

综 述 Reviews

植物多胺的代谢与生理研究进展

张灵^{1,2}, 陶亚军^{1,3}, 方琳^{1,2}, 范方军^{1,3}, 李文奇^{1,3}, 王芳权^{1,3}, 许扬^{1,3}, 陈智慧^{1,3}, 蒋彦婕^{1,3}, 杨杰^{1,3}, 王军^{1,3,*}

¹江苏省农业科学院粮食作物研究所/国家水稻改良中心南京分中心/江苏省优质水稻工程技术研究中心, 南京210014

²扬州大学生物科学与技术学院, 江苏扬州225009

³扬州大学/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏扬州225009

摘要: 多胺是一类广泛存在于生物体内的小分子含氮碱, 参与了植物生长发育的整个过程, 并与抗逆性密切相关。目前, 植物中的多胺合成代谢途径已基本揭示, 多个代谢途径中编码相关酶的基因也已克隆。本文综述了植物多胺代谢途径的异同点及演化过程, 重点阐述了多胺的生理功能、多胺与激素的关系以及多胺在抗性中的作用, 希望给未来的生物合成和基因组育种提供帮助。

关键词: 植物; 多胺; 代谢途径; 生理功能

1 多胺的代谢

多胺主要包括腐胺、亚精胺和精胺这三种。在细菌和真核生物中, 多胺无论是在组成还是在含量上都存在丰富的多样性。例如, 大肠杆菌(*Escherichia coli*)存在较高浓度的内源腐胺, 但是在真核生物中, 亚精胺和精胺浓度较高(Shah和Swlatlo 2008; Valdés-Santiago和Ruiz-Herrera 2014)。因此, 多胺的代谢在生物体内存在遗传多样性。

1.1 多胺的合成代谢

根据其化学结构, 多胺又可以分为二元胺、三元胺和四元胺。自然界中常见的二元胺包括1,3-丙二胺(1,3-diaminopropane)、腐胺(putrescine)和戊二胺(cadaverine), 其中腐胺分布最广。腐胺的初始前体为鸟氨酸或精氨酸, 两个前体分别经鸟氨酸脱羧酶(ornithine decarboxylase, ODC, EC4.1.1.17)和精氨酸脱羧酶(arginine decarboxylase, ADC, EC4.1.1.19)脱羧后生成鲱精胺, 然后继续脱去一分子NH₃变成N-氨甲酰腐胺, 最终生成成熟的腐胺。在生物体内往往没有ODC基因(Carrillo等1999; Hanfrey等2001), 因此由精氨酸脱羧酶催化精氨酸生成腐胺的代谢途径最为常见(Burrell等2010)。精氨酸脱羧酶经过长期的进化过程, 其蛋白质结构通常可以分为4种类型: N端含有响应调节结合域(response

regulator receivedomain, REC)结构域的天冬氨酸转氨酶、不含有REC的天冬氨酸转氨酶、 β/α 折叠原始型以及含有四螺旋插入的 β/α 折叠型, 拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) ADC为最后一种类型(Deng等2010)。

常见的三元胺为亚精胺。亚精胺合成酶可以将一分子氨丙基转移至腐胺生成亚精胺, 该途径存在于所有的原核和真核生物中(Tabor等1958)。氨丙基是由甲硫氨酸经甲硫氨酸脱羧酶脱羧而来, 在真核生物中, 甲硫氨酸脱羧酶的活性受到严格的调控。因此, 细胞内脱羧的甲硫氨酸的含量通常很低, 仅为甲硫氨酸的1%~2% (Hibasami等1980)。通过对亚精胺合成酶(spermidine synthase, SPDS)的氨基酸序列和结构分析表明, 亚精胺合成酶可能从甲硫氨酸脱羧酶进化而来, 因为在很多细菌中, 编码甲硫氨酸脱羧酶和亚精胺合成酶的基因(*speD*和*speE*)通常位于同一个操纵元, 且*speD*位于*speE*的上游, 两者也可以以融合蛋白的方式同时出现(Green等2011)。

收稿 2019-11-18 修定 2020-07-23

资助 国家重点研发计划(2017YFD0100400-3)、江苏省农业科技自主创新资金项目[CX(18)2022]和江苏省重点研发计划(BE2019377)。

* 通讯作者(wangjunjaas@aliyun.com)。

精胺和热精胺是典型的四胺, 其中精胺最为常见, 普遍存在于动物、酵母和开花植物中(Pegg和Michael 2010)。精胺合成酶(spermine synthase, SPMS)将氨丙基转移至亚精胺生成精胺。1995年, 在人体中鉴定出第一个精胺合成酶(Korhonen等1995), 随后在酵母和植物中鉴定了多个精胺合成酶(Hanzawa等1997; Hamasaki-Katagiri等1998; Tao等2018)。诸多研究结果表明, 精胺合成酶对于维持植物正常的生长发育具有重要意义。

1.2 多胺的分解代谢

除了合成代谢外, 多胺还可以通过氧化以及乙酰化的方式维持胞内浓度及细胞活性。其中, 经多胺氧化酶(polyamine oxidase, PAO)途径分解多胺是最常见方式之一。多胺氧化酶根据其辅酶因子, 又可以分为两类, 一类是以黄素腺嘌呤二核苷酸为辅助因子的多胺氧化酶, 包括乙酰化多胺氧化酶和精胺氧化酶。大部分PAOs以多胺为底物, 催化生成更小分子多胺, 以及一分子氨基醛和 H_2O_2 。另一类是依赖 Cu^{2+} 、以磷酸吡哆醛为辅酶的二胺氧化酶(diamine oxidase, DAO)。DAO催化腐胺生成过氧化氢、氨和4-氨基丁醛。代谢产生的氨基醛可以作为丙氨酸、 γ -氨基丁酸以及不同生物醛的合成前体(Kusano等2008)。

亚精胺和精胺的乙酰化是由亚精胺/精胺乙酰化转移酶(spermidine/spermine acetyltransferase, SSAT)催化形成(Pegg 2008)。当SSAT激活时, 可以使亚精胺和精胺乙酰化, 降低这两个分子的正电荷, 从而抑制它们与其它分子的互作(Seiler 1987)。这些乙酰化的多胺随后被排除细胞外或者通过氧化的方式, 细胞通过这些循环从而迅速调节细胞内亚精胺和精胺的浓度。

1.3 多胺的转运

几乎在所有的模式生物中都存在多胺的转运。通常, 多胺的吸收能力多是受细胞需求能力的影响, 高度分化的细胞通常伴随着高效的外源多胺吸收和胞内从头合成。在细菌和单细胞真核生物中, 多胺的跨膜转运系统已经研究得较为清楚。大肠杆菌主要通过2种类型的ABC转运蛋白

(PotABCD和PotFGHI)进行多胺的转运(Kashiwagi等1993; Igarashi等2001)。这些转运蛋白在强酸胁迫下诱导表达。有研究表明, 在大肠杆菌中一个亚精胺转运蛋白MdtJI对于维持细胞多胺稳态起着至关重要的作用, 它可以通过排出亚精胺来缓解SSAT敲除株系造成的高浓度亚精胺产生的毒害(Higashi等2008)。

酵母作为单细胞真核生物的模式生物, 至少含有10个多胺跨膜蛋白, 其中Dur3、Sam3、Agp2和Gap1参与多胺的吸收(Uemura等2005, 2007), Dur3和Sam3还主要负责将多胺由胞内转运至胞外(Uemura等2007)。除了这些跨膜蛋白, 酵母还有4个转运蛋白(Top1~4), Top1和Top4主要负责腐胺、亚精胺和精胺的转运, 而Top2和Top3只能识别精胺(Tomitori等2001)。在植物中, 关于多胺转运蛋白介导以及多胺代谢相关基因调控多胺转运的机制尚不清楚。拟南芥的多胺转运蛋白属于LAT型(L-type amino acid transporter), 这些蛋白间相似性较高, 且多位于细胞膜、高尔基体和内质网上(Fujita和Shinozaki 2014)。

2 多胺与植物激素的关系

多胺和植物激素都是植物自身代谢产生的微量有机分子, 在调控生长、发育、衰老和抗逆等方面发挥重要作用。多胺常被认为是植物生长调节物质或植物激素的第二信使(Liu等2004; Alcázar等2006a)。因此, 多胺和植物激素间存在着密切的关系(图1)。

Alcázar等(2006b)利用拟南芥脱落酸(abscisic acid, ABA)合成突变体(*aba2-3*)和信号突变体(*abi1-1*)为材料, 分析了它们与野生型在干旱条件下各基因的表达量变化情况。其中, 多胺合成代谢中的相关基因ADC2、SPDS1和SPMS在不同处理间表达量变化最明显。结合内源多胺含量的数据调查, 结果表明, 拟南芥在干旱条件下, ABA可能通过转录水平和代谢影响多胺的合成。腐胺的积累可以调控ABA合成途径中关键基因NCED的表达(Alet等2011; Espasandin等2014), 在*adc1*和*adc2*双突变

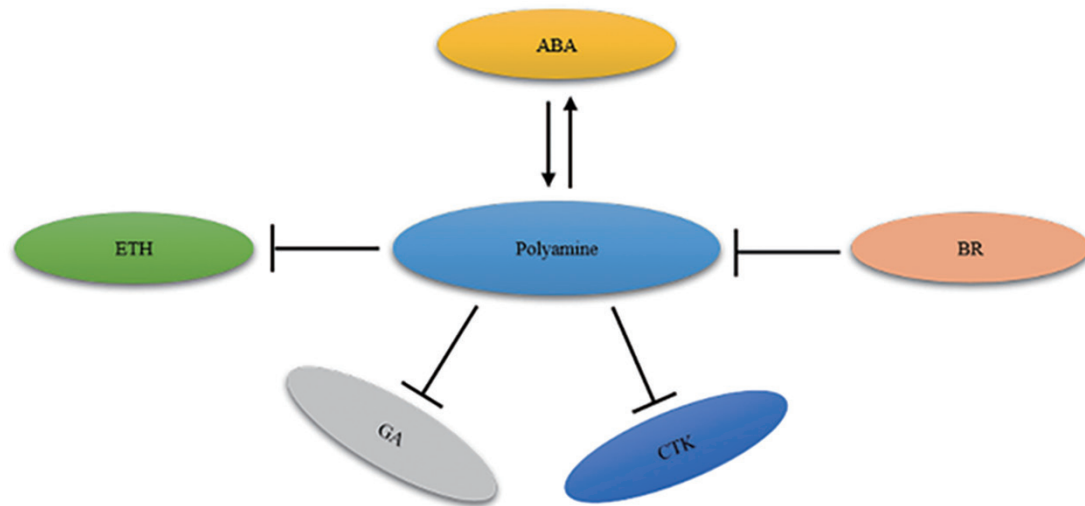


图1 多胺与植物激素之间的关系

Fig.1 Relationships between polyamine and phytohormones.

ABA: 脱落酸; ETH: 乙烯; BR: 油菜素内酯; GA: 赤霉素; CTK: 细胞分裂素。本图引自Pál等(2015)文献。

体中, *NCED3*以及ABA调控相关基因的表达都受到了抑制(Cuevas等2009)。

S-腺苷甲硫氨酸(*S*-adenosylmethionine, SAM)是多胺和乙烯合成途径中的共同前体, 因此细胞内多胺和乙烯可能存在多种互作关系(Bitrián等2012)。Nambeesan等(2012)在番茄(*Solanum lycopersicum*)中过表达酵母亚精胺合成基因 γ *SpdSyn*, 转基因株系与野生型相比, 积累了更多的亚精胺, 但是乙烯合成和信号途径的相关基因受到了显著抑制, 导致转基因对灰霉菌(*Botrytis cinerea*)更加敏感。Tao等(2018)克隆了水稻中编码精胺合成酶的基因*OsSPMS1*, 发现该基因的表达量高低不仅影响了内源多胺的含量, 还影响了乙烯的合成, 最终导致粒形和萌发的差异。还有研究表明, 在拟南芥中多胺氧化酶基因*AtPAO2*和*AtAPO4*的高表达可以诱导乙烯在保卫细胞中产生更多的 H_2O_2 (Hou等2013)。

在拟南芥中过表达*ADC2*会导致赤霉素(gibberellin) GA_1 、 GA_4 和 GA_9 含量的降低, 同时降低*AtGA20ox1*、*AtGA3ox1*和*AtGA3ox3*的表达量, 导致植株矮化以及晚花, 表明腐胺的积累可能会抑制GA的合成(Alcázar等2005)。拟南芥*SAMDC4*

缺失突变体表现为对外源生长素处理不敏感和细胞分裂素处理超敏感, 表明多胺可能与生长素以及细胞分裂素的感知和信号传递有关(Cui等2010)。用油菜素处理萝卜(*Raphanus sativus*), 会影响内源多胺的水平, 同时缓解铜胁迫(Choudhary等2012)。

3 多胺的生理功能

随着测序和转基因技术的发展, 我们可以对多胺突变体进行功能鉴定, 并克隆了一批多胺合成和代谢相关基因, 在植物生长、发育和抗逆等方面发挥了重要功能。表1例举了部分植物中克隆的多胺代谢途径中的相关基因和功能。

3.1 多胺与植物生长发育

在生理pH下, 多胺以阳离子形式存在, 可以影响植物体内DNA、RNA和蛋白质的生物合成, 参与植物的生长发育调控。Tao等(2018)在水稻中克隆了一个精胺合成酶基因*SPMS1*, 敲除该基因可以导致籽粒萌发加快、植株变高、籽粒变长以及产量增加。相反, 过表达该基因会造成植株矮化、籽粒萌发受到抑制。分子生物学和多组学研究表明, *SPMS1*主要是通过直接调控了内源腐胺、亚精胺

表1 部分植物中已克隆的多胺代谢相关基因
Table 1 Partial polyamine metabolism-related genes cloned in plants

基因名	植物	功能	文献
<i>ACAULIS5</i>	拟南芥	编码热精胺合成酶, 调控茎秆伸长生长, 木质部分化	Hanzawa等1997, 2000; Muniz等2008
<i>PAOs</i>	拟南芥	编码多胺氧化酶, 降低氧化酶活性, 可以通过减少细胞内活性氧浓度来提高拟南芥的耐盐性	Sagor等2016
<i>ADC2</i>	拟南芥	编码精氨酸脱羧酶, 过表达该基因可以降低GA含量, 造成植株矮化和晚花	Alcázar等2005
<i>GhACL5</i>	棉花(<i>Gossypium hirsutum</i>)	编码热精胺合成酶, 通过调控内源热精胺浓度参与调节茎的伸长和对黄萎病的防御	Mo等2015a, b
<i>GtSPDS</i> 、 <i>GtSPMS</i>	微籽龙胆(<i>Gentiana delavayi</i>)	分别编码亚精胺合成酶和精胺合成酶, 调控微籽龙胆的开花	Imamura等2015
<i>FSPD1</i>	南瓜(<i>Cucurbita moschata</i>)	编码亚精胺合成酶, 过表达该基因可以显著提高耐冷性	Kasukabe等2004
<i>OsSAMS1</i>	水稻(<i>Oryza sativa</i>)	编码甲硫氨酸合成酶, 通过调控内源多胺和乙烯的含量来调节叶片衰老和籽粒大小	Chen等2013b
<i>OsSPMS1</i>	水稻	编码精胺合成酶, 调控种子萌发和大小	Tao等2018; 陶亚军2018
<i>SaADC1</i>	马铃薯(<i>Solanum tuberosum</i>)	编码精氨酸脱羧酶, 调控马铃薯耐冷性	Kou等2018
<i>PtADC</i>	枳(<i>Poncirus trifoliata</i>)	编码精氨酸脱羧酶, 受转录因子 <i>PtNAC72</i> 调控, 参与耐旱性, 受转录因子 <i>ICE1</i> 调控, 参与耐冷性调节	Huang等2015; Wu等2016

和精胺的含量, 间接影响内源乙烯的合成, 从而调控生长发育。除了与植物激素协同作用调控萌发外, 多胺还可以介导光敏色素phyA途径影响萌发(Kim等2019)。*PIF1* (*PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR 1*)编码一类转录因子, 可以通过调控ABA和GA的含量控制籽粒的萌发, 光敏色素phyA和phyB通过调控PIF1的丰度达到控制籽粒萌发的目的(de Wit等2016)。PIF1可以抑制多胺的积累, 而红光可以促进多胺的积累。在腐烂的种子中, 高浓度多胺可以绕过PIF1对萌发的抑制, 诱导phyA介导的种子萌发过程(Kim等2019)。Yoshihiro等(2019)获得了多个T-DNA插入的拟南芥*PAO*基因突变体。其中, *AtPAO2*对亚精胺极度敏感, 无法在外源亚精胺处理下萌发。萌发后经亚精胺处理, 突变体根和茎的生长也受到了明显得抑制。以上结果表明, *AtPAO2*参与到亚精胺介导的籽粒萌发和早期形态建成过程。

Hanzawa等(2000)克隆了拟南芥中一个编码热精胺合成酶基因*ACL5* (*Arabidopsis ACAULIS5*)。该基因突变后会造成拟南芥热精胺含量降低, 茎

秆变矮; 用外源热精胺喷施后, 可以恢复突变体表型, 表明热精胺对于维持拟南芥茎秆正常发育具有重要意义(Kakehi等2008)。同样的, 玉米编码热精胺合成酶基因*GhACL5*也控制茎秆的发育(Mo等2015b)。Muniz等(2008)研究表明*ACAULIS5*主要是通过调控细胞程序性死亡来控制拟南芥木质部发育。*acl5*突变体木质部导管较小, 木质部纤维完全缺失。原位杂交结果表明*ACL5*基因在早期发育的单管细胞中特异性表达。甲硫腺苷(methylthioadenosine, MTA)是多胺合成通路的代谢产物, 可以作为硫供体参与到杨氏循环(Yang cycle)合成甲硫氨酸(Zierer等2016)。*MTI1* (*5-METHYLTHIORIBOSE-1-PHOSPHATE-ISOMERASE1*)和*DEP1* (*DEHYDRATASE-ENOLASE-PHOSPHATASE-COMPLEX1*)编码拟南芥杨氏循环中2个重要酶, 且在韧皮部特异性表达。2个基因突变后会产生严重矮化、籽粒变小和皱缩等缺陷(Zierer等2016)。经测定, *dep1*突变体中腐胺和亚精胺含量显著降低, 喷施外源亚精胺可以部分恢复*mti1*和*dep1*缺陷表型。这表明多胺代谢与杨氏循环协同调控茎秆和籽粒发

育。此外,多胺还可以参与到植物的开花、果实成熟以及衰老等生长发育过程(Nambeesan等2010; Ahmed等2017)。

3.2 多胺与籽粒灌浆和品质

已有多项研究结果表明,多胺可能参与到不同作物的籽粒灌浆过程。Fu等(2019)利用杂交稻品种‘YLY689’为材料,授粉后转移至高温条件下,分别喷施外源亚精胺和亚精胺合成抑制剂。结果表明,与喷施抑制剂相比,在喷施亚精胺后籽粒活性显著增强,粒重增加,多胺合成相关基因 *SPDSYN*、*SPMS1*、*SPMS2* 以及淀粉合成相关基因 *SSII-3*、*GBSSI* 表达量上调,且直链淀粉和总淀粉含量增加。杨建昌等(1997)研究发现水稻不同品种(组合)、不同粒位势之间多胺的含量存在明显差异。同一品种的不同粒位,精胺浓度显著低于腐胺和亚精胺浓度;同一品种不同粒位间,强势粒的亚精胺和精胺含量显著高于弱势粒内源多胺含量。亚种内和亚种间杂交稻中多胺含量高于常规粳、籼稻品种。同时,研究还对花后3 d的植株进行了外源亚精胺和精胺的喷施,供试材料的籽粒充实率和千粒重都有不同程度的提高,弱势粒的提高幅度大于强势粒。Chen等(2013a)还研究了多胺与乙烯在土壤干旱条件下影响水稻籽粒灌浆的机理,喷施外源亚精胺、精胺或乙烯合成抑制剂会显著降低水稻内源乙烯和1-氨基环丙烷-1-羧酸含量,显著提高亚精胺和精胺含量,提高灌浆速率以及粒重。Liu等(2016)研究了小麦在干旱条件下多胺与籽粒灌浆的关系,亚精胺和精胺可以缓解干旱对灌浆的影响,相反腐胺则会加重干旱胁迫的危害,可能是由于多胺能提高籽粒内部玉米素以及脱落酸含量,降低乙烯的释放速率。王志刚等(2017)研究发现玉米弱势粒的内源多胺含量与可溶性酸性蔗糖转化酶活性显著正相关,与乙烯负相关,多胺和乙烯共同影响玉米弱势粒库活性。除了上述多胺合成酶以外,多胺氧化酶活性可能也与籽粒灌浆密切相关。在籽粒灌浆过程中,二胺氧化酶的活性逐渐增加,但是多胺氧化酶在早期活性较高,然后逐渐下降,在成熟期又上升。

二胺氧化酶和多胺氧化酶催化产生的 H_2O_2 可能参与到籽粒灌浆中的过氧化酶催化反应(Asthir等2002)。

多胺除了影响籽粒灌浆以外,对稻米的加工品质和外观品质也有影响。王志琴等(2007)研究发现水稻籽粒中亚精胺和精胺浓度越高,其出糙率和精米率则越高,但是会严重影响外观品质,提高垩白度。另外喷施外源亚精胺和精胺皆可以改善稻米品质,喷施外源多胺合成抑制剂MGBG则结果相反。以上结果表明,多胺确实能够调控稻米品质,但是其作用机理还不是很明确。刘立军等(2014)分析了不同类型水稻结实期根系分泌的有机酸、多胺和稻米蒸煮品质、淀粉谱和蛋白组分之间的关系。研究结果表明,水稻根系的精胺浓度和稻米消减值和醇溶蛋白含量显著负相关;腐胺浓度与直连淀粉含量显著正相关,与胶稠度以及球蛋白含量显著负相关。因此稻米品质可能受精胺和腐胺浓度的影响。

3.3 多胺与植物的非生物胁迫

植物在整个生长发育过程中,常常受到外界环境带来的各种影响,包括生物胁迫和非生物胁迫。植物在长期的进化过程中,具备了多种应对胁迫的策略,其中很重要的一条措施就是通过醇类、糖类、氨基酸以及甜菜碱等可溶性物质保护细胞的渗透压,维持细胞内的水平衡,保持细胞膜的稳定性。在这些可溶性物质中,多胺的抗逆效果较为显著,其在植物抗旱(Nayyar等2005; Yang和Liu 2007)、抗盐(Duan等2008; Kuznetsov和Shevyakova 2010)、耐低温(Imai等2004; Cuevas等2008)以及重金属(Groppa等2003; Wang等2007; Groppa和Benavides 2008)等方面扮演着重要角色。

多胺的代谢和回复代谢过程都会在质体和过氧化物酶体产生 H_2O_2 ,其作为一种常见的信号分子,参与调节多个抗逆反应,例如通过影响离子通道调节气孔的开关,通过MAPK级联参与特定的胁迫响应(Moschou等2008)。此外,亚精胺可以通过增加NADPH氧化酶的酶活性诱导产生超氧化物阴离子(O_2^-), O_2^- 与 H_2O_2 的比值是调控基因表达的重要信

号(Andronis等2014)。多胺的氧化过程还能产生NO, NO作为细胞信号间的信号信使, 可以响应植物多个逆境胁迫。用外源多胺处理, 同样可以诱导NO的产生(Yang等2014)。在生理pH下, 带有正电荷的多胺小分子可以与带负离子的离子通道相互作用。Yamaguchi等(2006)发现拟南芥*acl5*突变体对KCl和Ca²⁺的缺失高度敏感, 由于突变体不能有效控制气孔的开关, 导致对干旱极度敏感。进一步分析表明, *ACL5*突变后导致*CAXs* (*CALCIUM EXCHANGERS*)基因高表达, 而该类基因编码拟南芥液泡Ca²⁺/H⁺逆向转运蛋白, 最终造成*acl5*突变体无法正常利用Ca²⁺。在豌豆中, Pottosin (2014)等利用无创微电极离子通量技术和常规微电极技术, 研究了多胺对豌豆根系Ca²⁺和H⁺转运和膜电位的影响。结果表明, 多胺可以激活Ca²⁺外流, 促进Ca²⁺信号转导, 调节胁迫下跨膜的多种运输过程。因此, 多胺还可以通过影响细胞Ca²⁺平衡来调节抗性。盐可以诱导烟草细胞分泌亚精胺到质外体, 然后经多胺氧化酶氧化产生大量的H₂O₂, 导致细胞程序化死亡。柑橘中一个多胺氧化酶基因*CsPAO4*对于提高植物耐盐性起到重要作用(Wang和Liu 2016)。将该基因导入烟草(*Nicotiana tabacum*)中可以显著提高盐胁迫下的种子发芽率。

3.4 多胺与植物的生物胁迫

多胺除了参与植物的非生物胁迫, 还能调控植物的生物胁迫。多项研究结果表明, 当植物遇到真菌(Greenland和Lewis 1984)和病毒(Walters等2003)侵害时, 内源多胺含量会发生剧烈的改变。在烟草中过表达*ZmPAO*基因可以通过增加H₂O₂的含量来提高对*Pseudomonas syringae* pv *tabaci*和*Phytophthora parasitica* var. *nicotianae*的抗性(Moschou等2009)。黄萎病是一种极具破坏性的真菌病害, Mo等(2015a, b)筛选和鉴定到一个棉花黄萎病抗性基因型, 该基因*GhPAO*编码一个多胺氧化酶。*GhPAO*在体外可以催化精胺恢复成亚精胺, 在拟南芥中高表达可以显著提高其内源H₂O₂、水杨酸和植保素水平。*GhPAO*干扰后, 显著提高了精胺水平, 而H₂O₂和植保素水平明显降低, 增加了对

黄萎病的敏感性, 表明*GhPAO*通过精胺和植保素信号转导途径参与了植物对黄萎病的抗性。Moselhy等(2016)研究发现亚精胺处理可以通过上调茉莉酸信号通路基因*PR1b*和*PBZ1*以及植保素基因*CPS4*和*NOMT*来提高稻瘟病抗性。亚精胺合成酶上游编码精氨酸脱羧酶(*ADC*)基因、可以参与到青枯病抗性作用中(Wu等2019)。植物病原菌的感染过程需要转录激活效应因子(TALES)激活寄主基因来促进病害的发生。*Brg11*是植物青枯菌(*Ralstonia solanacearum*)一类效应因子, 它可以诱导缺失*ADC-box*的截短*ADC*基因表达, 提高内源多胺水平, 激发宿主防御水平, 这可能是用来抑制青枯菌的竞争者, 而不是青枯病菌本身。

4 展望

多胺是广泛存在于生物体内的小分子含氮碱, 参与到植物从萌发到衰老的整个发育进程。利用多胺处理浸泡的种子可以显著提高种子的萌发能力, 增强幼苗逆境下的生长能力。此外, 利用新的化学抑制剂, 抑制多胺氧化酶活性, 可以抑制杂草萌发, 开发新的除草剂。多胺与植物激素存在密切的关系, 共同调控植物重要农艺性状, 尤其是产量和品质性状。这种调节往往与植物体内腐胺、亚精胺和精胺的浓度比高度相关。因此, 我们需要克隆更多的多胺代谢相关基因, 达到精准调控植物体内各多胺成分比例的目的。此外, 多胺还与醇类、糖类、氨基酸以及甜菜碱等可溶性物质一样, 可以保护细胞的渗透压, 维持细胞内的水平衡, 保持细胞膜的稳定性, 参与细胞的抗逆反应。越来越多的多胺代谢相关基因经研究表明参与到植物的多个非生物和生物胁迫抗逆过程中。随着CRISPR/Cas9技术的发展, 利用基因工程技术培育优质、高产、多抗和高效的水稻新品种已经成为发展趋势。进一步挖掘和研究多胺代谢途径中的相关基因可能为未来作物的遗传改良提供重要基因资源。

参考文献(References)

Ahmed S, Ariyaratne M, Patel J, et al (2017). Altered expres-

- sion of polyamine transporters reveals a role for spermidine in the timing of flowering and other developmental response pathways. *Plant Sci*, 258 (17): 146–155
- Alcázar R, Cuevas J, Patron M, et al (2006a). Absciscic acid modulates polyamine metabolism under water stress in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol Plantarum*, 128 (3): 448–455
- Alcázar R, Garcia-Martinez JL, Cuevas JC, et al (2005). Overexpression of *ADC2* in *Arabidopsis* induces dwarfism and late-flowering through GA deficiency. *Plant J*, 43 (3): 425–436
- Alcázar R, Marco F, Cuevas JC, et al (2006b). Involvement of polyamines in plant response to abiotic stress. *Biotechnol Lett*, 28 (23): 1867–1876
- Alet AI, Sanchez DH, Cuevas JC, et al (2011). Putrescine accumulation in *Arabidopsis thaliana* transgenic lines enhances tolerance to dehydration and freezing stress. *Plant Signal Behav*, 6 (2): 278–286
- Andronis EA, Moschou PN, Toumi I, et al (2014). Peroxisomal polyamine oxidase and NADPH-oxidase cross-talk for ROS homeostasis which affects respiration rate in *Arabidopsis thaliana*. *Front Plant Sci*, 5: 132
- Asthir B, Duffus CM, Smith RC, et al (2002). Diamine oxidase is involved in H₂O₂ production in the chalazal cells during barley grain filling. *J Exp Bot*, 53 (369): 677–682
- Bitrián M, Zarza X, Altabella T, et al (2012). Polyamines under abiotic stress: metabolic crossroads and hormonal crosstalks in plants. *Metabolites*, 2 (3): 516–528
- Burrell M, Hanfrey CC, Murray EJ, et al (2010). Evolution and multiplicity of arginine decarboxylases in polyamine biosynthesis and essential role in *Bacillus subtilis* biofilm formation. *J Biol Chem*, 285 (50): 39224–39238
- Carrillo C, Cejas S, González N, et al (1999). *Trypanosoma cruzi* epimastigotes lack ornithine decarboxylase but can express a foreign gene encoding this enzyme. *FEBS Lett*, 454 (3): 192–196
- Chen T, Xu Y, Wang J, et al (2013a). Polyamines and ethylene interact in rice grains in response to soil drying during grain filling. *J Exp Bot*, 64 (8): 2523–2538
- Chen Y, Xu Y, Luo W, et al (2013b). The F-box protein Os-FBK12 targets OsSAMS1 for degradation and affects pleiotropic phenotypes, including leaf senescence, in rice. *Plant Physiol*, 163 (4): 1673–1685
- Choudhary SP, Oral HV, Bhardwaj R, et al (2012). Interaction of brassinosteroids and polyamines enhances copper stress tolerance in *Raphanus sativus*. *J Exp Bot*, 63 (15): 5659–5675
- Cuevas JC, Lópezcobollo R, Alcázar R, et al (2008). Putrescine is involved in *Arabidopsis* freezing tolerance and cold acclimation by regulating absciscic acid levels in response to low temperature. *Plant Physiol*, 148 (2): 1094–1105
- Cui X, Ge C, Wang R, et al (2010). The *BUD2* mutation affects plant architecture through altering cytokinin and auxin responses in *Arabidopsis*. *Cell Res*, 20 (5): 576–586
- de Wit M, Galvao VC, Fankhauser C (2016). Light-mediated hormonal regulation of plant growth and development. *Annu Rev Plant Biol*, 67: 513–537
- Deng XY, Lee J, Michael AJ, et al (2010). Evolution of substrate specificity within a diverse family of beta/alpha-barrel-fold basic amino acid decarboxylases X-ray structure determination of enzymes with specificity for l-arginine and carboxynorspermidine. *J Biol Chem*, 285 (33): 25708–25719
- Duan J, Li J, Guo S, et al (2008). Exogenous spermidine affects polyamine metabolism in salinity-stressed *Cucumis sativus* roots and enhances short-term salinity tolerance. *J Plant Physiol*, 165 (15): 1620–1635
- Espasandin FD, Maiale SJ, Calzadilla P, et al (2014). Transcriptional regulation of 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase (NCED) gene by putrescine accumulation positively modulates ABA synthesis and drought tolerance in *Lotus tenuis* plants. *Plant Physiol Biochem*, 76: 29–35
- Fu YY, Gu QQ, Dong Q, et al (2019). Spermidine enhances heat tolerance of rice seeds by modulating endogenous starch and polyamine metabolism. *Molecules*, 24 (7): 1395–1408
- Fujita M, Shinozaki K (2014). Identification of polyamine transporters in plants: paraquat transport provides crucial clues. *Plant Cell Physiol*, 55 (5): 855–861
- Green R, Hanfrey CC, Elliott KA, et al (2011). Independent evolutionary origins of functional polyamine biosynthetic enzyme fusions catalysing *de novo* diamine to triamine formation. *Mol Microbiol*, 81 (4): 1109–1124
- Greenland AJ, Lewis DH (1984). Amines in barley leaves infected by brown rust and their possible relevance to formation of 'GREEN ISLANDS'. *New Phytol*, 96 (2): 283–291

- Groppa MAD, Benavides MAP, Tomaro MAL (2003). Polyamine metabolism in sunflower and wheat leaf discs under cadmium or copper stress. *Plant Sci*, 164 (2): 293–299
- Groppa MD, Benavides MP (2008). Polyamines and abiotic stress: recent advances. *Amino Acids*, 34 (1): 35–45
- Hamasaki-Katagiri N, Katagiri Y, Tabor CW, et al (1998). Spermine is not essential for growth of *Saccharomyces cerevisiae*: identification of the *SPE4* gene (spermine synthase) and characterization of a *spe4* deletion mutant. *Gene*, 210 (2): 195–201
- Hanfrey C, Sommer S, Mayer MJ, et al (2001). *Arabidopsis* polyamine biosynthesis: absence of ornithine decarboxylase and the mechanism of arginine decarboxylase activity. *Plant J*, 27 (6): 551–560
- Hanzawa Y, Takahashi T, Komeda Y (1997). *ACL5*: an *Arabidopsis* gene required for internodal elongation after flowering. *Plant J*, 12 (4): 863–874
- Hanzawa Y, Takahashi T, Michael AJ, et al (2000). *ACAULIS5*, an *Arabidopsis* gene required for stem elongation, encodes a spermine synthase. *EMBO J*, 19 (16): 4248–4256
- Hibasami H, Hoffman JL, Pegg AE (1980). Decarboxylated *S*-adenosylmethionine in mammalian cells. *J Biol Chem*, 255 (14): 6675–6678
- Higashi K, Ishigure H, Demizu R, et al (2008). Identification of a spermidine excretion protein complex (MdtJl) in *Escherichia coli*. *J Bacteriol*, 190 (3): 872–878
- Hou ZH, Liu GH, Hou LX, et al (2013). Regulatory function of polyamine oxidase-generated hydrogen peroxide in ethylene-induced stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*. *J Integr Agric*, 12 (2): 251–262
- Huang XS, Zhang Q, Zhu D, et al (2015). *ICE1* of *Poncirus trifoliata* functions in cold tolerance by modulating polyamine levels through interacting with arginine decarboxylase. *J Exp Bot*, 66 (11): 3259–3274
- Igarashi K, Ito K, Kashiwagi K (2001). Polyamine uptake systems in *Escherichia coli*. *Res Microbiol*, 152 (34): 271–278
- Imai R, Ali A, Pramanik MHR, et al (2004). A distinctive class of spermidine synthase is involved in chilling response in rice. *J Plant Physiol*, 161 (7): 883–886
- Imamura T, Fujita K, Tasaki K, et al (2015). Characterization of spermidine synthase and spermine synthase—the polyamine-synthetic enzymes that induce early flowering in *Gentiana triflora*. *Biochem Bioph Res Co*, 463 (4): 781–786
- Takehi J, Kuwashiro Y, Niitsu M, et al (2008). Thermospermine is required for stem elongation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 49 (9): 1342–1349
- Kashiwagi K, Miyamoto S, Nukui E, et al (1993). Functions of potA and potD proteins in spermidine-preferential uptake system in *Escherichia coli*. *J Biol Chem*, 268 (26): 19358–19363
- Kasukabe Y, He L, Nada K, et al (2004). 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*, 45 (6): 712–722
- Kim W, Zeljkovic SC, Piskurewicz U, et al (2019). *Polyamine uptake transporter 2 (put2)* and decaying seeds enhance phyA-mediated germination by overcoming PIF1 repression of germination. *PLOS Genet*, 15 (7): e1008292
- Korhonen VP, Halmekyto M, Kauppinen L, et al (1995). Molecular cloning of a cDNA encoding human spermine synthase. *DNA Cell Biol*, 14 (10): 841–847
- Kou S, Chen L, Tu W, et al (2018). The arginine decarboxylase gene *ADC1*, associated to the putrescine pathway, plays an important role in potato cold-acclimated freezing tolerance as revealed by transcriptome and metabolome analyses. *Plant J*, 96 (6): 1283–1298
- Kusano T, Berberich T, Tateda C, et al (2008). Polyamines: essential factors for growth and survival. *Planta*, 228 (3): 367–381
- Kuznetsov VV, Shevyakova NI (2010). Polyamines and Plant Adaptation to Saline Environments. In: Ramawat KG (ed). *Desert Plants*. Berlin Heidelberg: Springer, 261–298
- Liu HP, Dong BH, Zhang YY, et al (2004). Relationship between osmotic stress and the levels of free, conjugated and bound polyamines in leaves of wheat seedlings. *Plant Sci*, 166 (5): 1261–1267
- Liu LJ, Chang EH, Xiong YW, et al (2014). Relationships of organic acid and polyamines exudated from roots with grain cooking quality and protein components in rice. *J Yangzhou Univ (Agric Life Sci Ed)*, 35 (3): 48–53 (in Chinese with English abstract) [刘立军, 常二华, 熊溢伟等(2014). 水稻根系分泌物有机酸、多胺与稻米蒸煮品质及蛋白质组分的关系. 扬州大学学报(农业与生命

- 科学版), 35 (3): 48–53]
- Liu Y, Liang HY, Lv XK, et al (2016). Effect of polyamines on the grain filling of wheat under drought stress. *Plant Physiol Biochem*, 100: 113–129
- Mo H, Wang X, Zhang Y, et al (2015a). Cotton polyamine oxidase is required for spermine and camalexin signalling in the defence response to *Verticillium dahliae*. *Plant J*, 83 (6): 962–975
- Mo H, Wang X, Zhang Y, et al (2015b). Cotton *ACAULIS5* is involved in stem elongation and the plant defense response to *Verticillium dahliae* through thermospermine alteration. *Plant Cell Rep*, 34 (11): 1975–1985
- Moschou PN, Paschalidis KA, Delis ID, et al (2008). Spermidine exodus and oxidation in the apoplast induced by abiotic stress is responsible for H₂O₂ signatures that direct tolerance responses in tobacco. *Plant Cell*, 20 (6): 1708–1724
- Moschou PN, Sarris PF, Skandalis N, et al (2009). Engineered polyamine catabolism preinduces tolerance of tobacco to bacteria and oomycetes. *Plant Physiol*, 149 (4): 1970–1981
- Moselhy SS, Asami T, Abualnaja KO, et al (2016). Spermidine, a polyamine, confers resistance to rice blast. *J Pestic Sci*, 41 (3): 79–82
- Muniz L, Minguet EG, Singh SK, et al (2008). *ACAULIS5* controls *Arabidopsis* xylem specification through the prevention of premature cell death. *Development*, 135 (15): 2573–2582
- Nambeesan S, AbuQamar S, Laluk K, et al (2012). Polyamines attenuate ethylene-mediated defense responses to abrogate resistance to *Botrytis cinerea* in tomato. *Plant Physiol*, 158 (2): 1034–1045
- Nambeesan S, Datsenka T, Ferruzzi MG, et al (2010). Overexpression of yeast spermidine synthase impacts ripening, senescence and decay symptoms in tomato. *Plant J*, 63 (5): 836–847
- Nayyar H, Kaur S, Kumar S, et al (2005). Involvement of polyamines in the contrasting sensitivity of chickpea (*Cicer arietinum* L.) and soybean [*Glycine max* (L.) Merrill.] to water deficit stress. *Bot Bull Acad Sin*, 46 (4): 333–338
- Pál, M, Szalai G, Janda T (2015). Speculation: polyamines are important in abiotic stress signaling. *Plant Sci*, 237: 16–23
- Pegg AE (2008). Spermidine/spermine-N¹-acetyltransferase: a key metabolic regulator. *Am J Physiol-Endoc M*, 294 (6): 995–1010
- Pegg AE, Michael AJ (2010). Spermine synthase. *Cell Mol Life Sci*, 67 (1): 113–121
- Pottosin I, Velarde-Buendia AM, Bose J, et al (2014). Polyamines cause plasma membrane depolarization, activate Ca²⁺-, and modulate H⁺-ATPase pump activity in pea roots. *J Exp Bot*, 65 (9): 2463–2472
- Sagor GH, Zhang S, Kojima S, et al (2016). Reducing cytoplasmic polyamine oxidase activity in *Arabidopsis* increases salt and drought tolerance by reducing reactive oxygen species production and increasing defense gene expression. *Front Plant Sci*, 7: 214
- Seiler N (1987). Functions of polyamine acetylation. *Can J Physiol Pharm*, 65 (10): 2024–2035
- Shah P, Swlatlo E (2008). A multifaceted role for polyamines in bacterial pathogens. *Mol Microbiol*, 68 (1): 4–16
- Tabor H, Rosenthal SM, Tabor CW (1958). The biosynthesis of spermidine and spermine from putrescine and methionine. *J Biol Chem*, 233 (4): 907
- Tao Y, Wang J, Miao J, et al (2018). The spermine synthase OsSPMS1 regulates seed germination, grain size, and yield. *Plant Physiol*, 178 (4): 1522–1536
- Tao YJ (2018). Exploration of heterosis loci for yield components using CSSLs and functional analysis of the spermine synthase gene *OsSPMS1* in rice (dissertation). Yangzhou, Jiangsu: Yangzhou University (in Chinese with English abstract) [陶亚军(2018). 基于CSSLs的水稻产量性状杂种优势遗传基础解析和精胺合成酶基因*OsSPMS1*的功能研究(学位论文). 江苏扬州: 扬州大学]
- Tomitori H, Kashiwagi K, Asakawa T, et al (2001). Multiple polyamine transport systems on the vacuolar membrane in yeast. *Biochem J*, 353: 681–688
- Uemura T, Kashiwagi K, Igarashi K (2005). Uptake of putrescine and spermidine by Gap1p on the plasma membrane in *Saccharomyces cerevisiae*. *Biochem Bioph Res Commun*, 328 (4): 1028–1033
- Uemura T, Kashiwagi K, Igarashi K (2007). Polyamine uptake by DUR3 and SAM3 in *Saccharomyces cerevisiae*. *J Biol Chem*, 282 (10): 7733–7741
- Valdés-Santiago L, Ruiz-Herrera J (2014). Stress and polyamine metabolism in fungi. *Front Chem*, 1: 42
- Walters DR (2003). Polyamines and plant disease. *Phytochemistry*, 64 (1): 97–107

- Wang W, Liu JH (2016). *CsPAO4* of *Citrus sinensis* functions in polyamine terminal catabolism and inhibits plant growth under salt stress. *Sci Rep*, 6: 31384
- Wang X, Shi G, Xu Q, et al (2007). Exogenous polyamines enhance copper tolerance of *Nymphoides peltatum*. *J Plant Physiol*, 164 (8): 1062–1070
- Wang ZG, Liang HW, Gao JL, et al (2017). Relationship of sink activity with endogenous hormones and polyamine contents in inferior kernels of maize. *Acta Agron Sin*, 43 (8): 1196–1204 (in Chinese with English abstract) [王志刚, 梁红伟, 高聚林等(2017). 玉米弱势粒库活性与籽粒内源激素及多胺含量的关系. *作物学报*, 43 (8): 1196–1204]
- Wang ZQ, Zhang H, Wang XM, et al (2007). Relationship between concentrations of polyamine in filling grains and rice quality. *Acta Agron Sin*, 33 (12): 1922–1927 (in Chinese with English abstract) [王志琴, 张耗, 王学明等 (2007). 水稻籽粒多胺浓度与米质的关系. *作物学报*, 33 (12): 1922–1927]
- Wu D, von Roepenack-Lahaye E, Buntru M, et al (2019) A Plant pathogen type III effector protein subverts translational regulation to boost host polyamine levels. *Cell Host Microbe*, 26 (5): 638–649
- Wu H, Fu B, Sun P, et al (2016). A NAC transcription factor represses putrescine biosynthesis and affects drought tolerance. *Plant Physiol*, 172 (3): 1532–1547
- Yamaguchi K, Takahashi Y, Berberich T, et al (2006). The polyamine spermine protects against high salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett*, 580 (30): 6783–6788
- Yang BN, Wu JZ, Gao FM, et al (2014). Polyamine-induced nitric oxide generation and its potential requirement for peroxide in suspension cells of soybean cotyledon node callus. *Plant Physiol Biochem*, 79: 41–47
- Yang J, Liu L (2007). Involvement of polyamines in the drought resistance of rice. *J Exp Bot*, 58 (6): 1545–1555
- Yang JC, Zhu QS, Wang ZQ, et al (1997). Polyamines in rice grains and their relations with grain polmpness and grain weight. *Acta Agron Sin*, 23 (4): 385–392 (in Chinese with English abstract) [杨建昌, 朱庆森, 王志琴等(1997). 水稻籽粒中内源多胺及其与籽粒充实和粒重的关系. *作物学报*, 23 (4): 385–392]
- Yoshihiro T, Tatsuaki U, Yuuta T (2019). Polyamine oxidase 2 is involved in regulating excess spermidine contents during seed germination and early seedling development in *Arabidopsis thaliana*. *Biochem Biophys Res Commun*, 516 (4): 1248–1251
- Zierer W, Hajireazei MR, Eggert K, et al (2016). Phloem-specific methionine recycling fuels polyamine biosynthesis in a sulfur-dependent manner and promotes flower and seed development. *Plant Physiol*, 170 (2): 790–806

Metabolism and physiological function of polyamine in plants

ZHANG Ling^{1,2}, TAO Yajun^{1,3}, FANG Lin^{1,2}, FAN Fangjun^{1,3}, LI Wenqi^{1,3}, WANG Fangquan^{1,3}, XU Yang^{1,3}, CHEN Zhihui^{1,3}, JIANG Yanjie^{1,3}, YANG Jie^{1,3}, WANG Jun^{1,3,*}

¹*Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing Branch of Chinese National Center for Rice Improvement, Jiangsu High Quality Rice Research and Development Center, Nanjing 210014, China*

²*College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China*

³*Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China*

Abstract: Polyamines are a class of low molecular weight aliphatic cations with strong biological activities found in a wide variety of prokaryotic and eukaryotic organisms. Polyamines are associated with the whole process of plant growth and development and play an important role in stress resistance. At present, the synthesis and metabolism of polyamine have been basically uncovered, and genes encoding related enzymes in multiple metabolic pathways have also been cloned. This paper reviews the similarities and differences of plant polyamine metabolic pathways, highlights the physiological functions of each gene in this pathway, and hopes to provide assistance for future biosynthesis and genome breeding.

Key words: plant; polyamine; metabolic pathway; physiological function

Received 2019-11-18 Accepted 2020-07-23

The work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2017YFD0100400-3), the Jiangsu Agricultural Science and Technology Innovation Fund [CX(18)2022] and the Key Research and Development Program Modern Agriculture of Jiangsu Province (BE2019377).

*Corresponding author (wangjunjaas@aliyun.com).