

## 近年研究玫瑰切花採收後生理之重點項目

### Current Topics in Postharvest Physiology of Cut Rose Flowers

連 程 翔<sup>1)</sup>

by

Cheng-hsiang Lien

#### 前 言

有關切花採收後生理之研究目前多集中在香石竹和玫瑰兩種切花上，文獻數量雖以前者較多，但由於香石竹對乙烯之敏感度甚高，30~125ppb 之乙烯即導致其花瓣內捲<sup>(48)</sup> (inrolling)，學者們遂將注意力放在乙烯與其老化的關係，相較之下，玫瑰之切花採收後生理研究文獻雖較少，探討層面却比香石竹之研究來得廣泛；李<sup>(1)</sup>在1975曾就切花採收後生理依：(一)化學變化；(二)水分關係；(三)呼吸作用；(四)成熟與老化四方面加以歸納，文中即多舉玫瑰為例。近15年來，玫瑰切花採收後生理的研究已有更深入且系統化的發展，本文擬就歐美近年來在玫瑰切花採收後的：(一)維管束之堵塞；(二)花朵之綻放；(三)採收適期；(四)植物生長調節素；及(五)老化之機制五個研究重點項目上所得結果作一歸納，早期一般切花採收後生理之研究可參閱 Halevy 及 Mayak<sup>(24, 25)</sup>。

#### 維管束之堵塞 (Vascular Blockage)

為了解決玫瑰缺水而垂頭 (bent neck) 的現象，許多學者想盡辦法探討堵塞維管束的原因<sup>(8, 15, 36, 50)</sup>，到1972年已被 Parups 與 Molnar<sup>(43)</sup> 以組織化學法證明堵塞物是一種化學複合物，含有各種碳水化合物、果膠、脂質或蛋白質狀物質及一些酵素。但是這些化合物因何出現，則眾說紛紛，一般認為應不出「生理性堵塞」、「微生物堵塞」及「物理性堵塞」三種，詳細分法可見李<sup>(1)</sup>或 Sacalis<sup>(50)</sup>。

1986年起，荷蘭的 Sprenger 機構陸續發表了一系列報告，探討微生物對玫瑰切花維管束堵塞的影響，以荷蘭最重要玫瑰“Sonia”栽培品種為研究對象，他們發現，當瓶插水中的細菌數達到  $3 \times 10^9$  個/ml 時，玫瑰會在 1 小時內萎凋<sup>(45)</sup>。外加不同系 (strain) 細菌導致瓶插壽命 (vase life) 之縮短趨勢相類似，加入具活性 (viable) 的細菌縮短瓶插壽命的能力比加入受熱處理而降低活性之 (heat-inactivated) 細菌者大<sup>(53)</sup>，所以細菌之代謝活性 (metabolic activities) 大小對玫瑰切花瓶插壽命的影響似乎很大。由於堵塞物中含有果膠狀化合物，Put 與 Rombouts<sup>(45)</sup> 便嘗試使用從微生物純化而得之分解果膠的酵素想作為誘使維管束堵塞的物質

1) 國立臺灣大學園藝系研究生。 Graduate Student, Department of Horticulture, National Taiwan University.

2) 本文於78年8月25日收到。 Date received for publication: August 25, 1989.

，結果顯示，加入這些果膠酶後，雖然會減少水份吸收；使開花速率變慢，但只稍許減低水導度 (water conductivity)，以掃描式電子顯微鏡 (scanning electron microscope, SEM) 觀察，更發現雖然細胞壁有被分解的現象，但果膠酶並不會增加導管堵塞 (vessel blockage) 及萎凋 (wilting)。由此可見，微生物所分泌之果膠酶，並不能完全解釋玫瑰切花維管束受阻的現象，雖然最近 Van Doorn 等人對 5 種玫瑰所進行的測試結果顯示，其維管束堵塞與否，主要是取決於細菌數量之多寡，所以保鮮液中加入 8-HQS 及硝酸銀，殺菌為主要目的之一<sup>(54)</sup>，但要確知微生物與玫瑰維管束堵塞的關係，尚須對細菌之代謝作用有更進一步的了解<sup>(44)</sup>。生理性堵塞及物理性堵塞的作用機制，至今則尚無系列試驗予以探討，多停留在假設階段<sup>(14,50,58)</sup>。

### 花朵之綻放 (Flower Opening)

商業栽培之玫瑰，尤其是須長程運輸之切花，多在蕾期 (bud stage) 採收。Halevy 與 Mayak<sup>(55)</sup> 歸納出 6 個蕾期採收的利點，但是其最大問題在於如何使這些花苞能順利綻放，除了玫瑰外，其它蕾期採收的切花，如菊花<sup>(52,50)</sup>、百合<sup>(41)</sup>、唐菖蒲<sup>(31)</sup>、小蒼蘭<sup>(61)</sup>等，都有相同的困難。使用保鮮液是一可行之道，有關保鮮液中各成分的可能作用，前人已有歸納<sup>(1,25)</sup>，有興趣者可自行參考之。

在植物生理上，開花生理 (physiology of flowering) 方面的研究數量相當驚人，但在花之綻放 (flower opening) 方面，研究者却寥寥可數<sup>(46)</sup>。目前資料較完整者只有牽牛花 (*Ipomoea*)<sup>(58)</sup> 及天人菊 (*Gaillardia*)<sup>(58)</sup> 二種。切花方面，近年來以美國加州大學之 Reid 與 Evans 以玫瑰為材料所作之試驗最為出色。利用定時距曝光相術 (time-lapse cinematography)，調查玫瑰切花綻放的情形，他們發現，其綻放呈韻律性變化<sup>(16)</sup>，花朵在黎明前開始打開且持續約 5 小時之久，然後便停止，直到第二天黎明再繼續開放。這種韻律性綻放是從外圍花瓣向內圍花瓣漸次進行，進一步的研究顯示，當花瓣快速伸展時，伴隨着澱粉的減少及可溶性糖 (soluble sugars) 的增加<sup>(17)</sup>。植物細胞和組織的生長通常和細胞壁延展力 (extensibility)、水導度 (hydraulic conductivity)、及質膜 (plasma membrane) 內外的滲透壓大小有關<sup>(7)</sup>，由於玫瑰花瓣在擴張 (expansion) 期間細胞之滲透壓梯度 (osmotic pressure gradient) 不但沒有上升，反而下降，因此碳水化合物之變化應該和水分吸收無關，至於是否與細胞壁延展力有關，則尚待進一步試驗探討。值得注意的是，在綻放時，玫瑰內、外圍花瓣的澱粉及可溶性糖含量有一梯度存在；以往的試驗在測碳水化合物時，把所有花瓣一起打碎<sup>(57,57)</sup>，這種做法是否會導致某些有關花之發育 (flower development) 或老化 (senescence) 的重要訊息漏失，值得未來加以探討深究。

### 採收適期 (Time of Harvest)

雖然有關花之綻放所作研究很少，單就實用觀點而言，要使採收後之切花能綻放到理想開度 (ideal bloom) 可以使用保鮮劑，或是慎選採收適期來達到此目標。花冠 (corolla) 發育期間，水分及還原糖均有大量累積的現象<sup>(56)</sup>，採收較高成熟度的玫瑰切花，達到理想開度之機率較高<sup>(5)</sup>，此外，在瓶插液中加入糖，也能增加理想開度<sup>(50)</sup>，姑且不論這些糖在切花中之代謝及所扮演的角色如何，大多保鮮劑中都有蔗糖的存在<sup>(25)</sup>，由此可推測適當之採收成熟度應和切花體中之碳水化合物組成有關。早期研究雖早有這種假設<sup>(24)</sup>，却一直沒有人提出直接的證據，Berkholst<sup>(3)</sup> 最近以玫瑰 'Sonia' 為材料，分析不同成熟度採收之花瓣中澱粉含量和瓶插壽命的關係，結果發現，採收時玫瑰花瓣中的澱粉含量越高，其後在瓶插時花冠中的糖分就越高，瓶插壽命也較長。這個發現在玫瑰育種上也有其價值，當以切花用途為育種目的時，應將商業採收期 (commercial stage of picking) 時含高澱粉量者列於優先考慮的對象。

## 植物生長調節劑 (Plant Growth Regulators)

### 一、乙炔 (ethylene)

早在1950年, Fisher 便已發現玫瑰切花會放出乙炔<sup>(40)</sup>。其散發(emanation)量的改變方式和香石竹者類似, 都分成: (1)低而穩定地散發; (2)迅速加快到最高; (3)由最高漸趨下降等三階段<sup>(38)</sup>。經過冷藏之玫瑰切花, 其放出之乙炔量比未經冷藏者為多, 瓶插壽命也較短<sup>(18)</sup>。一般玫瑰切花的乙炔生成量很少, 大約是香石竹的1~5%左右<sup>(38)</sup>。以 STS (silver thiosulphate) 預措, 可增長冷藏玫瑰切花的瓶插壽命<sup>(13)</sup>, 並避免外界乙炔所引起的落蕾現象<sup>(55)</sup>。最近 Reid 等人<sup>(48)</sup> 對27個栽培品種玫瑰切花進行乙炔對其花朵綻放 (flower opening) 的影響, 結果發現, 因栽培品種的不同, 對乙炔的反應也不一樣, 如 'Sterling Silver' 品種, 其花朵綻放速率受乙炔 (0.5ppm, 2天) 促進, 'Lovely Girl' 品種則受抑制, 而 'Gold Rush' 品種則沒有反應。因此, 未來一方面固然要研究乙炔與花朵綻放的關係, 一方面也應將對乙炔敏感度列入玫瑰切花選種目標之一。

### 二、離層酸 (abscisic acid, ABA)

玫瑰花瓣中的 ABA 在切離母株後前3天漸降, 而第4天起有上升的趨勢<sup>(6)</sup>。瓶插壽命短者比瓶插壽命長之栽培種含較高的ABA<sup>(36)</sup>, 此外, Mayak 與 Halevy 二氏同時也發現外施乙炔會使內生 ABA 上升。這似乎暗示 ABA 對老化有加速的作用, 但瓶插液中若加入 ABA 却又可以減少水分喪失, 避免垂頸 (bentneck) 的發生<sup>(32)</sup>; 故 Halevy 及 Mayak 二氏<sup>(24)</sup> 認為 ABA 對玫瑰切花有兩極效果: (1)加速花之老化; (2)改善水分平衡 (water balance) 進而增長瓶插壽命。

### 三、Cytokinin

隨着花朵的增齡 (aging), 玫瑰花瓣中的內生 cytokinin 有下降的趨勢, 外加 BA (benzyladenine) 可改善其水分平衡<sup>(37)</sup>, 同時也可延長原屬切花保存壽命短的品種之瓶插壽命<sup>(39)</sup>; 然而有許多品種對外加 BA 並沒有什麼反應<sup>(40)</sup>, 有些報告指出在保鮮液中若加有 BA 可增加保鮮效果<sup>(39)</sup>, 但其效果似乎並不穩定, 真正使用者不多。

事實上, 上列三種植物生長調節劑與 GA、auxin 同時存在於切花中, 只研究其中一種在採收後的變化情形極易失之偏頗。以香石竹為例, 最近 Cook 等<sup>(10)</sup> 就認為 auxin 和乙炔的交互作用 (interaction) 會控制碳水化合物之流向, 即類似供源—儲池 (source-sink) 的關係, 進而影響香石竹切花之老化。玫瑰切花在這方面的研究則尚欠缺, 有待學者們繼續努力。

## 老化之機制 (Mechanism of Senescence)

玫瑰切花老化過程中, 除了上述之乙炔有上升的趨勢外, 其細胞膜的通透性也會增加, 並進而導致萎凋, 乃至於死亡<sup>(19)</sup>。利用X光繞射的方法得知, 玫瑰花瓣中, 膜 (可能包括質膜、液體膜、內質網...) 之物理性質早在老化初期便開始變化<sup>(4)</sup>。進一步的分析指出, 這種相的轉化 (phase transition) 或微黏性 (microviscosity) 的增加, 是因為膜中的磷脂 (phospholipid) 含量減少, 而此一量的減少則是由於合成量的減少加上分解量的增加所導致<sup>(6)</sup>。最近的試驗更指出<sup>(20)</sup>, 玫瑰的老化過程應是: 膜中脂質結構改變→增加微黏性→脂層相分離 (lipid phase separation) →乙炔生成量上升→膜之通透性增加→→→死亡。亦即, 乙炔只會加速老化的進行, 而非早期假設之誘發老化的因子。但是同樣的, 膜中脂質的結構又因何而變化? 這點尚待進一步研究, 值得作為參考的是, 最近由香石竹所得結果顯示, 微粒體膜 (microsomal membrane) 對Ca<sup>2+</sup>的需能吸收 (ATP-dependent uptake) 能力在香石竹切離母體後不久即有下降的趨勢<sup>(42)</sup>, 是否此能力的下降, 導致細胞內 Ca<sup>2+</sup> 上升到某一濃度活化了一些對脂質具分

解能力的酵素，則有待觀察。

低溫貯藏是園產品採收後處理過程中常用的方法，其主要作用在降低呼吸作用<sup>(24)</sup>。但是相對地，低溫對細胞也或多或少會造成傷害<sup>(19)</sup>。因此，探討低溫對玫瑰切花有何影響，也是研究切花老化機制的另一可循方向。在2°C的低溫下貯藏10天或17天後，‘Mercedes’ 玫瑰花瓣之細胞膜通透性顯著增加<sup>(18)</sup>；伴隨着膜之變化，Lukaszeuska 等人<sup>(35)</sup>以‘Sonia’ 玫瑰同樣在2°C下貯藏（插於水中），調查其花冠中胺基酸量的變化情形，結果發現 proline 在9天後消失。由於 proline 在生體外 (*in vitro*) 被發現可穩定膜上之 phospholipid<sup>(48)</sup>，因此 proline 之消失似乎可用來解釋細胞膜通透性的增加，果真如此，外加 proline 應可延緩其老化。最近 Tonecki 等人<sup>(61)</sup> 便對‘Sonia’ 玫瑰進行測試，結果發現，用 proline 預措後之冷藏（2°C）切花確有較長之瓶插壽命，但一直維持在 20°C 下之切花則無差別；這個結果顯示，低溫會導致 proline 量下降，膜之完整性遂遭到破壞，進而加速老化進行；須注意的是，外加 proline 進入切花後如何代謝並不清楚，由於 proline 量的上升，會導致如 GABA ( $\gamma$ -amino butyric acid) 及 hydroxyproline 量的變化<sup>(12)</sup>，而 Tonecki 等人同時也發現用 GABA 預措效果類似，因此 proline 是直接作用在膜上，穩定 phospholipid 而延緩老化，還是因影響其它物質而間接地延緩老化尚須進一步的實驗證明。

### 結論與展望 (Conclusions and Future Perspectives)

近年來由於分析方法及試驗器材的進步，加上各種相關知識的累積，研究人員們對玫瑰切花採收後生理已有較深入的了解，但就實用觀點來看，今天對玫瑰切花的處理方式和15年前並沒有太大的差別，維管束堵塞仍然是切花生產者、花商及消費者最感頭痛的問題，實驗室中用的方法，如離子交換樹脂<sup>(49)</sup>、化學藥劑如 proline, GABA<sup>(61)</sup>,  $\text{Co}^{2+}$ <sup>(66)</sup> 等處理，或因效果不彰，或因成本太高，並不適合用在實際操作上，如何找出真正原因，並加以克服是當務之急。至於較偏學理之對老化作用機制的研究，目前已將注意力集中在膜於老化初期的變化方面<sup>(20)</sup>，未來除了可由發展穩定膜構造的處理方法<sup>(61)</sup> 着手外，也應回頭檢視以往對一些延長瓶插壽命物質，如蔗糖、STS、8-HQS、硝酸銀等界定的角色是否正確；例如蔗糖傳統被認為是作為呼吸作用的基質<sup>(24)</sup>，但根據 Kaltaler 及 Steponkus 於1976年對 Forever Yours 栽培種玫瑰所作分析顯示，外加蔗糖的主要功用似乎是維持粒線體膜的完整，而非提供作為呼吸基質<sup>(28)</sup>。近年來利用動物細胞<sup>(11)</sup>及植物種子<sup>(9)</sup>所作實驗顯示，sugar-lipid interaction 在維持膜完整性上，尤其在逆境 (stress) 時扮演著相當重要的角色，切花於採收後也常碰到各種逆境的「折磨」，糖類在切花採收後生理中的關鍵功用 (key function) 是否和膜之完整性有關？採收後切花體內除了澱粉——蔗糖的消長關係外，其它糖類，如單糖、寡糖，有沒有明顯的變化趨勢？如果有，其生理意義為何？諸如此類基於最近新發現的事實，而對以往推論的審視，在儀器及技術的許可下，未來應有其實驗的價值，此外，玫瑰切花老化過程中是否和乙烯加速之香石竹老化類似，在基因表顯 (gene expression) 上有所改變？<sup>(34, 60)</sup> 目前雖還沒有這方面的報告，相信在不久的將來，應有研究人員提出這方面的資料。總之，玫瑰切花採收後生理雖然有其特殊性，許多基本原則及試驗方法都值得從事採收後生理研究人員拿來參考，能否因此在研究其它切花採收後生理的迷團中有所突破，且讓我們拭目以待。

### 參考文獻

1. 李晔 1975. 切花之採收後生理 中國園藝21: 211~221.
2. Berkholst, C.E.M. 1986. Cell size in rose petals. an indicator for quality of vase life. Acta Hort. 181:339-344.

54:9-10.

4. Borochoy, A., A.H. Halevy, and M. Shinitzky. 1974. Increase in microviscosity with aging in protoplast plasmalemma as affected by age and environmental factors. *Nature* 263:158-159.
5. Borochoy, A., T. Tirosh, and A.H. Halevy. 1976. Abscisic acid content of senescing petals of cut rose flowers as affected by sucrose and water stress. *Plant Physiol.* 58:175-178.
6. Borochoy, A., A.H. Halevy, and M. Shinitzky. 1982. Senescence and the fluidity of rose petal membranes. *Plant Physiol.* 69:296-299.
7. Boyer, J.S., A.J. Cavalier, and E.D. Shulze. 1985. Control of the rate of cell enlargement: Excision, wall relaxation, and growth-induced water potentials. *Planta* 163:527-543.
8. Burdett, A.N. 1970. The cause of bent neck in cut roses. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 95:427-431.
9. Caffery, M., V. Fonseca, and A.C. Leopold. 1988. Lipid-sugar interactions. *Plant Physiol.* 86:754-758.
10. Cook, E.L. and J. van Staden. 1988. Manipulating carnation petal senescence. II. The influence of benzyladenine on indoleacetic acid metabolism and ethylene production. *J. Plant Physiol.* 133:470-474.
11. Crowe, J.H., L.M. Crowe, J.F. Carpenter, A.S. Rudolph, C.A. Wistrom, B.J. Spargo, and T.J. Anchordoguy. 1988. Interactions of sugars with membranes. *Biochim. Biophys. Acta* 947:367-384.
12. Dashek, W.V. and S.S. Erickson. 1981. Isolation, assay, biosynthesis, metabolism, uptake and translocation, and function of proline in plant cells and tissues. *Bot. Rev.* 47:349-385.
13. De Stigter, H.C.M. 1980. Ethphon effects in cut 'Sonia' roses after pretreatment with silver thiosulphate. *Acta Hort.* 113:27-31.
14. De Stigter, H.C.M. and A.G.M. Broekhuysen. 1986. Role of stem cut surface in cut-rose performance. *Acta Hort.* 181:359-364.
15. Durkin, D. and R. Kuc. 1966. Vascular blockage and senescence of the cut rose flower. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 89:683-688.
16. Evans, R.Y. and M.S. Reid. 1986. Control of petal expansion during diurnal opening of roses. *Acta Hort.* 181:55-63.
17. Evans, R.Y. and M.S. Reid. 1988. Changes in carbohydrates and osmotic potential during rhythmic expansion of rose petals. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 113:884-890.
18. Faragher, J.D. and S. Mayak. 1984. Physiological responses of cut rose flowers to exposure to low temperature: changes in membrane permeability and ethylene production. *J. Exp. Bot.* 35:965-974.
19. Faragher, J.D., S. Mayak, and T. Tirosh. 1986. Physiological responses of cut rose flowers to cold storage. *Physiol. Plant.* 67:205-210.
20. Faragher, J.D., E.J. Wachtel, and S. Mayak. 1987. Changes in the

3. Berkholst, C.E.M. 1989. High starch content in 'Sonia' roses corollas at picking may add quality to vase life. Gartenbauwissenschaft physical state of membrane lipids during senescence of rose petals. *Plant Physiol.* 83:1037-1042.
21. Gilman, K.F. and P.L. Steponkus. 1972. Vascular blockage in cut roses, *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 97:662-667.
22. Halevy, A.H., T.G. Byrne, A.M. Kofranek, D.S. Farnham, J.F. Thompson, and R.E. Hardenburg. 1978. Evaluation of postharvest handling methods for transcontinental track shipments of cut carnations, chrysanthemums, and roses. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 103:151-155.
23. Halevy, A.H. and S. Mayak. 1974. Transport and conditioning of cut flowers. *Acta Hortic.* 43:291-306.
24. Halevy, A.H. and S. Mayak. 1979. Senescence and postharvest physiology of cut flowers. Part I. *Hort. Rev.* 1:204-236.
25. Halevy, A.H. and S. Mayak. 1981. Senescence and postharvest physiology of cut flowers. Part II. *Hort. Rev.* 3:59-143.
26. Hammond, J.B.W. 1982. Changes in amylase activity during rose bud opening. *Sci. Hortic.* 16:283-289.
27. Ho, L.C. and R. Nichols. 1977. Translocation of C<sup>14</sup>-sucrose in relation to changes in carbohydrate content in rose corollas cut at different stages of development. *Ann. Bot.* 41:227-242.
28. Kaihara, S. and A. Takimoto. 1983. Effect of plant growth regulators on flower-opening of *Pharbitis nil*. *Plant Cell Physiol.* 24:309-316.
29. Kaltaler, R.E.L. and P.L. Steponkus. 1976. Factors affecting respiration in cut roses. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 101:352-354.
30. Kofranek, A.M. 1976. Opening flower buds after storage. *Acta Hortic.* 64:231-237.
31. Kofranek, A.M. and A.H. Halevy. 1976. Sucrose pulsing of gladiolus stems before storage to increase spike quality. *HortScience* 11:572-573.
32. Kohl, H.C. and D.L. Rundle. 1972. Decreasing water loss of cut roses with abscisic acid. *HortScience* 7:249.
33. Koning, R.E. 1983. The roles of auxin, ethylene, and acid growth in filament elongation in *Gaillardia grandiflora*. *Amer. J. Bot.* 70:602-610.
34. Lawton, K.A., B. Huang, P.B. Goldsbrough, and W.R. Woodson. 1988. Molecular cloning and characterization of senescence-related genes from carnation flower petals. *Plant Physiol.* 90:690-696.
35. Lukaszewska, A.J., G.R. Dreise, F.J. Perez-Zuniga, and N. Gorin. 1989. Effect of cold storage on changes in the contents of total and individual free amino acids in corolla from cut 'Sonia' roses. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 114:293-297.
36. Marousky, F.J. 1969. Vascular blockage, water absorption, stomatal

近年研究玫瑰切花採收後生理之重點項目

- opening, and respiration of cut 'Better Times' roses treated with 8-hydroxyquinoline citrate and sucrose. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 94:223-226.
37. Mayak, S. and A.H. Halevy. 1970. Cytokinin activity in rose petals and its relation to senescence. Plant Physiol. 46:497-499.
  38. Mayak, S. and A.H. Halevy. 1972. Interrelationships of ethylene and abscisic acid in the control of rose petal senescence. Plant Physiol. 50:341-346.
  39. Mayak, S. and A.H. Halevy. 1974. The action of kinetin in improving the water balance and delaying senescence of cut rose flowers. Physiol. Plant. 32:330-336.
  40. Mor, Y. and N. Zieslin. 1987. Plant growth regulators in rose petals. Hort. Rev. 9:53-73.
  41. Nowak, J. and K. Mynett. 1985. The effect of sucrose, silver thiosulphate and 8-hydroxyquinoline citrate on the quality of *Lilium* inflorescences cut at the bud stage and stored at low temperature. Scientia Hortic. 25:299-302.
  42. Paliyath, G. and J.E. Thompson 1988. Senescence-related changes in ATP-dependent uptake of calcium into microsomal vesicles from carnation petals. Plant Physiol. 88:295-302.
  43. Parups, E.V. and J.M. Molnar. 1972. Histochemical study of xylem blockage in cut roses. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 97:532-534.
  44. Put, H.M.C. and F.M. Rombouts. 1989. The influence of purified microbial pectic enzymes on the xylem anatomy, water uptake and vase life of *Rosa* cv. 'Sonia', Sci. Hortic. 38:147-160.
  45. Put, H.M.C. and L. Jansen. 1989. The effects on the vase life of cut *Rosa* cv. 'Sonia' of bacteria added to the vase water. Sci. Hortic. 39:167-179.
  46. Raab, M.M. and R.E. Koning. 1988. How is floral expansion regulated? BioScience 38:670-674.
  47. Reid, M.S., R.Y. Evans, L.L. Dodge, and Y. Mor. 1989. Ethylene and silver thiosulphate influence opening of cut rose flowers. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 114:436-440.
  48. Rudolph, A.S., J.H. Crowe, and L.M. Crowe. 1986. Effects of three stabilizing agents - proline, betaine, and trehalose - on membrane phospholipids. Arch. Biochem. Biophys. 245:134-143.
  49. Sacalis, J.N. 1974. Inhibition of vascular blockage and extension of vase life in cut roses with an ion exchange column. HortScience 9:149-151.
  50. Sacalis, J.N. 1973. Vascular blockage and its inhibition in cut rose flowers. Acta Hortic. 41:159-170
  51. Tonecki, J., A.J. Lukaszewska, and N. Gorin. 1989. Effect of L-proline,

- L-hydroxyproline and gamma-amino butyric acid on vase life of cut 'Sonia' roses. *Gartenbauwissenschaft* 54:82-85.
52. Uota, M. 1970. Sleepiness of carnation blooms-how much ethylene does it take? *Florists' Rev.* 146(3772):35, 65-67.
  53. Van Doorn, W.G., Y. de Witte, and B.C.H. Woltman. 1986. Effect of exogenous bacterial concentrations on water relations of cut rose flowers. *Acta Hort.* 181:459-462.
  54. Van Doorn, W.G., K. Schurer, and Y. de Witte. 1989. Role of endogenous bacteria in vascular blockage of cut rose flowers. *J. Plant Physiol.* 134:375-381.
  55. Veen, H. 1983. Silver thiosulphate: an experimental tool in plant science. *Sci. Hort.* 20:211-224.
  56. Venkatarayappa, T., M.J. Tsujita, and D.P. Murr. 1980. Influence of cobaltous ion on the postharvest behavior of 'Samantha' roses. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 105:148-151.
  57. Weinstein, L.H. 1957. Senescence of roses. I. Chemical changes associated with senescence of cut 'Better Times' roses. *Contribs. Boyce Thompson Inst.* 19:33-48.
  58. Woltering, E.J. 1986. Effect of deleafing on quality of cut roses. *Acta Hort.* 181:219-227.
  59. Woltering, E.J. 1987. The effect of leakage of substances from mechanically wounded rose stems on bacterial growth and flower quality. *Sci. Hort.* 33:129-136.
  60. Woodson, W.R. and K.A. Lawton. 1988. Ethylene-induced gene expression in carnation petals. Relationship to autocatalytic ethylene production and senescence. *Plant Physiol.* 87:478-503.
  61. Woodson, W.R. 1987. Postharvest handling of bud-cut freesia flowers. *HortScience* 22:546-458.