

牡丹开花和衰老期间花瓣糖代谢的研究

史国安^{1,2}, 郭香凤¹, 张国海¹, 包满珠^{2*}

(¹河南科技大学农学院, 洛阳市牡丹生物学重点实验室, 河南洛阳 471000; ²华中农业大学园艺林学学院, 园艺植物生物学教育部重点实验室, 武汉 430070)

摘要: 以牡丹 (*Paeonia suffruticosa*) 品种 ‘洛阳红’ 和 ‘胡红’ 为材料, 研究了花开放和衰老过程中花瓣可溶性糖及其代谢相关酶活性的变化。结果表明: 伴随花瓣的迅速生长展开, 总可溶性糖呈现迅速增加的趋势, 特别是己糖 (葡萄糖和果糖) 含量显著增加, 盛开后己糖水平达到最高, 而蔗糖含量呈现逐渐下降的变化。己糖和蔗糖降解指数 (SDI) 与花枝质量呈现极显著的正相关; 花瓣酸性转化酶活性维持较高水平, 开花过程中活性逐渐升高, 开放后逐渐下降。经主成分回归分析, 可溶性糖的代谢依赖于酸性转化酶、中性转化酶、蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶的共同作用。结果提示, 牡丹花瓣中己糖的积累在花开放和衰老过程中起着重要作用。

关键词: 牡丹; 花发育; 转化酶; 伸长生长; 糖; 代谢

中图分类号: S 685.11; Q 945 文献标识码: A 文章编号: 0513-353X (2009) 08-1184-07

Analysis of Sugar Metabolism During Florescence and Flower Senescence of Tree Peony Petal

SHI Guo-an^{1,2}, GUO Xiang-feng¹, ZHANG Guo-hai¹, and BAO Man-zhu^{2*}

(¹ College of Agriculture, Luoyang Key Laboratory of Peony Biology, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471000, China; ² College of Horticultural and Forestry Science, Key Laboratory of Horticultural Plant Biology, Ministry of Education, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract: To clarify the mechanism of flower opening and senescence in tree peony (*Paeonia suffruticosa*) ‘Luoyanghong’ and ‘Huhong’, we investigated sugar metabolism in the petals of two tree peony cultivars. The results showed that total soluble sugar content increased rapidly with the cell enlargement in the petals and during flower senescence. The contents of hexoses (glucose and fructose) markedly increased during flower opening and reached a highest level at full-opening, but the content of sucrose dropped gradually. The hexose content and sucrose degradation index (SDI) were positively correlated with the fresh weight of flower. The activity for acid invertase (AI) increased during flower opening and decreased after the flowers opened. Based on regression analyses, the soluble sugar metabolism was related to the actions of the 4 enzymes, viz. acid invertase (AI), neutral invertase (NI), sucrose synthase (SS) and sucrose phosphate synthase (SPS). Our results suggest that hexose accumulation in the petal might be important for flowering opening and senescence in tree peony.

Key words: *Paeonia suffruticosa*; flower development; invertase; elongation growth; sugar; metabolism

牡丹作为极具发展潜力的切花, 其开花生理已经引起人们的重视 (史国安等, 1999; 魏文辉

收稿日期: 2009 - 02 - 04; 修回日期: 2009 - 07 - 13

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30740013); 河南省自然科学基金项目 (0611030600); 洛阳市重点实验室专项 (0901063A)

* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: mzbao@mail.hzau.edu.cn)

等, 2000; 张圣旺等, 2002; 郭闻文等, 2004; 王荣花等, 2005)。开展牡丹鲜切花保鲜技术及其开花生理研究, 对延长观花期、提高花卉资源利用率、满足市场供应、提高经济价值具有极其重要的意义。

植物花瓣发育中源库之间碳水化合物的转移与转化酶活性相关 (Sood et al, 2006)。花瓣糖分积累是降低花瓣水势、促进水分流入引起细胞扩大和开花的重要机制 (Ho & Nichols, 1977)。高等植物蔗糖代谢的关键酶主要有转化酶、蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶。蔗糖水解为己糖供给细胞生长发育, 可能具有重要的生物学功能 (van Doorn et al, 1991)。这 3 种酶在一些常见植物中的作用已经有报道 (张明方和李志凌, 2002), 但在牡丹等植物开花过程中的作用未见报道。

作者研究牡丹开花和衰老期间可溶性糖含量和相关酶活性的变化, 以期对牡丹切花保鲜技术提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料与处理

试验于 2006 年 4 月—2007 年 5 月在河南科技大学洛阳市牡丹生物学重点实验室进行。供试材料为牡丹 (*Paeonia suffruticosa*) 品种‘洛阳红’ (瓶插寿命长) 和‘胡红’ (瓶插寿命短), 采于洛阳土桥花木有限公司苗圃。

参照王荣花等 (2005) 的标准, 将花朵发育时期划分为露色期 ()、绽口期 ()、初开期 ()、半开期 ()、盛开期 () 和开始衰败期 ()。从 5 年生牡丹植株上采切不同发育阶段花枝, 各 30 枝, 保湿运回实验室, 插在盛有自来水的桶中恢复 1 h, 保留花枝长度 15 cm (两片复叶), 分别测定花枝质量和花朵直径, 然后立即剥去花萼和最外一层花瓣, 取内层花瓣称量后, 经液氮速冻贮存 -80 超低温冰箱, 用于各项生理指标的测定。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 可溶性糖含量测定

参照胡志群等 (2005) 的方法, 称取花瓣 2 g 左右, 放入研钵在微波炉杀酶 30 s, 加入 2 mL 85% 的乙醇研磨, 再用 2 mL 85% 的乙醇分 2 次洗研钵, 10 000 \times g 离心 15 min, 残渣加入 6 mL 85% 乙醇再提取 1 次, 合并上清液, 于 25 mL 容量瓶定容, 取 4 mL 于 10 mL 试管中, 45 $^{\circ}$ C 水浴条件下用高纯氮气吹干, 用去离子水定容至 4 mL, 取其中 1 mL 过 0.45 μ m 滤膜后待测。

使用美国 Agilent-1100 高效液相色谱仪, 配有 RD 示差检测器, 色谱柱为 Agilent NH₂ 柱 (150 mm \times 4.6 mm), 以乙腈和水 (75 : 25) 作流动相, 流速为 1.4 mL \cdot min⁻¹, 柱温 35 $^{\circ}$ C, 进样量 10 μ L, 检测波长为 210 nm。外标法定量, 每个样品重复 3 次, 取平均值。所用蔗糖、麦芽糖、葡萄糖、果糖的标准样均为分析纯药品。

蔗糖降解指数 (SDI) 用己糖 (G+F) 蔗糖 (S) 表示 (King et al, 1997)。

1.2.2 酶活性测定

参照 Keller 和 Ludlow (1993) 的方法, 略有改动。称取 1 g 冷冻的花瓣样品, 分 3 次共加 8 mL 提取液冰浴研磨成匀浆。提取液成分: 50 mmol \cdot L⁻¹ HEPES-NaOH (pH 7.5), 10 mmol \cdot L⁻¹ MgCl₂, 1 mmol \cdot L⁻¹ EDTA, 2.5 mmol \cdot L⁻¹ DTT, 0.5 mL \cdot L⁻¹ Triton X-100 和 1.0 mg \cdot L⁻¹ BSA。将匀浆液在 15 000 \times g, 4 $^{\circ}$ C 离心 10 min。上清液装入 D27 mm 透析袋中脱盐, 在 0~4 $^{\circ}$ C 下用稀释 10 倍的提取液 (去除 Triton X-100) 透析 24 h, 中间换 1 次透析液。透析后的酶液保存于 -80 $^{\circ}$ C 待测。

酸性转化酶 (AD) 和中性转化酶 (ND) 的测定按照 Ranwala 等 (1991) 的方法, 略有改动。反应液总体积为 1 mL, 包括: 0.1 mol \cdot L⁻¹ 乙酸钠—乙酸 (pH 4.8, 对 AD) 或 0.1 mol \cdot L⁻¹ 磷酸氢二钾, 0.1 mol \cdot L⁻¹ 柠檬酸钠—柠檬酸 (pH 7.2, 对 ND), 0.1 mol \cdot L⁻¹ 蔗糖和 0.1 mL 酶液。在 37 $^{\circ}$ C 保

温 40 min 后, 加 1 mL 3, 5 - 二硝基水杨酸试剂终止反应, 煮沸 5 min, 冷却, 测定 A_{520} 值, 即测定从蔗糖释放还原糖的量。用酶空白作对照, 底物空白作参比。酶空白只含有酶液和反应液, 不含底物; 底物空白只含有底物和反应液, 不含酶液, 其它步骤相同。

磷酸蔗糖合成酶 (SPS) 活性测定参照 Rufty 等 (1983) 的方法, 略有改动。反应总体积为 140 μL 。包括: 50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Hepes-NaOH (pH 7.5), 10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ MgCl_2 , 1 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ EDTA, 2.5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ DTT, 3 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ UDPG, 4 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ F6P 和 70 μL 酶液。混合液在 37 $^{\circ}\text{C}$ 水浴保温 40 min, 加 70 μL 1 $\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaOH 终止反应。未反应的 F6P 通过将试管置于沸水中 10 min 使之失去活性。冷却后加 0.25 mL 0.1% 的间苯二酚 (溶于 95% 乙醇) 和 0.75 mL 30% HCl, 80 $^{\circ}\text{C}$ 保温 8 min, 冷却后测 A_{520} 值。用酶空白作对照, 底物空白作参比。酶空白只含有酶液和反应液, 不含底物; 底物空白只含有底物和反应液, 不含酶液, 其它步骤相同。蔗糖合成酶 (SS) 的测定与 SPS 步骤相同, 只是将 F6P 换为果糖。

所用试剂二硫苏糖醇 (DTT)、苯甲基磺酰氟 (PMSF)、6 - 磷酸果糖 (F6P)、6 - 磷酸葡萄糖 (G6P)、尿苷二磷酸葡萄糖 (UDPG)、 β -巯基乙醇等均购自 Fluka 和 Singa 公司。

1.3 数据处理

用 DPS 6.0 软件对所有数据进行方差分析、回归分析及主成分回归分析。

2 结果与分析

2.1 牡丹花发育及其生长分析

随着牡丹花的开放, 花枝鲜样质量和花朵直径显著增加, ‘洛阳红’和‘胡红’花枝鲜样质量分别由露色期 () 的每枝 12.03 g 和 23.50 g, 提高到盛开期 () 的每枝 32.95 g 和 37.97 g, 增加了 1.74 和 0.61 倍; 花朵直径分别由露色期 () 的 2.65 和 2.84 cm, 提高到盛开期 () 的 15.42 和 12.91 cm, 增大了 4.82 和 3.55 倍 (图 1)。两者花盛开期 () 花瓣质量占总花朵的 79.11% 和 84.83%, 花盘与雌雄蕊所占比例较小。因此牡丹花瓣的发育与扩张过程显著快于整个花器官的发育。说明牡丹花的迅速开放是一个花瓣细胞伸长和质量的不可逆生长过程, 花瓣的扩张生长是增加水分吸收的结果。

从图 1 数据可以看出, ‘洛阳红’的花枝质量与花径变化幅度明显高于‘胡红’, 这与作者观察两个品种的开花习性相一致, ‘洛阳红’花的开放速度明显快于‘胡红’。

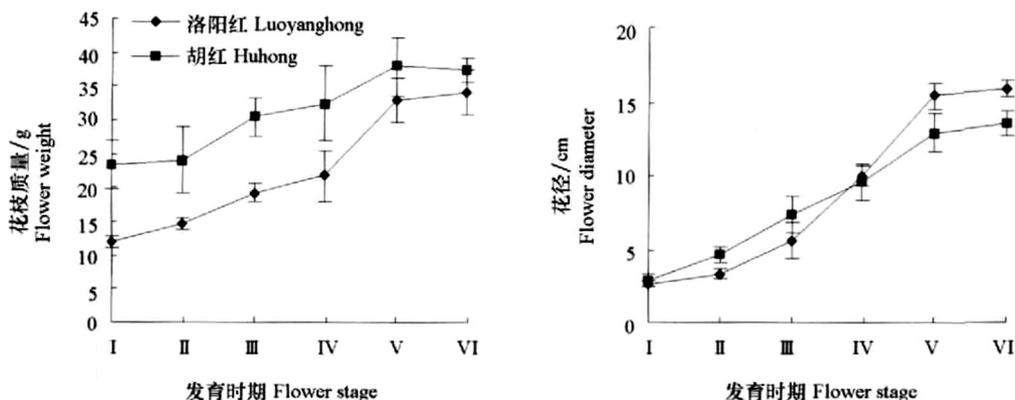


图 1 牡丹花发育过程中花枝质量和花朵直径的变化

Fig. 1 Changes in flower weight and diameter in the different flower stages of peonies

2.2 牡丹花瓣可溶性糖含量的变化

图 2 显示, 开花过程中花瓣中总可溶性糖迅速增加, 葡萄糖和果糖含量显著增加。从露色期 () 到盛花期 (), ‘洛阳红’和‘胡红’花瓣中葡萄糖含量分别提高了 3.08 和 1.69 倍, 果糖含量分别提高了 8.36 和 2.28 倍, 盛花期‘洛阳红’己糖水平高于‘胡红’。蔗糖含量呈现逐渐下降的变化。因此, 在牡丹花的开放过程中, 蔗糖的水解和总可溶性糖含量的提高, 可以降低花瓣的渗透势促进细胞吸水, 为细胞的扩张生长提供动力。

花盛花期 () 后, 花瓣衰老, 花朵萎蔫, 总碳水化合物以葡萄糖、果糖为主, 含量开始下降; 花瓣中蔗糖的含量迅速减少 (图 2)。说明花瓣衰败引起了糖代谢的改变。

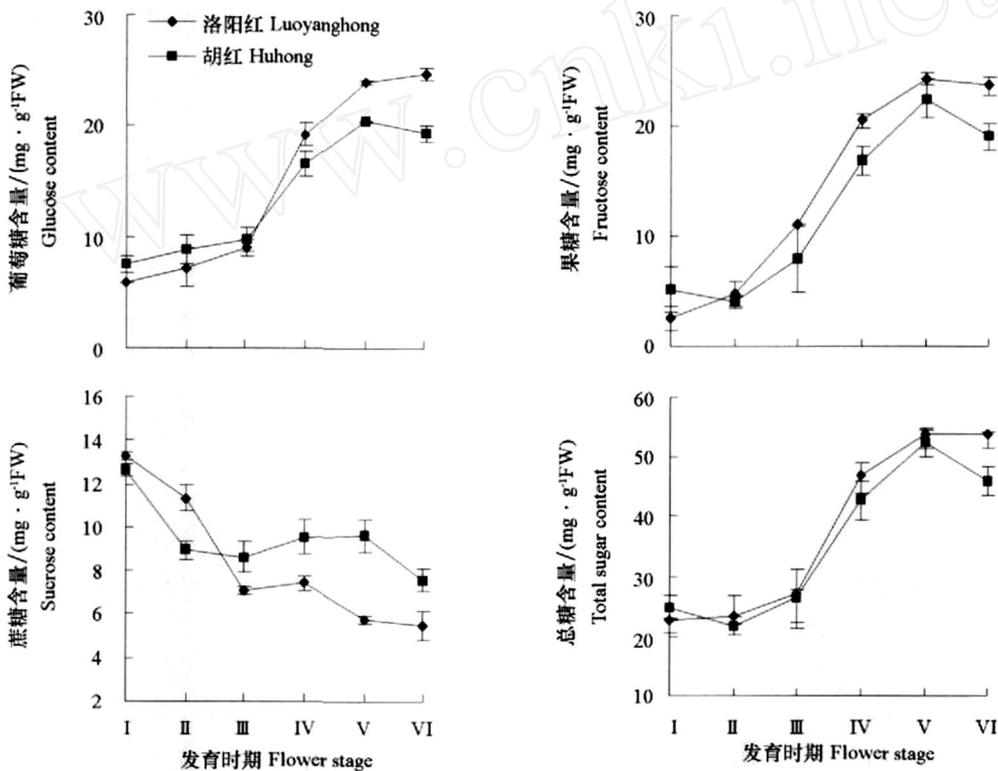


图 2 牡丹花发育过程中花瓣可溶性糖含量的变化

Fig. 2 Changes in contents of soluble sugar in the different flower stages of peonies

2.3 牡丹花瓣蔗糖代谢相关酶活性的变化

花瓣中 AI、NI、SS 和 SPS 的活性如图 3 所示。

在花发育过程中, ‘洛阳红’和‘胡红’花瓣中 AI 活性维持较高水平, 开花过程中 AI 活性逐渐升高与花瓣生长相一致, 开放后逐渐下降。

花瓣中 NI 活性较 AI 活性低, ‘洛阳红’花瓣中 NI 活性随花朵的开放和衰老缓慢下降, ‘胡红’与‘洛阳红’相反。

SS 是分解蔗糖的又一关键酶, ‘洛阳红’和‘胡红’花瓣中 SS 活性的变化趋势与 NI 活性的变化相一致。

SPS 活性维持较低水平, ‘洛阳红’花瓣中 SPS 活性在开放初期略有升高而后下降维持在一定水平, ‘胡红’与‘洛阳红’类似, 但其峰值高且出现的时期晚于‘洛阳红’。

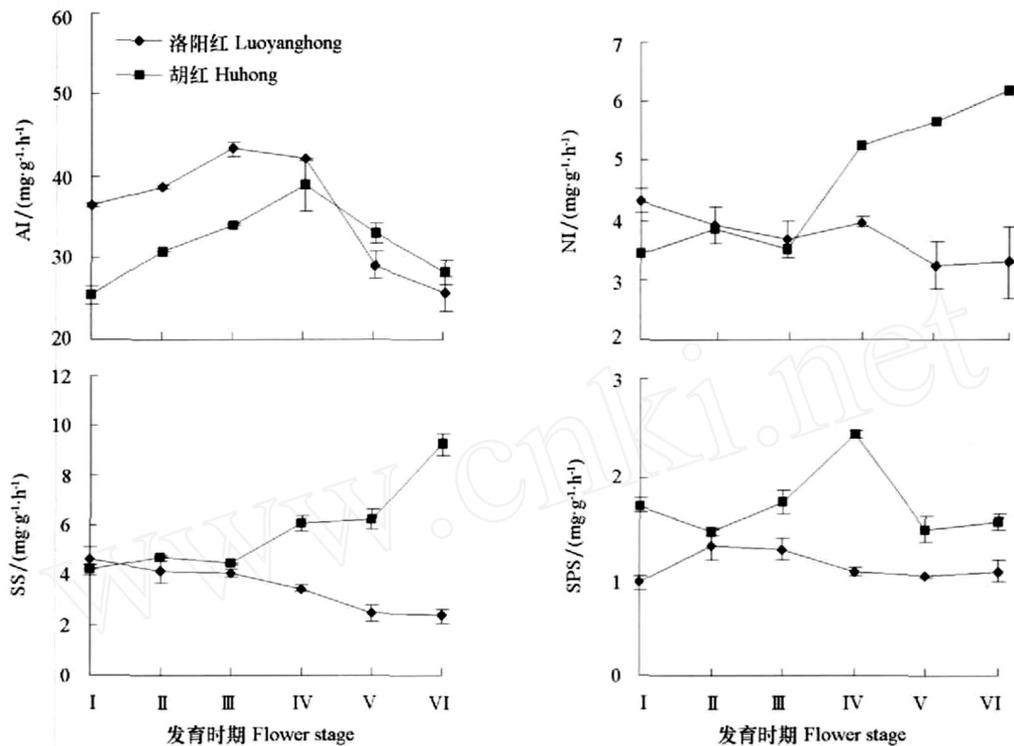


图 3 牡丹花发育过程中花瓣蔗糖代谢相关酶活性的变化

Fig. 3 Changes in sucrose metabolism related enzymes activities in the different flower stages of peonies

2.4 可溶性糖变化与牡丹花开放的关系

相关分析表明,在‘洛阳红’和‘胡红’花朵发育过程中,花枝质量和花朵直径变化呈显著的正相关,相关系数分别达到 0.986 ($P < 0.01$) 和 0.989 ($P < 0.01$),说明牡丹花朵发育的两个重要形态指标的变化是一致的。

通过进一步的主成分回归分析,揭示牡丹花瓣中可溶性糖含量及比例变化与花枝质量的关系。牡丹花瓣中己糖 (G+F)、蔗糖 (S) 和 SD I 与花枝质量变化有密切的相关性。其中,第一主成分‘洛阳红’和‘胡红’的己糖 (G+F) 含量与 SD I 比值对花枝质量变化的贡献率分别达到 94.40% 和 78.11%,而已糖 (G+F) 含量与 SD I 比值因子载荷又非常接近,两者之间存在着相互制约关系;同时,主成分回归分析得到‘洛阳红’和‘胡红’的己糖 (G+F) 含量与花枝质量的偏相关系数分别达到 0.9679 ($P < 0.01$) 和 0.9719 ($P < 0.01$)。说明牡丹开花过程中,花枝质量和花径的变化与花瓣中己糖的变化有着密切的联系。

主成分回归分析得到‘洛阳红’花瓣 AI 和 SS 与己糖 (G+F) 含量之间的偏相关系数分别达到 -0.9776 ($P < 0.01$) 和 0.9318 ($P < 0.05$)、‘胡红’花瓣 AI 与己糖 (G+F) 含量之间的偏相关系数达到 0.9244 ($P < 0.05$),说明两个牡丹品种花瓣可溶性糖代谢机制有明显差异。

‘洛阳红’第一主成分中 AI、NI 和 SS 是主要因子,第二主成分中 SPS 是主要因子;而‘胡红’第一主成分中 NI 和 SS 是主要因子,第二主成分中 AI 和 SPS 是主要因子。因此,可以认为牡丹开花过程中可溶性糖的代谢依赖于 4 种酶的共同作用。

3 讨论

植物花朵的开放与衰老是一个极其复杂的生理生化过程。花朵的开放是花瓣的不可逆生长过程,

涉及到花瓣细胞扩张与干、鲜样质量的增加 (Reid & Evans, 1986; Evans & Reid, 1988; van Doorn & van Meeteren, 2003)。渗透势下降是花瓣细胞扩张生长促进水分流入的重要因素, 因此细胞中糖分积累可能是降低花瓣水势促进吸水的生理机制。已经证明, 花瓣中淀粉 (Hammond, 1982)、果聚糖 (Bielecki, 1993) 等聚合物的降解, 己糖的积累导致渗透势的显著降低是促进花瓣生长的重要过程。试验结果表明, 牡丹开花过程中存在着与月季、百合等花卉相似的生理现象 (图 1, 图 2)。从露色期 () 到盛开期 (), ‘洛阳红’和‘胡红’花瓣中牡丹花瓣中己糖 (G+F) 含量和 SDI 与花枝重变化有密切的相关性。而开始衰败期 () ‘胡红’花瓣己糖 (G+F) 和总糖含量明显下降, 可能是‘胡红’花瓣衰败快于‘洛阳红’的重要原因。

Yamada 等 (2007) 在切花月季花瓣生长过程中, 证明 A1 是产生并积累己糖, 引起水势下降诱导花瓣吸水的关键酶。蔗糖是光合产物与贮藏产物的主要转运形式, 在牡丹花发育过程中蔗糖代谢的关键酶起着重要的控制作用, 使蔗糖运输到正在发育的花瓣。蔗糖的水解和己糖的积累预示花瓣的扩张与生长过程密切相联系。而蔗糖的水解与己糖的累积可能是引起渗透势下降驱动扩张生长的起始事件 (图 1, 3)。牡丹花瓣发育过程中己糖水平取决于转化酶活性、呼吸消耗与器官之间的转移, 而其中 A1 的活性显著的高于 NI SS 和 SPS 活性, 在调控可溶性糖的转化过程中可能起着中心作用。通过主成分回归分析表明, 牡丹花瓣中己糖含量依赖于 4 种酶的共同作用, 这一结论与 Hubbard 等 (1989) 提出的净活性相一致。

丰亚南等 (2007) 以牡丹品种‘肉芙蓉’为材料, 研究了牡丹开花过程中碳水化合物的分配及其对有花枝上叶片与无花枝叶片净光合速率的影响, 发现在花衰败前花枝上叶片 P_n 明显低于无花枝, 但可溶性糖含量却高于无花枝, 推测在牡丹开花过程中可溶性糖等营养物质很大一部分是由根系提供的。高志民等 (2007) 分析了牡丹开花前后根、枝条的各种营养成分的变化, 认为牡丹开花是明显的能量消耗过程, 根是植株的主要养分贮存器官, 为开花提供所需的营养物质。Kuiper 等 (1995) 研究发现, 对采后通常不能正常开花的切花月季品种‘Madebn’供给蔗糖, 可以使其正常开花。显然, 植物切花体内碳水化合物水平以及采后糖分的供应对切花的品质是十分重要的。牡丹切花离开母体后, 体内糖分水平迅速下降, 花瓣衰老显著快于连体花朵。切花实践表明, 含有 2% 蔗糖的瓶插液能够显著延长牡丹切花的瓶插寿命。而牡丹花瓣中可溶性碳水化合物除了提供能源和渗透调节剂以外, 在花瓣衰老过程中的信号转导机制以及调控途径需要进一步研究。

References

- Bielecki R L. 1993. Fructan hydrolysis drives petal expansion in the ephemeral daylily flower. *Plant Physiol*, 103: 213 - 219.
- Evans R Y, Reid M S. 1988. Changes in carbohydrates and osmotic potential during rhythmic expansion of rose petals. *J Am Soc Hort Sci*, 113: 884 - 888.
- Feng Ya-nan, Zheng Guo-sheng, Wang Zong-zheng, Gao Hui-yuan. 2007. Relationship between carbohydrate allocation and photosynthesis during florescence and flower senescence period in tree peony. *Acta Horticulturae Sinica*, 34 (1): 153 - 156. (in Chinese)
- 丰亚南, 郑国生, 王宗正, 高辉远. 2007. 牡丹开花前后碳水化合物的分配与光合速率的关系. *园艺学报*, 34 (1): 153 - 156.
- Gao Zhi-min, Wang Yan, Li Zhen-jian, Zhou Wei-wei, Zhu Yao-jun, Yan Yan. 2007. Study on the changes of nutrients and mineral elements in tree peony before and after flowering. *Forest Research*, 20 (3): 390 - 393. (in Chinese)
- 高志民, 王雁, 李振坚, 周伟伟, 朱耀军, 严彦. 2007. 牡丹开花前后营养变化分析研究. *林业科学研究*, 20 (3): 390 - 393.
- Guo Wen-wen, Chen Rui-xiu, Dong Li, Liu Ai-qing, Wang Lian-ying. 2004. The postharvest characteristics and water balance of some cultivars of tree peony cut flowers. *Scientia Silvae Sinicae*, 19 (4): 89 - 93. (in Chinese)
- 郭闻文, 陈瑞修, 董丽, 刘爱青, 王莲英. 2004. 几个牡丹切花品种的采后衰老特征与水分平衡研究. *林业科学*, 19 (4): 89 - 93.
- Hammond J B. 1982. Changes in amylase activity during rose bud opening. *Sci Hort*, 16: 283 - 289.

- Ho L C, Nichols R. 1977. Translocation of ^{14}C -sucrose in relation to changes in carbohydrate content in rose corollas cut at different stages of development. *Ann Bot*, 41: 227 - 242.
- Hubbard N L, Huber S C, Pharr D M. 1989. Sucrose phosphate synthase and acid invertase as determinants of sucrose concentration in developing muskmelon (*Cucumis melo* L.) fruits. *Plant Physiol*, 91: 1527 - 1534.
- Hu Zhi-qun, Wang Hui-cong, Hu Gui-bing. 2005. Measurement of sugars, organic acids and vitamin C in litchi fruit by high performance liquid chromatography. *Journal of Fruit Science*, 22 (5): 582 - 585. (in Chinese)
- 胡志群, 王惠聪, 胡桂兵. 2005. 高效液相色谱测定荔枝果肉中的糖、酸和维生素 C. *果树学报*, 22 (5): 582 - 585.
- Keller F, Ludlow M M. 1993. Carbohydrate metabolism in drought-stressed leaves of pigeonpea (*Cajanus cajan*). *J Exp Bot*, 44: 1351 - 1359.
- King A D, Ho L C, Baker D A. 1997. Activity of sucrose hydrolysing enzymes and sugar accumulation during tomato fruit development. *Plant Growth Regulation*, 22: 193 - 201.
- Kuiper D, Ribot S, van Reenen H S, Marissen N. 1995. The effect of sucrose on the flower bud opening of 'Madelon' cut rose. *Scientia Horticulturae*, 60: 325 - 336.
- Ranwala A P, Iwanami S S, Masuda H. 1991. Acid and neutral invertases in the mesocarp of developing muskmelon (*Cucumis melo* L. cv Prince) fruit. *Plant Physiology*, 96: 881 - 886.
- Reid M S, Evans R Y. 1986. Control of cut flower opening. *Acta Hort*, 181: 45 - 54.
- Ruffy T W, Kerr P S, Huber S C. 1983. Characterization of diurnal changes in activities of enzymes involved in sucrose biosynthesis. *Plant Physiology*, 73: 428 - 433.
- Shi Guo-an, Guo Xiang-feng, Han Jian-guo, Sun Xian-ming, Yang Zheng-shen. 1999. A study on ethylene production and lipid peroxidation in florescence and flower senescence of *Paeonia suffruticosa*. *Acta Univ Agric Boreali-occidentalis*, 27 (5): 50 - 53. (in Chinese)
- 史国安, 郭香凤, 韩建国, 孙鲜明, 杨正申. 1999. 牡丹开花和衰老期间乙烯及脂质过氧化物的研究. *西北农业大学学报*, 27 (5): 50 - 53.
- Sood S, Vyas D, Nagar K. 2006. Physiological and biochemical studies during flower development in two rose species. *Scientia Horticulturae*, 108: 390 - 396.
- van Doorn W G, Groenewegen G, van de Pol P, Berkholst E M. 1991. Effects of carbohydrate and water status on flower opening of cut Madelon roses. *Postharvest Biol Technol*, 1: 47 - 57.
- van Doorn W G, van Meeteren U. 2003. Flower opening and closure: A review. *J Exp Bot*, 54: 1801 - 1812.
- Wang Rong-hua, Liu Ya-li, Li Jia-rui. 2005. Studies on the blossom physiology in the different development stage of peony and Chinese peony flower. *Acta Horticulturae Sinica*, 32 (5): 861 - 865. (in Chinese)
- 王荣花, 刘雅莉, 李嘉瑞. 2005. 不同发育阶段牡丹和芍药切花开花生理特性的研究. *园艺学报*, 32 (5): 861 - 865.
- Wei Wen-hui, Wang Li-jun, Qin Rui, Yang Qiu-sheng. 2000. Study on the changes of endogenous hormone of cut peony during senescence. *Journal of Hubei Institute for Nationalities*, 18 (4): 1 - 6. (in Chinese)
- 魏文辉, 王力军, 覃瑞, 杨秋生. 2000. 牡丹切花衰老过程中内源激素水平变化的研究. *湖北民族学院学报*, 18 (4): 1 - 6.
- Yamada K, Ito M, Oyama T, Nakada M, Maesaka M, Yamaki S. 2007. Analysis of sucrose metabolism during petal growth of cut roses. *Postharvest Biol Technol*, 43: 174 - 177.
- Zhang Ming-fang, Li Zhi-ling. 2002. Sucrose-metabolizing enzymes in higher plants. *Plant Physiology Communications*, 38 (3): 289 - 295. (in Chinese)
- 张明方, 李志凌. 2002. 高等植物中与蔗糖代谢相关的酶. *植物生理学通讯*, 38 (3): 289 - 295.
- Zhang Sheng-wang, Zheng Rong-sheng, Meng Li, Zheng Guo-sheng. 2002. The changes of physiology and biochemistry in peony during senescence. *Journal of Shandong Agricultural University: Natural Science Edition*, 33 (2): 166 - 169. (in Chinese)
- 张圣旺, 郑荣生, 孟丽, 郑国生. 2002. 牡丹花衰老过程中的生理生化变化. *山东农业大学学报: 自然科学版*, 33 (2): 166 - 169.