

ივ. ჯავახიშვილის სახელობის თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი
ზუსტ და საბუნებისმეტყველო მეცნიერებათა ფაკულტეტი
სადოქტორო პროგრამა: ბიოლოგია
მოდული: მცენარეთა ბიოლოგია

ეკატერინე პოპიაშვილი

II სემესტრის დოქტორანტი

სასემინარო ნაშრომი (სასწავლო კომპონენტი) თემაზე:

**ნიადაგის დამლაშებით გამოწვეული სტრესის მიმართ
საპასუხო რეაქციის ფორმირება მცენარეში**



სამეცნიერო ხელმძღვანელი:

ბიოლოგიის მეცნიერებათა დოქტორი,

ივ. ჯავახიშვილის სახ. თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ასოც. პროფესორი

მარიამ გაიდამაშვილი

თბილისი 2017

შინაარსი

1. შესავალი -----	3
2. ნიადაგის დამლაშების გამომწვევი მიზეზები -----	3
3. დამლაშებით გამოწვეული სტრესი მცენარეში -----	5
4. დამლაშების მიმართ მცენარეთა განსხვავებული ტოლერანტობა -----	7
5. დამლაშების მიმართ ტოლერანტობის ზოგიერთი მექანიზმი მცენარეში -----	10
6. ოსმორეგულატორების როლი -----	13
7. ქლორიდისა და ნიტრატის შეთვისების რეგულირება მცენარის მიერ (არაბიდოპსის მაგალითზე) -----	16
8. დასკვნა -----	19
9. გამოყენებული ლიტერატურა -----	20

1. შესავალი

ნიადაგის დამლაშება ერთ-ერთი მთავარი აბიოტური სტრესია, რომელიც ზღუდავს მცენარის ზრდა-განვითარებასა და პროდუქტიულობას (Gupta, Bh. & Huang, B. 2014; Carillo, P., Annunziata, M. G., Pontecorvo G., Fuggi A. & Woodrow P. 2011; R. Munns & Tester, 2008). მცენარის მედეგობა დამლაშებით გამოწვეული სტრესის მიმართ მოიცავს ფიზიოლოგიურ, მეტაბოლურ, მოლეკულურ, გენურ ადაპტაციებს. იმის გარკვევა, თუ როგორ რეაგირებს მცენარე დამლაშებით გამოწვეულ სტრესზე ორგანიზაციის სხვადასხვა დონეზე, არის წინაპირობა დამლაშების მიმართ მედეგი ფორმების მისაღებად.

მოცემულ სემინარში მიმოვიხილავთ დამლაშებით გამოწვეული სტრესის მიმართ საპასუხო რეაქციის ფორმირების შესახებ არსებულ ბოლოდროინდელ კვლევებს. მიუხედავად იმისა, რომ მოცემული საკითხი ფრიად აქტუალურია, მექანიზმები, რაც საფუძვლად უდევს დამლაშების მიმართ მცენარის მედეგობას, ბოლომდე არ არის გარკვეული. წარმოგიდგინებ ზოგიერთ მონაცემს დამლაშებით გამოწვეული სტრესის მიმართ მცენარის ტოლერანტობის მექანიზმების შესახებ.

2. ნიადაგის დამლაშების გამომწვევი მიზეზები

წერილობითი ფორმით ყველაზე ადრეული ცნობები დამლაშებული ნიადაგების შესახებ თარიღდება ჩვ. წ. აღ.-მდე 2400 წლით. მოცემულ ცნობებში საუბარია ტიგროს-ევფრატის დაბლობის დამლაშების შესახებ (Russel, Kadry, & Hanna, 1965). მარილის ზემოქმედებას დაქვემდებარებული ნიადაგები გვხვდება პრაქტიკულად ყველა კლიმატურ რეგიონში, ტენიანი ტროპიკებდან პოლარულ რეგიონებამდე. დამლაშებული ნიადაგით შესაძლოა ხასიათდებოდეს ზღვის დონიდან სხვადასხვა სიმაღლეზე მყოფი ტერიტორიები, დაწყებული ზღვის დონეზე უფრო ქვემოთ მყოფი ნიადაგიდან (მაგ. მკვდარი ზღვის ირგვლივ) დამთავრებული ზღვის დონიდან 5000 მეტრზე უფრო ზემოთ მყოფი ტერიტორიებით

(როგორცაა ტიბეტის პლატო ან როკის მთები). უფრო მეტიც, დამლაშებული ნიადაგების არსებობა არ არის შეზღუდული მხოლოდ უდაბნოს პირობებით (Singh & Chatrath, 2001). დამლაშება შეიძლება გამოწვეული იყოს როგორც ბუნებრივი პროცესებით (ნიადაგის მინარაღური გამოფიტვა, ეროზია, ოკეანის/ზღვის უკან დახევა, ვულკანური ამოფრქვევები), ისე ანთროპოგენური ფაქტორებით (ირიგაცია, არაორგანული სასუქების ჭარბად გამოყენება). დადასტურებულია, რომ ირიგაცია ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი ფაქტორია, რაც ნიადაგის დამლაშებას იწვევს (Kotuby-Amacher, Koenig, & Kitchen, 2000). ირიგაციის ჯამური ეფექტი დამლაშების კონტექსტში იმაში მდგომარეობს, რომ მისი მეშვეობით ნიადაგს ემატება დიდი რაოდენობით ისეთი სახის მარილები, რაც ნიადაგში ირიგაციამდე არ იყო (R. Munns, Goyal, & Passioura, 2004). სასოფლო სამაურნეო ურწყავი სავარგულების მხოლოდ 2%, ხოლო ირიგაციას დაქვემდებარებული 45 მილიონზე მეტი ჰექტარი (რაც ირიგაციას დაქვემდებარებული სავარგულების ჯამური მაჩვენებლის 20%-ს შეადგენს) უკვე დაზიანებულია დამლაშების გამო (Lauchli, James, Huang, McCulley, & Munns, 2008).

ყველა სახის ნიადაგი და ყველა სახის საირიგაციო წყალი შეიცავს გარკვეული დოზით მარილებს. ფაქტია, რომ მარილები ნიადაგისთვის დამახასიათებელი და საჭირო კომპონენტებია, და მარილის ამგები მრავალი იონი (მაგ. ნიტრატები, კალიუმის იონები) მცენარისათვის ზიანის მომტანი მარილების საპირისპიროდ, მნიშვნელოვან როლს ასრულებს მცენარის კვებაში. სარწყავი წყალი ხშირ შემთხვევაში შეიცავს კალციუმს (Ca^{2+}), მაგნიუმსა (Mg^{2+}), და ნატრიუმს (Na^+). როდესაც წყალი ორთქლდება, Ca^{2+} და Mg^{2+} , ხშირად ილექება კარბონატებად, Na^+ კი დომინანტური რჩება ნიადაგში (Serrano, Cullianz-Macia, & Moreno, 1999). Na^+ -ის მაღალმა კონცენტრაციამ შეიძლება გადააჭარბოს მაკროელემენტების, და კიდევ უფრო მკვეთრად გადააჭარბოს მიკროელემენტების შემცველობას ნიადაგში, რაც იწვევს Na^+ / Ca^{2+} , Na^+ / K^+ -ის შეფარდების ზრდას (Grattana & Grieveb, 1999). ნიადაგი ითვლება დამლაშებულად, თუ ნიადაგის ექსტრაქტის ელექტროგამტარობა მეტია 4 dS m^{-1} -ზე, სადაც $4 \text{ dS m}^{-1} \approx 40 \text{ mM NaCl}$ -ს (Chinnusamy, Jagendorf, & Zhu, 2005; Kotuby-Amacher, Koenig, & Kitchen, 2000).

3. დამლაშებით გამოწვეული სტრესი მცენარეში

დამლაშების მაღალი ხარისხი უარყოფით ზეგავლენას ახდენს მცენარეზე რამდენიმე მიმართულებით, რომელთაგან განსაკუთრებით აღსანიშნავია: ოსმოსური სტრესი და იონური ტოქსიკურობა. იონური ტოქსიკურობა, თავის მხრივ, მოიცავს შემდეგს: მემბრანების დაზიანება, უჯრედების დაყოფისა და ზომაში ზრდის ინტენსივობის შემცირება, კვების დარღვევა, ოქსიდაციური სტრესი, მეტაბოლური პროცესების შეცვლა, გენური ტოქსიკურობა (Hasegawa, Bressan, Zhu, & Bohnert, 2000; R. Munns, 2002; Zhu, 2007). ერთობლიობაში, ეს ეფექტები ამცირებს მცენარის ზრდა-განვითარების ინტენსივობასა და გადარჩენის უნარს.

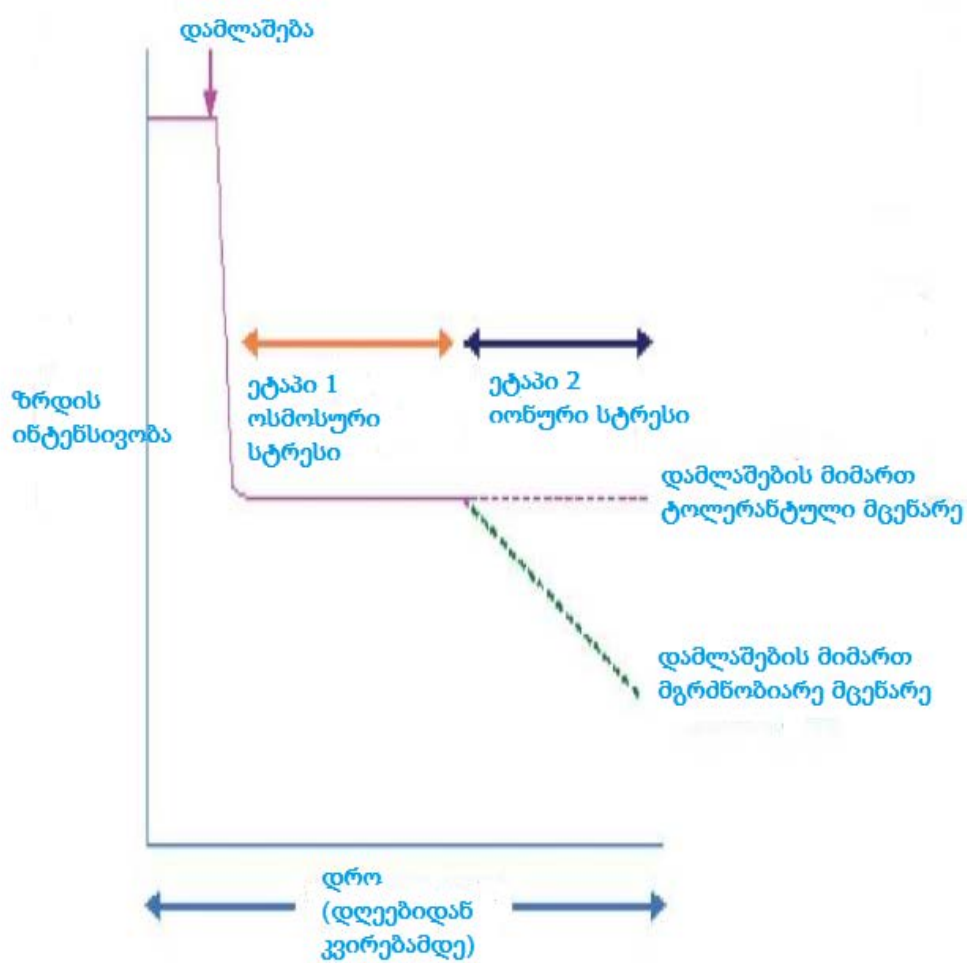
ოსმოსური სტრესი. დამლაშებით გამოწვეული სტრესის საწყის ეტაპზე მცენარე განიცდის ოსმოსურ სტრესს, რომელიც ამცირებს წყლის პოტენციალს მცენარის უჯრედებში და ამით ხელს უშლის ფესვების მიერ ნიადაგიდან წყლის შთანთქმას (Flowers, T. J. 2004; Munns, R. 2002). შედეგად, მცენარეს წყალი არ მიეწოდება, ან მიეწოდება მცირე ოდენობით. ამ მიზეზით მცენარე იმყოფება გვალვის პირობებში ნიადაგში წყლის არსებობის მიუხედავად. მოცემულ მდგომარეობას ეწოდება ფიზიოლოგიური გვალვა (Bohnert, 2007).

იონური სტრესი. დამლაშებით გამოწვეული სტრესის შედარებით გვიანი გამოვლინებაა იონური სტრესი, რაც განაპირობებს ზრდასრული ფოთლების ნაადრევ დაბერებას, შესაბამისად ფოტოსინთეზისათვის ვარგისი მოცულობის შემცირებას, რასაც, მცენარის ზრდა-განვითარების დათრგუნვა მოჰყვება (Cramer & Nowak, 1992). არადამლაშებულ პირობებში ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს მეშვეობით რეგულირებადი ციტოზოლში არსებული ნატრიუმისა და კალიუმის იონების რაოდენობა და თანაფარდობა (K^+ - 100-დან 200 მმ/ლ; N^+ - 1-დან 10 მმ/ლ) რადიკალურად იცვლება დამლაშების პირობებში, რაც იწვევს ფერმენტების ინაქტივაციასა და ცილების სინთეზის ინჰიბირებას (Larcher, 1980; Hasegawa, Bressan, Zhu & Bohnert, 2000; R. Munns, 2002; R Munns & Termaat, 1986).

დამლაშებით გამოწვეული სტრესი ვლინდება აგრეთვე ფოტოსინთეზის ინჰიბირების სახით. ამ დროს ხდება Na^+ -ისა და Cl^- -ის მაღალი კონცენტრაციის აკუმულირდება ქლოროპლასტებში, რამაც შეიძლება გამოიწვიოს ცვლილებები: ფოტოსინთეზის

ელექტრონების გადატანაში ელექტრონების გადამტანი მოლეკულების ჯაჭვის გასწვრივ, ნახშირბადის მეტაბოლიზმში, ფოტოფოსფორილირებაში (Munns, R., & Tester, M. 2008).

დამლაშებით გამოწვეული სტრესზე საპასუხო რეაქციის სახით ძლიერდება ჟანგბადის აქტიური ფორმების (სინგლეტური ჟანგბადი - O_2 , სუპეროქსიდი - O_2^- , წყალბადის ზეჟანგი - H_2O_2 , ჰიდროქსილის რადიკალი - $\cdot OH$) წარმოქმნა, რაც იწვევს ოქსიდაციურ დაზიანებებს (Apel, K. & Hirt, H. 2004).



სურ. 1. მცენარის ორფაზიანი საპასუხო რეაქცია დამლაშების მიმართ (Munns, 1995).

ორფაზიანი მოდელი, რომელიც აღწერს მარილით გამოწვეულის სტრესის ოსმოსურ და იონურ ეფექტებს, შემოთავაზებულია მუნსის მიერ (Munns, R., Schachtman, D., & Condon, A. 1995) (სურ. 1). პირველი ფაზის განმავლობაში, ორივე ტიპის მცენარეებში შეიმჩნევა ზრდა-

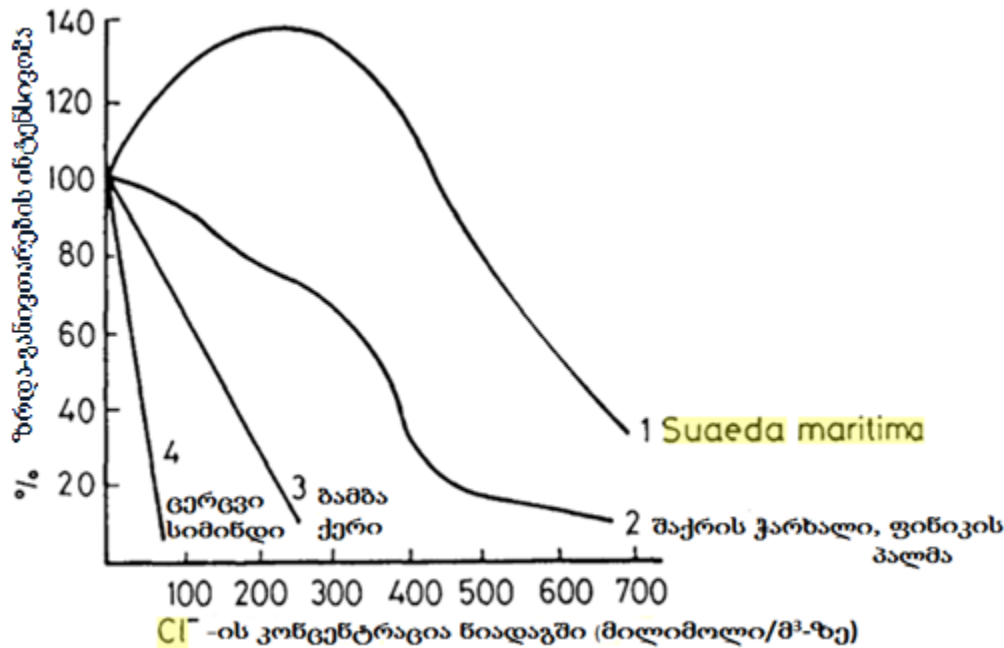
განვითარების ინჰიბირება ფესვების ირგვლივ არსებულ გარემოში არსებული ოსმოსური ეფექტის გამო. მეორე ფაზის დროს კი, მგრძნობიარე მცენარის ფოთლები ილუპება და მცენარის ფოტოსინთეზის უნარი მცირდება. ეს იწვევს დამატებით ეფექტს მცენარის ზრდა-განვითარების შემცირებაზე. დასაწყისში, ოსმოსური ფაზა, რომელიც იწყება მას შემდეგ, რაც ფესვების ირგვლივ არსებულ არეში მარილის კონცენტრაცია აღწევს ზღურბლოვან დონეს, როცა ფესვების მიერ წყლის შეწოვა არის გაძნელებული, ყლორტებისა და ფოთლების ზრდა მცენარეში მნიშვნელოვნად მცირდება. მოცემული ეფექტის მიმართ მყისიერი საპასუხო რეაქცია, რომელიც აგრეთვე ასუსტებს იონების დინების ინტენსივობას ფოთლებისაკენ, არის ბაგეების დახურვა.

4. დამლაშების მიმართ მცენარეთა განსხვავებული ტოლერანტობა

მრავალმა მცენარემ განივითარა სხვადასხვა სახის მექანიზმი, რისი მეშვეობითაც ხდება ან მარილების გამოდევნა უჯრედებიდან, ან უჯრედებში მარილების არსებობის მიმართ შეგუებულობა. დამლაშების მიმართ მედეგობის თვალსაზრისით მცენარეები იყოფა ორ ძირითად ჯგუფად: გლიკოფიტებად - მცენარეები, რომლებიც ვერ ეგუებიან დამლაშებულ გარემოში არსებობას, და ჰალოფიტებად - მცენარეები, რომელთაც ევოლუციის პროცესში ჩამოუყალიბდათ გარკვეული სახის შეგუებულობანი დამლაშებული გარემოს მიმართ.

ჰალოფიტები თავის მხრივ აერთიანებს ობლიგატურ და ფაკულტატურ ჰალოფიტებს. ობლიგატური ჰალოფიტები მხოლოდ დამლაშებულ ნიადაგებზე ბინადრობენ, მაშინ როცა ფაკულტატურ ჰალოფიტებს უნარი აქვთ იაარსებონ როგორც დამლაშებულ, ისე არადამლაშებულ გარემოში. მარილის დაბალი კონცენტრაციის შემთხვევაში, მცენარის ზრდა-განვითარება და პროდუქტიულობა მცირედ ან საერთოდ არ განიცდის ზემოქმედებას (Maggio, Hasegawa, Bressan, Consiglio & Joly, 2001). მარილის კონცენტრაციის ზრდის პარალელურად, მცენარის ზრდა-განვითარების ინტენსივობა მცირდება, ამასთან, მცენარეთა უმრავლესობა, გლიკოფიტები, მარილის მაღალი კონცენტრაციის შემთხვევაში სრულიად წყვეტენ ზრდას, დაახლოებით 100-200 mM NaCl-ის კონცენტრაციის ზემოთ კი ილუპებიან. ამის მიზეზია ის, რომ მათ ევოლუცია განიცადეს მარილის დაბალი კონცენტრაციის

პირობებში და შესაბამისად არ აჩვენებენ დამლაშების მიმართ ტოლერანტობას (R. Munns & Termaat, 1986). მოცემულის საპირისპიროდ, ჰალოფიტებს უნარი აქვთ გადარჩნენ, როცა მარილის კონცენტრაცია 300-400 mM-ს აღემატება. კულტურული მცენარეებიდან დამლაშების მიმართ მაღალი მგრძობელობით გამოირჩევა სიმინდი, ხახვი, ციტრუსები,



სურ. 2. დამლაშების მიმართ სხვადასხვა ღონის მედეგობის მქონე მცენარეთა ზრდა-განვითარების ინტენსივობა ნიადაგში Cl⁻-ის კონცენტრაციის ზრდის შესაბამისად (Greenway, Munns, 1980 მიხედვით).

თხილი, სალათა, ცერცვი; ბამბა და ქერი დამლაშების მიმართ ზომიერი მედეგობით ხასიათდებიან; ხოლო შაქრის ჭარხალი და ფინიკის პალმა აჩვენებენ მეტად მაღალ მედეგობას (Maas and Hoffman 1977; Greenway and Munns 1980). მეორეს მხრივ, მცენარეები *Suaeda maritima* და *Atriplex nummularia* (თათაბო) არათუ სტრესს განიცდიან მარილის მაღალი კონცენტრაციის ზემოქმედებით, არამედ პირიქით - Cl⁻-ის მაღალი კონცენტრაცია მათ ზრდა-განვითარებაზე მასტიმულირებელ ეფექტს ახდენს (სურ. 2).

ჰალოფიტ მცენარეებს მლაშე ნიადაგებთან შეგუების მიხედვით ყოფენ რამდენიმე ჯგუფად:

1) **მარილის დამგროვებელი.** ამ ჯგუფს მიეკუთვნებიან მარილების მიმართ მეტად გამძლე ტიპური მლაშობის მცენარეები. ისინი თავიანთ ქსოვილებში მარილებს დიდი რაოდენობით აგროვებენ, რის გამოც ავითარებენ მაღალ ოსმოსურ წნევას - 100-200 ატმოსფეროდეც კი. აღნიშნული განაპირობებს დამლაშებული ნიადაგებიდან წყლის საკმარისი რაოდენობით შეწოვას. მლაშობის მცენარეები ხასიათდებიან ხორციანი, რედუცირებული ღეროებითა და რედუცირებული ფოთლებით, ბაგეთა უმნიშვნელო რიცხვით, რის გამოც მათი ტრანსპირაცია სუსტია. ღეროსა და ფოთლებში აქვთ სპეციალური წყლოვანი უჯრედები და წყლის შემცველობა ამ მცენარეებში 90%-საც კი აღწევს. ასეთ ჰალოფიტებს მიეკუთვნება ჩოლანო (*Salicornia europaea*), არხაჯის ბალახი (*Suaeda altissima*).

2) **მარილის გამომყოფი.** ისევე როგორც მარილდამგროვებელი მცენარეები, ისინიც ხასიათდებიან მარილებისათვის მაღალი შეღწევადობით, მაგრამ შთანთქმულ მარილებს ისინი გამოყოფენ განსაკუთრებული მარილგამომყოფი ჯირკვლებით. ჯირკვლების მიერ გამოყოფილი მარილი იფანტება გარემოში ან ჩამოირეცხება წვიმების დროს. მარილთა მოცილება ხდება აგრეთვე მარილით ამოვსებული ფოთლების ჩამოცვენის დროს. ეს მცენარეები არ ხასიათდებიან ძლიერი ტრანსპირაციით. მათ მიეკუთვნება ბუჩქოვანი იალღუნი (*Tamarix*), რომელიც გავრცელებულია დასავლეთ აფრიკაში, სამხრეთ ევროპაში, დასავლეთ და სამხრეთ აზიაში.

3) **მარილის მალოკალიზებელი.** მათი წარმომადგენელია თათაბო (*Atriplex*). ფესვებში შეღწეული მარილები მცენარეში გადამოდრავდებიან და კონცენტრირდებიან განსაკუთრებულ ბუმტისმაგვარ ბუსუსებში, რომლებიც ფარავენ ფოთოლს ორივე მხრიდან. თუ ასეთ ჰალოფიტს გავზრდით მტკნარ ნიადაგებზე, მათ ბუსუსები არ განუვითარდებათ.

4) **მარილის დამბლოკველი.** ეს მცენარეები არ აგროვებენ მარილთა ჭარბ რაოდენობას, რადგან ისინი ვერ უძლებენ მას. ამიტომ მათი პროტოპლაზმა მცირედშეღწევადია მარილებისათვის. ამ მცენარეთა უჯრედებს აქვთ მაღალი ოსმოსური პოტენციალი, რაც გამოწვეულია ნახშირწყლებისა და სხვა ორგანული ნივთიერებების დაგროვებით. მათი წარმომადგენელია ავშანი (*Artemisia*), წითელწვერა (*Kochia prostrata*) და სხვ.

5. დამლაშების მიმართ ტოლერანტობის ზოგიერთი მექანიზმი მცენარეში

ფილოგენეტიკური ადაპტაციის განმავლობაში ჰალოფიტებს გამოუმუშავდათ მარილის მიმართ ტოლერანტობის სპეციფიური მექანიზმები. მარილით გამოწვეული სტრესის პირობებში იონური შემცველობის გაზომვით დადგინდა, რომ ჰალოფიტები უმრავლეს შემთხვევაში მარილდამგროვებელი ორგანიზმებია, მაშინ როცა გლიკოფიტები მიდრეკილნი არიან სხვადასხვა მექანიზმის გამოყენებით გამოაძევეონ მარილები ორგანიზმიდან (Zhu, 2007).

მნიშვნელოვანია ის ფაქტი, რომ დამლაშების მიმართ მედეგი სახეობებიდან გამოყოფილი ფერმენტები, ისეთივე მაღალ მგრძობელობას აჩვენებენ NaCl-ის მიმართ, როგორსაც მარილის მიმართ მგრძობიარე გლიკოფიტი მცენარეებიდან ექსტრაქტირებული ფერმენტები. გარდა ამისა, მიუხედავად მარილის მიმართ მედეგობის დონისა, იქნება მცენარე გლიკოფიტი თუ ჰალოფიტი, მცენარეს არ აქვს უნარი გაუძლოს მარილის მაღალ კონცენტრაციას ციტოპლაზმაში. შესაბამისად, ჭარბი მარილი გადაადგილდება და გროვდება ან ვაკუოლებში, ან შედარებით ასაკოვან ქსოვილებში, რომლებიც მცენარეს სცილდება დროთა განმავლობაში, რაც განაპირობებს მარილის მაღალი კონცენტრაციის გამოდევნას მცენარიდან და მის დაცვას დამლაშებით გამოწვეული სტრესისაგან (Reddy, M. P., Sanish, S. & E. Iyengar, R. R. 2003; Zhu, J.-K. 2003).

აქედან შეიძლება გავაკეთოთ დასკვნა, რომ ჰალოფიტების მედეგობა მარილის მაღალი კონცენტრაციის მიმართ არ წარმოადგენს მარილის მიმართ მედეგი მეტაბოლური მექანიზმის არსებობის შედეგს. მეტაბოლური მექანიზმის ნაცვლად, მცენარეები იყენებენ სხვადასხვა სტრატეგიებს მარილით მიყენებული დაზიანებების თავიდან ასარიდებლად.

იმისათვის, რომ მცენარემ თავი დააღწიოს ციტოპლაზმაში ნატრიუმის იონების დაგროვებას, დამლაშების დროს აქტიურდებიან პლაზმურ მემბრანასა და ვაკუოლის ტონოპლასტში არსებული ანტიპორტერული ტუმბოები (Hasegawa, P. M., Bressan, R. A., Zhu, J. K., & Bohnert, H. J. 2000; Sanders, D. 2000).

ნატრიუმის გამოძევება ციტოზოლიდან პლაზმურ მემბრანაში არსებული ტუმბოებით. კვლევები აჩვენებს სტრესით გამოწვეული სიგნალის გადაცემის მეტაბოლური გზის როლს იონური ჰომეოსტაზისა შენარჩუნებასა და დამლაშების მიმართ ტოლერანტობაში მარილს

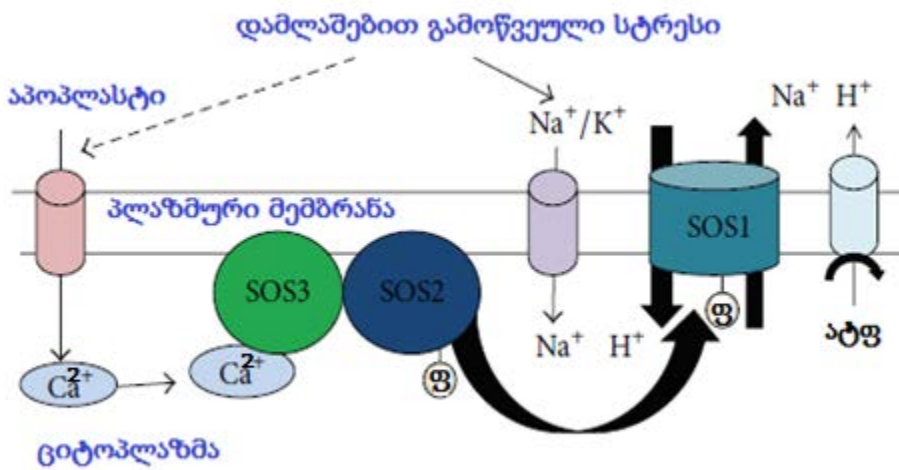
მიმართ მგრძობიარე (Salt Overly Sensitive - SOS) ცილების მონაწილეობით. SOS სიგნალის გადაცემის მეტაბოლური გზა (სურ. 3) მოიცავს სამ მთავარ ცილას: SOS1, SOS2, SOS3.

SOS1, რომელიც ააგებს პლაზმური მემბრანის Na^+/H^+ ანტიპორტერის, არეგულირებს Na^+ -ის უჯრედიდან უჯრედის გარეთ ტრანსპორტირებას. იგი აგრეთვე ხელს უწყობს Na^+ -ის გადაადგილებას შორეულ მანძილზე ფესვებიდან ფოთლებამდე. მოცემული ცილის გადაჭარბებული ექსპრესია იწვევს დამლაშების მიმართ მედეგობის გაზრდას მცენარეებში (Shi, H., Ishitani, M., Kim, C., & Zhu, J.-K. 2000; Shi, H., Quintero, F. J., Pardo, J. M. & Zhu, J.-K. 2002). SOS1 ცილა ხასიათდება დაახლოებით 700 ამინომჟვისაგან შემდგარი გრძელი ციტოზოლური C-ტერმინალური კუდიტ, რომელიც მოიცავს აუტომაინჰიბირებელ დომენს. აუტომაინჰიბირებელი დომენი წარმოადგენს სამიზნე წერტილს SOS2-ის ფოსფორილირებისათვის (სურ. 3). გარდა იმისა, რომ აღნიშნული ცილა ახდენს მარილის მიმართ ტოლერანტობის გაზრდას, იგი აგრეთვე არეგულირებს pH-ის ჰომეოსტაზს, მემბრანული ვეზიკულების გადაადგილებას, ვაკუოლების ფუნქციონირებას (Quintero, F. J., Martinez-Atienza, J., Villalta, I., et al., 2011; Oh, D.-H., Lee, S. Y., Bressan, R. A., Yun, D.-J. & Bohnert, H. J. 2010).

SOS2 ცილა აკოდირებს სერინ/ტრეონინის კინაზას და აქტივირდება დამლაშების სტრესით ინდუცირებული Ca^+ სიგნალებით (Liu, J., Ishitani, M., Halfter, U., Kim, C.-S. & Zhu, J.-K. 2000). SOS2 ცილის C-ტერმინალური მარეგულირებელი დომენი შეიცავს 21 ამინომჟვას თანამიმდევრობით წარმოდგენილ FISL motif-ს (აგრეთვე, ცნობილია როგორც NAF დომენი). მისი ფუნქციაა Ca^+ -ის მონაწილეობით SOS3-თან დაკავშირება, რაც იწვევს კინაზას გააქტიურებას (Guo, Y., Qiu, Q.-S., Quintero, F. J. et al., 2004). აქტივირებული კინაზა კი ახდენს SOS1 ცილის ფოსფორილირებას, რითიც ზრდის მის ტრანსპორტულ აქტივობას (Quintero, F. J., Ohta, M., Shi, H., Zhu, J.-K. & Pardo, J. M. 2002).

მესამე ტიპის ცილა - SOS3, რომელიც ჩართულია SOS სტრესის სიგნალის გადამცემ მეტაბოლურ გზაში, როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, მოქმედებს SOS2-თან ერთად (Ishitani, M., Liu, J., Halfter, U., Kim, C.-S., Shi, W. & Zhu, J.-K. 2000).

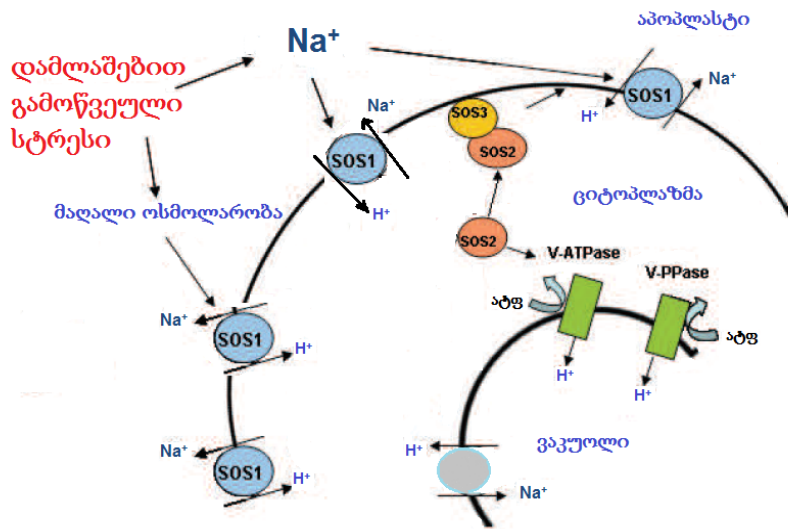
Na⁺-ის კონცენტრაციის ზრდასთან ერთად შეინიშნება შიდაუჯრედული Ca²⁺-ის დონის მკვეთრი ზრდა, რომელიც, თავის მხრივ, ხელს უწყობს მის დაკავშირებას SOS3 ცილასთან. Ca²⁺ ახდენს უჯრედშიდა Na⁺-ის ჰომეოსტაზის მოდულირებას SOS ცილების მეშვეობით: ცილა SOS3 ურთიერთქმედებს და ააქტიურებს ცილა SOS2-ს, SOS3-SOS2 კომპლექსი იტვირთება პლაზმურ მემბრანაზე, სადაც იგი ახდენს SOS1-ის ფოსფორილირებას (სურ. 3). ფოსფორილირებული SOS1 იწვევს Na⁺-ის გაძლიერებულ გასვლას უჯრედიდან, შედეგად Na⁺-ის ტოქსიკურობა მცირდება (Martinez-Atienza, J., Jiang, X., Garciadoblas, B. et al., 2007).



სურ. 3. დამლაშებით გამოწვეულ სტრესზე მცენარის საპასუხო რეაქციის მოდელი SOS (Salt Overly Sensitive) მეტაბოლური გზის მეშვეობით

ნატრიუმის აკუმულირება ვაკუოლში. გაირკვა, რომ ციტოპლაზმაში შესული Na⁺ შემდგომ გადადგილდება ვაკუოლში Na⁺/H⁺ ანტიპორტერის მეშვეობით. H⁺-ის ტუმბოს ორი ტიპია წარმოდგენილი ვაკუოლის მემბრანაში: ვაკუოლური H⁺-ატეფაზა (V-ATPase) და ვაკუოლური პიროფოსფატაზა (V-PPase) (Dietz, K. J., Tavakoli, N., Kluge, C., et al. 2001; De Lourdes Oliveira Otoch, M., Menezes Sobreira, A. C., Farias M. E., De Aragão, Orellano, E. G., Da Guia Silva Lima, M. & Fernandes De Melo, D. 2001; Wang, B., Luttge, U. & Ratajczak, R. 2001). ამათგან, ვაკუოლური H⁺-ატეფაზა (V-ATPase) წარმოადგენს უჯრედში არსებულ ტუმბოებს შორის ყველაზე დომინანტურს. სტრესული მდგომარეობის დროს მცენარის

სიცოცხლისუნარიანობა დამოკიდებულია ვაკუოლური H^+ -ატეფაზას (V-ATPase) აქტივობაზე, რადგან იგი ნატრიუმის იონებს ვაკუოლში აგროვებს და მათგან ათავისუფლებს ციტოპლაზმას (Dietz, K. J., Tavakoli, N., Kluge, C., et al. 2001).



სურ. 4. დამლაშებით გამოწვეული სტრესის დროს Na^+ -ის გამოძევების მეტაბოლური გზა

ოტოჩის მიერ განხორციელებულ კვლევაში (Otoch, De L. O. M., Sobreira, M. A. C., et al. 2001), სადაც იგი შეისწავლიდა ძამას (*Vigna unguiculata*) ნაზარდების ჰიპოკოტილში მოცემული ტუმბოს მოქმედებას, ნაჩვენებ იქნა, რომ ვაკუოლური ატეფაზას V-ATPase ტუმბოს აქტივობა იზრდებოდა, როცა მცენარეზე ზემოქმედებდა დამლაშებით გამოწვეული სტრესი. იმავე პირობებში, ვაკუოლური პიროფოსფატაზას V-PPase აქტივობა ითრგუნებოდა. ჰალოფიტ *Suaeda salsa*-ს შემთხვევაში კი ვაკუოლური ატეფაზას V-ATPase აქტივობა იზრდებოდა, ხოლო ვაკუოლური პიროფოსფატაზას (V-PPase) როლი იყო უმნიშვნელო (Wang, B., Lutge, U. & Ratajczak, R. 2001).

6. ოსმორეგულატორების როლი

დამლაშებასთან მიმართებაში აღსანიშნავია ოსმორეგულატორების ფუნქციონირება. დამლაშებით გამოწვეული სტრესის დროს ხდება მათი ინტენსიური აკუმულაცია

უჯრედებში, რაც განაპირობებს ოსმოსური წნევის რეგულირებას. ოსმორეგულატორებიდან ყველაზე უკეთ შესწავლილია: გლიცინბეტაინი (მეოთხეული ამონიუმის ნაერთი) და პროლინი (α -ამინომჟავა). გლიცინბეტაინის რაოდენობა იზრდება დამლაშების ზრდის პარალელურად, პროლინის რაოდენობის ზრდა კი, უმრავლეს შემთხვევაში, უფრო მკვეთრია - მარილის კონცენტრაციის მცირედი მატებაც კი იწვევს მისი დიდი რაოდენობით აკუმულაციას უჯრედებში (Ansari, Z. G. 2015). ორგანული ოსმოლიტები სინთეზდება და აკუმულირდება სხვადასხვა ინტენსივობითა და რაოდენობით მცენარეთა სხვადასხვა სახეობებში. ასე მაგ., გლიცინი ბეტაინი სინთეზდება და აკუმულირდება ოჯახ Plumbaginaceae-ის რამდენიმე წარმომადგენელში, მაშინ როცა პროლინის სინთეზი მიმდინარეობს ტაქსონომიურად მეტად დაშორებულ სახეობებში (Z. G. Ansari, 2015).

ოსმორეგულატორებს ახასიათებთ ნეიტრალურობა, პოლარულობა და ხსნადობა; უჯრედის მეტაბოლიზმში არ ერთვებიან მაღალი კონცენტრაციებით არსებობის შემთხვევაშიც კი. აღნიშნული ნაერთების აკუმულაცია მცენარის ქსოვილში ოსმოლარობის პირდაპირპროპორციულია. მათი დაგროვება უჯრედის შიგნით განაპირობებს უჯრედში წყლის შედინებას და ამით ოსმოსური ბალანსის შენარჩუნებას, რაც იცავს უჯრედულ სტრუქტურებს დაზიანებისაგან (Hasegawa, P. M., Bressan, R. A., Zhu, J. K., & Bohnert, H. J. 2000).

ამინომჟავები ცისტეინი, არგინინი, მეთიონინი ორგანიზმში არსებული თავისუფალი ამინომჟავების ჯამური რაოდენობის დაახლ. 55%-ს შეადგენს. დამლაშებით გამოწვეული სტრესის დროს აღნიშნული ამინომჟავების რაოდენობა კლებულობს, მაშინ როცა პროლინის კონცენტრაცია მატულობს (El-Shintinawy F. & El-Shourbagy, M. N. 2001), რაც ამსუბუქებს დამლაშებით გამოწვეულ სტრესს (Saxena, S. C., Kaur, P. H., Verma et al. (2013). დამლაშებით გამოწვეული სტრესის დროს აკუმულირებული უჯრედშიდა პროლინი არა მხოლოდ მარილის მიმართ რეზისტენტობას უზრუნველყოფს, არამედ სტრესით გამოწვეული დაზიანებების აღდგენითი პროცესებისათვის ორგანული აზოტის რეზერვუარსაც წარმოადგენს.

პროლინი სინთეზდება გლუტამატიდან ან ორნითინიდან. ოსმოსური სტრესის ქვეშ მყოფ უჯრედში გლუტამატი ფუნქციონირებს როგორც პირველადი წინამორბედი. ბიოსინთეზური მეტაბოლური გზა მოიცავს ორ მთავარ ფერმენტს: პიროლინის კარბოქსილის მჟავა სინთეტაზასა და პიროლინის კარბოქსილის მჟავა რედუქტაზას. ორივე მარეგულირებელი ფერმენტი გამოიყენება პროლინის დიდი რაოდენობით სინთეზისათვის მცენარეში (Sairam, R. K. & Tyagi, A. 2004). აღნიშნული ოსმორეგულატორი ფუნქციონირებს როგორც O₂-ის დამთრგუნველი ფაქტორი, რითიც ამჟღავნებს მის ანტიოქსიდანტურ უნარს. მოცემული შედეგები მიღებულ იქნა Matysik et al.-ის მიერ ჩატარებულ კვლევებში (Matysik, A. J., Alia, Bhalu, B. & Mohanty, P. 2002). Ben Ahmed et al.-ის კვლევების მიხედვით პროლინის დამატება ზრდიდა ზეთისხილის (*Olea europaea*) რეზისტენტობას დამლაშების მიმართ ზოგიერთი ანტიოქსიდანტური ფერმენტის გააქტიურების გზით, აგრეთვე ფოტოსინთეზური აქტივობის გზით, რაც განაპირობებდა მცენარის წყლის სტატუსის ოპტიმიზებას მარილით გამოწვეული სტრესის დროს (Ahmed, C. Ben, Rouina, B. Ben, Sensoy, S., Boukhriss, M. & Abdullah, F. Ben. 2010). კვლევის შედეგებმა აგრეთვე აჩვენა, რომ დამლაშების მიმართ ტოლერანტობა გაუმჯობესდა თამბაქოს (*Nicotiana tabacum*) პროლინით დამუშავებისას, ფერმენტის გააქტიურების მეშვეობით, რომელიც ჩართული იყო ანტიოქსიდანტური დაცვის სისტემაში (Hoque, M. A., Banu, M. N. A., Nakamura, Y., Shimoishi, Y. & Murata, Y. 2008). აგრეთვე, დამლაშებულ გარემოში, 1 mM პროლინით დამუშავებული თესლიდან მიღებული ბრინჯის ნაზარდები იზრდებოდა გაცილებით უკეთ (Deivanai, S., Xavier, R., Vinod, V., Timalata, K. & Lim, O. F. 2011).

გლიცინი ბეტაინი წარმოადგენს ამფოტერულ მეოთხეული ამონიუმის ნაერთს, რომელიც მეტად გავრცელებულია და სინთეზდება როგორც მიკროორგანიზმების, ისე უმაღლეს მცენარეთა და ცხოველთა უჯრედებში. მოცემულ ნაერთი არის ელექტრულად ნეიტრალური Ph-ის ნებისმიერ დონეზე, წყალში ხსნადი, თუმცა, აგრეთვე, შეიცავს 3-მეთილ ჯგუფისაგან აგებულ არაპოლარულ ნახევარს. თავისი უნიკალური სტრუქტურის გამო, რეაქციაში შედის მაკრომოლეკულების (ფერმენტების, ცილოვანი კომპლექსების) როგორც ჰიდროფობურ, ისე ჰიდროფილურ დომენებთან. გლიცინი ბეტაინი არის უჯრედული ოსმოლიტი, რომელიც ზრდის უჯრედის ოსმოლარობას სტრესის პერიოდში; შესაბამისად თამაშობს მნიშვნელოვან

როლს სტრესის შემცირებაში. გარდა ოსმოსის რეგულირებისა, გლიცინი ბეტაინი აგრეთვე ახედენს ცილების სინთეზის სტაბილიზებას (Makela, P., Karkkainen, J. & Somersalo, S. 2000), იცავს ფოტოსინთეზურ აპარატს სტრესით დაზიანებისაგან (Cha-Um S. & Kirdmanee, C. 2010), ამცირებს ჟანგბადის აქტიური ფორმების (ROS) მოქმედებას (Ashraf, M. & Foolad, M. R. (2007).

უჯრედში გლიცინი ბეტაინი სინთეზდება ქოლინის ან გლიცინისაგან. ქოლინისაგან გლიცინი ბეტაინის სინთეზი 2-საფეხურიან რეაქციას მოიცავს, რომელშიც 3 ან მეტი ფერმენტი მონაწილეობს. პირველ საფეხურზე ქოლინი იჟანგება ბეტაინ ალდეჰიდამდე, რომელიც მეორე საფეხურზე აგრძელებს დაჟანგვას გლიცინ ბეტაინამდე. უმაღლეს მცენარეებში პირველი გარდაქმნა ხორციელდება ფერმენტ ქლორინ მონოოქსიგენაზით (CMO), ხოლო მეორე საფეხური კატალიზდება ბეტაინ ალდეჰიდ დეჰიდროგენაზით (BADH) (Ahmad, R., Lim, C. J. & Kwon, S.-Y. 2013). გლიცინ ბეტაინის სინთეზის კიდევ ერთი მეტაბოლური გზა არის მისი გლიცინიდან სინთეზი. ნაჩვენებია გლიცინ ბეტაინის პოზიტიური ეფექტი *Oryza sativa*-ს ნაზარდების სტრუქტურაზე მარილით გამოწვეული სტრესის დროს (Rahman, S., Miyake, H. & Takeoka, Y. 2002). სტრესულ პირობებში (150 mM NaCl) ნაზარდებში შეინიშნება ისეთი დაზიანებები, როგორცაა თილაკოიდების გაჯირჯვება, ქლოროპლასტებში გრანების დისინტეგრაცია, მიტოქონდრიების დესტრუქცია. მოცემული დაზიანებები ეფექტურად იყო თავიდან აცილებული, როცა განვითარების საწყის ეტაპზე ნაზარდები გლიცინი ბეტაინით იყო დამუშავებული, თვალსაჩინო იყო აგრეთვე ფოტოსინთეზური აქტივობისა და ზრდა-განვითარების ინტენსივობის მატება (Ashraf, M. & Foolad, M. R. 2007).

7. ქლორიდისა და ნიტრატის შეთვისების რეგულირება მცენარის მიერ (არაბიდოპსის მაგალითზე)

დამლაშებით გამოწვეულ სტრესზე მცენარის საპასუხო რეაქციას ეხება Current Biology-ის 2016 წლის ივლისის ნომერში ვიურცბურგის უნივერსიტეტის მეცნიერების მიერ გამოქვეყნებული სტატია, სადაც აღწერილია, თუ როგორ ხდება ქლორიდისა და ნიტრატის

შეთვისების დარეგულირება მცენარის მიერ. კვლევისათვის გამოყენებულ იქნა მოდელური მცენარე არაბიდოპსი (Cubero-Font, et al. 2016).

დამლაშებულ ნიადაგებზე მზარდი მცენარეები, როგორც წესი, სტრესულ მდგომარეობაში იმყოფებიან. ნატრიუმის იონების აკუმულაციის გარდა, ქლორიდის იონების მაღალი დოზებით დაგროვება თრგუნავს მცენარის ზრდა-განვითარებას და უარყოფითდ მოქმედებს მის პროდუქტიულობაზე. შესაბამისად, მცენარის უნარი, გამოაძევეს ფოთლებიდან მარილი და, ამავდროულად, შეინარჩუნოს სასარგებლო, კვებითი ღირებულების მქონე კალიუმი და ნიტრატი, მიიჩნევა, რომ განაპირობებს მცენარის დამლაშების მიმართ ტოლერანტობას. ქსილემის პარენქიმა და პერიციკლის უჯრედები აკონტროლებენ ფესვებსა და ფოთლებს შორის ქსილემის წვენში არსებული ანიონების შემადგენლობას. ის ფაქტი, რომ დამლაშების მიმართ ტოლერანტული ფორმებისთვის დამახასიათებელია ქლორიდის უფრო დაბალი კონცენტრაცია ქსილემის წვენში, შედარებით დამლაშების მიმართ მგრძობიარე ფორმებისაგან, მიუთითებს, რომ მემბრანული ტრანსპორტული ცილების მიერ ქლორიდის შერჩევითი გატარება გარემოდან მცენარეში განაპირობებს მცენარის დამლაშების მიმართ მედეგობას (Cubero-Font, et al., 2016). მცენარეული უჯრედების პლაზმური მემბრანის უარყოფითი პოტენციალი (-150 mV-ზე მეტი) და უჯრედის გარეთ მიმართული ნიტრატისა და ქლორიდის კონცენტრაციული გრადიენტები გვაფიქრებინებს, რომ ნიტრატისა და ქლორიდის შესვლა ქსილემურ ჭურჭლებში ანიონური არხების მეშვეობით ხდება (Gaymard, F., Pilot, G., Lacombe, B., Bouchez, D., Bruneau, D., Boucherez, J., Michaux-Ferriere, N., Thibaud, J.B., and Sentenac, H., 1998.) მეორეს მხრივ, მცენარისათვის მეტად საჭიროა ანიონი ნიტრატი, როგორც აზოტის მნიშვნელოვანი წყარო ცილებისა და დნმ-ის აგებისათვის. ვიურბურგელმა მეცნიერებმა დ. გაიგერმა და რ. ჰედრიხმა ჩაატარეს კვლევა იმის გასარკვევად, აქვთ თუ არა მცენარეებს უნარი განარჩიონ სასარგებლო ნიტრატი საზიანო ქლორიდისაგან, და თუ აქვთ, რა მექანიზმს ეფუძნება მათი ეს უნარი (Cubero-Font, et al. 2016).

ქსილემა ატარებს წყალსა და მასში გახსნილ იონებს ფესვებიდან ყლორტებამდე. ფესვების შიგნით არსებული სპეციალიზებული უჯრედები ნიადაგიდან შეწოვილ იონებს ატვირთავენ აღნიშნულ გამტარ სისტემაში. მტვირთავ სადგურებში, მკვლევრებმა შენიშნეს ორი ანიონური

არხი SLAH1 და SLAH3, რომლებიც პასუხისმგებლები არიან ნიტრატისა და ქლორიდის გავლის რეგულაციაზე.

მეცნიერებმა შეისწავლეს გენეტიკურად მოდიფიცირებული მცენარეები და აღმოჩნდა, რომ ეს უკანასკნელნი SLAH1 და SLAH3 არხებს მოკლებულნი არიან. მათი მცენარის წვენი, რომელიც გამტარი სისტემის გავლით ადის ყლორტებამდე, ქლორიდების იონების რაოდენობის მხოლოდ ნახევარს შეიცავდა, მეორეს მხრივ, ნიტრატების შემცველობა რჩებოდა უცვლელი. აღნიშნულის საფუძველზე მეცნიერებმა ივარაუდეს, რომ ორივე ანიონური არხი არეგულირებს მხოლოდ ქლორიდის გატარებას ყლორტებისაკენ.

ანიონების არხში ნიტრატის გავლაზე პასუხისმგებელი ფილტრის ზუსტი ადგილსამყოფელის დადგენისათვის მეცნიერებმა არხის მოლეკულები შეისწავლეს. ამ მიზნით, მათ გაზომეს SLAH1 და SLAH3-ის გავლით გადაადგილებული ანიონების ნაკადი ბიოფიზიკური მეთოდების გამოყენებით. აღმოჩნდა, რომ SLAH1-ს არ აქვს ანიონების გატარების უნარი, SLAH3 კი ძირითადად ატარებს ნიტრატს.

შემდგომი კვლევებით მეცნიერებმა შეძლეს არნიშნული შედეგის ახსნა. ნიტრატისა და ქლორიდის შემცველობას შორის აღნიშნული წინააღმდეგობის მიზეზი, როგორც ჩვეულებრივ მცენარეებში, ისე მუტანტებში, გარკვეულ იქნა ორი ანიონური არხის ერთობლიობაში განხილვით. აღმოჩნდა, რომ ორი არხი ქმნის ფუნქციურ კომპლექსს. ყოველ ჯერზე, როცა არხი SLAH1 ერთვება კომპლექსში, არხ SLAH3-ში არსებული ანიონების ფილტრი გადაერთვება ნიტრატის გატარებიდან ქლორიდის გატარებაზე და პირიქით - როცა არხი SLAH1 გამოერთვება კომპლექსიდან, SLAH3 იწყებს ნიტრატის გატარებას.

იმისათვის, რომ განესაზღვრათ ქლორიდ-ნიტრატული გადამრთველის იდენტობა მცენარეში, მკვლევრებმა მცენარეები გაზარდეს მარილის მაღალი დოზებით შემცველ ნიადაგზე. მცენარეთა ფესვები რაც უფრო მეტი დოზებით მინერალიზაციის ზეგავლენის ქვეშ იმყოფებოდნენ, მით უფრო მეტად ეთიშებოდა SLAH1 ანიონური არხის კომპლექსიდან - შესაბამისად SLAH3 ატარებდა ნიტრატს და არ ატარებდა ქლორიდს. მოცემულ პროცესში ქლორიდის გამტარი კომპლექსი თანდათანობით გარდაიქმებოდა ნიტრატის გამტარ კომპლექსად. აღნიშნული შესაძლებლობას აძლევს მცენარეს შეითვისოს ნიტრატი - აზოტის

სასიცოხლოდ მნიშვნელოვანი წყარო, ქლორიდის კონცენტრაციის მატებასთან დაკავშირებული დამლაშებიდან ზიანის მიღების გარეშე.

მცენარეთა მარილის მიმართ ტოლერანტობის შესწავლით მეცნიერებმა წარმოგვიდგინეს სრულიად ახალი კონცეფცია მცენარის მიერ ფესვთა ჭურჭლოვან ქსოვილში ანიონების შეთვისების რეგულაციის შესახებ. მკვლევრების აზრით, მარეგულირებელი არხის SLAH1 აღმოჩენა ზეგავლენას მოახდენს მოსავლის მარილის მიმართ ტოლერანტობის ოპტიმიზებაზე მომავალში.

- არაბიდოპსის ანიონური არხები SLAH1 და SLAH3 თანაარსებობენ ქსილემის პერიციკლის უჯრედებში
- SLAH1 და SLAH3 ერთიანდებიან ქლორიდ-გამტარ ჰეტერომერულ არხებად
- ნიადაგის დამლაშება ამცირებს SLAH1-ის ექსპრესიას (ე. ი. კომპლექსში ჩართვას და ნიტრატის გატარებას იწყებს ნაცვლად ქლორიდისა) და იწვევს Cl^- -ის გამოძევებას ყლორტებიდან.
- SLAH1 წარმოადგენს იმედისმომცემ კანდიდატურას დამლაშების მიმართ ტოლერანტული მცენარეების მიღებისათვის.

8. დასკვნა

ლიტერატურული მონაცემებიდან გამომდინარე, ნიადაგის დამლაშებით გამოწვეული სტრესის მიმართ საპასუხო რეაქციის ფორმირება კომპლექსურ ხასიათს ატარებს და ეფუძნება მთელი რიგი მექანიზმების ერთობლიობას. ამ უკანასკნელთა ფუნქციონირების ეფექტურობა განაპირობებს მცენარეთა ტოლერანტობის ხარისხს აღნიშნული ფაქტორის მიმართ.

გამოყენებული ლიტერატურა

- Ahmed, C. Ben, Rouina, B. Ben, Sensoy, S., Boukhriss, M. & Abdullah, F. Ben (2010). Exogenous proline effects on photosynthetic performance and antioxidant defense system of young olive tree, *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, vol. 58, no. 7, pp. 4216–4222.
- Ahmad, R., Lim, C. J. & Kwon, S.-Y. (2013). Glycine betaine: a versatile compound with great potential for gene pyramiding to improve crop plant performance against environmental stresses, *Plant Biotechnology Reports*, vol. 7, pp. 49–57.
- Ansari, Z. G. (2015). Salinity stress tolerance in plants. Available at: <http://www.slideshare.net/ZubyGoharAnsari1/salinity-stress-tolerance-in-plants-master-seminar>
- Apel, K. & Hirt, H. (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction, *Annual Review of Plant Biology*, vol. 55, pp. 373–399.
- Ashraf, M. & Foolad, M. R. (2007). Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance, *Environmental and Experimental Botany*, vol. 59, no. 2, pp. 206–216.
- Bohnert, H. J. (2007). *Abiotic Stress*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Carillo, P., Annunziata, M. G., Pontecorvo G., Fuggi A. & Woodrow P. (2011). Salinity Stress and Salt Tolerance, Abiotic Stress in Plants - Mechanisms and Adaptations, Prof. Arun Shanker (Ed.), ISBN: 978-953-307-394-1, InTech, Available from: <http://www.intechopen.com/books/abioticstress-in-plants-mechanisms-and-adaptations/salinity-stress-and-salt-tolerance>
- Cha-Um S. & Kirdmanee, C. (2010). Effect of glycinebetaine on proline, water use, and photosynthetic efficiencies, and growth of rice seedlings under salt stress, *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, vol. 34, no. 6, pp. 517–527.
- Chinnusamy, V., Jagendorf, A., & Zhu, J.-K. (2005). Understanding and improving salt tolerance in plants. *Crop Science*, 45, 437-448.
- Cramer, G. R., & Nowak, R. S. (1992). Supplemental manganese improves the relative growth, net assimilation and photosynthetic rates of salt-stressed barley. *Physiologia Plantarum*, 84(4), 600-605.
- Cubero-Font, et al. (2016). Silent S-Type Anion Channel Subunit SLAH1 Gates SLAH3 Open for Chloride Root-to-Shoot Translocation, *Current Biology*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.045>
- Deivanai, S., Xavier, R., Vinod, V., Timalata, K. & Lim, O. F. (2011). Role of exogenous proline in ameliorating salt stress at early stage in two rice cultivars, *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, vol. 7, pp. 157–174.
- Dietz, K. J., Tavakoli, N., Kluge, C., et al. (2001). Significance of the V-type ATPase for the adaptation to stressful growth conditions and its regulation on the molecular and biochemical level, *Journal of Experimental Botany*, vol. 52, no. 363, pp. 1969–1980.

- El-Shintinawy F. & El-Shourbagy, M. N. (2001). Alleviation of changes in protein metabolism in NaCl-stressed wheat seedlings by thiamine, *Biologia Plantarum*, vol. 44, no. 4, pp. 541–545.
- Flowers, T. J. (2004). Improving crop salt tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 55(396), 307-319.
- Gaymard, F., Pilot, G., Lacombe, B., Bouchez, D., Bruneau, D., Boucherez, J., Michaux-Ferriere, N., Thibaud, J.B., and Sentenac, H. (1998). Identification and disruption of a plant shaker-like outward channel involved in K⁺ release into the xylem sap. *Cell* 94, 647-655.
- Grattana, S. R., & Grieveb, C. M. (1999). Salinity-mineral nutrient relations in horticultural crops. *Scientia Horticulturae*, 78, 127-157.
- Guo, Y., Qiu, Q.-S., Quintero, F. J. et al., (2004). Transgenic Evaluation of Activated Mutant Alleles of SOS2 Reveals a Critical Requirement for Its Kinase Activity and C-Terminal Regulatory Domain for Salt Tolerance in *Arabidopsis thaliana*, *Plant Cell*, vol. 16, no. 2, pp. 435–449.
- Gupta, Bh. & Huang, B. (2014). Mechanism of Salinity Tolerance in Plants: Physiological, Biochemical, and Molecular Characterization. Hindawi Publishing Corporation, *International Journal of Genomics*, Volume 2014, Article ID 701596, 18 pages, <http://dx.doi.org/10.1155/2014/701596>
- 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.
- Hoque, M. A., Banu, M. N. A., Nakamura, Y., Shimoishi, Y. & Murata, Y. (2008). Proline and glycinebetaine enhance antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems and reduce NaCl-induced damage in cultured tobacco cells, *Journal of Plant Physiology*, vol. 165, no. 8, pp. 813–824.
- Ishitani, M., Liu, J., Halfter, U., Kim, C.-S., Shi, W. & Zhu, J.-K. (2000). SOS3 function in plant salt tolerance requires N-myristoylation and calcium binding, *Plant Cell*, vol. 12, no. 9, pp. 1667–1677.
- Kotuby-Amacher, J., Koenig, K., & Kitchen, B. (2000). Salinity and plant tolerance. Available at <https://extension.usu.edu/files/publications/publication/AG-SO-03.pdf>.
- Larcher, W. (1980). Physiological plant ecology. In 2nd totally rev. edition ed., (pp. 303). Berlin and New York: Springer-Verlag.
- Lauchli, A., James, R. A., Huang, C. X., McCully, M., & Munns, R. (2008). Cell-specific localization of Na⁺ in roots of durum wheat and possible control points for salt exclusion. *Plant Cell and Environment*, 31(11), 1565-1574.
- Liu, J., Ishitani, M., Halfter, U., Kim, C.-S. & Zhu, J.-K. (2000). The *Arabidopsis thaliana* SOS2 gene encodes a protein M. kinase that is required for salt tolerance, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 97, no. 7, pp. 3730– 3734.

- Maggio, A., Hasegawa, P. M., Bressan, R. A., Consiglio, M. F., & Joly, R. J. (2001). Unravelling the functional relationship between root anatomy and stress tolerance. *Functional Plant Biology*, 28(10), 999-1004.
- Makela, P., Karkkainen, J. & Somersalo, S. (2000). Effect of glycinebetaine on chloroplast ultrastructure, chlorophyll and protein content, and RuBPCO activities in tomato grown under drought or salinity, *Biologia Plantarum*, vol. 43, no. 3, pp. 471–475.
- Martínez-Atienza, J., Jiang, X., Garcíadeblas, B. et al., (2007). Conservation of the salt overly sensitive pathway in rice, *Plant Physiology*, vol. 143, no. 2, pp. 1001–1012.
- Matysik, A. J., Alia, Bhalu, B. & Mohanty, P. (2002). Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants, *Current Science*, vol. 82, no. 5, pp. 525– 532.
- Munns, R. (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell & Environment*, 25(2), 239-250.
- Munns, R., Goyal, S., & Passioura, J. (2004). Salinity stress and its mitigation. Plant Stress Website. Blum A. (ed). Available at <http://www.plantstress.com/Articles/index.asp>.
- Munns, R., Schachtman, D., & Condon, A. (1995). The Significance of a Two-Phase Growth Response to Salinity in Wheat and Barley. *Functional Plant Biology*, 22(4), 561-569.
- Munns, R., & Termaat, A. (1986). Whole-Plant Responses to Salinity. *Functional Plant Biology*, 13(1), 143-160.
- Munns, R., & Tester, M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 651-681.
- Oh, D.-H., Lee, S. Y., Bressan, R. A., Yun, D.-J. & Bohnert, H. J. (2010). Intracellular consequences of SOS1 deficiency during salt stress, *Journal of Experimental Botany*, vol. 61, no. 4, pp. 1205–1213.
- Otoch, De L. O. M., Sobreira, M. A. C., et al. (2001). Salt modulation of vacuolar H⁺-ATPase and H⁺-Pyrophosphatase activities in *Vigna unguiculata*, *Journal of Plant Physiology*, vol. 158, no. 5, pp. 545–551.
- Parida, A. K., & Das, A. B. (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: A review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 60(3), 324-349.
- Quintero, F. J., Ohta, M., Shi, H., Zhu, J.-K. & Pardo, J. M. (2002). Reconstitution in yeast of the Arabidopsis SOS signaling pathway for Na⁺ homeostasis, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 99, no. 13, pp. 9061–9066.
- Quintero, F. J., Martínez-Atienza, J., Villalta, I., et al., (2011). Activation of the plasma membrane Na/H antiporter salt-overly-sensitive 1 (SOS1) by phosphorylation of an auto-inhibitory C-terminal domain,

Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, vol. 108, no. 6, pp. 2611–2616.

Rahman, S., Miyake, H. & Takeoka, Y. (2002). Effects of exogenous glycinebetaine on growth and ultrastructure of salt-stressed rice seedlings (*Oryza sativa* L.), *Plant Production Science*, vol. 5, no. 1, pp. 33–44.

Reddy, M. P., Sanish, S. & E. Iyengar, R. R. (2003). Photosynthetic studies and compartmentation of ions in different tissues of *Salicornia brachiata* Roxb. under saline conditions, *Photosynthetica*, vol. 26, pp. 173–179.

Russel, J. C., Kadry, L., & Hanna, A. B. (1965). Sodic soils in Iraq. *Agrokonomia ES Talajtan*. Tom 14(Suppl.): 91-97

Sairam, R. K. & Tyagi, A. (2004). Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants, *Current Science*, vol. 86, no. 3, pp. 407–421.

Sanders, D. (2000). Plant biology: the salty tale of Arabidopsis, *Current Biology*, vol. 10, no. 13, pp. R486–R488.

Saxena, S. C., Kaur, P. H., Verma et al. (2013). Osmoprotectants: potential for crop improvement under adverse conditions, *Plant Acclimation to Environmental Stress*, pp. 197–232, Springer, New York, NY, USA.

Serrano, R., Cullianz-Macia, F., & Moreno, V. (1999). Genetic engineering of salt and drought tolerance with yeast regulatory genes. *Scientia Horticulturae*, 78, 261-269.

Shi, H., Ishitani, M., Kim, C., & Zhu, J.-K. (2000). The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene SOS1 encodes a putative Na⁺/H⁺ antiporter, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 97, no. 12, pp. 6896–6901.

Shi, H., Quintero, F. J., Pardo, J. M. & Zhu, J.-K. (2002). The putative plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter SOS1 controls longdistance Na⁺ transport in plants, *Plant Cell*, vol. 14, no. 2, pp. 465–477.

Singh, K. N., & Chatrath, R. (2001). Salinity tolerance pp.101-110. In Eds., M. P. Reynolds, J. J. Ortiz-Monasterio & A. McNab (Eds.), *Application of physiology in wheat breeding*. Mexico: CIMMYT.

Wang, B., Luttge, U. & Ratajczak, R. (2001). Effects of salt treatment and osmotic stress on V-ATPase and V-PPase in leaves of the halophyte *Suaeda salsa*, *Journal of Experimental Botany*, vol. 52, no. 365, pp. 2355–2365.

Zhu, J.-K. (2003). Regulation of ion homeostasis under salt stress, *Current Opinion in Plant Biology*, vol. 6, no. 5, pp. 441–445,

Zhu, J.-K. (2007). *Plant Salt Stress*. John Wiley & Sons, Ltd.