



## *Triticeae*'da abiyotik stresle ilişkili miRNA'lar

Özlem BAKIR

Bartın Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoteknoloji Bölümü, Bartın, Türkiye  
e-mail: obakir@bartin.edu.tr  
doi: 10.17097/ataunizfd.655207

**Geliş Tarihi (Received):**04.12.2019 **Kabul Tarihi (Accepted):** 05.05.2020 **Yayın Tarihi (Published):** 19.05.2020

**ÖZ:** Bitkiler çeşitli çevresel streslerin üstesinden gelebilmek için birçok farklı mekanizmalar geliştirmişlerdir. Besin stresi, kuraklık, soğuk, tuzluluk, ağır metal, oksidatif stres gibi abiyotik streslerin, bitkilerde transkripsiyonel ve posttranskripsiyonel düzeylerde yüzlerce genin ekspresyonunu düzenlediği ortaya çıkmıştır. Son yıllarda yapılan çalışmalarla miRNA'ların da bu mekanizmalarda rol aldıkları ortaya çıkmaktadır. Bitki mikroRNA'ları (miRNA'lar), abiyotik ve biyotik streslere cevap olarak, genom bütünlüğünün korunması gibi temel süreçlerde önemli rol oynamaktadır. Abiyotik ve biyotik stresler sırasında miRNA'lar tarafından düzenlenen karmaşık moleküler mekanizmanın anlaşılması, bitki verimliliğini artırmak için yeni yaklaşımlar sunabilir. Bu derlemede farklı abiyotik stres etkisi altındaki miRNA'ların, stres toleransında nasıl rol oynadıkları ve hedef genler üzerindeki etkileri açıklanmıştır. Ayrıca strese verilen yanıt mekanizmaları üzerinde çeşitli azaltıcı veya artırıcı yönde düzenlenmiş bitki miRNA'larına odaklanılmıştır. Bu bilgiler ışığında, farklı çevresel streslere maruz kalan bitkilerin miRNA profili, ileriki çalışmalarda araştırmacıların yeni miRNA hedeflerinin tanımlanmasında ve karakterize edilmesinde yardımcı olacaktır.

**Anahtar Kelimeler:** Abiyotik stres, Gen ifadesi, miRNA, *Triticeae*

### Abiotic stress-related miRNAs in *Triticeae*

**ABSTRACT:** Plants have developed very complex mechanisms to overcome various environmental stresses. It has been found that abiotic stresses such as nutritional stress, drought, cold, salinity, heavy metal, oxidative stress regulate the expression of hundreds of genes in transcriptional and post-transcriptional levels in plants. Recent studies show that miRNAs also play a role in these mechanisms. Plant microRNAs (miRNAs) play an important role in basic processes such as the development and maintenance of genome integrity in response to abiotic and biotic stresses. Understanding the complex molecular mechanism regulated by miRNAs during abiotic and biotic stresses may offer new approaches to improve plant productivity. This review describes how miRNAs under different abiotic stresses play a role in stress tolerance and their effects on target genes. In addition, various down and up regulated plant miRNAs have been focused on the response mechanisms to stress. In light of this information, the miRNA profile of plants exposed to different environmental stresses will help researchers identify and characterize new miRNA targets in future studies.

**Keywords:** Abiotic stress, Gene expression, miRNA, *Triticeae*

### GİRİŞ

Bitkiler büyüme, gelişme ve verimlerini büyük ölçüde etkileyen çeşitli biyotik ve abiyotik streslere maruz kalmaktadır. Kuraklık, soğuk, sıcak, tuz ve beslenme eksiklikleri gibi abiyotik stres faktörleri, tarımsal üretimde başlıca sınırlayıcı faktörlerdendir. Bitkiler doğada sabit canlılar oldukları için, çeşitli biyotik veya abiyotik faktörlerin neden olduğu çevresel streslerle başa çıkmak için etkili stratejiler ve mekanizmalar geliştirmişlerdir. Strese yanıt mekanizmaları farklı morfolojik, biyokimyasal ve moleküler seviyelerde stres direncine veya stres toleransına katkıda bulunmaktadır (Covarrubias and Reyes, 2010). Moleküler biyoloji araştırmaları, bitkilerin sadece mRNA veya protein seviyesinde değil, aynı zamanda transkripsiyon sonrası seviyede de strese yanıt verdiğini göstermiştir (Phillips et al.,

2007). Bitkilerin bu stres faktörlerine cevabında miRNA'ların da etkin rol oynadıkları bilinmektedir (Akdogan et al., 2016). Bitki miRNA'ları; 21-24 nükleotid uzunluğunda, korunmuş, kodlamayan RNA'lar (ncRNA'lar) sınıfında yer alıp, herhangi bir proteini kodlamayan ancak gen ekspresyonunu düzenlemede rol oynayan RNA molekülleri grubudur (Cech and Steitz, 2014; Morris and Mattick, 2014). Diğer bir deyişle miRNA'lar, DNA'dan transkripsiyonu (RNA üretimi) yapılan ama translasyonu yapılmayan (proteine çevirilmeyen) genler tarafından kodlanırlar. microRNA'lar, hedef transkriptlerinin, translasyonel baskılama veya ilişkili mRNA'nın doğrudan ayrılmasına yol açan veya yol açmaya neden olan tamamlayıcı bağlanma yoluyla, fonksiyonel proteinlere translasyonunu durdurmaktadırlar (Budak and Akpinar, 2015).

miRNA'lar, hedef mRNA ya komplementerlik esasına göre bağlanır. Bir miRNA birden fazla mRNA'yı hedef alabilmektedir. miRNA hedef mRNA ile komplementer ise hedef mRNA'yı keserek parçalar. Kısmi komplementer olması durumunda ise hedef genin translasyonunu baskılayarak etki göstermektedir. miRNA'lar intergenik veya intronik olarak sınıflandırılabilir. İntergenik miRNA'lar bağımsız transkripsiyon birimine sahiptir ve kendi promotorları vardır. İntonik miRNA'lar ise kendilerinin konukçu genleri ile aynı promotoru paylaşmaktadır. miRNA biyogenezinden kısaca bahsedecek olursak; miRNA geni RNA polimeraz II tarafından pri-miRNA (5' başlık ve poly-A kuyruklu) olarak transkribe edilmektedir. Drosha (RNase) tarafından 60-70 nt uzunlukta, sap-ilmik yapıda ve 3' ucundan sarkacak şekilde, uzun pre-miRNA haline getirilmektedir. Pre-miRNA, Exportin-5 proteini tarafından sitoplazmaya taşınmaktadır. Dicer (RNase) tarafından ~22 nt uzunluğunda olgun miRNA-miRNA dubleksine dönüştürülmektedir. Dicer, bu işlem sırasında TRBP, PACT ve Argonaute proteinleri ile etkileşim halindedir ve bu şekilde RISC (RNA-induced silencing complex) kompleksi oluşmaktadır. RISC kompleksi içinde miRNA dubleksinin bir zinciri (passenger miRNA) çıkartılarak, hedef mRNA'nın komplementeri olan tek zincirli miRNA (guide miRNA) kompleks içinde kalmaktadır. Sonuçta mRNA'nın degrade olması veya translasyonun baskılanması yoluyla post-transkripsiyonel olarak gen susturulmaktadır (Lu et al., 2008a, Zhang et al., 2006, Yang et al., 2012)

Transkriptom analizi ve proteomik çalışmalar, kuraklık, tuzluluk, soğuk gibi oksidatif stresler esnasında gen ekspresyonunda önemli değişiklikler olduğunu göstermektedir (Seki et al., 2002). Gen ekspresyonu esas olarak transkripsiyonel aktivasyon, üretilen mRNA'ların yarı ömrü ve bunların translasyon verimliliği ile belirlenir. Translasyon için spesifik mRNA'ları bloke eden veya hatta dönüşmelerine neden olan, strese duyarlı miRNA'ların keşfedilmesiyle, stres koşulları sırasında transkripsiyon sonrası düzenleme gen ekspresyon düzenlemesinin önemli bir yönü haline gelmiştir (Sunkar et al., 2006). miRNA'lar hedef genlerin DNA metilasyonunu yönlendirebilir ve dolayısıyla epigenetik modifikasyonlar yoluyla transkripsiyonel gen düzenlemesini de etkilemektedir (Wu et al., 2010). Bugüne kadar, biyotik ve abiyotik strese karşı birçok bitki geninin miRNA bazlı regülasyonu çeşitli çalışmalarla gösterilmiştir (Kantar et al., 2011a; Kumar et al., 2014; Wang et al., 2014). miR398'in tanımlanmasıyla birlikte miRNA'lar ve oksidatif stres arasındaki ilişki açıklanmaya başlamıştır (Şekil 1). Bitki hücrelerini süperoksit radikallerinden koruyan süperoksit dismutaz (SOD) enzimi, süperoksit anyonunu daha az toksik olan hidrojen perokside

çevirmektedir. miR398, stres esnasında miktarı artan reaktif oksijen türlerine (ROT) karşı üretilen antioksidan enzimlerden biri olan SOD'ların, bakır-çinko metal kofaktörü içeren sitoplazmada CSD1 (copper süperoksit dismutaz/bakır süperoksit dismutaz) ve kloroplasttaki CSD2 izozimlerini hedeflemektedir. Dikotiledon ve monokotiledon bitkilerde CSD1 ve CSD2 hedef bölgeleri korunmuştur (Jones Rhoades and Bartel, 2004; Sunkar and Zhu, 2004; Sunkar et al., 2005). Korunan ve korunmayan miRNA'ların hedef tercihi de farklılık gösterebilir. Bazı korunmuş miRNA'lar strese ilişkili transkripsiyon faktörlerini hedef alırken, bazı miRNA'lar biyosentetik ve katabolik süreçlerde görev alan enzimleri, transport ve protein modifikasyonu gibi metabolizmada işlev gören proteinleri hedeflemektedirler.

miR398'in ekspresyon seviyesi, oksidatif stres durumunda azalmakta ve buna bağlı olarak da CSD1 ve CSD2 mRNA'larının akümüasyonu artmaktadır (Şekil 1). Böylece bitkide süperoksit radikallerinin akümüasyonu azaltılarak oksidatif strese karşı tolerans gösterilmiş olur (Sunkar et al., 2006, Kumar, 2014). Temel olarak, bitki miRNA'ları neredeyse tam bir tamamlayıcılık yoluyla hedef moleküllerine bağlanarak, birçok moleküler ve biyokimyasal sürecin spesifik olarak düzenlenmesini sağlayan mRNA molekülünün degradasyonuna yol açmaktadırlar (Zhang et al., 2006). miRNA'ların ilişkili hedefleriyle birlikte ifadesi değişik stres koşullarında farklı olabilmektedir (Kumar et al., 2015; Liu et al., 2015a; Liu et al., 2016). miRNA bazlı stres regülasyonu sürecinde gen transkriptlerinin doğrudan hedeflenmesi sayesinde gen ekspresyonunda değişiklikler sağlanabilmektedir.

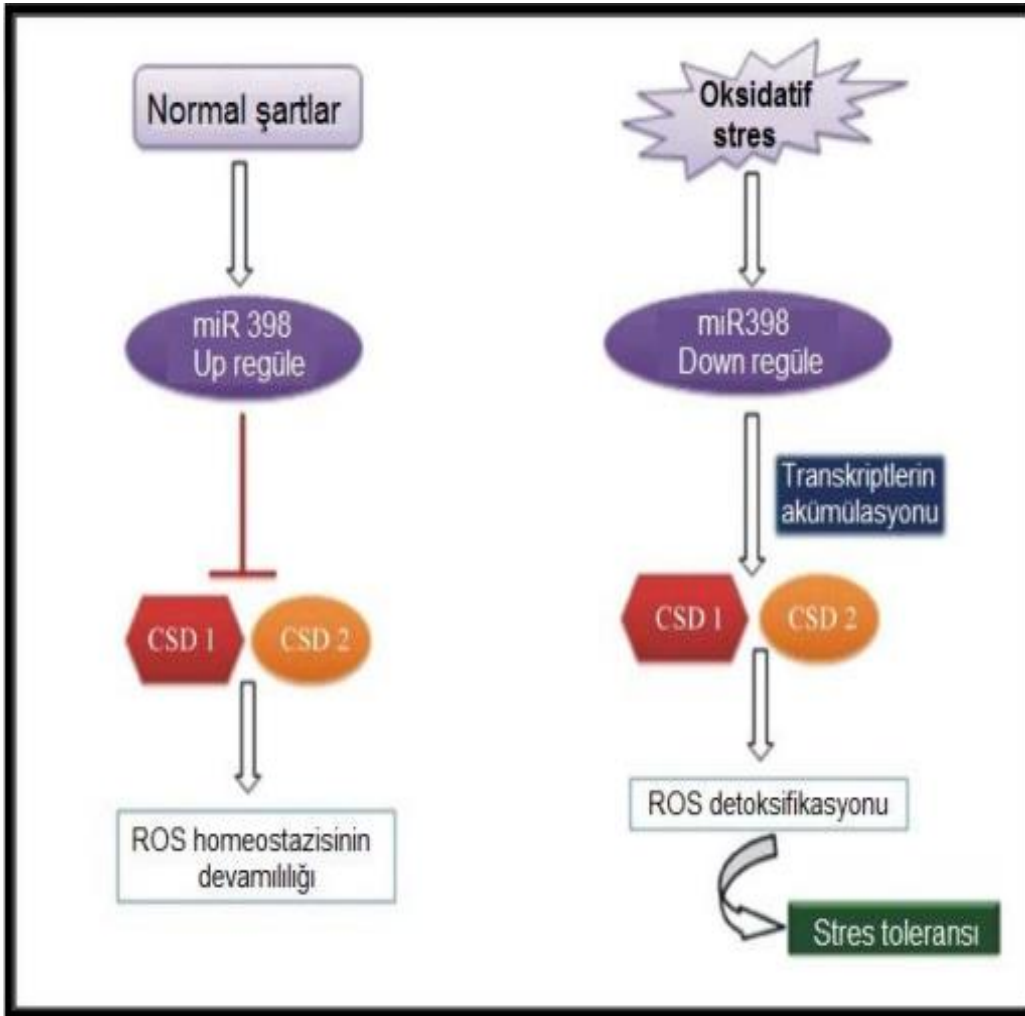
Endojen bitki yollarının modifikasyonu, örneğin mikroRNA'lar (miRNA'lar) ve transkripsiyon faktörlerinin (TF'ler) manipülasyonu abiyotik strese tolerans sağlamada yardımcı olabilmektedir (Sunkar, 2010; Lata et al., 2015). *Arabidopsis*'teki düzenleyici proteinlerin ekspresyon seviyelerinin değiştirilmesiyle ve diğer bazı kültür bitkilerinde (Oh et al., 2005) abiyotik stres toleransı elde edilmiştir (Nelson et al., 2007). Ayrıca, diğer mekanizmalarla birlikte bitkilerde, genom bütünlüğünün ve gelişiminin, miRNA'ların aracılık ettiği sekansa özgü gen düzenleyici mekanizma olan RNA sessizleştirme yoluyla kolaylaştırıldığı da bilinmektedir (Younis et al., 2014). miRNA'lar, bitkilerde ve hayvanlarda transkripsiyonel veya transkripsiyon sonrası seviyelerde protein kodlayan genlerin ekspresyonunu düzenleyen 19-30nt, kodlayıcı olmayan düzenleyici RNA'lardır (Trindade et al., 2010; Sunkar et al., 2012). miRNA'lar önce *Caenorhabditis elegans*'dan keşfedilmiştir (Lee et al., 1993). Genom bütünlüğünün sürdürülmesi, metabolizma, patojenlere karşı bağışıklık ve abiyotik stres yanıtları gibi çok sayıda

biyolojik süreç, miRNA'lar tarafından düzenlenmektedir.

*Triticeae*'deki abiyotik stres ile ilişkili moleküler mekanizmaları anlamada miRNA'ların ve bunların hedeflerinin tespiti oldukça önemlidir. Yüksek verimli sekanslama teknolojilerinin geliştirilmesiyle, Degradome Sequencing veya PARE (RNA uçlarının paralel analizi) yöntemleri ile abiyotik strese rol alan miRNA hedefleri, doğru bir şekilde belirlenebilmektedir (German et al., 2008). Bu yöntemi kullanarak, *Arabidopsis* (Addo Quaye et al., 2008), çeltik (Li et al., 2010), soya fasulyesi (Shamimuzzaman and Vodkin, 2012) ve buğdayda (Alptekin et al., 2017) çok sayıda miRNA hedef geni başarıyla tanımlanmıştır.

Bu derlemede miRNA'ların kültür bitkilerinin iyileştirilmesindeki önemi vurgulanmaktadır. miRNA'ların fonksiyonel analizi, miRNA'ların

bitkilerin büyümesinde ve gelişmesinde önemli bir rol oynadığını ortaya koymuştur. Bunların çoğu bitkilerde çeşitli biyolojik, fizyolojik ve metabolik süreçleri, başarılı bir şekilde düzenleyen transkripsiyon faktörlerini hedef alır. miRNA'lar sadece gelişimsel süreçlerin düzenlenmesinde değil aynı zamanda, biyotik ve abiyotik streslere verilen bitki tepkilerinin düzenlenmesinde de rol oynarlar. miRNA'ların çeşitli abiyotik streslere, ağır metal stresine ve besin yoksunluğuna yanıt olarak önemli bir rol oynadığı bilinmektedir. *Triticeae* üyelerindeki birkaç miRNA (özellikle buğday ve arpada) stres ile ilişkili birkaç hüresel proteini ve yolağı hedefleyerek, abiyotik stres düzenleyicileri olarak tarif edilmiştir. *Triticeae*'deki abiyotik stresle ilişkili olarak tanımlanan spesifik hedef genleriyle birlikte miRNA'lar gösterilmiştir (Çizelge 1,2,3).



Şekil 1. miR398 sinyal yolağı (Bej and Basak, 2014)  
Figure 1. Signal path of miR398 (Bej and Basak, 2014)

**miRNA'lar ve kuraklık stresindeki rolleri**

Kuraklık, mahsulleri hem nitelik hem de nicelik olarak etkileyen en önemli abiyotik stres faktörlerinden biridir (Lucas et al., 2011b; Budak et al., 2015b). Kuraklık verimdeki düşüşle doğrudan ilişkili olarak, yüksek ekonomik kayıplara neden olmaktadır (Kantar et al., 2011b; Akpınar et al., 2013). Kuraklık stresine karşı koruma stratejileri doku tipine, strese maruz kalma süresine ve bitkilerin gelişim aşamalarına göre farklılık gösterir (Kuzuoğlu, Öztürk et al., 2012). Bitkiler stresin erken aşamalarında, vejetatif dönemden üreme dönemine geçiş gibi, gelişim aşamalarını değiştirerek de stresten kaçabilirler. Bir başka strateji ise, bitki metabolizmasında su kaybının tehlikeli etkilerini azaltmak amacıyla, su potansiyelini yüksek seviyede tutarak bitkiyi desteklemektir. Kuraklığa bağlı tüm metabolik ve fizyolojik değişiklikler, transkripsiyonel veya translasyonel seviyelerde gen ekspresyonunun düzenlenmesi esasına dayanmaktadır (Ferdous et al., 2015; Obidiegwu, 2015). Sonuç olarak, kuraklık stresinde miRNA bazlı düzenleme önemli bir rol oynar. *Triticeae* üyeleri de dahil olmak üzere farklı mahsullerde, çeşitli miRNA ailelerinin farklı ekspresyonu gösterilmiştir (Kantar et al., 2010; Budak and Akpınar, 2011; Kantar et al., 2011a; Akpınar and Akbudak, 2016).

Doku tipi, kuraklık stresine yanıt mekanizmasında miRNA ifade modelinin bir belirleyicisidir. Kökler ve yapraklar kuraklığa en duyarlı bitki dokularıdır. Çünkü bunlar yüksek su potansiyelinin korunmasında ve ozmotik basıncın düzenlenmesinde doğrudan katkıda bulunmaktadır. Aynı miRNA aileleri, farklı dokularda farklı ekspresyon modelleri gösterebilmektedir. Arpada

miR169, köklerde down regüle olurken, yapraklarda up regüle olarak ifade edildiği tespit edilmiştir (Qui et al., 2016). Başka bir miRNA olan miR159, buğday yapraklarında artan bir ekspresyon seviyesi gösterirken, köklerde ise down regüle olduğu gözlenmiştir (Gupta et al., 2014; Ma et al., 2015) (Çizelge 1). Bazı miRNA ailelerinin değiştirilmiş ekspresyon kalıpları, miRNA'ların hedef spesifikasyonu ile doğrudan ilişkilendirilebilir. Çünkü miRNA'lar doku tipine göre çoklu hedef tercihleri gösterebilir (Hackenberg et al., 2014). miRNA ekspresyon ifadeleri, kuraklığa duyarlı *Triticeae*'nin farklı üyeleri arasında da değişebilir. miR172 ailesinin üyeleri buğday yapraklarında up regüle olurken, arpa yapraklarında down regüle olduğu yani, iki yakın cinsin farklı ekspresyon seviyeleri gösterdiği tespit edilmiştir (Çizelge 1). Ayrıca, bazı miRNA aileleri, farklı *Triticeae* üyelerinin aynı dokusunda korunmuş ekspresyon modelleri göstermiştir. miR398, makarnalık buğday ve arpa yapraklarında up regüle olurken (Kantar et al., 2011a; Hackenberg et al., 2014; Liu et al., 2015a), ilginç bir şekilde miR398'in *Arabidopsis*'te down regüle olması, aynı hedef genin indüklenmiş ekspresyonuna yol açmıştır (Sunkar et al., 2006) (Çizelge 1).

Kuraklık stresi altındaki *Triticeae*'nin farklı üyelerinde, korunmuş miRNA ailelerinin spesifik ekspresyon modelleri gösterilmiştir. Bu çalışmalar ışığında, *Triticeae*'nin üyelerindeki kuraklığa toleranslı genotiplerden tanımlanan miRNA ailelerinin, aşırı ekspresyonu veya transformasyonu gibi miRNA bazlı stratejiler, günümüzdeki buğday ve arpada kuraklık stresine karşı tolerans sağlanmasına katkı sunacaktır.

**Çizelge 1.** *Triticeae*'nin birçok çeşidinden tanımlanan kuraklık stresine karşı duyarlı miRNA'lar (Alptekin et al., 2017'den modifiye edilmiştir)

**Table 1.** *Drought stress-responsive miRNAs identified from several members of the Triticeae (Modified from Alptekin et al., 2017)*

miRNA adı	Organizma	Tahmini hedef	Referanslar
miR1432	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicocoides</i> , <i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i> , <i>T. aestivum</i>	Fenil-alanin tRNA sentetaz benzeri	Liu et al., 2015a; Kantar et al., 2011a; Ma et al., 2015
miR5048	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i> , <i>H. vulgare</i>	-	Liu et al., 2015a; Hackenberg et al., 2014
miR5054	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i>	-	Liu et al., 2015a
miR5071	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i>	-	Liu et al., 2015a
miR5200	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i>	-	Liu et al., 2015a
miR007	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i>	-	Liu et al., 2015a
miR038	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i>	-	Liu et al., 2015a
miR1029	<i>T. aestivum</i>	-	Gupta et al., 2014
miR109	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i>	-	Liu et al., 2015a

Çizelge 1'in devamı  
Continuation of Table 1

miR1136	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i>	-	Liu et al., 2015a
miR1137	<i>T. aestivum</i>	-	Ma et al., 2015
miR1318	<i>T. aestivum</i>	-	Ma et al., 2015
miR1435	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i> and <i>dicocoides</i>	-	Akpinar et al., 2015
miR1450	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicocoides</i>	Mn süperoksit dismutaz	Kantar et al., 2011a
miR156	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicocoides</i> , <i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i> , <i>T. aestivum</i> , <i>H. vulgare</i>	Squamosa-promoter bağlanma protein (SBP)-benzeri transkripsiyon faktörü	Kantar et al., 2011a; Liu et al., 2015a; Hackenberg et al., 2014; Kantar et al., 2010; Ma et al., 2015; Lv et al., 2012
miR159	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i> , <i>T. aestivum</i>	MYB transkripsiyon faktörü	Gupta et al., 2014; Liu et al., 2015a; Ma et al., 2015
miR166	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicocoides</i> , <i>T. aestivum</i> , <i>H. vulgare</i>	Homeodomain lösün fermuar (HD-Zip) transkripsiyon faktörü	Kantar et al., 2011a, Hackenberg et al., 2014; Kantar et al., 2010,
miR167	<i>Ae. tauschii</i> , <i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i> , <i>T. aestivum</i>	-	Liu et al., 2015a; Ma et al., 2015 Akpinar and Budak, 2016
miR168	<i>T. aestivum</i>	-	Gupta et al., 2014, Ma et al., 2015
miR169	<i>H. vulgare</i>	-	Hackenberg et al., 2014
miR171	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicocoides</i> , <i>T. aestivum</i> , <i>H. vulgare</i>	Scarecrow-like transkripsiyon faktörü (SCL-6)	Kantar et al., 2011a, Ma et al., 2015
miR172	<i>T. aestivum</i> , <i>H. vulgare</i>	-	Gupta et al., 2014; Hackenberg et al., 2014
miR1867	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicocoides</i>	DUF1242 süper ailesi	Kantar et al., 2011a
miR1881	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicocoides</i>	-	Kantar et al., 2011a
miR319	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i>	-	Liu et al., 2015a
miR393	<i>T. aestivum</i> , <i>H. vulgare</i>	-	Gupta et al., 2014; Liu et al., 2015a; Hackenberg et al., 2014
miR396	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicocoides</i> , <i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i> , <i>H. vulgare</i>	Büyüme düzenleyici benzeri (GRL) transkripsiyon faktörü	Kantar et al., 2011a; Liu et al., 2015a; Lv et al., 2012
miR398	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicocoides</i> , <i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i> , <i>T. aestivum</i> , <i>H. vulgare</i>	Bakır süperoksit dismutaz	Kantar et al., 2011a; Liu et al., 2015a; Hackenberg et al., 2014
miR399	<i>H. vulgare</i>	-	Lv et al., 2012
miR408	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>durum</i> , <i>H. vulgare</i>	Bakır bağlayıcı alan içeren kemosiyanin ve mavi bakır proteini	Liu et al., 2015a; Kantar et al., 2010
miR444	<i>H. vulgare</i>	-	Hackenberg et al., 2014; Ma et al., 2015
miR474	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicocoides</i>	Bir pentatricopeptid tekrar (PPR) ailesi proteini olan kinesin	Kantar et al., 2011a

### miRNA'ların tuz stresindeki rolleri

Bitki metabolizması ve fizyolojisi üzerinde, tuz stresine bağlı etkileri azaltmaya yetkin olmayan Na<sup>+</sup> ve Cl<sup>-</sup> iyonları, dünyanın birçok bölgesinde mahsul büyümesini ve üretimini sınırlayan ciddi bir faktördür (Gupta and Huang, 2014). Toprakta biriken tuz hem bitki fonksiyonunu hem de toprak yapısını bozmaktadır. Topraktaki yüksek tuz miktarı direkt olarak bitkilere zarar vermekte ve su geçirgenliğini azaltarak toprağın yapısını da bozmaktadır. Tuzluluk; iyon toksisitesi, bitki büyümesindeki değişimler, mineral bozukluklar, membran kararsızlığı, membran geçirgenliği, azalan fotosentez etkinliği gibi fizyolojik süreçleri etkilemektedir (Parihar et al., 2015). Tuz stresinin gıda üretimi üzerindeki etkisinin iklim değişikliğinin etkisiyle artacağı tahmin edilmektedir (Wang et al., 2003). Bu nedenle, tuzluluk toleransı ile ilgili moleküler mekanizmaların aydınlatılması önem kazanmaktadır. Yüksek toprak tuzluluğu bitkiyi çeşitli şekillerde etkilemektedir. Tuzun ozmotik etkileri bitkilerin suya erişme kabiliyetlerini azaltır. Toprakta biriken tuz, bitkilerin hücrede plazma zarlarına veya organellerine zarar vermektedir (Parihar et al., 2015). Sonuç olarak, tuz stresi, çimlenme veya fotosentez gibi önemli süreçlere doğrudan zarar verebilir (Deinlein et al., 2014). Bu gibi etkilere rağmen bitkiler, birkaç tuz tolerans mekanizmasının etkisiyle, tuz stresi altında değişen derecelerde hayatta kalabilirler. Tuz stresi ile ilişkili genler, esas olarak tuz alımını ve taşınımını etkiler, ayrıca hücrelerde ozmotik dengeyi sürdürmeye de etki etmektedirler (Kong, 2010; Li et al., 2015, Parihar et al., 2015; Sun et al., 2015).

Tuz stresi ile ilişkili miRNA aileleri ve hedefleri arpa ve buğday üzerine yapılan çeşitli çalışmalarda tanımlanmıştır. miR156 ve miR6213 gibi bazı korunmuş miRNA ailelerinin gen ekspresyonunu düzenlerken, miR168, miR444 ve miR5048, arpada tuz stresine cevap olarak baskılanmış ekspresyon paternleri göstermiştir (Lv et al., 2012; Deng et al., 2015) (Çizelge 2). Ayrıca, miR171 ve miR393 gibi birçok miRNA ailesi, tuz stresine cevap olarak buğdayda indüklenmiş ekspresyon göstermiştir (Gupta et al., 2014; Wang et al., 2014). İlginç bir şekilde, MYB transkripsiyon faktörleri ailesini hedef alan miR171'in, hem buğday hem de arpadaki tuz stresi ile upregüle olduğu belirlenmiştir (Wang et al., 2014; Deng et al., 2015) (Çizelge 2). Aynı miRNA aynı zamanda *Arabidopsis*'te (Liu et al., 2008), tuz stresi altında artmış ve bu da hem monokotlarda hem de dikotlarda, tuz toleransı için ortak düzenleyici mekanizmalardan olabilir. Hem kuraklık hem de tuz stresi bitki hücrelerinin ozmotik dengesini etkilediğinden, miR171 bu stres koşulları altında ozmotik dengenin düzenlenmesinde rol oynayabilir.

miR171'in kuraklık ve tuz stresleri altında manipülasyonu, *Triticeae* üyelerine gelişmiş ozmotik koruma sağlayabilir. Bu miRNA'nın ve ayrıca diğer tuza duyarlı miRNA ailelerinin deneysel karakterizasyonu, tuz toleransı olan buğday ve arpa çeşitlerinin gelişimini kolaylaştırabilir. miRNA'ların tuz stresi altındaki ekspresyonu stresin süresine bağlı olarak değişebilir. Yakın zamanda yapılan bir çalışmada arpa çeşidi *Morex*, üç farklı gelişim zaman noktasında tuz stresine maruz kalmış ve birkaç miRNA'nın ekspresyon paterninde değişiklikler gözlemlenmiştir. Örneğin, miR444, stresin 3. saatinde upregüle, 8. ve 27. saatlerinde downregüle olarak düzenlenmiştir (Deng et al., 2015). miR444'ün aşırı ekspresyonu primer kök büyümesinin indüklenmesine ve pirinçte lateral kök dağılımının inhibe edilmesine neden olmuştur (Yan et al., 2014) (Çizelge 2).

### miRNA'lar ve sıcaklık stresi

Sıcaklık, bitki büyümesini ve verimliliğini etkileyen önemli bir çevresel parametredir. Bitkinin optimum olmayan sıcaklıklara maruz kalması, ürün kalitesinde ve miktarında azalışa ve çiftçiler için ekonomik kayıplara neden olmaktadır (Schlenker and Roberts, 2009). Sıcaklık stresinin etkileri, strese maruz kalma süresi ve bitkinin gelişim aşaması gibi çeşitli faktörlere bağlı olarak değişir; örneğin, bitkiler üreme aşamalarında yüksek ve düşük sıcaklıklara karşı daha hassastır (Hatfield and Prueger, 2015). Aşırı sıcaklık polen ve yumurta hücrelerinin canlılığını ve döllenme sürecini etkilemektedir. Üreme hasarına ek olarak, optimal olmayan sıcaklık koşulları, toprak suyunun mevcudiyetinde ve bitki fizyolojisini dolaylı olarak etkileyen mineral içeriğinde, değişikliklere neden olabilmektedir (Bita and Gerats, 2013).

Küresel sıcaklığın gelecek on yılda 0,2° C'nin üzerinde artacağı tahmin edilmektedir ki bu, dünyadaki tüm canlı organizmalar için doğrudan veya dolaylı tehlikeli sonuçlar ortaya çıkaracaktır (IPCC, 2014). Sıcaklıktaki bir derecelik artışın, yirmi birinci yüzyılda, % 10'dan fazla verim kaybına neden olabileceği tahmin edilmektedir (Hasanuzzaman et al., 2013). Buğday ve arpa gibi ekonomik önemli olan bitkilerde son zamanlarda ortaya çıkan optimal olmayan sıcaklık artışlarından etkilenmektedir (Högy et al., 2013; Asseng et al., 2014). *Triticeae* üyeleri artan sıcak stresi ile başa çıkabilmek için, sıcaklığa duyarlı gen ekspresyonu gibi, ilişkili genetik mekanizmaları, düzenleyici mekanizmaları ile birlikte anlamak gerekmektedir. Bitkiler, stresten kaçınma, adaptasyon ve aklimasyon yoluyla, sıcak stresi altında canlılıklarını korumak için çeşitli mekanizmalar geliştirmiştir (Walbot, 2011). Sıcaklıkla ilişkili gen ifadesi, protein ve metabolit sentezi, sıcaklık toleransı derecesi üzerinde doğrudan bir etkiye sahiptir. Isı şok

faktörlerinin ve proteinlerin, şaperonların, fitohormonların ve ayrıca ikincil metabolitlerin artan ekspresyonu, sıcaklık stresi koşulları altında tespit edilmektedir (Liu et al., 2015b). Sonuç olarak,

sıcaklıkla ilişkili transkript ve protein ifadesinin düzenlenmesi, sıcaklık stresine cevapta önemli bir rol oynamaktadır.

**Çizelge 2.** Arpa ve buğdayda tuz stresine cevapta rol alan miRNA lar (Alptekin et al., 2017'den modifiye edilmiştir)  
**Table 2.** Salinity stress responsive miRNAs from barley and wheat (Modified from Alptekin et al., 2017)

miRNA adı	Organizma	Doku	Gen ifadesi	Referanslar
miR1029	<i>T. aestivum</i>	Tohum	Down-regüle	Gupta et al., 2014
miR156	<i>H. vulgare</i>	Yaprak	Up-regüle	Lv et al., 2012
miR159	<i>T. aestivum</i>	Yaprak	Up-regüle, Down-regüle	Wang et al., 2014 Gupta et al., 2014
miR164	<i>T. aestivum</i>	Tohum	Down-regüle	Gupta et al., 2014
miR165	<i>T. aestivum</i>	Yaprak	Down-regüle	Wang et al., 2014
miR168	<i>H. vulgare</i>	Tüm bitki	Down-regüle	Deng et al., 2015
miR171	<i>T. aestivum</i> , <i>H. vulgare</i>	Yaprak, Tüm bitki	Up-regüle	Wang et al., 2014, Deng et al., 2015
miR319	<i>T. aestivum</i>	Yaprak	Down-regüle	Wang et al., 2014
miR393	<i>T. aestivum</i>	Tohum	Up-regüle	Gupta et al., 2014
miR444	<i>H. vulgare</i>	Tüm bitki	Down-regüle	Deng et al., 2015
miR5048	<i>H. vulgare</i>	Tüm bitki	Down-regüle	Deng et al., 2015
miR6213	<i>H. vulgare</i>	Tüm bitki	Up-regüle	Deng et al., 2015
miR855	<i>T. aestivum</i>	Tohum	Down-regüle	Gupta et al., 2014
miRn0	<i>H. vulgare</i>	Tüm bitki	Up-regüle ve Down-regüle	Deng et al., 2015
miRn029	<i>H. vulgare</i>	Yaprak	Up-regüle	Lv et al., 2012
miRn029	<i>H. vulgare</i>	Yaprak	Up-regüle	Lv et al., 2012
miRn035	<i>H. vulgare</i>	Yaprak	Up-regüle	Lv et al., 2012
miRn2	<i>H. vulgare</i>	Tüm bitki	Up-regüle, Down-regüle	Deng et al., 2015
miRn3	<i>H. vulgare</i>	Tüm bitki	Up-regüle, Down-regüle	Deng et al., 2015
miRn5	<i>H. vulgare</i>	Tüm bitki	Up-regüle, Down-regüle	Deng et al., 2015
miRn6	<i>H. vulgare</i>	Tüm bitki	Up-regüle, Down-regüle	Deng et al., 2015

miRNA'lar, çeşitli bitkilerde transkripsiyon sonrası regülatör olarak davranarak sıcak ve soğuk streslerine adaptasyonda doğrudan yer almaktadır (Yu et al., 2012; Jeong and Green, 2013; Kruszka et al., 2014; Kumar et al., 2014). Bugüne kadar, çeşitli sıcak ve soğuk stresine duyarlı miRNA'lar tanımlanmış ve çeşitli buğday ve arpa dokularında farklı stres koşulları altında deneysel olarak karakterize edilmiştir (Tang et al., 2012; Wang et al., 2014; Gupta et al., 2014). Bazı miRNA'lar farklı türler ve stres koşulları arasında korunmuş olarak tanımlanmıştır. Sıcaklık stresiyle ilişkili bu korunmuş miRNA'ların, stres koşulları altında biriken reaktif oksijen türlerinin (ROT) azaltılmasında rol alan, miR398'in hedefi,

süperoksit-dismutazlar gibi genel strese duyarlı genlerin düzenlenmesinde etkili olduğu düşünülmektedir. Son zamanlarda yapılan bir çalışmada Kumar ve ark. miR3466, miR5652 ve miR5064'ün kök, gövde ve yaprak dokuları arasında farklı ekspresyon sergilediği, buğdayda sıcaklık stresi altındaki birçok miRNA'nın dokuya özgü ekspresyon paternini tarif etmiştir (Kumar et al., 2014, 2015). Sıcak ve soğuk stresi, hücrel süreçlerde farklı ve bağımsız değişikliklerle sonuçlanmaktadır. Bununla birlikte, birkaç çalışma, hem sıcak hem de soğuk streslerine cevap olarak, miR159, miR164, miR167, miR172, miR319 ve miR398 gibi sayısız miRNA'nın ekspresyonunu değiştirdiğini ortaya koymuştur (Tang

et al., 2012; Gupta et al., 2014; Wang et al., 2014). İlginç bir şekilde, çeşitli miRNA'lar sıcak ve soğuk stresler altında ters ekspresyon desenleri göstermiştir. Örneğin, ısı şok proteini 17'yi (HSP17) hedef alan miR164, soğuk bir stres tepkisi sırasında up-regüle olarak düzenlenmektedir. Ancak buğdaydaki sıcak stresine yanıt olarak down regüle olarak düzenlenmiştir (Gupta et al., 2014; Kumar et al., 2014, 2015). Buğdayda bir başka miRNA, bir MYB transkripsiyon faktörünü hedef alan miR319, sıcaklık stresi altında ekspresyonu azalmasına rağmen, soğuk stresi altında indüklenmiş ekspresyon göstermiştir. Bu gözlemler, sıcaklık düzenleme mekanizmalarının, soğuk stresler altında tersine çevrilebileceği görüşünü desteklemesine rağmen, altta yatan mekanizmalar benzer olabilir. Sıcak stresi, solunum ve fotosentez gibi önemli hücrel olaylarda, membran bütünlüğünün bozulmasını da kapsayan yapısal hasara neden olmaktadır. Isı şoku proteinleri ROT'ları

yakalayıp, oksidatif stres aktivitesini azaltmakta ve hücrel bütünlüğün korunmasına yardımcı olmaktadır (Jiang et al., 2014). miR160 ve miR164'ün baskılanmış ifadesi, ısı şoku protein ifadesinin indüklenmesiyle sonuçlanır ve yüksek sıcaklıklarda canlılığın korunmasını destekler. Tersine, aynı miRNA'ların soğuk stres altında artmış ifadesi, sıcak şok proteinlerinin regülatör rolünün soğuk stresi altında değiştiğini göstermektedir. Hücrel bakımın sıcaklık stresleri altındaki rolüne ek olarak, HSP17 gibi bazı ısı şok proteinlerinin de normal anter gelişimi için önemli olduğu düşünülmüştür. HSP17'nin ekspresyonu *Arabidopsis*'te kısa ve uzun süreli sıcak stresleri altında upregüle olarak düzenlenmiştir ve bu genin manipülasyonu havuçta sıcaklık toleransının artmasına neden olmuştur (Malik and Hwang, 1999). Bu tür miRNA türlerinin düzenlenmesi, buğday ve arpa çeşitlerinin sıcak / soğuk toleranslarında iyileştirmelere yol açabilir.

**Çizelge 3.** Arpa ve buğdayda ağır metal stresine cevapta rol alan miRNA lar (Alptekin et al., 2017'den modifiye edilmiştir)

**Table 3.** miRNAs from wheat and barley responsive to different nutrient deficiency and heavy metal stresses (Modified from Alptekin et al., 2017)

miRNA adı	Ağır metal çeşidi	Organizma	Doku	Tahmini Hedef	Gen ifadesi	Referanslar
miR156	Cd Stress	<i>T. aestivum</i>	Yaprak ve kök	Squamosa promotör bağlayıcı protein	Down-regüle	Qui et al., 2016
miR159	Cd Stress	<i>T. aestivum</i>	Yaprak ve kök	MYB3	Down-regüle	Qui et al., 2016
miR164	Cd Stress	<i>T. aestivum</i>	Yaprak ve kök	NAC üyeleri	Down-regüle	Qui et al., 2016
miR398	Cd Stress	<i>T. aestivum</i>	Yaprak ve kök	Cu-Zn superoksit dismutaz	Down-regüle	Qui et al., 2016
miR408	Cd Stress	<i>T. aestivum</i>	Yaprak ve kök	Plastosiyanın	Down-regüle	Qui et al., 2016
miR408	Cu stress	<i>T. aestivum</i>	Yaprak	Plastosiyanın	Up-regüle	Feng et al., 2013

### miRNA'lar ve ağır metal stresi

Abiyotik stresler arasında, ağır metal toksisitesi fizyolojik ve metabolik süreçleri modifiye ederek, bitkinin büyümesi, gelişmesi ve üretkenliği üzerinde zararlı etkilere yol açmaktadır (Gupta et al., 2014; Noman and Aqeel, 2017). Bitkiler, bu tür metallerin bulunduğu koşullar da hayatta kalmak için çeşitli mekanizmalar geliştirmiştir. Bitkilerin ağır metal stresine verdiği ilk tepki alımdan kaçınmaktır. Eğer metal zaten alınmışsa, bitkiler alım işlemi durdurmaya ve yayılmayı durdurmaya çalışacaktır (Manara, 2012). Bitkiler apoplast için toksik metalleri kısıtlar veya metali hücre duvarına bağlar. Böylece metalin bütün organizma boyunca uzun mesafeli hareketini önlemiş olur. miRNA'ların ağır metal stresine cevap olarak rolü *Triticeae*'de birkaç çalışma

ile araştırılmıştır (Feng et al., 2013; Qiu et al., 2016). Kadmiyum (Cd) bitkiler için en toksik ağır metallere biridir. Hücrelerdeki birikimi büyümeyi, çoğalmayı ve fotosentezi azaltır. Cd, klorofil içeriğindeki bir düşüşle birlikte, hem köklerin hem de hücrelerin çoğalmayı önler. Cd stresine cevap olarak birçok miRNA tespit edilmiştir (Qiu et al., 2016). Cd stresi altında miR156, miR159, miR164, miR398 ve miR408'in down-regüle olduğu gözlemlenmiştir (Çizelge 3). Feng et al. (2013) başka bir çalışmada, Cd stresine yanıt olarak miR408 down regülasyonunun, aynı zamanda hedef kemosisyanin geninin upregülasyonuna da yol açtığını gözlemlemiştir (Çizelge 3). Her ne kadar miRNA'lar son yıllarda yoğun olarak çalışılsa da, *Triticeae* üyelerinde miRNA'ların ağır metal stres tepkilerindeki rolü hakkında



çok az araştırma yapılmıştır. Bu nedenle, ağır metalle düzenlenen miRNA'ların tüm kümelerinin ve bunların hedeflerinin, dokuya özgü bir şekilde tanımlanması gerekir. Tanımlanan bu miRNA'lar, ağır metal stresine toleransta, gen ekspresyonlarında özel olarak değiştirilirse ve miRNA ekspresyonundaki bu değişiklikler, metal stresinden dolayı bozulan bir hücresel homeostazın ikincil sonuçları gelecek çalışmalara ışık tutacaktır.

## SONUÇ

Abiyotik stresler artan dünya nüfusunun taleplerini karşılamak için bitkisel üretimdeki büyük kısıtlayıcılardandır. Bu nedenle farklı ortamlarda yüksek ve sabit verim gösteren çeşitlere ihtiyacımız vardır. Son iki yılda, strese cevap veren genlerin ve bunlarla ilişkili proteinlerin tanımlanmasında önemli ilerlemeler kaydedilmiştir (Budak and Akpınar, 2015). Bu genlerin ekspresyonunun modifikasyonu, buğday ve arpanın stres toleransı geliştirmesinde umut verici sonuçlar ortaya çıkarmıştır. miRNA'lar, bitkilerin abiyotik stres toleransını arttırmak için heyecan verici hedefler olarak ortaya çıkmıştır. Bununla birlikte, kaydedilen büyük ilerlemeye rağmen, miRNA'ların bitkisel üretimin iyileştirilmesinde işlevi ve kullanımı ile ilgili birçok konunun açıklığa kavuşturulması gerekir. Abiyotik streslere karşı bitki toleransını arttırmak için miRNA'ları kullanmayı amaçlayan mevcut çalışmalar, farklı şekilde ifade edilen miRNA ailelerinin tanımlanmasına odaklanmıştır. Bu amaçla çeşitli miRNA veritabanları geliştirilmiştir. Ancak, birçok miRNA için hedefler belirlenmemiştir. Farklı çevresel streslere maruz kalan farklı bitki türlerinin miRNA profili, yeni miRNA biyobelirteçlerinin tanımlanmasına ve karakterize edilmesine yardımcı olabilir. Yeni miRNA'ların biyobelirteçlerinin ve stres düzenleyici ağlarının karakterizasyonundan elde edilen veriler, bitki stres direncini veya çeşitli gerilimlere karşı stres toleransını iyileştirmek için araçlar tasarlanmasında yardımcı olacaktır. Strese bağlı yollar ve strese duyarlı miRNA'lar arasındaki ilişkinin hücre metabolizması ve bitki gelişimi üzerindeki fizyolojik ve biyokimyasal etkileri ile birlikte aydınlatılması gerekir.

## Çıkar Çatışması Beyanı

Bu derleme makalesinde herhangi bir çıkar çatışması bulunmamaktadır.

## KAYNAKLAR

Addo Quaye, C., Eshoo, T.W., Bartel, D.P., Axtell, M.J., 2008. Endogenous siRNA and miRNA targets identified by sequencing of the *Arabidopsis degradome*. *Current Biology*, 18 (10): 758-762.

- Akdogan, G., Tufekci, E.D., Uranbey, S., Unver, T., 2016. miRNA-based drought regulation in wheat. *Functional and Integrative Genomics*, 16 (3): 221-233.
- Akpınar, B.A., Budak, H., 2016. Dissecting miRNAs in wheat D genome progenitor, *Aegilops tauschii*. *Frontiers in Plant Science*, 7: 1-17.
- Akpınar, B.A., Lucas, S.J., Budak, H., 2013. Genomics approaches for crop improvement against abiotic stress. *The Scientific World Journal*, 2013: 1-9.
- Alptekin, B., Langridge, P., Budak, H., 2017. Abiotic stress miRNomes in the *Triticeae*. *Functional and integrative genomics*, 17 (2-3): 145-170.
- Asseng, S., Ewert, F., Martre, P., Rötter, R.P., Lobell, D.B., Cammarano, D., Reynolds, M.P., 2015. Rising temperatures reduce global wheat production. *Nature Climate Change*, 5 (2): 143-147.
- Bej, S., Basak, J., 2014. MicroRNAs: The Potential Biomarkers in Plant Stress Response. *American Journal of Plant Sciences*, 5: 748-759.
- Bitá, C.E., Gerats, T., 2013. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stresstolerant crops. *Frontiers in Plant Science*, 4: 273-291.
- Budak, H., Akpınar, A., 2011. Dehydration stress-responsive miRNA in *Brachypodium distachyon*: evident by genome-wide screening of microRNAs expression. *Omics: a journal of integrative biology*, 15 (11): 791-799.
- Budak, H., Akpınar, B.A., 2015a. Plant miRNAs: biogenesis, organization and origins. *Functional and Integrative Genomics*, 15 (5): 523-531.
- Budak, H., Kantar, M., Bulut, R., Akpınar, B.A., 2015b. Stress responsive miRNAs and isomiRs in cereals. *Plant Science*, 235: 1-13.
- Cech, T.R., Steitz, J.A., 2014. The noncoding RNA revolution-trashing old rules to forge new ones. *Cell*, 157 (1): 77-94.
- Covarrubias, A.A., Reyes, J.L., 2010. Post-transcriptional gene regulation of salinity and drought responses by plant microRNAs. *Plant Cell Environment*, 33: 481-489.
- Deinlein, U., Stephan, A.B., Horie, T., 2014. Plant salt-tolerance mechanisms. *Trends Plant Science*, 19 (6): 371-379.
- Deng, P., Wang, L., Cui, L., 2015. Global identification of microRNAs and their targets in barley under salinity stress. *PLoS One*, 10 (9): e0137990.
- Feng, H., Zhang, Q., Wang, Q., 2013. Target of taemir408, a chemocyanin-like protein gene (TaCLP1), plays positive roles in wheat response to high-salinity, heavy cupric stress and stripe rust. *Plant Molecular Biology*, 83 (4-5): 433-443.

- Ferdous, J., Hussain, S.S., Shi, B.J., 2015. Role of microRNAs in plant drought tolerance. *Plant Biotechnology Journal*, 13 (3): 293-305.
- German, M.A., Pillay, M., Jeong, D.H., Hetawal, A., Luo, S., Janardhanan, P., Kannan, V., Rymarquis, L.A., Nobuta, K., German, R., De Paoli, E., Lu, C., Schroth, G., Meyers, B.C., Green, P.J., 2008. Global identification of microRNA-target RNA pairs by parallel analysis of RNA ends. *National Biotechnology*, 26 (8): 941-946.
- Gupta, B., Huang, B., 2014. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization. *International Journal of Genomics*, 2014:1-18.
- Gupta, O.P., Sharma, P., Gupta, R.K., Sharma, I., 2014. MicroRNA mediated regulation of metal toxicity in plants: present status and future perspectives. *Plant Molecular Biology*, 84 (1-2): 1-18.
- Hackenbarg, M., Gustafson, P., Langridge, P., Shi, B.J., 2014. Differential expression of microRNAs and other small RNAs in barley between water and drought conditions. *Plant Biotechnology Journal*, 13 (1): 2-13.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M.M., 2013. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 14 (5): 9643-9684.
- Hatfield, J.L., Prueger, J.H., 2015. Temperature extremes: effect on plant growth and development. *Weather and Climate Extremes*, 10: 4-10.
- Högy, P., Poll, C., Marhan, S., 2013. Impacts of temperature increase and change in precipitation pattern on crop yield and yield quality of barley. *Food Chemistry*, 136 (3-4): 1470-1477.
- IPCC, 2014. Climate change synthesis report. Contrib Work Groups I, II III to Fifth Assess Rep Intergov Panel Clim Chang, 1-151.
- Jeong, D.H., Green, P.J., 2013. The role of rice microRNAs in abiotic stress responses. *Journal Plant Biology*, 56 (4): 187-197.
- Jiang, S., Lu, Y., Li, K., 2014. Heat shock protein 70 is necessary for Rice stripe virus infection in plants. *Molecular Plant Pathology*, 15 (9):907-917.
- Jones Rhoades, M.J., Bartel, D.P., 2004. Computational identification of plant microRNAs and their targets, including a stress induced miRNA. *Molecular Cell*, 14 (6): 787-799.
- Kantar, M., Unver, T., Budak, H., 2010. Regulation of barley miRNAs upon dehydration stress correlated with target gene expression. *Functional and Integrative Genomics*, 10 (4): 493-507.
- Kantar, M., Lucas, S.J., Budak, H., 2011a. miRNA expression patterns of *Triticum dicoccoides* in response to shock drought stress. *Planta*, 233 (3): 471-484.
- Kantar, M., Lucas, S.J., Budak, H., 2011b. Drought stress: Molecular genetics and genomics approaches. In *Advances in Botanical Research*, 57: 445-493.
- Kong, W.W., Yang, Z.M., 2010. Identification of iron-deficiency responsive microRNA genes and cis-elements in *Arabidopsis*. *Plant Physiology Biochemistry*, 48 (2-3): 153-159.
- Kruszka, K., Pacak, A., Swida-Barteczka, A., 2014. Transcriptionally and post-transcriptionally regulated microRNAs in heat stress response in barley. *Journal Experimental Botany*, 65 (20): 6123-6135.
- Kumar, D., Singh, D., Kanodia, P., 2014. Discovery of novel leaf rust responsive microRNAs in wheat and prediction of their target genes. *Journal of Nucleic Acids*, 235: 1-13.
- Kumar, R.R., Pathak, H., Sharma, S.K., 2015. Novel and conserved heat-responsive microRNAs in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Functional and Integrative Genomics*, 15 (3): 323-348.
- Kuzuoglu-Ozturk, D., Yalcinkaya, O.C., Akpinar, B.A., 2012. Autophagy-related gene, TdAtg8, in wild emmer wheat plays a role in drought and osmotic stress response. *Planta*, 236 (4): 1081-1092.
- Lata, C., Muthamilarasan, M., Prasad, M., 2015. Drought stress responses and signal transduction in plants. In *Elucidation of abiotic stress signaling in plants*. Springer, New York, NY, pp: 195-225.
- Lee, R.C., Feinbaum, R.L., Ambros, V., 1993. The *C. elegans* heterochronic gene *lin-4* encodes small RNAs with antisense complementarity to *lin-14*. *Cell*, 75 (5): 843-854.
- Li, J., Yang, Z., Yu, B., Liu, J., Chen, X., 2005. Methylation protects miRNAs and siRNAs from a 3'-end uridylation activity in *Arabidopsis*. *Current Biology*, 15 (16): 1501-1507.
- Li, T., Li, H., Zhang, Y.X., Liu, J.Y., 2010. Identification and analysis of seven HOresponsive miRNAs and 32 new miRNAs in the seedlings of rice (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). *Nucleic Acids Research*, 39: 2821-2833.
- Liu, H.H., Tian, X., Li, Y.J., 2008. Microarray-based analysis of stressregulated microRNAs in *Arabidopsis thaliana*. *Rna*, 14 (5): 836-843.
- Liu, H., Searle, I.R., Watson-Haigh, N. S., Baumann, U., Mather, D.E., Able, A.J., Able, J.A., 2015a. Genome-wide identification of microRNAs in leaves and the developing head of four durum

- genotypes during water deficit stress. *PLoS One*, 10 (11): e0142799.
- Liu, H., Able, A.J., Able, J.A., 2016. Water-deficit stress-responsive microRNAs and their targets in four durum wheat genotypes. *Functional and Integrative Genomics*, 17 (2-3): 237-251.
- Liu, J., Feng, L., Li, J., He, Z., 2015. Genetic and epigenetic control of plant heat responses. *Frontiers In Plant Science*, 6: 267.
- Lu, X.Y., Huang, X.L., 2008. Plant miRNAs and Abiotic Stress Responses. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 368: 458-462.
- Lucas, S., Durmaz, E., Akpınar, B.A., Budak, H., 2011. The drought response displayed by a DRE-binding protein from *Triticum dicoccoides*. *Plant Physiology Biochemistry*, 49: 346-351.
- Lv, S., Nie, X., Wang, L., 2012. Identification and characterization of microRNAs from barley (*Hordeum vulgare* L.) by high-throughput sequencing. *International Journal of Molecular Sciences*, 13 (3): 2973-2984.
- Ma, X., Xin, Z., Wang, Z., 2015. Identification and comparative analysis of differentially expressed miRNAs in leaves of two wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes during dehydration stress. *BMC Plant Biology*, 15 (1): 21-35.
- Malik, S., Hwang, Z., 1999. Modified expression of a carrot small heat shock protein gene, HSP17.7, results in increased or decreased thermotolerance double dagger. *The Plant Journal*, 20 (1): 89-99.
- Manara, A., 2012. Plant responses to heavy metal toxicity. In *Plants and heavy metals*. Springer, Dordrecht, pp: 27-53.
- Morris, K.V., Mattick, J.S., 2014. The rise of regulatory RNA. *Nature Reviews Genetics*, 15: 423-437.
- Nelson, D.E., Repetti, P.P., Adams, T.R., Creelman, R.A., Wu, J., Warner, D.C., Anstrom, D.C., Bensen, R.J., Castiglioni, P.P., Donnarummo, M.G., Hinchey, B.S., 2007. Plant nuclear factor Y (NF-Y) B subunits confer drought tolerance and lead to improved corn yields on water-limited acres. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104 (42): 16450-16455.
- Noman, A., Aqeel, M., 2017. miRNA-based heavy metal homeostasis and plant growth. *Environmental Science and Pollution Research*, 24 (11): 10068-10082.
- Obidiegwu, J.E., 2015. Coping with drought: stress and adaptive responses in potato and perspectives for improvement. *Frontiers in Plant Science*, 6: 1-23.
- Oh, S.J., Song, S.I., Kim, Y.S., Jang, H.J., Kim, S.Y., Kim, M., Kim, Y.K., Nahm, B.H., Kim, J.K., 2005. *Arabidopsis* CBF3/ DREB1A and ABF3 in transgenic rice increased tolerance to abiotic stress without stunting growth. *Plant Physiology*, 138 (1): 341-351.
- Parihar, P., Singh, S., Singh, R., 2015. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review. *Environmental Science and Pollution Research*, 22 (6): 4056-4075.
- Phillips, J.R., Dalmay, T., Bartels, D., 2007. The Role of Small RNAs in Abiotic Stress. *FEBS Letters*, 581 (19): 3592-3597.
- Qiu, Z., Hai, B., Yuan, M., 2016. Characterization of wheat miRNAs and their target genes responsive to cadmium stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 101: 60-67.
- Schlenker, W., Roberts, M.J., 2009. Nonlinear temperature effects indicate severe damages to U.S. crop yields under climate change. *Proceedings of the National Academy of sciences*, 106 (37): 15594-15598.
- Seki, M., Narusaka, M., Ishida, J., Nanjo, T., Fujita, M., Oono, Y., Kamiya, A., Nakajima, M., Enju, A., Sakurai, T., 2002. Monitoring the expression profiles of 7000 *Arabidopsis* genes under drought, cold and high-salinity stresses using a full-length cDNA microarray. *The Plant Journal*, 31 (3): 279-292.
- Shamimuzzaman, M., Vodkin, L., 2012. Identification of soybean seed developmental stage-specific and tissue-specific miRNA targets by degradome sequencing. *BMC Genomics*, 13 (1): 310-324.
- Sun, X., Xu, L., Wang, Y., 2015. Identification of novel and salt responsive miRNAs to explore miRNA-mediated regulatory network of salt stress response in radish (*Raphanus sativus* L.). *BMC Genomics*, 16 :1-16.
- Sunkar, R., 2010. MicroRNAs with macro effects on plant stress responses. In *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 21 (8): 805-811.
- Sunkar, R., Zhu, J.K., 2004. Novel and stress-regulated micro-RNAs and other small RNAs from *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 16 (8): 2001-2019.
- Sunkar, R., Kapoor, A., Zhu, J.K., 2006. Posttranscriptional induction of two Cu/Zn superoxide dismutase genes in *Arabidopsis* is mediated by downregulation of miR398 and important for oxidative stress tolerance. *The Plant Cell*, 18 (8): 2051-2065.
- Sunkar, R., Li, Y.F., Jagadeeswaran, G., 2012. Functions of microRNAs in plant stress responses. *Trends in Plant Science*, 17 (4): 196-203.
- Sunkar, R., Girke, T., Jain, P.K., Zhu, J.K., 2005. Cloning and characterization of microRNAs from rice. *The Plant Cell*, 17 (5): 1397-1411.
- Tang, Z., Zhang, L., Xu, C., 2012. Uncovering small RNA-mediated responses to cold stress in a wheat thermosensitive genic malesterile line by

- deep sequencing. *Plant Physiology*, 159: 721-738.
- Trindade, I., Capitaio, C., Dalmay, T., Fevereiro, M.P., Santos, D.M., 2010. miR398 and miR408 are up-regulated in response to water deficit in *Medicago truncatula*. *Planta*, 231: 705-716.
- Walbot, V., 2011. How plants cope with temperature stress. *BMC Biology*, 9 (1): 79-82.
- Wang, B., Sun, Y.F., Song, N., 2014. MicroRNAs involving in cold, wounding and salt stresses in *Triticum aestivum* L. *Plant Physiology Biochemistry*, 80: 90-96.
- Wang, W., Vinocur, B., Altman, A., 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218 (1): 1-14.
- Wu, L., Zhou, H., Zhang, Q., Zhang, J., Ni, F., Liu, C., Qi, Y., 2010. DNA methylation mediated by a microRNA pathway. *Molecular Cell*, 38 (3): 465-475.
- Yan, Y., Wang, H., Hamera, S., Chen, X., Fang, R., 2014. miR444 a has multiple functions in the rice nitrate-signaling pathway. *The Plant Journal*, 78 (1): 44-55.
- Yang, X., Li, L., 2012. Analyzing the microRNA Transcriptome in Plants Using Deep Sequencing Data. *Biology*, 1 (2): 297-310.
- Younis, A., Siddique, M.I., Kim, C.K., Lim, K.B., 2014. RNA interference (RNAi) induced gene silencing: a promising approach of hi-tech plant breeding. *International Journal of Biological Sciences*, 10 (10): 1150-1158.
- Yu, X., Wang, H., Lu, Y., 2012. Identification of conserved and novel microRNAs that are responsive to heat stress in *Brassica rapa*. *Journal of Experimental Botany*, 63 (2): 1025-1038.
- Zhang, B., Pan, X., Cobb, G.P., Anderson, T.A., 2006. Plant microRNA: a small regulatory molecule with big impact. *Developmental Biology*, 289 (1): 3-16.