



Bitkilerde Sinyal İletimi

Birsen Cevher KESKİN

TÜBİTAK, Marmara Araştırma Merkezi, Gen Mühendisliği ve Biyoteknoloji Enstitüsü, Bitki Moleküler Biyolojisi, 41 470 Gebze, Kocaeli, TÜRKİYE

*Sorumlu Yazar

birsen.keskin@mam.gov.tr

Geliş Tarihi : 11 Ocak 2012

Kabul Tarihi : 09 Şubat 2012

Özet

Bitkiler hayvanlardan farklı olarak kötü çevre koşullarından kaçamayan yerleşik organizmalardır. Bundan dolayı bitkiler büyük oranda farklı çevresel koşulları yüksek hassasiyette algılama ve adaptasyon mekanizmaları geliştirmişlerdir.

Bitkilerdeki tolerans mekanizmalarını aydınlatmak için çevresel koşullardaki değişikliklere karşı sinyali nasıl algılayıp ilettiği ve gen anlatımını düzenlediğini anlamak büyük önem taşımaktadır. Bitkiler, plazma membranına yerleşik reseptörler, hücre içi veya hücre iskeletine bağlı proteinler gibi farklı yollarla stresi algırlar. Sinyal iletim yolları oldukça karmaşık bir ağ kullanır. Saptanan çevresel sinyal, sinyal kaskatları yoluyla iletilir ve transkripsiyon faktör aktivitesindeki değişiklikler gen anlatımını etkiler ve sonunda metabolik değişim ve fizyolojik yanıt oluşur. Farklı streslerle uyarılan sinyal iletim yollarının aydınlatılması farklı streslere karşı bitki toleransının iyileştirilmesinde temel teşkil eder. Sinyalin algılanması, iletilmesi ve gen, protein ve metabolit düzeydeki anlatım farklılıklarının içeren tüm süreçlerin anlaşılması, değişen iklim koşullarında tarım ve çevre sürekliliğinin güven altına alınmasına güçlü bir temel sağlayacaktır.

Anahtar Kelimeler: Sinyal iletimi, tolerans mekanizması, membran reseptörleri, sinyal kaskatı, transkripsiyon faktörleri.

Signaling in Plants

Abstract

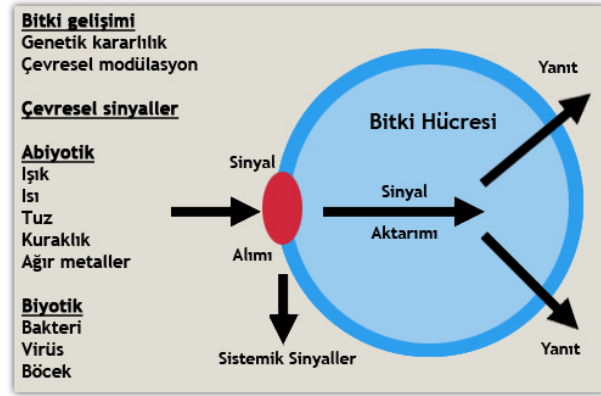
Unlike animals, plants are sessile organisms and cannot move away from detrimental environmental conditions. Therefore, plants greatly depend on high sensitivity detection and adaptation mechanisms to different environmental conditions. To understand how plants recognize and transduce stress signals and regulate gene expression to different changes in environmental conditions is very important to realize tolerance mechanisms in plants. Plants perceive the stresses in different ways, such as by plasma membrane located receptors, intracellular proteins or cytoskeleton-associated proteins. Signaling pathways utilize a complex network. Detection of an environmental signal is transmitted through signal cascades, and changes in transcription factor activity may organize changes in the gene expression eventually resulting in metabolic alteration and altered physiological responses. To elucidate how signal transduction pathways induced by various stresses is essential to improve plant tolerance to different stresses. Illuminating of these processes will offer a strong basis to secure sustainable agriculture and environment under changing climatic conditions.

Key words: Signal transduction, tolerance mechanism, membrane receptors, signaling cascade, transcription factors.

GİRİŞ

Bitki hücreleri sürekli olarak değişik hava ve çevre şartlarına maruz kaldıklarından tepki vermek zorunda oldukları oldukça yoğun bilgi akımına maruz kalırlar. Hücreler bu çevresel ve gelişimsel olaylara yanıt vermek durumundadırlar. Son zamanlarda bitki biyolojisinde önemli bir araştırma odağı olan sinyal iletimi, hücreler arasında çevresel ve gelişimsel olayları iletmeye ve bu olaylara karşı hücre içinde moleküler, biyokimyasal ve fizyolojik düzeyde cevabın oluşturulmasıdır. Biyokimyasal ve moleküler genetik tekniklerinin uygulanması ile gen anlatımını düzenleyen mekanizmaların aydınlatılmasında ve farklı fizyolojik sistemlerde, birçok sinyal iletim yollarındaki bileşenlerin belirlenmesinde büyük gelişmeler kaydedilmiştir.

Uygun hücresel yanıtları oluşturmak üzere, reseptörler, protein olmayan mesajcılar, enzimler ve transkripsiyon faktörlerini içeren elementlerden oluşan sinyal iletim ağları çeşitlenmiştir. Normal olarak reseptörler fizyolojik uyarana için oldukça özgündürler ve bundan ötürü birbirinden farklılık gösterirler. Benzer şekilde enzimler ve transkripsiyon faktörleri de özgünlük gösterirler ve genom seviyesindeki miktarları bu durumu etkiler. Örneğin *Arabidopsis* genomu, 1000 protein kinaz, 300 protein fosfataz ve 1500 transkripsiyon faktörü şifreleyen genleri içerir [1, 2]. Buna karşın protein olmayan mesajcılar nispeten azdır. Bunlar Ca^{2+} [3], nükleotidler [4], hidrojen iyonları [5], aktif O_2 türevleri [6] ve lipidlerdir [7, 8].



Şekil 1. Bitki gelişiminde ve çevresel uyarılara yanıtta yer alan sinyal elementleri

Bir bitki yaşam döngüsü süresince kendi gelişimi için iç olaylar ve çevresel olaylara maruz kalır. Örneğin; kuraklık, sıcaklık, tuzluluk, patojen saldırısı gibi birçok çevresel tehlikelere karşı direnç göstermek zorunda olup, bu streslerin üstesinden gelmede bitki kontrol mekanizması ve sinyallerinin fazlalığına karşın belli aşamalarda ortak yolları kullanırlar (cross-talk) ve bazen farklı yollarla birlikte yanıt vermeye gereksinim duyarlar. Bitkiye bilgiyi taşıyan iç ve dış uyarılar arasında ışık, mineraller, organik metabolitler, yerçekimi, su durumu, turgor, toprak kalitesi, mekanik gerilim, rüzgar, sıcak, soğuk, donma, büyüme düzenleyicileri, pH, gazlar (CO₂, O₂, C₂H₄), yaralanma, hastalıklar ve elektrik geçişi sayılabilir.

Sinyallerin bazıları çok geniş ve hızlı akımlar sağlayan bitki dolaşım sistemi "ksilem" ve "floem" tarafından taşınır. Uyarılara karşı bitki yanıtı bitkinin yaşı, daha önceden bu uyarılarla karşılaşmış olup olmadığı, yılın hangi zamanı ve günün hangi saati olduğunu belirleyen "iç saat" (Circadian clock gibi) tarafından ayarlanır. Olgun bitki hücreleri için yanıt, fizyolojik ve biyokimyasal olurken, büyüyen hücreler için ise morfolojik ve gelişimsel olabilir. Sinyal iletim bilgisinin değişik yapılarının farklı şekillerde bir araya gelmesi ve bu bilgilerin sentez edilip son yanıtın belirlenmesinde büyük önem taşımaktadır. Örneğin tohum çimlenmesinde karar geri dönüşümsüzdür ve eğer zaman uygun değilse ölümcüldür. Tohumların birçok fiziksel, kimyasal ve geçici değişkenlere başarılı şekilde reaksiyon verme kapasitesi, tüm bitkinin canlı hücrelerinde sinyalin tanınması ve iletiminde karmaşık sistemi etkiler.

Sinyal İletimine Genel Bakış

Sinyal iletim yolu hücre içi, hücreler arası ve tüm bitkide bir iletişim ağı kullanır. Bitki büyüme ve gelişimini etkileyen dış sinyaller, bitkilerin fiziksel, kimyasal ve biyolojik çevrelerinin birçok yönünü içerir. Dış sinyallerin bazıları başka bitkilerden gelir. Yerçekimi sinyallerinden ayrı olarak, tüm diğer sinyaller yoğunluk ve dakika olarak farklılık gösterir [9]. Birçok sinyal, son sinyali oluşturmak üzere beraberce ve birbirinin etkisini artırıcı şekilde etkileşim yapar. Benzeri karmaşık bitki yanıtlarını uyarıcı sinyal kombinasyonları, kırmızı ve mavi ışık, yerçekimi ve ışık, büyüme düzenleyicileri ve mineral besinleri içerir [10]. Örneğin; tohum çimlenmesinin tamamının düzenlenimi dış faktörler ve iç sinyallerin kontrolüyle sağlanır. Tohum çimlenmesinin başlamasında gibberellik asitin (GA) ilgisi çok iyi bilinmektedir [11]. Peptidler ve lipo-kitoooligosakkaritler, günümüzde ilgi çeken ve gittikçe fazla merak uyandıran diğer bir sınıf sinyal iletim molekülleridir [12, 13]. Elimizdeki bilgiler,

peptidlerin bitkilerdeki tek sinyal iletim molekülleri olduğu ve reseptör serin/treonin kinazlar yoluyla yönetildiği üzerindedir. *Arabidopsis* genomunda 340'dan fazla genin bu sınıftaki olası proteinleri şifrelediği bilinmektedir. Mayada ve hayvan sistemlerinde keşfinden sonra, heterotrimerik G proteinleri ve küçük G proteinleri yoluyla bitkilerde sinyal olasılığı büyük ilgi uyandırmıştır [14].

Fosfolipaz D enzimleri bitkilerde G proteinleri için olası hedefler olup [15]. Bitki hücrelerinde hücre içi sinyal iletiminin önemli parçalarından biridir. Son bulgu fosfolipaz D enzimlerinin bu sınıfta olduğunu açıklamaktadır. Bunlar hücre içi mesajcı fosfotidik asit oluşturabilirler ve yüksek tuz ile kuraklığa karşı yanıtla ilişkilidirler. Buna ilaveten bu enzimler (Örneğin; Fosfolipaz A, C, D), Ca²⁺ ve fosfoinositid gibi geniş alandaki hücre içi etkileyicilerle düzenlenmede potansiyel sahiptir. Bunların farklı sinyal iletim yollarında ve karşılıklı etkileşim (cross-talk) fenomeniyle ilgisi bulunmaktadır [16, 17].

Karşılıklı etkileşim/sinyal integrasyonu kesinlikle ilgili olan diğer hücre içi sinyal iletim yapıları Mitojen Aktive Olmuş Protein Kinazlar (MAPK)'dır [18, 19]. MAPK, çok sayıda sinyal iletim yollarıyla ilgisi olan oldukça elastik sinyal iletim modülüdür. Sinyal iletiminde önemli konulardan biri, sinyal iletim yolları arasındaki etkileşim alanının ve bu özgünlüğün nasıl kontrol edildiğinin anlaşılmasıdır. Son durumda, mayadaki protein-protein etkileşimleri, scaffold protein ile yönetim özgünlüğünün kontrolünü anlamada anahtar olmuştur.

Ca²⁺ iyonu ve "cyclic nükleotidler" gibi hücre içi ikinci mesajcılar, bitkilerde hücre içi sinyal iletiminde önemli rol oynarlar [20, 21]. Polenlen olası bir adenil siklazın klonlanması, bu alanda önemli bir gelişmedir ve bitkilerde "cyclic nükleotidler" için önemli bir olaydır. Cyclic nükleotid için en iyi reseptör adayları "cyclic nucleotide-gated ion channels (cyclic nükleotid-kapılı iyon kanalları) lardır. Diğer hücre içi ikincil mesajcılar gibi, cyclic nükleotidlerin özgünlüğü olasılıkla ikinci mesajcılar ve downstream sinyal iletim yapılarının birlikte yerleşik konsantrasyon artışlarıyla kontrol edilir ve literatürde bu alan hücrede mikrobölge (microdomain) olarak tanımlanır [22].

Bitki hormonları, büyüme ve gelişmenin birçok yönünü etkileyebilen küçük organik sinyal iletim molekülleridir. Hormon sinyal iletim yolları, çakışan yanıt "plethora" ya neden olan birçok sinyale izin veren bilgi geçişinin karmaşık birbiriyle etkileşen bir ağ oluşturur. Bu düşünce ile son zamanlarda, hormonlar arası karşılıklı etkileşim büyük dikkat çekmiştir [23]. Hormon biyolojisinde karşılıklı sinyal iletimine dair bulgular, genetik çalışmalarda model bitki olarak kullanılan *Arabidopsis thaliana* ve *Medicago truncatula*'dan gelmektedir. Bu bitkilerin bir hormona karşı yanıtında değişikliğe yol açan mutasyonların, diğer hormonal yanıtı da değiştirdiği gözlenmiştir. Bir hormon cevabının genetik bozuklukları, diğer hormonun sentezi ve degradasyonunda değişikliklere yol açar [24]. Alternatif olarak hormon sinyal iletim yolları, ortak sinyal iletim yapılarını paylaşırlar ve her iki yolda tek bir mutasyonla ayrılmışlardır [25].

Çift iplikli RNA (dsRNA)-yönetimli RNA degradasyonu ve DNA metilasyon mekanizması, virus ve transpozonlara karşı savunma mekanizması olarak belirlenmiştir. Bu mekanizmanın yapıları, yalnızca savunma mekanizmasını yürüten kısa interferans yapan RNA'ları (siRNA) değil aynı zamanda kısa geçici RNA'ları (stRNA) veya endojen-mikro RNA (miRNA)'ları, gelişime bağlı olarak anlatım yapan ve

kısmen kendini tamamlayıcı RNA transkriptlerinden oluşur [26, 27]. stRNA'lar, hedef genlerin anlatımını kendi mRNA'larının translasyonunu baskılayarak düzenler. Çok sayıdaki miRNA'lar birçok organizmada geniş alanda yer almaktadır. miRNA'ların bulunması, çok önemli araştırmaların başlamasına yol açmıştır ancak daha önceden sinyal iletiminin düzenlenmesinin bir parçası olduğu tahmin edilememiştir. Sinyal iletiminde gen düzenleniminin bir diğer kısmı, RNA sabitliğini ve translasyonun başlamasının kontrolünü etkileyen RNA'ya bağlanan proteinler yoluyla gerçekleşmektedir [28, 29]. RNA'ya bağlanan proteinler, RNA molekülünün transkripsiyonundan yıkımına kadar yaşam döngüsünün tüm basamaklarında yer alırlar. Ayrıca hücrelerin yaşamlarını sürdürme ve gelişmelerinde merkezi önemleri vardır [30].

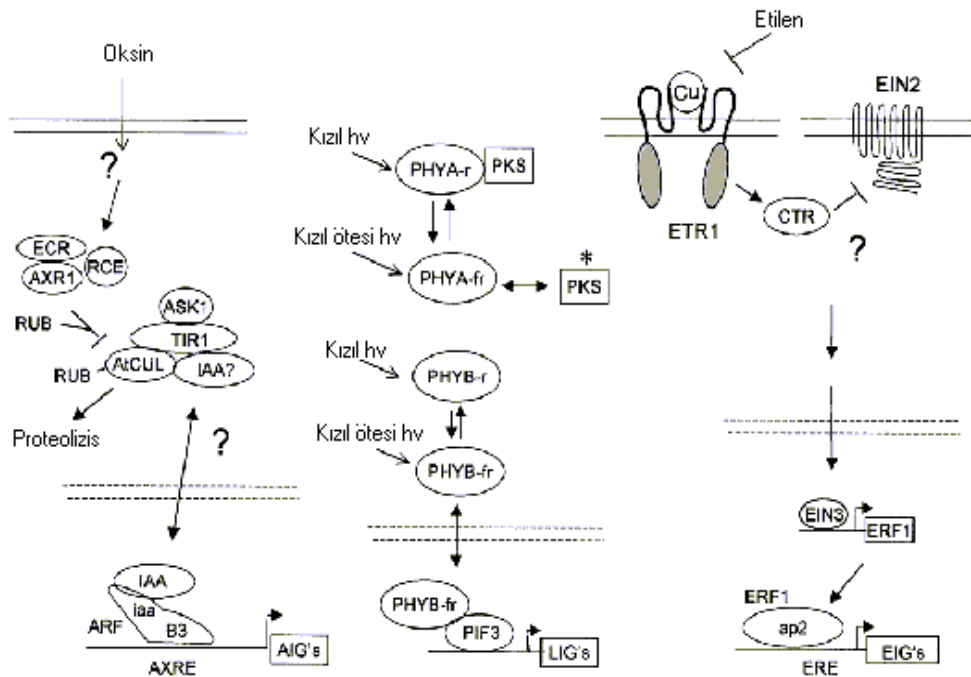
Çevresel Sinyaller

Bitkinin kendi gelişim programının aktivasyonu için sıcaklık, ışık, mekanik (dokunma), su ve yer çekimi, sinyal olarak görev yapan uyaranlar arasındadır. Bunlardan özellikle ışığın büyük önemi bulunmaktadır. Bitkiler ışık algılama mekanizması alanında diğer organizmalara göre en zengin olanıdır [31, 32]. Yalnızca fotosentez için enerji kaynağı olarak değil, aynı zamanda tohumun çimlenmesinden çiçeklenmeye kadar yaşam döngüsünün birçok gelişimsel işlemlerinde bir uyaran olarak görev görür.

Karanlıkta büyütülmüş (etiyolet) bitkiler, uç kıvrımlar, kapalı ve genişlememiş kotiledonlar ve uzamış hipokotillere sahiptir. Bu gelişimsel program (skotomorfogenezis olarak da bilinir) yeni olarak çimlenmiş bitkilerin topraktan dışarı çıkması ve ışığa ulaşması için gereklidir. Işığa maruz kalındığında bitkiler etilasyon kaybına uğrarlar. Kotiledonlar açılır, genişler ve fotosenteze başlar. Hipokotil uzaması baskılanır ve büyüyen meristemlerde hücre farklılaşması başlar. Bu olaylar "Fotomorfogenezis" olarak bilinir ve geniş alanda ışıkla yönetilen gen anlatımı değişiklikleriyle sonuçlanır [33].

Bitkilerde ışığa bağımlı yanıtlar, bir dizi fotoreseptör tarafından kontrol edilir. Fotoreseptörler fitokrom, kriptokrom ve fototropin olarak üç grupta sınıflandırılabilir [34]. Fitokromlar örneğin; *Arabidopsis*'te *PHYA-PHYE* gibi küçük çoklu gen ailesi tarafından şifrelenirler [35, 36, 37, 38]. Yaklaşık 240 kDa 'luk homodimerin herbir formu ve ışık hassasiyeti, her monomerin N-ucunun yarısına kovalent olarak bağlanmış bir tetrapireol kromoforun olması ile sağlanır [39]. İkili yapı oluşturma bölgeleri, proteinlerin C-ucunun yarısı içinde yer alır. Diğer bölgeler sinyal iletiminin aktivasyonu ile ilgilidir [37]. Her fitokrom Pr (kırmızı ışık emen formu) ve Pfr (kızıl ötesi ışık emen formu) gibi iki ışıkla değiştirilemez yapılarla bulunabilir (Şekil 2).

Güneş ışığı, kızıl ötesi ışıkla karşılaştırıldığında kırmızı ışık açısından zengindir. Fitokrom yaygın olarak ışıkta Pfr yapısındadır ve karanlık periyotlar süresince Pr yapısına geri dönüş yapabilir. Pfr'ye ışıkla dönüşüm, kızıl ötesi ışık tarafından da yürütülebilir. Karanlıkta büyüyen bitkilerde *phyA* (Fitokrom A) ışığa maruz kaldığı vakit hızla degradasyona uğramasına rağmen, bitkilerde en fazla bulunan fitokromdur [35, 36]. *PHYA* geninin anlatımı ışıkla baskılanır. Diğer *PHY* genleri daha az seviyede anlatım yapar ve bunların anlatımı ışıkla güçlü şekilde etkilenir. *phyB* (Fitokrom B) *PHYC-E* (Fitokrom C-E) 'e göre daha fazladır. Fakat mRNA seviyeleri karanlıkta *phyA* mRNA'nın yalnızca %1'i kadardır [41]. Bununla birlikte gün ışığında *phyB*, *phyA* yıkımına bağlı olarak en fazla bulunan fitokromdur. *PhyA* ve B'nin fizyolojik işlevleri oldukça iyi karakterize edilmiştir. Son zamanlarda yalnızca *phyC-E*'nin rolü hakkında bazı bilgiler elde edilmiştir [35]. Klasik olarak fitokrom yanıtları, kendi dalga boyları ile akış veya akış oranı (fluence-rate) gereksinimine göre üç gruba ayrılır. Bunlar; çok düşük akış yanıtları (Very Low Fluence Responses), düşük akış yanıtları (Low Fluences Responses) ve yüksek yayılım yanıtları (High Irradiance Responses)'dir (Şekil 1 B). HIR, kırmızı (R) ve kızıl ötesi (FR)-HIR olmak üzere alt gruplara ayrılmıştır



Şekil 2. Oksin, kırmızı, kızıl ötesi ışık ve etilen için anahtar sinyal iletim yollarının basitleştirilmiş şekli. AIG (Auxin Induced Genes): Oksinle uyartılan genler [40].

[36]. FR-HIR yanıtları bununla birlikte, bu fitokromun genel olmayan spektral özelliklerine bağlı olarak *phyA* tarafından yürütülür. PrA'nın yeni bir yapısı Pr⁺A olarak isimlendirilmiştir ve Pfr yoluyla ışık döngüsünden sorumludur [42].

ERF transkripsiyon faktörleri (Ethylene Response Factors), etilenle uyarılmış genlerin (Ethylene Induced Genes) promotörlerinde etilen yanıt elementleri için özgün AP2 DNA'ya bağlanan bölgeler içerir. PHY-fr'nin belirlenmiş olan 2 aktivitesi gösterilmektedir.

PHY-fr sitozolde yerleşmiş olan PKS1'i fosforile eder. Nükleer yerleşim gösteren PHYB-fr, ışıkla uyarılan genlerin (Light Induced Genes) bir sınıfının düzenlenimini etkileyen PIF3 transkripsiyon faktörü ile özgün şekilde etkileşim kurar.

Karanlıkta *de novo* sentezlenmiş fitokrom, Pr yapısındadır ve stoplazma içinde yerleşmiştir. *Arabidopsis* fitokromlarının herbirinin Pfr'ye dönüşümü nükleusa geçişi ve farklı noktalar oluşturmayı sağladığı bulunmuştur [36, 43]. Nükleusa fitokrom yerleşmesi oldukça önemli bir bulgudur. Birçok fitokrom cevabı, gen anlatımındaki değişikliklere bağlıdır. Bununla birlikte fitokrom geçişinin, *phyA* hariç yavaş olduğu ve hücre içi Pfr havuzunun çoğunluğunun nükleusa geçmediği tespit edilmiştir [36]. Bu ve diğer gözlemler hem stoplazma hem de nükleusta fitokromların sinyal iletim yollarını aktive edebildiğini düşündürmektedir. Fitokromla etkileşen proteinlerin geriye kalan çoğunluğu nükleusta yerleşmiştir. Fitokromla eşleşen tek protein sürekli sentezlenen sitoplazmik PKS1 olup, bu proteinin işlevi tam olarak bilinmemektedir [44]. PKS1'in yulafa ait *phyA* ile fosforile edilebildiği gösterilmiştir. PKS1'in işlevinin belki stoplazma içinde yerleşim yaparak fitokrom nükleer geçişi negatif olarak düzenleyebileceği ileri sürülmüştür [44]. Stoplazmaya yerleşik fitokrom sinyal iletim yolları için diğer bulgu; G proteinleri, cGMP, Ca²⁺ ve fitokrom bağımlı gen anlatımının kontrolünde kalmodulinin ilgisi olduğu gösterilmiştir [45]. Ters genetik (reverse genetics) yaklaşımlar G proteinlerinin ilgisine dair başka destekler sağlamıştır [46]. Buna karşın ışıkta sinyal iletiminde Ca²⁺ un rolü, SUB1'in bulunmasıyla yeniden güçlenmiştir. SUB1 stoplazmaya yerleşik Ca²⁺ bağlayıcı bir protein olup, kriptokrom ve *phyA* yanıtlarını negatif olarak düzenlemektedir [47].

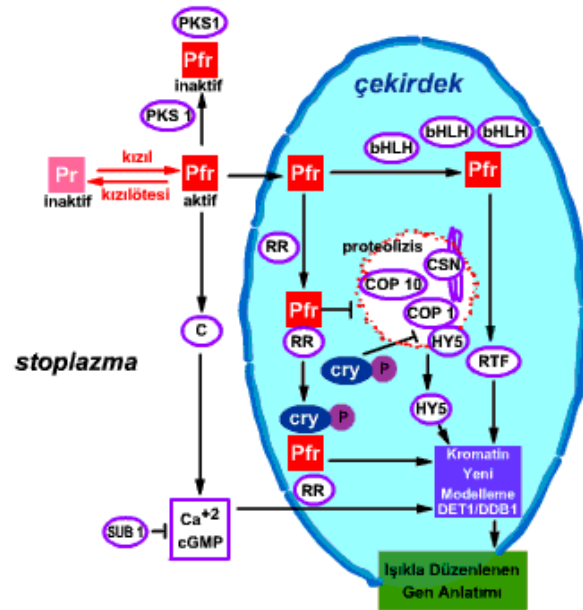
Çoğu fitokromla etkileşen proteinler nükleusa yerleşik olduğundan, fitokrom sinyal iletimi üzerinde yapılan çalışmaların çoğu bu bölge içindeki olaylara odaklanmıştır. Özellikle fitokromla etkileşen faktör (PIF3) yoğun şekilde çalışılmıştır [34]. Bu protein temel heliks-halka-heliks (bHLH) transkripsiyon faktörüdür ve "G-box"lara [48], ışıkla düzenlenen bazı genlerin promotörleri içindeki işlevsel olarak önemli *cis* elementlere bağlandığı gösterilmiştir [34]. Bu da nükleusa yerleşmiş fitokrom ve transkripsiyonel düzenlenim arasındaki sinyal iletim yolunun çok kısa olduğunu göstermektedir [49]. *Arabidopsis*'te PIF3 aktivitesinin ayarlanması, *PHYB* sinyal iletiminin tercihen pozitif düzenleyicisi olduğunu düşündürür [37, 38]. *PIF3*, *LHY* ve *CCA1* genlerinin promotörleri içinde "G box"lara bağlanır [48]. Myb transkripsiyon faktörlerini şifreler ve "sirkadian ritmin" kontrolünde anahtar rolleri vardır. PIF3, akut ışık yanıtlarının kontrol edilmesinde merkez olmaktan ziyade, *PHYB* ve sirkadian saat arasında bir köprü oluşturduğunu göstermektedir. HFR1, diğer bHLH proteini olup, direkt olarak fitokroma bağlanmaz, mayada PIF3 ile dimerize olabilir [50]. Ayrıca HFR1 mRNA'nın kızıl ötesi (far red) ışığa maruz kalındığında, kırmızıya göre bitkilerde 30 kat daha fazla bulunabildiği, *phyA* sinyal iletiminde bu faktörün özgünlüğünü açıklayabilir. PIF3 ile geniş alanda etkileşen

proteinlerin iyi ayarlanmış fitokrom yanıtları, birkaç bHLH proteiniyle sağlanır [34]. *PHYA* ve *PHYB*'nin kriptokrom *CRY1* ve *CRY2* ile etkileşebileceğini gösteren birkaç bulgu vardır [51, 52]. Fitokromlar gibi, *CRY1* ve *CRY2*'nin her ikisi de ışıkta nükleusa yerleşik görülmektedir ve *CRY2* mavi ışıkta fosforile olur [53, 54]. Bu fiziksel etkileşim altında her iki fotoreseptörün sinyal iletim yeteneği, bazı ışık koşullarında fitokrom ve kriptokrom arasındaki etkileşimin fiziksel bulgusu önemle gözönünde tutulmalıdır [36].

Fitokromun alt kısmında bulunan nükleer yerleşimli protein alanı ve fitokrom sinyal iletimiyile ilgili fiziksel etkileşimde bulunan diğer proteinler genetik yaklaşımlarla açıklanmıştır.. Bunların bazıları iyi karakterize edilmiş olup, çoğu "COP9 signalosome", COP1 ve HY5'dir [55]. COP1 ve COP10 proteinleri, COP9 signalosome ile beraber değildir ancak protein degradasyonunun düzenlenmesinde bir role sahiptirler (Hardtke ve Deng, 2000). COP10, ubikuitin-konjugasyon yapan E2 enzimine benzemektedir [56]. COP1, "RING-finger zinc-binding" bölge, halkalanmış-halka (coiled-coil) bölge ve WD-40 tekrar motifi gibi tanımlanabilir birkaç bölge içeren "E3 ubikuitinli ligaz" olabileceği ileri sürülmüştür (Hardtke ve Deng, 2000). Toplam hücresel COP1 proteinin miktarı ışıkla etkilenmez. Buna rağmen karanlıkta bu protein çoğunlukla nükleusta yerleşim gösterir. Halbuki ışık, geniş stoplazma agregatlarına yavaş dağılımına neden olur [57].

COP1 proteininin direkt olarak HY5 proteini ile etkileştiği gösterilmiştir [57]. HY5 sürekli olarak nükleer bZIP transkripsiyon faktörü şifreler. Bu faktörün ışıkla uyarılan genlerin promotörleri içindeki "G box"lara bağlanarak fotomorfogenezisi pozitif olarak düzenlediği bilinmektedir [55]. COP1'in olası transkripsiyon faktörlerini içeren diğer proteinler ile de etkileştiği ve HY5'e benzer yolla bunların aktivitesini düzenlediği düşünülmektedir [55]. Bundan başka COP1'in *cry1* ve *cry2*'e bağlanabildiği bulunmuştur [58]. Bu durum COP1'den HY5'in serbestleşmesi ve sonuçta ışıkla uyarılan genlerin aktive olmasında araçtır (Bir model önerilecektir).

Şekil 3'de fitokrom sinyal iletimi için bir model verilmektedir. Bu modelin anahtar temelleri:



Şekil 3. Fitokrom sinyal iletim modeli (Schafer ve Bowler, 2002 [61]'den modifiye edilmiştir).

1. Fitokrom hem nükleus hem stoplazmadan sinyal iletimini başlatabilir.

2. Aktive olmuş nükleer yerleşimli fitokromlar bHLH transkripsiyon aile üyeleri ile etkileşebilir ve böylece hızlı şekilde transkripsiyonu aktive edebilir.

3. Pfr yapısı nükleusa sabitleşmiş olduğundan, yanıt düzenleyicileri korunmuş bir mekanizmayı temsil edebilir.

4. HY5, ışık yanıt genlerini aktive eden anahtar transkripsiyon faktörüdür.

5. Pozitif olarak etki eden düzenleyici faktörlerin proteozom bağımlı degradasyonu, karanlıkta ışık yanıt gen anlatımını baskılar.

6. Fitokromlar ve kriptomlar direkt olarak bu iki sınıf fotoreseptörün beraber etkisini düzenlemek üzere etkileşirler.

DET1/DDB1 yoluyla kromatin tekrar-modellemesi, ışık yanıt gen anlatımının epigenetik kontrolünü sağlar. Işıkla düzenlenen transkripsiyonel kontrol sıklıkla "G box" lar üzerinde birleşir.

Buradaki farklı düzenleyici mekanizmalar kendi aralarında iletişim kurarlar. Örneğin sitokininin sinyal iletimi "yanıt düzenleyicileri" (response regulators) yoluyla oksin sinyal iletimi "ubikuitin" kanalıyla ve buna benzer diğer yollarla birbiriyle karşılıklı etkileşim gerçekleştirebilirler [59]. Bununla birlikte hücre içi yerleşim ve her yoldaki zamanlama olasılıkla değişkendir. Örneğin; ışık uyarımını takiben transkripsiyon faktörlerini şifreleyen erken uyarılmış genlerin genomik anlatım profilleri gösterilmiştir [37, 38]. Bu sonuçlar fitokromların başlangıçta anahtar transkripsiyon faktörlerini aktive ettiği sonrasında da hedef genleri uyardığını ortaya koymaktadır. Etiyole *Pisum sativum*'da yapılan beyaz ışık deneylerinde; kısa süreli beyaz ışığın ARF1 ve SAR1 küçük GTP-bağlayan proteinlerin düzenlenimini etkilediği, RNA düzeyinde ise SAR1 mRNA anlatımını değiştirdiği belirlenmiştir [60].

Aktive olmuş fitokromun (Pfr) birkaç paralel yolla transkripsiyonu düzenlediği ileri sürülmüştür. Hızlı yanıt, Pfr'nin nükleusa geçmesi ve bHLH ailesinin transkripsiyon faktörlerine (özellikle PIF3) bağlanmasıdır. Işıkla düzenlenen genlerin uyarılmasından sorumlu olan anahtar düzenleyici transkripsiyon faktörleri (Regulatory Transcription Factors) aktive olurlar. İkinci nükleer yerleşimli yolda, fitokromlar yanıt düzenleyicilerine (Response Regulators) bağlanırlar ve aktive

olmuş durumda bunları sabitleştirirler. HY5 transkripsiyon faktörünün COP1-, COP10- ve CSN-bağımlı proteolizisin baskılanması ve aktive olmuş kriptomkroma (cry) bağlanmasıyla ışıkla düzenlenen gen anlatımı uyarılabilir. Tüm bu olaylarda, DET1/DDB1 nükleozoma bağlanan kompleks ile yürütülen kromatin tekrar modellemede fotomorfogenezisten sorumlu genlerin düzenlenmesine gereksinim olduğu

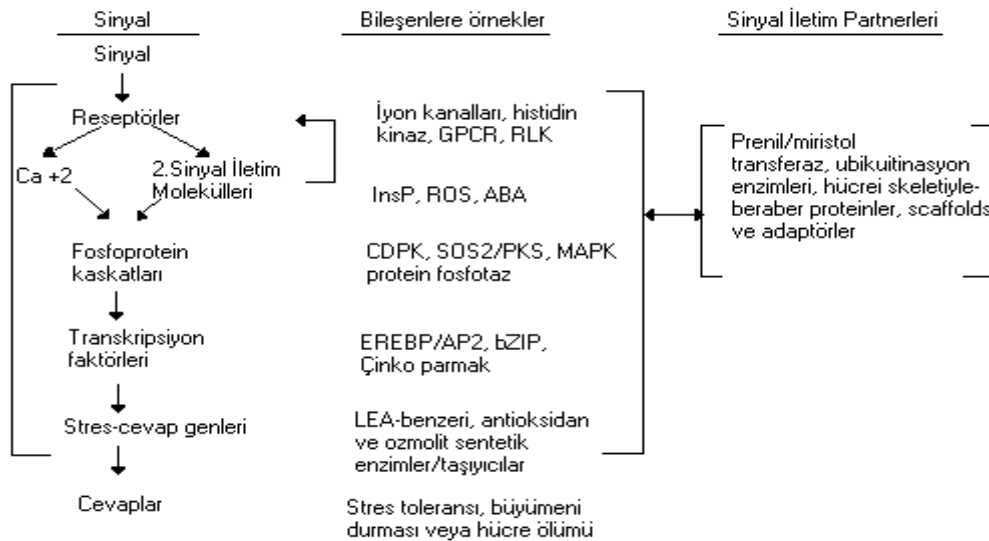
tahmin edilmektedir. Fitokrom stoplazmada G proteinleri (G), Ca²⁺ ve cGMP bağımlı yollarla gen anlatımını aktive edebilir ve bu yollar SUB1 yoluyla düzenlenirler. Buna ilaveten fitokromlar PKS1 tarafından sinyal iletim parçaları havuzundan ayrılabilirler.

Fitokrom yolunda (Şekil 3) kriptomkrom adı verilen fotolizay ilişkili mavi/UV-A ışığı emen reseptörler [62] ve fototropin tipi mavi ışık reseptörleri [63, 64] sinyallerle birleşir. Bu fotoreseptörler bazen biri diğeri üzerinde bağımsız hareket edebilirken bazen de belli büyüme koşullarında ve gelişim zamanlarında her ikisi de birbirinin etkisini artırıcı veya azaltıcı etkide bulunabilir. Doğada geniş alanda en fazla korunmuş fotoreseptör "rodopsin"dir. Rodopsin, *Chlamydomonas* ve *Volvox* gibi flagellalı alglerde bulunmasına rağmen karasal bitkilerde bulunmaması şartıdır.

Abiyotik Stres Sinyal İletim Yolları

Farklı abiyotik stresler, bitki büyüme ve gelişimi üzerinde hem genel hem de özgün etkilere yol açar. Örneğin kuraklıkta ozmotik strese maruz kalan ırlarda, bitkisel olayların ve toprak kuruluşundan dolayı besin kullanımının engellenmesi ve fotosentezin azalmasından dolayı bitki büyümesinin baskılanmasına neden olur. Tuzluluk, fizyolojik kuraklık ve iyon toksisitesine neden olduğundan bitki büyümesini engeller [65]. Düşük sıcaklıklar metabolizma üzerinde direkt etkiye ilaveten ozmotik strese neden olur [66]. Bundan dolayı ozmotik stres ve beraberinde oksidatif stres kuraklık, tuzluluk ve düşük sıcaklığa maruz kalmadaki genel sonuçları gösterir. Gen anlatımının düzenlenmesi, bitki stres yanıtının bir parçası olarak belli bitki genlerinin transkript seviyelerindeki genel ve özgün değişikliklerin her ikisini de içerir [67].

Düşük sıcaklık, kuraklık ve yüksek tuzluluk çok karmaşık uyarınlardır. Bunların herbiri bitki hücresine farklı bilgi sağlar. Örneğin düşük sıcaklık, makromoleküllerin aktiviteleri ve



Şekil 4. Bitkilerde soğuk, kuraklık ve tuz stresini için sinyal iletim yolları.

hücrenin ozmotik potansiyelinin düşmesine neden olur. Yüksek tuzluluk iyonik (kimyasal) ve ozmotik (fiziksel) bileşenlerin her ikisini de içerir. Abiyotik stres sinyal iletimindeki bilginin çok olması, stres sinyal iletimindeki karmaşıklığın temelini oluşturmaktadır.

Sinyal iletim yolu, sinyalin algılanması ile başlar. Bunu ikinci mesajcıların (örneğin; inozitol fosfatazlar ve reaktif oksijen türleri-ROS) oluşturulması takip eder. İkinci mesajcıları hücre içi Ca^{2+} seviyelerini ayarlayabilir. Son aşamada sıklıkla stresle düzenlenen genlerin özgün gruplarını kontrol eden transkripsiyon faktörleri veya hücre savunmasıyla direkt ilgili proteinleri hedefleyen protein fosforilasyon kaskatı başlatılır (Şekil 4). Bu genlerin ürünleri absisik asit (ABA), etilen, ve salisilik asit gibi bitki hormonlarına benzer düzenleyici moleküller oluşturur.

İkincil sinyal molekülleri reseptör yönetimli Ca^{2+} 'un salınmasına neden olurlar. Sinyal iletim parçaları ana yol tarafından düzenlenebilir. Sinyal iletiminin erken basamaklarında, Ca^{2+} ikinci sinyal iletim moleküllerini dolaştırır. GPCR: G protein eşleşmiş reseptör (G Protein Coupled Receptor), Insp; inozitol polifosfat, RLK; reseptör benzeri kinaz (Receptor Like Kinase).

Biyofiziksel Açından Sinyal İletimi

Bitkide suyun taşınımı, bitki gelişimi ve hücre büyümesinde ana temeldir. Turgor yönetimli büyüme ve yönlendirilme hücre duvarı ile sınırlıdır[68] ancak turgorun sabit basıncı altında ve hücre duvarı sayesinde bitkinin dik yapıda olmasını sağlar. Bundan dolayı ozmotik basıncı ve hücre duvarının genişleme özelliklerini etkileyen faktörler, büyümeyi düzenleyen sinyal iletiminin anahtar hedefleridir.

Hücre duvarı ayrıca hücre içi sinyallerin bitkide algılanması ve dağılmasında fiziksel bir bariyerdir. Bitkide tüm hücrelerin sitozolik kısımlarında "plazmademata" bağlantı ağları bariyer gibi bir mekanizma oluşturur. Simplazm, bitki vasküler sisteminin aktif yapılarını oluşturan floem kalbur tüp hücrelerini içerir. Son çalışmalar mRNA, transkripsiyon faktörleri ve diğer proteinlerin bu ağ tarafından seçici olarak uzun mesafelere taşındığını göstermektedir [69, 70].

Hayvanlarda ve mantarlarda olduğu gibi kortikal hücre iskeleti, bitkilerde hücre dışı matriksin yerleşiminin yönlendirilmesi ve hücre genişlemesinin organizasyonunda büyük role sahiptir [71].

Bitki reseptör kinazlarının 6 büyük ailesi olası hücre dışı bölgelerine göre sınıflandırılmıştır. *Arabidopsis*'te her aile için yaklaşık olan gen sayısı belirlenmiştir. S-tipi ve LRR-, CR-4-reseptörler [72, 73]; WAK tipi (Wall-Associated Kinase PR tipi (Patogenesiz ile ilgili) ; lektin tipi ; [74] (Şekil 5).

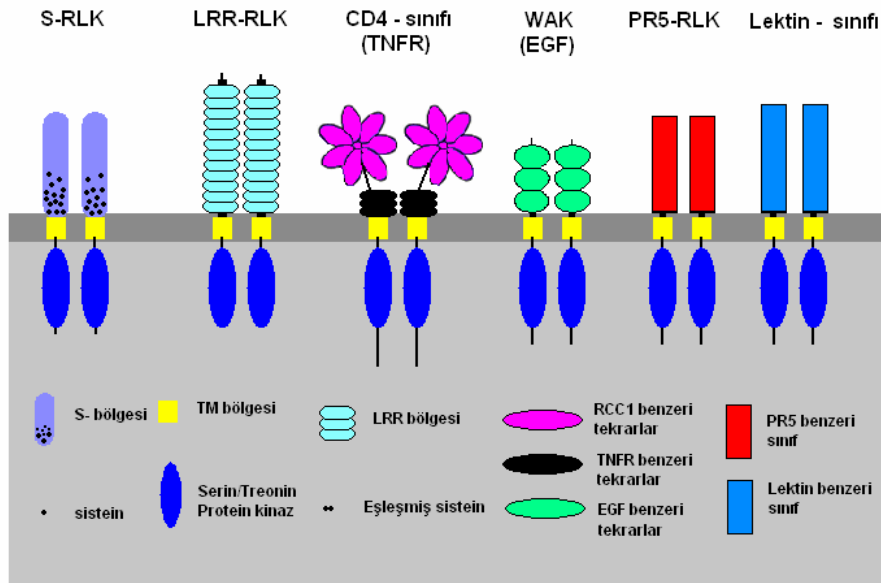
Son çalışmalarda, polen tüpünün uç gelişiminin organizasyonunda "Rho GTPazları"nın rolü açıklanmıştır [75]. Bu durum ökaryotik hücrelerde polarize olmuş hücre genişlemesinde "Rho sinyal iletimi"nin korunmuş olduğunu düşündürmektedir. Memeli sisteminden ayrı olarak ilginç bir nokta, bitkilerde hayvan hücrelerinde bulunan integrinlerin (hücre dışı matriks ve hücre iskeleti arasında transmembran eşleşmeyi sağlayan protein) olmamasıdır [71]. Bitkilerin hücre duvarlarıyla birlikte olan kinazları, reseptör kinaz benzeri proteinlerin yeni bir sınıfıdır. Hücre duvarına bağlı hücre dışı bölgeye sahip olup, bu görev için adaydırlar.

Bitkilerde hücre duvarına karşı fiziksel güç iletim mekanizmaları anlaşılmamıştır. Yarı-sert hücre duvarı aracılığıyla incinme, bitki organlarında uzak mesafeler üzerinden algılanabilir. Mekanik uyarana karşı özgün yanıtların farklılığı ve diğer dış fiziksel değişiklikler (Örneğin; rüzgar) bitkilerde tanımlanmıştır [9, 76, 77].

Mekanik uyarana yanıt

Mekanik uyarana yanıt, mekanik uyarana ile uyarılan kalmodulin genlerinin bir sınıfı tarafından yürütülür [78].

Morfogenesiz, rüzgar gibi dinamik çevresel uyarılar ve yerçekimi gibi sabit güçlerin her ikisini içeren mekanik güçlerle etkilenir. Hücre içi Ca^{2+} , reaktif oksijen türleri, oktadekanois ve etileni içeren sinyal iletim molekülleri ve hormonlar mekanik uyarana yanıtta yer alırlar. Mekanik uyarana uyarılan gen anlatımı yaygındır ve *Arabidopsis* genlerinin %2.5'inden fazlası mekanik yolla uyarılan bitkilerde hızla aktive olur. Bu genlerin çoğu Ca^{2+} -bağlayıcı, hücre duvarını değiştiren, savunma transkripsiyon faktörleri ve kinaz proteinlerini



Şekil 5. Bitkilerde S/T Reseptör Protein Kinazların Yapısal Aileleri.

şifreleyen genlerdir [77]. Bu genlerle yapılan moleküler genetik çalışmalar, mekanik temasın algılanması, sinyal iletimi ve cevabın düzenlenmesi mekanizmalarını aydınlatılabilir.

Mekanik uyarana karşı hızlı yanıt, genel olarak tigmotropik veya tigmonastiktir. Tigma (Thigma) Yunanca dokunma için kullanılan bir kelimedir. Tropik ve nastik yanıtlar hareket yönünde uyarın vektörün etkisiyle ayırt edilir. Bazı mekanığe hassas asmalarda görülen tırmanma davranışı gibi tropik yanıtlar, uyarının yerleşimi ve yönü ile oluşur. Buna karşın nastik yanıtlar *Mimosa pudica* yaprakçıklarının katlanması gibi uyarın yönünden bağımsız yönde oluşur. *Mimosa pudica* hassas bir bitki olup, bu bitkinin akrabaları “tigmonastik bitkiler” olarak bilinmektedir. Dikkate değer şekilde mekanik uyarana yanıt, uyarılmış yaprakçıkla sınırlı değildir. Bununla beraber yaprağın tüm komşu yaprakçıklarına yayılabilir [79, 80]. Yaprakçıkların hızlı kapanması, potansiyel tehlikeyi korkutup kaçırmayı ve daha az hacimli yiyecek görüntüsü vermeyi sağlar. Alternatif olarak yaprak hareketleri koruyucu dikenlere maruz bırakma mekanizması olabilir [81]. Tigmonastik *Mimosa* yaprakçıklarının kapanması *Samanea saman* gibi ilgili türlerin mekanik olarak ritmik hareketlerine benzerdir [82]. Yaprak katlanma hareketlerinin her ikisi yaprakçıkların ve petiollerin sap dibindeki özelleşmiş motor organlar olan pulvininin “extensor” hücrelerinde turgor kaybıyla sonuçlanır. “Extensor” lerin ters hareketini yapan “flexor” hücrelerdir. Extensor hücreler turgorlarını kaybettiklerinde flexor hücrelerde gerilme olur. Bu ters hareketlerin hepsi hücre hacmi ve şeklindeki değişiklikler, yaprakçık ve petiol hareketlerinin meydana gelmesini kolaylaştırır. *Mimosa* ‘da dokunmayla hücre hacminde genişleme değişiklikleri, sükrözün yüklenmemesi, K⁺ ve Cl⁻ iyonlarının pasif taşınımı ve ozmoz ile yürütülen büyük su hareketlerinin tetiklenmesiyle başlayabilir [79]. Plazma membranları arasında hızlı iyon hareketini sağlayan güçlü elektrokimyasal gradientler, proton pompaları ile ayarlanır [83]. Çok miktarda H⁺-ATPaz proteinleri içeren *Mimosa* motor hücrelerindeki bu durum olasılıkla yüksek pompa aktivitesi ihtiyacını sağlamak için olabilir. Ozmotik olarak yürütülen hücre su kaybı yaygın olup, hacim değişikliklerinin yaklaşık %25’ini oluşturur ve oldukça hızlı (1 saniye içerisinde gerçekleşir) meydana gelir [84, 85, 86, 87]. Bu olaylar aktin hücre iskeleti ile ilgili olabilir ve aktini etkileyen baskılayıcılar hareketleri engelleyebilir [88]. Hareketler aktin tirozin fosforilasyonunun azalması ile ilişkilidir [89]. Tendriller sıklıkla değişmiş yaprak veya gövde olup, kıvrılma yeteneğindeki uzun ince parmak görüntüsündedirler. Tendrillerin uç kısımları dokunmaya oldukça hassastır. Gerçekten bazı tendriller insanlardan daha fazla dokunma hassasiyeti gösterirler. Tendril kıvrılması, farklı büyümeden kaynaklanmaktadır. Erken yanıtlar ventral hücrelerin kasılması ve arka taraftaki hücrelerin yayılmasını içerir. Kıvrılmanın durması durumunda ventral ve arka yüzeylerin karşılıklı hücre yaygınlaşmasının farklı oranı söz konusudur [90]. Oktadekanoid seviyelerindeki artış, özellikle 12-okso-fitodienoik asit (OPDA-12-oxo-phytodienoic acid), *Byronia dioica* ‘da tendril katlanmasıyla dokunmayla uyarılmasında ilişkilidir [91, 92]. Mekanik uyarın olmadığında fizyolojik olarak ilgili kinetikler ile jasmonik asite dönüştürülemeden OPDA ve analogları tendril kıvrılmasının oluşumu için yeterlidir [92, 93, 94]. OPDA tek başına tendril kıvrılmasında aktif uyarandır [90, 93, 95]. Aynı zamanda OPDA sinyal iletimi, IAA (İndol Asetik Asit) birikimine yol açar [91]. Farklı büyüme yol açan tropik davranışlarda IAA’nın merkezi rolü oldukça iyi açıklanmıştır [96]. Bundan dolayı IAA’nın tendril kıvrılmasında büyük

rolü olabileceği sürpriz değildir. Buna karşın etilen, kıvrılma cevabı için gerekli değildir çünkü kıvrılma etilen sentezi durduğu zaman oluşur [93]. Alametisin (ALA), parazitik bitki mantarından elde edilen voltaj bağımlı iyon kanallarının oluşma yeteneğine sahiptir. Hem *B. dioica* hem *Pisum*’da tendril kıvrılmasını uyarabilir [97]. Birçok bitkinin çiçeklerinde dokunmaya hassas tigmonastik ve tigmotropik organlar örneğin; stamen filamentleri, petaller ve pistiller vb.bulunmaktadır. Bu davranışlar genellikle kendi kendine tozlaşmanın önlenmesi veya başarılı şekilde böcek veya sinek kuşları üzerinde polen depolanması üzerine odaklanmıştır [98].

Dokunma yanıtı hücre seviyesinde de oluşur. Organeller mekanik olarak rahatsız edilmiş yönlendirilmiş biçimde hareket eder. Örneğin; kapiler incinmeyle uyarın temas noktasından uzakta kloroplast göçünü uyarır [99]. Bu davranış gadolinium ve lanthanum (Gd ve La) işlevlerinin aktivitesine bağımlıdır. Geniş yerde aktive olmuş kanallardaki rolü mantıklıdır ve ışıkla uyarılan yanıtlara baskındır [100]. Nükleer göç, hücre yüzeyi mekanik rahatsızlık verilmesiyle etkilenir. Nükleus, mikroigne temas noktasına yakın hareket eder ve hücre duvarının bozulması uyarılır [101, 102].

Buna karşın dışarıdan uygulanan mekanik streslere yanıtta, organların ve bitkilerin genel olarak hızlı tigmonastik ve tigmotropik yanıtları özelleşmiştir. Yüksek bitkiler arasında dokunma ve rüzgar gibi uyarana yanıtta kademeli morfogenetik değişiklikler geneldir. Dokunmayla uyarılan morfogenetik değişiklikler zaman içerisinde yavaş gerçekleşir ve bu yanıtlar çarpıcı niteliktedir. Örneğin *Arabidopsis*’te tekrarlayan mekanik uyarın, çiçeklenmede gecikmeye yolaçar ve “inflorescence”ın (Çiçek ekseninin) uzamasını engeller [77]. Özelleşmemiş bitkilerin dokunmayla uyarılan gelişimsel cevabını tanımlamada Mark Jaffe bu terimi “tigmomorfojenesis” olarak birleştirmiştir [103]. Uyarın sonrası en erken saptanabilen fizyolojik dokunma yanıtları, saniyeler içinde değişen elektrik direncini ve 1-2 dakika içinde yerleşmiş floem baskılanmasını içerir [104]. Daha genç dokular, yaşlı dokulardan daha geniş alanda büyük yanıtlar gösterirler [105]. Büyüme değişiklikleri direkt olarak uyarılmış bölgelere sınırlı olmadığından, uzun mesafelerde sinyal iletimi de olasıdır ve direkt olarak uyarılmamış bölgelerde de saptanmıştır [105, 106, 107, 108]. Buna ilaveten genel büyüme etkileri, tigmomorfojenestikte görülen değişiklikler türler arasında farklılık gösterir. Mekanik rahatsızlıklarla sıklıkla etkilenen diğer işlemler, çiçeklenme zamanı, uyku hali, sessizlik, klorofil içeriği, kuraklık direnci, absisik asit seviyeleri, düşük sıcaklık direnci, pitenez, stomaların genişleyip kapanması ve patojen dirençliliğini içerir [105].

Tigmomorfojenesis yalnızca dışarıdan uygulanan mekanik strese yanıtla oluşmayabilir. İlerleyen bitki büyümesi de artan ağırlıkla tetiklenen doku zorlanması ile tigmomorfojenetik değişikliklere neden olur [109].

Hücre içi ve hücreler arası sinyal iletim bileşenleri hormonlar ve potansiyel ikinci mesajcılar, bitki morfogenezisinde dokunmayla uyarılmış değişikliklere katılırlar. Mekanik sinyal iletimi ve cevabında hücre içi Ca²⁺, bitki ve hayvan hücrelerinde önemli bir ikinci mesajcıdır. Çok hızlı hücre Ca²⁺ artışları, mekanik olaylarda hücre ve dokularda saptanmıştır [110]. *Aequoria jellyfish* geni kodlayan Ca²⁺ bağımlı luminescent protein olan “aequorin” anlatımı yapan transgenik bitkilerin, birçok uyarana karşı yanıtta Ca²⁺ dalgalanmalarının gözlenmesi için kullanışlı bir araç olduğu ortaya konulmuştur [111]. Özellikle “aequorin transgenik bitkiler”de, dokunma veya rüzgar uyarınlarına yanıtta hızlı hücre içi Ca²⁺ artışı gösterilmiştir.

Mekanik yanıtta Ca^{+2} artışları bulgusu iç depolardan kaynağını alır (Knight ve ark., 1992). Bu durum da mekanik olayların hücre içi membrana bağlı bölümler tarafından direkt olarak algılanabildiğini düşündürür. Reaktif oksijen türleri (ROS-Reactive Oxygen Species) bitki morfogenezisi ve uyarana yanıtta önemli sinyaldir ve mekanik olaylardan hemen sonra saptanmıştır [102, 112]. Birçok bitki davranışlarında ROS ve Ca^{+2} daki değişikliklerin bir arada olması ve ROS tarafından Ca^{+2} kanalı düzenlenimi bu iki hücrel sinyalin birbiriyle bağımlı olarak oluştuğunu ve işlevsel olarak bağlı olduklarını gösterir. ROS'un oluşumu Ca^{+2} kanal kapılarının düzenlenmesinden sorumlu olabilir [113]. Bitkilerde mekanik uyarım sonrası etilen üretimi oluşur. Bununla birlikte mutant ve bazı inhibitör çalışmaları, etilenin tigmomorfogenez temelli radyal genişlemede rolü olmasına rağmen, etilen üretiminin ve/veya cevabının mekanik rahatsızlıkla uyarılma süresinin azaltılması için gerekli olmadığını göstermektedir [114, 115, 116]. Tendril kıvrılmasını etkileyen oktadekanoidlerin dokunmaya yanıtta da rolleri vardır [94].

Bitkilerde dokunmayla uyarılan genler, "cDNA Kütüphanesi Farklılık Tarama" metodu ile izole edilmiş olup, dokunmaya yanıtta güçlü ve hızlı şekilde yüksek miktarda anlatım gösterirler [78]. TCH genleri (Touch Genes), *Arabidopsis*'te gibberellin püskürtüldüğünde bu genlerin mRNA'larının birikmesiyle saptanmıştır. Bununla beraber bitkilerde TCH genlerinin anlatımı oksin, sitokinin ve absisik asit gibi farklı hormonlar ve suyun püskürtülmesiyle bile artış gösterir [78]. Sonuç olarak basit bir mekanik uyarım, *Arabidopsis*'in rozet yapraklarında dokunmayla TCH genlerinin anlatımını sağlar. Yaprğa aşağıya veya geriye ve ileri hareket verilmesinin, TCH anlatımının etkin yayılımını kolaylaştırmak için yeterli olduğu bulunmuştur [78]. Son yıllarda mekanik etkiyle uyarılan birçok gen bulunmuştur [117, 118].

Arabidopsis'te TCH düzenleyici özellikleri paylaşan genleri belirlemek üzere genom düzeyinde tarama yapılmıştır [118]. Affymetrix DNA çipi (Affymetrix, Santa Clara, CA, USA) üzerinde temsil edilen 22 810 genin hibridizasyonunda, 589 genin (genomun yaklaşık %2.5'i üzerindeki genin) dokunmayla uyarılmada 30 dakikada en az 2 kat fazla anlatım yaptığı gösterilmiştir ve 171 genin düşük anlatım yaptığı saptanmıştır [118]. TCH1, *Arabidopsis* kalmodulinlerinden birini şifreler. CAM2, TCH2 ve TCH3 kalmodulin benzeri proteinleri (CML-Calmoduline like) şifreler. Sırasıyla CML24 ve CML12 proteinleri sentezlenir. TCH4, ksiloglukan endotransglukozilaz/hidrolaz (XTH) sentezler [78, 119, 120].

Daha önceden tahmin edilmeyen Ca^{+2} bağlayan proteinler ve hücre duvarını değiştiren enzimlerin, dokunmayla yüksek anlatım yaptığı mikroarray analizler ile gösterilmiştir. Gerçekten de 48 adet CML ve 33 adet XTH genini içeren çipler üzerinde, dokunmayla uyarılmış bitkilerde 19 adet CML ve 12 adet XTH'nin 2 kat fazla anlatım yaptığı saptanmıştır [78]. Diğer olası Ca^{+2} bağlayan proteinleri şifreleyen genler, arabinogalaktan proteinler, pektin estera, selüloz sentaz, ekspansinler, uzama ve genişlemede dokunmayla uyarılan anlatım yapırlar [78]. İlginç şekilde dokunmayla uyarılan genlerin en çok temsil edilen 3. işlev sınıfını hastalığa dirençle ilgili genler oluşturur. Mekanik olaylara yanıt ve bitki hastalık direnci arasındaki potansiyel ilişkinin araştırılması gerekmektedir. Dokunmayla uyarılmış bitkilerde kinazlar ve transkripsiyon faktörlerini şifreleyen genlerin anlatımlarında %10 üzerinde artış saptanmıştır [78]. Birçok kinaz iletim yolları ve ilaveten transkripsiyonel aktiviteleri, basit bir mekanik uyarım ile etkilenebilir. Sinyal

iletim yolları ve transkripsiyonel mekanizmaları kontrol eden mekanik uyarım ile düzenlenen gen anlatımı çok iyi şekilde aydınlatılmıştır. Hücre içi Ca^{+2} dalgalanmaları ve protein fosforilasyonu, dokunmayla düzenlenen gen anlatımında rol oynayabilir (Braam, 1992; Wright ve ark., 2002). Orijinal TCH genlerinin anlatımı, yalnızca dokunma ve yaralanma gibi mekanik uyarımlar ile aktif hale geçmezler aynı zamanda karanlık, çok düşük ve yüksek sıcaklıklar ve bazı büyümeyi yöneten hormonlarla da bu genlerin anlatımı gerçekleşir [119]. Bununla beraber mikroarray bilgileri, birbirinden farklı uyarımlar olarak gözükten dokunma ve karanlık uyarımlarıyla transkript birikimi değişikliklerinin oldukça benzer olduğunu göstermektedir. Mikroarray analizlerle belirlenmiş dokunmayla uyarılan genlerin yarımından fazlası TCH genlerine benzer olup, karanlık uyarımı ile de artış gösterirler [78]. Dokunmayla 10 katından fazla anlatım yaptığı tespit edilen 60 genin, 56'sının karanlık uygulaması yapılmış bitkilerde de fazla anlatım yaptığı belirlenmiştir [78]. Bu bulgular, TCH anlatımını uyarım yeteneğindeki farklı uyarımların mekanik olaylara neden olan genel özellikleri hücrel seviyede ortak olabilecekleri ve böylece dolaylı olarak TCH anlatımını uyardıkları sonucunu ortaya çıkarmaktadır [121].

TCH anlatımını düzenleyen farklı uyarımları algılama ve sinyal iletim mekanizmalarını paylaşabildiği düşüncesi, TCH4'ün 5' transkribe edilmeyen bölgesinden 102 bp'lik bölgeyi içeren düzenleyici bölgenin bulunması ile desteklenmiştir. Bu bölge dokunma, karanlık, soğuk, sıcak ve epi-bassinolit (epi-bassinolide) düzenlenimini sağlamada yeterlidir [122].

Soğuk ve dokunmayla uyarılabilen *CBF2* geninde, ilgili dizinin mekanik yanıt düzenleyici aktiviteye sahip olduğu gösterilmiştir (Zarka ve ark., 2003). Dokunmayla uyarılan düzenleyici elementlerin belirlenmesindeki çalışmalar, bu düzenleyici davranışı paylaşan yüzlerce ilave *Arabidopsis* geninin belirlenmesine yardımcı olacaktır [118].

TCH genleri gelişimsel anlatım örneği de gösterirler. Böylece TCH düzenlenimi yalnızca dışarıdan uygulanan uyarımla yanıtla değil, aynı zamanda morfogenez ile uyarılabilecek mekanik hasarlar ile de aktive olabilir [119]. Gelişimsel anlatım bilgisinin hücrel seviyedeki geçici turgor değişiklikleri ile ilişkili olması, TCH düzenlenimini tetiklemede yeterli olabilir. Genel bitkilerde mekanik algılama ve yanıt mekanizmaları ile özelleşmiş bitkilerdeki sinek kapma, tırmanma, aktif tozlaşma ve kök sakınma davranışının sağlanması arasındaki ilginin nasıl olduğu bilinmemektedir. Algılama ve yanıt mekanizmalarının anlaşılması, bitki biyolojisinin temelini oluşturmaktadır.

Gelişimde Sinyal İletimi

Sinyal iletim yolları anahtar elementlerinin stresle [124, 125], savunmayla [126], şekerle [127] ilgisi ve ozmotik yanıtların [65] bitki, hayvan ve mantarlarda kısmen korunmuş olduğuna dair bulgular vardır. Bu korunmuş yollar çok hücreli organizmalar gibi tek hücrelilerde de temel olan işlemleri düzenlerler. Birçok durumda bu yollardaki temel işlemler, önemli alanlarda açıklanmıştır. Örneğin şeker algılama, bitki organları arasında uzak mesafe iletişimi için bir mekanizma sağlar [127]. Buna karşın çok hücreli gelişim, hücre farklılaşması ve paterninin altındaki sinyal iletim yolları, bitkilerde oldukça yenidir. Hayvan gelişiminde önemli olan Ras, Wnt ve hedgehog sinyal iletim yolları bitkilerde saptanmamıştır. Oksin sinyal iletimi, oldukça korunmuş ubikuitin yönetimli proteolizis apparatus ile yürütülmesine rağmen, oksinle düzenlenen SCFTIR1 kompleksinin downstream hedefleri oldukça yeni

ve bitkiye özgüdür (Şekil 2). Gelişimin altında yatan birçok sinyal iletim yolları özgün olmalarına rağmen ortak özellikler taşımaktadırlar. Bitkilerde hayvanlarda olduğu gibi, birçok farklı gelişim ve sinyal iletim yollarında ana (core) bileşenler tekrarlı şekilde kullanılır. Yani farklı gelişim evrelerine ait proteinler, belirtilen yolların ana bileşenleriyle etkileşime girebilirler. Oksin, sitokinin, absisik asit, gibberellin, etilen ve brassinostreoid hormon yolları karmaşık bir iletişim ağı oluşturur.

Son zamanlarda hormonlar arası karşılıklı etkileşim anlayışı, hormon sinyal iletim yollarının karmaşık birbiriyle etkileşen bilgi transferi ağı oluşturduğu düşüncesiyle dikkat çekmiştir. Bu bilgi transfer ağı birbiriyle çakışan yolların bir "plethora" sını oluşturmada birçok uyarana izin verir [23].

Hormon biyolojisinde karşılıklı sinyal iletimindeki bulgu, model bitki olan *Arabidopsis thaliana*'daki genetik çalışmalardan kaynaklanır. Bir hormona karşı bitkilerin cevabını değiştiren mutasyonlar, diğer hormonal cevabın da değişmesine neden olur. Bir hormon cevabının genetik bozulmaları, diğer hormonun sentezi ve degradasyonuna neden olan değişikliklere neden olabilir [24]. Alternatif olarak hormon sinyal iletim yolları ortak sinyal iletim parçalarını içerebilir. Böylelikle tek bir mutasyon ile her iki yolda da bozukluklar oluşabilir [25]. Aşağıda tartışılan konulardan biri, hormon sinyal iletimi ve gelişim çalışmaları arasındaki ilişkinin yeniden gözden geçirilmesi ve gelişim çalışmaları için bir hormonun nasıl işlev gördüğünün tam olarak anlaşılması kısaca anlatılmaktadır.

Oksin Yoluyla Sinyal İletimi

Oksin (İndol Asetik Asit) bitki büyüme ve gelişiminde bir çok aşamada düzenleyici görev görür ve bitki yaşam döngüsü süresince birçok işlemde birincil role sahiptir. Embriyogenezis, lateral kök gelişimi, vasküler farklılaşma, apikal dominans, tropik yanıtlar ve çiçek gelişimi gibi olayları içerir [128]. Oksin uygulamasıyla birçok bitki geninin aktivitesinde hızlı değişiklikler oluşur ve bazı genlerden birkaç dakika içinde yanıt gelişir. Bu da oldukça etkin downstream sinyal iletiminin *de novo* protein sentezine gereksinim göstermediğini açıklar [129].

Bilinen oksin yanıt genleri *AUX/IAA*, *GH3* (Growth Hormone) ve *SAUR* (Small auxin up-RNA) aileleri adı verilen 3 gen ailesini içerir [130]. *AUX/IAA* proteinleri kısa ömürlü nükleer proteinler olup transkripsiyon düzenleyicileri olarak işlev görürler [131]. Bu proteinler direkt olarak DNA ile etkileşime girmezler fakat düzenleyici etkilerini oksin yanıt faktörleri (ARFs-Auxin Responsive Factors) yoluyla gösterirler. *Arabidopsis*'te en az 29 adet *AUX/IAA* geni bulunmaktadır. *AUX/IAA* proteinlerinin çoğu 4 ayrı korunmuş bölge paylaşırlar (Bölge I, II, III ve IV). Bu proteinlerin C-ucunun yarısında yerleşmiş durumdadırlar ve diğer *AUX/IAA* proteinleri ile hetero ve homodimerizasyon ve ayrıca Bölge III ve IV bölgeleri (CTD; C-Terminal Domain) ARF proteinleriyle heterodimerizasyon yaparlar. ARF'lar ayrıca N-ucunda DNA'ya bağlanma bölgesi içerirler [132]. *Arabidopsis* genomunda 23 adet *ARF* geni bulunmaktadır fakat bunlardan ikisi (*ARF3/ETTIN* ve *ARF17*) CTD bölgesi içerir [133]. ARF'lar, Oksin Yanıt Elementleri (AXRE; Auxin-Responsive Elements) adı verilen korunmuş DNA dizilerine bağlanırlar (TGTCTC). Oksin yanıt elementleri, primer oksin yanıt genlerinin promotör bölgesinde yer alır [133]. ARF'lar orta bölgelerindeki (MR; Medial Region) diziyeye bağlı olarak ya transkripsiyonel aktivator ya da baskılayıcı olarak hareket edebilirler. Q-zengin MR içeren ARF'lar aktivator olarak etki gösterirler. P/S/T-

zengin MR içeren diğer ARF'lar ise transkripsiyonel baskılayıcı olarak görev görürler [133]. *AUX/IAA* proteinleri ARF'ların aktivitesini baskırlar ve gen transkripsiyonunda negatif veya pozitif düzenleyici olarak işlev görürler. ARF'ların "dimer" halinde çalıştıkları görüşüne karşıt olarak yeni bilgiler ARF'ın, gen transkripsiyonunu düzenlemede monomerler şeklinde hareket edebildiği ve ARF'ların dimerizasyonunun etkilerini arttırabileceğini göstermektedir [134]. *AUX/IAA* proteinleri genel olarak yüksek dönüşüm hızına sahiptirler. Bu proteinlerin yarı ömürleri yabani tip *Arabidopsis* bitkilerinde proteine bağlı olarak, 10 dakikadan 80 dakikaya kadar değişebilir [135]. MG115 ve MG132 gibi proteozomların uygulanmasıyla kısa yaşam ömrü uzatılabilir [135]. Oksin sinyal iletimi oldukça korunmuş ubiquitin ligand kompleksi (Ubiquitin proteozom yolu) tarafından yönetilir [128]. Bu yol *Arabidopsis*'te AXR (Oksin rezistan) ve TIR (Auxin Transport Inhibitory Resistant) mutantlarında bulunmuştur. AXR1 ve ECR1, ubiquitin yolundaki E1'e analog RUB -aktive edici enzim (RUB-related to ubiquitin: Ubiquitinle ilgili-aktive edici enzim) içerirler. Bu proteinler RUB-konjuge edici enzim, RCE1, RUB-modifiye edici *AtCUL* ve bir kulin (cullin) homoloğu ile beraberdir [128]. *AtCUL*, TIR1F-box protein ve maya SKP1'in homoloğunu içeren SCF (SKP-Kulin-F-box protein)-ubiquitin ligaz kompleksinin bir parçasıdır [136]. *TIR1* ve *ASK1*'deki mutasyon oksin cevabını baskırlar. Bu durum SCFTIR1 kompleksinin baskılayıcının dönüşümünü düzenlediğini göstermektedir. SCFTIR1'in olası downstream hedefleri, IAA bölge proteinlerini içerir. Bu proteinler dominant oksine hassas olmayan mutantların (AXR2 ve AXR3) kullanılmasıyla belirlenmiştir [137, 138]. IAA homolog bölgesi, bitkilerde oksinle uyarılmış proteinlerin geniş bir ailesinde korunmuştur. Oksine hassasiyet göstermeyen IAA bölgesindeki dominant mutasyonlar, IAA proteinlerinin dönüşümünü güçlü şekilde baskırlar [139]. IAA bölgeleriyle yönetilen protein-protein etkileşimleri, oksinle uyarılmış genlerin, AXRE bağlanmış ARF'ın aktivitesini değiştirdiği ileri sürülmüştür (Şekil 2).

Bu iki sınıf protein (*AUX/IAA* ve ARF'lar), birlikte büyüme ve gelişme süresince ayrı bir gen grubunu düzenler. *Arabidopsis*'te oksinle uyarılmış transkriptomu karakterize etmede mikroarrayler kullanılmıştır [140, 141].

Etilen Sinyal İletimi

İki C'lu bir bitki hormonu olan etilen, bitkinin yaşam döngüsünün birçok aşamasında rol oynar. Örneğin; tohum çimlenmesi, saçak kök oluşumu, baklagillerde kök nodülasyonu, çiçek senescense, yaprak ve meyvelerin kopması ve meyvelerin olgunlaşmasında büyük öneme sahiptir. Etilen oluşumu oldukça iyi şekilde düzenlenir. Gelişim süresince iç sinyaller ve biyotik stress (patojen saldırısı) ile abiyotik stress (yaralanma, donma, ozon, oksijensizlik vb.) gibi çevresel uyarılarla aktive olurlar. Etilenin yukarıda verilen olaylarda nasıl etki ettiğinin anlaşılması, etilenle ilgili sinyal iletimindeki genlerin anlatımı bu olayları anlamamızı kolaylaştıracaktır. Şekil 1'de etilen reseptör ve downstream sinyal iletim yolu ile etilen sinyal iletimindeki anahtar parçalar gösterilmektedir. **ETR1** (ETHYLENE TRIPLE RESPONSE-1) etilen reseptörü, **CTR1** (CONSTITUTIVE ETHYLENE RESPONSE-1) raf benzeri bir protein kinaz, **EIN2** (ETHYLENE INSENSITIVE-2) memeli NRAMP proteinleriyle ilgili bir membran protein ve **EIN3** (ETHYLENE INSENSITIVE-3) yeni bir transkripsiyon faktörüdür (Bkz. Şekil 1).

Etilen olmadığında, ETR1 ve ilgili reseptörler, etilen cevabını aktif olarak baskırlar [142]. ETR1'in baskılayıcı etkisi için CTR1 kinaz gerekir. Böylece ETR1'e etilen bağlanmasının CTR'nin baskılanmasına neden olduğu ileri sürülmüştür. CTR1'in inaktivasyonu, EIN2'nin C-ucu sitoplazmik bölgesi tarafından yürütülen sinyal iletimini güçlendirir [25]. EIN2 sinyal iletimi, nükleusta EIN3 transkripsiyon faktörünün aktivasyonuna yol açar. EIN3, Etilen Yanıt Faktörü (ETHYLENE RESPONSE FACTOR-ERF) genlerinin direkt aktivatörüdür. ERF transkripsiyon faktörleri etilenle uyarılmış genlerin downstreaminde yer alan etilen yanıt elementlerine bağlanır (Şekil 1).

ABA Sinyal İletimi

Absisik Asit (ABA), 1960'ların başlarında birkaç araştırmacı grup tarafından bitkilerde bulunmuştur. Meyvelerin saplarından kopması ve ağaçlı bitkilerin uyku haliyle (dormancy) ilgili olduğuna inanılmıştır ancak bu olaylardaki ABA'nın rolü hala net değildir. Bu işlemlerin düzenlenmesi geniş alanda *de novo* ABA sentezindeki değişiklikler ile yürütülür. ABA'nın sentezi ve işlevinin anlaşılması, ABA sentezini yapamayan mutantların belirlenmesi ve karakterizasyonu ile artmıştır [143]. Bu mutantlar erken çimlenme, solmaya hassasiyet, stomal geçirgenlikte artış, yüksek sükröz veya tuz konsantrasyonu içeren ortamda çimlenme ve büyüme kabiliyeti gibi fenotiplerle belirlenmiştir. Son yıllarda bu mutantlar ABA biyosentetik enzimlerini şifreleyen genlerin klonlanmasında kullanışlı olmuştur. *Arabidopsis*'ten ABA-sinyal iletim yolları ile ilgili birçok genler izole edilmiştir. Bunlar protein fosfatazlar (ABI1 ve ABI2) ve olası transkripsiyon faktörleridir (ABI3-5) [144]. En iyi çalışılmış ABA sinyal iletim yollarından biri, ABA'ya yanıtta stomaların kapanmasıdır [145]. ABA uygulamasının, arkadaş (guard) hücrelerdeki sitozolik Ca^{+2} iyon seviyelerinde artmaya neden olduğu bilinmektedir. Sitozolik Ca^{+2} konsantrasyonundaki dalgalanmalar, stomaların kapanması için gereklidir [145]. Birçok fitohormon sinyal iletim işlemlerinde hücre içi mesajcı olarak Ca^{+2} işlev görmektedir. Ca^{+2} sinyali ABA'yı içeren yanıtlarda cyclic-ADP-riboz (cADPR), Inozitol 1, 4, 5 trifosfat (IP_3), inozitol heksafosfat (InsP6) veya H_2O_2 gibi ikinci mesajcılar tarafından tetiklenir [10]. ABA sinyal iletimi analiz edildiğinde, Ca^{+2} un salınımını etkileyen Ca^{+2} yükselmesinden önceki olaylar sıklıkla basamaklara ayrılmıştır. Bununla birlikte düzenleyici dolaşımdaki bileşenlerde ayrı ayrı mutasyonlar gerçekleştirerek değişik fenotiplere bakılıp, ABA'yı ilgilendiren genleri belirlemek mümkündür. ABA ile ilgili bazı genlerin anlatımı laboratuvarımızda gerçekleştirilmektedir [146].

ABA yanıtı ile ilgili olan birkaç fosfolipid türevli hücre içi mesajcı vardır. ABA sinyal iletimi süresince Fosfolipaz C (PLC) [147] ve fosfolipaz D (PLD) [148] 'nin aktivasyonu sırasıyla; IP_3 ve fosfatidik asit (PA) gibi ikincil mesajcılar oluşturur. Transgenik tütün bitkilerinin arkadaş hücrelerindeki azalmış PLC anlatımı, stomaların kapanması ve stomaların açılmasının baskılanması gibi ABA aktiviteleri yönünden bozukluk taşırlar.

Fosfolipid sifingozin-1-fosfat (SIP), stomaların kapanmasını uyarır [149] ve bunun için GPA1'e gereksinim duyar [150]. Fosfoinozotid sinyal iletim yolundaki birkaç genin, ABA ile yüksek derecede düzenlendiği gösterilmiştir (Tablo 1). Hücrenin pH ve redoks durumu, ABA sinyal iletiminin düzenlenmesi veya yönetilmesinde önemli faktörlerdir. Arkadaş hücrelerinde dışarıdan ABA ile uyarılmış stomal kapanma öncesinde, hem H_2O_2 hem de NO konsantrasyonlarında sitozolik artışlar meydana gelir [151].

Diğer araştırmalarda, patojen etkileşimi ve sitoplazmik Ca^{+2} artışında da bu ikincil mesajcılarının bulunduğu gözlenmiştir. Bunlar farklı yolların Ca^{+2} dalgalanma seviyesinde değişiklik yapacağı ve değişik sinyal yollarının kendi aralarında iletişim kuracağına göstergesidir [152].

ABA yanıt düzenleyicileri, G proteinleri, PP2C ve Ca^{+2} bağımlı protein kinaz (CDPK), Sukroz fermente etmeyen protein-1 (Sucrose non-fermenting protein1-SNF-1) ve LRR reseptör kinaz vb. grupları içerir [30, 153].

GPA1'in analizi (Heterotrimerik G proteininin G-a alt ünitesi) ABA cevabının düzenlenmesinde heterotrimerik G proteinlerinin bir rolü olduğunu ortaya koymuştur [58, 150, 158]. Küçük G proteinlerinin ABA yanıtını da düzenleyebileceğine dair güçlü bulgular vardır [159]. Rho-benzeri küçük G protein ROP10, ABA ile düzenlenen stomaların kapanması, çimlenme ve büyümenin baskılanmasını negatif olarak düzenler [160]. ROP10'un plazma membranına tomurcuklanması için işlevsel bir farnesilasyon bölgesine gereksinim vardır ve ABA yanıtının değiştirilmesi için ilk gerektirir. Böylelikle, ABA cevabında ROP10'un rolü, memelilerin mitojenik cevabında yer alan küçük G proteini RAS'ın rolüne benzer. ROP proteinleri NADPH oksidazın aktivasyonundan dolayı H_2O_2 üretiminde artış olur ve H_2O_2 ile uyarılmış ROP aktivatörlerinin engelleyicileriyle birlikte redoks "rheostat" ın parçalarını oluştururlar [161]. ROP2 ve ROP6/AtRac1 olası bir "geranilgeranilasyon motifi" içerir ve her iki küçük G proteininin dominant negatif ve sürekli aktif yapılarının anlatımı, bunların ABA yanıtlarının pleiotropik negatif düzenleyicileri olarak karakterize edilmiştir [159, 162]. ROP2 ve ROP6/AtRac1'in rolü, aktin iskeletinin yeniden düzenlenmesi ve veziküle taşınımı sağlamaktır. Bunlar stomaların kapanması ve uç gelişimi için gereklidir [159,

Tablo 1. ABA etkisiyle anlatımı karakterize edilmiş olan *Arabidopsis* fosfoinozotid sinyal iletim genleri.

GenAdı	Sentezlenen Enzim	Etkisi	Referanslar
ATPLC1	Fosfolipaz C	Yüksek anlatım	147
ATPLC2	Fosfolipaz C	Etkisiz	154
PIP4K	Fosfatidilinozitol4-kinaz	Etkisiz	155
PIP5K	Fosfatidil inozitol 4-fosfat 5-kinaz	Yüksek anlatım	156
ATIP5PII	Inozitol (1,4,5) P35-fosfat	Etkisiz	10
FIERY1	Inozitol fosfat	Etkisiz	157

162]. Ozmotik strese hassas mutantlarda (*asm1*) sentaksin eksikliği, vezikül taşınımında veya füzyonda bozukluğa yol açar ve ABA'ya hassas olmayan stomal düzenlenimle sonuçlanır [65]. Transkriptom analizleri, ABA'nın etkin şekilde genomik anlatımı değiştirebileceğini göstermiştir [1, 163]. *Arabidopsis* transkriptlerinin dizi analizleri 1300'den fazla genin ABA ile düzenlenebileceğini göstermiştir. Bunların yarısı da ABA'ya karşı yanıtta azalmış anlatım göstermiştir [163]. *abi1-1* mutantlarında 1300 genin (%90'dan fazla) ABA ile düzenleniminde bozukluk vardır. Bu lokusun ABA sinyal iletiminde merkezi bir rolü olduğunu göstermektedir. (ABA ile düzenlenen genlerin listesine <http://jcs.biologists.org/supplemental/adresinden> ulaşılabilir). ABA ile tetiklenmiş gen anlatımının düzenleyicileri arasında VIVIPAROUS1 (VP1)/ABI3 transkripsiyonel düzenleyici, bZIP ve APELATA2 (AP-2)-tip transkripsiyon faktörleri (TF) yer alır [164].

ABA'nın gen anlatımı ve proteom üzerindeki kontrolü mRNA olgunlaşması, transkript ve proteinlerin sabitliğinin kontrolü gibi transkripsiyon sonrası işlemleri içerir. ABA, ribosomal proteinlerin anlatımını önemli şekilde azaltır ve proteolizis ile ilgili genlerin anlatımını artırır [163]. Buna ilaveten, TF'lerin ABA yönetimli kontrolü, RNA polimeraz II (RNAP II)'nin düzenlenimi, bitki stress sinyal iletiminde yeni bir kontrol noktası olarak belirlenmiştir [165].

Brassinosteroidler

Brassinosteroidler (BR), bitki büyüme ve gelişiminde temel olan steroidal bitki hormonlarıdır. Hücre ve gövde uzaması, çayır yapraklarının katlanmaması, kılıf yaprak birleşme yerlerinde yaprakların kıvrılması, ksilogenezis ve etilen üretimi için temel faktördür. BR biyosentezi ve hassas mutantlarda cücelik durumu gözlenmiş ve karanlıkta büyütüldüğünde bu bitkilerin ışıkta büyütülmüş bitkilerle bazı özellikleri paylaştıkları tespit edilmiştir [166]. BR sinyal iletim yolundaki bileşenlerin belirlenmesi, hayvan ve bitkilerdeki transkripsiyonel kontrolün farklı durumlarını açığa kavuşturmuştur. Bitkilerdeki steroid sinyal iletimi, lösince-zengin-tekrar (LRR)-reseptör *ser/thr* kinazlar BRI1 ve BAK1 yoluyla plazma membranında algılanır [73]. Plazma membranında reseptör kinazların yerleşimi, BR sinyal iletiminin hücre yüzeyinde başlatıldığını düşündürmektedir [167]. BRI1'in hücre dışı bölgesi, farklı hücrelere BR cevabını sağlar [73]. Hayvanlarda membrana bağlı steroid reseptörlerin bulunma olasılığına rağmen, BRI1 ile ilgili LRR reseptör S/T kinazlar, hayvan genomlarında bulunmamıştır. BR sinyal iletimi hayvanlarda büyüme faktörü ve TGF-B sinyal iletimine benzemektedir. Steroid sinyal iletimi kullanımının çok önceden bilinmesi, sinyal iletim mekanizmalarının radikal olarak bitki ve hayvan hatlarında birbirinden ayrı olduğunu düşündürmektedir. Fosforilasyon kaskatı, yoğun karşılıklı etkileşim temelli olabilir ve böylelikle BR cevabının karmaşıklığını açıklar [168]. *Arabidopsis*'te (Yabani tip Columbia ve BR-yönünden eksik mutant *det2*) DNA mikroarray analizleriyle, BR ile düzenlenen birkaç gen belirlenmiştir [169]. Bunlar, fitokromla etkileşen faktor 3, oksinle düzenlenen genler, *P450* genleri ve hücre uzaması ve duvar organizasyonu ile ilgili genleri içeren transkripsiyon faktör genlerinden oluşur.

Jasmonik Asit

Jasmonik asit (JA) ve ilgili oktadekanoid bileşikler lipid oksidasyonunun halkasal ürünleridir ve memelilerde birçok fizyolojik aktiviteye sahip prostaglandin ve otokoidal

hormonlarla yapısal benzerlik gösterir. JA ve prostaglandinler, yağ asitlerinden türevlenirler. JA sinyal iletim yolu, birkaç sinyal iletim yolunu içerir. İlk yaralanma veya stress uyararı ile stress algılanır ve lokal ya da sistemik olarak sinyalin iletimi başlar. Bu sinyalin algılanması ile JA biyosentezi uyarılır. JA'in algılanması ve cevabın uyarılması sonucunda JA sinyal iletimi salisilik asit, etilen, ve diğer sinyal iletim yolları ile iletişim kurar [170]. JA sinyal iletimi, ozmotik stres, yaralanma, kuraklık gibi abiyotik stresler ile kitin, oligosakkarit, oligogalaturonitler gibi "elictor"lara maruz kalma ile de uyarılabilir [171].

Salisilik Asit

SA yönetimli yanıtlar, çok basamaklı erken oksidatif sinyal iletimini içerir. Salisilik asit (SA), patojenlerle ilgili (PR-Patojen Related) genlerin anlatımını düzenleyen ve sistemik direncin başlamasından sorumlu olan merkezi sinyal iletim molekülüdür [172].

SA yönetimli yanıtta anahtar düzenleyici olan NONEXPRESSOR OF PR GENES 1 (NPR1) monomerinin nükleusa girmesi için gereken koşulları indirgediği gösterilmiştir.

Çoklu ve fazla sayıdaki TGA transkripsiyon faktörleri, nükleer *NPR1* ile geç *PR* genlerinin anlatımını aktive etmede birlikte çalışırlar. *NPR1* ve bazı TGA'daki sistemin bakiyelerindeki mutasyonlar, protein taşınımı ve transkripsiyon aktivasyonunun hücresel redoks durumları ile yürütüldüğünü doğrulamıştır. Son bulguya göre de tek bir *NPR1* proteininin, farklı hücre içi yerleşimler ile birçok işlev gördüğünü desteklemiştir. Olasılıkla *NPR1*'in özgün veya özgün olmayan diğer proteinler ile etkileşimde bulunduğu düşünülmektedir. Gen anlatımında *NPR1*'den bağımsız SA düzenlenimi ile ilgili yeni düzenleyici faktörler açıklanmıştır.

Mikroarray teknolojisi çok sayıdaki genin anlatım profillerinin sistemik analizleri için güçlü bir araç olmuştur [173]. Bu çalışmalarla kuraklık, soğuk veya yüksek tuz stresi ile uyarılan 300'den fazla gen belirlenmiş, 40 tane kuraklık, soğuk veya yüksek tuz stresiyle uyarılan transkripsiyon faktör genleri bulunmuştur. Bu durum farklı transkripsiyonel düzenleyici mekanizmaların buradaki stres sinyal iletim yollarında işlevsel olduğunu düşündürmektedir [174]. Kuraklık, soğuk, veya yüksek tuzluluk gibi stresle uyarılan genlerin işlevsel analizi, bu stres yanıtlarında sinyal iletiminde daha fazla bilgi sağlayacaktır.

Bitki, hayvan ve diğer organizmalar ile karşılaştırma yapıldığında, sinyal iletim molekülü olarak hormonlar hücre metabolizmasında birbirine benzer etki ve iletişim yolları kullanmaktadır. Örneğin; bitki yaralanma ve patojen savunma yanıtını yürüten oktadekanoid [175] ve nitrit oksit [126] sinyal iletim yolları, hayvanlarda işlevsel olarak savunma yollarıyla ilgili olması, bunların hayvan ve bitkilerde korunmuş olduğunu düşündürmektedir. Brassinosteroid (BR) ve absisik asit (ABA) hormonları hayvanlarda sırasıyla steroid ve retinoid hormonların analoglarıdır. Bitki ve hayvan steroid biyosentez yollarındaki anahtar basamaklar oldukça korunmuştur. Örneğin brassinolid steroid hormonunun sentezinde eksiklik olan *Arabidopsis det2* mutanı, insan *5-a-reduktaz tip I* veya *tip II* genleri ile bu bozukluk ortadan kaldırılmıştır [176].

Apo-karatenoid, retinoid asit ve ABA bitki karatenoidlerinin oksidatif yıkımıyla türevlenirler. Apo-karatenoid sentezinin biyokimyasal mekanizması, *viviparous14* (mısırdaki ABA yönünden eksik mutant)'ün analizleriyle gösterilmiştir [177]. VP14, karatenoidlerin özgün oksidatif yıkımını katalize eden yeni sınıf dioksijenazı temsil eder [178]. Apo-karatenoidleri

sentezleyen ilgili genler, hayvan ve bakteri genomlarında bulunmuştur. Bu durum da doğada bu mekanizmanın geniş alanda korunmuş olduğunu düşündürmektedir.

Reseptörler

Sinyal iletiminin başlamasında öncelikle reseptör tarafından sinyalin algılanması gereklidir. Bilinen çoğu reseptör plazma membranında yer almasına rağmen bazısı da sitozol ve diğer hücresel bölümlerde yer alır. Hayvan hücrelerinde membrana yerleşmiş üç sınıf reseptör belirlenmiştir. Bunlar:

G Proteinlerine bağlı reseptörler: Aktive oldukları zaman bilgiyi, iletimin ilk aşaması olarak GTP bağlayan bir proteine aktarırlar. G protein a-alt ünitesi genellikle b/g alt ünitesinden stoplazmaya serbest hale geçer. Burada diğer enzimleri aktive edebilir.

Enzime bağlı reseptörler (Genellikle protein kinazlar): Ligandın bağlanması, reseptörün dimerize olmasına ve reseptörün aktivasyonu ile moleküller arası fosforilasyona neden olur.

İyon kanalına bağlı reseptörler: Reseptör tutulu olduğunda açık olabilen önemli hücre yüzey kanallarına direkt olarak eşleşmiş olabilen reseptörlerdir [179].

Bu üç sınıf reseptörün bitkilerde bulunup bulunmadığı kesin değildir. Kriptokrom gibi (ilk olarak bitkilerde bulunmuştur) bitki, hayvan ve diğer ökaryotlarda paylaşılan birkaç reseptöre rağmen, bitki sinyal iletim mekanizmalarındaki en zengin görüntü, olasılıkla reseptörlerde bulunabilir [180]. Bitki reseptörlerinin diğer büyük aileleri 7TT Kinazlar, iki komponent histidin kinaz, LRR-bölge, patojen direnç reseptörleri ve membran kanalı ile ilgili proteinleri içerir. *Arabidopsis*'te G-proteine bağlı birkaç reseptör saptanmıştır [158]. Ancak genlerin sayısı *C. elegans* ve *Drosophila* genomlarından oldukça azdır.

G-Proteinlerine Bağlı Reseptörler

Heterotrimerik G proteinleri a, b ve g olmak üzere üç alt üniteden oluşur. Hayvanlarda ışığın, kokunun, belli tatların, hormonların ve bazı nörotransmitterlerin algılanmasını içeren birçok sinyal iletim yolu, G proteinleri aracılığıyla gerçekleştirilir [181]. Hayvan sistemlerinde heterotrimerik G protein sinyal iletiminde sinyal algılanması G proteine bağlı reseptörlerce (GPCRs -G Protein Coupled Receptors) olur. Membrana bağlı geniş bir sınıf olan bu proteinler korunmuş bir heptahelikal veya 7 transmembran bölge yapısı içerir. GPCR'lar direkt olarak heterotrimerik G proteinlerinin a alt ünitesi ile etkileşim kurar. Ligandın (agonist) aktivasyonu olmadığında ise a alt ünitesi GDP'ye bağlanır ve b ile g alt üniteleriyle birlikte inaktif heterotrimerik bir kompleks oluşturur. Reseptöre agonistin bağlanması (sinyalin algılanması) GDP'nin serbestleşmesini sağlar ve GTP buraya bağlanarak aktif yapı kazanır. Bu durum, b ve g alt birimlerinin serbestleşmesine neden olur ve böylece serbest a alt ünitesini ve bg alt ünitesini diğer efektörlerle etkileşimler için aktive eder. a alt ünitesinin intrinsik GTPaz aktivitesi ile hidroliz neticesinde GTP'nin GDP'ye dönüşümü gerçekleşir. Sonuçta da a alt ünitesine bağlı GTP yerine GDP gelir ve bu durum a-alt üniteyi inaktif duruma (GDP hali) getirir ve a alt ünitesi bg alt ünitesine geri bağlanıp inaktif duruma geçer. Memelilerde yaklaşık 23 ayrı Ga, 6 ayrı Gb ve en az 12 Gg alt ünitesi, G protein sinyal iletimini

çok yönlü ve oldukça önemli sinyal iletim mekanizması yapmaktadır. Buna karşın *Arabidopsis* genomu tek bir G a geni (*GPA1*), tek bir Gb geni (*AGBI*), 2 olası Gg alt ünitesi (*AGG1* ve *AGG2*) ve dizi benzerliğine dayanarak olası tek bir GPCR (*GCR1*) içerir. *Arabidopsis* 'te *gpa1* ve *agp1* "knockout mutantlar"daki analizler yoluyla, bitkilerde heterotrimerik G protein sinyal iletiminin, hormon cevabı (başlıca ABA ve GA, ayrıca brassinolid ve oksin) ve hücre bölünmesiyle bağlantısı kurulmuştur [14]. GCR1 aktivitesinin hücre döngüsü ve ABA cevabında da bağlantısı olduğu gösterilmiştir [182] Son zamanlarda *Arabidopsis*'te GCR1'in GPA1 ile etkileştiği ve ABA sinyal iletimini düzenlediğine dair güçlü bulgular sağlanmıştır [158]. *In vitro* olarak bitki dokularında GCR1 ve GPA1'in birlikte immunopresipitasyon gösterdiği ve gerçekten fiziksel olarak birarada oldukları gösterilmiştir [158]. GCR1-GPA1 etkileşimi GCR1'in hücre içi bölgelerine bağlıdır. *gcr1* T-DNA insersiyonel mutantlarda kök büyümesi, gen düzenlenimi ve stomatal yanıtlarda ABA'ya yüksek hassasiyet göstermiştir. *gcr1* arkadaş hücrelerinde lipid metabolitlerine, GPA1'in ABA sinyal iletiminde iletilen sфинgozin-1-fosfat (S1P)'a yüksek hassasiyeti olduğu saptanmıştır. Arkadaş hücrelerinde ABA ve S1P cevabındaki *gpa1* mutantlarının hassas olmamasına karşın *gcr1* mutantları yüksek hassasiyet gösterirler. Arkadaş hücrelerinde GPA-1 ile yürütülen ABA cevabında GCR1'in negatif düzenleyici olarak görev alabileceği belirtilmiştir.

Yanıtlanması gereken birçok soru olmasına karşın ABA reseptör veya reseptörlerinin yapısı ve GCR1'in negatif olarak GPA1'i düzenlemesi, ABA sinyal iletiminin oldukça karmaşık olduğunu göstermekte ve GCR1'in ABA algılama ve sinyal iletim kompleksinin bir parçası olduğunu düşündürmektedir [158]. G protein sinyal iletimi bitkilerde patojen saldırısı ve abiyotik strese ilk biyokimyasal yanıtlar arasında olan süperoksit (O_2^-) ve hidrojen peroksit (H_2O_2) gibi reaktif oksijen türlerinin (ROS) hücre içi kaynaklarını aktive etmede gerekli olduğu rapor edilmiştir [183]. Heterotrimerik G proteinlerinin a ve b alt ünitelerini şifreleyen genlerdeki mutasyonlarda, *Arabidopsis*'te O_3 toleransı üzerinde farklı etkiler gözlenmiş ve O_3 'e maruz kalma süresince veya sonrasında bu genlerin farklı şekilde anlatım yaptığı belirlenmiştir. Hem Ga hem de Gb proteinleri bifazik oksidatif yükselmenin başlangıç komponenti olarak gerekli olduğu rapor edilmiştir. Yalnızca Ga proteini geç hücre ölümü için gerekli komponent olduğu bildirilmiştir [183]. Son yıllarda *Arabidopsis* ve çeltikte (*Oryza sativa* L.) G-protein komponent mutantlarının fenotipik analizlerinden doğan görüş ve sonuçlar, yüksek bitkilerdeki G proteinlerinin mekanizmalarını ve işlevlerini anlamamıza önemli derecede katkılar sağlamıştır.

Bitkilerde Reseptör Benzeri Kinazlar

Çok hücreli organizmalardaki gelişim, koordine olmuş hücre çoğalması ve farklılaşmasına dayanmaktadır. Hayvanlarda büyüme faktörü reseptör kinazlar, hücre büyümesini uyararak veya baskılayarak hücre farklılaşması ve gelişiminde anahtar role sahiptirler. Son çalışmalar, yüksek bitkilerde olası reseptör kinazları (Reseptör benzeri kinazlar-RLK) kodlayan genlerin bulunduğunu ortaya koymuştur. Reseptör serin/treonin kinazlar, en geniş ve reseptör proteinlerinin en farklı sınıfını oluştururlar. Örneğin; tamamı dizilenmiş olan *Arabidopsis* genomunda 500'ün üzerinde RLK kodlayan gen bulunmaktadır. Bu durum hayvanlardaki gibi yüksek bitkilerde çok farklı uyarana karşı yanıtta, gen anlatımını ayarlamada reseptör kinaz sinyal iletiminin genel olarak ve geniş alanda kullanıldığını

düşündürmektedir. Yalnızca az miktardaki RLK'nin biyolojik işlevleri gösterilmiş olmasına rağmen, gelişimdeki rolleri, dölleme açısından kendine uyumsuzluk (self-incompatible response) ve patojenlere karşı savunmada RLK süper ailesinin önemli ve çok yönlü işlevleri olduğu gösterilmiştir. Bununla birlikte yalnızca birkaç RLK'nin gelişimsel işlemleri düzenlediği gösterilmiş olmasına rağmen, bitkilerde reseptör kinaz sinyal iletiminin hücre çoğalmasını nasıl kontrol ettiğinin anlaşılması mümkün değildir. Olası reseptör kinazların (RLK) genel özellikleri, herbiri N-ucu sinyal dizisi, yapısı değişen hücre dışı bölge, tek bir transmembran bölge ve sitoplazmik protein kinaz katalitik bölge içerirler (Şekil 2). Reseptör kinazların büyük çoğunluğunun memelilerde tirozin kinaz aktivitesi taşıdığı bilinmektedir Buna karşın bitkilerde tirozin kinaz aktivitesi bulunmaz. Bitkilerde şimdiye kadar bulunan reseptör kinaz, serin/treonin kinazdır.

Tüm bitki RLK'leri *in vitro* ikili özgünlük gösteren biri dışında serin/treonin bakiyelerini fosforile eder [184]. Bitki RLK'ları ligand bağlanma bölgesi olarak görev gören hücre dışı bölgenin yapısal özelliğine dayanarak 7 alt aileye sınıflandırılmıştır (Şekil 4).

S-bölgesi Sınıfı: S-RLK'lar, *Brassica oleracea* 'nın kendi kendine uyumsuzluk lokus glikoproteine (SLG-self-incompatibility-locus glycoproteins) homolog olan hücre dışı S-bölgesi taşırlar. S-bölgesi korunmuş 12 sistein bakiyesi içerir. Buna ilaveten S-bölgesi PTDT-box içinde korunmuş WQSFDXPTDΦL dizisini içerir (X: Korunmamış aminoasit, Φ: Alifatik aminoasit). *Brassica* 'da S-RLK geni fiziksel olarak S lokusuyla bağlantılıdır [185]. S-RLK'nin polen türevli ligand SCR (S-lokusu sistein zengin protein) için reseptör olarak işlev gördüğü ve polen ile stigma arasında kendine uyumsuzlukta önem taşıdığı bildirilmiştir. SLG proteinine, kendine uyumsuzluk yanıtının tam olarak ortaya konması için gereklidir. Bununla birlikte birkaç *S-RLK* geninin kendine uyumda bitki türlerinden izolasyonu ve bunların vejetatif dokulardaki anlatımı kendine uyuma ilaveten bitki gelişiminde de rolü olabileceği gösterilmiştir. Ayrıca, *Brassica*'nın S-RLK'lerinden biri bitki savunma cevabında görev aldığı bildirilmiştir [186]. *Arabidopsis*'i de içeren *Brassicasea*'nın diğer üyeleri, kendi kendilerine doğal olarak tozlaşırlar ve kendine uyumsuzluk mekanizmasına sahip değillerdir. Buna rağmen *Arabidopsis* genomunda en büyük reseptör kinaz ailelerinden biri S-lokusu ile ilgili reseptör kinazları içerir.

LRR (Leucine Rich Repeat) Sınıfı: Lösince zengin tekrar sınıfı *Arabidopsis*'te 170'den fazla geni içeren en büyük ailedir. LRR'lar yaklaşık olarak korunmuş 24 lösün aminoasit tekrarlarıdır. LRR'lar maya, sinek, insan ve bitkilerde farklı fonksiyonlu birçok proteinde bulunmuştur ve protein-protein etkileşimlerinde yer alırlar. Birkaç LRR-RLK'nin gelişimde kritik rolleri olduğu gösterilmiştir. Bunlar organ şeklini düzenleyen ERECTA, gövde meristeminde hücre farklılaşmasını kontrol eden CLAVATA1, çiçek dökülme işlemini düzenleyen HAESA ve brassinosteroidlerin algılanmasıyla ilgili BRI1 proteinlerini içerir [187]. Diğer yandan *Xa21* çeltik (*O. sativa* L.) geni, *Xanthomonas oryzae pv oryzae*'e karşı direnç sağlar [188]. Böylelikle LRR-RLK'ler hastalığa dirençte de görev alırlar. İlginç şekilde, *Cladosporium fulvum*'da hızla özgün direnç sağlayan domates Cf hastalık direnç gen ürünleri hücre dışı LRR bölgesi içerirler ancak sitoplazmik protein kinaz bölgesi yoktur [189]. LRR bölgeleri protein-protein etkileşimlerini yürüttüklerinden dolayı bu reseptörlerin ligandlarının peptidleri içerdiği tahmin edilmektedir.

TNFR (Tumour Necrosis Receptor Factor) Sınıfı: Mısır CRINKLY4 (CR4) gen ürünü TNFR (Tumor-Nekroz Faktör Reseptör) benzeri tekrarlarla sahiptir. RCC, GTPaz'a zayıf benzerlik gösteren yaklaşık 39 aminoasitlik 7 tekrar ve korunmuş 6 sistein düzenlenimine sahiptir [40, 72]. CR4, epiderminin normal hücre farklılaşması için gereklidir ve *Arabidopsis* genomu CR4 ile ilgili birkaç geni içerir [40].

EGF (Epidermal Growth Factor) Sınıfı: Hücre duvarıyla birlikte reseptör kinazlar (WAK-Wall Associated Kinase) Epidermal Büyüme Faktörü (EGF) sınıfını temsil ederler. EGF benzeri tekrar motifleri, korunmuş 6 sisteinin düzenlenimi ile karakterizedir. EGF benzeri tekrarlar, hayvan hücreleri stoplazma dışı reseptör bölgelerinde bulunmuştur ve protein-protein etkileşimlerinde role sahip oldukları bilinmektedir. *Arabidopsis*'te 4 WAK (WAK1-WAK4) belirlenmiştir ve hepsi de hücre dışı EGF benzeri tekrarlarla sahiptir [74]. Ters genetik çalışmalar, WAK'ların patojen cevabında ilgili olabileceğini düşündürmektedir [74].

PR (Patogenesis Related) Sınıfı: *Arabidopsis* PR5K (PR5-benzeri reseptör kinaz), bu sınıfa örnek bilinmektedir. PR5K'nin hücre dışı bölgesi PR5'e (Patogenezele ilgili protein 5) dizi benzerliği gösterir ve anlatımı patojen saldırısıyla uyarılır [188]. PR5K reseptör bölgesi ve PR5 arasındaki yapısal benzerlik, PR5K'nin patogeneze cevabında rolü olduğunu düşündürür.

Lektin Sınıfı: *Arabidopsis* LecRK1 gen ürünü baklagil ailesinin karbohidrat bağlayan proteinlerine homolog hücre dışı bölgesine sahiptir [190]. LecRK1'in biyolojik işlevi bilinmemesine rağmen, yapısal özelliği LecRK1'in oligosakkarit yönetimli sinyal iletiminde sinyal algılama ile ilgili olabileceğini düşündürmektedir. *Arabidopsis* genomu 30 üzerinde Lektin-RLK geni içerir [40].

Diğerleri: Bilinen motiflere benzerlik göstermeyen hücre dışı bölgeler taşıyan RLK'lardır.

Membran Kanalıyla İlgili Reseptörler

Genom dizisine bakılacak olursa bitkilerde kanal tipi reseptörler önem taşımaktadır. İlginç bir örnek olarak "ENI2 geni" verilebilir. Hayvanlarda NRAMP metal taşıyıcılarıyla yakından ilgili olan membranı boydan boya geçen 12 protein şifreler [25]. Genetik analizler ENI2'nin etilen reseptörlerinin downstreaminde görev yaptığını göstermektedir (Şekil 1) Ayrıca JA ve ABA sinyal iletiminde de yer aldığı gösterilmiştir. ENI2'da bilinen tek bir mutasyonun tüm bitkide etilen sinyalini bloke ettiği bildirilmiştir. ENI2 proteini, hayvan NRAMP proteinlerinde olmayan geniş bir sitoplazmik C-ucu bölgesi içerir. Çözünür protein olarak anlatım yaptığımızda, C ucu bölgesi kısmi olarak ENI2 mutant fenotipi baskılar. ENI2 sinyal iletimi C-ucunun uzaması yoluyla sinyal iletimi olan mayalardaki heksoz algılayıcılarına analogturlar [25]. İç membran NRAMP bölgesi, sağlam ENI2'nin etilen bağımlı sinyal iletimi için gereklidir ancak yeterli değildir. Etilen sinyal iletiminde ENI2'nin işlev görmesinde diğer bir ligand ile etkileşimin gerekli olup olmadığı net olmamakla birlikte, metal taşıyıcılarına olan benzerlik güçlü şekilde ortaya konmuştur.

Bitkilerde MAP kinaz Sinyal İletimi

Mitojen Aktive Olmuş Protein Kinaz kaskatları (MAPK-Mitogen- Activated Protein Kinase cascade) maya, insan ve bitkileri içeren ökaryotlarda evrensel sinyal iletim mekanizmasıdır. Geniş alandaki hücresel yanıtta protein fosforilasyon kaskatları, hücre dışı uyarılarla bağlantılıdır. Bitkilerde MAP kaskatları, faklı abiyotik/biyotik stresler,

hormonal yanıtlar, hücre bölünmesi ve gelişimsel işlemlerde yanıtta ilgilidirler. Sonuç olarak MAPK kaskatlarının yüksek bitkilerde stres sinyal iletim yollarında önemli rolleri bulunmaktadır [124].

MAPK kaskatları 3 kinazdan oluşur: MAPKKK, MAPKK ve MAPK. Bunlar reseptör ve downstream hedeflerle birbirine bağlıdır (Şekil 6). MAPKKK'ların reseptör yönetimli aktivasyonu, reseptör tarafından fiziksel etkileşim ve/veya fosforilasyon yoluyla, bağlantı kuran faktörlerin aracılık etmesi veya MAPKKK'ların arabağlar kurmasıyla oluşur. MAPKKK'lar serin/treonin kinazlar olup, korunmuş S/T-X3-5-S/T motifindeki 2 serin/ treonin bakiyesinin fosforilasyonu yoluyla MAPKK'ları aktive eder. Buna karşın, MAPKK'lar T-X-Y motifinde treonin ve trozin bakiyeleri üzerinde MAPK'ları fosforile eden ikili özgünlük gösteren kinazlardır. MAPK'lar, transkripsiyon faktörleri, protein kinazlar ve hücre iskeleti proteinlerini içeren birçok süstratı özgünlük olmadan fosforile eden serin/treonin kinazlardır. Aynı hücre içinde işlev gören MAPK kaskatlarının özgünlüğü MAPK kaskatının birçok parçasında bulunan "docking" bölgelerin bulunması ve "scaffold" proteinler yoluyla oluşturulur.

Arabidopsis genomu 20 MAPK, 10 MAPKK ve 60 MAPKKK geni içerir [191]. Tek bir MAPK kaskatındaki bileşenler birden fazla sinyal iletim yoluna katılabileceğinden, *Arabidopsis*'te yürütülen ayrı çok sayıda MAPK kaskatlarının olması beklenir. Bu MAPK yollarından herbirinin belirlenmesi ve işlevinin karakterize edilmesi, bitki biyolojisinde birçok alanı içerecek çok önemli araştırma alanıdır. Son çalışmalarda MAP kinaz kaskatının bitki hücrelerinde sitokinezinin düzenlenmesiyle ilgili olduğu gösterilmiştir. Tütünde MAP kinaz kaskatı, NPK1 MAPK kinaz kinaz, NQK1 MAPK kinaz ve NRK1 MAPK içerir ve hücre döngüsünün geç mitoz safhasında (late M-phase) NPK1 MAPK'ya NACK1/2 kinezinin

benzeri proteinin bağlanmasıyla aktivasyonu tetiklenir. Bu kaskat "NACK-PQR" olarak tanımlanmıştır.

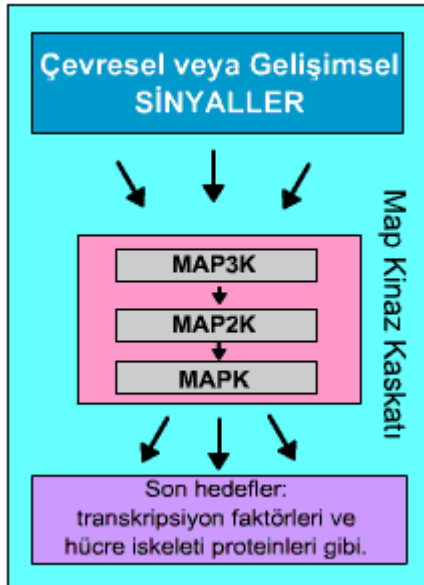
Özgün MAPK, soğuk, kuraklık, mekanik uyarın ve yaralanmaya yanıt veren yollarla hızla aktive olur [192]. MAPK'lar ayrıca patojenlere yanıtta da hızlı şekilde uyarılırlar [193]. Salisilik asit gibi diğer faktörler, patojen cevabında sinyal iletim molekülleridir. Tütün hücrelerinde MAPK'nın geçici aktive edilmesiyle sinyal kaskatı araya girebilir [194]. ANP1 ve NPK1, sırasıyla *Arabidopsis* ve tütündeki MAPKKK'lara ortologtur [195]. İki *Arabidopsis* stres MAPK, *AtMAP3K* ve *AtMAP6K*'nin aktive edilmesiyle H₂O₂ sinyal iletimi yürütülür. Tütünde sürekli olarak aktive olmuş NPK1'in anlatımı, büyüme ve gelişmeye etki yapmadan abiyotik strese karşı direncin artmasına neden olduğu gözlenmiştir. Sürekli olarak aktive olmuş domates MAPKK (tMEK2)'nin domateste fazla anlatım yapmasının, *Pseudomonas syringae* pv domates virulan bakteriyel patojene karşı direncin artmasını sağladığı saptanmıştır [196]. Bununla birlikte yüksek oranda tMEK2 anlatımı yapan transgenik hatlarda, daha alt dallarda yapraklarda sararma ve ölüm gözlenmiştir [196]. Tütündeki MAPK'nın devamlı fazla anlatımı, benzer fenotiple sonuçlanır [197]. Sinyal iletim ağı karmaşıktır ve bununla ilgili stratejilerin düzenlenmesi gerekmektedir. Böylece sinyal iletim yollarının manipüle edilmesi, bitki büyüme ve gelişimi üzerinde tehlikeli etki olmadan istenilen sonuçları sağlayabilir. Bunun için doğru tip promotörler ve iyi düzenlenmiş manipülasyonlar düşünülmelidir. Manipülasyon stratejisi, sinyal iletim yolları ve işlevsel mekanizmaların anlaşılmasına dayanır. MAPK ve CDPK yollarında her iki kinaz ABA, stres ve patojen yanıtlarıyla ilgili olmasına rağmen, birinin manipüle edilmesinin etkisi, diğerinin manipülasyonu ile yer değiştirebilir. Örneğin; *Arabidopsis* CDPK'in sürekli aktivasyonu domates protoplastlarında oksidatif yükselme (burst) ile sonuçlanır. Halbuki domates MAPKK'nın devamlı aktivasyonu durumunda, oksidatif yükselme aktivasyonunda bozukluk vardır ancak patojen atağına karşı domateste direnç artmıştır [196]. Maydanoz hücrelerinde plazma membran reseptörü yoluyla fungal patojen *Phytophthora sojae*'yi tanıyan reseptör yönetimli aktivasyonda, MAPK nükleusa geçer ve burada transkripsiyon faktörleriyle etkileşerek savunma genlerinin anlatımını uyarabilir [193]. Bununla birlikte CDPK'in benzer yolu kullandığına dair bulgu yoktur ve olasılıkla CDPK stoplazma ve plazma membranları arasında dağılmıştır [198]. MAPK ve CDPK farklı yollar kullanır fakat olasılıkla bu yollar arasında olasılıkla birbiriyle etkileşim kuar.

Arpa aleurone katmanlarında ABA sinyal iletim yolları ile ilgili çalışmalarda, MAP kinaz yollarının olasılıkla ilgili olduğu gösterilmiştir [199]. ABA etkisinin önemli hedefi, stomal aktivitenin düzenlenmesidir.

Brassica campestris arkadaş hücre kütüphanesinden elde edilmiş 515 EST (Expressed Sequence Tags) dizilerinin analizi, biri ATMAPK-3 ve ATMAPK-4'e aminoasit benzerliği ve diğeri de *Vicia faba* arkadaş protoplastlarında ABA ile uyarılan MAP kinaz aktivitesi ile 2 farklı MAP kinaz saptanmıştır [200].

Arabidopsis'te ABA sinyal iletiminin anahtar bileşeni, *ABI1* genidir ve Protein Fosfataz 2C şifrelerler [201]. ABA sinyal iletim yolunda *ABI1*'in MAP kinaz yolunu defosforile edebileceği spekülasyonuna yol açmıştır. İlginç şekilde *ABI1* geni MEK1 genine direkt olarak yakın yer alır [202].

En büyük ilerleme etilen için MAPK sinyal iletim yolunun aydınlatılmasıyla kaydedilmiştir [19]. Biyokimyasal, ters genetik ve gen anlatım çalışmaları bitkilerde etilen sinyal



Şekil 6. MAP kinaz kaskatını içeren basitleştirilmiş bir sinyal iletim yolu görülmektedir. MAP kinaz kaskatı etkileşimde olan 3 protein kinazdan oluşur. MAP Kinaz (MAPK), MAP Kinaz kinaz (MAP2K) ve MAP kinaz kinaz kinaz (MAP3K). Reseptör moleküllerinden gelen sinyaller MAP3K'nın aktivasyonuna yol açar. Bu durum MAP2K'nın fosforile edilmesine ve sonrasında da MAPK'nın fosforile edilmesine neden olur. Aktive olmuş MAPK da downstream hedefleri fosforile eder.

iletiminde MAPK'nın ilgisi olduğunu göstermektedir. *T.aestivum* yaprak dokusunda ABA etkisiyle, *MAPK4* mRNA anlatımında önemli artış olduğu belirlenmiştir [146]. Bununla birlikte kuraklığa toleransı olan ve olmayan ekmeklik buğday bitkisinde şok kuraklık stresi çalışmaları yapılarak, bu genin kuraklık stresindeki davranışı incelenmiştir. Şok kuraklık stresinin erken evresinde *MAPK4* mRNA'sında önemli artış olduğu tespit edilmiştir [203]. Yapılan çalışmalar MAPK'ın abiyotik ve biyotik streslerde çok önemli rolü olduğunu göstermektedir. Bu yolların aydınlatılması bitki sinyal iletim mekanizmalarının çözülmesinde önemli gelişmeler sağlayacaktır.

SONUÇ

Sinyal iletimi, bitki biyolojisinde aktif olarak yaygınlaşan bir konudur. İç ve dış uyaranları içeren sinyaller çoğaltılarak, karmaşık sinyal iletim ağı ile etkileşim kurarlar. Sinyal iletiminin çoğu reseptör proteinlerinin aktivasyonu ile başlar. Bakteriyel reseptör ve iletim sistemleri, etilen ve fitokromu algılayan proteinleri içeren bitki reseptörleri için model oluştururlar. Belirlenmiş farklı bitki sinyal iletim yolları, GTPaz ve fosfolipid türevleri gibi hayvanlardaki birçok sinyal iletim ağını oluşturan parçalar geneldir.

GTPazların bitki sinyal iletimindeki rolleri üzerindeki çalışmalarda önemli derecede ilerlemeler kaydedilmiş, heterotrimerik G protein ve birkaç küçük GTP bağlayan proteinin bu işlemlerde ilgisi olduğu gösterilmiştir. Bitki hücrelerinde cyclic nükleotidlerin de ikincil mesajcı olarak etki ettiği ve çoğunun diğer ikincil mesajcı sitozolik Ca^{+2} ile etkileştiği bulunmuştur. Ca^{+2} kanalları ve diğer Ca^{+2} taşıyıcıları, bitkilerde karmaşık Ca^{+2} sinyal iletim

ağının temelini oluştururlar. Protein kinazlar, bitki hücrelerinde sinyale anlam veren en genel iletim parçalarıdır. Farklı sınıftaki protein kinazlar bitkinin büyüme, gelişme ve kendini korumasında sinyal iletim yolları büyük önem taşımaktadır. Sinyal iletimi ve metabolizma kontrolünü yürütmeye protein fosfotazlar ile beraber etki ederler. Bitki hormonları bitki büyüme ve gelişimini kontrol eden önemli elementlerdir ve hücrenin sinyali nasıl ilettiğinin anlaşılmasında önemli veri sağlamıştır.

Teşekkür

Devam etmekte olan çalışmalar, ICGEB tarafından "Microarray Analysis and Functional Characterization of Drought Stress Related Genes in Wheat" (CRP/TUR09-03) başlıklı projeden desteklenmektedir.

KAYNAKLAR

- [1] Seki M, Ishida J, Narusaka M, Fujita M, Nanjo T, Umezawa T, Kamiya A, Nakajima M, Enju A, Sakurai T, Satou M, Akiyama K, Yamaguchi-Shinozaki K, Carninci P, Kawai J, Hayashizaki Y, Shinozaki K. 2002. Monitoring the expression profiles of ca.7000 *Arabidopsis* genes under drought, cold and high-salinity stresses using a full length cDNA microarray. *Plant Journal*. 31: 279-292.
- [2] Abe H, Urao T, Ito T, Seki M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 2003. *Arabidopsis AtMYC2* (bHLH) and *AtMYB2* (MYB) Function as Transcriptional Activators in Abscisic Acid Signaling. *Plant Cell*. 15:1-16.
- [3] Sanders D, Pelloux J, Brownlee C, Harper JF. 2002. Calcium at the crossroads of signalling. *Plant Cell*. S401-S417.
- [4] Newton RP, Roef L, Witters E, Onckelen H. 1999. Cyclic nucleotides in higher plants: the enduring paradox. *New Phytologist*. 143: 427-455.
- [5] Guern, J, Felle, H, Mathieu, Y, Kurkdjian, A. 1991. Regulation of intracellular pH in plant cells. *Int. Rev. Cyt.* 127: 111-173.
- [6] Van Breusegem, F., Vranova, E., Dat, J.F., and Inze, D. (2001). The role of active oxygen species in plant signal transduction. *Plant Sci.* 131, 405-414.
- [7] Nürnberger T., and Scheel, D. 2001. Signal transmission in the plant immune response. *Trends Plant Sci.* 6:372-379.
- [8] Munné-Bosch S, Alegre L *Interplay between ascorbic acid and lipophilic antioxidant defences in chloroplasts of water-stressed Arabidopsis plants.* *FEBS Letters* 2002b;524:145-148
- [9] Trewavas AJ, Knight M. 1994. Mechanical signalling, calcium and plant form. *Plant Molecular Biology*. 26: 1329-1341.
- [10] Schroedaer J, Allen G, Hugouvieux V, Kwak J, Waner D. 2001. Guard cell signal transduction. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Molecular Biology*. 52: 627-658.
- [11] Peng J, Harberd NP. 2002. The role of GA-mediated signalling in the control of seed germination. *Current Opinion in Plant Biology*. 5 (5): 376-381.
- [12] Cullimore JV, Ranjeva R, Bono JJ. 2001. Perception of lipo-chitooligosaccharidic Nod factors in legumes. *Trends in Plant Science*. 6(1): 24-30.
- [13] Takayama S, Sakagami Y. 2002. Peptide signalling in plants. *Current Opinion Plant Biology*. 5: 382-387.
- [14] Assmann SM. 2002. Heterotrimeric and unconventional GTP binding proteins in plant cell signaling. *Plant Cell*. 14: 355-S373.
- [15] Wang X. 1999. The role of phospholipase D in signaling cascades. *Plant Physiology*. 120: 645-651.
- [16] Boss WF, Memon AR, Chen Q. 1990. Phospholipid derived messengers. *Proceedings on signal perception and transduction in higher plants.* NATO ASI Series, Vol H47. Edited by Ranjeva R, Boudet AM, Springer-Verlag, Berlin, 161-184.
- [17] Memon AR, Boss WF. 1990. Rapid light-induced changes in phosphoinositide kinases and H^{+} -ATPase in plasma membrane of sunflower hypocotyls. *Journal Biol. Chem.* 265: 14817-14821.
- [18] Tena G, Asai T, Chiu W-L, Sheen J. 2001. Plant mitogen activated protein kinase signaling cascades. *Current Opinion Plant Biology*. 4: 392-400.
- [19] Ouaked F, Rozhon W, Lecourieux D, Hirt H. 2003. A MAPK pathway mediates ethylene signaling in plants. *EMBO Journal*. 22 (6): 1282-1288.
- [20] Sanders D, Pelloux J, Brownlee C, Harper, JF. 2002. Calcium at the crossroads of signaling. *Plant Cell*. 14: 401-417.
- [21] Hetherington AM, Brownlee C. 2004. The generation of Ca^{2+} signals in plants. *Annual Review Plant Biology*. 55: 401-427.
- [22] Trewavas A. 2002. Plant cell signal transduction: the emerging phenotype. *Plant Cell*. 14: S3-S4.

- [23] Gazzarrini S, McCourt P. 2003. Cross-talk in plant hormone signaling: What *Arabidopsis* mutants are telling us. *Ann. Bot.* 91: 605-612
- [24] Vogel JP, Schuerman P, Woeste K, Brandstatter I, Kieber JJ. 1998. Isolation and characterization of *Arabidopsis* mutants defective in the induction of ethylene biosynthesis by cytokinin. *Genetics.* 149: 417-427.
- [25] Alonso JM, Hirayama T, Roman G, Nourizadeh S, Ecker JR. 1999. EIN2, a bifunctional transducer of ethylene and stress responses in *Arabidopsis*. *Science.* 284: 2148-2152.
- [26] Mlotshwa S, Voinnet O, Mette MF, Matzke M, Vaucheret H, Ding SW, Pruss G, Vance VB 2002. RNA silencing and the mobile silencing signal. *Plant Cell*, 14: 289-301.
- [27] Voinnet O. 2004. Shaping small RNAs in plants by gene duplication. *Nature Genetics.* 36(12): 1245-1246.
- [28] Stern, DB, Kindle, KL. 1993. 3' end maturation of the *Chlamydomonas reinhardtii* chloroplast atpB mRNA is a two-step process. *Molecular Cellular Biology.* 13: 2277-2285.
- [29] Rott R., Liveanu V, Drager R, Stern D, Schuster G. 1998. Sequence and structure of the 3' untranslated region are important determinants for accumulation and stability of chloroplast mRNA. *Plant Molecular Biology.* 36: 307-314.
- [30] Fedoroff NV. 2002. RNA-binding proteins in plants: the tip of an iceberg? *Current Opinion Plant Biology.* 5: 452-459
- [31] Deng XW, Quail PH. 1999. Signaling in light controlled plant development. *Semin. Cell Dev. Biol.* 10: 121-129.
- [32] Neff MM, Fankhauser C, Chory J. 2000. Light: an indicator of time and place. *Genes Development.* 14: 257-271.
- [33] Ma LG, Li JM, Qu LJ, Hager J, Chen Z, Zhao HY, Deng X-W. 2001. Light control of *Arabidopsis* development entails coordinated regulation of genome expression and cellular pathways. *Plant Cell.* 13: 2589-2607.
- [34] Quail PH. 2000. Phytochrome-interacting factors. *Semin. Cell Dev. Biol.* 11: 457-466.
- [35] Møller SG, Ingles PJ, Whitelam GC. 2002. The cell biology of phytochrome signalling. *New Phytologist.* 154: 553-590.
- [36] Nagy F, Schafer E. 2002. Phytochromes control photomorphogenesis by differentially regulated, interacting signalling pathways in higher plants. *Annual Review of Plant Biology.* 53: 329-355.
- [37] Quail PH. 2002a. Photosensory perception and signalling in plant cells: new paradigms? *Current Opinion Cell Biology.* 14: 180-188.
- [38] Quail PH. 2002b. Phytochrome photosensory signalling networks. *Nature Review Molecular Cell Biology.* 3: 85-93.
- [39] Montgomery, B.L. and Lagarias, J.C. (2002) Phytochrome ancestry: Sensors of bilins and light. *Trends in Plant Sciences.* 7: 357-66
- [40] McCarty DR, Chory J. 2000. Conservation and innovation in plant signaling pathway. *Cell.* 103:
- [41] Quail PH, Boylan MT, Parks BM, Short TW, Xu Y and Wagner D (1995) Phytochromes: photosensory perception and signal transduction. *Science.* 268, 675-680
- [42] Shinomura T, Uchida K, Furuya M. 2000. Elementary processes of photoperception by phytochrome A for high-irradiance response of hypocotyl elongation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology.* 122: 147-156.
- [43] Kircher S, Gil P, Kozma-Bognar L, Fejes E, Speth V, Husselstein-Muller T, Bauer D, Adam E, Schafer E, Nagy F. 2002. Nucleocytoplasmic partitioning of the plant photoreceptors phytochrome A, B, C, D, and E is regulated differentially by light and exhibits a diurnal rhythm. *Plant Cell.* 14 (7): 1541-1555.
- [44] Fankhauser C, Yeh KC, Lagarias C, Zhang H, Elich TD, Chory J. 1999. PKS1, a substrate phosphorylated by phytochrome that modulates light signaling in *Arabidopsis*. *Science.* 284: 1539-1541.
- [45] Bowler C, Neuhaus G, Yamagata H, Chua N-H. 1994. Cyclic GMP and Ca²⁺ mediate phytochrome phototransduction. *Cell.* 77: 73-81.
- [46] Okamoto H, Matsui M, Deng XW (2001) Overexpression of the heterotrimeric G-protein α -subunit enhances phytochrome-mediated inhibition of hypocotyl elongation. *Plant Cell.* 13: 1639-1652
- [47] Guo H, Mockler T, Lin C. 2001. SUB1, an *Arabidopsis* Ca²⁺-binding protein involved in cryptochrome and phytochrome coaction. *Science.* 291: 487-490.
- [48] Martinez-Garcia JF, Huq E, Quail PH. 2000. Direct targetting of light signals to promoter element-bound transcription factor. *Science.* 288: 859-863.
- [49] Ni M, Tepperman JM, Quail PH. 1999. Binding of phytochrome B to its nuclear signalling partner PIF3 is reversibly induced by light. *Nature.* 400: 781-784.
- [50] Fairchild CD, Schumaker MA, Quail PH. 2000. HFR1 encodes an atypical bHLH protein that acts in phytochrome A signal transduction. *Genes Development.* 14: 2377-2391.
- [51] Ahmed M, Jarillo JA, Smirnova O, Cashmore AR. 1998. The CRY1 blue light photoreceptor of *Arabidopsis* interacts with phytochrome. *Mol. Cell.* 1: 939-948.
- [52] Mas P, Devlin PF, Panda S, Kay SA. 2000. Functional interaction of phytochrome B and cryptochrome 2. *Nature.* 408: 207-211.
- [53] Christie JM, Briggs WR. 2001. Blue light sensing in higher plants. *J. Biol. Chem.* 276: 11457-11460.
- [54] Shalitin D, Yang H, Mockler TC, Maymon M, Guo H, Whitelam GC, Lin C, 2002. Regulation of *Arabidopsis* cryptochrome2 by blue light-dependent phosphorylation *Nature.* 417: 763-767
- [55] Hardtke CS ve Deng X-W (2000): The cell biology of the COP/DET/FUS proteins. Regulating proteolysis in photomorphogenesis and beyond? *Plant Physiology*, Vol. 124: pp. 1548-1557.
- [56] Suzuki G., Yanagawa, Y., Kwok, S.F., Matsui, M., and Deng, X.W. 2002. *Arabidopsis* COP10 is an ubiquitin-conjugating enzyme variant that acts together with COP1 and the COP9 signalosome in repressing photomorphogenesis. *Genes & Development.* 16: 554-559.
- [57] Ang LH, Chattopadhyay S, Wei N, Oyama T, Okada K, Batschauer A and Deng XW (1998) Molecular interaction between COP1 and HY5 defines a regulatory switch for light control of *Arabidopsis* development. *Mol Cell.* 1, 213-222.
- [58] Wang YH, Garvin DF, Kochian LV. 2001. Nitrate-induced genes in tomato roots: Array analysis reveals novel genes that may play a role in nitrogen nutrition. *Plant Physiology.* 127: 345-359.

- [59] Hellmann H, Estelle M. 2002. Plant development: regulation by protein degradation. *Science*. 297: 793–797.
- [60] Cevher Keskin, B., Yuca E., Ertekin O., Yuksel B., Memon AR The effect of developmental stages and light conditions on the expression characteristics of ARF1 and SAR1 *Plant Biology* Vol 14 (1): 24-32 2012 (doi:10/11111/j/1438-8677.2011.00842.x)
- [61] Schafer E, Bowler C. 2002. Phytochrome mediated photoreception and signal transduction in higher plants. *EMBO Reports*. 3: 1042-1048.
- [62] Cashmore AR, Jarillo JA, Wu YJ Liu D.1999. Cryptochromes: Blue light receptors for plants and animals. *Science*. 284: 760–765.
- [63] Shimazaki K, Ino M, Zeiger E. 1986. Blue light-dependent proton extrusion by guard-cell protoplasts of *Vicia faba*. *Nature*. 319: 324-326
- [64] Christie JM, Reymond P, Powel GK, Bernasconi P, Raibakas AA. 1998. *Arabidopsis* NPH1: a flavoprotein with the properties of photoreceptor for phototropism. *Science*. 282: 1698-1701.
- [65] Zhu JK. 2002. Salt drought stress signal transduction in plants. *Annual Review Plant Biology*. 53: 247-273.
- [66] Thomashow MF. 1999. Plant cold acclimation:freezing tolerance genes and regulatory mechanism. *Annual Review Plant Physiology Molecular Biology*. 50: 571-599.
- [67] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 2000. Molecular responses to dehydration and low temperature: Difference and cross-talk between to stress signaling pathways. *Current Opinion Plant Biology*. 3: 217-223
- [68] Cosgrove DJ. 1997. Assembly and enlargement of the primary cell wall in plants. *Annu. Rev. Cell. Dev. Biol*. 13:171–201.
- [69] Lucas WJ, Bouche-Pillon S, Jackson DP, Nguyen L, Baker L, Ding B, Hake S. 1995. Selective trafficking of KNOTTED1 homeodomain protein and its mRNA through plasmodesmata. *Science*. 270: 1980–1983.
- [70] Xoconostle-Cazares B, Xiang Y, Ruiz-Medrano R, Wang HL, Monzer J, Yoo BC, McFarland KC., Franceschi VR, Lucas WJ. 1999. Plant paralog to viral movement protein that potentiates transport of mRNA into the phloem. *Science*. 283: 94–98.
- [71] Fowler JE, Quatrano RS. 1997. Plant cell morphogenesis: plasma membrane interactions with the cytoskeleton and cell wall. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol*. 13: 697–743.
- [72] Becraft PW, Stinard PS, McCarty DR. 1996. CRINKLY4: A TNFR-like receptor kinase involved in maize epidermal differentiation. *Science*. 273 (5280):1406-1409.
- [73] He Z, Wang Z, Li J, Zhu Q, Lamb C, Ronald P, Chory J. 2000. Perception of brassinosteroids by the extracellular domain of the receptor kinase, BRI1. *Science*. 288: 2360–2363.
- [74] He Z-H, Fujiki M, Kohorn BD. 1996. A Cell Wall-associated, Receptor-like Protein Kinase *Journal Biol. Chem*. 271: 19789–19793.
- [75] Kost B, Lemiches E, Spiellhofer P, Hong Y, Tolia K, Carpenter C, Chua NH (1999) Rac homologues and compartmentalized phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate act in a common pathway to regulate polar pollen tube growth. *Journal Cell Biology*. 145: 317-330.
- [76] Jaffe MJ, Leopold AC, Staples RC. 2002. Thigmo responses in plants and fungi. *American Journal of Botany*. 89: 375–382.
- [77] Braam J. 2005. In touch: plant responses to mechanical stimuli. *New Phytologist*. 165: 373-389.
- [78] Braam J, Davis RW. 1990. Rain-, wind- and touch-induced expression of calmodulin and calmodulin-related genes in *Arabidopsis*. *Cell*. 60: 357–364.
- [79] Simons PJ. 1981. The role of electricity in plant movements. *New Phytologist*. 87: 11–37.
- [80] Malone M. 1994. Wound-induced hydraulic signals and stimulus transmission in *Mimosa pudica* L. *New Phytologist*. 128: 49–56.
- [81] Eisner T. 1981. Leaf folding in a sensitive plant: a defensive thorn-exposure Mechanism. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 78: 402–404.
- [82] Satter RL, Gorton HL, Vogelmann TC. 1990. The pulvinus: Motor organ for leaf movement. *Current Topics in Plant Physiology*. Rockville, MD, USA: American Society of Plant Physiologists. 10–24.
- [83] Roblin G. 1982. Movements, bioelectrical events and proton excretion induced in the pulvini of *Mimosa pudica* L. by a period of darkness. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 108: 295–304.
- [84] Fleurat-Lessard P, Bouché-Pillon S, Leloup C, Bonnemain J-L. 1997a. Distribution and activity of the plasma membrane H⁺-ATPase in *Mimosa pudica* L. in relation to ionic fluxes and leaf movements. *Plant Physiology*. 113: 747–754.
- [85] Fleurat-Lessard P, Frangne N, Maeshima M, Ratajczak R, Bonnemain J-L, Martinoia E. 1997b. Increased expression of vacuolar aquaporin and H⁺-ATPase related to motor cell function in *Mimosa pudica* L. *Plant Physiology*. 114: 827–834.
- [86] Morillon R, Liénard D, Chrispeels MJ, Lassalles J-P. 2001. Rapid movements of plants organs require solute-water co-transporters or contractile proteins. *Plant Physiology*. 127: 720–722.
- [87] Moshelion M, Becker D, Biela A, Uehlein N, Hedrich R, Otto B, Levi H, Moran N, Kaldenhoff R. 2002. Plasma membrane aquaporins in the motor cells of *Samanea saman*: diurnal and circadian regulation. *Plant Cell*. 14: 727–739.
- [88] Fleurat-Lessard P, Roblin G, Bonmort J, Besse C. 1993. Effects of colchicine, vinblastine, cytochalasin B and phalloidin on the seismonastic movement of *Mimosa pudica* leaf and on motor cell ultrastructure. *Journal of Experimental Botany*. 39: 209–221.
- [89] Kameyama K, Kishi Y, Yoshimura M, Kanzawa N, Sameshima M, Tsuchiya T. 2000. Tyrosine phosphorylation in plant bending. *Nature*. 407: 37.
- [90] Jaffe MJ, Galston AW. 1968. The physiology of tendrils. *Annual Review of Plant Physiology*. 19: 417–434.
- [91] Stelmach BA, Müller A, Hennig P, Laudert D, Andert L, Weiler EW. 1998. Quantitation of the octadecanoid 12-oxo-phytodienoic acid, a signaling compound in plant mechanotransduction. *Phytochemistry*. 47: 539–546.
- [92] Bleichert S, Bockelmann C, Fülllein MV, Schrader T, Stelmach BA, Niesel U, Weiler EW. 1999. Structure-activity analyses reveal the existence of two separate groups of active octadecanoids in elicitation of the tendril-coiling response of *Bryonica dioica*. *J. Planta*. 207: 470–479.
- [93] Weiler EW, Albrecht T, Groth B, Xia Z-Q, Luxem M, Liß H, Andert L, Spengler P. 1993. Evidence for the

- involvement of jasmonates and their octadecanoid precursors in the tendril coiling response of *Bryonia dioica*. *Phytochemistry*. 32: 591–600.
- [94] Weiler EW, Kutchan TM, Gorba T, Brodschelm W, Niesel U, Bublitz F. 1994. The *Pseudomonas* phytoxin coronatine mimics octadecanoid signalling molecules of higher plants. *FEBS Letters*. 345: 9–13.
- [95] Jaffe MJ. 1985. Ethylene and other plant hormones in thigmomorphogenesis and tendril thigmonasty. *Advances in Agricultural Biotechnology*. 16: 353–367.
- [96] Friml J. 2003. Auxin transport—shaping the plant. *Current Opinions in Plant Biology*. 6: 7–12.
- [97] Engelberth J, Koch T, Schuler G, Bachmann N, Rechtenbach J, Boland W. 2001. Ion channel-forming alamethicin is a potent elicitor of volatile biosynthesis and tendril coiling. Cross talk between jasmonate and salicylate signaling in lima bean. *Plant Physiology*. 125 (1): 369–377.
- [98] Jaffe MJ, Gibson C, Biro R. 1977. Physiological studies of mechanically stimulated motor responses of flower parts. I: Characterization of the thigmotropic stamens of *Portulaca grandiflora* Hook. *Botanical Gazette*. 138: 438–447.
- [99] Sato Y, Kadota A, Wada M. 1999. Mechanically induced avoidance response of chloroplasts in fern protonemal cells. *Plant Physiology*. 121: 37–44.
- [100] Sato Y, Wada M, Kadota A. 2001. External Ca^{+2} is essential for chloroplast movement induced by mechanical stimulation but not by light stimulation. *Plant Physiology*. 127: 497–504.
- [101] Kennard JL, Cleary AL. 1997. Pre-mitotic nuclear migration in subsidiary mother cells of *Tradescantia* occurs in G1 of the cell cycle and requires F-actin. *Cell Motility Cytoskeleton*. 36: 55–67.
- [102] Gus-Mayer S, Naton B, Hahlbrock K, Schmelzer E. 1998. Local mechanical stimulation induces components of the pathogen defense response in parsley. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 95(14): 8398–8403.
- [103] Jaffe MJ. 1973. Thigmomorphogenesis: The response of plant growth and development to mechanical stimulation. *Planta*. 114: 143–157.
- [104] Jaeger CH, Goeschl JD, Magnuson CE, Fares Y, Strain BR. 1988. Short-term responses of phloem transport to mechanical perturbation. *Physiologia Plantarum*. 72: 588–594.
- [105] Biddington NL. 1986. The effects of mechanically-induced stress in plants. *Plant Growth Regulation*. 4: 103–123.
- [106] Erner Y, Biro R, Jaffe MJ. 1980. Thigmomorphogenesis: Evidence for a translocatable thigmomorphogenetic factor induced by mechanical perturbation of beans (*Phaseolus vulgaris*) *Physiologia Plantarum*. 50: 21–25.
- [107] Depege N, Thonat C, Coutand C, Julien J-L, Boyer N. 1997. Morphological responses and molecular modifications in tomato plants after mechanical stimulation. *Plant Cell Physiology*. 38: 1127–1134.
- [108] Coutand C, Julien JL, Moulia B, Mauget JC, Guitard D. 2000. Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: global mechanical analysis. *Journal of Experimental Botany*. 51:1813–1824.
- [109] Ko J-H, Han K-H, Park S, Yang J. 2004. Plant body weight-induced secondary growth in *Arabidopsis* and its transcription phenotype revealed by whole-transcriptome profiling. *Plant Physiology*. 135: 1069–1083.
- [110] Calaghan SC, White E. 1999. The role of Ca^{+2} in the response of cardiac muscle to stretch. *Progress in Biophysics & Molecular Biology*. 71: 59–90.
- [111] Knight H. 2000. Ca^{+2} signaling during abiotic stress in plants. *Internal Review of Cytology*. 195: 269–324.
- [112] Legue V, Blancaflor E, Wymer C, Perbal G, Fantin D, Gilroy S. 1997. Cytoplasmic free Ca^{+2} in *Arabidopsis* roots changes in response to touch but not gravity. *Plant Physiology*. 114: 789–800.
- [113] Mori IC, Schroeder JI. 2004. Reactive oxygen species activation of plant Ca^{+2} channels. A signaling mechanism in polar growth, hormone transduction, stress signaling, and hypothetically mechanotransduction. *Plant Physiology*. 135: 702–708.
- [114] Biro R, Jaffe MJ. 1984. Thigmomorphogenesis: ethylene evolution and its role in the changes observed in mechanically perturbed bean plants. *Physiologia Plantarum*. 62: 289–296.
- [115] Boyer N, de Jaeger G, Bon M-C, Gaspar T. 1986. Cobalt inhibition of thigmo morphogenesis in *Bryonia dioica*: possible role and mechanism of ethylene production. *Physiologia Plantarum*. 67: 552–556.
- [116] Johnson PR, Ecker JR (1998) The ethylene gas signal transduction pathway: a molecular perspective. *Annu. Rev. Genet.*, 32: 227–254.
- [117] Botella JR, Arteca JM, Somodevilla M, Arteca RN. 1996. Ca^{+2} -dependent protein kinase gene expression in response to physical and chemical stimuli in mungbean (*Vigna radiata*). *Plant Mol. Biol.*, 30: 1129–1137.
- [118] Lee D, Polisensky DH, Braam J. 2005. Genome wide identification of touch and darkness-regulated *Arabidopsis* genes: a focus on calmodulin like and XTH genes. *New Phytologist*. 165(2): 429–44.
- [119] Xu W, Purugganan MM, Polisensky DH, Antosiewicz DM, Fry SC, Braam J. 1995. *Arabidopsis TCH4*, regulated by hormones and the environment, encodes a xyloglucan endotransglycosylase. *Plant Cell*. 7: 1555–1567.
- [120] McCormick E, Braam J. 2003. Calmodulin and related potential calcium sensors of *Arabidopsis*. *New Phytologist*. 159: 49–56
- [121] Braam J. 1992. Regulated expression of the calmodulin-related *TCH* genes in cultured *Arabidopsis* cells: Induction by Ca^{+2} and heat shock. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 89: 3213–3216.
- [122] Iliiev EA, Xu W, Polisensky DH, Oh MH, Torisky RS, Clouse SD, Braam J. 2002. Transcriptional and posttranscriptional regulation of *Arabidopsis TCH4* expression by diverse stimuli. Roles of *cis* regions and brassinosteroids. *Plant Physiology*. 130: 770–783.
- [123] Zarka DG, Vogel JT, Cook D, Thomashow MF. 2003. Cold induction of *Arabidopsis CBF* genes involves multiple ICE (inducer of *CBF* expression) promoter elements and a cold-regulatory circuit that is desensitized by low temperature. *Plant Physiology*. 133: 910
- [124] Mizoguchi T, Ichimura K, Shinozaki K. 1997. Environmental stress response in plants: the role of mutagen- activated protein kinases. *Trends in Biotechnology*. 15: 15–19.
- [125] Eckardt NA. 2002. Abscisic acid biosynthesis gene underscores the complexity of sugar, stress, and hormone interactions. *Plant Cell*. 14 (11): 2645–9.

- [126] Durner J, Gow AJ, Stamler JS, Glazebrook J. 1999. Ancient origins of nitric oxide signaling in biological systems. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 96: 14206–14207.
- [127] Rolland F, Moore B, Sheen J. 2002. Sugar sensing and signaling in plants. *Plant Cell.* 14: 185-205.
- [128] Dharmasiri N, Estelle M (2004) Auxin signaling and regulated protein degradation. *Trends in Plant Science.* 9(6): 302-308.
- [129] Abel S, Oeller PW, Theologis A. 1994. Early Auxin-Induced Genes Encode Short-Lived Nuclear Proteins. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 91: 326-330.
- [130] Abel S, Theologis A. 1996. Early genes and auxin action. *Plant Physiol.* 111: 9-17
- [131] Ulmasov T, Murfett J, Hagen G, Guilfoyle TJ. 1997. Aux/IAA proteins repress expressions of reporter genes containing natural and highly active synthetic auxin response elements. *Plant Cell.* 9:1963-1971
- [132] Guilfoyle T, Hagen G, Ulmasov T, Murfett J. 1998. How does auxin turn on genes? *Plant Physiology.* 118: 341-347
- [133] Guilfoyle, TJ, Hagen, G. 2001. Auxin response factors. *J. Plant Growth Regulation.* 20: 281-291.
- [134] Tiwari SB, Hagen G, Guilfoyle T. 2003. The roles of auxin response factor domains in auxin-responsive transcription. *Plant Cell.* 15: 533-543
- [135] Ramos JA, Zenser N, Leyser O, Callis J. 2001. Rapid degradation of auxin/indole acetic acid proteins requires conserved amino acids of domain II and is proteasome dependent. *Plant Cell.* 13: 2349-2360.
- [136] Gray WM, del Pozo JC, Walker L, Hobbie L, Risseuw E, Banks T, Crosby WL, Yang M, Ma H, Estelle M. 1999. Identification of an SCF ubiquitin-ligase complex required for auxin response in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev.* 13: 1678–1691.
- [137] Rouse D, Mackay P, Stirnberg P, Estelle M, Leyser O. 1998. Changes in auxin response from mutations in an AUX/IAA gene. *Science.* 279: 1371-1373
- [138] Nagpal P, Walker L, Young J, Sonawala A, Timpte C, Estelle M, Reed J. 2000. Axr2 encodes a member of the AUX/IAA protein family. *Plant Physiology.* 123: 563-573.
- [139] Worley CK, Zenser N, Ramos J, Rouse D, Leyser O, Theologis A, Callis J. 2000. Degradation of Aux/IAA proteins is essential for normal auxin signalling. *Plant Journal.* 21: 553–562.
- [140] Qing T, Nicholas JU, Jason WR. 2002. *Arabidopsis* SHY2/IAA3 inhibits auxin-regulated gene expression. *Plant Cell.* 14: 301-319
- [141] Pufky J, Qiu Y, Rao MV, Hurban P, Jones AM. 2003. The auxin-induced transcriptome for etiolated *Arabidopsis* seedlings using a structure/function approach. *Functional Integrative Genomics.* 3(4): 135-143.
- [142] Hua J, Meyerowitz EM. 1998. Ethylene responses are negatively regulated by a receptor gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Cell.* 94: 261-271.
- [143] Schwartz SH, Qin X, Zeevart AD. 2003. Elucidation of the indirect pathway of abscisic acid biosynthesis by mutants, genes, and enzymes. *Plant Physiology.* 131: 1591-1601
- [144] Korneef, M., Reuling, G., Karssen, C.M. 1984. The isolation and characterization of abscisic acid-insensitive mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum.* 61: 377-383.
- [145] Allen GJ, Chu SP, Harrington CL, Schumacher K, Hoffmann T, Tank YY, Grill E, Schroeder JI. 2001. A defined range of guard cell calcium oscillation parameters encodes stomatal movements. *Nature.* 411: 1053-1057.
- [146] Cevher Keskin, B., Memon AR Topal Sarıkaya A., Yuksel B. Abscisic Acid Induced Gene Expression in Bread Wheat (*T.aestivum*) *Australian Journal of Crop Science* 4(8):617-625, 2010.
- [147] Sanchez J-P ve Chua N-H. 2001. *Arabidopsis* PLC1 is required for secondary responses to abscisic acid signals. *Plant Cell.* 13: 1143-1154.
- [148] Ritchie SM, Swanson SJ, Gilroy S. 2002. From common signalling components to cell specific responses: insights from the cereal aleurone. *Physiologia Plantarum.* 15(3): 342-351.
- [149] Ng CK-Y, Carr K, McAins MR, Powell B, Hetherington AM. 2001. Drought-induced guard cell signal transduction involves sphingosine-1-phosphate. *Nature.* 410: 596-599.
- [150] Coursol S, Fan LM, Le Stunff H, Spiegel S, Gilroy S, Assmann SM. 2003. Sphingolipid signalling in *Arabidopsis* guard cells involves heterotrimeric G proteins. *Nature.* 423: 651-654.
- [151] Garcia-Mata C, Lamattina L. 2002. Nitric oxide and abscisic acid cross talk in guard cells. *Plant Physiology.* 128 (3): 790-792.
- [152] Klusener B, Young JJ, Murata Y, Allen GJ, Mori IC, Hugouvieux V, Schroeder JI. 2002. Convergence of calcium signaling pathways of pathogenic elicitors and abscisic acid in *Arabidopsis* guard cells. *Plant Physiology.* 130(4): 2152-2163.
- [153] Osakabe Y, Maruyama K, Seki M, Satou M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 2005. An LRR Receptor Kinase, RPK1, is a Key Membrane-Bound Regulator of Abscisic Acid Early Signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell.* 17:1105-1119.
- [154] Hiriyama T, Ohto C, Mizoguchi T, Shinozaki K. 1995. A gene encoding a phosphatidylinositol-specific phospholipase C is induced by dehydration and salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 92: 3903-3907.
- [155] Xue H-W, Pical C, Brearley C, Elge S, Muller-Rober B. 1999. A plant 126-kDa phosphatidylinositol 4-kinase with a novel repeat structure. *Journal Biological Chemistry,* 274:5738-5745
- [156] Mikami K, Katagiri T, Iuchi S, Yamaguchi-Shinozaki, Shinozaki K. 1998. A gene encoding phosphatidylinositol-4-phosphate 5-kinase is induced by water-stress and abscisic acid in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal.* 15: 563-568.
- [157] Xiong L, Lee B-H, Ishitani M, Lee H, Zhang C, Zhu, J-K. 2001. *FIERY1* encoding an inositol polyphosphate 1-phosphatase is a negative regulator of abscisic acid and stress signaling in *Arabidopsis*. *Genes Development.* 15: 1971-1984.
- [158] Pandey S, Assmann SM. 2004. The *Arabidopsis* putative G protein-coupled receptor GCR1 interacts with the G protein alpha subunit GPA1 and regulates abscisic acid signaling. *Plant Cell.* 16 (6): 1616-1632.
- [159] Lemichez E, Wu Y, Sanchez JP, Metteuchi A, Mathur J, Chua NH. 2001. Inactivation of AtRac1 by abscisic acid is essential for stomatal closure. *Genes Development.* 15: 1808-1816.

- [160] Zheng Z-L, Nafisi M, Tam A, Li H, Crowell DN., Chary SN, Schroeder JI, Shen J, Yang Z. 2002. Plasma Membrane-Associated ROP10 Small GTPase Is a Specific Negative Regulator of Abscisic Acid Responses in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 14: 2787-2797.
- [161] Baxter- Burrell A, Yang Z, Springer PS, Bailey-Serres J. 2002. RopGAP4- dependent Rop GTPase rheostat control of *Arabidopsis* oxygen deprivation tolerance. *Science*. 296: 2026-2028.
- [162] Yang Z. 2002. Small GTPases: versatile signaling switches in plants. *Plant Cell*. 14: 375-S388.
- [163] Hoth S, Morgante M, Sanchez JP, Hanafey MK, Tingey SV, Chua NH. 2002. Genome-wide gene expression profiling in *Arabidopsis thaliana* reveals new targets of abscisic acid and largely impaired gene regulation in the *abi1-1* mutant. *J. Cell Sci*. 115: 4891-4900.
- [164] Finkelstein D, Ewing R, Gollub J, Sterky F, Cherry JM, Somerville S. 2002. Microarray data quality analysis: lessons from the AFGC project. *Arabidopsis* Functional Genomics Consortium. *Plant Molecular Biology*. 48: 119-131.
- [165] Koiwa H, Barb AW, Xiong L, Li F, McCully MG, Lee BH, Sokolchik I, Zhu J, Gong Z, Reddy M, Sharkhuu A, Manabe Y, Yokoi S, Zhu JK, Bressan RA, Hasegawa PM. 2002. C-terminal domain phosphatase-like family members (*AtCPLs*) differentially regulate *Arabidopsis thaliana* abiotic stress signaling, growth, and development. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 99(16): 10893-10898.
- [166] Altmann T. 1998. Recent advances in brassinosteroid molecular genetics. *Current Opinion Plant Biology*. 1: 378-383.
- [167] Friedrichsen DM, Joazeiro CA, Li J, Hunter T, Chory J (2000) Brassinosteroid-insensitive-1 is a ubiquitously expressed leucine-rich repeat receptor serine/threonine kinase. *Plant Physiology*. 123: 1247-1256.
- [168] Müssig C, Altman T. 2003. Genomic brassinosteroid effects. *Journal of Plant Growth Regulation*. 22: 313-324.
- [169] Goda H, Shimada Y, Asami T, Fujioka S, Yoshida S. 2002. Microarray analysis of brassinosteroid-regulated genes in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 130: 1319-1334.
- [170] Turner JG, Ellis C, Devoto A. 2002. The Jasmonate Signal Pathway. *Plant Cell*. 14: 153-164.
- [171] Doares SH, Syrovets T, Weiler EW, Ryan CA. 1995. Oligogalacturonides and chitosan activate plant defensive genes through the octadecanoid pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92: 4095-4098.
- [172] Dong. 2001. Genetic dissection of systemic acquired resistance. *Current Opinion in Plant Biology*. 4: 309-314.
- [173] Seki M, Narusaka M, Abe H, Kasuga M, Yamaguchi-Shinozaki K, Carninci P, Hayashizaki Y, Shinozaki K (2001) Monitoring the expression pattern of 1300 *Arabidopsis* genes under drought and cold stresses by using a full-length cDNA microarray. *Plant Cell*. 13: 61-72.
- [174] Seki M, Satou M, Sakurai T, Akiyama K, Iida K, Ishida J, Nakajima M, Enju A, Narusaka M, Fujita M, Oono Y, Kamel A, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. 2004. RIKEN *Arabidopsis* full-length (RAFL) cDNA and its applications for expression profiling under abiotic stress conditions. *Journal of Experimental Botany*. 55(395): 213-223.
- [175] Bergey DR, Howe GA, Ryan CA. 1996. Polypeptide signaling for plant defensive genes exhibits analogies to defense signaling in animals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 93 (22): 12053-12058.
- [176] Li JM, Biswas MG, Chao A, Russell DW, Chory J. 1997. Conservation of function between mammalian and plant steroid 5 alpha-reductases. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 94 (8): 3554-3559.
- [177] Tan BC, Schwartz SH, Zeevaart JAD, McCarty DR. 1997. Genetic control of abscisic acid biosynthesis in maize. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 94: 12235-12240.
- [178] Schwartz SH, Tan BC, Gage DA, Zeevaart JAD, McCarty DR (1997) Specific oxidative cleavage of carotenoids by VP14 of maize. *Science*. 276: 1872-1874.
- [179] Trewavas AJ, Malho R. 1997. Signal perception and transduction: the origin of the phenotype. *Plant Cell*. 9: 1181-1195.
- [180] Ahmed M, Cashmore AR. 1993. *Hy4* gene of *A. thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor. *Nature*. 366: 162-166.
- [181] Cabrera-Vera TM, Vanhauwe J, Thomas TO, Medkova M, Preininger A, Mazzoni MR, Hamm HE. 2003. Insights into G protein structure, function, and regulation. *Endocr. Rev.* 24 (6):765-81.
- [182] Colucci G, Apone F, Alyeshmerni N, Chalmers D, Chrispeels MJ. 2002. GCR1, the putative *Arabidopsis* G protein-coupled receptor gene is cell cycle-regulated, and its overexpression abolishes seed dormancy and shortens time to flowering. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 99(7): 4736-4741.
- [183] Joo JH, Wang S, Chen JG, Jones AM, Fedoroff NV. 2005. Different signaling and cell death roles of heterotrimeric G protein α and β subunits in the *Arabidopsis* oxidative stress response to ozone. *Plant Cell*, www.plantcell.org/cgi/doi/10.1105/tpc.104.029603
- [184] Walker JC. 1994. Structure and function of the receptor-like protein kinases of higher plants. *Plant Molecular Biology*. 26(5): 1599-1609.
- [185] Nasrallah J B, Yu SM, Nasrallah ME. 1998. Self-incompatibility genes of *Brassica oleracea*: Expression, isolation, and structure. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 85: 5551-5555.
- [186] Pastuglia M, Roby D, Dumas, C, Cock M. 1997. Rapid induction by wounding and bacterial infection of an S family receptor-like kinase gene in *Brassica oleracea*. *Plant Cell*. 9: 49-60.
- [187] Torii KU, Mitsukawa N, Oosumi T, Matsuura Y, Yokoyama R, Whittier RF, Komeda Y 1996. The *Arabidopsis* ERECTA gene encodes a putative receptor protein kinase with extracellular leucine-rich repeats. *Plant Cell*. 8(4): 735-46.
- [188] Wang SM, Lue WL, Eimert K, Chen J. 1996. Phytohormone-regulated beta-amylase gene expression in rice. *Plant Molecular Biology*. 31: 975-982.
- [189] Jones DA., Jones JDG. 1997. The role of leucine-rich repeat proteins in plant defences. *Adv. Bot. Res.* 24: 90-167.
- [190] Herve C, Dabos P, Galaud JP, Rouge P, Lescure B. 1996. Characterization of an *Arabidopsis thaliana* gene that defines a new class of putative plant receptor kinases with an extracellular lectin-like domain. *Journal of Molecular Biology*. 258: 778-788

- [191] Ichimura K, Shinozaki K, Tena G, Sheen J, Henry Y, Champion A, Kreis M, Zhang S, Hirt H, Wilson C, Heberle-Bors E, Ellis BE, Morris PC, Innes RW, Ecker JR, Scheel D, Klessig DF, Machida Y, Mundy J, Ohashi Y, Walker JC. 2002. Mitogen-activated protein kinase cascades in plants: a new nomenclature. *Trends in Plant Sci.* 7:301-308
- [192] Bögre L, Ligterink W, Meskiene I, Barker PJ, Heberle-Borse E, Huskinsson NS, Hirt H. 1997. Wounding induces the rapid and transient activation of a specific MAP kinase pathway. *Plant Cell.* 9: 75-83.
- [193] Ligterink W, Kroj T, Zur Nieden U, Hirt H, Scheel D. 1997. Receptor-mediated activation of a MAP kinase in pathogen defense of plants. *Science.* 276: 2054-2057.
- [194] Zhang S, Klessig DF. 1997. Salicylic acid activates a 48-kD MAP kinase in tobacco. *Plant Cell.* 9: 809-824
- [195] Kovtun Y, Chiu WL, Tena G, Sheen J. 2000. Functional analysis of oxidative stress-activated mitogen-activated protein kinase cascade in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 97: 2940-2945.
- [196] Xing T, Malik K, Martin T, Miki BL. 2001. Activation of tomato PR and wound related genes by a mutagenized tomato MAP kinase kinase through divergent pathways. *Plant Mol Biol* 46: 109-120.
- [197] Hirt H. 2000. Connecting oxidative stress, auxin, and cell cycle regulation through a plant mitogen-activated protein kinase pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 97: 2405-2407.
- [198] Xing T, Higgins VJ, Blumwald E. Translocation of Cytosolic Components of NADPH Oxidase to the Plasma Membrane of Tomato Cells 1997. *Plant Cell.* 9: 249-259.
- [199] Knetsch MLW, Wang M, Snaar-Jagalska BE, Heimovaara-Dijkstra S. 1996. Abscisic acid induces mitogen activated protein kinase activation in barley aleurone protoplasts. *Plant Cell.* 8: 1061-1067.
- [200] Burnette RN, Gunesequera BM, Gillaspay GE. 2003. An *Arabidopsis* inositol 5-phosphatase gain-of-function alters abscisic acid signaling. *Plant Physiology.* 132 (2):1011-1019
- [201] Leung J, Bauvier-Durand M, Morris PC, Guerrier D, Cheddor F, Giraudat J. 1994. *Arabidopsis* ABA responses gene ABI1: features of a Ca²⁺ modulated protein phosphatase. *Science.* 264: 1448-1452.
- [202] Morris PC, Guerrier D, Leung J, Giraudat J. 1997. Cloning and characterisation of MEK1, an *Arabidopsis* gene encoding a homologue of MAP kinase kinase. *Plant Molecular Biology.* 35: 1057-1064
- [203] Cevher Keskin B, Yildizhan Y, Kulen O, Yuksel B, Onarici S, Tekel D. (2011). The investigation of drought-associated genes in bread wheat through comparative transcriptome profiling. *Current Opinion in Biotechnology.* 22:1, 138