

红壤水分条件对柑橘叶片氨基酸及多胺含量的影响*

周 静^{1,2} 汪 天³ 崔 键⁴ 胡 锋^{1**} 李辉信¹ 张 斌²

(1. 南京农业大学资源与环境学院 南京 210095; 2. 中国科学院南京土壤研究所 南京 210008;
3. 安徽农业大学林学与园林学院 合肥 230036; 4. 中国科学院红壤生态实验站 鹰潭 335211)

摘 要 本文以第四纪红黏土发育的红壤、2年生官川温州蜜柑(*Citrus unshiu* Marc.cv. Miyagawa Wase)盆栽幼树为材料,采用土壤水分探头(FDR)实时监测土壤水分含量,控制土壤含水量为 SWC30、SWC45、SWC60、SWC75 和 SWC90 5个处理(分别代表土壤最大田间持水量的 30%、45%、60%、75%和 90%),研究土壤水分对柑橘叶片氮含量、氨基酸含量和多胺(PAs)等氮代谢次生产物的影响。结果表明,缺水 and 水分过多都会降低柑橘叶片对氮素的吸收。游离氨基酸总量(y)随土壤相对含水量 SWC(x)的增加而下降($y = -0.028 2x + 12.049$; $R^2 = 0.852 4^*$; $n = 50$); Pro 含量(y)在 SWC ≤ 75%处理的土壤水分条件下,与 SWC(x)呈显著负相关($y = -0.015 2x + 4.224$; $R^2 = 0.860 5^*$; $n = 50$); 腐胺(Put)含量在 SWC75 处理时最低; 亚精胺(Spd)含量随土壤水分增加呈抛物线变化,在 SWC45 处理时含量最高; 精胺(Spm)含量在土壤水分 SWC60 处理时最高; Spd 含量(y)与 Put 含量(x)之间呈显著正相关($y = 0.240 4x^2 - 51.337x + 2 976.4$; $R^2 = 0.858 6^*$; $n = 50$); (Spd + Spm)/Put 的比值(y)在 SWC ≤ 75%的土壤水分条件时,与 SWC(x)呈显著线性相关($y = 0.011 2x + 0.173$; $R^2 = 0.851 8^*$; $n = 50$)。柑橘受土壤水分胁迫时产生的 PAs 对生理起调节作用的主要是 Spd 与 Spm, (Spd + Spm)/Put 的比值决定了柑橘受土壤水分胁迫影响的程度,初步提出该比值可能是柑橘响应土壤水分胁迫程度的一个潜在的敏感度指标。

关键词 红壤 柑橘 氮 脯氨酸 多胺

中图分类号: S152.7 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2009)01-0085-05

Effect of varying red soil moisture on amino acid and polyamine content in citrus (*Citrus unshiu* Marc.) leaves

ZHOU Jing^{1,2}, WANG Tian³, CUI Jian⁴, HU Feng¹, LI Hui-Xin¹, ZHANG Bin²

(1. College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 3. College of Forestry and Gardening, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China; 4. Red Soil Ecological Experiment Station, Chinese Academy of Sciences, Yingtan 335211, China)

Abstract In this study, 2-year pot seedlings of satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.cv. Miyagawa Wase) were selected and grown in Quaternary red clay soils to explore how varying soil water content impacts the ecophysiological factors of the citrus plant. Soil water content was monitored in real time by FDR and strictly controlled in five treatments (SWC30, SWC45, SWC60, SWC75 and SWC90) with 30%, 45%, 60%, 75% and 90% soil field capacity, respectively. The study shows that nitrogen accumulation in citrus leaves decreases with scanty or excess SWC. Total free amino acid (y) decreases with increasing SWC(x): $y = -0.028 2x + 12.049$; $R^2 = 0.852 4^*$; $n = 50$. There is a negative relation between proline (y) and SWC (x) when SWC is below 75%: $y = -0.015 2x + 4.224$; $R^2 = 0.860 5^*$; $n = 50$. Putrescine (Put) reaches the minimum when SWC is 75%. The change in spermidine (Spd) content follows a parabolic curve with increasing SWC, attaining the maximum at 45% SWC. Maximum of spermine (Spm) occurs at 60% SWC. There is a significant relation between Spd(y) and Put(x): $y = 0.240 4x^2 - 51.337x + 2 976.4$; $R^2 = 0.858 6^*$; $n = 50$. When SWC drops below 75%, a significant linear relation develops between (Spd+Spm)/Put ratio (y) and SWC(x): $y = 0.011 2x + 0.173$; $R^2 = 0.851 8^*$; $n = 50$. Spd and Spm are the main physiological adjustment factors of polyamine (PAs), which is produced under water stress condition. The degree of the effect of water stress on citrus is determined mainly by (Spd+Spm)/Put ratio. This ratio is a crucial index for assessing the effects of soil water stress on citrus plants.

* 中国科学院知识创新领域前沿项目(ISSASIP0730)和中国科学院知识创新项目(KSCX1-YW-09)、(KZCX2-YW-Y417)资助

** 通讯作者: 胡锋(1963~), 男, 博士, 教授, 主要研究方向为土壤生态。E-mail: fenghu@njau.edu.cn

周静(1963~), 男, 汉族, 博士研究生, 副研究员, 主要研究方向为土壤生态学。E-mail: zhoujing@issas.ac.cn

收稿日期: 2007-11-12 接受日期: 2008-04-17

Key words Red soil, Citrus, Nitrogen, Proline, Polyamine
(Received Nov. 12, 2007; accepted April 17, 2008)

土壤水分的变化带来植物体内一系列的生理生化反应,使植物提高对环境的适应性。在土壤水分亏缺时,植物通过积累一定量的溶质,降低体内水势来维持体内的水分平衡。这些物质包括含氮化合物[如脯氨酸(Pro)、其他氨基酸和多胺(Polyamine, PAs)等]和含羟基化合物(如蔗糖、多元醇和寡糖等)^[1]。PAs 和 Pro 是生物体氮代谢过程中产生的具有生物活性的次生代谢物质, PAs 主要包括腐胺(Put)、亚精胺(Spd)和精胺(Spm),参与植物生长发育的多种生理生化过程,在植物对环境胁迫的适应中起保护作用^[2]。PAs 代谢的特征之一就是植物在受到生物和非生物胁迫时,组织内的 PAs 浓度急剧变化,增强植物对干旱^[3]和低氧^[4]等逆境胁迫的抗性。而 Pro 是植物体内分布最为广泛的渗透调节物质,在水分胁迫下迅速积累,柑橘、葡萄、杏、桃、梅、苹果等果树在干旱胁迫时体内都积累大量 Pro^[5,6]。

柑橘是我国亚热带红壤区栽培最为广泛的水果,但柑橘园多建在水分条件较差的丘岗地,而且在柑橘果实膨大期的 7~9 月,正是南方的季节性干旱期,降水量极少,土壤水分是制约柑橘生产的主要环境因子^[7]。故揭示红壤水分对柑橘氮代谢及其抗旱机理,在理论和实践上都具有重要意义。以往的研究多集中在干旱胁迫下^[3,5-8],而对水分适中或过多条件下,柑橘叶片氮含量变化及氮代谢产物(Pro 和 PAs 等)的研究少见报道。本研究从柑橘叶片氮含量及氮代谢产物 Pro 和 PAs 含量的变化,探讨不同红壤水分状况下柑橘叶片氮代谢有机渗透物质的积累特点和机理。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试柑橘为 2 年生枳 [*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.]砧宫川温州蜜柑 (*Citrus unshiu* Marc.cv. Miyagawa Wase)盆栽幼树,供试土壤为第四纪红黏土,来自中国科学院红壤生态实验站内柑橘园 0~40 cm 土层,按柑橘园内土层顺序装盆。土壤有机质 11.05 g·kg⁻¹,全氮 0.54 g·kg⁻¹,碱解氮 52.60 mg·kg⁻¹,有效磷 44.83 mg·kg⁻¹,速效钾 283.52 mg·kg⁻¹,pH 4.44。

1.2 试验方法

试验于 2003 年 4~9 月和 2004 年 4~9 月在中国科学院红壤生态实验站试验温室网室中进行。每盆定植 1 株柑橘苗,共约 400 盆。盆栽采用一号瓦桶盆,口内径、底内径和内高度分别为 32 cm、27 cm 和 38 cm,装土 20 kg。盆栽定植橘苗抽枝发梢后,选

30 cm 高,4 个分枝,长势、胸径等生长特征均相近的橘苗进行水分调节处理。试验期间,每年 9 月下旬和 10 月上旬采集新梢正常叶片(约倒数第 4~5 片叶)作为实验室化学成分分析所用。

设置 5 种水分处理,分别用 SWC30、SWC45、SWC60、SWC75 和 SWC90 表示,即保持盆内 25 cm 深度的土壤含水量分别为最大田间持水量的 30%、45%、60%、75%和 90%。每处理 5 个重复。

土壤含水量控制与监测:用土壤水分探头(MP-406,澳大利亚 ICT 公司)实时监测盆内土壤水分含量,按盆内土壤重量适时加水,控制盆内土壤相对含水量在试验设计范围内(上述各量值的 ±5%内)。

1.3 分析方法

叶片全氮含量采用开氏法测定^[9],Pro 含量采用水合茚三酮法测定^[10],多胺(PAs)含量测定在刘俊等^[11]方法的基础上加以改进。即,称 0.5 g 鲜样,加入 1.6 mL 预冷的 5% HClO₄ 冰浴研磨成匀浆后冰浴 1 h,于 14 000 × g 离心 30 min(4℃),取上清液 1 mL,加入 2 mL 2 mol NaOH 和 10 μL 苯甲酰氯,涡旋混匀,37℃ 水浴下孵育 30 min;加 2 mL 饱和 NaCl 和 3 mL 乙醚混匀淬取,于 10 000 × g 离心 5 min,取 1.5 mL 乙醚相,通风橱中将乙醚吹干,溶于 100 μL 甲醇,保存在 -20℃ 冰箱中待测。HPLC 流动相为 64%的甲醇(用超纯水配制)。检测条件:ODS-反相 C18 柱(150 mm × 6 mm),SPD-6AV 紫外检测,波长 254 nm,柱温 25℃,流速 0.5 mL·min⁻¹,样品进样量 10 μL。以 Put、Spd、Spm(Sigma 公司)作标准曲线,进行样品 Put、Spd、Spm 含量的定量分析。

数据用 Excel 2003 和 SAS 9.0 软件分析统计,结果所用数据为 2 年各指标项分析和观测数据的平均值,单位用鲜叶(FW)计算。

2 结果与分析

2.1 红壤水分条件对柑橘鲜叶叶片氮含量的影响

氮是组成蛋白质、氨基酸的基本元素。由图 1 可知,柑橘叶片氮含量在土壤相对含水量 75%处理时达最大值 6.438 mg·g⁻¹(FW),随着土壤水分的下降或增加,其含量均呈下降趋势。柑橘鲜叶中氮素含量和土壤水分之间无线性相关,表明土壤水分含量的变化引起柑橘叶片对氮素吸收的差异,同时引起柑橘相应的生理适应性变化。

2.2 红壤水分条件对柑橘鲜叶游离氨基酸总量和脯氨酸含量的影响

不同土壤水分条件下,柑橘叶片游离氨基酸总

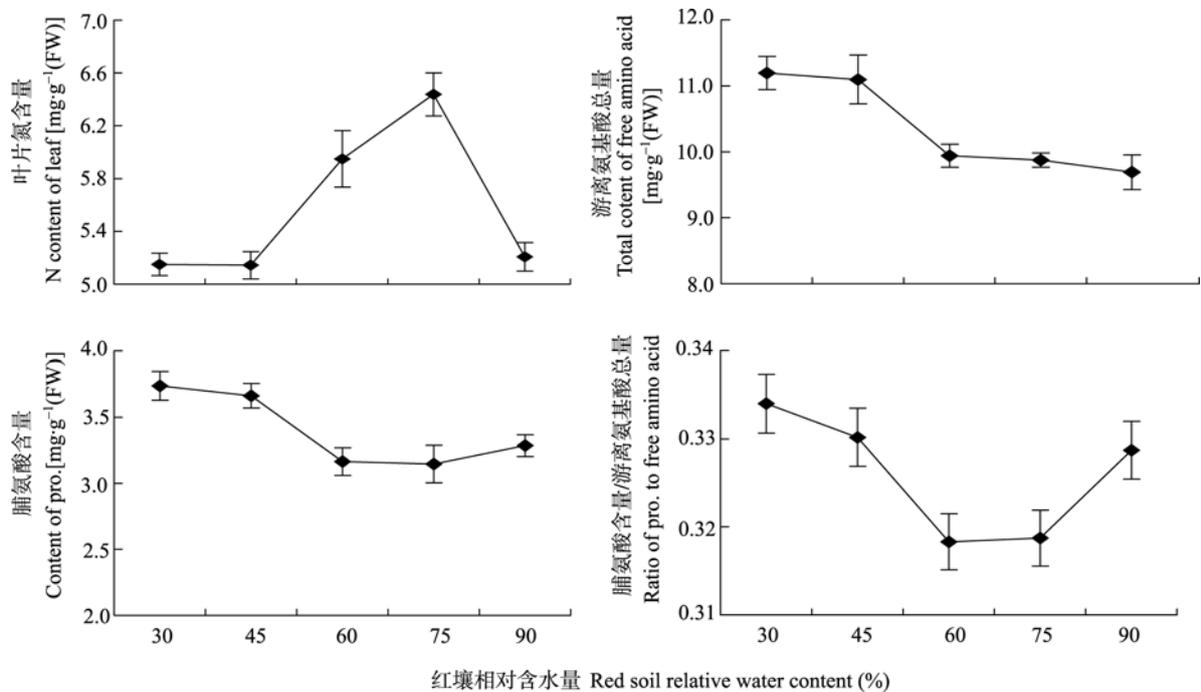


图 1 红壤水分条件对柑橘叶片氮含量、脯氨酸含量和氨基酸总含量的影响

Fig. 1 Effects of red soil moisture on N, proline and amino acids of citrus leaves

量(y)随土壤相对含水量(x)的增加而下降, 两者间呈显著线性负相关($y = -0.028 2x + 12.049$; $R^2 = 0.852 4^*$; $n=50$)。游离氨基酸总量在 SWC30 处理时最高, 为 $11.192 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}(\text{FW})$, SWC90 处理时最低, 为 $9.691 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}(\text{FW})$, 从 SWC45 到 SWC60 处理, 游离氨基酸总量显著降低。柑橘叶片脯氨酸(Pro)含量(y)在 SWC75 以下处理土壤水分条件下, 与 SWC(x)呈显著线性负相关($y = -0.015 2x + 4.224$; $R^2 = 0.860 5^*$; $n=40$), Pro 含量在 SWC30 处理时为最大值 $3.738 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}(\text{FW})$, 在 SWC75 处理时为最小值 $3.147 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}(\text{FW})$, 到 SWC90 处理时为 $3.286 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}(\text{FW})$, 上升 4.45%。差异显著性检验表明, SWC30 和 SWC45 之间、SWC60 和 SWC75 处理之间 Pro 含量均无显著差异, SWC45 与 SWC60 以上的水分处理之间 Pro 含量则分别达到差异显著水平。SWC45 处理 Pro 含量比 SWC60 处理上升 15.8%, 表明土壤相对含水量在 45% 及以下条件下, Pro 含量显著增加。土壤干旱或过多水分处理, 使柑橘叶片 Pro 含量上升。Pro 含量与游离氨基酸总量的比值在 SWC60 和 SWC75 处理下比其他土壤水分处理显著降低。

比较柑橘叶片氮含量、游离氨基酸含量和 Pro 含量与土壤水分之间的关系, 柑橘叶片氮素含量的变化并不直接反映土壤水分变化, 叶片游离氨基酸总量和 Pro 含量的变化可以反映土壤水分条件的变化。

2.3 土壤水分条件对柑橘叶片多胺含量的影响

多胺(PAs)主要包括腐胺(Put)、亚精胺(Spd)、精

胺(Spm)等。植物在受到水分胁迫时, 组织液内 PAs 浓度发生急剧变化^[4]。由图 2 可知, 在 SWC75 处理时, 柑橘叶片 Put 含量最少, 且与其他各土壤水分处理间差异极显著, 在土壤多水条件下更易引起 Put 积累, SWC90 处理柑橘叶片 Put 含量是 SWC75 处理的 2.55 倍; 而土壤缺水也引起了 Put 积累, SWC60 处理柑橘叶片 Put 含量是 SWC75 处理的 1.89 倍, 随着土壤水分含量的减少, 柑橘叶片 Put 含量积累有所减少, 表明土壤过度缺水可进一步诱导柑橘叶片积累的 Put 产生降解。

不同红壤水分条件下, 柑橘叶片 Spd 含量随土壤水分变化呈抛物线变化。SWC45 处理时, 柑橘叶片 Spd 含量最高, 随土壤水分增加或减少, 柑橘叶片 Spd 含量显著下降, SWC30 处理柑橘叶片 Spd 含量是 SWC45 处理的 61.73%, 表明 SWC 在 30% 时, 柑橘叶片中 PAs 代谢受到严重干扰, 柑橘植株处于不能恢复的水分亏缺胁迫中; 而在 SWC90 处理时, 柑橘叶片 Spd 含量达最低值, 是 SWC45 处理的 51.60%, 说明柑橘体内多胺类氮次生产物对多水的土壤环境比缺水更敏感, 而在 SWC60 处理和 SWC45 处理时, 柑橘叶片 Spd 含量分别是 SWC75 处理的 1.35 倍和 1.31 倍, 表明土壤缺水诱发了柑橘的生理适应性调节, 也说明柑橘是相对较为耐旱的植物。在不同土壤水分条件下, 柑橘叶片 Spd 含量(y)与 Put 含量(x)之间呈显著正相关($y = 0.240 4x^2 - 51.337x + 2 976.4$; $R^2 = 0.858 6^*$; $n=50$), 说明供试柑橘受土壤水分胁迫时 Spd 的生成与 Put 降解有关。

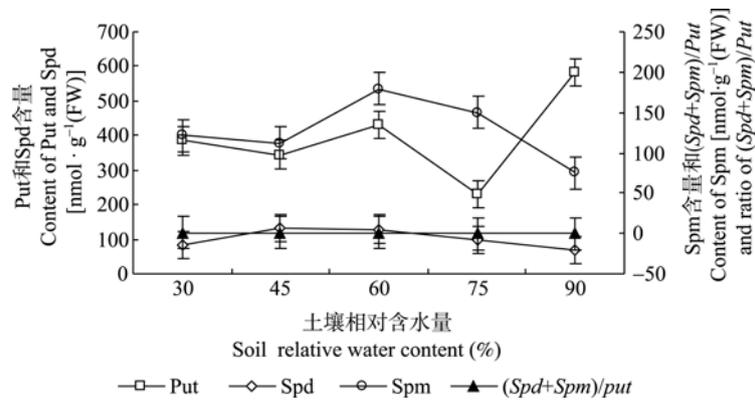


图 2 红壤水分条件对柑橘叶片 PAs 含量的影响
Fig. 2 Effects of red soil water content on PAs of citrus leaves

在土壤水分 SWC60 处理时, 柑橘叶片 Spm 含量最高, 而随后的 SWC75 和 SWC90 处理, 柑橘叶片中 Spm 含量急剧下降, SWC45 处理和 SWC30 处理柑橘叶片 Spm 含量分别是 SWC60 处理的 62.73% 和 67.63%, 表明土壤相对含水量 60% 时的轻微土壤水分亏缺, 使柑橘产生了适应性生理调节, 诱发了 Spm 生成积累, 但土壤进一步缺水, 如 SWC45 和 SWC30 处理, Spm 含量下降, 下降的原因是 Spd、Put 降解量减少, 说明柑橘在 SWC45 和 SWC30 这 2 种土壤水分条件下, 对土壤水分亏缺的适应性降低, 尤其以 SWC30 处理为甚, 可能会降低柑橘对土壤水分亏缺的生理适应性而产生伤害。而在 SWC90 处理时, 柑橘叶片中 Spm 含量达最低值, 是 SWC60 处理的 41.81%, 进一步说明柑橘多胺代谢对土壤多水环境比缺水更敏感, 土壤水分亏缺诱发了柑橘的生理适应性调节, 柑橘是相对较为耐旱的果树。在土壤水分调节下柑橘叶片 Spm 含量(y)与 Spd 含量(x_1)、Put 含量(x_2)呈一定的正相关($y=54.316\ln x_1-158.47$, $R^2=0.3979$, $n=50$; $y=-0.0008x_2^2+0.5108x_2+64.8$, $R^2=0.4042$, $n=50$), 说明柑橘体内 Spm 的生成与 Spd、Put 降解有关。

进一步分析 $(Spd+Spm)/Put$ 的比值, 在 SWC75 处理时达最大值 1.0889, 随着土壤水分的增多或减少, 其比值都呈下降趋势, 土壤缺水环境以最少水分 SWC30 处理为最低值 0.5289, 多水的 SWC90 处理为 0.246, 但 SWC60 处理为 0.7141, SWC45 处理为 0.713, 二者间无显著差异, 但 SWC45 和 SWC60 处理分别与 SWC30 处理之间差异显著。在 SWC75 及以下土壤水分处理下, 柑橘叶片体内 $(Spd+Spm)/Put$ 的比值(y)与土壤水分相对含水量(x)呈显著线性相关性($y=0.0112x+0.173$; $R^2=0.8518^*$; $n=40$), 表明 PAs 中对生理起调节作用的主要是 Spd 与 Spm, 其共同含量与 Put 的比值决定了柑橘受土壤水分胁迫敏感的大小。 $(Spd+Spm)/Put$ 的比值可作为柑橘对

土壤水分环境敏感度的指标。

3 讨论

一般而言, 植株体内脯氨酸(Pro)是植物抗逆性的一项指示物质, 其作用表现在稳定细胞内大分子蛋白质与生物膜的结构和功能、细胞内还原剂或能量来源、氮素储藏物质、羟基自由基清除剂、细胞内酶的保护剂以及降低细胞内酸度和调节氧化还原电位等, 尤其作为渗透调节剂降低细胞质的水势, 维持胞质的水分状况, 最大限度地降低了逆境对植物细胞的伤害^[12]。在逆境条件下植物细胞内大量积累 Pro, 一般认为一是胁迫刺激了 Pro 的合成^[13], 二是限制了 Pro 的氧化降解^[14]。Pro 合成的限速酶是 P5CS(吡咯啉-5-羧酸合成酶), Pro 氧化降解的限速酶是 ProDH(Pro 脱氢酶)。在研究水分亏缺胁迫下西红柿悬浮培养细胞中氮代谢时发现, Pro 合成速度上升了 10 倍, 而 Pro 降解速度下降了 6 倍, 结果产生了 300 倍的 Pro^[15]。本试验中, 土壤缺水 and 水分过多都会引起柑橘叶片氮积累量下降, 蛋白质贮藏下降, 而柑橘叶片游离氨基酸总量却随土壤水分的减少而增加, 柑橘叶片 Pro 含量在土壤缺水和水分过多都有不同程度的上升。柑橘叶片 Pro 在土壤水分胁迫时产生积累的机理可能是与水分胁迫导致气孔导度降低有关。土壤水分过高或过低条件下, 直接影响了柑橘叶片气孔的开闭, 使叶肉细胞与气孔外的气体交流产生阻碍, 进入叶肉细胞的氧气量减少, 促进了 P5CS 活性, 降低了 ProDH 活性, 使 Pro 降解减少, 促使 Pro 积累量增加。结合前文气孔导度与土壤水分条件的关系讨论, 可以得出柑橘叶片中 Pro 含量(y)变化趋势与叶片气孔导度(x)有一定的负相关性($y=-10.176x+67.19$; $R^2=0.5099$; $n=50$)。由于本试验并没有对 ProDH 活性等进行测定, 因此有关 ProDH 等酶活性的讨论仅仅是个推测。但本试验表明土壤相对含水量在 45% 及以下条件下, Pro 含量显

著增加; 而土壤过多水分处理(SWC90), 柑橘叶片 Pro 含量比 SWC75 增加, 这是柑橘形成对土壤水分亏缺或盈余的适应性表现。因此, 柑橘叶片 Pro 含量增加是柑橘对土壤水分胁迫条件的适应性反应。

PA_s 生物合成的中心物质是腐胺(丁二胺)Put, 然后以 Put 为基础, 由 S-腺苷蛋氨酸(S-adenosylmethionine, SAM)提供氨基供体, Spd 由 Put 加 1 个氨基合成, Spd 再加 1 个氨基合成 Spm^[15]。PA_s 对增强植物的抗逆性具有重要作用。生理条件下 PA_s 因 N 原子上的孤对电子, 作为 H⁺ 载体而使其具有多聚阳离子的特性。PA_s 以带电荷的氨基和亚氨基通过离子键、H 键和疏水作用等非共价键形式与核酸、蛋白质及带电荷的磷脂等相互作用, 调其植株生理活性和功能, 进而控制代谢, 提高植物抗逆性^[16]。PA_s 与膜上带负电的磷脂结合, 会中和膜上负电荷, 导致膜电势降低, 膜上静电特性的改变可以调节膜结合酶的活性, 影响到与能量偶联的离子渗透能力以及被动运输。通过降低质膜流动性, 促进膜稳定性的提高进而降低 H⁺ 的跨膜扩散。PA_s 不仅是阳离子, 而且是 H⁺ 的载体, 它可以部分代替超氧化物歧化酶(SOD)的作用, 通过歧化反应达到有效清除自由基的目的^[17]。PA_s 生理调节作用大小取决于 PA_s 的氨基化程度, 三胺、四胺清除自由基的能力大于二胺^[18]。这与本试验在柑橘对土壤水分条件变化的适应性试验结果基本一致, 只是不同水分条件处理下, 柑橘叶片 Spd 和 Spm 含量变化与 Put 变化有较大差异, 尤其(Spd+Spm)/Put 的比值(y)与 SWC(x)在土壤相对含水量 75% 以下处理时呈线性显著相关($y=0.011 2x+0.173$; $R^2=0.851 8^*$; $n=40$), 表明柑橘受土壤水分影响时产生的 PA_s 中对柑橘生理起调节作用的主要是 Spd 与 Spm, 二者的共同含量与 Put 的比值决定了柑橘受土壤水分胁迫敏感的大小, (Spd+Spm)/Put 的比值可以作为柑橘对土壤水分环境敏感度的指标。柑橘叶片 Put 含量在缺水 and 水分过多条件下都有不同程度的上升积累, 结合前文气孔导度与土壤水分条件的关系讨论, 可知不同土壤水分条件下, Put 积累量(y)变化趋势与叶片气孔导度(x)也有一定的负相关性($y=0.000 1x^2-0.114 7x+55.016$; $R^2=0.289 3$; $n=50$), 这同样可能是在水分胁迫条件下, 柑橘叶片部分气孔关闭, 叶肉细胞与气孔外的气体交换产生阻碍, 进入叶肉细胞的氧气减少, 多胺氧

化酶(PAO)的活性可能受到抑制, 使 Put 降解减少, 从而导致 Put 积累量增加。由于本试验并未测定柑橘叶片多胺氧化酶(PAO)的活性, 因此这仅仅是推测, 在今后的研究中有待进一步探讨。

参考文献

- [1] McCue K. F., Hanson A. D. Drought and salt tolerance: Towards an understanding and application[J]. Trends Biotechnical, 1990, 8: 348-362
- [2] Bouchereau A., Aziz A., Larher F., et al. Polyamines and environmental challenges: recent developments[J]. Plant Science, 1999, 140: 103-125
- [3] 周小梅, 赵运林, 周朴华. 多胺与植物渗透胁迫的关系[J]. 湖南城市学院学报: 自然科学版, 2007, 16(2): 62-65
- [4] 汪天, 王素平, 郭世荣. 低氧胁迫下黄瓜幼苗根系多胺代谢的变化[J]. 园艺学报, 2005, 32(3): 433-437
- [5] 宋凤斌, 徐世昌. 玉米抗性鉴定指标的研究[J]. 中国生态农业学报, 2004, 12(1): 127-129
- [6] 全先庆, 张渝洁, 单蕾, 等. 脯氨酸在植物生长和非生物胁迫耐受中的作用[J]. 生物技术通讯, 2007, 18(1): 159-162
- [7] 刘昆玉, 张秋明, 郑玉生, 等. 温州蜜柑节水栽培研究[J]. 湖南农学院学报, 1995, 21(3): 245-248
- [8] 郑风荣, 谷令坤, 李德全. 水分胁迫下脱落酸及磷脂酶在玉米幼苗根系渗透调节物质积累中的信号作用[J]. 中国生态农业学报, 2004, 12(4): 78-81
- [9] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 308-309
- [10] 张殿忠, 汪沛洪, 赵会贤. 测定小麦叶片游离氨基酸含量的方法[J]. 植物生理学通讯, 1990 (4): 62-65
- [11] 刘俊, 吉晓佳, 刘友良. 检测植物组织中多胺含量的高效液相色谱法[J]. 植物生理学通讯, 2002, 38(6): 596-598
- [12] Csnoka L. N. Physiological and genetic responses of bacteria to osmotic stress[J]. Microbiol Rev., 1989, 53: 121-147
- [13] Delauney A. J., Verma D. P. S. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants[J]. Plant J., 1993, 4(2): 215-223
- [14] Yoshida Y., Kiyosue T., Nakashima K., et al. Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress[J]. Plant Cell Physiol, 1997, 38(10): 1095-1102
- [15] Foolad M. R., Winicov I. Mapping salt-tolerance genes in tomato(*Lycopersicon esculentum*) using trait-based marker analysis[J]. Theor. Appl. Genet., 1993, 87: 184-192
- [16] 赵福庚, 刘友良. 大麦幼苗多胺合成比脯氨酸合成对盐胁迫更敏感[J]. 植物生理学报, 2000, 26(4): 343-349
- [17] Sophis B., Ulrich K., Gerd A. Re-aeration following hypoxia or anoxia leads to activation of the antioxidative defense system in roots of wheat seedlings[J]. Plant Physiol., 1998, 116: 651-658
- [18] Dumbroff E. Lecture course on polyamines as modulators of plant development[J]. Plant Physiol, 1991, 257: 62-66