

## 多胺生物合成抑制剂D-精氨酸对拟南芥幼苗根系生长的影响

高红, 陈春丽\*

华中农业大学生命科学技术学院, 武汉430070

**摘要:** 为探讨多胺生物合成抑制剂D-精氨酸(D-arginine, D-Arg)对拟南芥根系生长的影响, 首先用腐胺(0.1 mmol·L<sup>-1</sup>)和D-Arg (1.0 mmol·L<sup>-1</sup>)处理种子萌发后生长2 d的拟南芥幼苗。腐胺(0.1 mmol·L<sup>-1</sup>)显著促进主根伸长, D-Arg (1.0 mmol·L<sup>-1</sup>)显著抑制主根伸长, 并对主根根尖的细胞形态有明显影响。为了进一步了解D-Arg影响拟南芥主根生长的机理, 采用浓度梯度D-Arg处理幼苗根系。实验结果表明, 随着D-Arg浓度增加(0.2~1.0 mmol·L<sup>-1</sup>), 拟南芥幼苗主根生长受抑制的程度越严重。微分干涉观察主根根尖发现, 外源施加D-Arg, 引起拟南芥主根根尖分生区的细胞数目减少, 使拟南芥幼苗表现出主根的伸长生长变缓。当分生区数目较少时, 出现主根几乎不再伸长的现象。由此推测, 多胺生物合成抑制剂D-Arg对拟南芥幼苗根生长的抑制作用机制, 是D-Arg影响了其根尖分生区的细胞分裂活动, 使分生区细胞数目减少, 从而引起分生区长度减小, 最终导致拟南芥主根伸长生长受到抑制。

**关键词:** 腐胺; 多胺合成抑制剂; 根生长; 分生区; 细胞分裂

## Effects of Polyamine Biosynthetic Inhibitor D-arginine on Root Growth in *Arabidopsis thaliana* Seedlings

GAO Hong, CHEN Chun-Li\*

College of Life Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

**Abstract:** To analysis the effects of polyamine biosynthetic inhibitor D-arginine (D-Arg) on root growth in *Arabidopsis thaliana*, firstly two-day seedlings were treated with 0.1 mmol·L<sup>-1</sup> putrescine or 1.0 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg. The results showed that putrescine promoted the elongation of main root, while D-Arg inhibited significantly and also had negative effect on the shape of root tip cells. In order to further research the effects of D-Arg on main root development, *Arabidopsis* seedlings were treated with D-Arg of varying concentrations. The results showed that the degree of inhibition on main root growth was increased with an increase of D-Arg concentration (0.2–1.0 mmol·L<sup>-1</sup>). The observation of root tip structure by differential interference microscopy found that D-Arg decreased the cell number of main root meristematic zone and main root growth length in *A. thaliana*. When the cell number of meristematic zone was very few, main root elongation growth almost stopped. So we conclude that the mechanism of D-Arg treatment resulting in main root growth inhibition is that D-Arg inhibits cell division of meristem leading to cell number of meristem zone reduction and then suppresses the main root elongation growth in *A. thaliana*.

**Key words:** putrescine; polyamine synthesis inhibitor; root growth; meristematic zone; cell division

根系是植物完成生命活动的重要器官, 其主要功能是吸收水分和养分, 并固定植株。根系的形态建成直接影响植株的生长状况(Stephanie和Ive 2012)。植物根发育中的重要事件包括根尖生长、侧根起始以及根的生长方向, 其中分生区的活动在根尖生长中是核心, 对根的生长及根的形态建成起着至关重要的作用(Lynch 1995)。

多胺(polyamines, PAs)是一类具有强生物活性的低分子量脂肪族含氮碱, 广泛存在于除了一些古生菌之外的所有原核和真核生物体内(Kusano等2007)。在植物中, PAs参与了众多的生长发育过

程(Kusano等2008), 如PAs能够影响植物木质部的发育(Tisi等2011)、根系生长(Tisi等2011; Gurung等2012)等, 也参与抗逆等生理活动(Shi和Chan 2013)。腐胺(putrescine, Put)、亚精胺(spermidine, Spd)和精胺(spermine, Spm)是高等植物体内的主要类型。在植物多胺的生物合成过程中, Put是合成途径的中心产物, 由精氨酸途径和鸟氨酸途径

收稿 2013-05-29 修定 2013-06-03

资助 国家自然科学基金青年基金(30900070)。

\* 通讯作者(E-mail: chenchunli@mail.hzau.edu.cn; Tel:027-87282866)。

合成, 其中精氨酸脱羧酶(arginine decarboxylase, ADC)和鸟氨酸脱羧酶(ornithine decarboxylase, ODC)分别是精氨酸途径和鸟氨酸途径的关键酶(Fuell等2010)。在拟南芥中没有检测到ODC活力, 其腐胺合成是通过ADC催化精氨酸脱羧生成胍基丁胺(agmatine, Agm), 再脱去一分子氨和氨甲酰磷而生成(Hanfrey等2001)。D-精氨酸(D-arginine, D-Arg)是ADC的竞争性抑制剂, 由于ADC对它的脱羧作用缓慢, 使得D-Arg与ADC活性中心结合后, 从而抑制Put的生物合成(Tiburcio等1987)。拟南芥的根中有较高的ADC活力, ADC活力下降引起Put水平降低, 直接抑制了拟南芥根的生长(Watson等1998)。然而, 拟南芥根中ADC活力与Put水平的下调究竟如何影响根的生长? 是否通过影响根尖分生区的功能来抑制根的生长? 因此, 本实验通过研究外源ADC抑制剂D-Arg对拟南芥幼苗根系生长及主根根尖结构尤其是分生区细胞的影响, 初步探究ADC活力降低抑制拟南芥根生长发育的机理。

## 材料与方法

### 1 植物材料与培养

取拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)生态型Col-0种子10%次氯酸钠溶液消毒15 min, 无菌水清洗, 4 °C避光春化3 d。播种于含1/2MS (Duchafa公司, 荷兰)、1%蔗糖和1%琼脂基本培养基(pH 5.8)的方形塑料透明培养皿(13 cm×13 cm)中。方皿向后倾斜约15°竖直放置于培养间。

选取种子萌发2 d后生长正常、整齐一致的幼苗, 分别转入基本培养基、含0.1 mmol·L<sup>-1</sup> Put以及梯度浓度D-Arg (0.2、0.4、0.6、0.8和1.0 mmol·L<sup>-1</sup>)的基本培养基中培养。拟南芥生长条件是温度22 °C, 相对湿度60%, 光/暗周期16 h/8 h, 光照强度40~60 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。连续观察10 d。

### 2 测定指标及方法

#### 2.1 根系生长状况观察

移苗后定期拍照, 取方皿并以坐标纸为标尺, 数码相机拍照, 记录幼苗根系生长状况。使用Image-Pro Plus 6.0软件(Media Cybernetics 公司)的曲线测量工具测量记录照片中拟南芥幼苗主根长度。根长计算方法采用以下公式: 根长L (cm)=V

(1)×1.0 cm/V (2), 其中V (1)代表Value (1), 指曲线工具测量的主根长度像素值; V (2)代表Value (2), 指直线工具测量的1.0 cm长度标尺像素值, 试验重复3次。

#### 2.2 整体封埋法观察主根根尖

取整株幼苗置于载玻片上, 滴加适量HCG透明剂(水合氯醛:去离子水:甘油=8:3:1)于主根根尖处, 盖上盖片, 微分干涉显微镜(Nikon Eclipse 80i, DXM1200c)下观察拍照。

#### 2.3 根冠细胞淀粉粒染色

取整株幼苗置于载玻片上, 先滴加适量碘液(Lugol, Sigma公司)于根尖处染色30 s, 再滴加适量HCG透明剂进行透明、压片观察。

### 3 数据统计分析

主要计算公式: 主根伸长长度 $L=L_n-L_0$ , 其中 $L_0$ 代表移苗后第0天主根长度,  $L_n$ 代表移苗后第 $n$ 天主根长度; 主根生长速率 $V=(L_n-L_{n-2})/2$ , 其中 $L_n$ 代表移苗后第 $n$ 天主根长度,  $L_{n-2}$ 代表移苗后第 $n-2$ 天主根长度( $n>2$ ), 2 d为拍照间隔时间。

采用 SPSS Statistics 软件的 LSD test 进行统计分析。

## 实验结果

### 1 外源0.1 mmol·L<sup>-1</sup> Put和1.0 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg对拟南芥幼苗根系生长发育的影响

拟南芥种子萌发后培养2 d, 挑选生长整齐一致的拟南芥幼苗, 分别采用0.1 mmol·L<sup>-1</sup> Put及腐胺生物合成抑制剂1.0 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg处理5 d, 根系生长情况如图1-A所示。与不添加任何外源Put或D-Arg的对照相比, 0.1 mmol·L<sup>-1</sup> Put处理的拟南芥幼苗根系长于对照, 1.0 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg处理的幼苗根系明显比对照短(图1-A)。结果表明拟南芥幼苗根系的发育受到了外源Put的促进和D-Arg的显著抑制。

0.1 mmol·L<sup>-1</sup> Put 处理拟南芥幼苗5 d, 主根根长的平均伸长长度3.34 cm, 比未处理对照组2.70 cm提高23.42% (图1-B); 侧根数目有所增加, 但侧根密度无显著差异(图1-C)。1.0 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg处理的主根根长的平均伸长长度0.47 cm, 比未处理对照组降低82.69% (图1-B); 侧根数目显著增加, 且侧根密度差异显著(图1-C)。

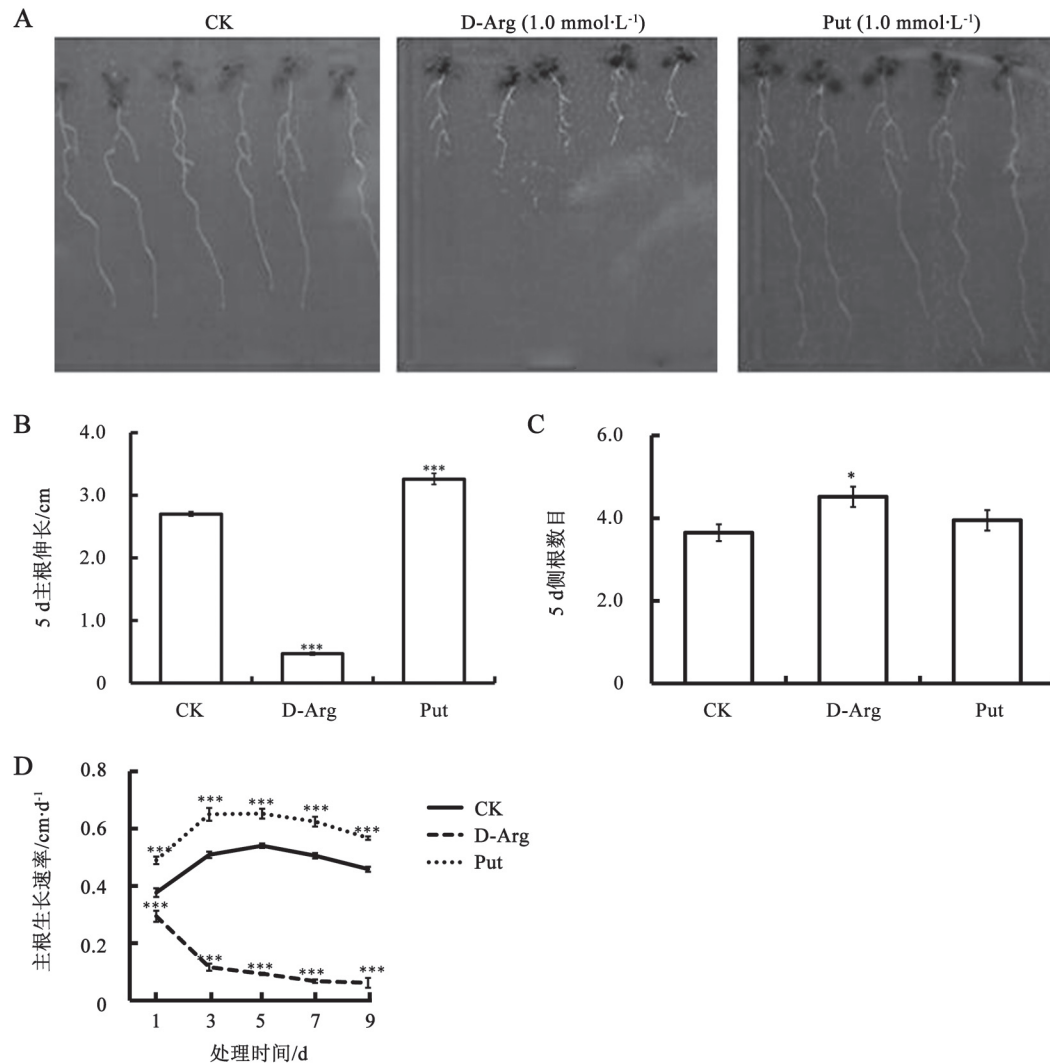


图1 外源Put (0.1 mmol·L<sup>-1</sup>)和D-Arg (1.0 mmol·L<sup>-1</sup>)对拟南芥幼苗根系生长的影响

Fig.1 Effects of exogenous Put (0.1 mmol·L<sup>-1</sup>) and D-Arg (1.0 mmol·L<sup>-1</sup>) treatments on root growth of *A. thaliana* seedlings

A: 根系生长情况; B: 主根伸长长度; C: 侧根数目; D: 主根生长速率曲线( $n \geq 30$ , \*代表 $0.01 < P \leq 0.05$ , \*\*代表 $0.001 < P \leq 0.01$ , \*\*\*代表 $P \leq 0.001$ )。

由图1-D主根生长速率曲线可知, 0.1 mmol·L<sup>-1</sup> Put处理的拟南芥幼苗主根生长速率明显高于未处理对照; 1.0 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg处理的主根生长速率一直处于急速下降的趋势, 处理3 d后, 根的生长速率极低, 主根几乎不再伸长。以上实验结果分析表明, 与对照组相比, 0.1 mmol·L<sup>-1</sup> Put显著促进主根的伸长, 其促进作用较为稳定和持续, 而1.0 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg严重抑制主根伸长, 但对侧根的产生有促进作用。

对外源Put、D-Arg处理的幼苗主根根尖进行透明、染色和微分干涉观察, 根尖结构如图2所

示。无外源Put、D-Arg处理的幼苗主根根尖可以清楚观察到根冠区、分生区及伸长区等, 4层根冠小柱细胞内呈现碘液染出的蓝色。0.1 mmol·L<sup>-1</sup> Put处理的根尖结构与对照基本一致, 根冠小柱细胞的碘液染色情况也与对照无明显区别(图2)。但是, 与对照组幼苗主根根尖比较, 1.0 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg处理的根尖结构明显不同, 其分生区及伸长区的表皮和皮层细胞均表现出形态不规则、排列不整齐且细胞异常膨大, 仅有极少数根冠细胞被碘液染出较浅颜色(图2)。结果表明腐胺合成抑制剂D-Arg影响了拟南芥幼苗主根根尖的结构、根

尖细胞的形态以及根冠细胞中淀粉的形成。

## 2 不同浓度D-Arg对拟南芥幼苗主根生长发育的影响

为了进一步了解外源D-Arg对拟南芥主根生长发育的影响, 将2 d苗龄的幼苗采用梯度浓度(0、0.2、0.4、0.6、0.8和1.0 mmol·L<sup>-1</sup>)的D-Arg处理8 d, 其根系生长情况见图3。随着D-Arg浓度的升高, 幼苗主根长度逐渐减小; 当D-Arg浓度高于0.6 mmol·L<sup>-1</sup>时, 根系的生长状况与对照组(图3-A)

差异非常明显; 主根长度显著短于对照组, 侧根发生较密集, 且少数侧根伸长超过主根(图3-D、E、F)。

将不同浓度D-Arg处理后的拟南芥幼苗主根每2 d的伸长量进行统计分析, 数据如图4-A所示。对照组、0.2和0.4 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg处理拟南芥幼苗均在4~6 d主根伸长量最高, 0.6 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg处理幼苗6 d的主根伸长量低于4 d, 而0.8 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg处理的幼苗在4 d主根伸长量已明显下降(图

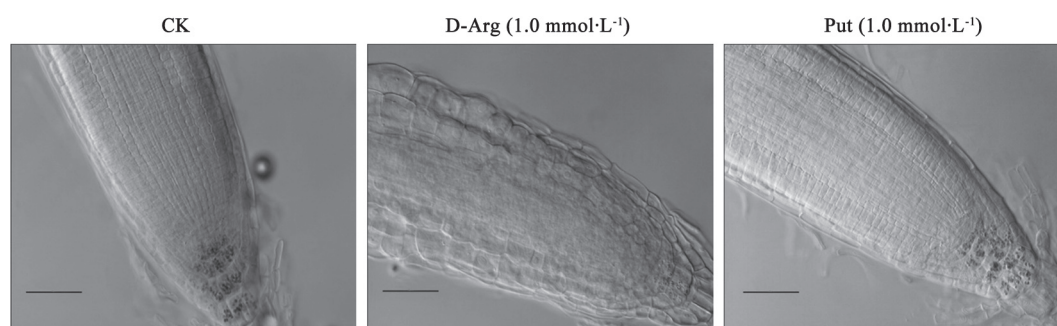


图2 外源Put和D-Arg处理5 d的拟南芥幼苗主根根尖观察(标尺=50 μm)

Fig.2 Main root tips of *A. thaliana* seedlings with exogenous Put and D-Arg 5-day treatments (scale bar=50 μm)

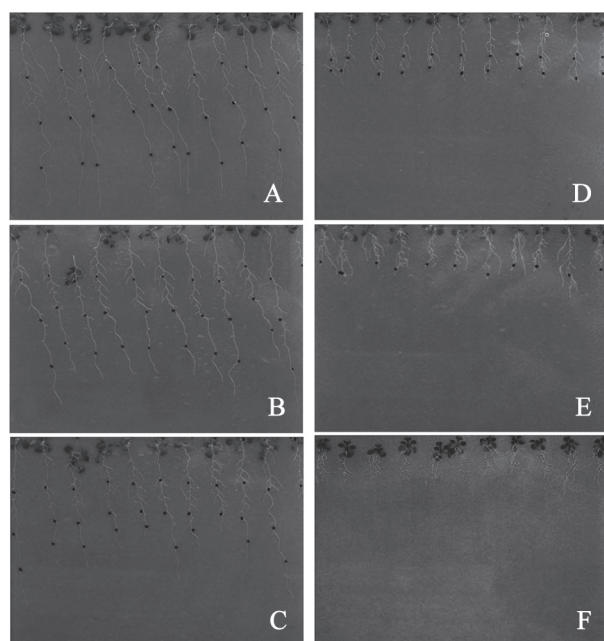


图3 拟南芥幼苗在不同浓度D-Arg处理8 d后的根系生长情况

Fig.3 Root development of *A. thaliana* seedlings with varying concentrations D-Arg 8-day treatments

A-F: 依次为0、0.2、0.4、0.6、0.8和1.0 mmol·L<sup>-1</sup>浓度的D-Arg处理。

4-A)。不同浓度D-Arg处理下拟南芥幼苗的主根生长速率曲线如图4-B所示。0.6与0.8 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg处理下的主根生长速率曲线趋势较接近, 0.2 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg与对照的较接近, 而0.4 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg处理的则介于二者之间(图4-B)。以上结果表明外源D-Arg处理影响拟南芥幼苗的主根生长发育, 而且随着添加D-Arg浓度的增加, 对主根生长的抑制作用越大; 当外源D-Arg浓度超过0.4 mmol·L<sup>-1</sup>时, 拟南芥幼苗表现敏感, 在处理2 d即出现主根生长减缓, 4 d以后主根几乎停止生长。

## 3 外源D-Arg对拟南芥幼苗主根根尖分生区的影响

将不同浓度D-Arg处理拟南芥幼苗的主根根尖, 采用整体封埋法观察根尖结构如图5-A所示。处理5 d的幼苗, 随着外源D-Arg浓度的升高, 主根根尖分生区的长度逐渐减小(图5-A、B)。0.2、0.4 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg处理与对照组相比根尖结构比较接近, 根冠区、分生区以及伸长区细胞结构清晰, 根尖分区明显; 0.6 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg处理主根根尖分生区细胞数急剧减少, 但表皮和皮层细胞形态仍然比较正常; 0.8 mmol·L<sup>-1</sup> D-Arg处理的根尖结

构紊乱,分生区及伸长区的表皮、皮层细胞均表现出形态不规则、排列不整齐且细胞异常膨大的现象(图5-A)。D-Arg处理浓度在 $0.4 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 及其以上时,与对照组相比,主根根尖分生区长度呈现

极显著差异(图5-B)。外源不同浓度D-Arg的处理都导致拟南芥幼苗主根根尖分生区的细胞数目与对照组相比极显著减少(图5-C)。随着D-Arg处理浓度的升高,拟南芥幼苗主根根尖分生区长度逐

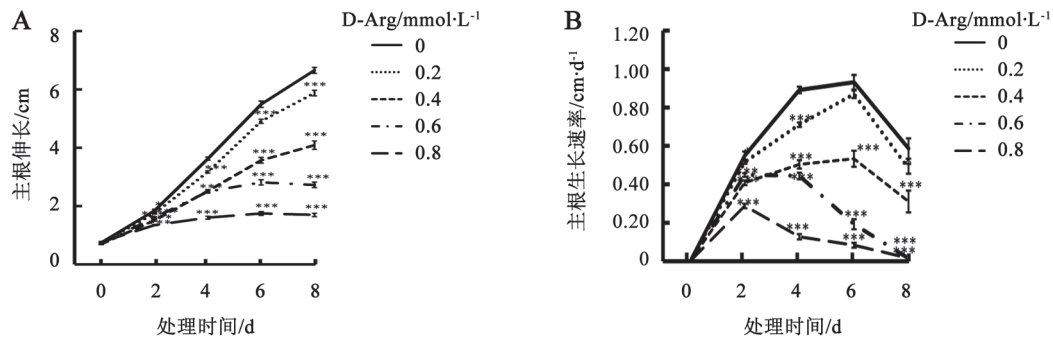


图4 不同浓度D-Arg处理对拟南芥幼苗主根生长的影响

Fig.4 Effects of D-Arg treatments with varying concentration on main root growth of *A. thaliana* seedlings

A: 不同时间,主根伸长长度; B: 主根生长速率曲线( $n \geq 30$ , \*代表 $0.01 < P \leq 0.05$ , \*\*\*代表 $P \leq 0.001$ )。

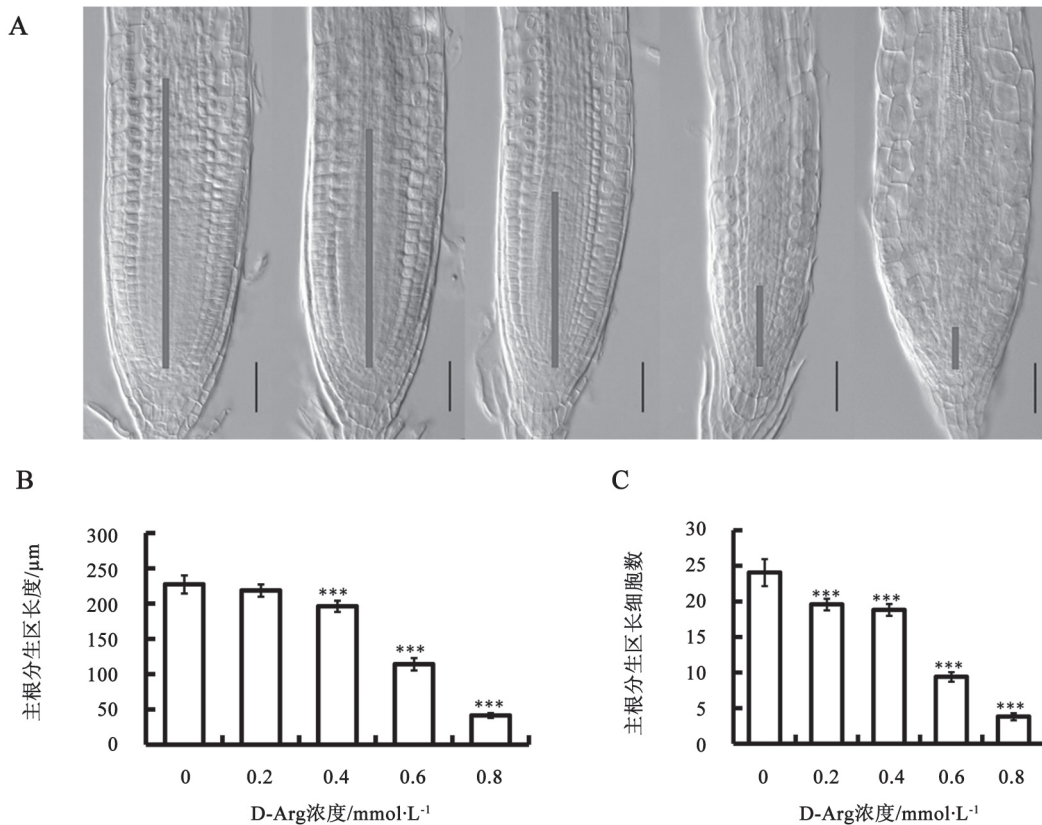


图5 不同浓度D-Arg处理拟南芥幼苗5 d对主根根尖分生区的影响(标尺=50  $\mu\text{m}$ )

Fig.5 Effects of D-Arg 5-day treatments with varying concentrations on meristem zones

of *A. thaliana* seedling main root tips (scale bar=50  $\mu\text{m}$ )

A: 0、0.2、0.4、0.6和0.8  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  D-Arg浓度依次处理后的主根根尖分生区结构(竖线示意分生区长度,标尺=50  $\mu\text{m}$ ); B: 主根根尖分生区长度; C: 主根根尖分生区细胞数目( $n \geq 15$ , \*\*\*代表 $P \leq 0.001$ )。

渐变短(图5-B), 分生区细胞数目也逐渐减少(图5-C)。

## 讨 论

已有实验表明外源D-Arg可以抑制植物根的生长(Wang和Kao 2006; Ortega-Amaro等2012), 但对其机理还知之甚少。本实验采用不同浓度D-Arg处理拟南芥幼苗根系, 分析其对拟南芥根系生长的作用, 并进一步研究其对主根根尖结构及分生区细胞的影响。研究发现多胺生物合成抑制剂D-Arg能够减少拟南芥主根分生区的细胞数目, 进而影响根系的生长和发育。

本实验结果表明随着D-Arg浓度的增加, 其对主根伸长的抑制作用越明显。Ortega-Amaro等(2012)采用 $2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  D-Arg处理拟南芥幼苗, 其主根伸长也受到严重抑制。关于外源D-Arg处理水稻幼苗的报道中, 也出现了根长变短的现象(Wang和Kao 2006)。这些与我们的研究结果类似。还发现D-Arg可以增加拟南芥幼苗侧根数目但侧根的伸长似乎受到抑制。采用另外一种多胺合成抑制剂DMFO ( $1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ )处理烟草的根, 也出现侧根数目增加和侧根长度减短的现象(Ben-Hayyim等1994)。通过EMS诱变获得*AtADC*基因缺失突变体*spe1-1*和*spe2-1*, 研究发现它们侧根数目也较多(Watson等1998)。

除此以外, 我们还发现随着D-Arg浓度的升高, 根尖分生区的细胞数目逐渐减少。最近的研究报道, 拟南芥突变体植株体内精氨酸含量的急剧下降引起主根根尖分生区缩短, 从而其主根生长受到严重抑制(Frémont等2013)。因此, 我们推测外源D-Arg抑制拟南芥幼苗主根伸长生长, 可能是由于分生区的细胞数减少, 导致伸长区和成熟区的细胞数随之减少, 以致主根的伸长长度逐渐下降。

已知D-Arg是腐胺合成的关键酶精氨酸脱羧酶ADC的竞争性抑制剂, 它能抑制Put的生成, 进而抑制Spd和Spm的合成(Tiburcio等1987)。关于外源D-Arg能显著降低植株体内多胺含量, 并使植株生长受到抑制的研究较多。如Hummel等(2002)采用 $2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  D-Arg外源处理拟南芥幼苗, 根中内源Put含量显著降低, 添加 $0.5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  Put合成前

体胍基丁胺, 这种现象会明显减弱。也有研究发现, 在渗透胁迫下外源D-Arg明显抑制水稻幼苗根系中Put、Spd和Spm含量的升高(周小梅等2010); 发现在低温胁迫下, 外源添加D-Arg使水稻幼苗内源的多胺含量显著降低(Akiyama和Jin 2007)。并有较多研究表明, 植物体内Put含量的变化直接影响植物细胞分裂活动(K-Sawhney和Applewhite 1993; Liu和Moriguchi 2007; Wang等2011)。如将超表达柑橘合成Put的关键酶基因转入拟南芥, 使其内源Put含量升高, 其主根的分生区长度和数目都显著增加(Wang等2011)。上述研究暗示: 外源施加D-Arg能够降低植物体内Put含量, 而内源Put含量的降低则导致植物细胞分裂活动的减弱。同时我们的研究发现, 外源D-Arg能够减少拟南芥幼苗主根根尖分生区的细胞数目。由此推测, 可能是因为D-Arg与ADC活性中心结合后, 使ADC活力下降, 抑制了Put合成, 引起植株内源Put含量降低, 而内源Put含量的降低又引起分生区细胞分裂活动的减弱, 继而导致植物根系分生区的细胞数目减少, 最终表现出抑制主根伸长生长。

综上所述, 与外源腐胺促进拟南芥幼苗根系生长相对应, 多胺生物合成抑制剂D-Arg抑制拟南芥根系的生长发育, 且随着处理浓度的升高, 其抑制程度越严重。而且这种抑制作用主要是通过影响主根根尖分生区的细胞分裂, 使分生区细胞数目减少, 从而分生区和伸长区长度减小, 导致拟南芥主根伸长生长受到抑制。

## 参考文献

- 周小梅, 赵运林, 张擎, 周朴华, 李小湘(2010). 渗透胁迫下外源多胺对水稻幼苗多胺及多胺氧化酶的影响. 中国农学通报, 26 (21): 156-159
- Akiyama T, Jin S (2007). Molecular cloning and characterization of an arginine decarboxylase gene up-regulated by chilling stress in rice seedlings. J Plant Physiol, 164 (5): 645-654
- Ben-Hayyim G, Damon JP, Martin-Tanguy J, Tepfer D (1994). Changing root system architecture through inhibition of putrescine and feruloyl putrescine accumulation. FEBS Lett, 342 (2): 145-148
- Frémont N, Riefler M, Stolz A, Schmölling T (2013). The *Arabidopsis* TUMOR PRONE5 gene encodes an acetylornithine aminotransferase required for arginine biosynthesis and root meristem maintenance in blue light. Plant Physiol, 161 (3): 1127-1140
- Fuell C, Elliott KA, Hanfrey CC, Franceschetti M, Michael AJ (2010). Polyamine biosynthetic diversity in plants and algae. Plant Physiol Biochem, 48 (7): 513-520

- Gurung S, Cohen MF, Fukuto J, Yamasaki H (2012). Polyamine-induced rapid root abscission in *Azolla pinnata*. *J Amino Acids*, 2012: 493209
- Hanfrey C, Sommer S, Mayer MJ, Burtin D, Michael AJ (2001). *Arabidopsis* polyamine biosynthesis: absence of ornithine decarboxylase and the mechanism of arginine decarboxylase activity. *Plant J*, 27 (6): 551~560
- Hummel I, Couée I, El Amrani A, Martin TJ, Hennion F (2002). Involvement of polyamines in root development at low temperature in the subantarctic cruciferous species *Pringlea antiscorbutica*. *J Exp Bot*, 53 (373): 1463~1473
- K-Sawhney R, Applewhite PB (1993). Endogenous protein-bound polyamines: correlation with regions of cell division in tobacco leaves, internodes and ovaries. *Plant Growth Regul*, 12 (3): 223~227
- Kusano T, Berberich T, Tateda C, Takahashi Y (2008). Polyamines: essential factors for growth and survival. *Planta*, 228 (3): 367~381
- Kusano T, Yamaguchi K, Berberich T, Takahashi Y (2007). Advances in polyamine research in 2007. *J Plant Res*, 120 (3): 345~350
- Liu JH, Moriguchi T (2007). Changes in free polyamine titers and expression of polyamine biosynthetic genes during growth of peach *in vitro* callus. *Plant Cell Rep*, 26 (2): 125~131
- Lynch J (1995). Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol*, 109 (1): 7~13
- Ortega-Amaro MA, Rodríguez-Kessler M, Becerra-Flora A, Jiménez-Bremont JF (2012). Modulation of *Arabidopsis* CYCB1 expression patterns by polyamines and salt stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 34 (2): 461~469
- Shi HT, Chan ZL (2013). *In vivo* role of *Arabidopsis* arginase in arginine metabolism and abiotic stress response. *Plant Signal Behav*, 8 (5): e24138
- Stephanie S, Ive DS (2012). Root system architecture: insights from *Arabidopsis* and cereal crops. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 367 (1595): 1441~1452
- Tiburcio AF, Kaur-Sawhney R, Galston AW (1987). Effect of polyamine biosynthetic inhibitors on alkaloids and organogenesis in tobacco callus cultures. *Plant Cell Tissue Organ Cult*, 9: 111~120
- Tisi A, Federico R, Moreno S, Lucretti S, Moschou PN, Roubelakis-Angelakis KA, Angelini R, Cona A (2011). Perturbation of polyamine catabolism can strongly affect root development and xylem differentiation. *Plant Physiol*, 157 (1): 200~215
- Wang J, Sun PP, Chen CL, Wang Y, Fu XZ, Liu JH (2011). An arginine decarboxylase gene *PtADC* from *Poncirus trifoliata* confers abiotic stress tolerance and promotes primary root growth in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 62 (8): 2899~2914
- Wang J-W, Kao CH (2006). Aluminum-inhibited root growth of rice seedlings is mediated through putrescine accumulation. *Plant Soil*, 288 (1-2): 373~381
- Watson MB, Emory KK, Piatak RM, Malmberg RL (1998). Arginine decarboxylase (polyamine synthesis) mutants of *Arabidopsis thaliana* exhibit altered root growth. *Plant J*, 13 (2): 231~239