

臺灣百合簇生早熟性狀及栽培利用

許圳塗 鄭 免 陳世賢

國立臺灣大學園藝系

摘 要

臺灣百合 (*Lilium formosanum* Wall.) 具有很強之簇生習性，實生或鱗片繁殖之幼苗呈地生型，形成大量之鱗片葉簇生於短縮莖，此特性亦造成其早熟及豐產重要原因。種苗生長可區分為簇生期、抽莖期及生殖生長等 3 個發育階段。簇生期之莖軸由於初級及次級加粗分生組織盛行細胞縱裂，促使莖軸橫向生長，造成短縮莖直徑生長比高度為快。簇生苗頂端分生組織之外帶由 3 層擴增為 7~8 層，直徑可達 400 μ 以上。溫度對簇生期之影響很大，如葉原體發生、伸長、葉面積及簇生葉之角度等。對簇生葉形成及發育以 25/20°C 最佳，短日條件有助於增加鱗片葉數目。

簇生期之打破對低溫甚為敏感，低溫處理可有效誘引短縮莖轉換為伸長莖，長日具有部分效果。低溫作用誘導中心柱細胞之分裂活性，及改變細胞分裂方位。抽莖第一伸長區發生於次頂端分生組織下方，現存葉群在伸長區上方則發育為莖上葉，留存於短縮莖部位皆為鱗片葉。簇生苗感應低溫抽莖，無株齡限制，但至少需有 10 枚左右之展開簇生葉，誘引抽莖方能正常開花。抽莖為無花芽之莖伸長，莖生葉迅速展開，簇生期打破後於 25/20°C 及長日條件下 12 週開花。簇生性狀具很強遺傳力，有助於實生栽培之發展利用，並有助於種球培育利用。

前 言

一般百合商業栽培採用鱗莖為主，但種球育成需 2 至 3 年，以致成本日漸提高⁽⁵⁾。因長期連續無性繁殖，勢必加強保健措施，無形中增加風險之負擔。百合種苗生長習性，當形成鱗莖過程中，依葉片發生及抽莖與否，可將之分為 4 類，先發生小鱗片然後抽莖之地上型 (ETP)，只發生葉片之地生型 (HTP)，形成葉片再抽莖之地生地上型 (HETP)，另一為無葉片小鱗莖型 (NLB)^(10,11,15)。以鐵炮百合鱗片繁殖，此 4 類之發育型皆可能發生，當年生種苗形成之葉片數或鱗片有限，以致需再培育 1~2 年。臺灣百合在抽莖之前能夠大量形成簇生葉，可列為 HETP 型，實生種苗或鱗片繁殖，皆可在 10 個月內開花^(1,2,4)，加強 HETP 型性狀之利用有助於縮短種球育成年限。本種百合自交親和性高，種子豐產，容易建立同質族群。種子繁殖可滅除病毒之傳帶，利於取得健康種苗。種苗栽培亦可進行促成栽培，計畫生產調節花期。理想之栽培種可藉雜交或種間育種而改良之，深具研究及發展利用之價值^(3,4,13)。

本報告為利用臺灣百合 (*Lilium formosanum* Wall.) 之 FT8-1, FT5-3 品系及雜交種 LDXFM, (FU×LD)×G, 分別在植物生長箱、人工氣候室控制環境，進行生長分析及解剖觀察等系列研究之結果。主要討論簇生早熟性狀，包括簇生期之發育形態，影響簇生期發育因素，打破簇生型及抽莖原理，以供栽培利用之參考。

簇生期建立與影響簇生葉形成因子

臺灣百合之生長可將之分為簇生期 (rosette phase)、抽莖期 (shoot emergence) 及生殖生長

等 3 個發育階段。百合幼苗葉原體之發育方向可區分為簇生葉 (rosette leaf)、鱗片葉 (scale leaf、foliage scale)、劍型葉 (sword leaf)、鱗片及莖生葉 (foliage leaf) 等，可見百合葉的形成呈多形態變化。臺灣百合簇生苗短縮莖 (compressed stem) 着生以簇生葉、鱗片葉為主，偶生少數葉身不發達之劍型葉。

(一) 影響簇生葉形成之因子

臺灣百合鱗片繁殖再生初期形成數個小鱗片，接着則發生簇生葉。實生種苗則以簇生葉為主，幼苗葉原體發生較緩慢為 2.8 ± 1.1 個/2 週，漸加速至 12 週時可提高為 9.3 ± 3.8 個/2 週。如圖 1，總葉片數指已展開之簇生葉及所有幼葉，若以 1 cm 大小為界限，生長在 $25/20^\circ\text{C}$ 或 $20/15^\circ\text{C}$ ，顯示大小葉之間呈對等關係，如在前者溫度生長 12 週時兩類葉數比為 11.2 : 10，22 週時為 32 : 32。即葉原體發生及伸長速率隨株齡而加速，同時深受溫度之影響，以葉片展開速率而言 $25/20^\circ\text{C}$ 比 $30/25^\circ\text{C}$ 為佳，而以 $15/13^\circ\text{C}$ 最慢。

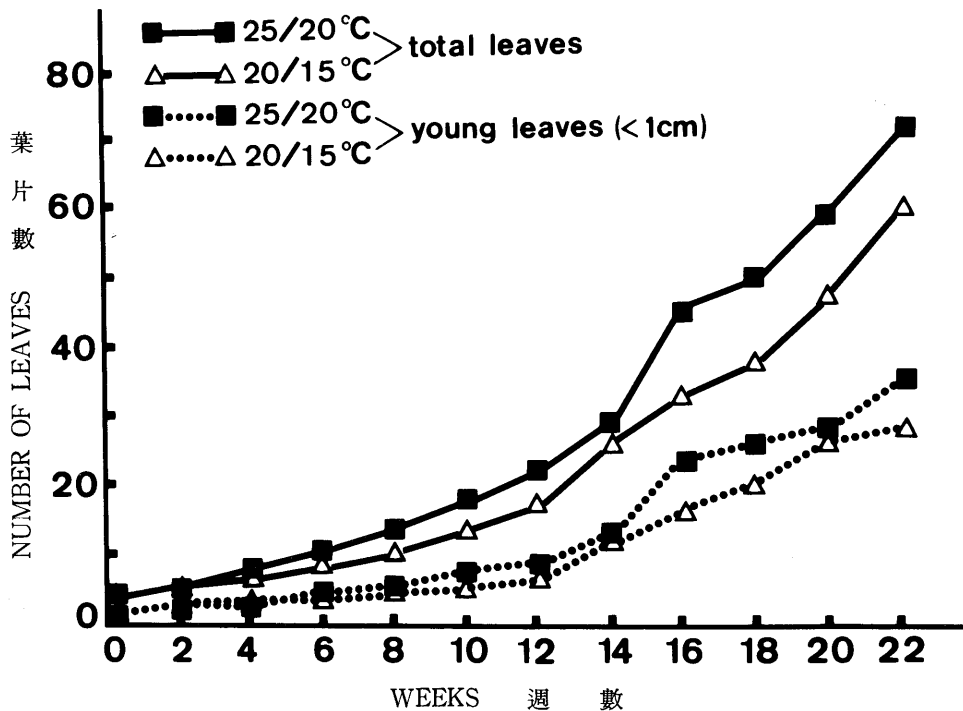


圖 1. 臺灣百合在二種日夜溫之下簇生葉之發生及伸長之速率

Fig 1. The rate of rosette leaf formation and elongation of Taiwan lily (*Lilium formosanum* Wall.) at two temperature regimes.

展開之葉片簇生於地下之短縮莖，通稱之簇生葉。簇生葉群中各葉片之直線伸長程度，因位置而異，由外至內呈曲線分佈，如外葉長 4 cm，向內漸增長，第 14~18 片最長，如表 1，最長者可達 23.5 cm。另在遮蔭光線較弱時，亦有促使葉片增長之趨向。植株總葉面積決定於展開葉片數及長度，生長於 $25/20^\circ\text{C}$ 條件，其葉面積可達 300 cm^2 ，其幾為 $20/15^\circ\text{C}$ 之 2 倍。溫度亦會影響簇生葉片之展開角度，在光線充足及較高溫時葉群呈直立狀，反之則伸展角度增大，呈近平伸狀。

(二) 鱗片葉之形成

簇生葉展開後，接近最大伸長時期，葉基鞘部漸肥大呈鱗片狀，此肥大之簇生葉稱之鱗片葉。鱗

片葉在生長過程中，其葉身之乾物重保持在 10~14%，但葉鞘則由初期 15% 增加至 35% (表 1)。所蓄存養分以澱粉粒為主，其細胞內充滿大型澱粉粒。除葉鞘外，短縮莖及肉質根亦成重要蓄積場所，分生組織部位則未見有澱粉粒之積存。簇生期展開之葉片皆可發育為鱗片葉，一般可達 42~78 片⁽³⁾，其依生長環境及品系而定，如 T5-3 品系則為高度簇生性，第 2 年平均花朵數高達 17.4 朵⁽¹³⁾。亞洲型百合或鐵炮百合在苗期只能發生少數鱗片葉，無葉身鱗片居多^(12,15)，因光合作用葉面積有限，而限制當年種球生長，而無法具開花能力。

表 1. 溫度對臺灣百合實生苗簇生葉形成及生長之影響

Table 1. The effect of temperature on the formation and growth of seedling rosette leaves of Taiwan lily

日/夜溫 Temp. °C Day/night	全株葉片數 Total No. of leaves	最大葉長 Max. length (cm)	葉面積 Leaf area (cm ²)	乾物重 Dry wt. %		葉片展開角度 Leaf orientation
				葉片 blade	葉鞘 basal	
25/20	58	23.5	298	14.1	34.5	直立狀 Vertical
20/15	46	18.2	157	15.6	32.3	平伸狀 Horizontal

(二)短縮莖形態特性

簇生葉聚生於很短莖軸，葉片之間無節間出現。幼葉及葉原體右旋排列於近乎扁平基冠上，其形態類似一些簇生作物^(8,9)。簇生期莖軸徑向生長比高度生長為快，如圖 2，莖高指根莖交接處至莖頂分生組織之距離，由幼苗 1.1 mm 生長至 20 週時只達 2.15 mm，而莖軸之直徑則從 0.6 mm 增高至 4.3 mm，顯示莖軸之橫向生長非常發達。頂端分生組織之圓錐體之外帶 (tunica) 層數隨發育期而增加，早期為 3~4 層，細胞行垂周分裂，細胞稍呈方形。中央部位細胞核特別大，與細胞長軸比例為 0.76，染色較淺，分裂活性高，有如中央母細胞之特性。頂端分生組織增大，外帶層增加為 7~8 層，中央母細胞變為長型，細胞核與長軸比例漸變小為 0.34，與外側分生組織 (flank meristem) 層次連續不分明。外帶層除參予葉原體形成外，其內層衍生初級加粗分生組織 (primary thickening meristem)，由莖冠向下分佈，細胞較呈狹長。PTM 之細胞盛行縱軸分裂，故常呈柵狀層排列。簇生期中心柱組織細胞呈等徑型，除加大外很少有細胞分裂。故無節間之短縮莖，其橫向生長，PTM 為擔任主要角色。

簇生期打破與抽莖生長

簇生期打破為指由短縮莖改變為伸長莖，即由地生型轉變為地上型。百合花芽分化發生於抽莖之後，且於稍高溫度有利其發生^(6,7)。此生長相之變換較類似木本型之單子葉類，而異於洋蔥或蘿蔔之抽苔現象。簇生期之打破為無花芽之莖伸長或節間伸長，故稱之為抽莖。

(一)簇生期打破誘引方法

臺灣百合簇生苗可藉低溫處理而誘引抽莖，如經 5°C 處理 2~4 週，然後生長於 25/20°C 之環境，經 15~30 天莖軸可露出土面⁽³⁾。低溫需求與苗期溫度有密切關係，若生長於 20/15°C，2 週之低溫處理，便能迅速抽莖，反之若生長較高溫，則需 3~4 週。長日處理可補助低溫之不足，提高抽莖效果，但無法完全取代低溫效應，此與其對鱗莖休眠打破之反應甚為類似之處⁽¹⁾。另如長日處理極顯著提早開花，主要為促進花芽分化，縮短露蕾時間。長日處理可使節間加倍伸長，可應用於株高之調節。

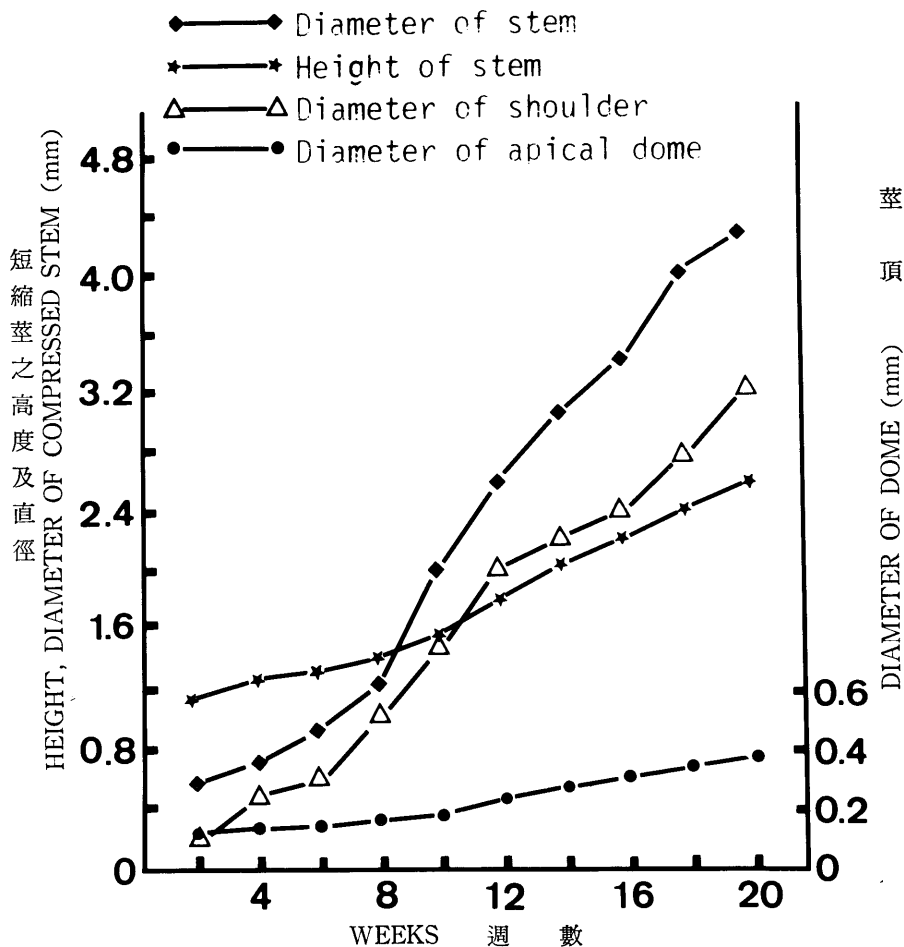


圖 2. 臺灣百合簇生期之短縮莖生長指數

Fig. 2. Growth index of compressed stem in rosette stage of Taiwan lily.

簇生苗不同株齡對低溫處理反應，由具有 5~30 枚展開簇生葉之實生苗，分批予以 5°C 處理，皆能誘使抽莖。故臺灣百合簇生期之打破歸類為低溫依賴型，其感應期並無株齡之限制。鐵炮百合鱗片繁殖之地生型苗，予低溫或熱處理亦可誘引抽莖，但因生理狀況之差異，並無法完全轉變為地上型^(11,14)。短縮莖影響伸長莖大小，抽莖者未一定具開花能力。若以展開簇生葉片數當指標，簇生苗具 5 枚葉時，可打破成為地上型，伸長莖細小，雖能花芽分化，但發育異常而無法開花。至少需具備 10 枚之簇生葉，而達 15 枚葉展開之簇生苗，經低溫處理，可開 2~4 朵花。

(二) 低溫效應與抽莖作用

簇生苗感應低溫，在處理中誘導短縮莖細胞分裂活性，特別是位於次頂端分生組織下方之中心柱組織，原等徑細胞開始分裂活動。短縮莖打破轉化為伸長莖，在短縮莖剖面組織形成一很明顯交接面，交接面下方原中心柱細胞仍呈等徑狀，而界面上則全面發生細胞分裂，且以橫軸分裂為主。每一中心柱細胞當一原體，至處理後 8 天，各呈 6~8 個之條狀細胞柱。如圖 3，低溫處理後第 4 天第一節伸長區迅速建立，其節間長達 1 mm 左右。低溫效應誘引細胞活性，同時改變細胞分裂方向，PTM 細胞由簇生期之縱向分裂，轉變為橫向分裂，原呈柵狀層排列漸失去明顯性。第一伸長區之建立並非發生於次頂端分生組織，而在中心柱組織部位。

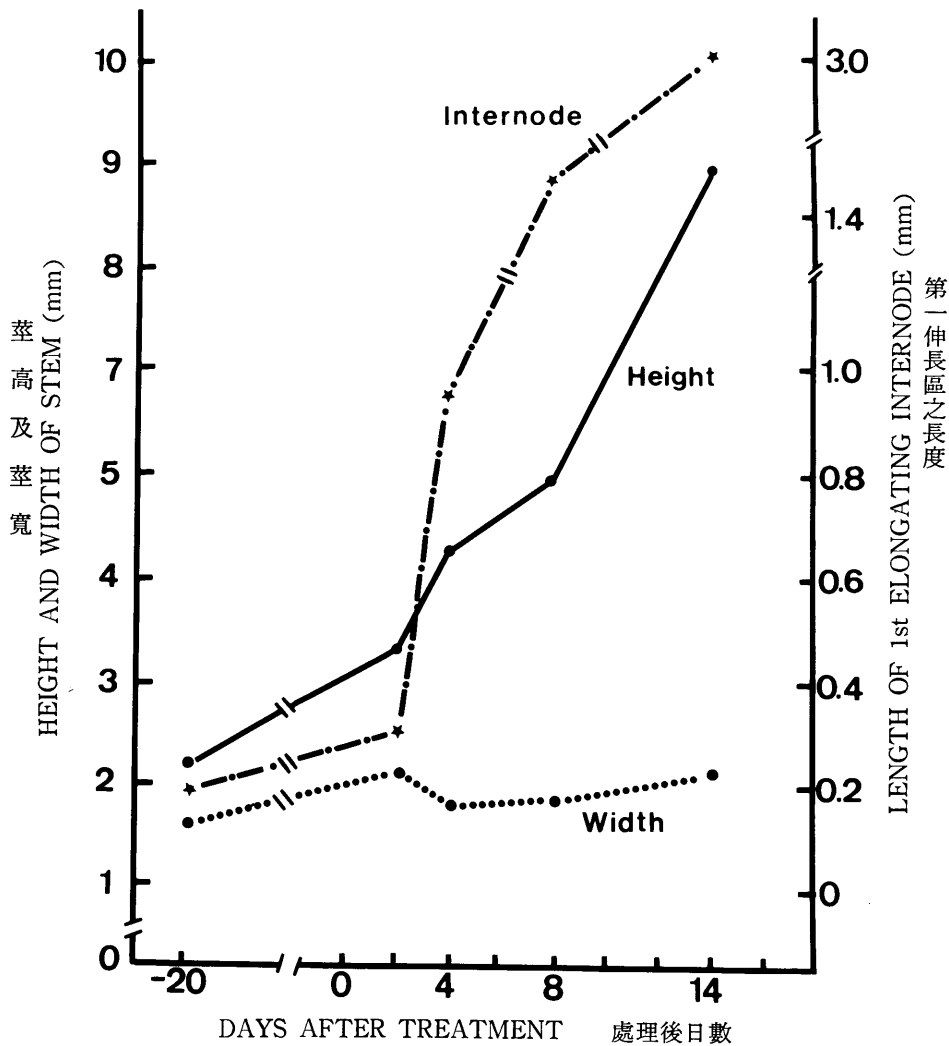


圖 3. 低温處理後莖軸由簇生轉為伸長之大小變化

Fig. 3. The change of stem axis size from rosette to elongation induced by chilling treatment.

(三) 鱗片葉與莖生葉之分立生長

從圖 1 可知簇生期的葉片以幼小居多，即展開葉片數比幼葉為少。抽莖時原短縮莖所形成的簇生葉可分為兩群，其一為留存於短縮莖，皆為鱗片葉，另一則隨第一節間建立而被提昇至地面，稱之莖生葉 (foliage leaf)。由不同苗期低温處理時其展開簇生葉 3 批分別為 15、22.9 及 29.3，抽莖後留存於地下短縮莖之簇生葉數目分別為 19.2、32.5 及 43.5。換言之簇生苗的幼葉少數留存於短縮莖，以增加鱗片葉數目。簇生葉是否發育為鱗片葉或莖生葉決定於伸長區發生位置，可見簇生葉之發育形態呈可塑性。臺灣百合及雜交種之簇生苗能形成 42~78.2 片鱗片葉⁽²⁾，誘引抽莖時之幼葉發育受株齡、低温週期及光週等因素之影響，即抽莖誘引效率愈高時，鱗片葉數相對減少，另短日有利於增加鱗片葉。莖生葉除來自簇生期，另為新形成。因有前生的葉群，其展開速率非常快，經低温處理生長於長日條件下在 5 週內，莖生葉展開數可達 60 枚以上⁽³⁾，最後之莖生葉形成數量，若以鱗片葉數當為

預估之指標，莖生葉為鱗片葉之3.2倍。鱗片葉之葉身在當莖生葉大量展開時漸老化，至露蕾時則鱗片葉之葉身全部老化。由於鱗片葉關係到種球形成大小，及抽莖後開花朵數。此等分析資料可供生長相變換之瞭解，並對產期調節及切花品質控制有所助益。

結 論

臺灣百合採實生或鱗片繁殖，其幼苗之生育屬地生型，莖軸具很發達初級加粗分生組織，由其莖頂外帶組織內層細胞衍生，向莖冠朝下分佈，細胞呈扁長型，盛行縱軸分裂，此促使莖軸橫向生長大於直立生長，而建立短縮莖。簇生葉着生於短縮莖，沒有節間出現呈右旋排列。葉原體形成及伸長速率深受溫度之影響，溫度同時會左右葉面積大小及簇生葉角度。簇生期之建立則以25/20°C短日條件最佳。百合葉形態呈多種變化，展開之簇生葉發育為鱗片葉，其葉鞘肥大主要貯存物為澱粉粒，乾物重可達35%，約為葉身之3倍。鱗片葉之形成直接關係到種球及開花數，臺灣百合鱗片葉發達，為促成其早熟及豐產重要原因，此簇生型性狀，若應用於實生栽培或種球生產頗具價值性。

簇生期打破為感溫型，低溫可有效誘使抽莖，低溫作用主要誘引細胞活性及分裂方向，由縱向分裂轉換為橫向分裂。簇生苗對低溫感應無株齡限制，但欲達正常開花則需至少有10片已展開之簇生葉。短日有助簇生葉發育為鱗片葉。長日在低溫不足時可輔助其效果，且對生殖生長開花及節間伸長有極顯著促進作用。簇生苗之幼葉依抽莖由第一伸長區界分短縮及伸長莖，隨伸長莖上界而發育為莖生葉。莖上葉數目非常龐大，但以鱗片當指標約為3.2倍。由莖生期之建立及抽莖期之控制，可茲用於產期及品質之調節，簇生早熟性狀，發展利用深具潛力。

引 用 文 獻

1. 許圳塗 1977 低溫及光週處理對臺灣百合生長及開花之影響，臺灣原生百合生長習性及栽培利用之研究 國立臺灣大學園藝系編印 p. 17-70。
2. 鄭免 1983 臺灣百合實生苗簇生習性及影響生長發育因子之研究 國立臺灣大學園藝研究所碩士論文。
3. 鄭免、許圳塗 1984 苗期溫度、低溫及光週處理對臺灣百合抽莖及開花的影響 中國園藝 30: 50-58。
4. 陳世賢 1984 臺灣百合與鐵砲百合種間雜交及核型分析 國立臺灣大學園藝研究所碩士論文。
5. Brumfield, R. G. and P. V. Paul. 1981. Costs of producing Easter lilies in north Carolina. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 106:561-564.
6. De Hertogh, A. A. 1974. Principles for forcing tulip, hyacinths, daffodils, Easter lilies and Dutch irises. Scientia Hort. 2:313-355.
7. De Hertogh, A. A. H. P. Rasmussen and N. Blakely. 1976. Morphological changes and factors influencing shoot apex development of *Lilium longiflorum* Thunb. during forcing. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 101:463-471.
8. De Mason, D. A. 1979. Function and development of the primary thickening meristem in the monocotyl, *Allium cepa*. Bot. Gaz. 140:51-66.
9. Esau, K. 1977. Plant Anatomy. 2nd ed. John Wiley & Sons. N. Y. p. 271-287.
10. Matsuo, E. and K. Arisumi. 1979. Studies on growth and development of bulbs in the Easter lily. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 48:224-230.
11. Matsuo, E., K. Arisumi and H. Kawashima. 1982. Cultural practices influencing premature daughter leaf and/or shoot emergence in scale-propagated Easter lily. Hort Science 17:196-198.

12. Roberts, A. N., et al. 1985. Easter lily growth and development. Agr. Exp. Sta. OSU Technical Bull. 148:1-74.
13. Shii, C. T. 1983. The distribution and variation of *Lilium formosanum* Wall. and *L. longiflorum* Thunb. in Taiwan. Lily Yearbook. 36:48-51.
14. Stimart, D. P., P. D. Ascher and H. F. Wilkins. 1982. Overcoming dormancy in *Lilium longiflorum* bulblets produced in tissue culture J. Amer. Soc. Hort. Sci. 107:1004-1007.
15. Tuyvan, J. M. 1983. Effect of temperature treatments on the scale propagation of *Lilium longiflorum* "white Europe" and *Lilium* × Enchantment. HortScience 18:754-756.

討 論

謝順景問：

低溫處理之主要目的是促進開花的時間，不同的低溫如何影響始花時間？即最低的限制溫度為何？處理時間要多長（多少天）？

許圳塗答：

低溫處理主要作用為打破簇生期促使抽莖誘引短縮莖細胞分裂活化及改變分裂方向，而達調節花期的目的。抽莖後仍進行營養生長，在較高溫度反而有助花芽分化提早露蕾及開花。打破簇生期以 5°C 處理甚有效，處理時間與前期生長溫度有關，如原生長於較低溫如 20/15°C 者 5°C 處理需 1~2 週，若 25/20°C 則需 3~4 週。

林金和問：

1. 溫度結束簇生生長之效果可否以 GA 取代？
2. 營養生長與生殖生長是否有一個很明顯的 transition stage？

許圳塗答：

1. 曾試過處理 GA，但在 1000 ppm 濃度下未顯出誘引抽莖現象，GA 是否有效尚無定論。但本種百合抽莖起始伸長位置並非在次頂端分生組織，有切片可顯知。

2. 本百合由簇生期進入抽莖期異於抽苔現象，抽莖後仍續繼形成大量莖生葉之葉原體，不像亞洲型百合之鱗莖抽莖後可很快花芽分化。營養生長期莖頂轉換為生殖生長莖頂，具有典型的形態變化。但每一小花原體會伴生 1~2 個葉原體。

莊耿彰問：

1. 臺灣百合植株不論大小均受低溫感應而由簇生型轉變為抽莖期，但對植株大小與花芽分化或花的品質有何關係？
2. 試驗中所提葉片角度如何測定？

許圳塗答：

1. 有密切關係，若以簇生葉數目當指標，如 5 片株齡時誘引抽莖，因莖軸細小，雖見有花芽分化，但發育異常而退化。若欲達正常開花則至少需具有 10 枚以上之簇生葉。

2. 生長溫度之高低會影響簇生葉伸長之方位，其測定可以偏離中軸線之角度比較之。

**THE PRECOCIOUS CHARACTERISTICS AND UTILIZATION
OF ROSETTE PATTERN IN TAIWAN LILY
(*Lilium formosanum* Wall.)**

Chou-Tou Shii, Mean Jeng and Shih-Hsien Chen

Department of Horticulture, National Taiwan University

ABSTRACT

The unique characteristics of rosette growth in Taiwan lily is the formation of numerous rosette leaves in compressed shoot following sexual or scaling propagation which contribute to earliness and high flower productivity. The primary and secondary thickening meristems were active in longitudinal division resulted in radial growth of primary axis, the apical dome may also develop as large as 500 μ in diameter. Phase transition of main axis is mainly temperature dependent, long photoperiod showed some enhancement. The prominent effect of low temperature was to synchronize cell activity and reorient cell division transversely. Establishment of the first elongating zone of compressed shoot initiated at position between unfolding sheath and young leaves rather than subapical meristem. Destination of rosette leaves forward to scale leaves or foliage leaves is determined by shoot transformation demonstrated morphological plasticity. The forcing seedling required at least 10 unfolding leaves for normal flowering. After breaking of rosette phase, the plant was able to flower in 12 weeks given high temperature and long day conditions. The trait of rosette pattern reveals highly heritable, this would be crucial for the development of seed production and also beneficial for bulb production.