

# 玉簪属植物研究进展

张金政<sup>1</sup> 施爱萍<sup>1,2</sup> 孙国峰<sup>1</sup> 石 雷<sup>1</sup> 张启翔<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> 中国科学院植物研究所, 北京 100093; <sup>2</sup> 北京林业大学园林学院, 北京 100083)

**摘 要:** 从系统与分类学、细胞学、园艺学及育种学等多学科归纳并总结了世界各地对玉簪属植物的研究成果, 就今后国内研究发展趋势进行了简要阐述。

**关键词:** 玉簪属; 研究进展; 综述

**中图分类号:** S 68 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2004) 04-0549-06

## Recent Advance in Genus *Hosta* Study

Zhang Jinzheng<sup>1</sup>, Shi Aiping<sup>1,2</sup>, Sun Guofeng<sup>1</sup>, Shi Lei<sup>1</sup>, and Zhang Qixiang<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> Beijing Botanical Garden, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; <sup>2</sup> College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract:** The genus *Hosta* plants which are regarded as the most important ornamental plants have been made great progress on sciences reach, cultivation and application of horticulture in the world, while Chinese people have done little work on these subjects. In order to push ahead of the plaintain lilies development of study and application in China, we have reviewed the advances of genus *Hosta*, studying in respects of evolution and taxonomy, cytology, horticulture, heredity in this paper. By analyzing a vast amount of data, the direction and emphasis of the research ahead in China are briefly stated.

**Key words:** *Hosta*; Proceeding of study; Review

玉簪属 (*Hosta*) 植物主要分布在东亚的温带与亚热带地区, 包括日本、朝鲜、中国的东部和南部及苏联的远东地区<sup>[1]</sup>。玉簪作为重要的观赏植物, 国内外对其研究主要有以下几个方面。

## 1 系统与分类学研究

### 1.1 玉簪属名历史的变迁

1712 年 Kaemfer 发表了一些日本植物的目录 *Amoenitates exoticae*, 其中就有两种玉簪, 从此以后植物学家开始了玉簪简单的分类。1780 年, Thunberg 使用 *Aletris* 这样一个属名命名了中国产玉簪种中的一个<sup>[2]</sup>。4 年以后, 他又把玉簪归为萱草属中。1812 年, Trattinick 将玉簪从萱草属中移出, 并发表了新的属名 *Hosta*, 以纪念奥地利的生物学家 Nicholas Host<sup>[3,4]</sup>。但是当时 *Hosta* 已用于命名其它属植物, 所以该命名无效。1817 年, Sprengel 为玉簪发表了新的属名 *Funkia*。这个名称的使用贯穿了整个 19 世纪, 甚至沿用至今<sup>[4]</sup>。1905 年国际植物学大会通过大会投票使得 Trattinick 的命名——*Hosta* 成为合法。

### 1.2 玉簪属植物种的数量变化

玉簪的命名及其种和栽培品种的名字比较混乱。许多著名植物学家, 包括 Bailey<sup>[2]</sup>, Stern<sup>[5]</sup> 和 Hylander<sup>[3]</sup> 都研究过 *Hosta*, 试图将栽培起源的栽培种与野生原始种区别开来, 理清其关系。

造成玉簪属植物种的数量变化大的原因<sup>[6,7]</sup> 有如下几种: (1) 不同的分类学家采用的种的评判标准不一致, 即种的狭义和广义概念; (2) 活植物与蜡叶标本不一致; (3) 玉簪种间杂交极为容易,

收稿日期: 2003-11-04; 修回日期: 2004-04-05

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KSCX2-SW-321); 中国科学院农业项目办公室项目 (NK-十五-C-13)

造成许多自然杂种, 加大了种的分类难度。园艺大百科全书指出玉簪属约有 70 种<sup>[8]</sup>; 《中国高等植物》<sup>[1]</sup>认定玉簪属约有 10 种; 大多数植物学家认为该属所包含的种数约为 22~25 种<sup>[6,7,9,10]</sup>; 而在玉簪属专著《The Genus Hosta》中, 作者基于多年的玉簪属植物学研究的基础之上, 根据玉簪的自然地理分布, 将玉簪属分为 3 个亚属, 共包含 43 个种 35 个变种或变型<sup>[11]</sup>。

### 1.3 玉簪系统发育的研究

Fujita 以日本原产的玉簪为材料, 研究其在水淹状态下每种植物对水湿的适应性响应<sup>[12]</sup>。试验结果很好地验证了日本产玉簪的自然分布、生态习性以及个体、系统发育的多年研究结果<sup>[13]</sup>。Chung 等<sup>[14]</sup>通过对玉簪及其近源种的孢粉学研究分析, 将玉簪的花粉划分为 5 个类型, 其中皱缩突起颗粒雕纹 (Rugulate-granulate) 在研究的玉簪属植物中最为常见, 另外作者认为 *Hosta*、*Hesperocallis* 和 *Leucocrinum* 三个属可能源于同一祖先。Chung 等<sup>[15]</sup>以生活史和生态特点相似的两个玉簪物种为材料, 运用酶的多态性、空间自动相关性分析的方法对不同基因型空间分布居群进行研究, 结果显示这两个物种的空间遗传分布模式不同。

### 1.4 玉簪叶片附属物的研究

玉簪叶片的蜡质粉状附属物是一个重要的观赏性状。不同种 (品种) 的附属物数量变化很大。Jenks 等<sup>[16]</sup>以绿叶和蓝灰叶类型玉簪为材料, 研究其蜡质粉状附属物的数量及其成分随生长季节的变化, 发现蓝灰叶玉簪品种叶片上有独特的碳链长度为 29 和 31 的  $\beta$ -二酮类物质 ( $\beta$ -diketones)。

## 2 细胞学研究

### 2.1 玉簪属植物染色体的研究

19 世纪末到 20 世纪初期多人先后报道圆叶玉簪 (*H. sieboldiana*) 体细胞的染色体数是 48, 20 世纪 30~60 年代, 先后有多人研究报道了玉簪属植物的染色体, 发现大多数原种在体细胞中有 60 条染色体, 配子中有 30 条染色体<sup>[17~25]</sup>。少数种例外, 如紫萼 (*H. ventricosa*),  $2n=60$ , 120 同时存在; *H. cv. Ovata*  $2n=120$  条染色体<sup>[22]</sup>。*H. clausa* 以及 *H. clausa* var. *normalis* 则有 90 条染色体, 是三倍体<sup>[20, 23, 26]</sup>。Maekawa<sup>[27]</sup>认为玉簪属植物的染色体组型的演变经历了  $6+6 \rightarrow 6+12 \rightarrow 6+24 \rightarrow 4+2+24$  的过程。随着分子生物学研究手段的采用<sup>[28]</sup>, 又有多个四倍体和三倍体被鉴定出来; 玉簪嵌合体品种叶片的胚层  $L_1$  和  $L_3$  层的染色体倍性水平不同, 叶片厚度与四倍体 DNA 含量有关。

### 2.2 玉簪细胞超微结构

Vaughn 等<sup>[29]</sup>在显微镜下观察到花叶玉簪品种叶片的细胞原生质体的形成受到严重的抑制, 并发现在花叶部分细胞原生质体里很少有正常的类囊体, 只有少量残片; 而同一叶片的绿色部分的细胞内的类囊体较野生原种叶片内细胞的类囊体稍大, 并有嗜锇球状体 (Osmiophilic Globules) 包埋在原生质体的淀粉粒中。Ivanova 等<sup>[30]</sup>研究发现: 花叶玉簪同一叶片的花叶部分的暗呼吸速率较绿色部分低是由于有替代氧化酶 (Alternative Oxidase) 存在于叶片的花叶区域, 从而降低了呼吸的能量效率。这意味着在同一彩色叶片的不同部位的呼吸速率受不同因子的调节控制。

Vaughn 等<sup>[31]</sup>通过对紫玉簪 (*H. sieboldii*) 及其黄叶品种 (*cv. Wogan Gold*) 的比较研究认为: 黄叶品种的叶绿体中缺乏正常的基粒堆积 (Granal Stacks), 却有一定数量的基质壳层遍布在叶绿体内, 这种超微结构可能更有利于光合效率的提高。黄叶细胞中存在大量正常结构的其他光合辅色素 (Other Photosynthetic Co-pigments); 黄叶品种的叶绿体的光合系统 PS II 中缺乏捕光复合体 (Light-harvesting Complex)。席德慧等<sup>[32]</sup>利用透射电镜观察黄化组培苗叶片的超微结构, 发现黄化叶的叶绿体片层结构最终完全退化, 在细胞质内出现微纤丝束等特殊结构。

## 3 园艺学研究

早在几个世纪前中国和日本就已经开始栽培玉簪。大约 1790 年, 玉簪首次从中国引入欧洲。从

那时起,玉簪植物才开始为西方园艺学家和生物学家所知<sup>[33]</sup>。经过长期的栽培、选种与杂交育种,已形成蓝、绿、金黄、黄、花叶等几大观叶色系的品种群,广泛应用在欧美园林中。1993年玉簪在北美地区的销售应用量已跃居最热销的20种草本花卉之首<sup>[34]</sup>。

### 3.1 栽培条件对玉簪的影响

Fujita<sup>[12]</sup>通过研究发现玉簪对水分的要求是与物种长期适应各种野外生存环境条件并与环境条件协同进化紧密相关的。玉簪作为浅根性地被植物,土壤湿度是影响生长的重要因素。大多玉簪都喜在潮湿的环境下生长,生长季节每周平均有25~30mm的雨量可使玉簪正常生长<sup>[35]</sup>。过多的灌水对玉簪造成的危害主要表现为生长迟缓,根系氧化能力降低,最终使根系死亡。

肥料不足会导致植株生长缓慢,观赏性状低下,降低商品的品质;施肥过多常会导致花叶类型品种植株过度生长,花叶变绿降低观赏价值,严重时造成肥害<sup>[35]</sup>。Britton等<sup>[36]</sup>以5个玉簪品种的组培苗为材料进行肥料配比和施肥量的研究,结果发现:玉簪对N、P、K的比例为2~3:1:2的缓释配方最为适宜,每株每年的施肥量为3g时生长最好,干物质积累量最高。赵卫智等<sup>[37]</sup>报道了不同浓度CO<sub>2</sub>对玉簪试管苗光合蒸腾及气孔导度的影响。

Schultz等<sup>[38]</sup>研究发现,喷施BA处理辅助夜间较低的温度更有利于提高侧芽形成的百分率,但维持夜间高温(29.4℃)喷施BA并不会使植株受害。Keever等<sup>[39]</sup>在对玉簪品种进行不同时间冷处理(4℃)的试验中发现,随着冷处理时间的延长植株萌芽和展叶所需要的时间缩短,侧芽的萌芽百分率提高并能使植物生长更为茁壮。低浓度的DPC(2~6 mg/L)和PP<sub>333</sub>(50~200 mg/L)使玉簪植株叶比重(叶重/叶面积)和比质重(叶重/单株干重)提高,而使叶面积比重(叶面积/单株干重)下降,叶片净光合作用和叶绿素含量明显升高,可显著改善植株的观赏性状。高浓度的DPC(6~10 mg/L)和PP<sub>333</sub>(200~500 mg/L)处理植株后明显出现受害症状<sup>[40]</sup>。

### 3.2 玉簪繁殖研究

大多数玉簪种及品种之间不存在生殖隔离,种子繁殖的后代往往不能保持其原有基因型,紫萼除外,因其种内存在不完全无配生殖现象<sup>[3]</sup>。另外,玉簪的童龄期长,从播种到开花需3年以上时间,一般不用种子繁殖<sup>[41]</sup>。分株是苗圃最常见的繁殖方法,但繁殖速度较慢,如何使根茎上的休眠芽恢复正常生长是解决分株繁殖的核心问题。商业生产实践上常采用割冠法、罗斯法<sup>[42]</sup>。另一种方法即BA诱导法<sup>[43,44]</sup>,这种方法能显著诱导受顶端优势抑制的休眠腋芽迅速萌发生长。BA处理的最佳时间是植株地上部分开始正常生长3~4周后<sup>[45]</sup>;连续喷施BA不会对植株造成伤害,同时会促进休眠芽的生长<sup>[46]</sup>,改善玉簪夏季的观赏性状<sup>[47]</sup>;当诱导的腋芽长到3~4片幼叶时即可与母株分离下来,可存活的子代最多,在1000 mg/L IBA溶液中浸5 s诱导生根,然后植于苗床上进行间歇喷雾,成活率可达85%以上<sup>[48]</sup>。研究还发现,经BA诱导产生的子代(侧芽)数受BA浓度、品种和植株根量等方面的影响,不同的品种诱导其发生最多子代所需的BA浓度不一样<sup>[49,50]</sup>。BA诱导法可极大地加速腋芽萌发生长,加快繁殖进程,较之组织培养,其成本大大降低。

玉簪组培快繁的方法是为了满足商业化生产的大量需求应运而生的。Papachatzis等<sup>[51]</sup>和Meyer等<sup>[52]</sup>于1980年分别报道了以花蕾为外植体进行组培快繁的整套技术。Meyer等研究发现:嵌合体玉簪品种不适宜采用经过愈伤脱分化阶段繁殖,而叶片纯色的非嵌合体品种则适宜这种方法。Papachatzis等<sup>[53]</sup>在1981年首次报道了花叶嵌合体品种以根茎腋芽为外植体,不经过愈伤的脱分化阶段,直接批量生产种苗的技术。虞耀瑾等<sup>[54]</sup>和贾文革<sup>[55]</sup>也有相关的报道。该项技术方法的创新为嵌合体花叶玉簪品种能够在商业上的大规模应用,缩短生产周期,减低生产成本提供了坚实的科技基础。近几年来,玉簪的组培研究主要围绕降低生产成本、缩短生产周期和离体材料保存的适宜条件<sup>[56,57]</sup>及玉簪悬浮培养的技术和方法的探讨<sup>[58]</sup>等方面。

### 3.3 玉簪病虫害的研究

据调查,1997~1999年美国南卡罗来那州5个大型批发苗圃的11个玉簪品种10%以上的植株染

病,造成生长迟缓,根茎、冠叶腐烂。经过菌种的分离和培养确认3种镰孢菌和一个从未被发现的新种导致根冠腐烂<sup>[59]</sup>。其中后者致病最为严重,在病理学上发病的主要对象是玉簪属植物。Geiser等<sup>[60]</sup>根据形态学、病理学和 $\beta$ -微管蛋白部分序列和转录长度因子1- $\alpha$ 基因的分子生物学研究认为,这个未被描述的新致病菌是玉簪镰孢菌(*F. hostae*),它和镰孢菌属中的*F. redolens*有紧密的亲缘关系;Baayen等<sup>[61]</sup>采用分子生物学手段对玉簪镰孢菌的核DNA和线粒体DNA分析并和该属37种已知的镰孢菌DNA谱系比较,进一步确认了新种玉簪镰孢菌是*F. redolens*的一个进化分支。Wang等<sup>[62]</sup>研究报道了栽培基质和栽培环境条件与玉簪腐烂病发病关系。Currier等<sup>[63]</sup>和Lockhart等<sup>[64]</sup>报道发现几种病毒可导致玉簪畸形生长,并认为玉簪花叶病毒(*Hosta virus X potexvirus*)是致病病毒中最重要的一种。Lockhart<sup>[65]</sup>在研究市场上常见的57个品种玉簪对玉簪花叶病毒的反应时发现,玉簪对病毒的反映可分为易感病品种、抗病品种、对病毒免疫品种。在温暖荫暗潮湿的环境下,玉簪还经常遭到蛴螬、蜗牛等食叶害虫的危害。国外已选育出抗蛴螬、蜗牛等食叶害虫危害的品种<sup>[4,11]</sup>。玉簪的抗食叶害虫的特点可能与在蓝灰类型玉簪叶片上发现的次生代谢物 $\beta$ -二酮类物质有关<sup>[16]</sup>。

## 4 育种学研究

### 4.1 玉簪杂交选育历史的回顾

人们真正有意识地选育玉簪品种始于20世纪30年代。Williams夫人从高雅圆叶玉簪品种(*H. sieboidiana* 'Elegans')中发现花叶芽变并用无性繁殖方式保存下来,被认为是玉簪育种的里程碑。1965年Grullemans培育出第一个受专利保护的优良白花品种'Royal Standard'。20世纪70年代中后期出现一批优良品种:Krossa培育出优良蓝灰叶品种'Krossa Regal',Savory杂交选育出小型花叶品种'Golen Tiare',Seaver培育的花叶品种'Sea Dream'以及Benedict培育的'Crested Surf'等。Aden通过杂交育种培育了大量的园艺品种,最有代表性的如'Love Pat','Sum and Substance','Blue Angel'等,并较早地将组培技术应用于其培育的优良品种的快速繁育方面上<sup>[4]</sup>。目前已育成不同叶子形状、颜色、大小、质地的品种3000多个<sup>[66]</sup>。

### 4.2 玉簪育种手段

杂交育种是玉簪新品种产生最常见的途径。从19世纪开始人们就意识到杂种可以在玉簪的大多数种和栽培品种之间产生<sup>[67]</sup>。美国农业部(USDA)马里兰Beltsville研究中心尝试进行玉簪和萱草属间的杂交。如果这项工作成功,就有可能产生新的,至少是独特的玉簪栽培品种<sup>[68]</sup>。赵连杰等<sup>[69]</sup>报道,他们利用种间杂交获得了植物学性状介于二者之间 $F_1$ 代杂种,并命名为香花紫玉簪。园艺学家发现某些玉簪杂种或栽培品种不能结种子是由于其产生了很大比例的不育花粉粒。当观察产生花粉粒的细胞的减数分裂时发现,这些植物细胞的杂交染色体组发生异常,导致了雄性和雌性不育<sup>[70]</sup>。俄亥俄州的迈阿密大学生物系在克服有些玉簪杂交种的不育问题上采用细胞融合技术,从融合的原生质体中实现再生,来培育新品种<sup>[71]</sup>。

早在1929年,Yasui发现孟德尔遗传定律对玉簪叶片彩斑性状的遗传并不适用。在光学显微镜下观察到彩斑植物的质体发生了变异<sup>[72]</sup>。大约50年以后,Vaughn等证实了*Hosta*中的彩斑属于母系遗传,其特征由质体上的无核基因所控制<sup>[73~76]</sup>。杂种后代的目标单株的筛选率很低(一般低于3%)<sup>[68]</sup>。

辐射可使玉簪发生基因突变或染色体结构变化<sup>[75]</sup>,结果引起某个芽发生变异,由其发育成的后代无论在外形形态,如叶色,还是在生理功能上,如抗性,均表现出与亲代有不同的地方,然后通过人为的定向选择和繁殖,就可能形成新品种,例如,花叶紫萼就是紫萼在自然条件下发生芽变产生的<sup>[77]</sup>。中科院植物园于20世纪80年代从白花玉簪中筛选出高度重瓣化的个体单株,90年代后期从朝鲜玉簪中筛选出抗逆性强的白花突变个体单株。在日本野生环境中较多的芽变个体,这与原子弹爆炸后遗留的残余物有很强的放射性有关<sup>[68]</sup>。一些新培育的玉簪栽培品种是抗蜗牛和蛴螬的,还有一些能在全日照下生长,另有一些花大、形态优美、芳香的品种,是近些年分子育种的结果<sup>[68]</sup>。

## 5 国内研究发展方向

我们认为对于玉簪今后的研究方向应集中在以下几个方面: a. 引种、扩繁, 在各地园林中推广应用; b. 杂交育种, 培育花色艳丽、明快, 花序紧密, 花期不同, 具有香味以及抗性的品种; c. 从生态学和栽培学的角度研究玉簪生长状况和嵌合体玉簪叶色变化规律, 为其在园林中的栽培应用和繁殖提供科学依据; d. 通过多倍体育种培育抗逆性兼具观赏性的品种; e. 从大量种子实生苗中筛选植株高大、花期和花色不同的品种<sup>[78]</sup>。

### 参考文献:

- 傅立国, 陈潭清主编. 中国高等植物. 第13卷. 青岛: 青岛出版社, 2002. 91~92
- Bailey L H. *Hosta*, the plantain lilies. *Gentes Herbarium*, 1930, 2: 117~142
- Hylander N. The genus *Hosta* in swedish gardens. *Acta Horti. Bergiani*, 1954, 16: 331~420
- Grenfell D. The gardener's guide to growing *Hostas*. 2<sup>nd</sup> edition. Portland Oregon: Timber Press, 1998. 100p
- Stearn W T. *Hostas* or *Funkias*. *Gard Chronicle*, 1931, 2: 27~110
- Chung M. *Hosta jonesii* (Liliaceae/Funkiaceae): A new species from Korea. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1989, 76: 920~922
- Jones S B. *Hosta yingeri* (Liliaceae/Funkiaceae): A new species from Korea. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1989, 76: 602~604
- Brickell C. The royal horticultural society A-Z encyclopedia of garden plants. 2<sup>nd</sup> edition. London: Dorling kindersley Limited, 1999. 528~533
- The Reader's Digest Association Limited. *Encyclopaedia of garden plants and flowers*. 5<sup>th</sup> edition. London: The Reader's Digest Association Far East Limited, 1978. 343
- 中国农业百科全书编委会. 中国农业百科全书观赏园艺卷. 北京: 农业出版社, 1996. 502
- Schmid W G. The genus *Hosta*. London: Timber Press, 1991. 428p
- Fujita N. Flooding tolerance of japanese *Hosta* in relation to habitat preference. *Memoirs of the faculty of science, Kyoto University, Series of Biology*, 1978, 7: 45~57
- Fujita N. Reproductive capacity and leaf development of japanese *Hosta* as viewed from ecology and evolution. *Memoirs of the faculty of science, Kyoto University, Series of Biology*, 1978, 7: 59~86
- Chung M G, Jones S B. Pollen morphology of *Hosta* Tratt. (Funkiaceae) and related genera. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1989, 116 (1): 31~44
- Chung M G, Park K B. Spatial genetic structure in populations of *Hosta capitata* and *Hosta minor* (Liliaceae). *Israel Journal of Plant Sciences*, 1998, 46: 181~187
- Jenks M A, Gaston C H, Goodwin M S, et al. Seasonal variation in cuticular waxes on *Hosta* genotypes differing in leaf surface glaucousness. *HortScience*, 2002, 37 (4): 673~677
- Akemine T. Chromosome studies on *Hosta* I. The chromosome numbers in various species of *Hosta*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, 1935, 5: 25~32
- Matsuura H, Suto T. Contributions to the idiogram study on phanerogamous plants. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, 1935, 5: 33~75
- Kaneko K, Maekawa F. Chromosome numbers of 26 species of *hosta*. *Journ. Jap. Bot.*, 1968, 43 (7): 200~205
- Kaneko K. Cytological studies on some species of *Hosta* I. *Bot. Mag.*, 1966, 79: 131~137
- Kaneko K. Cytological studies on some species of *Hosta* II. *Bot. Mag.*, 1968, 81: 267~277
- Kaneko K. Cytological studies on some species of *Hosta* III. *Bot. Mag.*, 1968, 81: 396~403
- Kaneko K. Cytological studies on some species of *Hosta* IV. *Bot. Mag.*, 1969, 82: 253~262
- Kaneko K. Cytological studies on some species of *Hosta* V. *Bot. Mag.*, 1969, 82: 32~39
- Kaneko K. Cytological studies on some species of *Hosta* VI. *Bot. Mag.*, 1970, 83: 27~35
- Yasui K. Cytological studies in diploid and triploid *Hosta*. *Cytologia*, 1935, 6: 484~491
- Maekawa F, Kaneko K. Evolution of karyotype in *Hosta* (Liliaceae). *Journ. Jap. Bot.*, 1968, 43 (5): 132~140
- Zonneveld B J M, Iren F van. Flow cytometric analysis of DNA content in *Hosta* reveals ploidy chimeras. *Euphytica*, 2000, 111: 105~110
- Vaughn K C, Wilson K G. Genetics and ultrastructure of a dotted leaf pattern in *Hosta*. *Journal of Heredity*, 1980, 71: 121~123
- Ivanova T I, Sherstneva O A. Dark respiration of variegated leaves in plants of different life forms, *Russian Journal of Plant Physiology*, 1999, 46 (5): 763~771
- Vaughn K C, Wilson K G, Stewart. K D. Light-harvesting pigment protein complex deficiency in *Hosta* (Liliaceae). *Planta*, 1978, 143: 275~278
- 席德慧, 蒋红东, 崔百明. 组培玉簪黄化叶的细胞学研究. *石河子农学院学报*, 1995, 29 (1): 5~7
- Grenfell D. A survey of the genus *Hosta* and its availability in commerce. *The Plantman*, 1981, 3: 20~24
- Rhodus T. Top 20 perennials. *Greenhouse Grower*, 1995, 1: 80~82
- Sam J C. In *Hosta* heaven. *American Nurseryman*, 1990, 10: 44~50
- Britton W, Holcomb E J, Beattie D J. Selecting the optimum slowrelease fertilizer rate for five cultivars of tissue-cultured *Hosta*. *Hort.*

- Tech., 1998, 8 (2): 203 ~ 206
- 37 赵卫智, 李 辉. 不同浓度 CO<sub>2</sub> 对玉簪试管苗光合蒸腾及气孔导度的影响. 北方园艺, 1994, 127 (4): 30 ~ 31
  - 38 Schultz H C, Keever G J, Kessler, et al. BA does not reduce detrimental effects of high nighttime temperature on offset formation in *Hosta*. J. Environ. Hort., 2001, 19 (1): 29 ~ 32
  - 39 Keever G J, West M S, Kessler J R J. Chilling effects on shoot emergence and subsequent growth in *Hosta*. J. Environ. Hort., 1999, 17 (2): 84 ~ 87
  - 40 杨 红, 杨志敏, 颜景义. 甲哌啶和多效唑对重瓣玉簪的生物学效应. 南京农业大学学报, 1995, 18 (3): 18 ~ 22
  - 41 Thompson P. *Hosta* from seed. Journal of the Royal Horticultural Society, 1980, 105: 371 ~ 372
  - 42 Dunwell W C. *Hosta* propagation. The International Plant Propagator's Society Combined Proceedings, 1999, 49: 1 ~ 8
  - 43 Keever G J, Brass T J. Offset increase in *Hosta* following benzyladenine application. J. Environ. Hort., 1998, 16 (1): 1 ~ 3
  - 44 Garner J M, Keever G J, Eakes D J, et al. BA application promotes offset formation in *Hosta* cultivar. J. Environ. Hort., 1997, 15 (3): 119 ~ 122
  - 45 Schultz H C, Keever G J, Kessler J R, et al. BA application timing affects offset formation in *Hosta*. J. Environ. Hort., 2000, 18 (2): 63 ~ 65
  - 46 Garner J M, Keever G J, Eakes D J, et al. Sequential BA applications enhance offset formation in *Hosta*. HortScience, 1998, 33 (4): 707 ~ 709
  - 47 Schultz H C, Keever G J, Kessler J R, et al. Benzyladenine Improves summer quality of *Hosta*. J. Environ. Hort., 2000, 18 (1): 49 ~ 52
  - 48 Keever G J, Eakes D J, Gilliam C H. Offset stage of development affects *Hosta* propagation by stem cuttings. J. Environ. Hort., 1995, 13 (1): 4 ~ 5
  - 49 Garner J M, Keever G J, Eakes D J, et al. BA application promotes offset formation in *Hosta* dependent on cultivar. HortScience, 1997, 15 (3): 119 ~ 122
  - 50 Schultz H C, Keever G J, Kessler J R, et al. Root mass and BA affect offset formation in *Hosta*. J. Environ. Hort., 2000, 18 (1): 45 ~ 48
  - 51 Papachatz M, Hammer P A, Hasegawa P M. In vitro propagation of *Hosta plantaginea*. HortScience, 1980, 15 (4): 506 ~ 507
  - 52 Meyer M M Jr. In vitro propagation of *Hosta sieboldiana*. HortScience, 1980, 15 (6): 737 ~ 738
  - 53 Papachatz M, Hammer P A, Hasegawa P M. In vitro propagation of *Hosta decorat* 'Thomas Hogg' using cultured shoot tips. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1981, 106 (2): 232 ~ 236
  - 54 虞耀瑾, 王泰哲. 玉簪组织培养器官的建成. 上海农业学报, 1996, 12 (1): 23 ~ 27
  - 55 贾洪革. 玉簪品种的引种栽培和组织培养: [硕士学位论文]. 北京: 中国科学院植物研究所, 2000. 21 ~ 34
  - 56 Wilson S B, Rajapakse N C. Media composition and light affect storability and poststorage recovery of micropropagated *Hosta* plantlets. HortScience, 2000, 35 (6): 1159 ~ 1162
  - 57 Wilson S B, Rajapakse N C. Carbohydrate status and post storage recovery of micropropagated *Hosta* plantlets stored at varying temperatures in light or darkness. Acta Hort., 2001, 543: 265 ~ 270
  - 58 Saito H, Nakano M. Plant regeneration from suspension cultures of *Hosta sieboldiana*. Plant Cell, 2002, 71: 23 ~ 28
  - 59 Wang B, Jeffers S N. Fusarium root and crown rot: A disease of container-grown *Hostas*. Plant Disease, 2000, 84 (9): 980 ~ 988
  - 60 Geiser D M, Juba J H, Wang B, et al. *Fusarium hosta* sp., a relative of *F. redolens* with a gibberella teleomorph. Mycologia, 2001, 93 (4): 670 ~ 678
  - 61 Baayen R B, O'Donnell K, Breeuwsma S, et al. Molecular relationship of fungi within the *Fusarium redolens*-*F. hostae* clade. Mycology, 2001, 91 (11): 1037 ~ 1044
  - 62 Wang B, Jeffers S N. Effects of cultural practices and temperature on *Fusarium* root and crown rot of container-grown *Hostas*. Plant Disease, 2002, 86 (3): 225 ~ 231
  - 63 Currier S, Lockhart B E L. Characterization of a potexvirus infecting *Hosta* spp. Plant Disease, 1996, 80: 1040 ~ 1043
  - 64 Lockhart B E L, Currier S. Viruses occurring in *Hosta* spp. in the USA. Acta Hort., 1996, 432: 62 ~ 67
  - 65 Lockhart B E L. Differential response of *Hosta* cultivars to infection by hosta virus X potexvirus-a basis for practical disease management. Acta Hort., 2002, 568: 69 ~ 71
  - 66 Dorothy J C, Callaway M B. Breeding ornamental plants. Portland Oregon: Timber Press, 2000. 103 ~ 120
  - 67 Chung, Young C. Interspecific relationships of some species of the genus *Hosta* on artificial hybridization experiment. Kor. J. Plant Tax., 1988, 18: 153 ~ 160
  - 68 Aden P. The hosta book. Portland Oregon: Timber Press, 1995. 133p
  - 69 赵连杰, 刘淑芳, 李雪飞. 香花紫玉簪的培育简报. 沈阳农业大学学报, 2000, 31 (2): 229
  - 70 Akemine T, Kanazawa H. High frequency of chromosome breakage in *Hosta undulate*. Kromosomo, 1975, 100: 3108 ~ 3117
  - 71 Miller P D, Wilson K G. Protoplast fusion and organ culture in the genus. Envir. Exp. Bot., 1981, 21: 431 ~ 432
  - 72 Yasui K. Studies on the maternal inheritance of plastid characters in *Hosta japonica* f. *albomarginata* and its derivatives. Cytologia, 1929, 1: 192 ~ 215
  - 73 Vaughn K C, Wilson K G. A dominant plastome mutation in *Hosta*. The Journal of Heredity, 1980, 71: 203 ~ 206
  - 74 Vaughn K C, Wilson K G. Genetics and ultrastructure of a dotted leaf pattern in *Hosta*. Journal of Heredity, 1980, 71 (2): 121 ~ 123
  - 75 Vaughn K C, Wilson K G. An ultrastructural survey of plastome mutants of *Hosta* (Liliaceae). Cytobios, 1980, 28: 71 ~ 83
  - 76 Vaughn K C, Wilson K G, Reibach P H. Ultrastructure and biochemistry of two mutants in *Hosta* (Liliaceae). Cytobios, 1980, 27: 71 ~ 80
  - 77 Pollock W I. *H. ventricosa* 'Aureo-marginata'. The American Hosta Society Bulletin, 1985, 16: 87 ~ 92
  - 78 Schmid W G, Burto E W. Questions and answers. The Hosta Journal, 1994, 25 (2): 79