

• 药材与资源 •

连翘多胺氧化酶基因家族的鉴定及干旱和盐胁迫下的表达分析

陈佳茜^{1,2}, 郭广洋^{1,2}, 谭新杰^{1,2}, 吕淑芳^{1,2}, 胥华伟^{1,2}, 原 梦^{1,2}, 邓 萍^{1,2}, 侯典云^{1,2*}

1. 河南科技大学农学院, 河南 洛阳 471023

2. 河南省药食兼用资源评价与创新利用工程研究中心, 河南 洛阳 471023

摘要: **目的** 研究连翘多胺氧化酶 (polyamine oxidase, *PAO*) 基因家族在盐和干旱胁迫下的响应特征。**方法** 通过分析连翘转录组数据鉴定出 5 个连翘 *PAO* 基因家族成员, 结合蛋白质理化性质和基序分析、蛋白质结构分析、系统进化分析、结构域等方式进行相关性分析, 并探究了盐和干旱胁迫下 *PAO* 基因的表达水平。**结果** 连翘 *PAO* 基因家族氨基酸数介于 235~541 aa, 相对分子质量在 26 069~59 328, 等电点在 5.27~5.86; 不稳定性系数为 35.68~44.14, 总平均亲水性皆为负值, 推测连翘 *PAO* 家族蛋白均为不稳定型、酸性、亲水性蛋白, α -螺旋与无规则卷曲为蛋白主要二级结构形式。**结论** 鉴定出的 5 个连翘 *PAO* 基因家族成员均具有特异性表达模式; 在盐和干旱胁迫下 5 个连翘 *PAO* 基因家族成员的表达均受到诱导, 可能参与连翘的盐胁迫及干旱胁迫响应调控, 为深入探讨连翘 *PAO* 基因家族的功能奠定了基础。

关键词: 连翘; *PAO* 基因家族; 基因表达; 胁迫; 蛋白质结构分析

中图分类号: R286.12 **文献标志码:** A **文章编号:** 0253-2670(2024)09-3077-08

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2024.09.021

Identification and expression analysis of *Forsythia suspensa* *PAO* gene family under salt and drought stress

CHEN Jiayi^{1,2}, GUO Guangyang^{1,2}, TAN Xinjie^{1,2}, LV Shufang^{1,2}, XU Huawei^{1,2}, YUAN Meng^{1,2}, DENG Ping^{1,2}, HOU Dianyun^{1,2}

1. College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471023, China

2. Henan Engineering Research Center for Evaluation and Innovative Utilization of Homology of Medicine and Food, Luoyang 471023, China

Abstract: Objective To study the response characteristics of Lianqiao (*Forsythia suspensa*) polyamine oxidase (*FsPAO*) gene family under salt and drought stress. **Methods** Five members of the *FsPAO* gene family were identified by analyzing the *F. suspensa* transcriptome data. The correlation analysis was carried out by means of protein physical and chemical properties and motif analysis, protein structure analysis, phylogenetic analysis, and structural domains. The gene expression levels were analyzed under salt and drought stress. **Results** The amino acid number of the *FsPAO* gene family ranged from 235 to 541 aa; The molecular weight from 26 069 to 59 328; The isoelectric point ranged from 5.27 to 5.86; The instability coefficients from 35.68 to 44.14, and the total average hydrophilicity was negative, so it was hypothesized that all the proteins of the *FsPAO* gene family were unstable, acidic, hydrophilic proteins, with α -Helix and irregular coil being the main secondary structural forms of *PAO* proteins. **Conclusion** The five identified members of the *FsPAO* gene family had specific expression patterns, and salt stress and drought stress induced the expression of the five members of the *FsPAO* gene family, which might be involved in the regulation of *F. suspensa* in response to salt stress and drought stress. Through this study lays a foundation for in-depth exploration of the function of the *FsPAO* gene family.

Key words: *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl; *PAO* gene family; gene expression; stress; protein structure analysis

收稿日期: 2023-10-09

基金项目: 国家自然科学基金项目 (U1404829); 中央本级重大增减支项目“名贵中药资源可持续利用能力建设项目”(2060302); 河南省自然科学基金资助项目 (202102110156); 河南省科技攻关 (242102110325); 河南省中药材产业科技特派员服务团、河南省中药产业技术体系建设专项资金资助

作者简介: 陈佳茜 (1999—), 硕士研究生, 主要从事药用植物分子生物学研究。E-mail: chenjiayi0120@163.com

***通信作者:** 侯典云 (1975—), 教授, 博士生导师, 主要从事药用植物资源评价与利用研究。

Tel: (0379)64282340 E-mail: dianyun518@163.com

多胺 (polyamines, PAs) 是小分子质量的脂肪胺, 存在于植物细胞中参与各种生物过程^[1]。PAs 主要包括腐胺 (Put)、亚精胺 (Spd) 和精胺 (Spm) 3 种。PAs 与逆境胁迫及衰老有关的植物激素脱落酸 (ABA) 和乙烯 (ETH) 关系密切, 在调控生长、发育、衰老等方面发挥重要作用外, 还参与对各种生物和非生物胁迫耐受功能的响应^[2], 在提高植物抗逆性、维持植物生长发育等方面具有重要作用^[3]。研究表明, 多胺含量的变化可能是植物提高胁迫条件下耐受性的方式之一^[4]。在植物生长发育过程中, 多胺除合成代谢外, 还会通过氧化方式维持植物体内的多胺平衡。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^[5]。大部分的 PAOs 以多胺为底物, 催化生成更小分子多胺, 以及 1 分子氨基醛和 H_2O_2 ^[6], 进而维持植物细胞体内的多胺的稳定, 提高植物抗生物胁迫及非生物胁迫的能力^[7]。

当受到非生物因素胁迫时, 植物表型及生理生化会发生变化, 也会通过改变自身基因序列的表达来调节对环境的适应性。PAOs 先后在水稻^[8]、拟南芥^[9]和其他植物中发现具有多胺分解代谢、植物发育和非生物胁迫耐受性的作用^[10]。目前已从烟草^[11]、玉米^[12]、甜橙^[13]、番茄^[14]和大麦^[15]等植物中鉴定分离出了一系列编码 PAO 的基因, 并研究了在一定非胁迫条件下的 PAO 基因家族成员的响应。

连翘 *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl 为木犀科连翘属落叶灌木, 多产于我国河南、河北、山东、陕西、山西等地区^[16], 多以干燥果实入药, 具有清热解毒、消肿散结、疏散风热等功效^[17]。据报道, 连翘生产极易受干旱、盐碱地等影响^[18-19], 导致产量不佳。目前, 关于连翘非生物胁迫研究主要集中在不同品种之间的比较^[19-20], 抗胁迫相关基因的研究较少, 对连翘 PAO 基因家族信息的全面分析鲜有报道。

本研究以连翘转录组数据为基础, 筛选鉴定连翘 PAO 基因家族成员, 并对该家族成员进行了理化性质、保守结构域、保守基序、以及盐和干旱胁迫下的表达水平等分析研究, 为进一步研究连翘 PAO 基因家族的功能提供理论基础。

1 材料与仪器

1.1 材料

研究所用连翘叶片及果实采自河南洛阳市宜阳县连翘种植基地, 由河南科技大学侯典云教授鉴定

为连翘 *F. suspensa* (Thunb.) Vahl。连翘愈伤组织材料为本实验室培养。

1.2 仪器

JJ223BC 型电子天平 (精度 0.001 mg, 双杰测试仪器公司)、5415R 型低温高速离心机 (Eppendorf 公司)、JY04S-3D 型凝胶成像分析系统 (君意电泳公司)、实时荧光定量 PCR 仪 (Lightcycler96, Roche 公司, 瑞士) 等。多糖多酚植物 RNA 提取试剂盒、ChamQ Universal SYBR qPCR Master Mix、实时荧光定量 PCR (qRT-PCR) 反转录试剂盒均购自南京诺维赞生物科技股份有限公司。

2 方法

2.1 愈伤组织胁迫处理

在愈伤组织生长 7 周左右时, 在基础诱导培养基中添加 200 mmol/L NaCl 作为盐胁迫处理, 添加 400 mmol/L 甘露醇作为干旱处理, 分别在在不同时间 (1、3、5、7、10 d) 进行取材, 液氮冷冻, -80°C 备用。

2.2 基于转录组的连翘 PAO 基因家族的筛选与鉴定

从连翘转录组序列中筛选获得 PAO 基因家族相关序列, 使用 ORF Finder (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/orffinder/>) 在线分析预测基因序列的开放阅读框 (open reading frame, ORF), 获得连翘 PAO 基因家族相关基因序列全长, 本研究所用到的拟南芥基因组注释信息和基因组序列信息来自于拟南芥基因组数据库 TAIR (<https://www.arabidopsis.org/>) 中下载 PAO 家族蛋白序列; 从水稻基因组数据库 (<https://ricedata.cn/gene/>) 中下载水稻 PAO 家族蛋白序列。将初步获得的连翘 PAO 蛋白序列通过结构域在线分析软件 SMART (<http://smart.embl.de/>) 对保守结构域进行分析。

2.3 连翘 PAO 家族蛋白理化性质及保守基序分析

利用在线分析工具 ExPASy ProtParam tool (<https://web.expasy.org/protparam/>) 分析连翘 PAO 家族蛋白的理化性质。利用 SOPMA 和 signal IP 5.0 在线分析对家族蛋白质二级结构特征和蛋白信号肽进行预测。利用在线分析工具 The MEME (<https://meme-suite.org/meme/tools/meme>) 在线分析连翘 PAO 家族蛋白的基序, 并进行可视化分析。

2.4 连翘 PAO 家族系统进化关系分析

通过 NCBI 在线查询相关植物 PAO 家族蛋白序列, 并使用软件 MEGA 7.0 对筛选出的连翘 PAO 家族与其进行多重序列比对, 基于比对结果, 使用邻

接法构建系统进化树。

2.5 荧光定量 PCR 分析

使用多糖多酚植物 RNA 提取试剂盒提取连翘叶片、果实、愈伤组织以及胁迫处理后不同时间的愈伤组织的 RNA，按照 qRT-PCR 反转录试剂盒说明书操作，利用 Primer Premier 5.0 软件设计相关引物（表 1），内参基因为 *FsUNK1*，使用 ChamQ Universal SYBR qPCR Master Mix 对以上提取 RNA 进行荧光定量 PCR 验证。荧光定量 PCR 反应程序：预变性 95 ℃、30 s；变性 95 ℃、10 s；退火 60 ℃、30 s；40 个循环。反应体系 20 μL：2×ChamQ Universal SYBR qPCR Master Mix 10 μL，上、下游引物各 0.5 μL，cDNA 为 1.0 μL，用 ddH₂O 补至 20 μL。

表 1 qRT-PCR 引物

Table 1 Primers for qRT-PCR	
基因	引物序列 (5'-3')
<i>FsUNK1</i>	正向：CAGACCAGCTTTGAGGAGTATC 反向：GGCCAGAAACCAGTAGTCAATA
<i>FsPAO1</i>	正向：CAACCTCCGTACATGCTTCTCTG 反向：AGAATCCGCTGCTATTCTGCTC
<i>FsPAO2</i>	正向：ACGGAAATCAAGTTCCTCAGGA 反向：CAAGTCCCTCCAACCTCAAATC
<i>FsPAO3</i>	正向：GGGACTCGCTCATAAGGTGCT 反向：GACCATAAACCCATGCCAC
<i>FsPAO4</i>	正向：TACCTACCGATTCTTTGACGG 反向：CCAATTCTATCTTGCGACTCCA
<i>FsPAO5</i>	正向：GGTGAAATCGTTGCTCGTTTG 反向：TTGCCAACTCCATTGACAGC

表 2 连翘 PAO 基因家族蛋白理化性质分析

Table 2 Analysis of physical and chemical properties of PAO gene family protein from <i>F. suspensa</i>											
基因	转录组 ID	氨基酸数目	相对分子质量	等电点	不稳定系数	脂肪系数	总平均亲水性	二级结构			
								α-螺旋/%	β-转角/%	无规则卷曲/%	自由延伸链/%
<i>FsPAO1</i>	TRINITY_DN54289_c0_g1	498	56 259	5.59	36.42	88.47	-0.269	35.14	5.42	41.37	18.07
<i>FsPAO2</i>	TRINITY_DN355_c0_g1	235	26 069	5.35	39.68	100.38	-0.014	46.38	5.96	29.79	17.87
<i>FsPAO3</i>	TRINITY_DN3944_c0_g1	262	29 240	5.79	35.68	93.70	-0.136	45.80	4.20	30.92	19.09
<i>FsPAO4</i>	TRINITY_DN5431_c0_g1	299	34 027	5.27	35.68	94.52	-0.129	43.14	7.36	30.10	19.40
<i>FsPAO5</i>	TRINITY_DN49602_c0_g1	541	59 328	5.86	44.14	91.04	-0.167	32.90	4.62	44.36	18.11

相对分子质量为 26 069~59 328，等电点在 5.27~5.86；不稳定系数为 35.68~44.14，推测连翘 PAO 家族均为不稳定蛋白。总平均亲水性皆为负值，推测连翘 PAO 家族蛋白均为酸性、亲水性蛋白。预测蛋白质二级结构结果显示，连翘 PAO 家族蛋白均含有 α-螺旋、β-转角、无规则卷曲和自由延伸链，其中 α-螺旋与无规则卷曲类别占比较高，其为 PAO 蛋白的主要二级结构形式。

3 结果与分析

3.1 连翘 PAO 基因家族成员鉴定

基于连翘转录组数据，筛选获得 21 条连翘 PAO 基因家族相关序列，使用 ORF Finder 在线分析网站获得连翘 PAO 基因家族氨基酸序列全长，并与拟南芥及水稻 PAO 基因家族序列进行 BLAST 比对，将初步获得的连翘 PAO 家族蛋白序列通过结构域在线分析软件 SMART 对保守结构域进行分析，通过筛选，最终鉴定到 5 个 PAO 基因家族成员，依次命名为 *FsPAO1*~*FsPAO5*。通过对连翘 PAO 家族蛋白序列保守结构域进行分析，结果见图 1，发现连翘 PAO 家族均含有 Pfam Amino_oxidase 的完整结构域。

对筛选出的连翘 PAO 家族进行蛋白理化性质分析（表 2），结果表明连翘 PAO 家族编码蛋白质氨基酸数介于 235~541 aa，预测得到的理论

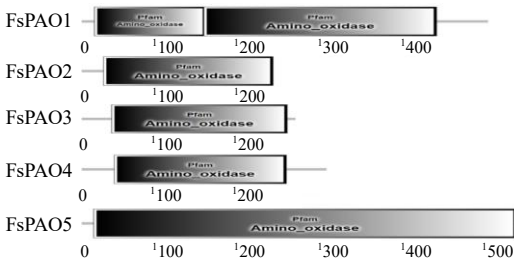


图 1 连翘 PAO 家族蛋白保守结构域

Fig. 1 Conserved domains of PAO family proteins in *Forsythia suspensa*

3.2 连翘 PAO 家族的蛋白保守基序分析

对连翘 PAO 家族中的保守 Motif 进行分析预测结果表明（图 2），连翘 PAO 家族中含有 8 个保守 Motif，每个成员含有的 Motif 有所相同，*FsPAO2*、*FsPAO3*、*FsPAO4* 含有相同的 Motif。*FsPAO1* 及 *FsPAO5* 含有相同的 Motif，但它们所含有的 Motif 位置不同，这些差异可能揭示这些蛋白功能的多样性，并且说明了连翘 PAO 基因家族的蛋白序列是相对保守的。

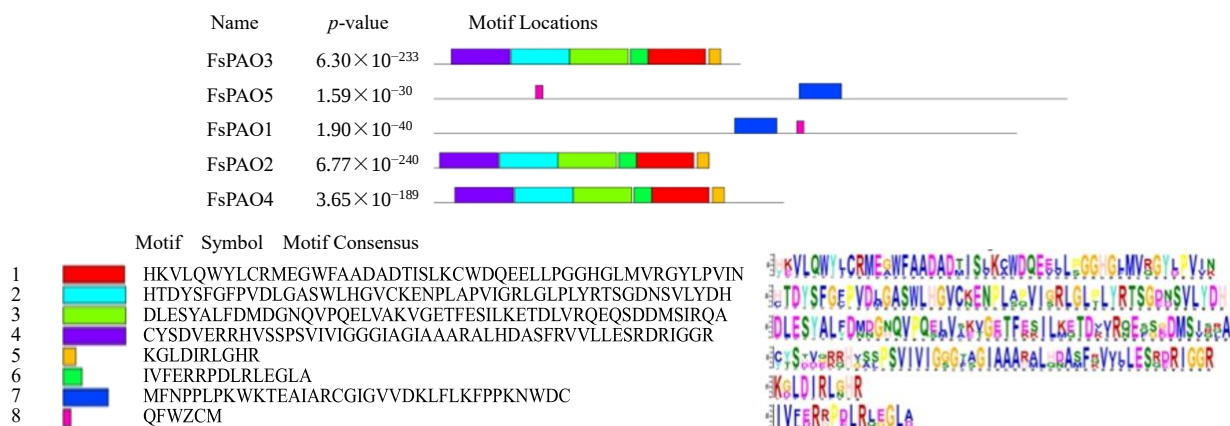


图 2 连翘 PAO 家族成员保守基序分析

Fig. 2 Conservative motif analysis of PAO family members in *F. suspensa*

3.3 连翘 PAO 家族系统进化关系分析

为探索不同植物 PAO 家族蛋白间的进化关系，通过 NCBI 将连翘 PAO 家族蛋白质序列与拟南芥、水稻、玉米、番茄、甜橙 PAO 家族蛋白质序列进行多序列对比，并构建系统进化树（图 3），通过对系统进化树的分析，并结合“2.2”项中的蛋白保守基序分析结果，可将连翘 PAO 家族分为 3 类：连翘 FsPAO1 与拟南芥 AtPAO1 相近，隶属于亚家族 I，连翘 FsPAO2、FsPAO3、FsPAO4 与拟南芥 AtPAO2、AtPAO3、AtPAO4 相近且具有相似 Motif，归类于同一分区，属于亚家族 III 一类，连翘 FsPAO5 与甜橙

CsPAO1、CsPAO2 以及拟南芥 AtPAO5 相近，划归于亚家族 II。

3.4 连翘 PAO 基因家族成员在连翘不同组织器官中的表达

为了探究连翘 PAO 基因家族成员在不同组织中的表达情况，利用荧光定量 PCR 测定了连翘 FsPAO1~FsPAO5 在连翘叶片、果实以及愈伤组织中的转录水平（图 4），在果实、叶片、愈伤组织中的相对表达量存在显著差异（ $P < 0.05$ ）。结果显示，连翘 PAO 基因家族在叶片、果实以及愈伤组织中均有表达，但表达量不尽相同。相比较下，

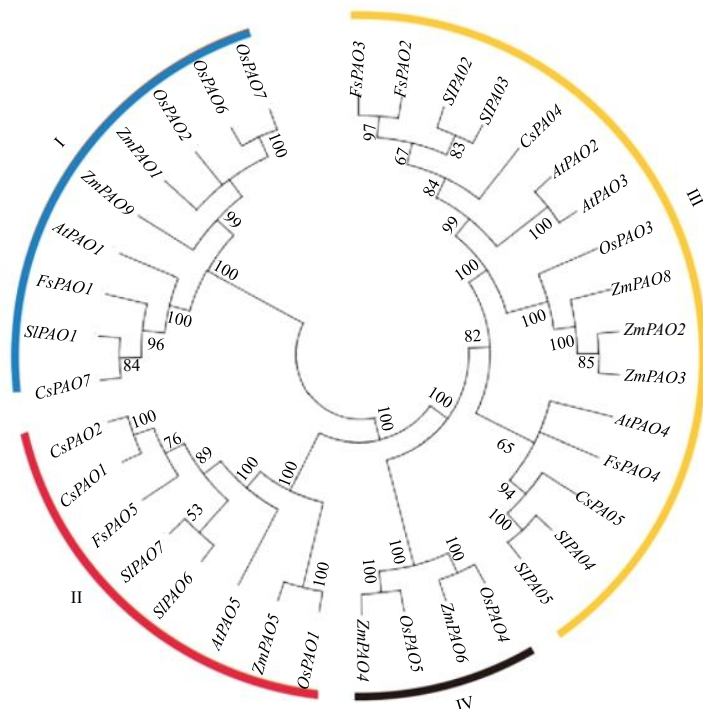


图 3 连翘 PAO 家族系统发育进化树

Fig. 3 Phylogenetic tree of PAO family in *F. suspensa*

FsPAO1 在连翘愈伤组织中的相对表达量最高, 显著高于在叶片中的表达; *FsPAO2* 在连翘果实中的相对表达量相对较高, 在叶片及愈伤组织中的相对表达量相近; *FsPAO3* 在连翘果实中的相对表达量最高, 其次为愈伤组织, 均高于在叶片中的表达; *FsPAO4* 在连翘果实中的相对表达量最高, 显著高于叶片中的表达, 在愈伤组织中的相对表达

量显著低于在叶片中的表达; *FsPAO5* 在连翘果实中的相对表达量最高, 显著高于在叶片及愈伤组织中的表达。

3.5 连翘 *PAO* 基因家族成员在盐胁迫下的表达

为探究盐胁迫处理下连翘 *PAO* 基因家族成员的表达情况, 对不同处理时间的愈伤组织进行了基因表达分析 (图 5)。其中, *FsPAO1* 在 NaCl 处理后 1

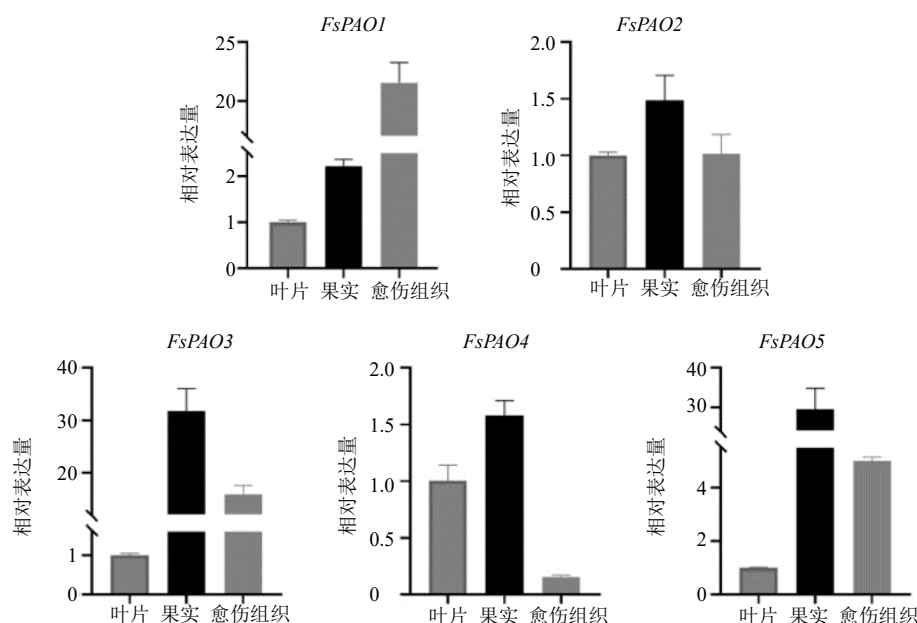
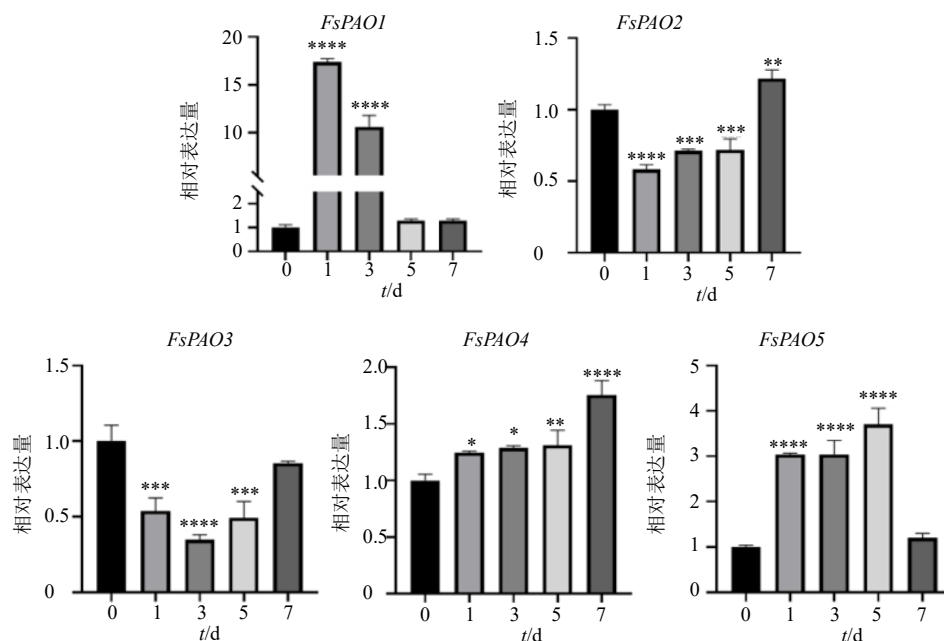


图 4 连翘 *PAO* 基因家族成员在不同组织的相对表达量

Fig. 4 Relative expression levels of *PAO* gene family members in different tissues of *F. suspensa*



与处理 0 d 比较, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, **** $P < 0.0001$, 下图同。

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, **** $P < 0.0001$ vs processing 0 d, same as below fig.s.

图 5 在盐胁迫条件下连翘 *PAO* 基因家族成员的相对表达量

Fig. 5 Relative expression levels of *PAO* gene family members under salt stress of *F. suspensa*

d 后的相对表达量迅速上升到最大值, 达到 15 倍以上, 并在处理 3 d 后急速下降, 在愈伤组织适应胁迫条件后达到稳定状态; *FsPAO2* 在 NaCl 处理后的表达水平下调, 并在处理 7 d 时相对表达量回调, 并有上升趋势; *FsPAO3* 在 NaCl 处理 1 d 后相对表达量明显下降, 并在 7 d 后开始逐渐上升; *FsPAO4* 在 NaCl 处理 1 d 后相对表达量随着处理时间的增加而逐渐上升; *FsPAO5* 在 NaCl 处理 1 d 后相对表达量开始上升, 并在处理 5 d 后达到最大值, 相对表达量上升 3.5 倍, 在处理 7 d 后相对表达量下降; 结果表明, 连翘 PAO 基因家族成员在盐胁迫条件下均受到诱导, 但处理时间的不同, 具有不同的响应效果。

3.6 连翘 PAO 基因家族成员在干旱胁迫下的表达

根据荧光定量 PCR 结果分析 (图 6), 在干旱胁迫条件下, *FsPAO1* 表现出相同的表达水平趋势, 在

处理 3 d 后约为 7 倍之多, 但相比较下 *FsPAO1* 对于盐胁迫的响应更为显著。在干旱胁迫条件下, *FsPAO2* 在处理 5 d 后相对表达量显著上调, 表明 *FsPAO2* 在盐胁迫以及干旱胁迫条件下的响应可能有所不同。在干旱胁迫条件下, *FsPAO3* 在处理 5 d 后相对表达量上升, 而后下降, 相比较下, *FsPAO3* 对于盐胁迫的响应更为明显。相似的, *FsPAO4* 在干旱胁迫条件下的相对表达量趋势为随着处理时间的增加而逐渐上升, 表明 *FsPAO4* 可能对于盐胁迫和干旱胁迫都具有响应效果。在干旱胁迫条件下, *FsPAO5* 相对表达量的结果为先上升后下降之后上升, 在处理 10 d 时达到最大值, 表明 *FsPAO5* 对于盐胁迫和干旱胁迫都做出响应, 但响应效果有所不同。这些结果表明, 连翘 PAO 基因家族成员在干旱胁迫下的相对表达量均有变化, 随处理时间的增加, 具有不同的响应效果。

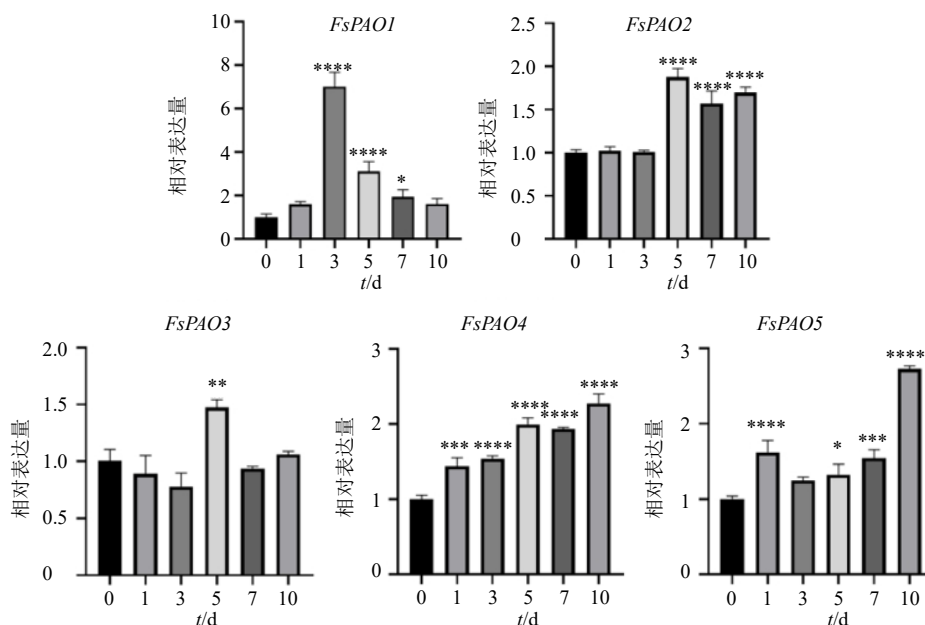


图 6 在干旱胁迫条件下连翘 PAO 基因家族成员的

Fig. 6 Relative expression levels of PAO gene family members under drought stress of *F. suspensa*

4 讨论

植物在生长发育过程中会受到各种生物和非生物胁迫的影响, 在受到非生物胁迫时, 调节自身基因适应环境也是主要方法之一。在水稻^[21]中, *OsPAO3* 在种子萌发期的表达水平增高会通过增加了 PAO 酶活性, 维持 ROS 稳态, 影响 Na⁺含量, 从而提高水稻耐盐性。在玉米^[22]中, 干旱条件下 PAO 基因家族表达可能提高光合光反应效率和整体耐受性。在辣椒^[23]中, *CaPAO2* 和 *CaPAO4* 在拟南芥中的过表达通过改变转基因植物的生理和分子水

平来提高其对低温胁迫的耐受性。在大豆^[24]中过表达 *GmPAO1* 也会提高大豆的耐盐性, 提高种子发芽率。在棉花^[25]中, *GhPAO3* 基因的启动子区域存在响应干旱胁迫的顺式作用元件, 转入拟南芥中降低了拟南芥幼苗的抗旱能力。

本研究中, 从转录组中筛选出 21 条相关 PAO 基因家族成员, 通过生物信息学分析, 最终得到 5 条 PAO 蛋白, 植物中的 PAO 通常分为 4 个亚家族^[8, 26-27], 本研究中生物信息学分析结果表明, 连翘 5 个 PAO 蛋白分为 3 个亚家族, 而没有属于亚家族

IV 的成员。理化性质、蛋白结构域、进化关系、家族分类、蛋白保守基序均显示出属于同一亚家族的成员具有相似的特征,不同亚家族的成员之间表现为多样性,这可能与连翘 *PAO* 基因家族的进化密切相关。

基因表达结果显示 *FsPAOI*~5 在不同器官和组织中的表达具有差异性,有报道证明番茄 *SIPAO* 基因家族在不同组织中的表达同样具有差异性^[14]。实时荧光定量 PCR 结果表明,有 *FsPAOI*~5 在叶片、果实和愈伤组织中均有表达。*FsPAO2*~5 在果实中有较高的表达水平,*FsPAOI* 在愈伤组织中有较高的表达水平,推测 *FsPAO* 基因家族的组织表达多样性与功能多样性之间可能具有一定的相关性。

为进一步探究连翘 *PAO* 基因家族对盐胁迫以及干旱胁迫下的响应模式,本试验结合转录组筛选结果对盐胁迫及干旱胁迫下的连翘 *PAO* 基因家族成员的表达进行分析,发现在 200 mmol/L NaCl 处理下,*FsPAOI*、*FsPAO4*、*FsPAO5* 表达显著上调,与棉花^[28]中 *GhPAO2* 基因的先上升后下降结果类似,*FsPAO2*、*FsPAO3* 表达下调,说明 *FsPAO* 基因家族成员对盐胁迫也能产生应答反应。在 400 mmol/L 甘露醇处理后,*FsPAOI*~*FsPAO5* 表达均表现为显著上调,与相关报道中^[29]逆境处理后 *PAO* 活性先上升后下降的趋势相同。这些结果与之前关于 *PAO* 提高抗旱机制的报告一致^[30],由此可见,连翘 *PAO* 基因家族成员均受到盐胁迫和干旱胁迫影响,推测它们可能参与到盐胁迫及干旱胁迫的响应过程,但这些基因的分子调控机制及潜在功能还需进一步研究探讨。

综上所述,本研究从连翘基因组中分析出了 5 个 *FsPAO* 基因家族,分类分析和组织表达分析显示出其可能的生化和生理功能多样性,在盐胁迫和干旱胁迫响应中表现出不同的逆境胁迫相关性,为后续这些基因的功能鉴定提供了重要参考。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

[1] Gholami M, Fakhari A R, Ghanati F. Selective regulation of nicotine and polyamines biosynthesis in tobacco cells by enantiomers of ornithine [J]. *Chirality*, 2013, 25(1): 22-27.

[2] 张灵,陶亚军,方琳,等.植物多胺的代谢与生理研究进展[J].植物生理学报,2020,56(10): 2029-2039.

[3] Tripathi D K, Bhat J A, Ahmad P, et al. Polyamines and nitric oxide crosstalk in plant development and abiotic

stress tolerance [J]. *Funct Plant Biol*, 2023, 50(2): 1-4.

[4] 李霞,程运河,马晓东,等.多胺在植物抗逆中的生理机制[J].世界林业研究,2018,31(4): 23-28.

[5] 刘宝宝,张士瑾.多胺氧化酶在多胺代谢中的作用[J].鲁东大学学报:自然科学版,2014,30(4): 336-341.

[6] Cona A, Rea G, Angelini R, et al. Functions of amine oxidases in plant development and defence [J]. *Trends Plant Sci*, 2006, 11(2): 80-88.

[7] Moschou P N, Wu J, Cona A, et al. The polyamines and their catabolic products are significant players in the turnover of nitrogenous molecules in plants [J]. *J Exp Bot*, 2012, 63(14): 5003-5015.

[8] Ono Y, Kim D W, Watanabe K, et al. Constitutively and highly expressed *Oryza sativa* polyamine oxidases localize in peroxisomes and catalyze polyamine back conversion [J]. *Amino Acids*, 2012, 42(2/3): 867-876.

[9] Fincato P, Moschou P N, Spedaletti V, et al. Functional diversity inside the *Arabidopsis* polyamine oxidase gene family [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(3): 1155-1168.

[10] Yu Z, Jia D Y, Liu T B. Polyamine oxidases play various roles in plant development and abiotic stress tolerance [J]. *Plants*, 2019, 8(6): 184.

[11] Yoda H, Hiroi Y, Sano H. Polyamine oxidase is one of the key elements for oxidative burst to induce programmed cell death in tobacco cultured cells [J]. *Plant Physiol*, 2006, 142(1): 193-206.

[12] Xi Y, Hu W J, Zhou Y, et al. Genome-wide identification and functional analysis of polyamine oxidase genes in maize reveal essential roles in abiotic stress tolerance [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 950064.

[13] Wang W, Liu J. Genome-wide identification and expression analysis of the polyamine oxidase gene family in sweet orange (*Citrus sinensis*) [J]. *Gene*, 555(2): 421-429.

[14] 李会,王超,黄思杰,等.番茄多胺氧化酶(*PAO*)基因家族鉴定及表达分析[J].西北植物学报,2018,38(4): 607-614.

[15] Cervelli M, Cona A, Angelini R, et al. A barley polyamine oxidase isoform with distinct structural features and subcellular localization [J]. *Eur J Biochem*, 2001, 268(13): 3816-3830.

[16] 陈虹宇,任子蓓,黄炳旭,等.不同地域连翘的光合特性研究[J].林业与生态科学,2023,38(2): 218-226.

[17] 聂承冬,沙冬梅,何晓勇,等.连翘的化学成分研究[J].中草药,2023,54(17): 5487-5497.

[18] 薛腾笑,任子蓓,任士福. NaCl 胁迫对美国金钟连翘生理特性的影响[J].江苏农业科学,2018,46(11): 104-108.

- [19] 司瑜韬. 连翘不同种群的干旱适应性研究及与干旱相关基因 FsTSP 克隆 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2021.
- [20] 韩雪. 干旱胁迫对东北连翘生理特性的影响 [J]. 黑龙江农业科学, 2015(11): 117-119.
- [21] 刘光宇, 江万霞, 雷天, 等. 多胺氧化酶 3 参与水稻萌发期的耐盐性 [J]. 遗传学报, 2022, 49(5): 458-468.
- [22] Pakdel H, Hassani S B, Ghotbi-Ravandi A A, *et al.* Contrasting the expression pattern change of polyamine oxidase genes and photosynthetic efficiency of maize (*Zea mays* L.) genotypes under drought stress [J]. *J Biosci*, 2020, 45: 73.
- [23] Zhang J W, Liang L, Xiao J C, *et al.* Genome-wide identification of polyamine oxidase (PAO) family genes: Roles of *CaPAO2* and *CaPAO4* in the cold tolerance of pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23(17): 9999.
- [24] Du Y Y, Song Y, Zhang Y, *et al.* The improvement of soybean salt tolerance by overexpressed *GmPAO1* [J]. *Phyton*, 2023, 92(4): 1109-1124.
- [25] 朱雪峰. 棉花 *GhPAO3* 基因抗旱功能初步分析 [D]. 石河子: 石河子大学, 2019.
- [26] Sagor G H, Inoue M, Kim D W, *et al.* The polyamine oxidase from lycophyte *Selaginella lepidophylla* (*SelPAO5*), unlike that of angiosperms, back-converts thermospermine to norspermidine [J]. *FEBS Lett*, 2015, 589(20 Pt B): 3071-3078.
- [27] Wang W, Paschalidis K, Feng J C, *et al.* Polyamine catabolism in plants: A universal process with diverse functions [J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 561.
- [28] 成新琪, 程文翰, 王凡龙, 等. 棉花多胺氧化酶基因 (*GhPAO2*) 的克隆及非生物胁迫下的表达分析 [J]. 分子植物育种, 2015, 13(10): 2206-2214.
- [29] 徐盛春. 烟草种子和幼苗多胺代谢的调控及与其耐寒性关系的研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2009.
- [30] Ghotbi-Ravandi A, Shariati M, Shobbar Z S, *et al.* Expression pattern and physiological roles of Plastid Terminal Oxidase (PTOX) in wild and cultivated barley genotypes under drought stress [J]. *Environ Exp Bot*, 2019, 162: 313-320.

[责任编辑 时圣明]