

专题介绍 Special Topics

多胺与植物逆境胁迫的关系

段辉国^{1,2} 袁澍¹ 刘文娟¹ 林宏辉^{1,*}¹四川大学生命科学学院, 成都610064; ²内江师范学院化学与生命科学系, 四川内江641112

Relationship Between Polyamines and Stresses in Plants

DUAN Hui-Guo^{1,2}, YUAN Shu¹, LIU Wen-Juan¹, LIN Hong-Hui^{1,*}¹College of Life Science, Sichuan University, Chengdu 610064, China; ²Department of Chemistry and Life Science, Neijiang Teachers College, Neijiang, Sichuan 641112, China

摘要 在逆境胁迫下, 植物体内多胺水平及其合成酶活力会大量增加。文章介绍了多胺与植物抗逆能力关系的研究进展。
关键词 多胺; 逆境; 抗逆性

多胺(polyamine, PA)是一类广泛存在于原核生物和真核生物中的生物活性物质, 是一类低分子脂肪族含氮碱。高等植物中常见的多胺有腐胺(Put)、亚精胺(Spd)、精胺(Spm)等。曾经认为多胺可能是一类新的植物激素, 近年来, 许多研究者认为多胺是激素作用的媒介或类似于cAMP那样的“第二信使”, 调节植物的生长和发育^[1~3]。随着对多胺研究的不断深入, 特别是近年来转基因等分子生物学手段的应用, 认识到多胺在植物体内能影响DNA、RNA和蛋白质的生物合成, 促进生长和发育, 延迟衰老, 提高抗逆性, 甚至与植物的生存密切相关^[4], 并开始将多胺联系到农业生产实践。本文就多胺与植物逆境胁迫关系的研究进展作介绍。

1 与渗透胁迫或水分胁迫的关系

已有实验表明, 再生能力弱的谷类作物燕麦、大麦、玉米、小麦等叶段和叶肉原生质体在各种渗透胁迫(如山梨醇、甘露醇、脯氨酸、甜菜碱等)条件下, 都能导致其Put含量、精氨酸脱羧酶(ADC)活力和Put/(Spd+Spm)比值显著增加^[5~7]。在山梨醇胁迫下, 再生能力强的烟草、辣椒、曼陀罗、葫芦巴、豇豆等双子叶植物的叶子和叶肉原生质体与谷类作物反应相反, Put含量和ADC、鸟氨酸脱羧酶(ODC)活性下降, 而Spd、Spm含量上升, Put/(Spd+Spm)比值下降。燕麦原生质体经 α -二氟甲基精氨酸(DFMA)预处理后, 置于高强度的渗透胁迫下, 其Put仅稍有

增加, 而Spd和Spm却增加好几倍, Put/(Spd+Spm)比值明显下降, 伴随着的是原生质体活力增强, 说明高Put/(Spd+Spm)比值对禾本科植物原生质体培养可能有毒害作用^[8]。用外源多胺处理渗透胁迫下甘蔗的幼苗心叶和愈伤组织后, 愈伤组织的分化和绿苗的生长受到促进, 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)活性增强, 谷胱甘肽含量增多, 丙二醛(MDA)含量下降^[9]。用-0.5 MPa聚乙二醇(PEG)6000处理小麦幼苗7 d, 耐旱型品种的叶中游离Spd和Spm含量显著增多; 而敏感型品种的叶中只有Put含量增多; 用外源Spd处理敏感型幼苗叶片, 会导致游离Spd和Spm与结合态Put含量增加, 并缓解由PEG引起的伤害。表明游离Spd和Spm与结合态Put能提高小麦抗渗透胁迫的能力^[10]。

在干旱胁迫条件下, 小麦灌浆初期, 旗叶内Put、Spd、Spm含量显著增加; 到了灌浆末期, 除Put外Spm和Spd含量均下降^[11]。而在玉米幼苗叶中, 3种多胺均先降后升; 山豆苗叶中, Put、Spd和Spm含量逐渐增加, 特别是Spm含量增加显著^[12]。但关军锋等^[13]的研究表明, 干旱过程中, 小麦幼苗根、叶中Put、Spd、Spm

收稿 2004-10-08 修定 2005-01-19
 资助 教育部博士点基金(20040610015)及四川省科技厅基金(04ZQ026-036)。
 *通讯作者(E-mail: honghuilin@hotmail.com, Tel: 028-85411175)。

3种多胺含量和多胺氧化酶(PAO)活性先迅速升高而后下降,并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、Spm水平有利于增强小麦幼苗的抗旱性。外源多胺处理可削弱水分胁迫下玉米叶细胞膜透性的增加和膜脂过氧化程度,并延缓玉米叶中叶绿素、可溶性蛋白质含量下降^[14],促进水稻籽粒中细胞分裂,使得库容扩大,从而提高谷粒充实率和千粒重^[15]。Liu等^[16]的研究表明,多胺可以调节保卫细胞质膜中向内的K⁺-通道大小和气孔的孔径,控制水分的丢失。所有天然状态的多胺包括Spm、Spd、Put等都能强烈地抑制气孔的打开和诱导气孔的关闭,完整细胞片钳技术分析显示,细胞内多胺的积累抑制通过保卫细胞质膜的向内K⁺离子流,Spd通过植物细胞中KAT1通道抑制向内K⁺离子流的运转。这些结果表明,当植物受到逆境胁迫时,多胺含量上升并作为“化学信使”,以保卫细胞中类似于KAT1通道的向内的K⁺-通道作为靶点,调节气孔的运动,这可能是保护植物免受进一步胁迫伤害的机制之一。Teresa等^[17]的实验显示,相对于转基因水稻来说,在干旱胁迫时,野生型水稻的内源Put含量增加幅度不足以引发Put转变成Spd和Spm;而表达曼陀罗ADC基因的转基因水稻则可产生更高的Put,刺激Spd和Spm的合成,最终保护植物免受干旱的伤害。

目前,多胺与水分胁迫的关系主要集中在抗旱性的研究,而对抗涝性的研究很少。无论是渗透胁迫还是水分胁迫,不同的植物甚至同一植物的不同部位所得的结果都不尽相同,因此,对此问题应更加广泛地进行研究。此外,在研究渗透胁迫和水分胁迫条件下植物的反应和应用外源多胺时,还应视具体植物类别而定。

2 与低温胁迫的关系

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,但在不同的植物中,Put、Spd、Spm所发挥的作用可能是不同的。一些研究表明,Put积累与某些植物的抗寒能力成正相关。菜豆、苜蓿、小麦受低温胁迫时,经过抗寒锻炼的或高耐寒基因型品种产生大量Put,而未经过抗寒锻炼的或对低温敏感基因型品种Put水平不变或下降^[18]。而柑桔属的3个品种Spd含量

增多与其抗寒能力直接相关^[19]。经抗寒锻炼的柑桔中,内源Spm、Spd含量均显著增加,Put含量则剧降,施用外源Spd,可促进SOD和POD活性的增强,可溶性蛋白质含量增加及其组分改变,最终导致其离体叶片抗寒能力提高^[20]。Spd或Spm可显著增加毛豆切条的抗寒能力^[21]。菠菜在受到8/5℃(白天/夜晚)胁迫6d后,叶中S-腺苷甲硫氨酸脱羧酶(SAMDC)活性、叶和叶绿体中Put、Spd含量明显升高;用SAMDC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。这表明叶绿体中SAMDC活性增强和Spd含量提高是菠菜叶光合细胞器冷驯化的关键^[22]。周玉萍等^[23]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,降低电解质渗漏率,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^[24]用低温处理耐冷型和冷敏感型黄瓜的实验显示,耐冷型品种叶中Spd和Put含量显著增加,Spm含量增加很少;而冷敏感型品种叶中的几种多胺含量都不增加,用Spd预处理则阻止冷敏感型品种叶中冷诱导的H₂O₂含量上升以及微粒体中NADPH氧化酶和NADPH依赖型过氧化物的产生,降低其冷害程度。用多胺合成抑制剂MGBG预处理耐冷型品种,则其叶中Spd含量升高受抑,其微粒体中NADPH氧化酶活性增强,这表明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^[25]从葫芦中克隆出Spd合成酶cDNA,并通过花椰菜花叶病毒转入拟南芥中得到转基因植物,用5℃的冷胁迫处理后,这种转基因植物中的ADC活性和结合态Spd含量均比野生型的显著增加。cDNA微阵列法分析显示,在受到冷胁迫时,转基因植物中有几个基因的转录产物更加丰富,这些基因包括胁迫响应因子和胁迫保护蛋白。因此,Spd可以作为胁迫信号途径中的信号调节因子,提高植物的抗冷性。

目前,对Put与果蔬冷害的关系有3种不同的观点:McDonald和Kushad^[26]观察到柠檬、葡

葡萄及甜椒果实的冷害指数与Put含量呈显著正相关, 据此, 他们认为Put积累可能是冷害的原因; Serrano等^[27, 28]发现甜椒和西葫芦果实在冷害温度下贮藏时, Put含量成倍增加, 同时伴随着冷害的发生, 采用高CO₂气调贮藏可减轻冷害的发生, 但不可能提高内源Put水平, 反而会抑制Put的积累, 因此他们认为Put积累是冷害的结果; 而范华等^[29]认为Put积累可能是果蔬对冷害的一种防卫反应。王勇等^[30]的结果表明, Put与Spd和Spm一样可对提高香蕉果实耐冷性。郑永华和李三玉^[31]的研究表明, 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, 因此他们认为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。矛林春和张上隆^[32]的结果表明, 桃果实在冷藏前期多胺减少, 后期则快速增加, 他们认为可能是前期由高温到低温的变化环境抑制了多胺的生物合成, 而长期低温胁迫会造成细胞膜的损伤和其它生化代谢的紊乱, 从而激活细胞内的胁迫抗性机制, 导致多胺大量合成。

3 与盐胁迫的关系

在NaCl胁迫下, 耐盐性强的大麦或水稻叶中内源游离Put含量变化不大或下降, 而耐盐性弱的大麦或水稻却大量积累Put^[33], 说明盐胁迫下Put含量变化与作物品种的耐盐性有着某种内在的联系。而马焕成和王沙生^[34]认为, 在盐胁迫条件下, 大量增加Put的生物合成是胡杨抗盐机制的一部分, 可以作为树木抗盐的一种生理指标。Krishnamurthy和Bhagwat^[35]的研究表明, 高浓度NaCl胁迫下, 水稻种子萌发和生长受阻, 但外源Put可恢复种子萌发和生长, 促进盐胁迫下水稻禾苗的生长, 增加稻谷产量, 同时抑制Na⁺和Cl⁻的吸收, 促使K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺、脯氨酸和内源Put在叶中的积累, 防止叶绿素降解和阻碍蛋白质、RNA和DNA含量的下降。这些结果表明, Put可改善耐盐水稻对盐浓度的反应。Malabika和Ray^[36]用转入燕麦的ADC基因的水稻为材料, 在盐(NaCl)胁迫下, 转基因水稻及其后代的ADC活性、生物产量和Put含量都比非转基因水稻的提

高, 显示Put积累可提高水稻的耐盐性。

受高浓度NaCl胁迫的滨藜叶中, 内源Put、Put/PA比值、内源Spd和Spm下降, 外施Spd可以逆转NaCl的胁迫效应^[37]。Put和Spd浸种均可缓解盐胁迫对大麦幼苗的盐害, 促进生长和干物质积累^[38]。叶面喷施Spm水溶液可以抑制盐胁迫下玉米叶中MDA积累, 减少细胞膜透性, 延缓叶绿素分解, 提高蛋白质含量, 增加地上部分与根系的鲜重、干重和株高, 显示Spm具有增强抗盐能力的作用^[39]。Zhao等^[40]的结果表明, 盐胁迫下大麦体内游离态Spd、PAX(一种未知多胺)与Put以及结合态形式之间的平衡与大麦耐盐性关系密切, 游离态Put向Spd、PAX以及结合态形式转化均有利于大麦耐盐性的提高。Malabika和Ray^[41]将硬粒小麦与大麦的杂交种Tritordeum的SAMDC基因引入水稻中, 这种转基因水稻能正常生长和发育; DNA印迹法分析表明, 转入的SAMDC基因整合稳定; 用NaCl进行盐胁迫后, 转基因水稻幼苗的生长势比非转基因水稻更好, 而且其Spd和Spm含量增加3~4倍, 说明Spd和Spm含量与水稻的耐盐性密切相关。

植物缺K⁺而诱导多胺的变化是一种普遍的阳离子胁迫反应。缺K⁺可引起大麦、燕麦内源Put水平和ADC活性大量增加^[42, 43]。ABA可诱导小麦幼苗类似缺钾的反应, 导致钾水平降低, 但Put含量则增加。缺镁、氨过剩、钙过剩均可导致植物体内Put含量和ADC活力增加^[44], 看来, 植物体内Put积累是阳离子胁迫引起的普遍症状之一。但用CaCl₂和NaCl胁迫番茄叶圆片的结果表明, 内源Na⁺和Ca²⁺浓度与叶片中Put和Spd含量呈负相关^[45]。

4 与酸胁迫的关系

酸胁迫可增加植物某些系统的Put水平和ADC活性。如大麦、燕麦、香瓜经酸胁迫诱导后, 它们叶中Put大量积累, ADC活力亦明显提高, 并且证明酸胁迫诱导Put大量累积的生物合成酶是ADC而不是ODC^[46]。在烟草突变体细胞中也得到了类似的结果, 此种细胞用ODC抑制剂二氟甲基鸟氨酸(DFMO)处理后, 其Put含量仍较高, 并且在低pH环境下它的生长比野生型细胞更加迅速^[47], 显示高含量的Put对生长在低pH环境

下的植物可能有一定保护效应。

就木本植物而言, 酸胁迫 (pH 3.0) 能引起鹅掌楸 (*Liriodendron chinense*)、二球悬铃木、栀子花、刺槐等十几种树叶内 Put 含量迅速而大量累积。如喜树在酸胁迫处理 12 h 后, 其 Put 含量上升到未经酸处理植株的 15 倍; 栀子花和刺槐经 48 h 胁迫后, 其 Put 含量分别为未经酸处理植株的 75 和 78 倍^[48]。Shen 等^[49]的实验发现, 不同缓冲系统的酸胁迫都引起树体内 Put 含量明显增加。这表明酸胁迫下 Put 含量变化不受外界不同缓冲系统的影响, 仅随酸胁迫强度的增强而增加, 且其 Put 含量的累积, 主要是经由 ADC 途径而来。由此看来木本植物与禾本科植物在经受酸胁迫时具有类似的反应。对酸胁迫处理的刺槐幼苗外施 Put 的结果表明, 适量的 Put 可提高其根系与子叶内 SOD 和过氧化氢酶 (CAT) 活力, 抑制 MDA 的累积, 减少子叶内无机离子的外渗, 提高根系活性; 但在胁迫下外施 *D*-精氨酸 (*D*-Arg) 则降低根系内 SOD 和 CAT 活性, 若同时外施 *D*-Arg+Put, 则可逆转 *D*-Arg 的抑制作用。这表明外源 Put 能调节胁迫下活性氧代谢的平衡, 稳定膜系统结构, 使植物免受胁迫伤害, 提高植物抗酸胁迫的能力^[48, 49]。

5 与其它胁迫的关系

除了上述的 4 种常见的逆境胁迫以外, 植物还受其它各种逆境的影响, 如热胁迫、氧化胁迫、重金属离子胁迫、淹水胁迫、辐射胁迫、病虫害胁迫等。多胺在这些胁迫中的作用研究相对较少, 目前的资料表明, 多胺在植物体抵抗这些胁迫时也有作用。如在烟草和紫花苜蓿细胞的悬浮培养中, 当两者受热胁迫时, 多胺可以通过影响它们膜的完整性和性质进而影响热激蛋白的合成^[50]。SAMDC 活性的下降是高温抑制西红柿花粉萌发和花粉管生长的主要原因^[51]。Navakoudis 等^[52]的研究表明, 烟草在受臭氧胁迫时, 多胺能够调节其光合细胞器的适应性, 并对它起保护作用。王学等^[53, 54]的实验揭示, 重金属离子 Hg^{2+} 、 Cr^{6+} 可降低苜蓿叶中 Spd、Spm 含量和 SOD、CAT、POD 活性, 导致膜脂过氧化物 (MDA) 过量积累, 以致叶绿素、可溶性蛋白质含量大幅下降; 而外源 Spd 可以抑制这些作用。这些说明外源 Spd 可以缓解 Hg^{2+} 、 Cr^{6+} 对苜蓿的胁迫效应。

Groppa 等^[55]认为 Cd^{2+} 、 Cu^{2+} 会导致太阳花叶圆片的氧化伤害, 膜脂过氧化的增加和抗坏血酸氧化酶 (APOX)、谷胱甘肽还原酶 (GR)、SOD 活性降低; 外源 Spd 或 Spm 能够逆转 Cd^{2+} 、 Cu^{2+} 的作用, 表明多胺与重金属诱导的氧化胁迫的保护密切相关。

6 结语与展望

在逆境条件下, 植物会改变生长和发育类型以适应环境。许多研究表明, 在各种逆境胁迫下, 植物体中多胺水平及其合成酶活力会大量增加, 以调节植物生长、发育和提高其抗逆能力, 这种反应对逆境条件下的植物可能有意义。就目前的资料来看, 多胺之所以能提高植物的抗逆性其机制可能是: (1) 通过气孔调节和部分渗透调节控制逆境条件下水分的丢失。Liu 等^[16]的研究表明, 多胺以保卫细胞中向内的 K^{+} 通道作为靶点, 调节气孔的运动。多胺还可作为渗透调节剂, 其积累可增加细胞间渗透, 部分调节水分丢失。(2) 调节膜的物理化学性质。多胺可与膜上带负电荷的磷脂分子头部及其它带负电的基团结合, 多胺的结合影响了膜的流动性, 同时也间接地调节膜结合酶的活性。(3) 多胺可影响核酸酶和蛋白质酶特别是与植物抗逆性有关的保护酶活性, 保护质膜和原生质不受伤害。我们曾观察到 Spd 抑制小麦离体叶中核酸、蛋白质含量的降低和核酸酶、蛋白酶活性的升高^[56, 57]。(4) 清除体内活性氧自由基和降低膜脂过氧化。(5) 调节复制、转录、翻译过程。Spm 和 Spd 通过氨基和亚氨基与 DNA 双螺旋上的磷酸基结合, 中和核酸中的磷酸基团负电荷, 稳定 DNA 的二级结构, 提高 DNA 对热和 DNA 酶的抵抗力^[58]。

尽管多胺对植物抗逆性起积极作用, 但植物的各种抗性性状是由多个基因控制的数量性状, 很难用转基因的方法将如此众多的外源基因同时转入到一种植物中并进行表达调控, 更何况还有很多与抗性有关的基因尚未发现, 这说明植物抗性机制是复杂的。迄今, 多胺合成代谢中的 3 个关键酶 ADC、ODC、SAMDC 已在许多植物中得到了纯化和鉴定, 它们的基因也从多种植物中克隆^[59], 并采用转基因技术获得了一些认为多胺可提高植物抗性的证据, 但多胺在植物中的载体是

什么, 植物对多胺的信号感受和传递途径怎样, 多胺通过什么样的信号转导通路作用于植物的抗性基因, 作用于哪些抗性基因, 进而在转录和翻译水平上调控这些基因的表达, 控制胁迫蛋白的水平, 都还不清楚。因此, 采用各种手段, 特别是分子生物学的方法, 研究多胺对植物作用的多样性和提高植物抗胁迫的分子机制、多胺作用的信号转导是值得考虑的。

参考文献

- Martin-Tanguy J. Metabolism and function of polyamines in plants: recent development (new approaches). *Plant Growth Regul*, 2001, 34(1):135~148
- Tassoni A, Buuren MV, Franceschetti M et al. Polyamine content and metabolism in *Arabidopsis thaliana* and effect of spermidine on plant development. *Plant Physiol Biochem*, 2000, 38(5):383~393
- Bagni N, Torrigiani P. Polyamines: a new class of growth substances. In: Karssen CM, Van Loon LC, Vreugdenhil D (eds). *Progress in Plant Growth Regulation*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1992. 264~275
- Akihiro I, Takashi M, Yoshie H et al. Spermidine synthase genes are essential for survival of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2004, 135(9):1565~1573
- 沈惠娟, 曾斌, 李梅枝. 渗透胁迫下多效唑对刺槐幼苗体内多胺、脯氨酸和保护酶系统的影响. *植物生理学报*, 1993, 19(1):53~60
- Tiburcio AF, Kaur-Sawhney R, Galston AW. Polyamine metabolism. In: Mifflin BJ, Lea PJ(eds). *The Biochemistry of Plants*. New York: Academic Press, 1990. 288~325
- Flores HE, Galston AW. Polyamines and plant stress: cultivation of putrescine biosynthesis by osmotic shock. *Science*, 1982, 217:1259~1261
- Tiburcio AF, Masdeu MA, Galston AW. Polyamine metabolism and osmotic stress. I. Relation to protoplast viability. *Plant Physiol*, 1986, 82:367~378
- 张木清, 陈如凯, 余松烈. 多胺对渗透胁迫下甘蔗愈伤组织的诱导和分化的作用. *植物生理学通讯*, 1996, 32(3):175~178
- Liu HP, Dong BH, Zhang YY et al. Relationship between osmotic stress and the levels of free, conjugated and bound polyamines in leaves of wheat seedlings. *Plant Sci*, 2004, 166:1261~1267
- 许振柱. 土壤干旱对冬小麦旗叶乙烯释放多胺积累和细胞质膜的影响. *植物生理学报*, 1995, 21(3):295~301
- 邢更生, 周攻克, 李志孝等. 水分胁迫下山豆多胺代谢与 β -N-草酰-L- α , β -二氨基丙酸积累相关性的研究. *植物学报*, 2000, 42(10):1039~1044
- 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. *植物生态学报*, 2003, 27(5):655~660
- 宋凤斌, 戴俊英, 李海燕等. 外源多胺与玉米的耐旱性. *玉米科学*, 1995, 3(3):44~46
- 王志琴, 杨建昌, 朱庆森等. 水分胁迫下外源多胺对水稻叶片光合速率与籽粒充实的影响. *中国水稻科学*, 1998, 12(3):185~188
- Liu K, Fu HH, Bei QX et al. Inward potassium channel in guard cells as a target for polyamine regulation of stomatal movements. *Plant Physiol*, 2000, 124:1315~1325
- Teresa C, Ludovic B, Paul C. Modulation of the polyamine biosynthetic pathway in transgenic rice confers tolerance to drought stress. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101:9909~9914
- Guye MG, Vigh L, Wilson JM. Polyamine titre in relation to chill-sensitivity in *Phaseolus* sp. *J Exp Bot*, 1986, 37:1036~1043
- Kushad MM, Yelenosky G. Evaluation of polyamine and proline levels during low temperature acclimation of *Citrus*. *Plant Physiol*, 1987, 84(3):692~695
- 林定波, 刘祖祺, 张石城. 多胺对柑桔抗寒力的效应. *园艺学报*, 1994, 21(3):222~226
- Guye MG. Exogenous polyamines and chill-protection in excised shoots of mung bean seedling. *News Bulletin British Plant Growth Regulator Group*, 1987, 9(2):10~14
- 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.). *Plant Cell Physiol*, 2002, 43:196~206
- 周玉萍, 王正询, 田长思. 多胺与香蕉抗寒性的关系的研究. *广西植物*, 2003, 23(4):252~256
- Shen WY, Kazuyoshi N, Shoji T. Involvement of polyamines in the chilling tolerance of cucumber cultivars. *Plant Physiol*, 2000, 124:431~440
- 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*. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45:712~722
- McDonald RE, Kushad MM. Accumulation of putrescine during chilling injury of fruit. *Plant Physiol*, 1986, 82:324~326
- Serrano M, Martinez-Madrid MC, Pretel MT et al. Modified atmosphere packaging minimizes increases in putrescine and abscisic acid levels caused by chilling injury in pepper fruit. *J Agr Food Chem*, 1997, 45:1668~1672
- Serrano M, Pretel MT, Martinez-Madrid MC et al. CO₂ treatment of zucchini squash reduces chilling-induced physiological changes. *J Agr Food Chem*, 1998, 46:2465~2468
- 范华, 冯酸庆, 赵玉梅. 黄瓜、番茄冷害以及黄瓜温度预处理与多胺的相关性. *中国农业大学学报*, 1996, 1(1):108~111
- 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. *植物生理与分子生物学报*, 2003, 29(6):549~554

- 31 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
- 32 矛林春, 张上隆. 采后桃果实中多胺和乙烯对低温胁迫的反应. 园艺学报, 1999, 26(6):360~363
- 33 Prakash L, Prathapasenan G. Putrescine Reduces NaCl-induced inhibition of germination and early seeding growth of rice. Aust J Plant Physiol, 1988, 15:761~767
- 34 马焕成, 王沙生. 胡杨膜系统的盐稳定性及盐胁迫下的代谢调节. 西南林学院学报, 1998, 18(1):15~23
- 35 Krishnamurthy R, Bhagwat KA. Polyamine as modulators of salt tolerance in rice cultivars. Plant Physiol, 1989, 91:500~504
- 36 Malabika R, Ray W. Arginine decarboxylase transgene expression and analysis of environmental stress tolerance in transgenic rice. Plant Sci, 2001, 160:869~875
- 37 江行玉, 赵可夫, 窦君霞. NaCl胁迫下外源亚精胺和二环己基胺对滨藜内源多胺含量和抗盐性的影响. 植物生理学通讯, 1999, 35(3):188~190
- 38 Sun C, Liu YL, Zhang WH. Mechanism of the effect of polyamine on the activity of tonoplasts of barley roots under salt stress. Acta Bot Sin, 2002, 44(10):1167~1172
- 39 江行玉, 窦君霞, 赵可夫等. 精胺对盐胁迫下玉米衰老和生长的影响. 山东师范大学学报, 1997, 12(1):75~79
- 40 Zhao FG, Sun C, Liu YL et al. Relationship between polyamine metabolism in roots and salt tolerance of barley seedlings. Acta Bot Sin, 2003, 45(3):295~300
- 41 Malabika R, Ray W. Overexpression of *S*-adenosylmethionine decarboxylase gene in rice increases polyamine level and enhances sodium chloride-stress tolerance. Plant Sci, 2002, 163:987~992
- 42 Richards FJ, Coberman RG. Occurrence of putrescine in potassium deficient barley. Nature, 1952, 170:460
- 43 Young ND, Galston AW. Physiological control of arginine decarboxylase activity in potassium deficient cat shoots. Plant Physiol, 1984, 76:331~335
- 44 Smith TA. Putrescine and inorganic ions. Adv Phytochem, 1984, 18:7~54
- 45 Aziz A, Martin-Tanguy J, Larher F. Salt stress-induced proline accumulation and changes in tyramine and polyamine levels are linked to ionic adjustment in tomato leaf discs. Plant Sci, 1999, 145:83~91
- 46 Young ND, Galston AW. Putrescine and acid stress. Plant Physiol, 1983, 71:767~771
- 47 Hiatt AC, Malmberg RL. Utilization of putrescine in tobacco cell lines resistant to inhibitors of polyamine synthesis. Plant Physiol, 1988, 86:441~446
- 48 李如铁, 沈惠娟, 李梅枝. 酸胁迫对几种林木体内脯氨酸及腐胺含量的影响. 南京林业大学学报, 1995, 19(3):88~93
- 49 Shen HJ, Xie YF, Li RT. Effect of acid stress on polyamine levels, ion efflux, protective enzymes and macromolecular synthesis in cereal leaves. Plant Growth Regul, 1994, 14:1~5
- 50 Helga K, Sigrid L. Are polyamines involved in the synthesis of heat-shock proteins in cell suspension cultures of tobacco and alfalfa in response to high-temperature stress? Plant Physiol Biochem, 2002, 40:51~59
- 51 Jianjun S, Kazuyoshi N, Shoji T. Suppression of *S*-adenosylmethionine decarboxylase activity is a major cause for high-temperature inhibition of pollen germination and tube growth in tomato. Plant Cell Physiol, 2002, 43:619~627
- 52 Navakoudis E, Lutz C, Langebartels C. Ozone impact on the photosynthetic apparatus and the protective role of polyamines. Biochim Biophys Acta, 2003, 1621:160~169
- 53 王学, 施国新, 马广岳等. 外源亚精胺对苜蓿抗Hg²⁺胁迫能力的影响. 植物生理与分子生物学学报, 2004, 30(1):69~74
- 54 王学, 施国新, 徐勤松等. 外源亚精胺缓解苜蓿Cr⁶⁺毒害的生理研究. 环境科学学报, 2003, 23(5):689~693
- 55 Groppa MD, Tomaro ML, Benavides MP. Polyamines as protectors against cadmium or copper-induced oxidative damage in sunflower leaf discs. Plant Sci, 2001, 161:481~488
- 56 段辉国. 亚精胺对小麦离体叶片中蛋白质含量和蛋白酶的影响. 四川师范学院学报, 2000, 21(1):44~47
- 57 段辉国. 亚精胺对小麦离体叶片衰老过程中核酸和核酸酶的影响. 四川师范学院学报, 1999, 20(3):230~233
- 58 Jan K, Kazywanski Z. Changes in polyamine concentration and proteases activity in spring barley during increasing water stress. Acta Physiol Plant, 1991, (13):13~20
- 59 Waden R, Cordeiro A, Tiburcio AF. Polyamines: small molecules triggering pathways in plant growth and development. Plant Physiol, 1997, 113:1009~1219