

POLIAMINAS COMO INDICADORES DE ESTRÉS EN PLANTAS

**Edith Nohemí Luna-Esquivel; Damaris L. Ojeda-Barrios^{*};
Víctor Manuel Guerrero-Prieto; Teresita Ruíz-Anchondo; Jaime J. Martínez-Téllez**

Facultad de Ciencias Agrotecnológicas, Universidad Autónoma de Chihuahua, Ciudad Universitaria s/n. Chihuahua,
Chihuahua. MÉXICO. C.P. 31310.

Correo-e: dojeda@uach.mx Tel. (614) 4391844 (*Autora para correspondencia).

RESUMEN

Las poliaminas son compuestos nitrogenados presentes en las plantas que se acumulan principalmente en respuesta a condiciones de estrés. Actualmente las poliaminas debido a sus características bioquímicas, están involucradas en una serie de importantes procesos celulares tales como división celular, empaquetamiento de ácidos nucleicos, replicación de ADN, y otros. En la presente revisión se compila y discute la información científica actual referente a la biosíntesis y acumulación en compartimentos celulares, así como, la degradación en el citosol de las poliaminas mayoritarias (putrescina, espermidina y espermina). También, se explica su transporte, se describe su papel en la homeostasis celular y sus asociaciones con otras moléculas que le confieren actividad como reguladores de crecimiento, molécula de señalización para modular las funciones mitocondriales, influencia de la proliferación celular y estimulación de síntesis proteica que puede ser esencial para comprender su participación en el mecanismo de tolerancia de las plantas a estrés.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES: Putrescina, espermidina, espermina, metabolismo, transporte.

POLYAMINES AS INDICATORS OF STRESS IN PLANTS

ABSTRACT

Polyamines are nitrogen compounds present in plants that accumulate, mainly, in response to stress conditions. Polyamines currently due to their biochemical characteristics are involved in a number of important cellular processes such as cell division, packaging of nucleic acids, DNA replication, and others. The present review compiles and analyzes current scientific information regarding biosynthesis and accumulation in cellular compartments and degradation in the cytosol of the majority polyamines (putrescine, spermidine and spermine). Transport is also explained and its role in cellular homeostasis is described and their associations with other molecules that confer activity as growth regulators, signaling molecule to modulate mitochondrial functions, influence cell proliferation and stimulation of protein synthesis that can be essential to understand their involvement in the mechanism of plant tolerance to stress.

ADDITIONAL KEYWORDS: Putrescine, spermidine, spermine, metabolism, transport.

INTRODUCCIÓN

En la presente revisión se compila y discute la información científica actual referente al papel de las poliaminas como regulador de la homeostasis celular durante las condiciones de estrés, esto incluye los trabajos más recientes sobre la biosíntesis, catabolismo y transporte.

Las poliaminas (PAs) son un grupo de metabolitos nitrogenados de bajo peso molecular presentes en todas las células vegetales (Childs *et al.*, 2003). Estos compuestos afectan la actividad celular, y como consecuencia están involucrados en una amplia gama de procesos fisiológicos que van desde el crecimiento, desarrollo vegetal y senescencia, hasta la protección contra estrés biótico y abiótico, los cuales incluyen daños por frío, estrés salino, atmósferas modificadas, estrés hídrico, inclusive estrés mecánico (Carbonell *et al.*, 2000; Guye *et al.*, 1986; Evans y Malmberg, 1989; Faust y Wang, 1992; Bais y Ravishankar, 2002).

Por su carácter catiónico en su estructura química, las PAs pueden unirse y formar complejos con moléculas aniónicas, tales como, algunas proteínas, fosfolípidos, pectinas, ADN y ARN, entre otras (Galston, 1983; Galston y Flores, 1991). Debido a estas características, las PAs, pueden causar estabilización o desestabilización de moléculas como espermidina (Kusano *et al.*, 2008), conducir a la formación de proteínas que forman derivados citotóxicos (Igarashi y Kashiwagi, 2000). La elevación de la concentración de algunas PAs pueden conducir a la apoptosis celular en los vegetales (Seiler y Raul, 2005).

Las PAs se pueden presentar en forma libre o conjugadas (conjugadas con aminas aromáticas mediante enlaces covalentes) con otras moléculas como ácidos cinámicos: ácido cumárico, ferúlico y cafeico (Pandey *et al.*, 2000; Takahashi y Kakehi, 2010).

BIOSÍNTESIS DE LAS POLIAMINAS

Se ha señalado que las poliaminas son reservas de carbono y nitrógeno, al menos en tejidos vegetales (Kakkar *et al.*, 1998). Las PAs son policationes orgánicas de estructura variable de cadenas hidrocarbonadas alifáticas con dos o más grupos primarios amino (Figura 1), generalmente poseen 2, 3 y 4 grupos aminos. La putrescina (1,4-diaminobutano) normalmente es el precursor de las poliaminas de mayor peso molecular o átomos de nitrógeno en su estructura, tales como espermidina (1,8-diamino-4-azaoctano) y espermina (1,12-diamino-4,9-diazaoctano). Sin embargo, también se han encontrado otras PAs minoritarias expresadas naturalmente como la cadaverina (1,5-diaminopentano), compuesto alifático volátil involucrado en la descomposición bacteriana (Panagiotis y Martin-Tanguy, 2001).

También se conocen otras poliaminas más complejas como termina o termoespermina (TSPM), cuya biosíntesis es cata-

INTRODUCTION

The present review compiles and analyzes current scientific information concerning the role of polyamines as a regulator of cellular homeostasis during stress conditions; this includes the most recent work on biosynthesis, catabolism and transport.

Polyamines (PAs) are a group of nitrogenous low molecular weight metabolites present in all plant cells (Childs *et al.*, 2003). These compounds affect cell activity, and consequently they are involved in a wide range of physiological processes that from growth, plant development and senescence, to protection against biotic and abiotic stress, which include damage by cold, salt stress, atmospheres modified, water stress, even mechanical stress (Carbonell *et al.*, 2000; Guye *et al.*, 1986; Evans and Malmberg, 1989; Faust and Wang, 1992; Bais and Ravishankar, 2002).

Due to its cationic character in its chemical structure, the PAs can bind and form complexes with anionic molecules, such as, some proteins, phospholipids, pectins, DNA and RNA, among others (Galston, 1983; Galston and Flores, 1991). Because of these characteristics, PAs, can cause stabilization or destabilization of molecules such as spermidine (Kusano *et al.*, 2008), lead to the formation of proteins forming cytotoxic derivatives (Igarashi and Kashiwagi, 2000). Raising the concentration of some PAs can lead to cell apoptosis in plants (Seiler and Raul, 2005).

PAs can be seen in free or conjugated form (conjugated with aromatic amines by covalent bonds) with other molecules like cinnamic acids: coumaric acid, ferulic and caffeic (Pandey *et al.*, 2000; Takahashi and Kakehi, 2010).

POLYAMINES BIOSYNTHESIS

It has been suggested that polyamines are reservoirs of carbon and nitrogen, at least in plant tissues (Kakkar *et al.*, 1998). PAs are organic polycations with variable structure of aliphatic hydrocarbon chains with two or more primary amine groups (Figure 1), often with 2, 3 and 4 amine groups. Putrescine (1,4-diaminobutane), is usually the precursor of higher molecular weight polyamines or nitrogen atoms in their structure, such as spermidine (1,8-diamine-4-azaoctano) and spermine (1,12-diamine-4,9-Triethylenetertramine). However, other minority PAs expressed naturally as cadaverine (1,5-diaminopentane), volatile aliphatic compound involved in bacterial decomposition have been found (Panagiotis and Martin-Tanguy, 2001).

Other more complex polyamines are known such as termine and thermospermine (TSPM), whose biosynthesis is catalyzed by the encoded transferase aminopropyl enzyme by the ACAULIS5 gene (Vera-Sirera *et al.*, 2010), this gene is widely distributed in the plant kingdom (Takano *et al.*, 2012).

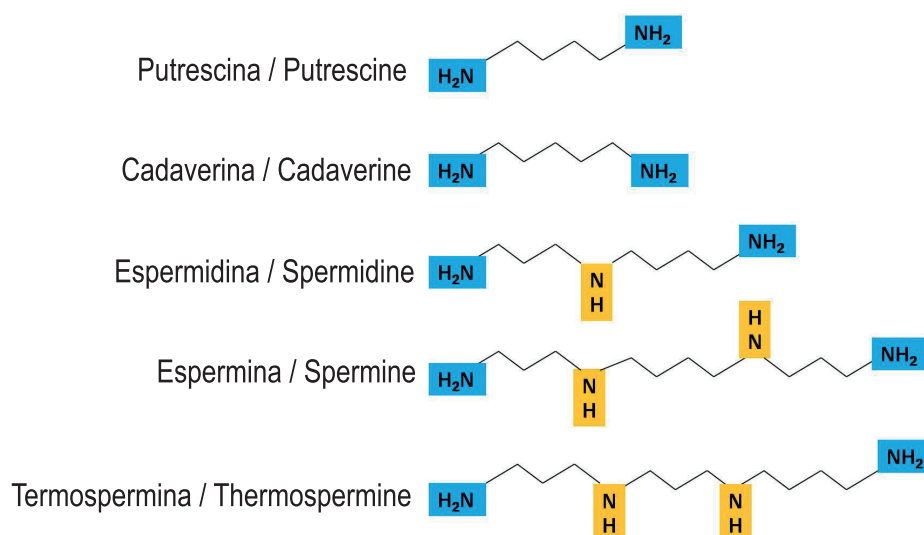


FIGURA 1. Estructura química de las poliaminas en plantas (Kusano *et al.*, 2008).

FIGURE 1. Chemical structure of the polyamines in plants (Kusano *et al.*, 2008).

lizada por la enzima aminopropil transferasa codificada por el gen ACAULIS5 (Vera-Sirera *et al.*, 2010), este gen está ampliamente distribuido en el reino vegetal (Takano *et al.*, 2012).

La mayoría de las células vivas, incluyendo células de las plantas, pueden llevar a cabo la síntesis de *in novo* de PAs, después de ésta pueden almacenarse en compartimentos celulares (Figura 2) (vacuola, mitocondria, cloroplastos y pared celular) (Bagni y Pistocchi, 1991; Kaur-Sawhney *et al.*, 2003) en forma soluble e insoluble en agua (Pandey *et al.*, 2000).

La biosíntesis de PAs en plantas se inicia con los precursores arginina u ornitina (Bagni y Tassoni, 2001). La ornitina y la arginina son metabólicamente reversibles, de modo que, la L-ornitina puede convertirse en L-arginina por acción de la enzima arginasa (Walden *et al.*, 1997; Wallace *et al.*, 2003).

El primer paso para la biosíntesis de PAs es la descarboxilación de ornitina o arginina (Figura 3), catalizado por la ornitina o arginina descarboxilasa (ODC o ADC). La vía ADC para la síntesis de putrescina consiste en tres pasos enzimáticos catalizados por acción secuencial de ADC, agmatinoimino hidrolasa (AIH) y N-carbamoylputrescina (CPA) (Alcázar *et al.*, 2006).

De la misma forma, la biosíntesis de espermidina (Spd) viene de putrescina (Put), sin embargo, también proviene de la degradación directa de metionina por acción de la adenosil metionina (SAM), además forma un intermediario involucrado en la síntesis de etileno (Nolke *et al.*, 2008; Wallace *et al.*, 2003). A partir de dicho intermediario se sintetiza espermidina por acción de la espermidina sintasa (SPDs), o se puede sintetizar espermina (Spm) directamente por acción de la espermina sintasa (SPMs) sin tener que sintetizarse previamente Spd y otros isómeros como la TSPM (Mendo-

Most living cells, including plant cells, can perform the synthesis of *in novo* of PAs, thereafter they can store themselves in cell compartments (Figure 2) (vacuole, mitochondria, chloroplasts and cell wall) (Bagni and Pistocchi 1991; Kaur-Sawhney *et al.*, 2003) in soluble and insoluble form in water (Pandey *et al.*, 2000).

PAs biosynthesis in plants begins with the precursor arginine or ornithine (Bagni and Tassoni, 2001). Ornithine and arginine are metabolically reversible, so that, L-ornithine may be converted to L-arginine by the action of the enzyme arginase (Walden *et al.*, 1997; Wallace *et al.*, 2003).

The first step in the biosynthesis of PAs is the decarboxylation of ornithine or arginine (Figure 3), catalyzed by ornithine or arginine decarboxylase (ODC or ADC). ADC pathway for the synthesis of putrescine consists of three enzymatic steps catalyzed by sequential action of ADC, agmatinoimino hydrolase (AIH) and N-carbamoylputrescine (CPA) (Alcázar *et al.*, 2006).

Likewise, the biosynthesis of spermidine (Spd) comes from putrescine (Put), but also from direct degradation of methionine by action of adenosyl methionine (SAM), also it forms an intermediate involved in the synthesis of ethylene (Nolke *et al.* 2008; Wallace *et al.*, 2003). From this intermediate spermidine is synthesized by the action of spermidine synthase (SPDs), or spermine (Spm) can be synthesized directly by the action of spermine synthase (SPMs) without having to synthesize Spd and other isomers previously such as the TSPM (Mendoza-Forero and Rocha-Salavarieta, 2002; Alcázar *et al.*, 2006; Walden *et al.*, 1997), being aminopropyl transferases such as SPDs, SPMs and termospermina synthase (TSPMs) key enzymes to synthesize isomers (Belda-Palazón *et al.*, 2012; Minguet *et al.*, 2008; Rodríguez-

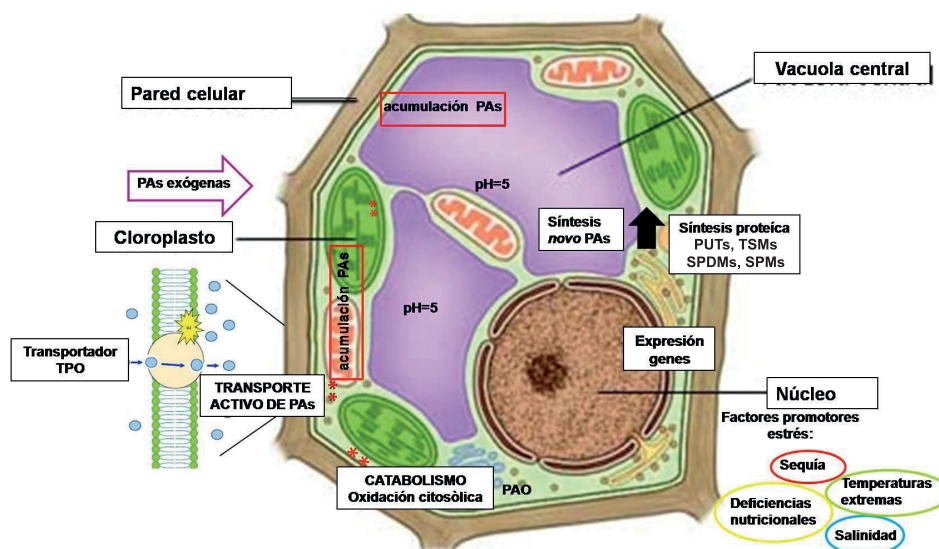


FIGURA 2. Metabolismo de poliaminas en la célula vegetal. PAs-Poliaminas; PUTs-Putrescina sintasa; TSPMs-termospermina sintasa; SPDSs-Espermidina sintasa; SPMs-Espermina sintasa.

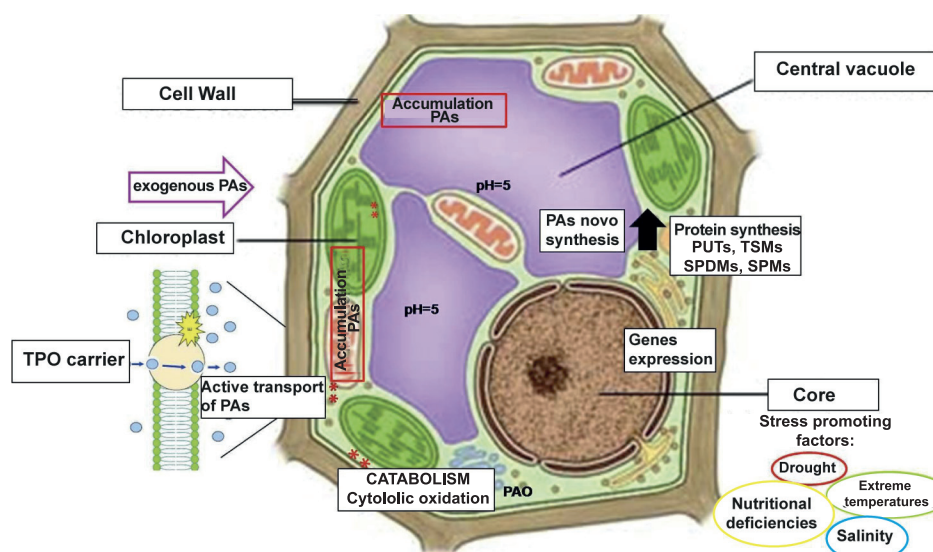


FIGURE 2. Polyamine metabolism in the plant cell. PAs-polyamines; PUTs- putrescine synthase; TSPMs-termospermine synthase; SPDSs-Spermidine synthase; SPMs-Spermine synthase.

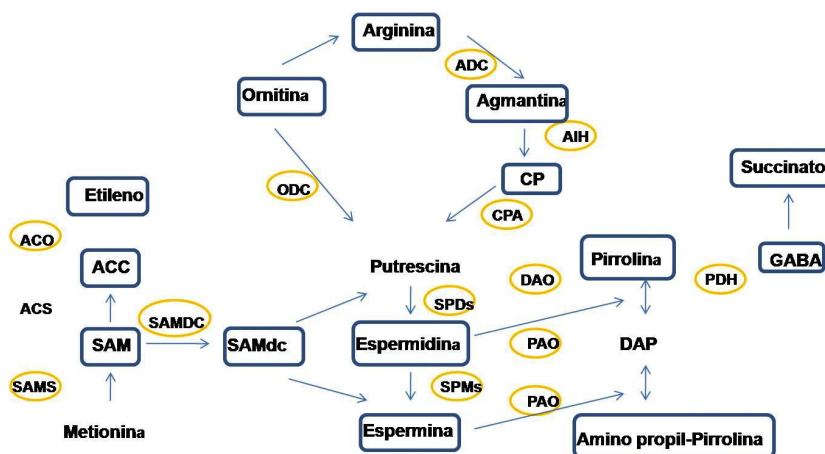


FIGURA 3. Ruta de biosíntesis de poliaminas mayoritarias en plantas. ADC, Arginina descarboxilasa; ODC, Omitina descarboxilasa; AIH, Agmantina iminohidrolasa; CPA, N carbamoil putrescina amidohidrolasa; SAM, S-adenosil metionina; ACC, 1-aminociclopropano 1-ácido carboxílico; SAMDC, S-adenosil metionina descarboxilasa; SAMdc, S-adenosil metionina descarboxilasa; SPDS, Espermidina sintasa; SPMS, Espermina sintasa (Pang *et al.*, 2007).

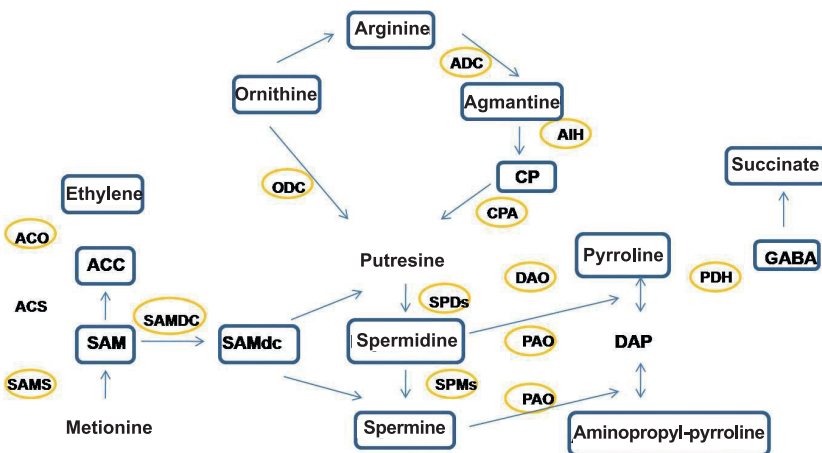


FIGURE 3. Route of biosynthesis of polyamine in plants. ADC, arginine descarboxylase; ODC, ornithine descarboxylase; AIH, Agmantina iminohidrolase; CPA, N carbamoyl putrescine amidohidrolase; SAM, S-adenosylmethionine; ACC, 1-aminocyclopropane 1-carboxylic acid; SAMDC, S-adenosyl methionine descarboxilase; SAMdc, S-adenosyl methionine descarboxilase; SPDS, Spermidine synthase; SPMS, Spermine synthase (Pang *et al.*, 2007).

za-Forero y Rocha-Salavarría, 2002; Alcázar *et al.*, 2006; Walden *et al.*, 1997), siendo las aminopropil transferasas como la SPDs, SPMs y termospermina sintasa (TSPMs) enzimas claves para sintetizar isómeros (Belda-Palazón *et al.*, 2012; Minguet *et al.*, 2008; Rodríguez-Kessler *et al.*, 2010). La activación de las rutas señaladas para las PAs está regulada por el tipo de tejido y el estado de desarrollo vegetal, así como las necesidades metabólicas de la célula (Hao *et al.*, 2005; Takahashi y Kakehi, 2010).

REGULACIÓN DE LOS NIVELES DE POLIAMINAS

La concentración de PAs puede variar de micromolar a más de milimolar, dependiendo en gran medida de las condiciones ambientales (Galston y Sawhney, 1990), pero se ha especificado que los niveles de PAs en las plantas son significativamente más altos que los niveles de hormonas, en éstas, la concentración necesaria para efectos biológicos son milimolares (Pandey *et al.*, 2000).

Kessler *et al.*, 2010). Activación de designated routes for PAs is regulated by the type of tissue and stage of plant growth and metabolic needs of the cell (Hao *et al.*, 2005; Takahashi and Kakehi, 2010).

REGULATION OF POLYAMINES LEVELS

PAs concentration can range from micromolar to millimolar, depending largely on the ambient conditions (Galston and Sawhney, 1990) but it has been specified that PAs levels in plants are significantly higher than the levels of hormones, in these, the concentration required for biological effects are millimolar (Pandey *et al.*, 2000).

Plant cells appear to have evolved mechanisms to regulate the intracellular levels of polyamines (Childs *et al.*, 2003). A high level of spermidine/spermine N-acetyltransferase (SSAT) is induced in response to reduced PAs establishing a cycle where ATP is used to generate SAM for polyamine

Las células vegetales parecen haber desarrollado mecanismos para regular los niveles intracelulares de poliaminas (Childs *et al.*, 2003). Un alto nivel de espermidina/espermina N-acetil transferasa (SSAT) es inducida en respuesta a la disminución de PAs, estableciendo un ciclo en el que ATP se utiliza para generar SAM para la biosíntesis de poliaminas y el acetyl-CoA es utilizado (Pegg, 2006). Sin embargo, la sobreexpresión de 6-20-veces de SSAT se ve acompañada por un incremento de la Spd acetilada intracelular y extracelular, cuyo contenido se ajusta para mantener la homeostasis de la concentración de PAs (Kramer *et al.*, 2008).

TRANSPORTE DE LAS POLIAMINAS EN LAS PLANTAS

Ha sido propuesto un sistema de transporte de PAs en las células vegetales, sin embargo no se ha definido a nivel molecular (Kusano *et al.*, 2008).

Se estima que las PAs pueden ser transportadas largas distancias, se ha demostrado la presencia de grandes cantidades de PAs en exudados de savia del xilema y floema, siendo la membrana vacuolar la de mayor capacidad para el transporte de éstas (Vladimir y Shevyakova, 2007).

Algunos resultados en la captación de Put y Spd en células de zanahoria sugieren que la entrada de PAs a la célula es conducida por un gradiente electroquímico transmembrana. Otras investigaciones con raíces de maíz, cuya aplicación de Put se realizó de forma exógena, indicaron que Put se transporta a través de la membrana plasmática mediante un proceso regulado por un transportador de naturaleza proteica, similar al propuesto para sistemas animales (Kusano *et al.*, 2008).

Este transportador de PAs TPO1 (Figura 2), se ha localizado principalmente en membrana plasmática y en membrana vacuolar. La sobreexpresión de TPO1 reduce la toxicidad por PAs y promueve su acumulación en las vacuolas. Entre los cuatro transportadores de PAs, aquellos que son codificados por TPO2 y TPO3 son específicos para Spm, mientras que para Put, Spd y Spm son codificados por TPO1 y TPO4 (Uemura *et al.*, 2005).

El TPO1 es dependiente del pH (Uemura *et al.*, 2005); en algunas investigaciones con líquen (*Evernia prunastri*), se demostró que la captación de PAs depende de esta variable (Kakkar *et al.*, 1998). La captación de espermidina y espermina se llevan a cabo en un pH alcalino (pH = 8.0), mientras que la inhibición únicamente de espermidina, se observó a pH ácido (pH = 5.0), próximo al pH interno de las vacuolas, esto sugiere que el transportador TPO1 cataliza la excreción de poliaminas a pH ácido (Uemura *et al.*, 2005). En pétalos de violeta africana (*Saint pauliaionantha*), la captación de putrescina se produjo en diferentes condiciones de concentración y pH; en un bajo gradiente de concentración (0.5 - 1.1 micromoles, pH = 5.0 - 5.5), así como, a un gradiente de concentración alto (0.1 - 100 milimolar, pH = 8.0) (Kakkar

biosynthesis and the acetyl-CoA (Pegg 2006). However, 6-20-fold overexpression of SSAT is accompanied by an increase in intracellular and extracellular acetylated Spd, whose content is adjusted to maintain homeostasis of the concentration of PAs (Kramer *et al.*, 2008).

POLYAMINES TRANSPORT IN PLANTS

A transport system of PAs in plant cells has been proposed, but has not been defined at the molecular level (Kusano *et al.*, 2008).

It is estimated that PAs can be transported long distances, the presence of large amounts of PAs has been observed in exudates of xylem and phloem sap, the vacuolar membrane had the highest capacity to transport them (Vladimir and Shevyakova, 2007).

Some results in capturing Put and Spd in carrot cells suggest that PAs input to the cell is conducted by a transmembrane electrochemical gradient. Other research with maize roots, whose application of Put was performed exogenously, indicated that Put is transported through the plasma membrane by a process regulated by a protein carrier, similar to that proposed for animal systems (Kusano *et al.*, 2008).

This carrier TPO1 of PAs (Figure 2), is mainly located in vacuolar membrane and plasma membrane. The overexpression of TPO1 reduces Pas toxicity and promotes their accumulation in vacuoles. Among the four PAs carriers, those which are encoded by TPO2 and TPO3 are specific for Spm, while for Put, Spd and Spm are encoded by TPO1 and TPO4 (Uemura *et al.*, 2005).

TPO1 is dependent of pH (Uemura *et al.*, 2005); in some research with lichen (*Evernia prunastri*), it was shown that the uptake of Pas depends on this variable (Kakkar *et al.*, 1998). Uptake of spermidine and spermine are performed at alkaline pH (pH = 8.0), while inhibition of only spermidine was observed at acidic pH (pH = 5.0), next to the internal pH of the vacuoles, this suggests that TPO1 carrier catalyzes polyamine excretion at acidic pH (Uemura *et al.*, 2005). In African violet petals (*Saint pauliaionantha*), putrescine uptake occurred under different conditions of concentration and pH; in a lower concentration gradient (0.5 - 1.1 micromoles, pH = 5.0 - 5.5), and, to a high concentration gradient (from 0.1 to 100 millimolar, pH = 8.0) (Kakkar *et al.*, 1998); therefore Pas show the ability as buffers or regulators (Pandey *et al.*, 2000).

CATABOLISM OF POLYAMINES

PAs are catabolized by oxidation reactions accompanied by formation of H₂O₂. Putrescine can be oxidized by the action of diamine oxidase (DAO), forming 4-aminobutanal, also producing NH₃ and H₂O₂. 4-aminobutanal spontaneously cyclize to Δ¹-pyrroline which is converted into

et al., 1998); por lo tanto, las PAs demuestran capacidad como amortiguadores o reguladores (Pandey *et al.*, 2000).

CATABOLISMO DE LAS POLIAMINAS

Las PAs son catabolizadas mediante reacciones de oxidación, acompañadas de formación de H_2O_2 . La putrescina puede ser oxidada por la acción de la diamina oxidasa (DAO), formándose 4-aminobutanal, además produciéndose NH_3 y H_2O_2 . El 4-aminobutanal cicla espontáneamente a Δ^1 -pirrolina que es transformada en ácido γ -aminobutírico (GABA) por acción de la pirrolina deshidrogenasa (PDH). El GABA es desaminado y posteriormente oxidado para dar lugar al ácido succínico, que se incorpora al Ciclo de Krebs. Las Spd y Spm pueden ser oxidadas por acción de la poliamina oxidasa (PAO) (Figura 3), formándose 1,3-diaminopropano (DAP) y 4-aminobutanal en el caso de la oxidación de la Spd; DAP y N-(3-aminopropil)-pirrolina de la espermina, originándose en ambos casos H_2O_2 (Alcázar *et al.*, 2006; Walters, 2003).

Existe una forma alternativa de catabolizar la espermina, ésta se transforma en espermidina por acción de una espermina oxidasa (SMO) (Wallace *et al.*, 2003), lo que indica que en algunas plantas las rutas catabólicas de las poliaminas son terminales (Tavladoraki *et al.*, 2006).

FUNCIÓN DE LAS POLIAMINAS

Muchos de los osmolitos acumulados por las plantas son compuestos nitrogenados (prolina, betainas, poliaminas, entre otros) (Arshi *et al.*, 2005).

Las PAs están implicadas en un amplio rango de procesos biológicos, tales como: crecimiento, desarrollo, respuesta de estrés biótico y abiótico; participan en la señalización en eventos de interacción planta-patógeno (Martin-Tanguy, 2001), cuentan con la capacidad de secuestrar radicales libres, modular la apertura estomática y tener un potencial rol como osmolito compatible (Alet *et al.*, 2008). En la relación entre PAs libres y crecimiento activo, la presencia de altas concentraciones de PAs libres, podría estar asociado con una tasa de crecimiento activo. Se ha demostrado que los tejidos embrionarios *in vitro* son más sensibles. Esto podría estar relacionado con los elevados contenidos de Put que presentan estos tejidos, dado que esta poliamina ha sido relacionada con distintas respuestas morfogénicas en otras especies tales como *Arabidopsis thaliana* (Tiburcio *et al.*, 1990; Minocha *et al.*, 1999; Uribe *et al.*, 2011).

La TSPM ha sido considerada como un nuevo tipo de regulador del crecimiento en las plantas, participa en el control de producción de biomasa (Takano *et al.*, 2012). La supresión del gen ACL5 involucrado en la síntesis de TSPM ha indicado mutaciones en *Arabidopsis thaliana*, como enanismo severo y diferenciación excesiva de xilema (Yoshimoto *et al.*, 2012). Además, se ha demostrado que en especies

γ -aminobutyric acid (GABA) by the action of pyrroline dehydrogenase (PDH). GABA is deaminated and subsequently oxidized to give rise to succinic acid that is incorporated into the Krebs cycle. Spd and Spm can be oxidized by the action of polyamine oxidase (PAO) (Figure 3), forming 1,3-diaminopropane (DAP) and 4-aminobutanal in the case of Spd oxidation; DAP and N-(3-aminopropyl)-pyrrolina of spermine, originating in both cases H_2O_2 (Alcázar *et al.*, 2006; Walters, 2003).

There is an alternative way to catabolize spermine, it becomes spermidine by action of spermine oxidase (SMO) (Wallace *et al.*, 2003), indicating that in some plants the catabolic pathways of polyamines are terminal (Tavladoraki *et al.*, 2006).

POLYAMINES ROLE

Many osmolytes accumulated by plants are nitrogen compounds (proline, betaines, polyamines, among others) (Arshi *et al.*, 2005).

The PAs are involved in a wide range of biological processes such as: growth, development, response to biotic and abiotic stress; involved in signaling events in plant-pathogen interaction (Martin-Tanguy, 2001), have the ability to sequester free radicals modulate stomatal opening and have a potential role to be compatible osmolyte (Alet *et al.*, 2008). In the relationship between free PAs and active growth, the presence of high concentrations of free PAs, may be associated with an asset growth rate. It has been shown that *in vitro* embryonic tissues are more sensitive. This could be related to the high content of Put having these tissues, since the polyamine has been linked to various morphogenetic responses in other species such as *Arabidopsis thaliana* (Tiburcio *et al.*, 1990; Minocha *et al.*, 1999; Uribe *et al.*, 2011).

The TSPM has been considered as a new type of growth regulator in plants, involved in the control of biomass production (Takano *et al.*, 2012). Suppressing the gene ACL5 involved in the synthesis of TSPM has shown mutations in *Arabidopsis thaliana*, like severe stunting and excessive differentiation of xylem (Yoshimoto *et al.*, 2012). Furthermore, it has been shown that in woody species like poplar, shoot development in the early stages is stopped, changes occur in the vascular pattern of the stem, shows a wider stem composed of primary vascular tissues with fewer metaxylem cells without secondary growth (Milhinhos *et al.*, 2011). However, exogenous application of PAs, as norespermine, can functionally replace TSPM (Kakehi *et al.*, 2010).

It has been suggested that the metabolism of PAs is involved in stress responses of the plant (Ruiz *et al.*, 2005). Evidences showed that PAs are involved in many physiological processes such as cell growth, development and confer tolerance in response to stress conditions to various environmental factors (temperature) and even mineral deficiencies, cooling,

leñosas como el álamo, se detiene el desarrollo de brotes en las primeras etapas, ocurren alteraciones en el patrón vascular del tallo, muestra un tallo más amplio compuesto de tejidos vasculares primarios con menor número de células de metaxilema y sin crecimiento secundario (Milhinhos *et al.*, 2011). Sin embargo, la aplicación exógena de PAs, como norespermina, puede sustituir funcionalmente al TSPM (Takehi *et al.*, 2010).

Se ha indicado que el metabolismo de PAs está involucrado en las respuestas al estrés de la planta (Ruiz *et al.*, 2005). Evidencias mostraron que las PAs están implicadas en muchos procesos fisiológicos tales como el crecimiento celular, desarrollo y confieren tolerancia en respuesta ante condiciones de estrés a diversos factores ambientales (temperatura) e inclusive deficiencias minerales, refrigeración, heridas, metales pesados, UV, ozono, indicando relación de tolerancia a estrés en la planta asociado con la producción de PAs conjugadas y libres, así como la estimulación de la oxidación de PAs (Alcázar *et al.*, 2010; Gill y Tuteja, 2010; Groppa y Benavides, 2008; Hussain *et al.*, 2011; Marco *et al.*, 2011). Estudios en *Arabidopsis* con mutaciones en el gen RMV1 expresaron que, esta especie, es altamente resistente a paraquat (1,1'-dimetil-4,4'-bipiridinio) debido a la reducción en su actividad de captación, impulsada por un gradiente de protones inherente en el transporte de PAs. Plantas que sobre expresan dicho gen RMV1 son hipersensibles a PAs y paraquat, mostrando su elevada absorción (Fujita *et al.*, 2012).

Las PAs están involucradas en las interacciones directas con diferentes rutas metabólicas y su relación con ácido abscísico (ABA), señalización Ca²⁺, entre otras vías hormonales en defensa y desarrollo de la planta; además se integran con los procesos de señalización de especies reactivas de oxígeno (ROS), la generación de óxido nítrico, la modulación de las actividades de homeostasis de los canales iónicos de Ca²⁺. Por otra parte, la aplicación exógena de las PAs es también otra opción para aumentar el potencial de tolerancia al estrés en las plantas. En plantas transgénicas y con mutaciones se ha señalado su participación en diferentes tipos de estrés biótico y abiótico (Alcázar *et al.*, 2010; Gill y Tuteja, 2010; Groppa y Benavides, 2008; Hussain *et al.*, 2011; Marco *et al.*, 2011).

POLIAMINAS Y ADN

Las PAs tienen una relación muy estrecha con numerosos procesos celulares, como la división celular (Galston, 1989; Childs *et al.*, 2003), y una parte sustancial está covalentemente unida a los ácidos nucleicos y a las estructuras que las contienen, tales como los ribosomas, además son capaces de estimular la síntesis de algunas proteínas (Takahashi y Takehi, 2010).

Se ha demostrado que la Spd estimula la síntesis de ARN actuando sobre su fase de elongación. Sin embargo, no ha mostrado efectos en la fase de iniciación, ya que el ADN es capaz

injury, heavy metals, UV, ozone, indicating ratio of tolerance to stress in the plant associated with the production of conjugated and free PAs, as well as stimulation of the oxidation of PAs (Alcázar *et al.*, 2010; Gill and Tuteja, 2010; Groppa and Benavides, 2008; Hussain *et al.*, 2011; Marco *et al.*, 2011). Studies in *Arabidopsis* with mutations in the gene RMV1 expressed that this species is highly resistant to paraquat (1,1'-dimetil-4,4'-bipyridinium) due to the reduction in uptake activity, promoted by a gradient of inherent protons in transporting PAs. Plants overexpressing this gene RMV1 are hypersensitive to PAs and paraquat, showing its high absorption (Fujita *et al.*, 2012).

PAs are involved in direct interactions with different metabolic pathways and their relationship to abscisic acid (ABA) signaling Ca²⁺, and other hormonal pathways in defense and development of the plant; also integrate with the signaling processes of reactive oxygen species (ROS), nitric oxide generation, modulation of activities of the ion channels homeostasis Ca²⁺. Moreover, exogenous application of PAs is also another option to increase the potential of tolerance to stress in plants. Transgenic plants and plants with mutations have shown their participation in different types of biotic and abiotic stress (Alcázar *et al.*, 2010; Gill and Tuteja, 2010; Groppa and Benavides, 2008; Hussain *et al.*, 2011; Marco *et al.*, 2011).

POLIAMINES AND DNA

PAs have a close relationship with numerous cellular processes including cell division (Galston, 1989; Childs *et al.*, 2003), and a substantial portion is covalently bound to nucleic acids and structures containing them, such as ribosomes, and are able to stimulate the synthesis of some proteins (Takahashi and Takehi, 2010).

It has been shown that Spd stimulates RNA synthesis by acting on the elongation phase. However, it has shown no effects in the initiation phase, as the DNA is capable of restarting or reversing RNA polymerase activity when it is in inhibition (Jain and Tyagi, 1987).

Spd and Spm are involved in many cellular processes, including chromatin condensation, maintaining the structure of DNA, RNA processing, transport and activation of protein also affect the action of casein protein kinase (which phosphorylates numerous residues of serine and threonine). And, of different roles in gene expression, and packaging of nucleic acids and DNA replication (Galston and Flores, 1991; Childs *et al.*, 2003).

At level of tissue, non-cellular, PAs levels influence the relative increase of morphogenic capacity and acquisition of morphological characters during the reinvigoration process. It is suggested that the maturation process can be related to specific changes in the evolution of metabolism of PAs, effects that free PAs have on the ability of tissue

de reanudar o revertir la actividad de la ARN polimerasa cuando se encuentra en inhibición (Jain y Tyagi, 1987).

Spd y Spm están involucradas en muchos procesos celulares, incluye la condensación de cromatina, mantenimiento de la estructura del ADN, procesamiento de ARN, transporte y activación de proteína, también influyen en la acción de la proteína caseína quinasa (la cual fosforiliza numerosos residuos de serina y treonina). Además, de diversos roles en la expresión de genes, empaquetamiento de ácidos nucleicos y replicación de ADN (Galston y Flores, 1991; Childs *et al.*, 2003).

A nivel de tejido, no celular, los niveles de PAs influyen en el aumento relativo de capacidades morfológicas y adquisición de caracteres morfológicos durante el proceso de revigorización. Se sugiere que el proceso de maduración puede estar relacionado con cambios específicos en la evolución del metabolismo de PAs, efectos que las PAs libres tienen sobre la capacidad de crecimiento de un tejido (Rey y Díaz-Sala, 1994), también podrían estar determinando la ontogenia propia, dado que estados embrionarios presentan un rango de respuestas morfológicas superiores a las observadas en estadios juveniles y adultos con gran vigor (Uribe *et al.*, 2011).

POLIMINAS BAJO CONDICIONES DE ESTRÉS ABIÓTICO

La acumulación de PAs superiores está relacionada con el estrés salino prolongado (Maiale *et al.*, 2004; Ruíz *et al.*, 2005), debido a que su concentración se eleva durante condiciones de estrés por sales, debe ser una auto-protección como resultado de un desequilibrio de Na^+ y K^+ (Fugeng *et al.*, 2007).

Es importante destacar que las PAs pueden modular actividades del canal de iones en las membranas a través de la unión directa a proteínas, unidas a éstas la membrana con actividad quinasa y/o fosfatasa para regular las actividades de estos canales (Fugeng *et al.*, 2007). Con frecuencia se han reportado alteraciones fenotípicas relacionadas en los niveles de PAs, entre ellas: clorosis, necrosis y la inhibición del crecimiento en plantas (Alet *et al.*, 2008).

Las altas concentraciones de Spd, Spm y Put se asocian a la salinidad. En plantas glicofitas, como *Lotus*, se evaluó el contenido de PAs en estrés salino a largo plazo y su asociación con un soluto compatible (la prolina). Los resultados mostraron un mayor contenido de PAs; sin embargo, hay disminución de Spd libre y un aumento de Spm libre; no obstante, los niveles de PAs no siempre son proporcionales a la acumulación de prolina (Ruíz *et al.*, 2005).

La falta de agua, es uno de los más importantes factores ambientales que regulan el crecimiento de las plantas, desarrollo, y el límite de producción vegetal. Han indicado que variando los niveles de agua, promoviendo estrés en plántulas de soya, se demostró que la aplicación exógena de Put, Spd, Spm reduce efectos negativos causados por es-

growth (Rey and Díaz-Sala, 1994), they could also be determining the own ontogeny, since embryonic stages have a range of morphogenic responses higher than those observed in juvenile and adult stages with great vigor (Uribe *et al.*, 2011).

POLYAMINES UNDER CONDITIONS OF ABIOTIC STRESS

Higher PAs accumulation is related to prolonged salt stress (Maiale *et al.*, 2004; Ruíz *et al.*, 2005), since its concentration rises during salt stress conditions, it must be a self-protection as a result of an imbalance of Na^+ and K^+ (Fugeng *et al.*, 2007).

It is important to note that PAs can modulate activities of ions channel in membranes through direct binding to proteins, bound to these the membrane with kinase activity and/or phosphatase to regulate the activities of these channels (Fugeng *et al.*, 2007). Phenotypic alterations related to levels of PAs have often been reported including: chlorosis, necrosis and inhibition of plant growth (Alet *et al.*, 2008).

High concentrations of Spd, Spm and Put are associated with salinity. In glycophytes plants such as *Lotus*, the content of PAs in long-term salt stress and its association with a compatible solute (proline) was evaluated. The results showed a higher content of PAs; however, there is decrease in free Spd and increase in free Spm; however, the levels of PAs are not always proportional to the accumulation of proline (Ruíz *et al.*, 2005).

Lack of water is one of the most important environmental factors regulating plant growth, development, and limit plant production. It has been indicated that varying water levels, promoting stress in seedlings of soybean it was shown that exogenous application of Put, Spd, Spm reduces negative effects caused by water stress, restoring the germination percentage, growth rate, root length and shoots affected by decreased osmotic potential (Amooaghaie, 2011). Another study indicated that, drying processes in *Arabidopsis*, show conversion of Put to Spm and Spm to Put which gives a kind of replacement that is very effective in PAs during acclimation to drought in some species. Besides that, the conversion of Put to Spm has also been shown in desiccation tolerance in blue gem (*Craterostigma plantagineum*) plants, which unlike *Arabidopsis*, accumulates high levels of Spm associated with drought tolerance (Alcázar *et al.*, 2011).

It has been found that cotton crop is significantly affected by stress provoked by water deficit. Which, is associated with changes in the concentrations of PAs, this seems to affect physiological functions such as photosynthesis and stomatal conductance. It is speculated that PAs play an important role in protecting cotton under adverse environmental conditions showing changes in their concentrations, especially Put and Spm in cultivars tolerant to drought (Loka *et al.*, 2011).

trés hídrico, restableciendo el porcentaje de germinación, tasa de crecimiento, longitud de raíz y brotes afectados por la disminución del potencial osmótico (Amooaghaie, 2011). Otro estudio indicó que, en procesos de sequía en *Arabidopsis*, hay conversión de Put a Spm y de Spm a Put lo que confiere una especie de recambio que resulta muy efectivo en las PAs durante la aclimatación a la sequía en algunas especies. Además de que, la conversión de Put a Spm también se ha puesto de manifiesto en tolerancia a la desecación en plantas gema azul (*Craterostigma plantagineum*), que al contrario de *Arabidopsis*, acumula altos niveles de Spm que se asocian con la tolerancia a la sequía (Alcázar *et al.*, 2011).

Se ha observado que el cultivo de algodón se ve afectado significativamente por estrés a causa del déficit de agua. Lo cual, se asocia a cambios en las concentraciones de PAs, esto parece afectar las funciones fisiológicas tales como la fotosíntesis y la conductancia estomática. Se especula que las PAs juegan un papel importante en la protección de algodón bajo condiciones ambientales adversas mostrando cambios en sus concentraciones, especialmente Put y Spm en cultivares tolerantes a la sequía (Loka *et al.*, 2011).

Otro factor abiótico de igual importancia es la temperatura, ya que puede afectar la actividad metabólica de la planta. Se ha encontrado que los niveles de PAs endógenas pueden incrementar en las células vegetales cuando están sometidas a bajas temperaturas. Observando la acumulación de Put en *Arabidopsis* bajo estrés por frío indicando que es esencial para la aclimatación y sobrevivencia a temperaturas bajo cero, porque las mutaciones de los genes ADC1 y ADC2 en *Arabidopsis* han mostrado defectos en la biosíntesis de Put y de esta manera reducen la tolerancia a la congelación en comparación con las plantas silvestres (Cuevas *et al.*, 2008). Las deficiencias de Mg^{2+} y Ca^{2+} en *Arabidopsis* también inducen el aumento de Put, pero estos aumentos son menores y tardan más en desarrollarse (Galston, 1989).

Estudios sobre dos especies de líquenes (*Evernia prunastri* y *Xanthoria parietina*) influenciadas por altas concentraciones de amonio y nitratos, demostraron que la presencia de PAs reducen la sensibilidad a estos compuestos mientras que los inhibidores de PAs redujeron la tolerancia a estos fertilizantes, lo que sugiere su papel en la modulación de sensibilidad-tolerancia al estrés influenciado por los compuestos nitrogenados (Kotzabasis *et al.*, 2009).

Se ha observado que los cambios en las concentraciones de PAs, como el aumento de la concentración de Put, es un mecanismo de protección en las frutas cuando están expuestas a la compresión, impacto y/o vibración durante la manipulación y envasado, lo cual, depende de la fruta y de su etapa de madurez (Carbonell-Barrachina *et al.*, 2000).

Another abiotic factor just as important is the temperature, because it can affect the metabolic activity of the plant. It has been found that levels of endogenous PAs may increase in plant cells when subjected to low temperatures. Seeing the accumulation of Put in *Arabidopsis* under cold stress, indicating that it is essential for acclimation and survival at freezing temperatures, because mutations of ADC1 and ADC2 genes in *Arabidopsis* have shown defects Put biosynthesis and thereby reducing freezing tolerance compared to wild plants (Cuevas *et al.*, 2008). Deficiencies of Mg^{2+} and Ca^{2+} in *Arabidopsis* also induce the increase in Put, but these increases are smaller and take longer to develop (Galston, 1989).

Studies on two species of lichens (*Evernia prunastri* and *Xanthoria parietina*) influenced by high concentrations of ammonium and nitrate, showed that the presence of PAs reduce sensitivity to these compounds while inhibitors of PAs reduced tolerance to these fertilizers, suggesting their role in the modulation of tolerance-sensitivity to stress influenced by the nitrogen compounds (Kotzabasis *et al.*, 2009).

It has been observed that changes in PAs concentrations, and the increase of the concentration of Put, is a protection mechanism in fruits when exposed to compression, impact and/or vibration during handling and packaging, which, depends on the fruit and its stage of maturity (Carbonell-Barrachina *et al.*, 2000).

CONCLUSIONS

Polyamines (PAs) are aliphatic hydrocarbon chains from two to four amino groups, synthesized from putrescine by the action of aminotransferases giving rise to spermine, spermidine and so. PAs are accumulated in vacuoles, mitochondria, plastids and cell wall; PAs are conducted through the membranes by means of a carrier molecule TPO pH-dependent. Catabolism is carried out in the cytosol by polyamine oxidase enzyme with production of ammonia and hydrogen peroxide, having in common to the S-adenosyl-methionine as precursors intermediaries of ethylene and Krebs cycle. PAs are involved in biological processes such as antioxidant capacity, regulation of stomatal opening and as osmoregulator. Finally, these natural compounds can significantly enhance the capacity of tolerance-resistance of plants to adverse conditions that may affect its stability-homeostasis, so it is suggested to continue research to suggest ways of survival for highly sensitive crops.

End of English Version

CONCLUSIONES

Las poliaminas (PAs) son cadenas hidrocarbonadas alifáticas de dos a cuatro grupo amino, sintetizadas a partir de putrescina, por acción de amino transferasas que dan origen a espermina, espermidina y demás PAs se acumulan en vacuola, mitocondria, plastos y pared celular, son conducidas a través de las membranas mediante la ayuda de una molécula transportadora TPO dependiente del pH. El catabolismo se lleva a cabo en el citosol por la enzima poliamina oxidasa con producción de amoniaco y peróxido de hidrógeno, teniendo en común a la S adenosilmetionina como intermediarios precursores del etileno y ciclo de Krebs. Las PAs están implicadas en procesos biológicos tales como capacidad antioxidante, regulación de la apertura estomática y como osmoregulador. Finalmente, estos compuestos naturales pueden favorecer significativamente la capacidad de tolerancia-resistencia de las plantas ante condiciones adversas que pueden alterar su estabilidad-homeóstasis, por lo que se sugiere continuar con investigaciones que permitan sugerir alternativas de sobrevivencia para cultivos altamente sensibles.

LITERATURA CITADA

- ALCÁZAR, R.; ALTABELLA, T.; MARCO, F.; BORTOLOTTI, C.; REYMOND, M.; KRONCZ, C.; CARRASCO, P.; TIBURCIO, A. 2010. Polyamines: molecules with regulatory functions in plant abiotic stress tolerance. *Planta* (6): 1237-49. doi: 10.1007/s00425-010-1130-0
- ALCÁZAR, R.; BITRIÁN, M.; BARTELS, D.; KONCZ, C.; ALTABELLA, T.; TIBURCIO, A. 2011. Polyamine metabolic canalization in response to drought stress in *Arabidopsis* and the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. *Plant Signaling and Behavior* 6(2): 243-250. doi: 10.4161/psb.6.2.14317
- ALCÁZAR, R.; MARCO, F.; CUEVAS, J.; PATRON, M.; FERRANDO, A.; CARRASCO, P.; TIBURCIO, A.; ALTABELLA, T. 2006. Involvement of polyamines in plant response to abiotic stress. *Biotechnology Letters* 28(23): 1867-76. doi: 10.1007/s10529-006-9179-3
- ALET, A.; CHÁVEZ, A.; FRACAROLI, V.; SÁNCHEZ, D.; RUÍZ, O.; MAIALE, S. G. 2008. Transformación vegetal con genes de la biosíntesis de poliaminas regulados por estrés. Su potencial aplicación biotecnológica a variedades nacionales de arroz. *Revista Colombiana de Biotecnología* 10 (1): 143-144. <http://www.redalyc.org/pdf/776/77610113.pdf>
- AMOOAGHAIE, R. 2011. Role of Polyamines in The Tolerance of Soybean to Water Deficit Stress. *World Academy of Science, Engineering and Technology* 56: 498-502.
- ARSHI, A.; ABDIN, M.; IBQAL, M. 2005. Ameliorative effects of CaCl₂ on growth, ionic relations and proline content of *Senna* under salinity stress. *Journal of Plant Nutrition* 28: 101-125. doi: 10.1081/PLN-200042185
- BAGNI, N.; PISTOCCHI, R. 1991. Uptake and transport of polyamines and inhibitors of polyamine metabolism in plants, pp.105 - 120. In: RD Slocum and H.E. Flores (Eds). *Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants*. CRS Press, Inc. Boca Raton, Florida.
- BAGNI, N.; TASSONI, A. 2001. Biosynthesis, oxidation and conjugation of aliphatic polyamines in higher plants. *Amino acids* 20: 301-317. doi: 10.1007/s007260170046
- BAIS, H. P.; RAVISHANKAR, G. A. 2002. Role of polyamines in the ontogeny of plants and their biotechnological applications *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 69: 1-3. doi: 10.1023/A:1015064227278
- BELDA-PALAZÓN, B.; RUIZ, L.; MARTÍ, E.; TÁRRAGA, S.; TIBURCIO, A. F.; CULIÁÑEZ, F.; FARRÁS, R.; CARRASCO, P.; FERRANDO, A. 2012. Aminopropyl transferases involved in polyamine biosynthesis localize preferentially in the nucleus of plant cells. *Plos One*. 7(10). doi: 10.1371/journal.pone.0046907
- CARBONELL-BARRACHINA, A. A.; VALERO-GARRIDO, D.; MARTÍNEZ-ROMERO, D.; SERRANO-MULA, M.; BURLÓ-CARBONELL, F.; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, F.; RIQUELME-BALLESTEROS, F. 2000. Poliaminas: Biosíntesis, metabolismo y su papel en la maduración y manipulación post recolección de frutos / Polyamines. *Food Science and Technology International* 6: 85-95.
- CARBONELL, J.; LAFUENTE, M.; GONZÁLEZ-AGUILAR, G.; PEREZ-AMADOR, M.; ZACARÍAS, L. 2000. Polyamine content and chilling susceptibility are affected by seasonal changes in temperature and by conditioning temperature in cold-stored Fortune mandarin fruit. *Physiologia Plantarum* 108 (2): 140-146. doi: 10.1034/j.1399-3054.2000.108002140.x
- CHILDS, A. C.; METHA D. J.; GERNER E. W. 2003. Polyamine-dependent gene expression. *Cellular and Molecular Life Sciences* 60: 1394-1406. doi: 10.1007/s00018-003-2332-4
- CUEVAS, J.; LÓPEZ-COBOLLO, R.; ALCÁZAR, R.; ZARZA, X.; KRONCZ, C.; ALTABELLA, T.; SALINAS, J.; TIBURCIO, A. F.; FERRANDO, A. 2008. Putrescine is involved in *Arabidopsis* freezing tolerance and cold acclimation by regulating abscisic acid levels in response to low temperature. *Plant Physiology* 148(2): 1094-105. <http://www.plantphysiol.org/content/148/2/1094>
- EVANS, P. T.; MALMBERG, R. 1989. Do polyamines have role in plant development?. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* 87: 519-522. doi: 10.1146/annurev.pp.40.060189.001315
- FAUST, M.; WANG, S. 1992. Polyamines in horticultural important plants. *Horticultural Reviews* 14: 333-35. doi: 10.1002/9780470650523.ch7
- FUGENG, Z.; CHUN-PENG, S.; JIAQIAN, H.; HUI, Z. 2007. Polyamines Improve K⁺/Na⁺ Homeostasis in Barley Seedlings by Regulating Root Ion Channel Activities, 2007. *American Society of Plant Biologists. Plant Physiology* 145: 1061-1072. <http://www.plantphysiol.org/content/145/3/1061.full.pdf>
- FUJITA, M.; FUJITA, Y.; LUCHI, S.; YAMADA, K.; KOBAYASHI, Y.; URANO, K.; KOBAYASHI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; SHINOZAKI, K. 2012. Natural variation in a polyamine transporter determines paraquat tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Biology. Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109(16): 6343-6347. doi: 10.1073/pnas.1121406109
- GALSTON, A. W. 1983. Polyamines as modulators of plant development. *Bioscience* 33: 382-388. doi: 10.2307/1309107

- GALSTON, A. W. 1989. Polyamines and plant response to stress. Pp. 99-106. *In: The Physiology of Polyamines*, Vol. II. Eds. U. Bacharach and Y. M. Heimer, CRC Press Inc. Florida.
- GALSTON, A. W.; FLORES, H. E. 1991. Biochemistry and physiology of Polyamines in Plants. CRS Press, Inc. Boca Raton, Florida.
- GALSTON, A. W.; SAWHNEY, R. K. 1990. Polyamines in plant physiology. *Plant Physiology* 94 (2): 406-410. <http://www.plantphysiol.org/content/94/2/406>
- GILL, S.; TUTEJA, N. 2010. Polyamines and abiotic stress tolerance in plants. *Plant Plant Signaling and Behavior* 5 (1): 26-33. http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2835953/pdf/psb0501_0026.pdf
- GROPPIA, M.; BENAVIDES, M. 2008. Polyamines and abiotic stress: recent advances. *Amino Acids* 34 (1): 35-45. doi: 10.1007/s00726-007-0501-8
- GUYE, M. G.; VIGH, L.; WILSON, J. M. 1986. Polyamine titre in relation to chill-sensitivity in *Phaseolus sp.* *Journal of Experimental Botany* 37: 1036-1043. doi: 10.1093/jxb/37.7.1036
- HAO, Y. J.; ZHANG, Z. L.; KITASHIBA, H.; HONDA, C.; UBI, B.; KITA, M.; MORIGUCHI, T. 2005. Molecular cloning and functional characterization of two Apple S-adenosyl-methionine decarboxylase genes and their different expression in fruit development, cell growth and stress responses. *Gene* 350: 41-50. doi: 10.1016/j.gene.2005.01.004
- HUSSAIN, S.; ALI, M.; AHMAD, M.; SIDDIQUE, K. 2011. Polyamines: natural and engineered abiotic and biotic stress tolerance in plants. *Biotechnology Advances* 29(3): 300-11. doi: 10.1016/j.biotechadv.2011.01.003
- IGARASHI, K.; KASHIWAGI, K. 2000. Polyamines: Mysterious Modulators of Cellular Functions. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 271(3): 559-564. doi: 10.1006/bbrc.2000.2601
- JAIN, A.; TYAGI, A. K. 1987. Role of polyamines in the synthesis of RNA in mycobacteria. *Molecular and Cellular Biochemistry* 78(1): 3-8. doi: 10.1007/BF00224418
- KAKEHI, J.; KUWASHIRO, Y.; MOTOSE, H.; IGARASHI, K.; TAKAHASHI, T. 2010. Norspermine substitutes for thermospermine in the control of stem elongation in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Letters*. 584 (14): 3042-3046. doi: 10.1016/j.febslet.2010.05.035
- KAKKAR, R.; RAI, V.; NAGAR, P. 1998. Polyamine uptake and translocation in plants. *Biología Plantarum* 40 (4): 481-491. doi: 10.1023/A:1001763515490
- KAUR-SAWHNEY, R.; TIBURCIO, A. F.; ALTABELLA T.; GALSTON, A. W. 2003. Polyamines in plants: an overview. *Journal of Cell and Molecular Biology* 2: 1-12. <http://jcm.bhalic.edu.tr/pdf/2-1/polyamines.pdf>
- KOTZABASIS, K.; LOPPI, S.; MUNZI, S.; PIRINTSOS, S. 2009. Do polyamines alter the sensitivity of lichens to nitrogen stress? *Ecotoxicology and Environmental Safety* 72 (5): 1331-1336. doi: 10.1016/j.ecoenv.2009.03.001
- KRAMER, D. L.; DIEGELMAN, P.; JELL, J.; VUJCIC, S.; MERALI, S.; PORTER, C. W. 2008. Polyamine acetylation modulates polyamine metabolic flux, a prelude to broader metabolic consequences. *The Journal of Biological Chemistry* 283(7): 4241-4251. doi: 10.1074/jbc.M706806200
- KUSANO, T.; BERBERICH, T.; TATEDA, C.; TAKAHASHI, Y. 2008. Polyamines: essential factors for growth and survival. *Planta* 228: 367-381. doi: 10.1007/s00425-008-0772-7
- LOKA, D. A.; OOSTERHUIS, D. M.; PILON, C. 2011. Effect of Water-Deficit Stress on Polyamine Metabolism of Cotton Flower and Their Subtending Leaf. *Summaries of Arkansas Cotton Research*: 70-75. <http://arkansasagnews.uark.edu/602-13.pdf>
- MAIALE, S.; SÁNCHEZ, D. H.; HUIRADO, A.; VIDAL, O. A. 2004. Spermine accumulation under salt stress. *Journal of Plant Physiology* 161: 35-42.
- MARCO, F.; ALCÁZAR, R.; TIBURCIO, A. F.; CARRASCO, P. 2011. Interactions between polyamines and abiotic stress pathway responses unraveled by transcriptome analysis of polyamine overproducers. *OMICS-A Journal Of Integrative Biology* (11): 775-81. doi: 10.1089/omi.2011.0084
- MENDOZA-FORERO, C.; ROCHA-SALAVARRIETA, P. 2002. Poliaminas: reguladores del crecimiento con múltiples efectos en las plantas. *Palmas* 23 (4): 39-46.
- MILHINHOS, A.; MATOS, A.; VERA-SIRERA, F.; BLÁZQUEZ, M.; MIGUEL, C. 2011. In search for the role of thermospermine synthase gene in poplar vascular development. *BMC Proceedings*. 5(7): 72. doi: 10.1186/1753-6561-5-S7-P72
- MINGUET, E. G.; VERA-SIRERA, F.; MARINA, A.; CARBONELL, J.; BLÁZQUEZ, M. A. 2008. Evolutionary diversification in polyamine biosynthesis. *Molecular Biology and Evolution* (10): 2119-28. doi: 10.1093/molbev/msn161
- MINOCHA, S.; STEELE, K.; REEVES, C.; SMITH, D.; MINOCHA, R. 1999. Polyamine levels during the development of zygotic and somatic embryos of *Pinus radiata*. *Physiologia Plantarum* 105 (1): 155-164.
- NOLKE, G.; SCHNEIDER, B.; AGDOUR, S.; DROSSARD, J. 2008. Modulation of Polyamine Biosynthesis in Transformed Tobacco Plants by Targeting Ornithine decarboxylase to an Atypical subcellular Compartment. *The Open Biotechnology Journal* 2: 183-189. doi: 10.2174/1874070700802010183
- PANAGIOTIS, N.; MARTIN-TANGUY, J. 2001. Metabolism and function of polyamines in plants: recent development (new approaches). *Plant Growth Regulation* 34: 135-148. doi: 10.1023/A:1013343106574
- PANDEY, S.; RANADE, S.; NAGAR, P.; NIKHIL, K. 2000. Role of polyamines and ethylene as modulators of plant senescence. *Journal of Biosciences* 25(3): 291-299. doi: 10.1007/BF02703938
- PANG, X. M.; ZHANG, Z. Y.; WEN, X. P.; BAN, Y.; MORIGUCHI, T. 2007. Polyamines, All-Purpose Players in Response to Environmental Stresses in Plants. *Plant Stress*: 173-188. [http://www.globalsciencebooks.info/JournalsSup/images/0712/PS_1\(2\)173-188o.pdf](http://www.globalsciencebooks.info/JournalsSup/images/0712/PS_1(2)173-188o.pdf)
- PEGG, A. E. 2006. Spermidine/spermine-N (1)-acetyltransferase: a key metabolic regulator. *American Journal of Physiology Endocrinology and Metabolism* 294(6): 995-1010.
- REY, M.; DÍAZ-SALA, C. 1994. Comparison of endogenous polyamine content in hazel leaves and buds between the annual dormancy and flowering phases of growth. *Physiologia Plantarum* 91(1): 45-50. doi: 10.1111/j.1399-3054.1994.tb00657.x

- RODRÍGUEZ-KESSLER, M.; DELGADO-SÁNCHEZ, P.; RODRÍGUEZ-KESSLER, G.; MORIGUCHI, T.; JIMÉNEZ-BREMONT, J. F. 2010. Genomic organization of plant aminopropyl transferases. *Plant Physiology Biochemistry* 48(7): 574-90.
- RUÍZ, O.; CHIESA, M.; CUEVAS, J.; SÁNCHEZ, D. 2005. Free spermidine and spermine content in *Lotus glaber* under long-term salt stress. *Plant Science* 168 (2): 541-546. doi: 10.1016/j.plantsci.2004.09.025
- SEILER, N.; RAUL, F. 2005. Polyamines and apoptosis. *Journal of Cellular and Molecular Medicine* 9 (3): 623-42. doi: 10.1111/j.1582-4934.2005.tb00493.x
- TAKAHASHI, T.; KAKEHI, J. 2010. Polyamines: ubiquitous poly-cations with unique roles in growth and stress responses. *Annals of Botany* 105(1): 1-6. doi: 10.1093/aob/mcp259
- TAKANO, A.; KAKEHI, J.; TAKASHI, T. 2012. Thermospermine is not a minor polyamine in the plant kingdom. *Plant Cell Physiology* 53(4): 606-16. doi: 10.1093/pcp/pcs019
- TAVLADORAKI, P.; ROSSI, M.; SACCUTI, G.; PEREZ-AMADOR, M. A.; POLITICELLI, F.; ANGELINI, R.; FEDERICO, R. 2006. Heterologous expression and biochemical characterization of a polyamine oxidase from *Arabidopsis* involved in polyamine back conversion. *Plant Physiology* 141(4): 1519-32. <http://www.plantphysiol.org/content/141/4/1519.full.pdf>
- TIBURCIO, A.; KAUR-SHAWNEY, R.; GALSTON, A. 1990. Polyamine metabolism. 283-325 p. *In: The biochemistry of plants*. B. J. Mifflin and Peter, J. Lea, eds. 16. Academic Press, Inc. San Diego, California, U.S.A.
- UEMURA, T.; TACHIHARA, K.; TOMITORI, H.; KASHIWAGI, K.; IGARASHI, K. 2005. Characteristics of the Polyamine Transporter TPO1 and Regulation of Its Activity and Cellular Localization by Phosphorylation. *Journal Biological Chemistry* 280: 9646-9652. doi: 10.1074/jbc.M410274200
- URIBE, M.; MATILDE, E.; MATERÁN, M.; CAÑAL, M.; RODRÍGUEZ, R. 2011. Variación en la concentración de poliaminas endógenas en función de la edad en microtallos de *Pinus caribaea* Mor. *Interciencia* 36 (4): 306-311. <http://www.redalyc.org/pdf/339/33917994011.pdf>
- VERA-SIRERA, F.; MINGUET, E. G.; SINGH, S. K.; LJUNG, K.; TUOMINEN, H.; BLÁZQUEZ, M. A.; CARBONELL, J. 2010. Role of polyamines in plant vascular development. *Plant Physiology and Biochemistry* 48(7): 534-9. http://www.ibmcp.upv.es/BlazquezAlabadiLab/Publications_files/Vera-10.pdf
- VLADIMIR, V.; SHEVYAKOVA, N. 2007. Polyamines and Stress Tolerance of Plants. *Plant Stress* 1(1): 50-71. [http://www.globalsciencebooks.info/JournalsSup/images/0706/PS_1\(1\)50-71o.pdf](http://www.globalsciencebooks.info/JournalsSup/images/0706/PS_1(1)50-71o.pdf)
- WALDEN, R.; CORDEIRO, A.; TIBURCIO, A. F. 1997. Polyamines: small molecules triggering pathways in plant growth and development. *Plant Physiology* 113(4): 1009-1013. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC158223/pdf/1131009.pdf>
- WALLACE, H. M.; FRASER, A. V.; HUGHES, A. 2003. A perspective of polyamine metabolism. *Biochemical Journal* 376(1): 1-14. doi: 10.1042/BJ20031327
- WALTERS, D. R. 2003. Polyamines and plant disease. *Phytochemistry* 64(1): 97-107. doi: 10.1016/S0031-9422(03)00329-7
- YOSHIMOTO, K.; NOUTOSHI, Y.; HAVASHI, K.; SHIRASU, K.; TAKAHASHI, T.; MOTOSE, H. 2012. Thermospermine suppresses auxin-inducible xylem differentiation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Signaling Behavior* 7(8): 937-9. doi: 10.4161/psb.20784