



Bitkilerde Hücre Duvarı Mekanizmasında Strese Bağlı Meydana Gelen Savunma Cevapları

Hatice ÇETİNKAYA¹ ve Burcu SEÇKİN DİNLER¹

How to cite: Çetinkaya, H., & Seçkin Dinler, B., (2021). Bitkilerde hücre duvarı mekanizmasında strese bağlı meydana gelen savunma cevapları. *Sinop Üniversitesi Fen Bilimleri Dergisi*, 6(2), 174-188. <https://doi.org/10.33484/sinopfbd.928933>

Derleme

Sorumlu Yazar
Hatice ÇETİNKAYA
haticeckaya@hotmail.com

Yazarlara ait ORCID
H.Ç.: 0000-0002-9792-5928
B.S.D: 0000-0001-6289-380X

Received: 27.04.2021
Accepted: 25.08.2021

Öz

Bu derlemede, bitki hücre duvarının yapısı, bileşenleri ve çeşitli biyotik ve abiyotik stres faktörlerine bağlı olarak verdiği yanıtlara değinilmektedir. Hücre duvarı streslere karşı bitki direncinin önemli fiziksel bariyer oluşturarak koruyucu rolü üstlenmektedir. Bunun yanı sıra savunma sisteminde sinyal mekanizmasını oluşturmaktadır. Stresin hücre duvarı metabolizması üzerindeki etkileri, hücre duvarı proteinleri ve enzim faaliyetleri üzerine olmaktadır. Stres faktörlerine karşı duvar mekanizması stres kaynağı ve bitki özelliklerine göre değişim göstermektedir. Bununla birlikte, çoğu durumda, iki ana mekanizma vurgulanabilir: (i) ksiloglukan endotransglukosilaz/ hidrolaz (XTH) düzeyinin artması ve (ii) artan hücre duvarı kalınlaşması, ikincil duvarın hemiselüloz ve lignin birikimi ile güçlendirilmesidir. Bu bilgiler ışığı altında, stres koşullarında biyokütle üretimini arttırabilmek için, hücre duvarı üzerindeki stresin sonuçlarını ortaya çıkarmak amacıyla yeni yaklaşımlar ve farklı hücre duvarı analizleri yapılması hedeflenmektedir. Ayrıca hücre duvarı yapısında etkili olan proteinler ile ilgili ileri düzeyde araştırmalar yapılmasının gerekli olduğu kanısındayız.

Anahtar Kelimeler: Hücre duvarı, lignin, expansinler, XTHler, pektin metilesteraz, stres

Stress Induced Defence Responses in Cell Wall Mechanisms in Plants

¹Sinop Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Sinop, Türkiye

Abstract

In this review, the structure of the plant cell wall, its components and its responses to various biotic and abiotic stress factors are discussed. The cell wall plays a protective role by creating an important physical barrier for plant resistance against stresses. In addition, it creates a signal mechanism in the defense system. The effects of stress on cell wall metabolism are on cell wall proteins and enzyme activities. The wall mechanism against stress factors varies according to the stress source and plant characteristics. However, in most cases, two main mechanisms can be highlighted: (i) increasing the level of xyloglucan endotransglucosylase / hydrolase (XTH) and (ii) increasing cell wall thickening, strengthening the secondary wall by the accumulation of hemicellulose and lignin. In the light of this information, new approaches and different cell wall analyzes are aimed to reveal the results of stress on the cell wall in order to increase biomass production under stress conditions. In addition, we believe that advanced research is required on proteins that are effective in cell wall structure.

Bu çalışma Creative Commons Attribution 4.0 International License ile lisanslanmıştır

Keywords: Cell wall, lignin, expansins, XTHs, pectin methylesterase, stress

Giriş

Çevre şartlarının bir bitkinin normal büyüme ve gelişmesini olumsuz yönde etkileyecek kadar değişmesi halinde bitkide meydana gelen duruma stres adı verilir. Bir başka deyişle bitki üzerinde negatif etkileri olan dış faktörler olarak tanımlanır. Birçok durumda, stres bitkinin canlı kalabilmesi, ürün verebilmesi, biyokütle birikimi ve özümleme ile ilişki kurarak açıklanması gereken bir kavramdır [1]. Bitkiler, hareket edemediklerinden dolayı çevresel koşullardaki değişikliklere ve olumsuz koşullara en fazla maruz kalan canlılardır. Bu nedenle çevresel koşullarda meydana gelebilecek olan bu değişikliklerden en az zarar göreceği şekilde büyüme ve gelişme mekanizmalarını esnetebilir ve hatta uzun süreler boyunca aynı iklim koşullarında yetiştiklerinde çevresel etmenlerden en az etkilenecek şekilde uyum sağlayabilirler. Aynı türe ait bitkilerin dünya üzerindeki iklim özellikleri değişen bölgelerdeki dağılımları, çok farklı çevresel koşullara uyum sağlayabildiklerinin en güzel göstergesidir [2]. Bitkiler bu çevresel koşullara uyum sağlayamadıkları zaman strese girerler. Bu stres faktörleri biyotik ve abiyotik stres faktörleri olarak ikiye ayrılır. Tablo 1’de abiyotik ve biyotik stres faktörleri gösterilmiştir. Biyotik stres faktörleri, mikroorganizmaların oluşturduğu enfeksiyonu, zararlı hayvanların saldırıları veya yabancı otların zararı sonucu oluşan stres faktörleridir. Kimyasallar, radyasyon, sıcaklık, su gibi cansız etmenlerden oluşan stres faktörleri ise abiyotik stres faktörleri olarak adlandırılır [3]. Yaşam döngüleri boyunca gerçekleşen kuraklık, tuzluluk, aşırı yağış, sıcaklık veya soğuk gibi iklimsel değişikliklere bağlı abiyotik stres koşulları bitki büyüme ve gelişmesini doğrudan etkilemektedir [4]. Bitkilerin maruz kaldıkları çevresel faktörler kalite ve verimlilik üzerinde büyük bir etkiye sahiptir. Son yıllarda yapılan çalışmalarda bitkilerin stres koşulları altında %50 azalan verim kalitesinin artırılması; fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler olarak meydana gelen değişimlerin gözlenerek oluşturduğu zararların azaltılması ve tarımsal üretimde verimliliği arttırılmaya çalışılmıştır [5]

Tablo 1. Abiyotik ve biyotik stres faktörleri [6]

Abiyotik Stres Faktörü		Biyotik	Stres
Fiziksel Faktörler	Kimyasal Faktörler	Faktörleri	
Kuraklık	Hava kirliliği	Yabani bitkiler	
Sıcaklık	Bitki besin elementleri	Böcekler	
Işık	Pestisitler	Hayvanlar	
Radyasyon	Toksinler	Hastalıklar	
Su baskını	Tuzlar	Mikroorganizmalar	
Mekanik etkiler (rüzgar, kar ve buz örtüsü)	Toprak çözeltisi pH’sı	(virüs, bakteri ve mantarlar)	

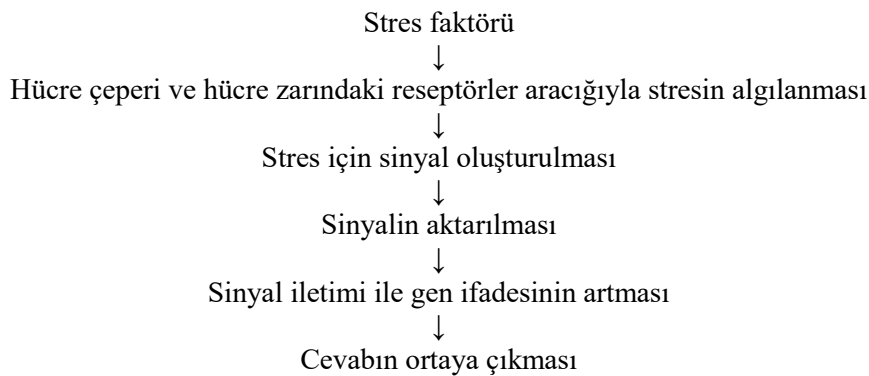
Oksidatif Stres Oluşumu

Bitkilerde çeşitli stres koşulları altında gerçekleşen biyokimyasal reaksiyonlar esnasında tekli oksijen, süperoksit anyonu ve hidrojen peroksit gibi aktif oksijen bileşiklerinin oluşumu ve detoksifikasyonu

arasındaki dengenin bozulması sonucu oksidatif hasar oluşur [7]. Stres koşullarında artan ya da stres nedeniyle temizlenmesinde yaşanan yetersizlik nedeniyle fazlaca biriken aktif oksijen bileşikleri, aslında hücre metabolizmasının doğal bir yan ürünüdür ve sinyal iletim mekanizmasında önemli rol oynamaktadırlar [8, 9]. Aşırı birikimleri durumunda ise lipit peroksidasyonu, protein degradasyonu ve DNA parçalanmasını tetikleyerek hücre ölümüne yol açabilmektedirler. Bu nedenle, stres faktörleri sırasında oluşan aktif oksijen bileşiklerinin temizlenmesi ve birikimlerinin engellenmesi, bitkilerin stres koşulları ile mücadelelerinde önemli bir etkidir.

Aktif Oksijen Türleri (AOT)

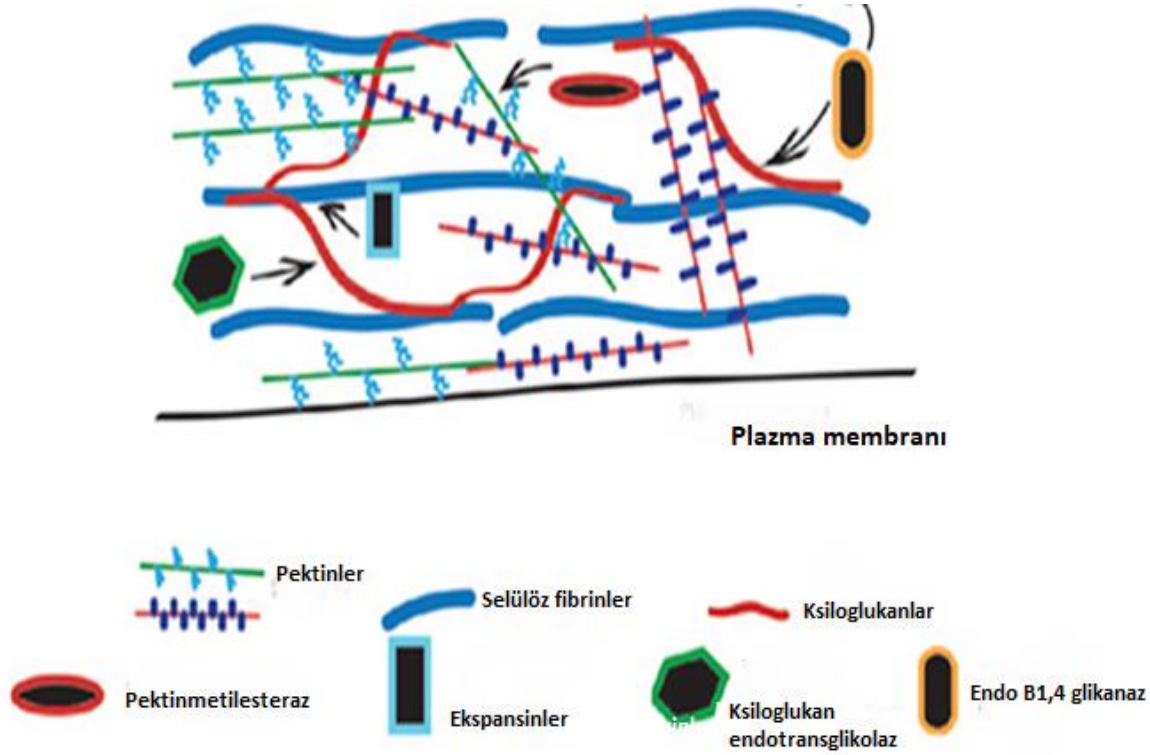
Ozmotik strese bağlı olarak bitkilerde iyonik ve ozmotik komponentlere ilave olarak süperoksit (O_2^-), hidrojenperoksit (H_2O_2) ve hidroksil (OH^\cdot) radikallerini artırarak oksidatif strese yol açtığı da bildirilmiştir [10]. Tuz stresinin ozmotik strese, iyonik strese ve aktif oksijen türlerinin oluşumuna sebep olarak bitkiye zarar verdiği belirtilmiştir [11]. Ancak bu moleküllerin normal hücresel reaksiyonlar sonucunda da oluştuğu rapor edilmiştir [12]. Edrewa [13] ise AOT'lerin düşük konsantrasyonlarda hücresel fonksiyonların yerine getirilebilmesi için oldukça önemli olduğunu belirtmiştir. Normal koşullardaki bir bitki hücresinde metabolik reaksiyonlar sırasında AOT'lerin oluşumu ile parçalanması olayları denge altında tutulmaktadır. Oksijen toksisitesi ise kontrol edilemeyen aşırı üretim veya savunma mekanizmalarının yetersizliği sonucu oluşmaktadır [13]. Bunun dışında AOT'lerin bitkilerde patojen enfeksiyonlarından korunma ve sinyal iletiminde de önemli roller oynadığı belirlenmiştir [14]. Şekil 1'de strese karşı oluşan cevapların bitkideki düzeni gösterilmiştir. AOT'ların oluşumu ve detoksifikasyonu arasında normal koşullar esnasında belirli bir denge mevcuttur. En temel enerji üretim süreçlerinden olan fotosentez ve solunum esnasında yan ürün olarak AOT'lar oluşur. Hücre duvarı bileşenleri, kloroplastlar, peroksizomlar ve mitokondri gibi ana organeller AOT üreticileridir [15]. Radikal olmayan bir atom veya molekülden bir elektron çıkmasıyla ya da atom veya moleküle bir elektron ilavesiyle oluşurlar. Diğer moleküllere elektron verebildiklerinden ya da onlardan elektron alabildiklerinden dolayı organizmada indirgeyici veya yükseltgeyici olarak davranırlar [16].



Şekil 1. Strese karşı oluşan cevapların bitkideki düzeni

Hücre Duvarı Yapı ve Bileşenleri

Bitki hücre duvarı, hücre genişlemesinin mekanik kontrolü yoluyla doku ve organ morfolojisini yöneterek hücre boyutunu ve şeklini belirler. Protein ve polisakkarit biyo polimerlerinden oluşan lignin ile doku ve organa bağlı olarak yapısal proteinlerle çapraz bağlanan sert bir matris duvar yapısı oluşturur. Bu duvar hem biyotik hem de abiyotik stresi güçlendiren ilk engeldir. Bitkilerde hücre duvarı bitkinin yaşamsal faaliyetleri açısından oldukça önemlidir. Sadece bitki hücresi ve çevresi arasında uyumun sağlanması için değil aynı zamanda hücrenin işlevsel olarak büyüme ve farklılaşması, patojenik saldırıya karşı ve farklı streslerde sinyal oluşturma ve yanıt vermede oldukça etkindir [17]. Ayrıca çevresel abiyotik streslerin hem birincil hem de ikincil hücre duvarları yapısını ve kompozisyonunu etkilediği ortaya konmuştur [18]. Bitki hücre duvarları, hücre bölünmesi sırasında başlatılan ve hücre uzaması sırasında biriken selüloz, hemiselülozlar, pektinlerden oluşur. Bunlar hem yapısal hem de işlevsel olarak önemli protein yapıda olup; birincil hücre duvarına büyüme özelliği kazandırmaktadır [19]. Şekil 2’de birincil hücre duvarının yapısını ve hücre duvarını değiştiren proteinler gösterilmektedir. Burada özel işlevlere sahip belirli hücre türlerinin birikmesiyle, ikincil bir duvara bölünürler. Ayrıca birincil hücre duvarında bazı özel polisakkaritlerin bulunup bulunmamasına göre tip I ve tip II’ye ayrılır. Tip I’de çoğunlukla ksiloglukanlar (XG) ile çapraz bağlı ve karmaşık bir pektik polisakkarit matrisi içine gömülü selüloz mikrofibrillerinden oluşur. Tip II’de ise az miktarda pektik polisakkaritler ve ksiloglukanlar bulunur [20, 21]. Selüloz mikrofibriller, duvarın ana yük taşıyıcı bileşenidir ve bu nedenle büyük ölçüde hücre büyümesinin yönünü belirler. Her selüloz mikrofibril, oldukça hareketli membran proteinleri olan selüloz sentaz (CESA) kompleksleri (CSC’ler) tarafından hücre yüzeyinde sentezlenen β -1,4-bağlı glukan zincirlerinden oluşur [22, 23]. Selüloz gücü ve sertliği nedeniyle genellikle hücre duvarı iskeleti olarak kabul edilir [24, 25]. Pektinler, hemiselüloz ve proteinler içeren bir matris içine gömülüdürler, yapı ve kompozisyon çeşitliliği ile çeşitli makromoleküler yapılar oluştururlar, ancak farklı türler arasında birçok ortak özellik vardır [26, 25]. Birincil duvarlar, çoğunlukla ksiloglukan (XG) ile çapraz bağlanan ve karmaşık bir polisakkarit matrisi içine gömülü selüloz mikrofibrillerinin bir çerçevesidir [27, 28]. Birincil hücre duvardan farklı olarak, ikincil duvar daha az oranda pektik polisakkarit ve ksiloglukan içerir. Glukuronoarabinoksilanlar (GAX) ve karışık bağlantı (1→3), (1→4)- β -D-glukan (β -glukan) selüloz mikrofibrillerini birbirine bağlayan ana matris polimerleridir [29]. Ayrıca, ferulik ve p-kumarik asit arabinos esterleri GAX’ı tip II birincil duvarlarda ve ikincil duvarda matrisi sertleştirmek için çapraz bağlayabilir [30]. Hücre duvarı ile ilgili proteinlerin, hücre genişlemesine aracılık eden hücre duvarının düzenlenmesinde oldukça önemli bir rol oynadığı bilinmektedir. Bu proteinler ksiloglukan endo- β -transglukosilazlar/hidrolazlar (XET/XTHs; GH16), endo-1,4- β -D-glukanaz (EGase, GH9) ve expansinler (EXPA, EXPB, EXPLA, EXPLB; GH45)’dir [31, 32]. Diğer hücre duvarı değiştirici enzimler hücre duvarı plastisitesini kontrol etmede önemli bir rol oynar. Bunlar pektin metilesteraz (PME; CE8), poligalakturonaz (PG; GH28), pektin/pektate liyaz benzeri (PLL; PL1) ve pektin asetilensteraz (PAE; CE13) [33] gibi pektin değiştirici enzimleri içerir.



Şekil 2. Birincil hücre duvarının yapısını ve hücre duvarını değiştiren proteinler [34].

Selüloz ve hemiselülozların birincil duvarların içindeki aşırı birikimi ikincil duvarlara karakteristik kalınlıklarını verir [35]. İkincil hücre duvarı oluşumu sırasında, lignin öncülleri olan monolignoller hücre duvarı boşluğuna salgılanır ve oksidatif polimerizasyon yoluyla rastgele çapraz bağlanır [36]. Çapraz bağlama, laktazlar ve hücre duvarı peroksidazları (PRX) tarafından oluşturulan AOT'nin varlığına bağlıdır. Bu işlem hücre duvarlarının stabilitesini (kararlılığını) ve sertliğini artırır ve bitkinin çevresel faktörlere tepkisinin önemli bir bileşeni olabilir [36, 37]. Hücre duvarı mimarisi, abiyotik strese karşı bitki direncinde önemlidir ve stres algılama ve sinyal iletiminde önemlidir [38]. Lignin, bitki hücrelerinde fenilalanin / tirozin metabolik yolu tarafından üretilen en önemli ikincil metabolitlerden biridir. Biyosferdeki organik karbon içeriğinin %30'unu oluşturan en bol ikinci biyopolimerlerdir [39]. Deaminasyon, hidroksilasyon, metilasyon ve indirgeme içeren bir dizi adımdan sonra, lignin monomerleri sitoplazmada üretilir ve apoplasta taşınır. Genellikle üç ana tip monolignol (sinapil alkol, S birimi; koniferil alkol, G birimi ve *p*-kumaril alkol, H birimi) ile ikincil hücre duvarında peroksidaz (POD) ve lakkaz (LAC) ile polimerize edilir [40, 41]. Buna ilaveten hidroksisinnamaldehytler, trisin flavonlar, hidroksistilbenler ve ksenobiyotikler gibi diğer birkaç bileşiğin de lignin alt birimleri olduğu kabul edilmiştir [42, 43]. Bitki hücre duvarının ana bileşenlerinden biri olan lignin, bitki dokuları ve organlarındaki çok sayıda hücre tipinin işlevini sağlar [44]. Lignin metabolizması, bitki büyümesi ve gelişiminde, lignin biyosentezinin, özellikle H birimlerinin müdahalesinde rol oynar ve sıklıkla bitki büyümesinin bozulması ve hasara yol açar [45]. Bazı bitkilerde lignin birikimi tohum yayılımı için önemlidir [46]. Bitki hücre duvarı, dış tehlikelere karşı ilk engeldir, bitkilerin biyotik ve abiyotik stresler altındaki genel reaksiyonlarından biri, reaktif oksijen türlerinin birikmesi ve buna eşlik eden lignin

birikiminde artış olmasıdır [47]. Bu nedenle lignin metabolizması, bitki hastalık direnci, böcek direnci, kuraklık toleransı, tuz, ısı, soğuk, ağır metaller ve diğer streslerle oldukça ilgilidir [48].

Hücre Duvarını Değiştiren Proteinler

Ekspansinler

Ekspansinler hücre duvarında izole edilmiş; uzamayı uyaran önemli düzenleyici proteinler olarak kabul edilirler. Bir bitkinin büyüyen bölgelerinde ekspansin proteini transkript ve aktivite artışı ile bağlantılı olarak uzatma meydana gelir. Bu bölgeler uzamayan parçalara kıyasla ekspansin artış hareket hassasiyeti görülür [49, 50]. Ekspansinler, genomik ve filogenetik analizlere göre: α -ekspansinler (EXPA'lar), β -ekspansinler (EXPB'ler), ekspansin-benzeri A (EXLA) ve ekspansin benzeri B (EXLB) [51] şeklinde sınıflandırılırlar. Ekspansinler hemiselülozlar ve Kristalin Selülöz Mikrofibrin (CMF)'ler arasındaki kovalent olmayan etkileşimleri bozarak hücre duvarı genişlemesini uyardığı belirlenmiştir. Böylece meyve olgunlaşması, polen tüpüne nüfuz etme, köklenme ve filizlenme ve absisyon gibi fonksiyon süreçlerinde etkili olduğu ortaya konmuştur [52].

Ksiloglukan Endotransglukosilaz / Hidrolazlar (XTH'ler)

Hemiselüloz (ksiloglukan)-selüloz ağı bitki hücre duvarında, ksiloglukan endotransglukosilaz / hidrolazlar (XTH'ler) adı verilen başka bir protein grubu için hedeftir. Bu hücre duvarındaki yapı ksiloglukan-selüloz bağlantısı hücre genişleme sırasında, ana gerilim yatağını oluşturur. Bu XTH'ler gibi enzimler hücre duvarının uzayabilme yeteneği üzerine etki edebilen ksiloglukan bağlantılarının bölünmesinde bir artışa neden olurlar [53]. Genişleticiler gibi, XTH'ler de gen yapısı ve organizasyonuna dayalı büyük gen aileleri olarak kabul edilir [54]. XTH gen aile üyeleri hidroliz veya transglukosilasyon olmak üzere iki enzimatik aktivite gösterir. Kristalin Selülöz Mikrofibrin (CMF)'ler arasında yük taşıyan ksiloglukan zincirlerinin kesilmesi hücre genişlemeyi olumlu bir şekilde düzenleyebilir [55]. Bu XTH gen ifadesi ve enzim aktivitesi pozitif korelasyonlu uzama büyümesi ile, birkaç çalışma tarafından desteklenmektedir [55]. Bununla birlikte, XTH aktivitesi trans glukozilaz aktivitesi potansiyel olarak yeni ksiloglukanları hücre duvarına salgılayarak onu güçlendirir. XTH'ler, hücrenin kapsamlı bir şekilde yeniden şekillenmesini sağlayabilir. Böylece hücre duvar genişleme sürecini ksiloglukan zincirlerinin kesilmesi ve yeniden birleştirilmesi yoluyla düzenler [54].

Endo- β -1, 4-glukanazlar (EGazlar)

Bitki endo- β -1, 4-glukanazlar (EGazlar) ailesinden salgılanan β -1, 4 glukan bağımlı hidrolize eden proteinlerdir. Ancak bazı EGazlar membrana bağlıdır [56] ve selüloz sentezinde rol oynarlar [57]. EGase'lerin potansiyel substratları ksiloglukan ve selüloz içerdiğinden ksiloglukan-selüloz bağlantısı üzerindeki etkisiyle duvar gevşemesine neden olur. Hücre duvarı yapısı, büyümesinde [58] ve EGaz geninin manipülasyonu üzerinde etkili olduklarını gösteren kanıtlar vardır [59]. EGazlar, meyve olgunlaşması [60] ve nematod etkileşimleri gibi bitki türleri duvar modifikasyonunun gerekli olduğu

fizyolojik süreçlerde rol oynamıştır [61]. EGaz'lar ekspansinler gibi hücre duvarın gevşemesine neden olamaz [62]. Bununla birlikte, diğer çeper modifiye edici enzimlerin aktivitesini artırabilirler ve böylece ikincil çeper gevşetme görevi görebilirler.

Pektin Metilesterazlar (PME'ler)

Pektinler, pektin metilesterazlar (PME'ler) olarak bilinen duvar proteinleri hücre duvarında yüksek derecede esterlenmiş formlarda biriktirilir [63] ve bir hücre grubu için substratlardır. PME'ler pektinlerin dimetilesteri oluşumunu katalize eden ve bu nedenle hücre duvarı modifikasyonu ile sonuçlanan pektin değiştirici enzimlerdir [64]. PME'ler tarafından üretilen demetilesterifikasyonun kendisi hücre duvarı gevşemesi veya sertleşmesinin meydana gelip gelmediği belirleyebilir [64]. Olgun PME'ler substrat pektik polisakkarit üzerinde rastgele veya doğrusal olarak etki alanlarıdır. Sert bir pektat jel yapısı ve daha az esnek bir hücre duvarı polisakkarit yapısı karboksil grupları aracılı çapraz bağlanması ve doğrusal demetilesterifi katyon reaksiyonlarını Ca^{2+} oluşturur. Hücre duvarı modifikasyon proteinleri pH'a bağlı protonlar rastgele demetilesterifikasyon üretir. Bu proteinler daha sonra poligalakturonazlar gibi pektinler üzerinde hareket edebilir ve böylece duvar gevşemesini teşvik edebilir. PME türü pektin metilesterifikasyonunun kapsamı ve pH aktivitenin hücre duvarı özellikleriyle belirlendiği düşünülmektedir [65]. Farklı modlara sahip PME'lerin aktivitelerinden farklı metilesterifikasyon modellerinin ortaya çıkması da mümkündür. PME'ler karbonhidrat esterazların 8. sınıfına aittir ve ayrıca tipik olarak büyük multigen aileleri oluşturur. PME'lerin tohum çimlenmesi, meyve olgunlaşması, gövde büyümesi, hücresel ayırma, kök ucu ve polen tüpü uzaması ve internodal işlevleri vardır [64].

Abiyotik stresin neden olduğu hücre duvarı kompozisyonundaki değişiklikler

Bitkide abiyotik stres faktörleri bitki türüne, genotipe, bitkinin yaşına, stresin uygulama zamanlamasına ve bu stresin yoğunluğu bağlıdır. Bu, hücre duvarının yapısındaki ortak bileşenler (protein, karbonhidrat, lipitler) sayesinde adaptasyonu ve/veya uyarlamayı sağlayarak abiyotik strese direnç mekanizması ve tepki oluşturmada etki oluşturmaktadır [1]. Pektinler genellikle kuraklık stresine maruz kalan bitkilerde değiştirilir. Abiyotik stres koşulları altında kuraklık stresine karşı toleransları farklı olan aynı tür bitki pektik polimer rhamnogalakturonan I ve II'nin (RGI ve RGII) yan zincirlerindeki artış nedeni pektinlerin hücrelere verilen zararı sınırlayan hidratlanmış jeller oluşturmaktadır [66]. Ayrıca, kuraklık stresi altında pektik polimerlerin biyosentezi, toleranslı kültürlerde daha az etkilenmiştir [67]. Kuraklığa duyarlı bir hattı toleranslı bir hat ile karşılaştıran özellikle genç fidelerde, toleranslı çeşitlerde daha fazla pektin olduğu görülmektedir [68]. Kök uçlarının hücre duvarı kompozisyonunun karşılaştırması, tuza toleranslı kültürlerde hassas çizgiye göre çok daha yüksek pektin seviyeleri olması pektin içeriğinin tuz stresi koşulları altında kök büyümesi için faydalı olmasıdır. Tablo 2'de abiyotik stresin hücre duvarı metabolizması üzerindeki etkileri üzerine yapılan çalışmalar gösterilmiştir. Farklı tuz toleransına sahip iki bitkinin, tuza toleranslı çeşitte üronik asitlerdeki artış, hassas bitkiye göre daha yavaş ve daha düşük bir seviyede olur. Bu galakturonik asitin pektinlerden ve glukuronik asitin

arabinoksilanlardan ayrılarak hücre duvarında meydana getirdiği değişiklik ile ilgilidir. Rakszegi ark. [69] her biri ısıya ve kuraklığa toleranslı olan üç buğday çeşidindeki hücre duvarını farklı bir düzeyde karşılaştırmıştır. Her iki stres koşulu altında tüm çeşitlerde diyet lifi arabinoksilanda artış olduğu belirlenmiştir.

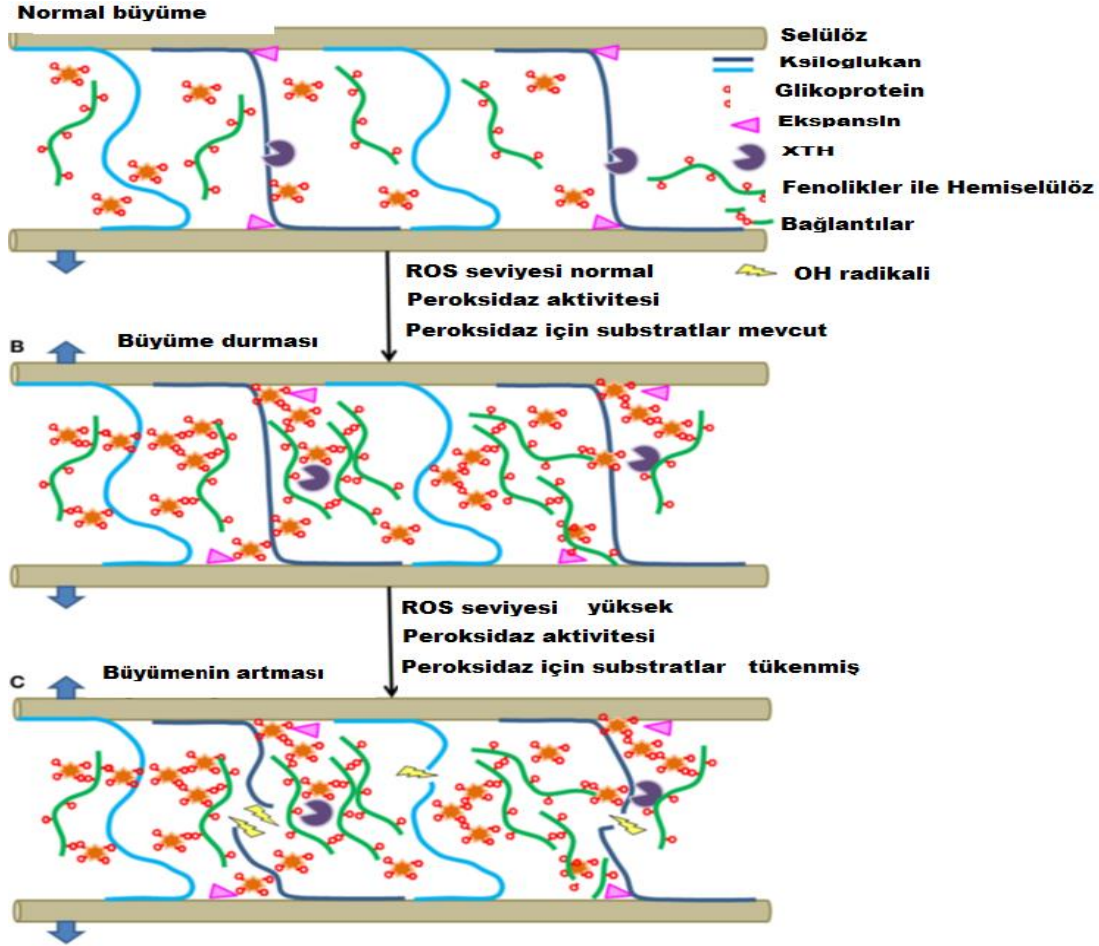
Tablo 2. Abiyotik stresin hücre duvarı metabolizması üzerindeki etkileri üzerine yapılan çalışmalar

Uygulama koşulları	Etki alanı	Sonuç	Kaynak
Soğuk, Su Baskını, Işık, Kuraklık	Birincil hücre duvarı	Duvar modifiye edici proteinler; bir bariyer oluşturarak	Sasidharan ve ark., 2011[33]
Su Baskını	Birincil ve ikincil hücre duvarı	Fizyolojik değişimler ve hücre duvarı bileşimi	Moore, ve ark., 2008[70]
Hava Kirleticiler, Ağır Metal, Işık, Su Baskını	İkincil hücre duvarı	Metabolik faaliyetlerde ve lignin biyosentezinde artma	Moura, ve ark., 2010[48]
Işık, Biyotik	İkincil hücre duvarı	Flavonol üretimi, skopoletin ve lignin üretimi	Schenke, ve ark., 2011[71]
Soğuk	Birincil ve ikincil hücre duvarı	Pektin ve kallos, polen tüpü oluşumu	Paratto, ve ark., 2019[72]
Kuraklık	Birincil hücre duvarı	Yapısal, fizyolojik, hücresel, moleküler, ABA, LEA proteinlerde artma	Yathisa et al., 2018[73]
Ağır Metal	Birincil hücre duvarı	Bitki tepkileri, hücre duvarı-plazma membran ara yüzünde AM indüklemesi moleküler ve proteomik bulgular	Ovečka ve ark., 2014[74]

Soğuk hava şartlarından sonra bitki gruplarında karışık bağlı olan glikanların miktarı etkili bir şekilde artar. Galakturonik ve glukuronik asit miktarı dona duyarlı hatlarda artarken toleranslı hatlarda azalır. Tüm genotipler, soğuk iklim şartlarından sonra sinnamil alkol dehidrogenazın önemli bir artışıyla yanıt verir, bu da gelişmiş odunlaşmanın soğuk sıcak muamelesiyle ilişkili olduğunu gösterir [75]. Çeşitli stres faktörlerinin neden olduğu lignin içeriği ve bileşimindeki değişiklikler incelenmiştir [76].

Bitkisel dokularının uzun süre kuru hava ve dehidrasyonundan dolayı kurur ve zamanlı bir rehidrasyon üzerine tam metabolik yeterlilik kazanırlar [78, 79]. Su kaybı bitkide %90'dan fazla olduğunda bu hücre hacminde ciddi bir küçülmeye neden olabilir. Fizyolojik değişiklikler; bitkilerin türe özgü farklılıkları su kaybı aşamasına bağlı olarak da hücre duvarlarının analizi ile ortaya çıkarmıştır [80]. Bitki hücre dokusundaki su kaybı, çeşitli türler, pektinler ve arabino-galaktan-proteinleri ile ilişkili fraksiyonlarda bulunan, arabinoz seviyelerini artırır. Şekil 3'te normal bitki hücresi ve stresin ortaya çıkması ve AOT'lar aracılığı ile stresle baş etmesi gösterilmiştir. Hücre duvarının pektin ağı içinde akışkanlığın korunmasından sorumlu olduklarına inanılan *Commelina communis*'ten [81] koruma hücrelerinin hücre duvarında da yüksek arabinoz seviyeleri mevcuttur. Patatesten elde edilen bozulmamış RG-I ile yapılan

bir çalışma, NMR teknikleriyle arabinan yan zincirlerinin galaktan yan zincirlerinden daha hızlı hidratlandığını açıkça göstermiştir [82]. Bu nedenle, yüksek bir arabinan miktarı kuraklıktan sonra hücre duvarlarını kolaylıkla yeniden sulandıracaktır.



Şekil 3.A) Normal koşullarda bitki hücre duvarı, B) Stres altındaki bitki gelişiminin durması C) Toleranslı bitkilerde hücre duvarı polimerleri AOT aracılığı ile stres ile başetmesi [77].

Sonuç

Bu çalışma, stres koşulları altında hücre duvarı yapısının ne şekilde etkilendiğini ayrıntılı bir şekilde ortaya koymuştur. Abiyotik ve biyotik strese maruz kalan bitkiler, birçok düzeyde olumsuz koşullara tepki verir. Burada Aktif Oksijen Türleri (AOT) ve peroksidazların anahtar rol oynadığı oluşumdur. Ayrıca hücre duvarındaki sertleşme ve fenolik bileşikler glikoproteinlerin çapraz bağlanmasını sağlar. Uzun süreli stres sırasında AOT seviyeleri yüksek kalırsa, OH⁻ radikalleri oluşumu ile ksiloglukanı değiştiren enzimler ve hücre duvarı gevşemesi, stresli organların daha fazla büyümesini sağlar. Yapılan çalışmalar incelendiğinde, stres koşulları altında hücre duvarı ile ilgili az sayıda çalışmaya rastlanmaktadır. Bunun yanında AOT oluşumu ile hücre duvarı yeniden modelleme enzimleri için transkripsiyonel değişiklikler ile ilgili gen düzeyinde çalışmaların olmadığı gözlenmektedir. Bu amaçla, stres esnasında hücre duvarında bulunan proteinler, enzimlerin ve moleküler düzeydeki modern

analizler ile desteklenerek arařtırmalar yapılmasının iyi olacađı kanısındaız. Ayrıca konu ile ilgili disiplinlerarası yaklařımların literatürdeki eksiđi gidereceđini düşünmekteyiz.

Teřekkür -

Fon/Finansman Bilgileri Yazarlar bu çalıřmanın arařtırması, yazarlıđı veya yayınlanması için herhangi bir mali destek almamıřlardır.

Etik Kurul Onayı ve İzinler -

Çıkar Çatıřmaları/Çatıřan Çıkarlar Yazarlar çıkar çatıřması olmadıđını beyan eder.

Yazarların Katkısı Tüm yazarlar, bu çalıřmanın planlanmasına, yürütülmesine veya analizine yazar olarak dahil edilmek üzere yeterince katkıda bulunmuřtur. Tüm yazarlar makalenin son halini okumuř ve onaylamıřtır.

Kaynaklar

- [1] Büyük, İ., Soydam-Aydın, S., & Aras, S. (2012). Bitkilerin stres kořullarına verdiđi moleküler cevaplar. *Turkish Bulletin of Hygiene & Experimental Biology/Türk Hijyen ve Deneysel Biyoloji*, 69(2).
- [2] Dolferus, R. (2014). To grow or not to grow: a stressful decision for plants. *Plant Science*, 229, 247-261. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.10.002>
- [3] Kaya, A., & Doganlar, Z. B. (2016). Exogenous jasmonic acid induces stress tolerance in tobacco (*Nicotiana tabacum*) exposed to imazapic. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 124, 470-479.
- [4] Taiz, L., Zeiger, E., Möller, I.M., Murphy, A. (2015). *Plant physiology and development* No.Ed. 6 pp.761 pp.
- [5] Vij, S., & Tyagi, A. K. (2007). Emerging trends in the functional genomics of the abiotic stress response in crop plants. *Plant Biotechnology Journal*, 5(3), 361-380. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2007.00239.x>
- [6] Kacar, B., Katlav, V., Öztürk, ř., (2006). *Bitki Fizyolojisi*, Nobel Yayın Dađıtım, Ankara.
- [7] Bhargava, S., & Sawant, K. (2013). Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. *Plant Breeding*, 132(1), 21-32. <https://doi.org/10.1111/pbr.12004>
- [8] Anjum, S. A., Xie, X. Y., Wang, L. C., Saleem, M. F., Man, C., & Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6(9), 2026-2032. <https://doi.org/10.5897/AJAR10.027>
- [9] Cabello, S., Lorenz, C., Crespo, S., Cabrera, J., Ludwig, R., Escobar, C., & Hofmann, J. (2014). Altered sucrose synthase and invertase expression affects the local and systemic sugar metabolism of nematode-infected *Arabidopsis thaliana* plants. *Journal of Experimental Botany*, 65(1), 201-212. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert359>
- [10] Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7(9), 405-410. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02312-9)
- [11] Shalata, A., & Tal, M. (1998). The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in the leaf of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii*. *Physiologia Plantarum*, 104(2), 169-174. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1040204.x>

- [12] Foyer, C. H., Lelandais, M., & Kunert, K. J. (1994). Photooxidative stress in plants. *Physiologia Plantarum*, 92(4), 696-717. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1994.tb03042.x>
- [13] Edreva, A. (2005). Generation and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts: a submolecular approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 106(2-3), 119-133. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.10.022>
- [14] Neill, S. J., Desikan, R., Clarke, A., Hurst, R. D., & Hancock, J. T. (2002). Hydrogen peroxide and nitric oxide as signalling molecules in plants. *Journal of Experimental Botany*, 53(372), 1237-1247. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.372.1237>
- [15] Van Breusegem, F., & Dat, J. F. (2006). Reactive oxygen species in plant cell death. *Plant Physiology*, 141(2), 384-390. <https://doi.org/10.1104/pp.106.078295>
- [16] Halliwell, B., Gutteridge, J.M.C. (1989). Protection against oxidants in biological systems: the super oxide theory of oxygen toxicity. In: Halliwell, B., Gutteridge, J.M.C. (Eds.), *Free Radicals in Biology and Medicine*. Clarendon Press, Oxford, pp. 86–123.
- [17] Hématy, K., Cherk, C., & Somerville, S. (2009). Host–pathogen warfare at the plant cell wall. *Current opinion in plant biology*, 12(4), 406-413. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.06.007>
- [18] Berni, R., Luyckx, M., Xu, X., Legay, S., Sergeant, K., Hausman, J. F., Lutts, S., Cai, G., & Guerriero, G. (2019). Reactive oxygen species and heavy metal stress in plants: Impact on the cell wall and secondary metabolism. *Environmental and Experimental Botany*, 161, 98-106. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.10.017>
- [19] Tenhaken, R. (2015). Cell wall remodeling under abiotic stress. *Frontiers in Plant Science*, 5, 771. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00771>
- [20] Cho, W. K., Chen, X. Y., Chu, H., Rim, Y., Kim, S., Kim, S. T., Kim, S.W., Park, Z.Y., & Kim, J. Y. (2009). Proteomic analysis of the secretome of rice calli. *Physiologia Plantarum*, 135(4), 331-341. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01198.x>
- [21] Lampugnani, E. R., Khan, G. A., Somssich, M., & Persson, S. (2018). Building a plant cell wall at a glance. *Journal of Cell Science*, 131(2), jcs207373. <https://doi.org/10.1242/jcs.207373>
- [22] McFarlane, H. E., Döring, A., & Persson, S. (2014). The cell biology of cellulose synthesis. *Annual Review of Plant Biology*, 65, 69-94. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040240>
- [23] Polko, J. K., & Kieber, J. J. (2019). The regulation of cellulose biosynthesis in plants. *The Plant Cell*, 31(2), 282-296. <https://doi.org/10.1105/tpc.18.00760>
- [24] Juge, N. (2006). Plant protein inhibitors of cell wall degrading enzymes. *Trends in Plant Science*, 11(7), 359-367. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2006.05.006>
- [25] McCahill, I. W., & Hazen, S. P. (2019). Regulation of cell wall thickening by a medley of mechanisms. *Trends in Plant Science*, 24(9), 853-866. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.05.012>
- [26] Peng, P., & She, D. (2014). Isolation, structural characterization, and potential applications of hemicelluloses from bamboo: A review. *Carbohydrate Polymers*, 112, 701-720. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2014.06.068>
- [27] McCann, M. C. (1991). Architecture of the primary cell wall. *The Cytoskeletal Basis of Plant Growth and Form*, 109-129.

- [28] Carpita, N. C., & Gibeaut, D. M. (1993). Structural models of primary cell walls in flowering plants: consistency of molecular structure with the physical properties of the walls during growth. *The Plant Journal*, 3(1), 1-30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.1993.tb00007.x>
- [29] Carpita, N. C., & McCann, M. C. (2008). Maize and sorghum: genetic resources for bioenergy grasses. *Trends in Plant Science*, 13(8), 415-420. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.06.002>
- [30] Barrière, Y., Ralph, J., Méchin, V., Guillaumie, S., Grabber, J. H., Argillier, O., Chabbert, B., & Lapierre, C. (2004). Genetic and molecular basis of grass cell wall biosynthesis and degradability. II. Lessons from brown-midrib mutants. *Comptes Rendus Biologies*, 327(9-10), 847-860. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2004.05.010>
- [31] Sampedro, J., & Cosgrove, D. J. (2005). The expansin superfamily. *Genome Biology*, 6(12), 1-11.
- [32] Eklöf, J. M., & Brumer, H. (2010). The XTH gene family: an update on enzyme structure, function, and phylogeny in xyloglucan remodeling. *Plant Physiology*, 153(2), 456-466. <https://doi.org/10.1104/pp.110.156844>
- [33] Sénéchal, F., Graff, L., Surcouf, O., Marcelo, P., Rayon, C., Bouton, S., Mareck, A., Mouille, G., Stintzi, A., Höfte, H., Lerouge, P., Schaller, A., & Pelloux, J. (2014). Arabidopsis PECTIN METHYLESTERASE17 is co-expressed with and processed by SBT3. 5, a subtilisin-like serine protease. *Annals of Botany*, 114(6), 1161-1175. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu035>
- [34] Sasidharan, R., Voeselek, L. A., & Pierik, R. (2011). Cell wall modifying proteins mediate plant acclimatization to biotic and abiotic stresses. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 30(6), 548-562. <https://doi.org/10.1080/07352689.2011.615706>
- [35] Liepman, A. H., Wightman, R., Geshi, N., Turner, S. R., & Scheller, H. V. (2010). Arabidopsis—a powerful model system for plant cell wall research. *The Plant Journal*, 61(6), 1107-1121. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04161.x>
- [36] Vanholme, R., Demedts, B., Morreel, K., Ralph, J., & Boerjan, W. (2010). Lignin biosynthesis and structure. *Plant Physiology*, 153(3), 895-905. <https://doi.org/10.1104/pp.110.155119>
- [37] Hamann, T. (2012). Plant cell wall integrity maintenance as an essential component of biotic stress response mechanisms. *Frontiers in Plant Science*, 3, 77. <https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00077>
- [38] Seifert, G. J., & Blaukopf, C. (2010). Irritable walls: the plant extracellular matrix and signaling. *Plant Physiology*, 153(2), 467-478. <https://doi.org/10.1104/pp.110.153940>
- [39] Ralph, J., Bunzel, M., Marita, J. M., Hatfield, R. D., Lu, F., Kim, H., Schatz, P.F., Grabber, J.H., & Steinhart, H. (2004). Peroxidase-dependent cross-linking reactions of p-hydroxycinnamates in plant cell walls. *Phytochemistry Reviews*, 3(1), 79-96.
- [40] Liu, C. J., Miao, Y. C., & Zhang, K. W. (2011). Sequestration and transport of lignin monomeric precursors. *Molecules*, 16(1), 710-727. <https://doi.org/10.3390/molecules16010710>
- [41] Alejandro, S., Lee, Y., Tohge, T., Sudre, D., Osorio, S., Park, J., Bovet, L., Lee, Y., Geldner, N., Fernie, A.R., & Martinoia, E. (2012). AtABCG29 is a monolignol transporter involved in lignin biosynthesis. *Current Biology*, 22(13), 1207-1212. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.04.064>
- [42] Mottiar, Y., Vanholme, R., Boerjan, W., Ralph, J., & Mansfield, S. D. (2016). Designer lignins: harnessing the plasticity of lignification. *Current Opinion in Biotechnology*, 37, 190-200. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2015.10.009>

- [43] Singh, S., Bashri, G., Singh, A., & Prasad, S. M. (2016). Regulation of Xenobiotics in Higher Plants: Signalling and Detoxification. In *Plant Responses to Xenobiotics* (pp. 39-56). Springer, Singapore.
- [44] Barros, J., Serk, H., Granlund, I., & Pesquet, E. (2015). The cell biology of lignification in higher plants. *Annals of Botany*, 115(7), 1053-1074. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv046>
- [45] Bonawitz, N. D., Im Kim, J., Tobimatsu, Y., Ciesielski, P. N., Anderson, N. A., Ximenes, E., Maeda, J., Ralph, J., Donohoe, B.S., Ladisch, M., & Chapple, C. (2014). Disruption of Mediator rescues the stunted growth of a lignin-deficient Arabidopsis mutant. *Nature*, 509(7500), 376-380.
- [46] Liljegren, S. J., Ditta, G. S., Eshed, Y., Savidge, B., Bowman, J. L., & Yanofsky, M. F. (2000). SHATTERPROOF MADS-box genes control seed dispersal in Arabidopsis. *Nature*, 404(6779), 766-770.
- [47] Liu, Q., Zheng, L., He, F., Zhao, F. J., Shen, Z., & Zheng, L. (2015). Transcriptional and physiological analyses identify a regulatory role for hydrogen peroxide in the lignin biosynthesis of copper-stressed rice roots. *Plant and Soil*, 387(1), 323-336. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2290-7>
- [48] Moura, J. C. M. S., Bonine, C. A. V., de Oliveira Fernandes Viana, J., Dornelas, M. C., & Mazzafera, P. (2010). Abiotic and biotic stresses and changes in the lignin content and composition in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52(4), 360-376. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2010.00892.x>
- [49] Cho, H. T., & Kende, H. (1997). Expansins and internodal growth of deepwater rice. *Plant Physiology*, 113(4), 1145-1151. <https://doi.org/10.1104/pp.113.4.1145>
- [50] Cho, H. T., & Kende, H. (1997). Expression of expansin genes is correlated with growth in deepwater rice. *The Plant Cell*, 9(9), 1661-1671. <https://doi.org/10.1105/tpc.9.9.1661>
- [51] Sampedro, J., Carey, R. E., & Cosgrove, D. J. (2006). Genome histories clarify evolution of the expansin superfamily: new insights from the poplar genome and pine ESTs. *Journal of Plant Research*, 119(1), 11-21. <https://doi.org/10.1007/s10265-005-0253-z>
- [52] Cosgrove, D. J. (2000). Expansive growth of plant cell walls. *Plant Physiology and Biochemistry*, 38(1-2), 109-124. [https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(00\)00164-9](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(00)00164-9)
- [53] Fry, S. C., Smith, R. C., Renwick, K. F., Martin, D. J., Hodge, S. K., & Matthews, K. J. (1992). Xyloglucan endotransglycosylase, a new wall-loosening enzyme activity from plants. *Biochemical Journal*, 282(3), 821-828. <https://doi.org/10.1042/bj2820821>
- [54] Rose, J. K., Braam, J., Fry, S. C., & Nishitani, K. (2002). The XTH family of enzymes involved in xyloglucan endotransglucosylation and endohydrolysis: current perspectives and a new unifying nomenclature. *Plant and Cell Physiology*, 43(12), 1421-1435. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcf171>
- [55] Shin, Y. K., Yum, H., Kim, E. S., Cho, H., Gothandam, K. M., Hyun, J., & Chung, Y. Y. (2006). BcXTH1, a Brassica campestris homologue of Arabidopsis XTH9, is associated with cell expansion. *Planta*, 224(1), 32-41. <https://doi.org/10.1007/s00425-005-0189-5>
- [56] Nicol, F., His, I., Jauneau, A., Vernhettes, S., Canut, H., & Höfte, H. (1998). A plasma membrane-bound putative endo-1, 4- β -D-glucanase is required for normal wall assembly and cell elongation in Arabidopsis. *The EMBO Journal*, 17(19), 5563-5576. <https://doi.org/10.1093/emboj/17.19.5563>

- [57] Mølhøj, M., Pagant, S., & Höfte, H. (2002). Towards understanding the role of membrane-bound endo- β -1, 4-glucanases in cellulose biosynthesis. *Plant and Cell Physiology*, 43(12), 1399-1406. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcf163>
- [58] Ohmiya, Y., Samejima, M., Shiroishi, M., Amano, Y., Kanda, T., Sakai, F., & Hayashi, T. (2000). Evidence that endo-1, 4- β -glucanases act on cellulose in suspension-cultured poplar cells. *The Plant Journal*, 24(2), 147-158. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2000.00860.x>
- [59] Tsabary, G., Shani, Z., Roiz, L., Levy, I., Riov, J., & Shoseyov, O. (2003). Abnormal wrinkled cell walls and retarded development of transgenic Arabidopsis thaliana plants expressing endo-1, 4- β -glucanase (cell) antisense. *Plant Molecular Biology*, 51(2), 213-224.
- [60] Trainotti, L., Spolaore, S., Pavanello, A., Baldan, B., & Casadoro, G. (1999). A novel E-type endo- β -1, 4-glucanase with a putative cellulose-binding domain is highly expressed in ripening strawberry fruits. *Plant Molecular Biology*, 40(2), 323-332.
- [61] Goellner, M., Wang, X., & Davis, E. L. (2001). Endo- β -1, 4-glucanase expression in compatible plant-nematode interactions. *The Plant Cell*, 13(10), 2241-2255. <https://doi.org/10.1105/tpc.010219>
- [62] Cosgrove, D. J. (1997). Assembly and enlargement of the primary cell wall in plants. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 13(1), 171-201.
- [63] O'Neill, M. A., & York, W. S. (2018). The composition and structure of plant primary cell walls. *Annual Plant Reviews Online*, 1-54. <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0067>
- [64] Pelloux, J., Rusterucci, C., & Mellerowicz, E. J. (2007). New insights into pectin methylesterase structure and function. *Trends in Plant Science*, 12(6), 267-277. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.04.001>
- [65] Micheli, F. (2001). Pectin methylesterases: cell wall enzymes with important roles in plant physiology. *Trends in Plant Science*, 6(9), 414-419. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)02045-3](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)02045-3)
- [66] Leucci, M. R., Lenucci, M. S., Piro, G., & Dalessandro, G. (2008). Water stress and cell wall polysaccharides in the apical root zone of wheat cultivars varying in drought tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 165(11), 1168-1180. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.09.006>
- [67] Piro, G., Leucci, M. R., Waldron, K., & Dalessandro, G. (2003). Exposure to water stress causes changes in the biosynthesis of cell wall polysaccharides in roots of wheat cultivars varying in drought tolerance. *Plant Science*, 165(3), 559-569. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(03\)00215-2](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(03)00215-2)
- [68] Konno, H., Yamasaki, Y., Sugimoto, M., & Takeda, K. (2008). Differential changes in cell wall matrix polysaccharides and glycoside-hydrolyzing enzymes in developing wheat seedlings differing in drought tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 165(7), 745-754. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.07.007>
- [69] Rakszegi, M., Lovegrove, A., Balla, K., Láng, L., Bedő, Z., Veisz, O., & Shewry, P. R. (2014). Effect of heat and drought stress on the structure and composition of arabinoxylan and β -glucan in wheat grain. *Carbohydrate Polymers*, 102, 557-565. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2013.12.005>
- [70] Moore, J. P., Vicré-Gibouin, M., Farrant, J. M., & Driouich, A. (2008). Adaptations of higher plant cell walls to water loss: drought vs desiccation. *Physiologia Plantarum*, 134(2), 237-245. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01134.x>
- [71] Schenke, D., Boettcher, C., & Scheel, D. (2011). Crosstalk between abiotic ultraviolet-B stress and biotic (flg22) stress signalling in Arabidopsis prevents flavonol accumulation in favor of pathogen

defence compound production. *Plant, Cell & Environment*, 34(11), 1849-1864. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02381.x>

[72] Parrotta, L., Faleri, C., Guerriero, G., & Cai, G. (2019). Cold stress affects cell wall deposition and growth pattern in tobacco pollen tubes. *Plant Science*, 283, 329-342. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.03.010>

[73] Neeragunda Shivaraj, Y., Barbara, P., Gugi, B., Viché-Gibouin, M., Driouich, A., Ramasandra Govind, S., Devaraja, A., & Kambalagere, Y. (2018). Perspectives on structural, physiological, cellular, and molecular responses to desiccation in resurrection plants. *Scientifica*, 2018. <https://doi.org/10.1155/2018/9464592>

[74] Ovečka, M., & Takáč, T. (2014). Managing heavy metal toxicity stress in plants: biological and biotechnological tools. *Biotechnology Advances*, 32(1), 73-86. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.11.011>

[75] Domon, J. M., Baldwin, L., Acket, S., Caudeville, E., Arnoult, S., Zub, H., Gillet, F., Lejeune-Henaut, I., Brancourt-Hulmel, M., Pelloux, J., & Rayon, C. (2013). Cell wall compositional modifications of *Miscanthus* ecotypes in response to cold acclimation. *Phytochemistry*, 85, 51-61. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2012.09.001>

[76] Moura, J. C. M. S., Bonine, C. A. V., de Oliveira Fernandes Viana, J., Dornelas, M. C., & Mazzafera, P. (2010). Abiotic and biotic stresses and changes in the lignin content and composition in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52(4), 360-376. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2010.00892.x>

[77] Tenhaken, R. (2015). Cell wall remodeling under abiotic stress. *Frontiers in Plant Science*, 5, 771. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00771>

[78] Gechev, T. S., Dinakar, C., Benina, M., Toneva, V., & Bartels, D. (2012). Molecular mechanisms of desiccation tolerance in resurrection plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 69(19), 3175-3186. <https://doi.org/10.1007/s00018-012-1088-0>

[79] Challabathula, D., & Bartels, D. (2013). Desiccation tolerance in resurrection plants: new insights from transcriptome, proteome and metabolome analysis. *Frontiers in Plant Science*, 4, 482. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00482>

[80] Moore, J. P., Nguema-Ona, E. E., Viché-Gibouin, M., Sørensen, I., Willats, W. G., Driouich, A., & Farrant, J. M. (2013). Arabinose-rich polymers as an evolutionary strategy to plasticize resurrection plant cell walls against desiccation. *Planta*, 237(3), 739-754. <https://doi.org/10.1007/s00425-012-1785-9>

[81] Jones, L., Milne, J. L., Ashford, D., & McQueen-Mason, S. J. (2003). Cell wall arabinan is essential for guard cell function. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(20), 11783-11788. <https://doi.org/10.1073/pnas.1832434100>

[82] Larsen, F. H., Byg, I., Damager, I., Diaz, J., Engelsens, S. B., & Ulvskov, P. (2011). Residue specific hydration of primary cell wall potato pectin identified by solid-state ¹³C single-pulse MAS and CP/MAS NMR spectroscopy. *Biomacromolecules*, 12(5), 1844-1850. <https://doi.org/10.1021/bm2001928>