

T.C.
BİLECİK ŞEYH EDEBALI ÜNİVERSİTESİ
LİSANSÜSTÜ EĞİTİM ENSTİTÜSÜ
MOLEKÜLER BİYOLOJİ VE GENETİK ANABİLİM DALI

ÇİLEK VARYETELERİNDE TUZ STRESİNE TOLERANSIN BELİRLENMESİ

YÜKSEK LİSANS TEZİ

NEVA KULA

TEZ DANIŞMANI
PROF.DR. DİLEK ÜNAL

BİLECİK, 2025

10742071

T.C.
BİLECİK ŞEYH EDEBALI ÜNİVERSİTESİ
LİSANSÜSTÜ EĞİTİM ENSTİTÜSÜ
MOLEKÜLER BİYOLOJİ VE GENETİK ANABİLİM DALI

ÇİLEK VARYETELERİNDE TUZ STRESİNE TOLERANSIN BELİRLENMESİ

YÜKSEK LİSANS TEZİ

NEVA KULA

TEZ DANIŞMANI
PROF.DR. DİLEK ÜNAL

BİLECİK,2025

10742071

BEYAN

“ÇİLEK VARYETELERİNDE TUZ STRESİNE TOLERANSIN BELİRLENMESİ” adlı yüksek lisans tezi hazırlık ve yazımı sırasında bilimsel araştırma etik kurallarına uyduğumu, başkalarının eserlerinden yararlandığım bölümlerde bilimsel kurallara uygun atıfta bulunduğumu, kullandığım verilerde herhangi bir tahrifat yapmadığımı, tezin herhangi bir kısmının Bilecik Şeyh Edebali Üniversitesi veya başka bir üniversitede başka bir tez çalışması olarak sunulmadığını, aksinin tespit edileceği muhtemel durumlarda doğabilecek her türlü hukuki sorumluluğu kabul ettiğimi ve vermiş olduğum bilgilerin doğru olduğunu beyan ederim.

Bu çalışmanın, Bilimsel Araştırma Projeleri (BAP), TÜBİTAK veya benzeri kuruluşlarca desteklenmesi durumunda; projenin ve destekleyen kurumun adı proje numarası ile birlikte, ETİK KURUL onayı alınması durumunda ise ETİK KURUL tarih karar ve sayı bilgilerinin beyan edilmesi gerekmektedir.			
DESTEK ALINMIŞTIR		DESTEK ALINMAMIŞTIR	X
Destek alındı ise;			
Destekleyen kurum;			
Desteğin Türü		Proje Numarası	
1-			
2-			
Diğer;.....			
ETİK KURUL onayı var ise;			
karar tarih/sayı:		/.....	

Neva KULA

../../2025

İmza

.....

ÖN SÖZ

Bütün yaşamım boyunca her zaman beni seven, sayan ve destekleyen aileme saygı ve sevgilerimi sunarım. Bu aşamaya gelmemdeki bütün emekleri için teşekkür ederim.

Tez çalışmamın her aşamasında daima yanımda olup bilgi, birikim ve tecrübeleriyle her konuda bana yardımcı olan değerli danışman hocam Prof. Dr. Dilek ÜNAL' a sonsuz teşekkür sunarım.

Laboratuvar ortamında her anımda yanımda olan değerli arkadaşlarımdan olan Tuğçe AKTOPRAK, Sevingül BEYDİLLİ ve Aleyna UĞUREL 'e teşekkürlerimi sunarım.

Neva KULA

2025

ÖZET

ÇİLEK VARYETELERİNDE TUZ STRESİNE TOLERANSIN BELİRLENMESİ

Tuz stresi, dünya genelinde tarımsal üretkenliği önemli ölçüde sınırlamaktadır. Bu çalışmada, Petaluma ve Cabrillo olmak üzere iki çilek çeşidinin 150 mM ve 300 mM NaCl uygulamaları altındaki morfolojik, fizyolojik ve moleküler yanıtları karşılaştırılmıştır. Petaluma, üstün tuz toleransı göstermiş, büyüme parametrelerinde daha az azalma, düşük lipid peroksidasyonu, azalmış membran hasarı ve daha iyi korunmuş klorofil oranları sergilemiştir. Özellikle dikkat çekici olan, Petaluma'nın 300 mM NaCl konsantrasyonunda 7,2 kat daha yüksek antosiyanin seviyesi biriktirirken, Cabrillo'da antosiyanin içeriğinin azalma göstermesidir.

Bu bulgular, Petaluma 'nın gelişmiş tuz toleransının, özellikle tuz stresi altında oksidatif hasarı azaltmaya yardımcı olan antosiyanin biyosentezi başta olmak üzere, koruyucu mekanizmaların koordineli düzenlenmesinden kaynaklandığını göstermektedir.

Anahtar Kelimeler: Çilek, Cabrillo, Petaluma, Tuz Stresi

ABSTRACT

DETERMINATION OF SALT STRESS TOLERANCE IN STRAWBERRY VARIETIES

Salt stress significantly limits agricultural productivity worldwide. This study compared morphological, physiological, and molecular responses of two strawberry cultivars, Petaluma and Cabrillo, under 150 mM and 300 mM NaCl treatments. Petaluma demonstrated superior salt tolerance, exhibiting less reduction in growth parameters, lower lipid peroxidation, decreased membrane damage, and better-preserved chlorophyll ratios. Notably, *Petaluma* accumulated 7.2-fold higher anthocyanin levels at 300 mM NaCl, while Cabrillo showed reduced anthocyanin content.

These findings suggest that Petaluma's enhanced salt tolerance results from coordinated regulation of protective mechanisms, particularly anthocyanin biosynthesis, which helps mitigate oxidative damage under salt stress.

Keywords: Strawberry, Cabrillo, Petaluma, Salt Stress

İÇİNDEKİLER

Sayfa

ÖN SÖZ.....	i
ÖZET.....	ii
ABSTRACT.....	iii
İÇİNDEKİLER.....	iv
TABLolar LİSTESİ.....	vi
ŞEKİLLER LİSTESİ.....	vii
KISALTMALAR VE SİMGELER LİSTESİ.....	viii
1. GİRİŞ.....	1
1.1. Çilek Bitkisi.....	2
2. GENEL BİLGİLER.....	4
2.1. Tuz Stresi ve Toleransı.....	4
2.2. Tuz Stresinin Bitki Morfolojisi, Büyümesi ve Besin Alınımı Üzerine Etkileri.....	5
2.2.1. Kök Morfolojisi ve Gelişimi.....	6
2.2.2. Sürgün Morfolojisi ve Gelişimi.....	8
2.2.3. Anatomik Değişiklikler.....	9
2.3. Tuzluluk Stresinde Bitkilerin Fizyolojik ve Biyokimyasal Yanıtları.....	10
2.3.1. Temel Fizyolojik Yanıtlar.....	10
2.3.2. Ozmotik Ayarlama.....	11
2.3.3. Şeker Sinyallemesi.....	15
2.3.4. Geç Embriyogenez Abundant (LEA) Proteinleri.....	15
2.4. İyon Homeostazı: Taşıyıcı Aracılı Tuz Toleransı.....	16
2.5. ROS Temizleme.....	16
2.6. Tuzluluk Toleransı için İslah: Konvansiyonel ve Modern Yaklaşım.....	18
3. MATERYAL-METOT.....	20
3.1. Materyal.....	20

3.2. Tuz Stresi Uygulaması.....	20
3.3. Bitki Büyüme Parametreleri Ölçümü.....	20
3.4.Klorofil Analizi.....	20
3.5. Membran Geçirgenliği (EC).....	21
3.6.Total Antosiyonin İçeriği.....	21
3.7. Lipid Peroksidasyonu.....	21
3.8. İstatistik.....	21
4. BULGULAR.....	22
4.1. Morfolojik Analizler.....	22
4.2. Fizyolojik Analizler.....	25
4.2.1. Klorofil Analiz Sonucu.....	25
4.2.2 Membran Geçirgenliği (EC) ve Lipid Peroksidasyon Analiz Sonucu.....	26
4.2.3. Total Antasiyonin Analizi Sonucu.....	28
5. TARTIŞMA VE SONUÇ.....	29
KAYNAKÇA.....	32

TABLÖLAR LİSTESİ

Sayfa

Tablo 2.1. Tuz stresinin farklı bitki organlarında neden olduğu fenotipik değişiklikler.....	4
Tablo 4.1. <i>Fragaria x ananassa</i> ’ nin büyüme parametreleri. Petulama ve Cabrillo bitkilerinin 150 mM ve 300 mM tuzluluk koşullarında yetiştirilmesi.....	24
Tablo 4.2. <i>Fragaria x ananassa</i> nin pigment bileşimi. 150 mM ve 300 mM tuzluluk koşullarında yetiştirilen Petaluma ve Cabrillo.....	25



ŞEKİLLER LİSTESİ

Sayfa

Şekil 1.1. Çilek bitkisinin genel yapısı.....	3
Şekil 2.1. Tuz stresinin bitkilerde meristematik hücrelere etkisi ve büyüme üzerine olumsuz sonuçlarının şematik şekli.....	7
Şekil 2.5. Tuzluluk stresi koşulları altında bitki hücresinde ROS, RNS ve RSS arasındaki etkileşim/karşılıklı etkileyişin kavramsal gösterimi.....	17
Şekil 4.1. <i>Fragaria x ananassa</i> 'nın morfolojik görünümü. Tuz stresine on gün maruz kaldıktan sonra tuz stresi altında Petaluma.....	22
Şekil 4.2. <i>Fragaria x ananassa</i> 'nın morfolojik görünümü. Tuz stresine on gün maruz kaldıktan sonra tuz stresi altında Cabrillo.....	23
Şekil 4.3. Tuz stresine on gün maruz kaldıktan sonra tuz stresi altında yetişen çilek varyetelerinin yaprak kenarlarının morfolojik görüntüsü.....	23
Şekil 4.4. Petulama ve Cabrillo bitkisinde membran hasarının yüzde oranı.....	27
Şekil 4.5. Petulama ve Cabrillo bitkisinde farklı oranlarda tuza maruz kaldıklarında MDA içeriği.....	27
Şekil 4.6. <i>Fragaria x ananassa</i> 'nin antosiyanin içeriği sonuçları. 'Petaluma' ve 'Cabrillo' normal ve tuz stresinde (150 ve 300 mM)	28

KISALTMALAR VE SİMGELER LİSTESİ

%	: Yüzde
°C	: Santigrat derece
µL	: Mikrolitre
µmol	: Mikromol
ABA	: Absisik asit
ACC	: Aminosiklopropan-1-karboksilik asit
APX	: Askorbat peroksidaz
BADH	: Betain aldehit dehidrogenaz
Ca²⁺	: Kalsiyum
CAT	: Katalaz
Chl a	: Klorofil a
Chl b	: Klorofil b
Chl a+b	: Toplam klorofil
CMO	: Kolin monooksijenaz
DNA	: Deoksiribonükleik asit
EC	: Elektriksel iletkenlik
GB	: Glisin betain
h/h/h	: Hacim/hacim/hacim
H₂O₂	: Hidrojen peroksit
H⁺	: Hidrojen
HCl	: Hidroklorik asit
K⁺	: Potasyum
LHC	: Işık toplayıcı kompleks

m⁻²	: Metrekare
MDA	: Malondialdehit
Mg²⁺	: Magnezyum
mL	: Mililitre
mM	: Milimolar
MRI	: Manyetik rezonans görüntüleme
Na⁺	: Sodyum
NaCl	: Sodyum klorür
nm	: Nanometre
NO₃⁻	: Nitrat
O₂	: Oksijen
O₂^{•-}	: Süperoksit radikali
P5CR	: Δ ¹ -pirrolin 5-karboksilat redüktaz
P5CS	: P5C sentaz
PAL	: Fenilalanin amonyak liyaz
PS II	: Fotosistem II
QAC	: Kuaterner amonyum bileşikleri
RNA	: Ribonükleik asit
ROS	: Reaktif oksijen türevi
SOD	: Süperoksit dismutaz
SPS	: Sükroz fosfat sentaz

1. GİRİŞ

Dünya çapında sekiz milyon hektardan fazla arazi tuzdan etkilenmiştir ve bu dünyanın toplam ekilebilir arazi alanının %6'sını oluşturmaktadır. Önümüzdeki 25 yıl içinde ekilebilir arazinin %30'unun, 21. yüzyılın ortasına kadar ise %50'sinin kaybolacağı beklenmektedir (Munns ve Tester, 2008). Toprak tuzluluğu, 21. yüzyılın en endişe verici çevresel sorunlarından biri haline gelmiştir. Artan nüfus ve yetersiz ekilebilir arazi ile birlikte, toprak tuzluluğu sorununu çözmek büyük bir aciliyettir. Şu ana kadar toprak tuzlaşmasını hafifletmek için (i) hasarlı toprağı restore etmek için kimyasal düzenleyiciler ve (ii) tuza toleranslı çeşitler yetiştirmek için biyoteknolojik araçlar olmak üzere başlıca iki yol kullanılmaktadır. Bu yöntemleri karşılaştırdığımızda, ilk yol daha maliyetli olmakla birlikte ikincil tuzlaşmaya neden olma riski taşımaktadır. Bu nedenle, günümüzde tuza toleranslı bitkileri yetiştirmek giderek daha önemli hale gelmiştir.

Doğada, halofit adı verilen bazı bitkiler tuza toleranslı olacak şekilde savunma mekanizmalarını düzenleme yeteneğine sahiptir, oysa insanların kullanabileceği hemen hemen tüm mahsul türleri glikofit olup, topraktaki yüksek tuz konsantrasyonlarına duyarlıdır (Flowers ve Colmer, 2008). Araştırmacılar, tuza toleranslı bitkilerdeki tuz toleransı mekanizmalarını incelemekte ve bunları tuza toleranslı olmayan bitkilere uygulamaya çalışmaktadır. Önceki çalışmalar, tüm savunma ağının büyük bir bölümünü ortaya koymuştur. Tuz stresi kısa vadede tuz stresine bağlı ozmotik stresin meydana gelmesi ve uzun vadede özellikle Na^+ ve Cl^- olmak üzere fitotoksik iyonların birikimi nedeniyle iyon toksisitesinin oluşması şeklinde iki bileşene ayrılmaktadır. Ozmotik ve toksik etkilere ek olarak, tuz stresi ayrıca oksidatif stresi de indükleyerek tüm bu faktörler bir arada bitkilerde zararlı etkilere yol açmaktadır (Zhu, 2001; Hasegawa vd., 2000; Mahajan ve Tuteja, 2005).

Sodyum (Na^+), henüz tanımlanmamış spesifik bir Na^+ algılama modülü tarafından algılanır. Erken algılamadan sonra, yukarı akış sinyal yanıtları indüklenir. K^+ , Ca^{2+} , H^+ , fosfolipid, reaktif oksijen türleri (ROS), çeşitli protein kinazlar ve bitki hormonları karmaşık sinyal iletim ağında yer almaktadır. Sonrasında, strese duyarlı genleri düzenleyen transkripsiyon faktörleri indüklenmekte ve sonuç olarak, iyon taşıyıcı genler ve antioksidan genler gibi fonksiyonel genler verimli bir şekilde eksprese edilmektedir. Tuz toleransında yer alan sinyalizasyon akışındaki her adım, bitkilerin direnç geliştirmesi için büyük önem taşımaktadır.

Tuz stresinin bitkilerde fizyolojik ve metabolik bozukluklara neden olarak büyüme,

gelişim, verim ve kalitelerini etkilediği gözlenmiştir. Tuzluluk stresi sonucunda, bitkilerin farklı hücrelerinde osmolit, bitki büyüme düzenleyicileri, antioksidanlar ve detoksifikasyon enzimleri gibi çeşitli bileşikler birikir (Ghaderi vd., 2018). Bitki hücrelerindeki osmolit birikimi, bitkinin ozmotik potansiyelini değiştirerek su alımında azalmaya yol açabilir. Ayrıca, aşırı sodyum birikimi iyon homeostazını bozarak iyon toksisitesine neden olur. Bu aşırı sodyum birikimi, potasyum-sodyum oranını azaltır. Bitki hücrelerinde tuz stresi maruziyeti hidrojen peroksit (H₂O₂) seviyelerinde artışa yol açar ve ROS seviyelerindeki bu artış lipidleri, proteinleri ve DNA'yı okside ederek hücrel metabolizmayı bozar. Sonuç olarak oksidatif hasar meydana gelir ve bu durum nihayetinde bitki ölümüne yol açabilir (Wang vd., 2024).

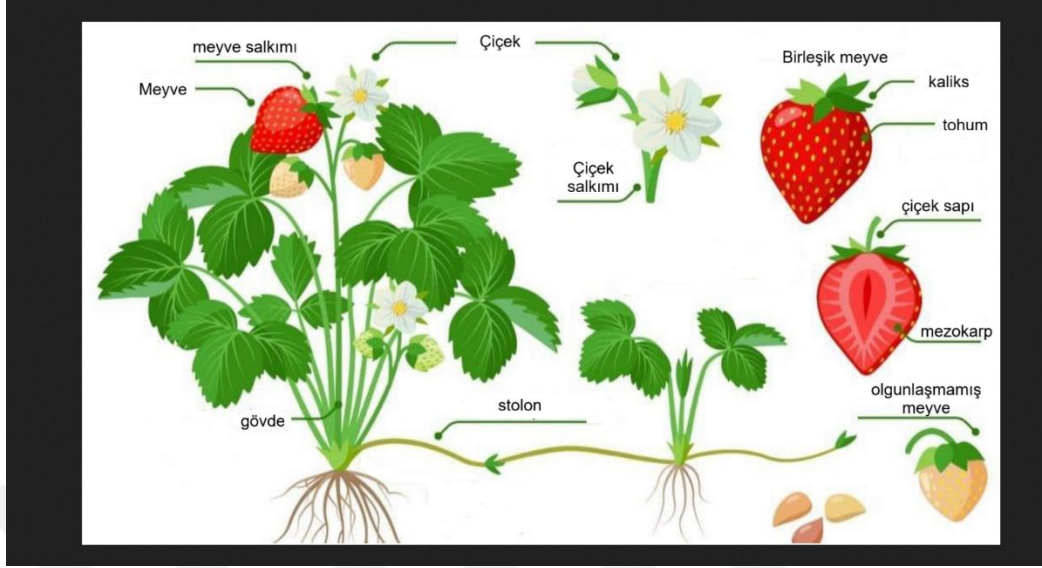
Bu tezde daha önce tuz stresine karşı tolerans kapasitesi belirlenmemiş olan Petaluma ve Cabrillo olmak üzere iki çilek çeşidinin tolerans kapasitelerin belirlenmesi amaçlanmıştır. Bu çeşitlerin ilgili tolerans mekanizmalarını aydınlatmak için lipid peroksidasyonu, membran hasarı, klorofil degradasyon oranı ve antosiyanin üretimi dahil olmak üzere büyüme parametreleri ve oksidatif stres belirteçlerinin kapsamlı karşılaştırmalı analizi gerçekleştirilmiştir.

1.1. Çilek Bitkisi

Çilek bitkisi (*Fragaria x ananassa* Duch.), *Rosales* takımı *Rosaceae* familyası, *Fragaria* cinsi içerisinde yer almaktadır (Hancock, 1999). Dünyada geniş bir şekilde yetiştirilen ve tüketimi olan çok yıllık meyvelerden biridir (Şekil 1.1.1). Çilek bitkisinin eşsiz tadı, rengi ve kokusu sebebi ile dünya çapında tercih edilen meyvelerden biri haline gelmiştir (Wang R. Vd., 2024). Yüksek C vitamini içermesi ile tüketim ve üretim alanında insan beslenmesi için önemli bir tarım mahsulüdür (Giampieri F. vd., 2012). Bu sebeple ekonomik olarak önemli tarım ürünü kabul edilmektedir (Ngouana L. S. T. vd., 2023). Diğer meyvelere kıyasla yüksek miktarda antioksidan barındırdığı düşünülmektedir. Buna ek olarak yapılan çalışmalarda potasyum, magnezyum ve kalsiyum gibi çeşitli elementleri içerdiği kanıtlanmıştır (Tulipani S. vd., 2011).

Değişik iklim ve toprak koşullarında yetiştirilebilmesi, yamaç ve dağ köylerindeki arazilerde de yetiştirilme olanaklarının fazla olması sebebiyle ülkemiz çilek üretimi açısından giderek artan önemli bir ürün haline gelmiştir (Erdoğan Bayram S. vd., 2013). Adaptasyon kabiliyetinin iyi olması nedeni ile farklı ekolojik koşullarda yetişebilmesi, taze ya da işlenmiş gıda olarak tüketilmesi, yatırımların ilk yıldan itibaren geri dönüşü ve birim alandan elde edilen kazancın birçok ürüne göre daha kârlı olması gibi sebeplerden dolayı son elli yılda dünyada üretimi ve tüketimi hızlı bir artış göstermiştir. Çileğin üretim kapasitesi açısından dünyada,

2021 yılı verilerine göre, 389.665 ha alanda 9.175.384 ton gerçekleştirilirken, Türkiye 669.195 ton çilek üretimi ile üçüncü sırada yer almaktadır (FAO,2023).



Şekil 1.1. Çilek bitkisinin genel yapısı

Kaynak: (Katel vd., 2020)

Çilek bitkisinin çeşitlerinden olan Cabrillo orta yoğunlukta büyümeye sahiptir. Verimi iyi düzeyde olup düzgün meyve oluşturmaktadır. Meyveler çok büyük parlak turuncu-kırmızı renge sahiptir. Canlılığı güçlü ve dik büyüme göstermektedir. Çiçekleri tahta ve meyve salkımları yere yatık şekilde gelişir. Oluşabilecek hastalıklara karşı orta derecede dirence sahiptir (Gasic K. vd., 2018). Tuz toleransı ile ilgili bir bilgiye literatüre rastlanmamıştır. Petaluma, kısa gün bitkisi ve verimi yüksek bir Çilek bitkisinin çeşitidir. Erken olgunlaşmakta ve oluşan meyveler büyük, parlak kırmızı-turuncu renge sahiptir. Orta canlılıkta, çiçekler tahta veya üstünde, meyve salkımları yere yatık şekilde yetişmektedir. Küllenme, çürüme ve lekelenmelere karşı dayanıklıdır (Gasic K. vd., 2018). Tuz toleransı ile ilgili bir bilgiye literatürde rastlanmamıştır.

2. GENEL BİLGİLER

2.1. Tuz Stresi ve Toleransı

Küresel ısınmanın artması sebebiyle tarımsal üretim için kısıtlayıcı bir faktör olan tuz stresi meydana gelmektedir (Qados A. ve Amira M.S. 2011). Toprakta veya sulama sularında tuz miktarlarının yükselmesi başlıca dünya çapında tarımsal verim ve üretim konusunda olumsuz yönde etkiler oluşturmaktadır. Ayrıca topraktaki tuz konsantrasyonunun artması bitkilerin büyüme ve gelişim süreçlerini olumsuz yönde etkilemektedir. Dünyadaki ekilebilir tarım arazilerinin yaklaşık %20'sinden fazlası tuzluluk sebebi ile olumsuz koşullar altındadır. Ek olarak, bu tarım arazilerinin tuzluluk oranının hem doğal hem de antropojenik faktörler nedeniyle arttığı düşünülmektedir (Hasanuzzaman M. ve Fujita M. 2022; Zhao S. vd., 2021). Yapılan çalışmalar, yüksek tuzluluk oranına sahip arazilerin, kurak ve yarı kurak iklim koşullarına sahip bölgelerde daha yaygın olarak bulunduğunu göstermiştir.

Tablo 2.1. Tuz stresinin farklı bitki organlarında neden olduğu fenotipik değişiklikler

Organlar	Fenotipik Özellikler	Türler
Kök	Daha az sayıda ana kök ve lateral kök, azalmış kök uzunluğu, yüzey alanı, toplam kök hacmi, kök ucu sayısı vb.	<i>Glycine max</i> [13], <i>Triticum aestivum</i> [6] ve <i>Arabidopsis thaliana</i> [19]
Sürgün	Daha kısa sürgünler ve internodlar, azalmış internod sayısı ve meyve dalları	<i>Punica granatum</i> [14] ve <i>Oryza sativa</i> [4]
Yaprak	Sarma, kıvrılma ve solmuş yaprak kenarları, daha küçük ve yaşlanan yapraklar, artmış stoma yoğunluğu ve yaprak yüzeyinde kalınlaşmış kutikula	<i>Triticum aestivum</i> [6], <i>Sorghum bicolor</i> [15] ve <i>Spartina</i> [20]
Çiçek	Erken çiçeklenme; çiçek tomurcuklarının aborte olması; anter, pistil ve petallerin gelişiminin engellenmesi	<i>Arabidopsis thaliana</i> [16] ve <i>Populus alba</i> [21]
Meyve	Düşük meyve ağırlığı ve verimi, zayıf meyve rengi ve artmış meyve sertliği	<i>Solanum lycopersicum</i> [22]
Tohum	Azalmış tohum sayısı ve verimi, düşük tohum çimlenmesi	<i>Helianthus annuus</i> [18] ve <i>Halostachys capsica</i> [23]

Kaynak: (Ghaderi N. vd., 2018).

Tuzluluk, toprakta inorganik tuzların aşırı birikimi ile meydana gelen bir abiyotik stres faktörü olarak tanımlanmaktadır. Tuz stresi, bitkilerde fizyolojik ve metabolik bozukluklara neden olarak bitkinin büyümesini, gelişmesini, verimini ve kalitesini etkilediği görülmektedir (Tablo 2.1). Tuzluluk stresi sonucunda bitkilerin farklı hücrelerinde osmolitler, bitki büyüme düzenleyicileri, antioksidanlar ve detoksifikasyon enzimleri gibi çeşitli bileşikler birikmektedir (Ghaderi N. vd., 2018). Bitki hücrelerinde osmolitlerin birikimi, bitkinin ozmotik potansiyelini değiştirerek su emiliminde azalmaya neden olabilmektedir. Buna ek olarak, sodyumun aşırı birikimi iyon homeostazını bozarak iyon toksisitesine yol açmaktadır. Sodyumun aşırı birikimi potasyum-sodyum oranını azaltarak bitki metabolizmasını olumsuz etkilemektedir. Bitki hücrelerinin maruz kaldığı tuz stresi H_2O_2 seviyelerinde artışa neden olmakta ve ROS üretiminin artması lipidleri, proteinleri ve DNA'yı oksitleyerek hücrel metabolizmayı bozmaktadır. Bunun sonucunda oksidatif hasar meydana gelir ve bitkinin ölümü ile sonuçlanır (Wang R. vd., 2024).

Ayrıca tuz stresi, bitkilerin klorofil üretimini engelleyerek fotosentez verimini azaltmakta ve bitki büyümesini baskılamaktadır. Bu durum hücre bölünmesini engelleyerek LHC proteinlerinin kompleks oluşumunu etkilemektedir. Fotosentezde kritik rol oynayan RubisCO gibi enzimlerin aktivitelerini ve kararlılıklarını da olumsuz etkilemektedir (Zhao S. vd., 2021).

Bitkiler tuz stresine maruz kaldığında, tuz stresinin neden olduğu hasarı azaltmanın (i) tuzlu iyonların konsantrasyonunu tolere edilebilir aralığa düşürmek veya (ii) bitkilerin tuz stresine toleransını artırmak üzere iki yolu vardır. Bitkilerin tuz hasarından kaçınmalarının ise (i) tuz atılımı, (ii) tuz seyreltme, (iii) tuz birikimi ve (iv) tuz dışlama olmak dört yolu bulunmaktadır (Flowers ve Colmer, 2008).

2.2. Tuz stresinin Bitki morfolojisi, büyümesi ve besin alımını üzerine etkileri

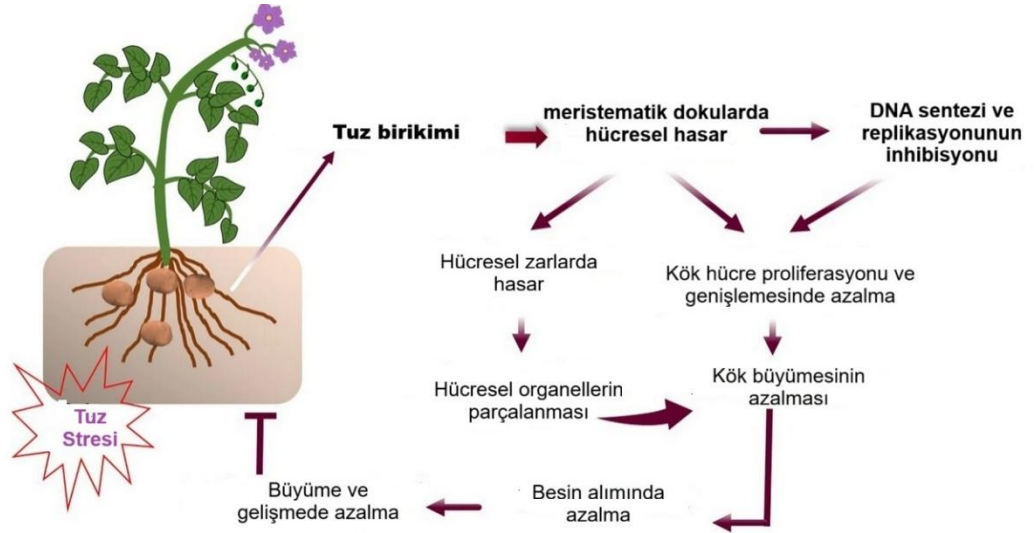
Tuz stresi, turgor basıncını, fotosentezi ve spesifik enzimlerin aktivitesini etkileyerek bitki büyümesini azaltmaktadır (Munns, 1992). Bu etki iki aşamada meydana gelebilir; birinci aşama, kök bölgesindeki yüksek tuz konsantrasyonuna bağlı ozmotik etkiyle yönetilirken, ikinci aşama yaprak dokularında yüksek tuz birikimi nedeniyle ortaya çıkan toksik etkilerle yönetilmektedir (Munns, 2005). Kök bölgesinde yüksek tuz konsantrasyonunun varlığı, bitki hücrelerinde yüksek ozmotik basınca neden olarak, potasyum ve kalsiyum gibi su ve esansiyel mineralleri alım kapasitesini azaltmaktadır (Munns ve ark., 2006). Şiddetli tuz stresi altında, toprak hiper-ozmotik hale gelmekte, kök hücrelerinin su kaybetmesine neden olmakta ve bu durum şiddetli solmaya veya bitki senesensine yol açmaktadır (Munns, 2002). Ozmotik stres

başlangıçta yaprak büyümesini azaltmakta ve sonuçta sürgün gelişiminde ve reproduktif büyümede azalmaya neden olmaktadır (Munns ve Tester, 2008), bu durum başlıca bitki dokularındaki su açığından kaynaklanmaktadır (Munns, 2002).

Tuz stresi, ozmotik stres kaynaklı kısmi stomatal kapanma nedeniyle fotosentetik orandaki azalmayı indüklemektedir (Munns ve Tester, 2008). Bitki kökleri tarafından absorbe edilen sodyum iyonları, sitozolde yüksek konsantrasyonda bulunduğunda bitki için zararlı olabilmektedir (Tuteja, 2007). Sodyum ve potasyum iyonları tek değerlikli katyonlar olduklarından, tam hidrate tuzlu koşullar altında bitki tarafından alım için rekabet etmektedirler (Schachtman ve Liu, 1999), bu da normal metabolik fonksiyon için gerekli esansiyel bir makro element olan potasyumda eksiklik ile sonuçlanmaktadır (Munns ve ark., 2006; Bhandal ve Malik, 1998). Sitoplazmada sodyum ve klorür iyonlarının artan konsantrasyonları hücresel metabolizmayı bozabilmekte, fotosentetik aparata hasar verebilmekte ve hücrelerin dehidrasyonuna neden olabilmektedir (Munns ve Tester, 2008; Ashraf ve Harris, 2013). Bu nedenle, sitozolde aşırı miktarlarda sodyum alımını engellemek/sınırlamak ve hücresel potasyum/sodyum oranını artırmak tuz toleransı için kritik öneme sahiptir (Annunziata ve ark., 2017; Carillo ve ark., 2019).

2.2.1. Kök Morfolojisi ve Gelişimi

Kök sistemi mimarisi tuzluluk stresinden ciddi şekilde etkilenmektedir (Otsuka ve ark., 2020). Tuzluluk stresi altında bitkinin kök bölgesinde tuz birikimi, ozmotik stresin gelişmesine, hücre membranının ve iyonik homeostazın bozulmasına yol açmaktadır. Patateste gözlemlendiği gibi, tuzluluk stresi altında K^+ , Ca^{2+} ve NO_3^- gibi esansiyel besin elementlerinin alımı da inhibe olmaktadır (Shaterian ve ark., 2005). Na^+ , Cl^- ve B iyonlarının aşırı birikimi bitkilerde toksik etkilere sahiptir ve bu iyonların yapraklara taşınması fotosentez, protein sentezi gibi fizyolojik ve biyokimyasal süreçleri bozmakta ve hücre organellerinde hasara neden olmaktadır (Zörb ve ark., 2019). Tuzluluk, kök sistemi mimarisi ve genişlemesi tarafından düzenlenen su ve besin elementi alımını etkilemektedir. Kök ve yumru bitkilerinde tuzluluk stresine karşı sergilenen tolerans mekanizması, birincil kök uzamasının azaltılmasını içermektedir (Khan ve ark., 2016). Kök büyümesinin inhibisyonu, tuzluluk stresi altında azalan hücre bölünmesi ve genişlemesinden kaynaklanmaktadır. Köklerde tetiklenen diğer adaptif mekanizmalar arasında, sodyum iyonlarının kök steler bölgeleri ve vakuollerde yer almakta; bu durum sürgün organlarına taşınmasını önleyerek sürgün hasarını engellemektedir (Arif ve ark., 2019). Tuz birikiminin kök morfolojisi ve gelişimi üzerindeki etkisi Şekil 2.2.1'de gösterilmiştir.



Şekil 2.1. Tuz stresinin bitkilerde meristematik hücrelere etkisi ve büyüme üzerine olumsuz sonuçlarının şematik şekli. Tuz birikimi meristematik hücrelerde hücre hasara yol açarak DNA sentezi ve replikasyonunu inhibe eder, membran sistemine zarar verir ve kök hücre proliferasyonunu azaltır. Bu etkiler hücre organellerinin parçalanmasına, kök büyümesinin azalmasına, besin alımının düşmesine ve sonuç olarak bitki büyüme ve gelişmesinin azalmasına neden olur.

Kaynak: (Chourasia vd. 2022)

Patatesin geç olgunlaşan kültüvarlarında, kök sistemi tipik olarak daha büyüktür ve bu durum onları küçük kök sistemlerine sahip erken olgunlaşan kültüvarlara kıyasla daha toleranslı kılmaktadır (Shaterian ve ark., 2005). Nyman ve ark. (1983)'nın yaptığı çalışmada, *Colocasia esculenta* fidelerinin tuzdan etkilenmiş topraklarda çok yavaş büyüdüğünü ve daha az birincil kök başlangıcı gösterdiğini rapor etmektedir. Tuzluluk seviyesi, *C. esculenta*'nın kök sayısı için belirleyici faktördür (Sahoo ve ark., 2018). Bitki büyüme ortamında %3-5'e kadar tuzluluk seviyeleri, doku kültürü *C. esculenta* bitkilerinde kök sayısını azaltabileceği ortaya konmuştur (Vaurasi ve Kant, 2016). Zerdeçalda yapılan bir çalışmada, benzer şekilde, kök kuru ağırlığının tuzluluk altında kontrol bitkilerine kıyasla %56 oranında azaldığı tespit edilmiştir (Mostajeran ve ark., 2014).

Tuz stresi, soğan (*Allium cepa*) kök meristem hücrelerini ciddi şekilde etkilemektedir. Tuzluluk stresi altında büyüyen soğan kökü, kontrole kıyasla gevşek kök başlığı organizasyonu göstermektedir. Dahası, tuz muamelesi görmüş soğan soğanlarında, epidermal hücrelerin alttaki hücre tabakasından ayrıldığı görülmektedir (Andrea ve Tani, 2009). Tuzluluk stresi, Yem Pancarında (*Beta vulgaris*) köklerin su absorpsiyon kapasitesini düşürmektedir. Havuçta,

tuzluluk stresi (150 mM NaCl) kök taze ve kuru ağırlığını azaltarak kök büyümesi üzerinde zararlı bir etkiye neden olmuştur (Bano ve ark., 2014). Buna karşılık, 50 mM NaCl altında şeker pancarı taze kök ağırlığında önemli bir artış gözlenmiştir (Wu ve ark., 2013). Ancak, 200 mM NaCl'ye kadar tuz stresi seviyeleri, şeker pancarında kök taze ve kuru ağırlığında önemli bir azalmaya yol açmaktadır (Wu ve ark., 2013). Tuz stresi, elektriksel iletkenlik değeri 0,5'ten 6,0 dS m⁻¹'e artışıyla turpun yumrulu kök çapını ciddi şekilde etkilemektedir. Doku kültüründe yetiştirilen *Dioscorea alata*'nda, 200 mM NaCl'nin tuzluluk stresi, 100 mM NaCl ve kontrole kıyasla 6 haftalık kültürden sonra köklenmede tam inhibisyona yol açmaktadır (Wheatley ve ark., 2003). Daha önceki araştırmalarında gösterdiği gibi tuz stresi kök büyüme ve gelişimini engelleyen önemli abiyotik stres faktörlerinden bir tanesidir.

2.2.2. Sürgün Morfolojisi ve Gelişimi

Sürgün büyümesi ve gelişimi, hücre genişlemesinin ve lateral tomurcuk gelişiminin inhibisyonu nedeniyle tuzluluk stresinden ciddi şekilde etkilenmektedir (Munns ve Tester, 2008). Tuzluluk stresi altında sürgünde (yapraklar veya reproduktif organlarda) Na⁺ birikimi meydana gelmektedir. Tuzluluk stresinin toprak üstü kısım üzerindeki başlıca etkisi, sürgün uzunluğunda, toplam yaprak alanında, yaprak alan indeksinde ve dal sayısında azalmadır (Läuchli ve Grattan, 2007). Tuz stresi bitkiye uygulandığında, tuzluluğun ilk acil aşaması, rizosfer çevresindeki toprakta tuz konsantrasyonunun eşik seviyeye yükseldiği ve böylece sürgün büyümesinde önemli bir azalmaya yol açtığı ozmotik aşamadır. Çoğu bitkide tuz toksitesi için eşik seviyenin 40 mM-60 mM NaCl olduğu rapor edilmiştir (Munns ve Tester, 2008).

Aksiler tomurcuk/sürgün apeksi kültürü, patates gibi kök ve yumru sebzelerinde tuzluluğa toleranslı genotipleri taramak ve test etmek için etkili bir yöntemdir (Martinez ve ark., 1996). Sürgün veya yaprakların taze ve kuru ağırlığındaki azalma, tuz stresi altında önemli bir parametredir. 120 mM'ye kadar tuzluluk stresi, patateste bitki boyunu, klorofil içeriğini ve toplam karotenoidleri azaltmaktadır (Daneshmand ve ark., 2010). NaCl ile 200 mM tuzluluk stresi görsel tuz hasarı göstermiş ve dört tatlı patates kültüründe (Xu-28, Xu-Zi-3, Xu-22 ve Yan-Zi-3) fide büyümesi azalmış; bunlardan Yan-Zi-3 ve Xu-22 tuza duyarlı kültürvarlar olmuştur (Arisha ve Qiang, 2020). Doku kültürü tatlı patates genotiplerinde, in vitro NaCl (%1,0) aracılı tuzluluk stresi altında 21 günlük kültürden sonra sürgün çıkışı olmamıştır. Ancak, %0,5 NaCl altında, on beş tatlı patates genotipi arasında sürgün büyümesinde %12,98 ila %33,11 oranında azalma olmuştur (Dasgupta ve ark., 2008). Benzer şekilde, turp bitkileri 4 dSm⁻¹'e kadar dayanabilir ve bu konsantrasyonun ötesinde büyüme ve gelişim ciddi şekilde

etkilenmektedir. Tuz stresi altında yaprak dökülmesi, sürgün büyümesini etkileyen ve nihayetinde sürgün biyokütlesini azaltan başlıca faktördür. Bu durum, sürgünde klorür iyonlarının birikiminin aminosiklopropan-1-karboksilik asit (ACC) sentezini ve etilen üretimini tetiklemesinden kaynaklanabilir. Böylece, etilen hormonunun artmış üretimi bitkide yaprak dökülmesini tetiklemektedir (Acosta-Motos ve ark., 2017). Manyokta artan 0, 50, 100 ve 150 mM NaCl konsantrasyonu ile kök/sürgün oranındaki artış, kuru sürgün maddesinin azaldığını göstermektedir (Cheng ve ark., 2018). Tuzluluk stresi altında daha sonra lateral sürgünlere dönüşen lateral tomurcuklar yavaş gelişmekte veya durağan aşamada kalmaktadır (Munns ve Tester, 2008).

2.2.3. Anatomik Değişiklikler

Tuzluluk stresi, bitkinin anatomik gelişimini kısıtlayan sınırlayıcı abiyotik strestir. Kök sisteminin anatomik özellikleri (kök çapı, uzunluk, ksilem ve floem oryantasyonu), tuzluluk stresi altında bitkinin su ve besin elementi elde etmesini sağlayan kök performansını belirlemektedir (Farooq ve ark., 2019). Kök sistemi mimarisi ve gelişimi, bitkide su ve besin elementi seviyesini artırmak için tuz toleransını geliştirmeye yardımcı olacak anahtar bir faktördür. Tuz stresi altında meydana gelen anatomik değişiklikler; kök epidermal hücre bölünmesinde azalma, ozmotik etkilerde azalma, uzama oranlarında azalma, birincil büyümede azalma ve lateral kök gelişiminin başlatılmasıdır (Jung ve McCouch, 2013).

Lateral kökler, tatlı patatesten (Villordon ve ark., 2014) ve manyokta (Medina ve ark., 2007) protoksilen kutuplarına bağlı olan perisikliden gelişmektedir. Çevresel faktörler (O_2 eksikliği, mekanik impedans) ve stres (sıcaklık, kuraklık ve tuzluluk) kök anatomisi üzerinde önemli bir etkiye sahiptir (Lal ve ark., 2021b). Tuz stresi tarafından teşvik edilen Kaspari şeridinin oluşumu, hipodermisin ve endodermisin suberizasyonudur (Shen ve ark., 2014). Havuçta, orta derecede tuzluluk stresi altında iyonlar periderm ve ksilemde $5,8 \text{ mM Na}^+$ ve $7,5 \text{ mM Cl}^-$ seviyesine kadar biriktirilmektedir (Gibberd ve ark., 2002). Tuz stresi korteks kalınlığını azaltırken, ksilem kalınlığı artmaktadır (Dolatabadian ve ark., 2011).

Floem, kaynak dokulardan depo dokulara fotoasimilatların taşınması için vasküler demetin esansiyel bir bileşenidir. Bu asimile edilmiş şekerlerin ve minerallerin taşınması, bitki sisteminde floem tarafından kontrollü dağıtıma dayanmaktadır (Lemoine ve ark., 2013; Kumar ve ark., 2022). Tuzluluk stresi altında, floem dokularında da tuz birikimi meydana gelmektedir. Havuçta, floem dokusunda Na^+ konsantrasyonu Cl^- 'ye kıyasla 1,2 kat artmıştır (Gibberd ve ark., 2002). Na^+ 'un çoğu ksilem yoluyla sürgüne iletilmekte ve sürgünde kalmakta, buna karşılık havuçta floem dokusundaki K^+ konsantrasyonunun peridermal dokudan 2,9 kat daha düşük

olduğu rapor edilmiştir (Gibberd ve ark., 2002). Depo organların gelişimi, sakkaroz iletimi ve floem gelişimine bağlıdır. Dahası, kaynak ve depo ilişkisi, kaynak ve depo aktivitesine olan talebe bağlıdır. Zerdeçalda, 100 mM NaCl'den fazla tuzluluk stresi, sürgündeki floem dokusunda Na⁺ iyonlarının birikmesine yol açmaktadır (Mostajeran ve ark., 2014). Patateste manyetik rezonans görüntüleme (MRI) taraması, tuz stresinin floem hacminde ksilem hacminden 100 ila 1000 kat daha az bir azalmaya neden olduğunu göstermektedir. Patateste stres koşulları altında floem hacim akışı da önemli ölçüde azalmıştır (Aliche ve ark., 2020). Tuz stresi altında, Kaspari şeridinin başlatılması floem gelişimi ile ilişkilidir (Shen ve ark., 2014). Tatlı patateste, hafif tuzluluk stresi altında sakkaroz konsantrasyonu artmış ve bu durum depo dokuya daha fazla sakkaroz yüklenmesine yol açmıştır (Kitayama ve ark., 2020). Böylece, tuzluluk stresi altındaki floem, kaynak ve depo organlar arasında şeker taşınmasında hayati bir rol oynamaktadır.

2.3. Tuzluluk Stresinde Bitkilerin Fizyolojik ve Biyokimyasal Yanıtı

2.3.1. Temel fizyolojik yanıtlar

Tuzlu koşullarda yeraltı sebze mahsullerinde meydana gelen fizyolojik değişiklikler; fotosentezde, bitki su durumunda, transpirasyonda, su kullanım verimliliğinde, hormonal dengede ve antioksidan üretiminde değişiklikleri içermektedir (Arif ve ark., 2019; Zhang ve ark., 2020). Tuzluluk stresine karşı ilk fizyolojik yanıt, stomaların kapanmasına ve yaprak genişlemesinde azalmaya yol açmaktadır. Yapraklarda tuz birikimi ve bunun toksik etkisi, yaşlı yapraklarda iyon konsantrasyonunun artmasına neden olarak yaprakların erken senesensine yol açmakta, bu da kaynakları (yaprak) azaltmakta ve nihayetinde bitki ölümüne neden olmaktadır (Munns ve Tester, 2008). Dahası, topraklarda daha yüksek tuz birikimi, kök sisteminin absorpsiyon kapasitesini azaltmakta, bu da turpta su dengesizliğine ve su kullanım verimliliğinde azalmaya yol açmaktadır (Rady ve ark., 2018).

Yeraltı sebze mahsullerinde fotosentez, tuzluluk stresinden ciddi şekilde etkilenen kritik bir fizyolojik prosestir (Zhang ve ark., 2019a, b). Stomaların kapanması, patateste fotosentezin ve verimliliğinin azalmasına yol açmaktadır. Tuz stresi ayrıca klorofil a ve b gibi fotosentetik pigmentleri azaltarak fotosentezi etkilemektedir (Zhu ve ark., 2020). Dahası, tuz stresi altında PSII reaksiyon merkezlerinin bozulması, oksijen oluşturan kompleksin bozulması ve plastokinon alıcısının aktivitesinin kısıtlanması da meydana gelmektedir (Sobhanian ve ark., 2011). Tuzluluk stresi, transpirasyonu engellemekte ve stoma iletkenliğini azaltmakta, tatlı patateste gözlemlendiği gibi fotosentetik oranlarda düşüşe yol açmaktadır (Kitayama ve ark., 2020). Şeker pancarı yapraklarında, yüksek tuz stresi toplam klorofilde azalma, kloroplast ve ışık

toplama komplekslerinin degradasyonu, fotosentetik kuantum veriminde azalma ve fotosentetik olmayan mekanizmalarla enerji dağılımında azalma oluşturmıştır (Sazzad Hossain ve ark., 2017). Benzer şekilde, turpta elektron transport oranı da ciddi şekilde etkilenmiştir (Jamil ve ark., 2007). Transgenik IbMas aşırı eksprese eden tatlı patates'in, yabani tipe kıyasla sırasıyla stoma iletkenliğinde, fotosentetik oranında ve klorofil içeriğinde %7-22, %8-25 ve %13-24 oranında önemli artış gösterdiği belirlenmiştir (Liu ve ark., 2014). Magnezyum, klorofilin biyosentetik yolunda çeşitli enzimler için kofaktör görevi görmektedir. Yüksek tuz stresi ayrıca topraktan klorofil sentezi için gerekli olan başlıca esansiyel element olan Mg alımını inhibe etmektedir (Kaya ve ark., 2009).

2.3.2. Ozmotik Ayarlama

Ozmotik ayarlama, bitkilerin hücrelerindeki çözünen madde konsantrasyonunu artırarak su emme yeteneklerini korudukları süreçtir. Ozmotik stres altında ozmotik ayarlamasının iki mekanizması vardır. Bir yandan, çözünen maddenin kendisi bir ozmolit olarak işlev görür. Diğer yandan, çözünen maddeler biyolojik makromoleküllerin yapısını stabilize ederek koruyucu rol oynar. Bu mekanizmayı açıklayabilecek bir hipotez şudur: protein yüzeyindeki hidrofobik bölgelerin su moleküllerine bağlanması özellikle hipertonic ortamlarda zayıftır. Hücreler hipertonic ortamda önce bu su kısmını kaybeder (Zhang vd., 2019). Ozmotik düzenleyiciler, proteinlerin yüzeyindeki bağlı suda çözülebilir ve hidrojen bağları oluşturarak proteinlerin yüzey polaritesi artırılabilir, böylece suyu tutmaları iyileştirilebilir (Ahmad vd., 2010). Ozmotik düzenleyiciler (1) Organik maddeler ve (2) İnorganik iyonlar olmak üzere başlıca iki kategori içerir. Ozmotik stres altında, bu maddelerin içeriği hücrelerde farklı derecelerde artmaktadır.

Tuzluluk stresi ozmotik stres, iyon toksisitesi oluşturmakta ve oksidatif patlamalara neden olmakta, bunlar bitkilerin büyümesini ve gelişimini olumsuz etkilemektedir. Tuz stresi altında, bitkiler yaprak genişlemesi ve stoma iletkenliği için gerekli turgor dengesinin etkili şekilde korunması için prolin, kuaterner amonyum bileşikler, ozmotik olarak aktif şeker alkoller, trehaloz, fruktooligosakkaritler ve sulfonium bileşikler dahil olmak üzere belirli ozmolitler biriktirmektedirler (Kosar ve ark., 2019).

Organik çözünen maddeler genellikle üç kategoriye ayrılabilir. (1) başlıca prolin olmak üzere serbest amino asitler ilk kategoride bulunmaktadır. Prolin, γ -glutamil kinaz, γ -glutamil fosfat redüktaz ve Δ^1 -pirrolin 5-karboksilat redüktazın (P5CR) ardışık etkisi ile glutamattan sentezlenen en çok yönlü ozmoprotektif α -amino asittir. Aynı zamanda, Prolin güçlü bir hidrasyon yeteneğine sahiptir. Hidrofobik ucu proteinlere bağlanabilirken, hidrofilik ucu su

moleküllerine bağlanabilir. Prolin bağlı proteinler daha fazla su bağlayabilir, böylece ozmotik stres altında protein dehidrasyonu ve denatürasyonu önlenir. Bitkiler yanıt vermek için prolin sentezini artırarak ve prolin degradasyonunu azaltarak prolin biriktirebilir (Verbruggen ve Hermans, 2008). Prolin birikimi için P5CS ve P5CR genlerini aşırı eksprese eden transgenik bitkiler, tatlı patatest (Liu ve ark., 2014), patatest (Hmida-Sayari ve ark., 2005) ve havuçta (Han ve Hwang, 2003) tuz toleransı sergilemiştir. Prolin aracılı sinyallemenin, su alımında yer alan membran proteinlerini yukarı düzenlediği, iyon toksisitesini hafiflettiği ve genel hücrel homeostazı sağladığı rapor edilmiştir. Ayrıca, prolin stres altında üretilen aşırı ROS'u uzaklaştırmak için antioksidan olarak da işlev görebilir. Hızlı telafi edilen nitrojen ve karbon kaynağı olarak, bitkilerin stresten kurtulmasına yardımcı olabilir. Stresin sinyali olarak, stresle ilgili çoklu yanıtları aktive eder (Hayat vd., 2012). Birçok deney, prolin'in dış uygulamasının bitkilere tuz stresinin hasarını azaltabileceğini göstermiştir. Örneğin, Wani ve arkadaşlarının deneyinde, *Brassica juncea* 'nın iki zıt çeşidine prolin tedavisi uygulamasının fotosentez ve tohum verimine tuzluluğun olumsuz etkilerini bir şekilde karşılayabileceği öne sürülmüştür (Wani vd., 2010).

Glisin betain (GB), alanin betain, prolin betain, hidroksiprolin betain ve pipekolat betain gibi kuaterner amonyum bileşikler (QAC'ler), tuzluluk stresi altında yaygın olarak biriken bir başka ozmoprotektan sınıfıdır (Dutta ve ark., 2018). Betain, kolin monooksijenaz (CMO) ve betain aldehit dehidrojenaz (BADH) tarafından kolinin oksidasyonu ile elde edilir. Bitkilerde 12 çeşit betain vardır, en basit ve en çok çalışılanı glisin betaindir. Tuz stresi altında bitki hücrelerinin membran bütünlüğünü ve enzim aktivitesini korumasına yardımcı olabilir, böylece tuz stresinin neden olduğu hasarı azaltır. Birçok yüksek bitki, özellikle *Chenopodiaceae* ve *Gramineae* bitkilerinin, tuz stresi altında betain biriktirdiği bulunmuştur. Gao ve arkadaşlarına göre, kolin tarafından indüklenen tuz stresi altında halofilik *Seashore paspalum*'da glisin betain biyosentezinin yukarı düzenlenmesi bulunmuştur (Gao vd., 2016). Birçok deney ayrıca tuz stresi altındaki bitkiye betain'in dış uygulamasının faydasını kanıtlamıştır. Chen ve arkadaşlarının deneyleri, eksojen glisin betain'in mısır fidelerinde tuz stresini hafiflettiğini göstermiştir (Chen ve Murata, 2008). Ayrıca, betain birçok metabolik süreçte yer alır. Örneğin, metillenmiş betain. Byerrem ve arkadaşlarına göre diğer bitki alkaloidlerinin sentezinde yer alır (Bartley vd., 1981). Betain ayrıca PS II'nin periferik polipeptidini stabilize edebilir, bu da düşük su potansiyelinde kloroplastın fizyolojik fonksiyonunu korumaya faydalıdır.

Kloroplastta GB bolluğu, tilakoid membranını enzimatik olmayan peroksidasyondan korumakta ve fotosentetik elektron transport zincirinin proteinlerini korumaktadır (Mohanty ve

ark., 1993). Başlıca azot içeren uyumlu bir çözünen madde olan GB, tuzluluk kaynaklı ozmotik stresin düzenlenmesinde kritik bir rol oynamaktadır (Annunziata ve ark., 2019). GB, patates ve soğan gibi yeraltı sebze mahsullerinde tuzluluk stresi altında moleküler bütünlüğü korumada ve ROS'u temizlemede rol almaktadır (Mansour, 1998; Ezzat ve ark., 2019). Dahası, bu mahsullerde GB'nin eksojen uygulamasının, antioksidan enzimlerin sentezinde, ROS birikiminde ve lipid peroksidasyonunda yer alan genlerin ekspresyonunu artırdığı gösterilmiştir (Ezzat ve ark., 2019). Patates ve şalgam kolzası üzerine yapılan raporlar, GB'nin antioksidan enzimlerin sentezinde, transkripsiyonel ve translasyonel makinede ve moleküler şaperonun sentezinde yer aldığını önermektedir (Mäkelä ve ark., 1999; Ezzat ve ark., 2019). Soğanda GB'nin eksojen uygulamasının, artan enzimatik (örneğin, CAT, SOD ve APX) ve enzimatik olmayan antioksidan aktivite nedeniyle tuzluluk stresi altında büyümeyi iyileştirdiği de rapor edilmiştir (Rady ve ark., 2018). Soğanda prolin ve glisin betain gibi ozmolitlerin eksojen uygulaması tuz stresine karşı tolerans göstermiştir (Semida ve ark., 2020). *Spinacia oleracea*'dan BADH geninin tatlı patatesta aşırı ekspresyonu, membran bütünlüğünü iyileştirmiş, ROS üretimini azaltmış, antioksidan enzimleri indüklemiş ve fotosentetik verimliliği artırmıştır (Fan ve ark., 2012). BADH genini taşıyan havucun homoplastik transgenik bitkisi, 400 mM NaCl'ye kadar çok yüksek tuz toleransı sergilemiştir (Kumar ve ark., 2004).

GABA (γ -aminobütirik asit), ilk olarak patatesta tanımlanan (Steward, 1949) ve stres koşulları altında bitkide biriken yaygın, protein olmayan bir amino asittir (Carillo, 2018). Tuzluluk stresi altında, GABA molekülleri hücrede birikir, ozmolit ve ROS temizleyici olarak hareket eder. Dahası, şiddetli stres koşulları altında, GABA parçalanması karbon ve azot sağlar, bu da bitkilerin stresten kurtulmasına yardımcı olur (Carillo, 2018). GABA, tuzluluk stresi altında iyileştirici role sahip olan Cucurbitaceae familyasında poliaminlerin sentezini artırmaktadır. Bu moleküller ayrıca Na^+/K^+ oranını azaltmakta ve tuzluluk stresi altında hücre homeostazını düzenlemektedir (Xu ve ark., 2019). Yeraltı sebze mahsullerinde GABA aracılı tuzluluk stresi yanıtı üzerine az sayıda rapor bulunmaktadır. Bu husus, tuzluluk stresi altında bu mahsuller üzerinde çalışan araştırmacılar için ilginç bir konu olabilir.

Karbon asimilasyon verimliliğindeki düşüşe rağmen, yapısal olmayan suda çözünür karbonhidratların birikiminin, tuz stresi dahil olmak üzere çeşitli abiyotik streslere yanıt olarak değişmeden rapor edildiği görülmektedir. Bu yapısal olmayan suda çözünür karbahidratlar glukoz, fruktoz gibi monosakkaritleri; sakkaroz, trehaloz gibi disakkaritleri; fruktoz oligosakkaritleri (fruktanlar) ve galaktoz oligosakkaritleri (rafinoz) içermektedir. Birçok kök

mahsulü, kuraklık, soğuk ve tuzluluk stresi altında vakuolde yüksek seviyede fruktooligosakkaritler biriktirmektedir. Frukthanlar ve rafinoz, vakuolde depolanan birincil rezerv karbonhidratlardır ve hızlı polimerizasyon ve depolimerizasyon yoluyla ozmotik ayarlamaların etkili düzenlenmesinde yer almaktadır (Valluru ve Ende, 2008). Frukthan biriktiren transgenik şeker pancarı, abiyotik strese karşı daha iyi dayanıklılık sergilemiştir (Pilon-Smits ve ark., 1999).

Özellikle, sukroz üretimi, taşınması, depolanması ve tüketimi bitki gelişimi ve çevresel yanıt ile yakından ilişkilidir. Bitkiler ozmotik stres altında olduğunda, sukroz fosfat sentaz (SPS) aktivitesi artırılarak sukroz sentezi artırılır. Peng ve arkadaşlarının çalışmasında, pamuk (*Gossypium hirsutum* L.) ana gövde yaprağı ve destekleyici yaprak kozasında sukroz ve nişasta içerikleri arttıkça, sukroz fosfat sentaz (SPS) ve sukroz sentaz (SuSy) aktivitelerinin de arttığını buldular (Peng vd., 2014). Nişasta sentezindeki büyük azalma da *Phaseolus vulgaris* 'te bitki hücrelerindeki sukroz içeriğini koruyabilir. Ozmotik stres sukroz fosfat sentaz (SPS) aktivitesini azaltmasına rağmen, nişasta sentezinde daha büyük bir azalmaya neden oldu, böylece sukroz konsantrasyonu nispeten yüksek bir seviyeyi koruyabildi (Fernandez vd., 2010). Bu nedenle, bitkilerdeki sukroz metabolizması genellikle çevresel stresin derecesini ve bitkilerin çevreye uyum kabiliyetini ölçmek için kullanılır. Ayrıca, trehaloz (Lunn vd., 2006) ve fruktan'ın (Ritsema ve Smeekens, 2003) da tuz stresi altındaki bitkilerde biriktiği bulunmuştur. Daha da önemlisi, çözünür şekerler bitkilerin çevreye yanıtında sinyal maddeleri olarak yer alır ve şeker sinyalleme değerli bir araştırma alanı haline gelmiştir (Rolland vd., 2006). Polioller, özellikle mannitol ve inositol, ayrıca ozmotik ayarlama rol oynar ve bitkilerin tuz toleransını artırır (Bohnert vd., 1995).

İnorganik iyonlar, başlıca K^+ , Na^+ ve Cl^- , dikotiledonlarda hücrelerin ozmotik basıncının %80 ila %95'ini oluşturur (Flowers ve Yeo, 1986). K^+ bitki büyümesi için gerekli bir elementtir ve tuz stresi altında bitki hücre hasarını önlemede önemli rol oynar. Chakraborty ve arkadaşları, eksojen K^+ uygulamasının bitkilerin su durumunu iyileştirdiğini, fısıklarda stres altında daha yüksek biyokütle ve daha iyi tuz toleransına yol açtığını göstermiştir (Chakraborty vd., 2016). Halofitler için, Na^+ Emilimi K^+ 'dan çok daha fazladır. Bitki hücreleri tarafından emilen Na^+ 'nın çoğu sitoplazmada bulunmaz, ancak hücre turgor basıncını korumak için ozmotik düzenleyici olarak vakuollerde izole edilir (Flowers ve Colmer, 2015). Örneğin, tuza duyarlı bir lahana çeşidi ve tuza dayanıklı bir lahana çeşidinin fideleri 30 gün boyunca $NaCl$ 'ye maruz bırakıldı. Sonuçlar Na^+ 'yı vakuollere ayırmanın Çin lahanasında tuz adaptasyonunun ana stratejisi olduğu gösterilmiştir. (Guo vd., 2018). Özetle, bitkiler tuz stresi altında K^+ gibi

inorganik iyonların ve prolin ve betain gibi organik maddelerin konsantrasyonunu artırarak çevreden su emme yeteneklerini korurlar.

2.3.3. Şeker Sinyallemesi

Şekerler, patates gibi yeraltı sebze mahsullerinde stres tolerans mekanizmasında önemli bir rol oynamaktadır (Chourasia ve ark., 2021). Bu mahsullerdeki şeker molekülleri, bitkilerde uyumlu çözünenler olarak atfedilen metabolitler olarak hareket edebilir ve iyonik homeostazı koruyabilir, böylece yapıyı stres kaynaklı hasardan koruyabilir. Aksine, glukoz, fruktoz, rafinoz ve myo-inositol gibi şeker molekülleri, tuzluluk stresi gibi abiyotik stres için sinyal transdüksiyon yolunda yer almaktadır (Saddhe ve ark., 2021). Şeker metabolizması ve homeostazındaki modifikasyonlar, ya tuz girişini azaltmak için hücre duvarlarını sertleştirerek ya da turgor basıncını korumak için duvar esnekliğini artırarak yeraltı dokulardaki hücre duvarı modifikasyonu ile ilişkilidir (Le Gall ve ark., 2015). Patates yapraklarında sentezlenen fotoasimilatlar, stres altında sakkaroz-eventually-be-exported-transporter (StSWEET) ve sakkaroz taşıyıcı (StSUT) tarafından kolaylaştırılan aktif transport ile apoplastik floeme yüklenmektedir (Aliche ve ark., 2020). Dahası, Ipomoea batatas'ın SUT taşıyıcısı, ABF-bağımlı ABA sinyalleme yolu aracılığıyla bitki stres toleransının düzenlenmesinde rol almaktadır (Saddhe ve ark., 2021). Sakkaroz, proton-sakkaroz symporter'ın aktivitesini artırmada yer alan disakkarit şekerdir; bu aynı zamanda floem yüklemesinde yer alan bir sensör olarak da hareket etmektedir (Gupta ve Kaur, 2005). Yeraltı sebze mahsullerini etkileyen şeker metabolizması ve sinyalleme mekanizmaları üzerine sınırlı sayıda rapor bulunmaktadır; bu, bu mahsullerde araştırmacıların gelecekteki alanı olabilir.

2.3.4. Geç Embriyogenez Abundant (LEA) Proteinleri

Geç embriyogenez abundant (LEA) proteinleri, evrimsel olarak korunmuş, düşük moleküler ağırlıklı, hidrofilik, nispeten termostabil proteinlerdir ve ilk olarak dehidrasyona yanıt olarak olgunlaşan tohumda gözlenmiştir. Hücrel proteinleri korumak için şaperon benzeri aktivite sergiler, hücrel iyonları etkili bir şekilde sekestre eder, membranı stabilize eder ve redoks dengesini korur (Chinnusamy ve ark., 2005). Ozmotik stres ve yükselen absisik asit (ABA) seviyesine yanıt olarak, LEA proteinleri birçok mahsulün vejetatif dokularında bile RD (Dehidrasyona Yanıt), RAB (ABA'ya yanıt), ERD (dehidrasyona erken yanıt), COR (soğukla düzenlenen), KIN (soğukla indüklenebilir) tarafından bol miktarda kodlanmaktadır. IbLEA14 genini taşıyan transgenik tatlı patates kalluslarında yapılan çalışmalar, tuzluluk/ozmotik strese tolerans indüklemiş ve ayrıca lignifikasyonda yer alan genleri artırmıştır (Park ve ark., 2011).

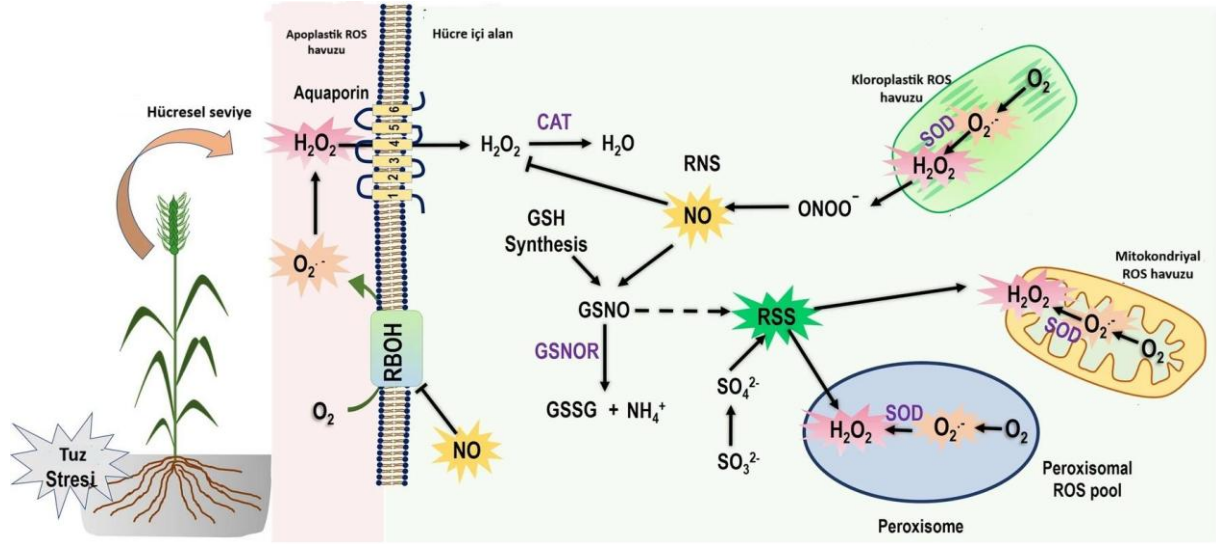
2.4. İyon Homeostazı: Taşıyıcı Aracılı Tuz Toleransı

Hücrel iyon homeostazı, iyon toksisitesini yönetmek ve hücrelerini stresten korumak için önemli bir süreçtir (Byun ve ark., 2007). Sitozol K^+/Na^+ dengesini korumak için bitki, kökten Na^+ alımını azaltmaya, enerjiye bağımlı Na^+ atılımını maksimize etmeye ve vakuoler birkimi artırmaya çalışmaktadır. Tuz aşırı duyarlı yollar (SOS), hücrel iyon homeostazını korumak için Na^+ atılımında aktif olarak yer almaktadır (Manishankar ve ark., 2018). Kalsiyuma bağımlı protein SOS3 ve kalsiyum B-benzeri protein 10 (CBL10), sitozol Ca^{2+} yükselmesini algılar ve bir Serin/Treonin Kinaz protein SOS3'ü aktive eder (Zhu, 2003). Bu kompleks, PM- H^+ -ATPazlar tarafından oluşturulan elektrokimyasal gradyan boyunca Na^+ iyonunu apoplasta iten plazma membranında lokalize başka bir Na^+/K^+ antiporter SOS1'i fosforile eder. İyonların vakuoler bölümlenmesi, ATP ve Pirofosfat (PPi) kullanan H^+ -ATPazlar ve H^+ -Pirofosfat tarafından enerjilendirilen tonoplastta bulunan Na^+/H^+ değiştiricisi ile gerçekleştirilmektedir (Shabala ve ark., 2016). Hücrel iyon homeostazında yer alan taşıyıcıların büyük bir bölümü kök mahsullerinde hala keşfedilmemiş olsa da, bu taşıyıcılar farklı taksonomik bitki gruplarında rapor edilmiş ve doğrulanmıştır. Şeker pancarında genom çapında analiz, promoterde ABA'ya duyarlı elementleri (ABRE) olan dört numaralı kromozomda beş NHX geni tanımlamıştır (Wu ve ark., 2019). Tatlı patatesten fosfatidilserin sentazın (PSS) Arabidopsis ortologunun aşırı ekspresyonu, PM Na^+/H^+ antiport aktivitesini aktive ederek hücrel Na^+ homeostazını iyileştirdiği rapor edilmiştir (Yu ve ark., 2020).

2.5. ROS Temizleme

Serbest radikaller genellikle süperoksit radikali ($O_2^{\bullet-}$), hidroksil radikali ($OH^{\bullet}$) ve alkoksil radikali ($RO^{\bullet}$) içerirken, radikal olmayanlar genellikle hidrojen peroksit (H_2O_2) ve singlet oksijen (1O_2) içerir (Gill ve Tuteja, 2010). Aerobik metabolizmanın yan ürünleri olarak, ROS'un bitkilerde doğal olarak üretildiği bulunmuştur. Normal koşullar altında, bitkilerin içindeki antioksidan savunma sisteminin etkisiyle ROS üretimi ve temizlenmesi arasında bir denge korunur. Aynı zamanda, ROS aynı zamanda birçok önemli biyolojik süreci düzenleyen sinyallerdir. Özellikle, bitkilerin strese yanıtını indüklemek için hasar sinyal molekülleri olarak kullanılabilirler (Baxter vd., 2014). Ancak, stresli bir ortama maruz kaldığında, ROS'un aşırı üretimi ROS birikimi ve temizlenmesi arasındaki dengeyi bozar, hücrelerin oksidatif hasarına neden olur (Mittler, 2002). Bitkilerin uzun süreli evriminde, farklı abiyotik stresler altında ROS aşırı üretimini azaltmak için çok yönlü bir antioksidan savunma ağı geliştirmişlerdir. Antioksidan savunma sistemi iki farklı antioksidan türünden oluşur: enzimatik antioksidanlar (SOD, süperoksit dismutaz; CAT, katalaz; POD, peroksidazlar; APX, askorbat peroksidaz;

MDHAR, monodehidroaskorbat redüktaz; DHAR, dehidroaskorbat redüktaz; GR, glutatyon redüktaz; GPX, glutatyon peroksidaz; GST, glutatyon S-transferaz) ve enzimatik olmayan antioksidanlar (AsA, askorbik asit; GSH, glutatyon; CAR, karotenoidler; α -tokoferol; bazı alkaloidler; bazı flavonoidler) (Hasanuzzaman vd., 2017).



Şekil 2.5. Tuzluluk Stresi Koşulları Altında Bitki Hücresinde ROS, RNS ve RSS Arasındaki Etkileşim/Karşılıklı Etkileyişin Kavramsal Gösterimi. ROS ($O_2^{\bullet-}$, H_2O_2) başlıca tuzluluk koşulları altında apoplastik, kloroplastik, mitokondriyal ve peroksizom havuzlarını içeren dört havuzda sentezlenir. ROS sentezi ayrıca sinyal mekanizmasını düzenleyen hücredeki RNS (başlıca NO) seviyesini de düzenler. NADPH oksidaz tarafından tuzluluk aracılı H_2O_2 sentezi NO üretimini artırır ve bu da hücrede aşırı ROS birikimini önler. Tuz stresi altında ROS sentezi ayrıca RSS (H_2S veya GSH) üretimini de artırır. NO, GSH ile reaksiyona girerek GSNO oluşturur ve bu daha sonra GSNO redüktaz tarafından oksitlenmiş glutatyon (GSSG)'a indirgenir. Hücrede daha yüksek NO birikimi GSNOR'un inhibisyonuna yol açar ve böylece hücrede GSNO degradasyonunu önler. Ancak, GSNO'nun ROS ile etkileşimi çözülmemiştir (noktalı çizgi). RSS, bitki hücresinde H_2O_2 ile etkileşime girer ve hücredeki RSS ve ROS seviyesini dengeler. CAT, katalaz; GSNOR, nitrosoglutathion redüktaz; GSSG glutatyon, oksitlenmiş form, H_2O_2 hidrojen peroksit, NO nitrik oksit, $O_2^{\bullet-}$ oksijen radikali, $ONOO^-$ peroksinitrit, RNS reaktif nitrogen türleri, ROS reaktif oksijen türleri, RSS reaktif kükürt türleri, SO sülfid oksidaz, SO_4^{2-} sülfat, SOD süperoksit dismutaz

Kaynak: (Mangal vd., 2023: 42)

ROS, kloroplast, peroksizom, apoplast ve mitokondri'den üretilmekte, bu da protein sentezinde azalmaya, enzimlerin inaktivasyonuna, membran sisteminin bozulmasına yol açmakta ve

böylece hücrel metabolizmayı inhibe etmektedir (Gao ve ark., 2015; Choudhary ve ark., 2020). ROS üretimi, lipid peroksidasyonunun göstergesi olan malondialdehit (MDA) üreterek membran sistemine zarar veren ikincil oksidatif strese yol açmaktadır (Kumar ve ark., 2021a; Lal ve ark., 2021c,d). Şeker pancarının duyarlı S710 kültüvarına kıyasla toleranslı T710MU kültüvarında POD ve SOD'un artmış aktiviteleri rapor edilmiştir (Geng ve ark., 2019). Sarımsakta, fenol içeriği ROS'u temizleyerek tuzluluk stresine karşı tolerans sağlamakta, böylece membran stabilitesini ve lipid peroksidasyonunu korumaktadır (Astanek ve ark., 2018). Bitkilerde çeşitli antioksidan mekanizmalarla ROS'u temizlemek, yüksek tuzluluk stresi ile başa çıkmak için daha iyi bir strateji olabilir.

2.6. Tuzluluk Toleransı için Islah: Konvansiyonel ve Modern Yaklaşım

Bitkilere tuz toleransının kazandırılması için kapsamlı bir çeşit tarama programı oldukça önemlidir (Acosta-Motos ve ark. 2017). Prolin birikimi, kültür bitkilerinde bu tür toleransı değerlendirmek için en önemli fizyolojik parametrelerden biridir (Liu ve ark. 2020). Bunun yanı sıra, çözünür şekerlerin birikimi de tuz stresini değerlendirmek için önemli bir kriterdir (Chang ve ark. 2014). Wu ve ark. (2013), şeker pancarında tuzluluk toleransı için kapsamlı bir değerlendirme gerçekleştirmiş ve Gantang7 çeşidinin kurak ve yarı kurak sulanan bölgelerde yetiştirilmek için daha uygun olduğunu önermiştir. Şeker pancarı çeşidinin tuz stresine göreceli olarak daha iyi toleransı, çeşitlerin prolin ve çözünür şekerleri biriktirme kantitatif yetenekleriyle değerlendirilmiştir. Bitkilerin tuzluluk stresine adaptasyonu aynı zamanda hücre içindeki K^+ , Na^+ ve Ca^{2+} iyonik homeostazına da bağlıdır. Wu ve ark. (2013) tarafından yapılan çalışma, şeker pancarı çeşidi 'Gantang7'nin 50 mM NaCl'de en düşük sürgün Na^+/K^+ ve kök Na^+/Ca^{2+} oranlarını gösterdiğini ve bunun yüksek tuz toleransına yol açtığını göstermiştir. Benzer şekilde, Dasgupta ve ark. (2008), 15 tatlı patates genotipini tuz toleransı açısından değerlendirmiş ve toleranslı çeşitlerde daha iyi SOD, guaiakol peroksidaz (GPX) ve CAT aktivitesi yoluyla 6 genotipin %1,0 NaCl'ye tolerans gösterdiğini bulmuştur.

Uluslararası Patates Merkezi (CIP), Peru, patatesin yabani ve primitif aksesyonlarını tuzluluk toleransı açısından değerlendirmiş ve tuzluluğa dirençli yedi aksesyon belgelemiştir. Bu aksesyonlar, bir yabani tür olan *Solanum juzepczukii* ve altı melezden oluşmaktadır. Ayrıca, Andigena'dan bir alt tür ile birlikte dokuz patates aksesyonunun orta derecede dirençli olduğu rapor edilmiştir (Abdullah-Al-Mahmud ve ark. 2018). Tuz toleransı için yabani akrabaların kullanılmasına ilişkin bir başka iyi örnek şeker pancarında gözlemlenebilir. Yabani tür *B. corolliflora* Zoss ile kültüre alınmış şeker pancarı *B. vulgaris* arasındaki türler arası melezleme olan şeker pancarının monozomik hattı "M14", bir hafta boyunca 500 mM NaCl uygulamasına

dayanabilmektedir (Yang ve ark. 2012). Şeker pancarı hattında (M14), protein katlanması, degradasyonu ve metabolizmasında rol alan ve şeker pancarında tuz toleransı sağlayan 28 benzersiz yaprak ve kök proteini rapor edilmiştir (Lv ve ark. 2018). Bolton ve Simon (2019), havuç bitki introduksiyonlarını (yabani aksesyonlar ve ticari melezler) tuzluluk toleransı açısından taramış ve beş kültüre alınmış havuç aksesyonunun (PI 509433, PI 652374, PI 652402, PI 652403 ve PI 652405) yüksek derecede tuza toleranslı olduğunu rapor etmiştir. Bu tür germplazma tarama deneyleri, bitkilerinin tuza toleranslı çeşitlerinin geliştirilmesi konusunda değerli bilgiler sağlamaktadır.



3. MATERYAL-METOT

3.1. Materyal

Bu arařtırmada *Fragaria* × *ananassa*'nın 'Petaluma' ve 'Cabrillo' olmak üzere eřitlerinin Frigo fideleri kullanılmıřtır (Shaw ve Larson 2014). Dikimden nce fideler %0,1'lik Benlate zeltisine daldırılarak yzey sterilizasyonuna tabi tutulmuř, ardından toprak, torf ve perlit'in eřit karıřımını (1:1:1, h/h/h) ieren 15 × 13 cm saksılara yerleřtirilmiřtir. Bitkiler ařağıdaki kořullara sahip kontroll iklim odasında yetiřtirilmiřtir: 16/8 saat (aydınlık/karanlık) fotoperiyot, 23/18°C (gndz/gece) sıcaklık, 350 mol foton m⁻² s⁻¹ ve %65 bağıl nem.

3.2. Tuz Stresi Uygulaması

Tuz stresi denemeleri fideler  yapraklı dneme ulařtıėında bařlatılmıřtır. Her iki tr iin toplam 60 adet fide bulunmaktadır. Bitkiler  deneysel gruba ayrılmıřtır (grup bařına n = 21): (1) kontrol (tuz eklenmemiř Hoagland), (2) 150 mM NaCl ieren Hoagland ve (3) 300 mM NaCl ieren Hoagland. Tuz uygulamaları sulama zeltisi aracılıėıyla verilmiřtir. Bitkiler 10 gnlk uygulama sonrasında morfolojik, fizyolojik ve molekler arařtırmalar iin alınmıřtır. Tm arařtırmalar  ayrı biyolojik tekrarlar gerekleřtirilmiřtir.

3.3. Bitki Byme Parametreleri lm

Uygulama iřlemi bařlamadan nce kk lm, gvde lm, yaprak boyu ve yaprak eni cetvel yardımıyla yapıldı. Aynı iřlem bir ay sonra tekrarlandı.

3.4. Klorofil Analizi

Toplanan rneklerden 220 mg'lık yaprak paraları tartılıp jiletle paralanarak 15 mL'lik test tplerine konuldu. zerinde 8 mL aseton eklenildi. Bir gece +4 C 'de karanlıkta bekletildi. Spektrofotometre ile 400- 750 nm dalga boyu aralıėında ıřık absorbansları belirlenmiř olup elde edilen ekstrenin klorofil a, klorofil b ve toplam karotenoid ieriėini hesaplamada 665, 649, 480 nm dalga boylarındaki absorbans deėerleri kullanılıp klorofil a, klorofil b ve toplam karotenoid konsantrasyonları ařağıda belirtilen Wellburn (1994) tarafından dzenlenen dimetilslfoksit denklemleri ile hesaplandı. (Wellburn 1994)

$$Ca = 12,19 \times A_{665} - 3,45 \times A_{649}$$

$$Cb = 21,99 \times A_{649} - 5,32 \times A_{665}$$

$$Cx+c = (1000 \times A_{480} - 2,14 \times A_{665} - 70,16 \times A_{649}) / 220$$

Ca: Klorofil a, Cb: Klorofil b, Cx+c: Toplam karotenoid

3.5. Membran Geçirgenliği (EC)

Çilek yapraklarında membran hasarı indeksi analiz edilmiştir. 0,4 gr taze yaprak tartılacak üzerinde 20 mL saf su doldurulmuş tüplere konulup ve oda sıcaklığında (25°C) 30 dakika bekletildikten sonra elektriksel iletkenlik (EC0) portatif iletkenlik ölçer ile ölçüm alındı. Örnekler 50 °C’de 30 dakika bekletildikten sonra iletkenlik (EC1) ölçüldü. Numuneler son olarak 100°C ‘de 10 dakika bekletilip elektriksel iletkenliği (EC2) ölçüldü. (Kovaleski ve Grossman 2021).

$$MII=((EC1-EC0)/(EC2-EC0))\times 100$$

3.6.Total Antosiyanin İçeriği

200 mg yaprak örneği üzerinde 5 mL asitlendirilmiş metanolde (%1 HCl) eklenilip homojenize edildi. 10 mL’lik tüplere konulup bir gece +4 °C ‘de karanlıkta bekletildi. Toplam antosiyanin içeriği, pH diferansiyel yöntemi kullanılarak belirlendi (Mancinelli 1990). Spektrofotometre ile 530 ve 657 nm’de ölçüm yapıldı (Solovchenko vd., 2001). Antosiyanin konsantrasyonu Jeong ve arkadaşları (2010)’na göre $(A_{530} - A_{657}) \text{ mL}^{-1}$ olarak modifiye edilen formülü ile hesaplandı. Ardından mg/mL cinsinden hesaplaması yapıldı.

$$\text{mg/mL} = 0.0167 \times (A_{530} - A_{657})$$

3.7. Lipid Peroksidasyonu

200 mg yaprak örneği 2 mL %0,1 (w/v) trikloroasetik asit ile homojenize edildi. 10.000 rpm’de santrifüj edildikten sonra 200 µL homojenata 1 mL %0,5 thiobarbitik asit (%20 trikloroasetik asit içinde) eklendi. 95 °C 1 saat su banyosunda inkübasyonu sağlandı. Ependorfa aktarılan homojenatlar 10.000 g’de santrifüj edilip olup sonrasında 532 ve 600 nm’de spektrofotometre cihazında ölçümü yapıldı. MDA içeriği $155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ katsayısı kullanılarak belirlendi (Karabal vd., 2003).

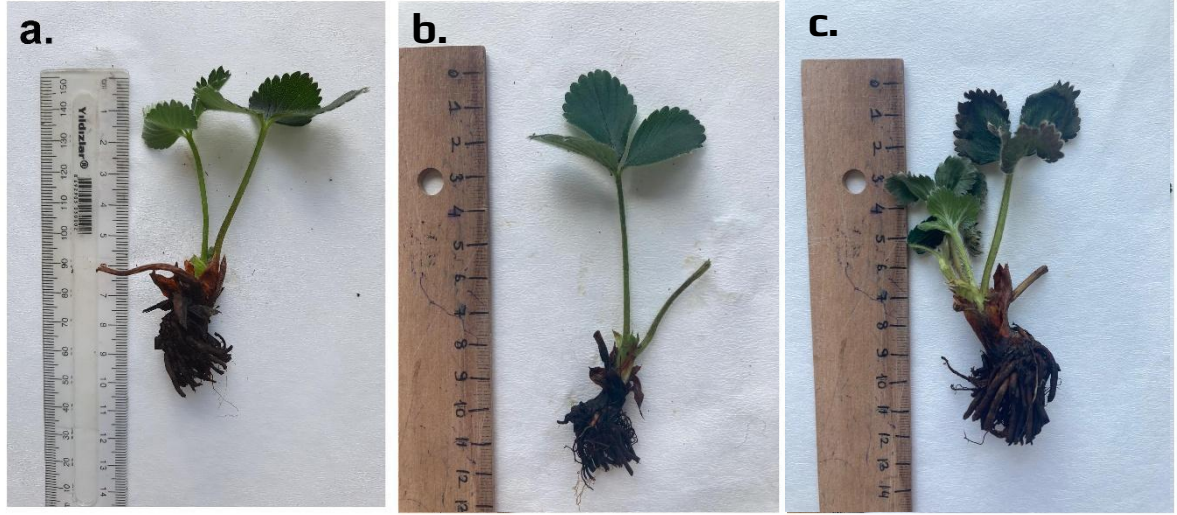
3.8. İstatistik

Tüm deneyler üç biyolojik ve teknik tekrar olarak gerçekleştirilmiştir. İstatistiksel analiz, eşleşmemiş t-testi kullanılarak yapılmış ve anlamlılık düzeyleri $p < 0.05$, $p < 0.01$ ve $p < 0.001$ olarak rapor edilmiştir. İstatistiksel analizler GraphPad Prism 10 yazılımı (GraphPad, ABD) ile gerçekleştirilmiştir.

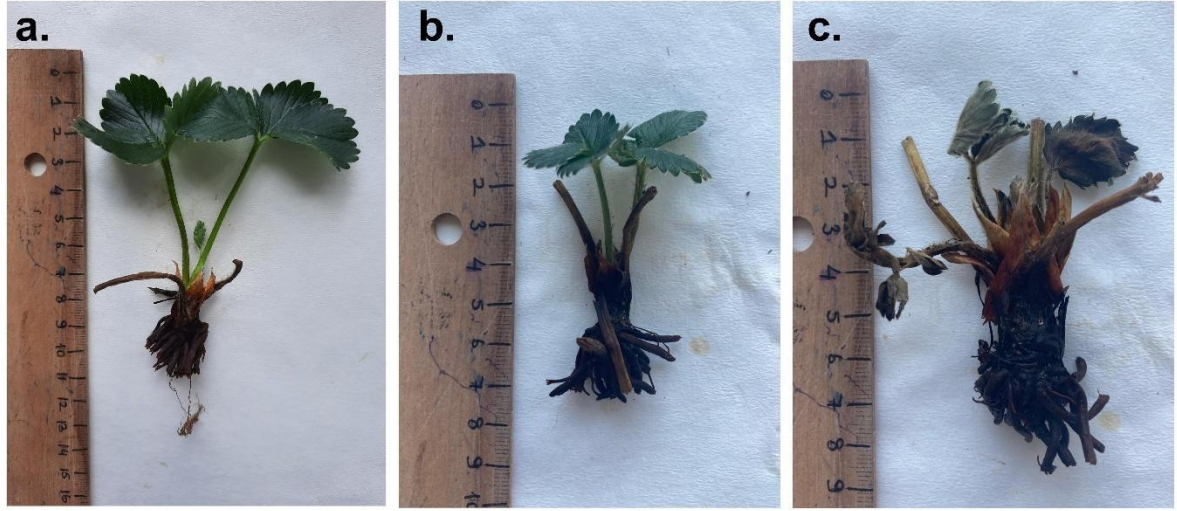
4. BULGULAR

4.1. Morfolojik Analizler

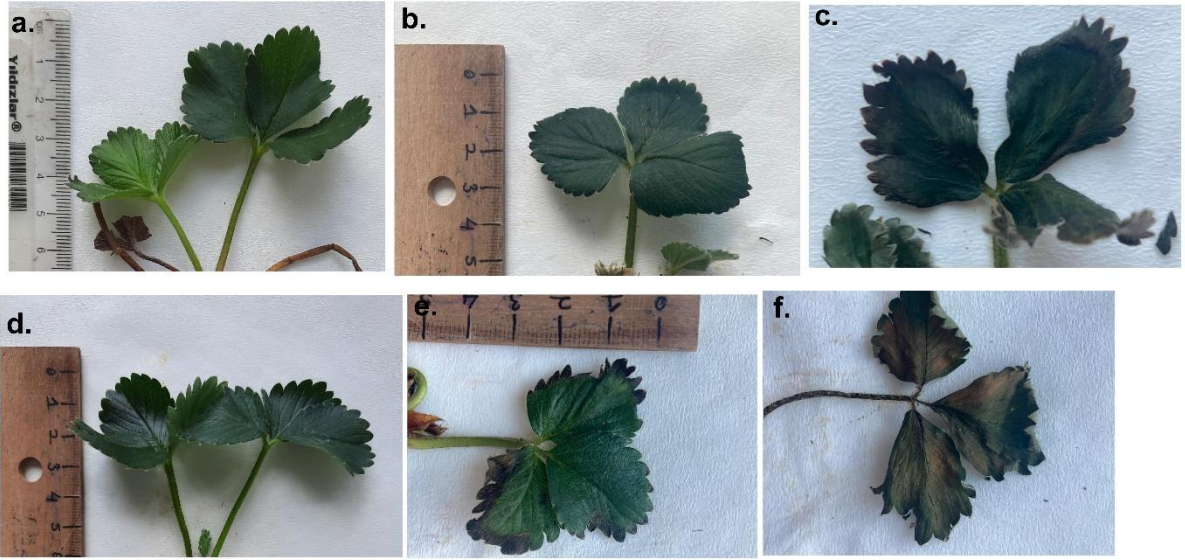
Tuz stresine maruz kalan Petaluma ve Cabrillo çilek türlerinin morfolojik parametrelerinin incelenmesi, sürgün ve kök gelişiminde farklı yanıtlar göstermiştir (Tablo 4.1, Şekil 4.1). 150 mM NaCl uygulamasında, Petaluma sürgün uzunluğunda %16,1 azalma gösterirken, Cabrillo kendi kontrol gruplarına kıyasla %14,7 azalma sergilemiştir. 300 mM NaCl'nin daha yüksek konsantrasyonunda, sürgün uzunluğu Petaluma'da %27,7, Cabrillo'da ise kontrol bitkilerine göre %30,5 azalmıştır (Tablo 4.1). Veriler, her iki çeşidin de tuz stresi altında dal uzunluğunda önemli azalmalar gösterdiğini, ancak Cabrillo'nun en yüksek tuz konsantrasyonunda biraz daha belirgin bir düşüş yaşadığını göstermiştir (Şekil 4.2 ve Şekil 4.3).



Şekil 4.1. *Fragaria x ananassa*'nın Morfolojik Görünümü. Tuz stresine on gün maruz kaldıktan sonra tuz stresi altında Petaluma. a. kontrol grubu, b. 150 mM NaCl ve c. 300 mM NaCl



Şekil 4.2. *Fragaria x ananassa*'nın Morfolojik Görünümü. Tuz stresine on gün maruz kaldıktan sonra tuz stresi altında Cabrillo. a. kontrol grubu, b. 150 mM NaCl ve c. 300 mM NaCl



Şekil 4.3. Tuz stresine on gün maruz kaldıktan sonra tuz stresi altında yetişen çilek varyetelerinin yaprak kenarlarının morfolojik görüntüsü. a. Petaluma kontrol grubu, b. Petaluma 150 mM NaCl, c. Petaluma 300 mM NaCl, d. Cabrillo kontrol, e. Cabrillo 150 mM ve f. Cabrillo 300 mM

150 mM NaCl'de, Petaluma'da kök uzunluğu %11,3 azalırken, Cabrillo kontrollere kıyasla %15,1'lik daha önemli bir azalma göstermiştir. 300 mM NaCl uygulamasında, Petaluma'nın kök uzunluğu %22,7 azalırken, Cabrillo kontrol grubuna kıyasla %38,2'lik kök uzunluğu azalması ile oldukça güçlü bir yanıt sergilemiştir. İki çeşit arasında 300 mM NaCl'de kök uzunluğu azalmalarındaki önemli farklılık (%22,7'ye karşı %38,2), Petaluma'nın ekstrem

tuz stresi koşullarında üstün kök gelişimine sahip olduğunu göstermektedir.

Tuz stresi koşulları altında, Petaluma'da yaprak genişliği minimal değişiklikler göstermiş, 150 mM NaCl'de sadece %1,9'luk hafif bir azalma ve 300 mM NaCl'de kontrol bitkilerine kıyasla %2,6'lık küçük bir artış görülmüştür. Buna karşın, 150 mM NaCl uygulamasında Cabrillo yaprak genişliğinde %9,1 azalma gösterirken, 300 mM NaCl'de bu azalma kontrol bitkilerine kıyasla %14,3'e yükselmiştir. Bu sonuçlar, Petaluma'nın tuz stresi altında yaprak genişlemesini Cabrillo'dan daha etkili şekilde koruduğunu göstermektedir.

150 mM NaCl uygulamasında, Petaluma'da yaprak uzunluğu %5,5 azalmış, ancak 300 mM NaCl'nin daha yüksek konsantrasyonunda kontrol bitkilerine kıyasla %16,6 artmıştır. Yüksek tuzlulukta bu beklenmedik artış, kompanzatör adaptif bir yanıt olabileceğini düşündürmektedir. Buna karşın, Cabrillo kontrol koşullarına kıyasla sırasıyla 150 ve 300 mM NaCl ile muamele edildiğinde yaprak uzunluğunda %7,8 ve %18,5'lik tutarlı azalmalar sergilemiştir.

Tablo 4.1. *Fragaria x ananassa* 'nin Büyüme Parametreleri

Petaluma	Sürgün Uzunluğu (cm)	Kök Uzunluğu (cm)	Yaprak Genişliği (cm)	Yaprak Uzunluğu (cm)
Kontrol	5.756±0.69	5.422±0.97	4.878±0.90	3.778±0.92
150 mM	4.831±0.92 ^a	4.810±0.98	4.785±0.99	3.569±0.79
300 mM	4.164±0.97 ^a	4.193±0.91 ^a	5.007±0.71	4.407±0.86
Cabrillo	Sürgün Uzunluğu (cm)	Kök Uzunluğu (cm)	Yaprak Genişliği (cm)	Yaprak Uzunluğu (cm)
Kontrol	4.938±0.80	4.980±0.63	4.762±0.44	4.025±0.70
150 mM	4.214±0.86 ^b	4.229±0.99	4.329±0.79	3.710±0.83
300 mM	3.433±0.72 ^{abc}	3.078±0.90 ^{abc}	4.080±0.98 ^c	3.280±0.76 ^{bc}

"a", Petaluma kontrolü "b" ile karşılaştırıldığında $p < 0.05$ 'te istatistiksel olarak anlamlı bir farkı temsil eder. Cabrillo kontrolü "c" ile karşılaştırıldığında istatistiksel olarak anlamlı bir farkı temsil eder. Petaluma ve Cabrillo gruplarıyla karşılaştırıldığında $p < 0.05$ 'te istatistiksel olarak anlamlı bir farkı temsil eder.

4.2. Fizyolojik Analizler

4.2.1. Klorofil Analiz Sonucu

Fotosentetik pigment içeriği analizi, Petaluma ve Cabrillo çilek çeşitlerinin tuz stresine farklı yanıtlarını ortaya çıkarmıştır (Tablo 4.2). 150 mM NaCl uygulamasında, Petaluma klorofil a (Chla) seviyelerinde %10,4 azalma, klorofil b (Chlb)'de hafif %6,0 artış, toplam klorofil (Chla+b) içeriğinde %6,0 azalma, Chla/b oranında %16,2 düşüş ve kontrol grubuna kıyasla karotenoid konsantrasyonunda %2,4'lük küçük bir azalma göstermiştir.

300 mM NaCl'nin daha yüksek konsantrasyonunda, Petaluma Chla seviyelerinde %14,8 azalma, Chlb'de %2,4 azalma, toplam klorofil içeriğinde %11,5 düşüş, Chla/b oranında %13,0 azalma ve kontrol bitkilerine göre karotenoid konsantrasyonunda %32,7'lik önemli bir azalma ile daha belirgin değişiklikler göstermiştir.

Tablo 4.2. *Fragaria x ananassa* 'nin Pigment Bileşimi.

Petaluma	Chla $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$	Chlb $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$	Chla+b $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$	Chla/b	Carotenoid $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$
Kontrol	2.394±0.09	0,869±0.01	3.263±0.03	2.77±0.03	301.80±0.31
150 mM	2.146±0.09 ^a	0,921±0.08	3.067±0.02 ^a	2.32±0.03	294.41±0.66 ^a
300 mM	2.039±0.04 ^{ab}	0.848±0.05 ^{ab}	2.887±0.04 ^b	2.41±0.01 ^{ab}	203.23±0.28 ^a

Cabrillo	Chla $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$	Chlb $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$	Chla+b $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$	Chla/b	Carotenoid $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$
Kontrol	2.50±0.05	0.794±0.09	3.293±0.07	3.18±0.41	217.51±1.59
150 mM	2.04±0.06 ^a	0.832±0.02 ^a	2.836±0.07 ^a	2.40±0.06	215.88±1.25 ^a
300 mM	1.45±0.02 ^{abc}	0.897±0.09 ^b	2.674±0.08 ^{ab}	1.62±0.04 ^{abc}	186.0±1.23 ^{abc}

"a", Petaluma kontrolü "b" ile karşılaştırıldığında $p < 0.05$ 'te istatistiksel olarak anlamlı bir farkı temsil eder. Cabrillo kontrolü ile karşılaştırıldığında istatistiksel olarak anlamlı bir farkı temsil eder, "c".a", Petaluma kontrolü "b" ile karşılaştırıldığında $p < 0.05$ 'te istatistiksel olarak anlamlı bir farkı ifade eder.

Cabrillo, tuzlu stres koşulları altında fotosentetik pigmentlerde daha önemli değişiklikler sergilemiştir (Tablo 4.2). 150 mM NaCl uygulamasında, Cabrillo'da Chla içeriği kontrole kıyasla %18,4 oranında önemli ölçüde azalırken, Chlb seviyesi %4,8 artmıştır. Toplam klorofil içeriği %13,9 azalmış, Chla/b oranı %24,5 oranında önemli ölçüde azalmış ve karotenoid seviyeleri kontrol değerlerine göre sadece %0,7'lik küçük bir azalma ile önemli bir değişiklik göstermemiştir.

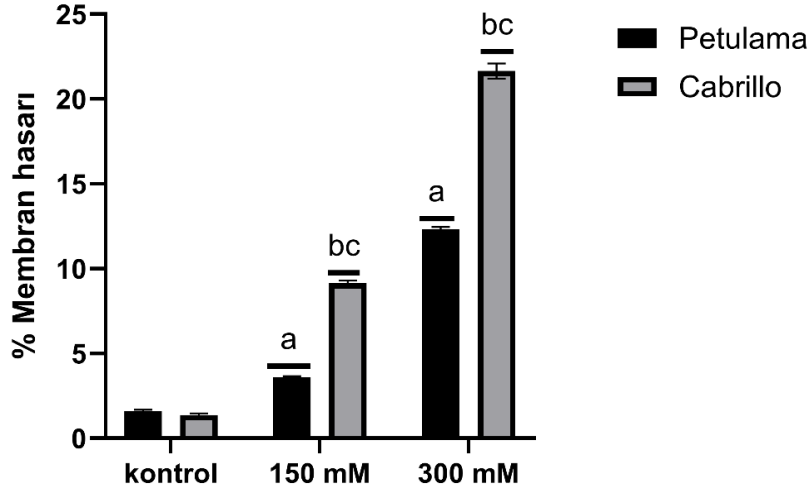
300 mM NaCl konsantrasyonunda, Cabrillo Chla içeriğinde %42,0 azalma ile daha dramatik değişiklikler sergilerken, Chlb seviyeleri kontrol bitkilerine kıyasla %13,0 artmıştır. Toplam klorofil içeriği %18,8 azalmış, Chla/b oranı %49,1'lik belirgin bir azalma göstermiş ve karotenoid seviyeleri kontrole göre %99,1 oranında drastik şekilde azalmıştır.

Chla molekülleri yapısal özellikleri nedeni ile oksidatif hasara karşı daha duyarlı yapıdadır bu da özellikle fotosistem II bileşenlerinde meydana gelen bir hasar sonucunda chla miktarında azalma gözlenmektedir. Chlb ise Chla' ya enerji transferi sağlayan bir pigment olarak iş görmektedir. Bu sebeple Chlb, tuz stresinden etkilenen Chla'nın yerine bitkinin düşük fotosentetik verimi telafi etmeye çalıştığı düşünülmektedir. Chla, miktarının azalması ile verim sağlanamadığından kaynaklı Chlb üretiminin artması tuz stresine karşı adaptasyon yanıtı olarak değerlendirilebilir.

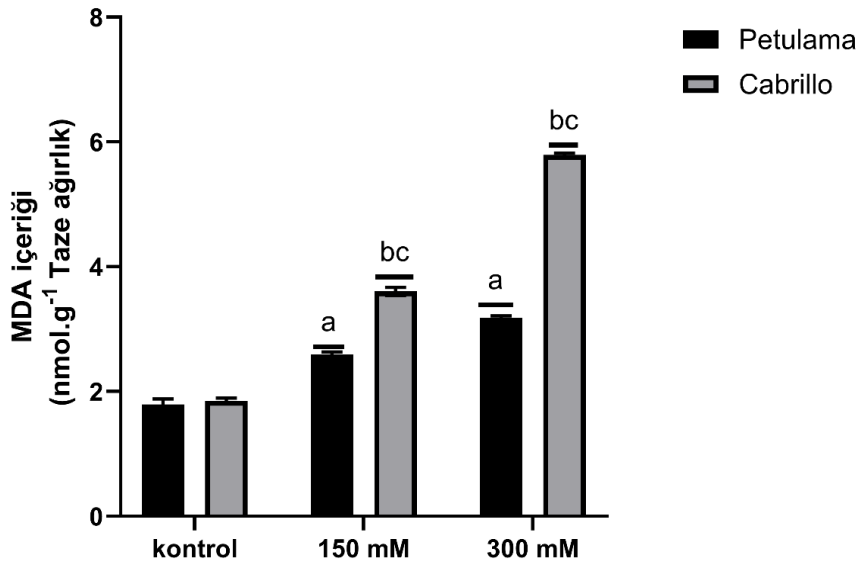
4.2.2 Membran Geçirgenliği (EC) ve Lipid Peroksidasyon Analiz Sonucu

MDA seviyeleri ile ölçülen lipid peroksidasyonu, her iki çeşitte de daha yüksek tuz konsantrasyonları ile artmış, ancak belirgin şekilde farklı konsantrasyonlar göstermiştir (Şekil 4.5). Petaluma'da MDA seviyeleri, kontrol koşullarına kıyasla sırasıyla 150 mM ve 300 mM NaCl'de %44,7 ve %77,4 yükselmiştir. Cabrillo aynı tuz konsantrasyonlarında %95,0 ve %213,1'lik önemli ölçüde daha yüksek artışlar göstererek hücre membranlarında oksidatif hasarın arttığı görülmüştür.

150 mM NaCl uygulamasında, Petaluma orta düzeyde 2,25 kat membran hasarı artışı sergilerken, Cabrillo 6,58 kat artış ile önemli membran hasarı göstermiştir. 300 mM NaCl'nin daha yüksek konsantrasyonunda membran hasarı daha da yükselmiş, Petaluma 7,67 kat artış gösterirken Cabrillo 15,58 kat belirgin artış sergilemiştir. Bu membran hasarı değerlendirmeleri önceki sonuçları desteklemiştir. (Şekil 4.4)

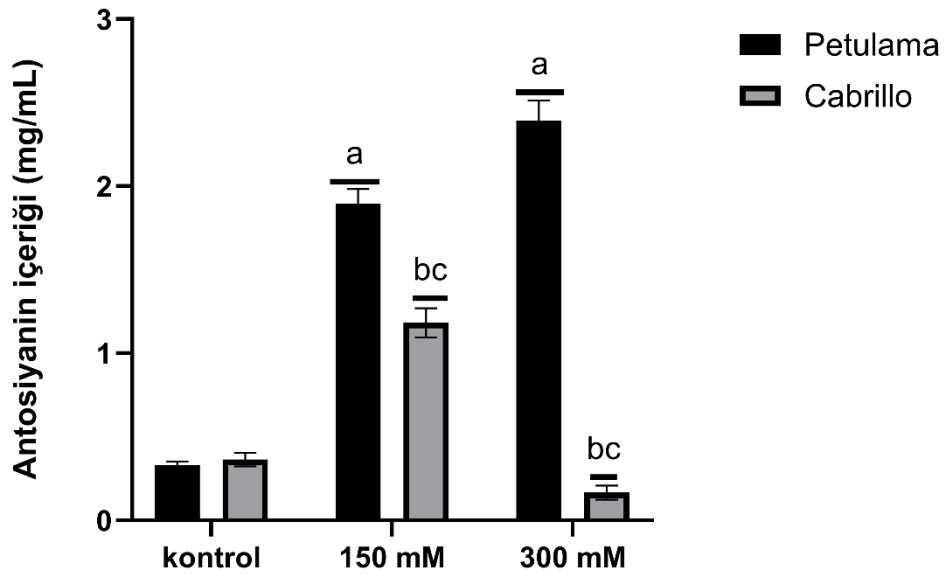


Şekil 4.4. Petulama ve Cabrillo Bitkisinde Membran Hasarının Yüzde Oranı.”a“, Petaluma kontrolü ”b” ile karşılaştırıldığında $p < 0.05$ 'te istatistiksel olarak anlamlı bir farkı temsil eder. Cabrillo kontrolü ile karşılaştırıldığında istatistiksel olarak anlamlı bir farkı temsil eder, ”c”.a“, Petaluma kontrolü ”b” ile karşılaştırıldığında $p < 0.05$ 'te istatistiksel olarak anlamlı bir farkı ifade eder.



Şekil 4.5. Petulama ve Cabrillo Bitkisinde Farklı Oranlarda Tuza Maruz Kaldıklarında MDA İçeriği.”a“, Petaluma kontrolü ”b” ile karşılaştırıldığında $p < 0.05$ 'te istatistiksel olarak anlamlı bir farkı temsil eder. Cabrillo kontrolü ile karşılaştırıldığında istatistiksel olarak anlamlı bir farkı temsil eder, ”c”.a“, Petaluma kontrolü ”b” ile karşılaştırıldığında $p < 0.05$ 'te istatistiksel olarak anlamlı bir farkı ifade eder.

4.2.3. Total Antosiyanin Analizi Sonucu



Şekil 4.6. *Fragaria x ananassa* 'nin Antosiyanin İçeriği Sonuçları. "a", Petaluma kontrolü "b" ile karşılaştırıldığında $p < 0.05$ 'te istatistiksel olarak anlamlı bir farkı temsil eder. Cabrillo kontrolü ile karşılaştırıldığında istatistiksel olarak anlamlı bir farkı temsil eder, "c". "a", Petaluma kontrolü "b" ile karşılaştırıldığında $p < 0.05$ 'te istatistiksel olarak anlamlı bir farkı ifade eder.

Antosiyanin birikimi paternleri iki çeşit arasında çarpıcı bir kontrast ortaya koymuştur (Şekil 4.6). Petaluma, kontrol koşullarına kıyasla sırasıyla 150 mM ve 300 mM NaCl'de 5,7 kat ve 7,2 kat artışlar ile antosiyanin içeriğinde dikkate değer bir artış göstermiştir. Buna karşın, Cabrillo 150 mM'de orta düzeyde artış (3,2 kat) göstermiş ancak 300 mM NaCl'de seviyelerin kontrol değerlerinin altına düştüğü (kontrolün %45,5'i) önemli bir azalma göstermiştir. Bu durum, aşırı tuz stresinin Cabrillo çeşidinde fenolik bileşiklerin sentezini baskılayabileceğini ve yüksek tuz konsantrasyonlarında antosiyanin metabolizması açısından dezavantajlı olduğu düşünülmektedir.

5. TARTIŞMA VE SONUÇ

Önceki çalışmalar, tuza toleranslı genotiplerin, hassas genotiplere kıyasla tuzluluk stresi altında üstün büyüme parametrelerini koruduğunu bildirmiştir (Maggio vd., 2007; Negrão vd., 2017; Flowers ve Colmer, 2015). Bu çalışma, Petaluma ve Cabrillo çeşitleri arasındaki tuz stresi yanıtlarında önemli genotipik farklılıklar olduğunu göstermektedir. Petaluma'da, özellikle kök gelişiminde büyüme inhibisyonun daha az olması, tuzlu koşullar altında su alımını ve iyon homeostazını sürdürmek için daha verimli adaptif mekanizmalara sahip olabileceğini işaret etmektedir. Daha önceki çalışmalarda, yüksek tuzluluk altında yetiştirilen yedi farklı çeşitli çilek çeşitlerinde yaprak alanında genotipe bağlı azalmalar gözlenmiştir (Sun vd., 2015). Ayrıca, tuz stresine maruz kalan *F. ×ananassa* çeşidine bağlı olarak yaprak sayısı, yaprak alanı ile yaprak ve köklerin yaş ve kuru ağırlığındaki önemli farklılıklar belirlenmiştir (Khayyat ve vd., 2009; Keutgen ve Pawelzik, 2009; Pirlak ve Esitken, 2004; Saied ve vd. 2005, Turhan ve Eris ,2007; Yilmaz ve Kina, 2008). Benzer şekilde, bu araştırma, Petaluma çeşidinde yaprak genişliğinin, yüksek tuz konsantrasyonu altında Cabrillo çeşidine kıyasla daha fazla olduğunu ortaya koymuştur (Tablo 4.1).

Klorofil degradasyonu yani klorofil a/b oranı, bitkinin strese karşı tolerans kapasitesini gösteren önemli parametrelerden bir tanesidir (Ristic vd., 2007, Gosavi vd., 2014). Önceki araştırmalar, fotosentetik pigment bileşiminin korunmasının, stres koşulları altında fotosentetik verimliliği korumak için gerekli olduğunu göstermiştir (Ashraf ve Harris, 2013; Kalaji vd., 2016). Camarosa ve Bau çeşitlerinde yapılan bir araştırma yapraktaki klorofil konsantrasyonundaki azalmanın Na^+ ve Cl^- iyonlarının klorofil biyosentezi ile ilişkili enzimlerin aktivitesini inhibe etmesi veya klorofil moleküllerinin kararlı kompleksler içinde entegrasyonunda bir bozulma meydana gelmesi nedeniyle olabileceğini göstermiştir (Husaini ve Abdin, 2008). Ayrıca, tuz stresi klorofilaz aktivitesini artırabilir; bu durum tuzluluğun kloroplastların oluşumunda yer alan Mg^{2+} ve Fe^{2+} iyonlarının alımı üzerindeki baskılayıcı etkisinden kaynaklanabilir (Hanafy ve ark., 2002). Benzer şekilde, Garriga ve ark. (2015), tuza toleranslı çilek çeşitlerinin, hassas olanlara kıyasla stres altında daha iyi klorofil stabilitesini koruduğunu gözlemlemiştir. Bu çalışmada, Cabrillo'da gözlenen dramatik düşüşe kıyasla Petaluma'daki nispeten stabil klorofil a/b oranı belirlenmiştir. Petaluma çeşidinde klorofil seviyelerinin korunması, onun NaCl stres koşullarına daha fazla uyum sağlama yeteneğinden kaynaklanabilir. Karotenoidler, reaktif oksijen türlerini temizleyerek ve fazla uyarma enerjisini dağıtarak foto korumada da çok önemli roller oynar (Havaux, 2014). Petaluma'da daha yüksek karotenoid seviyelerinin korunması fotosentetik birimlerin tuz kaynaklı oksidatif hasara karşı

daha iyi korunmasına katkıda bulunabileceğini işaret etmektedir.

Antosiyaninlerin stresten korunmadaki rolü çok sayıda bitki türünde iyi belgelenmiştir (Chalker-Scott, 1999; Nakabayashi vd., 2014). Çeşitli çalışmalar, tuz stresinin tipik olarak bitkilerde yüksek antosiyanin seviyelerine yol açtığını göstermiştir (Keutgen ve Pawelzik, 2007; Eraslan vd., 2008; Garriga vd., 2014). Tuzluluk arttıkça, bitkiler genellikle antosiyanin birikiminde buna karşılık gelen bir artışla yanıt verir. Benzer şekilde, bu çalışmada, her iki çeşit de orta derecede tuz stresi altında artan antosiyanin üretimi sergilemekle birlikte, yüksek tuzluluk koşulları altında, Petaluma antosiyanin biriktirmeye devam ederken, Cabrillo çeşidi önemli bir düşüş göstermiştir. Antosiyanin, güçlü antioksidan olarak işlev gördüğü ve hücre içinde üretilen ROS'u temizleyerek hücresel bileşenlerin oksidatif hasarını önleyebileceği daha önceki araştırmalarda ortaya konmuştur (Gould, 2004; Li vd., 2017). Bu durum, ROS temizleme kapasitesinin artışı ve antioksidan savunmanın güçlenmesiyle ilişkili olabilir.

Çevresel abiyotik stresler, bitki hücreleri içinde oksidatif stres koşullarını tetikleyerek ROS birikiminin artmasına neden olur. Bu aşırı ROS üretimi daha sonra membran bütünlüğünü ve hücresel işlevi tehlikeye atan lipid peroksidasyon süreçlerini indükler (Bagheri vd., 2019). Tuz stresi koşulları altında, iki bezelye çeşidinin kloroplastlarında H_2O_2 içeriğinde artış rapor edilmiş, ancak bu artışın tuza duyarlı çeşidin tuza toleranslı çeşite göre çok daha yüksek olduğu belirlenmiştir (Hernández ve ark., 2001). Başka bir tuza toleranslı bezelye çeşidinde (cv. Puget), bitkiler 110 mM NaCl ile muamele edildiğinde kloroplast H_2O_2 içeriğinin 3,5 kata kadar arttığı saptanmıştır (Mittova ve ark., 2004). Farklı tuz duyarlılık seviyelerine sahip iki kavak çeşitlerinde tuzluluğun ROS seviyeleri ($O_2^{\bullet-}$ ve H_2O_2) üzerindeki etkisi ksilem öz suyunda da izlenmiştir (Ehlting ve ark., 2007). 18 günlük muameleden sonra (250 mM NaCl) bu araştırmacılar sadece NaCl-duyarlı bitkilerde önemli $O_2^{\bullet-}$ ve H_2O_2 akümüülasyonu gözlemlemişlerdir. NaCl uygulamasının apoplastta H_2O_2 'yi konsantrasyona bağlı bir şekilde artırdığı belirlenmiştir. Bununla birlikte, bitkiler 70 veya 90 mM NaCl'ye maruz kaldığında apoplastik H_2O_2 seviyelerinin NaCl-duyarlı bir kültürde NaCl-toleranslı bir kültüre göre neredeyse 4-5 kat daha yüksek olduğu saptanmıştır (Hernández ve ark., 2000). Benzer şekilde bu çalışmada Cabrillo'ya kıyasla Petaluma'da önemli ölçüde daha düşük MDA birikimi ve membran hasarı belirlenmiştir. Bu bulgular, önceki çalışmaların, gelişmiş tuz toleransının lipid peroksidasyonunun etkili kontrolü ile ilişkili olduğunu gösterdiğini doğrulamaktadır (Bagheri vd., 2019; İsmail ve ark., 2020; Hossain ve Dietz, 2016). Bu sonuçlar Cabrillo'nun ROS detoksifiye etmede yetersiz kaldığını, buna karşılık Petaluma'nın hücre zarlarını daha iyi koruduğunu göstermektedir.

Sonu olarak, Petaluma eşidinin tuzluluęa karşı daha toleranslı olduęu ve bu toleransın; gelişmiş büyüme parametreleri, fotosentetik pigment stabilitesi, güçlü antioksidan savunma mekanizmaları ve etkili membran koruma sistemleri ile sağlandığı belirlenmiştir. Bu bulgular, tuzlu alanlarda ilek yetiştiriciliğinde Petaluma eşidinin tercih edilebilir bir seçenek olabileceğini ve tuz toleranslı eşitlerin geliştirilmesine yönelik ıslah programlarında önemli bir genetik kaynak olarak kullanılabileceğini göstermektedir.



KAYNAKÇA

- Abassi, M., Mguis, K., Béjaoui, Z., & Albouchi, A.** (2014). Morphogenetic responses of *Populus alba* L. under salt stress. *Journal of Forestry Research*, 25, 155-161.
- Abdullah-Al-Mahmud, M., Carlson, J.E., Islam, M.S., Ambia, M.M., Hasanuzzaman, M., & Islam, M.T.** (2018). Screening of potato (*Solanum tuberosum* L.) genotypes for salinity tolerance. *Journal of Agronomy*, 17(3), 137-151.
- Acosta-Motos, J.R., Ortuño, M.F., Bernal-Vicente, A., Diaz-Vivancos, P., Sanchez-Blanco, M.J., & Hernandez, J.A.** (2017). Plant responses to salt stress: Adaptive mechanisms. *Agronomy*, 7(1), 18.
- Ahmad, P., Jaleel, C.A., Salem, M.A., Nabi, G., & Sharma, S.** (2010). Roles of enzymatic and nonenzymatic antioxidants in plants during abiotic stress. *Critical Reviews in Biotechnology*, 30, 161-175.
- Al-Gaadi, K.A., Zeyada, A.M., Tola, E., Alhamdan, A.M., Ahmed, K.A.M., Madugundu, R., & Edrris, M.K.** (2024). Quantitative and qualitative responses of hydroponic tomato production to different levels of salinity. *Phyton-International Journal of Experimental Botany*, 93, 1311-1323.
- Al-Niemi, T.S., Campbell, W.F., & Rumbaugh, M.D.** (1992). Response of alfalfa cultivars to salinity during germination and post-germination growth. *Crop Science*, 32, 976-980.
- Aliche, E.B., Theeuwen, T.P.J.M., Oortwijn, M., Visser, R.G.F., & van der Linden, C.G.** (2020). Carbon partitioning mechanisms in potato under drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 146, 211-219.
- Almeida, P., Katschnig, D., & de Boer, A.H.** (2013). HKT transporters—State of the art. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(10), 20359-20385.
- Andrea, S., & Tani, C.** (2009). Effects of salt stress on growth and cell ultrastructure in *Allium cepa* L. roots. *Caryologia*, 62(4), 327-335.

Annunziata, M.G., Ciarmiello, L.F., Woodrow, P., Dell'Aversana, E., & Carillo, P. (2019). Spatial and temporal profile of glycine betaine accumulation in plants under abiotic stresses. *Frontiers in Plant Science*, 10, 230.

Arif, Y., Singh, P., Bajguz, A., Siddiqui, H., Hayat, S., & Hayat, S. (2020). Salinity induced physiological and biochemical changes in plants: An omic approach towards salt stress tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 156, 64-77.

Arisha, M.H., & Qiang, Z. (2020). Physiological and biochemical changes of sweet potato cultivars under salt stress conditions. *Gesunde Pflanzen*, 72, 155-166.

Ashraf, M., & Harris, P.J.C. (2013). Photosynthesis under stressful environments: *An overview*. *Photosynthetica*, 51(2), 163-190.

Astaneh, R.K., Bolandnazar, S., Nahandi, F.Z., & Oustan, S. (2018). Effect of selenium application on phenylalanine ammonia-lyase (PAL) activity, phenol leakage and total phenolic content in garlic (*Allium sativum* L.) under NaCl stress. *Information Processing in Agriculture*, 5(3), 339-344.

Azhdari, G., Tavili, A., & Zare, M.A. (2010). Effects of various salts on the germination of two cultivars of *Medicago sativa*. *Frontiers of Agriculture in China*, 4, 63-68.

Bagheri, A., Bondori, A., Allahyari, M.S., & Damalas, C.A. (2019). Modeling farmers' intention to use pesticides: An expanded version of the theory of planned behavior. *Journal of Environmental Management*, 248, 109291.

Bano, S., Ashraf, M., & Akram, N.A. (2014). Salt stress regulates enzymatic and nonenzymatic antioxidative defense system in the edible part of carrot (*Daucus carota* L.). *Journal of Plant Interactions*, 9(1), 324-329.

Bartley, G.E., Viitanen, P.V., Bacot, K.O., & Scolnik, P.A. (1981). A tomato gene expressed during fruit ripening encodes an enzyme of the carotenoid biosynthesis pathway. *Journal of Biological Chemistry*, 267, 5036-5039.

Baxter, A., Mittler, R., & Suzuki, N. (2014). ROS as key players in plant stress signalling. *Journal of Experimental Botany*, 65, 1229-1240.

Bohnert, H.J., Nelson, D.E., & Jensen, R.G. (1995). *Adaptations to environmental stresses. The Plant Cell*, 7, 1099-1111.

Bolton, A., & Simon, P. (2019). Screening carrot (*Daucus carota* L.) germplasm for salinity tolerance during germination using a novel salt delivery system. *HortScience*, 54(4), 669-673.

Boopal, J., Sathee, L., Ramasamy, R., Pandey, R., & Chinnusamy, V. (2023). Influence of incremental short term salt stress at the seedling stage on root plasticity, shoot thermal profile and ion homeostasis in contrasting wheat genotypes. *Agriculture*, 13, 1-20.

Byun, M.Y., Lee, J., Cui, L.H., Kang, Y., Oh, T.K., Park, H., Lee, H., & Kim, W.T. (2007). Constitutive expression of DaCBF7, an Antarctic vascular plant *Deschampsia antarctica* CBF homolog, resulted in improved cold tolerance in transgenic rice plants. *Plant Science*, 236, 61-74.

Carillo, P. (2018). GABA shunt in durum wheat. *Frontiers in Plant Science*, 9, 100.

Chakraborty, K., Bose, J., Shabala, L., & Shabala, S. (2016). Difference in root K⁺ retention ability and reduced sensitivity of K⁺-permeable channels to reactive oxygen species confer differential salt tolerance in three Brassica species. *Journal of Experimental Botany*, 67, 4611-4625.

Chalker-Scott, L. (1999). Environmental significance of anthocyanins in plant stress responses. *Photochemistry and Photobiology*, 70(1), 1-9.

Chang, B., Yang, L., Cong, W., Zu, Y., & Tang, Z. (2014). The improved resistance to high salinity induced by trehalose is associated with ionic regulation and osmotic adjustment in *Catharanthus roseus*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 77, 140-148.

Chen, T.H., & Murata, N. (2008). Glycinebetaine: An effective protectant against abiotic stress in plants. *Trends in Plant Science*, 13, 499-505.

Cheng, L., Wang, Y., He, Q., Li, H., Zhang, X., & Zhang, F. (2018). Comparative proteomics illustrates the complexity of drought resistance mechanisms in two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars under dehydration and rehydration. *BMC Plant Biology*, 16(1), 188.

Chinnusamy, V., Schumaker, K., & Zhu, J.K. (2005). Molecular genetic perspectives on cross-talk and specificity in abiotic stress signaling in plants. *Journal of Experimental Botany*, 56(395), 225-236.

Choudhary, A., Kumar, A., & Kaur, N. (2020). ROS and oxidative burst: Roots in plant development. *Plant Diversity*, 42(1), 33-43.

Chourasia, K.N., Lal, M.K., Tiwari, R.K., Dev, D., Kardile, H.B., Patil, V.U., Kumar, A., Vanishree, G., Kumar, D., Bhardwaj, V., & Meena, J.K. (2021). Salinity stress in potato: Understanding physiological, biochemical and molecular responses. *Life*, 11(6), 545.

Chourasia, K.N., More, S.J., Kumar, A., Kumar, D., Singh, B., Bhardwaj, V., & Lal, M.K. (2022). Salinity responses and tolerance mechanisms in underground vegetable crops: An integrative review. *Planta*, 255(3), 68.

Cornacchione, M.V., & Suarez, D.L. (2015). Emergence, forage production, and ion relations of alfalfa in response to saline waters. *Crop Science*, 55, 444-457.

Cornacchione, M.V., & Suarez, D.L. (2017). Evaluation of alfalfa (*Medicago sativa* L.) populations' response to salinity stress. *Crop Science*, 57, 137-150.

Cruz, J.L., Coelho, E.F., Filho, M.A.C., & dos Santos, A.A. (2017). Salinity reduces carbon assimilation and the harvest index of cassava plants (*Manihot esculenta* Crantz). *Acta Scientiarum. Agronomy*, 39(4), 545-555.

Cui, M.H., Yoo, K.S., Hyoun, S., Nguyen, H.T., Kim, Y.Y., Kim, H.J., Ok, S.H., Yoo, S.D., & Shin, J.S. (2013). An Arabidopsis R2R3-MYB transcription factor, AtMYB20, negatively regulates type 2C protein phosphatases to enhance salt tolerance. *FEBS Letters*, 587, 1773-1778.

Daneshmand, F., Arvin, M.J., & Kalantari, K.M. (2010). Physiological responses to NaCl stress in three wild species of potato in vitro. *Acta Physiologiae Plantarum*, 32(1), 91-101.

Dasgupta, N., Nandy, P., Sengupta, C., & Das, S. (2008). Evaluation of physiological and biochemical response of five in vitro sweet potato cultivars during salinity stress and recovery. *Journal of Plant Interactions*, 3(4), 251-259.

Di Caterina, R., Giuliani, M.M., Rotunno, T., De Caro, A., & Flagella, Z. (2007). Influence of salt stress on seed yield and oil quality of two sunflower hybrids. *Annals of Applied Biology*, 151, 145-154.

Dolatabadian, A., Sanavy, S.A.M.M., & Chashmi, N.A. (2011). The effects of foliar application of ascorbic acid (vitamin C) on antioxidant enzymes activities, lipid peroxidation and proline accumulation of canola (*Brassica napus* L.) under conditions of salt stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 197(2), 119-126.

Dutta, T., Neelapu, N.R.R., Wani, S.H., & Surekha, C. (2018). Osmolytes in plants. In S. Wani (Ed.), *Biochemical, Physiological and Molecular Avenues for Combating Abiotic Stress Tolerance in Plants*, Academic Press. (pp. 75-89).

Ehlting, B., Dluzniewska, P., Dietrich, H., Selle, A., Teuber, M., Hänsch, R., Nehls, U., Polle, A., Schnitzler, J.P., Rennenberg, H., & Gessler, A. (2007). Interaction of nitrogen nutrition and salinity in Grey poplar (*Populus tremula* × *alba*). *Plant, Cell & Environment*, 30(6), 796-811.

Eraslan, F., Inal, A., & Pilbeam, D.J. (2008). Interactive effects of salicylic acid and silicon on oxidative damage and antioxidant activity in spinach (*Spinacia oleracea* L. cv. Matador) grown under boron toxicity and salinity. *Plant Growth Regulation*, 55, 207-219.

Erdoğan Bayram, S., Özeker, E., & Elmacı, Ö.L. (2013). Fonksiyonel gıdalar ve çilek. *Akademik Gıda*, 11(2), 131-137.

Ezzat, A., Szabó, S., Szabó, Z., Hegedűs, A., Berki, M., Wang, S.Y., & Holb, I. (2019). Exogenous glycine betaine application enhances drought tolerance of potato under field conditions. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 47(4), 1209-1217.

Fan, W., Zhang, M., Zhang, H., & Zhang, P. (2012). Improved tolerance to various abiotic stresses in transgenic sweet potato (*Ipomoea batatas*) expressing spinach betaine aldehyde dehydrogenase. *PLoS ONE*, 7(5), e37344.

FAO. (2023). Agricultural data/Agricultural production/Crops primary [WWW Document]. *FAOSTAT*. (accessed 2.8.23).

- Farooq, M., Gogoi, N., Hussain, M., Barthakur, S., Paul, S., Bharadwaj, N., Migdadi, H.M., Alghamdi, S.S., & Siddique, K.H.M.** (2019). Effects, tolerance mechanisms and management of salt stress in grain legumes. *Plant Physiology and Biochemistry*, 118, 199-217.
- Feng, Z.J., Xu, S.C., Liu, N., Zhang, G.W., Hu, Q.Z., & Gong, Y.M.** (2015). Soybean GmMYB76, GmMYB92, and GmMYB177 genes confer stress tolerance in transgenic Arabidopsis plants. *Environmental and Experimental Botany*, 118, 1-12.
- Fernandez, O., Bethencourt, L., Quero, A., Sangwan, R.S., & Clement, C.** (2010). Trehalose and plant stress responses: *Friend or foe?* *Trends in Plant Science*, 15, 409-417.
- Flowers, T.J., & Colmer, T.D.** (2008). Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist*, 179, 945-963.
- Flowers, T.J., & Colmer, T.D.** (2015). Plant salt tolerance: Adaptations in halophytes. *Annals of Botany*, 115, 327-331.
- Flowers, T.J., & Yeo, A.R.** (1986). Ion relations of plants under drought and salinity. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13, 75-91.
- Gao, J., Wang, G., Ma, S., Wang, J., Wu, F., Jiang, J., Jiang, Y., Li, H., & Wang, Y.** (2016). CRISPR/Cas9-mediated targeted mutagenesis in *Nicotiana tabacum*. *Plant Molecular Biology*, 90, 647-656.
- Gao, S., Ouyang, C., Wang, S., Xu, Y., Tang, L., & Chen, F.** (2015). Effects of salt stress on growth, antioxidant enzyme and phenylalanine ammonia-lyase activities in *Jatropha curcas* L. seedlings. *Plant, Soil and Environment*, 54(8), 374-381.
- Garriga, M., Muñoz, C.A., Caligari, P.D.S., & Retamales, J.B.** (2015). Effect of salt stress on genotypes of commercial (*Fragaria × ananassa*) and Chilean strawberry (*F. chiloensis*). *Scientia Horticulturae*, 195, 37-47.
- Garriga, M., Retamales, J.B., Romero-Bravo, S., Caligari, P.D., & Lobos, G.A.** (2014). Chlorophyll, anthocyanin, and gas exchange changes assessed by spectroradiometry in *Fragaria chiloensis* under salt stress. *Journal of Integrative Plant Biology*, 56(5), 505-515.

Gasic, K., Preece, J.E., & Karp, D. (2018). Register of new fruit and nut cultivars list 49. *HortScience*, 53(6), 748-776.

Geng, G., Li, R., Stevanato, P., Lv, C., Lu, Z., Yu, L., & Wang, Y. (2019). Physiological and transcriptome analysis of sugar beet reveals different mechanisms of response to neutral salt and alkaline salt stresses. *Frontiers in Plant Science*, 10, 98.

Ghaderi, N., Hatami, M.R., Mozafari, A., & Siosehmardeh, A. (2018). Change in antioxidant enzymes activity and some morpho-physiological characteristics of strawberry under long-term salt stress. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 24(5), 833-843.

Giampieri, F., Tulipani, S., Alvarez-Suarez, J.M., Quiles, J.L., Mezzetti, B., & Battino, M. (2012). The strawberry: Composition, nutritional quality, and impact on human health. *Nutrition*, 28(1), 9-19.

Gibberd, M.R., Turner, N.C., & Storey, R. (2002). Influence of saline irrigation on growth, ion accumulation and partitioning, and leaf gas exchange of carrot (*Daucus carota* L.). *Annals of Botany*, 90(6), 715-724.

Gill, S.S., & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48, 909-930.

Gosavi, G.U., Jadhav, A.S., Kale, A.A., Gadakh, S.R., Pawar, B.D., & Chimote, V.P. (2014). Effect of heat stress on proline, chlorophyll content, heat shock proteins and antioxidant enzyme activity in sorghum (*Sorghum bicolor*) at seedlings stage. *Indian Journal of Biotechnology*, 13, 356-363.

Gould, K.S. (2004). Nature's Swiss Army Knife: The diverse protective roles of anthocyanins in leaves. *Journal of Biomedicine & Biotechnology*, 2004(5), 314-320.

Guo, Q., Wang, P., Ma, Q., Zhang, J.L., Bao, A.K., & Wang, S.M. (2018). Selective transport capacity for K⁺ over Na⁺ is linked to the expression levels of PtSOS1 in halophyte *Puccinellia tenuiflora*. *Functional Plant Biology*, 45, 851-862.

Gupta, A.K., & Kaur, N. (2005). Sugar signalling and gene expression in relation to carbohydrate metabolism under abiotic stresses in plants. *Journal of Biosciences*, 30(5), 761-776.

Han, S.E., & Hwang, S.J. (2003). Improved salt tolerance of transgenic potato plants expressing *Arabidopsis thaliana* P5CR gene. *Korean Journal of Breeding Science*, 35(5), 253-260.

Hancock, J.F., Lavín, A.R.T.U.R.O., & Retamales, J.B. (1999). Our southern strawberry heritage: *Fragaria chiloensis* of Chile. *HortScience*, 34(5), 814-816.

Hanafy, A.H., Harb, E.M., Higazy, M.A., & Morgan, S.H. (2002). Effect of salinity and potassium application on growth and chemical composition of two *Hibiscus sabdariffa* varieties. *Annals of Agricultural Science, Moshtohor*, 40(3), 1443-1459.

Hasanuzzaman, M., & Fujita, M. (2022). Plant responses and tolerance to salt stress: Physiological and molecular interventions. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(9), 4810.

Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M.H.M.B., Zulfikar, F., Raza, A., Mohsin, S.M., Mahmud, J.A., Fujita, M., & Fotopoulos, V. (2020). Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: Revisiting the crucial role of a universal defense regulator. *Antioxidants*, 9, 681.

Hasegawa, P.M., Bressan, R.A., Zhu, J.K., & Bohnert, H.J. (2000). Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 51, 463-499.

Havaux, M. (2014). Carotenoid oxidation products as stress signals in plants. *The Plant Journal*, 79(4), 597-606.

Hayat, S., Hayat, Q., Alyemeni, M.N., Wani, A.S., Pichtel, J., & Ahmad, A. (2012). Role of proline under changing environments: A review. *Plant Signaling & Behavior*, 7, 1456-1466.

Hernández, J.A., Ferrer, M.A., Jiménez, A., Barceló, A.R., & Sevilla, F. (2001). Antioxidant systems and O_2^-/H_2O_2 production in the apoplast of pea leaves. Its relation with salt-induced necrotic lesions in minor veins. *Plant Physiology*, 127(3), 817-831.

Hernández, J.A., Olmos, E., Corpas, F.J., Sevilla, F., & del Río, L.A. (1995). Salt-induced oxidative stress in chloroplasts of pea plants. *Plant Science*, 105(2), 151-167.

Hmida-Sayari, A., Gargouri-Bouazid, R., Bidani, A., Jaoua, L., Savoure, A., & Jaoua, S. (2005). Overexpression of Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase increases proline production and confers salt tolerance in transgenic potato plants. *Plant Science*, 169(4), 746-752.

Hossain, M.S., & Dietz, K.J. (2016). Tuning of redox regulatory mechanisms, reactive oxygen species and redox homeostasis under salinity stress. *Frontiers in Plant Science*, 7, 548.

Husaini, A.M., & Abidin, M.Z. (2008). Overexpression of tobacco osmotin gene leads to salt stress tolerance in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) plants. *Indian Journal of Biotechnology*, 7, 465-471.

Ismail, A., El-Sharkawy, I., & Sherif, S. (2020). Salt stress signals on demand: Cellular events in the right context. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(11), 3918.

Jamil, M., Rehman, S., Lee, K.J., Kim, J.M., Kim, H.S., & Rha, E.S. (2007). Salinity reduced growth PS2 photochemistry and chlorophyll content in radish. *Scientia Agricola*, 64(2), 111-118.

Jeong, S.W., Das, P.K., Jeoung, S.C., Song, J.Y., Lee, H.K., Kim, Y.K., Kim, W.J., Park, Y.I., Yoo, S.D., & Rhee, S.K. (2010). Ethylene suppression of sugar-induced anthocyanin pigmentation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 154(3), 1514-1531.

Johnson, D.W., Smith, S.E., & Dobrenz, A.K. (1992). Selection for increased forage yield in alfalfa at different NaCl levels. *Euphytica*, 60, 27-35.

Ju, Y.L., Liu, M., Zhao, H., Meng, J.F., & Fang, Y.L. (2016). Effect of exogenous abscisic acid and methyl jasmonate on anthocyanin composition, fatty acids, and volatile compounds of Cabernet Sauvignon (*Vitis vinifera* L.) grape berries. *Molecules*, 21, 1354.

Jung, J.K., & McCouch, S. (2013). Getting to the roots of it: Genetic and hormonal control of root architecture. *Frontiers in Plant Science*, 4, 186.

Kalaji, H.M., Jajoo, A., Oukarroum, A., Brestic, M., Zivcak, M., Samborska, I.A., Cetner, M.D., Łukasik, I., Goltsev, V., & Ladle, R.J. (2016). Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*, 38(4), 102.

Karabal, E., Yücel, M., & Öktem, H.A. (2003). Antioxidant responses of tolerant and sensitive barley cultivars to boron toxicity. *Plant Science*, 164(6), 925-933.

Katel, S., Mandal, H. R., Kattel, S., Yadav, S. P. S., & Lamshal, B. S. (2022). Impacts of plant growth regulators in strawberry plant: A review. *Heliyon*, 8(12).

Kaya, C., Tuna, A.L., Ashraf, M., & Altunlu, H. (2009). Improved salt tolerance of melon (*Cucumis melo* L.) by the addition of proline and potassium nitrate. *Environmental and Experimental Botany*, 60(3), 397-403.

Keutgen, A.J., & Pawelzik, E. (2007). Modifications of strawberry fruit antioxidant pools and fruit quality under NaCl stress. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55(10), 4066-4072.

Keutgen, A.J., & Pawelzik, E. (2009). Impacts of NaCl stress on plant growth and mineral nutrient assimilation in two cultivars of strawberry. *Environmental and Experimental Botany*, 65, 170-176.

Khan, M.A., Gemenet, D.C., & Villordon, A. (2016). Root system architecture and abiotic stress tolerance: Current knowledge in root and tuber crops. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1584.

Khayyat, M., Tafazoli, E., Eshghi, S., Rahemi, M., & Rajaei, S. (2009). Salinity, supplementary calcium and potassium effects on fruit yield and quality of strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.). *American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Sciences*, 2, 539-544.

Kitayama, K., Kura-Hotta, M., Mimura, T., Sussman, M.R., & Amano, T. (2020). Sugar partitioning in sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] storage root is regulated by sucrose concentration gradient between source and sink tissues. *Plant Production Science*, 23(3), 408-419.

Kosar, F., Akram, N.A., Sadiq, M., Al-Qurainy, F., & Ashraf, M. (2019). Trehalose: A key organic osmolyte effectively involved in plant abiotic stress tolerance. *Journal of Plant Growth Regulation*, 38(2), 606-618.

Kotagiri, D., & Kolluru, V.C. (2017). Effect of salinity on morphological and physiological parameters of *Coleus* species. *International Journal of Agriculture Sciences*, 9(39), 4615-4619.

Kotula, L., Khan, H.A., Quealy, J., Turner, N.C., Vadez, V., Siddique, K.H., Clode, P.L., & Colmer, T.D. (2015). Salt sensitivity in chickpea (*Cicer arietinum* L.): Ions in reproductive tissues and yield components in contrasting genotypes. *Plant, Cell & Environment*, 38, 1565-1577.

Kovaleski, A.P., & Grossman, J.J. (2021). Standardization of electrolyte leakage data and a novel liquid nitrogen control improve measurements of cold hardiness in woody tissue. *Plant Methods*, 17, 53.

Kumar, A., Singh, S., Gaurav, A.K., Srivastava, S., & Verma, J.P. (2021a). Plant growth-promoting bacteria: Biological tools for the mitigation of salinity stress in plants. *Frontiers in Microbiology*, 11, 1216.

Kumar, S., Abebie, B., Tsai, C.J., & Payyavula, R.S. (2022). Molecular regulation of phloem development. *Plants*, 11(19), 2527.

Kumar, S., Dhingra, A., & Daniell, H. (2004). Plastid-expressed betaine aldehyde dehydrogenase gene in carrot cultured cells, roots, and leaves confers enhanced salt tolerance. *Plant Physiology*, 136(1), 2843-2854.

Lacerda, C.F.d., Cambraia, J., Oliva, M.A., Ruiz, H.A., & Prisco, J.T. (2003). Solute accumulation and distribution during shoot and leaf development in two sorghum genotypes under salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 49, 107-120.

Lal, M.K., Singh, B., Sharma, S., Singh, M.P., & Kumar, A. (2021d). Glycemic index of processed wheat products: A review. *Food Chemistry*, 343, 128449.

Lal, M.K., Tiwari, R.K., Gahlaut, V., Mangal, V., Kumar, A., Singh, M.P., Paul, V., Kumar, S., Singh, B., & Zinta, G. (2021b). Physiological and molecular insights on wheat responses to heat stress. *Plant Cell Reports*, 40(8), 1345-1365.

Läuchli, A., & Grattan, S.R. (2007). Plant growth and development under salinity stress. In M.A. Jenks, P.M. Hasegawa, & S.M. Jain (Eds.), *Advances in Molecular Breeding Toward Drought and Salt Tolerant Crops Springer*. (pp. 1-32).

Le Gall, H., Philippe, F., Domon, J.M., Gillet, F., Pelloux, J., & Rayon, C. (2015). Cell wall metabolism in response to abiotic stress. *Plants*, 4(1), 112-166.

Lee, M.H., Cho, E.J., Wi, S.G., Bae, H., Kim, J.E., Cho, J.Y., Lee, S., Kim, J.H., & Chung, B.Y. (2013). Divergences in morphological changes and antioxidant responses in salt-tolerant and salt-sensitive rice seedlings after salt stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 70, 325-335.

Lemoine, R., La Camera, S., Atanassova, R., Dédaldéchamp, F., Allario, T., Pourtau, N., Bonnemain, J.L., Laloi, M., Coutos-Thévenot, P., Maurousset, L., Faucher, M., Girousse, C., Lemonnier, P., Parrilla, J., & Durand, M. (2013). Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. *Frontiers in Plant Science*, 4, 272.

Li, D., Zhang, H., Song, Q., Wang, L., Liu, S., Hong, Y., Huang, L., Song, F., & Li, S. (2017). Tomato Sl3-MYB, a member of HD-Zip I transcription factor, mediates drought tolerance through modulating stomatal aperture and ROS scavenging in transgenic tobacco. *Plant Science*, 270, 180-191.

Liao, Y., Zou, H.F., Wang, H.W., Zhang, W.K., Ma, B., Zhang, J.S., & Chen, S.Y. (2008). Soybean GmMYB76, GmMYB92, and GmMYB177 genes confer stress tolerance in transgenic Arabidopsis plants. *Cell Research*, 18, 1047-1060.

Liu, D., He, S., Zhai, H., Wang, L., Zhao, Y., Wang, B., Li, R., & Liu, Q. (2014). Overexpression of IbP5CR enhances salt tolerance in transgenic sweetpotato. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 117(1), 1-16.

Liu, S., Dong, Y., Xu, L., & Kong, J. (2020a). Effects of foliar applications of nitric oxide and salicylic acid on salt-induced changes in photosynthesis and antioxidative metabolism of cotton seedlings. *Plant Growth Regulation*, 73(1), 67-78.

Liu, W., Tai, H., Li, S., Gao, W., Zhao, M., Xie, C., & Li, W.X. (2013). bHLH122 is important for drought and osmotic stress resistance in Arabidopsis and in the repression of ABA catabolism. *New Phytologist*, 201, 1192-1204.

Lunn, J.E., Feil, R., Hendriks, J.H., Gibon, Y., Morcuende, R., Osuna, D., Scheible, W.R., Carillo, P., Hajirezaei, M.R., & Stitt, M. (2006). Sugar-induced increases in trehalose 6-phosphate are correlated with redox activation of ADPglucose pyrophosphorylase and higher rates of starch synthesis in Arabidopsis thaliana. *Biochemical Journal*, 397, 139-148.

- Lv, X., Li, H., Chen, X., Xiang, X., Guo, Z., Yu, J., & Zhou, Y.** (2018). Comparative proteomics reveals the mechanism underlying the enhancement of salt tolerance in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) monosomic addition line M14. *Environmental and Experimental Botany*, 153, 125-138.
- Maggio, A., Raimondi, G., Martino, A., & De Pascale, S.** (2007). Salt stress response in tomato beyond the salinity tolerance threshold. *Environmental and Experimental Botany*, 59(3), 276-282.
- Mahajan, S., & Tuteja, N.** (2005). Cold, salinity and drought stresses: An overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 444, 139-158.
- Mäkelä, P., Kärkkäinen, J., & Somersalo, S.** (1999). Effect of glycine betaine on chloroplast ultrastructure, chlorophyll and protein content, and RuBPCO activities in tomato grown under drought or salinity. *Biologia Plantarum*, 43(3), 471-475.
- Mancinelli, A.L.** (1990). Interaction between light quality and light quantity in the photoregulation of anthocyanin production. *Plant Physiology*, 92, 1191-1195.
- Mangal, V., Lal, M.K., Tiwari, R.K., Altaf, M.A., Sood, S., Kumar, D., Bharadwaj, V., Singh, B., Singh, R.K., & Aftab, T.** (2023). Molecular insights into the role of reactive oxygen, nitrogen and sulphur species in conferring salinity stress tolerance in plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 42, 554-574.
- Manishankar, P., Wang, N., Köster, P., Alatar, A.A., & Kudla, J.** (2018). Calcium signaling during salt stress and in the regulation of ion homeostasis. *Journal of Experimental Botany*, 69(17), 4215-4226.
- Mansour, M.M.F.** (1998). Protection of plasma membrane of onion epidermal cells by glycine betaine and proline against NaCl stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 36(10), 767-772.
- Marcelis, L.F.M., & Van Hooijdonk, J.** (1999). Effect of salinity on growth, water use and nutrient use in radish (*Raphanus sativus* L.). *Plant and Soil*, 215(1), 57-64.
- Maricle, B.R., Koteyeva, N.K., Voznesenskaya, E.V., Thomasson, J.R., & Edwards, G.E.** (2009). Diversity in leaf anatomy, and stomatal distribution and conductance, between salt

marsh and freshwater species in the C4 genus *Spartina* (Poaceae). *New Phytologist*, 184, 216-233.

Martinez, C.A., Loureiro, M.E., Oliva, M.A., & Maestri, M. (1996). Differential responses of superoxide dismutase in freezing resistant *Solanum curtilobum* and freezing sensitive *Solanum tuberosum* subjected to oxidative and water stress. *Plant Science*, 160(3), 505-515.

Medina, E., Bernal, A., Nevárez, J., Romero, A., & Escobar, R. (2007). Anatomical and morphological stem and root traits in cassava plants and their relationships with tolerance to abiotic stresses. *Acta Agronomica*, 56(2), 65-72.

Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7, 405-410.

Mittova, V., Guy, M., Tal, M., & Volokita, M. (2004). Salinity up-regulates the antioxidative system in root mitochondria and peroxisomes of the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii*. *Journal of Experimental Botany*, 55(399), 1105-1113.

Mohanty, P., Hayashi, H., Papageorgiou, G.C., & Murata, N. (1993). Stabilization of the O₂-evolving complex by glycinebetaine. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1144(1), 92-96.

Mostajeran, A., Emtiazi, G., & Rohani, E. (2014). Curcumin and salt stress-induced responses in roots and shoots of turmeric (*Curcuma longa*). *International Journal of Biosciences*, 5(9), 8-17.

Munns, R., & Tester, M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 651-681.

Naeini, M.R., Khoshgoftarmanesh, A.H., Lessani, H., & Fallahi, E. (2005). Effects of sodium chloride-induced salinity on mineral nutrients and soluble sugars in three commercial cultivars of pomegranate. *Journal of Plant Nutrition*, 27, 1319-1326.

Nakabayashi, R., Yonekura-Sakakibara, K., Urano, K., Suzuki, M., Yamada, Y., Nishizawa, T., Matsuda, F., Kojima, M., Sakakibara, H., Shinozaki, K., Michael, A.J., Tohge, T., Yamazaki, M., & Saito, K. (2014). Enhancement of oxidative and drought

tolerance in *Arabidopsis* by overaccumulation of antioxidant flavonoids. *The Plant Journal*, 77(3), 367-379.

Negrão, S., Schmöckel, S.M., & Tester, M. (2017). Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. *Annals of Botany*, 119(1), 1-11.

Ngouana, L.S.T., Tonfack, L.B., Temegne, C.N., Agendia, A.P., & Youmbi, E. (2023). Current status of strawberry (*Fragaria* spp.) cultivation and marketing in Cameroon. *Journal of Agriculture and Food Research*, 14, 100761.

Nyman, L.P., O'Brien, M.J., & Arditti, J. (1983). In vitro propagation of taro. *HortScience*, 18(3), 350-351.

Otsuka, M., Kenmotsu, T., Takahashi, H., Sakamoto, T., & Yasutake, D. (2020). Analysis of the change in root system development of tomato under salt stress using X-ray computed tomography. *Plant Production Science*, 23(4), 450-458.

Park, S.C., Kim, Y.H., Ji, C.Y., Park, S., Jeong, J.C., Lee, H.S., & Kwak, S.S. (2011). Stable internal reference genes for the normalization of real-time PCR in different sweetpotato cultivars subjected to abiotic stress conditions. *PLoS ONE*, 7(12), e51502.

Peel, M.D., Waldron, B.L., Jensen, K.B., Chatterton, N.J., Horton, H., & Dudley, L.M. (2004). Screening for salinity tolerance in alfalfa. *Crop Science*, 44, 2049-2053.

Peng, Z., He, S., Gong, W., Sun, J., Pan, Z., Xu, F., Lu, Y., & Du, X. (2014). Comprehensive analysis of differentially expressed genes and transcriptional regulation induced by salt stress in two contrasting cotton genotypes. *BMC Genomics*, 15, 760.

Pilon-Smits, E.A.H., Ebskamp, M.J.M., Paul, M.J., Jeuken, M.J.W., Weisbeek, P.J., & Smeekens, S.C.M. (1999). Improved performance of transgenic fructan-accumulating tobacco under drought stress. *Plant Physiology*, 107(1), 125-130.

Pirlak, L., & Esitken, A. (2004). Salinity effects on growth, proline and ion accumulation in strawberry plants. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Soil & Plant Science*, 54, 189-192.

Qados, A., & Amira, M.S. (2011). Effect of salt stress on plant growth and metabolism of bean plant *Vicia faba* (L.). *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 10, 7-15.

Rady, M.M., Belal, H.E.E., Gadallah, F.M., & Semida, W.M. (2018). Selenium application in two methods promotes drought tolerance in *Solanum lycopersicum* plant by inducing the antioxidant defense system. *Scientia Horticulturae*, 266, 109290.

Ristic, Z., Bukovnik, U., & Prasad, P.V.V. (2007). Correlation between heat stability of thylakoid membranes and loss of chlorophyll in winter wheat under heat stress. *Crop Science*, 47, 2067-2073.

Ritsema, T., & Smeekens, S. (2003). Fructans: Beneficial for plants and humans. *Current Opinion in Plant Biology*, 6, 223-230.

Rolland, F., Baena-Gonzalez, E., & Sheen, J. (2006). Sugar sensing and signaling in plants: Conserved and novel mechanisms. *Annual Review of Plant Biology*, 57, 675-709.

Saddhe, A.A., Manuka, R., & Penna, S. (2021). Plant sugars: Homeostasis and transport under abiotic stress in plants. *Physiologia Plantarum*, 171(4), 739-755.

Sahoo, D.P., Kumar, S., & Mishra, S. (2018). Evaluation of taro (*Colocasia esculenta* L. Schott) genotypes for salinity tolerance. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 7(3), 2882-2888.

Saied, A.S., Keutgen, A.J., & Noga, G. (2005). The influence of NaCl salinity on growth, yield and fruit quality of strawberry cvs. 'Elsanta' and 'Korona'. *Scientia Horticulturae*, 103, 289-303.

Sazzad Hossain, M., Persicke, M., ElSayed, A.I., Kalinowski, J., & Dietz, K.J. (2017). Metabolite profiling at the cellular and subcellular level reveals metabolites associated with salinity tolerance in sugar beet. *Journal of Experimental Botany*, 68(20), 5961-5976.

Semida, W.M., Abd El-Mageed, T.A., & Rady, M.M. (2020). Moringa leaf extract as biostimulant improves water use efficiency, physio-biochemical attributes of squash plants under deficit irrigation. *Agricultural Water Management*, 193, 46-54.

Shabala, S., Wu, H., & Bose, J. (2016). Salt stress sensing and early signaling events in plant roots: Current knowledge and hypothesis. *Plant Science*, 241, 109-119.

Shaterian, J., Waterer, D., De Jong, H., & Tanino, K.K. (2005). Differential stress responses to NaCl salt application in early- and late-maturing diploid potato (*Solanum* sp.) clones. *Environmental and Experimental Botany*, 54(3), 202-212.

Shaw, D.V., & Larson, K.D. (2014). The UC Davis Strawberry Cultivar improvement Program announces the release of three short-day strawberry cultivars. *UC Strawberry Bulletin*, 2014-1, 7 pp.

Shen, P., Wang, R., Jiao, X., Zhang, S., & Jiang, D. (2014). Plant salinity tolerance is regulated by MicroRNA-regulated alternative splicing of a cation transporter. *Molecular Plant*, 7(6), 1129-1133.

Smith, S.E. (1993). Salinity and the production of alfalfa (*Medicago sativa* L.). In M. Pessarakli (Ed.), *Handbook of Crop Stress* (pp. 431-448). Marcel Dekker, Inc.: New York, NY, USA.

Sobhanian, H., Razavizadeh, R., Nanjo, Y., Ehsanpour, A.A., Jazii, F.R., Motamed, N., & Komatsu, S. (2011). Proteome analysis of soybean leaves, hypocotyls and roots under salt stress. *Proteome Science*, 8, 19.

Solovchenko, A.E., Chivkunova, O.B., Merzlyak, M.N., & Reshetnikova, I.V. (2001). A spectrophotometric analysis of pigments in apples. *Russian Journal of Plant Physiology*, 48(5), 693-700.

Soltani, A., Khodarahmpour, Z., Jafari, A.A., & Nakhjavan, S. (2012). Selection of alfalfa (*Medicago sativa* L.) cultivars for salt stress tolerance using germination indices. *African Journal of Biotechnology*, 11, 7899-7905.

Soltanpour, P.N., Ippolito, J.A., Rodriguez, J.B., Self, J., Gillaume, M., Al-Wardy, M.M., & Mathews, D. (1999). Chloride versus sulfate salinity effects on alfalfa shoot growth and ionic balance. *Soil Science Society of America Journal*, 63, 111-116.

Steppuhn, H., Acharya, S.N., Iwaasa, A.D., Gruber, M., & Miller, D.R. (2012). Inherent responses to root-zone salinity in nine alfalfa populations. *Canadian Journal of Plant Science*, 92, 235-248.

Steward, F.C. (1949). Gamma-aminobutyric acid: A constituent of the potato tuber? *Science*, 110(2867), 439-440.

Sulpice, R., Tsukaya, H., Nonaka, H., Mustardy, L., & Murata, N. (2010). Enhanced formation of flowers in salt-stressed *Arabidopsis* after genetic engineering of the synthesis of glycine betaine. *The Plant Journal*, 36, 165-176.

Sun, C.X., Gao, X.X., Fu, J.Q., Zhou, J.H., & Wu, X.F. (2015). Metabolic response of maize (*Zea mays* L.) plants to combined drought and salt stress. *Plant and Soil*, 388, 99-117.

Tulipani, S., Marzban, G., Herndl, A., Laimer, M., Mezzetti, B., & Battino, M. (2011). Influence of environmental and genetic factors on health-related compounds in strawberry. *Food Chemistry*, 124(3), 906-913.

Tunçturk, M., Tunçturk, R., & Yasar, F. (2008). Changes in micronutrients, dry weight and plant growth of soybean (*Glycine max* L. Merrill) cultivars under salt stress. *African Journal of Biotechnology*, 7, 1650-1654.

Turhan, E., Gulen, H., & Eris, A. (2008). The activity of antioxidative enzymes in three strawberry cultivars related to salt-stress tolerance. *Acta Physiologiae Plantarum*, 30(2), 201-208.

Valluru, R., & Van den Ende, W. (2008). Plant fructans in stress environments: Emerging concepts and future prospects. *Journal of Experimental Botany*, 59(11), 2905-2916.

van Zelm, E., Zhang, Y., & Testerink, C. (2020). Salt tolerance mechanisms of plants. *Annual Review of Plant Biology*, 71, 403-433.

Vaurasi, T., & Kant, K. (2016). Effect of salt stress on taro (*Colocasia esculenta*) tissue culture. *International Journal of Applied Research*, 2(5), 392-395.

Verbruggen, N., & Hermans, C. (2008). Proline accumulation in plants: A review. *Amino Acids*, 35, 753-759.

Villordon, A.Q., Ginzberg, I., & Firon, N. (2014). Root architecture and root and tuber crop productivity. *Trends in Plant Science*, 19(7), 419-425.

Wang, D., Wang, Z., Wang, F., Liu, J., Zhao, L., & Xu, X. (2015). Overexpression of a WRKY transcription factor gene from *Medicago sativa* enhanced salt tolerance of transgenic plants. *Plant Cell Reports*, 34(2), 223-234.

Wang, R., Yang, X., Chi, Y., Zhang, X., Ma, X., Zhang, D., Zhao, T., Ren, Y., Yang, H., Ding, W., Chu, S., & Zhou, P. (2024). Regulation of hydrogen rich water on strawberry seedlings and root endophytic bacteria under salt stress. *Frontiers in Plant Science*, 15, 1497362.

Wang, Y.N., Li, K.X., & Li, X. (2009). Auxin redistribution modulates plastic development of root system architecture under salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Plant Physiology*, 166, 1637-1645.

Wani, A.S., Ahmad, A., Hayat, S., & Tahir, I. (2010). Epibrassinolide and proline alleviate the photosynthetic and yield inhibition under salt stress in *Brassica juncea*. *Industrial Crops and Products*, 137, 81-90.

Wellburn, A.R. (1994). The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*, 144(3), 307-313.

Wheatley, C.C., Orrego, J.I., Sánchez, T., & Granados, E. (2003). Comparative effects of salinity and drought on cassava (*Manihot esculenta* Crantz) physiology. *Experimental Agriculture*, 29(4), 315-324.

Wu, G., Cao, H., Zheng, S., Wu, J., Qanmber, G., Wang, L., & Ji, J. (2013). Physiological and biochemical mechanisms of sugar beet's response to controlled-release urea. *Scientific Reports*, 3, 1920.

Wu, G.Q., Feng, R.J., & Shui, Q.Z. (2015). Effect of salinity on seed germination, seedling growth, and inorganic and organic solutes accumulation in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant, Soil and Environment*, 62(5), 220-226.

Wu, G.Q., Feng, R.J., Wang, S.M., Wang, C.M., Bao, A.K., Wei, L., & Yuan, H.J. (2013). Co-expression of xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum* ZxNHX and ZxVP1-1 enhances salt

and drought tolerance in transgenic *Lotus corniculatus* by increasing cations accumulation. *Functional Plant Biology*, 42(2), 203-214.

Wu, X., Zhu, Z., Li, X., & Zha, D. (2019). Effects of cytokinin on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence parameters and antioxidative system in seedlings of eggplant (*Solanum melongena* L.) under salinity stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 34(6), 2105-2114.

Xu, B., Long, Y., Feng, X., Zhu, X., Sai, N., Chirkova, L., Betts, A., Herrmann, J., Edwards, E.J., Okamoto, M., Hedrich, R., Gilliam, M., & Johnson, A.A.T. (2019). GABA signaling modulates stomatal opening to enhance plant water use efficiency and drought resilience. *Current Biology*, 29(12), 2109-2117.

Yang, Y., Guo, Y., & Zhong, J. (2012). Identification of a novel salt-tolerant *Beta vulgaris*-*B. corolliflora* monosomic addition line M14. *Plant Cell Reports*, 31(6), 1031-1039.

Yilmaz, H., & Kina, A. (2008). The influence of NaCl salinity on some vegetative and chemical changes of strawberries. *African Journal of Biotechnology*, 7, 3299-3305.

Yin, J., Liu, M., Ma, D., Wu, J., Li, S., Zhu, Y., & Han, B. (2020a). Identification of circular RNAs and their targets during tomato fruit ripening. *Postharvest Biology and Technology*, 136, 111035.

Yu, Z., Duan, X., Luo, L., Dai, S., Ding, Z., & Xia, G. (2020). How plant hormones mediate salt stress responses. *Trends in Plant Science*, 25(11), 1117-1130.

Zhang, H., Zhao, Y., & Zhu, J.K. (2019). Thriving under stress: How plants balance growth and the stress response. *Developmental Cell*, 49, 895-905.

Zhang, M., Smith, J.A.C., Harberd, N.P., & Jiang, C. (2020). The regulatory roles of ethylene and reactive oxygen species (ROS) in plant salt stress responses. *Plant Molecular Biology*, 91(6), 651-659.

Zhang, P., Wang, W.Q., Zhang, G.L., Kaminek, M., Dobrev, P., Xu, J., & Grisse, W. (2019a). Senescence-inducible expression of isopentenyl transferase extends leaf life, increases drought stress resistance and alters cytokinin metabolism in cassava. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52(7), 653-669.

Zhang, R., Zhang, H., Wang, L., & Zeng, Y.J.S.R. (2024). Effect of salt-alkali stress on seed germination of the halophyte *Halostachys caspica*. *Scientific Reports*, 14, 13199.

Zhang, Y., Kaiser, E., Zhang, Y., Yang, Q., & Li, T. (2019b). Short-term salt stress strongly affects dynamic photosynthesis, but not steady-state photosynthesis, in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Environmental and Experimental Botany*, 103844.

Zhao, S., Zhang, Q., Liu, M., Zhou, H., Ma, C., & Wang, P. (2021). Regulation of plant responses to salt stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(9), 4609.

Zhou, J., Peng, Z., Long, J., Sosso, D., Liu, B., Eom, J.S., Huang, S., Liu, S., Vera Cruz, C., Frommer, W.B., White, F.F., & Yang, B. (2017). Gene targeting by the TAL effector PthXo2 reveals cryptic resistance gene for bacterial blight of rice. *The Plant Journal*, 82(4), 632-643.

Zhu, J.K. (2001). Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*, 6, 66-71.

Zhu, J.K. (2003). Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 6(5), 441-445.

Zhu, M., Shabala, L., Cuin, T.A., Huang, X., Zhou, M., Munns, R., & Shabala, S. (2020). Nax loci affect SOS1-like Na⁺/H⁺ exchanger expression and activity in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 67(3), 835-844.

Zörb, C., Geilfus, C.M., & Dietz, K.J. (2019). Salinity and crop yield. *Plant Biology*, 21(S1), 31-38.