

枣品种耐盐性与叶片生物膜结合态多胺水平和H⁺-ATP酶活性的关系

徐呈祥^{1,2,*}, 徐锡增², 马艳萍¹, 尚旭岚²

¹肇庆学院生命科学学院, 广东肇庆526061; ²南京林业大学森林资源与环境学院, 南京210037

摘要: 120 mmol·L⁻¹ NaCl胁迫30 d, 耐盐性强的‘金丝小枣’叶片细胞质膜、液泡膜共价结合态腐胺(Put)、亚精胺(Spd)、精胺(Spm)含量及多胺(PAs)总水平与对照无显著性差异, 但耐盐性弱的‘冬枣’叶片质膜共价结合态Put、Spd、Spm含量和PAs总水平及液泡膜Spd含量均显著降低; ‘金丝小枣’叶片类囊体膜共价结合态Put含量、PAs总水平较对照显著降低, ‘冬枣’则是Put、Spd、Spm含量及PAs总水平均显著降低。盐胁迫下, ‘金丝小枣’叶片细胞质膜、液泡膜、类囊体膜非共价结合态Put、Spd、Spm含量及PAs总水平下降, 但其中仅类囊体膜Spd含量显著低于对照, 而‘冬枣’的3种膜上非共价结合态的这些多胺及其总水平均显著低于对照。与对照相比, 盐胁迫下耐盐性不同的2个枣品种, 叶片细胞质膜、液泡膜和类囊体膜H⁺-ATP酶活性均降低, 但降低幅度因枣品种和生物膜种类不同而异, 且H⁺-ATP酶活性与相应膜结合态多胺水平存在极紧密的正相关关系。结果表明, 膜结合态多胺参与枣品种耐盐性的表达, 调节盐胁迫下枣叶细胞中溶质的跨膜运输。

关键词: 枣品种; 耐盐性; 生物膜; 结合态多胺; H⁺-ATP酶

Relationship between Cultivar Salt Tolerance and Conjugated Polyamine Level and H⁺-ATPase Activity in Leaf Biomembrane of Chinese Jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.)

XU Cheng-Xiang^{1,2,*}, XU Xi-Zeng², MA Yan-Ping¹, SHANG Xu-Lan²

¹College of Life Sciences, Zhaoqing University, Zhaoqing, Guangdong 526061, China; ²College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

Abstract: Contents of covalently conjugated putrescine (Put), spermidine (Spd), spermine (Spm) and total polyamines (PAs) in leaf plasma membrane and tonoplast membrane isolated from leaves of *Ziziphus jujuba* cv. ‘Jinsixiaozao’ (salt tolerant) under salt stress of 120 mmol·L⁻¹ NaCl for 30 d were not significantly different from control ($P \leq 0.05$), covalently conjugated Put, Spd, Spm and PAs content in leaf plasma membrane and Spd content in tonoplast membrane isolated from *Z. jujuba* cv. ‘Dongzao’ (salt sensitive) leaves significantly decreased compared with control; contents of covalently conjugated Put and PAs in thylakoid membrane of ‘Jinsixiaozao’ leaves were significantly lower than those of control, but contents of the Put, Spd, Spm and PAs in ‘Dongzao’ leaves were all significantly lower than those of control. Contents of noncovalently conjugated Put, Spd, Spm and PAs in leaf plasma membrane, tonoplast membrane and thylakoid membrane isolated from ‘Jinsixiaozao’ leaves decreased under salt stress, in which only Spd content in thylakoid membrane was significantly different from control, contents of Put, Spd, Spm and PAs in the three biomembranes isolated from ‘Dongzao’ leaves were all significantly lower than those of control. Experimental results also showed that H⁺-ATPase activities in leaf plasma membrane, tonoplast membrane and thylakoid membrane isolated from the two Chinese jujube cultivars decreased under salt stress compared with control, however, the decrease degrees differed in jujube cultivars and biomembrane species, and H⁺-ATPase activity was significantly and positively correlated with conjugated polyamine level. The results strongly indicates that conjugated polyamine participates expression of salt tolerance of Chinese jujube cultivar, and regulates across-membrane translocation of substrates in leaves of jujube under salt stress.

Key words: Chinese jujube cultivar; salt tolerance; biomembrane; conjugated polyamine; H⁺-ATPase

相较于对植物体内游离态多胺的众多研究报道(李璇等2011; 宋世威等2010; An等2008; Sanchez等2005; Su等2005; 刘俊和刘友良2004; Aziz等2001), 生物膜上结合态多胺与植物生长发育和逆境适应的文献明显较少(Echevarria-Machado等

收稿 2011-05-25 修定 2011-07-12

资助 江苏省博士后科研计划(0701039B)和中国博士后科学基金(20070411057)。

* 通讯作者(E-mail: xucx2006@yahoo.com.cn; Tel: 0758-2716738)。

2005; Zhao等2000; Ballas等1983), 且迄今在木本植物中未见有报道。枣是中国特产果树, 种质资源丰富, 仅《中国果树志·枣卷》中记载的品种即达700种之多(曲泽洲和王永蕙1993)。传统上认为枣树耐盐性强, 但在盐碱地上种植枣树常常遭受盐害(李新岗等2005; 马凯等1997; 郭裕新等1988; 武之新和齐树亭1985)。我们近年的试验表明, 著名制干枣品种‘金丝小枣’耐盐性强, 而著名鲜食枣品种‘冬枣’耐盐性明显较弱; 盐胁迫下, ‘金丝小枣’和‘冬枣’体内多胺代谢活跃, 根尖和叶片中多胺含量水平及 H^+ -腺苷三磷酸酶(H^+ -ATP酶)活性均发生显著变化, 表明多胺与它们的耐盐性有密切关系(徐呈祥2011; 刘永霞和徐锡增2007)。本文研究了这两个耐盐性不同的枣品种盐胁迫下叶片类囊体膜等3种生物膜上结合态多胺水平和 H^+ -ATP酶活性的变化及其相互关系, 以期进一步揭示多胺在耐盐性不同的枣品种对盐胁迫响应与适应中的功能。

材料与方法

1 材料培养和处理

试验用枣(*Ziziphus jujuba* Mill.)苗为二年生嫁接苗, 酸枣[*Ziziphus jujuba* var. *spinosa* (Bunge) Hu.]砧木(实生苗)引自山东省果树研究所, 于3月12日定植于塑料(PVC)盆中, 每盆1株, 距根颈60 cm处定干。塑料盆下部具孔, 盆高28 cm, 上口直径30 cm, 下口直径22 cm, 石英砂基质, 盆底置托盘。试验在南京进行, 在连栋塑料大棚中避雨栽培, 自然光照。定植后, 枣苗以1/2Hoagland溶液浇灌栽培, 至当年6月底、生长正常时, 进一步选择大小一致的植株, 于7月1日进行盐胁迫处理, 盐源为NaCl。

基于我们此前的多项试验, 由于溶液培养条件下枣苗生长很快, 而前期(7月份之前)侧根稀疏、根量很少, 所浇灌的营养液含盐量达 $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 以上枣品种间的反应差异反而会减小。为此, 在本项试验及有关多胺的其他试验中, 盐胁迫处理液为1/2Hoagland溶液+ $120 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl; 对照为不加NaCl的1/2Hoagland溶液。用 $0.05 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ HNO_3 或KOH将处理液的pH值调至6.5。视天气情况, 营养液或处理液每1~2 d浇灌1次, 每次每盆浇灌500 mL, 每浇灌2次用自来水冲洗栽培基

质(石英砂)1次。处理30 d (7月31日上午, 天气晴朗, 已经结果)时, 从各处理植株树冠中部外围枣吊上采集样叶进行测试分析, 每处理3次重复。

2 测定方法

2.1 膜微囊制剂和可溶性膜蛋白溶液的制备

参照Palmgren等(1990)及Lester和Stein (1993)的方法制备微粒体(粗膜)。参照陈沁和刘友良(1999)的两相分配法由枣叶微粒体分离和纯化细胞质膜和液泡膜微囊。参照刁丰秋等(1997)的方法, 提取叶绿体和制备类囊体膜制剂。将提取的质膜、液泡膜及类囊体膜微囊的一部分加入Triton X-100至终浓度1.0%, 用超声波细胞破碎仪以150 W于冰浴上破碎30 s (2次), 在冰浴上放置30 min后, 于 $4 \text{ }^\circ\text{C}$ 下 $20\,000 \times g$ 离心30 min, 所得上清液为可溶性膜蛋白溶液。

2.2 膜上结合态多胺含量的测定

向所提取的3种可溶性膜蛋白溶液中分别加入高氯酸(PCA)至终浓度为5%, $27\,000 \times g$ 离心40 min, 沉淀为蛋白质组分, 用5% PCA将其悬浮后与等体积浓HCl混合, 于 $110 \text{ }^\circ\text{C}$ 下水解24 h。水解液过滤后于 $70 \text{ }^\circ\text{C}$ 下干燥, 后用5%的PCA溶解, 溶解液中含有与膜蛋白共价结合的多胺。向提取的膜制剂中直接加入5% PCA, 以沉淀除去蛋白质组分, $27\,000 \times g$ 离心40 min, 膜上非共价结合态多胺位于上清液中。参照刘俊和刘友良(2004)的方法测定制备的上述两种上清液的多胺含量, 外标用分析纯的腐胺(Put)、亚精胺(Spd)和精胺(Spm) (Sigma公司产品), Waters高效液相色谱仪。

2.3 H^+ -ATP酶活性和蛋白质含量测定

枣叶细胞质膜、液泡膜 H^+ -ATP酶活性测定参照陈沁和刘友良(1999)的方法。类囊体膜 H^+ -ATP酶活性测定参照刁丰秋等(1997)的方法。参照Bradford (1976)的方法测定蛋白质含量, 以牛血清白蛋白(BSA)为标准品。

结果与讨论

1 盐胁迫对‘冬枣’和‘金丝小枣’叶片细胞中3种生物膜上共价结合态多胺含量的影响

由表1可见, 非胁迫条件下, 枣叶细胞中, 质膜、液泡膜、类囊体膜上以共价键结合的多胺中Put居主导地位, ‘金丝小枣’多胺(PAs)总水平明显

表1 盐胁迫对‘冬枣’和‘金丝小枣’叶片细胞质膜、液泡膜和类囊体膜共价结合态多胺含量的影响

Table 1 Effect of salt stress on covalently conjugated polyamine contents of plasma membrane, tonoplast membrane and thylakoid membrane in ‘Jinsixiaozao’ and ‘Dongzao’ leaves

| 枣品种 | 生物膜 | 共价结合态多胺 | 多胺含量/nmol·mg ⁻¹ (蛋白质) | | 多胺含量相对值/% | |
|--------|------|---------|----------------------------------|--------------|-----------|------|
| | | | 对照 | 盐胁迫 | 对照 | 盐胁迫 |
| ‘冬枣’ | 质膜 | Put | 0.070±0.016 | 0.053±0.010 | 100.0 | 75.7 |
| | | Spd | 0.062±0.015 | 0.040±0.011* | 100.0 | 64.5 |
| | | Spm | 0.054±0.002 | 0.032±0.006* | 100.0 | 59.8 |
| | | PAs | 0.186±0.009 | 0.126±0.016* | 100.0 | 67.7 |
| ‘金丝小枣’ | 质膜 | Put | 0.242±0.020 | 0.218±0.018 | 100.0 | 90.0 |
| | | Spd | 0.095±0.012 | 0.088±0.025 | 100.0 | 92.6 |
| | | Spm | 0.221±0.046 | 0.219±0.012 | 100.0 | 99.4 |
| | | PAs | 0.558±0.050 | 0.526±0.035 | 100.0 | 94.3 |
| ‘冬枣’ | 液泡膜 | Put | 0.252±0.122 | 0.182±0.069 | 100.0 | 72.3 |
| | | Spd | 0.178±0.026 | 0.118±0.018* | 100.0 | 66.2 |
| | | Spm | 0.098±0.050 | 0.082±0.045 | 100.0 | 82.8 |
| | | PAs | 0.530±0.092 | 0.382±0.102 | 100.0 | 72.2 |
| ‘金丝小枣’ | 液泡膜 | Put | 0.797±0.096 | 0.710±0.059 | 100.0 | 89.1 |
| | | Spd | 0.238±0.011 | 0.221±0.026 | 100.0 | 92.9 |
| | | Spm | 0.185±0.064 | 0.146±0.048 | 100.0 | 79.1 |
| | | PAs | 1.221±0.146 | 1.078±0.012 | 100.0 | 88.3 |
| ‘冬枣’ | 类囊体膜 | Put | 0.085±0.013 | 0.049±0.015* | 100.0 | 57.6 |
| | | Spd | 0.045±0.005 | 0.021±0.012* | 100.0 | 46.7 |
| | | Spm | 0.036±0.011 | 0.016±0.015* | 100.0 | 45.4 |
| | | PAs | 0.167±0.010 | 0.087±0.032* | 100.0 | 52.6 |
| ‘金丝小枣’ | 类囊体膜 | Put | 0.100±0.015 | 0.050±0.018* | 100.0 | 49.8 |
| | | Spd | 0.043±0.010 | 0.033±0.002 | 100.0 | 77.7 |
| | | Spm | 0.042±0.010 | 0.032±0.009 | 100.0 | 76.0 |
| | | PAs | 0.186±0.017 | 0.116±0.012* | 100.0 | 62.3 |

同一栏同一行的数字后标记*, 表示其差异显著($P \leq 0.05$)。

高于‘冬枣’, 且2个枣品种3种膜上多胺总水平均以液泡膜为最高, 其次是质膜, 类囊体膜最低。120 mmol·L⁻¹ NaCl胁迫30 d, 不改变2个枣品种叶片细胞中上述3种膜上共价结合态多胺的含量特点, 但与对照相比含量水平均发生不同程度的下降, 下降幅度‘冬枣’>‘金丝小枣’, 类囊体膜>质膜>液泡膜。盐胁迫下, 2个枣品种叶片细胞质膜和液泡膜上共价结合态Put、Spd、Spm含量及多胺总水平下降, 但耐盐性强的‘金丝小枣’与对照相比均未达显著性差异水平, 耐盐性弱的‘冬枣’叶片质膜Spd和Spm含量及多胺总水平均显著降低, 液泡膜Spd含量显著降低; 在叶片类囊体膜上, ‘金丝小枣’ Put含量与多胺总水平较对照显著降低, ‘冬枣’则是Put、Spd、Spm含量及多胺总水平均显著降低。结果说明枣品种耐盐性与盐胁迫下叶片细胞中3种生物膜上共价结合态多胺水平相关。

2 盐胁迫对‘冬枣’和‘金丝小枣’叶片细胞中3种生物膜上非共价结合态多胺含量的影响

由表2可见, 120 mmol·L⁻¹ NaCl胁迫30 d, 耐盐性强的‘金丝小枣’叶片细胞中质膜、液泡膜、类囊体膜上非共价结合态Put、Spd、Spm含量及多胺总水平均发生相当幅度的下降, 特别是在类囊体膜上, 但其中除类囊体膜Spd含量显著低于对照外, 其余均未达到与对照有显著性差异的水平; 而耐盐性弱的‘冬枣’则完全不同, 3种膜上这些多胺及其总水平均显著低于对照, 尤其是液泡膜和类囊体膜上多胺水平的降低幅度均达30%以上。总体而言, 枣液泡膜和类囊体膜上非共价结合态多胺水平对盐胁迫的响应表现出较质膜更敏感的特性。

对照表1和2可见, ‘冬枣’和‘金丝小枣’叶片细胞中质膜、液泡膜、类囊体膜上非共价结合态多

表2 盐胁迫对‘冬枣’和‘金丝小枣’叶片细胞质膜、液泡膜和类囊体膜非共价结合态多胺含量的影响

Table 2 Effect of salt stress on noncovalently conjugated polyamine contents of plasma membrane, tonoplast membrane and thylakoid membrane in ‘Jinsixiaozao’ and ‘Dongzao’ leaves

| 枣品种 | 生物膜 | 非共价结合态多胺 | 多胺含量/nmol·mg ⁻¹ (蛋白质) | | 多胺含量相对值/% | |
|--------|------|----------|----------------------------------|--------------|-----------|------|
| | | | 对照 | 盐胁迫 | 对照 | 盐胁迫 |
| ‘冬枣’ | 质膜 | Put | 0.807±0.060 | 0.513±0.152* | 100.0 | 63.6 |
| | | Spd | 0.799±0.028 | 0.451±0.097* | 100.0 | 56.4 |
| | | Spm | 0.089±0.012 | 0.052±0.009* | 100.0 | 58.6 |
| | | PAs | 1.696±0.033 | 1.017±0.238* | 100.0 | 60.0 |
| ‘金丝小枣’ | 质膜 | Put | 1.077±0.028 | 0.865±0.172 | 100.0 | 80.3 |
| | | Spd | 1.047±0.048 | 0.862±0.137 | 100.0 | 82.4 |
| | | Spm | 0.095±0.008 | 0.069±0.021 | 100.0 | 72.4 |
| | | PAs | 2.220±0.063 | 1.797±0.163 | 100.0 | 80.9 |
| ‘冬枣’ | 液泡膜 | Put | 0.932±0.046 | 0.604±0.095* | 100.0 | 64.8 |
| | | Spd | 0.974±0.023 | 0.473±0.081* | 100.0 | 48.6 |
| | | Spm | 0.531±0.032 | 0.326±0.187* | 100.0 | 61.4 |
| | | PAs | 2.438±0.036 | 1.403±0.233* | 100.0 | 57.6 |
| ‘金丝小枣’ | 液泡膜 | Put | 0.909±0.030 | 0.657±0.151 | 100.0 | 72.3 |
| | | Spd | 0.969±0.087 | 0.751±0.280 | 100.0 | 77.5 |
| | | Spm | 0.587±0.056 | 0.435±0.103 | 100.0 | 74.1 |
| | | PAs | 2.466±0.125 | 1.744±0.519 | 100.0 | 70.7 |
| ‘冬枣’ | 类囊体膜 | Put | 0.887±0.054 | 0.545±0.102* | 100.0 | 61.4 |
| | | Spd | 0.814±0.086 | 0.381±0.054* | 100.0 | 46.8 |
| | | Spm | 0.933±0.089 | 0.510±0.073* | 100.0 | 54.7 |
| | | PAs | 2.635±0.058 | 1.436±0.151* | 100.0 | 54.5 |
| ‘金丝小枣’ | 类囊体膜 | Put | 1.165±0.073 | 0.831±0.119 | 100.0 | 71.3 |
| | | Spd | 1.038±0.112 | 0.684±0.052* | 100.0 | 65.9 |
| | | Spm | 0.762±0.140 | 0.583±0.048 | 100.0 | 76.2 |
| | | PAs | 2.965±0.294 | 2.098±0.143 | 100.0 | 70.8 |

同一栏同一行的数字后标记*,表示其差异显著($P \leq 0.05$)。

胺水平远高于共价结合态多胺,是膜上结合态多胺中占绝大多数比例的多胺状态,且不同耐盐性的枣品种间、不同种类的生物膜上非共价结合态多胺水平的差异同共价结合态多胺基本一致,但盐胁迫下枣品种间、不同种类生物膜上的差异性普遍明显大于以共价键结合的多胺,暗示内源多胺在对枣品种耐盐性的调控中膜上非共价结合态多胺所起的作用较共价结合态多胺可能大很多。同时,耐盐性不同的2个枣品种,虽然盐胁迫下3种生物膜上结合态Put、Spd、Spm含量均下降,且下降幅度在试验中差异较大,但共同特点是:耐盐性强的‘金丝小枣’,Spd水平下降幅度总是小于Put,而盐敏感的‘冬枣’则完全相反,Spd水平的下降幅度总是大于Put,暗示Spd在保持盐胁迫下枣树叶细胞生物膜正常结构与功能的作用比Put更大。

此外,还需指出的是,耐盐性不同的枣品种,

盐胁迫下叶片细胞中3种生物膜上结合态多胺水平的稳定性也存在显著差异,耐盐枣品种的稳定性明显大于耐盐性弱的枣品种,而且3种生物膜中类囊体膜的响应尤其敏感(表1和2),暗示叶片类囊体膜结构的盐适应性差,而相对稳定的结合态多胺水平利于保持其结构与功能。

3 盐胁迫下‘冬枣’和‘金丝小枣’叶片细胞质膜、液泡膜和类囊体膜H⁺-ATP酶活性的变化及其与膜结合态多胺总水平的相关性

H⁺-ATP酶是细胞中质子泵的主要种类,功能主要是水解ATP、跨膜运输H⁺、维持膜电势梯度,从而推动离子吸收、营养物质次级运输、气孔开放、pH稳态和细胞伸长等(Robertson等2004)。盐胁迫对植物的伤害除渗透胁迫外,还同时存在着离子毒害。多数植物盐胁迫下盐离子所造成的伤害以Na⁺最重,植物对K⁺和Na⁺的选择性

吸收能力代表着植物对盐胁迫的适应性。由于膜电位和质子梯度都可影响K⁺和Na⁺等离子吸收、排出和固定,因此,通过作用于膜电位和质子梯度,质子泵活性特别是H⁺-ATP酶的活性可对植物耐盐性产生重大影响(刘友良和汪良驹1998; Niu等1996)。

由图1可见,与对照相比,盐胁迫30 d的‘冬枣’和‘金丝小枣’叶片细胞质膜、液泡膜和类囊体膜H⁺-ATP酶活性均降低,但降低幅度因枣品种和生物膜种类不同而异:对盐胁迫敏感的‘冬枣’质膜H⁺-ATP酶活性在盐胁迫下极显著低于对照,耐盐性强的‘金丝小枣’显著低于对照;‘冬枣’液泡膜H⁺-ATP酶活性在盐胁迫下显著低于对照,‘金丝小枣’与对照无显著性差异;‘冬枣’类囊体膜H⁺-ATP酶活

性在盐胁迫下极显著低于对照,‘金丝小枣’显著低于对照。经统计分析,耐盐性不同的这2个枣品种,盐胁迫下叶片细胞质膜、液泡膜和类囊体膜H⁺-ATP酶活性与相应膜上结合态多胺总水平(共价与非共价结合态多胺含量之和)之间均存在极紧密的相关关系,并且,以线性回归方程表示它们之间的回归关系即具有极显著性(表3)。结果表明,膜结合态多胺对保持盐胁迫下枣叶类囊体膜等3种生物膜上H⁺-ATP酶活性具有一定作用。

根据已有的相关研究成果,膜结合态多胺的作用方式主要是通过稳定生物大分子在胁迫下的构象和功能来增强植物的抗胁迫能力(Zhao等2000; 王学和徐恒戩2008; Echevarria-Machado等2005)。多胺也可在蛋白质翻译后的修饰过程中起

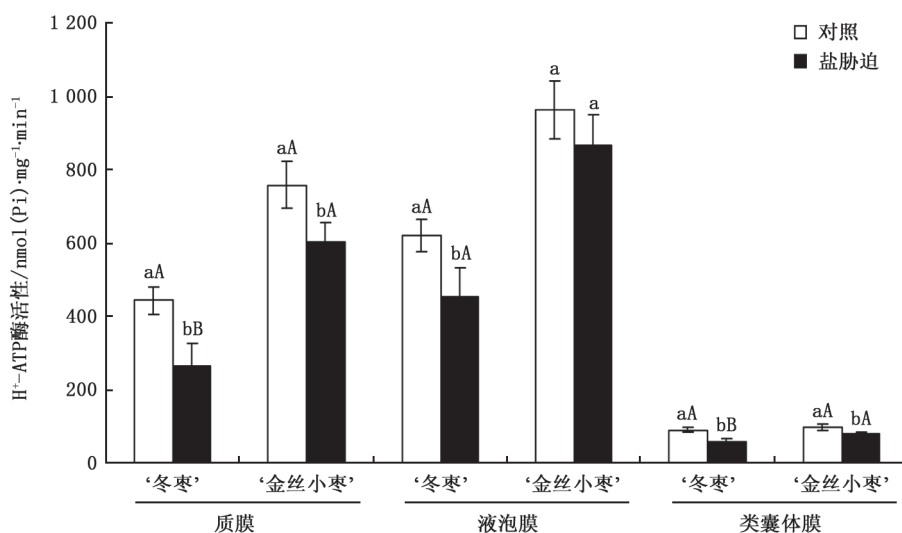


图1 盐胁迫下‘冬枣’和‘金丝小枣’叶片细胞质膜、液泡膜和类囊体膜H⁺-ATP酶活性的变化

Fig.1 Changes of H⁺-ATPase activity in leaf plasma membrane, tonoplast membrane and thylakoid membrane of ‘Jinsixiaozao’ and ‘Dongzao’ under salt stress

图中同一组数字,小写字母不同,表示差异显著($P \leq 0.05$);大写字母不同,表示差异极显著($P \leq 0.01$)。

表3 ‘冬枣’和‘金丝小枣’叶片细胞中质膜、液泡膜、类囊体膜H⁺-ATP酶活性与结合态多胺水平的相关性及其回归关系

Table 3 Correlation and regression between H⁺-ATPase activity and conjugated polyamine level of plasma membrane, tonoplast membrane and thylakoid membrane in leaves of ‘Jinsixiaozao’ and ‘Dongzao’

| 生物膜 | ‘冬枣’ | | ‘金丝小枣’ | |
|------|----------------|--|----------------|---|
| | 相关性 | 回归关系 | 相关性 | 回归关系 |
| 质膜 | $R=0.949^{**}$ | $Y=24.9533+217.7603X (R^2=0.9075^{**})$ | $R=0.932^{**}$ | $Y=79.3451+237.0272X (R^2=0.8680^{**})$ |
| 液泡膜 | $R=0.971^{**}$ | $Y=182.6072+160.3438X (R^2=0.9420^{**})$ | $R=0.968^{**}$ | $Y=624.2264+80.5630X (R^2=0.9374^{**})$ |
| 类囊体膜 | $R=0.978^{**}$ | $Y=1.5742+33.0211X (R^2=0.9570^{**})$ | $R=0.976^{**}$ | $Y=-380110+38.4669X (R^2=0.9530^{**})$ |

$R_{0.05}=0.8, R_{0.01}=0.9; R^2_{0.05}=0.6584, R^2_{0.01}=0.8413; Y$ 为H⁺-ATP酶活性, X 为共价和非共价结合态多胺总水平。 **表示相关/回归关系极显著 ($P \leq 0.01$)

作用,从而调节和活化蛋白质的生物功能(Serafini-Fracassini等1995)。我们用外源多胺和多胺代谢抑制剂进行试验的结果表明,外源多胺提高盐胁迫下枣叶类囊体膜上结合态多胺水平,显著抑制盐胁迫下枣叶类囊体膜 H^+ -ATP酶活性下降,增强枣叶类囊体膜对盐离子进出的调控,使枣叶叶绿体中能够保持稳定的 K^+ 含量、较低的 Na^+ 含量和较高的 K^+/Na^+ ,从而维护盐胁迫下叶绿体中的离子稳态(徐呈祥2011)。

参考文献

- 陈沁,刘友良(1999). H_2O_2 和-OH及其清除剂对大麦叶片液胞膜微囊质子转运活性的影响. 植物生理学报, 25 (3): 281~286
- 刁丰秋,章文华,刘友良(1997). 盐胁迫对大麦幼苗叶片类囊体膜组成和功能的影响. 植物生理学报, 23: 105~110
- 郭裕新,杨茂林,单云华,石凤祥,贾耀华(1988). 金丝小枣生态适应性及发展区域的调查研究. 中国果树, (1): 11~14
- 李新岗,黄建,高文海(2005). 我国制干枣优生区研究. 果树学报, 22 (6): 620~625
- 李璇,孙权,赵辉,陆新敏,冯轶,韦军(2011). 砧木对梨叶芽休眠的影响及其与多胺代谢的关系. 植物生理学报, 47 (5): 463~467
- 刘俊,刘友良(2004). 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, 30 (2): 141~146
- 刘永霞,徐锡增(2007). 硅对盐胁迫下金丝小枣叶片不同多胺形态和含量的影响. 南京林业大学学报(自然科学版), 31 (4): 27~32
- 刘友良,汪良驹(1998). 植物对盐胁迫的响应及其耐盐性. 见: 余叔文,汤章城主编. 植物生理学与分子生物学. 北京: 科学出版社, 752~769
- 马凯,汪良驹,王业遴,姜卫兵,顾平(1997). 十八种果树的盐害症状及耐盐性研究. 果树科学, 14 (1): 1~5
- 曲泽洲,王永惠(1993). 中国果树志·枣卷. 北京: 中国林业出版社
- 宋世威,刘厚诚,陈日远(2010). 节瓜茎尖多胺含量和比值与花性别分化的关系. 植物生理学通讯, 46 (11): 1151~1154
- 王学,徐恒骞(2008). 外源多胺对铜胁迫下苜蓿叶片生物膜的保护作用. 植物生理学通讯, 44 (3): 449~453
- 武之新,齐树亭(1985). 土壤盐分对金丝小枣生长发育的影响. 中国果树, (2): 11~15
- 徐呈祥(2011). 枣树主要品种耐盐生理特性研究(博士后出站报告). 南京: 南京林业大学
- An Z, Jiang W, Liu Y, Zhang W (2008). Hydrogen peroxide generated by copper oxidase is involved in abscisic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba*. J Exp Bot, 59 (4): 815~825
- Aziz A, Brun O, Audran J-C (2001). Involvement of polyamines in the control of fruitlet physiological abscission in grapevine (*Vitis vinifera*). Physiol Plant, 113 (1): 50~58
- Ballas SK, Mohandas N, Marton LJ, Shohet SB (1983). Stabilization of erythrocyte membranes by polyamines. Proc Natl Acad Sci USA, 80: 1942~1946
- Bradford MM (1976). A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Anal Biochem, 72: 248~254
- Echevarria-Machado I, Ramos-Diaz A, Brito-Argaez L, Racagni-Di Palma G, Loyala-Vargas VM, Hernandez-Sotomayor SMT (2005). Polyamines modify the components of phospholipids-based signal transduction pathway in *Coffea arabica* L. cells. Plant Physiol Biochem, 43 (9): 874~881
- Lester G, Stein E (1993). Plasma membrane physicochemical changes during maturation and postharvest storage of muskmelon fruit. J Amer Soc Hort Sci, 118 (2): 223~227
- Niu X, Damsz B, Kononowicz AK, Bressan RA, Hasegawa PM (1996). NaCl-induced alterations in both cell structure and tissue-specific plasma membrane H^+ -ATPase gene expression. Plant Physiol, 111: 679~686
- Palmgren MG, Askerlund P, Fredrikson K, Widell S, Sommarin M, Larsson C (1990). Sealed inside-out and right-side-out plasma membrane vesicles: optimal conditions for formation and separation. Plant Physiol, 92: 871~880
- Robertson WR, Clark K, Young JC, Sussman MR (2004). An *Arabidopsis thaliana* plasma membrane proton pump is essential for pollen development. Genetics, 168 (3): 1677~1687
- Sanchez DH, Cuevas JC, Chiesa MA, Ruiz OA (2005). Free spermidine and spermine content in *Lotus glaber* under long-term salt stress. Plant Sci, 168 (2): 541~546
- Serafini-Fracassini D, Del Duca S, Beninati S (1995). Plant transglutaminase. Phytochemistry, 40 (2): 355~365
- Su G, An Z, Zhang W, Liu Y (2005). Light promotes the synthesis of lignin through the production of H_2O_2 mediated by oxidase in soybean hypocotyls. J Plant Physiol, 162 (12): 1297~1303
- Zhao FG, Sun C, Liu YL, Liu ZP (2000). Effects of salinity stress on the levels of covalently and noncovalently conjugated polyamines in plasma membrane and tonoplast isolated from barley seedlings. Acta Bot Sin, 42 (9): 920~926