

植物体内特殊形态多胺与水分胁迫关系研究进展

杜红阳^{1,2}, 刘怀攀^{1,2}, 李潮海¹, 杨青华^{1*}

(1. 河南农业大学 农学院, 河南 郑州 450002; 2. 周口师范学院 生命科学系, 河南 周口 466000)

摘要: 概述了近几年国内外植物体内特殊形态多胺(游离态、非共价结合态、酸溶性共价结合态、酸不溶性共价结合态和稀有多胺)与水分胁迫的关系, 提出了今后的研究方向, 展望了多胺的应用前景。

关键词: 植物; 特殊形态多胺; 水分胁迫

中图分类号: Q945.78 **文献标识码:** B **文章编号:** 1004-3268(2007)12-0009-05

多胺(polyamines: PAs)是生物代谢过程中产生的一类具有生物活性的低分子量脂肪族含氮碱。常见多胺有腐胺(Put)、尸胺(Cad)、亚精胺(Spd)、精胺(Spm)。植物体内的多胺主要以游离态(free)、共价结合态和非共价结合态3种形态存在, 其中共价结合态又分为酸溶性共价结合态和酸不溶性共价结合态。另外, 除常见多胺外, 植物体内还存在稀有多胺。这些不同形态的多胺不仅具有调节植物生长发育、性别分化、果蔬成熟与衰老等功能^[1~4], 而且越来越多的研究证明, 它们和植物对外界环境的胁迫反应的关系非常密切^[5,9]。胁迫条件下植物细胞内不同程度地积累不同形态多胺对细胞适应环境具有重要意义。前人主要综述了游离态多胺与逆境胁迫的关系。现对植物体内结合态多胺与水分胁迫的关系做一概述。

1 游离态多胺与水分胁迫的关系

普遍认为, 植物在受到水分胁迫时, 体内游离态多胺含量上升^[7]。然而胁迫所引起的多胺的上升是一种适应性反应还是伤害性反应、上升的多胺种类和上升幅度等方面存在着分歧。一种观点认为, 水分胁迫条件下游离态 Put 上升是伤害性反应, 而 Spd 和 Spm 含量的上升能提高植物的抗逆性。如 Kurepa 等^[8]利用百草枯处理拟南芥, 对拟南芥产生了很大毒性, 检测体内的多胺发现, Put 大量上升, 而 Spd 和 Spm 并未升高, 并且外施 Spd 可以缓解百草枯的毒性, 对拟南芥起保护作用。Schiller 等^[9]通

过对大肠杆菌的多胺通道研究发现: 渗透胁迫条件下, 大肠杆菌向外分泌 Put 以维持体内低水平的 Put 才能保持正常生长。抗逆性强的植物为了解除 Put 的毒害, 一方面能通过 S-腺苷蛋氨酸脱羧酶作用使 Put 向 Spd 和 Spm 转化, 另一方面使游离态的 Put 向结合态的 Put 转化。通过这两方面的转化, 从而提高了植物体内 $\text{free}(\text{Spd} + \text{Spm})/\text{free Put}$ 的比值。Altman 等^[10]对单子叶禾谷类作物(如玉米、麦类)和 Tiburcio 等^[11]对双子叶植物(如烟草)的叶肉原生质体的渗透胁迫试验表明, 渗透胁迫下, 单子叶植物原生质体的 Put 显著增加, 而双子叶植物 Put 含量下降, 并且 Spd 和 Spm 含量上升, 导致 $\text{free}(\text{Spd} + \text{Spm})/\text{free Put}$ 比值增大。他们认为, 这是双子叶植物原生质体在渗透胁迫条件下能进行细胞分裂而再生成植株的重要原因。Van 等^[12]对马铃薯的研究发现, 受到干旱胁迫的马铃薯叶片内的 Spd 含量与马铃薯块茎的产量呈正相关, 而与 Put 无关。胡炳义等^[13]和 Liu 等^[14]分别对抗旱性不同的大豆和玉米的研究发现, 抗旱性强的大豆和玉米在渗透胁迫下都能保持较高的 $\text{free}(\text{Spd} + \text{Spm})/\text{free Put}$ 比值, 从而增强它们的抗渗透胁迫能力。在水稻上的研究也表明, 不论在任何时期, Spd 和 Spm 的相对含量与抗旱系数呈极显著正相关^[15]。

另一种观点认为, 水分胁迫条件下, 游离态 Put 的上升是适应性反应。Gu 等^[16]根据他们的研究成果提出, 可以考虑利用 $\text{free Put}/\text{free Spd}$, $\text{free Put}/\text{free Spm}$ 的比值高低作为甘蔗品种抗旱性鉴定的

收稿日期: 2007-08-20

基金项目: 国家重大科技专项基金(2004BA502A)

作者简介: 杜红阳(1981-), 女, 河南邓州人, 在读硕士研究生, 主要从事作物生理生态研究。

通讯作者: 杨青华(1966-), 男, 河南柘城人, 教授, 博士, 硕士生导师, 主要从事作物化控栽培研究。

生理参数。我国学者张木清等^[17]对甘蔗的试验也发现,甘蔗叶片受到水分胁迫时多胺合成增加,特别是 Put 增加幅度最大, free Put/free Spd 和 free Put/free Spm 的比值均提高,抗旱性强的品种升幅更明显。所以他们认为, Put 含量的累积可以减轻作物细胞的伤害,是使抗旱性提高的一个因素,而 Spd 的快速累积则加重了作物细胞的伤害,是使抗旱性降低的一个因素。由此可以看出,水分胁迫和植物体内游离态多胺变化存在复杂性和不确定性。有人认为,由于细胞长期进化所形成结构上的区域化分隔是细胞生理活动的基础保障,因此,多胺作为生理调节物质,在确定的亚细胞区域或一定的细胞器中才能执行其独特的功能^[18],所以近年来开展了亚细胞水平上多胺(尤其是结合态多胺)和水分胁迫关系的研究。

2 结合态多胺与水分胁迫的关系

2.1 非共价结合态多胺与水分胁迫的关系

所谓非共价结合态多胺,是指在生理 pH 范围内, PAs 充分质子化而带正电荷,可以与生物体内带负电荷的生物大分子如酸性蛋白质、膜磷脂和核酸等靠静电结合。多胺以这种非共价方式与生物大分子的结合,可以稳定这些生物大分子在胁迫条件下的构象和功能,从而增强植物的抗胁迫能力。

小麦方面的试验表明,在渗透胁迫下,幼苗根系核蛋白体上的非共价结合态亚精胺和非共价结合态精胺含量的上升有利于增强小麦幼苗适应渗透胁迫的能力^[19],推测 Spm 和 Spd 可能通过与 DNA 分子非共价结合,稳定 DNA 的双螺旋二级结构,阻止了酶对核酸的降解,缓解活性氧对 DNA 的氧化,从而有效降低逆境胁迫对 DNA 的伤害;对小麦幼苗根系质膜上的非共价结合态多胺研究表明,渗透胁迫诱导了小麦根系质膜上的非共价结合态亚精胺和非共价结合态精胺含量的上升和质膜 $H^+ - ATPase$ 活性的提高。统计分析表明,非共价结合态亚精胺和非共价结合态精胺的比值与 $H^+ - ATPase$ 活性呈显著正相关^[20],推测非共价结合态多胺在胁迫条件下通过提高质膜 $H^+ - ATPase$ 活性而提高幼苗的抗性;小麦幼苗根液泡膜的研究表明,液泡膜上的非共价结合态亚精胺在胁迫条件下的上升有利于维护液泡膜 $H^+ - ATPase$ 和 $H^+ - PPase$ 的稳定,统计分析表明了渗透胁迫条件下液泡膜 $H^+ - ATPase$ 和 $H^+ - PPase$ 活性都与非共价结合态亚精胺/非共价结合态腐胺的比值呈极显著正相关^[21],

推测非共价结合态多胺在胁迫条件下通过维护液泡膜 $H^+ - ATPase$ 和 $H^+ - PPase$ 的稳定而提高幼苗的抗性;小麦根线粒体的研究也表明,膜上的非共价结合态亚精胺水平在胁迫条件下的上升有利于维护线粒体内膜 $ATPase$ 水解活性的稳定,维持跨膜的质子浓度梯度,从而增强幼苗的抗性^[22]。

对玉米幼苗类囊体膜上的非共价结合态多胺研究表明,膜上非共价结合态亚精胺在胁迫条件下的上升有利于增强玉米的抗渗透胁迫能力^[23],推测渗透胁迫条件下, Spd 靠自身的多聚阳离子特性,通过与类囊体膜上的带负电的磷脂、蛋白质等非共价结合,阻止叶绿素的丧失和保持完善的类囊体结构,从而维护类囊体的光合功能。

2.2 酸溶性共价结合态多胺与水分胁迫的关系

所谓酸溶性共价结合态多胺,指脂肪族多胺与小分子羟基肉桂酸、肉桂素在酰基转移酶的催化下共价结合而形成,中间要经过肉桂酰 CoA 的活化过程,因其能溶解于酸而得名。

Bais 等^[24]认为,植物体内酸溶性结合态多胺相当于游离态多胺的临时储存库。多数研究表明,这种形态多胺与植物的发育有密切关系。Shinozaki 等^[25]和 Scaramagli 等^[26]的研究分别发现,这种形态的多胺与葡萄果实的发育、成熟和花器官的形成有关。但是也有研究表明,这种形态多胺与植物的抗性有关。Romero 等^[27]发现,酸溶性结合态多胺向游离态多胺的转化有利于提高马铃薯的抗冻性;也有大量试验表明,酸溶性结合态多胺对提高植物的抗病性有较大贡献^[28, 29]。实际上,多种环境胁迫在对植物造成伤害的同时,必然使植物的抗病力下降,所以理论上讲,这种结合态多胺也间接(也有可能直接)参与植物的非生物胁迫反应。对于这种形态的多胺与水分胁迫的关系的报道并不多。虽然有少数研究表明,这 3 种酸溶性结合态多胺与小麦的抗渗透胁迫无关^[30],但也有大量研究报告其与水分胁迫有关。Kong 等^[31]发现,渗透胁迫剂聚乙二醇(PEG)抑制愈伤组织的增生,并发现这种 PEG 的渗透抑制作用与它抑制愈伤组织的酸溶性结合态多胺合成有关。在油菜^[32]和小麦^[33]种子脱水过程中发现有大量的酸溶性结合态多胺的合成;小麦胚芽鞘^[34]和大豆幼苗叶片^[13]中 3 种酸溶性结合态多胺(Put, Spd 和 Spm)可以提高小麦胚芽鞘和大豆幼苗的抗渗能力。

酸溶性结合态多胺可以提高植物抗水分胁迫能力有以下三方面原因。第一,作为游离态多胺的临

时储存库, 这样可以根据外界环境的变化, 随时把它们转化成游离态多胺, 以供特殊组织和细胞的利用; 第二, 酸可溶性结合态 Put 的大量合成, 是植物在水分胁迫下解除过多 Put 毒害的一种途径; 第三, 水分胁迫常常会影响到植物的抗病能力, 易受到病原微生物的侵害, 酸溶性结合态多胺的大量合成渗入到细胞壁中, 可以构成抵抗病原微生物的分子屏障^[35]。

2.3 酸不溶性共价结合态多胺与水分胁迫的关系

所谓酸不溶性共价结合态多胺是指游离态多胺与生物大分子如蛋白质、糖醛酸或木质素等共价结合而成, 因其不能溶解于酸而得名。目前研究较多的是游离态多胺与细胞内蛋白质的交联, 发生在翻译后修饰过程中, 对细胞结构的稳定和酶活性的调节起重要作用, 并且有毒的游离态多胺(如 Put)结合到生物大分子上也起到解毒作用。Scaramagli 等^[26]对马铃薯的悬浮细胞采取逐渐升高 PEG 浓度的方法进行渗透胁迫, 诱导出了 PEG 适应性的细胞系和未适应性的细胞系, 进行渗透胁迫试验, 结果发现, 适应性细胞在受到渗透胁迫时, 多胺倾向于向特殊形态多胺的转化, 特别是向酸不溶性结合态多胺的转化, 而酸不溶性结合态 Put 的含量比对照高达 14 倍, 而游离态及酸溶性结合态多胺和对照无大区别。研究表明, 渗透胁迫下, 小麦^[30]、大豆^[13]和玉米^[14]幼苗叶片中的酸不溶性共价结合态多胺水平的升高有利于增强小麦、大豆和玉米幼苗的抗渗透胁迫能力。为了探讨酸不溶性共价结合态多胺的作用机理, 开展了亚细胞水平上的研究。小麦幼苗根质膜^[20]、液泡膜^[21]、线粒体膜^[22]上的酸不溶性共价结合态多胺含量的升高有利于提高或者稳定膜上 $H^+ - ATPase$ 和 $H^+ - PPase$ 等生物大分子的活性而增强幼苗的抗渗透胁迫能力。至于小麦幼苗根系核蛋白体上酸不溶性共价结合态多胺含量的上升, 推测多胺可能与核蛋白体上的组蛋白以共价键结合, 可以防止渗透胁迫对组蛋白的伤害, 维护核小体组蛋白的构象和功能的稳定, 从而增强幼苗的抗性。玉米幼苗类囊体膜上的酸不溶性共价结合态多胺也与幼苗的抗渗透胁迫能力有关^[23]。

3 稀有多胺与水分胁迫的关系

稀有多胺是指在自然状态下植物体内含量稀少的多胺, 如高精胺(Hspm)、高亚精胺(Hspd)、降精胺(Nspm)、降亚精胺(Nspd)等。有关稀有多胺的报道甚少, 当植物遭受极端环境胁迫时, 游离多胺往

往可以转化成稀有多胺。催化该途径的酶为 Schiff 基还原酶/脱羧酶、Hspd 合成酶、PAPT(腐胺氨丙基转移酶)等。Ohno-Iwashitay 等^[36]发现, 一种嗜热细菌在高温下蛋白质的合成过程中, 稀有多胺参与核糖体三聚体的活化(核糖体亚基-mRNA-IF1), 同时还影响多肽链延伸速度。有研究表明, PEG-6000 的渗透胁迫也诱导了稀有多胺的合成^[37, 38]。

4 展望

目前, 虽然关于水分胁迫和植物体内多胺关系的研究取得了一定的进展, 仍有许多问题尚待探讨。第一, 开展多胺的亚细胞功能定位的研究。如前所述, 不同种类、不同形态的多胺的功能发挥和它在各个细胞器中的定位是密不可分的, 所以很有必要开展在亚细胞水平上的多胺代谢关键酶(如精氨酸脱羧酶、鸟氨酸脱羧酶、S-腺苷蛋氨酸脱羧酶和转谷酰胺酶等)的研究, 以及多胺在不同器官组织及细胞之间特别是在各个细胞内的运输分配的研究等。第二, 虽然在水分胁迫条件下, 多胺对信号传导系统的研究已出现端倪^[38, 39], 但还存在许多尚待解决的问题。第三, 水分胁迫条件下, 影响多胺代谢关键酶的基因定位、克隆与表达也是未来植物生理与分子生物学领域的重要课题之一^[40]。归根结底, 研究的目的是为了应用, 所以如何应用外施多胺的方法和从耐旱型品种内转出多胺代谢相关的一系列耐旱基因到干旱敏感的植物体内, 从而提高有用植物的耐旱性, 造福人类, 这将是我们的主题。

参考文献:

- [1] Luo H, Zheng Z, Lin S, *et al.* Changes in endogenous hormones and polyamine during sexual differentiation of lychee flower[J]. *Acta Hort*, 2005, 665: 203—208.
- [2] Marlean Z, Jacek K, Jan K. Participation of polyamines in the flowering of the short-day plant *Pharbitis nil* [J]. *Plant Growth Regul*, 2006, 50 (23): 149—158.
- [3] 潘永贵, 仇厚援, 安广杰. 采后香蕉果实中多胺含量的变化[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2002, 28(2): 96—98.
- [4] Xu C, Jin Z, Yang S. Polyamines induced by heat treatment before cold storage reduce mealiness and decay in peach fruit [J]. *J Hort Sci Biotech*, 2005, 80 (5): 557—560.
- [5] Sairam R K, Tyagi A. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants [J]. *Curr Sci*

2004, 86: 407—421.

- [6] 师晨娟, 刘勇, 荆涛. 植物激素抗逆性研究进展[J]. 世界林业研究, 2006, 19(5): 21—26.
- [7] 关军锋, 刘海龙, 李广敏. 干旱胁迫下小麦幼根、叶多胺含量和多胺氧化酶活性的变化[J]. 植物生态学, 2003, 27(5): 656—660.
- [8] Kurepa J, Smalle J, Montagu M V, *et al.* Polyamine and paraquat toxicity in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Cell Physiol, 1998, 39: 987—992.
- [9] Schiller D, Kruse D, Kneifel H, *et al.* Polyamine transport and role of pot E in response to osmotic stress in *Escherichia coli* [J]. J Bact, 2000, 182: 6247—6249.
- [10] Altman A. Retardation of radish leaf senescence by polyamine [J]. Physiol Plant, 1982, 54: 189—197.
- [11] Tiburcio A F, Masdue M A, Dumortier F M, *et al.* Polyamine metabolism and osmotic stress. I. Relation to protoplast viability [J]. Plant Physiol, 1986, 75: 102—109.
- [12] Van D M A, De R J A, Van D M T, *et al.* Changes in free proline concentrations and polyamine levels in potato leaves during drought stress [J]. South African J Sci, 1998, 94: 347—350.
- [13] 胡炳义, 牛明功, 王启明, 等. 渗透胁迫与大豆幼苗叶片多胺含量的关系[J]. 植物营养与肥料学报, 2006, 12(6): 881—886.
- [14] Liu H P, Ji X E, Shi L G, *et al.* Effect of osmotic stress on the contents of different form polyamines in leaves of maize seedlings [J]. Acta Agronomica Sinica, 2006, 32 (10): 1430—1436.
- [15] 杨建昌, 张亚洁, 张建华, 等. 水分胁迫下水稻剑叶中多胺含量的变化及其与抗旱性的关系[J]. 作物学报, 2004, 30(11): 1069—1075.
- [16] Gu Y M G, Vigh L, Queiroz Q. Changes in polyamine and precursor content during drought induced adaptive morphogenesis in rape [J]. Francaised Actralite Botanique, 1984, 131: 99—106.
- [17] 张木清, 陈如凯, 余松烈. 水分胁迫下叶片多胺代谢变化及其同抗旱性的关系[J]. 植物生理学报, 1994, 22 (2): 327—332.
- [18] Kumer A, Altabella T, Taylor M A, *et al.* Recent advances in polyamine research [J]. Trends Plant Sci, 1997, 2: 124—130.
- [19] Liu H P, Ji X E, Yu B J, *et al.* Relationship between osmotic stress and polyamines conjugated to the deoxyribonucleic acid-protein in wheat seedling roots [J]. Science in China Series C—Life Science, 2006, 49 (1): 1—6.
- [20] Liu H P, Yu B J, Zhang W H, *et al.* Effect of osmotic stress on the activity of H^+ —ATPase and the levels of covalently and noncovalently conjugated polyamines in plasma membrane from wheat seedling roots [J]. Plant Sci, 2005, 168 (6): 1599—1607.
- [21] Liu H P, Liu Y L, Yu B J. Polyamines conjugated to tonoplast vesicles from wheat seedling roots enhanced osmotic stress tolerance via maintenance of the H^+ —ATPase and H^+ —PPase Activities [J]. J Plant Growth Regul, 2004, 23 (2): 156—165.
- [22] Liu H P, Liu J, Zhang Y Y, *et al.* Relationship between ATPase activity and conjugated polyamines in mitochondrial membrane from wheat seedling roots under osmotic stress [J]. J Environ Sci, 2004, 16 (5): 712—716.
- [23] 刘怀攀, 胡炳义, 刘天学, 等. 渗透胁迫对玉米幼苗类囊体膜上结合态多胺含量的影响[J]. 华北农学报, 2007, 22(2): 86—89.
- [24] Bais H P, Sudha G S, Rarishankar G A. Putrescine and silver nitrate influences shoot multiplication, in vitro flowering and endogenous titers of polyamines in *Cichorium intybus* L. cv. lucknow local [J]. Plant Growth Regul, 2000, 19: 238—248.
- [25] Shinozaki S, Ogata T, Horiuchi S. Endogenous polyamines in the pericarp and seed of the grape berry during development and ripening [J]. Sci Hort, 2000, 83: 33—41.
- [26] Scaramagli S, Biondi S, Leone A, *et al.* Acclimation to low—water potential in potato cell suspension cultures leads to changes in putrescine metabolism [J]. Plant Physiol Biochem, 2000, 38: 345—351.
- [27] Romero H M, Norato R J, Posada C. Changes in polyamine content are related to low temperature resistance in potato plants [J]. Acta Biol Colomb, 1999, 4: 27—47.
- [28] Cvikrova M, Mala J, Hrubcova M, *et al.* Effect of inhibition of biosynthesis of phenylproanoids on sessile oak somatic embryogenesis [J]. Plant Physiol Biochem, 2003, 41: 251—259.
- [29] Musetti R, Scaramagli S, Vighi C, *et al.* The involvement of polyamines in phytoplasma-infected periwinkle (*Catharanthus roseus* L.) plants [J]. Plant Biosyst, 1999, 133: 37—45.
- [30] Liu H P, Dong B H, Zhang Y Y, *et al.* Relationship between osmotic stress and the levels of free, conjugated and bound polyamines in leaves of wheat seedlings [J]. Plant Sci, 2004, 139 (5): 1261—1267.

固态发酵技术在酶生产中的应用研究进展

徐桂转¹, 马俊军², 张百良^{1*}

(1. 河南农业大学 农业部可再生能源重点实验室, 河南 郑州 450002; 2. 河南省产品质量监督检验院, 河南 郑州 450004)

摘要: 能源危机和环境问题的日益突出促进了固态发酵技术的发展。相对于液体深层发酵, 固态发酵在酶的生产中具有独特的优势。文中综述了固态发酵近年来在酶生产中的应用研究进展、固态发酵产酶存在的问题和发展前景。

关键词: 固态发酵; 液态发酵; 酶

中图分类号: Q946.5 **文献标识码:** B **文章编号:** 1004—3268(2007)12—0013—04

固态发酵(solid state fermentation, SSF)是指利用不溶性原料作为固体支持物和营养物质, 体系无自由流动液体, 在其上进行的任何发酵过程^[1]。SSF 历史悠久, 应用广泛, 是人类利用微生物生产产品历史最悠久的技术之一。但由于现代发酵工业对大规模、集约化生产的要求, 在过去的很长一段时间内, 有关它的应用研究基本停滞不前。自 20 世纪 90 年代以来, 随着能源危机和环境问题的日益严重, 人们开始重新审视 SSF 的优点, 并不断在原料、

工艺和设备等方面进行大量深入的研究, 使 SSF 在酶制剂、食品、医药、饲料、燃料、农药、生物转化、生物冶金和生物修复等诸多领域取得了长足的进展^[2]。

酶作为具有催化活性的生物制品, 具有十分广泛的应用领域, 对它的需求也不断地增加。目前, 大多数酶的生产通常采用液体深层发酵(submerged fermentation, SmF)技术, 这使得酶的生产成本偏高, 在一些领域中使用, 经济性较差。所以, 人们不

收稿日期: 2007—07—12

基金项目: 河南省教育厅自然科学研究计划资助项目(200510459056)

作者简介: 徐桂转(1972—), 女, 山西侯马人, 副教授, 博士, 主要从事可再生能源转换及利用技术的研究。

通讯作者: 张百良(1941—), 男, 河南汤阴人, 教授, 博士生导师, 主要从事可再生能源方面的研究。

- [31] Kong L, Attree S M, Fowke L C. Effects of polyethylene glycol and methylglyoxal bis (guanyldiazotane) on endogenous polyamine levels and osmotic embryo maturation in white spruce [J]. *Plant Sci*, 1998, 133: 211—220.
- [32] Puga-Hermida M I, Gallardo M, Matilla A J. The zygotic embryogenesis and ripening of *Brassica rapa* seeds provokes important alterations in the levels of free and conjugated abscisic acid and polyamines [J]. *Physiol Plant*, 2003, 117: 279—288.
- [33] 牛明功, 胡炳义, 刘怀攀, 等. 小麦种子脱水过程中多胺水平的变化[J]. *种子*, 2006, 25(11): 61—63.
- [34] Liu H P, Zhu Z X, Liu T X, *et al.* Effects of osmotic stress on the kinds forms and levels of polyamines in wheat coleoptiles [J]. *J Plant Physiol Mol Bio*, 2006, 32 (3): 293—299.
- [35] Hohelfeld H, Schurmum W. Partial purification and characterization of hydroxycinnamoyl coenzyme A [J]. *Plant Physiol*, 1995, 107: 545—560.
- [36] Ohno-Iwashitay O T, Irahori K. Effect of uncommon polyamines on protein catabolism [J]. *Arch Biochem Biophys*, 1975, 171: 490—499.
- [37] Suman B, James R. Putrescine-aminopropyltransferase is responsible for biosynthesis of spermidine, spermine and multiple uncommon polyamines in osmotic stress-tolerant alfalfa [J]. *Plant Physiol*, 1997, 114: 445—454.
- [38] Liu K, Fu H H, Bei Q X, *et al.* Inward potassium channel in guard cells as a target for polyamine regulation of stomatal movements [J]. *Plant Physiol*, 2000, 124 (3): 1315—1325.
- [39] Waie B, Rajam M V. Effect of increased polyamine biosynthesis on stress responses in transgenic tobacco by introduction of human S-adenosylmethionine gene [J]. *Plant Sci*, 2003, 164: 727—734.
- [40] Tang W, Newton R J, Li C, *et al.* Enhanced stress tolerance in transgenic pine expressing the pepper CaPF1 gene is associated with the polyamine biosynthesis [J]. *Plant Cell Reports*, 2007, 26(1): 115—124.