

IRENA SIŃSKA

**POLIAMINY JAKO REGULATORY WZROSTU I ROZWOJU ROŚLIN****POLYAMINES AS REGULATORS OF PLANT GROWTH AND DEVELOPMENT**

Poliaminy są związkami powszechnie występującymi we wszystkich żywych organizmach pro- i eukariotycznych [9, 29]. Ich niezbędność dla normalnego wzrostu wykazały po raz pierwszy badania Herbsta i Snella [52] na bakterii *Hemophilus parainfluenzae*, a następnie potwierdziły ją badania na mutantach *Escherichia coli* i *Saccharomyces cerevisiae* [85, 86], u których istniała blokada szlaku biosyntetycznego poliamin. Stwierdzono, że wyrównanie braku endogennych poliamin poprzez podanie ich z zewnątrz przywraca mutantom zdolność do normalnego wzrostu. Podobną korelację pomiędzy obecnością poliamin a zdolnością do wzrostu wykazano w tkankach zwierzęcych [68].

W roślinach, podobnie jak w mikroorganizmach i u zwierząt, najczęściej występującymi aminami są dwuamina-putrescyna oraz poliaminy-spermidyna i spermina (tab. I). Inne aminy, takie jak kadaweryna, homospermidyna, tetrametyloputrescyna są mniej powszechne i u roślin ich obecność ogranicza się do pojedynczych rodzin czy nawet rodzajów.

Duże zainteresowanie fizjologów roślin aminami, obserwowane w ostatnim dziesięcioleciu, wiąże się nie tylko ze stwierdzeniem występowania ich we wszystkich badanych tkankach roślinnych, lecz przede wszystkim z obserwacjami, że poziom amin oraz aktywność enzymów uczestniczących w ich biosyntezie są najwyższe w tkankach merystematycznych i aktywnie rosnących oraz że wzrost poziomu tych związków zwykle towarzyszy zwiększeniu aktywności metabolicznej tkanki.

Postulowany przez wielu badaczy udział poliamin niemal we wszystkich przejawach życia rośliny oraz fakt, że pośredniczą one w reakcji rośliny na czynniki zewnętrzne — środowiskowe i wewnętrzne — hormonalne świadczy, zdaniem niektórych badaczy, że poliaminy można rozpatrywać jako grupę regulatorów wzrostu i rozwoju roślin [4, 42, 43].

Dowody na udział poliamin w regulacji wzrostu i rozwoju roślin pochodzą z kilku rodzajów doświadczeń: 1) badania wpływu egzogennych poliamin i ich prekursorów na przebieg procesów fizjologicznych [1, 2, 4, 53, 65]; 2) traktowania

Przykłady wolnych dwu- i poliamin występujących w roślinach wyższych (zmodyfikowane 75)

Amina	Występowanie	Amina	Występowanie
Diaminopropan	<i>Gramineae</i>	Spermidyna	powszechnie
Agmatyna	powszechnie	Homospermidyna	<i>Santulum</i>
Putrescyna	powszechnie	Tetrametylohomospermidyna	<i>Solanaceae</i>
N-karbamoiloputrescyna	<i>Sesamum</i>	Spermina	powszechnie
Tetrametyloputrescyna	<i>Solanaceae</i>	Arkaina	<i>Lathyrus</i>
Kadaweryna	<i>Leguminosae</i>	Aminopropylpirolina	<i>Gramineae</i>

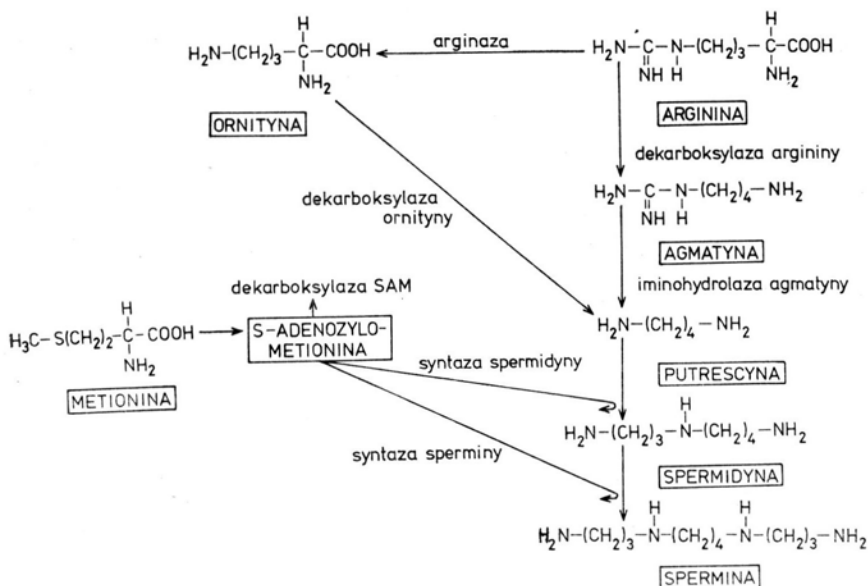
całych, nie uszkodzonych roślin lub izolowanych fragmentów strukturalnymi analogami poliamin i inhibitorami ich biosyntezy [5, 6, 17]; 3) badania poziomu endogennych poliamin w trakcie różnych procesów morfogenetycznych [4, 37, 72, 73, 83, 84, 87]; 4) badania biosyntezy poliamin z zastosowaniem znakowanych prekursorów (L-arginina, L-ornityna, L-metionina, putrescyna) oraz obejmujących oznaczanie aktywności enzymów uczestniczących w ich biosyntezie (dekarboksylaz argininy, ornityny i S-adenozylometioniny oraz syntaz spermidyny i sperminy) [4, 5, 31, 50, 51]; 5) badania degradacji poliamin i związanych z tym procesem aktywności oksydaz dwu- i poliaminowych [19, 62, 72, 73].

### 1. Metabolizm poliamin

Ryc. 1 przedstawia schemat biosyntezy głównych poliamin w roślinach. Putrescyna, prekursor spermidyny i sperminy powstaje bezpośrednio jako produkt dekarboksylacji ornityny [50] lub pośrednio w wyniku dekarboksylacji argininy [74]. Biosynteza spermidyny i sperminy jest związana z obecnością metioniny, która dostarczając grup propyloaminowych umożliwia przekształcenie putrescyny w trój- i czteroaminy przy udziale kolejno syntazy spermidyny i sperminy [31, 79]. Utworzone aminy mogą być katabolizowane przy udziale odpowiednich oksydaz. Putrescyna jest utleniana przez oksydazę dwuaminową do monoaldehydu, który w wyniku cyklizacji daje pirolinę.

Analogiczna reakcja katalizowana przez oksydazę poliaminową przekształca spermidynę i sperminę do dwuaminopropanu i piroliny (w przypadku spermidyny) lub aminopiroliny (w przypadku sperminy) [55, 62, 89].

Chociaż arginina i ornityna są głównymi prekursorami putrescyny, to jednak istnieją dane, że <sup>14</sup>C-karbamoilocytrulina jest częściowo przekształcana do N-karbamoiloputrescyny i argininy [78], co wskazuje na możliwość alternatywnej drogi biosyntezy putrescyny. Innym aminokwasem wzbogacającym rośliny w aminy jest



Ryc. 1. Schemat biosyntezy putrescyny, spermidyny i sperminy w roślinach (zmodyfikowane 41).

lizyna, której dekarboksylacja prowadzi do powstania kadaweryny — dwuaminy charakterystycznej szczególnie dla *Leguminosae* [48].

W odróżnieniu od organizmów zwierzęcych, u których głównie dekarboksylaza ornityny uruchamia biosyntezę poliamin, w roślinach stwierdza się aktywność zarówno dekarboksylazy ornitynowej, jak i argininowej [51, 53, 56, 64]. Udział obu tych enzymów w biosyntezie putrescyny (i poliamin) zależy od rośliny, organu i od rodzaju procesu fizjologicznego. Porównanie aktywności obu enzymów w epikotylach siedmiodniowych siewek *Vigna radiata*, fasoli i bawełny wskazuje, że największą aktywnością obu enzymów charakteryzują się siewki *Vigna radiata* a następnie siewki bawełny. U fasoli natomiast stwierdzono jedynie aktywność dekar-

TABELA II

Aktywność dekarboksylaz argininy i ornityny w epikotylach siewek *Vigna radiata*, *Phaseolus vulgaris* i *Gossypium hirsutum* (zmodyfikowane 5)

	pmole CO <sub>2</sub> /g. św. m./godz.	
	Dekarboksylaza argininy	Dekarboksylaza ornityny
<i>Vigna radiata</i>	2709	1294
<i>Phaseolus vulgaris</i>	1002	0
<i>Gossypium hirsutum</i>	209	172

boksylazy argininy (tab. II). Oznaczenia tych samych enzymów w różnych częściach osmiodniowych siewek *Vigna radiata* wykazały, że niezależnie od badanego organu, aktywność dekarboksylazy ornitynowej jest niższa niż argininowej oraz że aktywność obu enzymów jest największa w liściach i w pąku szczytowym a najmniejsza w korzeniach i w hypokotylach [5]. Znane są także systemy doświadczalne, w których głównie dekarboksylaza ornitynowa przejawia aktywność [51].

Występowanie w roślinach dwóch enzymów pełniących tę samą funkcję w biosyntezie poliamin, lecz działających na dwóch różnych drogach, może być zabezpieczeniem, zapewniającym ciągłość syntezy poliamin i odpowiedni ich poziom w roślinie.

## 2. Poziom poliamin w roślinach

Poziom endogennych poliamin jest różny w różnych roślinach, organach i tkankach [37] (tab. III). W zależności od badanej tkanki średnia zawartość putrescyny, spermidyny i sperminy waha się kolejno w granicach 0.7—10  $\mu\text{moli/g}$  św. m., 0.005—5  $\mu\text{moli/g}$  św. m. i 0.001—0.05  $\mu\text{moli/g}$  św. m. Niekiedy jednak poziom amin jest znacznie wyższy, tak jak np. w nasionach, w których zawartość spermidyny osiąga 6  $\mu\text{moli}$  na gram suchej masy [6].

Niewiele wiadomo na temat lokalizacji poliamin w komórce. Niemniej, znaleziono je w różnych proporcjach w wakuolach, mitochondriach, chloroplastach i rybosomach [11, 72].

Prześledzenie dystrybucji poliamin w roślinie wskazuje, że w największej ilości gromadzą się one w komórkach aktywnie dzielących się i wydłużających się. W tkan-

TABELA III

Wpływ niedoboru jonów potasu i magnezu na zawartość poliamin w liściach jęczmienia, rzodkiewki, grochu i fasoli (zmodyfikowane 18)

Roślina	Niedobór jonu	Zawartość amin (nmole/g św. m.)		
		Putrescyna	Spermidyna	Spermina
Jęczmień	kontrola	280	93	51
	K	1720	79	30
	Mg	2030	110	56
Rzodkiewka	kontrola	380	142	17
	K	1470	339	31
	Mg	130	211	38
Groch	kontrola	270	340	45
	K	2030	504	51
	Mg	1230	517	65
Fasola	kontrola	110	164	41
	K	1120	111	25
	Mg	350	87	16

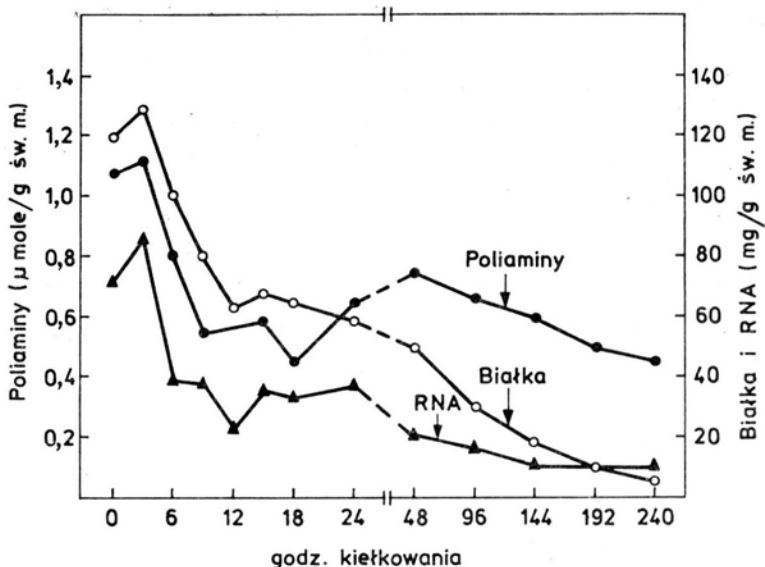
kach wydłużających się poszczególne poliaminy wykazują różny gradient zawartości. Na przykład w koleoptylach kukurydzy putrescyna gromadzi się u podstawy i ilość jej zmniejsza się akropetalnie, natomiast spermidyna rozmieszczona jest równomiernie na całej długości koleoptyla [35]. Odwrotny gradient putrescyny i spermidyny stwierdzono w epikotylach etiolowanego grochu [41]. W koleoptylach kukurydzy nie stwierdzono obecności sperminy, co wg autorów może mieć związek z niewystępowaniem w tej tkance podziałów komórkowych. Potwierdzeniem tej sugestii jest wykazanie, że w korzeniach kukurydzy, posiadających strefę merystematyczną, spermina występuje i lokuje się wyłącznie w pobliżu wierzchołka. Wskazywałoby to na pewną specyficzność działania amin we wzroście — spermina byłaby aktywna w podziałach komórkowych, natomiast putrescyna i spermidyna w wydłużaniu komórek.

### 3. Efekty fizjologiczne poliamin

Poliaminy występują w roślinie od najwcześniejszych etapów jej rozwoju. W ryżu, wkrótce po zapłodnieniu, stwierdzono w rozwijających się nasionach obecność putrescyny, sperminy, agmatyny, spermidyny i kadaweryny [70]. Poziom tych amin nie zmienia się w czasie pierwszych dni rozwoju nasion. Dopiero w fazie mlecznej, przypadającej na 16 dzień po zapłodnieniu, zawartość wszystkich amin znacznie wzrasta, po czym obniża się. Wzrost zawartości poliamin skorelowany jest ze zwiększeniem aktywności dekarboksylazy argininy oraz ze zmianami zawartości białka, DNA i RNA. Ponowne zwiększenie ilości poliamin zachodzi w czasie kiełkowania nasion ryżu. Maksymalna zawartość wymienionych wyżej amin przypada na 24 godzinę od rozpoczęcia imbibicji i wyprzedza w czasie kiełkowanie. Wzrost zawartości poliamin we wczesnej fazie kiełkowania stwierdzono w nasionach *Phaseolus mungo*, *Pisum sativum*, *Zea mays*, *Triticum aestivum* i *Tragopogon porrifolius* [87]. We wszystkich tych przypadkach wzrost poziomu poliamin jest skorelowany ze zwiększeniem zawartości RNA i syntezy białka (ryc. 2).

Mimo iż większość danych o udziale poliamin w regulacji kiełkowania uzyskano badając nasiona roślin zielnych, doświadczenia prowadzone na nasionach roślin drzewiastych (*Quercus robur*, *Quercus borealis*, *Acer platanoides*) potwierdzają omówione wyżej zależności [83, 84].

Potwierdzeniem udziału poliamin w regulacji kiełkowania mogą być wyniki doświadczeń nad wpływem egzogennej putrescyny i spermidyny na kiełkowanie spoczynkowych zarodków jabłoni (Sińska, dane nie opublikowane). Wykazano, że obie aminy stymulują kiełkowanie w stopniu zależnym od stężenia tych związków. Ponadto stopień stymulacji zależy od wieku nasion, z których izolowano zarodki; im starsze nasiona tym mniejszy efekt putrescyny i spermidyny. Efekt obu amin zależy od warunków świetlnych hodowli. Zwykle obserwuje się, że podczas hodowli w warunkach 12 godzinowego fotoperiodu stymulacja kiełkowania przez aminy jest większa niż w ciemności. Uzupełnieniem tych danych są wyniki doświadczeń nad wpływem różnych aminokwasów, w tym także prekursorów poliamin



Ryc. 2. Zmiany zawartości białek, RNA i poliamin podczas kiełkowania nasion *Phaseolus mungo* (zmodyfikowane 87).

na kiełkowanie zarodków wskazujące, że największą stymulację kiełkowania uzyskuje się po podaniu zarodkom argininy, ornityny i metioniny. Co więcej, potraktowanie zarodków kanawaniną (analogiem argininy) powoduje zahamowanie kiełkowania, które można przełamać podaniem argininy.

Szczegółowo badanym zjawiskiem regulowanym przez poliaminy jest wzrost roślin, badany pod kątem indukcji podziałów komórkowych jak i wydłużania się tkanek. Dobrego przykładu na udział amin w regulacji cyklu podziałowego komórki dostarczają badania nad indukcją wzrostu eksplantatów spoczynkowych bulw karczocha. Wycinki spoczynkowych bulw mogą rosnąć tylko wtedy, gdy dostarczy się do pożywki auksynę lub poliaminę [10, 20]. Równoległe z indukcją wzrostu przez auksynę zwiększa się w eksplantacie 20-krotnie zawartość endogennych poliamin [25]. Dokładne prześledzenie zmian biochemicznych podczas pierwszego cyklu podziałowego po przerwaniu spoczynku wykazało, że wzrost syntezy poliamin jest najwcześniej rejestrowaną zmianą metaboliczną — zaczyna się bardzo wcześnie w fazie  $G_1$ , przed syntezą DNA i RNA. Ponowny wzrost poziomu poliamin i towarzyszący mu wzrost aktywności dekarboksylazy ornitynowej obserwuje się w późnej interfazie. Korelacja pomiędzy aktywnością dekarboksylazy ornitynowej, akumulacją poliamin i rozpoczęciem replikacji DNA sugeruje, że poliaminy mogą mieć związek z syntezą jądrowego DNA [16]. Do podobnego wniosku prowadzą obserwacje nad aktywnością dekarboksylazy ornitynowej oraz nad zawartością poliamin i DNA podczas synchronicznych podziałów u *Chlorella* [28].

W organizmach zwierzęcych inhibitory biosyntezy poliamin blokują cykl komórkowy, a najbardziej wrażliwy na inhibitory jest etap replikacji DNA [49]. Wzrost eksplantatów karczocha indukowany auksyną można całkowicie zahamować na

skutek potraktowania tkanki inhibitorami biosyntezy amin, takimi jak kanawanina, kanalina i difluoroornityna [17].

Dodatkowym potwierdzeniem udziału amin w regulacji podziałów komórkowych jest wykazanie, że tumory roślinne zawierają dużą ilość poliamin oraz że ich poziom jest dodatnio skorelowany z tempem wzrostu tkanki tumorowej [12, 14].

Przeniesienie zawiesiny komórek róży na świeżą pożywkę zapewnia szybki wzrost kultury, czemu towarzyszy podwojenie stężenia putrescyny w ciągu 6 godzin oraz powolny wzrost zawartości spermidyny i sperminy [76]. Podobnie szybkie zwiększenie ilości putrescyny skorelowane z sześciokrotnym wzrostem aktywności dekarboksylazy argininowej obserwowano w kulturze komórek marchwi przeszczepionych na świeżą pożywkę [63, 64].

Na ścisłą zależność intensywności procesów wzrostowych i zawartości poliamin wskazują badania nad ustępowaniem spoczynku bulw ziemniaka [56]. W spoczynkowych bulwach putrescyna, spermidyna i spermina rozmieszczone są mniej więcej równomiernie i aktywność dekarboksylaz argininy, ornityny i S-adenozylometioniny jest podobna we wszystkich częściach bulw. Aktywność enzymów i poziom amin w spoczynkowych bulwach są niskie. Po dwóch miesiącach przechowywania bulw w temperaturze pokojowej spoczynek ustępuje i zaczynają rozwijać się pąki w rejonie wierzchołkowym. I tylko w tym rejonie obserwuje się szybki wzrost aktywności dekarboksylazy ornityny i dekarboksylazy S-adenozylometioniny oraz wzrost zawartości putrescyny, spermidyny i sperminy. W pąkach bocznych (nie rozwijających się) oraz w pozostałych tkankach bulw nie obserwuje się zmian ani aktywności enzymów, ani poziomu amin.

Do innych efektów morfogenetycznych poliamin zaliczyć można regulację różnicowania tkanek i organów. Doświadczenia Montague i wsp. [63, 64] prowadzone na komórkach marchwi *in vitro* wykazują, że po przeszczepieniu kultury na świeżą pożywkę embriogenną, równocześnie z różnicowaniem komórek wzrasta dwukrotnie tempo włączania ( $^{14}\text{C}$ ) argininy do putrescyny, zwiększa się aktywność dekarboksylazy argininy oraz zwiększa się poziom amin.

Wycinki hypokotyli *Vigna radiata* wytwarzają zawiązki korzeni w odpowiedzi na podaną z zewnątrz auksynę. Wcześniejszym zdarzeniem, obserwowanym jeszcze przed rozwojem korzeni są zmiany zawartości putrescyny i spermidyny, zależne od stężenia auksyny. Chociaż nie stwierdzono stymulującego działania egzogennych poliamin na różnicowanie nowych korzeni, to jednak wykazano, że inhibitory biosyntezy amin, takie jak kanawanina i kanalina hamują rozwój korzeni oraz że efekt tych inhibitorów można odwrócić podając odpowiedni aminokwas: argininę lub ornitynę. Podobne działanie wykazuje inhibitor dekarboksylazy S-adenozylometioniny. Badane inhibitory hamują rozwój korzeni powstających spontanicznie jak i indukowanych auksyną [39].

Innym przykładem udziału amin w regulacji różnicowania jest indukcja pąków kwiatowych. Na podkreślenie zasługuje, że przejście rośliny z fazy wegetatywnej do generatywnej oraz ustalanie płciowości kwiatów są związane ze zmianami zawartości przede wszystkim fenoloamidów, pochodnych amin i kwasów hydroksycynamono- wych [23, 24, 60, 61, 77].

Przedstawione dotychczas dane wskazują, że zwiększony poziom amin towarzyszy aktywnemu wzrostowi. Uzupełnieniem tych doniesień są obserwacje, że równoległe ze starzeniem się całych, nie uszkodzonych roślin oraz izolowanych organów zawartość endogennych amin obniża się oraz że podanie egzogennych poliamin opóźnia proces starzenia.

Wykazano, że protoplasty izolowane z liści owsa można zabezpieczyć przed starzeniem się i przed szybko postępującą lizą, podając do środowiska inkubacji protoplastów argininę i lizynę lub z jeszcze lepszym efektem putrescynę i kadawerynę, dwuaminy powstające z tych aminokwasów. Spermidyna i spermina w tym systemie doświadczalnym wykazują skuteczniejsze działanie od dwuamin [3, 44].

Typowymi objawami starzenia się liści są — wzrost aktywności RNazy i proteazy oraz degradacja białek i chlorofilu. Kaur-Sawhney i Galston [53] wykazali, że podanie egzogennych poliamin opóźnia i zapobiega degradacji chlorofilu oraz wzrostowi aktywności RNazy i proteazy w liściach owsa inkubowanych w ciemności. Podobne opóźnienie zanikania chlorofilu obserwowali autorzy w liściach grochu, fasoli, rzepaku i tytoniu, co wg nich świadczy o naturalnym zaangażowaniu poliamin w kontroli starzenia się liści. Badania Altmana [1] na inkubowanych w ciemności odciętych liściach rzodkiewki potwierdziły, że poliaminy są skuteczne w opóźnianiu zarówno bardzo wczesnych zmian charakterystycznych dla procesu starzenia się, takich jak degradacja białka i aktywność RNazy, jak i późniejszych, jaką jest degradacja chlorofilu. Istnieją sugestie, że rola poliamin w procesie starzenia mogłaby polegać na stabilizowaniu błon tylakoidów [27, 67].

Równoległe ze stwierdzeniem, że starzenie się roślin jest skorelowane z niskim poziomem endogennych poliamin [4, 56] wykazano, że aktywność dekarboksylaz argininowej i ornitynowej znacznie zmniejsza się w czasie starzenia [56] oraz że auksyna i cytokinina, zapobiegające starzeniu się niektórych organów, zwiększają w nich zawartość amin [4, 39, 80].

Na uwagę zasługuje przeciwstawne działanie poliamin i etylenu w kontroli procesów starzenia się roślin. Altman i Bachrach [4] oraz Suttle [81] sugerują, że efekt poliamin może się wiązać z hamowaniem produkcji etylenu, wynikającym z konkurencji szlaków biosyntezy obu związków o wspólny prekursor, jakim jest S-adenozylometionina (SAM). Potwierdzeniem tych sugestii było wykazanie, że 1,3-dwuaminopropan hamujący aktywność proteazy w liściach owsa i degradację chlorofilu w liściach owsa, pszenicy, jęczmienia i kukurydzy silnie obniża poziom etylenu w starzejących się liściach owsa [71]. Dwuaminopropan i spermidyna blokują syntezę etylenu na etapie przekształcenia S-adenozylometioniny do kwasu aminocyklopropanowego (ACC) oraz na dalszym etapie, tzn. utleniania ACC do etylenu [40]. Powyższe dane są zgodne z doniesieniami Apelbauma i wsp. [7, 8], że egzogenne poliaminy, w stężeniach najbardziej zapobiegających procesom starzenia hamują równocześnie produkcję etylenu w kilku tkankach roślinnych. Z drugiej strony wiadomo, że inhibitor biosyntezy etylenu (AVG), hamujący przekształcenie SAM do ACC podnosi poziom poliamin w wyniku zwiększenia puli grup propyloaminowych niezbędnych do syntezy trój- i czteroamin [36]. Sprzężenie zwrotne



między szlakiem biosyntetycznym poliamin i etylenu pociąga za sobą zatem określone konsekwencje fizjologiczne.

Wiele doniesień wskazuje na ochronne działanie poliamin w warunkach stresu. 20-godzinna inkubacja nasion kukurydzy w temperaturze 60°C powoduje obniżenie kiełkowania do 35%, a pełne kiełkowanie można osiągnąć jeśli przed potraktowaniem wysoką temperaturą namoczy się nasiona w roztworze putrescyny lub kadaweryny [66].

Badania Floresa i Galstona [38] nad stresem osmotycznym wykazały, że zawartość putrescyny wzrasta 60-krotnie w ciągu 6 pierwszych godzin traktowania liści owsa 0.4—0.6 M sorbitolem. Podobną reakcję wykazują liście jęczmienia, kukurydzy i pszenicy. Wzrostowi poziomu putrescyny towarzyszy wzrost aktywności dekarboksylazy argininowej, lecz nie ornitynowej. Fakt, że spośród dwóch inhibitorów biosyntezy putrescyny — difluorometyloargininy i difluorometyloornityny — tylko pierwszy inhibitor hamuje indukowany stresem wzrost stężenia putrescyny świadczy, zdaniem Floresa i Galstona, że reakcją roślin na stres jest wybiórcza akumulacja putrescyny, powstającej w wyniku dekarboksylacji głównie argininy.

Uprzywilejowany wzrost ilości putrescyny obserwuje się także w warunkach zasolenia (80) i zakwaszenia (90) środowiska. Fragmenty liści owsa inkubowane w buforach o pH od 3-8 wykazują wzrost poziomu putrescyny, kiedy wartość pH spada poniżej 5. Ilość putrescyny wzrasta szybko w ciągu 3 pierwszych godzin inkubacji i osiąga maksimum w 9 godz. po zakwaszeniu; w tym czasie poziom aminy jest 8 razy wyższy przy pH 4 niż przy pH 6. Żadna inna amina poza putrescyną nie odpowiada na zakwaszenie. Dodanie cykloheksimidu do środowiska inkubacji o pH 4 zapobiega wzrostowi zawartości putrescyny, a usunięcie go przywraca wzrost poziomu tej aminy po około 3 godzinach. Sugeruje to, że indukcja syntezy putrescyny związana jest z biosyntezą białka. Wzrost zawartości putrescyny hamowany jest przez difluorometyloargininę. Zgadza się to z dalszą obserwacją, że przy niskich pH wzrasta i zmienia się tylko aktywność dekarboksylazy argininowej.

Znaczący wzrost zawartości putrescyny obserwuje się także w liściach jęczmienia, grochu, fasoli i rzodkiewki, hodowanych w warunkach niedoboru potasu i magnezu [18] (tab. III). Ten rodzaj stresu, podobnie jak dwa poprzednie, wiąże się ze wzrostem aktywności dekarboksylazy argininy. Smith [73] sugeruje, że putrescyna powstająca w liściach wyrównuje niedobór ważnych kationów nieorganicznych i tym samym jest wprzęgnięta w mechanizm homeostazy kontrolujący wewnątrzkomórkowe pH.

Ochronna funkcja poliamin w warunkach stresu może polegać na ich oddziaływaniu z błonami. Wskazują na to badania wpływu betacyjaniny z izolowanych krążków buraka czerwonego, traktowanych temperaturą 40°C, RNazą i proteazą oraz szybko zamrażanych i rozmrażanych [2]. Wpływ barwnika stymulowany działaniem czynników uszkadzających błony ulega zahamowaniu, jeśli w mieszaninie inkubacyjnej znajduje się spermidyna lub spermina.

Potwierdzeniem udziału poliamin w regulacji wzrostu i rozwoju roślin jest wykazanie wrażliwości ich metabolizmu na czynniki środowiskowe oraz na czynniki

hormonalne. Przykładem mogą być doświadczenia grupy Galstona nad aktywnością dekarboksylazy argininy i zawartością poliamin w siewkach grochu. Naświetlenie światłem czerwonym etiolowanych siewek grochu powoduje wzrost pąków szczytowych i jednocześnie hamuje wydłużanie międzywęźli [45]. Aktywność dekarboksylazy argininy w pąkach szczytowych wzrasta dwukrotnie w ciągu 8 godzin po naświetleniu epikotyli światłem czerwonym. Odwrócenie efektu czerwieni przez daleką czerwień świadczy o udziale systemu fitochromowego w tej reakcji. W części podwierzchołkowej epikotyli światło czerwone wywiera przeciwny efekt, tzn. obniża aktywność dekarboksylazy argininowej i podobnie jak w pąkach szczytowych stwierdza się odwracalność reakcji jako wynik przemennego naświetlania R i FR [32]. Szybkim odzwierciedleniem zmian aktywności enzymu na skutek fotokonwersji fitochromu jest akumulacja poliamin w pąkach szczytowych i spadek ich zawartości w części podwierzchołkowej epikotyli [46].

Powszechnie wiadomo, że giberelina znosi hamujący wpływ światła czerwonego na wydłużanie epikotyli etiolowanego grochu [59] oraz że stymuluje wydłużanie karłowatego grochu na świetle [22]. Dai i wsp. [33] wykazali, że w dwa dni po potraktowaniu rosnących na świetle siewek karłowatego grochu roztworem gibbereliny, równoległe ze stymulacją wzrostu międzywęźli zwiększa się trzykrotnie aktywność dekarboksylazy argininy oraz wzrasta poziom putrescyny, spermidyny i sperminy.

Wpływ gibbereliny na metabolizm poliamin w epikotyloch grochu nie jest jedyną manifestacją współdziałania hormonów i poliamin we wzroście. Na przykład wykazano, że równoległe z hamowaniem wzrostu liścieni rzodkiewki przez ABA obniżeniu ulega aktywność dekarboksylazy argininowej i poziom putrescyny. Benzyloadenina w tym systemie doświadczalnym stymuluje wzrost liścieni, aktywność dekarboksylazy i ilość putrescyny. Hamujący efekt ABA na poziom poliamin znosi benzyloadenina, kinetyna i giberelina  $A_3$  [80] (tab. IV). Jeszcze innym przykładem jest wykazanie wzrostu zawartości poliamin w eksplantatach spoczynkowych bulw karczocha po potraktowaniu IAA lub 2,4-D [25, 69] lub wzrostu aktywności dekarboksylazy ornityny pod wpływem  $GA_3$  i IAA podczas kiełkowania nasion jęczmienia [57].

TABELA IV

Wpływ ABA na aktywność dekarboksylazy argininy i poziom putrescyny w liścieniach rzodkiewki oraz odwracalność efektu ABA przez inne hormony (zmodyfikowane 80)

	Dekarboksylaza argininy (pkat/mg białka)	Putrescyna (nmole/parę liścieni)
Kontrola	5.28	98
ABA	3.65	82
ABA + BA	12.45	240
ABA + kinetyna	8.08	209
ABA + $GA_3$	7.91	139

#### 4. Mechanizmy działania poliamin

Wszystkie koncepcje dotyczące mechanizmu działania poliamin, zakładające ich udział 1) w biosyntezie białka, 2) w regulacji równowagi jonowej i 3) w stabilizowaniu błon komórkowych, wykorzystują polikationowy charakter tych związków.

Chociaż niewiele dotychczas wiadomo na temat efektów poliamin na poziomie molekularnym, istnieją dane sugerujące, że rolą amin jest stabilizowanie i organizowanie struktury DNA i RNA. Zgodnie z modelami struktury kompleksów poliamin i DNA [58, 82, 88], tetrametylenowy łańcuch sperminy rozciąga się jak pomost pomiędzy dwiema niciami spirali DNA, umożliwiając połączenie się dwóch sąsiadujących ze sobą wolnych grup fosforanowych każdej nici DNA z grupami aminowymi i iminowymi obecnymi w obu połowach cząsteczki sperminy. Powstałe w ten sposób spolaryzowane wiązania wodorowe mogłyby stabilizować strukturę podwójnej spirali, zabezpieczać przed denaturacją przez temperaturę i tym samym umożliwiać szybszą transkrypcję [21].

W doświadczeniach nad biosyntezą białka w tkance karczocha, z zastosowaniem spermidyny i aktynomycyny D wykazano, że oba związki konkurują ze sobą o miejsce wiązania z DNA [34] oraz że wiązanie spermidyny i DNA jest pierwszym przejawem działania aminy w biosyntezie białka [13].

Udział poliamin w biosyntezie białka może się także wiązać z ich obecnością we frakcji tRNA. Stwierdzono, że tRNA z liści szpinaku, epikotyli grochu i bulw karczocha zawierają 1 lub 2 cząsteczki poliamin na 1 cząsteczkę tRNA [15, 16, 30].

Wykrycie poliamin w rybosomach odzwierciedla prawdopodobnie fizjologiczne znaczenie tych połączeń. Wykazano bowiem, że rybosomy spoczynkowych bulw karczocha charakteryzujące się niską zawartością naturalnych poliamin nie włączają aminokwasów, jeśli w mieszaninie inkubacyjnej nie ma amin. Co więcej, rybosomy tkanki aktywowanej egzogenną auksyną szybko wiążą poliaminy, po czym wzrasta ich wydajność w biosyntezie białka [25].

Stwierdzenie indukcji syntezy DNA [54] i RNA (głównie rRNA i tRNA) oraz stymulacji aktywności polimerazy RNA przez egzogenną spermidynę [13, 47] dodatkowo uwiarygadnia regulacyjną rolę poliamin w biosyntezie białka.

Udział poliamin w reakcji roślin na warunki deficytu mineralnego polega prawdopodobnie na utrzymaniu w komórce odpowiedniej równowagi jonowej, co może mieć ścisły związek z biosyntezą białka, jak np. w przypadku wyrównywania deficytu  $Mg^{++}$  [26] oraz z drugiej strony, z mechanizmem kontrolującym pH wewnątrz komórki [4, 5].

Polikationowe właściwości amin stanowią także podstawę hipotezy zakładającej, że połączenie poliamin z ujemnie naładowanymi fosfolipidami błon stabilizuje je, chroniąc w ten sposób komórkę przed działaniem czynników stresowych, uszkadzających błony i przyspieszających procesy starzenia się roślin [1, 4, 5, 65].

## 5. Podsumowanie

Poliaminy powszechnie występują w organizmach roślinnych. Chociaż ich występowanie w roślinie obejmuje wszystkie organy i prawdopodobnie tkanki, brak — jak dotychczas — danych o ich transporcie w roślinach. Fakt, że oksydazy poliaminowe (enzymy degradujące te związki) zlokalizowane są w ścianach komórkowych [55] sugeruje, że rola poliamin ogranicza się głównie do działania na terenie komórki. Funkcje pełnione przez te związki w komórce są wielostronne. Poliaminy mogą stabilizować strukturę kwasów nukleinowych, regulować ich biosyntezę i tym samym uczestniczyć w biosyntezie białka. Mogą ponadto stanowić element mechanizmu regulującego równowagę jonową i pH wewnątrz komórki. Ich obecność w komórce wiąże się także ze stabilizacją błon komórkowych, takich jak plazmalemma, tonoplast, błony tylakoidów i lizosomów. Wymienione typy działania amin na terenie komórki znajdują odbicie w regulacji i modyfikowaniu tak różnorodnych procesów morfogenetycznych, jak wzrost, różnicowanie i starzenie się roślin. Fakt, że ich poziom jest regulowany przez czynniki zewnętrzne (światło, stres) oraz przez czynniki wewnętrzne (hormony) świadczy, że poliaminy stanowią ogniwo mechanizmu regulującego wzrost i rozwój roślin. Mogą być zatem rozpatrywane jako nowa grupa regulatorów wzrostu i rozwoju roślin.

## LITERATURA

- [1] Altman A., 1982. Retardation of radish leaf senescence by polyamines. *Physiol. Plant.*, **54**, 189—193.
- [2] Altman A., 1982. Polyamines and wounded storage tissues-inhibition of RNAase activity and solute leakage. *Physiol. Plant.*, **54**, 194—198.
- [3] Altman A., Kaur-Sawhney R., Galston A. W., 1977. Stabilization of oat leaf protoplasts through polyamine-mediated inhibition of senescence. *Plant Physiol.*, **60**, 570—574.
- [4] Altman A., Bachrach U., 1981. Involvement of polyamines in plant growth and senescence. W: *Advances in Polyamine Research*, red. Caldarrera C. M., Zappia V., Bachrach U., Raven Press, New York, str. 365—375.
- [5] Altman A., Friedman R., Levin N., 1982. Arginine and ornithine decarboxylases, the polyamine biosynthetic enzymes of mung bean seedlings. *Plant Physiol.*, **69**, 876—879.
- [6] Altman A., Friedman R., Levin N., 1983. Alternative metabolic pathways for polyamine biosynthesis in plant development. W: *Advances in Polyamine Research*, red. Bachrach U., Kaye A., Chayen R., Raven Press, New York, str. 395—408.
- [7] Apelbaum A., Burgoon A. C., Anderson J. D., Lieberman M., Ben-Arie R., Mattoo A. K., 1981. Polyamines inhibit biosynthesis of ethylene in higher plant tissue and fruit protoplasts. *Plant Physiol.*, **68**, 453—456.
- [8] Apelbaum A., Ickson I., Burgoon A. C., Lieberman M., 1982. Inhibition by polyamines of macromolecular synthesis and its implication for ethylene production and senescence processes. *Plant Physiol.*, **70**, 1221—1223.
- [9] Bachrach U., 1973. *Function of Naturally Occurring Polyamines*, Academic Press, New York.
- [10] Bagni N., 1966. Aliphatic amines and a growth factor of coconut milk as stimulators of cellular proliferation of *Helianthus tuberosus* (Jerusalem artichoke) *in vitro*. *Experientia*, **22**, 732—736.
- [11] Bagni N., Serafini-Fracassini D., 1974. The role of polyamines as growth factors in higher plants and their mechanism of action. W: *Plant Growth Substances*, Hirokawa Publishing Co., Tokyo, str. 1205—1217.

- [12] Bagni N., Serafini-Fracassini D., 1979. Polyamines and plant tumors. *Ital. J. Biochem.*, **28**, 392–394.
- [13] Bagni N., Corsini E., Serafini-Fracassini D., 1971. Growth factors and nucleic acid synthesis in *Helianthus tuberosus*. I. Reversal of actinomycin D inhibition by spermidine. *Physiol. Plant.*, **24**, 112–117.
- [14] Bagni N., Serafini-Fracassini D., Corsini E., 1972. Tumors of *Scorzonera hispanica*: their content in polyamines. *Z. Pflanzenphysiol.*, **67**, 19–23.
- [15] Bagni N., Stabelini G., Serafini-Fracassini D., 1973. Polyamines bound to transfer-RNA and ribosomal-RNA of eukaryotic plant organisms. *Physiol. Plant.*, **29**, 218–222.
- [16] Bagni N., Serafini-Fracassini D., Torrigiani P., 1981. Polyamines and growth in higher plants. W: *Advances in Polyamine Research*, red. Calderera C. M., Zappia V., Bachrach U., Raven Press, New York, str. 377–388.
- [17] Bagni N., Torrigiani P., Barbieri P., 1981. Effect of various inhibitors of polyamine synthesis on the growth of *Helianthus tuberosus*. *Med. Biol.*, **59**, 403–409.
- [18] Basso L. C., Smith T. A., 1974. Effect of mineral deficiency on polyamine formation in higher plants. *Phytochem.*, **13**, 875–883.
- [19] Berlin J. 1981. Formation of putrescine and cinnamoyl putrescines in tobacco cell cultures. *Phytochem.*, **20**, 53–55.
- [20] Bertossi F., Bagni N., Moruzzi G., Calderera C. M., 1965. Spermine as a new growth promoting substance for *Helianthus tuberosus* (Jerusalem artichoke) *in vitro*. *Experientia*, **21**, 80–81.
- [21] Bertoluzza A., Fagnano C., Finelli P., Morelli M. A., Tosi R., 1979. Character and „strength” of hydrogen bonds of polyamines. *Ital. J. Biochem.*, **28**, 368–369.
- [22] Brian P. W., Hemming H. G., 1955. The effect of gibberellic acid on shoot growth of pea seedlings. *Physiol. Plant.*, **8**, 669–681.
- [23] Cabanne F., Martin-Tanguy J., Martin C., 1977. Phénolamines associées à l'induction florale et à l'état reproducteur du *Nicotiana tabacum* var. Xanthi n. c., *Physiol. Vég.*, **15**, 429–443.
- [24] Cabanne F., Paynot M., Javelle F., Martin-Tanguy J., Martin C., 1977. Activité phenylalanine ammonia lyase et état floral du *Nicotiana tabacum* var. Xanthi n. c., *Physiol. Vég.*, **15**, 445–451.
- [25] Coccuci S., Bagni N., 1968. Polyamine-induced activation of protein synthesis in ribosomal preparations from *Helianthus tuberosus* tissue. *Life Sci.*, **7**, 113–120.
- [26] Cohen A. S., Zalik S., 1978. Magnesium replacement by polyamines in higher plant cell-free polyphenylalanine synthesis. *Phytochem.*, **17**, 113–118.
- [27] Cohen A. S., Popovic R. B., Zalik S., 1979. Effects of polyamines on chlorophyll and protein content, photochemical activity, and chloroplast ultrastructure of barley leaf discs during senescence. *Plant Physiol.*, **64**, 717–720.
- [28] Cohen E., Arad S., Heimer Y. H., Mizrahi Y., 1984. Polyamine biosynthetic enzymes in the cell cycle of *Chlorella*. Correlation between ornithine decarboxylase and DNA synthesis at different light intensities. *Plant Physiol.*, **74**, 385–388.
- [29] Cohen S. S., 1971. Introduction to the Polyamines, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J.
- [30] Cohen S. S., Morgan S., Streibel E., 1969. The polyamine content of the tRNA of *E. coli*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **64**, 669–676.
- [31] Cohen S. S., Balint R., Sindhu R. K., 1981. The synthesis of polyamines from methionine in intact and disrupted leaf protoplasts of virus-infected *Chinese cabbage*. *Plant Physiol.*, **68**, 1150–1155.
- [32] Dai Y.-R., Galston A. W., 1981. Simultaneous phytochrome controlled promotion and inhibition of arginine decarboxylase activity in buds and epicotyls of etiolated peas. *Plant Physiol.*, **67**, 266–269.
- [33] Dai Y.-R., Kaur-Sawhney R., Galston A. W., 1982. Promotion by gibberellic acid of polyamine biosynthesis in internodes of light-grown dwarf peas. *Plant Physiol.*, **69**, 103–105.
- [34] D'Orazi D., Serafini-Fracassini D., Bagni N., 1979. Polyamine effects on the stability of DNA-actinomycin D complex. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **90**, 362–367.
- [35] Dumortier F. M., Flores H. E., Shekhawat H. S., Galston A. W., 1983. Gradients of polyamines and their biosynthetic enzymes in coleoptiles and roots of corn. *Plant Physiol.*, **72**, 915–918.
- [36] Even-Chen Z., Mattoo A. K., Goren R., 1982. Inhibition of ethylene biosynthesis by aminoetho-

- xvinylglycine and by polyamine shunt label from 3,4-(<sup>14</sup>C)-methionine into spermidine in aged orange peel discs. *Plant Physiol.*, **69**, 385–388.
- [37] Flores H. E., Galston A. W., 1982. Analysis of polyamines in higher plants by high performance liquid chromatography. *Plant Physiol.*, **69**, 701–706.
- [38] Flores H. E., Galston A. W., 1982. Polyamines and plant stress: activation of putrescine biosynthesis by osmotic shock. *Science*, **217**, 1259–1261.
- [39] Friedman R., Altman A., Bachrach U., 1982. Polyamines and root formation in mung bean hypocotyl cuttings. I. Effect of exogenous compounds and changes in endogenous polyamine content. *Plant Physiol.*, **70**, 844–848.
- [40] Fuhrer J., Kaur-Sawhney R., Shih L.-M., Galston A. W., 1982. Effects of polyamines on ethylene biosynthesis. *Plant Physiol.*, **70**, 1597–1600.
- [41] Galston A. W., 1983. Polyamines as modulators of plant development. *BioSci.*, **33**, 382–388.
- [42] Galston A. W., Kaur-Sawhney R., 1980. Polyamines in plant and plant cells. What's New in *Plant Physiol.*, **11**, 5–8.
- [43] Galston A. W., Kaur-Sawhney R., 1982. Polyamines: are they a new class of plant regulators? W: *Plant Growth Substances*, red. Wareing P. F., Academic Press, London, str. 451–461.
- [44] Galston A. W., Altman A., Kaur-Sawhney R., 1978. Polyamines, ribonuclease and the improvement of oat leaf protoplasts. *Plant Sci. Lett.*, **11**, 69–79.
- [45] Goren R., Galston A. W., 1966. Control by phytochrome of (<sup>14</sup>C)-sucrose incorporation into buds of etiolated pea seedlings. *Plant Physiol.*, **41**, 1055–1064.
- [46] Goren R., Palavan N., Flores H. E., Galston A. W., 1982. Changes in polyamine titer in etiolated pea seedlings following red light treatment. *Plant Cell Physiol.*, **23**, 19–26.
- [47] Guilfoyle T. S., Hanson J. B., 1973. Increased activity of chromatin-bound ribonucleic acid polymerase from soybean hypocotyl with spermidine and high ionic strength. *Plant Physiol.*, **51**, 1022–1025.
- [48] Hartman T., Schoofs G., Wink M., 1980. A chloroplast-localized lysine decarboxylase of *Lupinus polyphyllus*. The first enzyme in the biosynthetic pathway of quinolizidine alkaloids. *FEBS Lett.*, **115**, 35–38.
- [49] Heby O., 1981. Role of polyamines in the control of cell proliferation and differentiation. *Differentiation*, **19**, 1–20.
- [50] Heimer Y. M., Mizrahi Y., 1982. Characterization of ornithine decarboxylase of tobacco cells and tomato ovaries. *Biochem. J.*, **201**, 373–376.
- [51] Heimer Y. M., Mizrahi Y., Bachrach U., 1979. Ornithine decarboxylase activity in rapidly proliferating plant cells. *FEBS Lett.*, **104**, 146–148.
- [52] Herbst E. J., Snell E. E., 1948. Putrescine as a growth factor for *Hemophilus parainfluenzae*. *J. Biol. Chem.* **176**, 989–990.
- [53] Kaur-Sawhney R., Galston A. W., 1979. Interaction of polyamines and light on biochemical processes involved in leaf senescence. *Plant Cell Environ.*, **2**, 189–196.
- [54] Kaur-Sawhney R., Flores H. E., Galston A. W., 1980. Polyamine – induced DNA synthesis and mitosis in oat leaf protoplasts. *Plant Physiol.*, **65**, 368–371.
- [55] Kaur-Sawhney R., Flores H. E., Galston A. W., 1981. Polyamine oxidase in oat leaves: a cell wall-localized enzyme. *Plant Physiol.*, **68**, 494–498.
- [56] Kaur-Sawhney R., Shih L.-M., Galston A. W., 1982. Relation of polyamine biosynthesis to the initiation of sprouting in potato tubers. *Plant Physiol.*, **69**, 411–415.
- [57] Kyriakidis D. A., 1983. Effect of plant growth hormones and polyamines on ornithine decarboxylase activity during the germination of barley seeds. *Physiol. Plant.*, **57**, 499–504.
- [58] Liquori A. M., Constantino L., Crescenzi V., Elia V., Giglio E., Politi R., DeSantis Savina M., Vitagliano V., 1967. Complexes between DNA and polyamines: a molecular model. *J. Mol. Biol.*, **24**, 113–122.
- [59] Lockhart J. A., 1956. Reversal of the light inhibition of pea stem growth by the gibberellins. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **42**, 841–847.
- [60] Martin C., Vernoy R., Paynot M., 1982. Photopériodisme, tubérisation, floraison et phénolamides. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **295**, 565–568.

- [61] Martin-Tanguy J., Perdrizet E., Prevost J., Martin C., 1982. Hydroxycinnamic acid amides in fertile and cytoplasmic male sterile lines of maize. *Phytochem.*, **21**, 1939–1945.
- [62] Matsuda H., Suzuki Y., 1981. Purification and properties of the diamine oxidase from *Vicia faba* levae *Plant Cell Physiol.* **22**, 737–746.
- [63] Montague M., Koppenbrink J. W., Jaworski E. G., 1978. Polyamines metabolism in embryogenic cells of *Daucus carota*. I. Changes in intracellular content and rates of synthesis. *Plant Physiol.*, **62**, 430–433.
- [64] Montague M., Armstrong T., Jaworski E. G., 1979. Polyamine metabolism in embryogenic cells of *Daucus carota*. II. Changes in arginine decarboxylase activity. *Plant Physiol.*, **63**, 341–345.
- [65] Naik B. I., Srivastava S. K., 1978. Effects of polyamines on tissue permeability. *Phytochem.*, **17**, 1885–1887.
- [66] Nezgovorova L. A., Borisova N. N., 1967. Trigger mechanisms of germinating seeds. *Fizjol. Rast.*, **14**, 644–651.
- [67] Popovic R. B., Kyle D. J., Cohen A. S., Zalik S., 1979. Stabilization of thylakoid membranes by spermine during stress-induced senescence of barley leaf discs. *Plant Physiol.*, **64**, 721–726.
- [68] Raina A., Jänne J., Simes M., 1966. Stimulation of polyamine synthesis in relation to nucleic acids in regenerating rat liver. *Biochem. Biophys. Acta*, **123**, 197–207.
- [69] Schuber F., Lambert C., 1974. Metabolism of ornithine and arginine in Jerusalem artichoke tuber tissue. Relationship with the biosynthesis of polyamines. *Physiol. Vég.*, **12**, 571–574.
- [70] Sen K., Choudhuri M. M., Ghosh B., 1981. Changes in polyamine contents during development and germination of rice seeds. *Phytochem.*, **20**, 631–633.
- [71] Shih L.-M., Kaur-Sawhney R., Fuhrer J., Samanta S., Galston A. W., 1982. Effects of exogenous 1,3-diaminopropane and spermidine on senescence of oat leaves. *Plant Physiol.*, **70**, 1592–1596.
- [72] Smith T. A., 1971. The occurrence, metabolism and functions of amines in plants. *Biol. Rev.*, **46**, 201–241.
- [73] Smith T. A., 1977. Recent advances in the biochemistry of plant amines. *Prog. Phytochem.*, **4**, 27–81.
- [74] Smith T. A., 1979. Arginine decarboxylase of oat seedlings. *Phytochem.*, **18**, 1447–1452.
- [75] Smith T. A., 1982. The function and metabolism of polyamines in higher plants. W: *Plant Growth Substances*, red. Wareing P. F., Academic Press, str. 464–472.
- [76] Smith T. A., Best G. R., Abbot A. J., Clements E. D., 1978. Polyamines in Paul Scarlet rose suspension culture. *Planta*, **144**, 63–68.
- [77] Smith T. A., Negrel J., Bird C. R., 1983. The cinnamic acid amides of the di- and polyamines. W: *Advances in Polyamines Research*, red. Bachrach U., Kaye A., Chayen R., Raven Press, New York, str. 347–370.
- [78] Speranza A., Bagni N., 1978. Products of L-(<sup>14</sup>C-carbamoyl) citrulline metabolism in *Helianthus tuberosus* activated tissue. *Z. Pflanzenphysiol.*, **88**, 163–168.
- [79] Suresh M. R., Adiga P. R., 1977. Putrescine-sensitive (artifactual) and insensitive (biosynthetic) S-adenosylmethionine decarboxylase activities of *Lathyrus sativus* seedlings. *Eur. J. Biochem.*, **79**, 511–518.
- [80] Suresh M. R., Ramakrishna S., Adiga P. R., 1978. Regulation of arginine decarboxylase and putrescine levels in *Cucumis sativum* cotyledons. *Phytochem.*, **17**, 57–63.
- [81] Suttle J. C., 1981. Effect of polyamines on ethylene production. *Phytochem.*, **20**, 1477–1480.
- [82] Suwalski M., Traub W., Shmueli U., Subirana J., 1969. An X-ray study of the interaction of DNA with spermine. *J. Mol. Biol.*, **42**, 363–373.
- [83] Szczotka Z., 1984. Polyamines changes in (*Quercus borealis* Michx.) and (*Quercus robur* L.) seeds during ageing in controlled conditions. *Acta Physiol. Plant.*, **6**, 127–135.
- [84] Szczotka Z., 1984. Differences in concentration of polyamines during the process of after-ripening seeds of *Acer platanoides* L., *Acta Physiol. Plant.*, **6**, 137–144.
- [85] Tabor H., 1981. Polyamine biosynthesis in *Escherichia coli*: construction of polyamine-deficient mutants. *Med. Biol.*, **59**, 389–393.
- [86] Tabor C. W., 1981. Mutants of *Saccharomyces cerevisiae* deficient in polyamine biosynthesis: studies on the regulation of ornithine decarboxylase. *Med. Biol.*, **59**, 272–278.

- [87] Villanueva V. R., Adlakha R. C., Cantera-Soler A. M., 1978. Changes in polyamine concentration during seed germination. *Phytochem.*, **17**, 1245–1249.
- [88] Zhurkin V. B., Lysov Y. P., Ivanov V. I., 1980. Interaction of spermine with different forms of DNA. A conformational study. *Biopolymers*, **19**, 1415–1434.
- [89] Yanagisawa H., Suzuki Y., 1981. Corn agmatine iminohydrolase. Purification and properties. *Plant Physiol.*, **67**, 697–700.
- [90] Young N., Galston A. W., 1983. Putrescine and acid stress. Induction of arginine decarboxylase activity and putrescine accumulation by low pH. *Plant Physiol.*, **71**, 767–771.

Dr Irena Sińska

Zakład Fizjologii Roślin I Instytutu Botaniki UW,

ul. Krakowskie Przedmieście 26/28

00-927/1 Warszawa