

The role of polyamines in response to abiotic stresses

Saeed Amini 

Assistant professor, Department of Seed and Plant Certification and Registration Research Institute (SPCRI), Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), P. O. Box: 31535-1516, Karaj, Iran, E-mail address: s.amini@areeo.ac.ir

Reza Maali-Amiri 

*Corresponding author. Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding Department, Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, E-mail address: rmamiri@ut.ac.ir

Abstract **Objective**

Under the influence of various abiotic stresses, the growth, development and geographic distribution of plants change. In order to survive adverse environmental conditions and to sustain life, plants have evolved various combat and adaptive strategies to environmental stresses, which in the context of these defense mechanisms, is referred to metabolites accumulation such as common aliphatic polyamines (PAs) including putrescine, spermidine, and spermine.

Results

Over the last two decades, genetic, transcriptomic, proteomic, metabolomic, and phenomic modern approaches have unraveled many significant functions of different PAs in the regulation of plant abiotic stress tolerance. Studies have demonstrated that because of their polycationic nature at physiological pH, and strong binding ability to negatively charged molecules in cellular components such as nucleic acids, proteins, and phospholipids, PAs enable to largely modulate the homeostasis of reactive oxygen species (ROS) and also due to regulating and stabilizing antioxidant defense systems or suppressing ROS production improve stress tolerance in plants. Environmental stresses-induced oxidative stresses can be managed by both PAs biosynthesis and their degradation, leading protection of cell metabolism. This is ascribed to generating other metabolites and signal molecules which participate in defense systems and energy production in Krebs cycle.

Conclusions

Important role of polyamines in stress tolerance by several lines of evidences has shown that transcript levels of polyamines-biosynthetic genes as well as the activity of related enzymes are induced by stresses. Increasing the polyamines level or expression of their biosynthetic genes through spraying with polyamines leads to an increase in stress tolerance. The reduction of polyamines has been associated with the reduction of tolerance to stress. Considering the variety of bioactivities of polyamines and their biosynthesis and degradating pathways in crop plants, this metabolic pathway in plants, identification of molecular networks and selection of effective genes can be used as candidates in breeding programs and production of stress-tolerant commercial cultivars.

Keywords: Stress, Plant tolerance, Signaling, Antioxidant, Polyamines

Paper Type: Research Paper.

Citation: Amini S, Maali-Amiri R (2023) The role of polyamines in response to abiotic stresses. *Agricultural Biotechnology Journal* 15 (3), 141-164.

Agricultural Biotechnology Journal 15 (3), 141-164. DOI: 10.22103/jab.2023.21104.1463

Received: May 06, 2023.

Received in revised form: June 27, 2023.

Accepted: June 28, 2023.

Published online: September 30, 2023.

Publisher: Faculty of Agriculture and Technology Institute of Plant




Production, Shahid Bahonar University of Kerman-Iranian
Biotechnology Society.

© the authors

نقش پلی آمین ها در پاسخ به تنش های غیر زیستی

سعید امینی 

استادیار مؤسسه تحقیقات ثبت و گواهی بذر و نهال، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی (تات)، کرج، ایران،
رایانامه: s.amini@areeo.ac.ir

رضا معالی امیری 

*نویسنده مسئول، استاد گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده گان کشاورزی و منابع طبیعی کرج، دانشگاه تهران،
رایانامه: rmamiri@ut.ac.ir

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۲/۱۶ تاریخ دریافت فایل اصلاح شده نهایی: ۱۴۰۲/۰۴/۰۶ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۴/۰۷

چکیده

هدف: رشد و نمو، بهره‌وری و عملکرد و توزیع جغرافیایی گیاهان تحت تاثیر تنش‌های غیر زیستی بطور پیوسته تغییر می‌کند. برای تداوم حیات و حفاظت از شرایط نامطلوب محیطی، گیاهان رویکردهای پیچیده سازگاری و مقابله با تنش‌های محیطی را توسعه داده‌اند که در زمینه این سازوکارهای دفاعی می‌توان به تجمع متابولیت‌هایی مانند پلی‌آمین‌های متداول آلیفاتیک شامل پوتر سین، اسپرمیدین و اسپرمین اشاره کرد.

نتایج: در طی دو دهه گذشته، رویکردهای نوین ژنتیکی، ترانسکریپتومیک، پروتئومیک، متابولومیک، فنومیک، کارکردهای اساسی پلی‌آمین‌ها را در تنظیم تحمل تنش‌های غیر زیستی آشکار ساخته‌اند. پژوهش‌ها نشان داده‌اند که پلی‌آمین‌ها به دلیل دارا بودن ماهیت پلی‌کاتیونی در pH فیزیولوژیک و قابلیت اتصال مستحکم به مولکول‌های بار منفی مانند اسیدهای نوکلئیک، پروتئین‌ها و فسفولیپیدها قادر به تنظیم هموستازی گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) شده و از طریق تنظیم و پایداری سامانه‌های دفاع آنتی‌اکسیدانی یا سرکوب تولید ROS در بهبود تحمل تنش فعالیت می‌کنند. تحت تنش‌های اکسیداتیوی که به دنبال اثر تنش‌های محیطی ایجاد می‌شود، علاوه بر میزان بیوسنتز پلی‌آمین‌ها، میزان تخریب آنها نیز در حفاظت از متابولیسم سلولی مهم بوده به طوری که گیاهان با تولید متابولیت‌ها و پیامرسان‌های سلولی دیگر، هم در فرآیند دفاع و هم در تولید انرژی ضروری سلول در چرخه کربس مشارکت می‌کند.

نتیجه‌گیری: نقش مهم پلی‌آمین‌ها در تحمل به تنش توسط شواهد متعددی نشان داده که میزان رونوشت ژن‌های مسیر بیوسنتزی آنها و همچنین فعالیت آنزیم‌های مرتبط، توسط تنش‌ها القا می‌شوند. افزایش میزان پلی‌آمین‌ها یا افزایش بیان ژن‌های

مسیر بیوسنتزی آنها از طریق محلول پاشی با پلی آمین ها، منجر به افزایش تحمل تنش می شود و اینکه کاهش پلی آمین های سلول با کاهش تحمل به تنش همراه بوده است. با توجه به تنوع فعالیت های زیستی پلی آمین ها و مسیر سنتز و تخریب آن در گیاهان زراعی، شناسایی شبکه های مولکولی و انتخاب ژن ها می تواند به عنوان کاندیدی در برنامه های به نژادی و تولید ارقام تجاری متحمل به تنش بکار گرفته شود.

کلیدواژه ها: تنش، تحمل گیاه، پیام رسانی، آنتی اکسیدان، پلی آمین ها.

نوع مقاله: پژوهشی.

استناد: امینی سعید، معالی امیری رضا (۱۴۰۲) نقش پلی آمین ها در پاسخ به تنش های غیر زیستی. *مجله بیوتکنولوژی کشاورزی*، ۱۵(۳)، ۱۶۴-۱۴۱.

Publisher: Faculty of Agriculture and Technology Institute of Plant
Production, Shahid Bahonar University of Kerman-Iranian
Biotechnology Society.



© the authors

مقدمه

تنش های زیستی و غیر زیستی در نتیجه تغییر در روند طبیعی فرآیندهای فیزیولوژیک، سبب کاهش رشد و عملکرد در گیاهان می شوند (Mahajan & Tuteja 2005). برآوردها نشان داده که کاهش عملکرد در اثر تنش های غیر زیستی بطور چشم گیری از تنش های زیستی بیشتر بوده است (Mantri et al. 2007). تنش های غیر زیستی آثاری عمومی و اختصاصی بر رشد و نمو گیاه دارند، به عنوان نمونه تنش خشکی باعث اختلال در رشد گیاه از طریق کاهش فتوسنتز و ایجاد تنش اسمزی می شود. تنش شوری از طریق ایجاد سمیت یونی و خشکی فیزیولوژیک منجر به کاهش رشد می شود (Zhu et al. 2003). در پایه ریزی سازوکار مناسب برای افزایش تحمل به تنش، درک سازوکارهایی که فرآیند سازگاری و تحمل به تنش را هدایت می کنند، ضروری است. علاوه بر این، از آنجا که تنش های محیطی در برخی خصوصیات عمومی با یکدیگر همسان هستند، تشخیص وقایعی که مختص هر یک از این سازوکارها بوده، ضروری است. تنش های محیطی القاکننده فرآیندهای اکسیداتیو در سلول های گیاهی بوده و توسط گونه های فعال اکسیژن (ROS) آغاز می شود و با تعداد زیادی از اجزای سلول از جمله ماکرومولکول های ضروری مانند رنگیزه های فتوسنتزی، پروتئین ها، اسیدهای نوکلئیک، لیپیدها و خصوصاً غشاها به عنوان اولین جابگاه خسارت تنش برهمکنش دارند (Mittler 2002; Erdal et al. 2015). فعالیت ROS های سلولی به عنوان مولکول های پیام رسان و یا القاکننده خسارت اکسیداتیو به سلول وابسته به تعادل در تولید و سامانه های حذف کننده آنهاست. ROS ها به عنوان شاخص خسارت سلولی، در میزان کم تا متوسط به عنوان پیام رسان های ثانویه ابشارهای پیام رسانی سلولی در نظر گرفته می شوند و در

پا سخ‌های گیاهی از جمله بسته شدن روزنه‌ها، مرگ برنامه‌ریزی شده سلولی و تحمل به تنش‌های محیطی مشارکت می‌کنند (Nazari et al. 2012). یافته‌ها نشان داده که از میان ROSها، H_2O_2 به دلیل پایداری و نیمه‌عمر بالاتر برای انتقال پیام از بقیه فرم‌های فعال اکسیژن مناسب‌تر است (Amini et al. 2021). حذف موثر ROSهای تجمع‌یافته تحت تنش‌های محیطی نیازمند فعالیت سازوکارهای دفاعی سلول از جمله افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیرآنزیمی، تجمع متابولیت‌های مختلف از جمله پلی‌آمین‌ها (PAs) در بافت‌ها، سلول‌ها و اندامک‌های سلولی است (Foyer & Fletcher 2001; Sharma et al. 2010). پلی‌آمین‌ها (PAs) مولکول‌های زیستی دارای ۳ تا ۱۵ کربن (پلی‌کاتیون‌های آلیفاتیک) با نقش‌های متنوع و غلظت زیاد در بافت‌ها و سلول‌های جانداران هستند (Bregier-Jarzębowska et al. 2018) که در فرم پلی‌کاتیون توسط برهمکنش با ماکرومولکول‌های سلولی با بار منفی از جمله DNA، RNA و پروتئین در رشد، نمو و پاسخ سلول‌ها به تنش موثرند. همچنین این هیدروکربن‌ها قابلیت تعویض گروه‌های آمینو اسید انتهایی خود را دارند (Alcázar et al. 2010) (شکل ۱). PAs نقش‌های مختلفی در فرآیندهای سلولی از جمله مرگ برنامه‌ریزی شده سلولی، تقسیم و تمایز سلولی، تکثیر سلول، سنتز DNA و پروتئین، بیان ژن، هموستازی و انتقال پیام دارند (Handa et al. 2018). همچنین PAs در فرآیندهایی از جمله افزایش طول عمر، احیای حافظه فیزیولوژیک، افزایش پیام‌رسانی/ تخصیص منابع کربن و نیتروژن و همچنین نمو گیاهی و پاسخ به شرایط نامساعد محیطی تاثیر مثبتی دارند (Handa et al. 2018)، (شکل ۲). مطالعات متابولومیکس و ژنومیکس نشان داده که معمولاً در گیاهان یک یا چند PAs در طی تنش افزایش یافته و منجر به تغییر ساختار اسیدهای نوکلئیک، بیان ژن‌ها و انتقال اطلاعات ژنتیکی می‌شوند (Xu et al. 2011; Kamiab et al. 2014; Ramani et al. 2014; Sánchez-Rodríguez et al. 2016). PAs بر اساس تعداد گروه‌های آمینی به پنج گروه تقسیم بندی می‌شوند (Alcázar & Tiburcio 2018):

الف- دی‌آمین‌ها (Put، Cad، ۱،۳-دی‌آمینوپروپان)

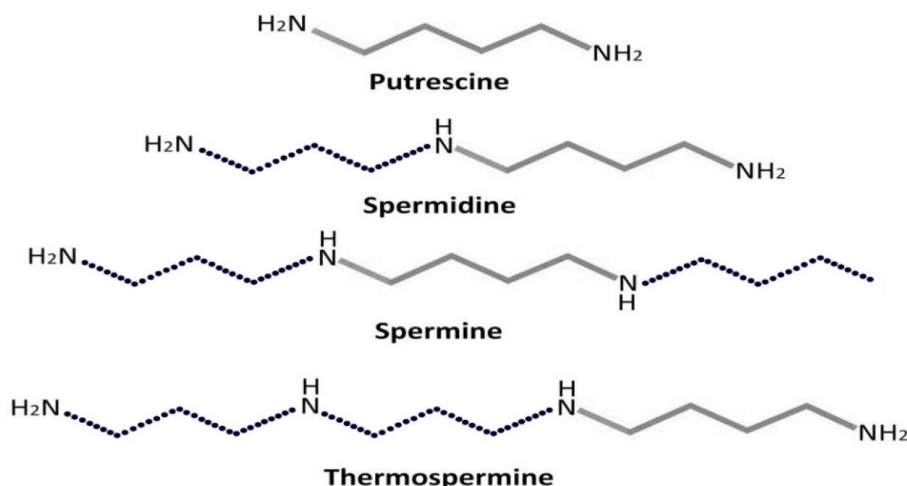
ب- تری‌آمین‌ها (Spd، هومواسپرمدین، آمینوپروپیل‌کاداوارین، نوراسپرمدین یا کالدین)

ج- تترا آمین‌ها (Spm، نوراسپرمدین یا ترمین، کاناوالین، ترمو اسپرمین)

د- پنتامین‌ها (کالدوپنتامین، هومو کالدوپنتامین)

ه- هگزامین‌ها (کالدوهگزامین و هومو کالدوهگزامین)

همچنین PAs بر اساس فراوانی به دو گروه متداول و غیر متداول طبقه‌بندی می‌شوند. PAs متداول شامل Put، Spd و Spm هستند. PAs غیر متداول شامل هومواسپرمدین، آمینوپروپیل‌کاداوارین، ترمو اسپرمین، نور اسپرمدین (کالدین)، نور اسپرمین (ترمین)، کالدوپنتامین، هومو کالدوپنتامین، کالدوهگزامین و هومو کالدوهگزامین هستند (Alcázar & Tiburcio 2018).



شکل ۱. نمایش شماتیک ساختار شیمیایی پلی آمین‌های متداول. قطعات آمینوپروپیل (نقطه چین) به اسکلت زنجیره خطی چهار کربنه Put متصل شده تا Spd، Spm و Tspm سنتز شوند

Figure 1. Chemical structure of putrescine, spermidine, spermine and thermospermine. Aminopropyl moieties (in dots) are added to the four carbon linear chain skeleton of putrescine (in line) to produce spermidine, spermine and thermospermine

PAs در سلول به فرم‌های محلول یا نامحلول حضور دارند، فرم‌های محلول به شکل آزاد یا بصورت کووالانسی به ترکیبات با وزن مولکولی پایین مانند پی کوماریک، کافئیک و فرولیک اسیدها متصل می‌شوند. فرم‌های نامحلول به لیپیدها، پروتئین‌ها یا اجزای دیواره سلولی متصل می‌شوند (Fincato et al. 2011). ۳۱ دی آمینوپروپان محصول کاتابولیک اکسیداسیون Spd و Spm است و به عنوان پیش‌ساز PAs غیر متداول از جمله نوراسپرمدین و نوراسپرمین که در پاسخ به تنش موثرند، بکار می‌رود (Moschou et al. 2012). غلظت پلی آمین‌ها در موجودات به نوع بافت، سن سلول و دوره تنش وابسته است. نقش بیوشیمیایی PAs در فرایندهایی از جمله سنتز، حفظ ساختار، پایداری و عملکرد پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک مشخص شده است (Alcázar et al. 2011). در یوکاریوت‌ها تغییرات پس از ترجمه eIF5A به تبدیل لیزین به هیپوزین مشتق شده از اسپرمیدین، در تنظیم ترجمه mRNA پروتئین‌های دارای پلی پرولین (PP) یا تریپت‌های PPX (X شامل آمینو اسیدهای Gly، Asn، Asp، Trp) شرکت می‌کنند. این پروتئین‌ها برای بقای سلول ضروری‌اند و در اتصال به DNA، رونویسی، پیرایش و تغییر RNA، پیامرسانی سلولی، عملکرد وابسته به اکتین/ اسکلت سلولی، انتقال نوکلئو سیتوپلاسمی و آپوپتوزیس ایفای نقش می‌کنند (Mathews & Hershey 2015). در گیاهان PAs در اندامک‌های سلولی از جمله هسته، کلروپلاست، میتوکندری و کروموپلاست به فرم‌های مختلف از جمله آمین آزاد، متصل به مولکول‌های کوچک و متصل به ماکرومولکول‌های بزرگ سلولی حضور دارند (Tiburcio et al. 2014). این ترکیبات به دلیل نقش موثر در پاکسازی (Roychoudhury et al. 2011)

ROS، تنظیم اسمز و بهبود یکپارچگی غشا در فرایندهای زیستی از جمله بهبود آثار زیانبار تنش‌های محیطی موثرند (Takahashi & Kakehi 2009).



شکل ۲. نمایش شماتیک برخی از نقش‌های تنظیمی PAs در گیاهان

Figure 2. Schematic representation of some regulatory roles of PAs in plants

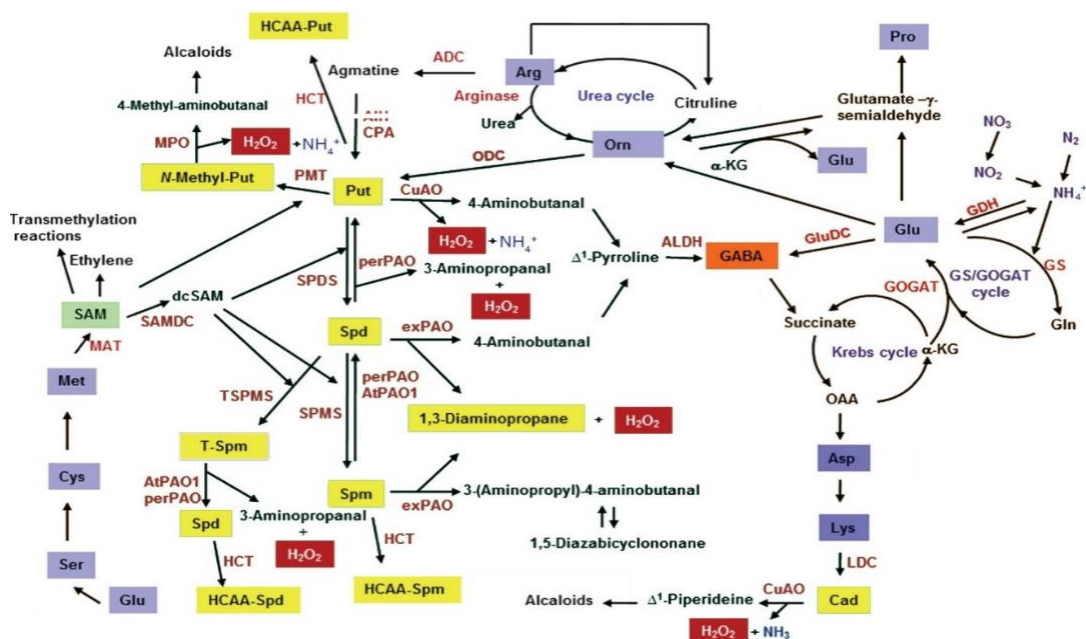
متابولیسم پلی‌آمین‌ها: غلظت درون سلولی PAs توسط بیوسنتز و تجزیه این متابولیت‌ها بطور دقیق تنظیم می‌شود (Pegg 2009)، (شکل ۳). مابین PAs پوترسین (Put)، اسپرمیدین (Spd)، اسپرمین (Spm) و ترمواسپرمین (T-Spm) که در یک مسیر بیوسنتزی پشت سر هم سنتز می‌شوند، به فراوانی وجود دارند. میزان فعالیت آنزیم‌های کلیدی، در تنظیم مسیرهای متابولیسمی PAs موثر است (Gupta 2012). Put از منشا آرژنین (Arg) و یا ارنیتین (Orn) به ترتیب توسط آنزیم آرژنین دکربوکسیلاز (ADC) و آنزیم ارنیتین دکربوکسیلاز (ODC) سنتز می‌شود، بطوری‌که آرژنین توسط فعالیت آنزیم ADC به آگماتین دکربوکسیله شده و سپس توسط Agmatine ureohydrolase (agmatinase) هیدرولیز می‌شود و یا Put توسط همکاری آنزیم‌های Agmatine iminohydrolase و N-carbamoyl Put amidohydrolase تشکیل می‌شود. Put سپس به کمک آنزیم‌های اسپرمیدین سینتاز (SPDS) و اسپرمین سینتاز (SPMS) به ترتیب به تری‌آمین Spd و تترا‌آمین Spm تبدیل می‌شود. SPDS، Spd را از Put و اس‌آدنوزیل متیونین دکربوکسیله شده (dcSAM) می‌سازد. SPMS نیز Spm را از Spd و dcSAM می‌سازد. T-Spm ایزومر ساختاری Spm است و توسط T-Spm سینتاز (TSPMS) رمز شده توسط ژن *ACL5* از Spm سنتز می‌شود. تشکیل dcSAM از SAM که توسط اس‌آدنوزیل متیونین دکربوکسیلاز (SAMDC) انجام می‌شود، مرحله محدود کننده سرعت در مسیر سنتز PAs است. از آنجا که مسیر بیوسنتز Spd و Spm با مسیر تولید گاز اتیلن رقابت می‌کند، تنظیم دقیق متابولیسم PAs نقش موثری در تثبیت هموستازی سلولی و افزایش ظرفیت دفاعی سلول در برابر تنش‌های زیستی و غیر زیستی دارد (Moschou et al. 2012). استفاده از مهارکننده‌های بیوسنتز Put مانند DFMA و DFMO و

همچنین مهارکننده‌های بیوسنتز Spd و Spm مانند CHA نقش PAs در ایجاد حساسیت متفاوت به تنش خشکی در نخود و سویا را تایید کرده است (Nayyar et al. 2005). با توجه به نقش PAs به‌عنوان تنظیم‌کننده‌های ضدپیری (زوال رشد) به‌نظر می‌رسد این ترکیبات با پیری برگ ناشی از تولید گاز اتیلن، رسیدن میوه و تنش‌های زیستی در تعارض هستند (Moschou et al. 2012). SAM پیش‌ماده‌ای برای سایر متابولیت‌های گیاه از جمله اتیلن نیز می‌باشد (Tiburcio et al. 2014). آنزیم ۱-آمینو-سیکلوپروپان کربوکسیلیک اسید (ACC) سینتاز (ACS)، SAM را به ACC تبدیل کرده که در نهایت توسط آنزیم ACC اکسیداز (ACO) به اتیلن اکسید می‌شود. بنابراین احتمالاً PAs و اتیلن بر سر پیش‌ماده SAM با هم رقابت می‌کنند (Bitrian et al. 2012). همچنین الگوی متابولیتی Put، Spd، Spm، T-Spm و کاداوآرین (Cad) به‌عنوان اجزای تنظیم‌کننده متابولیسم کربن و نیتروژن مشخص شده و باعث تجمع سایر فرم‌های نیتروژن مانند آمینو اسیدهای Gln، Glu و Asn نیز می‌شود. بنابراین فرایندهای آسمیلاسیون نیتروژن و سوخت‌وساز کربن که در بافت‌های گیاهی حفاظت شده‌اند، در قابلیت باز تولید سلول‌های گیاهی موثرند. تجزیه PAs سلول توسط آنزیم‌های آمینو اکسیدازهای، دی‌آمین اکسیداز DAO (CuAOs, EC 1.4.3.6) و پلی‌آمین اکسیداز PAO (FAD, EC 1.5.3.6) در طی تنظیم فرایندهای فیزیولوژیک از جمله رشد، نمو و پاسخ به تنش‌های زیستی و غیر زیستی کاتالیز می‌شود (Cona et al., 2006)، فرایندی که به‌عنوان تنظیم‌کننده محتوی PAs ایفای نقش می‌کند (Angelini et al. 2010; Wimalasekera et al. 2011 a, b). تجزیه پلی‌آمین‌ها با تولید H₂O₂ از طریق فرایند کاتابولیسم انتهایی و کاتابولیسم برگشتی (Minocha et al. 2014; Tiburcio et al. 2014) قابلیت مشارکت در مسیر حذف ROSها را نیز داشته و بدین ترتیب در تنظیم pH سلول از طریق سازوکارهای سنتز، تجزیه و انتقال PAs فعالیت می‌کند (Mitsuya et al. 2009). دی‌آمین اکسیدازها (DAOs) آمینو اکسیدازهای حاوی مس هستند که Put و Cad را اکسید و آمونیم، ۴-آمینوبوتانال و H₂O₂ تولید می‌کنند. گروه دیگر آمینو اکسیدازها (AOs)، پلی‌آمین اکسیدازهای (PAOs) حاوی فلاوین FAD هستند که از طریق اکسیداسیون کربن ناحیه endo-site در (نیتروژن N₄) منجر به کاتابولیسم Spd و Spm به ۴-آمینوبوتانال یا ۳-آمینوپروپان و H₂O₂ به‌عنوان مولکول پیام‌رسان می‌شوند. دیگر گروه PAO تبدیل‌کننده Spm به Spd، هم‌زمان ۳-آمینوپروپانال و H₂O₂ نیز تولید می‌کنند. (3-N-آمینوپروپیل-۴-آمینوبوتانال و ۴-آمینوبوتانال حاصل از DAOs تولید شده در مسیر تجزیه Put و Spd می‌توانند از طریق $\Delta 1$ -pyrroline به GABA تبدیل شوند (Moschou et al. 2008 (a, b)). در گیاهان افزایش محتوی GABA در پاسخ به تنش‌های محیطی گزارش شده است (Amini et al. 2021). GABA با تنظیم pH به‌عنوان شاخص مولکولی یا تنظیم‌کننده اسمزی در پاسخ به تنش‌ها نقش ایفا می‌کند (Bitrian et al. 2012). PAOs داخل سلولی (سیتوسلی یا پراکسیزومی) نیز کربن exo-side در نیتروژن N_۴، را در Spd و Spm اکسید کرده و Spd را از Spm و Put را از Spd بازفرآوری می‌کنند (Ahou et al. 2014). شناسایی ژن‌های مسیر بیوسنتز و تجزیه PAs، دیدگاه دقیق‌تری در خصوص عملکرد PAs در گیاهان و نحوه عملکرد آنها در تحمل تنش ایجاد

کرده است. *ADC1* و *ADC2* دو ژن رمزکننده آرژنین دکربوکسیلاز در آرآبیدوپسیس هستند (Gong et al., 2018). اسپرمین توسط *SPMS* و *ACL5* تولید می شود (Hanzawa et al., 2002). همچنین اسپرمیدین سینتاز توسط *SPDS1-2* رمز می شود (Hanzawa et al., 2000). همچنین *SAMDC1-4* رمزکننده آنزیم-S آدنوزیل متیونین دکربوکسیلاز در گیاهان است *ODC* (Bregier-Jarzębowska et al., 2018). که آنزیم ارنیتین دکربوکسیلاز را رمز می کند در آرآبیدوپسیس وجود ندارد (Alcazar et al., 2010). در بین پنج ایزوفرم *PAO* در آرآبیدوپسیس *PAO1*، *PAO2*، *PAO3* و *PAO4* در مسیر تجزیه *PAS* مشارکت می کنند (Fincato et al., 2011). به دلیل اهمیت و تنوع فعالیت هایی که *PAS* در گیاهان دارند، ایزوفرم های مختلفی از آنها شناسایی شده اند که هر یک می توانند در بافت های مختلف، تنش های مختلف یا زمان های مختلف تنش فعالیت کنند. در نخود تحت تنش سرما ساختار و بیان نسبی ایزوفرم های مختلف ژن های مسیر بیوسنتز *PAS* مطالعه شده است (Amini et al., 2021). ساختار ژن و پروتئین، درخت فیلوژنتیکی، جایگاه سلولی و بیان نسبی ۱۴ ایزوفرم ژن های مسیر بیوسنتز *PAS* در بافت های مختلف گوجه فرنگی تحت تنش های مختلف و تیمار با هورمون های مختلف مطالعه شده است (Liu et al., 2018). شناسایی ساختاری و بررسی بیان ۱۸ ایزوفرم ژن های مسیر بیوسنتز *PAS* در سیب (*Malus hupehensis*) (Rehd.) تحت تنش های مختلف، نقشه دقیق تری از مسیر بیوسنتز *PAS* در این گیاه تحت تنش های غیر زیستی ارائه کرده است (Gong et al., 2018). اکثر اعضای خانواده *PAO* در گیاهان آرآبیدوپسیس و برنج به خوبی شناسایی شده اند. توالی ژن های رمزکننده *PAO* در گونه های گیاهی از جمله آرآبیدوپسیس (Fincato et al., 2011)، توتون، برنج، جو، ذرت، سیب (*Malus domestica* L.)، پنبه (*Gossypium barbadense*) (Mo et al., 2002)، *Sweet orange* و *Poplar*، (*Citrus sinensis* L.) شناسایی شده است (Bregier-Jarzębowska et al., 2018). به منظور بررسی نقش های متمایز ایزوفرم های مختلف ژن های موثر در مسیر تجزیه *PAS*، تجزیه و تحلیل گسترده ساختاری ژنوم و تغییرات بیان نسبی هفت ایزوفرم ژن *PAO (1-7)* در گوجه فرنگی در مراحل مختلف نمو، تحت تنش های غیر زیستی، تنش های اکسیداتیو، محلول پاشی هورمون ها و *PAS* تجزیه و تحلیل شده است (Hao et al., 2018). نقش های متنوع ۱۲ ایزوفرم ژن *PAO* در پنبه آپلند (*Gossypium hirsutum* L.) از طریق بررسی ساختار گسترده ژنومی و بررسی بیان نسبی ایزوفرم های مختلف این ژن در بافت های مختلف و تحت تنش شوری مطالعه شده است (Cheng et al., 2017). بررسی الگوی بیانی و شناسایی ساختار پنج ایزوفرم ژن *PAO* در بافت های مختلف کتان تحت تیمارهای محلول پاشی با فیتوهورمون ها به شناسایی دقیق تر این ژن ها منجر شده است (Hee Eom et al., 2018).

پلی آمین ها و پیام رسانی تنش های غیر زیستی: بسیاری از پژوهش ها نشان داده اند که محلول پاشی *PA* یا دستکاری ژنتیکی ژن های رمزکننده *PA* در گیاهان تراریخت، تحمل تنش غیر زیستی را بهبود می دهد (Bano et al., 2020; Takahashi 2020; González-Hernández et al., 2022). تحمل به تنش های غیر زیستی را بهبود می بخشد (Pal et al., 2008; Cuevas et al., 2000; Gonzalez-Aguilar et al., 2000).

al. 2018) با این وجود سازوکار مولکولی دقیق زیربنای تحمل به تنش در اثر PA نا شناخته مانده به طوری که نحوه ایفای نقش هم تنظیمی آنها در ایجاد انعطاف پذیری گیاه در سطح مولکولی در حال مطالعه است. PAها نه تنها ترکیبات محافظ هستند، بلکه اجزای مهم یک سامانه پیام رسانی پیچیده نیز هستند و از این طریق نیز به تحمل تنش کمک می کنند. عوامل تنش زای غیر زیستی با افزایش تجمع مولکول های پیام رسان مختلف مانند ROS، کلسیم (Ca^{2+})، اکسید نیتریک (NO)، سولفید هیدروژن (H_2S) و هورمون ها همراه هستند (Mohanta et al. 2018).



شکل ۳. نمایش شماتیک مسیرهای متابولیک تنظیم محتوی PAs در سلول های گیاهی

Figure 3. Nitrogen flow towards polyamine metabolism in plants. ADC, arginine decarboxylase; AIH, agmatine imino hydroxylase; ALDH, aldehyde dehydrogenase; AtPAO1, Arabidopsis thaliana polyamine oxidase 1; Cad, cadaverine; CuAO, copper amine oxidase; CPA, N-carbamoylputrescine amidohydrolase; dcSAM, decarboxylated S-adenosyl-L-methionine; GABA, γ -aminobutyric acid; GDH, glutamate dehydrogenase; GluDC, glutamate decarboxylase; GOGAT, glutamate synthase; GS, glutamine synthetase; HCAA, hydroxycinnamic acid amide; HCT, hydroxycinnamoyl transferase; α -KG, α -ketoglutarate; LDC, lysine decarboxylase; MAT, methionine adenosyltransferase; MPO, N-methyl-putrescine oxidase; OAA, oxaloacetate; ODC, ornithine decarboxylase; PAO, polyamine oxidase (per, peroxisomal; ex, extracellular); SAM, S-adenosyl-L-methionine; Spd, spermidine; Spm, spermine; PMT, putrescine N-methyl transferase; Put, putrescine; SAMDC, S-adenosyl-L-methionine decarboxylase; SPDS, spermidine synthase; SPMS, spermine synthase; T-Spm, thermospermine; TSPMS, thermospermine synthase

این مولکول‌های پیام‌رسان مجموعه‌ای از پاسخ‌های دفاعی و رشد را در گیاهان در طی تنش غیر زیستی، بصورت جداگانه یا ترکیبی، تنظیم می‌کنند. پژوهش‌ها نشان داده‌اند که PAها همچنین تحت عوامل تنش‌زای غیر زیستی بیوسنتز می‌شوند و ممکن است آبشارهای پیام‌رسانی مختلفی را در گیاهان ایجاد کنند. به‌طور مثال نشان داده شده که از طریق بار مثبت گروه آمین به ROSهای دارای بار منفی متصل شده و آنها را از بین می‌برند، H_2O_2 و NO را در طی سوخت و ساز PA تجمع می‌دهند، Ca^{2+} -ATPase غشای پلاسمایی را فعال می‌کند و پمپاژ H^+ را تغییر می‌دهند، جریان K^+ ناشی از OH را تقویت می‌کنند و با هدایت کاتیون و آنیون در غشای پلاسمایی برهمکنش و مجدداً بازسازی می‌شوند، همه آنها مسیرهای پیام‌رسانی مختلف پایین دست را تنظیم می‌کنند (Pottosin et al. 2012). با این حال، پژوهش‌های محدودی در مورد ویژگی‌های تنظیم‌شده بالا توسط PA وجود دارد. از این رو، پژوهش‌های جامع‌تری در سطح مولکولی مورد نیاز است. در گیاهان، H_2O_2 بدلیل قابلیت در تأثیرگذاری بر کانال‌های یونی و تنظیم آبشار پروتئین‌کیناز فعال‌شده با میتوزن (MAPK) مرتبط با پاسخ‌های تنش می‌تواند فرآیندهای مختلفی مانند بسته شدن روزنه را بطور مستقیم میانجیگری کند. با این حال، نحوه تحریک PAها توسط H_2O_2 برای تنظیم این پاسخ‌ها در طی تنش غیر زیستی هنوز بطور کامل درک نشده است. علاوه بر این، تحقیقات بیشتری برای بررسی نحوه تأثیر تداخل H_2O_2/NO با PAها در گیاهان در طی تنش غیر زیستی مورد نیاز است.

نقش پلی‌آمین‌ها در پاسخ به تنش‌های غیر زیستی در گیاهان: PAS ترکیباتی ضروری برای بقا سلول هستند و

در حفاظت گیاه در برابر تنش نقش کلیدی دارند. شواهد نشان‌دهنده وجود ارتباطات پیچیده‌ای مابین PAS، هورمون‌های تنش و سایر مسیرهای متابولیک موثر در فعالیت آنها است، عواملی که در نوع، شدت و زمان پاسخ‌های سلولی نیز مشارکت می‌کند (Saeidnejad et al. 2012). مطالعات نشان داده که در پاسخ به دمای پایین، ارقام متحمل سرما محتوی PAS غنی‌تری در مقایسه با ارقام حساس داشته‌اند (Alcázar et al. 2010). تجمع PAS در ژنوتیپ متحمل نخود در مقایسه با ژنوتیپ حساس تحت تنش سرما بیشتر بود، به‌طوری‌که در پاسخ‌های دیر هنگام در مقایسه با پاسخ‌های زود هنگام این تجمع شدیدتر بوده است (Amini et al. 2021).

الف- پلی‌آمین‌ها و تحمل به تنش‌های دمایی: تنش دما بطور قابل توجهی بر صفت‌های گیاهی مانند فتوسنتز و

جوانه‌زنی بذر تأثیر می‌گذارد و همچنین باعث تنش اکسیداتیو می‌شود که می‌تواند منجر به کاهش رشد گیاه شود (Hasanuzzaman et al. 2013; Raza et al. 2021). تنش سرما باعث تغییر ساختار غشا و کاهش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان طی تنش اکسیداتیو نیز می‌شود (Duan et al. 2008)، فرایندهایی که احتمالاً توسط افزایش محتوی PAS بهبود می‌یابد (Ikbal et al. 2014). این افزایش از طریق اتصال آنها به فسفولیپیدهای غشا و جلوگیری از تجزیه سلولی یا با حذف ROSها و یا با اتصال به آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان باعث بهبود تحمل به تنش می‌شود (Moschou et al. 2008 a, b). تنش دمایی در گیاهان را می‌توان به تنش دمای بالا (دمای بیش از ۲۵ درجه سانتی‌گراد) و تنش دمای پایین طبقه‌بندی کرد. تنش سرما (۱۵- - درجه سانتی‌گراد) و تنش یخ‌زدگی (کمتر از صفر درجه سانتی‌گراد) منجر به کاهش قابل توجه عملکرد در اکثر

محصولات کلیدی می‌شود (Raza et al. 2021). تغییرات اقلیمی امنیت غذایی را به شدت تهدید می‌کند (Raza et al. 2022). پلی‌آمین‌ها نقش مهمی در بسیاری از عملکردهای گیاهی دارند و سازوکار فیزیولوژیکی تحمل حرارتی در بین گونه‌های گیاهی متفاوت است. از این رو، الگوی تغییرات در محتوی PA در پاسخ به تنش دمای بالا در میان گونه‌های گیاهی متفاوت است. تحت تنش دمای بالا، پلی‌آمین‌ها می‌توانند با افزایش ظرفیت آنتی‌اکسیدانی و حفظ تعادل اسمزی گیاهان، فتوسنتز را تقویت کنند. در *Brassica alboglabra* Bailey، شش روز تنش گرما باعث تجمع PA مانند Spd، Spm و Put شد، اما این افزایش در دوره‌های تنش طولانی‌تر حفظ نشد (Yang & Yang 2002). گزارش شده که تحمل تنش گرما در یونجه (*Medicago sativa*) دلیل افزایش محتوی Spd و کمبود محتوی Spm و Put در برگ‌ها است (Shao et al. 2015). تجزیه و تحلیل رونویسی *Cajanus cajan* و خویشاوندان وحشی آن تحت تنش گرما، تنظیم مثبت ژن‌های *TSPMS*، *ACL5* و *SAMDC* را نشان داد که بیانگر اهمیت پلی‌آمین‌ها در تحمل تنش گرما در این گیاه است (Ramakrishna et al. 2021). بطور مشابه، PAS در طی تنش سرما به فسفولیپیدهای غشا متصل می‌شوند و از تجزیه سلولی جلوگیری می‌کنند (Li & He 2012). افزایش محتوی Put همراه با آسیب سرما در میوه فلفل دلمه‌ای (*Capsicum annuum* L. cv. Lamuyo) و میوه‌های کدو (*Cucurbita pepo*) انبار شده در دمای سرد مشاهده شد، در حالی که محتوی Spd و Spm در هر دو کم باقی ماند (Serrano et al. 1997). نشان داده شده که پیش‌تیمار CO₂ آسیب ناشی از تنش سرما را کاهش می‌دهد و محتوی Put را در میوه‌های کدو انبار شده در دمای سرد کاهش می‌دهد (Serrano et al. 1998). از این رو، پیشنهاد شد که تجمع Put باعث آسیب سرما شود، در حالی که افزایش Spm ممکن است یک پاسخ دفاعی در برابر تنش دمای پایین باشد. همچنین، محلول‌پاشی Spm منجر به افزایش Spd و Spm داخلی و مهار تجمع Put و کاهش آسیب سرمازدگی در میوه‌های *Eriobotrya japonica* شد (Zheng et al. 2000). بطور مشابه، کاربرد محلول‌پاشی PA باعث افزایش تحمل به سرما در گیاه *Stevia rebaudiana* شد (Moradi Peynevandi et al. 2018). در مقابل، کاربرد محلول‌پاشی Put آسیب سرمازدگی را در میوه‌های موز انبار شده در دمای هشت درجه سانتی‌گراد کاهش داد (Wang et al. 2003). افزایش بیان تراریخت cDNA ژن SPDS از کدو سیاه دانه (*C. ficifolia*) در آراییدوپسیس منجر به افزایش فعالیت SPDS و محتوی Spd در برگ‌ها با افزایش تحمل به تنش‌های غیر زیستی مختلف، از جمله سرما، یخ‌زدگی، شوری و خشکی شد (Kasukabe et al. 2004).

ب- پلی‌آمین‌ها و تحمل به تنش خشکی و غرقابی: خشکی و غرقابی بطور قابل‌توجهی بر نمو و عملکرد محصول

تأثیر می‌گذارد و بدلیل تغییرات اقلیمی جهانی، فراوانی و شدت آنها افزایش یافته است (Tyagi et al. 2022; Ali et al. 2022a). به‌عنوان نمونه، در سال ۲۰۵۰، ۵۰ درصد از مناطق جهان بدلیل گرم شدن کره زمین با کمبود آب مواجه خواهند شد (Gupta et al. 2020). بسیاری از پژوهش‌ها بر رابطه بین PA و تنش آبی در گیاهان (خشکی و غرقابی) متمرکز شده‌اند (PA (Ebeed et al. 2017). آنها می‌توانند تعادل اسمزی سلول را تحت تنش با تنظیم انتقال یون و آب به ترتیب از طریق کانال‌های

پتاسیم و روزه‌ها حفظ کنند (Liu et al. 2000). محلول پاشی Put (20 میلی‌گرم بر لیتر) به گیاه آویشن (*T. vulgaris* L.) در طی تنش خشکی منجر به بهبود محتوی آب برگ، تجمع ماده خشک، کاهش آسیب سلولی و تنظیم مثبت فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی شد (Mohammadi et al. 2018). میوه‌های گیاهان گوجه‌فرنگی پیوند شده که تحت تنش خشکی قرار گرفتند، محتوی PA بالایی را نشان دادند که بطور مثبتی بر تجمع محافظت‌کنندگان اسمزی و فعالیت‌های آنزیم مهارکننده ROS تأثیر گذاشت (Sánchez-Rodríguez et al. 2016). محلول پاشی Spm منجر به افزایش تحمل به شوری و تنش خشکی در جهش‌یافته‌های TSPMS/SPMS آراییدوپسیس (نقص Tspm و Spm) شد. در حالی که پیش‌تیمار با Put و Spd نتوانست حساسیت زیاد جهش‌یافته‌ها به تنش‌های شوری و خشکی را تکمیل کند (Yamaguchi et al. 2007). در میان PAها، Spm به شدت با تحمل به تنش خشکی در نهال‌های سیب مرتبط است (Liu et al. 2010). در گندم (*T. aestivum* L.)، هر دو Spd و Spm آثار منفی تنش خشکی را کاهش دادند و پر شدن دانه را بهبود دادند، در حالی که Put تأثیر منفی تنش خشکی را تشدید کرد (Liu et al. 2016b). نتایج مشابهی در گوجه‌فرنگی گیلاسی مشاهده شد (Montesinos-Pereira et al. 2014). بیان هترولوگ توالی رمزکننده ژن ADC از *D. stramonium* thorn apple منجر به بازیابی قوی از تنش خشکی در گیاهان تراریخت برنج (*Oryza sativa*) علی‌رغم داشتن ژن ADC داخلی شد (Capell et al. 2004). در گیاهان تراریخت برنج محتوی Put، Spd و Spm افزایش یافت. ریشه‌های نهال گندم (*T. aestivum* L.) تحت تنش غرقابی Spd و Spm زیادی را انباشته کردند. پیش‌تیمارها با محلول پاشی Spd و Spm آسیب تنش غرقابی را در نهال‌های گندم با افزایش محتوی Spd و Spm کاهش داد (Du et al. 2018). علاوه بر این، کاربرد مهارکننده آنزیم بیوسنتز PA یعنی متیل گلیوکسال-بیوس-گوآنیل هیدرازون (MGBG) باعث کاهش محتوی Spd و Spm تحت تنش غرقابی و تشدید آسیب ناشی از تنش در گیاهچه‌ها شد (Du et al. 2018). در یونجه (*M. sativa* L.)، پیش‌تیمار با ملاتونین، PAهای Put، Spd و Spm را برای کاهش تنش غرقابی افزایش داد (Zhang et al. 2019). محلول پاشی بر *Allium fistulosum* welsh onion پیش از تنش غرقابی با فعال‌سازی سامانه آنتی‌اکسیدانی باعث کاهش آسیب اکسیداتیو ناشی از غرقاب شد (Yiu et al. 2009).

ج- پلی‌آمین‌ها و تحمل تنش شوری: تنش شوری دومین عامل مهم غیر زیستی موثر بر بهره‌وری کشاورزی در سطح

جهان است (Raza et al. 2022). تنش شوری بر یکپارچگی غشا موثر است و کارایی فتوسنتزی و فعالیت آنزیم را کاهش می‌دهد (Chen et al. 2019). گیاهان به شرایط نامطلوب مانند تنش شوری با تعدیل هموستازی یونی، انباشته‌سازی محافظ‌های اسمزی با وزن مولکولی کم مانند گلایسین‌بتائین، پرولین و پلی‌آمین‌ها، تقویت سامانه دفاعی آنتی‌اکسیدانی و بیوسنتز هورمون‌های دفاعی پاسخ می‌دهند (Raza et al. 2022). پلی‌آمین‌ها با فعال‌سازی سامانه‌های دفاعی بیوشیمیایی، فیزیولوژیکی و مولکولی نقش کلیدی در کاهش تنش شوری در گیاهان دارند (Rathinapriya et al. 2020). پیش‌تیمار بذر (*Atropa belladonna*) با میزان بسیار کمی از Put، اثرات نامطلوب تنش شوری در طی جوانه‌زنی و رشد اولیه گیاهچه را با القای تجمع متابولیت‌های ثانویه و Put کاهش داد (Ali 2000). در پژوهشی مشاهده شد که تنظیم مثبت ژن *AtADC2* در

پاسخ به تنش شوری منجر به تجمع Put در آرابیدوپسیس می شود. علاوه بر این، در جهش یافته های آرابیدوپسیس *adc2-1*، تحت تنش شوری میزان Put به میزان قابل توجهی کاهش یافت، اما گیاهان تحت تنش شوری با استفاده از محلول پاشی Put بهبود یافتند (Urano et al. 2004). محلول پاشی (۱، ۰ میلی مولار Put) باعث افزایش تحمل به شوری در رقم های برنج شد (Lutts et al. 1996). افزایش محتوی Spm در برگ های آفتابگردان تیمار شده با غلظت های مختلف (۵۰، ۱۰۰، ۱۵۰ میلی مولار) کلرید سدیم مشاهده شده است (Mutlu & Bozcuk 2005). کاربرد محلول پاشی ۱۰۰ میلی گرم در لیتر Spd، 150 میلی گرم در لیتر اسپرمین بر دقیقه و ۱۵۰ میلی گرم در لیتر Put، سرعت رشد ریشه ها و اندام های هوایی، فعالیت آنزیم مهارکننده ROS و کاهش نشت الکترولیت در گیاهچه های سویا تحت تنش شوری را افزایش داد (Wang & Yin 2014).

د- پلی آمین ها و تحمل سمیت فلزات سنگین: در عصر صنعتی شدن، آلودگی فلزات سنگین در خاک بدلیل

فعالیت های طبیعی و انسانی یک نگرانی جهانی است (Ali et al. 2022 b). برخی از فلزات سنگین مانند مس (Cu)، روی (Zn)، منگنز (Mn) و غیره از ریزمغذی های ضروری برای رشد گیاه محسوب می شوند. سایر فلزات سنگین مانند جیوه (Hg)، سرب (Pb)، کادمیوم (Cd)، کروم (Cr)، آرسنیک (As) و غیره برای رشد و نمو گیاه بسیار سمی هستند (Ali et al. 2021). سمیت فلزات سنگین باعث آسیب اکسیداتیو می شود که بشدت رشد و بهره وری گیاه را تحت تاثیر قرار می دهد. محلول پاشی PAS در گیاهان تحت تنش فلزات سنگین می تواند مسیرهای آنتی اکسیدانی را تعدیل کند تا ROS اضافی را از بین ببرد و از تجمع زیستی آنها جلوگیری کند. در گیاهان گل میخک (*Dianthus caryophyllus* L.)، میزان Put آزاد و نسبت کل (Put/(Spm + Spd)) افزایش یافت در حالی که محتوی Spd و Spm در پاسخ به سمیت کادمیوم کاهش یافت (Serrano-Martínez & Casas 2011). محلول پاشی Spd با فعال سازی مسیرهای آنتی اکسیدانی آثار نامطلوب سمیت کادمیوم را در گیاه frogbit (*Hydrocharis dubia* (Bl)) کاهش داد (Yang et al. 2013). نتایج مشابهی در سایر گونه های گیاهی مانند کاهوی دریایی (*Ulva lactuca*)، Kumar et al. 2010، آفتابگردان (*Helianthus annuus*) (Groppa et al. 2008)، گندم (*T. aestivum*) (Groppa et al. 2007) و برنج (Roychoudhury et al. 2012) گزارش شد. کروم هفتمین فلز فراوان است و برای رشد و متابولیسم گیاه بسیار سمی است (Shanker et al. 2005). کینوا (*Chenopodium quinoa*) تیمار شده با میزان بسیار کمی کلرید کروم ($CrCl_3$) میزان بالاتری از Put نسبت به Spd و Spm نشان داد. پلی آمین ها طی دوره تنش افزایش یافتند (Scoccianti et al. 2016). به طور مشابه، در مطالعه هموستازی پلی آمین ها و سمیت کروم در ترب کشت شده (*Raphanus sativus*) محتوی PA گیاهان تیمار شده با کروم در مقایسه با شاهد کاهش یافت (Choudhary et al. 2010). مس یک فلز ضروری برای بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیک است اما برای رشد و نمو گیاهان در غلظت های بالاتر از میزان بهینه سمی است (Fargašová 2004; Yruela 2009). در گیاهان آفتابگردان که در معرض سمیت مس قرار گرفتند، با افزایش فعالیت ADC و کاهش فعالیت ODC تحت تمام غلظت های تیمار مس، مقدار Put و Spm افزایش یافت. در مقابل، مسمومیت

مس در گندم باعث تجمع Put همراه با فعالیت افزایش یافته ODC شد (Groppa et al. 2003). محلول پاشی Spd تحمل به تنش مس را در گیاهان *R. sativus* افزایش داد (Choudhary et al. 2012).

نتیجه گیری: پلی آمین ها نقش مهمی در محافظت از سلول های گیاهی در برابر آسیب های ناشی از تنش دارند. پیشرفت های

فراوانی در مورد درک اهمیت PA در پاسخ های تنش ایجاد شده است. شواهد فراوانی مبنی بر تنظیم میزان PA در پاسخ به طیفی از تنش های غیر زیستی وجود دارد بطوری که محتوی این گروه متابولیتی تحت تنش دستخوش تغییرات گسترده ای می شود و رویکردهای فیزیولوژیکی، مولکولی و ژنتیکی برای شناسایی و توصیف کارکردی ژن های مسیر بیوسنتزی PA در گونه های مختلف گیاهی مورد استفاده قرار گرفته اند. این تلاش ها زیربنای درک ما از نقش PA در مقابله با شرایط نامساعد محیطی است و اطلاعات ارزشمندی را برای افزایش تحمل تنش از طریق تنظیم محتوی PA سلول با محلول پاشی PA، یا دستکاری تراریخت ژن های بیوسنتزی PA ارائه می کند. با این وجود، بسیاری از سوالات کلیدی بی پاسخ مانده اند. چالش های بسیاری مرتبط با پیام رسانی و میانجیگری PAها تحت تنش غیر زیستی وجود دارد که باید بیشتر مورد توجه قرار گیرد تا از ظرفیت PAها در تحمل تنش و بهبود رشد استفاده شود به طور مثال (۱) چگونه PAها توسط حسگرهای خارج سلولی و درون سلولی حس می شود؟ (۲) چگونه آنها پیام رسانی ROS، H₂O₂، NO و Ca²⁺ را در گیاهان در طی تنش های غیر زیستی تنظیم می کنند؟ (۳) چگونه آنها با هورمون های مختلف تنش برای تنظیم پیام رسانی های پایین دست برهمکنش می کنند؟ (۴) چگونه PAها می توانند پاسخ های تنش را در گیاهان تنظیم کنند وقتی در معرض تنش های مختلف قرار می گیرند؟ برای پرداختن به این سوالات، محققان باید بجای محلول پاشی PAها، بر درک و انتقال پیام PAها تمرکز کنند. این امر بر نیاز به ابزارهای مولکولی و بیوشیمیایی با کارایی بالا برای کشف پیچیدگی پیام رسانی PAها و شناسایی بازیگران جدید موثر در درک و انتقال پیام تأکید می کند. با وجود مشاهده متعدد تغییرات محتوی PA در پاسخ به تنش های غیر زیستی رابطه بین تجمع PA و تحمل تنش مشخص نشده است. اگرچه برخی ناقل های PA شناسایی شده اند، اما اجزای سلولی و نحوه انتقال PAها به خوبی درک نشده است. علاوه بر این، نحوه کارکرد PAها در افزایش تحمل تنش بطور کامل مشخص نشده است، اگرچه چندین مدل پیشنهاد شده اند. یک مثال، کمبود شواهد مستقیمی است که دخالت PAها را در فعال سازی آنزیم های آنتی اکسیدان برای سم زدایی ROS تایید می کند. همچنین، آبشارهای پیام رسانی که پاسخ های تنش و ژن های PAها را به هم مرتبط می کنند، هنوز با تعریف دقیق فاصله دارند. با توجه به این سوالات بی پاسخ، چندین زمینه امیدوارکننده برای پژوهش های بعدی وجود دارد. ابتدا باید مکان های بیوسنتز و کارکرد PAها در سلول های گیاهی شناسایی شود و برای این منظور، PAها در سلول مکان یابی شوند و ناقلان آنها مشخص شود. سازوکارهای فیزیولوژیکی و مولکولی مرتبط با نقش PA در تحمل تنش باید روشن شود و خصوصاً نقش PAS در فعال سازی آنزیم های آنتی اکسیدان و حذف ROS باید بطور واضح تعیین شود. همچنین، سازوکارهای مولکولی زیربنای تجمع PA در پاسخ به تنش های غیر زیستی، از جمله ژن های بیوسنتزی PAها و شبکه تنظیم رونویسی مرتبط با آن ژن ها، باید تعریف شوند. این اطلاعات درک ما از تجمع PAها و بیان ژن های این مسیر را ارتقا می دهد و می تواند با رویکردهای فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی، مولکولی و ژنتیکی برای درک بهتر

تنظیم پیچیده بیوسنتز PAها تحت تنش‌های غیرزیستی و همچنین تداخل بین مسیرهای پیام‌رسانی با میانجیگری پلی‌آمین‌ها ترکیب شود.

سپاسگزاری: از دانشگاه تهران و موسسه ثبت و گواهی بذر و نهال به خاطر حمایت مالی و معنوی در اجرای این پژوهش

سپاسگزاری می‌شود. همچنین از داوران محترم به خاطر ارائه نظرهای ساختاری و علمی سپاسگزاری می‌شود.

References

- Ahou A, Martignago D, Alabdallah O, et al. (2014) A plant spermine oxidase/dehydrogenase regulated by the proteasome and polyamines. *J Exp Bot* 65(6), 1585-1603.
- Alcázar R, Altabella T, Marco F et al. (2010a) Polyamines: molecules with regulatory functions in plant abiotic stress tolerance. *Planta* 231 (6), 1237-1249.
- Alcázar R, Cuevas JC, Planas, J et al. (2011a) Integration of polyamines in the cold acclimation response. *Plant Sci* 180(1), 31-38.
- Alcázar R, Cuevas JC, Planas J et al. (2011b) Integration of polyamines in the cold acclimation response. *Plant Sci* 180(1), 31-38.
- Alcázar R, Planas J, Saxena T et al. (2010b) Putrescine accumulation confers drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants over-expressing the homologous Arginine decarboxylase 2 gene. *Plant Physiol Biochem* 48(7), 547-552.
- Alcázar R., Tiburcio AF (Eds.). (2018) *Polyamines: Methods and Protocols*. Humana Press.
- Ali RM (2000) Role of putrescine in salt tolerance of *Atropa belladonna* plant. *Plant Sci* 152, 173-179
- Ali S, Tyagi A, Bae H (2021) Ionomeric approaches for discovery of novel stress-resilient genes in plants. *Int J Mol Sci* 22, 7182
- Ali S, Tyagi A, Mushtaq M, et al. (2022b) Harnessing plant microbiome for mitigating arsenic toxicity in sustainable agriculture. *Environ Pollut* 300, 118940
- Ali S, Tyagi A, Park S, et al. (2022a) Deciphering the plant microbiome to improve drought tolerance: mechanisms and perspectives. *Environ Exp Bot* 27, 104933
- Angelini R, Cona A, Federico R, et al. (2010) Plant amine oxidases “on the move”: an update. *Plant Physiol Biochem* 48(7), 560-564.

- Bano C, Amist N, Singh NB (2020) Role of polyamines in plants abiotic stress tolerance: advances and future prospects. In: Tripathi DK, Singh VP (eds) Plant life under changing environment: responses and management. Elsevier, Amsterdam, pp 481–496
- Bitrián M, Zarza X, Altabella T et al. (2012) Polyamines under abiotic stress: metabolic crossroads and hormonal cross talks in plants. *Metabolites* 2(3), 516-528.
- Bregier-Jarzębowska R, Łomozik L, Gąsowska A (2018) Influence of copper (II) ions on the noncovalent interactions between cytidine-5'-diphosphate or cytidine-5'-triphosphate and biogenic amines putrescine or spermidine. *J Inorg Biochem* 184, 27-33.
- Capell T, Bassie L, Christou P (2004) Modulation of the polyamine biosynthetic pathway in transgenic rice confers tolerance to drought stress. *Proc Natl Acad Sci USA* 101, 9909–9914.
- Chen D, Shao Q, Yin L et al. (2019) Polyamine function in plants: metabolism, regulation on development, and roles in abiotic stress responses. *Front Plant Sci* 9, 1945.
- Choudhary SP, Bhardwaj R, Gupta BD et al. (2010) Changes induced by Cu²⁺ and Cr⁶⁺ metal stress in polyamines, auxins, abscisic acid titers and antioxidative enzymes activities of radish seedlings. *Brazilian J Plant Physiol* 22, 263–270.
- Choudhary SP, Oral HV, Bhardwaj R et al. (2012) Interaction of brassinosteroids and polyamines enhances copper stress tolerance in raphanus sativus. *J Exp Bot* 63, 5659–5675.
- Cona A, Rea G, Angelini R et al. (2006) Functions of amine oxidases in plant development and defence. *Trends Plant Sci* 11, 80-88.
- Cuevas JC, López-Cobollo R, Alcázar R et al. (2008) Putrescine is involved in Arabidopsis freezing tolerance and cold acclimation by regulating abscisic acid levels in response to low temperature. *Plant Physiol* 148, 1094–1105.
- Cuevas JC, Lopez-Cobollo R, Alcazar R et al. (2008) Putrescine is involved in Arabidopsis freezing tolerance and cold acclimation by regulating abscisic acid levels in response to low temperature. *Plant Physiol* 148, 1094–1105.
- Du HY, Liu DX, Liu GT et al. (2018) Relationship between polyamines and anaerobic respiration of wheat seedling root under waterlogging stress. *Russ J Plant Physiol* 65, 874–881.
- Duan J, Li J, Guo S, Kang Y (2008) Exogenous spermidine affects polyamine metabolism in salinity-stressed *Cucumis sativus* roots and enhances short-term salinity tolerance. *J Plant Physiol* 165, 1620–1635.
- Ebeed HT, Hassan NM, Aljarani AM (2017) Exogenous applications of Polyamines modulate drought responses in wheat through osmolytes accumulation, increasing free polyamine levels and regulation of polyamine biosynthetic genes. *Plant Physiol Biochem* 118, 438–448.

- Erdal S, Genisel M, Turk H et al (2015) Modulation of alternative oxidase to enhance tolerance against cold stress of chickpea by chemical treatments. *J Plant Physiol* 175, 95–101.
- Fargašová A (2004) Toxicity comparison of some possible toxic metals (Cd, Cu, Pb, Se, Zn) on young seedlings of *Sinapis alba* L. *Plant Soil Environ* 50, 33–38.
- Fincato P, Moschou PN, Spedaletti V et al. (2011) Functional diversity inside the *Arabidopsis* polyamine oxidase gene family. *J Exp Bot* 62, 1155–1168.
- Foyer CH, Fletcher JM (2001) Plant antioxidants: colour me healthy. *Biologist* 48, 115–120.
- Gong X, Dou F, Cheng X et al. (2018) Genome-wide identification of genes involved in polyamine biosynthesis and the role of exogenous polyamines in *Malus hupehensis* Rehd. under alkaline stress. *Gene* 669, 52–62.
- González-Aguilar GA, Fortiz J, Cruz R et al. (2000) Methyl jasmonate reduces chilling injury and maintains postharvest quality of mango fruit. *J Agric Food Chem* 48, 515–519.
- González-Hernández AI, Scalschi L, Vicedo B et al. (2022) Putrescine: a key metabolite involved in plant development, tolerance and resistance responses to stress. *Int J Mol Sci* 23(6), 2971
- Groppa MD, Benavides MP, Tomaro ML (2003) Polyamine metabolism in sunflower and wheat leaf discs under cadmium or copper stress. *Plant Sci* 164, 293–299.
- Groppa MD, Tomaro ML, Benavides MP (2007) Polyamines and heavy metal stress: the antioxidant behavior of spermine in cadmium and copper-treated wheat leaves. *Biometals* 20, 185–195.
- Groppa MD, Zawoznik MS, Tomaro ML, Benavides MP (2008) Inhibition of root growth and polyamine metabolism in sunflower (*helianthus annuus*) seedlings under cadmium and copper stress. *Biol Trace Elem Res* 126, 246–256.
- Gupta A, Rico-Medina A, Caño-Delgado AI (2020) The physiology of plant responses to drought. *Science* 368(6488), 266–269
- Gupta A (2012) Analysis of fruit characteristics in transgenic tomatoes with RNAi mediated silencing of ACC synthase genes and over expression of polyamine biosynthesis genes.
- Handa AK, Fatima T, Mattoo AK (2018) Polyamines: bio-molecules with diverse functions in plant and human health and disease. *Front Chem* 6, 10.

- Hanzawa Y, Imai A, Michael A J et al. (2002) Characterization of the spermidine synthase-related gene family in *Arabidopsis thaliana*. FEBS letters, 527(1-3), 176-180.
- Hanzawa Y, Takahashi T, Michael AJ et al. (2000) ACAULIS5, an Arabidopsis gene required for stem elongation, encodes a spermine synthase. EMBO J 19(16), 4248-4256.
- Ikbal FE, Hernández JA, Barba-Espín G et al. (2014). Enhanced salt-induced antioxidative responses involve a contribution of polyamine biosynthesis in grapevine plants. J Pant Physiol 171(10), 779-788.
- Kamiab F, Talaie A, Khezri M, Javanshah A (2014) Exogenous applications of free polyamines enhance salt tolerance of pistachio (*Pistacia vera* L.) seedlings. Plant Growth Regul 72, 257–268.
- Kasukabe Y, He L, Nada K et al. (2004) Overexpression of spermidine synthase enhances tolerance to multiple environmental stresses and up-regulates the expression of various stress-regulated genes in transgenic *Arabidopsis thaliana*. Plant Cell Physiol 45, 712–722.
- Kumar M, Kumari P, Gupta V et al. (2010) Differential responses to cadmium induced oxidative stress in marine macroalga *Ulva lactuca* (*Ulvales*, *Chlorophyta*). Biometals 23, 315–325.
- Li Y, He J (2012) Advance in metabolism and response to stress of polyamines in plant. Acta Agric Boreali Sin 27, 240–245
- Liu K, Fu H, Bei Q, Luan S (2000) Inward potassium channel in guard cells as a target for polyamine regulation of stomatal movements. Plant Physiol 124(3), e1315.
- Liu Y, Liang H, Lv X et al. (2016b) Effect of polyamines on the grain filling of wheat under drought stress. Plant Physiol Biochem 100, 113–129.
- Liu Y, Zuo Z, Hu J (2010) Effects of exogenous polyamines on growth and drought resistance of Apple seedlings. J Northwest for Univ 25, 39-42.
- Lutts S, Kinet JM, Bouharmont J (1996) Ethylene production by leaves of rice (*Oryza sativa* L.) in relation to salinity tolerance and exogenous putrescine application. Plant Sci 116, 15–25.
- Mahajan S, Tuteja N (2005) Cold, salinity and drought stresses: An overview. Arch BiochemBiophys 24(8), 139-158.
- Mantri NL, Ford R, Coram TE, Pang EC (2007) Transcriptional profiling of chickpea genes differentially regulated in response to high-salinity, cold and drought. BMC genomics 8(1), 303.

- Mathews MB, Hershey JW (2015) The translation factor eIF5A and human cancer. *Biochim Biophys Acta Gene Regul Mech* 1849(7), 836-844.
- Mitsuya Y, Takahashi Y, Berberich T et al. (2009) Spermine signaling plays a significant role in the defense response of *Arabidopsis thaliana* to cucumber mosaic virus. *J Plant Physiol* 166, 626-643.
- Mittler R (2002) Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci* 7, 405-410.
- Mo H, Pua EC (2002). Up-regulation of arginine decarboxylase gene expression and accumulation of polyamines in mustard (*Brassica juncea*) in response to stress. *PhysiolPlant* 114(3), 439-449.
- Mohammadi H, Ghorbanpour M, Brestic M (2018) Exogenous putrescine changes redox regulations and essential oil constituents in field-grown *Thymus vulgaris* L. under well-watered and drought stress conditions. *Ind Crops Prod* 2018(05), e064.
- Mohanta TK, Bashir T, Hashem A et al. (2018) Early events in plant abiotic stress signaling: interplay between calcium, reactive oxygen species and phytohormones. *J Plant Growth Regul* 37, 1033–1049.
- Montesinos-Pereira D, Barrameda-Medina Y, Romero L et al. (2014) Genotype differences in the metabolism of proline and polyamines under moderate drought in tomato plants. *Plant Biol* 16, 1050–1057.
- Moradi Peynevandi K, Razavi SM, Zahri S (2018) The ameliorating effects of polyamine supplement on physiological and biochemical parameters of *Stevia rebaudiana* Bertoni under cold stress. *Plant Prod Sci* 21, 123–131.
- Moschou PN, Paschalidis KA, Roubelakis-Angelakis KA (2008b) Plant polyamine catabolism: the state of the art. *Plant Signal Behave* 3(12), 1061-1066.
- Moschou PN, Sanmartin M, Andriopoulou AH, et al. (2008a). Bridging the gap between plant and mammalian polyamine catabolism: a novel peroxisomal polyamine oxidase responsible for a full back-conversion pathway in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 147(4), 1845-1857.
- Moschou PN, Wu J, Cona A et al. (2012) The polyamines and their catabolic products are significant players in the turnover of nitrogenous molecules in plants. *J Exp Bot* 63, 5003–5015.

- Mutlu F, Bozcuk S (2005) Effects of salinity on the contents of polyamines and some other compounds in sunflower plants differing in salt tolerance. *Russ J Plant Physiol* 52, 29–34.
- Nayyar H, Satwinder K, Kumar S et al. (2005) Involvement of polyamines in the contrasting sensitivity of chickpea (*Cicer arietinum* L.) and soybean (*Glycine max* (L.) Merrill.) to water deficit stress. *Bot Bull Acad Sin* 46.
- Nazari M, Amiri RM, Mehraban FH, Khaneghah HZ (2012) Change in antioxidant responses against oxidative damage in black chickpea following cold acclimation. *Russ J plant Physiol* 59(2), 183-189.
- Pál M, Szalai G, Janda T (2015) Speculation: polyamines are important in abiotic stress signaling. *Plant Sci* 237, 16–23
- Pegg, AE (2009) Mammalian polyamine metabolism and function. *IUBMB life* 61(9), 880-894.
- Pottosin I, Velarde-Buendía AM, Zepeda-Jazo I et al. (2012) Synergism between polyamines and ROS in the induction of Ca²⁺ and K⁺ fluxes in roots. *Plant Signal Behav* 7, 1084–1087.
- Ramani D, De Bandt JP, Cynober L (2014). Aliphatic polyamines in physiology and diseases. *Clin Nutr* 33(1), 14-22.
- Rathinapriya P, Pandian S, Rakkammal K et al. (2020) The protective effects of polyamines on salinity stress tolerance in foxtail millet (*Setaria italica* L.), an important C4 model crop. *Physiol Mol Biol Plants* 26(9), 1815–1829
- Rathinapriya P, Pandian S, Rakkammal K et al. (2020) The protective effects of polyamines on salinity stress tolerance in foxtail millet (*Setaria italica* L.), an important C4 model crop. *Physiol Mol Biol Plants* 26(9), 1815–1829
- Raza A, Tabassum J, Fakhar AZ et al. (2022) Smart reprogramming of plants against salinity stress using modern biotechnological tools. *Crit Rev Biotechnol* 12, 1–28
- Raza A, Tabassum J, Fakhar AZ et al. (2022) Smart reprogramming of plants against salinity stress using modern biotechnological tools. *Crit Rev Biotechnol* 12, 1–28
- Raza A, Tabassum J, Kudapa H, Varshney RK (2021) Can omics deliver temperature resilient ready-to-grow crops? *Crit Rev Biotechnol* 41(8), 1209–1232
- Roychoudhury A, Basu S, Sengupta DN (2012) Antioxidants and stress-related metabolites in the seedlings of two indica rice varieties exposed to cadmium chloride toxicity. *Acta Physiol Plant* 34, 835–847.

- Roychoudhury A, Basu S, Sengupta DN (2011) Amelioration of salinity stress by exogenously applied spermidine or spermine in three varieties of indica rice differing in their level of salt tolerance. *J Plant Physiol* 168, 317–328.
- Saeidnejad AH, Pouramir F, Naghizadeh M (2012) Improving chilling tolerance of maize seedlings under cold conditions by spermine application. *Not Sci Biol* 4(3), 110-117.
- Sánchez-Rodríguez E, Romero L, Ruiz JM (2016) Accumulation on free polyamines enhanced antioxidant response in fruit of grafting tomato plants under water stress. *J Plant Physiol* 190, 72–78.
- Sánchez-Rodríguez E, Romero L, Ruiz JM (2016) Accumulation of free polyamines enhances the antioxidant response in fruits of grafted tomato plants under water stress. *J Plant Physiol* 190, 72–78.
- Scoccianti V, Bucchini AE, Iacobucci M et al. (2016) Oxidative stress and antioxidant responses to increasing concentrations of trivalent chromium in the Andean crop species *Chenopodium quinoa* Willd. *Ecotoxicol Environ Saf* 133, 25–35.
- Serrano M, Martínez-Madrid MC, Pretel MT et al. (1997) Modified atmosphere packaging minimizes increases in putrescine and abscisic acid levels caused by chilling injury in pepper fruit. *J Agric Food Chem* 45, 1668–1672.
- Serrano M, Pretel MT, Martínez-Madrid MC et al. (1998) CO₂ treatment of zucchini squash reduces chilling-induced physiological changes. *J Agric Food Chem* 46, 2465–2468.
- Serrano-Martínez F, Casas JL (2011) Effects of extended exposure to cadmium and subsequent recovery period on growth, antioxidant status and polyamine pattern in in vitro cultured carnation. *Physiol Mol Biol Plants* 17, 327–338.
- Shanker AK, Cervantes C, Loza-Tavera H, Avudainayagam S (2005) Chromium toxicity in plants. *Environ Int* 31, 739–753.
- Shao CG, Wang H, Yu-Fen BI (2015) Relationship between endogenous polyamines and tolerance in *Medicago sativa* L. under heat stress. *Acta Agrestia Sin* 23, 1214–1219
- Sharma P, Gujral HS (2010) Antioxidant and polyphenol oxidase activity of germinated barley and its milling fractions. *Food Chem* 120(3), 673-678.
- Takahashi T (2020) Plant polyamines. *Plants* 9(4), 511
- Takahashi T, Kakehi JI (2009) Polyamines: ubiquitous polycations with unique roles in growth and stress responses. *Ann Bot* 105(1), 1-6.

- Tiburcio AF, Altabella T, Bitrián M, Alcázar R (2014) The roles of polyamines during the lifespan of plants: from development to stress. *Planta* 240(1), 1-18.
- Tyagi A, Sharma S, Ali S, Gaikwad K (2022) Crosstalk between H₂S and NO: an emerging signalling pathway during waterlogging stress in legume crops. *Plant Biol* 24(4), 576–586
- Urano K, Yoshida Y, Nanjo T et al. (2004) Arabidopsis stress-inducible gene for arginine decarboxylase AtADC2 is required for accumulation of putrescine in salt tolerance. *Biochem Biophys Res Commun* 313, 369–375.
- Wang Q, Yin X (2014) Alleviative effects of different kinds of exogenous polyamines on salt injury of soybean seedlings. *J Henan Agric Sci* 43, 48–55
- Wang Y, Lu W, Zhang Z, Xie H (2003) ABA and putrescine treatments alleviate chilling injury in banana fruits during storage at 8°C. *Zhi Wu Sheng Li Yu Fen Zi Sheng Wu Xue Xue Bao* J 29, 549–554
- Wimalasekera R, Villar C, Begum T, Scherer GFE (2011b) *Copper amine oxidase I (CuAOI) of Arabidopsis thaliana* contributes to abscisic acid- and polyamine-induced nitric oxide biosynthesis and abscisic acid signal transduction. *Mol Plant* 4, 663–678.
- Wimalasekera R, Tebartz F, Scherer GF (2011a) Polyamines, polyamine oxidases and nitric oxide in development, abiotic and biotic stresses. *Plant Sci* 181, 593–603.
- Xu X, Shi G, Ding C, et al. (2011) Regulation of exogenous spermidine on the reactive oxygen species level and polyamine metabolism in *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb under copper stress. *Plant Growth Regul* 63, 251–258.
- Yamaguchi K, Takahashi Y, Berberich T et al. (2007) A protective role for the polyamine spermine against drought stress in Arabidopsis. *Biochem Biophys Res Commun*.
- Yang HY, Shi GX, Li WL, Wu WL (2013) Exogenous spermidine enhances *Hydrocharis dubia* cadmium tolerance. *Russ J Plant Physiol* 60, 770–775.
- Yang Y, Yang X (2002) Effect of temperature on endogenous polyamines content of leaves in chinese kale (*Brassica alboglabra* bailey) seedlings. *Hua Nan Nong Ye Da Xue Xue Bao = J South China Agric Univ* 23, 9–12
- Yiu JC, Juang LD, Fang DYT et al. (2009) Exogenous putrescine reduces flooding-induced oxidative damage by increasing the antioxidant properties of Welsh onion. *Sci Hortic (Amsterdam)* 120, 306–314.
- Yruela I (2009) Copper in plants: Acquisition, transport and interactions. *Funct Plant Biol* 36, 409–430.

Zhang Q, Liu X, Zhang Z et al. (2019) Melatonin improved waterlogging tolerance in alfalfa (*Medicago sativa*) by reprogramming polyamine and ethylene metabolism. *Front Plant Sci* 10, e4.

Zheng YH, Li SY, Xi YF et al. (2000) Polyamine changes and chilling injury in cold-stored loquat fruits. *J Integr Plant Biol* 42, 824

Zhu T, Provart NJ (2003) Transcriptional responses to low temperature and their regulation in *Arabidopsis*. *Can J Bot* 56(6), 1168-1174.