

Bitkilerde Giberellik Asit Hormonunun Sentezi, Sinyal İletimi ve Tuz Stresi Altındaki Etkileri

Burcu SEÇKİN DİNLER^{1*} Hatice ÇETINKAYA²

¹Sinop Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Sinop, Türkiye
²Ordu Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Toprak Bilimi ve Bitki Besleme Bölümü, Ordu, Türkiye
*Sorumlu yazar: bseckin@sinop.edu.tr

Geliş tarihi: 28.11.2019, Yayına kabul tarihi: 26.02.2020

Özet: Giberellik asit (GA₃), bitkilerde büyüme ve gelişmeyi sağlayan önemli bir hormondur. 1950'li yıllarda keşfedilmesi ile birlikte araştırmacıların ilgi odağı olmaya başlamıştır. Günümüzde ise çevresel streslere olan cevapların iyileştirilmesinde önemli rol oynadığı tespit edilmiştir. Literatür incelendiğinde, giberellik asitin özellikle tuz stresi altındaki etkileri ile ilgili çok sayıda makale yayımlandığı sonucuna varılmıştır. Giberellik asitin bitkilerde tuz stresi altında, su içeriğini, fotosentez mekanizmasını, madde birikimini, antioksidan savunma sistemini düzenleyerek koruma sağladığı bilinmektedir. Bununla beraber araştırmaların büyük bir kısmı giberellik asitin bitkilere dışarıdan uygulanmasına yönelik sonuçlar içermektedir. Moleküler tekniklerde yaşanan gelişmeler, az sayıda olsa da bu hormonun sentez yolu, sinyal iletimi ve stres esnasındaki tepkileri ile ilgili daha derin araştırmalar yapılmasına olanak sağlamıştır. Bitkilerin abiyotik stres ile baş etmesinde etkili olan bu doğal hormonun bitkilerin strese tolerans mekanizmalarının artırılması için kullanılmasının oldukça önemli olduğu düşünülmektedir. Bu sebeple, çalışmada, giberellik asitin literatürdeki önemi vurgulanmış ve konu ile ilgili önerilerde bulunulmuştur.

Anahtar kelimeler: Giberellik asit, DELLA, tuz stresi, bitkisel hormonlar

The Biosynthesis, Signal Transduction and Effects of Gibberellic Acid Hormone Under Salt Stress in Plants

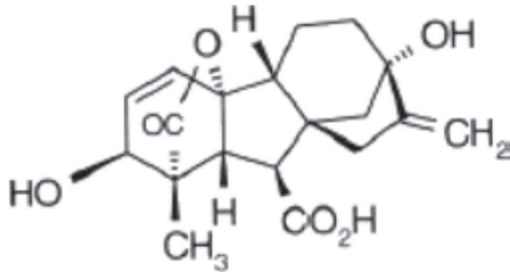
Abstract: Gibberellic acid is an important hormone that plays role in plant growth and development. It has been the focus of attention of researchers with its discovery in 1950s. Today, it has been found to play an important role in the improvement of responses to environmental stresses. It was determined that many studies with the effects of gibberellic acid on plants under salinity were reported in literature. It has been known that gibberellic acid protects plants by maintaining water content, photosynthesis mechanism, solute accumulation, antioxidant defence system. However, the most part of researchers include the results for exogenous application of GA₃ to plants. The advances in molecular techniques allows to do profound investigations related with biosynthesis, signal transduction and responses during stress. It's believed that the usage of this natural hormone which is effective of coping with increased abiotic stress is very important to increase stress tolerance mechanism. For this reason, in this study, it is emphasized the importance of gibberellic acid in literature and solutions were offered with the subject.

Keywords: Gibberellic acid, DELLA, salinity, plant hormones

Giriş

Giberellik asit (GA₃), tetrasiklik diterpen yapısında, bitki büyümesini ve gelişmesini uyarıcı bir bitki hormonudur. C₁₉H₂₂O₆ kimyasal formülü ile ifade edilen giberellik asit, iki etilen bağı ve bir serbest karboksilik asit grubu içeren tetrasiklik dihidroksi-γ-laktonik asittir

(Şekil 1). GA₃, tohum çimlenmesini, meristemden gövde büyümesine kadar geçişi, yaprak gelişimini, vejetatif aşamadan çiçeklenmeye geçişi, cinsiyet belirimini ve çevresel faktörlere bağlı olarak tahıl gelişimini tetikler. Giberellik asitin en aktif olduğu yer stamenlerdir ve erkek çiçek üretimini ve çiçek sapı gelişimini etkiler.



Şekil 1: Kimyasal yapısı (Rodrigues ve ark., 2012).

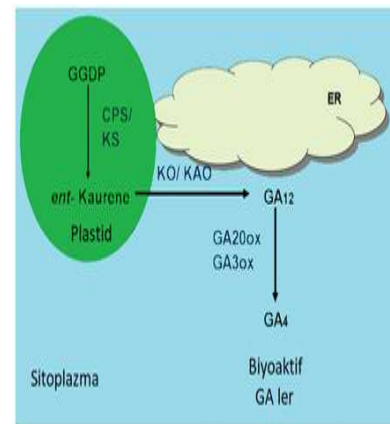
Figure 1: Chemical structure

100'den fazla gibberellinden sadece 1 tanesi olan gibberellik asit (GA_3), 1950'li yıllarda batılı araştırmacıların dikkatini çekmiştir. Daha eski yıllarda ise, Japonya'daki pirinç üreticileri; pirinçleri *bakanae* adı verilen boyca uzamaya ve tohum üretiminde azalmaya sebep olan bir hastalık tespit etmişlerdir. Bitki patolojileri ise bu semptomların patojenik bir mantar olan *Gibberella fujikuroi* tarafından salınan bir kimyasal tarafından tetiklendiğini belirlemişlerdir. 1930'larda Japon bilim adamları bu mantarı laboratuvar koşullarında kültür etmişler ve iki mantar bileşiği elde etmişlerdir. Bunlardan birisine *Gibberella* isimli mantardan izole edildiği için gibberellin ismi verilmiştir. 1927 ve 1940 yılları arasında 50'den fazla yayın mantarlar tarafından üretilen bu "toksin" ile ilgilidir. Daha sonraki çalışmalar bu hormonun yüksek bitkilerde de sentezlendiği tespit edilmiştir (Mitchell et al., 1951). İngiliz firması Imperial Chemical Industry (ICI) tarafından 1950 yılında *Gibberella* kültüründen gibberellin izole edilmiş ve gibberellik asit olarak anılmaya başlanmıştır. Böylece gibberellinleri A1, A2 ve A3 olarak üç farklı şekilde sınıflandırılmasına yol açmıştır. Gibberellin A3, ICI tarafından gibberellik asit olarak tanımlanmıştır (Takahashi, 1986). Birçok bitki, kümes hayvanı ve mikroorganizmaya GA uygulaması

yapılarak çalışmalar gerçekleştirilmiştir. Bu çalışmalarda sporofor, fare, tavşan ve piliçlerde dışarıdan yapılan gibberellin uygulamalarının vücut ağırlığını arttırdığı ve büyüme üzerine olumlu etkisi olduğu rapor edilmiştir (Mees and Elson 1978).

Gibberellin sentez yolu ve sinyal iletim

Gibberellinler, terpenoid yolu aracılığı ile geranilgeranil difosfattan sentezlenmektedirler ve bunun için terpen sentaz, sitokrom P450 monooksijenaz, 2-oksologlutarat dehidrogenaz isimli üç enzime ihtiyaç duymaktadırlar. Ent-kopalil difosfat sentaz ve ent-kauren sentaz isimli iki terpen sentaz plastidlerde yer alırlar ve geranil geranil difosfattan tetra siklik hidrokarbon ent-kaurene dönüşürler. Ent-kauren ise iki P450s tarafından GA_{12} 'ye dönüşür. İlk olarak, ent-kauren oksidaz plastidlerin dış membranında bulunur ve C-19 üzerinde ardışık oksidasyonu katalizler. İkinci olarak, ent kaurenoik asit oksidaz endoplazmik retikulumda bulunur ve sonradan GA_{12} 'ye dönüştürülür. Biyoaktif olan GA_4 , GA_{12} 'den C-20 ve C-3 üzerinden oksidasyon yolu ile GA_{20} -oksidaz ve GA_3 oksidaz aracılığı ile dönüştürülür (Şekil 2).

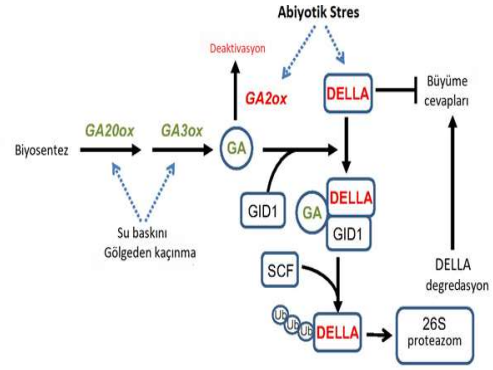


Şekil 2: GA_3 biyosentez yolu (Gupta and Chakrabarty, 2013)

Figure 2: GA_3 biosynthesis pathway

Giberellik asitin biyosentezi sekonder bir metabolit olarak Hanson (1983) tarafından rapor edilmiştir. Giberellik asit de diğer sekonder metabolitler gibi ortamdaki azot kaynaklarının azalması ile üretilmeye başlanmaktadır (Shukla et al., 2003). Üretim fazı; öncelikle antrakuinon, bikaverin ve fusarin C oluşumu ile başlamaktadır. Karmaşık bir yol olmasına rağmen mutantlar kullanılarak yapılan biyokimyasal çalışmalar sonucu bu yol aydınlatılmıştır (Hedden and Kamiya 1997; Bömke and Tudzynski, 2009). GA biyosentezinde yer alan enzimleri kodlayan genlerin çoğu tanımlanmıştır (Olszewski et al., 2002). Pirinç bitkisinde dwarf1 mutanı, GA-duyarsız yarı-dwarf fenotip tarafından karakterize edilmiş ve heterotrimerik G proteininin putativ alfa-alt ünitesini kodlayan D1 lokusunun klonu ortaya çıkmıştır (Ashikari, 1999).

DELLA proteinleri GA sinyalinin negatif düzenleyicileri olup ubiquitin/proteozom yolunda parçalanması GA uyarıcı sürecin anahtar olayı olarak tanımlanmıştır (Gomi and Matsuoka 2003). DELLA proteinleri, çim ailesine ait transkripsiyon faktörleri olarak baskılayıcı olarak rol alsalar da gen ifadesini aktive edebilir ya da baskılayabilirler. Birçok DELLA ilişkili protein diğer hormon sinyalleri için bir bileşen olarak gösterilmiş, GA sinyalinin bu yollarla iletişime geçebilmesi için mekanizma sağlamıştır. Giberellin duyarsız dwarf1 (GID1) mutanı, hormona duyarlı bir lipaza benzer olarak tanımlanmış ve GA için çözünebilen reseptör olarak sunulmuştur (Ueguchi-Tanaka et al., 2005) (Şekil 3).



Şekil 3: Stres altında GA₃ sentezi ve sinyal iletim yolu (Colebrook et al., 2014).

Figure 3: GA₃ biosynthesis and signal transduction pathway

Diğer hormonlar ile ilişkisi

Giberellik asit, diğer hormonlar ile çapraz iletişim halindedir. Tohumlarda, ABA, hidrolazın ifadesini bloke ederken, giberellik asitin teşvik ettiği Ca/kalmodulin sinyali hidrolazın salgılanmasını ve sentezini düzenlemektedir (Sun et al., 2004). Bu durum, ABA'nın GA ile ilgili antagonistik etkileşimini ortaya koymaktadır. GA, birçok gelişimsel reaksiyonda oksin ile etkileşime girmektedir (Dugardeyn et al., 2008; Weiss and Ori 2007). Son yıllarda yapılan bir çalışma, oksin ve DELLA proteinlerinin bağımsız şekilde GA sentez yolunu düzenlediği ve biyoaktif giberellik asitin birikimine neden olduğunu ortaya çıkarmıştır (O'Neill et al., 2010). Ek olarak, iç ve dış koşullar, doku tipleri, ve gelişimsel basamaklara bağlı olarak GA ve etilen arasında pozitif ve negatif ilişki olduğu da bilinmektedir. Bu konuda yapılan moleküler çalışmalar, bitkilere dışarıdan uygulanan etilenin GA metabolizmasındaki genleri baskıladığını ve bazı etilen sentezinden sorumlu genlerin sentezinin ise GA tarafından teşvik edildiğini ortaya koymuştur (Dugardeyn et al., 2008).

Tuz stresine olan tepkisi

Giberellik asitin çevresel faktörlere verilen bitki tepkilerini düzenlemede aktif olarak rol oynadığı bilinmektedir (Chakrabarti and Mukherji 2003). Biyoaktif GA, bitkiler hem biyotik hem de abiyotik strese maruz kaldıklarında hızlı bir şekilde indirgenirler (Javid et al., 2011; Colebrook et al., 2014). Uzun süredir giberellik asitin diğer hormonlar ile etkileşimde olduğu ve çevresel stres faktörleri oluştuğunda büyümeyi ve gelişmeyi kontrol ettiği bilinmektedir. Bununla beraber, moleküler mekanizması tam olarak açık değildir. Tuz stresine duyarlı olduğu bilinen (dwarf ve delayed flowering 1) DDF1 geninin aşırı ifade edilmesi ile oluşturulan transgenik Arabidopsis bitkilerinde GA biyosentezinin indirgenmiş olduğu ve bunun *GA2ox7* geninin ifadesinin artışına bağlı olarak meydana geldiği bulunmuştur (Magome et al., 2008). (Şekil 3). Literatür taraması yapıldığında, dışarıdan GA uygulaması yapılarak tuz stresi altındaki bitkilerde oluşturduğu etki ile ilgili çok sayıda çalışmaya rastlanmıştır (Çizelge 1). *Beta vulgaris* ve *Dianthus barbatus* bitkilerinde tuz stresi altında çimlenme aşamasında uygulanan giberellik asitin çimlenme yüzdesi ve süresini arttırdığı tespit edilmiştir (Jamil et al., 2007; Yıldız ve ark., 2006). Ayrıca Tuna et al. (2008) yılında yaptıkları bir çalışmada, *Zea mays* bitkisine dışarıdan uygulanan giberellik asitin, kuru ağırlık, klorofil miktarı, bağıl su içeriği, makro ve mikro besleyicileri iyileştirdiği, antioksidan enzimleri uyardığı belirlenmiştir. Bununla birlikte, *Brassica juncea* bitkisine tuz stresi altında azot ile birlikte uygulanan giberellik asitin gövde uzunluğu, yaprak alanı, ağırlık, fotosentez, stoma iletkenliği ile nitrat reduktaz ve karbonik

anhidraz enzimi aktivitelerini arttırdığı tespit edilmiştir (Siddiqui et al., 2008). Bu durum, Iqbal et al. (2011) tarafından, giberellik asitin bitkilerde kaynak-depo metabolizmasının düzenlenmesinde oynadığı rol ile açıklanmıştır. Kang et al. (2014) yılında *Glycine max* bitkisinde yaptıkları bir çalışmada, tuz stresi altında giberellik asit uygulamasının ABA, SA ve total fenol bileşikleri, radikal süpürme aktivitesini arttırdığını belirlemişlerdir. Tuz stresi altında *Oryza sativa* bitkisinde giberellik asit uygulamasının Na^+ miktarını azaltırken, çözünen şeker ve protein ile ürün miktarının arttırdığı Mistaria et al. (2015) tarafından ortaya konmuştur. Buna ek olarak *Vigna radiata* bitkisinde tuz stresi ile birlikte uygulanan giberellik asitin yaprak alanı, kuru ağırlık, klorofil miktarı, stoma iletkenliği ve fotosentez oranını arttırdığı belirlenmiştir (Tiwari and Eugenia 2018). Ayrıca *Sorghum bicolor* bitkisinde paklobutrazol ve giberellik asit uygulamasının tuz stresi altında, ABA, sitokinin, oksin düzeylerini artırırken, suda çözünen karbohidrat ve poliamin içeriklerini düzenlediği ortaya konulmuştur (Forghani et al., 2018). Ek olarak son yıllarda *Avena sativa*, *Triticosecale wittmack*, *Abelmoschus esculents*, *Sorghum bicolor* bitkilerinin tohumlarında tuz stresi altında giberellik asit uygulaması ile çimlenme indeksi, su alınımı, radikula ve hipokotil uzunluğu, kuru ve yaş ağırlığı, kök ve gövde uzunluğunda artışa sebep olduğu bildirilmiştir (Chauhan et al., 2019; Altuner ve ark., 2019; Yakoubi et al., 2019; Zhu et al., 2019). Bunlardan farklı olarak Jiao et al. (2019) tarafından yapılan bir çalışmada, *Ricinus communis* bitkisinde tuz stresi ile birlikte giberellik asit uygulaması, bitki büyümesi, yaprak alanı, kuru ağırlık, antioksidan enzimler ve prolin içeriğini arttırmıştır

Çizelge 1: Tuz stresi altında dışarıdan yapılan GA₃ uygulamaları
Table 1: Exogenous GA₃ applications under salt stress

Kullanılan Bitki	Uygulama	Etki	Kaynak
<i>Abelmoschus esculentus</i> L.	0.1 mM GA ₃ , foliar uygulama,	Fizyolojik ve biyokimyasal iyileşme	Wang et al. 2019
<i>Sorghum bicolor</i> L.	0, 144, 288, 576 µM GA ₃ , ön muamele	Fizyolojik iyileşme	Zhu et al. 2019
<i>Abelmoschus esculentus</i> L.	5 ve 10 µM GA ₃ , ön muamele	Çimlenme üzerine olumlu etki ve fizyolojik iyileşme	Yakoubi et al. 2019
<i>Triticosecale wittmack</i>	0,100,200,300 ppm GA ₃ ,ön uygulama	Fizyolojik iyileşme	Altuner ve ark.. 2019
<i>Avena sativa</i> L.	100 ve 150 ppm GA ₃ , ön muamele	Çimlenme üzerine olumlu etki ve fizyolojik iyileşme	Chauhan et al. 2019
<i>Ricinus communis</i> L.	0, 200, 250, 300 µM GA ₃ , ön muamele	Strese karşı koruma	Jiao et al. 2019
<i>Vigna radiata</i> L.	100 ve 200 ppm GA ₃ ,foliar uygulama	Fizyolojik iyileşme	Tiwari and Eugenia 2018
<i>Sorghum bicolor</i> L.	Paklobutrazol ve GA ₃ ,besin çözeltilinde	Fizyolojik ve hormonel değişim ve iyileşme	Forghani et al. 2018
<i>Oryza sativa</i> L.	150 mM GA ₃ , foliar uygulama	Morfolojik, fizyolojik ve biyokimyasal iyileşme	Misratia et al. 2015
<i>Glycine max</i> L.	GA ₃ salgılayan rizobakteri P.putida H-2-3 uygulaması	Fizyolojik, biyokimyasal iyileşme ve hormonel değişim	Kang et al. 2014
<i>Zea mays</i> L.	50, 100 ppm GA ₃ , foliar uygulama,	Biyokimyasal ve fizyolojik iyileşme	Tuna et al. 2008
<i>Brassica juncea</i> L.	10 ⁻⁵ M GA ₃ 'ün azotla birlikte besin çözeltilinde	Fizyolojik ve biyokimyasal iyileşme	Siddiqui et al. 2008
<i>Beta vulgaris</i> L.	100, 150 ve 200 mg/l GA ₃ , ön muamele	Çimlenme üzerine olumlu etki	Jamil et al. 2007
<i>Dianthus barbatus</i> L.	40 ppm GA ₃ , ön muamele	Çimlenme üzerine olumlu etki	Yıldız ve ark. 2006

Son yıllardaki çalışmalar ile DELLA protein ailesinin major GA negatif düzenleyicisi olduğu ve çevresel sinyallerin ve diğer bitki hormon sinyal yolunun düzenlenmesinde gerekli olduğu tespit edilmiştir (Achard et al., 2006). Abiyotik stres koşulları altında bitki gelişimini düzenleyici olarak giberellik asitin temel rolü, DELLA proteinleri ile ilişkili olup büyümeyi geciktirici yönde etki etmektedir (Achard et al., 2008). Tuz stresine maruz kalan bitkilerde, içsel giberellik asitin birikiminin indirgenmesi DELLA proteinlerinin birikimi ile ilişkilidir. Ancak bu mekanizma henüz net olarak anlaşılmış değildir.

Bununla ilişkili olarak, yabani tip Arabidopsis bitkisinde büyüme ve gelişme tuzluluk ile indirgenirken, *della* mutantlarında kök büyümesi, yapraktaki madde üretim oranının azalması ve

çiçeklenmenin gecikmesi önemli ölçüde azalmıştır. Dahası, GA biyosentezi ve sinyalinden eksik olan mutantlar (*gal*) tuz stresine karşı tolerans gösterirlerken, DELLA proteinlerinden yoksun olan mutantların (*gai-t6*, *rga-t2*, *rgl1-1*, *rgl2-1*) duyarlılığı artmıştır. DELLA mutantları, bitki büyümesi, çiçeklenmeye geçiş ve tuzluluğa duyarlılık konusunda büyüme parametreleri ve tuz toleransı konusunda güçlü bir bağlantı olduğunu göstermişlerdir. Arabidopsis bitkisinde DELLA'nın yönettiği transkripsiyonel düzenlemenin antioksidan sistemin kontrolünü içerdiği belirlenmiştir. Ayrıca DELLA aktivitesinin tuz stresi esnasında oluşan aktif oksijen türleri (AOS) birikimini engellediği tespit edilmiştir. Yüksek seviyede AOS bitki hücre ölümünü tetikler ve bu durum

DELLA tarafından geciktirilir (Achard et al., 2008).

Sonuç

Tuz stresi ile başa çıkmada bitkilerin dayanım mekanizmalarının ve ürün miktarının artırılması amacıyla giberellik asit hormonunun kullanılması oldukça önemlidir. Giberellik asit ile ilgili yapılan çalışmalar incelendiğinde, tuz stresi altında, çimlenme aşamasındaki bitkilere ait gözlemlerin fide aşamasına kıyasla daha fazla olduğu tespit edilmiş fakat biyokimyasal ve moleküler düzeydeki araştırmaların sayısının az olduğu sonucuna varılmıştır. Özellikle stres esnasında giberellik asitin sinyal iletim yolu ile ilgili net sonuçlar elde edilememiştir. Bu sebeple konu ile ilgili daha fazla araştırmaya ihtiyaç duyulmaktadır. Bitkilerde GA₃ seviyelerini düzenlemeye yönelik farklı yaklaşımların gelişmesinin, ürün kalite ve veriminde artışa yol açacağını, strese karşı dayanıklı türlerin oluşturulmasını ve yeni bitki koruma stratejilerinin ortaya çıkmasına sebep olacağını düşünmekteyiz. Sonuç olarak, giberellik asit ve tuz stresi altında yapılan bu derlemenin, hem ziraat hem de bitki fizyolojisi alanında çalışan araştırmacılara ışık tutacağı kanısındayız.

Kaynaklar

- Achard, P., Cheng, H., De Grauwe, L., Decat, J., Schouttet, H., Moritz, T., Van Der Straeten D, Peng J, Harberd, N.P. 2006. Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals Science 311: 91-94.
- Achard, P., Renou, J. P., Berthomé, R., Harberd, N. P., Genschik, P. 2008. Plant DELLAs restrain growth and promote survival of adversity by

reducing the levels of reactive oxygen species Current Biology 18(9): 656-660.

- Altuner, F., Erol, O., Tuncturk, R., Baran, İ. 2019. Gibberellik Asit Ön Uygulamasına Tabi Tutulmuş Triticale (x Triticosecale Wittmack)'de Tuz (NaCl) Stresinin Çimlenme Üzerine Etkisi. Kahramanmaraş Sütçü İmam Üniversitesi Tarım ve Doğa Dergisi 22: 235-242.
- Ashikari, M., Wu, J., Yano, M., Sasaki, T., Yoshimura, A. 1999. Rice gibberellin-insensitive dwarf mutant gene Dwarf1 encodes the α -subunit of GTP-binding protein. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 96: 10284-89.
- Bömke, C. and Tudzynsk, B. 2009. Diversity, regulation, and evolution of the gibberellin biosynthetic pathway in fungi compared to plants and bacteria Phytochemistry 70: 1876-1893.
- Chakrabarti, N. and Mukherji, S. 2003. Effect of phytohormone pretreatment on nitrogen metabolism in *Vigna radiata* under salt stress Biologia Plantarum 46(1): 63-66.
- Chauhan, A., AbuAmarah, B.A., Kumar, A., Verma, J. S., Ghramh, H. A., Khan, K. A., Ansari, M. J. 2019. Influence of gibberellic acid and different salt concentrations on germination percentage and physiological parameters of oat cultivars Saudi Journal of Biological Sciences.
- Colebrook, E.H., Thomas, S. G., Phillips, A. L., Hedden, P. 2014. The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress Journal of Experimental Biology 217(1): 67-75.

- Dugardeyn, J., Vandenbussche, F., Van Der Straeten, D. 2008. To grow or not to grow: what can we learn on ethylene–gibberellin cross-talk by in silico gene expression analysis? *Journal of Experimental Botany* 59(1): 1-16.
- Forghani, A. H., Almodares, A., Ehsanpour, A. A. 2018. Potential objectives for gibberellic acid and paclobutrazol under salt stress in sweet sorghum (*Sorghum bicolor* [L.] Moench cv. Sofra) *Applied Biological Chemistry* 61(1): 113-124.
- Gomi, K. and Matsuoka, M. 2003. Gibberellin signaling pathway *Current Opinion in Plant Biology* 6:489-93.
- Gupta, R. and Chakrabarty, S. K. 2013. Gibberellic acid in plant: still a mystery unresolved *Plant Signaling & Behavior* 8(9), e25504.
- Hanson, J.R. 1983. Aspects of diterpenoid and gibberellin biosynthesis in *Gibberella fujikuroi* *Biochemical Society Transactions* 11: 522-28.
- Hedden, P. and Kamiya, Y. 1997. Gibberellin biosynthesis: enzymes, genes and their regulation *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48: 431-60.
- Iqbal, N., Nazar, R., Khan, M. I. R., Masood, A., Khan, N. A. 2011. Role of gibberellins in regulation of source-sink relations under optimal and limiting environmental conditions *Current Science (Bangalore)*, 100(7): 998-1007.
- Jamil, M., Rha, E. S. 2007. Gibberellic acid (GA₃) enhance seed water uptake, germination and early seedling growth in sugar beet under salt stress *Pakistan Journal of Biological Sciences* 10 (4): 654-658.
- Javid, M.G., Sorooshzadeh, A., Moradi, F., Modarres Sanavy, S.A.M., Allahdadi, I. 2011. The role of phytohormones in alleviating salt stress in crop plants *Australian Journal of Crop Science* 5(6), 726.
- Jiao, X., Zhi, W., Liu, G., Zhu, G., Feng, G., Eltyb Ahmed Nimir, N., Zhou, G. 2019. Responses of Foreign GA₃ Application on Seedling Growth of Castor Bean (*Ricinus communis* L.) under Salinity Stress Conditions. *Agronomy* 9(6), 274.
- Kang, S. M., Khan, A. L., Waqas, M., You, Y. H., Kim, J. H., Kim, J. G., Lee, I. J. 2014. Plant growth-promoting rhizobacteria reduce adverse effects of salinity and osmotic stress by regulating phytohormones and antioxidants in *Cucumis sativus* *Journal of Plant Interactions* 9(1): 673-682.
- Magome, H., Yamaguchi, S., Hanada, A., Kamiya, Y., Oda, K., 2008. The DDF1 transcriptional activator upregulates expression of a gibberellin-deactivating gene, GA2ox7, under high-salinity stress in *Arabidopsis* *Plant Journal* Nov;56(4):613-26.
- Mees, G.C. and Elson, G.W. 1978. In: "Jealott's Hill-Fifty Year of Agricultural Research, 1928–1978" (F. C. Peacock, (Ed.)), Kynoch Press, Birmingham, England, pp.55-60.
- Misratia, K. M., Islam, M. R., Ismail, M. R., Oad, F. C., Hanafi, M. M., Puteh, A. 2015. Interactive effects of gibberellic acid (GA₃) and salt stress on growth and ion accumulation of two rice (*Oryza sativa* L.) varieties differing in salt tolerance *Journal of Food Agriculture and Environment* 13, 6670.
- Mitchell, J.W., Skaggs, D.P., Anderson, W.P. 1951. Plant growth stimulating hormones in immature seeds *Science* 114:159.

- O'Neill, D. P., Davidson, S. E., Clarke, V. C., Yamauchi, Y., Yamaguchi, S., Kamiya, Y., Ross, J.J. 2010. Regulation of the gibberellin pathway by auxin and DELLA proteins *Planta* 232(5): 1141-1149.
- Olszewski, N., Sun, T.P., Gubler F. 2002. Gibberellin signaling: biosynthesis, catabolism, and response pathway *Plant Cell* 14: 61-80.
- Rodrigues, C., Vandenberghe, L. P. D. S., de Oliveira, J., Soccol, C. R. 2012. New perspectives of gibberellic acid production: a review *Critical Reviews in Biotechnology* 32(3): 263-273.
- Shukla, R., Srivastava, A.K., Chand, S. 2003. Bioprocess strategies and recovery processes in gibberellic acid fermentation. *Biotechnology and Bioprocess Engineering* 8: 269-78.
- Siddiqui, M. H., Khan, M. N., Mohammad, F., Khan, M. M. A. 2008. Role of nitrogen and gibberellin (GA3) in the regulation of enzyme activities and in osmoprotectant accumulation in *Brassica juncea* L. under salt stress *Journal of Agronomy and Crop Science* 194(3): 214-224.
- Sun, T. P. And Gubler, F. 2004. Molecular mechanism of gibberellin signaling in plants *Annual Review Plant Biology* 55: 197-223.
- Tiwari, V., Lal, E. P. 2018. Effect of foliar application of gibberellic acid on growth, yield, physiological and biochemical characteristics of mung bean (*Vigna radiata* L.) under salt stress *International Journal of Chemical Studies*, 6(5): 713-717.
- Tuna, A. L., Kaya, C., Dikilitas, M., Higgs, D. 2008. The combined effects of gibberellic acid and salinity on some antioxidant enzyme activities, plant growth parameters and nutritional status in maize plants *Environmental and Experimental Botany* 62(1): 1-9.
- Ueguchi-Tanaka, M., Ashikari, M., Nakajima, M., Itoh, H., Katoh, E., Kobayashi, M. 2005. gibberellin insensitive dwarf1 encodes a soluble receptor for gibberellin *Nature* 437:693-8.
- Wang, Y. H., Zhang, G., Chen, Y., Gao, J., Sun, Y. R., Sun, M. F., Chen, J. P. 2019. Exogenous application of gibberellic acid and ascorbic acid improved tolerance of okra seedlings to NaCl stress *Acta Physiologiae Plantarum* 41(6), 93.
- Weiss, D. and Ori, N. 2007. Mechanisms of cross talk between gibberellin and other hormones *Plant Physiology* 144(3): 1240-1246.
- Yakoubi, F., Babou, F. Z., Belkhodja, M. 2019. Effects of Gibberellic and Abscisic Acids on Germination and Seedling Growth of Okra (*Abelmoschus esculentus* L.) under Salt Stress *Pertanika Journal of Tropical Agricultural Science* 42(2).
- Yıldız, S., Karagoz, F. P., Dursun, A. 2006. Giberellik Asit Ön Uygulamasına Tabi Tutulmuş Hüsnüyusuf (*Dianthus barbatus* L.) Tohumlarının Tuz Stresinde Çimlenmesi *Atatürk Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi* 48(1): 1-7.
- Zhu, G., An, L., Jiao, X., Chen, X., Zhou, G., McLaughlin, N. 2019. Effects of gibberellic acid on water uptake and germination of sweet sorghum seeds under salinity stress *Chilean Journal of Agricultural Research* 79(3): 415-424.