

牡丹花枝不同发育时期各器官乙烯释放和 ACC 含量的变化

史国安^{1,2}, 郭香凤¹, 李春丽^{1,3}, 范丙友¹, 施江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 471003; 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; ³中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要: 以牡丹 (*Paeonia suffruticosa*) 品种 ‘胡红’ 为试材, 测定了不同发育时期花枝以及不同器官 (花瓣、雌蕊、雄蕊、花托、花萼、茎、叶柄、叶) 的乙烯释放量和 ACC 含量的变化。花的乙烯释放量变化类型主要取决于花瓣, 花朵衰老时花托和雄蕊是乙烯释放的主要部位。雄蕊在初开期有一明显的乙烯释放高峰。花朵开放过程中花瓣的 ACC 含量缓慢减少, 进入衰老期 ACC 含量又有快速上升的趋势; 而茎的 ACC 含量一直处于下降趋势。叶柄和叶片的 ACC 含量在花朵的整个开放过程中变化不大。结果提示器官之间乙烯和 ACC 梯度在花朵开放和衰老前后起着重要的调节作用, 而乙烯和 ACC 在花器不同部位间的运输及分配上有差异。

关键词: 牡丹; 发育时期; 乙烯; ACC; 器官

中图分类号: S 685.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2010) 01-0077-06

Changes on Ethylene Release and ACC Content of Peony Flowers at Different Development Stages

SHI Guo-an^{1,2}, GUO Xiang-feng¹, LI Chun-li^{1,3}, FAN Bing-you¹, SHI Jiang¹, and BAO Man-zhu^{2*}

(¹Luoyang Key Laboratory of Peony Biology, College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China; ²College of Horticultural and Forestry Science, Key Laboratory of Horticultural Plant Biology, Ministry of Education, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; ³The Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810001, China)

Abstract: Ethylene production rate and ACC content of peony (*Paeonia suffruticosa*) flower of cultivar ‘Huhong’ were measured in eight different parts of peony flower, petal, pistil, stamen, receptacle, calyx, stem, petiole and leaf. The change pattern of ethylene production rate of intact flowers depended largely on petals. Receptacle and stamen were the main parts of ethylene production at the senescent stage. Peak of ethylene production rate from stamen occurred at the initial bloom stage. ACC content of petals decreased slowly at the flowering stage and increased rapidly at the senescent stage. ACC content of stem fell continually at the flowering and senescence stages. ACC content of petiole and leaf remained virtually unchanged in flowering process. The results indicated that the differences in ethylene and ACC content in various parts of flower played an important role in regulation of inflorescence and senescence, whereas the differences in transportation and distribution of ethylene and ACC existed among organs of peony flower.

Key words: *Paeonia suffruticosa*; development stage; ethylene; ACC; organ

乙烯是植物叶、花、果等器官及整株的成熟和衰老过程重要的植物生长调节剂 (Yang, 1985)。Halevy (1986) 根据花朵开花和衰老进程中花朵乙烯的大量生成与否, 将切花划分为跃变型和非跃变

收稿日期: 2009 - 03 - 31; 修回日期: 2009 - 12 - 28

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)

型两大类；高俊平等（1997）根据切花月季品种的乙烯代谢类型差异，将月季品种划分为类似跃变型、类似非跃变型和类似末期上升型。

牡丹是乙烯敏感型花卉（史国安等，1997，1999），乙烯是导致牡丹切花衰老的重要因素。然而，有关牡丹不同发育时期花枝各器官乙烯代谢方面的研究，迄今未见报道。本试验研究了‘胡红’牡丹开放和衰老期间花枝不同器官乙烯释放和 ACC 含量的变化趋势，旨在为牡丹切花采后预处理和保鲜技术的开发提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料及其处理

试验于 2006—2008 年在河南科技大学洛阳市牡丹生物学重点实验室进行。‘胡红’牡丹采自洛阳华丰牡丹园。根据王荣花等（2005）确定的标准，将牡丹开花衰老过程划分为 6 个时期（图 1）。

露色期（Ⅰ级）：萼片裂开，外层花瓣露出，萼片移于花蕾中下部，花蕾变软；绽口期（Ⅱ级）：外层花瓣外移，内层花瓣露出，萼片下翻，花蕾呈蓬松状；初开期（Ⅲ级）：外层花瓣展开，向内多层花瓣松散，内层花瓣仍然合拢；半开期（Ⅳ级）：多层花瓣展开，露出花心；盛花期（Ⅴ级）：内层花瓣展开，可以清楚地看见雄蕊或花心，花粉成熟散开，达到最佳观赏状态；始衰期（Ⅵ级）：外层花瓣失水，花瓣边缘开始出现萎蔫、卷缩。

分别取Ⅰ~Ⅵ级的花材各 15 支，从植株上剪切下后装入纸箱中，尽快运回实验室。按枝长 15 cm 留 2 片复叶的标准在水中剪切，复水 1 h 后，对花枝进行不同器官的分离，将其分成两组分别称质量。一组用于测定乙烯释放量，另一组立即装入小塑料袋，封口，存于 -35℃ 冰箱备用于 ACC 含量的测定。

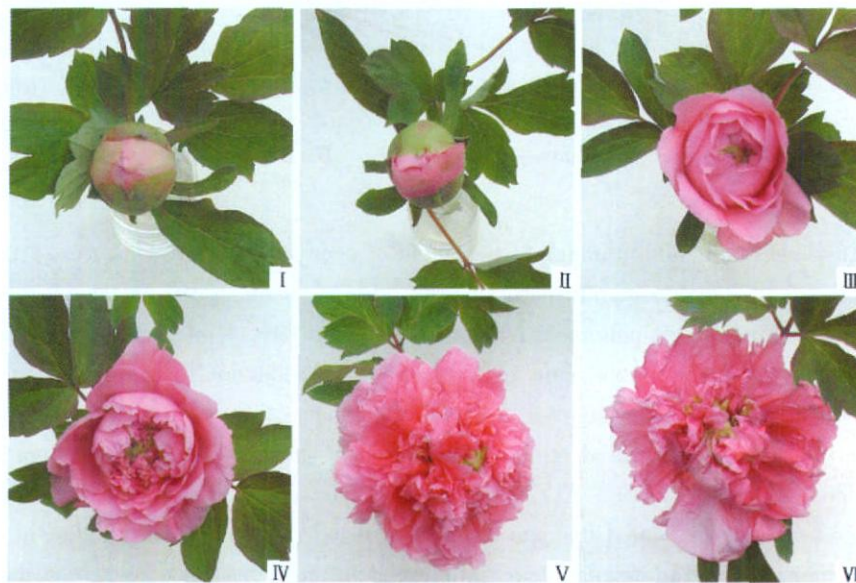


图 1 ‘胡红’牡丹不同发育时期花器官形态的变化

Fig. 1 Morphological changes of organs of peony flower in different development stages

1.2 乙烯释放量和 ACC 含量的测定

将样品封入自制的集气瓶中，密封 2 h 后，采用顶空法，抽取混合气体注入上海天美 GC-7890 气相色谱仪，测定花枝以及各花器的乙烯释放速率，并根据各器官质量计算乙烯释放量，重复 4 次。色谱条件：Porapak Q 色谱柱，柱长 2 m，内径 3 mm，检测口温度 150℃，进样口温度 130℃，柱温 60℃，燃气氢气流量 25 mL·min⁻¹，空气流量 300 mL·min⁻¹，FD 检测器。

按 Lizada 和 Yang (1979) 方法测定 ACC 含量。称取 1.5 g 左右牡丹组织, 加 5 mL $0.2 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ TCA (三氯乙酸), 冰浴中研磨成匀浆, 转入 10 mL 离心管, 4 °C 冰箱中提取 12 h (或过夜), 于 $4 \text{ }^{\circ}\text{C}$, $12\,000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 条件下离心 20 min, 收集上清液, 置于 4 °C 冰箱备用。取 1.5 mL 上清液封入青霉素瓶中, 用注射器注入 0.5 mL 混合液 (5% 次氯酸钠 饱和氢氧化钠 = 2:1), 4 °C 冰箱放置 2 h 后强力振荡 5 s, 静止 5 min 后抽取 1 mL 气体注入高效气相色谱, 测定乙烯的生成量。重复 4 次。

2 结果与分析

2.1 不同发育阶段的花枝质量变化及各器官的质量比例

图 2 示出, 在 ‘胡红’ 开放和衰老过程中, 花枝质量和花朵质量呈先上升后下降的趋势。在花朵开放期间, 花朵大量吸水, 花枝质量不断增加, 盛花期花枝质量达到最高; 到始衰期, 花瓣开始失水, 花枝质量显著下降。

从图 3 可以看出, 花瓣质量在整枝花中所占比例始终是最高的, 且从蕾期到盛开期其比重不断增加, 最高值达到 56.35%; 而雌蕊、花托等器官在整枝花中所占比例不大, 且呈现下降趋势。‘胡红’ 牡丹雄蕊不完全瓣化现象明显, 雄蕊在整枝花中所占比例高于雌蕊和花托; 茎、叶柄在整枝花中所占比例不大, 花朵开放后叶片趋于成熟, 所占比例明显增大。这些结果说明牡丹开放和衰老过程中, 花枝质量和花朵质量的变化主要依赖花瓣的变化, 各器官之间存在同步发育的现象。

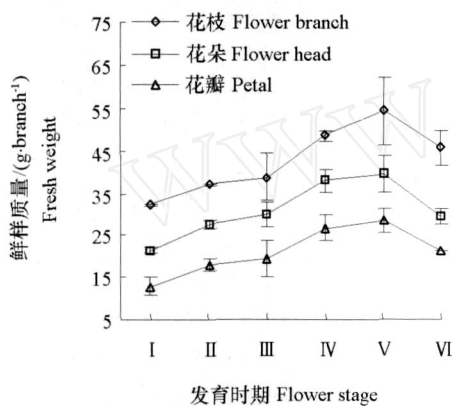


图 2 ‘胡红’ 牡丹不同发育阶段花枝、花朵和花瓣质量的变化
Fig. 2 Changes of flower branch, flower head and petal weights of peony at different development stages

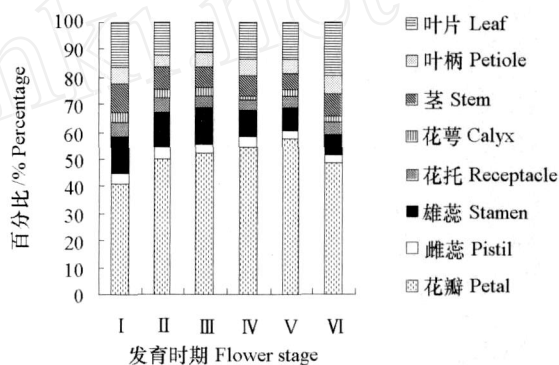


图 3 ‘胡红’ 牡丹不同发育阶段各器官的质量百分比
Fig. 3 Changes of percentage of weights in distinct floral parts to intact flower of peony during florescence and senescence

2.2 开放和衰老过程中不同器官乙烯释放量的变化

比较牡丹花器各部位单位鲜样质量乙烯释放速率, 总的趋势是花朵盛开期前, 以雄蕊最高, 雌蕊与花托次之, 花瓣最低, 且雄蕊在初开期出现高峰; 在盛开期之后, 花器各部位的乙烯释放速率迅速升高, 以花托、雄蕊与花萼增加最显著; 在开花与衰老过程中, 花茎没有检测到乙烯的释放, 叶柄仅在始衰期有少量乙烯释放, 而叶片呈逐渐下降的趋势; 花瓣与整朵花枝的变化趋势基本一致, 呈现末期上升的特征 (表 1)。

乙烯释放总量, 除茎和叶柄外, 露色期 () 以叶片为主, 雄蕊次之, 花瓣居中, 雌蕊、花托与花萼最低; 随着花朵的开放, 花瓣乙烯释放总量迅速增加达到最高, 开花后 (,) 花瓣乙烯的比例略有下降, 花托乙烯的比例达到最高 (表 2)。可见, ‘胡红’ 牡丹开花和衰老过程中, 整个花枝的乙烯释放主要来源于花瓣, 其次是雄蕊和花托。

表 1 ‘胡红’牡丹花开放和衰老过程中各器官乙烯释放速率的变化

Table 1 Changes of ethylene production of intact flower and distinct floral parts of peony

		during florescence and senescence					/ (nL · h ⁻¹ · g ⁻¹ FW)
器官 Organ							
花枝 Flower		0.380	0.434	0.559	0.557	0.559	1.420
花瓣 Petal		0.168	0.232	0.561	0.605	1.090	1.856
雌蕊 Pistil		0.412	0.360	0.679	0.636	1.412	2.366
雄蕊 Stamen		1.134	0.784	2.005	0.853	2.414	7.776
花托 Receptacle		0.182	0.434	0.557	0.795	14.653	25.367
花萼 Calyx		0.201	ND	0.324	1.024	2.506	4.907
茎 Stem		ND	ND	ND	ND	ND	ND
叶柄 Petiole		ND	ND	ND	ND	ND	0.182
叶片 Leaf		2.136	1.167	0.719	0.739	1.057	0.093

注：ND表示没有检测到乙烯的释放。数据为 4 个重复的平均值；标准误差小于平均值的 20%。下同。

Note: ND indicates no detected ethylene release. The data were an average of 4 replications, and each standard error was less than 20% of the average. The same below.

表 2 牡丹花朵开放和衰老过程中花枝器官各部位乙烯释放量占花朵乙烯释放总量百分比的变化

Table 2 Change of percentage of ethylene production in distinct floral parts of peony

		during flowering and senescence					/ %
器官 Organ							
花瓣 Petal		11.55	29.52	41.92	60.31	35.68	31.85
雌蕊 Pistil		2.56	4.11	3.29	3.56	2.71	2.65
雄蕊 Stamen		25.56	26.29	37.97	12.53	13.78	19.07
花托 Receptacle		1.44	5.45	3.74	5.29	35.47	41.26
花萼 Calyx		1.29		1.13	3.78	2.63	4.09
茎 Stem							
叶柄 Petiole							0.44
叶片 Leaf		57.66	34.63	11.94	14.53	9.73	0.64

2.3 不同发育时期不同器官 ACC 含量的变化

从表 3 花枝各部位单位鲜样质量 ACC 含量变化可知, ‘胡红’花瓣等器官中 ACC 含量在露色期 () 极高, 以雄蕊与花托最高, 茎次之, 叶片最低。除始衰期 () 花瓣和叶片中 ACC 含量重新升高外, 从露色期、开放到衰老的过程中花枝其它各部位 ACC 含量逐渐降低, 变化趋势相似。在花朵开放过程中, 花瓣、雌雄蕊、花托中乙烯释放量和 ACC 含量分别与整朵花枝的变化趋势一致, 但其它部位的变化却比较复杂。

表 3 ‘胡红’牡丹花朵开放和衰老过程中各器官 ACC 含量的变化

Table 3 Changes of ACC content of distinct floral parts of peony flower

		during florescence and senescence					/ (nmol · g ⁻¹ FW)
器官 Organ							
花瓣 Petal		5.900	3.870	5.016	1.575	1.384	6.984
雌蕊 Pistil		6.508	4.349	6.025	1.175	0.898	1.131
雄蕊 Stamen		10.390	6.586	6.132	1.342	1.001	1.064
花托 Receptacle		10.060	5.988	6.956	3.341	1.717	0.822
花萼 Calyx		5.498	6.581	6.408	2.368	1.192	1.137
茎 Stem		8.212	6.672	7.416	3.780	1.238	1.268
叶柄 Petiole		4.835	5.160	5.543	3.745	1.716	0.439
叶片 Leaf		1.456	1.451	1.443	1.125	0.348	3.050

从表 4 中花朵各部位 ACC 含量占整朵花 ACC 总含量百分比的结果看, 花枝各部位 ACC 含量所占比例从高到低的顺序依次为花瓣 > 雄蕊 > 茎 > 花托, 最后是叶柄、雌蕊和花萼。综合比较花枝各部位 ACC 含量和乙烯释放的百分比可见, 虽然茎和叶柄中存在较高的 ACC 含量, 但没有检测到乙烯释放, 茎中 ACC 则必然向花朵和叶片运转; 蕾期花瓣的 ACC 含量百分比远高于乙烯释放的比例, 约高 10% ~ 30%, 而盛开期后花瓣的 ACC 含量百分比低于于乙烯释放的比例, 花托的比例变化则与花瓣相反。雄蕊中 ACC 含量百分比均低于于乙烯释放的比例, 雌蕊的比例变化基本相同。其它器官 ACC 含量和乙烯释放的百分比变化较为复杂。

表 4 牡丹花朵开放和衰老过程中花枝器官各部位 ACC 含量占花朵 ACC 总量百分比的变化

器官 Organ						
花瓣 Petal	39.50	43.42	51.07	50.88	61.89	85.66
雌蕊 Pistil	3.84	4.38	3.98	2.13	2.35	0.91
雄蕊 Stamen	22.81	19.47	15.82	6.39	7.81	1.86
花托 Receptacle	7.73	6.63	6.37	7.20	5.68	0.96
花萼 Calyx	3.45	4.06	3.03	2.83	1.71	0.68
茎 Stem	13.99	13.13	11.15	13.90	7.30	2.53
叶柄 Petiole	4.85	5.13	5.31	9.50	8.89	5.26
叶片 Leaf	3.83	3.80	3.27	7.17	4.38	2.15

2.4 花枝各器官之间乙烯释放速率及 ACC 含量的梯度变化

从表 5 可以看到, ‘胡红’ 花发育过程中, 花托的乙烯释放速率始终高于花瓣, 且逐渐增大; 花发育的前期 (~) 雌蕊、雄蕊的释放速率高于花托, 开花后 (~) 则相反, 表明随着花朵的开放和衰老, 器官之间乙烯释放梯度逐渐增大, 花瓣、雄蕊、雌蕊与花托之间存在一定的乙烯释放梯度。同时, 花托做为连接花器的部位, 花瓣、雄蕊、雌蕊、茎与花托之间也存在着 ACC 含量梯度。因此, 牡丹花朵的开放和衰老过程中, 可能存在着乙烯和 ACC 的运输与分配。

表 5 牡丹花枝器官之间乙烯释放速率及 ACC 含量的梯度变化

Table 5 Changes of gradient of ethylene production and ACC content in distinct floral parts of peony during flowering and senescence

器官 Organ	乙烯释放速率 / (nL · h ⁻¹ · g ⁻¹ FW)				Ethylene production		ACC 含量 / (nmol · g ⁻¹ FW)				ACC content	
花托 - 花瓣 Receptacle - Petal	0.014	0.202	0.004	0.190	13.563	23.511	4.160	2.118	1.940	1.766	0.333	- 6.062
花托 - 雌蕊 Receptacle - Pistil	- 0.230	0.074	- 0.122	0.159	13.241	23.001	3.552	1.639	0.931	2.166	0.819	- 0.309
花托 - 雄蕊 Receptacle - Stamen	- 0.952	- 0.350	- 1.448	- 0.058	12.239	17.526	- 0.330	0.598	0.824	1.999	0.716	- 0.242
茎 - 花托 Stem - Receptacle							- 1.848	0.684	0.460	0.439	- 0.479	0.446

3 讨论

牡丹切花利用的是花枝整体, 其开花的过程亦是枝叶发育趋于成熟的过程。由于叶片亦产生一定数量的乙烯 (表 1、2), 因此, 仅仅研究花朵或花瓣的生理变化具有一定的局限性。Nichols (1977) 指出, 在典型的跃变型切花品种香石竹中, 按单位鲜样质量计算乙烯释放量, 花器各部位中均以花柱最高, 雄蕊次之, 花瓣最低; 并且完整花朵的乙烯主要来自花柱和花瓣 (约 80%)。沈红香等 (2004) 在 3 个切花月季品种中得出了相同结论。本试验结果, 牡丹花枝各部位单位鲜样质量乙烯释

放量,除茎叶因素外,开花前期以雄蕊最高,雌蕊次之,后期则花托最高,开花过程中均以花瓣最低;从花枝各部位乙烯释放量占整朵花乙烯释放总量的百分比进行分析,牡丹完整花枝的乙烯亦主要来源于花瓣,这些结果与有关香石竹、月季花朵的乙烯主要来自于花瓣的报道基本一致。

高等植物不同器官之间乙烯生物合成的调节主要依赖于 ACC 的运转 (Nichols, 1977)。在香石竹开花和衰老过程中,花瓣基部的乙烯释放量较顶部快且早。花瓣以外部分通过向花瓣转移 ACC 来调节花瓣乙烯释放量,从而影响整朵花的开花和衰老进程 (Yang & Hoffman, 1984; 沈红香等, 2004)。在兰花、香石竹、番茄和月季等植物中,授粉诱导的花朵开放和衰老中,首先是雌蕊乙烯释放量的急剧增加,同时雌蕊向花瓣中运输 ACC,引发花瓣大量生成乙烯并衰老 (Weltering, 1990; O'Neill et al, 1993; Llop-Tous et al, 2000; 沈红香等, 2004)。本试验结果表明,在牡丹开花和衰老的过程中,初开期雄蕊出现乙烯峰,同时带动花器中 ACC 的运转与再分配,使盛花期后花瓣乙烯的迅速升高,从而导致花瓣的衰老,明显不同于授粉后雌蕊乙烯急剧增加引起的花瓣衰老,其原因可能与‘胡红’牡丹的大部分雌蕊的瓣化有关。显然,花瓣与花托等其它器官之间存在的乙烯释放和 ACC 含量的梯度差异,可能是牡丹花瓣衰老的重要原因,不同部位 ACC 合成酶与 ACC 氧化酶活性差异、基因表达特征以及乙烯信号传递的生理机制值得进一步研究。

References

- Gao Jun-ping, Zhang Xiao-hong, Huang Mian-jia, Ye Xin-min, Sun Zi-ran. 1997. A preliminary study on change patterns of ethylene production during flower opening and senescence in cut rose. *Acta Horticulturae Sinica*, 24 (3): 274 - 278. (in Chinese)
- 高俊平, 张晓红, 黄绵佳, 叶新民, 孙自然. 1997. 月季切花开花和衰老进程中乙烯变化类型初探. *园艺学报*, 24 (3): 274 - 278
- Halevy A H. 1986. Flower senescence. Leshan Y Y, Halevy A H, Frenkel C. Processes and control of senescence. *Elsevier Amsterdam*, 150 - 200
- Lizada M C C, Yang S F. 1979. A simple and sensitive assay for 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Anal Biochem*, 100: 140 - 145.
- Llop-Tous I, Barry C S, Grierson D. 2000. Regulation of ethylene biosynthesis in response to pollination in tomato flower. *Plant Physiology*, 123 (3): 971 - 978.
- Nichols R. 1977. Sites of ethylene production in the pollinated and unpollinated senescing carnation (*Dianthus caryophyllus*) in florescence. *Planta*, 135: 155 - 159.
- O'Neill S D, Nadeau J A, Zhang X S, Bui A Q, Halevy A H. 1993. Interorgan regulation of ethylene biosynthesis genes by pollination. *The Plant Cell*, 5 (4): 419 - 432.
- Shen Hong-xiang, Liu Xiao-hui, Tan Hui, Ma Nan, Cai Lei, Gao Jun-ping. 2004. Temporal and spatial changes of ethylene production and ACC content of flower in three cultivars of cut rose. *Scientia Agricultura Sinica*, 37 (12): 1899 - 1903. (in Chinese)
- 沈红香, 刘晓辉, 谭辉, 马男, 蔡蕾, 高俊平. 2004. 三类切花月季品种花器乙烯生成量和 ACC 含量的时空变化. *中国农业科学*, 37 (12): 1899 - 1903.
- Shi Guo-an, Yang Zheng-shen, Wang Chang-zhong, Jin Zhi-wei, Han Xiang-yang. 1997. Effects of temperature and chemicals on the ethylene release and quality of cut peony. *Northern Horticulture*, (6): 62 - 63. (in Chinese)
- 史国安, 杨正申, 王长忠, 金志伟, 韩向阳. 1997. 温度和化学药剂对牡丹切花乙烯释放及贮藏品质的影响. *北方园艺*, (6): 62 - 63.
- 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的研究. *西北农业大学学报*, 27 (5): 50 - 53.
- 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.
- Weltering E J. 1990. Interorgan translocation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid and ethylene coordinates senescence in emasculated cymbidium flower. *Plant Physiology*, 92 (3): 837 - 845.
- Yang S F. 1985. Biosynthesis and action of ethylene. *HortScience*, 20: 41 - 45.
- Yang S F, Hoffman N E. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Ann Rev Plant Physiol*, 35: 155 - 189.