

Güncel Bir Bakış Açısıyla Poliaminlerin Bitki Büyüme ve Gelişimi Üzerine Etkileri

Günce ŞAHİN*, Mehmet ÖRGEÇ**

Bolu Abant İzzet Baysal Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Bolu, TÜRKİYE

Geliş Tarihi/Received: 16.03.2022

Kabul Tarihi/Accepted: 05.08.2022

ORCID ID (Yazar sırasına göre / by author order)

 orcid.org/0000-0003-0060-259X  orcid.org/0000-0002-9446-7538

*Sorumlu Yazar/Corresponding Author: guncesahin@gmail.com

Öz: Poliaminler, hemen hemen tüm hücrelerde bulunan, düşük moleküler ağırlığa sahip, alifatik, amin içeren polikatyonik moleküllerdir. Hücre bölünmesi ve farklılaşması, protein sentezi, DNA replikasyonu, gen ekspresyonu, somatik embriyogenez, tohum çimlenmesinde dormansinin kırılması, çiçek ve meyve gelişimi, yaşlanma ve stres toleransını artırma gibi çeşitli büyüme, gelişimsel ve fizyolojik süreçlerde kritik rol oynadıkları için yeni bir bitki büyüme düzenleyici sınıfı olarak kabul edilmektedirler. Poliaminlerin, çeşitli bitki süreçlerinde yer aldıkları bilinse de kesin rolleri belirsizliğini korumaktadır. Bu derleme, poliaminlerin rollerini daha iyi anlamak için, poliamin metabolizması ve işlevi, poliamin oluşumu ve yıkımında rol oynayan metabolik mekanizmalar, bitkilerde genetik ve moleküler yaklaşımların yanı sıra metabolik inhibitörleri kullanan çalışmalar hakkında güncel araştırmalara yer vermektedir. Poliaminler ve bunların transgeniklerdeki modifikasyonları moleküler bir perspektiften araştırılmış ve ayrıca diğer bitki düzenleyicilerine ve stres faktörlerine yanıt olarak poliamin titrelerindeki önemli varyasyonlar da tartışılmıştır.

Anahtar Kelimeler: Poliaminler, putresin, spermidin, spermin, stres adaptasyonu

Effects of Polyamines on Plant Growth and Development with a Current Perspective

Abstract: Polyamines are aliphatic, amine-containing polycationic molecules with a low molecular weight that are present in almost all cells. They've been considered a new class of plant growth regulators because they play critical roles in a variety of growth, developmental and physiological processes such as cell division and differentiation, protein synthesis, DNA replication, gene expression, somatic embryogenesis, dormancy breaking in seed germination, flower and fruit development, senescence, and enhancing stress tolerance. Although polyamines are known to be involved in various plant processes, their precise role remains unclear. This review includes current research on polyamine metabolism and function, metabolic mechanisms involved in polyamine formation and degradation, genetic and molecular approaches in plants, as well as studies using metabolic inhibitors to better understand the roles of polyamines. Polyamines and their modifications in transgenics are explored from a molecular perspective, and significant variations in polyamine titers in response to other plant regulators and stress factors are also discussed.

Keywords: Polyamins, putrescine, spermidine, spermine, stress adaptation

1. Giriş

Poliaminler (PA) prokaryotik ve ökaryotik bütün canlılarda bulunan, doğal olarak oluşan, düşük moleküler ağırlıklı, oldukça önemli alifatik azotlu

bileşiklerdir (Galston, 1983). Hücre bölünmesi, farklılaşması, protein sentezi, DNA replikasyonu, embriyogenez, köklenme, çiçeklenmenin başlatılması, çiçek gelişimi, polen tüpü büyümesi, abiyotik strese karşı bitki yanıtı ve hücre canlılığı

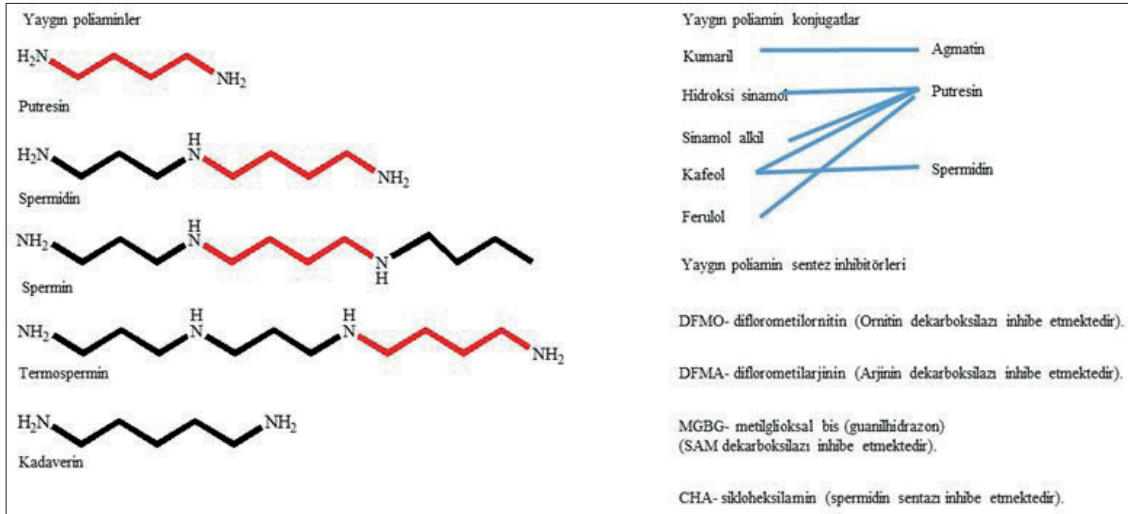
** Bu çalışmaya katkı sağlayan ikinci yazar, "MÖ YÖK 100/2000" Doktora Projesi kapsamında "Bitki Genetiği ve Tarımsal Biyoteknoloji (Tohum Araştırmaları ve Aşı Teknolojisi dahil)" bursiyeridir.

gibi önemli hücresel süreçlerde rol almaktadırlar (Tabor ve Tabor, 1984). Daha önce yapılan çalışmalar, poliaminlerin bitkilerde belirgin bir fizyolojik rolleri olmasından dolayı; poliaminlerin ve ilgili bileşiklerin, bir tür büyüme düzenleyicisi veya ikincil hormonal haberci kategorisinin üyeleri olarak görülmeleri gerektiğini savunmuşlardır (Galston, 1983; Galston ve Kaur-Sawhney, 1987). Poliaminlerin, çeşitli bitki süreçlerinde yer aldıkları bilinse de kesin rolleri halen belirsizliğini korumaktadır. Poliaminlerin, büyüme ve gelişimsel süreçteki etkilerinin daha iyi anlaşılabilmesi için, bu derleme çalışmasında; poliamin metabolizması ve işlevi, poliamin oluşumu ve yıkımında rol oynayan metabolik mekanizmalar, bitki büyüme düzenleyicileri ile aralarındaki çeşitli bağlantılar, yaşlanma ve etilen ile etkileşimleri ve strese karşı bitki yanıtı gibi önemli süreçlerdeki rolleri güncel literatürler ışığında değerlendirilmiştir.

2. Poliaminler, biyosentezi ve sentez inhibitörleri

Ortak olarak pek çok canlıda bulunan poliaminler; putresin (Put), kadaverin (Cad), spermidin (Spd) ve spermin (Spm) gibi iki ya da daha fazla sayıda primer amin grubu içeren organik bileşiklerdir (Şekil 1). Ek olarak, çeşitli termofillerde ve uygun olmayan ortamlarda büyüyen bitkilerde, olağan poliaminlerin yanı sıra, kaldin, termin ve kalkopentan gibi kuraklık veya sıcaklık stresine karşı korunmak amacıyla bazı alışılmadık

poliaminlere rastlanmıştır (Evans ve Malmberg, 1989). Bitki hücrelerinde biyojenik PA; serbest, bağlı veya konjuge formlarda bulunmaktadır. Serbest poliaminler, hücre içi pH'da pozitif yüklüdür ve bu durum olası biyolojik işlevlerdeki fizyolojik rollerini açıklamada yardımcı olabilir. Katyonik karakterleri nedeniyle PA; proteinler, fosfolipidler, DNA ve RNA dahil olmak üzere anyonik moleküllerle kompleksler (bağlı formlar) oluşturabilmektedirler. Poliaminler aromatik aminlerle veya kumarik, ferulik ve kafeik asitler gibi diğer moleküllerle de konjuge olabilmektedirler (Takahashi ve Kakehi, 2010). Poliaminler bitki hücrelerinde, bitki hormonlarından daha yüksek seviyelerde bulunmaktadır. Biyolojik etkiler için gereken endojen konsantrasyonları milimolar seviyededir. Bitkilerde, dış kaynaklı poliaminlerin hücre içerisine alınımı, oksin tarafından uyarılan aktif taşıma ile gerçekleşmektedir. Hücre içerisine alınan poliaminler ise vakuol içerisinde depolanmaktadır. Tonoplasttan organellere taşınması sırasında membran potansiyeline bağlı olarak matrikse alınmaktadır. Bu mekanizmanın işleyişi için kalsiyum (Ca^{+2})'a ihtiyaç duyulmaktadır (Pistocchi ve Bagni, 1990). Poliaminlerin hücre duvarı sertliğine ve hücre duvarı bileşenlerinin etkileşimine katıldığı da düşünülmektedir. Hücre duvarı modifikasyonu için PA ile biyosentez inhibisyonunun ilişkili olduğu rapor edilmiştir (Berta ve ark., 1997).



Şekil 1. Bitkilerdeki yaygın poliaminlerin kimyasal yapısı, konjuge poliaminler ve biyosentez inhibitörleri

Figure 1. Chemical structure of common polyamines in plants, conjugated polyamines, and biosynthesis inhibitors

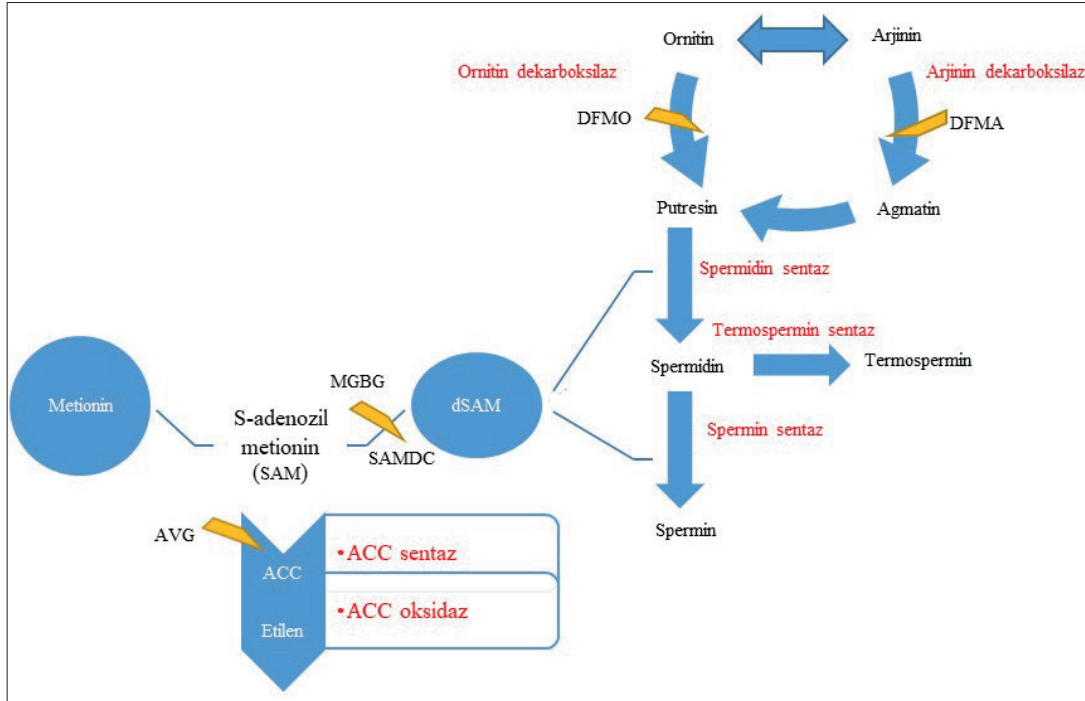
PA biyosentez ve katabolizma yolları birçok organizmada kapsamlı bir şekilde incelenmiştir (Hussain ve ark., 2011; Tiburcio ve ark., 2014).

Poliamin biyosentezi, bitkilerde biraz daha karmaşık olmasına rağmen bakterilerde olduğu gibi iki temel yoldan oluşmaktadır (Slocum ve ark.,

1984). Put sentezi, ornitin dekarboksilaz (ODC; EC4.1.1.17), tarafından ornitin dekarboksilasyonu ile doğrudan oluşabildiği gibi, dolaylı olarak bir dizi ara bileşikler ile arginin dekarboksilasyonunu aracılığıyla da gerçekleşebilmektedir (Şekil 2). Agmatin (Agm) oluşumuna neden olan arginin dekarboksilasyonu, başka bir piridoksal fosfata bağlı enzim olan arginin dekarboksilaz (ADC) tarafından katalize edilmektedir (Sindhu ve Desai, 1979). Ardından Agmatin, N-karbamoil putresin (NCP)'e hidrolize edilmektedir. Bundan sonra ise, NCP'den Put sentezi için birbirinden bağımsız 2 mekanizma olduğu bulunmuştur. Bunlardan biri NCP amidohidrolazın rol aldığı ve doğrudan Put oluşumuna neden olan mekanizma (Yanasigawa ve Suzuki, 1982), diğeri ise multifonksiyonel bir enzim olan putresin sentazın rol aldığı alternatif bir Put sentez mekanizmasıdır (Srivenugopal ve Adiga, 1981). *Lathyrus* fidelerinde bu basit multifonksiyonel sentez, agmatin aminohidrolaz, putresin transkarbamoilaz, karbamat kinaz ve ornitin transkarbamilaz aktiviteleri ile belirtilmiştir. Putresin transkarbamilaz ters yönde NCP'yi, putresin ve karbamoil fosfata parçalayabilmekte ve sonrasında karbamoil fosfatın, amonyak (NH₃) ve karbondioksit (CO₂)'e hidrolizi gerçekleşmektedir (Smith, 1965).

Yüksek bitkilerde, arginaz enzimi arginini (Arg) doğrudan ornitine (Orn) dönüştürebilmektedir. Ornitin, ODC ile Put sentezinde kullanılmakta veya ornitin döngüsüne katılarak arginine tekrar

metabolize edilmektedir. Sitrülin dekarboksilazın, Put sentezinde etkili olup olmadığı tartışmalı olsa da işaretli arginin ve NCP oluşumunun, *Helianthus* dokularında sitrülin [karbamoil-¹⁴C] metabolizmasının sonucu olduğu belirtilmiştir (Kumar ve ark., 1997). Spermidin ve Spm, dekarboksillenmiş S-adenosilmetiyonin (SAM)'e aminopropil gruplarının ilaveleri ile putresinden sentezlenmektedir. Aminopropil grubu ilaveleri yaygın olarak Spd ve Spm sentaz olarak bilinen spesifik aminopropiltransferazlar ile gerçekleşmektedir. SAM, SAM dekarboksilaz enzimi tarafından dekarboksilatlanır (Baxter ve Coscia, 1973); ortaya çıkan dekarboksillenmiş SAM, PA biyosentezine katılır. Alternatif olarak, SAM, 1-aminosiklopropil-1-karboksilik asit (ACC) ve bir bitki hormonu olan etilene, metabolize edilebilir (Lieberman, 1979). Yani fonksiyonel bakış açısıyla, PA ve etilenin her ikisinin de muhtemelen ortak bir öncü için rekabet ettiği söylenebilir (Roberts ve ark., 1984). 5'-Methylthioadenosine (MTA), ACC sentaz ve aminopropiltransferaz aktivitelerinin ortak bir metabolik yan ürünüdür ve bir kısmı metionine geri dönüştürülürken bir kısmı da MTA nükleosidaz ile 5-metiltioriboz (MTR)'e degrade olur (Kushad ve ark., 1983). Bazı bitkilerde Cad sentezi, lizin dekarboksilasyonunun (Schoofs ve ark., 1983) sonucu olarak bilinirken, alglerde ve daha yüksek bitkilerde çok sayıda başka poliaminler bildirilmiştir (Smith, 1981).



Şekil 2. Bitkilerdeki poliamin biyosentez mekanizmaları
Figure 2. The polyamine biosynthetic pathways in plants

PA metabolizması pek çok önemli metabolitle etkileşiminden dolayı benzersizdir. Put, prolin (Pro) ve γ -aminobütirik asid (GABA) ortak substrat olarak glutamati kullanmaktadır (Hyun ve ark., 2013). Arjinin ise, sırasıyla Put, nitrik oksit (NO) ve ornitin (Orn) oluşturacak, arjinin dekarboksilaz, nitrik oksit sentaz ve üre döngüsü için substrattır (Bitrián ve ark., 2012). PA biyosentez mekanizmasını bir kenara bırakacak olursak, başlıca iki amin oksidazın [diamin oksidaz (DAO) ve poliamin oksidaz (PAO)] etkili olduğu PA katabolizmasının da hücre PA titrelerinin düzenlenmesinde önemli bir rol oynadığı detaylı bir şekilde rapor edilmiştir (Moschou ve ark., 2008).

Poliamin biyosentezini ve titrelerini incelemek, büyüme veya gelişme üzerine olan olası etkilerini anlayabilmek için poliamin metabolizmasının enzimlerinin geri dönüşümsüz inhibitörleri geliştirilmiştir. α -diflorometilarginin (DFMA) ve α -diflorometilornitin (DFMO), sırasıyla ADC ve ODC'nin geri dönüşümsüz inhibitörleridir (Kallio ve ark., 1981). Bu inhibitörler kullanılarak ADC veya ODC'nin seçici inhibisyonunu bize bitki gelişimi sırasında, Put sentezinin metabolik kontrolü, dekarboksilaz aktivitesinin stres veya hormonal indüksiyona karşı yanıt ile ilgili bilgiler sunmuştur. Putresinin poliaminlere dahil olması, bir SAM dekarboksilaz inhibitörü olan metilglioksal(bis)guanilhidrazon (MGBG) ile engellenebilirken (Pegg ve Jacobs, 1983), spermidin sentaz disikloheksilam amonyum sülfat (DCHA) tarafından inhibe edilebilmektedir (Sindhu ve Cohen, 1984). Ekstracellüler poliamin oksidaz (PAO), α -hidroksietilhidrazin gibi karboksil reaktifleri tarafından inhibe edilebilir (Kaur Sawhney ve ark., 1988).

3. Bitki Büyüme ve Gelişmesinde Poliaminler

3.1. Hücre bölünmesi

Poliaminlerin, katyonik özellikleri nedeniyle özellikle DNA'ya bağlanarak, çift sarmal yapının dar ve geniş boşlukları arasına girebildikleri, böylece nükleik asit bazlarıyla etkileşerek, DNA'nın fosfat gruplarının nötralizasyonunu ve DNA kondensasyonunu sağladıkları, konsantrasyonlarına bağlı olarak DNA'nın erime ısısını ve kararlılığını arttırdıkları, DNA'da konformasyonel değişimlere neden olarak böylece transkripsiyonu düzenledikleri bilinmektedir (Deng ve ark., 2000). Spd ve Spm ile yapılan immünohistokimyasal çalışmaların, poliaminlerin oldukça kompakt yapıda olan mitotik kromozomlarla bağlantılı olduğunu göstermesi, poliaminlerin hücre devri sırasında kromatin yapısı üzerinde düzenlemeden daha çok stabilizasyon

etkisine sahip olduğunu düşündürmektedir (Sauve ve ark., 1991). Tütün süspansiyon kültürlerinde ve domates ovaryum kültürlerinde hücre bölünme frekansı ile ilişkili, önemli düzeyde ODC aktivitesi rapor edilmiştir (Heimer ve ark., 1979). ODC'nin öncelikle meristematik bölgelerde lokalize olduğu gösterilmiştir. Berlin ve Forche (1981), düşük dozlarda DFMO'nun (bir ODC inhibitörü) tütün hücre kültürlerinde hücre bölünmesini engellediğini, ancak bu sırada hücre büyümesinin devam ettiğini bildirmişlerdir. Bölünme olmadan gözlenen hücre büyümesinde, DFMO'nun hücre döngüsünde G fazını bloke ettiği tespit edilmiştir.

3.2. Embriyogenez

Literatürdeki çalışmalar, PA uygulamalarının çoğunlukla kallus organogenezini, somatik embriyogenezini ve ayrıca kök indüksiyonunu uyarabildiğini göstermiştir. Put ve Spm'nin, somatik embriyoları ve sürgün sayılarını indükleyerek, rejenerasyon potansiyelini önemli ölçüde arttırdığı belirtilmiştir (Sundararajan ve ark., 2021). Put'un yeni somatik embriyoların oluşumunu indüklediği, Spd ve Spm'nin ise somatik embriyoların gelişimini ve olgunlaşmasını sağladığı öne sürülmüştür (Santa-Catarina ve ark., 2007). Sadece Put değil, aynı zamanda öncülleri Arg ve Orn'un indüksiyon veya rejenerasyon ortamına dahil edilmesi, *Panax ginseng* C.A. Meyer'de üretilen embriyoların sayısında artışa yol açtığı da belirtilmiştir (Kevers ve ark., 2000). Put'un hücre bölünme hızının yüksek olduğu embriyogenezin başlangıcında birincil işlevi olduğu, ancak embriyonun büyümesi ve gelişmesinin durduğu aşamada Spm ve Spd'nin gerekliliği bildirilmiştir (Astarita ve ark., 2003).

3.3. Kök oluşumu

Poliaminlerin, özellikle Put'un kök büyümesinde ve farklılaşmasındaki etkisi, PA biyosentetik inhibitörleri kullanılarak doğrulanırken, inhibitör uygulanan örneklerde Put ilavesinin, büyümenin yeniden uyarılması ile sonuçlandığı rapor edilmiştir (Bais ve ark., 1999). *Beta vulgaris* ve *Tagetes patula*'nın saçak kök kültürlerinde poliaminlerin kök büyümesini ve farklılaşmasını etkilediği benzer sonuçlar elde edilmiştir (Bais ve ark., 2000a). *In vitro* kök indüksiyonu ile ilişkili olarak oksinlerin ve poliaminlerin karşılıklı olarak birbirleriyle etkili olduğu gösterilmiştir (Baraldi ve ark., 1995). Oksine duyarlı mutant sürgünler (rac mutant) ile yapılan çalışmalarda, poliamin uygulamasına yanıt olarak bile köklenmenin sağlanmadığı tespit edilmiştir. Bu gözlem, oksinlerin ve poliaminlerin köklenme sürecinde birbirinden ayrılmaz faktörler olduğuna dair iddiayı desteklemektedir. Pirinç

fidelerinde termospermin büyüme ve ilişkili genlerin ekspresyonu üzerine etkisini belirlemek için yapılan bir çalışmada, termosperminin ve sperminin primer kök uzamasını azalttığı rapor edilmiştir (Miyamoto ve ark., 2019). Normalde suda yetişen çeltik fideleri için bu poliaminlerin yüksek konsantrasyonları genellikle büyüme için toksik olabilir. Faivre-Rampant ve ark. (2000) yapmış oldukları bir çalışmada, yabancı tip tütün eksplantlarında, eksojen poliamin uygulamasının köklenmeyi uyardığını belirtirken, poliamin metabolizmasının inhibitörleri ile yapılan uygulamaların ise köklenme üzerinde olumsuz bir etkiye sahip olduğunu gösterilmişlerdir. Tüm bu sonuçlar, poliaminlerin köklenme üzerindeki etkilerini belirlemede önemli bir destek sağlamaktadır.

3.4. Çiçeklenmenin başlatılması ve çiçek gelişimi

Endojen poliaminlerin dinamik değişikliklerinin, çiçeklenmenin başlatılmasında, çiçek gelişiminde ve senesense, çiçeklenmeyi kontrol eden karmaşık sinyal ağlarını düzenleyerek eşlik ettiğini gösteren çalışmalar mevcuttur (Van Doorn ve Woltering, 2008; Zhang ve Zhou, 2013). Xu ve ark. (2022), PA metabolizmasının çiçeklenmedeki etkisini belirleyebilmek için, *Rhododendron simsii*'nin erken dönem çiçek tomurcuklarına eksojen olarak giberellik asit (GA₃), spermidin ve GA₃+spermidin uygulamışlardır. Buna göre, yalnızca GA₃ uygulaması çiçeklenme süresini kısaltırken, tek başına spermidin uygulaması çiçeklenmeyi geciktirmiştir. İlginç olan, kombinasyonunun çiçeklenme başlangıcını kısaltmış olmasıdır. Dahası, çiçeklenmede durum 1'den 2'ye geçerken, endojen PA seviyelerinin ve PA metabolizmasındaki diamin oksidaz, arginin dekarboksilaz, ornitin dekarboksilaz ve S- adenosilmetiyonin dekarboksilaz gibi anahtar enzimlerin arttığı, PA oksidazın ise seviyesinin azaldığı rapor edilmiştir. Eksojen GA₃ ve spermidin uygulamasının PA biyosentezini artırarak PA degradasyonunu azalttığı, bu sayede çiçek senesensini geciktirdiği belirtilmiştir. Eksojen Put ve gümüş nitrat (AgNO₃) uygulamasının hindiba sürgün kültürlerinde sürgün çoğalmasını ve vernalizasyon olmadan *in vitro* çiçeklenmeyi sağlayarak morfogenezi etkilediği ve çiçeklenmenin poliamin ve etilen biyosentezi arasındaki karşılıklı etkileşimle kontrol edildiği gösterilmiştir (Bais ve ark., 2000b). Kielkowska ve Dziurka (2021) yaptıkları bir çalışmada, farklılaşmamış çiçek tomurcuklarının yüksek seviyelerde agmatin, kadaverin, spermidin ve spermin içerdiğini belirterek, cinsiyet farklılaşmasını önemli ölçüde azaltmış agmatin ve kadaverin seviyeleri ile ilişkilendirmişlerdir. Sonuçlar, toplam poliamin seviyelerinin dışı

çiçeklerde, erkek çiçeklere oranla daha yüksek seviyelerde olduğunu göstermektedir. Ayrıca artan kadaverin seviyesinin, makrogametogenez ve dışı çiçek olgunlaşması ile ilişkili olduğu belirtilirken, putresin'in erkek çiçek gelişimi için önemli olduğu rapor edilmiştir. Bu tür sonuçlar, alifatik aminlerin tek eşyili çiçek gelişiminde rol oynadığı hipotezini desteklemektedir.

3.5. Polen gelişimi

Araştırmacılar, polen performansını değerlendirmek için genellikle polen çimlenme oranı, tüp uzunluğu ve tüp anormallik oranını dikkate almışlardır (Williams ve Reese, 2019). Put'un polen verimliliği üzerindeki teşvik edici etkisi armutta (Dixin ve Shaoling, 2002) ve bademde (Sorkheh ve ark., 2011) gösterilmiştir. Poliaminlerin doza göre polen çimlenmesini ve tüp büyümesini etkilediği kabul edilmektedir (Aloisi ve ark., 2017; Çetinbaş-Genç ve ark., 2020). Düşük dozlarda poliaminlerin polen çimlenmesini ve tüp uzamasını arttırmada etkili olduğu rapor edilmiştir (Wolukau ve ark., 2004; Sorkheh ve ark., 2011). Eksojen poliaminlerin düşük konsantrasyonları polen tüpünün ortaya çıkmasına neden olurken, yüksek dozlar bu süreci güçlü bir şekilde bloke ederek tüp şeklini değiştirmektedir (Aloisi ve ark., 2017). Ayrıca araştırmacılar, poliaminlerin aktin filament organizasyonunu ve sitozolde serbest Ca²⁺ konsantrasyonunu değiştirerek organel ve vezikül taşınmasını da etkileyebileceğini belirtmişlerdir (Wu ve ark., 2010). *Malus domestica*'da polen tüpü büyümesi sırasında, spermidin ilavesi ile hem RNA hem de protein biyosentezi uyarılmıştır. Aynı sistemde, transglutaminaz (TGase) tarafından katalize edilen aktin ve tübüline PA konjugasyonu, bunların *in vivo* ve *in vitro* olarak motor proteinlerle etkileşimlerini değiştirmektedir. Yüksek konsantrasyonlarda PA ile polen tübülünün inkübasyonu sonucu mikrotübüllerin amorf yapılar gösterdiği, düşük konsantrasyonlarda PA ile inkübasyonu sonucu ise tübüler yapıların oluştuğu gösterilmiştir (Del Duca ve ark., 2009).

3.6. Meyve gelişimi

Son yıllarda yapılan çalışmalar ile, çeşitli etli meyvelerde poliaminlerin rollerinin daha iyi anlaşılmasına yönelik pek çok ilerleme kaydedilmiştir (Parra-Lobato ve Gomez-Jimenez, 2011; Fortes ve ark., 2015; Simpson ve ark., 2017). Özellikle domateste, meyve gelişimi ve olgunlaşması ile ilgili yapılan çok sayıda çalışmada Put içeriğinin olgunlaşma safhasında artış gösterdiği ve olgun kırmızı dönemde pik yaptığı tespit edilirken, Spd ve Spm içeriğinde olgunlaşma döneminde azalma tespit edilmiştir (Tsaniklidis ve ark., 2016). Ek olarak, maya

spermidin sentaz (SPDS) genini aşırı eksprese eden transgenik domates bitkilerinde, meyvede yüksek düzeyde Spd birikiminin olgunlaşma başlangıcında gecikmeye neden olduğu belirtilmiştir. Put'un ağırlıklı olarak katabolik süreçlerle ilişkili olduğu, Spd ve Spm içeriklerinin ise anabolik süreçlerle pozitif olarak ilişkili olduğu ifade edilmiştir (Mattoo ve ark., 2010). Tüm bu nedenlerden ötürü, Put'un Spd ve Spm ile domates meyvelerinin raf ömrünü uzatmadaki önemi son zamanlarda odak haline gelmiştir (Osorio ve ark., 2020). Klimakterik olmayan meyveler için poliaminlerin olgunlaşma ve senesens üzerindeki etkilerini incelemek için çilek bitkisinin model olarak kullanıldığı bir çalışmada, meyve kırmızıya döndükten sonra Spm içeriğinin güçlü bir şekilde yükseldiği ve olgun meyvenin baskın bir bileşeni olduğu belirtilmiştir (Mo ve ark., 2020). Ayrıca, eksojen Put ile muamele, eksojen Spd veya Spm'nin neden olduğu olgunlaşmanın hızlanmasının aksine olgunlaşmayı engellediği, böylece çilek meyve olgunlaşmasının düzenlenmesinde Spm'nin çok önemli bir rolü olduğu doğrulanmıştır (Guo ve ark., 2018).

3.7. Tohum gelişimi

Son zamanlarda, çalışmalar, eksojen olarak uygulanan poliaminlerin, tohumların çimlenmesi ve dormansinin kırılmasındaki etkilerinin, poliaminlerin tipine ve konsantrasyonuna bağlı olduğunu göstermiştir (Savvides ve ark., 2016; Huang ve ark., 2017). Spd uygulamasının, *Zea mays* L. tohumlarının çimlenmesini hızlandırdığı, aynı zamanda kontrol grubu ile karşılaştırıldığında tohum canlılığını önemli ölçüde artırdığı belirtilmiştir (Huang ve ark., 2017). Eksojen Spd'nin tuz stresi altında çeltik tohumunun canlılığını iyileştirdiği (Xin ve ark., 2010) ve düşük sıcaklıkta yonca tohumu çimlenmesini artırdığı (Li ve ark., 2014) rapor edilmiştir. Buğdayda, tohumların çimlenme periyodu sırasında, tohumlarda serbest Spd birikiminin, kuraklık stresi altında çimlenmeyi desteklediği belirtilmiştir (Yang ve ark., 2016). Ayrıca bu çalışmada, eksojen Spd ve Spm uygulamasının, tohumlarda endojen indol-3-asetik asit (IAA), zeatin (Z)+zeatin ribozit (ZR), absisik asit (ABA) ve gibberellin (GA) içeriğini önemli ölçüde artırdığı ve böylece nişastanın degradasyonunu hızlandırıp, çözünür şekerlerin konsantrasyonunu artırdığı rapor edilmiştir.

3.8. Senesens

SAM kullanımı ile poliamin ve etilen biyosentezi arasındaki potansiyel metabolik etkileşim/rekabetin belirlenmesi, poliaminlerin meyve gelişimi ve senesens ile ilişkili olabileceğine dair dikkatleri artırmıştır. Bu etkiyi açıklayabilmek için 2 hipotez kurulmuştur. Birincisi, eksojen

uygulamanın senesensi geciktirebileceği, ikincisi, poliamin konsantrasyonunun düşürülmesinin senesensi tetiklemede önemli bir erken adım olabileceği yönündedir (Evans ve Malmberg, 1989). Eksojen poliaminlerin yaşlanmayı önleme mekanizması, zarlara bağlanma, lipit peroksidasyonunun önlenmesi ve ACC'nin etilen dönüşümü için gerekli serbest radikallerin söndürülmesi, etilen sentezinin olası inhibisyonları ve membranların stabilizasyonu ile ilişkilendirilmiştir (Roberts ve ark., 1986). Poliaminlerin yaşlanma karşıtı bir etkisi olduğu, karanlıkta inkübe edilen yulaf bitkisinin yaprakları üzerinde yapılan çalışmalarda rapor edilmiştir. Kesilen yaprakların, poliamin içeren bir tampona kısa süre maruz bırakılması, klorofilin yıkım hızını azaltmış, RNAaz ve proteaz aktivitesinin inhibisyonu ile yaşlanmayı önemli ölçüde geciktirmiştir (Srivastava ve ark., 1983). Fuhrer ve ark. (1982), yulaf yapraklarında eksojen poliaminlerin etilen sentezini, özellikle ACC'nin etilene dönüşümünü bastırdığını rapor etmişlerdir. Eksojen poliaminlerin başlangıçta membrana tutunduğu ve daha sonra etilen üretimini engelleyerek yaşlanmayı geciktirdiğini belirtmişlerdir.

3.9. Bitki stresi

Son yıllarda, bitkilerde abiyotik stres toleransının uyarılmasında poliaminlerin katkısı pek çok çalışmada incelenmiş olup; poliamin metabolizmasında yer alan birçok gen, birkaç türden klonlanarak çeşitli stres koşulları ve gelişim aşamaları altında ekspresyon profilleri analiz edilmiştir (Kakkar ve Sawhney, 2002; Pal ve ark., 2015; Zhou ve ark., 2020). Yapılan araştırmalar, poliamin tarafından düzenlenen aktivitenin veya plazma membranı H⁺-ATPase ekspresyonunun, strese karşı bitki toleransını artırdığını göstermiştir (Falhof ve ark., 2016). Plazma zarına konjuge poliamin seviyelerinin artmasının soğuğa toleransı arttırmada önemli bir rol oynadığı bildirilmiştir (Du ve ark., 2021). Ayrıca, Janicka-Russak ve ark. (2010), Put, Spd veya Spm'nin, sodyum klorür (NaCl) ile muamele edilmiş salatalık köklerinde plazma membranı H⁺-ATPase aktivitesini ve CsHA3 (CsHA3, GenBank accession no. EF375892) transkript seviyelerini azaltarak tuzluluk toleransını artırabileceğini bulmuşlardır. Bitkilerde endojen olarak üretilen ve dışarıdan uygulanan Spm'nin kuraklığa dayanıklılık mekanizmalarını artırarak kuraklık stresine karşı etkili olduğu rapor edilmiştir (Adamipour ve ark., 2020). Spm'nin, potasyum kanallarını, stomaların açılıp kapanmasını, absisik asit ve strese yanıt ile ilişkili genlerinin ekspresyonunu düzenleyerek, ozmolit üretimini artırarak su kaybını kontrol ettiği belirtilmiştir (Agurla ve ark., 2018). Yakın

zamanda, Li ve ark. (2020) yapmış oldukları bir çalışmada Spm'nin kuraklık stresi altında Ca²⁺ bağımlı akuaporinlerin (TrTIP2-1, TrTIP2-2, TrPIP2-7) ekspresyon seviyelerini arttırarak su dengesinin korunmasına yardımcı olduğunu göstermişlerdir. Takahashi ve Kakehi (2010), poliaminler arasında Spm'nin stres tepkilerinde çok yönlü rol oynadığını ortaya koymuşlardır. İyon kanalının kontrolünde Spm'nin düzenleyici rolünü gösteren çok sayıda kanıt olmasına rağmen, Spm'nin en önemli rollerinden birinin DNA'yı reaktif oksijen türlerinden ve müteakip mutasyonlardan korumak olduğu düşünülmektedir.

4. Sonuç ve Öneriler

Bu derleme çalışması, poliaminlerin, bitki büyüme ve gelişimi üzerine etkilerini, bitki büyüme düzenleyicileri ile aralarındaki çeşitli bağlantılarını, yaşlanma ve etilen ile etkileşimlerini ve strese karşı bitki yanıtı gibi önemli süreçlerdeki rollerini ele almıştır. Poliaminlerin türüne ve uygulama dozuna bağlı olarak bitki gelişimini ve verimliliğini etkiledikleri, aynı zamanda önemli ölçüde PA türevli bitki içeriklerinin konsantrasyonunu arttırdıkları, bitki savunma mekanizmasında sinyal moleküller olarak görev yaptıkları, biyolojik stresi indükleyen etkenlere karşı bitki adaptasyonunda rol oynadığı, yapılan pek çok çalışma özetlenerek ifade edilmiştir. Poliaminlerin (veya konjugatlarının), önemli farklılaşma aşamalarında hormonal regülasyonunun bir parçası olarak pek çok metabolik mekanizma ile karşılıklı etkileşimlerde bulunarak, belirgin fizyolojik rolleri ile hücre bölünmesi, farklılaşması, protein sentezi, DNA replikasyonu, abiyotik strese karşı bitki yanıtı ve hücre canlılığı gibi önemli hücresel süreçleri etkiledikleri belirtilmiştir. Tüm bilgiler ışığında, poliaminlerin ve ilgili bileşiklerin bir tür bitki büyüme düzenleyicisi veya ikincil hormonal haberci kategorisinin üyeleri olarak görülmeleri gerektiğini savunmanın yanlış olmayacağı kanaatindeyiz.

Yazarların Katkı Beyanı

Fikir, Araştırma, Yazma-İnceleme ve Düzenleme, Özgün Taslak Hazırlama, Görselleştirme, G. ŞAHİN; Araştırma, Yazma-İnceleme ve Düzenleme, M. ÖRGEÇ. Tüm yazarlar makalenin yayına hazır son halini gördüklerini/okuduklarını ve onayladıklarını beyan ederler.

Finansman

Bu araştırma, hiçbir dış finansman almamıştır.

Çıkar Çatışması Beyanı

Tüm yazarlar, bu çalışma için herhangi bir çıkar çatışması olmadığını beyan etmektedir.

Kaynaklar

- Adamipour, N., Khosh-Khui, M., Salehi, H., Razi, H., Karami, A., Moghadam, A., 2020. Role of genes and metabolites involved in polyamines synthesis pathways and nitric oxide synthase in stomatal closure on *Rosa damascena* Mill. under drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 148: 53-61.
- Agurla, S., Gayatri, G., Raghavendra, A.S., 2018. Polyamines increase nitric oxide and reactive oxygen species in guard cells of *Arabidopsis thaliana* during stomatal closure. *Protoplasma*, 255: 153-162.
- Aloisi, I., Cai, G., Faleri, C., Navazio, L., Serafini-Fracassini, D., Del Duca, S., 2017. Spermine regulates pollen tube growth by modulating Ca²⁺ dependent actin organization and cell wall structure. *Frontiers Plant Science*, 8: 1701.
- Astarita, L.V., Handro, W., Floh, E.I.S., 2003. Changes in polyamines content associated with zygotic embryogenesis in the Brazilian pine, *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Brazilian Journal of Botany*, 26(2): 163-168.
- Bais, H.P., Bhagyalakshmi, N., Rajasekaran, T., Ravishankar, G.A., 2000a. Influence of polyamines on growth and production of secondary metabolites in hairy root cultures of *Beta vulgaris* and *Tagetes patula*. *Acta Physiologiae Plantarum*, 22: 151-158.
- Bais, H.P., George, J., Ravishankar, G.A., 1999. Influence of polyamines on growth of hairy root cultures of witloof chicory (*Cichorium intybus* L. cv. Lucknow Local) and formation of coumarins. *Journal of Plant Growth Regulation*, 18(1): 33-37.
- Bais, H.P., Sudha, G., Ravishankar, G.A., 2000b. Putrescine and silver nitrate influences shoot multiplication, *in vitro* flowering and endogenous titres of polyamines in *Cichorium intybus* L. cv. Lucknow local. *Journal of Plant Growth Regulation*, 19(2): 238-248.
- Baraldi, R., Bertazza, G., Bregoli, A.M., Fasolo, F., Rotondi, A., Predieri, S., Serafini-Fracassini, D., Slovin, J.P., Cohen, J.D., 1995. Auxins and polyamines in relation to differential *in vitro* root induction on micro cuttings of two pear cultivars. *Journal of Plant Growth Regulation*, 14: 49-59.
- Baxter, C., Coscia, C.J., 1973. *In vitro* synthesis of spermidine in higher plant *Vinca rosea*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 54(1): 147-154.
- Berlin, J., Forche, E., 1981. DL- α -difluoromethylornithine causes enlargement of cultured tobacco cells. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 101(3): 272-282.

- Berta, G., Altamura, M.M., Fusconi, A., Cerruti, F., Capitani, F., Bagni, N., 1997. The plant cell wall is altered by inhibition of polyamine biosynthesis. *New Phytologist*, 137(4): 569-577.
- Bitrián, M., Zarza, X., Altabella, T., Tiburcio, A.F., Alcázar, R., 2012. Polyamines under abiotic stress: metabolic crossroads and hormonal crosstalks in plants. *Metabolites*, 2(3): 516-528.
- Çetinbaş-Genç, A., Cai, G., Del Duca, S., Vardar, F., Ünal, M., 2020. The effect of putrescine on pollen performance in hazelnut (*Corylus avellana* L.). *Scientia Horticulturae*, 261: 108971.
- Del Duca, S., Serafini-Fracassini, D., Bonner, P.L.R., Cresti, M., Cai, G., 2009. Effects of post-translational modifications catalyzed by pollen transglutaminase on the functional properties of microtubules and actin filaments. *Biochemical Journal*, 418(3): 651-664.
- Deng, H., Bloomfield, V.A., Benevides, J.M., Thomas, G.J., 2000. Structural Basis of Polyamine-DNA Recognition: Spermidine and Spermine Interactions with Genomic B-DNAs of Different GC Content Probed by Raman Spectroscopy. *Nucleic Acids Research*, 28(17): 3379-3385.
- Dixin, C., Shaoling, Z., 2002. Effects of polyamines and polyamine synthesis inhibitor on in vitro pollen germination and tube growth in pears. *Journal of Fruit Science*, 19(6): 377-380.
- Du, H.Y., Liu, G.T., Hua, C.M., Liu, D.X., He, Y.G., Liu, H.P., Kurtenbach, R., Ren, D.T., 2021. Exogenous melatonin alleviated chilling injury in harvested plum fruit via affecting the levels of polyamines conjugated to plasma membrane. *Postharvest Biology and Technology*, 179: 111585.
- Evans, P.T., Malmberg, R.L., 1989. Do polyamines have a role in plant development? *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40: 235-269.
- Faivre-Rampant, O., Kevers, C., Dommes, J., Gaspar, T., 2000. The recalcitrance to rooting of the micro propagated shoots of the rac tobacco mutant: Implications of polyamines and of the polyamine metabolism. *Plant Physiology and Biochemistry*, 38(6): 441-448.
- Falhof, J., Pedersen, J.T., Fuglsang, A.T., Palmgren, M., 2016. Plasma membrane H⁺-ATPase regulation in the center of plant physiology. *Molecular Plant*, 9: 323-337.
- Fortes, A.M., Teixeira, R.T., Agudelo-Romero, P., 2015. Complex interplay of hormonal signals during grape berry ripening. *Molecules*, 20(5): 9326-9343.
- Fuhrer, J., Kaur-Sawhney, R., Shih, L.M., Galston, A.W., 1982. Effects of exogenous 1,3-diaminopropane and spermidine on senescence of oat leaves. *Plant Physiology*, 70(6): 1597-1600.
- Galston, A.W., 1983. Polyamines as modulators of plant development. *Bioscience*, 33(6): 382-388.
- Galston, A.W., Kaur-Sawhney, R., 1987. Polyamines as endogenous growth regulators. In: P.J. Davies (Ed.), *Plant Hormones and their Role in Plant Growth and Development*, Martinus Nijhoff, Dordrecht, pp. 280-295.
- Guo, J., Wang, S., Yu, X., Dong, R., Li, Y., Mei, X., Yuanyue, S., 2018. Polyamines regulate strawberry fruit ripening by abscisic acid, auxin, and ethylene. *Plant Physiology*, 177(1): 339-351.
- Heimer, Y.H., Mizrahi, Y., Bachrach, U., 1979. Ornithine decarboxylase activity in rapidly proliferating plant cells. *FEBS Letters*, 104(1): 146-149.
- Huang, Y., Lin, C., He, F., Li, Z., Guan, Y., Hu, Q., Hu, J., 2017. Exogenous spermidine improves seed germination of sweet corn via involvement in phytohormone interactions, H₂O₂ and relevant gene expression. *BMC Plant Biology*, 17(1): 1-16.
- Hussain, S.S., Ali, M., Ahmad, M., Siddique, K.H.M., 2011. Polyamines: natural and engineered abiotic and biotic stress tolerance in plants. *Biotechnology Advances*, 29(3): 300-311.
- Hyun, T.K., Eom, S.H., Jeun, Y.C., Han, S.H., Kim, J-S., 2013. Identification of glutamate decarboxylases as a γ -aminobutyric acid (GABA) biosynthetic enzyme in soybean. *Industrial Crops and Products*, 49: 864-870.
- Janicka-Russak, M., Kabala, K., Młodzinska, E., Klobus, G., 2010. The role of polyamines in the regulation of the plasma membrane and the tonoplast proton pumps under salt stress. *Journal of Plant Physiology*, 167(4): 261-269.
- Kakkar, R.K., Sawhney, V.K., 2002. Polyamine research in plants-a changing perspective. *Physiologia Plantarum*, 116(3): 281-292.
- Kallio, A., McCann, P., Bey, P., 1981. DL- α -(difluoromethyl)arginine: a potent enzyme-activated inhibitor of bacterial arginine decarboxylase. *Biochemistry*, 20(11): 3163-3166.
- Kaur-Sawhney, R., Tiburcio, A.F., Galston, A.W., 1988. Spermidine and floral bud differentiation in thin layer explants of tobacco. *Planta*, 173: 282-284.
- Kevers, C., Le Gal, N., Monteiro, M., Dommes, J., Gaspar, T., 2000. Somatic embryogenesis of Panax ginseng in liquid cultures: a role for polyamines and their metabolic pathways. *Plant Growth Regulation*, 31: 209-214.
- Kiełkowska, A., Dziurka, M., 2021. Changes in polyamine pattern mediates sex differentiation and unisexual flower development in monoecious cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Physiologia Plantarum*, 171(1): 48-65.
- Kumar, A., Altabella, T., Taylor, M.A., Tiburcio, A.F., 1997. Recent advances in polyamine research. *Trends Plant Science*, 2(4): 124-130.
- Kushad, M.M., Richardson, D.G., Ferro, A.J., 1983. Intermediates in the recycling of 5'-methylthioribose to methionine in fruits. *Plant Physiology*, 73(2): 257-261.
- Li, Z., Hou, J., Zhang, Y., Zeng, W., Cheng, B., Hassan, M.J., Zhang, Y., Pu, Q., Peng, Y., 2020. Spermine regulates water balance associated with Ca²⁺-dependent aquaporins (TrTIP2-1, TrTIP2-2, and TrPIP2-7) expression in plants under water stress. *Plant Cell Physiology*, 61(9): 1576-1589.

- Li, Z., Peng, Y., Zhang, X.Q., Ma, X., Huang, L.K., Yan, Y.H., 2014. Exogenous spermidine improves seed germination of white clover under water stress via involvement in starch metabolism, antioxidant defenses and relevant gene expression. *Molecules*, 19: 18003-18024.
- Lieberman, M., 1979. Biosynthesis and action of ethylene. *Annual Review of Plant Physiology*, 30: 533-591.
- Mattoo, A.K., Minocha, S.C., Minocha, R., Handa, A.K., 2010. Polyamines and cellular metabolism in plants: transgenic approaches reveal different responses to diamine putrescine versus higher polyamines spermidine and spermine. *Amino Acids*, 38(2): 405-413.
- Miyamoto, M., Shima, S., Tong, W., Motose, H., Takahashi, T., 2019. Effect of thermospermine on the growth and expression of polyamine-related genes in rice seedlings. *Plants*, 8(8): 269-270.
- Mo, A., Xu, T., Bai, Q., Shen, Y., Gao, F., Guo, J., 2020. FaPAO5 regulates Spm/Spd levels as a signaling during strawberry fruit ripening. *Plant Direct*, 4(5): 1-14.
- Moschou, P.N., Delis, I.D., Paschalidis, K.A., Roubelakis-Angelakis, K.A., 2008. Transgenic tobacco plants overexpressing polyamine oxidase are not able to cope with oxidative burst generated by abiotic factors. *Physiologia Plantarum*, 133(2): 140-156.
- Osorio, S., Carneiro, R.T., Lytovchenko, A., McQuinn, R., Sørensen, I., Vallarino, J.G., James, J.G., Alisdair, R.F., Jocelyn, K.C.R., 2020. Genetic and metabolic effects of ripening mutations and vine detachment on tomato fruit quality. *Plant Biotechnology Journal*, 18(1): 106-118.
- Pal, M., Szalai, G., Janda, T., 2015. Speculation: polyamines are important in abiotic stress signaling. *Plant Science*, 237: 16-23.
- Parra-Lobato, M.C., Gomez-Jimenez, M.C., 2011. Polyamine-induced modulation of genes involved in ethylene biosynthesis and signaling pathways and nitric oxide production during olive mature fruit abscission. *Journal of Experimental Botany*, 62(13): 4447-4465.
- Pegg, A.E., Jacobs, G., 1983. Comparison of inhibitors of S-adenosylmethionine decarboxylase from different species. *Biochemical Journal*, 213(2): 495-502.
- Pistocchi, R., Bagni, N., 1990. Effect of Calcium on Spermine Uptake in Carrot Cell Cultures and Protoplasts. *Journal of Plant Physiology*, 136(6): 728-733.
- Roberts, D.R., Dumbroff, E.F., Thompson, J.E., 1986. Exogenous polyamines alter membrane fluidity in bean leaves—a basis for potential misinterpretation of their true physiological role. *Planta*, 167(3): 395-401.
- Roberts, D.R., Walker, M.A., Thompson, J.E., Dumbroff, E.B., 1984. The effect of inhibitors of polyamine and ethylene biosynthesis on senescence, ethylene production and polyamine levels in cut carnations. *Plant Cell Physiology*, 25(2): 315-322.
- Santa-Catarina, C., Silveira, V., Scherer, G.F.E., Floh, E.I.S., 2007. Polyamine and nitric oxide levels relate with morphogenetic evolution in somatic embryogenesis of *Ocotea catharinensis*. *Plant Cell Tissue Organ Culture*, 90: 93-101.
- Sauve, D.M., Anderson, H.J., Ray, J.M., James, W.M., Roberge, M., 1991. Phosphorylation-induced rearrangement of the histone H3 NH₂-terminal domain during mitotic chromosome condensation. *Journal of Cell Biology*, 145(2): 225-235.
- Savvides, A., Ali, S., Tester, M., Fotopoulos, V., 2016. Chemical priming of plants against multiple abiotic stresses: mission possible? *Trends Plant Science*, 21(4): 329-340.
- Schoofs, G., Teichmann, S., Hartmann, T., Wink, M., 1983. Lysine decarboxylase in plants and its integration in quinolizidine alkaloid biosynthesis. *Phytochemistry*, 22(1): 65-69.
- Simpson, C.G., Cullen, D.W., Hackett, C.A., Smith, K., Hallett, P.D., McNicol, J., Mary, W., Julie, G., 2017. Mapping and expression of genes associated with raspberry fruit ripening and softening. *Theoretical and Applied Genetics*, 130(3): 557–572.
- Sindhu, R.K., Cohen, S.S., 1984. Subcellular localization of spermidine synthase in the protoplasts of Chinese cabbage leaves. *Plant Physiology*, 76(1): 219-223.
- Sindhu, R.K., Desai, H.V., 1979. Purification and properties of agmatine aminohydrolase from groundnut cotyledons. *Phytochemistry*, 18: 1937-1938.
- Slocum, R.D., Kaur-Sawhney, R., Galston, A.W., 1984. The physiology and biochemistry of polyamines in plants. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 235(2): 283-303.
- Smith, T.A., 1965. N-Carbamylputrescine amidohydrolase of higher plants and its relation to potassium nutrition. *Phytochemistry*, 4(4): 599-607.
- Smith, T.A., 1981. Amines. In: P.K. Stumpf and E.E. Conn (Eds.), *The Biochemistry of Plants*, Academic Press, New York, Vol. 7, pp. 249-268.
- Sorkheh, K., Shiran, B., Rouhi, V., Khodambashi, M., Wolukau, J.N., Ercisli, S., 2011. Response of in vitro pollen germination and pollen tube growth of almond (*Prunus dulcis* Mill.) to temperature, polyamines, and polyamine synthesis inhibitor. *Biochemical Systematics and Ecology*, 39(4-6): 749-757.
- Srivastava, S.K., Vashi, D.J., Naik, B.I., 1983. Control of senescence by polyamines and guanidines in young and mature barley leaves. *Phytochemistry*, 22(10): 2151-2154.
- Srivenugopal, K.S., Adiga, P.R., 1981. Enzymic conversion of agmatine to putrescine in Lathyrus seedlings. Purification and properties of a multifunctional enzyme (putrescine synthase). *Journal of Biological Chemistry*, 256(18): 9532-9541.
- Sundararajan, S., Sivakumar, H.P., Nayeem, S., Rajendran, V., Subiramani, S., Ramalingam, S., 2021. Influence of exogenous polyamines on somatic embryogenesis and regeneration of fresh and long-

- term cultures of three elite indica rice cultivars. *Cereal Research Communications*, 49: 245-253.
- Tabor, C.W., Tabor, H., 1984. Polyamines. *Annual Review of Biochemistry*, 53: 749-790.
- Takahashi, T., Kakehi, J., 2010. Polyamines: ubiquitous polycations with unique roles in growth and stress responses. *Annals of Botany*, 105(1): 1-6.
- Tiburcio, A.F., Altabella, T., Bitrián, M., Alcázar, R., 2014. The roles of polyamines during the lifespan of plants: from development to stress. *Planta*, 240(1): 1-18.
- Tsaniklidis, G., Kotsiras, A., Tsafouros, A., Roussos, P.A., Aivalakis, G., Katinakis, P., Costas, D., 2016. Spatial and temporal distribution of genes involved in polyamine metabolism during tomato fruit development. *Plant Physiology and Biochemistry*, 100: 27-36.
- Van Doorn, W.G., Woltering, E.J., 2008. Physiology and molecular biology of petal senescence. *Journal of Experimental Botany*, 59(3): 453-480.
- Williams, J.H., Reese, J.B., 2019. Evolution of development of pollen performance. In: U. Grossniklaus (Ed.), *Current Topics in Developmental Biology*, Elsevier, Switzerland, pp. 299-336.
- Wolukau, J.N., Zhang, S., Xu, G., Chen, D., 2004. The effect of temperature, polyamines and polyamine synthesis inhibitor on in vitro pollen germination and pollen tube growth of *Prunus mume*. *Scientia Horticulturae*, 99(3-4): 289-299.
- Wu, J., Shang, Z., Wu, J., Jiang, X., Moschou, P.N., Sun, W., Roubelakis-Angelakis, K.A., Zhang, S., 2010. Spermidine oxidase- derived H₂O₂ regulates pollen plasma membrane hyperpolarization- activated Ca²⁺ permeable channels and pollen tube growth. *The Plant Journal*, 63(6): 1042-1053.
- Xin, S.Q., Gao, Y., Zhao, J.M., Liu, X.M., 2010. Effect of seed soaking in spermidine (Spd) under salt stress on rice seed germination. *North Rice*, 40: 23-25.
- Xu, Q., Li, H., Liu, S., Wenpei, H., Xiaolin, X., Qing, L., Yue, L., Rui, C., Zechen, S., Yuanzhi, P., 2022. Gibberellin and spermidine synergistically regulate polyamine metabolism during the development of *Rhododendron* flowers. *Plant Growth Regulation*, 96(6): 37-50.
- Yanasigawa, H., Suzuki, Y., 1982. Purification and properties of N-carbamoyl-putrescine aminohydrolase from maize shoots. *Phytochemistry*, 21: 2201-2203.
- Yang, L.I.U., Hong, X.U., Xiao-Xia, W.E.N., Yun-Cheng, L.I.A.O., 2016. Effect of polyamine on seed germination of wheat under drought stress is related to changes in hormones and carbohydrates. *Journal of Integrative Agriculture*, 15(12): 2759-2774.
- Zhang, H.S., Zhou, C.J., 2013. Signal transduction in leaf senescence. *Plant Molecular Biology*, 82(6): 539-545.
- Zhou, T., Wang, P., Gu, Z.X., Ma, M., Yang, R.Q., 2020. Spermidine improves antioxidant activity and energy metabolism in mung bean sprouts. *Food Chemistry*, 309: 125759.

ALINTI: Şahin, G., Örgçe, M., 2022. Güncel Bir Bakış Açısıyla Poliaminlerin Bitki Büyüme ve Gelişimi Üzerine Etkileri. *Türkiye Tarımsal Araştırmalar Dergisi*, 9(2): 255-264.

CITATION: Şahin, G., Örgçe, M., 2022. Effects of Polyamines on Plant Growth and Development with a Current Perspective. *Turkish Journal of Agricultural Research*, 9(2): 255-264. (In Turkish).