



Derleme

<https://doi.org/10.53803/turvehab.1215056>

Halofitik Tohumlarda Adaptasyonlar

Alper Durmaz , Hasan Korkmaz , Mehtap Boyraz 

Biyoloji Bölümü, Fen Edebiyat Fakültesi, Ondokuz Mayıs Üniversitesi, TR-55200, Samsun, Türkiye

*Yazışmadan sorumlu yazar: Alper Durmaz, alper.durmaz@windowslive.com

Geliş: 07.12.2022

Kabul: 25.01.2023

Çevrimiçi Yayın: 15.06.2023

Özet

Halofit bitkiler tuzlu habitatlarda devamlılıklarını sağlamak için, diğer organlarında geliştirdikleri adaptasyon mekanizmalarının yanında, generatif çoğalmadaki temel organlarından tohumlarında da birçok anatomik, morfolojik, fizyolojik vs. nitelikte mekanizmalar geliştirmişlerdir. Çünkü vejetatif yapılarında geliştirdikleri adaptif mekanizmaların hiçbiri, tohumun çimlenme döneminde fonksiyonel olamayacağı için halofitler, özellikle tuzlu habitatlarda başarılı çimlenmelerini sağlayacak, adaptif stratejiler geliştirmek zorundadırlar. Temel olarak, embriyonun canlılığının korunması ve başarılı bir dormansi/çimlenme düzenlemesinin sağlanmasına yönelik tüm adaptif mekanizmalar, tohumlardaki heterojeniteden kaynaklanmaktadır. Halofitler bu sayede, tuzlu habitat şartlarındaki öngörülemeyen değişikliklere rağmen başarılı çimlenmelerini gerçekleştirerek, hayatta kalmalarını sağlayan adaptif stratejiler geliştirmişlerdir. Biz bu derlemede halofit türlerin tohumlarında oluşan anatomik, morfolojik, fizyolojik vs. nitelikteki adaptasyonları, farklı türlerden örnekler vererek açıklamaya çalıştık.

Anahtar kelimeler: Halofit, tohum, adaptasyon, polimorfizm

Adaptations in Halophytic Seeds

Abstract

In order to ensure their continuity in saline habitats, halophyte plants have developed many anatomical, morphological, and physiological adaptations in their seeds, which is one of their basic organs in generative reproduction, as well as the adaptation mechanisms they have developed in other organs. Because none of the adaptive mechanisms they have developed in their vegetative structure can be functional during the germination period of the seed, halophytes have to develop adaptive strategies that will ensure their successful germination, especially in saline habitats. Basically, all adaptive mechanisms for maintaining embryo viability and achieving successful dormancy/germination regulation are due to heterogeneity in seeds. In this way, halophytes have developed adaptive strategies that enable them to survive by successfully germinating despite unpredictable changes in saline habitat conditions. In this review, we tried to explain the anatomical, morphological, physiological, etc. adaptations in the seeds of halophyte species by giving examples from different species.

Keywords: Adaptation, halophyte, polymorphism, seed

GİRİŞ

Her canlı gibi bitkiler de, habitatlarındaki doğrudan veya dolaylı etkilendikleri çevresel faktörlere karşı geliştirdikleri mekanizmalarının, bitkiye sağladığı adaptasyon derecesine bağlı olarak varlıklarını sürdürebilirler. Örneğin habitatteki tuz iyonlarının aşırı birikmesinin, besin elementleri ve suyun alınmasında oluşturduğu güçlük (Munns 2005; Tuteja 2007; Apse & Blumwald 2007) diğer türler (glükofitler) için hayatta kalma, üreme vs. bakımından olumsuz etkiler oluştururken, halofitler morfolojik, anatomik ve fizyolojik boyutları olan adaptasyon mekanizmaları sayesinde (Sharma vd.

Önerilen Alıntı:

Durmaz, A., Korkmaz, H. & Boyraz, M. (2023). Halofitik Tohumlarda Adaptasyonlar. *Türler ve Habitatlar* 4(1): 60–78.

2019), tuzlu (salin) ortamlarda dominant ya da yaygın hale gelerek özgün halofitik vejetasyonlar oluşturmuşlardır.

Toprakların tuzlanması, tarımsal alanların verimliliğini düşüren dünya çapında bir sorun olarak karşımıza çıkmaktadır. Bu nedenle tarımsal alanlardaki tuzlanmaya bağlı ortaya çıkan zorlukların üstesinden gelmek için halofit bitkiler iyibir alternatif olarak düşünülebilir. Birçok halofit bitkiden tarımsal alanların fitoremidasyonu, sanayi, farmosotik vs. alanlarda yararlanmak mümkündür (Caparrós vd. 2022).

Birçok farklı alt kategorizasyonları olmakla birlikte (tablo 1) genel olarak; topraktaki anyon ve kationların, toprak çözeltisindeki EC değerinin 2 dS/m ve üzerine yükseldiği topraklara tuzlu topraklar (İç 2015), bu tip habitatlarda sürekli bulunan ve yaşam döngüsünü tamamlayabilen türlere de halofit bitkiler denir (Grigore 2012).

Tablo 1. Bitkilerin halofitlik derecelerinin kategorizasyonu ve başlıca halofit sınıflandırma sistemleri arasındaki eşdeğerlik karşılaştırması (“Grigore 2012”den uyarlanmıştır).

Prodan (1939)	Topa (1954)	Bucur vd. (1957)		Ellenberg (1991)
Birinci kategori	Zorunlu Halofitler	Zorunlu Halofitler	Euhalofitler	9 hypersalin/euhalin 8 euhalin
İkinci kategori	Tercihli Halofitler	Fakültatif halofitler	Neohalofitler	7 Polyhalin
	Destekleyici Halofitler	(tuzluluğa adapte olabilen bitkiler)		6 α -meso/polyhalin 5 α -mesohalin
Üçüncü kategori	Rastlantısal Halofitler	Destekleyici (tuzluluğa toleranslı)		4 α/β -mesohalin 3 β -mesohalin 2 Oligohalin 1 Tuza toleranslı 0 Tuzlu olmayan

Tuzlu ortamlarda hücre içi ozmotik dengeyi korumak için iyon alımı, özellikle de Na^+ , Cl^- ve K^+ un köklerden yapraklara taşınması; iyonların vakuol, sitosol ve H^+ nin apoplastik taşınmasının (vakuol ve plazma zarı) düzenlenmesi, halofitlerin fizyolojik adaptasyon mekanizmalarındandır. Bunun yanında uygun çözücüler ve ozmoregülatörlerin (prolin, glisin-betain, şeker ve polioller) biyosentezi, stomaların açılıp kapanmasının kontrolü, fotosentetik süreçlerin verimliliği, antioksidan enzimlerin sentezi ve aktivasyonu, nitrik oksit oluşumu ve bitki hormonlarının uyarılması ve yapılanması gibi diğer fizyolojik mekanizmaları sayesinde adaptasyon sağlayan halofitler de mevcuttur (González 2019). Ayrıca halofitler, tuzlu ortamlara sodyum iyon alımının en aza indirilmesi, sodyum iyon akışının azaltılması, sodyum iyonunun vasküler kompartimentalizasyonu (iç dağılım) ve sodyum iyonunun plazma membranı ve sodyum/hidrojen iyon taşıyıcı proteinleri (antiporter) vasıtasıyla elimine edilmesi gibi mekanizmalarla ozmotik dengeyi ve iyonik homeostaziyi düzenleyerek (Taji vd. 2004) ve tuzluluk stresiyle oluşan reaktif oksijen türlerinin (ROS) hasarlarından korunmayı sağlayan fizyolojik mekanizmalar sayesinde de adaptasyon sağlarlar (Hasanuzzaman vd. 2019).

Burada, halofitlerin tuzlu habitatlarda başarılı olmasının sadece habitatın tuzluluk derecesine değil su, besin maddeleri, rekabet vs. gibi diğer birçok çevresel faktörlere de bağlı olduğunu göz önünde bulundurmak gerekir.

Biz bu derlemede, halofit türlerin tuzlu habitatların geniş heterojenliğine karşı, nesillerinin devamı için, özellikle tohum yapılarında geliştirdikleri adaptasyon mekanizmalarını ve çimlenme stratejilerini açıklamaya çalıştık. Çünkü halofitlerin özellikle tohumlarının çimlenme sürecinde; diğer organlarında geliştirdikleri halofitik adaptasyon mekanizmalarından çok tohumlarında geliştirdikleri adaptif yapı ve mekanizmalar fonksiyoneldir. Buna göre halofit türlerin tohumlarındaki adaptif mekanizmaların temel olarak embriyonun canlılığının korunarak, başarılı bir dormansi/çimlenme düzenlemesinin sağlanmasına yönelik birçok mekanizmadan oluştuğunu söylemek mümkündür.

Zorlu iklim şartlarının geleneksel tarıma izin vermediği bölgelerde, halofitlerin fitoremediasyon etkisi ve tuz stresine dirençli genlerinin duyarlı tarımsal bitkilere aktarılması gibi uygulamalar, bu türleri uygun bir ticari alternatife dönüştürmektedir. Bu konudaki bulgular gıda, ekoloji ve sağlıkla ilgili sorunları çözümlenmeye de yardımcı olabilir kanısındayız.

TUZLU ŞARTLARDA ÇİMLENME ADAPTASYONLARI

Tohum, bitkilerin yayılma ve habitata tutunması için uygun olmayan olumsuz çevresel faktörlerden kaçınarak, generatif üreme avantajı sağlayan önemli bir diasporudur. Çünkü tohumlar, habitat şartlarının fide oluşumuna elverişli olduğu zamanda çimlenerek, türün farklı ortamlarda kalıcılıklarına katkıda bulunan birçok adaptasyona da sahiptir (Guja vd. 2013). Böylece bitkilerin yaşam döngüsünde çok önemli bir aşama olan tohum çimlenmesi, bireyin optimal gelişiminin sağlanacağı doğru zamanda gerçekleştirilir (Baskin CC & Baskin JM 2014; Ludewig vd. 2014). Çünkü tuzlu toprak, ozmotik stres ve iyonik toksisite nedeniyle bitki gelişimini önleyebilir veya çimlenmeyi engelleyebilir. Bu nedenle halofit türlerin tohumlarının tuzlu çevresel şartlarda hayatta kalma ve çimlenme stratejileri, onların farklı habitatlarda tutunabilmeleri için geliştirdikleri anahtar özellikleridir (Gul vd. 2013; Zhang vd. 2015). Bu nedenle bitkiler, özellikle çöller veya yüksek tuzlu topraklar gibi değişken ve öngörülemeyen özelliklere sahip habitatlarda hayatta kalmasına yardımcı olan adaptif stratejiler geliştirilmişlerdir (Liu vd. 2018). Genel olarak, bazı türler çimlenme döneminde tuza tolerans gösterirken, diğer bazı türler ise aynı dönemde tuzdan kaçınma stratejisi kullanır. Diğer türler ise hem tuz toleransı hem de tuzdan kaçınma davranışını, ya da tuzun tipine bağlı olarak her ikisini de gösterebilirler (Zhang vd. 2015).

A. Tohumlarda Heterojenlik

Bitkiler nesilden nesile tekrarlanan (genetik) modüler bir mimariye (organlarının gelişim sırası ve düzenleniş modeli) sahiptirler ve çevresel faktörler, aynı birey üzerindeki modüler mimariyi oluşturan organların morfolojisinde çeşitlilik oluşturabilir. Bunun yanında örneğin, başak (spika) durumundaki çiçeklerin ve meyvelerin konumu hatta tohumun meyve içindeki konumu, onların gelişmelerinde hiyerarşik seviyelerine bağlı farklılıklar oluşturduğundan, tohumlarının boyutunda küme içi bir varyasyona yol açar. Böylece tohumlarda çevresel faktörlerden bağımsız olarak sağlanan genomik temelli heterojenlik (Lloyd 1984; Lenser vd. 2016), türün adaptasyonu bakımından habitatta oluşan değişimleri tolere eden, karma bir strateji olarak işlev görür ve bu sayede heteromorfik tohumlu türler esas olarak çöller ve kumullar gibi öngörülemeyen, istikrarsız ortamlarda başarılı olurlar (Imbert 2002). Halofitler tuzlu habitatlarda başarılı olabilmek için, diğer özelliklerinin yanında, tohumlarının morfolojik, anatomik ve fizyolojik özelliklerindeki genomik heterojeniteyle de uyum sağlamak zorundadırlar. Çünkü halofitler tohumlarının çimlenme sürecinde; kökler tarafından iyon atılması, yapraklarda iyon homeostazını korumak, tuz bezleri aracılığıyla Na⁺ ve Cl⁻ gibi toksik iyonların salgılanmasını sağlayan adaptif mekanizmalarının hiçbirini uygulayamazlar. Bu nedenle çoğu halofit

türler tuzlu habitatların değişkenliğine uyum sağlamak, daha rekabetçi ve toleranslı hale gelmek için (Song vd. 2008; Song & Wang 2015) tohumun morfolojisi, anatomisi, ağırlığı ve üretim zamanı bakımından farklı, dimorfik/heteromorfik tohum oluşturma stratejisini kullanırlar (Khan & Gul 1998; Yan vd. 2011). Heteromorfik tohumlu birçok türde, tohum büyüklüğündeki fark, perikarp yapısından veya embriyo/perikarp kütle oranından kaynaklanır. Bu durum, türün çimlenme dinamiklerinde belirli bir varyasyon modeli sağlar. Örneğin bir şekildekiler uygun şartlar oluştuğunda hemen çimlenirken, ikinci şekildekiler gecikmiş çimlenme gösterir (Imbert 2002).

Tohumlardaki heterojenlik onların ekolojik faktörlere olan cevaplarında da farklılıklara yol açabileceğini göstermektedir. Örneğin; “karma çimlenme stratejisi”, tohum heteromorfizminin başlıca ekolojik sonucu olarak söylenebilir. Böylece, çimlenme sürecindeki farklılaşmadan (heterokronizm) kaynaklanan, oğul bireylerin gelişimini farklı zamanlara yaymak, kardeş rekabetini azaltarak, son derece değişken ve öngörülemeyen habitatlarda zamansal varyansın olumsuz etkilerini azaltan bir “risklerden korunma” stratejisi olarak kullanılır (Tanveer & Shah 2017). Bunun yanında birçok halofit tür, tohumlarındaki heterojenik farklılaşmalar sayesinde tohum dağılıma davranışı, dormansi, hızlı çimlenme, tohum bankası oluşturma ve tuz şokuna maruz kaldıktan sonra çimlenme yeteneğinin geri kazanımı (recovery) gibi, tuzlu şartlara adaptasyon için oluşturulmuş stratejilere sahiptirler (Imbert 2002; Gul vd. 2013).

Bütün bu bilgiler ışığında denilebilir ki; ekolojik şartlar bakımından stabil olmayan tuzlu ortamlarda tutunmaya çalışan halofit türler; birçok morfolojik, anatomik, fizyolojik farklılıklara sahip heterojen tohumlar üreterek, çimlenmede başarılı olmalarını sağlayacak alternatif stratejiler geliştirmiştir.

1. Tohum büyüklüğü ve renk farklılaşması (morfolojik adaptasyonlar)

Halofit türlerin tohumlarında yaygın olarak görülen heterojenik adaptasyonlardan birisi, aynı ortamdaki bir türe ait bireylerin morfolojik bakımdan farklı büyüklük ve renklerde tohumlar üretmesidir. Bunun için tuz stresi faktörlerinin tohumlarda çeşitli fenotipik plastisite oluşturmak üzere, ana bitkiye sinyaller gönderebileceği çalışmalarda belirlenmiştir (Liu vd. 2018). Nitekim halofitik *Suaeda salsa* (L.) Pall. (Amaranthaceae)’nın, tuzlu şartlarda yüksek çimlenme yüzdesi gösteren büyük kahverengi ve aynı şartlarda düşük çimlenmeye sahip küçük siyah tohumlar oluşturduğu belirlenmiştir (Wang vd. 2018). Çünkü büyük kahverengi tohumlarında ABA (absisik asit), IAA (indol-3-asetik asit) ve ZR (zeatin-ribosid) gibi fitohormonların, küçük siyah tohumlara göre daha yüksek miktarda bulunduğu ve ABA’ın tuz stresi altındaki büyük kahverengi tohumlarda embriyo boyutunun ve ağırlığının artmasına katkıda bulunan çok sayıda depolama proteininin birikmesini sağladığı bildirilmiştir (Wang vd. 2015). Bunun yanında büyük kahverengi tohumlarda bulunan fosfatidilgliserol (PG)’ün doymamış yağ asitlerinin üretimini artırarak, daha yüksek membran akışkanlığı sağladığı ve bununda tohumlardaki tuz toleransını artırdığı belirlenmiştir. Nitekim *Arabidopsis Heynh. sp.’te* SsGPAT geninin ekspresyonunun, yüksek miktarda doymamış yağ asidi üretilmesini sağladığı ve bunun, tuzluluk toleransını önemli derecede artırdığı bildirilmiştir (Sui vd. 2017). Bunun yanında *S. salsa* ve ekstremhalofit *Thellungiella halophila* (C.A.Mey.) O.E.Schulz (Brassicaceae)’nin kahverengi tohumlarından elde edilmiş genç fidelerinde, PG içeriklerinin daha yüksek olduğu ve bu durumun tuz toleransı ile ilişkili olduğu da belirlenmiştir (Sui vd. 2010; Sui & Han 2014). Başka bir çalışmada ise halofit *S. salsa*’nın büyük ve kahverengi tohumlarının daha hızlı su alma ve kompartmentalizasyon (iç dağılım) mekanizması sayesinde, küçük-siyah tohumlara göre daha yüksek bir çimlenme performansı gösterdiği bildirilmiştir (Song &

Wang 2015; Li vd. 2005). Dimorfik tohumlar üreten *Suaeda aralocaspica* (Bunge) Freitag & Schütze (Amaranthaceae) üzerinde yapılan bir çimlendirme çalışmasında ise, büyük kahverengi tohumların, çimlenme sırasında transkripsiyonel değişiklikleri 3 saatte, küçük siyah tohumlarının ise 8 saat de gerçekleştiği ve bu sayede kahverengi tohumların daha hızlı çimlendiği belirlenmiştir (Cao vd. 2015; 2016).

Konuyla ilgili olarak Orlovsky vd. (2016), yüksek tuzlu toprakların belirteci *Salicornia europaea* L. (Amaranthaceae)'nin dimorfik tohumlarını kullandığı çalışmada; büyük tohumların çimlenme performansının, küçük tohumlardan üç-dört kat daha yüksek olduğunu, küçük tohumların ise derin dormansi gösterdiğini belirlemiştir. Bununla birlikte, küçük tohumlara %0.5–2 klorür ve sülfat tuzlarının uygulanmasının çimlenmeyi uyardığını, böylece küçük tohumların büyük tohumlara göre, farklı bir tuz tolerans mekanizmasına sahip olduğunu bildirmişlerdir. Çünkü türün küçük tohumları daha erken olgunlaşır ve daha derin dormant olup, büyük tohumlara göre daha az tuza dayanıklıdır. Buna göre *S. europaea*'nin küçük tohumları muhtemelen, evrimsel olarak daha eski olup, iri tohumları ise türün habitatını tuzlu alanlara doğru genişletmesi veya habitatlarının artan tuzluluğunun bir sonucu olarak gelişmiştir.

Halofitlerin heteromorfik tohumların çimlenmesinde temel rol oynayan ABA/GA dengesi, tuzlu şartlardaki tohumların dormansi/çimlenme döngüsünde ve habitatlardaki çimlenme stratejilerinde farklı yöntemler oluşturmalarında anahtar düzenleyiciler olarak işlev görürler. Konuyla ilgili yapılan bir çalışmada, *S. salsa*'nın dimorfik tohumlarının (büyük kahverengi × küçük siyah) çimlenmesinde ABA/GA dengesinin tohum rengine ve tuz stresine bağlı kademeli bir şekilde düzenlendiği ve böylece *S. salsa* bireylerinin olumsuz çevre şartlarında hayatta kaldıkları belirlenmiştir (Li vd. 2016a). Nitekim ABA birikimi, her iki tohum tipinde de bulunurken, özellikle siyah tohumlar üzerinde daha yüksek indüksiyon etkisinin olduğu belirlenmiştir. Bu nedenle siyah tohumlar, hem su hem de tuz stresi altında kahverengi tohumlardan daha düşük çimlenme yüzdeleri göstermişlerdir. Yapılan çalışmada biyoaktif GA4 ve biyosentetik öncüsünün kahverengi tohumlarda, deaktif GA'lerin ise siyah tohumlarda daha yüksek seviyede olduğu ve bu nedenle tuz stresinin siyah tohumlardaki GA4 seviyesi üzerindeki olumsuz etkisi, kahverengi tohumlardan daha güçlü olduğu belirlenmiştir. Sonuç olarak, artan ABA oranı ve duyarlılığının yanı sıra, tuzluluk ile azalan GA4, tuzluluğa maruz kalan siyah tohumların daha düşük çimlenme oranlarına neden olmaktadır (Li vd. 2016a). Çünkü tohum çimlenmesinde fonksiyonel birkaç gen, tuz stresi sırasında NaCl tarafından kuvvetle indüklenerek GA'nın negatif, buna karşın ABA'nın pozitif biyogenezini başlatır ve böylece ABA/GA oranı düzenlenir (Yuan vd. 2011). Nitekim tuzlu şartlarda ABA seviyesinin, ABA-INSENSITIVE 3 (ABI3) ve ABA-INSENSITIVE 5 (ABI5) genlerinin daha güçlü bir ifadesi sayesinde birkaç kat arttığı ve ABA sinyal yolunun aktive edilerek tohum çimlenmesini önlediği belirlenmiştir (Piskurewicz vd. 2008).

Bunun yanında GA-LIKE 2 (RLG2) transkripsiyonu, tuzluluk veya ABI3/ABI5 yolu tarafından da aktive edilir ve bu gelişme, GA sinyal yolunu bloke ederek veya sınırlandırarak çimlenmeyi daha da inhibe eder (Yuan vd. 2011; 2019). Ek olarak, 22 halofit tür üzerinde yapılan bir çalışmada, etilenin de tohum çimlenmesini desteklediği bulunmuştur (Khan vd. 2009). Bu nedenle tuzlu şartlardaki tohumlarda ABA azalıp GA artarken, aynı zamanda etilenin de çimlenme üzerinde pozitif etkisinin olduğu belirlenmiştir.

Sonuç olarak denilebilir ki, tür için dimorfik tohumlara sahip olmak; çimlenme performansı bakımından değişen tuzluluk oranlarına karşı daha esnek olma ve değişik tuz ve sıcaklık streslerine daha iyi adaptasyon avantajı sağlar. Böylece çok tuzlu ortamlara toleransı sağlayan genetik özelliğe

sahip, heteromorfik tohumların üretimi ve farklı çimlenme özellikleri sayesinde, ana bitkilerin değişken ortamlara adapte olması sağlanır (Liu vd. 2018).

2. Tohumlarda ozmoregülasyon (fizyolojik adaptasyonlar)

Tuzlu şartlarda gelişen halofit tohumlardaki serbest şekerler (mannitol, pinitol), prolin, betain ve nişasta gibi ozmolitler ve Na⁺ ve Cl⁻ gibi iyonların hücre içi birikimi, tohumların turgor potansiyelini azaltırken, suyun emilimini ve böylece tohumun hızlı çimlenmesini kolaylaştırır (Li vd. 2011; Guo vd. 2015). Çünkü iyon birikimi, tohumun oransal su potansiyelini azaltılıp, su emilimini iyileştirerek, radikul çıkışından önce tohum çimlenmesini kolaylaştıran bir mekanizma olarak işlev görür. Sözgelimi, *S. salsa*'nın büyük kahverengi tohumlarındaki inorganik iyon içeriğinin daha yüksek ve ilgili iyon taşıyıcıların daha aktif olması, büyük tohumlardaki yüksek çimlenme oranını açıklar (Xu vd. 2017).

Bunun yanında kuru veya su emmiş (imbibed) tohumlardaki klorofil gelişimi ve bazı halofitlerin embriyolarında oksijen üretimi, çimlenme aşamasındaki tohum için enerji sağlar. Ek olarak, ana bitkiden tohumlarda biriktirilen nitratlar, çimlenme indüksiyonunu güçlendirmek için sinyal molekülleri olarak işlev görebilir (Song & Wang 2015; Zhou vd. 2016; Song vd. 2016). Bunun yanında milimolar düzeydeki Ca⁺² birikimi, köklerdeki seçici olmayan katyon kanallarından (NSCC) Na⁺ alım oranının azaltılmasına, aynı zamanda yine NaCl kaynaklı oluşan ve giderici kanallar üzerinden gerçekleşen K⁺ sızıntısını önler (Shabala vd. 2007). Ayrıca, kalsiyum hem aşırı tuz hassasiyeti hem de ABA sinyal yolunda ikincil bir haberci olarak çalışır. Bunun sonucu olarak tuza toleranslı genotipler Ca⁺²'ye duyarlı ve NSCC kanalları daha geniş olup popülasyonda yaygın hale gelmektedirler (Shabala vd. 2007).

Halofit bitkilerde ozmotik düzenleyici, membran koruyucu, ROS (reaktif oksijen türleri) detoksifikasyonu veya diğer stres azaltma mekanizmalarını tetikleyen sinyal bileşikleri olarak işlev gören ozmolitlerin (Anjum vd. 2017), tuz stresi altında ideal çimlenmeyi sağlamak için, büyük kahverengi tohumlarda, küçük siyah tohumlara göre daha fazla biriktirildiği belirlenmiştir (Zhao vd. 2018). Örneğin *S. salsa* gibi halofit türlerde sıklıkla bulunan betain; büyük kahverengi tohumlardaki betain aldehit dehidrojenaz geninin (SsBADH) yüksek ekspresyonu sayesinde sentezlenerek, siyah tohumlara göre daha iyi çimlenme sağladığı belirlenmiştir. Aynı çalışmada, daha büyük olan kahverengi tohumlarda, hızlı çimlenmeyi kolaylaştırmak için şeker oranında da bir artış gözlenmiştir (Xu vd. 2017).

Zhang vd. (2010) kserofit *Haloxylon persicum* Bunge (Amaranthaceae), ksero-halofit *H. ammodendron* (C.A.Mey.) Bunge ve öhalofit *Suaeda physophora* Pall. (Amaranthaceae)'nın tohumlarındaki yeşil embriyoların kotiledonlarındaki klorofilin, yüksek tuzluluk şartlarındaki erken çimlenme aşamasında, genç fidelerinin yapraklarındaki ile benzer fotosentetik bir fonksiyona sahip olduğunu ortaya koymuştur. Buna göre olgun tohumların kotiledonlarındaki fotosentetik fonksiyon, aşırı tuzlu veya kurak ortamlarda büyüyen bitkilerin hızlı fide gelişimi için önemlidir.

Bunun yanında birçok kıyı bitkisinin tohumları, deniz suyuna maruz kalsalar da fizyolojik adaptif mekanizmaları sayesinde hayatta kalabilir ve denizel akıntılarla uzun mesafelere yayılabilirler. Konuyla ilgili olarak Guja vd. (2013) *Ficinia nodosa* (Rottb.) Goetgh., Muasya & D.A.Simpson (Cyperaceae) ve *Spyridium globulosum* (Labill.) Benth. (Rhamnaceae)'un tohumları üzerinde yaptığı çalışmada; tohumların çimlenmedeki su alımı sırasında, dış tuzluluğa cevabını belirlemek için, alınan tuzu ölçerek, tuzun tohum içindeki iç dağılımını (kompartimentalizasyon) belirlediler. Bulgulara göre dış tuzluluk arttıkça, *S. globulosum*'un tuza duyarlı tohum embriyosunda

sodyum ve klorür birikirken, potasyumun giderek daha fazla yer değiştirdiği ve çimlenmenin azaldığını belirlemişlerdir. Buna karşın, *F. nodosa*'nın tuza toleranslı tohumlarında, iyon alımından kaçınıldığı ve çimlenme başlangıcındaki imbibisyonun yüksek tuzlu (NaCl) konsantrasyonunda bile etkilenmediği belirlenmiştir. Buna göre, imbibisyon ve çimlenmenin erken sürecinde tuz toleransı, tuzdan kaçınma mekanizmaları ile de sağlanmaktadır diyebiliriz.

3. Tohum kabuğundaki heterojenlik (anatomik adaptasyonlar)

Perikarpın kalınlığı ve yapısı çimlenmede, özellikle embriyonun su emilimi ve gaz değişimi için önemli bir rol oynar. Çünkü tohum kabuğundaki palizad hücrelerinde bulunan lipidler, kalloz ve lignin gibi çok sayıda hidrofobik bileşiğin birikmesi, tohumu su geçirmez hale getirir ve tohum çimlenmesini sınırlar. Dormant tohumlardaki embriyoyu kuşatan tabakalar (endosperm + testa) zayıflayarak, suya geçirgen hale gelinceye kadar, dormansiyi sağlayan sert bir tabaka olarak işlev görürler. Çimlenmenin tamamlanabilmesi için ise, radikulun ucunu çevreleyen tohum dokularının zayıflayarak, radikulun uzamasına izin vermesi gerekir (Boyraz vd. 2019). Dormant dimorfik tohumlardaki tohum kabuğu geçirgenliğinin, dormant olmayanlara göre daha düşük olması, genellikle tohum kabuğunun kalınlığı, fenolik içeriklerin, süberin ve selülozun palizad hücrelerinde birikmesine de bağlıdır (Liu vd. 2018).

Örneğin çöl habitatlarındaki bazı Asteraceae türlerinde akenler, su emilimine karşı önemli bir bariyer oluşturan involukral brakteler içinde kalır. Bu nedenle çimlenme, sadece yağışın yeterli miktarda olduğunda gerçekleşebilir ve böylece fidelerin hayatta kalma ihtimalini artırır. Benzer bir strateji, Chenopodiaceae familyasına ait, meyveyi çevreleyen braktelerin az ya da çok geçirgen olduğu heteromorfik tohumlu, halofit türlerde de bulunur. Dormansi, heteromorfik tohumlar arasındaki brakte morfolojisindeki farklılıklardan etkilenir (Imbert 2002).

Tohumların birey veya meyve üzerindeki konumu, tohum kabuğunun özellikle kimyasal bileşimini etkileyebilir (Maxwell vd. 1994). Jaimand & Rezaee (1996), ayçiçeklerinin akenlerinin kimyasal bileşiminin kapitulum içindeki konumlarına göre değiştiğini bildirmiştir. Tohum kabuğunun kimyasal bileşenlerinin kompozisyonu ise tohumun dormansi davranışını etkiler. Örneğin *Carduus* L. ve *Dimorphotheca* Moench türleri üzerinde gerçekleştirilen deneyler, her aken morfunun perikarpındaki, suda çözünür çimlenme inhibitörlerinin konsantrasyonlarında farklılıklar olduğunu göstermiştir. *Salsola komarovii* Iljin (Amaranthaceae)'nin kısa kanatlı meyveleri, uzun kanatlılardan daha fazla absisik asit içerir ve bu durum iki tip tohumun çimlenme oranlarında farklılıklar oluşturur (Imbert 2002).

Bunun yanında dimorfik tohumlara sahip halofitlerin tohum tabakalarının geçirgenliği, onların kalınlığıyla yakından ilgilidir. Aynı türün tuza toleranslı tohumlarında geçirgenlik, perisperm kalın olduğu için, genellikle tuza duyarlı tohumlara göre daha düşüktür. Örneğin; *Suaeda physophora* tohum kabuğu, tohumu iyon toksisitesinden korumak için, embriyodaki Na⁺/K⁺ transferini engellemede önemli rol oynar (Song vd. 2007). Bir başka çalışmada ise *S. salsa*'nın siyah tohumlarının kabuğunda, embriyoyu iyonik toksisiteden korumaya yardımcı olan mum birikiminin, kahverengi tohumlara göre oldukça fazla olduğu belirlenmiştir. Böylece tohum kabuğundaki mumsu maddeler, ortamın tuz konsantrasyonunun yüksek olduğu dönemlerde, su emilimini engelleyerek, siyah tohumların kahverengi tohumlara göre daha uzun süre canlı (dormant) kalmasını sağlar (Song vd. 2017).

Tohum kabuğundaki süberin de, tohumların çimlenmesinde önemli rol oynayan başlıca lipidlerden biridir. *Arabidopsis*'in jpat5 (gliserol-3-fosfat asiltransferaz 5) mutant tohumlarının

kabuklarında, doğal tipin tohumlarına göre, tetrazolium tuzuna karşı daha fazla suberin birikimi olduğu ve bu nedenle çimlenme performansında keskin bir artış belirlenmiştir (Beisson vd. 2007).

Song vd. (2005) tarafından yapılan bir başka çalışmada *Suaeda physophora* ve *H. ammodendron* tohumlarının canlılığını sürdürmek ve embriyoları iyon toksisitesinden koruyabilmek için, kabuklarında embriyoya göre çok daha fazla Na⁺ biriktirdikleri belirlenmiştir. Bu durum endospermi bulunmayan ve sadece perikarp ile kaplanmış spiral bir embriyo içeren her iki türün tohumlarının, çimlenme aşamasında, geçici uygun şartlardan mümkün olduğunca yararlanarak, hızla çimlenmesini sağlayan stratejisine yardımcı olan bir adaptif mekanizmadır.

Başka bir çalışmada Mohamed vd. (2018) *Panocratium maritimum* L. (Amaryllidaceae), tohumlarındaki tuz toleransının; yüksek seviyelerdeki esteraz, amilaz, katalaz ve peroksidaz aktivitelerinden ve tuzlu iyonik ortam için bariyer görevi görebilen süngerimsi, kalın tohum kabuğu sayesinde sağlandığını göstermişlerdir.

B. Tohum Bankası Oluşturma

Birçok bitki türü, habitatlarında gömülü tohumlarından oluşan tohum bankaları vasıtasıyla, uygun olmayan dönemlerde, popülasyonlarının biyotoplarında kalıcılığını sağlar ve türün gelecekteki genetik değişkenliğine katkıda bulunur (Anderson vd. 2012; Bewley vd. 2013). Buradaki önemli nokta, dormant tohumun çimlenemediği sürede embriyoların canlı kalma yeteneğinin korunmasıdır. Ancak bu sayede gecikmiş çimlenme nedeniyle çimlenememiş tohumlar, tohum bankasında canlı kalarak başarılı olabilir. Bazı farklı bulgular olsa da, daha fazla depo malzemesi ile nem ve mantar enfeksiyonuna karşı fiziksel bir savunma görevi gören, daha kalın ve sert tohum kabuğuna sahip büyük tohumların, küçük tohumlardan daha uzun süre tohum bankasında canlı kaldığı belirlenmiştir. Örneğin, *Atriplex semibaccata* R.Br. ve *Blackiella inflata* (F.Muell.) Aellen (Chenopodiaceae)'nin sert ve koyu renkli tohumları, tohum bankasında yumuşak ve hafif olanlardan daha uzun süre canlı kalır (Imbert 2002).

Cao vd. (2012), dimorfik tohumlara sahip halofit *Suaeda corniculata* (C.A.Mey.) Bunge subsp. *mongolika* Lomon. & Freitag (Amaranthaceae) popülasyonunun, habitatındaki korunması ve yenilenmesinde, “dormansi” ve “tohum bankası oluşturma” özelliklerinin etkisini araştırdıkları çalışmada, siyah tohumların tohum bankasındaki tohum sayısına %0.5, kahverengi tohumların ise %0.4 katkısı olduğunu belirlemişlerdir. Çünkü tuzluluk (NaCl) ve polietilen glikol (PEG) tarafından indüklenen su stresi, siyah tohumlarda dormansiye neden olup canlı kalmalarını sağlarken, kahverengi tohumlar nondormant olduğundan aynı şartlarda canlı kalanların oranları azalır. Böylece kahverengi tohumlar sadece geçici bir toprak tohumu bankası oluşturabilirken, siyah tohumlar kalıcı bir tohum bankası oluşturabilirler. Çünkü tuzlu habitatlardaki siyah tohumlar dormansi sayesinde, toprak tuzluluğu yağışlarla azalınca kadar çimlenmeden kalırken, nondormant kahverengi tohumların çimlenme ihtiyaçları farklılaşmıştır. Bu durum aynı türün dimorfik tohumlarının (kahverengi/siyah) çimlenme dinamiklerinde değişikliklerin görülmesine ve siyah tohumların uzun süre tohum bankasında kullanılabilir kalmasını sağlar.

Benzer şekilde *Salsola ferganica* Drobow (Amaranthaceae)'nin (*Climacoptera ferganica* (Drobow) Botsch.'nin sinonimi) morfolojik ve fizyolojik bakımından polimorfik (büyük, orta, küçük) tohumlara sahip olması, türe öngörülemez çöl ortamlarında çoklu rekabet avantajları sağlar. Böylece tür, tohum bankası oluşturma, tohum çimlenmesi ve fide oluşumu için en iyi zamanı kontrol eder ve habitatların değişiklik risklerini azaltabilir (Ma vd. 2018). Başka bir çalışmada ise Cao vd. (2014), çalı formundaki, halofit *Kalidium gracile* Fenzl (Amaranthaceae)'nin heteromorfik

tohumlarının, non-dormant/şartlı dormant (ND/CD) döngüsüne sahip olmaları sayesinde, öngörülemeyen çöl ortamında fide oluşturma ve uygun olmayan dönemlerde kalıcı bir tohum bankası oluşturma imkanı sağladıklarını belirlemişlerdir.

C. Halofitik Tohumlarda Dormansi

Angiospermae’lerde birçok farklı tipi olan tohum dormansisi (Boyras vd. 2019), çevresel sinyalleri algılayarak, optimal çimlenme zamanını belirlemede önemli rol oynayan ve oluşan fidelerin hayatta kalma ihtimalini artırarak, türün öngörülemeyen stresli ortamlara adaptasyonunu sağlayan bir özelliktir (Zhang vd. 2022). Ayrıca tohum dormansisi, tohumlu bitkilerin farklı ortamlarda çimlenme modelini ve çimlenme zamanlamasını yöneterek, onların evriminde ve çevresel değişikliklere adaptasyonunda önemli rol oynar (Linkies vd. 2010). Bu nedenle halofitlerde, heteromorfik dormant tohumların üretimi, olumsuz ortamlarda hayatta kalmak ve tutunabilmek için önemli bir mekanizmadır. Bunun için halofitler, habitattaki tuz konsantrasyonu, çimlenme için optimum konsantrasyona düşene kadar, toprakta çimlenmeden kalan dormant küçük tohumlar üretir (Liu vd. 2018).

Halofitlerde adaptif bir strateji olarak kullanılan dormant tohum üretimi, tuz stresinin neden olduğu bazı sinyal basamaklarıyla ilişkilendirilebilir. Ayrıca tuz stresi altında, yüksek konsantrasyonda toksik iyonlar (örn. Na⁺) ve reaktif oksijen türlerinin üretimi, halofitik bitkilere heteromorfik tohumların üretimi için sinyal molekülleri olarak işlev görebilir. Nitekim yapılan bir çalışmada *S. salsa*’nın, tuz konsantrasyonu stres seviyesinin artmasına bağlı olarak, siyah tohumlara göre daha fazla kahverengi tohum ürettiği belirlenmiştir (Wang vd. 2015; 2018).

Bir başka çalışmada, dimorfik tohumlar üreten halofitik *Suaeda acuminata* (C.A.Mey.) Moq. (Amaranthaceae) nın küçük olan tohumları, tuz konsantrasyonu çimlenmeye uygun oluncaya kadar dormant kalırken, büyük tohumlar tuza daha toleranslı ve nondormant olmaları nedeniyle hızla çimlendikleri belirlenmiştir (Wang vd. 2012). Çünkü dimorfik tohumlardaki ABA (absisik asit) ve GA (gibberellik asit) gibi hormonların endojen içeriğinde ve antagonistik fonksiyonlarındaki farklılıklar, bu süreçte anahtar rol oynar (Kucera vd. 2005). Bunun yanında Li vd. (2016) tarafından yapılan bir çalışmada *S. salsa*’nın dimorfik tohumları arasındaki çimlenme farklılığının, ABA içeriğindeki farktan ziyade, daha yüksek ABA duyarlılığı ile ilişkili olabileceği bildirilmiştir. Çalışmada ayrıca etilen gibi diğer hormonların, ABA sinyal iletimine olan antagonistik etkileri nedeniyle, tohum çimlenmesini teşvik edebileceği ve brassinosteroidlerin de ABA’ye olan duyarlılığı azaltarak, tohum dormansisini indükleyen diğer hormonlarla birlikte, çimlenmeyi arttırabileceği belirlenmiştir.

Oldukça geniş bir coğrafyada çöller, tuzlu stepler ve bozulmuş habitatlarda yayılış gösteren, fakültatif halofit *Atriplex tatarica* L. (Amaranthaceae)’nın, uygun şartlar oluştuğunda çimlenen tohumları, kısa süreli hayatta kalmayı sağlar ancak, şartlar olumsuz hale dönüştüğünde yerel populasyon yok olma riskiyle karşılaşır. Bunun yanında, türün genetik olarak kontrol edilen dormant tohumlarının da olduğu ve bu özelliğin populasyon genetiğinin temel parametreleri ile önemli ölçüde uyumlu olduğu kanıtlanmıştır. Böylece dormant tohumlar, populasyonda düşük sayıda olmalarına rağmen, uzun geçen çimlenme süreçleri sayesinde habitatta türün üreme ve hayatta kalması ve aynı zamanda kalıcı bir tohum bankasının oluşmasını sağlar (Kochánková & Mandák 2009).

D. Halofitik Tohumlarda Işık ve Sıcaklık Adaptasyonları

Işık, sıcaklık ve su potansiyeli, tohum çimlenme zamanını düzenleyen ve böylece fide oluşumunu ve hayatta kalmayı kontrol eden önemli çevresel sinyallerdir (El-Keblawy vd. 2016). Bu durum,

özellikle tohum boyutlarındaki değişimlerin ışıkla ilgili olabileceği dimorfik tohumlar için kritiktir. Nitekim *S. salsa*'nın kahverengi tohumları, tuzluluğunun yüksek olduğu ilkbaharda, toprak altında çimlenebilirken, siyah tohumları ise yağmurun kendilerini toprak yüzeyine çıkarabileceği geç yaz aylarındaki aydınlıkta çimlenebilirler (Li vd. 2005). Benzer şekilde *S. corniculata*'nın siyah tohumları da yine yaz sonundaki yağışların onları toprak yüzeyine çıkartmasıyla çimlenebilmektedirler (Cao vd. 2012).

Halofit tohumlarda sıcaklık tuzlulukla birlikte tohum çimlenmesi üzerinde etki oluşturduğu gibi, bağımsız faktörler olarak ta etki gösterirler. Örneğin, *Atriplex rosea* L. (Amaranthaceae)'da siyah tohumlar tuzluluk konsantrasyonundan bağımsız olarak sıcaklık değişikliklerine daha duyarlıdır ve siyah tohumların çimlenmesi düşük sıcaklıklarda azalırken, kahverengi tohumların daha soğuk şartlarda (5/15°C) sıcaklığa ve tuzluluğa daha toleranslı olduğu belirlenmiştir (Khan vd. 2009). *Salsola ferganica*'da ise nispeten daha düşük bir günlük sıcaklık aralığı (yani, 5/15, 10/20 veya 15/25°C) heteromorfik tohumların çimlenmesini artırabilmektedir (Ma vd. 2018). Orta Asya'nın tuzlu çöl habitatlarında yayılış gösteren *Atriplex* L. sp.'te, siyah tohum çimlenmesi için en uygun sıcaklık 15°C, kahverengi tohumlar için ise 25°C'dir. Ayrıca, siyah tohumların yağmurlu yaz mevsiminde ve düşük tuzluluk şartlarındaki çimlenme performansları, farklı sıcaklık rejimlerine (25/35°C) bağlı olarak etkilenmemiştir. Dimorfik tohumların sıcaklık ve tuzluluk kombinasyonuna farklı tepkilerinin olması, halofitlerin değişen tuzlu ortamlarda hayatta kalması için, önemli bir strateji olabileceğini düşündürmektedir (Li vd. 2008).

E. Çimlenmenin Geri Kazanımı (Recovery)

Halofit tohumların çimlenmeyi geri kazanması yeteneği, doğal ekosistemlerinde başarılı bir şekilde tutunması ve dağılması için hayati bir adaptif özelliktir. Akdeniz iklimindeki tuzlu ekosistemlerde tohum çimlenmesi, genellikle toprak tuzluluk seviyesinin düştüğü yüksek yağışlı mevsimde gerçekleşir. Toprak-su potansiyelinin düşük olduğu dönemlerde, tohumun dormansi özelliği sayesinde çimlenme ertelenir ve stresli şartlar hafiflediğinde ise "çimlenmenin geri kazanılmasıyla" (recovery), bu türlerin hayatta kalması için çok önemli bir ekolojik strateji geliştirilmiştir (Debez vd. 2018). Pujol vd. (2000) çimlenmenin geri kazanımını araştırdığı çalışmada; düşük ozmotik potansiyellerde ön işleme tabi tutulmanın çimlenme hızını uyardığını ve bu durumun türlere belirgin bir ekolojik avantaj sağladığını belirlemişlerdir. Çünkü tohumlarda ön işleme sağlanmış olan ozmotik potansiyel tekrar azalmadan, fideler hızla gelişmişlerdir. Bu durumda tohum dormansisini derinleştiren faktör ozmotik potansiyeldeki azalma gibi görünmektedir. Doğal komünitelerin bulunduğu topraklardaki düşük ozmotik potansiyel, türlerin tohumlarındaki dormansiyi derinleştirirken, stres hafiflediğinde çimlenmenin yeniden kazanılması sayesinde (recovery) çimlenme oranı teşvik edilmiştir (Pujol vd. 2000)

Shen vd. (2003) tarafından yapılan geniş bir çalışmada ise; *Elytrigia elongata* (Host) Nevski (Poaceae) (*Thinopyrum elongatum* (Host) D.R.Dewey'un sinonimi) hariç tüm türlerde çimlenme yüzdesinin, artan tuzluluk oranıyla önemli ölçüde azaldığı belirlenmiştir. Çalışmada, Hoagland çözeltilisi uygulanarak çimlenmenin geri kazanılması (recovery) sağlanan tohumların, radikül ve sürgünlerinin uzunluğunun, daha yüksek tuzluluk oranlarında arttığı görülmüştür. Altı türün çimlenme geri kazanımı yeteneklerinin, NaCl stresi etkisine bağlı olarak azaldığı ve negatif ozmotik etkilerle çimlenmenin önlendiğini belirlenmiştir.

Tunus'un yarı kurak ve kurak Akdeniz kıyı kumullarındaki yüksek tuzluluk oranı, halofit *Cakile maritima* Scop. (Brassicaceae) nın çimlenmesini engeller veya geciktirir. Ancak, çimlenmenin geri

kazanımı yeteneği sayesinde tohumların canlılığı uyarılır. Şöyle ki; önce ortamdaki yüksek NaCl konsantrasyonuna bağlı oluşan düşük ozmotik potansiyel, embriyonun hücre bölünme süreçlerini bozar ve embriyonun büyüme ve çimlenmenin son fazına (radikül oluşumu) girmesini önler. Bu aşamada çimlenme sürecindeki tohumun depo proteinleri, büyük ölçüde parçalanarak dönüştürülebilen 20 amino asidi serbest bırakırlar. Bu sırada sisteyinin metionine dönüştürülmesinde fonksiyonel S-adenosilmetiyonin sentetazlar (SAM) çimlenme sürecinde indüklenir ve depo proteinlerinde metionin de mevcuttur (González 2019). Kontrol guruplarında ve özellikle tuz stresinden geri kazanılmış tohumlarda, serin hidrosimetiltransferaz indüklenir, ancak tuz stresi sırasında bu durum daha net gözlenir. Bu enzim daha sonra glisini sisteyine dönüştürülebilen, serin haline dönüştürür ki bu durum, glutatyon biyosentezinin temel yapı taşlarından biridir (Noctor vd. 2012). Böylesi bir biyosentez mekanizması sayesinde *C. maritima*, yüksek tuzluluk şartlarında çimlenmeyi önleyen, embriyosu pasif (quiescent) tohumlar üreterek, daha uygun şartlarda (dış su potansiyeli yağmurlarla arttığında) hızla çimlenme ve fide oluşturma aşamasına ulaşabilme stratejisi geliştirmiştir. Ayrıca *C. maritima*'nın habitatın tuzlu dönemlerindeki çimlenme sırasında; depo proteinlerinin ve yağ asitlerinin büyük ölçüde karbonhidratlara dönüştürülmesinin yavaşladığı, protein profilinin değiştiği, ancak uygun geri kazanım şartları sağlandığında biyosentez mekanizmasının hızla yeniden indüklendiği de belirlenmiştir (Debez vd. 2018).

F. Halofit Tohum Çimlenmesinin Moleküler/Biyoteknolojik Yönleri

Bitkilerin tuzluluğa tolerans mekanizmalarını daha iyi anlamak için araştırmaları bitkilerin bütününe (yaprak, kök ve tohumlar) yayarak, birçok halofitte proteomik, metabolomik ve iyonmik çalışmalar yapılmıştır (Kumari vd. 2015). Bununla birlikte halofitlerin çimlenme aşamasında tuz stresinden kaynaklanan biyokimyasal ve gen ekspresyonu değişiklikleri hakkındaki bilgiler sınırlıdır. Öte yandan, moleküler çalışmaların çoğu *Mesembryanthemum crystallinum* L. (Aizoaceae) ve *Eutrema* R.Br., *Thellungiella* O.E.Schulz spp. (Brassicaceae) ve halofit davranış gösteren *Arabidopsis* (Brassicaceae) türleri üzerinden; izolasyon, gen ekspresyonu veya bitkilere gen transferi (transgenik bitkiler) konularında yürütülmüştür. Konuyla ilgili Fukuhara vd. (1999), halofitik bir sistem modeli olarak değerlendirilen *M. crystallinum* tohumlarındaki tolerans mekanizmalarını belirlemek için, çimlenme döngüsünü araştırdıkları çalışmada, tohumların bir kısmının 1 inci günde (erken) çimlenirken diğerlerinin, imbibisyondan sonra geçen 4 üncü haftadan sonra bile çimlenmediğini belirlemişlerdir (geç). Burada erken ve geç çimlenen tohumlarda suyun alınması, mitotik aktivitenin başlaması ve radikülün büyümesi gibi olayları yöneten, protein sentez metabolizmasıyla ilgili iki farklı ekspresyon modelinin olduğu ve böylece, tohum çimlenmesinin uzun bir süre için geciktirilmesi sağlanarak, bazı tohumların doğal ortamlarında öngörülemeyen bir su kıtlığına bağlı çevresel strese karşı, hayatta kalma şanslarını en üst düzeye çıkardıkları sonucuna varmışlardır.

Ekstremhalofit *Eutrema* ve *Thellungiella* türleri, tuzluluk ve kuraklığa karşı son derece dayanıklı olması (çimlenme ≤ 700 mM NaCl), küçük genom ve kısa yaşam döngüsüne sahip olmaları nedeniyle, halofitik tolerans mekanizmalarının test edildiği yeni model türler olarak kullanılmaktadır. Çünkü bu bitkilerdeki çeşitli metabolitlerin yüksek içeriği, tuzluluğa karşı ozmotik stresi düzenlemek için kullanılan metabolik ön adaptasyonu gösterir (Lee vd. 2016).

Örneğin; Kazachkova vd. (2016) *Eutrema salsugineum* (Pall.) Al-Shehbaz & Warwick (Brassicaceae) tohumlarının çimlenmesinin tuz tarafından inhibisyonunun, ozmotik bileşenlerin bir cevabı şeklinde sağlandığı, çimlenmesi tamamen inhibe edilen canlı tohumların, tuzlu olmayan şartlara transfer edildiğinde çimlenmeye devam ettiği belirlenmiştir. Bunun yanında, tuz ile muamele

edilmiş tohumların kabukları çıkarıldıktan sonra, tuzlu ortamda embriyoların çimlendiği de belirlenmiştir. Çünkü tuza maruz bırakılan tohumlarda GA/ABA oranı azalırken, çimlenmeyi baskılayan genlerin (RGL2, ABI5 ve DOG1) daha büyük bir ekspresyonu gerçekleşir. Ayrıca tuz etkisiyle, "geç embriyogenez" proteinlerini kodlayan genin ekspresyonunda bir artış ve ozmoproteksiyonda yer alan metabolitlerin birikmesi ve kolay mobilize karbon birikimi ile ilişkili reaksiyonların indüklenmesi de, türün stres toleransına katkı sağlar. Yazarlara göre burada tuz, dormansiyi moleküler düzeyde uyararak, tohumların çimlenmesini inhibe ettiği gibi, tohum kabuğunun katmanları da radikülün ortaya çıkması için fiziksel bir kısıtlama oluşturur. Tohumun bu dormant hali tuzlu topraklarda, yağışın toprak su potansiyelini artırarak, çimlenme için uygun şartlar oluşana kadar hayatta kalmasını kolaylaştırır (Kazachkova vd. 2016).

Öte yandan, yüksek tuzluluğa adapte olmuş halofitler, tarımsal ürünlerin tuzluluk toleransını geliştirmek için uygun genlere de sahiptirler. Nitekim bitkilerde stresle en fazla ilişkili büyüme düzenleyicilerinden biri poliaminlerdir (putresin, spermidin, spermin, vs.). Örneğin EsPDS1, *E. salsugineum* dan klonlanarak karakterize edilmiş ve spesifik olarak Spd-sentaz enzimini kodlayan ve spermidin biyosentezine katılan bir genidir. Transgenik tütün bitkisinde EsPSS1'in aşırı ifadesi, bitkinin oksidatif durumunu hafifleterek kuraklığa toleransını sağladığı belirlenmiştir. Bu tespit halofitler üzerinde çalışılmasının potansiyelini gösteren önemli bir bulgudur (Zhou vd. 2015).

Bitkilerdeki Halliwell-Asada döngüsü, hayati hücre bileşenlerine (örneğin membran lipitleri ve proteinleri) zarar veren ve antioksidan sistemlerini geri dönüştüren fazla ROS'dan kaçınmayı sağlar (Avashthi vd. 2018). Askorbat peroksidaz (APX) anahtar enzimatik sistemler arasında, H₂O₂'i ortadan kaldıran bir enzimdir. *Thellungiella salsuginea* O.E.Schulz, (Brassicaceae)'daki APX'in moleküler düzeydeki düzenleyici mekanizmalarının işlevi bilinmemektedir. Bununla birlikte, Li vd. (2016) *T. salsuginea*'dan klonlanan bir APX geninin (TsApx6), *Arabidopsis* transgenik bireylerindeki cevaplarını analiz etmiş ve yüksek tuzluluk uygulamalarında, TsApx6 geninin ifadesinin önemli ölçüde uyarıldığı, kuraklık uygulamasında TsApx6'nın aşırı ekspresyonunun, yapraklardan su kaybını azaltarak, hayatta kalma oranını iyileştirdiğini belirlemişlerdir. Çalışmada transgenik *Arabidopsis* bireylerine yapılan yüksek tuzluluk uygulaması sonucu, doğal tipiyle karşılaştırıldığında, malondialdehit (MDA), H₂O₂ ve prolin konsantrasyonlarının azaldığı da görülmüştür. Ancak TsApx6 genininin aşırı eksprese edildiği bitkilerde APX, GPX (glutatyon peroksidaz), CAT (katalaz) ve SOD (süperoksit-dismutaz) gibi antioksidan enzimlerin aktivitelerinin arttığı da belirlenmiştir. Bunun yanında tuzluluk ve su eksikliği şartlarında transgenik bitkilerdeki, çimlenme oranı, kotiledonun yeşillenmesi ve kökün uzunluğu gibi özelliklerin, doğal tip bitkilerle karşılaştırıldığında iyileştiği de belirlenmiştir. Bu sonuçlar, TsApx6 geninin belirli abiyotik stres tiplerine karşı, bitki direncinde önemli bir fonksiyona sahip olduğunu göstermektedir. Stres cevabıyla ilgili olarak sürdürülen biyoinformatik analizlere göre, cis metabolizmasında etkili olan bazı elementlerin de fonksiyonel olduğu gösterilmiştir (Li vd. 2016b)

Son yıllarda, bazı halofitik bitkilerin tohumlardaki fonksiyonel genomiklerin daha iyi anlaşılmasını sağlayan transkriptomik (tüm RNA transkript seti) profilleri, çeşitli araştırma grupları tarafından belirlenmiştir. Sözelimi, Xu vd. (2017) euhalofit *Suaeda salsa*'nın olgunlaşmış dimorfik tohumlarındaki transkriptomik profil belirleme çalışmasında; tohum gelişimi, ozmolit birikimi ve tohumun dormansi/çimlenme dengesini incelemiş ve kahverengi tohumlarda siyah tohumlara göre daha büyük boyut ve hızlı tohum çimlenmesi gibi özelliklerin, farklı şekilde eksprese edilen hormonal genler ile ilişkili olabileceğini bildirmişlerdir (Xu vd. 2017).

Zhang vd. (2014) halofit *Karelinia caspica* (Pall.) Less (Asteraceae)'nın tuz stresi altında eksprese edilmiş farklı genlerini incelemiş ve tuz stresine tepkilerini yöneten genlerin moleküler mekanizmalarının, bu bitkide tuz stresinin etkilerinin belirlenmesi ve ABA'nın düzenlenmesi gibi metabolik olayların tanımlanmasına katkıda bulunabileceğini bildirmişlerdir. Kuraklığın çöl ağaçları üzerindeki etkilerini araştırmak için önemli bir kserohalofit olan *Haloxylon ammodendron* üzerinde yapılan çalışmaya göre; RNA-seq ve dijital gen ekspresyonu (DGE), esas olarak iyon taşıyıcıları, sinyal iletimi, ROS-süpürme, fotosentez, hücre duvarı organizasyonu, membran stabilizasyonu ve hormonlar ile ilişkilidir. Ayrıca, inorganik iyonların fizyolojik değişiklikleri ve organik çözünen içeriği, peroksidaz (POD) aktivitesi ve ozmotik potansiyel, ilgili genlerin dinamik transkript profillerine uygun olmuştur (Gao vd. 2018).

Tropik ve sıcak ılıman bölgelerde yayılış gösteren halofitik *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth (Poaceae), türünün tuz toleransının düzenlenmesinde fonksiyonel anahtar genleri tanımlamak için yapılan bir çalışmada, rastgele cDNA ifade eden 3500 bağımsız transgenik *Arabidopsis* hattı üretildi. Bunlardan 150 mM NaCl içeren bir ortamda, doğal tipte karşılaştırıldığında gelişmiş tuz toleransı gösteren 10 hat belirlendi. Seçilen hatlar arasından ikisinin, glisin bakımından zengin RNA bağlayıcı proteinleri kodlayan (SvGRP1 ve SvGRP2) cDNA içerdiği belirlendi. GRP'ler (glisin bakımından zengin RNA bağlayıcı proteinler) *Arabidopsis* ve diğer bazı glikofitlerde, tuz toleransı dahil olmak üzere, çeşitli biyolojik ve biyokimyasal işlemlerde fonksiyonel proteinlerdir. Bu çalışmada SvGRP1-dönüştürücünün metabolomik analizi sonucu belirlenen bulgular, 3-aminopropanoik asit, sitramalik asit ve izositrik asit içeriğindeki artışın, tuz toleransının artmasıyla ilişkili olduğunu düşündürmektedir (Tada vd. 2019). Veriler, yem ve gıda elde edilen türlerin, gelecekte abiyotik streslere daha iyi adaptasyonunu sağlayan iyileştirilmeleri için, değerli genetik kaynakları sağlamaktadır (Gao vd. 2018).

Bu bilgiler ışığında denilebilir ki; halofit bitkilerin vejetatif organlarında sahip oldukları adaptasyonların (sukkulentlik, tuz sekresyonu, tuz biriktirme, spiral ve spiküler hücreler oluşturma vs.) hiçbiri bitkinin çimlenme döneminde fonksiyonel değildir. Bu nedenle, halofit türler tuzlu habitatlarda tutunabilmek için, türlere ve habitat şartlarına bağlı olarak değişen, özgün bir dormansi/çimlenme dengesi oluşturabilmek amacıyla, tohumlarına özgü birçok farklı adaptif mekanizmalar (anatomik, morfolojik, fizyolojik, genetik, vs.) geliştirerek başarılı olmaktadır.

YAZAR KATKI BEYANI

Bu makalede ana konu belirlenmesi ve tasarım, literatür araştırması ve yorumlanması ile makalenin yazımı tüm yazarlar tarafından ortak bir şekilde tamamlanmıştır.

KAYNAKLAR

- Anderson, T.M., Schütz, M. & Risch, A.C. (2012). Seed germination cues and the importance of the soil seed bank across an environmental gradient in the Serengeti. *Oikos* 121(2): 306–312. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19803.x>.
- Anjum, S.A., Ashraf, U., Tanveer, M., Khan, I., Hussain, S., Shahzad, B., Zohaib, A., Abbas, F., Saleem, M.F., Ali, I. & Wang, L.C. (2017). Drought induced changes in growth, osmolyte accumulation and antioxidant metabolism of three maize hybrids. *Front Plant Sci* 8: 69. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00069>.
- Apse, M.P. & Blumwald, E. (2007). Na⁺ transport in plants. *FEBS Lett* 581(12): 2247–2254. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2007.04.014>.

- Avashthi, H., Pathak, R.K., Pandey, N., Arora, S., Mishra, A.K., Gupta, V. K., Ramteke, P.W. & Kumar, A. (2018). Transcriptome-wide identification of genes involved in Ascorbate–Glutathione cycle (Halliwell–Asada pathway) and related pathway for elucidating its role in antioxidative potential in finger millet (*Eleusine coracana* (L.). 3 *Biotech* 8(12): 1–18. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13205-018-1511-9>.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (2014). *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. 2nd Edn. Elsevier, San Diego.
- Beisson, F., Li, Y., Bonaventure, G., Pollard, M. & Ohlrogge, J.B. (2007). The acyltransferase GPAT5 is required for the synthesis of suberin in seed coat and root of *Arabidopsis*. *Plant Cell* 19(1): 351–368. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.106.048033>.
- Bewley, J.D., Bradford, K.J., Hilhorst, H.W. & Nonogaki, H. (2013). *Environmental Regulation of Dormancy and Germination*. Springer, New York, pp. 299–339.
- Boyras, M., Korkmaz, H. & Durmaz, A. (2019). Tohumda dormansi ve çimlenme. *Black Sea Journal of Engineering and Science* 2(3): 92–105. DOI: <https://doi.org/10.34248/bsengineering.527684>.
- Cao, D., Baskin, C.C., Baskin, J.M., Yang, F. & Huang, Z. (2012). Comparison of germination and seed bank dynamics of dimorphic seeds of the cold desert halophyte *Suaeda corniculata* subsp. *mongolica*. *Ann Bot* 110(8): 1545–1558. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcs205>.
- Cao, D., Baskin, C.C., Baskin, J.M., Yang, F. & Huang, Z. (2014). Dormancy cycling and persistence of seeds in soil of a cold desert halophyte shrub. *Ann Bot* 113(1): 171–179. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mct256>.
- Cao, J., Lv, X.Y., Chen, L., Xing, J.J. & Lan, H.Y. (2015). Effects of salinity on the growth, physiology and relevant gene expression of an annual halophyte grown from heteromorphic seeds. *AoB Plants* 7: 112. DOI: <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv112>.
- Cao, J., Wang, L. & Lan, H. (2016). Validation of reference genes for quantitative RT-PCR normalization in *Suaeda aralocaspica*, an annual halophyte with heteromorphism and C4 pathway without Kranz anatomy. *PeerJ* 4: e1697. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.1697>.
- Caparrós, P.G., Öztürk, M., Gul, A., Batool, T.S., Pirasteh-Anosheh, H., Ünal, B.T., Altay, V. & Toderich, K.N. (2022). Halophytes have potential as heavy metal phytoremediators: A comprehensive review. *Environ Exp Bot* 193: 104666. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104666>.
- Debez, A., Belghith, I., Pich, A., Taamalli, W., Abdelly, C. & Braun, H.P. (2018). High salinity impacts germination of the halophyte *Cakile maritima* but primes seeds for rapid germination upon stress release. *Physiol Plant* 164(2): 134–144. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.12679>.
- El-Keblawy, A., Gairola, S. & Bhatt, A. (2016). Maternal habitat affects germination requirements of *Anabasis setifera*, a succulent shrub of the Arabian deserts. *Acta Botanica Brasilica* 30(1): 35–40. DOI: <https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0212>.
- Fukuhara, T., Kirch, H.H. & Bohnert, H.J. (1999). Expression of Vp1 and water channel proteins during seed germination. *Plant Cell Environ* 22(4): 417–424. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00427.x>.

- Gao, H.J., Lü, X.P., Zhang, L., Qiao, Y., Zhao, Q., Wang, Y.P., Li, M.F. & Zhang, J.L. (2018). Transcriptomic profiling and physiological analysis of haloxylon ammodendron in response to osmotic stress. *Int J Mol Sci* 19(1): 84. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms19010084>.
- González, M.B. (2019). [Adaptation of halophytes to different habitats]. In: Jimenez-Lopez, J.C. (Ed.). *Seed Dormancy and Germination*. IntechOpen. DOI: 10.5772/intechopen.87056.
- Grigore M.N. (2012). *Romanian salt tolerant plants. Taxonomy and ecology*. Iași, Edit. Tehnopress.
- Guja, L., Wuhler, R., Moran, K., Dixon, K.W., Wardell-Johnson, G. & Merritt, D.J. (2013). Full spectrum X-ray mapping reveals differential localization of salt in germinating seeds of differing salt tolerance. *Bot J Linn Soc* 173(1): 129–142. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12072>.
- Gul, B., Ansari, R., Flowers, T.J. & Khan, M.A. (2013). Germination strategies of halophyte seeds under salinity. *Environ Exp Bot* 92(1): 4–18. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.11.006>.
- Guo, J., Suo, S. & Wang, B.S. (2015). Sodium chloride improves seed vigour of the euhalophyte *Suaeda salsa*. *Seed Sci Res* 25(3): 335–344. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0960258515000239>.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K. & Öztürk, M. (2019). *Ecophysiology, Abiotic Stress Responses and Utilization of Halophytes*. Springer, New York.
- Imbert, E. (2002). Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 5(1): 13–36. DOI: <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00021>.
- İç, S. (2015). Çarşamba Ovası Sol Sahil Topraklarında Yorgunluk Parametrelerinin Belirlenmesi (Doktora Tezi). Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Samsun.
- Jaimand, K. & Rezaee, M.B. (1996). Variability in seed composition due to plant population and capitula zones of sunflower. *Agrochimica* 40: 48–54.
- Kazachkova, Y., Khan, A., Acuña, T., López-Díaz, I., Carrera, E., Khozin-Goldberg, I., Fait, A. & Barak, S. (2016). Salt induces features of a dormancy-like state in seeds of *Eutrema (Thellungiella) salsugineum*, a halophytic relative of *Arabidopsis*. *Front Plant Sci* 7: 1071. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01071>.
- Khan, M.A. & Gul, B. (1998). High salt tolerance in germinating dimorphic seeds of *Arthrocnemum indicum*. *Int J Plant Sci* 159(5): 826–832. DOI: <https://doi.org/10.1086/297603>.
- Khan, M.A., Ansari, R., Gul, B. & Li, W. (2009). Dormancy and germination responses of halophyte seeds to the application of ethylene. *C R Biol* 332(9): 806–815. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2009.05.002>.
- Kochánková, J. & Mandák, B. (2009). How do population genetic parameters affect germination of the heterocarpic species *Atriplex tatarica* (Amaranthaceae)? *Ann Bot* 103(8): 1303–1313. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcp073>.
- Kucera, B., Cohn, M.A. & Leubner-Metzger, G. (2005). Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Sci Res* 15(4): 281–307. DOI: <https://doi.org/10.1079/SSR2005218>.
- Kumari, A., Das, P., Parida, A.K. & Agarwal, P.K. (2015). Proteomics, metabolomics, and ionomics perspectives of salinity tolerance in halophytes. *Front Plant Sci* 6: 537. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00537>.

- Lee, Y.P., Funk, C., Erban, A., Kopka, J., Köhl, K.I., Zuther, E. & Hinch, D.K. (2016). Salt stress responses in a geographically diverse collection of *Eutrema/Thellungiella* spp. accessions. *Funct Plant Biol* 43(7): 590–606. DOI: <https://doi.org/10.1071/FP15285>.
- Lenser, T., Graeber, K., Çevik, Ö.S., Adıgüzel, N., Dönmez, A.A., Grosche, C., Kettermann, M., Mayland-Quellhorst, S., Mérai, Z., Mohammadin, S., Nguyen, T.P., Rümpler, F., Schulze, C., Sperber, K., Steinbrecher, T., Wiegand, N., Strnad, M., Scheid, O.M., Rensing, S.A., Schranz, M.E., Theißen, G., Mummenhoff, K. & Leubner-Metzger, G. (2016). Developmental control and plasticity of fruit and seed dimorphism in *Aethionema arabicum*. *Plant Physiol* 172(3): 1691–1707. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.16.00838>.
- Li, W., Liu, X., Khan, M.A. & Yamaguchi, S. (2005). The effect of plant growth regulators, nitric oxide, nitrate, nitrite and light on the germination of dimorphic seeds of *Suaeda salsa* under saline conditions. *J Plant Res* 118(3): 207–214. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10265-005-0212-8>.
- Li, W., An, P., Liu, X., Khan, M.A., Tsuji, W. & Tanaka, K. (2008). The effect of light, temperature and bracteoles on germination of polymorphic seeds of *Atriplex centralasiatica* Iljin under saline conditions. *Seed Science and Technology* 36(2): 325.
- Li, X., Zhang, X., Song, J., Fan, H., Feng, G. & Wang, B. (2011). Accumulation of ions during seed development under controlled saline conditions of two *Suaeda salsa* populations is related to their adaptation to saline environments. *Plant Soil* 341(1): 99–107. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0625-6>.
- Li, W., Yamaguchi, S., Khan, M.A., An, P., Liu, X., & Tran, L.S.P. (2016a). Roles of gibberellins and abscisic acid in regulating germination of *Suaeda salsa* dimorphic seeds under salt stress. *Front Plant Sci* 6: 1235. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01235>.
- Li, Z., Zhang, J., Li, J., Li, H. & Zhang, G. (2016b). The functional and regulatory mechanisms of the *Thellungiella salsuginea* ascorbate peroxidase 6 (TsAPX6) in response to salinity and water deficit stresses. *PLoS One* 11(4): e0154042. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154042>
- Linkies, A., Graeber, K., Knight, C. & Leubner-Metzger, G. (2010). The evolution of seeds. *New Phytol* 186(4): 817–831. DOI: [10.1111/j.1469-8137.2010.03249.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03249.x).
- Liu, R., Wang, L., Tanveer, M. & Song, J. (2018). Seed heteromorphism: an important adaptation of halophytes for habitat heterogeneity. *Front Plant Sci* 9: 1515. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01515>.
- Lloyd, D.G. (1984). Variation strategies of plants in heterogeneous environments. *Biol J Linn Soc* 21(4): 357–385. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb01600.x>.
- Ludewig, K., Zelle, B., Eckstein, R.L., Mosner, E., Otte, A. & Donath, T.W. (2014). Differential effects of reduced water potential on the germination of floodplain grassland species indicative of wet and dry habitats. *Seed Sci Res* 24(1): 49–61. DOI: <https://doi.org/10.1017/S096025851300038X>.
- Ma, Y., Wang, J., Zhang, J., Zhang, S., Liu, Y. & Lan, H. (2018). Seed heteromorphism and effects of light and abiotic stress on germination of a typical annual halophyte *Salsola ferganica* in cold desert. *Front Plant Sci* 8: 2257. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02257>.
- Maxwell, C.D., Zobel, A. & Woodfine, D. (1994). Somatic polymorphism in the achenes of *Tragopogon dubius*. *Can J Bot* 72(9): 1282–1288. DOI: <https://doi.org/10.1139/b94-156>.

- Mohamed, E., Kasem, A.M. & Farghali, K.A. (2018). Seed germination of Egyptian *Pancreaticum maritimum* under salinity with regard to cytology, antioxidant and reserve mobilization enzymes, and seed anatomy. *Flora* 242: 120–127. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.03.011>.
- Munns, R. (2005). Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytol* 167(3): 645–663.
- Noctor, G., Mhamdi, A., Chaouch, S., Han, Y.I., Neukermans, J., Marquez-Garcia, B., Queval, G. & Foyer, C.H. (2012). Glutathione in plants: an integrated overview. *Plant Cell Environ* 35(2): 454–484. DOI: [10.1111/j.1365-3040.2011.02400.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02400.x).
- Orlovsky, N., Japakova, U., Zhang, H. & Volis, S. (2016). Effect of salinity on seed germination, growth and ion content in dimorphic seeds of *Salicornia europaea* L. (Chenopodiaceae). *Plant Divers* 38(4): 183–189. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pld.2016.06.005>.
- Piskurewicz, U., Jikumaru, Y., Kinoshita, N., Nambara, E., Kamiya, Y. & Lopez-Molina, L. (2008). The gibberellic acid signaling repressor RGL2 inhibits *Arabidopsis* seed germination by stimulating abscisic acid synthesis and ABI5 activity. *Plant Cell* 20(10): 2729–2745. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.108.061515>.
- Pujol, J.A., Calvo, J.F. & Ramirez-Diaz, L. (2000). Recovery of germination from different osmotic conditions by four halophytes from southeastern Spain. *Ann Bot* 85(2): 279–286. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.1028>.
- Shabala, S., Cuin, T.A. & Pottosin, I. (2007). Polyamines prevent NaCl-induced K⁺ efflux from pea mesophyll by blocking non-selective cation channels. *FEBS Lett* 581(10): 1993–1999. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2007.04.032>.
- Sharma, A., Devi, A., Garg, C., Kumari, A., Mann, A. & Kumar, A. (2019). *Behavior of Halophytes and Their Tolerance Mechanism Under Different Abiotic Stresses. In Ecophysiology, Abiotic Stress Responses and Utilization of Halophytes*. Springer, Singapore, pp. 25–38.
- Shen, Y.Y., Li, Y. & Yan, S.G. (2003). Effects of salinity on germination of six salt-tolerant forage species and their recovery from saline conditions. *N Z J Agric Res* 46(3): 263–269. DOI: <https://doi.org/10.1080/00288233.2003.9513552>.
- Song, J. & Wang, B. (2015). Using euhalophytes to understand salt tolerance and to develop saline agriculture: *Suaeda salsa* as a promising model. *Ann Bot* 115(3): 541–553. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcu194>.
- Song, J., Feng, G.U., Tian, C. & Zhang, F. (2005). Strategies for adaptation of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* to a saline environment during seed-germination stage. *Ann Bot* 96(3): 399–405. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mci196>.
- Song, J., Feng, G., Li, Z.K., Chen, A.D., Chen, X.M. & Zhang, F.S. (2007). Effects of salinity and scarifying seed coat on ion content of embryos and seed germination for *Suaeda physophora* and *Haloxylon ammodendron*. *Seed Science and Technology* 35(3): 615–623. DOI: <https://doi.org/10.15258/sst.2007.35.3.09>.
- Song, J., Fan, H., Zhao, Y., Jia, Y., Du, X. & Wang, B. (2008). Effect of salinity on germination, seedling emergence, seedling growth and ion accumulation of a euhalophyte *Suaeda salsa* in an intertidal zone and on saline inland. *Aquat Bot* 88(4): 331–337. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.11.004>.
- Song, J., Zhou, J., Zhao, W., Xu, H., Wang, F., Xu, Y., Wang, L. & Tian, C. (2016). Effects of salinity and nitrate on production and germination of dimorphic seeds applied both through the

- mother plant and exogenously during germination in *Suaeda salsa*. *Plant Species Biol* 31(1): 19–28. DOI: <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12071>.
- Song, J., Shi, W., Liu, R., Xu, Y., Sui, N., Zhou, J. & Feng, G. (2017). The role of the seed coat in adaptation of dimorphic seeds of the euhalophyte *Suaeda salsa* to salinity. *Plant Species Biol* 32(2): 107–114. DOI: <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12132>.
- Sui, N., Li, M., Li, K., Song, J. & Wang, B.S. (2010). Increase in unsaturated fatty acids in membrane lipids of *Suaeda salsa* L. enhances protection of photosystem II under high salinity. *Photosynthetica* 48(4): 623–629. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-010-0080-x>.
- Sui, N. & Han, G. (2014). Salt-induced photoinhibition of PSII is alleviated in halophyte *Thellungiella halophila* by increases of unsaturated fatty acids in membrane lipids. *Acta Physiol Plant* 36(4): 983–992. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11738-013-1477-5>.
- Sui, N., Tian, S., Wang, W., Wang, M. & Fan, H. (2017). Overexpression of glycerol-3-phosphate acyltransferase from *Suaeda salsa* improves salt tolerance in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci* 8: 1337. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01337>.
- Tada, Y., Kawano, R., Komatsubara, S., Nishimura, H., Katsuhara, M., Ozaki, S., Terashima, S., Yano, K., Endo, C., Sato, M., Okamoto, M., Sawada, Y., Hirai, M.Y. & Kurusu, T. (2019). Functional screening of salt tolerance genes from a halophyte *Sporobolus virginicus* and transcriptomic and metabolomic analysis of salt tolerant plants expressing glycine-rich RNA-binding protein. *Plant Sci* 278: 54–63. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.10.019>.
- Taji, T., Seki, M., Satou, M., Sakurai, T., Kobayashi, M., Ishiyama, K., Narusaka, Y., Narusaka, M., Zhu, J.K. & Shinozaki, K. (2004). Comparative genomics in salt tolerance between *Arabidopsis* and *Arabidopsis*-related halophyte salt cress using *Arabidopsis* microarray. *Plant Physiol* 135(^):1697–1709. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.104.039909>.
- Tanveer, M. & Shah, A.N. (2017). An insight into salt stress tolerance mechanisms of *Chenopodium album*. *Environ Sci Pollut Res* 24: 16531–16535. DOI: [10.1007/s11356-017-9337-2](https://doi.org/10.1007/s11356-017-9337-2).
- Tuteja, N. (2007). Mechanisms of high salinity tolerance in plants. *Methods Enzymol* 428: 419–438.
- Wang, H.L., Wang, L., Tian, C.Y. & Huang, Z.Y. (2012). Germination dimorphism in *Suaeda acuminata*: a new combination of dormancy types for heteromorphic seeds. *S Afr J Bot* 78: 270–275. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2011.05.012>.
- Wang, F., Xu, Y.G., Wang, S., Shi, W., Liu, R., Feng, G. & Song, J. (2015). Salinity affects production and salt tolerance of dimorphic seeds of *Suaeda salsa*. *Plant Physiol Biochem* 95: 41–48. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.07.005>.
- Wang, F.X., Yin, C.H., Song, Y.P., Li, Q., Tian, C.Y. & Song, J. (2018). Reproductive allocation and fruit-set pattern in the euhalophyte *Suaeda salsa* in controlled and field conditions. *Plant Biosyst - Int J Dealing Aspects Plant Biosyst* 152(4): 749–758. DOI: <https://doi.org/10.1080/11263504.2017.1330776>.
- Xu, Y., Zhao, Y., Duan, H., Sui, N., Yuan, F. & Song, J. (2017). Transcriptomic profiling of genes in matured dimorphic seeds of euhalophyte *Suaeda salsa*. *BMC Genomics* 18(1), 1–14. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12864-017-4104-9>.
- Yan, C., Wei, Y. & Yang, M. (2011). Comparative germination of *Tamarix ramosissima* spring and summer seeds. *EXCLI journal* 10: 198.

- Yuan, K., Rashotte, A.M., & Wysocka-Diller, J.W. (2011). ABA and GA signaling pathways interact and regulate seed germination and seedling development under salt stress. *Acta Physiol Plant* 33(2): 261–271. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0542-6>.
- Yuan, F., Guo, J., Shabala, S. & Wang, B. (2019). Reproductive physiology of halophytes: current standing. *Front Plant Sci* 9: 1954. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01954>.
- Zhang, H., Zhang, G., Lü, X., Zhou, D. & Han, X. (2015). Salt tolerance during seed germination and early seedling stages of 12 halophytes. *Plant Soil* 388(1): 229–241. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2322-3>.
- Zhang, H., Zhu, J., Gong, Z. & Zhu, J. K. (2022). Abiotic stress responses in plants. *Nat Rev Genet* 23(2): 104–119. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41576-021-00413-0>.
- Zhang, S., Song, J., Wang, H. & Feng, G. (2010). Effect of salinity on seed germination, ion content and photosynthesis of cotyledons in halophytes or xerophyte growing in Central Asia. *J Plant Ecol* 3(4): 259–267. DOI: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtq005>.
- Zhang, X., Liao, M., Chang, D. & Zhang, F. (2014). Comparative transcriptome analysis of the Asteraceae halophyte *Karelinia caspica* under salt stress. *BMC Res Notes* 7(1): 927. DOI: <https://doi.org/10.1186/1756-0500-7-927>.
- Zhao, Y., Yang, Y., Song, Y., Li, Q. & Song, J. (2018). Analysis of storage compounds and inorganic ions in dimorphic seeds of euhalophyte *Suaeda salsa*. *Plant Physiol Biochem* 130: 511–516. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.08.003>.
- Zhou, C., Sun, Y., Ma, Z. & Wang, J. (2015). Heterologous expression of EsSPDS1 in tobacco plants improves drought tolerance with efficient reactive oxygen species scavenging systems. *S Afr J Bot* 96: 19–28. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2014.10.008>.
- Zhou, J.C., Fu, T.T., Sui, N., Guo, J.R., Feng, G., Fan, J.L. & Song, J. (2016). The role of salinity in seed maturation of the euhalophyte *Suaeda salsa*. *Plant Biosyst - Int J Dealing Aspects Plant Biosyst* 150(1): 83–90. DOI: <https://doi.org/10.1080/11263504.2014.976294>.