

植物多胺代谢与胁迫响应研究进展

李亚栋^{1,3}, 何近刚²

(1. 河北省农林科学院 农业信息与经济研究所 河北 石家庄 050051; 2. 河北省农林科学院 遗传生理研究所 河北 石家庄 050051;
3. 河北农业大学 农学院 河北 保定 071001)

摘要: 多胺是一类广泛存在于生物体内的低分子量脂肪族聚合物。植物体内多胺的平衡与植物体包括胁迫响应等诸多生理功能密切相关。综述了植物多胺的合成与分解代谢进程研究进展,并对其在植物抵御包括盐、干旱与低温等非生物胁迫以及抗病与抗虫等生物胁迫方面功能的研究进行概述。指出多胺代谢途径的调节是提高植物抗逆性的有效途径,利用基因工程技术影响多胺平衡在植物抗性育种中具有广阔的应用前景。

关键词: 多胺; 多胺代谢; 非生物胁迫; 生物胁迫; 胁迫响应

中图分类号: Q41 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2012)增刊-0240-06

Advance in Metabolism and Response to Stress of Polyamines in Plant

LI Ya-dong^{1,3}, HE Jin-gang²

(1. Institute of Agricultural Information and Economy, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050051, China; 2. Institute of Genetics and Physiology, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050051, China; 3. College of Agronomy, Agriculture University of Hebei, Baoding 071001, China)

Abstract: Polyamines are low molecular weight aliphatic polycations found in the cells of all living organisms. The homeostasis of polyamines in plant is closely correlated with a lot of physiological processes including stress response. This review summarizes the recent advances in the plant polyamine synthesis and catabolism process research, functions of resistance to abiotic stress including salty, drought and low temperature and biotic stress as disease and insect. It is pointed an effective way to improve the plant stress resistance is of the polyamine metabolism pathway and it has broad application prospects regulation of the homeostasis of polyamines using genetic engineering techniques in plant resistance breeding.

Key words: Polyamines; Polyamines metabolism; Abiotic stress; Biotic stress; Response to stress

多胺(Polyamines, PAs)是广泛存在于生物体内的一类具有生物活性的低分子量脂肪族含氮生物碱。在高等植物体内已发现存在多种类型的多胺,其中腐胺(Putrescine, Put)、精胺(Spermine, Spm)、亚精胺(Spermidine, Spd)等为主要类型。关于多胺的合成代谢过程的研究始于20世纪初期,但之后很长时间并未引起研究者的重视,甚至认为多胺是末端代谢产物,对其生理功能并不明确。至20世纪60年代,美国耶鲁大学Galston实验小组在对多胺的生理作用进行系统研究发现,多胺具有刺激植物生长和延缓植物衰老的作用,之后研究者逐步揭示了多胺在植物体中的代谢过程及其与植物生长发育

的密切关系。近年来,植物多胺代谢过程及其生理功能引起了广泛关注,同时,随着现代分子生物学的发展,研究者们利用基因工程等技术在该领域取得了许多新的进展。

1 植物多胺的代谢

多胺在植物体内的存在形态分为游离态多胺(Free polyamine)和结合态多胺(Conjugated polyamine)。游离态多胺在细胞生理pH条件下多以聚阳离子形式存在,具有调节细胞渗透性等功能。而结合态多胺能够通过静电力相互作用等非共价键与携带负电荷的核酸、蛋白质酸性残基、磷脂生物膜结

收稿日期: 2012-08-25

基金项目: 国家“973”前期研究专项(2011CB11609)

作者简介: 李亚栋(1983-),男,河北鸡泽人,博士,主要从事作物遗传育种研究。

通讯作者: 何近刚(1982-),女,陕西户县人,助理研究员,硕士,主要从事植物生理与分子生物学研究。

构等形成复合体^[1]、也能够与羟基肉桂酸共价结合形成小分子的脂肪族二胺、多胺、芳香族胺等,他们通常以水溶或脂溶形式在植物中广泛存在^[2]。多胺还能够同蛋白质、核酸等大分子物质共价结合,形成高分子结合态多胺,并通过调控蛋白质磷酸化、甲基化和乙酰化等翻译后修饰以及对 DNA 构象改变等方式调节植物的生长发育。

多胺的代谢是一个复杂的生理体系,如图 1 所示,Put 是多胺及其他生物碱合成代谢的第一个关键点。植物体内 Put 的合成有 2 条途径:一个是由精氨酸脱羧酶(Arginine decarboxylases,ADC)催化底物 L-精氨酸(Arg)脱去 8 号碳原子,从而生成胍精胺(Agm)和 CO₂。胍精胺由胍精胺酶(Agm-aminase)脱去 2 号氮原子生成 N-氨基甲酰 Put,在 N-氨基甲酰基腐胺-酰胺水解酶(N-carbamoylputrescine amidohydrolase)的催化下水解,脱去氨基甲酰基从而生成二胺 Put;另一条途径是由 L-鸟氨酸(Orn)经鸟氨酸脱羧酶(Ornithine decarboxylases,ODC)催化鸟氨酸脱羧,脱去 1 号碳原子的羧基生成 Put 和 CO₂。Put 在亚精胺合成酶(Spermidine synthase,SPDS)催化加氨基生成 Spd,而 Spd 能够在精胺合成酶(Spermidine synthase,SPMS)作用下合成 Spm。

植物体内 Put 的合成主要依赖于 ADC 途径。研究表明模式植物拟南芥基因组中并没有编码鸟氨酸脱羧酶的基因,其 Put 是由精氨酸脱羧酶催化合成^[3]。此外,Birecka 对天芥菜(*Heliotropium angiospermum*)以及 Hartmann 对艾草(*Senecio vulgaris*)的研究显示,由精氨酸生成的 Put 是构成吡啶类生物碱的唯一来源^[4-5]。Robins 等^[6]的研究获得了基本一致的结果,即利用精氨酸脱羧酶和鸟氨酸脱羧酶的专一性抑制剂 DFMA 和 DMFO 对转基因曼陀罗的根部进行处理,结果表明,在 Put 合成过程中精氨酸途径比鸟氨酸途径更重要。iburcio 等^[7]利用抑制剂和标记技术,证实了在烟草的烟碱合成过程中,精氨酸途径发挥了主要作用。Teresa 等^[8]利用 Real-time PCR 检测了可可芽、根、茎及新老叶片中精氨酸脱羧酶基因和鸟氨酸脱羧酶基因的表达量,结果显示,ADC 基因的总表达量约为 ODC 基因的 10 倍。在不同植物和生理条件下,ADC 基因和 ODC 基因有特异的表达。大量的试验证明,ODC 途径产生的多胺主要调节植物的发育及细胞的分裂、分化等生物进程;而参与调节细胞的生长、器官的分化以及植物体对逆境胁迫的抵御等机制中所需的 Put 则来源于 ADC 途径^[9-10]。

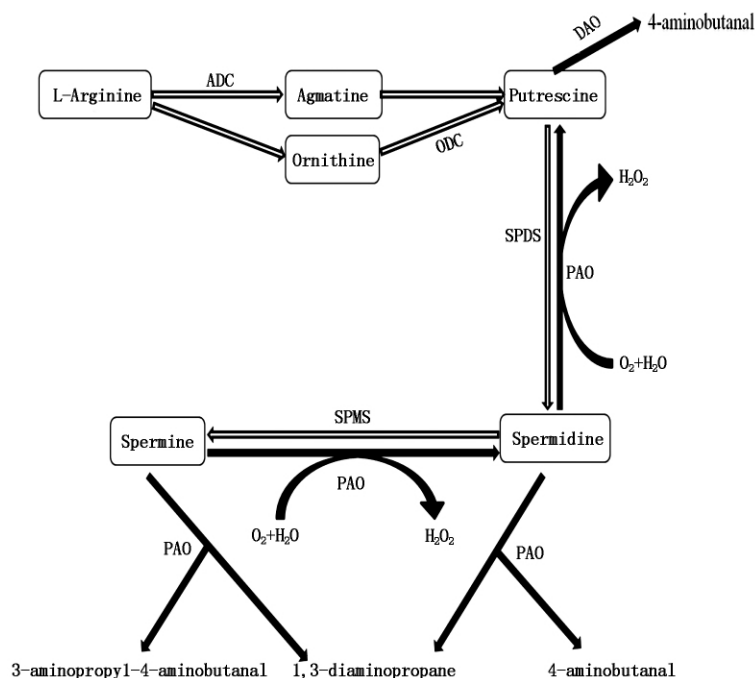


图 1 植物多胺的代谢途径

Fig. 1 The pathway of polyamines metabolic in plant

多胺的降解依赖于胺氧化酶的作用,目前已知的胺氧化酶有 2 种:一种是依赖 Cu²⁺、以磷酸吡咯醛(Pyridoxal phosphate)为辅酶的二胺氧化酶(Diamine oxidase,DAO);另一种是依赖黄素腺嘌呤二核苷酸(Flavin adenine dinucleotide)的多胺氧化酶

(Polyamine oxidase,PAO)。

DAO 能够催化 Put 去氨基化,生成过氧化氢、氨和 4-氨基丁醛(4-aminobutanal)。4-氨基丁醛能够环化形成吡咯啉(Pyrroline, PYRR),PYRR 在吡咯啉脱氢酶(Pyrroline dehydrogenase, PYRR-DH)作用下

生成 γ -氨基丁酸(γ -aminobutyric acid, GABA) 再进一步转化为琥珀酸(Succinate) 进入三羧酸循环。

PAO 作用于 Spd 和 Spm 等高级多胺。在植物中,多胺催化 Spd 和 Spm 的 N 端第 4 号(N^4) 内侧碳原子,分别生成 4-氨基丁醛和 N-(3-氨基丙基)-4-氨基丁醛(N-(3-aminopropyl)-4-aminobutanal) 以及 1,3-二氨基丙烷(1,3-diaminopropane) 和过氧化氢。在哺乳动物细胞内, Spm 和 Spd N 端第一个碳原子被特异的乙酰转移酶(N^1 -acetyltransferase) 乙酰化后,其 N^4 外侧碳原子能够被 PAO 氧化脱氨,生成 Spd 和 Put,这说明了哺乳动物的 PAO 参与了“多胺逆转化通路”(PA back-conversion pathway, PBCP)。此外, Spm 氧化酶(Spermin oxidase) 能够催化未经过乙酰化的 Spm 逆转化为 Spd 的反应,并释出 3-氨基丙醛(3-aminopropanal) 和过氧化氢。

Del Duca 等^[11] 及 Tassoni 等^[12] 发现,对菊芋(*Helianthus tuberosus*) 和拟南芥(*A. thaliana*) 施加的外源 Spd 能够转化为 Put。这证明了 PBCP 也存在于植物中,并猜测存在与动物 PAO 相似的酶。Tav-ladoraki 等^[13] 的研究表明,拟南芥的 AtPAO1 能够将 Spm 转化为 Spd,从而进一步证实了 PBCP 在植物中的存在。近期的研究发现, AtPAO2 和 AtPAO3 能够催化 Spm 经由 Spd 转化为 Put 的氧化反应;而 At-PAO4 与 AtPAO1 相似,能够将 Spm 转化为 Spd,但并不能进一步转化为 Put。并且 AtPAO2、AtPAO3 与 AtPAO4 都定位在过氧化物酶体中,这与动物细胞相似,暗示着拟南芥中过氧化物酶体中进行的氧化反应对多胺分解代谢具有重要意义^[14-15]。Yusuke 等^[16] 克隆了水稻 7 个 PAOs 基因中表达量较高的 OsPAO3、OsPAO4 及 OsPAO5,并在大肠杆菌中重组表达。对纯化的 OsPAO3、OsPAO4 及 Os-PAO5 进行活性检测结果表明: OsPAO3 对除 Put 外的大多数多胺具有催化作用,其中对 Spd 最敏感,参与了完整 Spm-Spd-Put 的逆转化通路;而 OsPAO4 和 OsPAO5 很相似,特异地将 Spm 转化为 Spd,不参与 Spd 与 Put 转化的过程。综上所述,人们已经开始逐步揭示 PAOs 在植物多胺分解代谢中的作用,但是由于代谢途径的复杂性,很多响应机制及其与相关功能的关系还很不清楚,需要进一步深入研究。

2 多胺在植物胁迫响应中的作用

2.1 多胺在植物响应非生物胁迫中的作用

植物在遇到逆境时,自身会产生一系列的响应以应对各种逆境因素的侵袭和伤害。许多研究显示,植物受到如盐碱、干旱、冷害、热害、低氧、射线、

重金属及机械损伤等胁迫时,会发生多胺的累积。这表明,多胺代谢参与了植物对逆境的响应。传统外源施用多胺或其抑制剂的方法已经证明了多胺在植物抵御环境胁迫中的重要作用。近年来通过转基因超表达或功能缺失突变体等基因工程手段来调节多胺的合成与降解,从而影响植物体内多胺水平的变化,进一步确认了多胺在植物抵御外界胁迫方面的保护作用。

2.1.1 植物多胺与盐胁迫 在受到钠盐胁迫时,植物体内游离的 Spm 通常表现为持续累积,迅速达到很高水平,表明 Spm 可能在植物对盐胁迫的应答中与胁迫信号具有密切关系。因此,植物体内 Spm 含量的高低可以作为衡量其耐盐性强弱的一个重要指标,多胺含量丰富的植株通常耐盐性较强。Diego 等^[17] 对莲藕的研究证明了高水平游离的多胺在植物抵御盐胁迫中具有积极的影响。刘俊等^[18] 研究了大麦(*Hordeum vulgare*) 根部多胺含量变化与耐盐性的关系,证实耐盐性较弱的大麦品种根系多胺对盐响应的阈值要明显小于耐盐性较强的大麦品种,认为盐胁迫下植物体内多胺水平的变化能够直接反映出植物对盐害的响应。另据报道,施加不同种类、不同浓度的外源多胺能够在不同程度上缓解 NaCl 胁迫对多种作物生长的抑制作用并减轻造成的伤害^[19-20]。此外,利用基因工程技术提高植株体内多胺的含量也可增强其对不良环境的耐受能力。Mal-abika 等^[21] 将硬粒小麦与大麦的杂交种 *Tritordeum SAMDC* 的基因转入水稻中,对转基因水稻植株用 NaCl 胁迫后,发现这种转基因水稻的长势明显好于非转基因水稻,同时检测其 Spm 和 Spd 含量均增加 3~4 倍,说明 Spd 和 Spm 含量的提高减缓了钠盐对水稻的伤害,增强了水稻的耐盐性。Roy 等^[22] 以诱导型启动子构建燕麦 *ADC* 基因超表达载体,盐胁迫试验表明转基因植株比野生型植株具有更高的耐盐性。Urano 等^[23] 研究发现拟南芥受到盐胁迫时, *At-ADC2* 基因受到诱导表达,并调节植株体内游离态 Put 的含量,增强对逆境的抗性,而 *AtADC2* 缺失突变体表现对盐胁迫极为敏感,这种敏感性通过外源施加 Put 可以得到缓解。

2.1.2 植物多胺与干旱胁迫 多胺能够和膜蛋白结合从而保持细胞膜的完整及稳定,并具有平衡细胞分子组分和结构的作用。外源喷施 Spd 后,玉米幼苗细胞膜流动性明显降低,抑制水分胁迫下膜透性的增加,因此,可以稳定质膜结构,阻止细胞内物质的渗透^[24]。此外,多胺对提高作物抗旱性还与其具有清除植株体内活性氧自由基的功能有关。有报

道称,当拟南芥受到干旱胁迫后,体内多胺含量显著升高^[25]。关军锋等^[27]的研究发现,干旱过程中小麦幼苗根、叶中3种多胺含量和多胺氧化酶(PAO)活性先迅速升高,而后下降,认为干旱初期多胺迅速积累可能是干旱胁迫反应的一个信号,随后较高的Spd和Spm水平有利于增强小麦幼苗的抗旱性。Liu等^[26]研究发现,用聚乙二醇(Polyethyleneglycol, PEG) 6000处理小麦幼苗,发现7d后耐旱型品种叶片中的游离Spd和Spm含量显著增加;而非抗旱的敏感型品种叶片中只有游离态Put含量增多,游离Spd和Spm含量并未增加;当采用外源Spd处理敏感型幼苗叶时,游离Spd和Spm以及结合态Put含量均明显增加,同时在一定程度上抑制了由PEG导致的伤害,表明内源或外源的游离态多胺高含量均有利于提高小麦抵御渗透胁迫的能力。Kasukabe等^[28]对转基因拟南芥的研究表明,Spd不仅是渗透胁迫保护物质,而且可作为信号分子直接参与对胁迫信号转导过程。对转基因水稻的研究证明了多胺的累积能够协助植物增加对干旱的胁迫,在受到干旱胁迫时,引入曼陀罗精氨酸脱羧酶基因的转基因水稻植株体内可积累更多的Put,并刺激了Spd和Spm的合成和积累,使其对干旱胁迫有了保护和防御能力,减少伤害;而野生型水稻内源Put含量增加幅度不明显,并且不能促使Spd和Spm的合成^[29]。

2.1.3 植物多胺与低温胁迫 多胺可以结合到细胞膜的磷脂部位防止胞溶作用,提高抗冷性。菠菜在受到低温胁迫6d后,叶绿体中Put和Spd含量明显升高,用Spd合成抑制剂甲基乙二醛-双-脒基脲(MGBG)处理叶片,则会导致冷胁迫下植株的生长和光合作用减弱,但这种减弱作用可为以MGBG处理叶片的同时对根部施以Spd所逆转^[30]。周玉萍等^[31]的结果显示,低温胁迫后香蕉叶中内源Put含量下降,Spd含量明显增多。外源Spd和Spm可以提高受冷胁迫的香蕉叶中POD活性,增加可溶性糖和脯氨酸的含量,从而提高香蕉的抗寒力。Shen等^[32]用低温处理不同黄瓜品种时发现,耐冷型品种叶中Spd和Put含量显著提高,Spm含量轻微提高;而冷敏感型品种叶中的3种多胺含量均未见明显提高。并通过外源施加Spd或其抑制剂MGBG对微粒体中NADPH氧化酶活性进行研究,提出Spd可能通过阻止微粒体中冷诱导的NADPH氧化酶活性而在提高黄瓜的耐冷性中起重要作用。Yoshihisa等^[33]对转基因SPDS基因植株冷胁迫处理发现,转基因植株中的ADC活性和结合态Spd含量均比野生型的显著增加。同时,利用cDNA微阵列法分析

显示,在受到冷胁迫时,转基因植株中包括胁迫响应因子和胁迫保护蛋白等基因的转录产物更加丰富,暗示了Spd可能作为胁迫信号途径中的信号调节因子提高植物的抗冷性。王勇等^[34]的结果表明,外源施加多胺可以提高香蕉果实耐冷性。郑永华等^[35]研究发现,低温下贮藏的枇杷果实中的Spm、Put、Spd渐次增加,施用外源Spm可保持较高的内源Spm和Spd水平,抑制Put积累和冷害发生。认为Spm升高可能是果实对冷害的防卫反应,而Put的积累可能是冷害的原因,Spd含量的上升可能是冷害的结果。

2.2 多胺在植物响应生物胁迫中的作用

多胺参与植物抵御非生物胁迫方面的研究已较为深入,近来许多研究也逐步揭示了多胺参与植物对生物胁迫的响应,并且与植物对生物胁迫的抗性也具有密切的关系。

多胺与植物抗病性具有密切关系。有研究证明,在微生物等病原体入侵植物体后,多胺的代谢过程和含量均发生了变化,多胺不仅能够限制病原体的复制,同时还参与植物寄主与病原体互作过程中的一些信号响应和传导,因此,推测多胺在植物与病原体免疫应答中可能起着重要作用。Torrighiani等^[36]在烟草对TMV的过敏反应中发现,游离和结合的Put和Spd浓度上升,尤其在叶片坏死病斑的细胞中Spm浓度非常高,比正常叶片增加了20倍,认为Spm可能是烟草对TMV抗性的诱导物。Cowley等^[37]在大麦对白粉病过敏反应中发现,在接种14d后游离态Put、Spm和结合形式的Put、Spd、Spm均大幅度增加,而鸟氨酸脱羧酶、精氨酸脱羧酶、S-腺苷甲硫氨酸脱羧酶和二胺氧化酶、多胺氧化酶活性也同时增加。说明游离态和结合态的多胺在相关酶DAO和PAO的作用下可能参与了大麦对白粉病过敏反应的抵御。Yordanova等^[38]研究发现,病原入侵植物细胞后,会诱导多胺的累积以及多胺氧化酶活性的提高,从而引起H₂O₂含量的增加,阻止病原体侵染细胞。研究指出,感染病毒的植物组织中多胺会大量积累,能够抑制细菌和病毒的生长,使病毒失活。Johanna等^[39]研究发现,感病植株嫩芽中游离二胺和酸不溶性结合态Put的含量均高于健康植株,说明受到了病菌的诱导而产生了Put的积累。在柑橘中过表达来源于枳的*PtADC*基因导致矮化、叶片气孔密度变低,但极显著地提高了对溃疡病的抗性^[40]。Takahashi等^[41]的研究发现,用Spm处理烟草叶片,诱导了活性氧的产生和钙离子内流,致使线粒体功能紊乱,从而激活了蛋白激酶(MAPKs),

并开启 HR 及相应的防御机制;而当 PAO 受到抑制时,防御响应也受到抑制。在一种致病真菌 *Ascochyta rabiei* 侵染鹰嘴豆后,抗病性强的品种中 DAO 的表达水平高于抗病性弱的品种^[42],并且二胺氧化酶抑制剂可以明显降低抗病性强的品种的抗病性,并且在厚壁组织和皮层薄壁组织中出现更多的由于细胞被破坏形成的坏死病斑^[43]。这些结果说明 DAO 通过坚固细胞壁增强植物的抗病性。烟草花叶病毒可以引起抗病性强的品种中 DAO 表达的提高,但是不能引起抗病性弱的品种中 DAO 表达的提高^[44],说明 DAO 在这一过程中发挥着重要作用。

此外,一些报道还揭示了多胺与植物抗虫性的关系。Williams^[45]研究发现,在小麦与小麦麦蚜的亲性和互作中,多胺合成途径的 2 个关键酶 S-腺苷甲硫氨酸脱羧酶和氨丙基转移酶的活性增加,小麦体内 SAMDC 活性、多胺水平与小麦麦蚜的易感性呈正相关关系,这对研究小麦对小麦麦蚜的互作机理提供了依据。王欣^[46]通过对 8 份白菜材料 PAs 含量的分析,发现 PAs 中的 Put 与白菜的抗虫性呈正相关,即抗虫材料 Put 含量高,感虫材料 Put 含量偏低,那么通过调控 Put 的合成代谢途径对白菜的抗虫育种具有一定意义。

3 结语与展望

多胺是植物体内重要的生理活性物质,许多研究已证明,多胺含量变化与平衡对植物诸多生长发育进程和胁迫应激响应具有重要的调节作用。植物在遇到多种逆境胁迫时,通过各种信号的传导来调节多胺的合成与分解代谢并影响动态平衡,从而抵御逆境胁迫产生的危害。近年来揭示的多胺逆转化通路分解代谢使得其合成与分解代谢途径已渐渐清晰,为人们利用基因工程等现代分子生物技术手段人工调控多胺代谢奠定了基础。

在当代农业经济中,作物抵御盐碱、干旱、高温和冻害等逆境胁迫以及病害和虫灾等生物胁迫的能力,是提高产量和优化品质的关键因素之一,因此,在植物抗性育种研究中,植物对逆境胁迫的响应及其调节一直是各国研究者所关心的领域。植物对胁迫的抵御具有非常复杂的生理机制,目前越来越多的机制被发现或揭示。已有研究表明,不同植物品种间多胺含量的差异与其对胁迫抗性的特征具有明显的相关性^[47],这一结论无疑揭示了植物具有自身通过调节多胺水平来抵御环境胁迫的遗传潜能。许多研究结果也相继肯定了多胺代谢途径的调节是提高植物抵抗胁迫能力的有效途径。

近年来,依赖 QTL 定位和克隆^[48],或者通过染色体辅助作图^[49]等方法已陆续克隆和鉴定了 *ADC*、*ODC*、*SAMDC*、*PAO* 和 *DAO* 等与植物抗逆或抗病虫紧密联系的多胺代谢相关基因,并逐渐揭示了多胺代谢参与植物抗性的生理机制。在水稻、烟草等作物中利用转基因方法调节多胺的含量和平衡,成功的证明了转基因植株对冷、冻、盐、高渗透、干旱等逆境胁迫的耐受力提高。因此,利用基因工程手段调节多胺代谢改善植物抗性,在植物抗生物与非生物胁迫育种方面具有广阔的应用前景。

参考文献:

- [1] Galston A W, Kaur-Sawhney R. Polyamines as endogenous growth regulators [M]. Plant Hormones: physiology, biochemistry and molecular biology. The Netherlands: Kluwer academic Publishers, 1995: 158 - 178.
- [2] Martin-Tanguy J. Conjugated polyamines and reproductive development: biochemical, molecular and physiological approaches [J]. Plant Physiology, 1997, 100: 675 - 688.
- [3] Kakkar R K, Sawhney V K. Polyamine research in plants - a changing perspective [J]. Plant Physiology, 2002, 116 (3): 281 - 292.
- [4] Birecka H, Birecki M, Frohlich M W. Evidence for arginine as the endogenous precursor of declines in Heliotropism [J]. Plant Physiology, 1987, 84 (1): 42 - 46.
- [5] Hartmann T, Sander H, Adolph R, et al. Metabolic links between the biosynthesis of pyrrolizidine alkaloids and polyamines in root cultures of *Senecio vulgaris* [J]. Planta, 1988, 175 (1): 82 - 90.
- [6] Robins R J, Parr A J, Payne J, et al. Factors regulating tropane-alkaloid production in a transformed root culture of a *Datura candida* *D. aurea* hybrid [J]. Planta, 1990, 181 (3): 414 - 422.
- [7] Tiburcio A F, Figueras X, Claparols I, et al. Improved plant regeneration in maize callus cultures after pretreatment with dl-alpha-difluoromethylarginine [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 1991, 27 (1): 27 - 32.
- [8] Teresa D, Michael R, Bernd S, et al. The first step in the biosynthesis of cocaine in *Erythroxylum coca*: the characterization of arginine and ornithine decarboxylases [J]. Plant Molecular Biology, 2012, 78: 599 - 615.
- [9] Alcazar R, Marco F, Cuevas J C, et al. Involvement of polyamines in plant response to abiotic stress [J]. Biotechnology Letters, 2006, 28: 1867 - 1876.
- [10] Gerner E W, Meysken F L J. Polyamines and cancer: old molecules, new understanding [J]. Nature Reviews, 2004, 4: 781 - 792.
- [11] Del Duca S, Beninati S, Serafini-Fracassini D. Polyamines in chloroplasts: identification of their glutamyl and acetyl derivatives [J]. Biochemical Journal, 1995, 305: 233 - 237.
- [12] Tassoni A, Buuren M V, Fraeeschetti M, et al. Polyamine content and metabolism in *Arabidopsis thaliana* and effect of spermidine on plant development [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2000, 38: 383 - 393.
- [13] Tavladoraki P, Rossi M N, Saccuti G, et al. Heterologous expression and biochemical characterization of a polyamine oxidase from *Arabidopsis* involved in polyamine back conversion [J]. Plant Physiology, 2006, 141: 1519 - 1532.
- [14] Moschou P N, Sanmartin M, Andriopoulou A H, et al. Bridging the gap between plant and mammalian polyamine catabolism: a novel peroxisomal polyamine oxidase

- responsible for a full back-conversion pathway in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology* 2008 ,147: 1845 – 1857.
- [15] Takahashi Y ,Cong Sagor G H M *et al.* Characterization of five polyamine oxidase isoforms in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell Reports* 2010 29: 955 – 965.
- [16] Yusuke Ono ,Dong Wook Kim ,Kanao Watanabe *et al.* Constitutively and highly expressed *Oryza sativa* polyamine oxidases localize in peroxisomes and catalyze polyamine back conversion [J]. *Amino Acids* 2012 42: 867 – 876.
- [17] Diego H ,Sanche Z *et al.* Free spermidine and spermine content in lotus gibber under long-term salt stress [J]. *Plant Science* 2005 ,168(2) : 541 – 546.
- [18] 刘 俊 ,张艳艳 ,章文华 ,等. 大麦根中多胺含量和转化与耐盐性的关 [J]. *南京农业大学学报* ,2005 ,28(2) : 7 – 10.
- [19] 李青云 ,葛会波 ,胡淑明. NaCl 胁迫下外源腐胺和钙对草莓幼苗离子吸收的影响 [J]. *植物营养与肥料学报* 2008 ,14(3) : 540 – 545.
- [20] Verma S ,Mishra S N. Putrescine alleviation of growth in salt stressed *Brassica juncea* by inducing antioxidative defense system [J]. *Plant Physiology* 2005 ,162(6) : 669 – 677.
- [21] Malabika R ,Ray W. Over expression of S-adenosylmethionine decarboxylase gene in rice increases polyamine level and enhances sodium chloride stress tolerance [J]. *Plant Science* 2002 ,163: 987 – 992.
- [22] Roy M ,Wu R. Arginine decarboxylase transgene expression and analysis of environmental stress tolerance in transgenic rice [J]. *Plant Science* 2001 ,160(5) : 869 – 875.
- [23] Urano K ,Yoshida Y ,Nanjo T *et al.* Characterization of *Arabidopsis* genes involved in biosynthesis of polyamines in abiotic stress responses and developmental stages [J]. *Plant ,Cell and Environment* ,2003 ,26(11) : 1917 – 1926.
- [24] 檀建新 ,史吉平 ,李广敏 ,等. 亚精胺对水分胁迫下玉米幼苗内源乙烯和多胺含量的影响 [J]. *植物生理学通讯* ,1995 ,31(2) : 99 – 102.
- [25] Yamaguchi K ,Takahashi Y ,Berberich T *et al.* A protective role for the polyamine spermine against drought stress in *Arabidopsis* [J] ,*Biochemical and Biophysical Research Communications* 2007 352: 486 – 490.
- [26] Liu J ,Liu Y L. The relations between polyamine types and forms and polyamine oxidase activities in barley seedlings under salt stress [J]. *Physiology and Molecular Biology* 2004 30(2) : 141 – 146.
- [27] 关军锋 ,刘海龙 ,李广敏. 干旱胁迫下小麦幼苗根叶多胺含量和多胺氧化酶活性的变化 [J]. *植物生态学报* 2003 27(5) : 655 – 660.
- [28] Kasukabe Y ,He L ,Nada K *et al.* Over expression of spermidine synthase enhances tolerance to multiple environmental stress and up-regulates the expression of various stress regulated genes in transgenic *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant and Cell Physiology* 2004 45(6) : 712 – 722.
- [29] Teresa C ,Ludovic B ,Paul C. Modulation of the polyamine biosynthetic pathway in transgenic rice confers tolerance to drought stress [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2004 ,101: 9909 – 9914.
- [30] Lixiong H ,Kazuyoshi N ,Yoshihisa K *et al.* Enhanced susceptibility of photosynthesis to low-temperature photoinhibition due to interruption of chill-induced increase of S-adenosylmethionine decarboxylase activity in leaves of spinach (*Spinacia oleracea* L.) [J]. *Plant Cell Physiology* 2002 43: 196 – 206.
- [31] 周玉萍 ,王正询 ,田长思. 多胺与香蕉抗寒性的关系的研究 [J]. *广西植物* 2003 23(4) : 252 – 256.
- [32] Shen W Y ,Kazuyoshi N ,Shoji T. Involvement of polyamines in the chilling tolerance of cucumber cultivars [J]. *Plant Physiol* 2000 ,124: 431 – 440.
- [33] Yoshihisa K ,Lixiong H ,Kazuyoshi N *et al.* Overexpression of spermidine synthase enhances tolerance to multiple environmental stresses and up-regulates the expression of various stress-regulated genes in transgenic *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell Physiology* 2004 45: 712 – 717.
- [34] 王 勇 ,陆旺金 ,张昭其等. ABA 和腐胺处理减轻香蕉果实贮藏冷害 [J]. *植物生理与分子生物学学报* ,2003 29(6) : 549 – 554.
- [35] 郑永华 ,李三玉. 多胺与枇杷果实冷害的关系. *植物学报* 2000 42(8) : 824 – 827.
- [36] Torrigiani P ,Rabiti A L ,Bortolotti C *et al.* Polyamine synthesis and accumulation in the hypersensitive response to TMV in *Nicotiana tabacum* [J]. *New Phytologist* ,1997 ,135(3) : 467 – 473.
- [37] Cowley T ,Waltem D R. Polyamine metabolism in barley reacting hypersensitively to the powdery mildew fungus *Blumeria graminis f. sp. hordei* [J]. *Plant Cell and Environment* 2002 25(3) : 461 – 468.
- [38] Yordanova R Y ,Alexieva V S ,Popova L R. Influence of root oxygen deficiency on photosynthesis and antioxidant sates in barley plant [J]. *Russian Journal of plant Physiology* 2003 50(2) : 163 – 167.
- [39] Johanna W ,Tina K ,Tyt S. Polyamines profiles of healthy and parasite-infected *Vaccinium myrtillus* plants under nitrogen enrichment [J]. *Chemical Ecology* 2005 31(3) : 561 – 575.
- [40] 王 静. 柑橘类植物非生物胁迫下多胺变化及两个多胺生物合成基因的克隆与鉴定 [D]. 武汉: 华中农业大学 2009.
- [41] Takahashi Y ,Berberich T ,Miyazaki A *et al.* Spermine signaling in tobacco: activation of mitogen-activated Protein kinases by spermine is mediated through mitochondrial dysfunction [J]. *Plant Journal* ,2003 ,36: 820 – 829.
- [42] Angelini R ,Bragaloni M ,Federico R *et al.* Involvement of polyamines ,diamine oxidase and peroxidase in resistance of chick-pea to *Ascochyta blight* [J]. *Plant Physiol* ,1993 ,142: 704 – 709.
- [43] Rea Q ,Metoui O ,Infantino A *et al.* Copper amine oxidase expression in defense responses to wounding and *Ascochyta blight* invasion [J]. *Plant Physiol* 2002 ,128: 865 – 975.
- [44] Marini F ,Betti L ,Scaramagli S *et al.* Polyamine metabolism is upregulated in response to tobacco mosaic virus in hypersensitive ,but not in susceptible tobacco [J]. *New Phytol* 2001 ,149: 301 – 309.
- [45] Williams C E. Molecular characterization of a set of genes regulated in wheat during Hessian fly infestation [J]. *Crop Production and Pest Control Research* 2006 ,11(5) : 301 – 304.
- [46] 王 欣. 白菜对小菜蛾抗性的评价方法及抗虫机理研究 [D]. 北京: 中国农业科学院 2007.
- [47] Bouchereau A ,Aziz A ,Larher F *et al.* Polyamines and environmental challenges: recent development [J]. *Plant Science* ,1999 ,140: 103 – 125.
- [48] Alonso-Blanco C ,Aarts M G M ,Bentsink L *et al.* What has natural variation taught us about plant development ,physiology and adaptation [J] *Plant Cell* 2009 21: 1877 – 1896.
- [49] Nordborg M ,Weigel D. Next-generation genetics in plants [J]. *Nature* 2008 456: 720 – 723.