

多胺对共生条件下丛枝菌根真菌及 宿主植物生长发育的影响*

谢丽源¹ 张 勇^{2**} 熊丙全³ 甘炳成^{1**}

(1. 四川省农业科学院土壤肥料研究所 成都 610066; 2. 电子科技大学生命科学与技术学院 成都 610054;
3. 成都农业科技职业学院 成都 611130)

摘 要 为探讨多胺对共生条件下丛枝菌根真菌及其宿主植物生长发育的影响,本研究以丛枝菌根真菌(*Gigaspora margarita*)为试验材料,通过施用不同浓度的多胺(Polyamine, PA)及其生物合成抑制剂[Methylglyoxal bis (guanyldihydrazone), MGBG]处理接种丛枝菌根真菌的葡萄微繁苗,研究共生培养条件下外源多胺及多胺合成抑制剂对丛枝菌根真菌孢子萌发、芽管菌丝及其宿主植物生长发育的影响。试验结果表明,共生培养条件下,一定浓度的外源 PA 对丛枝菌根真菌及其宿主植物的生长发育具显著促进作用,丛枝菌根真菌孢子数、菌丝长度、侵染率、丛枝丰富度及菌根化葡萄幼苗生长势均显著提高。MGBG 则表现较强的抑制作用,且该抑制作用可被外源 PA 部分解除,证明外源多胺对菌根化葡萄微繁苗生长发育的促进作用是通过活化根系土壤中丛枝菌根真菌,促进微繁苗丛枝菌根共生体的良好发育,最大程度地发挥菌根化效应得以表现的。

关键词 丛枝菌根真菌 多胺 共生培养 葡萄 微繁苗

中图分类号: Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2009)06-1216-05

Effect of polyamine on growth and development of arbuscular mycorrhizal fungi and host plant in symbiotic culture condition

XIE Li-Yuan¹, ZHANG Yong², XIONG Bing-Quan³, GAN Bing-Cheng¹

(1. Institute of Soil and Fertilizer Research, Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610066, China;
2. School of Life Sciences and Technology, University of Electronic Science and Technology, Chengdu 610054, China;
3. Chengdu Vocational College of Agriculture and Technology, Chengdu 611130, China)

Abstract The effects of exogenous polyamine on the growth and development of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and host plant in the symbiotic culture condition were investigated by micropropagating grape plantlets infected with AMF (*Gigaspora margarita*) and then treated with exogenous polyamine (PA) and polyamine biosynthesis inhibitor [methylglyoxal bis (guanyldihydrazone), MGBG]. The effects of exogenous PA and MGBG on spore germination, hyphal growth of AMF and development of the host plant in symbiotic culture condition were analyzed. The results indicate that certain doses of exogenous PA have significant effect on symbiotic development, grape plantlets and AMF. AMF arbuscular abundance, hyphal length, spore number and infection rate increase after treatment with exogenous PA. Meanwhile, PA biosynthesis inhibitor (MGBG) has opposite effect which is suppressed by application of exogenous PA. This implies that PA also has significant stimulating effect on the growth and development of AMF in *ex vitro* conditions. Because exogenous PA activates AMF in the rhizosphere, potential AMF infection is enhanced. Thus, AMF symbiotic association with grape plantlets can establish at early weaning stage and develop with time.

Key words Arbuscular mycorrhizal fungi, Polyamine, Symbiotic culture, *Vitis vinifera*, Micropropagating plantlet

(Received Nov. 17, 2008; accepted April 15, 2009)

* 国家科技攻关项目(2001BA604A05)和重庆市应用基础研究项目(20001095)资助

** 通讯作者, E-mail: zhangyong916@uestc.edu.cn, gban918@sohu.com

谢丽源(1977-), 女, 硕士, 助研, 主要从事真菌生物技术研究。E-mail: xieliyuan77@163.com

收稿日期: 2008-11-17 接受日期: 2009-04-15

丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是一种专性寄生营养微生物,可以和自然界中绝大多数植物形成互惠共生体。大多数研究表明,丛枝菌根(Arbuscular mycorrhizae, AM)共生体可促进植物生长,提高养分吸收率及控制病原菌的发生^[1]。多胺(Polyamine, PA)是一类小分子含氮有机化合物,为绝大多数生物体细胞生长发育所必需,被认为是一类新的激素物质^[2]。Biondi 等^[3]报道 PA 抑制剂阻碍了 *Ophistoma ulmi* 菌丝体生长,而通过添加外源 PA,该抑制作用可被逆转。Ghachtouli 等^[4]发现,AMF 孢子萌发前,体内 PA 尤其是腐胺(Putrescine, PUT)水平明显上升。研究者认为真菌孢子内源 PA 水平可能是其萌发及后期菌丝生长发育的一个限制因子,但 PA 对 AMF 孢子萌发及菌丝生长的影响尚少有报道。

前期试验证明,外源 PA 与 AMF 进行信号识别后能促进离体条件下 AMF 的生长发育,诱导 AMF 孢子萌发及初生菌丝生长^[5],但在与宿主植物共生条件下,外源 PA 是否能够促进宿主植株根系土壤中 AMF 的生长发育还少有报道。本试验研究了共生培养条件下,外源 PA 类物质——精胺(Spermine, SPM)及 PA 生物合成抑制剂[Methylglyoxal bis (guanyldihydrazone), MGBG]对 AMF(*Gigaspora margarita*)孢子萌发、芽管菌丝及宿主植物生长发育的影响,探讨了 PA 对 AMF 生长发育影响的作用机理。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试植物材料为陕西师范大学生命科学学院提供的“红提”葡萄(*Vitis vinifera* L.)微繁苗,AMF 菌剂为日本东京大学 Ishii T.教授惠赠的珠状巨孢囊霉(*Gigaspora margarita*)孢子菌剂,PA 试剂为精胺(Spermine, SPM)、甲基乙二基-双(脒基脒) [Methylglyoxal bis (guanyldihydrazone), MGBG],购自 Sigma 公司。

1.2 试验方法

1.2.1 微繁苗移栽及 AMF 接种

育苗介质为珍珠岩,在 0.1 MPa 压力下消毒 2 h,备用。选具 3~4 个叶片、2~3 条 5 cm 长细根、3~4 cm 高、长势一致的葡萄微繁苗。用塑料育苗盒盛装已灭菌珍珠岩,至 2/3 容器高时(箱高 15 cm)加入 AMF 菌剂。取葡萄微繁苗,洗净根部琼脂,移栽于育苗盒内,在根部覆盖 3 cm 厚珍珠岩。以接种相同数量灭菌 AMF 菌剂及菌种滤液(AMF 菌剂灭活前按 1 L 蒸馏水/100 g 菌剂,过滤所得)为对照,每处理 120 株。

1.2.2 外源 PA 处理

以移栽于营养土中的葡萄幼苗为宿主植物,接种 AMF 菌剂,不同浓度 PA 及 MGBG 组合为试验处理,试验因素及处理水平见表 1。每处理组合 120 株,移栽后每 7 d 处理 1 次,连续处理 5 次,之后每 10 d 测定 1 次菌根侵染情况,60 d 后采样测定植株理化指标。

表 1 AMF 共生培养试验处理
Tab. 1 Treatments of the experiment on the symbiotic culture of AMF

编号 No.	处理因素 Treatment factor
PA	喷施 100 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ PA 500 mL, 接种 100 g 灭活的 AMF 菌剂及 200 mL 菌种滤液
MGBG+PA+AMF	喷施 100 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ PA、100 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ MGBG 各 500 mL, 接种 100 g AMF 菌剂
PA+AMF	喷施 100 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ PA 500 mL, 接种 100 g AMF 菌剂
MGBG+AMF	喷施 100 $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$ MGBG 500 mL, 接种 100 g AMF 菌剂
CK	喷施清水 500 mL, 接种 100 g 灭活的 AMF 菌剂及 200 mL 菌种滤液
AMF	喷施清水 500 mL, 接种 100 g AMF 菌剂

1.2.3 测定方法

AMF 侵染率: 将 2 cm 长根尖先端固定于 FAA 液中,按 Phillips 等^[6]的方法对菌根染色,每处理观察 16 个根尖,4 次重复。

$$\text{菌根侵染率}(\%) = (\text{侵染根段长} / \text{观察根段长}) \times 100\% \quad (1)$$

AMF 孢子数测定: 取 25 g 土样,按 Ishii 等^[7]方法分离 AMF 孢子,体视显微镜观察计数,4 次重复。

AMF 菌丝长度测定: 取 2 g 土样,加 250 mL 蒸馏水悬浮,过 300 目筛,收集滤液,真空过滤,0.05% 曲苯酚蓝染色、镜检。随机检查 30 个视野,网格法测定菌丝长度,4 次重复。

丛枝丰富度: 按刘相梅等^[8]方法测定,按表 2 进行分级、计算。

菌根相对依赖性(Relative mycorrhizal dependency, %)=[(菌根苗全株干重—对照全株干重)/对照全株干重] $\times 100\%$ ^[9]。

1.3 数据处理

所有数据处理均在 SPSS11.0 软件下完成,采用单因素方差分析(One way ANOVA)和 LSD 进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 PA 对共生条件下 AMF 繁殖体密度的影响

在研究外源 PA 对离体条件下 AMF 生长发育影响的基础上,以葡萄幼苗为宿主,调查共生条件下

表 2 菌根侵染分级表及丛枝丰富度
Tab. 2 Mycorrhizal infection in classes 0 to 5 and arbuscular abundance

级别 Class	AMF 侵染率 AMF infection rate (%)	各级根段数 Number of root in one class	丛枝丰富度及代码 Arbuscular abundance and code
0	0	N0	无 None-A0
1	0~1	N1	少量 Few-A1
2	1~10	N2	较多 Frequent-A2
3	10~50	N3	很丰富 Abundant-A3
4	50~90	N4	很丰富 Abundant-A3
5	90~100	N5	很丰富 Abundant-A3
公式 Formula			
$\text{丛枝丰富度(Arbuscular abundance)}=(100MA3+50MA2+10MA1)/100$ $MAi=(95\cdot N5\cdot Ai+70\cdot N4\cdot Ai+30\cdot N3\cdot Ai+5\cdot N2\cdot Ai+N1\cdot Ai)/\text{侵染根段数}$			

外源 PA 对 AMF 生长发育的影响。试验结果表明, 外源 PA 处理后, 葡萄-菌根共生体根系土壤中, AMF 繁殖体密度显著提高, 其菌丝侵染率、丛枝丰富度、菌丝长度和孢子数显著高于未用 PA 处理的菌根化幼苗。而 MGBG 处理对土壤 AMF 繁殖体密度有抑制效应, 其菌丝侵染率、丛枝丰富度、菌丝长度、孢子数与未用 MGBG 处理的菌根化幼苗相比显著降低。而在 MGBG 处理菌根化幼苗的同时加入外源 PA, 该抑制作用被有效解除(表 3)。由此可知, PA 对共生条件下 AMF 生长发育的影响与离体培养条件^[5]下基本一致, 都存在一定有效浓度范围内的促进效应。

2.2 PA 对丛枝菌根共生体形成的影响

用外源 PA、MGBG 处理接种 AMF 或不接种 AMF 的葡萄幼苗, 以不接种 AMF 葡萄幼苗为对照, 定期观察其根系 AMF 侵染情况, 确定 PA 对丛枝菌根共生体形成的作用。试验结果表明, 未接种 AMF

的葡萄幼苗无侵染现象, 而接种 AMF 的幼苗可形成发育良好的 AM 结构。同时, 外源 PA 和 MGBG 的施用, 对 AMF 侵染进程及丛枝菌根共生体形成程度存在显著影响(图 1)。

用外源 PA 处理菌根化葡萄幼苗后发现, AMF 对幼苗的侵染能力有所提高, 特别是处理一段时间后, AMF 侵染率较未加 PA 菌根苗明显提高。当用 PA 合成抑制剂 MGBG 处理菌根苗后, AMF 对幼苗的侵染能力下降, 侵染率明显低于对照。而在 MGBG 处理的同时施用外源 PA, 除处理前期 AMF 侵染率低于 AMF 处理, 随 AMF 侵染的进行, 其侵染率逐渐升高, AMF 侵染率已经显著高于未处理菌根苗, 与 PA+AMF 处理的菌根苗接近(图 2)。

2.3 PA 对 AMF 宿主植物生长发育的影响

外源 PA 处理菌根化葡萄微繁殖后, 发现微繁殖生长发育的各项生理指标均有明显提高。其单株质

表 3 PA 及 MGBG 对葡萄菌根化苗根系菌根侵染率、根际 AMF 菌丝体长度及孢子密度的影响
Tab. 3 Effects of PA and MGBG on AMF hyphal length, spores number and infection rate in the rhizosphere of grape

处理 Treatment	侵染率 Infection rate (%)	丛枝丰富度 Arbuscular abundance (%)	菌丝长度 Hyphal length (m · g ⁻¹)	孢子数 Spore number (25 g ⁻¹)
PA	0.00 d	0.00d	0.00e	0.00e
MGBG+PA+AMF	39.58±5.21a	37.57±5.69a	2.36±0.26b	29.61±2.67b
PA+AMF	46.90±5.45a	41.98±4.67a	3.40±0.39a	39.36±3.76a
MGBG+AMF	7.40±2.08c	4.63±0.76c	0.87±0.13d	8.96±1.65d
CK	0.00d	0.00d	0.00e	0.00e
AMF	25.80±4.39b	21.77±2.68b	1.69±0.19c	16.85±2.13c

不同小写字母表示处理间 $P=0.05$ 水平差异显著, 下同。Different small letters mean significant difference at $P=0.05$. The same below.

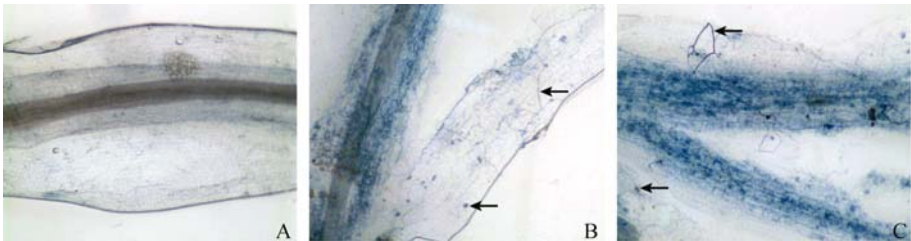


图 1 PA 及 MGBG 对丛枝菌根共生体形成的影响

Fig. 1 Effects of exogenous PA and MGBG on the formation of arbuscular mycorrhizal symbiosis
A: CK; B: AMF+PA; C: AMF+PA+MGBG; 箭头示 AMF 结构 The arrows indicate the AM symbiotic association.

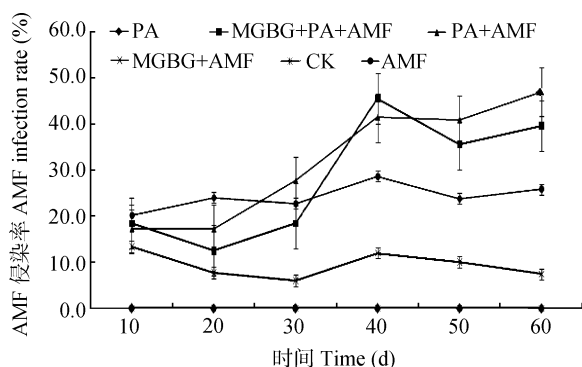


图 2 PA 及 MGBG 对 AMF 侵染进程的影响

Fig. 2 Effects of exogenous PA and MGBG on the process of AMF infection

量、株高、根长、地径等指标均显著高于未施用 PA 的菌根化微繁殖苗, 菌根相对依赖性高达 891.67%,

表明外源 PA 对菌根化葡萄微繁殖苗的促进作用极显著, 其根冠比略高于未处理的菌根化微繁殖苗。而用外源 PA 处理非菌根化葡萄微繁殖苗时, 则对其生长无明显促进作用, 除根冠比略高于对照微繁殖苗外, 其余各项指标无显著差异, 菌根相对依赖性为 0(表 4)。

用 MGBG 处理菌根化葡萄微繁殖苗后, 微繁殖苗株高、根长、地径、地上部干物质质量和对照微繁殖苗无显著差异, 根系干物质质量甚至明显低于对照, 菌根相对依赖性为-33.33%, 说明 MGBG 显著抑制了 AMF 的活性, 影响了微繁殖苗的生长发育。而用 MGBG 处理菌根化葡萄微繁殖苗的同时加入外源 PA, 则 MGBG 的抑制作用被部分解除, 菌根化微繁殖苗生长势显著高于未处理的菌根化微繁殖苗, 菌根相对依赖性为 470.83%(表 4)。

表 4 PA 和 MGBG 对菌根化葡萄微繁殖苗生长的影响

Tab. 4 Effects of PA and MGBG on the growth of micropropagated grape infected with AMF

处理 Treatment	株高 Plant height (cm)	根长 Root length (cm)	地径 Crown diameter (cm)	单株质量 Dry mass per plant (g)		根冠比 Root/shoot ratio (%)	菌根相对依赖性 Relative mycorrhizal dependency (%)
				地上部 Shoot	地下部 Root		
PA	27.43±2.26d	9.35±1.23c	0.17±0.02c	0.08±0.01d	0.18±0.01d	0.50±0.06b	—
MGBG+PA+AMF	49.77±3.16b	26.60±2.73a	0.33±0.05a	0.41±0.06b	0.96±0.09b	0.43±0.06c	470.83±16.23b
PA+AMF	73.80±3.96a	25.10±2.65a	0.34±0.06a	0.85±0.08a	1.53±0.13a	0.56±0.09a	891.67±26.36a
MGBG+AMF	26.67±1.98d	10.57±1.62c	0.16±0.02c	0.05±0.01d	0.11±0.01e	0.44±0.06c	-33.33±6.78d
CK	27.83±2.16d	11.04±1.57c	0.18±0.02c	0.08±0.01d	0.16±0.01d	0.45±0.07c	—
AMF	41.53±2.83c	15.00±1.69b	0.24±0.03b	0.23±0.03c	0.43±0.05c	0.53±0.09ab	175.00±9.67c

3 讨论

Ghachtouli 等^[4]首次报道了 AMF 中含有 PA 类物质, 且未萌发孢子体内 PA 含量随孢子休眠的解除而发生变化, 其中, PUT 含量明显上升。张勇等^[5]的研究表明, 外源 PA 对 AMF 孢子萌发及菌丝生长有促进作用, 认为 AMF 孢子体内内源 PA 含量是 AMF 生长发育的限制因子。由于 PA 合成前体物质(精氨酸、鸟氨酸)并不能促进 AMF 生长发育^[9], 且 PA 与其生物合成抑制剂 MGBG 对 AMF 生长发育具明显的逆向效应, 故外源 PA 的促进作用并不仅仅是作为氮素营养, 而是作为一种生长促进物质。在植物细胞中, 低浓度的外源 PA 可起到促进生长的作用, 而高浓度时具有毒害作用^[10]。这种外源 PA 对生物体的影响可以归结为多种生理过程的改变: 高浓度 PA 导致 K^+ 、 Mg^{2+} 的流失, 造成细胞膜的去极化及 PA 氧化产物——过氧化氢和自由基的过量积累^[11]。

前期研究表明, 外源 PA 与 AMF 进行信号识别后能促进离体条件下 AMF 的生长发育, 诱导 AMF 孢子萌发及向根性生长, 并可能最终提高侵染率,

形成发育良好的 AM 结构^[5]。但在与宿主植物共生条件下, 外源 PA 是否能够促进宿主植株根系土壤中 AMF 的生长发育尚少见报道。本试验用外源 PA(SPM)处理菌根化的葡萄微繁殖苗后发现: AMF 对葡萄微繁殖苗的侵染能力显著增强, 提高了幼苗的菌根化程度; 根系土壤 AMF 繁殖体密度明显提高, 其菌丝长度和孢子数均显著增加。该结果表明, PA 对土壤中 AMF 的生长发育有促进作用。而施用 PA 合成抑制剂 MGBG 后, 则显著抑制 AMF 生长发育, 土壤中 AMF 的侵染能力及其繁殖体密度均明显下降, 但外源 PA 的加入能一定程度解除 MGBG 对 AMF 的抑制效应, 并促进 AMF 的生长发育。该试验结果从正反两方面说明, 外源 PA 的施用可促进土壤中 AMF 的生长发育, 进一步印证了以前离体试验研究中观察到的现象^[5]。

通过研究外源 PA 对菌根化葡萄微繁殖苗生长效应的影响, 发现外源 PA 加速了 AMF 对葡萄微繁殖苗的初期侵染, 较早地形成 AM 结构, 显著提高了葡萄微繁殖苗菌根化程度。施用外源 PA 的菌根化葡萄微繁殖苗单株质量、株高、根长、地径等生理指标均明

显高于仅接种 AMF 的葡萄微繁苗, 菌根相对依赖性高达 891.67%。而 MGBG 存在时, 土壤中 AMF 活性受到抑制, AMF 侵染势降低, 葡萄微繁苗菌根化程度明显下降, 根系活力降低, 植株对矿质养分的吸收和积累水平降低。施用 MGBG 处理中, 菌根化苗光合作用受到强烈抑制, 生长势差, AMF 对宿主植物的生长促进作用完全丧失, 菌根相对依赖性为 -33.33%。MGBG 的抑制作用可以被加入的外源 PA 解除, 该现象进一步佐证了 PA 具有促进菌根化葡萄微繁苗生长势的作用。

最近的研究结果表明, 外源 PA 对菌根化葡萄微繁苗根系活力、矿质养分吸收、光合效能、光合同化物合成与积累、膜保护系统活性等都有显著促进作用, 微繁苗长势良好; 而外源 PA 对非菌根化葡萄微繁苗的作用并不明显, 微繁苗长势弱, 各生理指标均劣于仅接种 AMF 的微繁苗。但有研究表明, 外源 PA 可促进植物幼苗根系代谢, 提高根系活力, 对养分的吸收能力加强, 幼苗生长发育良好^[12,13], 光合组织中, PA 使叶绿体发育良好, 组织排列紧密, 有稳定叶绿体类囊体膜, 防止叶绿素、蛋白质降解的作用^[14,15]。因此, 在菌根化苗生长发育过程中, 外源 PA 与 AMF 作用的相对性发人深思。

本研究认为, 外源 PA 对葡萄微繁苗生长发育的促进作用是通过活化根系土壤中 AMF, 促进微繁苗 AM 共生体的良好发育, 最大程度地发挥菌根化效应得以表现的。外源 PA 对非菌根化葡萄微繁苗生长发育未表现出明显促进效应, 这可能与葡萄微繁苗对 AMF 的高依赖性有关^[9]。关于外源 PA 对植物生长发育的作用, 以往试验结果大多于田间条件下, 以可能已形成 AM 共生体的不同植物为试验对象得出, 且不同植物对 AMF 依赖性不同。同时, 外源 PA 施用的种类、浓度及方法都与本研究有所不同。本研究中, 单独施用外源 PA 对葡萄微繁苗生长发育未表现出明显的促进作用。笔者认为, 继续研究外源 PA 对 AMF 的活化作用及其对植物生长发育的促进作用, 对解决微繁苗培育中应用 AMF 生物技术的实际问题有较大应用价值。

参考文献

- [1] Azcon-Aguilar C., Barea J. M. Applying mycorrhiza biotechnology to horticulture: Significance and potential[J]. Sci. Horticulture, 1997, 68: 1-24
- [2] 余叔文, 汤章诚. 植物生理与分子生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1998
- [3] Biondi S., Polgrosso L., Bagni N. Effect of polyamine biosynthesis inhibitors on mycelial growth and concentrations of polyamines in *Ophiostoma ulmi* (Buism) Nannf [J]. New Phytologist, 1993, 123: 415-419
- [4] Ghachtouli N. E. L., Paynot M., Martin-Tanguy J., et al. Effect of polyamines and polyamine biosynthesis inhibitors on spore germination and hyphal growth of *Glomus mosseae*[J]. Mycological Research, 1996, 100(5): 597-600
- [5] 张勇, 谢丽源, 熊丙全, 等. 多胺对离体培养条件下丛枝菌根真菌生长发育的影响[J]. 菌物系统, 2003, 22(3): 417-423
- [6] Phillips M., Hayman D. S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhiza fungi for rapid assessment of infection[J]. Transactions of British Mycological Society, 1970, 55: 158-161
- [7] Ishii T., Shrestha Y. H., Kadoya K. VA mycorrhizal fungi in citrus soils and relationship between soil factors and number of the spores[J]. Journal of Japanese Society Horticulture Science, 1992, 61(suppl 2): 166-167
- [8] 刘相梅, 雷增普, 张美庆, 等. *Glomus mosseae* 93 优良菌剂培养的研究[M]//菌根生物多样性及其应用研究. 北京: 中国林业出版社, 2000
- [9] 李晓林, 冯固. 丛枝菌根生态生理[M]. 北京: 华文出版社, 2001
- [10] Martin-Tanguy J., Carre M. Polyamines in grapevine microcuttings cultivated *in vitro*[J]. Plant Growth Regulation, 1993, 13: 269-280
- [11] Larg P. J. Enzymes and pathways of polyamine breakdown in microorganism[J]. FEMS Microbiological Reviews, 1992, 88: 249-262
- [12] 杨洪强, 黄天栋. 多胺和精氨酸对苹果实生根系的影响[J]. 植物学通报, 1996, 13(1): 51-53
- [13] 杨洪强, 黄天栋, 束怀瑞, 等. 外源 IBA 和 PAs 对苹果幼苗新根形成、多胺及核酸含量的影响[J]. 园艺学报, 1995, 22(2): 123-126
- [14] 王晓云, 李向东, 邹琦. 外源多胺、多胺合成前体及抑制剂对花生连体叶片衰老的影响[J]. 中国农业科学, 2000, 33(3): 30-35
- [15] 王晓云, 邹琦. 多胺与植物衰老关系研究进展[J]. 植物学通报, 2002, 19(1): 11-20