

# 大豆新型营养因子亚精胺的研究进展

郑宇宏, 范旭红, 张云峰, 孟凡凡, 孙星邈, 王明亮, 王曙明

(吉林省农业科学院 大豆研究所/大豆国家工程研究中心, 吉林 长春 130033)

**摘要:**亚精胺是在大豆中发现的又一功能性营养因子,作为一种无毒的天然物质,可通过诱导自噬作用发挥抗衰老和延长寿命的功能,同时对神经变性还具有抗氧化和消炎作用。大豆种子中亚精胺含量水平较一般谷类、蔬菜、块根农作物等植物高,研究表明大豆食品中亚精胺含量更高,说明大豆品种亚精胺含量对大豆食品保健功能起着重要作用。本文从亚精胺的营养保健作用、亚精胺含量检测方法、亚精胺在植物抗逆中的生理作用和大豆及其制品中亚精胺的研究进展 4 个方面进行了综述,以期为高亚精胺含量大豆材料的筛选、开展大豆亚精胺基因挖掘、选育高亚精胺含量大豆品种及开发大豆保健食品提供参考。

**关键词:**大豆;营养因子;亚精胺;多胺

**中图分类号:**S565.1      **文献标识码:**A      **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2017.04.0645

## Progress on Study of Spermidine as A New Trophic Factor in Soybean

ZHENG Yu-hong, FAN Xu-hong, ZHANG Yun-feng, MENG Fan-fan, SUN Xing-miao, WANG Ming-liang, WANG Shu-ming

(Soybean Research Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences/National Engineering Research Center for Soybean, Changchun 130033, China)

**Abstract:** The soybean seeds contain spermidine, which is another new functional trophic factor in soybean. Spermidine is a nontoxic natural substance, which has function of anti-aging and prolong life by inducing autophagy. It also has antioxidant and anti-inflammatory protective effects. The spermidine content of the soybean seeds is higher than that of cereals, vegetables, root crops, etc. Furthermore, soy foods contain higher levels of spermidine. The content of spermidine in soybean varieties is more important to the health function of soy foods. Four aspects about the study of spermidine were summarized in this paper, including the trophic and health functions, the detection methods, the physiologic function of stress resistance in plants, and the research progress of spermidine in soybean seeds and soy foods. These will provide reference for the gene mining, developing soybean varieties with high spermidine content and exploiting health soy food.

**Keywords:** Soybean; Trophic factor; Spermidine; Polyamines

多胺广泛存在于植物、微生物和动物组织中<sup>[1]</sup>,是生物体代谢过程中产生的分子量较低并具有生物活性的脂肪族含氮碱,也是调控生长发育的重要活性物质<sup>[2]</sup>。1678 年荷兰科学家 Van Leeuwenhoek 首次发现多胺类物质—精胺存在于人类精液中<sup>[3]</sup>,但相关研究并未深入开展,至 1925 年确定其化学结构并进行化学合成,后来在人工自制显微镜观察精胺时发现了亚精胺<sup>[4]</sup>。对于植物多胺的研究始于 20 世纪 60 年代中期,由美国耶鲁大学 Galston 试验小组最早对其进行了系统研究并认识到多胺具有刺激生长和防止衰老等作用,从而开始联系到农业生产实际<sup>[5]</sup>。早期研究发现,很多高等植物中含有多胺,在单、双子叶植物中如:小麦、大麦、水稻、燕麦、豌豆、烟草、菊芋、向日葵、绿豆、苹果、柑橘、马铃薯、菜豆、览菜等中广泛存在<sup>[6]</sup>。大豆种子中含有 4 种多胺组分,为亚精胺、精胺、腐胺

和尸胺。亚精胺作为一种生长调节物质,在植物生长发育过程中发挥重要的作用。近年研究发现亚精胺还具有防衰老功能。大豆中亚精胺水平高于常见的谷物、蔬菜、水果或动物等食品,是重要的亚精胺和其它多胺类的食品来源之一。本文从亚精胺的营养保健作用、亚精胺含量检测方法、亚精胺在植物抗逆中的生理作用和大豆及其制品中亚精胺的研究进展 4 个方面进行了综述,以期为高亚精胺含量大豆材料的筛选、开展大豆亚精胺基因挖掘、选育高亚精胺含量大豆品种及开发大豆保健食品提供参考。

### 1 亚精胺的营养保健作用

亚精胺,三盐酸亚精胺,  $H_2N(CH_2)_3NH(CH_2)_4NH_2$ ,属于多胺家族,是一类天然的多胺,普遍存在于动植物以及微生物细胞中<sup>[7]</sup>。它是一类

收稿日期:2017-03-15  
基金项目:国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-04-PS11)。  
第一作者简介:郑宇宏(1982-),女,硕士,助研,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: zhengyuhong520@163.com。  
通讯作者:王曙明(1963-),男,博士,研究员,主要从事大豆遗传育种研究。E-mail: shumingw@263.net。

带正电的烷基胺类聚合阳离子,极易与带负电的分子包括 DNA、RNA 和脂质等结合发生反应,因此参与了许多重要的生命过程如 DNA 的稳定性、细胞生长、增殖和死亡等<sup>[8-9]</sup>。在细胞学水平上,亚精胺对于细胞衰老具有重要的调控作用和功能<sup>[10]</sup>。目前已证实能显著延长酵母、果蝇、线虫以及人外周血单个核细胞寿命及生存率,主要通过诱导自噬途径发挥抗衰老作用<sup>[11]</sup>。动物模型中,亚精胺可通过诱导自噬作用提高记忆能力降低神经变性,同时影响脂质代谢并诱导神经细胞脂肪酸组成的变化<sup>[12]</sup>。2016 年,日本科学家大隅良典因发现细胞自噬机制而获得诺贝尔生理学或医学奖<sup>[13-14]</sup>,亚精胺之所以具有延长寿命的效果就是凭借其自身激活细胞自噬过程,从而实现细胞组分的降解和循环<sup>[15]</sup>。著名的自噬研究专家 Guido Kroemer 通过试验发现在小鼠饮用水中持续添加亚精胺后,小鼠寿命延长,中年小鼠在该试验中也能产生同样效果。这表明亚精胺可以改善不同年龄小鼠的心脏功能,延缓心脏衰老从而延长寿命<sup>[16]</sup>。最近奥地利、德国、法国及美国等多国学者合作研究发现,通过给小鼠、大鼠补充亚精胺可以起到保护心脏、延缓心肌肥厚、防止心力衰竭同时延长寿命的效果<sup>[17]</sup>。人类大约从 50 岁以后记忆能力开始减弱,随着年龄的增加,这种衰减会加速,细胞内多胺的水平下降。近期有研究得出 50 岁以下人群的亚精胺水平高于 60~80 岁之间人群,而 90 岁以上与 50 岁以下人群亚精胺水平接近,这些结果表明维持亚精胺水平或许可以抗衰老从而延长寿命<sup>[18]</sup>。这些研究结果充分表明亚精胺作为一种新型预防和抗衰老的药剂具有相当大的潜力。

除自噬作用外,亚精胺还对神经变性具有抗氧化和消炎作用<sup>[19]</sup>。糖尿病患者中,亚精胺诱导自噬被证明能减少内皮功能障碍,可降低患心血管疾病的风险<sup>[20]</sup>。研究发现亚精胺可以改善高血压大鼠的血压,同时发现人类在食用富含亚精胺食物(如蘑菇、大豆、切达干酪)后将更有可能降低血压并减少心血管疾病的发病风险<sup>[21]</sup>。Guido 等<sup>[22]</sup>对近 800 位食用不同食物频率的人进行研究,结果显示摄入较高含量亚精胺的人群患心脏衰竭或其它心血管疾病风险较低,同时显示与较低的血压相关。流行病学分析证明亚精胺摄入量与心血管疾病发病率呈负相关,试验结果显示饮食中亚精胺摄入量与致死性心力衰竭、总心力衰竭风险、心血管疾病(如急性冠状动脉疾病、中风等)发病率、血液中心力衰竭相关标记物的含量均呈负相关。越来越多的研究发现,亚精胺的分子机制对抗衰老和延长寿命都具

有重要的作用。最近,涉及延长寿命及降低与年龄相关疾病的研究已经大范围开展。亚精胺作为一种无毒的天然物质,具有十分明显的延寿抗衰老作用,被认为是一个安全的、有前途的候选临床试验药品,值得更深入全面的研究。

## 2 亚精胺含量的检测方法

亚精胺属于多胺组分之一,在检测多胺各组分含量过程中显示结果。多胺含量的检测方法很多,如荧光比色法、薄膜层析法、毛细管电泳法、气相色谱法、高效液相色谱法以及快速检测方法如生物传感器法和免疫分析方法<sup>[23]</sup>。与其它方法相比,高效液相色谱法具有高速、高效、高灵敏度、样品量少、分析准确等优点,目前成为国内外学者进行多胺定性、定量分析的首选方法。

高效液相色谱法(high performance liquid chromatography, HPLC)是通过对多胺样品进行衍生化,然后利用液相的方法进行测定。方法首先进行样品及标样的前处理,包括对试样提取、试样净化和萃取。然后进行多胺的衍生反应,其中应用较广泛的试剂有以下几种:丹磺酰氯(Dns-Cl),应用最广的荧光(紫外)衍生试剂,国标方法-食品中生物胺含量的测定(GB/T 5009.208-2008)中就应用该试剂进行衍生反应;邻苯二醛(OPA),与 2-巯基乙醇混合用于柱后衍生反应,在早期研究中应用较多<sup>[24]</sup>;苯甲酰氯,也是最早用于多胺分析的试剂之一,经 Flores 等<sup>[25]</sup>改进之后常用于植物样品分析。还有一些其它衍生试剂如甲苯磺酰氯、二甲基氨基偶氮苯磺酰氯(Dabsyl-Cl)、4-氟-3-硝基三氟甲苯(FN-BT)等。近年来衍生反应方法逐步改进,G Fiechter 采用 AQC(6-氨基喹啉基-N-羟基琥珀酰亚氨基甲酸酯)进行衍生反应得到较好效果<sup>[26]</sup>。衍生化结束后进行色谱分离、检测等工作。

Dns-Cl 与 AQC 衍生试剂在对大豆多胺组分检测中应用较多,二者主要存在以下差异:丹磺酰氯衍生方法中通常丹磺酰氯与氨基反应(图 1)。衍生产物激发波长 330 nm,发射波长 550 nm,也可以用紫外检测,检测波长 250 nm。该衍生反应活性较差,速度慢,需要 35 min 以上才能达到最大产率,并且衍生产物不稳定,衍生完后需要立即进样分析,重复性较差。由于丹磺酰氯衍生操作方法复杂,导致大豆多胺成分在前处理过程中损失较严重。AQC 是一种较新的柱前衍生剂,也是目前广泛应用的柱前衍生试剂之一。AQC 与氨基酸反应如图 2。该实验具有操作简单、反应时间短、衍生产物稳定,定量准确等优点。

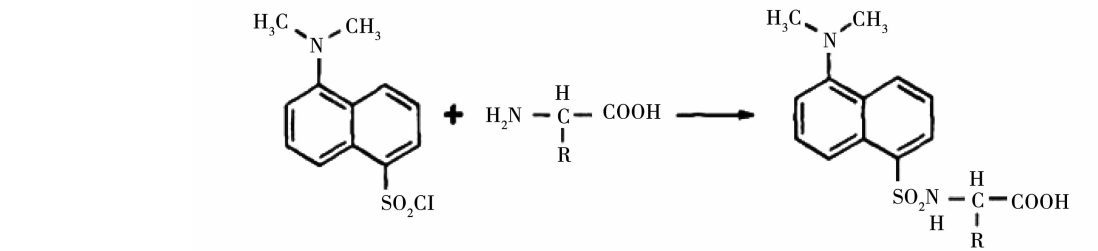


图 1 丹磺酰氯衍生原理  
Fig. 1 Dns-Cl derivatization Principle

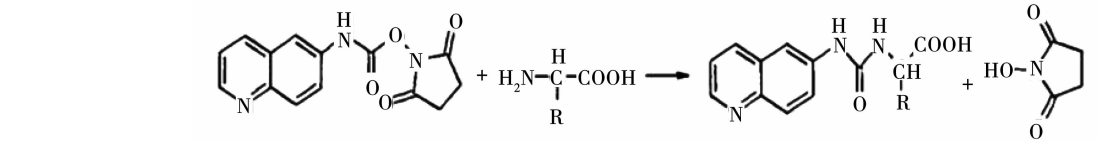


图 2 AQC 衍生原理  
Fig. 2 AQC derivatization Principle

目前随着研究分析方法的深入,在不同的应用领域中方法的特点似乎已表现出某些差异,主要集中在样品前处理、衍生方法等方面。进行改进的主要目标集中在方法简便、灵敏度高、多功能性以及自动化检测。因此,建立一套高效、快速、准确的植物体内多胺含量检测方法意义重大,可为其它领域的研究提供数据支持。

### 3 亚精胺在植物抗逆中的生理作用

植物体内的亚精胺是具有调控生长、发育和抗逆性作用的一类生理活性物质<sup>[27-28]</sup>,参与植物多种生长发育过程,如叶片衰老、花器官的形成与发育、果实发育与成熟以及植物对逆境的响应<sup>[29]</sup>,可作为逆境胁迫下的压力指标<sup>[30]</sup>。许多研究均表明亚精胺在低温、高温、水淹、盐害、干旱等逆境以及延缓果实衰老方面均会有不同程度的积累。Wang 等<sup>[31]</sup>对番茄幼苗进行抗寒性研究发现,在低温胁迫下,外源施入亚精胺可降低番茄幼苗质膜渗透性和丙二醛(MDA)含量,增加了可溶性蛋白质、可溶性糖和叶绿素的含量,增强番茄幼苗的抗寒性。冯志宏等<sup>[32]</sup>以大久保桃为试验材料,用不同浓度的亚精胺浸泡桃果实后进行低温贮藏,结果发现亚精胺处理一定程度上减轻了冷害的发生,Spd 50 mg·L<sup>-1</sup>较 100 mg·L<sup>-1</sup>对减轻果肉褐变、延缓冷害发生和降低果实冷害程度上效果更好,可有效降低大久保桃的冷敏性,延长保鲜期。李秀等<sup>[33]</sup>在高温条件下通过对生姜叶片上涂抹 0.5 mmol·L<sup>-1</sup>的亚精胺发现高温对生姜的损伤降低,内源激素代谢维持正常,叶绿体的生理功能更加稳定,提高了生姜的耐热性。Liu 等<sup>[34]</sup>研究发现,夏玉米在灌浆早期外源喷洒亚

精胺可有效的提高耐涝能力,对夏玉米在水淹后迅速恢复提供有力帮助。僧珊珊等<sup>[35]</sup>以玉米单交种登海 662 和浚单 20 为材料,以盆栽方式研究了外源亚精胺对淹水胁迫玉米叶片光合、根系生理及产量的调控效应,结果表明,喷施亚精胺使遭受不同生育阶段淹水胁迫的 DH662 和 XD20 产量平均提高 12.9% 和 10.8%,表明叶面喷施亚精胺可有效改善玉米根系和叶片生理功能,从而降低减产幅度。Li 等<sup>[36]</sup>发明了通过外源添加物提高匍匐剪股颖草坪草耐旱性的方法,外源添加物主要成分为亚精胺,结果表明,通过外源施入亚精胺极大地改善了抗氧化性,在长期的逆境胁迫条件下 IAA 和 GA3 积累水平增加。吴旭红等<sup>[37]</sup>在研究外源亚精胺对燕麦幼苗生长和抗旱性的影响关系中发现 PEG 胁迫显著抑制了燕麦幼苗生长,通过叶面喷施 0.9 mmol·L<sup>-1</sup>的 spd 可提高幼苗抗氧化和渗透能力,维持生物膜系统的稳定,减轻渗透胁迫对幼苗的伤害,促进生长和增强抗旱性。Zhang 等<sup>[38]</sup>利用外源亚精胺对番茄幼苗在盐碱胁迫下进行处理,发现亚精胺对番茄的光合特性可以起到调节作用,叶面喷施亚精胺能提高番茄幼苗的耐盐碱度,有利于植物在盐碱胁迫下的生长,这种促进功能与亚精胺对光合作用机制的保护作用密切相关。Malabika 等<sup>[39]</sup>在转基因试验中证实当遇到盐胁迫时,植物体内游离态腐胺向游离态亚精胺或其它多胺形式转变。试验中水稻转入 SAMDC 基因引后,其幼苗在遭受盐胁迫时体内亚精胺含量比非转基因对照增加 3 倍。目前已经发现亚精胺可延缓许多单、双子叶植物如玉米、水稻、小麦、豌豆、菜豆、烟草等离体叶片衰老。当离体叶片衰老时,外源亚精胺可抑制核糖核酸酶和

蛋白酶活性的快速增加,阻止叶绿素含量逐渐下降<sup>[40-41]</sup>。

亚精胺虽然不是生长类物质,但在植物生长、发育调控过程中起着至关重要的作用,目前已引起学者们的广泛重视。它与多种生物大分子结合,调节其活性并起到合成、修饰等重要作用,同时还可延缓植物衰老,增加果实的采后贮藏期,因此具有广阔的应用前景。目前,亚精胺对植物抗逆性影响的研究已取得一定成绩,因而更应进一步探索研究亚精胺作用的分子机理,外源亚精胺调控的具体水平,以便更好地理解亚精胺的生理功能,以确保发挥其最大作用,达到调节生长发育与增产的目的。

4 大豆及其制品中亚精胺的研究进展

人体中的亚精胺主要来源于体内合成、微生物合成和释放以及饮食,其中最重要的一个来源是饮食。随着生活水平的不断提高,人们日益重视对饮食健康的追求和科学合理的膳食结构。到目前为止,关于动植物及其加工食品中亚精胺含量的报道分布广泛。Steidlova 等<sup>[42]</sup>在 113 个青储饲料玉米样品中测定多胺含量,结果得出两年亚精胺含量分别为 17 和 38 mg·kg<sup>-1</sup>,年际间变化较大。Righetti 等<sup>[43]</sup>进行了大豆和洋蓟多胺含量比较试验,结果显示,在豆腐和酱油中,游离多胺(特别是亚精胺)的含量较高,相反在洋蓟类块茎部分中含量较低。吉晓佳等<sup>[44]</sup>对 6 种粮食作物亚精胺含量测定结果显示,豆类亚精胺含量最高(其中豌豆亚精胺含量 486 mg·kg<sup>-1</sup>排在第 1 位),然后依次为小麦、大麦、玉米、水稻,甘薯含量最低。Bardocz 等<sup>[45]</sup>通过对饮料和食品中多胺含量进行测定得出,禾谷类、奶酪、大豆、豌豆及一些水果当中富含亚精胺,其中豌豆、大豆和西红柿种子中亚精胺含量较高。Gerner 等<sup>[46]</sup>建立了多胺数据库用于评估膳食摄入量,鉴定出荷兰豆对每日摄入亚精胺含量的贡献率最大,为 3 283 nmol·d<sup>-1</sup>。Kalač 等<sup>[47]</sup>对 21 种食品的 153 个样品进行多胺成分分析研究发现,干大豆、绿豌豆汤、黄豌豆泥和烤鸡胸肉中亚精胺平均含量超过 20 mg·kg<sup>-1</sup>,含量较高。

在大豆方面的研究中,Wang<sup>[48]</sup>最早采用 5% 三氯乙酸萃取对大豆多胺含量进行分析,得出大豆干粉中至少含有 29.0 μg·g<sup>-1</sup>的多胺,其中亚精胺含量在 16.4 μg·g<sup>-1</sup>左右,并得出休眠种子中亚精胺含量高于腐胺和精胺。随着研究不断深入,后来不同研究均发现大豆种子中富含亚精胺,含量在 88 ~ 389 mg·kg<sup>-1</sup><sup>[49]</sup>。奥地利维也纳大学的研究者们针对维也纳附近种植的 16 个早熟大豆品种分别在 3 个季

节收获的大豆进行分析,发现样品中亚精胺的含量从 167 ~ 291 mg·kg<sup>-1</sup>不等,这一结果证明了植物育种对大豆中亚精胺水平有着重要影响,研究者认为,这一发现有助于未来开发大豆功能性食品。大豆中亚精胺的含量水平较一般谷类、蔬菜、块根农作物、水果和畜产品高<sup>[50]</sup>,这可能与大豆中蛋白含量高特别是多胺重要的生物合成前体精氨酸含量较高相关<sup>[51]</sup>。研究表明不同大豆类型制品中亚精胺含量差别较大:腐乳、酱油及清糊酱中亚精胺含量均高于大豆种子。相关研究还发现纳豆和印尼豆豉亚精胺含量很高,豆腐、酱油、豆芽、豆奶中含量相对较低<sup>[52]</sup>。纳豆作为日本传统发酵大豆食品,比豆腐和味噌含有更高含量的亚精胺。目前纳豆的专用品种为小粒豆,蔗糖含量高,高亚精胺含量的纳豆品种可能是由于纳豆品种与其它基因型间的遗传差异造成的<sup>[53]</sup>。Sagara 等<sup>[12]</sup>经分析得出亚精胺含量存在遗传差异,可通过杂交选育高或低浓度的亚精胺品种,然而目前由于研究品种的数目有限,相关作用并不清晰。尽管亚精胺存在显著的遗传多样性,但是高浓度和低浓度亚精胺间基因型仍存在重叠部分,表明这是一个数量性状,受环境影响较大。Gloria 等<sup>[54]</sup>通过两年试验也得到了类似的结果。

目前研究表明与其它植物或动物加工食品相比,大豆食品中含有的亚精胺含量更高,表明大豆品种亚精胺含量对大豆食品保健功能起着重要作用。除此之外,亚精胺含量相对于其它多胺和游离氨基酸更稳定,大豆食品可作为提供亚精胺的重要来源。因此,开展大豆亚精胺基因挖掘、选育高亚精胺含量大豆品种及开发大豆保健食品将成为未来大豆研究领域的热点之一。将来可对国内外大量大豆资源进行鉴定、评价,筛选出高亚精胺含量的大豆种质,并开展相关基因挖掘与定位研究,利用这些优良种质与高产、优质育种材料进行杂交组配,以选育综合性状优良的高亚精胺含量大豆品种,为开发大豆亚精胺保健食品提供技术支撑。

参考文献

[1] Tabor H, Tabor C W. Spermidine, spermine, and related amines [J]. Pharmacological Reviews, 1964, 16: 245-300.  
[2] 潘瑞炽. 多胺是植物生长发育的调节物 [J]. 植物生理学报, 1985(6):65-70. (Pan R Z. Polyamine is the regulator of plant growth and development [J]. Journal of Plant Physiology, 1985 (6):65-70.)  
[3] van Leeuwenhoek A, Observations D. Anthonii Leeuwenhoek, de natis E semine genitali animalculis [J]. Philophical Transactions of the Royal Society of London, 1678, 12: 1040-1043.

- [4] Kusano T, Yamaguchi K, Berberich T, et al. Advances in polyamine research[J]. Journal of Plant Research, 2007, 120(3): 345-350.
- [5] Galston A W. Polyamines as modulators of plant development[J]. BioScience, 1983, 33(6): 382-388.
- [6] Flores H E, Galston A W. Analysis of polyamines in higher plants by high performance liquid chromatography [J]. Plant Physiology, 1982, 69(3): 701-706.
- [7] Bardócz S A W. Polyamines in health and nutrition [M]. Kluwer Academic Publishers, 1999, 65-75.
- [8] Minois N, Carmonagutierrez D, Madeo F. Polyamines in aging and disease [J]. Aging, 2011, 3(8): 716.
- [9] Kusano T, Berberich T, Tateda C, et al. Polyamines; Essential factors for growth and survival [J]. Planta, 2008, 228: 367-381.
- [10] Rubinsztein D C, M Guillermo, K Guido, et al. Autophagy and aging [J]. Cell, 2011, 146(5): 682-695.
- [11] Criollo A, Dessen P, Kroemer G. DRAM: A phylogenetically ancient regulator of autophagy [J]. Cell Cycle, 2009, 8(15): 2319-2320.
- [12] Sagara T, Fiechter G, Pachner M, et al. Soybean spermidine concentration; Genetic and environmental variation of a potential 'anti-aging' constituent [J]. Journal of Food Composition & Analysis, 2017, 56: 11-17.
- [13] Caitlin S, Yoshinori O. Autophagy from beginning to end [J]. Journal of Cell Biology, 2012, 197(2): 164-165.
- [14] Rubinsztein D C, Frake R A. Yoshinori Ohsumi's Nobel Prize for mechanisms of autophagy: From basic yeast biology to therapeutic potential [J]. Journal of the Royal College of Physicians of Edinburgh, 2016, 46(4): 228.
- [15] Soda K, Kano Y, Sakuragi M, et al. Long-term oral polyamine intake increases blood polyamine concentrations [J]. Journal of Nutritional Science and Vitaminology, 2009, 55(4): 361-366.
- [16] Minois N. Molecular basis of the 'anti-aging' effect of spermidine and other natural polyamines-a mini-review [J]. Gerontology, 2014, 60(4): 319-326.
- [17] Tobias E, Mahmoud A, Sabrina B, et al. Spermidine keeps rodents young at heart [J]. Nature Medicine, 2016, 22: 1428-1438.
- [18] Eisenberg T, Knauer H, Schauer A, et al. Induction of autophagy by spermidine promotes longevity [J]. Nature Cell Biology, 2009, 11(11): 1305-1314.
- [19] Jamwal S, Kumar P. Spermidine ameliorates 3-nitropropionic acid (3-NP)-induced striatal toxicity: Possible role of oxidative stress, neuroinflammation, and neurotransmitters [J]. Physiology & Behavior, 2015, 155: 180-187.
- [20] Fetterman J L, Holbrook M, Flint N, et al. Restoration of autophagy in endothelial cells from patients with diabetes mellitus improves nitric oxide signaling [J]. Atherosclerosis, 2016, 247: 207.
- [21] Eisenberg T, Abdellatif M, Schroede S, et al. Cardioprotection and lifespan extension by the natural polyamine spermidine [J]. Nature Medicine, 2016, 22(12): 1428.
- [22] Soda K. Biological effects of polyamines on the prevention of aging-associated diseases and on lifespan extension [J]. Food Science & Technology Research, 2015, 21(2): 145-157.
- [23] Draisci R, Volpe G, Lucentini L, et al. Determination of biogenic amines with an electrochemical biosensor and its application to salted anchovies [J]. Food Chemistry, 1998, 62(2): 225-232.
- [24] Corbin J L, Marsh B H, Peters G A. An improved method for analysis of polyamines in plant tissue by precolumn derivatization with o-phthalaldehyde and separation by high performance liquid chromatography [J]. Plant Physiology, 1989, 90(2): 434-439.
- [25] Koski P, Helander I M, Sarvas M. Analysis of polyamines as their dabsyl derivatives by reversed-phase high-performance liquid chromatography [J]. Analytical Biochemistry, 1987, 164(1): 261-266.
- [26] Fiechter G, Sivec G, Mayer H K. Application of UHPLC for the simultaneous analysis of free amino acids and biogenic amines in ripened acid-curd cheeses [J]. Journal of Chromatography B Analytical Technologies in the Biomedical & Life Sciences, 2013, 927(5): 191-200.
- [27] Shen H J, Galston A W. Correlations between polyamine ratios and growth patterns in seedling roots [J]. Plant Growth Regulation, 1985, 3(3): 353-363.
- [28] Akihiro I, Takashi M, Yoshie H, et al. Spermidine synthase genes are essential for survival of *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2004, 135(3): 1565-1573.
- [29] Groppa M D, Benavides M P. Polyamines and abiotic stress: Recent advances [J]. Amino Acids, 2008, 34(1): 35.
- [30] Lunaesquivel E N, Ojedabarrios D L, Guerreroprieto V M, et al. Polyamines as indicators of stress in plants [J]. Revista Chapingo Serie Horticultura, 2014(3): 283-296.
- [31] Wang Y K, Zhao M D, Cai Y W, et al. Effect of priming treatment with exogenous substance on the cold resistance of tomato seedlings [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2015, 43(2): 160-161.
- [32] 冯志宏,赵迎丽,李建华,等. 亚精胺处理对大久保桃果实冷敏感性的影响[J]. 农业机械学报,2009,40(12): 151-155. (Feng Z H, Zhao Y L, Li J H, et al. Effect of spermidine on chilling-sensitivity of 'Okubao' peach [J]. Journal of Agricultural Machinery, 2009, 40(12): 151-155. )
- [33] 李秀,巩彪,徐坤. 外源亚精胺对高温胁迫下生姜叶片内源激素及叶绿体超微结构的影响[J]. 中国农业科学,2015,48(1):120-129. (Li X, Gong B, Xu K. Effect of exogenous spermidine on levels of endogenous hormones and chloroplast ultrastructure of ginger leaves under heat stress [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(1): 120-129. )
- [34] Liu B, Zhou X G, Li C X, et al. Foliar spraying polyamine improving waterlogging resistance of summer maize in early grain filling stage [J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2016, 32(12): 122-128.
- [35] 僧珊珊,王群,张永恩,等. 外源亚精胺对淹水胁迫玉米的生理调控效应[J]. 作物学报,2012,38(6):1042-1050. (Seng S S, Wang Q, Zhang Y N, et al. Effects of exogenous spermidine on physiological regulatory of maize after waterlogging stress [J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(6): 1042-1050. )
- [36] Li Z, Zhou H, Peng Y, et al. Exogenously applied spermidine improves drought tolerance in creeping bentgrass associated with changes in antioxidant defense, endogenous polyamines and phytohormones. Special Issue: Plant growth regulators involved in abiot-

ic stress [J]. Plant Growth Regulation, 2015, 76(1): 71-82.

[37] 吴旭红,冯晶旻. 外源亚精胺对 PEG 胁迫下燕麦幼苗生长及部分生理特性的影响[J]. 麦类作物学报,2017 ,37(1): 122-129. (Wu X H, Feng J M. Effect of extraneous spermidine on growth and some physiological characteristics in oat seedlings under PEG stress [J]. Journal of Triticeae Crops, 2017, 37(1): 122-129. )

[38] Zhang Y, Shi Y, Hu X H. Effects of exogenous spermidine on photosynthetic characteristics of tomato seedlings under salinity-alkalinity stress [J]. Journal of Northwest A & F University(Natural Science Edition), 2016, 44(2): 144-150.

[39] Roy M, Wu R. Overexpression of S-adenosylmethionine decarboxylase gene in rice increases polyamine level and enhances sodium chloride-stress tolerance [J]. Plant Science, 2002, 163 (5): 987-992.

[40] 段辉国. 亚精胺对小麦离体叶片中蛋白质含量与蛋白酶的影响[J]. 四川师范学院学报(自然科学版),2000,21(1):45-47. (Duan H G. Effect of speridine on protein contents and protease during senescence of fxiced wheat leaves [J]. Journal of Sichuan Teachers College (Natural Science), 2000, 21(1): 45-47. )

[41] 段辉国. 亚精胺对小麦离体叶片衰老过程中核酸和核酸酶的影响[J]. 四川师范学院学报(自然科学版),1999,20(3): 230-233. (Duan H G. The effects of spermidine on nucleic acid and nuclease of the wheat in *vitro* blades in declining phase [J]. Journal of Sichuan Teachers College (Natural Science), 1999, 20(3):230-233. )

[42] Steidlová Š, Kalač P. Levels of biogenic amines in maize silages [J]. Animal Feed Science & Technology, 2002, 102(1-4): 197-205.

[43] Righetti L, Tassoni A, Bagni N, et al. Polyamines content in plant derived food: A comparison between soybean and Jerusalem artichoke [J]. Food Chemistry, 2008, 111(4): 852-856.

[44] 吉晓佳,於丙军,张大栋,等. 植物源食品多胺含量与组成 [J]. 南京农业大学学报,2004,27 (3):24-28. (Ji X J, Yu B J, Zhang D D, et al. The contents and components of polyamines in plan-t source foods [J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2004, 27(3): 24-28. )

[45] Bardocz S, Grant G, Brown D S, et al. Polyamines in food-implications for growth and health [J]. Journal of Nutritional Biochemistry, 1993, 4(2): 66-71.

[46] Zoumasmorse C, Rock C L, Quintana E L, et al. Development of a polyamine database for assessing dietary intake [J]. Journal of the American Dietetic Association, 2007, 107(6): 1024-1027.

[47] Kalac P, Krizek M, Pelikanova T, et al. Contents of polyamines in selected foods[J]. Food Chemistry, 2005, 90(4): 561-564.

[48] Wang L C. Polyamines in soybeans[J]. Plant Physiology 1972, 50(1): 152.

[49] Nishibori N, Fujihara S, Akatuki T. Amounts of polyamines in foods in Japan and intake by Japanese [J]. Food Chemistry, 2007, 100(2): 491-497.

[50] Kalač P. Health effects and occurrence of dietary polyamines: A review for the period 2005-mid 2013 [J]. Food Chemistry, 2014, 161(11): 27-39.

[51] Millerfleming L, Olinsandoval V, Campbell K, et al. Remaining mysteries of molecular biology: The role of polyamines in the cell [J]. Journal of Molecular Biology, 2015, 427(21): 3389.

[52] Kim B, Byun B Y, Mah J H. Biogenic amine formation and bacterial contribution in Natto products [J]. Food Chemistry, 2012, 135(3): 2005-2011.

[53] Yoshikawa Y, Chen P, Zhang B, et al. Evaluation of seed chemical quality traits and sensory properties of Natto soybean[J]. Food Chemistry, 2014, 153(153): 186.

[54] Glória M B, Tavares-Neto J, Labanca R A, et al. Influence of cultivar and germination on bioactive amines in soybeans (*Glycine max* L. Merrill) [J]. Journal of Agricultural & Food Chemistry, 2005, 53(19): 7480-7485.