

干旱胁迫下多裂骆驼蓬 (*Peganum multisectum* Bobr) 叶片乙烯释放和多胺含量变化与活性氧积累的关系

刘建新¹, 胡浩斌², 赵国林¹

(1. 陇东学院生命科学系, 庆阳 745000; 2. 陇东学院化学与化工学院, 庆阳 745000)

摘要:通过盆栽土培试验研究了干旱胁迫下多裂骆驼蓬 (*Peganum multisectum* Bobr) 叶片乙烯释放、多胺含量、活性氧水平及细胞膜透性的动态变化。结果表明,随着土壤干旱强度的增加和胁迫时间的延长,多裂骆驼蓬叶片内丙二醛(MDA)含量和细胞膜透性呈递增变化趋势;轻度胁迫下,乙烯产生速率、多胺(Put、Spm、Spd)、活性氧($O_2^{\cdot-}$ 、 H_2O_2)和MDA含量及多胺氧化酶(PAO)活性随胁迫时间延长无明显变化;中度和重度胁迫初期(胁迫后0~30d)腐胺(Put)、精胺(Spm)和亚精胺(Spd)含量快速提高,乙烯生成速率下降,而 $O_2^{\cdot-}$ 、 H_2O_2 、MDA含量和PAO活性相对平稳;胁迫后期(胁迫后45~75d)乙烯生成速率增高,Put、Spm和Spd含量下降, $O_2^{\cdot-}$ 、 H_2O_2 和MDA含量大幅度增加,膜透性增大,且乙烯释放与 $O_2^{\cdot-}$ 、 H_2O_2 含量呈显著正相关。表明中度和重度胁迫下多裂骆驼蓬叶片存在乙烯和多胺合成的相互制约,乙烯释放增加诱导活性氧积累导致膜透性急剧增大。

关键词:干旱胁迫;多裂骆驼蓬 (*Peganum multisectum* Bobr); 乙烯; 多胺; 活性氧

文章编号:1000-0933(2008)04-1579-07 中图分类号:Q945 文献标识码:A

The relationship between the release of ethylene and the concentration of polyamines and the accumulation of reactive oxygen in *Peganum multisectum* Bobr leaves under drought stress

LIU Jian-Xin¹, HU Hao-Bin², ZHAO Guo-Lin¹

1 Department of Life Science, Qingyang 745000 China

2 College of Chemistry & Chemical Engineering, Longdong University, Qingyang 745000 China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(4): 1579 ~ 1585.

Abstract: We have studied the dynamic changes of the ethylene release, the polyamine concentrations, the reactive oxygen accumulation, and the permeability of plasma membrane in *Peganum multisectum* leaves under drought stress using pot culture experiment. The concentration of malondialdehyde (MDA) and the permeability of plasma membrane in *P. multisectum* leaves increase with the increase of the drought stress and the length of stress time. Under light drought, the rate of ethylene production, the concentration of putrescine (Put), spermine (Spm), spermidine (Spd), $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 and MDA, as well as the activity of polyamine oxidase (PAO) have no significant changes with the increase of the length of stress time. At the early stage (0—30 days) of moderate and heavy drought, the concentration of Put, Spm, and Spd

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40171058); 国家“十五”科学技术攻关资助项目(2001BA508B18); 甘肃省教育厅科研基金资助项目(JY0510-07)

收稿日期:2007-01-17; **修订日期:**2007-08-23

作者简介:刘建新(1964~), 男, 甘肃通渭人, 副教授, 主要从事植物生态学研究. E-mail: liujx1964@163.com

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 40171058), National “Tenth Five-year Plan” Key Program of Science and Technology (No. 2001BA508B18), The Scientific Research Foundation of Gansu Provincial Education Department, China (No. JY0510-07)

Received date: 2007-01-17; **Accepted date:** 2007-08-23

Biography: LIU Jian-Xin, Associate professor, mainly engaged in plant ecology. E-mail: liujx1964@163.com

increases abruptly, the rate of ethylene production decreases, and the concentration of $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 , and MDA and PAO activity in *P. multisectum* leaves keep almost unchanged. While at 45—75 days, on the contrary, the concentration of Put, Spm and Spd decreases, and the concentration of $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 , and MDA increases substantially. The permeability of plasma membrane and the rate of ethylene production also increase. The release of ethylene has strong correlation with the concentration of $O_2^{\cdot-}$ and H_2O_2 in *P. multisectum* leaves. It indicates that under moderate and heavy drought, the production of ethylene and polyamine constrains each other in *P. multisectum* leaves, the accumulation of $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 induced by the increase of ethylene release results in the abrupt increase of the permeability of plasma membrane.

Key Words: drought stress; *Peganum multisectum*; ethylene; polyamine; reactive oxygen

植物的生长发育经常会遭受干旱胁迫的影响^[1]。植物受到干旱胁迫时,体内活性氧产生与清除的代谢系统失调,导致活性氧过量积累而破坏膜结构,进而氧化细胞内蛋白质和核酸等重要的结构和组成物质^[2]。乙烯作为植物激素对果实成熟及质膜透性具有重要的调节作用,但在细胞受到伤害时乙烯生成量急剧增加,并反过来加速细胞膜的损伤与破坏^[3]。已有研究表明,乙烯与活性氧相互促进增强深度胁迫下植物受伤害的程度^[4]。多胺是植物氮代谢过程中产生的低分子量脂肪族含氮碱,主要包括腐胺(Put)、精胺(Spm)和亚精胺(Spd)。Spm、Spd 和乙烯具有相同的合成前体(S-腺苷蛋氨酸)^[5],多胺能阻止膜脂的过氧化和抑制乙烯合成以及参与各种逆境胁迫的应答^[6,7]。因此,乙烯、多胺和活性氧在植物逆境生理中密切相关并具有重要的调节作用。

多裂骆驼蓬是骆驼蓬属(*Peganum* L.)多年生草本植物。该属共6种,中国有3种,即骆驼蓬(*P. harmala* L.)、骆驼蒿(*P. nigellastrum* Bge)和多裂骆驼蓬(*P. multisectum* Bobr),其中多裂骆驼蓬为我国特有,广泛分布于新疆、甘肃、宁夏和内蒙古等地的干旱和半干旱生态区,具有发达的根系和较强的耐旱特性,生长繁茂,在改善西北生态环境中发挥着抗风固沙和防止水土流失的重要作用^[8]。近年来的研究表明,骆驼蓬属具有杀虫抑菌^[9,10]及多种药理学活性^[11,12]。人们曾观察到,多裂骆驼蓬的提取物和生物碱对玉米、小麦种子的萌发有抑制作用而对幼苗生长则有促进效应^[13,14]。然而,骆驼蓬属适应干旱的生理生化机理研究少见,前文报道了干旱胁迫下多裂骆驼蓬抗氧化酶活性与渗透调节物质含量的动态变化^[15],本文检测干旱胁迫对叶片乙烯生成速率、多胺和活性氧含量及膜透性的影响,目的是了解不同强度干旱胁迫下乙烯释放和多胺含量变化与活性氧积累的关系,探讨多胺和乙烯对于干旱胁迫的响应和调节作用,以期为进一步揭示多裂骆驼蓬的耐旱机理提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料与处理

多裂骆驼蓬种子(2004年8月采自甘肃环县)目选、洗净,用0.1% $HgCl_2$ 消毒10 min后,2005年3月16日播种在装有12500 cm^3 营养土(有机肥:园土:珍珠岩(体积分数)=1:1:1)的花盆内(40 cm × 30 cm),每盆播100粒,土壤田间持水量为22.6%。置玻璃温室萌发生长,常规管理。待幼苗长至11片真叶(6月18日)时移至防雨棚进行处理。先选择生长一致的植株每盆留苗30株,将盆土浇透水,然后开始干旱胁迫处理至对照植株主茎具27片真叶(9月18日)时结束。设置4个处理:(1)对照(CK),保持土壤含水量为田间持水量的70%~75%。(2)轻度胁迫(T_1),保持土壤含水量在田间持水量的60%~65%。(3)中度胁迫(T_2),保持土壤含水量在田间持水量的45%~50%。(4)重度胁迫(T_3),保持土壤含水量在田间持水量的30%~35%。采用整体称重法结合TSS 851型土壤湿度计,监测土壤含水量,根据土壤含水量处理要求及时补充水分。处理后每隔15 d随机取4株的叶片混合样测定各项指标,试验重复5次,每次测定重复3次。

1.2 测定方法

采用林植芳等^[16]的方法测定丙二醛(MDA)含量;参照朱广廉等^[17]的方法,用DDS-11C型电导率仪测定

细胞膜相对透性;乙烯产生量测定按 Li 等^[3]的方法;多胺(Polyamines, PAs)含量测定按王富民和薛应龙^[18]的方法;游离态和细胞壁结合态多胺氧化酶(Polyamine oxidase, PAO)活性参照刘俊和刘友良^[19]的方法测定; H_2O_2 含量的测定参照 Akio 等^[20]的方法;超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)产生速率按王爱国和罗广华^[21]的方法测定。数据用 SAS 软件进行方差分析,并对平均数用 SSR 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下多裂骆驼蓬叶片 MDA 含量和细胞膜相对透性的变化

图 1 显示,随着干旱强度的增加和胁迫时间的延长,多裂骆驼蓬叶片内 MDA 含量和细胞膜相对透性呈逐渐递增的变化趋势。与 CK 相比,轻度(T_1)和重度(T_2)胁迫下的 MDA 含量和质膜透性增幅较小,而重度胁迫(T_3)下的增幅明显增加;在胁迫的 30 d 内 T_1 、 T_2 及 T_3 处理的细胞膜透性增幅不大($P > 0.05$),但随干旱时间的延长, T_2 与 T_3 处理 MDA 含量和细胞膜透性持续快速增大。适宜水分处理(CK)的 MDA 含量和膜透性也表现为逐步增加趋势,这可能与衰老过程有关。

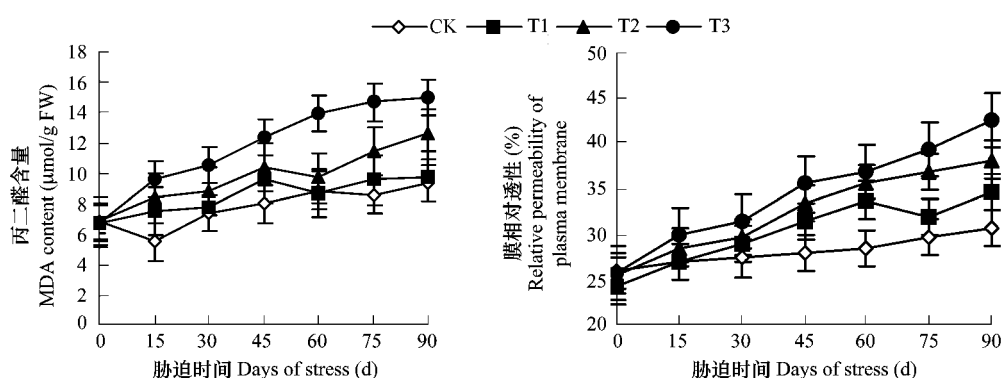


图 1 干旱胁迫对多裂骆驼蓬叶片 MDA 含量和细胞膜相对透性的影响

Fig. 1 Effects of drought stress on MDA content and relative permeability of plasma membrane in *P. multisectum* leaves

2.2 干旱胁迫对多裂骆驼蓬叶片乙烯产生和多胺含量的影响

由图 2 可知,适宜水分处理(CK)乙烯生成量随胁迫时间延长变化不大;轻度胁迫(T_1)下随胁迫时间延长而增加,中度(T_2)和重度(T_3)胁迫处理则开始显著下降($P < 0.05$), T_2 和 T_3 处理分别在胁迫 30 d 和 15 d 时乙烯生成量最低,其后迅速提高,胁迫 60 d 时均达到最高值,然后降低。

轻度胁迫(T_1)在不同时间的 Put、Spm 和 Spd 含量与 CK 无显著差异($P > 0.05$),并随胁迫时间延长变化不大($P > 0.05$);中度(T_2)和重度(T_3)胁迫则在胁迫初期显著增加($P < 0.05$),分别在胁迫 30 d 和 15 d 时达最大值,然后逐渐降低,60 d 后低于初始值(图 2)。(Spm + Spd)/Put 比值总变化趋势为 $T_2 > T_3 > T_1 > CK$,且随胁迫时间延长 CK 和 T_1 无明显变化,而 T_2 和 T_3 呈先升后降趋势。

2.3 干旱胁迫对多裂骆驼蓬叶片 PAO 活性的影响

从图 3 可见,不同强度胁迫下多裂骆驼蓬叶片游离态和结合态 PAO 活性随胁迫时间延长变化趋势基本一致。对照 PAO 活性随胁迫时间延长变化较平稳($P > 0.05$);轻度胁迫(T_1)在 0 ~ 45 d 内 PAO 活性变化不明显($P > 0.05$),60 ~ 75 d 时显著升高($P < 0.05$),90 d 时又下降,但仍高于对照;中度胁迫(T_2)下先升后降,45 d 时出现峰值;重度胁迫(T_3)在 15 d 时显著升高($P < 0.05$),30 d 时其活性分别比开始时增加 28.0% 和 49.5%,75 d 后则低于初始值。另外值得注意的是细胞壁结合态 PAO 活性远大于游离态 PAO 活性,表明细胞壁结合型 PAO 是多胺氧化酶活性的主要形式。

2.4 干旱胁迫下多裂骆驼蓬叶片 $O_2^{\cdot-}$ 产生速率和 H_2O_2 含量的变化

从图 4 可以看出,对照 $O_2^{\cdot-}$ 产生速率随胁迫时间延长缓慢上升; T_1 、 T_2 和 T_3 处理除 T_3 在胁迫 15 d 时略有降低外,均呈现相对稳定后的迅速升高变化。 T_1 、 T_2 和 T_3 处理分别在胁迫后的 45 d、30 d 和 15 d 内 $O_2^{\cdot-}$ 的产

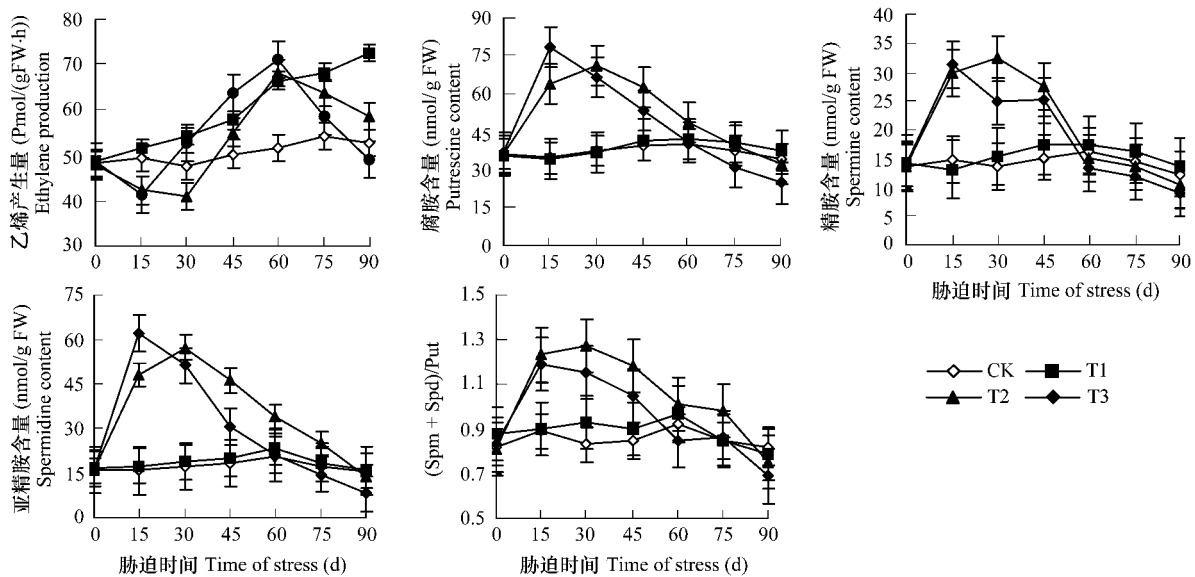


图2 干旱胁迫对多裂骆驼蓬叶片乙烯产生和多胺含量的影响

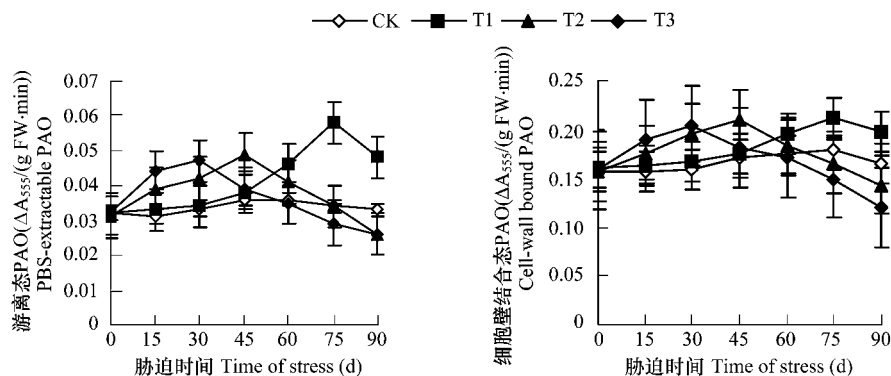
Fig. 2 Effects of drought stress on ethylene production and polyamine content in *P. multisectum* leaves

图3 干旱胁迫对多裂骆驼蓬叶片多胺氧化酶(PAO)活性的影响

Fig. 3 Effects of drought stress on the PAO activities in *P. multisectum* leaves

生速率保持相对稳定,而后急剧增加。 H_2O_2 含量随胁迫时间延长对照无显著变化, T_1 、 T_2 处理均在胁迫30 d后迅速提高; T_3 处理在60 d时达最高值,此后降低。

3 讨论

植物遭受干旱胁迫时常会造成电子传递泄漏的增加,导致体内活性氧的积累和脂质发生过氧化^[2]。乙烯产生速率与膜脂过氧化密切相关^[22],并同Spm和Spd拥有共同的合成前体S-腺苷蛋氨酸(SAM)。通常认为SAM库不足时会引起乙烯与Spm和Spd生物合成中底物的竞争^[23]。Li等^[3]的研究表明,当甘草幼苗受到渗透胁迫使细胞膜发生损伤时,多胺含量与乙烯产生量呈显著负相关^[3];小麦幼苗遭受严重干旱胁迫时,乙烯与多胺通过活性氧而相互影响^[4]。本文结果表明,正常水分状况下多裂骆驼蓬叶片乙烯生成速率、多胺和活性氧含量均无明显变化;在轻度胁迫(T_1)时,乙烯释放随胁迫时间延长逐渐增加, $O_2^{\cdot-}$ 、 H_2O_2 和MDA含量在胁迫初期(0~30 d)保持相对稳定,之后迅速提高(图1、图4),而Put、Spm和Spd含量随胁迫时间延长并无显著变化,质膜相对透性的变化与乙烯生成速率基本一致。说明活性氧积累和乙烯生成增加是导致轻度胁迫下脂质过氧化和质膜透性增强的主要因素。在中度(T_2)和重度(T_3)胁迫下,乙烯生成速率随着胁迫时间的延长呈现初期显著降低后的快速升高,Put、Spm和Spd含量则呈急剧增加后缓慢降低的变化趋势(图2),表

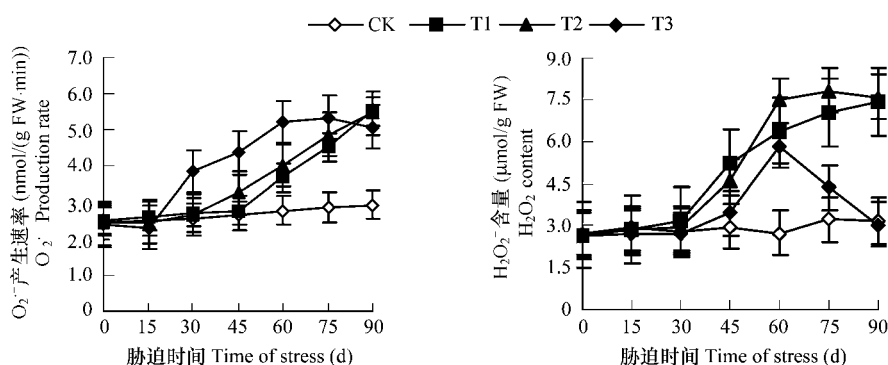


图4 干旱胁迫下多裂骆驼蓬叶片 $O_2^{\cdot -}$ 产生速率和 H_2O_2 含量的变化

Fig. 4 Effects of drought stress on $O_2^{\cdot -}$ production rate and H_2O_2 content in *P. multisetum* leaves

明乙烯和多胺的合成可能存在同一前体 SAM 的竞争。 $O_2^{\cdot -}$ 、 H_2O_2 和 MDA 含量及质膜相对透性在胁迫初期基本保持相对稳定,然后快速升高(图1、图4)。多胺为低分子量多聚碱性阳离子,在生理 pH 下能够与细胞膜上带负电荷的蛋白质和磷脂结合稳定细胞膜^[24],同时还能猝灭自由基和提高抗氧化酶活性,抑制乙烯的产生^[25]。轻度干旱胁迫下,多裂骆驼蓬叶片多胺和乙烯之间的代谢互作不明显;活性氧积累和乙烯生成随胁迫时间延长增加是导致细胞质膜氧化损伤的重要原因;在中度或重度干旱胁迫初期可能通过合成多胺,抑制了乙烯的生成,或提高 SOD、CAT、POD 等抗氧化酶活性^[15]保持了较低水平的活性氧,使细胞膜免受伤害;但随着胁迫时间的延长,多胺合成受到抑制,乙烯释放快速增加,当乙烯生成速率出现峰值后 $O_2^{\cdot -}$ 和 H_2O_2 产生速率进入速升阶段,MDA 含量和质膜透性迅速增大,且胁迫后 0~75 d 的乙烯生成速率与 $O_2^{\cdot -}$ 、 H_2O_2 含量呈现显著正相关($r=0.842^*$ 、 $r=0.949^*$),表明严重干旱时多胺和乙烯彼此积累的消长与活性氧的产生和质膜性质改变密切相关。

植物叶片在干旱胁迫期间会大量积累多胺,但 3 种多胺在植物抗旱中的作用却认识不一。张木清等^[26]认为 Put 的累积可减轻干旱胁迫造成的细胞伤害,而 Spd 则加重细胞损伤。陈坤明和张承烈^[27]则认为 Spm 和 Spd 的积累是作物抗旱性增强的重要因素。本研究结果表明,正常供水和轻度干旱时 Put、Spm 和 Spd 含量并不随胁迫时间而显著变化;中度和重度胁迫下 Put、Spm 和 Spd 含量在胁迫前期快速提高,而且胁迫强度越大,上升越快,胁迫后期则逐渐下降;Put、Spm 和 Spd 含量随胁迫强度不同变化明显,其中 Spd 和 Spm 的变幅大于 Put,(Spm + Spd)/Put 比值在胁迫前期也快速提高(图2),表明多裂骆驼蓬在遭受严重干旱时积极积累多胺以适应干旱逆境,其中 Spd、Spm 可能具有比 Put 更为重要的调节作用。干旱胁迫下不同植物体内多胺种类含量变化的差异可能与其适应干旱胁迫的机制不同有关。

PAO 是多胺代谢中的关键酶,催化 PAs 的氧化降解,从而调节植物体内 PAs 的水平。有报道指出,干旱胁迫可提高甘蔗叶片的 PAO 活性^[26]。本试验结果表明,干旱胁迫下多裂骆驼蓬叶片中游离态 PAO 和结合态 PAO 活性随干旱胁迫时间延长呈先升后降变化,且随胁迫强度增大,PAO 活性提高更加明显,峰值出现更加提前,其活性提高与 PAs 含量的增加几乎同步,这可能是 PAs 作为 PAO 的作用底物,其积累刺激了酶活性的提高,这是植物体维持多胺代谢平衡的一种适应机制。但 PAO 在氧化较多 PAs 的同时会产生氨基醛、 H_2O_2 和自由基等物质,这些物质与细胞中的蛋白质、核酸等发生交联,造成一系列生理生化代谢的紊乱,使细胞受到伤害^[28]。干旱胁迫中后期出现的活性氧($O_2^{\cdot -}$ 、 H_2O_2)积累导致的氧化伤害可能与 PAO 氧化 PAs 产生的自由基使细胞发生生理代谢紊乱有关。此外,细胞壁结合态 PAO 活性远高于游离态,说明 PAO 主要位于细胞壁。因此,结合态 PAO 对胞外多胺的调节和降解 PAs 产生的 H_2O_2 对细胞感受环境胁迫和信号转导^[29]具有重要意义。

总之,干旱胁迫下多裂骆驼蓬叶片中乙烯和多胺合成的相互制约调节着活性氧的水平和膜脂的稳定。严

重于旱诱导多胺的合成,抑制了乙烯的产生,保持胁迫初期活性氧的低水平和膜脂的稳定;随着干旱的持续,多胺氧化酶活性提高,多胺含量下降,乙烯生成和活性氧产生速率增大,活性氧大量积累,导致膜脂发生过氧化而质膜透性增大。对于干旱胁迫下细胞如何感受多胺氧化产生的 H_2O_2 进行信号转导来调控乙烯合成与活性氧的积累尚需进一步深入研究。

References:

- [1] Guo W D, Shen X, Li J R, Zheng X Q. Molecular mechanism of plant drought tolerance. *Acta Universitatis Agriculturae Boreali-Occidentalis*, 1999, 27(4): 102—108.
- [2] Feng Y L, Zhang Y J, Zhu C Q. Relationship between photo inhibition of photosynthesis and reactive oxygen species in leaves of palars suffering root osmotic stress. *Chin J Appl Ecol*, 2003, 14(8): 1213—1217.
- [3] Li C Z, Wang G X. Interactions between reactive oxygen species, ethylene and polyamines in leaves of *Glycyrrhiza inflata* seedlings under root osmotic stress. *Plant Growth Regul*, 2004, 42: 55—60.
- [4] Li C Z, Jiao J, Wang G X. The important roles of reactive oxygen species in the relationship between ethylene and polyamines in leaves of spring wheat seedlings under root drought stress. *Plant Sci*, 2004, 166: 303—315.
- [5] Slocum R D, Kaur-Sawhney R, Galston A W. The physiology and biochemistry of polyamines in plants. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1984, 235(2): 283—303.
- [6] Kramer G F, Norman H A, Krizek D T, Mirecki R M. Influence of UV B radiation on polyamines, lipid peroxidation and membrane lipid in cucumber. *Phytochemistry*, 1991, 30: 2101—2108.
- [7] Ren, H X, Chen X, Wang Y F. Changes in antioxidative enzymes and polyamines in wheat seedlings with different drought resistance under drought and salt stress. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(6): 709—715.
- [8] Ma J, Wang X L. The species and distribution of genus *Peganum* in the desert area of China. *Journal of Desert Research*, 1998, 18(2): 131—136.
- [9] Weng Q F, Zhong G H, Hu M Y, Luo J J, Li X G. Bioactivities and physiological effects of extracts of *Peganum harmala* against *Bursaphelenchus xylophilus*. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(10): 2014—2022.
- [10] Liu J X, Zhao G L, Xue L G. Studies on the fungistasis and insecticidal effects of the alkaloid extracts from *Peganum multisectum* Bobr. *Plant Protection*, 2006, 32(5): 41—44.
- [11] Duan J A, Zhou R H, Zhao S X, Che Z T. Research on chemical composition of *P. multisectum* (Maxim) Bobr. *Journal of China Pharmaceutical University*, 1998, 29(1): 21—23.
- [12] Sokmen A, Vavdar Unlu G. Antimicrobial activities of methanolic extracts of various plants growing in the sivas district. *Turkish Journal of Infection*, 2000, 14(2): 253—256.
- [13] Liu J X, Wang Y M, Zhao G L. Effect of *Peganum multisectum* on seedling growth and cell protective enzyme system in maize. *Bulletin of Botanical Research*, 2005, 25(2): 177—180.
- [14] Liu J X, Hu H B, Zhao G L, Wang X. Effect of alkaloid extract from *peganum multisectum* Bobr on seed germination and seedling growth of wheat. *Plant Physiology Communications*, 2006, 42(2): 213—216.
- [15] Liu J X, Zhao G L. Responses of activity of antioxidant enzymes and accumulation of osmolyte in *Peganum multisectum* Bobr leaves to soil drought stress. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2005, 23(5): 127—131.
- [16] Lin Z F, Li S S, Lin G Z, Sun G C, Guo J Y. Superoxide dismutase activity and lipid peroxidation in relation to senescence of rice leaves. *Acta Botanica Sinica*, 1984, 26(6): 605—615.
- [17] Zhu G L, Zhong H W, Zhang A Q. *Plant physiol experiment*. Beijing: Peking University Press, 1990. 245—248.
- [18] Wang F M, Xue Y L. Determination of polyamines content in plant tissue. *Plant Physiology Communications*, 1988, 27(1): 39—40.
- [19] Liu J, Liu Y L. The relations between polyamine types and forms and polyamine oxidase activities in barley seedlings under salt stress. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2004, 30(2): 141—146.
- [20] Akio Uchida, Andre T, Jagendorf, Takashi Hibino. Effects of hydrogen peroxide and nitric oxide on both salt and heat stress tolerance in rice. *Plant Science*, 2002, 163: 515—523.
- [21] Wang A G, Luo G H. Quantitative relation between the reaction of hydroxylamine and superoxide anion radicals in plants. *Plant Physiology Communications*, 1990, 29(6): 55—57.
- [22] Wang K L C, Li H, Ecker J R. Ethylene biosynthesis and signaling networks. *Plant Cell*, 2002, 14(supp.): 131—151.
- [23] Smith T A. Plant polyamines metabolism and function. In: Flores H E, Arteca R N, Shannon J C, eds. *Polyamines and ethylene: Biochemistry*,

Physiology, and Interactions. USA: American Society of Plant Physiologists, 1990. 1—23.

- [24] Mizrahi Y, Applewhite P B, Galston A W. Polyamine binding to protein in oat and petunia protoplasts. *Plant Physiol*, 1989, 91: 738—743.
- [25] Xu Y C, Wang J, Dong X, Li M M, Shan L. Effect of exogenous polyamines on glycolate oxidase activity and active oxygen species accumulation in wheat seedlings under osmotic stress. *Israel J. Plant Sci*, 2001, 49(3): 173—178.
- [26] Zhang M Q, Chen R K, Yu S L. Changes of polyamine metabolism in droughtstressed sugarcane leaves and their relation to drought resistance. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 1994, 22: 327—332.
- [27] Chen K M, Zhang C L. Polyamine contents in the wheat leaves and their relations to drought resistance. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 2000, 26(5): 381—386.
- [28] Smith T A. Polyamines. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology*, 1985, 36: 117—143.
- [29] Lum H K, Butt Y K C, Lo S C L. Hydrogen peroxide induces a rapid production of nitric oxide in mung bean (*Phaseolus aureus*). *Biol Chem*, 2002, 6(2): 205—213.

参考文献:

- [1] 郭卫东, 沈向, 李嘉瑞, 郑学勤. 植物抗旱分子机理. *西北农业大学学报*, 1999, 27(4): 102~108.
- [2] 冯玉龙, 张亚杰, 朱春全. 根系渗透胁迫时杨树光合作用光抑制与活性氧的关系. *应用生态学报*, 2003, 14(8): 1213~1217.
- [7] 任红旭, 陈雄, 王亚馥. 抗旱性不同的小麦幼苗在水分和盐胁迫下抗氧化酶和多胺的变化. *植物生态学报*, 2001, 25(6): 709~715.
- [8] 马骥, 王勋陵. 中国荒漠地区骆驼蓬属植物种类与分布. *中国沙漠*, 1998, 18(2): 131~136.
- [9] 翁群芳, 钟国华, 胡美英, 罗建军, 李晓刚. 骆驼蓬提取物对松材线虫的生物活性及生理效应. *中国农业科学*, 2005, 38(10): 2014~2022.
- [10] 刘建新, 赵国林, 薛林贵. 多裂骆驼蓬生物碱类物质抑菌杀虫活性研究. *植物保护*, 2006, 32(5): 41~44.
- [11] 段金彪, 周荣汗, 赵守训, 车镇涛. 多裂骆驼蓬种子中生物碱的化学组成和抗癌活性研究. *中国药科大学学报*, 1998, 29(1): 21~23.
- [13] 刘建新, 王毅民, 赵国林. 多裂骆驼蓬提取物对玉米幼苗生长和细胞保护酶系的影响. *植物研究*, 2005, 25(2): 177~180.
- [14] 刘建新, 胡浩斌, 赵国林, 王鑫. 多裂骆驼蓬中生物碱类物质对小麦种子萌发和幼苗生长的影响. *植物生理学通讯*, 2006, 42(2): 213~216.
- [15] 刘建新, 赵国林. 干旱胁迫下骆驼蓬抗氧化酶活性与渗透调节物质的变化. *干旱地区农业研究*, 2005, 23(5): 127~131.
- [16] 林植芳, 李双顺, 林桂珠, 孙谷畴, 郭俊彦. 水稻叶片的衰老与超氧化物歧化酶活性及脂质过氧化作用的关系. *植物学报*, 1984, 26(6): 605~615.
- [17] 朱广廉, 钟海文, 张爱琴. *植物生理学实验*. 北京: 北京大学出版社, 1990. 245~248.
- [18] 王富民, 薛应龙. 植物组织内多胺含量的测定. *植物生理学通讯*, 1988, 27(1): 39~40.
- [19] 刘俊, 刘友良. 盐胁迫下大麦幼苗多胺的种类和状态与多胺氧化酶活性的关系. *植物生理与分子生物学学报*, 2004, 30(2): 141~146.
- [21] 王爱国, 罗广华. 植物的超氧自由基与羟胺反应的定量关系. *植物生理学通讯*, 1990, 29(6): 55~57.
- [26] 张木清, 陈如凯, 余松烈. 水分胁迫蔗叶多胺代谢变化及其同抗旱性的关系. *植物生理学报*, 1994, 22(3): 327~332.
- [27] 陈坤明, 张承烈. 干旱期间春小麦叶片多胺含量与作物抗旱性的关系. *植物生理学报*, 2000, 26(5): 381~386.