hong Yan Yan)在 2011 年第一届国际睡莲荷花展览会上双双荣获“白金奖”(Platinum Award)。李子俊培育的跨亚属睡莲新品种侦探艾力卡(Detective Erika)荣获 2016 年总冠军(The Best New Waterlily)和跨亚属睡莲新品种冠军(The 1<sup>st</sup> Place of Intersubgeneric)<sup>[26]</sup>。李淑娟培育的耐寒睡莲新品种天赐(Tian Ci)荣获 2017 年耐寒睡莲组第 3 名(The 3<sup>rd</sup> Place of the Best Hardy Waterlily)和最受大众喜爱奖(The People's Choice Award)<sup>[29]</sup>。

## 5 展望

中国睡莲育种仅有 20 年的历史,种质资源积累和育种成果均与欧美和泰国有较大差距,在育种目标方面还未形成自己的特色。我们认为,中国的睡莲育种首先要结合本国的需求。第一,我国绝大多数领土为亚热带至温带地区,多数热带睡莲无法安全露地越冬;一方面要以耐寒睡莲作为主要育种对象,另一方面应将提高热带睡莲耐寒性作为育种目标之一。第

二,睡莲作为水体净化和湿地中浮水植物群落构建的主要物种,吸附富营养物和重金属能力更强的品种以及可适应更深水域生长的品种也应是我们的育种目标。第三,随着人们生活水平的提高,大型睡莲品种需要较大水域及睡莲的全光照生长条件要求无法满足日渐兴起的庭院园林和家庭养花的需求,故稍耐荫和微型化睡莲品种的选育将是另一个育种目标。

遗传规律是定向育种的基础。全球关于睡莲遗传规律研究甚少,仅有黄国振等<sup>[1]</sup>提到的普林先生和李淑娟等<sup>[14]</sup>进行了初步研究。造成这一现状的原因有二。第一,原生种获得较为困难。目前睡莲原生种栖息地受人类日益增多的干扰,获得野生状态物种的难度越来越大<sup>[30-32]</sup>;故杂交亲本以园艺品种为主。第二,亲本家系不清。目前应用的品种多数是 Joseph Bory Lartour-Marliac 早期培育的品种或用其作亲本培育而来的,但 Joseph Bory Lartour-Marliac 始终未公开所有品种的亲本,致使很多园艺品种家系不清。因此,应当加强睡莲原生种栖息地的保护,加大睡莲遗传规律的研究,构建睡莲遗传图谱,并进行主要遗传性状的基因定位。

目前,睡莲育种中绝大多数还是通过人工杂交和自然杂交的手段,结果的随机性较强。Yu 等<sup>[23]</sup>将转基因技术应用到睡莲育种中,但这仅仅只是一个开始,今后还应加大分子育种技术在睡莲育种中应用的力度和范围,如独特的花色、抗逆性、株型的大小等,可提高定向育种的效率。另外,诱变育种也是重要的育种手段,睡莲的诱变育种目前也仅仅是初步尝

试,如果坚持进行下去,研究更多的诱变手段和诱变材料对睡莲的诱变效果,一定会有意外的收获。

#### 参考文献

- [1] 黄国振,邓惠勤,李祖修,李钢. 睡莲. 北京: 中国林业出版社, 2008: 23-28  
Huang G Z, Deng H Q, Li Z X, Li G. The waterlilies. Beijing: Chinese Forestry Publishing House, 2008: 23-28
- [2] Conard H. The waterlilies. Washington: The Carnegie Institution of Washington, 1905: 125-211
- [3] Swindells P. Waterlilies. Portland: Timber Press, 1983: 12-126
- [4] Slocum P D. Waterlilies and lotuses: species, cultivars, and new hybrids. Portland: Timber Press, 2005: 8-214
- [5] Slocum P D, Robinson P. Water gardening, water lilies and lotuses. Portland: Timber Press, 1996: 161-265
- [6] Wiersema J H. A Monograph of *Nymphaea* subgenus *Hydrocallis* (*Nymphaeaceae*). Systematic Botany Monographs, 1987, 16: 1-112
- [7] Fu D Z, Wiersema J H. Flora of China. vol. 6. *Nymphaeaceae*. Beijing: Science Press, 2001: 115-118
- [8] 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
- [9] 陈耀东,马欣堂,杜玉芬,冯旻,李敏. 中国水生植物. 郑州: 河南科学技术出版社, 2012: 7-9  
Chen Y D, Ma X T, Du Y F, Feng M, Li M. The Chinese aquatic plants. Zhengzhou: Henan Science and Technology Press. 2012: 7-9
- [10] 赵家荣. 水生花卉. 北京: 中国林业出版社, 2002: 177-186  
Zhao J R. Aquatic ornamental plants. Beijing: Chinese Forestry Publishing House, 2002: 177-186
- [11] 刘艳玲. 敢为人先 填补中国睡莲育种空白. (2016-11-14) [2018-12-01]. [http://www.whiob.ac.cn/zt/60znq/cgzs/201611/t20161114\\_4696161.html](http://www.whiob.ac.cn/zt/60znq/cgzs/201611/t20161114_4696161.html)  
Liu Y L. Dare to be the first--Fill the blank of water lily breeding in China. (2016-11-14) [2018-12-01]. [http://www.whiob.ac.cn/zt/60znq/cgzs/201611/t20161114\\_4696161.html](http://www.whiob.ac.cn/zt/60znq/cgzs/201611/t20161114_4696161.html)
- [12] 尚煜东,李淑娟,尉倩. 睡莲属 5 亚属形态比较. 人文园林, 2016, 2(11): 102-104  
Shang Y D, Li S J, Yu Q. A morphological comparison among 5 subgenus of *Nymphaea*. The Humanities and Landscape, 2016, 2(11): 102-104
- [13] 代海芳. 埃及白睡莲 (*Nymphaea lotus*) 花的生物学和生殖生态学. 石家庄: 河北师范大学, 2006  
Dai H F. Floral biology and reproductive morphology of *Nymphaea lotus*. Shijiazhuang: Hebei Normal University, 2006
- [14] 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
- [15] Zhu M L, Zheng X C, Shu Q Y, Li H, Zhong P X, Zhang H J, Xu Y J, Wang L J, Wang L S. Relationship between the composition of flavonoids and flower colors variation in tropical water lily (*Nymphaea*) cultivars. PLoS One, 2012, 7(4): e34335
- [16] 朱满兰,王亮生,张会金,徐彦军,郑绪辰,王丽金. 耐寒睡莲花瓣中花青素苷组成及其与花色的关系. 植物学报, 2012, 47(5): 437-453  
Zhu M L, Wang L S, Zhang H J, Xu Y J, Zheng X C, Wang L J. Relationship between the composition of anthocyanins and flower color variation in hardy water Lily (*Nymphaea* spp.) cultivars. Chinese Bulletin of Botany, 2012, 47(5): 437-453
- [17] 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(1): 897
- [18] 牛红云,王臣,薛贵彬,胡宝忠. 四种寒带睡莲的杂交亲合性研究. 北方园艺, 2011(2): 100-102  
Niu H Y, Wang C, Xue G B, Hu B Z. Study on affinity of sexual hybridization four taxa of *Nymphaea* northeast. Northern Horticulture, 2011(2): 100-102
- [19] 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
- [20] 黄国振,邓惠勤,邹秀文. 热带睡莲简易人工杂交授粉技术. 中国花卉盆景, 1998(7): 16-17  
Huang G Z, Deng H Q, Zou X W. Simple cross pollination technique for tropical water lilies. China Flower & Penjing, 1998(7): 16-17
- [21] 张启明,周瑜,李佳,吉建斌,李清清,周云龙,苏颖,梁前进. 电子束辐照对睡莲植株的诱变效应及 RAPD 分析. 世界科技研究与发展, 2015, 37(3): 281-285  
Zhang Q M, Zhou Y, Li J, Ji J B, Li Q Q, Zhou Y L, Su Y, Liang Q J. Electron beam irradiation mutagenic effect on water lily and its RAPD analysis. World Sci-Tech Research & Development, 2015, 37(3): 281-285
- [22] 刘鹏,郝青,徐丽慧,刘庆华,王奎玲. 秋水仙素诱导睡莲多倍体的研究 // 张启翔. 中国观赏园艺研究进展. 北京: 中国林业出版社 2018: 168-172  
Liu P, Hao Q, Xu L H, Liu Q H, Wang K L. The progress of induction of polyploidy in *Nymphaea* by colchicine // Zhang Q X. Advances in Ornamental Horticulture of China, Beijing: Chinese Forestry Publishing House, 2018: 168-172
- [23] 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: 1-11
- [24] Knotts K. The official checklist of water gardeners international. (2010-07-01) [2018-12-01]. [http://www.victoria-adventure.org/waterlilies/names/names\\_main.html](http://www.victoria-adventure.org/waterlilies/names/names_main.html)
- [25] Kilbane T. 2015 Plant registrations new waterlilies. IWGS Water Garden Journal, 2015, 30(4): 15-17
- [26] Kilbane T. 2016 Plant registrations new waterlilies. IWGS Water Garden Journal, 2016, 31(4): 14-16
- [27] Kilbane T. 2017 Plant registrations new waterlilies. IWGS Water Garden Journal, 2017, 32(4): 8-14
- [28] Nau L. Hall of fame: huang guozhen. IWGS Water Garden Journal, 2011, 26(3): 9-10
- [29] John S. 2017 IWGS new waterlily competition winners announced. IWGS Water Garden Journal, 2017, 32(4): 15-17
- [30] 柏斌,韩朝军. 原生延药睡莲现身三亚 将助力热带睡莲新品种培育. (2017-03-16) [2018-12-01]. <http://news.yuanlin.com/detail/2017316/251674.htm>  
Bai B, Han Z J. *Nymphaea nouchali* reappear in sanya, it will assist in breeding new varieties of tropical water lilies. (2017-03-16) [2018-12-01]. <http://news.yuanlin.com/detail/2017316/251674.htm>
- [31] Bodhipadma K, Noichinda S. *Nymphaea nouchali* var. *versicolor* 'Bua Phuean': Seed morphology and germination in vitro. Environment and Natural Resources, 2011, 9(2): 19-25
- [32] Sumlu S, Atar H H, Khawar K M. Breaking seed dormancy of water lily (*Nymphaea alba* L.) under in vitro conditions. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 2010, 24(1): 1582-1586