

氮素形态对黄檗幼苗三种生物碱含量的影响

李 霞^{1, 2}, 阎秀峰^{1 *}, 刘剑锋²

(1. 东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨 150040; 2. 吉林师范大学生命科学学院, 四平 136000)

摘要:通过改变水培溶液中 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的比例, 探讨了氮素形态对黄檗幼苗主要药用成分小檗碱、药根碱及掌叶防己碱含量的影响。结果表明, 小檗碱的含量与氮素形态有明显关系, 在根和茎中都表现为 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 比例高更有利于小檗碱的积累。单纯的 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 供给最有利于药根碱在黄檗幼苗根中的积累, 而处理 46 d 后, $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 75/25 和 25/75 时黄檗幼苗茎中的药根碱含量最高。黄檗幼苗根和茎中的掌叶防己碱含量对营养液中 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的比例反应类似, 在处理 46 d 后, 掌叶防己碱含量由高到低所对应的 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 25/75、50/50、75/25、0/100、100/0。处理 33 d 后, 黄檗幼苗根中的小檗碱、药根碱、掌叶防己碱含量随处理天数的增加呈下降趋势, 而在茎中呈上升趋势。如果同时考虑氮素形态对黄檗幼苗生物量的影响, 那么 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 0/100 时其小檗碱产量(含量与生物量乘积)最高, 而 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 25/75 时药根碱和掌叶防己碱的产量最高。

关键词:氮素形态; 黄檗; 小檗碱; 药根碱; 掌叶防己碱

文章编号:1000-0933(2005)09-2159-06 **中图分类号:**Q945, Q948, S718 **文献标识码:**A

Effect of nitrogen forms on berberine, jatrorrhizine and palmatine content in corktree seedlings

LI Xia^{1, 2}, YAN Xiu-Feng^{1 *}, LIU Jian-Feng² (1. College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; 2. School of Life Sciences, Jilin Normal University, Siping 136000, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(9): 2159~2164.

Abstract: Nitrogen nutrition is one of the important environmental factors that affect plant growth and secondary metabolism. It's a key and active element in plant nutrition. Corktree (*Phellodendron amurense*) is a valuable resource for both lignum and Chinese traditional medicine. It is listed at the second place as one of national protected plants in China. Berberine, jatrorrhizine and palmatine are three main bioactive alkaloids in corktree. In this paper, effect of nitrogen forms on alkaloid contents was investigated through changes of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ ratios in culture medium.

Response of berberine, jatrorrhizine and palmatine content to the ratio of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ in roots and stems of corktree seedlings were different. In roots after 33 days of treatment, alkaloid contents declined as the treatment time increased, while the levels in stems increased.

Berberine content was clearly affected by different nitrogen forms. The level fluctuated in the early 22 days of treatment, and then started to respond to the ratio of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ in culture medium. High ratio of $\text{NO}_3^-\text{-N}$ and $\text{NH}_4^+\text{-N}$ enhanced berberine accumulation in roots and stems (figure 1-a, figure 1-b).

High $\text{NO}_3^-\text{-N}$ levels favor the accumulation of jatrorrhizine in roots until treatment of 46 days (figure 2-a). No significant correlation was found between jatrorrhizine content and the ratio of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ in stems. The level was high when the ratio of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ was 75/25 or 25/75 (figure 2-b).

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30271045); 黑龙江省杰出青年基金资助项目(JC-02-11)

收稿日期:2005-02-19; **修订日期:**2005-07-14

作者简介:李霞(1959~), 女, 吉林长春人, 博士生, 副教授, 主要从事植物次生代谢生态学研究. E-mail: lixia0095@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xfyang@mail.hl.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30271045); Heilongjiang Provincial Foundation for Distinguished Young Scholars (No. JC-02-11)

Received date: 2005-02-19; **Accepted date:** 2005-07-14

Biography: LI Xia, Associate professor, mainly engaged in plant ecophysiology. E-mail: lixia0095@163.com

The responses of palmatine levels in roots and stems to $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ ratios were similar. During late stage of treatment, higher $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ gave lower palmatine levels except a $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ of 0/100 (figure 3-a, figure 3-b).

Different nitrogen forms affect the growth of corktree seedlings, as well as the contents of berberine, jatrorrhizine and palmatine. If the effect of nitrogen forms on the growth of corktree seedlings were taken into account, berberine production (product of content and biomass) was highest at 0/100 of $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ ratio. As a whole, the optimal nitrogen condition was 25/75 of $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ ratio for both jatrorrhizine and palmatine accumulation. While berberine accumulation was a little different from those of jatrorrhizine and palmatine, berberine production per plant was high when the ratio of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ was 0/100 (table 2).

Key words: nitrogen forms; corktree (*Phellodendron amurense*); berberine; jatrorrhizine; palmatine

氮素是影响植物生长和次生代谢过程的重要环境因子之一,氮素营养与植物生长及次生代谢产物合成的密切关系已经为众多的研究工作所证实^[1~3]。有研究表明,氮素能增加植物的生物碱产量^[4,5],而缺氮则严重抑制植物体内生物碱的合成^[6];但也有些工作表明增施氮肥与植物生物碱的合成和积累无明显相关性^[7,8]。就已有的研究工作来看,铵态氮和硝态氮是植物吸收利用的主要氮素形态,植物对不同形态氮素的吸收具有选择特性^[9~11],氮素形态的差异对生物碱的合成和积累也有影响,如影响生物碱的含量或改变不同种类生物碱的比例^[12~15]。

黄檗(*Phellodendron amurense*)为芸香科(Rutaceae)黄檗属(*Phellodendron*)植物,是东北阔叶红松林的重要伴生树种,也是我国名贵中药黄柏的药源植物,其内皮(韧皮部)入药,称为关黄柏。已从黄柏中分离、鉴定出的生物碱有小檗碱(berberine)、药根碱(jatrorrhizine)、掌叶防己碱(棕榈碱, palmatine)、木兰花碱(magnoflorine)、黄柏碱(phellodendrine)等,其中小檗碱、药根碱、掌叶防己碱是研究者通常关注的主要生物碱。至今尚缺乏氮素形态对黄檗幼苗主要药用成分影响的基础研究,本项工作通过改变水培溶液中 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的比例,比较了不同氮素形态下黄檗幼苗主要药用成分小檗碱、药根碱及掌叶防己碱含量的变化,旨在探讨培育条件对黄檗幼苗药用成分的影响,也为进一步阐明次生代谢与环境的关系提供基础资料。

1 实验方法

1.1 黄檗幼苗水培及处理

黄檗幼苗在光照培养室内培养,温度控制在 18~25℃,每日光照时间 8 h。水培容器为长 50 cm、宽 37 cm、高 13 cm 的塑料方盆,上覆具孔泡沫板用于黄檗幼苗的固定。2004 年 6 月从苗圃选取生长一致的 1 年生黄檗幼苗,先以自来水培养 2 d,再以 1/2 强度的 Hoagland 营养液培养 7 d,继之以 Hoagland 全营养液培养 7 d 后进行不同氮素形态处理。处理用营养液以 Hoagland 营养液为基础,通过改变硝酸盐和铵盐的量实现 5 种 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 比例(100/0、75/25、50/50、25/75、0/100),总氮浓度均为 15.0 mmol/L,大量元素组成如表 1,微量元素参照张志良等^[16]的方法配制。为维持 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 浓度及离子平衡,每天用 0.1 mmol/L 的 KOH 和 HCl 将营养液 pH 值调至 6.0 左右。每个处理设 3 次重复,营养液 3 d 更换 1 次,全天用泵通气,并相应地补充损失的水分。

1.2 生物碱含量测定

于处理后的第 1、6、13、22、33、46 天,分别取黄檗幼苗根、茎,烘干后测定生物碱含量(预实验表明黄檗水培幼苗初期生长较快,后期相对变缓,因此取样间隔时间依次增加)。小檗碱、药根碱和掌叶防己碱含量按秦彦杰等^[17]方法使用美国 Waters 高效液相色谱(2996 自动进样器、2487 紫外检测器)测定。样品以 60%乙醇超声提取 60 min,色谱柱为日本 KYA HIQ sil C18 柱(250 mm×4.6 mm, 5 μm),流动相为乙腈/水溶液(1:1, 1 000 mL 溶液中含磷酸二氢钾 3.4 g 及十二烷基磺酸钠 1.7 g),流速 1.0 mL/min,进样量 10 μL,检测波长 345 nm。小檗碱和药根碱标准品购于中国药品生物制品检定所,掌叶防己碱标准品购于美国 Adrich 公司。

2 结果与分析

2.1 氮素形态对黄檗幼苗根和茎中小檗碱含量的影响

不同的 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 下,黄檗幼苗根中小檗碱含量随处理时间的变化是不一致的(图 1)。当 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 100/0、75/25、50/50 时,小檗碱含量呈现先降低、后升高、再降低的变化过程;而 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 25/75、0/100 时,小檗碱含量则是

表 1 处理用营养液中大量元素的组成(mmol/L)

Table 1 Components of different mass elements nutrition solution treatments

	$\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$				
	100/0	75/25	50/50	25/75	0/100
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0	1.25	0	3.75	5
KNO_3	0	1.25	0	3.75	5
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	7.5	5.625	0	1.875	0
NH_4NO_3	0	0	7.5	0	0
CaCl_2	5	3.75	5	1.25	0
KCl	5	3.75	5	1.25	0
KH_2PO_4	2	2	2	2	2
MgSO_4	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5

先持续增加、最后降低。处理 22 d 后,各处理之间的差异逐渐明显,总体上有随着营养液中 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 降低小檗碱含量增加的趋势。处理第 33 天, $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 0/100 的黄檗幼苗的小檗碱含量(0.229%)显著高于其他各处理($p<0.01$),达到 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 100/0(小檗碱含量为 0.012%)的 18 倍。 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 25/75 和 50/50 的两个处理之间小檗碱含量差异不显著($p>0.05$),但却显著高于 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 75/25 和 100/0 的处理($p<0.01$)。

黄檗幼苗茎中的小檗碱含量随处理时间的变化在不同的 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 下也不一致(图 2)。除 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 100/0 处理下的小檗碱含量随处理时间增加而持续降低外,其余处理下的小檗碱含量则是先增、后减、再增加的变化过程。随处理时间的延长,各处理之间的差异也是逐渐明显,总体上随着营养液中 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 降低小檗碱含量也是增加的趋势($\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 75/25 的处理例外)。处理第 46 天, $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 0/100 的小檗碱含量(0.2367%)达到 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 100/0(小檗碱含量为 0.0091%)的 26 倍,此时各处理之间差异均极为显著($p<0.01$)。

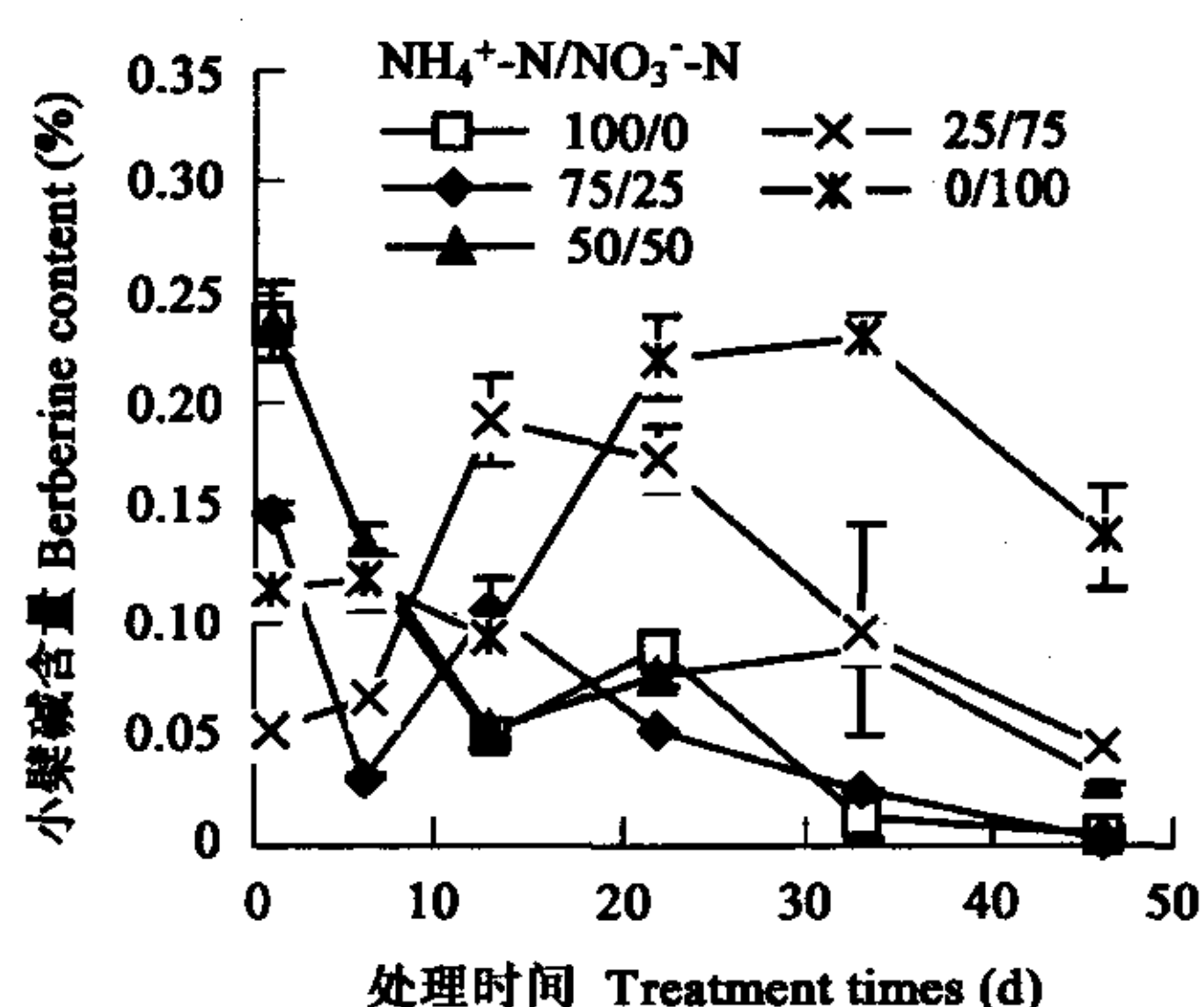


图 1 不同 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 比例下黄檗幼苗根中小檗碱含量的变化
Fig. 1 Variation of berberine content in root of corktree seedlings under different $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ ratios

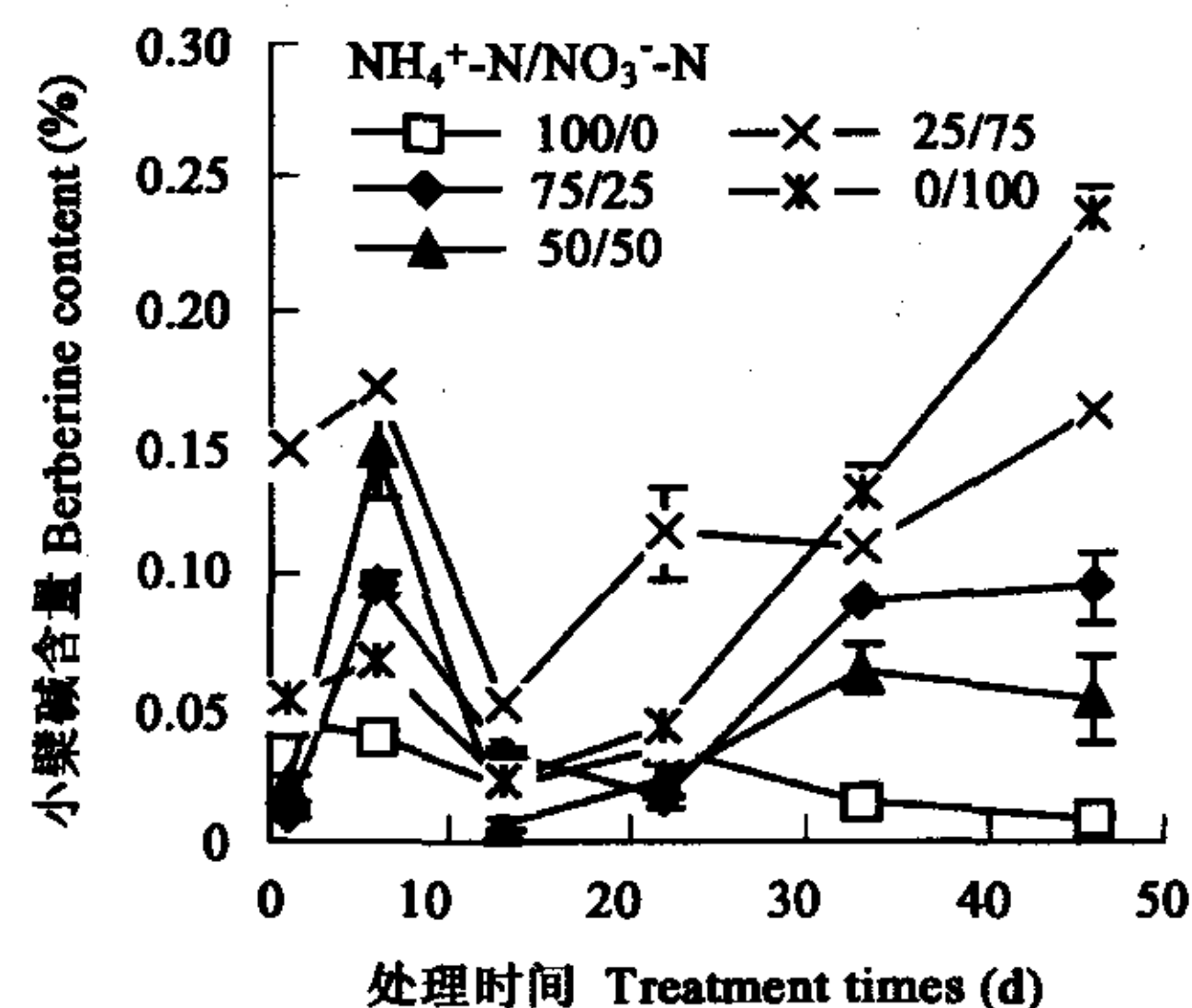


图 2 不同 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 比例下黄檗幼苗茎中小檗碱含量的变化
Fig. 2 Variation of berberine content in stem of corktree seedlings under different $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ ratios

2.2 氮素形态对黄檗幼苗根和茎中药根碱含量的影响

不同的 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 下,黄檗幼苗根中药根碱含量随处理时间的动态变化趋势基本一致,均表现为先上升、后逐渐下降,处理 46 d 时各处理的药根碱含量均降至与处理开始时相近水平。处理 6 d 后各处理之间的药根碱含量即出现明显差异,且除 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 75/25 处理外,其他各处理都在第 6 天达到最大值。从处理第 6 天到最后, $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 0/100 的处理,黄檗幼苗的药根碱含量始终最高(最高值为 0.0146%)(图 3)。

从图 4 可以看出,黄檗幼苗茎中药根碱含量的情况与根不同。处理第 1 天, $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 比例高的两个处理($\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 0/100 和 25/75)药根碱含量显著高于另外三者($p<0.01$),但从第 6 天开始明显降低,与另外三者相近。各处理的药根碱含量在后期都呈上升趋势,但药根碱含量与营养液中两种形态氮素比例的对对应关系似乎并不明确。

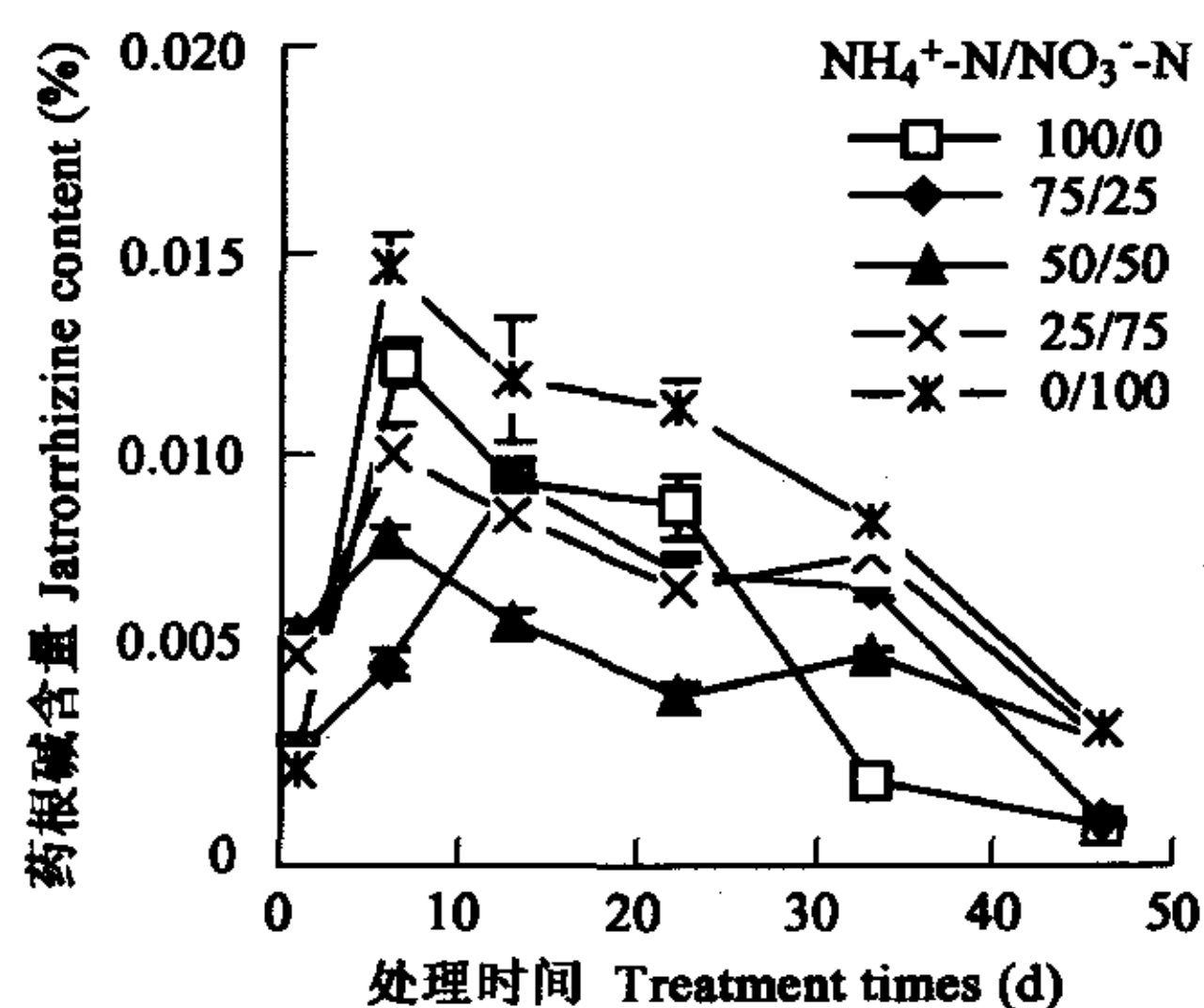


图 3 不同 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 比例下黄檗幼苗根中药根碱含量的变化
Fig. 3 Variation of jatrorrhizine content in root of corktree seedlings under different $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ ratios

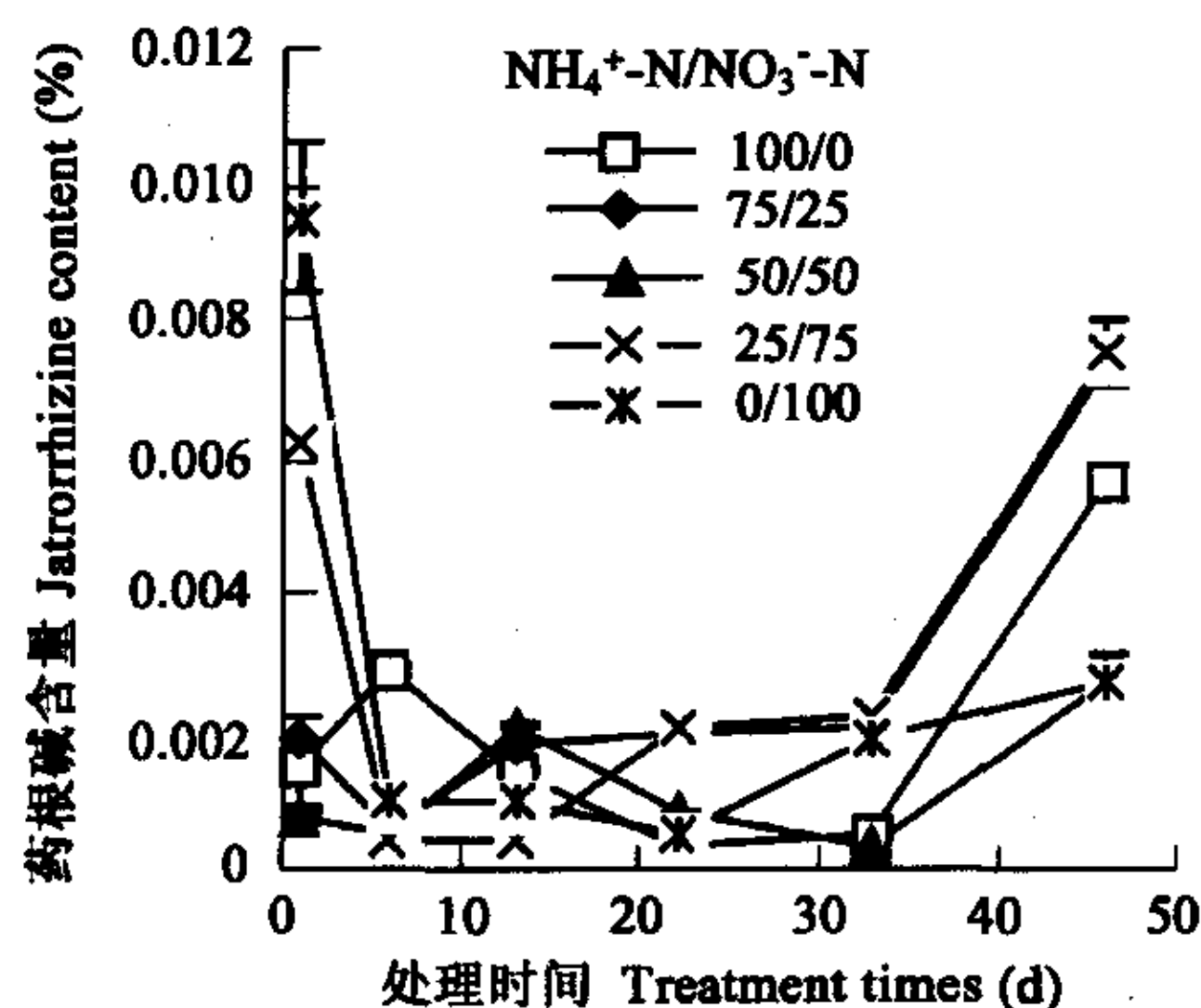


图 4 不同 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 比例下黄檗幼苗茎中药根碱含量的变化
Fig. 4 Variation of jatrorrhizine content in stem of corktree seedlings under different $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ ratios

2.3 氮素形态对黄檗幼苗根和茎中掌叶防己碱含量的影响

由图 5 可以看出,黄檗幼苗根中的掌叶防己碱含量对 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的改变有比较迅速的反应,但随后变化趋于平缓。处理 33 d 以后, $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 25/75 和 50/50 的黄檗幼苗,掌叶防己碱含量相近并且显著高于 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 75/25 和 0/100 的,而后二者也相近并显著高于 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 100/0 的。

总体上,黄檗幼苗茎中的掌叶防己碱含量随处理时间呈现先降后升的趋势(图 6)。处理前期,掌叶防己碱含量与 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 之间缺乏明显规律。处理 46 d, $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 25/75、50/50 和 75/25 的黄檗幼苗,茎中的掌叶防己碱含量相近,且明显高于单一形态氮素($\text{NH}_4^+\text{-N}$ 或 $\text{NO}_3^-\text{-N}$)处理的($p < 0.01$)。

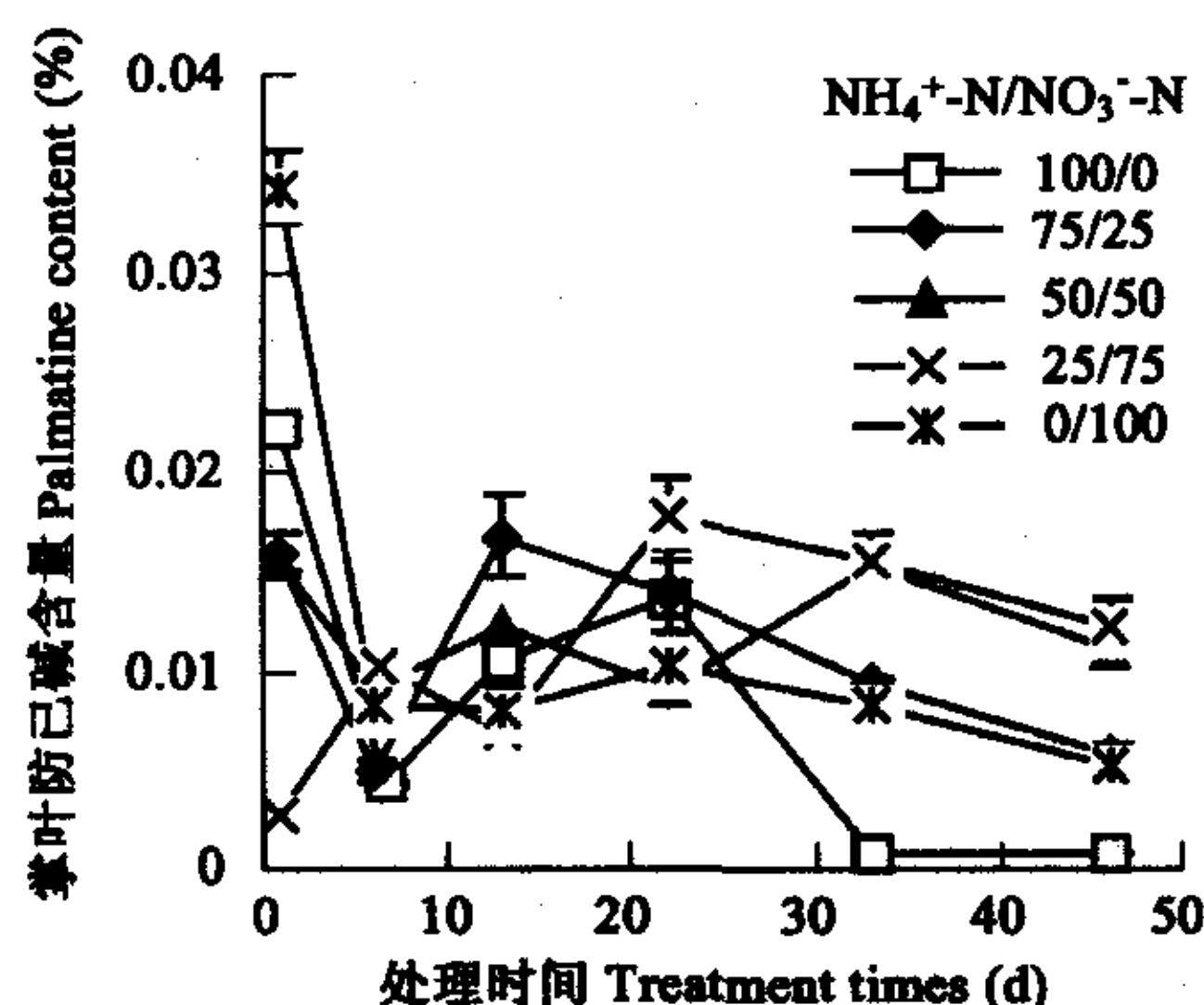


图 5 不同 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 比例下黄檗幼苗根中掌叶防己碱含量的变化

Fig. 5 Variation of palmatine content in root of corktree seedlings under different $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ ratios

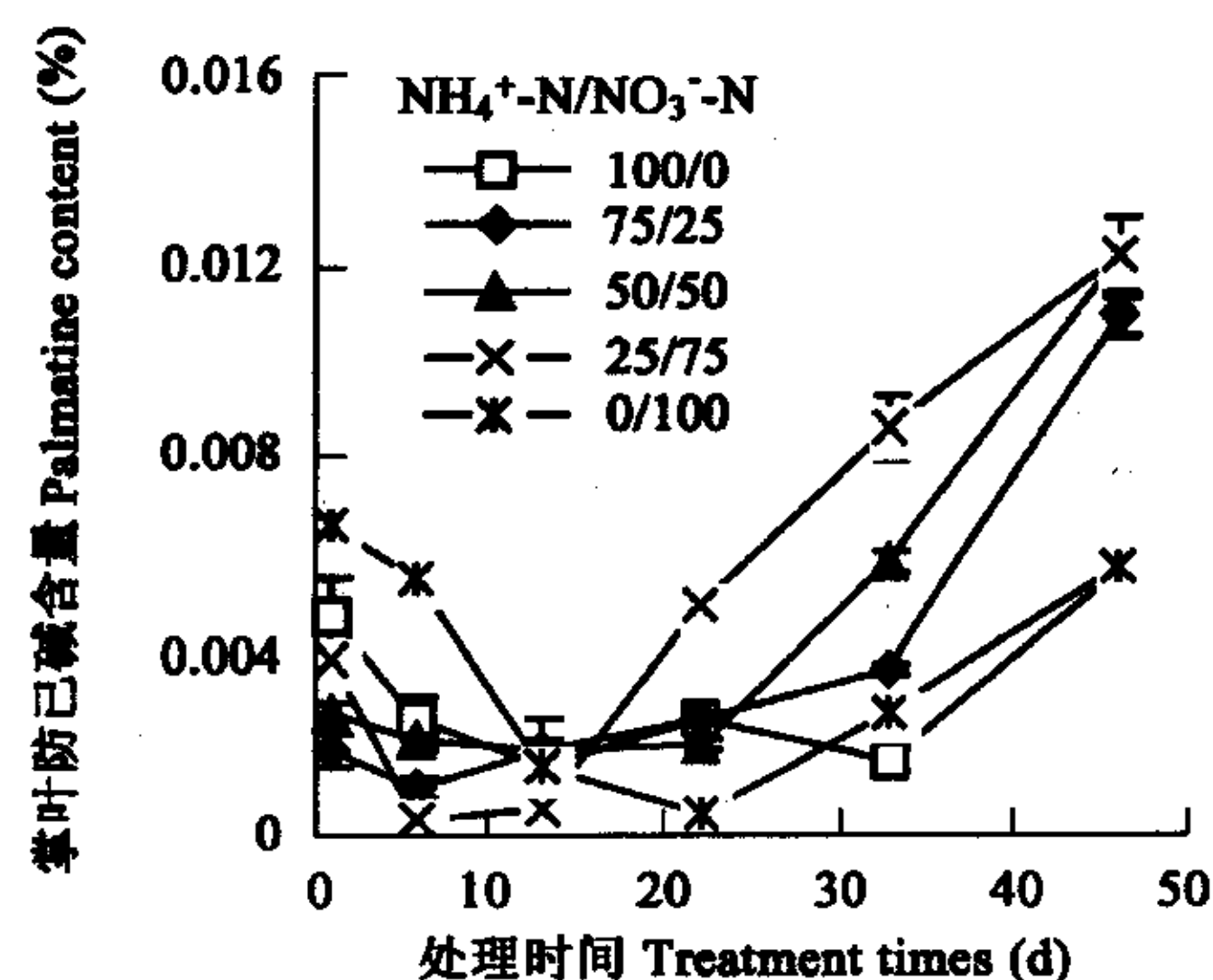


图 6 不同 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 比例下黄檗幼苗茎中掌叶防己碱含量的变化

Fig. 6 Variation of palmatine content in stem of corktree seedlings under different $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ ratios

2.4 氮素形态对黄檗幼苗生物量及 3 种生物碱单株产量的影响

氮素形态对黄檗幼苗的生长有明显影响。表 2 中的株高、茎径和生物量是处理 46 d 后取样的测定结果。可以看出,25/75 的 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 比例最适于黄檗幼苗的生长。相比之下, $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 50/50 和 0/100 的营养液中的黄檗幼苗与其相差不大,而 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 100/0 和 75/25 的营养液不利于黄檗幼苗的生长。

表 2 黄檗幼苗生物量及 3 种生物碱单株产量

Table 2 Biomass and total alkaloid production of corktree seedlings

$\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$	株高 Height (cm)	茎径 Stem diameter (mm)	生物量 Biomass (g/plant)	小檗碱 Berberine (mg/plant)	药根碱 Palmatine (mg/plant)	掌叶防己碱 Jatrorrhizine (mg/plant)
100/0	33.5d	2.4e	1.59e	0.11e	0.04d	0.04e
75/25	38.7c	3.4d	2.06d	0.70d	0.06bc	0.15c
50/50	45.5b	3.5cd	2.32c	0.88c	0.07b	0.27b
25/75	47.4a	4.5a	2.65a	2.24b	0.12a	0.33a
0/100	45.6b	3.9b	2.30b	3.99a	0.04d	0.12cd

表中各列不同字母表示差异显著($\alpha=0.05$) Different letters in same columns of the table show the significant differences ($\alpha=0.05$)

前述结果表明,氮素形态的差异既改变黄檗幼苗的生长状况,同时也影响幼苗中小檗碱、药根碱和掌叶防己碱的含量,这二者结合起来就是黄檗幼苗中生物碱的单株产量。依据处理 46 d 后的生物量和 3 种生物碱的含量,计算了不同 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 下黄檗幼苗中 3 种生物碱的单株产量(表 2)。可以看出,随着 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的降低,小檗碱的单株产量迅速增加,且各处理间均差异显著。药根碱和掌叶防己碱的单株产量也有相似的变化趋势,但在 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 0/100 的营养液中却是例外,药根碱和掌叶防己碱的单株产量反而较低。

3 结语与讨论

从处理后期(46 d)的测定结果可以看出,硝态氮比例相对较高($\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 0/100 和 25/75)的营养液中,黄檗幼苗内 3 种生物碱的含量和单株产量较高。其中,在 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 0/100 时,小檗碱单株产量最高;在 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 为 25/75 时,掌叶防己碱和药根碱的单株产量最高。可见,在水培条件下相对提高营养液的硝态氮有利于 3 种生物碱在黄檗幼苗中的积累。总

体上,最适于黄檗幼苗生长的培育条件($\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ 为 25/75)也是最适于药根碱和掌叶防己碱积累的培育条件。小檗碱的情况稍有不同,虽然 $\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ 为 25/75 的营养液中单株产量也很高,但在 $\text{NH}_4^+-\text{N}/\text{NO}_3^--\text{N}$ 为 0/100 的营养液中最高。

植物次生代谢及其产物与环境关系的研究已经成为植物次生代谢研究的热点之一^[18~21]。生物碱作为植物的次生代谢产物,许多种类都具有独特的药用价值和经济价值,因而受到广泛关注。生物碱的合成受许多环境因子影响,如光照、温度、土壤湿度以及氮、磷和其他无机物的供给等等^[22~25]。一般认为,氮素营养的匮乏会导致萜类、酚类等不含氮次生代谢产物的积累,反之则会促进含氮次生代谢产物如生物碱、甾苷等的合成^[26,27],对颠茄、烟草、黄连的研究也表明,生物碱的产量与氮素水平呈正相关^[28,29]。那么,在相同的氮素供应水平下,氮素形态如何影响生物碱的合成与积累?有文献报道,氮素形态影响曼陀罗根、颠茄毛根中生物碱的积累且改变了莨菪碱和东莨菪碱的比率^[3,13,14]。从本文的研究结果看,氮素形态对黄檗幼苗中生物碱合成与积累的影响有两个方面,一是影响黄檗幼苗的生物量即生长状况,一是影响幼苗中生物碱的含量。对于氮素形态影响植株的研究相对较多,主要是植物的氮代谢过程对不同形态氮素的利用效率差异而影响初生代谢过程^[30~34],而氮素形态对次生代谢如生物碱代谢过程的影响机制,目前还知之甚少。

在不同氮素形态营养液处理黄檗幼苗的初期,幼苗根、茎中的 3 种生物碱都有一个迅速而看似无规律的变化过程,这显然是植株的氮代谢和生物碱代谢对氮素营养环境变化的适应、调节过程,对这个过程进行更精细的分析,应该有利于阐明氮素形态影响生物碱合成与积累的内在机制。我们还观察到,在处理的后期,黄檗幼苗根中的小檗碱、药根碱、掌叶防己碱含量逐渐降低,而茎中的小檗碱、药根碱、掌叶防己碱含量则是逐渐升高。这种现象是表明 3 种生物碱由根合成而向上运输并且伴随着处理过程而改变运输速率,还是预示着处理过程中 3 种生物碱在不同器官(部位)合成能力的调整?运输速率改变或合成部位调整的机制又是什么?这些有待于进一步探讨。

References:

- [1] Al-Humaid A I. Effects of compound fertilization on growth and alkaloids of datura (*Daturainnoxia* Mill.) plants. *Beihefte zu Der Tropenlandwirt*, 2003, **104** (2): 151~165.
- [2] Baricevic D, Umek A, Kreft S, *et al.* Effect of water stress and nitrogen fertilization on the content of hyoscyamine and scopolamine in the roots of deadly nightshade (*Atropa belladonna*). *Environmental and Experimental Botany*, 1999, **42**: 17~24.
- [3] Bensaddek L, Gillet F, Faucedo J, *et al.* The effect of nitrate and ammonium concentrations on growth and alkaloid accumulation of *Atropa belladonna* hairy roots. *Journal of Biotechnology*, 2001, **85**: 35~40.
- [4] Khan M B, Harborne J B. Effect of nitrogen on alkaloid production in *Atropa acuminata*. *Planta Medica*, 1990, **56**: 605~606.
- [5] Khan M B. Effect of source of nitrogen on growth, alkaloid content and enzymes activities in *Atropa acuminata*. *Pakistan Journal of Forestry*, 1991, **41** (3): 147~156.
- [6] Gerson E A, Kelsey R G. Piperidine alkaloids in nitrogen fertilized *Pinus ponderosa*. *Journal of Chemical Ecology*, 1999, **25**: 2027~2039.
- [7] Ruminska A, Gamal E S E. Effect of nitrogen fertilization on growth, yield and alkaloid content in *Datura innoxia* Mill. *Acta Horticulturae*, 1978, **73**: 173~179.
- [8] Liu Z J, Adams J C, Viator H P, *et al.* Influence of soil fertilization, plant spacing, and coppicing on growth, stomata conductance, abscisic acid, and camptothecin levels in *Camptotheca acuminata* seedlings. *Plant Physiology*, 1999, **105**: 402~408.
- [9] Boxman A W, Roelofs J G M. Some effects of nitrate versus ammonium nutrition on the nutrition on nutrient fluxes in *Pinus sylvestris* seedling. Effects of mycorrhizal infection. *Canadian Journal of Botany*, 1988, **66**: 1091~1097.
- [10] Kronzucker H J, Siddiqi M H, Glass A D M. Conifer root discrimination against soil nitrate and the ecology of forest succession. *Nature*, 1997, **385**: 59~61.
- [11] Malagoli M, Dal Canal A, Quaggiotti S. Differences in nitrate and ammonium uptake between Scots pine and European larch. *Plant and Soil*, 2000, **221**: 1~3.
- [12] Richardson M D, Cabrera R I, Murphy J A, *et al.* Nitrogen-form and entophyte-infection effects on growth, nitrogen uptake, and alkaloid content of chewing's fescue turf grass. *Journal of Plant Nutrition*, 1999, **22** (1): 67~79.
- [13] Demeyer K, Dejaegere R. Influence of nitrogen on the alkaloid content of *Datura stramonium*. *Acta Horticulturae*, 1993, **331**: 35~38.
- [14] Nussbaumer P, Kapetanidis I, Christen P. Hairy roots of *Datura candida* × *D. aurea*; effect of culture medium composition on growth and alkaloid biosynthesis. *Plant Cell Reports*, 1998, **17**: 405~409.
- [15] Barlog P. Effect of magnesium and nitrogenous fertilizers on the growth and alkaloid content in *Lupinus angustifolius* L. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2002, **53**: 671~676.
- [16] Zhang Z L, Qu W J. *Experimental guidance of plant physiology*. Beijing: High Education Press, 2003. 23~25.

- [17] Qin Y J, Zhang Y H, Wang Y, *et al.* Determination of alkaloids content in *Phellodendron amurense* Rupr. by HPLC. *Chemistry and Industry of Forest Products*, 2004, **24** (Supp.): 115~118.
- [18] Gianoli E, Niemeyer H M. Environmental effects of the accumulation of hydroxamic acids in wheat seedlings: The importance of plant growth rate. *Journal of Chemical Ecology*, 1997, **23**: 543~551.
- [19] Hay L, Brown J M M. Plant chemical defense: Plant response to physical damage. *Comparative Biochemistry and Physiology Comparative Pharmacology*, 1992, **101**: 537~539.
- [20] Johnson R H. Responses of ponderosa pine growth and volatile terpene concentrations to manipulation of soil water and availability. *Canadian Journal of Forest Research*, 1997, **27**: 1794~1904.
- [21] Yan X F. Ecology of plant secondary metabolism. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2001, **25**: 639~640.
- [22] Saker M M, Rady M R, Ghanem S A. Elicitation of tropane alkaloids in suspension cultures of *Hyoscyamus*, *Datura* and *Atropa* by osmotic stress. *Fitoterapia*, 1997, **68**: 338~342.
- [23] Liu Z J, Carpenter S B, Constantin R J. Camptothecin production in *Camptotheca acuminata* seedlings in response to shading and flooding. *Canadian Journal of Botany*, 1997, **75**: 368~373.
- [24] Kong C H, Xu T, Hu F, *et al.* Allelopathy under environmental stress and its induced mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20**: 849~854.
- [25] Yan X F, Wang Y, Yu T, *et al.* Variation in camptothecin content in *Camptotheca acuminata* leaves. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 2003, **44**: 99~105.
- [26] Gershenzon J. Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. In: Timmermann BN, Steelink C, Loewus FA, eds. *Recent Advances in Phytochemistry*. New York: Plenum Press, 1984. 273~320.
- [27] Coley P D, Massa M, Lovelock C E, *et al.* Effects of elevated CO₂ on foliar chemistry of saplings of nine species of tropical tree. *Oecologia*, 2002, **133**: 62~69.
- [28] Li G S, Chen L B. Effects of mineral nutrition on trait of tobacco. *World Agriculture*, 2000, **22** (4): 31.
- [29] Zhang L P, Chen Z, Ma X J, *et al.* Effects of nitrogen on plant growth and berberine content in root, stem of *Coptis chinensis* Franch. *Chinese Tradition Medicine*, 1997, **26**: 387~388.
- [30] Lenka V, Edita M, Olga V, *et al.* Growth and biomass allocation of sweet flag (*Acorus calamus* L.) under different nutrient conditions. *Hydrobiologia*, 2004, **518**: 9~22.
- [31] Dong C X, Seen Q R, Wang G. Tomato growth and organic acid changes in response to partial replacement of NO₃⁻-N by NH₄⁺-N. *Pedosphere*, 2004, **14** (2): 159~164.
- [32] Cao C L, Li S X. Effects of N form on some physiological characteristics and yield of wheat during the vegetative and reproductive growth stage. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, **29**: 258~262.
- [33] Ma X M, Wang X C, Wang Z Q. Effects of N-form on photosynthetic characteristics in late growth stages and spikes of wheat cultivars with specialized end-uses. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**: 2587~2592.
- [34] Zhang F C, Kang S Z, Li Z J. Effect of nitrogen forms on nitrate accumulation and nutrient absorption in cabbage. *Acta Horticulturae Sinica*, 2003, **30**: 93~94.

参考文献:

- [16] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2003. 23~25.
- [17] 秦彦杰, 张玉红, 王洋, 等. 黄檗中生物碱含量的高效液相色谱分析. 林产化学与工业, 2004, **24** (增刊): 115~118.
- [21] 阎秀峰. 植物次生代谢生态学. 植物生态学报, 2001, **25**: 639~640.
- [24] 孔垂华, 徐涛, 胡飞, 等. 环境胁迫下植物的化感作用及其诱导机制. 生态学报, 2000, **20**: 849~854.
- [28] 李贵生, 陈良碧. 矿质营养对烟草品质的影响. 世界农业, 2000, **22** (4): 31.
- [29] 张丽萍, 陈振, 马小军, 等. 氮源对黄连植株生长、根茎小檗碱含量的影响. 中草药, 1997, **26**: 387~388.
- [32] 曹翠玲, 李生秀. 氮素形态对小麦中后期的生理效应. 作物学报, 2003, **29**: 258~262.
- [33] 马新明, 王小纯, 王志强. 氮素形态对不同专用型小麦生育后期光合特性及穗部性状的影响. 生态学报, 2003, **23**: 2587~2592.
- [34] 张富仓, 康绍忠, 李志军. 氮素形态对白菜硝酸盐累积和养分吸收的影响. 园艺学报, 2003, **30**: 93~94.