网络出版时间:2025-07-18 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.01.004

内源多胺对山葡萄性别分化的影响

白瑞雯[1],邹利人[1],闫可[1],齐晓光[1],刘畅[2],郭宇琦[2],王思琪[3],
温景辉[1],郭修武[4],申海林[1]

(1 吉林省农业科学院(中国农业科技东北创新中心),吉林 长春 130033;2 吉林农业大学 园艺学院,吉林 长春 130118;
3 延边大学 农学院,吉林 延吉 133000;4 沈阳农业大学 园艺学院,辽宁 沈阳 110866)

[摘 要] 【目的】山葡萄(*Vitis amurensis* Rupr.)为葡萄属中最抗寒的一个种群,多为两性花,在我国东北地区分布广泛。研究多胺对山葡萄性别分化的影响,为强化山葡萄种质资源利用和完善葡萄花发育提供参考。【方法】以山葡萄两性花品种双丰、双红、双优以及雄株品种 043,75030 和 75134 为试验材料,采用高效液相色谱法(HPLC)测定性别分化关键期花蕾中内源多胺(包括精胺(Spm)、亚精胺(Spd)和腐胺(Put))的含量,并分析其比值;采用细胞分裂素(CPPU)处理雄株 75134,使其转换为两性花株,并分析其性别转换过程中多胺含量的变化以及比值与性别形成的关系;分析 CPPU 处理雄株 75134 与对照的转录组信息,探究与山葡萄性别转换相关的重要代谢途径和关键基因。【结果】在性别分化关键期,与雄株相比,山葡萄两性花花蕾具有较高的 Spm、Spd 含量以及较大的 Spd/Put、Spm/Put 和(Spd+Spm)/Put 比值。经过 CPPU 处理后山葡萄雄株转变成两性花植株,伴随着花蕾内 Put 含量减少,Spd 和 Spm 含量增加。差异基因的层次聚类结果共分为 73 组,其中第 34 组中含有转运多胺的 ATP 酶活性基因,其富集程度达差异显著水平。KEGG 结果表明,精胺代谢途径和 β-丙氨酸代谢途径参与山葡萄性别转换;结合代谢通路分析和基因注释,节点[1.5.3.16]为精胺代谢途径与 β-丙氨酸代谢途径共同注释的差异基因,对应基因注释为精胺脱氧酶基因 5[*Vitis vinifera*]。【结论】多胺参与山葡萄的性别分化,精胺代谢途径和 β-丙氨酸代谢途径为山葡萄性别转换的重要途径,精胺脱氧酶基因 5 是一个重要的调节基因。

[关键词] 山葡萄;内源多胺;细胞分裂素(CPPU);性别分化;葡萄栽培

[中图分类号] S663.1 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)01-0036-09

Effects of endogenous polyamines on sex differentiation in *Vitis amurensis*

BAI Ruiwen[1], ZOU Liren[1], YAN Ke[1], QI Xiaoguang[1], LIU Chang[2], GUO Yuqi[2],
WANG Siqi[3], WEN Jinghui[1], GUO Xiuwu[4], SHEN Hailin[1]

(1 *Northeast Agricultural Research Center of China, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun, Jilin* 130033, *China*;
2 *College of Horticulture, Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin* 130118, *China*;
3 *College of Agriculture, Yanbian University, Yanji, Jilin* 133000, *China*;
4 *College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning* 110866, *China*)

Abstract: 【Objective】 *Vitis amurensis* is the most cold-resistant species in the genus, bearing mostly hermaphroditic flowers, and is widely distributed in Northeast China. This study aimed to investigate the effects of polyamines on sex differentiation in *V. amurensis*, thereby providing critical insights for enhancing the utilization of its germplasm resources and improving grape flower development. 【Method】 The

[收稿日期] 2024-10-25 [修回日期] 2025-04-17
[基金项目] 吉林省农业科技基本科研项目(KYJF2021JQ102);现代农业产业技术体系-葡萄-公主岭综合试验站项目(Cars29-8)
[作者简介] 白瑞雯(1994—),女,吉林长春人,助理研究员,硕士,主要从事葡萄栽培生理研究。E-mail:bairuiwen826@163.com
[通信作者] 申海林(1977—),男,河北邯郸人,研究员,博士,硕士生导师,主要从事葡萄栽培与育种工作。
E-mail:hailinshen@126.com

hermaphroditic flowers Shuangfeng，Shuanghong，Shuangyou and male plants 043，75030，75134 of *V. amurensis* were used as experimental materials. The content of endogenous polyamines，including spermine (Spm)，spermidine (Spd)，and putrescine (Put)，in flower buds during the critical sex differentiation phase was quantified by high performance liquid chromatography (HPLC)，and their ratios were analyzed. The male plants 75134 were transformed into hermaphroditic flowers through cytokinin (CPPU) treatment. The changes in polyamine content during sex conversion process and the relationship between their ratios and sex formation were analyzed. Additionally，transcriptome analysis was conducted on male plants 75134 by CPPU treatment and the control group to identify critical metabolic pathways and key genes associated with sex conversion in *V. amurensis*.【Result】During the critical period of sex differentiation，compared with male plants，the flower buds of hermaphroditic plants of *V. amurensis* exhibited higher Spm and Spd contents，as well as larger Spd/Put，Spm/Put，and (Spd＋Spm)/Put ratios. After CPPU treatment，male plants were transformed into hermaphroditic plants，accompanied by a decrease in Put content and an increase in Spd and Spm contents in the flower buds. Hierarchical clustering results of differentially expressed genes divided them into 73 clusters. Cluster 34 contained genes encoding ATPases involved in polyamine transport，showing significant enrichment. The KEGG results indicated that the spermine metabolic pathway and the β-alanine metabolic pathway were involved in the sex conversion in *V. amurensis*. Furthermore，combined analysis of metabolic pathway and gene annotations identified node [1. 5. 3. 16] as a differentially expressed gene commonly annotated in both arginine metabolic pathway and β-alanine metabolic pathway，corres-ponding to the gene annotation of spermine deoxyase gene 5 [*V. vinifera*].【Conclusion】Polyamines are involved in the sex differentiation of *V. amurensis*. The spermine metabolic pathway and the β-alanine metabolic pathway are critical for sex conversion in *V. amurensis*，with the spermine deoxyase gene 5 identified as a key regulatory gene.

Key words：*Vitis amurensis*；endogenous polyamines；cytokinin(CPPU)；gender differentiation；grape culture

山葡萄(*Vitis amurensis* Rupr.)是葡萄属中最抗寒的一个种，可以忍耐－40 ℃低温[1-2]，是抗寒葡萄育种中的重要亲本，且对黑痘病、白腐病等病害具有很强的抗性[3-4]。此外，山葡萄也是我国东北地区重要的葡萄酒酿造原料，对发展当地经济具有重大意义。山葡萄果实营养丰富，用其浆果酿造的甜红葡萄酒风味独特，是我国寒冷地区发展的优势产业，已成为内蒙古和东北地区的经济支柱产业[5]。从20 世纪中期，我国开始了大规模的山葡萄资源收集与评价利用研究，但山葡萄多为雌雄异株，直至1963 年才从大量的山葡萄资源中筛选出第一个两性花植株——双庆，因此山葡萄育种工作由野生资源选优逐步向有性杂交方向发展[6]。本研究从内源多胺角度出发，开展多胺对山葡萄性别分化的影响研究，对进一步了解山葡萄种质资源特性和丰富高等植物的性别分化机制研究有重要意义。

大多数高等植物的单性花均需要先经历一个两性期过程，继而发育为单性花，山葡萄的单性花分化也经历了这一过程[7]。另有研究表明，花前 15 d 是山葡萄性别分化的关键期，使用细胞分裂素(CPPU)处理花序，可以使山葡萄雄株转变为两性花株。郭修武等[8]使用 1 000 μg/g 6-BA 处理，实现了山葡萄雄株的性别转化。艾军等[9]通过细胞分裂素处理，也实现了山葡萄雄株的性别转化，且 CPPU 处理后雄株花序的坐果率为 96.7%，雄株产生的种子具有较高发芽率，可用于后续遗传育种研究。焦竹青[10]研究表明，CPPU 可能是通过调节花蕾内源激素在不同时期的水平及其平衡关系，进而调控雌雄蕊的发育进程，最终实现山葡萄雄株性别反转的诱导。

多胺(PAs)是植物中具有生理活性的有机小分子，包括腐胺(Put)、亚精胺(Spd)和精胺(Spm)等。多胺也是一种新型的植物生物刺激剂，在植物许多生理过程中发挥关键作用。已有研究表明，除受内源激素影响外，植物的性别表达可能也受到内源多胺的调控[11]。目前有关多胺作用的研究多集中在植物抗逆性，包括耐盐碱、耐高温、抗低温以及抗病等方面，关于其在植物性别分化方面的研究尚未见报道。本研究以性别分化关键期的山葡萄两性花品种双丰、双红、双优，以及雄株 043，75030 和 75134 为试验材料，研究在两种花型山葡萄植株花器官中

Spm、Spd 和 Put 含量及其比值的差异,结合 CPPU 处理山葡萄雄株使其转变为两性花株,分析性别转换过程中多胺含量变化以及差异基因的表达,探索山葡萄性别分化的多胺调控机制。

1 材料与方法

1.1 试验材料

长势良好的山葡萄两性花品种双丰、双红、双优,以及雄株 043,75030 和 75134,均采集于中国农业科学院特产研究所山葡萄种质资源圃,树龄 4 年,南北向篱架栽培,株行距为 1.0 m×2.0 m,厂形架势,常规田间管理。

1.2 样品采集

于山葡萄花序分离初期,采集两性花双丰、双红、双优以及雄株 043,75030 和 75134 的花序,每个品种采集 10 个花序,保存备用。使用质量浓度 100 mg/L CPPU 溶液浸蘸山葡萄雄株 75134 花序,以浸蘸清水为对照,每处理 30 个花序。浸蘸处理 12 和 24 h 后,每处理分别采集 10 个花序,保存备用。

1.3 山葡萄内源多胺含量的测定

参考刘俊等[12]的方法,采用高效液相色谱法测定不同品种山葡萄多胺的种类及其含量。高效液相色谱仪型号为 Waters Acquity UPLC,色谱柱型号为 ACQUITY UPLC BEH C18 Column,流动相中甲醇与 0.5% 乙酸的体积比为 64∶36,检测波长 230 nm,流速 0.7 mL/min。试验设置 3 次重复。

1.4 CPPU 处理对山葡萄雄株 75134 转录组的影响

使用质量浓度 100 mg/L CPPU 溶液浸蘸山葡萄雄株 75134 花序,以浸蘸清水为对照,每处理 30 个花序。在 CPPU 浸蘸处理 6,12,24,72,144,216 和 288 h 后,分别采集 CPPU 浸蘸处理和对照花序,按 CPPU 处理和对照将采集的 7 份花蕾混合,形成 CPPU 处理和对照 2 组试验样品,重复 3 次。通过百迈客基因公司完成转录组测定分析(Solexa 测序系统,按无参考基因组比对)。采用 DESeq 对基因表达进行差异分析,差异表达基因的筛选条件为差异表达倍数≥2 且 FDR<0.01。并对差异表达基因进行基因本体(gene ontology,GO)、京都基因与基因组百科全书(kyoto encyclopedia of genes and genomes,KEGG)通路富集分析。

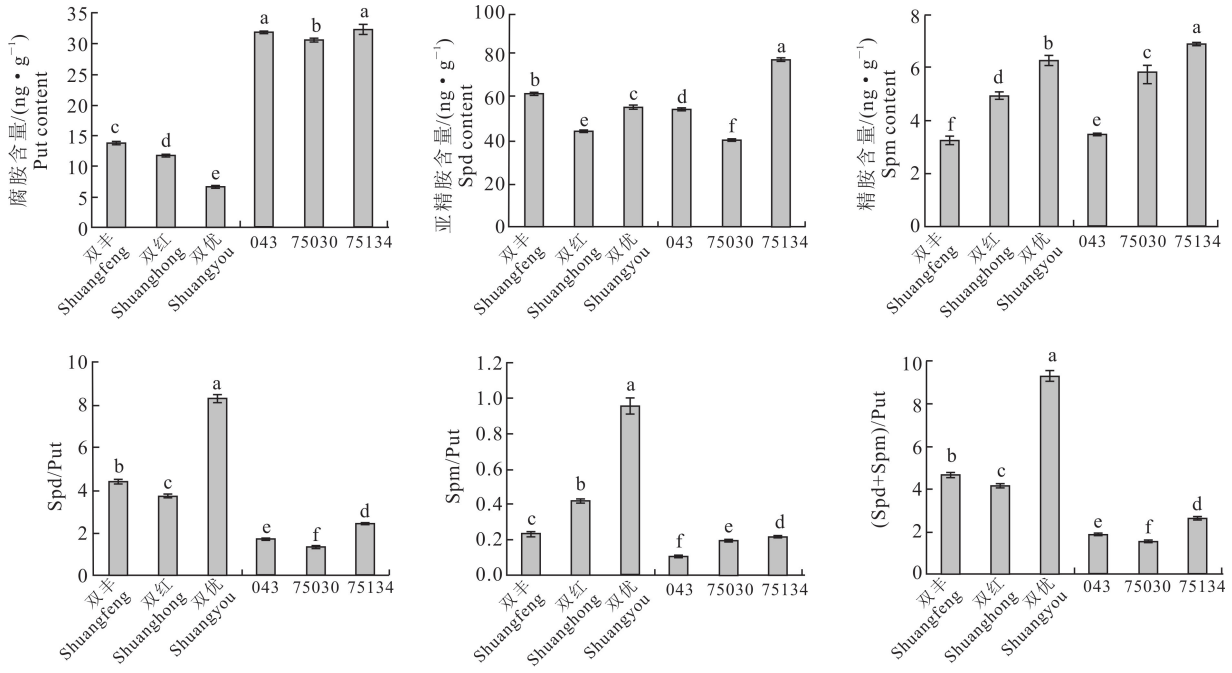
1.5 数据处理与分析

采用 MS Office 2013 和 SPSS 20.0 软件对试验数据进行统计和单因素方差分析。

2 结果与分析

2.1 不同花型山葡萄内源多胺的含量

不同花型山葡萄内源多胺含量及其比值如图 1 所示。



图柱上不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。下同。

Different lowercase letters above the bars indicate significant differences among different treatments ($P<0.05$). The same below.

图 1 不同花型山葡萄内源多胺含量及其比值

Fig. 1 Content and ratio of endogenous polyamines in different flower types of *Vitis amurensis*

由图 1 可知，在性别分化关键期，双丰、双红和双优 3 种山葡萄两性花株花序的腐胺（Put）含量均显著低于雄株 043，75030 和 75314，说明腐胺含量与山葡萄性别分化显著相关；但不同花型山葡萄花序的亚精胺（Spd）和精胺（Spm）含量与其性别分化则无明显关联。

由图 1 还可知，双丰、双红和双优两性花株花序中，Spd/Put、Spm/Put 以及（Spd＋Spm）/Put 值均显著高于雄株 043，75030 和 75314，说明多胺比值高可能是山葡萄两性花形成的重要因素。综上可知，多胺含量与山葡萄两性花形成密切相关，山葡萄可能通过调整花器官内多胺种类及其比值参与性别分化，而不是通过单一的 Spd、Spm 或 Put 含量决定山葡萄的性别分化。

2.2　CPPU 对雄株 75134 内源多胺含量的影响

由图 2 可知，100 mg/L 细胞分裂素（CPPU）浸蘸处理 12 和 24 h 后，75134 花序中 Spm、Spd、Put 含量均显著高于清水对照。与处理 12 h 相比，无论是 CPPU 处理还是对照，处理 24 h 时 75134 花序中 Put 含量显著下降，而 Spd 和 Spm 含量均显著增加，其中 CPPU 处理和对照花序的 Put 含量分别减少 7.03 和 8.13 ng/g，Spd 含量分别增加 20.57 和 9.59 ng/g，Spm 含量分别增加 1.59 和 1.14 ng/g。说明在性别分化关键期，花序中 Put 含量减少以及 Spd 和 Spm 含量增加更有利于山葡萄两性花的形成。

由图 2 还可知，100 mg/L CPPU 浸蘸处理 12 和 24 h，75134 花序中 Spd/Put、Spm/Put 及（Spd＋Spm）/Put 值均显著高于对照。与处理 12 h 相比，无论是 CPPU 处理还是对照，处理 24 h 时 75134 花序中 Spd/Put、Spm/Put 以及（Spd＋Spm）/Put 值均显著增加。进一步说明在性别分化关键期，花序中 Put 含量减少以及 Spd 和 Spm 含量增加更有利于山葡萄两性花的形成。

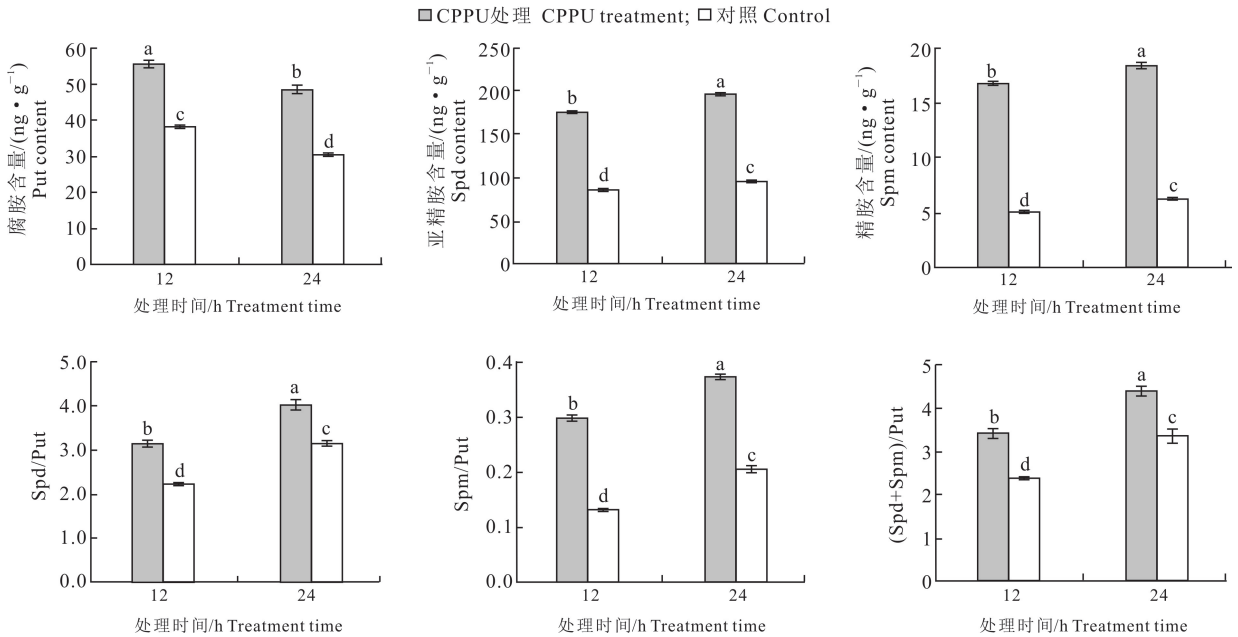


图 2　CPPU 处理对山葡萄雄株 75134 多胺含量及其比值的影响

Fig. 2　Effects of CPPU treatment on the contents and ratios of polyamines in male plants 75134

2.3　山葡萄性别分化的多胺代谢途径及相关基因

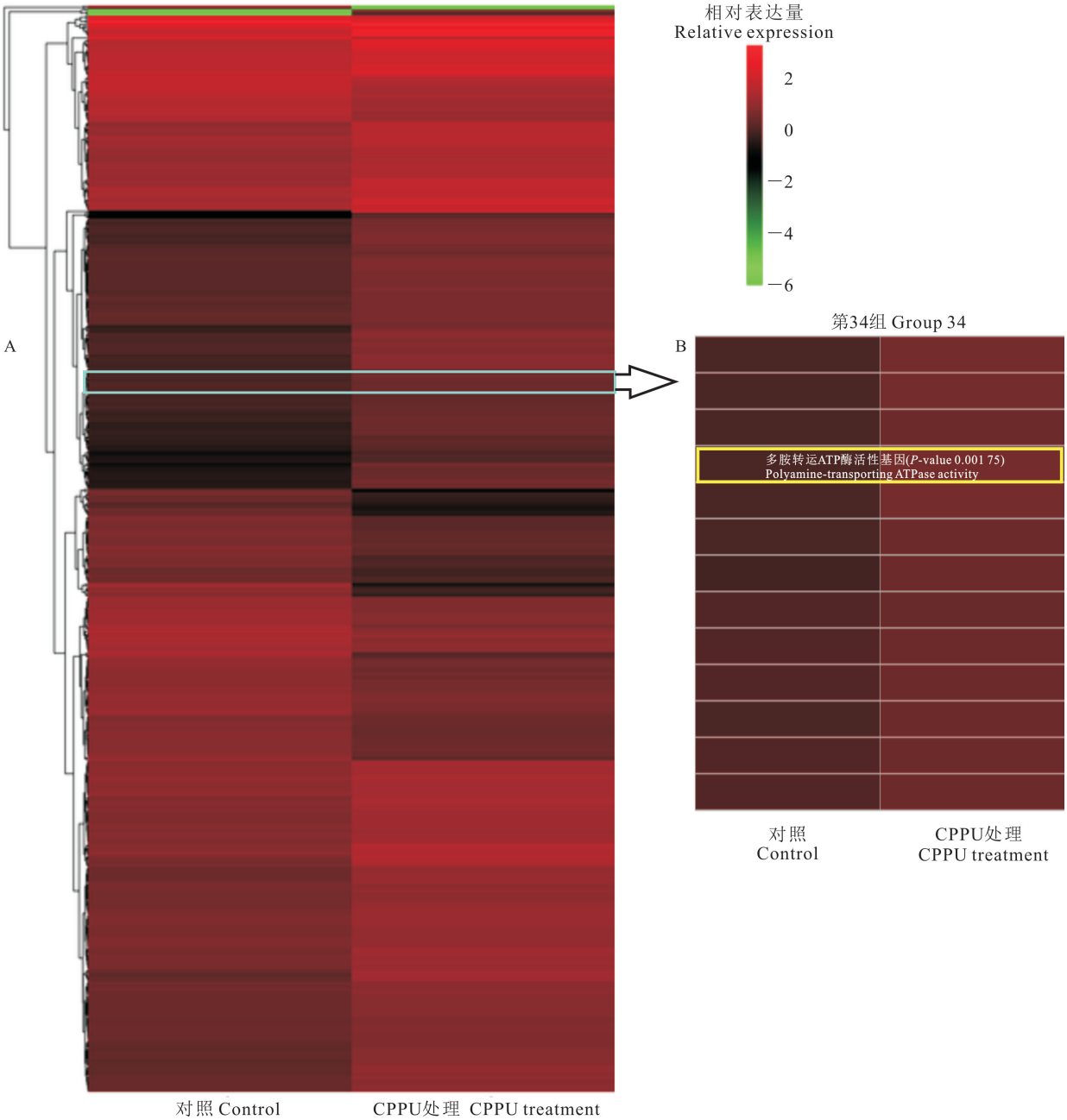
2.3.1　*差异表达基因（DEG）的筛选与聚类分析*　通过转录组测序共获得差异表达基因 551 个，对筛选出的差异表达基因进行层次聚类分析，将具有相同或相似表达行为的基因进行聚类，结果如图 3 所示。由图 3 可知，551 个差异表达基因共分为 73 个组，其中第 34 组（Group 34）含有转运多胺的 ATP 酶活性基因，在 CPPU 处理与对照间富集程度达差异显著水平（*P*-value 为 0.001 75），说明多胺代谢可能参与了山葡萄的性别转换。

2.3.2　*差异表达基因的 KEGG 分类*　经 KEGG 途径分析，CPPU 处理雄株 75134 转换为两性花株的过程中，共有 161 个差异表达基因得到注释，包括细胞进程、遗传信息过程、新陈代谢、环境信息过程、有机系统共 5 个方面，涉及 50 个代谢通路，其中与多胺代谢通路相关的途径有 2 个，分别为精胺代谢途径和 β-丙氨酸代谢途径（图 4）。

2.3.3　*多胺代谢通路*　从图 5 可以看出，节点[1.5.3.16]（红色填充框）为精胺代谢途径与 β-丙氨酸代谢途径共同注释的差异基因，是 Spm（红色边

框)转化为 Spd(红色边框)的关键因子,对应基因注释为精胺脱氧酶基因 5[*Vitis vinifera*],由此可知多胺代谢与山葡萄的性别转换密切相关。

综上,说明 CPPU 处理后诱导了 Spm 的代谢,促进了 Spd 的产生,这也与 CPPU 处理中 Spd 含量上升有助于两性花的形成相符合。推测在 CPPU 处理诱导两性花形成的过程中,影响多胺代谢的途径可能为:花序组织细胞感知 CPPU 信号后,通过诱导精胺脱氧酶基因的表达,影响 Spm 和 Spd 的代谢与合成,继而参与精氨酸和丙酮酸代谢途径,最终影响山葡萄的性别分化。



A. 差异层次聚类全图;B. 层次聚类全图中第 34 组放大图。图中不同列代表雄株'75134'CPPU 处理与对照 2 个样品,不同行代表不同差异基因。颜色代表差异基因在样品中的表达量,FPKM 以 2 为底的对数值。

A. Hierarchical clustering heatmap of differentially expressed genes; B. Enlarged view of Group 34 from the heatmap with columns representing CPPU-treated male plant 75134 and control samples, and rows representing differentially expressed genes. The color indicates the expression of each differentially expressed gene in the sample, which is represented by the logarithmic value (base 2) of the FPKM.

图 3 差异表达基因表达模式聚类图

Fig. 3 Hierarchical clustering heatmap of differentially expressed genes

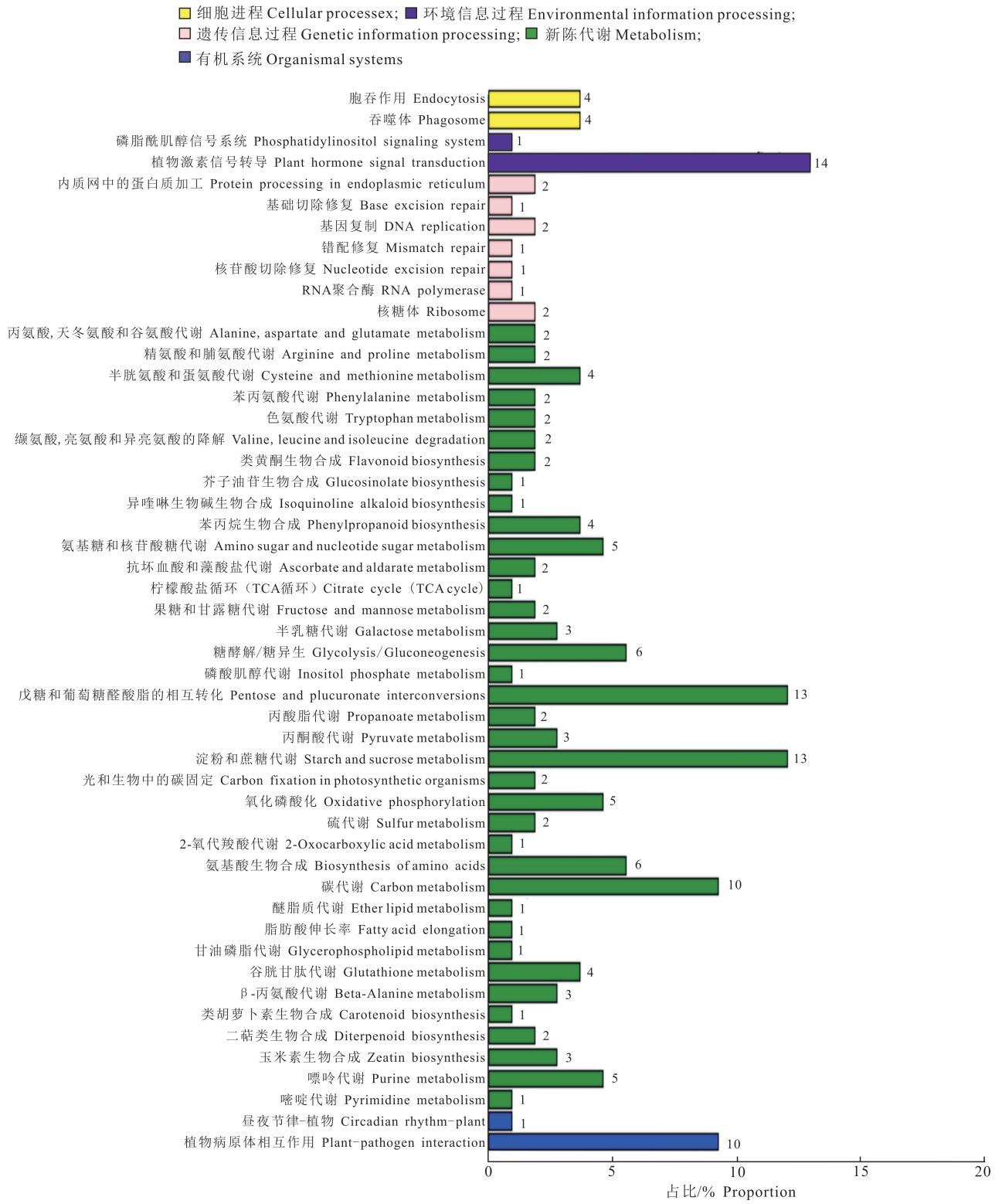


图 4　差异表达基因 KEGG 分类图

Fig. 4　KEGG classification diagram of differentially expressed genes

3　讨论与结论

3.1　多胺对植物发育的影响

研究表明，多胺常作为第二信使参与植物的开花坐果[13-15]。NASERI 等[16]研究表明，多胺水平差异影响不同杏品种的开花时间，精胺（Spm）含量持续增加可促进杏花芽发育。APPLEWHITE 等[17]研究表明，使用酶抑制剂可降低培养基中的亚精胺

(Spd)含量,会导致哥伦比亚拟南芥几乎不成花。HUANG 等[18]研究发现,在晚香玉营养生长阶段施用环己胺(Spd 合成抑制剂),会导致其花原基数量减少。XU 等[19]通过外源 GA_3 提高内源 PAs 的生物合成来延缓杜鹃花的衰老。CAI 等[20]指出,Spm 含量是影响烟草花冠衰老的关键因子。本研究结果表明,山葡萄花序中多胺含量及其比值与花型之间存在一定相关性。

精胺脱氧酶催化精胺发生氧化反应转化成亚精胺。汪俏梅等[21]研究指出,内源 Spd 含量变化与苦瓜雌花发生及发育相关,内源腐胺(Put)含量上升与雄花形成有关;陈学好等[22]研究表明,黄瓜中高水平的内源 Spd 和 Put 分别有利于雌花和雄花的形成;张建农等[23]研究表明,高含量 Spd 可能有利于甜瓜早期雌蕊的发育。上述研究表明,Spd 含量的增加会促进雌蕊发育,本研究中,山葡萄雄株 75134 经外源细胞分裂素处理后转变为两性花,Spd 含量显著升高,这与前人的研究结果[21-23]一致 。

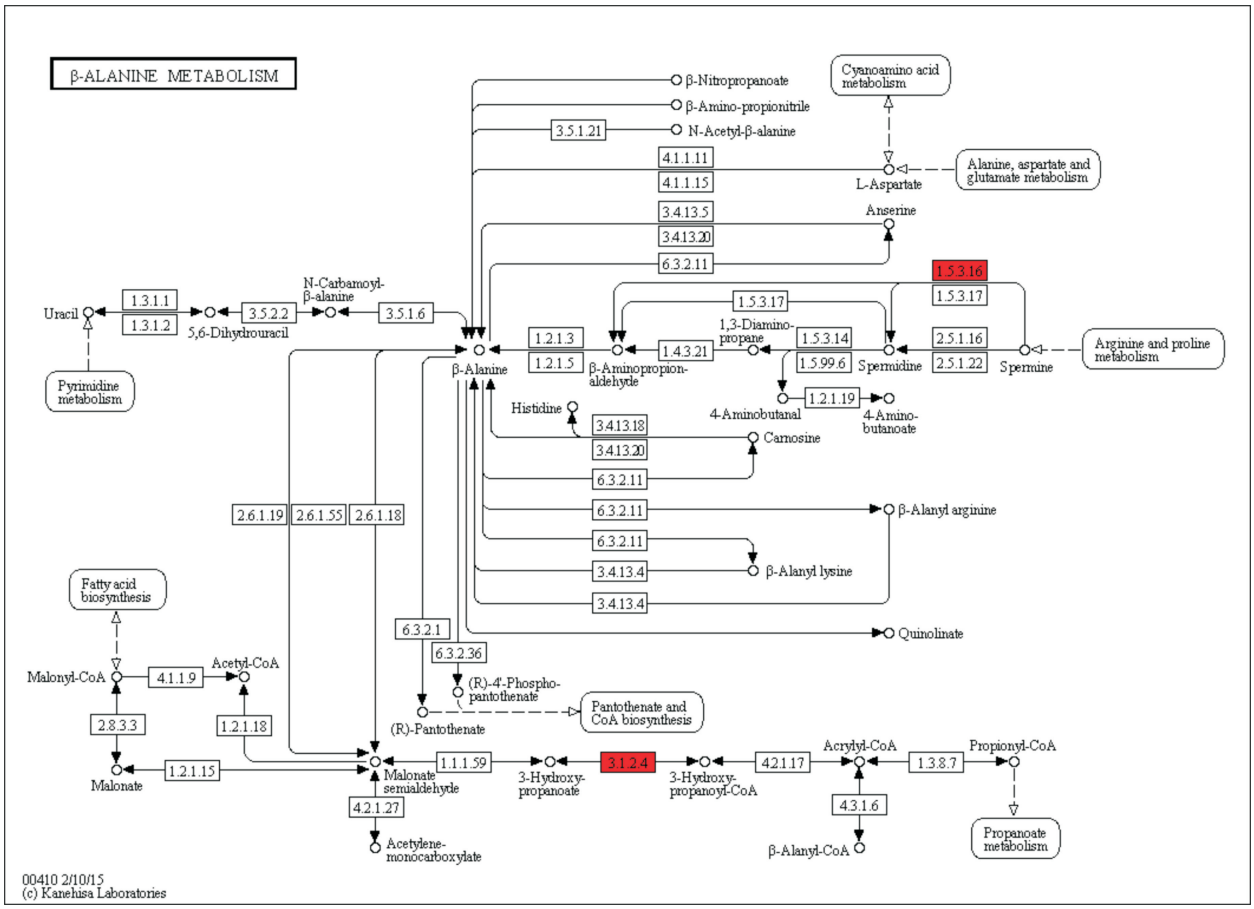


图 5 β-丙氨酸与精氨酸代谢通路图

Fig. 5 Diagram of β-alanine and arginine metabolism pathways

3.2 多胺参与植物发育的分子调控机制

多胺可以与细胞膜、蛋白以及核酸等大分子物质结合,不仅能稳定蛋白和膜的构象,还可以增加核酸的稳定性[24]。多胺(PAs)通过与信号代谢物(H_2O_2、NO)、氨基丁酸、植物激素和氮代谢的相互作用,参与植物的生长发育[25-26]。植物细胞壁的成熟过程也与多胺氧化酶(PAO)被植物激素或环境因子调控后的活性变化有关[27]。SAKAMOTO 等[28]研究指出,多胺过度积累会导致细胞毒性,进而抑制细胞生长及降低其生存能力。OGURO 等[29]在 RNA 分子的特定位置鉴定出 2 个具有精胺结合特征的茎环结构。

H_2O_2 是植物体内重要的信号分子[30-31],植物体内的 H_2O_2 主要来源于多胺氧化途径[32-33]。研究表明,多胺氧化途径生成的 H_2O_2,通过调节细胞程序性凋亡(PCD)来调控植物组织的分化和生长[34-35]。在拟南芥中,由 NADPH 氧化酶和 PAO 共同介导的活性氧(ROS)的产生,是引起保卫细胞气孔关闭必不可少的信号成分[36]。PEREZ-AMADOR 等[37]研究指出,豌豆子房中的 PAO 和精氨酸

脱羧酶均参与了多胺代谢调节。还有研究表明，不同植物中 PAO 家族成员的数量不同[38]。TAKAHASHI 等[39]研究表明，拟南芥 *AtPAO1* 在花器官中具有特殊功能，*AtPAO3* 和 *AtPAO5* 在花中表达量最高，*AtPAO2* 和 *AtPAO3* 的最优底物是 Spd，*AtPAO4* 具有 Spm 特异性。IMAMURA 等[40]研究发现，在三叶龙胆从营养生长到生殖生长过程中，亚精胺合酶基因（*GtSPDS*）和精胺合酶基因（*GtSPMS*）的表达水平瞬时升高，说明通过基因过表达可加速三叶龙胆开花。本研究中，与对照相比，100 mg/L CPPU 浸蘸山葡萄雄株 75134 后，其花序中精胺氧化酶和含有多胺转运的 ATP 酶活基因表达显著上调，说明 PAO 对于山葡萄雌蕊发育至关重要，推测 PAs 可能作为信号物质直接或间接参与山葡萄的性别分化。

[参考文献]

[1] MA Y Y, ZHANG Y L, SHAO H, et al. Differential physio-bio-chemical responses to cold stress of cold-tolerant and non-tolerant grapes (*Vitis* L.) from China[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2010, 196(3): 212-219.

[2] JIAO L, ZHANG Y L, WU J, et al. A novel U-Box protein gene from "zuoshanyi" grapevine (*Vitis amurensis* Rupr. cv.) involved in cold responsive gene expression in *Arabidopsis thanliana*[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2015, 33(3): 557-568.

[3] LI D, WAN Y, WANG Y J, et al. Relatedness of resistance to anthracnose and to white rot in Chinese wild grapes[J]. Vitis: Journal of Grapevine Research, 2008, 47(4): 213-215.

[4] WAN Y Z, SCHWANINGER H, HE P C, et al. Comparison of resistance to powdery mildew and downy mildew in Chinese wild grapes[J]. Vitis: Journal of Grapevine Research, 2007, 46(3): 132-136.

[5] 宋润刚，路文鹏，王军，等. 山葡萄品种特性、评价及配套栽培技术[J]. 中外葡萄与葡萄酒，2000(3)：22-25.
SONG R G, LU W P, WANG J, et al. The characteristics, evaluation and necessary culture techniques of wild grape variety [J]. Sino-Overseas Grapevine & Wine, 2000(3): 22-25.

[6] 宋润刚，路文鹏，王军，等. 山葡萄品种选育回顾与展望[J]. 北方园艺，1999(6)：36-38.
SONG R G, LU W P, WANG J, et al. Review and prospect of wild grape variety breeding[J]. Northern Horticulture, 1999(6): 36-38.

[7] 王军，尹立荣，宋润刚，等. 东北山葡萄花芽分化的研究[J]. 特产研究，1994，16(3)：6-9，63.
WANG J, YIN L R, SONG R G, et al. Study on the flower buds differentiation of *Vitis amurensis* Rupr[J]. Special Wild Economic Animal and Plant Research, 1994, 16(3): 6-9, 63.

[8] 郭修武，景士西，林兴桂. 山葡萄种质资源研究初报[J]. 沈阳农业大学学报，1995，26(3)：271-276.
GUO X W, JING S X, LIN X G. Studies on the germplasm resources of *V. amurensis*[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 1995, 26(3): 271-276.

[9] 艾军，李爱民，李昌禹，等. 细胞分裂素对山葡萄雄株性别转换的效应[J]. 园艺学报，2002，29(2)：163-164.
AI J, LI A M, LI C Y, et al. The effect of cytokinin on sex conversion of male plants of *Vitis amurensis*[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2002, 29(2): 163-164.

[10] 焦竹青. CPPU 对山葡萄(*Vitis amurensis* Rupr)雄花性别转换机理的研究[D]. 北京：中国农业科学院，2012.
JIAO Z Q. Mechanisms of sex conversion induced by CPPU in male *Vitis amurensis* Rupr[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2012.

[11] KIM D W, WATANABE K, MURAYAMA C, et al. Polyamine oxidase5 regulates *Arabidopsis* growth through thermos ermine oxidase activity[J]. Plant Physiology, 2014, 165(4): 1575-1590.

[12] 刘俊，吉晓佳，刘友良. 检测植物组织中多胺含量的高效液相色谱法[J]. 植物生理学通讯，2002，38(6)：596-598.
LIU J, JI X J, LIU Y L. High performance liquid chromatography method for measuring polyamine content in plant tissue [J]. Plant Physiology Communications, 2002, 38(6): 596-598.

[13] PEGG A E. Introduction to the thematic minireview series: sixty plus years of polyamine research[J]. Journal of Biological Chemistry, 2018, 293(48): 18681-18692.

[14] KILLINY N, NEHELA Y. Citrus polyamines: structure, biosynthesis, and physiological functions [J]. Plants, 2020, 9(4): 426.

[15] 金龙飞，尹欣幸，张安妮，等. 油棕多胺合成酶基因的分离及其在低温和脱水胁迫下的表达分析[J]. 福建农业学报，2021，36(4)：402-411.
JIN L F, YIN X X, ZHANG A N, et al. Identification and expressions under low-temp/draught stress of polyamine synthesis genes in oil palms[J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2021, 36(4): 402-411.

[16] NASERI S, GHOLAMI M, BANINASAB B. Changes in polyamines during bud dormancy in almond cultivars differing in their flowering date [J]. Scientia Horticulturae, 2019, 258: 108788.

[17] APPLEWHITE P B, KAUR-SAWHNEY R, GALSTON A W. A role for spermidine in the bolting and flowering of *Arabidopsis*[J]. Physiologia Plantarum, 2000, 108(3): 314-320.

[18] HUANG C K, CHANG B S, WANG K C, et al. Changes in polyamine pattern are involved in floral initiation and development in *Polianthes tuberosa*[J]. Journal of Plant Physiology, 2004, 161(6): 709-713.

[19] XU Q, LI H X, LIU S L, et al. Gibberellin and spermidine synergistically regulate polyamine metabolism during the development of *Rhododendron* flowers[J]. Plant Growth Regulation, 2022, 96(1): 37-50.

[20] CAI G, DELLA MEA M, FALERI C, et al. Spermine either

delays or promotes cell death in *Nicotiana tabacum* L. corolla depending on the floral developmental stage and affects the distribution of transglutaminase[J]. Plant Science,2015,241:11-22.

[21] 汪俏梅,曾广文.激素和多胺对苦瓜性别分化的影响[J].园艺学报,1997,24(1):48-52.
WANG Q M,ZENG G W. The effect of phytohormones and polyamines on sexual differentiation of *Momordica charantia* [J]. Acta Horticulturae Sinica,1997,24(1):48-52.

[22] 陈学好,曾广文.黄瓜花性别分化与内源多胺的关系[J].植物生理与分子生物学学报,2002,28(1):17-22.
CHEN X H,ZENG G W. Relationship between floral sex differentiation and endogenous polyamines in cucumber (*Cucumis sativus* L.)[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology,2002,28(1):17-22.

[23] 张建农,李计红.甜瓜不同性别花蕾发育中激素和多胺的变化[J].园艺学报,2007,34(5):1195-1200.
ZHANG J N,LI J H. Changes and analysis of hormones and polyamines in different sexual flower buds of melon[J]. Acta Horticulturae Sinica,2007,34(5):1195-1200.

[24] TAKAHASHI T. Plant polyamines[J]. Plants, 2020, 9(4):511.

[25] KAMIAB F,TAVASSOLIAN I,HOSSEINIFARAHI M. Biological futural:the role of polyamine in plant science[J]. Biological Futura,2020,71(3):183-194.

[26] WIMALASEKERA R,TEBARTZ F,SCHERER G F E. Polyamines,polyamine oxidases and nitric oxide in development, abiotic and biotic stresses[J]. Plant Science,2011,181(5):593-603.

[27] VUOSKU J,MUILU-MÄKELÄ R,AVIA K,et al. Thermospermine synthase (ACL5) and diamine oxidase (DAO) expression is needed for zygotic embryogenesis and vascular development in Scots pine[J]. Frontiers in Plant Science,2019,10:1600.

[28] SAKAMOTO A,MARUYAMA M. Contribution of DOCK11 to the expansion of antigen-specific populations among germinal center B cells[J]. Immune Horizons,2020,4(9):520-529.

[29] OGURO A,YANAGIDA A,FUJIEDA Y,et al. Two stems with different characteristics and an internal loop in an RNA aptamer contribute to spermine-binding[J]. Journal of Biochemistry,2017,161(2):197-206.

[30] YODA H,YAMAGUCHI Y,SANO H. Induction of hypersensitive cell death by hydrogen peroxide produced through polyamine degradation in tobacco plants[J]. Plant Physiology, 2003,132(4):1973-1981.

[31] TUN N N,SANTA-CATARINA C,BEGUM T,et al. Polyamines induce rapid biosynthesis of nitric oxide (NO) in *Arabidopsis thaliana* seedlings[J]. Plant & Cell Physiology, 2006,47(3):346-354.

[32] JIMÉNEZ-BREMONT J F,MARINA M,GUERRERO-GONZÁLEZ M D,et al. Physiological and molecular implications of plant polyamine metabolism during biotic interactions[J]. Frontiers in Plant Science,2014,5:95.

[33] PLEDGIE A,HUANG Y,HACKER A,et al. Spermine oxidase SMO(PAOh1),Not N1-acetylpolyamine oxidase PAO,is the primary source of cytotoxic H_2O_2 in polyamine analogue-treated human breast cancer cell lines[J]. Journal of Biological Chemistry,2005,280(48):39843-39851.

[34] DESIKAN R,REYNOLDS A,HANCOCK J T,et al. Harpin and hydrogen peroxide both initiate programmed cell death but have differential effects on defense gene expression in *Arabidopsis* suspension cultures[J]. Biochemical Journal,1998, 330(1):115-120.

[35] ALOISI I,CAI G,SERAFINI-FRACASSINI D,et al. Transglutaminase as polyamine mediator in plant growth and differentiation[J]. Amino Acids,2016,48(10):2467-2478.

[36] AGURLA S,GAHIR S,MUNEMASA S,et al. Mechanism of stomatal closure in plants exposed to drought and cold stress [J]. Advances in Experimental Medicine and Biology,2018, 1081:215-232.

[37] PEREZ-AMADOR M A,CARBONELL J. Arginine decarboxylase and putrescine oxidase in ovaries of *Pisum sativum* L. (changes during ovary senescence and early stages of fruit development)[J]. Plant Physiology,1995,107(3):865-872.

[38] AHOU A,MARTIGNAGO D,ALABDALLAH O,et al. A plant spermine oxidase/dehydrogenase regulated by the proteasome and polyamines[J]. Journal of Experimental Botany,2014,65(6):1585-1603.

[39] TAKAHASHI Y,CONG R Z,SAGOR G H M,et al. Characterization of five polyamine oxidase isoforms in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Cell Reports,2010,29(9):955-965.

[40] IMAMURA T,FUJITA K,TASAKI K,et al. Characterization of spermidine synthase and spermine synthase:the polyamine-synthetic enzymes that induce early flowering in *Gentiana triflora*[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications,2015,463(4):781-786.

(责任编辑:陈丽)