

· 研究论文 ·

外源热精胺及其合成抑制剂对乌菜低温胁迫耐性的影响

冯锦涛^{1†}, 解松美^{1†}, 王秉娇¹, 汪承刚^{1,2}, 袁凌云^{1,2}, 侯金锋^{1,2}
陈国户^{1,2}, 唐小燕^{1,2}, 王文杰^{1,2}, 吴建强^{1,2*}

¹安徽农业大学园艺学院, 合肥 230036; ²安徽省皖江蔬菜产业技术研究院, 马鞍山 238200

摘要 以低温敏感型的高代自交系乌菜(*Brassica campestris* ssp. *chinensis* var. *rosularis*)舒W-1为试材, 进行不同浓度外源热精胺处理, 发现与单独低温处理相比, 较低浓度(0.05和0.1 mmol·L⁻¹)的热精胺处理使乌菜电解质渗透率以及过氧化氢、超氧阴离子和丙二醛含量不同程度地下降, 干、鲜重增加, 而随着热精胺浓度的升高, 其作用减弱; 对测定指标进行隶属函数评价, 所得平均隶属函数值排名顺序随着热精胺处理浓度的升高而逐渐下降, 0.05 mmol·L⁻¹热精胺处理平均隶属度得分最高, 说明0.05 mmol·L⁻¹热精胺能有效缓解低温对乌菜幼苗的伤害。为进一步分析热精胺是否在乌菜抵御低温胁迫中发挥作用, 通过低温条件下施加热精胺合成抑制剂, 并结合筛选出的适宜浓度热精胺, 对2个低温耐性不同的乌菜高代自交系乌18 (耐低温型)和舒W-1 (低温敏感型)进行处理。结果表明, 与对照相比, 低温胁迫下2个材料的电解质渗透率和丙二醛含量均显著升高, 其中舒W-1变化幅度更大, 受到的伤害更为严重, 验证了舒W-1为低温敏感型; 低温下添加热精胺合成抑制剂使2个材料均积累更多的过氧化氢和超氧阴离子, 电解质渗透率和丙二醛含量进一步升高, 但除电解质渗透率外, 其它3个指标在乌18中的变化幅度更大, 且超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性显著降低; 同时, 施加热精胺可缓解由抑制剂处理加重的低温胁迫伤害, 表明热精胺与乌菜低温胁迫耐性密切相关, 其可能通过维持较高的SOD和POD活性来提高低温耐性。

关键词 乌菜, 低温胁迫, 热精胺

冯锦涛, 解松美, 王秉娇, 汪承刚, 袁凌云, 侯金锋, 陈国户, 唐小燕, 王文杰, 吴建强 (2026). 外源热精胺及其合成抑制剂对乌菜低温胁迫耐性的影响. 植物学报 61, 277–290.

乌菜(*Brassica campestris* ssp. *chinensis* var. *rosularis*)为十字花科芸薹属不结球白菜的一个变种, 是分布在江淮流域的特色蔬菜, 主要在秋冬季栽培; 其颜色繁多, 味道鲜美, 同时含有大量矿物质和维生素, 被称为“维他命”菜, 受到越来越多消费者的喜爱, 市场需求不断增加(郭祺航, 2020; 孙超, 2022)。乌菜虽喜冷凉, 但较低的温度仍不利于其正常生长发育, 特别是幼苗阶段低温导致产量降低。因此, 选育耐寒性更强的乌菜品种对其种植区域向北延伸及产业发展具有重要意义。

前期通过比较分析低温处理下2个耐寒性不同的乌菜材料(乌18, 低温耐受型; 舒W-1, 低温敏感型)

的转录组数据(Wang et al., 2022), 发现热精胺合成酶编码基因*ACL5* (*ACAULIS5*)在乌18中显著上调表达, 而在舒W-1中无显著变化; 同时, 低温条件下热精胺含量变化分析表明, 热精胺水平在低温下大幅升高, 且在低温耐受型材料中增幅更大, 推测该基因表达上调及其引起的热精胺积累可能在乌菜抵御低温胁迫中发挥重要作用。热精胺是植物体内主要多胺之一——精胺的结构异构体。多胺是一类具有生物活性的低分子量脂肪族含氮碱化合物, 广泛存在于原核和真核生物体内。根据所含氨基的数量, 高等植物体内的多胺主要有二胺(腐胺; Putrescine, Put)、三胺(亚精胺; Spermidine, Spd)、四胺(精胺; Spermine, Spm)

收稿日期: 2025-04-01; 接受日期: 2025-07-01

基金项目: 安徽省高等学校科学研究重点项目(No.2022AH050932)、安徽省重点研究和开发计划基础领域项目(No.2023z04020005)和安徽农业大学人才科研资助项目(No.rc322210)

† 共同第一作者

* 通讯作者。E-mail: wujq@ahau.edu.cn

及其结构异构体热精胺(thermospermine, T-Spm), 并以游离态、结合态和束缚态3种形态存在(Vuosku et al., 2018; Chen et al., 2019)。大量研究表明, 多胺不仅参与胚胎发育(朱佩佩等, 2023)、种子萌发(田文刚, 2019)、开花(李秀玲等, 2021)和衰老(Liebsch et al., 2022)等生长发育过程, 还与植物的非生物胁迫耐性有关, 如重金属(李阳等, 2009)、温度(刘畅等, 2021)、干旱(王文娟等, 2023)和盐(Yin et al., 2016)胁迫。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) *ACL5*基因缺失突变体*acl5*表现出植株严重矮化, 外源施加热精胺可缓解这一表型, 但精胺不起作用, 表明热精胺为拟南芥茎伸长所必需, 并且可能发挥与精胺不同的作用, 其并不是植物中次要的一种多胺(Takano et al., 2012)。除了影响植物生长和木质部分化等生理过程外(Takano et al., 2012; 李先锋, 2022; Farsodia et al., 2023; Mai et al., 2023), 热精胺还参与多种非生物/生物胁迫响应。例如, 耐盐型柿树(*Diospyros kaki*)根系中热精胺合成酶基因表达上调(Gil-Muñoz et al., 2020); 拟南芥*acl5*突变体盐敏感性增强, 热精胺处理可提高其耐盐性(Shinohara et al., 2019); 棉花(*Gossypium* sp.) *ACL5*基因沉默使其对黄萎病感染更为敏感(Mo et al., 2015)。

目前关于热精胺与低温胁迫的关系尚未见报道, 乌菜的耐冷机制也不明确。因此, 本研究以课题组培育的低温耐性不同的乌菜高代自交系乌18和舒W-1为试材, 对这2个材料间差异积累的热精胺在乌菜低温胁迫耐性中的作用进行初步分析, 为深入阐明热精胺及其合成酶编码基因在乌菜响应低温胁迫中的功能奠定基础, 同时为耐低温乌菜新品种培育提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究选用安徽农业大学十字花科蔬菜遗传育种实验室培育的2个乌菜(*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis* var. *rosularis* Tsen)高代自交系材料, 低温敏感型舒W-1 (SW-1)和低温耐受型乌18 (W18)。将乌菜种子播于50孔穴盘中, 待其长至两叶一心时, 移栽至装有成品基质的营养钵(口径×底径×盆高为7 cm × 5 cm × 7.3 cm)中(每钵1株), 在温度为25°C/18°C

(昼/夜)的生长室中培养, 光周期为14小时光照/10小时黑暗。

1.2 方法

1.2.1 实验设计

将六叶一心的幼苗分为2组, 转移至光照培养箱(BSG-400, 博迅)中进行常温(对照)和低温培养: 对照组(CK)昼夜温度为25°C/18°C, 低温组(LT)为9°C/4°C, 光照强度为72 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 光周期为14小时光照/10小时黑暗, 空气相对湿度保持在60%–70%。本研究分为两部分: (1) 低温条件下设置不同浓度外源热精胺处理, 包括0 (喷施超纯水)、0.05、0.1、0.5、1和1.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$; (2) 常温和低温条件下分别设置3个处理, 包括叶片喷施超纯水(H_2O)、叶片喷施热精胺合成抑制剂xylemin (1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)以及叶片喷施热精胺(0.05 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)和抑制剂xylemin (1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)。

取样时, 将叶片剪碎混匀并置于冰上, 称取相应质量的样品包于锡纸中, 置于液氮中速冻后保存于–80°C冰箱。

1.2.2 指标测定

1.2.2.1 干鲜重

用蒸馏水清洗乌菜根系以除去附着的基质, 洗净后用吸水纸擦去多余的水分, 单株称重(鲜重), 随后分株置于信封中杀青15分钟(115°C烘箱), 将烘箱温度调至75°C, 烘干至恒重, 测定干重。

1.2.2.2 丙二醛含量

根据Cvikrová等(2012)的方法测定丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量。样品在预冷的磷酸缓冲液(0.05 $\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, pH7.8)中研磨成匀浆, 1 800 $\times\text{g}$ 离心10分钟, 取上清加入同体积的硫代巴比妥酸(thiobarbituric acid, TBA), 混匀后沸水浴30分钟, 冷却至室温, 1 000 $\times\text{g}$ 离心15分钟, 取上清测定吸光值(OD_{450} 、 OD_{532} 和 OD_{600}), 利用公式计算样品的MDA含量。

1.2.2.3 电解质渗透率

参照Xu等(2016)的方法测定电解质渗透率(electrolyte leakage, EL)。取叶片剪成长条状浸没在装有一定体积超纯水的离心管中, 28°C摇晃2小时后测定电导率(C_i), 随后沸水浴15分钟, 再次测定电导率

(C_{\max})。 $EL=(C_i/C_{\max})\times 100\%$ 。

1.2.2.4 H_2O_2 含量

利用Alexieva等(2001)描述的方法测定 H_2O_2 含量。用0.1%三氯乙酸(trichloroacetic acid, TCA)冰浴研磨叶片,得到的匀浆在4°C、12 000 ×g下离心20分钟;取0.2 mL上清,加入碘化钾溶液和磷酸钾缓冲液(pH 7.8),混匀后暗反应1小时,测定390 nm处的吸光值,结合标准曲线计算 H_2O_2 含量。

1.2.2.5 超氧阴离子含量

按照超氧阴离子($\cdot O_2^-$)含量检测试剂盒(BC1290, 索莱宝)使用说明书进行 $\cdot O_2^-$ 检测,通过说明书中公式计算 $\cdot O_2^-$ 含量。

1.2.2.6 H_2O_2 和 $\cdot O_2^-$ 染色

分别使用0.1%二甲基联苯胺(diaminobenzidine, DAB)溶液(50 mmol·L⁻¹ Tris-HCl, pH3.8)和0.5%氯化硝基四氮唑蓝(nitrotetrazolium blue chloride, NBT)溶液(25 mmol·L⁻¹ HEPES缓冲液, pH7.8)进行 H_2O_2 和 $\cdot O_2^-$ 染色。剪下叶片置于DAB和NBT溶液中,室温振荡6–8小时后,转移至95%乙醇溶液中并沸水浴15分钟,随后加入新的95%乙醇,室温放置或振荡,待叶绿素全部褪去后拍照记录。

1.2.2.7 抗氧化酶活性

用预冷的磷酸缓冲液(50 mmol·L⁻¹, pH7.8)冰浴研磨叶片,在4°C、12 000 ×g下离心20分钟,取上清为酶的提取液。根据何美文(2019)的方法测定和计算抗氧化酶活性。

1.2.2.8 隶属函数评价

根据王雪美(2023)所述方法,按照公式隶属函数值= $(X-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$ 计算不同浓度热精胺处理下各指标的隶属函数值,再得出平均隶属函数值进行排名。

1.3 数据处理和分析

每个指标设3次重复。使用EXCEL 2016软件进行数据处理。利用SPSS软件(IBM SPSS 17.0, 美国)进行单因素方差分析,并根据Tukey检验确定差异显著性

($P<0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同浓度热精胺对乌菜低温胁迫耐性的影响

2.1.1 对乌菜干重和鲜重的影响

为探明热精胺对乌菜低温耐性的影响,选择低温敏感型SW-1进行不同浓度热精胺喷施处理。首先对干重和鲜重进行测定,结果表明,与对照相比,单独低温处理下,干重和鲜重均显著降低;随着热精胺处理浓度的升高,干重和鲜重均呈先升高后降低趋势(图1A, B)。尽管各浓度处理间的差异未达到显著水平,但热精胺浓度为0.1和0.5 mmol·L⁻¹时,干重和鲜重分别处于相对较高的水平,其中LT (low temperature)+0.1 mmol·L⁻¹热精胺(LT+0.1)处理植株的鲜重显著高于LT,说明该处理能显著缓解低温对乌菜幼苗鲜重的抑制作用。

2.1.2 对乌菜 $\cdot O_2^-$ 和 H_2O_2 含量的影响

研究表明,与对照相比,单独低温处理下 $\cdot O_2^-$ 和 H_2O_2 含量均显著上升(图2A, B)。喷施0.05 mmol·L⁻¹热精胺使得 $\cdot O_2^-$ 含量明显降低(降幅约75%),但随着热精胺浓度的升高, $\cdot O_2^-$ 含量逐渐增加,LT+0.5、LT+1和LT+1.5处理下 $\cdot O_2^-$ 含量显著高于LT+0.05和LT+0.1处理(图2A)。对于 H_2O_2 含量,0.05 mmol·L⁻¹热精胺处理产生的影响较小,0.1 mmol·L⁻¹热精胺处理下其含量进一步降低,LT+0.1、LT+0.5、LT+1和LT+1.5处理间差异不显著,但呈 H_2O_2 含量随热精胺处理浓度升高而升高的趋势(图2B)。低温胁迫下,0.05和0.1 mmol·L⁻¹热精胺处理能显著抑制 $\cdot O_2^-$ 的产生,其中以0.05 mmol·L⁻¹效果更为明显,但对 H_2O_2 含量的影响较小。

2.1.3 对乌菜丙二醛含量和电解质渗透率的影响

对不同浓度热精胺处理下的丙二醛含量进行测定,结果表明,与单独低温处理相比,0.05 mmol·L⁻¹热精胺处理下丙二醛含量降低不显著,且随着热精胺喷施浓度的升高,丙二醛含量呈现升高趋势,1和1.5 mmol·L⁻¹热精胺处理下丙二醛含量显著高于其它浓度处理(图3A)。LT+0.05处理下电解质渗透率显著低于单独低温处理(图3B);另外,不同浓度热精胺处理下电解质渗透率表现出与丙二醛含量相同的变化趋势,即随处理浓度的升高而逐渐增加;LT+0.1和LT+0.5以及LT+1

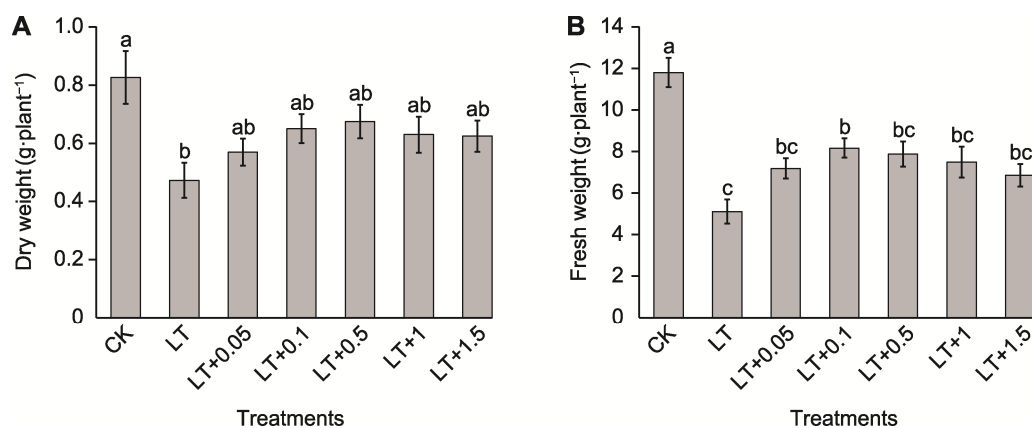


图1 不同浓度热精胺对乌菜干鲜重的影响

(A) 干重; (B) 鲜重。柱子上的不同字母表示不同处理间差异显著, 下同。CK: 常温对照; LT: 低温处理; 0.05、0.1、0.5、1和1.5代表不同的热精胺浓度($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)。

Figure 1 Effects of different concentrations of T-Spm on dry and fresh weight of wucaï

(A) Dry weight; (B) Fresh weight. Different letters above the bars represent the significant differences between different treatments, the following is the same. CK: Room temperature control; LT: Low temperature treatment; 0.05, 0.1, 0.5, 1, and 1.5 indicate different concentrations ($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) of T-Spm.

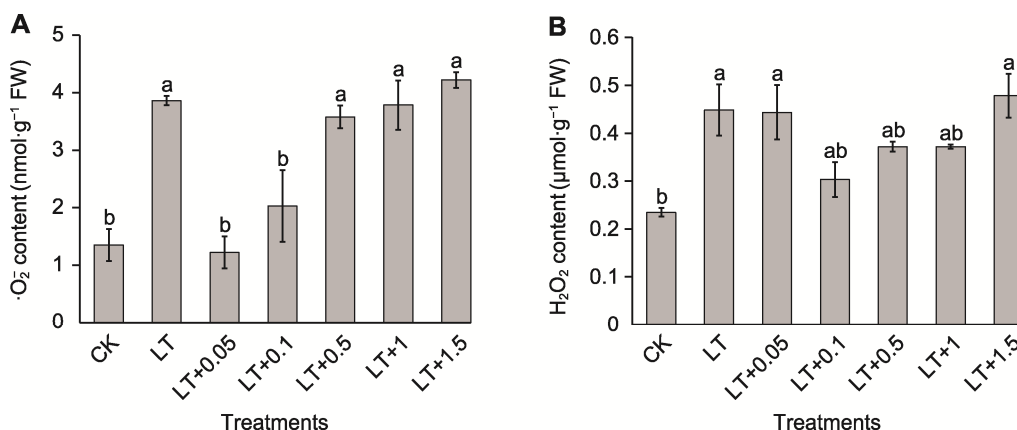


图2 不同浓度热精胺对乌菜·O₂⁻和H₂O₂含量的影响

(A) ·O₂⁻含量; (B) H₂O₂含量。CK: 常温对照; LT: 低温处理; 0.05、0.1、0.5、1和1.5代表不同热精胺浓度($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)。

Figure 2 Effects of different concentrations of T-Spm on ·O₂⁻ and H₂O₂ content of wucaï

(A) ·O₂⁻ content; (B) H₂O₂ content. CK: Room temperature control; LT: Low temperature treatment; 0.05, 0.1, 0.5, 1, and 1.5 indicate different concentrations ($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) of T-Spm.

和LT+1.5处理之间差异不显著。因此, $0.05 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 热精胺处理对低温胁迫下电解质渗透率的升高具有较好的抑制作用, 但高浓度(1和 $1.5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)热精胺会起到相反的作用, 导致MDA含量和电解质渗透率升高。

2.1.4 隶属函数评价

利用上述不同浓度热精胺处理下测得的多个指标进

行平均隶属度分析, 将得到的平均隶属函数值进行排名, 以评价不同浓度热精胺处理对乌菜低温胁迫伤害的缓解效果。结果表明, 不同浓度热精胺处理下的平均隶属函数值均大于对照, 排名随处理浓度的升高而逐渐下降(表1); $0.05 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 热精胺处理的平均隶属度得分最高(为0.693), 1和 $1.5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 热精胺处理下平均隶属函数值明显减小, 表明 $0.05 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 热精胺处理能有效缓解低温对乌菜幼苗的伤害。

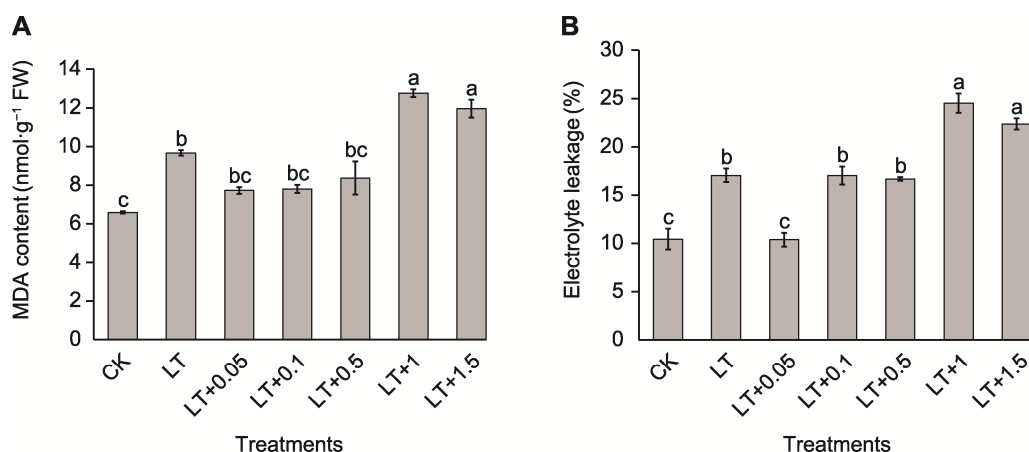


图3 不同浓度热精胺对乌菜丙二醛(MDA)含量和电解质渗透率的影响

(A) MDA含量; (B) 电解质渗透率。CK: 常温对照; LT: 低温处理; 0.05、0.1、0.5、1和1.5代表不同热精胺浓度($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)。

Figure 3 Effects of different concentrations of T-Spm on malondialdehyde (MDA) content and electrolyte leakage of wucai (A) MDA content; (B) Electrolyte leakage. CK: Room temperature control; LT: Low temperature treatment; 0.05, 0.1, 0.5, 1, and 1.5 indicate different concentrations ($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) of T-Spm.

表1 低温胁迫下不同浓度热精胺处理的乌菜生理指标平均隶属函数值

Table 1 Average membership function values of physiological indexes of wucai treated with different concentrations of T-Spm under low-temperature

| Physiological indexes | Treatment concentration of T-Spm ($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$) | | | | | |
|-----------------------------|--|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 0.00 | 0.05 | 0.10 | 0.50 | 1.00 | 1.50 |
| Dry weight | 0.00 | 0.48 | 0.88 | 1.00 | 0.78 | 0.75 |
| Fresh weight | 0.00 | 0.68 | 1.00 | 0.91 | 0.78 | 0.57 |
| Malondialdehyde content | 0.61 | 1.00 | 0.98 | 0.87 | 0.00 | 0.16 |
| Electrolyte leakage | 0.53 | 1.00 | 0.53 | 0.55 | 0.00 | 0.15 |
| $\cdot\text{O}_2^-$ content | 0.12 | 1.00 | 0.73 | 0.21 | 0.14 | 0.00 |
| Average | 0.210 | 0.693 | 0.687 | 0.591 | 0.284 | 0.273 |
| Ranking | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |

2.2 热精胺合成抑制剂对不同低温耐性乌菜材料的影响

2.2.1 对乌菜生长、 H_2O_2 和 $\cdot\text{O}_2^-$ 积累的影响

由于本研究是在对2个不同低温耐性乌菜材料(W18, 低温耐受型; SW-1, 低温敏感型)进行比较分析的基础上展开的, 为进一步检验热精胺是否与乌菜低温耐性有关, 利用热精胺合成抑制剂处理这2个材料, 同时施加热精胺以分析其是否能缓解抑制效应。结果表明, 与对照相比, 低温条件下SW-1部分叶片萎蔫下垂, 生长受到抑制, 而W18受影响较小(图4A, B)。热精胺合成抑制剂处理导致W18和SW-1叶片均出现萎蔫, 但同时施加热精胺使得萎蔫程度降低。 H_2O_2 和 $\cdot\text{O}_2^-$ 染色结果表现出类似的变化趋势(图4C, D), 低

温胁迫下热精胺抑制剂处理引起2个乌菜材料叶片的棕色和蓝色斑点增多, H_2O_2 和 $\cdot\text{O}_2^-$ 积累增加, 特别是SW-1, 而施加热精胺使染色面积明显减小。 H_2O_2 和 $\cdot\text{O}_2^-$ 的含量变化与染色结果相一致, 但值得注意的是, 低温条件下, 与喷水处理相比, 热精胺抑制剂处理下2个材料的 $\cdot\text{O}_2^-$ 含量增幅相同, 而对于 H_2O_2 含量, W18的变化幅度明显更大(图5)。以上结果表明, 热精胺抑制剂处理导致 H_2O_2 和 $\cdot\text{O}_2^-$ 积累增加, 加剧了2个乌菜材料的低温胁迫伤害, 而外源热精胺处理能缓解这一效应。

2.2.2 对乌菜丙二醛含量和电解质渗透率的影响

对常温和低温条件下不同处理的丙二醛含量进行测定, 结果表明低温下喷施蒸馏水处理的W18丙二醛

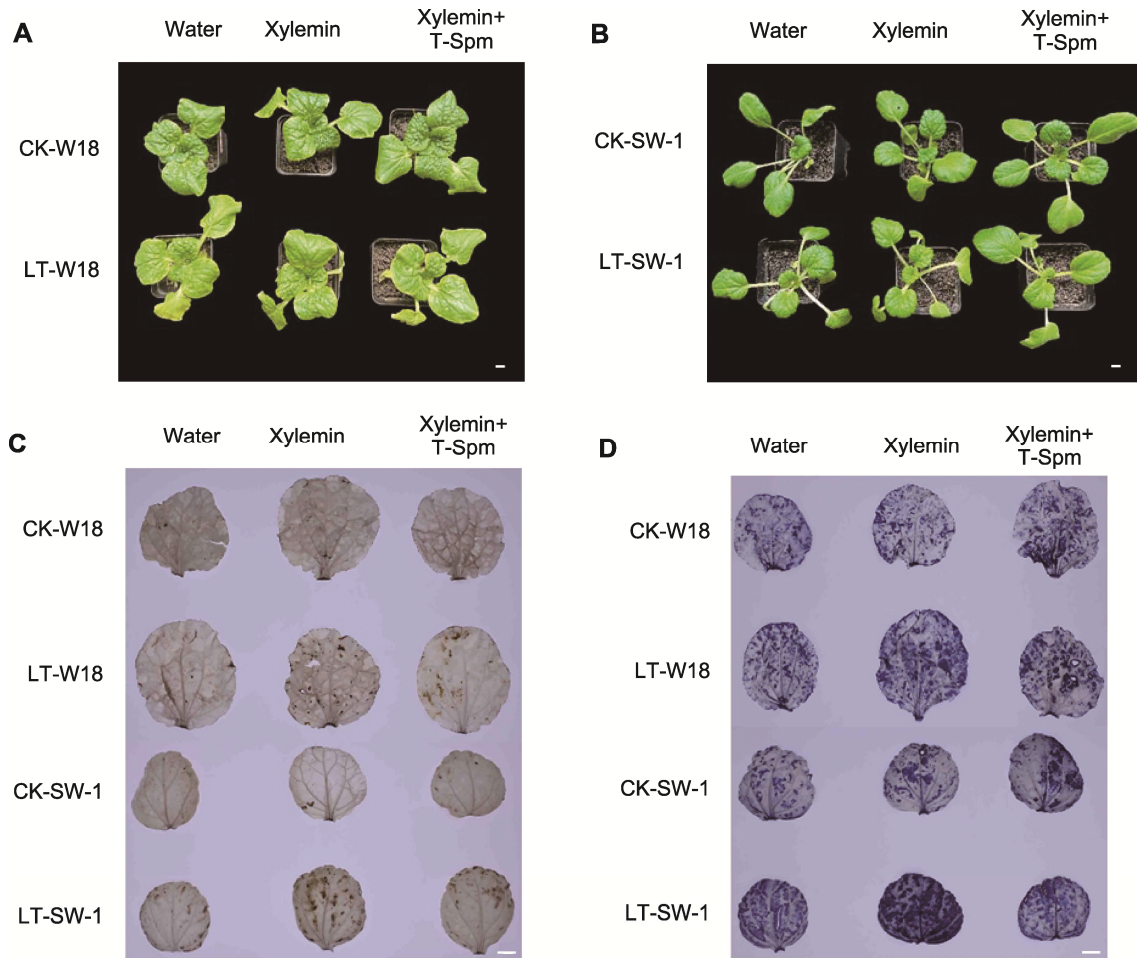


图4 热精胺合成抑制剂xylemin对乌菜(W18和SW-1)生长、 H_2O_2 和 $\cdot\text{O}_2^-$ 染色的影响
(A), (B) 对照和低温条件下(7天)乌菜表型; (C) H_2O_2 染色; (D) $\cdot\text{O}_2^-$ 染色。CK: 常温对照; LT: 低温处理。Bars=1 cm

Figure 4 Effects of T-Spm synthesis inhibitor xylemin on growth, H_2O_2 and $\cdot\text{O}_2^-$ staining of wucaï
(A), (B) Phenotype of wucaï under the control and low temperature (7 d) condition, respectively; (C) H_2O_2 staining; (D) $\cdot\text{O}_2^-$ staining. CK: Room temperature control; LT: Low temperature treatment. Bars=1 cm

含量与对照植株差异不显著,但SW-1丙二醛含量显著高于对照;施加热精胺合成抑制剂对2个材料产生相同的影响,与喷水处理相比,对照植株丙二醛含量变化不显著,低温条件下显著升高,其中以W18的变化幅度更大;另外,无论在常温还是低温条件下,与单独喷施热精胺合成抑制剂相比,同时喷施抑制剂和热精胺均可使W18和SW-1的丙二醛含量显著降低至对照水平(图6A, C)。

常温条件下各处理间无显著差异;与常温喷施蒸馏水相比,低温条件下相同处理的W18和SW-1电解质渗透率均显著增大,特别是SW-1,增高了1.2倍;热精胺合成抑制剂处理使得W18电解质渗透率进一

步显著增高,但对SW-1影响较小;在喷施热精胺抑制剂的基础上同时施加热精胺使W18电解质渗透率不显著地降低,对SW-1影响更小(图6B, D)。因此,低温胁迫下抑制剂处理使得W18和SW-1的丙二醛含量和电解质渗透率进一步升高,其中W18所受的影响更大,表明热精胺与乌菜低温耐性有关。

2.2.3 对乌菜抗氧化酶活性的影响

为进一步探明热精胺合成抑制剂对乌菜低温胁迫耐性的影响,对抗氧化酶活性进行测定。结果表明,对照条件下,热精胺合成抑制剂对2个材料的抗氧化酶活性影响均较小(图7);而在低温下各处理间,W18的变

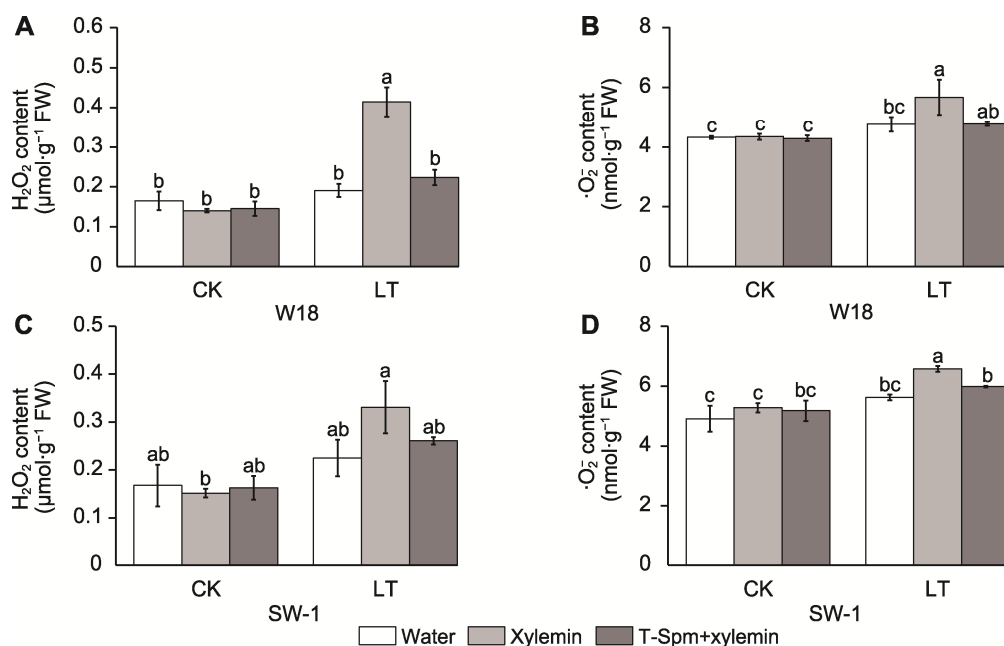


图5 热精胺合成抑制剂xylemin对乌菜H₂O₂和·O₂⁻含量的影响

(A), (B) W18的H₂O₂和·O₂⁻含量; (C), (D) SW-1的H₂O₂和·O₂⁻含量。CK: 常温对照; LT: 低温处理

Figure 5 Effects of T-Spm synthesis inhibitor xylemin on H₂O₂ and ·O₂⁻ content of wucaï

(A), (B) H₂O₂ and ·O₂⁻ content of W18; (C), (D) H₂O₂ and ·O₂⁻ content of SW-1. CK: Room temperature control; LT: Low temperature treatment

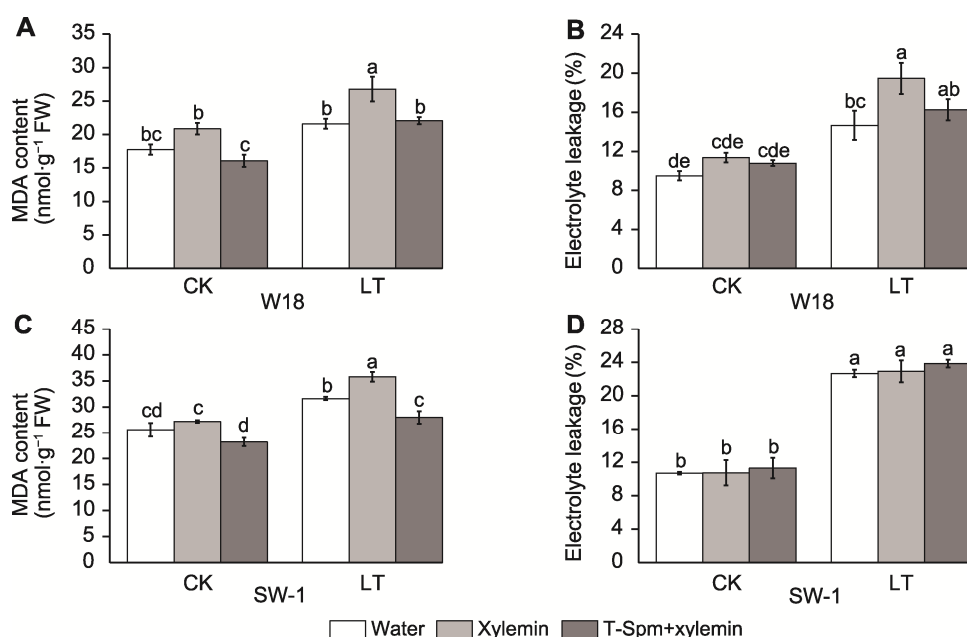


图6 热精胺合成抑制剂xylemin对乌菜丙二醛(MDA)含量和电解质渗透率的影响

(A), (B) W18的MDA含量和电解质渗透率; (C), (D) SW-1的MDA含量和电解质渗透率。CK: 常温对照; LT: 低温处理

Figure 6 Effects of T-Spm synthesis inhibitor xylemin on malondialdehyde (MDA) content and electrolyte leakage of wucaï

(A), (B) MDA content and electrolyte leakage of W18, respectively; (C), (D) MDA content and electrolyte leakage of SW-1, respectively. CK: Room temperature control; LT: Low temperature treatment

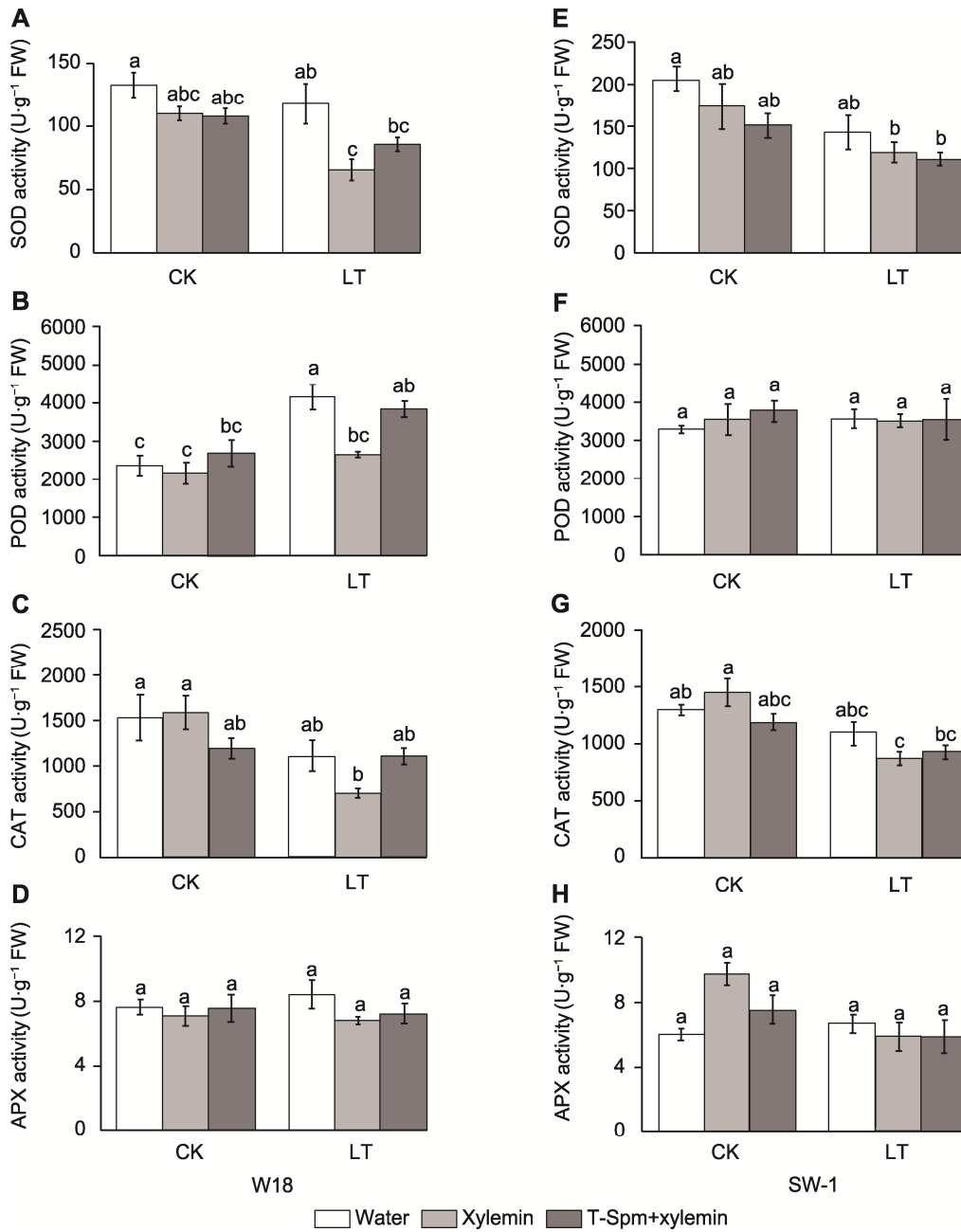


图7 热精胺合成抑制剂xylemin对乌菜抗氧化酶活性的影响

(A), (E) 超氧化物歧化酶(SOD)活性; (B), (F) 过氧化物酶(POD)活性; (C), (G) 过氧化氢酶(CAT)活性; (D), (H) 抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性。(A)–(D) W18; (E)–(H) SW-1。CK: 常温对照; LT: 低温处理

Figure 7 Effects of T-Spm synthesis inhibitor xylemin on antioxidant enzyme activities of wucaï

(A), (E) Superoxide dismutase (SOD) activity; (B), (F) Peroxidase (POD) activity; (C), (G) Catalase (CAT) activity; (D), (H) Ascorbate peroxidase (APX) activity. (A)–(D) W18; (E)–(H) SW-1. CK: Room temperature control; LT: Low temperature treatment

化更为明显, 且各个酶活性均表现出在抑制剂处理下降低、添加热精胺后升高的趋势(图7A–D)。与对照相比, 单独低温处理下, 除过氧化物酶(Peroxidase, POD)活性显著增强外, 其它酶的活性无显著变化;

抑制剂处理后, 超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和POD活性显著降低(图7A, B); 在同时添加热精胺的处理下, SOD和POD活性虽然升高不显著, 但与单独低温处理相比, 差异减小且不显

著,表明抗氧化酶可能参与热精胺对乌菜低温耐性的调节。

3 讨论

乌菜作为地域性特色蔬菜,其市场需求不断增长,需要扩大种植面积。低温是影响植物地理分布和生长发育的重要环境因子(许耀照, 2020)。一方面,近年来寒潮等极端天气频发,温度骤降会对植物造成伤害;另一方面,北方地区相对更低的温度,亦会影响乌菜正常生长,限制其种植区域向北延伸。因此,培育耐冷性更强的乌菜品种对于乌菜的产业发展至关重要。

植物内源激素含量会随外界温度变化而变化,并在植物适应逆境的过程中发挥重要作用(范军强等, 2023)。多胺是广泛存在于植物体内的一类新型植物激素和具有激素活性的生长调节物质(束胜等, 2013)。前期研究发现,热精胺合成编码基因表达水平及热精胺含量在相对耐低温的乌菜材料W18中显著升高(王秉娇, 2025)。本研究中,我们先通过查阅文献确定热精胺处理的浓度梯度(Sagor et al., 2012; Marina et al., 2013; Zarza et al., 2017),对低温敏感型SW-1材料进行不同浓度热精胺处理。多项研究表明,非生物胁迫下不同浓度外源物质处理的效果并非简单的随浓度升高而逐渐增强。例如,魏晓凯等(2024)比较了不同浓度外源甜菜碱对烤烟幼苗干旱胁迫的缓解效应,发现随着喷施甜菜碱浓度的增加,缓解作用逐渐增强,但当浓度达到最大时作用有所减弱;刘松虎等(2024)设置了系列浓度梯度的油菜素内酯处理NaCl胁迫下的西瓜(*Citrullus vulgaris*)种子,发现随着浓度升高,种子发芽率和发芽势呈现先升高后降低趋势,并从中获得了促进种子萌发的最适浓度;Sun等(2025)对干旱胁迫下的辣椒(*Capsicum annuum*)幼苗外源施加3种不同浓度的亚精胺,发现与中等浓度亚精胺处理相比,高浓度处理下MDA含量显著升高。因此,外源物质的浓度并不是越高效果越好,这与本研究结论类似,即较低浓度(0.05和0.1 mmol·L⁻¹)热精胺可有效缓解低温胁迫伤害,但随着处理浓度增大, H₂O₂和·O₂⁻积累增加至单独低温处理的水平,丙二醛含量和电解质渗透率甚至显著高于该水平,说明缓解作用减弱,氧化伤害增强。这可能是由于外源多胺处理引起内源多胺水平升高(黎春红等, 2023),合成增加的同时会促进分解,多胺分解的产物之一是

H₂O₂,其积累过多对植株造成伤害(Wu et al., 2022)。随后,利用测定的各个指标计算出隶属函数值,考虑到H₂O₂是多胺分解的产物之一,且具有信号分子和氧化伤害物质的双重作用,进行隶属函数评价时未将其包括在内;根据平均隶属函数值的排名,得出0.05 mmol·L⁻¹热精胺缓解乌菜低温胁迫伤害的效果最好,并选择该浓度作为后期实验处理的浓度。

进一步通过施加热精胺和热精胺合成抑制剂探讨热精胺与乌菜低温胁迫耐性之间的关系。单独低温处理下,SW-1叶片出现萎蔫、积累更多的H₂O₂和·O₂⁻,且丙二醛和电解质渗透率的增幅更大,而W18叶片所受影响相对较小,证实W18和SW-1是具有不同低温耐性的乌菜材料,且W18的低温耐性更强(Wang et al., 2022)。抑制剂作为研究内源生长调节物质作用的有效方法被广泛运用。Du等(2022)利用结合态多胺合成抑制剂证实了与质膜共价结合的腐胺和亚精胺可提高李子(*Prunus salicina*)幼苗的渗透胁迫耐性;Wang等(2020)利用多胺合成抑制剂研究了亚精胺在黄瓜(*Cucumis sativus*)耐盐性中的作用。本文对低温条件下生长的2个乌菜材料进行热精胺合成抑制剂xylemin (Yoshimoto et al., 2016)处理后,无论是W18还是SW-1,均受到更严重的胁迫伤害,说明热精胺合成与乌菜抵御低温胁迫密切相关;作为低温耐受型材料,W18受低温胁迫的影响较小,但本研究中,W18的H₂O₂、·O₂⁻和MDA含量的增幅大于SW-1,这进一步表明热精胺在乌菜抵御低温胁迫中具有重要作用,其水平下降对乌菜的低温耐性产生较大影响;与此同时,设置了xylemin+T-Spm处理,发现与单独用抑制剂处理相比,胁迫伤害指标数值有所降低,这更进一步支持上述结论。

目前,关于热精胺与非生物胁迫之间关系的研究鲜有报道,对于其中的作用机制了解较少。由于热精胺与木质部分化有关(Takano et al., 2012),许多研究者将其与非生物胁迫耐性联系起来,发现热精胺可通过调节木质部分化影响植物对盐胁迫和缺钾胁迫的耐性(Shinohara et al., 2019; Gil-Muñoz et al., 2020)。抗氧化酶在植物应对不利环境中发挥重要作用(Yuan et al., 2025)。本研究中,耐低温型乌菜材料的POD活性显著升高以响应低温,但在抑制剂处理后明显降低,说明乌菜体内热精胺水平影响POD等抗氧化酶活性,热精胺可能通过增强抗氧化能力来提

高植株的胁迫耐性。一方面,多胺作为多聚阳离子能够与细胞膜上带负电的磷脂质结合以维持膜的通透性和膜蛋白的功能,有助于缓解胁迫伤害(Mellidou et al., 2016);另一方面,POD是植物体内清除H₂O₂的关键酶,而H₂O₂作为多胺氧化的产物之一,低温下热精胺合成增加,导致其氧化增强,H₂O₂水平升高并作为信号分子通过激活下游通路来提高抗氧化酶活性,如MAPK信号级联(Wang et al., 2023),具体机制尚待进一步研究。

作者贡献声明

冯锦涛和解松美:实验指标测定、数据分析以及论文初稿撰写;王秉娇:参与实验指标测定;汪承刚和袁凌云:提供作物材料;侯金锋和陈国户:参与实验设计;唐小燕和王文杰:参与文章修改;吴建强:负责论文的整体构思,指导实验设计、数据分析以及论文撰写与修改。

利益冲突: 所有作者均声明不存在利益冲突

Conflict of Interests: The authors declare that there is no conflict of interests

©The author(s) 2026. This is an open access article under the CC BY-NC-ND 4.0 license (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>)

参考文献

- Alexieva V, Sergiev I, Mapelli S, Karanov E (2001). The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant Cell Environ* **24**, 1337–1344.
- Chen DD, Shao QS, Yin LH, Younis A, Zheng BS (2019). Polyamine function in plants: metabolism, regulation on development, and roles in abiotic stress responses. *Front Plant Sci* **9**, 1945.
- Cvikrová M, Gemperlová L, Dobrá J, Martincová O, Prásil IT, Gubis J, Vanková R (2012). Effect of heat stress on polyamine metabolism in proline-over-producing tobacco plants. *Plant Sci* **182**, 49–58.
- Du HY, Chen BX, Li Q, Liu HP, Kurtenbach R (2022). Conjugated polyamines in root plasma membrane enhanced the tolerance of plum seedling to osmotic stress by stabilizing membrane structure and therefore elevating H⁺-ATPase activity. *Front Plant Sci* **12**, 812360.

- Fan JQ, Lu XM, Wang HW, Wu JY, Liu LJ, Ma L, Pu YY, Li XC, Sun WC (2023). Association between cold resistance and leaf hormone content of *Brassica napus* L. under low temperature stress. *Jiangsu J Agric Sci* **39**, 15–21. (in Chinese)
- 范军强, 路晓明, 王会文, 武军艳, 刘丽君, 马骊, 蒲媛媛, 李学才, 孙万仓 (2023). 低温胁迫下甘蓝型冬油菜抗寒性与叶片激素含量的关联性. *江苏农业学报* **39**, 15–21.
- Farsodia M, Mavadiya P, Trivedi M, Tandel K, Vyas V, Singh SK (2023). Overexpression of tomato *ACL5* gene in tobacco leads to increased plant growth and delayed the onset of leaf senescence. *J Plant Growth Regul* **42**, 4764–4783.
- Gil-Muñoz F, Delhomme N, Quiñones A, Naval MDM, Badenes ML, García-Gil MR (2020). Transcriptomic analysis reveals salt tolerance mechanisms present in date-plum persimmon rootstock (*Diospyros lotus* L.). *Agronomy* **10**, 1703.
- Guo QH (2020). Metabolic Pathway of the Difference of Vc Content in Different Genotypes of Wucai. Master's thesis. Hefei: Anhui Agricultural University. pp. 1–3. (in Chinese)
- 郭祺航 (2020). 不同基因型乌菜Vc含量差异的代谢途径研究. 硕士学位论文. 合肥: 安徽农业大学. pp. 1–3.
- He MW (2019). Identification of S-adenosylmethionine Synthetase Gene and Its Salt Stress Response Function in Cucumber. PhD dissertation. Nanjing: Nanjing Agricultural University. pp. 37–38. (in Chinese)
- 何美文 (2019). 黄瓜S-腺苷甲硫氨酸合成酶基因鉴定及其在响应盐胁迫中的功能. 博士学位论文. 南京: 南京农业大学. pp. 37–38.
- Li CH, Zhang LG, Luo SF, Zhou HS, Hu HL, Shao B, Li PX (2023). Study on induction effect of preharvest treatment with exogenous polyamines on production of endogenous polyamines and ethylene in *Pleurotus eryngii*. *Acta Agric Jiangxi* **35**(7), 51–59, 67. (in Chinese)
- 黎春红, 张雷刚, 罗淑芬, 周宏胜, 胡花丽, 邵彬, 李鹏霞 (2023). 采前外源多胺预处理对杏鲍菇内源多胺及乙烯的诱导分析. *江西农业学报* **35**(7), 51–59, 67.
- Li XF (2022). Functional Analysis of *OsACL5*, a Gene Putatively Encoding Thermospermine Synthase. Master's thesis. Yangzhou: Yangzhou University. pp. 27–33. (in Chinese)
- 李先锋 (2022). 水稻热精胺合成酶基因 *OsACL5* 的功能研究. 硕士学位论文. 扬州: 扬州大学. pp. 27–33.
- Li XL, Fan JZ, Liao HY, He JZ, Zeng YH, Long QY, Bu ZY (2021). Dynamic changes of endogenous hormones and

- polyamine in *Paphiopedilum hirsutissimum* leaves during floral bud formation. *Chin J Trop Crops* **42**, 3236–3241. (in Chinese)
- 李秀玲, 范继征, 廖宏英, 何荆洲, 曾艳华, 龙蕾宇, 卜朝阳 (2021). 带叶兜兰成花过程中叶片内源激素与多胺含量的变化动态. *热带作物学报* **42**, 3236–3241.
- Li Y, Shi GX, Wang HX, Zhao J, Yuan QH (2009). Exogenous spermidine can mitigate the poison of cadmium in *Nymphoides peltatum*. *Chin Bull Bot* **44**, 571–577. (in Chinese with English abstract)
- 李阳, 施国新, 王红霞, 赵娟, 袁秋红 (2009). 外源亚精胺可缓解苜蓿镉毒害. *植物学报* **44**, 571–577.
- Liebsch D, Juvany M, Li ZH, Wang HL, Ziolkowska A, Chrobok D, Boussardon C, Wen X, Law SR, Janečková H, Brouwer B, Lindén P, Delhomme N, Stenlund H, Moritz T, Gardeström P, Guo HW, Keech O (2022). Metabolic control of arginine and ornithine levels paces the progression of leaf senescence. *Plant Physiol* **189**, 1943–1960.
- Liu C, Li JY, Feng GJ, Liu DJ, Yan ZS, Yang XX (2021). Effects of low temperature acclimation on endogenous polyamine content and expression of biosynthesis and decomposition genes in *Phaseolus vulgaris* L. *North Hortic* (23), 30–37. (in Chinese)
- 刘畅, 李佳荫, 冯国军, 刘大军, 闫志山, 杨晓旭 (2021). 低温驯化对菜豆内源多胺含量及其合成分解基因表达的影响. *北方园艺* (23), 30–37.
- Liu SH, Sun HS, Zhang YX, Li HJ, Shen J, Zhu QS (2024). Effects of exogenous EBR on watermelon (*Citrullus vulgaris* Schrad.) seed germination and seedling growth under NaCl stress. *North Hortic* (10), 39–47. (in Chinese)
- 刘松虎, 孙浩爽, 张玉雪, 李慧杰, 申君, 朱庆松 (2024). 外源EBR对NaCl胁迫下西瓜种子萌发及幼苗生长的影响. *北方园艺* (10), 39–47.
- Mai HF, Qin T, Wei H, Yu Z, Pang G, Liang ZM, Ni JS, Yang HS, Tang HY, Xiao LS, Liu HL, Liu TB (2023). Overexpression of *OsACL5* triggers environmentally-dependent leaf rolling and reduces grain size in rice. *Plant Biotechnol J* **22**, 833–847.
- Marina M, Sirera FV, Rambla JL, Gonzalez ME, Blázquez MA, Carbonell J, Pieckenstein FL, Ruiz OA (2013). Thermospermine catabolism increases *Arabidopsis thaliana* resistance to *Pseudomonas viridiflava*. *J Exp Bot* **64**, 1393–1402.
- Mellidou I, Moschou PN, Ioannidis NE, Pankou C, Gêmes K, Valassakis C, Andronis EA, Beris D, Haralampidis K, Roussis A, Karamanoli A, Matsi T, Kotzabasis K, Constantinidou HI, Roubelakis-Angelakis KA (2016). Silencing S-adenosyl-L-methionine decarboxylase (SAM-DC) in *Nicotiana tabacum* points at a polyamine-dependent trade-off between growth and tolerance responses. *Front Plant Sci* **7**, 379.
- Mo HJ, Wang XF, Zhang Y, Yang J, Ma ZY (2015). Cotton *ACAULIS5* is involved in stem elongation and the plant defense response to *Verticillium dahliae* through thermospermine alteration. *Plant Cell Rep* **34**, 1975–1985.
- Sagor GHM, Takahashi H, Niitsu M, Takahashi Y, Berberich T, Kusano T (2012). Exogenous thermospermine has an activity to induce a subset of the defense genes and restrict cucumber mosaic virus multiplication in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Rep* **31**, 1227–1232.
- Shinohara S, Okamoto T, Motose H, Takahashi T (2019). Salt hypersensitivity is associated with excessive xylem development in a thermospermine-deficient mutant of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **100**, 374–383.
- Shu S, Yuan LY, Wang CY, Liu T, Fan HF, Guo SR (2013). Research progress of plant growth regulation substances on improving stress resistance vegetable crops. *J Changjiang Veg* (16), 1–12. (in Chinese)
- 束胜, 袁凌云, 王长义, 刘涛, 樊怀福, 郭世荣 (2013). 植物生长调节物质提高蔬菜作物抗逆性的研究进展. *长江蔬菜* (16), 1–12.
- Sun C (2022). Anhui Wucai. *J Anhui Agric Univ Soc Sci Ed* **31**(3), 1–2. (in Chinese)
- 孙超 (2022). 乌青心黄菜叶皱, 雪下味浓赛羊肉——安徽乌菜. *安徽农业大学学报(社会科学版)* **31**(3), 1–2.
- Sun KL, Lian MK, Hou YH, Ge TH, Yue XL, Ye QW, Lv HP, Dong QH, Yuan FB, Jia ZQ, Li CW, Meng G (2025). From seeds to survival: the role of polyamines for improved germination and drought resilience in three pepper varieties. *Sci Hortic* **344**, 114114.
- Takano A, Kakehi JI, Takahashi T (2012). Thermospermine is not a minor polyamine in the plant kingdom. *Plant Cell Physiol* **53**, 606–616.
- Tian WG (2019). Preliminary Study on the Function of S-adenosylmethionine Decarboxylase Gene (*GhSAM-DC1*) in Cotton. Master's thesis. Shihezi: Shihezi University. pp. 25–29. (in Chinese)
- 田文刚 (2019). 棉花S-腺苷甲硫氨酸脱羧酶基因(*GhSAM-DC1*)功能的初步研究. 硕士论文. 石河子: 石河子大学. pp. 25–29.
- Vuosku J, Karppinen K, Muilu-Mäkelä R, Kusano T, Sagor GHM, Avia K, Alakärppä E, Kestilä J, Suokas M,

- Nickolov K, Hamberg L, Savolainen O, Häggman H, Sarjala T** (2018). Scots pine aminopropyltransferases shed new light on evolution of the polyamine biosynthesis pathway in seed plants. *Ann Bot* **121**, 1243–1256.
- Wang BJ** (2025). Expression Analysis of *ACL5s* in Wucai and Functional Study of *BcACL5.2* Under Low-temperature stress. Master's thesis. Hefei: Anhui Agricultural University. pp. 22–24. (in Chinese)
- 王秉娇 (2025). 乌菜*ACL5s*表达分析及*BcACL5.2*在低温胁迫下的功能研究. 硕士论文. 合肥: 安徽农业大学. pp. 22–24.
- Wang CG, Zhang MY, Zhou JJ, Gao X, Zhu SD, Yuan LY, Hou XL, Liu TK, Chen GH, Tang XY, Shan GL, Hou JF** (2022). Transcriptome analysis and differential gene expression profiling of Wucai (*Brassica campestris* L.) in response to cold stress. *BMC Genomics* **23**, 137.
- Wang WJ, Shi SL, He L, Wu B, Liu CC** (2023). Accumulation and functions of polyamines in plants under drought stress. *Acta Pratacult Sin* **32**(6), 186–202. (in Chinese)
- 王文娟, 师尚礼, 何龙, 武蓓, 刘岳岳 (2023). 干旱胁迫下多胺在植物体内的积累及其作用. 草业学报 **32**(6), 186–202.
- Wang WJ, Shi SL, Kang WJ, He L** (2023). Enriched endogenous free Spd and Spm in alfalfa (*Medicago sativa* L.) under drought stress enhance drought tolerance by inhibiting H₂O₂ production to increase antioxidant enzyme activity. *J Plant Physiol* **291**, 154139.
- Wang XM** (2023). Effects of 5-aminolevulinic Acid on Spinach Under Salt and Temperature Stress. Master's thesis. Shanghai: Shanghai Normal University. pp. 20–22. (in Chinese)
- 王雪美 (2023). 5-氨基乙酰丙酸在菠菜盐和温度胁迫中的作用. 硕士论文. 上海: 上海师范大学. pp. 20–22.
- Wang Y, Gong XW, Liu WK, Kong L, Si XY, Guo SR, Sun J** (2020). Gibberellin mediates spermidine-induced salt tolerance and the expression of *GT-3b* in cucumber. *Plant Physiol Biochem* **152**, 147–156.
- Wei XK, Luo XB, Zhao J, Yao ZH** (2024). Alleviating effect of exogenous betaine on drought stress in flue-cured tobacco seedlings. *J Shanxi Agric Sci* **52**(1), 79–85. (in Chinese)
- 魏晓凯, 罗小兵, 赵杰, 姚忠虎 (2024). 外源甜菜碱对烤烟幼苗干旱胁迫的缓解效应. 山西农业科学 **52**(1), 79–85.
- Wu JQ, Liu WK, Jahan MS, Shu S, Sun J, Guo SR** (2022). Characterization of polyamine oxidase genes in cucumber and roles of *CsPAO3* in response to salt stress. *Environ Exp Bot* **194**, 104696.
- Xu Y, Burgess P, Zhang XZ, Huang BR** (2016). Enhancing cytokinin synthesis by overexpressing *ipt* alleviated drought inhibition of root growth through activating ROS-scavenging systems in *Agrostis stolonifera*. *J Exp Bot* **67**, 1979–1992.
- Xu YZ** (2020). The Physiological and Molecular Mechanisms of Winter Turnip Rape (*Brassica rapa* L.) Responses to Cold Stress. PhD dissertation. Lanzhou: Gansu Agricultural University. pp. 2–5. (in Chinese)
- 许耀照 (2020). 白菜型冬油菜抗寒生理基础及分子机理研究. 博士论文. 兰州: 甘肃农业大学. pp. 2–5.
- Yin LN, Wang SW, Tanaka K, Fujihara S, Itai A, Den XP, Zhang SQ** (2016). Silicon-mediated changes in polyamines participate in silicon-induced salt tolerance in *Sorghum bicolor* L. *Plant Cell Environ* **39**, 245–258.
- Yoshimoto K, Takamura H, Kadota I, Motose H, Takahashi T** (2016). Chemical control of xylem differentiation by thermospermine, xylemin and auxin. *Sci Rep* **6**, 21487.
- Yuan ZY, Zhang JT, Liu LB, Zhang LZ, Gan X, Zhong Y, Wang LJ** (2025). ALA up-regulated *PpWRKY18* to enhance freezing tolerance of nectarine pistils. *Hortic Plant J* **11**, 2061–2080.
- Zarza X, Atanasov KE, Marco F, Arbona V, Carrasco P, Kopka J, Fotopoulos V, Munnik T, Gómez-Cadenas A, Tiburcio AF, Alcázar R** (2017). Polyamine oxidase 5 loss-of-function mutations in *Arabidopsis thaliana* trigger metabolic and transcriptional reprogramming and promote salt stress tolerance. *Plant Cell Environ* **40**, 527–542.
- Zhu PP, Qin HX, Zhang JX** (2023). Changes of endogenous hormones and polyamines during ovule development of stenospermocarpic seedless grape. *Sci Agric Sin* **56**, 4789–4800. (in Chinese)
- 朱佩佩, 秦浩翔, 张剑侠 (2023). 无核葡萄胚珠发育过程中内源激素及多胺含量的变化. 中国农业科学 **56**, 4789–4800.

Effects of Exogenous Thermospermine and Its Synthesis Inhibitor on Low-temperature Stress Tolerance of Wucai

Jintao Feng^{1†}, Songmei Xie^{1†}, Bingjiao Wang¹, Chenggang Wang^{1,2}, Lingyun Yuan^{1,2}
Jinfeng Hou^{1,2}, Guohu Chen^{1,2}, Xiaoyan Tang^{1,2}, Wenjie Wang^{1,2}, Jianqiang Wu^{1,2*}

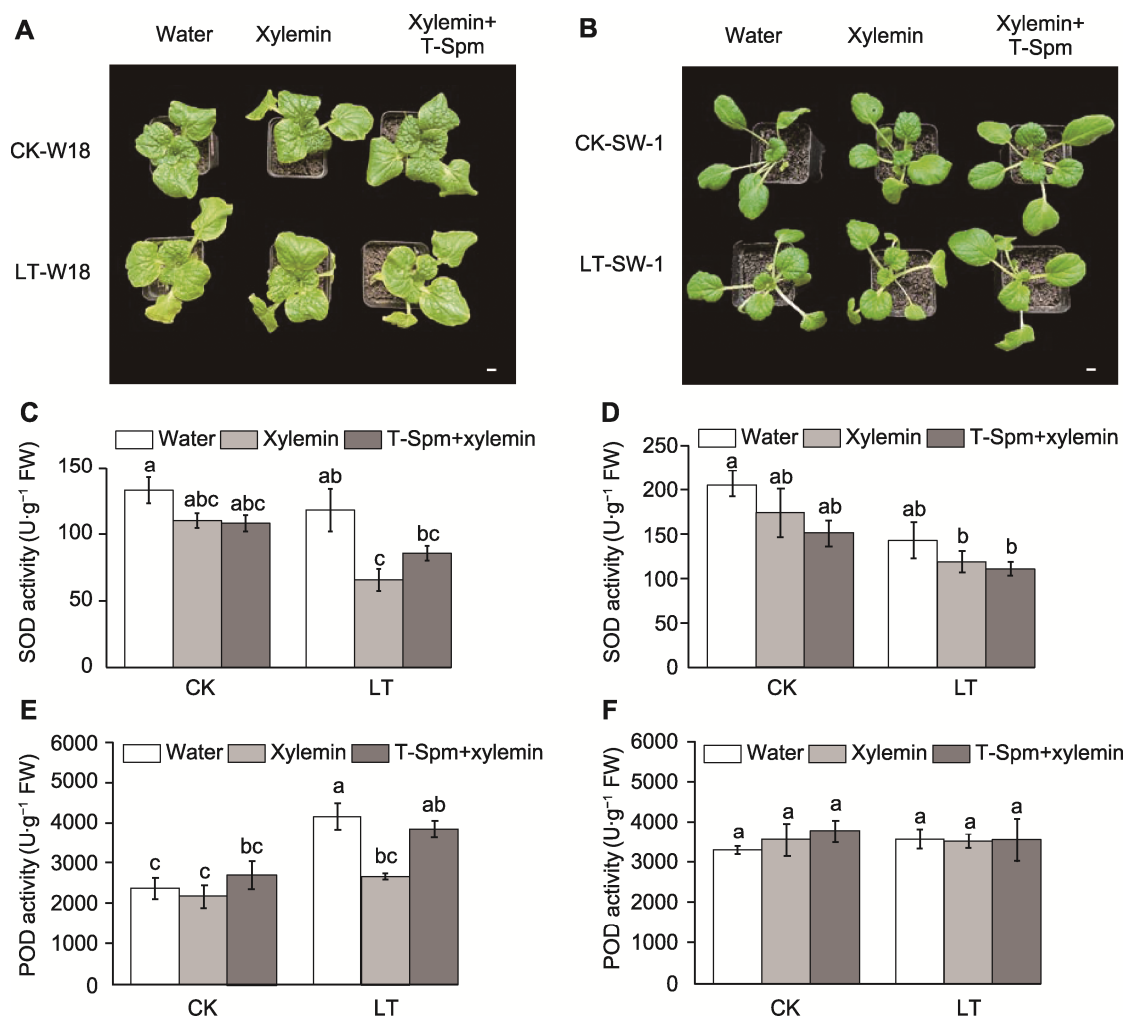
¹College of Horticulture, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China; ²Anhui Wanjiang Vegetable Industrial Technology Institute, Maanshan 238200, China

INTRODUCTION: Thermospermine, as a structural isomer of spermine, is an important substrate involved in plant growth and development, as well as responses to biotic and abiotic stress.

RATIONALE: At present, there are few reports on the relationships between thermospermine and the responses of low-temperature stress in plants, for which a primary analysis of their relationships in wucai was conducted. Firstly, the optimal concentration of exogenous thermospermine alleviating the damage of wucai caused by low temperature was analyzed. Then, thermospermine synthesis inhibitor combined with the optimized concentration of thermospermine was used under low temperature condition in order to further analyze whether thermospermine plays a role in the tolerance of low-temperature.

RESULTS: When wucai was treated with lower concentrations (0.05 and 0.1 mmol·L⁻¹) of thermospermine, the electrolyte leakage, hydrogen peroxide, superoxide anion and malondialdehyde contents decreased with different degrees, and the dry and fresh weight increased; while the effects weakened with the increase of thermospermine concentration. The evaluation of membership function showed that the average membership function values decreased gradually with the increase of the concentration, and the score at 0.05 mmol·L⁻¹ thermospermine was the highest. The addition of thermospermine synthesis inhibitor under low temperature made the two inbreeding lines of wucai with different low-temperature tolerance accumulate more hydrogen peroxide and superoxide anion, and increase electrolyte leakage and malondialdehyde content. Furthermore, when thermospermine synthesis inhibitor was applied in combination with thermospermine, it can alleviate the damage of low temperature aggravated by inhibitor treatment alone. Thermospermine treatment was associated with higher activities of superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD).

CONCLUSION: 0.05 mmol·L⁻¹ thermospermine could effectively alleviate the damage of low temperature on wucai seedlings, and thermospermine synthesis is closely related to the low-temperature tolerance of wucai, which may improve low-temperature tolerance through maintaining higher antioxidant enzyme activities, especially SOD and POD.



Phenotype of two wucaï inbreeding lines: W18, low-temperature tolerant type (A) and SW-1, low-temperature sensitive type (B), and superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD) activities of W18 (C), (D) and SW-1 (E), (F) under the treatment of thermospermine synthesis inhibitor.

Key words wucaï, low-temperature stress, thermospermine

Feng JT, Xie SM, Wang BJ, Wang CG, Yuan LY, Hou JF, Chen GH, Tang XY, Wang WJ, Wu JQ (2026). Effects of exogenous thermospermine and its synthesis inhibitor on low-temperature stress tolerance of wucaï. *Chin Bull Bot* **61**, 277–290.

† These authors contributed equally to this paper

* Author for correspondence. E-mail: wujq@ahau.edu.cn

(责任编辑: 朱亚娜)

通讯作者/团队简介

吴建强, 安徽农业大学园艺学院讲师, 硕士生导师。主要从事蔬菜种质资源与逆境分子生物学研究。目前所在的研究团队为安徽农业大学园艺学院的十字花科蔬菜遗传育种创新团队, 以乌菜和小白菜为主要研究对象, 建立了安徽省乌菜、小白菜种质资源圃, 建成规模较大的不结球白菜单倍体库, 完成乌菜种质的全基因组测序工作, 致力于蔬菜种质资源创新利用、遗传育种及重要性状的分子生物学研究。