

芍药生长发育和花质分子机理研究进展

任家玄, 王卫成, 潘艳花, 汤玲, 黄蓉
(甘肃省农业科学院林果花卉研究所, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 芍药是中国传统名花, 花朵大、花色丰富, 极具观赏价值。为了阐明芍药在生长发育和花质调控中的分子机理, 综述了芍药在花发育与遗传、花色形成、茎强度调控、休眠与萌发、水分平衡、代谢调控和衰老方面的分子机理研究。明确了芍药在有关花期调控和保鲜方面研究的现状和局限性, 从而为后续芍药的栽培育种以及切花保鲜技术提供一定参考。

关键词: 芍药; 花质; 生长发育; 分子机理

中图分类号: S682.12

文献标志码: A

文章编号: 2097-2172(2024)10-902-06

doi: 10.3969/j.issn.2097-2172.2024.10.003

Research Progress on Molecular Mechanism of Growth and Development and Flowering Quality in *Paeonia lactiflora* Pall.

REN Jiakuan, WANG Weicheng, PAN Yanhua, TANG Ling, HUANG Rong
(Institute of Fruit and Floriculture Research, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China)

Abstract: Herbaceous peony is a renowned floral emblem in China, characterized by their grand blossoms and a diverse array of colors, rendering them highly ornamental. To dissect the molecular mechanisms governing herbaceous peony growth and development and modulating flower quality, this review offers an exhaustive synthesis of the literature on the molecular underpinnings pertinent to diverse facets of herbaceous peony biology, floral development, flower color, stems strength, dormancy, water balance, metabolic and senescence. The extant research landscape and its inherent constraints regarding the regulatory mechanisms of herbaceous peony flowering and post-harvest longevity have been delineated, furnishing a foundational framework for future cultivation and breeding of herbaceous peonies, as well as for the advancement of preservation strategies for cut blooms.

Key words: Herbaceous peony; Flowering quality; Growth and development; Molecular mechanism

芍药(*Paeonia lactiflora* Pall.)属于芍药科芍药属多年生宿根草本植物, 在中国的栽培历史超过4 900年, 位列草本植物之首^[1]。芍药是典型的温带植物, 喜温耐寒, 有较宽的生态适应幅度^[2]。在中国北方地区可以露地栽培, 耐寒性较强, 并在极端低温(-46.5℃)越冬后仍能正常生长开花^[3]。芍药生长期需要充足的光照, 但在轻微遮阴下也可正常生长发育。此外, 在花期可适当降低温度、增加湿度, 避免强烈日光的灼伤, 有助于延长芍药观赏期, 但若过度蔽阴, 则会引起徒长, 不能开花或开花稀疏^[4]。

传统的芍药分为八大色系, 分别为白色系、

粉色系、红色系、紫色系、蓝(雪青)色系、黄色系、墨色系和复色系, 其花瓣大多呈倒卵形, 花盘为浅杯状, 花期集中于5—6月, 花瓣可达上百枚^[5]。芍药在不同栽培地区表现出独特的性状差异, 在西北地区自然条件下表现出更鲜艳的花色, 且茎秆粗壮、花朵饱满、开花时间更晚^[6]。当前, 限制芍药发展的主要因素是花期较短, 虽然前人通过促成和延后栽培来控制花期, 使芍药在“春节”期间开花^[7], 但在延后栽培技术方面的研究较少, 较大程度阻碍了芍药的周年供应。同时, 对芍药观赏价值的研究主要集中于开花的质量和花期调控两个方面, 而对花质和花期的分子机理研究主要为花

收稿日期: 2024-04-18; 修订日期: 2024-08-27

基金项目: 甘肃省农业科学院博士基金(2023GAAS39); 酒泉市科技计划项目(2023CA2003); 嘉峪关市科技计划项目(23-20)。

作者简介: 任家玄(1997—), 男, 甘肃会宁人, 研究实习员, 硕士, 主要从事观赏植物抗逆生理及生物技术研究工作。Email:1975528906@qq.com。

通信作者: 潘艳花(1985—), 女, 甘肃金昌人, 正高级农艺师, 硕士, 主要从事花卉育种及栽培等研究工作。Email:panyh2006@163.com。

色控制、茎秆强度、休眠和水分平衡等方面。利用基因工程可定向改良植物遗传性状的特性, 挖掘基因及培育所需的特征芍药具有重要意义。通过分子机理研究可解决芍药在非生物胁迫、花期调控和新品种选育过程中的问题。因此, 我们从花发育、花色、茎强度、休眠、水分平衡、代谢和衰老等方面综述了芍药在生长发育和花质调控中的分子机理, 为芍药的栽培育种提供一定的理论依据。

1 花发育与遗传机理

花发育主要包括成花诱导、花原基形成和花器官发育三个连续的阶段。在成花诱导阶段, 茎尖分生组织(SAM)的侧翼会向花分生组织(FM)转化, 其中, *FT*, *FLC*, *LFY* 和 *SOC1* 是主要的成花诱导基因^[8]。在花原基形成阶段, FM 分化为花原基。最后, 在花器官发育阶段, 花原基逐步发育成形态和功能各异, 且按规则排布的花器官。随着花发育有关基因研究的深入, 花器官发育模型由 ABC 模型扩展为 ABCDE 模型和四聚体模型^[9]。A(*API*)、B(*AP3/PI*)、C/D(*AG/STK/SHP*)和E(*SEP*)基因通过组合调控植株萼片、花瓣、雄蕊、心皮及胚珠的形成^[9-13]。其中, A+E 调控萼片发育, A+B+E 调控花瓣发育, B+C+E 调控雄蕊发育, C+E 调控雌蕊发育, D+E 调控胚珠发育。

目前, 芍药花器官发育基因 *PIAP1*、*PIAP2*、*PIAP3-1*、*PIAP3-2*、*PIPI* 和 *PISEP3* 已经被报道^[14], A 类基因 *PIAP1* 在萼片中高表达, B 类基因 *PIAP3-1* 主要在花瓣中表达。*PIPI* 和 *PIAP3-2* 在雄蕊中表达水平高, E 类基因 *PISEP3* 在心皮和萼片中高表达。芍药 MADS-box 家族包含 7 个 A 类基因, 调控着萼片和花瓣的发育, 而 11 个 B 类基因调控芍药花瓣和雄蕊的发育。此外, C 类基因 *PIMADS23* 影响芍药雄蕊和心皮的发育。*PIMADS15* 属于 D 类基因, 调控着芍药胚珠的发育。此外, 3 个 E 类基因均参与芍药萼片、花瓣、雄蕊、心皮和胚珠的发育^[15]。芍药 *PISVP* 基因也属于 MADS-box 家族, 其通过抑制 *API*、*SOC1*、*FT* 和 *LFY* 等开花基因的表达延迟了转基因拟南芥的开花时间^[16]。

芍药属在远缘杂交中面临不亲和的问题, 限制了育种工作的进展^[17], 但近年在芍药远缘杂交不亲和方面的研究逐渐增加。贺丹等^[18]发现, 芍药 *PIABCG15* 基因在自交柱头中的表达量在 24、

36 h 时显著高于杂交柱头, 可能通过调控花粉外壁形成和花粉发育来影响远缘杂交不亲和性。SPL (SQUAMOSA promoter-binding protein-like) 作为花发育过程中一个重要的转录因子, 参与花的早期发育和成花转变^[19]。qRT-PCR(Quantitative Real-Time PCR)分析显示, 芍药 *PISPL3* 基因在杂交授粉 36 h 后在柱头中的表达水平最高, 推测其影响芍药属远缘杂交的不亲和^[20]。芍药花瓣主要为单瓣和重瓣, 重瓣芍药鲜切花受青睐性高于单瓣。吴彦庆等^[21]选取芍药雄蕊单瓣品种粉玉奴和雄蕊瓣化品种莲台进行转录组测序发现, 7 个 MADS-box 转录因子和 11 个其他转录因子可能与芍药雄蕊瓣化相关, 其中, 过表达 *PIAG* 和 *PISEP1* 基因会导致拟南芥花器官雄蕊瓣化数目减少。

2 花色形成机理

花色在芍药的栽培和市场价格中显得尤为重要, 黄色芍药价格通常是红色和紫色的 10 倍。Zhao 等^[22]以红色外花瓣和黄色内花瓣的金辉芍药作为材料, 通过 miRNA-seq 来识别 sRNAs, 筛选出了 5 个与黄色形成相关的差异表达 miRNAs 及其相应的靶基因, 明确了花瓣黄色的形成可能受 mir156e-3p 靶向的启动子结合蛋白 SPL1 的调控。同时, 对金辉芍药花瓣颜色的转录组测序发现, 引起红色外花瓣和黄色内花瓣差异的主要原因是 *PIPAL*、*PIFLS*、*PIDFR*、*PIANS*、*PI3GT* 和 *PI5GT* 的表达水平在红色外花瓣的含量高于黄色内花瓣, 导致花青素的积累出现了差异^[23]。

色素主要分为胡萝卜素、类黄酮和生物碱三类, 而黄酮类化合物是呈现花色的决定性色素。前人以白色、粉红色和红色芍药品种雪峰、粉玉露、大红楼为试材, 对黄酮类化合物进行定量分析后发现, 黄酮生物合成基因 *PIDFR* 和 *PIANS* 在大红楼中高表达, 在雪峰中表达量低, 且 *PIDFR* 的表达量在花的发育过程中呈下降趋势, 表明这两个基因可能在花青素合成中发挥关键作用, 从而导致了芍药花色由白转为粉红色和红色^[24]。过表达 *PIACL2* 通过增加其前体底物乙酰 CoA 的含量来促进花青素的积累, 从而调控芍药红色花瓣的形成^[25]。丁酰肼处理粉珠盘芍药通过降低 *F3'H*、*DFR* 和花青素合成酶的基因表达水平, 进而减少了花中花青素的积累, 使花的红色减少^[26]。

表型变异和系谱关系对芍药花色的研究和高效的育种技术提供了遗传基础。Liu 等^[27]通过简化基因组测序(SLAF-seq)技术对 99 份芍药测序, 开发出 4 383 645 个 SLAF 标签, 鉴定了 2 954 574 个 SNPs, 并通过 MLM 的关联研究, 进一步鉴定了 40 个与花瓣颜色显著正相关的 SNPs。有关芍药颜色基因功能的研究还处于初期, 研究者对 *CHI*、*ANS*、*DFR*、*FLS* 和 *PAL* 基因克隆并遗传转化拟南芥, 发现阳性拟南芥株系在抽薹期的叶背比野生型更红, 初步验证了与芍药颜色相关基因的功能^[28]。

3 茎强度调控机理

芍药由于茎强度低而导致的茎弯曲严重降低了其质量。前人研究发现, 过表达 *PIHCT1* 基因能够通过增厚烟草中的次生细胞层和积累木质素, 从而增强了茎的强度和明显的直茎, 且高茎强度的品种 Si 含量、木质素含量和 *PIHCT1* 表达量显著高于低茎强度品种^[29]。有研究报道, 外源 Ca 处理会导致芍药细胞壁组分的变化, 进而使花序茎的机械强度显著增加^[30]。Zhao 等^[31]对纳米 CaCO₃ 处理的花序茎通过转录组学、蛋白质组学和代谢组学分析, 鉴定出了 24 个与次生细胞壁信号转导、能量代谢、碳水化合物代谢和木质素生物合成相关的 DEPs, 并鉴定了许多与木质素生物合成相关的 DEMs。研究发现, Ca 处理通过增加 *C4H* 基因的表达水平来提高芍药花茎机械强度, 使花茎直立^[32]。另一项研究对 Ca²⁺ 在维持芍药茎强度中的分子机制也进行了报道, 使用 Ca²⁺ 螯合剂 EGTA 处理红艳争辉芍药, 并通过蛋白质组学分析, 鉴定出了 43 个参与信号转导、运输、能量代谢、碳水化合物代谢和次级代谢物生物合成的 DEPs, 而 EGTA 处理通过改变 Ca²⁺ 结合和次生壁生物合成相关基因的表达, 减少了木质部细胞中的木质素沉积, 从而降低了花序茎的机械强度^[33]。

茎强度不足导致的茎弯曲会缩短鲜切花的质量和寿命。Tang 等^[34]发现 P1MYB43-PIWRKY41a 蛋白复合物可通过调节芍药的次生细胞壁厚度, 直接激活 *PIXTH4* 的表达, 从而增强茎的强度。R2R3-MYBs 型成员 *P1MYB43*、*P1MYB83* 和 *P1MYB103* 可与木质素生物合成的关键基因 *P1COMT2*、*P1LAC4* 的启动子结合来正向调控茎细胞强度、次生细胞壁厚度和木质素沉积^[35]。植物激素是植物的关键

内源生长调节剂, 其参与了芍药茎的强度调节。研究显示, 过表达褪黑素生物合成基因 *TD* 显著增加了烟草中内源性褪黑素含量, 进一步提高了 S/G 比值和茎的强度^[36]。

4 休眠与萌发机理

植物种子在外界环境条件下存在下胚轴和上胚轴休眠的特征^[37]。孙晓梅等^[38]使用 cDNA-AFLP 技术获得了 30 个与种子下胚轴休眠有关的转录衍生片段(TDFs)。同时, 崔金秋^[39]以芍药杂交种为试材, 利用转录组测序得到了与下胚轴休眠和萌发相关的关键基因 *PIGALL*, 初步解析了芍药种子休眠和萌发的分子机理。不同的内源激素水平和环境条件会严重阻碍芍药芽内休眠的释放。对具有低温需求(Low-chilling requirement, CR)特征的南方品种行白芍和高 CR 特征的北方品种珠光进行休眠研究发现, 淀粉代谢和蔗糖合成相关基因 *PIAMY*、*PISP-SPS* 和 *PISUS* 在珠光中表达较低, ROS 的积累增加了 ABA 含量并降低了 GA₃ 含量, 导致 *PISVP* 和 *PISOCI* 的表达减少, 进而使细胞分裂减少, 细胞损伤增加, 阻断了珠光芽的自然休眠^[40]。此外, *PINCED1* 和 *PINCED2* 基因通过促进内源 ABA 合成, 并与 *PIXTH* 互作来抑制种子萌发^[41]。

DELLAs 是 GA 反应的关键抑制因子, 在拟南芥中过表达 *PIDELLA* 使种子萌发明显受到抑制, 表明 *PIDELLA* 负调控植物休眠释放和生长^[42]。GA 通路关键基因 *PIGA20ox* 的表达水平在芍药打破休眠过程中呈先上升后下降的趋势, 其与内源 GA₃ 含量一致, 而外源赤霉素喷施会导致内源 GA₃ 含量增加, 同时降低了 *PIGA20ox* 的表达水平, 为负反馈调节^[43]。芍药需要经历一定阶段的低温积累才能打破芽休眠。Zhang 等^[44]研究结果表明, Meiju 芍药的低温需冷量为 677.5 CU, 在芽内休眠释放的关键阶段 ABA 代谢相关基因 *NCED3*、*PP2C*、*CBF4* 和 *ABF2* 的表达量达到峰值, 且 A-BA/GA 比值出现了明显的下降。

5 水分平衡机理

芍药切花的水分吸收主要是由水通道蛋白(Aquaporins, AQPs)介导, 并由细胞内水的被动运动驱动。研究发现, 在干贮过程中水通道蛋白基因 *PIPIPI1*; 3 和 *PI TIP2*; 1 的表达可以提高芍药的吸水效率, 进而提高了芍药切花的质量。此外,

在 NS 处理下, *PIPIP1*; 2 和 *PIPIP2*; 1 通过维持切花的水分平衡进而保持了芍药切花的鲜重和花的直径^[45]。

水分对植物至关重要, 当切花被采摘后, 由于水分代谢不平衡及其他因素影响, 促进了切花的衰败。周思雨等^[46]发现, 芍药花瓣中 *PIP2-2* 基因的表达与切花瓶插时间一致, 均呈上升趋势, 而当加入纳米银溶液后, *PIP2-2* 基因通过降低其表达水平来减少水分散失, 进而延长瓶插寿命。然而, 对芍药贮藏和切花期间水分运输的调控机制仍研究较少, 还需进一步的探索。

6 代谢调控机理

中药杭芍在籽油中含有大量的脂肪酸, 但在分子水平上对芍药籽油脂肪酸积累的研究较少。研究发现, 杭芍种子在 5 个发育阶段的 5 种主要脂肪酸(硬脂酸、棕榈酸、油酸、亚油酸和 α -亚麻酸)的绝对含量在种子发育过程中呈先升高后降低的趋势, 且 *BBCP*、*BC*、*MCAT*、*KASIII*、*KASII*、*FATA*、*FATB*、*KCR*、*SAD*、*FAD2*、*FAD3*、*FAD7*、*GPAT*、*DGAT*、*OLE* 和 *CLO* 基因在花后 45 d 时在种子中的表达量最高^[47]。

芍药昔存在于芍药植株各部位, 是起药理作用的特征化学成分, 主要为一些单萜类物质。前人对芍药香叶基焦磷酸合酶基因 *GPPS* 做了初步的研究, 该基因主要定位于细胞质中, 为疏水性稳定蛋白^[48]。芍药昔在根、茎、叶和花器官中都有表达, 但其含量在各组织存在显著性差异^[49]。闫钟荣^[50]利用代谢组学从凤丹和芍药中共鉴定得到了 796 种代谢物, 并联合转录组分析出了与萜类骨架合成显著相关的 21 个 *CYP450*、13 个 *2ODD* 和 14 个 *UGT* 基因。

7 衰老机理

花卉的衰老阶段是高级植物生长发展中的一个关键时期, 标志着花朵从完全开放到逐渐枯萎或者脱落的转变^[51]。对芍药衰老的分子机制的研究主要集中于乙烯。通常, 乙烯首先会与细胞膜受体结合, 之后经 MAPK 级联途径和转录级联途径传导信号进而产生乙烯响应^[52]。在芍药中对乙烯生物合成酶基因的研究已有报道, 肖士奎等^[53]克隆了乙烯生物合成关键酶基因 *PLACS*, 构建了该基因的原核表达载体, 初步解析了乙烯合成途径

相关基因高效表达的分子机制。另一项研究显示, 使用硫代硫酸银(STS)处理桃花飞雪芍药鲜切花能够延缓其衰老, 而乙烯信号通路基因 *PIEIN3/EIL1* 在乙烯利 + 硫代硫酸银(CEPA+STS)处理 48 h 后出现表达峰, *PIEBF1/EBF2* 在处理 12 h 后出现表达峰。同时, 酵母双杂显示 *PIEIN3/EIL1* 与 *PIEBF1/EBF2* 相互作用可以延缓切花芍药的衰老^[54]。其他激素信号通路及相关基因在延缓芍药衰老进程中也起到了重要的作用。沉默芍药 *PIZFP* 基因会延缓杭芍花瓣的衰老速度, 而过表达该基因会加速烟草花朵的衰老。此外, *PIZFP* 可能通过调节下游 ABA 生物合成途径的关键结构基因 *PINCED2* 的表达及 ABA、乙烯和 GA 之间的相互作用网络来发挥作用。该研究者还发现 *PIMYB308* 转录因子主要通过调节下游乙烯生物合成途径关键结构基因 *PLACO1* 的表达来参与花衰老的过程。更重要的是, 将芍药 *PIZFP* 沉默株系的切花使用 4%蔗糖 + 柠檬酸 100 mg/L+Al₂(SO₄)₃ 100 mg/L 保鲜剂处理能够延长 32%的瓶插寿命^[55]。

8 结束语

现阶段对芍药生长发育过程分子机理的研究主要集中于花发育、花色、茎强度、休眠、水分、代谢和衰老方面。本文以芍药生长发育和花质调控为依托, 对芍药分子机理研究的热点问题进行了归纳, 综述了引起芍药花质改变的因素, 为提高芍药的市场价值奠定了基础。

参考文献:

- [1] 李嘉珏. 中国牡丹与芍药[M]. 北京: 中国林业出版社, 1999.
- [2] 郭先锋, 臧德奎, 袁涛, 等. 我国栽培芍药溯源—基于地理分布及形态特征的比较分析[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2008(3): 388-392.
- [3] YANG Y, SUN M, LI S, et al. Germplasm resources and genetic breeding of paeonia: a systematic review [J]. Horticultural Research, 2020, 7(1): 107.
- [4] 刘玉梅. 观赏芍药生态习性及其栽培技术研究进展[J]. 安徽农业科学, 2008(12): 4965-4967; 4969.
- [5] 白振海, 禹明甫, 胡培月. 观赏芍药优质栽培技术[J]. 林业实用技术, 2006(10): 40-41.
- [6] 赵亚兰, 代立兰, 徐琼, 等. 甘肃本地芍药资源分布与调查[J]. 中兽医医药杂志, 2022, 41(5): 26-31.
- [7] 潘艳花, 王卫成, 汤玲, 等. 芍药花芽分化及花期调

- 控研究进展[J]. 寒旱农业科学, 2024, 3(2): 109–116.
- [8] 舒黄英, 郝园园, 蔡庆泽, 等. 模式植物拟南芥开花时间分子调控研究进展[J]. 植物科学学报, 2017, 35(4): 603–608.
- [9] THEIBEN G, MELZER R, RÜMPLER F. MADS-domain transcription factors and the floral quartet model of flower development: linking plant development and evolution[J]. *Development*, 2016, 143(18): 3259–3271.
- [10] THEISSEN G, KIM J, SAEDLER H. Classification and phylogeny of the MADS-box multigene family suggest defined roles of MADS-box gene subfamilies in the morphological evolution of eukaryotes[J]. *Journal of Molecular Evolution*, 1996, 43(5): 484–516.
- [11] DITTA G, PINYOPICH A, ROBLES P, et al. The SEP4 gene of *Arabidopsis thaliana* functions in floral organ and meristem identity[J]. *Current Biology*, 2004, 14(21): 1935–1940.
- [12] PINYOPICH A, DITTA G S, SAVIDGE B, et al. Assessing the redundancy of MADS-box genes during carpel and ovule development[J]. *Nature*, 2003, 424(6944): 85–88.
- [13] FAVARO R, PINYOPICH A, BATTAGLIA R, et al. MADS-box protein complexes control carpel and ovule development in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2003, 15(11): 2603–2611.
- [14] 葛金涛. 芍药花器官发育相关基因的克隆与表达分析[D]. 扬州: 扬州大学, 2013.
- [15] 张加强, 朱开元, 史小华. 芍药 MADS-box 基因家族的鉴定及适应性进化分析[J]. *分子植物育种*, 2019, 17(21): 6959–6966.
- [16] 籍凤娇, 马燕, 亓帅, 等. 芍药 *PISVP* 基因的克隆及其花期调控功能分析[J]. *园艺学报*, 2022, 49(11): 2367–2376.
- [17] 肖佳佳. 芍药属杂交亲和性及杂种败育研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2010.
- [18] 贺丹, 曹健康, 何松林, 等. 芍药远缘杂交不亲和和 *PIABCG15* 基因的克隆及表达分析[J]. *河南农业大学学报*, 2021, 55(6): 1074–1080; 1096.
- [19] YAMAGUCHI A, WU M F, YANG L, et al. The MicroRNA-regulated SBP-box transcription factor SPL3 is a direct upstream activator of LEAFY, FRUITFULL, and APETALA1[J]. *Developmental Cell*, 2009, 17(2): 268–278.
- [20] 张佼蕊, 贺丹, 何松林, 等. 芍药 *PISPL3* 基因的克隆与表达分析[J]. *江苏农业学报*, 2020, 36(6): 1537–1542.
- [21] 吴彦庆, 汤寓涵, 赵大球, 等. 芍药内外花瓣发育形成相关基因片段的生物信息学及组织表达分析[J]. *中国农业大学学报*, 2017, 22(12): 53–63.
- [22] ZHAO D Q, WEI M R, SHI M, et al. Identification and comparative profiling of miRNAs in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) with red/yellow bicoloured flowers[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: e44926.
- [23] ZHAO D, JIANG Y, NING C, et al. Transcriptome sequencing of a chimaera reveals coordinated expression of anthocyanin biosynthetic genes mediating yellow formation in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.)[J]. *BMC Genomics*, 2014, 15: 1–7.
- [24] ZHAO D Q, WEI M R, LIU D, et al. Anatomical and biochemical analysis reveal the role of anthocyanins in flower coloration of herbaceous peony[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 102: 97–106.
- [25] LUAN Y T, CHEN Z J, WANG X, et al. Herbaceous peony *PLACLB2* positively regulates red petal formation by promoting anthocyanin accumulation[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: e992529.
- [26] TANG Y, ZHAO D, TAO J. Daminozide reduces red color intensity in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) flowers by inhibiting the expression of flavonoid biosynthetic genes[J]. *3 Biotech*, 2018, 8(2): 102.
- [27] LIU G, LI Y, SUN X, et al. Association study of SNP locus for color related traits in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) using SLAF-seq[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: e1032449.
- [28] 史旻. 芍药类黄酮合成相关基因载体构建及对模式植物转化研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2017.
- [29] ZHAO D, XU C, LUAN Y, et al. Silicon enhances stem strength by promoting lignin accumulation in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.)[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2021, 190: 769–779.
- [30] LI C, TAO J, ZHAO D, et al. Effect of calcium sprays on mechanical strength and cell wall fractions of herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) inflorescence stems[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, 13(4): 4704–4713.
- [31] ZHAO D, TANG Y, XIA X, et al. Integration of transcriptome, proteome, and metabolome provides insights into how calcium enhances the mechanical strength of herbaceous peony inflorescence stems[J]. *Cells*, 2019, 8(2): 102.
- [32] 陈德伟, 王昕, 李红叶, 等. 芍药 *CAH* 基因的克隆及其在钙处理下的表达特性分析[J]. *分子植物育种*, 2018, 16(9): 2795–2801.
- [33] TANG Y, ZHAO D, MENG J, et al. EGTA reduces the inflorescence stem mechanical strength of herbaceous peony by modifying secondary wall biosynthesis[J].

- Horticulture Research, 2019, 6: 36.
- [34] TANG Y, LU L, HUANG X, et al. The herbaceous peony transcription factor WRKY41a promotes secondary cell wall thickening to enhance stem strength[J]. Plant Physiology, 2023, 191(1): 428–445.
- [35] TANG Y, LU L, SHENG Z, et al. An R2R3-MYB network modulates stem strength by regulating lignin biosynthesis and secondary cell wall thickening in herbaceous peony[J]. The Plant Journal, 2023, 113(6): 1237–1258.
- [36] ZHAO D, LUAN Y, SHI W, et al. Melatonin enhances stem strength by increasing lignin content and secondary cell wall thickness in herbaceous peony[J]. Journal of Experimental Botany, 2022, 73(17): 5974–5991.
- [37] ZHANG K, YAO L, ZHANG Y, et al. A review of the seed biology of paeonia species (Paeoniaceae), with particular reference to dormancy and germination[J]. Planta, 2019, 249(2): 291–303.
- [38] 孙晓梅, 韩宁宁, 杨宏光, 等. 芍药种子下胚轴休眠相关基因的 cDNA-AFLP 分析[J]. 生物技术通报, 2015, 31(6): 116–121.
- [39] 崔金秋. 芍药种子下胚轴休眠与萌发相关调控基因 *PIG11* 的克隆及功能分析[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2016.
- [40] WANG X, ZHANG R, HUANG Q, et al. Comparative study on physiological responses and gene expression of bud endodormancy release between two herbaceous peony cultivars (*Paeonia lactiflora* Pall.) with contrasting chilling requirements[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: e772285.
- [41] 费日雯. 芍药 PINCEDs 调控种子休眠的分子机制研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2023.
- [42] BIAN T, MA Y, GUO J, et al. Herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) *PIDELLA* gene negatively regulates dormancy release and plant growth[J]. Plant Science, 2020, 297: e110539.
- [43] 韩璐璐, 李俊杰, 马燕, 等. 芍药 *PIGA20ox* 基因的克隆及其在芽内休眠解除进程中的表达分析[J]. 植物生理学报, 2017, 53(4): 677–686.
- [44] ZHANG R, WANG X, SHI X, et al. Chilling requirement validation and physiological and molecular responses of the bud endodormancy release in *Paeonia lactiflora* ‘Meiju’ [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22 (16) : 8382.
- [45] ZHAO D, CHENG M, TANG W, et al. Nano-silver modifies the vase life of cut herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) flowers[J]. Protoplasma, 2018, 255(4): 1001–1013.
- [46] 周思雨, 唐文慧, 赵大球, 等. 芍药水通道蛋白基因 *PIP2-2* 片段的克隆与表达分析[J]. 分子植物育种, 2017, 15(3): 800–804.
- [47] MENG J, TANG Y, SUN J, et al. Identification of genes associated with the biosynthesis of unsaturated fatty acid and oil accumulation in herbaceous peony ‘Hangshao’ (*Paeonia lactiflora* ‘Hangshao’) seeds based on transcriptome analysis[J]. BMC Genomics, 2021, 22: 1–21.
- [48] 高凯, 左永丽, 卫志鹏, 等. 芍药 *GPPS* 基因克隆及生物信息学分析[J]. 北方园艺, 2023(10): 73–80.
- [49] LUAN C B, YU H Y, FENG Z Y, et al. The dynamic change of paeoniaflorin content from *Paeonia lactiflora* Pall. root in harvest time[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2002, 11(2): 25–28.
- [50] 闫钟荣. 基于转录和代谢组学联合分析的芍药萜生物合成相关酶基因挖掘[D]. 海口: 海南大学, 2023.
- [51] ARROM L, MUNNÉ-BOSCH S. Sucrose accelerates flower opening and delays senescence through a hormonal effect in cut lily flowers[J]. Plant Science, 2012, 188: 41–47.
- [52] YOO S D, SHEEN J. MAPK signaling in plant hormone ethylene signal transduction[J]. Plant Signaling & Behavior, 2008, 3(10): 848–849.
- [53] 肖士奎, 李芳, 张文婷, 等. 芍药 *ACS* 基因的克隆及其蛋白质原核表达[J]. 华北农学报, 2022, 37(5): 36–44.
- [54] 肖士奎. 乙烯信号转导关键基因 *PIEIN3/EIL1* 调控芍药切花衰老的分子机制[D]. 洛阳: 河南科技大学, 2022.
- [55] 季筱彤. 内源激素对芍药花衰老的调控机制研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023.