

谷胱甘肽对冷藏枇杷果实木质化 相关生理指标的影响*

吴锦程¹, 陈伟健², 谭莉¹, 林德贵¹, 卢海霞¹

(1. 莆田学院环境与生命科学系, 福建莆田 351100; 2. 莆田市农业检验监测中心, 福建莆田 351100)

摘要:以“解放钟”枇杷 (*Eriobotrya japonica* Lindl. cv. Jiefangzhong) 为试材, 研究外源还原型谷胱甘肽 (glutathione, GSH) 对 6 °C 冷藏枇杷果实苯丙氨酸解氨酶 (phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、多酚氧化酶 (polyphenol oxidase, PPO)、4-香豆酸辅酶 A 连接酶 (4-coumarate coenzyme A ligase, 4-CL)、肉桂醇脱氢酶 (cinnamyl alcohol dehydrogenase, CAD)、过氧化物酶 (peroxidase, POD) 和多胺氧化酶 (polyamine oxidase, PAO) 活性以及可溶性糖含量变化与果实木质化的关系。结果表明, 外源 GSH 处理通过抑制冷藏枇杷果实中 PAL, POD 和 PAO 活性上升, 从而抑制果实木质素的形成, 并延缓可溶性糖的下降; 但 GSH 处理对果实 PPO, CAD 和 4-CL 酶活力影响较小, 它们可能在枇杷果实木质化中不起主要作用。GSH 具有减缓冷藏枇杷果实木质化的作用, 其中以 1.0 g/L 和 1.5 g/L 的 GSH 所处理的枇杷果实木质化程度较低。

关键词:枇杷; 木质化; 谷胱甘肽 (GSH); 苯丙氨酸解氨酶 (PAL); 过氧化物酶 (POD); 多胺氧化酶 (PAO)
中图分类号: S 667.3.01 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-390X (2008) 05-0652-06

Effects of Glutathione on Several Physiological Indexes Related with Lignification of Loquat Fruits during Cold Storage

WU Jin-cheng¹, CHEN Wei-jiang², TAN Li¹, LIN De-gui¹, LU Hai-xia¹

(1. Department of Environment and Life Science, Putian University, Putian 351100, China;

2. Putian Agricultural Test and Inspection Centre, Putian 351100, China)

Abstract: The effects of exogenous glutathione (GSH) on lignification of loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl. cv. Jiefangzhong) fruits stored at 6 °C were studied. To study the relationship between lignification and changes of activities of phenylalanine ammonia lyase (PAL, EC 4. 1. 3. 5.), polyphenol oxidase (PPO, EC 1. 10. 3. 2.), 4-coumarate coenzyme A ligase (4-CL, EC 6. 2. 1. 12.), cinnamyl alcohol dehydrogenase (CAD, EC 1. 1. 1. 195.), peroxidase (POD, EC 1. 11. 1. 7.), polyamine oxidase (PAO, EC 1. 4. 3. 4.) and contents of soluble sugar, the loquat fruits were treated with GSH. The results showed that activities of PAL, POD and PAO were inhibited after the treatment with GSH. Meanwhile, the GSH treatment delayed the decomposition of soluble sugar. Consequently, the treatment with GSH inhibited the increase of lignin. However, the treatment with GSH had no significant effect on activities of PPO, 4-CL and CAD. These factors probably played insignificant roles in the lignification of loquat fruits. The results indicated that the GSH treatment could inhibit the lignification of loquat fruits under cold storage. Lower level of lignification was achieved with treatment of GSH at 1.0 g/L and 1.5 g/L, respectively.

收稿日期: 2007-11-20 修回日期: 2007-12-03

* 基金项目: 福建省科技厅资助重点课题 (2007I0021); 福建省教育厅资助课题 (3B05228); 莆田市科技局资助重点课题 (2007N26)。

作者简介: 吴锦程 (1965-), 男, 教授, 主要从事植物资源及生理生化研究。E-mail: wjc2384@163.com

Key words: loquat; lignification; glutathione (GSH); phenylalanine ammonia lyase (PAL); peroxidase (POD); polyamine oxidase (PAO)

枇杷 (*Eriobotrya japonica* Lindl.) 为原产我国亚热带的特产水果,果实皮薄、易碰伤和褐变而极不耐贮藏运输,果实经低温贮藏后会出现果皮和果肉粘连,难以剥离,果肉由贮前的柔软多汁变为质地生硬、粗糙少汁的木质化败坏现象^[1],枇杷果实木质化败坏是枇杷贮藏过程中发生的主要问题。郑永华等认为低温下枇杷果肉发生木质化是一种冷害现象,主要与其细胞壁代谢失常和苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性的增加有关,并认为采用SO₂处理枇杷果实可维持活性氧代谢的平衡,抑制活性氧的积累,从而防止果实木质化的发生^[1,2]。吴锦程等分别采用不同贮藏温度和水杨酸处理对枇杷果实木质化的生理生化机理进行了初步探讨,水杨酸处理可抑制冷藏过程中枇杷果肉PAL、多酚氧化酶(PPO)、肉桂醇脱氢酶(CAD)和过氧化物酶(POD)的活性上升,减轻果肉木质化程度;认为PAL和POD活性的上升是导致4℃下贮藏的枇杷果肉发生木质化的主要原因^[3-5]。刘尊英等用GSH处理采后石刁柏研究发现,经GSH处理的石刁柏木质素含量增加较为缓慢^[6]。GSH在采后枇杷木质化中的研究还未见报道,本试验探讨GSH处理对冷藏枇杷果实贮藏效果的影响,旨在为控制采后冷藏枇杷果实木质化提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料及处理

选择正常食用成熟度、大小均匀、无果皮受伤或绒毛脱落的“解放钟”枇杷 (*Eriobotrya japonica* Lindl. cv. Jiefangzhong) 果实为试材。采用0.5 g/L, 1.0 g/L, 1.5 g/L的GSH浸果30 min,对照(CK)采用清水浸果30 min,果实晾干后分装于0.02 mm厚聚乙烯袋(每袋平均1.5 kg),用橡皮筋绕两道扎袋口而不密封于6℃下冷藏35 d。每7 d取样于-40℃的超低温冰箱保存待测。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 木质素含量测定

参照朱海英木质素含量的测定方法^[7]。

1.2.2 多酚氧化酶(PPO)活性的测定

参照吴锦程PPO活性的测定方法^[3]。一个单位(U)酶活性定义为0.001 $\Delta OD_{410}/\text{min}$,结果

以U/(g FW)表示。

1.2.3 苯丙氨酸解氨酶活性(PAL)测定

参照薛应龙PAL活性的测定方法^[8],一个单位(U)酶活性定义为0.001 $\Delta OD_{290}/\text{h}$,结果以U/(g FW)表示。

1.2.4 可溶性糖含量测定

参照张宪政等的蒽酮法^[9]测定。

1.2.5 4-香豆酸辅酶A连接酶活性(4-CL)测定

参照吴锦程4-CL活性的测定方法^[10]。一个单位(U)酶活性定义为0.0001 $\Delta OD_{333}/\text{min}$,结果以U/(g FW)表示。

1.2.6 肉桂醇脱氢酶(CAD)活性的测定

参照吴锦程CAD活性的测定方法^[3]。一个单位(U)酶活性定义为0.001 $\Delta OD_{340}/\text{min}$,结果以U/(g FW)表示。

1.2.7 过氧化物酶活性(POD)测定

参照陈建勋等的愈创木酚法^[11],一个单位(U)酶活性定义为0.001 $\Delta OD_{470}/\text{min}$,结果以U/(g FW)表示。

1.2.8 多胺氧化酶(PAO)的酶液提取及活性测定

参照王颖等的方法^[12]略作修改。一个单位(U)酶活性定义为0.001 $\Delta OD_{470}/\text{min}$,结果以U/(g FW)表示。

以上测定均重复3次,测定所得数据经Duncan's新复极差法进行方差分析,检验差异显著性。

2 结果与分析

2.1 GSH对冷藏枇杷果实木质素含量的影响

由图1可以看出贮藏期间经过GSH处理和CK的果实木质素含量均呈现上升的趋势。经GSH各处理的果实木质素含量低于CK,在14~35 d贮藏期内经GSH各处理与CK的果实木质素含量差异达显著水平($P < 0.05$),在果实贮藏的前28 d采用GSH各处理的枇杷果实木质素含量相近,而28 d后0.5 g/L处理的枇杷果实木质素含量高于1.0 g/L和1.5 g/L处理。1.0 g/L和1.5 g/L的GSH两个处理的枇杷果实木质素含量变化相差不显著($P > 0.05$)。结果显示,经GSH浸果处理在一定程度上抑制冷藏枇杷果实木质素的生成。

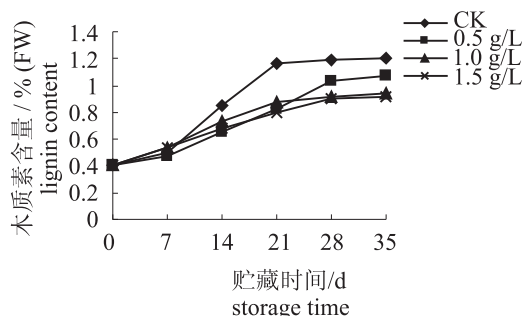


图 1 GSH对枇杷果实木质素质量的影响

Fig. 1 Effect of GSH on lignin content of loquat fruits

2.2 GSH 对冷藏枇杷果实 PPO 活性的影响

图2可以看出,经GSH处理和CK的枇杷果实贮藏过程中PPO活性均呈“先降-后升-再降”的变化趋势,即从0~7d内PPO活性下降,7~14d内PPO活性迅速上升,14~35d后呈下降趋势。GSH各处理的枇杷果实PPO活性与CK之间差异不显著($P > 0.05$)。0.5 g/L和1.5 g/L处理的枇杷果实PPO活性一直高于1.0 g/L处理和CK;而1.0 g/L处理的枇杷果实PPO活性与CK非常接近,该浓度GSH处理对枇杷果实PPO活性几乎没有影响。以上说明不同浓度GSH处理对枇杷果实PPO活性的影响效果存在差异。

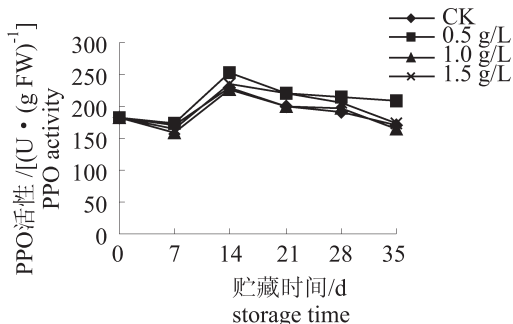


图 2 GSH对枇杷果实PPO活性的影响

Fig. 2 Effect of GSH on PPO activity of loquat fruits

2.3 GSH 对冷藏枇杷果实 PAL 活性的影响

由图3可见,在贮藏前21d枇杷果实PAL活性呈上升趋势,于21d达到峰值,21d后PAL活性呈迅速下降趋势。经GSH处理枇杷果实的PAL活性均比CK低,其中1.0 g/L和1.5 g/L的GSH两个处理枇杷果实PAL活性低于CK,差异达显著水平($P < 0.05$)。说明GSH处理对枇杷果实的PAL活性具有抑制作用,且随着GSH处理浓度的增加其抑制作用呈现加强的趋势。

2.4 GSH 对冷藏枇杷果实可溶性糖含量的影响

枇杷果实冷藏过程中可溶性糖含量呈现“先

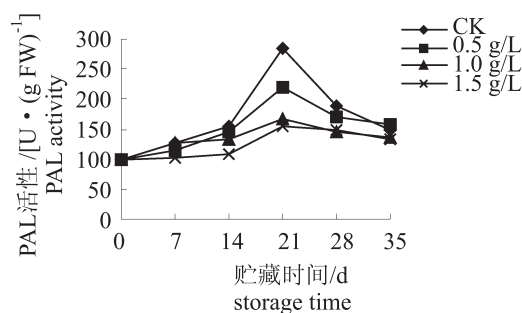


图 3 GSH对枇杷果实PAL活性的影响

Fig. 3 Effect of GSH on PAL activity of loquat fruits

升后降”变化规律,0~14d果实可溶性糖含量持续上升,14~35d可溶性糖含量则呈下降趋势(见图4)。GSH各处理的果实可溶性糖含量在0~14d上升较CK平缓,CK果实可溶性糖含量在14~35d的下降则较GSH处理快,经GSH处理的果实可溶性糖含量在贮藏后期高于CK,但差异不显著($P > 0.05$)。经GSH处理能抑制枇杷果实冷藏早期可溶性糖含量的上升,同时减缓冷藏后期可溶性糖含量的下降。

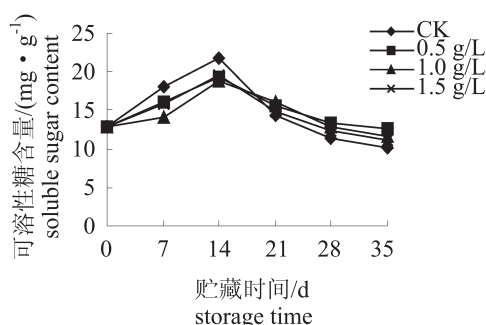


图 4 GSH对枇杷果实可溶性糖含量的影响

Fig. 4 Effect of GSH on soluble sugar content of loquat fruits

2.5 GSH 对冷藏枇杷果实 4-CL 活性的影响

由图5可见,GSH各处理与CK的枇杷果实在冷藏0~14d内4-CL活性急剧上升,并于14d达到峰值,贮藏14~35d期间4-CL酶活性迅速下降。除采用1.5 g/L的GSH处理的果实的4-CL酶活性在7~21d低于CK外,GSH处理的枇杷果实4-CL活性与CK差异不显著($P > 0.05$),说明GSH处理对枇杷果实的4-CL酶活性影响较小。

2.6 GSH 对冷藏枇杷果实 CAD 活性的影响

从图6可以看出,GSH各处理与CK枇杷果实CAD活性呈“先升-后降”的变化趋势。统计分析表明,冷藏0~7d内GSH各处理的CAD酶活性与CK没有显著性差异($P > 0.05$),0.5 g/L处理的枇杷果实贮藏期间CAD酶活性低于1.0 g/L处

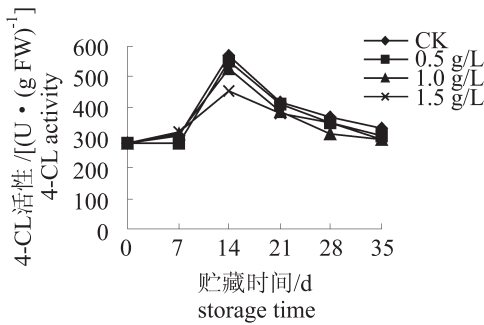


图5 GSH对枇杷果实4-CL活性的影响

Fig. 5 Effect of GSH on 4-CL activity of loquat fruits

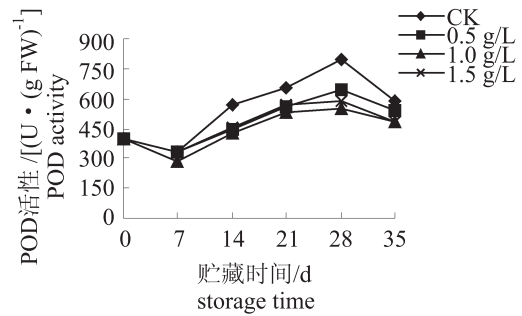


图7 GSH对枇杷果实POD活性的影响

Fig. 7 Effect of GSH on POD activity of loquat fruits

理和CK;1.5 g/L处理的枇杷果实CAD酶活性除0~14 d低于CK,14~35 d内其CAD酶活性高于CK;1.0 g/L处理的果实CAD酶活性与CK差异不显著($P > 0.05$)。总体上GSH各处理以0.5 g/L处理对CAD酶活性抑制作用相对较强。

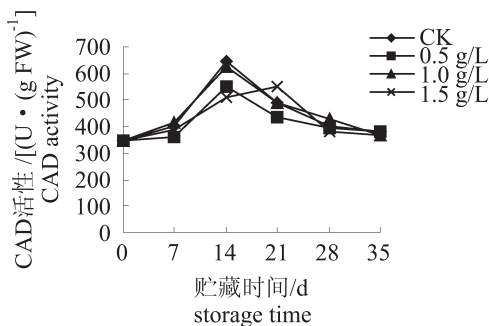


图6 GSH对枇杷果实CAD活性的影响

Fig. 6 Effect of GSH on CAD activity of loquat fruits

果实PAO酶活性峰值最大,经1.0 g/L和1.5 g/L的GSH处理果实的PAO活性一直低于CK,差异达显著水平($P < 0.05$),1.0 g/L的GSH处理对冷藏枇杷果实PAO活性具有明显的抑制作用。

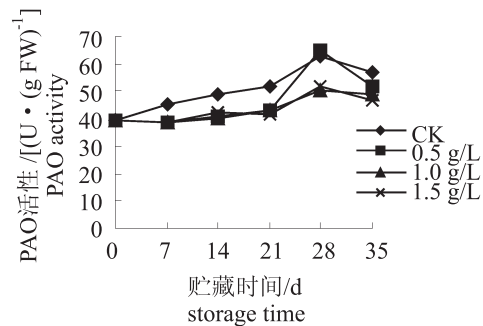


图8 GSH对枇杷果实PAO活性的影响

Fig. 8 Effect of GSH on PAO activity of loquat fruits

2.7 GSH对冷藏枇杷果实POD活性的影响

GSH处理与CK的枇杷果实在冷藏期间过氧化物酶活性变化规律相同,呈“先降-后升-再降”的变化趋势(图7),POD活性于28 d到达峰值,随后呈下降趋势;经0.5 g/L和1.5 g/L的GSH处理后枇杷果实POD活性在0~7 d与CK相近,7~35 d果实POD活性则低于CK,0.5 g/L和1.5 g/L处理的果实POD活性差异不明显($P > 0.05$);1.0 g/L处理的枇杷果实POD活性一直显著低于CK($P < 0.05$),表现出对POD活性具有较强的抑制作用。

2.8 GSH对冷藏枇杷果实PAO活性的影响

由图8可知,GSH各处理与CK的枇杷果实PAO活性在0~21 d活性变化较小,CK枇杷果实的PAO活性在贮藏的前21 d均高于GSH处理;在21~28 d果实的PAO活性急剧上升并达峰值,随后呈下降趋势。GSH各处理的枇杷果实PAO活性在前21 d差异很小($P > 0.05$),但0.5 g/L处理的

3 讨论

多酚氧化酶(PPO, EC 1. 10. 3. 2.)在植物体内通过参与酚类物质的代谢转化(如香豆素等的氧化作用)而促进木质素合成^[13]。席琦芳等认为PPO促进了竹笋采后木质素的合成^[14];而陆胜民等认为PPO活性提高并没有对气调包装条件下去壳雷笋的木质化起促进作用^[15]。在本试验中0.5 g/L和1.5 g/L处理的枇杷果实PPO活性均高于1.0 g/L处理和CK,而木质素含量却依次为CK > 0.5 g/L > 1.0 g/L > 1.5 g/L。GSH处理的枇杷果实PPO活性与木质素含量的相关系数(r)分别为0.505,0.235和0.301,PPO活性与枇杷果实木质化相关性较小,在果实木质化进程中作用较小,这与吴锦程等研究的结果相一致^[5],说明不同生理状态下不同植物材料PPO的生理功能存在差异。

苯丙氨酸解氨酶(PAL, EC 4. 1. 3. 5.)是植物苯丙烷类代谢途径生物合成木质素的关键酶和限速酶,PAL活性的高低影响木质素前体物芳香

醇的数量,从而影响组织或器官的木质化进程^[16-19]。本试验经 GSH 处理的枇杷果实 PAL 活性均比 CK 低, GSH 处理浓度高者对 PAL 活性抑制作用更明显。经相关性分析, 0.5 g/L, 1.0 g/L 和 1.5 g/L 的 GSH 处理的枇杷果实 PAL 活性与木质素含量的相关系数(r)分别为 0.705, 0.827* 和 0.852*, 说明 PAL 活性可能与枇杷果实木质化相关较为密切。

陈慧斌等对采后绿芦笋木质化研究认为木质素和纤维素合成可能与可溶性糖的降解有关^[20]。枇杷果实贮藏初期,作为贮藏物质的淀粉分解成可溶性糖,从而使可溶性糖含量增加,果实口感变甜。贮藏后期果实可溶性糖含量下降,可能参与了木质素的合成, GSH 处理的枇杷果实可溶性糖含量与木质素含量呈负相关性,相关系数(r)分别为 -0.246, -0.020 和 -0.260, GSH 处理通过抑制可溶性糖含量的下降来改善冷藏枇杷果实品质。

4-香豆酸辅酶 A 连接酶(4-CL, EC 6. 2. 1. 12.) 处在苯丙烷类化合物生物代谢总途径向分支途径的转折点,在木质素生物合成中有着重要的作用^[21-23]。在本试验中,随着 GSH 处理浓度的增加对枇杷果实 4-CL 活性的抑制作用增强的趋势。枇杷果实 4-CL 活性与木质素含量之间的相关系数(r)分别为 0.103, 0.163 和 0.219, 说明 4-CL 活性与枇杷果实木质化有关,但不起主要作用。

肉桂醇脱氢酶(CAD, EC 1. 1. 1. 195.) 在苯丙烷类代谢途径中催化香豆醛向香豆醇转化的还原反应,是木质素前体生物合成的最后一步^[21,24]。在本试验 GSH 各处理中, 0.5 g/L 处理的果实 CAD 酶活性最低,木质素含量却最高; 1.0 g/L 处理的 CAD 酶活性与 CK 相近似,而它们的木质素含量却相差较大; GSH 各处理对枇杷果实 CAD 酶活性的抑制作用较小,且抑制作用主要发生在枇杷果实冷藏后期,经相关性分析, GSH 处理的枇杷果实 CAD 活性与木质素含量的相关系数(r)分别为 0.101, 0.244 和 0.240。目前转基因研究表明 CAD 活性被强烈抑制,植物体仍可维持正常木质素水平,因此许多学者认为在木质素生物合成中, CAD 并非限速步骤,可能极低的内源 CAD 活性就能满足植物体木质素合成的需要^[25,26]。CAD 对冷藏枇杷果肉的木质化可能不起主要作用。

过氧化物酶(POD, EC 1. 11. 1. 7.) 在植物体内参与清除体内多余的 H_2O_2 , 在 H_2O_2 的参与下 POD 催化木质素合成的最后一步即木质素单体

的脱氢聚合反应^[21,27,28]。试验结果显示, GSH 处理对枇杷果实冷藏期间 POD 活性具有抑制作用。同时外源 GSH 可能参与清除果实内积累的 H_2O_2 , 降低了木质素单体之间的氧化交联,抑制木质素的生成。0.5 g/L, 1.0 g/L 和 1.5 g/L 处理的枇杷果实 POD 活性与木质素含量的相关系数(r)分别为 0.897*, 0.813* 和 0.812*, POD 活性与木质素合成之间存在较高的相关性。POD 活性的下降可能是减缓冷藏枇杷果肉发生木质化的主要原因之一。

植物内多胺(PAs)的氧化降解主要由 PAO 催化完成, PAs 与细胞壁的木质素合成和胞壁硬化有关^[29-33]。FEDERICO 和 ANGELINI 研究认为豌豆和小扁豆幼苗木质化过程可能与多胺氧化酶(PAO, EC 1. 4. 3. 4.) 活性有关^[34,35]。在本试验中, GSH 各处理的枇杷果实 PAO 活性和木质素均低于对照,抑制了果肉木质素的生成。经相关性分析, 0.5 g/L, 1.0 g/L 和 1.5 g/L 的 GSH 处理的枇杷果实 PAO 活性与木质化之间的相关系数(r)分别为 0.813*, 0.811* 和 0.812*。PAO 可能对冷藏枇杷果实木质化的发生起主要作用。PAO 在枇杷上的研究未见相关报道,它在枇杷果肉木质化中的作用有待更深入的研究。

4 小结

酚类物质是木质素合成的前体, PAL, PPO, CAD, 4-CL 和 POD 都参与酚类物质代谢,是组织木质化过程中的关键酶类;有研究表明 GSH 可抑制总酚含量的上升^[6], GSH 可能通过抑制冷藏枇杷果实总酚含量的上升而抑制木质素的生成。GSH 对冷藏枇杷果实 PAL 和 POD 具有较强的抑制,延缓其在木质化过程中的作用。同时 GSH 可能通过清除冷藏枇杷果实内活性氧的积累,降低了木质素单体之间的氧化交联,抑制木质素的生成。经 GSH 处理的枇杷果实木质素含量均低于 CK,其中以 1.5 g/L 处理的枇杷果实木质素含量最少,木质化程度最低。GSH 处理对抑制枇杷果实木质化的发生具有一定的作用。

[参考文献]

- [1] 郑永华, 苏新国, 李三玉, 等. SO_2 对冷藏枇杷果实品质及活性氧和多胺代谢的影响 [J]. 植物生理学报, 2000, 26 (5): 397-401.
- [2] 郑永华, 李三玉, 席琦芳. 枇杷冷藏过程中果肉木质化与细胞壁物质变化的关系 [J]. 植物生理学报, 2000, 26 (4): 306-310.

- [3] 吴锦程,陈群,唐朝晖,等. 外源水杨酸对冷藏枇杷果实木质化及相关酶活性的影响 [J]. 农业工程学报, 2006, 22 (7): 175-179.
- [4] 吴锦程,黄晓尊. SA对枇杷冷藏效果的影响 [J]. 云南农业大学学报, 2005, 20 (6): 813-818.
- [5] 吴锦程,唐朝晖,陈群,等. 不同贮藏温度对枇杷果肉木质化及相关酶活性的影响 [J]. 武汉植物学研究, 2006, 24 (3): 235-239.
- [6] 刘尊英,姜微波. 谷胱甘肽对采后石刁柏木质化和食用品质的影响 [J]. 植物生理学通讯, 2005, 41 (3): 305-308.
- [7] 朱海英,李人圭,王隆华,等. 丝瓜果实发育中木质素代谢及有关导管分化的生理生化研究 [J]. 华东师范大学学报, 1997, (1): 87-94.
- [8] 薛应龙. 植物生理学实验指导 [M]. 上海: 高等教育出版社, 1980.
- [9] 张宪政,陈凤玉,王荣富. 植物生理学实验技术 [M]. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 1994.
- [10] 吴锦程,唐朝晖. 枇杷4-香豆酸CoA连接酶的某些特性 [J]. 植物生理学通讯, 2006, 42 (3): 431-434.
- [11] 陈建勋,王晓峰. 植物生理学实验指导 [M]. 广州: 华南理工大学出版社, 2002.
- [12] 王颖,何生根,伍春莲,等. 花生萌发种子和幼苗中多胺氧化酶的分布 [J]. 仲恺农业技术学院学报, 2004, 17 (2): 28-31.
- [13] CAMPBELL M M, SEDEROFF R R. Variation in lignin content and composition [J]. Plant Physiology, 1996, 110: 3-13.
- [14] 席珂芳,罗自生,程度,等. 竹笋采后木质化与多酚氧化酶、过氧化物酶和苯丙氨酸解氨酶活性的关系 [J]. 植物生理学通讯, 2001, 37 (4): 294-295.
- [15] 陆胜民,孔凡春. 低氧气调包装对去壳雷笋褐变和木质化的影响 [J]. 植物生理与分子生物学学报, 2004, 30 (4): 387-392.
- [16] 陈晓亚. 植物次生代谢及其调控 [M] //植物生理与分子生物学 (第2版). 余叔文, 汤章城. 北京: 科学出版社, 1998. 390-399.
- [17] 薛应龙,欧阳光察. 植物抗病的物质代谢基础 [M] //植物生理与分子生物学 (第2版). 余叔文, 汤章城. 北京: 科学出版社, 1998. 770-783.
- [18] 欧阳光察,薛应龙. 植物苯丙烷代谢的意义及其调控 [J]. 植物生理学通讯, 1988, (3): 9-16.
- [19] KAMATA S, TERADA T. The activities of phenylalanine ammonia-lyase and peroxidase, rate of growth and rate of lignification [J]. Jap wood Res Soc, 1969, 15 (4): 182-187.
- [20] 陈慧斌,刘雪玉,王则金,等. MA抑制绿芦笋木质化和护绿效果的研究 [C] //2005福建省冷藏技术研讨会论文集. 福州: 2005. 123-129.
- [21] DOUGLAS C J. Phenylpropanoid metabolism and lignin biosynthesis: from weeds to trees [J]. Trends Plant Science, 1996, 1 (6): 171-178.
- [22] Grand C, BOUDET A, BOUDIET A M. Isoenzymes of hydroxycinnamate: CoA ligase from poplar stems properties and tissue distribution [J]. Planta, 1983, 158: 225-229.
- [23] WALLIS P J, RHODES M J C. Multiple forms of hydroxycinnamate: CoA ligase in etiolated pea seedling [J]. Phytochemistry, 1977, 16: 1891-1894.
- [24] SANCHO M A, FORCHETT M S, PLIEGO F, et al. Peroxidase activity and isoenzymes in the culture medium of NaCl adapted tomato suspension cell [J]. Tissue and Organ. Culture, 1996, 44: 161-167.
- [25] HALPIN C, KNIGHT M E, FOXON G A, et al. Manipulation of lignin quality by down-regulation of cinnamyl alcohol dehydrogenase [J]. The Plant Journal, 1994, 6: 339-350.
- [26] BAUCHER M, CHABBERT B, PILATE G, et al. Red xylem and higher lignin extractability by down-regulating a cinnamyl alcohol dehydrogenase in poplar (*Populustremula* and *Populusalba*) [J]. Plant Physiology, 1996, 112: 1479-1490.
- [27] 王爱国. 植物的氧代谢 [M] //植物生理与分子生物学 (第2版). 余叔文, 汤章城. 北京: 科学出版社, 1998. 366-389.
- [28] GRIMA-PETTENATI J, GOFFNER D. Lignin genetic engineering revisited [J]. Plant Science, 1999, 145: 51-65.
- [29] ANGELINI R, MENES F, FEDERICO R. Spatial and functional correlation between diamine oxidase and peroxidase activities and their dependence upon de-etiolation and wounding in chick-pea stems [J]. Planta, 1990, 182: 89-96.
- [30] AUGERI M I, ANGELINI R, FEDERICO R. Subcellular localization and tissue distribution of polyamine oxidase in maize (*Zea mays* L.) seedlings [J]. Plant Physiol, 1990, 136: 690-695.
- [31] REA G, LIURENZI M, TRANQUILLI E, et al. Developmentally and wound regulated expression of the gene encoding a cell wall copper amine oxidase in chickpea seedlings [J]. FEBS Lett, 1998, 437 (3): 177-182.
- [32] 贺立红,蔡马,何生根,等. 相关酶对花生果针木质化的影响 [J]. 华南农业大学学报, 2006, 27 (1): 76-78.
- [33] 何生根,黄学林,傅家瑞. 植物的多胺氧化酶 [J]. 植物生理学通讯, 1998, 34 (3): 213-218.
- [34] FEDERICO R, ANGELINI R. Occurrence of diamine oxidase in the apoplast of pea epicotyls [J]. Planta, 1986, 167: 300-302.
- [35] FEDERICO R, ANGELINI R. Distribution of polyamines and their related catabolic enzyme in etiolated and light-grown leguminosae seedlings [J]. Planta, 1988, 173: 317-321.