บทความวิชาการ

โพลีเอมีนในพืชตอบสนองต่อสภาวะเครียดทางกายภาพที่หลากหลาย

สุธี ชุติไพจิตร[1*] และ กนกพร สมพรไพลิน[1,2]

บทคัดย่อ

สภาวะเครียดทางกายภาพเป็นสาเหตุหลักซึ่งส่งผลให้พืชสูญเสียผลผลิตทั่วโลก บทความนี้จะมุ่งเน้นในบทบาทของสารกลุ่มโพลีเอมีนในการตอบสนอง และการปรับตัวของพืชต่อสภาวะเครียดทางกายภาพ โดยเฉพาะอย่างยิ่งความเครียดจากความเค็ม ความแห้งแล้ง ความเย็น การเกิดบาดแผล รังสียูวี และอนุมูลอิสระ สารกลุ่มโพลีเอมีน (พูทรีซีน สเปอร์มิดีน และสเปอร์มีน) นั้นเป็นสารประจุบวกที่มีมวลโมเลกุลต่ำ ซึ่งพบได้ในสิ่งมีชีวิตทุกชนิด ในช่วงระยะเวลาสิบปีที่ผ่านมามีงานวิจัยมากมายที่ได้ศึกษาเกี่ยวข้องกับการลอกรหัส และการเมแทบอลิซึมของสารกลุ่มโพลีเอมีนจากพืชหลากหลายสายพันธุ์ภายใต้สภาวะเครียดทางกายภาพที่แตกต่างกัน ดังนั้นความเข้าใจถึงบทบาทและกลไกของการทำงานของสารกลุ่มโพลีเอมีนในการตอบสนองต่อสภาวะเครียดทางกายภาพ จึงน่าจะมีความเป็นไปได้ในการพัฒนาวิธีการสำหรับการเพิ่มการอยู่รอดของพืชในสภาวะเครียดทางกายภาพที่หลากหลายได้

คำสำคัญ: โพลีเอมีน สภาวะเครียดทางกายภาพ พูทรีซีน สเปอร์มิดีน สเปอร์มีน

[1]วิทยาลัยนาโนเทคโนโลยีพระจอมเกล้าลาดกระบัง สถาบันเทคโนโลยีพระจอมเกล้าเจ้าคุณทหารลาดกระบัง

[2]ศูนย์ความเป็นเลิศด้านฟิสิกส์ สำนักงานคณะกรรมการการอุดมศึกษา (สกอ.) กระทรวงศึกษาธิการ

[*]ผู้นิพนธ์ประสานงาน, e-mail: natadee24@hotmail.com

Polyamines in Plant Response to Various Abiotic Stresses

Sutee Chutipaijit[1*] **and Kanokporn Sompornpailin**[1,2]

ABSTRACT

Abiotic stresses are the major cause of various plant productivity losses worldwide. This article focuses on the role of polyamines in plant responses and adaptation to abiotic stresses, especially salinity, drought, chilling, wounding, UV radiation and oxidative stresses. Polyamines (putrescine, spermidine and spermine) are low molecular weight cations that are found in all organisms. During the last decade, many research studies involving in polyamine transcription and metabolism have been carried out on several plant species under different abiotic stress conditions, resulting in a better understanding of the role and mechanism of polyamine actions in abiotic stress responses. Therefore, it may be possible to develop strategies to assist plants in overcoming many abiotic stress conditions, thereby increasing their survival rate.

Keywords: polyamines, abiotic stresses, putrescine, spermidine, spermine

[1]College of Nanotechnology, King Mongkut's Institute of Technology Ladkrabang

[2]Thailand Center of Excellence in Physics, CHE, Ministry of Education

[*]Corresponding author, e-mail: natadee24@hotmail.com

บทนำ

สภาวะแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมทางกายภาพหรือสภาวะเครียดทางกายภาพ (abiotic stress) มีหลายชนิด เช่น สภาวะดินเค็ม การขาดน้ำ การเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิ เป็นต้น สภาวะเหล่านี้จะส่งผลต่อการเจริญเติบโต การพัฒนาและการสร้างผลผลิตของพืชหลายชนิด รวมทั้งธัญพืชที่เป็นแหล่งอาหารหลักที่สำคัญของประชากรทั่วโลก สภาวะเครียดเหล่านี้มีผลต่อธัญพืชที่ปลูกทั่วไป ได้แก่ ข้าว ข้าวโพด ข้าวสาลี มันสำปะหลัง และส่งผลให้ปริมาณผลผลิตลดลงถึงร้อยละ 50 [1] ในขณะที่การเพิ่มของจำนวนประชากรทั่วโลกสูงขึ้น และมีความต้องการอาหารที่เพิ่มมากขึ้น ดังนั้นนักวิทยาศาสตร์และนักวิจัยจึงได้พยายามในการแก้ไขปัญหาดังกล่าว โดยการศึกษาหาวิธีการที่ทำให้พืชสามารถเจริญเติบโตและสร้างผลผลิตได้เมื่อพืชอยู่ภายใต้สภาวะเครียดทางกายภาพเหล่านี้ โดยทั่วไปนั้นพืชจะมีการตอบสนองและการปรับตัวให้สามารถอยู่รอดได้ในสภาวะแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมโดยการเปลี่ยนแปลงทางด้านสรีรวิทยา สัณฐานวิทยา และชีวเคมี สภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมจะกระตุ้นให้เกิดการส่งสัญญาณ (signal transduction) ต่อไปยังวิถีชีวสังเคราะห์ต่างๆ ในพืช ก่อให้เกิดการแสดงออกของยีนร่วมกัน มีผลให้พืชสามารถสะสมสารเมแทบอไลต์ต่างๆ ที่ทำให้พืชอยู่รอดได้ในสภาพแวดล้อมเหล่านั้น [2] การเข้าใจถึงกลไกของวิถีชีวสังเคราะห์ต่างๆ จะนำไปสู่การพัฒนาความรู้และความเข้าใจในการป้องกันตัวเองของพืช เพื่อให้พืชเหล่านั้นสามารถทนต่อสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมได้ [3]

สารเมแทบอไลต์ที่พืชสังเคราะห์ขึ้นนั้นมีหลายกลุ่มด้วยกัน หนึ่งในนั้นเป็นสารกลุ่มที่ช่วยในการป้องกันการเปลี่ยนแปลงของแรงดันออสโมติกระหว่างภายในและภายนอกเซลล์ หรือที่เรียกว่าสารกลุ่มออสโมโพรเทคแทนท์ (osmoprotectant) เช่น โพรลีน (proline) ไกลซีนเบตาอีน (glycinebetaine) และสารกลุ่มโพลีเอมีน (polyamine) สารกลุ่มโพลีเอมีนนั้นเป็นสารกลุ่มหนึ่งที่พืชสังเคราะห์ขึ้นเพื่อตอบสนองต่อสภาวะเครียดทางกายภาพชนิดต่างๆ ประกอบด้วยสารพูทรีซีน หรือ 1,4-ไดอะมิโนบิวเทน (putrescine or 1,4-diaminobutane) สเปอร์มิดีน หรือ 1,8-ไดอะมิโน-4-เอโซออกเทน (spermidine or 1,8-diamino-4-azooctane) และสเปอร์มีน หรือ 1,12-ไดอะมิโน-4,9-ไดเอโซโดเดคเคน (spermine or 1,12-diamino-4,9-diazododecane) เป็นต้น สารกลุ่มนี้จัดเป็นสารอินทรีย์มวลโมเลกุลต่ำ มีประจุบวก และพบได้ในสิ่งมีชีวิตทั่วไป ทั้งในพืช สัตว์ และจุลินทรีย์ สารกลุ่มโพลีเอมีนจะเกี่ยวข้องกับการเปลี่ยนแปลงทางด้านสรีรวิทยาที่หลากหลายในพืช เช่น การพัฒนา การเสื่อมสลาย และการตอบสนองต่อความเครียด [4] พืชที่อยู่ภายใต้สภาวะเครียดทางกายภาพที่แตกต่างกันพบว่ามีการสะสมสารกลุ่มนี้ในปริมาณที่แตกต่างกันออกไป ดังนั้นในบทความนี้จึงสนใจที่จะนำเสนอบทบาทของสารในกลุ่มโพลีเอมีนทั้งในระดับการแสดงออกของยีนที่เกี่ยวข้องและในระดับการสะสมสารกลุ่มนี้ ต่อการตอบสนองและการป้องกันตัวเองของพืชภายใต้สภาวะแวดล้อมที่แตกต่างกันออกไป

วิถีชีวสังเคราะห์โพลีเอมีนในพืช

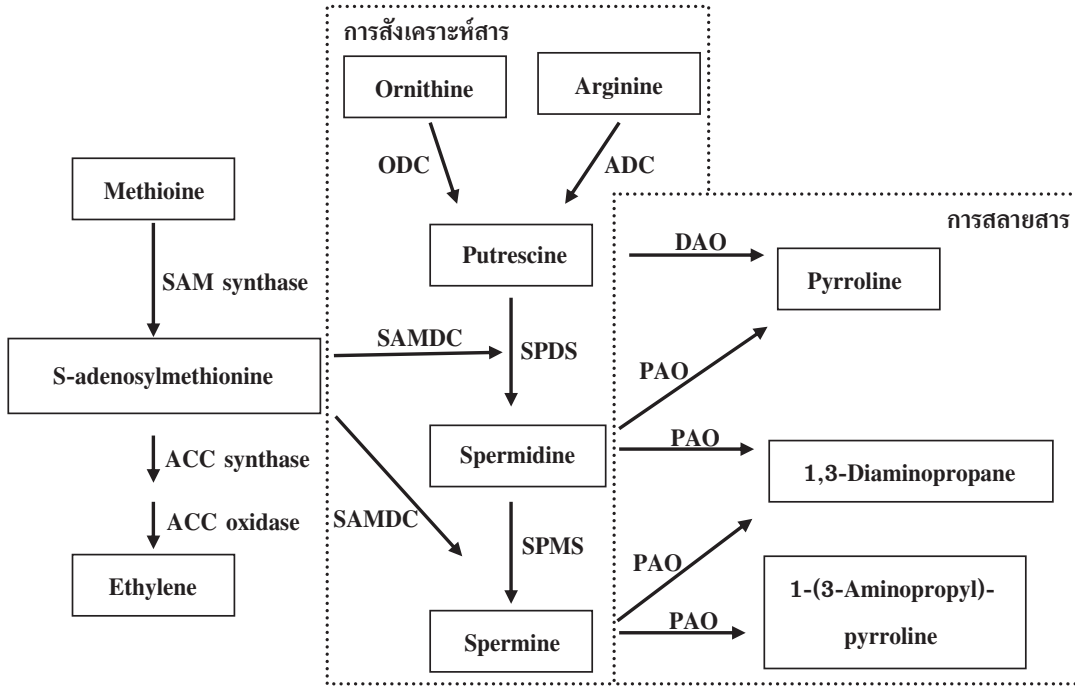
วิถีชีวสังเคราะห์โพลีเอมีนจะเริ่มจากการเกิดปฏิกิริยาดีคาร์บอกซีเลชั่น (decarboxylation) ของออร์นิทีน (ornithine) หรืออาร์จินีน (arginine) โดยการทำงานของเอนไซม์ออร์นิทีน หรืออาร์จินีน-ดีคาร์บอกซีเลส (ornithine or arginine decarboxylase; ODC or ADC) ตามลำดับ ได้เป็นสารพูทรีซีน ซึ่งจะเปลี่ยนเป็นสารสเปอร์มิดีนได้โดยการเติมหมู่อะมิโนโพรพิล (amino propyl) และสารสเปอร์มิดีนจะเกิดจากการเติมหมู่อะมิโนโพรพิลอีกครั้ง เพื่อสังเคราะห์เป็นสารสเปอร์มีน โดยเอนไซม์สเปอร์มิดีน และสเปอร์มีนซินเทส (spermidine and spermine synthase; SPDS and SPMS) ตามลำดับ โดยที่หมู่

อะมิโนโพรพิลที่ใช้ในชีวสังเคราะห์โพลีเอมีนนี้ได้มาจากการเปลี่ยนแปลงเมไทโอนีน (methionine) สองขั้นตอน ขั้นตอนแรกเป็นการเปลี่ยนเมไทโอนีนไปเป็นเอส-อะดีโนซิลเมไทโอนีน (S-adenosylmethionine; SAM) โดยการทำงานของเอนไซม์เอส-อะดีโนซิลเมไทโอนีนซินเทส (SAM synthase) ขั้นตอนที่สองเป็นการเปลี่ยน SAM เป็นหมู่อะมิโนโพรพิล โดยการทำงานของเอนไซม์เอส-อะดีโนซิลเมไทโอนีนดีคาร์บอกซีเลส (SAM decaboxylase; SAMDC) นอกจากนี้ SAM ยังทำหน้าที่เป็นสารตั้งต้นในการสังเคราะห์ก๊าซเอทิลีน (ethylene) ผ่านการทำงานของเอนไซม์ 1-เอมีน-ไซโคโพรเพน-1-คาร์บอกซิลิกเอซิดซินเทส (1-amine-cyclopropane-1-carboxylic acid synthase; ACC synthase) และ 1-เอมีน-ไซโคโพรเพน-1-คาร์บอกซิลิกเอซิดออกซิเดส (ACC oxidase) (รูปที่ 1) ยีนที่ใช้ในการสังเคราะห์เอนไซม์ชนิดต่างๆ นั้นจะมีความแตกต่างกัน โดยเฉพาะในอะราบิดอปซิส (*Arabidopsis*) ที่เป็นพืชต้นแบบ (model plant) ในการสังเคราะห์สารพูทรีซีนนั้น พบว่ามียีน *ADC* อยู่ 2 ยีน คือ *ADC1* และ *ADC2* แต่ไม่มียีน *ODC* สำหรับการสังเคราะห์สารสเปอร์มิดีนและสเปอร์มีนมียีน *SPDS* และ *SPMS* อยู่ชนิดละ 2 ยีน ส่วนยีน *SAMDC* มีทั้งหมด 4 ยีน คือ *SAMDC1 SAMDC2 SAMDC3* และ *SAMDC4* [5, 6]

การสลาย (catabolism) สารกลุ่มโพลีเอมีนนั้นเกิดขึ้นจากปฏิกิริยาออกซิเดทีฟดีเอมิเนชั่น (oxidative deamination) โดยการทำงานของเอนไซม์ไดเอมีนออกซิเดส (diamine oxidase; DAO) และโพลีเอมีนออกซิเดส (polyamine oxidase; PAO) เอนไซม์ DAO นั้นจะสลายสารพูทรีซีน ขณะที่เอนไซม์ PAO จะทำหน้าที่สลายสารสเปอร์มิดีน และสเปอร์มีน (รูปที่ 1) ในพืชนั้นสารกลุ่มโพลีเอมีนยังสามารถเกิดการคอนจูเกชั่น (conjugation) กับสารโมเลกุลเล็ก เช่น กรดไฮดรอกซีซินนามิก (hydroxycinnamic acid) และสารโมเลกุลใหญ่ เช่น โปรตีน เกิดเป็นสารประกอบเชิงซ้อนที่เกี่ยวข้องกับการเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาในพืชได้อีกด้วย ปฏิกิริยาในการสลายและการเกิดการคอนจูเกชั่นของสารกลุ่มโพลีเอมีนนั้นมีผลต่อการสะสมสารกลุ่มโพลีเอมีนภายในเซลล์ และส่งผลต่อการตอบสนองต่อสภาวะเครียดในพืช [7]

ความเค็มและความแห้งแล้งต่อการสะสมโพลีเอมีน

ความเค็มและความแห้งแล้งเป็นสภาวะเครียดทางกายภาพหลักที่ส่งผลต่อผลผลิตทางการเกษตรของพืชปลูก เมื่อพืชอยู่ในสภาวะที่ได้รับความเค็ม จะมีการเปลี่ยนแปลงแรงดันออสโมติกระหว่างพืชและสภาพแวดล้อมที่เพาะปลูก และการเปลี่ยนแปลงปริมาณไอออน โดยเกิดการสะสมไอออนที่เป็นพิษภายในเซลล์พืช โดยเฉพาะอย่างยิ่งโซเดียมไอออน (Na^+) และคลอไรด์ไอออน (Cl^-) [8] ความเข้มข้นของเกลือที่สูงนั้นจะไปทำลายโครงสร้างของเยื่อหุ้มเซลล์ กิจกรรมของเอนไซม์ต่างๆ และระบบการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช ความแตกต่างของแรงดันออสโมติกระหว่างสภาพแวดล้อมที่อยู่ภายนอกกับภายในของเซลล์พืชจะส่งผลให้มีกลไกการปรับสภาวะภายในเซลล์พืช กลไกที่สำคัญอย่างหนึ่ง คือ การสะสมสารออสโมไลต์ (osmolytes) ซึ่งเป็นสารที่มีมวลโมเลกุลต่ำ เช่น โพรลีน [9] และโพลีเอมีน [10] เพื่อช่วยในการลดระดับความแตกต่างของแรงดันออสโมติกระหว่างภายในและภายนอกเซลล์ ในพืชหลายสายพันธุ์เมื่ออยู่ในสภาวะที่มีเค็มหรือความแห้งแล้งมักพบว่ามีกิจกรรมเอนไซม์ต่างๆ ในวิถีชีวสังเคราะห์โพลีเอมีน และการสะสมสารกลุ่มนี้ในปริมาณที่แตกต่างกัน [11-13] โดยเฉพาะในข้าวสายพันธุ์ที่ทนต่อความเค็มพบการสะสมของสารสเปอร์มิดีน และสเปอร์มีนในต้นข้าวและรากปริมาณสูง ส่วนในข้าวสายพันธุ์ที่ไม่ทนต่อความเค็มนั้นจะพบการสะสมสารพูทริซีนที่สูง แต่พบการสะสมสารสเปอร์มิดีน และสเปอร์มีนที่ต่ำในต้นข้าวและราก [14-16]



รูปที่ 1 วิถีชีวสังเคราะห์และสลายสารกลุ่มโพลีเอมีนในพืช (ACC, 1-amino-cyclopropane-1-carboxylic-acid; ADC, arginine decarboxylase; DAO, diamine oxidase; ODC, ornithine decarboxylase; PAO, polyamine oxidase; SAMDC, S-adenosylmethionine decarboxylase; SPDS, spermidine synthase; SPMS, spermine synthase) [7]

ขณะที่ในข้าวบาร์เลย์นั้นพบว่าความเค็มทำให้ปริมาณสารกลุ่มโพลีเอมีนนั้นลดลง แต่เมื่อมีการเติมสารพูทรีซีน และสเปอร์มิดีนในอาหารที่เพาะเลี้ยงนั้นทำให้ต้นข้าวบาร์เลย์นั้นสามารถปรับตัวได้ดีขึ้นและอยู่รอดได้ในสภาวะเครียดดังกล่าว [17, 18] ในต้นอะราบิดอปซิสนั้นพบการสะสมกลุ่มโพลีเอมีนที่เพิ่มขึ้นในต้นสายพันธุ์ปกติ (wild-type plant) เมื่อเพาะเลี้ยงในสภาวะที่มีความเค็ม แต่ไม่พบการสะสมสารกลุ่มโพลีเอมีนในต้นที่กลายพันธุ์ (*spe1-1* และ *spe2-1* mutant) ที่ชักนำให้เกิดการลดค่ากิจกรรมของเอนไซม์ ADC และส่งผลให้ต้นอะราบิดอปซิสที่กลายพันธุ์นั้นทนต่อความเค็มได้น้อยลง [19] นอกจากนี้ยังพบงานวิจัยที่ใช้ต้นข้าวกลายพันธุ์ที่ถ่ายโอนยีน *ADC* ที่ได้จากข้าวโอ๊ต (oat *ADC*) เข้าไปนั้น ทำให้ต้นข้าวดังกล่าวมีค่ากิจกรรมของเอนไซม์ ADC สูงมากขึ้น และทำให้ต้นข้าวนั้นทนต่อความเค็มได้มากยิ่งขึ้นด้วย [20]

Zapata และคณะ [13] ได้ทำการทดลองเลี้ยงพืชหลายสายพันธุ์ เช่น ผักโขม พริกไทย บีทรูท และมะเขือเทศ ในสภาวะที่มีความเค็ม พบการสะสมสารพูทรีซีนต่ำลง ขณะที่สารสเปอร์มิดีนและสเปอร์มีนสูงขึ้นในพืชทุกสายพันธุ์ ยกเว้นในบีทรูท จึงคาดว่าเป็นผลเนื่องจากการใช้สารพูทรีซีนในการสังเคราะห์สารสเปอร์มิดีนและสเปอร์มีน ดังนั้นอัตราส่วนของสารสเปอร์มิดีนและสเปอร์มีนต่อปริมาณสารพูทรีซีนที่เพิ่มขึ้นภายใต้สภาวะความเค็ม มีความสัมพันธ์ในเชิงบวก (positive relation) กับการทนต่อความเค็มในพืชหลายสายพันธุ์ รวมทั้งในข้าวและข้าวสาลี [21, 22] โดยมีบทบาทในการป้องกันการรั่วไหลของไอออน (ion leakage) และกรดอะมิโนในเซลล์ของต้นและรากพืช

นอกจากนี้ยังพบงานวิจัยที่ศึกษาถึงความแตกต่างกันของสภาวะเครียดที่เกิดจากไอออนและสภาวะเครียดที่เกิดจากแรงดันออสโมติกในช่วงระยะเวลาในการได้รับสภาวะเครียดที่แตกต่างกัน เช่น Legoka และ Kluk [23] ได้แยกความแตกต่างของสภาวะเครียดจากไอออนและแรงดันออสโมติก โดยใช้โซเดียมคลอไรด์และน้ำตาลซอบิทอลในการทดลองกับต้น *Lupinus luteus* ซึ่งเป็นพืชที่ทนต่อความแห้งแล้ง ในช่วงที่ได้รับสภาวะเครียดในระยะแรก (4 ชั่วโมง) จะพบการสะสมของสารพูทรีซีนและสเปอร์มิดีนในรากและในใบของต้นที่อยู่ในสภาวะเครียดทั้งสองชนิด แต่เมื่อได้รับสภาวะเครียดเป็นเวลานานขึ้น (24 ชั่วโมง) จะพบการลดลงของสารพูทรีซีนและสเปอร์มีนในราก แต่พบการเพิ่มขึ้นของสารนี้ในใบ ในขณะที่ในใบนี้กลับไม่พบการเพิ่มขึ้นของค่ากิจกรรมของเอนไซม์ ADC ซึ่งเกี่ยวข้องกับการผลิตสารพูทรีซีน ดังนั้นสารพูทรีซีนที่พบในใบน่าจะได้รับการส่งถ่ายจากราก ในช่วงของการได้รับสภาวะเครียด นอกจากนี้ยังพบว่าสารโพลีเอมีนที่ติดอยู่กับเยื่อหุ้มไมโครโซม (microsomal membrane) มีปริมาณเพิ่มมากขึ้น สารกลุ่มโพลีเอมีนจึงน่าจะทำให้เยื่อหุ้มไมโครโซมมีความเสถียรต่อการถูกทำลายด้วยความเค็มและแรงดันออสโมติกได้ ทำให้ต้นพืชนั้นสามารถอยู่รอดได้เมื่อได้รับสภาวะเครียดดังกล่าว

การศึกษาการเปลี่ยนแปลงปริมาณสารกลุ่มโพลีเอมีนในแคลลัสของต้น *Fraxinus angustifolia* ภายใต้สภาวะเครียดจากโซเดียมคลอไรด์และน้ำตาลแมนนิทอลในช่วงระยะเวลาที่แตกต่างกัน พบว่าในสภาวะเครียดจากโซเดียมคลอไรด์ในระยะสั้น (30 นาที) มีการเพิ่มขึ้นของสารพูทรีซีนและสเปอร์มีนเท่านั้น ขณะที่ภายใต้สภาวะเครียดจากน้ำตาลแมนนิทอลพบการสะสมสารสเปอร์มิดีนและสเปอร์มีน [24] นอกจากนี้ Lefevre และคณะ [25] ได้ทำการทดลองให้สภาวะเค็มกับต้นข้าว และพบการสะสมสารพูทรีซีนในรากของต้นข้าวในระยะเริ่มต้นที่ได้รับความเค็ม ซึ่งแสดงให้เห็นว่าสารพูทรีซีนนั้นจะมีบทบาทในการสนองของความเค็มในระยะสั้น จึงสันนิษฐานได้ว่าการสะสมสารกลุ่มโพลีเอมีนกลุ่มพูทรีซีนอาจจะตอบสนองต่อไอออนจากความเค็ม

ในการศึกษาการแสดงของยีนที่เกี่ยวข้องกับวิถีชีวสังเคราะห์โพลีเอมีนนั้น พบว่าต้นกล้าข้าวที่ถูกกระตุ้นด้วยความเค็มและความแห้งแล้งมีการแสดงออกของยีน *SAMDC* ที่เพิ่มขึ้น [26] ซึ่งระดับการถอดรหัสของยีน *SAMDC* ในต้นข้าวสายพันธุ์ที่ทนต่อความเค็มจะสูงกว่าสายพันธุ์ที่ไม่ทน ส่วน Urano และคณะ [6] ได้แสดงให้เห็นถึงความสัมพันธ์ของระดับการถอดรหัสของยีน *AtADC2* กับการสะสมสารพูทรีซีนในต้นอะราบิดอปซิสภายใต้สภาวะเครียดจากความเค็มและความแห้งแล้ง โดยต้นกลายพันธุ์ที่ชักนำให้มีการสะสมสารพูทรีซีนลดลงนั้น มีความสามารถในการทนต่อความเครียดได้น้อยกว่าต้นควบคุม แต่เมื่อมีการเติมสารพูทรีซีนจากภายนอกมีผลให้ต้นอะราบิดอปซิสดังกล่าวทนต่อความเครียดได้มากขึ้น ขณะที่ Capell และคณะ [27] พบว่าการแสดงออกของยีน *ADC* จากข้าวโอ๊ตที่เพิ่มขึ้นในต้นข้าวดัดแปลงพันธุกรรมมีผลให้พืชทนต่อความแห้งแล้งเพิ่มขึ้น

ขณะที่ในต้น *Datura stramonium* เมื่ออยู่ภายใต้ความแห้งแล้งพบการเพิ่มขึ้นของสารพูทรีซีนเพียงเล็กน้อย ซึ่งมีผลต่อการเปลี่ยนเป็นสารสเปอร์มิดีนและสเปอร์มีนที่ไม่เพียงพอที่จะทำให้พืชทนต่อการขาดน้ำได้ และสอดคล้องกับการสร้างต้นข้าวดัดแปลงพันธุกรรม โดยการเพิ่มการแสดงออกของยีน *ADC* ที่ได้จากต้น *Datura* ทำให้เกิดการสะสมสารพูทรีซีนเพิ่มมากขึ้น ส่งเสริมให้มีปริมาณสารสเปอร์มิดีนและสเปอร์มีนที่มากขึ้นทำให้พืชสามารถทนต่อความแห้งแล้งได้ดี [12] และยังพบการเพิ่มขึ้นของสารสเปอร์มิดีนในต้น chickpea ที่ได้รับความเครียดจากความแห้งแล้ง [28] นอกจากนี้ Liu และคณะ [29] ได้รายงานไว้ว่าสารสเปอร์มิดีนนั้นเป็นสารโพลีเอมีนตัวหลักในการป้องกันเนื้อเยื่อพืชจากสภาวะการขาดน้ำอีกด้วย

นอกจากนี้พบงานวิจัยในต้น chickpea และถั่วเหลืองที่มีการเติมสารไดฟลูโรเมทิลอาร์จินีน (difluromethylarginine; DFEA) และแอลฟา-ไดฟลูโรเมทิลออร์นิทีน (alpha-difluromethylornithine; DFMO) ซึ่งเป็นสารยับยั้งการทำงานของเอนไซม์ในการสังเคราะห์สารพูทริซีน และสารไซโคลเฮกซิลเอมีน (cyclohexylamine) ซึ่งยับยั้งเอนไซม์ในการสังเคราะห์สารสเปอร์มิดีนและสเปอร์มีน พบว่ามีการสะสมสารกลุ่มโพลีเอมีนทั้งสามชนิดลดน้อยลง และทำให้ต้นพืชดังกล่าวนั้นทนต่อสภาวะเครียดจากความแห้งแล้งได้น้อยลงด้วย ข้อมูลดังกล่าวน่าจะช่วยสนับสนุนบทบาทความสำคัญของสารกลุ่มโพลีเอมีนในพืชที่มีต่อการต้านทานสภาวะเครียด [30]

ความเย็นต่อการสะสมโพลีเอมีน

ภายใต้สภาวะเครียดจากความเย็นนั้นพบการตอบสนองของสารกลุ่มโพลีเอมีนในพืชหลากหลายชนิด เช่น พบการสะสมสารกลุ่มโพลีเอมีนที่แตกต่างกันระหว่างแตงกวาแต่ละสายพันธุ์ [31] โดยพบการเพิ่มขึ้นของปริมาณสารสเปอร์มิดีนในแตงกวาสายพันธุ์ที่ทนต่อความเย็น แต่ไม่พบการเพิ่มขึ้นของสารดังกล่าวในสายพันธุ์ที่ไม่ทนต่อความเย็น ขณะที่ปริมาณสารพูทรีซีนและสเปอร์มีนนั้นไม่พบการเปลี่ยนแปลง ในต้นมะม่วงพบว่าสภาวะเครียดจากความเย็นจะกระตุ้นให้เกิดการสะสมสารพูทรีซีนที่ระยะเริ่มต้นที่ผลสุก แต่ไม่พบว่าการเพิ่มขึ้นของสารพูทรีซีนนั้นจะทำให้ต้นมะม่วงทนต่อความเย็นได้ดีขึ้น ส่วนการลดลงของสารสเปอร์มิดีนและสเปอร์มีนนั้นพบในช่วงก่อนการเก็บเกี่ยวและทำให้ความสามารถในการทนต่อความเย็นลดลง แสดงให้เห็นว่าปริมาณสารกลุ่มโพลีเอมีนในมะม่วงนั้นมีผลต่อการทนต่อความเย็นและการพัฒนาของต้นมะม่วง [32] ในสภาพอุณหภูมิต่ำนั้นยังพบการสะสมสารพูทรีซีนและสเปอร์มีนที่สูงขึ้นในต้น *Pringlea antiscorbutica* ซึ่งเป็นพืชที่ทนต่อความเย็น ขณะที่ระดับการสะสมของสารทั้งสองชนิดนั้นลดลงในต้นอะราบิดอปซิส ซึ่งไม่ทนต่อสภาวะเครียดจากความเย็น [33] นอกจากนี้ยังพบว่ามีการเติมสารสเปอร์มีนในระหว่างการเก็บรักษาผลมังคุดที่อุณหภูมิ 7 องศาเซลเซียส ส่งผลให้เพิ่มอายุการเก็บรักษาผลมังคุดให้นานยิ่งขึ้น [34]

การแสดงออกของยีน *SPDS* ในสภาวะเครียดจากความเย็นนั้นจะพบในรากของข้าว โดยพบการแสดงออกที่เพิ่มขึ้นของยีน *OsSPDS2* ในช่วง 1-10 วันหลังจากทำการเพาะเลี้ยงต้นข้าวที่อุณหภูมิ 12 องศาเซลเซียส ซึ่ง *OsSPDS2* นั้นมีรหัสของยีนที่ใกล้เคียงกับยีน *AtSPDS3* ที่เป็นยีนที่ลอกรหัสของเอนไซม์ SPDS ในต้นอะราบิดอปซิส และเมื่อนำต้นข้าวกลับมาเพาะเลี้ยงที่อุณหภูมิ 25 องศาเซลเซียสนั้น พบการลดลงของการแสดงออกของยีน *OsSPDS2* [35] นอกจากนี้ He และคณะ [36] ยังพบว่าการเติมสารสเปอร์มิดีนในอาหารเพาะเลี้ยงต้นแตงกวานั้น ทำให้ปริมาณสารสเปอร์มิดีนสูงขึ้นและเป็นผลให้ต้นแตงกวานั้นทนต่อความเย็นมากขึ้น และพบว่าปริมาณสารพูทรีซีนนั้นจะเกิดการเปลี่ยนแปลงไปเป็น สารสเปอร์มิดีนและสเปอร์มีน ส่งผลให้มีการสะสมสารสองชนิดนี้ในปริมาณที่สูงขึ้น ซึ่งสารดังกล่าวจะช่วยให้เกิดความเสถียรของเยื่อหุ้มเซลล์และสารโมเลกุลใหญ่ในเนื้อเยื่อพืช จึงทำให้ปริมาณสารสเปอร์มิดีนและสเปอร์มีนสามารถใช้ในการประมาณค่าความสามารถในการทนต่อความเย็นของพืชหลากหลายชนิดได้ [37, 38]

การเกิดบาดแผลต่อการสะสมโพลีเอมีน

การตอบสนองของสารกลุ่มโพลีเอมีนในต้นพืชที่ได้เกิดบาดแผลนั้นมีงานวิจัยที่ศึกษาในต้นอะราบิดอปซิส โดยพบการแสดงออกของยีน *AtADC2* ขณะที่การแสดงออกของยีน *AtADC1 AtSPDS* และ *AtSPMS* นั้นไม่พบการเปลี่ยนแปลง จึงคาดว่า *AtADC2* เป็นยีนเดียวในวิถีชีวสังเคราะห์ของสารกลุ่มโพลีเอมีนที่ตอบสนองต่อการเกิดบาดแผลในพืช โดยได้รับการกระตุ้นจากสารจัสโมเนต (jasmonate)

ซึ่งเกิดการสะสมในเซลล์พืชเมื่อพืชเกิดบาดแผลขึ้น [39] การเพิ่มการแสดงออกของยีน *ADC2* นั้นทำให้ปริมาณสารพูทรีซีนเพิ่มขึ้นนี้ มีความสอดคล้องกับการเพิ่มขึ้นของปริมาณสารพูทรีซีนในต้น oilseed rape ที่เกิดบาดแผลที่ใบ และมีค่ากิจกรรมของเอนไซม์ ADC ที่เพิ่มขึ้นและค่ากิจกรรมของเอนไซม์ DAO (เอนไซม์ที่เร่งการสลายสารพูทรีซีน) ลดลง [40] อย่างไรก็ตาม Rea และคณะ [41] ได้รายงานว่าการเพิ่มขึ้นของเอนไซม์ในวิถีชีวสังเคราะห์โพลีเอมีนที่ตอบสนองต่อการเกิดบาดแผลนั้นจะขึ้นอยู่กับสายพันธุ์ของพืชที่แตกต่างกัน และมีงานวิจัยที่ค่อนข้างน้อยที่ทำการศึกษาเกี่ยวกับสารกลุ่มโพลีเอมีนกับการตอบสนองของพืชเมื่อเกิดบาดแผล

รังสียูวีต่อการสะสมโพลีเอมีน

ในงานวิจัยต่างๆ พบการเพิ่มขึ้นของปริมาณรังสียูวีบี (280-315 นาโนเมตร) ในบรรยากาศนั้นส่งผลให้เกิดการเพิ่มขึ้นของอนุมูลอิสระ ซึ่งทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงของปริมาณเอนไซม์ที่มีคุณสมบัติในการต้านทานต่ออนุมูลอิสระ [42] รวมทั้งปริมาณสารกลุ่มโพลีเอมีนชนิดต่างๆ ในต้น *Phaseolus vulgaris* พบการลดลงของสารกลุ่มโพลีเอมีนเมื่อตอบสนองต่อรังสียูวีบี ซึ่งสัมพันธ์กับปริมาณการสูญเสียคลอโรฟิลล์ [43] ในแคลลัสของต้นยาสูบจะพบการเพิ่มขึ้นของสารพูทรีซีนเมื่อกระตุ้นด้วยรังสียูวีซี แต่จะลดลงเมื่อเวลาผ่านไป [44] ขณะที่ในต้นแตงกวานั้นยูวีบีจะทำให้เกิดการลดลงของพื้นที่ใบ น้ำหนักแห้ง และความสูงของต้น แต่พบการเพิ่มขึ้นของสารพูทรีซีน สเปอร์มิดีน และสเปอร์มีน อย่างไรก็ตามพบว่าปริมาณสารกลุ่มโพลีเอมีนทุกชนิดจะลดลงอย่างมากเมื่อได้รับรังสีเป็นเวลานาน (18 วัน) [45] จึงแสดงให้เห็นว่าสารกลุ่มโพลีเอมีนในต้นพืชนั้นจะช่วยในการปรับตัวในช่วงต้นของการได้รับรังสีในต้นพืชเท่านั้น สอดคล้องกับการทดลองในใบของต้นยาสูบซึ่งพบการเพิ่มขึ้นของสารพูทรีซีนในเยื่อหุ้มไทลาคอยด์ (thylakoid membrane) ซึ่งจะช่วยป้องกันระบบการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชต่อการทำลายด้วยรังสียูวีบีในช่วงต้น แต่เมื่อเวลาผ่านไปในช่วงเวลานานจะพบการลดลงของสารกลุ่มโพลีเอมีนจึงคาดว่า โพลีเอมีนนั้นไม่สามารถป้องกันพืชเมื่อได้รับรังสียูวีบีในระยะเวลาที่นานได้ จึงต้องมีกลไกอื่นมาช่วยในการป้องกันระบบการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชถูกทำลาย เช่น วิถีชีวสังเคราะห์แคโรทีนอยด์ และเฟลโวนอยด์ เป็นต้น [46]

โลหะหนักต่อการสะสมโพลีเอมีน

ในปัจจุบันพบการปนเปื้อนของโลหะหนักในดินที่เพิ่มมากขึ้น ทำให้โลหะหนักเหล่านั้นมีผลต่อการเจริญเติบโตและปริมาณผลผลิตของพืชมากยิ่งขึ้น โลหะหนักในเซลล์พืชนั้นจะก่อพิษโดยการจับกันของโลหะกับหมู่ซัลฟีดริล (sulphydryl) ของโปรตีนทำให้เกิดการยับยั้ง หรือเกิดการเปลี่ยนแปลงโครงสร้างและกิจกรรมของเอนไซม์ และยังกระตุ้นให้เกิดการสะสมของอนุมูลอิสระเพิ่มมากขึ้นอีกด้วย [47] และมีการทดลองที่หลากหลายรายงานว่าโลหะหนักนั้นส่งผลต่อการเปลี่ยนแปลงปริมาณสารกลุ่มโพลีเอมีนภายในเซลล์พืช [48, 49]

ในเซลล์ยาสูบที่ถูกกระตุ้นด้วยแคดเมียมคลอไรด์ ($CdCl_2$) จะทำให้เกิดการสะสมสารกลุ่มโพลีเอมีน [50] และยังพบการสะสมสารกลุ่มนี้ที่เพิ่มขึ้นในถั่วเขียวที่กระตุ้นด้วยแคดเมียมคลอไรด์ความเข้มข้น 0.1-1.5 มิลลิโมลาร์ [51] นอกจากนี้ยังพบการเมแทบอไลต์ของสารกลุ่มโพลีเอมีนที่มีความแตกต่างกันในต้นทานตะวันและข้าวสาลีที่ได้รับแคดเมียมไอออน (Cd^{2+}) หรือคอปเปอร์ไอออน (Cu^{2+}) โดยพบว่าค่ากิจกรรมของเอนไซม์ ADC และ ODC นั้นจะสัมพันธ์กับการเพิ่มขึ้นของสารพูทรีซีนในใบข้าวสาลีที่ได้รับแคดเมียม แต่เมื่อได้รับคอปเปอร์นั้นจะพบว่าค่ากิจกรรมเอนไซม์ ODC เท่านั้นที่ตอบสนองกับการ

สังเคราะห์สารพูทรีซีน [49] ซึ่งตรงข้ามกับต้นข้าวที่ได้รับคอปเปอร์จะพบการสะสมสารพูทรีซีนสัมพันธ์กับการเพิ่มขึ้นของค่ากิจกรรมของเอนไซม์ ADC [48] ขณะที่ใบต้นทานตะวันนั้นจะพบการลดลงของสารพูทรีซีนเมื่อได้รับแคดเมียม สัมพันธ์กับการลดลงของค่ากิจกรรมของเอนไซม์ ADC และ ODC [49] นอกจากนี้การเติมสารสเปอร์มิดีนและสเปอร์มีนยังส่งผลต่อระบบการต้านทานอนุมูลอิสระในต้น *Typha latifolia* เมื่อได้รับแคดเมียม โดยพบการลดลงของซูปเปอร์ออกไซด์แอนไอออน (superoxide anion) ไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ (H_2O_2) และเกิดการลิปิดเปอร์ออกซิเดชั่น (lipid peroxidation) สันนิษฐานได้ว่าสารสเปอร์มิดีนและสเปอร์มีนทำให้เพิ่มความสามารถในการทนต่อความเครียดที่เกิดจากแคดเมียมในพืชทดลอง และยังเพิ่มกิจกรรมของเอนไซม์กลูตาไทโอนรีดักเทส (glutathione reductase) และซูปเปอร์ออกไซด์ดิสมิวเทส (superoxide dismutase) อีกทั้งยังพบลักษณะการแสดงออกที่คล้ายคลึงกันในต้นทานตะวันและแคลลัสของข้าวโพดอีกด้วย [52-54]

อนุมูลอิสระต่อการสะสมโพลีเอมีน

ในสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมทางกายภาพนั้น โดยทั่วไปจะส่งผลให้เกิดการสะสมของอนุมูลอิสระ ซึ่งจัดว่าเป็นความเครียดที่เกิดขึ้นในระดับทุติยภูมิ (secondary stress) ของเซลล์พืชเมื่อได้รับสภาวะเครียดทางกายภาพชนิดต่างๆ [55] โดยมีรายงานวิจัยที่พบว่าสารกลุ่มโพลีเอมีนนั้นมีบทบาทในการป้องกันการทำลายเซลล์พืชจากการเกิดโฟโตออกซิเดชั่น (photooxidation) สารกลุ่มโพลีเอมีนนั้นมีโครงสร้างที่เป็นประจุบวกจึงน่าจะสามารถจับกับประจุลบของอนุมูลอิสระ เพื่อลดการถูกทำลายของเซลล์พืชได้และยังยับยั้งการเกิดลิปิดเปอร์ออกซิเดชั่นอีกด้วย [56]

ในต้นข้าวบาร์เลย์ที่ได้รับสภาวะเครียดจากความแห้งแล้งและมีการเติมสารสเปอร์มิดีนเพิ่มในอาหารที่ใช้ในการเพาะเลี้ยงนั้นจะพบการเพิ่มขึ้นของค่ากิจกรรมของเอนไซม์แคตาเลส (catalase) และกัวไอคอลเปอร์ออกซิเดส (guaiacol peroxide) ซึ่งเป็นเอนไซม์ที่ช่วยในการสลายไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ที่เป็นอนุมูลอิสระที่เกิดขึ้นในเซลล์พืช [57] ขณะที่ต้นมัสตาร์ดอินเดีย (Indian mustard) ที่ได้รับสภาวะเครียดจากความเค็ม และมีการเติมสารพูทรีซีนเพิ่มในอาหารที่ใช้ในการเพาะเลี้ยงจะทำให้ต้นพืชนั้นลดการเกิดลิปิดเปอร์ออกซิเดชั่น และเพิ่มค่ากิจกรรมของเอนไซม์ที่มีฤทธิ์ในการต้านทานอนุมูลอิสระหลายชนิด รวมทั้งกลูตาไทโอน (glutathione) และแคโรทีนอยด์ที่เป็นสารต้านอนุมูลอิสระที่ไม่ใช่เอนไซม์ (non-enzymatic antioxidants) [58] สอดคล้องกับการทดลอง Tang และ Newton [59] ซึ่งพบการเพิ่มขึ้นของค่ากิจกรรมของเอนไซม์ที่มีฤทธิ์ต้านทานอนุมูลอิสระและลดการเกิดลิปิดเปอร์ออกซิเดชั่นในระดับแคลลัสและระดับต้นของสน Virginia เมื่อถูกชักนำด้วยความเครียดจากความเค็ม และยังพบบทบาทของโพลีเอมีนต่อการต้านทานอนุมูลอิสระในต้น chickpea อายุ 15 วันที่ได้รับความเครียดจากความแห้งแล้งและความเย็น โดยพบว่าการเติมสารกลุ่มโพลีเอมีนจากภายนอกเพิ่มเข้าไปในอาหารเพาะเลี้ยงทำให้เกิดการลดลงของปริมาณไฮโดรเจนเปอร์ออกไซด์ ปริมาณมาโลนไดอัลดีไฮด์ (malondialdehyde) ซึ่งเป็นสารที่ใช้วัดปริมาณการเกิดลิปิดเปอร์ออกซิเดชั่น และการเพิ่มขึ้นของสารและเอนไซม์ที่มีฤทธิ์ต้านทานอนุมูลอิสระ [28] นอกจากนี้ในการทดลองโดยการกระตุ้นด้วยโอโซนในต้นยาสูบมีผลชักนำให้เกิดอนุมูลอิสระ พบว่าปริมาณสารพูทรีซีนและสเปอร์มิดีนที่เพิ่มขึ้นจะมีส่วนลดการทำลายเนื้อเยื่อพืชทั้งแบบภาวะพร่องคลอโรฟิลด์ (chlorosis) และการตายเฉพาะส่วน (necrosis) [60,61]

สรุป

สภาวะเครียดทางกายภาพเป็นสาเหตุหลักที่ทำให้สูญเสียปริมาณผลผลิตของพืชชนิดต่างๆ ทั่วโลก ดังนั้นการศึกษาถึงกลไกในการอยู่รอดของพืชต่อสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมจึงจำเป็นต้องได้รับการพัฒนาในหลากหลายแนวทาง สารกลุ่มโพลีเอมีนเป็นสารกลุ่มหนึ่งที่เกี่ยวข้องกับกลไกในการตอบสนองและการป้องกันตัวเองของพืชจากสภาวะเครียดทางกายภาพ การควบคุมการแสดงออกของยีนในระดับโมเลกุลมีความสำคัญต่อการทำงานในระดับเอนไซม์ และการสร้างสารกลุ่มโพลีเอมีนต่อการตอบสนองต่อความเครียดดังกล่าว การสะสมสารต่างๆ ในกลุ่มโพลีเอมีน และเอนไซม์ชนิดต่างๆ ที่เกี่ยวข้องกับวิถีชีวสังเคราะห์ของสารกลุ่มโพลีเอมีนนั้นจะพบความสัมพันธ์ที่หลากหลายและแตกต่างกันในพืชแต่ละสายพันธุ์ รวมถึงในสภาวะเครียดที่แตกต่างกันออกไปด้วย อีกทั้งการสร้างพืชดัดแปลงพันธุกรรมที่มีการแสดงออกที่เพิ่มขึ้นของยีนที่เกี่ยวข้องกับวิถีชีวสังเคราะห์สารกลุ่มโพลีเอมีน มีการชักนำให้เกิดการเพิ่มการสะสมสารกลุ่มโพลีเอมีนและส่งผลในพืชดัดแปลงพันธุกรรมเหล่านั้นสามารถทนต่อสภาวะเครียดต่างๆ ได้มากกว่าในพืชสายพันธุ์ปกติ จึงแสดงให้เห็นว่ากลไกการสะสมของสารกลุ่มโพลีเอมีนนั้นมีน่าจะมีบทบาทสำคัญต่อการตอบสนองต่อความเครียดทางกายภาพของพืช เพื่อให้พืชต่างๆ เหล่านั้นสามารถอยู่รอดและให้ผลผลิตในปริมาณสูงได้ เมื่ออยู่ภายใต้สภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม ซึ่งในปัจจุบันพื้นที่ที่ใช้ในการเพาะปลูกพืชเหล่านั้นจะได้รับผลกระทบจากสภาวะเครียดทางกายภาพเพิ่มมากยิ่งขึ้น จากข้อมูลดังกล่าวจึงน่าจะเป็นแนวทางในการเพิ่มการสะสมสารกลุ่มโพลีเอมีนในพืชสายพันธุ์ไทย เพื่อให้พืชดังกล่าวสามารถทนต่อสภาวะเครียดได้ดียิ่งขึ้น ซึ่งในปัจจุบันยังมีงานวิจัยที่เกี่ยวข้องกับสารกลุ่มโพลีเอมีนในพืชสายพันธุ์ไทยอยู่ในขอบเขตที่จำกัดเมื่อเปรียบเทียบกับงานวิจัยในต่างประเทศ

เอกสารอ้างอิง

1. Kumar, S. V., Sharma, M. L., and Rajam, M. V. 2006. Polyamine Biosynthetic Pathway as a Novel Target for Potential Applications in Plant Biotechnology. *Physiology and Molecular Biology of Plants* 12: 53-58.
2. Wang, W., Vinocur, B., and Altman, A. 2003. Plant Responses to Drought, Salinity and Extreme Temperature: Towards Genetic Engineering for Stress Tolerance. *Planta* 218: 1-14.
3. Ali, R. M. 2000. Role of Putrescine in Salt Tolerance of *Atropa belladonna* Plant. *Plant Science* 152: 173-179.
4. Bagni, N., and Tassoni, A. 2001. Biosynthesis, Oxidation and Conjugation of Aliphatic Polyamines in Higher Plants. *Amino Acids* 20: 301-317.
5. 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. *The EMBO Journal* 19: 4248-4256.
6. Urano, K., Yoshiba, Y., Nanjo, T., Ito, T., Yamaguchi-Shinozaki, K., and Shinozaki, K. 2004. Arabidopsis Stress-Inducible Gene for Arginine Decarboxylase *AtADC2* is Required for Accumulation of Putrescine in Salt Tolerance. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 313: 369-375.

7. Martin-Tanguy, J. 2001. Metabolism and Function of Polyamines in Plants: Recent Development (New Approaches). *Plant Growth Regulation* 34: 135-148.
8. Alvarez, I., Tomaro, M. L., and Benavidees, M. P. 2003. Changes in Polyamines, Proline and Ethylene in Sunflower Calluses Treated with NaCl. *Plant Cell Tissue and Organ Culture* 74: 51-59.
9. Zhu, B., Su, J., Chong, M., Verma, D. P. S., Fare, Y., and Wu, R. 1998. Overexpression of Δ^1-Pyrolline-5-Carboxylate Synthetase Gene and Analysis of Tolerance to Water and Salt Stress in Transgenic Rice. *Plant Science* 139: 41-48.
10. Suleiman, S., Wilson, C., and Grieve, C. M. 2002. Effect of Salinity and Exogenously Applied Polyamines on Growth and Ion Relations in Spinach. *Journal of Plant Nutrition* 25: 2705-2717.
11. Bouchereau, A., Aziz, A., Larher, F., and Martin-Tanguy, J. 1999. Polyamines and Environmental Challenges: Recent Development. *Plant Science* 140: 103-125.
12. 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 Sciences of the United States of America* 10: 9909-9914.
13. Zapata, P. J., Serrano, M., Pretel, M. T., Amoros, A., and Botella, M. A. 2004. Polyamines and Ethylene Changes during Germination of Different Plant Species under Salinity. *Plant Science* 167: 781-788.
14. Krishnamurthy, R., and Bhagwat, K. A. 1989. Polyamines as Modulators of Salt Tolerance in Rice Cultivars. *Plant Physiology* 91: 500-504.
15. Basu, R., and Ghosh, B. 1991. Polyamines in Various Rice Genotypes with Respect to NaCl Salinity. *Physiologia Plantarum* 82: 575-581.
16. Roy, P., Niyogi, K., SenGupta, D. N., and Ghosh, B. 2005. Spermidine Treatment to Rice Seedlings Recovers Salinity Stress-Induced Damage of Plasma Membrane and PM-Bound H^+-ATPase in Salt-Tolerant and Salt-Sensitive Rice Cultivars. *Plant Science* 168: 583-591.
17. Zhao, F. G., and Qin, P. 2004. Protective Effect of Exogenous Polyamines on Root Tonoplast Function against Salt Stress in Barley Seedlings. *Plant Growth Regulation* 42: 97-103.
18. Zhao, F. G., Sun, C., and Liu, Y. L. 2000. Effects of Salinity Stress on the Levels of Covalently and Non Covalently Bound Polyamines in Plasma Membrane and Tonoplast Isolated from Leaves and Roots of Barley Seedlings. *Acta Botanica Sinica* 42: 920-926.
19. Kasinathan, V., and Wingler, A. 2004. Effect of Reduced Arginine Decarboxylase Activity on Salt Tolerance and on Polyamine Formation during Salt Stress in *Arabidopsis thaliana. Physiologia Plantarum* 121: 101-107.
20. Roy, M., and Wu, R. 2001. Arginine Decarboxylase Transgene Expression and Analysis of Environmental Stress Tolerance in Transgenic Rice. *Plant Science* 160: 869-875.

21. Chattopadhayay, M. K., Tiwari, B. S., Chattopadhayay, G., Bose, A., Sengupta, D. N., and Ghosh, B. 2002. Protective Role of Exogenous Polyamines on Salinity-Stressed Rice (*Oryza sativa*) Plants. *Physiologia Plantarum* 116: 192-199.
22. El-Shintinawy, F. 2000. Photosynthesis in Two Wheat Cultivars Differing in Salt Susceptibility. *Photosynthetica* 38: 615-620.
23. Legocka, J., and Kluk, A. 2005. Effect of Salt and Osmotic Stress on Changes in Polyamine Content and Arginine Decarboxylase activity in *Lupinus luteus* Seedlings. *Journal of Plant Physiology* 162: 662-668.
24. Tonon, G., Kevers, C., Faivre-Rampant, O., Graziani, M., and Gaspar, T. 2004. Effect of NaCl and Mannitol Iso-Osmotic Stresses on Proline and Free Polyamine Levels in Embryogenic *Fraxinus angustifolia* Callus. *Journal of Plant Physiology* 161: 701-708.
25. Lefevre, I., Gratia, E., and Lutts, S. 2001. Discrimination between the Ionic and Osmotic Components of Salt Stress in Relation to Free Polyamine Level in Rice (*Oryza sativa*). *Plant Science* 161: 943-952.
26. Li, Z. Y., and Chen, S. Y. 2000. Differential Accumulation of the S-Adenosylmethionine Decarboxylase Transcript in Rice Seedlings in Response to Salt and Drought Stresses. *Theoretical and Applied Genetics* 100: 782-788.
27. Capell, T., Escobar, C., Liu, H., Burtin, D., Lepri, O., and Christou, P. 1998. Overexpression of the Oat Arginine Decarboxylase cDNA in Transgenic Rice (*Oryza sativa* L.) Affects Normal Development Patterns *in Vitro* and Results in Putrescine Accumulation in Transgenic Plants. *Theoretical and Applied Genetics* 97: 246-254.
28. Nayyar, H., and Chander, S. 2004. Protective Effects of Polyamines against Oxidative Stress Induced by Water and Cold Stress in Chickpea. *Journal of Agronomy and Crop Science* 190: 355-365.
29. Liu, K., Huihua, F., Bei, O., and Luan, S. 2000. Inward Potassium Channel in Guard Cells as a Target for Polyamine Regulation of Stomatal Movements. *Plant Physiology* 124: 1315-1326.
30. Nayyar, H., Kaur, S., Singh, S., Kumar, S., Singh, K. J., and Dhir, K. K. 2005. Involvement of Polyamines in the Contrasting Sensitivity of Chickpea (*Cicer arietinum* L.) and Soybean (*Glycine max* (L.) Merrill.) to Water Deficit Stress. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 46: 333-338.
31. Shen, W., Nada, K., and Tachibana, S. 2000. Involvement of Polyamines in the Chilling Tolerance of Cucumber Cultivars. *Plant Physiology* 124: 431-439.
32. Nair, S., and Singh, Z. 2004. Chilling Injury in Mango Fruit in Relation to Biosynthesis of Free Polyamines. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 79: 515-522.
33. Hummel, I., El Amrani, A., Gouesbet, G., Hennion, F., and Couee, I. 2004. Involvement of Polyamines in the Interacting Effects of Low Temperature and Mineral Supply on *Pringlea antiscorbutica* (Kerguelen Cabbage) Seedlings. *Journal of Experimental Botany* 55: 1125-1134.

34. Kondo, S., Jitratham, A., Kittikorn, M., and Kanlayanarat, S. 2004. Relationship between Jasmonates and Chilling Injury in Mangosteens Are Affected by Spermine. *Hortscience* 39: 1346-1348.
35. Imai, R., Ali, A., Pramanik, M. 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.
36. He, L., Nada, K., and Tachibana, S. 2002. Effects of Spd Pretreatment through the Roots on Growth and Photosynthesis of Chilled Cucumber Plants (*Cucumis sativus* L.). *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 71: 490-498.
37. Hausman, J. F., Evers, D., Thiellement, H., and Jouve, L. 2000. Compared Responses of Poplar Cuttings and *in Vitro* Raised Shoots to Short-Term Chilling Treatments. *Plant Cell Reports* 19: 954-960.
38. Larher, F. R., Aziz, A., Gibon, Y., Trotel-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.
39. Perez-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.
40. Cowley, T., and Walters, D. R. 2005. Local and Systemic Changes in Arginine Decarboxylase Activity, Putrescine Levels and Putrescine Catabolism in Wounded Oilseed Rape. *New Phytologist* 165: 807-811.
41. Rea, G., Matoui, O., Infantino, A., Federico, R., and Angelini, R. 2002. Copper Amine Oxidase Expression in Defence Responses to Wounding and *Ascochyta rabiei* Invasion. *Plant Physiology* 128: 865-875.
42. Ait Barka, E. 2001. Protective Enzymes against Reactive Oxygen Species during Ripening of Tomato (*Lycopersicon esculentum*) Fruits in Response to Low Amounts of UV-C. *Functional Plant Biology* 28: 785-791.
43. Smith, J., Burrit, D., and Bannister, P. 2001. Ultraviolet-B Radiation Leads to a Reduction in Free Polyamines in *Phaseolus vulgaris L. Plant Growth Regulation* 35: 289-294.
44. Zacchini, M., and de Agazio, M. 2004. Spread of Oxidative Damage and Antioxidative Response through Cell Layers of Tobacco Callus after UV-C Treatment. *Plant Physiology and Biochemistry* 42: 445-450.
45. An, L. Z., Liu, G. X., Zhang, M. X., Chen, T., Liu, Y. H., Feng, H. Y., Xu, S. J., Qiang, W. Y., and Wang, X. L. 2004. Effect of Enhanced UV-B Radiation on Polyamine Content and Membrane Permeability in Cucumber Leaves. *Russ. Journal of Plant Physiology* 51: 658-662.
46. Lutz, C., Navakoudis, E., Seidlitz, H. K., and Kotzabasis, K. 2005. Simulated Solar Irradiation

with Enhanced UV-B Adjust Plastid-and Thylakoid-Associated Polyamine Changes for UV-B Protection. *Biochimica et Biophysica Acta* 1710: 24-33.

47. Fornazier, R. F., Ferreira, R. R., Vitoria, A. P., Molina, S. M. G., Lea, P. J., and Azevedo, R. A. 2002. Effects of Cadmium on Antioxidant Enzyme Activities in Sugar Cane. *Biologia Plantarum* 45: 91-97.
48. Lin, C. H., and Kao, C. H. 1999. Excess Copper Induces an Accumulation of Putrescine in Rice Leaves. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 40: 213-218.
49. Groppa, M. D., Benavides, M. P., and Tomaro, M. L. 2003. Polyamine Metabolism in Sunflower and Wheat Leaf Discs under Cadmium or Copper Stress. *Plant Science* 164: 293-299.
50. Kuthanova, A., Gemperlova, L., Zelenkova, S., Eder, J., Machackova, I., Opatrny, Z., and Cvikrova, M. 2004. Cytological Changes and Alterations in Polyamine Contents Induced by Cadmium in Tobacco BY-2 Cells. *Plant Physiology and Biochemistry* 42: 149-156.
51. Choudhary, A., and Singh, R. P. 2000. Cadmium-Induced Changes in Diamine Oxidase Activity and Polyamine Levels in *Vigna radiata* Wilczek Seedlings. *Journal of Plant Physiology* 156: 704-710.
52. Tang, C. F., Liu, Y. G., Zeng, G. M., Li, X., Xu, W. H., Li, C. F., and Yuan, X. Z. 2005. Effects of Exogenous Spermidine on Antioxidant System Responses of *Typha latifolia* L. under Cd^{2+} Stress. *Journal of Integrative Plant Biology* 47: 428-434.
53. Groppa, M. D., Tomaro, M. L., and Benavides, M. P. 2001. Polyamines as Protectors against Cadmium or Copper-Induced Oxidative Damage in Sunflower Leaf Discs. *Plant Science* 161: 481-488.
54. Zacchini, M., Rea, E., Tullio, M., and de Agazio, M. 2003. Increased Antioxidative Capacity in Maize Calli during and after Oxidative Stress Induced by a Long Lead Treatment. *Plant Physiology and Biochemistry* 41: 49-54.
55. Kakkar, R. K., and Sawhney, V. K. 2003. Polyamine Research in Plants-A Changing Perspective. *Physiologia Plantarum* 116: 281-292.
56. Bandurska, H. 2002. The Effect of Water Deficit on the Activity of Hydrogen Peroxide-Scavenging Enzymes in Two Barley Genotypes. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 71: 307-310.
57. Kubis, J. 2003. Polyamines and "Scavenging System" : Influence of Exogenous Spermidine on Catalase and Guaiacol Peroxidase Activities, and Free Polyamine Level in Barley Leaves under Water Deficit. *Acta Physiologia Plantarum* 25: 337-343.
58. 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.
59. Tang, W., and Newton, R. J. 2005. Polyamines Reduce Salt-induced Oxidative Damage by

Increasing the Activities of Antioxidant Enzymes and Decreasing Lipid Peroxidation in Virginia Pine. *plant Growth Regulation* 46: 31-43.

60. Navakoudis, E., Lutz, C., Langebartels, C., Lutz-Meindl, U., and Kotzabasis, K. 2003. Ozone Impact on the Photosynthetic Apparatus and the Protective Role of Polyamines. *Biochimica et Biophysica Acta* 1621: 160-169.
61. Van Buuren, M. L., Guidi, L., Fornale, S., Ghetti, F., Franceschetti, M., Soldatini, G. F., and Bagni, N. 2002. Ozone-Response Mechanisms in Tobacco: Implications of Polyamine Metabolism. *New Phytologist* 156: 389-398.

ได้รับบทความวันที่ 5 สิงหาคม 2553
ยอมรับตีพิมพ์วันที่ 6 ตุลาคม 2553