

牡丹呼吸速率和内源激素含量变化与开花衰老的关系

史国安^{1,2}, 郭香凤¹, 孔祥生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 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)

摘要: 以牡丹品种‘洛阳红’和‘胡红’为材料, 研究开花和衰老过程中花瓣内源激素水平与呼吸代谢的变化。结果表明, 随着花朵的发育, ‘洛阳红’和‘胡红’呼吸速率均呈现典型的跃变特征, 高峰分别出现在盛开期和半开期。牡丹开花后表现出花瓣中可溶性蛋白质含量下降和花色素苷积累的生理特征。牡丹在开花、衰老过程中内源 IAA、ZR 和 GA₃ 含量降低, 内源 ABA 含量上升, ‘洛阳红’属于类似乙烯跃变型, ‘胡红’属于类似乙烯末期上升型。结果提示, 牡丹在开花和衰老过程中花瓣内源激素代谢失衡是导致花瓣衰老的重要原因。

关键词: 牡丹; 开花和衰老; 呼吸跃变; 内源激素

中图分类号: S 685.11

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2011) 02-0303-08

Respiration Rate and Endogenous Hormone Levels in Relation to the Flower Development of Tree Peonies

SHI Guo-an^{1,2}, GUO Xiang-feng¹, KONG Xiang-sheng¹, ZHANG Guo-hai¹, and BAO Man-zhu^{2,*}

(¹College of Agriculture, Luoyang Key Laboratory of Peony Biology, 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)

Abstract: Respiration rates and endogenous hormone levels were measured during florescence and senescence of *Paeonia suffruticosa* cultivars ‘Luoyanghong’ and ‘Huhong’. The results showed that respiration rates of ‘Luoyanghong’ and ‘Huhong’ were characterized by a typical climacteric, exhibiting a peak of respiration rate at full-opening and middle-opening stage, respectively. It was found that a decline in the content of soluble proteins but an increase in anthocyanin in peony petals after opening. The contents of endogenous IAA, ZR and GA₃ decreased, however, endogenous ABA accumulated in petal of peony during florescence and senescence. The change pattern of ethylene production in ‘Luoyanghong’ was like that of ethylene climacteric cut flower, while the change pattern of ethylene emission in ‘Huhong’ was like increase during later stage. The data suggest that senescence of peony petal can be attributed to metabolic unbalance of endogenous hormone levels during florescence and senescence.

收稿日期: 2010-09-09; **修回日期:** 2011-01-21

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); 河南省牡丹科技专项 (091100110100); 洛阳市科技支撑计划项目 (0901063A)

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

Key words: *Paeonia suffruticosa*; florescence and flower senescence; respiration climacteric; endogenous hormone

牡丹 (*Paeonia suffruticosa*) 的自然花期较短, 一般仅 5~7 d (史国安 等, 1999)。花的衰老变化是一个十分复杂的生理现象 (胡绪岚, 1996)。目前关于植物衰老机理有多种假说 (宋纯鹏, 1998; 武维华, 2003; Rogers, 2006), 其中最具有代表性的是激素平衡、自由基伤害、营养竞争和程序化细胞死亡这 4 个假说。这些假说在不同的植物中各具有独立的支持证据, 但是它们之间的联系尚不清楚。

朱诚等 (1998, 2000) 研究了桂花发育和衰老期间内源激素与活性氧代谢的关系, 发现衰老期间 IAA、ZR_s 和 GA 含量下降, ABA 含量和乙烯释放量上升, 认为活性氧清除能力的下降, 激素平衡的破坏, 蛋白质和核酸的降解是花衰老的原因。魏文辉等 (2000) 发现牡丹切花在常温和低温贮藏条件下内源激素含量的变化规律有明显差异。张圣旺等 (2002) 研究了牡丹衰老过程中膜脂过氧化代谢的变化, 认为牡丹花衰老是多因素综合调控而导致细胞编程性死亡的结果。Hoeberichts 等 (2007) 用 cDNA 微阵列法研究了康乃馨切花花瓣衰老相关基因的表达特征, 发现硫代硫酸银 (STS) 和蔗糖能够抑制衰老相关基因的上调和乙烯信号的传导。周琳等 (2009) 研究了牡丹 ‘洛阳红’ 采后瓶插过程中乙烯代谢的变化, 指出乙烯释放呈现类似跃变特征, 外源乙烯促进乙烯的释放, 加速花朵的开放和衰老。然而, 牡丹在自然开花和衰老过程中内源激素与呼吸代谢的关系尚不清楚。

本试验中对牡丹开花和衰老过程中内源 IAA、GA₃、ZR、ABA 和乙烯的变化及其与呼吸代谢的相互关系进行研究, 以期对牡丹开花与衰老的内在机制作深入的探讨, 为牡丹切花保鲜技术提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验于 2006 年 4 月—2008 年 5 月进行。试验材料为牡丹品种 ‘洛阳红’ 和 ‘胡红’, 采于洛阳土桥花木有限公司苗圃。

将牡丹花朵发育时期划分为露色期 (I)、绽口期 (II)、初开期 (III)、半开期 (IV)、盛开期 (V) 和始衰期 (VI) (王荣花 等, 2005; 史国安 等, 2009), 从同一花圃地 5~6 年株龄植株上采切不同发育时期的花枝各 50 支, 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), 然后随机分为两组。一组用完整花枝测定呼吸速率和乙烯释放速率; 另一组剥去花萼和最外一层花瓣, 取内层花瓣称质量后, 经液氮速冻贮存在 -80 °C 超低温冰箱, 用于生理指标的测定。

1.2 测定的项目与方法

花色素苷含量测定按郭香凤等 (1999) 的方法, 将花瓣用含 1% HCl 的甲醇提取 24 h, 分别测定 530 nm 与 600 nm 处的吸光值, 以 ΔA 变化 0.1 为一个含量单位计算花色素苷含量。

可溶性蛋白质含量测定按 Bradford (1976) 的方法测定。

采用酶联免疫法 (ELISA) (何钟佩, 1993) 测定牡丹花瓣中内源生长素 (IAA)、玉米素核苷 (ZR)、赤霉素 (GA₃) 和脱落酸 (ABA) 的含量。试剂盒由中国农业大学提供。样品中内源激素用 80% 的冷甲醇提取, PVP 和 Sppak C18 小柱 (Waters 公司产品) 纯化。

参照郭香凤等(2006)的方法同步进行呼吸速率和乙烯(ETH)释放速率的测定。在室温(23~25℃)下,将不同发育期的牡丹切花,称其质量后密封于容积为2L的干燥器中,2h后抽气进行CO₂测定,4h后再抽气进行乙烯测定,每样品重复3次。分别取2mL和5mL混合气体注入7890 II型气相色谱仪同步测定乙烯释放速率和呼吸速率。乙烯分析条件:Porapak Q 色谱柱,柱长2m,内径3mm,汽化室温度120℃,柱温60℃,氢气流量25 mL·min⁻¹,载气氮气流量25 mL·min⁻¹,空气流量300 mL·min⁻¹,FID检测器;乙烯释放速率单位μL·h⁻¹·flower⁻¹。呼吸速率分析条件:C-2000柱,柱长2m,内径3mm,桥电流100 mA,柱温100℃,载气氮气流量100 mL·min⁻¹,TCD检测器;呼吸速率单位为CO₂ mL·h⁻¹·flower⁻¹。外标法定量。

1.3 数据处理

采用DPS(6.01版)及Microsoft Office Excel 2003软件处理。

2 结果与分析

2.1 可溶性蛋白质含量与花色素苷含量的变化

‘洛阳红’和‘胡红’花瓣可溶性蛋白质含量分别在盛开期和绽口期达到最大值,并随着花瓣的衰老呈下降趋势。

红色牡丹在开花过程中花色素苷含量决定着花瓣颜色,花色素苷含量随着花朵的开放而增加,‘洛阳红’和‘胡红’盛开期(V)已分别表现出深红色和粉红色品种的正常颜色,含量分别达到露色期(I)的2.99倍和2.20倍(图1)。

Thomas等(2003)认为,花瓣液泡中花色素苷积累通常早于衰老进程,或至少是与花的开放阶段相伴随的。因此,可以认为牡丹花瓣中可溶性蛋白质含量的下降和花色素苷积累是衰老的重要生理特征;‘胡红’花瓣衰老出现的发育时期明显早于‘洛阳红’。

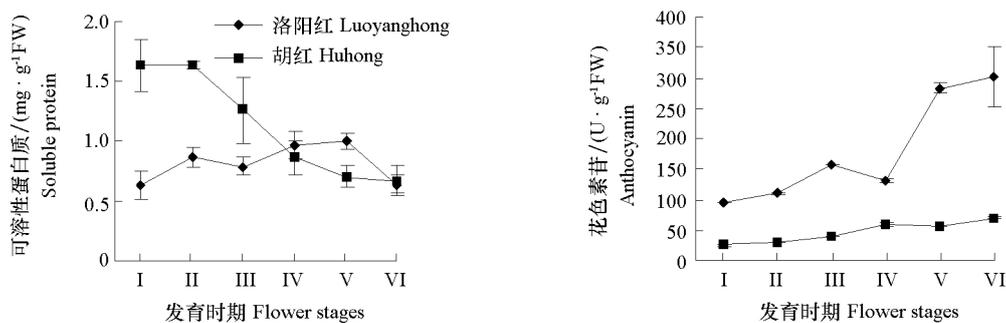


图1 牡丹花发育过程中花瓣可溶性蛋白质与花色素苷含量的变化

I. 露色期; II. 绽口期; III. 初开期; IV. 半开期; V. 盛开期; VI. 始衰期。

Fig. 1 Changes of protein and anthocyanin content of peony petal during development stages

I. Bud occurring color; II. Soft bud; III. Begin opening; IV. Middle opening; V. Blooming; VI. Begin senescence.

2.2 呼吸速率和乙烯释放速率的变化

由图2可以看出,‘洛阳红’和‘胡红’的呼吸速率随着花朵的开放而上升,分别在盛开期和半开期达到高峰,分别为7.2和11.6 mL·h⁻¹·flower⁻¹;‘胡红’呼吸高峰较‘洛阳红’提前。

‘洛阳红’和‘胡红’开花前期乙烯释放速率变化较小,到盛开期迅速增加,始衰期‘洛阳红’

呈现下降变化，而‘胡红’则呈现持续上升的变化。

由以上结果可知，牡丹‘洛阳红’和‘胡红’都属于呼吸跃变型花卉；‘洛阳红’属于乙烯跃变型，‘胡红’属于乙烯末期上升型。

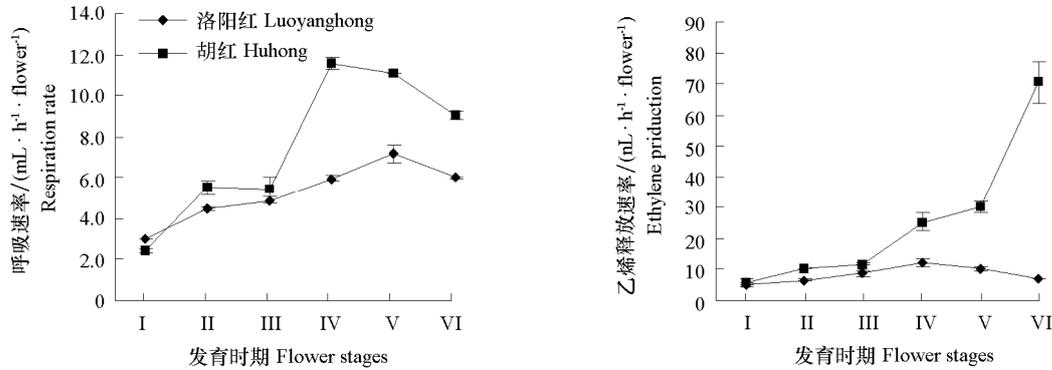


图 2 牡丹不同发育时期花朵呼吸速率和乙烯释放速率的变化

I. 露色期; II. 绽口期; III. 初开期; IV. 半开期; V. 盛花期; VI. 始衰期。

Fig. 2 Changes of respiration rate and ethylene production of tree peonies in different stages

I. Bud occurring color; II. Soft bud; III. Begin opening; IV. Middle opening;

V. Blooming; VI. Begin senescence.

2.3 IAA、GA₃、ZR、ABA 含量的变化

由图 3 可以看出，‘洛阳红’和‘胡红’花瓣发育初期 IAA、GA₃、ZR、ABA 含量均处于较高水平，随着花瓣的伸长生长加快，各种内源激素含量的变化呈现下降趋势。

‘洛阳红’和‘胡红’花瓣 IAA 含量均在绽口期达到峰值，而后迅速下降；‘洛阳红’在初开期降到最低值，‘胡红’在半开期降到最低值，然后略有回升维持在低水平。

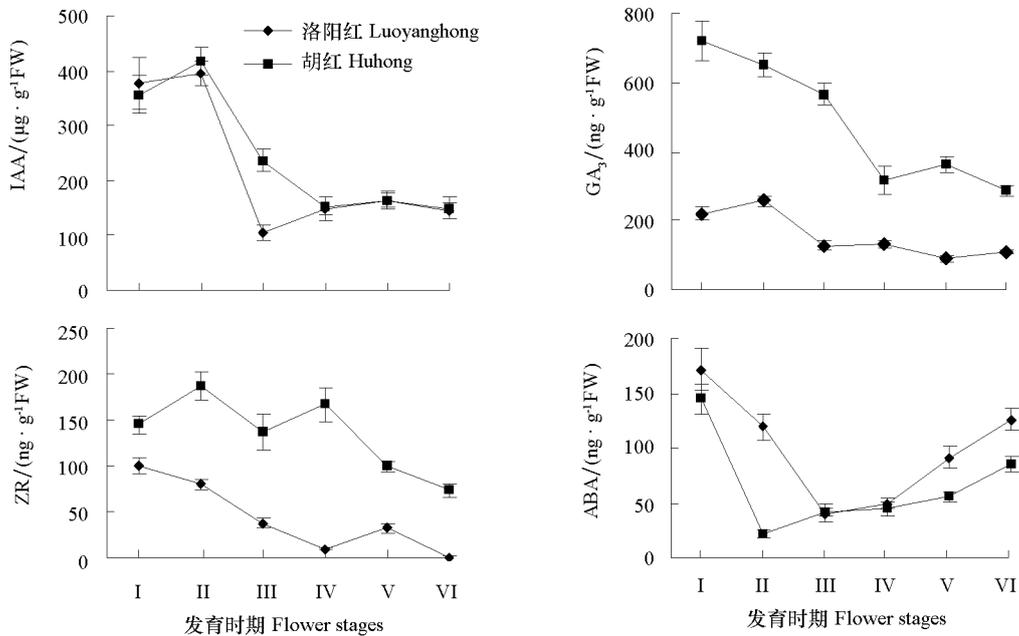


图 3 牡丹开花和衰老过程中内源 IAA、GA₃、ZR、ABA 含量的变化

I. 露色期; II. 绽口期; III. 初开期; IV. 半开期; V. 盛花期; VI. 始衰期。

Fig. 3 Changes of endogenous IAA, GA₃, ZR and ABA contents in tree peonies petal during development stages

I. Bud occurring color; II. Soft bud; III. Begin opening; IV. Middle opening;

V. Blooming; VI. Begin senescence.

在‘洛阳红’和‘胡红’开花过程中花瓣 GA_3 缓慢下降, ‘胡红’下降的幅度大于‘洛阳红’, 但两者 GA_3 含量均处于较高水平, ‘胡红’显著高于‘洛阳红’。

‘洛阳红’花瓣 ZR 含量在开花过程中持续降低, 开放后略有回升, 然后再降低; ‘胡红’花瓣 ZR 含量在绽口期和半开期出现两次峰值, 而后持续降低。

‘洛阳红’和‘胡红’花瓣发育 ABA 含量呈现 V 字型变化, 开花过程中 ABA 含量下降, 初开后显著升高。

2.4 内源激素比值的变化

比较花瓣内源激素 IAA/ABA、 GA_3 /ABA、ZR/ABA 和 (IAA + GA_3 + ZR)/ABA 的比值变化后发现, ‘洛阳红’和‘胡红’均在开花初期出现生长促进物质与生长抑制物质的比值大幅增高, 随后迅速下降 (图 4) 的现象, 说明内源激素平衡对花瓣的发育起着重要的调节作用。

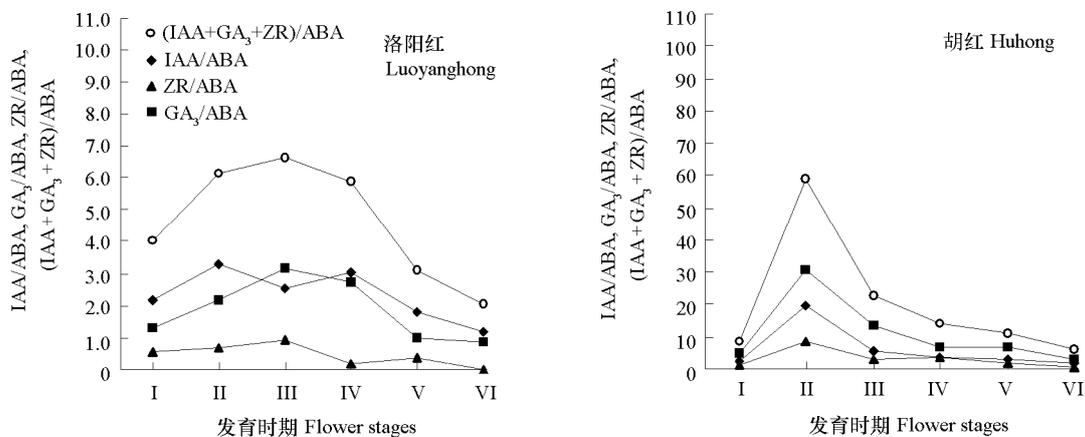


图 4 牡丹开花和衰老过程中内源激素平衡的变化

I. 露色期; II. 绽口期; III. 初开期; IV. 半开期; V. 盛花期; VI. 始衰期。

Fig. 4 Changes of endogenous hormones balance of tree peonies petal during development stages

I. Bud occurring color; II. Soft bud; III. Begin opening; IV. Middle opening;

V. Blooming; VI. Begin senescence.

3 讨论

3.1 牡丹开花衰老与内源激素平衡的关系

植物开花和衰老过程中, 花瓣可溶性蛋白质和花色素苷含量通常表现出特征性变化 (Thomas et al., 2003)。牡丹花的迅速开放是一个花瓣细胞伸长和鲜样质量增加的不可逆生长过程, 花瓣的扩张生长是水分吸收增加的结果, 己糖积累引起渗透势的下降是吸水的主动动力 (史国安 等, 2009)。牡丹开花是一个耗能过程, 所需的营养物质主要由根系贮藏物质提供 (高志民 等, 2007)。牡丹开花和衰老过程中, 表现出蔗糖降解与己糖迅速积累而后减少的特征, 花瓣可溶性糖含量变化与花色素苷变化相一致, 这一结果与牵牛花的表现类似 (孟祥春 等, 2001)。随着牡丹花朵的开放, 消耗大于合成, 蛋白质含量迅速降低, 说明花瓣的衰老已经开始, ‘胡红’衰老早于‘洛阳红’, 与文颖强等 (2005) 研究结果一致。本试验中, 从‘洛阳红’和‘胡红’花瓣可溶性蛋白质和花色素苷含量的变化可以看出, 两个牡丹品种花瓣的衰老进程明显不同, ‘胡红’衰老明显早于‘洛阳红’。

植物内源激素对植物营养物质的运输、分配在开花和衰老过程中起着重要的调控作用 (van

Doom & Woltering, 2008)。在牡丹花器官的发育过程中, 早期高含量的 IAA、GA₃、ZR 和 ABA 有利于吸引营养物质向花器官的运转从而促进花器的发育, 花发育过程是各种内源激素之间相互平衡的结果。试验结果表明, 内源激素 (IAA + GA₃ + ZR) /ABA 比值的变化可以作为控制代谢的重要生理信号 (史国安 等, 2008); 而‘胡红’内源激素平衡变化的幅度显著大于‘洛阳红’, 并且出现的生理时期早、持续的时间短, 这可能是‘洛阳红’花朵开放的速度快持续时间长、衰老速度慢的重要生理原因。陈新露等 (1999) 研究室内催花牡丹时发现, 从透色期至开放期, ABA 含量呈现上升趋势, 此时, 正是牡丹花各个部分进一步发育, 成熟, 诱导 ABA 含量增加, CTKs/ABA、IAA/ABA 和 GAs/ABA 这些比值在催花过程中处于较高水平, 指出牡丹花可能主要是通过细胞分裂素、生长素和赤霉素与脱落酸之间的平衡来调控其发育进程。本研究的结果与其结论相一致。

3.2 ABA 和乙烯与牡丹花衰老的关系

大量的研究表明, 导致切花衰老的内源激素主要是乙烯和 ABA (Ronen & Mayak, 1981; Yang & Hoffman, 1984; 魏文辉 等, 2000)。Nowak 和 Veen (1982) 报道, 应用外源 ABA 能够刺激乙烯的生物合成从而加速康乃馨切花的衰老, 并指出 ABA 的显著升高早于乙烯的产生。Eze 等 (1986) 研究类似乙烯跃变的康乃馨切花衰老时发现, 乙烯产生与 ABA 积累有平行关系, 认为乙烯不是启动切花衰老的原初因子。Onoue 等 (2000) 认为 ABA 是调控乙烯生物合成导致花器官衰老的关键因子。张微等 (1991) 研究了 9 种切花的衰老原因, 指出 ABA 可能是花朵衰老的直接诱因。史国安等 (2008) 证实芍药切花在自然衰老过程中, 存在着 ABA 快速升高早于乙烯产生的现象。本研究结果表明, 牡丹花朵开放后 ABA 开始快速积累, 而乙烯的快速升高晚于 ABA 的变化, 可能与花朵开放过程中失水加剧有关。推测 ABA 可能是牡丹开花和衰老过程中调控乙烯生物合成与信号传递的一个关键因子, 其内在分子生理机制有待进一步研究。

高俊平等 (1997) 根据切花的乙烯变化类型, 将切花归纳为类似跃变型、类似非跃变型和类似末期上升型 3 种。史国安等 (1999, 2010) 确认‘洛阳红’在开花和衰老过程中乙烯释放表现为跃变型, ‘胡红’表现为末期上升型。王荣花等 (2005) 指出, 牡丹品种‘赵粉’在开花和衰老过程中乙烯释放亦表现为跃变型。周琳等 (2009) 亦证实‘洛阳红’切花衰老过程中乙烯代谢表现为跃变型。呼吸跃变型切花的乙烯代谢类型是一个复杂的问题, 本研究结果印证了蔡蕾等 (2002) 的观点。关于 ABA 和乙烯调控牡丹开花和衰老分子生理机制的深入研究, 应围绕 ABA 和乙烯信号的产生与传递的时空顺序展开, 进而明确导致牡丹花衰老的早期信号以及调控的关键节点。

References

- Bradford M M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal Biochem*, 72: 248 - 249.
- Cai Lei, Zhang Xiao-hong, Shen Hong-xiang, Gao Jun-ping. 2002. Effects of ethylene and its inhibitors on flower opening and senescence of cut roses. *Acta Horticulturae Sinica*, 29 (5): 467 - 472. (in Chinese)
- 蔡蕾, 张晓红, 沈红香, 高俊平. 2002. 乙烯对不同切花月季品种开花和衰老的影响. *园艺学报*, 29 (5): 467 - 472.
- Chen Xin-lu, Han Jin, Wang Lian-ying, Su Xue-hen. 1999. Changes of endogenous phytohormones in the course of forcing peony in greenhouse. *J Plant Resources and Environment*, 8 (4): 42 - 46. (in Chinese)
- 陈新露, 韩劲, 王莲英, 苏雪痕. 1999. 牡丹冬季室内催花过程中内源激素含量的变化. *植物资源与环境学报*, 8 (4): 42 - 46.
- Eze J M O, Mayak S, Thompson J, Dumdroff E B. 1986. Senescence in cut carnation flowers: Temporal and physiological relationship among water status, ethylene, abscisic acid and membrane permeability. *Physiol Plant*, 68 (2): 323 - 328.
- 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 roses. *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.
- Gao Zhi-min, Wang Yan, Li Zhen-jian, Zhou Wei-wei, Zhu Yue-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 Xiang-feng, Shi Guo-an, Zhang Ji-shu. 1999. Effect of GA₃ on color change of apricot fruit after harvest. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 19 (1): 162 - 165. (in Chinese)
- 郭香凤, 史国安, 张继澍. 1999. 杏果实采后色泽的转变及 GA₃ 的延缓作用. 西北植物学报, 19 (1): 162 - 165.
- Guo Xiang-feng, Liang Hua, Zhao Sheng-juan, Zhu Wen-xue, Shi Guo-an. 2006. Effects of 1-MCP on post-harvest storage quality of Katy apricot fruits. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 37 (8): 107 - 110. (in Chinese)
- 郭香凤, 梁华, 赵胜娟, 朱文学, 史国安. 2006. 1-MCP 对杏果实采后贮藏品质的影响. 农业机械学报, 37 (8): 107 - 110.
- He Zhong-pei. 1993. Experiment instruction of crop chemical control. Beijing: China Agricultural University Press. (in Chinese)
- 何钟佩. 1993. 农作物化学控制实验指导. 北京: 中国农业大学出版社.
- Hoerberichts F A, van Doorn W G, Vorst O, Hall R D, van Wordragen M F. 2007. Sucrose prevents up-regulation of senescence-associated genes in carnation petals. J Exp Bot, 58 (11): 2873 - 2885.
- Hu Xu-lan. 1996. Technique of freshness protection cut flower. Beijing: China Agriculture Press. (in Chinese)
- 胡绪岚. 1996. 切花保鲜技术. 北京: 中国农业出版社.
- Meng Xiang-chun, Zhang Yu-jin, Wang Xiao-jing. 2001. Content changes of anthocyanin, reducing sugar and soluble protein during the flower development of *Petunia hybrida*. Journal of South China Normal University: Nat Sci, (2): 96 - 99. (in Chinese)
- 孟祥春, 张玉进, 王小菁. 2001. 矮牵牛花瓣发育过程中花色素、还原糖及蛋白质含量的变化. 华南师范大学学报: 自然科学版, (2): 96 - 99.
- Nowak J, Veen H. 1982. Effects of silver thiosulfate on abscisic acid content in cut carnations as related to flower senescence. J Plant Growth Regul, 1 (2): 153 - 159.
- Onoue T, Mikami M, Yoshioka T, Hashiba T, Satoh S. 2000. Characteristics of the inhibitory action 1,1-dimethyl-4-(phenylsulfonyl)semicarbazide (DPSS) on ethylene production in carnation (*Dianthus caryophyllus* L.) flowers. Plant Growth Regulation, 30 (3): 201 - 207.
- Rogers H J. 2006. Programmed cell death in floral organs: How and why do flowers die? Annals of Botany, 97: 309 - 315.
- Ronen M, Mayak S. 1981. Interrelationship between abscisic acid and ethylene in the control of senescence process in carnation flowers. J Exp Bot, 32 (4): 759 - 765.
- 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. 牡丹开花和衰老过程中乙烯产生与膜脂过氧化的研究. 西北农业大学学报, 27 (5): 50 - 53.
- Shi Guo-an, Guo Xiang-feng, Zhang Guo-hai, Bao Man-zhu. 2008. Physiological changes during florescence and flower senescence of Chinese peony. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 28 (3): 506 - 511. (in Chinese)
- 史国安, 郭香凤, 张国海, 包满珠. 2008. 芍药花开放与衰老过程中生理指标的变化. 西北植物学报, 28 (3): 506 - 511.
- Shi Guo-an, Guo Xiang-feng, Zhang Guo-hai, Bao Man-zhu. 2009. Analysis of sugar metabolism during florescence and flower senescence of tree peony petal. Acta Horticulturae Sinica, 36 (8): 1184 - 1190. (in Chinese)
- 史国安, 郭香凤, 张国海, 包满珠. 2009. 牡丹开花和衰老期间花瓣糖代谢的研究. 园艺学报, 36 (8): 1184 - 1190.
- Shi Guo-an, Guo Xiang-feng, Li Chun-li, Fan Bing-you, Shi Jiang, Bao Man-zhu. 2010. Changes on ethylene release and ACC content of peony flowers at different development stages. Acta Horticulturae Sinica, 37 (1): 77 - 82. (in Chinese)
- 史国安, 郭香凤, 李春丽, 范丙友, 施江, 包满珠. 2010. 牡丹花枝不同发育时期各器官乙烯释放和 ACC 含量的变化. 园艺学报, 37 (1): 77 - 82.
- Song Chun-peng. 1998. Biology of plant senescence. Beijing: Peking University Press. (in Chinese)
- 宋纯鹏. 1998. 植物衰老的生物学. 北京: 北京大学出版社.
- Thomas H, Ougham H J, Wagstaff C, Stead A D. 2003. Defining senescence and death. J Exp Bot, 54: 1127 - 1132.

- van Doorn W G, Woltering E J. 2008. Physiology and molecular biology of petal senescence. *J Exp Bot*, 59 (3): 453 - 480.
- Wagstaff C, Chanasut U, Harren F J M, Laarhoven L J, Thomas B, Rogers H J, Stead A D. 2005. Ethylene and flower longevity in *Alstroemeria*: Relationship between tepal senescence, abscission and ethylene biosynthesis. *J Exp Bot*, 56 (413): 1007 - 1016.
- 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. Studies on the changes of endogenous hormone of cut peony during senescence. *J Hubei Institute for Nationalities: Nat Sci*, 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: 自然科学版*, 18 (4): 1 - 6.
- Wen Ying-qiang, Liu Ya-li, Wang Rong-hua, Xu Yong-quan. 2005. 6-BA and PP₃₃₃ effects in shelf-life improvement of *Tulip agesneriana* cut flowers. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 25 (12): 2535 - 2538. (in Chinese)
文颖强, 刘雅莉, 王荣花, 许勇泉. 2005. 6-BA 和 PP₃₃₃ 对郁金香切花的保鲜研究. *西北植物学报*, 25 (12): 2535 - 2538.
- Woodson W R, Park K Y, Drory A, Larsen P B, Wang H. 1992. Expression of ethylene biosynthetic pathway transcripts in senescence carnation flowers. *Plant Physiol*, 99 (2): 526 - 532.
- Wu Wei-hua. 2003. *Plant physiology*. Beijing: Science Press. (in Chinese)
武维华. 2003. *植物生理学*. 北京: 科学出版社.
- Yang S F, Hoffman N E. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Ann Rev Plant Physiol*, 35: 155 - 189.
- 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: Nat Sci*, 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.
- Zhang Wei, Zhang Hui, Gu Zhu-ping, Zhang Jian-jun. 1991. Cause of senescence of nine sorts of flowers. *Acta Botanica Sinica*, 33 (6): 419 - 426. (in Chinese)
张 微, 张 慧, 谷祝平, 张建军. 1991. 几种花衰老原因的研究. *植物学报*, 33 (6): 419 - 426.
- Zhou Lin, Jia Pei-yi, Liu Juan, Wang Wei-ran, Huo Zhi-peng, Dong Li. 2009. Effect of ethylene on cut flowers of tree peony 'Luoyang Hong' opening and senescence process and endogenous ethylene biosynthesis. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (2): 239 - 244. (in Chinese)
周 琳, 贾培义, 刘 娟, 王玮然, 霍志鹏, 董 丽. 2009. 乙烯对 '洛阳红' 牡丹切花开放衰老进程及内源乙烯生物合成的影响. *园艺学报*, 36 (2): 239 - 244.
- Zhu Cheng, Liu Fei-yan, Guo Da-chu, Shen Li-xin. 1998. A preliminary study on ethylene production and lipid peroxidation in florescence and flower senescence of *Osmanthus fragrans* Lour. *Acta Horticulturae Sinica*, 25 (3): 68 - 72. (in Chinese)
朱 诚, 刘非燕, 郭达初, 沈立新. 1998. 桂花开花和衰老过程中乙烯及脂质过氧化水平初探. *园艺学报*, 25 (3): 68 - 72.
- Zhu Cheng, Zeng Guang-wen. 2000. Physiological and biochemical changes in flower senescence of *Osmanthus fragrans* Lour. *Acta Horticulturae Sinica*, 27 (5): 356 - 360. (in Chinese)
朱 诚, 曾广文. 2000. 桂花花衰老过程中的某些生理生化变化. *园艺学报*, 27 (5): 356 - 360.