

土壤不同水分条件对长春花 (*Catharanthus roseus*)生活史型的影响

唐中华,杨 蕾,梁胜楠,祖元刚*

(东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室,哈尔滨 150040)

摘要:为了研究土壤中不同水分条件对长春花生活史型形成及生理代谢的影响,设置对照、轻度干旱、中度干旱和重度干旱等土壤水分梯度,对长春花(*Catharanthus roseus* (L.) G. Don)幼苗进行处理。对长春花形态指标进行聚类分析发现选择的 20 个聚类实体被分为 2 组,第 1 组为对照(CK)和轻度干旱(LD)处理的植株,第 2 组为中度干旱(MD)和重度干旱(HD)处理的植株。运用主成分分析(Principal component analysis, PCA)方法对不同土壤水分条件下长春花营养生长(Vegetative growth, V)、有性生殖(Sexual reproduction, S)和无性繁殖(Clone reproduction, C)等 3 类 15 种性状进行统计。结果显示,长春花在对照条件下生活史型为 $V_{0.39}S_{0.54}C_{0.07}$,轻度干旱为 $V_{0.36}S_{0.50}C_{0.14}$,中度干旱为 $V_{0.53}S_{0.27}C_{0.20}$,重度干旱为 $V_{0.45}S_{0.09}C_{0.46}$,干旱程度加强显著提高了无性繁殖的比重,降低了有性生殖的比例。同时,对长春花中文朵灵、长春质碱和脱水长春碱等生物碱的含量进行了动态测定,发现重度干旱下的文朵灵、长春质碱和脱水长春碱的含量在 16d 时分别是对照水平的 1.5 倍、2.3 倍和 3.1 倍,表明干旱胁迫诱导生物碱积累,为长春花高效栽培提供了理论依据。

关键词:干旱;长春花;生活史型;生物碱

文章编号:1000-0933(2007)07-2742-06 中图分类号:Q142, Q948.1 文献标识码:A

Effects of different water conditions on life cycle forms and physiological metabolisms of *Catharanthus roseus*

TANG Zhong-Hua, YANG Lei, LIANG Sheng-Nan, ZU Yuan-Gang*

Key Laboratory of Forest Plant Ecology, the Ministry of Education of China, Northeast Forestry University, Harbin, 150040, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (7) 2742 ~ 2747.

Abstract: In order to investigate the impacts of different water contents in soil on life cycle forms and physiological metabolisms of *Catharanthus roseus* (L.) G. Don, four levels of water supply, including control (CK), light drought (LD), moderate drought (MD) and heavy drought (HD), were set up in the present paper. The cluster analysis was conducted to *C. roseus* seedlings upon water treatment according to their morphological characteristics. The results showed that 20 seedlings involved were dissected into two groups and the treatments of MD and HD led to significant morphological changes from that of CK and LD. Analysis of principal component analysis (PCA) on 15 kinds of phenotypic characteristics, separately being related to vegetative growth (V), sexual (S) and clone (C) reproduction, was conducted. The results showed that the life cycle forms under the conditions of CK, LD, MD and HD were $V_{0.39}S_{0.54}C_{0.07}$,

基金项目:国家教育部重点资助项目(104191);黑龙江省自然科学基金资助项目(C200511)

收稿日期:2006-10-14;修订日期:2007-03-30

作者简介:唐中华(1977~),男,江苏丹阳人,博士,主要从事植物生理生态学研究。E-mail:secomdary@vip.163.com

*通讯作者 Corresponding author. E-mail:zygorl@vip.hl.cn

Foundation item: This work was financially supported by the Key Project of Chinese Ministry of Education (No. 104191) and Natural Science Foundation of Heilongjiang Province, China (No. C200511)

Received date: 2006-10-14; **Accepted date:** 2007-03-30

Biography: TANG Zhong-Hua, Ph. D., mainly engaged in plant physiological ecology. E-mail:secomdary@vip.163.com

$V_{0.36}S_{0.50}C_{0.14}$, $V_{0.53}S_{0.27}C_{0.20}$ and $V_{0.45}S_{0.09}C_{0.46}$. It suggested that MD and HD resulted in enhanced percentage of clone reproduction and decreased sexual reproduction. Alkaloid contents in *C. roseus* , including vindoline , catharanthine and anhydrovinblastine , were measured during stress. By the time of 16 d after treatment with HD , the contents of vindoline , catharanthine and anhydrovinblastine were significantly higher , being 1.5 , 2.3 and 3.1 folds of the control , respectively. High level of anhydrovinblastine was proved to be induced by soil drought conditions , which offered theory for exploitation and utilization of drug plants.

Key Words : drought ; *Catharanthus roseus* ; life cycle form ; alkaloid

土壤水分是植物生长的必要因子之一 ,对植物表型塑造和生理代谢具有重要影响^[1]。干旱胁迫条件下植株的高度、叶面积等值显著降低 ,同时由于光合作用受到明显抑制 ,植物能量分配在营养生长 (Vegetative growth , V)、有性生殖 (Sexual reproduction , S)及无性生殖 (Clone reproduction , C)上的总量和比例都将发生改变 ,以适应环境变化。在克隆植物的整个生活史过程中 ,有性繁殖与无性繁殖之间、克隆间隔子长度与数目之间等都表现出明显的竞争关系和特定的生活史对策^[2]。单一表型相关法是研究生活史对策的常用方法 ,主要对同种植物在不同环境条件下形成的单一性状与环境间进行相关性分析^[2]。为了全面反映植物的能量分配格局 ,可将植物个体性状划分为营养生长、有性生殖和无性生殖三大类 ,分别选择 5 个参数 ,如营养生长选择株高、叶片大小 ,无性繁殖选择基部分枝数、节间长等指标 ,通过主成分分析法 (Principal component analysis , PCA)对数据进行降维处理 ,最终得到能量在这 3 类表型上的分配比例 ,将植物生活史类型划分为 V 型、S 型和 C 型 3 种基本类型 ,以综合反映植物的生活史对策和能量分配格局^[3]。

生物碱作为一种次生代谢产物 ,在植物与环境相互作用中具有重要作用 ,其代谢受到环境的调控^[4]。长春花 (*Catharanthus roseus* (L.) G. Don)是夹竹桃科一种重要的药用植物 ,其体内含有多多种生物碱 ,包括长春碱 (vinblastine , VLB)和长春新碱 (vincristine , VCR) ,已成为目前应用最广泛的抗癌活性物质^[5]。VLB 和 VCR 合成的直接前体是脱水长春碱 (anhydrovinblastine , AVLB) ,它是一种由长春质碱 (catharanthine)和文朵灵 (vindoline)耦合而成的二聚吲哚生物碱^[5]。如何改变培育环境来提高长春花体内 AVLB 的积累不仅能揭示它的生物学功能 ,同时还能为生产实践提供理论基础。

植物表型的改变与生理代谢有着密切关系 ,生活史对策的研究除了观察形态学变化 ,还要揭示形态学变化与生理代谢之间的关系^[6]。为了揭示干旱胁迫条件下长春花的生活史对策 ,本文研究了不同水分梯度对长春花的表型变化、生活史型转化与生物碱积累的影响 ,以揭示长春花的水分胁迫响应过程中形态学与生理代谢的联系 ,同时为长春花高产栽培提供理论支持。

1 材料与方法

1.1 材料

以在东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室温室内培育的苗龄为 3 个月并进入有性繁殖阶段的长春花为实验材料 ,将其转入人工气候箱中适应 7d 后开始进行土壤不同水分供应实验。通过控制土壤的浇水量 ,实验设置 4 个土壤水分条件水平 ,分别为对照——无干旱胁迫 (control , CK)、轻度干旱 (light drought , LD)、中度干旱 (moderate drought , MD)和重度干旱 (heavy drought , HD) ,保证供试土壤相对含水量 (土壤相对含水量 = 土壤含水量 / 土壤饱和含水量)分别为 75% ~ 80%、55% ~ 60%、35% ~ 40% 和 15% ~ 20% ,土壤含水量采用称重法进行控制。土壤相对含水量达到设置范围后每 4d 取 1 次样测定生物碱指标。

1.2 实验方法

1.2.1 不同土壤干旱条件下的长春花表型分析以及生活史型的划分

长春花的表型聚类用 R 软件分析^[7]。将长春花形态指标划分为 3 类 ,即营养生长、有性生殖和无性繁殖 ,各选择 5 个相关指标表征各类性状 ,采用 SPSS10 软件进行主成分分析 ,归一化营养生长、有性生殖和无性

繁殖的综合得分,以 $V_xS_yC_z$ 的形式表示^[8]。

1.2.2 不同土壤水分条件下的长春花中生物碱的检测

取长春花叶 60℃ 烘干后研磨,称取 0.3 g 5 ml 甲醇超声提取 20 min,离心后提取上清液,重复 2 次,合并上清液,浓缩至干,1 ml 甲醇定量复溶,HPLC 检测。色谱柱:Diamon siTMC18ODS (Φ4.6 mm × 250 mm),流动相:①水:二乙胺=990:10 (磷酸调 pH=7.3) ②甲醇,二者混合进行梯度洗脱,流速 1.2 ml/min,检测波长 220 nm;柱温 30℃,进样量 10 μl。

2 结果

2.1 不同土壤干旱条件下长春花表型的聚类分析

经不同土壤水分条件培养 16 d 的长春花在表型上发生了很大的差异,从 4 种水分处理水平的植物中各选取 5 株生长在不同土壤干旱条件下的长春花为聚类实体,以表 1 中的各表型性状为变量,所得不同土壤干旱条件下长春花表型的聚类分析结果见图 1。由图 1 可见,当 $D=12$ 时,20 个聚类实体被分为 2 组,第 1 组的 90.9% 均为对照 (CK) 和轻度干旱 (LD) 植株,第 2 组 100% 为中度干旱 (MD) 和重度干旱 (HD) 植株,说明通过控制土壤相对含水量产生的干旱胁迫对长春花表型的影响显著。

2.2 不同土壤干旱条件下长春花生活史型的划分

将不同土壤干旱条件处理下的长春花表型按营养生长、无性繁殖和有性生殖过程分为 3 类。株高、基径等指标表征营养生长,花的数量和花蕾大小等指标表征有性生殖。由于长春花植株无典型克隆生殖的特性,本文所指的无性繁殖用分枝强度和基部萌生枝条数量等指标来表征,结果见表 1。分析不同土壤干旱条件对长春花表型的影响,结果表明株高、叶片数、节间长、叶长、基径、产蕾数、花蕾长度、节间长、叶柄长等 9 个指标在不同土壤干旱条件下差异显著,说明不同的土壤干旱条件对长春花多个性状有显著的影响。

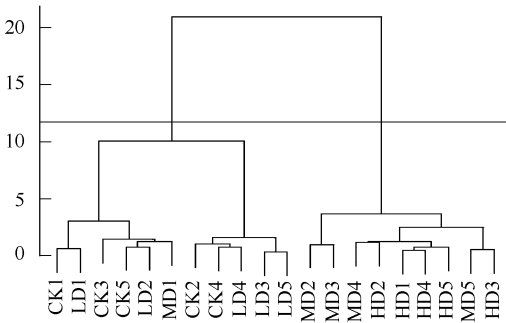


图 1 不同土壤水分条件下长春花表型的聚类分析

Fig. 1 The phenotypic cluster analysis of *Catharanthus roseus* under different drought conditions

表 1 不同水分条件下长春花表型参数

Table 1 Measure values of phenotype of *Catharanthus roseus* in different drought conditions

变量 Var.	性状 Phenotypic characteristics	对照 CK	轻度干旱 LD	中度干旱 MD	重度干旱 HD
营养生长 V	X1 株高 Individual high (cm)	21.56 ± 0.49a	19.26 ± 0.55b	16.34 ± 0.35c	14.60 ± 0.42d
	X2 叶片数 Leaf quantity	15.80 ± 0.58a	15.20 ± 0.37a	12.60 ± 0.75b	11.60 ± 0.68b
	X3 节间长 Internode length (cm)	3.86 ± 0.08a	3.58 ± 0.06ab	3.42 ± 0.12b	1.88 ± 0.17c
	X4 叶长 Branch length (cm)	8.40 ± 0.21a	7.98 ± 0.17a	6.98 ± 0.16b	5.78 ± 0.24c
	X5 基径 Diameter (mm)	0.34 ± 0.01a	0.32 ± 0.01ab	0.33 ± 0.01ab	0.29 ± 0.01b
有性生殖 S	X6 花数 Flower quantity	0.80 ± 0.37a	0.40 ± 0.24a	0.20 ± 0.20a	0.00 ± 0.00a
	X7 花冠直径 Discus diameter (cm)	2.14 ± 0.88a	1.58 ± 0.97a	0.80 ± 0.80a	0.00 ± 0.00a
	X8 花蕾数 Bud quantity	3.00 ± 1.00a	2.40 ± 0.51a	0.40 ± 0.24b	0.20 ± 0.20b
	X9 花蕾长度 Bud length (cm)	2.77 ± 0.69a	3.56 ± 0.07ab	1.16 ± 0.71bc	0.54 ± 0.54c
	X10 果数 Fecundity ratio	0.00 ± 0.00a	0.00 ± 0.00a	0.00 ± 0.00a	0.00 ± 0.00a
无性生殖 C	X11 分枝数 Branch quantity	0.40 ± 0.24b	0.40 ± 0.24b	0.80 ± 0.37a	1.00 ± 0.32a
	X12 基部萌芽数 Basal shoot quantity	0.80 ± 0.37b	1.00 ± 0.32b	0.80 ± 0.37ab	1.20 ± 0.20ab
	X13 萌芽到基部的距离 Distance from basal shoot to ground (cm)	0.84 ± 0.37b	0.99 ± 0.30b	0.80 ± 0.34b	1.62 ± 0.21a
	X14 节间长 Internode length (cm)	3.20 ± 0.31a	1.88 ± 0.08b	1.58 ± 0.04b	0.90 ± 0.07c
	X15 叶柄长 Leafstalk length (cm)	0.64 ± 0.03b	0.64 ± 0.02ab	0.70 ± 0.01a	0.73 ± 0.01a

同一行数据中字母不同者表示差异显著 ($P < 0.05$),下同 Data with different letters are significantly different ($P < 0.05$) in the same column, the same below

应用 SPSS10 软件进行主成分分析 ,长春花的营养生长 (V)、有性生殖 (S)、无性繁殖 (C)过程性状的主成分综合得分以及各部分所占的比例见图 2。归一化的结果 ,对照为 $V_{0.39}S_{0.54}C_{0.07}$,轻度干旱为 $V_{0.36}S_{0.50}C_{0.14}$,中度干旱为 $V_{0.53}S_{0.27}C_{0.20}$,重度干旱为 $V_{0.45}S_{0.09}C_{0.46}$ 。可以看出 ,中度和重度干旱胁迫一方面使植物固定的能量总量降低了 50% ,另一方面也改变了能量在 V、S 和 C 之间的分配比例 ,营养生长和有性生殖的投入逐渐减小 ,而无性繁殖比重却逐渐增大。

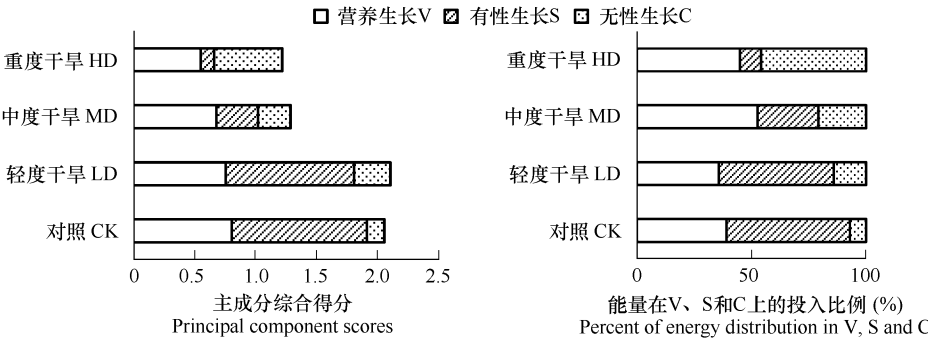


图 2 不同水分条件下长春花主成分分析结果
Fig.2 PCA results of *Catharanthus roseus* in different drought conditions

2.3 不同土壤水分条件下长春花叶片中文朵灵、长春质碱和脱水长春碱的含量

实验对各条件下长春花叶片中的文朵灵、长春质碱和脱水长春碱等 3 种生物碱进行了动态检测 ,结果显示不同土壤干旱条件对生物碱的积累有一定的影响。文朵灵在一周内各水分条件下没有明显的区别 ,到 10d 后中度干旱和重度干旱下产生了明显的积累 ,13d 时各干旱处理下的文朵灵都积累到显著高于对照 ($1.825\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{ DW}$) 的水平 ,并且随着轻度、中度和重度干旱的加重文朵灵积累的水平越高 ,分别为 2.332 、 2.772 和 $3.183\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{ DW}$ 。长春质碱在 4d 时各干旱处理条件下的含量就高于对照 ,到 16d 时轻度、中度和重度干旱下的水平分别达到了对照的 1.8、2.2 倍和 2.3 倍。脱水长春碱也如长春质碱一样 ,从 4d 开始各干旱处理下的含量较对照有了明显的积累 ,随着处理时间的延长 ,超出对照的水平越高 ,重度干旱处理下的脱水长春碱在 4、7、10、13d 时其含量分别是对照的 1.4、1.5、1.9、2.1 倍 ,并且随着干旱的加重积累量越高 ,16d 时轻度、中度和重度干旱下的水平分别达到了对照的 2.1、2.5 倍和 3.1 倍。

表 2 不同土壤水分条件下长春花中文朵灵含量的变化

Table 2 Vindoline content of <i>Catharanthus roseus</i> in different drought conditions				
处理时间 Treatment time (d)	文朵灵含量 Vindoline content ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{ DW}$)			
	对照 CK	轻度干旱 LD	中度干旱 MD	重度干旱 HD
1	$2.542 \pm 0.187\text{a}$	$2.720 \pm 0.105\text{a}$	$2.452 \pm 0.089\text{a}$	$2.613 \pm 0.045\text{a}$
4	$3.039 \pm 0.918\text{a}$	$3.201 \pm 0.062\text{a}$	$3.045 \pm 0.080\text{a}$	$2.329 \pm 0.132\text{b}$
7	$2.735 \pm 0.031\text{a}$	$2.945 \pm 0.059\text{a}$	$3.052 \pm 0.193\text{a}$	$2.624 \pm 0.023\text{a}$
10	$2.265 \pm 0.042\text{a}$	$2.240 \pm 0.025\text{a}$	$2.469 \pm 0.054\text{b}$	$2.832 \pm 0.026\text{c}$
13	$1.825 \pm 0.123\text{a}$	$2.332 \pm 0.071\text{b}$	$2.772 \pm 0.091\text{c}$	$3.183 \pm 0.114\text{d}$
16	$1.952 \pm 0.062\text{a}$	$2.512 \pm 0.027\text{b}$	$2.945 \pm 0.067\text{c}$	$2.880 \pm 0.049\text{c}$

表 3 不同土壤水分条件下长春花中长春质碱含量的变化

Table 3 Catharanthine content of <i>Catharanthus roseus</i> in different drought conditions				
处理时间 Treatment time (d)	长春质碱含量 Catharanthine content ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{ DW}$)			
	对照 CK	轻度干旱 LD	中度干旱 MD	重度干旱 HD
1	$1.797 \pm 0.049\text{a}$	$1.836 \pm 0.014\text{a}$	$1.848 \pm 0.061\text{a}$	$1.829 \pm 0.051\text{a}$
4	$1.655 \pm 0.049\text{a}$	$1.888 \pm 0.037\text{b}$	$1.749 \pm 0.033\text{ab}$	$1.772 \pm 0.059\text{ab}$
7	$1.445 \pm 0.043\text{a}$	$1.639 \pm 0.027\text{b}$	$2.041 \pm 0.086\text{c}$	$1.877 \pm 0.053\text{c}$
10	$1.032 \pm 0.042\text{a}$	$1.520 \pm 0.058\text{b}$	$1.537 \pm 0.028\text{b}$	$1.484 \pm 0.116\text{b}$
13	$0.971 \pm 0.029\text{a}$	$1.375 \pm 0.024\text{b}$	$1.505 \pm 0.012\text{b}$	$1.488 \pm 0.057\text{b}$
16	$0.473 \pm 0.032\text{a}$	$0.842 \pm 0.047\text{b}$	$1.072 \pm 0.096\text{b}$	$1.101 \pm 0.084\text{b}$

表 4 不同土壤水分条件下长春花中脱水长春碱含量的变化

处理时间 Treatment time (d)	脱水长春碱含量 Anhydrovinblastine content (mg·g ⁻¹ DW)			
	对照 CK	轻度干旱 LD	中度干旱 MD	重度干旱 HD
1	0.794 ± 0.054a	0.880 ± 0.096a	0.843 ± 0.054a	0.867 ± 0.061a
4	0.453 ± 0.031a	0.690 ± 0.025b	0.628 ± 0.006b	0.629 ± 0.015b
7	0.698 ± 0.032a	0.943 ± 0.036b	1.155 ± 0.032c	1.076 ± 0.071bc
10	0.591 ± 0.021a	0.651 ± 0.059a	0.972 ± 0.062b	1.111 ± 0.092b
13	0.521 ± 0.044a	0.626 ± 0.023a	0.809 ± 0.026b	1.071 ± 0.088c
16	0.280 ± 0.023a	0.580 ± 0.012b	0.687 ± 0.009b	0.864 ± 0.080c

3 讨论

前人在干旱胁迫对植物光合作用^[9]、单一性状^[2]和生物量积累^[1]等方面进行了大量研究。植物表型在不同水分条件下呈现多样性,可能与抵御环境胁迫有关^[10]。对长春花表型性状进行聚类分析从统计学角度证明了中度和重度干旱显著改变了长春花表型。对长春花 15 种性状进行统计分析,表明不同土壤水分条件下长春花的表型变化主要表现为分枝强度增加、株高降低等,这与以往的结果一致^[9]。与以往单性状表型相关性研究^[2]对比,生活史型定量研究从整体上揭示了植物固定能量总量及其在不同生活史性状上的分配比例,如对照长春花苗的有性生殖获得的能量比值为 54%,重度干旱处理使有性生殖获得的能量投入下降至 9%,同时重度干旱胁迫使长春花无性生殖的比值从 7% 上升到 46%。这表明干旱胁迫显著减少了固定的能量总量,降低了在有性生殖上的能量投入,提高了有限能量在无性繁殖上的投入比例,这种适应对策可能有别于典型克隆植物^[11]。

植物在和环境相互作用过程中合成拮抗物质生物碱等次生代谢产物,来抵抗胁迫带来的干扰,高温胁迫条件下喜树中的羟基喜树碱与喜树碱含量明显增加^[12]。脱水长春碱是长春碱和长春新碱的直接前体,它在不同环境条件下的变化特点目前还不清楚。本实验中 3 种生物碱在受到干旱胁迫后均不同程度地积累到较高的水平。但长春质碱含量变化与脱水长春碱的积累在时间上较为一致,可能与文朵灵和长春质碱的电子供应能力不同有关^[13]。植物在整个生活史过程根据环境的变化将采取多样性的策略^[14]。从本文看出,长春花在不同水分条件下不但生活史型的形成产生显著变化,而且在生物碱的积累和代谢水平也有明显差异。生物碱作为高含氮化合物,合成需要大量能量投入,正常状况下在植物体内积累较低水平,而在一定的胁迫条件下,能量在次生代谢上的投入提高。长春花幼苗经一定浓度的盐胁迫处理,顶端叶片干重降低约 50%,体内吲哚生物碱积累升高超过 5 倍^[15]。这种生理代谢特点使植物能够应对不良环境的压力,形成稳定的生活史能量格局,使生活史型获得最佳的繁殖和存活效益^[11]。反过来,生物碱在不同水分条件下的代谢特点的揭示也能为长春花高效栽培提供技术指导。

References :

[1] Chaves M M , Maroco J P , Pereira J S. Understanding plant responses to drought-from genes to the whole plant. Functional Plant Biology , 2003 , 30 : 239 — 264.

[2] Zhang D Y. Life History Evolution and Reproductive Ecology in Plants. Beijing : Science Press , 2004.

[3] Zu Y G , Wang W J , Yang F J , et al. Dynamic analysis and diversity of plant life cycle forms. Acta Ecologica Sinica , 2002 , 22 (1) : 1811 — 1818.

[4] St-Pierre B , Vazquez-Flota F A , De-Luca V. Multicellular compartmentation of *Catharanthus roseus* alkaloid biosynthesis predicts intercellular translocation of a pathway intermediate. The Plant Cell , 1999 , 11 : 887 — 900.

[5] Sottomayor M , De Pinto M C , Salema R , et al. The vacuolar localization of a basic peroxidase isoenzyme responsible for the synthesis of α-3',4'-anhydrovinblastine in *Catharanthus roseus* (L.) G. Don leaves. Plant Cell Environment , 1996 , 19 : 761 — 767.

[6] Mittler R. Abiotic stress. The field environment and stress combination. Trend in Plant Science , 2006 , 11 (1) : 15 — 19.

[7] Struyf A , Hubert M , Rousseeuw P J. Integrating robust clustering techniques in S-PLUS. Computational Statistics and Data Analysis , 1997 , 26 :

17—37.

[8] Zhao Z H ,Zu Y G ,Tang Z H ,*et al.* The classification of the liquorice life cycle form. *Acta Ecologica Sinica* ,2005 ,25 (9) :2341—2346.

[9] Chaves M M ,Pereira J S ,Maroco J ,*et al.* How plant cope with water stress in the field. *Photosynthesis and growth. Annals of Botany* ,2002 ,89 : 907—916.

[10] Scheiner S M. Selection experiments and the study of phenotypic plasticity. *J. Evol. Biol.* ,2002 ,15 :889—898.

[11] Zhang Y F ,Zhang D Y. Asexual and sexual reproductive strategies in clonal plants. *Journal of Plant Ecology* ,2006 ,30 (1) :174—183.

[12] Zu Y G ,Tang Z H ,Yu J H ,*et al.* Different responses of camptothecin and 10-hydroxycamptothecin to heat shock in *Camptotheca acuminata* seedlings. *Acta Bot Sin* ,2003 ,7 :809—814.

[13] Sottomayor M ,López-Serrano M ,DiCosmo F ,*et al.* Purification and characterization of α -3',4'-anhydrovinblastine synthase (peroxidase-like) from *Catharanthus roseus* (L.) G. Don. *FEBS Letters* ,1998 ,428 :299—303.

[14] Sun R Y. Life cycle strategy. *Chinese Bulletin of Botany* ,1997 ,32 (5) :2—4.

[15] Neelam M ,Gupta A K. Effect of salinity and different nitrogen sources on the activity of antioxidant enzymes and indole alkaloid content in *Catharanthus roseus* seedlings. *Journal of Plant Physiology* ,2006 ,163 :11—18.

参考文献：

[2] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京：科学出版社，2004.

[3] 祖元刚，王文杰，杨逢建，等. 植物生活史型多样性及动态分析. *生态学报* ,2002 ,22 (11) :1811~1818.

[8] 赵则海，祖元刚，唐中华，等. 甘草生活史型的划分. *生态学报* ,2005 ,25 (9) :2341~2346.

[11] 张玉芬和张大勇. 克隆植物的无性与有性繁殖对策. *植物生态学报* ,2006 ,30 (1) :174~183.

[14] 孙儒泳，生活史对策. *生物学通报* ,1997 ,32 (5) :2~4.