

JAN KUBIS

*Katedra Fizjologii Roślin
Akademia Rolnicza im. A. Cieszkowskiego
Wołyńska 35, 60-637 Poznań
e-mail: jkubis@jay.au.poznan.pl*

POLIAMINY I ICH UDZIAŁ W REAKCJI ROŚLIN NA WARUNKI STRESOWE ŚRODOWISKA

WSTĘP

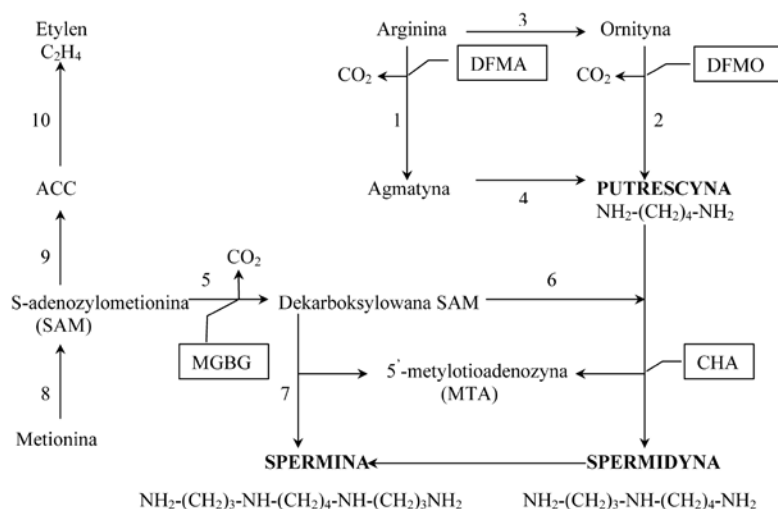
Poliaminy są związkami powszechnie występującymi w roślinach, w organizmach zwierzęcych oraz w mikroorganizmach. Za początek badań nad tą grupą związków uważa się rok 1888, a pierwsze prace przeglądowe dotyczące występowania i roli poliamin ukazały się w latach: 1951 – Guggenheim i współautorzy, 1971 – Smith (COHEN 1998). Jednak ich udział w reakcjach rozwojowych roślin dostrzeżono stosunkowo niedawno (SIŃSKA 1986, EVANS i MALMBERG 1989). Według BAGNIEGO i TORRIGIANIEGO (1992) oraz

GALSTONA i KAUR-SAWHNEY'A (1995) poliaminy są uważane za nową klasę regulatorów wzrostu. Jednak stężenia, w których występują są wielokrotnie wyższe od stężeń hormonów roślinnych. Stężenia konieczne do wystąpienia efektu fizjologicznego są raczej na poziomie milimolowym niż mikromolowym, jak w przypadku hormonów roślin. Ilość poliamin wyraźnie wzrasta w czasie, gdy rośliny są narażone na działanie różnego rodzaju warunków stresowych.

BIOSYNTeza POLIAMIN

Synteza głównych poliamin w roślinach rozpoczyna się dekarboksylacją dwóch powszechnie występujących aminokwasów ornityny i agmatyny (Ryc. 1). W wyniku dekarboksylacji argininy przez dekarboksylazę argininy (ADC) powstaje agmatyna, a ta ulega hydrolizie do putrescyny. Istnieje też możliwość przekształcenia argininy do ornityny dzięki aktywności arginazy. Natomiast bezpośrednim skutkiem dekarboksylacji ornityny przez dekarboksylazę ornityny (ODC) jest putrescyna. Sukcesywne dołączanie grup propylaminowych do putrescyny, kolejno poprzez syntazę sperminy i dalej syntazę sperminy, prowadzi do syntezy spermidyny i sperminy. Biosynteza spermidyny i sperminy zwią-

zana jest z obecnością metioniny. Dostarcza ona pośrednio poprzez S-adenozylometioninę (SAM) grup propylaminowych, a reakcja ta katalizowana jest dzięki aktywności dekarboksylazy S-adenozylometioniny (SAMDC). SAM pełni również rolę prekursora etylenu. Syntezy poliamin i etylenu są ze sobą wzajemnie powiązane, co wynika z konkurencji o wspólnego prekursora; może dochodzić do stymulacji jednej z dróg, a hamowania drugiej. Synteza innej, nie tak powszechnie występującej jak putrescyna dwuaminy, kadaweryny, odbywa się dzięki aktywności dekarboksylazy lizyny (LDC) z aminokwasu lizyny (BOUCHEREAU i współaut. 1999).



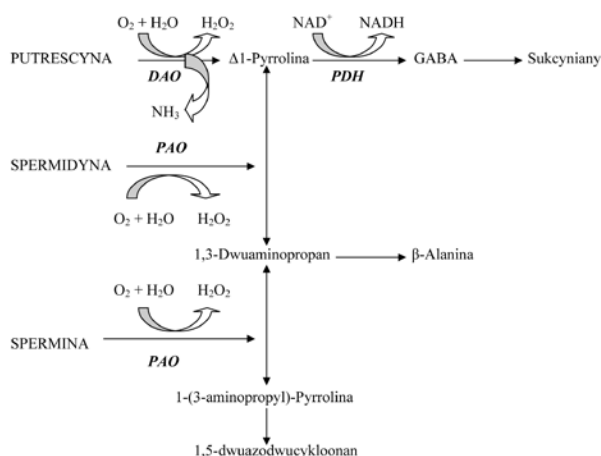
Ryc. 1. Schemat biosyntezy putrescyny, spermidyny i sperminy w roślinach wyższych z uwzględnieniem biosyntezy etylenu.

1, dekarboksylaza argininy (ADC); 2, dekarboksylaza ornityny (ODC); 3, arginaza; 4, iminohydrolaza agmatyny; 5, dekarboksylaza SAM; 6, syntaza spermidyny; 7, syntaza sperminy; 8, syntaza SAM; 9, syntaza ACC; 10, oksydaza ACC. Inhibitory PA z uwzględnieniem ich miejsc działania: α -difluorometyloarginina (DFMA), α -difluorometyloornityna (DFMO), metyloglioksalo-bis(guanylohydraton) (MGBG) oraz cykloheksyloamina (CHA) (wg BOUCHEREAU i współaut. 1999).

DEGRADACJA POLIAMIN

Poliaminy, zarówno dwumina putrescyna, jak i posiadające więcej grup aminowych spermidyna i spermina, są rozkładane na drodze oksydatywnej deaminacji dzięki aktywności oksydaz aminowych (Ryc. 2). Jedną z nich (oksydaza dwuaminowa), związaną z jodem miedziowym, wykazuje wysoką specyficzność w stosunku do dwuamin. Inną flawoproteidowi, oksydaza poliamidowa, utlenia poliaminy: spermidynę i sperminę (TIBURCIO i współaut. 1997). Produktami reakcji katali-

zowanej przez oksydazę dwuaminową (DAO) są pirrolina, nadtlenek wodoru i amoniak. Natomiast spermidyna i spermina są rozkładane przez oksydazy poliaminowe (PAO) do pirroliny, bądź do aminopropylpirroliny i kolejno do dwuazobicyclononanu. Równoległe może powstawać dwuaminopropan i nadtlenku wodoru. Dwuaminopropan może być dalej przekształcany do β -alaniny, podczas gdy pirrolina do kwasu γ -aminomasłowego (GABA) i dalej do sukcylianów, które mogą być włączane do cyklu Krebsa (FLORES i FILNER 1985). Enzymy przedstawione na Ryc. 2 są związane ze ścianą komórkową, a ich aktywność ma związek z procesami lignifikacji, suberynizacji i usztywnienia ściany komórkowej (SLOCUM i FUREY 1991). Natomiast kwas γ -aminomasłowy (GABA) może funkcjonować jako stymulator odporności (BOUCHEREAU i współaut. 1999).



Ryc. 2. Schemat degradacji putrescyny, spermidyny i sperminy w roślinach wyższych. oksydaza dwuaminowa (DAO), oksydaza poliaminowa (PAO), dehydrogenaza pyrroliny (PDH). (wg BOUCHEREAU i współaut. 1999).

POLIAMINY W WARUNKACH STRESOWYCH

W warunkach działania różnych czynników stresowych na rośliny, zarówno abiotycznych, jak i biotycznych, dochodzi do intensyfikacji metabolizmu poliamin i akumulacji tych związków w tkankach (TIBURCIO i współaut. 1997).

NIEDOBÓR SKŁADNIKÓW MINERALNYCH

Większość badań dotyczących wpływu niedoborów składników mineralnych na metabolizm poliamin dotyczy niedoboru potasu. Pierwsze doniesienia, pochodzące z pracy Richardsa i Colemana (1952) (za FLORES 1991), sugerowały, że specyficzna rola putrescyny polega na utrzymaniu równowagi pomiędzy kationami i anionami. W efekcie niedoboru jonu potasowego dochodzi do akumulacji tej poliaminy na drodze aktywacji dekarboksylazy argininy. Reakcja ta jest szeroko rozpowszechniona pośród roślin jedno- i dwuliściennych i wydaje się być uniwersalna w przypadku niedoboru różnych składników mineralnych (WATSON i MALMBERG 1996).

STRES DEFICYTU WODY

Niedobór wody, spowodowany suszą glebową, jak i stresem osmotycznym, wywołuje wyraźnie zmiany w metabolizmie poliamin. FLORES i GALSTON (1984a, b) podają, że dochodzi wówczas do akumulacji putrescyny wskutek wzmożonej aktywności dekarboksylazy argininy. Zmiany te są obserwowane równolegle z innymi wyraźnymi skutkami stresu, takimi jak wędnięcie i spadek zawartości białek. Zjawisko stymulacji wzrostu aktywności dekarboksylazy argininy w warunkach stresu osmotycznego jest podobne zarówno na świetle, jak i w ciemności. Jednak do akumulacji putrescyny dochodzi intensywniej na świetle niż w ciemności, zjawisko pojawia się szybko i wymaga syntezy białek *de novo* (TIBURCIO i współaut. 1995). Natomiast zablokowanie aktywności dekarboksylazy argininy w liściach owsa poprzez zastosowanie dwufluorometylargininy, przed wprowadzeniem stresu osmotycznego, zmniejszyło zawartość putrescyny, ale zwiększyło zawartość sperminy (TIBURCIO i współaut. 1995). Z kolei, zwiększenie zawartości tej poliaminy wraz ze stresem osmotycznym opóźniło procesy destrukcyjne, obserwowano opóźnienie rozkładu chlorofilu i pojawianie się nekroz, zahamowanie degradacji białek tylakoidów, akumulację ADC mRNA i wzrost aktywności ADC zarówno w liściach

owsa (BORELL i współaut. 1996), jak i tytoniu (MASGRAU i współaut. 1997). Traktowanie liści owsa sperminą, w kombinacji ze stresem osmotycznym, spowodowało wzrost zawartości mRNA dekarboksylazy argininy, jednak aktywność enzymu spadała. Brak korelacji tłumaczony jest tym, że spermina prowadzi do nagromadzenia nieaktywnej formy enzymu i spadku zawartości formy aktywnej. Spermina przypuszczalnie blokuje przekształcenie proenzymu w formę aktywną (BORELL i współaut. 1996). W badaniach na krążkach liści rzepaku, poddanych stresowi osmotycznemu z zastosowaniem inhibitorów DFMA i DFMO, wykazano, że jednak nie tylko aktywność dekarboksylazy argininy, ale również dekarboksylazy ornityny wpływa na akumulację poliamin (FLORES 1991). Aktywność tego enzymu jest jednak wielokrotnie niższa od aktywności dekarboksylazy argininy (COHEN 1998). Autorzy donoszą, że w warunkach stresu wodnego dochodzi także do akumulacji spermidyny i sperminy u różnych gatunków roślin (TURNER i STEWART 1986, 1988; KAKKAR i SAWHNEY 2002).

ZASOLENIE

W warunkach zasolenia dochodzi również do znacznych zmian w metabolizmie poliamin, jednak mechanizm tych zmian jest znacznie mniej poznany niż w przypadku stresu deficytu wody. Autorzy przytaczają wiele różnic pomiędzy gatunkami i w obrębie gatunków, co do ilości i rodzaju akumulowanych poliamin, a uzyskane wyniki często są przeciwstawne. Interesujący jest fakt, że odmiany tolerancyjne na zasolenie akumulują znaczne ilości spermidyny i sperminy, a notowany jest wówczas spadek zawartości putrescyny. Natomiast odmiany wrażliwe na zasolenie przeciwnie, akumulują putrescynę, a nie są zdolne do akumulacji spermidyny i sperminy. Prawidłowość ta została stwierdzona u odmian ryżu (KRISHNAMURTHY i BHAGWAT 1984), pomidora (SANTA-CRUZ i współaut. 1997) i sorgo i kukurydzy (ERDEI i współaut. 1996). Przypuszczalnie posiadające więcej grup aminowych poliaminy mogą odgrywać rolę w mechanizmie odporności roślin na stres zasolenia. U roślin odpornych na zasolenie stwierdzono także wzrost aktywności dekarboksylazy argininy oraz akumulację transkryptu tego enzymu. U roślin wrażliwych stwierdzono natomiast zarówno spadek aktywności enzymu, jak i poziomu jego

transkryptu. Aktywność dekarboksylazy argininy jest wykrywana zarówno w warunkach stresowych, jak i kontrolnych w liściach pomidora. Natomiast aktywność dekarboksylazy ornityny przejawia się jedynie w warunkach zasolenia (BOUCHEREAU i współaut. 1999). Zastosowanie inhibitora dekarboksylazy argininy – DFMA, wywołuje wyraźne obniżenie ilości putrescyny u obu grup roślin, natomiast inhibitora dekarboksylazy ornityny – DFMO, powoduje obniżenie poziomu spermidyny i sperminy jedynie u roślin poddanych zasoleniu (AZIZ i współaut. 1998). Warunki stresowe stymulują nie tylko syntezę poliamin, ale także ich rozkład, gdyż wzrost aktywności oksydaz dwuaminowej i poliaminowej stwierdził SMITH (1985) w liściach owsa.

STRES TERMICZNY

Stres spowodowany wysoką temperaturą

Oddziaływanie tego rodzaju stresu powoduje specyficzną reakcję roślin, syntezę rzadkich poliamin o długim łańcuchu węglowym. Wcześniej tego typu związki odkryto jedynie u termofilnych bakterii *Thermus thermophilus* i *Caldariella acidophyla*. Są to: termina (Oshima 1995 za COHEN 1998), kaldina (DeRosa 1976 za COHEN 1998) oraz kaldopięcioamina (COHEN 1998).

$\text{NH}_2(\text{CH}_2)_3\text{NH}(\text{CH}_2)_3\text{NH}_2$	kaldina
$\text{NH}_2(\text{CH}_2)_3\text{NH}(\text{CH}_2)_3\text{NH}(\text{CH}_2)_3\text{NH}$	termina
$\text{NH}_2(\text{CH}_2)_3\text{NH}(\text{CH}_2)_3\text{NH}(\text{CH}_2)_3\text{NH}(\text{CH}_2)_3\text{NH}(\text{CH}_2)_3\text{NH}_2$	kaldopięcioamina

Pod wpływem zbyt wysokiej temperatury, rośliny tolerancyjne na ten rodzaj warunków stresowych akumulują większą ilość poliamin o większej ilości grup aminowych. Rośliny te charakteryzują się wyższym poziomem poliamin również w warunkach kontrolnych. Związana jest z tym zwiększona aktywność dekarboksylazy argininy i oksydaz poliaminowych (BOUCHEREAU i współaut. 1999).

Stres spowodowany niską temperaturą

U roślin, stres spowodowany niską temperaturą (chłód) intensyfikuje syntezę putrescyny. U pszenicy stwierdzono, że wzrost zawartości tej dwuaminy towarzyszy zwiększonej odporności na mróz (RACZ i współaut. 1996). Zaobserwowano, że krótka, 2-dniowa ekspozycja owoców cukini w warunkach niskiej temperatury (10°C), powoduje zmniejszenie uszkodzeń oraz wzrost poziomu spermidyny

i sperminy, a nie ulega zmianie zawartości putrescyny. Wzrostowi poziomu poliamin towarzyszy wzrost aktywności dekarboksylazy SAM (KRAMER i WANG 1989, 1990). KRAMER i WANG (1990) sugerują udział tych poliamin w zapobieganiu uszkodzeniom błon poprzez ochronę ich lipidowych składników. Wcześniejsza infiltracja fragmentów owoców roztworami spermidyny i sperminy potwierdziła tę sugestię. Nastąpił wzrost trwałości owoców, a konduktometrycznie, na podstawie wpływu elektrolitów, stwierdzono wzrost stabilności błon. W warunkach chłodu, u pszenicy i ryżu, także dochodzi początkowo do syntezy ABA, następnie obserwowany był wzrost aktywności dekarboksylazy argininy i w efekcie końcowym, zwiększenie zawartości putrescyny (LEE i współaut 1997). Zastosowanie inhibitora syntezy ABA obniżało syntezę hormonu, aktywność tego enzymu i poziomu poliaminy u tolerancyjnej na chłód odmiany ryżu. Natomiast efekt inhibitora syntezy ABA można było usunąć poprzez traktowanie roślin egzogennym ABA. Powyższe wyniki sugerują, że jedną z funkcji ABA syntetyzowanego podczas stresu niskiej temperatury jest wzrost zawartości putrescyny w wyniku zwiększenia aktywności dekarboksylazy argininy (BOUCHEREAU i współaut. 1999). Wyniki te stały się również podstawą do sugestii, że poliaminy mogą pośredniczyć w działaniu fitohormonów lub są choć częścią odpowiedzi na ich sygnał (RASTOGI i DAVIES 1991).

ZANIECZYSZCZENIA ŚRODOWISKA

Ozon (O_3) jest jednym z głównych zanieczyszczeń powietrza. Stres ozonowy, oprócz innych efektów, wywołuje zmiany w metabolizmie poliamin (HEAGLE 1989). Rośliny tytoniu i pomidora traktowane poliaminami przed stresem wykazywały znacznie mniejsze uszkodzenia liści (ORMROD i BECKERSON 1986). W traktowanych ozonem liściach jęczmienia wzrastała aktywność dekarboksylazy argininy zanim dochodziło do uszkodzeń tkanki. Zaobserwowano wzrost zawartości spermidyny podczas traktowania ozonem liści zarówno starszych, jak i młodszych. Gdy, przed traktowaniem O_3 , rośliny zostały poddane działaniu DFMA, wzrost aktywności dekarboksylazy argininy został zablokowany, a uszkodzenia spowodowane tym czynnikiem stresowym były znacznie większe (ROWLAND-BAMFORD i współaut. 1989). Wyniki powyższe sugerują, że poliaminy mogą pełnić rolę ochronną w warunkach stresu ozonowego.

Metale ciężkie są niebezpiecznym zanieczyszczeniem gleby. Traktowanie pozbawionych epidermy liści owsa kadmem, w stężeniach podobnych jakie mogą występować w środowisku, spowodowało ponad 10-cio krotny wzrost zawartości putrescyny. Natomiast miało niewielki wpływ na poziom spermidy-

ny i sperminy. Wzrost ten był hamowany poprzez DFMA, co sugeruje udział dekarboksylazy argininy w odpowiedzi na stres kadmowy, choć wielkość wzrostu aktywności nie odpowiadała bezpośrednio wzrostowi poziomu putrescyny (EVANS i MALMBERG 1989).

MECHANIZM DZIAŁANIA POLIAMIN

Efekt ochronny poliamin przypisuje się między innymi ich stabilizującemu działaniu względem lipidów błon cytoplazmatycznych. Polega on na oddziaływaniu dodatnio naładowanych grup aminowych z ujemnie naładowanymi grupami fosfolipidów błon. Również może dochodzić do redukcji uszkodzeń fosfolipidów błon komórkowych, związanych ze wzrastającą w warunkach stresowych aktywnością lipoksygenazy (TIBURCIO i współaut. 1990, BESFORD i współaut. 1993, BRATTON 1994, LESTER 2000).

Poliaminy mogą też bezpośrednio oddziaływać jako zmiataacze reaktywnych form tlenu (ROS) (BORS i współaut. 1989). Spermidyna, posiadająca cztery grupy aminowe, wydaje się być bardziej efektywna niż trójamina spermidyna, czy dwuamina putrescyna, co sugeruje udział grup aminowych (BESFORD i współaut. 1993). Mogą też oddziaływać po-

średnio poprzez wpływ na aktywność enzymów uczestniczących w usuwanie reaktywnych form tlenu, dysmutazy ponadtlenkowej (KUBIŚ 2005), peroksydazy i katalazy (KUBIŚ 2003) oraz enzymów szlaku Halliwell-Asada (KUBIŚ 2001), co umożliwia obniżenie poziomu wysoce reaktywnych form tlenu (KUBIŚ 2005). Nie można także pominąć faktu, że reaktywne formy tlenu nie tylko uszkadzają makromolekuły komórkowe (ALLEN 1995, SMIRNOFF 1993), ale mogą też funkcjonować jako molekuły sygnałowe (np. nadtlenuk wodoru), wywołujące cały szereg dalszych reakcji związanych z odpowiedzią rośliny na czynniki stresowe środowiska (NEILL i współaut. 2002, VRANOVÁ i współaut. 2002, FOYER i NOCTOR 2005). Poliaminy mogą w tym łańcuchu przekazu sygnału uczestniczyć pośrednio (SHEN 2000, KÖNIGSHOFER i LECHNER 2002).

PODSUMOWANIE

Poliaminy wydają się być zaangażowane w wiele procesów przebiegających w roślinach. Jednymi z nich są reakcje roślin na wyzwania stawiane przez stresowe czynniki środowiska. Uzasadnieniem prowadzonych na szeroką skalę badań jest coraz częściej potwierdzany fakt, że tolerancyjne na stresse genotypy rośliny kumulują większe ilości poliamin (CHATTOPADHAYAY i współaut. 2002). Poznanie i możliwości ingerowania w aktywność kluczowych genów, zaangażowanych w szlaki biosyntezy i katabolizmu, umożliwiają manipulowanie metabolizmem poliamin z użyciem sensownych i antysensownych roślin transgenicznnych. Pozwala to na bezpośrednie

badania nad molekularnym mechanizmem, poprzez który czynniki środowiska wpływają na metabolizm poliamin. Nadekspresja specyficznych enzymów umożliwi zwiększenie intensywności biosyntezy, co było niemożliwe do osiągnięcia przy użyciu wspomnianych wcześniej inhibitorów.

Manipulacja szlakami biosyntezy poliamin wymaga znacznej uwagi z biotechnologicznego punktu widzenia. Rozwój transgenicznych roślin uprawnych, ze zwiększonym bądź zmniejszonym poziomem poliamin, może zwiększyć ich wartości odżywcze i zdrowotne (BOUCHEREAU i współaut. 1999).

POLYAMINES AND THEIR INVOLVEMENT IN PLANTS REACTION TO ENVIRONMENTAL STRESS CONDITIONS

Summary

Polyamines: spermidine, spermine as well as their diamine precursor putrescine, are small

aliphatic amines ubiquitous in all plant cells. These compounds are regarded as a new class of growth

substances. Biological functions of polyamines are attributed to their polycationic character at a physiological pH. Due to the presence of positively charged groups, they are able to bind strongly negatively charged cellular components such as nucleic acids, proteins and phospholipids. Interaction with membrane phospholipids can stabilize membranes

under conditions of stress. These compounds can directly or indirectly act as free radical scavengers (ROS). Spermine, which has four amino groups, is a more effective scavenger than triamine spermidine and diamine putrescine, suggesting the involvement of amino groups in ROS scavenging.

LITERATURA

- ALLEN R. D., 1995. *Dissection of oxidative stress tolerance using transgenic plants*. Plant Physiol. 107, 1049-1054.
- AZIZ A., MARTIN-TANGUY J., LARHER F., 1998. *Stress-induced changes in polyamine and tyramine levels can regulate proline accumulation in tomato leaves discs treated with sodium chloride*. Physiol. Plant. 104, 195-202.
- BAGNI N., TORRIGIANI P., 1992. *Polyamines: A new class of growth substances*. [W:] *Progress in Plant Growth Regulation*. KARSEN C. M., VAN LOON L. C., VREUGHENHIL D. (red.). Kulver Academic Publishers, Dordrecht, 264-275.
- BESFORD R. T., RICHARSON J. L., CAMPOS A. F., TIBURCIO A. F., 1993. *Effect of polyamines in stabilization of molecular complexes of thylakoid membranes of osmotically stressed oat leaves*. Planta 189, 201-206.
- BORELL A., BESFORD R. T., ALTABELL A., MASGRAU C., TIBURCIO A. F., 1996. *Regulation of arginine decarboxylase by spermine in osmotically-stressed oat leaves*. Physiol. Plant. 98, 105-110.
- BORS N., LANGEBARTELES C., MICHEL C., SANDERMAN J. H., 1989. *Polyamines as radical scavengers and protectants against ozone damage*. Phytochemistry 28, 1589-1595.
- BOUCHEREAU A., AZIZ A., LARHER F., MARTIN-TANGUY J., 1999. *Polyamines and environmental challenges: recent development*. Plant Sci. 140, 103-125.
- BRATTON D. L., 1994. *Polyamine inhibition of transbilayer movements of plasma membrane phospholipids in the erythrocyte ghost*. J. Biol. Chem. 269, 22517-22523.
- CHATTOPADHAYAY M. K., TIWARI B. S., CHATTOPADHAYAY G., BOSE A., SENGUPTA D. N., GHOSH B., 2002. *Protective role of exogenous polyamines on salinity-stressed rice (Oriza sativa) plants*. Physiol. Plant. 116, 192-199.
- COHEN S. S., 1998. *A guide to the polyamine metabolism*. Oxford University Press, New York, Oxford.
- ERDEI L., SZEGLETES Z., BARABAS K., PESTENACZ A., 1996. *Response in polyamine titer under osmotic and salt stress in sorghum and maize seedlings*. J. Plant Physiol. 147, 599-603.
- EVANS P. T., MALMBERG R. L., 1989. *Do polyamines have roles in plants development?* Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 40, 235-269.
- FLORES H. E., FILNER P., 1985. *Polyamine catabolism in higher plants: characterization of pyrroline dehydrogenase*. Plant Growth Regul. 3, 277-291.
- FLORES H. E., GALSTON A. W., 1984a. *Osmotic stress-induced polyamine accumulation in cereal leaves. I. Physiological parameters of the response*. Plant Physiol. 75, 102-109.
- FLORES H. E., GALSTON A. W., 1984b. *Osmotic stress-induced polyamine accumulation in cereal leaves. II. Relation to amino acid pools*. Plant Physiol. 75, 110-113.
- FLORES H. E., 1991. *Changes in polyamine metabolism in response to abiotic stress*. [W:] *The Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants*. SLOCUM R., FLORES H. E. (red.). CEC Press, Boca Raton, FL, 214-225.
- FOYER C. H., NOCTOR G., 2005. *Oxidant and antioxidant signaling in plants: re-evaluation of the concept of oxidative stress in physiological context*. Plant Cell Environ. 28, 1056-1071.
- GALSTON A. W., KAUR-SAWHNEY R., 1995. *Polyamines as endogenous growth regulators*. [W:] *Plant hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*. DAVIES P. J. (red.). Kulver Academic Publishers, Dordrecht, 158-178.
- HEAGLE A. S., 1989. *Ozone and crop yield*. Annu. Rev. Phytopathol. 27, 397-412.
- KAKKAR R. K., SAWHNEY V. K., 2002. *Polyamine research in plants - a changing perspective*. Physiol. Plant. 116, 281-292.
- KÖNIGSHOFER H., LECHNER S., 2002. *Are polyamines involved in the synthesis of heat-shock proteins in cell suspension cultures of tobacco and alfalfa in response to high-temperature stress*. Plant Physiol. Biochem. 40, 51-59.
- KRAMER G. F., WANG C. Y., 1989. *Correlation of reduced chilling injury with increased spermidine and spermine levels in zucchini squash*. Physiol. Plant. 76, 479-482.
- KRAMER G. F., WANG C. Y., 1990. *Effects of chilling and temperature preconditioning on the activity of polyamine biosynthetic enzymes in zucchini squash*. J. Plant Physiol. 136, 115-122.
- KRISHNAMURTHY R., BHAGWAT K. A., 1984. *Polyamines as modulators of salt tolerance in rice cultivars*. Plant Physiol. 91, 500-504.
- KUBIŚ J., 2001. *Polyamines and „scavenging system”: influence of exogenous spermidine on Halliwell-Asada pathway enzyme activity in barley leaves under water deficit*. Acta Physiol. Plant. 23, 335-341.
- KUBIŚ J., 2003. *Polyamines and „scavenging system”: influence of exogenous spermidine on catalase and guaiacol peroxidase activities, and free polyamines level in barley leaves under water deficit*. Acta Physiol. Plant. 25, 337-343.
- KUBIŚ J., 2005. *The effect of exogenous spermidine on superoxide dismutase activity, H₂O₂ and superoxide radical level in barley leaves under water deficit conditions*. Acta Physiol. Plant. 27, 289-295.
- LEE T. M., LUR H. S., CHU C., 1997. *Role of abscisic acid in chilling tolerance of rice (Oryza sativa L.) seedlings. 2. Modulation of free polyamine level*. Plant Sci. 126, 1-10.
- LESTER G. E., 2000. *Polyamines and their cellular anti-senescence properties in honey dew muskmelon fruit*. Plant Sci. 160, 105-112.
- MASGRAU C., ALTABELLA T., FARRAS R., FLORES P., THOMPSON A. J., BESFORD R. T., TIBURCIO A. F., 1997. *Inducible overexpression of oat arginine decarboxylase in transgenic tobacco plants*. Plant J. 11, 465-473.
- NEILL S. J., DESIKAN R., CLARKE A., HURST R. D., HANCOCK J., 2002. *Hydrogen peroxide and nitric ox-*

- de as signaling molecules in plants. *J. Exp. Bot.* 53, 1237-1247.
- ORMROD D. P., BECKERSON D. W., 1986. *Polyamines as antiozonants in tomato*. *Hort. Sci.* 21, 1070-1071.
- RACZ I., KOVACS M., LASZTITY D., VEISZ O., SZALAI G., PALDI E., 1996. *Effects of short-term and long term low temperature stress on polyamine biosynthesis in wheat genotypes with varying degrees of frost tolerance*. *Plant Physiol.* 148, 368-373
- RASTOGI R., DAVIES P. J., 1991. *Effects of light and plant growth regulators on polyamine metabolism in higher plants*. [W:] *Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants*. CRC Press, Boca Raton, FL, 187-199.
- RICHARDS F. J., COLEMAN E. G., 1952. *Occurrence of putrescine in potassium deficient barley*. *Nature* 170, 460-461.
- ROWLAND-BAMFORD A. J., BARLAND A. M., LEA P. J., MANSFIELD T. A., 1989. *The role of arginine decarboxylase in modulating the sensitivity of barley to ozone*. *Environ. Pollut.* 61, 93-99.
- SHEN W., NADA K., TACHIBANA S., 2000. *Involvement of polyamines in the chilling tolerance of cucumber cultivars*. *Plant Physiol.* 124, 431-439.
- SIŃSKA I., 1986. *Poliaminy jako regulatory wzrostu i rozwoju roślin*. *Wiad. Bot.* 9-24.
- SANTA-CRUZ A., ACOSTA M., PÉREZ-ALFOCEA F., BOLARIN M. C., 1997. *Changes in free polyamine levels induced by salt stress in leaves of cultivated and wild tomato species*. *Physiol. Plant.* 101, 341-346.
- SLOCUM R. D., FUREY M. J., 1991. *Electron-microscopic cytochemical localization of diamine and polyamine oxidases in pea and maize tissues*. *Planta* 183, 443-450.
- SMIRNOFF N., 1993. *The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation*. *New Phytol.* 125, 27-58.
- SMITH T. A., 1985. *The di and polyamine oxidases of higher plants*. *Biochem. Soc. Trans.* 13, 319-322.
- TIBURCIO A. F., KAUR-SAWHNEY R., GALSTON A. W., 1990. *Polyamine metabolism of plant*. [W:] *The Biochemistry of Plants*. MIFLIN B. J., LEA P. J. (red.). Academic Press, New York, 283-325.
- TIBURCIO A. F., BESFORD R. T., BORRELL A., MACE M., 1995. *Metabolism and function of polyamines during osmotically induced senescence in oat leaves and protoplast*. [W:] *Amino Acids and Their Derivatives in Higher plants*. WALLSGROVE R. M. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, UK, 205-225
- TIBURCIO A. F., ALTABELLA T., BORRELL A., MASGRAU C., 1997. *Polyamine metabolism and its regulation*. *Physiol. Plant.* 100, 664-674.
- TURNER L. B., STEWART G. R., 1986. *The effect of water stress upon polyamine levels in barley (Hordeum vulgare L.) leaves*. *J. Exp. Bot.* 175, 170-177.
- TURNER L. B., STEWART G. R., 1988. *Factors affecting polyamine accumulation in barley (Hordeum vulgare L.) leaf sections during osmotic stress*. *J. Exp. Bot.* 200, 311-316.
- VRANOWÁ E., INZÉ D., VANBREUSEGEM F., 2002. *Signal transduction during oxidative stress*. *J. Exp. Bot.* 372, 1227-1236.
- WATSON M. B., MALMBERG R. L., 1996. *Regulation of Arabidopsis thaliana (L.) Heyenh arginine decarboxylase by potassium deficiency stress*. *Plant Physiol.* 111, 1077-1083.