

外源赤霉素和多效唑对芍药冬季鳞芽发育的影响

吕梦雯¹, 徐金光², 杜杰¹, 杲承荣³, 卢洁³, 张青侠¹, 王桐霖¹, 孙霞^{1,*}

¹山东农业大学园艺科学与工程学院/作物生物学国家重点实验室, 山东泰安271018

²山东省林业科学研究院, 济南250014

³山东省林木种苗和花卉站, 济南250014

摘要: 以目前芍药(*Paeonia lactiflora*)主栽品种‘紫凤羽’为供试材料, 在冬季用300 mg·L⁻¹赤霉素(GA₃)及其延缓剂多效唑(PP₃₃₃)进行灌根处理, 待对照组进入蕾期对PP₃₃₃处理组施以300 mg·L⁻¹ GA₃作解除处理, 每隔10 d对各处理组鳞芽取样, 测定其超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性以及丙二醛(MDA)、可溶性蛋白、可溶性糖、内源玉米素(ZT)、赤霉素(GA₃)、脱落酸(ABA)、吲哚乙酸(IAA)、乙烯(ETH)、多胺等的含量, 采用石蜡切片对鳞芽发育状态进行观察, 对各处理组鳞芽出土日期、出芽率、成花率、花期及株高进行观察统计。结果表明: 外源GA₃会加快抗氧化酶活性变化速度, 降低MDA含量, 提高可溶性糖及可溶性蛋白的积累及利用, 促进亚精胺(Spd)积累, 在鳞芽发育初期提高了内源GA₃及ZT含量, 在后期降低了其含量, 内源IAA、ABA、ETH的含量也呈降低趋势, 缩短了花瓣原基(petal primordium)分化期, 促进了鳞芽发育进程, 而PP₃₃₃与之相反, 延长了花瓣原基分化期, 抑制鳞芽发育; 试验数据显示高浓度GA₃、ZT利于鳞芽发育启动, 低浓度GA₃、ZT、IAA、ABA、ETH利于启动后的发育进程, 且内源多胺调控芍药鳞芽发育时, 其中Spd起主导作用。本文旨在为芍药花期调控提供参考依据, 以期根据市场需求制定芍药花期的综合调控方案。

关键词: 芍药; 鳞芽; 激素; 多胺; 抗氧化酶

芍药(*Paeonia lactiflora*)为芍药科芍药属芍药组多年生宿根草本植物, 是我国传统名花, 素有“花相”之称, 花姿绰约, 花色、花型丰富, 观赏价值高(秦魁杰2004), 在药用、园林及盆栽观赏等方面广泛应用, 近年来用作鲜切花, 在国内外花卉市场上成为关注热点(孟凡聪和刘燕2005), 但芍药独特的地下鳞芽发育进程限制了其花期的人为调控。目前对芍药的研究主要集中在芍药分类起源、栽培管理、繁殖育种、引种、细胞分子生物学等方面(李静和郭绍霞2011), 对芍药鳞芽发育的研究少见报道(吕长平等2009; 成明亮2008)。

芍药芽为地下混和鳞芽, 需在地下生长3年方可成为母代鳞芽出土萌发, 具休眠特性(成仿云2006), 休眠期鳞芽发育非常缓慢, 在冬季需达一定低温量才可打破休眠。有研究显示赤霉素(gibberellin, GA₃)可完全或部分代替低温解除或辅助解除休眠, 促进花芽发育(吕长平等2009; 孟凡聪和刘燕2005)。多效唑(paclobutrazol, PP₃₃₃)通过抑制GA₃生物合成过程(由贝壳杉烯氧化为异贝壳杉烯醇的三步氧化作用过程)中氧化酶的活性, 进而抑制植物体内GA₃的合成(张红娜等2016), 因此, 深入研究芍药鳞芽发育进程及GA₃对芍药冬季鳞芽发育的作用, 可进一步应用于花期调控, 满足市场需求。

本文旨在确定GA₃及其延缓剂PP₃₃₃对芍药‘紫凤羽’冬季鳞芽发育的作用, 初步了解其作用机理, 以期芍药生产中花期的调控提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料选择与处理

试验于2014年10月~2017年6月在山东农业大学园艺试验站芍药基地、园艺中心试验室及生命科学院试验中心实施完成。以分株后三年生的芍药(*Paeonia lactiflora* Pall.) ‘紫凤羽’作为供试材料, 于2014年10月中旬常规埋根栽植, 生长适应两年后, 选择健康无病虫害、长势旺盛一致的植株, 每墩留取5个芽以上, 于2016年11月1日, 将‘紫凤羽’分设3个处理组(300 mg·L⁻¹ GA₃处理、300 mg·L⁻¹ PP₃₃₃处理、清水对照处理)进行灌根埋根栽植, 栽植深度40 cm左右。

当对照组进入蕾期时对PP₃₃₃处理组分两批, 浇灌300 mg·L⁻¹ GA₃作解除处理, 间隔10 d, 分别于2017年4月10日(解除处理1组)、2017年4月20日(解

收稿 2017-12-26 修定 2018-03-20

资助 国家自然科学基金(31670663)和山东省农业良种工程林木良种选育项目子课题(2130106)。

* 通讯作者(sunxia65@sina.com)。

除处理2组)进行(2017年3月31日及4月30日所对应的PP₃₃₃处理组分别为未解除处理1组、未解除处理2组),每个处理组设3个重复小区,每小区栽植20墩,株行距80 cm×80 cm,相邻两个小区之间埋设深度为60 cm的纤维增强树脂基复合材料(fiber reinforced plastic, FRP)隔离板,于2016年11月1日起每隔10 d对鳞芽进行随机取样,重复3次,测定各项指标。

1.2 内含指标的测定

1.2.1 酶活性及MDA含量的测定

超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)活性及丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量的测定参照苍晶和赵会杰(2013)的方法。

1.2.2 可溶性蛋白及可溶性糖含量的测定

可溶性蛋白、可溶性糖含量测定分别采用考马斯亮蓝法、蒽酮比色法(余前媛2014; 苍晶和赵会杰2013)。

1.2.3 激素的测定

(1)乙烯(ethylene, ETH)含量的测定: 采用日本岛津公司的GC系列气相色谱仪(GC-2014C), 外标法(刘志勇等2006)测定乙烯含量。

(2) GA₃、脱落酸(abscisic acid, ABA)、吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)、玉米素(zeatin, ZT)含量的测定: 采用高效液相色谱方法(张玉琼等2013)测定GA₃、ABA、IAA、ZT含量, 仪器为Water 2487高效液相色谱仪, 选用Novapak C18 (250 mm×4.6 mm, 5 μm)色谱柱, 标准品为Sigma产品。

1.2.4 多胺含量的测定

参照刘俊等(2002)的方法测定亚精胺(spermidine, Spd)、腐胺(putrescine, Put)、精胺(spermin, Spm)含量, 采用Water 2487高效液相色谱仪, 色谱柱为Novapak C18柱(250 mm×4.6 mm, 5 μm), 标准品为Solarbio产品。

1.3 ‘紫凤羽’鳞芽发育状态及进程的观察

进行GA₃及PP₃₃₃灌根处理后, 每隔10 d对各处理组鳞芽取样, 将鳞芽外部鳞片剥除, 制做石蜡切片(成明亮2008), 观察拍照, 确定其发育状态, 同时对各处理组观察记录: 出土日期以各处理组第一株鳞芽出土时间为准; 出芽率为出土芽数占原始芽数(5个)的百分比; 花期指各处理组第一朵花开放至最后一朵花凋谢之间的天数; 成花率为开花芽数占总芽数的百分比; 株高以茎与地面相交点至植株最高点的距离为准。

1.4 数据分析

采用Microsoft Excel软件处理数据并制图, 采用SPSS Statistics V 19.0软件对数据进行显著性检验。

2 实验结果

2.1 外源GA₃和PP₃₃₃处理对‘紫凤羽’鳞芽出土日期及成花的影响

由表1可知, GA₃处理组出土日期和花期比对照组分别提前37和8 d, 而PP₃₃₃处理组未出土; 对照组出芽率比GA₃处理组低19%, 株高比GA₃处理组高20.05 cm。PP₃₃₃处理组作解除处理后, 均可出土, 长出茎叶, 解除处理1组可正常开花, 出芽率比对照组高25%, 但成花率是对照组的22.4%, 株高比对照组矮39.85 cm; 解除处理2组未开花, 出芽率比对照组高22%, 株高只为对照组的9.4%, 差异明显。结果表明, 外源GA₃促进鳞芽发育、提前花期、提高茎生长速度, 但会抑制茎长度, PP₃₃₃抑制鳞芽发育, 无法出土, 在进行解除处理后鳞芽出芽率会增高, 进一步说明GA₃在芍药鳞芽发育过程中是必需的, 且在一定时间内, 解除PP₃₃₃的抑制作用, 可使植株正常开花, 具体施用时间与浓度等有待进一步优化探讨。

表1 各处理组鳞芽出土后情况

Table 1 Investigation of each treatment group while bulbils were unearthed

处理	出土日期	出芽率/%	成花率/%	花期	株高/cm
对照	2017-03-21	150±10	74.7±7.2	2017-05-01~05-08	72.05±3.23
300 mg·L ⁻¹ GA ₃	2017-02-12	169±9	70.8±7.0	2017-04-23~05-03	52.00±2.88
300 mg·L ⁻¹ PP ₃₃₃	未出土	—	—	—	—
解除处理1组	2017-04-22	175±9	16.7±1.2	2017-05-20~05-26	32.20±2.25
解除处理2组	2017-04-30	172±8	—	—	6.75±0.89

2.2 外源GA₃和PP₃₃₃处理对‘紫凤羽’鳞芽发育进程的影响

芍药‘紫凤羽’鳞芽发育分为6个时期: 苞片原基分化期、萼片原基(sepal primordium)分化期、花瓣原基分化期、雄蕊原基(stamen primordium)分化期、雌蕊原基(pistil primordium)分化期、雄蕊瓣化期(成明亮2008)。由图1可知, GA₃处理组花瓣原基分化期明显缩短, 雄蕊原基分化期延长, 发育进程整体向前推进; PP₃₃₃处理组在4月30日前维持在花瓣原基分化期, 在解除处理后提前进入雄蕊原基分化期, 且茎叶发育。推测外源GA₃主要通过缩短花瓣原基分化期来推动鳞芽发育, 进一步影响花期。

2.3 外源GA₃和PP₃₃₃处理对‘紫凤羽’鳞芽抗氧化酶活性及MDA含量的影响

由图2-A可知, SOD活性整体呈下降趋势, 对照组在花瓣原基分化期上升达到峰值, 随后下降至33%, 之后较稳定, 在雄蕊原基分化期提高至

59%, 随后下降, 在雌蕊原基分化期接近于0; PP₃₃₃处理组在花瓣原基分化初期达峰值, 随后下降至62%, 之后较稳定, 但在后期升高后又下降, 接近于0; GA₃处理组在花瓣原基分化期呈下降趋势且低于其他两组, 在雄、雌蕊原基分化期均先升后降, 差异明显。解除处理1、2组及未解除处理2组相较于未解除处理1组SOD活性都明显上升, 且未解除处理2组上升幅度较大, 差异明显(图3-A)。由此推测, SOD活性的升高有利于除雌蕊原基分化期外各阶段的启动, 但低活性利于后续发育, 外源GA₃会使SOD活性提前下降, 利于鳞芽发育, 加速进程; PP₃₃₃处理组使SOD活性水平高于其他两组, 抑制鳞芽发育。

由图2-B可知, 对照组POD活性在花瓣原基分化期先升后降, 最后趋于稳定; GA₃处理组在雄、雌蕊原基分化期均先升后降, 雌蕊原基瓣化期又上升到峰值; 而PP₃₃₃处理组在花瓣原基分化初期较平稳, 后期有3次较大起伏, 差异明显。据图3-B,

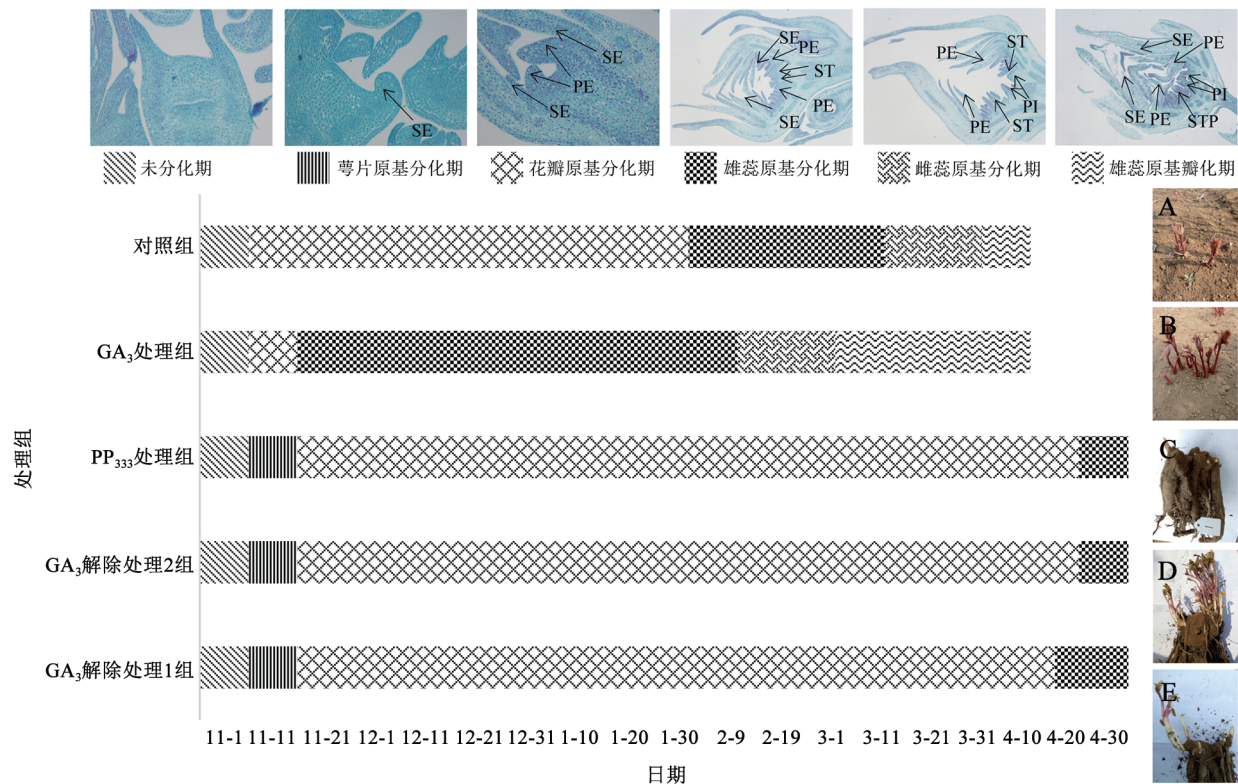


图1 各处理组鳞芽发育进程

Fig.1 Development process of bulbilis in each treatment group

A: 2017年4月20日对照组; B: 2017年4月20日GA₃处理组; C: 2017年4月30日PP₃₃₃处理组; D: 解除处理1组; E: 解除处理2组。SE: 萼片原基; PE: 花瓣原基; ST: 雄蕊原基; PI: 雌蕊原基; STP: 瓣化雄蕊(stamen petaloidy)。

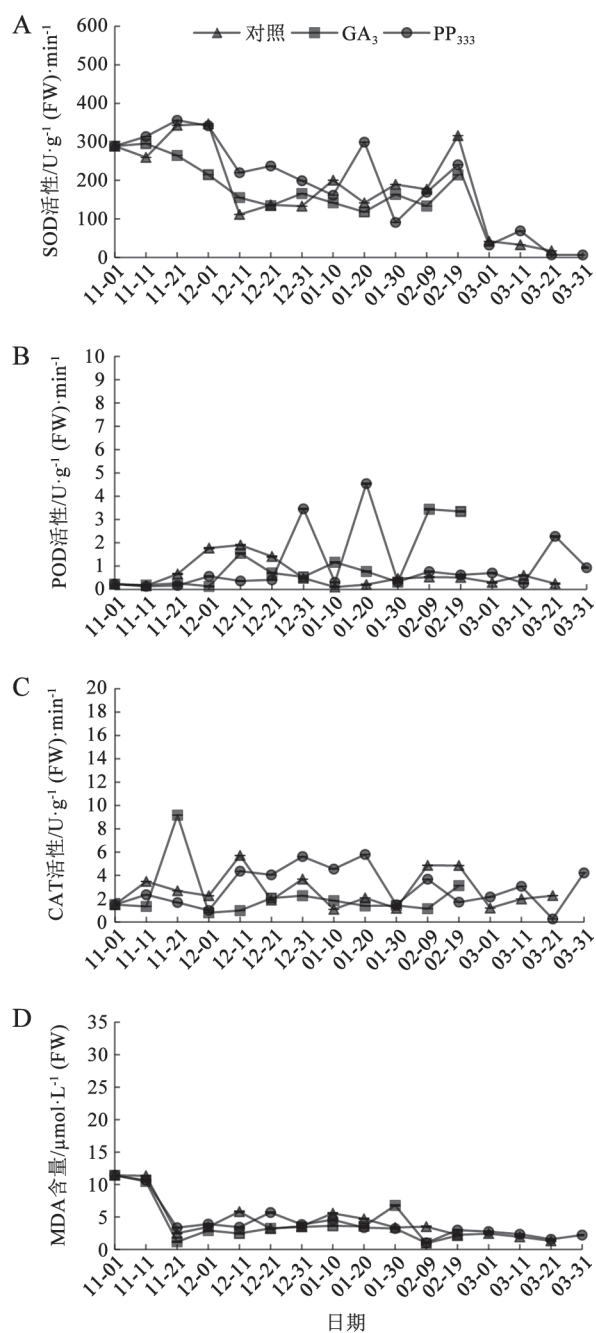


图2 外源GA₃及PP₃₃₃处理对‘紫凤羽’鳞芽发育过程中SOD、POD、CAT活性及MDA含量的影响

Fig.2 Effects of exogenous GA₃ and PP₃₃₃ on activities of SOD, POD and CAT, and content of MDA in 'Zifengyu' during development of bulbils

解除处理1、2组及未解除处理2组分别为未解除处理1组的7.32、1.87、1.67倍, 差异明显。结果表明, POD活性的升高利于鳞芽发育的启动, GA₃处理提高各阶段起始时期POD活性, 同时加快POD

活性的变化, 加速发育进程, PP₃₃₃处理抑制了POD活性, 延迟其升高时间, 延长了花瓣原基分化期。

根据图2-C, GA₃处理组CAT活性在花瓣原基分化初期达峰值, 后下降至9%, 在雄蕊原基分化期较稳定, 雌蕊原基分化初期上升至34%; PP₃₃₃处理组CAT活性先上升后趋于稳定; 对照组在花瓣原基分化初期达到峰值, 在雄蕊原基分化期先升后降, 之后的阶段都较稳定, 差异明显。由图3-C可知, 解除处理1、2组及未解除处理2组中CAT活性都上升, 但后者幅度最大, 为未解除处理2组的6.3倍, 差异明显。由此推测, CAT活性的升高利于花瓣原基分化期、雄蕊原基分化期的起始, 外源GA₃会使花瓣原基分化期CAT活性迅速升高, 并迅速下降, 加快其发育, PP₃₃₃则会使CAT活性在花瓣原基分化初期处于较低水平, 不利于其发育。

在3个处理组中MDA含量都先下降后趋于稳定, GA₃处理组MDA含量在花瓣原基分化期略低于其他两组, 差异明显(图2-D)。解除处理1、2组及未解除处理2组MDA含量都上升, 且解除处理组变化幅度较大, 差异明显(图3-D)。结果表明, 在鳞芽发育启动时MDA含量会升高, 但随着发育的进行而降低, 外源GA₃可使MDA含量下降, 利于发育。

2.4 外源GA₃和PP₃₃₃处理对‘紫凤羽’鳞芽可溶性蛋白及可溶性糖含量的影响

由图4-A可知, 可溶性蛋白含量变化整体呈上升趋势, GA₃处理组在花瓣原基分化期呈下降趋势, 在雄蕊原基分化期达到峰值, 后下降至28%, 在雌蕊原基分化期迅速提高至91%, 之后保持稳定; 对照组在花瓣原基分化初期上升, 后下降趋于稳定, 在雄蕊原基分化期先升后降, 在雌蕊原基分化期呈上升趋势; PP₃₃₃处理组存在峰值, 且高于其他两组, 差异明显。由图5-A可知, 解除处理组及未解除处理2组可溶性蛋白含量大幅度下降, 差异明显。结果表明, 可溶性蛋白在鳞芽发育时会大量积累, 同时也在不断消耗, 外源GA₃加速了可溶性蛋白的合成及利用, PP₃₃₃则延缓其鳞芽发育进程, 抑制可溶性蛋白的利用。

根据图4-B, GA₃处理组花瓣原基分化期可溶性糖含量达最大值, 后下降, 在其他时期都较稳定, 且明显低于其他两组; 对照组在花瓣原基分化期先上升达到峰值, 而后下降, 在雄蕊原基分化期上

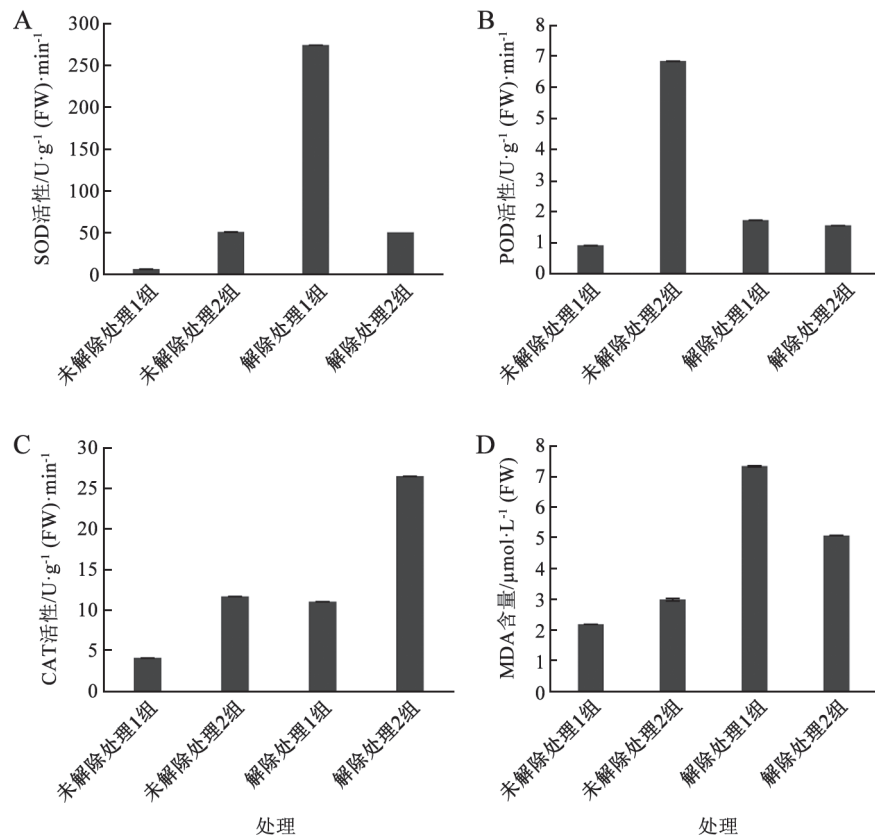


图3 外源GA₃解除处理对‘紫凤羽’鳞芽SOD、POD、CAT活性及MDA含量的影响

Fig.3 Effect of exogenous GA₃ on activities of SOD, POD and CAT, and content of MDA in bulbils of ‘Zifengyu’

升至90%，后下降趋于稳定；PP₃₃₃处理组先升后降至49.6%，高于其他两组，差异明显，其他时期差距不大。解除处理1组可溶性糖相较于未解除处理1组含量较低，而解除处理2组和未解除处理2组可溶性糖含量分别为未解除处理1组的1.07和1.23倍，差异明显(图5-B)。由此推测，可溶性糖是鳞芽发育的营养基础，发育过程会消耗可溶性糖，外源GA₃加速鳞芽发育进程，因此加快了可溶性糖的合成及消耗速度。

2.5 外源GA₃和PP₃₃₃处理对‘紫凤羽’鳞芽内源多胺含量的影响

由图6-A可知，GA₃处理组在花瓣原基分化期Spd达到峰值，高于其他两组，在雄蕊原基分化期下降到1%，在进入雌蕊原基分化期前略有上升；对照组在未分化期Spd含量达峰值，在花瓣原基分化期下降为5%，雄蕊原基分化初期上升至52%；而PP₃₃₃处理组相较于未分化期，花瓣原基分化初期下降至26%，随后略有起伏，差异明显。由图7-A可

知，解除处理1、2组及未解除处理2组Spd含量分别为未解除处理1组的4.13、1.3、1.49倍，差异明显。由此推测，Spd含量的提高有利于鳞芽发育的启动，但在发育过程中含量较低，外源GA₃在花瓣原基分化期提高其积累量，促进鳞芽发育启动，且可使其快速下降，利于鳞芽发育。

GA₃处理组Put含量变化在花瓣原基分化期上升到3.33倍，而后下降至6%，且保持稳定；PP₃₃₃处理组在花瓣原基分化初期下降到29%，后期上升至94%，随后下降，其他时期变化不大；对照组花瓣原基分化后期Put含量下降至7%，在雄蕊原基分化初期上升至1.48倍，高于其他两组，差异明显(图6-B)。由图7-B可知，解除处理1、2组Put含量低于未解除处理1组，而未解除处理2组含量最高，差异明显。结果表明，Put也与鳞芽发育的启动有关，外源GA₃会使Put积累，促进鳞芽启动，缩短花瓣原基分化期时间。

Spm在对照组、GA₃处理组的花瓣原基分化

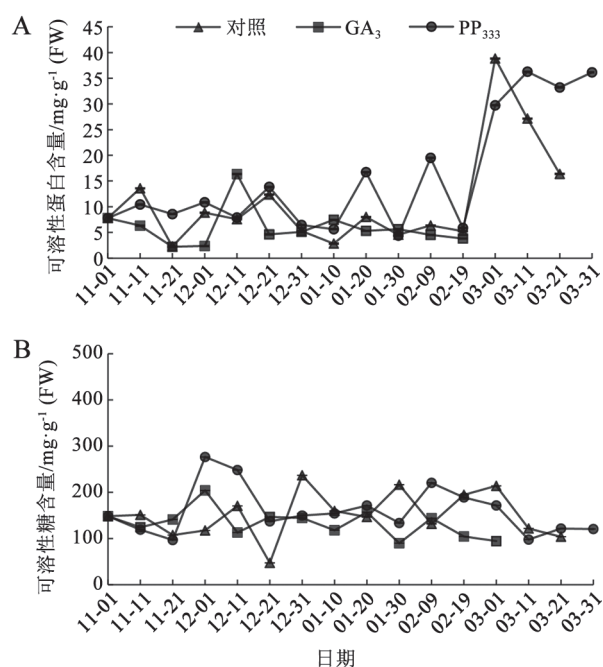


图4 外源GA₃及PP₃₃₃处理对‘紫凤羽’鳞芽发育过程中可溶性蛋白及可溶性糖含量的影响

Fig.4 Effects of exogenous GA₃ and PP₃₃₃ on contents of soluble protein and soluble sugar in 'Zifengyu' during development of bulbils

初期略有升高, 高于PP₃₃₃处理组, 差异明显, 其他时期3个处理组差距不明显, 且较平稳(图6-C)。解除处理1、2组及未解除处理2组分别为未解除处理1组的33.9%、151%、261%, 差异明显(图7-C)。由此推测, Spm含量的升高也与鳞芽发育的启动有关, 但在发育过程中保持低浓度, 且较稳定。

2.6 外源GA₃和PP₃₃₃处理对‘紫凤羽’鳞芽内源激素含量的影响

分析图8-A可知, 对照组及GA₃处理组ZT含量在花瓣原基分化初期上升至峰值, 后分别下降至0.2%和27%, 差异明显; PP₃₃₃处理组ZT含量在花瓣原基分化后期存在两个峰值, 其余时期与其他两组差距不大。解除处理组ZT含量明显低于未解除处理组, 未解除处理2组为未解除处理1组的1.64倍, 差异明显(图9-A)。由此推测, ZT含量升高会促进鳞芽发育的启动, 但在发育过程中低浓度的ZT有利于鳞芽的发育, 外源GA₃会促进ZT含量的增加, 而PP₃₃₃抑制了GA₃合成, 同时使ZT的积累受到抑制。

由图8-B可知, GA₃处理组GA₃含量在雄蕊原基分化初期下降至未分化期的8%, 之后略有上升, 保持平稳, 但低于其他两组; 对照组与GA₃处理组变化趋势一致, 但下降趋势较小, 且水平一直高于GA₃处理组, 雄蕊原基分化期下降到23%; PP₃₃₃处理组水平高于其他两组, 差异明显。根据图9-B, 解除处理组GA₃含量明显低于未解除处理组, 未解除处理2组略高于未解除处理1组, 差异明显。由此判断, 高浓度的GA₃有利于鳞芽发育的启动, 但在发育过程中低浓度GA₃利于鳞芽发育。

IAA含量初期明显下降, 而后维持稳定, PP₃₃₃处理组后期起伏较多, GA₃处理组在雄蕊原基分化末期上升至最大值, 而后接近于0; 对照组在雄蕊原基分化期也上升至最大值, 在雌蕊原基分化期下降接近于0, 在后期呈先升后降的趋势, 差异明显(图8-C)。由图9-C可知, 解除处理1、2组及未解

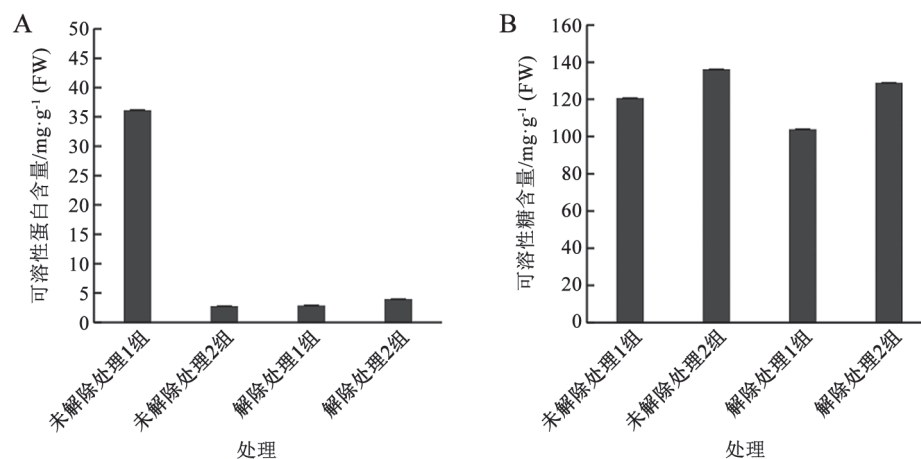


图5 外源GA₃解除处理对‘紫凤羽’鳞芽可溶性蛋白及可溶性糖含量的影响

Fig.5 Effect of exogenous GA₃ on contents of soluble protein and soluble sugar in bulbils of 'Zifengyu'

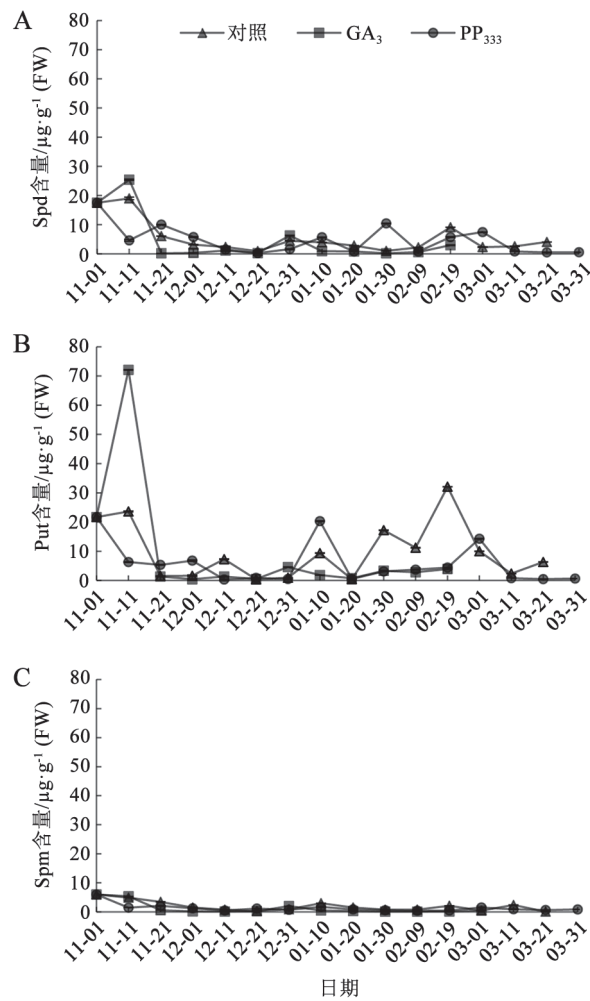


图6 外源GA₃及PP₃₃₃处理对‘紫凤羽’鳞芽发育过程中Spd、Put、Spm含量的影响

Fig.6 Effects of exogenous GA₃ and PP₃₃₃ in contents of Spd, Put and Spm in ‘Zifengyu’ during development of bulbils

除处理2组分别为未解除处理1组的4.5%、72%、3.3%，差异明显。由此推测低浓度的IAA利于鳞芽发育，但在雄蕊原基分化期IAA含量会升高，因而此阶段时间延长，外源GA₃处理会使IAA含量一直保持在低水平，且低于其他两组。

GA₃处理组ABA含量低于其他两组且保持平稳；PP₃₃₃处理组在花瓣原基分化期上升至最大值，高于其他两组，之后略有起伏；对照组在花瓣原基分化初期高于其他两组，在雄蕊原基分化期达到1.26倍，差异明显，后期与GA₃处理组差距不明显(图8-D)。解除处理1、2组及未解除处理2组ABA含量分别为未解除处理1组的14.5%、386%、589%，差异明显(图9-D)。结果说明，ABA抑制鳞芽发育，外源GA₃降低ABA的含量，而PP₃₃₃则会使ABA积累，抑制鳞芽发育。

由图8-E可知，GA₃处理组ETH含量明显低于其他两组且较稳定；对照组在花瓣原基分化期存在3个峰值，在雄蕊原基分化期呈下降趋势，在雌蕊原基分化期较稳定；PP₃₃₃处理组存在4个峰值，高于对照组，差异明显。解除处理1、2组及未解除处理2组分别为未解除处理1组的68%、508%、683%，差异明显(图9-E)。结果表明ETH抑制鳞芽发育，外源GA₃处理明显降低了ETH含量，促进了‘紫凤羽’鳞芽发育，而PP₃₃₃的作用相反。

3 讨论

3.1 外源GA₃与芍药鳞芽发育的关系

芍药冬季鳞芽发育是复杂的形态建成过程，受

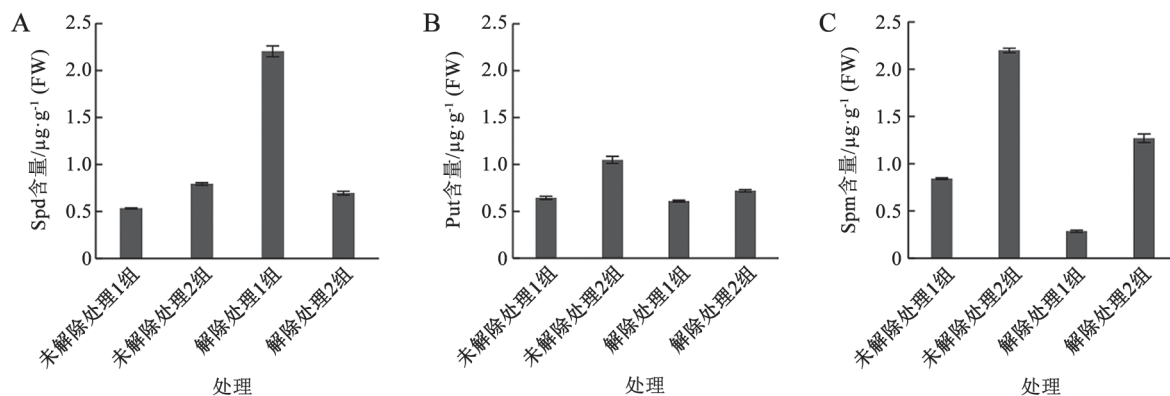


图7 外源GA₃解除处理对‘紫凤羽’鳞芽Spd、Put、Spm含量的影响

Fig.7 Effect of exogenous GA₃ on contents of Spd, Put and Spm in bulbils of ‘Zifengyu’

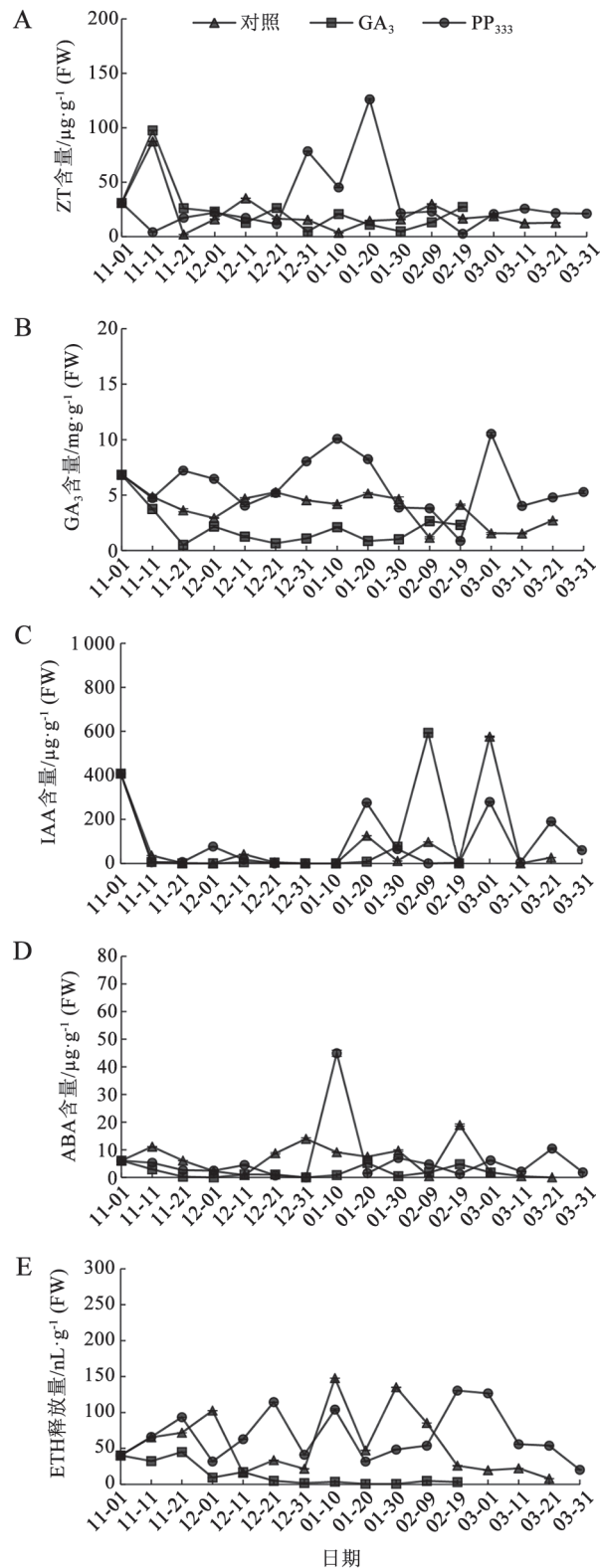


图8 外源GA₃及PP₃₃₃处理对‘紫凤羽’鳞芽发育过程中ZT、GA₃、IAA、ABA、ETH含量的影响
Fig.8 Effects of exogenous GA₃ and PP₃₃₃ in contents of ZT, GA₃, IAA, ABA and ETH in ‘Zifengyu’ during development of bulbils

植物内外因子的共同影响(孔德政2008)。曹尚银等(2001)发现外施PP₃₃₃会加速苹果(*Malus pumila*)花芽分化进程,施用GA₃延迟其进程;PP₃₃₃处理可促进黄瓜(*Cucumis sativus*)离体子叶节花芽分化(庞基良等2001);仙客来(*Cyclamen persicum*)、蝴蝶兰(*Phalaenopsis aphrodite*)、百合(*Lilium brownii* var. *viridulum*)等花卉都可通过施用外源GA₃来促成栽培(赵健等2009);不同物种中,外源GA₃的作用存在特异性。吕长平等(2009)发现300 mg·L⁻¹的GA₃会促进芍药花芽分化;Evans等(1990)用1 000 mg·L⁻¹的外源GA₃对未经低温处理的芍药块根进行浇灌,经处理后可7.5 d内萌发,而未处理的5个月后仍未萌发。本试验中,外源GA₃明显促进‘紫凤羽’鳞芽发育进程,缩短花瓣原基分化期,使其提前开花,而PP₃₃₃延长花瓣原基分化期,且植株不能出土,但解除处理后会提高出芽率,且在对其进行外源GA₃解除处理后可迅速进入下一阶段,并长出茎叶,若解除时间合适可正常开花,进一步说明外施GA₃可打破休眠,缩短休眠期,同时推测花瓣原基分化期是芍药鳞芽发育进程的关键阶段,而PP₃₃₃处理组未经解除处理也可进入雄蕊原基分化期,或许与温度升高有关,但不能顺利出土,推测与ABA、ETH含量较高有关,而进行解除处理后,若时间合适则可正常开花,其机理及原因可在后期进一步深入研究。

3.2 外源GA₃与抗氧化酶活性及MDA含量的关系

SOD、CAT和POD在植物体内共同构成一道保护屏障,协同作用,使体内自由基的产生和消除维持动态平衡。花芽分化是由激素控制酶调节的(孔德政等2008)。碗莲(*Nelumbo nucifera*)花芽分化过程伴随着SOD、POD、CAT活性的升高,在花萼分化期SOD活性达到低谷,POD活性则达到峰值(孔德政等2008);在百合中,POD活性与花芽分化进程呈正相关(涂淑萍等2005);李秉真等(2001)发现,在苹果梨(*Pyrus pyrifolia* cv. *Pingguoli*)花芽分化临界期POD达峰值,CAT为低值,在花蕾、花萼分化期POD降低,CAT升高,在花瓣、雄蕊、雌蕊分化期POD升高,CAT降至最低。SOD发挥作用时会将细胞内多余的超氧阴离子歧化为H₂O₂,此时CAT会将H₂O₂催化为无毒的O₂和H₂O,POD可催化H₂O₂及有机过氧化物对各种有机物及无机物的氧

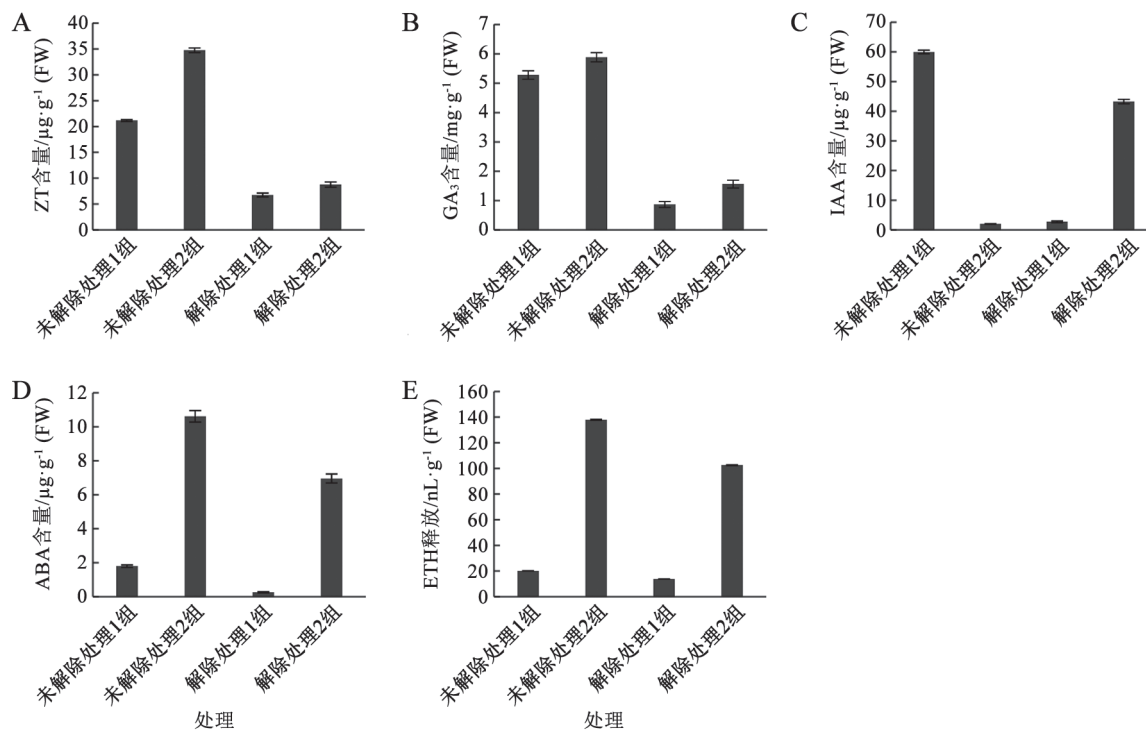


图9 外源GA₃解除处理对‘紫凤羽’鳞芽ZT、GA₃、IAA、KT、ABA、ETH含量的影响
Fig.9 Effect of exogenous GA₃ on contents of ZT, GA₃, IAA, KT, ABA and ETH in bulbils of ‘Zifengyu’

化作用, POD与CAT拥有共同底物H₂O₂ (田敏等2005; Petrić等2013)。MDA含量高,代表植株体内OH⁻、超氧阴离子也是高水平, MDA积累会严重损伤生物膜, 与生长量呈负相关(张永平等2017)。本试验中, SOD、CAT、POD活性在花瓣原基分化初期均上升, 后期下降且较稳定, 且在其他阶段也呈先升后降趋势, 表明酶活性升高利于鳞芽各发育阶段的启动, 这可能由于鳞芽发育各阶段启动时细胞内部活跃, 会产生一系列氧化物、过氧化物等, 需以上酶发挥作用降低其对芍药的伤害。GA₃处理组相较于对照、PP₃₃₃处理组可加快SOD、POD、CAT活性变化速度, 加快发育进程。MDA含量在鳞芽发育初期处于高水平, 但会迅速降低, GA₃处理可降低MDA含量, 减轻其对植株的伤害。

3.3 外源GA₃与可溶性蛋白及可溶性糖的关系

可溶性蛋白及可溶性糖是鳞芽发育的重要物质基础。在百合花芽发育中, 可溶性糖含量减少(涂淑萍等2005); 在油桐(*Vernicia fordii*)花芽分化过程中, 可溶性糖含量从花芽生理发育阶段到花序分化阶段呈上升趋势, 且达到最大值, 之后下降, 外源GA处理使其含量始终低于对照组, 抑制成花(孙

颖等2014); 张红娜等(2016)研究表明叶面喷施200 mg·L⁻¹的GA₃明显延缓荔枝(*Litchi chinensis*) ‘妃子笑’花芽分化历程, 降低其可溶性糖含量, 推迟开花时间; 而叶面喷施1 000 mg·L⁻¹的PP₃₃₃则推进花芽分化, 增加可溶性糖含量。本试验中, 可溶性糖含量在各分化期先升后降, 说明可溶性糖在鳞芽发育过程中不断积累、消耗, 外源GA₃加速其积累及消耗, 促进鳞芽发育, 而PP₃₃₃利于可溶性糖的积累, 但未能将其利用, 在进行解除处理后, 其可溶性糖含量呈下降趋势, 进一步说明外源GA₃提高可溶性糖利用率, 促进鳞芽发育。

涂淑萍等(2005)发现, 百合花芽分化期间, 可溶性蛋白含量上升, 用来满足行使生理功能的需要; 在华北紫丁香(*Syringa oblata*)生理分化期, 可溶性蛋白大量积累(张姝媛等2008)。在本试验中对对照组及GA₃处理组花瓣原基分化初期可溶性蛋白含量均较高, 但随鳞芽发育而降低, 且在雄蕊原基分化期先升后降, 这是由于鳞芽发育不断消耗可溶性蛋白, 又不断合成可溶性蛋白造成的, 在雌蕊原基分化期迅速上升, 是为下一步植株的生长做准备。外源GA₃加快鳞芽对可溶性蛋白的利用,

促进鳞芽发育, 而PP₃₃₃降低对可溶性蛋白的消耗, 不利于鳞芽发育。

3.4 外源GA₃与内源多胺的关系

多胺在植物花芽分化转变中起调控作用, 香榧(*Torreya grandis* cv. *Merrillii*)花芽分化期间雌花芽内源Put先升后降, 在其花芽分化过程中起主导作用(徐美容2008), 在‘神马’菊花(*Chrysanthemum morifolium*)顶芽中Spd通过生成Spm对花芽分化起调节作用(杨丽和杨际双2009); 在苹果中, 花芽形成与Spm呈正相关, 与Spd、Put呈负相关, 而在石竹(*Dianthus* sp.)离体叶花芽形成过程中, Spd、Put含量上升, Spm含量下降(李六林和张绍玲2006); Rey等(1994)认为Spm积累是花芽诱导的一种生理指标。这些研究结果表明, 植物花芽分化过程中起主导作用的多胺因植物种类而异。Put在Spd合成酶作用下生成Spd, Spd又在Spm合成酶作用下生成Spm(徐璐等2014)。在本试验中, Spd与Put变化趋势相似, 对照组及GA₃处理组在初期呈上升趋势, 待鳞芽进入发育阶段, 又迅速下降, 说明Spd与Put与芍药鳞芽发育启动有关, GA₃处理组初期Spm略高于其他两组, 这可能与Spd、Put增加有关。在解除处理后, 鳞芽进入雄蕊原基分化期, Spd含量上升, Spm、Put含量下降, 表明内源多胺在调控芍药鳞芽发育时Spd起主导作用。

3.5 外源GA₃与内源激素的关系

植物激素是鳞芽发育调控途径之一。袁燕波等(2014)认为外源GA₃可代替低温作用, 当GA₃达到一定阈值, 休眠解除, 且芍药鳞芽发育的启动与发育过程是两个不同的阶段, 内源GA₃随鳞芽休眠的加深逐渐积累, 随休眠的解除而减少。本试验中, 高浓度的GA₃利于鳞芽发育的启动, 但在发育过程中低浓度GA₃利于鳞芽发育, 尤其在雄蕊原基分化期, 与其研究结果一致, 由此推测外源GA₃处理可使鳞芽内源GA₃达到休眠解除的阈值, 进而使休眠提前解除, 促进开花; PP₃₃₃会抑制内源GA₃的合成, 使其不能达到休眠解除所需阈值, 抑制鳞芽发育。

细胞分裂素主要功能是促进细胞分裂、组织分化和形态建成以及推迟衰老, 在大花蕙兰(*Cymbidium hybridum*)花芽分化的过程中, 假鳞茎ZT含量升高会促进花芽分化(秦建斌等2011); 在苹果、香荚兰(*Vanilla fragrans*)中玉米素核苷(zeatin ribo-

side, ZR)含量的升高利于花芽分化(曹尚银等2001; 田育天等2004)。在本试验中, ZT含量升高促进鳞芽发育的启动, 在发育过程中的ZT保持低水平, 与GA₃变化相似, 外源GA₃利于ZT积累, 而PP₃₃₃抑制GA₃合成, 不利于ZT积累。

大量研究结果表明, IAA与花器官的形成关系密切(李艳林等2017)。冯枫和杨际双(2011)发现菊花花芽分化中顶芽IAA含量先下降, 在小花原基分化初期达最小值, 到花冠形成中期达最大; Kinet(1993)认为花形成需一定浓度的IAA, 而高浓度IAA抑制成花; 香荚兰花芽分化需较高的ZR和ZR/ABA, IAA和IAA/ABA的一定增加也利于分化, 过高或没有IAA的增加则不利于花芽分化(田育天等2004)。GA与IAA消长有密切关系, GA可促进IAA及其前体物质色氨酸的形成, 而且会抑制IAA氧化酶活性, 进而减少对IAA的分解破坏, IAA含量增加促进植物生长(许智宏和薛红卫2012)。本试验中, 随着GA₃含量的降低, IAA也保持在低水平, 促进鳞芽发育, 当IAA含量升高则抑制鳞芽发育。

在菊花花芽分化起始期顶芽中ABA含量急剧下降(冯枫和杨际双2011); 在大花蕙兰中, 假鳞茎中ABA升高利于花芽分化(秦建斌等2011)。在本试验中, GA₃处理组ABA明显低于其他两组, 表明ABA会抑制芍药鳞芽发育。大量研究表明ETH抑制生长, 促进器官的衰老与脱落(许智宏和薛红卫2012), 本试验中ETH与ABA相似, 在外源GA₃作用下ETH保持在低浓度, 表明ETH也是芍药鳞芽发育抑制因素, 外源GA₃处理明显降低了ETH含量, 促进了‘紫凤羽’鳞芽发育。

综上所述, 施用外源GA₃及PP₃₃₃导致芍药冬季鳞芽内一系列的生理生化反应, 明显影响了芍药鳞芽的发育进程。GA₃与PP₃₃₃结合施用可对芍药鳞芽发育进行整体调控, 为芍药花期调控提供新思路, 进而根据市场需求, 制定更可行的花期综合调控方案, 以提高芍药鲜切花在花卉市场上的竞争力。

参考文献(References)

- Cang J, Zhao H (2013). *Experimental Course of Plant Physiology*. Beijing: Higher Education Press, 85–153 (in Chinese) [苍晶, 赵会杰(2013). 植物生理学实验教程. 北京: 高等教育出版社, 85–153]
- Cao S, Tang Y, Jiang A (2001). Effects of PP₃₃₃ and GA₃ on

- the mechanism of flower bud induction in apple tree. *Acta Horti Sin*, 28 (4): 339–341 (in Chinese with English abstract) [曹尚银, 汤一卒, 江爱华(2001). GA_3 和 PP_{333} 调控苹果花芽孕育机理的研究. *园艺学报*, 28 (4): 339–341]
- Cheng F, Zhang W, Yu X, et al (2005). Effect of gibberellin and rooting powder on the forcing culture of *Paeonia lactiflora* 'Da Fugui'. *Acta Horti Sin*, 6: 1129–1132 (in Chinese with English abstract) [成仿云, 张文娟, 于晓南等(2005). 赤霉素及生根粉对芍药促成栽培的影响. *园艺学报*, 6: 1129–1132]
- Cheng M (2008). Flower bud differentiation process and effects of exogenous GA_3 on the flower bud development of introduced *Paeonia lactiflora* (dissertation). Changsha: Hunan Agricultural University (in Chinese with English abstract) [成明亮(2008). 引种芍药的花芽分化及外源 GA_3 对花芽发育的影响(学位论文). 长沙: 湖南农业大学]
- Evans MR, Anderson NO, Wilkins HF (1990). Temperature and GA_3 effects on emergence and flowering of potted *Paeonia lactiflora*. *HortScience*, 25 (8): 923–924
- Feng F, Yang JS (2011). Relationship between floral bud differentiation and endogenous hormones autumn-cutting *Chrysanthemum morifolium* 'Jinba'. *Sci Agr Sin*, 44 (3): 552–561 (in Chinese with English abstract) [冯枫, 杨际双(2011). 切花秋菊'神马'花芽分化与内源激素的关系. *中国农业科学*, 44 (3): 552–561]
- Halevy AH, Levi M, Cohen M, et al (2002). Evaluation of methods for flowering advancement of herbaceous peonies. *HortScience*, 37 (6): 885–889
- Kinet JM (1993). Environmental chemical and genetic control of flowering. *Hortic Rev*, 15: 279–334
- Kong DZ, Jin DD, Sun LN, et al (2008). The changes of enzyme activity during flower bud differentiation in *Nelumbo nucifera*. *J Henan Agr Sci*, 37 (4): 97–99 (in Chinese with English abstract) [孔德政, 靳丹丹, 孙丽娜等(2008). 碗莲花芽分化过程中酶活性的变化. *河南农业科学*, 37 (4): 97–99]
- Li B, Li X, Sun Q, et al (2001). The changes of enzymes activity during the flower bud differentiation of 'Pingguoli'. *Acta Horti Sin*, 28 (2): 159–160 (in Chinese with English abstract) [李秉真, 李雄, 孙庆林等(2001). 苹果梨花芽分化期几种酶活性的变化. *园艺学报*, 28 (2): 159–160]
- Li J, Guo SX (2011). Changes of nutrient and enzyme activity during flower bud differentiation in *Paeonia lactiflora* Pall. *North Horti*, (7): 73–75 (in Chinese with English abstract) [李静, 郭绍霞(2011). 芍药花芽分化期间营养物质与酶活性的变化. *北方园艺*, (7): 73–75]
- Li LL, Zhang SL (2006). Roles of polyamines in the formation and development of plant flowers. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 26 (6): 1282–1289 (in Chinese with English abstract) [李六林, 张绍铃(2006). 多胺在植物花发育中的作用. *西北植物学报*, 26 (6): 1282–1289]
- Li YL, Gao ZH, Song J, et al (2017). Auxin response factor (ARF) and its functions in plant growth and development. *Plant Physiol J*, 53 (10): 1842–1858 (in Chinese with English abstract) [李艳林, 高志红, 宋娟等(2017). 植物生长素响应因子ARF与生长发育. *植物生理学报*, 53 (10): 1842–1858]
- Liu J, Ji XJ, Liu YL (2002). High performance liquid chromatography method for measuring polyamine content in plant tissue. *Plant Physiol Commun*, 38 (6): 596–598 (in Chinese) [刘俊, 吉晓佳, 刘友良(2002). 检测植物组织中多胺含量的高效液相色谱法. *植物生理学通讯*, 38 (6): 596–598]
- Liu ZY, Shen CZ, Dong YY (2006). Determination of ethylene release rate in rape by gas chromatography. *Chem Bioeng*, 23 (2): 55–56 (in Chinese with English abstract) [刘志勇, 沈春章, 董元彦(2006). 气相色谱法速测油菜中的乙烯释放量. *化学与生物工程*, 23 (2): 55–56]
- Lv CP, Cheng ML, Mo NJ, et al (2009). Effects of exogenous GA_3 on flower bud development of herbaceous peony. *Crop Res*, 23 (2): 133–137 (in Chinese with English abstract) [吕长平, 成明亮, 莫宁捷等(2009). 外源 GA_3 对芍药花芽发育的影响. *作物研究*, 23 (2): 133–137]
- Meng FC, Liu Y (2005). Research advance on forcing herbaceous peony. *Acta Agr Boreali-Sin*, 20 (S1): 148–151 (in Chinese with English abstract) [孟凡聪, 刘燕(2005). 芍药花期调控研究进展. *华北农业报*, 20 (S1): 148–151]
- Peng JL, Wang LL, Yang X (2001). Synergistic promotion of 2,3,5-triiodobenzoic acid and paclobutrazol to direct floral bud formation of the decapitated cucumber seedlings and the action site. *Plant Physiol Commun*, 37 (1): 33–35 (in Chinese) [庞基良, 王利琳, 杨霞等(2001). 三碘苯甲酸和多效唑对黄瓜去顶苗直接成花的协同促进效应和作用部位. *植物生理学通讯*, 37 (1): 33–35]
- Petrić M, Jevremović S, Trifunović M (2013). The effect of low temperature and GA_3 treatments on dormancy breaking and activity of antioxidant enzymes in *Fritillaria meleagris* bulblets cultured in vitro. *Acta Physiol Plant*, 35: 3223–3236
- Qin J, Wei C, Yu Z, et al (2011). The Study of the relationship between cymbidium flower bud and hormones. *Chin Agr Sci Bull*, 27 (31): 109–112 (in Chinese with English abstract) [秦建彬, 魏翠华, 余祖云等(2011). 大花蕙兰花芽分化与激素关系的研究. *中国农学通报*, 27 (31): 109–112]
- Qing K (2004). *Herbaceous Peony*. Beijing: China Forestry Press: 1–41 (in Chinese) [秦魁杰(2004). 芍药. 北京: 中国林业出版社: 1–41]
- Rey M, Díaz-Sala C, Rodríguez R (1994). Exogenous polyamines improve rooting of hazel microshoots. *Plant Cell Tiss Organ Cult*, 36 (3): 303–308
- Sun Y, Chen X, Liu R, et al (2014). Effects of different con-

- centrations of gibberellin on flower bud differentiation in tung oil tree. *Nonwood For Res*, 32 (1): 97–100 (in Chinese with English abstract) [孙颖, 陈显, 刘儒等(2014). 不同浓度赤霉素处理对油桐花芽分化的影响. *经济林研究*, 32 (1): 97–100]
- Tian M, Rao LB, Li JY (2005). Reactive oxygen species (ROS) and its physiological functions in plant cells. *Plant Physiol Commun*, 41 (2): 235–241 (in Chinese) [田敏, 饶龙兵, 李纪元(2005). 植物细胞中的活性氧及其生理作用. *植物生理学通讯*, 41 (2): 235–241]
- Tian YT, Chen SN, Zheng HD, et al (2004). The change of endogenous phytohormones in *Vanilla fragrans* from flower bud differentiation to germination phases. *Acta Bot Yunnanica*, 26 (2): 213–220 (in Chinese with English abstract) [田育天, 陈善娜, 郑焕娣等(2004). 香荚兰花芽分化至萌发期内源激素的变化. *云南植物研究*, 26 (2): 213–220]
- Tu S, Mu D, Liu C (2005). The physiological and biochemical changes during flower bud differentiation of different lily cultivars. *Chin Agr Sci Bull*, 21 (7): 207–209 (in Chinese with English abstract) [涂淑萍, 穆鼎, 刘春(2005). 不同百合品种花芽分化期的生理生化变化. *中国农学通报*, 21 (7): 207–209]
- Xu H, Xue H (2012). *Plant Hormones: Function and Molecular Mechanism*. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 340–355 (in Chinese with English abstract) [许智宏, 薛红卫(2012). 植物激素作用的分子机理. 上海: 上海科学技术出版社, 340–355]
- Xu L, Xing ST, Sun XZ, et al (2014). Effects of polyamines on hormones contents and the relationship with the flower bud differentiation in chrysanthemum. *Plant Physiol J*, 50 (8): 1195–1202 [徐璐, 邢树堂, 孙宪芝等(2014). 多胺对菊花激素含量与花芽分化的影响. *植物生理学报*, 50 (8): 1195–1202]
- Xu MR, Huang HH, Gao LD, et al (2008). Changes of endogenous polyamines during differentiation of female flower bud of *Torreya grandis* cv. *Merrillii*. *J Zhejiang For Sci Tech*, 28 (3): 13–16 (in Chinese with English abstract) [徐美容, 黄华宏, 高立旦等(2008). 香榧雌花芽分化期内源多胺的变. *浙江林业科技*, 28 (3): 13–16]
- Yang L, Yang JS (2009). Effects of spermidine on the contents polyamines during floral induction period of endogenous and flowering of autumn chrysanthemum ‘Jinba’. *J Agr Univ Hebei*, 32 (6): 41–46 (in Chinese with English abstract) [杨丽, 杨际双(2009). 亚精胺对秋菊‘神马’成花诱导期间内源多胺和开花的影响. *河北农业大学学报*, 32 (6): 41–46]
- Yu Q (2014). *Experimental Course of Plant Physiology*. Beijing: Beijing Institute of Technology Press, 17–19 [余前媛(2014). 植物生理学实验教程. 北京: 北京理工大学出版社, 17–19]
- Yuan YB, Wang LH, Yu XN (2014). Comparative analysis of endogenous hormones during dormant bud development of Chinese herbaceous peony. *Acta Agr Zhejiangensis*, 26 (1): 54–60 (in Chinese with English abstract) [袁燕波, 王厉慧, 于晓南(2014). 芍药休眠芽发育进程内源激素变化研究. *浙江农业学报*, 26 (1): 54–60]
- Zhang HN, Su ZX, Chen HB (2016). Effects of GA₃ and PP₃₃₃ on flower formation, carbon and nitrogen accumulation in leaves of litchi Feizixiao. *J South Agr*, 47 (12): 2098–2102 (in Chinese with English abstract) [张红娜, 苏钻贤, 陈厚彬(2016). GA₃和PP₃₃₃对妃子笑荔枝成花及叶片碳氮营养积累的影响. *南方农业学报*, 47 (12): 2098–2102]
- Zhang SY, Guo JL, Qin YS, et al (2008). Study on the changes of nutrient and nucleic acid at the floral bud differentiation stage of *Syringa oblata*. *Acta Agr Boreali-Sin*, 23 (4): 179–183 (in Chinese with English abstract) [张姝媛, 郭金丽, 秦永生等(2008). 华北紫丁香花芽分化期营养物质与核酸含量的变化. *华北农学报*, 23 (4): 179–183]
- Zhang Y, Zhong Y, Gao C, et al (2013). Determination of five endogenous hormones in wheat by high performance liquid chromatography. *Chin J Chromatogr*, 31(8): 800–803 (in Chinese with English abstract) [张玉琼, 仲延龙, 高翠云等(2013). 高效液相色谱法分离和测定小麦中的5种内源激素. *色谱*, 31 (8): 800–803]
- Zhang YP, Xu S, Yang SJ, et al (2017). Effect of exogenous spermidine on the growth and antioxidant system of melon seedlings under low temperature stress. *Plant Physiol J*, 53 (6): 1087–1096 (in Chinese with English abstract) [张永平, 许爽, 杨少军等(2017). 外源亚精胺对低温胁迫下甜瓜幼苗生长和抗氧化系统的影响. *植物生理学报*, 53 (6): 1087–1096]
- Zhao J, Qiu S, Li XJ, et al (2009). Effects of different plant hormones on flower induction of *Rhododendron pulchrum*. *Guihaia*, 29 (1): 92–95 (in Chinese with English abstract) [赵健, 仇硕, 李秀娟等(2009). 不同激素对锦绣杜鹃的催花作用. *广西植物*, 29 (1): 92–95]

Effects of exogenous gibberellin A3 and paclobutrazol on development of herbaceous peony (*Paeonia lactiflora*) bulbils

LÜ Meng-Wen¹, XU Jin-Guang², DU Jie¹, GAO Cheng-Rong³, LU Jie³, ZHANG Qing-Xia¹, WANG Tong-Lin¹, SUN Xia^{1,*}

¹College of Horticulture, Shandong Agricultural University / State Key Laboratory of Crop Biology, Taian, Shandong 271018, China

²Shandong Academy of Forestry, Jinan 250014, China

³Forestry Seedlings and Flower Department, Forestry Bureau of Shandong, Jinan 250014, China

Abstract: In this study, herbaceous peony (*Paeonia lactiflora*) cultivar ‘Zifengyu’ was sprayed with exogenous gibberellin A3 (GA₃) and GA₃ biosynthesis inhibitor paclobutrazol (PP₃₃₃), and then GA₃ was sprayed to the PP₃₃₃ treatment group to remove the role of PP₃₃₃ while the control group was in bud stage. The bulbils of each treatment were selected every 10 days to investigate dynamic changes of endogenous hormones and polyamines, activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT), and contents of malondialdehyde (MDA), soluble protein and soluble sugar. The development state of bulbils was observed with paraffin section in winter. Then the unearthed date, budding rate, early flowering period and flowering rate of the peonies in each treatment were recorded. We can draw the conclusion that: exogenous GA₃ accelerated the changing speed of antioxidant enzyme activities and reduced MDA content, enhanced accumulation and utilization of soluble sugar and soluble protein, and promoted accumulation of spermidine (Spd), raised contents of GA₃ and zeatin (ZT) in early development of bulbils and then declined later. Meanwhile exogenous GA₃ reduced contents of indole-3-acetic acid (IAA), abscisic acid (ABA) and ethylene (ETH), and shorten the periods of petals primitive differentiation, thus promoted the development of bulbils. However, the role of PP₃₃₃ was in contrast. Polyamine regulated the development of bulbils, while Spd plays a leading role in this process. High concentrations of GA₃ and ZT were conducive to the development startup of bulbils, whereas low concentrations of GA₃, ZT, IAA, ABA and ETH were conducive to the process after the development startup. This study aims to provide relevant basis for herbaceous peony flowering regulation, and make the comprehensive regulation plan of the flowering date of herbaceous peony according to market demands.

Key words: herbaceous peony; bulbils; hormone; polyamine; antioxidant enzyme

Received 2017-12-26 Accepted 2018-03-20

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31670663), and Shandong Agricultural Engineering Forest Tree Breeding Project Corpus for High-grade Garden Flower Breeding (2130106).

*Corresponding author (sunxia65@sina.com).