

Bitki Tuz Stresi Toleransında Salisilik Asit ve Poliaminler

Mustafa YILDIZ*, Hakan TERZİ, Nermin AKÇALI

Afyon Kocatepe Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Afyonkarahisar.

*e-posta: mustafa_yildizus@yahoo.com

Geliş Tarihi: ; Kabul Tarihi:

Özet

Anahtar kelimeler

Salisilik asit;
Poliaminler;
Tuz toleransı

Tuzluluk dünya genelinde ürün kaybına neden olan önemli faktörlerden biridir. Tarımsal açıdan önemli bitkilerde ürün potansiyelinin yaklaşık yarısının tuzluluktan dolayı kaybedildiği tahmin edilmektedir. Bu nedenle, artan nüfusun besin ihtiyacının karşılanması için tuzluluğa toleranslı tarımsal bitkiler geliştirilmelidir. Geleneksel ıslah veya modern moleküler biyoloji yaklaşımları tuz stresi altında bitki büyüme ve üretkenliğini en iyi duruma getirmek için uygulanmaktadır. Buna rağmen, tuz toleransı bakımından tarımsal bitkilerin ıslahı karmaşıklık ve kalıtsal zorluklardan dolayı sınırlanmaktadır. Alternatif bir diğer yaklaşım ise başlıca bitki büyüme düzenleyicilerinin dışsal uygulanması ile tuz toleransının artırılmasıdır. Bitki büyüme düzenleyicilerinin kuraklık, ağır metal, tuzluluk, düşük ve yüksek sıcaklık gibi streslere karşı toleransı arttırdığı kanıtlanmıştır. Bitki büyüme düzenleyicileri arasında yer alan salisilik asit (SA) ve poliaminler (PA'lar) kapsamlı şekilde çalışılmıştır. Hem SA hem de PA'lar tuz stresi altında bitki büyüme ve gelişimini etkileyen çeşitli fizyolojik rollere sahiptir. Bu derlemede, SA ve PA'lerin biyosentetik yolları ve fizyolojik etkileri tanımlanmıştır. Ayrıca, tuz stresine maruz bırakılan bitkilerde dışsal SA ve PA uygulamalarının etkisi tartışılmıştır.

Salicylic Acid and Polyamines in Plant Salt Stress Tolerance

Abstract

Key words

Salicylic acid;
Polyamines;
Salinity tolerance

Salinity is one of the major factors that cause crop loss worldwide. It has been estimated that about half of the yield potential of major crops are lost due to salinity. Therefore, crops with tolerance to salinity should be developed to feed the increasing world population. The conventional breeding or modern molecular biology strategies have been employed to maximize plant growth and productivity under salinity stress. However, breeding of crops for salt tolerance is limited due to its own complexities and hereditary difficulties. An alternative approach is to enhance salt tolerance through exogenous application of certain plant growth regulators. Plant growth regulators have proven to increase stress tolerance of plants such as to drought, heavy metals, salinity, low and high temperature stresses. Among these plant growth regulators salicylic acid (SA) and polyamines (PAs) have been studied most extensively. Both SA and PAs play diverse physiological roles, which are affecting plant growth and development under salinity stress. In the present review, we have described the biosynthetic pathways and physiological roles of SA and PAs. Moreover, the effects of exogenous applications of SA and PAs on the plants exposed to salinity stress have also been discussed.

© Afyon Kocatepe Üniversitesi

1. Giriş

Tuz stresi bitki büyüme ve üretkenliğini etkileyen önemli abiyotik streslerden biridir. Dünyada ekili alanların yaklaşık %20'si ve sulanan alanların yarısı tuzluluktan etkilenmektedir (Flowers and Yeo 1995). Tuz stresinin tarımsal üretimde yaklaşık %50 kayba neden olduğu tahmin edilmektedir (Kreps *et al.* 2002). Bu nedenle, tarımsal açıdan önemli

bitkilerde tuz toleransının artırılması için başarılı stratejilere gereksinim duyulmaktadır. Tuz stresine toleranslı tarımsal bitkilerin üretilmesi geleneksel seleksiyon ve ıslah yöntemleri veya modern moleküler biyoloji yaklaşımları ile sağlanabilmektedir. Bitki ıslahçıları geleneksel ıslah yöntemleri veya transgenik yaklaşımlar ile tuza toleranslı genotipler üretmiş olmasına rağmen (Ashraf and Akram 2009), abiyotik stres

toleransının genetik olarak karmaşık mekanizmaları bu durumu oldukça zorlaştırmaktadır (Vinocur and Altman 2005).

Son yıllarda, salisilik asit (SA), poliaminler (PA), absisik asit (ABA) ve jasmonik asit (JA) gibi bazı bitki büyüme düzenleyicilerinin bitkilerde tuz toleransının arttırılmasında kullanılabileceği fikri ortaya konulmuştur (Yoon *et al.* 2009; Roychoudhury *et al.* 2011; Singh and Gautam 2013; Sripinyowanich *et al.* 2013). Bitkilerde kompleks fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler değişimlere neden olan çevresel stresler içsel bitki büyüme düzenleyicilerinin seviye ve oranlarını değiştirebilmektedir (Wang *et al.* 2005a; Ashraf *et al.* 2008). Bu değişimler stres koşullarında bitki büyüme ve gelişimini etkileyen önemli metabolik bozukluklara neden olmaktadır. Genel olarak, tuz stresi bitki büyüme düzenleyicilerinin sentezini azaltmakta veya bunların degradasyonuna neden olabilmektedir (Kuiper *et al.* 1988). Çevresel stres koşulları altındaki bitkilere dışsal olarak uygulanan bitki büyüme düzenleyicilerinin, içsel büyüme düzenleyicilerinin konsantrasyonlarındaki eksikliği ortadan kaldırmakta ve stresin inhibe edici etkisini azaltabilmektedir (Ashraf and Foolad 2007; Ashraf *et al.* 2008). Bununla birlikte, bu etkilerin altında yatan mekanizmalar tam olarak bilinmemekte ve tuz toleransındaki artışın doğrudan bu bileşiklerin fizyolojik rolleri ile ilişkili olmadığı bildirilmektedir (Ashraf *et al.* 2008).

Bilinen diğer birçok bitki büyüme düzenleyicileri gibi SA ve PA tuz stresine maruz kalan bitkilerde birçok metabolik olayı düzenleyerek bitki büyüme ve gelişiminde önemli rol oynamaktadır (Ashraf *et al.* 2010; Hussain *et al.* 2011). Salisilik asit birçok patojene karşı oluşturulan bitki savunma cevaplarında önemli role sahip bir sinyal molekülüdür (Snyman and Cronjé 2008). Bununla birlikte, SA'nın tuzluluk, kuraklık, sıcaklık ve ağır metaller gibi birçok strese karşı oluşturulan bitki cevaplarının düzenlenmesinde önemli rollere sahip olduğu bildirilmiştir (Hayat *et al.* 2010). Bu bulgular, SA'nın oldukça kompleks stres cevaplarına katılan birkaç fonksiyonel molekülle veya diğer sinyal molekülleri ile etkileşime girerek stres toleransını

arttırabileceğini ileri sürmektedir. Poliaminler bitki büyüme ve gelişimindeki birçok işlevde önemli fonksiyona sahip küçük polikatyonlardır. Poliaminler hücre bölünmesi ve uzaması, kök büyümesi, çiçek ve meyve gelişimi, replikasyon, transkripsiyon, translasyon, membran ve hücre çeperi kararlılığı, kromatin organizasyonu, ribozom biyogenez ve programlanmış hücre ölümü gibi birçok hücrel işlevdeki rollerinden dolayı araştırma konusu olmuştur (Hussain *et al.* 2011). Bununla birlikte, PA'lerin kuraklık, tuzluluk, sıcaklık ve ağır metaller gibi birçok stres durumuyla ilgili olduğu da bilinmektedir (Liu *et al.* 2011; Shevyakova *et al.* 2011; Xu *et al.* 2011; Cvikrová *et al.* 2013).

Bu derlemede, bitkilerde SA ve PA metabolizması ile tuz stresinin olumsuz etkilerinin hafifletilmesinde dışsal SA ve PA uygulamalarıyla ilgili araştırmalar tartışılmıştır.

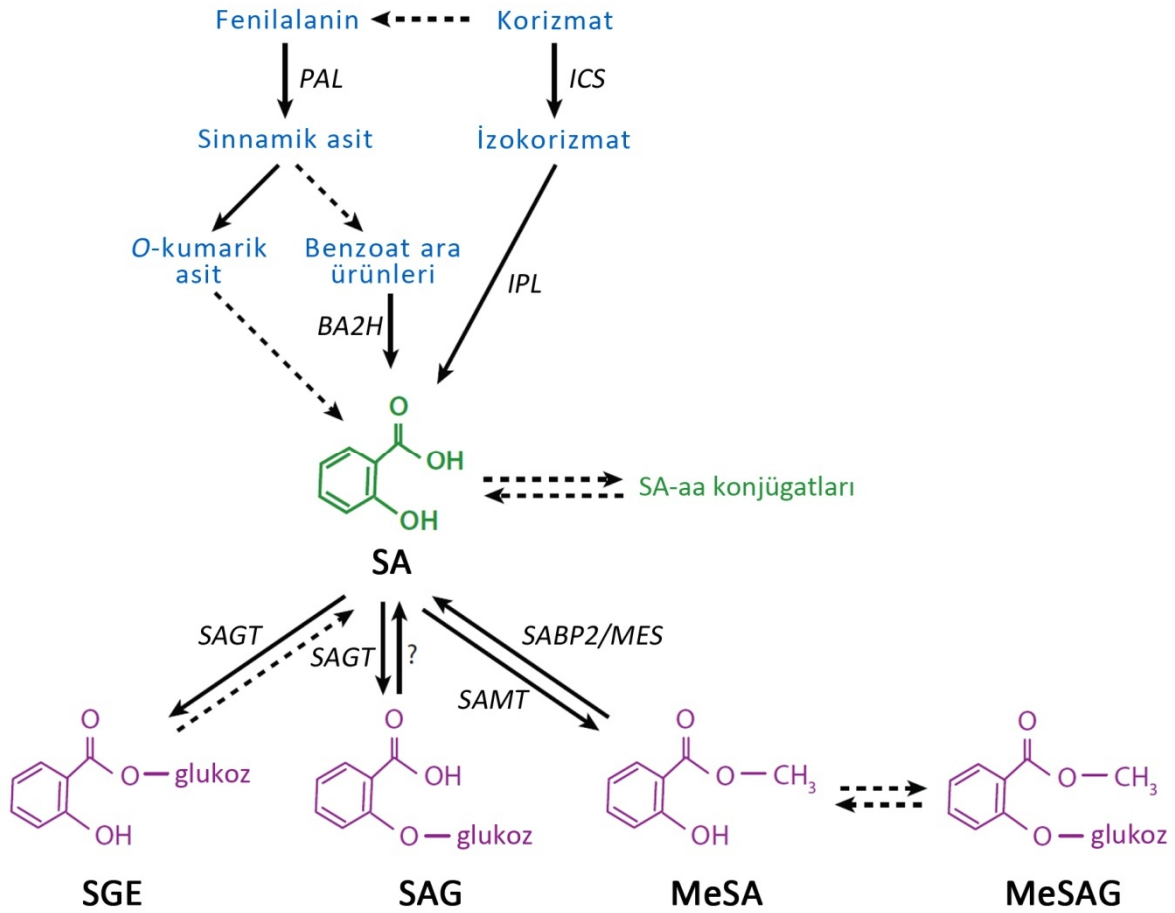
2. Salisilik Asit

Salisilik asit (SA), bitkilerde birçok metabolik ve fizyolojik cevabı oluşturan ve dolayısıyla bitki büyüme ve gelişmesini etkileyen içsel bir bitki büyüme düzenleyicisidir (Hayat *et al.* 2010). SA, lokal patojen saldırısına karşı bitki savunma cevaplarında (hipersensitif cevap) ve sistemik kazanılmış dirençte önemli rol oynamaktadır (Alvarez 2000). SA stres koşulları altında büyüme, gelişme ve savunma cevaplarında önemli bir rol oynayan bitki sinyal molekülüdür (Cameron 2000). Bitkilerde hastalık direncini sağlayabilen SA, birçok stres durumuna karşı bitki cevaplarını da düzenleyebilmektedir (Shirasu *et al.* 1997).

Bitkilerde SA, primer metabolit olarak korizmat gerektiren iki farklı enzimatik yol aracılığı ile oluşturulabilmektedir (Garcion and Métraux 2006; Wildermuth 2006). Korizmat-kökenli L-fenilalanin, ilk olarak fenilalanin amonyum liyaz (PAL) ile katalizlenen bir seri enzimatik reaksiyonlarla hem benzoat ara ürünleri hem de kumarik asit yoluyla SA'ya dönüştürülebilmektedir (Şekil 1). PAL enzimi farklı abiyotik ve biyotik stresler tarafından teşvik edilerek, çok fonksiyonlu fenoliklerin farklı

tiplerinin ortaya çıkmasına neden olan fenilpropanoid yolunun anahtar düzenleyicisidir (Yalpani *et al.* 1991). Korizmat, izokorizmat sentaz (ICS) ve izokorizmat pirüvat liyazın (IPL) fonksiyon

gördüğü iki basamaklı reaksiyonla izokorizmat aracılığıyla SA'ya dönüştürülebilmektedir (Şekil 1) (Wildermuth *et al.* 2001; Strawn *et al.* 2007).



Şekil 1. Salisilik asit biyosentezi ve metabolizması için biyosentetik yol. PAL, fenilalanin amino liyaz; ICS, izokorizmat sentaz; IPL, izokorizmat pirüvat liyaz; BA2H, benzoik asit-2-hidroksilaz; SA, salisilik asit; SAGT, SA glukozil transferaz; aa, amino asit; SAMT, SA metil transferaz; SABP2, SA-bağlayıcı protein 2; MES, metil esteraz; SGE, SA glukoz esteri; SAG, SA O-β-glukozid; MeSA, metil salisilat; MeSAG, metil salisilat O-β-glukozid (Vlot *et al.* 2009'dan değiştirilerek).

Arabidopsis'te izokorizmat sentaz enzimini kodlayan iki gen (*ICS1* ve *ICS2*) tespit edilmiştir. Patojen direncinin yanı sıra SA üretiminin ciddi şekilde azaldığı fonksiyonel *ICS1*'den yoksun mutantlarda, *ICS1*'in patojen veya UV ışığı ile teşvik edilen SA üretiminin yaklaşık %90'ından sorumlu olduğu gösterilmiştir (Wildermuth *et al.* 2001; Garcion *et al.* 2008). *ics1/ics2* çift mutantında SA kalıntılarının ortaya çıkışı, *Arabidopsis*'te ICS yolunun tek SA kaynağı olmadığını doğrulamaktadır (Garcion *et al.* 2008). Bitkide üretilen SA'nın çoğu, patojen teşvikli SA glukozil transferaz (SAGT) ile SA O-β-glukozide (SAG) dönüştürülür (Şekil 1) (Dean *et al.* 2005; Song 2006). *Arabidopsis*'te SAGT enzimini kodlayan iki gen tanımlanmıştır: biri tercihen SA'yı SAG'a çevirirken, diğeri daha az bolluktaki SA türevi

olan salisilolil glukoz esteri (SGE) oluşturur (Dean and Delaney 2008). SA muhtemelen kloroplastlarda sentezlenirken (Wildermuth *et al.* 2001; Garcion *et al.* 2008), SAGT sitozole lokalize olarak ortaya çıkmaktadır (Dean *et al.* 2005). SAG, sitozolden vakuole aktif olarak taşınır ve vakuolde SA'ya geri dönüştürülebilen inaktif depo formu olarak fonksiyon görebilmektedir (Dean *et al.* 2005; Grün *et al.* 2006).

Hücrelerde sentezlenen salisilik asit hücreler, dokular ve organların içinde veya dışında serbestçe hareket edebilir (Kawano *et al.* 2004) ve bu hareket reaktif oksijen türleri (ROT) ve Ca²⁺ tarafından hassas bir şekilde düzenlenmektedir (Chen *et al.* 2001). Metil salisilat (MeSA), enfekte olmuş

dokulardan olmamış dokulara floem aracılığı ile hareket eden uçucu özelliğe sahip bir sinyal molekülüdür. MeSA, gerekli olduğunda salisilik aside dönüşebilen ve transloke olabilen SA'nın inaktif bir öncüsüdür. Park ve ark. (2007) yaptıkları çalışmada, MeSA'nın tütün bitkisinde önemli uzun mesafeli sistemik kazanılmış direnç sinyali olarak fonksiyon gördüğünü bildirmişlerdir. Ayrıca radyoaktif etiketlenmiş SA'nın, tütün hücre süspansiyonu kültürlerinde SAG ve MeSAG'a hemen hemen eşit miktarlarda çevrildiği, MeSA seviyelerinin ise yaklaşık 5 kez daha düşük olduğu belirtilmiştir (Dean *et al.* 2005). Tütünde iki enzim SA ve MeSA arasındaki dengeyi kontrol etmektedir: Birincisi biyolojik olarak inaktif MeSA'yı aktif SA'ya çeviren SA bağlama protein 2 (SABP2) (Forouhar *et al.* 2005) ve ikincisi SA'dan MeSA oluşumunu katalize eden SA metil transferaz 1 (SAMT1)'dir (Ross *et al.* 1999).

2.1. Fizyolojik Roller

Salisilik asit bitki büyüme ve gelişmesi, fotosentez, stomatal düzenleme, solunum, çiçeklenme, senesens ve iyon alımında önemli rol oynamaktadır (Vicente and Plasencia 2011). Bitkilerde SA aracılı büyüme ve gelişmenin moleküler durumları ile ilgili araştırmalar, SA'nın etki mekanizmalarının yanı sıra fizyolojik rollerinin daha iyi anlaşılmasını sağlamaktadır (Swain *et al.* 2011). Tohum çimlenmesinde SA'nın rolü ile ilişkili çalışmalar çelişkili olup; SA'nın ya çimlenmeyi inhibe ettiği ya da tohum canlılığını arttırdığı ileri sürülmüştür (Xie *et al.* 2007; Lee *et al.* 2010). Bildirilen bu etkiler, uygulanan SA konsantrasyonları ile ilişkili olabilmektedir. *Arabidopsis thaliana*'da, 1 mM'in üzerindeki SA konsantrasyonlarının çimlenmeyi geciktirebildiği veya hatta inhibe edebildiği bildirilmiştir (Rajjou *et al.* 2006). Tohum çimlenmesinin negatif bir regülatörü olarak SA'nın etkisi, muhtemelen SA-teşvikli oksidatif stresten kaynaklanmaktadır. SA'nın büyüme stimüle edici etkileri soya fasulyesi (Gutierrez-Coronado *et al.* 1998), buğday (Shakirova *et al.* 2003), mısır (Gunes *et al.* 2007) ve papatyada (Kováčik *et al.* 2009) rapor edilmiştir. SA'nın büyüme teşvik edici etkilerinin hormonal durumdaki değişikliklerle

(Shakirova *et al.* 2003; Abreu ve Munne-Bosch, 2009) veya fotosentez, transpirasyon ve stoma iletkenliğinin geliştirilmesiyle (Stevens *et al.* 2006) ilişkili olduğu ileri sürülmüştür. Bununla birlikte, SA'nın normal koşullar altında *Arabidopsis*'te tohum çimlenmesini geciktirdiği, buna karşın yüksek tuz konsantrasyonlarında oksidatif stresi azaltarak tohum çimlenmesini teşvik ettiği bildirilmiştir (Lee *et al.* 2010).

Salisilik asit bitkilerde metabolik cevapların geniş bir skalasını oluşturur ve hatta fotosentetik parametreleri ve bitki su ilişkilerini de etkiler. Fotosentez parametreleri üzerinde dışsal SA'nın etkileri, test edilen bitki türüne ve doza bağlıdır. Yüksek SA konsantrasyonunun (10^{-3} M) domates bitkilerinde stoma iletkenliği, CO₂ fiksasyon oranı, RuBisCO ve fotosentetik kuantum etkinliğinde azalmaya neden olarak fidelerin ölümüne yol açtığı rapor edilmiştir (Poór *et al.* 2011). Düşük konsantrasyondaki (10^{-5} M) salisilik asitle ön-uygulama yapılmış tanelerden elde edilen buğday fidelerinde pigment içeriği önemli düzeyde artarken, daha yüksek konsantrasyonların yararlı olmadığı tespit edilmiştir (Hayat *et al.* 2005). SA'nın dışsal uygulamasının *Brassica juncea*'da net fotosentetik oran, içsel CO₂ konsantrasyonu, su kullanım etkinliği, stoma iletkenliğini ve transpirasyon oranını arttırdığı bulunmuştur (Fariduddin *et al.* 2003). Bununla birlikte, SA'nın alternatif oksidaz (AOX) yolunu teşvik ettiği kanıtlanmıştır (Roads ve McIntosh, 1992; Lei *et al.* 2008). AOX kloroplast ve mitokondriyal elektron transport zinciri boyunca hareket eden elektronları saptırmakta ve bu elektronları, oksijenin suya indirgenmesinde kullanarak ROT'ların üretimini azaltmaktadır. Salisilik asit uygulanmış *Cucumis sativus* ve *Lupinus luteus* bitkilerinde hem AOX transkript seviyesinin hem de protein seviyesinin arttığı bildirilmiştir (Lei *et al.* 2010; Belozeroва *et al.* 2014). Bununla birlikte, AOX yolunun düzenlenişi ve SA arasındaki ilişki halen açık değildir.

SA yaprak senesensi sırasında gen ekspresyonunun kontrolünde (Morris *et al.* 2000) ve *Arabidopsis* gibi bitkilerde çiçeklenme zamanının ilerlemesinde (Martinez *et al.* 2004) önemli bir rol oynamaktadır.

Hücre redoks homeostazisi ve fotosentezde SA'nın önemli rolü incelendikten sonra bu bitki hormonunun senesensin düzenlenmesine katılması sürpriz değildir. Senesens ile SA sinyal yolunun ilişkisi, *Arabidopsis*'in yaşlanan yapraklarında detaylanmış gen ekspresyon analizi ile doğrulanmıştır (Buchanan-Wollaston *et al.* 2005). Ayrıca SA birçok bitkide çiçeklenmeyi de teşvik etmektedir (Martin-Mex *et al.* 2005; Shimakawa *et al.* 2012). Salisilik asidin çiçeklenmeyi teşvik edici etkisi sadece stres koşulları altında gözlenmiş; bu nedenle SA'nın çiçeklenme için gerekli olabildiği bildirilmiş; fakat çiçeklenmeyi teşvik etmek için yeterli olmadığı tespit edilmiştir (Wada and Takeno 2010; Wada *et al.* 2010).

2.2. Bitki Tuz Toleransında Dışsal Salisilik Asit Uygulaması

Bir bitki fenolik bileşiği olan salisilik asit (SA), hormon-benzeri içsel bir düzenleyici olarak değerlendirilmektedir. Biyotik ve abiyotik stresörlere karşı savunma mekanizmalarında SA'nın rolü çok iyi karakterize edilmiştir (Gautam and Singh 2009; Zhang *et al.* 2011; Loutfy *et al.* 2012). Bitkilerin tuz stresine maruz kalması turgor, büyüme, fotosentetik oran ve stoma iletkenliğinde azalma ile hücresel bileşenlerin zararlarını içeren ciddi fizyolojik ve biyokimyasal bozukluklara neden olmaktadır (Munns and Tester, 2008). Tuz stresi altında büyüme ve gelişmenin sürdürülmesi ozmotik ayarlama, ozmotik koruyucular/ozmolitlerin sentezi veya bazı halofitlerde vakuolde Na⁺'un birikimi ve alıkonmasıyla ilişkilidir (Chinnusamy *et al.* 2005; Kavi Kishor *et al.* 2005). Toprağa ilave edilen SA, tuz stresi sırasında mısır bitkilerinin canlılığı üzerinde iyileştirici etkiye sahiptir ve Na⁺ ve Cl⁻ birikimi azalmıştır (Gunes *et al.* 2007). Ahmed ve ark. (2009), tuz stresi altında büyütülen domates bitkilerinin büyüme ortamına SA uygulaması ile membran bütünlüğü ve fotosentetik pigmentlerin içeriğinin korunduğunu ve böylece stresin zararlı etkilerinin azaltıldığını bildirmişlerdir. İlaveten, K⁺, Ca⁺² ve Mg⁺² alımında bir artış ve Na⁺ ve Cl⁻'un alımında bir azalış saptanmıştır (Ahmed *et al.* 2009). Keza SA'nın yaprağa uygulanması ile farklı bitkilerde inorganik

iyonların alınımı ve taşınımının değiştiği gösterilmiştir. Örneğin, tuz stresi altında büyütülen SA-uygulanmış mısır bitkilerinde N, Mg⁺², Fe⁺², Cu⁺² ve Mn⁺² birikimi önemli düzeyde artarken Na⁺ ve Cl⁻ azalmıştır (Gunes *et al.* 2005). NaCl stresinde büyütülen domates bitkilerinde, yaprağa SA uygulaması ile gövde ve köklerde Na⁺'un azalması ve K⁺ ve Mg⁺²'un artmasıyla NaCl'nin toksik etkisi önemli düzeyde azalmıştır (He and Zhu, 2008).

SA ön-uygulamasını takiben tuz uygulamalarına maruz bırakılan domates fidelerinin yapraklarında uyumlu ozmolitler (örneğin; glukoz, fruktoz, sorbitol ve prolin) belirgin bir şekilde birikmiş ve bitki büyümesi önemli düzeyde teşvik edilmiştir (Szepesi 2006). Yaprak su potansiyelinde tuz-teşvikli azalmanın köklerde ABA'nın artan birikimine neden olduğu ve tuzlu koşullarda gen ekspresyonu ve ABA sinyal transdüksiyon yollarını başlattığı bildirilmiştir (Szepesi 2006). Salisilik asit uygulanmış salatalık fidelerinde çözünebilir şekerlerin ve özellikle köklerde indirgeyici olmayan şekerlerin birikiminin ozmotik düzenleme ve bitki hücrelerinde su alımının kolaylaştırılmasında fonksiyon görerek NaCl stresine karşı fidelerin toleransını arttırdığı bildirilmiştir (Dong *et al.* 2011). Misra ve Saxena (2009), mercimekte kök ortamına uygulanmış SA'nın prolin metabolizmasında yer alan anahtar enzimlerin aktiviteleri ve bitki büyümesi üzerine etkilerini incelemişlerdir. Uyumlu çözünenler, hücre dışında yüksek tuz konsantrasyonunu dengelemek ve vakuolde Na⁺ ve Cl⁻ iyonlarının yüksek konsantrasyonlarda birikimini engellemek için esas olarak sitozolde birikirler (Kavi Kishor *et al.* 2005). Ekim öncesi buğday tohumlarının SA ile muamelesinin, ozmotik potansiyel, K⁺/Na⁺ oranı ve fotosentetik pigmentlerin içeriğini kontrol ve tuzlu koşullarda pozitif olarak düzenlediği bildirilmiştir (Kaydan *et al.* 2007). Tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde SA'nın prolin birikimini arttırdığı ve bu durumun ozmotik ayarlama önemli olduğu belirtilmiştir (Gautam and Singh 2009). Prolin ve glisin betain gibi uyumlu çözünenlerin SA-teşvikli oluşumu, membranların ve proteinlerin kararlı olmasında ve böylece tuz stresine karşı toleransın artmasında etkilidir (Deef 2007).

Salisilik asidin dışsal uygulaması, tuz stresine girmiş buğday bitkilerinde oksin ve sitokinin seviyelerinin değişmemesine, kök apikal meristeminde hücre bölünmesinin ilerlemesine ve verimliliğin artmasına neden olmuştur (Shakirova *et al.* 2003). Mısır yapraklarına SA uygulaması tuzun zararlı etkilerini ortadan kaldırmış ve fotosentetik kapasite, RuBisCO aktivitesi ve büyümenin artmasına neden olmuştur (Khodary 2004). Benzer etki, ayçiçeğinde fotosentetik etkinliğin geliştirilmesi şeklinde de belirlenmiştir (Noreen and Ashraf 2008).

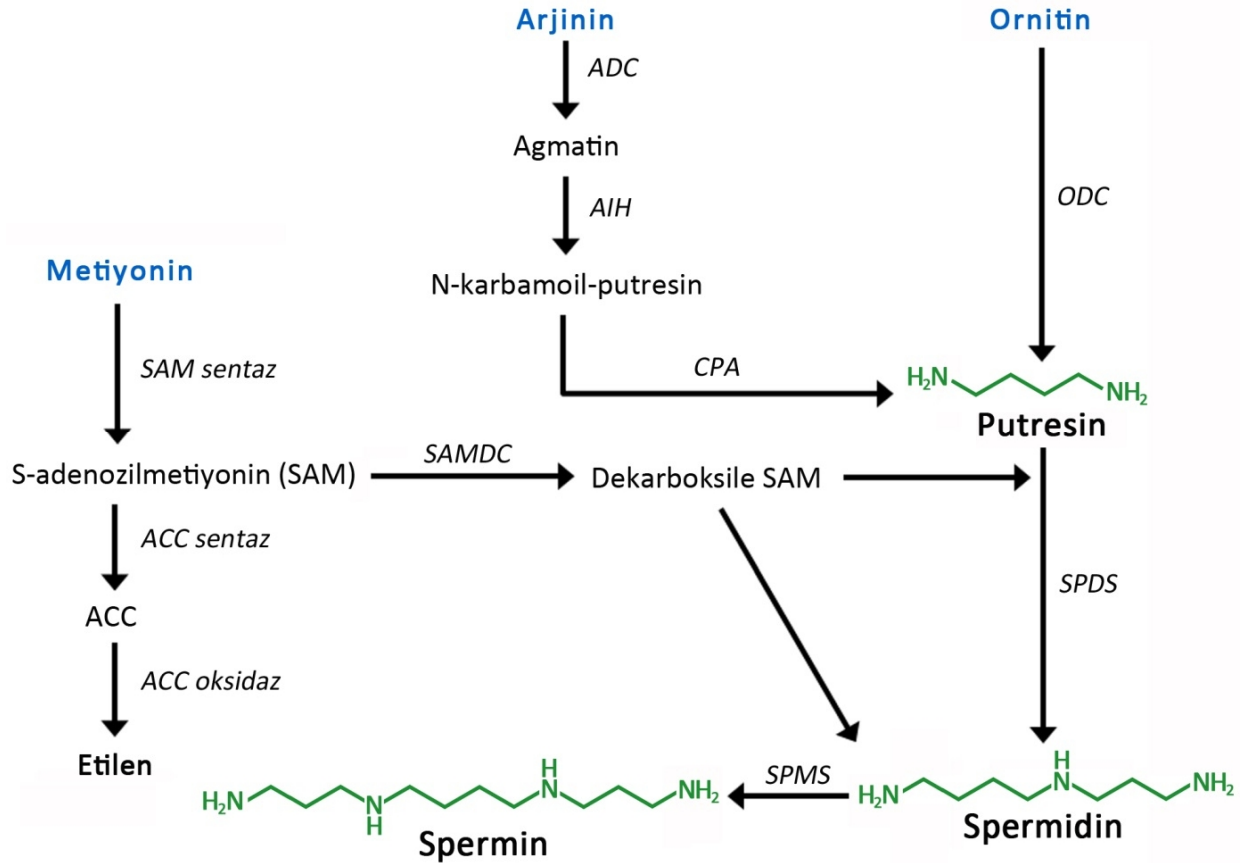
Bir antioksidan olan SA, bitkilerde bilinen diğer enzimatik olmayan antioksidanlar kadar etkilidir (Rao and Davis 1999). SA'nın direkt etkilerine ilave olarak, farklı antioksidan enzimlerin stimüle edilmesiyle bitki savunma mekanizmalarını teşvik edebilir. Farklı antioksidan enzimlerin aktiviteleri, tuzluluğa maruz kalma ve/veya SA uygulamasının sonucunda prolin içeriğindeki artışla uyumlu olarak artmış ve böylece tuz stresine karşı toleransın artması sağlanmıştır (Yusuf *et al.* 2008). İleri moleküler yaklaşımlar, savunma cevabında önemli rol oynayan proteinleri/enzimleri kodlayan birçok detoksifiye ve antioksidan genleri ortaya koymuştur (Holuigue *et al.* 2007). Stres koşulları altında SA ile artan yönde regüle olan genler S-transferaz, glikozil transferaz, peroksiredoksin, peroksidaz, tiyoredoksin, glutaredoksin ve patojen direnci genleridir (Vanderauwera *et al.* 2005; Wang *et al.* 2005b). *Vigna radiata* bitkisinin tuza toleranslı (Pusa Vishal) ve hassas (T44) çeşitlerinde 0.5 mM SA uygulamasının, azot ve sülfür özümlemesi, glutatyon içeriği, askorbat peroksidaz ve glutatyon redüktaz aktivitesini arttırdığı, buna karşın 1.0 mM SA uygulamasının inhibitör etki gösterdiği bildirilmiştir (Nazar *et al.* 2011). Ayrıca SA'nın tuza hassas çeşide göre toleranslı çeşitte fotosentezde tuz teşvikli azalmayı hafiflettiği, nitrat redüktaz ve ATP sülfürilaz aktivitesini teşvik ettiği ve antioksidan metabolizmasını arttırdığı bildirilmiştir. Tuz stresi (250 mM NaCl) sırasında SA (0.5 mM) uygulanmış buğday fidelerinde askorbik asit ve glutatyon döngüsü enzimlerini kodlayan genlerin transkript seviyeleri ile askorbik asit ve glutatyon içeriklerinin arttığı belirtilmiştir (Li *et al.* 2013).

3. Poliaminler

Spermidin (Spd, bir triamin), spermin (Spm, bir tetraamin) ve bunların öncüsü putresini (Put, bir diamin) içeren poliaminler, gelişimsel ve fizyolojik işlevlerde önemli rol oynayan büyüme düzenleyicilerinin yeni bir sınıfı olarak kabul edilmektedir. Poliaminler canlı organizmalarda yaygın olarak bulunmaktadır (Kusano *et al.* 2008). Poliaminler farklı stres sinyallerine cevap olarak stres mesajcıları olarak fonksiyon görmektedir (Roychoudhury *et al.* 2011; Shu *et al.* 2012). Poliaminler bitki büyüme ve gelişmesinin birçok işlevine katılan küçük ve yaygın polikatyonlardır. Membran ve hücre çeperini stabilize edebilme yeteneklerinin yanı sıra PA'lar asit nötralize edici ve antioksidan özelliklerinden dolayı anti-stres ve anti-senesens etkilerine sahiptirler (Zhao and Yang 2008). Poliaminler metal toksisitesi, oksidatif stres, kuraklık, tuzluluk ve üşütme stresi gibi farklı çevresel streslere karşı savunma cevabını modüle etmede önemli rol oynamaktadır (Hussain *et al.* 2011; Choudhary *et al.* 2013; Kubiś *et al.* 2014).

Poliaminlerin sentezi L-arjinin ve L-metiyonin amino asitleriyle başlamaktadır (Şekil 2). Bitkilerde iki alternatif sentez yolunun varlığı kanıtlanmış ve poliamin biyosentez yolundaki enzimleri kodlayan genler farklı bitki türlerinde klonlanmış ve karakterize edilmiştir (Bagni and Tassoni 2001; Liu *et al.* 2007). Diamin putresin arjinaz ile arjinden ve ornitin dekarboksilaz (ODC) ile ornitinden sentezlenmektedir. Hatta putresin sırasıyla arjinin dekarboksilaz (ADC), agmatin imino hidrolaz (AIH) ve N-karbamoil putresin amido hidrolazın (CPA) katalizlediği üç ardışık reaksiyon ile agmatinden sentezlenebilmektedir (Kusano *et al.* 2008). Bir triamin olan spermidin ve tetraamin olan spermin sırasıyla spermidin sentaz (SPDS) ve spermin sentaz (SPMS) ile katalizlenen reaksiyonlarda putresine amino propil gruplarının ilavesiyle oluşmuştur (Slocum *et al.* 1984). Amino propil grupları, S-adenozil metiyonin dekarboksilaz (SAMDC) ile katalizlenen S-adenozil metiyoninin (SAM) dekarboksilasyonundan oluşmuştur (Slocum *et al.* 1984). Bitki türlerinde ornitin dekarboksilaz (ODC)

yolu belirlenmiş ve ODC için kodlanan genler karakterize edilmiştir (Michael *et al.* 1996).



Şekil 2. Bitkilerde poliaminlerin biyosentez yolları. ADC, arjinindekarboksilaz; AIH, agmatiniminohidrolaz; CPA, N-karbamoil-putrescinaminohidrolaz; ODC, ornitindekarboksilaz; SPDS, spermidin sentaz; SPMS, spermin sentaz; SAM sentaz, S-adenozil metiyonin sentaz; SAMDC, S-adenozil metiyonin dekarboksilaz; ACC sentaz, 1-amino-siklopropan-1-karboksilik-asit sentaz; ACC oksidaz, 1-amino-siklopropan-1-karboksilik-asitoksidaz (Wimalasekera *et al.* 2011'den değiştirilerek).

Arabidopsis için tam genom sekansının bulunması, poliamin biyosentetik enzimlerini kodlayan genlerin izolasyonu ve kimliklendirilmesi için genomik yaklaşımların kullanımını kolaylaştırmıştır (Liu *et al.* 2007). Bitkilerin poliamin biyosentez yolundaki tüm genler farklı bitki türleri ve *Arabidopsis*'te belirlenmiştir (Janowitz *et al.* 2003; Ge *et al.* 2006). *Arabidopsis*'te poliamin biyosentezinden sorumlu 6 enzimi kodlayan genler belirlenmiştir: arjinin dekarboksilaz (*ADC1* ve *ADC2*) (Watson ve Malmberg, 1996; Watson *et al.* 1997); spermidin sentaz (*SPDS1* ve *SPDS2*) (Hanzawa *et al.* 2002) ve S-adenozil metiyonin sentaz (*SAMDC1*, *SAMDC2*, *SAMDC3*, *SAMDC4*) (Hashimoto *et al.* 1998; Franceschetti *et al.* 2001; Urano *et al.* 2003, 2004). Benzer olarak, Spm sentaz, termo spermin sentaz, agmatin imino hidrolaz ve N-karbamoil putrescin amido hidrolazın her biri tek gen tarafından temsil

edilmektedir (Hanzawa *et al.* 2000; Panicot *et al.* 2002; Piotrowski *et al.* 2003; Janowitz *et al.* 2003; Knott *et al.* 2007). *Arabidopsis*'te putrescin biyosentezine katılan genlerle ilişkili olarak, *ADC*'yi kodlayan iki genin (*ADC1* ve *ADC2*) farklı ekspresyonu çevresel streslere cevap olarak gözlenmiştir. *ADC2* ekspresyonu kuraklık, yüksek tuzluluk ve K^+ eksikliği gibi abiyotik streslerle kuvvetle teşvik edilirken (Perez-Amadore *et al.* 2002; Urano *et al.* 2003; Armengaud *et al.* 2004; Hummel *et al.* 2004; Alcázar *et al.* 2006), *ADC1* ekspresyonu esas olarak soğuk tarafından teşvik edilmiştir (Hummel *et al.* 2004). *SPMS*'in ekspresyon profilinin, kuraklık ve yüksek tuzluluk altında poliamin birikimine neden olan *ADC2*'nin ekspresyon profili ile uyumlu olduğu bulunmuştur (Alcázar *et al.* 2006; Urano *et al.* 2003). Bununla birlikte, *SPDS2*, kuraklık altında artan ekspresyon

gösteren *SPDS1*'e zıt olarak farklı stres koşullarında temel seviyede ekspresyona sahiptir. Diğer taraftan, *SAMDC1* ve *SAMDC2*'nin ekspresyonu soğuk tarafından teşvik edilirken, *SAMDC2*'nin ekspresyonu tuz stresi altında hafif şekilde teşvik edilmiştir (Vergnolle *et al.* 2005).

Poliamin biyosentetik genleri çevresel stres toleransını ilgilendiren bir konu haline gelmiştir. *Datura stramonium* ADC genini ifade eden transgenik çeltik bitkilerinde, kuraklık stresi altında çok daha yüksek seviyelerde oluşan Put nedeniyle yüksek seviyelerde Spd ve Spm oluşmuş ve sonunda bitkiler kuraklıktan korunmuştur (Capell *et al.* 2004). Put birikimi, homolog arjinin dekarboksilaz 2 genini aşırı eksprese eden transgenik *Arabidopsis* bitkilerinde kuraklık toleransını sağlamaktadır (Alcázar *et al.* 2010). Karanfil bitkisinde S-adenozil metiyonin dekarboksilaz geninin aşırı ekspresyonu, transgenik tütün bitkilerinde abiyotik streslere karşı geniş spektrumlu bir tolerans oluşturmuştur. Bu transgenik bitkilerde tuz, düşük sıcaklık, asit ve absisik asit uygulaması gibi streslerden sonra klorofil parçalanması ve sararma semptomu olarak görülen stres nedenli zararlar hafifletilmiştir (Wi *et al.* 2006). *Suaeda salsa* S-adenozil metiyonin sentetaz geninin (*SsSAMS2*) aşırı ekspresyonunun, transgenik tütünde poliaminlerin içeriğinde bir artışa neden olduğu ve dolayısıyla fotosentez kapasitesinin arttığı ve sonuçta tuz toleransının teşvik edildiği belirtilmiştir (Qi *et al.* 2010).

3.1. Fizyolojik Roller

Bitki poliaminlerinin morfogenez, büyüme, embriyogenez, organ gelişimi, yaprak senesensi ile abiyotik ve biyotik stres cevabında önemli rol oynadığı ileri sürülmüştür (Liu *et al.* 2000; Alcázar *et al.* 2006; Groppa and Benavides 2007; Kusano *et al.* 2007). Poliaminler embriyogenezde rol oynayan önemli bileşenlerdendir (Bertoldi *et al.* 2004). Yüksek yapılı bitkilerde embriyoid oluşumu üzerinde poliaminlerin etkisi ilk olarak *Daucus carota*'nın hücre kültürlerinde belirlenmiş (Montague *et al.* 1978) ve embriyoid oluşumunun Spd sentezinin kimyasal inhibitörleriyle azaldığı

(Fienberg *et al.* 1984) gösterilmiştir. Urano ve ark. (2005), *Arabidopsis* embriyo gelişiminde letal bir eksikliğe neden olduğu tespit edilen *ADC1* ve *ADC2* genlerinde çift mutasyon oluşturmuştur. Spermidin sentezi kodlayan genlerdeki (*SPDS1* ve *SPDS2*) çift mutasyonun ise embriyoda benzer bir gelişimsel eksikliğe yol açtığı belirtilmiştir (Imai *et al.* 2004). Poliaminler primer kök büyümesi, lateral ve adventif kök oluşumunda önemlidir ve inhibitörler veya genetik manipulasyonlar ile poliaminlerin içsel seviyelerinin modifikasyonları kök gelişiminde önemli etkilere sahiptir (Couée *et al.* 2004). Bu etkilerin hücre siklusu aktivitesi, büyüme ve farklılaşmada poliaminlerin katılımı ile ilişkili olduğu öne sürülmüştür. Diamin oksidaz ve poliamin oksidazın hücre çeperi güçlendirilmesi ve sertliğini etkilemesiyle hücre büyümesi ve gelişimini etkilediği bilinmektedir (Paschalidis and Roubelakis-Angelakis 2005).

Poliaminler ve onların konjugatları çiçek oluşumunun başlatılması ve gelişimi ile ilgili olarak da çalışılmıştır. Bitkilerde içsel PA konsantrasyonu vejetatif evreden reproduktif evreye geçiş sırasında belirgin şekilde değişmektedir. Dengesiz PA metabolizmasına sahip mutantlar anormal çiçeklenme yapıları ile çiçeklenmede gecikme göstermektedir (Kakkar and Sawhney 2002). Çok yüksek seviyede Put biriktiren transgenik *Arabidopsis* bitkileri cücelik ve geç-çiçeklenme göstermiş olup; gözlenen bu fenotipin gibberellin metabolizmasının etkilenmesinden kaynaklandığı ileri sürülmüştür (Alcázar *et al.* 2005). Poliaminlerin yüksek seviyeleri elma, avokado, tütün ve mandalınada meyve büyümesinin erken evrelerinde gözlenmiş ve spreyleme ile uygulanan poliaminler domates, elma ve zeytinin meyve oluşumu ve verimini arttırmıştır (Takahashi and Kakehi 2010).

Bitkilerde senesense etilenin önemli rolüne ilaveten NO ve poliaminler bitki senesens sinyal iletim yollarında işlev gören bileşenlerdir (Wimalasekera *et al.* 2011). Poliaminlerin anti-senesens etkileri birçok bitki türünde rapor edilmiştir (Takahashi and Kakehi 2010). Bu etkiler klorofil kaybının engellenmesi, etilen sentezinin

inhibisyonu, membranların kararlılığı, lipid peroksidasyonunun engellenmesi ve serbest radikallerin detoksifikasyonu yoluyla meydana gelebilir. Senesense ilişkin test edilen en yaygın hipotez poliamin ve etilen regülasyonu arasındaki ilişki olmuştur. Senesens işlevinde poliamin ve etilen biyosentezi zamansal ve mekânsal olarak düzenlenmiştir (Pandey *et al.* 2000).

Poliamin birikimi kuraklık, tuzluluk, ekstrem sıcaklık ve ağır metal gibi abiyotik stres koşullarında meydana gelmektedir (Groppa and Benavides 2007; Liu *et al.* 2011; Xu *et al.* 2011; Cvikrová *et al.* 2013). Uyumlu bir çözünen olarak poliamin kavramı bitkilerde tartışmalı bir konudur ve bu konuyla ilgili daha fazla çalışmaya gereksinim duyulmaktadır. Bununla birlikte, PA'lerin stres koşullarında biyomolekülleri korumada ve membran sistemlerinin denatürasyonunun önlenmesinde diğer bileşiklere göre daha iyi bir stabilize edici olduğu düşünülmektedir (Liu *et al.* 2007). Poliaminler prolin ve diğer uyumlu çözünenlerin özelliklerine benzer olan hücresel pH'ın sürdürülmesi, aktif oksijen radikallerinin temizlenmesi, makromoleküllerin korunması, hidrofilik olma gibi bazı özelliklere sahiptir (Liu *et al.* 2007; Wi *et al.* 2006). Poliaminlerin bir antioksidan, bir serbest radikal temizleyicisi ve bir membran kararlaştırıcısı olarak çalışması onların çok yönlü doğasıyla ilişkili olabilir (Velikova *et al.* 2000; Larher *et al.* 2003). ROT'ların oluşumu poliaminlerin katabolik işlevleri, bitki savunma cevapları ve abiyotik stres cevaplarıyla ilişkili olan poliamin oksidazlar ile çok sıkı ilişkilidir (Cona *et al.* 2006). Verma ve Mishra (2005), NaCl stresi altında *B. juncea* fideleri üzerinde Put'un pozitif etkilerinin azalan H₂O₂ ve lipid peroksidasyonu ile ilişkili olduğunu göstermişlerdir. Benzer olarak, Put tuz stresine maruz kalmış *Brassica*'nın yaprak dokularında antioksidan ve karotenoidlerin aktivitesini arttırmıştır. Sonuç olarak, poliaminlerin bazı koşullar altında antioksidan özellikler gösterebildiği ortaya konulmuştur (Verma and Mishra 2005).

3.2. Bitki Tuz Toleransında Dışsal Poliamin Uygulaması

Poliaminlerin dışsal uygulamasının farklı stres koşullarında bitki büyüme ve gelişmesini önemli ölçüde iyileştirdiği bildirilmiştir (Roychoudhury *et al.* 2011; Xu *et al.* 2011; Shi *et al.* 2013). Her bir poliaminin farklı koruyucu etkilerinin olduğu ve bunun nedeninin bitki türleri arasında absorpsiyon, transport ve kullanımdaki farklılıklardan dolayı olabildiği belirtilmiştir (Gill and Tuteja 2010). Bu bulgular ışığında, dışsal poliamin uygulamasının abiyotik stres cevaplarını kapsayan genlerin bir elisitörü olarak etki ettiği ileri sürülmüştür (Gill and Tuteja 2010).

Ali (2000), dışsal Put uygulamasının tuzluluk stresine maruz kalan *Atropa belladonna*'nın farklı organlarında Na⁺ ve Cl⁻ iyonlarının net birikimini azalttığını bildirmiştir. Put, çimlenme ve erken fide büyümesi sırasında NaCl'nin olumsuz etkisini azaltmış ve *A. belladonna*'nın içsel Put'u kadar alkaloidlerini de arttırmıştır. Lutts ve ark. (1996), Put'un, *Oryza sativa*'nın tuz uygulanmış tüm çeşitlerinde yaprak dokusu canlılığını ve büyümeyi arttırdığını bildirmiştir. Bu araştırmacılar, ACC'nin etilene dönüşümünün NaCl-teşvikli baskılanması ile ilişkili olduğunu ve Put'un çeltikte tuz toleransına katkıda bulduklarını ileri sürmüşlerdir. Spermini içeren PA'ler stoma açılmasını inhibe etmekte ve *Vicia faba* bekçi hücrelerinin KAT-1 gibi voltaj bağımlı içe yönelik K⁺ kanalının düzenlenmesiyle stoma kapanmasını teşvik etmektedir. Benzer şekilde, dışsal olarak uygulanan poliaminlerin, bitki hücrelerine Na⁺ alımının önemli bir yolu olan seçici olmayan katyon kanalları ile K⁺'un dışa akışını azaltarak tuzluluğun zararlı etkilerini hafiflettiği bildirilmiştir (Shabala *et al.* 2007). Dışsal Spm ve Spd uygulamalarının üç çeltik varyetesinde kısa süreli tuzluluk toleransında koruyucu potansiyeli olduğu belirtilmiştir (Roychoudhury *et al.* 2011). Araştırmacılar, kök veya gövde uzunluğundaki inhibisyonu, toksik Na⁺ birikimi veya K⁺ kaybı ve MDA birikimi, H₂O₂ birikimi veya lipoksijenaz aktivitesindeki önemli artışın Spd veya Spm uygulamasıyla önemli düzeyde azaldığını bildirmişlerdir. Bununla birlikte, tuz-teşvikli protein

karbonilasyonu ve proteaz aktivitesinin Spd ve Spm, klorofil degradasyonunun ise Spd tarafından engellendiği saptanmıştır (Roychoudhury *et al.* 2011). NaCl stresine maruz kalan salatalık fidelerinde gaz değişimi ve klorofil flüoresansı olumsuz etkilenmiş ve büyüme azalmıştır. Bu olumsuz etki, Put uygulaması sonucu PS II'nin fotokimyasal etkinliğinin artmasıyla hafifletilmiştir (Zhang *et al.* 2009).

Tuzluluğun *B. juncea* yaprak dokularında neden olduğu elektrolit sızıntısı, malondialdehit içeriği, süperoksit anyonu ($O_2^{\cdot-}$) ve H_2O_2 seviyelerinde artış ile fide büyümesi ve biyokütlerdeki azalış poliaminlerin (Put) tersine çevirdiği bildirilmiştir (Verma and Mishra 2005). İlaveten, Put antioksidan enzimlerin aktivitesini ve karotenoidlerin birikimini arttırmıştır. Tuzlu besin çözeltisine spermidin uygulaması, antioksidan enzim aktiviteleri, poliamin ve prolin içeriklerinde bir artışla birlikte köklerde tuz-teşvikli membran zararı, bitki büyümesi ve fotosentez inhibisyonunu azaltmaktadır (Dean *et al.* 2008; Chai *et al.* 2010). Bu bulgular, poliaminlerin antioksidan enzimleri aktive ederek ve antioksidanları arttırarak serbest radikal oluşumu, membran peroksidasyonu ve biyomoleküllerin denatürasyonunu engellediği ve tuzlu koşullarda fide büyümesinin sağlandığını ortaya koymuştur.

Arabidopsis'in tuz toleransında Put'un rolü önemlidir. Serbest Put birikimine neden olan tuz stresine cevap olarak *AtADC2*'nin teşvik edildiği bulunmuştur (Urano *et al.* 2004). Tuz toleransında stresle teşvik edilebilir geni ve içsel Put'un rolünü analiz etmek için yapılan mutant (*adc2-1*, *AtADC2*'nin Ds insersiyon mutanı) çalışmalarında, kontrol bitkilerine göre mutant bitkilerde serbest Put içeriğinin yaklaşık %25 daha az olduğu ve tuz stresinde artmadığı belirtilmiştir. Bu nedenle, *adc2-1* mutantının tuz stresine çok daha duyarlı olduğu ve dışsal Put ilavesiyle *adc2-1* mutantının stres duyarlılığının iyileştiği bildirilmiştir. Bu bulgular ışığında, içsel Put'un tuz toleransında önemli rol oynadığı, sadece tuzlulukta değil, normal koşullarda da Put üretimi için *AtADC2*'nin anahtar bir gen olduğu bildirilmiştir (Urano *et al.* 2004).

4. Sonuç

Farklı abiyotik stresler bitki verimliliğini olumsuz etkilemektedir. Diğer taraftan, besin ihtiyacının nüfus artışıyla birlikte büyümesi beklenmektedir. FAO'ya göre dünya nüfusu 2050 yılında %70 daha fazla besine ihtiyaç duyacaktır. Bu nedenle, yaklaşan besin ihtiyacı probleminin üstesinden gelmek için tuza toleranslı çeşitleri elde etmek zorunludur. Farklı streslere toleransı arttırmak için SA ve PA gibi dışsal uygulamaların kullanımı alternatif yaklaşımlar olarak görülmektedir. Tarımsal bitkilerde stresin neden olduğu zararlardan korumak için tarım kimyasalları olarak SA ve PA'dan yararlanılabilir. Dışsal SA veya PA uygulaması farklı büyüme koşullarında bitki büyüme ve gelişmesini teşvik etmek için etkili birer yaklaşımdır. Bununla birlikte, farklı bitki türlerinin SA veya PA'nın dışsal uygulamalarına cevapları değişmektedir. Herhangi bir tür için, stres koşullarında bitki verimliliğini arttırmak için SA veya PA'nın optimum konsantrasyonu veya uygulama süresi ile ilgili fikir birliği yoktur. SA veya PA'nın optimum konsantrasyonları muhtemelen tür veya çeşide bağımlıdır. Ayrıca bu büyüme maddelerinin dışsal uygulamalarının etkinliği bitki gelişim evresiyle değişebilir. Bu nedenle, her bir tür ya da çeşit için ilgili bulguları net olarak elde ettikten sonra ticari tavsiyelerde bulunulması zorunludur. Bununla birlikte, elektrofizyoloji, mikroarray, transkriptomik, proteomik, metabolomik yaklaşımlar gibi modern biyolojik disiplinleri içeren yüksek ölçekli analizler biyotik ve abiyotik stres toleransında SA veya PA biyosentez yolunun katılımının anlaşılmasına yardımcı olacaktır.

Kaynaklar

- Abreu, M.E. and Munne-Bosch, S., 2009. Salicylic acid deficiency in NahG transgenic lines and *sid2* mutants increases seed yield in the annual plant *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, **60**, 1261–1271.
- Ahmed, B., Abidi, H., Manaa, F., Hajer, A.M. and Ezzeddine, Z., 2009. Salicylic acid induced changes on some physiological parameters in tomato grown under salinity. The Proceedings of International Plant Nutrition Colloquium XVI UC Davis.

- Alcázar, R., García-Martínez, J.L., Cuevas, J.C., Tiburcio, A.F. and Altabella, T., 2005. Overexpression of *ADC2* in *Arabidopsis* induces dwarfism and late-flowering through GA deficiency. *The Plant Journal*, **43**, 425–436.
- Alcázar, R., Marco, F., Cuevas, J.C., Patron, M., Ferrando, A., Carrasco, P., Tiburcio, A.F. and Altabella, T., 2006. Involvement of polyamines in plant response to abiotic stress. *Biotechnology Letters*, **28**, 1867–1876.
- Alcázar, R., Planas, J., Saxena, T., Zarza, X., Bortolotti, C., Cuevas, J., Bitrian, M., Tiburcio, A.F. and Altabella, T., 2010. Putrescine accumulation confers drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants over-expressing the homologous *Arginine decarboxylase2* gene. *Plant Physiology and Biochemistry*, **48**, 547–552.
- Ali, R.M., 2000. Role of putrescine in salt tolerance of *Atropa belladonna* plant. *Plant Science*, **152**, 173–179.
- Alvarez, A.L., 2000. Salicylic acid in machinery of hypersensitive cell death and disease resistance. *Plant Molecular Biology*, **44**, 429–442.
- Armengaud, P., Breitling, R. and Amtmann, A., 2004. The potassium-dependent transcriptome of *Arabidopsis* reveals a prominent role of jasmonic acid in nutrient signaling. *Plant Physiology*, **136**, 2556–2576.
- Ashraf, M. and Foolad, M.R., 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, **59**, 206–216.
- Ashraf, M., Athar, H.R., Harris, P.J.C. and Kwon, T.R., 2008. Some prospective strategies for improving crop salt tolerance. *Advances in Agronomy*, **97**, 45–110.
- Ashraf, M. and Akram, N.A., 2009. Improving salinity tolerance of plants through conventional breeding and genetic engineering: An analytical comparison. *Biotechnology Advances*, **27**, 744–752.
- Ashraf, M. and Akram, N., 2010. The physiological, biochemical and molecular roles of brassinosteroids and salicylic acid in plant processes and salt tolerance. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **29**, 162–190.
- Bagni, N. and Tassoni, A., 2001. Biosynthesis, oxidation and conjugation of aliphatic polyamines in plants. *Amino Acids*, **20**, 301–317.
- Belozerova, N.S., Baik, A.S., Butsanets, P.A., Kusnetsov, V.V., Shugaev, A.G. and Pojidaeva, E.S., 2014. Effect of salicylic acid on the alternative pathway of yellow lupine respiration. *Russian Journal of Plant Physiology*, **61**, 38–46.
- Bertoldi, D., Tassoni, A., Martinelli, L. and Bagni, N., 2004. Polyamines and somatic embryogenesis in two *Vitis vinifera* cultivars. *Physiologia Plantarum*, **120**, 657–666.
- Buchanan-Wollaston, V., Page, T., Harrison, E., Breeze, E., Lim, P.O., Nam, H.G., Lin, J.F., Wu, S.H., Swidzinski, J., Ishizaki, K. and Leaver, C.J., 2005. Comparative transcriptome analysis reveals significant differences in gene expression and signalling pathways between developmental and dark/starvation-induced senescence in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, **42**, 567–585.
- Cameron, R.K., 2000. Salicylic acid and its role in plant defense responses: what do we really know? *Physiological and Molecular Plant Pathology*, **56**, 91–93.
- Capell, T., Bassie, L. and Christou, P., 2004. Modulation of the polyamine biosynthetic pathway in transgenic rice confers tolerance to drought stress. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, **101**, 9909–9914.
- Chai, Y.Y., Jiang, C.D., Shi, L., Shi, T.S. and Gu, W.B., 2010. Effects of exogenous spermine on sweet sorghum during germination under salinity. *Biologia Plantarum*, **54**, 145–148.
- Chen, H.-J., Hou, W.-C., Kuc, J. and Lin, Y.-H., 2001. Ca^{2+} -dependent and Ca^{2+} -independent excretion modes of salicylic acid in tobacco cell suspension culture. *Journal of Experimental Botany*, **52**, 1219–1226.
- Chinnusamy, V., Jagendorf, A. and Zhu, J.-K., 2005. Understanding and improving salt tolerance in plants. *Crop Science*, **45**, 437–448.
- Choudhary, S.P., Oral, H.V., Bhardwaj, R., Yu, J.-Q. and Tran, L.-S.P., 2013. Interaction of brassinosteroids and polyamines enhances copper stress tolerance in *Raphanus sativus*. *Journal of Experimental Botany*, **63**, 5659–5675.
- Cona, A., Rea, G., Angelini, R., Federico, R. and Tavladoraki, P., 2006. Functions of amine oxidases in plant development and defence. *Trends in Plant Science*, **11**, 80–88.
- Couëe, I., Hummel, I., Sulmon, C., Gouesbet, C. and El Amrani, A., 2004. Involvement of polyamines in root development. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, **76**, 1–10.
- Cvikrová, M., Gemperlová, L., Martincová, O. and Vanková, R., 2013. Effect of drought and combined drought and heat stress on polyamine metabolism in proline-over-producing tobacco plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, **73**, 7–15.
- Dean, J.V., Mohammed, L.A. and Fitzpatrick, T., 2005. The formation, vacuolar localization, and tonoplast transport of salicylic acid glucose conjugates in tobacco cell suspension cultures. *Planta*, **221**, 287–296.
- Dean, J.V. and Delaney, S.P., 2008. Metabolism of salicylic acid in wild-type, *ugt74f1* and *ugt74f2* glucosyl-transferase mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum*, **132**, 417–425.
- Deef, H.E., 2007. Influence of salicylic acid on stress tolerance during seed germination of *Triticum aestivum* and *Hordeum vulgare*. *Advances in Biological Research*, **1**, 40–48.
- Dong, C., Wang, X. and Shang, Q., 2011. Salicylic acid regulates sugar metabolism that confers tolerance to salinity stress in cucumber seedlings. *Scientia Horticulturae*, **129**, 629–636.

- Fariduddin, Q., Hayat, S. and Ahmad, A., 2003. Salicylic acid influences net photosynthetic rate, carboxylation efficiency, nitrate reductase activity and seed yield in *Brassica juncea*. *Photosynthetica*, **41**, 281–284.
- Fienberg, A.A., Choi, J.H., Lubich, W.P. and Sung, Z.R., 1984. Developmental regulation of polyamine metabolism in growth and differentiation of carrot culture. *Planta*, **162**, 532–539.
- Flowers, T.J. and Yeo, A.R., 1995. Breeding for salinity resistance in crop plants: where next? *Australian Journal of Plant Physiology*, **22**, 875–884.
- Forouhar, F., Yang, Y., Kumar, D., Chen, Y., Fridman, E., Park, S.W., Chiang, Y., Acton, T.B., Montelione, G.T., Pichersky, E., Klessig, D.F. and Tong, L., 2005. Structural and biochemical studies identify tobacco SABP2 as a methyl salicylate esterase and implicate it in plant innate immunity. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, **102**, 1773–1778.
- Franceschetti, M., Hanfrey, C., Scaramagli, S., Torrigiani, P., Bagni, N., Burtin, D. and Michael, A.J., 2001. Characterization of monocot and dicot plant S-adenosyl-L-methionine decarboxylase gene families including identification in the mRNA of a highly conserved pair of upstream overlapping open reading frames. *Biochemistry Journal*, **53**, 403–409.
- Garcion, C. and Métraux, J.-P., 2006. Salicylic acid. In *Plant Hormone Signaling*, Oxford: Blackwell Publishing Ltd. 24, 229–255.
- Garcion, C., Lohman, A., Lamodièrè, E., Catinot, J. and Buchala, A., 2008. Characterization and biological function of the *ISOCHORISMATE SYNTHASE 2* gene of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*, **147**, 1279–1287.
- Gautam, S. and Singh, P.K., 2009. Salicylic acid-induced salinity tolerance in corn grown under NaCl stress. *Acta Physiologia Plantarum*, **31**, 1185–1190.
- Ge, C., Cui, X., Wang, Y., Hu, Y., Fu, Z., Zhang, D., Cheng, Z. and Li, J., 2006. *BUD2*, encoding an S-adenosylmethionine decarboxylase, is required for *Arabidopsis* growth and development. *Cell Research*, **16**, 446–456.
- Gill, S.S. and Tuteja, N., 2010. Polyamines and abiotic stress tolerance in plants. *Plant Signaling and Behavior*, **51**, 26–33.
- Groppa, M.D. and Benavides, M.P., 2007. Polyamines and abiotic stress: recent advances. *Amino Acids*, **34**, 35–45.
- Grün, S., Lindermayr, C., Sell, S. and Durner, J., 2006. Nitric oxide and gene regulation in plants. *Journal of Experimental Botany*, **57**, 507–516.
- Gunes, A., Inal, A., Alpaslan, M., Cicek, N., Guneri, E., Eraslan, F. and Guzelordu, T., 2005. Effects of exogenously applied salicylic acid on the induction of multiple stress tolerance and mineral nutrition in maize (*Zea mays* L.). *Archives of Agronomy and Soil Science*, **51**, 687–695.
- Gunes, A., Inal, A., Alpaslan, M., Eraslan, F., Bagci, E.G. and Cicek, N., 2007. Salicylic acid induced changes on some physiological parameters symptomatic for oxidative stress and mineral nutrition in maize (*Zea mays* L.) grown under salinity. *Journal of Plant Physiology*, **164**, 728–736.
- Gutierrez-Coronado, M., Trejo, C.L. and Larque-Saavedra, A., 1998. Effects of salicylic acid on the growth of roots and shoots in soybean. *Plant Physiology and Biochemistry*, **36**, 563–565.
- Hanzawa, Y., Takahashi, T., Michael, A.J., Burtin, D., Long, D., Pineiro, M., Coupland, G. and Komeda, Y., 2000. *ACAULIS5*, an *Arabidopsis* gene required for stem elongation, encodes a spermine synthase. *EMBO Journal*, **19**, 4248–4256.
- Hanzawa, Y., Imai, A., Michael, A.J., Komeda, Y. and Takahashi, T., 2002. Characterization of the spermidine synthase-related gene family in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Letters*, **527**, 176–180.
- Hashimoto, T., Tamaki, K., Suzuki, K. and Yamada, Y., 1998. Molecular cloning of plant spermidine synthases. *Plant and Cell Physiology*, **39**, 73–79.
- Hayat, S., Fariduddin, Q., Ali, B. and Ahmad, A., 2005. Effect of salicylic acid on growth and enzyme activities of wheat seedlings. *Acta Agronomica Hungarica*, **53**, 433–437.
- Hayat, Q., Hayat, S., Irfan, M. and Ahmad, A., 2010. Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: A review. *Environmental and Experimental Botany*, **68**, 14–25.
- He, Y. and Zhu, Z.J., 2008. Exogenous salicylic acid alleviates NaCl toxicity and increases antioxidative enzyme activity in *Lycopersicon esculentum*. *Biologia Plantarum*, **52**, 792–795.
- Holuigüe, L., Salinas, P., Blanco, F. and Garreton, V., 2007. Salicylic acid and reactive oxygen species in the activation of stress defense genes. In: Hayat, S., Ahmad, A. (Eds.), *Salicylic Acid: A Plant Hormone*. Springer, Dordrecht, The Netherlands. pp. 197–246.
- Hummel, I., Gouesbet, G., El Amrani, A., Ainouche, A. and Couée, I., 2004. Characterization of the two arginine decarboxylase (polyamine biosynthesis) paralogues of the endemic subantarctic cruciferous species *Pringlea antiscorbutica* and analysis of their differential expression during development and response to environmental stress. *Gene*, **342**, 199–209.
- Hussain, S.S., Ali, M., Ahmad, M. and Siddique, K.H.M., 2011. Polyamines: natural and engineered abiotic and biotic stress tolerance in plants. *Biotechnology Advances*, **29**, 300–311.
- Imai, R., Ali, A., Pramanik, H.R., Nakaminami, K., Sentoku, N. and Kato, H., 2004. A distinctive class of spermidine synthase is involved in chilling response in rice. *Journal of Plant Physiology*, **161**, 883–886.
- Janowitz, T., Kneifel, H. and Piotrowski, M., 2003. Identification and characterization of plant agmatine iminohydrolase, the last missing link in polyamine biosynthesis of plants. *FEBS Letters*, **544**, 258–261.

- Kakkar, R.K. and Sawhney, V.K., 2002. Polyamine research in plants. A changing perspective. *Physiologia Plantarum*, **116**, 281–292.
- Kavi Kishore, P.B., Sangam, S., Amrutha, R.N., Laxmi, P.S., Naidu, K.R., Rao, K.R.S.S., Rao, S., Reddy, K.J., Theriappan, P. and Sreenivasulu, N., 2005. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current Science*, **88**, 424–438.
- Kawano, T., Furuichi, T. and Muto, S., 2004. Controlled free salicylic acid levels and corresponding signaling mechanisms in plants. *Plant Biotechnology*, **21**, 319–335.
- Kaydan, D., Yagmur, M. and Okut, N., 2007. Effects of salicylic acid on the growth and some physiological characters in salt stressed wheat (*Triticum aestivum* L.). *Tarim Bilimleri Dergisi*, **13**, 114–119.
- Khodary, S.E.A., 2004. Effect of salicylic acid on growth, photosynthesis and carbohydrate metabolism in salt-stressed maize plants. *International Journal of Agriculture and Biology*, **6**, 5–8.
- Knott, J.M., Römer, P. and Sumper, M., 2007. Putative spermine synthases from *Thalassiosira pseudonana* and *Arabidopsis thaliana* synthesize thermospermine rather than spermine. *FEBS Letters*, **581**, 3081–3086.
- Kováčik, J., Klejdus, B., Hedbavny, J. and Backor, M., 2009. Salicylic acid alleviates NaCl-induced changes in the metabolism of *Matricaria chamomilla* plants. *Ecotoxicology*, **18**, 544–554.
- Kreps, J.A., Wu, Y., Chang, H., Zhu, T., Wang, X. and Harper, J.F., 2002. Transcriptome changes for *Arabidopsis* in response to salt, osmotic, and cold stress. *Plant Physiology*, **130**, 2129–2141.
- Kubiś, J., Floryszak-Wieczorek, J. and Arasimowicz-Jelonek, M., 2014. Polyamines induce adaptive responses in water deficit stressed cucumber roots. *Journal of Plant Research*, **127**, 151–158.
- Kuiper, P.J.C., Kuiper, D. and Schuit, J., 1988. Root functional under stress condition: an introduction. *Plant and Soil*, **111**, 249–253.
- Kusano, T., Yamaguchi, K., Berberich, T. and Takahashi, Y., 2007. The polyamine spermine rescues *Arabidopsis* from salinity and drought stresses. *Plant Signaling and Behavior*, **2**, 250–251.
- Kusano, T., Berberich, T., Tateda, C. and Takahashi, Y., 2008. Polyamines: essential factors for growth and survival. *Planta*, **228**, 367–381.
- Larher, F.R., Aziz, A., Gibon, Y., Trostel-Aziz, P., Sulpice, R. and Bouchereau, A., 2003. An assessment of the physiological properties of the so-called compatible solutes using in vitro experiments with leaf discs. *Plant Physiology and Biochemistry*, **41**, 657–666.
- Lee, S., Kim, S.-G. and Park, C.-M., 2010. Salicylic acid promotes seed germination under high salinity by modulating antioxidant activity in *Arabidopsis*. *New Phytologist*, **188**, 626–637.
- Lei, T., Yan, Y.C., Xi, D.H., Feng, H., Sun, X., Zhang, F., Xu, W.L., Liang, H.G. and Lin, H.H., 2008. Effects of salicylic acid on alternative pathway respiration and alternative oxidase expression in tobacco calli. *Zeitschrift für Naturforschung*, **63**, 706–712.
- Lei, T., Feng, H., Sun, X., Dai, Q.L., Zhang, F., Liang, H.G. and Lin, H.H., 2010. The alternative pathway in cucumber seedlings under low temperature stress was enhanced by salicylic acid. *Plant Growth Regulation*, **60**, 35–42.
- Li, G., Peng, X., Wei, L. and Kang, G., 2013. Salicylic acid increases the contents of glutathione and ascorbate and temporally regulates the related gene expression in salt-stressed wheat seedlings. *Gene*, **529**, 321–325.
- Liu, K., Fu, H.H., Bei, Q.X. and Luan, S., 2000. Inward potassium channel in guard cells as a target for polyamine regulation of stomatal movements. *Plant Physiology*, **124**, 1315–1325.
- Liu, J.H., Kitashiba, H., Wang, J., Ban, Y. and Moriguchi, T., 2007. Polyamines and their ability to provide environmental stress tolerance to plants. *Plant Biotechnology*, **24**, 117–126.
- Liu, J.H., Nakajima, I. and Moriguchi, T., 2011. Effects of salt and osmotic stresses on free polyamine content and expression of polyamine biosynthetic genes in *Vitis vinifera*. *Biologia Plantarum*, **55**, 340–344.
- Loutfy, N., El-Tayeb, M.A., Hassanen, A.M., Moustafa, M.F., Sakuma, Y. and Inouhe, M., 2012. Changes in the water status and osmotic solute contents in response to drought and salicylic acid treatments in four different cultivars of wheat (*Triticum aestivum*). *Journal of Plant Research*, **125**, 173–184.
- Lutts, S., Kinet, J.-M. and Bouharmont, J., 1996. Ethylene production in relation to salinity by leaves of rice (*Oryza sativa* L.) tolerance and exogenous putrescine application. *Plant Science*, **116**, 15–25.
- Martinez, C., Pons, E., Prats, G. and Leon, J., 2004. Salicylic acid regulates flowering time and links defence responses and reproductive development. *The Plant Journal*, **37**, 209–217.
- Martin-Mex, R., Villanueva-Couoh, E., Herrera-Campos, T. and Larque-Saavedra, A., 2005. Positive effect of salicylates on the flowering of African violet. *Scientia Horticulturae*, **103**, 499–502.
- Michael, A.J., Furze, J.M., Rhodes, M.J.C. and Burtin, D., 1996. Molecular cloning and functional identification of a plant ornithine decarboxylase cDNA. *Biochemistry Journal*, **314**, 241–248.
- Misra, N. and Saxena, P., 2009. Effect of salicylic acid on proline metabolism in lentil grown under salinity stress. *Plant Science*, **177**, 181–189.
- Montague, M., Koppenbrink, J. and Jaworski, E., 1978. Polyamine metabolism in embryogenic cells of *Daucus carota*. Changes in intracellular content and rates of synthesis. *Plant Physiology*, **62**, 430–433.
- Morris, K., MacKerness, S. A., Page, T., John, C. F., Murphy, A. M., Carr, J. P. and Buchanan-Wollaston, V., 2000. Salicylic acid has a role in regulating gene expression during leaf senescence. *The Plant Journal*, **23**, 677–685.

- Munns, R. and Tester, M., 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, **59**, 651–681.
- Nazar, R., Iqbal, N., Syeed, S. and Khan, N., 2011. Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under salt stress by enhancing nitrogen and sulfur assimilation and antioxidant metabolism differentially in two mungbean. *Journal of Plant Physiology*, **168**, 807–815.
- Noreen, S. and Ashraf, M., 2008. Alleviation of adverse effects of salt-stress on sunflower (*Helianthus annuus* L.) by exogenous application of salicylic acid: growth and photosynthesis. *Pakistan Journal of Botany*, **40**, 1657–1663.
- Pandey, S., Ranade, S., Nagar, P.K. and Kumar, N., 2000. Role of polyamines and ethylene as modulators of plant senescence. *Journal of Bioscience*, **25**, 291–299.
- Panicot, M., Minguet, E.G., Ferrando, A., Alcázar, R., Blázquez, M.A., Carbonell, J., Altabella, T., Koncz, C. and Tiburcio, A.F., 2002. A polyamine metabolon involving aminopropyl transferase complexes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, **14**, 2539–2551.
- Park, J.-E., Park, J.-Y., Kim, Y.-S., Staswick, P.E., Jeon, J., Yun, J., Kim, S.Y., Kim, J., Lee, Y.H. and Park, C.M., 2007. GH3-mediated auxin homeostasis links growth regulation with stress adaptation response in *Arabidopsis*. *Journal of Biological Chemistry*, **282**, 10036–10046.
- Paschalidis, K.A. and Roubelakis-Angelakis, K.A., 2005. Sites and regulation of polyamine catabolism in the tobacco plant. Correlations with cell division/expansion, cell cycle progression, and vascular development. *Plant Physiology*, **138**, 2174–2184.
- Peréz-Amador, M.A., Leon, J., Green, P.J. and Carbonell, J., 2002. Induction of the *Arginine decarboxylase ADC2* gene provides evidence for the involvement of polyamines in the wound response in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, **130**, 1454–1463.
- Piotrowski, M., Janowitz, T. and Kneifel, H., 2003. Plant C–N hydrolases and the identification of a plant N-carbamoylputrescine amidohydrolase involved in polyamine biosynthesis. *Journal of Biological Chemistry*, **278**, 1708–1712.
- Poór, P., Gémes, K., Horváth, F., Szepesi, A., Simon, M.L. and Tari, I., 2011. Salicylic acid treatment via the rooting medium interferes with stomatal response, CO₂ fixation rate and carbohydrate metabolism in tomato, and decreases harmful effects of subsequent salt stress. *Plant Biology*, **1**, 105–114.
- Qi, C.-H., Wang, F.-F., Zhang, H. and Liu, W.-Q., 2010. Overexpression of *Suadea salsa* S-adenosylmethionine synthetase gene promotes salt tolerance in transgenic tobacco. *Acta Physiologiae Plantarum*, **32**, 263–269.
- Rajjou, L., Belghazi, M., Hugué, R., Robin, C., Moreau, A., Job, C. and Job, D., 2006. Proteomic investigation of the effect of salicylic acid on *Arabidopsis* seed germination and establishment of early defense mechanisms. *Plant Physiology*, **141**, 910–923.
- Rao, M.V. and Davis, K.R., 1999. Ozone-induced cell death occurs via two distinct mechanisms in *Arabidopsis*: the role of salicylic acid. *The Plant Journal*, **17**, 603–614.
- Roads, D.M. and McIntosh, L., 1992. Salicylic acid regulation of respiration in higher plants: alternative oxidase expression. *Plant Cell*, **4**, 1131–1139.
- Ross, J.R., Nam, K.H., John, C., Auria, D. and Pichersky, E., 1999. S-adenosyl-L-methionine: salicylic acid carboxyl methyltransferase, an enzyme involved in floral scent production and plant defense, represents a new class of plant methyltransferases. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, **367**, 9–16.
- Roychoudhury, A., Basu, S. and Sengupta, D.N., 2011. Amelioration of salinity stress by exogenously applied spermidine or spermine in three varieties of Indica rice differing in their level of salt tolerance. *Journal of Plant Physiology*, **168**, 317–328.
- Shabala, S., Cuin, T.A. and Pottosin, I.I., 2007. Polyamines prevent NaCl-induced K⁺ efflux from pea mesophyll by blocking non-selective cation channels. *FEBS Letters*, **581**, 1993–1999.
- Shakirova, F.M., Sakhabutdinova, A.R., Bezrukova, M.V., Fatkhutdinova, R.A. and Fatkhutdinova, D.R., 2003. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity. *Plant Science*, **164**, 317–322.
- Shevyakova, N.I., Ilina, E.N., Stetsenko, L.A. and Kuznetsov, V.I.V., 2011. Nickel accumulation in rape shoots (*Brassica napus* L.) increased by putrescine. *International Journal of Phytoremediation*, **13**, 345–356.
- Shi, H., Ye, T. and Chan, Z., 2013. Comparative proteomic and physiological analyses reveal the protective effect of exogenous polyamines in the bermuda grass (*Cynodon dactylon*) response to salt and drought stresses. *Journal of Proteome Research*, **12**, 4807–4829.
- Shimakawa, A., Shiraya, T., Ishizuka, Y., Wada, K.C., Mitsui, T. and Takeno, K., 2012. Salicylic acid is involved in the regulation of starvation stress-induced flowering in *Lemna paucicostata*. *Journal of Plant Physiology*, **169**, 987–991.
- Shirasu, K., Nakajima, A., Rajshekar, K., Dixon, R.A. and Lamb, C., 1997. Salicylic acid potentiates an agonist-dependent gain control that amplifies pathogen signal in the activation of defence mechanism. *Plant Cell*, **9**, 261–270.
- Shu, S., Guo, S.-R., Sun, J. and Yuan, L.-Y., 2012. Effects of salt stress on the structure and function of the photosynthetic apparatus in *Cucumis sativus* and its protection by exogenous putrescine. *Physiologia Plantarum*, **146**, 285–296.
- Singh, P. and Gautam, S., 2013. Role of salicylic acid on physiological and biochemical mechanism of salinity stress tolerance in plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, **35**, 2345–2353.

- Slocum, R.D., Kaur-Sawhney, R. and Galsto, A.W., 1984. The physiology and biochemistry of polyamines in plants. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, **235**, 283–303.
- Snyman, M. and Cronjé, M.J., 2008. Modulation of heat shock factors accompanies salicylic acid-mediated potentiation of Hsp70 in tomato seedlings. *Journal of Experimental Botany*, **59**, 2125–2132.
- Song, J.T., 2006. Induction of a salicylic acid glucosyltransferase, *AtSGT1*, is an early disease response in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Cells*, **22**, 233–238.
- Sripinyowanich, S., Klomsakul, P., Boonburapong, B., Bangyeekhun, T., Asami, T., Gu, H., Buaboocha, T. and Chadchawan, S., 2013. Exogenous ABA induces salt tolerance in indica rice (*Oryza sativa* L.): The role of *OsP5CS1* and *OsP5CR* gene expression during salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, **86**, 94–105.
- Stevens, J., Senaratna, T. and Sivasithamparam, K., 2006. Salicylic acid induces salinity tolerance in tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. Roma): associated changes in gas exchange, water relations and membrane stabilization. *Plant Growth Regulation*, **49**, 77–83.
- Strawn, M.A., Marr, S.K., Inoue, K., Inada, N. and Zubieta, C., 2007. *Arabidopsis* isochorismate synthase functional in pathogen-induced salicylate biosynthesis exhibits properties consistent with a role in diverse stress responses. *Journal of Biological Chemistry*, **282**, 5919–5933.
- Swain, S., Roy, S., Shah, J., Wees, S.V., Pieterse, C.M. and Nandi, A.K., 2011. *Arabidopsis thaliana* *cdd1* mutant uncouples the constitutive activation of salicylic acid signaling from growth defects. *Molecular Plant Pathology*, **9**, 855–865.
- Szepesi, A., 2006. Salicylic acid improves the acclimation of *Lycopersicon esculentum* Mill. L. to high salinity by approximating its salt stress response to that of the wild species *L. pennellii*. *Acta Biologica Szegediensis*, **50**, 177.
- Takahashi, T. and Kakehi, J., 2010. Polyamines: ubiquitous polycations with unique roles in growth and stress responses. *Annals of Botany*, **105**, 1–6.
- Urano, K., Yoshiba, Y., Nanjo, T., Igarashi, Y., Seki, M., Sekiguchi, F., Yamaguchi-Shinozaki, K. and Shinozaki, K., 2003. Characterization of *Arabidopsis* genes involved in biosynthesis of polyamines in abiotic stress responses and developmental stages. *Plant Cell and Environment*, **26**, 1917–1926.
- Urano, K., Yoshiba, Y., Nanjo, T., Ito, Y., Seki, M., Yamaguchi-Shinozaki, K. and Shinozaki, K., 2004. *Arabidopsis* stress-inducible gene for arginine decarboxylase *AtADC2* is required for accumulation of putrescine in salt tolerance. *Biochemistry and Biophysics Research Communication*, **313**, 369–375.
- Urano, K., Hobo, T. and Shinozaki, K., 2005. *Arabidopsis* *ADC* genes involved in polyamine biosynthesis are essential for seed development. *FEBS Letters*, **579**, 1557–1564.
- Vanderauwera, S., Zimmermann, P., Rombauts, S., Vandenameele, S., Langebartels, C., Grisseem, W., Inze, D. and Breusegem, F., 2005. Genome-wide analysis of hydrogen peroxide-regulated gene expression in *Arabidopsis* reveals a high light-induced transcriptional cluster involved in anthocyanin biosynthesis. *Plant Physiology*, **139**, 806–821.
- Velikova, V., Yordanov, I. and Edreva, A., 2000. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: protective role of exogenous polyamines. *Plant Science*, **151**, 5966.
- Vergnolle, C., Vaultier, M.N., Taconnat, L., Renou, J.P., Kader, J.C., Zachowski, A. and Ruelland, E., 2005. The cold-induced early activation of phospholipase C and D pathways determines the response of two distinct clusters of genes in *Arabidopsis* cell suspensions. *Plant Physiology*, **139**, 1217–1233.
- Verma, S. and Mishra, S.N., 2005. Putrescine alleviation of growth in salt stressed *Brassica juncea* by inducing antioxidative defense system. *Journal of Plant Physiology*, **162**, 669–677.
- Vicente, M.R.-S. and Plasencia, J., 2011. Salicylic acid beyond defence: its role in plant growth and development. *Journal of Experimental Botany*, **62**, 3321–3338.
- Vinocur, B. and Altman, A., 2005. Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. *Current Opinion in Biotechnology*, **16**, 123–132.
- Vlot, A., 2009. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annual Review of Phytopathology*, **47**, 177–206.
- Wada, K.C. and Takeno, K., 2010. Stress-induced flowering. *Plant Signaling and Behavior*, **5**, 1–4.
- Wada, K.C., Yamada, M., Shiraya, T. and Takeno, K., 2010. Salicylic acid and the flowering gene *FLOWERING LOCUS T* homolog are involved in poor-nutrition stress-induced flowering of *Pharbitis nil*. *Journal of Plant Physiology*, **167**, 447–452.
- Wang, X., Li, X., Meisenhelder, J., Hunter, T., Yoshida, S., Asami, T. and Chory, J., 2005a. Autoregulation and homodimerization are involved in the activation of the plant steroid receptor BRI1. *Developmental Cell*, **8**, 855–865.
- Wang, D., Weaver, N.D., Kesarwani, M. and Dong, X., 2005b. Induction of protein secretory pathway is required for systemic acquired resistance. *Science*, **308**, 1036–1040.
- Watson, M.W. and Malmberg, R.L., 1996. Regulation of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh arginine decarboxylase by potassium deficiency stress. *Plant Physiology*, **111**, 1077–1083.
- Watson, M.W., Yu, W., Galloway, G.L. and Malmberg, R.L., 1997. Isolation and characterization of a second arginine decarboxylase cDNA from *Arabidopsis* (PGR97–114). *Plant Physiology*, **114**, 1569.

- Wi, S.J., Kim, W.T. and Park, K.Y., 2006. Overexpression of carnation S-adenosylmethionine decarboxylase gene generates a broad-spectrum tolerance to abiotic stresses in transgenic tobacco plants. *Plant Cell Reports*, **25**, 1111–1121.
- Wimalasekera, R., Tebartz, F. and Scherer, G., 2011. Polyamines, polyamine oxidases and nitric oxide in development, abiotic and biotic stresses. *Plant Science*, **181**, 593–603.
- Wildermuth, M.C., Dewdney, J., Wu, G. and Ausubel, F.M., 2001. Isochorismate synthase is required to synthesize salicylic acid for plant defence. *Nature*, **414**, 562–571.
- Wildermuth, M.C., 2006. Variations on a theme: synthesis and modification of plant benzoic acids. *Current Opinion in Plant Biology*, **9**, 288–296.
- Xie, Z., Zhang, Z.-L., Hanzlik, S., Cook, E. and Sjen, Q.J., 2007. Salicylic acid inhibits gibberellin-induced alpha-amylase expression and seed germination via a pathway involving an abscisic-acid-inducible *WRKY* gene. *Plant Molecular Biology*, **64**, 293–303.
- Xu, X., Shi, G., Ding, C. and Xu, Y., 2011. Regulation of exogenous spermidine on the reactive oxygen species level and polyamine metabolism in *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb under copper stress. *Plant Growth Regulation*, **63**, 251–258.
- Yalpani, N., Silverman, P., Wilson, T.M.A., Kleier, D.A. and Raskin, I., 1991. Salicylic acid is a systemic signal and an inducer of pathogenesis-related proteins in virus-infected tobacco. *Plant Cell*, **3**, 809–818.
- Yoon, J.Y., Hamayun, M., Lee, S.-K. and Lee, I.-J., 2009. Methyl jasmonate alleviated salinity stress in soybean. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, **12**, 63–68.
- Yusuf, M., Hasan, S.A., Ali, B., Hayat, S., Fariduddin, Q. and Ahmad, A., 2008. Effect of salicylic acid on salinity induced changes in *Brassica juncea*. *Journal of Integrative Plant Biology*, **50**, 1096–1102.
- Zhang, W., Jiang, B., Li, W., Song, H., Yu, Y. and Chen, J., 2009. Polyamines enhance chilling tolerance of cucumber (*Cucumis sativus* L.) through modulating antioxidative system. *Scientia Horticulture*, **122**, 200–208.
- Zhang, F., Zhang, H., Xia, Y., Wang, G., Xu, L. and Shen, Z., 2011. Exogenous application of salicylic acid alleviates cadmium toxicity and reduces hydrogen peroxide accumulation in root apoplasts of *Phaseolus aureus* and *Vicia sativa*. *Plant Cell Reports*, **30**, 1475–1483.
- Zhao, H.Z. and Yang, H.Q., 2008. Exogenous polyamines alleviate the lipid peroxidation induced by cadmium chloride stress in *Malus hupehensis* Rehd. *Scientia Horticulturae*, **116**, 442–447.