

**T.C.
SAKARYA ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

**TUZ STRESİ ALTINDAKİ FARKLI BUĞDAY (*Triticum aestivum*
L.) GENOTİPLERİNDE BOR UYGULAMALARININ İYİLEŞTİRİCİ
ETKİSİNİN ARAŞTIRILMASI**

**YÜKSEK LİSANS TEZİ
Şansel BİLDİREN**

Enstitü Anabilim Dalı : BİYOLOJİ BÖLÜMÜ
Tez Danışmanı : Dr. Öğr. Üyesi Ali DOĞRU

2018

T.C.
SAKARYA ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

**TUZ STRESİ ALTINDAKİ FARKLI BUĞDAY (*Triticum aestivum*
L.) GENOTİPLERİNDE BOR UYGULAMALARININ İYİLEŞTİRİCİ
ETKİSİNİN ARAŞTIRILMASI**

YÜKSEK LİSANS TEZİ

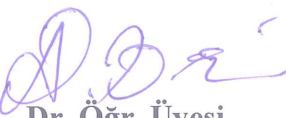
Şansel BİLDİREN

Enstitü Anabilim Dalı : BİYOLOJİ BÖLÜMÜ

Bu tez 02.01.2019 tarihinde aşağıdaki jüri tarafından oybirliği / oyçokluğu ile kabul edilmiştir.


Doç. Dr. Özlem AKSOY

Jüri Başkanı


Dr. Öğr. Üyesi
Ali DOĞRU

Üye


Prof. Dr. Ali UZUN

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.

Şansel BİLDİREN

02.01.2019

TEŞEKKÜR

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.

Laboratuvar olanakları konusunda anlayış ve yardımlarını esirgemeyen Sakarya Üniversitesi Biyoloji Bölüm Başkanı Prof. Dr. Ali UZUN'a teşekkür ederim. Ayrıca tez çalışmamın başından sonuna kadar maddi ve manevi açıdan yardımlarını esirgemeyen babam Ömer BİLDİREN, annem Handan BİLDİREN, ağabeyim Asel BİLDİREN, her zaman yanımda olan ve desteğini hiç eksik etmeyen değerli arkadaşım Muhammet GÜLER'e teşekkürlerimi sunarım.

İÇİNDEKİLER

TEŞEKKÜR	i
İÇİNDEKİLER	ii
SİMGELER VE KISALTMALAR LİSTESİ	vi
ŞEKİLLER LİSTESİ	viii
TABLolar LİSTESİ	xi
ÖZET	xii
SUMMARY	xiii
BÖLÜM 1.	
GİRİŞ	1
BÖLÜM 2.	
KAYNAK ARAŞTIRMASI	9
2.1. Bitkilerde Büyüme, Gelişme Ve Stres Kavramı	10
2.2. Stres Faktörlerinin Sistematiği	11
2.3. Bitkilerin Strese Karşı Verdikleri Cevaplar	11
2.3.1. Stresten kaçma	12
2.3.2. Stres sakınması	12
2.3.3. Stres adaptasyonu	13
2.3.4. Stres aklımasyonu	13
2.3.5. Stres toleransı	13
2.4. Tuz Stresi	13
2.4.1. Toprak tuzluluğunun sebepleri	14
2.4.2. Tuzluluğun bitki üzerindeki sınırlayıcı etkileri	15
2.4.3. Tuzluluğun bitkilerde su ve iyon dengesine etkileri	17

2.4.4. Tuzluluğun bitkilerde mineral madde beslenmesine etkileri ..	19
2.4.5. Tuzluluğun proteinler ve karbohidratlar üzerine etkisi	20
2.4.6. Tuzluluğun bitkilerde fotosentez üzerine etkileri	21
2.4.6.1. Tuzluluğun stoma hareketlerine etkileri	23
2.4.6.2. Tuzluluğun kloroplastlar üzerine etkileri	23
2.4.6.3. Tuzluluğun fotosentetik mekanizmaya etkileri	24
2.5. Oksidatif Stres Oluşumu	26
2.5.1. Singlet oksijen ($^1\text{O}_2$)	28
2.5.2. Süperoksit radikali (O_2^-)	28
2.5.3. Hidrojen peroksit (H_2O_2)	28
2.5.4. Hidroksil radikali (OH^-)	30
2.6. Bitkilerde Antioksidant Sistem	30
2.6.1. Enzimatik olmayan antioksidantlar	33
2.6.1.1. Askorbik asit.....	33
2.6.1.2. Tokoferoller	33
2.6.1.3. Karotenoidler	34
2.6.1.4. Glutasyon	34
2.6.1.5. Fenolik bileşikler	34
2.6.2. Antioksidant enzimler	35
2.6.2.1. Süperoksit dismutaz (SOD)	35
2.6.2.2. Askorbat peroksidaz (APOD)	36
2.6.2.3. Katalaz (KAT)	37
2.6.2.4. Glutasyon redüktaz (GR)	38
2.6.2.5. Guaiakol peroksidaz (GPOD).....	39
2.7. Bitkilerde Tuz Stresine Karşı Tolerans Mekanizmaları.....	39
2.7.1. Bitkilerde tuz içeriğinin düzenlenmesi	39
2.7.1.1. Tuzun bitki yapısına alınmaması	39
2.7.1.2. Tuzun eleme yöntemiyle uzak tutulması	40
2.7.1.3. Sukkulentlik ile tuz yoğunluğunun seyreltilmesi	40
2.7.1.4. Tekrar dağılım ile tuz yoğunluğunun seyreltilmesi ...	41
2.7.2. Bitkilerde tuz toleransını sağlayan mekanizmalar	41
2.7.2.1. İyon dengesi ve SOS sinyal iletim yolu	41

2.7.2.2. Tuz toleransında metabolitler	45
2.7.2.3. Tuz stresi boyunca indüklenen sinyal iletimi	47
2.7.2.4. Tuz stresine karşı oluşturulan cevap genleri	47
2.7.2.5. Koruyucu moleküller	48
2.7.2.6. Düzenleyici moleküller	49
2.8. Tuzluluk Toleranslarına Göre Bitkilerin Sınıflandırılması	49
2.9. Bor	52
2.10. Bor ve Tuz ile İlgili Yapılan Araştırmalar	56
2.11. Klorofil-a Floresans Tekniği	57
2.11.1. Klorofil-a floresans indüksiyon kinetikleri.....	58
2.11. Buğday (Triticum) ve Özellikleri	61
 BÖLÜM 3.	
MATERYAL VE YÖNTEM	67
3.1. Materyal	67
3.2. Yöntem	67
3.2.1. Kullanılan araç-gereçler	67
3.3. Bitki Yetiştirme Yöntemi	68
3.4. Analizler	69
3.4.1. Oransal su miktarı (OSM) ve membran hasarının belirlenmesi...	69
3.4.2. Fotosentetik pigment miktarının belirlenmesi	69
3.4.3. Malondialdehit (MDA) miktarının belirlenmesi	70
3.4.4. Hidrojen peroksit (H ₂ O ₂) miktarının belirlenmesi	71
3.4.5. Serbest prolin miktarının belirlenmesi	71
3.4.6. Klorofil a floresansı ölçümleri	72
3.5. Bazı Antioksidan Enzim Aktivitelerinin Belirlenmesi.....	72
3.5.1. Toplam süperoksit dismutaz (SOD) aktivitesinin belirlenmesi ..	72
3.5.2. Toplam askorbat peroksidaz (APOD) aktivitesinin belirlenmesi	73
3.5.3. Toplam glutatyon redüktaz (GR) aktivitesinin belirlenmesi ...	73
3.5.4. Toplam guaiakol peroksidaz (GPOD) aktivitesinin belirlenmesi.	74
3.6. İstatistik Analizler	74

BÖLÜM 4.

ARAŞTIRMA BULGULARI	75
4.1. Tuz Ve Bor Uygulamalarının Oransal Su Miktarına Etkisi	75
4.2. Tuz Ve Bor Uygulamalarının Klorofil a Miktarı Üzerine Etkisi	75
4.3. Tuz Ve Bor Uygulamalarının Klorofil b Miktarı Üzerine Etkisi	76
4.4. Tuz Ve Bor Uygulamalarının Top. Klorofil Miktarı Üzerine Etkisi ..	77
4.5. Tuz Ve Bor Uygulamalarının Top. Karotenoid Miktarı Üzerine Etkisi	77
4.6. Tuz Ve Bor Uygulamalarının MDA Miktarı Üzerine Etkisi	78
4.7. Tuz Ve Bor Uygulamalarının H ₂ O ₂ Miktarı Üzerine Etkisi	79
4.8. Tuz Ve Bor Uygulamalarının Serbest Prolin Miktarı Üzerine Etkisi .	79
4.9. Tuz Ve Bor Uygulamalarının SOD Üzerine Etkisi	80
4.10. Tuz Ve Bor Uygulamalarının APOD Aktivitesi Üzerine Etkisi	82
4.11. Tuz Ve Bor Uygulamalarının GR Aktivitesi Üzerine Etkisi	82
4.12. Tuz Ve Bor Uygulamalarının GPOD Aktivitesi Üzerine Etkisi	83
4.13. Tuz Ve Bor Uygulamalarının Fotosentetik Aktivite Üzerine Etkisi .	84

BÖLÜM 5.

TARTIŞMA VE SONUÇ	91
KAYNAKLAR	100
ÖZGEÇMİŞ	121

SİMGELER VE KISALTMALAR LİSTESİ

AA	: Askorbik asit
ABA	: Absisik asit
APOD	: Askorbat peroksidaz
AOT	: Aktif oksijen türleri
B	: Bor
CAX1	: $\text{Ca}^{+2}/\text{H}^{+}$ antiportu
CaM	: Kalmodulin
CDPK	: Ca^{+2} 'ye bağlı protein kinaz
CHX	: Katyon/proton değıştirici
DAG	: Diaçilgliserol
DHAR	: Dehidroaskorbat redüktaz
ds/m	: Milyonda bir değeri
GPX	: Glutasyon peroksidaz
GR	: Glutasyon redüktaz
GPOD	: Guaiakol peroksidaz
Fd	: Ferrodoksin
FeSOD	: Demir süperoksit dismutaz
FNR	: Ferrodoksin NADP redüktaz
H_3BO_3	: Borik asit/ Boraks
HCA	: Hidrosinamik asit
HKT	: Yüksek afiniteli katyon kanalları
HO_2^{-2}	: Perhidroksil radikali
H_2O_2	: Hidrojen peroksit
Hsp	: Isı şok proteinleri
IAA	: İndol asetik asit
IP_3	: İnositol trifosfat

ITK	: Işık toplayıcı kompleks
KAT	: Katalaz
LCT	: Düşük afiniteli katyon kanalları
LEA	: Late embriyogenesis abundant
MAPK	: Mitojenle aktive edilen protein kinaz
mBar	: Desisimens/metre
MDHAR	: Monodehidroaskorbat redüktaz
NADP ⁺	: Nikotinamid adenin dinükleotit fosfat
NHX	: Na ⁺ /H ⁺ taşıyıcıları
NSCC	: Seçici olmayan katyon kanalları
¹ O ₂	: Singlet oksijen
O ₂ ⁻	: Süperoksit radikali
O ₂ ⁻²	: Peroksit iyonu
OH ⁻	: Hidroksil radikali
PEPC	: Fosfoenol pürivat karboksilaz
PIP2	: Fosfotidilkolininozitol bifosfat
PLC	: Fosfolipaz
POD	: Peroksidaz
ppm	: Milibar
PSI	: Fotosistem I
PSII	: Fotosistem II
Q _A	: Kinon A
Rubisco	: Ribulaz-1,5-bifosfat karboksilaz oksigenaz
SO ₄ ⁻²	: Sülfat
SOD	: Süperoksit dismutaz
SOS	: Salt overly sensitive
TF	: Transkripsiyon faktörleri

ŞEKİLLER LİSTESİ

Şekil 2.1. Bitki büyümesi ve gelişmesinde etkili olan stres faktörleri	10
Şekil 2.2. Bitkilerde çeşitli faktörlere bağlı olarak ortaya çıkan stres cevapları ..	12
Şekil 2.3. Toprak tuzluluğunun nedenleri	15
Şekil 2.4. Enerji transferi mekanizması ile AOT oluşumu	27
Şekil 2.5. Antioksidan sistemler	31
Şekil 2.6. Na ⁺ ’ ın bitkide hareketi	42
Şekil 2.7. Tuzluluk toleransı ile ilgili yollar ve SOS iyon homeostazı	44
Şekil 2.8. Tuz stresi altındaki bitkilerde iki fazlı etki modeli	51
Şekil 2.9. Bor rezervlerinin dünyadaki dağılımı	52
Şekil 2.10. Bitkilerde borun taşınımı	55
Şekil 2.11. OJIP eğrisi ve önemli zaman noktaları	59
Şekil 2.12. Botanik yapısına göre buğday çeşitleri	61
Şekil 2.13. Buğday tanesinin bileşimi	62
Şekil 2.14. Ülkemizde toplam tahıl ekim alanları	63
Şekil 3.1. Çalışmada kullanılan buğday genotipleri	67
Şekil 3.2. Buğday genotiplerine ait fideler ve büyüme ortamına aktarımı	68
Şekil 3.3. Uygulama yapılmış buğday genotiplerine ait bitkiler	69
Şekil 4.1. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki oransal su miktarı üzerine etkisi	75
Şekil 4.2. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki klorofil a miktarı üzerine etkisi	76
Şekil 4.3. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki klorofil b miktarı üzerine etkisi	76
Şekil 4.4. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki toplam klorofil miktarı üzerine etkisi	77

Şekil 4.5. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki toplam karotenoid miktarı üzerine etkisi	78
Şekil 4.6. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki MDA miktarı üzerine etkisi	78
Şekil 4.7. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki H ₂ O ₂ miktarı üzerine etkisi	79
Şekil 4.8. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki serbest prolin miktarı üzerine etkisi	80
Şekil 4.9. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki toplam SOD miktarı üzerine etkisi	80
Şekil 4.10. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki FeSOD aktivitesi üzerine etkisi	81
Şekil 4.11. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki Cu/ZnSOD aktivitesi üzerine etkisi	81
Şekil 4.12. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki MnSOD aktivitesi üzerine etkisi	81
Şekil 4.13. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki APOD aktivitesi üzerine etkisi	82
Şekil 4.14. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki GR aktivitesi üzerine etkisi	83
Şekil 4.15. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki GPOD aktivitesi üzerine etkisi	83
Şekil 4.16. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının Momtchil genotipinde klorofil a floresansı indüksiyon eğrisi	85
Şekil 4.17. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının Pamukova-97 genotipinde klorofil a floresansı indüksiyon eğrisi.....	85
Şekil 4.18. Tuz, bor ve tuz+bor uygulanan farklı buğday genotiplerinin yapraklarında PSII aktivitesini karakterize eden bazı klorofil a parametrelerindeki değişimler	86
Şekil 4.19. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının Momtchil genotipinin fotosentetik birimlerindeki reaksiyon merkezlerinin durumu üzerine etkisi	89

Şekil 4.20. Tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının Pamukova-97 genotipinin fotosentetik birimlerindeki reaksiyon merkezlerinin durumu üzerine etkisi	90
---	----



TABLolar LİSTESİ

Tablo 2.1. Önemli kültür bitkilerinin toprak tuzluluğuna karşı duyarlılıkları	18
Tablo 2.2. Bitkilerde enzimatik olmayan ve enzimatik antioksidanların lokalizasyon ve roller	32
Tablo 2.3. JIP testinden elde edilen bazı parametreler ve tanımları	60
Tablo 2.4. 1930-2000 Yılları Türkiye Buğday Ekim Alanı, Üretimi ve Verimi	64
Tablo 2.5. 2008-2017 Yılları Türkiye Buğday Ekim Alanı, Üretimi ve Verimi	64
Tablo 3.1. Hoagland besin çözeltisi	70
Tablo 4.1. Tuz ve bor uygulamalarının bazı klorofil a floresans parametreleri üzerine etkisi.....	84

ÖZET

Anahtar kelimeler: Buğday, tuz stresi, bor, fotosentetik aktivite, klorofil a floresansı, antioksidant system, NaCl, *Triticum aestivum* L.

Bu çalışmada tuz (NaCl; 150 mM), bor (H_3BO_3 ; 30 μ M) ve tuz+bor (NaCl; 150 mM+ H_3BO_3 ; 30 μ M) uygulamalarının iki farklı buğday (*Triticum aestivum* L.) genotipinde (Momtchil ve Pamukova-97) neden olduğu fizyolojik ve biyokimyasal değişimler karşılaştırmalı olarak incelenmiştir. Klorofil a floresansı ölçümleri tuz+bor uygulamalarının Pamukova-97 genotipinde fotosentetik aktiviteyi azalttığını, Momtchil genotipinde ise daha olumlu yönde etkilediğini göstermiştir. Özellikle alan (OJIP eğrisinin üzerinde kalan bölge), $\Delta V/\Delta t_0$ (kapalı reaksiyon merkezlerinin birikim hızı), $\Psi_0/(1-\Psi_0)$ (ışığa bağımlı olmayan (karanlık) reaksiyonların performans göstergesi), RC/ABS (FS II'deki anten klorofilleri başına aktif reaksiyon merkezi miktarı), ABS/RC (reaksiyon merkezi başına FS II'in ortalama anten boyutu), TR_0/RC (FS II'de reaksiyon merkezi başına yakalanan ve Q_A 'nın indirgenmesini sağlayan maksimum enerji) ve DI_0/RC (FS II'de reaksiyon merkezi başına fotokimyasal olaylar dışında kaybedilen dissipasyon enerjisi) parametrelerindeki değişimler, tuz+bor uygulamalarının Momtchil genotipinde tuzluluğun neden olduğu hasarları bir ölçüde iyileştirdiğini göstermiştir. Her iki genotipte de uygulamalar sonucunda askorbat peroksidaz ve glutatyon redüktaz gibi antioksidant enzimlerin aktiviteleri azaldığından, düşük bir askorbat-glutatyon döngüsü aktivitesi belirlenmiştir. Ancak Pamukova-97'de tuz+bor uygulaması membran peroksidasyonuna, toplam karotenoid miktarında azalmaya ve fotosentetik pigmentlerin parçalanmasına neden olmuştur.

Buna göre çalışmamızdaki tuz+bor uygulamalarının her iki genotipin yapraklarındaki askorbat-glutatyon döngüsünü ve antioksidant sistemi olumsuz etkilediği söylenebilir. Ancak tuz+bor uygulamasının özellikle Momtchil genotipinde yapraklardaki fotosentetik pigment miktarını artırması, MDA birikimini azaltması ve fotosentetik aktiviteyi nispeten olumlu etkilemesi nedeniyle tuzun yol açtığı metabolik olumsuzlukları bir dereceye kadar iyileştirdiği sonucuna varılabilir.

INVESTIGATION OF POSITIVE EFFECTS OF BORON IN DIFFERENT WHEAT GENOTYPES UNDER SALT STRESS

SUMMARY

Keywords: wheat, boron, salt stress, photosynthetic activity, chlorophyll a fluorescence, antioxidant system, NaCl, *Triticum aestivum* L.

In this study, the physiological and biochemical changes of salt (NaCl, 150 mM), boron (H_3BO_3 ; 30 μM) and salt+boron (NaCl, 150 mM+ H_3BO_3 ; 30 μM) applications were comparatively investigated in two different wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes (Momtchil and Pamukova-97). Chlorophyll a fluorescence measurements showed that salt+boron application decreased photosynthetic activity in Pamukova-97 while salt+boron application induced it. Changes in some chlorophyll a fluorescence parameters, such as $\Delta V/\Delta t_0$ (accumulation rate of closed reaction centres), $\Psi_0/(1-\Psi_0)$ (performance indicator of the dark reactions), RC/ABS (the amount of active reaction centres per antenna chlorophylls in PSII), ABS/RC (average antenna size of PSII per reaction centres), TR_0/RC (the maximum amount of trapped energy per reaction centres which reduces Q_A), DI_0/RC (the amount of dissipation energy in PSII per reaction centres), indicated that salt+boron application ameliorated photosynthetic activity in Momtchil which was reduced by salinity to some extent. It has been determined that all applications led to the lower ascorbate-glutathione cycle activity, as evaluated with the lower ascorbate peroxidase and glutathione reductase activities. However, salt+boron application caused to higher level of membrane peroxidation, reduced total carotenoid content and degradation in photosynthetic pigments in Pamukova-97.

As a result, it could be said that salt+boron application inhibited the ascorbate-glutathione cycle and affected antioxidant system negatively in the leaves of both genotypes. However, we may conclude that salt+boron application ameliorate the negative metabolic effects of salinity because of the lower MDA accumulation and higher photosynthetic activity and photosynthetic pigment content in the leaves of Momtchil.

BÖLÜM 1. GİRİŞ

Bitkiler yaşantılarını sürdürdükleri bölgelerde, gelişimlerini sınırlayıcı olumsuz şartlara maruz kalmaktadır. Oysaki bitkilerin büyümesi ve gelişmesi için uygun çevresel koşullara ihtiyacı vardır. Çevresel koşullarda oluşan her değişim; bitki büyümesini, gelişmesini ve metabolizmasını etkilemekte ve bitkilerde stres kavramını ortaya çıkarmaktadır (Gürel ve Avcıoğlu, 2001). Stres kavramı “bitkilerin büyüme ve gelişmesine aksi yönde etki eden ya da durduran, ürün miktarı ve niteliğinde düşüşe sebep olan etmen” olarak tanımlanabilir. Stres etmenlerinin bitkinin bazı organlarına ya da bütününe zarar verebileceği rapor edilmiştir (Hale ve Orcutt, 1987). Fakat stres etmenlerinin yarattığı bu zarar bitkinin genetik adaptasyon yeteneğine, stresin çeşidine, miktarına ve uygulanma süresine göre farklılık göstermektedir (Dubey, 1994; Kadıoğlu, 2004; Madhova ve ark., 2005). Stres etmenleri günümüze gelene kadar farklı şekillerde kategorize edilmiştir. Günümüzde ise bitkilerde stres faktörleri kökenlerine göre biyotik (bitkiler, mikroorganizmalar, hayvanlar ve antropogenik etkiler) ve abiyotik stres faktörleri (radyasyon, sıcaklık, su, gazlar, mineraller vb.) olmak üzere ikiye ayrılmaktadır (Larcher, 1995). Stres faktörlerinin tümü bitkinin biyosentetik kapasitesini azaltarak, yaşam fonksiyonlarını düşürmekte ve sonunda ölümüne neden olmaktadır (Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005).

Ekilebilir alanların veriminde azalmaya neden olan abiyotik streslerden birisi olan mineral stresinin en büyük kaynağını tuzluluk oluşturmaktadır (Tuteja, 2007). Dünyamızda kurak ve yarı-kurak alanlarda yıkanarak yer altı suyuyla karışan çözünebilir tuzların yüksek taban suyu ile kapillarite aracılığıyla toprak yüzeyine ulaşması ve evaporasyon sonucu toprak yüzeyinde tuzun birikmesi sonucu toprak tuzluluğu meydana gelmektedir (Patel ve ark., 2002; Rogers, 2002). Bitki büyüme ve gelişmesini tehdit eden en önemli sorunlardan birisi olan tuzluluk; tarım alanlarında toprağın yapısını bozup tuzluluğunu arttırmakta, bitkilerin ürün kalitesi ve

verimliliğini önemli derecede kısıtlamaktadır (Koca, 2007). Herhangi bir toprağın tuzlu olarak nitelendirilebilmesi için bitkinin gelişim sürecini aksi yönde etkileyecek kadar çözünür tuz bulundurması gereklidir. Tuz bileşikleri hem toprağın altında hem de yeraltı sularında birikim yaparak primer tuzluluğun kaynağını oluşturur. Primer tuzluluğun doğal oluşum nedenlerinden biri anakayanın aşınması sonucu çözünür tuz bileşiklerinin ortaya çıkmasıdır. Primer tuzluluğun bir diğer oluşum nedeni ise; okyanus suyunda bulunan tuzların yağmur ve rüzgâr yardımıyla toprağın yapısına karışmasıdır. Sekonder tuzlanmanın sebebi ise kısaca topraktaki su dengesinin bozulmasıdır. Bu bozulmalara sebep olan etkenler; insan aktiviteleri, tarımsal olarak tek yıllık bitkilerin çok yıllık bitkilerden fazla tercih edilmesi, drenajın eksikliği ve sulama suyunun içeriğindeki tuz bileşikleridir (Ashraf, 1994; Marschner, 1995). Tuz stresinin bitkilerdeki ilk etkisi osmotik ve iyon stresi oluşturmaktadır, ikinci ve dolaylı etkisi ise bu stres faktörleri sonucunda bitkide meydana gelen oksidatif streştir (Botella ve ark., 2005). Toprak solüsyonunun osmotik potansiyelinin azalması, bitkinin mineral madde beslenmesinin bozulması ve özel iyon faktörü (sodyum ve klor toksisitesi) tuzluluğun bitki büyüme ve gelişmesi üzerindeki zararlı etkileri olarak kabul edilmektedir (Marscher, 1995). Bitkilerin strese girebileceği tuzlu topraklarda, tuz K^+ gibi iyonlarla rekabete girebilir ve K^+ alımını inhibe edebilir. Bunun sonucunda bitkilerde K^+ eksikliği ortaya çıkar. Yoğun tuz konsantrasyonları bitkilerde Na^+ ve Cl^- miktarını artırırken; K^+ , Ca^{+2} ve Mg^{+2} miktarını azaltmaktadır (Khan ve ark., 2000; Khan, 2001). Tuz stresi altındaki *Guavada* (*Psidium guajava*) bitkisinde köklerle kıyaslandığında, yapraklardaki Na^+ ve Cl^- birikiminin daha belirgin olduğu gözlenmiştir. Aynı zamanda köklerdeki Ca^{+2} miktarında bir değişiklik gözlenmemiştir fakat yapraklarda Ca^{+2} , Mg^{+2} ve K^{+1} birikimi azalmıştır (Ferreira ve ark., 2001).

Tuz stresine maruz kalan bitkilerin hücrelerindeki su miktarı türe ve aynı türün genotiplerine bağlı olarak değişiklik gösterebilmektedir. Tuzlu bir ortamda iken hücrelerindeki su miktarı fazla olan bitkilerin, tuza karşı daha toleranslı olduğu kabul edilmektedir. Yaprakların yapısında bulunan su miktarının, bir bitkinin genel hidrolik durumunun değerlendirilmesinde en güvenilir belirleyici olduğu düşünülmektedir. Bitkilere uygulanan tuz yoğunluğu arttıkça osmotik potansiyelin azaldığı ve turgor

basıncının arttığı gözlenmiştir (Hernandez ve ark., 1999; Meloni ve ark., 2001; Khan, 2001; Romeroaranda ve ark., 2001; Ahmad ve ark., 2012). Bunun yanı sıra, kısa süreli tuz stresi uygulamalarının Hint keneviri bitkisinde oransal su miktarı, transpirasyon hızı, yaprak su potansiyeli, su alınımlı ve suyun kullanım oranını azalttığı belirlenmiştir (Chaudhuri ve Choudhuri, 1997). Bir başka çalışmada ise iki farklı mısır genotipine tuz stresi uygulanması sonucu yapraklarda oransal su miktarının düştüğü ve su eksiklik indeksinin yükseldiği gözlemlenmiştir (Doğru, 2014).

Bazı bitki türlerinin tuz stresine maruz kaldıkları zaman sentezledikleri birçok protein tanımlanmış ve bu proteinler iki grup altında kategorize edilmiştir (Hurkman ve ark., 1989, Pareek ve ark., 1997, Ali ve ark., 1999). İlk grupta bulunan proteinler yalnızca tuz stresi koşullarında sentezlenen “tuz stresi proteinleri” dir. İkinci gruptakiler ise tuz stresi dışındaki sıcaklık, kuraklık, sel, mineral madde dengesizliği gibi durumlarda da sentezlenen “stresle ilgili proteinler” dir. Tuz stresi proteinlerinin bitkilerde stres durumu ortadan kalktıktan sonra kullanılmak üzere azotun depolanmasına olanak verdiği ve osmotik dengeye katkı sağladığı da rapor edilmiştir (Singh ve ark., 1987). Tuz stresine karşı toleransı olan arpa (Hurkman ve ark., 1989), ayçiçeği (Ashraf ve Tufail, 1995), darı (Uma ve ark., 1995) ve pirinç (Pareek ve ark., 1997, Lutts ve ark., 1996) bitkilerinde, tolerans göstermeyenlere oranla çözünür protein miktarının daha fazla olduğu tespit edilmiştir. Tuz stresinin su mercimeğinin yapraklarındaki çözünür protein miktarının azalmasına yol açtığı da ortaya çıkarılmıştır (Ashraf ve Waheed, 1993). Aspir (Ashraf ve Fatima, 1995), *Melilotus indica* ve *Eruca sativa* (Ashraf, 1994) bitkilerinde ise tuz stresi durumunda yapraklarda bulunan çözünür protein miktarı tuza tolerans gösteren ya da göstermeyen genotiplerinde bir değişiklik göstermemiştir.

Tuz stresıyla karşı karşıya kalan bitkilerin hücrelerinde aminoasit birikimi olmaktadır (Ashraf, 1994; Mansour, 2000). Yapılan çalışmalarda tuz stresıyla karşılaşmış bitkilerde en çok birikim gösteren aminoasitin prolin olduğu tespit edilmiştir (Greenway ve Munns, 1980; Ashraf, 1993; Ashraf, 1994; Ali ve ark., 1999; Abraham

ve ark., 2003). Prolin birikimi tuz stresi altındaki monokotil bitkilerde alışlagelmiş bir durumdur (Storey ve ark., 1977). Fakat monokotil bir bitki olan arpada tuz stresinin prolin birikimine sebep olmadığı tespit edilmiştir (Yamaya ve Matsumoto, 1989). Prolin birikimi bitki hücrelerinde kuraklık durumunda da gerçekleşebilir. Bu sonuç, prolin sentezinin su potansiyeli düşüklüğüne bağlı olarak verilen bir tepki olduğunu göstermektedir (Ashraf, 1994). Tuz stresiyle karşılaşan bitkilerde amidlerin birikim hızı azot içeren bileşiklere göre daha düşüktür (Mansour, 2000). Bu genel yargıya rağmen asparagin miktarının tuz stresi koşullarında artış gösterdiği ortaya çıkarılmıştır (Fougere ve ark., 1991; Rabe, 1990). Yapılan bir çalışmada tuz stresine maruz bırakılmış *Agrostis stolonifera* bitkisinde asparagin birikiminin prolin birikimine göre daha fazla olduğu belirlenmiştir (Dubey, 1997). Yapılan bazı çalışmalarda tuz stresine karşı dayanıklı olan buğday genotiplerinde glutamin ve glisinbetain miktarında artış gözlenmiştir (Colmer ve ark., 1995). Proline benzer olarak amidlerin de kuraklık stresi durumunda bitki hücrelerinde birikim gösterdiği belirlenmiştir (Raggi, 1994).

Bitkiler için enerji kaynağı olan lipidler aynı zamanda hücrel membran sistemleri için de önemli fonksiyonlara sahiptir (Singh ve ark., 2002). Bitkilerde tuz ve kuraklık stresi koşullarında yağ asitleri doymamış hale geçerek çevresel stres faktörlerine karşı tolerans geliştirilmesinde önemli rol oynar. Tuz stresine maruz bırakılmış *Spartina patens* bitkisinin hücrelerinde sterol ve fosfolipid miktarının azaldığı, fakat sterol/fosfolipid oranında bir değişme olmadığı rapor edilmiştir (Wu ve ark., 1998). Ayrıca yapılan bu çalışma, tuz stresinin hücrelerdeki glikolipid miktarını artırdığını, fosfotidilkolin ve fosfotidiletonalamin miktarını ise azalttığını göstermiştir.

Tuzluluk bitkiler üzerinde uzun ve kısa süreli etkiler sonucu farklı cevapların oluşumuna neden olmaktadır. Tuz uygulamasından birkaç saat ya da birkaç gün içinde beliren etkiler “kısa süreli etkiler” olarak tanımlanabilir. Stomaların kapanması ve karbon asimilasyonunun yavaşlaması kısa süreli tuz stresi etkilerine örnek olarak verilebilir. Uzun süreli etkilerin sonucunda ise tuz iyonlarının yapraklarda birikim göstermesiyle sodyum ve klor toksitesi oluşur (Munns ve

Termat, 1986). Fotosentez sırasında kloroplastlarda oluşan oksijen, tuz stresi koşullarında elektron taşınım reaksiyonlarından çıkan elektronları alarak süperoksit radikalini (O_2^-) meydana getirebilir. O_2^- radikali de birtakım reaksiyonlar sonucu hidrojen peroksit (H_2O_2), hidroksil radikali ($OH^\cdot$) ve diğer aktif oksijen türlerinin (AOT) oluşmasına sebep olur. 1O_2 (singlet oksijen) ve $HO_2^\cdot$ (perhidroksi radikali) de tuz stresi altındaki bitkilerin dokularında oluşan AOT'ler arasındadır. AOT'ler toksik etkiye sahip bileşikler olduğu için proteinler, lipidler, karbohidratlar ve DNA'da yapısal zararlara sebep olarak hücre ölümüne yol açar. Bitkilerde bulunan antioksidant savunma mekanizmaları normal şartlarda AOT'lerin detoksifikasyonundan sorumludur (Foyer ve Noctor, 2005). Fakat tuz stresi, UV ışınları, kuraklık, ağır metaller, aşırı sıcaklık değişimleri, besin eksikliği, hava kirliliği, herbisitler ve patojen saldırıları gibi etkenler AOT'lerin oluşum hızı ve detoksifikasyonu arasındaki dengeyi bozar. Bu denge bozulduğunda AOT'lerin hücre içindeki miktarı artar (Bhattachrjee, 2005).

Bitkiler, stres faktörlerinin etkisiyle hücre ve dokularda birikim gösteren AOT'lerin zararlı etkilerinden korunmak amacıyla bir antioksidant sistem geliştirmişlerdir. Enzimatik ve enzimatik olmayan bileşenler antioksidant sistemi meydana getiren öğelerdir. Antioksidant sistemin enzimatik bileşenlerini süperoksit dismutaz (SOD), askorbat peroksidaz (APOD), glutatyon redüktaz (GR), dehidroaskorbat redüktaz (DHAR), monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR), guaiakol peroksidaz (GPOD) ve katalaz (KAT) oluşturur. Askorbik asit (C vitamini), glutatyon, karotenoidler, flavanoidler, antosiyaninler ve α -tokoferol (E vitamini) antioksidant sistemin enzimatik olmayan bileşenlerini oluşturur. Strese maruz kalmış bir bitkide antioksidant enzim etkinliği ve antioksidant bileşiklerin miktarında oluşan değişimler, bize bitkinin strese karşı tolerans ve duyarlılık derecesi hakkında bilgiler sağladığı için önemlidir. Antioksidant sistemin enzimatik ve enzimatik olmayan unsurlarının eş güdüm halinde çalışması sonucunda bitki hücrelerinde meydana gelen AOT'ler etkili bir şekilde detoksifiye edilir.

Bitkiler yüksek tuz yoğunluklarına maruz kalmalarına rağmen, büyüme ve yaşam döngülerini tamamlayabilir ve bu yetenekleri “tuz toleransı” olarak tanımlanır (Parida ve Das, 2005). Bitkiler bünyelerindeki tuz içeriğini bazı mekanizmalar geliştirerek regüle etmektedir (Dajic, 2006). Bu mekanizmalardan biri rizosferde fazla miktarda tuzun bulunduğu durumlarda, kök hücrelerinin membran geçirgenliğinin Na^+ ve Cl^- gibi iyonlara karşı düşük olması sonucu bitkinin tuzdan sakınımı şeklinde açıklanır (Lüttge, 2002). Bir başka mekanizma ise yaprak epidermisinde bulunan tuz salgı tüylerinin (trikom) ve tuz salgı bezlerinin; tuzdan etkilenmiş bitkinin yapısındaki tuzun atılmasını ve tuz içeren yaprakların dökülmesini sağlamaktır (Munns ve Tester, 2008). Tuz yoğunluğu sukkulent yapılar ile de seyreltilebilir. Bitkilerde yaprak dokusunda biriken yoğun tuz konsantrasyonunu seyreltik bir düzeyde tutmayı sağlayan mekanizma “sukkulentlik olarak adlandırılır (Glenn ve ark., 1999). Tuzun tekrar dağılımı ile ise genç dokulardan Na^+ ’nın ve Cl^- ’nin floeme aktarımı gerçekleşir. Böylelikle yapraklardaki tuz miktarının seyreltilmesi sağlanır (Larcher, 1995). Bitkiler, tuzun olumsuz etkilerinden sakınmasına rağmen tuzlu ortamlarda hayatlarını sürdürebilmeleri tuzluluğa karşı geliştirdikleri biyokimyasal ve moleküler mekanizmalara bağlıdır.

Bitkilerin büyüme ve gelişmesi üzerinde etkili olan faktörler, fotosentetik aktiviteyi de etkilediğinden stresle ilgili yapılan araştırmalarda fotosentez hızı da incelenmektedir. Klorofil a floresansı tekniği fotosentez hızını ve fotosentetik aktiviteyi ölçmeye imkân tanıyan oldukça modern ve hassas bir tekniktir (Maxwell ve Johnson, 2000; Hunt, 2003; Baker ve Rosenquist, 2004). Klorofil a floresansı tekniği, klorofil moleküllerinin absorbladığı ışık enerjisinin ne kadarının fotosentetik elektron taşıyım reaksiyonlarında kullanıldığı ve fazla ışık enerjisinin PSII’de yarattığı zararlı etkiler konusunda bilgi vermektedir. Bu tekniğin en önemli avantajlarından biri de, bitki türlerinin herhangi bir stres faktörünü tolere edebilme kapasitesinin belirlenmesini sağlaması ve bu stresin yarattığı zararın boyutları hakkında bilgi sunmasıdır (Maxwell ve Johnson, 2000).

“JIP testi” günümüzde bitki stres fizyolojisi alanında yaygın olarak tercih edilen bir tekniktir ve fotosentetik aygıtın çevresel stres faktörlerine karşı verdiği cevapların araştırılmasında kullanılır (Yusuf ve ark., 2010). Bitkilerin PSII aktivitesi, floresans sinyalleri ve bunların analitik olarak ifade edilmesi arasındaki ilişkileri araştırmada JIP testinden yararlanılır (Bussotti ve ark., 2007).

Ülkemizin iklim ve ekolojik özellikleri, tarımsal üretimde birçok ürünün yetiştirilmesine imkan vermektedir. Buğday üretimi de ülkemizin her bölgesinde yapılmaktadır ve buğday tarla bitkileri içerisinde ekiliş alanı ve üretim miktarı açısından ülkemizde ilk sırayı almaktadır. Buğday üretimi ve ıslah yoluyla elde edilmiş olan genotip çeşitliliği bakımından kendine yeterli düzeyde olan Türkiye’de, zaman zaman olumsuz çevresel koşullarına bağlı olarak üretimde ve kalitede bazı problemler yaşanmaktadır. Bu stres koşullarının en önemlilerinden biri tuz stresidir.

Tuz stresi tahıl verimini etkilemektedir. Tuz stresi altındaki bitkilerde aşırı miktarda biriken Na^+ , K^+ ’un alımını engellemektedir (Siegel ve ark., 1980) ve Cl^- ise özellikle NO_3^- alımı üzerine olumsuz etki yaparak (Kirkby ve Knight, 1987; Güneş ve ark., 1994; İnal ve ark., 1995) bitkilerde iyon dengesizliğine yol açmaktadır (Lewitt, 1980). Bitki sitosolünde çok fazla Na^+ bulunması; protein sentezini ve enzim aktivitesini engelleyerek toksik bir etki yaratmaktadır (Hajrasulliha, 1980). Tuzun bitkiler üzerindeki olumsuz etkilerinin ortadan kaldırılması için bitkilerde direnç mekanizmasının iyi tespit edilmesi ve bu mekanizmanın çalışmasına yardımcı uygulamaların yapılması gerekir. Tuz stresi altında olan bitkilerde gerekli mikro besin elementlerinden olan bor (B) bitkilerin gelişimlerini tamamlamaları ve iyi ürün verebilmeleri için gerekli olmaktadır (Warrington, 1923). Bor bitkilerde topraktan Na alımının azaltılmasında ve K^+ alımının arttırılmasının yanında bitkilerde K^+/Na^+ oranının bitki lehine iyileştirilmesinde olumlu etkilere sahip olduğu yapılan çalışmalar sonucunda tespit edilmiştir (Muhammed ve ark., 1987; Maathuis ve Altmann, 1999). Bitkilerin gereksinim duydukları bor miktarı oldukça düşük bir seviyededir (Taban ve Erdal, 1999). Borun bitkilerde noksanlık belirtilerine neden olan miktarı ile toksisiteye neden olan miktarı arasında az bir fark bulunmaktadır

(Keren ve Bingham, 1985; Marschner, 1995; Goldberg, 1997; Chapman ve ark., 1997). Bora karşı hassas olan tahıllardan buğday; büyüme ortamında aşağı yukarı 2 mg kg⁻¹ kadar boru tolere edebilmektedir (Gupta ve ark., 1985).

Bu çalışmanın amacı, tuz stresi altındaki farklı buğday genotiplerinde bor ve tuz uygulamalarının bitki gelişimi üzerine etkisinin araştırılması ve bor-tuz etkisinin bitkide meydana getirdiği iyi yöndeki değişiklikleri incelemektir.



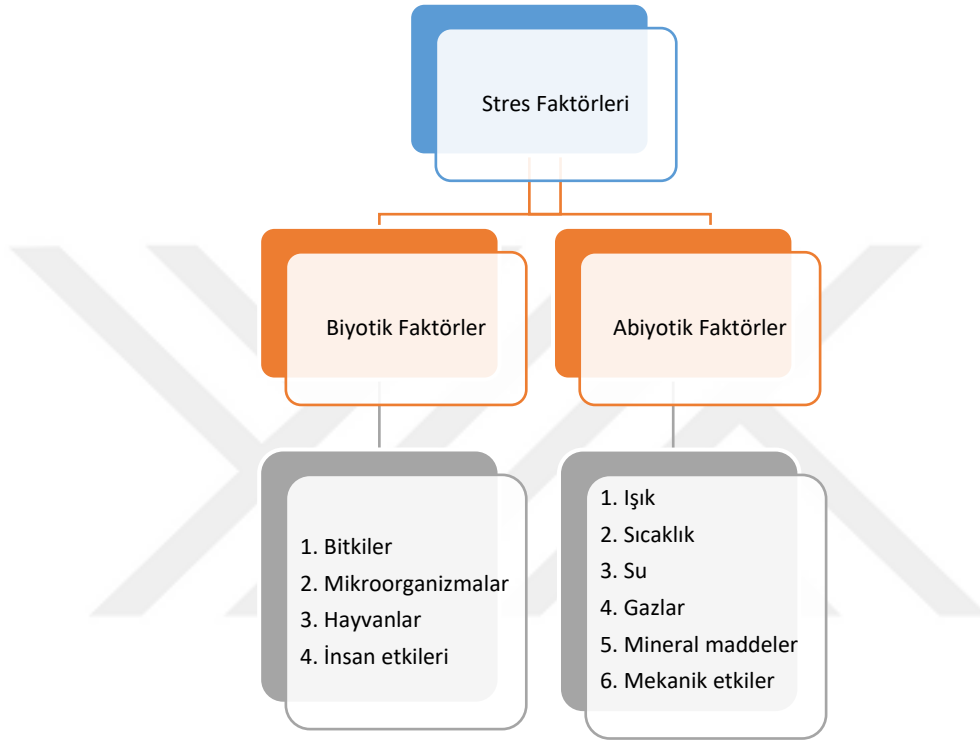
BÖLÜM 2. KAYNAK ARAŞTIRMASI

2.1. Bitkilerde Büyüme-Gelişme ve Stres Kavramı

Bitkilerde büyüme; genler tarafından kontrol edilen bitki hücrelerinin çoğalması, büyümesi ve farklılaşması ile gerçekleşmektedir. Bitkilerde büyümenin gerçekleşebilmesi anabolik tepkimelerin katabolik tepkimelere göre daha hızlı meydana gelmesini gerektirir (Larcher, 1995). Büyümeyle birlikte bitkide birtakım yapısal değişiklikler ve farklı organların oluşumuyla bitkinin başlangıcından ömrünün dolmasına kadar geçen süreçte farklılaşma adı verilen değişiklikler meydana gelmektedir (Sebanek, 1992). Bitkilerin büyümesinde çevresel faktörler ve hormonal faktörler de etkin rol oynamaktadır. Bitkiler çevresel faktörlerde günlük ve mevsimsel olarak meydana gelen değişimlere rağmen büyüme ve gelişimlerini sürdürebilir. Ancak bir veya birden fazla faktörün olumsuz yönde ve aşırı derecede değişmesi bitkilerde büyüme ve gelişmeyi yavaşlatacağı gibi, canlılığın sona ermesine yol açacak hasarlara da neden olabilir (Shao ve ark., 2008). Lewitt (1980) stresin tanımını “canlılar için elverişsiz çevre koşulları” olarak yapmıştır. Bu elverişsiz koşullara neden olan faktörlere “stres” denilmektedir. Stres faktörleri bitkilerin yaşamlarının herhangi bir döneminde ortaya çıkarak bitkileri olumsuz yönde etkilemektedir. Bitkiler yaşamları boyunca birçok stres faktörü ile aynı zamanlarda karşılaşabilmektedir (Larcher, 1995). Sesil karakterlerinden dolayı stres etmeninden uzaklaşarak kaçma gibi bir olanağı olmayan bitkiler strese doğrudan maruz kalırlar. Stres faktörlerinin sebep olduğu zarar; bitkinin türüne, tolerans ve adaptasyon kabiliyetine bağlı olarak farklı boyutlarda olabilmektedir.

2.2. Stres Faktörlerinin Sistematiği

Stres faktörleri araştırmacılar tarafından farklı şekillerde sınıflandırılmıştır. Fakat günümüzde kökenleri esas alınarak abiyotik ve biyotik stres faktörleri şeklinde sınıflandırılmaktadır (Alexieva ve ark., 2003; Lewitt, 1980).



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

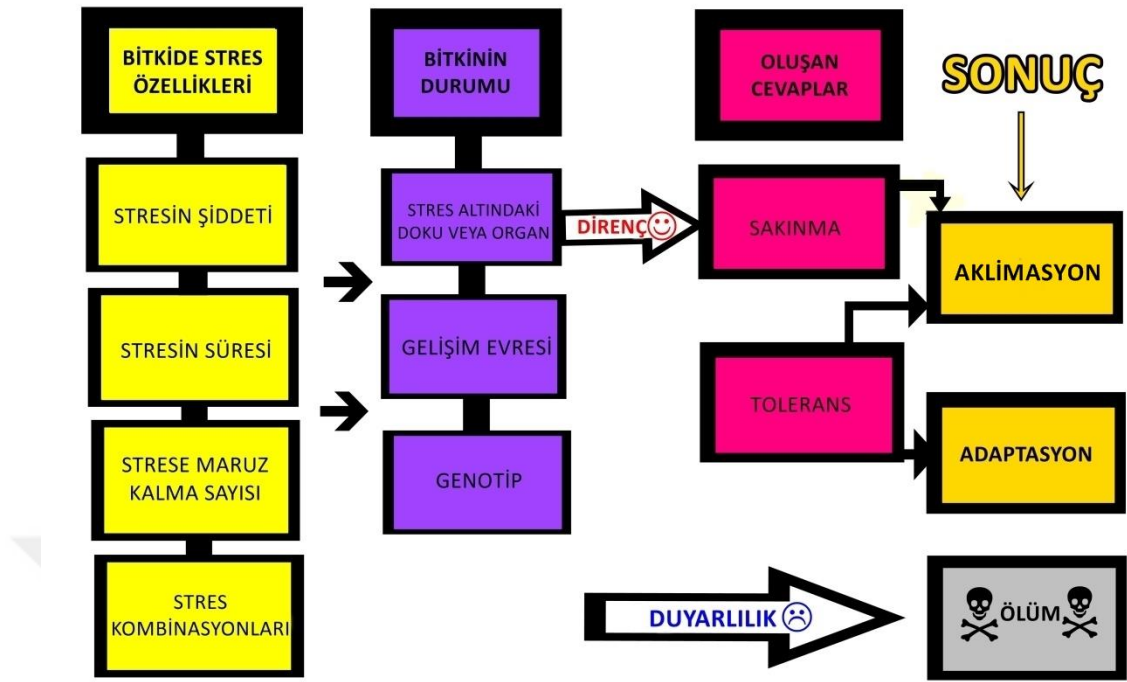
Lichtenthaller (1996) stres faktörlerini “doğal stres faktörleri” ve “antropojenik stres faktörleri” olarak iki bölüme ayırmıştır. Doğal stres faktörleri; su, sıcaklık, besin maddesi eksikliği, uzun yağışlı dönemler, virüsler, funguslar ve bakteriyel etmenlerdir. Antropojenik, yani doğada insanoğlunun neden olduğu etkiler ise; herbisitler, funguslar, hava kirleticiler, ozon, asit yağmurları, ağır metaller, aşırı gübreleme, UV artışı, CO₂ düzeyi ve tuzlanmadır. Larcher (1995)’e göre ise biyotik stres faktörlerini bitkiler (yoğunluk, allelopati, parazit, bitkiler), mikroorganizmalar (virüsler, bakteriler, mantarlar), hayvanlar (otlama, ezilme), insanlar (kirlenme, tarım ilaçları, toprak sertliği, yangın, iyonize radyasyon, elektromagnetik alan) oluşturur. Abiyotik stres faktörleri de ışık (eksiklik, fazlalık, UV), sıcaklık (yüksek sıcaklık,

düşük sıcaklık, donma), su (kuru hava, kuru toprak, su baskını), gazlar (oksijen eksikliği, volkanik gazlar), mineral maddeler (eksiklik, fazlalık, dengesizlik, tuzluluk, asitlik, bazlık) ve mekanik etkiler (rüzgar, erozyon, gömülme, kar örtüsü, buz tabakası) oluşturmaktadır (Şekil 2.1.). Stres faktörleri, temel fizyolojik ve metabolik olaylarda farklılıklara neden olarak, bitkilerde büyüme ve gelişmeyi olumsuz yönde etkilemekte, ürün, kalite ve miktarının azalmasına neden olmaktadır.

2.3. Bitkilerin Strese Karşı Verdikleri Cevaplar

Bitkiler stres koşullarının neden olduğu olumsuzlukları azaltmak veya ortadan kaldırmak amacıyla çeşitli savunma mekanizmaları geliştirmişlerdir. Bu savunma mekanizmaları sayesinde organizmanın olumsuz şartlar altında canlılığını sürdürme yeteneği “stres direnci” ya da “stres dayanıklılığı” olarak tanımlanır. Bitkilerin stres faktörleri karşısında gösterdikleri cevapların şiddeti birçok etkene bağlı olarak değişkenlik gösterebilir. Bitki strese tamamen dayanıklılık gösterebileceği gibi, yalnızca bazı organları strese karşı dayanıklılık da geliştirebilir. Bitkilerde stres dayanıklılığının derecesi, stresten kaynaklanan özelliklere (stresin şiddeti, stresin süresi, strese maruz kalma sayısı, stres kombinasyonları) ve bitkiden kaynaklanan özelliklere (stres altındaki doku veya organ, bitkinin gelişim evresi, bitkinin genotip özellikleri) bağlı olarak değişebilir (Gaspar ve ark., 2002). Örnek olarak genç bitkiler, yaşlı bitkilere oranla stres etkenlerine karşı daha duyarlıdır. Ayrıca kuru tohumlar ve dormant tomurcuklar strese karşı büyük ölçüde dayanıklıdır, fakat meristemler ve sukkulent yapılar strese karşı oldukça büyük hassasiyet göstermektedir (Hale ve Orcut, 1987).

Stres dayanıklılığı “sakınma” ve “tolerans” olarak iki kısma ayrılmaktadır (Lewitt, 1980). Bu sınıflandırma bitki metabolizması ve stres faktörü arasında oluşan termodinamik etkileşimlere göre şekillendirilmiştir. Farklı stres koşullarında çeşitli faktörlere bağlı olarak bitkilerin oluşturabileceği cevaplar Şekil 2.2.’de verilmiştir (Doğru, 2006).



Şekil 2.2. Bitkilerde çeşitli faktörlere bağlı olarak ortaya çıkan stres cevapları (Doğru, 2006'dan düzenlenerek alınmıştır).

2.3.1. Stresten kaçma

Bitkilerin çevresel koşulların elverişli olduğu dönemde yaşam döngüsünü tamamlayabilme yeteneğidir. Örneğin efemer bitkilerin tohumları kuraklık döneminden önceki yağışlı mevsimde çimlenir ve oluşan bitkiler toprağın neminden yararlanıp olgunlaşarak en az bir tohum oluşturur. Kurak mevsimde ise tohumlar dormant olarak kalır ve kuraklıktan kaçarlar (Salisbury ve Ross, 1992). Kaçma kısaca bitkinin stresle yüzleşmekten uzak durması durumudur.

2.3.2. Stres sakınması

Bitkinin yaşadığı ortamda kendisi için stres yaratabilecek faktörler olmasına rağmen, bu faktörlerin olumsuz etkilerini azaltarak ya da engelleyerek stresten uzak bir iç ortam oluşturması durumudur. Örneğin çölde yaşayan bitkilerin sahip olduğu sukkulent organlar, yağmur mevsiminde bol miktarda su depolayarak bitkileri

sakınım mekanizması ile kuraklık stresinin olumsuz etkilerinden korur (Hale ve Orcutt, 1987).

2.3.3. Stres adaptasyonu

Adaptasyon uzun süren stres koşulları nedeniyle bitkinin genotipinde meydana gelen değişimler sonucu morfolojik, fizyolojik ve biyokimyasal anlamda görülen farklılıklardır (Huner ve ark., 1998). Adaptasyon sonucunda gerçekleşen genotipik değişimler sabit kalır ve kuşaktan kuşağa aktarılır.

2.3.4. Stres aklımasyonu

Aklımasyon herhangi bir genetik değişiklik olmadan değişen çevresel koşullara verilen fenotipik bir tepkidir (Huner ve ark., 1998). Kısa süreli aklımasyonda bitkideki transkripsiyon, translasyon ve protein sentezi hızında, değişen çevre koşullarına uyum sağlamak adına değişimler gözlenebilir. Uzun süreli aklımasyonda ise bitkiler bazı organlarını kaybedebilir ve daha sonra kaybedilen organın yerine yeni organlar tekrar oluşur. Bitki bu oluşumlar sonucu yeni bir morfolojik ve anatomik yapıya sahip olur (Gaspar ve ark., 2002).

2.3.5. Stres toleransı

Tolerans mekanizması, bitki metabolizması ile stres faktörü arasındaki termodinamik bir etkileşimin varlığını gösterir. Sonuç olarak iki durum söz konusudur. Bitki ya stresten etkilenmemektedir ya da stresin sebep olduğu zarar tamir edilmektedir.

2.4. Tuz Stresi

Bitkiler doğal ya da doğal olmayan koşullarda, sürekli ya da aralıklarla fiziksel, kimyasal ve biyolojik stres faktörlerine karşı türe bağlı olarak farklı derecelerde direnç geliştirebilir. Bu stres faktörleri ekonomik değeri olan tahıllar dahil tüm bitki türlerinin biyosentetik aktivitelerini azaltır, normal yaşam fonksiyonlarını değiştirir

ve bitkinin ölümüne sebep olabilir (Lichtenhaler, 1996). Günümüzde bitki büyümesi ve gelişmesi üzerinde olumsuz etkilere neden olan abiyotik stres faktörlerinden biri de toprak tuzluluğudur (Allakverdiev ve ark., 2000). Kurak ve yarı kurak bölgelerde yetersiz yağıştan dolayı çözünebilir tuzlar uzaklara taşınamamakta, özellikle sıcak ve yağışsız olan dönemlerde, tuzlu taban suları kapillarite ile toprak yüzeyine kadar ulaşabilmektedir. Evaporasyonun yüksek oluşu nedeni ile sular, toprak yüzeyinden kaybolurken beraberinde taşıdıkları tuzları toprak yüzeyinde veya yüzeye yakın kısımlarda bırakmaktadır (Patel ve ark., 2002; Rogers, 2002). Diğer bir deyişle, bu bölgelerdeki tuzlulaşmanın temel nedeni yağışların yetersiz, buna karşılık evaporasyonun yüksek olmasıdır (Richards, 1954). Tuzluluk; topraktaki tuz miktarının artışıyla bitki hücrelerinin osmotik potansiyelini düşürmekte ve bitkilerde büyüme, gelişme, tohum çimlenmesi, hücre bölünmesi ve fotosentez gibi pek çok yaşamsal olayı etkileyerek bitkisel verimliliği sınırlandırmaktadır (Glenn, 1997; Bressan, 2008).

2.4.1. Toprak tuzluluğunun sebepleri

Topraklarda tuzluluk; primer (doğal) ve sekonder tuzluluk olarak iki şekilde oluşur (Şekil 2.3.). Primer tuzluluğun kaynaklarını tuz deposu olan okyanuslar, ana kayaların aşınması ve iklimsel etmenler oluşturur (Munns ve Tester, 2008). Kayaların aşınması sonucunda sodyum, kalsiyum, magnezyum ile sülfat ve karbonat şeklindeki tuz iyonları toprağın bünyesine katılır. Tuz bileşiklerinin içinde çözünürlük oranı en yüksek olanı sodyum klorürdür (NaCl) (Kadioğlu, 2011). İklimsel etmenlerden yağmur ve rüzgar sayesinde okyanus suyunun yapısında bulunan tuzlar karaya ulaşarak toprak yapısına katılır ve primer tuzluluğu oluşturur. Yağmur ve rüzgar yardımıyla taşınan tuzlara “siklik tuzlar” denir ve genellikle sodyum klorür formundadır. Sekonder tuzluluk topraktaki hidrolik düzenin farklılaşmasıyla oluşur. Buna sebep olan başlıca etmenler; tarımsal olarak çok yıllık bitkilerden ziyade tek yıllık bitkilerin kullanımı, toprak drenajının yeterince iyi olmaması ve sulama suyundaki tuz bileşiklerinin varlığıdır. Bunun yanı sıra; aşırı otlama, tarımsal alanlarda yoğun sulama, çeşitli tuzlar bakımından zengin yeraltı sularının seviyesinin toprak yüzeyine kadar yükselmesi, bir bölgenin doğal

vejetasyonunun yok edilip tarıma açılması ve toprakların tuzluluğa sebep olan kimyasallarla kontaminasyonu sekonder tuzluluğun oluşma sebepleridir (Pessarakli ve Szabolcs, 1999). Toprakların tuzlulaşmasında, bilinçsiz sulama yanında drenaj olanaklarının yetersizliği ve yüksek taban suyunun da rolü çok büyüktür. Özellikle, sulama sonucu toprakların tuzlu ve alkali hale dönüşmesi, sulu tarımın uygulandığı bölgelerde güncel bir sorundur. Drenaj şebekelerinin yetersizliği ve sulama sonucu yükselen taban suyu, kurak bölgelerde tuzluluğun başlıca nedenidir. Bitki kök bölgesinde fazla miktarda eriyebilir tuzların birikmesi, bilindiği gibi, toprakta tuzluluk sorununun ortaya çıkmasına neden olmaktadır (Şekil 2.3.). Böyle bir toprakta, kültür bitkilerinin çimlenme, büyüme ve ürün verimleri, mevcut tuzların cinsi ve miktarlarına bağlı olarak azalmakta ve hatta tamamen durmaktadır (Richards, 1954).



Şekil 2.3. Toprak tuzluluğunun nedenleri (Munns ve Tester, 2008).

2.4.2. Tuzluluğun bitki üzerindeki sınırlayıcı etkileri

Tuz stresinin bitkilerdeki ilk etkisi osmotik ve iyon stresi oluşturmastır, ikinci ve dolaylı etkisi ise bu stres faktörleri sonucunda bitkide meydana gelen oksidatif streştir (Botella ve ark., 2005). Diğer bir ifade ile toprak çözeltisinin osmotik

potansiyelinin azalması, bitkinin mineral madde beslenmesinin bozulması ve özel iyon faktörü (sodyum ve klor toksisitesi) tuzluluğun bitki büyüme ve gelişmesi üzerindeki zararlı etkileri olarak kabul edilmektedir (Marscher, 1995). Bu etkilerin tümü bitki büyüme ve gelişmesinde fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler seviyede olumsuz etkilere neden olmakta ve bitkilerde birtakım hasarların oluşmasına ortam hazırlamaktadır (Lewitt, 1980; Munns, 2002). Tuz stresinin en belirgin etkilerinden biri büyüme hızının yavaşlamasıdır. Bitkilerin tuz ile etkileşiminden kısa bir zaman sonra hücrelerin su kaybettiği ve hacimlerinin azaldığı görülmüştür. Osmotik stres sodyum iyonlarının doğrudan bir etkisi olmaksızın su noksanlığından kaynaklanmaktadır (Munns, 2002).

Na^+ , Cl^- ve SO_4^{2-} iyonlarının yüksek yoğunluklarda birikimine spesifik iyon toksisitesi denilmektedir. Genel olarak gelişmiş bitkilerin sitosolünde 100-200 mM K^+ ve 1-10 mM Na^+ bulunmaktadır ve bu koşullarda metabolik aktivite devam etmektedir (Bressan, 2008). Tuzluluğun bitkiler üzerindeki sınırlandırıcı etkileri; spesifik iyon toksisitesinin oluşması, osmotik basıncın artışı, suyun kullanılabilirliğinin azalması ve alkaliteninin artışı olarak sıralanabilir (Chinnusamy, 2005). Bu durum ürün veriminde ciddi kayıplara neden olmaktadır.

Metabolizma için zehir etkisi yaratan hücreler arasındaki Na^+ birikimi ve toprakta yüksek yoğunluklarda bulunan Na^+ , bitkilerde büyüme ve gelişmenin engellenmesinde rol oynamaktadır (Mengel ve Kinkby, 2001). Bu faktörler, reaktif oksijen türlerinin üretimiyle ilgili olan oksidatif stres ve beslenme dengesizliğine neden olmaktadır. Yoğunluk ve süresi göreceli olmak suretiyle tuz stresi; bitkilerde büyüme, gelişme, fotosentez, tohum çimlenmesi ve hücre bölünmesi gibi pek çok biyolojik olayı etkilemektedir. Sonuçta homeostasinin bozulması ile moleküler hasarlar, büyümede duraklama ve ölümler meydana gelmektedir (Zhu, 2001).

Tuz stresinin bitkilerde meydana getirdiği morfolojik ve fizyolojik cevapları araştırmak amacıyla birçok çalışma yapılmıştır. Yenidünya (*Eriobotrya japonica* Lindl.) bitkisinin tuz stresine karşı cevaplarını incelemek üzere yapılan bir çalışmada, bitkilere 5 ve 50 mM NaCl tuz uygulanmıştır. Çalışma sonucunda bitki gelişimi

azalmış, yaprak biyokütlesi ve gövde çapını özellikle etkilenmiştir. Bunların yanında yaprak Na^+ ve Cl^- iyon miktarlarının arttığı ve bunun bu iyonların kökten yapraklara taşınmasının engellenmediğinin bir kanıtı olduğu belirlenmiştir (García-Legaz ve ark., 2008).

2.4.3. Tuzluluğun bitkilerde su ve iyon dengesine etkileri

Toprak tuzluluğunun artması ile toprak çözletisinin su potansiyeli azalmakta ve bitkilerin toprak suyundan faydalanması kısıtlanmaktadır. Turgor potansiyelinin sürdürülebilirliği için çözünen madde içeriğinin artırılması neticesinde osmotik potansiyelin azalması ile denge sağlanmaktadır. Toprak tuzluluğunun artması, bitkilerin su ve osmotik potansiyelini azaltmaktadır (Mugdal, 2010). Tuz stresi, osmotik ve iyon stresine bağlı olarak bitkilerde büyüme ve gelişmeyi engellemektedir (Parida ve Das, 2005). Tuz stresine maruz kalmış bitkiler genotipik özelliklerine bağlı olarak farklı cevaplar verir (Dajic, 2006). Tuz stresine maruz kalmış bitkilerin verdiği cevapların farklı olması sadece iki farklı bitki türü için değil aynı türün farklı genotipleri için de geçerlidir (Munns, 2002). Bazı önemli kültür bitkilerinin toprak tuzluluğuna karşı duyarlılıkları Tablo 2.1.'de gösterilmiştir (Maas, 1990).

Son zamanlarda yapraklardaki su miktarının ölçülmesi, bitkilerin genel su durumu hakkında en güvenilir bilgiyi sunmaktadır. Bitkilere uygulanan tuz yoğunluğu arttıkça, osmotik potansiyel azalmakta ve turgor basıncı artmaktadır (Hernandez ve ark., 1999; Meloni ve ark., 2001). Kök rizosferindeki tuz miktarının artışıyla, bitkilerin sudan faydalanması azalmaktadır. Topraktaki tuz yoğunluğunun artışıyla suyun osmotik potansiyeli daha da azalarak, tuz stresi bitkiyi ikinci bir osmotik strese maruz bırakmaktadır. Bu su noksanlığından kaynaklanan stres “fizyolojik kuraklık” olarak adlandırılmaktadır (Greenway ve Munns, 1980). Su noksanlığından dolayı hücre sudan faydalanamaz ve hücrenin genişleme hızı azalarak, hücreler arasında çok fazla Na^+ birikimi gerçekleşir. Bu durum hassas bitkiler için toksik bir etki yaratmaktadır (Villora ve ark., 1997).

Tablo 2.1. Önemli kültür bitkilerinin toprak tuzluluğuna karşı duyarlılıkları (Maas, 1990).

Ürün	Tuzluluk eşik değeri (Ds m ⁻¹)	Verimlilikteki nispi azalma (Her Ds m ⁻¹ ' deki % kayıp)
<i>Phaseolus vulgaris</i> L. (Fasulye)	1,0	19,0
<i>Solanum melongana</i> L. (Patlıcan)	1,1	6,9
<i>Allium cepa</i> L. (Soğan)	1,2	16,0
<i>Capsicum annuum</i> L. (Biber)	1,5	14,0
<i>Zea mays</i> L. (Mısır)	1,7	12,0
<i>Saccharum officinarum</i> L. (Şeker kamışı)	1,7	5,9
<i>Solanum tuberosum</i> L. (Patates)	1,7	12,0
<i>Brassica oleracea</i> L. (Lahana)	1,8	9,7
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill. (Domates)	2,5	9,9
<i>Oryza sativa</i> L. (Çeltik)	3,0	12,0
<i>Arachis hypogea</i> L. (Yerfıstığı)	3,2	29,0
<i>Glycine max.</i> L. (Soya fasulyesi)	5,0	20,0
<i>Triticum aestivum</i> L. (Buğday)	6,0	7,1
<i>Beta vulgaris</i> L. (Şeker pancarı)	7,0	5,9
<i>Gossypium hirsutum</i> L.(Pamuk)	7,7	5,2
<i>Hordeum vulgare</i> L. (Arpa)	8,0	5,0

Bir araştırmada *Chrysanthemum* bitkisine yüksek tuz yoğunlukları uygulanması sonucunda osmotik potansiyelin ve ksilem geriliminin yükseldiği belirtilmiştir (Matsumara ve ark., 1998). Başka bir çalışmada hint keneviri bitkisine kısa süreli tuz stresi uygulanmış ve sonuçta oransal su miktarı, transpirasyon hızı, yaprak su potansiyeli ve su alım hızının azaldığı belirlenmiştir (Chaudhuri, 1997).

Bitkiler için esansiyel besin elementlerden biri olan K^+ , osmotik dengenin korunmasında, protein sentezinde, negatif yüklü iyonların nötralizasyonunu sağlamada, stomaların açılıp kapanmasında ve enzim aktivitesinin organizasyonunda rol oynamaktadır (Wu ve ark., 1996). Bitki hücrelerinde sitosolik enzimler Na^+-K^+ dengesine bağlı olarak işlev göstermektedir (Mahajan ve ark., 2008). Dışardan Na^+ alınımının artışıyla, K^+ 'nın hücreye alınımı azalmaktadır. Sonuç olarak Na^+-K^+ dengesi bozulmaktadır (Tester ve Davenport, 2003). Bitki için esansiyel besin elementlerinden biri de Ca^{+2} 'dir. Hücre içine giren Na^+ miktarının artışıyla birlikte, Na^+ ile Ca^{+2} yer değiştirerek apoplastik bölgede Na^+/Ca^{+2} oranının artmasına neden olur. Bunun neticesinde zarda fizyolojik ve işlevsel yapı bozukluğu gözlenir. Hücrenin içindeki zarlarda bağlı olarak bulunan Ca^{+2} iyonları, yüksek Na^+ yoğunluğundan dolayı hücre içinde serbest hale geçer. Bu durum sonucunda içsel Ca^{+2} stokları boşalır ve hücre içinde serbest Ca^{+2} iyon artışı gözlenir (Yokoi ve ark., 2002). Bu iyon stresi sonucunda bitkilerde besin eksikliği veya besin dengesizliği meydana gelmektedir (Hu ve Schmidhalter, 2005).

2.4.4. Tuzluluğun bitkilerde mineral madde beslenmesine etkileri

Tuz stresi ile birlikte bitkide besin elementi eksiklikleri ortaya çıkmaktadır. Na^+ ve Cl^- miktarının artışı yüzünden diğer iyonlar yeterince alınamadığı için bitkilerde mineral madde beslenmesinde dengesizlik meydana gelmektedir (Çakırlar ve Topçuoğlu, 1985). Bitkiler tuza tolerans derecelerine göre farklı seviyelerde fakat benzer cevaplar sergilemektedir. Bu cevaplar arasında büyüme hızının yavaşlaması, dokuların ölümü, nekrozlar, turgor basıncının azalması, yaprakların dökülmesi ve bitki ölümü sayılabilir (Shannon ve ark.; Çakırlar ve Topçuoğlu, 1985).

2.4.5. Tuzluluğun bitkilerde proteinler ve karbohidratlar üzerine etkisi

Birçok bitki tuz stresi altındayken çeşitli radikallerin temizlenmesi ve osmotik regülasyonun sağlanması amacıyla hücrelerinde düşük moleküler ağırlıklı çeşitli organik maddeleri (glikoz, fruktoz, sukroz, fruktanlar) ve polisakkaritleri yüksek konsantrasyonlarda biriktirmektedir. Tuzluluk koşullarında şekerlerin bitki türüne, çeşidine ve kısımlarına göre değişiklik göstermekle birlikte arttığı tespit edilmiştir (Ashraf ve Haris, 2004). Yapılan çalışmalar, şekerlerin diğer organik bileşiklere göre tuz stresine maruz kalmış bitkilerde osmotik potansiyelin ayarlanmasında ortalama %50'lik bir paya sahip olduğunu göstermiştir (Cram, 1976). Bitkilerde net CO₂ alınımının azalmasına rağmen, tuz ya da kuraklıktan kaynaklanan stres sonucu çözünür karbohidratların hücre içinde biriktiği gözlenmiştir (Popp ve Smirnoff, 1995; Murakeozy ve ark., 2003).

Bitkilerde tuz stresi sonucunda iki farklı tip proteinin sentezlendiği gözlenmiştir (Hurkman ve ark., 1989; Pareek ve ark., 1997; Ali ve ark., 1999). Bunlardan biri bitkilerde yalnızca tuz stresine maruz kalma sonucu sentezlenen “tuz stresi proteinleri”, ikincisi ise sıcaklık, kuraklık, iklimsel etmenler ve mineral madde beslenmesine bağlı olarak sentezlenen “stresle ilgili proteinler” dir. Birinci grupta bulunan proteinler tuz stresinin ortadan kalkmasından sonraki dönemde kullanılmak üzere azotun depolanmasında ve osmotik regülasyonun sağlanmasında fonksiyoneldir (Singh ve ark., 1997). Tuz stresi altındaki bitkilerde çeşitli organik maddelerin biriktirilmesi bitkinin türüne, genotipine ve organ tipine göre değişiklik göstermektedir.

Yapılan çalışmalarda arpa, ayçiçeği, çeltik gibi monokotil bitkilerin tuza toleranslı genotiplerinde daha fazla çözülebilir protein içeriği bulunduğu tespit edilmiştir (Parvaiz ve Satyawati, 2008). Tuzluluk koşullarında domateste yapılan bir çalışmada köklerde 30, 62, 75 kDa ve yapraklarda 38 ve 46 kDa moleküler ağırlıkta proteinleri teşvik ettiği gözlenmiştir (Amini ve ark., 2007).

2.4.6. Tuzluluğun bitkilerde fotosentez üzerine etkileri

Bitkilerde büyümei etkileyen fizyolojik olaylardan en önemlisi fotosentezdir. Fotosentez olayı bitkilerde biyokütlenin artmasını ve büyümei sağlar. Sonuç olarak büyümei etkileyen çevresel faktörler fotosentezi de benzer ölçüde etkilemektedir. Stres altındaki bitkilerin fotosentetik etkinlikleri ile ilgili parametrelerde meydana gelen değişimler bitkilerin fizyolojik durumları hakkında bilgi verir. Fotosentezin ilk evresi olan elektron taşınım reaksiyonları kloroplastların tilakoid membranlarında meydana gelir. Bu evrede tilakoid membranlar üzerinde bulunan fotosistem II (PSII), sitokrom b_6f kompleksi, fotosistem I (PSI) ve ATPaz kompleksi gibi yapılar ışık enerjisini kullanarak ATP ve NADPH moleküllerini oluşturur. İkinci aşamada ise kloroplast stromasında ATP ve NADPH'nin kullanımı ile CO_2 fiksasyon reaksiyonları gerçekleşir ve heksoz şekerlerinin sentezi sağlanır.

Tuzluluğun fotosentetik aktivite üzerine etkisi stomaların kapanmasına bağlı olarak gerçekleşmektedir. Bitki hücreleri genel olarak hücrede yoğun tuz birikiminden zarar görmektedir, düşük tuzlulukta ise durum tersine işlemektedir. Fotosentetik dokularda tuzluluğun artması; yanyana olan grana membranlarının birikmesine, tilakoid membranların büzülmesine ve klorofillerin parçalanmasına neden olmaktadır (Ashraf, 2004). Elektron mikroskobu ile gerçekleştirilen çalışmalarda, tuz stresinin kloroplastlarda bazı anatomik anormalliklere neden olarak bitkilerin fotosentetik aktivitesini azalttığı gözlenmiştir. Örnek olarak; tuz uygulanan patates bitkilerinde mezofil hücrelerinde bulunan kloroplastların tilakoid membranlarının şiştiği ve yoğun tuz koşullarında tilakoidlerin parçalanmasına yol açtığı gözlenmiştir (Mitsuya ve ark., 2000). Başka bir çalışmada tuz uygulanan patates bitkilerindeki grana miktarının azaldığı, tilakoidlerin şiştiği ve stromada daha iri nişasta tanelerinin birikim gösterdiği rapor edilmiştir (Bruns ve Hecht-Buchhole, 1990). Tuz stresi altındaki domates bitkilerinde ise kloroplastlar agregasyona uğramıştır. Ayrıca tuz stresi etkisiyle bitkilerde hücrel membranların yapısal olarak bozulduğu, grana ve tilakoidlerin parçalandığı rapor edilmiştir (Khavarinejad ve Mostafî, 1998).

Genel olarak bitkilere tuz uygulamalarından sonra fotosentetik pigment miktarında azalma meydana gelmektedir. Yapılan bir araştırmada tuz stresine maruz bırakılan dut bitkisinin olgun yapraklarında klorosis olayının daha erken gözlemlendiği ve stres süresinin uzaması sonucu yaprakların absisyona uğradığı belirlenmiştir (Agastian ve ark., 2000). Fakat başka bir çalışmada tuz stresi uygulanan *Amaranthus* bitkisinin yapraklarındaki klorofil miktarının arttığı ortaya çıkarılmıştır (Wang ve Nil, 2000). Birçok bilim insanı tuz stresinin bitkilerdeki fotosentetik pigment biyosentezini farklı şekilde etkilediğini ifade etmektedir (Maxwell ve Johnson, 2000).

Tuzluluk bitkilerde maruz kalma süresine bağlı olarak farklı cevapların oluşmasına yol açmaktadır. Tuz uygulanmasından sonra birkaç saat ya da birkaç gün içinde beliren etkiler “kısa süreli etkiler” olarak tanımlanabilir. Kısa süreli etkide stomalar kapanmakta ve karbon asimilasyonu yavaşlamaktadır. “Uzun süreli etkilerin” sonucunda ise sodyum ve klor iyonlarının yapraklarda birikim göstermesi ile iyon toksitesi oluşmaktadır (Munns ve Termat, 1986).

Tuz stresi altındaki farklı bitki türlerinde karbon asimilasyonu ile ilgili reaksiyonlar da farklı derecede etkilenmektedir. Örnek olarak *Alhagi pseudoalgahi* bitkilerinde karbon asimilasyon hızı 50 mM’lık tuz uygulaması sonucu kontrole göre artmış, 100 mM’lık tuz uygulaması sonucu bir değişiklik olmamış, 200 mM’lık tuz uygulaması neticesinde ise kontrol grubuna göre %60 oranında azalmıştır (Kurban ve ark., 1999). Aynı çalışmada tuz uygulanmış *Alhagi pseudoalgahi* bitkilerinde stomaların iletkenlik derecesinin ve yaprak dokularındaki CO₂ yoğunluğunun da kontrol bitkilerine göre daha az olduğu gözlenmiştir (Kurban ve ark., 1999). Benzer şekilde tuz stresi uygulanan dut bitkisinde net CO₂ asimilasyon hızı, stoma iletkenlik derecesi ve transpirasyon hızının azaldığı gözlenmiştir (Agastian ve ark., 2000). *Bruguiera parviflora* bitkisine düşük yoğunlukta uygulanan tuz stresi net CO₂ asimilasyon hızını artırırken, yüksek yoğunlukta uygulanan tuz stresi net CO₂ asimilasyon hızını azaltmıştır (Parida ve ark., 2004). Bitkilerde tuz stresi uygulamaları CO₂ fiksasyon reaksiyonlarında etkinlik gösteren enzimlerin aktivitelerinde de değişikliklere yol açmaktadır. Örnek olarak; tuz stresi uygulanmış *Atriplex lentiformis* bitkilerinde ribuloz-1,5-bisfosfat karboksilaz/oksijenaz

(Rubisco) enziminin aktivitesinde bir deęişme olmazken, fosfoenolpürivat karboksilaz (PEPC) aktivitesinde ise artış gözlenmiştir (Zhu ve Meinzer, 1999).

2.4.6.1. Tuzluluğun bitkilerde stoma hareketlerine etkileri

Kök ve çevresinde bulunan tuzlar, dış ortamda osmotik basıncı yükselterek kullanılabilir su içeriğini düşürür. Osmotik stres ile karşılaşan bitkiler stomalarını kapatır. Böylece stomaların iletkenlik derecesi ve transpirasyon hızı azalmış olur (Munns ve Tester, 2008). Ancak stoma iletkenliğinin azalması kloroplastlara ulaşan CO₂ miktarını kısıtlar (Degl’Innocenti ve ark., 2009). Stomaların tuz stresiyile karşı karşıya kaldığında kapanması “hidropasif kapanma” ve “hidroaktif kapanma” olmak üzere iki farklı şekilde gerçekleşir. Hidropasif kapanma; stomaların su potansiyeli ve turgor basıncındaki azalma ile metabolik katılım olmadan kapanmasıdır. Hidroaktif kapanma ise; stomaların açılmasına imkan veren metabolitlerin tekrar metabolik olaylara katılımıyla kapanmasıdır (Mahajan ve Tuteja, 2005). Bitkiler hidroaktif kapanma meydana gelebilmesi için bazı sinyal molekülleri sentezler. Bu kapanmada rol oynayan sinyal moleküllerinden biri olan absisik asit (ABA) bitkinin büyüme ve gelişmesinin organizasyonunda, osmotik stres toleransında ve bitkinin su dengesinin kontrol altına alınmasında görev alan bir fitohormondur (Zhu, 2002). Pérez-Pérez ve ark. (2009) “Fino 49” limon çeşidinin tuz stresine karşı verdiği cevapları incelemişlerdir, 13 yaşındaki ağaçlar 30 mM NaCl çözeltisi ile sulanmış ve kontrol bitkileriyle karşılaştırılmıştır. Uygulama sonucunda yapraklarda gaz alışverişinin azaldığı belirlenmiştir. Aras ve ark. (2015) (*Poncirus trifoliata*) aşılı İnterdonat limon çeşidi ile yaptıkları bir çalışmada, bitkiye 15, 30, 60 ve 120 mM NaCl tuz çözeltisi uygulanmışlardır. Çalışma sonucunda artan tuz yoğunluğu ile stoma iletkenliğinin azaldığı ve membran geçirgenliğinin arttığı belirlenmiştir.

2.4.6.2. Tuzluluğun bitkilerde kloroplastlar üzerine etkileri

Gelişmiş bitkilerde fotosentez, tilakoid membran sistemine ve ışık absorpsiyonu için gerekli yapısal özelliklere sahip olan kloroplastlarda meydana gelir (Pfannschmidt, 2003). Tuz stresindeki bitkilerde en göze çarpan deęişiklikler kloroplast

organelinde meydana gelmektedir (Koyro, 2002). Kloroplastta bulunan tilakoidlerin ve stromaların şişmesi bu değişikliklerin en belirgin olanlarıdır. Tilakoidler hücre içinde aktif oksijen türlerinin (AOT) üretiminde etkin bir göreve sahiptir. Elektron taşınım reaksiyonları sırasında suyun parçalanması (fotoliz veya hill reaksiyonu) sonucunda O_2 meydana getirilir. O_2 'nin suya kadar indirgenmesiyle organizmanın ihtiyacı olan enerjinin üretimi gerçekleşir. Fakat bazı stres faktörleri sebebiyle bu indirgenme gerçekleşmezse, biriken AOT'ler birçok molekülü okside edebilir. Tuz stresi altındaki kloroplastların ürettiği AOT'ler oksidatif stres oluşumunu harekete geçirir ve oluşan $OH^\cdot$ (hidroksil radikali) ile H_2O_2 (hidrojen peroksit), tilakoidlerin şişmesine ve dalgalı bir şekle bürünmesine neden olur. Sonuç olarak tuz stresi, tilakoidleri dolaylı bir yoldan etkilemektedir (Hernandez ve ark., 1995; Miyake ve ark., 2006). Kloroplastlardaki sukroz sentezini sağlayan sukroz fosfat sentaz enziminin zarar görmesi ya da nişasta parçalayan enzimlerin hasar görmesi durumunda, nişasta miktarı da tuz stresine bağlı olarak artmaktadır (Rahman ve ark., 2000). Aynı zamanda translokasyonun artması da nişasta miktarının artışına sebep olabilmektedir (Koyro, 2002).

2.4.6.3. Tuzluluğun bitkilerde fotosentetik mekanizmaya etkileri

Tuzluluk, stomaların kapanmasını indüklemesinin yanı sıra, kloroplastlardaki tilakoidlerde bulunan proteinlerin yapısında da değişikliklere sebep olarak elektron transport aktivitesini de etkilemektedir. Ferroni ve ark. (2007) yaptıkları çalışmalarda yoğun Na^+ 'nın oksijen meydana getiren kompleksin yapısında farklılıklar oluşturmaları ve PSII'nin reaksiyon merkezinde yer alan D1 proteininde bozulmalar meydana getirmesi nedeniyle $NaCl$ 'nin ana hedefinin PSII olduğunu göstermektedir. Bunun yanında tuzluluğun artışı, fotosistemlerin ışık toplayıcı komplekslerinde (ITK) bulunan klorofil ve karotenoid gibi pigmentlerin miktarının azalmasına da sebep olmaktadır (Parida ve Das, 2005).

Tuzluluk, D1 proteininin onarım mekanizmalarında bozulmalara yol açmaktadır. Bitkiler ışığı, fotosentetik elektron taşınımında kullanmak amacıyla absorbe etmektedir. Ancak bazen bitkiler fazla ışık absorblamaktadır. Bu şekilde absorblanan

ancak fotosentetik elektron taşınım reaksiyonlarında kullanılamayan ışık enerjisi bitkiler için zararlıdır. Bitkilerde absorbe edilen fazla ışık enerjisinin çeşitli mekanizmalarla dağıtılmasını sağlayan koruyucu mekanizmalar vardır. Bu mekanizmaların kapasitesi yetersiz kalırsa bitkilerdeki fotosentetik aktivite azalır. Bu olay “fotoinhibisyon” olarak adlandırılır (Lu ve ark., 2002). Fotoinhibisyon nedeniyle PSII üzerindeki elektron taşınımı sınırlanır ve PSII’de bulunan serbest O_2 ’den bir AOT olan süper oksit radikali oluşabilir (Pandey ve ark., 2009). Bu durum PSII’nin reaksiyon merkezi olan P680 molekülünün fazlaca indirgenmesine ve singlet oksijeni (1O_2) oluşturmak üzere triplet duruma dönüşmesine yol açabilmektedir (Apel ve Hirt, 2004). Bir başka ifade ile ışık enerjisinin fazlası, D1 proteininin degradasyonuna ve D1 proteinin PSII kompleksi ile olan irtibatının serin-tipi bir proteinaz ile parçalanmasına neden olur (Aro ve ark., 1993). Bitkiler fazla ışık sebebiyle meydana gelen bu hasarı telafi edebilmek için degrade olan D1 proteinini parçalayarak, yeni bir D1 proteinini sentezleyebilecek PSII onarım mekanizmasına sahiptir (Sundby ve ark., 1993). Yapılan çalışmalar D1 proteininin PSII birimlerinin onarımını sağlamak amacıyla tekrar sentezlenmesini sağlayacak olan transkripsiyon ve translasyon olaylarının ortamdaki NaCl yoğunluğuna bağlı olarak inhibe edildiğini göstermiştir (Allakhverdiev ve ark., 2002). Tuzluluk aynı zamanda PSI’de de bazı değişikliklere yol açmaktadır. Tuz stresinden etkilenen bitkilerde stomaların kapanması CO_2 difüzyonunu kısıtlayarak, O_2 ’nin PSI tarafından indirgenmesine sebep olmaktadır. Calvin döngüsündeki enzimlerin aktivasyon gösterememesi durumunda döngüdeki NADPH indirgenemez. PSI’de bulunan ferrodoksin, indirgeyecek $NADP^+$ bulamayınca elektronunu ferrodoksin NADP redüktaz (FNR) yerine O_2 ’ye iletir ve “Mehler reaksiyonu” gerçekleşerek O_2 , O_2^- radikaline dönüştürülür (Asada, 1999; Apel ve Hirt, 2004 ;Tausz ve ark., 2004).

Rubisco enzimi sayesinde CO_2 , karbon fiksasyon reaksiyonlarının karboksilasyon evresinde Calvin döngüsüne katılır. Tuz stresi altında, stomaların kapanması ile atmosferden yaprak dokularına doğru gerçekleşecek olan CO_2 difüzyonu kısıtlanır ve yaprak dokularındaki CO_2 miktarı azalır. Bunun sonucunda yaprak dokularındaki O_2 , CO_2 ile yarışarak rubisco enzimine substrat olarak tutunur ve enzimin karboksilaz aktivitesinin düşüp oksijenaz aktivitesinin yükselmesine sebep olur (Sivakumar ve

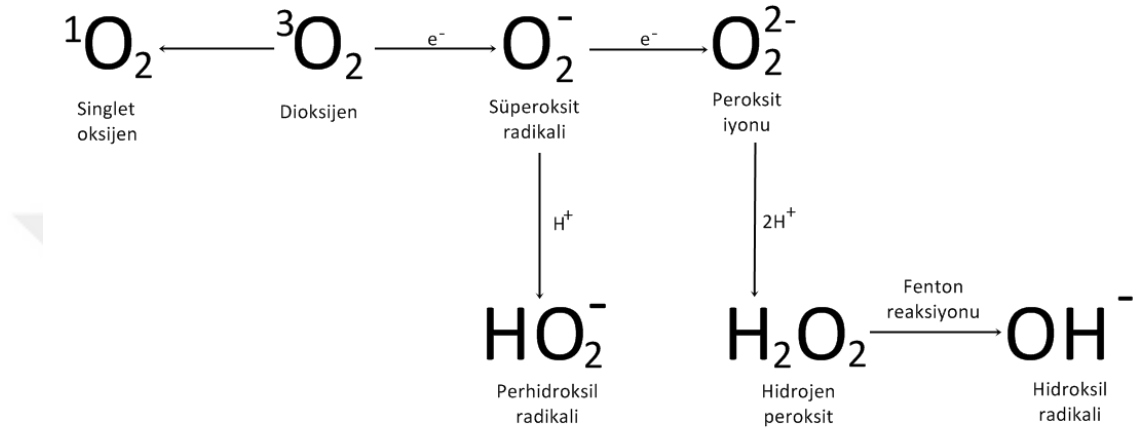
ark., 2000). Stomaların kapanmasıyla gerçekleşen sıcaklık artışı da rubisco enziminin oksijenaz aktivitesinin yükselmesine neden olan etkilere birisidir (Apel ve Hirt, 2004). Tuz stresine kloroplastların stromasında pH değerinin azalmasına neden olabilir. pH değerinin azalması CO₂ fiksasyon reaksiyonlarında rol oynayan enzimlerin işlevini olumsuz yönde etkiler. Örneğin; pH değerinin çok az miktarda azalması bile fruktoz-1,6-bisfosfat enziminin aktivitesinin azalmasına yol açar (Bekowitz, 1998).

Düşük tuzluluk koşullarında bitki yapraklarındaki klorofil içeriği artmakta, yüksek tuzlulukta ise klorofillerin moleküler yapısı bozulmaktadır. Yapılan çalışmalarda, tuz stresine maruz kalmış karpuzdan (*Citrullus lanatus*) izole edilen kloroplastlarda fotosistem reaksiyonlarının özellikle de PSII'nin etkilendiği gözlemlenmiştir (Yaşar ve ark., 2008).

2.5. Oksidatif Stres Oluşumu

Atomların dış orbitallerinde elektronlar çift olarak bulunmaktadır. Moleküllerin çoğu da çift elektron bulundurmasına rağmen nadir de olsa bir veya daha fazla eşleşmemiş elektrona sahip olanları da bulunmaktadır. Eksik elektronlu, ömürleri çok kısa, molekül ağırlığı düşük olan ve kararsız bir yapı gösteren bu tanecikler, etrafında bulabilecekleri herhangi bir molekül ile etkileşime girerek, bu molekülden bir elektron alır ya da bu moleküle bir elektron verir. Kararsız olan bu atom ya da moleküllerin başka moleküllerle etkileşime girerek yüksek enerjili yani kararlı hale ulaşan ve onların yapısını bozan moleküllere “serbest radikaller” ya da “aktif oksijen türleri (AOT)” denir. AOT’ler diğer moleküllere elektron verebildiklerinden veya onlardan elektron alabildiklerinden ötürü indirgeyici ya da yükselgeyici olarak davranmaktadır. Bitkinin normal gelişim sürecinde de sentezlenen AOT’ler detoksifikasyon mekanizması ile denge içindedir ve bitkide zararlı etki oluşturmaz. AOT’ler radikaller ve nonradikaller olmak üzere iki gruba ayrılır. Radikaller eşleşmemiş elektron taşıdıklarından diğer maddelerle kolaylıkla reaksiyona girebilir. Radikallere örnek olarak süperoksit radikali ve hidroksil radikali verilebilir. Elektronları çiftler halinde bulunan atomlar veya moleküller ise kararlı bir yapıda

olduklarından diğer moleküllerle etkileşime girme eğilimleri radikaller gibi yoğun değildir. Böyle moleküller nonradikaller olarak tanımlanmaktadır (Halliwell ve Gutteridge, 1999; Valko ve ark., 2007). Hidrojen peroksit (H_2O_2) nonradikal bir moleküldür (Genişel, 2010). Enerji transferi mekanizması ile AOT oluşumu Şekil 2.4.'de gösterilmiştir (Gill ve Tuteja, 2000).



Şekil 2.4. Enerji transferi mekanizması ile AOT oluşumu (Gill ve Tuteja, 2010).

Bitki hücrelerinde AOT'ler, hücre metabolizması sırasında oksidatif fosforilasyon sonucu sürekli olarak meydana getirilmektedir. Hücrelerde yüksek yoğunluğa ulaşan AOT'ler, antioksidant sistem tarafından zararsız hale dönüştürülür. Çevresel stres faktörlerinin etkin olduğu durumlarda (yüksek ışık yoğunluğu, herbisitler, patojen saldırılar, kuraklık, tuz stresi, hava kirliliği vb.) ise antioksidant sistemin aktivitesi AOT'lerin detoksifikasyonu konusunda yetersiz kalabilir ve bitki hücrelerinde AOT birikimi hızı artar (Breusegem ve ark., 2001). Stres koşulları altında bitki hücrelerinde yüksek yoğunluklara ulaşan AOT'ler; lipid peroksidasyonuna, klorofil ve nükleik asitlerde yapısal hasarları gibi oksidatif hasarlara ve hücre ölümüne sebep olur (Mittler, 2002). O_2 'nin, suyu meydana getirmek için oluşturduğu AOT'lerden en önemlileri; singlet oksijen (1O_2), süperoksit radikali (O_2^-), hidrojen peroksit (H_2O_2) ve hidroksil radikalleridir (OH^-) ve normal şartlarda hücrelerdeki yoğunlukları devamlı denge halindedir (Halliwell ve Gutteridge, 1998).

2.5.1. Singlet oksijen (1O_2)

Singlet oksijen (1O_2) elektron taşınımında fonksiyonu olan O_2 molekülünün aşırı enerji yüklenmesi sonucunda eşleşmiş iki elektron aynı orbitalde ya da farklı orbitallerde zıt spinler halinde bulunduklarında oluşur. Elektronları çift halinde bulunduğu için radikal özelliği bulunmaz, fakat yoğun oksidan özelliğe sahiptir. Singlet oksijen bitkilerde fotokimyasal yolla fazla miktarda ışık absorblayan klorofil moleküllerinin oksijene enerji aktarmasıyla oluşmaktadır. Başka bir deyişle fotosentez reaksiyonlarındaki elektron transport sisteminde yer alan klorofil pigmentleri singlet oksijenin kaynağı durumundadır (Foyer ve ark., 1997; Güler, 2008).

2.5.2. Süperoksit radikali (O_2^-)

Süperoksit radikali (O_2^-) kloroplastlarda, PSI ve PSII'de elektron taşınımında rol alan (moleküler oksijen) O_2 'nin elektron alarak indirgenmesiyle oluşur. Bu kararsız yapıdaki süperoksit anyonu (O_2^-) ferrodoksin aracılığıyla meydana getirilir. Moleküler oksijenin ferrodoksin (Fd_{red}) vasıtası ile indirgenmesi süperoksit radikalinin sentezi aşağıdaki reaksiyon ile meydana gelir (Denklem 2.1) (Mehler, 1951).



Süperoksit radikali bitkide doğrudan zarar oluşturmaya da hidrojen peroksit kaynağı olarak bulunması tehlikelidir. Süperoksit radikalının varlığı ile hücrede lipid peroksidasyonu, hücresel toksisite ve DNA'da tek zincir kırılması gibi hasarlar meydana gelmektedir (Fridovich, 1995).

2.5.3. Hidrojen peroksit (H₂O₂)

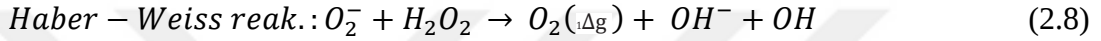
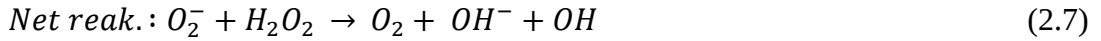
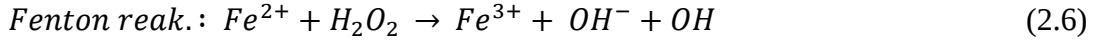
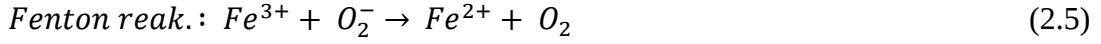
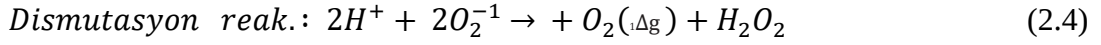
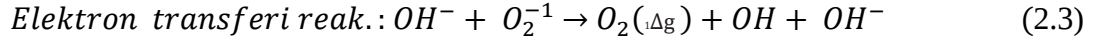
Oksitleyici özelliği oksijenden daha fazla olan süperoksit anyonu bir elektron daha alarak peroksit anyonuna dönüşür. Hidrojen peroksit (H₂O₂), oksijen varlığına gereksinim duyan canlılarda katalitik aktivitesi ileri düzeyde bir enzim olan süperoksit dismutaz (SOD) aracılığıyla oluşturulmaktadır. Bunun yanında koşulların biraz asidik olması da SOD'a gerek kalmadan kendiliğinden dismutasyon reaksiyonunun gerçekleşmesini sağlayıp süperoksit radikalini H₂O₂'ye dönüştürebilir (Harbinson ve Hedley, 1993). SOD enziminin aracılığı ile H₂O₂ oluşumu aşağıdaki gibidir (Denklem 2.2) (Asada ve ark., 1974).



H₂O₂; ortamda bulunan demir ve bakır gibi metal iyonlarının yardımıyla OH⁻ radikalini oluşturan öncü molekül görevini üstlenir. Aynı zamanda proteinlerde bulunan demir gruplarıyla reaksiyona girerek ileri oksidasyon derecesinde olan demir formlarını meydana getirir. Bu yüksek oksidatif formdaki reaktif demir, lipid peroksidasyonunun başlamasına sebep olabileceğinden acilen H₂O₂'nin ortamdaki temizlenmesi gerekir (Asada ve ark., 1974). H₂O₂, peroksisomlarda katalaz (KAT) enzimi ile kloroplastlarda ise APOD enzimi ile parçalanmaktadır (Charles ve Halliwell, 1980).

2.5.4. Hidroksil radikali (OH⁻)

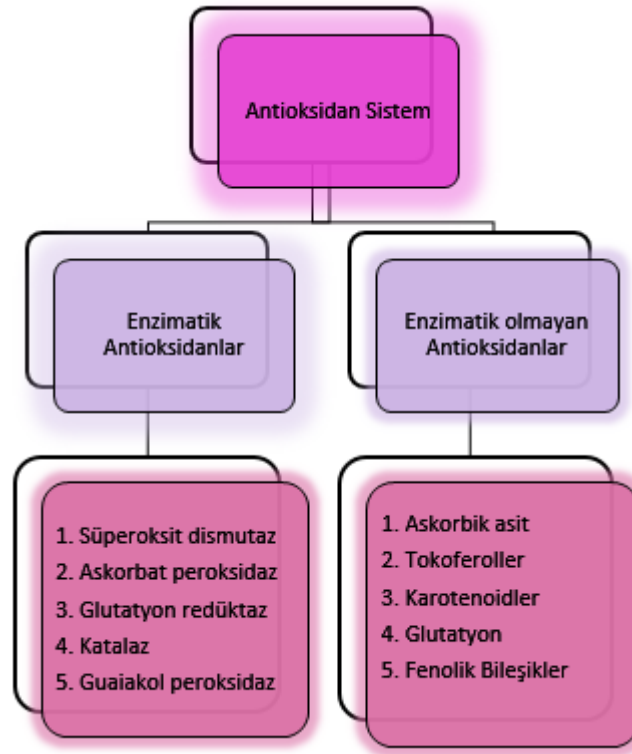
Hidroksil radikali (OH⁻) hücredeki en reaktif radikaldır ve hücrelerin eliminasyonunda yararlanabilecekleri bir enzim sistemi olmadığından rahatça bütün biyolojik moleküllerle tepkimeye girebilir ve yüksek yoğunluğa eriştiği takdirde hücrelerin ölümüne yol açar. H₂O₂ ve O₂⁻ anyonlarının ortamdaki metal iyonları ile Haber-Weiss ya da Fenton reaksiyonu ile (Denklem 2.3, 2.6, 2.7) meydana gelir. Hidroksil radikalının sentez reaksiyonları (Denklem 2.4, 2.5, 2.8) aşağıdaki gibidir (Haber ve Weiss, 1934; Smirnov, 1993).



Hücresel antioksidant savunma sisteminin yetersiz kaldığı durumlarda AOT'ler zincirleme reaksiyonlara girip miktarlarını arttırarak bitkiyi oksidatif strese sokmaktadır. Bu durumda antioksidant savunma sistemi ile AOT oluşum hızı arasındaki denge bozulmaktadır. Sonuçta tuz stresi altındaki bitkilerin doku ve hücrelerinde miktarı artan AOT'ler lipidlerin peroksidasyonu, proteinlerin oksidasyonu, nükleik asit hasarı, enzim inhibisyonu, programlı hücre ölümü (apoptosis) aktivasyonu gibi birçok yıkıma sebep olabilir (Smirnoff, 1993; Sgherry ve ark., 1996).

2.6. Bitkilerde Antioksidant Sistem

Oksidatif stres altındaki bitkiler yaşamlarını sürdürebilmek ve bu olumsuz koşullarla mücadele edebilmek için antioksidant sisteme sahiptir. Canlı hücrelerde meydana gelen protein, lipid, karbohidrat ve DNA oksidasyonunu engelleyen ya da geciktirebilen maddeler antioksidanlar olarak tanımlanmakta ve bu sisteme de antioksidan savunma sistemi denilmektedir (Koç ve Üstün, 2008). Antioksidant sistem enzimatik ve enzimatik olmayan bileşenlerden meydana gelmiştir (Şekil 2.5.).



Şekil 2.5. Antioksidan sistem

Bitkilerdeki antioksidant enzimler arasında süperoksit dismutaz (SOD), askorbat peroksidaz (APOD), glutasyon redüktaz (GR), guaiakol peroksidaz (GPOD) ve katalaz (KAT) bulunmaktadır. Enzimatik olmayan antioksidantlar ise askorbik asit (AA), tokoferoller, karotenoidler, glutasyon ve fenolik bileşiklerdir. Antioksidant enzimler ve antioksidant moleküllerin birbirleri ile etkileşim halinde fonksiyon göstermeleri sonucunda bitki hücrelerindeki antioksidant savunma sisteminin etkinliği de artmaktadır (Mascio ve ark., 1991). Bitkilerde enzimatik olmayan ve enzimatik antioksidanların lokalizasyonları ve rolleri aşağıdaki tabloda gösterilmiştir (Tablo 2.2.) (Smirnoff, 2005; Büyük ve ark., 2012).

Tablo 2.2. Bitkilerde enzimatik olmayan ve enzimatik antioksidanların lokalizasyonları ve rolleri (Smirnoff, 2005; Büyük ve ark., 2012).

Antioksidanlar	Rolü	Hücresel Lokasyonu
Askorbik Asit	Direkt olarak $O_2^{\cdot-}$, $OH^{\cdot}$ ve H_2O_2 'yi temizler.	Kloroplast, apoplast, vakuol, sitosol
Tokoferoller	Lipid peroksidasyonunu kırar. Lipit peroksitlerini, $O_2^{\cdot-}$ ve $OH^{\cdot}$ 'i temizler.	Bitkilerin tüm kısımlarında bulunur. Kloroplast membranlarında yoğun olarak bulunur.
Karotenoidler	Peroxi radikalleri ile $O_2^{\cdot-}$ ve $OH^{\cdot}$ 'i temizler.	Sitosol, vakuol
Glutasyon	Redoks döngüsünün bir substratı olarak, $OH^{\cdot}$ ile 1O_2 'nin direk temizlenmesinde yararlıdır.	Sitosol, endoplazmik retikulum, vakuol, mitokondri
Fenolik Bileşikler	Antioksidan özelliklerini iyi birer hidrojen veya elektron vericisi olmaları, zincir kırıcı özellikleri ve geçiş metalleri ile şelat oluşturmaları ile gösterirler.	Sitosol, vakuol
Süperoksit Dismutaz (SOD)	$O_2^{\cdot-}$ 'yi H_2O_2 'ye dönüştürür.	Kloroplast, sitosol, mitokondri, peroksizom
Askorbat Peroksidaz (APOD)	H_2O_2 'yi H_2O 'ya çevirir.	Kloroplast, sitosol, mitokondri, peroksizom
Katalaz (CAT)	H_2O_2 'yi H_2O 'ya çevirir.	Peroksizom
Glutasyon Peroksidaz (GPOD)	H_2O_2 'yi ve lipit peroksitlerini etkisizleştirir.	Kloroplast, sitosol, mitokondri, endoplazmik retikulum

2.6.1. Enzimatik olmayan antioksidanlar

2.6.1.1. Askorbik asit

Askorbik asit (C vitamini) bitki hücrelerindeki antioksidant moleküller arasında miktar bakımından en çok bulunanıdır. Askorbik asit direkt olarak hidroksil ve süperoksit radikalleri ile singlet oksijenin detoksifikasyonundan sorumludur. Bitkilerde bu AOT'lerin yol açtığı oksidatif strese bağlı hasarları onarmada görev alan en dayanıklı antioksidant moleküllerden birisidir (Athar ve ark., 2008; Foyer ve ark., 1995). Askorbik asitin stres şartlarına maruz bırakılan bitkilerde yoğunluğu artar ve O_2^- ve $OH^\cdot$ 'ın doğrudan detoksifikasyonunda görev alır (Aono ve ark., 1993). Aynı zamanda metal iyonu ihtiva eden enzimlerin işlevlerinin korunmasında ve α -tokoferolün geri dönüşümünde işlevsel özellik gösterir.

2.6.1.2. Tokoferoller

İleri düzeyde biyolojik aktiviteye sahip olan tokoferoller, kloroplastların tilakoid membranlarında yoğun olarak bulunmaktadır. Tokoferollerin bitkilerde α , β , γ ve δ olmak üzere dört izomeri bulunur. Bunlar arasında moleküler yapısında üç metil grubu ihtiva eden α -tokoferol, en ileri düzeyde antioksidant etkiye sahiptir. Aynı zamanda doğada en çok bulunan E vitamini de bir α -tokoferoldür (Kamal-Eldin ve Appelqvist, 1996; Wu ve ark., 2007). Vitamin E lipid peroksidasyonunu ve diğer oksidatif tepkimeler sonucu meydana gelen radikallerin yıkıcı etkisini engellemektedir. Aynı zamanda hücrede sinyal molekülü olarak da işlevi bulunmaktadır. Kloroplastların iç zarlarında sentezlenen tokoferoller, hidrofobik yapıları sayesinde zarlara tutunarak lipid peroksidasyonunu önlemektedir ve zar yapısındaki dengeyi sağlamaktadır (Smirnoff, 2005).

Bitkiyi, sahip oldukları antioksidant niteliği sayesinde oksidatif stresin zararlı etkilerinden koruyan tokoferoller iki farklı oksidasyon işleyiş sistemine sahiptir. Birincisi, bir elektron ilavesiyle α -tokoferol radikali meydana gelmesidir. Diğeri ise, α -tokoferolün 1O_2 ile karşılıklı etkileşime girmesi sonucunda iki elektron ilavesi ile

H₂O₂ meydana getirmesidir. Meydana gelen α -tokoferol radikali ve H₂O₂, askorbat aracılığıyla indirgenir (Krieger-Liszkay ve Trebst, 2006). Böylece askorbat, α -tokoferolün serbest radikalleri tutucu antioksidant savunma işlevini yeniden gerçekleştirmesini sağlar. Ayrıca hücresel sinyal görevi ve zarda bulunan başka yapıların da korunmasında etkilidir.

2.6.1.3. Karotenoidler

Karotenoidler fotosentetik ya da fotosentetik olmayan dokularda mevcut olan, yağda çözünebilen, antioksidant özellik gösteren pigmentlerdir. Sarı, turuncu ve kırmızı renklerde olabilen karotenoidler, kloroplast ve kromoplast zarlarında bulunurlar (Bartley ve Scolnik, 1995). İhtiyaç fazlası olan ışık enerjisini ısı enerjisi şeklinde yayan karotenoidler aynı zamanda kloroplast ve kromoplast zarlarındaki pigment-protein yapılarının dengesini sağlar. Karotenoidlerin görevlerinden biri oksidatif strese karşı fotosentetik yapıları AOT'lerden korumaktır (Dankov ve ark., 2009).

2.6.1.4. Glutasyon

Glutasyonlar, bitkiyi oksidatif strese karşı koruyan, hücre içi taşınımında görev alan, katalizör içeren ya da metabolik reaksiyonlarda işleve sahip olan ve bitki dokularında fazla miktarda sentezlenen bir antioksidanttır. Fonksiyonel bir metabolit olan glutasyon; sitosol, endoplazmik retikulum, vakuol, kloroplast ve peroksizom gibi bitkinin birçok hücresel bölümünde bulunur (Jimenez ve ark., 1998; Rausch ve Wachter, 2005).

2.6.1.5. Fenolik Bileşikler

Bitkilerin sekonder metabolizma ürünleri olarak adlandırılan fenolik bileşikler AOT'leri ortadan kaldırmada ve zararsız hale dönüştürmede iyi bir antioksidant özellik gösterir. Hatta yapılan çalışmalar fenolik bileşiklerin tokoferoller ve askorbattan daha etkili bir savunma oluşturduğunu göstermektedir (Bray, 1997). Fenolik bileşikler; hidrosinamik asit (HCA), flavanoidler, taninler ve antosiyaninler

olarak dört farklı gruba ayrılırlar (Grace, 2005). Çevresel stres faktörlerine maruz kalan bitkilerde fenolik bileşikler sentezleyen fenilpropanoid metabolizması uyarılır ve fenolik bileşiklerin bitki dokularındaki yoğunluklarında artış görülür (Quan ve ark., 2008).

Fenolik asitlerden flavanoidler ve HCA, guaiakol peroksidaz (GPOD) aracılığıyla H_2O_2 'nin detoksifikasyonunda görev alır (Sakihama ve ark., 2002). Bunun yanında bitkilerin UV-B etkisinden korunmak için vakuollerinde UV-absorbe eden flavonoidleri depoladıkları tespit edilmiştir (Noctor ve Foyer, 1998; Beauchamp ve Fridovich, 1971). Antosiyaninler ise diğer antioksidantlara nazaran daha güçlü bir detoksifikasyon özelliği göstererek AOT'lerin doğrudan ortadan kaldırılmasında fonksiyon gösterir (Gould ve ark., 2002).

2.6.2. Antioksidant enzimler

2.6.2.1. Süperoksit dismutaz (SOD)

Süperoksit dismutaz (SOD) yapısında metal iyonu bulunduran, oksijenli solunum yapan tüm canlılardaki en etkili antioksidant enzimdir. Bitkiler herhangi bir strese maruz kaldığında ve AOT'lerin zararlı etkileri ortaya çıktığında savunma sisteminin ilk basamağını oluşturan ve katalitik etkisi oldukça yüksek olan bir metaloenzimdir. Bitkilerde O_2^- radikali SOD ile O_2 , H_2O_2 'ye dönüştürülerek strese karşı bir savunmaya sistemi oluşturulur (Asada, 1999). Bu dismutasyon reaksiyonu esnasında başka bir O_2^- radikali O_2 'ye dönüştürülür. SOD; O_2^- radikalının detoksifiye ettiği için Haber-Weiss tepkimesi aracılığıyla OH^- radikalının meydana gelme ihtimalini düşürür. Haber-Weiss reaksiyonunun SOD varlığında katalizlenmesi, enzimatik olmayan reaksiyonuna göre 10000 kat daha hızlı gerçekleşmektedir (Mittler, 2002). SOD enziminin, difüze olma yeteneği yoktur. O_2^- radikali ve H_2O_2 gibi molekülleri yok etmek amacıyla bu moleküllerin sentezlediği hücresel kısımlarda lokalize olmuştur (Alscher ve ark., 2002).

Metaloenzimlerden biri olan SOD'un bulundurduğu metal gruplarına göre üç tipi bulunmaktadır. Bunlardan demir süperoksit dismutaz (FeSOD) ve mangan süperoksit dismutaz (MnSOD) yapısal olarak birbirine benzerlik gösterir. Bakır/çinko süperoksit dismutaz (Cu/ZnSOD) ise diğer iki enzim grubundan farklı bir yapıya sahiptir. H_2O_2 'ye olan farklı seviyelerde duyarlılıklarına göre lokalize olan bu enzimlerden FeSOD kloroplast stromasında ve prokaryotik organizmalarda, MnSOD mitokondri ile peroksizomda, Cu/ZnSOD ise kloroplast, peroksizom, sitosol ve hücreler arası boşlukta bulunur (Alscher ve ark., 2002).

Arabidopsis thaliana üzerinde yapılan bir çalışmada, bitkinin genomunda FeSOD enzimine ait üç tane (*FSD1*, *FSD2*, *FSD3*), Cu/ZnSOD enzimine ait yine üç tane (*CSD1*, *CSD2*, *CSD3*) ve MnSOD enzimine ait bir tane (*MSD1*) gen bulunduğu tespit edilmiştir (Kliebenstein ve ark., 1999). SOD'un izozimleri olan Cu/ZnSOD, MnSOD ve FeSOD nükleusta kodlanmaktadır ve daha sonra işlev gösterecekleri hücresel bölgeye taşınmaktadır. Bitkide SOD aktivitesi arttıkça, stres toleransının gelişmesi de iyileşme göstermektedir. Yapılan başka bir çalışmada tuz stresine maruz kalmış nohut bitkilerinde Cu/ZnSOD ve MnSOD izozimlerinin aktivitelerinde artış gözlenmiştir (Eyidoğan ve Öz, 2005). *Glycyrrhiza uralensis* bitkisiyle yapılan bir çalışmada tuz uygulamalarının sonucunda SOD aktivitesinin arttığı rapor edilmiştir (Pan ve ark., 2006). Acı bakla bitkisinde (Yu ve Rengel, 1999) ve dut bitkisinde (Ahmad ve ark., 2010) de tuz stresi uygulamaları SOD aktivitesini arttırmıştır. Bitkilerde stres şartlarında SOD etkinliğinin artması ve bu seviyenin stabilitesi, gen ekspresyonunun ve SOD transkripsiyonunun artışına bağlı olarak değişiklik gösterir (Minkov ve ark., 1999). KAT, POD ve APOD enzimleri SOD'un oluşturduğu H_2O_2 'yi detoksifiye etmektedir.

2.6.2.2. Askorbat peroksidaz (APOD)

Askorbat peroksidaz (APOD), H_2O_2 detoksifikasyonunda görev alan, başka bir deyişle H_2O_2 'yi O_2 ve suya parçalayan aktivitesi katalaz enzimine kıyasla daha yüksek olan önemli bir antioksidant enzimdir (Mittler ve ark., 2004). APOD dört farklı izozime sahiptir. Bu izozimler kloroplastlardaki stromal APOD (sAPOD) ve

tilakoid membranlara bağı olan tilakoidal APOD (tAPOD), glioksizom membranlarına bağı olan glioksizomal APOD (gmAPOD) ve sitosolde bulunan sitosolik APOD (cAPOD)'dur. APOD, askorbattan elektron vericisi olarak yararlanarak H_2O_2 'yi parçalamaktadır. APOD; H_2O_2 'yi suya dönüştürürken, monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR) ve dehidroaskorbat redüktaz (DHAR) enzimleri devreye girer ve askorbatın rejenerasyonunu sağlar. MDHAR'ın indirgeyici olarak NADPH'dan, DHAR enziminin ise glutatyondan yararlanması neticesinde askorbatın rejenerasyonu gerçekleşir (Noctor ve Foyer, 1998; Vranova, 2003).

Diğer antioksidantlarla kıyaslandığında H_2O_2 'nin bitkinin hücrel yapılarında oluşturduğu oksidatif zararları gidermede en fazla rolü olan antioksidant enzim APOD'dur (Foyer ve ark., 1994). Tuz stresi uygulanan bir çalışmada *Anabaena doliolum* alginde APOD aktivitesinin artış gösterdiği tespit edilmiştir (Srivastava ve ark., 2005). Farklı mısır genotiplerinin kullanıldığı başka bir çalışmada da tuz uygulamalarının APOD aktivitesini 31K67 genotipte azaltırken, 32K61 adlı genotipte artırdığı rapor edilmiştir (Doğru, 2014). Domates genotipleri ile yapılan başka bir çalışmada, tuz tolerans seviyesi ile APOD aktivisindeki artış arasında bir korelasyon olduğu tespit edilmiştir (Mittova ve ark., 2002). Aynı şekilde *Citrus* bitkisinde de tuz toleransı ile artan APOD aktivitesi arasında bir ilişki olduğu tahmin edilmektedir (Gueta-Dahan ve ark., 1997).

2.6.2.3. Katalaz (KAT)

Katalaz, H_2O_2 'yi oksijen ve suya parçalayan ve bitki hücrelerindeki peroksizomlarda bulunan antioksidant enzimlerden biridir (Jamei ve ark., 2009). Katalaz enziminin, hücreleri H_2O_2 'ye karşı savunma kapasitesi sınırlıdır (Feirabend ve Enger, 1986; Feirabend ve ark., 1992). Bazı araştırmacılar buna yol açan sebepleri katalazın büyük ölçüde peroksizomlarda bulunmasına, H_2O_2 'ye affinitesinin düşük olmasına ve ışık tesiriyle etkinliğini kaybetmesine dayandırmışlardır (Foyer ve ark., 1994).

Dat ve arkadaşları (2000) ise stres altındaki bitkilerde katalazın parçalanma hızının artması ve katalaz proteininin translasyonunun inhibe edilmesi nedeniyle bitki hücrelerindeki katalaz aktivitesinin azaldığını ifade etmiştir. Bunun dışında bitkilerde doku sıcaklığının artmasının ve azalmasının da katalaz enziminin inhibisyonuna yol açtığı rapor edilmiştir (Dat ve ark., 1998; Lopez-Dalgado ve ark., 1998).

2.6.2.4. Glutasyon redüktaz (GR)

Sitozol ve mitokondride bulunan glutasyon redüktaz bir flavo-protein oksiredüktaz enzim sınıfına girer. GR ökaryot canlılarda da prokaryot canlılarda da bulunmaktadır (Romero-Puertas ve ark., 2006). GR askorbat-glutasyon döngüsünde fonksiyon göstererek indirgenmiş glutasyon havuzunu besler ve AOT'lere karşı savaşır (Creissen ve ark., 1994). GR, okside halde bulunan glutasyonu (GSSG) NADPH molekülünden aldığı bir elektron ile indirgenmiş forma (GSH) (Denklem 2.9) çevirir (Chalapathi ve Reddy, 2008).



GSSG= okside halde bulunan glutasyonu, NADPH= Nikotinamid adenin dinükleotit fosfatın indirgenmiş hali, GSH=GSSG'nin indirgenmiş formu ve NADP^+ =Nikotinamid adenin dinükleotit fosfatı göstermektedir. GSH'ın bir başka görevi ise glutasyon transferaz enziminin substratı olmasıdır (Reddy ve Raghavendra, 2006). GR askorbat glutasyon döngüsünde GSH/GSSG düzeyini yüksek tutar ve oksidatif strese karşı koruma sağlar (Foyer ve Noctor, 2005). GR başka enzimlerle birlikte H_2O_2 'nin zararlı özelliklerinin etkisizleştirilmesinde görev alır. Oksitlenmiş askorbik asit (dehidroaskorbat), dehidroaskorbat redüktaz tarafından yeniden askorbik asite indirgenmektedir ve DHAR bunu yaparken substrat olarak GSH'ı kullanmakta ve tepkime sonucu GSSG sentezlenmektedir. Sentezlenen GSSG, GR enzimi aracılığı ile yeniden GSH'a indirgenir ve böylelikle DHAR enziminin substratı yeniden meydana gelir. Bunların haricinde GR, GSSG'yi GSH'a indirgediği sırada NADPH'ı kullanır. Böylelikle CO_2 fiksasyonunun sınırlandığı zamanlarda,

NADPH/NADP⁺ oranının dengelenmesine katkı sağlanmaktadır. Sonuç olarak GSSG'nin GSH'a indirgenmesi, serbest radikallerin temizlenmesinde önemli bir etmendir (Aono ve ark., 1995; Creissen ve ark., 1996; Güler, 2008).

2.6.2.5. Guaiakol peroksidaz (GPOD)

GPOD, indol-3-asetik asidi ve H₂O₂'yi parçalar, aynı zamanda lignin biyosentezinde de rol oynar. GPOD enzimi genellikle guaiakol ve pirogallol gibi aromatik yapıları elektron vericilerle etkileşime girer (Asada, 1999).

2.7. Bitkilerde Tuz Stresine Karşı Tolerans Mekanizmaları

Bitkiler, dünyamızda mevcut olan biyotik ve abiyotik stres etmenlerine rağmen bir takım savunma mekanizmalarıyla olumsuz şartlara uyum göstererek canlılıklarını sürdürmeye devam eder. Yüksek tuz konsantrasyonlarına maruz kalan bitkilerin, büyüme ve yaşam döngülerini tamamlayabilme yetenekleri “tuz toleransı” olarak tanımlanır (Parida ve Das, 2005). Tuz toleransı bitkilerin tuz stresine karşı dayanıklılığının bir ispatıdır ve bitkinin genotipik özelliklerine, bitkinin hangi gelişme döneminde olduğuna, bitkide strese neden olan tuzun cinsine, tuzun yoğunluğuna ve uygulama süresi gibi unsurlara bağlı olarak değişiklik gösterir (Gürel ve Avcıoğlu, 2001).

2.7.1. Bitkilerde tuz içeriğinin düzenlenmesi

Bitkiler bünyelerindeki tuz içeriğini bazı mekanizmalar geliştirerek regüle etmektedir (Dajic, 2006).

2.7.1.1. Tuzun bitki yapısına alınmaması

Bu mekanizma rizosferde fazla miktarda tuzun bulunduğu durumlarda, kök hücrelerinin membran geçirgenliğinin Na⁺ ve Cl⁻ gibi iyonlara karşı düşük olması sonucu bitkinin tuzdan sakınımı şeklinde açıklanır (Lüttge, 2002). Kaspari şeridinin

filtrasyon özelliğiyle gerçekleşen bu sakınma “ultrafiltrasyon” denir (Bottella ve ark., 2005). Kökten tuz moleküllerini uzaklaştırmanın başka bir yöntemi ise; sürgüne erişen Na^+ seviyesini en az düzeyde tutmak için kökün toprakla etkileşimi olan hücrelerinden Na^+ girişini sınırlandırırken, toprak solüsyonuna doğru Na^+ çıkışını arttırmaktır. Böylelikle kökten ksileme Na^+ geçişi en az değerde olurken, ksilemden köke Na^+ girişi en üst seviyede olmaktadır (Tester ve Davenport, 2003). Na^+ ’nın ksilem ve kök hücreleri arasındaki taşınımı transport proteinler tarafından sağlanır (Botella ve ark., 2005).

2.7.1.2. Tuzun eleme yöntemiyle uzak tutulması

Bitkilerin yaprak epidermisinde bulunan tuz salgı tüyleri (trikom) ve tuz salgı bezleri; tuzdan etkilenmiş bitkinin yapısındaki tuzun atılmasını ve tuz muhteva eden yaprak kısımlarının dökülmesini sağlamaktadır (Munns ve Tester, 2008). Trikomlar hücrelere alınan tuzun fazlasını vakuollerinde biriktirmekten sorumluyken, tuz salgı bezleri ise tuzu dışarıya salgılamakla görevlidir. İki mekanizma da tuzun canlı hücrelerden sakınımını sağlamaktadır (Breckle, 2002). Tuz konsantrasyonu yüksek olan topraklara uyum sağlamış ve tuz salgı sistemine sahip olmayan bitkilerde ise fazla tuzun uzaklaştırılması, tuz biriken olgun yaprakların absisyonu ile sağlanır (Cram ve ark., 2002).

2.7.1.3. Sukkulentlik ile tuz yoğunluğunun seyreltilmesi

Bitkilerde yaprak dokusunda biriken yoğun tuz konsantrasyonunu seyreltik bir düzeyde tutmayı sağlayan mekanizma “sukkulentlik” olarak adlandırılır (Glenn ve ark., 1999). Sukkulent bitkilerde özellikle sünger ve su depo parankimasını meydana getiren hücrelerin hacimlerinde ve yaprak kalınlığında hücre çeperinin esnekliğine göre değişen artışlar gözlenirken, stoma sayısında azalma meydana gelir (Dajic, 2006; Larcher, 1995).

2.7.1.4. Tekrar dağılım ile tuz yoğunluğunun seyreltilmesi

Tuzun tekrar dağılımı genç dokulardan Na^+ 'nın ve Cl^- 'nin floeme aktarımıyla gerçekleşir. Böylelikle yapraklardaki tuz miktarının seyreltilmesi sağlanır (Larcher, 1995). Floeme ulaştırılan Na^+ ve Cl^- iyonları yapraklardan köke (Botella ve ark., 2005), tuz salgı tüyleri ve tuz bezlerine ya da fazla tuzu depolayan olgun yapraklara transfer edilerek bitkiye zarar vermesi engellenebilir.

2.7.2. Bitkilerde tuz toleransını sağlayan mekanizmalar

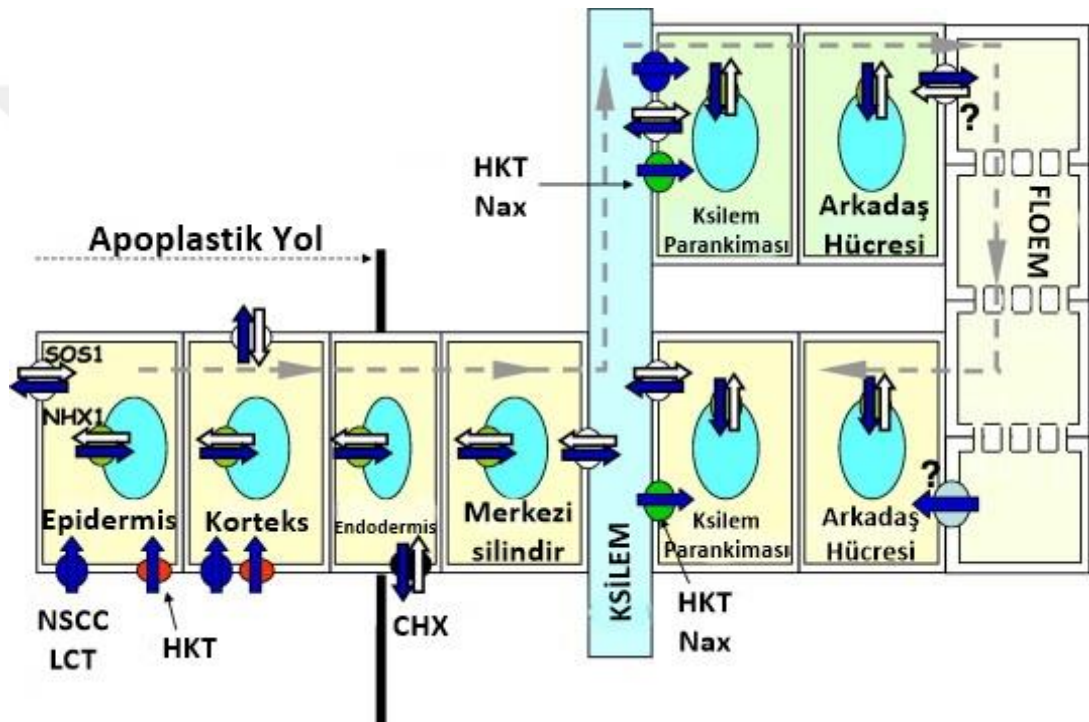
Bazı bitkiler çeşitli çözünebilir tuzların yüksek yoğunluklarda bulunduğu ortamlarda yaşamlarına devam edebilir ve bu yetenek ‘‘tuz toleransı’’ olarak adlandırılır (Parida ve Das, 2005). Bitkiler, tuzun olumsuz etkilerinden sakınmasına karşın tuzlu ortamlarda hayatlarını sürdürebilmeleri tuzluluğa karşı geliştirdikleri biyokimyasal ve moleküler mekanizmalara bağlıdır.

2.7.2.1. İyon dengesi ve SOS (salt overly sensitive: tuza aşırı duyarlı) sinyal iletim yolu

Yüksek tuz konsantrasyonlarına maruz kalmış bitkilerin canlılığını sürdürebilmesi için iyon dengesinin sağlanması gerekmektedir (Borsani ve ark., 2003). Tuz stresi; iyon stresi, su stresi, oksidatif stres ve besin dengesizliği gibi stresler birbirleri ile ilişki içindedir (Türkan ve Demiral, 2009). Bitkiler stres koşullarında bünyelerinde bulunan fazla Na^+ 'yı, metabolik fonksiyonlarını devam ettirebilmek adına vakuollerinde depolar (Parida ve Das, 2005).

Tuz stresine maruz kalan rizosferdeki köklere Na^+ 'nın girişi pasif taşıma ile meydana gelir. Pasif taşıma kolaylaştırılmış difüzyon ya da kanal yapısındaki bazı ileticilerle gerçekleşir. Bu ileticiler HKT (yüksek afiniteli K^+ kanalları), LCT (düşük afiniteli katyon kanalları) ve NSCC (seçici olmayan katyon kanalları)'dir (Apse ve Blumwald, 2007). Na^+ 'nın rizosferden bitkiye taşınımında ilk aşması gereken engel kök epidermisi ve kortekstir. Epidermisi taşıyıcılar sayesinde aşan Na^+ simplastik

yolu kullanarak, taşıyıcılar ve plasmodesmalar ile merkezi silindire, oradan daha sonra ksileme taşınır. Bunun yanında Na^+ suya ve suda çözünmüş maddelere karşı geçirgen olmayan kaspari şeridinin bulunduğu endodermise, hücre dışındaki matriksi de kullanarak apoplastik yol ile taşınır. Hücreye girdikten sonra simplastik yol vasıtasıyla kaspari şeridini geçer (Bottella ve ark., 2005). Aynı zamanda bu taşınım simplastik yola ihtiyaç duyulmadan CHX (katyon/proton değiştirici) gibi katyon/ H^+ ileticilerinin Na^+ 'yı endodermal hücrelerden merkezi silindirin apoplastına taşınmasıyla da sağlanır (Şekil 2.6.).



Şekil 2.6. Na^+ 'ın bitkide hareketi (HKT: yüksek afiniteli K^+ kanalları, LCT: düşük afiniteli katyon kanalları, NSCC: seçici olmayan katyon kanalları, CHX: katyon/proton değiştirici) (Apse ve Blumwald, 2007'den modifiye edilerek alınmıştır).

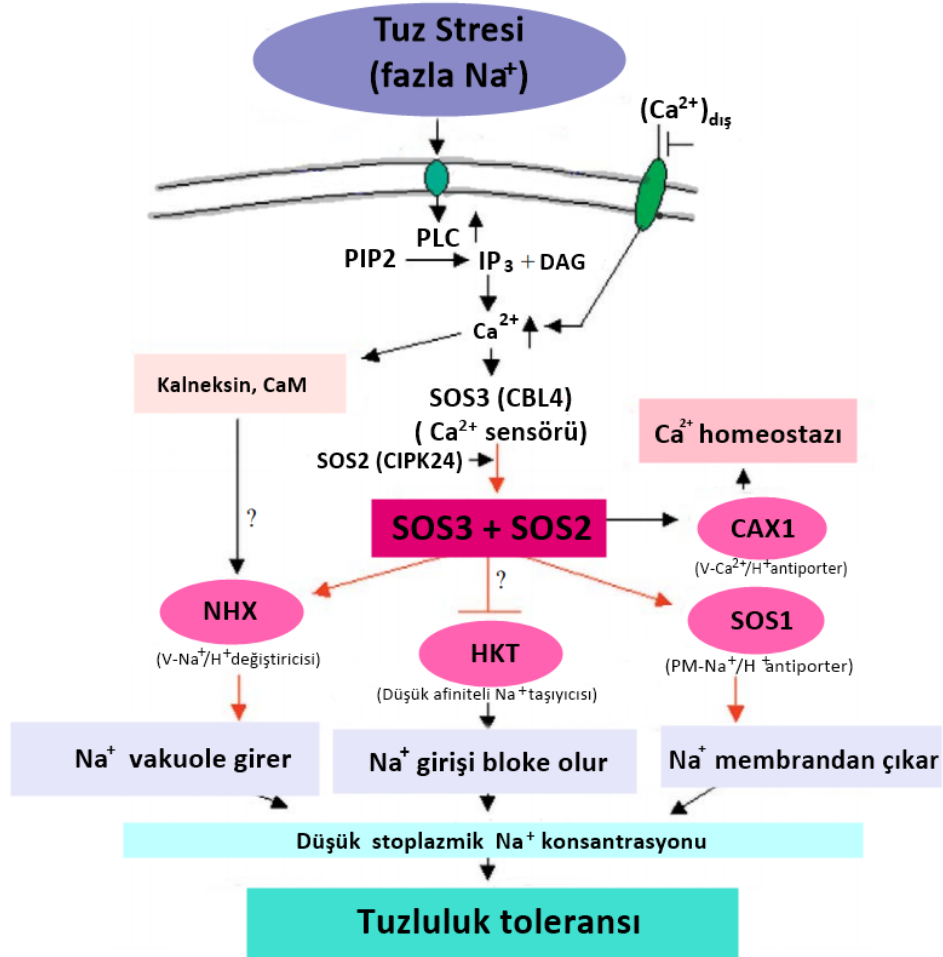
Na^+ 'nın bir kısmı toprak üstü organlara doğru yol alırken, kalan kısmı da hücrelerin vakuollerinde Na^+/H^+ taşıyıcıları (NHX) vasıtası ile depolanır bu sayede sürgüne transfer edilen Na^+ miktarı azalır. Na^+ , SOS1 yolu ile merkezi silindirden ksileme Na^+/H^+ taşıyıcıları ile taşınır. Na^+ 'ya karşı seçici olmayan HKT ve NHX taşıyıcıları Na^+ 'nın ksilemden köke yeniden taşınımını sağlar. NSCC kanalları Na^+ 'nın ksilemden yaprak parankima hücrelerine taşınımından sorumludur (Apse ve Blumwald, 2007). Yaprak parankimasında biriktirilen fazla Na^+ , SOS1 yolu

aracılığıyla ksileme geri gönderilir ya da floem döngüsü ile köke taşınarak yaprak dokularındaki tuz miktarı azaltılır. Yoğun tuz konsantrasyonunu seyreltmenin başka bir alternatifi ise NHX vasıtasıyla tuzların vakuolde depolanmasıdır (Botella ve ark., 2005).

NaCl'nin sebep olduğu tuzluluk, Na^+ , Cl^- , Ca^{+2} ve K^+ gibi iyonların hücre içindeki dengesini bozabilir. Hücre dışında artan Na^+ 'lar çeşitli taşıyıcılar aracılığıyla hücre içine alınır. Yarıçap ölçüleri benzeştiğinden dolayı K^+ taşıyıcıları; Na^+ ve K^+ iyonları arasındaki farkı ayırt etmekte zorlanır ve bunun sonucunda bu iyonlar arasında bir rekabet ortamı oluşur (Aharon ve ark., 2003). Hücre dışında bulunan Na^+ , K^+ alınımını olumsuz etkileyerek temel besin elementlerinin hücreye girişinde azalma meydana getirir (Knight ve ark., 1997). Hücrede aşırı Na^+ birikimi, iyonların taşınımı yoluyla üç farklı şekilde engellenir. Bunlar; Na^+ taşıyıcıları yardımıyla Na^+ 'nın hücreye girişinin sınırlandırılması, Na^+ 'nın vakuolde depolanması, sitosolik Na^+ 'nın membran Na^+/H^+ taşıyıcıları ile hücrenin dışına ya da apoplasta gönderilmesidir (Bartels ve Sunkar, 2005). Na^+ 'nın vakuolde depolanma sistemi, bu iyonun sitoplazmada yol açabileceği olumsuz etkileri yok eder ve hücreye su girişini sağlayarak osmotik dengenin korunmasına yardımcı olur (Apse ve ark., 1999).

Bitki iyon dengesi ve tuz toleransının temel regülatörü olarak görülen SOS sinyal yolu, tuza karşı aşırı derecede duyarlıdır (Hasegawa ve ark., 2000; Sanders ve ark., 2002). Na^+ ve K^+ iyon dengesini düzenlemekle görevli olan SOS yolu, bunu genlerin kontrolünde gerçekleştirir (Yokoi ve ark., 2002). *SOS1* geni plazma membranı Na^+/H^+ taşıyıcılarını, *SOS2* geni bir serin/treonin proteinkinazı ve *SOS3* geni kalsiyum bağlayıcı bir proteini kodlamaktadır (Borsani ve ark., 2003). *SOS3* ve *SOS2* geni etkileşime girdiğinde, *SOS2*, *SOS3* tarafından aktive olmaktadır. *SOS2* ve *SOS3* ise *SOS1*'i aktive etmektedir ve *SOS1*'in gen ekspresyonu seviyesini kontrol etmektedir (Sairam ve Tyagi, 2004). *SOS1* geninin aktivasyonu ile tuz stresine karşı iyon dengesi ve tuz toleransı sağlanmaktadır (Yokoi ve ark., 2002). Fazla Na^+ varlığında artan sitosolik Ca^{+2} miktarı, Ca^{+2} sensörü olarak bilinen *SOS3* sinyal yolu tarafından algılanır ve SOS yolunu aktifleştirir. Ortamdaki Ca^{+2} 'nin artışıyla *SOS3*, bir serin/treonin protein kinaz olan *SOS2* proteinine fizyolojik olarak bağlanır ve

SOS2 proteinini etkinleştirir (Halfter ve ark., 2000; Shi ve ark., 2000). Bu durum SOS2 etkinliğinin, SOS3 ve Ca^{2+} 'ya bağlı olduğunu göstermektedir (Bertorello ve Zhu, 2009) (Şekil 2.7.).



Şekil 2.7. Tuzluluk toleransı ile ilgili yollar ve SOS tarafından iyon homeostazının düzenlenmesi (Tuteja, 2007' den modifiye edilerek alınmıştır). (PIP2: fosfatidilglikolinizitol bifosfat; IP3: inozitol trifosfat; DAG: diaçilgliserol; CaM: kalmodulin).

Oluşan SOS2-SOS3 protein kinaz kompleksi, *SOS1* geninin aktivasyonunu gerçekleştirerek fazla Na^+ 'nın hücre dışına çıkışını sağlayan *SOS1* proteinini sentezler (Shi ve ark., 2002). SOS2-SOS3 protein kinaz kompleksi, *HKT1* geninin etkinliğini azaltarak ya da inaktif hale getirerek Na^+ 'nın hücreye girişini bloke eder (Zhu, 2002). SOS2, *NHX* ile bağlantı kurarak *NHX*'i aktive eder ve fazla Na^+ 'nın vakuolde depolanmasını sağlayarak iyon dengesine extra bir katkı sağlar (Mahajan ve ark., 2008). Oluşan bu karmaşık yapı sayesinde *CAX1* ($\text{Ca}^{2+}/\text{H}^+$ antiportu) etkinliği artar ve sitosolik Ca^{2+} homeostazı sağlanır (Cheng ve ark., 2004). Bunların

yanında Ca^{+2} miktarının artışı, diğer Ca^{+2} bağlı proteinler (kalneksin, kalmodulin (CaM)) tarafından algılanır ve bu proteinler de NHX ile bağlantı kurarak NHX'in aktivasyonunu sağlar (Tuteja, 2007). Hücre zarındaki reseptörlerin tuz stresini algılaması sonucu fosfolipazlar (PLC) etkinleştirilir. Etkinleştirilen PLC'ler fosfolipidlerle birleşip stres toleransının sağlanmasında önemli olan ikincil habercilerin (DAG; diaçil gliserol, IP3; inositol trifosfat) oluşturulmasını sağlar. IP3'ler Ca^{+2} 'nın serbest kalmasını sağlar (Sairam ve Tyagi, 2004). DAG'lar ise protein kinazları etkinleştirir (Zhu, 2002) (Şekil 2.7.).

2.7.2.2. Tuz toleransında metabolitler

Tuz stresinin yarattığı osmotik stres altında bulunan bitkiler, birbirinin yerini tutabilen (compatible) “osmolit” olarak adlandırılan ve osmotik bakımdan koruyucu özelliğe sahip bileşikler depo eder (Hussein ve ark., 2008). Esas olarak hücrelerdeki turgor basıncının korunmasında işlev gösteren osmolitler bitki hücrelerini dehidrasyona karşı korur (Smirnoff, 1998). Metabolitler olarak da adlandırılan osmolitler aynı zamanda bazı hücrel yapılar ve proteinlerde stabilizasyon sağlamaktadır (Yancey ve ark., 1982). Osmolitler düşük molekül ağırlığına sahip, toksik etkisi olmayan, hücreye olumsuz bir etki yapmayan ve hücrelerde molar yoğunluklarda biriken bileşiklerdir (Djilianov ve ark., 2005). Osmolitlerin bir kısmını iyonlardan, büyük bir bölümü de organik maddelerden oluşur (Parvaiz ve Satyawati, 2008). Osmolitlerin inorganik iyon olanları vakuolde, organik olanları ise genellikle organellerde olmak kaydıyla sitoplazmada birikir (Maghaieb ve ark., 2004). Metabolitlerin bitki hücrelerindeki birikim oranı, dış ortamda artan osmotik basınçla doğru orantılı bir şekilde suyun hücrelere girişini artıracak ya da hücrelerden çıkışını azaltacak şekilde değişir (Parida ve Das, 2005). Bitkilerin ihtiva ettiği osmolitler; düşük molekül ağırlıklı şekerler, polioller, organik asitler, çözünebilir proteinler (LEA (late embryogenesis abundant) proteinleri, dehidrin) ve azot bulunduran bileşiklerdir (Ashraf, 2004; Munns, 2005).

Stres durumunda hücrede biriktirilen metabolitlerden biri diğeri karbohidratlardır. Glikoz, fruktoz ve sukroz gibi şekerler; bitki hücrelerindeki ozmotik düzenlemede,

karbon atomlarının depolanmasında ve AOT'lerin ortadan kaldırılmasında rol oynar (Parida ve Das, 2005). Disakkaritlerden trehalozlar bazı bitkilerin hücrelerinde az miktarda sentezlenip biriktirilmesine rağmen, stres şartlarında ozmotik korumayı ve hücrel stabilizasyonu sağlar (Djilianov ve ark., 2005).

Polioller, polihidrik şeker alkolleridir. Polioller siklik (pinitol, ononitol) ve asiklik (mannitol, sorbitol, gliserol) yapıda olmak üzere ikiye ayrılır. Polioller; büyük çaplı moleküllerin stabilizasyonunu ve hidroksil gruplarının hücrenin dışına çıkartılmasını sağlayarak bitkiyi oksidatif zararlardan korur (Smirnoff ve Cumbes, 1989; Shen ve ark., 1997).

Stres koşulları altında en çok biriktirilen metabolitlerden biri olan prolin hücrenin osmotik dengesinin sağlanmasında ve plazma membranının bütünlüğünün korunmasında fonksiyoneldir (Mansour, 1998). Prolin aynı zamanda stresli koşullardan sonraki dönemde, bitkinin metabolik olarak kendini toparlaması için ihtiyaç duyduğu N ve C depolama işlevine sahiptir (Jain ve ark., 2001). Balal ve ark. (2011) turunçgillerde tuzluluğa karşı tepkilerin belirlenmesi amacıyla yaptıkları çalışmada, 10 farklı turunçgil anacını 30, 60 ve 90 mM NaCl tuz stresine 90 gün süresince maruz bırakmıştır. Çalışma sonunda artan tuz düzeyi ile prolin ve şeker miktarları artmıştır ve osmolitlerin tuz stresine tolerans sağlamada önemli roller aldığı tespit edilmiştir. Azot içeren bileşikler genellikle, tuz stresine maruz kalmış bitkilerin hücrelerinde gözlenmektedir. Başlıca azot içeren bileşikler; amidler, imino asitler, kuarterner amonyum bileşikleri, proteinler ve poliaminlerdir. Bu bileşiklerin fonksiyonları; osmotik dengenin sağlanması, hücrel macromoleküllerin korunması, dokularda azot birikiminin sağlanması, pH dengesinin korunması, hücre detoksifikasyonu ve AOT'lerin ortadan kaldırılmasıdır (Ashraf ve Haris, 2004). Osmotik dengeyi koruyan betainler; azot atomlarının metillediği kuarterner bileşiklerdir. En önemli betainlerden biri olan glisin betain, amfoterik özellik gösterir ve bazı bitki türlerinin hücrelerinde stres koşullarında sentezlenip biriktirilir. Glisin betain hücredeki enzim ve proteinlerin stabilizasyonunun, etkinliğinin ve membran bütünlüğünün korunmasını sağlar (Sakamoto ve Murata, 2002; Rontein ve ark.,

2002). Stres koşulları ortadan kalktığında prolin degradasyona uğrarken, glisin betainde bu meydana gelmez (Hare ve ark., 1998).

2.7.2.3. Bitkilerde tuz stresi boyunca indüklenen sinyal iletimi

Sinyal iletimi, stresin algılanması ile başlar ve akabinde inositol fosfat gibi sekonder habercilerin meydana gelmesiyle devam eder. Sekonder haberciler hücrelerdeki Ca^{+2} seviyesini regüle ederek, protein fosforilasyonu ile ilgili olayların başlamasını sağlar. Sonuçta hücrenin korunmasından sorumlu olan ya da transkripsiyon faktörleri ile ilişkili olan bazı proteinlerin fosforilasyonu sağlanmış olur (Xiong ve ark., 2002).

2.7.2.4. Tuz stresine karşı oluşturulan cevap genleri

Bitkilerde abiyotik stres faktörlerine verilen cevaplarda birden çok sinyal iletim yolu kullanılır. Çevresel stres faktörlerinden biri olan tuz stresi birçok bitki geninin ekspresyonu üzerinde etkilidir (Zhu, 2002). Sinyal iletiminde yer alan cevap genleri, erken cevap genleri ve geç cevap genleri olmak üzere iki grup altında toplanır. Bitkilerde strese karşı oluşturulan tepkilerin düzenlenmesinden çoğunlukla geç cevap genleri sorumludur. Erken cevap genleri ise geç cevap genlerinin etkinleştirilmesinden sorumlu transkripsiyon faktörlerini kodlamaktadır (Sairam ve Tyagi, 2004). Tuz stresinin etkisiyle indüklenen genlerin ekspresyonunda artış meydana gelir. Bu genlerin ürünleri olan moleküller işlevlerine göre “efektör (koruyucu)” ve “regülatör (düzenleyici)” moleküller olmak üzere gruplandırılır (Seki ve ark., 2003). Efektör molekülleri iyon taşıyıcılar, osmolitlerin sentezinde yer alan enzimler, LEA proteinleri, su kanal proteinleri, şaperonlar, detoksifikasyon enzimleri ve çeşitli proteazlar oluşturmaktadır. Regülatör molekülleri ise; protein kinazlar, transkripsiyon faktörleri ve fosfoinositol metabolizmasında işlev gören fosfolipazlar meydana getirir (Wu ve ark., 2005).

2.7.2.5. Koruyucu moleküller

LEA proteinleri genellikle stres koşulları altında vejetatif dokularda birikim gösterir. Bitki hücrelerinde osmotik düzenlemenin sağlanmasında, sitozolik iyon yoğunluğunun düzenlenmesinde, zar yapısının korunmasında ve hasar görmüş proteinlerin yeniden yapısal bütünlüklerinin sağlanmasında görev alır (Wise ve Tunaclyffe, 2004; Hundertmark ve Hinch, 2008).

Akuaporinler olarak da adlandırılan su kanal proteinleri; osmotik dengeye bağlı olarak hücre zarının iki tarafında da suyun geçişini kolaylaştırır (Bohnert ve ark., 1999). Su kanal proteinleri aynı zamanda, apoplastik ve simplastik taşınımından farklı bir mekanizma ile suyun iletimini gerçekleştirir (Maurel ve Chrispeels, 2001). Hücre zarının iki yanında da bulunan akuaporinler, osmotik basınç farkına göre her iki taraftan da su geçişini artırır (Bohnert ve ark., 1999). Majör integral proteinler (MIP) süper ailesine mensup olan akuaporinler; düşük molekül ağırlığına sahip ve yüksüz olan çözünmüş moleküllerin (CO_2 , H_2O gibi) hücreye giriş çıkışını kolaylaştırır (Kirch ve ark., 2000).

Isı şok proteinleri (hsp) de, çeşitli stres faktörlerinin etkisiyle hücrelerde birikim gösteren koruyucu moleküller arasındadır (Gorovits ve Czosnek, 2008). hsp'ler molekül ağırlıklarına göre hsp100, hsp90, hsp70, hsp60 ve shsp (smallhsp; küçükhsp) olmak üzere beş grup altında incelenir. Bitki hücrelerinde küçük hsp'lere çok daha yoğun olarak rastlanmaktadır (Wang ve ark., 2003). Isı şok proteinlerinin bir grubu olarak kabul edilen şaperonlar; stres altındaki hücrelerde proteinlerin korunmasından ve hasarların düzeltilmesinden sorumludur (Diamant ve ark., 2001). Böylelikle moleküllerin yanlış katlanması ve oluşabilecek agregasyonların önüne geçilir. hsp'lerden türeyen bir diğer koruyucu molekül grubu olan proteazlar, fonksiyonel olmayan proteinlerin parçalanmasından sorumludur. Görülmektedir ki hsp'ler proteinleri korumakla görevli olmalarına rağmen, aynı zamanda denatüre olmuş ve agregasyona uğramış polipeptidlerin parçalanmasını sağlayarak hücresel homeostazisinin korunmasına da katkıda bulunur (Wang ve ark., 2004).

2.7.2.6. Düzenleyici moleküller

Protein kinazlar düzenleyici moleküllerin bir grubunu oluşturur ve protein fosforilasyonunda enzim olarak işlev gösterir. Protein kinaz enzim grubu sinyal iletimi boyunca fosfat vericisi olarak ATP'den yararlanır. Protein kinazlardan etkinliği en yüksek olanlar MAP kinazlar (mitojenle aktive edilen protein kinazlar) ve kalsiyuma bağımlı bağlı protein kinazlardır (CDPK). MAPK'lar aşamalı bir aktivasyon gösterir ve osmotik stresin sinyal iletimini başlattığı zar proteinlerinde yapısal değişimleri indükler (Dajic, 2006). Tuz stresıyla birlikte oluşan AOT'ler MAPK'ların aktive edilmesinde rol oynar (Apel ve Hirt, 2004). MAP kinaz, MAPKK (MAP kinaz kinaz) ve MAPKKK (MAP kinaz kinaz kinaz) moleküllerinin aktivasyonunda terminal enzim olarak görevlidir (Cobb ve Schaefer, 1996). MAPKKK çift işlevli MAPKK'yı aktive eder, MAPKK da bir serin-treonin kinaz olarak bulunan MAPK'yı aktive eder. MAP kinazlar, transkripsiyon faktörlerinin fosforilasyonunu ve aktivasyonunu regüle etmekle görevlidir. Bunun yanında streste etkili olabilecek genlerin ekspresyonunu da artırmaktadır (Stone ve Walker, 1995). CDPK ise tuz stresinin etkisiyle hücre içindeki Ca^{+2} miktarının artması sonucu indüklenerek bazı taşıyıcı proteinlerin düzenlenmesinde işlev gösterir (Dajic, 2006).

Transkripsiyon faktörleri (TF) birçok farklı genin promotor bölgesinde bulunan cis elementlerle ilişki kurar ve genlerin ekspresyonunu düzenlemekle görevlidir (Agarwal ve ark., 2007). Tuz stresine cevap olarak ilk aşamada transkripsiyon faktörlerini kodlayan genlerin ekspresyon derecesi ve bu faktörlerin sentez hızı artar. Transkripsiyon faktörleri de stresin indüklediği diğer genlerin ekspresyonunu sağlar (Hasegawa ve ark., 2000).

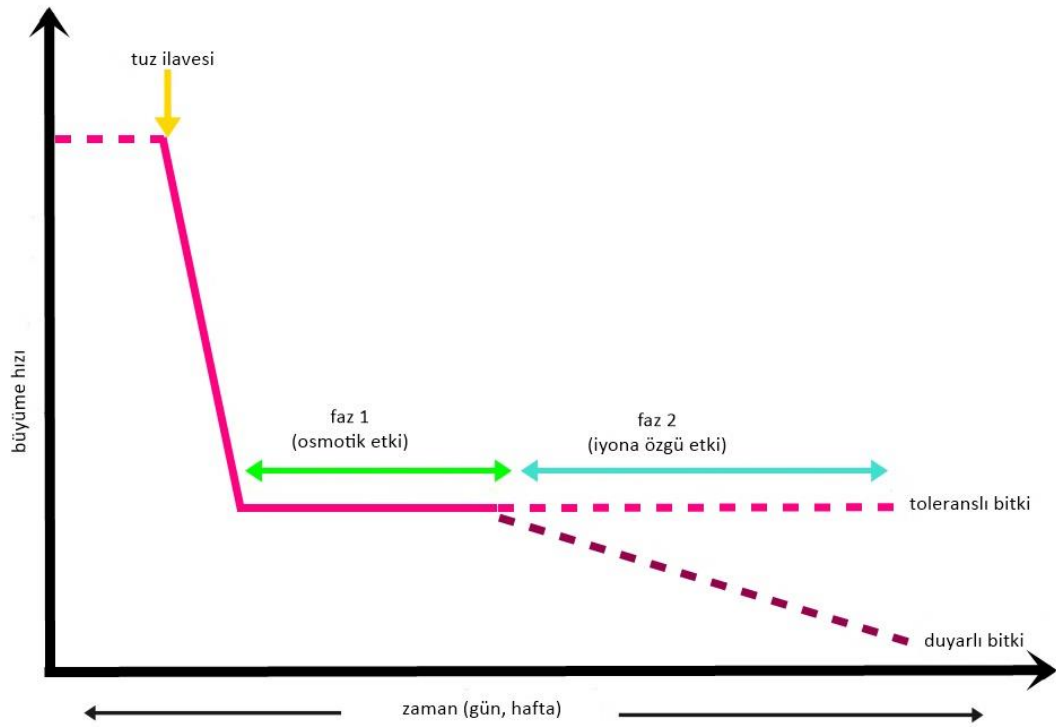
2.8. Bitkilerin Tuz Toleranslarına göre Sınıflandırılması

Doğada bulunan bitkilerin bir kısmı tuzluluğa karşı daha duyarlı iken, bir kısmı daha dirençlidir. Tuz toleranslarına göre bitkiler genel olarak, “halofitik” ve “glikofitik” bitkiler olmak üzere iki gruba ayrılmaktadır. Halofitler, *Salicornia herbacea*, *Atriplex vericaria* ve *Suaeda maritima* gibi tuzlu ortamlarda yaşamaya adaptasyon

gösterebilen türlerdir. Halofit bitkiler, yapraklarında biriken tuzları topraktaki düşük ozmotik potansiyeli dengelemek için kullanır. Tuzun sitoplazma ve organellerde düşük oranlarda tutulması sayesinde metabolizma ve enzim aktivitesinin zarar görmesi engellenir (Lauchli, 1986). Glikofitler ise; mısır, soğan, turunçgiller, marul, fasulye ve ceviz gibi yüksek tuz yoğunluklarından etkilenen ve zarar gören bitkilerdir. Glikofitlerin birçoğu tarımsal öneme sahip olan bitkilerdir ve bu bitkilerin tuzu dışlayıcı stratejik özellikleri bulunmaktadır (Güneş ve ark., 2002). Fakat glikofitlerin bu özelliği oldukça sınırlı olduğu için tuzlu ortamlarda direnç gösteremezler (Greenway ve Munns, 1980). Glikofitler 200 mM'nin altındaki tuz yoğunluklarında zarar görürken, halofitler 300 mM'den daha yüksek tuz yoğunluklarında yaşam döngülerini tamamlayabilir (Zhu, 2007). Munss ve Termaat (1986) glikofitlerin tuz konsantrasyonlarına duyarlı oluşunu evrimsel süreç boyunca düşük tuz yoğunluklarına sahip olan alanlarda büyümesine bağlamaktadır. Bu iki grubun dışında 200 mM'lik tuz yoğunluğunda büyümeye devam edebilen türler de vardır. Bu aralıkta yaşamını sürdürebilen bitkiler ise tuza toleranslı bitkiler olarak tanımlanmaktadır.

Glikofitler, tuz stresine maruz kaldığında tuzun hücrelere girişini kısıtlamalarının yanı sıra; prolin, glisin betain ve hsp gibi efektör moleküllerin senteziyle osmotik dengelerini düzenlemektedir (Greenway ve Munns, 1980). Halofitler ise sitoplazmalarında bulunan tuz iyonlarını, vakuollerinde depolayarak sitoplazmalarındaki tuz dengesini sağlar (Glenn ve ark., 1999). Halofitlerde ve glikofitlerde gerçekleşen bu osmotik regülasyonlar; sitoplazmada ve organellerin lümen, matriks ve stroma bölgelerinde metabolitlerin biriktirilmesiyle meydana gelmektedir (Glenn ve ark., 1999).

Tuz stresine toleranslı ve hassas bitkilerde, yapraklardaki tuz stresinin toksik bir etki yaratması tuzun konsantrasyonuna ve bitkinin türüne göre haftalarca bazen de aylarca sürmektedir. Bununla ilgili tuz stresinin ozmotik ve iyon etkisinden kaynaklanan “iki fazlı etki modeli” Şekil 2.8.'de gösterilmiştir (Munns ve ark., 1995).



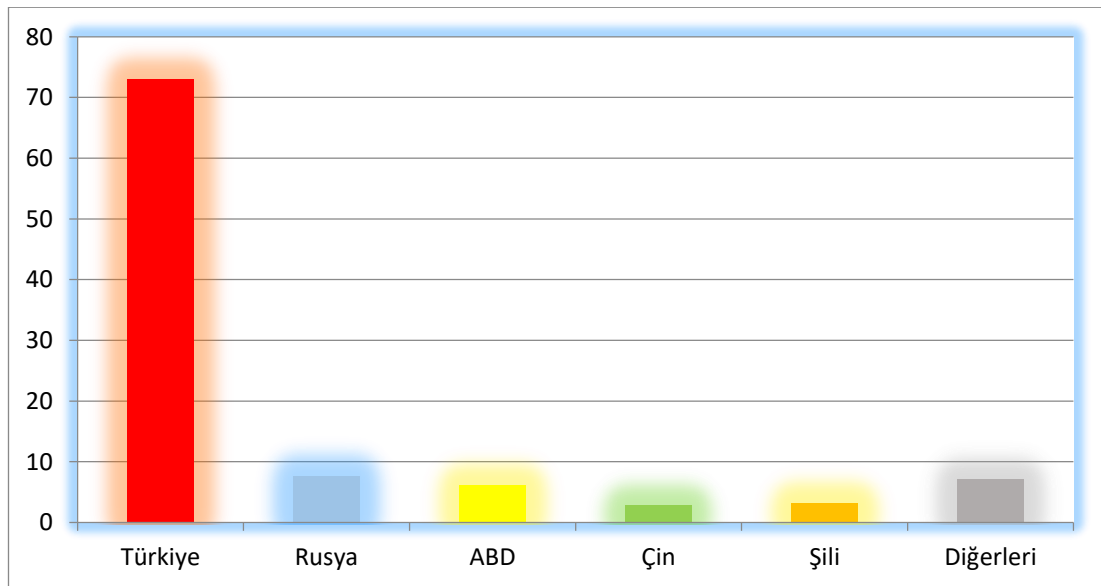
Şekil 2.8. Tuz stresi altındaki bitkilerde iki fazlı etki modeli (Munns, 1995)

Buna göre faz 1'de (osmotik faz) tuz stresine hassas ve toleranslı bitkilerdeki büyüme hızı, tuzun sebep olduğu osmotik etkiyle azalmaktadır. Osmotik faz, kökün etrafında bulunan tuz yoğunluğunun bitkinin topraktan su alınımasını güçleştirecek eşik seviyeye eriştikten sonra başlamaktadır ve bitki gövdesinin büyüme hızı büyük bir oranda yavaşlamaktadır. Bitki bu durumda stomalarını kapatarak strese karşı ilk tepkisini verir. Bu tepki atmosfer ve yaprak hücreleri arasındaki su potansiyeli farkı ve karbon fiksasyonunun sürdürülmesine duyulan ihtiyaçtan dolayı uzun zamanlı bir tolerans olarak kabul görmektedir (Hasegawa ve ark., 2000).

Faz 2 (iyona özgü etki) evresinde sodyum iyonları transpirasyon akımı ile yapraklara iletilir (Munns, 2002). Sodyum iyonlarının yapraklarda birikimi, büyümesi durmuş ve hücre içindeki tuz yoğunluğunu azaltacak yeteneğini yitirmiş yaşlı yapraklarda toksik bir etki yaratmaktadır. Tuz stresine maruz kalmış bir bitkinin yaşlı yapraklarının ölüm oranı, yeni yaprakların oluşma oranından fazlaysa büyüme hızı yavaşlamaktadır. Bu durum fotosentetik aktivitenin genç yaprakların karbohidrat gereksinimini karşılayamamasıyla açıklanmaktadır (Munns ve Tester, 2008).

2.9. Bor

Periyodik tablonun 3A grubunda yer alan bor elementi, metaller ve ametaller arasındaki geçiş özelliklerini taşıdığından bir metaloid olarak kabul görür (Noble ve ark., 1997; Tarık ve Mott, 2007). Dünya çapında stratejik bir öneme sahip olan bor, ülkemizin sahip olduğu önemli yeraltı zenginliklerindendir ve kullanım alanları oldukça çeşitlidir. Bor; tarım, temizlik, metalurji, seramik, ahşap koruma, cam, yalıtım, tekstil tipi fiberglass, sağlık, enerji, nükleer uygulamalar, otomobil sektörü, nanoteknoloji, füze ve uçuş yakıtı olarak, katı ve hücre yakıtlarında katkı maddesi olarak kullanılmaktadır. Bor aynı zamanda fiber optik, kozmetik, kauçuk ve plastik sanayisi, fotoğrafçılık, havai fişek, patlayıcı maddeler, petrol boyaları, kompozit malzemeler, mumyalama, manyetik cihazlar gibi alanlarda da kullanılmaktadır. Dünyada ham madde kaynaklarının hızla tükenmesi ve saniiinin çeşitli kollarında yararlanılması nedeniyle borun, günden güne stratejik ve ekonomik önemi artmaktadır. Dünyadaki en önemli ticari bor rezervlerinin %73'ü ülkemizde bulunmaktadır. Dünyadaki en yüksek bor rezervine sahip olan ülkemizi %7,7 ile Rusya, toplamda %6,2 ile Güney Amerika ve Amerika Birleşik Devletleri, %2,8 ile Çin ve %3,2 ile Şili takip etmektedir. Bor rezervlerinin dünyadaki dağılımı grafikte gösterilmektedir (www.etimaden.gov.tr) (Şekil 2.9.).



Şekil 2.9. Bor rezervlerinin dünyadaki dağılımı (www.etimaden.gov.tr).

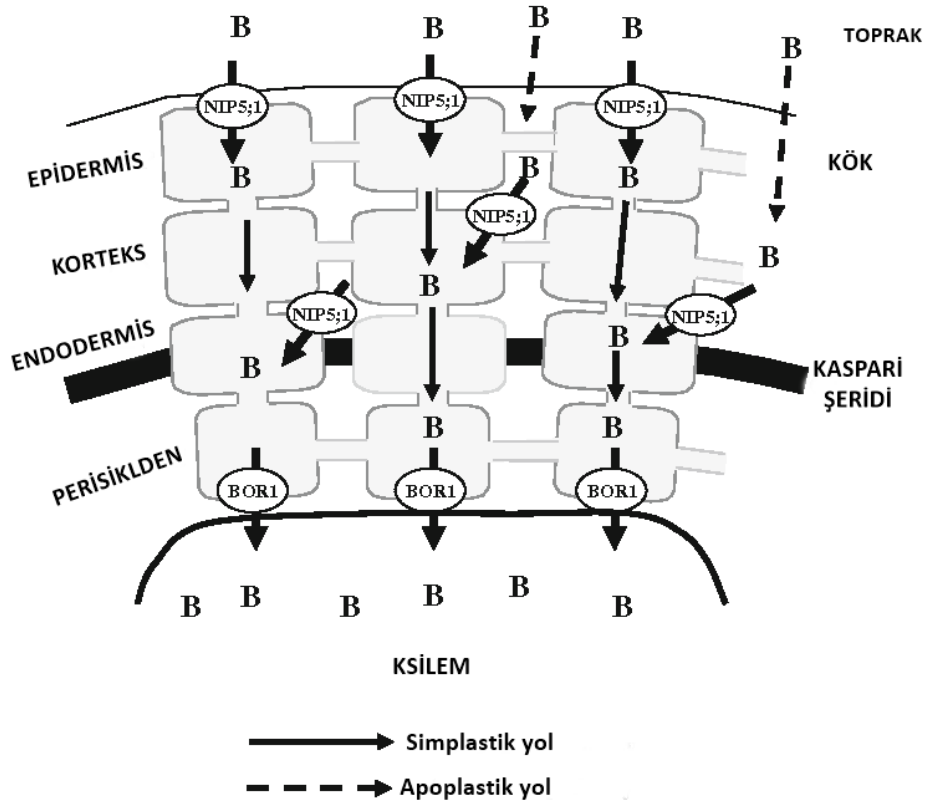
Mikro besin elementlerinden birisi olan Bor bitkilerin gelişimlerini tamamlamaları ve iyi ürün verebilmeleri için gereklidir (Warington, 1923). Borun bitkilerde birçok işlevi olduğu düşünülmektedir. Bunlar; karbohidratların taşınımı, hücredeki fenolik madde düzeyinin kontrolü, kök gelişimi, nükleik asit metabolizması için sinyal oluşturma, pektin ve lignin bileşiklerinin sentezi ve bunlarla kompleks bir yapı oluşturarak hücre çeperinin teşekkülünün sağlanması, membran işlevlerinin korunması ve enzim aktivasyonudur (Lukaszewski ve Blevins, 1996; Rerkasem ve Jamjod, 1997). Bunların yanında bor; polen tüplerinin büyümesinde, polenlerin gelişim ve çimlenme evrelerinde, gamet oluşumunda da fonksiyon göstermektedir. Borun bitkideki işlevleri kıyaslandığında; generatif gelişme döneminde vejetatif gelişme dönemine göre daha aktif rol oynadığı görülmektedir (Marscher, 1995; Rerkasem ve Jamjod, 1997). Gezgin ve ark. (2005) ise borun; azot metabolizmasında, hormonların taşınımında, meyve olgunlaşmasında, oksin metabolizmasında, hücre bölünmesinde, osmotik ilişkilerde, solunumda, nükleik asit sentezinde ve büyük olasılıkla fosfat kullanımında bitkilerde rol oynadığını belirtmişlerdir.

Bitkilerin gereksinim duydukları bor miktarı oldukça düşük bir seviyededir (Taban ve Erdal, 1999). Bitkiler için düşük miktarlarda gerekli bir mikro besin elementi olan borun bitkilerde noksanlık belirtilerine neden olan miktarı ile toksisiteye neden olan miktarı arasında az bir fark bulunmaktadır (Keren ve Bingham, 1985; Marschner, 1995; Goldberg, 1997; Chapman ve ark., 1997). Bu sebepten bu minerale karşı verilen cevaplar bakımından bitkilerin hem türler hem de genotipler arasında geniş bir genetik varyasyon gösterdiği rapor edilmiştir ve bununla birlikte yine bu sebepten toprak solüsyonunda gerekli bor seviyesini korumak oldukça zordur ve yakından takip edilmesi gerekmektedir (Goldberg, 1997; Halloran ve Kasım, 2002). Bor noksanlığı bitkilerde büyüme, verim ve kalitede azalmaya sebep olurken fazlalığı ise toksisiteye yol açmaktadır (Kalaycı ve ark., 1998). Bor eksikliği bitkilerde; kök uzaması, indol asetik asit (IAA) oksidaz aktivitesi, nükleik asit sentezi, karbohidrat metabolizması, polen tüpü gelişimi ve şeker taşınımında olumsuz etkilere sebep olmaktadır (Blevins ve Lukaszewski, 1998; Goldbach ve Wimmer, 2007). Bor

toksisitesinde meydana gelen değişiklikler ise; kök hücrelerinin bölünmesinde, yaprak klorofil miktarında, fotosentetik aktivitede, lignin ve süberin niceliğinde azalmaz (Nable ve ark., 1997; Reid, 2007).

Bitkilerin bor alınımlı ve farklı organlara dağılımlı bitkinin su alımı ve ksilemdeki etkinliği ile bağlantılıdır. Bor taşınımı aynı zamanda bitkilerde türden türe göre değişiklik göstermektedir (Marschner, 1976). Bu olay borun ana taşınımının ksilemdeki taşınım etkinliğiyle bağlantılı olduğunu göstermektedir. Bitkilerde bor birikiminin yaprak uçları ve kenarlarında olması, bor taşınımının daha çok transpirasyona bağlı olmasıyla açıklanır. Borun yapraklarda birikim göstermesi toksisite yaratabilmektedir. Bitkiler bu toksisiteden korunmak amacıyla gutasyon mekanizmasını geliştirmiştir (Taban ve Erdal, 1999). Bitkiler boru topraktan dolaylı bir şekilde absorbe eder, ancak toprak solüsyonundaki bor aktivitesine bitkiler direkt olarak tepki verir. Toprak solüsyonundan boru absorbe eden yüzeyler alüminyum ve demir oksitleri, magnezyum hidroksit, kil mineralleri, kalsiyum karbonat ve organik maddelerdir (Goldberg, 1997). Bitkiler bor mineralini, toprakta bulunan formu olan borik asit (H_3BO_3) şeklinde pasif absorpsiyon yoluyla alırken (Hu ve Brown, 1997), aynı zamanda aktif olarak borat iyonları $B(OH)_4^-$ şeklinde de absorbe edebilmektedir (Kaçar, 2010). Bitkilerde borik asidin taşınımı üç farklı yolla gerçekleşmektedir. Bu yollar; hücre zarından gerçekleşen pasif taşıma, taşıyıcı kanal proteinleri (NIP) ve bor taşıyıcıları aracılığıyla gerçekleşen aktif taşımadır (Tanaka ve Fujiwara, 2008).

Bitkilerin topraktan bor alınımlı bazı etmenlere göre değişiklik göstermektedir. Bu etmenler; toprağın bitkiye yararlı bor içeriği, toprağın pH değeri, katyon değişim kapasitesi ve topraktaki minerallerin kapsamıdır (Goldberg, 1997; Keren ve ark., 1985). Toprak pH düzeyinin artışı bitkilerde bor alınımlı azaltmaktadır (Güneş ve ark., 2003; Kızılgöz ve Özberk, 2005). Toprakta alınan borun %68'i yapraklarda, %16'sı köklerde, %6'sı gövdelerde ve %10'u meyvelerde bulunmaktadır (Subedi ve ark., 1999). Bitkilerde borun taşınımı Şekil 2.10.'da gösterilmiştir (Tanaka ve Fujiwara, 2007).



Şekil 2.10. Bitkilerde borun taşınımı (Tanaka ve Fujiwara, 2007' den modifiye edilerek alınmıştır).

Çok yağmur alan topraklarda, yıkanan zeminde bor noksanlığı gözlenerek bitkileri olumsuz yönde etkilemektedir (Yan ve ark., 2006). Toprakta bulunan toplam bor miktarının %78,75'i rezerv bordan meydana gelmektedir. Deniz çökeltileri ve bunların bulunduğu killi bölgelerde topraklar genellikle bor ihtiva etmektedir (Cartwright ve ark., 1986). Bitki köklerinde meydana gelen bor alınınının %3'ü kation değişim kapasitesi, %32'si difüzyon ve %65'i de kitle akımı ile gerçekleşir (Bergman, 1992).

Bor oksijenle etkileşime meyilli olduğundan, dünya üzerinde borun oksijen bileşikleri, sodyum ve kalsiyum boratlar şeklinde bolca bulunur. En fazla rastlanan bor bileşiği (H_3BO_3) borik asittir (Adriano, 1986).

2.10. Bor ve Tuzluluk ile İlgili Araştırmalar

Farklı buğday genotipleri kullanılarak yapılan bir çalışmada bor toksisitesine karşı dirençli olan buğday çeşitleri, 150 mg B kg^{-1} uygulanan bir toprakta yetiştirildiklerinde verimde önemli düşüş yaşamadan gelişmiş, duyarlı çeşitler ise 25 mg B kg^{-1} uygulamasında kuru madde ve tane veriminde oldukça önemli oranda bir azalma göstermiştir (Paull ve ark., 1988). Bitki türleri ve aynı türün genotipleri arasında bor ihtiyacı farklılıklar gösterir ve buna bağlı olarak bora duyarlılık türler arasında görecelidir (Römheld ve Marshner, 1991). Fakat dikotiledon bitkiler bor miktarı ve ihtiyacı bakımından monokotiledon bitkilere göre daha fazladır (Martens ve Westermann, 1991).

Taban ve Erdal (2000), sera koşullarında 4 ekmeklik (*Triticum aestivum* L. cv: Bobal-2973, Bezostaja, Kıraç, Gerek-79) ve makarnalık (*Triticum durum* L. cv: Çakmak-79 ve Kızıltan-91) buğday çeşitleri ile yaptıkları çalışmada, topraklara bor $0,1$ ve 10 mg B kg^{-1} borik asit şeklinde uygulamışlardır. Makarnalık buğdayların ekmeklik buğdaylara göre bordan daha fazla etkilendiğini ve bor uygulamasının Bolal-2973 ve Gerek-79 çeşitlerinde kuru ağırlık artışına, Çakmak-79 ve Kızıltan-91 çeşitlerinde ise kuru ağırlık azalışına sebep olduğunu rapor etmişlerdir. Aynı denemede bor uygulaması yapıldığında ve uygulanmadığında, buğday genotiplerinin tümünde en fazla bor'u yaprak ucunda tespit etmişlerdir. Sade ve ark. (2003), düşük seviyede B içeren alanda ($0,19 \text{ mg B kg}^{-1}$) farklı B dozlarının ($0, 0,1, 0,3$ ve $0,9 \text{ kg B da}^{-1}$) makarnalık ve ekmeklik buğday ile arpa çeşitlerinin tane verimi üzerine etkilerini araştırmışlardır. Tarla koşullarında gerçekleştirilen çalışmada; 6 makarnalık buğday (Kızıltan-91, Ç-1252, Selçuklu-97, Kunduru-1149, Yılmaz-98 ve Çakmak-79), 6 ekmeklik buğday (Gün-91, Kınacı-97, Göksu-99, Türkmen, Bezostaja ve Sultan-95) ve 6 arpa (Tokak 157/37, Karatay-94, Kral-97, Bülbül-89, Tarm-92 ve Hamidiye-85) çeşidine topraktan farklı dozlarda bor (H_3BO_3) uygulanmıştır. Farklı seviyelerdeki bor uygulamalarının tane verimi üzerine etkisi makarnalık ve ekmeklik buğdaylarda önemli olurken, arpa çeşitlerinde ise önemsiz bulunmuştur. Darı'da B konsantrasyonundaki artış tuzsuz şartlarla kıyaslandığında tuzlu şartlardan daha düşük olduğu tespit edilmiştir. Bunun aksine; mısır da B konsantrasyonundaki artış

tuzlu şartlarda daha yüksek bulunmuştur. Her iki bitki türünde de tuzlu şartlarda Na^+ ve Cl^- konsantrasyonları artmış ve K^+ konsantrasyonu azalmıştır. Tuzlu şartlarda bor uygulamasının K^+ konsantrasyonunu azalttığı görülmüştür. Araştırma sonucunda yurdumuzda bor fazlalığı gibi noksanlığının da tahıllarda önemli oranda verim kaybına neden olabileceği rapor edilmiştir. Farklı bor uygulamalarına karşı genotiplerin ve çeşitlerin tepkileri birbirinden çok farklı olduğundan, ekilecek çeşitlerin tespitinde bölge topraklarının B miktarlarına dikkat edilmesi gerektiği sonucuna varılmıştır.

Sarı (2009), kontrollü sera şartlarında farklı seviyelerde bor (0, 1, 2,5, 5, 10 mg kg^{-1}), ve tuz uygulamalarının (0-200, 200-400, 400-600, >600 $\mu\text{S/cm}$) buğdayın biyolojik verim değeri, kuru madde miktarı, B konsantrasyonu ve içeriği ile Ca, Mg, K, Na konsantrasyonu ve K/Na oranları üzerine etkisini belirlemek amacıyla yaptığı çalışmada buğday bitkisinin biyolojik verim değeri, kuru madde miktarı, bor konsantrasyonu ve içeriği ile Ca, Mg, K, Na konsantrasyonu ve K/Na oranları üzerine bor ve tuz uygulamaları ile etkileşimlerinin etkisi istatistiki olarak önemli ($P<0,01$) bulunmuştur. Bitkiye uygulanan bor dozu miktarı arttıkça bor konsantrasyonu ve içeriği ile, K konsantrasyonunun ve K/Na oranlarının arttığı, Ca, Mg ve Na konsantrasyonlarının ise azaldığı, uygulanan tuz seviyelerinin artışı ile birlikte bitki bor konsantrasyonu ile K konsantrasyonu ve K/Na oranları azalırken, Ca ve Na konsantrasyonlarının arttığı belirlenmiştir.

2.11. Klorofil A Floresans Tekniği

Bitkisel verimlilikle doğru orantılı olan fotosentez olayı hemen hemen bütün çevresel stres faktörlerinden etkilenmektedir. Bu sebepten stres fizyolojisiyle ilgili çalışmalarda fotosentetik aktivitede meydana gelen değişimlerin incelenmesi belirleyici rol oynamaktadır. Günümüzde fotosentez hızının ölçülmesine yönelik olarak birçok yöntem geliştirilmiştir. Son zamanlarda fotosentezin ölçümünde kullanılan en yeni ve hassas yöntem klorofil a floresansı tekniğidir (Maxwell ve Johnson, 2000; Hunt, 2003; Baker ve Rosenqvist, 2004). Klorofil floresans tekniği basit bir prensibe dayanır. Klorofil molekülleri tarafından absorblanan ışık

enerjisinin izleyebileceği üç yol bulunmaktadır. Klorofil tarafından emilen ışık enerjisi ya elektron taşınım tepkimelerinin gerçekleşmesi için harcanır ya ortama ısı olarak ya da ışık olarak geri gönderilir. Klorofil a molekülleri tarafından absorblanan ışığın ortama daha uzun dalga boylu ışık olarak geri gönderilmesi olayına “klorofil a floresansı” adı verilir. Bu üç olay birbirleriyle sürekli yarış halindedir, herhangi birinin aktivitesindeki artış, diğer ikisinin aktivitesinde azalışa neden olur. Bu nedenle klorofil floresansı ölçümleri hem fotokimyasal aktivite hem de ortama ısı olarak geri verilen enerji miktarı ile ilgili bilgiler de sağlamaktadır (Maxwell ve Johnson, 2000).

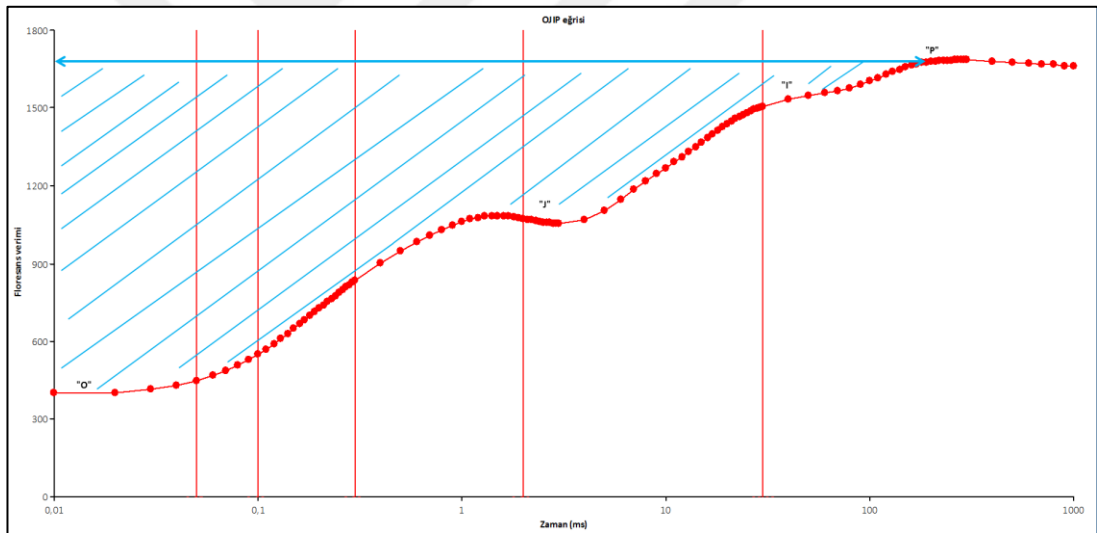
Klorofil molekülünün absorbe ettiği ışık enerjisinin %90'ından fazlası fotokimyasal olaylar için harcanırken, sadece %1-2'lik miktarı floresans olarak ortama gönderilmektedir (Björkman ve Demming, 1987). Floresans olarak gönderilen ışığın dalga boyu, absorblanan ışığın dalga boyundan daha uzundur. Bu durum yaprağın, dalga boyu bilinen bir ışığa maruz bırakılması ve daha sonra yaprak tarafından ortama gönderilen ışığın dalga boyunun ölçülmesiyle belirlenebilir (Maxwell and Johnson, 2000).

2.11.1. Klorofil-A floresans indüksiyon kinetikleri

Günümüzde hassas bir teknik olan klorofil-a floresans tekniği yardımıyla, çeşitli çevresel stres faktörlerinin fotosentez üzerinde neden olduğu değişiklikler incelenmektedir (Kalaji ve ark., 2011). Bu teknikteki en önemli nokta fotosentetik elektron taşınım sisteminin elemanlarından birisi olan kinon A (Q_A)'nın oksidasyon-redüksiyon durumudur. Q_A 'nın oksitlenmiş durumda olması floresans değerini azaltırken, indirgenmiş durumda olması floresans değerini artırmaktadır. Sonuç olarak klorofil floresans verimi Q_A 'nın net konsantrasyonuna bakılarak belirlenmektedir (Govindjee, 2004).

Klorofil-a floresans verimini ölçmek için başlangıçta yapraklara özel klipsler takılır ve 45-60 dakika karanlık adaptasyonu uygulanır. Bu sayede elektron taşınım reaksiyonları durdurularak sistemin bütün bileşenleri okside hale geçirilir. Bir

sonraki aşamada yaprak laminasının üst yüzeyine yüksek yoğunlukta ışık uygulaması ile floresans “O” noktasından “J” noktasına gelir. (F_O ; minimum floresans). Kısa sürede meydana gelen bu artış, Q_A ’nın PSII tarafından indirgenmesiyle oluşur. Daha sonra sinyaller, plastokinon havuzunun tamamen indirgenmesi yüzünden yaklaşık 30 ms içinde “I” noktasına ulaşır. En son aşamada floresans sinyalleri hemen hemen 300 ms içinde, PSI’in akseptör bölgesi tamamen indirgendiği için “P” noktasına ulaşır. (F_M ; maksimum floresans). “O” bölgesinde tüm Q_A molekülleri okside durumdadır, yani reaksiyon merkezleri açıktır ve birincil fotokimyasal olaylar hızlıdır. “P” bölgesinde Q_A molekülleri indirgenmiştir ve reaksiyon merkezleri açık değildir. Floresans sinyalleri ile zamanın logaritmik değerleri arasındaki etkileşimi gösteren grafiğe “OJIP eğrisi” denir (Govindjee, 2004). Bu eğrinin şekli klorofil a içeren tüm fotosistemler için benzerdir (Şekil 2.11.).



Şekil 2.11. OJIP eğrisi ve önemli zaman noktaları.

OJIP eğrisinin belirli noktalarındaki klorofil-a floresansı sinyalleri kullanılarak “JIP testi” geliştirilmiştir. Bitki stres fizyolojisi alanında yararlanılan JIP testi; fotosentetik aygıtın dışsal faktörlerde meydana gelen farklılıklara verdiği tepkilerin araştırılması için kullanılmaktadır (Yusuf ve ark., 2010). JIP testi sayesinde PSII aktivitesi, floresans sinyalleri ve bunların arasındaki ilişkilerin analitik incelemesi sağlanır (Bussotti ve ark., 2007). JIP testi PSII içinde meydana gelen enerji akışları arasındaki dengeyi belirten basit işlemlerle gerçekleştirilir. JIP testi ile elde edilen ve

bitki stres fizyolojisi alanında kullanılan bazı önemli parametreler Tablo 2.3.' de verilmiştir (Kalaji, 2011).

Tablo 2.3. JIP testinden elde edilen bazı parametreler ve tanımları (Kalaji, 2011).

Floresans parametresi	Tanımı
F	Herhangi bir zaman noktasındaki gerçek floresans
F_o	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_o	FS II' nin donor bölgesinde fonksiyonel olan fotoliz olayının etkinliği
ABS/RC	Reaksiyon merkezi başına FS II' nin ortalama anten boyutu
ET_o/RC	FS II' de reaksiyon merkezi başına Q_A ' dan sonraki basamaklardaki maksimum elektron taşınımı ($t=0$ noktasında)
TR_o/RC	FS II' de reaksiyon merkezi başına yakalanan ve Q_A ' nın indirgenmesini sağlayan maksimum enerji ($t=0$ noktasında)
DI_o/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_o 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
$\Delta V/\Delta t_o$	Kapalı reaksiyon merkezlerinin birikim hızı
V_j	OJIP eğrisinin "J" noktasındaki değişken floresans ($t=3$ ms noktasında)
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 ulaşılncaya kadar geçen sürede Q_A ' nın indirgenme sayısı
PI_{ABS}	Performans indeksi
SFI_{ABS}	FS II' nin yapısal ve fonksiyonel durumunun indikatörü
SumK	Fotokimyasal ve fotokimyasal olmayan hız sabitlerinin toplamı (k_N+k_P)

Tablo 2.1. (Devamı)

Ψ_0	Yakalanan bir eksitonun bir elektronu Q_A ' dan elektron taşınım sistemine hareket ettirme etkinliği
ϕ_{D0}	Termal dissipasyonun kuantum verimi
ϕ_{E0}	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_{R0}	PQ ' dan $FS I'$ in son elektron akseptörüne elektron taşınımının kuantum verimi
Δ_{R0}	Elektronların sistemler arası elektron taşıyıcılarından $FS I'$ in akseptör bölgesine taşınım hızı

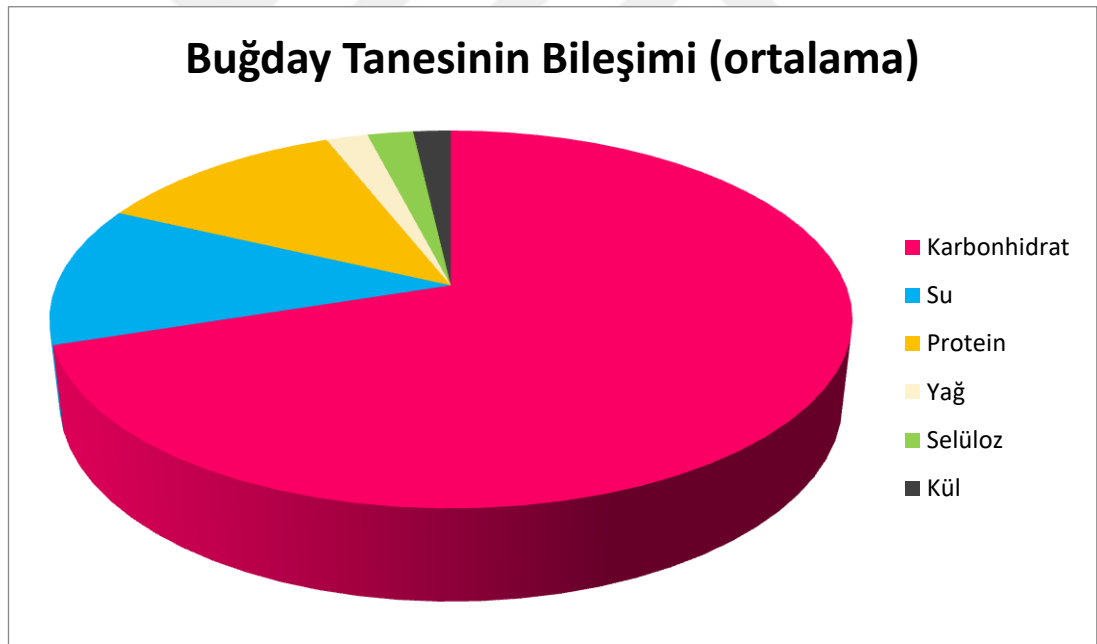
2.12. Buğday

Glikofit bitkiler grubuna giren buğday (*Triticum* sp. L.) *Poaceae* familyasına ait olup *Triticum* cinsinden bir bitkidir. Karbohidrat kaynağı olan buğday; un haline getirilerek ekmek ve yufka gibi yiyeceklerin üretiminde kullanılırken hububat (bulgur), makarna, irmik ve bisküvi gibi gıdalar olarak da hayatımızda yer almaktadır. Aynı zamanda yem sektöründe ham madde olarak hayvanlar tarafından tüketilir ve besin maddesi olarak tüketiminin dışında yenilenebilir enerji kavramıyla bioetanol yapımında kullanılır. Buğdaylar kullanım alanına göre üç sınıfa ayrılır. Bunlar; *Triticum aestivum* (ekmeklik buğday), *Triticum durum* (makarnalık buğday) ve *Triticum compactum* (topbaş veya bisküvilik buğday)'dır (TMO, 2018) (Şekil 2.12.).



Şekil 2.12. Botanik yapısına göre buğday çeşitleri

Buğdaylar aynı zamanda sertlik, tane rengi ve ekiliş durumuna göre de kategorilere ayrılmaktadır. Tane sertliğine göre buğdaylar; sert buğday, yarı sert buğday ve yumuşak buğday olarak sınıflandırılmaktadır. Tane rengine göre buğdaylar kırmızı buğday ve beyaz buğday olarak iki sınıfa ayrılmaktadır. Son olarak ekilişlerine göre buğdaylar ise yazlık ve kışlık buğday olmak üzere iki sınıfa ayrılmaktadır. Buğday tanesi kabuk (perikarp), embriyo ve endosperm olmak üzere üç bölümden oluşmaktadır. Buğday tanesinin %85'lik kısmını endosperm oluşturur ve bu kısım un üretiminde kullanılır. Kabuk kısmından kepek üretilir ve genellikle yem olarak kullanılır. Embriyo ise gıda olarak tüketilmekte ve aynı zamanda buğday yağı üretiminde de kullanılmaktadır. Buğday tanesinin bileşimi farklı genotiplere ve çevreye göre değişiklik gösterse de ortalama %12 su, %70 karbohidrat, %12 protein, %2 yağ, %2,2 selüloz ve %1,8 kül ihtiva etmektedir (TMO, 2018) (Şekil 2.13.).

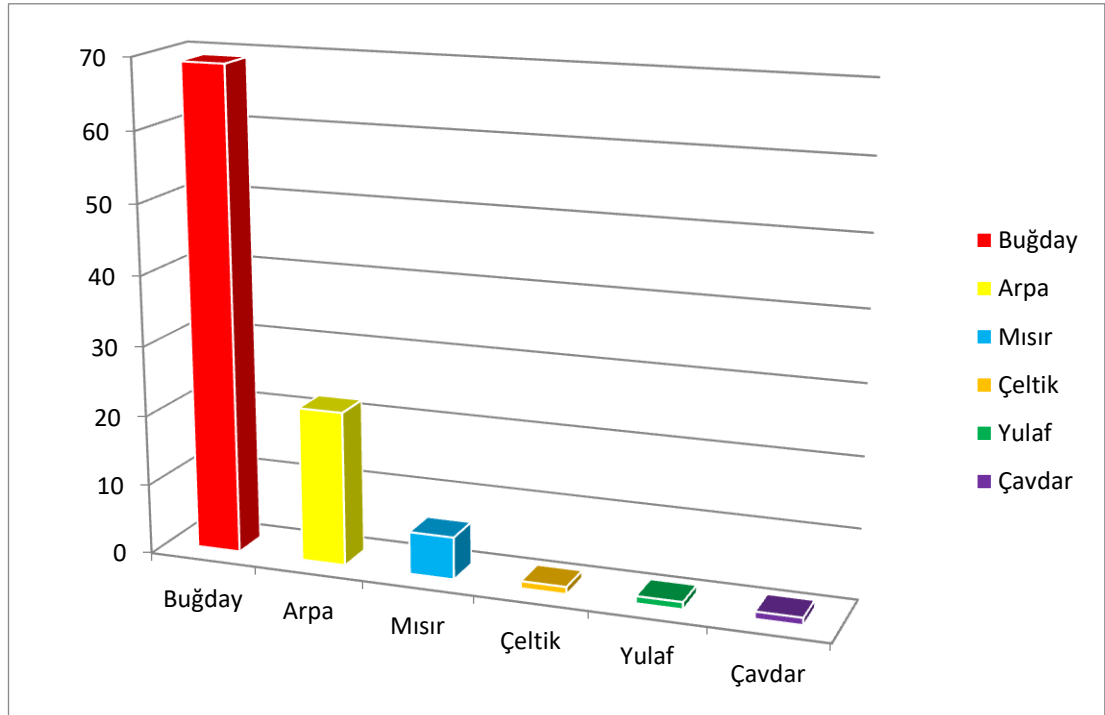


Şekil 2.13. Buğday tanesinin bileşimi (TMO, 2018).

Buğday, ekmeğin en önemli ham maddesi olduğundan dünyadaki insan nüfusunun en sık tükettiği besinlerden biridir. Buğdayın içerik bakımından besleyici oluşu, adaptasyon yeteneğinin fazlalığı, üretiminin kolay oluşu, taşıma, depolama ve işleme kolaylığı gibi avantajları olduğundan dünya nüfusunun en çok tercih ettiği

besinlerden biridir ve dünyadaki insan popülasyonunun yaklaşık %35'inin ana besin maddesini oluşturur. Buğday tanesinin içeriğinde karbonhidratlar, proteinler ve yağlar olduğu gibi beslenme için gerekli vitaminler de bulunmaktadır (Kün, 1983; Shewry 2009).

Buğday yetiştiriciliği yurdumuzun tüm bölgelerinde yapılabilmektedir. Buğday ekim alanı ve veriminde Türkiye, dünyanın en ön sıralarında yer alan üreticilerden biridir. Global anlamda ekonomik değeri bakımından önemli bir bitki olan buğdayın olumsuz çevresel şartlara karşı direncinin artırılması gelecekte insanlık için büyük bir önem arz etmektedir. Ülkemizde tarım yapılabilir özellikte 23,4 milyon hektar alan bulunmaktadır. Tarım alanlarımızın nadas alanları hariç %66,4'ü (15,5 milyon hektar) tarla ziraatına ayrılmıştır. Bu alanın da yaklaşık %71'inde (11,1 milyon hektar) tahıl ekilmektedir. Toplam tahıl ekim alanları içerisinde %69'luk pay ile ilk sırada buğday yer almaktadır. Buğdayı %22'lik pay ile arpa, %6'lık pay ile mısır, %1'lik pay ile çeltik takip etmektedir (Şekil 2.14.). Yulaf ve çavdar üretimimiz yeterli düzeyde olup alan olarak %1'lere karşılık gelen payı uzun yıllardır aynı seviyeyi korumaktadır (TÜİK, 2018).



Şekil 2.14. Ülkemizde toplam tahıl ekim alanları (TÜİK, 2018).

1930 yılında 2,809,300 hektar ekim alanında 25,86377 ton üretim ve 921 kg/hektar verim elde edilmişken, 2000 yılında 9,400,000 hektar ekim alanında 21 milyon ton üretim ve 2,234 kg/ hektar buğday verimi elde edilmiştir (Tablo 2.4.).

Tablo 2.4. 1930-2000 yılları arasında Türkiye’ deki buğday ekim alanı, üretimi ve verimi (TÜİK, 2018).

Yıllar	Ekim alanı (hektar)	Üretim (ton)	Verim (kg/ hektar)
1930	2,809,300	2,586377	921
1940	4,381,420	4,067950	928
1950	4,477,191	3,871926	865
1960	7,700,000	8,450000	1097
1970	8,600,000	10,000000	1163
1980	9,020,000	16,500000	1829
1990	9,450,000	20,000000	2116
2000	9,400,000	21,000000	2234

Son 10 yılın buğday ekim alanları 7,5–8,1 milyon hektar arasında, üretim miktarı ise 17,8–22,6 milyon ton arasında değişmektedir. 2017 yılı buğday üretimimiz ise 21,5 milyon ton olarak gerçekleşmiştir. (Tablo 2.4.).

Tablo 2.5. 2008-2018 yılları Türkiye’ deki buğday ekim alanı, üretimi ve verimi (TÜİK, 2018).

Yıllar	Ekim alanı (hektar)	Üretim (ton)	Verim (kg/hektar)
2008	8,090,000	17,782000	2345
2009	8,100,000	20,600000	2566
2010	8,103,400	19,674000	2440
2011	8,096,000	21,800000	2704
2012	7,529,639	20,100000	2672
2013	7,726,000	22,050000	2845
2014	7,919,208	19,000000	2429
2015	7,866,887	22,600000	2872
2016	7,671,945	20,600000	2710
2017	7,668,879	21,500000	2800
2018	7,600,000	19,500000	2570

2016 yılında buğday ekilişi 7,671,945 hektar, üretim 20,6 milyon ton verim ise 2710 kg/hektar iken, 2017 yılında buğday ekilişi 7,668,879 hektar, üretim 21,5 milyon ton verim ise 2800 kg/hektar olarak gerçekleşmiştir (Tablo 2.5.). Türkiye'nin buğday verimi yıllar itibarıyla yükselme kaydetmiş olmasına rağmen ortalama dünya veriminin altındadır. Yüksek kaliteli tohum kullanımı, buğday verimliliğindeki en önemli faktörlerden biridir.

Uluslararası Tarım Konseyi (International Grain Council-IGC)'nin yayınlamış olduğu raporda buğday üretimi 2015-2016 yılları arasında uluslararası düzeyde 736 milyon ton olarak gerçekleşmiştir. 2016-2017 yılları arasında 753 milyon ton ve 2017-2018 yılları arasında 767 ton buğday üretimi gerçekleşerek artış sağlanmıştır. Uluslararası Hububat Konseyi 2018-2019 dönemine ilişkin 27 Eylül 2018 tarihli raporunda; buğday üretiminin 717 milyon ton olarak azalacağını ve 2018/2019 sezonu 25 Ağustos 2019 sonunda ise 729 milyon ton olarak artacağını bildirmiştir (www.igc.int). ABD Tarım Bakanlığı Dış Tarım Servisi'nin (USDA FAS) Eylül ayı raporundaki veriler de IGC verileriyle benzer seviyelerdedir. USDA verilerine göre; 2015-2016 sezonunda 735 milyon ton olan buğday üretimi, 2016-2017 sezonunda artarak 753 milyon tona yükselmiştir. 2017-2018 sezonu için USDA'nın tahmin ettiği miktar ise 744 milyon ton olarak öngörülmüştür (www.fas.usda.gov).

USDA FAS verilerine göre, 2015/16 yılları arasında dünya buğday üretiminde ilk sırada 160 milyon tonla Avrupa Birliği ülkeleri yer almaktadır. Avrupa Birliği ülkelerinin buğday üretiminin 2016/17 yılları arasında azaldığı ve 145,4 milyon ton seviyelerinde gerçekleştiği tahmin edilmektedir. Tek ülke olarak en büyük üretici ise Çin'dir. 2015/16 yılları arasında, 130 milyon ton buğday üretimi gerçekleştiren Çin'in, 2016-2017 sezonunda 128,8 milyon ton üretim gerçekleştirdiği öngörülmektedir. Çin' den sonra 2016-2017 sezonunda 87 milyon tonla Hindistan gelmektedir. Aynı sezonda Hindistan'ı 72,5 milyon tonla Rusya, 62,8 milyon tonla ABD, 33,5 milyon tonla Avustralya, 31,7 milyon tonla Kanada, 26,8 milyon tonla Ukrayna ve 25,6 milyon tonla Pakistan izlemektedir (www.fas.usda.org).

Buğday genotiplerinin verim potansiyelinin güçlü olması ve yüksek yağış kapasitesine sahip alanlarda ya da iyi sulanan alanlarda yetiştirilmesi; buğdaydan yüksek verim elde edilmesini sağlar (Cook ve Veseth, 1991).

Günümüzde ülkemizdeki nüfus artışıyla birlikte besin ihtiyaçları da doğru orantılı olarak artmaktadır. Buğday tarımı yapılabilecek alanların sınırlanmasıyla, birim alan veriminin sağlanması daha gerekli hale gelmiştir (Yürür, 1998). Tarımsal alanlarda bitki verimliliğini etkileyen ve ürün kalitesini sınırlandıran faktörlerden tuzluluk, fizyolojik kuraklığa neden olarak buğdaydan yüksek verim elde etmeyi engellemektedir.



BÖLÜM 3. MATERYAL VE YÖNTEM

3.1. Materyal

Araştırmada, Sakarya Mısır Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü'nden temin edilen buğday (*Triticum aestivum* L.) bitkisine ait Momtchil ve Pamukova-97 genotipleri kullanılmıştır (Şekil 3.1.).



Şekil 3.1. Çalışmada kullanılan buğday genotiplerine ait tohumlar (A) Momtchil ve (B) Pamukova-97.

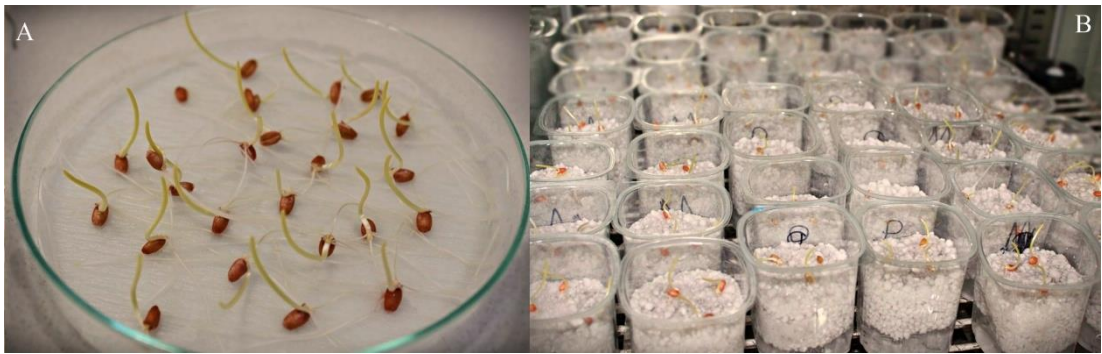
3.2. Yöntem

3.2.1. Kullanılan araç-gereçler

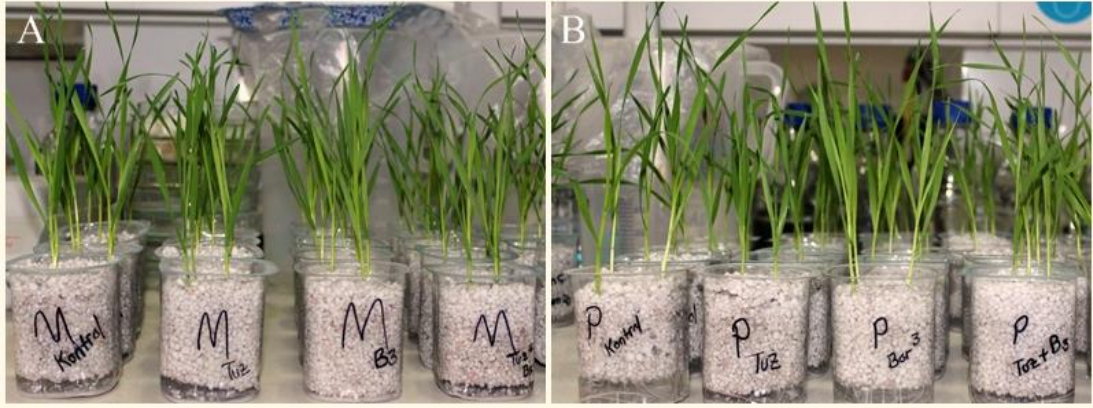
Çalışmada kullanılan başlıca ekipmanlar, Radwag AS220/C/12 hassas terazi, Centurion Scientific K3 Series soğutuculu santrifüj, DragonLab MS-H-Pro manyetik karıştırıcı, IsoLab vorteks, Hanna HI2211 pH metre, Nüve sıcak su banyosu, Elga saf su cihazı, JEIOTECH etüv, Shimadzu mini UV 1240 spektrofotometre,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

3.3. Bitki Yetiştirme Yöntemi

Çalışmada yaklaşık olarak aynı büyüklükte ve sağlam olan tohumlar seçilerek cam petri kaplarında bidistile su ile ıslatılmış kurutma kâğıtları arasına yerleştirilmiştir. Petri kapları 24°C sıcaklık ve %40-50 oransal neme sahip olan iklim dolabında çimlenmeye bırakılmıştır. Üç gün sonra her iki genotipe ait uniform fideler perlit ve ½ oranında sulandırılmış Hoagland besin çözeltisi içeren saksılara transfer edilerek 18/25°C sıcaklık (gece/gündüz), 16/8 saat fotoperiyot (gündüz/gece), %50±5 oransal nem ve 200 $\mu\text{mol foton m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ışık şiddetine sahip iklim dolabına yerleştirilmiştir (Şekil 3.2.). Ondokuz günlük olan bitkiler 4 gruba ayrılmıştır. Birinci grupta bulunan kontrol bitkileri denemenin sonuna kadar ½ oranında sulandırılmış Hoagland besin çözeltisi ile sulanmış, ikinci gruptaki bitkilere 150 mM tuz (NaCl) çözeltisi verilmiş, üçüncü gruptaki bitkilere yalnızca 30 μM bor (borik asit; H_3BO_3) yapraklara püskürtülerek verilmiş, dördüncü gruptaki bitkilere ise 150 mM tuz (NaCl) çözeltisinin yanında yine 30 μM bor yapraklara püskürtülerek verilmiştir. Tuz stresi uygulaması 4 gün sürdürülmüş ve bu süre içinde üçüncü ve dördüncü grupta bulunan bitkilerin yapraklarına bir defa daha bor püskürtmesi (tuz uygulamasının başlamasından iki gün sonra) yapılmıştır (Şekil 3.3.). İki gün sonra bitkilerin yapraklarında 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 içeriği Tablo 3.1.’de verilmiştir.



Şekil 3.2. Buğday genotiplerine ait çimlenmiş uniform fidelerin büyüme ortamına (perlit ve ½ oranında sulandırılmış Hoagland besin çözeltisi) transfer edildikten sonraki görünümü.



Şekil 3.3. Uygulama yapılmış buğday genotiplerine ait bitkiler (A) Momtchil, (B) Pamukova97.

3.4. Analizler

3.4.1. Oransal su miktarının (OSM) belirlenmesi

Oransal su miktarının belirlenmesi için yapraklardan çıkarılan beşer adet diskin taze ağırlıkları (TA) tartıldıktan sonra (R=0,5 cm) 10 mL bidistile su içeren kapaklı tüplere konularak 24 saat bekletilmiştir. Bu sürenin sonunda yaprak disklerinin turgorlu ağırlıkları (TuA) tartılmış ve diskler 80°C'ye ayarlanmış etüvde 3 gün bekletilerek kuru ağırlıkları (KA) belirlenmiştir. Yaprak dokularındaki oransal su miktarı aşağıdaki formüle göre (Denklem 3.1) hesaplanmıştır (Farrant, 2000).

$$OSM(\%) = \frac{[(TA-KA)]}{(TuA-KA)} \times 100 \quad (3.1)$$

3.4.2. 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 edilmiş ve bir hafta buzdolabında (4°C) bekletilmiştir. Bu sürenin sonunda elde edilen özüt 10,000 rpm'de 10 dakika santrifüj edilerek süpernatantların absorbans değerleri 661,1, 644,8 ve 470 nm'de

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

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	50 mL
MgSO ₄ .7H ₂ O	26,6 g L ⁻¹	
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	37,5 µL
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	
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. Malondialdehit (MDA) miktarının belirlenmesi

Yaprak dokularındaki lipid peroksidasyonunu belirlemek amacıyla malondialdehit (MDA) miktarı Ohkawa ve ark. (1979)'un metodu kullanılarak saptanmıştır. 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 bekletilmiştir. 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.

3.4.4. Hidrojen peroksit (H₂O₂) miktarının belirlenmesi

Yaprak dokularındaki hidrojen peroksit (H₂O₂) miktarı Ohkawa ve arkadaşları (1979)’un metodu kullanılarak saptanmıştır. 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, içinde 0,1 M 0,5 ml Tris tamponu (pH 7,6) ve 1 M 1 ml potasyum iyodür (KI) bulunan yeni tüplere 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.

3.4.5. 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 süzüntülerin toplam hacmi 10 mL’ye tamamlanmış ve vorteksle karıştırılmıştır. Süzüntüden alınan örneklerle prolin miktarı (μmol g kuru ağırlık⁻¹) asit-ninhidrin metoduna göre 520 nm’de yapılan ölçümlerle spektrofotometrik olarak belirlenmiştir (Bates ve ark., 1973).

3.4.6. Klorofil a floresansı ölçümleri

Klorofil a floresans parametreleri 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 Antioksidan Enzim Aktivitelerinin Belirlenmesi

3.5.1. Süperoksit dismutaz (SOD) aktivitesinin belirlenmesi

Toplam SOD aktivitesi Beyer ve Fridovich (1987)’ye 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 (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), $9,9 \times 10^{-3}$ M metionin, $5,7 \times 10^{-5}$ 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 $375 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 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). Farklı SOD izozimlerinin aktivitesi, 2 mM potasyum siyanür (KCN) veya 5 mM hidrojen peroksit (H₂O₂) inhibisyonuna duyarlılıkları esasına göre belirlenmiştir (Fridovich, 1986).

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, 14,000 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 340 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).

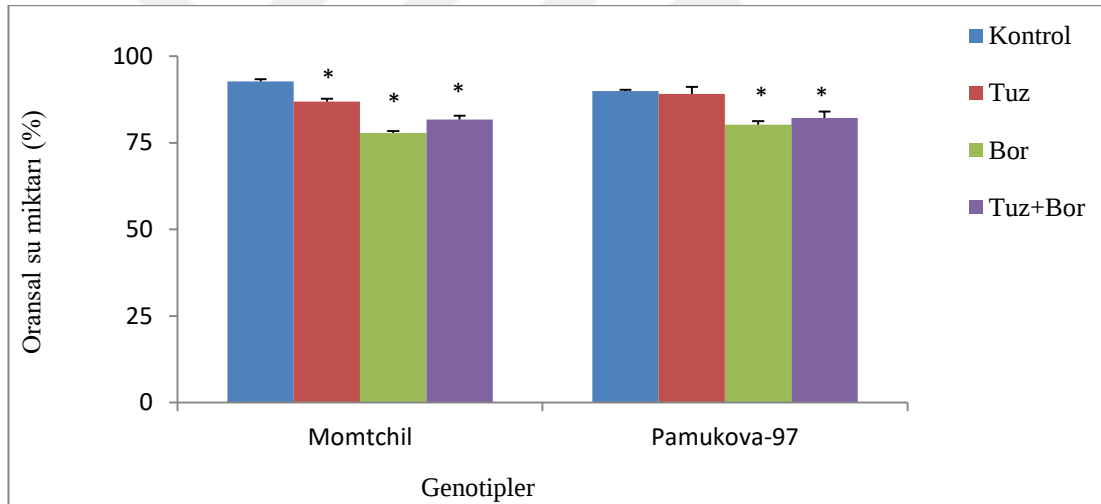
3.6. İstatistik Analizler

Elde edilen verilerin aritmetik ortalama ve standart hataları hesaplanmış, daha sonra verilere SPSS 20,0 paket programı kullanılarak, istatistiksel varyans analizi (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 Ve Bor Uygulamalarının Oransal Su Miktarı Üzerine Etkisi

Uygulamaların iki buğday genotipinin yapraklarındaki oransal su miktarı üzerine etkisi Şekil 4.1.'de görülmektedir. Buna göre Momtchil genotipinde tuz, bor ve tuz+bor uygulamaları yapraklardaki oransal su miktarını kontrole göre önemli derecede azaltmıştır ($P<0,05$). Pamukova-97'de ise sadece tuz ve tuz+bor uygulamaları oransal su miktarını kontrole göre belirgin oranda azaltmıştır ($P<0,05$).

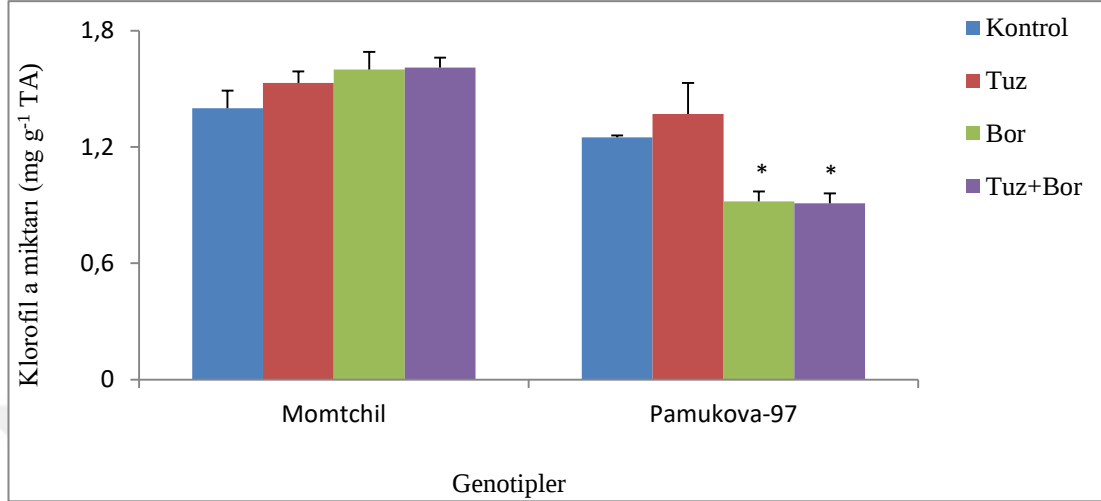


Şekil 4.1. Tuz (150 mM NaCl), bor (30 μ M H₃BO₃) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30 μ M H₃BO₃) uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki oransal su miktarı üzerine etkisi. (değerler 5 tekrarın ortalaması olup, barlar $\pm$ standart hata değerlerini göstermektedir. “*” işareti değişimin kontrole göre $P=0,05$ seviyesinde anlamlı olduğunu ifade etmektedir. Bu bilgiler bundan sonraki şekiller ve tablolar için de geçerlidir).

4.2. Tuz Ve Bor Uygulamalarının Klorofil a Miktarı Üzerine Etkisi

Tuz, bor ve tuz+bor uygulamaları Momtchil genotipinin yapraklarındaki klorofil a miktarını kontrole göre artırsa da bu artış istatistiksel olarak önemli bulunmamıştır ($P>0,05$) (Şekil 4.2.). Pamukova-97 genotipinde ise bor ve tuz+bor uygulamaları

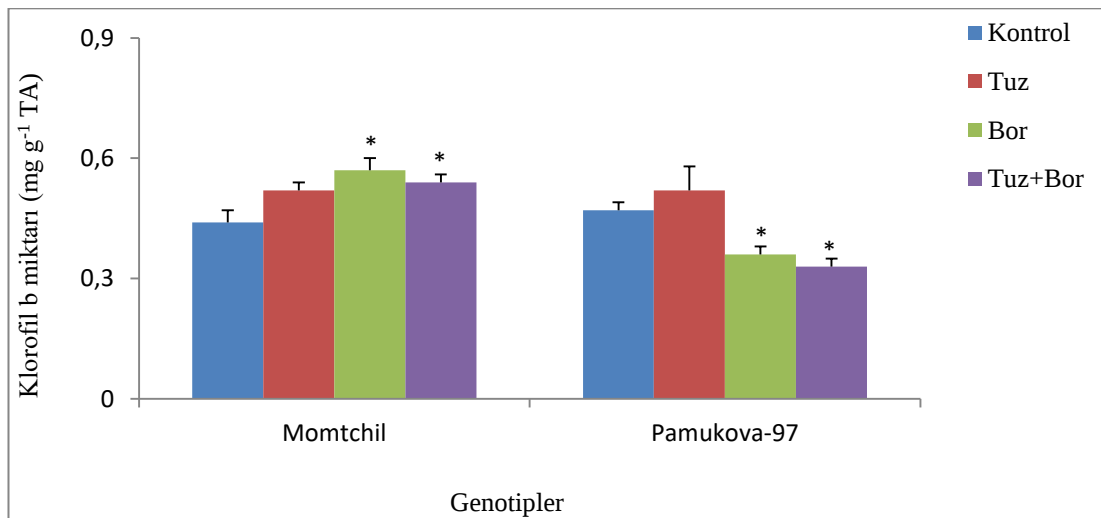
yapraklardaki klorofil a miktarını kontrole göre önemli derecede azaltmıştır ($P<0,05$).



Şekil 4.2. Tuz (150 mM NaCl), bor (30µM H₃BO₃) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30µM H₃BO₃) uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki klorofil a miktarı üzerine etkisi.

4.3. Tuz Ve Bor Uygulamalarının Klorofil b Miktarı Üzerine Etkisi

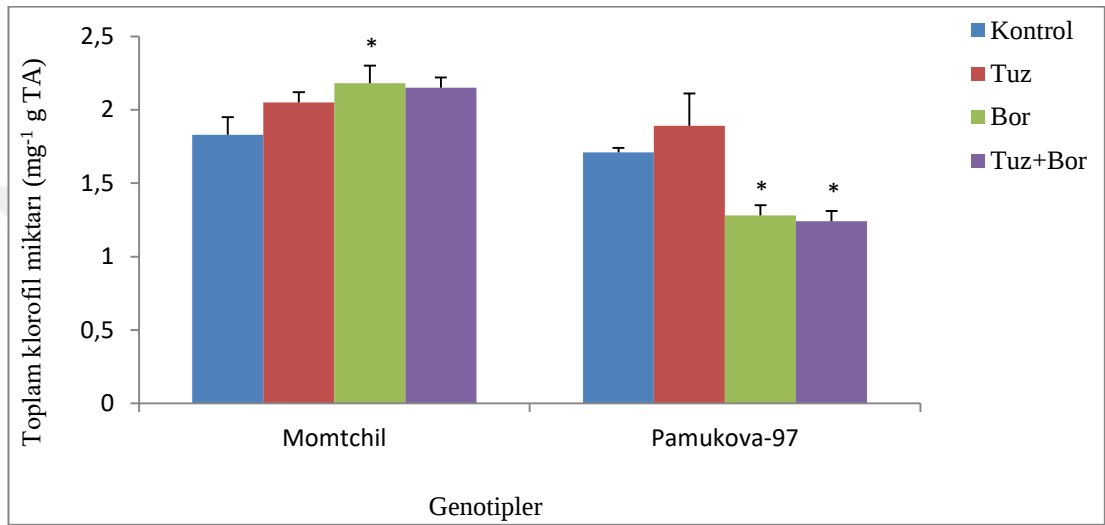
Uygulamaların iki buğday genotipinin yapraklarındaki klorofil b miktarı üzerine etkileri Şekil 4.3.'de verilmiştir. Momtchil genotipinde kontrol grubuna göre klorofil b miktarında bor ve tuz+bor uygulamalarının artışa neden olduğu tespit edilirken ($P<0,05$), Pamukova-97 genotipinde ise azalma gözlenmiştir ($P<0,05$).



Şekil 4.3. Tuz (150 mM NaCl), bor (30µM H₃BO₃) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30µM H₃BO₃) uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki klorofil b miktarı üzerine etkisi.

4.4. Tuz Ve Bor Uygulamalarının Toplam Klorofil Miktarı Üzerine Etkisi

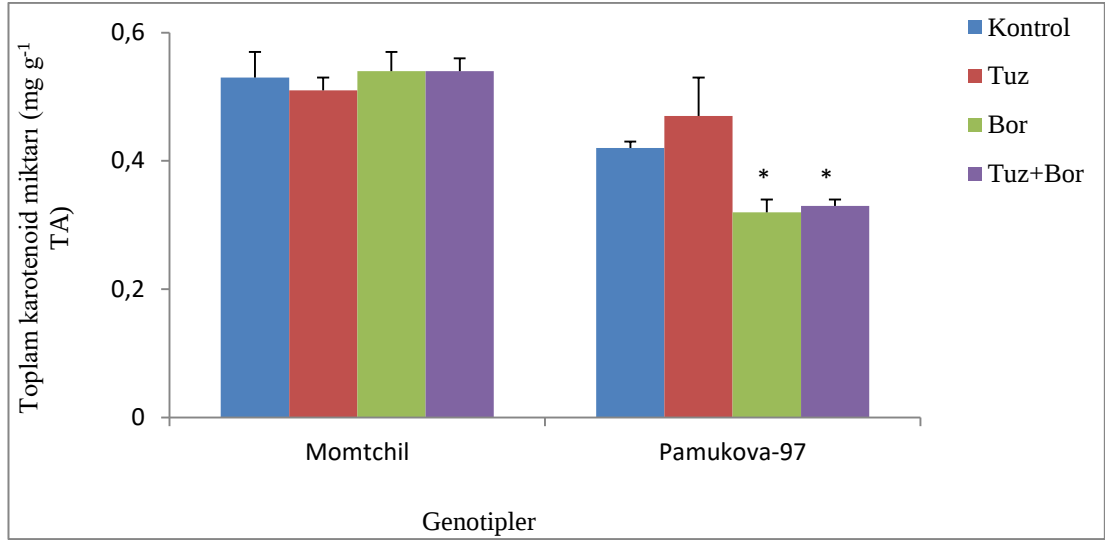
Momtchil genotipinde sadece bor uygulaması yapraklardaki toplam klorofil miktarını kontrole göre önemli derecede artırmış ($P<0,05$), Pamukova-97’de ise bor ve tuz+bor uygulamaları kontrole göre azaltmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.4.).



Şekil 4.4. Tuz (150 mM NaCl), bor (30 μ M H₃BO₃) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30 μ M H₃BO₃) uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki toplam klorofil miktarı üzerine etkisi.

4.5. Tuz Ve Bor uygulamalarının Toplam Karotenoid Miktarı Üzerine Etkisi

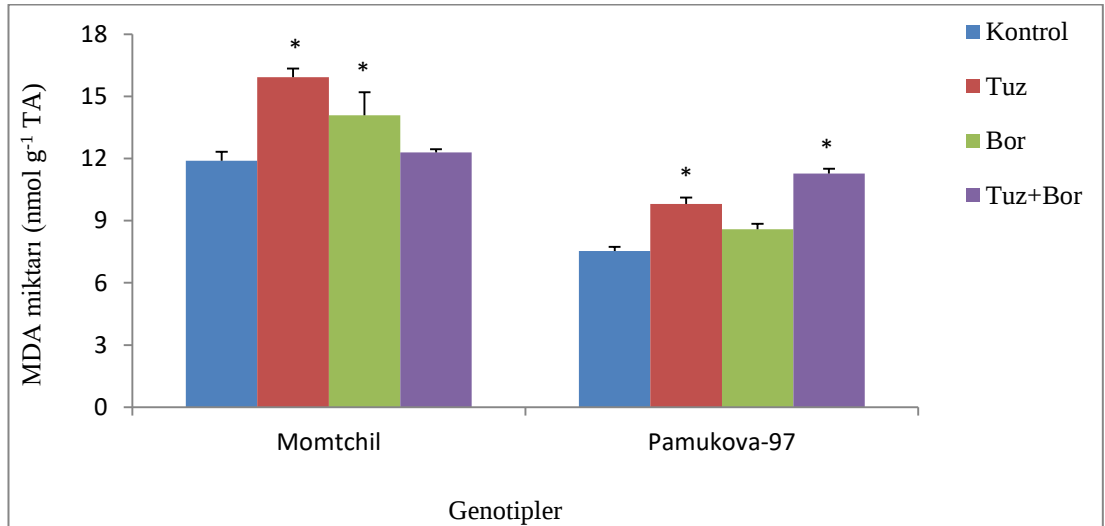
Uygulamaların iki buğday genotipinin yapraklarındaki toplam karotenoid miktarı üzerine etkileri Şekil 4.5.’de verilmiştir. Momtchil genotipindeki uygulamalara bakıldığında toplam karotenoid miktarında kontrol grubuna göre istatistiksel olarak önemli bir değişiklik gözlenmemiştir ($P>0,05$). Pamukova-97 genotipinde ise bor ve tuz+bor uygulamaları yapraklardaki toplam karotenoid miktarının kontrole göre önemli oranda azalmasına neden olmuştur ($P<0,05$).



Şekil 4.5. Tuz (150 mM NaCl), bor (30µM H₃BO₃) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30µM H₃BO₃) uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki toplam karotenoid miktarı üzerine etkisi.

4.6. Tuz Ve Bor Uygulamalarının MDA Miktarı Üzerine Etkisi

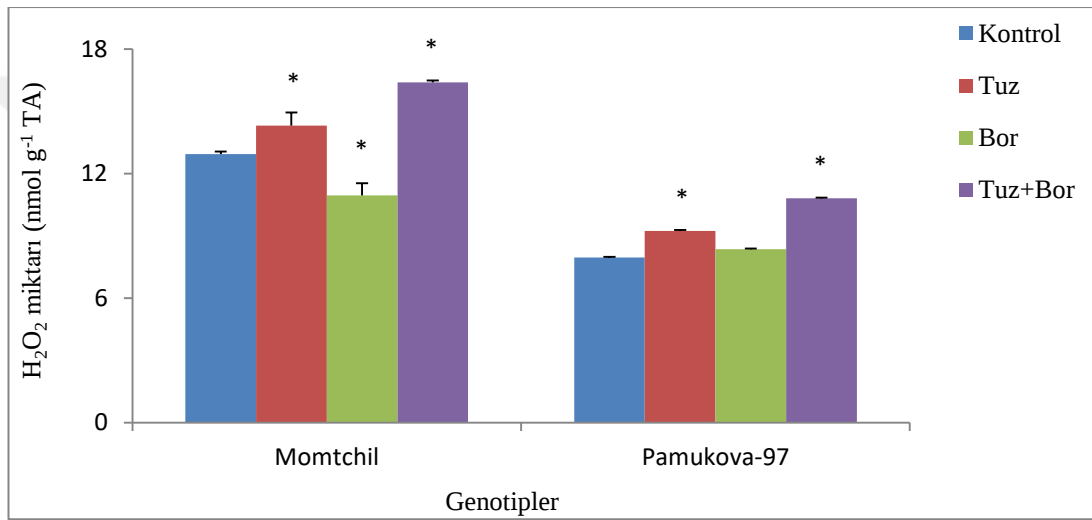
Tuz ve bor uygulamaları Momtchil genotipinin yapraklarındaki MDA miktarını kontrole göre önemli derecede artırırken ($P<0,05$), tuz+bor uygulaması etkilememiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.6.). Pamukova-97 genotipinde ise tuz ve tuz+bor uygulamaları yapraklardaki MDA miktarının kontrole göre önemli oranda artmasına yol açmıştır ($P<0,05$).



Şekil 4.6. Tuz (150 mM NaCl), bor (30µM H₃BO₃) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30µM H₃BO₃) uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki MDA miktarı üzerine etkisi.

4.7. Tuz Ve Bor Uygulamalarının H_2O_2 Miktarı Üzerine Etkisi

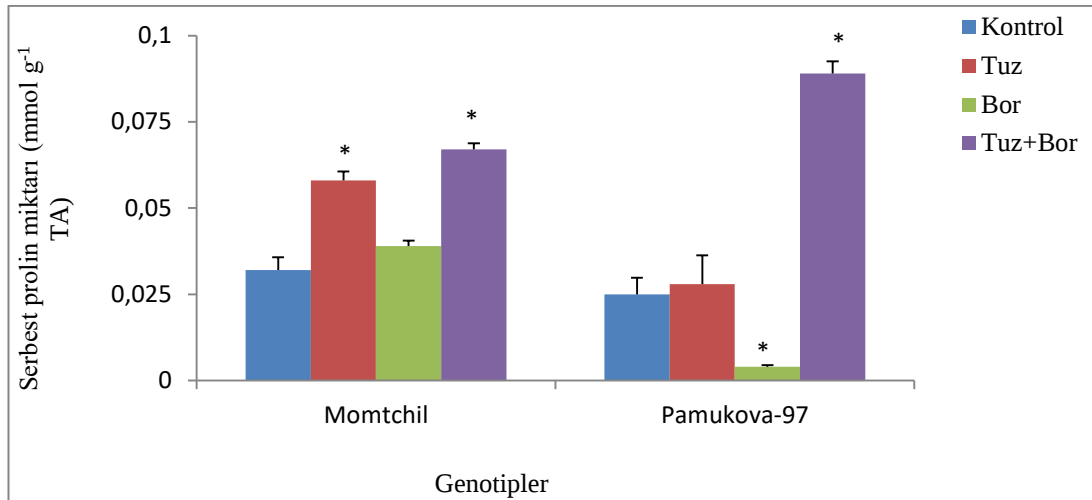
Uygulamaların iki buğday genotipinde yapraklardaki H_2O_2 miktarı üzerine etkileri Şekil 4.7.'de verilmiştir. Buna göre Momtchil genotipinde, tuz ve tuz+bor uygulamaları yapraklardaki H_2O_2 miktarını kontrole göre önemli derecede artırırken, bor uygulaması azaltmıştır ($P<0,05$). Benzer şekilde Pamukova-97 genotipinde tuz ve tuz+bor uygulamaları yapraklardaki H_2O_2 miktarını kontrole göre önemli derecede artırmış ($P<0,05$), ancak bor uygulaması etkilememiştir ($P>0,05$).



Şekil 4.7. Tuz (150 mM NaCl), bor (30 μ M H_3BO_3) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30 μ M H_3BO_3) uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki H_2O_2 miktarı üzerine etkisi.

4.8. Tuz Ve Bor Uygulamalarının Serbest Prolin Miktarı Üzerine Etkisi

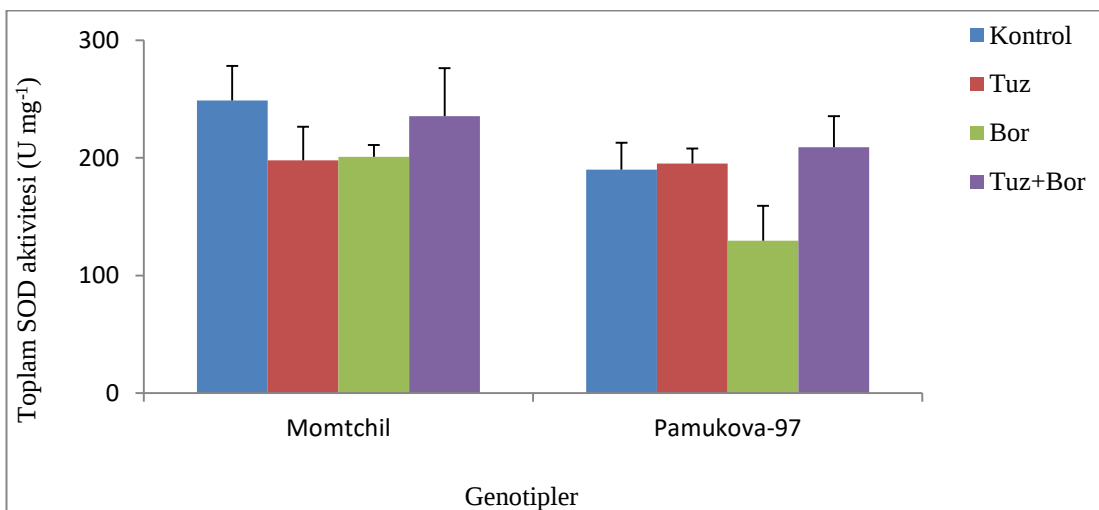
Uygulamaların iki buğday genotipinin yapraklardaki serbest prolin miktarı üzerine etkileri Şekil 4.8.'de verilmiştir. Momtchil genotipinde sadece tuz ve tuz+bor uygulamaları yapraklardaki serbest prolin miktarını kontrol grubuna göre önemli derecede artırmıştır ($P<0,05$). Bor uygulaması kontrol grubuna göre istatistiksel bir değişime neden olmamıştır ($P>0,05$). Pamukova-97 genotipinde ise sadece bor uygulaması yapraklardaki prolin miktarının kontrol grubuna göre önemli oranda artmasına neden olurken ($P<0,05$), tuz+bor uygulaması serbest prolin miktarını artırmıştır ($P<0,05$).



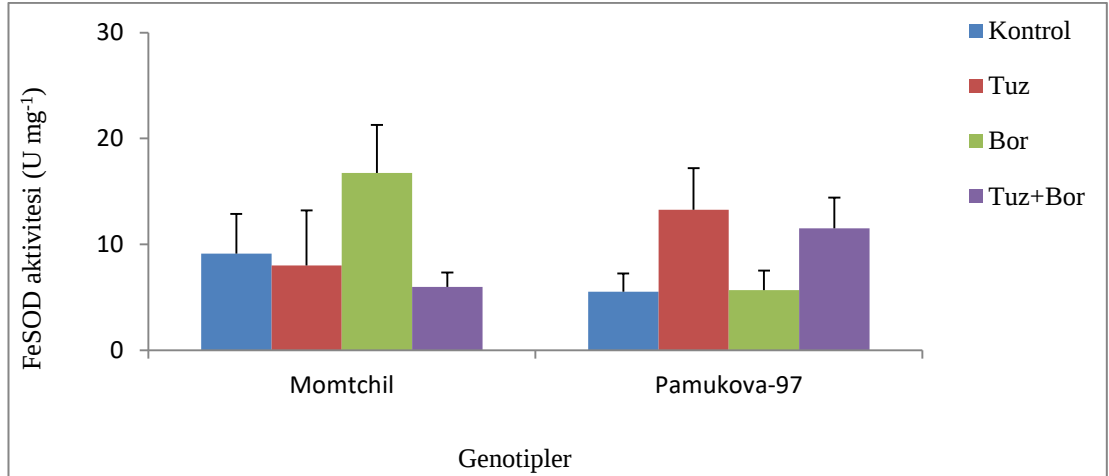
Şekil 4.8. Tuz (150 mM NaCl), bor (30µM H₃BO₃) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30µM H₃BO₃) uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki serbest prolin miktarı üzerine etkisi.

4.9. Tuz Ve Bor Uygulamalarının SOD Aktivitesi Üzerine Etkisi

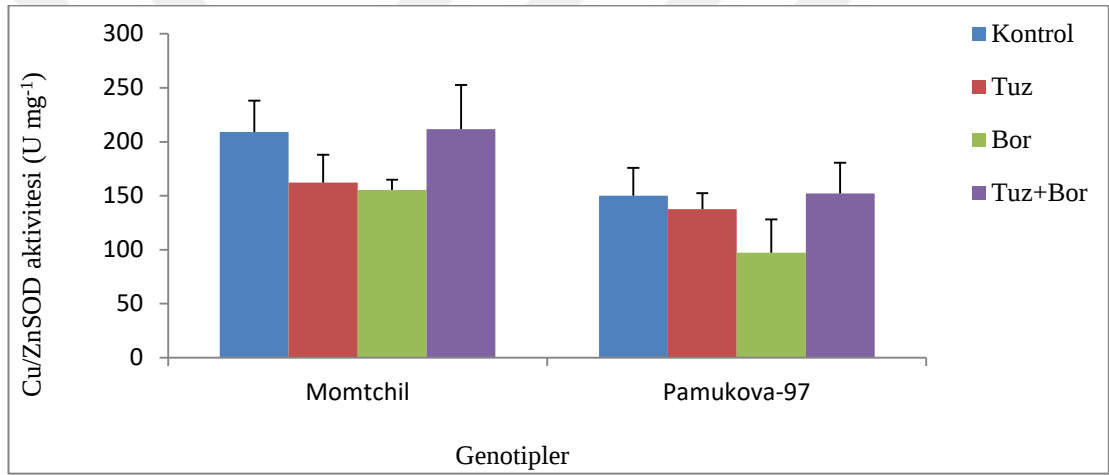
Yapılan uygulamalar her iki genotipin yapraklarındaki toplam SOD, FeSOD ve Cu/ZnSOD aktiviteleri üzerinde istatistiksel anlamda bir değişime neden olmamıştır ($P>0,05$) (Şekil 4.9., 4.10. ve 4.11.). MnSOD aktivitesi ise Momtchil genotipinin yapraklarında tuz+bor uygulaması sonucunda kontrole göre önemli derecede azalırken ($P<0,05$), Pamukova-97 genotipinde tuz ve tuz+bor uygulamaları sonucunda kontrole göre önemli oranda artmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.12.).



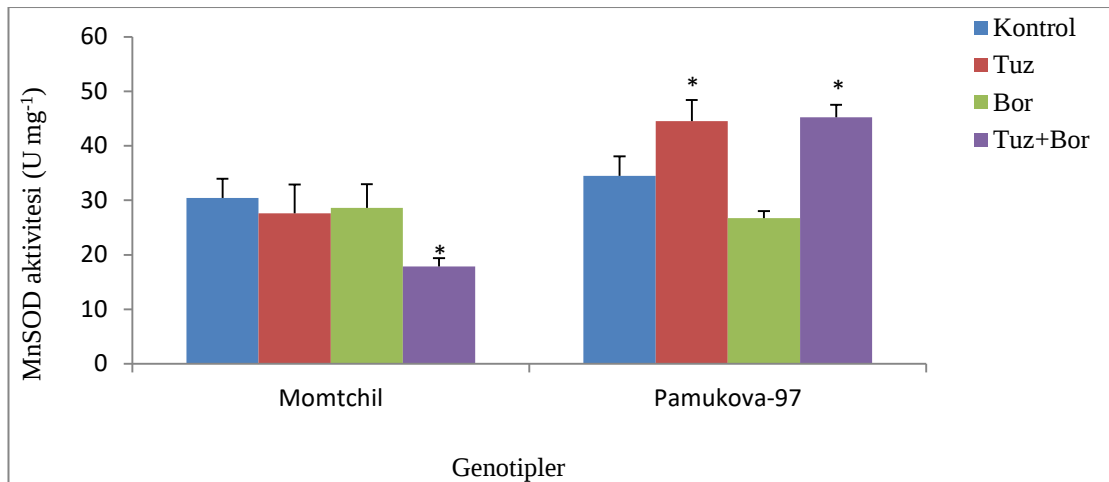
Şekil 4.9. Tuz (150 mM NaCl), bor (30µM H₃BO₃) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30µM H₃BO₃) uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki toplam SOD aktivitesi üzerine etkisi.



Şekil 4.10. Tuz (150 mM NaCl), bor (30µM H₃BO₃) ve tuz+bor uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki FeSOD aktivitesi üzerine etkisi.



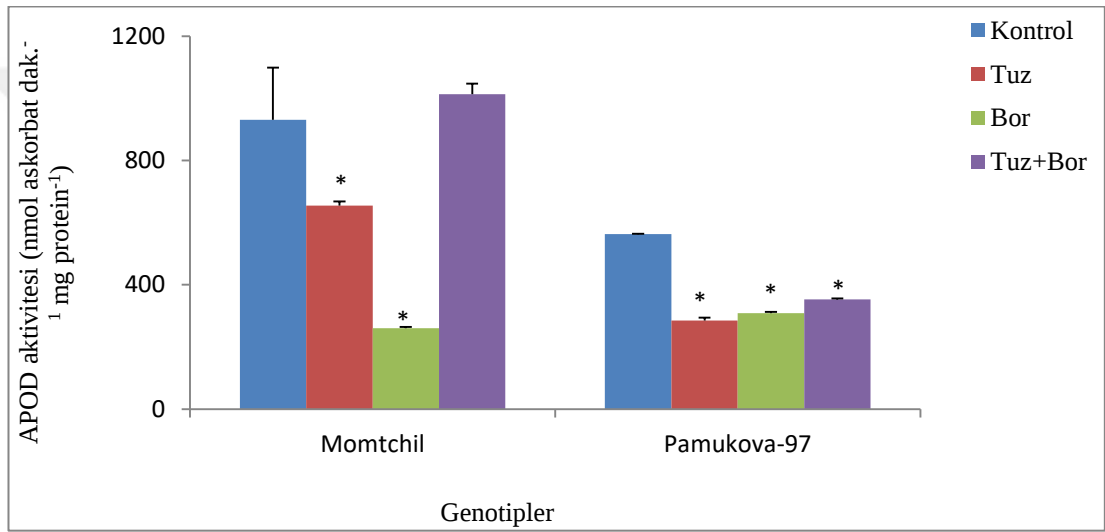
Şekil 4.11. Tuz (150 mM NaCl), bor (30µM H₃BO₃) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30µM H₃BO₃) uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki Cu/ZnSOD aktivitesi üzerine etkisi.



Şekil 4.12. Tuz (150 mM NaCl), bor (30µM H₃BO₃) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30µM H₃BO₃) uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki MnSOD aktivitesi üzerine etkisi.

4.10. Tuz Ve Bor Uygulamalarının Toplam APOD Aktivitesi Üzerine Etkisi

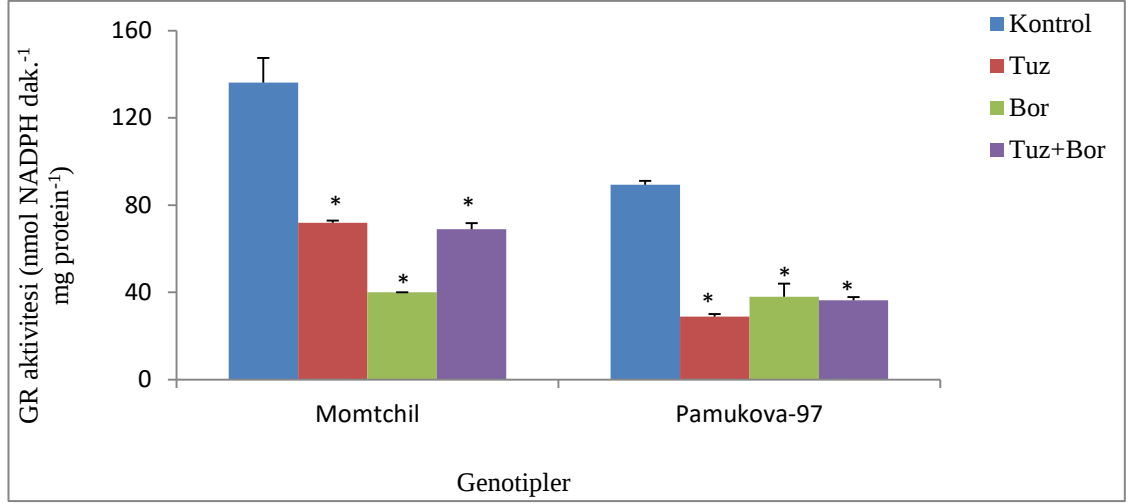
Tuz ve bor uygulamaları Momtchil genotipinin yapraklarındaki APOD aktivitesini kontrole göre önemli derecede azaltırken ($P<0,05$), tuz+bor uygulaması etkilememiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.13.). Pamukova-97’de ise üç uygulama da yapraklardaki toplam APOD aktivitesinin kontrole göre önemli derecede azalmasına yol açmıştır ($P<0,05$).



Şekil 4.13. Tuz (150 mM NaCl), bor (30 μ M H₃BO₃) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30 μ M H₃BO₃) uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki toplam APOD aktivitesi üzerine etkisi.

4.11. Tuz Ve Bor Uygulamalarının Toplam GR Aktivitesi Üzerine Etkisi

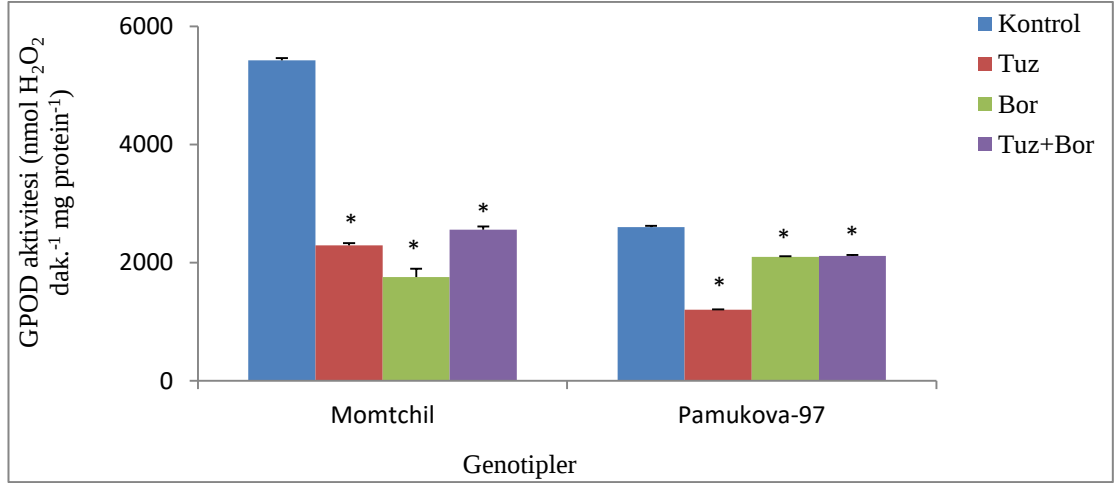
Uygulamaların iki buğday genotipinin yapraklarındaki toplam GR aktivitesi üzerine etkileri Şekil 4.14.’de verilmiştir. Buna göre tuz, bor ve tuz+bor uygulamaları Momtchil ve Pamukova-97 genotiplerinin yapraklarındaki toplam GR aktivitesini kontrollere göre istatistiksel olarak önemli derecede azaltmıştır ($P<0,05$).



4.14. Tuz (150 mM NaCl), bor (30 μ M H₃BO₃) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30 μ M H₃BO₃) uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki toplam GR aktivitesi üzerine etkisi.

4.12. Tuz Ve Bor Uygulamalarının Toplam GPOD Aktivitesi Üzerine Etkisi

Tuz, bor ve tuz+bor uygulamaları her iki genotipin yapraklarındaki toplam GPOD aktivitesini kendi kontrollerine göre istatistiksel anlamda azaltmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.15.).



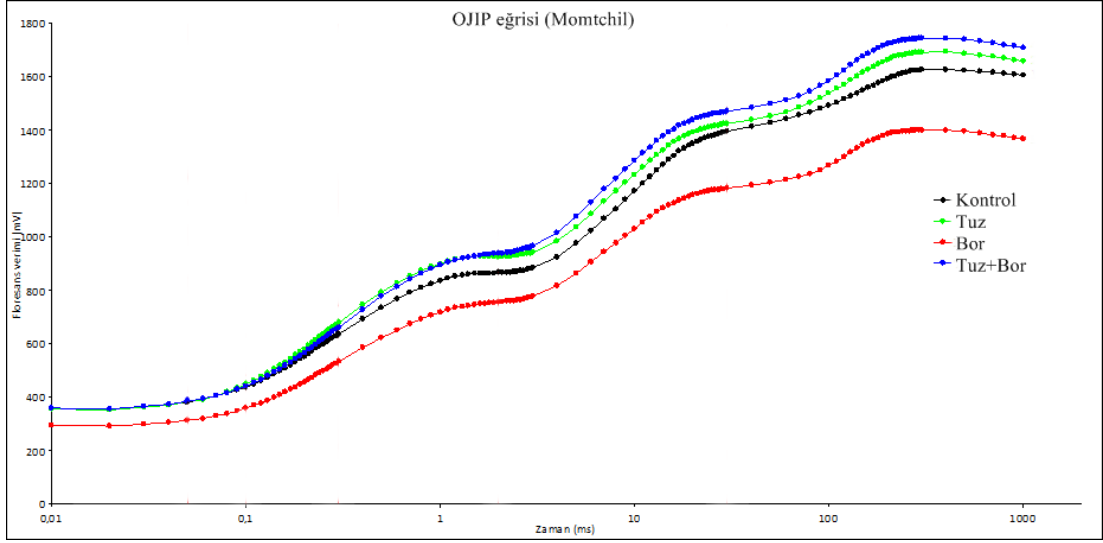
4.15. Tuz (150 mM NaCl), bor (30 μ M H₃BO₃) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30 μ M H₃BO₃) uygulamalarının iki buğday genotipinin yapraklarındaki toplam GPOD aktivitesi üzerine etkisi.

4.13. Tuz Ve Bor Uygulamalarının Fotosentetik Aktivite Üzerine Etkisi

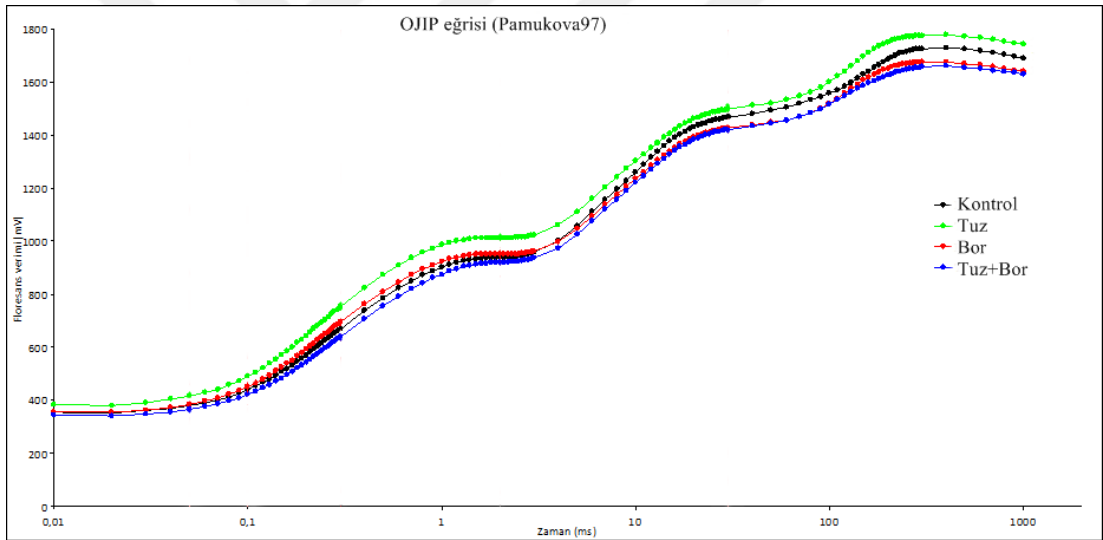
Uygulamalar Momtchil ve Pamukova-97 genotiplerindeki F_o (minimum floresans) ve F_v/F_o (Hill reaksiyonu etkinliği) parametrelerinde kendi kontrollerine göre istatistiksel anlamda önemli bir değişime neden olmamıştır (Tablo 4.1.) ($P>0,05$). F_m (maksimum floresans), F_v/F_m oranı (FS II'nin maksimum kuantum etkinliği) ve t_{Fm} parametrelerinde Pamukova-97 genotipinde uygulamalar sonucunda kontrole göre anlamlı değişimler meydana gelmemiştir (Tablo 4.1.) ($P>0,05$). Ancak Momtchil'de F_m bor ve tuz+bor, F_v/F_m oranı tuz ve tuz+bor uygulamaları ile kontrole göre önemli oranda artış gösterirken ($P<0,05$); t_{Fm} ise tüm uygulamalar sonucu azalmıştır (Tablo 4.1.) ($P<0,05$). Alan (OJIP eğrisinin üzerindeki ve F_o ile F_m arasında kalan bölge) parametresinde uygulamalar sonucunda Momtchil genotipinde önemli bir değişim gözlenmezken (Tablo 4.1.) (Şekil 4.16.) ($P>0,05$), Pamukova-97 genotipinde bor ve tuz+bor uygulamaları sonucunda kontrole göre istatistiksel anlamda azalmıştır (Tablo 4.1.) (Şekil 4.17.) ($P<0,05$).

Tablo 4.1. Tuz ve bor uygulamalarının iki buğday genotipinde bazı klorofil a floresans parametreleri üzerine etkisi (AÖF, anlamlı önemli fark; değerler 5 tekrarın ortalamasıdır).

		Klorofil a floresansı parametreleri					
Genotipler	Uygulamalar	F_o	F_m	F_v/F_m	F_v/F_o	t_{Fm}	Alan
Momtchil	Kontrol	323	1,632	0,801	3,29	438	38,194
	Tuz	313	1,692	0,815*	3,43	298*	37,088
	Bor	326	1,742*	0,813	3,51	296*	37,938
	Tuz+Bor	321	1,743*	0,816*	3,55	300*	37,036
Pamukova-97	Kontrol	314	1,729	0,819	3,55	340	40,338
	Tuz	335	1,777	0,812	3,30	340	39,533
	Bor	312	1,676	0,814	3,39	296	35,383*
	Tuz+Bor	304	1,660	0,817	3,54	376	35,543*
AÖF %5		32,2	116,4	0,0147	0,345	128	4,795,1

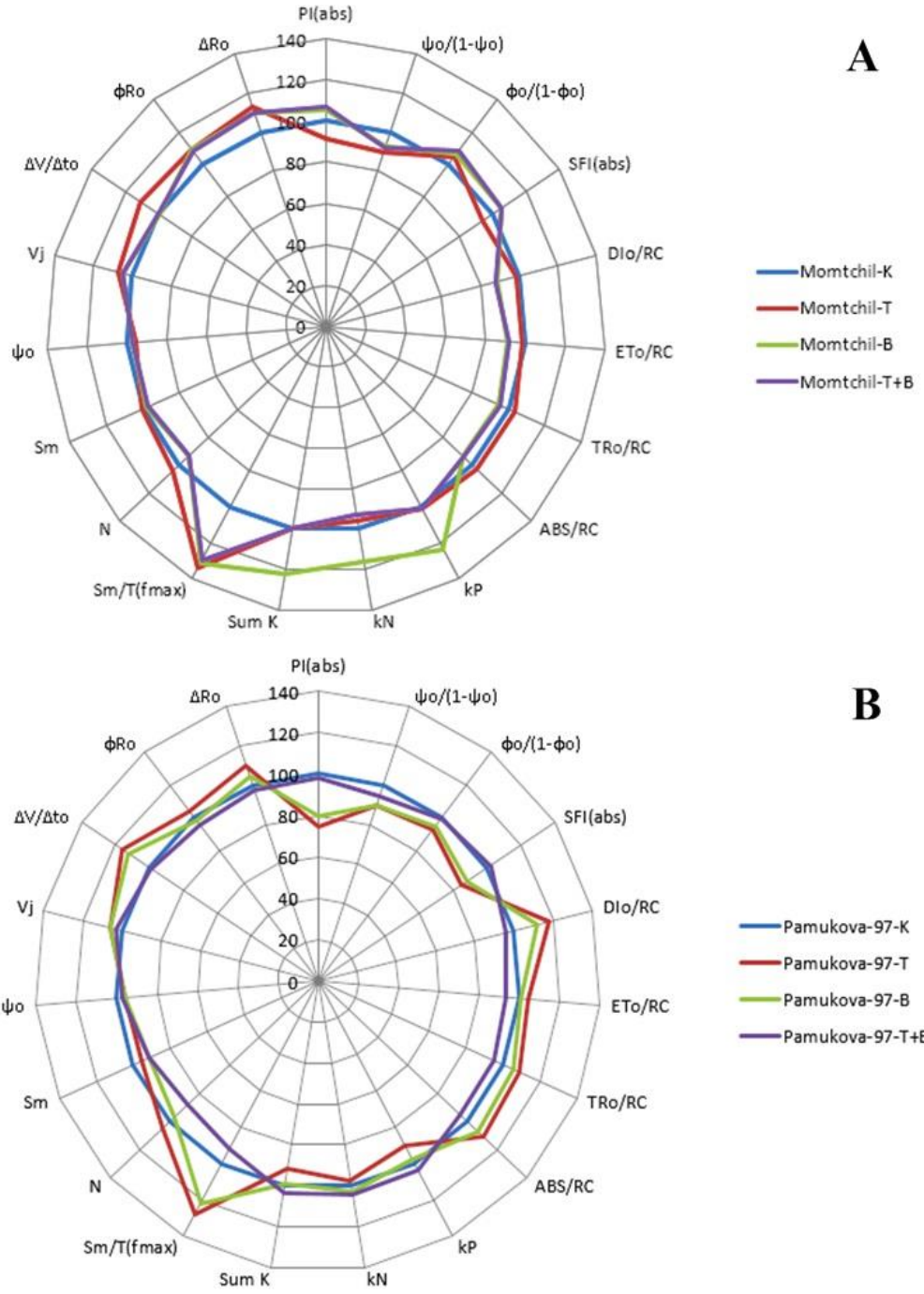


Şekil 4.16. Tuz (150 mM NaCl), bor ($30\mu\text{M H}_3\text{BO}_3$) ve tuz+bor (150 mM NaCl+ $30\mu\text{M H}_3\text{BO}_3$) uygulamalarının Momtchil genotipinde klorofil a floresansı indüksiyon eğrisi (OJIP eğrisi) üzerine etkisi.



Şekil 4.17. Tuz (150 mM NaCl), bor ($30\mu\text{M H}_3\text{BO}_3$) ve tuz+bor (150 mM NaCl+ $30\mu\text{M H}_3\text{BO}_3$) uygulamalarının Pamukova-97 genotipinde klorofil a floresansı indüksiyon eğrisi (OJIP eğrisi) üzerine etkisi.

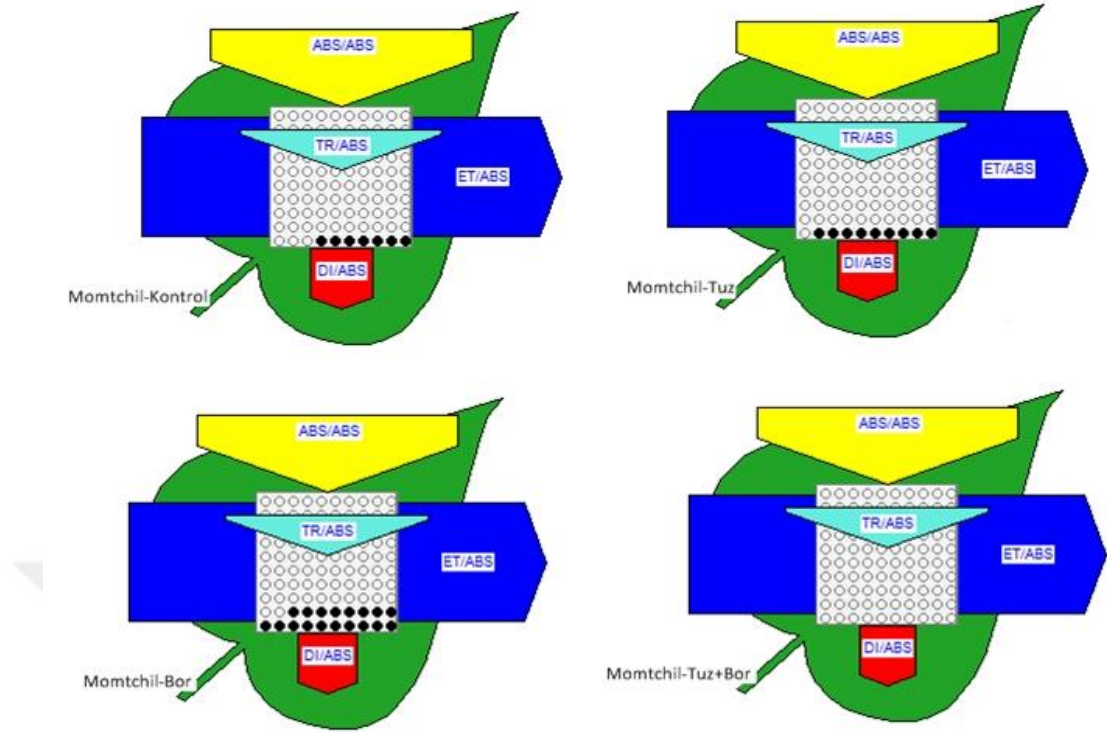
Momtchil genotipinde tuz uygulaması $\Delta V/\Delta t_0$ (kapalı reaksiyon merkezlerinin birikim hızı) parametresini kontrol ile karşılaştırıldığında istatistiksel olarak arttırmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.18A.). Pamukova-97 genotipinde ise tuz ve bor uygulamalarında $\Delta V/\Delta t_0$ parametresi kontrol ile karşılaştırıldığında önemli derecede artmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.18B.). Her iki genotipte de tuz+bor uygulamaları $\Delta V/\Delta t_0$ değerinin azalmasına ve kontrol seviyesine yaklaşmasına neden olmuştur.



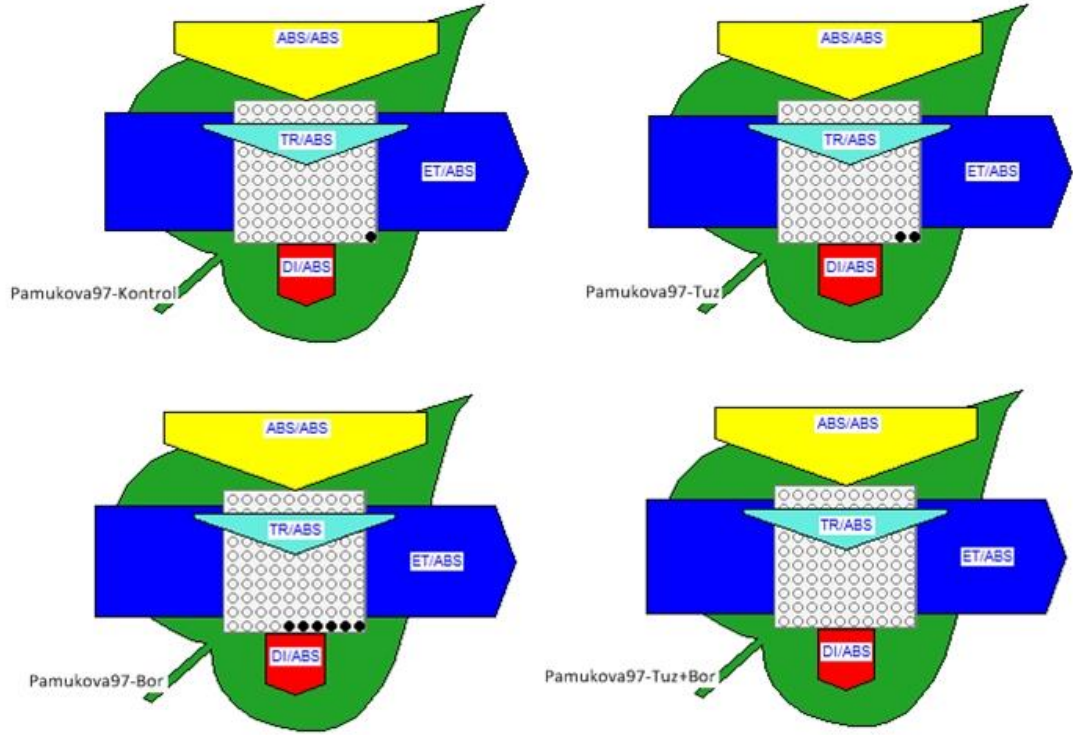
Şekil 4.18. Tuz (150 mM NaCl), bor ($30\mu\text{M H}_3\text{BO}_3$) ve tuz+bor ($150\text{ mM NaCl}+30\mu\text{M H}_3\text{BO}_3$) uygulanan iki farklı buğday genotipinin yapraklarında PSII aktivitesini karakterize eden bazı klorofil a floresansı parametrelerindeki değişimler (A=Momtchil, B=Pamukova-97) (Sembol ve parametrelerin tanımları tablo 2.3' de, istatistiksel değerlendirme ise tablo 4.1'de verilmiştir ve grafikteki tüm değerler kontrolün yüzdesi olarak ifade edilmiştir (kontrol değerleri=100)).

Momtchil'de V_j değeri (OJIP eğrisinin "J" noktasındaki değişken floresans) tuz ve tuz+bor uygulamaları sonucunda, Pamukova-97 genotipinde ise tuz ve bor uygulamaları sonucunda kontrollere göre önemli derecede artmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.18A. ve 4.18B.). Ψ_o (yakalanan bir eksitonun bir elektronu Q_A 'dan elektron taşınım sistemine hareket ettirme etkinliği) parametresi Momtchil genotipinde tuz ve tuz+bor uygulamaları (Şekil 4.18A.), Pamukova-97 genotipinde ise tuz ve bor uygulamaları ile kontrole göre azalma göstermiştir ($P<0,05$) (Şekil 4.18B.). S_M (tüm reaksiyon merkezlerinin kapanması için gereken enerji), $SumK$ (fotokimyasal ve fotokimyasal olmayan hız sabitlerinin toplamı), k_P (uyarılmış antenlerdeki fotokimyasal reaksiyonlar için de-eksitasyon katsayısı), ϕ_{Ro} (PQ'dan FS I'in son elektron akseptörüne elektron taşınımının kuantum verimi) ve $\phi/(1-\phi)$ (fotokimyasal (aydınlık) reaksiyonların performans göstergesi) uygulamalar sonucunda her iki genotipte de belirgin derecede etkilenmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.18A. ve 4.18B.). N (F_m 'ye ulaşıncaya kadar geçen sürede Q_A 'nın indirgenme sayısı) değeri Momtchil'de bor ve tuz+bor uygulamaları, Pamukova-97'de ise sadece tuz+bor uygulaması sonucunda kontrollere göre istatistiksel anlamda azalmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.18A. ve 4.18B.). Momtchil genotipinde k_N (uyarılmış antenlerdeki fotokimyasal olmayan reaksiyonlar için de-eksitasyon katsayısı) değeri bor uygulaması sonucunda kontrole göre artmış ancak tuz+bor uygulaması ile azalmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.18A.). Pamukova-97'de k_N parametresinde uygulamalar sonucunda kontrole göre meydana gelen değişimler istatistiksel olarak önemli bulunmamıştır ($P>0,05$) (Şekil 4.18B.). 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) ve DI_o/RC (FS II'de reaksiyon merkezi başına fotokimyasal olaylar dışında kaybedilen dissipasyon enerjisi) Pamukova-97 genotipinde sadece tuz uygulaması ile kontrole göre önemli oranda artış gösterirken ($P<0,05$) (Şekil 4.18B.), Momtchil genotipinde uygulamalardan etkilenmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.18A.). Momtchil genotipinde ET_o/RC (FS II'de reaksiyon merkezi başına Q_A 'dan sonraki basamaklardaki maksimum elektron taşınımı) değeri bor ve tuz+bor uygulamaları sonucunda kontrole göre azalırken ($P<0,05$) (Şekil 4.18A.), Pamukova-97'de istatistiksel olarak etkilenmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.18B.). SFI_{abs} (FS II'nin yapısal ve fonksiyonel durumunun indikatörü) değeri sadece Pamukova-97

genotipinde tuz uygulaması sonucunda kontrole göre önemli derecede azalmış ($P<0,05$) (Şekil 4.18B.), Momtchil’de etkilenmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.18A.). Tuz ve bor uygulamaları sonucu PI_{abs} (performans indeksi) değeri, Pamukova-97 genotipinde kontrole göre istatistiksel olarak azalma göstermiş ($P<0,05$) (Şekil 4.18B.) ancak Momtchil’de değişmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.18A.). $\Psi_0/(1-\Psi_0)$ (ışığa bağımlı olmayan (karanlık) reaksiyonların performans göstergesi) değeri Momtchil’de tuz uygulaması ile kontrole göre azalmış, tuz+bor uygulaması ile artmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.18A.). Pamukova-97’de ise sadece bor uygulaması bu parametrenin kontrole göre önemli derecede azalmasına yol açmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.18B.). Tuz uygulanan Momtchil genotipinde Δ_{Ro} (elektronların sistemler arası elektron taşıyıcılarından FS I’in akseptör bölgesine taşınım hızı) değeri kontrole göre önemli derecede artmış ($P<0,05$) (Şekil 4.18A.), Pamukova-97’de değişmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.18B.). RC/ABS (FS II’deki anten klorofilleri başına aktif reaksiyon merkezi miktarı) değeri, iki genotipte de tuz ve bor uygulamaları sonucunda kontrole göre önemli oranda azalmış ($P<0,05$) (Şekil 4.18A. ve şekil 4.19.), tuz+bor uygulamaları sonucunda ise artmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.19. ve 4.20.).



Şekil 4.19. Tuz (150 mM NaCl), bor (30 μM H₃BO₃) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30 μM H₃BO₃) uygulamalarının Momtchil genotipinin fotosentetik birimlerindeki reaksiyon merkezlerinin durumu üzerine etkisi (boş daireler sağlam, dolu daireler ise hasar görmüş reaksiyon merkezlerini göstermektedir).



Şekil 4.20. Tuz (150 mM NaCl), bor (30 μ M H₃BO₃) ve tuz+bor (150 mM NaCl+30 μ M H₃BO₃) uygulamalarının Pamukova-97 genotipinin fotosentetik birimlerindeki reaksiyon merkezlerinin durumu üzerine etkisi (boş daireler sağlam, dolu daireler ise hasar görmüş reaksiyon merkezlerini göstermektedir).

BÖLÜM 5. TARTIŞMA VE SONUÇ

Bu çalışmanın amacı tuz stresi altındaki Momtchil ve Pamukova-97 adlı buğday genotiplerinde bor ve tuz uygulamalarının bitki gelişimi üzerindeki etkisini araştırmak, bor ve tuz etkileşiminin bitkide meydana getirdiği değişikliklikleri fizyolojik, biyokimyasal ve fotokimyasal parametreler yardımıyla belirleyip karşılaştırmalı olarak incelemektir.

İçsel ve dışsal stres faktörlerine maruz kalan bitkilerin dokularında su dengesinin kontrolü stres toleransı açısından önemli bir etmendir (Bohnert ve ark., 1995). Toprak tuzluluğunun artması, bitkilerin su ve osmotik potansiyelini azaltmaktadır (Mugdal, 2010). Yapılan çalışmalarda tuza hassas bitki tür ve genotiplerinin hücrelerinde meydana gelen olumsuz değişimlerin toleranslı tür ve genotiplere göre daha belirgin olduğu tespit edilmiştir (Mansour, 1994; Mansour ve Salama, 1996). Çalışmamızda Momtchil genotipinde tuz, bor ve tuz+bor uygulamaları yapraklardaki oransal su miktarını kontrole göre önemli derecede azaltmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.1.). Pamukova-97’de ise sadece tuz ve tuz+bor uygulamaları oransal su miktarını kontrole göre belirgin oranda azaltmıştır ($P<0,05$). Çalışmamızda uygulanan 150 mM’lık tuz stresinin Momtchil genotipinin yaprak dokularındaki oransal su miktarını Pamukova-97’ye göre daha etkili şekilde azalttığı görülmektedir. Bor ve tuz+bor uygulamaları ise her iki genotipte de yapraklardaki dehidrasyonu hemen hemen eşit derecede artırmıştır. Buna göre Pamukova-97 genotipinin tuz stresi altında yapraklarındaki su miktarını koruma konusunda Momtchil’e göre daha başarılı bir genotip olduğu söylenebilir. 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. Bor ve tuz+bor uygulamalarının

da her iki genotipte bitki ile ortam arasındaki su ilişkilerini olumsuz etkilediği ifade edilebilir.

Tuzluluğun fotosentetik aktivite üzerine etkisi stomaların kapanmasına bağlı olarak gerçekleşmektedir. Bitki hücreleri genel olarak hücredeki yoğun tuz birikiminden zarar görmektedir, düşük tuzlulukta ise durum tersine işlemektedir. Fotosentetik dokularda tuzluluğun artması; yan yana olan grana membranlarının birikmesine, tilakoid membranların büzülmesine ve klorofillerin parçalanmasına neden olmaktadır (Ashraf, 2004). Tuzluluğun fotosentetik aktiviteyi etkileme derecesi bitki türüne, genotipe, stresin şiddetine ve süresine bağlı olarak farklılık göstermektedir (Sayed, 2003). Genel olarak tuz uygulamalarından sonra yapraklardaki fotosentetik pigment miktarında azalma meydana gelmektedir (Agastian ve ark., 2000). Çalışmamızda Momtchil genotipinin yapraklarındaki klorofil a miktarının uygulamalar sonucunda kontrole göre artış gösterdiği ancak bu artışın istatistiksel olarak önemli olmadığı belirlenmiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.2.). Aynı genotipte bor ve tuz+bor uygulamaları yapraklardaki klorofil b miktarını kontrole göre önemli derecede ($P<0,05$), tuz uygulamasına göre ise önemsiz derecede artırmıştır ($P>0,05$) (Şekil 4.3.). Buna göre Momtchil genotipinde hem bor hem de tuz+bor uygulamalarının yapraklardaki klorofil b sentezini artırdığı ve/veya parçalanma hızını azalttığı söylenebilir. Momtchil genotipinin yapraklarında klorofil b miktarında meydana gelen değişimler toplam klorofil miktarına da yansımıştır. Buna göre Momtchil'in yapraklarında toplam klorofil miktarında bor ve tuz+bor uygulamaları sonucunda gözlenen artışın temelde klorofil b miktarındaki artıştan kaynaklandığı söylenebilir (Şekil 4.4.). Pamukova-97'de ise bor ve tuz+bor uygulamaları yapraklardaki klorofil a, klorofil b ve toplam klorofil miktarını hem kontrole hem de tuz uygulamasına göre önemli oranda azaltmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.2., 4.3. ve 4.4.). Bunun yanı sıra Pamukova-97 genotipinde bu fotosentetik pigmentlerin miktarında meydana gelen azalmaların, Momtchil genotipine göre istatistiksel olarak anlamlı olduğu da belirlenmiştir ($P<0,05$). Bu sonuçlar Momtchil genotipindeki fotosentetik pigment metabolizmasının tuz, bor ve tuz+bor uygulamaları altında Pamukova-97 ile karşılaştırıldığında daha stabil bir işleyişe sahip olduğunu göstermektedir. Ancak

yapılan bazı araştırmalar, strese maruz kalmış bazı bitkilerde gözlenen fotosentetik pigment kayıplarının hem geri dönüşümlü hem de bitkiyi koruyucu bir etkiye sahip olduğunu göstermiştir (Kranter ve ark., 2002). Bu tip bitkilerde pigment havuzunun boyutları azaltılarak, fotosistemlerin fotooksidatif zarara uğraması engellenmekte ve metabolik bir tolerans cevabı meydana getirilmektedir (Fu ve Huang, 2001).

Karotenoidler bitkilerde ışık absorpsiyonunu sağlayarak fotosentetik aktivitenin artmasına yardımcı olan pigmentlerdir. Bunun dışında $^1\text{O}_2$ moleküllerinin oluşumunu yavaşlatmak ve üçlü uyarılmış klorofil moleküllerinin detoksifikasyonu sağlamak gibi fonksiyonları bakımından antioksidant sistemin enzimatik olmayan bileşenlerinden biri sayılmaktadır (Trebst, 2003; Förster ve Pogson, 2004; Doğru, 2006). Çalışmamızda Momtchil genotipinde tuz, bor ve tuz+bor uygulamaları sonucunda yapraklardaki toplam karotenoid miktarında kontrole göre önemli bir değişim gözlenmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.5.). Pamukova-97'de ise bor ve tuz+bor uygulamaları yapraklardaki toplam karotenoid miktarının kontrole ve tuz uygulamasına göre önemli oranda azalmasına neden olmuştur ($P<0,05$) (Şekil 4.5.). Buna göre Momtchil genotipinin stres koşulları altında yapraklarındaki karotenoid miktarını koruyarak etkili bir antioksidant savunma sergilediği ileri sürülebilir.

Çevresel stres faktörlerinin çoğu 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 zemin hazırlamaktadır (Logan, 2005). AOT'ler hücrel membran sistemlerinde özellikle lipid peroksidasyonuna sebep olmaktadır (Mittler, 2002). Bitki dokularında meydana gelen malondialdehit (MDA) birikimi lipid peroksidasyonunun hızı hakkında bilgi sunmaktadır. MDA miktarındaki değişimler, bitki türleri ve genotipleri arasında tuz stresine tolerans ve duyarlılık derecelerinin belirlenmesinde önemli bir kriterdir (Jain ve ark., 2001). Shan ve Guo (2009) yaptıkları bir çalışmada tuza toleranslı bir tür olan yonca genotipinin (*Zhongmu 1*) yapraklarındaki MDA birikiminin, duyarlı olan genotipe (*Defi*) kıyasla daha düşük düzeyde olduğunu rapor etmişlerdir. Başka bir araştırmada tuza toleranslı kolza genotipindeki (Dunkled) MDA miktarının, duyarlı genotipe

(*Cyclon*) göre daha düşük olduğu tespit edilmiştir (Ashraf ve Ali, 2008). Çalışmamızda, tuz ve bor uygulamaları Momtchil genotipinin yapraklarındaki MDA miktarını kontrole göre belirgin derecede artırmış ($P<0,05$), tuz+bor uygulaması ise azaltmış ve kontrol seviyesine indirmiştir (Şekil 4.6.). Pamukova-97'de ise tuz uygulaması sonucunda kontrole göre önemli oranda artan yapraklardaki MDA miktarı, tuz+bor uygulaması ile daha büyük bir artış sergilemiştir ($P<0,05$) (Şekil 4.6.). Bu sonuçlar bor uygulamasının tuz stresi altındaki Momtchil genotipindeki lipid peroksidasyonunu azaltıcı ve membran hasarını iyileştirici bir etkiye sahip olduğunu gösteriyor olabilir. Bunun yanı sıra çalışmamızda tuz ve tuz+bor uygulamalarının her iki genotipte de yapraklardaki H_2O_2 miktarını kontrole göre önemli derecede artırdığı gözlenmiştir ($P<0,05$) (Şekil 4.7.). Özellikle Pamukova-97 genotipinin yapraklarındaki H_2O_2 birikiminin artması bu genotipte tuz ve tuz+bor uygulamalarının neden olduğu MDA birikimini ve meydana gelen membran hasarını da açıklamaktadır.

Tuz stresinin bazı bitki türlerinde dokulardaki serbest prolin miktarında değişimlere yol açtığı bilinmektedir. Serbest prolinin hücrelerdeki ana işlevi tuzlu koşullarda bitki hücrelerinde ozmotik regülasyonu sağlamaktır. Bunun yanında strese maruz kalmış bitkilerde bazı enzimlerin denatürasyonunun engellenmesi, azotun depolanması, sitosolik pH değerinin ayarlanması ve serbest radikallerin detoksifikasyonu gibi işlevleri de bulunmaktadır. Tuz stresi altındaki bitkilerde serbest prolinin bu olaylara olan etkisi bitki türüne, genotipine ve aynı bitkinin farklı organ ve dokularına göre değişim gösterebilmektedir (Ashraf, 1994). Çalışmamızda tuz+bor uygulaması her iki genotipte de yapraklardaki serbest prolin miktarının kontrollere ve sadece tuz uygulamasına göre önemli derecede artmasına yol açmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.8), ancak Momtchil ve Pamukova-97 genotiplerinde aynı uygulamalar sonucunda yapraklardaki oransal su miktarı kontrollere göre anlamlı derecede düşük bulunmuştur ($P<0,05$) (Şekil 4.1.). Bu sonuçlar yapraklardaki serbest prolin birikiminin çalışmamızda kullandığımız buğday genotiplerinde ozmotik bir etkiye sahip olmadığını göstermektedir. İki genotip karşılaştırıldığında ise Tuz ve bor uygulamalarının Momtchil'de yapraklardaki serbest prolin miktarını Pamukova-

97'ye göre daha belirgin şekilde artırdığı görülmektedir. Bu sonuç da Momtchil genotipinde strese karşı geliştirilen bazı savunma mekanizmalarının daha aktif olduğunu gösteriyor olabilir. Ancak bu sonuca ulaşmak için yapraklardaki serbest prolin birikiminin temel sebebinin ortaya çıkarılması gerekmektedir. Çünkü yapılan araştırmalar prolin birikiminin sebebi olarak hem prolin sentez hızının artışı hem de dokulardaki mevcut proteinlerin parçalanma hızındaki artışı işaret etmektedir.

Oksitativ stres altındaki bitkiler yaşamlarını sürdürebilmek ve bu olumsuz koşullarla mücadele edebilmek için antioksidant sisteme sahiptir. Canlı hücrelerde meydana gelen protein, lipid, karbohidrat ve DNA oksidasyonunu engelleyen ya da geciktirebilen maddeler antioksidantlar olarak tanımlanmakta ve bu sisteme de antioksidant savunma sistemi denilmektedir (Koç ve Üstün, 2008). Süperoksit dismutaz (SOD), askorbat peroksidaz (APOD), glutatyon redüktaz (GR) ve guaiakol peroksidaz (GPOD) bu sistemin önemli bazı enzimatik bileşenlerini meydana getirir. Süperoksit dismutaz (SOD) yapısında metal iyonu bulunduran, oksijenli solunum yapan tüm canlılardaki en etkili antioksidant enzimdir. Bitkiler herhangi bir strese maruz kaldığında ve AOT'lerin zararlı etkileri ortaya çıktığında savunma sisteminin ilk basamağını oluşturan ve katalitik etkisi oldukça yüksek olan bir metaloenzimdir. Bitkilerde O_2^- radikali SOD ile O_2 ve H_2O_2 'ye dönüştürülerek strese karşı bir savunmaya sistemi oluşturulur (Asada, 1999). Yapılan çalışmalar tuza toleranslı olan bitki tür ve genotiplerinde, tuz stresi şartlarında, antioksidant enzim aktivitelerindeki artışların, duyarlı olanlara göre daha belirgin olduğunu göstermiştir (Sreenivasasulu ve ark., 2000; Sairam ve ark., 2002). SOD'un yapısında bulundurduğu metal gruplarına göre üç tipi bulunmaktadır. Bunlardan demir süperoksit dismutaz (FeSOD) ve mangan süperoksit dismutaz (MnSOD) yapısal olarak birbirine benzerlik gösterir. Bakır/çinko süperoksit dismutaz (Cu/ZnSOD) ise diğer iki enzim grubundan farklı bir yapıya sahiptir. H_2O_2 'ye olan farklı seviyelerde duyarlılıklarına göre lokalize olan bu enzimlerden FeSOD kloroplast stromasında ve prokaryotik organizmalarda, MnSOD mitokondri ile peroksizomda, Cu/ZnSOD ise kloroplast, peroksizom, sitosol ve hücreler arası boşlukta bulunur (Alscher ve ark., 2002). Çalışmamızda gerçekleştirilen uygulamalar her iki genotipin yapraklarındaki toplam SOD, FeSOD ve Cu/ZnSOD aktivitelerinde önemli bir değişime neden olmamıştır

($P>0,05$) (Şekil 4.9., 4.10. ve 4.11.). Ancak Momtchil genotipinde tuz+bor uygulaması yapraklardaki MnSOD aktivitesini kontrole göre önemli oranda azaltmış ($P<0,05$) (Şekil 4.12.), Pamukova-97 genotipinde ise tuz ve tuz+bor uygulamaları artırmıştır ($P<0,05$). Bu sonuçlar Pamukova-97 genotipindeki tuz ve tuz+bor uygulamalarının yapraklardaki O_2^- birikim hızını artırdığını göstermektedir. Momtchil’de ise tuz+bor uygulamalarının yapraklardaki O_2^- birikim hızını azalttığı söylenebilir.

Askorbat peroksidaz (APOD), bitkilerde H_2O_2 detoksifikasyonunda görev alan, H_2O_2 ’yi O_2 ve suya parçalayan ve aktivitesi katalaz enzimine kıyasla daha yüksek olan önemli bir antioksidant enzimdir (Mittler ve ark., 2004). Glutasyon redüktaz (GR) da APOD ile birlikte askorbat-glutasyon döngüsünde yer alan ve H_2O_2 ’nin detoksifikasyonunu sağlayan bir enzimdir. Yapılan araştırmalarda tuz uygulamalarının farklı bitki türlerinde SOD ve APOD aktivitelerini arttırdığı ve bu artışların tuza toleranslı türlerde ve genotiplerde daha fazla olduğu belirlenmiştir (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). Benzer şekilde tuz uygulaması yapılan bitkilerde SOD, APOD, GR ve birçok peroksidaz grubu enzimin aktivitelerinde eş zamanlı oluşan artışların tuz toleransının sağlanmasında önemli olduğunu belirlemiştir (Munns ve Tester, 2008). Çalışmamızda Momtchil genotipindeki tuz ve bor uygulamaları yapraklardaki APOD aktivitesini kontrole göre belirgin derecede azaltmış ($P<0,05$) ancak tuz+bor uygulaması etkilememiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.13.). Pamukova-97 genotipinde ise tüm uygulamalar APOD aktivitesinin kontrole göre azalmasına yol açmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.13.). Benzer şekilde GR aktivitesi her iki genotipte de tüm uygulamalar sonucunda kontrole göre önemli derecede azalma göstermiştir ($P<0,05$) (Şekil 4.14.). Bu sonuçlar özellikle Pamukova-97’de askorbat-glutasyon döngüsünün gerektiği şekilde çalışmadığını, askorbat havuzunun indirgenmiş formda tutulamadığını göstermekte ve sonuçta yaprak dokularındaki H_2O_2 birikimi sonucunda meydana gelen membran hasarını açıklamaktadır.

GPOD enzimi de benzer şekilde bitki dokularındaki H_2O_2 'nin parçalanmasından sorumludur. Bu enzimin antioksidant etkisinin yanında bitkilerde büyüme ve gelişme (Riquelme ve Cardemil, 1993) ile hücre çeperlerindeki lignin biyosentezi konusunda fonksiyon gösterdiği bilinmektedir (Bruce ve West, 1989). Çalışmamızda Momtchil ve Pamukova-97'deki tuz, bor ve tuz+bor uygulamaları yapraklardaki GPOD aktivitesini kontrollere göre önemli derecede azaltmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.15.).

Bitkilerde büyümeyi etkileyen fizyolojik olaylardan en önemlisi fotosentezdir. Fotosentez olayı bitkilerde biyokütlenin artmasını ve büyümeyi sağlar. Sonuç olarak büyümeyi etkileyen çevresel faktörler fotosentezi de benzer ölçüde etkilemektedir. Stres altındaki bitkilerin fotosentetik etkinlikleri ile ilgili parametrelerde meydana gelen değişimler bitkilerin fizyolojik durumları hakkında bilgi sağlamaktadır.

Günümüzde hassas bir teknik olan klorofil a floresansı tekniği yardımıyla, çeşitli çevresel stres faktörlerinin fotosentez üzerinde neden olduğu değişiklikler incelenmektedir (Kalaji ve ark., 2011). Bu teknik daha çok FSII'nin yapısında meydana gelen elektron taşınım reaksiyonları ile ilgili bilgiler vermektedir. Fakat ölçülen parametreler ile hesaplanan diğer bazı floresans parametreleri FSI' deki elektron taşınımı hakkında da bilgi vermektedir. Klorofil a floresansı tekniğinin en önemli özelliği, uygulanan stresin bitkilerde sebep olduğu morfolojik farklılıkların ortaya çıkmasından çok daha erken bir zamanda stres etkilerinin anlaşılmasını sağlamasıdır. Ayrıca ölçümlerin canlı bitkiler ile yapılması, stres etmenlerinin fotosentetik aktivite üzerindeki etkilerinin kısa bir zamanda ortaya çıkarılmasını sağlamaktadır (Kalaji ve ark., 2011).

Çalışmamızda tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının Momtchil ve Pamukova-97 genotiplerinde F_o (minimum floresans) değerini etkilemediği belirlenmiştir ($P>0,05$) (Tablo 4.1.). Ancak Pamukova-97'de tuz+bor uygulaması F_o değerinin sadece tuz uygulamasına göre belirgin şekilde azalmasına yol açmıştır ($P<0,05$). Bu sonuçlar tuz+bor uygulamasının Pamukova-97'de fotosentetik elektron taşınım reaksiyonlarını belli oranda inhibe ettiğini göstermektedir.

Fm değeri ise PSII'nin akseptör bölgesinin redüksiyon durumu hakkında bilgi sağlayan bir parametredir (Georgieva ve Lichtenthaler, 1999). Fm değeri Momtchil'de bor ve tuz+bor uygulamaları sonucunda kontrole göre belirgin derecede artmıştır ($P<0,05$) (Tablo 4.1.). Bu sonuç Momtchil genotipindeki PSII birimlerinin akseptör bölgelerinin daha kararlı olduğunu ve indirgenebilme yeteneklerinin daha yüksek olduğunu göstermektedir. Pamukova-97'de ise Fm değerinin bor ve tuz+bor uygulamaları sonucunda sadece tuz uygulamasına göre azalmasından dolayı, bu genotipte PSII birimlerini akseptör bölgesindeki elektron taşınımının olumsuz yönde etkilendiğini ortaya çıkarmaktadır. Fv/Fm oranı stres indikatörü olarak kullanılan parametrelerden biridir. Bitkilerde Fv/Fm oranı çevresel şartların normal seyrinde gerçekleştiği zamanlarda 0,83 civarındadır. Bu oranın azalması bir fotoinhibisyon göstergesi olarak kabul edilmektedir (Björkman ve Demmig, 1987). Çalışmamızda tuz ve tuz+bor uygulamalarının Fv/Fm oranını Momtchil genotipinde kontrole göre önemli derecede artırdığı belirlenmiştir ($P<0,05$) (Tablo 4.1.). Ancak Pamukova-97'de Fv/Fm oranında görülen değişimler istatistiksel olarak önemsiz bulunmuştur ($P>0,05$).

Fv/Fo oranı FSII'nin donör bölgesinde bulunan ve suyu parçalayarak sistemde taşınacak elektronların oluşumunu sağlayan yapının etkinliğini göstermektedir. Suyu parçalayan kompleksin çeşitli stres etmenlerine karşı fotosentetik elektron taşınım sisteminin en hassas bölgesi olduğu düşünülmektedir. Fotosentetik elektron taşınım sisteminde oluşabilecek herhangi bir anormallik bu oranın azalmasına neden olmaktadır (Pereira ve ark., 2000). Fricke ve Peters (2002) ise tuz stresine maruz kalmış bitkilerde yavaşlayan su alınınının bu kompleksin etkinliğini azaltabileceğini tespit etmiştir. Çalışmamızda Fv/Fo değerinin her iki genotipte de uygulamalardan etkilenmediği gözlenmiştir ($P>0,05$) (Tablo 4.1.).

Klorofil a floresans sinyallerinde zamana (logaritmik) bağlı oluşan değişimlerin gösterildiği grafiğe "OJIP eğrisi" denilmektedir. Bu grafikte "O" noktası Fo değerine, "P" noktası ise Fm değerine karşılık gelmektedir. Oluşan grafiğin üzerindeki bölgenin (Fo-Fm arası) büyüklüğü FSII'nin indirgeyici bölgesindeki Q_A

miktarı ile ilgili bilgi vermektedir. Oukarroum ve ark. (2015) reaksiyon merkezlerinden Q_A 'ya doğru gerçekleşen elektron taşınımının inhibisyonu sonucunda bu alanın azaldığını bildirmiştir. Çalışmamızda yapılan uygulamalar Momtchil genotipinde alan parametresini etkilememiş ($P>0,05$) ancak Pamukova-97 genotipinde bor ve tuz+bor uygulamaları alan parametresinin kontrole göre belirgin oranda azalmasına neden olmuştur ($P<0,05$) (Tablo 4.1.) (Şekil 4.16. ve 4.17.). Buna göre Pamukova-97'de bor ve tuz+bor uygulamalarının rekasyon merkezlerinden Q_A 'ya doğru gerçekleşen elektron taşınımını belirli derecede inhibe ettiği ancak Momtchil'de taşınımın uygun şekilde devam ettiği söylenebilir. N (F_m 'ye ulaşılıncaya kadar geçen sürede Q_A 'nın indirgenme sayısı) ve TR_0/RC (FS II'de reaksiyon merkezi başına yakalanan ve Q_A 'nın indirgenmesini sağlayan maksimum enerji) parametrelerinde meydana gelen değişimler de bu fikri destekler niteliktedir (Şekil 4.16. ve 4.17.).

$\Delta V/\Delta t_0$ parametresi kapalı reaksiyon merkezlerinin birikim hızını ifade etmektedir. Çalışmamızda Momtchil genotipinde tuz uygulamasının, Pamukova-97 genotipinde ise tuz ve bor uygulamalarının bu değeri kontrollere göre önemli oranda artırdığı belirlenmiştir ($P<0,05$) (Şekil 4.18A. ve 4.18B.). Tuz+bor uygulaması ise iki genotipte de $\Delta V/\Delta t_0$ değerini etkilememiştir ($P>0,05$). Bu sonuçlar tuz+bor uygulamasının Momtchil ve Pamukova-97'de kapalı reaksiyon merkezi miktarını azaltarak elektron taşınımını hızlandırdığını göstermektedir.

Momtchil ve Pamukova-97 genotiplerinde tuz uygulamaları Ψ_0 (yakalanan bir eksitonun bir elektronu Q_A 'dan elektron taşınım sistemine hareket ettirme etkinliği) parametresini kontrollere göre önemli oranda azaltmış, ancak tuz+bor uygulamaları artırmıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.18A ve B). Bu sonuç da tuz+bor uygulamalarının her iki genotipte Q_A 'dan sonraki elektron taşınım basamaklarını olumlu etkilediğini göstermektedir.

DI_0/RC (FS II'de reaksiyon merkezi başına fotokimyasal olaylar dışında kaybedilen dissipasyon enerjisi) parametresinin değeri tuz uygulaması sonucunda Pamukova-97'de kontrole göre önemli oranda artarken ($P<0,05$), Momtchil'de değişmemiştir

($P>0,05$) (Şekil 4.18A. ve 4.18B.). İki genotip karşılaştırıldığında tuz+bor uygulaması ile bu değerin Momtchil'de Pamukova-97'ye göre daha büyük bir azalma gösterdiği belirlenmiştir. Bu sonuç da Momtchil genotipindeki koruyucu bir mekanizmanın varlığını gösteriyor olabilir. RC/ABS (FS II'deki anten klorofilleri başına aktif reaksiyon merkezi miktarı) değerinde gözlenen değişimler de bu fikri desteklemektedir (Şekil 4.20. ve 4.21.). Momtchil ve Pamukova-97 genotiplerinde tuz uygulamaları SFI_{abs} (FS II'nin yapısal ve fonksiyonel durumunun indikatörü) ve PI_{abs} (performans indeksi) kontrole göre olumsuz etkilemiş ancak tuz+bor uygulamaları belirli oranda iyileşme sağlamıştır ($P<0,05$) (Şekil 4.19A ve B). Ancak PI değeri düşünüldüğünde, iyileşmenin Momtchil'de daha belirgin olduğu söylenebilir.

S_M (tüm reaksiyon merkezlerinin kapanması için gereken enerji), $SumK$ (fotokimyasal ve fotokimyasal olmayan hız sabitlerinin toplamı), k_p (uyarılmış antenlerdeki fotokimyasal reaksiyonlar için de-eksitasyon katsayısı), ϕ_{R0} (PQ' dan FS I'in son elektron akseptörüne elektron taşınımının kuantum verimi) ve $\phi/(1-\phi)$ (fotokimyasal (aydınlık) reaksiyonların performans göstergesi) uygulamalar sonucunda her iki genotipte de belirgin derecede etkilenmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 4.18A. ve 4.18B.).

Buna göre çalışmamızdaki tuz, bor ve tuz+bor uygulamalarının her iki genotipin yapraklarındaki askorbat-glutasyon döngüsünü olumsuz etkilediği ve bu açıdan antioksidant sistemi olumsuz etkilediği söylenebilir. Ancak tuz+bor uygulamasının özellikle Momtchil genotipinde yapraklardaki fotosentetik pigment miktarını artırması, MDA birikimini azaltması ve fotosentetik aktiviteyi olumlu etkilemesi nedeniyle tuzun yol açtığı metabolik olumsuzlukları bir dereceye kadar iyileştirdiği sonucuna varılabilir.

KAYNAKLAR

- Agarwal, P. Agarwal, P.K., Nair, S., Sopory, S.K., Reddy, M.K. 2007. Stress-inducible DREB2A transcription factor from *Pennisetum glaucum* a phosphoprotein and its DNA-binding activity. *Molecular Genetics and Genomics*, 27, 189-198.
- Agastian, P. Kingsley, S.J., Vivekanandan, M. 2000. Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica*, 38, 287-290.
- Aharon, G.S. Apse, M.P., Duan, S., Hua, X., Blumwald, E. 2003. Characterization of a family of vacuolar Na⁺/H⁺ antiporters in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Soil*. 253, 245-256.
- 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.). *African Journal of Biotechnology*. 11(11): 2694-2703.
- 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. *Russian Journal of Plant Physiology*. 57(4): 509-517.
- Alexieva, V. Ivanov, S., Sergiev, I., Karanov, E. 2003. Interaction between stresses, *Bulgarian Journal of Plant Physiology*. Special Issue, 1-17.
- Ali, G. Srivastava, P.S. Iqbal, M. 1999. Proline accumulation, protein pattern and photosynthesis in regenerants grown under NaCl stress, *Biologia Plantarum*. 42: 89-95.
- Allakhverdiev, S.I. Nishiyama, Y., Miyairi, S., Yamamoto, H., Inagaki, N., Kanesaki, Y., Murata, N. 2002. Salt stress inhibits the repair of photodamaged photosystem II by suppressing the transcription and translation of *psbA* genes in *synechocystis*. *Plant Physiology*, 130(3): 1443-1453.
- 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 Physiology*, 123, 1047-1056.
- Allen, R. 1995. Dissection of oxidative stress tolerance using transgenic plants. *Plant Physiology*, 107(4): 1049-1054.
- Alscher, R.G. Ertürk, N., Heath, L.S. 2002. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany*. 53(372), 1331-1341.

- Amini, F. Ehsanpour, A.A., Hoang, Q.T., Shin, J.S. 2007. Protein pattern changes in tomato under in vitro salt stress. *Russian Journal of Plant Physiology*. 54(4):464-471.
- Aono, M. Saji, H., Fujiyama, S., Sugita, M., 1995. Decrease in Activity of Glutathione Reductase Enhances Paraquat Sensitivity in Transgenic *Nicotiana tabacum*. *Plant Physiology*. 107, 645-648.
- Aono, M. Kubo, A., Saji, H., Tanaka, K., Kondo, N. 1993. Enhanced tolerance to photooxidative stress of transgenic *Nicotiana tabacum* with high chlorolastic glutathione reductase activity. *Plant Cell Physiology*. 34, 129-35.
- Apel, K. Hirt, H. 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress and signal transduction. *Annual Review Plant Biology*. 55, 373-399.
- Apse, M.P. Aharon, G.S., Snedden, W.A., Blumwald, E. 1999. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na^+/H^+ antiporter in Arabidopsis, *Science*. 285, 1256-1258.
- Apse, M.P. Blumwald, E. 2007. Na^+ transport in plants. *FEBS Letters*, 581, 2247-2254.
- Aras, S. Arslan, E. ve Eşitken, A. 2015, Biochemical and physiological responses of lemon plant under salt stress, 2nd ICSAE 2015, International Conference on Sustainable Agriculture and Environment, September 30-October 03, 2015, Konya, Turkey. *Proceedings book, volume I & II*, 877-883.
- Aro, E.M. Virgin, I., Andersson, B. 1993. Photoinhibition of photosystem II: Inactivation, protein damage and turnover. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1143(2): 113-134.
- Asada, K. Kiso, K., Yoshikawa, K. 1974. Univalent reduction of molecular oxygen by spinach chloroplasts on illumination. *Journal of Biological Chemistry*. 249 (7), 2175-2181.
- Asada, K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual Review Plant Physiology Plant Molecular Biology*. 50, 601-639.
- Ashraf, M. 2004. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants. *Flora*, 199, 361-376.
- Ashraf, M. Haris, P.J.C. 2004. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Science*, 166, 3-16.
- Ashraf, M. 1994. Breeding for salinity tolerance in plants, *Critical Reviews in Plant Sciences*, 13, 17-42.
- Ashraf, M. 1994. Organic substances responsible for salt tolerance in *Eruca sativa*, *Article in Biologia Plantarum*, 36, 255-259.
- Athar, H.R. Khan, A. Ashraf, M. 2008. Exogenously applied ascorbic acid alleviates salt-induced oxidative stress in wheat. *Environmental and Experimental Botany*, 63, 224-31.

- Baker, N.R. Rosenqvist, E. 2004. Application of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, 55(403), 1607-1621.
- Balal, R.M., Ashraf, M. Y., Khan, M. M., Jaskani, M. J. ve Ashfaq, M., 2011, Influence of salt stress on growth and biochemical parameters of citrus rootstocks, *Pakistan Journal of Botany*, 43(4), 2135-2141.
- Bartels, D. Sunkar, R. 2005. Drought and salt tolerance in plants. *Critical Review Plant Science*, 24(1), 23-58.
- Bartley, G.E. Scolnik, P.A. 1995. Plant carotenoids: Pigments for photoprotection, visual attraction and human health. *The Plant Cell*, 7, 1027-1038.
- Bates, L.S. Waldren, R. P., and Teare, I. D. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205-207.
- Beauchamp, C. Fridovich, I. 1971. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Analytical Biochemistry*, 44, 276-87.
- Berkowitz, G.A. 1998. Water and Salt stress, *Photosynthesis: a comprehensive treatise*; Cambridge University Press, ISBN 0 521 57000, Cambridge, 376p.
- Bertorello, A.M., Zhu, J-K. 2009. SIK1/SOS2 networks: decoding sodium signals via calcium-responsive protein kinase pathways, *Pflügers Archiv European Journal of Physiology*, 458(3), 613-619.
- Beyer, W. F. and Fridovich, I. 1987. Assaying for superoxide dismutase activity: Some large consequences of minor changes in conditions. *Analytical Biochemistry*, 161, 559-566.
- Bhattacharjee, S. 2005. Reactive oxygen species and oxidative burst: roles in stress, senescence and signal transduction in plant. *Current Science*, 89, 1113-1121.
- Björkman, O. and Demmig, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170, 489-504.
- Blevins, D.G. Lukaszewski K.M. 1998. Boron in plant structure and function. *Annual Review Plant Physiology*, 49, 481-500.
- Bohnert, H.J. Su, H., Shen, B. 1999. Molecular mechanisms of salinity tolerance, molecular responses to cold, drought, heat and salt stress in higher plants, Published by R.G. Landes Co., ISBN 157-059-563-1, 170p.
- Borsani, O. Valpuesta, V., Botella, M.A. 2003. Developing salt tolerant plants in a new century: a molecular biology approach, *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 73, 101-115.
- Borsani, O. Valpuesta, V., Botella, M.A. 2003. Developing salt tolerant plants in a new century: a molecular biology approach, *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 73, 101-115.
- Botella, M.A. Rosado, A., Bressan, R.A., Hasegawa, P.M. 2005. Plant adaptive responses to salinity stress, *Plant Abiotic Stress*, Blackwell Publishing Ltd., 270.

- Bray, E.A. 1997. Plant responses to water deficit. Trends Plant Science, 2, 48-54.
- Breckle, S-W. 2002. Salinity, halophytes and salt affected natural ecosystems, salinity: environment-plants-molecules, ISBN 1-4020-0492-3, Dordrecht, The Netherlands, 552p.
- Breusegem, F.V. Vranova, E., Dat, J.F., Inz, D. 2001. The role of active oxygen species in plant signal transduction, Plant Science, 161, 405-414.
- Bruce, R.J. West, C. A. 1989. Elicitation of lignin biosynthesis and isoperoxidase activity by pectic fragments in suspension culture of castor bean. Plant Physiology, 91, 889-897.
- 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 Research, 33, 33-41.
- Bussotti, F. Strasser, R.J., Schaub, M. 2007. Photosynthetic behaviour of woody species under high ozone exposure probed with the JIP-test: a review. Environmental Pollution, 147, 430-437.
- Büyük, İ. Soydam-Aydın, S., Aras S. 2012. Bitkilerin stres koşullarına verdiği moleküler cevaplar. Türk Hijyen ve Deneysel Biyoloji Dergisi, 69(2), 97-110.
- Canavar, S. 2018. Bazı arpa (*Hordeum vulgare* L.) genotiplerinde tuz toleransının fizyolojik ve biyokimyasal olarak araştırılması. Sakarya Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji bölümü, Yüksek Lisans Tezi.
- 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.
- Chapman, H.D. Edwards, D.G., Blamey, F.P.C., Asher, C.J. 1997. Challenging the dogma of a narrow supply range between deficiency and toxicity of boron. In boron in soils and plants. Proceedings Editors R.W. Bell and B. Rerkasem, Pp. 151-155. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Charles, S.A. Halliwell, B. 1980. Effect of hydrogen peroxide on spinach (*Spinacia oleracea*) chloroplast fructose biphosphatase, Biochemical Journal, 189, 373-376.
- Chartzoulakis, K. Klapaki, G. 2000. Response of two green house pepper hybrids to NaCl salinity during different growth stages. Science Horticulturae, 86(3): 247-260.
- Chaudhuri, K. Choudhuri, M.A. 1997. Effect of short-term NaCl stress on water relations and gas exchange of two jute species. Biologia Plantarum., 40, 373-380.
- Chen, T.H. Murata, N. 2002. Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. Current opinion in plant biology, 5(3): 250-257.

- Cheng, N.H. Pittman, J.K., Zhu, J.K., Hirschi, K.D. 2004. The protein kinase SOS2 activates the *Arabidopsis thaliana* H^+/Ca^{+2} antiporter CAX1 to integrate calcium transport and salt tolerance. The Journal of Biological Chemistry , 279(4), 2922-2926.
- Chinnusamy, V. Jagendorf, A., Zhu, J.- K. 2005. Understanding and improving salt tolerance in plants. Crop Science, 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 Science, 161, 613-619.
- Cobb, M.H. Schaefer, E.M. 1996. MAP kinase signaling pathways. Promega Notes Magazine, 59, 37-41.
- Cram, W.J. Torr, P.T., Rose, D.A. 2002. Salt allocation during leaf development and leaf fall in mangroves , Trees, 16, 112-119.
- 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.
- Creissen, G. Broadbent, P., Stevens, R., Wellburn, A.R., Mullineaux, P.M. 1996. Manipulation of Glutathione Metabolism in Transgenic Plants, Biochemical Society Transactions, 24(2): 465-472.
- 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. Proceedings of Royal Society Edinburg, 102B, 167-175.
- Çakırlar, H. Topçuoğlu F. 1985. Stres Terminolojisi, Çölleşen dünya ve Türkiye örneği sempozyumu. Atatürk Üniv. Çevre Sorunları Araştırma Merkezi. Erzurum.
- Çelik, H. Ağaoğlu, S. Y., Fidan, Y., Maraşlı, B., Söylemezoğlu, G. 1998. Genel Bağcılık, Sunfıfın A.Ş. Mesleki Kitaplar Serisi:1, Ankara, 182-183.
- Çiçek, N. Çakırlar, H. 2002. The effect of salinity on some physiological parameters in two maize cultivars. Bulgarian Journal of Plant Physiology, 28(1-2), 66-74.
- Çulha, Ş. Çakırlar, H. 2011. Tuzluluğun bitkiler üzerine etkileri ve tuz tolerans mekanizmaları. Afyon Kocatepe Üniversitesi Fen Bilimleri Dergisi 021002 (11-34).
- Dajic, Z. 2006. Salt stress, physiology and molecular biology of stress tolerance in plants , ISBN-13 978-1-4020-4224-9, Dordrecht, The Netherlands, 345.
- Dankov, K. Busheva, M., Stefanov, D., Apostolova, E.L. 2009. Relationship between the degree of carotenoid depletion and function of the photosynthetic apparatus, Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 96, 49-56.
- Dat, J. Vandenbeeke, S., Vranova, E., Van Montagu, M., Inze, D., Van Breusegem, F. 2000. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. Cell Molecular Life Science, 57, 779-795.

- Degl'Innocenti, E. Hafsi, C., Guidi, L. ve Navari-Izzo, F. 2009. The Effect of salinity on photosynthetic activity in potassium-deficient barley species , Journal of Plant Physiology, 166, 1968-1981.
- Diamant, S. Eliyahu, N., Rosenthal, D., Goloubinoff, P. 2001. Chemical chaperones regulate molecular chaperones in vitro and cells under combined salt and heat stress. The Journal of Biological Chemistry. 276(43): 39586-39591.
- Djilianov, D. Georgieva, T., Moyankova, D., Atanassov, A., Shinozaki, K., Smeeken, S.C.M., Verma, D.P.S., Murata, N. 2005. Improved abiotic stress tolerance in plants by accumulation of osmoprotectants-gene transfer Approach. Biotechnology and Biotechnological Equipment, 19, 63-71.
- Doğru, A. 2014. Farklı mısır genotiplerinde tuz stresinin antioksidant system üzerindeki etkileri. 22. Ulusal biyoloji kongresi, Eskişehir, 430.
- 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.
- Dubey, R.S. 1994. Handbook of plant and crop stress. Marcel Dekker, New York, 227.
- Eyidogan, F. Oz, M.T. 2005. Effect of salinity on antioxidant responses of chickpea seedlings. Acta Physiologiae Plantarum, 29, 485-493.
- Fenton, H.J.H. 1894. Oxidation of tartaric acid in presence of iron. Journal of the Chemical Society, Transactions, 65, 899-911.
- Ferroni, L. Baldiserotto, C., Pantaleoni, I., Billi, P., Fasulo, M.P., Pancaldi, S. 2007. High salinity alters chloroplast morpho-physiology in a fresh water *Kirchneriella* species (*Selenastraceae*) from ethiopian lake Awasa , American Journal of Botany, 94(12).
- Foyer, C.H. Noctor, G. 2005. Redox homeostis and antioxidant signaling: ametabolic Interface between stress perception and physiological responses. Plant Cell. 17, 28, 1056-1071, 1866-1875.
- Foyer, C.H. Harbinson, J. 1994. Oxygen metabolism and the regulation of photosynthetic electron transport. In: Foyer CH, Mullineaux P, eds. Causes of Photooxidative Stresses and Amelioration of Defense Systems in Plants. Boca Raton, FL. CRC Press, 1-42.
- Foyer, C.H. Souriau, N., Perret, S., Lelandais, M., Kunert, K.J., Pruvost, C., et al. 1995. Overexpression of glutathionereductase but not glutathione synthetase leads to increases in antioxidant capacity and resistance to photoinhibition in poplar trees. Plant Physiology, 109, 1047-1057.
- Foyer, C.H. Lopez-Delgado, H., Dat, J.F., Scott, I.M. 1997. Hydrogen peroxide and glutathione associated mechanisms of acclimatory stress tolerance and signalling. Article in Physiologia Plantarum, 100(2): 241-254.
- Förster, B. Pogson, B.J. 2004. Carotenoids in Photosynthesis. Encyc Plant Crop Science, 245-249.

- Fricke, W. Peters, W.S. 2002. The biophysics of leaf growth in salt-stressed barley. A study at the cell level. *Plant Physiology*, 129, 374–388.
- Fridovich, I. 1986. Superoxide dismutases. In: Mesiter A. (ed) *Advances in enzymology and related areas of molecular biology*, vol 58, Wiley, New York, 61-97.
- Fridovich, I. 1995. Superoxide radical and superoxide dismutases, *Annual Review Biochemistry*, 64, 97-112.
- Fu, J. Huang, B. 2001. Involvement of antioxidants and lipid peroxidation in the adaptation of two cool-season grasses to localized drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 45(2): 105–114.
- García-Legaz, M. F. López-Gómez, E., Beneyto, J. M., Navarro, A. ve Sánchez-Blanco, M. J. 2008, Physiological behaviour of loquat and anger rootstocks in relation to salinity and calcium addition, *Journal of plant physiology*, 165(10): 1049-1060.
- 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 Growth Regulation*, 37(3), 263-285.
- Genişel, M. 2010. Kemik tozu solüsyonu, CaCl_2 ve IAA uygulamalarının tuz stresi altındaki fasulye (*Phaseolus vulgaris*) bitkisinin fizyolojik parametreleri üzerine etkileri. Yüksek Lisans Tezi, Atatürk Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü., Erzurum.
- 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 Physiology*, 155, 416-423.
- Gezgin, S. Gökmen, F., Dursun, N., Babaoğlu, M., Hakkı, E.E. 2005. Tarımda bor'un önemi. I. Ulusal Bor Çalıştayı 147-54.
- Glenn, E.P. Brown, J.J., Blumwald, E. 1999. Salt tolerance and crop potential of halophytes, *Critical Review in Plant Science*, 18(2): 227-255.
- Glenn, E.P. Brown, J.J., Khan, M.J. 1997. Mechanisms of salt tolerance in higher plants. Edited by Basra, A.S. Basra, R.K., *Mechanisms of Environmental Stress Resistance in Plants*. Harwood Academic Publishers, 83- 110.
- Goldbach, H.E. Wimmer, M.A. 2007. Boron in plants and animals: Is there a role beyond cell-wall structure? *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 170(1): 39-48.
- Goldberg, S. 1997. Reactions of boron with soils. in plant and soil. *Proceedings eds.R.W.Bell and B.Rerkasem*, pp.193:35-48. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Gorovits, R. Czosnek, H. 2008. Expression of Stress Gene Networks in Tomato Lines Susceptible and Resistant to Tomato Yellow Leaf Curl Virus in Response to Abiotic Stresses, *Plant Physiology and Biochemistry*, 46, 482-492.

- Gould, K.S. Mckelvie, J., Markham, K.R. 2002. Do anthocyanins functions as antioksidants in leaves imaging of H₂O₂ in red and green leaves after mechanical injury. *Plant Cell and Enviroment*, 25, 1261-1269.
- Govindjee, G. 2004. Chlorophyll a fluorescence: a bit of basics and history. In: Papageorgiou, Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis. Springer, Ordrecht, 1-42.
- Grace, S.C. 2005. Phenolic as antioksidants, antioksidants and aeactive Oxygen species in plants , ISBN : 978-1-4051-2529-1, Oxford, Britain, 302.
- Greenway, H. Munns, R. 1980. Mechanisms of salt tolerance in nonhallophytes. *Annual Review Plant Physiology*, 31, 149-190.
- Grieve, C.M. Maas, E.M. 1984. Betaine accumulation in salt stressed sorghum. *Plant Physiology*, 61, 167-171.
- 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 *Plantarum*, 203, 460-469.
- Gupta, U.C. Jame, Y.W., Campbell, C.A., Leyshon, A.J. and Nicholaichuk, W.1985. Boron deficiency and toxicity and aging. In Sohal RS (Ed.) *Age pigments*. Elsevier, 1-62.
- Güler, N.S. 2008. *Ctenanthe setosa*'da yaprak kıvrılması sırasında apoplastik ve simplastik alanlarda antioksidan sistemde meydana gelen değismeler. Doktora Tezi, Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, Trabzon.
- Güneş, A. Çelik, H., Eraslan, F., Alpaslan, M., Yaşa, Z., Söylemezoğlu, G., Koç, Ö. 2003. Asmaların (*Vitis vinifera* spp.) bor toksisitesi ve tuzluluğa karşı toleransının belirlenmesine yönelik olarak bor, sodyum ve klor alımlarının karşılaştırılması. *Tarım Bilimleri Dergisi*, 9(4): 428-434.
- Güneş, A. Post, W.H.K., Kirkby, E.A., Aktaş, M., 1994. Influence of Partial Replacement on Nitrate by Amino Acid Nitrogen or Urea in the Nutrient Medium on Nitrate Accumulation in NFT Grown Winter Lettuce. *Journal of Plant Nutrition*. 17, 1929-1938.
- Gürel, A. Avcıoğlu, R. 2001, Bitkilerde strese dayanıklılık fizyolojisi, Bitki biyoteknolojisi II, GenetikMühendisliği ve Uygulamaları, Selçuk Üniversitesi Vakfı Yayınları, 308-313.
- Haber, F. Weiss, J. 1934. The catalytic decomposition of hydrogen peroxide by ion salts. *Proceedings of Royal Society of London*, 147, 332-51.
- Hajrasullih, S. 1980. Accumulation and Toxicity of Chloride in Bean Plants. *Plant and Soil*, 55, 133-138.
- Hale, M. G. Orcutt, D.M. 1987. *The Physiology of Plants under Stress*, John Wiley&Sons. New York, 1-4.
- Halfter, U. Ishitani, M., Zhu, J-K. 2000. The Arabidopsis SOS2 protein kinase physically interacts with and is activated by the calcium-binding protein SOS3. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(7): 3735-3740.

- Halliwell, B. Gutteridge JMC. Free radicals in biology and medicine. 2nd ed. Oxford: Clarendon Press, 1998, 188-96.
- Halliwell, B. Gutteridge, J.M.C. 1999. Free radicals in biology and medicine. 3rd ed. New York: Oxford University Press. 10-121.
- Halloran, N. Kasım, M.U. 2002. Meyve ve sebzelerde büyüme düzenleyici madde kullanımı ve kalıntı düzeyleri, Gıda, 27(5): 351-359.
- Harbinson, J. Hedley, C.L. 1993. Changes in P-700 oxidation during the early stages of the induction of photosynthesis. Plant Physiology, 103, 649-60.
- Hare, P.D. Cress, W.A., Staden, J.V. 1998. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress, plant, cell and environment, 21, 535-553.
- Hasegawa, P.M. Bressan, R.A., Zhu, J-K., Bohnert, H.J. 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity, Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 51, 463-99.
- Hernandez, J.A. Olmos, E., Corpas, F.J., Sevilla, F. ve Del Rio, L.A., 1995. Salt-induced oxidative stress in chloroplasts of pea plants, Plant Science, 1005, 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 Environment, 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 Phytologist, 141, 241-251.
- Hoagland, D.R. 1920. Optimum nutrient solutions for plants, Science, 52(1354), 562-564.
- Hu, Y. Schmidhalter, U., 2005. Drought and Salinity : A Comparison of their effects on mineral nutrition of plants, Journal of Plant Nutrient and Soil Science, 168, 541-549.
- Hundertmark, M. Hinch, D.K. 2008. LEA (Late Embryogenesis Abundant) proteins and their encoding genes in *Arabidopsis thaliana*, BMC (BioMed Central) Genomics, 9(118), 1-22.
- Huner, N.P.A. Öquist, G., Sarhan, F. 1998. Energy balance and acclimation to light and cold. Trends in Plant Science, 3(6), 224-230
- Hunt, S. 2003. Measurement of photosynthesis and respiration in plants. Plant Physiology, 117, 314-325.
- Hussein, T.M. Chandrasekhar, T., Hazara, M., Sultan, Z., Saleh, B.K., Gopal, G.R. 2008. Recent advances in salt stress Biology –a Review, Biotechnology and Molecular Biology Review, 3(1): 8-13.
- 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 Physiology, 90, 1444-1456.

- İnal, A., Güneş, A., Aktaş, M. 1995. Effects of Chloride and Partial Substitution of Reduced Forms of Nitrogen for Nitrate in Nutrient Solution of the Nitrate Total Nitrogen and Chloride Contents of Onion. *Journal of Plant Nutrition*, 18, 2219-2227.
- Jain, M. Mathur, G., Koul, S. ve Sarin, N. 2001. Ameliorative effects of proline on salt stress-induced lipid peroxidation in cell lines of groundnut (*Arachis hypogaea* L.), *Plant Cell Reports*, 20(5): 463-468.
- Jamei, R. Heidari, R., Khara, J., Zare, S. 2009. Hypoxia induced changes in the lipid peroxidation , membrane permeability, reactive oxygen species generation , and antioxidative response systems in *Zea mays* leaves, *Turkish Journal of Biology*, 33, 45-52.
- Jimenez, A. Hernandez J.A., Pastori G, del Rio LA, Sevilla F. 1998. Role of the ascorbate-glutathione cycle of mitochondria and peroxisomes in the senescence of pea leaves. *Plant Physiology*, 118, 1327-1335.
- 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. *Environmental and Experimental Botany*, 73, 64-72.
- Kalefetoğlu, T. Ekmekçi, Y. 2005. The effect of drought on plant salt tolerance mechanism. *Gazi Üniversitesi Fen Bilimleri Dergisi*, 18(4): 723-740.
- Kalayci, M. Alkan, A., Çakmak, İ., Bayramoğlu, O., Yilmaz, A., Aydın, M., Özbek, V., Ekiz, H., Özberisoy, F. 1998. Studies on differential response of wheat cultivars to boron toxicity. *Euphytica* 100, 123-129.
- Kamal-Eldin, A. Appelqvist L.A. 1996. The chemistry and antioxidant properties of tocopherols and tocotrienols. *Lipids*, 31, 671-701.
- Katiyer, S. Dubey, R.S. 1990. Salinity-induced accumulation of polyamines in germinating rice seeds differing in salt tolerance. *Tropical Science*, 30, 229-240.
- Keren, R. Bingham, F.T. 1985. Boron in water, soil and plants, *Advance in Soil Science*, 1, 229.
- Khan, M.A. 2001. Experimental assessment of salinity tolerance of *Ceriops tagal* seedlings and saplings from the Indus delta. *Pakistan Aquatic Botany*, 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*. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 31, 2763-2774.
- 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.
- Kızılgöz, İ. Özberk, İ. 2005. Sulanan koşullarda makarnalık ve ekmeçlik buğdayın borla beslenme durumunun belirlenmesi, *Süleyman Demirel Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Dergisi*, 9-3.

- Kirch, H-H. Vera-Estrella, R., Golldack, D., Quigley, F., Michalowski, C.B., Barkla, B.J., Bohnert, H.J. 2000. Expression of water channel proteins in *Mesembryanthemum crystallinum*, *Plant Physiology*, 123, 111-124.
- Kirkby, E.A. Knight, A.H. 1987. The Influence of the Level of Nitrate Nutrition on Ion Uptake and Assimilation, Organic Acid Accumulation and Cation Anion Balance in Whole Tomato Plants. *Plant Physiology*, 60, 349-353.
- Kliebenstein, D.J. Dietrich, R.A., Martin, A.C., Last, R.L., Dangel, J.L. 1999. Regulates Salicylic Acid Induction of copper zinc superoxide dismutase in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 12, 1022-1026.
- Knight, H. Trewavas, A.J., Knight, M.R. 1997. Calcium signaling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity. *The Plant Journal*, 12(5): 1067-1078.
- Koca, H. Bor, M., Özdemir, F., Türkan, İ. 2007. The effect of salt stress on lipid peroxidation, antioxidative enzymes and proline content of sesame cultivars. *Environmental and Experimental Botany*, 60, 344-351.
- Koç, E. Üstün A.S. 2008. Patojenlere karşı bitkilerde savunma ve antioksidanlar. *Erciyes Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Dergisi* 24(1-2): 82-100.
- Koyro, H.W. 2002. Ultrastructural effects of salinity in higher plants, salinity : environment plants molecules, Published by Kluwer Academic Publishers, ISBN 1-4020-0492-3, Dordrecht , The Netherlands , 522p.
- Krieger-Liszkay, A. Trebst, A. 2006. Tocopherol is the scavenger of singlet oxygen produced by the triplet states of singlet oxygen produced by the triplet states of chlorophyll in the PSII reaction centre, *Journal of Experimental Botany*, 57(8): 1677-1684.
- 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 Science and Plant Nutrition*, 45, 851-862.
- Kün, E. 1983. Serin İklim Tahılları. A.Ü. Ziraat Fakültesi Yayınları, No:857, Ders Kitabı, 240.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*, Published by Springer , ISBN 0-387-09795 -3 , New York, 506.
- Larcher, W. 1995. Environmental Influences on Growth and Development, in *Physiological Plant Physiology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 277-319.
- Lauchli, A. 1986. Responses and adaptation of crops to salinity. *Acta Horticulturae*, 190, 243-246.
- 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. *Plantarum*, 197, 156-162.
- Levitt, J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses, Water, Radiation, Salt and Other Stresses, second ed., vol. II, Academic Press, New York.

- Logan, B.A. 2005. Reactive oxygen species and photosynthesis. In Antioxidants and Reactive Oxygen Species in Plants, ed. N. Smirnoff, pp., 250–67.
- Lichtenhaler, K. 1996. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *Journal of Plant Physiology*, 148, 4-14.
- Lu, C. Qiu, N., Lu, Q., Wang, B., Kuang, T. 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 Science*, 163, 1063-1068
- Lukaszewski, K.M. Blevins, D.G. 1996. Root growth inhibition in boron-deficient or aluminum-stressed squash may be a result of impaired ascorbate metabolism. *Plant physiology*, 112, 3, 1135-40.
- 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 Regulation*, 19, 207-218.
- Lüttge, U. 2002. Mangroves, Salinity: Environment plants molecules, Published by Kluwer Academic Publishers, ISBN 1-4020-0492-3, Dordrecht, The Netherlands, 522.
- Maathuis, F.J.M., Altmann, A. 1999. K^+ Nutrition and Na^+ Toxicity: The Basis of Cellular K^+/Na^+ Ratios. *Annals of Botany*, 10, 123-133.
- Madhava, R.K.V. Raghavendra, A.S., Janardhan, R.K. 2005. Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants. Springer, 345.
- Mahajan, S. Tuteja, N. 2005. Cold, salinity and drought stresses : an overview, *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 444, 139-158.
- Mahajan, S. Pandey, G.K., Tuteja, N. 2008. Calcium and salt-stress signaling in plants, shedding Light on SOS pathway, *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 471, 146-158.
- Mansour, M.M.F. 2000. Nitrogen containing compounds and adaptation of plants to salinity stress. *Biologia Plantarum*, 43, 491-500.
- Mansour, M.M.F. 1998. Protection of plasma membrane of onion epidermal cells by glycinebetaine and proline against NaCl stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 36(10): 767-772.
- 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. *The Journal of Physiology*, 20, 1-15.
- Mansour, M.M.F. 1994. Changes in growth, solute potential and cell permeability of wheat cultivars under NaCl *Biologia Plantarum*, 36, 429-434.
- Marschner, H. 1976. Mineral metabolism, short and long distance transport. *Fortschritte der Botanik*, 38, 71-80.

- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, New York, pp: 60, 379-396.
- Marcelis, L.F.M. Van Hooijdonk, J. 1999. Effect of salinity on growth, water use and nutrient use in radish (*Raphanus sativus* L.), Plant and Soil, 215, 57–64.
- Mascio, P.D. Murphy, M.E., Sies, H. 1991. Antioksidant defence systems : the role of carotenoids, tocoferols and thiols, The American Journal of Clinical Nutrition, 53, 194-200.
- 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. Journal of the Japanese Society Horticultural Science, 67, 426-431.
- Maurel, C. Chrispeels, M.J. 2001. Aquaporins. A molecular entry into plant water relations, Plant Physiology, 125, 135-138.
- Maxwell, K. Johnson, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence – A practical guide. Journal of Experimental Botany, 51, 659-668.
- McConn, M. Creelman, R.A., Bell, F., Mullet, J.E., Browse, J. 1997. Jasmonate is essential for insect defense in Arabidopsis. Proceedings of National Academy Science. USA, 94, 5473-5477.
- Mehlar, A.H. 1951. Studies on reactions of illuminated chloroplasts. I. Mechanism of the reduction of oxygen and other Hill reagents Archives of Biochemistry and Biophysics, 33(1): 65-77.
- Meloni, D.A. Oliva, M.A., Martinez, C.A., Cambraia, J. 2003. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase , peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress, Enviromental and Experimental Botany, 49, 69-76.
- 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. Journal of Plant Nutrition, 24, 599–612.
- Minkov, I.N. Jahoubjan, G.T., Denev, I.D., Toneva, V.T. 1999. Photooxidative stress in higher plants ,Handbook of plant crop stress , ISBN 0-8247-1948-4, New York, 1198.
- 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. Journal of Plant Physiology, 157, 661–667.
- Mittler, R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends in Plant Science, 7, 405-410.
- Mittler, R. Vanderauwera, S., Gollery , M. ve Breusegem, F.V. 2004. Reactive oxygen gene network of plants , Trends in Plant Science. 9(10): 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 Radical Research, 36, 195-202.

- Miyake, H. Mitsuya, S. ve Rahman, M.S. 2006. Ultrastructural Effects of Salinity Stress in Higher Plants, Abiotic Stress Tolerance in Plants: Toward the Improvement of Global Environment and Food, Published by Springer, ISBN-10 1-4020-4388-0, Dordrecht, The Netherlands, 275.
- Moghaieb, R.E.A. Saneoka, H., Fujita, K. 2004. Effect of salinity on osmotic adjustment, glycinebetaine accumulation and the betain aldehyde dehydrogenase gene expression in two halophytic plants, *Salicornia europaea* and *Suaeda maritima*, Plant Science, 166, 1345-1349.
- Mudgal, V. Madaan, N., Mudgal, A. 2010. Biochemical mechanisms of salt tolerance in plants: a review. International Journal of Botany, 6(2): 136-143.
- Muhammed, S. Akbar, M., Neue, H.U., 1987. Effect on Na/Ca and Na/K Ratios in Saline Culture Solition on the Growth and Mineral Nutrition of Rice (*Oryza sativa*). Plant and Soil, 104, 57-62.
- Munns, R. 2002. Salinity, growth and phytohormones, salinity: Environment-plants-molecules. Published by Kluwer Academic Publishers, 522, Dordrecht, The Netherlands.
- Munns, R. 2002. Salinity, growth and phytohormones. In: Läuchli A, Lüttge U (eds) Salinity: environment plants molecules. Kluwer, The Netherlands, 271-290.
- Munns, R. 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. New Phytologist, 167, 645-663.
- Munns, R. Tester, M. 2008. Mechanism of salinity tolerance. Annual Review of Plant Biology, 59, 651-681.
- Munns, R. Schachtman, D., Condon, A. 1995. The Significance of a Two-Phase Growth Response to Salinity in Wheat and Barley. Functional Plant Biology, 22(4): 561-569.
- Munns, R. Termaat, A. 1986. Whole-Plant Responses to Salinity. Functional Plant Biology, 13(1): 143-160.
- 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. Journal of Plant Physiology, 160, 395-401.
- Nable, R.O. 1988. Resistance to boron toxicity amongst several barley and wheat cultivars - a preliminary examination of the resistance mechanism. Plant and Soil, 112, 1, 45-52.
- Naqvi, S.S.M. Ansari, R., Kuawada, A.N. 1982. Responses of salt stressed wheat seedlings to kinetin. Plant Science Letters, 26, 279-283.
- Nelson, D.E. Koukoumanos, M., Bohnert, H.J. 1999. Myo-inositol-dependent sodium uptake in ice plant, Plant Physiology, 119, 165-172.
- Niu, X. Bressan, R.A., Hasegawa, P.M., Pardo, J.M. 1995. Ion homeostasis in NaCl stress environments. Plant Physiology, 109(3): 735-742.

- Noctor, G. Foyer, C.H. 1998. A re-evaluation of the ATP: NADPH budget during C3 photosynthesis. A contribution from nitrate assimilation and its associated respiratory activity. *Journal of Experimental Botany*, 49, 1895-908.
- Noctor, G. Foyer, C.H. 1998. Ascorbate and glutathione : keeping active oxygen under control, *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 49, 249-279.
- 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 Regulation*, 49, 157-165.
- Pandey, D.M. Choi, I., Yeo, U-D. 2009. Photosystem II activity and thylakoid membrane polypeptides of in vitro cultured chrysanthemum (*Dendranthema grandiflorum*) as affected by NaCl , *Biologia Plantarum*, 53(2): 329-333.
- 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.K. Das, A.B. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a Review, *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 60, 324-349.
- Parida, A.K. Das, A.B., Mohant, P. 2004. Investigations on the antioxidative defense responses to NaCl stress in a mangrove, *Bruguiera parvi flora*: differential regulations of isoforms of some antioxidative enzymes. *Plant Growth Regulation*, 42, 213-226.
- Parvaiz, A. Satyawati, S. 2008. Salt stress and phytochemical responses of Plant-a Review. *Plant Soil Environment*. 54(3): 89-99.
- Patel, R. Prasher, S., Bonnell, R., Boughton, R., 2002. Development of comprehensive soil salinity Index. *J. Irrigation and Drainage Engineering*, 128, 185-188.
- Pérez-Pérez, J. Robles, J., Tovar, J. ve Botía, P. 2009. Response to drought and salt stress of lemon Fino 49 under field conditions: water relations, osmotic adjustment and gas exchange, *Scientia horticulturae*, 122(1): 83-90.
- Pessarakli, M. Szabolcs, I. 1999. Soil salinity and sodicity as particular plant/crop stress factors, *Handbook of Plant Crop Stress*, New York, 1198.
- Pfannschmidt, T. 2003. Chloroplast redox signals: how photosynthesis controls its own genes. *Trends Plant Science*, 8, 33-41.
- Popp, M. Smirnoff, N. 1995. Polyol accumulation and metabolism during water deficit, in: N. Smirnoff (Ed.), *Environment and Plant Metabolism: Flexibility and Acclimation*. Bios Scientific Oxford, 199–215.
- Prakash, L. Prathapasanen, 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*). *Annals of Botany*, 365, 251–257.

- Quan, L.J. Zhang, B., Shi W.W., Li, H.Y. 2008. Hydrogen peroxide in plants: A versatile molecule of thereactive oxygen species network. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50, 2-18.
- Raggi, V. 1994. Changes in free amino acids and osmotic adjustment in leaves of water-stressed beans. *Physiologia Plantarum*, 91, 427–434.
- Rahman, M.S. Matsumuro, T., Miyake, H., Takeoka, Y. 2000. Salinity-induced ultrastructural alterations in leaf cells of rice (*Oryza sativa* L.), *Plant Production Science*, 3(4): 422-429.
- Rausch, T. Wachter, A. 2005. Sulfur metabolism: A versatile platform for launching defenceoperations. *Trends Plant Science*, 10, 503-509.
- Reddy, A.R. Raghavendra, A.S., Photooxidative stress. in: K.V., Madhava Rao, A.S., Raghavendra, K.J., Reddy (Eds.). 2006. *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*. Springer, The Netherlands, 157-186.
- Reinhold, L. Guy, M. 2002. *Function of membrane transport system under salinity : environment plants molecules*, published by Kluwer Academic Publishers, ISBN 1-4020-0492-3, Dordrecht , The Netherlands. 522.
- Rerkasem, B. Jamjod, S. 1997. Boron deficiency induced male sterility in wheat (*Triticum aestivum* L.) and implications for plant breeding. *Euphytica*, 2, 96, 257-262.
- Rhoades, D. Hanson, A.D. 1993. Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 44, 357–384.
- Ribaut, J.M. Pilet, P.E. 1991. Effect of water stress on growth, osmotic potential and abscisic acid content of maize roots. *Plant Physiology*, 81, 156-162.
- Rogers, M.E. 2002. Irrigating perennial pasture with saline water: Effect on soil chemistry, pasture production and composition. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 42, 265-272.
- Romeroaranda, R. Soria, T., Cuartero, J. 2001. Tomato plant-water uptake and plant–water relationships under saline growth conditions. *Plant Science*, 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 Phytologist*, 170, 43-52.
- Rontein, D. Basset, G., Hanson, A.D. 2002. Metabolic Engineering of osmoprotectant accumulation in plants. *Metabolic Engineering*, 4(1): 49-56.
- Sairam, R.K. Tyagi, A. 2004. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Current Science*, 86(3): 407-421.
- Sakamoto, A. Murata, N. 2002. The role of glycine betaine in the protection of plants from stress : clues from transgenic plants, *Plant Cell and Environment*, 25, 163-171.

- Sakihama, Y. Cohen, M.F., Grace, S.C., Yamasaki, H. 2002. Plant phenolic antioksidant and prooxidant activities : phenolics-induced oxidative damage mediated by metals in plants. *Toxicology*. 177, 67-80.
- Salisbury, F.B. Ross, C.W. 1992. *Plant Physiology*, Wadworth Publishing Company, California.
- 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 Regulation*, 12, 95-100.
- Sanders, D. Pelluoxs, J., Brownlee, C., Harper, J.F. 2002. Calcium at the crosse roads of signaling. *Plant Cell*. 1, 401-417.
- Sebanek, J. 1992. *Plant Physiology*, Elsevier Science Publishers, State Agri. PUBLISHING HOUSE PRAGUE., 215-269.
- Seki, M. Kamei, A., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K. 2003. Molecular responses to drought, salinity and frost : common and different paths for plant protection, *Current Opinion in Biotechnology*, 14, 194-199.
- Sgherri, C.L.M. Loggini, B., Puliga, S., Navari-izzo, F. 1994. Antioxidant system in *Sporobolus stapfianus*. changes in response to desiccation and rehydration.. *Phytochemistry*, 35(3): 561-565.
- Sgherry, C.L.M. Pinzino, C., Navari-Izzo, F. 1996. Sunflower seedlings subjected to increasing water stress bywater deficit: changes in O₂ production related to the composition of thylakoid membranes. *Physiologia Plantarum*. 96, 446-52.
- Shannon, M.C. Bohn, G.W., Mc Creight, J.D. 1984. Salt tolerance among muskmelon genotypes during seed emergence and seedling growth. *Horticultural Science*, 19, 828-830.
- Shao, H-B. Chu, L.Y., Jaleel, C.A., Zhao, C-X. 2008. Water deficit stress induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies*. 331(3): 215-225.
- Shen, B. Jensen, R.G., Bohnert, H.J. 1997. Increased resistance to oxidative stress in transgenic plants by targeting mannitol biosynthesis to chloplasts. *Plant Physiology*, 113(4): 1177-1183.
- Shewry, P.R. 2009. Wheat. *Journal of Experimental Botany*. 60(6): 1537-1553.
- Shi, H. Zhu, J-K., 2002. Regulation of expression of the vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter gene AtNHX1 by salt stress and abscisic acid. *Plant Molecular Biology*, 50, 543-550.
- Siegel, S.M. Siegel, BZ., Massey, J., Lahne, P., Chen, J., 1980. Growth of Corn in Saline Waters. *Physiologia Plantarum*, 50, 71-73.
- Singh, S.C. Sinha, R.P., Hader, D.P. 2002. Role of lipids and fatty acids in stress tolerance in cyanobacteria. *Acta Protozoologica*, 41, 297-308.

- 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 Physiology*, 85, 529-536.
- Sivakumar, P. Sharmila, P., Saradhi, P.P. 2000. Proline alleviates salt-stress-induced enhancement in ribulose-1,5-bisphosphate oxygenase activity, *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 279, 512-515.
- Smirnoff, N. 1998. Plant resistance to environmental stresses. *Current Opinion Biotechnologist*, 9, 214-219.
- Smirnoff, N. Cumbes, Q.J. 1989. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes . *Phytochemistry*, 28(4), 1057-1060.
- Smirnoff N. 1993. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist*. 125, 27-58.
- Smirnoff, N. 2005. Ascorbate, tocopherol and carotenoids: metabolism, pathway engineering and functions. In: Smirnoff N, ed. *Antioxidants and reactive oxygen species in Plants*. Oxford:Blackwell Publish, 53-86,302.
- Srivastava, A.K. Bhargava, P., Rai, L.C. 2005. Salinity and copper-induced oxidative damage and changes in antioxidative defense system of *Anabaena doliolum*, *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 22, 1291-1298.
- Stone, J.M. Walker, J.C. 1995. Plant protein kinase families and signal transduction, *Plant Physiology*, 108, 451-457.
- 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. 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.
- Subedi, K.D. Gregory, P.J., Gooding, M.J. 1999. Boron accumulation and partitioning in wheat cultivars with contrasting tolerance to boron deficiency, *Plant and Soil*, 214, 141-152.
- Sundby, C. McCaffery, S., Anderson, J.M. 1993. Turnover of the photosystem II D1 protein in higher plants under photoinhibitory and nonphotoinhibitory irradiance, *The Journal of Biological Chemistry*, 268(34): 25476-25482.
- Taban, S. Erdal, İ. 1999. Bor uygulamasının buğday çeşitlerinde gelişme ve toprak üstü aksamda bor dağılımı üzerine etkisi. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 24(2000):255–262.
- Tanaka, M. Fujiwara, T. 2008. Physiological roles and transport mechanisms of boron: perspectives from plants. *Pflügers Archiv-European Journal of Physiology*, 456(4): 671-677.

- Tausz, M. Ircelj, H., Grill, D. 2004. The glutathione system as a stress marker in plant ecophysiology: is a stress-response concept valid. *Journal of Experimental Botany*, 55, 1955-1962.
- Tarczynski, M. Jensen, R., Bohnert, H. 1993. Stress protection of transgenic tobacco by production of the osmolyte mannitol. *Science*, 29, 508-510.
- Tester, M. Davenport, R. 2003. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany*, 91, 503-527.
- Tuteja, N. 2007. Mechanisms of high salinity tolerance in plants, *Methods in Enzymology*. 428, 419-438.
- Türkan, I. Demiral, T. 2009. Recent developments in understanding salinity tolerance. *Environmental and Experimental Botany*, 67, 2-9.
- 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. *Annals of Botany*, 76, 43-49.
- Valko, M. Leibfritz, D., Moncola, J. 2007. Free radicals and antioxidants in normal physiological functions and human disease. *The International Journal of Biochemistry and Cell Biology*, 39, 44-84.
- Villora, G. Pulgar, G., Moreno, D.A., Romero, L. 1997. Salinity treatments and their effect on nutrient concentration in zucchini plants (*Cucurbitia pepo* L. var. *moschata*) *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 37, 605-608.
- Wang, W. Vinocur, B., Altman, A. 2003. Plant responses to drought. Salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance, *Planta*. 218, 1-14.
- Wang, W. Vinocur, B., Shoseyov, O., Altman, A. 2004. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. *Trends in Plant Science*, 9(5): 244-252.
- 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. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 75, 623-627.
- Warrington, K. 1923. The effect of boric acid and borax on the broad bean and certain other plants. *Annals of Botany*, 37, 629-672.
- Weimberg, R. 1987. Solute adjustment in leaves of species of wheat at two different stages.
- Wise, M.J. Tunnacliffe, A. 2004. POPP the Question: what do LEA proteins do?, *Trends in Plant Science*, 9(1): 13-17.
- Wu, S.J. Ding, L., Zhu, J.K. 1996. SOS1, a genetic locus essential for salt tolerance and potassium acquisition. *The Plant Cell*, 8, 617-627.
- Wu, Y. Wang, Q., Ma, Y. ve Chu, C. 2005. Isolation and expression analysis of salt up-regulated ESTs in upland rice using PCR-based subtractive suppression hybridization method. *Plant Science*, 168, 847-853.

- 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 Physiology*, 102, 307-317.
- Xiong, L. Schumaker, K.S., Zhu, J.K. 2002. Cell signaling during cold, drought and salt stress. *The Plant Cell*. 14, 165-183.
- Yamaya, T. Matsumoto, H. 1989. Accumulation of asparagines in NaCl-stressed barley seedlings. *Berichte des Ohara Institut fur Landwirtschaftliche Biologie Okayama Universitat*, 19, 181-188.
- Yancey, P.H. Clark, M.B., Hand, S.C., Bowlus, R.D., Somero, G.N. 1982. Living with water stress: evolution of osmolyte systems. *Science*, 217, 1214-1222.
- Yaşar, F. Ellialtıoğlu, Ş., Özpay, T., and Uzal, Ö. 2008. Tuz stresinin karpuzda (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Mansf.) antioksidatif enzim (SOD, CAT, APX ve GR) aktivitesi üzerine etkisi. *Yüzüncü Yıl Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarım Bilimleri Dergisi. Journal of Agricultural Science*, 18(1): 61-65.
- Yokoi, S. Bressan, R. A., Hasegawa, P. M. 2002. Salt stress tolerance of plant, *JIRCAS Working Report*, 25-33.
- 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. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1797, 1428-1438.
- Zhu, J. K. 2001. Plant salt tolerance. *Trends Plant Science*, 6(2): 66-71.
- Zhu, J.K. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants, *Annual Review of Plant Biology*, 53, 247-73.
- Zhu, J. Meinzer, F.C. 1999. Efficiency of C-4 photosynthesis in *Atriplex lentiformis* under salinity stress. *Australian Journal of Plant Physiology*, 26, 79-86.
- Zhu, J.K. 2005. Understanding and improving salt tolerance in plants. *Crop Science*, 45, 437-448.

ÖZGEÇMİŞ

Şansel Bildiren, 10.11.1989'da İstanbul Kadıköy'de doğdu. İlk, orta ve lise eğitimini İstanbul'da tamamladı. 2008 yılında Maltepe Lisesi'nden mezun oldu. 2009 yılında başladığı Abant İzzet Baysal Üniversitesi'nde hazırlık sınıfını okuduktan sonra Sakarya Üniversitesi Biyoloji bölümüne geçti. 2013 yılında Erasmus öğrenci değişim programıyla 2013-2014 güz dönemini Polonya'da Akademia Pomorska Üniversitesinde tamamladı ve 2014 yılında Sakarya Üniversitesi Biyoloji bölümünden mezun oldu. 2015 yılında Sakarya Hendek Eğitim Fakültesinde Pedagojik formasyon eğitimini tamamladı ve aynı yıl içerisinde Sakarya Üniversitesi Biyoloji Bölümü'nde yüksek lisansa başladı. 2015-2016 yüksek lisans eğitim yılını yine Erasmus değişim programından yararlanarak Slovenya Maribor Üniversitesi'nde geçirmiştir. Halen Sakarya Üniversitesi'nde yüksek lisansına devam etmektedir.