

乙烯与百合切花瓶插寿命的关系研究进展

张琳, 夏宜平*, 杜方, 吴昀, 马怡迪

(浙江大学园艺系, 农业部园艺植物生长发育与品质调控重点开放实验室, 杭州 310058)

摘要: 长期以来百合切花衰老是否对外源乙烯敏感一直存在争议。本文综述了不同基因型百合切花衰老过程中内源乙烯释放量的变化规律、百合切花对外源乙烯敏感性的差异、化学调控与分子调控对百合切花影响的研究进展。

关键词: 百合; 切花; 瓶插寿命; 乙烯; 调控

中图分类号: S 682.2

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 09-1826-11

Research Advance in Relationship between Ethylene and Vase Life of Cut Lily Flowers

ZHANG Lin, XIA Yi-ping*, DU Fang, WU Yun, and MA Yi-di

(Department of Horticulture, the State Agriculture Ministry Laboratory of Horticultural Plant Growth, Development & Quality Improvement, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract: For a long time, whether cut lily flower is sensitive to exogenous ethylene or not has not reached agreement. Ethylene production and perception to exogenous ethylene of different genotypes of lily is first discussed in this paper. Based on this, effects of different chemical regulation and molecular regulation approaches on cut lily flowers are then reviewed.

Key words: *Lilium* spp.; cut flower; vase life; ethylene; regulation

百合切花的品质包括切花瓶插寿命、花枝质量、枝叶整体感等(龙雅宜等, 1999), 其中瓶插寿命是影响商品性的重要指标。切花衰老往往伴随着内源乙烯的释放。因此, 乙烯调控机理一直是切花采后生理研究的热点。有关百合切花衰老与乙烯的关系一直存在争议, 但百合花器官, 包括花瓣、柱头和雄蕊的脱落, 均受内源乙烯调控(van Doorn & Stead, 1997)。近年来的研究表明, 在调控百合瓶插寿命的3类关键因素(即激素水平失衡、碳水化合物供应不足、不良的水分供应)中, 涉及的主要激素有乙烯、赤霉素、细胞分裂素(van Doorn, 2011), 也有通过转基因来抑制乙烯生成以延长百合花期的研究报道(赵欢蕊等, 2010)。但是有关百合采后生理与调控的综述报道仅涉及切花的化学保鲜(李金枝和何光源, 2008; 余前媛, 2011)和影响百合瓶插寿命的生理因素(刘岚和徐品三, 2007; van Doorn, 2011)等。

本文综合近年来的研究报道, 阐述百合切花衰老过程中内源乙烯变化规律及百合对外源乙烯处理敏感性, 并进一步从化学调控和分子调控两方面综述乙烯调控百合切花品质的研究进展, 以期深入阐明乙烯调控途径的百合切花采后生理机制提供借鉴。

收稿日期: 2013-06-14; **修回日期:** 2013-08-07

基金项目: 国家‘863’计划项目子课题(2011AA100208); 浙江省自然科学基金项目(Y12C150021)

*通信作者 Author for correspondence (E-mail: ypxia@zju.edu.cn; Tel: 0571-88982391)

1 百合切花采后乙烯释放量的变化

1.1 不同基因型百合切花瓶插期乙烯释放量的变化

花器官的脱落往往伴随乙烯释放量的升高（王彦昌和李天来，2001）。百合开花后 3 d 即开始衰老过程，并在 10 d 内出现肉眼可见的明显凋谢（Battelli et al., 2011），通过单个花器官，如雌蕊（Burchi et al., 2004），花药（Hwang et al., 2012）产生乙烯，进而引发花的脱落。

百合切花瓶插寿命受基因型的影响（van der Meulen-Muisers et al., 1999）。迄今，不同杂种系的百合切花衰老过程中内源乙烯释放量的变化规律报道不一（Burchi et al., 2007）（表 1）。有研究认为，东方百合杂种系（Oriental hybrids）、麝香百合杂种系（Longiflorum hybrids）、亚洲百合杂种系（Asiatic hybrids）在切花衰老过程中内源乙烯的释放量都很低，低于检测限度，并且未观测到乙烯释放和呼吸作用的跃变，其内源乙烯释放速率约为 $10 \sim 50 \text{ pmol} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ，在部分品种如亚洲百合品种 ‘Cordelia’ 虽然未检测到内源乙烯，但是 ACC 氧化酶活性较高，说明确实有乙烯的合成（Elgar et al., 1999）。

在亚洲百合杂种系品种中，已报道有 ‘Cordelia’、‘Goldena’、‘Grand Paradiso’ 等 8 个品种在切花衰老过程中未出现乙烯峰值，只有一个品种 ‘Solenmio’ 出现乙烯高峰，存在争议的品种是 ‘Prato’，大多认为未出现乙烯峰，但也有报道其在瓶插第 3 天出现乙烯峰（彭晓丽 等，2007）。

关于东方百合杂种系，品种 ‘Cassandra’、‘Casablanca’、‘Star Gazer’ 均未检出乙烯峰（表 1），但主栽品种 ‘Sorbonne’ 却在瓶插后第 5 天出现乙烯峰（李改丽 等，2012）。

麝香百合杂种系的品种中，‘Gelria’、‘Princess Gracia’ 未出现乙烯峰，而主栽品种 ‘Snow Queen’ 却有报道在瓶插第 8 天出现了乙烯高峰（宋军阳 等，2004）。

表 1 主要百合杂种系切花衰老过程中内源乙烯释放量变化规律
Table 1 changes of endogenous ethylene production during cut flower senescence of main lily hybrids

百合杂种系 Lily hybrids	品种名称 Cultivar	瓶插 Vase holding	冷藏 Cold storage	乙烯峰值及 出现时间 Ethylene peak and occurence	乙烯释放量 Endogenous ethylene production	文献 Reference
亚洲百合 Asiatic hybrids	Prato, Cordelia, Goldena,	20 ℃ 7 d or		0	花蕾和盛开花 Buds and full flowers	Elgar et al., 1999
	Grand Paradiso	24 h			$< 0.5 \text{ pmol} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$	
	Prato, Cordelia	24 h			衰老花 Aged flowers	Elgar et al., 1999
					$< 10 \text{ pmol} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$	
	Romano, Apeldoorn, Mona, Nova Cento	20 ℃ 7 d		0	$10 \sim 50 \text{ pmol} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$	
	Prato				$\leq 1\,000 \rightarrow 2\,000 \text{ pL} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$	Burchi et al., 2004
	Prato		4 ℃		微量，上升 Trace and increasing	Burchi et al., 2004
	Prato	24 ~ 29 ℃		$2.49 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$, 3 d		彭晓丽 等，2007
	Elite	3 ℃ 10 d			$900 \rightarrow 1\,700 \text{ pL} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$	Burchi et al., 2004
	Elite		4 ℃		微量，上升 Trace and increasing	Burchi et al., 2004
东方百合 Oriental hybrids	Elite	22 ~ 24 ℃ 12 h			$< 2 \text{ } \mu\text{L} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \rightarrow$ $> 8 \text{ } \mu\text{L} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$	刘雅莉 等，1999
	Solenmio			$> 0.4 \text{ } \mu\text{L} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, 8 d		宋军阳 等，2004
	Cassandra, Casablanca, Star Gazer	20 ℃ 7 d		0	$< 2.0 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$	Elgar et al., 1999
	Star Gazer				$< 20 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$	Han & Miller, 2003
麝香百合 Longiflorum hybrids	Sorbonne	20 ℃		$30 \text{ nL} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{花}^{-1}$, 5 d		李改丽 等，2012
	Gelria, Princess Gracia	20 ℃ 7 d		0	$< 2.0 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$	Elgar et al., 1999
	Snow Queen	13 ℃		$> 1.0 \text{ } \mu\text{L} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$, 8 d		宋军阳 等，2004

由此可见,在已报道的百合品种中,大多数品种属于乙烯非跃变型,但个别品种在瓶插数日后出现乙烯峰,说明也有品种属于乙烯末期上升型(刘雅莉等,1999)。

1.2 冷处理对百合切花乙烯释放量变化的影响

冷处理是百合切花贮藏的重要预处理,通常使花枝吸足水分后干燥贮藏在 $2\sim 3\text{ }^{\circ}\text{C}$ (龙雅宜等,1999),其目的是使切花保持较好的品质。但有意思的是,研究显示,冷处理会导致内源乙烯的生成,导致多种百合品种切花品质下降,瓶插寿命缩短(Han & Miller, 2003; Ranwala & Miller, 2005)。

Han 和 Miller (2003)的研究表明,东方百合杂种系品种‘Stargazer’切花采摘后的鲜切花中未观测到乙烯的生成,但随着之后的冷藏过程有内源乙烯生成。同样,Prisa等(2012)报道称铁亚百合杂种系(LA)百合品种‘Brindisi’切花随冷藏时间的增加($2.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, $5\sim 10\text{ d}$),可能由于内源乙烯释放量增加导致花蕾开花的时间缩短,叶片变黄时间提前。Han 和 Miller (2003)、Ranwala 和 Miller (2005)对冷藏处理的切花品质进行了系统研究,均证实冷藏对采后切花品质有不利影响,包括加速叶片变黄、花芽脱落、减少花期等,涉及的东方百合杂种系有‘Star Gazer’、‘Berlin’、‘Muscadet’、‘Tom Pouce’和‘Sissi’等5个品种,亚洲百合杂种系‘Colosseo’、‘Sorpresa’、‘Springfield’、‘Tresor’和‘Vermeer’等5个品种,铁亚百合杂种系(LA)有‘Royal Perfume’、‘Best Seller’、‘Royal Dream’、‘Aladdin’s Dazzle’、‘Salmon Classic’和‘Royal Parade’等15个品种。然而,冷藏处理促使百合切花内源乙烯含量增加的代谢途径尚未见深入研究报道。

2 外源乙烯处理对百合切花开花与衰老的影响

外源乙烯处理目前主要是通过乙烯利处理,乙烯利在 $\text{pH } 4.1$ 以上即分解产生乙烯。

有研究认为,百合多数品种对外源乙烯敏感(高俊平,1995)。外源乙烯处理对百合切花的影响表现为促进开花,加速衰老。值得指出的是,对瓶插寿命的缩短如果伴随开花期的提前,可能并不影响百合切花最佳观赏时间(display life)。此外,冷处理也会影响百合切花对外源乙烯的敏感性。

2.1 促进开花

外源乙烯处理可促进百合花蕾开放,提早开花,并有报道称可显著提高切花整齐度。

Elgar等(1999)研究了部分亚洲百合、东方百合、麝香百合杂种系品种外源乙烯处理对切花品质的影响,发现百合花枝从采收到花蕾半数开放需要4 d时间,如果进行 $100\text{ }\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ 24 h的外源乙烯处理则可减少到 $2\sim 3\text{ d}$,而对部分亚洲百合杂种系品种如‘Cordelia’和‘Apeldoorn’,外源乙烯处理虽然使切花衰老提前,但由于同时提前了开花时间,反而延长了最佳观赏时间。

然而,也必须注意外源乙烯给百合切花带来的副作用,超过一定浓度会导致花蕾脱落、叶片脱落和黄化等,这在东方百合杂种系品种‘Mona Lisa’和‘Stargazer’上均有报道(Celikel et al., 2002)。

2.2 导致花蕾脱落,缩短瓶插寿命

百合瓶插寿命的主要标识是百合花蕾的脱落、花瓣衰落和叶片变黄。花蕾的脱落受乙烯的调控,并且被乙烯受体抑制剂处理后可以被明显抑制(Elgar et al., 1999; van Doorn, 2011)。

这方面的报道主要集中在麝香百合及麝香百合杂种系品种,外源乙烯对花蕾及花品质的维持均有不利影响。Blom等(2002)对盆栽麝香百合发育各阶段进行 $2.4\text{ }\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ 的外源乙烯处理,结果植株开花需要的生长时间延长,从定植期到花芽形成期的长期乙烯处理显著减少了花芽数量,继续处理到开花期甚至导致全部花蕾脱落。Wees(1993)对盆栽麝香百合进行外源乙烯处理,不同年份的试验结果都表明外源乙烯使植株高度下降并增加花的脱落。同样,用 $2.1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的乙烯利处理盆

栽麝香百合 ‘Nellie White’ 明显增加了花蕾脱落 (Mason & Miller, 1991), 对 ‘Nellie White’ 植株处理发现, 小于 4 cm 的花蕾不能耐受 $1\text{ }\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ 的外源乙烯处理, 1 d 即脱落 (Filios & Miller, 2011)。

类似的结果也在亚洲百合杂种系上有报道, 亚洲百合 ‘Orange Pixie’ 和 ‘Pink Pixie’ 小于 3 cm 的花蕾不能耐受 $1\text{ }\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度的外源乙烯处理, 1 d 即脱落 (Filios & Miller, 2011)。

但也有报道认为, 大多数麝香百合杂种系和东方百合杂种系品种切花不受外源乙烯甚至高浓度外源乙烯处理的影响, 只有少部分亚洲百合杂种系表现出对乙烯的轻微反应 (Elgar et al., 1999; Battelli et al., 2011), 如 Han 和 Miller (2003) 发现高浓度甚至 $10\text{ }\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ 的外源乙烯处理, 不影响东方系百合 ‘Stargazer’ 的瓶插寿命。并且只有瓶插末期花瓣枯萎和脱落会被外源乙烯轻微加速 (Elgar et al., 1999)。可能百合花瓣衰老对乙烯是不敏感的 (Burchi et al., 2004)。

上述研究结果表明, 百合对外源乙烯处理的敏感性同样受种源及基因型的影响 (表 2)。

表 2 主要百合杂种系对外源乙烯处理的敏感性
Table 2 sensitivity to exogenous ethylene treatment of main lily hybrids

百合杂种系 Lily hybrids	品种名称 Cultivar	乙烯处理 Ethylene treatment		开花需要时 间变化/d Changes of days to open of buds	瓶插寿命 变化/d Changes of vase life	切花品质变化 Changes of cut flower quality features	文献 Reference
		浓度/ $(\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1})$ Concentration	时间/h Time				
亚洲百合 Asiatic hybrids	Cordelia	100	24	- 3	- 1	部分花不能完全开放 Not able to open fully	Elgar et al., 1999
		1 000	24		- 2	不能完全开放, 早衰 Not able to open fully, senescence is brought forward	Elgar et al., 1999
	Prato	0 ~ 1000	24		0	无影响 No effect	Elgar et al., 1999
	Apeldoorn	100	24	- 4	- 3		Elgar et al., 1999
	Goldena	100	24	- 1	- 1		Elgar et al., 1999
	Grand Paradiso	100	24	- 1	- 1		Elgar et al., 1999
	Mona	100	24	- 3	- 1		Elgar et al., 1999
	Nova Cento	100	24	0	0		Elgar et al., 1999
	Orange Pixie	0.25, 0.75	24	0		无影响 No effect	Filios & Miller, 2011
			96			全部花脱落 All buds abort	
东方百合 Oriental hybrids	Pink Pixie	0.25, 0.75	24	0		无影响 No effect	Filios & Miller, 2011
			96			全部花脱落 All buds abort	
	Stargazer 鲜花 Fresh	10			0		Han et al., 2003
	Stargazer 冷藏后 Chilled	0.3			显著影响 Significantly affected		Han et al., 2003
	Cassandra	100	24	- 0.5	- 0.5		Elgar et al., 1999
	Casablanca	100	24	- 1.5	- 1.3		Elgar et al., 1999
	Stargazer	100	24	- 1.3	- 0.5		Elgar et al., 1999
	Nellie White	1	24	0		无影响 No effect	Filios & Miller, 2011
	Longiflorum hybrids	1	96			花全部脱落 All buds abort	
		2.4				花蕾减少, 花蕾脱落 Buds decrease and buds abort	Blom et al., 2002
麝香百合 Longiflorum hybrids		0.05 ~ 1				花朵干质量下降, 花蕾减少且卷曲 Dry weight of flowers decrease and buds decrease with curling	Blankenship et al., 1993
		12.5 ~ 50 mg per pot				花蕾脱落 Buds abort	Wees, 1993
		2.1 mmol · L ⁻¹ 乙烯利 Ethephon				花蕾脱落 Buds abort	Mason & Miler, 1991
	春化后鳞茎 After the bulb vernalization			- 3			Prince & Cunningham,1991
	春化期鳞茎 During the bulb vernalization	2		+ 5 ~ + 7		花蕾数减少 Buds decrease	
	Gelria	100	24	- 0.5	- 1		Elgar et al., 1999
	Princess Gracia	100	24	- 0.5	+ 0.5		Elgar et al., 1999
	Lorena	100	24	- 1.3	- 1.7		Elgar et al., 1999

在亚洲百合杂种系品种中,已报道的有‘Cordelia’、‘Prato’、‘Apeldoorn’等9个品种(Elgar et al., 1999; Filios & Miller, 2011)。其中‘Cordelia’、‘Apeldoorn’、‘Goldenra’等6个品种进行 $100 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ 的外源乙烯处理 1 d 后,开花需要时间平均减少 1~4 d,瓶插寿命减少 1~3 d,且除‘Cordelia’以外,其他品种的切花品质受影响不大。值得注意的是,‘Prato’对外源乙烯处理耐受能力较强,可耐受 $1000 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ 的外源乙烯处理 1 d 而不受影响。而‘Orange Pixie’和‘Pink Pixie’经 4 d 较低浓度的乙烯利处理全部花脱落。

关于东方百合杂种系,已报道的有‘Stargazer’、‘Cassandra’和‘Casablanca’3个品种,进行 $100 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ 的外源乙烯处理 1 d 后,开花需要时间平均减少 0.5~1.5 d,瓶插寿命减少 0.5~1.5 d。

麝香百合杂种系的品种中,‘Gelria’、‘Princess Gracia’和‘Lorena’经 $100 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ 的外源乙烯处理 1 d 后,开花需要时间平均减少 0.5~1.5 d,瓶插寿命减少 0.5~1.7 d;对品种‘Nellie White’的报道较多,表现为对低浓度的外源乙烯处理较敏感。

此外,冷处理也会影响百合对外源乙烯的敏感性,如东方百合杂种系品种‘Stargazer’切花冷藏后由原来不受高浓度外源乙烯处理($10 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$)影响变为受低浓度外源乙烯处理($0.3 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$)影响,说明虽然百合新鲜的切花中未检测到乙烯,但是可以随着其后的冷藏阶段产生内源乙烯(Han & Miller, 2003)。

3 化学调控乙烯,延缓百合切花衰老

百合切花的化学保鲜由来已久,也是国内研究的热点。主要利用乙烯合成抑制剂、植物生长调节剂、碳源、杀菌剂及以上组分的混合保鲜液。

3.1 乙烯合成抑制剂

乙烯拮抗剂或抑制剂种类繁多,通过竞争乙烯受体、与 ACC 合成酶作用或抑制 ACC 氧化酶抑制内源乙烯合成,延缓切花衰老(Geng et al., 2009)。

在百合切花的实际生产中对于以下两种情况建议采用乙烯合成抑制剂进行前处理:(1)切花中的花蕾偏小(2)在销售前需冷藏的百合鲜切花(Han & Miller, 2003)。而对于瓶插寿命不受外源乙烯处理影响的百合品种(表 2)及未经外源乙烯处理的百合,施用 STS 或 1-MCP 并不能延长瓶插寿命或改善切花品质,如亚洲百合品种‘Cordelia’和‘Elite’、麝香百合杂种系品种‘Lorena’(Elgar et al., 1999; Han & Miller, 2003)。下文介绍两种在百合切花上应用的主要乙烯拮抗剂硫代硫酸银(STS)和 1-甲基环丙烯(1-MCP)。

硫代硫酸银(STS)是 AgNO_3 和 $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 按比例配置的混合液。STS 的前处理可抑制乙烯伤害(Barbosa et al., 2006; Geng et al., 2009)。一般通过抑制乙烯的 STS 脉冲处理来延长百合的瓶插寿命。百合栽培前用 STS 浸球亦可阻止花芽脱落,提高切花品质。用 STS 或结合其他保鲜剂处理在 OT 系、麝香百合杂种系、亚洲百合杂种系上均有报道。

在 OT 百合杂种系上,Geng 等(2009)发现用 STS 处理延长了 OT 系百合品种‘Mantissa’瓶插寿命,提高切花质量,并发现亚精胺(spermidine)有相似作用。

关于麝香百合杂种系和亚洲百合杂种系,研究发现,STS 处理可减少外源乙烯对百合切花的不利影响。Mason 和 Miller(1991)在麝香百合品种‘Nellie White’第一个花蕾出现后 2~3 周用乙烯利处理植株,2 d 后进行 1 或 $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 STS 处理,可以明显减少其花蕾脱落,而且在乙烯利导致的花蕾脱落前 4 周处理同样有效。类似的,Elgar 等(1999)在对亚洲百合品种‘Cordelia’进行

$10 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ 乙烯处理之前, 用 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ STS 进行前处理, 可延长瓶插寿命 3 d, 与未经乙烯处理的对照相比, 瓶插寿命未减少。

1-甲基环丙烯 (1-MCP) 可从受体水平抑制乙烯反应, 对乙烯生物合成途径中的两个关键酶 ACS 和 ACO 活性产生明显抑制 (Muneto et al., 2007; Asif et al., 2009)。

用 1-MCP 处理百合切花在麝香百合杂种系、亚洲百合杂种系、东方百合杂种系品种上均有报道, 表现为抑制内源乙烯产生、延长瓶插寿命。宋军阳等 (2004) 的研究表明, 1-MCP 处理可将麝香百合杂种系品种 ‘Snow Queen’ 瓶插寿命延长 9 d, 亚洲百合杂种系品种 ‘Solemio’ 瓶插寿命延长 4 d, 花朵发育和衰老进程延缓, 乙烯峰推迟。

1-MCP 处理也可以减少外源乙烯对百合切花的不利影响。Elgar 等 (1999) 用 1-MCP 延长乙烯处理后的亚洲百合品种 ‘Elite’ 和 ‘Cordelia’ 的瓶插寿命 1.5 d。Filios 和 Miller (2011) 用 $10 \sim 50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 1-MCP 进行叶面喷施后, 发现可以完全保护百合植株不受 4 d 的外源乙烯处理影响。

也有研究指出, 1-MCP 处理虽然可以抑制植物对外源乙烯的反应, 但不能减弱切花通常的衰老和脱落。如 Celikel 等 (2002) 用 $500 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 1-MCP 对东方百合品种 ‘Mona Lisa’ 和 ‘Stargazer’ 进行 25°C 18 h 的预处理, 未能减少百合切花衰老脱落。

此外, 在冷藏条件下用 1-MCP 处理百合切花的效果也有报道, 如东方百合杂种系品种 ‘Stargazer’ 切花, 经过 1-MCP 预处理的花茎能够显著的减少未开花花蕾的比例, 并且不影响叶的质量 (Han & Miller, 2003)。

3.2 植物生长调节剂

通过外施植物生长调节剂如 TDZ、芸薹素内酯类物质、水杨酸 (SA)、6-苄氨基嘌呤 (6-BA) 及其混合液等都可以实现对百合内源乙烯合成的调节, 从而调控百合切花品质。

TDZ 处理可以延缓切花呼吸峰, 降低呼吸峰和乙烯释放峰值。如市场主栽东方百合品种 ‘Sorbonne’ 切花用 TDZ 脉冲处理, 与对照相比呼吸高峰到达时间延后 2 d, 且峰值较小, 其中以 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ TDZ 脉冲处理的保鲜效果最显著, 乙烯释放峰值小于对照的 1/2 (李改丽 等, 2012)。

芸薹素内酯处理百合切花可以延长瓶插寿命, 推迟乙烯峰的出现。杨芳 (2012) 用 $1.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 芸薹素内酯处理亚洲杂种系百合 ‘Prato’ 的百合切花, 可显著延长瓶插寿命 4.6 d、单花寿命增加 1.6 d, 有效降低质膜相对透性的增加和乙烯释放量, 推迟乙烯峰的出现。

水杨酸 (SA) 既是自由基清除剂, 又是乙烯抑制剂 (景红娟 等, 2004)。在实际使用时, 在基本保鲜剂成分上添加水杨酸, 能进一步改善切花品质。彭晓丽等 (2007) 在 $20 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 蔗糖、 $250 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 8-羟基喹啉、 $1 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ CaCl_2 的基础上加水杨酸 (最佳有效浓度 $35 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$), 使亚洲杂种系百合 ‘Prato’ 切花瓶插寿命延长 2.5 d, 呼吸高峰和乙烯高峰推迟且峰值降低, 花瓣中丙二醛和游离脯氨酸的积累减少, 从而改善切花品质。

值得指出的是, 虽然有报道称 6-苄氨基嘌呤 (6-BA) 可通过拮抗 ABA, 抑制乙烯生成来延缓衰老进程 (余前媛, 2011)。但低浓度如 $1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 和高浓度如 $100 \sim 200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 6-BA 处理均对百合切花的瓶插寿命及观赏质量有明显的抑制作用, 只有适当浓度如 $10 \sim 50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 6-BA 处理比基本配方 (蒸馏水 + $30 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 蔗糖 + $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 8-羟基喹啉柠檬酸盐) 对瓶插寿命略有延长, 但单独使用, 保鲜效果不佳 (耿兴敏 等, 2010)。

3.3 碳源

碳源是切花保鲜的重要影响因素。而蔗糖是大多数保鲜剂中的常见成分, 在切花瓶插过程中外源蔗糖处理可以维持生物膜的完整性, 推迟百合乙烯的生物合成 (Paulin et al., 1986), 并通过降

低切花对乙烯的敏感程度来延缓花被片的衰老 (Pun & Ichimura, 2003; Verlinden & Garcia, 2004; Pun et al., 2005; Hoeberichts et al., 2007)。

3.4 杀菌剂

使用抑菌成分延长百合切花寿命也有报道, 如 8-羟基喹啉柠檬酸盐 (8-HQ)、苯甲酸 (BA)。其中, 8-HQ 具有细胞分裂素的活性并能抑制乙烯生物合成, 同时是一种抗氧化和自由基清除剂。在保鲜液中常作为辅助成分存在, 与其他植物生长调节剂和碳源共同调控百合切花衰老。而苯甲酸可以提高植株抗性, 可能是水杨酸及其衍生物合成的前体, 研究发现 $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 8-HQ、 $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 苯甲酸和 $20 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 的糖及 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Al}_2(\text{SO}_4)_3$ 共同作用能够延长新铁炮百合切花寿命 3.5 d, 并增加花朵质量 (黄炜玲 等, 2006)。

3.5 混合保鲜剂

如对市场主栽品种东方百合 ‘Sorbonne’ 切花, 采用蔗糖或蔗糖与脱落酸混合处理可推迟乙烯峰值的出现, 并以 $5 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 蔗糖、 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 脱落酸为宜 (李敏 等, 2012)。Celikel 等 (2002) 用 Promalin (1.8% GA + 1.8% BAP) 处理东方百合品种 ‘Mona Lisa’ 和 ‘Stargazer’ 能够保护切花不完全受外源乙烯的伤害。

4 分子调控乙烯, 延缓百合切花衰老

分子调控乙烯延缓切花衰老, 一方面是通过抑制内源乙烯合成, 主要集中在 ACO (1-Aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase) 基因的调控, 以控制乙烯合成限速酶 ACC 合成酶; 另一方面是通过限制乙烯受体, 将 *etr* 突变基因转入受体植株 (Serek et al., 2006)。此外, 构建衰老相关基因的启动子和细胞分裂素基因的组合转化矮牵牛 (*Petunia*) 也有效果 (Chang, 2003)。

百合处于起步阶段, 并主要是基于 ACO 基因的分子调控。

4.1 构建 ACO 反义载体转化百合植株

首先克隆百合中的 ACC 氧化酶基因; 然后构建其反义表达载体; 最后转入百合植株体内, 从而抑制百合内源乙烯合成, 改善切花品质、延长瓶插寿命。

目前已报道的百合中克隆到的 ACC 氧化酶基因包括东方百合 ‘Sorbonne’ 和亚洲百合 ‘Pollyanna’ 的 ACC 氧化酶基因片段, GenBank 登录号分别为 *OHS-1*, AY656735; *OHS-2*, DQ062133; *AHP-1*, AY656736; *AHP-2*, DQ062134 (郝福玲, 2005) 和麝香百合 ACC 氧化酶基因 *LIACO1* 的 cDNA 全长序列, GenBank No. EU249333 (许洁婷, 2008), 并构建起相应的反义表达载体, 在受体愈伤组织中得到瞬时表达。

在转基因方面, 张建鑫等 (2008) 以东方百合 ‘Sorbonne’ 为材料, 利用根癌农杆菌介导法将百合 ACO 反义基因导入组培植株的鳞茎及叶柄组织, 通过 GUS 基因组织化学染色、PCR、Southern 及基于 PCR 法的梯状胶回收等检测方法证明外源基因已转入百合体内。

但目前尚未见对转化植株中相关基因的表达、转基因植株的田间性状、转化能否有效抑制百合体内乙烯合成, 从而延缓切花衰老提高切花品质等研究的报道。

值得指出的是, 未来研究应注意用特异的启动子, 避免转基因导致植株其他农艺性状下降, 这在康乃馨转 *etr1-1* 基因 (Bovy et al., 1999)、百合查尔酮基因启动子分离构建 (Yang & Gu, 2006; Liu et al., 2011) 上均有报道, 而对于百合转 ACO 基因, 有研究表明由花椰菜花叶病毒 35S 启动子

驱动的 ACO 基因若转入百合植株,会导致再生、正常发育,特别是生根方面的一系列困难(Liu et al., 2011)。

4.2 运用 RNA 干扰技术使 ACO 基因沉默

目前已有运用 RNA 干扰技术将 RNA 干扰表达载体转入百合植株的报道,但未获得有效的转化植株。赵欢蕊等(2010)用农杆菌介导法将 ACO 基因 RNA 干扰表达载体转入亚洲百合‘Pollyanna’,经 PCR 检测为阳性。已有的尝试还包括用农杆菌介导法将 ACO 基因 RNA 干扰载体导入亚洲百合‘Elite’(郭美, 2009)、亚洲百合‘Pollyanna’(孙文艺, 2009)。

此外,百合乙烯相关基因的研究还包括:(1)调控乙烯合成的信号分子相关基因,如 Kim 等(2008)过表达东方百合杂种系品种‘Marco Polo’中的 chloroplastic Cu/ZnSOD 基因从而提高密封微环境(sealed microenvironment, SME)下番茄转基因株系(SS4) H₂O₂ 的含量, H₂O₂ 作为乙烯合成的信号分子激活 ACO 基因表达而促进了乙烯合成;(2)乙烯受体基因,如陈静(2006)进行了百合乙烯受体基因 *Ler1cDNA* 的克隆和序列分析;(3)受乙烯调控的花器官发育基因,如 Tzeng 等(2009)报道 *Lla-67* 和 *Lla-115* 是幼嫩花药发育中的特有基因,受到乙烯和乙烯-赤霉素互作的下调作用。

5 总结与展望

不同基因型百合切花瓶插期的内源乙烯释放量变化存在一定差异,但总体来说,百合属于非乙烯跃变型切花。关于百合切花对外源乙烯的敏感性,存在很大争议,但大多数研究认为只有高浓度的外源乙烯(通常在百合切花生产链中不会出现)或切花冷藏后外源乙烯处理才会对百合切花品质造成影响。同时,外源乙烯处理可以加速百合花蕾开花,缩短瓶插寿命如果伴随着花期提前,对部分百合品种尤其是亚洲百合杂种系品种,最佳观赏期(display life)可能不缩短甚至延长。因此,乙烯是影响百合切花瓶插寿命缩短及切花品质下降的重要因素之一。

大量研究表明,不同化学手段均有调控百合切花内源乙烯合成的作用,但从提高切花品质、延长瓶插寿命角度,其采后保鲜效果并未呈现极显著差异,而且乙烯也并非决定性因素。大多数研究集中在生理生化水平上的测定,分子水平上通过基因克隆、转基因手段进行摸索,初步获得少量转基因植株,但未检测转基因植株中相关基因的表达水平及瓶插观赏性状。

已有研究大多集中在东方百合、麝香百合和亚洲百合 3 大杂种系品种,而 OT 杂种系、LA 杂种系的研究较少。目前,乙烯的生物合成途径已经清楚,乙烯在园艺作物尤其是果实成熟上的研究已很深入(张波 等, 2007; 殷学仁 等, 2009; 蒋天梅 等, 2011),可以为百合的研究提供借鉴。今后在乙烯调控百合切花品质相关研究中,值得深入开展冷藏处理对百合内源乙烯生成与乙烯敏感性的研究,尤其是低温信号影响乙烯合成的生理生化机制研究;如果说百合切花属于乙烯非敏感型,那么其衰老途径本质仍有待深入研究;此外,从分子水平上研究乙烯影响百合切花品质,需要挖掘关键调控基因及相关基因表达的证据。

References

- Asif M H, Pathak N, Solomos T, Trivedi P K. 2009. Effect of low oxygen, temperature and 1-methylcyclopropene on the expression of genes regulating ethylene biosynthesis and perception during ripening in apple. *South African Journal of Botany*, 75 (1): 137 - 144.
- Barbosa J G, Medeiros A R S, Finger F L, Reis F P, de Souza A V, Barbosa M S. 2006. Longevity of lily inflorescences harvested at different stages of development and pulsed with sucrose and silver thiosulfate (STS). *Ciencia Rural*, 36 (1): 99 - 104.

- Battelli R, Lombardi L, Rogers H J, Picciarelli P, Lorenzi R, Ceccarelli N. 2011. Changes in ultrastructure, protease and caspase-like activities during flower senescence in *Lilium longiflorum*. *Plant Science*, 180 (5): 716 – 725.
- Blankenship S, Bailey A, Miller J. 1993. Effects of continuous, low-levels of ethylene on growth and flowering of easter lily. *Scientia Horticulturae*, 53 (4): 311 – 317.
- Blom T J, Brown W, Chu G C L, Liu W T, Skog L. 2002. Easter lilies react differently to short- or long- term exposure of ethylene or methane at different stages of forcing. *Horttechnology*, 12 (1): 91 – 94.
- Bovy A G, Angenet G C, Dons H J M, van Altvorst A C. 1999. Heterologous expression of the *Arabidopsis etr1-1* allele inhibits the senescence of carnation flowers. *Molecular Breeding*, 5 (4): 301 – 308.
- Burchi G, Ballarin A, Prisa D, Grassotti A. 2007. Physiology of flower senescence in Asiatic lily. *Acta Horticulturae*, 755: 205 – 211.
- Burchi G, Nesi B, Grassotti A, Ferrante A. 2004. Longevity and ethylene production during development stages of two cultivars of *Lilium* flowers ageing on the plant or in the vase. *Acta Horticulturae*, 682: 813 – 822.
- Chang C R. 2003. Ethylene signaling: The MAPK module has finally landed. *Trends in Plant Science*, 8 (8): 365 – 368.
- Celikel F G, Dodge L L, Reid M S. 2002. Efficacy of 1-MCP (1-methylcyclopropene) and promalin for extending the post-harvest life of Oriental lilies (*Lilium* x ‘Mona Lisa’ and ‘Stargazer’). *Scientia Horticulturae*, 93 (2): 149 – 155.
- Chen Jing. 2006. Lily ethylene signal transduction system related gene cDNA cloning and sequence Analysis [M. D. Dissertation]. Fujian Agriculture and Forestry University. (in Chinese)
- 陈 静. 2006. 百合乙烯信号转导系统相关基因 cDNA 的克隆与序列分析[硕士论文]. 福州: 福建农林大学.
- Elgar H J, Woolf A B, Bielecki R L. 1999. Ethylene production by three lily species and their response to ethylene exposure. *Postharvest Biology and Technology*, 16 (3): 257 – 267.
- Filios P M, Miller W B. 2011. Ethylene and anti-ethylene technologies in lilies. *Acta Horticulturae*, 900: 283 – 288.
- Gao Jun-ping. 1995. Ethylene and senescence of cut flowers// Annual review of horticulture. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- 高俊平. 1995. 切花衰老和乙烯// 园艺学年评. 北京: 科学出版社.
- Geng Xing-min, Liu Jun, Lu Jian-guo, Hu Feng-rong, Okubo Hiroshi. 2009. Effects of cold storage and different pulsing treatments on postharvest quality of cut of lily ‘Mantissa’ flowers. *Journal of the Faculty of Agriculture Kyushu University*, 54 (1): 41 – 45.
- Geng Xing-min, Sheng Lu, Liu Jun, Lu Jian-guo, Ding Yan-fen. 2010. Effect of 6-BA on freshness preservation of cut lilies. *China Forestry Science and Technology*, 24 (4): 42 – 46. (in Chinese)
- 耿兴敏, 盛 璐, 刘 俊, 芦建国, 丁彦芬. 2010. 6-BA 对百合切花保鲜的影响. *林业科技开发*, 24 (4): 42 – 46.
- Guo Mei. 2009. Studies on transformation of *Lilium* Asiatic Hybrid cv. ‘Elite’ with ACO gene RNAi vector construct and transplanting of tube seedling [M. D. Dissertation]. Yangling: Northwest A & F University. (in Chinese)
- 郭 美. 2009. ACO 基因 RNAi 载体转化亚洲百合 ‘精英’ 及试管苗移栽技术的研究[硕士论文]. 杨凌: 西北农林科技大学.
- Han S S, Miller J A. 2003. Role of ethylene in postharvest quality of cut oriental lily ‘Stargazer’. *Plant Growth Regulation*, 40 (3): 213 – 222.
- Hao Fu-ling. 2005. Cloning of the cDNA of ACC oxidase gene from lilies and its construction of plant antisense expression vector [M. D. Dissertation]. Yangling: Northwest A & F University. (in Chinese)
- 郝福玲. 2005. 百合 ACC 氧化酶基因 cDNA 的克隆及反义植物表达载体的构建[硕士论文]. 杨凌: 西北农林科技大学.
- Hoebrechts 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. *Journal of Experimental Botany*, 58 (11): 2873 – 2885.
- Huang Wei-ling, Luo Hong-yi, Wang Su-yue, Lin Sai-jun, Qu Mei. 2006. Effect of different preservatives on senescence of cut lilies. *Plant Physiology Communications*, 42 (6): 1113 – 1114. (in Chinese)
- 黄伟玲, 罗红艺, 王苏粤, 林赛君, 瞿 梅. 2006. 不同保鲜剂对百合切花衰老的影响. *植物生理学通讯*, 42 (6): 1113 – 1114.
- Hwang S A, Lee P O, Lee H S, Lee J S, Roh M S, Choi M P. 2012. Flower bud abscission triggered by the anther in the Asiatic hybrid lily. *Postharvest Biology and Technology*, 37 (4): 219 – 224.
- Jiang Tian-mei, Yin Xue-ren, Wang Ping, Sun Chong-de, Xu Chang-jie, Li Xian, Chen Kun-song. 2011. Research advance in regulation of ethylene during ripening and senescence of non-climacteric fruit. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (2): 371 – 378. (in Chinese)

- 蒋天梅, 殷学仁, 王 平, 孙崇德, 徐昌杰, 李 鲜, 陈昆松. 2011. 乙烯调控非跃变型果实成熟衰老研究进展. 园艺学报, 38 (2): 371 - 378.
- Kim Y S, Kim H S, Lee Y H, Kim M S, Oh H W, Hahn K W, Joung H, Jeon J H. 2008. Elevated H_2O_2 production via overexpression of a chloroplastic Cu/ZnSOD gene of lily (*Lilium* oriental hybrid 'Marco Polo') triggers ethylene synthesis in transgenic potato. Plant Cell Reports, 27 (6): 973 - 983.
- Li Gai-li, Zhang Yan-long, Niu Li-xin. 2012. Research on the effect of TDZ pulse treatment on cut lily flower of 'Sorbonne'. Northern Horticulture, (13): 170 - 173. (in Chinese)
- 李改丽, 张延龙, 牛立新. 2012. TDZ 脉冲处理对 '索邦' 百合切花保鲜效果的研究. 北方园艺, (13): 170 - 173.
- Li Jin-zhi, He Guang-yuan. 2008. Advance on preservation of cut lily flowers. Hubei Agricultural Sciences, 47 (6): 720 - 722. (in Chinese)
- 李金枝, 何光源. 2008. 百合切花保鲜的研究进展. 湖北农业科学, 47 (6): 720 - 722.
- Li Min, Geng Xing-min, Liu Jun. 2012. Effect of ABA and sucrose pretreatment on preservation of cut flower in *Lilium* Oriental 'Sorbonne'. China Forestry Science and Technology, 26 (2): 41 - 44. (in Chinese)
- 李 敏, 耿兴敏, 刘 俊. 2012. ABA 和蔗糖预处理对 '索邦' 百合切花保鲜效果影响. 林业科技开发, 26 (2): 41 - 44.
- Liu Lan, Xu Pin-san. 2007. Progress in postharvest senescence of cut lilies. Northern Horticulture, (2): 57 - 59. (in Chinese)
- 刘 岚, 徐品三. 2007. 百合切花采后衰老生理的研究进展. 北方园艺, (2): 57 - 59.
- Liu Y L, Lou Q, Xu W R, Xin Y, Bassett C, Wang Y J. 2011. Characterization of a chalcone synthase (CHS) flower-specific promoter from *Lilium* oriental 'Sorbonne'. Plant Cell Reports, 30 (12): 2187 - 2194.
- Liu Ya-li, Wang Fei, Huang Sen. 1999. Study on the ethylene release and the membrane lipid peroxidation in the different development stage of *Lilium* flower. Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica, 19 (6): 143 - 147. (in Chinese)
- 刘雅莉, 王 飞, 黄 森. 1999. 百合花朵不同发育期乙烯释放量与膜脂过氧化作用的研究. 西北植物学报, 19 (6): 143 - 147.
- Long Ya-yi, Zhang Jin-zheng, Zhang Lan-nian. 1999. The king of bulb flowers: Lily. Beijing: Jindun Press. (in Chinese)
- 龙雅宜, 张金政, 张兰年. 1999. 百合——球根花卉之王. 北京: 金盾出版社.
- Mason M R, Miller W B. 1991. Flower bud blast in easter lily is induced by ethephon and inhibited by silver thiosulfate. HortScience, 26 (9): 1165 - 1167.
- Muneto S, Itamura, H, Nakatsuka A, Ohta K. 2007. Control of 1-MCP on vase life in stock (*Matthiola incana* R. Br.) flowers. Bulletin of the Faculty of Life and Environmental Science Shimane University, 12: 11 - 14.
- Paulin A, Droillard M J, Bureau J M. 1986. Effect of a free-radical scavenger, 3,4,5-trichlorophenol, on ethylene production and on changes in lipids and membrane integrity during senescence of petals of cut carnations (*Dianthus caryophyllus*). Physiologia Plantarum, 67 (3): 465 - 471.
- Peng Xiao-li, Rao Jing-ping, Zhang Yan-long. 2007. Effect of exogenous salicylic acid on vase life of cut flowers of 'Prato' lily and related physiological influence. Acta Horticulturae Sinica, 34 (1): 189 - 192. (in Chinese)
- 彭晓丽, 饶景萍, 张延龙. 2007. 外源水杨酸对 Prato 百合切花瓶插效果的影响. 园艺学报, 34 (1): 189 - 192.
- Prince T A, Cunningham M S. 1991. Forcing characteristics of easter lily bulbs exposed to elevated-ethylene and elevated-carbon dioxide and low-oxygen atmospheres. Journal of the American Society for Horticultural Science, 116 (1): 63 - 67.
- Prisa D, Burchi G, van Doorn W G. 2012. Effects of low temperature storage and sucrose pulsing on the vase life of *Lilium* cv. Brindisi inflorescences. Postharvest Biology and Technology, 79: 39 - 46.
- Pun U K, Shimizu H, Tanase K, Ichimura K. 2005. Effect of sucrose on ethylene biosynthesis in cut spray carnation flowers. Acta Horticulturae, 669: 171 - 174.
- Pun U K, Ichimura K. 2003. Role of sugars in senescence and biosynthesis of ethylene in cut flowers. Jarq-Japan Agricultural Research Quarterly, 37 (4): 219 - 224.
- Ranwala A P, Miller W B. 2005. Effects of cold storage on postharvest leaf and flower quality of potted Oriental-, Asiatic- and LA-hybrid lily cultivars. Scientia Horticulturae, 105 (3): 383 - 392.
- Serek M, Woltering E J, Sisler E C, Frello S, Sriskandarajah S. 2006. Controlling ethylene responses in flowers at the receptor level. Biotechnology Advances, 24 (4): 368 - 381.

- Song Jun-yang, Ma Shu-shang, Zhang Ji-shu, Chang Zong-tang. 2004. Effects of 1-methylcyclopropene on some physiological indexes of cut flower of lily during postharvest. *Plant Physiology Communications*, 40 (6): 699 – 701. (in Chinese)
- 宋军阳, 马书尚, 张继澍, 常宗堂. 2004. 1-甲基环丙烯对百合采后切花某些生理指标的影响. *植物生理学通讯*, 40 (6): 699 – 701.
- Sun Wen-yi. 2009. Studies on genetic transformation of *Lilium* Asiatic ‘Pollyanna’ with ACO gene RNAi vector and rooting and transplanting [M. D. Dissertation]. Yangling: Northwest A & F University. (in Chinese)
- 孙文艺. 2009. 亚洲百合‘普利安娜’ACO基因RNAi载体的遗传转化和生根移栽的研究[硕士论文]. 杨凌: 西北农林科技大学.
- Tzeng J D, Hsu S W, Chung M C, Yeh F L, Yang C Y, Liu M C, Hsu Y F, Wang C S. 2009. Expression and regulation of two novel anther-specific genes in *Lilium longiflorum*. *Journal of Plant Physiology*, 166 (4): 417 – 427.
- van der Meulen-Muisers J J M, van Oeveren J C, van der Plas L H W, van Tuyl J M. 2001. Postharvest flower development in Asiatic hybrid lilies as related to tepal carbohydrate status. *Postharvest Biology and Technology*, 21 (2): 201 – 211.
- van der Meulen-Muisers J J M, van Oeveren J C, Jansen J, van Tuyl J M. 1999. Genetic analysis of postharvest flower longevity in Asiatic hybrid lilies. *Euphytica*, 107 (2): 149 – 157.
- van Doorn W G. 2011. The postharvest quality of cut lily flowers and potted lily plants. *Acta Horticulturae*, 900: 255 – 264.
- van Doorn W G, Stead A D. 1997. Abscission of flowers and floral parts. *Journal of Experimental Botany*, 48 (309): 821 – 837.
- Verlinden S, Garcia J J V. 2004. Sucrose loading decreases ethylene responsiveness in carnation (*Dianthus caryophyllus* cv. White Sim) petals. *Postharvest Biology and Technology*, 31 (3): 305 – 312.
- Wang Yan-chang, Li Tian-lai. 2001. Research advance in flower shedding of horticultural plants. *Acta Horticulturae Sinica*, 29 (Supplement): 613 – 618. (in Chinese)
- 王彦昌, 李天来. 2001. 园艺植物花器脱落研究进展. *园艺学报*, 29 (增刊): 613 – 618.
- Wees D. 1993. Effects of ethephon and ancymidol on plant height and flower abortion of easter lily. *Canadian Journal of Plant Science*, 73 (2): 879 – 883.
- Xu Jie-ting. 2008. Isolation of ACC oxidase gene *LLACO1* and establishment of genetic transformation acceptor system in *Lilium longiflorum* Thunb [M. D. Dissertation]. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University. (in Chinese)
- 许洁婷. 2008. 百合 *LLACO1* 基因克隆与遗传转化受体系统的建立[硕士论文]. 上海: 上海交通大学.
- Yu Qian-yuan. 2011. Research advance in chemical preservation of cut lilies. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 17 (21): 145 – 146, 187. (in Chinese)
- 余前媛. 2011. 百合切花化学保鲜研究进展综述. *安徽农学通报* (上半月刊), 17 (21): 145 – 146, 187.
- Yang Fang. 2012. Research on effects of brassinolide on delaying senescence of cut lily flower. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 40 (7): 268 – 270. (in Chinese)
- 杨 芳. 2012. 芸薹素内酯延缓百合切花衰老的生理效应研究. *江苏农业科学*, 40 (7): 268 – 270.
- Yang J, Gu H Y. 2006. Duplication and divergent evolution of the CHS and CHS-like genes in the chalcone synthase (CHS) superfamily. *Chinese Science Bulletin*, 51 (5): 505 – 50
- Yin Xue-ren, Zhang Bo, Li Xian, Chen Kun-song. 2009. Ethylene signal transduction during fruit ripening and senescence. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (1): 133 – 140. (in Chinese)
- 殷学仁, 张 波, 李 鲜, 陈昆松. 2009. 乙烯信号转导与果实成熟衰老的研究进展. *园艺学报*, 36 (1): 133 – 140.
- Zhang Bo, Li Xian, Chen Kun-song. 2007. Physiological and molecular features of lipoxygenase gene family members in ripening fruit. *Acta Horticulturae Sinica*, 34 (1): 245 – 250. (in Chinese)
- 张 波, 李 鲜, 陈昆松. 2007. 脂氧合酶基因家族成员与果实成熟衰老研究进展. *园艺学报*, 34 (1): 245 – 250.
- Zhang Jian-xin, Liu Ya-li, Meng Rui, Wang Yue-jin. 2008. Research on genetic transformation of AGO antisense gene into lily mediated by *Agrobacterium tumefaciens*. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 17 (6): 158 – 163. (in Chinese)
- 张建鑫, 刘雅莉, 孟 芮, 王跃进. 2008. 农杆菌介导的百合 ACO 反义基因遗传转化的研究. *西北农业学报*, 17 (6): 158 – 163.
- Zhao Huan-rui, Liu Ya-li, Wang Yue-jin, Xu Wei-rong. 2010. *Agrobacterium tumefaciens*-mediated transformation of AGO Gene for Asiatic lily. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 26 (18): 213 – 218. (in Chinese)
- 赵欢蕊, 刘雅莉, 王跃进, 徐伟荣. 2010. 根癌农杆菌介导 ACO 基因对亚洲百合的转化. *中国农学通报*, 26 (18): 213 – 218.