植物学通报 2005, 22 (4): 408~418
Chinese Bulletin of Botany

综述

高等植物体内的多胺分解代谢及其主要产物的生理作用①

[1,2]苏国兴 [1]刘友良②

[1](南京农业大学生命科学学院 南京 210095) [2](苏州大学生命科学学院 苏州 215006)

摘要 本文简要地介绍了多胺的分解代谢途径、与分解代谢有关的酶(多胺氧化酶、二胺氧化酶、氨丙基转移酶、γ-氨基丁酸转氨酶和琥珀酸半醛脱氢酶)及其主要产物(二氨基丙胺、γ-氨基丁酸、稀有多胺和H_2O_2)在高等植物体内的生理作用。

关键词 γ-氨基丁酸, 二氨基丙烷, 多胺分解代谢, 多胺氧化酶, 过氧化氢

Function of Polyamine Catabolism and its Main Catabolic Products in Higher Plants

[1,2]SU Guo-Xing [1]LIU You-Liang②

[1] (*College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University*, Nanjing 210095)
[2](*College of Life Sciences, Suzhou University*, Suzhou 215006)

Abstract This paper briefly reviews the catabolic pathway of polyamine degradation in higher plants; the characteristics of enzymes involved, such as polyamine oxidases, diamine oxidases, aminopropyl transferase, γ-aminobutyric acid transaminase, and succinic semialdehyde dehydrogenase; and the physiological roles of its main catabolic products such as diaminopropane, γ-aminobutyric acid, uncommon polyamines, and hydrogen peroxide.

Key words γ-aminobutyric acid, Diaminopropane, Polyamine catabolism, Polyamine oxidases, Hydrogen peroxide

自从Richards和Coleman(1952)报告缺K^+的植物体内腐胺含量升高以来, 有关多胺(polyamines, PAs)代谢与作物生长发育及作物抗逆性的关系受到了广泛的重视(Bouchereau *et al.*, 1999; Kakkar and Sawhney, 2002)。早期的研究主要集中在多胺生物合成酶活性的调节上, 对PAs分解代谢、PAs经多胺氧化酶(polyamine oxidases, PAO)及二胺氧化酶(diamine oxidases, DAO)的转化控制了解得较少。事实上, PAs分解代谢以及相关产物对植物生长发育过程如花的诱导、生殖过程、根的形成以及对外环境的响应很重要(Martin-Tanguy, 1997)。有关PAs生物合成代谢调节以及与胁迫反应的关系已有综述(汪

①国家自然科学基金项目(30370850)和博士点基金(20020307004)资助。
②通讯作者。Author for correspondence. E-mail: Liuyouliang@njau.edu.con
收稿日期: 2004-04-15 接受日期: 2004-07-26 责任编辑: 孙冬花

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-055

沛洪, 1990; 赵福庚和刘友良, 2000)。本文就PAs的分解代谢、与其相关的酶以及主要分解产物的生理作用作一系统的概述。

1 多胺的分解代谢

植物体内的多胺主要有腐胺(putyescine, Put)、亚精胺(spermidine, Spd)和精胺(spermine, Spm)等。生物体内的PAs水平除受生物合成及运输调节外, 还受其氧化降解的影响。腐胺在二胺氧化酶(DAO, EC 1.4.3.6)催化下氧化脱氨形成H_2O_2、氨和4-氨基丁醛。亚精胺和精胺在多胺氧化酶(PAO, EC 1.5.3.3)催化下分别形成4-氨基丁醛、1, 3-二氨基丙烷、4-(3-氨丙基)-氨基丁醛和H_2O_2, 还可在二胺氧化酶催化下脱氨形成4-(3-氨丙基)-氨基丁醛、3-[(4-[(3-氧代丙基)-氨基]丁基)-氨基]丙醛、H_2O_2和氨。4-(3-氨丙基)-氨基丁醛脱水形成1-(3-氨丙基)-吡咯啉, 再进一步脱H^+形成终产物1,5-叠氮双环壬烷(Tiburcio *et al.*, 1997)。4-氨基丁醛脱水形成1-吡咯啉, 再在吡咯啉脱氢酶催化下形成γ-氨基丁酸(γ-amino butyric acid, GABA), 经γ-氨基丁酸转氨酶(EC 2.6.1.19)催化, 利用丙酮酸或α-酮戊二酸作为氨基受体可逆转换成琥珀酸半醛, 后者在琥珀酸半醛脱氢酶(EC 1.2.1.16)作用下氧化形成琥珀酸进入TCA(tricar boxylic acid cycle)循环(Bhatnagar *et al.*, 2001; 苏国兴等, 2003)。

二氨基丙烷(2-aminopropane, Dap)是多胺氧化降解的1个重要产物, 除可直接转化为β-丙氨酸外, 还可作为氨丙基接受体在如干旱、高温及高盐等极端条件下合成降精胺(norspermine, Nspm)、降亚精胺(norspermidine, Nspd)和嗜热性五胺(caldopentamine, Cpa)等稀有多胺(Kuehn *et al.*, 1990)。这些稀有多胺最早在极端嗜热菌中发现。嗜热菌利用Dap, 通过反复增加1个来自脱羧S-腺苷蛋氨酸的氨丙基合成如Nspd、Nspm和Cpa等(de Rosa *et al.*, 1978)。直到1989年后才陆续发现在高等植物如耐旱紫苜蓿(*Medicago sativa*)(Rodriguez-Garay *et al.*, 1989; Bagga *et al.*, 1997)、耐热陆地棉(*Gossypium hirsutum*)(Kuehn *et al.*, 1990)和耐热水稻(*Oryza sativa*)(Malabika and Ghosh, 1996)中存在这些稀有多胺。耐热陆地棉和耐旱紫苜蓿在高热和干旱等极端条件下, 可以Dap为氨丙基接受体, 在氨丙基转移酶的作用下合成Nspd, 再接受1个氨丙基合成Nspm。氨丙基由脱羧S-腺苷蛋氨酸(dcSAM)提供, Dap是PAO氧化Spd和Spm形成的中间产物(Kuehn *et al.*, 1990)。在烟草(*Nicotiana tabacum*)(Lee and Park, 1991)中, Dap还可接受L-天冬酰-β半醛提供的氨丙基合成Nspd、Nspm和Cpa等稀有多胺, 催化该途径的酶为Schiff基还原酶/脱羧酶。

哺乳动物细胞可发生Spd向Put, Spm向Spd的转化, 故认为Spm和Spd可经转化为Put后降解。Spd和Spm先是丙氨基乙酰化, 然后氧化形成3-乙酰氨基丙烷、Put和Spd, 3-乙酰氨基丙烷又可被进一步代谢(Tiburcio *et al.*, 1997)。del Duca等(1995)首先证明植物体内存在乙酰化PAs, 因此认为Spd和Put之间的相互转化可能发生在植物体内。最近已证实植物体内存在从Spd到Put的氧化互变途径。Tassoni等(2000)用0.5 mmol·L^{-1} Spd饲喂拟南芥(*Arabidopsis thaliana*), 发现幼苗叶片吸收的Spd转变成了游离态Put, 并且观察到N^8-酰基Spd的存在, 推测酰基化-Spd可能是Spd向Put转变的中间产物。Claire等(2002)用标记-Spd脉冲追踪实验发现, 在植物*Limonium tatarium*根中出现了带标记的Put和GABA, 推测这是Spd转化为Put再进一步氧化成GABA的结果。但催化该反应的酶还没有检测到, 此反应还有待在其他植物系统中得到验证。

此外, 几个有趣的现象也许和多胺分解代

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-055

谢有关。Bouchereau等(1999)报道, 在盐胁迫下Put经DAO的分解对脯氨酸的积累有贡献; DAO的专性抑制剂——氨基胍可强烈抑制脯氨酸的积累；而 Spd 的生物合成抑制剂不影响脯氨酸在盐渍时的积累。根据人们已有的知识很难解释这些现象。这暗示 Put 和脯氨酸之间可能通过前体-产物的关系经DAO和 GABA 代谢相联系。

PAs 分解过程及主要产物的代谢走向如图 1 所示。

2 与多胺分解代谢相关酶的性质

2.1 多胺氧化酶和二胺氧化酶

依对底物的专一性分, 植物体内有2种多胺氧化酶。对二胺底物如 Put 和 Cad 有强催化能力的称二胺氧化酶, 其分子中含有 Cu^{2+}; 而含黄素蛋白(flavoprotein, FAD), 能催化Spd 和 Spm 次级氨基氧化的称 PAO(何生根等, 1998)。

PAO 是一种含 FAD 的糖蛋白, 主要分布

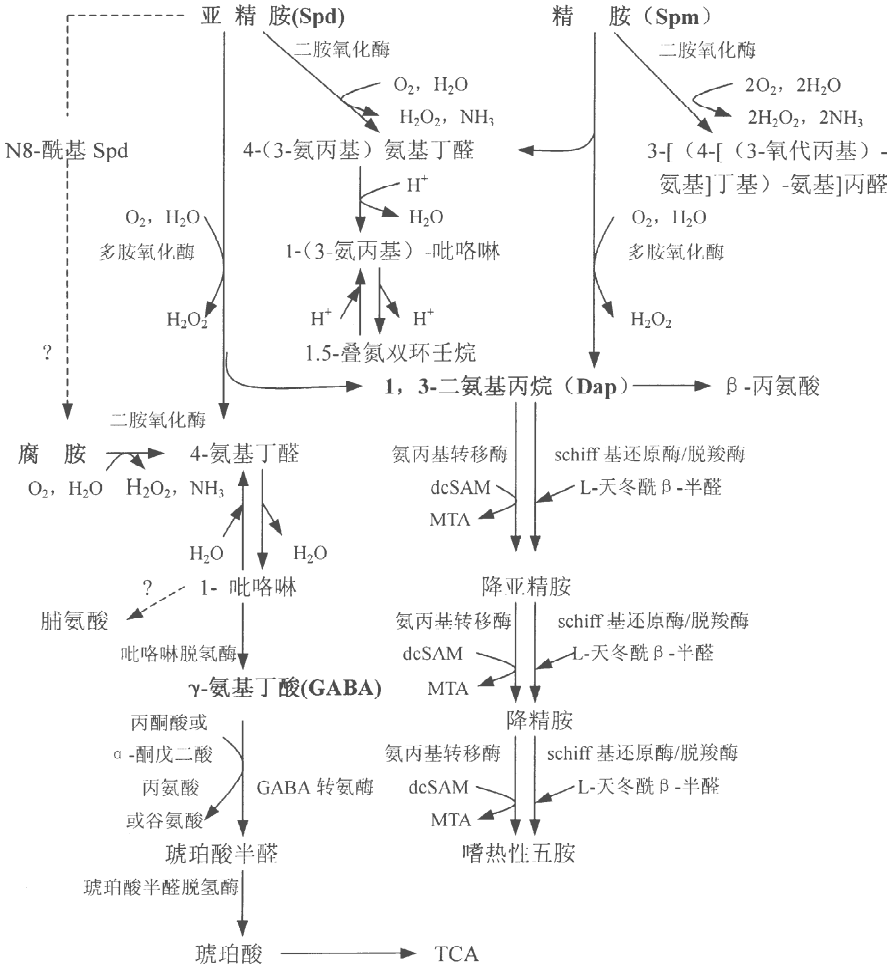


图 1 多胺降解过程及其主要产物的变化

dcSAM. 脱羧腺苷蛋氨酸; MTA. 5-甲基硫代腺苷; ---→过程不清

Fig.1 Processes of polyamine degradation and changes in its main catabolic products

dcSAM. Decarboxyllated s-adenosylmethionine; MTA. 5'-methylthioadenosine; ---→ Unknown pathway

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-055

在禾谷类等单子叶植物中。在玉米(*Zea mays*)的木质部、木薄壁细胞、内皮层及表皮层的初生和次生壁中含量极为丰富,已通过生化、组织化学及细胞免疫化学等方法加以定位(Laurenzi *et al.*, 1999)。已从多种单子叶植物的细胞壁中纯化PAO并定性。对水稻和玉米的PAO定性表明, PAO酶蛋白分子结构存在种间差异。水稻幼苗的PAO由2个相同的亚基组成, 分子量为61 kD, 但玉米的PAO为单聚体, 分子量为65 kD(Cervelli *et al.*, 2000)。2种PAO的共同特征是酶蛋白分子不含Cu^{2+}, 却含FAD。大麦(*Hordeum vulgare*) PAO的最适底物为Spm, 最适pH为4.8; 玉米PAO的最适底物为Spd和Spm, 最适pH分别为6.5和5.5。Tavladoraki等(1998)用蛋白质和cDNA序列分析综合法测定了PAO完整的氨基酸序列。得到了PAO的晶体。Cervelli等(2000)通过PCR扩增, 从玉米中分离到3种编码PAO的基因, 发现它们极其保守, 有几乎相同的核苷酸序列, 由8个外显子和7个内含子组成, Northern blot和Western blot分析揭示玉米PAO mRNA和酶蛋白有高度的组织特异性 。

二胺氧化酶主要分布在豆科等双子叶植物中。其由2个相同的亚基组成, 每个亚基含1个Cu^{2+}(豌豆(*Pisum sativum*)幼苗DAO还存在多巴醌辅助因子), 2个亚基共用1个羰基。蚕豆(*Vicia faba*) DAO的分子量为126 kD, 最适底物为Put和Cad, 豌豆DAO的分子量为144~156 kD。PAO和DAO的活性都可被Hg^{2+}强烈抑制。

2.2 氨丙基转移酶

生物有机体有多种形式的氨丙基转移酶。哺乳动物细胞的Spd合成酶(或Put-氨丙基转移酶(PAPT))和Spm合成酶(或SAPT)就是一种氨丙基转移酶。它们各自的反应底物是Put和Spd, 对底物有高度的专一性, 各自的产物是Spd和Spm。大多细菌仅有PAPT, 对底物也有高度的亲和性, 产物为Spd, 细菌没有相应的SAPT, 所以没有Spm的合成(Pegg, 1983)。然而, 许多嗜热和嗜酸菌具单一的氨丙基转移酶, 该酶具宽的底物专一性, 能以dcSAM作为氨丙基供体合成各种普通和稀有多胺(Cacciapuoti *et al.*, 1986)。此外, 细菌还能利用L-天冬酰-β半醛作为氨丙基供体合成中间产物羧基亚精胺, 脱羧后形成Spd, 催化该反应的酶为Schiff基还原酶/脱羧酶。

基于哺乳动物细胞PAs生物合成途径模式, Panicot等(2002)假设在高等植物体内存在Spd和Spm合成酶, 它们同样需dcSAM提供氨丙基, 是2个单独的酶, 因为进行了2次连续的氨丙基转移, 被分别转移到了Put分子相反的两端。至今, 已在多种植物中检测到Spd和Spm合成酶的活性, 尤其是PAPT(Spd合成酶)似乎是一种可溶性胞质酶。现已证实植物在Put向Spd的转变中, 是由2个紧密相连的Spd合成酶——SpdS1和SpdS2催化的(Panicot *et al.*, 2002)。在酵母中找到了SpdS1和SpdS2以及Spm合成酶, 发现SpdS1和SpdS2与Spm合成酶同源。用同步表达凝血素和c-Myc表位标记蛋白实验进一步证实, 拟南芥也存在SpdS1、SpdS2和Spm合成酶, Spm合成酶与SpdS2和SpdS1同源, 拟南芥的Spd和Spm合成酶可以蛋白复合物的形式被一起纯化, 分子量为650~750 kD。

植物至少还具有另2种氨丙基转移酶, 一种是PAPT, 另一个是Schiff基还原酶/脱羧酶。PAPT已被证实存在于紫苜蓿细胞中, 其对Put高度专一, 但不能识别Dap、Spd和Spm作为替代性底物, 酶活性可被氨丙基转移酶普通性抑制剂——5-甲基硫代腺苷和专性抑制剂——环己基胺硫酸盐所抑制, 氨丙基供体是dcSAM, 其是由S-腺苷蛋氨酸经S-腺苷蛋氨酸脱羧酶脱羧形成, 主要产物是Spd。这种PAPT具独特的催化性质, 能以单一起始底物腐胺合成多种产物, 包括热精胺、高嗜热性

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-055

五胺和高嗜热六胺等(Bagga *et al.*, 1997)。然而, 植物光具PAPT活性不能解释在极端条件下 Nspd、Nspm 和 Cpa 等的积累。耐旱紫苜蓿(Rodriguez-Garay *et al.*, 1989; Bagga *et al.*, 1997)、耐热陆地棉(Kuehn *et al.*, 1990)和耐热水稻(Malabika and Ghosh, 1996)在逆境条件下可积累 Nspd、Nspm 和 Cpa。在烟草(Lee and Park, 1991)中, 这些稀有多胺可以从Dap开始在Schiff 基还原酶/脱羧酶催化下以L-天冬酰-β半醛为氨丙基供体合成。另外, 基于嗜热和嗜酸菌催化合成稀有多胺的模式, 在耐热陆地棉和耐旱紫苜蓿(Kuehn *et al.*, 1990)中发现了一种氨丙基转移酶(APT), 它能以Dap为氨丙基接受体, dcSAM 为氨丙基供体合成 Nspd、Nspm 和 Cpa, 该酶的催化性质不同于紫苜蓿的 PAPT(Bagga *et al.*, 1997)。

迄今为止, 拟南芥Spd和Spm合成酶、紫苜蓿的 PAPT、耐热陆地棉 APT 以及 Schiff 基 还原酶/脱羧酶的生化性质还不清楚, 相关编码基因的同源性、基因的表达和调控尚缺乏研究。

2.3 GABA 转氨酶和琥珀酸半醛脱氢酶

γ-氨基丁酸转氨酶(γ-aminobutyric acid transaminase, GABA-T, EC 2.6.1.19)可利用丙酮酸或α-酮戊二酸作为氨基接受体, 催化 GABA 和琥珀酸半醛之间的可逆转变(图1)。在粗提液中, 丙酮酸是离体GABA-T的最适底物(Shelp *et al.*, 1995)。然而, 在烟草叶片粗提酶液中, 明显存在依赖于丙酮酸或α-酮戊二酸的酶活性。2 种酶的活性显示有较宽的最适pH 8~10, 烟草线粒体丙酮酸-γ-氨基丁酸转氨酶纯化 1 000 倍后, 对GABA、丙酮酸的 Km 值分别为 1.2 和 0.24 m mol·L^{-1} (Shelp *et al.*, 1999) 。但编码 GABA-T 的基因迄今尚未得到鉴定。

琥珀酸半醛脱氢酶(EC 1.2.1.16)催化GABA转化的最后一个反应, 其将琥珀酸半醛不可逆地氧化成琥珀酸。部分纯化的植物琥珀酸半醛脱氢酶最适pH 9, 呈碱性, 加入NAD后的活性比加NADP的高20倍(Satyanarayan and Nair, 1990), 琥珀酸半醛脱氢酶对NAD和琥珀酸半醛的 Km 值分别为 166~460 和 5~15 μmol·L^{-1}。但植物的琥珀酸半醛脱氢酶还没有纯化到均质水平, 编码此蛋白的基因也还没有鉴定出来。

3 主要降解产物的生理作用

3.1 多胺氧化降解产生的过氧化氢的作用

3.1.1 参与细胞壁的木质化和硬化 Federico 和Angelini (1986)发现豌豆在萌发后第一个星期内出现PAO活性的最高峰。他们在研究豌豆和小扁豆(*Lens culinaris*)幼苗中 PAO 活性分布时又进一步发现, 木质化程度最高的茎基部PAO活性也最高。这表明幼苗木质化过程可能与PAO活性有关, 并推测PAO所参与的多胺氧化作用可能涉及H_2O_2的合成, H_2O_2可被胞壁过氧化物酶用于细胞壁的木质化, 使胞壁坚固。

细胞壁的形成特性取决于壁的松驰和硬化间的巧妙平衡。认为壁的松驰可被酶或化学因素介导(Cosgrove, 2000)。最近假设羟自由基可能代表胞壁松驰因子参与生长素诱导生长(Schopfer *et al.*, 2002)。在有超氧阴离子和H_2O_2存在时, 羟自由基可由POD产生(Chen and Schopfer, 1999)。POD 负责依赖 H_2O_2 的壁的硬化, 增加壁的机械强度, 赋予细胞扩大生长的不可逆转性。

胞壁H_2O_2和超氧阴离子相对水平在调节胞壁扩展和成熟中可能起关键作用。超氧阴离子在质外体中的合成非常活跃, 其可由壁POD氧化NAD(P)H产生(Schopfer, 2001), 还可经质膜 NAD(P)H 氧化酶产生(Wojtaszek, 1997); 同样, 胞壁H_2O_2合成也非常活跃, 它既可来自超氧阴离子的自发歧化或经胞壁SOD的催化形成, 也可来自 POD 的氧化循环(Bolwell *et al.*, 1998)和多胺氧化酶对多胺的氧

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-055

化降解反应(Laurenzi *et al.*, 2001)。

植物PAO负责含次级氨基PAs的分解代谢, 氧化Spd和Spm形成相应的氨基醛和二氨基丙烷, 释放H_2O_2。最近的研究表明, 玉米中胚轴表皮细胞 PAO 的表达受光的促进, 并由光敏素介导(Laurenzi *et al.*, 1999), 在伸长区和成熟区, 在响应去黄化过程中, 玉米中胚轴表皮细胞中的PAO mRNA、酶蛋白水平以及酶活性增加了(Cona *et al.*, 2003)。在中胚轴顶端生长区外部组织中, 光诱导增加 PAO 活性的时间进程是紧密与扩大生长的抑制相联系的(Laurenzi *et al.*, 1999)。玉米中胚轴切段中H_2O_2的产生可被 PAO 抑制剂——guazatine强烈抑制。

PAO 基因调节研究表明, 激素和光对PAO表达转录有控制作用(Cona *et al.*, 2003)。生长素对PAO基因表达的负调节可能是通过生长素依赖性转录抑制物在启动子区域AuxREs上发挥作用的。而在玉米中胚轴外表皮中, 光诱导的 PAO 基因表达最大可能是由依赖光敏素的转录激发子在LREs上的作用所介导的。光诱导降低了来自胚芽鞘的扩散性生长素的含量, 从而减缓了生长素依赖性转汞抑制物对 PAO 基因表达的负调节作用。

3.1.2 参与植物的防御反应 在病原菌攻击植物中, 超敏反应早期的响应之一是产生如超氧阴离子、H_2O_2和羟氧自由基等活性氧中间产物。它们或经氧化交联加强胞壁, 或直接攻击病原菌, 或起信号分子作用诱导如加快超敏细胞死亡等防御反应, 从而阻止病原菌从入侵处向外扩散(Alvarez *et al.*, 1998)。

PAO 催化多胺类物质的氧化所产生的H_2O_2和氨基醛对病原微生物有抵御作用。烟草在受烟草镶嵌病毒(TMV)感染后的超敏反应期, 鸟氨酸脱羧酶和精氨酸脱羧酶活性都增加了, 导致游离和结合态多胺在腐败区域的增加。Yamakawa 等(1998)发现在超敏反应期, 胞间积累 Spm 可诱导病原相关蛋白的合成。

最近, Yoda等(2003)在烟草抗镶嵌病毒感染的超敏反应期筛选出了1个快速响应基因, 是1个编码鸟氨酸脱羧酶的基因, 导致感染叶片质外体 PAs 的积累。用 PAs 生物合成抑制剂——二氟甲基鸟氨酸处理, 发现在抑制PAs积累的同时也降低了超敏反应率, 当 PAs 渗入到健康叶片诱导 H_2O_2 产生的同时也引起了疑似超敏细胞的死亡。在超敏反应期的质外体中 PAO 活性增加了 3 倍。用专性抑制剂 guazatine 处理可降低超敏反应。因此证实多胺氧化降解产生的 H_2O_2 参与了植物的防御反应。

3.2 二氨基丙烷的生理作用

植物在响应非生物损伤和矿质营养缺乏时会刺激PAs的氧化, 导致Dap含量的增加或产生稀有长链多胺(Bouchereau *et al.*, 1999)。在极端环境下, Dap 参与了稀有多胺如 Nspd、Nspm 和 Cpa 的合成。稀有多胺被认为是植物适应极端环境时的一种特殊保护性物质。已证明,长链稀有多胺对嗜热菌在体外温度逐渐增高时蛋白质的合成是必需的, 它参与蛋白质合成过程中核糖体三聚体的活化, 同时还影响肽链的延伸速度(Kuehn *et al.*, 1990)。在细菌系统中, 长链稀有多胺可保护酶不发生热变性, 促进细胞骨架组分的聚合。Kuehn等(1990)用耐渗透胁迫和对渗透胁迫敏感的紫苜蓿实验证实, 大量稀有PAs只在耐渗透胁迫的品种中产生。Aziz等(1997)在用油菜(*Brassica campestris*)叶片切段进行渗透胁迫实验时, 发现诱导合成了一种新的长链多胺, 其含量变化与渗透胁迫诱导的细胞渗透势变化强度相关。可见长链稀有多胺具有热胁迫保护剂和抗渗透胁迫的保护作用。

Dap 还具有延缓衰老的作用。在延缓衰老中发现 Dap 尤其活跃。Kaur-Sawhney 和 Galston(1991)证实 Dap 可抑制蛋白酶活性的升高和与衰老有关的叶绿素的损失。在延缓 Cytf 从类囊体膜上的丢失以及减少叶组织叶

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-055

绿素的损失中也起作用(Tiburcio *et al.*, 1993)。Dap可结合到多聚核糖体上, 从而影响蛋白质的合成, 这解释了Dap为什么会抑制蛋白酶活性的上升。Dap 是乙烯体外生物合成的抑制剂, 因此 Dap 抑制衰老也许和 ACC 合成的抑制及ACC向乙烯转化的抑制有关(Tiburcio *et al.*, 1993)。外源 Dap 处理在黑暗培养中的燕麦(*Avena sativa*)叶片可降低叶片内 MDA 水平。暗示 Dap 能降低膜脂过氧化作用, 还起活性氧清除剂的作用(Borrell *et al.*, 1997)。

3.3 GABA的生理作用

GABA 在调节胞质 pH、植物生长发育、信号转导和渗透调节等生理过程中有重要作用(Shelp *et al.*, 1999)。GABA是一种良好的渗透调节物质, 以非结合态形式存在, 极易溶于水, 可形成类似于脯氨酸的环状结构, 对细胞没有毒害作用(Christensen, 1994)。GABA还是1个两性离子, 在生理pH(4.03~10.56)下, 既可带正电又可带负电荷, 有类似于脯氨酸的变化。GABA 对胁迫反应灵敏, Cholewa 等(1997)用冷刺激天门冬属植物离体叶肉细胞, 发现胞质 Ca^{2+} 荧光指示水平在冷击 2 秒钟内就显著增加, 1 分钟内可检测到GABA的积累。虽然正常植物组织的GABA含量较低, 仅 0.03~2.00 μmol·g^{-1} FW, 但在响应不同刺激后可成倍增加。如在干旱胁迫下, 根伤流液中的GABA浓度可达 0.1 mmol·L^{-1}, 增加 230% (Serraj *et al.*, 1998)。GABA是在细胞质内合成, 运输脯氨酸及甘氨酸甜菜碱等与渗透胁迫相关物质的运输蛋白体如AtProT1、AtProT2和 LeProT1 也能运输 GABA(Schwacke, 1999)。Fischer (1998)证实ProT2的表达受盐分和干旱胁迫强烈诱导。

GABA 起临时氮库的作用。多胺可作为菊芋(*Helianthus tuberosus*)外植体培养过程中的氮源。在多胺氧化酶和吡咯啉脱氢酶等酶催化下, 植物可利用多胺进行碳和氮的再循环。在厌氧、呼吸下降及 NAD/NADH 比例下降等特定条件下, 依赖NAD和琥珀酸半醛脱氢酶反应形成琥珀酸碳架进入TCA环就会受到限制, 导致GABA积累, 这些GABA可为胁迫恢复快速提供底物(Wallace *et al.*, 1984)。

多胺降解形成GABA, 尤其是Glu经谷氨酸脱羧酶(GAD)催化形成GABA对胞质pH有调节作用。用荧光 pH 探针和 GABA 的酶学分析检测暴露于弱酸中的天门冬属植物光合细胞内的胞质pH的变化和GABA积累时见到, 在1秒钟内胞质pH下降0.6, 而GABA水平在15秒内增加200% ~ 300%。在弱酸处理45秒后, GABA 合成消耗的 H^+ 约占酸量的 50%。Carrol等(1994)用 ^{31}P 和 ^{15}N 核磁共振谱波技术检测胡萝卜(*Daucus carota*)组培细胞活体胞质pH和GABA在有氧时发现, 氨同化反应的启动可使胞质 pH 下降 0.2 单位, 以后才积累 GABA。

GABA 在信号转导和防御反应中起作用。在厌氧、低温、低 pH、机械刺激、高温和病原微生物感染等环境胁迫下植物会积累 GABA。GABA 是植物感受外界刺激进行信号传递的一个重要环节。已证实, 胁迫启动的信号转导是通过包括 G 蛋白、磷脂酶 C、IP_3 或 1, 2- 二酰甘油、胞质 Ca^{2+}、依赖于Ca/CaM的GAD活性和GABA的合成进行的(Reggiani and Laoreli, 2000; Janzen *et al.*, 2001)。

GABA 还可调节植物的生长发育。GABA 能抑制繁缕属 *Stellaria* 植物茎生长。响应机械刺激的生长抑制可被 Ca^{2+} 螯合剂和 CaM 拮抗剂阻断。^{15}N 核磁共振谱波技术证明, 在 α-萘乙酸和激动素诱导根组织脱分化过程中, 伴随着GABA的增加和Glu水平的下降(Ford *et al.*, 1996)。用 GABA 处理离体向日葵(*Helianthus annuus*)子叶, 之所以能刺激乙烯的产生, 主要是促进了 ACC 合成酶转录。用GABA处理大豆(*Glvcine max*)叶片, 腐胺、亚精胺和精胺的水平可分别提高 12、

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-055

1.4和2倍(Turano *et al.*, 1997)。暗示GABA可能通过调节乙烯和多胺的含量调节着植物的生长和发育。

4 结语

植物PAs似乎和多种生理过程有关, 包括DNA复制、基因转录、细胞分裂、器官发育、果实成熟、叶片衰老和环境胁迫等。但作用机理还不清楚。究其原因, 可能是: 1) PAs在体内的状态以及PAs和PAs生物合成酶的亚细胞定位研究较少, 从而限制了人们对PAs功能的认识; 2)PAs合成酶基因的表达和调节机制有差异, 精氨酸途径与鸟氨酸途径在功能上存在差异, 影响了人们对PAs功能的理解; 3)PAs分解代谢及其相关产物具有重要的生理作用, 使PAs生理作用更为复杂。已证实, 参与多胺降解的酶——PAO和DAO与植物细胞壁的木质化、植物超敏反应及调节细胞自由多胺库水平等生理过程有关; PAs分解产物Dap参与了稀有多胺的合成, 稀有多胺被认为是植物适应极端环境时的一种特殊保护性物质, Dap本身又具延缓衰老的作用; 降解产物GABA又与胞质pH的调节、渗透胁迫的调节、逆境信号的转导和细胞防御反应等过程有关。

迄今为止, 有关PAs的氧化降解、PAO和DAO的生化性质及组织定位、GABA在植物体内的合成和转化以及含量水平的调节、GABA对外环境的胁迫响应已有大量的研究。但在下列方面尚缺乏深入系统的工作。1)PAO基因的表达和调节及酶蛋白翻译后的活性调节。PAO基因除受光和生长素水平调节外, 是否还受细胞发育状态和其他环境因子如盐渍、高热、缺氧和旱涝等的调节尚缺乏研究。2)盐胁迫对GABA代谢影响, 在盐胁迫下GABA与脯氨酸和多胺的代谢关系, GABA的渗透调节能力, 盐胁迫下积累GABA可能的生理意义尚缺乏研究。3)高等植物在极端条件下积累稀有多胺的种类和可能的生理意义以及Dap清除活性氧能力和其与植物抗病抗逆性的关系也有待深入研究。

参 考 文 献

何生根, 黄学林, 傅家瑞 (1998) 植物的多胺氧化酶. 植物生理学通讯, **3:** 213-218

苏国兴, 董必慧, 刘友良, 王春春 (2003) γ-氨基丁酸在高等植物体内的代谢和功能. 植物生理学通讯, **6:** 670-676

汪沛洪 (1990) 植物多胺代谢的酶类与胁迫反应. 植物生理学通讯, **1:** 1-7

赵福庚, 刘友良 (2000) 高等植物体内特殊形态多胺代谢及调节. 植物生理学通讯, **36:** 1-6

Alvarez ME, Pennell RI, Meijer PJ, Ishikawa A, Dixon RA, Lamb C (1998) Reactive oxygen intermediates mediate a systemic signal network in the establishment of plant immunity. *Cell*, **92:** 773-784

Aziz A, Martin-Tanguy J, Larher F (1997) Plasticity of polyamine metabolism associated with high osmotic stress in rape leaf discs and with ethylene treatment. *Plant Growth Regulation*, **21:** 153-163

Bagga S, Rochford J, Klaene Z, Kuehn GD, Phillips GC (1997) Putrescine aminopropyl transferase is responsible for biosynthesis of spermidine, spermine, and multiple uncommon polyamines in osmotic stress ─ tolerant *Alfalfa*. *Plant Physiology*, **114:** 445-454

Bhatnagar P, Glasheen BM, Bains SK (2001) Transgenic manipulation of the metabolism of polyamine in poplar cells. *Plant Physiology*, **125:** 2139-2153

Bolwell GP, Davies DR, Gerrish C, Auh CK, Murphy

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-055

TM (1998) Comparative biochemistry of the oxidative burst produced by rose and French bean cells reveals two distinct mechanizm. *Plant Physiology*, **116:** 1379-1385

Borrell A, Carbonell L, Farras R (1997) Polyamine inhibit lipid peroxidation in senescing oat leaves. *Physiologia Plantarum*, **99:** 385-390

Bouchereau A, Aziz A, Larher F, Martin-Tanguy J (1999) Polyamines and environmental challenges: recent development. *Plant Science*, **140:** 103-125

Cacciapuoti G, Porcelli M, Carteni-farina M, Gambacorta A, Zappia V (1986) Purification and characterization of propylamine transferase from *Solfolbus solfataricus*. an extreme *Thermophilic archaebacterium*. *European Journal of Biochemistry*, **161:** 263-271

Carrol AD, Fox GG, Laurie S (1994) Ammonium assimilation and the role of γ - aminobutyric acid in pH homeostasis in carrot cell suspensions. *Plant Physiology*, **106:** 513-520

Cervelli M, Tavladoraki P, di Agostino S, Angelini R (2000) Isolation and characterization of three polyamine oxidase genes from *Zea mays*. *Plant Physiology*, **38:** 667-677

Chen S, Schopfer P (1999) Hydroxyl-radical production in physiological reactions, a noval function of peroxidase. *European Journal of Biochemistry*, **260:** 726-735

Cholewa E, Cholewinski AJ, Shelp BJ (1997) Cold shock-stimulated γ - aminobutyric acid synthesis is mediated by an increase in cytosolic Ca^{2+}, not by an increase in cytosolic H^{+}. *Canadian Journal of Botany*, **75:** 375-382

Christensen HN (1994) Special transport and neurological significance of two amino acids in a configuration conventionally designated as D. *Journal of Experimental Botany*, **196:** 297-305

Claire D, Guillaume G, David G, Francois L (2002) The conversion of spermidine to putrescine and 1, 3-diaminopropane in the roots of *Limonium tataricum*. *Plant Science*, **163:** 639-647

Cona A, Cenci F, Cervelli M, Federico R, Mariottini P (2003) Polyamine oxidase, a hydrogen peroxide-producing enzyme, is up-regulated by light and down-regulated by auxin in the outer tissues of the maize mesocotyl. *Plant Physiology*, **131:** 803-813

Cosgrove DJ (2000) Expansive growth of plant cell wall. *Plant Physiology and Biochemistry*, **38:** 109-124

del Duca S, Beninati S, Serafini-Fracassini D (1995) Polyamines in chloroplasts: identification of their glutamyl and acetyl derivatives. *Biochemical Journal*, **305:** 233-237

de Rosa M, de Rosa S, Gambacorta A, Carteni-Farina M (1978) The biosynthetic pathways of new polyamines in *Caldariella acidophila*. *Biochemical Journal*, **176:** 1-7

Federico R, Angelini R (1986) Occurrence of diamine oxidase in the apoplast of pea epicotyls. *Planta*, **167:** 300-302

Fischer WN (1998) Amino acid transport in plants. *Trends in Plant Science*, **3:** 188-195

Ford YY, Ratcliffe RG, Robins RJ (1996) Phytohormone-induced GABA production in transformed root cultures of *Datura stramonium*: an *in vivo* ^{15}N-NMR study. *Journal of Experimental Botany*, **47:** 811-818

Janzen DJ, Allen LJ, Mac Gregor KB (2001) Cytosolic acidification and γ - aminobutyric acid synthesis during the oxidative burst in isolated *Asparagus sprengeri* mesophyll cells. *Canadian Journal of Botany*, **79**: 438-443

Kakkar RK, Sawhney VK (2002) Polyamine research in plants — a changing perspective. *Physiologia Plantarum*, **116:** 281-292

Kaur-Sawhney R, Galston AW (1991) Physiological

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-055

and biochemical studies on the antisenescence properties of polyamines in plants. In: Slocum RD, Flores HE eds. Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants. CRC Press, Boca Raton FL, pp.201-211

Kuehn GD, Rodriguez-Garay B, Bagga S (1990) Novel occurrence of uncommon polyamines in higher plants. *Plant Physiology*, **94:** 855-857

Laurenzi M, Rea G, Federico R, Tavladoraki P, Angelini R (1999) Deetiolation causes a phytochrome-mediated increase of polyamine oxidase expression in outer tissues of the maize mesocotyl: a role in the photomodulation of growth and cell wall differentiation. *Planta*, **208:** 146-154

Laurenzi M, Tipping AJ, Marcus SE, Knox JP (2001) Analysis of the distribution of copper amine oxidase in cell walls of legume seedlings. *Planta*, **214:** 37-45

Lee SH, Park KY (1991) Compensatory aspects of the biosynthesis of spermidine in tobacco cells in suspension culture. *Plant & Cell Physiology*, **32:** 523-531

Malabika R, Ghosh B (1996) Polyamine, both common and uncommon under heat stress in rice callus. *Physiologia Plantarum*, **98:** 196-200.

Martin-Tanguy J (1997) Conjugated polyamine and reproductive development: biochemical, molecular and physiological approaches. *Physiologia Plantarum*, **100:** 675-688

Panicot M, Minguet EG, Ferrando A, Alcazar R (2002) A polyamine metabolon involving aminopropyl transferase complexes in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, **14:** 2539-2551

Pegg AE (1983) Assay of aminopropyltransferase. *Methods In Enzymology*, **94:** 260-265

Reggiani R, Laoreli P (2000) Evidence for involvement of phospholipase C in the anaerobic signal transduction. *Plant & Cell Physiology*, **41:** 1392-1396

Richards FJ, Coleman EG (1952) Occurrence of putrescine in potassium-deficient barley. *Nature*, **170:** 460-461

Rodriguez-Garay B, Phillips GC, Kuehn GD (1989) Detection of norspermidine and norspermine in *Medicago sativa* L. *Plant Physiology*, **89:** 525-529

Satyanarayan V, Nair PM (1990) Metabolism, enzymology and possible roles of 4-aminobutyrate in higher plants. *Phytochemistry*, **29:** 367-375

Schopfer P (2001) Hydroxyl radical — induced cell wall loosening *in vitro* and *in vivo*: implications for the control of elongation growth. *The Plant Journal*, **28:** 679-688

Schopfer P, Liszkay A, Bechtold M, Frahry G, Wagner A (2002) Evidence that hydroxyl radicals mediate auxin-induced extension growth. *Planta*, **214:** 821-828

Schwacke R (1999) Le ProT1, a transporter for proline, glycine betaine, and γ - aminobutyric acid in tomato pollen. *The Plant Cell*, **11:** 377-391

Serraj R, Shelp BJ, Sinclair TR (1998) Accumulation of γ - aminobutyric acid in nodulated soybean in response to drought stress. *Physiologia Plantarum*, **102:** 79-86

Shelp BJ, Bown AW, McLean MD (1999) Metabolism and functions of gamma-aminobutyric acid. *Trends in Plant Science*, **4:** 446-452

Shelp BJ, Watlon CS, Snedden WA (1995) GABA shunt in developing soybean seeds is associated with hypoxia. *Physiologia Plantarum*, **94:**219-228

Tassoni A, Buuren MV, Franceschetti M, Fornalè S (2000) Polyamine content and metabolism in *Arobidopsis thaliana* and effect of spermidine on plant development. *Plant Physiology and Biochemistry*, **38:** 383-393

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-055

Tavladoraki P, Schinina ME, Cecconi F, di Agostino S, Manera F, Rea G (1998) Maize polyamine oxidase: primary structure from protein and cDNA sequencing. *Federation of European Biochemical Societies Letter*, **426:** 62-66

Tiburcio AF, Altabella T, Borrell A (1997) Polyamine metabolism and its regulation. *Physiologia Plantarum*, **100:** 664-674

Tiburcio AF, Campos JL, Figueras X, Besford RT (1993) Recent advances in the understanding of polyamine functions during plant development. *Plant Growth Regulation*, **12:** 331-340

Turano FJ, Kramer GF, Wang CY (1997) The effect of methionine, ethylene and polyamine catabolic intermediates on polyamine accumulation in detached soybean leaves. *Physiologia Plantarum*, **101:** 510-518

Wallace W, Secor J, Schrader LE (1984) Rapid accumulation of γ - aminobutyric acid and alanine in soybean leaves in response to an abrupt transfer to lower temperature, darkness, or mechanical manipulation. *Plant Physiology*, **75:** 170-175

Wojtaszek P (1997) Oxidative burst: an early plant response to pathogen infection. *Biochemical Journal*, **322:** 681-692

Yamakawa H, Kamada H, Satoh M, Ohashi Y (1998) Spermine is a salicylate-independent endogenous inducer for both tabacco acidic pathogenesis — related proteins and resistance against tobacco mosaic virus infection. *Plant Physiology*, **118:** 1213-1222

Yoda H, Yamaguchi Y, Sano H (2003) Induction of hypersensitive cell death by hydrogen peroxide produced through polyamine degradation in tobacco plants. *Plant Physiology*, **132:** 1973-1981

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t24-055