



Düzce Üniversitesi Bilim ve Teknoloji Dergisi

Derleme Makalesi

Tuz Stresinin Bitkiler Üzerindeki Etkileri ve Geliştirilen Tolerans Mekanizmaları

 Büşra SEVGİ^a,  Sema LEBLEBİCİ^{b,*}

^a Moleküler Biyoloji ve Genetik Anabilim Dalı, Lisansüstü Eğitim Enstitüsü, Bilecik Şeyh Edebali Üniversitesi, Bilecik, TÜRKİYE

^b Moleküler Biyoloji ve Genetik Bölümü, Fen Fakültesi, Bilecik Şeyh Edebali Üniversitesi, Bilecik, TÜRKİYE

* Sorumlu yazarın e-posta adresi: leblebicisema@gmail.com

DOI: 10.29130/dubited.1171221

ÖZ

Jeolojik, hidrolojik ve antropojenik birçok faktörün neden olduğu tuz stresi, bitkilerin hemen hemen tüm gelişme dönemlerinde olumsuz etkilere sebep olan oldukça karmaşık bir abiyotik strestir. Tuz stresinin neden olduğu ozmotik stres, bitki hücreesindeki iyonik dengeyi ve genel homeostazı bozar. Bu abiyotik stres, osmotik strese neden olarak bitkilerin kullanabileceği su miktarını kısıtladığı gibi, iyonik stresi de tetikleyerek bitkilerde iyon miktarının toksik seviyelere ulaşmasına neden olmaktadır. Ayrıca bitkilerde reaktif oksijen türlerinin (ROT) artışını tetikleyen ikincil bir oksidatif stres oluşumuna neden olmaktadır. Genel olarak tuz stresine maruz kalan bitkilerde turgor kaybı, stoma iletkenliği ve fotosentez hızında azalma, besin dengesizliği, biyokütlenin azalması ve büyümenin yavaşlaması yaygın etkiler arasında görülür. Bitkiler bu olumsuz etkilerle baş edebilmek ve tuza tolerans oluşturabilmek için tuz alımı ve iyon taşınmasının kontrolü, ozmolitlerin ve antioksidanların sentezi veya birikimini içeren çeşitli savunma mekanizmaları geliştirmişlerdir. Farklı bitkiler, genotipe, adaptasyon kabiliyetine ve bitkinin diğer özelliklerine bağlı olarak tuzluluğa farklı tepkiler vermektedir. Endüstrileşmenin ve insan faaliyetlerinin hızla arttığı küreselleşen dünyada tuzluluğa dayanıklı transgenik bitkilerin geliştirilmesi verimliliği ve ürün kalitesi daha yüksek bitkiler elde etmek için oldukça önemlidir. Yüksek tuz konsantrasyonlarında yaşamlarını sürdürebilen halofitler ise, istenilen gen kaynağının sağlaması açısından tuza toleranslı glikofit bitkilerin yetiştirildiği çoğu transgenik çalışmada model organizmalar olarak kullanılmaktadır.

Anahtar Kelimeler: Abiyotik stres, Tuzluluk, Ozmolitler, Antioksidanlar, Moleküler yanıtlar

Effects of Salt Stress on Plants and Developed Tolerance Mechanisms

ABSTRACT

Salt stress, caused by many geological, hydrological and anthropogenic factors, is a very complex abiotic stress that causes adverse effects in almost all development stages of plants. Osmotic stress caused by salt stress disrupts the ionic balance and general homeostasis in the plant cell. This abiotic stress not only limits the amount of water that plants can use by causing osmotic stress, but also triggers ionic stress, causing the amount of ions in plants to reach toxic levels. In addition, it causes secondary oxidative stress that triggers the increase of reactive oxygen species (ROS) in plants. In general, loss of turgor, decrease in stomatal conductivity and photosynthesis rate, nutrient imbalance, decrease in biomass and slowdown of growth are seen among the common effects in plants exposed to salt stress. Plants have developed various defense mechanisms, including salt intake and control of ion transport, synthesis or accumulation of osmolytes and antioxidants, in order to cope with these negative effects and to create salt tolerance. Different plants respond differently to salinity, depending on genotype, adaptability,

and other plant characteristics. In the globalizing world, where industrialization and human activities are rapidly increasing, the development of salinity-tolerant transgenic plants is very important to obtain plants with higher productivity and product quality. Halophytes, which can survive in high salt concentrations, are used as model organisms in most transgenic studies in which salt-tolerant glycophyte plants are grown in order to provide the desired gene source.

Keywords: Abiotic stress, Salinity, Osmolytes, Antioxidants, Molecular responses

I. GİRİŞ

Bitkiler, erken gelişim ve büyüme başta olmak üzere yaşamlarının birçok evresinde çeşitli biyotik ve abiyotik stres faktörlerinden etkilenmektedir [1]. Özellikle tahıl bitkilerinde, tarımsal verim ve ürün kalite kaybına sebep olan toprak tuzluluğu, bu abiyotik stres faktörlerinin başında gelmektedir [2]. Toprakta çözünür tuzların birikmesiyle meydana gelen toprak tuzluluğu, farklı nedenlerden kaynaklanmaktadır. İklimsel ve jeolojik değişikliklere bağlı olarak yağışa oranla daha yüksek buharlaşma sonucu oluşan tuz birikimi, özellikle kurak ve yarı kurak iklim bölgelerinde yetersiz drenaja sahip alanlarda, düşük kaliteli ve tuz oranı yüksek suların sulama suları olarak bilinçsiz kullanımı sonucu önemli tarım arazilerinde tuzluluk sorununa sebep olmaktadır [2]. Bu durum dünya çapında toplam arazi alanının yaklaşık % 6'sına karşılık gelen 800 milyon hektardan fazla alanı etkilemektedir [3]. Topraktaki tuzluluk, toprak çözeltilisinin elektriksel iletkenlik değeri ölçülerek belirlenmektedir. Günümüzde elektriksel iletkenlik değeri 4 dS m⁻¹ (40 mM'a eşdeğer) veya daha fazla olan topraklar, "tuzlu topraklar" olarak kabul edilmektedir [4]. Topraktaki tuzluluktan dolayı sürekli artan tuz düzeyi, bitkilerin su ve mineral besin alımını engelleyerek bitkilerin her geçen gün bu duruma adapte olmasını güçleştirmekte ve bitkilerde tuz stresine sebep olmaktadır [5].

Tuz stresi; çimlenme, fide gelişimi, vejetatif ve olgunluk aşamaları da dahil olmak üzere hemen hemen bütün büyüme ve gelişme aşamalarında bitki metabolizmasını olumsuz etkileyen oldukça karmaşık bir abiyotik streştir. Tuz stresi, bitkilerin kullanabileceği su miktarını azaltan bir ozmotik stres (erken/kısa vadeli etki) ile iyon miktarının toksik bir seviyeye ulaşmasına neden olan bir iyonik stres (geç/uzun vadeli etki) oluşturarak bitkileri hücre, organ ve tüm bitki düzeyinde doğrudan etkiler [6]. Yüksek tuzluluğun bitkilerdeki ikincil ve dolaylı etkisi ise, iyonik ve ozmotik stres sonucunda meydana gelen oksidatif streştir [1]. Tuz stresinin erken döneminde gözlenen ozmotik stres, tuz uygulamasından birkaç saat sonra veya birkaç gün içinde ortaya çıkmaya başlar ve su ile mineral madde alımının, kök büyümesinin, hücre uzamasının, yaprak gelişiminin, yeni oluşan yaprak sayısının azalmasıyla sonuçlanır [7]. Yüksek tuz konsantrasyonu, bitkilerin köklerinde hücre membranlarının seçiciliğini bozarak topraktan su ve mineral besin elementlerinin alımını engelleyip besin dengesizliğine yol açarken bitki yapraklarında ise dehidrasyona ve turgor kaybına yol açarak yaprak sararmasına ve nihayetinde yaprak hücrelerinin ve dokularının ölümüne sebep olur [5]. Bu süreç, stomaların kapanması sonucunda karbon asimilasyonunun yavaşlaması ve fotosentetik elektron taşıma aktivitelerinin azalması nedeniyle oldukça önemlidir. Tuzluluk stresinin sebep olduğu karbon asimilasyon hızının azalması, fotosentez ve enzim aktivitelerinin inhibisyonu gibi uzun vadeli etkiler, çoğunlukla yüksek tuz konsantrasyonuna maruz kalan bitkilerin dokularında sodyum (Na⁺) ve klor (Cl⁻) iyonlarının birikim göstermesi ile ortaya çıkan sodyum ve klor toksisitesinden kaynaklanır [6]. Yüksek Na⁺ konsantrasyonu, büyüme ve gelişme için kritik öneme sahip hücrenel bir katyon ve temel besin maddesi olan potasyum iyonlarının alımını engelleyerek hücrede birçok fonksiyonun olumsuz etkilenmesine, büyümenin engellenmesine ve hatta bitki ölümüne dahi yol açabilir. Tuz stresi, bitkilerin genellikle büyümesini engeller, stomaların kapanmasının bir sonucu olarak da stomatal iletkenliği, CO₂ mevcudiyeti ve fotosentez hızını azaltır ve singlet oksijen (¹O₂), süperoksit (O₂⁻), hidroksil radikali (•OH) ve hidrojen peroksit (H₂O₂) gibi reaktif oksijen türlerinin (ROT) üretimini artırır [8]. Tuz stresi kaynaklı artan ROT; proteinler, lipidler ve nükleik asitler gibi çeşitli hücrenel bileşenlerde oksidatif hasarlara yol açarak bitkide bir oksidatif stres oluşturur ve bitki yaşamını tehdit eder [9]. Bitkiler, maruz kaldıkları tuz stresinin sebep olduğu bütün bu zararlı etkilerden kurtulmak veya bu etkileri azaltmak için strese tepki olarak biyokimyasal ve moleküler düzeyde çeşitli adaptif mekanizmalar geliştirmeye çalışırlar. Böylece tuz stresine tolerans geliştirebilir ve yaşamsal faaliyetlerini sürdürebilirler [4].

II. BİTKİLERDE TUZ STRESİNİN ETKİLERİ

A. OZMOTİK STRES VE BİTKİ-SU İLİŞKİLERİ

Aşırı miktarda Na^+ ve Cl^- iyonlarının sebep olduğu tuzluluk, toprak çözeltisinin su potansiyelini azaltarak bitkinin topraktan su alımını kısıtlar ve bitkide bir hiperozmotik strese neden olarak kök membranlarının geçirgenliğini bozar. Bitkinin ozmotik potansiyelini azaltan bu durum, bitki hücreleri tarafından kullanılabilen su içeriğinde, yaprak su potansiyelinde ve turgorunda azalmaya, nihayetinde hücre bölünmesinin olumsuz etkilenerek bitki büyüme hızının düşmesine yol açar. Bitkinin ozmotik potansiyeli ile su potansiyeli, tuz stresine karşı ters bir korelasyon gösterir ve tuzluluğun artışı ile her iki potansiyelde de bir azalma gözlenir. Tuz stresi altında; bitkilerde yaprak su potansiyeli, ozmotik potansiyel, turgor basıncı ve transpirasyon oranı azalır. Tuzluluğun neden olduğu ozmotik stres, bitki stomalarının kapanmasına da yol açarak CO_2 difüzyonunu engeller ve bu da fotosentez mekanizmasını bozarak ROT artışına neden olur [10, 11].

B. İYON TOKSİSİTESİ VE BESİN DENGESİZLİĞİ

Tuz stresi, bitkilerde hücrel iyon dengesini diğer bir deyişle iyon homeostazını bozarak fotosentez, hücre bölünme ve büyümesi gibi pek çok biyolojik olayı olumsuz etkiler, nihayetinde ise bitki büyüme ve gelişimini kısıtlar [12]. Toprakta yüksek miktarlarda bulunan Na^+ veya Cl^- gibi çözünür tuzların bitkiler tarafından alınıp toksik şekilde bitki doku ve/veya organlarında birikmesi, bitkilerde ‘spesifik iyon toksisitesine’ neden olur [11]. Bu durum çeşitli bitki dokularında birtakım problemlere yol açar. Bitkinin yaprak gibi sürgün kısımları sodyuma karşı köklerden daha hassas olup bitkinin bu kısımlarında daha yüksek Na^+ ve Cl^- konsantrasyonları görülmektedir. Kökler tarafından topraktan alınan bu tuz iyonları, büyük ölçüde tek yönlü olarak ksilem ile transpirasyon kanalı vasıtasıyla sürgünlere taşınır. Yaprak ve sürgünlerde zamanla artan Na^+ birikimi, bitkiler için çeşitli ozmotik ve metabolik sorunlara neden olurken bu durum özellikle yapraklar yaşlandıkça daha ciddi olup nekroza ve dahası yaprak hücre/dokularının ölümüne dahi yol açabilir [13, 14]. Yapraklarda Cl^- toksisitesinin ilk belirtileri ise, nekrotik lezyonlara dönüşebilen klorotik renklenmelerle kendini gösterir ve artan birikim durumunda yapraklar solgunlaşır. Sitozoldeki yüksek Cl^- konsantrasyonları, kloroplast homeostazını bozabilir ve fotosentezi engelleyip toksik bir radikal patlamaya yol açabilir. Üretilen ROT klorofiller, diğer pigmentler vb önemli bileşenleri kendiliğinden oksitleyerek yapraklarda de-pigmentasyona, klorotik ve nekrotik lezyonların oluşumuna neden olabilir [15]. Bitkilerde biriken Na^+ ve Cl^- gibi toksik tuz iyonları, bitki için gerekli olan potasyum (K^+), kalsiyum (Ca^{+2}), azot (N), fosfor (P), magnezyum (Mg) gibi mineral besin elementleriyle rekabet ederek temel besinlerin bitkiye alımını sınırlar ve bitkide besin eksikliği veya dengesizliğine yol açar [6, 16]. Bitkiler için çok fazla miktarda gerekli olmayan Na^+ iyonunun sitozolik konsantrasyonları çoğunlukla 10 mM kadar olması beklenirken K^+ iyonunun ise sitozolde 100-200 mM olması idealdir. Na^+ , hem kendisine benzer bir katyon olan K^+ iyonunun alımını ve taşınmasını hem de hücre içerisinde metabolik süreçleri etkileyen birçok enzimin aktivitesini engelleyerek veya azaltarak pek çok sorunu beraberinde getirir. Hücre zarını kolayca geçerek sitozolde biriken Na^+ iyonları, tuz stresi altındaki bitkilerde Na^+ toksisitesine yol açar ve hücre turgor basıncı, membran potansiyeli ve bütünlüğünün korunması, birçok enzim aktivitesi için ihtiyaç duyulan bir besin elementi olan K^+ 'nin alımına engel olur. Bu durum bitkide K^+ eksikliğine neden olarak çeşitli metabolik ve enzimatik süreçleri bozar. Öte yandan fazla sitozolik Na^+ , 50'den fazla enzimi aktive eden K^+ ile rekabet ederek hücrel bağlanma yerlerini alır ve birçok enzim için inhibitör görevi görür. Bitkilerdeki yüksek bir sitozolik K^+/Na^+ oranı, bitkinin tuzluluğa direnç geliştirebilmesinin bir göstergesidir. Bu nedenle, bitkinin büyüme veya besin ortamına yapılan K^+ ilavesi, bitkilerde Na^+ toksisitesini hafifletebilir [17, 18, 19].

Bitki için esansiyel besin elementlerinden biri de kalsiyumdur. Kalsiyum bitki büyümesi, membran stabilitesi, ozmotik dengenin korunması ve hücre içi sinyalleşme için gerekli olup çeşitli stres koşullarında bitki dokularının direncinin gelişiminde rol oynar. Ayrıca, tuzluluk da dahil pek çok stres durumunda ikincil haberci molekül olarak işlev görür [18, 19]. Kök bölgesindeki yüksek Na^+

konsantrasyonu, Ca^{+2} alımını ve taşınmasını engelleyerek bitkilerde daha düşük Ca^{+2}/Na^{+} oranlarına neden olur. Düşük Ca^{+2}/Na^{+} oranı, bitki büyümesini azaltmasının yanında bitkide birtakım morfolojik ve anatomik değişikliklere yol açar. Öte yandan hücreye kanallar vasıtasıyla girerek sitozolde fazlaca biriken Na^{+} , Ca^{+2} ile rekabet edebilir ve membrandaki Ca^{+2} iyonlarının yerini alarak membran bütünlüğünü de bozabilir [20]. Bitkinin tuzluluğa direncinde Ca^{+2} , iki şekilde etkilidir. İlki, tuz stresi yanıtında adaptif mekanizmalarda önemli bir sinyal işlevi görür, ikincisi ise yüksek konsantrasyonlara çıktığında plazma membranının Na^{+} geçirgenliğini veya hücre duvarı özelliklerini değiştirerek pasif akış yoluyla Na^{+} birikimini azaltır ve Na^{+} 'nın girişinde doğrudan engelleyici bir etki oluşturur. Bununla birlikte, ek kalsiyum takviyesi de tuz stresine maruz kalan bitkilerde Na^{+} alımını azaltarak bitki büyümesinde bir artış sağlayabilir [20, 21]. Tuzluluk, bitkinin türü ve tuzluluğun seviyesine bağlı olarak bitki için gerekli çoğu mikro besin elementlerinin konsantrasyonlarını değişik seviyelerde etkileyebileceği gibi bu seviyeler bitkinin farklı organlarında dahi değişebilir [16].

C. ÇİMLENME VE BÜYÜME

Bitkiler, tuz stresine özellikle sağlıklı bir bitki oluşumu için en önemli aşamalar olan çimlenme ve erken fide gelişimi döneminde çok daha duyarlıdır. Çimlenme oranı, çimlenme hızı ve kök ile sürgün uzamasında tuzluluğa bağlı olarak görülen azalmalar, ozmotik etki ve spesifik iyon toksisitesinin kombinasyonundan kaynaklanır [22]. Birçok bitki türünde yapılan çalışmalarda, tuz stresi altında yetiştirilen bitki tohumlarının çimlenmesinin geciktiği veya engellendiği, bu nedenle çimlenmede önemli ölçüde bir azalma görüldüğü tespit edilmiştir [23, 24, 25].

Tuz stresi, bitkilerde büyümeyi ve verimliliği önemli ölçüde sınırlandırmaktadır [26]. Bitki büyümesi iki nedenden dolayı engellenmektedir: İlki, toprak çözeltisinde biriken tuz, tuzluluğun ozmotik veya su eksikliği etkisinden kaynaklı olarak bitkinin su alma kabiliyetini düşürür ve bunun sonucunda da bitkinin büyüme hızı azalır. İkincisi ise, tuzluluğun tuza özgü veya iyon toksisitesi etkisiyle ilişkilidir ve bitki köklerinden giren aşırı miktarda tuz iyonları, transpirasyon kanalı vasıtasıyla gövdeye taşınarak yapraklarda birikir. Bu durum yaprak hücrelerinde hasara yol açar ve bitki büyümesini daha fazla azaltır [16, 27]. Tuz stresi, bitkilerde çeşitli organların taze ve kuru ağırlıkları üzerinde de etkili olup bitkilerde biyokütle birikiminde azalmaya yol açar ve büyümenin yavaşlamasına neden olur. Tuz stresi bitki boyu, yaprak alanı ve biyokütle birikimi gibi büyüme parametrelerini azaltarak bitkilerde olumsuz etkiler oluşturmaktadır [28].

D. FOTOSENTEZ, KLOROPLAST VE FOTOSENTETİK PİGMENTLER

Bitki kloroplastları, tuz stresinden en çok etkilenen organellerin başında gelir. Tuz stresi altında bitkilerin kloroplast yapılarında görülen bazı olumsuz değişimler genelde bitki fotosentetik aktivitesinde azalmayla sonuçlanır [29]. Tuz stresi; fotosentezde görev alan fotosentetik pigmentler, tilakoid membran proteinleri, membran lipidleri ve çeşitli enzimler gibi pek çok bileşeni olumsuz etkilemektedir [12]. Genel olarak bitkilere uygulanan yüksek tuz muamelesinden sonra klorofil, karotenoid gibi fotosentetik pigmentlerin miktarında azalma meydana gelmektedir [30]. Kloroplast tilakoidlerindeki PSI ve PSII'nin reaksiyon merkezleri, bitkilerde ROT'ların ana üretim bölgelerinden biri olup tuzluluk kloroplastların yapısına ciddi şekilde zarar verir [31]. Yüksek tuzluluk, fotosentetik elektron taşıma bölgesi olan tilakoid membranlarda elektron akışını bozar ve tilakoidlerin şişmesiyle sonuçlanan hidroksil radikali ($OH\bullet$) ve hidrojen peroksit (H_2O_2) gibi ROT'ların üretiminde artışa neden olur. Ayrıca, kloroplastta nişasta parçalanmasında görev alan enzimlerin hasar görmesi durumunda kloroplast stromasında nişasta tanelerinin birikimi de söz konusudur [32, 33]. Stroma ve sitoplazma arasındaki ozmotik dengesizlikten kaynaklanabilecek kloroplastlarda şişme, kloroplast dışı membran yapısının bozulması, palizat ve sünger parankima dokularında tilakoid membranların ve grana lamellerinin şişmesi, ve hatta daha yüksek tuz koşullarında grana ve tilakoidlerin parçalanması tuz stresinin neden olduğu önemli etkiler arasındadır [32]. Tuzluluğa maruz kalan bitkilerde fotosentezin azalması çoğunlukla azalan su potansiyeli ile ilişkili olup stomaların kapanması ve azalmış mezofil iletkenliğinin sebep olduğu CO_2 difüzyonunun kısıtlanmasından kaynaklanmaktadır [34]. Tuzlulukla bağlantılı olarak özellikle H_2O_2 gibi reaktif oksijen türlerinin birikimi, ABA sentezinde ani artış ve sürgünlerde Na^{+} ve

Cl⁻ içeriğinin artması sonucu K⁺ içeriğinin azalması gibi durumlar bitkilerde stoma kapanmasını indükler [35]. Stomaların kapanması, dış ortamda bulunan CO₂'nin kloroplasta difüzyonunu ciddi şekilde engelleyerek hücreler arası CO₂ konsantrasyonunun azalmasına ve nihayetinde fotosentez hızının düşmesine neden olur [12]. Stoma iletkenliğindeki azalış kloroplastlara ulaşan CO₂ miktarını kısıtlarken öte yandan stomaların kapanması bitkinin osmotik strese ilk tepkisi olup transpirasyon hızını azaltır ve böylece transpirasyonla kaybedeceği suyu tutmasına katkı sağlar [27,36]. Tuz stresi, CO₂ fiksasyon reaksiyonlarında görev alan Rubisco (ribuloz-1,5-bisfosfat karboksilaz/oksijenaz) enziminin aktivitesinde de değişikliklere neden olarak fotosentetik aktiviteyi etkileyebilir. Stoma geçirgenliğinin azalması gibi stoma kaynaklı kısıtlamaların yanında fotosenteze katılan enzimlerin aktivitesinin değişmesi nedeniyle stoma dışı kısıtlamalar da dış CO₂'ye erişimi sınırlayarak fotosentezi azaltabilir [37]. Öte yandan, tuz stresinin indüklediği ikincil oksidatif strese bağlı olarak bazı durumlarda da fotosentez metabolizması bozulup net fotosentez oranı düşebilmektedir [34,36].

E. OKSİDATİF STRES, MEMBRAN HASARI VE ANTIOKSİDANLAR ÜZERİNE ETKİSİ

Tuz stresi, bitkinin normal metabolizmasındaki substratı oksitleyen ve oldukça reaktif olan ROT'ların oluşumunu tetikler. ROT oluşumu, antioksidan savunma sistemleri ile arasındaki dengeyi bozarak bitkilerde bir oksidatif stres oluşturur [11]. Bitkiler ise tuz stresinden kaynaklı oluşan bu ROT'u elimine edebilmek için antioksidanların üretimi aracılığıyla reaktif oksijen türlerinin detoksifikasyonunu sağlayan antioksidan savunma mekanizmalarını devreye sokar [38].

ROT, düşük konsantrasyonlarda bitki hücrel metabolizmasının normal yan ürünü olup bitki büyümesi, gelişimi ve pek çok stres faktörlerine tepki oluşumu da dahil olmak üzere çeşitli biyolojik süreçlerin hücre içi sinyalleşme kaskadlarında ikincil sinyal iletim molekülleri olarak işlev görür [39, 40]. Normal koşullar altında, ROT üretimi ve antioksidan savunma sistemleri tarafından ROT'un uzaklaştırılması belirli bir denge halindedir [41,42]. Hücrel redoks homeostazı olarak da bilinen ROT homeostazı, hücre metabolizmasının temel parçası olan redoks (redüksiyon-oksidasyon) reaksiyonları tarafından üretilen ROT ile antioksidanların gerçekleştirdiği ROT'un detoksifikasyonu arasında uygun bir denge sağlar ve böylece strese karşı adaptif yanıtta bitkiye önemli bir katkı sunar [40]. Ancak, tuzluluk gibi çeşitli stres faktörleri bu dengeyi bozmakta ve ROT üretiminde bir artışa yol açarak bitkilerde bir oksidatif strese neden olmaktadır ve nihayetinde bitkide hücre ölümüyle sonuçlanan birtakım moleküler ve hücrel hasarlar meydana getirmektedir [41,42]. Oksijen (O₂) radikalleri ve türevlerinden oluşan ROT başlıca O₂^{•-}, H₂O₂, •OH ve ¹O₂ olup çoğunlukla kloroplast, mitokondri, apoplast, peroksizom ve plasma membranlarda üretilmelerine rağmen kloroplastlar ROT'un esas üretim yerleridir [42]. Işık varlığında bitkinin yeşil kısımlarında, kloroplastlar ve peroksizomlar ROT'un esas üreticileridir [43]. Kloroplast tilakoidlerindeki PSI ve PSII'nin reaksiyon merkezleri, ROT 'un ana üretim bölgeleri olup burada çoğunlukla O₂^{•-} ve ¹O₂ molekülleri üretilmektedir [41]. Fotosentez hızında görülen azalmalar da, reaktif oksijen türlerinin oluşumunu arttırmaktadır. Karanlıkta veya bitkinin yeşil olmayan kısımlarında ise, mitokondri ana ROT üretim yeridir ve yan ürün olarak kompleks I ve III'te O₂^{•-} üretir [44]. Peroksizomlar ise birkaç önemli metabolik reaksiyon sonucu O₂^{•-} ve H₂O₂ üretirken plazma zarında bulunan NADPH oksidazlar da, apoplastta çeşitli fizyolojik süreçlere katılan O₂^{•-} üreterek ROT üretimine katkıda bulunur. ROT'ların her bir çeşidi farklı reaktivite ve yarılanma ömrüne sahiptir. H₂O₂ nispeten daha stabil bir tür olup diğer ROT türlerine kıyasla daha uzun yarılanma ömrüne sahiptir. O₂^{•-} ise esas olarak proteinlerin Fe-S merkezleriyle reaksiyona girerek proteinlerin denatürasyonuna yol açmaktadır [42, 43, 45]. Moleküler oksijenden Mehler reaksiyonu sonucu oluşan O₂^{•-}, süperoksit dismutaz (SOD) tarafından H₂O₂'ye dönüştürülebilir ve H₂O₂ de Fenton reaksiyonu aracılığıyla Fe⁺² gibi metal iyonları tarafından katalizlenerek çok daha tehlikeli OH•'ye dönüşebilir ve hücrel bileşenlere zarar verebilir [46]. Tuz stresi altında hücre membranlarında lipid peroksidasyonu, nükleik asit (DNA ve RNA) hasarı, protein denatürasyonu, karbonhidrat oksidasyonu, pigment yıkımı, enzim inhibisyonu, programlı hücre ölümünün aktivasyonu gibi görülen birtakım olumsuzluklar ROT'un yıkıcı etkileri arasındadır [39, 40, 47]. En reaktif ve maksimum toksik etkiye sahip olan OH• radikali, her tür hücrel bileşenle hızla reaksiyona girerek şeker, poliol gibi serbest karbonhidratların oksidasyonuna, lipid preoksidasyonuna, protein oksidasyonuna ve DNA hasarına yol açabilir. Dahası OH•'in aşırı birikimi hücrel ölüme götürebilir [48, 49]. ROT'lar, temelde nükleotid bazlarında DNA oksidasyonuna yol

açabileceği gibi birçok farklı şekilde DNA'yı modifiye edebilir. H_2O_2 ve $O_2^{\bullet-}$, DNA ile tepkime vermez iken 1O_2 özellikle guanine saldırır ve neticesinde en sık görülen 8-Hidroksiguanin modifikasyonu oluşur. Öte yandan 1O_2 ve HO^{\bullet} gibi ROT'lar, bitki membran yapısındaki çoklu doymamış yağ asitlerine (Polyunsaturated Fatty Acids-PUFA'lar) saldırarak lipid peroksidasyonuna yol açmakta ve PUFA yıkım ürünü olarak 4-hidroksi-2-nonenal (HNE) ve malondialdehit (MDA) gibi çeşitli aldehitlerin oluşumuna sebep olmaktadır. Ayrıca lipid peroksidasyonunun son ürünü olan MDA, guanin bazında da ekstra bir halka oluşturarak modifikasyona yol açabilir [43, 45]. PUFA peroksidasyonu, bitkilerde zarın göreceli geçirgenliği ve sızıntıyı arttırırken membran akışkanlığını azaltır ve membran proteinlerine hasar verir, nihayetinde membran bütünlüğünü bozar. Bu nedenle MDA içeriği, oksidatif stresin bir göstergesi olarak plazma membran hasarının derecesini belirten önemli bir indekstir [10,12].

Tuz stresi altında reaktif oksijen türlerinin artması, antioksidan savunma sistemlerindeki dengenin bozulmasına neden olur. Bu durum bitkinin antioksidan savunma sistemi tarafından algılanır ve antioksidatif savunma sistemi güçlenen bitkide ROT detoksifikasyonunu sağlayan antioksidanların üretimi artar, bu sayede bitkinin redoks homeostazı düzenlenir [42, 50]. Antioksidatif savunma sisteminin en önemli üyeleri enzimatik olan SOD, CAT, POX/POD, GPX, GR, GST, APX, MDHAR ve DHAR ile enzimatik olmayan askorbik asit (AA), glutatyon (GSH), fenolik bileşikler, alkaloidler, karotenoidler, flavonoidler, α -tokoferoller, prolin ve serbest amino asitlerdir (Tablo 1) [51,52]. Yapılan pek çok çalışmada, tuzluluk stresinin antioksidanların enzim aktivitelerinde çoğunlukla artan değişikliklere neden olduğu tespit edilmiştir [53].

Tablo 1. Bazı önemli antioksidanlar ve işlevleri [51], [52]

	Antioksidanlar	İşlevleri
Enzimatik	SOD	$O_2^{\bullet-}$ 'nin O_2 ve H_2O_2 'ye dönüşümünü katalize eder.
	CAT	H_2O_2 'yi O_2 ve suya dönüştürür.
	POX	Hücre dışı boşlukta H_2O_2 'nin temizlenmesinde görev yapar.
	GPX	Tiyoredoksini elektron donörü olarak kullanıp H_2O_2 'yi suya, HO_2^{\bullet} 'yi ise lipid alkollere indirger.
	GR	Oksitlenmiş glutatyonu (GSSG) indirgenmiş glutatyon (GSH) indirger.
	GST	Oksidatif hasara yol açan MDA ve H_2O_2 'nin birikimini azaltır.
	APX	Askorbati elektron donörü olarak kullanıp H_2O_2 'nin suya dönüşümünü katalize eder.
	MDHAR	NADH veya NADPH kullanıp monodehidroaskornatı (MDHA) askorbata indirger ve bitkilerde indirgenmiş askorbat seviyesinin korunmasında rol oynar.
	DHAR	İndirgenmiş GSH'ı kullanıp dehidroaskorbatın (DHA) indirgenmesini katalizler ve oksitlenmiş glutatyon ile askorbik asit üretilmesini sağlar.
Enzimatik olmayan	Askorbik Asit	APX tarafından H_2O_2 'nin suya dönüşümünde kullanılır ve aerobik metabolik süreçlerde üretilen diğer ROT'ları doğrudan elimine eder.
	Glutatyon	H_2O_2 , $\cdot OH$ ve 1O_2 temizlenmesinde görev alır.
	Prolin	Önemli bir ozmoprotektan olup etkili bir şekilde $\cdot OH$ radikalinin temizlenmesinin sağlar.
	Karotenoidler	Fotoprotektan görevi görerek singlet oksijen ve peroksil radikallerinin elimine edilmesini sağlar.
	Flavonoidler	H_2O_2 , $\cdot OH$ ve 1O_2 uzaklaştırılmasında rol oynar.
α -tokoferoller	Ara ürün olan α -tokoferoksil radikali yoluyla ROT'ların özellikle lipid radikallerinin temizlenmesinde rol oynar.	

III. TUZ TOLERANS MEKANİZMALARI

A. HALOFİTLER VE GLİKOFİTLER

Yüksek tuzluluk koşullarında bitkilerin büyüme ve yaşam döngülerini devam ettirerek tamamlayabilme yetenekleri 'tuz toleransı' olarak isimlendirilir [26]. Bitkiler, genotipik özelliklerine bağlı olarak farklı tuz toleranslarına sahiptir. 'Glikofit' olarak adlandırılan doğada mevcut pek çok bitki türü tuz stresine karşı duyarlı veya aşırı duyarlı iken, 'halofit' olarak adlandırılan bazı bitki türleri ise geliştirdikleri çeşitli adaptasyon mekanizmaları ile direnç kazanarak oldukça yüksek tuz konsantrasyonlarına (>200 mM NaCl) sahip topraklarda bile yaşamlarını sürdürebilir. Tuza toleranslı bitkiler, dokularında hücresel ozmoregülasyonda görev alan çeşitli bileşikler biriktirerek tuzluluk koşullarında dahi topraktan su alımını devam ettirebilir. Aynı zamanda dokularında uygun hormonal değişimlerin olmasının yanı sıra değişen antioksidan molekül miktarı ve antioksidan enzim aktiviteleri de bu bitkilerde tuz toleransının gelişmesinde önemli rol oynar [5, 54]. Halofitler, glikofitik bitkilerle benzer tuz tolerans mekanizmalarını kullanır ancak yüksek tuzlu koşullara adapte olabilmek için belirli özel anatomik ve morfolojik adaptasyonlar veya kaçınma mekanizmaları geliştirmişlerdir [55]. Halofitler, yüksek su içeriğini korumak için sukkulent özelliğe, dokularından aşırı tuz atımını sağlamak için de halofitik yaprakların karakteristiği olan salgı bezleri ve tuz tüyleri gibi salgı yapılarına sahiptir. Büyük hücre boyutu, yüksek su bileşikleri ve her doku hacmi başına azalan büyüme ve yüzey alanı şeklinde ifade edilen sukkulent özellik iyon alımını suyla uygun oranda dengede tutarak toplam bitki su içeriğini korur. Salgı yapıları sayesinde de tuzların bitkinin sürgün kısımlarına ulaşması önlenerek iyon birikimi dengelenirken, tuzlu koşullarda hayatta kalmak için ihtiyaç duyulan fazla enerji ise yüksek mitokondri sayısı ile karşılanır [56]. Halofitler, tüm bitkilerde bulunan aynı temel strese duyarlı genlerin daha yüksek regülasyonuna sahiptir ve bu sayede abiyotik strese daha toleranslı hale gelirler. Tuza tolerans sağlayan genlerin halofitik bitkilerde, glikofitik bitkilerdekine göre daha fazla ifade edilmesi, tarımsal açıdan daha dirençli ve verimi daha yüksek transgenik bitkilerin üretilmesinde, halofitik bitkilerin model organizmalar olarak tercih edilmesini sağlar. Ancak her bir farklı halofit, tuz stresine farklı mekanizmalarla cevap verdiği için tek bir türün model tür olarak kullanılması doğru değildir [57]. *Aeluropus*, *Mesembryanthemum*, *Suaeda*, *Atriplex*, *Thellungiella*, *Cakile* ve *Salicornia* gibi pek çok halofit türü, özellikle tuza toleranslı glikofitik tahıl bitkilerinin üretilmesinde uygun birer gen kaynağıdır [57, 58]. Bitkilerin yüksek tuzluluk stresine adapte olarak bu koşullarda yaşayabilmesi, geliştirdikleri çeşitli biyokimyasal ve moleküler mekanizmalara bağlıdır. İyon homeostazı ve kompartımanlaşma, ozmotik ayarlamalar için gerekli ozmoprotektanların biyosentezi, antioksidan savunma sisteminin aktivasyonu için antioksidanların sentezi ve stresle ilişkili genlerin ekspresyonlarında yapılan değişiklikler bitkilerin geliştirdiği tuz tolerans mekanizmalarından başlıcalarıdır [59].

B. İYON HOMEOSTAZI VE KOMPARTIMANLAŞMA

Bitkilere tuz iyonlarının girişi, siklik nükleotid-kapılı iyon kanalı (CNGC) ve glutamat-benzeri reseptör protein (GLR) gibi seçici olmayan katyon kanalları (NSCC'ler) ile yüksek-afiniteli K⁺ taşıyıcıları (HKT'ler) tarafından pasif bir şekilde sağlanır [60]. Bu tuz iyonları, bitki kök hücreleri tarafından K⁺ gibi temel besin elementlerinin alımını bozar ve sitozolde yüksek seviyelerde Na⁺ birikimi enzimler için toksik etki yaratır. Halofitik ve glikofitik bitkiler, sitozollerinde yüksek seviyelerde tuzları tolere edemezler [61]. Fazla Na⁺ iyonlarının neden olduğu ciddi iyon toksisitesi, halofitlerde vakuollerde depolanarak kolayca önlenirken halofitik özellik göstermeyen glikofitlerde ise genellikle bu iyonların emilimi en aza indirilir ve emilen tuz iyonları da genç dokuların korunabilmesi adına eski dokularda toplanır. Kısaca, büyümenin devamlılığı veya hücre ölümünün engellenmesi için bitkiler fazla tuz iyonlarını sitozolden uzaklaştırarak vakuole aktarır ve burada bölümlere ayırır veya eski dokularında toplayarak tutar [61]. Böylece, tuz stresinin sebep olduğu aşırı iyon birikimi önlenerek hücrel iyon homeostazı ve dengesi korunur. Bu denge için ise bitki sitoplazmasında uygun bir K⁺/Na⁺ oranının sürdürülmesi gerekir. Sitoplazmik Na⁺'nın azaltılıp sitoplazmik K⁺'nin artırılmasıyla elde edilebilen bu oran, bitkilerde hücrel hasarı ve besin eksikliğini önleyerek bitkilerin uygun şekilde büyümesini sağlar [62]. Sitoplazmik Na⁺'yı azaltan mekanizmalar arasında ise hücreye Na⁺ alımının kısıtlanması, hücreden

Na⁺ dışarı akışının artırılması ve vakuolde Na⁺ 'nın bölümlere ayrılması (kompartımanlaşması) yer alır [63].

HKT'lerin, tuzluluk toleransında önemli payı bulunur ve HKT proteinleri, Na⁺-seçici taşıyıcıları (HKT1) ve Na⁺/K⁺ simporterleri (HKT2) olarak işlev görür ve hücrede Na⁺ ve K⁺ dengesini sağlarlar [59, 64]. HKT1 tipi taşıyıcılar, fotosentetik dokularda aşırı Na⁺ bıkimini önlemek için ksilem transpirasyon akımından Na⁺ geri alımını sağlar. Ayrıca, Na⁺'yı sürgündeki floem hücrelerine yükler ve aşağı doğru akım yoluyla köklere gönderilmesini sağlayarak sürgünde aşırı Na⁺ birikiminin önüne geçer [65]. Bu nedenle, HKT'lerin gen ekspresyon seviyeleri artırılarak bitkilerde gelişmiş tuz toleransı sağlanabilir. Transgenik tütün bitkisinin gövde, kök ve yaprak damarı ksilemlerinde aşırı eksprese edilen *AtHKT1* geni, Na⁺ toksisitesini azaltıp istenilen K⁺ durumunun korunmasına yardımcı olarak sitoplazmada optimal K⁺/Na⁺ oranının korunmasını sağlamış ve bu sayede bitki sağlığı için önemli olan K⁺'nin tutulmasına katkıda bulunarak tuz toleransını arttırmıştır [66].

Bitkilerde iyon homeostazının sağlanması ve tuz toleransının kontrol edilmesinde SOS (Salt-Overly-Sensitive) sinyal yolağı da etkin rol oynamaktadır ve SOS proteinleri de (SOS1, SOS2, SOS3) tuza aşırı duyarlı bu yolağın ana bileşenleridir [18]. SOS sinyal kaskadı, bitki hücrelerini aşırı iyon birikiminin yol açacağı hasardan korurken SOS proteinlerini kodlayan genlerde görülen fonksiyon kaybı da, NaCl'ye karşı değişik seviyelerde aşırı duyarlılık ile sonuçlanır [67]. Dolayısıyla SOS genlerinin ekspresyon seviyeleri önemli olup NaCl'ye karşı geliştirilen tolerans, bu genlerin artan ekspresyon seviyeleri ile doğrudan ilişkilidir. Tuz stresi koşullarında, ksilem yoluyla kökten sürgüne uzun mesafeli toksik Na⁺ iyonlarının taşınmasını düzenleyen ve sitozolden ekstrasellüler boşluğa Na⁺ çıkışını destekleyen plazma membranında lokalize bir Na⁺/H⁺ antiporteri olan SOS1 (NHX7 olarak da bilinir), bu yolda görev alan esas proteindir [68, 69] SOS yolağında yer alan diğer proteinlerden SOS2 bir serin/treonin protein kinaz iken, SOS3 ise Ca⁺² sensörü olarak görev yapan kalsinörin B-benzeri (CBL) protein ailesinin dördüncü üyesidir (CBL4). Hücre dışında iyon konsantrasyonunun artması, Ca⁺²-aracılı SOS3 aktivasyonuna yol açar. Aktif hale gelen SOS3, CBL ile etkileşime giren protein kinaz (CIPK) SOS2/CIPK24 ile etkileşime girerek bu kompleksi aktive eder. Oluşan bu Ca⁺² sensör- kinaz kompleksi, Na⁺/H⁺ antiporteri olan SOS1'i fosforilleyerek aktif hale getirir. Böylece, bitkilerde sitozolden Na⁺ çıkışı ve uzun mesafeli Na⁺ taşınımı gerçekleşir [70, 71]. Bu nedenle, SOS yolağındaki genlerin aşırı ekspresyonu, bitkilerde tuz toleransının artırılmasını sağlar. Öte yandan, plazma membranda lokalize olan H⁺-ATPaz da, Na⁺'nın taşınmasında gerekli itici gücü sağlayan proton gradyanını oluşturarak SOS yoluna katkıda bulunmaktadır [72].

Na⁺'nın vakuolar bölmelendirilmesi ise, yüksek tuz konsantrasyonları altında yetiştirilen bitkilerde sitoplazmik iyon toksisitesini azaltmak için ihtiyaç duyulan önemli bir tuz tolerans mekanizmasıdır [63, 68]. Vakuola Na⁺ bölmelendirilmesi veya taşınımı, Na⁺/H⁺ antiporterleri (NHX) ve NHX aktivitesi için gerekli proton hareket gücünü sağlayan vakuolar tip H⁺-ATPazlar (V-ATPaz) ve H⁺-pirofosfatazların (V-PPaz) aktivitesine bağlı olmanın yanında bunların ekspresyon seviyeleriyle de ilişkilidir [73]. SOS2-SOS3 kinaz kompleksi SOS1'i fosforilleyerek Na⁺'nın hücreden çıkışını sağlamanın yanında SOS2 ayrıca NHX ile etkileşime girip onun aktivasyonunu sağlayarak da fazla Na⁺'nın vakuoller içine gönderilmesinde rol oynar [47]. Vakuol membranında bulunan Na⁺/H⁺ antiporterleri (NHX-tipi taşıyıcılar), Na⁺ taşınması esnasında gerekli enerjiyi sağlayabilmek için bir proton hareket gücüne ihtiyaç duyar ve bu nedenle vakuol membranında bulunan çok sayıda H⁺-ATPaz ve H⁺-PPaz gibi H⁺ pompaları, bir proton gradyanı oluşturarak bu hareket gücünü sağlar [74]. NHX-tipi taşıyıcılar (NHX1 ve NHX2), bu H⁺ pompalarının oluşturduğu proton gradyanı sayesinde sitozoldeki fazla Na⁺'yı vakuole taşıyabilir, aynı zamanda K⁺'nin vakuolde birikimini sağlayarak K⁺ homeostazında da etkin rol oynayabilir [75]. Bitkilerde tuz toleransına katkı sunarak iyon homeostazını sağlamanın yanı sıra NHX-tipi taşıyıcılar, endozom pH değerini, hücre genişlemesini, hücre içi vezikül taşınmasını ve protein lokalizasyonunu da düzenleyebilmektedir [12]. Protonların elektrokimyasal gradyanını oluşturarak Na⁺'nın vakuoller içine bölümlendirilmesini sağlayan Na⁺/H⁺ antiporterini harekete geçiren H⁺-adenosin trifosfat (ATPaz) ve H⁺-inorganik pirofosfat (PPaz) gibi vakuolar enzimlerin gen ekspresyon seviyeleri ile yapılan çalışmalar da tuz toleransını önemli ölçüde arttırmaktadır [76].

C. OZMOLİTLERİN BİYOSENTEZİ VE OZMOTİK AYARLAMA

Yüksek tuzluluğa maruz kalan bitkiler, tuz stresinin indüklediği ozmotik strese yanıt olarak prolin, çözünür şekerler, glisin betain gibi ozmotik koruyucu işlevi olan bileşikleri sentezleyerek gerekli ozmotik ayarlamalar yaparlar [1]. Hücre turgor basıncının stabilizasyonu, bitki büyüme ve gelişiminin devam ettirilmesinde kritik bir öneme sahip olan bu ozmotik ayarlamalar, bitkilerde birbiri yerine geçebilen (compatible) ve kısaca ozmolit ya da ozmoprotektan adı verilen uyumlu bileşenlerin sentezlenmesini gerektirir [1, 77]. Ozmolitler nitrojen içeren bileşikler (prolin, glisin betain), çözünür proteinler (LEA proteinleri ve dehidrinler), polioller (mannitol, sorbitol, D-ononitol, D-pinitol, Myo-inositol), çözünür şekerler (trehaloz, glukoz, sakkaroz/sükroz, fruktoz) ve organik asitler (oksalat, malat) şeklinde gruplandırılır [78, 79]. Bu ozmolitlerden prolin, glisin betain ve mannitol bitkilerde oldukça yaygın görülür [80]. Hücre metabolizmasına zarar vermeyip yüksek konsantrasyonlarda toksik etki oluşturmayan düşük moleküler ağırlıklı bu organik bileşikler, bitki hücrelerini dehidrasyona karşı koruyarak hücresel düzeyde gerekli ozmotik dengeyi sürdürmeye çalışır [81, 82]. Elektriksel olarak nötr/yüksüz ve yüksek oranda çözünür olan ozmolitler, sitoplazmadaki ozmotik basıncı artırarak hücrenin turgor basıncını korur, dahası ROT detoksifikasyonu ile ilgili olarak antioksidan aktivite göstererek reaktif oksijen türlerinin eliminasyonunu sağlar ve hücrenin metabolik detoksifikasyonuna yardımcı olup hücresel redoks dengesini korur [77, 80]. Proteinlerin normal katlanmasını düzenleyerek protein yapılarını ve hücre membranlarını stabilize edebilen ozmolitler, tuz stresi altında bitki hücrelerinde sentezlenip birikerek tuzluluk ve onun indüklediği ozmotik stresten kaynaklı oluşan hasarları azaltmada oldukça etkili bir tolerans mekanizması sağlar [81, 82]. Bitkilerde sentezlenen prolin ve büyük çoğunluğu glikoz, sükroz gibi çözünür şekerlerin artan miktarları, özellikle tuz stresi toleransına karşı bitkinin göstermiş olduğu direncin fizyolojik bir işareti olarak düşünülebilir [1]. Ozmolitlerin biyosentezinde görev alan ve bu yolaktaki hız belirleyici enzimleri kodlayan genlerin ekspresyon düzeylerinin artırılması da bitkilerde tuz stresine karşı toleransın artırılmasını sağlar. Prolin biyosentezinde görev alan *1-prolin-5-karboksilat sentetaz* (P5CS) ve glisin betain biyosentezinde görev alan *betain aldehit dehidrogenaz* (BADH) gibi enzim genlerinde yapılan çalışmalar tuz toleransını arttırabilmektedir [57]. Ayrıca çeşitli ozmolitlerin ekzojen uygulanması da bitkilerde tuz toleransını arttıran önemli bir stratejik yöntemdir [83].

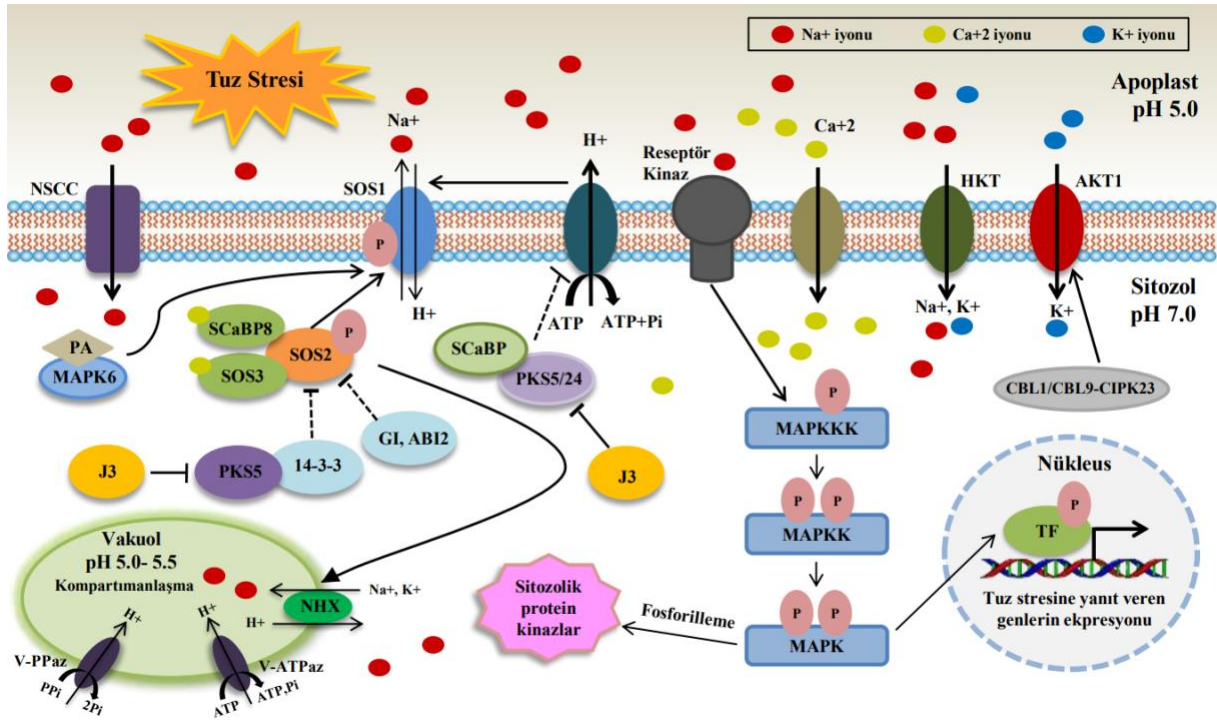
D. TUZ STRESİNDE SİNYAL İLETİMİ VE GEN EKSPRESYON DÜZEYİNDE DEĞİŞİKLİKLER

Bitkiler, tuz stresinin neden olduğu olumsuz etkileri azaltabilmek veya ortadan kaldıracılabilmek amacıyla stres boyunca indüklenen sinyal iletim yolları ve strese karşı oluşturulan strese duyarlı yanıt genleri sayesinde birtakım tolerans stratejisi geliştirmişlerdir [72]. Bitki kök hücrelerinin plazma membranındaki protein ve reseptörler tarafından stresin algılanmasıyla başlayan sinyal iletimi kalsiyum, ROT, inositol fosfat gibi ikincil habercilerin aktivasyonunu sağlayan transdüksiyon yolu ile devam eder ve bu durum hücre dışı tonoplast ile hücre içi sitozolde Ca^{+2} seviyelerinin değişimiyle sonuçlanır. Artan sitozolik Ca^{+2} seviyesi CaM (kalmodulin), CML (kalmodulin benzeri protein), CDPK (kalsiyum bağımlı protein kinaz), CBL/CIPK (kalsinörin-B benzeri protein/ kalsinörin-B benzeri protein etkileşimli protein kinaz) gibi kalsiyum sensör proteinleri tarafından algılanır ve hücrede protein fosforilasyon mekanizması vasıtasıyla sinyal iletimi yayılır. Bu sayede, hücrenin korunmasından sorumlu olan stres yanıt genlerinin ekspresyonunun artırılmasıyla ve bu genleri kontrol eden transkripsiyon faktörlerinin fosforilasyonunun sağlanmasıyla strese yanıt oluşturulur [84, 85, 86]. Sinyal iletimi boyunca görev alan strese duyarlı yanıt genleri ise, “erken yanıt genleri” ve “geç/gecikmiş yanıt genleri” olarak iki sınıf altında toplanır. Tuz stresi boyunca hızlı ve geçici bir şekilde uyarılan erken yanıt genleri, geç yanıt genlerini aktive eden transkripsiyon faktörlerini kodlamaktadır. Daha yavaş aktifleşen geç yanıt genleri ise çoğunlukla LEA (late embryogenesis abundant) proteinleri, antioksidanları ve ozmolitleri kodlayan genleri içerir ve sürekli eksprese edilerek stres toleransının düzenlenmesine katkı sağlar [84]. Tuz stresinin etkisiyle indüklenen bu stres-yanıt genlerinin ürünleri olan moleküller de işlevlerine göre “efektör (koruyucu)” ve “regülatör (düzenleyici)” moleküller şeklinde sınıflandırılır. Efektör molekülleri; aktif ve pasif taşımadan sorumlu çeşitli membran iyon taşıyıcıları, protein kanalları, şaperonlar, antioksidan enzimler, ozmolitlerin sentezi ve birikiminden sorumlu enzimler ve LEA gibi koruyucu proteinler oluştururken regülatör molekülleri ise ilgili genlerin ekspresyonunu modüle ederek

transkripsiyonel ve transkripsiyon sonrası regülasyon ile sinyal yollarında görev alan çeşitli protein kinazlar, protein fosfatazlar ve transkripsiyon faktörleri (TF) meydana getirir [60].

Tuz stresinin bitkilerde oluşturduğu sinyal iletim ağı genel olarak iyonik stres sinyali, osmotik stres sinyali ve detoksifikasyon sinyali şeklinde incelenebilir [87]. İyonik sinyalizasyonun temeli olan SOS sinyali, Ca^{+2} -bağımlı sinyalleşme gösteren ve tuz stresi altında hücrede iyon homeostazını düzenleyen önemli bir sinyal iletim yoludur. Bu sinyal yolunda sitoplazmadan apoplasta Na^{+} taşınmasını sağlayan esas protein SOS1, özellikle CBL-CIPK etkileşiminin dahil olduğu pek çok etkileşimle düzenlenmektedir [88]. Yüksek tuzlulukta, artan sitozolik kalsiyum sinyali kalsiyum sensörleri olan SOS3 (CBL4) ve SCaBP8 (SOS3-benzeri Ca^{+2} bağlayıcı protein 8) tarafından algılanır ve serin/treonin protein kinaz SOS2'ye (CIPK24) iletilir, böylece onun kinaz aktivitesi aktif hale getirilir. SOS3/SCaBP8-SOS2 kompleksi sayesinde SOS1'in aktivitesi düzenlenerek iyon homeostazı sağlanır. Tuz stresi dışındaki normal koşullarda ise, SOS1'in fosforillenmesinde etkili olan SOS2 proteininin kinaz aktivitesi 14-3-3, GI (GIGANTEA), ABI2 (ABA insensitive 2), PKS5 (SOS2-benzeri protein kinaz 5) gibi protein faktörleri tarafından inhibe edilir. Plazma membrana karşı bir proton gradyanı oluşturarak SOS1'in aktivitesini tetikleyen plazma membran (PM) H^{+} -ATPaz'ın aktivitesi de, normal koşullar altında SCaBP (SOS3-benzeri Ca^{+2} bağlayıcı protein) ve PKS5 (SOS2-benzeri protein kinaz 5)/PKS24 (SOS2-benzeri protein 24) tarafından engellenerek hücre pH homeostazı korunur. Tuz stresi koşullarında ise, SOS2 kinaz aktivitesi 14-3-3 ve GI proteinlerinin 26S proteazomal yolu aracılığıyla degradasyonu sonucu serbest kalır. Yine tuzluluk stresi altında, şaperon J3 (DnaJ homolog 3; ısı şok proteini 40-benzeri) de, PKS5 kinaz ile etkileşime girerek onun aktivitesini baskılar ve bu sayede PM H^{+} -ATPaz'ın aktivasyonu sağlanır. Öte yandan, tuz stresi altındaki bitki hücrelerinde K^{+}/Na^{+} oranının korunmasında önemli olan potasyum kanalı AKT1, CBL1/CBL9-CIPK23 tarafından fosforile edilip aktifleştirilerek düşük K^{+} koşullarında dahi, K^{+} alımında artış sağlar [87, 89, 90].

Bitkilerde yüksek tuzluluk koşullarında oluşturulan sinyal yanıtlarında MAPK (Mitojenle aktive edilen protein kinaz) sinyal kaskadlarının da katkısı yadsınamaz. Ökaryotlar arasında evrimsel olarak korunmuş olan MAPK sinyal yolu, stresin plazma membran tarafından algılanmasından sonra fosforilasyonla aktifleşir. Bu yolun üç önemli MAPK kinazı (MAPKKK, MAPKK ve MAPK) bulunur ve sırasıyla birbirlerini fosforilleyerek aktifleştiren (Serin treonin kinaz olan MAPKKK, MAPKK'yı fosforiller, aktifleşen MAPKK ise MAPK'yı fosforile eder) MAPK kinazlar, diğer pek çok kinaz ve transkripsiyon faktörlerini fosforile etme yeteneğine sahiptir. Bu sayede, stres-yanıt genleri ile ilişkili transkripsiyon faktörleri ve sinyal yollarının etkinleştirilmesinde önemli rol oynarlar [86]. MKK9-MPK3/MPK6 ve MEKK1-MKK2-MPK4/MPK6 kaskadları, tuz stresi sinyal yanıtlarında oldukça önem arz eder. PDL1'den türetilen fosfatidik asit (PA) ise, MPK6 ile etkileşime girip onun aktivasyonunu sağlayarak SOS1 Na^{+}/H^{+} antiporterinin aktifleşmesini sağlar [87, 90]. SOS yolunu içeren iyonik stres sinyalizasyonuna faydasının yanında MAPK sinyal kaskadı, osmotik stres sinyalizasyonu ile ROT detoksifikasyon sinyaline de katkıda bulunur. MKK4-MPK3 ve MAPKKK20-MPK6 kaskadları, özellikle Arabidopsis'te osmotik stres yanıtı sinyalinde yer alırken MEKK1-MKK1/MKK2-MPK4 kaskadı ise, ROT homeostazını sağlayan detoksifikasyon enzimlerin aktivitesini düzenler [39, 87].



Şekil 1. Tuz stresi altında SOS ve MAPK sinyal yollarını içeren sinyal iletim ağı [87, 89, 90] (Düz çizgi ve oklar, tuzluluk koşulları altında pozitif düzenlemeyi gösterirken kesikli çizgiler tuzluluk dışındaki normal koşullarda baskılamayı işaret etmektedir.)

Yüksek tuzluluk, bitkilerde birçok genin ekspresyonunda değişikliklere neden olarak özellikle tuz stresinin etkisiyle indüklenen genlerin ekspresyonunda çoğunlukla bir artış meydana getirir [84]. Dolayısıyla, bitkilerde tuzluluğa toleransı geliştirmek için protein kinazlar, protein fosfatazlar ve transkripsiyon faktörleri (TF'ler) gibi regülatör genlerin ifadelerinin değiştirilmesi ise, hem stres sinyalini aktive etmesi hem de pek çok akış aşağı geni düzenlemesi nedeniyle oldukça etkili bir stratejik yöntemdir [91]. WRKY, MYB, NAC, bZIP, AP2/ERF gibi transkripsiyon faktörleri (TF'ler), pek çok akış aşağı genin promotör bölgelerindeki cis-etkili (cis-acting) elementlere bağlanarak bitkilerde stresle ilişkili genlerin ekspresyonunu kontrol etme yeteneğine sahiptir. Tuz stresi koşullarında, bu transkripsiyon faktörlerinin aşırı ekspresyonu bitkilerde stresle ilişkili genlerin indüklenmesi ve düzenlenmesi yolu ile tuz toleransı sağlar [71, 92]. N-terminalinde, yüksek oranda korunmuş yaklaşık 60 amino asitlik bir WRKYGQK motifine sahip, C-terminalinde ise çinko-parmak motifleri bulunduran WRKY TF ailesi, bitkilerde stres toleransı, fizyolojisi, büyüme ve gelişimi gibi pek çok süreçte etkin rol oynar [71]. Yüksek oranda korunmuş MYB domaini içeren MYB TF ailesi ise, MYB bağlanma bölgelerine (MYB-binding sites/MBS) spesifik bir bağlanma göstererek tuz stresine yanıtta düzenleyici rol üstlenir ve MYB domaininde bulunan tekrarların sayısına göre 4 alt sınıfa (MYB ile ilgili, R2R3-MYB, R1R2R3-MYB ve 4R-MYB) ayrılır. MYB TF'lerin hücre şeklinin belirlenmesi, hücre farklılaşması ve ikincil metabolizmanın yanında bitkilerde sinyal iletimi ve stres toleransında da olumlu etkileri mevcuttur [85, 92]. Bitkilere özgü bir süper aile olan NAC TF'leri de, bitki TF'lerinin en büyük ailesidir ve N-terminal bölgesinde, yaklaşık 150 amino asitten oluşan yüksek oranda korunmuş bir NAC domaini içerir [71]. NAC TF'leri, CACG çekirdek (core)-DNA bağlanma motifinin promotör genleri ile birlikte NACRS (NAC tanıma dizisi) ile etkileşime girerek akış aşağı transkripsiyonel genlerin düzenlenmesine yardımcı olur [93]. İnci darısına (*Pennisetum glaucum*) ait NAC transkripsiyon faktörü *PgNAC21*'in aşırı ekspresyonu, tuzluluk stresi altında tohum çimlenmesi, taze ağırlık ve kök uzunluğu gibi parametreleri olumlu yönde etkileyerek ve, ayrıca *GSTF6* (*Glutathione S-Transferase 6*), *COR47* (*Cold-Regulate 47*) ve *RD20* (*Responsive to Dehydration 20*) gibi strese yanıt veren genlerin ekspresyonunu da artırarak Arabidopsis bitkilerinde gelişmiş tuz toleransı sağlamıştır [94]. Bitkilerde oldukça geniş bir TF ailesi olan bZIP'lerin, tohum çimlenmesi, bitki büyümesi, gelişimi ve yaşlanması gibi süreçlere katkısının yanında tuzluluk da dahil olmak üzere çeşitli abiyotik stres yanıtında da önemli rolleri mevcuttur. Temel lösün fermuar proteinleri (bZIP'ler), diziyeye özgü DNA bağlanmasını sağlayan

yüksek oranda korunmuş bir temel domain ve bir lösin fermuar dimerizasyon motifi olan bitişik heptad lösin tekrar domaini içermektedir [93]. Diğer bir transkripsiyon faktör ailesi olan AP2/ERF (APETALA2/ethylene responsive element binding factors) süperailisi, oldukça korunmuş bir AP2/ERF DNA bağlanma domaini içerir ve bu TF'ler, promotörlerdeki GCC-kutusu veya DRE/C-tekrarı elementlerine (dehidrasyona duyarlı element CRT) doğrudan bağlanarak akış aşağı genlerin düzenlenmesini sağlar [93]. Özellikle stres yanıtında kritik öneme sahip bu korunmuş AP2/ERF domainlerinin sayısı ve dizi benzerlikleri ile ilişkili olarak AP2/ERF TF ailesi, beş transkripsiyonel alt aileye kategorize edilir: AP2, ERF, DREB, RAV ve Soloist [60, 85]. AP2 (Apetala 2) alt TF ailesi, iki AP2/ERF domaini taşıırken ERF (etilene duyarlı faktör veya etilene duyarlı element bağlanma faktörü) alt ailesi, bir AP2/ERF domaini ile ERF içerir. RAV (ABI3/VP1 ile ilgili) alt ailesi de, bir AP2/ERF domaini ve bir B3 DNA-bağlanma domaini bulundurmaktadır. Bir AP2/ERF domainine sahip ancak amino asit dizisinde ERF ailesinden farklı olarak dehidrasyona duyarlı element bağlayıcı protein içeren DREB (Dehidrasyona duyarlı element bağlanma faktörü) alt ailesi ve bunların dışında AP2 domaini taşıyan ancak daha çeşitli dizi ve yapı sergileyen üyeleri sınıflandırmak için son olarak eklenen Soloist alt ailesi de diğer AP2/ERF transkripsiyon faktörü alt ailesi üyeleridir [85]. DREB transkripsiyon faktörleri, DRE/CRT cis-etkili elementle etkileşim göstererek özellikle LEA, ısı şok ve antioksidan enzimler gibi metabolizmada sıklıkla kullanılan çeşitli protein ve enzimleri kodlayan akış aşağı genlerin ekspresyonlarında düzenleyici rol üstlenirler [92].

IV. SONUC

Tüm dünyada özellikle kurak, yarı kurak topraklarda verimlilik için tehdit oluşturan tuzluluk gün geçtikçe artmaktadır. Bitkilerin buna adapte olabilmesi ise her geçen gün zorlaşmakta ve yaşamlarında bir tehdit oluşturmaktadır. Ekilebilir arazilerde artan tuzluluğun yakın zamanda tarım topraklarının yaklaşık %50'sinin kaybına neden olacağı öngörülmektedir. Volkanik patlamalar, yağmurlar, kayaların aşınması gibi jeolojik ve hidrolojik faktörler gibi doğal etmenlerin yanı sıra ormanların azalması, aşırı otlama, su ve hava kaynaklı tuz birikimi, kimyasal kirlilik gibi antropojenik nedenler de tuzlu veya sodik toprakların gelişmesine yol açan faktörlerdir. Ayrıca küresel ısınma ve iklim değişikliği de topraklarda su kaybına neden olmakta ve böylece toprak çözeltisini yoğunlaştırarak tuzluluk artmaktadır.

Toprağın temel yapısı, sodyum ve diğer tuzların daha yüksek konsantrasyonlarda birikmesiyle bozulur, bu da daha düşük toprak gözenekliliğine neden olabilir ve düşük toprak havalandırma ve su iletkenliği durumunu kötüleştirir. Yüksek toprak tuzluluğu seviyeleri, hem hiperiyonik hem de hiperozmotik stresi indükleyerek bitki büyümesi ve gelişimi üzerinde zararlı etkilere sahiptir. Buna ek olarak sürekli tuz birikimi, bitkilerin toprakta bulunan suyu almasını engelleyen fizyolojik kuraklık adı verilen bir duruma da yol açmaktadır.

Tuz stresi ve kuraklığın neden olduğu ozmotik stres, bitki hücreesindeki iyonik dengeyi ve genel homeostazı bozar. Bitkilerin fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler rejimini etkiler, sonuçta iyonik dengesizlikler, zayıf besin alımı ve hücrenin redoks durumu ve ROT'ların üretimi nedeniyle üretkenlikte azalmaya yol açar.

Farklı bitkiler, genotipe, adaptasyon kabiliyetine ve bitkinin diğer özelliklerine bağlı olarak tuzluluğa farklı tepkiler verir. Bitkilerin tuzluluğa tepkilerindeki farklılıklar, bitkinin büyümesine ve gelişmesine yansır. Bu farklılıklar bitkinin tuzluluğa tolerans seviyesini veya hassasiyetini belirler. Bu durum, bitkilerin tuz stresine karşı geliştirdiği tolerans mekanizmalarının önemini de gözler önüne sermektedir ve özellikle tuza duyarlı glükofit türlerin tolerans geliştirerek yaşamlarını sürdürebilmesi adına daha fazla transgenik çalışma yapılması ihtiyacını beraberinde getirmektedir. Bu amaçla, oldukça yüksek tuz konsantrasyonlarına dirençli halofitik türler gen kaynağı sağlaması için uygun bir model olarak düşünülmekte olup çeşitli iyon taşıyıcıların, ozmolitlerin, antioksidan enzimleri kodlayan genlerin ekspresyon seviyeleri değiştirilerek transkripsiyonel düzeyde yapılan değişikliklerle tuzluluğa dayanıklı transgenik bitkiler elde edilmeye çalışılmaktadır. Bitkilerin farklı tuz seviyeleri ve sürelerine

gösterdikleri tepkiler türden türe ve hatta bazen aynı türün farklı genotiplerinde bile değişebileceği için bu durum bitkilerde tuz toleransının sağlanmasını oldukça karmaşık bir hale getirir. Öte yandan tuz toleransı sağlayan mekanizmaların tek başına yeterli olup olmadığı veya bitkilere sağladıkları katkıların ve birbirleriyle etkileşimlerinin ne olacağı gibi konuların tam olarak netlik kazanması için bunları aydınlayabilecek daha çok araştırmaya ihtiyaç vardır. Tuzluluk stresinin bitkilerde neden olduğu zararlı etkilerin üstesinden gelmek için ekolojik, fizyolojik ve moleküler düzeyde kapsamlı çalışmaların yapılması ve botanik alanından elde edilen birçok bilgilerin entegre edilmesi gerekir. Modern teknoloji ve son derece hassas omik teknikler ile gelişmiş, yenilikçi moleküler yöntemler tuzluluk sorunlarını düzeltme mekanizmalarını geliştirmek için oldukça önemlidir. Bu nedenle halen yapılmakta olan araştırmalar, tuza toleranslı bitki genotiplerinin geliştirilebilmesi için gerekli bilgileri sağlayacağından oldukça büyük önem arz etmektedir.

V. KAYNAKLAR

- [1] W. Liang, X. Ma, P. Wan and L. Liu, "Plant salt-tolerance mechanism: A review," *Biochemical and biophysical research communications*, vol. 495, no. 1, pp. 286-291, 2018.
- [2] M. S. Kiremit, M. S. Hacıkamiloğlu, H. Arslan ve O. Kurt, "Farklı sulama suyu tuzluluk seviyelerinin keten (*Linum usitatissimum* L.)'in çimlenme ve erken fide gelişimi üzerine etkisi," *Anadolu Tarım Bilimleri Dergisi*, c. 32, s. 3, ss. 350-357, 2017.
- [3] Y. Yang and Y. Guo, "Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses," *New Phytologist*, vol. 217, no. 2, pp. 523-539, 2018.
- [4] J. R. Acosta-Motos, M. F. Ortuño, A. Bernal-Vicente, P. Diaz-Vivancos, M. J. Sanchez-Blanco and J. A. Hernandez, "Plant responses to salt stress: adaptive mechanisms," *Agronomy*, vol. 7, no. 1, Art. no: 18, 2017.
- [5] S. V. Isayenkov, "Physiological and molecular aspects of salt stress in plants," *Cytology and Genetics*, vol. 46, no. 5, pp. 302-318, 2012.
- [6] N. S. Muchate, G. C. Nikalje, N. S. Rajurkar, P. Suprasanna and T. D. Nikam, "Plant salt stress: adaptive responses, tolerance mechanism and bioengineering for salt tolerance," *The Botanical Review*, vol. 82, no. 4, pp. 371-406, 2016.
- [7] P. Carillo, M. G. Annunziata, G. Pontecorvo, A. Fuggi and P. Woodrow, "Salinity stress and salt tolerance," *Abiotic stress in plants-mechanisms and adaptations*, vol. 1, pp. 21-38, 2011.
- [8] K. Nahar, M. Hasanuzzaman and M. Fujita, "Roles of osmolytes in plant adaptation to drought and salinity," in *Osmolytes and plants acclimation to changing environment: Emerging omics Technologies*, 1st ed., New Delhi, India: Springer Nature India Private Limited, 2016, pp. 37-68.
- [9] M. Singh, J. Kumar, S. Singh, V. P. Singh and S. M. Prasad, "Roles of osmoprotectants in improving salinity and drought tolerance in plants: a review," *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, vol. 14, no. 3, pp. 407-426, 2015.
- [10] R. Munns, "Comparative physiology of salt and water stress," *Plant, cell & environment*, vol. 25, no. 2, pp. 239-250, 2002.
- [11] B. Shahzad, S. Fahad, M. Tanveer, S. Saud and I. A. Khan, "Plant responses and tolerance to salt stress," in *Approaches for enhancing abiotic stress tolerance in plants*, 1st ed., Florida, USA: CRC Press, 2019, pp. 61-78.

- [12] S. Hao, Y. Wang, Y. Yan, Y. Liu, J. Wang and S. Chen, "A review on plant responses to salt stress and their mechanisms of salt resistance," *Horticulturae*, vol. 7, no. 6, Art. no: 132, 2021.
- [13] M. Tester and R. Davenport, "Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants," *Annals of botany*, vol. 91, no. 5, pp. 503-527, 2003.
- [14] R. Munns, "Genes and salt tolerance: bringing them together," *New phytologist*, vol. 167, no. 3, pp. 645-663, 2005.
- [15] C. M. Geilfus, "Chloride: from nutrient to toxicant," *Plant and Cell Physiology*, vol. 59, no. 5, pp. 877-886, 2018.
- [16] P. Parihar, S. Singh, R. Singh, V. P. Singh and S. M. Prasad, "Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review," *Environmental science and pollution research*, vol. 22, no. 6, pp. 4056-4075, 2015.
- [17] H. Wu, "Plant salt tolerance and Na⁺ sensing and transport," *The Crop Journal*, vol. 6, no. 3, pp. 215-225, 2018.
- [18] H. J. Park, W. Y. Kim and D. J. Yun, "A new insight of salt stress signaling in plant," *Molecules and cells*, vol. 39, no. 6, Art. no: 447, 2016.
- [19] M. A. Kader and S. Lindberg, "Cytosolic calcium and pH signaling in plants under salinity stress," *Plant signaling & behavior*, vol. 5, no. 3, pp. 233-238, 2010.
- [20] M. R. Hadi and N. Karimi, "THE ROLE OF CALCIUM IN PLANTS'SALT TOLERANCE," *Journal of plant nutrition*, vol. 35, no. 13, pp. 2037-2054, 2012.
- [21] S. Yokoi, R. A. Bressan and P. M. Hasegawa, "Salt stress tolerance of plants," *JIRCAS working report*, vol. 23, no. 1, pp. 25-33, 2002.
- [22] E. A. Ibrahim, "Seed priming to alleviate salinity stress in germinating seeds," *Journal of plant physiology*, vol. 192, pp. 38-46, 2016.
- [23] A. Bybordi and J. Tabatabaei, "Effect of salinity stress on germination and seedling properties in canola cultivars (*Brassica napus* L.)," *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, vol. 37, no. 2, pp. 71-76, 2009.
- [24] G. Q. Wu, Q. Jiao and Q. Z. Shui, "Effect of salinity on seed germination, seedling growth, and inorganic and organic solutes accumulation in sunflower (*Helianthus annuus* L.)," *Plant, Soil and Environment*, vol. 61, no. 5, pp. 220-226, 2015.
- [25] R. Ahmed, M. H. K. Howlader, A. Shila and M. A. Haque, "Effect of salinity on germination and early seedling growth of maize," *Progressive Agriculture*, vol. 28, no. 1, pp. 18-25, 2017.
- [26] A. K. Parida and A. B. Das, "Salt tolerance and salinity effects on plants: a review," *Ecotoxicology and environmental safety*, vol. 60, no. 3, pp. 324-349, 2005.
- [27] R. Munns and M. Tester, "Mechanisms of salinity tolerance," *Annu. Rev. Plant Biol.*, vol. 59, pp. 651-681, 2008.
- [28] B. Saleh, "Salt stress alters physiological indicators in cotton (*Gossypium hirsutum* L.)," *Soil & environment*, vol. 31, no. 2, 2012.

- [29] A. Hameed, M. Z. Ahmed, T. Hussain, I. Aziz, N. Ahmad, B. Gul, B and B. L. Nielsen, "Effects of Salinity Stress on Chloroplast Structure and Function," *Cells*, vol. 10, no. 8, Art. no: 2023, 2021.
- [30] S. M. Zahedi, M. S. Hosseini, N. Fahadi Hoveizeh, R. Gholami, M. Abdelrahman and L. S. P. Tran, "Exogenous melatonin mitigates salinity-induced damage in olive seedlings by modulating ion homeostasis, antioxidant defense, and phytohormone balance," *Physiologia plantarum*, vol. 173, no. 4, pp. 1682-1694, 2021.
- [31] K. Asada, "Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions," *Plant physiology*, vol. 141, no. 2, pp. 391-396, 2006.
- [32] F. Bejaoui, J. J. Salas, I. Nouairi, A. Smaoui, C. Abdelly, E. Martínez-Force and N. B. Youssef, "Changes in chloroplast lipid contents and chloroplast ultrastructure in *Sulla carnosa* and *Sulla coronaria* leaves under salt stress," *Journal of Plant Physiology*, vol. 198, pp. 32-38, 2016.
- [33] H. Miyake, S. Mitsuya and M. S. Rahman, "Ultrastructural effects of salinity stress in higher plants," in *Abiotic stress tolerance in plants*, 1st ed., Dordrecht, The Netherlands: Springer Science+Business Media B.V., 2006, pp. 215-226.
- [34] J. Flexas, J. Bota, J. Galmes, H. Medrano and M. Ribas-Carbó, "Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress," *Physiologia Plantarum*, vol. 127, no. 3, pp. 343-352, 2006.
- [35] R. Hedrich and S. Shabala, "Stomata in a saline world," *Current opinion in plant biology*, vol. 46, pp. 87-95, 2018.
- [36] M. M. Chaves, J. Flexas and C. Pinheiro, "Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell," *Annals of botany*, vol. 103, no. 4, pp. 551-560, 2009.
- [37] S. Karimi, A. Yadollahi, K. Arzani, A. Imani and M. Aghaalikhani, "Gas-exchange response of almond genotypes to water stress," *Photosynthetica*, vol. 53, no. 1, pp. 29-34, 2015.
- [38] R. Ahmad, S. Hussain, M. A. Anjum, M. F. Khalid, M. Saqib, I. Zakir, A. Hassan, S. Fahad and S. Ahmad, "Oxidative stress and antioxidant defense mechanisms in plants under salt stress," in *Plant abiotic stress tolerance*, 1st ed., Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland AG, 2019, pp. 191-205.
- [39] C. Zhao, H. Zhang, C. Song, J. K. Zhu and S. Shabala, "Mechanisms of plant responses and adaptation to soil salinity," *The innovation*, vol. 1, no. 1, Art. no: 100017, 2020.
- [40] M. S. Hossain and K. J. Dietz, "Tuning of redox regulatory mechanisms, reactive oxygen species and redox homeostasis under salinity stress," *Frontiers in plant science*, vol. 7, Art. no: 548, 2016.
- [41] C. H. Pang and B. S. Wang, "Oxidative stress and salt tolerance in plants," in *Progress in botany*, 1st ed., Berlin, Germany: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2008, pp. 231-245.
- [42] M. Hasanuzzaman, M. Raihan, R. Hossain, A. A. C. Masud, K. Rahman, F. Nowroz, M. Rahman, K. Nahar and M. Fujita, "Regulation of Reactive Oxygen Species and Antioxidant Defense in Plants under Salinity," *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 22, no. 17, Art. no: 9326, 2021.
- [43] I. M. Møller, P. E. Jensen and A. Hansson, "Oxidative modifications to cellular components in plants," *Annu. Rev. Plant Biol.*, vol. 58, pp. 459-481, 2007.

- [44] F. K. Choudhury, R. M. Rivero, E. Blumwald and R. Mittler, "Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination," *The Plant Journal*, vol. 90, no. 5, pp. 856-867, 2017.
- [45] S. S. Gill and N. Tuteja, "Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants," *Plant physiology and biochemistry*, vol. 48, no. 12, pp. 909-930, 2010.
- [46] M. A. Ahanger, N. S. Tomar, M. Tittal, S. Argal and R. M. Agarwal, "Plant growth under water/salt stress: ROS production; antioxidants and significance of added potassium under such conditions," *Physiology and Molecular Biology of Plants*, vol. 23, no. 4, pp. 731-744, 2017.
- [47] N. Tuteja, "Mechanisms of high salinity tolerance in plants," *Methods in enzymology*, vol. 428, pp. 419-438, 2007.
- [48] H. Huang, F. Ullah, D. X. Zhou, M. Yi and Y. Zhao, "Mechanisms of ROS regulation of plant development and stress responses," *Frontiers in plant science*, vol. 10, Art. no: 800, 2019.
- [49] S. Bhattacharjee, "ROS and oxidative stress: origin and implication," in *Reactive oxygen species in plant biology*, 1st ed., New Delhi, India: Springer Nature India Private Limited, 2019, pp. 1-31.
- [50] C. Paciolla, A. Paradiso and M. C. De Pinto, "Cellular redox homeostasis as central modulator in plant stress response," in *Redox state as a central regulator of plant-cell stress responses*, 1st ed., Cham, Switzerland: Springer International Publishing Switzerland, 2016, pp. 1-23.
- [51] V. D. Rajput, R. K. Singh, K. K. Verma, L. Sharma, F. R. Quiroz-Figueroa, M. Meena, V. S. Gour, T. Minkina, S. Sushkova and S. Mandzhieva, "Recent developments in enzymatic antioxidant defence mechanism in plants with special reference to abiotic stress," *Biology*, vol. 10, no. 4, Art. no: 267, 2021.
- [52] M. K. Berwal, R. Kumar, K. Prakash, G. K. Rai and K. B. Hebbar, "Antioxidant Defense System in Plants Against Abiotic Stress," in *Abiotic Stress Tolerance Mechanisms in Plants*, 1st ed., London, UK: CRC Press, 2021, pp. 175-202.
- [53] P. Ahmad, A. A. Abdel Latef, A. Hashem, E. F. Abd_Allah, S. Gucel and L. S. P. Tran, "Nitric oxide mitigates salt stress by regulating levels of osmolytes and antioxidant enzymes in chickpea," *Frontiers in plant science*, vol. 7, Art. no: 347, 2016.
- [54] A. Dođru ve S. Canavar, "Bitkilerde tuz toleransının fizyolojik ve biyokimyasal bileşenleri," *Academic Platform Journal of Engineering and Science*, c. 8, s. 1, ss. 155-174, 2020.
- [55] E. Van Zelm, Y. Zhang and C. Testerink, "Salt tolerance mechanisms of plants," *Annual Review of Plant Biology*, vol. 71, pp. 403-433, 2020.
- [56] M. A. Shahid, A. Sarkhosh, N. Khan, R. M. Balal, S. Ali, L. Rossi, C. Gómez, N. Mattson, W. Nasim and F. Garcia-Sanchez, "Insights into the physiological and biochemical impacts of salt stress on plant growth and development," *Agronomy*, vol. 10, no. 7, Art. no: 938, 2020.
- [57] A. Mishra and B. Tanna, "Halophytes: potential resources for salt stress tolerance genes and promoters," *Frontiers in plant Science*, vol. 8, Art. no: 829, 2017.
- [58] C. Fan, "Genetic mechanisms of salt stress responses in halophytes," *Plant signaling & behavior*, vol. 15, no. 1, Art. no: 1704528, 2020.
- [59] X. Tang, X. Mu, H. Shao, H. Wang and M. Brestic, "Global plant-responding mechanisms to salt stress: physiological and molecular levels and implications in biotechnology," *Critical reviews in biotechnology*, vol. 35, no. 4, pp. 425-437, 2015.

- [60] W. H. Shah, A. Rasool, S. Saleem, N. U. Mushtaq, I. Tahir, K. R. Hakeem and R. U. Rehman, "Understanding the integrated pathways and mechanisms of transporters, protein kinases, and transcription factors in plants under salt stress," *International Journal of Genomics*, 2021.
- [61] B. Gupta and B. Huang, "Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization," *International journal of genomics*, 2014.
- [62] T. Yamaguchi and E. Blumwald, "Developing salt-tolerant crop plants: challenges and opportunities," *Trends in plant science*, vol. 10, no. 12, pp. 615-620, 2005.
- [63] S. Katiyar-Agarwal, P. Verslues and J. K. Zhu, "Mechanisms of salt tolerance in plants," *Plant nutrition for food security, human health and environmental protection*, vol. 23, 2005.
- [64] A. Ali, N. Raddatz, J. M. Pardo and D. J. Yun, "HKT sodium and potassium transporters in *Arabidopsis thaliana* and related halophyte species," *Physiologia Plantarum*, vol. 171, no. 4, pp. 546-558, 2021.
- [65] D. M. Almeida, M. M. Oliveira and N. J. Saibo, "Regulation of Na⁺ and K⁺ homeostasis in plants: towards improved salt stress tolerance in crop plants," *Genetics and molecular biology*, vol. 40, pp. 326-345, 2017.
- [66] L. Wang, Y. Liu, S. Feng, Z. Wang, J. Zhang, J. Zhang, D. Wang and Y. Gan, "AtHKT1 gene regulating K⁺ state in whole plant improves salt tolerance in transgenic tobacco plants," *Scientific reports*, vol. 8, no. 1, pp. 1-12, 2018.
- [67] H. Ji, J. M. Pardo, G. Batelli, M. J. Van Oosten, R. A. Bressan and X. Li, "The Salt Overly Sensitive (SOS) pathway: established and emerging roles," *Molecular plant*, vol. 6, no. 2, pp. 275-286, 2013.
- [68] J. L. Zhang and H. Shi, "Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance," *Photosynthesis research*, vol. 115, no. 1, pp. 1-22, 2013.
- [69] U. Deinlein, A. B. Stephan, T. Horie, W. Luo, G. Xu and J. I. Schroeder, "Plant salt-tolerance mechanisms," *Trends in plant science*, vol. 19, no. 6, pp. 371-379, 2014.
- [70] P. Manishankar, N. Wang, P. Köster, A. A. Alatar and J. Kudla, "Calcium signaling during salt stress and in the regulation of ion homeostasis," *Journal of experimental botany*, vol. 69, no. 17, pp. 4215-4226, 2018.
- [71] I. Amin, S. Rasool, M. A. Mir, W. Wani, K. Z. Masoodi and P. Ahmad, "Ion homeostasis for salinity tolerance in plants: A molecular approach," *Physiologia Plantarum*, vol. 171, no. 4, pp. 578-594, 2021.
- [72] G. T. Huang, S. L. Ma, L. P. Bai, L. Zhang, H. Ma, P. Jia, J. Liu, M. Zhong and Z. F. Guo, "Signal transduction during cold, salt, and drought stresses in plants," *Molecular biology reports*, vol. 39, no. 2, pp. 969-987, 2012.
- [73] L. Sathee, R. K. Sairam, V. Chinnusamy and S. K. Jha, "Differential transcript abundance of salt overly sensitive (SOS) pathway genes is a determinant of salinity stress tolerance of wheat," *Acta physiologiae plantarum*, vol. 37, no. 8, pp. 1-10, 2015.
- [74] E. Bassil and E. Blumwald, "The ins and outs of intracellular ion homeostasis: NHX-type cation/H⁺ transporters," *Current opinion in plant biology*, vol. 22, pp. 1-6, 2014.

- [75] I. U. Khan, A. Ali and D. J. Yun, "Arabidopsis NHX transporters: sodium and potassium antiport mythology and sequestration during ionic stress," *Journal of Plant Biology*, vol. 61, no. 5, pp. 292-300, 2018.
- [76] P. M. Hasegawa, "Sodium (Na⁺) homeostasis and salt tolerance of plants," *Environmental and experimental botany*, vol. 92, pp. 19-31, 2013.
- [77] F. Zulfqar, N. A. Akram and M. Ashraf, "Osmoprotection in plants under abiotic stresses: New insights into a classical phenomenon," *Planta*, vol. 251, no. 1, pp. 1-17, 2020.
- [78] M. Ashraf, "Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants," *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, vol. 199, no. 5, pp. 361-376, 2004.
- [79] H. Pirasteh-Anosheh, G. Ranjbar, H. Pakniyat and Y. Emam, "Physiological mechanisms of salt stress tolerance in plants: An overview," in *Plant-environment interaction: Responses and approaches to mitigate stress*, New Jersey, USA: John Wiley & Sons, 2016, ch. 8, pp. 141-160.
- [80] S. C. Saxena, H. Kaur, P. Verma, B. P. Petla, V. R. Andugula and M. Majee, "Osmoprotectants: potential for crop improvement under adverse conditions," in *Plant acclimation to environmental stress*, 1st ed., New York, USA: Springer Science+Business Media New York, 2013, pp. 197-232.
- [81] M. Singh, J. Kumar, S. Singh, V. P. Singh and S. M. Prasad, "Roles of osmoprotectants in improving salinity and drought tolerance in plants: a review," *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, vol. 14, no. 3, pp. 407-426, 2015.
- [82] M. Nadeem, M. Ali, G. Kubra, A. Fareed, H. Hasan, A. Khursheed, A. Gul, R. Amir, N. Fatima and S. U. Khan, "Role of osmoprotectants in salinity tolerance in wheat," in *Climate Change and Food Security with Emphasis on Wheat*, 1st ed.: Academic Press, 2020, pp. 93-106.
- [83] P. A. F. de Freitas, H. H. de Carvalho, J. H. Costa, R. D. S. Miranda, K. D. D. C. Saraiva, F. D. B. de Oliveira, D. G. Coelho, J. T. Prisco and E. Gomes-Filho, "Salt acclimation in sorghum plants by exogenous proline: physiological and biochemical changes and regulation of proline metabolism," *Plant cell reports*, vol. 38, no. 3, pp. 403-416, 2019.
- [84] F. Kaleem, G. Shabir, K. Aslam, S. Rasul, H. Manzoor, S. M. Shah and A. R. Khan, "An overview of the genetics of plant response to salt stress: present status and the way forward," *Applied biochemistry and biotechnology*, vol. 186, no. 2, pp. 306-334, 2018.
- [85] X. Lan Thi Hoang, D. Ngoc Hai Nhi, N. Binh Anh Thu, N. Phuong Thao and L. S. Phan Tran, "Transcription factors and their roles in signal transduction in plants under abiotic stresses," *Current genomics*, vol. 18, no. 6, pp. 483-497, 2017.
- [86] G. C. Nikalje, T. D. Nikam and P. Suprasanna, "Looking at halophytic adaptation to high salinity through genomics landscape," *Current Genomics*, vol. 18, no. 6, pp. 542-552, 2017.
- [87] Y. Yang and Y. Guo, "Unraveling salt stress signaling in plants," *Journal of Integrative Plant Biology*, vol. 60, no. 9, pp. 796-804, 2018.
- [88] M. Seifikalhor, S. Aliniaiefard, A. Shomali, N. Azad, B. Hassani, O. Lastochkina and T. Li, "Calcium signaling and salt tolerance are diversely entwined in plants," *Plant Signaling & Behavior*, vol. 14, no. 11, Art. no: 1665455, 2019.
- [89] S. Zhao, Q. Zhang, M. Liu, H. Zhou, C. Ma and P. Wang, "Regulation of plant responses to salt stress," *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 22, no. 9, Art. no: 4609, 2021.

- [90] S. Hussain, S. Hussain, B. Ali, X. Ren, X. Chen, Q. Li, M. Saqib and N. Ahmad, "Recent progress in understanding salinity tolerance in plants: Story of Na⁺/K⁺ balance and beyond," *Plant Physiology and Biochemistry*, vol. 160, pp. 239-256, 2021.
- [91] H. C. Nguyen, K. H. Lin, S. L. Ho, C. M. Chiang and C. M. Yang, "Enhancing the abiotic stress tolerance of plants: from chemical treatment to biotechnological approaches," *Physiologia Plantarum*, vol. 164, no. 4, pp. 452-466, 2018.
- [92] M. A. Ahanger, N. A. Akram, M. Ashraf, M. N. Alyemeni, L. Wijaya and P. Ahmad, "Signal transduction and biotechnology in response to environmental stresses," *Biologia Plantarum*, vol. 61, no. 3, pp. 401-416, 2017.
- [93] J. Kumar, S. Singh, M. Singh, P. K. Srivastava, R. K. Mishra, V. P. Singh and S. M. Prasad, "Transcriptional regulation of salinity stress in plants: A short review," *Plant Gene*, vol. 11, pp. 160-169, 2017.
- [94] H. Shinde, A. Dudhate, D. Tsugama, S. K. Gupta, S. Liu and T. Takano, "Pearl millet stress-responsive NAC transcription factor PgNAC21 enhances salinity stress tolerance in Arabidopsis," *Plant physiology and biochemistry*, vol. 135, pp. 546-553, 2019.