

T.C.
SAKARYA ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

**BAZI ARPA (*Hordeum vulgare* L.) GENOTİPLERİNDE
TUZ TOLERANSININ FİZYOLOJİK VE BİYOKİMYASAL
OLARAK ARAŞTIRILMASI**

YÜKSEK LİSANS TEZİ

Serkan CANAVAR

Enstitü Anabilim Dalı : BİYOLOJİ

Tez Danışmanı : Dr. Öğr. Üyesi Ali DOĞRU

Nisan 2018

T.C.
SAKARYA ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

**BAZI ARPA (*Hordeum vulgare* L.) GENOTİPLERİNDE TUZ
TOLERANSININ FİZYOLOJİK VE BİYOKİMYASAL OLARAK
ARAŞTIRILMASI**

YÜKSEK LİSANS TEZİ

Serkan CANAVAR

Enstitü Anabilim Dalı : BİYOLOJİ

Bu tez 25.04.2018 tarihinde aşağıdaki jüri tarafından oybirliği / oyçokluğu ile kabul edilmiştir.



Doç. Dr. Özlem AKSOY

Jüri Başkanı



**Doç. Dr. Tuğba ONGUN
SEVİNDİK**

Üye



**Dr. Öğr. Üyesi Ali
DOĞRU**

Üye

BEYAN

Tez içindeki tüm verilerin akademik kurallar çerçevesinde tarafımdan elde edildiğini, görsel ve yazılı tüm bilgi ve sonuçların akademik ve etik kurallara uygun şekilde sunulduğunu, kullanılan verilerde herhangi bir tahrifat yapılmadığını, başkalarının eserlerinden yararlanılması durumunda bilimsel normlara uygun olarak atıfta bulunulduğunu, tezde yer alan verilerin bu üniversite veya başka bir üniversitede herhangi bir tez çalışmasında kullanılmadığını beyan ederim.

Serkan CANAVAR

25.04.2018

TEŐEKKÜR

Yüksek lisans eğitimim boyunca değerli bilgi ve deneyimlerinden yararlandığım, her konuda bilgi ve desteğini almaktan çekinmediğim, araştırmanın planlanmasından yazılmasına kadar tüm aşamalarında yardımlarını esirgemeyen, teşvik eden, aynı titizlikte beni yönlendiren değerli danışman hocam Dr. Öğr. Üyesi Ali DOĞRU' ya teşekkürlerimi sunarım.

Ayrıca tez çalışmamın başından sonuna kadar maddi ve manevi her açıdan desteğini ve yardımını esirgemeyen değerli eşim Emine CANAVAR'a, desteklerini eksik etmeyen annem Serpil CANAVAR ve kardeşim Adem CANAVAR'a teşekkürlerimi sunarım.

İÇİNDEKİLER

| | |
|---------------------------------------|-----|
| TEŞEKKÜR | i |
| İÇİNDEKİLER | ii |
| SİMGELER VE KISALTMALAR LİSTESİ | vi |
| ŞEKİLLER LİSTESİ | vii |
| TABLolar LİSTESİ | x |
| ÖZET | xi |
| SUMMARY | xii |

BÖLÜM 1.

| | |
|-------------|---|
| GİRİŞ | 1 |
|-------------|---|

BÖLÜM 2.

| | |
|---|----|
| KAYNAK ARAŞTIRMASI | 12 |
| 2.1. Bitkilerde Büyüme ve Gelişme | 12 |
| 2.2. Bitkilerde Büyümeyi Etkileyen Faktörler..... | 13 |
| 2.2.1. Dış faktörler | 13 |
| 2.2.2. İç faktörler | 15 |
| 2.3. Bitkilerde Stres Kavramı | 15 |
| 2.3.1. Tuz stresi | 19 |
| 2.3.1.1. Toprak tuzluluğunun tipleri ve toprağın tuzlanma nedenleri ... | 20 |
| 2.3.1.2. Tuz stresinin bitkiler üzerindeki etkisi ve tuz toleransı..... | 22 |
| 2.4. Tuz Stresinin Bitkiler Üzerindeki Genel Etkileri | 25 |
| 2.4.1. Bitkilerde bazı büyüme parametreleri üzerine etkisi..... | 25 |
| 2.4.2. Bitkilerde su ilişkileri üzerine etkisi | 26 |
| 2.4.3. Çözünür karbohidratlar üzerine etkisi | 27 |
| 2.4.4. Çözünür proteinler üzerine etkisi | 29 |

| | |
|---|----|
| 2.4.5. Aminoasitler ve amidler üzerine etkisi..... | 30 |
| 2.4.6. Kuaterner amonyum bileşikleri üzerine etkisi..... | 33 |
| 2.4.7. Polioller üzerine etkisi..... | 34 |
| 2.4.8. Lipidler üzerine etkisi..... | 36 |
| 2.4.9. İyon miktarı üzerine etkisi..... | 37 |
| 2.4.10. Hormonlar üzerine etkisi..... | 38 |
| 2.4.11. Fotosentez üzerine etkisi..... | 44 |
| 2.5. Bitkilerde Oksidatif Stres..... | 46 |
| 2.5.1. Bitki Hücrelerinde AOT'lerin oluştuğu bölgeler..... | 48 |
| 2.5.1.1. Kloroplastlar..... | 48 |
| 2.5.1.2. Mitokondriler..... | 50 |
| 2.5.1.3. Peroksizomlar..... | 51 |
| 2.5.1.4. Diğer AOT kaynakları..... | 51 |
| 2.6. Bitkilerde Antioksidant Sistem..... | 51 |
| 2.6.1. Antioksidant enzimler..... | 52 |
| 2.6.1.1. Süperoksit dismutaz (SOD;1.15.1.1)..... | 52 |
| 2.6.1.2. Askorbat peroksidaz (APOD; 1.11.1.11)..... | 53 |
| 2.6.1.3. Glutasyon redüktaz (GR 1.6.4.2)..... | 54 |
| 2.6.1.4. Monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR; 1.6.5.4)..... | 54 |
| 2.6.1.5. Dehidroaskorbat redüktaz (DHAR; 1.8.5.1)..... | 55 |
| 2.6.1.6. Katalaz (KAT;1.11.1.6)..... | 56 |
| 2.6.1.7. Guaiakol peroksidaz (GPOD;1.11.1.7)..... | 57 |
| 2.6.2. Enzimatik olmayan antioksidant moleküller..... | 58 |
| 2.6.2.1. Askorbik asit (AsA)..... | 58 |
| 2.6.2.2. Glutasyon..... | 59 |
| 2.6.2.3. α -Tokoferol..... | 61 |
| 2.6.2.4. Karotenoidler..... | 61 |
| 2.7. Klorofil a Floresansı..... | 62 |
| 2.7.1. Klorofil a Floresans indüksiyon kinetikleri..... | 64 |
| 2.8. Arpa Hakkında Genel Bilgiler..... | 67 |

BÖLÜM 3.

| | |
|---|----|
| MATERYAL VE YÖNTEM | 70 |
| 3.1. Bitki Materyali | 70 |
| 3.2. Kullanılan araç-gereçler | 70 |
| 3.3. Bitki Yetiştirme Yöntemi | 70 |
| 3.4. Analizler | 71 |
| 3.4.1. Kök ve gövde boylarının belirlenmesi | 71 |
| 3.4.2. Taze ve kuru ağırlıkların belirlenmesi | 71 |
| 3.4.3. Fotosentetik pigment miktarının belirlenmesi..... | 72 |
| 3.4.4. Malondialdehit (MDA) miktarının belirlenmesi | 73 |
| 3.4.5. Hidrojen peroksit (H ₂ O ₂) miktarının belirlenmesi | 73 |
| 3.4.6. Serbest prolin miktarının belirlenmesi | 74 |
| 3.4.7. Klorofil a floresansı ölçümleri..... | 74 |
| 3.5. Bazı antioksidant enzim aktivitelerinin belirlenmesi | 74 |
| 3.5.1. Toplam süperoksit dismutaz (SOD) aktivitesinin belirlenmesi.... | 74 |
| 3.5.2. Toplam askorbat peroksidaz (APOD) aktivitesinin belirlenmesi. | 75 |
| 3.5.3. Toplam glutatyon redüktaz (GR) aktivitesinin belirlenmesi | 75 |
| 3.5.4. Toplam guaiakol peroksidaz (GPOD) aktivitesinin belirlenmesi. | 76 |
| 3.6. İstatistik Analizler..... | 76 |

BÖLÜM 4.

| | |
|---|----|
| ARAŞTIRMA BULGULARI | 77 |
| 4.1. Tuz Stresinin Bitki Boyu Üzerine Etkisi | 77 |
| 4.2. Tuz Stresinin Taze Ağırlık ve Biyokütle Birikimi Üzerine Etkisi | 79 |
| 4.3. Tuz Stresinin Bitki-Ortam Su İlişkileri Üzerine Etkisi..... | 81 |
| 4.4. Tuz Stresinin Fotosentetik Pigment Miktarı Üzerine Etkisi..... | 81 |
| 4.5. Tuz Stresinin Malondialdehit (MDA) Miktarı Üzerine Etkisi..... | 84 |
| 4.6. Tuz Stresinin Hidrojen Peroksit (H ₂ O ₂) Miktarı Üzerine Etkisi..... | 84 |
| 4.7. Tuz Stresinin Serbest Prolin Miktarı Üzerine Etkisi | 85 |
| 4.8. Tuz Stresinin Fotosentetik Aktivite Üzerine Etkisi | 85 |
| 4.9. Tuz Stresinin Bazı Antioksidant Enzim Aktiviteleri Üzerine Etkisi..... | 92 |

BÖLÜM 5.

TARTIŞMA VE SONUÇ 96

KAYNAKLAR 112

ÖZGEÇMİŞ 146

SİMGELER VE KISALTMALAR LİSTESİ

| | |
|-------------------------------|---|
| $^1\text{O}_2$ | : Tekli uyarılmış (singlet) oksijen |
| AOT | : Aktif oksijen türleri |
| APOD | : Askorbat peroksidaz |
| AsA | : Askorbik asit |
| dS m ⁻¹ | : Desisiemens metre ⁻¹ |
| Fm | : Maksimum floresans |
| Fo | : Minimum floresans |
| FSI | : Fotosistem I |
| FSII | : Fotosistem II |
| Fv | : Değişken floresans |
| Fv/Fm | : FSII' nin maksimum kuantum etkinliği |
| GPOD | : Guaiakol peroksidaz |
| GR | : Glutasyon redüktaz |
| H ₂ O ₂ | : Hidrojen peroksit |
| mM | : Milimolar |
| NADPH | : Nikotinadenin amid dinükleotid fosfat |
| O ₂ ⁻ | : Süperoksit radikali |
| OH ⁻ | : Hidroksil radikali |
| SOD | : Süperoksit dismutaz |
| TBA | : Tiobarbitürik asit |
| TCA | : Trikloroasetik asit |

ŞEKİLLER LİSTESİ

| | | |
|------------|---|----|
| Şekil 2.1. | Bitki büyümesi ve gelişmesinde etkili olan stres faktörleri. | 17 |
| Şekil 2.2. | Çeşitli faktörlere bağlı olarak bitkilerin oluşturabileceği stres cevapları. | 19 |
| Şekil 2.3. | Tuz stresi altındaki bitkilerde iki fazlı etki modeli..... | 24 |
| Şekil 2.4. | AOS (antioksidant sistem) ve AOT (aktif oksijen türleri) arasındaki denge. | 47 |
| Şekil 2.5. | Enerji transferi mekanizması ile farklı AOT' lerin oluşumu..... | 48 |
| Şekil 2.6. | Askorbat-glutasyon döngüsünün mekanizması. | 58 |
| Şekil 2.7. | OJIP eğrisi ve önemli zaman noktaları..... | 65 |
| Şekil 4.1. | Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde (A) kök boyu, (B) gövde boyu ve (C) toplam boy üzerine etkisi.... | 78 |
| Şekil 4.2. | Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde (A) kök taze ağırlığı ve (B) kökteki biyokütle birikimi üzerine etkisi..... | 79 |
| Şekil 4.3. | Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde (A) gövde taze ağırlığı ve (B) gövdedeki biyokütle birikimi üzerine etkisi.. | 80 |
| Şekil 4.4. | Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde (A) gövde taze ağırlığı ve (B) gövdedeki biyokütle birikimi üzerine etkisi.. | 82 |
| Şekil 4.5. | Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde (A) klorofil a (B) klorofil b, (C) toplam klorofil ve (D) toplam karotenoid miktarı üzerine etkisi.. | 83 |
| Şekil 4.6. | Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde MDA miktarı üzerine etkisi.. | 84 |
| Şekil 4.7. | Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde H ₂ O ₂ miktarı üzerine etkisi.. | 85 |
| Şekil 4.8. | Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde serbest prolin miktarı üzerine etkisi..... | 86 |

| | |
|---|----|
| Şekil 4.9. (A) 1 gün ve (B) 7 gün tuz stresi (120 mM NaCl) uygulanmış iki arpa genotipinde klorofil a floresansı indüksiyon eğrisi (OJIP eğrisi). | 88 |
| Şekil 4.10. (A) Bir gün ve (B) yedi gün tuz stresi (120 mM NaCl) uygulanan iki arpa genotipinin yapraklarında FS II aktivitesini karakterize eden bazı klorofil a floresansı parametrelerindeki değişimler..... | 89 |
| Şekil 4.11. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde süperoksid dismutaz aktivitesi üzerine etkisi..... | 93 |
| Şekil 4.12. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde askorbat peroksidaz aktivitesi üzerine etkisi..... | 94 |
| Şekil 4.13. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde glutatyon redüktaz aktivitesi üzerine etkisi..... | 95 |
| Şekil 4.14. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde guaiakol peroksidaz aktivitesi üzerine etkisi..... | 95 |

TABLULAR LİSTESİ

| | |
|---|----|
| Tablo 2.1. JIP testinden elde edilen bazı parametreler ve tanımları..... | 66 |
| Tablo 2.2. Ülkemizde yıllara göre arpa üretimi ile ilgili istatistiksel bilgiler..... | 69 |
| Tablo 3.1. Hoagland besin çözeltisi..... | 72 |
| Tablo 4.1. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde bazı klorofil a floresans parametreleri üzerine etkisi..... | 86 |

ÖZET

Anahtar kelimeler: Arpa, tuz stresi, fotosentetik aktivite, klorofil a floresansı, antioksidant sistem

Bu çalışmada iki farklı arpa (*Hordeum vulgare* L.) genotipinin (Erginel-90 ve Tokak 157/37) tuz (NaCl; 120 mM) tolerans derecesi bazı fizyolojik ve biyokimyasal parametreler yardımıyla karşılaştırmalı olarak incelenmiştir. Klorofil a floresansı verilerine göre tuz stresi arpa genotiplerindeki fotosistem I ve fotosistem II aktivitesini azaltmıştır. Ancak gözlenen değişimlerin arpa genotiplerine ve tuz stresinin uygulama süresine bağlı olduğu görülmüştür. Birçok klorofil a floresansı parametresi (maksimum floresans yoğunluğuna ulaşılması için geçen süre, OJIP eğrisinin üzerindeki alan, oksijen evolüsyonundan sorumlu olan kompleksin aktivitesi, reaksiyon merkezlerinin kapanma hızı, plastokinon havuzunun boyutu, ısı kaybı verimi, fotokimyasal ve ışığa bağımlı olmayan reaksiyonların performans göstergesi ve performans indeksi) tuz uygulamasından 24 saat sonra etkilenmesine rağmen, yedi gün sonraki değişimlerin daha belirgin olduğu gözlenmiştir. Erginel-90 ile karşılaştırıldığında, Tokak 157/37' nin fotosentetik aygıtının tuz stresine daha toleranslı olduğu belirlenmiştir. Bu sonuçlara uygun olarak, süperoksit dismutaz, askorbat peroksidaz, glutatyon redüktaz ve guaiakol peroksidaz gibi bazı antioksidant enzimlerin aktivitelerinin ve toplam karotenoid miktarının daha yüksek olmasından dolayı, Tokak 157/37' de daha yüksek bir askorbat-glutatyon döngüsü aktivitesi belirlenmiştir. Ancak Erginel-90' da antioksidant kapasitenin tuzlu koşullar altında aktif hale gelmediği ve sonuçta yapraklarda H₂O₂ birikimi, membran peroksidasyonu ve fotosentetik pigmentlerin parçalandığı gözlenmiştir.

Sonuçlarımıza göre her iki arpa genotipinde gözlenen değişimlerin tuz stresinin uygulama süresi ile ilişkili olduğu açıktır. Aynı zamanda; tuz stresi altında daha yüksek fotosentetik ve antioksidant aktiviteye sahip olmasından dolayı Tokak 157/37' nin Erginel-90' a göre tuz stresine daha toleranslı olduğu söylenebilir.

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL INVESTIGATION OF SALT TOLERANCE IN SOME BARLEY (*Hordeum vulgare* L.) GENOTYPES

SUMMARY

Keywords: Barley, salinity stress, photosynthetic activity, chlorophyll a fluorescence, antioxidant system

In this study, the degree of salinity (NaCl; 120 mM) tolerance of two barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes (Erginel-90 ve Tokak 157/37) was comparatively investigated through some physiological and biochemical parameters. Salinity stress decreased photosystem I and photosystem II activity in barley genotypes, as evaluated by chlorophyll a fluorescence data. However, the marked decreases were dependent on the duration of salt application and the barley genotypes. Several chlorophyll a fluorescence parameters (e.g., time to reach maximum chlorophyll a fluorescence intensity, area over the OJIP curve, oxygen evolving complex activity, rate of reaction center closure, plastoquinone pool size, yield of heat loss, performance indices of photochemical and non-light dependent reactions and performance index) were affected after 24 hour of salt treatment, but these changes were much more pronounced after 7 days of salt treatment. The photosynthetic apparatus of Tokak 157/37 was found to be much more tolerant to salt stress, compared with Erginel-90. Accordingly, higher level of ascorbate-glutathione cycle activity was measured in Tokak 157/37 under salinity stress, as indicated by higher activity of some antioxidant enzymes such as superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, glutathione reductase and guaiacol peroxidase and by higher amount of total carotenoid. In Erginel-90, on the other hand, antioxidative capacity was not active under saline condition and this resulted in H₂O₂ accumulation, membrane peroxidation and destruction of photosynthetic pigments in the leaves of Erginel-90.

According to our results, it is clear that metabolic changes was proportional to the duration of salt stress in the both barley genotypes. Also, it may be concluded that Tokak 157/37 is much more tolerant to salinity (120 mM) because of higher photosynthetic and antioxidant activity under salt stress, compared to Erginel-90.

BÖLÜM 1. GİRİŞ

Büyüme, bitkisel organların boyutlarında ve kuru madde birikiminde meydana gelen geri dönüşümü olmayan (irreversible) artış olarak tanımlanmaktadır. Büyüme aynı zamanda metabolik enerjiye gereksinim duyan karmaşık bir metabolik süreçtir. Büyümenin meydana gelmesi için hücrelerdeki anabolik reaksiyonların katabolik reaksiyonlara göre daha hızlı bir şekilde meydana gelmesi gerekir (Larcher, 1995). Ancak bitki büyümesi bazı yapısal değişimlerle, özgün yapısal elementlerin ve bitki yapısını meydana getiren çeşitli organların oluşumuyla da yakından ilgilidir. Bu tip değişimlere farklılaşma adı verilir. Büyüme ve farklılaşma olayları sonucunda bitkilerde gelişme kavramı ortaya çıkmaktadır. Gelişme bir bitkinin oluşmasından yaşam döngüsünü tamamlamasına kadar geçen süre içinde meydana gelen karmaşık değişimleri içerir (Sebanek, 1992). Bitkilerde büyüme ve gelişme birçok dış ve iç faktör tarafından kontrol edilmektedir.

Bitkilerde büyüme ve gelişme ancak uygun çevresel koşullar altında normal seyrinde gerçekleşebilir. Çevresel koşullarda meydana gelen her değişim, bitki büyüme ve gelişmesini de belirli oranda etkilemekte ve stres kavramını ortaya çıkarmaktadır. Stres terimi “bitkilerde büyüme ve gelişmeyi yavaşlatan veya durduran, ürün miktarı ve kalitesinde azalmaya neden olan her türlü faktör” olarak tanımlanabilir. Stres faktörlerinin bitkilerde oluşturduğu hasarın, bitkinin bazı organlarının veya tamamının ölmesine neden olabileceği de bildirilmiştir (Hale ve Orcutt, 1987). Ancak stres faktörlerinin oluşturduğu zarar bitkinin çevreye genetik adaptasyon derecesine bağlı olarak değişir. Stres faktörleri tarih boyunca farklı şekillerde sınıflandırılmıştır. Ancak günümüzde stres faktörleri kökenlerine göre abiyotik ve biyotik faktörler olarak sınıflandırılmaktadır (Alexieva ve ark., 2003).

Tuz stresi bitkilerde büyüme ve gelişmeyi olumsuz yönde etkileyen en önemli abiyotik stres faktörlerinden biridir (Allakhverdiev ve ark., 2000). Bir toprağın tuzlu olarak tanımlanabilmesi için bitki büyümesini olumsuz yönde etkileyecek derecede çözünür tuzları içermesi gerekir. Primer tuzluluk, tuz bileşiklerinin hem toprak hem de yeraltı sularında uzun süre içinde birikim göstermesinden kaynaklanmaktadır. Primer tuzluluğun iki tane doğal sebebi vardır. Bunlardan birincisi, çözünür tuz bileşiklerini içeren ana kaya materyalinin aşınmasıdır. İkinci sebep ise yağmur ve rüzgar vasıtasıyla okyanus suyunun yapısındaki tuz bileşiklerinin karalara ulaşması ve toprağın yapısına katılmasıdır. Sekonder tuzlanma insan aktiviteleri sonucunda yağış miktarı ile bitkilerin kullandığı su miktarı arasındaki dengenin, yani topraktaki hidrolojik dengenin değişmesi sonucu ortaya çıkar. Bunun en yaygın sebepleri arasında arazilerdeki çok yıllık bitkiler yerine tek yıllık bitki yoğunluğunun artırılması, yetersiz drenaj ve sulama sularının yapısındaki tuz bileşikleri sayılabilir. Rhoades (1998), Avustralya, Çin, Mısır, Hindistan, Irak, Meksika, Pakistan, Rusya ve Suriye ile birlikte ülkemiz topraklarının da ciddi anlamda tuz stresi tehlikesi ile karşı karşıya olduğunu bildirmiştir.

Tuz stresi özellikle kurak ve yarı kurak bölgelerde bitki büyümesini ve gelişmesini olumsuz yönde etkileyen en önemli stres faktörlerinden biridir (Shannon, 1998). Tuzluluğun bitkiler üzerindeki zararlı etkileri arasında toprak çözeltisinin ozmotik potansiyelini düşürerek fizyolojik kuraklığa neden olması, mineral madde beslenmesi konusunda dengesizliğe neden olması ve tuz iyonlarının spesifik toksik etkisi sayılabilir (Ashraf, 1994; Marschner, 1995). Birçok bitki türü tuz stresine oldukça duyarlıdır ve bu grupta yer alan bitkilere genel olarak “glikofit” adı verilir. Glikofit bitkiler genellikle 100-200 mM’lık tuz konsantrasyonlarında bile canlılıklarını sürdüremez. Ancak “halofitler” 300-400 mM gibi oldukça yüksek tuz konsantrasyonuna sahip olan topraklarda büyüeyebilen ve yaşam döngülerini tamamlayabilen bitki türlerini içermektedir.

Tuz stresinin gözlemlenen ilk etkilerinden biri bitkilerde büyüme hızının azalmasıdır. Munns (2002), tuz uygulamasından çok kısa bir süre sonra bitki hücrelerinin su kaybederek hacimlerinin azaldığını bildirmiştir. Daha sonra hücreler orjinal

boyutlarını tekrar kazanmakla birlikte, kök ve yaprakların büyüme hızının kontrol bitkilerine göre düşük olduğunu rapor etmiştir (Munns, 2002). Tuz stresi bitkilerde çeşitli organların taze ve kuru ağırlıkları üzerinde de etkili olmaktadır (Hernandez ve ark., 1995; Dinar ve ark., 1999; Chartzoulakis ve Klapaki, 2000). Örneğin *Raphanus sativus*' da tuz stresi uygulamaları sonucu toplam bitki kuru ağırlığının azaldığı belirlenmiştir (Marcelis ve van Hoijdonk, 1999). Kurbak ve arkadaşları (1999) ise düşük tuz konsantrasyonlarının (50 mM) *Alhagi pseudoalhagi* bitkisinde toplam bitki ağırlığını artırdığını, ancak 200 ve 300 mM'lık tuz uygulamalarının azalttığını bildirmiştir.

Tuz stresi altındaki bitkilerin dokularındaki su miktarı türe ve aynı türün genotiplerinde bağlı olarak değişebilmektedir. Tuzlu koşullarda dokularındaki su miktarı daha fazla olan bitkiler tuza daha toleranslı olarak kabul edilmektedir. Günümüzde yaprakların sahip olduğu su miktarının, bitkilerin genel su durumunun belirlenmesinde en güvenilir indiktor olduğu değerlendirilmektedir. Bitkilerde uygulanan tuz konsantrasyonu arttıkça su potansiyeli ve ozmotik potansiyelin daha negatif değerlere sahip olduğu, turgor basıncının ise arttığı belirlenmiştir (Hernandez ve ark., 1999; Meloni ve ark., 2001; Khan, 2001; Romeroaranda ve ark., 2001; Ahmad ve ark., 2012). Hint keneviri bitkisinde kısa süreli tuz stresi uygulamaları oransal su miktarı, transpirasyon hızı, yaprak su potansiyeli, su alınımı ve suyun kullanım etkinliği azalmıştır (Chaudhuri ve Choudhuri, 1997). Doğru (2014) ise tuz stresi altındaki iki mısır genotipinin yapraklarında oransal su miktarının azaldığını, su eksiklik indeksinin ise arttığını bildirmiştir.

Yapılan araştırmalar, diğer organik bileşiklerle karşılaştırıldığında, şekerlerin tuz stresi altındaki glikofitlerde ozmotik potansiyelin düzenlenmesi konusunda yaklaşık % 50'lik bir paya sahip olduğunu göstermiştir (Cram, 1976). Bitkilerde net CO₂ asimilasyonundaki azalmaya rağmen, tuz ve kuraklık stresi sonucu çözünür karbohidratların birikim gösterdiği belirlenmiştir (Popp ve Smirnoff, 1995; Murakeozy ve ark., 2003). Yapılan bazı çalışmalarda da tuz toleransı ile çözünür karbohidrat birikiminin boyutu arasındaki ilişki ortaya konulmuştur. Ashraf ve Tufail (1995), tuz toleransı bakımından farklılık gösteren 5 ayçiçeği genotipinde çözünür

şeker miktarını araştırmışlar, tüm genotiplerde çözünür şeker miktarının arttığını ancak tuza toleranslı olan genotipde bu birikimin daha belirgin olduğunu belirlemişlerdir. Bu nedenle şekerlerin bitkilerde tuz toleransının sağlanması ile ilgili rolleri belli oranda tartışmalıdır. Ancak çözünür şekerlerin tuz toleransı konusunda potansiyel birer indikatör oldukları olasılığı göz ardı edilmemelidir.

Bitkilerde tuz stresi ile indüklenen birçok protein tanımlanmış ve iki grup altında toplanmıştır (Hurkman ve ark., 1989; Pareek ve ark., 1997; Ali ve ark., 1999). Bunlardan birincisi sadece tuz stresi koşullarında sentezlenen “tuz stresi proteinleri”, diğeri de tuz stresi dışında yüksek ve düşük sıcaklık, kuraklık, sel, mineral madde eksikliği ve fazlalığı durumunda sentezlenen “stresle ilgili proteinler” dir. Bitkilerde tuz stresi altında sentezlenen proteinler, stres koşulları ortadan kalktıktan sonra kullanılmak üzere azotun depolanmasını sağladığı gibi ozmotik regülasyona da katkıda bulunur (Singh ve ark., 1987). Tuz stresine toleranslı olan arpa (Hurkman ve ark., 1989), ayçiçeği (Ashraf ve Tufail, 1995), darı (Uma ve ark., 1995) ve pirinç (Pareek ve ark., 1997; Rains, 1989; Lutts ve ark., 1996) bitkilerinde de, toleranslı olmayanlara göre çözünür protein miktarının daha yüksek olduğu ortaya çıkarılmıştır. Su mercimeğinde ise tuz stresinin tuz toleransından bağımsız olarak yapraklardaki çözünür protein miktarını azalttığı gözlenmiştir (Ashraf ve Waheed, 1993). Benzer şekilde aspir (Ashraf ve Fatima, 1995), *Melilotus indica* ve *Eruca sativa*’ da (Ashraf, 1994) yapraklardaki çözünür protein miktarı üzerinde tuza toleranslı olan ve olmayan genotiplerde farklılık göstermemiştir.

Aminositlerin tuz stresi altındaki bitkilerde birikim gösterdiği bilinmektedir (Johns, 1981; Ashraf, 1994; Mansour, 2000). Alanin, arjinin, glisin, serin, lösin ve valin amino asitlere; sitrüllin ve ornitin proteinik olmayan amino asitlere; prolin ise amino asitlere örnek olarak verilebilir (Mansour, 2000; Rabe, 1990). Tuz stresi altındaki gelişmiş bitkilerde prolin birikimi, diğer amino asitlerle karşılaştırıldığında daha fazladır (Greenway ve Munns, 1980; Ashraf, 1993; Ashraf, 1994; Ali ve ark., 1999; Abraham ve ark., 2003). Tuz stresi altındaki birçok monokotil bitki türünde prolin birikimi yaygın olarak görülen bir olaydır (Storey ve ark., 1977; Jones ve Storey, 1978). Ancak yapılan bir çalışmada tuz stresinin arpada prolin birikimine neden

olmadığı anlaşılmıştır (Yamaya ve Matsumoto, 1989). Bitki dokularındaki prolin birikimi kuraklık stresi sonucu da görülebilir. Bu durumda prolin sentezi düşük su potansiyeline verilen ancak spesifik olmayan bir cevaptır (Ashraf, 1994). Amidlerin tuz stresi altındaki bitkilerdeki birikim oranı azot içeren diğer bileşiklere göre daha azdır (Mansour, 2000). Ancak asparagin miktarında genellikle tuz stresi sonucunda artış görülür (Fougere ve ark., 1991; Rabe, 1990). *Agrostis stolonifera*' da ise asparagin birikiminin tuz stresi koşullarında prolin birikimine göre daha fazla olduğu bilinmektedir (Dubey, 1997). Tuza toleranslı olan buğdayda genç yaprak laminalarındaki glutamin ve glisinbetain miktarının arttığı gözlenmiştir (Colmer ve ark., 1995). Prolinde olduğu gibi amidlerin de kuraklık stresi sonucunda bitki dokularında birikim gösterdiği belirlenmiştir (Raggi, 1999).

Tuz stresine maruz kalan bitkilerde etkili ozmoregülatör olarak fonksiyon yapan kuaterner amonyum bileşikleri arasında glisinbetain, β -alaninbetain, prolinbetain, kolin-o-sülfat, hidroksiprolinbetain ve pipekolatbetain sayılabilir (Mansour, 2000; Jones ve Storey, 1981; Rhodes ve Hanson, 1993). Birçok bitki türünde yaprak ozmotik potansiyeli ile glisinbetain, β -alaninbetain ve prolinbetain miktarı arasında pozitif bir korelasyon görülmüştür (Rhodes ve Hanson, 1993; Grieve ve Maas, 1984). Tahıl türleri arasında stres faktörlerine maruz kaldıkları zaman glisinbetain biriktirme ve bu bileşiği ozmotik regülasyonda kullanma yeteneği bakımından büyük çeşitlilik görülür. Örneğin sorgumdaki glisinbetain birikiminin mısıra göre 10 kat daha fazla olduğu belirlenmiştir. Ancak her iki türün glisinbetain biriktiremeyen mutantları da vardır.

Polioller ozmotik etkinliğe sahip bileşikler olduğundan, bitkilerdeki ozmoregülasyon mekanizması ve dolayısıyla tuz toleransı konusunda etkili oldukları düşünülmektedir (Bohnert ve Shen, 1999). Kimyasal olarak değerlendirildiğinde polioller polihidrik alkollerdir. Bitkiler aleminde oldukça geniş bir yayılım gösteren siklik ve asiklik yapıya sahip birçok polioller mevcuttur (Clark ve ark., 2003). Bitkisel dokularda en fazla rastlanan asiklik polioller mannitol, gliserol ve sorbitoldür. Siklik poliollerden de en fazla ononitol ve pinitol bulunur. Genellikle polioller birçok halofit bitkinin sitoplazmasında ve vakuollerinde yüksek konsantrasyonda birikim gösteren

inorganik iyonların neden olduğu ozmotik bozuklukların ortadan kaldırılması için biriktirilir (Nelson ve ark., 1999). Poliollerin tuz stresi altındaki bitkilerdeki fizyolojik fonksiyonları hakkındaki bilgiler oldukça sınırlıdır. Ancak son yıllarda poliollerin birikiminin biyokimyasal ve genetik esasları ile ilgili önemli gelişmeler kaydedilmiştir.

Lipidler bitki hücrelerindeki önemli enerji kaynakları olmalarının yanı sıra hücrel membran sistemleri için vazgeçilmez yapısal birimlerdir (Singh ve ark., 2002). Lipidler aynı zamanda birçok çevresel stres faktörüne karşı tolerans geliştirmesi konusunda da önemli rol oynarlar. Yağ asitlerinin doymamış hale geçmesi tuz ve kuraklık stresi altındaki bitkilerde koruma sağlar. Wu ve arkadaşları (1998), tuz stresi altındaki *Spartina patens* bitkisinin kök hücre membranlarındaki lipid kompozisyonundaki değişimleri araştırmış; artan tuz konsantrasyonları sonucunda sterol ve fosfolipid miktarının azaldığını, sterol/fosfolipid oranının ise değişmediğini gözlemlemiştir. Bunun yanı sıra aynı çalışmada, tuz stresinin glikolipid miktarını artırdığı, fosfatidilkolin ve fosfatidiletanolamin miktarını azalttığı belirlenmiştir.

Toprağın yapısında bulunan yüksek konsantrasyondaki tuz, özellikle K^+ gibi mineral maddelerle rekabete girerek, bunun bitki kök hücrelerine alınımını inhibe edebilir. Sonuçta bitkide K^+ eksikliği ortaya çıkar. Yüksek tuz konsantrasyonları birçok bitki türünde dokulardaki Na^+ ve Cl^- miktarını artırırken; K^+ , Ca^{+2} ve Mg^{+2} miktarını azaltmaktadır (Khan ve ark., 2000; Khan, 2001). Tropikal bir bitki olan guavada *Psidium guajava* tuz uygulamaları köklerle karşılaştırıldığında özellikle yapraklarda çok daha belirgin şekilde Na^+ ve Cl^- birikimine neden olmuştur. Aynı çalışmada köklerdeki Ca^{+2} miktarının değişmediği ancak yapraklarda Ca^{+2} , Mg^{+2} ve K^+ birikiminin azaldığı tespit edilmiştir (Ferreira ve ark., 2001).

Bitki hormonları bitkilerdeki stres cevaplarının indüksiyonu ile ilgili olan sinyal bileşiklerinin aktif üyeleridir (Pedranzani ve ark., 2003). Abiyotik stres faktörleri bitkilerde büyümenin yavaşlamasının yanı sıra dokulardaki fitohormon miktarlarında da değişikliklere neden olurlar (Morgan, 1990). Tuz stresi altındaki tarımsal bitkilerde indol-3-asetik asidin (IAA) bir cevap mekanizmasına sahip olduğu

anlaşılmıştır. Ancak bitkilerde tuz stresi ile oksin miktarı arasındaki ilişkiye dair bilgiler sınırlıdır. Stres koşulları altında IAA miktarındaki değişimlerin absisik asit (ABA) ile benzer olduğu (Ribaut ve Pilet, 1991) ve IAA miktarındaki artışla büyümenin yavaşlaması arasında bir korelasyonun var olduğu ortaya çıkarılmıştır (Ribaut ve Pilet, 1994). Giberellik asit (GA) biyotik (McConn ve ark., 1997) veya abiyotik (Lehmann ve ark., 1995) stres faktörlerine maruz kalan bitki dokularında birikim gösterebilir. Bitkilerde tuz stresinin olumsuz etkilerini azaltmak amacıyla birçok farklı fitohormon kullanılmaktadır. Giberellinler bu konuda birçok araştırmacının özellikle üzerinde yoğunlaştığı bir fitohormondur (Hisamatsu ve ark., 2000). Örneğin GA' nın tuz stresi altındaki buğday ve pirinç bitkilerinde büyümeyi sağladığı rapor edilmiştir (Prakash ve Prathapasenan, 1990). Fakültatif bir halofit olan *Mesembryanthemum crystallinum*' un kök ve yaprak dokularında tuz stresi boyunca zeatin tipi sitokinin (SK) miktarının değişmediği belirlenmiştir (Thomas ve ark., 1992). Dışarıdan uygulanan kinetin buğday fidelerinde tuz stresinin neden olduğu olumsuz etkileri ortadan kaldırmış (Naqvi ve ark., 1982), patates fidelerine tuz stresi uygulamasından hemen önce verilen kinetin benzer şekilde tuz stresinin büyümeyi inhibe edici etkisini azaltmıştır (Abdullah ve Ahmad, 1990). Tuz stresinin bitkilerdeki absisik asit (ABA) üretimi üzerindeki etkileri ile ilgili birçok çalışma yapılmıştır. Tuz stresi altındaki *Brassica*, (He ve Cramer, 1996) *Phaseolus* (Montero ve ark., 1998) ve *Zea mays* (Cramer ve Quarrie, 2002) bitkilerinin yaprak dokularındaki endojen ABA konsantrasyonu ile büyüme inhibisyonu arasında bir korelasyonun varlığı ortaya çıkarılmıştır. Jasmonatlar (JA) hem konakçı savunmasında hem de birçok fizyolojik mekanizmada rol oynayan sinyal mekanizmalarının önemli bir bileşenidir (Wasternack ve Hause, 2002). JA ve türevleri aynı zamanda tuz stresine verilen cevaplar konusunda da fonksiyoneldir (Wang ve ark., 2001). Örneğin 200 mM' lık tuz uygulamaları pirinç köklerindeki JA metil esterlerinin miktarını önemli derecede artırmıştır (Moons ve ark., 1997). Poliaminler iki veya daha fazla sayıda amino grubuna sahip olan polivalent bileşiklerdir. Gelişmiş bitkilerde en yaygın olarak bulunan poliaminler putressin, spermidin, spermin ve kadaverindir (Mansour, 2000). Tuz stresi etkisiyle poliaminlerin dokulardaki birikimi konusunda bitki türlerine bağlı olarak farklılık görülmektedir. Bazı araştırmalarda poliaminlerin tuza toleranslı ve duyarlı olan bitki

türlerindeki birikim oranları karşılaştırılmıştır. Örneğin tuz stresine duyarlı olan pirinç (Katiyerve Dubey, 1990) ve domates (Aziz ve ark., 1998) bitkilerinde poliamin birikiminin daha belirgin olduğu ortaya çıkarılmıştır.

Bitkilerde büyüme organize olmuş ve düzenlenmiş birçok fizyolojik olay sonucunda meydana gelir. Biyokütle üretimi sonucunda meydana gelen büyüme, net fotosentezin bir ölçüsüdür ve büyümeyi etkileyen çevresel stres faktörleri, fotosentezi de etkiler. Bitkilerde, toprak tuzluluğu da dahil tüm stres faktörleri fotosentetik pigment miktarında, bu pigmentlerin ışık enerjisini absorblaması ile başlayan primer fotokimyasal olaylarda, tilakoid membranların ve üzerindeki birimlerin yapısal organizasyonunda, elektron taşınım ve CO₂ fiksasyon reaksiyonlarının hızlarında meydana gelen değişimler vasıtasıyla algılanır (Biswal ve ark., 2011; Mittal ve ark., 2012). Elektron mikroskobu ile yapılan çalışmalar, tuz stresinin kloroplast yapısında bazı değişimlere neden olarak fotosentetik aktiviteyi azalttığını göstermiştir. Örneğin tuz stresi uygulanan patates bitkisinin mezofil hücrelerinde, kloroplastlardaki tilakoid membranların şiştiği, yüksek tuz konsantrasyonlarının ise tilakoidlerin tamamen parçalanmasına neden olduğu rapor edilmiştir (Mitsuya ve ark., 2000). Tuz stresi altındaki bitkilerde fotosentetik pigment miktarı genellikle azalmaktadır. Agastian ve arkadaşları (2000), tuz uygulamalarının yaşlı yapraklarda daha erken bir dönemde klorosise neden olduğunu ve stres süresinin uzaması durumunda bu yaprakların absisyona uğradığını rapor etmiştir.

Tuz stresinin bitkiler üzerindeki etkisi kısa ve uzun bir süreçte farklı mekanizmalarla etkiler. Kısa süreli etkiler, tuz uygulamasından sonra birkaç saat veya birkaç gün içinde ortaya çıkmaya başlar. Bu süreç stomaların kapanması sonucunda karbon asimilasyonunun yavaşlaması nedeniyle oldukça önemlidir. Tuz stresinin uzun süreli etkilerinin ortaya çıkması için daha uzun bir sürenin geçmesi gerekir. Bu aşamada karbon asimilasyon hızında meydana gelen azalmanın sebebi, tuz iyonlarının yapraklarda birikim göstermesi ile ortaya çıkan sodyum ve klor toksisitesidir (Munns ve Termat, 1986).

Fotosentez boyunca kloroplastlarda oluşan oksijen, elektron taşınım reaksiyonlarından gelen elektronları alarak süperoksit radikalini ($O_2^{\cdot-}$) oluşturabilir. $O_2^{\cdot-}$ radikali de çeşitli reaksiyonlar sonucunda hidrojen peroksit (H_2O_2), hidroksil radikali ($OH^{\cdot-}$) ve diğer aktif oksijen türlerinin (AOT) oluşmasına yol açar. $O_2^{\cdot-}$ radikali, H_2O_2 , 1O_2 (singlet oksijen), $HO_2^{\cdot-}$ (perhidroksi radikali) ve $OH^{\cdot-}$ radikali gibi AOT' ler oldukça reaktiftir ve toksik etkilere sahiptir. Bunlar proteinler, lipidler, karbohidratlar ve DNA' da hasarlara neden olarak sonuçta hücre ölümlerine yol açar. Normal koşullar altında AOT' ler çeşitli antioksidant savunma mekanizmaları ile detoksifiye edilir (Foyer ve Noctor, 2005). Ancak tuzluluk, UV radyasyonu, kuraklık, ağır metaller, aşırı yüksek ve düşük sıcaklıklar, besin eksikliği, hava kirliliği, herbisitler ve patojen saldırıları gibi biyotik ve abiyotik stres faktörleri, AOT' lerin oluşum ve detoksifikasyon hızı arasındaki dengeyi bozabilir. Bu da hücresel yapılarda hasarlara neden olan AOT' lerin hücre içindeki miktarının hızla artmasına yol açar (Bhattacharjee, 2005). AOT' ler bitki hücrelerinde kloroplastlar dışında mitokondriler, peroksizomlar, hücre zarı ve apoplastik bölge gibi yerlerde de meydana gelebilir.

Bitkiler, çeşitli stres faktörlerine maruz kaldıkları zaman dokularında birikim hızı artan AOT' lerin toksik etkilerinden kendilerini korumak için etkili bir antioksidant sistem geliştirmiştir. Antioksidant sistem, enzimatik ve enzimatik olmayan bileşenlerden oluşur. Süperoksit dismutaz (SOD), askorbat peroksidaz (APOD), glutatyon redüktaz (GR), dehidroaskorbat redüktaz (DHAR), monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR), guaiakol peroksidaz (GPOD), glutatyon transferaz (GT), glutatyon peroksidaz (GPOX) ve katalaz (KAT) bu sistemin önemli bazı enzimatik bileşenlerini oluşturur. Askorbik asit (C vitamini), glutatyon, karotenoidler, flavonoidler ve α -tokoferol (E vitamini) ise enzimatik olmayan antioksidant bileşiklerdir. Stres altındaki bitkilerde antioksidant enzim aktivitelerinde ve antioksidant moleküllerin miktarında meydana gelen değişimlerin araştırılması oldukça önemlidir. Çünkü bu değişimler farklı bitki türlerinin ve aynı türe ait farklı genotiplerin herhangi bir stres faktörüne karşı tolerans ve duyarlılık derecesi hakkında bilgiler sağlamaktadır. Diğer önemli bir nokta da stres altındaki bitkilerde antioksidant sistemin bütün bileşenlerinin birbirleriyle uyum içinde çalışması

zorunluluğudur. Çünkü ancak bu koşullarda bitki hücrelerinde oluşan AOT'lerin etkili bir şekilde detoksifikasyonu mümkün olmaktadır.

Bitkisel verimliliği etkileyen her türlü çevresel stres faktörü fotosentez olayını da etkilemektedir. Bu nedenle stres fizyolojisi ile ilgili çalışmalarda en fazla incelenen olaylardan biri de fotosentezdir. Günümüze kadar fotosentez hızının veya fotosentetik aktivitenin ölçülmesine yönelik birçok metod geliştirilmiştir. Günümüzde fotosentezin ölçülmesinde kullanılan en modern ve hassas teknik klorofil a floresansıdır (Maxwell ve Johnson, 2000; Hunt, 2003; Baker ve Rosenqvist, 2004). Klorofil a floresansı ölçümleri ile fotosistem II' nin (FS II) durumu hakkında bilgi elde edilmektedir. Klorofil moleküllerinin absorbladığı ışık enerjisinin ne kadarının FS II tarafından kullanıldığı ve fazla ışık enerjisi nedeniyle FS II' de meydana gelen zararın boyutları gibi konularda fikir vermektedir. Bu tekniğin sağladığı en büyük avantajlardan biri de, herhangi bir stres faktörünün gözle görünür belirtilerinin gözlenmesinden çok daha önce stres etkilerinin belirlenmesini sağlamasıdır. Klorofil a floresansı ölçümleri ile bir bitkinin fotosentetik performansı hakkında değerli bilgiler elde edilmektedir. Floresans analizleri özellikle bitkilerin herhangi bir stres faktörünü tolere edebilme yeteneği ve bu stresin fotosentetik aygıt üzerinde neden olduğu zararın boyutları hakkında bilgi sağlamaktadır (Maxwell ve Johnson, 2000).

“JIP testi” günümüzde bitki stres fizyolojisi alanında fotosentetik aygıtın çevresel faktörlerde meydana gelen değişimlere verdiği cevapların araştırılmasında yaygın olarak kullanılmaktadır (Yusuf ve ark., 2010). Bu yöntem FS II içerisinde meydana gelen enerji giriş ve çıkışları arasındaki dengeyi ifade eden basit eşitliklere dayanır. Böylece JIP testi hem absorblanan ışık enerjisinin fotosentetik aygıt içerisinde izlediği yol ve bu enerjinin akıbeti hakkında hem de stres altındaki bitkilerde FS II' nin yapısal ve fonksiyonel durumu hakkında bilgiler sağlamaktadır.

Bu çalışmada, arpa (*Hordeum vulgare* L.)'nin iki genotipinde (Erginel-90 ve Tokak 157/37) tuz stresi (120 mM) etkisiyle meydana gelen fizyolojik değişimler; bazı büyüme parametreleri (kök boyu, gövde boyu, kök ve gövdenin taze ve kuru

ağırlıkları, yapraklardaki oransal su miktarı ve su eksiklik indeksi), fotokimyasal aktivite (bazı klorofil floresans parametreleri ve fotosentetik pigment miktarları), bazı oksidatif hasar indikatörleri (malondialdehit ve H₂O₂ miktarı) ve bazı içsel dayanıklılık mekanizmaları (prolin miktarı ve bazı antioksidant enzimlerin aktiviteleri) yoluyla araştırılmış ve tuz toleransı ile ilişkilendirilmeye çalışılmıştır.

BÖLÜM 2. KAYNAK ARAŞTIRMASI

2.1. Bitkilerde Büyüme ve Gelişme

Büyüme canlı organizmaların en önemli özelliklerinden biridir. Büyüme, bitkisel organların boyutlarında ve kuru madde birikiminde meydana gelen geri dönüşümü olmayan artış olarak tanımlanmaktadır. Büyüme aynı zamanda metabolik enerjiye gereksinim duyan karmaşık bir metabolik süreçtir. Büyümenin meydana gelmesi için hücrelerdeki anabolik reaksiyonların katabolik reaksiyonlara göre daha hızlı bir şekilde meydana gelmesi gerekir (Larcher, 1995). Bu tanımıyla büyüme sadece kantitatif (nicel) değişimleri ifade etmektedir. Ancak bitki büyümesi bazı yapısal değişimlerle, özgün yapısal elementlerin ve bitki yapısını meydana getiren çeşitli organların oluşumuyla da yakından ilgilidir. Bu tip değişimlere farklılaşma adı verilir. Farklılaşma olayı meristematik hücrelerin yapısal ve fonksiyonel olarak özelleşmiş doku ve organlara dönüşümünü ifade etmektedir. Büyüme ve farklılaşma birbirinden kesin sınırlarla ayrılamayan ve ontogenesis boyunca iç içe girmiş olan kavramlardır.

Tek hücreli algler ve bakteriler gibi en ilkel organizmalarda hücre hacmindeki artış büyümeyi sağlar ve sonuçta canlı bölünür. Gelişmiş bitkilerde ise büyüme olayı bitkinin belli kısımlarında bulunan embriyonik hücrelerle (meristem) sınırlıdır ve hem hücrelerin hacmi ile hem de sayısı ile ilgilidir. Meristematik hücreler bitkinin bütün yaşam süresi boyunca aktiftir. Bu süre çok yıllık bitkiler için yüzlerce yıl olabilirken, yaprak ve çiçek meristemleri için oldukça kısadır (Sebanek, 1992).

Bitki meristemleri buldukları bölgeye göre sınıflandırılır. Apikal meristemler kök ve gövdenin uç kısımlarında veya uca yakın bölgelerde bulunur. Kök ve gövdedeki apikal meristemler bu organların uzama şeklinde gerçekleşen primer büyümesinden

sorumludur. Vasküler kambiyum ve kabuk kambiyumu gibi lateral meristemler, kök ve gövdenin yan kısımlarında bulunur ve bu organların enine kalınlaşmasından, yani sekonder büyümesinden sorumludur. İnterkalar meristemler ise yaprak primordiyumlarının dip kısımlarında ve gövde nodlarının üst kısmında bulunur ve organlarda boyuna büyümeyi sağlar (Yentür, 2003).

2.2. Bitkilerde Büyümeyi Etkileyen Faktörler

Bitkilerde büyüme ve gelişme olayları, ortamın çeşitli faktörleri ve her bitkinin kendine özgü olan iç özelliklerine bağlıdır. Büyüme ve gelişmeyi etkileyen ortam faktörlerine eksojen faktörler veya dış faktörler, bitkiden kaynaklanan faktörlere de endojen faktörler veya iç faktörler adı verilir.

2.2.1. Dış faktörler

Işığın dalga boyu, yoğunluğu ve süresi gibi özellikleri bitkilerde büyüme ve gelişmeyi farklı şekillerde etkileyebilir. Örneğin bitkilerde birçok metabolik olay üzerinde etkili olan ışık tipi, dalga boyu yaklaşık 400-700 nm arasında olan görünür ışıktır. Görünür ışık bölgesinde bulunan mavi-mor ve kırmızı-turuncu ışıklar fotosentetik elektron taşınım reaksiyonları için gereklidir (Kadıoğlu, 2011). Mavi ışığın ayrıca bitkilerde stoma hareketlerinde etkili olduğu bildirilmiştir. Yüksek yoğunluğa sahip ışığın fotosentez üzerinde fotoinhibisyona neden olduğu da bilinmektedir. Tek yönlü olarak ışıklandırılan bitki gövdelerinin, büyüme hızında meydana gelen farklılaşmadan dolayı ışığa yönelmesi fototropizma olarak bilinmektedir. Işıklanma süresinde (fotoperiyot) meydana gelen değişimler ise kısa ve uzun gün bitkilerinde vejetatif evreden generatif evreye geçiş zamanını belirleyen bir faktördür. Fotoperiyottaki değişimler aynı zamanda çok yıllık bitkilerde tomurcuk dormansisi, donmaya dayanıklı bitkilerde ise soğuk aklimasyonu ve vernalizasyon gibi olayların gerçekleşmesi için etkili olan çevresel faktörlerden biridir. Uygun dalga boyuna ve şiddete sahip ışık, bitkilerde fotomorfogenez olayının gerektiği gibi gerçekleşmesini sağlamaktadır. Bunun dışında fotoblastik tohumlarda kırmızı ve kırmızı ötesi ışık, çimlenme olayı üzerinde etkilidir (Kadıoğlu, 2011).

Ortam sıcaklığı da bitkilerde büyüme ve gelişmeyi etkileyen dışsal bir faktördür. Bitkilerde büyüme hızının yüksek olduğu sıcaklık derecesine optimum sıcaklık adı verilir. Büyüme hızını azaltan düşük sıcaklık değerine minimum, yüksek sıcaklık değerine ise maksimum sıcaklık denir. Bu sıcaklık değerleri bitki türüne, genotipine ve bitkinin yaşına göre değişiklik gösterir. Örneğin bezelyede minimum ve optimum sıcaklık değerlerinin sırasıyla 1-5 °C ve 25-31 °C olduğu bildirilmiştir. Sonbaharın gelmesiyle birlikte azalan ortalama sıcaklık değerleri donmaya dayanıklı bitkilerde soğuk aklimasyonu için bir sinyal oluştururken, ilkbaharın gelmesiyle birlikte artan ortalama sıcaklık değerleri ise çiçeklenme için bir uyarı oluşturur. Sıcaklık değişimlerinin çok yıllık bitkilerde tomurcuk dormansisi ile de yakından ilişkisi vardır.

Toprakta bulunan su ve mineral madde miktarı da bitki büyümesini ve gelişmesini etkileyen dışsal faktörlerdir. Topraktaki su miktarının optimum değer altına düşmesi kuralığa, üzerine çıkması ise sel stresine neden olur. Her iki durumda da bitki büyümesinde bir gerileme meydana gelir. Bitkiler topraktan su ile birlikte çözülmüş halde çeşitli mineral maddeleri de alırlar. Bitkilerin nispeten daha fazla gereksinim duydukları mineral maddelere makroelement, daha az miktarda gereksinim duydukları mineral maddelere de mikroelement denir. İki grupta bulunan mineral maddelerin topraktaki miktarının artması ve azalması da bitki büyümesini olumsuz etkilemektedir. Bunun dışında hem iklimsel faktörler hem de antropojenik aktiviteler nedeniyle topraklarda zamanla tuzlanma görülebilir. Bu durumda da topraktaki tuz birikimi ve bitki türüne bağlı olarak büyüme ve gelişmede yavaşlama meydana gelir.

Bunun dışında herbisitler, pestisitler, ağır metaller endüstriyel faaliyetler sonucunda atmosfere verilen bazı kirletici gazlar da bitkilerde büyüme ve gelişmeyi etkilemektedir.

2.2.2. İç faktörler

Bitkilerde büyüme ve gelişmeyi etkileyen içsel faktörler arasında en önemlisi bitki hormonlarıdır. Oksinler, giberellinler, sitokininler, absisik asit (ABA), etilen ve poliaminler gibi hormonların miktarında meydana gelen değişimler; bitkilerde tohum çimlenmesi, fide büyümesi, yaprak genişlemesi, dormansi, apikal dominansi, senesens, vernalizasyon, çiçeklenme, meyve ve tohum oluşması ve olgunlaşması gibi birçok olay üzerinde etkilidir.

2.3. Bitkilerde Stres Kavramı

Bitkilerde büyüme ve gelişme ancak uygun çevresel koşullar altında normal seyrinde gerçekleşebilir. Çevresel koşullarda meydana gelen her değişim, bitki büyüme ve gelişmesini de belirli oranda etkilemekte ve stres kavramını ortaya çıkarmaktadır. Stres ilk olarak fizik biliminde, dışsal bir güç tarafından bir sistem üzerinde meydana getirilen gerilim anlamında kullanılmış olan bir terimdir (Larcher, 1995). Ancak daha sonraki dönemlerde biyolojik anlamda da kullanılmaya başlanmıştır. Biyolojik olarak stres, canlılık için optimum olan koşullarda meydana gelen önemli değişimlerdir. Bu değişimler de organizmada fonksiyonel cevapların oluşmasına neden olur. Levit (1980) stres kavramını “canlılar için uygun olmayan çevre koşulları” olarak tanımlamıştır. Cassels ve Curry (2001)’ e göre stres “fizyolojik değişimlere, bedensel zararlara ve hastalık oluşturma kapasitesine sahip olan biyotik ve abiyotik faktörlerin tümü” olarak nitelendirilmiştir. Buna göre stres terimi fizyolojik olarak “bitkilerde büyüme ve gelişmeyi yavaşlatan veya durduran, ürün miktarı ve kalitesinde azalmaya neden olan her türlü faktör” olarak tanımlanabilir. Stres faktörlerinin bitkilerde oluşturduğu hasarın, bitkinin bazı organlarının veya tamamının ölmesine neden olabileceği de bildirilmiştir (Hale ve Orcutt, 1987). Ancak stres faktörlerinin oluşturduğu zarar bitkinin çevreye genetik adaptasyon derecesine bağlı olarak değişir. Bu olgu değişik bitkilerin değişik bölgelerde en iyi şekilde yetişmelerini belirleyen temel faktördür. Stres fizyolojisinde ayrıca “sıfır stres” olarak bilinen diğer bir kavram daha vardır. Ancak bu kavram sadece teorik bir anlama sahiptir. Çünkü

yeryüzünde bitki büyümesi ve gelişmesi için ideal bir ortama rastlamak mümkün değildir (Hale ve Orcutt, 1987).

Stres faktörleri tarih boyunca farklı şekillerde sınıflandırılmıştır. Ancak günümüzde stres faktörleri kökenlerine göre abiyotik ve biyotik faktörler olarak sınıflandırılmaktadır (Alexieva ve ark., 2003). Buna göre stres faktörleri, tarımsal verimliliği azalttığı gibi, yeni arazilerin tarımsal faaliyetler amacıyla kullanımını da kısıtlayan veya engelleyen bir etkidir. Bitki türlerinin stres faktörlerine verdikleri morfolojik, anatomik ve metabolik cevaplar evrim sürecindeki doğal seleksiyonun ortaya çıkmasına neden olmuştur (Gaspar ve ark., 2002). Bu durumda bitkilerin yapısal ve fonksiyonel anlamda şekillenmesini sağlayan temel etkenler arasında, çevresel stres faktörleri önemli bir konuma sahiptir. Doğal koşullarda bitkiler, birden fazla stres faktörüne aynı anda maruz kalmaktadır (Larcher, 1995). Şekil 2.1, bitki büyümesi ve gelişmesi üzerinde etkili olan stres faktörlerinin sınıflandırmasını göstermektedir.

Ilıman iklimin hüküm sürdüğü bölgelerde birçok çevresel faktör hem günlük hem de mevsimsel olarak büyük değişimler gösterir. Bu nedenle ılıman bölge bitkileri stres faktörlerine daha yoğun bir şekilde maruz kalır (Gaspar ve ark., 2002). Bu nedenle bitki türlerinin metabolik aktiviteleri ile değişen çevresel koşullar arasında bir koordinasyon oluşturması gerekir.



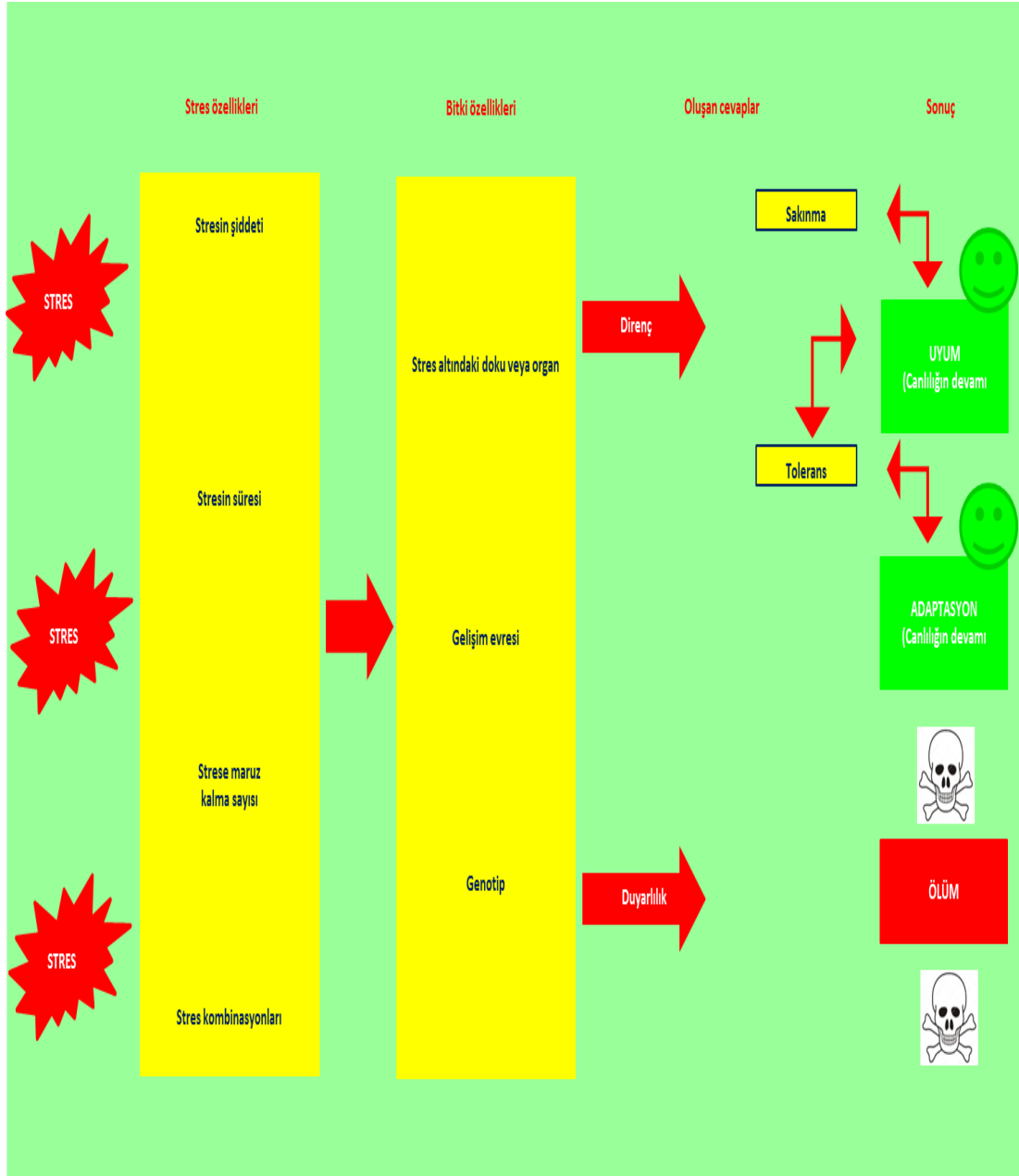
Şekil 2.1. Bitki büyümesi ve gelişmesinde etkili olan stres faktörleri (Larcher, 1995).

Stres direnci veya stres dayanıklılığı organizmanın olumsuz koşullar altında canlılığını sürdürme yeteneği olarak tanımlanmaktadır. Bir bitkinin strese karşı göstereceği direncin boyutu birçok faktöre bağlı olarak değişebilir. Bitki bazen bir bütün olarak strese dirençli olabilirken, bazen de sadece bazı organları direnç gösterebilir. Örneğin kuru tohumlar ve dormant tomurcuklar strese oldukça dirençlidir. Ancak meristemler ve sukulent organlar strese çok duyarlıdır. Bitkinin strese maruz kaldığı dönemde içinde bulunduğu gelişme evresi de stres direncinin boyutunun belirlenmesinde önemlidir. Örneğin genç bitki organları, yaşlılara göre stres faktörlerine çok daha duyarlıdır (Hale ve Orcut, 1987). Stresin süresi ve şiddeti

de direnç mekanizmasını etkileyen faktörler arasındadır (Bray ve ark., 2000). Buna ilave olarak, bir türe ait farklı çeşit veya genotiplerin aynı strese verdikleri cevaplar da değişebilmektedir (Doğru, 2006).

Levitt (1980)' e göre stres direnci sakınma ve tolerans olmak üzere iki kısım altında toplanmıştır. Bu ayırım bitki metabolizması ile stres faktörü arasındaki termodinamik etkileşimlerin varlığına ve yokluğuna göre yapılmıştır. Stres sakınmasında bitki karşılaştığı stres faktörünü fiziksel veya metabolik bir bariyerle dışarıda bırakmakta ve stres faktörü ile termodinamik bir etkileşime girmekten kendini korumaktadır. Örneğin çöl ortamında yaşayan bitkilerin sahip olduğu sukulent organlar, bu bitkilerin kuraklık stresinden sakınmasını sağlamaktadır. Tolerans mekanizmasında ise bitki metabolizması ile stres faktörü arasında termodinamik bir etkileşim söz konusudur. Ancak sonuçta bitki ya bu stres faktöründen zarar görmemekte ya da oluşan zarar onarılmaktadır. Evrimsel süreçte doğal seleksiyonun, stres direncinin sağlanması konusunda daha etkili olan sakınma mekanizması yönünde meydana geldiği rapor edilmiştir (Hale ve Orcutt, 1987).

Stres fizyolojisinde önemli olan iki kavram daha vardır. Bunlardan biri olan “adaptasyon” bitkilerin uzun süreli çevresel değişimlere verdiği genotipik bir cevaptır (Huner ve ark., 1998). Buna göre adaptasyon sonucunda meydana gelen genetik değişiklikler stabildir ve populasyonda birçok kuşak boyunca korunmaktadır. “Aklımasyon” ya da “uyum” ise genetik yapıda herhangi bir değişim olmaksızın, değişen ortam koşullarına verilen fenotipik bir cevaptır (Huner ve ark., 1998). Yani bitkiler çevresel koşullar değiştikçe fizyolojik ve yapısal anlamda bazı değişimler sergileyebilmektedir. Kısa süreli uyumda bitki metabolizması ve büyümesinde değişen çevresel koşullara göre yeni düzenlemeler gözlenir. Örneğin transkripsiyon, translasyon, protein sentez hızı ile hormonal dengede değişimler meydana gelir. Uzun süreli uyumda bitkiler çeşitli organlarını kaybedebilir. Ancak bu organların tekrar oluşup büyümesi sonucu bitki yeni bir morfolojik ve anatomik yapı kazanır (Gaspar ve ark., 2002). Stres koşullarında çeşitli faktörlere bağlı olarak bitkilerin oluşturabileceği cevaplar Şekil 2.2.' de verilmiştir.



Şekil 2.2. Çeşitli faktörlere bağlı olarak bitkilerin oluşturabileceği stres cevapları (Doğru, 2006).

2.3.1. Tuz stresi

Tuz stresi bitkilerde büyüme ve gelişmeyi olumsuz yönde etkileyen en önemli çevresel stres faktörlerinden biridir (Allahverdiev ve ark., 2000). Tuzlu topraklarla ilgili ilk kayıtlara MÖ 2400' lü yıllarda Irak' taki Dicle-Fırat alüvyon ovasındaki topraklar hakkındaki kayıtlarda rastlanmıştır (Russel ve ark., 1965). Tuzluluktan etkilenen topraklara nemli tropik bölgelerden kutuplara kadar çok çeşitli iklim

rejimlerinde rastlanabilir. Aynı zamanda tuzlanma deniz seviyesinin altındaki (Ölüdeniz) ve binlerce metre üzerindeki (Tibet Platosu ve Kayalık Dağları) topraklarda da görülmektedir. Sonuç olarak toprak tuzluluğu sadece çöllerle sınırlı bir kavram değildir (Singh ve Chatrath, 2001). Yeryüzündeki tüm topraklar, kalitesi ve kaynağı ne olursa olsun tüm su kaynakları mutlaka belli oranda tuz içermektedir.

Yurdumuz topraklarının yaklaşık 1,5 milyon hektarlık kısmı tuzluluk sorunuyla karşı karşıyadır. Rhoades (1998), Avustralya, Çin, Mısır, Hindistan, Irak, Meksika, Pakistan, Rusya ve Suriye ile birlikte ülkemiz topraklarının da ciddi anlamda tuz stresi tehlikesi ile karşı karşıya olduğunu bildirmiştir. Yeryüzünde ise 800 milyon hektardan fazla alan tuzluluktan etkilenmektedir ve bu alan dünyanın tüm karasal alanlarının % 6' sından fazladır. Kuru tarım yapılan 150 milyon hektarlık alanın 32 milyon hektarı çeşitli oranlarda ikincil tuzluluk tehdidi altındadır. Sulama yapılan 230 milyon hektar alanın 45 milyon hektarı tuzdan etkilenmektedir. Ekilebilir alanlarda gözlenen bu boyuttaki tuz birikiminin, özellikle ürün verimi ve kalitesindeki azalmaya bağlı olarak büyük ekonomik kayıplara da neden olacağı ön görülmektedir (Yılmaz ve ark., 2011).

2.3.2. Toprak tuzluluğunun tipleri ve toprağın tuzlanma nedenleri

Bir toprağın tuzlu olarak tanımlanabilmesi için bitki büyümesini olumsuz yönde etkileyecek derecede çözünür tuzları içermesi gerekir. Topraklardaki tuz konsantrasyonu toprak çözeltisinin elektriksel iletkenlik değeri ile ölçülür. Günümüzde eğer bir toprağın elektriksel iletkenlik değeri 4 dS m^{-1} veya daha fazla ise o toprak tuzlanmış olarak kabul edilmektedir. Bu iletkenlik değeri yaklaşık olarak 40 mM ' lık bir konsantrasyona karşılık gelmektedir. Ancak birçok bitki türü 4 dS m^{-1} ' den daha düşük elektriksel iletkenliğe sahip ortamlarda bile tuz stresinden etkilenebilir. Bu durum özellikle evapotranspirasyon hızının yüksek ve topraktaki su miktarının düşük olduğu bölgeler için geçerlidir (Chinnusamy ve ark., 2005).

Primer tuzluluk, tuz bileşiklerinin hem toprak hem de yeraltı sularında uzun süre içinde birikim göstermesinden kaynaklanmaktadır. Primer tuzluluğun iki tane doğal

sebebi vardır. Bunlardan birincisi, çözümlü tuz bileşiklerini içeren ana kaya materyalinin aşınmasıdır. Bu aşınma sonucunda kayalar parçalanırlar ve sodyum, kalsiyum ve magnezyum klorür ile sülfat ve karbonat formundaki tuz bileşikleri toprak yapısına katılır. Bu tuz bileşikleri arasında çözünürlük derecesi en fazla olanı sodyum klorürdür (NaCl) (Kadıoğlu, 2011). İkinci sebep ise yağmur ve rüzgar vasıtasıyla okyanus suyunun yapısındaki tuz bileşiklerinin karalara ulaşması ve toprağın yapısına katılmasıdır. Genellikle iç kesimlere rüzgarla taşınan bu tip tuzlara “siklik tuzlar” adı verilir ve bunlar çoğunlukla sodyum klorür formundadır. Yağmur suyu da 6-50 ppm civarında tuz içerir ancak yağmur suyundaki tuz miktarı kıyılardan uzaklaştıkça azalır. 10 ppm civarında tuz içeren yağmur suyu vasıtasıyla karalara yılda yaklaşık 10 kg ha⁻¹ tuz ilavesi gerçekleşir. “Geçici tuzluluk” terimi ise, bitkilerin kök bölgesinde mevsimsel ve spatial varyasyona bağlı olarak meydana gelen tuz birikimini ifade eder. Geçici tuzluluk yeraltı sularıyla veya taban suyunun yükselmesinden etkilenmez (Rengasamy, 2002). Geçici tuzluluğun derecesi mevsimsel yağış miktarına bağlı olarak derinliğe göre değişiklik gösterir.

Sekonder tuzlanma insan aktiviteleri sonucunda yağış miktarı ile bitkilerin kullandığı su miktarı arasındaki dengenin, yani topraktaki hidrolojik dengenin değişmesi sonucu ortaya çıkar. Bunun en yaygın sebepleri arasında arazilerdeki çok yıllık bitkiler yerine tek yıllık bitki yoğunluğunun artırılması, yetersiz drenaj ve sulama sularının yapısındaki tuz bileşikleri sayılabilir. İnsan etkisinin olmadığı durumlarda kurak ve yarı kurak bölgelerde yağış miktarı ile bitkiler tarafından kullanılan su miktarı arasında bir denge vardır (Kadıoğlu, 2011). Daha derin kök sistemine sahip olan çok yıllık bitkiler, topraktaki taban suyunun yüzeyin daha altında bulunmasını sağlar. Bitki örtüsünün değiştirilmesi ve sulama olayı ile denge bozulur ve topraktaki su miktarı bitkilerin kullanabileceği seviyenin üzerine çıkar. Sonuçta taban suyunun yükselmesiyle toprağın daha alt tabakalarında bulunan tuz bileşikleri kök bölgesine taşınır. Bitkiler suyu kökleriyle aldıkça toprak daha tuzlu bir hale dönüşür. Taban suyu yükselmeye devam ettikçe tuz bileşikleri de yükselir ve toprak yüzeyinden suyun buharlaşmasıyla tuzlar toprak yüzeyinde bir tabaka oluşturmaya başlar. Tuzlar aynı zamanda toprağın derinliklerine doğru inerek yeraltı sularının yapısına da girebilir (Kadıoğlu, 2011). Tuzlu topraklarda Na⁺, Ca⁺², Mg⁺², K⁺ kationlarının yanı

sıra, Cl^- , SO_4^{2-} (sülfat), HCO_3^- (bikarbonat), CO_3^{2-} (karbonat) ve NO_3^- (nitrat) anyonları bulunmaktadır (Tanji, 2002).

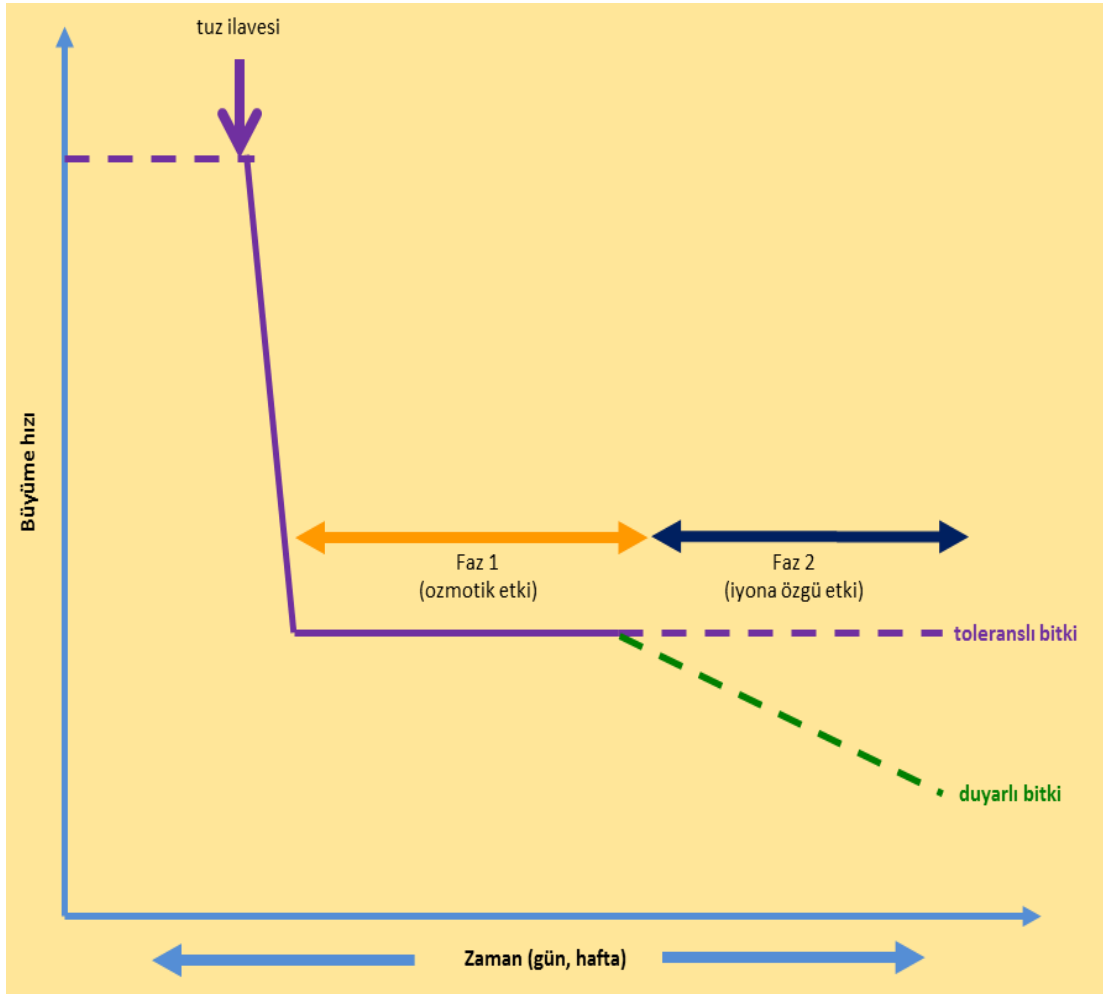
Sulamanın yapıldığı birçok bölgede, hem aşırı sulamadan hem de zayıf drenajdan dolayı taban suyu yükselir. Sulama suyunun kalitesi ne kadar yüksek olursa olsun toprağın yapısına 200-500 ppm civarında tuzun katılmasına neden olur. Örneğin 500 ppm civarında tuz içeren sulama suyu, her 1.000 m³ suyla birlikte toprağa yılda 0,5 ton tuz ilavesine yol açar. Tarımsal bitkilerin her yıl hektar başına yaklaşık 6.000-10.000 m³ suya gereksinim duyduğu düşünülürse, bir hektarlık alana yılda yaklaşık 3-5 ton tuz girişi olur. Tarımsal bitkiler aracılığı ile topraktan uzaklaştırılan tuz miktarı ihmal edilecek kadar az olduğundan, kök bölgesinde sürekli bir tuz birikimi meydana gelir ve bu tuzun uzaklaştırılabilmesi için bitkilerin gereksinim duyduğundan çok daha fazla suyun toprağa verilmesi gerekir. Eğer böyle bir ortamda drenaj da zayıf ise su fazlalığı tuzların kök bölgesine taşınmasına sebep olur. Bitkilerin uygulanan suyun tamamını kullanamaması durumunda da su baskınları gözlenir (Kadıoğlu, 2011).

2.3.3. Tuz stresinin bitkiler üzerindeki etkisi ve tuz toleransı

Tuz stresi özellikle kurak ve yarı kurak bölgelerde bitki büyümesini ve gelişmesini olumsuz yönde etkileyen en önemli stres faktörlerinden biridir (Shannon, 1998). Tuzluluğun bitkiler üzerindeki zararlı etkileri arasında toprak çözeltisinin ozmotik potansiyelini düşürerek fizyolojik kuraklığa neden olması, mineral madde beslenmesi konusunda dengesizliğe neden olması ve tuz iyonlarının spesifik toksik etkisi sayılabilir (Ashraf, 1994; Marschner, 1995). Bunların hepsi bitki büyümesi ve gelişmesi üzerinde fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler seviyede çok yönlü olumsuz etkilere yol açmaktadır (Levitt, 1980; Gorham ve ark., 1985; Winicov, 1998; Mansour, 2000; Munns, 2002; Tester, 2003). Birçok bitki türü tuz stresine oldukça duyarlıdır ve bu grupta yer alan bitkilere genel olarak “glikofit” adı verilir. Glikofit bitkiler genellikle 100-200 mM’lık tuz konsantrasyonlarında bile canlılıklarını sürdürmez. Munns ve Termaat (1986) bunun nedeni olarak glikofit bitkilerin evrimsel süreç boyunca düşük tuz konsantrasyonuna sahip alanlarda yayılış

gösterdikleri için tuz toleransı gelişimini gerçekleştirememiş olmalarını ileri sürmüştür. Ancak “halofitler” 300-400 mM gibi oldukça yüksek tuz konsantrasyonuna sahip olan topraklarda büyüeyebilen ve yaşam döngülerini tamamlayabilen bitki türlerini içermektedir. Halofit bitkiler filogenetik adaptasyon süreçleri boyunca tuz toleransı geliştirdikleri için aşırı tuzlu topraklarda büyüeyebilmektedir.

Tuz stresine duyarlı ve toleranslı olan bitkilerde, yapraklardaki tuz konsantrasyonunun toksik seviyeye ulaşması zaman almaktadır. Bu süre tuz stresinin şiddetine ve bitki türüne bağlı olarak haftalar hatta aylar almaktadır. Bu konuda tuz stresinin ozmotik ve iyon etkisinden kaynaklanan “iki fazlı etki modeli” Şekil 2.3.’de gösterilmiştir (Munns ve ark., 1995). Buna göre birinci fazda (ozmotik faz) tuz stresine hem duyarlı hem de toleranslı olan bitkilerde büyüme hızı, tuzun neden olduğu ozmotik etkiden dolayı yavaşlamaktadır. Ozmotik faz, kök çevresindeki tuz konsantrasyonunun bitkinin topraktan su almasını zorlaştıracak eşik değere ulaşmasından hemen sonra başlamakta ve sonuçta gövdenin büyüme hızı önemli oranda azalmaktadır. Bu şartlar altında bitkinin verdiği ilk cevap stomaların kapatılmasıdır. Ancak hem atmosferle yaprak hücreleri arasındaki su potansiyeli farkı hem de karbon fiksasyonunun devam etmesine duyulan gereksinim yüzünden bu uzun vadeli bir tolerans cevabı olarak kabul edilmektedir (Hasegawa ve ark., 2000). Gövde büyümesinin kök büyümesine göre tuzun neden olduğu ozmotik strese daha duyarlı olmasının nedeni muhtemelen yaprak alanındaki azalmanın bitkinin su kullanım oranını azaltmasıdır (Munns ve Tester, 2008). Tuz stresine duyarlı olan bitkilerde yaprak büyümesindeki inhibisyonunun sebeplerinden birinin, kalsiyum iyonlarının kök ksilemine yüklenmesinin engellenmesi olabileceği ileri sürülmüştür (Lauchli ve Grattan, 2007).



Şekil 2.3. Tuz stresi altındaki bitkilerde iki fazlı etki modeli (Munns, 1995).

İkinci evrede (iyon etkisi evresi) ise transpirasyon akımı ile taşınan sodyum iyonlarının yapraklarda birikim göstermesi söz konusudur (Munns, 2002). Sodyum birikimi artık büyümesi durmuş ve hücre öz suyundaki tuz konsantrasyonunu seyreltme yeteneğini kaybetmiş olan yaşlı yapraklarda toksik etkiler yapabilmektedir. Tuz stresi altındaki bir bitkide eğer yaşlı yaprakların ölme oranı yeni yaprakların oluşma oranından yüksekse, fotosentetik aktivite genç yaprakların karbohidrat gereksinimini karşılayamamakta ve sonuç olarak büyüme hızı azalmaktadır (Munns ve Tester, 2008). Fotosentetik dokulardaki sodyum birikiminin, karbon fiksasyon reaksiyonları ile klorofil ve karotenoid sentezi ile ilgili enzimlerin aktivitesini azalttığı rapor edilmiştir (Davenport ve ark., 2005). Tuza duyarlı bitkilerde ayrıca fotosentetik aktivitenin azalması, bazı aktif oksijen türlerinin (AOT) oluşum hızını artırmakta ve AOT' ler de hücrel hasarlara yol açmaktadır (Foyer ve Noctor, 2003).

2.4. Tuz Stresinin Bitkiler Üzerindeki Genel Etkileri

2.4.1. Bitkilerde bazı büyüme parametreleri üzerine etkisi

Tuz stresinin gözlemlenen ilk etkilerinden biri bitkilerde büyüme hızının azalmasıdır. Munns (2002), tuz uygulamasından çok kısa bir süre sonra bitki hücrelerinin su kaybederek hacimlerinin azaldığını bildirmiştir. Daha sonra hücreler orjinal boyutlarını tekrar kazanmakla birlikte, kök ve yaprakların büyüme hızının kontrol bitkilerine göre düşük olduğunu rapor etmiştir (Munns, 2002). Tuz stresine maruz kalma süresi arttıkça meristematik hücrelerdeki mitoz bölünme hızı azalmakta, vejetatif ve generatif gelişmede farklılıklar ortaya çıkmaktadır (Munns, 2002). Tek yıllık bitkilerde bu değişimlerin meydana gelmesi için türe ve tuz stresinin şiddetine bağlı olarak günlerle veya haftalarla ifade edilecek bir süre gerekirken, çok yıllık bitkilerde bu süre çok daha uzundur. Bitkilerin tuz stresine erken fide döneminde çok daha duyarlı oldukları bilinmektedir. Örneğin Hasanuzzaman ve arkadaşları (2009) yaptıkları bir çalışmada, tuz stresinin pirinç bitkilerinde erken fide döneminde toplam bitki boyunu ve yaprak alanını önemli derecede azalttığını belirlemişlerdir. *Suaeda salsa*' da yapılan bir çalışmada ise tuz stresinin toplam bitki boyunu, oluşan yan dal sayısı ve boyunun yanı sıra gövde kalınlığını önemli oranda azalttığı gözlenmiştir (Guan ve ark., 2011). Papp ve arkadaşları (1983), şeker pancarı bitkisinde mitoz bölünme hızının yaprakların ilk oluşum evresinde tuz stresinden etkilenmediğini, ancak yaprak genişlemesi evresinde belli oranda inhibe edildiğini rapor etmiştir. Doğru (2014), tuz stresinin bazı mısır genotiplerinde kök, bazılarında ise gövde büyümesini inhibe ettiğini ve bunun tuz alınımı ve taşınımı konusunda genotipe bağlı farklılıklardan kaynaklanmış olabileceğini ileri sürmüştür. *Amaranthus tricolor*' da yapılan bir çalışmada, uygulanan tuz konsantrasyonunun artışına bağlı olarak yaprak genişleme hızının azaldığı belirlenmiştir (Wang ve Nil, 2000). Zaimoğlu ve Doğru (2016), ise tuz stresinin bazı mısır genotiplerinde gövde büyümesini köklere göre daha belirgin şekilde inhibe ettiğini ve gövde büyümesinin tuza daha duyarlı olduğunu ortaya çıkarmıştır.

Tuz stresi bitkilerde çeşitli organların taze ve kuru ağırlıkları üzerinde de etkili olmaktadır (Hernandez ve ark., 1995; Dinar ve ark., 1999; Chartzoulakis ve Klapaki, 2000). Örneğin *Raphanus sativus*' da tuz stresi uygulamaları sonucu toplam bitki kuru ağırlığının azaldığı belirlenmiştir (Marcelis ve van Hoijsdonk, 1999). Kurbak ve arkadaşları (1999), ise düşük tuz konsantrasyonlarının (50 mM) *Alhagi pseudoalhagi* bitkisinde toplam bitki ağırlığını artırdığını, ancak 200 ve 300 mM'lık tuz uygulamalarının azalttığını bildirmiştir. Yapılan diğer bir çalışmada domates bitkilerinde artan tuz konsantrasyonlarına paralel olarak kök ve gövde büyümesi, gövde ağırlığı, bitki başına yaprak sayısı ve kök yüzey alanı gibi parametrelerde kontrole göre önemli derecede azalmanın meydana geldiği rapor edilmiştir (Mohammad ve ark., 1998). Meloni ve arkadaşları (2001), tuz stresi altındaki pamuk bitkilerinde kök, gövde ve yaprak ağırlıklarının azaldığını gözlemlemiştir. Zaimoğlu ve Doğru (2016), 300 ve 500 mM'lık tuz uygulamalarının iki mısır genotipinde kök ve gövdenin taze ve kuru ağırlıkları ile köklerdeki dehidrogenaz aktivitesini kontrole göre önemli oranda azalttığını belirlemiştir. Tuz stresi altındaki bitkilerde biyomas birikiminde gözlenen azalma çoğunlukla iyon dengesizliğine bağlanmaktadır. Tuz stresi bitkilerde generatif gelişme evresinde de bazı olaylar üzerinde etkili olmaktadır. Örneğin Khatun ve Flowers (1995), 10 mM'lık tuz uygulamasının pirinç bitkilerinde steril çiçek oluşumunu artırdığını, tohum oluşumunu ise % 38 oranında azalttığını bildirmiştir.

2.4.2. Bitkilerde su ilişkileri üzerine etkisi

Bitki dokularındaki su miktarını düzenleyen mekanizma suyun alınımı ve kaybedilmesi ile ilgilidir. Tuz stresi altındaki bitkilerin dokularındaki su miktarı türe ve aynı türün genotiplerine bağlı olarak değişebilmektedir. Tuzlu koşullarda dokularındaki su miktarı daha fazla olan bitkiler tuza daha toleranslı olarak kabul edilmektedir. Günümüzde yaprakların sahip olduğu su miktarının, bitkilerin genel su durumunun belirlenmesinde en güvenilir indikatör olduğu değerlendirilmektedir. Bitkilerde uygulanan tuz konsantrasyonu arttıkça su potansiyeli ve ozmotik potansiyelin daha negatif değerlere sahip olduğu, turgor basıncının ise arttığı belirlenmiştir (Hernandez ve ark., 1999; Meloni ve ark., 2001; Khan, 2001;

Romeroaranda ve ark., 2001; Ahmad ve ark., 2012). Bazı arařtıřıcılar tuza duyarlı olan bitki türlerinin ve genotiplerinin yapraklarında daha yüksek turgor basıncının bulunduđunu ileri sürmüřtür (Ashraf, 2004; Ahmad ve Sharma, 2010). Aziz ve Khan (2001) artan tuz konsantrasyonlarına bađlı olarak *Rhizophora mucronata*' da yaprakların su ve ozmotik potansiyeli ile ksilem geriliminin arttıđını rapor etmiřtir. Benzer řekilde *Chrysanthemum*' a uygulanan yüksek tuz konsantrasyonları yaprakların ozmotik potansiyelini azaltmıřtır (Matsumara ve ark., 1998). Hint keneviri bitkisinde de kısa süreli tuz stresi uygulamaları oransal su miktarı, transpirasyon hızı, yaprak su potansiyeli, su alınımı ve suyun kullanım etkinliđi azalmıřtır (Chaudhuri ve Choudhuri, 1997). Halofit bir bitki olan *Urochondra setulosa*' da yüksek tuz konsantrasyonlarında su potansiyeli, ozmotik potansiyel ve stoma iletkenlik derecesi daha negative deđerlere ulařırken; basınç potansiyeli azalmıřtır (Gulzar ve ark., 2003). Yine halofit bir bitki olan *S. salsa*' da ise tuz stresi yaprakların su potansiyelini ve evaporasyon hızını azaltırken, yaprakların oransal su miktarında deđiřime neden olmamıřtır (Lu ve ark., 2002). Dođru (2014) ise tuz stresi altındaki iki mısır genotipinin yapraklarında oransal su miktarının azaldıđını, su eksiklik indeksinin ise arttıđını bildirmiřtir.

2.4.3. Çözünür karbohidratlar üzerine etkisi

Yapılan arařtıřmalar, diđer organik bileřiklerle karřılařtırıldıđında, řekerlerin tuz stresi altındaki glikofitlerde ozmotik potansiyelin düzenlenmesi konusunda yaklaşık % 50' lik bir paya sahip olduđunu göstermiřtir (Cram, 1976). Bitkilerde net CO₂ asimilasyonundaki azalmaya rađmen, tuz ve kuraklık stresi sonucu çözünür karbohidratların birikim gösterdiđi belirlenmiřtir (Popp ve Smirnoff, 1995; Murakeozy ve ark., 2003). Yapılan bazı çalıřmalarda da tuz toleransı ile çözünür karbohidrat birikiminin boyutu arasındaki iliřki ortaya konulmuřtur. Ashraf ve Tufail (1995) tuz toleransı bakımından farklılık gösteren 5 ayçiçeđi genotipinde çözünür řeker miktarını arařtıřmıřlar, tüm genotiplerde çözünür řeker miktarının arttıđını ancak tuza toleranslı olan genotipde bu birikimin daha belirgin olduđunu belirlemiřlerdir. Aspirde ise tuz stresi uygulamaları sonucunda tuz toleransının

çözünür şeker birikimi ile korelasyon göstermediği ortaya çıkarılmıştır (Ashraf ve Fatima, 1995).

Bir disakkarit olan trehaloz adlı karbohidratın birçok organizmada çeşitli stres faktörlerinin etkisiyle sentezlendiği belirlenmiştir (Crowe ve ark., 1984; Hounsa ve ark., 1998). Trehaloz su kaybına yol açan stres faktörlerine maruz kalan bitki hücrelerinde membran ve proteinlerin korunmasını sağlar (Garcia ve ark., 1997; Goddijn ve van Dun, 1999) ve denatüre olmuş proteinlerin agregasyonunu azaltır (Singer ve Lindquist, 1998). Yamada ve arkadaşları (2003), trehalozun apoptotik hücre ölümlerini baskıladığını bildirmiştir. Trehalozun önemli tarımsal bitkileri de içeren birçok vasküler bitki dokularında eser miktarda bulunduğu bilinmektedir. Tuz stresi altındaki yulaf kök ve nodüllerinde trehaloz birikiminin çok düşük konsantrasyonlarda gerçekleşmesi, bu şekerin ozmoregülasyondaki rolünün çok küçük olduğunu göstermektedir (Fougere ve ark., 1991). *Escherichia coli*'nin trehaloz biyosentetik genlerinin (*otsA* and *otsB*) pirinç bitkisinde önemli oranda ekspreslendiği de ortaya çıkarılmıştır (Garg ve ark., 2002). Benzer şekilde transgenik tiplerde tuz, kuraklık ve düşük sıcaklık stresi koşullarında büyümenin devam ettiği, fotooksidatif hasarın daha az olduğu ve mineral dengesinin daha sağlıklı bir şekilde sağlandığı gözlenmiştir. Transgenik pirinç bitkilerindeki trehaloz birikimi, transgenik olmayanlara göre 3-10 kat daha fazladır. *E. coli*'nin trehaloz-6-fosfat sentaz ve trehaloz-6-fosfat fosfataz genlerine sahip olan pirinç bitkilerinde de trehaloz birikiminin ve bazı abiyotik stres faktörlerine tolerans derecesinin arttığı görülmüştür (Jang ve ark., 2003). Trehalozun tuz toleransındaki fonksiyonunun anlaşılabilmesi için daha fazla sayıda bitki türünde araştırmaların yapılması gerekmektedir.

Tuz stresine cevap olarak çözünür şekerlerin birikiminde görülen önemli varyasyonlar, tuza tolerant olan birçok tür ve genotipte gözlenmiştir. Sonuç olarak şekerlerin bitkilerde tuz toleransının sağlanması ile ilgili rolleri belli oranda tartışmalıdır. Ancak çözünür şekerlerin tuz toleransı konusunda potansiyel birer indikatör oldukları olasılığı göz ardı edilmemelidir.

2.4.4. Çözünür proteinler üzerine etkisi

Bitkilerde tuz stresi ile indüklenen birçok protein tanımlanmış ve iki grup altında toplanmıştır (Hurkman ve ark., 1989; Pareek ve ark., 1997; Ali ve ark., 1999). Bunlardan birincisi sadece tuz stresi koşullarında sentezlenen “tuz stresi proteinleri”, diğeri de tuz stresi dışında yüksek ve düşük sıcaklık, kuraklık, sel, mineral madde eksikliği ve fazlalığı durumunda sentezlenen “stresle ilgili proteinler” dir. Bitkilerde tuz stresi altında sentezlenen proteinler, stres koşulları ortadan kalktıktan sonra kullanılmak üzere azotun depolanmasını sağladığı gibi ozmotik regülasyona da katkıda bulunur (Singh ve ark., 1987). Bu tip proteinler tuz stresinin başlamasından sonra *de novo* olarak sentezlenebileceği gibi, dokularda düşük konsantrasyonlarda bulunurken stresle birlikte miktarları artabilir (Pareek ve ark., 1997). Tuz stresi ile indüklenen proteinlere örnek olarak tütünde tanımlanan 26 kDa’ lık ozmotin verilebilir (Singh ve ark., 1987). Tuz stresine maruz bırakılan *Mesembryanthemum crystallinum*’ da da ozmotin benzeri bir protein belirlenmiştir (Thomas ve Bohnert, 1993). Arpada ise immünolojik olarak ozmotinle ilgili olmayan ve germin adı verilen iki tane 26 kDa’ lık proteinin tuz stresine cevap olarak sentezlendiği gözlenmiştir (Hurkman ve ark., 1991). Benzer şekilde turpta tuz stresi uygulamaları ile 22 kDa (Lopez ve ark., 1994), *Eleusine coracana*’ da ise 54 ve 23-24 kDa’ lık proteinlerin (Uma ve ark., 1995), tuz ve kuraklık stresi sonucu indüklendiği rapor edilmiştir. Tuz ve bor stresi etkileri ile ilgili yapılan bir çalışmada da her iki stres tipinin hücreler arası bölgelerdeki protein kompozisyonunda kantitatif ve kalitatif değişikliklere yol açtığı belirlenmiştir (Wimmer ve ark., 2003). Özellikle 25 ve 33 kDa’ lık iki proteinin miktarında gözlenen değişimlerin hücre çeperinde yapısal modifikasyonlara neden olduğu görülmüştür. LEA (late embryogenesis abundant) proteinlerinden iki tanesini (PMA80 ve PMA1959) içeren transgenik pirinç bitkilerinde, ikinci generasyona ait bireylerin dokularında kuraklık ve tuz stresi uygulamaları sonucunda hem bu iki protein miktarının hem de iki stres faktörüne toleransın arttığı gözlenmiştir (Cheng ve ark., 2002). *Bruguiera sexangula*’ da tuz toleransının artmasına neden olan spesifik bir protein (allen oksid siklaz) tanımlanmış ve bu proteinin ekspreslendiği *Saccharomyces cerevisiae* ve tütünde tuz toleransının arttığı anlaşılmıştır (Yamada ve ark., 2002).

Tuz stresine toleranslı olan arpa (Hurkman ve ark., 1989), ayçiçeği (Ashraf ve Tufail, 1995), darı (Uma ve ark., 1995) ve pirinç (Pareek ve ark., 1997; Rains, 1989; Lutts ve ark., 1996), bitkilerinde de, toleranslı olmayanlara göre çözümlü protein miktarının daha yüksek olduğu ortaya çıkarılmıştır. Buğdayda yapılan bir çalışmada da tuz stresi altında duyarlı olan genotiplerin dokularındaki çözümlü protein birikiminin daha belirgin olduğu gösterilmiştir (Ashraf ve O'Leary, 1999). Buğday genotiplerinde ise tuz stresi sonucunda iki buğday genotipinin dokularında polipeptid profilinde meydana gelen değişimlerin sadece kantitatif olduğu, 29 ve 48 kDa'lık iki proteinin dokulardaki miktarının azaldığı belirlenmiştir. Ancak protein profilinde meydana gelen kantitatif değişimler tuz stresi koşullarında bazı metabolik mekanizmaların düzenlenmesinden sorumlu olabilir (Sarhan ve Perras, 1987).

Su mercimeğinde ise tuz stresinin tuz toleransından bağımsız olarak yapraklardaki çözümlü protein miktarını azalttığı gözlenmiştir (Ashraf ve Waheed, 1993). Benzer şekilde aspir (Ashraf ve Fatima, 1995), *Melilotus indica* ve *Eruca sativa*'da (Ashraf, 1994) yapraklardaki çözümlü protein miktarı, tuza toleranslı olan ve olmayan genotiplerde, farklılık göstermemiştir. Pareek ve arkadaşları (1997) stres proteinlerinin tuz toleransının geliştirilmesi konusunda önemli moleküler indikatörler olduğunu ileri sürmüşlerdir. Ancak yukarıda bahsedilen araştırma sonuçları, bunun bitki türüne ve genotipine bağlı olarak değişebileceğini göstermektedir.

2.4.5. Amino asitler ve amidler üzerine etkisi

Amino asitlerin tuz stresi altındaki bitkilerde birikim gösterdiği bilinmektedir (Johns, 1981; Ashraf, 1994; Mansour, 2000). Alanin, arjinin, glisin, serin, lösin ve valin amino asitlere; sitrüllin ve ornitin proteinik olmayan amino asitlere; prolin ise imino asitlere örnek olarak verilebilir (Mansour, 2000; Rabe, 1990). Glutamin ve asparagin gibi amidlerin miktarı da tuz stresi altındaki bitkilerde artış gösterir (Mansour, 2000; Dubey, 1997). Ayçiçeği (Ashraf ve Tufail, 1995), aspir (Ashraf ve Fatima, 1995), *Eruca sativa* (Ashraf, 1994) ve *Lens culinaris*'in (Hurkman ve ark., 1991) tuza toleranslı olan genotiplerinin yapraklarındaki toplam serbest amino asit miktarı, toleranslı olmayanlara göre daha fazla bulunmuştur.

Tuz stresi altındaki gelişmiş bitkilerde prolin birikimi, diğer amino asitlerle karşılaştırıldığında daha fazladır (Greenway ve Munns, 1980; Ashraf, 1993; Ashraf, 1994; Ali ve ark., 1999; Abraham ve ark., 2003). Tuz stresi altındaki birçok monokotil bitki türünde prolin birikimi yaygın olarak görülen bir olaydır (Storey ve ark., 1977; Jones ve Storey, 1978). Ancak yapılan bir çalışmada tuz stresinin arpada prolin birikimine neden olmadığı anlaşılmıştır (Yamaya ve Matsumoto, 1989). Bitki dokularındaki prolin birikimi kuraklık stresi sonucu da görülebilir. Bu durumda prolin sentezi düşük su potansiyeline verilen ancak spesifik olmayan bir cevaptır (Ashraf, 1994). Prolin ozmotik olarak aktif bir bileşiktir ve bitki hücrelerinde kullanılabilir azot birikiminin regülasyonundan sorumludur (Jones, 1981; Ashraf, 1994). Ayrıca tuz stresinin hücre membranları üzerindeki olumsuz etkisini azaltarak (Mansour, 1998) membran stabilitesini sağlar (Rudolph ve ark., 1986; Lone ve ark., 1987; Hanson ve Burnet, 1994; Gadallah, 1999). Prolinin diğer önemli bir özelliği de yüksek konsantrasyonlarda bile enzim aktivitesi üzerinde inhibisyon etkisine sahip olmamasıdır (Dubey, 1997; Jones ve ark., 1984). Bazı araştırmacılar da prolinin adaptasyon sürecinin bileşeni olan çoklu cevapların aktivasyonu için gerekli sinyal/düzenleyici mekanizmalar olarak da rol oynayabileceğini ileri sürmüştür (Maggio ve ark., 2002). Ancak prolinin ozmoregülasyon ve tuz toleransı konusundaki fonksiyonu kısmen tartışmalıdır. Lutts ve arkadaşları (1996) ise tuz stresi altındaki pirinç bitkilerinde prolinin ozmotik regülasyonda rol oynamadığı ve prolin birikiminin tuz toleransı için bir indikatör olmaktan çok bir hasar semptomu olduğunu belirlemişlerdir. Yapılan bir çalışmada da prolin birikiminin tuz stresine maruz kalan buğdayda önemli bir fonksiyona sahip olmadığı ortaya çıkarılmıştır (Colmer ve ark., 1995). Tuzlu koşullarda kültüre alınmış arpa embriyolarında ise dışarıdan yapılan prolin uygulamaları gövdelerdeki Na^+ ve Cl^- birikimini azaltmış ve büyüme üzerinde olumlu etkiler yaratmıştır (Lone ve ark., 1987). Dışarıdan verilen prolinin pirinçte tuz stresinin olumsuz etkilerini azalttığına dair sonuçlar da bulunmuştur (Garcia ve ark., 1997).

Bunun gibi çelişkilere rağmen prolin konsantrasyonunun tuza toleranslı olan birçok bitki türünde, duyarlı olanlara göre daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Petrusa ve Winicow (1997) tuz stresi uygulaması sonucu yulaf köklerindeki prolin miktarının

hızla iki katına çıktığını ancak tuza duyarlı bitkilerde bu artışın daha hızlı gerçekleştiği ortaya çıkarılmıştır. Ahmad ve arkadaşları (1981) da tuza toleranslı olan *Agrostis stolonifera* ekotiplerinde tuz stresine cevap olarak, duyarlı ekotiplere göre, daha fazla prolin birikimi olduğunu bulmuştur. Nispeten tuza toleranslı olan *Brassica juncea* bitkilerinin yapraklarında ozmotik regülasyon yeteneğinin, kritik tuz konsantrasyonunun ve serbest prolin miktarının daha yüksek olduğu belirlenmiştir (Jain, 1991). Tuza toleranslı olan *B. juncea*' da, kontrol bitkilerine göre, tuzlu koşullarda yüksek prolin konsantrasyonu ve daha iyi büyüme görülmüştür (Kirti ve ark., 1991). Madan ve arkadaşları (1995) ise tuz stresi koşullarında toleranslı genotiplerdeki prolin-5-karboksilat redüktaz ve ornitin aminotransferaz gibi prolin biyosentezi ile ilgili enzimlerin aktivitelerinde önemli derecede artışlar belirlemiştir. Ancak prolin oksidaz gibi prolin parçalayan enzimlerin aktiviteleri ise azalmıştır.

Ancak bazı çalışmalar da tuza duyarlı genotiplerdeki prolin birikiminin toleranslı olanlara göre daha fazla olduğunu ortaya çıkarmıştır (Tal ve ark., 1979). Moftah ve Michel (1987) tuz stresi altındaki soya fasülyesinde, prolin miktarının bir indikatör olarak kullanılamayacağını bildirmiştir. Benzer şekilde Ashraf (1989) da *Vigna mungo*' da prolin birikimi ile tuz toleransı arasında negatif bir korelasyonun varlığını ortaya çıkarmıştır. Pirinçte de tuza dayanıklı genotiplerin (Nona Bokra ve IR4630), duyarlı genotiplere (Kong Pao ve IR31785) göre daha az prolin birikimi gösterdiğini rapor edilmiştir (Lutts ve ark., 1996 ve 1999). Prolin miktarı ile ilgili bu çelişkili sonuçlardan dolayı, bunun bir seleksiyon kriteri olarak kullanılıp kullanılamayacağı konusunda kesin bir fikir yoktur (Ashraf, 1994; Jones, 1981; Moftah ve Michel, 1987).

Amidlerin tuz stresi altındaki bitkilerdeki birikim oranı azot içeren diğer bileşiklere göre daha azdır (Mansour, 2000). Ancak asparagin miktarında genellikle tuz stresi sonucunda artış görülür (Fougere ve ark., 1991; Rabe, 1990). *Agrostis stolonifera*' da ise asparagin birikiminin tuz stresi koşullarında prolin birikimine göre daha fazla olduğu bilinmektedir (Dubey, 1997). Arpada tuz stresinin köklerdeki asparagin havuzunun boyutlarını, ksilem öz suyu ve laminadaki asparagin miktarını artırdığı; glutamin miktarının ise sadece köklerde ve laminada arttığı gözlenmiştir (Yamaya ve

Matsumoto, 1989). Benzer şekilde tuza toleranslı olan buğdayda genç yaprak laminalarındaki glutamin ve glisinbetain miktarının arttığı gözlenmiştir (Colmer ve ark., 1995). Prolinde olduğu gibi amidlerin de kuraklık stresi sonucunda bitki dokularında birikim gösterdiği belirlenmiştir (Raggi, 1999).

2.4.6. Kuaterner amonyum bileşikleri üzerine etkisi

Tuz stresine maruz kalan bitkilerde etkili ozmoregülatör olarak fonksiyon yapan kuaterner amonyum bileşikleri arasında glisinbetain, β -alaninbetain, prolinbetain, kolin-o-sülfat, hidroksprolinbetain ve pipekolatbetain sayılabilir (Mansour, 2000; Jones ve Storey, 1981; Rhodes ve Hanson, 1993). Birçok bitki türünde yaprak ozmotik potansiyeli ile glisinbetain, β -alaninbetain ve prolinbetain miktarı arasında pozitif bir korelasyon görülmüştür (Rhodes ve Hanson, 1993; Grieve ve Maas, 1984). Bu organik bileşikler aynı zamanda hücrelerdeki ozmotik koruyucu etkileri ile de bilinirler (Rhodes ve Hanson, 1993; Yancey ve ark., 1982; Jones, 1984). Tuz stresine maruz kalan bitkilerdeki kuaterner amonyum bileşikleri içinde en fazla bulunanı glisinbetaindir (Jones, 1984; Mansour, 2000). Glisinbetainin ıspanak, arpa, domates, patates, pirinç, havuç ve sorgum gibi birçok tarımsal bitki türünde strese cevap olarak birikim gösterdiği belirlenmiştir (Mohanty ve ark., 2002; Yang, 2003). Bu organik bileşikler büyük ölçüde kloroplastlarda bulunurlar ve tilakoid membranları koruyarak fotosentetik aktivitenin sürekliliğini sağlarlar (Robinson ve Jones, 1986; Genard ve ark., 1991). Murata ve arkadaşları (1992) glisinbetainin, tuz stresi koşullarında fotosistem II' nin kompleks ekstrinsik proteinlerinin organizasyonunu stabilize ederek fotosistem II' yi koruduğunu belirlemişlerdir.

Tahıl türleri arasında stres faktörlerine maruz kaldıkları zaman glisinbetain biriktirme ve bu bileşiği ozmotik regülasyonda kullanma yeteneği bakımından büyük çeşitlilik görülür. Örneğin sorgumdaki glisinbetain birikiminin mısıra göre 10 kat daha fazla olduğu belirlenmiştir. Ancak her iki türün glisinbetain biriktiremeyen mutantları da vardır. Tuz stresi altındaki çimlerde glisinbetain birikiminin toleranslı genotiplerde duyarlı olanlara göre daha fazla olduğu ortaya çıkarılmıştır (Hanson ve Grumet, 1985; Rhodes ve ark., 1987). Saneoka ve arkadaşları (1995), mısırın glisinbetain

biriktiren genotiplerinde tuzlu koşullar altında gövde büyümesindeki inhibisyonun daha az olduğunu göstermişleridir. Buğdayın tuza toleranslı genotiplerinin genç yapraklarındaki glisinbetain miktarı ile tolerans derecesi arasında da pozitif bir korelasyon belirlenmiştir (Colmer ve ark., 1995). Sorgumun glisinbetain biriktiren ve biriktiremeyen genotiplerinde yapılan genetik çalışmalar bu özelliğin tek bir nükleer gene bağlı olduğunu göstermiştir (Grote ve ark., 1994). Benzer sonuçlar mısırdaki glisinbetain birikimi konusunda da elde edilmiştir (Rhodes ve Rich, 1988).

Bunun yanı sıra, glisinbetain sentezinden sorumlu betain aldehit dehidrogenaz enziminin aktivitesinin birçok bitki türünde tuz stresi altında arttığı ortaya çıkarılmıştır (McCue and Hanson, 1990; Weigel ve Weretilnyk, 1986). Ancak *Trifolium alexandrinum*' da tuz stresi uygulamalarının kolin ve betain birikiminin tuza duyarlı genotiplerde daha belirgin olduğu anlaşılmıştır (Varshney ve ark., 1988). Wyn Jones ve arkadaşları (1984) ise *Triticum*, *Agropyron* ve *Elymus* genuslarına ait türlerde tuz toleransı ile glisinbetain birikimi arasında bir ilişki bulamamıştır. Bu sonuçlar, tuz stresi altındaki bitkilerdeki glisinbetain birikiminin türe bağlı olarak varyasyon gösterdiğini kanıtlamaktadır.

2.4.7. Polioller üzerine etkisi

Polioller ozmotik etkinliğe sahip bileşikler olduğundan, bitkilerdeki ozmoregülasyon mekanizması ve dolayısıyla tuz toleransı konusunda etkili oldukları düşünülmektedir (Bohnert ve Shen, 1999). Kimyasal olarak değerlendirildiğinde polioller polihidrik alkollerdir. Bitkiler aleminde oldukça geniş bir yayılım gösteren siklik ve asiklik yapıya sahip birçok polioller mevcuttur (Clark ve ark., 2003). Bitkisel dokularda en fazla rastlanan asiklik polioller mannitol, gliserol ve sorbitoldür. Siklik poliollerden de en fazla ononitol ve pinitol bulunur. Genellikle polioller birçok halofit bitkinin sitoplazmasında ve vakuollerinde yüksek konsantrasyonda birikim gösteren inorganik iyonların neden olduğu ozmotik bozuklukların ortadan kaldırılması için biriktirilir (Nelson ve ark., 1999). Poliollerin ozmotik regülasyon dışında etkili birer oksijen radikali temizleyicisi oldukları da bilinmektedir. Örneğin mannitolün *in vitro* koşullarda reaktif oksijen türlerinin detoksifiye ettiği (Halliwell ve ark., 1988) ve

kuraklık stresi altındaki bitkilerde proteinleri oksidatif hasara karşı koruduğu belirlenmiştir (Moran ve ark., 1994). Smirnof and Cumbes (1989) de mannitol, sorbitol, gliserol, ononitol and pinitolün etkili birer radikal temizleyicisi olduklarını rapor etmiştir.

Birçok bitki türünde kuraklık ve tuz stresine cevap olarak poliollerin birikim gösterdiği belirtilmiştir (Abebe ve ark., 2003). Mannitolün bitkilerde yüksek tuz konsantrasyonlarını tolere etme yeteneğini artırdığı gösterilmiştir. Örneğin normal koşullarda mannitol sentezlemeyen ve biriktirmeyen tütün bitkisine bakteriyel mannitol-1-fosfat dehidrogenaz (*mtID*) geni verilmiş ve oluşturulan transgenik tütün yaprak ve köklerinde mannitol birikimi yaparak tuza tolerans kazanmıştır (Tarczynski ve ark., 1992). Benzer şekilde aynı bakteriyel gen verilerek oluşturulan transgenik buğday bitkileri de yapraklarında mannitol biriktirerek hem kuraklık hem de tuz stresi altında yüksek büyüme hızı sergilemiştir (Abebe ve ark., 2003). Bu sonuçlar bitki dokularındaki mannitol birikimi ile tuz toleransı arasında pozitif bir ilişki olduğunu göstermektedir.

Pinitol ve diğer bazı o-metil inositollerin birçok baklagil türünde bulunduğu ve D-pinitolün serbest radikallerin detoksifikasyonu dışında vakuol ve sitoplazma arasındaki ozmotik düzenleme konusunda önemli bir rol oynadığı belirlenmiştir (Quemener ve Brillouet, 1983). Pinitolün aynı zamanda tuz stresine maruz bırakılan *Honkenya peploides* ve *Sesbania aculeata* bitkilerinde de birikim gösterdiği rapor edilmiştir (Gorham ve ark., 1981; Gorham ve ark., 1984). Ancak tuz stresi bu türlerin yapraklarındaki inositol miktarını etkilememiştir (Gorham ve ark., 1984). Yonca bitkilerinde de gözlenen pinitol ve ononitol birikimi, bu bileşiklerin tuz toleransının kazanılmasında etkili olabileceğini göstermektedir (Fougere ve ark., 1991). Poliollerin tuz stresi altındaki bitkilerdeki fizyolojik fonksiyonları hakkındaki bilgiler oldukça sınırlıdır. Ancak son yıllarda poliollerin birikiminin biyokimyasal ve genetik esasları ile ilgili önemli gelişmeler kaydedilmiştir.

Halofit bir bitki olan *Mesembryanthemum crystallinum*' da tuz stresi etkisiyle miyoinositol-o-metil transferaz enzimini kodlayan genin ekspresyonunun arttığı

gözlenmiştir (Nelson ve ark., 1998). Bunun yanı sıra, aynı türde tuz stresinin floemdeki miyoinositolün ve Na⁺ ile inositolün yapraklara karşılıklı taşınımını artırdığı; Na⁺ alınımı ile miyoinositol bitki içindeki dağıtımındaki değişimler arasında bir etkileşimin bulunduğu belirlenmiştir (Nelson ve ark., 1999). Bu sonuç aynı zamanda miyoinositolün ozmotik etkinliğe sahip olan bileşiklerin sentezi için substrat olarak görev yapmasının yanı sıra Na⁺ alınımını sağlayan ve yapraklardan köklere gönderilen bir sinyal olarak da önemli olduğunu göstermiştir. Sheveleva ve arkadaşları (1997) ise miyoinositol-o-metil transferaz enzimi bakımından oluşturdukları transgenik türün bitkilerinin kuraklık veya tuz stresine maruz kaldıklarında yüksek miktarda D-ononitol biriktirdiğini belirtmişlerdir. Polioli birikimi genetik olarak değiştirilmiş bitki türlerinde bir tolerans stratejisi olarak kullanılmaktadır. Polioli birikimi ile tuz toleransı arasındaki korelasyonun uygun ve net şekilde ortaya çıkarılması durumunda, bu bileşiklerin tuz toleransının kazandırılması ile ilgili geleneksel ıslah programlarında kullanılabilir bir indikatör olması mümkün olacaktır.

2.4.8. Lipidler üzerine etkisi

Lipidler bitki hücrelerindeki önemli enerji kaynakları olmalarının yanı sıra hücrel membrane sistemleri için vazgeçilmez yapısal birimlerdir (Singh ve ark., 2002). Lipidler aynı zamanda birçok çevresel stres faktörüne karşı tolerans geliştirilmesi konusunda da önemli rol oynarlar. Örneğin aşırı kuraklığa karşı toleransın oluşabilmesi, stres koşulları altında iki katlı fosfolipid tabakasının karbohidratlarla, özellikle de trehaloz ile stabilizasyonuna bağlıdır. Yağ asitlerinin doymamış hale geçmesi tuz ve kuraklık stresi altındaki bitkilerde koruma sağlar. Olefinik bağlara yakın konumda bulunan hidrojen atomları oksidatif saldırılara oldukça duyarlıdır. Lipidler, yapılarında bu bağlardan bol miktarda bulundurduğu için, oksidatif reaksiyonlar için primer hedef konumundadır. Eğer ilgili enzimler oksidatif reaksiyonları kontrol altında tutamazsa, lipidlerin oksidasyonu bazı ürünlerin oluşmasına yol açar ve bu ürünler de protein ve DNA moleküllerinde yapısal hasarlara neden olur (Singh ve ark., 2002). *Arachis hypogea* bitkisinde 45 mM' a kadar olan tuz uygulamalarının lipid miktarını artırdığı, daha yüksek tuz

konsantrasyonlarının ise azalttığı belirlenmiştir (Hassanein, 1999). Wu ve arkadaşları (1998), tuz stresi altındaki *Spartina patens* bitkisinin kök hücre membranlarındaki lipid kompozisyonundaki değişimleri araştırmış; artan tuz konsantrasyonları sonucunda sterol ve fosfolipid miktarının azaldığını, sterol/fosfolipid oranının ise değişmediğini gözlemlemiştir. Bunun yanı sıra aynı çalışmada, tuz stresinin glikolipid miktarını artırdığı, fosfatidilkolin ve fosfatidiletanolamin miktarını azalttığı belirlenmiştir. Yapılan diğer bir çalışmada ise, 100 mM'lık tuz stresine toleranslı olan domates bitkisinin kalluslarından izole edilen membran vesiküllerinin yapısındaki fosfolipid ve sterol miktarının kontrole göre artış gösterdiği, fosfolipid/serbest sterol oranının ve fosfolipidlerin yapısına giren yağ asitlerindeki çift bağ indeksinin azaldığı rapor edilmiştir (Kerkeb ve ark., 2001). Bu sonuçlar tuz stresinin, hücrel mebranların lipid kompozisyonunu ve dolayısıyla seçici geçirgenlik özelliğini belirli oranda değiştirdiğini göstermektedir.

2.4.9. İyon miktarı üzerine etkisi

Toprağın yapısında bulunan yüksek konsantrasyondaki tuz, özellikle K^+ gibi mineral maddelerle rekabete girerek, bunun bitki kök hücrelerine alınımını inhibe edebilir. Sonuçta bitkide K^+ eksikliği ortaya çıkar. Yüksek tuz konsantrasyonları birçok bitki türünde dokulardaki Na^+ ve Cl^- miktarını artırırken; K^+ , Ca^{+2} ve Mg^{+2} miktarını azaltmaktadır (Khan ve ark., 2000; Khan, 2001). *Vicia faba* ile yapılan bir çalışmada tuz stresinin Na^+ , Ca^{+2} ve Cl^- miktarını artırdığı; K^+/Na^+ oranını ise azalttığı belirlenmiştir (Gadallah, 1999). *A. pseudoalhagi*'de 200 mM'lık tuz uygulamalarının yapraklardaki Na^+ miktarını kontrole göre 45 kat artırdığı, ancak bitkilerin bu kadar yüksek Na^+ konsantrasyonunda bile büyümeye devam ettikleri rapor edilmiştir (Kurban ve ark., 1999). Tropikal bir bitki olan guavada tuz uygulamaları köklerle karşılaştırıldığında özellikle yapraklarda çok daha belirgin şekilde Na^+ ve Cl^- birikimine neden olmuştur. Aynı çalışmada köklerdeki Ca^{+2} miktarının değişmediği ancak yapraklarda Ca^{+2} , Mg^{+2} ve K^+ birikiminin azaldığı tespit edilmiştir (Ferreira ve ark., 2001). Parida ve arkadaşları (2004) *Bruguiera parviflora*'da tuz stresinin yapraklardaki Na^+ ve Cl^- miktarını artırdığını, K^+ ve Fe^{+2} miktarını etkilemediğini, Ca^{+2} ve Mg^{+2} miktarını ise azalttığını bildirmişlerdir. Tuz

stresinin mineral madde beslenmesi üzerindeki bu tip etkileri, büyümenin yavaşlamasının olası nedenleri arasında sayılmaktadır.

2.4.10. Hormonlar üzerine etkisi

Bitki hormonları bitkilerdeki stres cevaplarının indüksiyonu ile ilgili olan sinyal bileşiklerinin aktif üyeleridir (Pedranzani ve ark., 2003). Abiyotik stres faktörleri bitkilerde büyümenin yavaşlamasının yanı sıra dokulardaki fitohormon miktarlarında da değişikliklere neden olurlar (Morgan 1990). Örneğin tuz stresi altındaki bitkilerde sitokin ve giberellik asit miktarının azaldığı, absisik asit miktarının ise artış gösterdiği belirlenmiştir (Boucaud ve Ungar 1976; Itai ve ark., 1968; Mizrahi ve ark., 1971). Bu sonuçlar tuz stresinin bitki hücrelerindeki su ilişkilerini ve membran geçirgenliğini etkilediğini göstermektedir (Karmoker ve Van Steveninck 1979).

İndol-3-asetik asit (IAA) bitki büyümesinin kontrolü üzerinde önemli bir role sahiptir. IAA özellikle hücre büyümesi, vasküler dokunun gelişimi ve apikal dominansi gibi olaylar üzerinde etkilidir (Wang ve ark., 2001). Tuz stresi altındaki tarımsal bitkilerde IAA'nın bir cevap mekanizmasına sahip olduğu anlaşılmıştır. Ancak bitkilerde tuz stresi ile oksin miktarı arasındaki ilişkiye dair bilgiler sınırlıdır. Stres koşulları altında IAA miktarındaki değişimlerin ABA ile benzer olduğu (Ribaut ve Pilet, 1991) ve IAA miktarındaki artışla büyümenin yavaşlaması arasında bir korelasyonun var olduğu ortaya çıkarılmıştır (Ribaut ve Pilet, 1994). Sonuç olarak stres koşulları altında bitki büyümesindeki yavaşlamanın hormonal dengede meydana gelen değişimlerin bir sonucu olduğu söylenebilir. Bu nedenle eksojen hormon uygulamaları sonucu ortaya çıkan stres cevaplarının incelenmesi gereklidir. Prakash ve Prathapasanen (1990), tuz stresinin pirinç yapraklarındaki IAA konsantrasyonunu önemli oranda azalttığını, GA₃'ün dışarıdan uygulanması ile tuz stresinin sebep olduğu IAA miktarındaki azalmanın kısmen engellendiğini bildirmişlerdir. Bu sonuçlar da tuz stresinin bitkilerde hormonal dengeyi ve bitki büyümesini etkilediğini göstermektedir.

Giberellik asit (GA) biyotik (McConn ve ark., 1997) veya abiyotik (Lehmann ve ark., 1995) stres faktörlerine maruz kalan bitki dokularında birikim gösterebilir. Bitkilerde tuz stresinin olumsuz etkilerini azaltmak amacıyla birçok farklı fitohormon kullanılmaktadır. Giberellinler bu konuda birçok araştırmacının özellikle üzerinde yoğunlaştığı bir fitohormondur (Hisamatsu ve ark., 2000). Örneğin GA'nın tuz stresi altındaki buğday ve pirinç bitkilerinde büyümeyi sağladığı rapor edilmiştir (Prakash ve Prathapasanen, 1990). Tuz stresi koşullarında buğday tohumlarının çimlenme oranı, bitkilerin büyüme hızı ve tane veriminde meydana gelen azalmanın, GA₃ uygulamaları ile arttığı gözlenmiştir. (Kumar ve Singh, 1996). Diğer bir çalışmada da 20 ppm'lik GA₃ ile muamele edilen buğday tohumlarının çimlenme oranının yükseldiği belirlenmiştir (Nayyar ve ark., 1995). Bunun dışında GA'nın serbest radikallerin neden olduğu lipid peroksidasyonunu inhibe ettiği ortaya çıkarılmıştır (Choudhuri, 1988). Bu sonuçlar GA₃ uygulamalarının tarımsal bitkilerde tuz toleransını artırabileceğini göstermektedir.

Sitokininlerin (SK) hücre bölünmesi, apikal dominansi, besin mobilizasyonu, kloroplast gelişimi, senesens ve çiçeklenme gibi birçok olayın üzerinde düzenleyici rol oynadığı bilinmektedir (Hare ve Van Staden, 1997). SK'ler, hücre membranlarının mono ve divalent iyonlara karşı geçirgenliğini ve metabolik havuzları etkileyerek senesens olayını geciktirmektedir (Letham, 1978). SK'ler özellikle tohum çimlenmesi, stoma hareketleri (Blackman ve Davies, 1984) ve kotiledon genişlemesi gibi olaylar üzerinde ABA ile tam ters etkilere neden olduklarından ABA antagonistleri olarak bilinirler (Thomas, 1992). Uygun olmayan çevresel koşullar altında bitki dokularındaki SK miktarı genellikle azalma eğilimindedir. Bu durumda stres boyunca kökten sağlanan SK miktarındaki azalmanın, gövdedeki gen ekspresyonunu değiştirdiği ve sonuçta stresin olumsuz etkilerini düzeltecek uygun cevapları oluşturduğu düşünülmektedir (Hare ve ark., 1997).

SK grubundan bir hormon olan kinetinin domates, arpa ve pamuk tohumlarında stres etkisiyle oluşan dormansiyi kırdığı belirlenmiştir (Bozcuk, 1981). Stres koşulları altında endojen SK miktarında meydana gelen azalmanın sınırlayıcı bir faktör olduğu

ve dışarıdan uygulanan kinetinin büyümeyi artırıcı bir etkiye sahip olduğu bilinmektedir (Boucaud ve Ungar, 1976). Bitkilerde tuz stresi sonucunda SK miktarındaki azalmanın tuzluluğa verilen erken bir cevap olduğu ancak duyarlı bitki türlerinde tuz stresi etkilerinin SK' lerle regüle edilmediği bilinmektedir. Çünkü bu bitkilerde büyüme hızında meydana gelen azalma, SK miktarındaki azalmadan daha önce ortaya çıkmaktadır (Walker ve Dumbroff, 1981).

Fakültatif bir halofit olan *Mesembryanthemum crystallinum*' un kök ve yaprak dokularında tuz stresi boyunca zeatin tipi SK miktarının değişmediği belirlenmiştir (Thomas ve ark., 1992). Dışarıdan uygulanan kinetin buğday fidelerinde tuz stresinin neden olduğu olumsuz etkileri ortadan kaldırmış (Naqvi ve ark., 1982), patates fidelerine tuz stresi uygulamasından hemen önce verilen kinetin benzer şekilde tuz stresinin büyümeyi inhibe edici etkisini azaltmıştır (Abdullah ve Ahmad, 1990). Fasulye bitkilerinde ise tuz stresi boyunca gerçekleştirilen kinetin uygulamaları tuz stresinin olumsuz etkilerini daha da artırmıştır (Kirkham ve ark., 1974). Benzil adenin uygulaması tuza duyarlı olan arpa genotipinde büyümeyi inhibe ederken, toleranslı genotipte ise büyüme hızını ve internal CK miktarını artırmıştır (Kuiper ve ark., 1990). Ayrıca kinetinin doğrudan doğruya bir serbest radikal temizleyicisi ve pürin parçalanmasını engelleme konusunda antioksidant savunma mekanizmasının bir bileşeni olduğu da belirlenmiştir (Chakrabarti ve Mukherji, 2003).

Tuz stresinin bitkilerdeki absisik asit (ABA) üretimi üzerindeki etkileri ile ilgili birçok çalışma yapılmıştır. Tuz stresi altındaki *Brassica*, (He ve Cramer, 1996) *Phaseolus* (Montero ve ark., 1998) ve *Zea mays* (Cramer ve Quarrie, 2002) bitkilerinin yaprak dokularındaki endojen ABA konsantrasyonu ile büyüme inhibisyonu arasında bir korelasyonun varlığı ortaya çıkarılmıştır. Bunun dışında ABA miktarının, büyümeye devam etmelerine rağmen, köklerde de artış gösterdiği (He ve Cramer, 1996) ve bunun da kök dokularının endojen veya eksojen ABA konsantrasyonlarına duyarlılığının farklı olmasından kaynaklanabileceği bildirilmiştir (Creelman ve ark., 1990). Bu sonuçlar kök ve gövde dokularının strese verdikleri cevabın, artan hormon konsantrasyonu ve hormonların ksilem öz suyu ile

hareket ederek kök ve gövde arasında sağladığı iletişim ile koordine edildiğini göstermektedir (Davies ve ark., 1994).

Ancak ABA' nın kök bölgesindeki stres etkilerini düzenleyici bir sinyal olarak rol oynayıp oynamadığı konusunda bazı kuşkular mevcuttur (Munns ve King, 1988). Jeschke ve arkadaşları (1997), ksilemdeki artan ABA konsantrasyonu ile yaprak büyümesinin inhibisyonu ile ilişkili olduğunu ve tuz stresinin olgun *Ricinus* yapraklarındaki ABA miktarını artırdığını belirlemişlerdir. Tuz stresi sonucunda köklerdeki ABA sentez hızının ve ABA' nın ksilemle taşınım hızının artması ile stoma cevapları arasında da bir korelasyon vardır. Bunun dışında köklerin doğrudan tuz stresine maruz kalması sonucu ABA' nın vakuollerdeki iyon birikimini stimüle ettiği ve bunun da tuz stresine adaptasyonu kolaylaştırdığı bilinmektedir (Jeschke ve ark., 1997). Jae-Ung ve Youngsook (2001) ise stomaların kapanmasında rol oynayan ABA' nın kortikal aktin filamentlerinin hızla depolimerize olmasına ve yeni tip aktin filamentlerinin oluşmasına neden olduğunu, aktin organizasyonundaki bu değişimlerin de stoma kapanmasında etkili olan sinyal mekanizmasını aktive ettiğini bildirmiştir. Montero ve arkadaşları (1997) tuz stresi etkisiyle sentezlenen ABA' nın yaprak büyümesinin inhibisyonunu regüle ettiğini ve yapraklardaki sodyum ve klor birikimini azalttığını ortaya çıkarmışlardır. Sorgum bitkisinde ise ABA' nın tuz stresinin olumsuz etkilerini yavaşlattığı ve iyonik strese toleransı artırdığı gözlenmiştir (Amzallag ve ark., 1990).

Jasmonatlar (JA) hem konakçı savunmasında hem de birçok fizyolojik mekanizmada rol oynayan sinyal mekanizmalarının önemli bir bileşenidir (Wasternack ve Hause, 2002). Biyotik (McConn ve ark., 1997) veya abiyotik (Lehmann ve ark., 1995) stres faktörleri bitki dokularında JA birikimine neden olmaktadır. JA ve JA metil esterleri (JAME) bitkilerde yaralanma ve patojen saldırıları ile ilgili sinyal cevaplarında rol oynarlar (Pena-Cortes ve Willmitzer, 1995). Sembdner ve Parthier (1993), yaralanma ve patojen saldırıları ile indüklenen JA' nın, zarar gören hücrel membranlardan ayrılan yağ asitleri ile ilgili olduğunu ve bu yağ asitlerinin daha sonra lipoksigenaz enzim sistemi ile JA' ya metabolize edildiğini belirlemişlerdir.

Allen oksid sentaz (AOS) JA sentezi ile ilgili bir enzimdir. Bu enzimin *Arabidopsis thaliana*' da yaralanma cevabı boyunca gözlenen JA miktarındaki artışla ilgili olduğu bilinmektedir (Laudert ve Weiler, 1998). AOS genlerinin ekspresyonu, domates bitkilerinde sistemin, yaralanma, 12-okzofitodienoik asit ve JAME etkisiyle aktive edilir (Sivasankar ve ark., 2000). JA sentezi ile ilgili olan diğer bir enzim de kloroplastlarda lokalize olan lipoksigenazlardır (LOX) (Feussner ve ark., 1995). Fosfolipaz D' nin (PLD) de linolenik asidin membranların yapısından ayrılmasını hızlandırdığı ve JA sentezini uyardığı belirlenmiştir (Creelman ve Mullet, 1997). PLD aktivitesi bitkilerde hem sinyal iletim mekanizmalarında rol oynayan hem de stres koşulları altında membranlarda meydana gelen parçalanma ile ilgili bir enzimdir (Wang, 1999).

JA ve türevleri aynı zamanda tuz stresine verilen cevaplar konusunda da fonksiyoneldir (Wang ve ark., 2001). Örneğin 200 mM' lık tuz uygulamaları pirinç köklerindeki JAME miktarını önemli derecede artırmıştır (Moons ve ark., 1997). JA' ların bitkilere hem dışarıdan uygulanması hem de doğal olarak endojen JA miktarında meydana gelen artışlar kısaca JIP olarak bilinen proteinlerin sentezine neden olmaktadır (Sembdner ve Parthier, 1993). Aynı zamanda arpa bitkilerine tuz stresinden önce uygulanan JA' nın büyüme ve fotosentetik aktiviteyi olumlu etkilediği belirlenmiştir (Tsonev ve ark., 1998). JA miktarının toleranslı olan domates genotiplerinde tuz stresine cevap olarak artış gösterdiği, duyarlı genotiplerde ise azaldığı belirlenmiştir (Pedranzani ve ark., 2003). Kramell ve arkadaşları (2000) ise sorbitol ve mannitolün kullanılmasıyla oluşturulan ozmotik stres durumunda arpa gövde segmentlerindeki JA miktarının arttığını ancak yüksek tuz konsantrasyonlarının herhangi bir artışa yol açmadığını belirlemişlerdir (Kramell ve ark., 1995). Ancak tuz stresinin doğal bitki populasyonlarında endojen JA miktarını nasıl etkilediği bilinmemektedir.

Poliaminler iki veya daha fazla sayıda amino grubuna sahip olan polivalent bileşiklerdir. Gelişmiş bitkilerde en yaygın olarak bulunan poliaminler putresin, spermidin, spermin ve kadaverindir (Mansour, 2000). Bu bileşikler biyolojik rolleri esas alınarak iki grup altında incelenirler (Kuznetsov ve ark., 2002). Birinci grupta

etkileri oksin ve giberellinlere benzerlik gösteren (hücre uzaması ve köklenme) putressin ve kadaverin bulunur (Walden ve ark., 1997). İkinci grupta ise sitokinler gibi hücre bölünmesi, organogenesis ve senesens üzerinde etkili olan spermidin ve spermin bulunur (Galston ve ark., 1997; Hopkins, 1999). Nötr pH değerlerinde poliaminler polikasyonlar gibi davranır ve hücrelerdeki DNA, RNA ve fosfolipidler gibi polianyonlara bağlanarak bu makromoleküllerin stabilizasyonunu sağlar. Bunun yanı sıra protoplastların stabilizasyonu, embriyogenesis boyunca hücre bölünmesinin aktivasyonu ve birçok bitki türünde senesensin geciktirilmesi gibi olaylarda etkilidirler (Genard ve ark., 1991). Ancak poliaminlerin membran stabilitesinin sürekliliği konusundaki fonksiyonu kesin değildir (DiTomaso ve ark., 1989). Diğer azotlu bileşiklerle karşılaştırıldığında poliaminlerin ozmotik regülasyon konusunda daha küçük bir fonksiyona sahip oldukları belirlenmiştir (Kakkar ve Rai, 1997). Ancak bezelye fidelerinde poliaminlerin tuz stresinin olumsuz etkilerini azalttığı belirlenmiştir (Ivanova ve ark., 1991).

Tuz stresi etkisiyle poliaminlerin dokulardaki birikimi konusunda bitki türlerine bağlı olarak farklılık görülmektedir. Poliaminlerin ve bunlarla ilgili önemli metabolik enzimlerin aktiviteleri stres altındaki *Brassica campestris* bitkisinde araştırılmıştır (Das ve ark., 1995). Buna göre uzun süreli stresin poliamin miktarı ile arjinin ve ornitin dekarboksilaz ve poliamin oksidaz aktivitesinde küçük değişimlere neden olduğu ve kısa süreli stres durumunda bu değişikliklerin önemli olduğu belirlenmiştir. Bazı araştırmalarda da poliaminlerin tuza toleranslı ve duyarlı olan bitki türlerindeki birikim oranları karşılaştırılmıştır. Örneğin tuz stresine duyarlı olan pirinç (Katiyerve Dubey, 1990) ve domates (Aziz ve ark., 1998), bitkilerinde poliamin birikiminin daha belirgin olduğu ortaya çıkarılmıştır. Daha farklı stres tiplerinin de bitkilerde poliamin miktarında değişimlere neden olması, poliamin birikiminin sadece tuz stresine spesifik olmadığını göstermektedir (Mansour, 2000; Kakkar ve Rai, 1997).

2.4.11. Fotosentez üzerine etkisi

Bitkilerde büyüme organiza olmuş ve düzenlenmiş birçok fizyolojik olay sonucunda meydana gelir. Bu fizyolojik olaylar birçok çevresel faktörden etkilenir ve bitkilerin strese verecekleri cevapları da belirler. Ancak bitki büyümesinin çevresel faktörler tarafından sınırlandırılması, sadece tek bir fizyolojik olaya bağlanamaz. Bu fizyolojik olaylardan belki de en önemlisi fotosentez olayıdır. Biyokütle üretimi sonucunda meydana gelen büyüme, net fotosentezin bir ölçüsüdür ve büyümeyi etkileyen çevresel stres faktörleri, fotosentezi de etkiler. Bu nedenle stres altındaki bitkilerde fotosentez olayında meydana gelen değişimler, bitkilerin bir anlamda genel sağlık durumu hakkında bilgi verir. Fotosentez olayı bitkilerde, alglerde ve siyanobakterlerde bir stres sensörü olarak kabul edilmektedir.

Fotosentez olayının ilk evresi, gelişmiş bitkilerde kloroplastların tilakoid membranlarında meydana gelen elektron taşınım reaksiyonlarıdır. Bu aşamada ışık enerjisi, tilakoid membranlar üzerinde bulunan pigment protein kompleksleri, FS II, sitokrom b₆f kompleksi, FS I ve ATPaz kompleksi yardımıyla kimyasal enerjiye dönüştürülür. İkinci evre olan CO₂ fiksasyon reaksiyonları ise kloroplast stromasında meydana gelir ve heksoz şekerlerin sentezini sağlar.

Bitkilerde, toprak tuzluluğu da dahil tüm stres faktörleri fotosentetik pigment miktarında, bu pigmentlerin ışık enerjisini absorblaması ile başlayan primer fotokimyasal olaylarda, tilakoid membranların ve üzerindeki birimlerin yapısal organizasyonunda, elektron taşınım ve CO₂ fiksasyon reaksiyonlarının hızlarında meydana gelen değişimler vasıtasıyla algılanır (Biswal ve ark., 2011; Mittal ve ark., 2012).

Elektron mikroskobu ile yapılan çalışmalar, tuz stresinin kloroplast yapısında bazı değişimlere neden olarak fotosentetik aktiviteyi azalttığını göstermiştir. Örneğin tuz stresi uygulanan patates bitkisinin mezofil hücrelerinde, kloroplastlardaki tilakoid membranların şiştiği, yüksek tuz konsantrasyonlarının ise tilakoidlerin tamamen parçalanmasına neden olduğu rapor edilmiştir (Mitsuya ve ark., 2000). Bruns ve

Hecht-Buchholz (1990), tuz stresi altındaki patates bitkilerinde grana sayısının azaldığını, tilakoidlerin şiştiğini ve stromada daha büyük nişasta tanelerinin birikim gösterdiğini belirlemiştir. Tuz stresi domates bitkisinde kloroplastların agregasyona uğramasına, hücrel membranların yapısal olarak bozulmasına, grana ve tilakoidlerin yok olmasına neden olmuştur (Khavarinejad ve Mostofi, 1998).

Tuz stresi altındaki bitkilerde fotosentetik pigment miktarı genellikle azalmaktadır. Agastian ve arkadaşları (2000), tuz uygulamalarının yaşlı yapraklarda daha erken bir dönemde klorosise neden olduğunu ve stres süresinin uzaması durumunda bu yaprakların absisyona uğradığını rapor etmiştir. Ancak Wang ve Nil (2000), tuz stresi uygulanan *Amaranthus* bitkilerinin yapraklarında klorofil miktarının arttığını bildirmiştir. Yapılan diğer bazı çalışmalarda da *Greviela arenaria*' da toplam klorofil ve protoklorofillit, domateste toplam klorofil ve klorofil a, *B. parviflora*' da klorofil a ve klorofil b, pirinçte ise toplam klorofil miktarının kontrol bitkilerine göre azaldığı belirlenmiştir (Kennedy ve de Fillippsis, 1999; Khavarinejad ve Mostofi, 1999; Alamgir ve Ali, 1999). Chutipajit ve arkadaşları (2011), tuz stresi altındaki bitkilerde klorofil miktarında meydana gelen değişimlerin, hücrel metabolizma olayları için duyarlı bir indiktor olarak kullanılabileceğini ileri sürmüştür. Maxwell ve Johnson (2000) ise, tuz stresinin bitkiler üzerindeki en bariz etkilerinden birisinin fotosentetik pigment biyosentezindeki değişimler olduğunu ifade etmiştir.

Tuz stresinin bitkiler üzerindeki etkisi kısa ve uzun bir süreçte farklı mekanizmalarla etkiler. Kısa süreli etkiler, tuz uygulamasından sonra birkaç saat veya birkaç gün içinde ortaya çıkmaya başlar. Bu süreç stomaların kapanması sonucunda karbon asimilasyonunun yavaşlaması nedeniyle oldukça önemlidir. Tuz stresinin uzun süreli etkilerinin ortaya çıkması için daha uzun bir sürenin geçmesi gerekir. Bu aşamada karbon asimilasyon hızında meydana gelen azalmanın sebebi, tuz iyonlarının yapraklarda birikim göstermesi ile ortaya çıkan sodyum ve klor toksisitesidir (Munns ve Termat, 1986). Tuz stresi altında bitkilerdeki karbon asimilasyon hızında görülen değişimler farklılık gösterebilmektedir. Örneğin *Alhagi pseudoalhagi*' de karbon asimilasyon hızı 50 mM' lık tuz uygulaması sonucu artmış, 100 mM' lık tuz uygulaması sonucunda değişmemiş, 200 mM' lık tuz uygulaması sonucunda ise

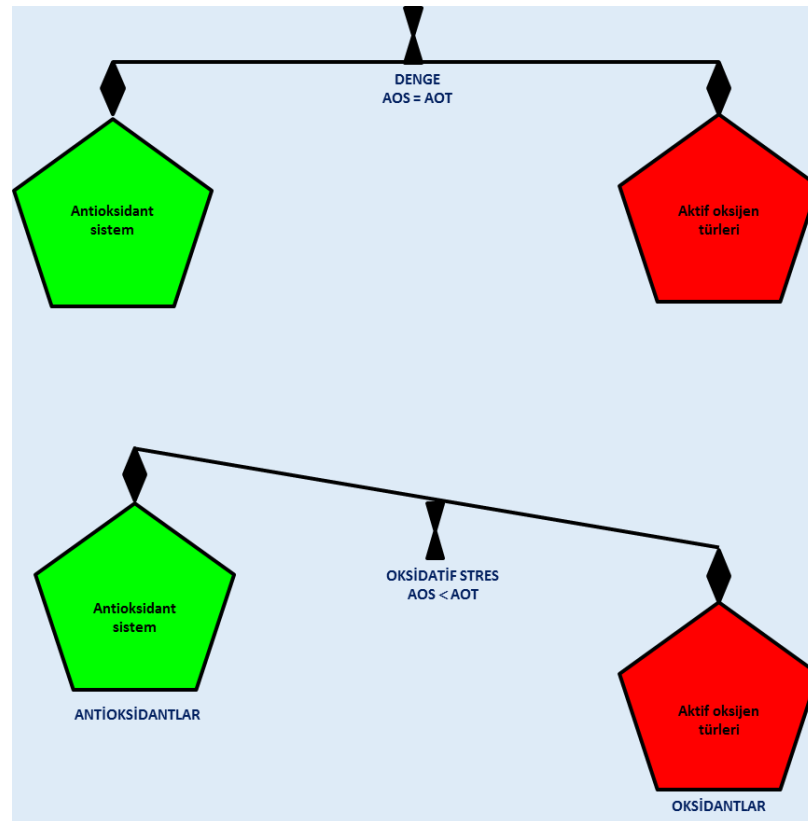
kontrole göre % 60 oranında azalmıştır. Benzer şekilde tuz stresi uygulana bitkilerde stomaların iletkenlik derecesi ve yaprak dokularındaki CO₂ konsantrasyonunun kontrol bitkilerine göre düşük olduğu belirlenmiştir (Kurban ve ark., 1999). Dut bitkisinde ise tuz stresi koşullarında net CO₂ asimilasyon hızı, stoma iletkenlik derecesi ve transpirasyon hızının azaldığı tespit edilmiştir (Agastian ve ark., 2000). Parida ve arkadaşları (2004) ise tuz stresinin *B. parviflora* bitkisinde düşük konsantrasyonlarda net CO₂ asimilasyon hızını artırırken, yüksek konsantrasyonlarda azalttığını belirlemişlerdir. Tuz stresi bitkilerde CO₂ fiksasyon reaksiyonlarında rol oynayan enzimlerin aktiviteleri üzerinde de farklı etkilere sahiptir. Örneğin, *Atriplex lentiformis* bitkisinde tuz stresinin ribuloz-1,5-bisfosfat karboksilaz/oksigenaz (Rubisco) enziminin aktivitesini etkilemezken, fosfoenolpürivat karboksilaz (PEPC) aktivitesini artırmıştır (Zhu ve Meinzer, 1999). *Macrotyloma uniflorum*' da da tuz stresinin Rubisco, ribuloz-5-fosfat kinaz, ribuloz-5-fosfat izomeraz ve NADP-gliseraldehit-3-fosfat dehidrogenaz aktivitelerini inhibe ettiği belirlenmiştir (Reddy ve ark., 1992).

2.5. Bitkilerde Oksidatif Stres

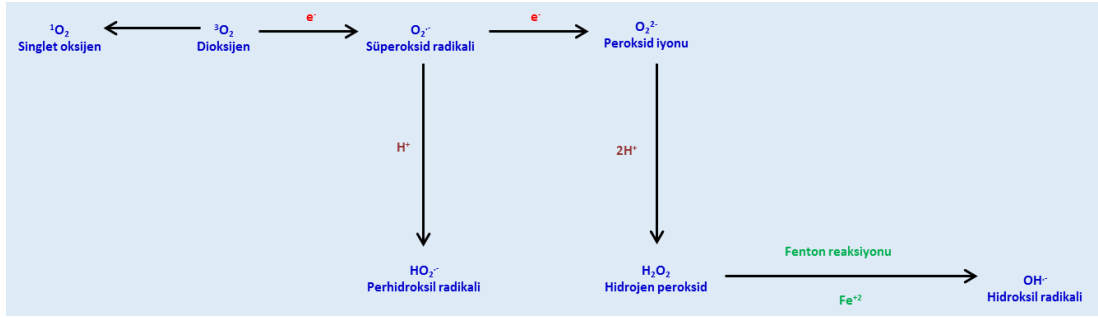
Moleküler oksijen (O₂) ilk olarak yaklaşık 2,7 milyar yıl önce fotosentetik organizmalardaki oksijen evolüsyonu reaksiyonu sonucu oluşmuş ve aktif oksijen türleri (AOT) aerobik yaşamın bir parçası haline gelmiştir (Halliwell, 2006). AOT' ler peroksizomlar, kloroplastlar ve mitokondriler gibi farklı hücrel organellerde lokalize olan metabolik reaksiyonlar sırasında ara ürün olarak da meydana gelebilir (delRio ve ark., 2006; Navrot ve ark., 2007). Gelişmiş bitkilerde fotosentez olayı oldukça organize olmuş tilakoid membranlara sahip olan kloroplastlarda meydana gelen bir olaydır. Tilakoid membranlar optimum ışık absorpsiyonu için gerekli yapısal özelliklere ve bileşenlere sahiptir. Fotosentez boyunca kloroplastlarda oluşan oksijen, elektron taşınım reaksiyonlarından gelen elektronları alarak süperoksit radikalini (O₂⁻) oluşturabilir. Normal koşullar altında AOT' ler çeşitli antioksidant savunma mekanizmaları ile detoksifiye edilir (Foyer ve Noctor, 2005). Ancak tuzluluk, UV radyasyonu, kuraklık, ağır metaller, aşırı yüksek ve düşük sıcaklıklar, besin eksikliği, hava kirliliği, herbisitler ve patojen saldırıları gibi biyotik ve abiyotik

stres faktörleri, AOT'lerin oluşum ve detoksifikasyon hızı arasındaki dengeyi bozabilir. Bu da hücrel yapılar da hasarlara neden olan AOT'lerin hücre içindeki miktarının hızla artmasına yol açar (Bhattacharjee, 2005) (Şekil 2.4).

O_2^- radikali de çeşitli reaksiyonlar sonucunda hidrojen peroksit (H_2O_2), hidroksil radikali (OH^-) ve diğer AOT'lerin oluşmasına yol açar. O_2^- radikali, H_2O_2 , 1O_2 (singlet oksijen), HO_2^- (perhidroksi radikali) ve OH^- radikali gibi AOT'ler oldukça reaktiftir ve toksik etkilere sahiptir. Bu AOT'lerin kimyasal oluşum mekanizması şekil 2.5' de verilmiştir. Bunlar proteinler, lipidler, karbohidratlar ve DNA' da hasarlara neden olarak sonuçta hücre ölümlerine yol açar. Farklı çevresel stres faktörlerinin etkisiyle bitki dokularında meydana gelen AOT'ler ürün kayıplarının temel sebebidir (Mittler, 2002; Apel ve Hirt, 2004; Khan ve Singh, 2008). AOT'ler nükelik asitlerde hasar oluşturarak, proteinleri okside ederek ve lipid peroksidasyonuna neden olarak birçok hücrel fonksiyonda bozulmalara neden olur (Foyer ve Noctor, 2005).



Şekil 2.4. AOS (antioksidant sistem) ve AOT (aktif oksijen türleri) arasındaki denge (Gill ve Tuteja, 2010).



Şekil 2.5. Enerji transferi mekanizması ile farklı AOT' lerin oluşumu (Gill ve Tuteja, 2010).

Ancak AOT' lerin hasar verici, koruyucu veya sinyal etkilerine sahip olması, AOT üretimi ile detoksifikasyonunu arasındaki dengenin doğru yerde ve zamanda sağlanmasına bağlıdır (Gratao ve ark., 2005). AOT' ler hücrelerde çeşitli hasarlara yol açabileceği gibi, bazı genlerin ekspresyonları gibi cevapları da başlatabilir. AOT' lere verilecek hücresel cevapların tipini belirleyen birçok faktör vardır. Bir AOT' nin subsellüler oluşum bölgesi, bu bileşiğin toksisitesini de belirleyen önemli bir faktördür. Çünkü AOT' ler herhangi bir hücresel molekülle reaksiyona girebilmek için çok kısa mesafeleri difüzyonla kat edebilir.

2.5.1. Bitki hücrelerinde AOT' lerin oluştuğu bölgeler

2.5.5.1. Kloroplastlar

Gelişmiş bitkilerde fotosentez olayı yüksek derecede organize olmuş tilakoid membran sistemine ve optimum ışık absorpsiyonu için gerekli yapısal özelliklere sahip olan kloroplastlarda gerçekleşir (Pfannschmidt, 2003). O_2 fotosentetik elektron taşınım reaksiyonları boyunca suyun parçalanması (fotoliz, Hill reaksiyonu) sonucunda oluşturulur. O_2 ' nin suya kadar indirgenmesi gelişmiş organizmalarda metabolik olaylar için gerekli enerjinin üretilmesini sağlar. Ancak bazı stres faktörleri nedeniyle bu indirgenme tam olarak gerçekleştirilemezse, üretim hızı artan ve dokularda birikim göstermeye başlayan AOT' ler birçok biyolojik molekülü okside edebilir. Örneğin tuz stresi altındaki bitkilerde stomaların kapatılması, yaprak dokularına alınan CO_2 miktarını ve CO_2 fiksasyon reaksiyonlarını yavaşlatır. Bu durum NADPH molekülünün harcanma hızını ve fotosentetik elektron taşınım

reaksiyonlarında, elektronların son alıcısı olan NADP^+ molekülünün rejenerasyon hızını kısıtlar. Ancak fotosentetik elektron taşınım reaksiyonları yüksek bir hızla gerçekleşmeye devam eder. Bu durumda sistemde taşınan elektronlar, ortamda yeterince NADP^+ molekülü bulunmadığı için O_2 gibi alternatif alıcılara verilir ve böylece O_2^- radikalinin oluşumu başlamış olur (Tausz ve ark., 2004). Bu reaksiyona “Mehler reaksiyonu” adı verilir (Wise ve Naylor, 1987). O_2^- radikali bitki dokularında oluşan ilk AOT’ dir ve yarı ömrü yaklaşık 2-4 μs ’ dir. O_2^- radikali kloroplastların tilakoid membranlarına bağlı olan fotosistem I (FS I) tarafından oluşturulur. Ancak yapılan bazı araştırmalar, fotosistem II’ nin (FS II) yapısında bulunan kinon A (Q_A) ve kinon B (Q_B) adlı elektron taşıyıcı moleküllerin de benzer bir mekanizma ile O_2^- radikalini oluşturduğunu göstermiştir (Takahashi ve ark., 1988). Tuz stresinin farklı bitki türlerinde O_2^- radikalinin birikim hızını artırdığı belirlenmiştir (Ahmad ve ark., 2010, 2011; Ahmad ve Umar, 2011).

O_2^- radikali tilakoid membranların stromaya bakan yüzeyinde bir dismutasyon reaksiyonu ile enzimatik olarak başka bir AOT olan H_2O_2 ’ ye dönüştürülür (Takahashi ve ark., 1988). H_2O_2 ’ nin dokulardaki yarı ömrü 1 ms kadardır. H_2O_2 ’ nin bitki dokularında birikim göstermesi oksidatif strese yol açmaktadır. H_2O_2 özellikle enzimleri, bazı bileşiklerin tiol gruplarını okside ederek bunları inaktif hale getirmektedir. Yapılan araştırmalar H_2O_2 ’ nin bitki metabolizması üzerinde iki yönlü etki mekanizmasına sahip bir bileşik olduğunu göstermiştir. Örneğin düşük konsantrasyonlarda çeşitli biyotik ve abiyotik stres faktörlerine karşı tolerans gelişimi ile ilgili bir sinyal molekülü olarak rol oynarken, yüksek konsantrasyonlarda programlanmış hücre ölümlerine yol açmaktadır (Quan ve ark., 2008). H_2O_2 aynı zamanda bitkilerde büyüme, gelişme, senesens, fotosentez, fotorespirasyon, stoma hareketleri ve hücre döngüsü gibi birçok olayda düzenleyici fonksiyona sahiptir (Mittler ve ark., 2004; Peng ve ark., 2005; Noctor ve Foyer, 1998; Bright ve ark., 2006; Foreman ve ark., 2003).

$^1\text{O}_2$ ise tekli uyarılmış durumda olan ve oluşumu için elektron almaya gereksinim duymadığı için sıradışı olarak kabul edilen bir AOT çeşididir. Absorblanan ancak fotosentetik elektron taşınım reaksiyonlarında kullanılmayan enerji kloroplastlarda

triplet (üçlü uyarılmış) klorofil ve $^3\text{O}_2$ oluşumuna neden olmaktadır. Daha sonra bu ikisinin reaksiyona girmesi sonucunda oldukça reaktif bir AOT olan $^1\text{O}_2$ oluşmaktadır. $^1\text{O}_2$, FS I ve FS II aktivitesi üzerinde oldukça şiddetli bir inhibisyon etkisine sahiptir. $^1\text{O}_2$ 'nin bitki dokularındaki yarı ömrünün 3 μs olduğu ve dokularda önemli sayılabilecek bir mesafeyi difüzyonla kat edebildiği rapor edilmiştir (Hatz ve ark., 2007).

OH^- radikali hücrelerdeki en reaktif olan AOT çeşididir. O_2^- radikali ve H_2O_2 'den demir iyonlarının da varlığında Fenton reaksiyonu yardımıyla oluşturulur. OH^- radikalleri hücre membranlarındaki lipid peroksidasyonu, DNA, protein ve diğer hücresel yapılarda oluşan hasarlar bakımından oldukça etkilidir. Diğer AOT'ler arasında hücre ölümleri konusunda en büyük paya sahiptir ve tuz stresi koşullarında bitki hücrelerinde birim göstermektedir. (Vranova, 2002a). Hücrelerde OH^- radikalini detoksifikasyonunu sağlayacak herhangi bir enzim bulunmadığından, bu radikalın aşırı birikimi hücre ölümlerine neden olmaktadır (Vranova ve ark., 2002b).

Sonuç olarak kloroplastlar bitkisel organizmalarda O_2^- radikali, H_2O_2 ve $^1\text{O}_2$ gibi toksik AOT'lerin oluşmasına neden olan en önemli hücresel organel olarak kabul edilmektedir.

2.5.1.2. Mitokondriler

Normal koşullar altında mitokondrilerde belirli oranda AOT oluşumu meydana gelir. Ancak biyotik ve abiyotik stres faktörlerinin etkisiyle AOT oluşumu hızlanır. Mitokondriyal elektron taşınım sistemindeki bileşenlerden olan kompleks I ve kompleks III O_2^- radikali oluşumunun gözlemlendiği yerlerdir. O_2^- radikali daha sonra bir dismutasyon reaksiyonu ile enzimatik olarak H_2O_2 'ye dönüştürülür (Quan ve ark., 2008; Moller, 2001; Raha ve Robinson, 2000). Yapılan araştırmalar mitokondrilerdeki O_2^- radikalinin yaklaşık % 5'lik kısmının H_2O_2 üretimi için kullanıldığını göstermiştir (Moller, 2001). Oluşan H_2O_2 indirgenmiş demir veya bakır iyonları ile reaksiyona girerek çok daha toksik olan OH^- radikalini oluşturur. OH^- radikali mitokondriyal membranları kolayca geçerek daha büyük boyutta

hücrel hasarlara neden olur (Sweetlove ve Foyer, 2004). OH^- radikali hücrel membranlarda peroksidasyona yol açar. Yani membranlardaki çoklu doymamış yağ asitleri ile reaksiyona girerek malondialdehit (MDA) gibi sitotoksik etkiye sahip olan bileşiklerin oluşumu söz konusudur. Oluşan MDA özellikle proteinler, nükleik asitler ve diğer lipidlerle reaksiyona girerek toksik etkisini gösterir.

2.5.1.3. Peroksizomlar

Peroksizomlar özellikle oksidasyon reaksiyonlarının meydana geldiği ve AOT oluşum riskinin yüksek olduğu organellerdir. Mitokondri ve kloroplastlar gibi peroksizomlarda da normal metabolizma sırasında O_2^- radikali meydana gelir. Peroksizomların iki farklı bölgesinde O_2^- radikali oluşturulur (delRio ve ark., 2002). Bunlardan birincisi peroksizom matriksidir. Burada ksantin oksidaz enziminin katalizlediği reaksiyon sonucunda, ksantin ve hipoksantin ürik aside dönüştürülür (Corpas ve ark., 2001). İkincisi ise peroksizom membranlarında NAD(P)H molekülüne bağımlı basit bir elektron taşınım sistemidir. Bunun dışında fotorespirasyon olayının peroksizomlarda meydana gelen reaksiyon basamaklarında ve yağ asitlerinin β -oksidasyonu sırasında da H_2O_2 oluşumu gözlenir (del Rio ve ark., 2002).

2.5.1.4. Diğer AOT kaynakları

Bitki hücrelerinde AOT' ler aynı zamanda plazma membranında ve apoplastik bölgede de meydana gelebilir. pH-bağımlı çeper peroksidazları, germin benzeri okzalt oksidazlar ve amin oksidazlar apoplastik bölgedeki H_2O_2 kaynakları olarak bilinmektedir (Bolwell ve Woftastek, 1997).

2.6. Bitkilerde Antioksidant Sistem

Bitkiler, çeşitli stres faktörlerine maruz kaldıkları zaman dokularında birikim hızı artan AOT' lerin toksik etkilerinden kendilerini korumak için etkili bir antioksidant sistem geliştirmiştir. Farklı stres koşulları altında hücrel antioksidant mekanizmada

meydana gelen deęişimler konusunda birçok araştırma yapılmıştır (Khan ve Singh, 2008; Singh ve ark., 2008; Doğru, 2014). Antioksidant sistem, enzimatik ve enzimatik olmayan bileşenlerden oluşur. Süperoksid dismutaz (SOD), askorbat peroksidaz (APOD), glutatyon redüktaz (GR), dehidroaskorbat redüktaz (DHAR), monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR), guaiakol peroksidaz (GPOD), glutatyon transferaz (GT), glutatyon peroksidaz (GPOX) ve katalaz (KAT) bu sistemin önemli bazı enzimatik bileşenlerini oluşturur. Askorbik asit (C vitamini), glutatyon, karotenoidler, flavonoidler ve α -tokoferol (E vitamini) ise enzimatik olmayan antioksidant bileşiklerdir.

2.6.1. Antioksidant Enzimler

2.6.1.1. Süperoksid dismutaz (SOD; 1.15.1.1)

Bir metaloenzim olan SOD, tüm aerobik organizmalarda bulunan en etkili hücre içi enzimatik antioksidant enzimidir. Çeşitli çevresel stres faktörlerinin bitki dokularındaki AOT üretim hızını artırdığı, bu koşullarda SOD' nin bitki stres toleransında önemli bir kriter olduğu ve AOT' lerin toksik etkilerine karşı bitkilerde ilk savunma hattını oluşturduğu bilinmektedir. SOD O_2^- radikalinin bir dismutasyon reaksiyonu ile H_2O_2 ' ye indirgenmesiyle ilgili reaksiyonu katalizler. Bu sırada diğer bir O_2^- radikali de O_2 ' ye okside edilir. SOD O_2^- radikalini detoksifiye ederek Haber-Weiss reaksiyonu ile OH^- radikalinin oluşma olasılığını azaltır. SOD' nin katalizlediği bu dismutasyon reaksiyonu, O_2^- radikalinin enzimatik olmayan dismutasyona göre 10.000 kat daha hızlıdır. SOD' nin üç farklı izozimi vardır. Bunlar sahip oldukları metal kofaktörlere göre birbirinden ayrılmıştır ve hücrenin farklı bölgelerinde lokalize olmuştur. Örneğin Cu/ZnSOD kloroplast ve sitoplazmada, MnSOD mitokondri ve peroksizomlarda, FeSOD ise kloroplastlarda bulunur (Mittler, 2002). *Arabidopsis thaliana*' da yapılan bir çalışmada, bu bitkinin genomunda FeSOD' ye ait üç tane (*FSD1*, *FSD2* ve *FSD3*), Cu/ZnSOD' ye ait üç tane (*CSD1*, *CSD2* ve *CSD3*), MnSOD' ye ait bir tane (*MSD1*) gen bulunduğu belirlenmiştir (Kliebenstein ve ark., 1999). SOD' nin bütün izozimleri nukleusda kodlanır ve daha sonra fonksiyon gösterecekleri bölgeye gönderilir. SOD

aktivitesinin biyotik ve abiyotik stres faktörleri altındaki bitki dokularında artış göstermesi, stres toleransının gelişmesi bakımından önemlidir. Dut, nohut, domates ve mısır gibi bitki türlerinde tuz uygulamaları sonucunda SOD aktivitesinde artış meydana geldiği rapor edilmiştir (Harinasut ve ark., 2003; Kukreja ve ark., 2005; Gapinska ve ark., 2008; Doğru, 2014). Eyidoğan ve Öz (2005), tuz stresi altındaki nohut bitkilerinde Cu/ZnSOD ve MnSOD izozimlerinin aktivitelerinde artış gözlemişlerdir. Pan ve arkadaşları (2006) da *Glycyrrhiza uralensis* bitkisinde tuz stresi etkisiyle SOD aktivitesinin artış gösterdiğini bildirmişlerdir. Benzer şekilde Yu ve Rengel (1999a ve 1999b) acı bakla bitkisinde, Ahmad ve arkadaşları (2010) dut bitkisinde tuz stresinin SOD aktivitesini artırdığı belirlenmiştir. Öte yandan MnSOD genini yüksek derecede ekspresleyen transgenik Arabidopsis ve domates bitkilerinde de tuz stresi uygulamaları SOD aktivitesinin artmasına neden olmuştur (Wang ve ark., 2004 ve 2007).

2.6.1.2. Askorbat peroksidaz (APOD; 1.11.1.11)

APOD gelişmiş bitkiler de dahil birçok canlı grubunda AOT'lerin detoksifikasyonuna karşı en etkili antioksidant enzimlerden biridir. APOD bitki hücrelerinde su-su döngüsü ve askorbat-glutasyon döngüsünde yer alan enzimlerden biridir ve H_2O_2 'nin parçalanmasından sorumludur. APOD enziminin kloroplastlardaki tilakoid membranlara bağlı olan (tAPOD), glioksizom mebranlarına bağlı olan (gmAPOD), kloroplast stromasında (sAPOD) ve sitoplazmada (cAPOD) çözülmüş olarak bulunan farklı izozimleri vardır (Noctor and Foyer, 1998). APOD'un H_2O_2 'ye afinitesi oldukça yüksektir (μM seviyesinde). Bitki hücrelerinde H_2O_2 'nin parçalanmasında rol oynayan diğer enzimlerden olan guaiakol peroksidaz (GPOD) ve katalazın (KAT) afinitesi ise daha düşüktür (mM seviyesinde). Bu nedenle bitkilerde H_2O_2 'nin detoksifikasyonu konusunda en etkili enzim APOD'dur. Srivastava ve arkadaşları (2005) tuz stresi uyguladıkları *Anabaena doliolum*'da APOD aktivitesinin arttığını bildirmişlerdir. Farklı mısır genotiplerinde tuz stresinin etkileri konusunda yapılan bir çalışmada, APOD aktivitesinin 3167 adlı genotipte azalırken, 32K61 adlı genotipte arttığı belirlenmiştir (Doğru, 2014). Mittova ve arkadaşları (2002) farklı domates genotipleri ile yaptığı çalışmada, tuz tolerans

derecesi ile APOD aktivitesindeki artış arasında bir korelasyon bulunduğunu rapor etmişlerdir. Benzer şekilde *Citrus* bitkilerinde de tuz toleransı ile artan APOD aktivitesi arasında bir ilişkinin olduğu ileri sürülmüştür (Gueta-Dahan ve ark., 1997). Hernandez ve arkadaşları (2000) tuz stresi uygulanmış bezelyede APOD aktivitesinin artış gösterdiğini, Gossett ve arkadaşları (1994) ise tuz uygulanmış pamuk bitkisinde APOD aktivitesinin azaldığını bildirmişlerdir.

2.6.1.3. Glutasyon redüktaz (GR; 1.6.4.2)

Hem prokaryot hem de ökaryot canlılarda bulunan GR bir flavo-protein oksidoredüktazdır (Romero-Puertas ve ark., 2006). GR, SOD ve APOD gibi askorbat-glutasyon döngüsünde rol oynayan bir enzimdir ve indirgenmiş glutasyon havuzunu besleyerek AOT' lere karşı savunmanın önemli bir parçasını oluşturur. GR büyük oranda kloroplastlarda bulunmasına rağmen, mitokondri ve sitoplazmada da gözlenmiştir (Creissen ve ark., 1994). GR, okside durumdaki glutasyonu (GSSG) NADPH molekülünden aldığı bir elektronu kullanarak indirgenmiş forma (GSH) dönüştürür (Chalapathi ve Reddy, 2008). GSH aynı zamanda glutasyon transferaz enziminin substratı olarak da önemlidir (Reddy ve Raghavendra, 2006). GR aktivitesinde ve GSH miktarında meydana gelen değişimler bitki türlerinin çeşitli stres faktörlerine karşı tolerans geliştirmesinde oldukça önemlidir. Eyidoğan ve Öz (2005) nohut bitkisinin yaprak dokularında, Kukreja ve arkadaşları (2005) kök dokularında, Srivastava ve arkadaşları (2005) ise *A. doliolum*' da tuz stresi uygulamaları sonucu GR aktivitesinin arttığını bildirmişlerdir. Doğru (2014) tuz stresi uyguladığı 3167 ve Bora adlı mısır genotiplerinde tuz stresinin GR aktivitesini artırdığını rapor etmiştir. Hernandez ve arkadaşları (1999) bezelye bitkisinde, Parida ve arkadaşları (2004) ise *Bruguiera parviflora* bitkisinde tuz stresinin GR aktivitesini artırdığını gözlemlemişlerdir.

2.6.1.4. Monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR; 1.6.5.4)

MDHAR kloroplastik ve sitoplazmik izozimleri bulunan bir Flavin adenine dinükleotid enzimidir. MDHAR elektron alıcısı olarak monodehidro askorbat

(MDHA) molekülü için büyük bir spesifiteye sahiptir. MDHA molekülü de NADPH' dan ziyade NADP molekülünden elektron alır. Reaksiyonun ilk basamağında enzim-FAD kompleksi, bir yük transfer bileşimini oluşturmak üzere indirgenir. İndirgenen enzim de elektronlarını MDHA molekülüne vererek iki molekül askorbik asidin oluşumunu sağlar. Bu olayın tilakoid membranlarda ışık yarımıyla indirgenmiş olan ferrodoksin aracılığı ile meydana gelmesi fizyolojik açıdan oldukça önemlidir. İndirgenmiş ferrodoksinin, MDHA molekülünü NADP⁺ ya göre daha etkili bir şekilde indirgeme yeteneğine sahip olması nedeniyle, MDHAR enzimi MDHA molekülünün tilakoid membranlardaki savunma sistemi yardımıyla indirgenmesinde görev almaz. Dolayısıyla MDHAR enzimi ortamda indirgenmiş ferrodoksin yerine NAD(P)H molekülünün bulunduğu durumlarda fonksiyoneldir (Asada, 1999). MDHAR enzimi APOD ile birlikte mitokondri ve peroksizomlarda da H₂O₂' nin detoksifikasyonundan sorumludur (del Rio ve ark., 2002). Transgenic tütün bitkilerinde MDHAR geninin aşırı ekspresyonunun tuz toleransını artırdığı belirlenmiştir (Eltayeb ve ark., 2007). Hasanuzzaman ve arkadaşları (2011) ise tuz stresi uygulanan *Brassica napus* bitkilerinde, artan tuz konsantrasyonu ile birlikte MDHAR aktivitesinin azaldığını belirtmişlerdir. Yapılan diğer bir çalışmada da tuz stresinin armut bitkisinin yapraklarındaki MDHAR aktivitesini artırdığı gözlenmiştir (He ve ark., 2008).

2.6.1.5. Dehidroaskorbat redüktaz (DHAR; 1.8.5.1)

DHAR enzimi oksitlenmiş askorbik asitten indirgenmiş askorbik asidin oluşumunu sağlayan reaksiyonu katalizler. Hücrelerde stres faktörlerinin neden olduğu AOT birikimine karşı tolerans için indirgenmiş askorbat miktarının regülasyonu oldukça önemlidir. DHAR enziminin aktivitesindeki artışlar da birçok abiyotik stres faktörüne karşı geliştirilen tolerans için gereklidir. Tütün ve Arabidopsis bitkilerinde de tuz toleransı ile DHAR enziminin aktivitesindeki artışlar arasında bir korelasyonun bulunduğu ortaya çıkarılmıştır (Ushimaru ve ark., 2006; Eltayeb ve ark., 2007). Hasanuzzaman ve arkadaşları (2011) ise orta (100 mM) ve yüksek (200 mM) şiddette tuz stresi uyguladıkları *Brassica napus* bitkilerinde, DHAR aktivitesinin azaldığını belirtmişlerdir. Tuz stresi uygulanan *Cicer arietinum*

bitkisinde de DHAR aktivitesinin artmasıyla birlikte tuz toleransının da arttığı rapor edilmiştir (Sheokand ve ark., 2010). Hernandez ve arkadaşları (1999) ise bezelye yapraklarındaki DHAR aktivitesinin sadece yüksek tuz konsantrasyonlarında (130-160 mM) indüklendiğini belirtmişlerdir.

2.6.1.6. Katalaz (KAT; 1.11.1.6)

Katalaz enzimi tetramer yapısına sahip olan, hem içeren ve H₂O₂' nin doğrudan doğruya su ve oksijene dönüşümünü sağlayan reaksiyonu katalizleyen bir enzimdir. Stres koşulları altındaki bitkilerde AOT' lerin detoksifikasyonu için önemli bir fonksiyone sahiptir (Garg ve Manchanda, 2009). Bir molekül katalaz enzimi dakikada yaklaşık 6 milyon H₂O₂ molekülünü su ve oksijene kadar parçalayabilmektedir. Katalaz enzimi özellikle peroksizomlarda meydana gelen fotorespirasyon, yağ asitlerinin β-oksidasyonu ve pürin metabolizması sırasında oluşan H₂O₂ moleküllerinin detoksifikasyonunda etkilidir. Gelişmiş bitkilerde katalaz enziminin izozimleri de ayrıntılı bir şekilde çalışılmıştır (Polidoros ve Scandalios, 1999). Katalazın arpada 2, ayçiçeğinde 4 ve kolzada 12 tane izoziminin bulunduğu rapor edilmiştir (Frugoli ve ark., 1996, Azevado ve ark., 1998, Azpilicueta ve ark., 2007). Mısır bitkisinde belirlenen üç katalaz izoziminin (*CAT1*, *CAT2* ve *CAT3*) genlerinin farklı kromozomlar üzerinde yer aldığı ve aynı zamanda ekspresyon ve regülasyonlarının da birbirinden bağımsız gerçekleştiği belirlenmiştir. Bu izozimlerden *CAT1* ve *CAT2*' nin peroksizomlar ve sitoplazmada, *CAT3*' ün ise mitokondrilerde bulunduğu ortaya çıkarılmıştır (Scandalios, 1990). Eyidoğan ve Öz (2005), tuz stresi altındaki nohut yapraklarında katalaz aktivitesinin önemli derecede arttığını belirlemiştir. Benzer şekilde nohut bitkisinin köklerinde de tuz stresinin katalaz aktivitesini artırdığı belirlenmiştir (Kukreja ve ark., 2005). *A. doliolum*' da ise tuz stresinin katalaz aktivitesini azalttığı rapor edilmiştir (Srivastava ve ark., 2005). Katalaz aktivitesinin tuz stresine maruz bırakılan soya, (Comba ve ark., 1998), salatalık (Lechno ve ark., 1997), dut (Sudhakar ve ark., 2001) ve hardal bitkilerinde (Ahmad ve ark., 2012) arttığı da ortaya çıkarılmıştır.

2.6.1.7. Guaiakol peroksidaz (GPOD; 1.11.1.7)

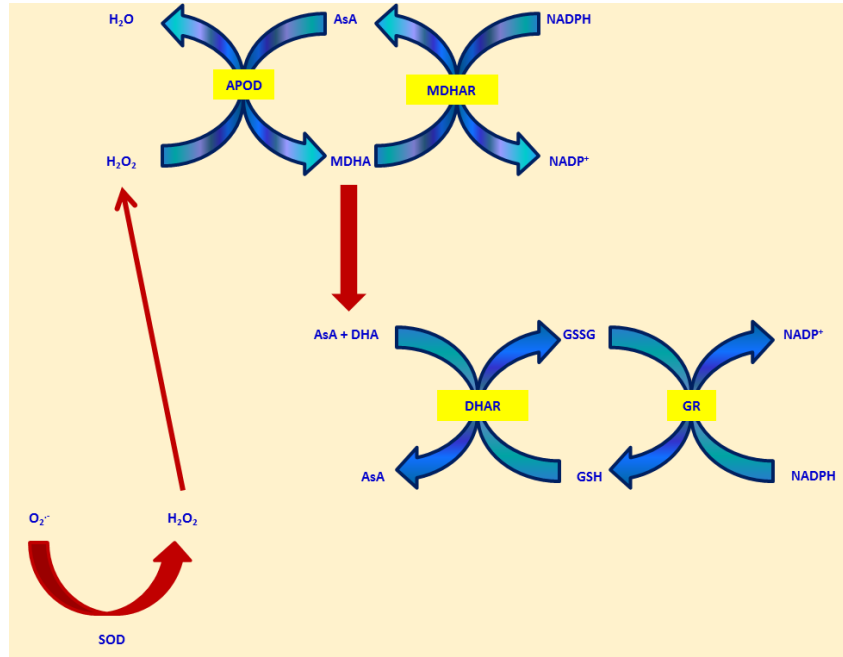
GPOD ve APOD enzimleri bitki hücrelerindeki fizyolojik işlevleri bakımından farklılık gösterir. GPOD temelde indol-3-asetik asit adlı bitkisel hormonun parçalanmasından, lignin biyosentezinden ve H₂O₂' yi parçalayarak biyotik stres faktörlerine karşı bir savunma mekanizması oluşturmaktan sorumludur. GPOD enzimi genellikle guaiakol ve pirogallol gibi aromatik yapıya sahip olan elektron vericilerini tercih eder (Asada, 1999). *Vigna radiata* (Panda, 2001) ve *Oryza sativa* (Koji ve ark., 2009) bitkilerinin yapraklarında, tuz stresi uygulamaları sonucu GPOD aktivitesinin arttığı belirtilmiştir. Doğru (2014) ise tuz stresi altındaki mısır genotiplerinden 3167 ve 32K61 genotiplerinin yapraklarındaki GPOD aktivitesinin arttığını, Bora genotipinde ise azaldığını ve GPOD aktivitesindeki değişimlerin genotype bağlı olarak farklılık gösterdiğini belirlemiştir. Tuz stresinin duyarlı bir domates genotipinin köklerinde GPOD aktivitesini azalttığı, ancak toleranslı genotipte ise artırdığı gözlenmiştir (Mittova ve ark., 2004). GPOD ve diğer antioksidant enzimlerin bitkilerde tuz stresinin neden olduğu oksidatif hasarın boyutlarını azalttığı da bildirilmiştir (Alscher ve ark., 1997; Apel ve Hirt, 2004).

Stres altındaki bitkilerde antioksidant enzim aktivitelerinde meydana gelen değişimlerin araştırılması oldukça önemlidir. Çünkü bu değişimler farklı bitki türlerinin ve aynı türe ait farklı genotiplerin herhangi bir stres faktörüne karşı tolerans ve duyarlılık derecesi hakkında bilgiler sağlamaktadır. Diğer önemli bir nokta da stres altındaki bitkilerde antioksidant enzimlerin birbirleriyle uyum içinde çalışması zorunluluğudur. Çünkü bu enzimlerden bazılarının katalizlediği reaksiyonların ürünleri, diğer bazı antioksidant enzimler için gerekli substratları oluşturmaktadır. Bazı enzimler de doğrudan doğruya AOT detoksifikasyonunda rol oynamalarına rağmen, diğer antioksidant enzimlerin gereksinim duyduğu elektronları ve indirgenmiş formda bulunması gereken metabolitleri sağlamaktadır. Buna örnek olarak gösterilebilecek askorbat-glutatyon döngüsünün mekanizması şekil 2.6' da verilmiştir.

2.6.2. Enzimatik olmayan antioksidant moleküller

2.6.2.1. Askorbik asit (AsA)

Askorbik asit bitkilerde yaygın olarak bulunan, AOT' lerin neden olduğu oksidatif hasarları minimum seviyeye indiren veya tamamen ortadan kaldıran, suda çözünme özelliğine sahip olan antioksidant bir moleküldür (Athar ve ark., 2008). Askorbik asit tüm bitki dokularında bulunur. Ancak meristematic hücrelerde, bazı meyvelerde ve fotosentetik dokularda miktarı daha fazladır. Gelişimini tamamlamış kloroplastlara ve yüksek klorofil içeriğine sahip olan olgun yapraklardaki miktarının çok yüksek olduğu belirlenmiştir.



Şekil 2.6. Askorbat-glutasyon döngüsünün mekanizması ($O_2^{\cdot-}$, süperoksit radikali; SOD, süperoksit dismutaz; H_2O_2 , hidrojen peroksit; APOD, askorbat peroksidaz; AsA, askorbik asit, MDHA, monodehidro askorbik asit; MDHAR, monodehidroaskorbat redüktaz; DHA, dehidroaskorbik asit; DHAR, dehidroaskorbat redüktaz; GSSG, okside glutasyon; GSH, indirgenmiş glutasyon; GR, glutasyon redüktaz) (Doğru, 2006).

Askorbik asit normal fizyolojik koşullar altında yapraklarda ve kloroplastlarda çoğunlukla indirgenmiş formda bulunur (Smirnoff, 2000). Bir bitki hücresindeki askorbik asidin yaklaşık % 30-40' lık kısmının kloroplastlarda bulunduğu ve

kloroplast stromasındaki askorbik asit miktarının 50 mM' a kadar çıkabileceği bildirilmiştir (Foyer ve Noctor, 2005).

Bitki hücrelerinde askorbik asit metabolizmasında en önemli rolü oynayan organelle rise mitokondrilerdir. Mitokondriler, askorbik asit sentezinin yanı sıra, bu molekülün indirgenmiş formunun rejenerasyonundan da sorumludur (Szarka ve ark., 2007). İndirgenmiş askorbik asidin rejenerasyonu bitki metabolizması açısından oldukça önemlidir. Çünkü okside formdaki askorbik asit (dehidro askorbik asit; DHA), indirgenmediği takdirde çok kısa bir süre içinde parçalanabilir. Askorbik asit en etkili AOT temizleyicisi olarak kabul edilir. Çünkü birçok enzimatik ve enzimatik olmayan reaksiyona gereksinim duydukları elektronları askorbik asit sağlamaktadır. Askorbik asit aynı zamanda O_2^- ve OH^- radikallerinin detoksifiye ederek ve tokoperoksi radikallerinden α -tokoferol oluşumunu sağlayarak, membranları AOT' lerin neden olabileceği hasarlara karşı korur. Diğer yandan askorbik asit, violoksantin de-epoksidaz enzimi için kofaktör olarak görev yapar ve absorblandıktan sonar kullanılmayan ve fotosentetik birimlere zarar verebilecek olan aşırı ışık enerjisinin tüketilmesini sağlar (Smirnoff, 2000). Yapraklardaki askorbik asit miktarı ile bitkilerin stres faktörlerine tolerans dereceleri arasında bir ilişki olduğu bildirilmiştir. Örneğin yapraklarındaki askorbik asit miktarı yüksek olan tütün ve kavak bitkilerinde oksidatif stres hasarlarının azaldığı rapor edilmiştir. (Aono ve ark., 1993; Foyer ve ark., 1995). Doğru (2014), tuz stresinin bazı mısır genotiplerinin yapraklarındaki indirgenmiş askorbik asit miktarını artırırken, okside formdaki askorbik asit miktarını azalttığını belirlemiştir. Agarwal ve Shaheen (2007) de tuz stresi altındaki *Momordica charantia* bitkilerinin yapraklarındaki askorbik asit miktarının kontrole göre arttığını ortaya çıkarmıştır. Farklı bitki türlerinde yapılan çalışmalar da tuz stresinin yapraklardaki askorbik asit miktarını artırdığını göstermiştir (Panda ve Upadhyay, 2004; Parida ve ark., 2004).

2.6.2.2. Glutasyon

Glutamin, sistein ve glisin amino asitlerinden oluşan ve bir tripeptid olan glutasyon, AOT' lerin neden olduğu oksidatif strese karşı en önemli savunma

mekanizmalarından birini oluşturmaktadır. Bitkilerde çoğunlukla indirgenmiş formda bulunan glutatyon; sitoplazma, endoplazmik retikulum, vakuol, mitokondri, kloroplast, apoplast peroksizomlar gibi birçok bölgede bulunabilir (Mittler ve Zilinskas, 1992; Jimenez ve ark., 1998). Glutatyonun bitkilerde AOT'lerin neden olduğu oksidatif strese karşı savunmada rol oynayabilmesi için indirgenmiş formda bulunması gerekmektedir (Meyer, 2008). Glutatyon; $^1\text{O}_2$, H_2O_2 ve en toksik AOT olan OH^\cdot radikalinin potansiyel temizleyicisidir (Larson, 1988; Briviba ve ark., 1997; Noctor ve Foyer, 1998). Glutatyon ayrıca, askorbat-glutatyon döngüsünde indirgenmiş askorbik asidin oluşumunu sağlayarak, antioksidant savunma sisteminde önemli bir fonksiyonu yerine getirir. Şiddetli strese maruz kalan bitkilerde genellikle indirgenmiş glutatyon miktarının azaldığı, redoks durumunun bozularak bitki dokularında okside formdaki glutatyon miktarının arttığı ve oksidatif hasarların meydana geldiği belirlenmiştir (Tausz ve ark., 2004). Sumithra ve arkadaşları (Creissen ve ark., 1999), *Vigna radiata*'nın tuza toleranslı olan Pusa Bold adlı genotipinin yapraklarındaki indirgenmiş glutatyon miktarının daha yüksek olduğunu ve bu genotipte meydana gelen oksidatif hasarın boyutlarının da daha düşük olduğunu bildirmişlerdir. Glutatyonun farklı stres koşulları altında fotosentetik aygıtın oksidatif hasara karşı korunmasında da rol oynadığı bilinmektedir. Tuza toleranslı olan *Brassica napus* bitkilerinde, glutatyon miktarındaki artışın tuz stresinin olumsuz etkilerini azalttığı belirlenmiştir (Hussain ve ark., 2008). Gossett ve arkadaşları (1996) da, tuza toleranslı olan pamuk genotiplerinde indirgenmiş glutatyon miktarının duyarlı olanlara göre daha yüksek olduğunu rapor etmiştir. İndirgenmiş glutatyon aynı zamanda AOT'lerin detoksifikasyonunda rol oynayan glutatyon transferaz ve glutatyon peroksidaz gibi enzimleri için bir substrat niteliğindedir (Noctor ve ark., 2002).

AOT'lerin detoksifikasyonu dışında glutatyon; bitkilerdeki sülfat taşınımı, bazı metabolitlerin konjugasyonu, sinyal iletimi, stres cevaplarıyla ilgili bazı genlerin ekspresyonu, ksenobiyotiklerin detoksifikasyonu, patojen direncinin kazanılması, enzim regülasyonu ve ağır metal toksisitesi koşullarında fitoşelatinlerin sentezi gibi birçok fizyolojik olayda önemli rol oynamaktadır (Xiang ve ark., 2001; Mullineaux ve Rausch, 2005; Rausch ve Wachter, 2005).

2.6.2.3. α -Tokoferol

Tokoferoller, yağda çözünme özelliğine sahip olan, AOT ve lipid radikallerinin detoksifikasyonunda rol oynayan moleküllerdir (Hollander-Czytko, 2005). Bu moleküller özellikle biyomembranlarda antioksidant ve antioksidant olmayan bazı fonksiyonların yerine getirilmesinden sorumludur. Kloroplastların tilakoid membranlarında lokalize olan tokoferoller, 1O_2 ' yi detoksifiye ederek membran stabilitesini sağlar. Tokoferollerin bitkilerde bulunan dört farklı izomerinden (α -, β -, γ - ve δ -) sadece α -tokoferol sahip olduğu üç tane metil grubundan dolayı en kuvvetli antioksidant aktiviteye sahiptir (Kamal-Eldin ve Appelqvist, 1996). Bir molekül α -tokoferolün çok kısa bir süre içinde yaklaşık 120 tane 1O_2 molekülünü etkisiz hale getirerek lipidlerin ootoksidasyon hızını azalttığı belirlenmiştir (Munne-Bosch, 2005). Gelişmiş bitkilerde tokoferollerin sentezinden sorumlu genlerin ekspresyonunun oksidatif stresle indüklenebileceği bildirilmiştir (Wu ve ark., 2007). Tuz stresi altındaki *A. doliolum*' da α -tokoferol miktarının artış gösterdiği ortaya çıkarılmıştır (Srivastava ve ark., 2005). Trebst ve arkadaşları (2002), oksidatif stres altındaki *Chlamydomonas reinhardtii*' de fotosentetik aktivitenin korunması için α -tokoferol miktarının yüksek olması gerektiğini rapor etmişlerdir. Farouk (2011), buğday yapraklarında tuz stresinin indüklediği yaprak senesensinin α - tokoferol ile yavaşlatıldığını bulmuştur. α -tokoferolün özellikle tilakoid membranlarda lipid peroksil radikallerini etkisiz hale getirerek lipid peroksidasyon oranını azalttığı belirlenmiştir (Maeda ve ark., 2005).

2.6.2.4. Karotenoidler

Bitkiler fotosentetik reaksiyonlarına zararlı olabilecek aşırı ışık enerjisinden korunmak için farklı savunma sistemlerine sahiptir. Bu sistemlerin bazıları isoprenoid bileşiklerle ilgilidir. Tokoferoller ile bitikte karotenoid grubu pigmentlerden olan β -karoten ve zeaksantin; aşırı ışık enerjisini ortama ısı olarak vererek veya AOT' leri detoksifiye edip lipid peroksidasyonunu yavaşlatarak tüm fotosentetik organizmalarda ışığın neden olabileceği hasarlara karşı koruma sağlar. Karotenoidler bitkilerde ve mikroorganizmalarda bulunan pigmentlerdir. Doğada

600' den fazla karotenoid çeşidi bulunmaktadır. Karotenoidler lipidlerde çözünen antioksidant etkiye sahip moleküllerdir ve bitkilerde oksidatif stres toleransı da dahil birçok fonksiyon üstlenir. Örneğin karotenoidler dalga boyu 400-550 nm arasında olan ışığı absorblayarak bu ışığın enerjisini klorofil pigmentlerine transfer eder. Bazı kaynaklarda “aksesuar” pigment” olarak da tanımlanan karotenoidler böylece fotosentetik aktivitenin yükselmesini sağlar (Sieferman-Harms, 1987). Bunun dışında karotenoidler; üçlü uyarılmış klorofil molekülünün (klo³), ¹O₂ ve fotosentez sırasında oluşabilecek diğer AOT' lerin zararlı etkilerine karşı fotosentetik aygıtın korunmasını sağlayarak antioksidant etkiye sahiptir (Collins, 2001). Karotenoidlerin ayrıca fotosentetik aygıt bakımından önemli yapısal fonksiyonu da vardır. Karotenoidler hem tilakoid membranların ve ışık toplayıcı komplekslerin yapısındaki proteinlerin stabilizasyonu hem de FS I' in yapısal bütünlüğünün sürdürülmesi için önemlidir (Niyogi ve ark., 2001). Yapılan bir çalışmada 100 mM konsantrasyonunda tuz uygulanan pirinç yapraklarında karotenoid miktarının kontrole göre % 36 oranında azaldığı belirlenmiştir (Chutipajit ve ark., 2011). *Vigna radiata*' da artan tuz konsantrasyonlarının yapraklardaki karotenoid ve ksantofil pigmentlerinin miktarını azalttığı gözlenmiştir (Saha ve ark., 2010). Benzer şekilde tuz stresi altındaki *Greviela arenaria*, domates ve *B. parviflora* bitkilerinin yapraklarındaki toplam karotenoid miktarının azaldığı rapor edilmiştir (Kennedy ve de Fillippsis, 1999; Khavarinejad ve Mostofi, 1998; Parida ve ark., 2002). Yapılan bazı çalışmalarda da tuz stresinin yonca ve arpa bitkilerinin yapraklarındaki toplam karotenoid miktarını etkilemediği belirlenmiştir (Khavarinejad ve Chaparzadeh, 1998; Çakırlar ve ark., 2008). Hefni ve Abdel-Kader (2006) ise toleranslı sorgum genotiplerinde tuz uygulamaları sonucunda yapraklardaki toplam karotenoid miktarının kontrollere göre artış gösterdiğini ve bunun tuz toleransı konusunda bir seleksiyon kriteri olarak kullanılabileceğini belirtmiştir.

2.7. Klorofil a Floresansı

Bitkisel verimliliği etkileyen her türlü çevresel stres faktörü fotosentez olayını da etkilemektedir. Bu nedenle stres fizyolojisi ile ilgili çalışmalarda en fazla incelenen olaylardan biri de fotosentezdir. Günümüze kadar fotosentez hızının veya

fotosentetik aktivitenin ölçülmesine yönelik birçok metod geliştirilmiştir. Bu yöntemler genellikle gaz alış verişinin, atmosferden alınan CO₂ miktarının, atmosfere verilen O₂ miktarının ya da fotosentez sonunda oluşturulan karbondhidratlardan ileri gelen ağırlık artışının ölçülmesi ilkesine dayanmaktadır (Kacar, 1996).

Günümüzde fotosentezin ölçülmesinde kullanılan en modern ve hassas teknik klorofil a floresansıdır (Maxwell ve Johnson, 2000; Hunt, 2003; Baker ve Rosenqvist, 2004). Klorofil a floresans veriminde bazı değişimlerin meydana geldiği ilk olarak Kautsky ve arkadaşları (1960) tarafından gözlenmiştir. Bu araştırmacılar fotosentetik materyalin karanlık ortamdan aydınlığa çıkarılması durumunda klorofil a floresansı veriminde çok kısa bir süre için artış olduğunu gözlemişlerdir.

Klorofil a floresans analizlerinin temel prensibi oldukça basittir. Klorofil molekülleri tarafından absorblanan ışık enerjisinin izleyebileceği üç yol vardır. Absorblanan ışık enerjisi ya elektron taşınım reaksiyonlarının gerçekleşmesi için kullanılır ya da ortama ısı veya ışık olarak geri verilir. Absorblanan ışığın ortama daha uzun dalga boylu ışık olarak geri verilmesi olayına “floresans” adı verilir. Bu olay kloroplastlardaki klorofil a molekülleri tarafından gerçekleştirildiği için genel olarak “klorofil a floresansı” olarak bilinmektedir. Bu üç olay birbiriyle sürekli rekabet halindedir ve herhangi birinin etkinliğindeki artış, diğer ikisinin etkinliklerinin azalmasına yol açar. Bu durumda klorofil floresans veriminin ölçülmesi ile fotokimyasal olayların etkinliği ve ısı olarak ortama geri verilen enerji miktarı hakkında da bir fikir elde edilebilmektedir (Maxwell ve Johnson, 2000).

Klorofil a floresansı ölçümleri ile FS II' nin durumu hakkında bilgi elde edilmektedir. Klorofil moleküllerinin absorbladığı ışık enerjisinin ne kadarının fotosistem II tarafından kullanıldığı ve fazla ışık enerjisi nedeniyle FS II' de meydana gelen zararın boyutları gibi konularda fikir vermektedir. FS II' de meydana gelen elektron hareketleri, tüm fotosentez hızı hakkında belirleyici etkiye sahiptir. FS II aynı zamanda, ışık etkisiyle çeşitli zararların meydana geldiği fotosentetik aygıtın en duyarlı bölgesi olarak bilinmektedir. Herhangi bir stres faktörünün etkili olduğu ilk bölgenin de FS II olduğu bilinmektedir (Maxwell ve Johnson, 2000). Bu tekniğin

sağladığı en büyük avantajlardan biri de, herhangi bir stres faktörünün gözle görünür belirtilerinin gözlenmesinden çok daha önce stres etkilerinin belirlenmesini sağlamasıdır. Klorofil a floresansı ölçümleri ile bir bitkinin fotosentetik performansı hakkında değerli bilgiler elde edilmektedir. Ancak bu metodun asıl avantajlı olan yanı, diğer metodlarla elde edilemeyen bazı bilgiler sağlamasıdır. Floresans analizleri özellikle bitkilerin herhangi bir stres faktörünü tolere edebilme yeteneği ve bu stresin fotosentetik aygıt üzerinde neden olduğu zararın boyutları hakkında bilgi sağlamaktadır.

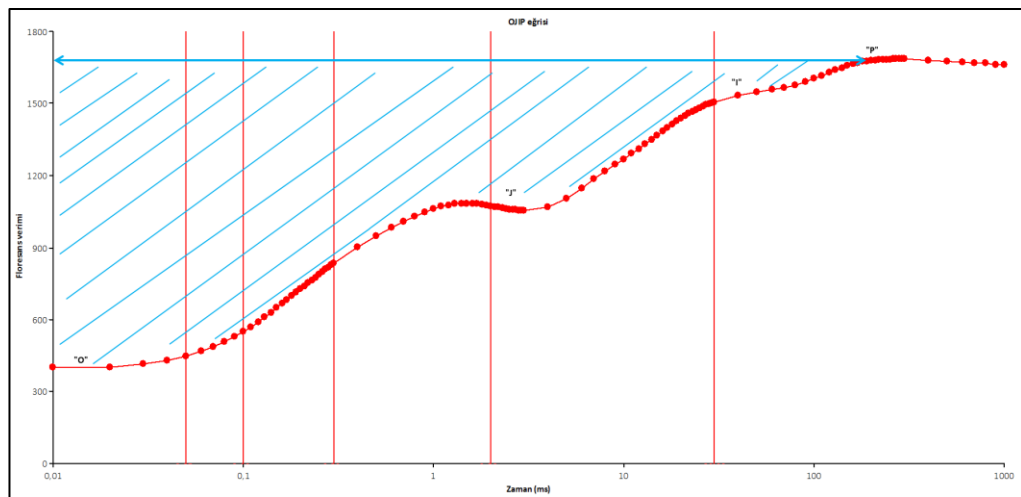
2.7.1. Klorofil a floresans indüksiyon kinetikleri

Klorofil a floresans kinetikleri, farklı çevresel stres faktörlerinin fotosentez üzerindeki etkilerinin araştırılması için kullanılan oldukça modern ve hassas bir tekniktir (Kalaji ve ark., 2011). Klorofil floresans ölçümleri ile ilgili en önemli nokta, FS II' nin ilk elektron akseptörü olan Q_A ' nın redoks durumudur. Q_A okside durumda iken floresans düşük, Q_A indirgenmiş durumda (Q_A^-) ise floresans yüksektir. Bu durumda klorofil floresans verimi Q_A^- ' nın net konsantrasyonu ile ilgilidir (Govindjee, 2004).

Klorofil a floresans indüksiyon kinetikleri ile ilgili ölçümlerden önce, yapraklara özel klipsler yardımıyla 45-60 dakika boyunca karanlık adaptasyonu uygulanır. Böylece elektron taşınım sistemi elektronlardan tamamen kurtarılır ve tüm bileşenler okside forma geçirilir. Daha sonra yaprak yüzeyine yüksek yoğunlukta ışık uygulandığında floresans sinyalleri "O" noktasından (F_o ; minimum floresans) "J" noktasına (F_j) ulaşır. Yaklaşık 3 ms içinde meydana gelen bu artışın nedeni, Q_A ' nın FS II tarafından indirgenmesidir. Daha sonra floresans sinyalleri yaklaşık 30 ms içinde "I" noktasına ulaşır (F_i). Çünkü bu noktada plastokinon havuzu tamamen indirgenmiştir. Son aşamada ise floresans sinyalleri yaklaşık 300 ms içinde, FS I' in elektron akseptör bölgesi tamamen indirgendiği için "P" noktasına ulaşır (F_m , maksimum floresans) ve daha sonra birkaç dakika içinde floresans azalmaya başlar. "O" noktasında bütün Q_A molekülleri okside durumda olduğundan, reaksiyon merkezleri açıktır ve primer fotokimyasal olaylar hızlıdır. "P" noktasında ise tüm Q_A

molekülleri indirgenmiş olduğundan, reaksiyon merkezleri kapalıdır. Elde edilen floresans sinyalleri ile zamanın logaritmik değerleri arasındaki ilişkiyi gösteren grafiğe “OJIP eğrisi” adı verilir (Govindjee, 2004). Bu eğrinin şekli klorofil a içeren tüm fotosistemler için benzerdir (Şekil 2.7).

OJIP eğrisinin farklı noktalarındaki klorofil a floresansı sinyallerinden faydalanılarak geliştirilen “JIP testi” günümüzde bitki stres fizyolojisi alanında fotosentetik aygıtın çevresel faktörlerde meydana gelen değişimlere verdiği cevapların araştırılmasında yaygın olarak kullanılmaktadır (Yusuf ve ark., 2010). JIP testi, Strasser (1981) tarafından oluşturulan “biyomembranlardaki enerji akış teorisine” dayanan ve ışık verilen tüm fotosentetik canlılarda gözlenen polifazik ve hızlı floresans kinetiklerinin analiz edilmesini sağlayan bir kavramdır. JIP testi araştırmacılara FS II aktivitesi, floresans sinyalleri ve bunların analitik olarak ifade edilmesi arasındaki ilişkileri inceleme imkanı sunmaktadır (Bussotti ve ark., 2007). Bu yöntem FS II içerisinde meydana gelen enerji giriş ve çıkışları arasındaki dengeyi ifade eden basit eşitliklere dayanır. Böylece JIP testi hem absorblanan ışık enerjisinin fotosentetik aygıt içerisinde izlediği yol ve bu enerjinin akibeti hakkında hem de stres altındaki bitkilerde FS II’ nin yapısal ve fonksiyonel durumu hakkında bilgiler sağlamaktadır.



Şekil 2.7. OJIP eğrisi ve önemli zaman noktaları.

JIP testinin uygulanmasıyla hesaplanan bazı parametreler reaksiyon merkezi (reaction center; RC) başına veya yaprak birim alanı (cross section; CS) başına ışık

enerjisinin absorpsiyonu (absorbtion; ABS) ile ilgili enerji akışları, eksitasyon enerjisinin yakalanması (trapping; TR) ve elektron taşınımı (electron transport; ETR) ile ilgilidir. Ancak terminolojik anlamda kolaylık sağlamak için reaksiyon merkezi başına hesaplananlar “şpesifik enerji akışları”, yaprak birim alanı başına hesaplananalar da “fenomenolojik enerji akışları” olarak adlandırılmaktadır. Bunların ortaya çıkarılmasında, bazıları ölçülen bazıları da hesaplanmış olan parametrelerden faydalanılmaktadır. JIP testi aynı zamanda FS II’ nin yapısında bulunan sekonder elektron alıcısı olan kinon B’ yi (Q_B) indirgeyemeyen reaksiyon merkezlerinin miktarının ve FS II içerisindeki birimlerde meydana gelen enerji akışları hakkında da bilgi sağlamaktadır. JIP testi ile elde edilen ve bitki stres fizyolojisi alanında kullanılan bazı önemli parametreler Tablo 2.1.’ de verilmiştir.

Tablo 2.1. JIP testinden elde edilen bazı parametreler ve tanımları (Kalaji, 2011).

| Floresans parametresi | Tanımı |
|-----------------------|--|
| F | Herhangi bir zaman noktasındaki gerçek floresans |
| F_0 | Karanlık adaptasyonu sağlanmış örnekte tüm FS II reaksiyon merkezlerinin açık olduğu andaki minimum floresans ($t=0$ noktasında) |
| F_j | OJIP eğrisinin “J” noktasındaki floresans ($t=3$ ms) |
| F_i | OJIP eğrisinin “I” noktasındaki floresans ($t=30$ ms) |
| F_m | Karanlık adaptasyonu sağlanmış örnekte tüm FS II reaksiyon merkezlerinin kapalı olduğu andaki maksimum floresans |
| F_v | Fotokimyasal olmayan tüm prosesler minimum seviyede iken maksimum değişken floresans |
| F_v/F_m | FS II’ nin ışık toplayıcı anten molekülleri tarafından kimyasal enerjiye dönüştürülmek üzere absorblanan ışığın maksimum verimi yani FS II’ nin maksimum kuantum etkinliği |
| F_v/F_0 | FS II’ nin donör bölgesinde fonksiyonel olan fotoliz olayının etkinliği |
| ABS/RC | Reaksiyon merkezi başına FS II’ nin ortalama anten boyutu |
| ET_0/RC | FS II’ de reaksiyon merkezi başına Q_A ’ dan sonraki basamaklardaki maksimum elektron taşınımı ($t=0$ noktasında) |
| TR_0/RC | FS II’ de reaksiyon merkezi başına yakalanan ve Q_A ’ nın indirgenmesini sağlayan maksimum enerji ($t=0$ noktasında) |
| DI_0/RC | FS II’ de reaksiyon merkezi başına fotokimyasal olaylar dışında kaybedilen dissipasyon enerjisi ($t=0$ noktasında) |
| RC/ABS | FS II’ deki anten klorofilleri başına aktif reaksiyon merkezi miktarı |
| Alan | OJIP eğrisinin üzerinde kalan, F_0 ile F_m arasında bulunan ve indirgenmiş plastokinon (PQ) havuzunun boyutunu ifade eden bölge (şekil 2.7’ deki mavi taralı alan) |
| t_{Fm} | F_m ’ ye ulaşılması için gereken zaman |
| $\Delta V/\Delta t_0$ | Kapalı reaksiyon merkezlerinin birikim hızı |
| V_j | OJIP eğrisinin “J” noktasındaki değişken floresans ($t=3$ ms noktasında) |

Tablo 2.1. (Devamı)

| | |
|---------------------|---|
| k_N | Uyarılmış antenlerdeki fotokimyasal olmayan reaksiyonlar için de-eksitasyon katsayısı |
| k_P | Uyarılmış antenlerdeki fotokimyasal reaksiyonlar için de-eksitasyon katsayısı |
| N | F_m 'ye ulaşıncaya kadar geçen sürede Q_A 'nın indirgenme sayısı |
| PI_{ABS} | Performans indeksi |
| SFI_{ABS} | FS II' nin yapısal ve fonksiyonel durumunun indikatörü |
| S_M | Tüm reaksiyon merkezlerinin kapanması için gereken enerji |
| $SumK$ | Fotokimyasal ve fotokimyasal olmayan hız sabitlerinin toplamı (k_N+k_P) |
| Ψ_0 | Yakalanan bir eksitonun bir elektronu Q_A 'dan elektron taşınım sistemine hareket ettirme etkinliği |
| ϕ_{Do} | Termal dissipasyonun kuantum verimi |
| ϕ_{Eo} | Q_A 'dan PQ' ya elektron taşınımının kuantum verimi |
| $\phi/(1-\phi)$ | Fotokimyasal (aydınlık) reaksiyonların performans göstergesi |
| $\Psi_0/(1-\Psi_0)$ | Işığa bağımlı olmayan (karanlık) reaksiyonların performans göstergesi |
| ϕ_{Ro} | PQ' dan FS I' in son elektron akseptörüne elektron taşınımının kuantum verimi |
| Δ_{Ro} | Elektronların sistemler arası elektron taşıyıcılarından FS I' in akseptör bölgesine taşınım hızı |

2.8. Arpa Hakkında Genel Bilgiler

Dünyada, tahıllar arasında üretimde mısır, buğday ve pirinçten sonra 4. sırada yer alan arpa, Türkiye' de ise buğdaydan sonra ikinci sıradadır. Üretimde başı çeken ülkeler sırasıyla Rusya, Ukrayna, Fransa, Almanya, Kanada ve İspanya' dır. Arpa neolitik dönemden itibaren milyonlarca insan tarafından önemli bir besin kaynağı olarak kullanılmış olsa da, bugün daha çok hayvan yemi olarak ve alkol endüstrisinde kullanılmaktadır. 1980' lerde Avrupa ve Amerika' da besin değerinin anlaşılması ile gıda sektörüne girmiştir. Bunun yanı sıra, Asya ve Afrika' daki bazı kültürlerde arpanın gıda sektöründeki yeri eski dönemlerden beri hiç değişmemiştir. Bugün dünyada ekimi yapılan arpanın % 65' i hayvan yemi olarak, % 33' ü maltlık olarak bira ve viski yapımı ile biyodizel üretiminde, % 2' lik kısmı ise insan besini olarak gıda endüstrisinde kullanılmaktadır (Dunwell, 1986, Baik ve Ulrich, 2008; Schulte ve ark., 2009).

Arpa (*Hordeum vulgare* L.), Gramineae (Poaceae) ailesinin *Hordeum* genusuna aittir. *Hordeum* genusu; diploid ($2n=2x=14$), tetraploid ($2n=4x=28$) ve heksaploid ($2n=6x=42$) genotipe sahip 32 türden oluşur (Von Bothmer ve ark., 1995). Bereketli

Hilal adı verilen bölgede (Türkiye, İran, Suriye, Filistin ve Ürdün gibi ülkeleri kapsayan alan) arpa kalıntıları bulunmuş ve analizler sonucunda arpanın bu bölgede yaklaşık 1.000 yıl önce kültüre alındığı belirlenmiştir (Ivandić ve ark., 2002). Arpanın atası, Türkiye’de, Alman botanikçi Carl Koch tarafından belirlenmiş ve ayrı bir tür olarak (*H. spontaneum*) olarak isimlendirilmiştir (Pourkheirandish ve Komatsuda, 2007). Günümüzde kültüre alınan arpa diploid özellikte, tek yıllık bir türdür (Von Bothmer ve ark., 2003).

Arpa tek yıllık bir uzun gün bitkisidir. Fakat değişik gün uzunluklarına da uyabilir. Tahıllar içerisinde en çok kardeşlenenlerden olup, olağan durumda 5-8 kardeş verir. Bitki boyu ortalama 35-100 cm kadardır. Başakları ortalama 8-15 cm boyunda olup 2, 4 ve 6 sıralıdır. Çiçeği kavuz ve kapçık sarar, kavuzlu arpalarda bunlar daneye yapışık ve harmanda ayrılmaz. Danenin ortalama % 10-13 kadarı kavuzdur. Dane yapısında % 9-13 protein, % 67 kadar da karbohidrat bulunur.

Arpa, fazla soğuk ve fazla sıcak olmayan, nispi nem oranı yüksek olan yerlerde yetişen bir tahıldır. Sıcaklığı 0 °C’ nin altına düşmeyen ve 18-20 °C’ nin üzerine çıkmayan, nispi nemi % 70-80 olan bölgeler arpanın yetiştirilmesi için çok uygundur. Organik maddelerce zengin, havalanması ve nem oranı uygun, pH değeri nötr ve nötre yakın olan topraklarda iyi gelişmektedir. Asidik ortam ve nemli koşullara duyarlı olmasına karşın soğuk, kuru, tuzlu, alkali toprak türlerine ve kuraklık gibi stres koşullarına diğer tahıl türlerinden daha dayanıklıdır (Shakhatreh ve ark., 2010). Farklı koşullarda yetiştirilmesi mümkün olan arpa, 2015 yılında elde edilen bilgilere göre, tüm dünya’da 141 milyon ton ve Türkiye’de ise 7,2 milyon ton üretilmiştir (FAO, 2015).

Dünya arpa üretiminin büyük bir kısmı Kuzey Yarım Küre’de gerçekleşmektedir. Kuzey Yarım Küre’de 70° kuzey enleminde, Güney Yarım Küre’de ise 45° güney enlemine kadar yüksek alanlarda yazlık arpa ekimi yapılabilir. Türkiye’de en fazla üretilen tahıllar, buğday, arpa, yulaf ve çavdardır. Arpa, buğdaydan sonra en çok üretilen üründür. Arpa Türkiye’nin tüm bölgelerinde yetiştirilmekle birlikte, özellikle Orta Anadolu (Konya, Ankara, Eskişehir ve Kırşehir) ve Güneydoğu Anadolu

Bölgesi (Şanlıurfa, Diyarbakır, Mardin) arpa yetiştirilen iki önemli bölgedir. Geleneksel bir tarım ürünü olan arpanın ülkemizdeki üretimi ile ilgili bilgiler Tablo 2.2.' de verilmiştir.

Tablo 2.2. Ülkemizde yıllara göre arpa üretimi ile ilgili istatistiksel bilgiler ().

| Yıl | Ekilen alan (dekar) | Üretim (ton) |
|------|---------------------|--------------|
| 2001 | 36.400.000 | 7.500.000 |
| 2002 | 36.000.000 | 8.300.000 |
| 2003 | 34.000.000 | 8.100.000 |
| 2004 | 36.000.000 | 9.000.000 |
| 2005 | 36.500.000 | 9.500.000 |
| 2006 | 36.498.000 | 9.551.000 |
| 2007 | 34.280.165 | 7.306.800 |
| 2008 | 29.500.000 | 5.923.000 |
| 2009 | 30.100.000 | 7.300.000 |
| 2010 | 30.400.000 | 7.250.000 |
| 2011 | 28.688.331 | 7.600.000 |
| 2012 | 27.487.664 | 7.100.000 |
| 2013 | 27.205.100 | 7.900.000 |
| 2014 | 27.872.973 | 6.300.000 |
| 2015 | 27.835.830 | 8.000.000 |
| 2016 | 27.400.521 | 6.300.000 |

Bu çalışmanın amacı, iki farklı arpa genotipinde tuz stresinin etkisiyle meydana gelen fizyolojik, biyokimyasal ve fotokimyasal değişimlerin incelenmesi ve tuz toleransının araştırılmasıdır.

BÖLÜM 3. MATERYAL VE YÖNTEM

3.1. Bitki Materyali

Araştırmada, arpa (*Hordeum vulgare* L.) bitkisine ait Erginel-90 ve Tokak 157/37 genotipleri kullanılmıştır. Erginel-90' ın tohumları Eskişehir Geçit Kuşağı Tarımsal Araştırma Enstitüsü' den, Tokak 157/37' nin tohumları ise Ankara Tarla Bitkileri Merkez Araştırma Enstitüsü' nden temin edilmiştir.

3.2. Kullanılan araç-gereçler

Çalışmada kullanılan başlıca ekipmanlar, Radwag AS220/C/12 hassas terazi, Centurion Scientific K3 Series soğutuculu santrifüj, DragonLab MS-H-Pro manyetik karıştırıcı, IsoLab vorteks, Hanna HI2211 pH metre, Nüve sıcak su banyosu, Elga saf su cihazı, JEIOTECH etüv, Shimadzu mini UV 1240 spektrofotometre ve JSR JSPC-200C iklim dolabıdır.

3.3. Bitki Yetiştirme Yöntemi

Eşit büyüklükte ve sağlam olan tohumlar seçilerek cam petri kaplarında bidistile su ile ıslatılmış kurutma kağıtları arasına yerleştirilmiştir. Petri kapları 24 °C sıcaklık ve % 40-50 oransal neme sahip olan iklim dolabında karanlık ortamda çimlenmeye bırakılmıştır. Üç gün sonra her iki genotipe ait uniform fideler perlit ve ½ oranında sulandırılmış Hoagland besin çözeltisi 100 ml içeren saksılara transfer edilerek 18/25 °C sıcaklık (gece/gündüz), 16/8 saat fotoperiyot (gündüz/gece), % 50±5 oransal nem ve 200 µmol foton m⁻² s⁻¹ ışık şiddetine sahip iklim dolabına yerleştirilmiştir. Yedi günlük olan bitkiler iki gruba ayrılmıştır. Birinci grupta bulunan kontrol bitkileri denemenin sonuna kadar ½ oranında sulandırılmış Hoagland besin çözeltisi ile sulanırken, ikinci gruptaki bitkilere 120 mM tuz (NaCl) çözeltisi verilmiştir. Tuz

stresi uygulamasından 1 gün (24 saat) ve 7 gün (168 saat) sonra klorofil a floresansı tekniği ile fotosentetik aktivite ölçülmüş, bazı fizyolojik büyüme parametreleri belirlenmiş ve biyokimyasal analizlerde kullanılacak olan yaprak örnekleri analizlere kadar -20 °C' de muhafaza edilmiştir. Çalışmada kullanılan Hoagland besin çözeltisinin kimyasal içeriği Tablo 3.1.' de verilmiştir.

3.4. Analizler

3.4.1. Kök ve gövde boylarının belirlenmesi

Denemenin 1. ve 7. günlerinde, kontrol ve tuz stresi uygulanmış olan fidelerin kök ve gövdeleri birleşme yerlerinden bisturi ile kesilerek, uzunlukları milimetrik bir cetvel yardımıyla 10 tekrarlı olarak ölçülmüştür. Ölçümler sırasında en uzun kökün uzunluğu esas alınmıştır. Kök boyu, gövde boyu ve toplam bitki boyu cm bitki^{-1} olarak ifade edilmiştir.

3.4.2. Taze ve kuru ağırlıkların belirlenmesi

Kontrol ve stres grubuna ait bitkilerin hasat işlemlerinin yapıldığı gün kök ve gövdelerin taze ağırlıkları (gr bitki^{-1}) 5 tekrarlı olarak tartılmıştır. Daha sonra bitkiler 80 °C' ye ayarlanmış etüvde 48 saat bekletilmiş ve tekrar tartılarak kuru ağırlıkları (gr bitki^{-1}) kaydedilmiş, oransal su miktarları (%) ile su eksiklik indeksleri hesaplanmıştır (Gibon ve ark., 1997; Farrant, 2000).

Tablo 3.1. Hoagland besin çözeltisi (Hoagland, 1920).

| Bileşikler | Stok çözeltiler | ½ Hoagland besin çözeltisi |
|---|-------------------------------|----------------------------|
| Ca(NO ₃) ₂ .4H ₂ O | 118,1 g L ⁻¹ | |
| MgSO ₄ .7H ₂ O | 26,6 g L ⁻¹ | 50 mL |
| K ₂ HPO ₄ .3H ₂ O | 16,4 g L ⁻¹ | |
| KNO ₃ | 50,4 g L ⁻¹ | |
| Al ₂ (SO ₄) ₃ .18H ₂ O | 0,105 g 25 mL ⁻¹ | |
| KI | 0,0139 g 25 mL ⁻¹ | |
| KBr | 0,0139 g 25 mL ⁻¹ | |
| SnCl ₂ .2H ₂ O | 0,0139 g 25 mL ⁻¹ | |
| LiCl | 0,0139 g 25 mL ⁻¹ | |
| MnCl ₂ .4H ₂ O | 0,1944 g 25 mL ⁻¹ | 37,5 µL |
| H ₃ BO ₃ | 0,3055 g 25 mL ⁻¹ | |
| ZnSO ₄ .7H ₂ O | 0,0494 g 25 mL ⁻¹ | |
| CuSO ₄ .5H ₂ O | 0,0277 g 25 mL ⁻¹ | |
| NiSO ₄ .7H ₂ O | 0,0297 g 25 mL ⁻¹ | |
| Co(NO ₃) ₂ .H ₂ O | 0,0277 g 25 mL ⁻¹ | |
| FeSO ₄ .7H ₂ O | 0,0834 g 100 mL ⁻¹ | 10 mL |
| C ₄ H ₆ O ₆ (tartarik asit) | 0,0450 g 100 mL ⁻¹ | |

3.4.3. Fotosentetik pigment miktarının belirlenmesi

Yaprak dokularındaki klorofil a, klorofil b, toplam klorofil (klo a+b) ve toplam karotenoid (x+c) miktarları Lichtenthaler (1987)' ye göre belirlenmiştir. Yapraklardan çıkarılan 0,5 cm çapındaki 3 adet disk tartıldıktan sonra, cam deney tüplerine alınarak üzerine 2 mL saf aseton ilave edilerek bir hafta buzdolabında (4 °C) bekletilmiştir. Bu sürenin sonunda elde edilen özüt 10.000 rpm' de 10 dakika santrifüj edilerek süpernatantın absorbans değerleri 661,1, 644,8 ve 470 nm' de

spektrofotometrik (SHIMADZU, UV mini 1240 UV-VIS Spectrophotometer) olarak belirlenmiştir.

3.4.4. Malondialdehit (MDA) miktarının belirlenmesi

Yaprak dokularındaki lipid peroksidasyonunu belirlemek için malondialdehit (MDA) miktarı Ohkawa ve arkadaşları (1979)' un metodu kullanılarak saptanmıştır. Kontrol ve tuz stresine maruz bırakılmış bitki yapraklarından alınan yaklaşık 0,3 g örnek 6 mL % 5' lik trikloroasetik asit (TCA) ile havanda dövülerek homojenize edilmiştir. Homojenizasyon sırasında ve sonrasında numunelerin soğuk tutulmasına dikkat edilmiştir. Bu karışım 4 °C' de 4.100 rpm' de 20 dakika santrifüjlendikten sonra süpernatanttan 0,5 mL alınarak yeni tüplere, içinde % 0,5 tiobarbütrik asit (TBA) bulunan % 20' lik TCA çözeltisinden 1 mL ve 0,1 M 0,5 mL Tris tamponu (pH 7,6) eklenmiş, daha sonra 95 °C' de 60 dakika su banyosunda tutulmuştur. Su banyosundan çıkarılan tüplerdeki reaksiyonları durdurmak için tüpler buz banyosuna konulmuştur. Spektrofotometrede 532 ve 600 nm dalga boyunda absorbansları ölçülmüştür. Yaprak dokularındaki MDA miktarı nmol g taze ağırlık⁻¹ olarak hesaplanmıştır.

3.4.5. Hidrojen peroksit (H₂O₂) miktarının belirlenmesi

Yaprak dokularındaki hidrojen peroksit (H₂O₂) miktarı Ohkawa ve arkadaşları (1979)' un metodu kullanılarak saptanmıştır. Kontrol ve tuz stresine maruz bırakılmış bitki yapraklarından alınan yaklaşık 0,3 g örnek 6 mL % 5 trikloroasetik asit (TCA) ile havanda dövülerek homojenize edilmiştir. Homojenizasyon sırasında ve sonrasında numunelerin soğuk tutulmasına dikkat edilmiştir. Bu karışım 4 °C' de 4.100 rpm' de 20 dakika santrifüjlendikten sonra süpernatanttan 0,5 ml alınarak yeni tüplere, içinde 0,1 M 0,5 ml Tris tamponu (pH 7,6) ve 1 M 1 ml potasyum iyodür (KI) eklenmiştir. Spektrofotometrede 390 nm dalga boyunda absorbansları ölçülmüştür. Kör olarak % 0,1' lik TCA çözeltisi kullanılmıştır. Yaprak dokularındaki hidrojen peroksit miktarı standart grafik yardımıyla nmol g taze ağırlık⁻¹ olarak hesaplanmıştır.

3.4.6. Serbest prolin miktarının belirlenmesi

Etüvde kurutulduktan sonra havanda ezilerek ince toz haline getirilen yaprak örneklerinde prolin miktarını belirlemek için Weimberg (1987)' nin metodu modifiye edilerek özütler hazırlanmıştır (Çiçek ve Çakırlar, 2002). 10 mg kuru materyal üzerine 4 mL distile su ilave edildikten sonra tüpler sıcak su banyosunda (100 °C) 10 dakika bekletilmiştir. Bu sürenin sonunda örnek soğutulup süzölmüş ve çökelti üzerine 3 mL distile su konulup tekrar sıcak su banyosunda bekletilmiştir. Soğutma ve süzme aşamasından sonra aynı işlemler bir kez daha tekrarlanarak süzöntülerin toplam hacmi 10 mL' ye tamamlanmış ve vorteksle karıştırılmıştır. Süzöntüden alınan örneklerle prolin miktarı ($\mu\text{mol g kuru ağırlık}^{-1}$) asit-ninhidrin metoduna göre 520 nm' de yapılan ölçümlerle spektrofotometrik olarak belirlenmiştir (Bates ve ark., 1973).

3.4.7. Klorofil a floresansı ölçümleri

Klorofil a floresans parametreleri hem kontrol hem de tuz stresi uygulanan bitkilerin yapraklarında "bitki verimlilik analizatörü" (HandyPEA florometresi, Hansatech Instruments Ltd., Pentney, King' s Lynn, Norfolk, England) yardımıyla gerçekleştirilmiştir. Bu amaçla ölçüm için kullanılacak yapraklar, yaprak klipsleri yardımıyla 45-60 dakika karanlık adaptasyonuna maruz bırakılmıştır. Daha sonra yaprak yüzeylerine $3,500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ şiddetinde ışık uygulanmış ve elde edilen parametrelerin değerlendirilmesi PeaPlus adlı programla uygulanan JIP testi ile yapılmıştır (Strasser ve ark., 2000).

3.5. Bazı Antioksidant Enzim Aktivitelerinin Belirlenmesi

3.5.1. Toplam süperoksit dismutaz (SOD) aktivitesinin belirlenmesi

Toplam SOD aktivitesi Beyler ve Fridovich (1987)' ye göre belirlenmiştir. Yaklaşık 0,3 g taze yaprak dokusu, sıvı azotla öğütölmüş ve 1,5 mL, 100 mM K-PO₄ (pH 7,0) tamponu, % 2' lik PVP (polivinilpirolidon) ve 1 mM Na₂EDTA içeren ekstraksiyon

çözeltisi ile homojenize edilmiştir. Homojenat, 14.000 rpm ve 4 °C' de 20 dakika santrifüj edilmiştir. Son hacim 1.030 µL olacak şekilde 100 mM K-PO₄ tamponu (pH 7,8), 9,9x10⁻³ M metionin, 5,7x10⁻⁵ M NBT (nitroblue tetrazolyum), % 1' lik triton X-100 ve enzim karışımından oluşan bir reaksiyon çözeltisi hazırlanmıştır. Reaksiyon 0,9 µM riboflavin ilavesi ile başlatılmış, bu karışım 15 dakika boyunca 375 µmol m⁻² s⁻¹ şiddetinde ışığa maruz bırakıldıktan sonra 560 nm' de absorbans değerleri belirlenmiştir. Toplam SOD aktivitesi daha önce hazırlanmış olan standart grafikten faydalanarak hesaplanmıştır (U mg protein⁻¹).

3.5.2. Toplam askorbat peroksidaz (APOD) aktivitesinin belirlenmesi

Toplam APOD aktivitesi Wang ve ark. (1991)' e göre belirlenmiştir. Yaklaşık 0,3 g taze yaprak dokusu, sıvı azotla öğütülmüş ve 1,5 ml, 50 mM Tris-HCl (pH 7,2) tamponu, % 2' lik PVP, 1 mM Na₂EDTA ve 2 mM askorbat içeren ekstraksiyon çözeltisi ile homojenize edilmiştir. Homojenat, 12.000 rpm ve 4 °C' de 20 dakika santrifüj edilmiştir. Son hacim 1.000 µL olacak şekilde 50 mM K-PO₄ tamponu (pH 6,6), 2,5 mM askorbat, 10 mM H₂O₂ ve 100 µg protein içeren enzim karışımından oluşan reaksiyon çözeltisi hazırlanmıştır. Reaksiyon, H₂O₂' nin eklenmesiyle başlatılmıştır. Askorbat konsantrasyonundaki azalma, spektrofotometrede 290 nm' de yapılan ölçümlerle enzim özütü içermeyen reaksiyon çözeltisine karşılık kaydedilmiştir. Enzim aktivitesi, askorbatın ekstinksiyon katsayısı (2,8 mM cm. 290 nm⁻¹) kullanılarak reaksiyonun başlangıç hızından hesaplanmıştır (nmol askorbat dakika⁻¹ mg protein⁻¹).

3.5.3. Toplam glutatyon redüktaz (GR) aktivitesinin belirlenmesi

Toplam GR aktivitesi Sgherri ve ark. (1994)' e göre belirlenmiştir. Yaklaşık 0,3 g taze yaprak dokusu, sıvı azotla öğütülmüş ve 1,5 ml, 100 mM K-PO₄ (pH 7,0) tamponu, % 2' lik PVP ve 1 mM Na₂EDTA içeren ekstraksiyon çözeltisi ile homojenize edilmiştir. Homojenat, 14.000 rpm ve 4 °C' de 20 dakika santrifüj edilmiştir. Son hacim 1.000 µL olacak şekilde 100 mM K-PO₄ tamponu (pH 7,8), 2 mM Na₂EDTA, 0,5 mM okside glutatyon (GSSG), 0,2 mM NADPH ve 100 µg protein içeren enzim

karışımından oluşan reaksiyon çözeltisi hazırlanmıştır. Reaksiyon, NADPH' nin eklenmesiyle başlatılmıştır. Enzim aktivitesi spektrofotometrik olarak 320 nm' de ölçülmüştür. Düzeltme, NADPH yokluğunda GSSG oksidasyonu ile yapılmıştır. Enzim aktivitesi, NADPH' nin ekstinksiyon katsayısı (6,2 mM cm. 340 nm⁻¹) kullanılarak reaksiyonun başlangıç hızından hesaplanmıştır (nmol NADPH dakika⁻¹ mg protein⁻¹).

3.5.4. Toplam guaiakol peroksidaz (GPOD) aktivitesinin belirlenmesi

Toplam GPOD aktivitesi Sanchez-Romero (1993)' e göre belirlenmiştir. Yaklaşık 0,3 g taze yaprak dokusu, sıvı azotla öğütülmüş ve 1,5 ml, 100 mM K-PO₄ (pH 7,0), tamponu % 2' lik PVP ve 1 mM Na₂EDTA içeren ekstraksiyon çözeltisi ile homojenize edilmiştir. Homojenat, 14.000 rpm ve 4 °C' de 20 dakika santrifüj edilmiştir. Son hacim 3.180 µL olacak şekilde 100 mM K-PO₄ tamponu (pH 7,0), 0,316 mM guaiakol, 0,116 mM H₂O₂ ve 100 µL enzim karışımından oluşan reaksiyon çözeltisi hazırlanmıştır. Reaksiyon, H₂O₂' nin eklenmesiyle başlatılmıştır. Enzim aktivitesi spektrofotometrik olarak 470 nm' de ölçülmüş ve guaiakolün ekstinksiyon katsayısı (26,6 mM cm. 470 nm⁻¹) kullanılarak reaksiyonun başlangıç hızından hesaplanmıştır (nmol H₂O₂ dakika⁻¹ mg protein⁻¹).

3.6. İstatistik Analizler

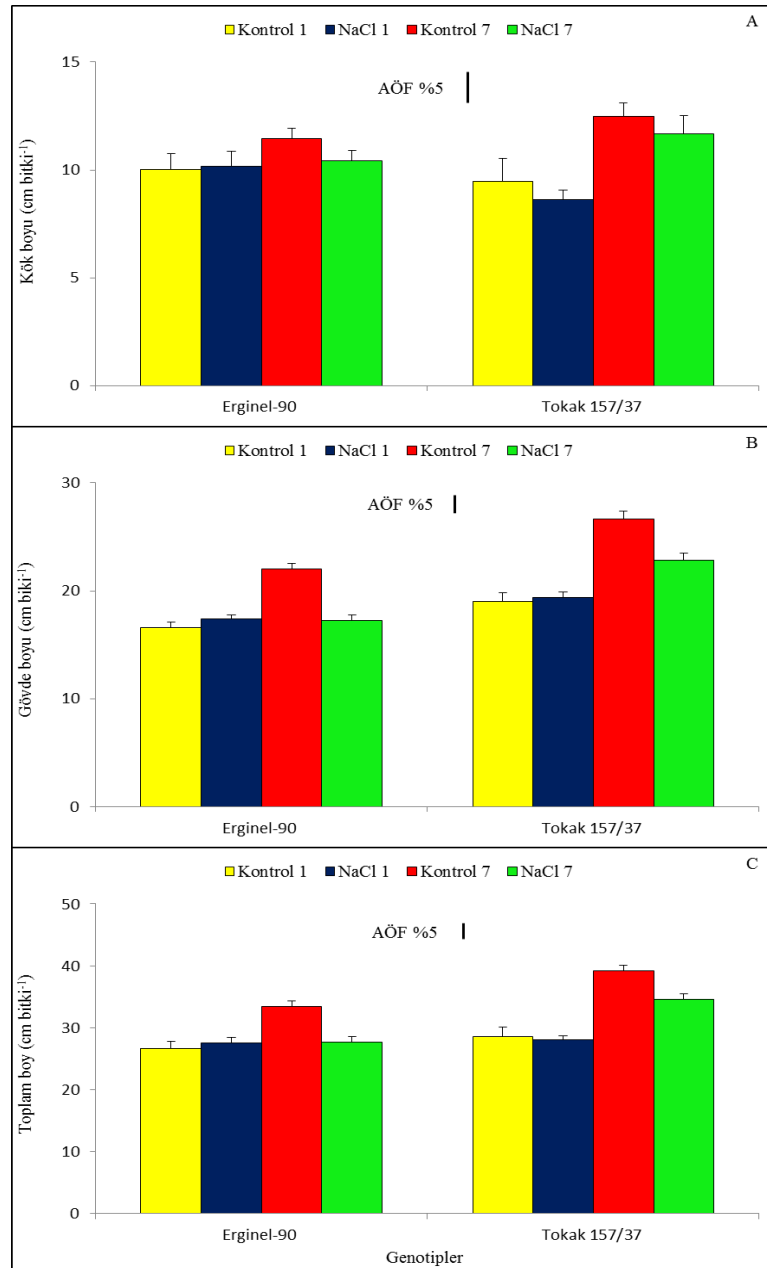
Elde edilen verilerin aritmetik ortalama ve standart hataları hesaplanmış, daha sonra verilere SPSS 20.0 paket programı kullanılarak, istatistiksel varyans analizi tek yönlü (ANOVA) uygulanmıştır. Her bir bağımsız değişken için uygulamaların kontrole göre neden olduğu farkın önem kontrolü (LSD, least significant difference; AÖF, anlamlı önemli fark) % 5 düzeyinde hesaplanmıştır.

BÖLÜM 4. ARAŞTIRMA BULGULARI

4.1. Tuz Stresinin Bitki Boyu Üzerine Etkisi

Erginel-90 ve Tokak 157/37 genotiplerinde bir ve yedi günlük tuz uygulamalarının bitki boyu üzerindeki etkisi Şekil 4.1.' de görülmektedir. Buna göre her iki genotipte bir ve yedi günlük tuz stresi, kök büyümesini kontrollere göre önemli derecede etkilememiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.1A). Erginel-90 ve Tokak 157/37 genotiplerinde yedi günlük tuz uygulaması boyunca kök büyümesi devam etmiştir. Erginel-90' da 7. günde ölçülen kök boyunun, 1. güne göre % 3 oranında daha fazla olduğu belirlenmiştir ($P>0,05$). Ancak Tokak 157/37 genotipinde bu artışın (% 36) istatistiksel olarak önemli olduğu gözlenmiştir ($P<0,05$) (Şekil 4.1A). Özellikle yedi günlük tuz stresinin iki arpa genotipinin gövde büyümesi üzerine etkisinin, kök büyümesi ile karşılaştırıldığında, daha fazla olduğu görülmüştür (Şekil 4.1B). Erginel-90 ve Tokak 157/37 genotiplerinde bir günlük tuz uygulaması gövde boyunda kontrollere göre önemli bir değişime neden olmamıştır ($P>0,05$). Kendi kontrolleri ile karşılaştırıldığında, yedi günlük tuz uygulamasının gövde büyümesini Erginel-90' da % 22, Tokak 157/37' de ise % 14 oranında inhibe ettiği gözlenmiştir ($P<0,05$). Bir günlük tuz uygulaması sonucu Tokak 157/37 genotipinin gövde boyunun Erginel-90' dan % 12, yedi günlük tuz uygulaması sonucu ise % 25 oranında daha fazla olduğu görülmüştür ($P<0,05$). Erginel-90' da gövde büyümesi yedi günlük tuz uygulaması ile inhibe olurken, Tokak 157/37' de ise büyümeye devam etmiş ve gövde boyu % 15 oranında daha fazla bulunmuştur ($P<0,05$) (Şekil 4.1B).

Bir ve yedi günlük tuz uygulamaları her iki genotipte de toplam bitki boyunu kontrol değerlerine göre önemli derecede etkilememiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.1C). Ancak yedi günlük tuz uygulaması Erginel-90' da toplam bitki boyunu kontrole göre % 17, Tokak 157/37' de ise % 12 oranında azaltmıştır ($P<0,05$).

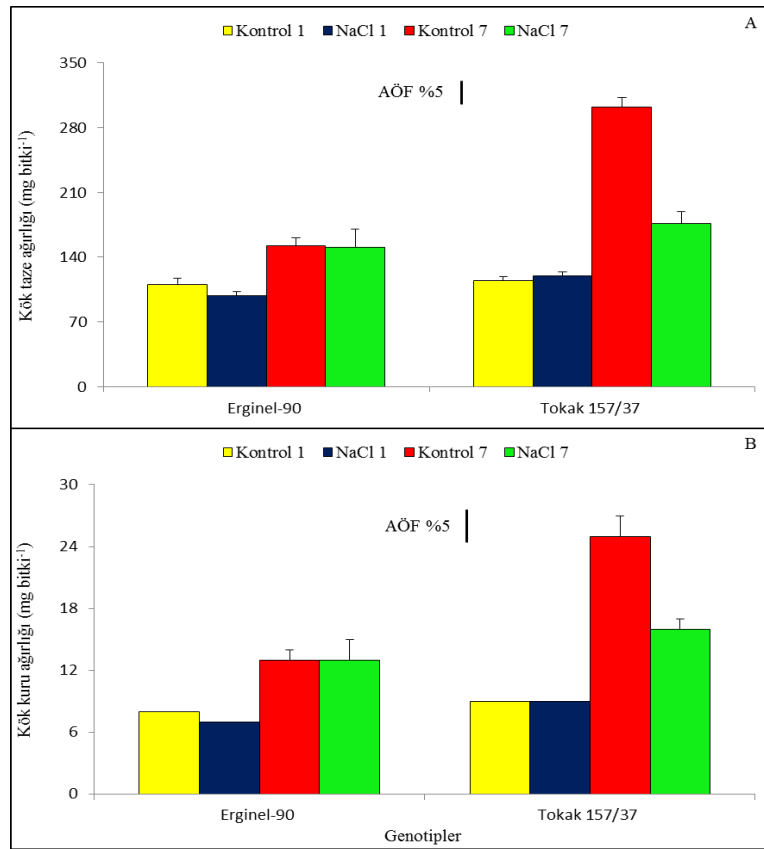


Şekil 4.1. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde (A) kök boyu, (B) gövde boyu ve (C) toplam boy üzerine etkisi. (AÖF, anlamlı önemli fark; değerler 10 tekrarın ortalaması olup, barlar \pm standart hata değerlerini göstermektedir) (Kontrol 1, 1. gün kontrol; Kontrol 7, 7. gün kontrol; NaCl 1, 1. gün tuz uygulaması; NaCl 7, 7. gün tuz uygulamasını göstermektedir. Şekil 4.1 - şekil 4.8, tablo 4.1 ve şekil 4.11 - şekil 4.14' deki kısaltmalar aynıdır).

Tokak 157/37' de tuz stresi altındaki bitkilerde 7. gün ölçülen toplam bitki boyunun, 1. güne göre % 19 oranında fazla olduğu belirlenmiştir ($P<0,05$). Benzer şekilde Tokak 157/37' nin toplam bitki boyunun, yedi günlük tuz uygulaması sonucu, Erginel-90' a göre % 20 oranında daha fazla olduğu gözlenmiştir ($P<0,05$) (Şekil 4.1C).

4.2. Tuz Stresinin Taze Ağırlık ve Biyokütle Birikimi Üzerine Etkisi

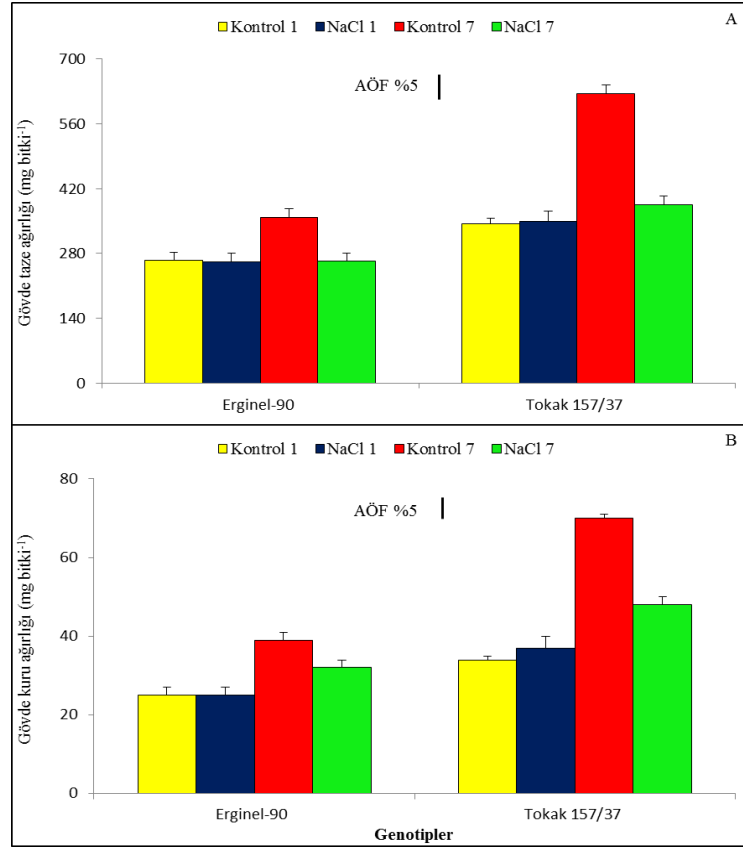
Erginel-90 genotipinde bir ve yedi günlük, Tokak 157/37 genotipinde sadece bir günlük tuz stresi uygulamaları, kök taze ağırlığı ile kökteki biyokütle birikimini (kuru ağırlık) kontrollere göre etkilememiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.2A ve B). Ancak Tokak 157/37’ de yedi günlük tuz stresi kök taze ağırlığını kontrole göre % 42, kökteki biyokütle birikimini ise % 36 oranında azaltmıştır ($P<0,05$).



Şekil 4.2. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde (A) kök taze ağırlığı ve (B) kökteki biyokütle birikimi üzerine etkisi. (AÖF, anlamlı önemli fark; değerler 5 tekrarın ortalaması olup, barlar \pm standart hata değerlerini göstermektedir).

Erginel-90 genotipinde 7 günlük tuz uygulaması bir günlük tuz uygulamasına göre, kök taze ağırlığını ve köklerdeki biyokütle birikimini sırasıyla % 35 ve % 46; Tokak 157/37’ de ise % 32 ve % 44 oranında artırmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.2A ve B).

Erginel-90 ve Tokak157/37 genotiplerinde bir ve yedi günlük tuz uygulamaları, gövde taze ağırlığı ile gövdedeki biyokütle birikimi üzerinde önemli bir değişime yol açmamıştır ($P>0,05$) (Şekil 4.3A ve B).



Şekil 4.3. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde (A) gövde taze ağırlığı ve (B) gövdedeki biyokütle birikimi üzerine etkisi. (AÖF, anlamlı önemli fark; değerler 5 tekrarın ortalaması olup, barlar \pm standart hata değerlerini göstermektedir).

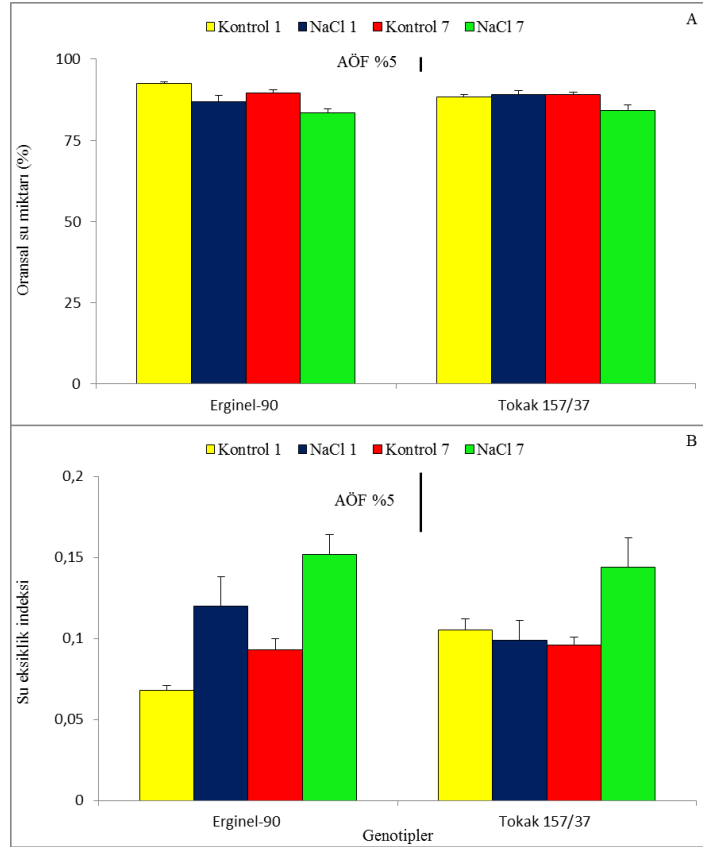
Yedi günlük tuz uygulamaları Erginel-90' da gövde taze ağırlığını % 26, gövdedeki biyokütle birikimini ise % 18 oranında azaltmıştır ($P<0,05$). Bu azalmalar Tokak157/37' de daha yüksek bulunmuş ve sırasıyla % 38 ve % 31 olarak belirlenmiştir ($P<0,05$). Bir günlük tuz uygulaması Tokak157/37' de, Erginel-90'a göre gövde taze ağırlığını % 25, gövdedeki biyokütle birikimini ise % 32 oranında artırmıştır ($P<0,05$). Bu değerler yedi günlük tuz uygulamaları için Tokak 157/37' de % 32 ve % 33 daha yüksek bulunmuştur ($P<0,05$). Bunun dışında iki genotipte de gövdedeki biyokütle birikimi yedinci günde daha etkili olmuştur (Erginel-90 için % 22, Tokak 157/37 için % 23) ($P<0,05$).

4.3. Tuz Stresinin Bitki-Ortam Su İlişkileri Üzerine Etkisi

Tuz stresinin iki arpa genotipinin yapraklarındaki oransal su miktarı ve su eksiklik indeksi üzerindeki etkileri şekil 4.4' de görülmektedir. Buna göre Erginel-90 genotipinde yapraklardaki oransal su miktarı, tuz uygulamalarının tuz uygulamalarının hem birinci hem de yedinci günlerinde kontrollere göre % 6 oranında azalırken; su eksiklik indeksi birinci günde % 43, yedinci günde % 39 oranında artmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.4A ve B). Tokak 157/37' de ise bir günlük tuz stresi uygulaması her iki parametrede kontrole göre önemli bir değişime neden olmamış ($P>0,05$), ancak yedi günlük tuz uygulaması yapraklardaki oransal su miktarını kontrole göre % 5 oranında azaltırken, su eksiklik indeksini ise % 33 oranında artırmıştır ($P<0,05$). Yedi günlük tuz uygulaması sonucu Tokak 157/37 genotipinin yapraklarındaki oransal su miktarı; bir günlük tuz uygulamasına göre % 5 azalırken, su eksiklik indeksi % 31 oranında azalmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.4A ve B).

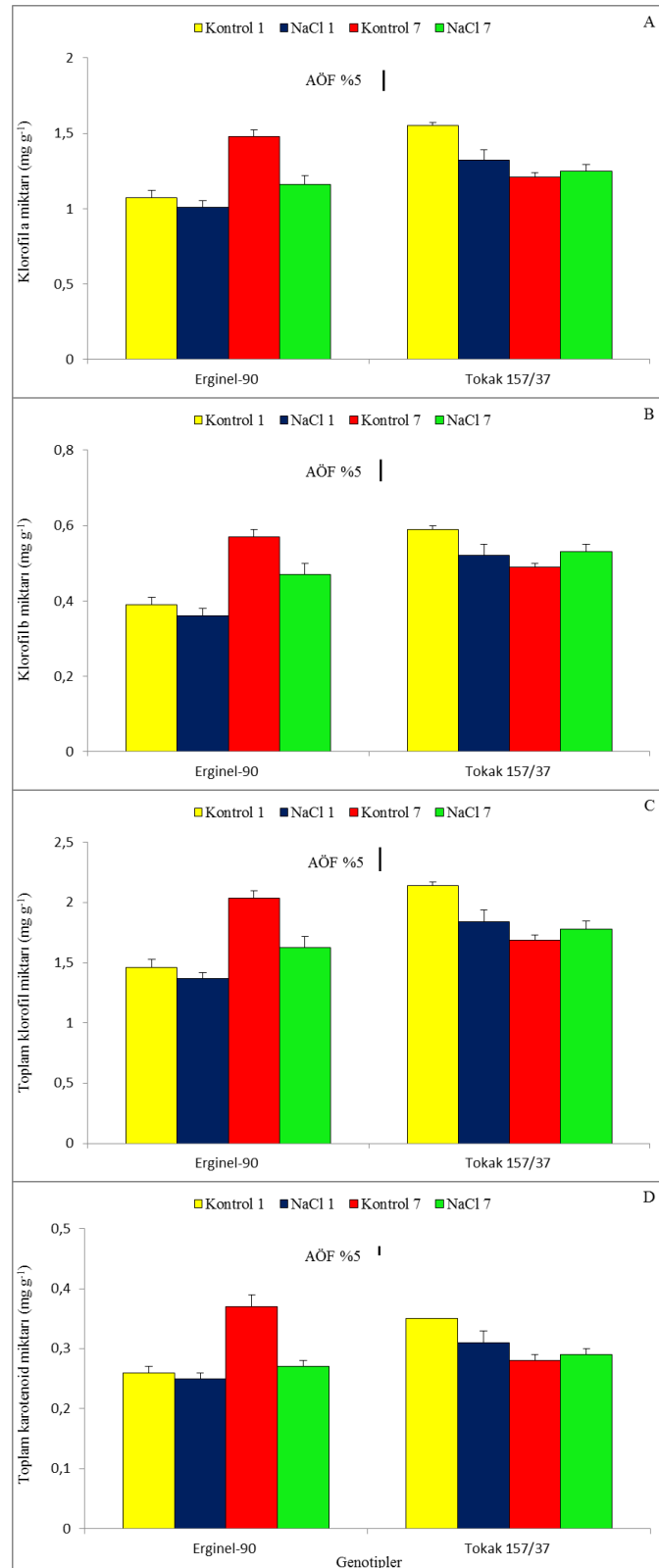
4.4. Tuz Stresinin Fotosentetik Pigment Miktarı Üzerine Etkisi

Tuz stresinin iki arpa genotipinin yapraklarındaki fotosentetik pigment miktarı üzerindeki etkileri şekil 4.5' de verilmiştir. Buna göre Erginel-90' da bir günlük, Tokak 157/37' de ise yedi günlük tuz uygulamaları yapraklardaki klorofil a, klorofil b, toplam klorofil ve toplam karotenoid miktarını, kontrole karşılaştırıldığında önemli ölçüde etkilememiştir ($P>0,05$). Ancak yedi günlük tuz uygulaması Erginel-90' da kontrole göre klorofil a miktarını % 22, klorofil b miktarını % 17, toplam klorofil miktarını % 20 ve toplam karotenoid miktarını % 27 oranında azaltmıştır ($P<0,05$). Tokak 157/37' de bir günlük tuz uygulaması klorofil a, klorofil b, toplam klorofil ve toplam karotenoid miktarını kontrole göre sırasıyla % 15, % 12, % 14 ve % 11 oranında azaltmıştır ($P<0,05$). Erginel-90 genotipinde yedi günlük tuz uygulamasında, toplam karotenoid hariç diğer fotosentetik pigmentlerin miktarı, bir günlük tuz uygulamasına göre daha yüksek bulunmuştur ($P<0,05$).



Şekil 4.4. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde (A) gövde taze ağırlığı ve (B) gövdedeki biyokütle birikimi üzerine etkisi. (AÖF, anlamlı önemli fark; değerler 5 tekrarın ortalaması olup, barlar \pm standart hata değerlerini göstermektedir).

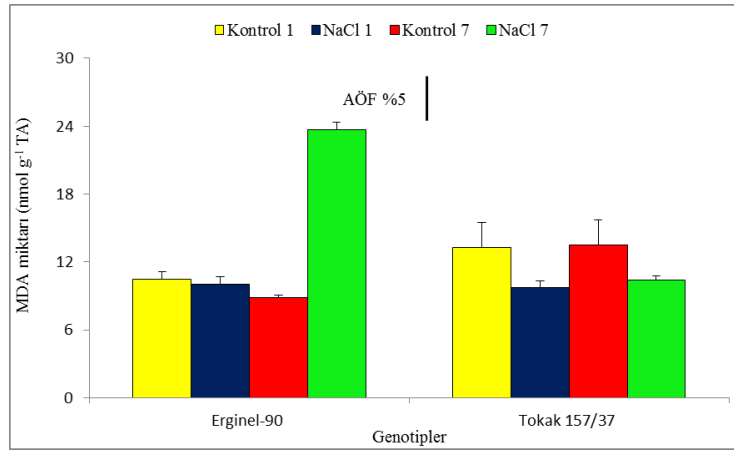
Benzer şekilde bir günlük tuz uygulaması sonucu; Tokak 157/37 genotipinin yapraklarındaki fotosentetik pigment miktarlarının, Erginel-90' a göre istatistiksel anlamda önemli derecede yüksek olduğu belirlenmiştir ($P < 0,05$) (Şekil 4.5).



Şekil 4.5. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde (A) klorofil a (B) klorofil b, (C) toplam klorofil ve (D) toplam karotenoid miktarı üzerine etkisi. (AÖF, anlamlı önemli fark; değerler 5 tekrarın ortalaması olup, barlar \pm standart hata değerlerini göstermektedir).

4.5. Tuz Stresinin Malondialdehit (MDA) Miktarı Üzerine Etkisi

Bir günlük tuz stresi uygulaması Erginel-90 genotipinde yapraklardaki MDA miktarını kontrole göre % 125 oranında artırırken ($P<0,05$), yedi günlük tuz uygulamasında kontrole göre istatistiksel olarak bir fark bulunmamıştır ($P>0,05$) (Şekil 4.6). Tokak 157/37 genotipinde ise bir ve yedi günlük tuz uygulamaları yapraklardaki MDA miktarını etkilememiştir ($P>0,05$). Yedi günlük tuz uygulaması sonucu Erginel-90' da MDA miktarı bir günlük tuz uygulaması ile karşılaştırıldığında önemli derecede düşük (% 136) bulunmuştur ($P<0,05$). Benzer şekilde, bir günlük tuz uygulaması sonucu Tokak 157/37' nin yapraklarındaki MDA miktarının Erginel-90' a göre % 144 oranında daha düşük olduğu belirlenmiştir ($P<0,05$) (Şekil 4.6).

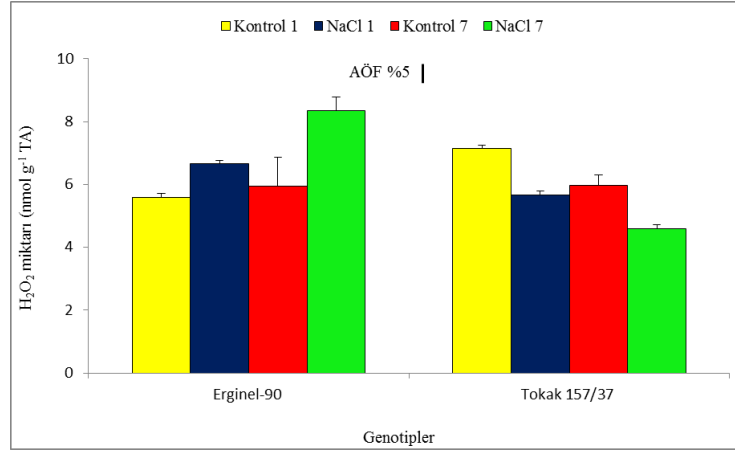


Şekil 4.6. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde MDA miktarı üzerine etkisi. (AÖF, anlamlı önemli fark; değerler 5 tekrarın ortalaması olup, barlar \pm standart hata değerlerini göstermektedir).

4.6. Tuz Stresinin Hidrojen Peroksit (H_2O_2) Miktarı Üzerine Etkisi

Bir ve yedi günlük tuz uygulamaları Erginel-90 genotipinde yaprak dokularındaki H_2O_2 miktarının kontrollere göre sırasıyla % 18 ve % 40 oranında artmasına, Tokak 157/37 genotipinde ise % 30 ve % 25 oranında azalmasına neden olmuştur ($P<0,05$) (Şekil 4.7). Erginel-90' da yedi günlük tuz uygulaması, bir günlük uygulamaya göre yapraklarda % 25 oranında daha fazla H_2O_2 birikimine yol açarken ($P<0,05$), Tokak 157/37' de birikim % 23 oranında azalmıştır ($P<0,05$). Benzer şekilde bir ve yedi

günlük tuz uygulaması, Tokak 157/37' nin yapraklarında Erginel-90' a göre sırasıyla % 15 ve % 45 daha az H₂O₂ birikimine yol açmıştır (P<0,05) (Şekil 4.7).



Şekil 4.7. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde H₂O₂ miktarı üzerine etkisi. (AÖF, anlamlı önemli fark; değerler 5 tekrarın ortalaması olup, barlar ± standart hata değerlerini göstermektedir).

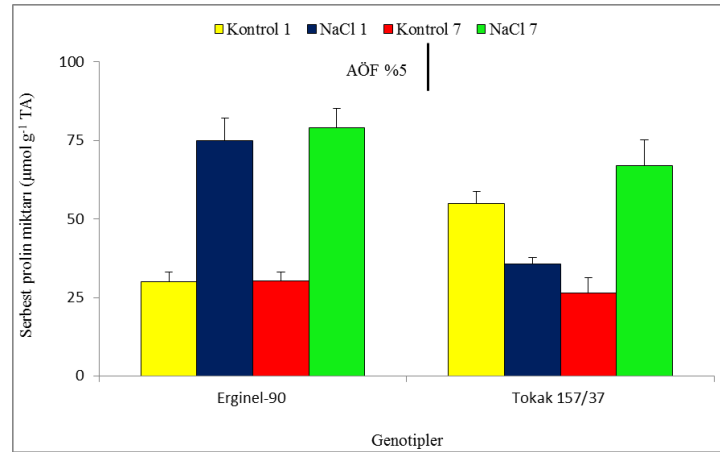
4.7. Tuz Stresinin Serbest Prolin Miktarı Üzerine Etkisi

Bir ve yedi günlük tuz uygulaması Erginel-90 genotipinin yapraklarındaki serbest prolin miktarını kontrollere göre % 166 oranında artırırken; Tokak 157/37 genotipinde sadece yedi günlük tuz stresi uygulaması serbest prolin miktarını % 133 oranında artırmış, bir günlük tuz uygulaması ise % 25 oranında azaltmıştır (P<0,05) (Şekil 4.8). Bir günlük tuz uygulamasının Erginel-90' da yapraklardaki serbest prolin birikimini %100 oranında daha fazla indüklediği gözlenmiştir (P<0,05). Tokak 157/37' de ise yedi günlük tuz uygulaması, bir günlük uygulamaya göre, % 75 oranında daha fazla serbest prolin birikimine yol açmıştır (P<0,05) (Şekil 4.8).

4.8. Tuz Stresinin Fotosentetik Aktivite Üzerine Etkisi

Tuz stresi uygulanmış iki farklı arpa genotipinde fotosentetik aktivite ölçümleri klorofil a floresansı tekniği ile gerçekleştirilmiştir. Bir ve yedi günlük tuz uygulamaları Erginel-90 ve Tokak 157/37 genotiplerinde F₀ (minimum floresans) değerini kontrollere göre önemli derecede etkilememiştir (P>0,05) (Tablo 4.1). Ancak yedi günlük tuz uygulaması F₀ değerini Erginel-90' da, bir günlük tuz

uygulamasına göre % 7 artırırken ($P < 0,05$); Tokak 157/37' de ise etkilememiştir ($P > 0,05$). F_0 değerinin hem bir günlük hem de yedi günlük tuz uygulamaları sonucu, Tokak 157/37 genotipinde Erginel-90' a göre sırasıyla % 13 ve % 8 oranında daha yüksek olduğu belirlenmiştir ($P < 0,05$) (Tablo 4.1).



Şekil 4.8. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde serbest prolin miktarı üzerine etkisi. (AÖF, anlamlı önemli fark; değerler 5 tekrarin ortalaması olup, barlar \pm standart hata değerlerini göstermektedir).

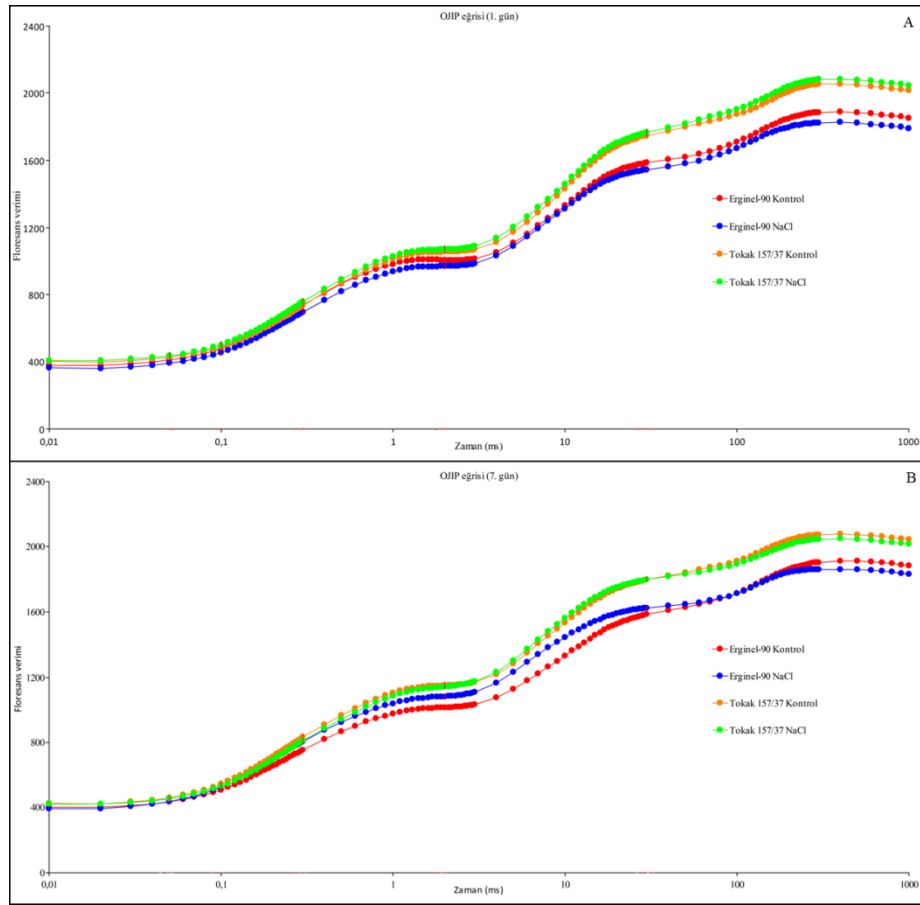
Tablo 4.1. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde bazı klorofil a floresans parametreleri üzerine etkisi.

| | | Klorofil a floresansı parametreleri | | | | | |
|--------|--------------------|-------------------------------------|-------|-----------|-----------|----------|--------|
| Günler | Uygulamalar | F_0 | F_m | F_v/F_m | F_v/F_0 | T_{Fm} | Alan |
| 1. gün | Erginel-90 K1 | 335 | 1.889 | 0,823 | 3,59 | 371 | 44.334 |
| | Erginel-90 NaCl1 | 322 | 1.825 | 0,824 | 3,65 | 329 | 38.826 |
| | Tokak 157/37 K1 | 359 | 2.055 | 0,825 | 3,80 | 329 | 46.292 |
| | Tokak 157/37 NaCl1 | 364 | 2.084 | 0,825 | 3,78 | 357 | 46.646 |
| 7. gün | Erginel-90 K7 | 358 | 1.912 | 0,813 | 3,41 | 486 | 48.139 |
| | Erginel-90 NaCl7 | 344 | 1.862 | 0,815 | 3,28 | 314 | 34.042 |
| | Tokak 157/37 K7 | 373 | 2.076 | 0,820 | 3,52 | 357 | 40.589 |
| | Tokak 157/37 NaCl7 | 372 | 2.047 | 0,818 | 3,51 | 357 | 38.065 |
| AÖF %5 | | 18,25 | 78,64 | 0,006 | 0,21 | 74,56 | 4.994 |

Bir ve yedi günlük tuz uygulamalarının Erginel-90 ve Tokak 157/37 genotiplerindeki F_m (maksimum floresans) değerinde neden olduğu değişimlerin kontrollere göre istatistiksel olarak önemli olmadığı belirlenmiştir ($P > 0,05$) (Tablo 4.1). Ancak her iki genotip karşılaştırıldığında, Tokak 157/37' deki F_m değerlerinin bir ve yedi günlük tuz uygulaması sonucu Erginel-90' a göre sırasıyla % 14 ve % 10 oranında daha

yüksek olduğu görülmüştür ($P<0,05$) (Tablo 4.1). F_v/F_m oranı (FS II' nin maksimum kuantum etkinliği) her iki genotipte de bir ve yedi günlük tuz uygulamaları sonucu kontrollere göre önemli derecede değişiklik göstermemiştir ($P>0,05$) (Tablo 4.1). Ancak yedi günlük tuz uygulaması bir günlük uygulamaya göre F_v/F_m oranını Erginel-90 ve Tokak 157/37' de belirgin derecede (% 1) azaltmıştır ($P<0,05$).

F_v/F_o oranı (Hill reaksiyonu etkinliği) iki arpa genotipinde de bir ve yedi günlük tuz uygulamaları sonucu kontrollere göre önemli derecede etkilenmemiştir ($P>0,05$) (Tablo 4.1). Fakat Erginel-90 ve Tokak 157/37' de yedi günlük tuz uygulamaları F_v/F_o oranını, bir günlük uygulamalara göre daha, sırasıyla % 10 ve % 7 oranında ve belirgin şekilde azaltmıştır ($P<0,05$). Benzer şekilde F_v/F_o oranı yedi günlük tuz uygulaması ile Erginel-90' da Tokak 157/37' ye göre daha önemli derecede (% 7) düşük bulunmuştur ($P<0,05$) (Tablo 4.1). Erginel-90' da bir günlük, Tokak 157/37' de ise hem bir günlük hem de yedi günlük tuz uygulamaları, T_{F_m} (F_m ' ye ulaşılması için gereken süre) değerini kontrollerle karşılaştırıldığında önemli oranda etkilememiştir ($P>0,05$) (Tablo 4.1). Ancak T_{F_m} değeri Erginel-90 genotipinde yedi günlük tuz uygulaması sonucu kontrole göre % 35 oranında ve istatistiksel olarak önemli derecede azalmıştır ($P<0,05$). Bir ve yedi günlük tuz uygulamaları Erginel-90 genotipinde alan (OJIP eğrisinin üzerindeki ve F_o ile F_m arasında kalan bölge) parametresini ilgili kontrollere göre sırasıyla %12 ve % 29 oranında azaltmıştır ($P<0,05$) (Tablo 4.1 ve şekil 4.9A ve B). Bir günlük tuz uygulamalarına bakıldığında, Erginel-90 genotipinde alan parametresinin Tokak 157/37' ye göre % 17 oranında daha düşük olduğu belirlenmiştir ($P<0,05$) (Tablo 4.1 ve şekil 4.9A). Yedi günlük tuz uygulamasında ise alan parametresinin Tokak 157/37 genotipinde, bir günlük uygulamaya göre % 18 oranında daha düşük olduğu bulunmuştur ($P<0,05$) (Tablo 4.1 ve şekil 4.9B).

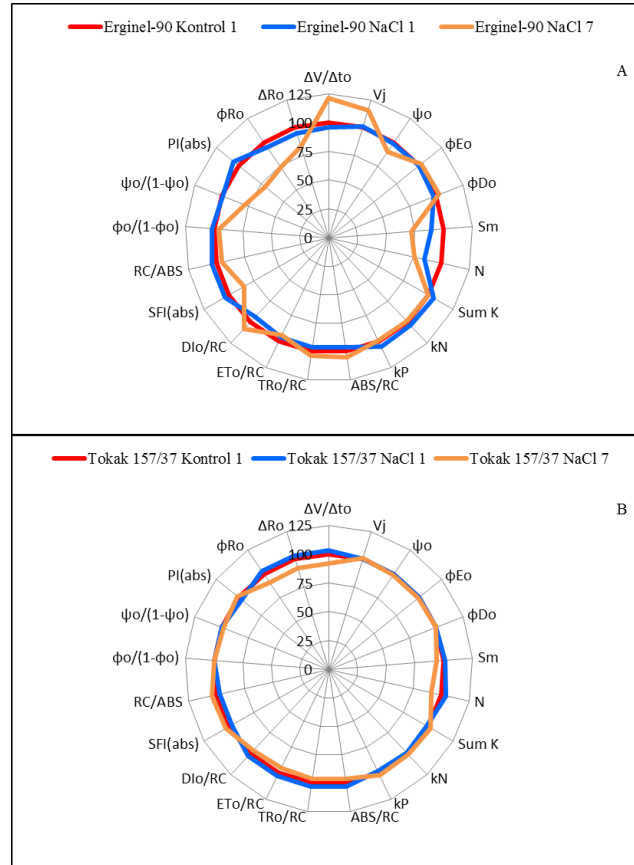


Şekil 4.9. (A) 1 gün ve (B) 7 gün tuz stresi (120 mM NaCl) uygulanmış iki arpa genotipinde klorofil a floresansı indüksiyon eğrisi (OJIP eğrisi).

Erginel-90 genotipinde bir günlük tuz uygulaması $\Delta V/\Delta t_0$ (kapalı reaksiyon merkezlerinin birikim hızı) parametresini kontrol ile karşılaştırıldığında istatistiksel olarak etkilememiş ($P>0,05$), ancak yedi günlük tuz uygulaması artırmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.10A). Erginel-90’ da yedi günlük tuz uygulaması $\Delta V/\Delta t_0$ değerinde, bir günlük tuz uygulamasına göre artışa yol açmıştır ($P<0,05$). Benzer şekilde yedi günlük tuz uygulaması Erginel-90’ da, Tokak 157/37’ ye göre daha yüksek $\Delta V/\Delta t_0$ değerine yol açmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.10A veB).

Bir günlük tuz uygulaması Erginel-90’ da V_j değerini (OJIP eğrisinin “J” noktasındaki değişken floresans) kontrole göre etkilemezken ($P>0,05$), yedi günlük uygulama sonucunda önemli derecede artmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.10A). Tokak 157/37’ de ise bir ve yedi günlük tuz uygulamaları sonucu V_j ’ de gözlenen değişimler

kontrole göre önemli bulunmamıştır ($P>0,05$) (Şekil 4.10B). Bunun dışında her iki genotipte yedi günlük tuz uygulamalarının V_j değerini bir günlük uygulamalara göre belirgin şekilde artırdığı belirlenmiştir ($P<0,05$).



Şekil 4.10. (A) Bir gün ve (B) yedi gün tuz stresi (120 mM NaCl) uygulanan iki arpa genotipinin yapraklarında FS II aktivitesini karakterize eden bazı klorofil a floresansı parametrelerindeki değişimler. (Sembol ve parametrelerin tanımları tablo 2.1' de, istatistiksel değerlendirme ise ek tablo 1' de verilmiştir). Grafikteki bütün değerler kontrolün yüzdesi olarak ifade edilmiştir (kontrol değerleri=100).

Erginel-90' da Ψ_o (yakalanan bir eksitonun bir elektronu Q_A ' dan elektron taşıma sistemine hareket ettirme etkinliği) ve ϕ_{Eo} (Q_A ' dan PQ' ya elektron taşımasının kuantum verimi) parametreleri bir günlük tuz uygulaması sonucu kontrole göre önemli bir değişim göstermemiş ($P>0,05$), yedi günlük uygulama sonucu gözlenen azalma istatistiksel olarak anlamlı bulunmuştur ($P<0,05$) (Şekil 4.10A). Her iki genotipte de yedi günlük tuz uygulamaları sonucu, bir günlük uygulamalara göre önemli derecede daha düşük Ψ_o ve ϕ_{Eo} değerleri elde edilmiştir ($P<0,05$) (Şekil 4.10A ve B).

İki arpa genotipinde de ϕ_{D_0} (termal enerji dağıtımının kuantum verimi) değeri tuz uygulamalarının birinci ve yedinci gününde kendi kontrollerine göre önemli bir değişim göstermemiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.10A ve B). Erginel-90 ve Tokak157/37' de yedi günlük tuz uygulamaları, bir günlük uygulamalara göre daha yüksek ϕ_{D_0} değerlerinin ortaya çıkmasına neden olurken ($P>0,05$); yedi günlük tuz uygulaması sonucu Erginel-90' daki ϕ_{D_0} değerinin daha yüksek olduğu gözlenmiştir ($P<0,05$) (Şekil 4.10A ve B).

Bir günlük tuz uygulamalarında S_M (tüm reaksiyon merkezlerinin kapanması için gereken enerji) değeri Erginel-90 genotipinde istatistiksel olarak bir değişim göstermemiş ($P>0,05$), yedi günlük uygulamalarda ise kontrole göre önemli derecede azalmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.10A). Tokak 157/37' de ise yedi günlük tuz uygulamaları, bir günlük uygulamalara göre daha düşük S_M değerlerine neden olmuştur ($P<0,05$) (Şekil 4. 10B).

Bir ve yedi günlük tuz uygulamaları sonucu N (F_m ' ye ulaşıncaya kadar geçen sürede Q_A ' nın indirgenme sayısı) değeri Erginel-90' da kontrollere göre önemli derecede azalmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.10A). Tokak 157/37' de ise sadece yedi günlük tuz uygulamaları bir günlük uygulamalara göre N değerinin önemli derecede azalmasına yol açmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.10B).

Bir ve yedi günlük tuz uygulamaları Erginel-90 ve Tokak 157/37 genotiplerinde, $SumK$ (fotokimyasal ve fotokimyasal olmayan hız sabitlerinin toplamı) ve k_p (uyarılmış antenlerdeki fotokimyasal reaksiyonlar için de-eksitasyon katsayısı) değerlerini kontrollerle karşılaştırıldığında önemli derecede etkilememiştir ($P>0,05$) (Şekil 4. 10A ve B). Erginel-90' da yedi günlük tuz uygulamaları, bir günlük uygulamalarla karşılaştırıldığında $SumK$ ve k_p parametrelerinde istatistiksel olarak önemli azalmalara yol açmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.10A). Bir günlük tuz uygulamaları ise Tokak 157/37' de Erginel-90' a göre her iki parametrede daha büyük azalmalara neden olmuştur ($P<0,05$) (Şekil 4. 10A ve B). Bir ve yedi günlük tuz uygulaması iki genotipte de k_N (uyarılmış antenlerdeki fotokimyasal olmayan reaksiyonlar için de-

eksitasyon katsayısı) değerini kontrollerle karşılaştırıldığında etkilememiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.10A ve B). Bir ve yedi günlük tuz uygulamaları sonucunda Tokak 157/37' de, Erginel-90' a göre k_N değerinde daha büyük azalmalar belirlenmiştir ($P<0,05$).

ABS/RC (reaksiyon merkezi başına FS II' nin ortalama anten boyutu), TR_o/RC (FS II' de reaksiyon merkezi başına yakalanan ve Q_A ' nın indirgenmesini sağlayan maksimum enerji), DI_o/RC (FS II' de reaksiyon merkezi başına fotokimyasal olaylar dışında kaybedilen dissipasyon enerjisi) ve RC/ABS (FS II' deki anten klorofilleri başına aktif reaksiyon merkezi miktarı) gibi parametrelerde bir ve yedi günlük tuz uygulamaları iki genotipte de kontrollere göre önemli bir değişime yol açmamıştır ($P>0,05$) (Şekil 4.10A ve B). Erginel-90' da yedi günlük tuz uygulaması, bir günlük uygulama ile karşılaştırıldığında ABS/RC, TR_o/RC ve DI_o/RC ' nin artmasına, RC/ABS' nin ise azalmasına neden olmuştur ($P<0,05$) (Şekil 4.10A). Tokak 157/37' de de benzer değişimler gözlenmesine rağmen, istatistiksel olarak anlamlı bulunmamıştır ($P>0,05$). Tuz uygulamasının yedinci gününde meydana gelen değişimler bakımından iki genotip birbiriyle karşılaştırıldığında, ABS/RC, TR_o/RC ve DI_o/RC ' nin Tokak 157/37' de daha düşük, RC/ABS' nin ise daha büyük değerlere sahip olduğu belirlenmiştir ($P<0,05$) (Şekil 4.10a ve B). İki genotipte bu parametrelerde tuz uygulamasının birinci gününde gözlenen değişimlerin farklı olmadığı gözlenmiştir ($P>0,05$). Erginel-90' da bir günlük tuz uygulaması ET_o/RC (FS II' de reaksiyon merkezi başına Q_A ' dan sonraki basamaklardaki maksimum elektron taşınımı) değerini etkilememiş ancak yedi günlük tuz uygulaması kontrole göre önemli derecede azaltmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.10A ve B). Tokak 157/37' de ET_o/RC değeri yedi günlük tuz uygulaması sonucu bir günlük uygulamaya göre ve Erginel-90' ın yedi günlük tuz uygulamasına göre daha büyük bir azalma göstermiştir ($P<0,05$).

SFI_{abs} (FS II' nin yapısal ve fonksiyonel durumunun indikatörü) ve PI_{abs} (performans indeksi) değerleri, Erginel-90' da bir günlük tuz uygulaması sonucu etkilenmemiş; ancak yedi günlük tuz uygulaması kontrollere göre önemli derecede azalmaya neden olmuştur ($P<0,05$) (Şekil 4.10A). İki genotipte de yedi günlük tuz uygulamalarının,

bir günlük uygulamalara göre SFI_{abs} ve PI_{abs} değerlerini istatistiksel olarak önemli derecede azalttığı belirlenmiştir ($P<0,05$) (Şekil 4.10A ve B). Yedi günlük tuz uygulamalarında Tokak 157/37' de Erginel-90' a göre daha yüksek SFI_{abs} ve PI_{abs} değerleri belirlenmiştir ($P<0,05$).

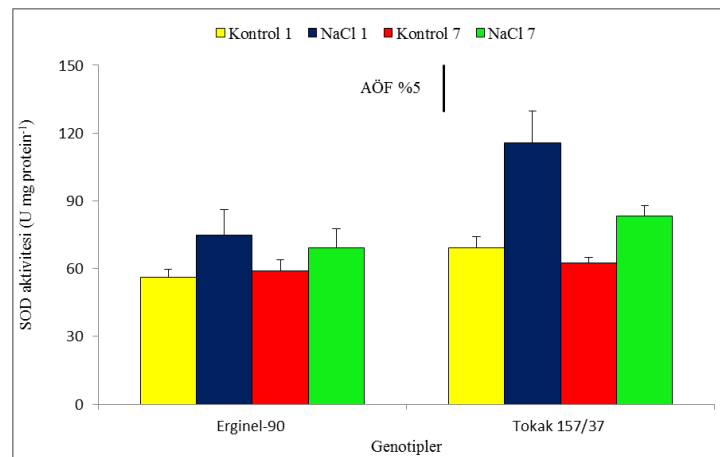
Erginel-90'da $\Psi_0/(1-\Psi_0)$ (ışığa bağımlı olmayan (karanlık) reaksiyonların performans göstergesi) ve ϕ_{R_0} (PQ' dan FS I' in son elektron akseptörüne elektron taşınımının kuantum verimi) değerleri sadece yedi günlük tuz uygulamaları sonucunda kontrollere göre önemli oranda azalırken ($P<0,05$), Tokak 157/37 etkilenmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.10A ve B). Her iki genotipte de yedi günlük tuz uygulamalarının bir günlük uygulamalara göre $\Psi_0/(1-\Psi_0)$ ve ϕ_{R_0} değerlerini daha belirgin şekilde azalttığı gözlenmiştir ($P<0,05$).

İki genotipte de $\phi/(1-\phi)$ (fotokimyasal (aydınlık) reaksiyonların performans göstergesi), bir ve yedi günlük tuz uygulamaları sonucu kontrollere göre istatistiksel olarak değişiklik göstermemiş ($P>0,05$) ancak yedi günlük tuz uygulamaları bir günlük uygulamalara göre daha düşük $\phi/(1-\phi)$ değerlerine neden olmuştur ($P<0,05$) (Şekil 4.10A ve B). Ayrıca Tokak 157/37' de yedi günlük tuz uygulamaları sonucu elde edilen $\phi/(1-\phi)$ değerinin Erginel-90' a göre daha önemli oranda daha yüksek olduğu bulunmuştur ($P<0,05$). Δ_{R_0} (elektronların sistemler arası elektron taşıyıcılarından FS I' in akseptör bölgesine taşınım hızı) değeri Erginel-90' da sadece yedi günlük tuz uygulamaları sonucu kontrole göre önemli derecede azalırken ($P<0,05$), Tokak 157/37 etkilenmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.10A ve B). Tokak 157/37' de yedi günlük tuz uygulamaları sonucunda daha düşük Δ_{R_0} değerleri elde edilmiştir ($P<0,05$).

4.9. Tuz Stresinin Bazı Antioksidant Enzim Aktiviteleri Üzerine Etkisi

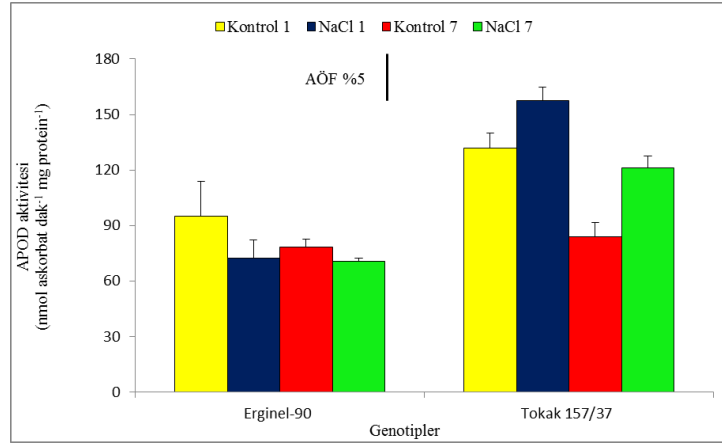
Erginel-90' da bir ve yedi günlük tuz uygulamaları sonucu yapraklardaki süperoksit dismutaz (SOD) aktivitesinde kontrol değerlerine göre istatistiksel bir fark bulunmamıştır ($P>0,05$) (Şekil4.11). Tokak 157/37' de ise sadece bir günlük tuz

uygulaması SOD aktivitesini kontrole göre % 67 oranında artırmıştır ($P<0,05$). Erginel-90' da bir ve yedi günlük tuz uygulamaları arasında SOD aktivitesi bakımından önemli bir fark görülmezken ($P>0,05$), Tokak 157/37' de yedi günlük tuz uygulaması SOD aktivitesini, bir günlük uygulama ile karşılaştırıldığında % 39 oranında azaltmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.11). Bir günlük tuz uygulaması sonucu Tokak 157/37' nin yapraklarında ölçülen SOD aktivitesinin ise Erginel-90' a göre % 54 oranında daha yüksek olduğu belirlenmiştir ($P<0,05$).



Şekil 4.11. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde süperoksit dismutaz aktivitesi üzerine etkisi. (AÖF, anlamlı önemli fark; değerler 5 tekrarın ortalaması olup, barlar \pm standart hata değerlerini göstermektedir).

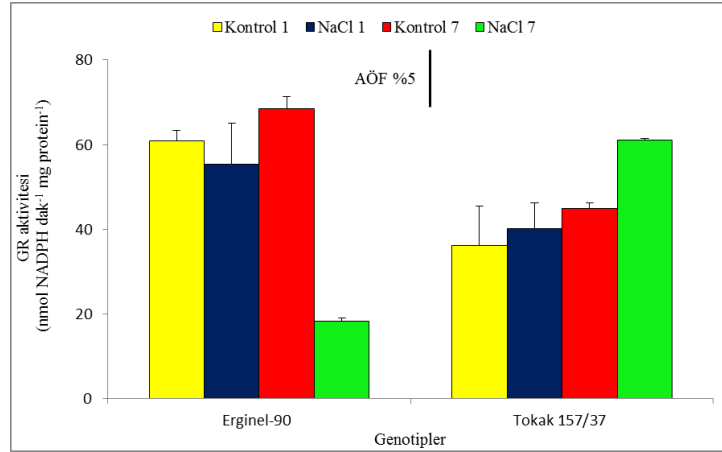
Askorbat peroksidaz (APOD) aktivitesi bir günlük tuz uygulaması sonucu Erginel-90 ve Tokak 157/37 genotiplerinde kontrollere göre farklılık göstermemiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.12). Yedi günlük tuz uygulaması ile Erginel-90' da APOD aktivitesini kontrole göre etkilemezken ($P>0,05$), Tokak 157/37' de kontrole göre % 45 oranında artırmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.12). Bir ve yedi günlük tuz uygulamaları APOD aktivitesini sadece Tokak 157/37 genotipinde önemli derecede etkilemiş ve yedi günlük uygulama sonucu % 30 oranında bir azalma gözlenmiştir ($P<0,05$). Hem bir günlük hem de yedi günlük tuz uygulamaları APOD aktivitesini Tokak 157/37' de, Erginel-90 ile karşılaştırıldığında sırasıyla % 117 ve % 72 oranında ve önemli derecede artırmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.12).



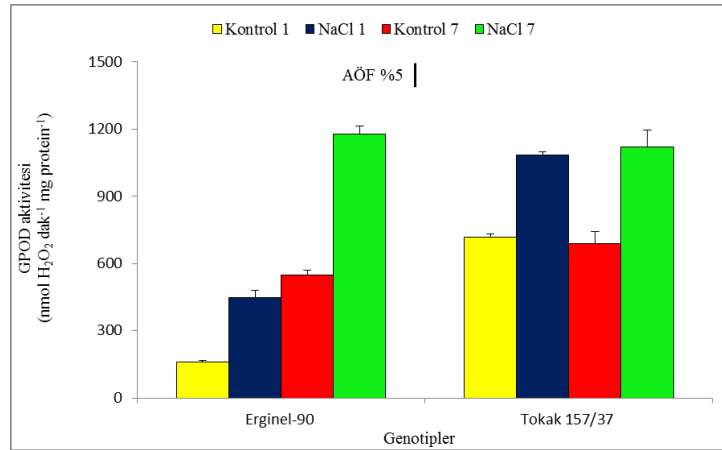
Şekil 4.12. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde askorbat peroksidaz aktivitesi üzerine etkisi. (AÖF, anlamlı önemli fark; değerler 5 tekrarin ortalaması olup, barlar \pm standart hata değerlerini göstermektedir).

Bir günlük tuz uygulaması Erginel-90 ve Tokak 157/37' de glutatyon redüktaz (GR) aktivitesini kontrollere göre önemli derecede etkilememiş ($P>0,05$), ancak yedi günlük uygulama Erginel-90' da % 277 oranında azaltmış, Tokak 157/37' de ise % 36 oranında artırmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.13). Benzer şekilde yedi günlük tuz uygulaması GR aktivitesini Erginel-90' da bir günlük uygulama ile karşılaştırıldığında % 205 oranında azaltmış, Tokak 157/37' de % 52 oranında artırmıştır ($P<0,05$). Yedi günlük tuz uygulaması sonucunda Tokak 157/37' deki GR aktivitesinin Erginel-90' a göre % 236 oranında yüksek olduğu belirlenmiştir ($P<0,05$) (Şekil 4.13).

Guaiakol peroksidaz (GPOD) aktivitesi bir günlük tuz uygulaması sonucu Erginel-90' da kontrole göre % 177, Tokak 157/37' de ise % 51 oranında artarken ($P<0,05$), yedi günlük uygulamada sırasıyla % 115 ve % 62 oranında artış belirlenmiştir ($P<0,05$) (Şekil 4.14). Erginel-90' da yedi günlük tuz uygulaması bir günlük uygulamaya göre GPOD aktivitesini % 163 oranında artırmıştır ($P<0,05$). Bir günlük tuz uygulaması da GPOD aktivitesini Tokak157/37' de Erginel-90' a göre % 142 oranında artırmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.14).



Şekil 4.13. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde glutasyon redüktaz aktivitesi üzerine etkisi. (AÖF, anlamlı önemli fark; değerler 5 tekrarın ortalaması olup, barlar \pm standart hata değerlerini göstermektedir).



Şekil 4.14. Tuz stresinin (120 mM NaCl) iki arpa genotipinde guaiakol peroksidaz aktivitesi üzerine etkisi. (AÖF, anlamlı önemli fark; değerler 5 tekrarın ortalaması olup, barlar \pm standart hata değerlerini göstermektedir).

BÖLÜM 5. TARTIŞMA VE SONUÇ

Yeryüzünde sulu tarım yapılan alanların yaklaşık 1/3' ü tuz stresinden etkilenmektedir (Flowers ve Yeo, 1997). Dünya nüfusunun ve buna paralel olarak besin gereksiniminin sürekli artış gösterdiği dünyamızda, tuz stresi tarımsal verimliliği sınırlandıran en önemli çevresel stres faktörleri arasındadır. Bu nedenle ekonomik öneme sahip olan bitkilerde tuz toleransının araştırılması oldukça büyük önem taşımaktadır.

Bitki türleri arasında tuz stresi altında sergiledikleri büyüme cevapları ve tuza tolerans dereceleri arasında farklılıklar vardır. Örneğin tahıl grubu bitkiler içinde pirinç, tuz stresine en duyarlı, arpa ise en dayanıklı türler olarak kabul edilmektedir (Aslam ve ark., 1993). Makarnalık buğdayın (*Triticum turgidum* ssp. *durum*) tuz stresine orta derecede toleranslı olduğu belirlenmiştir. Buğdayın halofit bir akrabası olan *Agropyron elongatum* ise monokotil bitkiler içinde tuz toleransı en yüksek olan türlerden birisidir (Colmer ve ark., 2005). Dikotil bitki türlerinde tuz toleransı bakımından çok daha büyük bir varyasyon görülür. Bazı baklagil türleri tuz stresine pirinçten bile daha duyarlı olmasına rağmen, yonca ve *Medicago sativa* gibi türler oldukça toleranslıdır (Lauchli, 1984). *Atriplex* genusuna ait dikotil bitkiler neredeyse deniz suyuna yakın konsantrasyonlarda tuz içeren topraklarda rahatlıkla yaşamını sürdürebilir. Bazı dikotil halofitler ise optimum büyüme için 100-200 mM gibi yüksek tuz konsantrasyonlarına gereksinim duyar (Flowers ve ark., 1977).

Bu çalışmada tuz toleransı yüksek olan arpa bitkisinin, ülkemizde yaygın olarak tarımı yapılan Erginel-90 ve Tokak 157/37 adlı genotiplerinin tuz tolerans derecelerinin bazı fizyolojik, biyokimyasal ve fotokimyasal parametreler yardımıyla belirlenmesi ve birbiriyle karşılaştırılması amaçlanmıştır.

Bitkilerde büyümenin yavaşlaması, tuz stresinin en belirgin etkilerinden biri olarak kabul edilmektedir (Verslues ve ark., 2006). Yapılan araştırmalar tuz uygulamasından hemen sonra hücrelerin su kaybetmesi nedeniyle bitkilerde kök ve gövdenin büyüme hızının azaldığını, ancak çok kısa bir süre içinde hücrelerin bu koşullara uyum sağlayarak yavaş da olsa büyümelerini sürdürdüklerini göstermiştir (Cramer ve Bowman, 1991; Passioura ve Munns, 2000). Bu bulgular çalışmamızdan elde ettiğimiz sonuçlarla uyum göstermektedir. Nitekim çalışmamızda bir ve yedi günlük tuz uygulamalarının Erginel-90 ve Tokak 157/37' de kök büyümesini, kendi kontrolleri ile karşılaştırıldığında, etkilemediği gözlenmiştir (Şekil 4.1A). Bu sonuç, organ boyutunda düşünüldüğünde, iki arpa genotipinde tuz toleransı ile ilgili cevapların köklerde gövdelere göre daha etkili bir şekilde ortaya çıktığını göstermektedir. Nitekim Munns (2010), tuz stresi altındaki birçok bitki türünde kök büyümesindeki iyileşmenin (recovery) gövdelere göre belirgin derecede daha yüksek oranda gerçekleştiğini bildirmiştir. Çalışmamızda sadece yedi günlük tuz uygulamasının her iki genotipte gövde büyüme hızını kontrollere göre azalttığı gözlenmiştir (Şekil 4.1B). Bu sonuç, gövde büyümesinin tuz stresine köklere göre daha duyarlı olduğunu göstermektedir. Zaimoğlu ve Doğru (2016) da tuz stresinin bazı mısır genotiplerinde gövde büyümesini köklere göre daha belirgin şekilde inhibe ettiğini ve gövde büyümesinin tuza daha duyarlı olduğunu ortaya çıkarmıştır. Munns (2002), tuz stresine maruz kalan bitkilerde; tuz konsantrasyonuna, uygulama süresine, bitki türüne ve genotipine bağlı olarak meristematik hücrelerdeki mitotik aktivitenin azaldığını rapor etmiştir. Buna göre çalışmamızda kullandığımız iki arpa genotipinin gövde meristem hücrelerinin tuz stresine kök meristemlerine göre daha duyarlı olduğu söylenebilir. Çalışmamızda elde ettiğimiz diğer önemli bir sonuç da Erginel-90 genotipinde kök ve gövde büyümesinin yedi günlük tuz uygulaması boyunca neredeyse durma noktasına gelmesi ancak buna karşın Tokak 157/37 genotipinde kök ve gövde büyümesinin belirgin derecede devam etmiş olmasıdır. Farklı bitki tür ve genotipleri arasında tuz toleransı bakımından farklılıkların belirlenmesinde kullanılan önemli fizyolojik büyüme parametrelerinden biri de kök ve gövdenin büyüme hızıdır (Shannon ve Grieve, 1999). Örneğin Anjum (2008) 12 hafta boyunca 40 ve 80 mM tuz stresi uyguladığı Cleopatra adlı Citrus anacının, gövde büyümesinin tuzlu koşullar altında devam etmesi nedeniyle, Troyer adlı anaca

göre daha toleranslı olduğunu bildirmiştir. Benzer şekilde Shan ve Guo (2009) da tuz stresi uyguladıkları iki yonca genotipinden tuza toleranslı olduğu bilinen Zhongmu 1 adlı genotipte tuzlu koşullar altında büyümenin devam ettiğini, Defi adlı genotipte ise büyüme hızının büyük oranda azaldığını belirtmişlerdir. Buna göre çalışmamızda kullandığımız Tokak 157/37' nin Erginel-90' a göre tuza daha toleranslı olduğu söylenebilir. Bunun dışında çalışmamızda yedi gün boyunca uygulanan tuz stresinin iki arpa genotipinin toplam boylarının azalmasından, gövde büyüme hızındaki azalmanın sorumlu olduğu belirlenmiştir (Şekil 4.1C).

Çalışmamızda tuz stresinin her iki arpa genotipinde kök ve gövdenin taze ve kuru ağırlıklarını da organ tipi ve tuza maruz kalma süresine göre farklı şekilde etkilediği belirlenmiştir. Örneğin Erginel-90' da bir ve yedi günlük tuz uygulamaları kök taze ve kuru ağırlığını kontrollere göre etkilemezken (Şekil 4.2A ve B), Tokak 157/37' de sadece yedi günlük tuz uygulaması kök taze ve kuru ağırlığında azalmaya neden olmuştur (Şekil 4.2A ve B). Gövdenin taze ve kuru ağırlığında ise her iki genotipte hem bir günlük hem de yedi günlük tuz uygulamaları kontrollere göre azalmıştır (Şekil 4.3A ve B). Bu sonuçlar iki arpa genotipinde toprak üstü organların köklere göre tuz stresine daha duyarlı olduğunu göstermektedir. Shan ve Guo (2009) da iki yonca genotipi ile yaptıkları çalışmada köklerle karşılaştırıldığında, gövde ve yaprakların taze ve kuru ağırlıklarında gözlenen azalmaların daha belirgin olduğunu belirtmiştir. Bunun dışında çalışmamızda bir ve yedi günlük tuz uygulamaları karşılaştırıldığında, tuz stresi altındaki Tokak 157/37 genotipinde kök ve gövdenin taze ve kuru ağırlıklarının daha belirgin şekilde artış gösterdiği belirlenmiştir. Bu sonuç da Tokak 157/37' de tuz toleransı ile ilgili mekanizmaların Erginel-90' a göre daha etkili olduğunu gösteriyor olabilir. Tuz stresinin bitkilerde karbohidrat metabolizması, mineral madde alınımı ve hormon metabolizmasını olumsuz etkilediği bilinmektedir (Kozłowski, 2000). Bazı araştırmacılar da tuz stresinin bitkilerde iyon dengesizliğine ve bitki ile ortam arasındaki su ilişkilerinin bozulmasına neden olarak büyüme hızını azaltabileceğini ileri sürmüştür (Hasegawa ve ark., 2000). Meydana gelen bu değişimler de fotosentetik aktiviteyi belli oranda inhibe ederek biyomas birikimini ve büyümeyi yavaşlatmaktadır (Kozłowski, 2000). Ancak bazı araştırmacılar da bitkilerde tuz stresi altında büyüme hızında görülen

yavaşlamayı adaptif bir cevap olarak değerlendirmektedir (Zhu, 2001). Örneğin *Calendula officinalis* bitkisinde tuz stresi uygulamalarının büyümeyi hızını yavaşlattığı ve büyüme için kullanılacak enerjinin stres savunma cevaplarının oluşturulması amacıyla kullanıldığı belirlenmiştir (Chaparzadeh ve ark., 2004).

Biyotik ve abiyotik stres faktörleri altında olan bitkilerin dokularında su dengesinin ayarlanması stres toleransı bakımından oldukça önemli bir faktördür (Bohnert ve ark., 1995). Tuz stresinin birçok bitki türünde hücrelere alınan su miktarını azaltarak ozmotik potansiyeli de azalttığı bilinmektedir. Yapılan çalışmalar tuza duyarlı bitki tür ve genotiplerinde hücrelerin ozmotik potansiyelinde ve su miktarında meydana gelen azalmaların toleranslı tür ve genotiplere göre daha belirgin olduğunu göstermiştir (Mansour, 1994; Mansour ve Salama, 1996). Çalışmamızda tuz uygulamalarının hem birinci hem de yedinci gününde Erginel-90 genotipinin yapraklarındaki oransal su miktarı kontrole göre azalırken su eksiklik indeksi artmıştır (Şekil 4.4A ve B). Tokak 157/37' de ise sadece yedi günlük tuz uygulamaları sonucunda kontrollere göre daha düşük oransal su miktarı ve daha yüksek su eksiklik indeksi belirlenmiştir. Bu sonuçlar tuz stresinin Erginel-90' ın yaprak dokularında hem daha erken hem de daha yüksek derecede dehidrasyona neden olduğunu açıkça göstermektedir. Bu durumda Tokak 157/37' nin tuzlu koşullar altında yaprak dokularındaki su miktarını ayarlama konusunda daha başarılı bir genotip olduğu söylenebilir. Nitekim tuzlu koşullar altında yaprakların sahip olduğu su miktarının, bitkilerin genel su durumunun belirlenmesinde en güvenilir indiktor olduğu ve yaprak dokularındaki su miktarı daha fazla olan bitkilerin tuza daha toleranslı olarak kabul edildiği bilinmektedir.

Tuz stresi fotosentetik aktiviteyi bitki türüne, stresin şiddetine ve süresine bağlı olarak farklı şekillerde etkilemektedir (Sayed, 2003). Tuz stresi özellikle stomaların kapanmasına neden olarak, fotosentetik pigment ve protein miktarını azaltarak, tilakoid membranların yapısal kararlılığını bozarak ve iyon düzensizliklerine neden olarak fotosentetik aktiviteyi azaltabilmektedir. Yapraklardaki fotosentetik pigment miktarı, bu moleküllerin sentez ve parçalanma hızları arasındaki denge ile belirlenmektedir. Ayçiçeği bitkisinde yapılan bir çalışmada, tuz stresinin klorofil

moleküllerinin öncüsü olan 5-aminolevülinik asit miktarını azaltarak klorofil sentezini yavaşlattığı belirlenmiştir (Santos ve ark., 2001). Yapılan diğer bir çalışmada da tuz stresi uygulanan mercimek fidelerindeki toplam klorofil miktarının önemli oranda azaldığı rapor edilmiştir (Turan ve ark., 2007). Çalışmamızda klorofil a, klorofil b ve toplam klorofil miktarlarının Erginel-90' da sadece yedi günlük, Tokak 157/37' de ise sadece bir günlük tuz uygulaması sonucu kontrollere göre azaldığı belirlenmiştir (Şekil 4.5A, B ve C). Ali ve arkadaşları (2004) yaptıkları bir çalışmada tuz stresi uygulanan 18 farklı pirinç genotipi arasında fotosentetik pigment miktarı bakımından önemli değişimler gözlemiştir. Khosravinejad ve arkadaşları (2008) ise toleranslı olan arpa genotipinin (Afzal) yapraklarındaki toplam klorofil miktarının, duyarlı olan genotipe (EMB 82-12) göre daha yüksek olduğunu bildirmiştir. Yapılan bazı araştırmalarda da klorofil a ve klorofil b moleküllerinin tuz stresine karşı duyarlılık ve tolerans derecelerinin farklı olabileceği ortaya çıkarılmıştır (Öncel ve Keleş, 2002; Hajar ve ark., 2006). Çalışmamızda tuz stresinden etkilenme bakımından her iki genotipte de klorofil a ve klorofil b molekülleri arasında bir farklılık gözlenmemiştir. Tokak 157/37 genotipinde yapraklardaki klorofil a, klorofil b ve toplam klorofil miktarları Erginel-90' a göre daha erken azalma göstermesine rağmen, tuz uygulamasının yedinci gününde bu pigmentlerin miktarı bakımından bir stabilizasyon sağlanmıştır. Bu değişim Tokak 157/37 genotipinde tuz stresine zamanla geliştirilen toleransın bir göstergesi olarak değerlendirilebilir. Nitekim Kranner ve arkadaşları (2002), stres altındaki bitkilerde geri dönüşümlü olarak meydana gelen klorofil kayıplarının bitkiyi koruyucu bir etkiye sahip olduğunu bildirmiştir. Öyle ki, bitki pigment havuzunun boyutlarını azaltarak, fotosistemlerinin fotooksidatif hasara uğramasını engelleyecek nitelikte metabolik bir tolerans cevabı oluşturmaktadır. Ancak Erginel-90' da klorofil a, klorofil b ve toplam klorofil miktarında tuz uygulamasının yedinci gününde görülen azalmalar tuz stresinin neden olduğu oksidatif stres sonucu pigmentlerin parçalanmasından kaynaklanmış olabilir (Fu ve Huang, 2001). Karotenoidler bitkilerde ışık absorpsiyonu yaparak fotosentetik aktivitenin artmasını sağlayan pigmentlerdir. Bunun dışında ¹O₂ moleküllerinin oluşumunu yavaşlatmak ve üçlü uyarılmış klorofil moleküllerinin detoksifikasyonu sağlamak gibi fonksiyonları bakımından antioksidant sistemin enzimatik olmayan bileşenlerinden biri olarak

kabul edilmektedir (Trebst, 2003; Förster ve Pogson, 2004). Tuz stresinin bitkilerde karotenoid miktarını farklı şekillerde etkilediği belirlenmiştir. Örneğin Fayez ve Bazaid (2014) arpa ile yaptıkları bir çalışmada tuz stresinin yapraklardaki karotenoid miktarını azalttığını belirlemişlerdir. Yapılan diğer bir çalışmada da tuza toleranslı olduğu bilinen bir arpa genotipinde (Afzal), tuz uygulamaları sonucunda karotenoid miktarının arttığı ve böylece klorofil pigmentlerinin fotooksidasyonun olumsuz etkilerinden korunduğu bildirilmiştir (Khosravinejad ve ark., 2008). Çalışmamızda Erginel-90 genotipinde sadece yedi günlük, Tokak 157/37' de ise sadece bir günlük tuz uygulamalarının karotenoid miktarını kontrollere göre azalttığı gözlenmiştir (Şekil 4.5D). Yedi günlük tuz uygulaması sonucu Tokak 157/37 genotipinin yapraklarındaki klorofil a ve klorofil b moleküllerinin miktarlarında kontrollere göre bir değişimin görülmemesi, bu genotipte tuz stresi altında klorofil moleküllerinin fotooksidasyondan korunması konusunda karotenoidlerin de önemli bir rol oynayabileceğini akla getirmektedir. Nitekim yapılan bir çalışmada tuza toleranslı olan bir marul genotipinde (Verte), 100 mM'lık tuz uygulamasının yapraklardaki karotenoid birikimini artırdığı ve duyarlı genotipe (Romaine) göre yapraklarda daha etkili bir koruyucu mekanizma sağladığı rapor edilmiştir (Mahmoudi ve ark., 2011). Hefni ve Abdel Kader (2006) ise tuz stresi altındaki bitkilerde yapraklarda meydana gelen karotenoid miktarlarındaki değişimlerin tuz toleransı konusunda seleksiyon kriteri olarak kullanılabileceğini ifade etmiştir.

Tuz stresi altındaki bitkilerde serbest prolin miktarında değişimlerin meydana geldiği bilinmektedir. Serbest prolin, temelde tuzlu koşullarda bitki hücrelerinde ozmotik regülasyonun sağlanmasından sorumludur. Bunun dışında stres altındaki bitkilerde bazı enzimlerin denatürasyonunun önlenmesi, azotun depolanması, sitosolik pH'ın ayarlanması ve serbest radikallerin detoksifikasyonu gibi görevleri de vardır. Tuz stresi uygulanan bitkilerde serbest prolinin bu olaylara olan katkısı bitki türüne, genotipine ve aynı bitkinin farklı organ ve dokularına göre farklılık gösterebilmektedir (Ashraf, 1994). Eydioğan ve Öz (2007) nohut bitkisiyle yaptıkları bir çalışmada dört gün boyunca 100 mM'lık tuz uygulamalarının kök ve yapraklarda serbest prolin miktarını kontrollere göre artırdığını, 200 ve 500 mM'lık tuz uygulamalarının ise azalttığını rapor etmiştir. Benzer şekilde Fayez ve Bazaid (2014)

de 150 mM'lık tuz stresinin arpa yapraklarındaki serbest prolin miktarını artırdığını rapor etmiştir. Bazı araştırmacılar bitki dokularındaki serbest prolin birikimi ile tuz toleransı arasında bir ilişki olabileceğini bildirmişlerdir (Mansour, 2000). Örneğin *Brassica juncea*'nin tuza toleranslı olan genotiplerinin yapraklarında, tuza duyarlı olanlara göre daha fazla serbest prolin birikiminin meydana geldiği belirlenmiştir (Kumar, 1984). Diğer yandan tuz stresi uygulanan duyarlı *Brassica napus* genotiplerindeki serbest prolin birikiminin, toleranslı olan genotiplere göre daha fazla olduğu ortaya çıkarılmıştır (Borodina, 1991). Bu veriler tuz stresi altındaki bitkilerde serbest prolin miktarında gözlenen değişimlerin türe spesifik olabileceğini göstermektedir. Çalışmamızda bir ve yedi gün tuz uygulanan Erginel-90'ın yapraklarındaki serbest prolin miktarı kontrollere göre artarken; Tokak 157/37' de bir günlük tuz uygulaması serbest prolin miktarını azaltmış, yedi günlük tuz uygulaması ise artırmıştır (Şekil 4.8). Tuz uygulanan iki arpa genotipinin yapraklarındaki serbest prolin miktarı ve oransal su miktarında meydana gelen değişimler arasında pozitif bir korelasyon bulunmamıştır. Bu nedenle prolinin uyguladığımız deneysel koşullar altında arpa genotiplerinin yaprak hücrelerinde ozmotik regülasyonu sağlama konusunda doğrudan bir rol oynamadığı söylenebilir. Diğer yandan Tokak 157/37 genotipinin yapraklarında hem bir günlük hem de yedi günlük tuz uygulamaları sonucunda serbest prolin ile klorofil a ve klorofil b miktarlarındaki değişim arasında bir korelasyonun bulunduğu gözlenmiştir. Buna göre Tokak 157/37 genotipinde serbest prolinin tuz stresi sonucu fotosentetik pigmentleri oksidatif stresin neden olduğu degradasyondan koruduğu söylenebilir. Nitekim prolin molekülünün bitkilerde farklı stres faktörlerinin neden olduğu oksidatif strese karşı savunma sağlayan antioksidant bir etkiye sahip olduğu rapor edilmiştir (Matysik ve ark., 2002).

Tuz stresi de dahil olmak üzere tüm abiyotik stres faktörleri bitkilerde fotosentetik aktivitenin yavaşlamasına ve sonuçta O_2^- (süperoksit radikali), H_2O_2 (hidrojen peroksit) ve hidroksil radikali (OH^-) gibi çeşitli aktif oksijen türlerinin (AOT) oluşumuna neden olmaktadır (Logan, 2005). Oluşan bu radikaller de özellikle hücrel membran sistemlerinde lipid peroksidasyonuna neden olmaktadır (Mittler, 2002). Bu reaksiyon sonucunda bitki dokularında meydana gelen malondialdehit

(MDA) birikimi lipid peroksidasyonunun hızı hakkında bilgi sağlamaktadır. Bunun dışında dokulardaki MDA miktarında meydana gelen değişimler bitki türleri ve genotipleri arasında tuz stresine tolerans ve duyarlılık derecelerinin belirlenmesinde önemli bir kriter olarak kabul edilmektedir (Jain ve ark., 2001). Örneğin Shan ve Guo (2009) yaptıkları bir çalışmada tuza toleranslı olan yonca genotipinin (Zhongmu 1) yapraklarındaki MDA birikiminin, duyarlı olan genotipe (Defi) göre daha düşük seviyede olduğunu bildirmişlerdir. Diğer bir araştırmada da tuz toleranslı olan kolza genotipindeki (Dunkled) MDA miktarının, duyarlı genotipe (Cyclon) göre daha düşük olduğu belirlenmiştir (Ashraf ve Ali, 2008). Çalışmamızda tuz uygulamasının, Erginel-90 genotipinin yapraklarındaki MDA miktarını zamana bağlı olarak artırdığı ancak Tokak 157/37 genotipinde etkilemediği belirlenmiştir (Şekil 4.6). Bu sonuç yedi günlük tuz uygulamasının Erginel-90' da lipid peroksidasyonuna neden olduğunu açıkça göstermektedir. Buna göre membran stabilitesinin korunması anlamında Tokak 157/37 genotipinin tuza daha toleranslı olduğu söylenebilir. Çalışmamızda ayrıca bir ve yedi günlük tuz uygulamalarının Erginel-90' ın yaprak dokularındaki H₂O₂ miktarını kontrollere göre artırdığı, Tokak 157/37' de ise azalttığı gözlenmiştir (Şekil 4.7). Buna göre Erginel-90 genotipinin yaprak dokularında gözlenen membran hasarının olası nedenlerinden birinin, yapraklardaki H₂O₂ birikimi olduğu söylenebilir.

Bitkiler, çeşitli stres faktörlerine maruz kaldıkları zaman dokularında birikim hızı artan AOT' lerin toksik etkilerinden kendilerini korumak için etkili bir antioksidant sistem geliştirmiştir. Süperoksid dismutaz (SOD), askorbat peroksidaz (APOD), glutasyon redüktaz (GR) ve guaiakol peroksidaz (GPOD) bu sistemin önemli bazı enzimatik bileşenlerini oluşturur. Bu enzimlerin aktivitelerinin bitkilerde birçok çevresel stres faktörünün etkisiyle artış gösterdiği bilinmektedir (Smirnoff, 1995). Yapılan araştırmalar tuza toleranslı olan bitki tür ve genotiplerinde, tuz stresi koşullarında, antioksidant enzim aktivitelerinde meydana gelen artışların, duyarlı olanlara göre daha belirgin olduğunu ortaya çıkarmıştır (Sreenivasasulu ve ark., 2000; Sairam ve ark., 2002). Bu bilgiler antioksidant enzim aktivitelerinde meydana gelen değişimlerin bitkilerde tuz toleransının sağlanması konusundaki önemini göstermektedir.

Bir metaloenzim olan SOD, tüm aerobik organizmalarda bulunan en etkili hücre içi antioksidant enzimdir. Çeşitli çevresel stres faktörlerinin bitki dokularındaki AOT üretim hızını artırdığı, bu koşullarda SOD' un bitki stres toleransında önemli bir kriter olduğu ve AOT' lerin toksik etkilerine karşı bitkilerde ilk savunma hattını oluşturduğu bilinmektedir. SOD O_2^- radikalının bir dismutasyon reaksiyonu ile H_2O_2 ' ye indirgenmesiyle ilgili reaksiyonu katalizler. APOD ise bu reaksiyon sonucunda meydana gelen H_2O_2 ' nin su ve oksijene kadar parçalanmasından sorumlu olan askorbat-glutasyon döngüsünün ilk enzimidir. Çalışmamızda bir ve yedi günlük tuz uygulamaları Erginel-90' da SOD ve APOD aktivitesini etkilemezken, Tokak 157/37' de artırmıştır (Şekil 4.11 ve 4.12). Bu sonuçlar Erginel-90 genotipinin yapraklarında tuz stresinin etkisiyle O_2^- radikali ile H_2O_2 birikiminin arttığını gösteriyor olabilir. Nitekim çalışmamızda Erginel-90 genotipinin yapraklarındaki H_2O_2 miktarının ve MDA birikiminin tuz uygulamaları sonucu önemli oranda arttığı belirlenmiştir (Şekil 4.6 ve 4.7). Bu sonuçlar Erginel-90 genotipinin yaprak dokularını oluşturan hücrelerdeki membran hasarının fazla olduğunu göstermektedir. Tokak 157/37' de ise tuz uygulamaları sonucunda artan SOD ve APOD aktiviteleri, oluşan O_2^- radikali ile H_2O_2 ' nin etkili bir şekilde detoksifiye edildiğini ifade etmektedir. Bu nedenle de Tokak 157/37' nin yaprak dokularındaki O_2^- radikali ve H_2O_2 miktarı azalmakta ve membran hasarı meydana gelmemektedir (Şekil 4.6 ve 4.7). Yapılan birçok çalışmada da tuz stresinin etkisiyle farklı bitki türlerinde SOD ve APOD aktivitelerinin arttığı ve bu artışların tuza toleranslı türlerde ve genotiplerde daha belirgin olduğu bildirilmiştir (Allen, 1995; Gueta ve ark., 1997; Hernandez ve ark., 2000; Chinta ve ark., 2001; Diego ve ark., 2003; Asish ve ark., 2004; Shan ve Guo, 2009). GR, askorbat-glutasyon döngüsünün son enzimi olarak, okside glutasyonu NADPH molekülünün yardımıyla indirgeyen bir enzimdir (Asada, 1999). İndirgenmiş glutasyonun yapısındaki elektronlar da APOD enziminin H_2O_2 ' yi parçalamasında kullanılmaktadır. Yani GR, APOD ile birlikte H_2O_2 ' nin detoksifikasyonundan sorumludur. Çalışmamızda Erginel-90' ın yapraklarındaki GR aktivitesi yedi günlük tuz uygulaması sonucunda azalırken, Tokak 157/37' de artmıştır (Şekil 4.13). Bu sonuçlar tuz stresi altındaki Tokak 157/37 genotipinin yapraklarında askorbat havuzunun indirgenmiş formda tutulabildiğini

göstermektedir. Yapılan arařtırmalar tuz stresi altındaki bitkilerde SOD, APOD, GR ve birçok peroksidaz grubu enzimin aktivitelerinde eř zamanlı olarak meydana gelen artışların tuz toleransının sađlanmasında önemli olduđunu göstermiştir (Munns ve Tester, 2008). Bowler ve arkadaşları (1992) ve Smirnoff (1995) de tuz stresi altındaki toleranslı bitkilerde bu enzimlerin aktivitelerinin eř zamanlı ve duyarlı genotiplere göre daha belirgin şekilde artış gösterdiđini rapor etmiştir. Elde ettiđimiz sonuçlar Tokak 157/37 genotipinde tuz stresi kořullarında askorbat-glutasyon döngüsünün aktivite kazanarak okasidatif strese karřı koruma sađladıđını, ancak Erginel-90' da bu kapasitenin çok daha sınırlı olduđunu göstermektedir. Buna göre Tokak 157/37 genotipinin tuz stres altında yaprak dokularında çeřitli aktif oksijen türlerinin oluřumu ve detoksifikasyonu arasındaki dengeyi daha başarılı bir şekilde sađladıđı ve tuza daha toleranslı olduđu söylenebilir.

GPOD enzimi de bitkilerde H_2O_2 ' nin parçalanmasından sorumlu olan bir enzimdir. Bu enzimin antioksidant aktivitesinin yanı sıra bitkilerde büyüme ve gelişme (Riquelme ve Cardemil, 1993) ile hücre çeperlerindeki lignin biyosentezi konusunda rol oynadıđı bilinmektedir (Bruce ve West, 1989). Diego ve arkadaşları (2003) tuz stresi uygulanan toleranslı pamuk genotiplerinde GPOD aktivitesinin arttıđını, duyarlı genotiplerde ise deđiřmediđini bildirmiřtir. Benzer şekilde Ashraf ve Ali (2008), tuz stresi uyguladıkları toleranslı kolza genotipinde (Dunkled) GPOD aktivitesinin duyarlı genotipe (Cyclon) göre daha fazla artış gösterdiđini rapor etmiştir. Ancak Mittal ve Dubey (1991) ise farklı pirinç genotiplerinde tuz tolerans derecesi ile GPOD aktivitesi arasında negatif bir korelasyonun bulunduđunu bildirmiřtir. Çalışmamızda bir ve yedi günlük tuz uygulamalarının Erginel-90 ve Tokak 157/37 genotiplerinin yapraklarındaki GPOD aktivitesini artırdıđı belirlenmiştir (Şekil 4.14). Bu sonuçlar Tokak 157/37' de H_2O_2 molekülünün askorbat-glutasyon döngüsü enzimleri dıřında GPOD tarafından da detoksifiye edildiđini göstermektedir. Bu genotipte yapraklardaki MDA birikiminin gerçekteşmemesi, GPOD enziminin membranların peroksidatif hasarlara karřı korunmasında fonksiyonel olduđunu gösteriyor olabilir. Erginel-90' da ise tuz stresi uygulaması sonucunda sadece GPOD aktivitesinde gözlenen artış yapraklardaki membran bütünlüđünün korunmasını sađlamaya yeterli olmamıştır.

Çevresel faktörlerde meydana gelen değişimlerin bitkilerde birçok fizyolojik olayı etkileyerek büyüme hızını yavaşlattığı bilinmektedir. Bu fizyolojik olaylar arasında fotosentez çok önemli bir pozisyona sahiptir. Çünkü fotosentez hızında meydana gelen değişimler bitkilerin bir anlamda “genel sağlık durumu” hakkında önemli bilgiler sağlamaktadır. Hatta fotosentez olayı gelişmiş bitkiler, algler ve siyanobakterlerde global bir stres algılayıcısı olarak kabul edilmektedir.

Tuz stresi altındaki bitkilerde fotosentetik etkinliğin bitkinin türüne, genotipine, tuz stresinin şiddetine ve maruz kalma süresine bağlı olarak etkilendiği belirlenmiştir. Tuz stresi bitkilerde fotosentetik aktiviteyi hücrelerde dehidrasyona neden olarak, sodyum ve klor toksisitesine yol açarak, stomaların kapanması sonucu CO₂ alınımını azaltarak, yaprak senesensini hızlandırarak, çeşitli enzimlerin inhibisyonuna sebep olarak azaltmaktadır (Parida ve Das, 2005). Kalaji ve arkadaşları (2011) klorofil a floresansı tekniğinin farklı çevresel stres faktörlerinin fotosentetik aktivite üzerindeki etkilerinin araştırılmasında çok uygun bir yöntem olduğunu bildirmiştir. Bu teknikle özellikle FSII’ nin yapısında meydana gelen elektron taşınım olayları hakkında bilgiler elde edilmektedir. Ancak ölçülen parametreler yardımıyla hesaplanan diğer bazı floresans parametreleri FSI’ deki elektron taşınımı konusunda da fikir sağlamaktadır. Klorofil a floresansı tekniğinin en avantajlı yönü ise, uygulanan stresin bitkilerde neden olduğu morfolojik değişimlerin ortaya çıkmasından çok daha erken bir dönemde stres etkilerinin anlaşılmasını sağlamasıdır. Bunun dışında ölçümlerin canlı bitkiler üzerinde yapılması sayesinde stres faktörlerinin fotosentetik aktivite üzerindeki etkilerinin çok kısa bir sürede ortaya çıkarılmasını sağlamaktadır (Kalaji ve ark., 2011).

Çalışmamızda bir ve yedi gün boyunca tuz stresi uygulanan Erginel-90 ve Tokak 157/37 genotiplerinde Fo (minimum floresans), Fm (maksimum floresans) ve Fv/Fm (FSII’ nin maksimum kuantum etkinliği) değerini kontrollere göre etkilemediği belirlenmiştir (Tablo 4.1). Birçok çalışmada çeşitli stres faktörleri altındaki bitkilerde Fo’ ın kontrole göre artmasının nedeni olarak, ışık enerjisinin klorofil a moleküllerinden reaksiyon merkezlerine transfer hızının azalması ve/veya reaksiyon

merkezlerinin inaktif hale gelmesi gösterilmiştir (Briantais ve ark., 1986). Bazı araştırmacılar da Fo'da görülen artışın elektronların QA' dan Q_B' ye geçişinin engellenmesinden ve FSII' nin ışık enerjisini yakalama etkinliğindeki azalmadan kaynaklandığını belirtmiştir (Kalaji ve ark., 2011). Çalışmamızda yedi günlük tuz uygulamasının bir günlük uygulamaya göre Fo değerini Erginel-90' da daha belirgin şekilde artırdığı belirlenmiştir. Bu sonuç yedi günlük tuz uygulamasının Erginel-90' da fotosentetik elektron taşınımının daha olumsuz yönde etkilendiğini göstermektedir. Diğer yandan Tokak 157/37 genotipinde bir ve yedi günlük tuz uygulamaları Erginel-90' a göre Fo değerlerinde daha büyük artışlara yol açmıştır. Bu sonuçlar Tokak 157/37 genotipinde tuz stresinin daha büyük bir fotoinhibisyona yol açtığı düşüncesini akla getirmektedir. Ancak Tokak 157/37' de Fm değerleri tuz uygulamalarının hem birinci hem de yedinci gününde Erginel-90' a göre daha yüksek bulunmuştur. Fm değeri FSII' nin akseptör bölgesinin redüksiyon durumunu göstermektedir (Georgieva ve Lichtenthaler, 1999). Bu durumda Tokak 157/37' nin tuz stresi altında FSII birimlerinin akseptör bölgelerinin daha kararlı olduğunu ve indirgenebilme yeteneklerinin daha yüksek olduğunu göstermektedir. Nitekim her iki genotipte tuz stresi altında Fv/Fm oranında meydana gelen değişimler de bu fikri destekler niteliktedir. Fv/Fm oranı stres indikatörü olarak kullanılan bir parametredir. Bitkilerde Fv/Fm oranı çevresel koşulların normal olduğu durumlarda 0,83 civarındadır. Bu oranın azalması bir fotoinhibisyon göstergesi olarak değerlendirilmektedir (Björkman ve Demmig, 1987). Çalışmamızda yedi günlük tuz uygulamaları sonucunda Fv/Fm oranındaki azalmanın bir günlük tuz uygulamasına göre Erginel-90' da daha belirgin olması, bu genotipin tuz stresinin neden olduğu fotoinhibisyona daha duyarlı olduğunu göstermektedir. Yapılan bir çalışmada tuz stresi uygulanan arpa genotiplerinden duyarlı olan genotipte Fv/Fm oranının daha belirgin şekilde azaldığı ve bunun sebebinin tuzun reaksiyon merkezlerinde meydana getirdiği hasar olabileceği rapor edilmiştir (Kalaji ve ark., 2011).

Fv/Fo oranı FSII' nin donör bölgesinde bulunan ve suyu parçalayarak sistemde taşınacak elektronların oluşumunu sağlayan yapının etkinliğini göstermektedir. Çalışmamızda Fv/Fo değerinin her iki genotipte de tuz stresinin süresine bağlı olarak belirgin derecede azaldığı gözlenmiştir. Suyu parçalayan kompleksin çeşitli stres

faktörlerine karşı fotosentetik elektron taşınım sisteminin en duyarlı bölgesi olduğu bilinmektedir. Fotosentetik elektron taşınım sisteminde meydana gelebilecek herhangi bir anormallik bu oranın azalmasına neden olmaktadır (Pereira ve ark., 2000). Fricke ve Peters (2002) ise tuz stresi altındaki bitkilerde yavaşlayan su alımının bu kompleksin etkinliğini azaltabileceğini bildirmiştir. Çalışmamızda yedi günlük tuz uygulaması sonucunda F_v/F_o oranının Tokak 157/37 genotipinde daha yüksek bir değere sahip olması, bu genotipte suyu parçalayan kompleksin tuz stresine yapısal olarak daha dayanıklı olduğunu gösteriyor olabilir.

Klorofil a floresans sinyallerinde zamana (logaritmik) bağlı olarak meydana gelen değişimleri gösteren grafiğe OJIP eğrisi adı verilmektedir. Bu grafikte “O” noktası F_o değerini, “P” noktası ise F_m değerini göstermektedir. Oluşan grafiğin üzerindeki bölgenin (F_o - F_m arası) büyüklüğü FSII’ nin indirgeyici bölgesindeki Q_A miktarı ile ilgili bilgi sağlamaktadır. Oukarroum ve arkadaşları (2015) reaksiyon merkezlerinden Q_A ’ ya doğru gerçekleşen elektron taşınımının inhibisyonu sonucunda bu alanın azaldığını bildirmiştir. Çalışmamızda bu iki parametrenin Tokak 157/37 genotipinde tuz uygulamaları sonucunda kontrollere göre değişim göstermediği belirlenmiştir. Ancak Erginel 90’ da alan parametresi tuz uygulamalarının hem birinci hem de yedinci günlerinde, tF_m ise sadece yedi günlük tuz uygulaması sonucunda kontrollere göre azalmıştır (Tablo 4.1 ve şekil 4.9). Bu sonuçlar tuz stresi altındaki Erginel-90 genotipinde FSII’ nin donör bölgesindeki elektron taşınım reaksiyonlarının belirli oranda inhibisyona uğradığını açıkça göstermektedir. Buna bağlı olarak tF_m değeri de azalma göstermektedir. Bunun dışında Erginel-90 genotipinde tuz uygulamalarının; $\Delta V/\Delta t_o$ (kapalı reaksiyon merkezlerinin birikim hızı) değerini artırırken, Ψ_o (yakalanan bir eksitonun bir elektronu Q_A ’ dan elektron taşınım sistemine hareket ettirme etkinliği), ϕ_{Eo} (Q_A ’ dan PQ’ ya elektron taşınımının kuantum verimi), S_M (tüm reaksiyon merkezlerinin kapanması için gereken enerji), N (F_m ’ ye ulaşıncaya kadar geçen sürede Q_A ’ nın indirgenme sayısı) değerlerini azaltması tuz stresinin bu genotipte FSII’ deki elektron taşınımını farklı bölgelerde inhibe ettiğini göstermektedir. İki arpa genotipi ile yapılan bir çalışmada, tuza duyarlı olan genotipte de benzer sonuçlar elde edilmiştir (Kalaji ve ark., 2011). kN (uyarılmış antenlerdeki fotokimyasal olmayan reaksiyonlar

için de-eksitasyon katsayısı), kP (uyarılmış antenlerdeki fotokimyasal reaksiyonlar için de-eksitasyon katsayısı) ve dolayısıyla SumK parametrelerinde özellikle Erginel-90' da yedi günlük tuz uygulamaları sonucu gözlenen değişimler, uzun süreli tuz uygulaması sonucunda bu genotipte FSII' deki klorofil molekülleri arasındaki elektron taşınımının olumsuz yönde etkilendiğini ifade etmektedir. SFI_{ABS} (FS II' nin yapısal ve fonksiyonel durumunun indikatörü) değerinde gözlenen değişimler de bu bulguları destekler niteliktedir. Nitekim çalışmamızda SFI_{ABS}' de meydana gelen azalmaların Erginel-90' da daha belirgin olduğu ve Tokak 157/37' nin FSII birimlerinin tuzdan daha az etkilendiği belirlenmiştir. Çalışmamızda tuz uygulamalarının Erginel-90 genotipinde fotosentetik elektron taşınım reaksiyonlarını daha belirgin şekilde inhibe ettiğini gösteren kanıtlardan biri de RC/ABS (FS II' deki anten klorofilleri başına aktif reaksiyon merkezi miktarı) oranında meydana gelen değişimlerdir. Sonuçlarımız Erginel-90' da tuz stresinin FSII' deki aktif reaksiyon merkezi miktarını Tokak 157/37' ye göre daha etkili bir şekilde azalttığını göstermektedir. Bu nedenle Erginel-90' daki elektron taşınım reaksiyonlarının yavaşlamasının önemli sebeplerinden birinin de aktif reaksiyon merkezi miktarında gözlenen azalma olduğu söylenebilir.

Çalışmamızda bir günlük tuz uygulaması sonucu $\phi/(1-\phi)$ (fotokimyasal reaksiyonların performans göstergesi) değerinde her iki genotipte de bir ve yedi günlük tuz uygulamaları sonucu kontrollere göre bir değişim gözlenmemiştir. Yedi günlük tuz uygulaması, bir günlük uygulamaya göre bu parametrede azalmaya neden olmuş ancak Tokak 157/37' de daha yüksek değerler elde edilmiştir. Bu sonuç tuz stresi uygulamasının süresinin artmasına paralel olarak her iki genotipte de elektron taşınım reaksiyonlarında belli oranda inhibisyonun meydana geldiğini göstermektedir. Ancak Tokak 157/37 genotipinde bu inhibisyonun boyutu daha küçüktür. Erginel-90' da $\Psi_0/(1-\Psi_0)$ (ışığa bağımlı olmayan reaksiyonların performans göstergesi) değerinde yedi günlük tuz uygulaması sonucunda kontrole göre gözlenen azalma, bu genotipte CO₂ fiksasyon reaksiyonlarının yavaşladığını ifade etmektedir. Bu durumda Erginel-90' da uzun süreli tuz uygulamaları sonucu elektron taşınım reaksiyonlarında görülen azalmanın, karanlık reaksiyonların inhibisyonundan kaynaklandığı söylenebilir. Tokak 157/37 genotipi ise, Erginel-90'

a göre daha yüksek $\Psi_0/(1-\Psi_0)$ değerine sahip olduğundan tuza daha toleranslı bir genotip olarak karşımıza çıkmaktadır. Yapılan bir çalışmada da CO₂ fiksasyon reaksiyonlarında tuz stresi etkisiyle meydana gelen inhibisyonun FSII birimlerinin onarım hızını azalttığı rapor edilmiştir (Takahashi ve Murata, 2005). Bu durumda Erginel-90 genotipinde FSII birimlerinin onarım mekanizmasının inhibe edilmiş olabileceği de söylenebilir.

Çalışmamızda Erginel-90 genotipinde yedi günlük tuz uygulaması sonucu TR_o/RC (FS II' de reaksiyon merkezi başına yakalanan ve Q_A' nın indirgenmesini sağlayan maksimum enerji miktarı) kontrole ve bir günlük tuz uygulamasına göre azalırken, ET_o/RC (FS II' de reaksiyon merkezi başına Q_A' dan sonraki basamaklardaki maksimum elektron taşınım hızı) azalmıştır. Bu sonuçlar Erginel-90' da yakalanan eksitasyon enerjisinin elektron taşınımını sağlamak amacıyla kullanımının tuz stresi etkisiyle azaldığını göstermektedir. Buna karşın Erginel-90' da aynı dönemde DI_o/RC (FS II' de reaksiyon merkezi başına fotokimyasal olaylar dışında kaybedilen dissipasyon enerjisi miktarı) ve ϕ_{D_0} (termal dissipasyonun kuantum verimi) parametrelerinde azalma gözlenmiştir. Bu sonuçlar Erginel-90' ın absorbladıktan sonra elektron taşınımını sağlamak amacıyla kullanmadığı enerjiyi ortama ısı olarak geri verdiğini göstermektedir. Tokak 157/37' de ise yedi günlük tuz uygulaması sonucu Erginel-90' a göre daha düşük TR_o/RC, ET_o/RC, DI_o/RC ve ϕ_{D_0} değerleri gözlenmiştir. Bu sonuçlar da Tokak 157/37' de tuzlu koşullar altında yakalanan ve elektron taşınımında kullanılan enerji miktarı arasında dengeyi sağlayan fotosentetik bir regülasyon mekanizmasının varlığını gösteriyor olabilir.

Ayrıca çalışmamızda Erginel-90 genotipinde yedi günlük tuz uygulamasının Δ_{R_0} (elektronların sistemler arası elektron taşıyıcılarından FS I' in akseptör bölgesine taşınım hızı) ve ϕ_{R_0} (PQ' dan FS I' in son elektron akseptörüne elektron taşınımının kuantum verimi) parametrelerinde kontrole göre önemli azalmalara yol açtığı belirlenmiştir. Bu veriler tuz stresinin Erginel-90' da hem FSII ile FSI arasındaki hem de FSI üzerindeki elektron taşınımını olumsuz yönde etkilediğini göstermektedir. Shansker ve arkadaşları (2005) yaptıkları bir çalışmada bu parametrelerde meydana gelen azalmaların ferrodoksin-NADP⁺ redüktaz enziminin

inhibisyonundan kaynaklanabileceğini bildirmiştir. Tokak 157/37 genotipinde bir günlük uygulama ile karşılaştırıldığında, yedi günlük tuz uygulamaları sonucu Δ_{R_0} ve ϕ_{R_0} parametrelerinde gözlenen azalma elektron taşınım hızını regüle eden mekanizmanın sistemler arası bölgede ve FSI' de de etkili olduğu şeklinde yorumlanabilir. PI_{ABS} parametresinde gözlenen değişimler de bu olasılığı artırır niteliktedir. Bu parametre fotosentetik elektron taşınım reaksiyonlarının genel durumunu ifade etmektedir. PI_{ABS} değeri her iki genotipte de yedi günlük tuz uygulaması sonucu bir günlük uygulamaya göre azalmış ancak Tokak 157/37 genotipinde bu değer daha yüksek olduğu belirlenmiştir.

Sonuç olarak Tokak 157/37 genotipinin, tuz stresi koşulları altında fotosentetik aktivitesinin daha yüksek olması, antioksidant savunma sisteminin daha aktif olması ve büyümesini belli oranda devam ettirmesi nedeniyle Erginel-90' a göre tuza daha toleranslı bir genotip olduğu söylenebilir.

KAYNAKLAR

- Abdullah, Z. Ahmad, R. 1990. Effect of pre- and post-kinetin treatments on salt tolerance of different potato cultivars growing on saline soils. *J. Agron Crop Sci.*, 165: 94–102.
- Abebe, T. Guenzi, A.C., Martin, B., Cushman, J.C. 2003. Tolerance of mannitol-accumulating transgenic wheat to water stress and salinity. *Plant Physiol.*, 131, 1748–1755.
- Abraham, E. Rigo, G., Szekely, G., Nagy, R., Koncz, C., Szabados, L. 2003. Light-dependent induction of proline biosynthesis by abscisic acid and salt stress is inhibited by brassinosteroid in *Arabidopsis*, *Plant Mol. Biol.*, 51, 363–372.
- Agarwal, S. Shaheen, R. 2007. Stimulation of antioxidant system and lipid peroxidation by abiotic stresses in leaves of *Momordica charantia*. *Braz. J. Plant Physiol.*, 19, 149–161.
- Agastian, P. Kingsley, S.J., Vivekanandan, M. 2000. Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica.*, 38, 287–290.
- Ahmad, I. Wainwright, S.J., Stewart, G.R. 1981. The solute and water relations of *Agrostis stolonifera* ecotypes differing in their salt tolerance, *New Phytol.*, 87, 615–629.
- Ahmad, P. Jaleel, C.A., Sharma, S. 2010. Antioxidative defence system, lipid peroxidation, proline metabolizing enzymes and biochemical activity in two genotypes of *Morus alba* L. subjected to NaCl stress. *Russ. J. Plant Physiol.*, 57(4):509–517.
- Ahmad, P. Hakeem, K.R., Kumar, A., Ashraf, M., Akram, N.A. 2012. Salt-induced changes in photosynthetic activity and oxidative defense system of three cultivars of mustard (*Brassica juncea* L.). *Afr. J. Biotechnol.*, 11(11), 2694–2703.
- Ahmad, P. Nabi, G., Jaleel, C.A., Umar, S. 2011. Free radical production, oxidative damage and antioxidant defense mechanisms in plants under abiotic stress. In: Ahmad P, Umar S (eds) *Oxidative stress: role of antioxidants in Plants*. Studium Press, New Delhi, pp. 19–53.

- Ahmad, P. Sharma, S. 2010. Physio-biochemical attributes in two cultivars of mulberry (*M. alba*) under NaHCO₃ stres. *Int. J. Plant Produc.*, 4(2):79–86.
- Ahmad, P. Umar, S. 2011. Oxidative stres: Role of antioxidants in plants. Studium Press, New Delhi.
- Alamgir, A.N.M. Ali, M.Y. 1999. Effect of salinity on leaf pigments, sugar and protein concentrations and chloroplast ATPase activity of rice (*Oryza sativa* L.). *Bangladesh J. Bot.*, 28, 145–149.
- Alexieva, V. Ivanov, S., Sergiev, I., Karanov, E. 2003. Interaction between stresses, *Bulg. J. Plant Physiol.*, Special Issue, 1-17.
- Ali, G. Srivastava, P.S. Iqbal, M. 1999. Proline accumulation, protein pattern and photosynthesis in regenerants grown under NaCl stres, *Biol. Plant.*, 42, 89–95.
- Ali, Y. Aslam, Z., Ashraf, M.Y., Tahir, G.R. 2004. Effect of salinity on chlorophyll concentration, leaf area, yield and yield components of rice genotypes grown under saline environment. *Int. J. Environ. Sci. Technol.*, 1, 221–225.
- Allakhverdiev, S. I. Sakamoto, A., Nishiyama, Y., Inaba, M., Murata, N. 2000. Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of photosystems I and II in *Synechococcus* sp. *Plant Physiol.*, 123, 1047–1056.
- Allen, R. 1995. Dissection of oxidative stres tolerance using transgenic plants. *Plant Physiol.*, 107, 1049-1054.
- Alscher, R.G. Donahue, J.L., Cramer, C.L. 1997. Reactive oxygen species and antioxidants: relationship in green cells. *Physiol. Plant.*, 100:224–233.
- Amzallag, G.N. Lerner, H.R., Poljakoff-Mayber, A. 1990. Exogenous ABA as a modulator of response of sorghum to high salinity. *J. Exp. Bot.*, 41: 1389–1394.
- Anjum, M.A. 2008. Effect of NaCl concentrations in irrigation water on growth and polyamine metabolism in two citrus rootstocks with different levels of salinity tolerance. *Acta Physiol. Plant.*, 30:43–52.
- Aono, M. Kubo, A., Saji, H., Tanaka, K., Kondo, N. 1993. Enhanced tolerance to photooxidative stres of transgenic *Nicotiana tabacum* with high chloroplastic glutathione reductase activity. *Plant Cell Physiol.*, 34, 129-135.
- Apel, K. Hirt, H. 2004a. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stres, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 55: 373-399.
- Asada, K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 50, 601-639.

- Ashraf, M. Ali, Q. 2008. Relative membrane permeability and activities of some antioxidant enzymes as the key determinants of salt tolerance in canola (*Brassica napus* L.). *Env. Exp. Bot.*, 63, 266–273
- Ashraf, M. Waheed, A. 1993. Responses of some local/exotic accessions of lentil (*Lens culinaris* Medic.) to salt stress, *J. Agron. Soil Sci.*, 170, 103–112.
- Ashraf, M. 1993. Effect of sodium chloride on water relations and some organic osmotica in arid zone plant species *Melilotus indica* (L.) All. *Der Tropenlandwirt.* 94, 95–102.
- Ashraf, M. O’Leary, J.W. 1999. Changes in soluble proteins in spring wheat stressed with sodium chloride, *Biol. Plant.*, 42, 113– 117.
- Ashraf, M. 1989. The effect of NaCl on water relations, chlorophyll, and protein and proline contents of two cultivars of blackgram (*Vigna mungo* L.), *Plant Soil.* 119, 205–210.
- Ashraf, M. 1994a. Breeding for salinity tolerance in plants, *Crit. Rev. Plant Sci.*, 13, 17–42.
- Ashraf, M. 1994b. Organic substances responsible for salt tolerance in *Eruca sativa*, *Biol. Plant.*, 36, 255–259.
- Ashraf, M. 2004. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants. *Flora*, 199, 361–375.
- Ashraf, M. Fatima, H. 1995. Responses of some salt tolerant and salt sensitive lines of safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Acta Physiol. Plant.*, 17, 61–71.
- Ashraf, M. Tufail, M. 1995. Variation in salinity tolerance in sunflower (*Helianthus annuus* L.), *J. Agron. Soil Sci.*, 174, 351–362.
- Asish, K.P. Anath, B.D. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecoto. and Environ. Safety.*, 60, 324-349.
- Aslam, M. Qureshi, R.H., Ahmed, N. 1993. A rapid screening technique for salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Soil*, 150, 99–107.
- Athar, H.R. Khan, A. Ashraf, M. 2008. Exogenously applied ascorbic acid alleviates salt-induced oxidative stress in wheat. *Env. Exp. Bot.*, 63, 224-231.
- Azevedo, R.A. Alas, R.M., Smith, R.J., Lea, P.A. 1998. Response of antioxidant enzymes to transfer from elevated carbon dioxide to air and ozone fumigation, in leaves and roots of wild-type and catalase-deficient mutant of barley. *Physiol. Plant.*, 104, 280-292.

- Aziz, A. Martin-Tanguy, J., Larher, F. 1998. Stress-induced changes in polyamine and tyramine levels can regulate proline accumulation in tomato leaf discs treated with sodium chloride. *Physiol. Plant.*, 104, 195–202.
- Aziz, I. Khan, M.A. 2001. Effect of seawater on the growth, ion content and water potential of *Rhizophora mucronata* Lam. *J. Plant Res.*, 114, 369–373.
- Azpilicueta, C.E. Benavides, M.P., Tomaro, M.L., Gallego, S.M. 2007. Mechanism of CATA3 induction by cadmium in sunflower leaves. *Plant Physiol. Biochem.*, 45, 589-595.
- Baik, B.K. Ullrich, S.E. 2008. Barley for food: Characteristics, Improvement, and Renewed Interest. *Journal of Cereal Sci.* 48, 233-242.
- Baker, N. R. Rosenqvist, E. 2004. Application of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *J. Exp. Bot.*, 55(403), 1607-1621.
- Bates, L. S. Waldren, R. P., Teare, I. D. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205-207.
- Beyer, W. F. Fridovich, I. 1987. Assaying for superoxide dismutase activity: Some large consequences of minor changes in conditions. *Anal. Biochem.*, 161, 559-566.
- Bhattacharjee, S. 2005. Reactive oxygen species and oxidative burst: roles in stress, senescence and signal transduction in plant. *Curr. Sci.*, 89, 1113-1121.
- Biswal, B. Joshi, P.N., Raval, M.K., Biswal, U.C. 2011. Photosynthesis, a global sensor of environmental stress in green plants: stress signalling and adaptation. *Curr. Sci.*, 101, 47–56.
- Björkman, O. Demmig, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170, 489-504.
- Blackman, P.G. Davies, W.J. 1984. Modification of the CO₂ responses of maize stomata by abscisic acid and by naturally occurring and synthetic cytokinins. *J. Exp. Bot.*, 35, 174–179.
- Bohnert, H. J. Nelson, D.E., Jensen, R.G. 1995. Adaptation to environmental stresses. *Plant Cell*, 7, 1099-1111.
- Bohnert, H.J. Shen, B. 1999. Transformation and compatible solutes. *Scient. Hort.*, 78, 237–260.

- Bolwell, G.P. Woftastek, P. 1997. Mechanism for the generation of reactive oxygen species in plant defense-broad perspective, *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 51, 347-349.
- Borodina, R.A. 1991. Accumulation of free proline in seedlings of swede rape under salt stress. *Sel'skokhozyaist. Bio.*, 1, 119-124.
- Boucaud, J. Ungar, I.A. 1976. Hormonal control of germination under saline conditions of three halophyte taxa in genus *Suaeda*. *Physiol. Plant.*, 36, 197-200.
- Bowler, C. Van Montagu, M., Inze, D. 1992. Superoxide dismutase and stress tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 43, 83-116,
- Bozcuk, S. 1981. Effect of kinetin and salinity on germination of tomato, barley and cotton seeds. *Ann. Bot.*, 48, 81-84.
- Bray, E.A. Bailey-Serres, J., Weretilnyk, E. 2000. Responses to abiotic stresses, in *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*, Buchanan, B., Gruissem, W. And Jones, R.L. American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland, 1158-1202.
- Briantais, J.M. Vernotte, C., Krause, G.H., Weis, E. 1986. Chlorophyll a fluorescence of higher plants: chloroplasts and leaves. In: Govindjee, A.J., Fork, DC, eds. *Light emission by plants and bacteria*. New York: Academic Press, 539-577.
- Bright, J. Desikan, R., Hancock, J.T., Weir, I.S., Neill, S.J. 2006. ABA-induced NO generation and stomatal closure in *Arabidopsis* are dependent on H₂O₂ synthesis. *The Plant J.* 45, 113 -122.
- Briviba, L.O. Klotz, H. 1997. Sies, Toxic and signaling effects of photochemically or chemically generated singlet oxygen in biological systems, *J. Biol. Chem.* 378, 1259-1265.
- Bruns, S. Hecht-Buchholz, C. 1990. Light and electron-microscope studies on the leaves of several potato cultivars after application of salt at various developmental stages. *Potato Res.*, 33, 33-41.
- Bruce, R.J. West, C. A. 1989. Elicitation of lignin biosynthesis and isoperoxidase activity by pectic fragments in suspension culture of castor bean. *Plant Physiol.*, 91, 889-897.
- Bussotti, F. Strasser, R.J., Schaub, M. 2007. Photosynthetic behaviour of woody species under high ozone exposure probed with the JIP-test: a review. *Environ. Pollut.*, 147, 430-437.

- Cassels, A. C. and Curry, R. F. 2001. Oxidative stress and physiological, epigenetic and genetic variability in plant tissue culture: implications for micropropagators and genetic engineers. *Plant Cell. Tissue and Org. Cul.*, 64, 145-167.
- Chakrabarti, N. Mukherji, S. 2003. Alleviation of NaCl stress by pretreatment with phytohormones in *Vigna radiata*. *Biol. Plant.*, 46(4), 589–594.
- Chalapathi Rao, A.S.V. Reddy, A.R. 2008. Glutathione reductase: a putative redox regulatory system in plant cells. in: Khan, N.A. S. Singh, S. Umar (Eds.), *Sulfur Assimilation and Abiotic Stresses in Plants*. Springer, The Netherlands, pp. 111-147.
- Chaparzadeh, N. Amico, M.L., Nejad, R.K., Izzo, R., Izzo, F.N. 2004. Antioxidative responses of *Calendula officinalis* under salinity conditions. *Plant Physiol. Bio.*, 42, 695–701.
- Chartzoulakis, K. Klapaki, G. 2000. Response of two green house pepper hybrids to NaCl salinity during different growth stages. *Sci. Hortic.*, 86, 247–260.
- Chaudhuri, K. Choudhuri, M.A. 1997. Effect of short-term NaCl stress on water relations and gas exchange of two jute species. *Biol. Plant.*, 40, 373–380.
- Cheng, Z.Q. Targolli, J., Huang, X.Q., Wu, R. 2002. Wheat LEA genes, PMA80 and PMA1959, enhance dehydration tolerance of transgenic rice (*Oryza sativa* L.), *Mol. Breed.*, 10, 71–82.
- Chinnusamy, V. Jagendorf, A., Zhu, J.-K. 2005. Understanding and improving salt tolerance in plants. *Crop Sci.*, 45, 437-448.
- Chinta, S. Lakshmi, A., Giridarakumar, S. 2001. Change in the antioxidant enzyme efficacy in two high yielding genotypes of mulberry (*Morus alba* L.) under NaCl salinity. *Plant Sci.*, 161, 613-619.
- Choudhuri, M.A. 1988. Free radicals and leaf senescence – a review. *Plant Physiol. Biochem.*, 15, 18–29.
- Chutipaijit, S. Cha-um, S., Sompornpailin, K. 2011. High contents of proline and anthocyanin increase protective response to salinity in *Oryza sativa* L. spp. *indica*. *Aust. J. Crop Sci.*, 5, 1191–1198.
- Clark, A.J. Blissett, K.J. Oliver, R.P. 2003. Investigating the role of polyols in *Cladosporium fulvum* during growth under hyper-osmotic stress and in planta. *Planta*, 216, 614–619.
- Collins, A. 2001. Carotenoids and genomic stability. *Mutat. Res.*, 475 1-28.

- Colmer, T.D. Epstein, E., Dvorak, J. 1995. Differential solute regulation in leaf blades of various ages in salt sensitive wheat and a salt-tolerant wheat x *Lophopyrum elongatum* (Host.) A. Love amphiploid. *Plant Physiol.*, 108,1715–1724.
- Colmer, T.D. Munns, R., Flowers, T.J. 2005. Improving salt tolerance of wheat and barley: future prospects. *Aust. J. Exp. Agric.*, 45, 1425–43.
- Comba, M.E. Benavides, M.P., Tomaro, M.L. 1998. Effect of salt stress on antioxidant defence system in soybean root nodules. *Aust. J. Plant Physiol.*, 25, 665–671.
- Corpas, F.J. Barroso, J.B., Del Río, L.A. 2001. Peroxisomes as a source of reactive oxygen species and nitric oxide signal molecules in plant cells. *Tr. Plant Sci.*, 6, 145-150.
- Cram, W.J. 1976. Negative feedback regulation of transport in cells. The maintenance of turgor, volume and nutrient supply, in: U. Luttge, M.G. Pitman (Eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series*, vol. 2, Springer-Verlag, Berlin, 284–316.
- Cramer, G.R. Bowman, D.C. 1991. Kinetics of maize leaf elongation. Increased yield threshold limits short-term, steady-state elongation rates after exposure to salinity. *J. Exp. Bot.*, 42, 1417–1426.
- Cramer, G.R. Quarrie, S.A. 2002. Abscisic acid is correlated with the leaf growth inhibition of four genotypes of maize differing in their response to salinity. *Funct. Plant Biol.*, 29, 111–115.
- Creelman, R.A. Mason, H.S., Bensen, R.J., Boyer, J.S., Mullet, J.E. 1990. Water deficit and abscisic acid cause differential inhibition of shoot versus root growth in soybean seedlings. *Plant Physiol.*, 92, 205–214.
- Creelman, R.A. Mullet, J.E. 1997. Oligosaccharins, brassinolides and jasmonates: nontraditional regulators of plant growth, development, and gene expression. *Plant Cell*, 9, 1211–1223.
- Creissen, G. Firmin, J., Fryer, M., Kular, B., Leyland, N., Reynolds, H., Pastori, G., Wellburn, F., Baker, N., Wellburn, A., Mullineaux, P. 1999. Elevated glutathione biosynthetic capacity in the chloroplasts of transgenic tobacco plants paradoxically causes increased oxidative stress. *The Plant Cell*, 11, 1277-1291.
- Creissen, G.P. Broadbent, P., Kular, B., Reynolds, H., Wellburn, A.R.,Mullineaux, P.M. 1994. Manipulation of glutathione reductase in transgenic plants: implications for plant responses to environmental stress. *Proc. R. Soc. Edinb.*, 102B, 167-175.

- Crowe, J. Crowe, L., Chapman, D. 1984. Preservation of membranes in anhydrobiotic organism: the role of trehalose. *Science*, 223, 701–703.
- Çakırlar, H. Çiçek, N., Fedina, I., Georgieva K., Doğru A., Velitchkova, M. 2008. NaCl induced cross-acclimation to UV-B radiation in four barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars. *Acta Physiol. Plant.*, 30, 561-567.
- Çiçek, N. Çakırlar, H. 2002. The effect of salinity on some physiological parameters in two maize cultivars. *Bulg. J. Plant Physiol.*, 28(1-2), 66-74.
- Das, S. Bose, A. Ghosh, B. 1995. Effect of salt stress on polyamine metabolism in *Brassica campestris*. *Phytochem.*, 39, 283– 285.
- Davenport, R. James, R., Zakrisson-Plogander, A., Tester, M. Munns, R. 2005. Control of sodium transport in durum wheat. *Plant Physiol.*, 137, 807-818.
- Davies, W.J. Tardieu, F., Trejo, C.L. 1994. How do chemical signals work in plants that grow in drying soil. *Plant Physiol.*, 104, 309–314.
- Del Río, L.A. Corpas, F.J., Sandalio, L.M., Palma, J.M., Gómez, M. Barroso, J.B. 2002. Reactive oxygen species, antioxidant systems and nitric oxide in peroxisomes. *J. Exp. Bot.*, 53, 1255-1272.
- Del Rio, L.A. Sandalio, L.M., Corpas, F.J., Palma, J.M., Barroso, J.B. 2006. Reactive oxygen species and reactive nitrogen species in peroxisomes. Production, scavenging, and role in cell signaling. *Plant Physiol.*, 141, 330-335.
- Diego, A.M. Marco, A.O., Carlos, A.M., José, C. 2003. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress. *Env. Exp. Bot.*, 49, 69-76.
- Dinar, A.H. Ebert, G., Ludders, P. 1999. Growth, chlorophyll content, photosynthesis and water relations in guava (*Psidium guajava* L.) under salinity and different nitrogen supply. *Gartenbauwissenschaft*, 64, 54–59.
- DiTomaso, J.M. Shaff, J.B., Kochain, L.V. 1989. Membrane-mediated putrescine transport and its role in stressed-induced phytotoxicity. *Plant Physiol.*, 89 (Suppl.), S-147.
- Doğru, A. 2006. Kolza (*Brassica napus* L. ssp. *oleifera*)’nın bazı kışlık çeşitlerinde düşük sıcaklık toleransı ile ilgili fizyolojik ve biyokimyasal parametrelerin araştırılması. Hacettepe Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji Bölümü Doktora Tezi.
- Doğru, A. 2014. Farklı mısır genotiplerinde tuz stresinin antioksidant system üzerindeki etkileri. 22. Ulusal biyoloji kongresi, Eskişehir, s. 430.

- Dubey, R.S. 1997. Photosynthesis in plants under stressful conditions, in: M. Pessaraki (Ed.), Handbook of Photosynthesis, Marcel Dekker, New York, 859–875.
- Eltayeb, A.E. Kawano, N., Badawi, G.H., Kaminaka, H., Sanekata, T., Shibahara, T., Inanaga, S., Tanaka, K. 2007. Overexpression of monodehydroascorbate reductase in transgenic tobacco confers enhanced tolerance to ozone, salt and polyethylene glycol stresses. *Planta.*, 225,1255-1264.
- Eyidoğan, F. Öz, M.T. 2005. Effect of salinity on antioxidant responses of chickpea seedlings. *Acta Plant Physiol.*, 29,485-493.
- Eyidoğan, F. Öz, M.T. 2007. Effect of salinity on antioxidant responses of chickpea seedlings. *Acta Plant Physiol.*, 29,485–493.
- FAO. 2015. FAO Land and Plant Nutrition Management. <http://www.fao.org/ag/agl/agll/spush>.
- Farouk, S. 2011. Ascorbic acid and a-Tocopherol minimize salt-induced wheat leaf senescence. *J. Stress Physiol. Biochem.*, 7,58–79.
- Fayez, K. A. Bazaid, S. A. 2014. Improving drought and salinity tolerance in barley by application of salicylic acid and potassium nitrate. *Journal of the Saudi Society of Agri. Sci.*, 13, 45–55.
- Ferreira, R.G. Tavora, F.J.A.F., Hernandez, F.F.F. 2001. Dry matter partitioning and mineral composition of roots, stems and leaves of guava grown under salt stress conditions. *Pesqui. Agropecu. Bras.*, 36, 79–88.
- Feussner, I. Hause, B., Voros, K., Parthier, B., Wasternack, C. 1995. Jasmonate-induced lipoxygenase forms are localized in chloroplasts of barley (*Hordeum vulgare* cv. Salome) leaves. *Plant J.*, 7, 949–957.
- Flowers, T.J. Troke, P.F., Yeo, A.R. 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 28,89–121.
- Flowers, T.J. Yeo, A.R. 1997. Breeding for salt resistance in plants. In: Jaiwal, P.K., Singh, R.P., Gulati, A. (Eds.), *Strategies for Improving Salt Tolerance in Higher Plants*. Oxford and IBH, New Delhi, pp., 247–264.
- Foreman, J. Demidchik, V., Bothwell, J.H., Mylona, P.H., Miedema, M.A., Torres, P., Linstead, S., Costa, C., Brownlee, J.D., Jones, J.M., Davies, L. 2003. Dolan Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth. *Nature.*, 422, 442-446.
- Förster, B. Pogson, B.J. 2004. Carotenoids in Photosynthesis. *Encyc. Plant Crop Sci.*, 245-249.

- Fougere, F. Le Rudulier, D., Streeter, J.G. 1991. Effects of salt stress on amino acid, organic acid, and carbohydrate composition of roots, bacteroids, and cytosol of alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Plant Physiol.*, 96, 1228–1236.
- Foyer, C. Noctor, G. 2003. Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. *Physi. Plant.* 119, 355–364. Rhoades, G. 1998. *Managed professionals: unionized faculty and restructuring academic labor.* State Uni. of New York Press, Albany.
- Foyer, C.H. Noctor, G. 2005. Redox homeostis and antioxidant signaling: ametabolic Interface between stress perception and physiological responses. *Plant Cell.*, 17, 1866-1875.
- Foyer, C.H. Souriau, N., Perret, S., Lelandais, M., Kunert, K.J., Pruvost, C., Jouanin, L. 1995. Overexpression of glutathione reductase but not glutathione synthetase leads to increases in antioxidant capacity and resistance to photoinhibition in poplar trees. *Plant Physiol.*, 109,1047-1057.
- Fricke, W. Peters, W.S. 2002. The biophysics of leaf growth in salt-stressed barley. A study at the cell level. *Plant Physiol.*, 129, 374–388.
- Frugoli, J.A. Zhong, H.H., Nuccio, M.L., McCourt, P., McPeck, M.A., Thomas, T.L., McClung, C.R. 1996. Catalase is encoded by a multigene family in *Arabidopsis thaliana* (L.). *Plant Physiol.* 112, 327-336.
- Fu, J. Huang, B. 2001. Involvement of antioxidants and lipid peroxidation in the adaptation of two cool-season grasses to localized drought stress. *Environ Exp Bot* 45: 105–114.
- Gadallah, M.A.A. 1999. Effects of proline and glycinebetaine on *Vicia faba* responses to salt stress. *Biol. Plant.* 42, 249–257.
- Galston, A.W. Kaur-Sawhney, R., Atabella, T., Tiburcio, A.F. 1997. Plant polyamines in reproductive activity and response to abiotic stress. *Bot. Acta.*, 110,197–207.
- Gapinska, M. Sk. 1odowska, M., Gabara, B. 2008. Effect of short- and long-term salinity on the activities of antioxidative enzymes and lipid peroxidation in tomato roots. *Acta Plant Physiol.*, 30, 11-18.
- Garcia, A. B. Almeida-Engler, J., Lyer, S., Gerats, T., Van Montagu, M., Caplan, A.B. 1997. Effects of osmoprotectants upon NaCl stress in rice. *Plant Physiol.*, 115, 159–169.
- Garg, A.K. Kim, J.K., Owens, T.G., Ranwala, A.P., Do Choi, Y., Kochian, L.V. Wu, R.J. 2002. Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 99, 15898–15903.
- Garg, G. 2009. Manchanda, ROS generation in plants: boon or bane. *Plant Biosys.*, 143,8-96.

- Gaspar, T. Franck, T., Bisbis, B., Kevers, C., Jouve, L., Hausman, J.F., Dommes, J. 2002. Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Grow. Regu.*, 37, 263-285.
- Genard, H. Le Saos, J., Hillard, J., Tremolieres, A., Boucaud, J. 1991. Effect of salinity on lipid composition, glycinebetaine content and photosynthetic activity in chloroplasts of *Suaeda maritima*. *Plant Physiol. Biochem.*, 29, 421–427.
- Georgieva, K. Lichtenthaler, H. L., 1999. Photosynthetic activity and acclimation ability of pea plants to low and high temperature treatment as studied by means of chlorophyll fluorescence. *Journal of Plant Physiol.*, 155, 416-423.
- Gibon, Y. Bessieres, M.A., Larher, F. 1997. Is glycine betaine a noncompatible solute in higher plants that do not accumulate it. *Plant Cell Environment.*, 20, 329-340.
- Gill, S.S. Tuteja, N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. and Bio.*, 48, 909-930.
- Goddijn, O.J.M. Van Dun, K. 1999. Trehalose metabolism in plants. *TIBS.*, 4, 315–319.
- Gorham, J. Hughes, L.L., Wyn Jones, R.G. 1981. Low-molecular-weight carbohydrates in some salt-stressed plants. *Plant Physiol.*, 53 27–33.
- Gorham, J. McDonnel, E., Wyn Jones, R.G. 1984. Pinitol and other solutes in salt-stressed, *Sesbania aculeata*, *Z. Pflanzenphysiol. Bd.*, 114,173–178.
- Gorham, J. McDonnel, E., Budrewicz, E., Wyn Jones, R. G. 1985. Salt tolerance in the Triticeae: growth and solute accumulation in leaves of *Thinopyrum bessarabicum*, *J. Exp. Bot.*, 36, 1021–1031.
- Gossett, D.R. Banks, S.W., Millhollon, E.P., Lucas, M.C. 1996. Antioxidant response to NaCl stress in a control and a NaCl-tolerant cotton cell line grown in the presence of paraquat, buthionine sulfoximine and exogenous glutathione. *Plant Physiol.*, 112, 803–809.
- Gossett, D.R. Millhollon, E.P., Lucas, M.C. 1994. Antioxidant response to NaCl stress in salt tolerant and salt sensitive cultivars of cotton. *Crop Sci.*, 34, 706–714.
- Govindjee, G. 2004. Chlorophyll a fluorescence: a bit of basics and history. In: Papageorgiou, Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis. Springer, Ordrecht, pp., 1–42.

- Gratao, P.L. Polle, A., Lea, P.J., Azevedo, R.A. 2005. Making the life of heavy metalstressed plants a little easier. *Funct. Plant Biol.*, 32, 481-494.
- Greenway, H. Munns, R. 1980. Mechanism of salt tolerance in nonhalophytes. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 31, 149-190.
- Grieve, C.M. Maas, E.M. 1984. Betaine accumulation in salt stressed sorghum. *Plant Physiol.*, 61, 167-171.
- Grote, E.M. Ejeta, G., Rhodes, D. 1994. Inheritance of glycinebetaine deficiency in sorghum. *Crop Sci.*, 34, 1217-1220.
- Guan, B. Yu. J., Chen, X., Xie, W., Lu, Z. 2011. Effects of salt stress and nitrogen application on growth and ion accumulation of Suaeda salsa plants. *Intl. Conf. Remote Sens Environ. Transport Engin.*, 24-26 June 2011. 8268-8272.
- Gueta-Dahan, Y. Yaniv, Z., Zilinskas, B.A., Ben-Hayyim, G. 1997. Salt and oxidative stress: similar and specific responses and their relation to salt tolerance in citrus. *Planta.*, 203, 460-469.
- Gulzar, S. Khan, M.A., Ungar, I.A. 2003. Salt tolerance of a coastal salt marsh grass. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 34, 2595-2605.
- H.J. Bohnert, B. 1999. Shen, Transformation and compatible solutes, *Scient. Hort.*, 78, 237-260.
- Hajer, A.S. Malibari, A.A., Al-Zahrani, H.S., Almaghrabi, O.A. 2006. Responses of three tomato cultivars to sea water salinity. 1. Effect of salinity on the seedling growth. *Afr. J. Bio.*, 5, 855-861.
- Hale, M. G. Orcutt, D.M. 1987. *The Physiology of Plants under Stress*, J. Wiley & Sons Inc. New York., 1-4.
- Halliwell, B. 2006. Reactive species and antioxidants. redox biology is a fundamental theme of aerobic life. *Plant Physiol.*, 141, 312-322.
- Halliwell, B. Grootveld, M., Gutteridge, J.M.C. 1988. Methods for the measurement of hydroxyl radicals in biochemical systems: deoxyribose degradation and aromatic hydroxylation. *Methods Bio. Anal.*, 33, 59-90.
- Hanson, A.D. Burnet, M. 1994. Evolution and metabolic engineering of osmoprotectant accumulation in higher plants, in: J.H. Cherry (Ed.), *Biochemical and Cellular Mechanisms of Stress Tolerance in Plants*. Springer-Verlag, Berlin, 291-301.
- Hanson, A.D. Grumet, R. 1985. Betaine accumulation: metabolic pathways and genetics, in: J.L. Key, T. Kosuge (Eds.), *Cell. and Mole. Bio. of Plant Stress*, A.R. Liss, New York, 71-92.

- Hare, P.D. Cress, W.A., Van Staden, J. 1997. The involvement of cytokinins in plant responses to environmental stress. *Plant Growth Regul.*, 23, 79–103.
- Harinasut, P. Poonsopa, D., Roengmongkol, K., Charoensataporn, R. 2003. Charoensataporn, salinity effects on antioxidant enzymes in mulberry cultivars. *Sci. Asia*, 29, 109-113.
- Hasanuzzaman, M. Fujita, M., Islam, M.N., Ahamed, K.U., Nahar, K. 2009. Performance of four irrigated rice varieties under different levels of salinity stress. *Int. J. Integ. Biol.*, 6, 85–90.
- Hasanuzzaman, M. Fujita, M. 2011a. Selenium pretreatment upregulates the antioxidant defense and methylglyoxal detoxification system and confers enhanced tolerance to drought stress in rapeseed seedlings. *Biol. Trace Elem. Res.*, 143, 1758–1776.
- Hasegawa, P.M. Bressan, R.A., Zhu, J.K., Bohnert, H.J. 2000. Plant cellular and Molecular responses to high salinity. *Annual Rev. of Plant Physiol. and Plant Mole. Bio.*, 51, 463-499.
- Hassanein, A.M. 1999. Alterations in protein and esterase patterns of peanut in response to salinity stress. *Biol. Plant.*, 42, 241–248.
- Hatz, S. Lambert, J.D.C., Ogilby, P.R. 2007. Measuring the lifetime of singlet oxygen in a single cell: addressing the issue of cell viability. *Photochem. Photobiol Sci.*, 6, 1106-1116.
- He, L. Ban, Y., Inoue, H., Matsuda, N., Liu, J., Moriguchi, T. 2008. Enhancement of spermidine content and antioxidant capacity in transgenic pear shoots overexpressing apple spermidine synthase in response to salinity and hyperosmosis. *Phytochem.*, 69, 2133–2141.
- He, T. Cramer, G.R. 1996. Abscisic acid concentrations are correlated with leaf area reductions in two salt-stressed rapidcycling Brassica species. *Plant Soil.*, 179: 25–33.
- Hefni, M. Abdel Kader, D.Z. 2006. Antioxidant-Enzymatic System As Selection Criteria For Salt Tolerance In Forage Sorghum Genotypes (*Sorghum Bicolor L. Moench*). In: *Salinity And Water Stress* Ashraf, M., Ozturk, M., Athar, H.R. (Ed.). Springer Netherlands, Netherlands., pp. 25-36.
- Hela, M. Rym, K., Jun, H., Nawel, N., Baa'tour, O., Sabah, M'Rah., Hannoufa, A., Mokhtar, L., Zeineb, O. 2011. Varied tolerance to NaCl salinity is related to biochemical change in two contrasting lettuce genotypes. *Volume 33, Issue 5*, pp. 1613-1622.
- Hernandez, J.A. Olmos, E., Corpas, F.J., Sevilla, F., del Rio, L.A. 1995. Salt-induced oxidative stress in chloroplasts of pea plants. *Plant Sci.*, 105, 151–167.

- Hernández, J. Jimenez, A., Mullineaux, P., Sevilla, F. 2000. Tolerance of pea plants (*Pisum sativum*) to long term salt stress is associated with induction of antioxidant defences. *Plant Cell Environ.*, 23, 853-862.
- Hernandez, J.A. Campillo, A., Jimenez, A., Alacon, J.J., Sevilla, F. 1999. Response of antioxidant systems and leaf water relations to NaCl stress in pea plants. *New Phytol.*, 141, 241–251.
- Hisamatsu, T. Koshioka, M., Kubota, S., Fujime, Y., King, R.W., Mander, L.N. 2000. The role of gibberellin in the control of growth and flowering in *Matthiola incana*. *Plant Physiol.*, 109: 97–105.
- Hoagland, D.R. 1920. Optimum nutrient solutions for plants, *Sci.* 52(1354),562-564.
- Hollander-Czytko, H. Grabowski, J., Sandorf, I., Weckermann, K., Weiler, E.W. 2005. Tocopherol content and activities of tyrosine aminotransferase and cystine lyase in *Arabidopsis* under stress conditions. *J. Plant Physiol.*, 162, 767-770.
- Hopkins, W.G. 1999. *Introduction to Plant Physiol.* second ed., Wiley, New York.
- Hounsa, C.G. Brandt, E.V., Thevelein, J., Hohmann, S., Prior, B.A. 1998. Role of trehalose in survival of *Saccharomyces cerevisiae* under osmotic stress. *Microbiology.*, 144, 671–680.
- Huner, N.P.A. Öqüist, G., Sarhan, F. 1998. Energy balance and acclimation to light and cold. *Trends in Plant Sci.*, 3(6), 224-230.
- Hunt, S. 2003. Measurement of photosynthesis and respiration in plants. *Plant Physiol.*, 117, 314-325.
- Hurkman, W.J. Fornari, C.S., Tanaka, C.K. 1989. A comparison of the effect of salt on polypeptide and translatable mRNA in roots of a salt tolerant and salt sensitive cultivar of Barley. *Plant Physiol.*, 90, 1444–1456.
- Hurkman, W.J. Rao, H.P. Tanaka, C.K. 1991. Germin-like polypeptides increase in barley roots during salt stress. *Plant Physiol.*, 97,366–374.
- Hussain, T.M. Chandrasekhar, T., Hazara, M., Sultan, Z., Saleh, B.Z., Gopal, G.R. 2008. Recent advances in salt stress biology – a review. *Biote. Mol. Biol. Rev.*, 3:8–13.
- Itai, C. Richmond, A.E., Vaadia, Y. 1968. The role of root cytokinins during water and salinity stress. *Israel J. Bot.*, 17, 187–195.

- Ivandic, V. Hackett, C.A., Nevo, E., Keith, R., Thomas, W.T.B., Forster, B.P. 2002. Analysis of sequence repeats (SSRs) in wild barley from the Fertile Crescent: associations with ecology, geography and flowering time. *Plant Mol. Bio.*, 48, 511-527.
- Ivanova, I. Foudouli, A., Koshuchowa, S., Kozhukhova, S. 1991. Effects of salt stress on guard cells and their abolition by phytohormones and polyamines. *Fiziol. Rast.*, 17, 24–27.
- Jae-Ung, H. Youngsook, L. 2001. Abscisic acid-induced actin reorganization in guard cells of dayflower is mediated by cytosolic calcium levels and by protein kinase and protein phosphatase activities. *Plant Physiol.*, 125, 2120–2128.
- Jain, M. Mathur, G., Koul, S., Sarin, N.B. 2001. Ameliorative effects of proline on salt stress- induced lipid peroxidation in cell lines of groundnut (*Arachis hypogea* L.). *Plant Cell. eports.*, 20, 463-468.
- Jain, S. Nainawatee, H.S., Jain, R.K., Chowdhury, J.B. 1991. Proline status of genetically stable salt-tolerant *Brassica juncea* L. somaclones and their parent cv. 'Parkash', *Plant Cell. Rep.*, 9, 684–687.
- Jaiwal, R.P. Singh, A. 1997. Gulati (Eds.), *Strategies for Improving Salt Tolerance in Higher Plants*. Oxford and IBH Publi. Co. New Delhi., 365–391.
- Jang, I.C. Oh, S.J., Seo, J.S., Choi, W.B., Song, S.I., Kim, C.H. Kim, Y.S., Seo, H.S., Do Choi, Y., Nahm, B.H., Kim, J.K. 2003. Expression of a bifunctional fusion of the *Escherichia coli* genes for trehalose-6-phosphate synthase and trehalose-6-phosphate phosphatase in transgenic rice plants increases trehalose accumulation and abiotic stress tolerance without stunting growth. *Plant Physiol.*, 131,516–524.
- Jeschke, W.D. Peuke, A.D., Pate, J.S., Hartung, W. 1997. Transport, synthesis and catabolism of abscisic acid (ABA) in intact plants of castor bean (*Ricinus communis* L.) under phosphate deficiency and moderate salinity. *J. Exp. Bot.*, 48, 1737–1747.
- Jimenez, J.A. Hernandez, G., Pastori, L.A., del Rio, F. 1998. Sevilla, Role of the ascorbate-glutathione cycle of mitochondria and peroxisomes in the senescence of pea leaves. *Plant Physiol.*, 118, 1327-1335.
- Kadioğlu, A. 2011. *Bitki Fizyolojisi, Efsen Ofset Matbaacılık*, 5. Baskı., 1-416.
- Kacar, B. Katkat, V., Öztürk., G. 2006. *Bitki Fizyolojisi (2. baskı)*, Nobel Yayın Dağıtım, ISBN, 9789755918334.
- Kakkar, R.R. Rai, V.R. 1997. Polyamines under salt stress, in: Jaiwal, P.K., Singh, R.P., Gulati A., (Eds.), *Strategies for Improving Salt Tolerance in Higher Plants*. Oxford and IBH Publishing Co. New Delhi., 191–203.

- Kalaji, H. Govindjee, M., Bosa, K., Kos'cielniak, J., Gołaszewska, K.Z. 2011. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces. *Env. Exp. Bot.*, 73, 64–72.
- Kamal-Eldin, A. Appelqvist, L.A. 1996. The chemistry and antioxidant properties of tocopherols and tocotrienols. *Lipids.*, 31, 671-701.
- Karmoker. J.L. Van Steveninck, F.M. 1979. The effect of abscisic acid on the uptake and distribution of ions in intact seedlings of *Phaseolus vulgaris* cv. Redland Pioneer. *Plant Physiol.*, 45, 453–459.
- Katiyer, S. Dubey, R.S. 1990. Salinity-induced accumulation of polyamines in germinating rice seeds differing in salt tolerance. *Trop. Sci.*, 30, 229–240.
- Kautsky, H. Appel, W., Amann, H. 1960. Chlorophyllfluorescenz und kohlenaureassimilation, *Bioche. Zeitschrift.*, 322, 277-292.
- Kennedy, B.F. De Fillippis, L.F. 1999. Physiological and oxidative response to NaCl of the salt tolerant *Grevillea ilicifolia* and the salt sensitive *Grevillea arenaria*. *J. Plant Physiol.*, 155, 746–754.
- Kerkeb, L. Donaire, J.P., RodriguezRosales, M.P. 2001. Plasma membrane H⁺-ATPase activity is involved in adaptation of tomato calli to NaCl. *Plant Physiol.*, 111, 483–490.
- Khan, M.A. 2001. Experimental assessment of salinity tolerance of *Cerriops tagal* seedlings and saplings from the Indus delta. *Pakistan. Aquat. Bot.*, 70, 259–268.
- Khan, M.A. Ungar, I.A., Showalter, A.M. 2000. Effects of sodium chloride treatments on growth and ion accumulation of the halophyte *Haloxylon recurvum*. *Commun. Soil. Sci. Plant Anal.*, 31, 2763–2774.
- Khan, N.A. Singh S. 2008. *Abiotic Stress and Plant Responses*, IK International, New Delhi.
- Khatun, S. Flowers, T.J. 1995. Effects of salinity on seed set in rice. *Plant Cell. Environ.*, 18, 61–67.
- Khavarinejad, R.A. Mostofi, Y. 1998. Effects of NaCl on photosynthetic pigments, saccharides, and chloroplast ultrastructure in leaves of tomato cultivars. *Photosynthetica.*, 35, 151–154.
- Khosravinejad, F. Heydari, R., Farboodnia, T. 2008. Effect of salinity on photosynthetic pigments, respiration and water content in two barley varieties. *Pak. J. Biol. Sci.*, 3, 821–825.

- Kirkham, M.B. Gardner, W.R., Gerloff, G.C. 1974. Internal water status of kinetin-treated, salt-stressed plants. *Plant Physiol.*, 53, 241–243.
- Kirti, P.B. Hadi, S., Chopra, V.L. 1991. Seed transmission of salt tolerance in regenerants of *Brassica juncea* selected in vitro. *Cruciferae Newsletter.*, 85, 14–15.
- Kliebenstein, D.J. Dietrich, R.A., Martin, A.C., Last, R.L., Dangl, J.L. 1999. Regulates Salicylic Acid Induction of copper zinc superoxide dismutase in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Plant-Microbe Interac.*, 12, 1022-1026.
- Koji, Y. Shiro, M., Michio, K. 2009. Mitsutaka, T. Hiroshi, M. 2009. Antioxidant capacity and damages caused by salinity stress in apical and basal regions of rice leaf. *Plant Prod. Sci.*, 12, 319-326.
- Kozlowski, T.T. 2000. Responses of woody plants to human-induced environmental stresses: issues, problems, and strategies for alleviating stress. *Crit Rev Plant Sci.*, 19,91–170.
- Kramell, R. Atzorn, R., Schneider, G., Miersch, O., Bruckner, C., Schmidt, J., Sembdner, G., Parthier, B. 1995. Occurrence and identification of jasmonic acid and its amino acid conjugates induced by osmotic stress in barley leaf tissue. *J. Plant Growth Regul.*, 14: 29–36.
- Kramell, R. Miersch, O., Atzorn, R., Parthier, B., Wasternack, C. 2000. Octadecanoid-derived alteration of gene expression and the ‘oxylipin signature’ in stressed barley leaves. Implications for different signaling pathways. *Plant Physiol.*, 123, 177–187.
- Kranner, I. Beckett, R.P., Wornik, S., Zorn, M., Pfeifhofer, H.W. 2002. Revival of a resurrection plant correlates with its antioxidant status. *The Plant Journal* 31, 13–24.
- Kuiper, D. Schuit, J., Kuiper, P.J.C. 1990. Actual cytokinin concentrations in plant tissue as an indicator for salt resistance in cereals. *Plant Soil.*, 123, 243–250.
- Kukreja, S. Nandval, A.S., Kumar, N., Sharma, S.K., Unvi, V., Sharma, P.K. 2005. Plant water status, H₂O₂ scavenging enzymes, ethylene evolution and membrane integrity of *Cicer arietinum* roots as affected by salinity. *Biol. Plant.*, 49, 305-308.
- Kumar, B. Singh, B. 1996. Effect of plant hormones on growth and yield of wheat irrigated with saline water. *Ann. Agric Res.*, 17: 209–212.
- Kumar, D. 1984. The value of certain plant parameters as an index for salt tolerance in Indian mustard (*Brassica juncea* L.). *Plant Soil.*, 79, 261–272.

- Kurban, H. Saneoka, H., Nehira, K., Adilla, R., Premachandra, G.S., Fujita, K. 1999. Effect of salinity on growth, photosynthesis and mineral composition in leguminous plant *Alhagi pseudoalhagi* (Bieb.). *Soil Sci. Plant Nutr.*, 45, 851–862.
- Kuznetsov, V.V. Rakitin, V.Y., Sadomov, N.G., Dam, D.V., Stetsenko, L.A., Shevyakova, N.I. 2002. Do polyamines participate in long-distance translocation of stress signals in plants. *Russ. J. Plant Physiol.*, 49, 120–130.
- Larcher, W. 1995. Environmental Influences on Growth and Development, in *Physiological Plant Physiol.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 277-319.
- Larson, R.A. 1988. The antioxidants of higher plants. *Phytochemistry.*, 27, 969-978.
- Lauchli, A. 1984. Salt exclusion: an adaptation of legumes for crops and pastures under saline conditions. In *Salinity Tolerance in Plants: Strategies for Crop Improvement*, ed. R.C. Staples, pp. New York, Wiley., 171–87.
- Läuchli, A. Grattan, S. R. 2007. Plant Growth And Development Under Salinity Stress. In M.A. Jenks, P. M. Hasegawa & S. M. Jain (Eds.), *Advances in Molecular Breeding Toward Drought and Salt Tolerant Crops*, Springer Netherlands., 1-32.
- Laudert, D. Weiler, E.W. 1998. Allene oxide synthase: a major control point in *Arabidopsis thaliana* octadecanoid signalling. *Plant J.*, 15, 675–684.
- Lechno, S. Zamzki, E., Tel-Or, E. 1997. Salt stress induced responses in cucumber plants. *J. Plant Physiol.*, 150, 206-211.
- Lehmann, J. Atzorn, R., Bruckner, C., Reinbothe, S., Leopold, J., Wasternack, C., Parthier, B. 1995. Accumulation of jasmonate, abscisic acid, specific transcripts and proteins in osmotically stressed barley leaf segments. *Planta.*, 197, 156–162.
- Letham, D.S. 1978. Cytokinins. In: Letham DS, Goodwin PB, Higgins TJV, (eds) *Phytohormones and related compounds*. Vol. 1. Elsevier, Amsterdam., 205–243.
- Levitt, J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses, Water, Radiation, Salt and Other Stresses, second ed., vol. II, Academic Press, New York.
- Lichtenthaler, H. K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes, *Methods in Enzy.*, 148, 350-382.
- Logan, B.A. 2005. Reactive oxygen species and photosynthesis. In *Antioxidants and Reactive Oxygen Species in Plants*, ed. N. Smirnoff, pp., 250–67.

- Lone, M.I. Kueh, J.S.H., Wyn Jones, R.G., Bright, S.W.J. 1987. Influence of proline and glycinebetaine on salt tolerance of cultured barley embryos. *J. Exp. Bot.*, 38, 479–490.
- Lopez, F. Vansuyt, G., Fourcroy, P., Case-Delbart, F. 1994. Accumulation of a 22-kDa protein and its mRNA in the leaves of *Raphanus sativus* in response to salt stress or water stress. *Plant Physiol.*, 91, 605–614.
- Lu, C. M. Qiu, N.W., Lu, Q.T., Wang, B.S., Kuang, T.Y. 2002. Does salt stress lead to increased susceptibility of photosystem II to photoinhibition and changes in photosynthetic pigment composition in halophyte *Suaeda salsa* grown outdoors. *Plant Sci.*, 163, 1063–1068.
- Lutts, S.J.M. Kinet, J.M., Bouharmont, J. 1996. Effects of salt stress on growth, mineral nutrition and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity tolerance. *Plant Growth Regul.*, 19, 207–218.
- Lutts, S. Majerus, V., Kinet, J.M. 1999. NaCl effects on proline metabolism in rice (*Oryza sativa*) seedlings. *Plant Physiol.* 105, 450–458.
- Madan, S. Nainawatee, H.S., Jain, R.K., Chowdhury, J.B. 1995. Proline and proline metabolizing enzymes in in vitro selected NaCl-tolerant *Brassica juncea* L. under salt stress. *Ann. Bot.*, 76, 51–57.
- Maeda, H. Sakuragi, Y., Bryant, D.A., DellaPenna, D. 2005. Tocopherols protect *Synechocystis* sp. Strain PCC 6803 from lipid peroxidation. *Plant Physiol.*, 138:1422–1435.
- Maggio, A. Miyazaki, S., Veronese, P., Fujita, T., Ibeas, J.I., Damsz, B., Narasimhan, M.L., Hasegawa, P.M., Joly, R.J., Bressan, R.A. 2002. Does proline accumulation play an active role in stress induced growth reduction. *Plant J.*, 31, 699–712.
- Mahmoudi, H. Huang, J., Gruber, M.Y., Kaddour, R., Lachaâl, M., Ouerghi, Z., Hannoufa, A. 2010. The impact of genotype and salinity on physiological function, secondary metabolite accumulation, and antioxidative responses in lettuce. *J. Agric Food Chem.*, 58:5122–5130.
- Mahmoudi H. Kaddour, R., Huang, J., Nasri, N., Olf, B., M’Rah, S., Hannoufa, A., Lachaâl, M., Ouerghi, Z. 2011. Varied tolerance to NaCl salinity is related to biochemical changes in two contrasting lettuce genotypes. *Acta. Physiol. Plant.*, 33, Issue 5, pp. 1613–1622.
- Mansour, M.M.F. 1998. Protection of plasma membrane of onion epidermal cells by glycinebetaine and proline against NaCl stress. *Plant Physiol. Bio.*, 36, 767–772.

- Mansour, M.M.F. 2000. Nitrogen containing compounds and adaptation of plants to salinity stress. *Biol. Plant.*, 43, 491–500.
- Mansour, M.M.F. 1994. Changes in growth, solute potential and cell permeability of wheat cultivars under NaCl. *Biol. Plant.*, 36, pp. 429-434.
- Mansour, M.M.F. Salama, K.H.A. 1996. Comparative responses to salinity in wheat genotypes differing in salt tolerance. 1. Seedling growth and mineral relations Egypt. *J. Physiol.*, 20, pp. 1-15.
- Marcelis, L.F.M. Van Hooijdonk, J. 1999. Effect of salinity on growth, water use and nutrient use in radish (*Raphanus sativus* L.), *Plant Soil.*, 215, 57–64.
- Marschner, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants, Academic Press, London
- Matsumura, T. Kanechi, M., Inagaki, N., Maekawa, S. 1998. The effects of salt stress on ion uptake, accumulation of compatible solutes, and leaf osmotic potential in safflower, *Chrysanthemum paludosum* and sea aster. *J. Jpn. Soc. Hortic. Sci.*, 67, 426–431.
- Matysik, J. Alia, Bhalu, B., Mohanty, P. 2002. Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants. *Curr. Sci.*, 82, 525–532.
- Maxwell, K. Johnson, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence – A practical guide. *J. Exp. Bot.*, 51, 659–668.
- McConn, M. Creelman, R.A., Bell, F., Mullet, J.E., Browse, J. 1997. Jasmonate is essential for insect defense in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94, 5473–5477.
- McCue, R.F. Hanson, A.D. 1990. Drought and salt tolerance: towards understanding and application, *Tibtech.*, 8, 358–362.
- Meloni, D. A. Oliva, M. A., Ruiz, H.A., Martinez, C.A. 2001. Contribution of proline and inorganic solutes to osmotic adjustment in cotton under salt stress. *J. Plant Nutr.*, 24, 599–612.
- Meyer, A.J. 2008. The integration of glutathione homeostasis and redox signaling. *Plant Physiol.*, 165 1390-1403.
- Mitsuya, S. Takeoka, Y., Miyake, H. 2000. Effects of sodium chloride on foliar ultrastructure of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) plantlets grown under light and dark conditions in vitro. *J. Plant Physiol.*, 157, 661–667.
- Mittal, R. Dubey, R.S. 1991, Behaviour of peroxidases in rice: changes in enzyme activity and isoforms in relation to salt tolerance. *Plant Physiol. Bio.*, 29, 31-40.

- Mittal, S. Kumari, N., Sharma, V. 2012. Differential response of salt stress on *Brassica juncea*: photosynthetic performance, pigment, proline, D1 and antioxidant enzymes. *Plant Physiol. Bio.*, 54, 17–26.
- Mittler, R. Zilinskas, B.A. 1992. Molecular cloning and characterization of a gene encoding pea cytosolic ascorbate Peroxidase. *J. Biol. Chem.*, 267, 21802–21807.
- Mittler, R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.*, 7, 405–410.
- Mittler, R. Vanderauwera, S., Gollery, M., Van Breusegem F. 2004. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends Plant Sci.*, 9, 490–498.
- Mittova, V. Guy, M., Tal, M., Volokita, M. 2002. Response of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii* to salt-dependent oxidative stress: increased activities of antioxidant enzymes in root plastids. *Free Radic. Res.*, 36, 195–202.
- Mittova, V. Guy, M., Tal, M., Volokita, M. 2004. Salinity up - regulates the antioxidative system in root mitochondria and peroxisomes of the wild salt - tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii*. *J. Exp. Bot.*, 55, 1105–1113.
- Mizrahi, Y. Blumofeld, A., Bittner, S., Richmond, A.E. 1971. Abscisic acid and cytokinin content of leaves in relation to salinity and relative humidity. *Plant Physiol.*, 48, 752–755.
- Moftah, A.B. Michel, B.B. 1987. The effect of sodium chloride on solute potential and proline accumulation in soybean leaves. *Plant Physiol.*, 83, 283–286.
- Mohammad, M. Shibli, R., Ajouni, M., Nimri, L. 1998. Tomato root and shoot responses to salt stress under different levels of phosphorus nutrition. *J. Plant Nutr.*, 21, 1667–1680.
- Mohanty, A. Kathuria, H., Ferjani, A., Sakamoto, A., Mohanty, P., Murata, N., Tyagi, A.K. 2002. Transgenics of an elite indica rice variety Pusa Basmati 1 harbouring the *codA* gene are highly tolerant to salt stress. *Theor. Appl. Genet.*, 106, 51–57.
- Moller, I.M. 2001. Plant mitochondria and oxidative stress: electron transport, NADPH turnover, and metabolism of reactive oxygen species. *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.*, 52, 561–591.
- Montero, E. Cabot, C., Poschenrieder, C.H., Barcelo, J. 1998. Relative importance of osmotic-stress and ion-specific effects on ABA-mediated inhibition of leaf expansion growth in *Phaseolus vulgaris*. *Plant Cell. Environ.*, 21: 54–62.

- Montero, E. Cabot, C., Barcelo, J., Poschenrieder, C. 1997. Endogenous abscisic acid levels are linked to decreased growth of bush bean plants treated with NaCl. *Plant Physiol.*, 101, 17–22.
- Moons, A. Prisen, E., Bauw, G., Montagu, M.V. 1997. Antagonistic effects of abscisic acid and jasmonates on salt-inducible transcripts in rice roots. *Plant Cell.*, 92, 243–259.
- Moran, J.F. Becana, M., Iturbe-Ormaetxe, I., Frechilla, S., Klucas, R.V., Aparicio-Tejo, P. 1994. Drought induces oxidative stress in pea plants. *Planta.*, 194, 346–352.
- Morgan, P.W. 1990. Effects of abiotic stresses on plant hormone systems. In: Alscher RG, Cumming, J.R. (eds) *Stress responses in plants: adaptation and acclimation mechanism*. Wiley Liss, New York.
- Mullineaux, P.M. Rausch, T. 2005. Glutathione, photosynthesis and the redox regulation of stress-responsive gene expression. *Photosynthetic Res.*, 86, 459–474.
- Munné-Bosch, S. 2005. The role of α -tocopherol in plant stress tolerance. *J. Plant Physiol.*, 162, 743–748.
- Munns, R. Schachtman, D., Condon, A. 1995. The Significance of a Two-Phase Growth Response to Salinity in Wheat and Barley. *Funct. Plant Bio.*, 22(4), 561–569.
- Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell. Environ.*, 25, 239–250.
- Munns, R. 2002. Salinity, growth and phytohormones. In: Läuchli A, Lüttge U (eds) *Salinity: environment – plants – molecules*. Kluwer, The Netherlands, 271–290.
- Munns, R. 2010. ‘Approaches to identifying genes for salinity tolerance and the importance of timescale.’ *Methods Mol. Biol.*, 639, 25–38.
- Munns, R. King, R.W. 1988. Abscisic acid is not the only stomatal inhibitor in the transpiration stream of wheat plants. *Plant Physiol.*, 88, 703–708.
- Munns, R. Termaat, A. 1986. Whole-Plant Responses to Salinity. *Funct. Plant Bio.*, 13(1), 143–160.
- Munns, R. Tester, M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Ann. Rev. of Plant Bio.*, 59, 651–681.

- Murakeozy, E.P. Nagy, Z., Duhaze, C., Bouchereau, A., Tuba, Z. 2003. Seasonal changes in the levels of compatible osmolytes in three halophytic species of inland saline vegetation in Hungary. *J. Plant Physiol.*, 160, 395–401.
- Murata, N. Mohanty, P.S., Hayashi, H., Papageorgiou, G.C. 1992. Glycinebetaine stabilizes the association of extrinsic proteins with the photosynthetic oxygen-evolving complex. *FEBS Lett.*, 296, 187–189.
- Naqvi, S.S.M. Ansari, R., Kuawada, A.N. 1982. Responses of salt stressed wheat seedlings to kinetin. *Plant Sci. Lett.*, 26, 279–283.
- Navrot, N. Rouhier, N., Gelhaye, E., Jaquot, J.P. 2007. Reactive oxygen species generation and antioxidant systems in plant mitochondria. *Plant Physiol.*, 129, 185–195.
- Nayyar, H. Walia, D.P., Kaistha, B.L. 1995. Performance of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) seed primed with growth regulators and inorganic salts. *Indian J. Agric. Sci.*, 65: 116–122.
- Nelson, D.E. Rammesmayer, G., Bohnert, H.J. 1998. Regulation of cell-specific inositol metabolism and transport in plant salinity tolerance. *Plant Cell.*, 10, 753–764.
- Nelson, D.E. Koukoumanos, M., Bohnert, H.J. 1999. Myo-inositol-dependent sodium uptake in ice plant, *Plant Physiol.*, 119, 165–172.
- Niyogi, K.K. Shih, C., Chow, W.S., Pogson, B.J., DellaPenna, D., Bjorkman, O. 2001. Photoprotection in a zeaxanthin- and lutein-deficient double mutant of *Arabidopsis*. *Photosynthetic Res.*, 67, 139–145.
- Noctor, G. Gomez, L., Vanacker, H., Foyer, C.H. 2002. Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signalling. *J. Exp. Bot.*, 53, 1283–304.
- Noctor, G. Foyer, C.H. 1998. Re-evaluation of the ATP: NADPH budget during C₃ photosynthesis. A contribution from nitrate assimilation and its associated respiratory activity. *J. Exp. Bot.* 49, 1895–1908.
- Ohkawa, H. Ohishi, N., Yagi, Y. 1979. Assay of lipid peroxides in animal tissue by thiobarbituric acid reaction. *Anal. Bio.*, 95, 351–358.
- Oukarroum, A. Bussotti, F., Goltsev, V., Hazem, M.K. 2015. Environmental and Experimental Botany 109. Correlation between reactive oxygen species production and photochemistry of photosystems I and II in *Lemna gibba* L. Plants under salt stress., 80–88.

- Öncel, I. Keleş, Y. 2002. Tuz stresi altındaki buğday genotiplerinde büyüme, pigment içeriği ve çözümler madde kompozisyonunda değişimler. *C.Ü. Fen-Edb. Fak. Fen Bilimleri Dergisi*, 23, 1–16.
- Pan, Y. Wu, L.J., Yu, Z.L. 2006. Effect of salt and drought stress on antioxidant enzymes activities and SOD isoenzymes of liquorice (*Glycyrrhiza uralensis Fisch*), *Plant Growth Regul.*, 49, 157-165.
- Panda, S.K. 2001. Response of green gram seeds under salinity stress. *Indian J. Plant Physiol.*, 6, 438-440.
- Panda, S.K. Upadhyay, R.K. 2004. Salt stress injury induces oxidative alterations and antioxidative defence in the roots of *Lemna minor*. *Biol. Plant.*, 48, 249–253.
- Papp, J.C. Ball, M.C., Terry, N. 1983. A comparative study of the effects of NaCl salinity on respiration, photosynthesis, and leaf extension growth in *Beta vulgaris L.* (sugar beet). *Plant, Cell. Environ.*, 6(8), 675-677.
- Pareek, A. Singla, S.L., Grover, A. 1997. Salt responsive proteins/genes in crop plants, in: P.K. Jaiwal, R.P. Singh, A. Gulati (Eds.), *Strategies for Improving Salt Tolerance in Higher Plants*, Oxford and IBH Publication Co. New Delhi., 365–391.
- Parida, A. Das, A.B., Das, P. 2002. NaCl stress causes changes in photosynthetic pigments, proteins and other metabolic components in the leaves of a true mangrove, *Bruguiera parviflora*, in hydroponic cultures. *J. Plant Biol.*, 45, 28–36.
- Parida, A.K. Das, A.B. 2004. Effects of NaCl stress on nitrogen and phosphorous metabolism in a true mangrove *Bruguiera parviflora* grown under hydroponic culture. *J. Plant Physiol.*, 161, 921–928.
- Parida, A.K. Das, A.B., Mohant, P. 2004. Investigations on the antioxidative defense responses to NaCl stress in a mangrove, *Bruguiera parviflora*: differential regulations of isoforms of some antioxidative enzymes. *Plant Growth Regul.*, 42, 213–226.
- Parida, A.K. Das, A.B. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecoto. Environ. Saf.*, 60, 324–349.
- Passioura, J.B. Munns, R. 2000. Rapid environmental changes that affect leaf water status induce transient surges or pauses in leaf expansion rate. *Aust. J. Plant Physiol.*, 27, 941–948.
- Pedranzani, H. Racagni, G., Alemano, S., Miersch, O., Ramirez, I., Pena-Cortes, H., Taleisnik, E., Machado-Domenech, E., Abdala, G. 2003. Salt tolerant tomato plants show increased levels of jasmonic acid. *Plant Growth Regul.*, 41, 149–158.

- Pena-Cortes, H. Willmitzer, L. 1995. The role of hormones in gene activation in response to wounding. In: Davies, P.J. (ed) Plant hormones: Physiol. Bioche. and mol. Bio. Kluwer, Dordrecht., 395–414.
- Peng, C.L. Ou, Z.Y., Liu, N., Lin, G.Z. 2005. Response to high temperature in flag Leaves of super high-yielding rice Pei'ai 64S/E32 and Liangyoupeijiu. Rice Sci., 12, 179-186.
- Pereira, W.E. de Siqueira, D.L., Martínez, C.A., Puiatti, M. 2000. Gas exchange and chlorophyll fluorescence in four citrus rootstocks under aluminium stress. J. Plant Physiol., 157, 513–520.
- Petrusa, L.M. Winicov, I. 1997. Proline status in salt tolerant and salt sensitive alfalfa cell lines and plants in response to NaCl. Plant Physiol. Bio., 35, 303–310.
- Pfannschmidt, T. 2003. Chloroplast redox signals: how photosynthesis controls its own genes. Trends Plant Sci., 8, 33-41.
- Polidoros, N.A. Scandalios, J.G. 1999. Role of hydrogen peroxide and different classes of antioxidants in the regulation of catalase and glutathione S-transferase gene expression in maize (*Zea mays L.*). Plant Physiol., 106, 112-120.
- Popp, M. Smirnov, N. 1995. Polyol accumulation and metabolism during water deficit, in: N. Smirnov (Ed.), Environment and Plant Metabolism: Flexibility and Acclimation. Bios. Sci. Oxford., 199–215.
- Pourkheirandish, M., Komatsuda, T. 2007. The importance of barley genetics ve domestication in a global perspective. Ann. of Botany., 100, 999-1008.
- Prakash, L. Prathapasanan, G. 1990. NaCl and gibberellic acid induced changes in the content of auxin, the activity of cellulose and pectin lyase during leaf growth in rice (*Oryza sativa*). Ann. Bot., 365, 251–257.
- Q, Yu. Rengel Z. 1999a. Drought and salinity differentially influence activities of superoxide dismutases in narrow-leafed lupins. Plant Sci., 142, 1–11.
- Q, Yu. Rengel, Z. 1999b. Micronutrient deficiency influences plant growth and activities of superoxide dismutases in narrow-leafed lupins. Ann. Bot., 83, 175–182.
- Quan, L.-J. Zhang, H.-Y., Shi, B., Li, W.W. 2008. Hydrogen peroxide in plants: a versatile molecule of the reactive oxygen species network. J. Integrat. Plant Biol., 50, 2-18.
- Quemener, B. Brillouet, J.M. 1983. Ciceritol, a pinitol digalactoside from seeds of chickpea, lentil and white lupin. Phytoche., 22, 1745–1751.

- Rabe, B. 1990. Stress physiology: the functional significance of the accumulation of nitrogen containing compounds. *J. Hort. Sci.*, 65, 231–243.
- Raggi, V. 1994. Changes in free amino acids and osmotic adjustment in leaves of water-stressed beans. *Physiol. Plant.*, 91, 427–434.
- Raha, S. Robinson, B.H. 2000. Mitochondria, oxygen free radicals, disease and ageing. *Trends Bio. Sci.*, 25, 502-508.
- Rains, D.W. 1989. Plant tissue and protoplast culture: application to stress physiology and biochemistry in *Plants Under Stress* (eds Jones, H.G., Flowers, T.J., Jones, M.B.) pp. Cambridge University Press, Cambridge, 181–196.
- Rausch, T. Wachter, A. 2005. Sulfur metabolism: a versatile platform for launching defence operations. *Trends Plant Sci.*, 10, 503-509.
- Reddy, A.R. Raghavendra, A.S., Photooxidative stress. in: K.V., Madhava Rao, A.S., Raghavendra, K.J., Reddy (Eds.). 2006. *Physiol. and Mole. Bio. of Stress Tolerance in Plants*. Springer, The Netherlands, 157-186.
- Reddy, M.P. Sanish, S., Iyengar, E.R.R. 1992. Photosynthetic studies and compartmentation of ions in different tissues of *Salicornia brachiata* Roxb. under saline conditions. *Photo.*, 26, 173–179.
- Rengasamy, P. 2002. Transient salinity and subsoil constraints to dryland farming in Australian sodic soils: an overview. *Aust. Journal of Experi. Agri.*, 42(3), 351–361.
- Rhoades, D. Rich, P.J. 1988. Preliminary genetic studies of the phenotype of betaine deficiency in *Zea mays* L. *Plant Physiol.*, 88, 102–108.
- Rhoades, D. Hanson, A.D. 1993. Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 44, 357–384.
- Rhoades, D.P. Rich, J., Myers, A.C., Rueter, C.C. Jamieson, G.C. 1987. Determination of betaines by fast atom bombardment mass spectrometry: Identification of glycinebetaine deficient genotypes of *Zea mays*. *Plant Physiol.*, 84, 781–788.
- Ribaut, J.M. Pilet, P.E. 1994. Water stress and indole-3ylacetic acid content of maize roots. *Planta.*, 193, 502–507.
- Ribaut, J.M. Pilet, P.E. 1991. Effect of water stress on growth, osmotic potential and abscisic acid content of maize roots. *Plant Physiol.*, 81, 156–162.
- Riquelme, A. Cardemil, L. 1993. Peroxidases in the cell walls of seed and seedlings of *Araucaria araucana*. *Phytoche.*, 32, 15-20.

- Robinson, S.P. Jones, J.P. 1986. Accumulation of glycinebetaine in chloroplasts provides osmotic adjustment during salt stress. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13, 659–668.
- Romeroaranda, R. Soria, T., Cuartero, J. 2001. Tomato plant— water uptake and plant–water relationships under saline growth conditions. *Plant Sci.*, 160, 265–272.
- Romero-Puertas, M.C. Corpas, F.J., Sandalio, L.M., Leterrier, M., Rodriguez Serrano, M., del Rio, L.A.J., Palma, M. 2006. Glutathione reductase from pealeaves: response to abiotic stress and characterization of the peroxisomal isozyme. *New Phytol.*, 170, 43-52.
- Rudolph, A.S. Crowe, J.H., Crowe, L.M. 1986. Effect of three stabilizing agents— proline, betaine and trehalose, on membrane phospholipids. *Arch. Bio. Biophys.*, 245, 134–143.
- Russel, J.C. Kadry, L., Hanna, A.B. 1965. Sodic soils in Iraq. *Agrokonomia ES Talajtan. Tom.*, 14(Suppl.), 91-97.
- Saha, P. Chatterjee, P., Biswas, A.K. 2010. NaCl pretreatment alleviates salt stress by enhancement of antioxidant defense system and osmolyte accumulation in mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek). *Indian J. Exp. Biol.*, 48, 593–600.
- Sairam, R.K. Rao, K.V., Srivastava, G.C. 2002. Differential response of wheat genotypes to long-term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. *Plant Sci.*, 163, 1037–1046.
- Sanchez-Romero, C. Garcia-Gomes, M. L., Pliego-Alfaro, F. and Heredis, A. 1993. Peroxidase activities and isoenzyme profiles associated with development of avocado (*Persea americana* M.) leaves at different ontogenetic stages. *Journal of Plant Growth Regu.*, 12, 95-100.
- Saneoka, H. Nagasaka, C., Hahn, D.T., Yang, W.J., Premachandra, G.S., Joly, R.J., Rhodes, D. 1995. Salt tolerance of glycinebetaine– deficient and–containing maize lines. *Plant Physiol.*, 107, 631–638.
- Santos, C. Azevedo, H., Caldeira, G. 2001. In situ and in vitro senescence induced by KCl stress: nutritional imbalance, lipid peroxidation and antioxidant metabolism. *J. Exp. Bot.*, 52, 351–360.
- Sarhan, F. Perras, M. 1987. Accumulation of a high molecular weight protein during cold hardening of wheat (*Triticum aestivum* L.), *Plant Cell. Physiol.*, 28, 1173–1179.
- Sayed, O.H. 2003. Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal crop research. *Photosyn.*, 41, 321–330.

- Scandalias, J.G. 1990. Response of plant antioxidant defense genes to environmental stress. *Adv. Genet.*, 28, 1-41.
- Schansker, G., Tóth, S.Z., Strasser, R.J. 2005. Methylviologen and Dibromothymoquinone treatments of pea leaves reveal the role of photosystem I in the Chl a fluorescence rise OJIP. *Bio. Biophys. Acta.*, 1706, 250–261.
- Sebanek, J. 1992. *Plant Physiol.*, Elsevier Sci. Publishers, State Agri. Publishing House Prague., 215-269.
- Sembdner, G., Parthier, B. 1993. The biochemistry and physiology and molecular actions of jasmonates. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 44, 569–586.
- Sgherri, C.L.M., Loggini, B., Puliga, S., Navari-izzo, F. 1994. Antioxidant system in *Sporobolus stapfianus*. changes in response to desiccation and rehydration. *Phytoche.*, 35(3), 561-565.
- Shakhatreh, Y., Haddad, N., Alrababah, M., Grveo, S., Ceccarelli, S. 2010. Phenotypic diversity in wild barley (*Hordeum vulgare* L. ssp. *spontaneum* (C. Koch) Thell.). accessions collected in Jordan. *Genetic Resources and Crop Evolution.*, 57(1), 131-146.
- Shannon, M.C. 1998. Adaptation of plants to salinity. *Adv. Agron.*, 60, 75–119.
- Shannon, M.C., Grieve, C.M. 1999. Tolerance of vegetable crops to salinity. *Sci. Hort.*, 78, 5–38.
- Schansker, G., Tóth, S.Z., Strasser, R.J. 2005. Methylviologen and dibromothymoquinone treatments of pea leaves reveal the role of photosystems I in the Chl a fluorescence rise OJIP. *Biochim. Biophys. Acta.*, 1706, 250–261.
- Sheokand, S., Bhankar, V., Sawhney, V. 2010. Ameliorative effect of exogenous nitric oxide on oxidative metabolism in NaCl treated chickpea plants. *Braz. J. Plant Physiol.*, 22, 81–90.
- Sheveleva, E., Chmara, W., Bohnert, H.J., Jensen, R.G. 1997. Increased salt and drought tolerance by D-ononitol production in transgenic *Nicotiana tabaccum* L. *Plant Physiol.*, 115, 1211–1219.
- Sieferman-Harms, D. 1987. The light harvesting function of carotenoids in photosynthetic membrane. *Plant Physiol.*, 69, 561-568.
- Singer, M.A., Lindquist, S. 1998. Multiple effects of trehalose on protein folding in vitro and in vivo. *Molec. Cell.*, 1, 639–648.
- 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.

- Singh, N.K. Bracken, C.A., Hasegawa, P.M., Handa, A.K., Buckel, S., Hermodson, M.A., Pfankoch, F., Regnier, F.E., Bressan, R.A. 1987. Characterization of osmotin. A thaumatin-like protein associated with osmotic adjustment in plant cells. *Plant Physiol.*, 85, 529–536.
- Singh, S. Anjum, N.A., Khan, N.A., Nazar, R. 2008. Metal-binding "peptides and antioxidant defence system in plants: significance in cadmium tolerance. In: N.A. Khan, S. Singh, (Eds.). *Abiotic Stress and Plant Responses*, IK Internati. New Delhi. pp., 159-189.
- Singh, S.C.S inha, R.P., Hader, D.P. 2002. Role of lipids and fatty acids in stress tolerance in cyanobacteria. *Acta. Protozool.*, 41, 297–308.
- Sivasankar, S. Sheldrick, B., Rothstein, S. 2000. Expression of allene oxide synthase determines defense gene activation in tomato. *Plant Physiol.*, 122, 1335–1342.
- Smirnoff, N. 1995. Antioxidant systems and plant response to the environment. In: Smirnoff, N. (Ed.), *Environment and Plant Metabolism: Flexibility and Acclimation*. Bios. Sci. Publish. Oxford, pp., 217–243.
- Smirnoff, N. Cumbes, Q.J. 1989. Hydroxyl radical scavenging of compatible solutes, *Phyto.*, 28, 1057–1060.
- Smirnoff, N. 2000. Ascorbic acid: metabolism and functions of a multifaceted Molecule. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 3, 229-235.
- Sreenivasasulu, N. Grimm, B., Wobus, U., Weschke, W. 2000. Differential response of antioxidant compounds to salinity stress in salt-tolerant and salt-sensitive seedlings of foxtail millet (*Setaria italica*). *Plant Physiol.*, 109, 435–442.
- Srivastava, A.K. Bhargava, P., Rai, L.C. 2005. Salinity and copper-induced oxidative damage and changes in antioxidative defense system of *Anabaena doliolum*, *W.J. Microb. Bio.*, 22, 1291-1298.
- Storey, R. Ahmad, N., Wyn Jones, R.G. 1977. Taxonomic and ecological aspects of the distribution of glycinebetaine and related compounds in plants. *Oecologia.*, 27, 319–322.
- Strasser, R.J. 1981. The grouping model of plant photosynthesis: heterogeneity of photosynthetic units in thylakoids. In: Akoyunoglou G (Ed) *Photosynthesis III. Structure and molecular organisation of the photosynthetic apparatus*. Balaban Internati. Sci. Servi., Philadelphia., 727-737.
- Strasser R.J. Srivastava A., Tsimilli-Michael, M. 2000. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus M., Pathre U., Mohanty P. (eds.): *Probing Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation*. Taylor and Francis, London, 445–483.

- Sudhakar, C. Lakshmi, A., Giridarakumar, S. 2001. Changes in the antioxidant enzyme efficacy in two high yielding genotypes of mulberry (*Morus alba*) under NaCl salinity Plant Sci, 161, pp. 613-619.
- Sweetlove, L.J. Foyer, C.H. 2004. Roles for reactive oxygen species and antioxidants in plant mitochondria. in: D.A. Day, A.H. Millar, J. Whelan (Eds.), Plant Mitochondria: From Genome to Function, Advances in Photosynthesis and Respiration, vol. 1. Kluwer Academic Press, Dordrecht, The Netherlands, pp., 307-320.
- Szarka, A. Horemans, N., Kovacs, Z., Grof, P., Mayer, M., Banhegyi, G. 2007. ehydroascorbate reduction in plant mitochondria is coupled to the respiratory electron transfer chain. Plant. Physiol., 129, 225-232.
- Takahashi, M. Shiraishi, T., Asada, K. 1988. Superoxide production in aprotic interior of chloroplast thylakoids. Arch. Biochem. Biophys., 267 14-722.
- Takahashi, S. Murata, N. 2005. Interruption of the Calvin cycle inhibits the repair of photosystem II from photodamage. Biochem. Biophys. Acta., 1708, 352–361.
- Tal, M. Katz, A., Heiken, H., Dehan, K. 1979. Salt tolerance in the wild relatives of the cultivated tomato: proline accumulation in *Lycopersicon esculentum* Mill., *L. peruvianum* Mill, and *Solanum pennellii* Cor. treated with NaCl and polyethylene glycol. New Phytol., 82, 349–360.
- Tanji, K.K. 2002. Salinity in the soil environment, in Salinity: Environment- Plants Mole.. Lauchli, A. and Lüttge, U. (eds.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht., 21-51.
- Tarczynski, M.C. Jensen, R.G., Bohnert, H.J. 1992. Expression of a bacterial *mtd* gene in transgenic tobacco leads to production and accumulation of mannitol. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 89, 2600–2604.
- Tausz, M. Ircelj, H., Grill, D. 2004. The glutathione system as a stress marker in plant ecophysiology: is a stress-response concept valid. J. Exp. Bot., 55, 1955–1962.
- Tester, M. Davenport, R. 2003. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. Ann. Bot., 91, 503–507.
- Thomas, J.C. Bohnert, H.J. 1993. Salt stress perception and plant growth regulators in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum*. Plant Physiol., 103, 1299–1304.
- Thomas, J.C. McElwain, E.F., Bohnert, H.J. 1992. Convergent induction of osmotic stress-responses: abscisic acid, cytokinin, and the effects of NaCl. Plant Physiol., 100: 416–423.

- Trebst, A. Depka, B., Holländer-Czytko, H. 2002. A specific role for tocopherol and of chemical singlet oxygen quenchers in the maintenance of photosystem II structure and function in *Chlamydomonas reinhardtii*. *FEBS Lett.*, 516, 156-160.
- Trebst, A. 2003. Function of β -carotene and tocopherol in photosystem II. *Zeitschrift für Naturforschung.*, 58, 609-620.
- Tsonev, T.D. Lazova, G.N., Stoinova, Z.G., Popova, L.P. 1998. A possible role for jasmonic acid in adaptation of barley seedlings to salinity stress. *J. Plant Growth Regul.*, 17, 153–159.
- Turan, M.A. Türkmen, N., Taban, N. 2007. Effect of NaCl on stomatal resistance and proline, chlorophyll, Na, Cl and K concentrations of lentil plants. *J. Agron.*, 6, 378– 381.
- Uma, S. Prasad, T.G., Kumar, M.U. 1995. Genetic variability in recovery growth and synthesis of stress proteins in response to polyethylene glycol and salt stress in finger millet. *Ann. Bot.*, 76, 43–49.
- Ushimaru, T. Nakagawa, T., Fujioka, Y., Daicho, K., Naito, M., Yamauchi, Y., Nonaka, H., Amako, K., Yamawaki, K., Murata, N. 2006. Transgenic *Arabidopsis* plants expressing the rice dehydroascorbate reductase gene are resistant to salt stress. *J. Plant Physiol.*, 163, 1179-1184.
- Varshney, K.A. Gangwar, L.P., Goel, N. 1988. Choline and betaine accumulation in *Trifolium alexandrinum* L. during salt stress. *Egyptian J. Bot.*, 31, 81–86.
- Verslues, P.E. Agarwal, M., Agarwal, S.K., Zhu, J., Zhu, J.K. 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *Plant, J.*, 45, 523–539.
- Von Bothmer, R. Jacobsen, N., Baden, C., Jorgensen, R.B., Linde-Laursen, I. 1995. An ecogeographical study of the genus *Hordeum*, systematic and ecogeographic studies on crop gene pools 7, second edition. *Internat. Plant Genetic Resour. Institute, Rome*, 929-0432-292.
- Von Bothmer, R., Sato, K., Komatsuda, T., Yasuda, S., Fischbeck, G. 2003. The domestication of cultivated barley, diversity in barley (*Hordeum vulgare*). In: von Bothmer, R., Hintum, T.V., Knupffer, H., Sato, K. (eds.), Chapter 2, Amsterdam. Elsevier, The Netherlands, pp., 9–27.
- Vranova, E. Atichartpongkul, S., Villarroel, R., Montagu, M.V., Inze, D., Camp, W.V. 2002. Comprehensive analysis of gene expression in *Nicotiana tabacum* leaves acclimated to oxidative stress. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99, 870-875.
- Vranova, E. Inze, D., Van Breen, F. 2002. Signal transduction during oxidative stress. *J. Exp. Bot.*, 53, 1227–1236.

- Walden, R. Cordeiro, A., Tiburcio, A.F. 1997. Polyamines: small molecules triggering pathways in plant growth and development. *Plant Physiol.*, 113, 1009–1013.
- Walker, M.A. Dumbroff, E.B. 1981. Effects of salt stress on abscisic acid and cytokinin levels in tomato. *Z. Pflanzenphysiol.*, 101, 461–470.
- Wang, S.Y. Jiao, H., Faust, M. 1991. Changes in ascorbate, glutathione and related enzyme activity during thidiazuron-induced bud break of apple, *Plant Physiol.*, 82, 231–236.
- Wang, X. 1999. The role of phospholipase D in signaling cascade. *Plant Physiol.*, 120, 645–651.
- Wang, Y. Mopper, S., Hasentein, K.H. 2001. Effects of salinity on endogenous ABA, IAA, JA, and SA in *Iris hexagona*. *J. Chem. Ecol.*, 27(2), 327–342.
- Wang, Y. Nil, N. 2000. Changes in chlorophyll, ribulose biphosphate carboxylase–oxygenase, glycine betaine content, photosynthesis and transpiration in *Amaranthus tricolor* leaves during salt stress. *J. Hortic. Sci. Bio.*, 75, 623–627.
- Wang, Y. Wisniewski, M., Meilan, R., Uratsu, S.L., Cui, M.G., Dandekar, A., Fuchigami, L. 2007. Ectopic expression of Mn-SOD in *Lycopersicon esculentum* leads to enhanced tolerance to salt and oxidative stress. *J. Appl. Horticul.*, 9, 3–8.
- Wang, Y. Ying, Y., Chen, J., Wang, X.C. 2004. Transgenic Arabidopsis overexpressing Mn-SOD enhanced salt-tolerance. *Plant Sci.*, 167, 671–677.
- Wang, Y. Nil, N. 2000. Changes in chlorophyll, ribulose biphosphatecarboxylase–oxygenase, glycine betaine content, photosynthesis and transpiration in *Amaranthus tricolor* leaves during salt stress. *J. Hortic. Sci. Bio.*, 75, 623–627.
- Wasternack, C. Hause, B. 2002. Jasmonates and octadecanoids – signals in plant stress response and development. In: Moldave, K, (ed) *Progress in nucleic acid research and molecular biology*. Vol. 72. Academic, New York, 165–221.
- Weigel, P. Weretilnyk, E.A., Hanson, A.D. 1986. Betaine aldehyde oxidation by spinach chloroplasts. *Plant Physiol.*, 82, 753–759.
- Weimberg, R. 1987. Solute adjustment in leaves of species of wheat at two different stages.
- Wimmer, M.A. Muhling, K.H., Läuchli, A., Brown, P.H., Goldbach, H.E. 2003. The Interaction between salinity and boron toxicity affects the subcellular distribution of ions and proteins in wheat leaves. *Plant Cell. Environ.*, 26, 1267–1274.

- Winicov, I. 1998. New molecular approaches to improving salt tolerance in crop plants. *Ann. Bot.*, 82, 703–710.
- Wise, R.R. Naylor, A.W. 1987. Chilling-enhanced photooxidation. Evidence for the role of singlet oxygen and superoxide in the breakdown of pigments and endogenous antioxidants. *Plant Physiol.*, 83, 278-282.
- Wu, G. Wei, Z.K., Shao, H.B. 2007. The mutual responses of higher plants to environment: physiological and microbiological aspects. *Biointerfaces.*, 59, 113-119.
- Wu, J.L. Seliskar, D.M., Gallagher, J.L. 1998. Stress tolerance in the marsh plant *Spartina patens*: impact of NaCl on growth and root plasma membrane lipid composition. *Plant Physiol.*, 102, 307–317.
- Wyn Jones, R.G. Storey, R. 1978. Salt stress and comparative physiology in the Gramineae: IV. Comparison of salt stress in *Spartina X townsendii* and three barley cultivars. *Aust. J. Plant Physiol.*, 5, 839–850.
- Wyn Jones, R.G. Gorham, J., McDonnell, E. 1984. Organic and inorganic solute contents as selection criteria for salt tolerance in the Triticeae, in: R. Staples, G.H. Toennissen (Eds.), *Salinity Tolerance in Plants: Strategies for Crop Improvement*. Wiley, New York, 189–203.
- Wyn Jones, R.G. 1984. Phytochemical aspects of osmotic adaptation, in: Timmermann, B.N. Steelink, C., Loewus F.A.(Eds.), *Recent Advances in Phytochemistry*, vol. 13, Plenum Press, New York, 5–78.
- Wyn Jones, R.G. 1981. Salt tolerance, in: C.B. Johnson (Ed.), *Physiological Processes Limiting Plant Productivity*, Butterworths, London, 271–292.
- Wyn Jones, R.G. Storey, R. 1981. Betaines, in: Paleg, L.G. Aspinall, A. (Eds.), *The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants*. Academic Press. Sydney, 171–204.
- Xiang, C. Werner, V., Christensen, E.M., Oliver, D.J. 2001. The biological functions of glutathione revisited in *Arabidopsis* transgenic plants with altered glutathione levels. *Plant Physiol.*, 126, 564-574.
- Yamada, A. Saitoh, T., Mimura, T., Ozeki, Y. 2002. Expression of mangrove allene oxide cyclase enhances salt tolerance in *Escherichia coli*. yeast, and tobacco cells. *Plant Cell. Physiol.*, 43, 903–910.
- Yamada, T. Takatsu, Y., Manabe, T., Kasumi, M., Marubashi W. 2003. Suppressive effect of trehalose on apoptotic cell death leading to petal senescence in ethylene-insensitive flowers of gladiolus. *Plant Sci.*, 164, 213–221.

- Yamaya, T. Matsumoto, H. 1989. Accumulation of asparagines in NaCl-stressed barley seedlings. *Berichte des Ohara Institut für Landwirtschaftliche Bio. Okayama Universität.*, 19, 181–188.
- Yancey, P.H. Clark, M.B., Hands, S.C., Bowlus, R.D., Somero, G.N. 1982. Living with water stress: evaluation of osmolyte systems. *Sci.*, 217, 1214–1222.
- Yang, W.-J. Rich, P.J., Axtell, J.D., Wood, K.V., Bonham, C.C., Ejeta, G., Mickelbart, M.V., Rhodes, D. 2003. Genotypic variation for glycinebetaine in sorghum. *Crop. Sci.*, 43, 162–169.
- Yentür, S. 2003. Bitki Anatomisi, İstanbul Üniversitesi Yayınları, No: 3808, 69-92.
- Yılmaz, E. Tuna, A.L., Bürün, B. 2011. Bitkilerin Tuz Stresi Etkilerine Karşı Geliştirdikleri Tolerans Stratejileri. Celal Bayar Üniversitesi, Fen Bilimleri Dergisi, 1-24.
- Yusuf, M.A. Kumar, D., Rajwanshi, R., Strasser, R.J., Tsimilli Michael, M., Govindjee Sarin, N.B. 2010. Overexpression of -tocopherol methyl transferase gene in transgenic Brassica juncea plants alleviates abiotic stress: physiological and chlorophyll fluorescence measurements. *Biochim. Biophys. Acta.*, 1797, 1428–1438.
- Zaimoğlu, S. Doğru, A. 2016. Farklı mısır genotiplerinde Tuz Stresinin Bazı Büyüme Parametreleri ve Fotosentetik Aktivite Üzerindeki Etkileri. 23. Ulusal biyoloji kongresi, 5-9 Eylül 2016, Gaziantep Üniversitesi, Gaziantep, 270.
- Zhu, J. Meinzer, F.C. 1999. Efficiency of C-4 photosynthesis in *Atriplex lentiformis* under salinity stress. *Aust. J. Plant Physiol.*, 26, 79–86.
- Zhu, J.K. 2001. Plant salt tolerance. *Trends Plant Sci.*, 6, 66–71.

ÖZGEÇMİŞ

Serkan CANAVAR, 09.09.1984'de Ankara'da doğdu. İlk ve orta öğrenimini Kırıkkale'de tamamladı. 2004 yılında başladığı Tokat Gaziosmanpaşa Üniversitesi Ziraat Mühendisliği, Bitki Koruma Bölümü'nden 2008 yılında mezun oldu. 2010 yılında Gıda Tarım ve Hayvancılık Bakanlığı'nın Düzce İl Müdürlüğüne ataması oldu. 2014 yılında Sakarya Üniversitesi Biyoloji Bölümü'nde yüksek lisans eğitimine başladı. Halen Erenler İlçe Gıda Tarım ve Hayvancılık Müdürlüğünde Ziraat Mühendisi olarak görev yapmaktadır.