

芍药‘桃花飞雪’开花衰老期间乙烯代谢生理机制的研究

王 哲, 史国安*, 马雪情, 范丙友

(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)

摘 要: 以芍药 (*Paeonia lactiflora* Pall.) 品种‘桃花飞雪’为试材, 测定了不同发育时期花枝以及花瓣的呼吸速率、乙烯释放速率、ACC 含量、ACS 和 ACO 活性的变化。结果表明: 芍药切花花瓣的乙烯释放速率有明显的跃变峰, 整枝花乙烯释放表现为末期上升型。花瓣与花枝呼吸速率均有明显的跃变, 花瓣的跃变峰早于整枝花。花瓣的乙烯释放速率及呼吸速率均明显高于花枝, 揭示花瓣是花枝产生乙烯的主要器官, 花瓣的乙烯释放决定了花枝的开放与衰老进程。花瓣 ACS 活性与乙烯释放量的变化趋势较为一致, 说明 ACS 是影响乙烯生物合成的限制因子。

关键词: 芍药; 发育时期; 乙烯代谢; ACS 活性

中图分类号: S 682.1⁺2

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2014) 11-2268-07

The Ethylene Metabolism in Flowers of Chinese Peony ‘Taohua Feixue’ During Opening and Senescence

WANG Zhe, SHI Guo-an*, MA Xue-qing, and FAN Bing-you

(College of Agriculture, Luoyang Key Laboratory of Peony Biology, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China)

Abstract: The respiration rate, the ethylene production, the ACC content, and the ACS and ACO activities of the flowers and the petals of Chinese peony ‘Taohua Feixue’ during the different development stages were analyzed. The results showed that the flower of ‘Taohua Feixue’ belonged to the like ethylene climacteric type and the respiration climacteric type. The ethylene production of the petals had an obvious climacteric peak, while the ethylene production of the intact flower increased during later stage. It revealed that the respiration rate of the petals and the intact flower was characterized by a typical climacteric peak and the respiration rate of the petals peaked earlier. Compared to the intact flower, the ethylene production and respiration rate of the petals were higher than those of the intact flower. The results indicated that the petals were the major organ of the ethylene production, which was closely associated with the flower opening and senescence. The ACS activity was consistent with the endogenous ethylene production, which suggested that ACS was the important rate-limiting enzyme of the ethylene biosynthesis.

Key words: Chinese peony; development stage; ethylene metabolism; ACS activity

收稿日期: 2014 - 05 - 12; **修回日期:** 2014 - 09 - 11

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31372098, U1204323); 河南省自然科学基金项目 (112300410081); 河南省高等学校青年骨干教师资助计划项目 (2010GGJS-075); 河南省科技厅国际合作项目 (134300510052)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: gashi1963@163.com)

芍药 (*Paeonia lactiflora* Pall.) 具有较高的观赏价值, 是良好的切花花材, 在世界范围内得到广泛应用 (王荣华 等, 2006; Hall et al., 2007; 史国安 等, 2008; 张伟, 2010; Li et al., 2011)。但其花期集中且比较短暂, 切花也极易衰老, 严重影响了芍药的商业价值 (史国安 等, 2008)。乙烯是控制植物的成熟与衰老的重要内源激素, 切花的衰老与乙烯的大量生成密切相关 (王荣花 等, 2005)。不同芍药品种切花采后衰老特征差异较大 (李霞 等, 2007), ‘红峰’芍药开花衰老过程中花瓣乙烯释放量持续上升 (史国安 等, 2008)。近年来人们围绕切花开放衰老过程中的乙烯代谢进行了大量研究 (张微 等, 1991; 孙翠慧 等, 2012; 张琳 等, 2013)。在乙烯生成的过程中, ACC 是乙烯的合成前体, ACS 和 ACO 起着重要的调节作用 (周琳 等, 2009; Tan et al., 2012)。ACC 含量、ACS 与 ACO 活性与内源乙烯释放量的关系十分复杂 (Fugate et al., 2010)。

研究芍药开花衰老的生理机制对延长芍药花期, 提高切花瓶插品质, 具有极其重要的作用 (王荣花 等, 2005)。本研究中以‘桃花飞雪’芍药为试材, 研究其不同开放阶段整个花枝及花瓣的乙烯释放速率、呼吸速率、ACC 含量、ACS 和 ACO 活性的变化, 以期芍药采后预处理与切花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 2012—2013 年进行。试验材料‘桃花飞雪’芍药取自洛阳市河南科技大学牡丹芍药试验花圃, 清晨采收花色和大小一致、带 2~3 片复叶、长约 25 cm 的花枝, 每开花等级 [露色期 (I)、绽口期 (II)、初开期 (III)、半开期 (IV)、盛开期 (V)、始衰期 (VI)] (王荣花 等, 2005; 史国安 等, 2009) 各 15 枝, 采收后装入泡沫箱尽快运回实验室。

按枝长 20 cm 留 2 片复叶的标准进行水切, 复水 30 min。先进行花径和花枝鲜样质量的测定, 然后每等级的切花分别分为 3 组, 每组 5 枝。其中, 第 1 组称取 5 枝花的所有花瓣, 测定乙烯释放速率和呼吸速率。第 2 组 5 枝花, 测定整个花枝的乙烯释放速率和呼吸速率。第 3 组花瓣混合样, 用鲜样测定丙二醛含量和细胞膜透性。剩余花瓣液氮处理后存于 -40 °C 冰箱备用于 ACC 含量、ACS 和 ACO 活性的测定。

1.2 丙二醛和细胞膜透性测定

丙二醛含量和花瓣细胞膜相对透性测定分别采用硫代巴比妥酸和电导仪法 (赵世杰 等, 2002)。重复测定 3 次。

1.3 乙烯释放速率和呼吸速率的同步测定

将各样品分别置于集气瓶中, 密封 3 h 后采用顶空法, 抽取混合气体注入上海天美 GC-7890 II 气相色谱仪, 测定整个花枝以及花瓣的乙烯释放速率和呼吸速率 (史国安 等, 2011)。乙烯测定分析条件: Porapak Q 色谱柱, 柱长 2 m, 内径 3 mm, 进样口温度 120 °C, 检测口温度 140 °C, 柱温 60 °C, 燃气 H_2 流速 $25 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$, 载气 N_2 流速 $25 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$, 空气流速 $250 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$, FID 检测器。呼吸测定分析条件: C2000 色谱柱, 柱长 2 m, 内径 3 mm, 检测口温度 100 °C, 柱温 140 °C, 桥电流 120 mA, 载气 H_2 流速 $100 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$, TCD 检测器。

1.4 ACC含量的测定

按 Lizada 和 Yang (1979) 的方法测定 ACC 含量。取 1.5 g 左右芍药花瓣组织, 加 $5 \text{ mL } 0.2 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$

TCA, 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 °C, 12 000 r·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仪, 测定乙烯的生成量。重复测定 4 次。

1.5 ACS和ACO活性测定

ACS 活性测定参考 Fernandez 和 Yang (1992) 的方法。取 1.0 g 左右花瓣组织, 加入 6 mL 50 mmol·L⁻¹ Hepes (pH 8.5, 含有 4 mmol·L⁻¹ DTT、0.5 μmol·L⁻¹ 磷酸吡哆醛、10 mmol·L⁻¹ EDTA), 冰浴研磨匀浆, 于 4 °C, 15 000 r·min⁻¹ 条件下离心 30 min。上清液在 2 mmol·L⁻¹ Hepes 缓冲液 (pH 8.5, 含有 0.1 mmol·L⁻¹ DTT、0.2 μmol·L⁻¹ 磷酸吡哆醛) 中透析 12 h, 透析液用于测定 ACS 活性。取 1 mL 酶液, 加入 0.5 mL 60 μmol·L⁻¹ S-腺苷甲硫氨酸, 30 °C 恒温 2 h, 加入 0.2 mL 10 mmol·L⁻¹ HgCl₂ 终止反应, 加水 100 μL。取 1.5 mL 溶液到反应瓶中封口冰浴冷却, 加入 0.2 mL 5%次氯酸钠: 饱和氢氧化钠 (2:1) 溶液, 4 °C 放置 3 h, 漩涡混合振荡 5 s, 2~3 min 后再振荡 1 次。抽取 1 mL 气体测定乙烯的生成量。重复测定 4 次。

ACO 活性测定参考 Kato 和 Hyodo (1999) 的方法。取 1.0 g 左右芍药花瓣组织在 6 mL 提取液 [0.1 mol·L⁻¹ Tris-HCl 缓冲液 (pH 7.5)、10%甘油 (质量体积比)、30 mmol·L⁻¹ 抗坏血酸钠和 5%不溶性聚乙烯吡咯烷酮 (PVPP)] 中冰浴研磨成匀浆, 于 4 °C, 15 000 r·min⁻¹ 条件下离心 25 min。取 1 mL 标准反应液 [0.2 mol·L⁻¹ Tris-HCl 缓冲液 pH 7.5, 含有 20%甘油 (质量体积比)、60 mmol·L⁻¹ 抗坏血酸钠、200 μmol·L⁻¹ FeSO₄ 和 40 mmol·L⁻¹ NaHCO₃], 通过橡胶塞加入 0.5 mL 酶提取液和 1 mmol·L⁻¹ ACC 0.5 mL, 开始计算反应时间。于 25 °C 下在密封的反应瓶中反应 3 h, 然后抽取 1 mL 气体测定乙烯的生成量。重复测定 4 次。

采用 SPSS 16.0 软件对所有数据进行方差分析及相关性分析。

2 结果与分析

2.1 芍药开花衰老进程分析

芍药开花是花朵直径和花枝质量显著增加的过程。花朵直径和花枝质量分别由露色期 (I) 的 2.77 cm 和 8.78 g 提高到盛开期 (V) 的 12.01 cm 和 13.01 g, 增加了 3.34 倍和 0.45 倍 (图 1), 花朵直径和花枝鲜样质量变化显著正相关 ($R = 0.965^*$)。

图 2 所示, 伴随着芍药花的开放, 花瓣细胞膜脂过氧化产物丙二醛含量先迅速升高, 而后下降

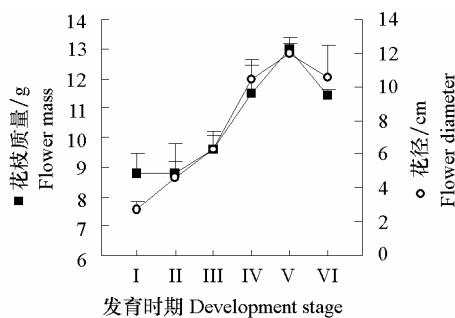


图 1 芍药花不同发育阶段花枝形态的变化

Fig. 1 Changes of morphological characteristics during opening and senescence

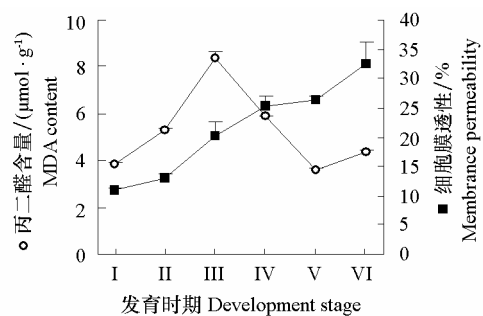


图 2 芍药花不同发育阶段花瓣细胞膜透性的变化

Fig. 2 Changes of petal membrane permeability of peony flower during opening and senescence

到初始水平, 不同发育时期丙二醛含量变化达到显著差异。同时, 花瓣细胞膜透性则呈显著持续增加。说明丙二醛的积累可能是芍药花开放和衰老的重要诱因, 细胞膜透性的增加是膜结构损伤的直接结果。

2.2 不同发育阶段呼吸速率和乙烯释放速率的变化

芍药花朵开放过程中花瓣乙烯释放速率逐渐增加, 从露色期 (I) 到初开期 (III) 处于相对较低水平, 随着花瓣的展开, 在半开期 (IV) 有明显跃升, 进入盛花期 (V) 时达到高峰, 到始衰期 (VI) 后又逐渐下降, 表明‘桃花飞雪’芍药花瓣有乙烯跃变特征 (图 3, A), 半开期到盛花期花瓣乙烯释放速率显著高于其它时期。整个花枝在绽口期乙烯释放量增加不明显, 在半开期与花瓣变化趋势一致, 有明显跃升, 之后缓慢增加。整个花枝乙烯释放速率表现为末期上升, 开花中后期显著高于前期。

‘桃花飞雪’在开花和衰老过程中, 花瓣和花枝均有明显的呼吸峰出现 (图 3, B)。芍药花瓣和整个花枝在开花前期呼吸速率变化缓慢, 花瓣初开期 (III) 至半开期 (IV) 出现峰值, 之后显著下降, 呈单峰曲线; 而花枝呼吸峰出现在盛花期 (V), 落后于花瓣, 峰值也显著低于花瓣。芍药乙烯代谢与呼吸跃变有密切关系。呼吸跃变的出现是花朵走向衰老的重要标志 (吴岚芳 等, 2002)。

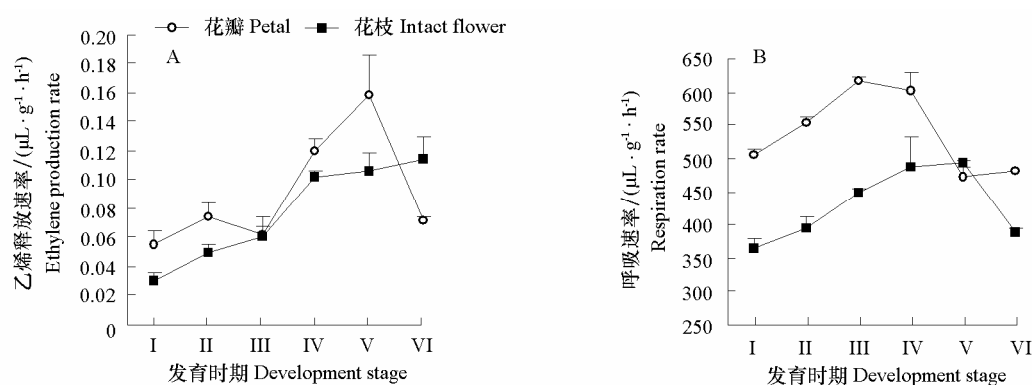


图 3 芍药乙烯释放速率 (A) 和呼吸速率 (B) 的变化

Fig. 3 Changes of ethylene production rate (A) and respiration rate (B) of peony flower during opening and senescence

2.3 不同发育阶段花瓣ACC含量及ACS、ACO活性的变化

在芍药花朵开放过程中, 不同发育阶段花瓣 ACC 含量呈现极显著差异 (图 4, A)。花瓣中 ACC 含量在露色期 (I) 处于较高水平, 之后有所下降, 在半开期 (IV) ACC 含量达到最低值, 可能是由于 ACC 大量分解, 产生乙烯所致。随着开花等级的增大, 盛花期 (V) ACC 含量迅速增多, 达到最大值, 花瓣大量生成乙烯, 促进其衰老。始衰期 (VI) 时 ACC 含量又有所下降。

在芍药开花前期花瓣 ACS 活性比较稳定, 随着花朵的开放, 酶活性不断升高, 盛花期 (V) 达到峰值, 显著高于开花前期, 始衰期 (VI) 由于机体代谢减弱, 酶活性又开始降低 (图 4, B)。芍药花瓣 ACO 活性在初开期有所下降, 继而乙烯生成量同步降低, 半开期 (IV) 到始衰期 (VI) ACO 活性显著升高。花瓣 ACS 活性变化趋势与乙烯释放速率变化趋势基本一致 ($R = 0.8100^*$)。

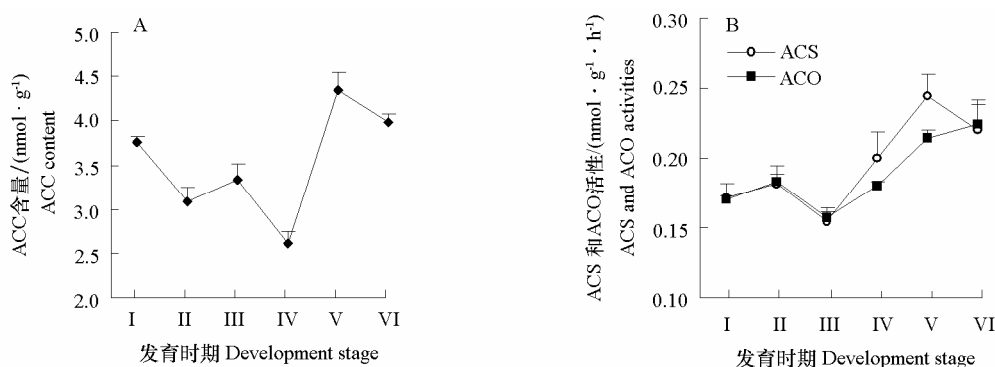


图4 芍药花瓣ACC含量(A)和ACS与ACO活性(B)的变化

Fig. 4 Changes of ACC content (A), ACS and ACO activities (B) of peony petal during opening and senescence

3 讨论

芍药开花和衰老过程花径与花枝鲜样质量变化成显著地正相关 ($R = 0.965^*$), 细胞膜透性的增加可能是花瓣吸水进行扩张生长的基础(史国安 等, 2009)。乙烯促进植物果实成熟、衰老与脱落, 还可以影响色素变化、花芽诱导等生理过程(Yang et al., 1984; Abeles et al., 1992; Shahri & Tahir, 2014), 这种作用是通过乙烯的生成量的增加和敏感性的提高而实现的, 而且乙烯的产生对呼吸作用也有很大影响(王荣花 等, 2005; 周琳 等, 2009)。参照果实成熟过程中是否有呼吸跃变将果实分为跃变型果实和非跃变型果实(Adams, 1979; Paul, 2012)。高俊平等(1997)根据切花衰老时乙烯生成速率跃变与否及呼吸跃变等的大量研究成果将花划分为乙烯跃变型, 非乙烯跃变型和末期上升型3种。植物本身产生的乙烯诱导花的开放和衰老, 即当植物本身产生的微量乙烯达到或超过阈值时, 会诱导大量乙烯生成, 进而启动呼吸跃变和整个成熟衰老进程(蔡蕾 等, 2002; 高俊平, 2002)。由本试验结果可以看出, 在‘桃花飞雪’芍药花的开放和衰老过程中, 花瓣乙烯释放速率变化整体上呈现出先上升后下降的跃变特征, 也有明显的呼吸峰出现, 为典型呼吸跃变型花卉, 乙烯释放速率亦呈现跃变特征。整枝花的乙烯生成速率与花瓣的变化规律差异较大, 且明显低于花瓣的乙烯释放速率, 可能与整枝花的不同器官的性质差异有关。并且花瓣与整枝花相比较, 花瓣组织的乙烯释放速率及呼吸速率都明显高于整枝花, 表明完整花朵的乙烯主要来源于花瓣, 花瓣是花枝产生乙烯的主要器官, 这与高俊平等(1997)和史国安等(2010)的研究结果一致。‘桃花飞雪’花瓣乙烯释放速率的快速升高可以诱导呼吸跃变, 进而启动整个开花衰老过程。其结果类似于徐良雄等(2003)和史国安等(2011)对切花开放和衰老生理的研究, 这说明芍药切花品种‘桃花飞雪’花发育和衰老与乙烯之间的关系是复杂的。

乙烯生物合成的调节依赖于ACC的含量及组织转化ACC释放乙烯的能力(Abeles et al., 1992; Serek et al., 2006; Shahri & Tahir, 2011)。对‘桃花飞雪’芍药ACC含量研究发现, 在开花早期ACC含量先减少后增加的变化趋势, 与乙烯生成量先增加后减少的趋势相反, 可能是由于ACC分解产生乙烯, 从而导致ACC含量减少, 乙烯生成量增加。乙烯释放量的变化与ACS活性的变化趋势一致, 说明ACS是乙烯生物合成途径中的重要限速酶。

综上所述, 芍药花瓣释放的乙烯决定了整枝花的开放与衰老进程。推测通过抑制乙烯代谢可以达到延缓切花衰老的目的。而芍药‘桃花飞雪’开花衰老期间, 花瓣的扩张生长、ACC合成酶与ACC氧化酶基因表达特征以及乙烯信号传递的生理机制值得进一步探讨。

References

- Abeles F B, Morgan P W, Saltveit M E. 1992. Ethylene in plant biology. San Diego: Academic Press: 16.
- Adams D O, Yang S F. 1979. Ethylene biosynthesis: Identification of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene. PNAS, 76 (1): 170 - 174.
- 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.
- Fernandez-Maculet J C, Yang S F. 1992. Extraction and partial characterization of the ethylene-forming enzyme from apple fruit. Plant Physiology, 99 (2): 751 - 754.
- Fugate K K, Suttle J C, Campbell L G. 2010. Ethylene production and ethylene effects on respiration rate of postharvest sugarbeet roots. Postharvest Biology and Technology, 56 (1): 71 - 76.
- Gao Jun-ping. 2002. Postharvest physiology and technology of ornamental plants. Beijing: China Agricultural University Press. (in Chinese)
- 高俊平. 2002. 观赏植物采后生理与技术. 北京: 中国农业大学出版社.
- 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.
- Hall A J, Catley J L, Walton E F. 2007. The effect of forcing temperature on peony shoot and flower development. Scientia Horticulturae, 113 (2): 188 - 195.
- Kato M, Hyodo H. 1999. Purification and characterization of ACC oxidase and increase in its activity during ripening of pear fruit. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 68: 551 - 557.
- Lizada C, Yang S F. 1979. A simple and sensitive assay for 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. Analytical Biochemistry, 100 (1): 140 - 145.
- Li L, Cheng F Y, Zhang Q X. 2011. Microsatellite markers for the Chinese herbaceous peony *Paeonia lactiflora* (Paeoniaceae). American Journal of Botany, 98 (2): 16 - 18.
- Li Xia, Zhang Yu-gang, Zheng Guo-sheng, Li Rui-mei, Guo Shao-xia. 2007. Studies on the senescence process and membrane-lipid peroxidation of cut peony flowers during the vase-holding. Acta Horticulturae Sinica, 34 (6): 1491 - 1496. (in Chinese)
- 李 霞, 张玉刚, 郑国生, 李瑞梅, 郭绍霞. 2007. 芍药切花瓶插期衰老进程及膜脂过氧化研究. 园艺学报, 34 (6): 1491 - 1496.
- Paul V, Pandey R, Srivastava G C. 2012. The fading distinctions between classical patterns of ripening in climacteric and non-climacteric fruit and ubiquity of ethylene - An overview. Journal of Food Science and Technology, 49 (1): 1 - 21.
- 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.
- Shahri W, Tahir I. 2011. Flower senescence-strategies and some associated events. The Botanical Review, 77: 152 - 184.
- Shahri W, Tahir I. 2014. Flower senescence: Some molecular aspects. Planta, 239: 277 - 297.
- Shi Guo-an, Guo Xiang-feng, Kong Xiang-sheng, Zhang Guo-hai, Bao Man-zhu. 2011. Respiration rate and endogenous hormone levels in relation to the flower development of tree peonies. Acta Horticulturae Sinica, 38 (2): 303 - 310. (in Chinese)
- 史国安, 郭香凤, 孔祥生, 张国海, 包满珠. 2011. 牡丹呼吸速率和内源激素含量变化与开花衰老的关系. 园艺学报, 38 (2): 303 - 310.
- 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.
- Shi Guo-an, Guo Xiang-feng, Zhang Guo-hai, Bao Man-zhu. 2008. Physiological changes during florescence and flower senescence of Chinese peony. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 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.
- Sun Cui-hui, Liu Dao-feng, Zhang Shuai, Li Na, Ma Nan, Xue Jing-qi, Gao Jun-ping. 2012. Isolation of *RhTRE1* and its expression in response to ethylene during flower opening of roses. Acta Horticulturae Sinica, 39 (10): 1975 - 1982. (in Chinese)
- 孙翠慧, 刘道凤, 张 帅, 李 娜, 马 男, 薛璟祺, 高俊平. 2012. 月季*RhTRE1*的克隆及其乙烯响应特性分析. 园艺学报, 39 (10): 1975 - 1982.
- Tan C K, Ali Z M, Zainal Z. 2012. Changes in ethylene production, carboxylase activity and antioxidant status in pepper fruits during ripening. Scientia Horticulturae, 142: 23 - 31.
- 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.
- Wang Rong-hua, Zhao Hai-jun, Pang Ran-qi, Li Jia-rui. 2006. Effect of low temperature storage on senescence physiology of the Chinese herbaceous peony flowers. Journal of Northwest Science-Technology University of Agriculture and Forestry: Natural Science Edition, 34 (9): 55 - 59. (in Chinese)
- 王荣花, 赵海军, 庞冉琦, 李嘉瑞. 2006. 低温贮藏对芍药切花衰老生理的影响. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 34 (9): 55 - 59.
- Wu Lan-fang, Huang Mian-jia, Cai Shi-ying. 2002. Regulation of respiration of two species of tropical cut flowers during senescence. Chinese Journal of Tropical Crops, 23 (1): 40 - 45. (in Chinese)
- 吴岚芳, 黄绵佳, 蔡世英. 2002. 两种热带切花衰老过程中呼吸代谢的调控. 热带作物学报, 23 (1): 40 - 45.
- Xu Liang-xiong, Li Ling, Peng Yong-hong. 2003. A review of the function of ethylene in the senescence of cut flower. Subtropical Plant Science, 32 (4): 65 - 71. (in Chinese)
- 徐良雄, 李 玲, 彭永宏. 2003. 乙烯在切花衰老中的作用. 亚热带植物科学, 32 (4): 65 - 71.
- Yang S F, Hoffman N E. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. Annual Review of Plant Physiology, 35 (1): 155 - 189.
- Zhang Lin, Xia Yi-ping, Du Fang, Wu Yun, Ma Yi-di. 2013. Research advance in relationship between ethylene and vase life of cut lily flowers. Acta Horticulturae Sinica, 40 (9): 1826 - 1836. (in Chinese)
- 张 琳, 夏宜平, 杜 方, 吴 昀, 马怡迪. 2013. 乙烯与百合切花瓶插寿命的关系研究进展. 园艺学报, 40 (9): 1826 - 1836.
- Zhang Wei. 2010. The pattern of endogenous ethylene production of cut peony flowers and its responses to ethylene inhibitor during postharvest senescence. Shandong: Qingdao Agricultural University. (in Chinese)
- 张 伟. 2010. 芍药切花采后乙烯代谢特征及其对乙烯抑制剂的响应. 山东: 青岛农业大学.
- Zhang Wei, Zhang Hui, Gu Zhu-ping. 1991. Study on the senescence reason of nine kinds of flowers. Journal of Integrative Plant Biology, 33 (6): 429 - 436. (in Chinese)
- 张 微, 张 慧, 谷祝平. 1991. 九种花衰老原因的研究. 植物学报, 33 (6): 429 - 436.
- Zhao Shi-jie, Shi Guo-an, Dong Xin-chun. 2002. Guide of plant physiological experiment. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press. (in Chinese)
- 赵世杰, 史国安, 董新纯. 2002. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业科学技术出版社.
- 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 'Luoyanghong' 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’牡丹切花开放和衰老进程及内源乙烯生物合成的影响. 园艺学报, 36 (2): 239 - 244.