

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

**TUZ STRESİ ALTINDAKİ MISIR (*Zea mays* L.) BİTKİSİNDE
SALİSİLİK ASİT UYGULAMALARININ FİZYOLOJİK VE
BİYOKİMYASAL ETKİSİNİN ARAŞTIRILMASI**

DOKTORA TEZİ

Sezen TOKSOY KÖSEOĞLU

Enstitü Anabilim Dalı : BİYOLOJİ

Tez Danışmanı : Dr. Öğr. Üyesi Ali DOĞRU

Ekim 2019

T.C.
SAKARYA ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

**TUZ STRESİ ALTINDAKİ MISIR (*Zea mays* L.) BİTKİSİNDE
SALİSİLİK ASİT UYGULAMALARININ FİZYOLOJİK VE
BİYOKİMYASAL ETKİSİNİN ARAŞTIRILMASI**

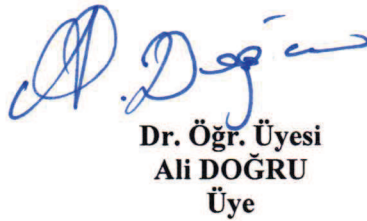
DOKTORA TEZİ

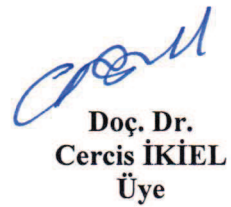
Sezen TOKSOY KÖSEOĞLU

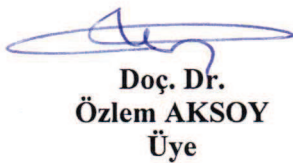
Enstitü Anabilim Dalı : BİYOLOJİ

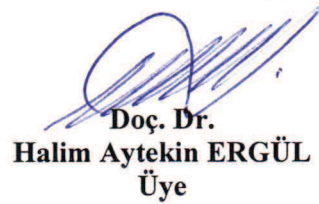
Bu tez 16/10/2019 tarihinde aşağıdaki jüri tarafından oybirliği/oyçokluğu ile kabul edilmiştir.


Doç. Dr.
Hüseyin AKSOY
Jüri Başkanı


Dr. Öğr. Üyesi
Ali DOĞRU
Üye


Doç. Dr.
Cercis İKİEL
Üye


Doç. Dr.
Özlem AKSOY
Üye


Doç. Dr.
Halim Aytekin ERGÜL
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.



Sezen TOKSOY KÖSEOĞLU

15.10.2019

TEŞEKKÜR

Doktora eğitimim boyunca değerli bilgi ve deneyimlerinden yararlandığım, her konuda bilgi ve desteğini almaktan çekinmediğim, araştırmanın planlanmasından tezin yazılmasına kadar tüm aşamalarında yardımlarını esirgemeyen, teşvik eden, yönlendiren değerli Danışman Hocam Dr. Öğr. Üyesi Ali DOĞRU'ya sonsuz teşekkürlerimi sunarım.

Değerli bilgi ve görüşleriyle yol gösteren tez izleme komitesi hocalarım Doç. Dr. Hüseyin AKSOY ve Doç. Dr. Cercis İKİEL'e; tez çalışmalarım boyunca her zaman yanımda olup hiçbir konuda yardımını esirgemeyen, karşılaştığım her zorlukta kolaylık sağlayan, anlayış gösteren değerli hocam Sakarya Üniversitesi Biyoloji Bölümü Başkanı Prof. Dr. Ali UZUN'a; çalışmalarımı yaparken manevi desteklerinden dolayı tüm çalışma arkadaşlarıma; eğitim hayatım boyunca her zaman desteklerini hissettiğim, her konuda beni cesaretlendiren sevgili aileme; her zaman güç, destek ve umut olan eşim Burak KÖSEOĞLU ve oğlum Poyraz Ali KÖSEOĞLU'na çok teşekkür ederim.

İÇİNDEKİLER

TEŞEKKÜR.....	i
İÇİNDEKİLER.....	ii
SİMGELER VE KISALTMALAR LİSTESİ.....	vii
ŞEKİLLER LİSTESİ.....	xi
TABLolar LİSTESİ.....	xix
ÖZET.....	xx
SUMMARY.....	xxi
BÖLÜM 1.	
GİRİŞ.....	1
1.1.Genel Bilgiler.....	1
1.1.1. Stres kavramı.....	1
1.1.2. Tuz stresi.....	9
1.1.3. Tuzlu toprakların sınıflandırılması.....	10
1.1.4.Tuzluluğun ekonomik etkileri.....	13
1.2. Tuzluluktan Kaynaklanan Fizyolojik Sınırlamalar.....	14
1.2.1. Osmotik stres.....	14
1.2.2. İyon stresi.....	16
1.2.3. Oksidatif stres.....	18
1.2.4. Bitki büyümesi üzerine etkisi.....	22
1.2.5. Fotosentetik mekanizmanın bozulması.....	24
1.2.6. Klorofil a floresansı.....	25
1.2.6.1. Klorofil a floresansı indüksiyon kinetikleri...	27
1.2.7. Metabolik bozukluklar.....	30

1.2.8. Na ⁺ toksisitesi.....	32
1.2.9. Cl ⁻ toksisitesi.....	35
1.2.10. Toksikoloji ve doku toleransı.....	36
1.3. Tuzluluğa Karşı Genetik ve Fizyolojik Yanıtlar.....	38
1.3.1. Genel sınıflandırma.....	38
1.3.2. Halofitlerde genetik değişkenlik.....	39
1.3.3. Glikofitlerde genetik değişkenlik.....	40
1.3.4. Tuzluluk ve kuraklık toleransı arasındaki korelasyon...	41
1.4. Bitkilerde Tuzluluk Toleransı Oluşturan Temel Fizyolojik Mekanizmalar.....	43
1.4.1. Osmotik düzenleme.....	43
1.4.2. Na ⁺ alımının köklerden dışarıda kalması.....	45
1.4.3. Hücre içi Na ⁺ tutulumu.....	48
1.4.4. Sitozolde K ⁺ tutma.....	50
1.4.5. Dokuya özgü Na ⁺ tutulumu.....	53
1.4.6. Ksilem yüklemesinin kontrolü.....	54
1.4.7. Ksilem'den Na ⁺ geri alımı.....	58
1.4.8. Floem yoluyla sürgünden Na ⁺ uzaklaştırılması.....	61
1.4.9. Oksidatif stres toleransı.....	62
1.5. Anatomik Adaptasyon.....	64
1.5.1. Yaprak etlenmesi.....	64
1.5.2. Tuz bezleri ve tuz keseleri.....	65
1.5.3. Kök anatomisinde değişiklikler.....	67
1.5.4. Yaprak transpirasyonunun kontrolü.....	69
1.6. Tuz Stresi Algılama ve Erken Sinyalin Varsayılan Mekanizmaları.....	70
1.7. Tuza Bağlı Hasarları Azaltmak İçin Koruyucu Ekzojen Maddelerin Rolü.....	73
1.7.1. Bitkilerde salisilik asidin rolü.....	74
1.7.2. Bitkilerde salisilik asit düzeyleri.....	75
1.7.3. Salisik asit biyosentezi.....	78
1.7.4. Salisilik asidin fizyolojik rolü.....	79

1.7.4.1. Salisilik asidin bitki büyümesi üzerindeki etkisi.....	79
1.7.4.2. Salisilik asidin fotosentezle ilgili özelliklere etkisi.....	81
1.7.4.3. Salisilik asidin nitrat metabolizması üzerine etkisi.....	83
1.7.4.4. Salisilik asidin etilen üretimi üzerine etkisi.....	84
1.7.4.6. Salisilik asidin ısı üretimine etkisi.....	84
1.7.4.7. Salisilik asidin çiçeklenme üzerine etkisi.....	85
1.7.4.8. Salisilik asidin biyolojik üretkenliğe etkisi.....	86
1.7.4.9. Salisilik asidin membran transportuna etkisi...	86
1.7.4.10. Salisilik asidin bitki hormonlarına etkisi.....	86
1.7.4.11. Salisilik asidin abiyotik strese etkisi.....	87
1.7.4.12. Salisilik asidin redoks homeostazına etkisi...	91
1.8. Mısır (Zea mays L.) Bitkisi.....	93
1.9. Kaynak Araştırması.....	97

BÖLÜM 2.

MATERYAL VE YÖNTEM.....	117
2.1. Materyal.....	117
2.2. Yöntem.....	117
2.2.1. Kullanılan araç-gereçler.....	117
2.2.2. Analizler.....	118
2.2.2.1. Bitki yetiştirme yöntemi.....	118
2.2.2.2. Kök ve gövde boylarının belirlenmesi.....	120
2.2.2.3. Yaş ve kuru ağırlıkların belirlenmesi.....	121
2.2.2.4. Fotosentetik pigment miktarının belirlenmesi..	121
2.2.2.5. Klorofil türevleri ve ara maddelerin belirlenmesi	122
2.2.2.6. Klorofil a floresansı.....	122
2.2.2.7. Serbest prolin miktarının belirlenmesi.....	122

2.2.2.8. Hidrojen peroksit (H ₂ O ₂) miktarının belirlenmesi.....	123
2.2.2.9. Malondialdehit (MDA) miktarının belirlenmesi.....	123
2.2.2.10. İndirgenmiş askorbik asit miktarının belirlenmesi.....	124
2.2.2.11. Toplam superoksit dismutaz (SOD) aktivitesinin belirlenmesi.....	124
2.2.2.12. Toplam glutatyon redüktaz (GR) aktivitesinin belirlenmesi.....	125
2.2.2.13. Toplam askorbat peroksidaz (APOD) aktivitesinin belirlenmesi.....	125
2.2.2.14. Toplam peroksidaz (GPOD) aktivitesinin belirlenmesi.....	126
2.2.2.15. İstatistik analizler.....	126
BÖLÜM 3.	
ARAŞTIRMA BULGULARI.....	127
3.1. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Kök Boyu Üzerindeki Etkisi.....	127
3.2. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Gövde Boyu Üzerindeki Etkisi.....	128
3.3. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Toplam Bitki Boyu Üzerindeki Etkisi.....	129
3.4. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Kök Taze Ağırlığı Üzerindeki Etkisi.....	131
3.5. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Kök Kuru Ağırlığı Üzerindeki Etkisi.....	132
3.6. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Gövde Taze Ağırlığı Üzerindeki Etkisi.....	134
3.7. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Gövde Kuru Ağırlığı Üzerindeki Etkisi.....	135

3.8. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Fotosentetik Pigment Miktarı Üzerindeki Etkisi.....	137
3.9. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Klorofil Türevleri Miktarı Üzerindeki Etkisi.....	141
3.10. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Klorofil a Floresansı Parametreleri Üzerindeki Etkisi.....	149
3.11. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Prolin Miktarı Üzerindeki Etkisi.....	156
3.12. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin H ₂ O ₂ Miktarı Üzerindeki Etkisi.....	157
3.13. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin MDA Miktarı Üzerindeki Etkisi.....	158
3.14. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Askorbik Asit Miktarı Üzerindeki Etkisi.....	159
3.15. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin SOD Aktivitesi Üzerindeki Etkisi.....	163
3.16. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin APOD Aktivitesi Üzerindeki Etkisi.....	164
3.17. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin GR Aktivitesi Üzerindeki Etkisi.....	165
3.18. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin GPOD Aktivitesi Üzerindeki Etkisi.....	166
 BÖLÜM 4.	
TARTIŞMA VE SONUÇ.....	168
 BÖLÜM 5	
ÖNERİLER.....	177
 KAYNAKLAR.....	180
ÖZGEÇMİŞ.....	221

SİMGELER VE KISALTMALAR LİSTESİ

%	: Yüzde
¹⁴ C	: Karbon-14
ABA	: Absisik asit
ABD	: Amerika Birleşik Devletleri
ABS	: Absorbsiyon
ACC	: Amilosiklopropan karboksilik asit
ADP	: Adenozin difosfat
AOX	: Alternatif oksidaz
APX	: Askorbat Peroksidaz
AsA	: Askorbat
ATP	: Adenozin trifosfat
ATPaz	: Adenozin trifosfataz
ATPS	: Adenozin trifosfat sülfüraz
β	: Beta
C	: Karbon
Ca ⁺²	: Kalsiyum
CAT	: Katalaz
Cd	: Kadmiyum
chl	: Klorofil
Cl ⁻	: Klor
CO ₂	: Karbondioksit
COOH	: Karboksil
CS	: Yaprak birim alanı
DHAR	: Dehidroksiaskorbat redüktaz
DNA	: Deoksiribonükleik asit

dS/m	: DesiSiemens/metre
EC	: Eşik değeri
EC	: Elektriksel iletkenlik
ESP	: Değişebilir sodyum yüzdesi
ETR	: Elektron taşınımı
FS I	: Fotosistem I
FS II	: Fotosistem II
g	: Gram
GPOD	: Guaikol Peroksidaz
GPX	: Glutasyon peroksidaz
GR	: Glutasyon redüktaz
GSH	: Glutasyon
GSSG	: Okside glutasyon
H ⁺	: Hidrojen
H ₂ O	: Su
H ₂ O ₂	: Hidrojen peroksit
ha	: Hektar
Hg	: Civa
HKT	: Yüksek afiniteli K ⁺ kanalı
HKT1	: Sodyum girişi taşıyıcısı
HUK	: K ⁺ /H ⁺ simporteri
IAA	: İndol Asetik Asit
JA	: Jasmonik asit
K ⁺	: Potasyum
KCl	: Potasyum klorür
kg	: Kilogram
KI	: Potasyum iyodür
KIR	: İçer yöneltilici K ⁺ kanalları
KOR	: Dışa yöneltilici K ⁺ kanalları
L	: Litre
LCT	: Düşük afiniteli katyon kanalları
m	: Metre

M	: Molar
MDAR	: Monodehidroksiaskorbat redüktaz
Mg ⁺²	: Magnezyum
Mha	: Megahektar
μL	: Mikrolitre
μM	: Mikromolar
mL	: Mililitre
mm	: Milimetre
mM	: Milimolar
Mn	: Mangan
MPa	: Megapaskal
N	: Azot
Na ⁺	: Sodyum
NaCl	: Sodyum Klorür
NADH	: Nikotinamid adenin dinükleotit
NADP	: Nikotinamid adenin dinükleotit fosfat
NADPH	: İndirgenmiş nikotinamid adenin dinükleotit fosfat
NaOH	: Sodyum Hidroksit
NHX1, 2, 5	: Hücre içi zar Na ⁺ /H ⁺ antiporter
nm	: Nanometre
NR	: Nitrat redüktaz
NSCC	: Seçici olmayan katyon kanalları
O ₂	: Atmosferik oksijen
O ₃	: Ozon
Pb	: Kurşun
PCD	: Programlı hücre ölümü
PEG	: Polietilen glikol
pH	: Power of H ⁺ (Hidrojen gücü)
POD	: Peroksidaz
POX	: Peroksidaz
QA	: Kinon A
QA-	: İndirgenmiş Kinon A

QB	: Kinon B
RC	: Reaksiyon merkezi
ROS	: Reaktif Oksijen Türleri
rpm	: Dakikadaki devir sayısı
S	: Kükürt
°C	: Santigrat derece
SAR	: Sistemik kazanılmış direnç
SIMR	: Stres kaynaklı morfojenik tepkiler
SKOR	: K ⁺ seçici kanal
SOD	: Süperoksit dismutaz
SOS	: Salt Overly Sensitive (Tuza aşırı duyarlı)
SOS1	: Plazma zarı Na ⁺ /H ⁺ antiporteri
SOS2	: Serin/Treonin kinaz
SOS3	: Ca ⁺² bağlayıcı protein
TR	: Eksitasyon enerjisinin yakalanması
UV	: Ultraviyole
UV-A	: Ultraviyole-A
UV-B	: Ultraviyole-B
V-ATPaz	: Vakuol adenozintrifosfataz
vb.	: ve benzerleri
V-Ppaz	: Vakuol pirofosfataz
ψ	: Osmotik potansiyel

ŞEKİLLER LİSTESİ

Şekil 1.1. Distres ve östres, elastik ve plastik cevap ve termodinamik durum değişimi kavramlarına şematik genel bakış (Jansen ve Potters, 2017).....	7
Şekil 1.2. Bitkilerde tuz stresi ile ilgili biyokimyasal fonksiyonların şematik gösterimi (Yılmaz ve ark., 2011).....	16
Şekil 1.3. Tuzlu koşullarda bitki köklerinde radyal Na^+ ve K^+ alımının ve ksilem yüklenmesinin ana yolları (Shabala ve Munns, 2017).....	18
Şekil 1.4. Bitkilerde apoptoz sırasında önerilen iyon spesifik sinyal modeli. KOR, depolarizasyonla aktifleştirilen dışa doğrultucu K^+ kanalı; NSCC, seçici olmayan katyon kanalı; PCD, programlanmış hücre ölümü; AOT, aktif oksijen türleri (Shabala, 2009).....	22
Şekil 1.5. OJIP eğrisi ve önemli zaman noktaları.....	28
Şekil 1.6. Tuzun, <i>Atriplex spongiosa</i> (koyu semboller) ve fasulye (<i>Phaseolus vulgaris</i>) (açık semboller) kaynaklı malat dehidrojenazın aktivitesi üzerindeki etkisi.....	32
Şekil 1.7. 100 mM NaCl'de büyütülen bir arpa bitkisinin farklı kısımlarında 7 günlük bir süre boyunca Na^+ içeriğinde artışlar. Sayılar $\mu\text{mol Na}^+$ (Wolf ve ark., 1991).....	54
Şekil 1.8. Kese hücre kompleksi anatomisi ve epidermal kese hücrelerinde (EBC) tuz tutulmasına aracılık eden taşıma sistemi (Shabala ve ark., 2014).....	68
Şekil 1.9. Salisik asidin yapısı.....	77
Şekil 1.10. Bitkilerde salisilik asit biyosentezi.....	80

Şekil 1.11. SA'ın abiyotik stres toleransının uyarılması üzerindeki etkisinin şematik modeli.....	92
Şekil 1.12. SA ve redoks homeostazı.....	93
Şekil 1.13. Mısırın filogenetik ağacı.....	95
Şekil 1.14. Mısır tohumunun yapısı.....	97
Şekil 3.1. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin kök boyu üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	128
Şekil 3.2. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin gövde boyu üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	129
Şekil 3.3. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin toplam boyu üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	131
Şekil 3.4. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin kök taze ağırlığı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	132

Şekil 3.5. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin kök kuru ağırlığı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	134
Şekil 3.6. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin gövde taze ağırlığı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	135
Şekil 3.7. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin gövde kuru ağırlığı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	136
Şekil 3.8. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki klorofil a miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	138
Şekil 3.9. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki klorofil b miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	139

Şekil 3.10. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki toplam klorofil miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	140
Şekil 3.11. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki toplam karotenoid miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	141
Şekil 3.12. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki protoporfirin miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	142
Şekil 3.13. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki Mg-protoporfirin miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	143
Şekil 3.14. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki protoklorofillit miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	144

- Şekil 3.15. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki (A) klorofillit a ve (B) klorofillit b miktarı üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)..... 146
- Şekil 3.16. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki klorofillit b miktarı üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)..... 147
- Şekil 3.17. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki feofitin a miktarı üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)..... 148
- Şekil 3.18. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki feofitin b miktarı üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)..... 149
- Şekil 3.19. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki Fo (minimum floresans) değeri üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)..... 150

Şekil 3.20. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki Fm (maksimum floresans) değeri üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	151
Şekil 3.21. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki Fv/Fm (FSII'nin maksimum kuantum etkinliği) üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	152
Şekil 3.22. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki Fv/Fo (Hill reaksiyonu etkinliği) üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	153
Şekil 3.23. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki reaksiyon merkezleri(siyah yuvarlak), absorblanan ışık enerjisi miktarı (TRo/ABS)(açık mavi), elektron taşınım etkinliği (ETo/ABS)(koyu mavi) ve fotokimyasal olaylar dışındaki enerji kaybı (Dio/ABS)(kırmızı) üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	155

Şekil 3.24. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki serbest prolin miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	157
Şekil 3.25. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki H2O2 miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	158
Şekil 3.26. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki MDA miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	159
Şekil 3.27. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki indirgenmiş askorbik asit miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	161
Şekil 3.28. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki oksitlenmiş askorbik asit miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	162

Şekil 3.29. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki toplam askorbik asit miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	163
Şekil 3.30. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki süperoksit dismutaz aktivitesi üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	164
Şekil 3.31. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki askorbat peroksidaz aktivitesi üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	165
Şekil 3.32. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki glutatyon redüktaz aktivitesi üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	166
Şekil 3.33. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki guaiakol peroksidaz aktivitesi üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak).....	167

TABLolar LİSTESİ

Tablo 1.1. Tuzlu-alkali toprakların sınıflandırılması (Richard, 1954; Tanju, 1996; Corvin ve Lesch, 2005; Fernandes-Buces ve ark., 2006; Horneck ve ark, 2007; Odeh ve Onus, 2008; Budak, 2012).....	11
Tablo 1.2. Aktif oksijen türleri.....	19
Tablo 1.3. AOT ile ilgili bazı enzim ve antioksidan maddeler (Gechev ve ark., 2006).....	19
Tablo 1.4. JIP testinden elde edilen bazı parametreler ve tanımları (Kalaji, 2011).....	29
Tablo 1.5. Bazı kültür bitkilerinde tuzluluğa bağlı olarak verimdeki nispi azalma (Chinnusamy ve ark., 2005).....	38
Tablo 1.6. Aktif Oksijen Türlerinin Çeşitli Antioksidan Enzimlerle Atılması.....	63
Tablo 1.7. Bitkilerde tuz stresi algılama ve erken sinyal için olası mekanizmalar.....	70
Tablo 2.1. ADA 9510 genotipinin özellikleri.....	117
Tablo 2.2. Hoagland besin çözeltisi (Hoagland, 1920).....	119
Tablo 2.3. Deney grupları.....	120

ÖZET

Anahtar kelimeler: *Zea mays* L., salisilik asit, tuz stresi.

Bu çalışmada, mısır (*Zea mays* L.) ADA 9510 genotipinde, salisilik asit (SA)'ın tuz stresi altındaki etkileri araştırılmıştır. 3 farklı tuz konsantrasyonuna (50, 75, 100 mM) karşı 50 µM SA yapraktan ve kökten uygulanmıştır. Uygulama sonrası; büyüme parametreleri, fotosentetik pigment içeriği, klorofil türevleri ve ara maddeler, klorofil a floresansı, serbest prolin, H₂O₂, MDA, askorbik asit miktarı, süperoksit dismutaz (SOD), guaikol peroksidaz (GPOD), askorbat peroksidaz (APOD) ve glutatyon redüktaz (GR) antioksidan enzimlerin aktiviteleri tespit edilmiştir.

Tuz stresinin şiddeti artarken antioksidan enzim aktiviteleri artmış; büyüme parametreleri ve fotosentetik pigment içerikleri düşmüştür. SA uygulaması ise antioksidan enzim aktivitesini azaltmış; büyüme parametrelerini artırmıştır (P<0,05). Aynı zamanda fotosentetik pigment miktarlarına da olumlu etkileri olmuştur (P<0,05). Tuz stresi 100 mM'lık konsantrasyonda en olumsuz etkiyi gösterirken; SA kombinasyonunda 75 mM'lık tuz konsantrasyonu en iyi sonuçları vermiştir (P<0,05). Kök uygulamalarına göre ise yaprak uygulamaları daha iyi sonuçlar vermiştir (P<0,05).

Sonuç olarak, tuz stresine karşı ekzojenik SA uygulamasının mısırdaki özellikle yaprak uygulaması ile daha yüksek tuz toleransı sağlamaya yardımcı olduğu ortaya konulmuştur.

INVESTIGATION OF THE PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL EFFECTS OF SALICYLIC ACID APPLICATIONS IN MAIZE (*Zea mays* L.) PLANT UNDER SALT STRESS

SUMMARY

Keywords: *Zea mays* L., salicylic acid, salt stress.

In this study, the effects of salicylic acid (SA) under salt stress in maize (*Zea mays* L.) ADA 9510 genotype were investigated. 50 μ M SA was applied from the leaves and roots against 3 different salt concentrations (50, 75, 100 mM). After application; growth parameters, photosynthetic pigment content, chlorophyll derivatives and intermediates, chlorophyll a fluorescence, free proline, H₂O₂, MDA, ascorbic acid content, antioxidant enzymes such as superoxide dismutase (SOD), guaiacol peroxidase (GPX), ascorbate peroxidase (APX) and glutathione reductase (GR) activities are determined.

While the severity of salt stress increased, antioxidant enzyme activities increased; growth parameters and photosynthetic pigment contents decreased. The application of SA decreased the antioxidant enzyme activity slightly; growth parameters increased ($P < 0,05$). It also had positive effects on the amount of photosynthetic pigments ($P < 0,05$). Salt stress showed the most negative effect at the concentration of 100 mM; the salt concentration of 75 mM in SA combination gave the best results ($P < 0,05$). Leaf applications gave better results than root applications ($P < 0,05$).

According to the findings obtained in this research; exogenous SA against salt stress is gained higher tolerance to salt stress especially by application to leaves in maize.

BÖLÜM 1. GİRİŞ

1.1. Genel Bilgiler

1.1.1. Stres kavramı

Bitkiler çoğunlukla; doğal koşullar altında, kısa veya uzun süreli çevresel stres faktörlerine maruz kalmaktadır. Bitkilerde en iyi gelişim optimum çevresel koşullar altında gözlenir. Optimum çevresel koşullar için literatürde sıfır stres terimi kullanılır. Ancak doğada canlıların stressiz bir ortamda yaşamaları nadir görülen bir olaydır. Buchanan ve ark. (2000), stres kavramını “büyüme ve gelişmeyi olumsuz yönde etkileyen dışsal koşullar” olarak tanımlamışlardır. Smith ve ark. (2010), stresli ortamlar için “optimum koşullardan önemli derecede sapma” ifadesini kullanırken; Taiz ve Zeiger (2010), stresi; “sıcaklık, su, oksijen gibi dışsal abiyotik ve biyotik etkenlerin canlılar açısından dezavantajlı etki göstermesi” şeklinde ifade etmiştir. Tarımsal yönden düşünüldüğünde stresle ilgili tüm bu tanımların ortak noktası stresin bitkisel üretimi ve dolayısıyla dünya gıda üretimini azaltmasıdır (Shabala ve Munns, 2017). Abiyotik stres faktörlerinin, tarımsal verimliliği %50’den daha fazla oranda azalttığı bildirilmiştir (Wang ve ark., 2003). Bu stres tanımlarının başka bir ortak yönü ise stres nedeni olarak çevresel faktörlere odaklanmasıdır. Bununla birlikte, çevresel koşullar ve bitkilerin bu koşullara verdiği tepkiler arasında her zaman pozitif bir korelasyon yoktur. Örneğin 10 °C’lik sıcaklık uygulaması, sorgum gibi tropik türlerin fotosentetik aktivitesinde aşırı bir azalmaya neden olurken; çavdar gibi bir türde daha az etkiye sahiptir (Taylor ve Rowley, 1971). Dolayısıyla bir bitki türü için stres oluşturan etmen diğer bir tür için stres oluşturmaz (Rehem ve ark., 2012). Bu durumda 10 °C’lik sıcaklık uygulamasının bütün bitki türleri için stres anlamına gelip gelmediği sorgulanması gereken bir olgudur. Benzer şekilde, ağır

metallerle kirlenmiş bir toprak bitki büyümesi için uygun görülmeyebilir, ancak metalofit bitkiler böyle bir toprakta kolayca yetişebilir. Bu örnekler, çevresel faktörlere odaklanan bir stres kavramı yerine, belirli organizmalar üzerindeki gerçek etkilerin dikkate alınması gerektiğini göstermektedir (Hopkins, 1999).

Stres faktörleri organizmanın tüm fonksiyonel seviyelerinde değişikliklere ve tepkilere neden olur. Stresin bitkiler üzerindeki olumsuz etkileri prensip olarak geri dönüşümlüdür, ancak kalıcı da olabilir. Stres etkileri genellikle bitkinin canlılığını sürdürebilmesine, sağladığı tarımsal verime, büyüme (biyolojik kütle birikimi) ya da primer asimilasyon reaksiyonlarına (CO_2 ve mineral alınımı) dayanılarak ölçülmektedir. Bu parametrelerin tümü bitkinin büyümesi ile ilişkilidir (Shabala ve Munns, 2017; Jansen ve Potters, 2017).

Bitkilerde stres oluşturan çevresel faktörler “dış kısıtlama”, “stres faktörü” veya “stresör” gibi çeşitli şekillerde adlandırılır. Diğer taraftan; bir strese maruz kalmanın sonucu “stres durumu”, “strese yanıt” veya basitçe “stres” olarak adlandırılır. Stres bir bitkinin fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler reaksiyonlarının, hücre, doku veya organizma seviyesinde değişmesine yol açar (Leclerc, 2003).

Canlı organizmalar için Selye H., (1964) tarafından yapılan orijinal stres kavramı, iki cümle ile özetlenebilir: Buna göre, “tüm ajanlar stres ajanı olarak tanımlanabilir ve bu ajanlar hem stres hem de spesifik bir eylem üretebilir”; ayrıca “stresöre karşı bitkilerde hem özel hem de genel tepkiler vardır. ”

J. Levitt (1980), stresi, “canlı organizmalar için potansiyel olarak elverişli olmayan herhangi bir çevresel faktör” olarak tanımlamıştır. Larcher (1980), bitkilerde yapılan çeşitli gözlemlere dayanarak ve ayrıca kuraklığa dayanıklılık konusundaki orijinal konsept dahilinde bitki stresini “bir bitkide artan taleplerin ve fonksiyonların başlangıçta dengesizleşmesine, ardından normalleşmeye ve sonuçta da gelişmiş direnç yolu açan” faktörler olarak tanımlamıştır. Ayrıca, bitkinin hoşgörü sınırlarının aşılması ve uyarlanabilir kapasitenin fazla çalışması sonucunda meydana gelen hasarın kalıcı olabileceğini ve hatta ölüme yol açabileceğini belirtmiştir.

Lichtenthaler (1988), bitkilerdeki stres kavramını, stres faktörlerinin ortadan kalkmasından sonraki dönemde bitki metabolizmasındaki yenilenme aşamasını da dikkate alarak, ayrıca östres ve distres arasında ayırım yaparak genişletmiştir. Buna göre östres; aktifleştirici, uyarıcı bir stres ve bitki gelişimi için olumlu bir unsurdur. Distresi ise bitkiyi olumsuz yönde etkileyen ve hasara neden olan ciddi bir stres olarak tanımlamıştır. Hafif şiddetteki bir stresin hücre metabolizmasını aktive ettiği, bir bitkinin fizyolojik aktivitesini artırdığı, uzun bir süre boyunca bile zararlı etkilere neden olmadığı ve bu hafif şiddetteki uyarıcı stresin bitki için faydalı olduğu fikrini savunmuştur. Bu durumda stres etkilerinin, stresin dozuna veya şiddetine bağlı olarak ortaya çıktığı dikkate alınmak zorundadır. Örneğin oldukça düşük konsantrasyonlardaki herbisit uygulaması bitki metabolizmasını ve bitki büyümesini uyarabilir. Bununla birlikte, 100 veya 1000 kat daha yüksek bir konsantrasyonda, aynı ksenobiyotikler, bitkiye zarar verir ve stres etkeni giderilmezse sonunda ölüme yol açan erken yaşlanmaya neden olur. Bu tür zarar verici yüksek dozdaki stres uygulamaları, bitkilerin fizyolojisi ve gelişimi için olumsuz etki yapar. Bu nedenle bir distres; gerçek bir stres yaratır. Bu kavram içinde, gerçek stres, artık bitki tarafından telafi edilemeyen belirli bir stresör eşiğinin aşılması durumunda ortaya çıkmaktadır. Stresör dozu ile stres etkisi arasındaki ilişkinin varlığı açıkça görülmektedir, ancak şu ana kadar her durumda kanıtlanmamıştır ve bu nedenle bu alanda daha fazla araştırma yapılması gerekmektedir (Shabala ve Munns, 2017; Jansen ve Potters, 2017).

Stres toleransı eşiğinin göreceli durumu sadece bitki türlerine değil, aynı zamanda uygulanan stres tiplerine, bitkinin stres etkisine girmeden önceki büyüme koşullarına ve canlılığa bağlıdır. Bitkiler ayrıca stresle başa çıkma kapasiteleri bakımından da farklılık gösterir. Buna örnek olarak yabancı otları öldürmek için kullanılan herbisitlerin tarımsal ürünlere uygulanması verilebilir. Birçok tarımsal bitki, herbisitlerin aromatik halkasına bir hidroksil grubu ilave ederek herbisitleri detoksifiye etme kapasitesine sahiptir. Bununla birlikte, bu detoksifiye edici kapasite genellikle yabancı otlarda bulunmaz ve sonunda yabancı ot ölür (Shabala ve Munns, 2017; Jansen ve Potters, 2017).

Stresi “bitkinin normal optimum koşullarından bir sapma” olarak tanımlamak stresi tanımlamada bir problem oluşturmaz. Bir çevresel faktördeki her değişiklik bitki metabolizmasını, büyümesini ve gelişimini etkiler (Gaspar ve ark. 2002). Aslında, çevresel faktörler günlük ve mevsimsel döngüler şeklinde düzenli ve tahmin edilebilir şekilde değişim gösterir. Bu nedenle bitkiler hayatta kalmak için fizyolojik plastisiteye sahip olmak zorundadır (Gaspar ve ark., 2002). Bitkilerin buna benzer değişiklikleri fizyolojik olarak optimize etme kapasitesi bitkilerin dinamik ortamlarında hayatta kalması için büyük öneme sahiptir (Gaspar ve ark. 2002). Bitkiler ayrıca kuraklık, sıcaklık, tuzluluk veya diğer stres faktörlerine maruz kaldıklarında performanslarını optimize etmek için metabolizmalarını ayarlayacaktır. Selye (1964), stres tepkilerini analiz etmek için bir çerçeve sağlayan “genel adaptasyon 1 sendromu” kavramını geliştirmiştir. Bu çerçeve iki bileşenden oluşur. Bunlardan birincisi stresörün dozu, diğeri de organizmanın zamanla gelişen dinamik tepkisidir. Stresörün dozu ile ilgili olarak, Selye (1964) ve Lichtenthaler (1988), “östress” olarak düşük bir stresör seviyesinin tetiklediği pozitif, uyarlanabilir bir stres ve “distres” olarak yüksek bir stresör düzeyinin neden olduğu negatif bir stres tanımlamıştır. Östress, yeni çevresel koşullar altında yeni bir optimize duruma neden olan metabolizma ayarlamalarını yönlendirirken, distres, yıkıcı etkilere işaret eder. Bir bitkinin gelişip gelişmeyeceğini belirleyen, östress ve distres arasındaki dengedir. Bu nedenle stres, bitkide artan taleplerin; fonksiyonları başlangıçta dengesizleşmesine neden olduğu, ardından normalizasyonun ve tolerans geliştirmenin daha sonra kalıcı hasar veya ölümün olduğu bir durum olarak tanımlanabilir (Gaspar ve ark., 2002).

Pratik terimlerle ifade etmek gerekirse, bir stresöre verilen tepkilerin analizi sonucunda; hafif stres koşulları altında (östress-az yaygın) genetik ekspresyondaki spesifik değişiklikler, onarım ve koruma tepkilerinin uyarılması, fitokimyasalların ve antioksidanların birikmesi, morfolojik ve gelişimsel düzenlemeler gibi tepkilerle karşılaşılması olasıdır. Tersine, şiddetli stres koşulları (distres-yaygın), oksidatif hasar, DNA hasarı, fotosentezin inhibisyonu ve hücre ölümü dahil olmak üzere fizyolojik dengesizliklere yol açar (Shabala ve Munns, 2017; Jansen ve Potters, 2017).

Bitkinin UV-B'ye yanıtlarının incelendiği bir çalışmada; Casati ve Walbot (2004), 8 saatlik düşük UV-B'ye ve yüksek UV-B'ye maruz kalan bitkiler arasında indüklenmiş gen ekspresyonunda sınırlı bir örtüşme olduğunu göstermiştir. Benzer şekilde, Claeys ve ark. (2014), şiddetli stres koşulları altında (NaCl, H₂O₂, sorbitol ve mannitol) bir dizi stres markörünün ekspresyonunun, ortaya çıktığını göstermek için transkripsiyon analizini kullanmış, fakat östres ile ilişkili hafif stres koşulları altında bu analizden sonuç alamamıştır. Araştırmalar, hafif stres yanıtlarını izlemek için morfolojik parametrelerin ölçülmesinin önemini tartışmışlardır. Brodführer (1955), düşük UV-B dozlarının yüksek UV-B seviyelerinden farklı bir morfolojik tepkiye neden olduğunu göstermiştir. Bu çalışmalar, potansiyel bir stres etkeninin düşük ve yüksek dozlarda farklı bitki tepkilerini tetikleyebildiğini göstermektedir. Bu nedenle, bitkilerin tek bir stres etkeni dozuna maruz bırakıldığı deneyler, bitki stres tepkilerinin tam olarak derecesini vurgulamak zorunda değildir ve doz tepki eğrileri, stres fizyolojisinin önemli bir yönüdür (Lichtenthaler, 1988).

“Genel adaptasyon sendromu” kavramındaki ikinci temel husus, belirli bir strese karşı bitki tepkilerinin dinamikleri ile ilgilidir. Selye (1936) ve Lichtenthaler (1998), bir organizma ilk önce belirli bir strese maruz kaldığında meydana gelen bir alarm aşamasını tespit etmiştir. Eğer bitki ilk stresten (yani östres-dominant) kurtulursa, stres etkeni ile başa çıkmak için metabolizmanın ayarlanmasıyla daha sonra bir direnç aşamasına hakim olur. Bunun yanında stresöre uzun süre maruz kalmak, ölümle sonuçlanabilen bitkinlik aşamasını tetikleyebilir. Bu nedenle, stres deneylerinde sadece bir kez uygulama, stresle başa çıkabilmek için bitki metabolizmasının yeniden düzenlenmesinin tam kapsamını vurgulayamayabilir. Yanıt kinetiği, bitki stres biyolojisinin karmaşıklığını tam olarak anlamak için hayati öneme sahiptir. Bu nokta Kilian ve ark. (2007), tarafından ayrıntılı bir gen ekspresyon çalışmasında vurgulanmıştır. Soğuk, kuraklık ve UV-B gibi strese maruz kalmanın başlangıçta nispeten yüksek sayıda genin ekspresyonunu tetiklediğini göstermiştir. Daha sonra, daha fazla strese özgü genin eksprese edildiği bulunmuş; böylece, stres etkeni kaynaklı yanıtın karakteri zamanla değişmiştir. Bu bağlamda, farklı stres yanıtlarının, bitkilerin daha önce bu stresle karşılaşmış olmasına, yeni bir

strese maruz kalmasına ya da bu strese alışkın olmasına bağlı olacağı da belirtilmelidir.

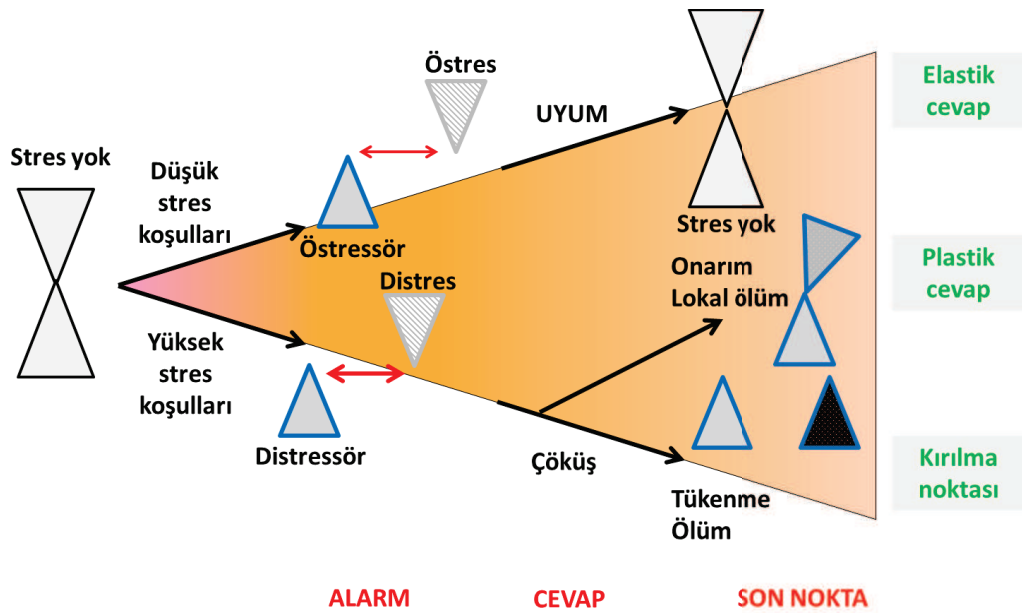
Levitt (1980), katı cisimlerin maddesel özellikleri ile benzerliklere dayanan bir bitki stresi kavramı geliştirmiştir. Bu kavram, bir bitkiyi deforme edebilen kuvvetleri ifade eder ve bu gerilme geri dönüşümlü (elastik) veya geri dönüşümsüz (plastik) olabilir. Levitt (1980), bitki üzerinde elastik bir gerilim olarak hafif stresi (östress) tanımlamıştır. Elastik deformasyonlar, yeni çevresel koşullar altında metabolizmayı optimize eden geri dönüşümlü yeniden düzenlemeleri temsil eder. Bu düzenlemeler kalıcı etkiler yaratacak kadar büyük değildir. Bununla birlikte, stresörün etkisi daha büyük hale gelirse, geri dönüşümsüz değişimler kaçınılmaz hale gelir ve sonunda hücre ölümüne yol açabilir.

Stresörlerin standardın altındaki koşullara nasıl sebep olduğuna odaklanan termodinamik durum değişikliği kavramı, Tsimilli Michael ve ark. (1996) tarafından oldukça belirgin bir stres kavramı olarak geliştirilmiştir. Bu kavram, fizyolojik durum ve çevre arasında uyum eksikliği veya fizyolojik homeostazın bozulması olarak tanımlanır. Bitki stresi, bir bitki yeni bir termodinamik dengeye ulaşmadan veya ölmeden önce geçici, optimal olmayan bir durumdur (Tsimilli Michael ve ark., 1996). Çevresel parametrelerdeki değişikliklerin her yerde olduğu göz önüne alındığında, stres “çevreleriyle uyum içinde yaşamaya çalışan bitkilerde sürekli durum değişikliği” anlamına gelmektedir (Shabala ve Munns, 2017; Jansen ve Potters, 2017).

Distres ve östress (Selye, 1964; Larcher, 1980; Lichtenthaler, 1988), elastik ve plastik stres (Levitt, 1980) veya termodinamik durum değişimi (Tsimilli-Michael ve ark., 1996) kavramlarının hepsi fizyolojik performansı belirli bir çevresel koşullar kümesi altında optimize eden metabolik aktiviteleri ifade eder. Hafif stres indükleyici koşullar (Şekil 1.1.), fonksiyonların başlangıçta dengesizleşmesine, ardından fizyolojik bir ayarlamaya neden olur (Gaspar ve ark., 2002). Bu işlem gen ekspresyonunun, fizyolojik ve metabolitlerin birikimindeki değişikliklerin yanı sıra büyümenin daha kapsamlı bir şekilde yeniden yapılandırılmasını içerebilir. İkinci tip

ayarlama, bitkinin morfolojik tepkileri ile ilgilidir. Stresörün düşük dozları, stres kaynaklı morfojenik tepkiler olarak bilinen uyarlanabilir fenotipik değişiklikleri tetikleyebilir (Potters ve ark., 2007). Sonuçta büyümenin inhibisyonu, hücre farklılaşması durumunda değişiklik ve lateral büyümeye yol açan lokalize hücre bölünmesinin uyarılması nedeniyle farklı bir fenotip ortaya çıkar (Potters ve ark., 2007). Büyümenin yeniden düzenlenmesinin altında yatan mekanizma, bitki hücrelerindeki redoks metabolizmasındaki ve hormon aktivitelerindeki değişikliklerdir. Ekolojik bir bakış açısıyla bu durum, toleransa katkıda bulunabilecek bir kaçınma reaksiyonu olarak yorumlanabilir (Potters ve ark., 2007).

Hafif strese neden olan koşullara maruz kalma, başlangıçtaki alarm aşamasında çevresel koşullar (östressör) ile fizyoloji (östress) arasında bir dengesizliğe yol açar. Buna karşılık bitki, yeni bir ortam yaratarak sonuçta yeni çevresel koşullar altında fizyolojik performansı optimize eder (yani elastik bir cevap). Strese neden olan olumsuz koşullara maruz kalmak, çevresel koşullar (distressör) ve fizyoloji (distress) arasında büyük bir dengesizliğe yol açar. Bitki bu koşullarla metabolik olarak başa çıkamaz ve çöker (kırılma noktası); bu da ölüme yol açar. Bununla birlikte, hasar onarım mekanizmaları devreye sokulabilirse, plastik bir cevap öngörülebilir (Şekil 1.1.) (Jansen ve Potters, 2017).



Şekil 1.1. Distres ve östres, elastik ve plastik cevap ve termodinamik durum değişimi kavramlarına şematik genel bakış (Jansen ve Potters, 2017).

Stresörün yüksek seviyelerine maruz kalmak (Şekil 1.1.) strese neden olur (hücrel fonksiyonların dengesizleşmesi). Termodinamik denge, bitkinin metabolizmasının yeni bir optimal duruma ulaşamayacağı ölçüde bozulur, çöker ve bitkinin ölümüne yol açar. Kırılma noktasına Levitt (1980)'in perspektifinden ulaşılmıştır. Metabolik açıdan, bu koşullar yüksek seviyelerde reaktif oksijen türlerinin (AOT) üretimi, hücrel bozulma, zar hasarı ve muhtemelen hücre ölümü gibi genel tepkilerle ilişkilidir. Onarım mekanizmaları bazı hücrel işlevlerin geri kazanılmasını sağlayabilir ya da en azından lokal ölümlerle engelleyebilir (Şekil 1.1.). Bu, Levitt (1980) tarafından önerilen plastik tepkiler kavramını açıklar. Plastik bir yanıtın biyolojik bir örneği, biyotik bir saldırıdan sonra aşırı duyarlı bir yanıt nedeniyle ortaya çıkabilecek nekrotik lekelerdir (Jansen ve Potters, 2017).

Dolayısıyla östres, elastik stres ve durum değişimlerinin hepsi de aynı şekilde ortama alışma, diğer bir deyişle aklimasyon kavramına bağlıdır. Stres aklimasyonu, toleransın artmasına neden olan geri dönüşümlü, kalıtsal olmayan, fizyolojik veya biyokimyasal tepkilerin uyarılması olarak tanımlanır. Stres aklimasyonu, daha yavaş gerçekleşen ve evrimsel sürecin bir parçası olarak kabul edilen stres adaptasyonu ile karıştırılmamalıdır. Farklı stresörler tarafından tetiklenebilen toplam antioksidan nötrleştirme kapasitesi (Mittler, 2002), stres kaynaklı morfojenik tepkiler (SIMR) (Potters ve ark., 2007) ve stres kaynaklı çiçeklenme (Wada ve Takeno, 2010) gibi bazı aklimasyon tepkileri geneldir ve yaygındır. Diğer aklimasyon yanıtları oldukça spesifik ve sadece belirli bir strese karşı korur.

Selye (1964), Levitt (1980), Lichtenthaler (1988) ve Tsimilli-Michael ve ark. (1996)'nın yaklaşımları stresi tanımlayan teorik çerçeveler sağlamıştır ve bu çerçeveler moleküler, biyokimyasal veya fizyolojik verileri uygun bağlamda yorumlamak için kullanılabilir. Teorik stres çerçeveleri, bitki dünyasında, stresin sadece klinik bir durumdan daha fazlası olduğunu göstermiştir. Aksine, stres koşulları, bir bitkinin dış çevreyi algılamasına, uyum sağlamasına ve böylece büyüme ve gelişmeyi optimize etmesine yardımcı olan önemli faktörlerdir.

Stres faktörlerini doğal ve antropojenik faktörler olarak ayırırsak doğal stres faktörleri yüksek ışınlam (foto inhibisyon, foto oksidasyon), yüksek sıcaklık, düşük sıcaklık, don, kuraklık, tuzluluk, mineral eksikliği (örneğin azot yetersizliği), uzun yağışlı dönemler, zararlı böcekler, viral, fungal ve bakteriyel patojenler olabilirken; antropojenik stres faktörleri herbisitler, böcek ilaçları, mantar ilaçları, hava kirletici maddeler (örneğin, SO₂, NO, NO₂), ozon (O₃) ve fotokimyasal sis, reaktif oksijen türlerinin oluşumu, fotooksidantlar (örneğin, peroksiasitnitratlar), asit yağmuru, asit sisi, asit sabah çiyi, asidik toprak ve su, genellikle asit yağmuru ile indüklenen toprağın mineral eksikliği, azot fazlalığı (kuru ve ıslak NO₃⁻ tortular), ağır metaller (kurşun, kadmiyum, vb.), ıslah istasyonlarında NH₄⁺'nin aşırı üretimi, artan UV radyasyonu (UV-B ve UV-A), artan CO₂, küresel iklim değişikliği gibi birçok faktör olabilir.

1.1.2. Tuz stresi

Dünya topraklarının önemli bir kısmı yüksek Na⁺ konsantrasyonuna bağlı olarak tuzdan etkilenmiş topraklardan oluşur. Bu tuzluluğun çoğu doğaldır; ancak, tarım arazilerinin sulanması önemli miktarda tuzun toprak yapısına girmesine neden olmuştur (Szabolcs, 1989). Ayrıca; sulama planları birçok ülkede yaygın tuzlanmaya ve arazi bozulmasına neden olmuştur (Szabolcs, 1989; Ghassemi ve ark., 1995). Dünyada 800 milyon hektardan daha fazla alan tuzluluktan etkilenmektedir ve bu alanlar dünyadaki toplam karasal alanın yaklaşık %6'sına karşılık gelmektedir. Aynı zamanda bu alanların 32 milyon hektarı ikincil tuzlulukla karşı karşıyadır. 230 milyon hektar sulama yapılan alanın 45 milyon hektarı ise tuzdan etkilenmektedir (Munns, 2002).

Bugün yapılan çalışmalara göre Türkiye'de yaklaşık 1 100 000 ha alan tuzlu, 390 000 ha alan tuzlu alkali ve 10 000 ha alanda alkali olmak üzere toplam 1,5 milyon ha alanda (bunun da %32,5'i sulanabilir alandır) tuzluluk ve alkalilik sorunu görülmektedir (Ekmeççi ve ark., 2005). Türkiye topraklarının %1,7'sinde tuzluluk ve alkalilik, %1,3'ünde drenaj sorunu mevcuttur. İşlenen tarım arazilerinin ise %3,8'inde tuzluluk ve alkalilik sorunu, %9,0'unda drenaj sorunu mevcuttur (Akış ve

ark., 2003). Sönmez ve ark., (2008)'nın yaptığı bir çalışmaya göre ülkemizde yapılan toprak etütlerinde 1 517 695 ha olan çorak topraklar toplam işlenen tarım arazilerinin %5,48'ine eşdeğer büyüklüktedir. Ayrıca aynı araştırmacı ülkemiz topraklarında toplam 2 775 115 ha arazide tuzluluk ve drenaj sorununun olduğunu belirtmiştir. Türkiye'de tüm mevcut veriler çoraklığın oluşmasında iklim, drenaj, tarımsal işlemler ve toprak karakteristiklerinin etkili olduğunu ortaya koymaktadır.

Dünya genelinde bakıldığında sulanan araziler toplam ekili arazinin sadece %15'ini temsil ederken, yağmurla beslenen arazilerin iki katı verim sağladığından, dünyadaki gıdaların üçte birinin üretimini sağlamaktadır (Munns, 2005). Bu nedenle, yakın gelecekte sulamanın “sürdürülemez bir uygulama” olarak bırakılması pek olası değildir. Aksine, uygun tarım arazisi sıkıntısı ve 2050 yılında 9 milyar kişiyi besleme ihtiyacı büyük olasılıkla sulanan arazilerin oranını artıracaktır. Böylece, tuzluluk sorunu, 21. yüzyılda küresel gıda üretimine yönelik en önemli tehditlerden biri olmaya devam edecektir (Shabala ve Munns, 2017).

1.1.3. Tuzlu toprakların sınıflandırılması

Su ile doyurulmuş bir toprağın elektriksel iletkenliğinin (EC) 40 mM NaCl'ye eşit olan 4 dS m⁻¹ (Richards, 1954)'i aşması durumunda bu toprak tuzlanmış olarak kabul edilir. Tuzluluğun bu tanımı, çoğu ürünün verimini önemli ölçüde azaltan EC değerinden faydalanılarak oluşturulmuştur. Doğal ortamlarda toprakların suyla doymuş hale gelmesine nadiren rastlanır ve köklerin yaşayabildiği tuz konsantrasyonu, daha yüksek olabilir olabilir (Rengasamy, 2002). Bu nedenle EC değeri 4 dS m⁻¹ olan bir toprak, çoğu zaman 80-100 mM NaCl konsantrasyonuna sahip olacak ve çoğu ürün ve mera türünün verimini büyük ölçüde azaltacaktır (Shabala ve Munns, 2017).

ABD Ulusal Tuzluluk Laboratuvarı, De Sigmond tarafından yapılan sınıflandırma esas alınarak yeni bir sınıflandırma sistemi geliştirmiştir (U.S. Salinity Laboratory Staff, 1954). Toprak tuzluluğu ve alkaliliği sınıflandırmasında toprağın kimyasal özelliklerinden olan pH, SAR (sodyum adsorpsiyon oranı), EC ve ESP (değişebilir

sodyum yüzdesi) değerleri en önemli parametrelerdir (Tablo 1.1.). ESP değeri hesaplanırken Na^+ 'un Ca^{+2} ve Mg^{+2} 'a olan oranı göz önünde bulundurulur (Richard, 1954; Tanju, 1996; Corvin ve Lesch, 2005; Fernandes-Buces ve ark., 2006; Horneck ve ark, 2007; Odeh ve Onus, 2008; Budak, 2012).

Tablo 1.1. Tuzlu-alkali toprakların sınıflandırılması (Richard, 1954; Tanju, 1996; Corvin ve Lesch, 2005; Fernandes-Buces ve ark., 2006; Horneck ve ark, 2007; Odeh ve Onus, 2008; Budak, 2012).

Sınıf	pH	EC (dS/m)	ESP (%)	SAR	Top. Fiz. Özel.
Tuzsuz	< 8,5	< 4	< 15	< 13	İyi
Tuzlu	< 8,5	> 4	< 15	< 13	İyi
Tuzlu-Alkali	< 8,5	> 4	> 15	> 13	İyi
Sodik	> 8,5	< 4	> 15	> 13	Kötü

Tuzluluğa neden olan tuzlar temel olarak rüzgar ya da yağmur yoluyla kayaların aşınmasından veya havadaki okyanus aerosollerinin birikmesinden kaynaklanmaktadır (Rengasamy, 2002). Tuzlu toprakların ana tuzu NaCl 'dir, ancak Ca^{+2} , Mg^{+2} , SO_4^{-2} ve CO_3^{-2} bileşikler de toprak tuzluluğuna katkıda bulunabilir. Deniz suyunun kıyı alanlarına girmesi de büyük miktarda tuz birikimine yol açabilir. Tuzluluk doğal olarak (birincil tuzluluk) veya insan faaliyetlerinin (ikincil tuzluluk) bir sonucu olarak ortaya çıkabilir.

Doğal tuzluluk, yağışın az olduğu ve tuzun toprak altında kaldığı yerlerde meydana gelir. Tuz, mevsimsel yağış ile kök bölgesine girip çıkarak “geçici tuzluluk” terimini ortaya çıkarır (Rengasamy, 2002). Ne tarımsal ne de mühendislik uygulamaları bu tuzluluk biçimini ele alamaz. Bu alanlarda verimliliği artırmanın tek yolu genetik çalışmaların geliştirilmesidir.

Topraktaki Na^+ miktarının artması, Na^+ iyonlarının topraktaki kil parçacıklarına bağlanmasından kaynaklanır. Bu olay toprak yapısının bozulmasına neden olur. Böylece toprak ıslandığında fazlaca su çeker ve kurudukça sertleşir. Böyle sodyumlu topraklar bitki büyümesini etkiler, çünkü kökler sert toprak tabakalarına nüfuz edemez (Qadir ve Schubert, 2002). Değişebilir sodyum yüzdesinin (ESP) 15'ten

büyük olması durumunda, toprak sodik olarak tanımlanır. Bu tanım, Richards (1954)'ın “alkali” teriminin eş anlamlısıdır. Çoğu sodik toprakta pH değeri 7'nin üzerinde olup, pH değeri toprak tuzluluğunun karbonat, bikarbonat, klorür veya sülfat tuzlarından oluşup oluşmadığına bağlı olarak değişir (Szabolcs, 1989). Bazı sodik topraklar da tuzludur veya çok yüksek pH, bor toksisitesi, alüminyum toksisitesi ve mikro besin eksikliği gibi ciddi kimyasal kısıtlamalara sahiptir (Qadir ve Schubert, 2002; Rengasamy, 2002).

İkincil tuzluluğun iki ana nedeni sulama, aşırı otlatma ve bir bölgenin doğal vejetasyonunun yok edilerek tarım arazilerinin açılmasıdır. Sulama sistemleri, tuzlu sulama suyu veya aşırı sızma ve ardından yükselen su seviyeleri nedeniyle tuzlanma ve su baskınlarına neden olabilir (Rhoades ve ark., 1992). Bitkiler tarafından topraktan uzaklaştırılan tuz miktarı ihmal edilebilir düzeydedir, dolayısıyla tuz kök bölgesinde birikir. Bu birikim yıkanarak ve drenaj ile azaltılabilir. Tuza toleranslı bitkiler, tuza duyarlı bitkilerin toprağı yıkama ihtiyacının sadece yarısına ihtiyaç duyar (Rhoades ve ark., 1992). Bu nedenle, bitkilerin tuz toleransının iyileştirilmesi, hem su almak hem de tuzlu suyu atmak için gerekli olan sulama maliyetlerini azaltabilir. Küresel ölçekte, şu anda ekilebilir arazinin her 3 dakikada bir hektarının ikincil kaynaklı tuzlanma nedeniyle verimsiz hale geldiği tahmin edilmektedir (Zhu ve ark., 2005). Ayrıca; sulanan arazilerin 10 ila 20 mega hektarının (Mha) her yıl sıfır üretkenliğe doğru bozulduğu tahmin edilmektedir (Choukr-Allah, 1996; Hamdy, 1996).

Tuzluluk aynı zamanda kuru tarımdan da kaynaklanabilir (Halvorson, 1990). Bu “kuru tuzluluğun” sebebi, kuru tarım için arazi açılması ve çok yıllık doğal bitki örtüsünün tek yıllık ürünlerle yer değiştirilmesidir. Çok yıllık derin köklü doğal bitki örtüsünün, sığ köklü tek yıllık mahsuller veya meralar ile değiştirilmesi, toprak altının daha ıslak olmasına ve sığ köklerin ulaşamayacağı yerde daha büyük drenaja yol açarak sonuçta artan su seviyelerine yol açar. Orta derecede yağış alan bölgelerde (350-600 mm) tarım arazisi açılması, su seviyelerinin yükselmesine ve tuzlu su sızıntıları oluşmasına neden olur. Tek yıllık ürünler bütün yağmuru kullanmaz ve orjinal çok yıllık bitki örtüsünden daha fazla yağmur suyunun köklerinden kaçmasına

izin verir. Bu "kuru tuzluluk", ürün rotasyonlarıyla yönetilebilir. Yonca gibi köklü çok yıllık türlerin yetiştirilmesi su seviyelerini düşürebilir (Dunin ve ark., 2001). Ancak yalnızca drenaj yapabilen yani suyu alan (köklü çok yıllık bitkiler, yonca gibi) türler için değil, su seviyesi düşürüldüğünde toprakta bir miktar tuz bırakılacağından tek yıllık bitkiler için de tuz toleransı gerekecektir.

1.1.4. Tuzluluğun ekonomik etkileri

Toprak tuzluluğunun ABD, Avustralya, Çin, Hindistan ve Pakistan da dahil olmak üzere dünyanın birçok ülkesinde gıda üretimi üzerinde önemli bir etkisi vardır ve bu da tarım sektörüne yıllık yaklaşık 27,3 milyar dolar zarar vermektedir (Qadir ve ark., 2014).

Türkiye’de tuzluluğun sorun olduğu ovalar incelendiğinde Harran, Amik, Konya ve Aşağı Seyhan ovası dikkati çekmektedir. Son yıllarda hızla artan tuzlanmanın etkileri tarımsal üretimi olumsuz yönde etkilemektedir. Tuzluluğun şiddeti arttıkça verim kaybı da artmaktadır. Örneğin; Harran ovasında tuzluluk sonucu pamuk ve buğday üretiminde meydana gelen ekonomik kaybın 4 811 347 TL, brüt kaybın ise 1 971 968 TL olduğu bilinmektedir. Ayrıca pamuk üretiminde verim kaybı hafif tuzlu topraklarda 840 kg/ha, orta tuzlu topraklarda 1 040 kg/ha, şiddetli tuzlu topraklarda 1 700 kg/ha’dır (Topaloğlu, 2006).

Toprakta tuzluluk sorununa kolay bir çözüm yoktur. Toprağın tuzlanmasının sulama veya arazi açılmasından kaynaklandığı durumlarda, sorun, ürün rotasyonu veya drenaj gibi değişik tarımsal yöntemlerle çözülebilir. Tuzluluğun toprakta doğal olarak mevcut olduğu, küresel ısınmanın ve deniz suyunun yükselmesinin yol açtığı deniz suyunun karışmasından kaynaklandığı durumlarda temel mahsullerin üretimi ancak daha fazla toleranslı çeşitlerin yetiştirilmesiyle çözümlenebilir (Shabala ve Munns, 2017).

Kinoa gibi yeni halofitik mahsullerin geliştirilmesi, oldukça tuzlu topraklarda hayvanları otlatmak için tuza toleranslı yemlik bitkilerin kullanılması gibi girişimler küresel gıda üretimini korumanın alternatif bir yoludur (Shabala ve Munns, 2017).

Su mevcut olduğunda, yeni sulama planları geliştirme ekonomisi konusunda kararlar alınması ve bu kararların çevresel ve sosyal etkilerinin düşünülmesi gerekmektedir. Sulama suyunda başlangıçta tuz oranı düşük olmasına rağmen, birçok sulama sistemi kısa sürede toprak tuzluluğunu artırmaktadır (Szabolcs, 1989). İlerleyen zamanlardaki zor kararlar ise, sulama veya arazi açılması nedeniyle tuzlu hale gelmiş toprakların nasıl arıtılacağıdır.

1.2. Tuzluluktan Kaynaklanan Fizyolojik Sınırlamalar

1.2.1. Osmotik stres

Topraktaki 4 dS/m veya 40 mM’lık tuz konsantrasyonu, bitkilerin su alma kabiliyetini olumsuz etkileyen yaklaşık -0,2 MPa’lık bir osmotik potansiyele sahiptir. Bir çözeltinin osmotik potansiyeli, $\Psi = -mRTi$ formülü ile hesaplanabilir. Burada Ψ osmotik potansiyeli (MPa olarak ifade edilir), m konsantrasyonu (litre su başına molalite), R evrensel gaz sabitini, T Kelvin cinsinden mutlak sıcaklığı ve i de iyonlaşma sabitini ifade eder. Bu osmotik etki, büyüyen dokularda hücre genişleme hızını ve yapraklardaki stoma açıklığının derecesini ayarlamak için içsel sinyaller oluşturabilir. Stoma CO₂ iletkenliğindeki azalma, yapraklardaki fotosentetik etkinliği sınırlar, bunun sonucunda asimilatların bitkinin hem yaprak hem de köklerdeki (yapraklar genellikle köklerden daha fazla etkilenmesine rağmen) meristematik ve büyüyen dokularına taşınım hızı azalır (Munns ve Sharp, 1993). Osmotik stres oluşumu ortamda bulunan suyun kullanılabilirliğini azaltır ve bu olaya “fizyolojik kuraklık” denir (Tuteja, 2007).

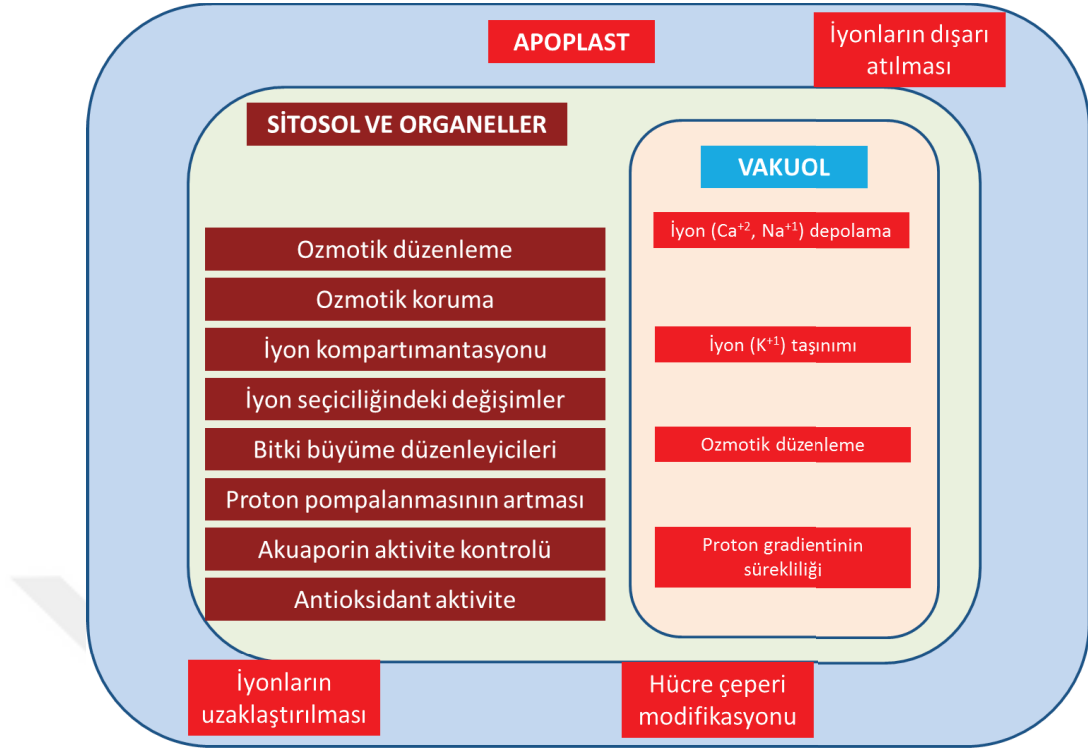
Toprak tuzluluğundaki artışın ardından azalan yaprak büyüme hızı temel olarak tuzun kökler etrafındaki osmotik etkisinden kaynaklanmaktadır. Toprak tuzluluğundaki ani bir artış, yaprak hücrelerinin su kaybetmesine neden olur, ancak

bu hücre hacmi ve turgor kaybı geçicidir (Passioura ve Munns, 2000). Saatler içinde, osmotik düzenleme sayesinde hücreler orjinal hacmini yeniden kazanır, ancak buna rağmen, hücre büyüme hızı azalır (Passioura ve Munns, 2000; Fricke ve Peters, 2002). Günlerle ifade edilebilecek süreçte ise, hücre uzamasında ve hücre bölünmesinde azalma, yaprak büyüme hızında azalma ve bitkinin toplam büyüme hızında azalma meydana gelir. Yaprak alanındaki genişlemeden daha fazla kalınlaşma meydana gelir ve bu nedenle yapraklar sukkulent bir yapı kazanır.

Orta dereceli tuz stresinde, lateral sürgün gelişiminin inhibisyonu haftalar sonra belirgin hale gelir ve aylar sonra erken çiçeklenme veya daha az sayıda çiçek oluşturma sonucunda reproduktif gelişim üzerinde olumsuz etkiler ortaya çıkar. Bu süre zarfında, bazı yaşlı yapraklar ölebilir. Ancak genç yaprakların üretimi devam eder. Bitki büyümesindeki tüm bu değişiklikler, tuzun osmotik etkisine verilen tepkilerdir ve kuraklık tepkilerine benzerdir (Shabala ve Munns, 2017).

Yaprak gelişimindeki azalma, kök dışındaki tuzlardan kaynaklanmaktadır. Bu azalmanın büyük ölçüde tuzun osmotik etkisinden dolayı olması, konsantre Hoagland çözeltisi (Termaat ve Munns, 1986), KCl gibi diğer tek tuzlar, mannitol, polietilen glikol (PEG) gibi iyonik olmayan çözücülere benzer karışık tuzlar kullanılarak yapılan deneylerle desteklenmiştir (Yeo ve ark., 1991). Bu farklı osmotik potansiyellerin tümü, yaprak genişlemesi üzerinde NaCl ile benzer kalitatif etkiye sahiptir. Kökler yapraktan ziyade doğrudan tuza maruz kaldıklarından, çelişkili görünse de benzer bir durum, köklerde de görülür. Ancak kök hücrelerinin su alımı konusunda sahip oldukları kontrol mekanizmaları, aşırı miktardaki tuzu dışlama kabiliyeti ile birleştiğinde, tuz içeriklerini hassas bir şekilde kontrol etmelerini ve toksisiteyi önlemelerini sağlar (Shabala ve Munns, 2017).

Bitkiler tuz stresine maruz kaldıklarında ilgili biyokimyasal mekanizmaları devreye sokmaktadırlar. Bunlar Şekil 1.2.'de şematik olarak gösterilmiştir.



Şekil 1.2. Bitkilerde tuz stresi ile ilgili biyokimyasal fonksiyonların şematik gösterimi (Yılmaz ve ark., 2011).

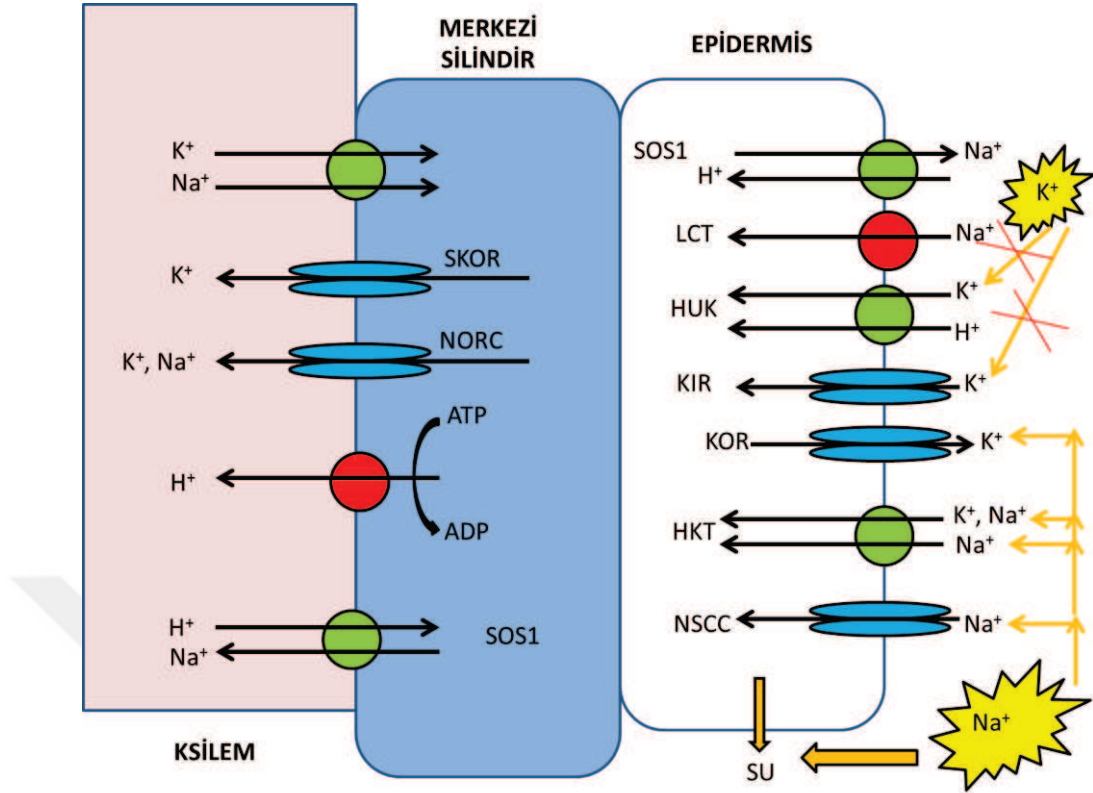
1.2.2. İyon stresi

Tuzluluğun bitki büyümesi üzerinde neden olduğu ikinci ana kısıtlama, hücre sitozolündeki Na^+ toksisitesi ve iyonik dengesizliktir. Na^+ ve K^+ arasındaki fiziko-kimyasal özelliklerin benzerliği (yani iyonik yarıçap ve iyon hidrasyon enerjisi) nedeniyle, Na^+ enzimatik reaksiyonlar, protein sentezi ve ribozom fonksiyonları gibi sitoplazmada anahtar metabolik işlemlerde ana bağlanma bölgeleri için K^+ ile rekabet eder (Marschner, 1995). 50'den fazla sitoplazmik enzimin K^+ tarafından aktive edildiği düşünüldüğünde, hem kök hem de yaprak dokularında metabolizmanın bozulması söz konusudur. Tuzluluk ayrıca bir bitkinin Ca^{+2} , N, P ve Mg^{+2} gibi diğer temel besinleri alma ve metabolize etme yeteneğini de etkiler. Bu sürece aşağıda listelenen çeşitli ana faktörler katkıda bulunmaktadır (Shabala ve Cuin, 2008). Bunlar Şekil 1.3.'te şematik olarak da gösterilmiştir.

- Topraktaki yüksek Na^+ konsantrasyonları, birçok temel besin maddesinin alınımını önemli ölçüde azaltır ve bunları bitkiler için daha az kullanılabilir hale getirir (Şekil 1.3.'te K^+ için gösterildiği gibi). Örnek olarak, toprak

çözeltisinde 100 mM NaCl'nin varlığı Ca^{+2} alımında yaklaşık üç kat düşüşe neden olur.

- b. Na^+ ; K^+ , Mg^{+2} veya NH_4^+ gibi birçok önemli katyonla doğrudan rekabet edebilir (Şekil 1.3.). Bu olay taşıyıcıların afinitesini hem düşürerek (örneğin; seçici olmayan katyon (NSCC)) hem de yükselterek (örneğin HKT) etki gösterebilir.
- c. Pozitif yüklü Na^+ plazma membranını geçtiğinde önemli bir membran depolarizasyonu meydana gelir. Bu depolarizasyon, termodinamik olarak membrandan geçmesi imkansız olan birçok temel katyonun pasif olarak alınmasını sağlar ve aynı zamanda, bazılarının akışını önemli ölçüde artırır (örneğin, depolarizasyon yoluyla K^+ sızıntısı- K^+ kanallarının dışa doğru aktifleştirilmesi; Şekil 1.3.'teki KOR).
- d. Tuzlu koşullar altında bitkiyi osmotik etkiden korumak için kullanılan çeşitli osmolitlerin sentezinin artırılması mevcut ATP havuzunu ciddi şekilde azaltır ve yüksek afiniteli katyon alımını daha da sorunlu hale getirir. Bu aynı zamanda; NO_3^- veya PO_4^{-3} gibi anyonların taşınması için gerekli enerji H^+ -ATPaz aktivitesi ile sağlanmasından dolayı bunların alımını da önemli ölçüde azaltır.



Şekil 1.3. Tuzlu koşullarda bitki köklerinde radyal Na^+ ve K^+ alımının ve ksilem yüklenmesinin ana yolları (Shabala ve Munns, 2017).

1.2.3. Oksidatif stres

Oksidatif stres, kimyasal olarak reaktif olan oksijen türlerinin (AOT) biyolojik yapılar üzerindeki toksik etkisi olarak tanımlanmaktadır. Hem osmotik olarak indüklenen stoma kapanması ve hem de tuzlu koşullar altında sitozolde yüksek seviyelerde toksik Na^+ birikmesi fotosentetik sisteme zarar verir ve bir bitkinin fotosentetik pigmentler tarafından absorbe edilen ışığı tam olarak kullanma kapasitesini azaltır. Bu, yeşil dokularda AOT oluşumuna yol açar. AOT'nin zararlı etkileri, hücresel membranlarda lipid peroksidasyonuna sebep olması, DNA hasarı, protein denatürasyonu, karbohidrat oksidasyonu, pigment parçalanması ve enzimatik aktivitenin bozulması gibi etkilerdir (Scandalios, 1993; Noctor ve Foyer, 1998). AOT üretiminin ana kaynakları, hücre duvarı peroksidaz ve amin oksidaz, plazma zarı NADPH oksidaz, mitokondri, kloroplast ve peroksizomlardaki hücre içi oksidazlar ve peroksidazlardır. Tüm bu AOT Tablo 1.2.'de verilmiştir. Canlılar bu AOT'ni detoksifiye etmek için enzim ve antioksidan maddelere sahiptirler. Bunlar Tablo 1.3.'te verilmiştir.

Tablo 1.2. Aktif oksijen türleri

Serbest Radikal		Radikal olmayan	
Süperoksit radikali	$O_2^{\cdot-}$	Hidrojen peroksit	H_2O_2
Hidroksil radikali	$OH^{\cdot}$	Hipobromöz asit	$HOBr$
Hidroperoksil radikali	$HO_2^{\cdot}$	Hipokloröz asit	$HOCl$
Karbonat radikali	$CO_3^{\cdot-}$	Ozon	O_3
Peroksil radikali	$RO_2^{\cdot}$	Tekli oksijen	$O_2^1 \Delta_g$
Alkoksil radikali	$RO^{\cdot}$	Organik peroksitler	$ROOH$
Karbondioksit radikali	$CO_2^{\cdot-}$	Peroksinitrit	$ONOO^{\cdot}$
Tekli radikal	$O_2^1 \Sigma_g^+$	Peroksinitrat	$O_2NOO^{\cdot}$
		Peroksinitröz asit	$ONOOH$
		Peroksomonokarbonat	$HOOCO_2^{\cdot-}$

Tablo 1.3. AOT ile ilgili bazı enzim ve antioksidan maddeler (Gechev ve ark., 2006).

Enzim/Antioksidan	Fonksiyon	Lokalizasyon
SOD	$O_2^{\cdot-}$ 'nin dismutasyonu ile H_2O_2 oluşumunu sağlar.	sit, klo, mit, per
CAT	İndirgeyiciye gereksinim duymadan H_2O_2 'yi detoksifiye eder.	mit, per, gli
APX	İndirgeyici olarak askorbat ile H_2O_2 detoksifikasyonu sağlar.	sit, klo, mit, per
MDHAR	İndirgeyici olarak NAD(P)H ile monodehidroaskorbat radikallerini indirger.	sit, klo, mit
DHAR	İndirgeyici olarak GSH ile dehidroaskorbat radikallerini indirger.	sit, klo, mit

Tablo 1.3. (Devamı)

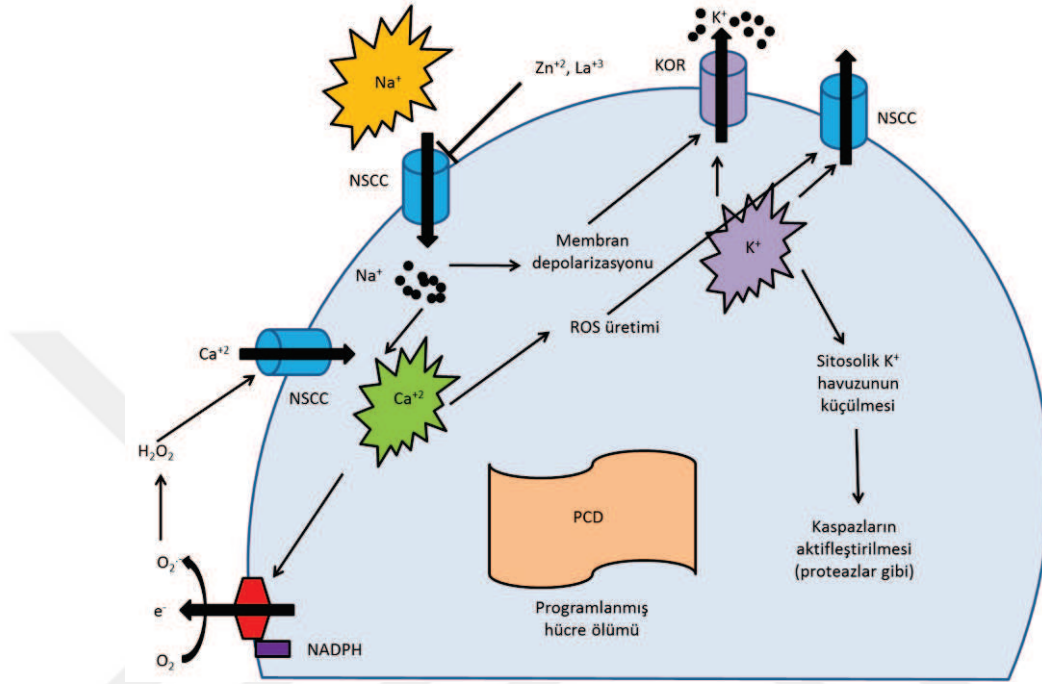
GR	İndirgeyici olarak NADPH ile yükseltgenmiş glutatyonu indirger.	sit, klo, mit, per
POX	İndirgeyici olarak çeşitli substratları kullanarak H_2O_2 'yi detoksifiye eder; hücre duvarı polimerleri ile etkileşim içindedirler.	sit, hd, mit, vak
GPX	İndirgeyici olarak GSH kullanarak lipidleri hidroperokside eder ve H_2O_2 'yi detoksifiye eder.	sit, klo, mit, er
GST	Lipit hidroperoksitleri detoksifiye eder ve DHAR aktivitesi sergiler.	sit, klo, mit, nuk, apo
Askorbat	APX substratıdır; H_2O_2 'i detoksifiye eder.	sit, klo, mit, per, apo, vak
Glutasyon	Glutasyon transferazlar ve glutasyon redüktazların substratıdır. H_2O_2 ve diğer hidroperoksitleri detoksifiye eder.	sit, klo, mit, per, apo, vak
α -tokoferol	Membran lipidlerini peroksidasyondan korur, lipit peroksitlerini detoksifiye eder ve 1O_2 giderir.	membranlar
Karotenoidler	1O_2 giderir, ABA'nın haberci molekülüdür; fotosentezde etkindir.	klo, kro, ami
Flavonoidler	Direk olarak H_2O_2 temizler.	vak

hd: hücre duvarı, apo: apoplast, sit: sitozol, klo: kloroplast, kro: kromoplast, ami: amiloplast, mit: mitokondri, er: endoplazmik retikulum, vak: vakuol, per: peroksizom, gli: glioksizom, nuk: nükleus

Genel olarak, tuzlu koşullar altında AOT üretimi fotosentez ve solunum gibi iki anahtar metabolik işlemin bozulmasına sebep olur. Bitkiler, su kaybını en aza indirmek için stoma iletkenliğini azaltarak tuz stresine cevap verirler. Sonuç olarak, absorbe edilen ışığın miktarı fotosentezde kullanılabilecek ışık miktarını aşar (Özgür ve ark., 2013). Bu, fotosistemler yoluyla elektron taşıma hızını azaltır ve AOT üretiminin artmasına neden olur (Allakhverdiev ve ark., 2002). Mitokondriyal solunum, tuz kaynaklı AOT üretiminin bir başka ana kaynağıdır. Tuz stresi sırasında ubikinon havuzunun aşırı indirgenmesi, elektronların mitokondriyal elektron taşıma zincirinin I ve III komplekslerinden, O_2^- üretimi ile sonuçlanan moleküler oksijene verilmesine yol açar (Noctor ve ark., 2007; Miller ve ark., 2010). Doğal olarak tuza toleranslı halofit türler, AOT detoksifikasyonu için ubikinon havuzundan elektronları uzaklaştırmak ve H_2O oluşturmak üzere bunları oksijene transfer etmek için alternatif oksidazın (AOX) aktivitesini artırır (Ottow ve ark., 2005; Millar ve ark., 2011). Temel olarak; *Arabidopsis*'teki alternatif oksidazın (*Ataox1a*) aşırı ekspresyonu, AOT oluşumunu azaltmış ve tuz stresi sırasında büyümeyi %30-40 oranında artırmıştır (Smith ve ark., 2009).

Tuzlu koşullar altında AOT üretimi sadece yaprakta değil aynı zamanda kök dokularında da meydana gelir (Luna ve ark., 2000; Mittler, 2002; Miller ve ark., 2008). *Arabidopsis*'te, kökün 100 mM NaCl'ye maruz kalması, hidroksil radikali üretiminde 2,5 ila 3 kat artışa neden olurken, 250 mM NaCl, 4 ila 4,5 kat $HO^\bullet$ artışını tetiklemiştir (Demidchik ve ark., 2010). Köklerde AOT birikimi çok hızlı gerçekleşir (dakikalar içinde) ve hücre metabolizması üzerinde hızlı ve çok önemli bir etkisi vardır. İlk olarak, AOT hızlı bir Ca^{+2} alımını tetikleyen Ca^{+2} geçirgen plazma membran kanallarını doğrudan aktive eder (Demidchik ve ark., 2003). Sitozolik Ca^{+2} 'da ortaya çıkan artış, NADPH oksidazı aktive eder ve pozitif geri bildirim mekanizmalarıyla sitozolde Ca^{+2} seviyelerinde daha fazla artışa neden olur (Lecourieux ve ark., 2002). AOT'nin ayrıca belirli bir K^+ geçirgen NSCC (Seçici olmayan katyon kanalı) kanalı sınıfını aktive ettiği bilinmektedir (Demidchik ve ark., 2003). Sitozolden büyük bir K^+ sızıntısı; sitozolik K^+ havuzunda hızlı bir küçülme ile sonuçlanır (Shabala ve ark., 2006). Birlikte ele alındığında, sitozolik Ca^{+2} 'da sürekli yükselme ve K^+ havuzunun tükenmesi kaspaz benzeri proteazları aktive eder ve

programlanmış hücre ölümünü tetikler (Shabala, 2009) (Şekil 1.4.). Bitki köklerinde tuzluluk kaynaklı programlanmış hücre ölümü, stresin başlamasından bir saat sonra gözlenir. Bu, tuzluluk stresinin osmotik bileşeninin etkisiyle karşılaştırılabilir.



Şekil 1.4. Bitkilerde apoptoz sırasında önerilen iyon spesifik sinyal modeli. KOR, depolarizasyonla aktive edilen dışa doğru K^+ kanalı; NSCC, seçici olmayan katyon kanalı; PCD, programlanmış hücre ölümü; AOT, aktif oksijen türleri (Shabala, 2009).

1.2.4. Bitki büyümesi üzerine etkisi

Toprak suyundaki tuzlar, bitki büyümesini iki nedenden dolayı inhibe eder:

- Toprak çözeltisindeki tuzun varlığı, bitkinin su alma kabiliyetini azaltır ve bu da büyüme hızının azalmasına yol açar. Buna tuzluluğun osmotik veya su eksikliği etkisi denir.
- Eğer bitkiye aşırı miktarda tuz girmişse; transpirasyon akışındaki tuz; transpirasyon yapan yapraklara zarar verir ve bu da büyümede daha fazla düşüşe neden olabilir. Buna tuzluluğun tuza özgü veya iyon fazlalığı etkisi denir (Greenway ve Munns, 1980). Tuz toleransı tanımı, genellikle uzun süre büyümeden sonra, tuzlu olmayan topraktaki bitkilere göre tuzlu topraktaki bitkilerin biyokütle üretiminin yüzdesidir. Yavaş büyüyen, uzun ömürlü veya

kültür bitkisi olmayan türler için, biyokütle üretimindeki azalmayı değerlendirmek genellikle zordur, bu nedenle çoğunlukla hayatta kalma yüzdesi kullanılır.

Toprak çözeltisindeki tuz ("osmotik stres"), yaprak büyümesini, bundan daha az oranda kök büyümesini, stoma iletkenliğini ve dolayısıyla fotosentezi azaltır (Munns, 1993). İlgili hücrel ve metabolik süreçler kuraklıktan etkilenen bitkilerle tuzdan etkilenen bitkiler arasında ortaktır (Munns, 2002). Yeni yaprakların oluşturulma hızı kuraklık stresi altındaki bir bitki için olduğu gibi büyük ölçüde toprak çözeltisinin su potansiyeline bağlıdır. Tuzların kendileri, büyüyen dokularda büyümeyi engelleyen konsantrasyonlarda birikmez. Meristematik dokular, büyük ölçüde tuzun etkili bir şekilde çıkarıldığı floemden beslenir ve hızla uzayan hücreler, ksileme ulaşan tuzu genişleyen vakuollerinde barındırabilir. Bu nedenle, bitki tarafından alınan tuz yeni yaprakların büyümesini doğrudan engellemez (Shabala ve Munns, 2017).

Bitki içindeki tuz yaşlı yaprakların yaşlanmasını artırır. Tuzun uzun süre boyunca yaprakların içine taşınması, çok yüksek Na^+ ve Cl^- konsantrasyonlarına neden olur ve bitkiler ölür. Yaprak ölüm hızı, bitkinin hayatta kalabilmesi için çok önemlidir. Yeni yapraklar sürekli olarak eski yaprakların ölümünden daha yüksek bir oranda üretilirse, sayıları az olsa da bitkinin çiçek ve tohum üretmesine yeterli miktarda fotosentez yapar. Bununla birlikte, yaprak ölüm oranı yeni yaprakların üretilme hızını aşarsa, bitki tohum üretmek için hayatta kalamaz. Tek yıllık bir bitki için, yaprak alanı çiçeklenmeyi başlatmak ve tohum oluşturmak için gerekli fotosentetik ürünleri sağlamak için henüz yeterliken zamana karşı bir yarış olur. Çok yıllık türler için ise, dormansiye girme ve böylece stresi atlatma şansı vardır (Shabala ve Munns, 2017).

Bu iki durum, zaman içinde tuzluluğa iki fazlı bir büyüme tepkisi verilmesine neden olur (Munns, 1993; Munns ve ark., 1995). Büyüme azalmasının ilk aşaması hızla gerçekleşir ve köklerin dışındaki tuzdan kaynaklanır. Daha sonra; gelişmesi zaman alan ve iç zararlanmalarla sonuçlanan ikinci bir büyüme azaltma aşaması vardır. İlk büyüme azalması, tuzun köklerin dışındaki ozmotik etkisinden kaynaklanır ve tuza

duyarlı bir bitkinin daha toleranslı bir bitkiden ayırt edici özelliği, tuzun transpirasyon yapan yapraklarda zaman içinde toksik seviyelere ulaşmasını engelleyememesidir.

1.2.5. Fotosentetik mekanizmanın bozulması

Tuzluluğun en kolayca ölçülebilen bitki tepkisi, stoma açıklığındaki bir azalmadır. Stoma yanıtları, kuşkusuz, tuzun köklerin dışındaki osmotik etkisiyle indüklenir. Tuzluluk, stoma iletkenliğini hızlı bir şekilde etkiler. Öncelikle ve geçici olarak kararsız su ilişkileri nedeniyle ve kısa bir süre sonra absisik asidin (ABA) lokal sentezi sebebiyle stoma iletkenliği etkilenir (Fricke ve ark., 2004). Arpaya 100 mM NaCl ilavesinde 10 dk içerisinde fotosentetik dokularda ABA'da kısa süreli bir artış tespit edilmiştir (Fricke ve ark., 2006). Ancak, ABA'nın dokudaki seviyeleri kontrol konsantrasyonlarına dönerken, azalan transpirasyon hızı saatler içinde stabilize olmuştur (Fricke ve ark., 2004; Fricke ve ark., 2006). Bu stoma yanıtı, muhtemelen kurak topraklardaki bitkilerde olduğu gibi kök sinyalleriyle düzenlenir (Davies ve ark., 2005). Bu durum tuzlu alanlarda dengeleme basıncı uygulanarak su seviyesi yüksek tutulan bitkilerde stomanın kapanması ile kanıtlanmıştır (Termaat ve ark., 1985).

Tuz uygulanmış bitkilerde birim yaprak alanı başına fotosentez hızı, stoma iletkenliği azalsa bile genellikle değişmez (James ve ark., 2002). Bu paradoks, hücre anatomisindeki, daha küçük ancak daha kalın yaprakların oluşumuna neden olan ve birim yaprak alanı başına daha yüksek bir kloroplast yoğunluğuna yol açan değişikliklerle açıklanmaktadır. Fotosentez, birim alan yerine klorofil bazında ifade edildiğinde, tuzluluktan kaynaklanan bir azalma genellikle ölçülebilir. Her iki durumda, da tuzluluktan dolayı yaprak alanındaki azalma, bitki başına fotosentezin her zaman azaldığı anlamına gelir.

Fotosentetik dokularda tuz birikimi, bitişik grana membranlarında yığılma, tilakoidlerin büzüşmesi veya şişmesi ve klorofillerin parçalanması gibi birçok soruna yol açar. Aynı zamanda kloroplast sayısında azalma ve kloroplast kümelenmesi gibi

sonuçlar da ortaya çıkabilir. Tuza bağlı olarak klorofil miktarındaki azalma klorofil sentezinin azalmasından veya klorofilin parçalanmasının artmasından olabilir. Klorofil parçalanması genellikle klorofilaz enziminin aktivitesinin artmasıyla ortaya çıkar (Parida ve Das, 2005; Ashraf, 2004; Rahman ve ark., 2000).

Bitkinin tuzluluğa karşı direncinin büyük bir kısmı, kuraklık ve diğer abiyotik streslerde de olduğu gibi fazla ışığı dağıtma yeteneğinden kaynaklanır (Chaves ve ark., 2009). Su stresinin, fotosentez üzerindeki etkileri düşük toprak nemi veya yüksek toprak tuzluluğundan dolayı doğrudan (örneğin, stomalar ve mezofil yoluyla difüzyon sınırlamaları ve fotosentetik metabolizmadaki değişiklikler gibi) veya birçok stres faktörünün üst üste binmesinden kaynaklanan oksidatif stres gibi dolaylı olabilir (Chaves ve ark., 2009).

Yüksek tuzlulukta, yapraklarda aşırı seviyelerde tuz birikebilir. Tam olarak toksisitelerini nasıl ortaya çıkardıkları bilinmemektedir. Apoplastta birikebilirler ve mezofil hücrelerini dehidre edebilirler, sitoplazmada birikebilirler ve karbonhidrat metabolizmasında yer alan enzimleri inhibe edebilirler veya kloroplastta birikebilir ve fotosentetik aktiviteyi etkileyebilirler. Hasarın Cl^- yerine Na^+ kaynaklı olması muhtemeldir, ancak bu kesin olarak bilinmemektedir (Munns ve Tester, 2008). Na^+ 'nın toksik etkisi doğrudan fotosistemler üzerine veya H^+ ile bağlantılı Na^+ çıkış mekanizmalarını etkilemesi nedeniyle pH homeostazı üzerinde olabilir.

1.2.6. Klorofil a floresansı

Bitkisel verimliliği etkileyen her türlü çevresel stres faktörü fotosentez olayını da etkilemektedir. Bu nedenle stres fizyolojisi ile ilgili çalışmalarda en fazla incelenen olaylardan biri de fotosentezdir. Günümüze kadar fotosentez hızının veya fotosentetik aktivitenin ölçülmesine yönelik birçok metod geliştirilmiştir. Bu yöntemler genellikle gaz alış verişinin, atmosferden alınan CO_2 miktarının, atmosfere verilen O_2 miktarının ya da fotosentez sonunda oluşturulan karbonhidratlardan ileri gelen ağırlık artışının ölçülmesi ilkesine dayanmaktadır (Kacar, 2006).

Günümüzde fotosentezin ölçülmesinde kullanılan en modern ve hassas teknik klorofil a floresansıdır (Maxwell ve Johnson, 2000; Hunt, 2003; Baker ve Rosenqvist, 2004). Klorofil a floresans veriminde bazı değişimlerin meydana geldiği ilk olarak Kautsky ve ark., (1960) tarafından gözlenmiştir. Bu araştırmacılar fotosentetik materyalin karanlık ortamdan aydınlığa çıkarılması durumunda klorofil a floresansı veriminde çok kısa bir süre için artış olduğunu gözlemişlerdir. Klorofil a floresans analizlerinin temel prensibi oldukça basittir. Klorofil molekülleri tarafından absorblanan ışık enerjisinin izleyebileceği üç yol vardır. Absorblanan ışık enerjisi ya elektron taşıyım reaksiyonlarının gerçekleşmesi için kullanılır ya da ortama ısı veya ışık olarak geri verilir. Absorblanan ışığın ortama daha uzun dalga boylu ışık olarak geri verilmesi olayına “floresans” adı verilir. Bu olay kloroplastlardaki klorofil a molekülleri tarafından gerçekleştirildiği için genel olarak “klorofil a floresansı” olarak bilinmektedir. Bu üç olay birbiriyle sürekli rekabet halindedir ve herhangi birinin etkinliğindeki artış, diğer ikisinin etkinliklerinin azalmasına yol açar. Bu durumda klorofil floresans veriminin ölçülmesi ile fotokimyasal olayların etkinliği ve ısı olarak ortama geri verilen enerji miktarı hakkında da bir fikir elde edilebilmektedir (Maxwell ve Johnson, 2000).

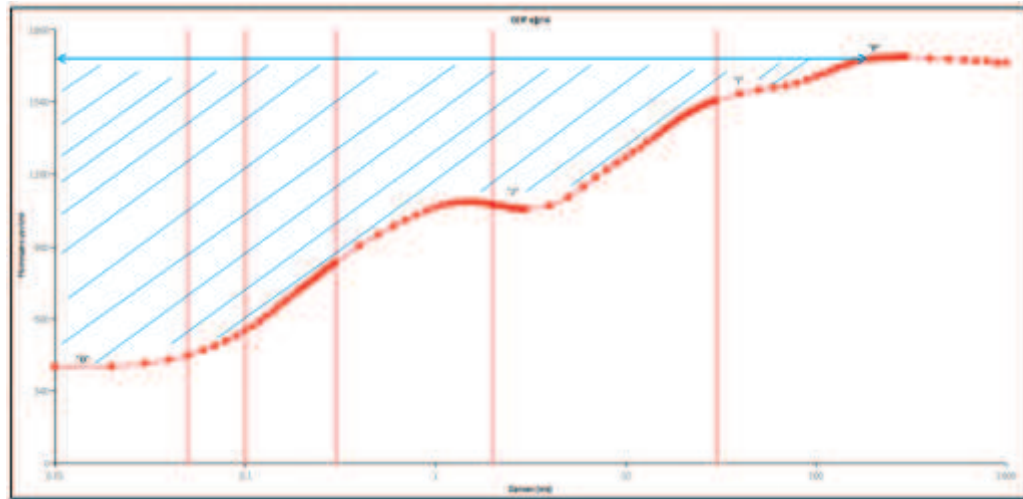
Klorofil a floresansı ölçümleri ile FS II'nin durumu hakkında bilgi elde edilmektedir. Klorofil moleküllerinin absorbladığı ışık enerjisinin ne kadarının fotosistem II tarafından kullanıldığı ve fazla ışık enerjisi nedeniyle FS II'de meydana gelen zararın boyutları gibi konularda fikir vermektedir. FS II'de meydana gelen elektron hareketleri, tüm fotosentez hızı hakkında belirleyici etkiye sahiptir. FS II aynı zamanda, ışık etkisiyle çeşitli zararların meydana geldiği fotosentetik aygıtın en duyarlı bölgesi olarak bilinmektedir. Herhangi bir stres faktörünün etkili olduğu ilk bölgenin de FS II olduğu bilinmektedir (Maxwell ve Johnson, 2000). Bu tekniğin sağladığı en büyük avantajlardan biri de, herhangi bir stres faktörünün gözle görünür belirtilerinin gözlenmesinden çok daha önce stres etkilerinin belirlenmesini sağlamasıdır. Klorofil a floresansı ölçümleri ile bir bitkinin fotosentetik performansı hakkında değerli bilgiler elde edilmektedir. Ancak bu metodun asıl avantajlı olan yanı, diğer metodlarla elde edilemeyen bazı bilgiler sağlamasıdır. Floresans analizleri özellikle bitkilerin herhangi bir stres faktörünü tolere edebilme yeteneği ve bu stresin

fotosentetik aygıt üzerinde neden olduğu zararın boyutları hakkında bilgi sağlamaktadır.

1.2.6.1. Klorofil a floresansı indüksiyon kinetikleri

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

Klorofil a floresans indüksiyon kinetikleri ile ilgili ölçümlerden önce, yapraklara özel klipsler yardımıyla 45-60 dk boyunca karanlık adaptasyonu uygulanır. Böylece elektron taşınım sistemi elektronlardan tamamen kurtarılır ve tüm bileşenler okside forma geçirilir. Daha sonra yaprak yüzeyine yüksek yoğunlukta ışık uygulandığında floresans sinyalleri “O” noktasından (F₀; minimum floresans) “J” noktasına (F_J) ulaşır. Yaklaşık 3 ms içinde meydana gelen bu artışın nedeni, QA'nın FS II tarafından indirgenmesidir. Daha sonra floresans sinyalleri yaklaşık 30 ms içinde “I” noktasına ulaşır (F_I). Çünkü bu noktada plastokinon havuzu tamamen indirgenmiştir. Son aşamada ise floresans sinyalleri yaklaşık 300 ms içinde, FS I'in elektron akseptör bölgesi tamamen indirgendiği için “P” noktasına ulaşır (F_m, maksimum floresans) ve daha sonra birkaç dakika içinde floresans azalmaya başlar. “O” noktasında bütün QA molekülleri okside durumda olduğundan, reaksiyon merkezleri açıktır ve primer fotokimyasal olaylar hızlıdır. “P” noktasında ise tüm QA molekülleri indirgenmiş olduğundan, reaksiyon merkezleri kapalıdır. Elde edilen floresans sinyalleri ile zamanın logaritmik değerleri arasındaki ilişkiyi gösteren grafiğe “OJIP eğrisi” adı verilir (Govindjee, 2004). Bu eğrinin şekli klorofil a içeren tüm fotosistemler için benzerdir (Şekil 1.5.).



Şekil 1.5. OJIP eğrisi ve önemli zaman noktaları

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

JIP testinin uygulanmasıyla hesaplanan bazı parametreler reaksiyon merkezi (reaction center; RC) başına veya yaprak birim alanı (cross section; CS) başına ışık enerjisinin absorpsiyonu (absorbtion; ABS) ile ilgili enerji akışları, eksitasyon enerjisinin yakalanması (trapping; TR) ve elektron taşınımı (electron transport; ETR) ile ilgilidir. Ancak terminolojik anlamda kolaylık sağlamak için reaksiyon merkezi başına hesaplananlar “spesifik enerji akışları”, yaprak birim alanı başına hesaplananalar da “fenomenolojik enerji akışları” olarak adlandırılmaktadır. Bunların

ortaya çıkarılmasında, bazıları ölçülen bazıları da hesaplanmış olan parametrelerden faydalanılmaktadır. JIP testi aynı zamanda FS II'nin yapısında bulunan sekonder elektron alıcısı olan kinon B'yi (QB) indirgeyemeyen reaksiyon merkezlerinin miktarının ve FS II içerisindeki birimlerde meydana gelen enerji akışları hakkında da bilgi sağlamaktadır. JIP testi ile elde edilen ve bitki stres fizyolojisi alanında kullanılan bazı önemli parametreler Tablo 1.4.'te verilmiştir.

Tablo 1.4. JIP testinden elde edilen bazı parametreler ve tanımları (Kalaji, 2011).

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

Tablo 1.4. (Devamı)

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

1.2.7. Metabolik bozukluklar

Fotosentez ve büyüme hızı arasındaki sebep-sonuç ilişkisini çözmek zor olabilir. Düşük bir fotosentez hızının büyümenin yavaşlamasının nedeni mi yoksa sonucu mu olduğunu belirlemek her zaman kolay değildir. Tuz stresinin başlamasıyla, fotosentez hızında görülen azalmanın tek nedeni, yine tuz stresinin neden olduğu yaprak büyüme hızındaki azalma olmayabilir (Cramer ve Bowman, 1991; Passioura ve Munns, 2000; Fricke ve ark., 2004). Bunun diğer bir sebebi de kullanılmayan ve depo edilmiş olan karbohidrat miktarındaki artış da olabilir (Munns ve ark., 2000). Ancak, zamanla, kaynaktaki geri bildirim inhibisyon mekanizması, fotosentez hızını büyüme inhibisyonundan kaynaklanan azalma talebine uyacak şekilde hassas bir şekilde ayarlayabilir (Paul ve Foyer, 2001). Büyüyen dokularda kullanılmayan fotosentat birikimine neden olan yavaşlamış yaprak genişlemesi, fotosentezi azaltmak için geri bildirim sinyalleri üretebilir.

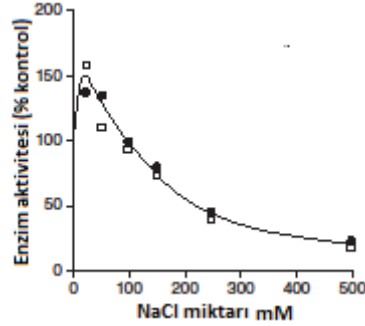
Bir bitkinin kuraklık veya tuzluluk koşullarında maruz kaldığı su stresi süresince karbon dengesi, suyun tükenmesi sırasında fotosentez hızındaki azalmanın derecesine ve hızına bağlıdır (Chaves ve ark., 2009). Stres yavaş yavaş gelişirse ve fotosentez az bir düşüşle devam ederse, karbonhidrat metabolizması, büyüme proseslerinden osmotik ayarlama sağlayan çözünür karbonhidrat havuzlarına; eğer stres yağmur veya sulama ile azaltılıyorsa, yeni bir büyüme kaynağı sağlayan depolama bileşiklerine (nişasta, fruktanlar) yönlendirilir. Bununla birlikte, eğer stres şiddetli ise ve olgun yapraklar zamanından önce yaşlanırsa, o zaman karbon dengesi bozulur ve bitki ölür.

Osmotik düzenleme için gereken giderler de bir bitkinin karbon dengesini etkiler. Osmotik düzenleme için fotosentez ürünlerinin büyümeden ziyade çözünebilir karbonhidrat havuzlarına yönlendirilmesi gerekli değildir. Na^+ ve Cl^- 'nin alımı ve ayrımı için, osmolitlerin sentezi için ATP'ye ihtiyaç vardır. Halofitler ve daha toleranslı bitki türleri, osmotik düzenlemelerinin büyük bir kısmı için organik bileşikler yerine iyonları kullanır, ancak yine de, zararları vardır. Bu, önemli miktarda solunum enerjisinin bu olaylara yönlendirilmesini gerektirir (Shabala ve Munns, 2017).

Yukarıda bahsedilen metabolik bozukluklar, en azından uzun vadede bitkiye faydalı olan adaptif mekanizmalardır, ancak zararlı ve potansiyel olarak ölümcül olan rahatsızlıklara da dönüşebilirler. Bu zararlı ve ölümcül olaylar metabolik hücrelerde Na^+ konsantrasyonları kontrol edilmezse ve toksik seviyelere yükselirse ortaya çıkar.

Halofitler, yapraklardaki iyon konsantrasyonu zamanla arttıkça bu iyonları vakuollerde biriktirerek Na^+ ve Cl^- toksisitesinden kaçınır. Halofitlerden *in vitro* olarak elde edilen enzimlerin tuz stresine halofit olmayanlardan elde edilen enzimlerden daha fazla tolerans göstermemeleri; vakuolde Na^+ ve Cl^- biriktirme mekanizmasının, yüksek toprak tuzluluğuna uyum için temel bir mekanizma olduğunu gösterir (Flowers ve ark., 2015). Örneğin, halofitlerden *Atriplex spongiosa* veya *Suaeda maritima*'dan elde edilen enzimler, NaCl 'ye karşı test ortamlarında fasulye veya bezelyeden ekstrakte edilen enzimler kadar hassastır (Greenway ve

Osmond, 1972). Bu durum, Şekil 1.6.'da malat dehidrojenaz enzimi için gösterilmiştir. Halofitlerden elde edilen enzimler doğal olarak tuza toleranslı değildir.



Şekil 1.6. Tuzun, *Atriplex spongiosa* (koyu semboller) ve fasulye (*Phaseolus vulgaris*) (açık semboller) kaynaklı malat dehidrojenazın aktivitesi üzerindeki etkisi

1.2.8. Na⁺ toksisitesi

Hücrelerdeki veya dokulardaki Na⁺ miktarı zamanla arttığında Na⁺ hücrelerin içinde bölünmelidir/paylaştırılmalıdır, böylece sitoplazmada ve organellerde konsantrasyonlar düşük tutulur ve belirli bir seviyenin üzerine çıkmaz. Sitoplazmanın sitozolik bileşeni için bu kritik konsantrasyon muhtemelen 10-30 mM civarındadır (Munns ve Tester, 2008), ancak bazı organeller için daha yüksek olabilir.

Na⁺ toksisitesi iyi tanımlanmamış olmasına rağmen yaygın bir kavramdır. Na⁺, bazı C4 türlerinin onsuz gelişemediği ve birçok C3 türünün topraktaki düşük Na⁺ konsantrasyonlarından faydalandığı bilindiği için genellikle potansiyel olarak toksik bir iyon olarak adlandırılır (Kronzucker ve ark., 2013). İlginç bir şekilde, Na⁺'nın neden toksik olduğu ve hangi konsantrasyonda toksik olduğu hakkında çok az şey bilinmektedir. Cheeseman (2013), sitozolde proteinler ve elektrolit konsantrasyonları arasındaki karmaşık ilişkilere dikkat çekmiştir; bir protein yapısında, iyonik kuvvet ve hem proteinlerdeki hem de sitozoldeki protein komplekslerinin stabilitesi, bireysel iyon özelliklerinin yanı sıra yük yoğunluğuna da bağlıdır.

Sitozoldeki Na⁺ konsantrasyonlarının doğrudan ölçümü, hacim çok küçük olduğundan zordur; hücre duvarı ile organeller arasında sadece 1-2 µm'lik ince bir

tabaka bulunur. Bitkilerde yapılan tek *in vivo* çalışma, 200 mM NaCl'de büyüyen arpa köklerinin korteks hücreleri üzerinde olmuştur. Katyon spesifik elektrotlar kullanılarak, 2-28 mM sitozolik Na^+ ve 40-60 mM arasında şaşırtıcı derecede düşük bir K^+ aktivitesi bulunmuştur (Carden ve ark., 2003). Hayvan hücreleri için daha fazla bilgi mevcuttur. Yaklaşık 150 mM Na^+ ile sıvı içinde yıkanan kalp kası hücrelerinin sitozolik Na^+ değeri sitozolde 10 mM'dan az olarak kaydedilmiştir (Bers ve ark., 2003). Bu değer 25 mM'a yükseldiğinde kalp krizi gerçekleşir (Murphy ve Eisner, 2009).

Bu konudaki diğer yaklaşım, bitki meristemlerinde ve mikroalglerde bulunan küçük vakuollere sahip hücrelerde yapılan ölçümlerdir. Bu veriler, Na^+ için 20-50 mM aralığında konsantrasyonları göstermektedir. 100 ve 335 mM NaCl içeren ortamda yetiştirilen *Chlorella*'da yapılan bir çalışmada sadece 21 mM Na^+ bulunmuştur (Greenway ve Setter, 1979). Sürgün ve kök uçlarının analizleri sonucunda da, orta ila yüksek NaCl konsantrasyonlarına maruz kalan bitkilerde 20-50 mM Na^+ bulunmuştur (Munns ve ark., 1988; Lazof ve Läubli, 1991; Zhong ve Läubli, 1994; Munns ve Rawson, 1999). Buradan, sitozoldeki normal Na^+ konsantrasyonlarının yaklaşık 10 mM olduğu ve toksik etkiler oluşmadan önce konsantrasyonların 10 ila 50 mM olabileceği sonucuna varabiliriz.

In vitro enzim çalışmaları, Na^+ 'un 30 mM NaCl üzerindeki konsantrasyonlarda enzimleri inhibe etmeye başladığını göstermiştir. Bazı çalışmalarda, NaCl içermeyen kontrole kıyasla, 100 mM tuz konsantrasyonuna kadar önemli bir inhibisyon yoktur ve bir aktivite uyarımı belirgindir (Şekil1.5.) Bununla birlikte, maksimum değere kıyasla, 30 mM NaCl'den itibaren progresif bir aktivite inhibisyonu vardır. Bu, sitozolde varsayılan konsantrasyon ile tutarlıdır (Shabala ve Munns, 2017).

Bitki mitokondrisindeki iyonlar ölçülmemiştir, bu nedenle hayvanlar için veriler uygun olabilir. Sıçanların kalp hücrelerinde, *in vivo* olarak floresansla tahmin edilen mitokondrilerdeki Na^+ , yarısı sitozolde olmak üzere yaklaşık 10 mM'dır (Donoso ve ark., 1992). Na^+ 'un bir dizi teknikle *in vivo* olarak tahmini yaklaşık 6 mM olarak

kabul edilmiştir (Bers ve ark., 2003; Murphy ve Eisner, 2009). Bu yazarlar mitokondriyal konsantrasyonun sitozolden daha düşük olduğunu düşünmektedir.

Bir dizi NaCl konsantrasyonuna maruz kalan izole edilmiş bitki mitokondrileri, *in vivo* olarak mevcut olduğu anlaşılan 10 mM Na⁺dan çok daha yüksek Na⁺ konsantrasyonlarını tolere eder. Bir dizi tahıl ve sebze türünden elde edilen mitokondri ile, O₂ alımının önemli inhibisyonu, sadece 100 mM NaCl'ün üzerinde meydana gelmiştir (Flowers ve Hanson, 1969; Flowers, 1974; Campbell ve ark., 1976). Bezelyeden izole edilen mitokondri halofit *Suaeda maritima*'nınakilere benzer şekilde yanıt vermiştir (Flowers, 1974). KCl'ün NaCl ile benzer etkileri olduğu bulunmuş ve bu sonuç Cl⁻'un de inhibitör etkiye sahip olduğunu düşündürmektedir. Çünkü sukroz ve mannitol gibi organik maddelerin oluşturduğu osmotik basınç, çok daha yüksek konsantrasyonlara kadar solunumun inhibisyonuna neden olmamıştır.

Flowers ve Hanson (1969), evre III solunumunun (ADP eklenmiş) inhibisyonunun, oksitlenen substrat ile değiştiğine işaret etmektedir. Bu olay Jacoby ve ark. (2016) tarafından daha ayrıntılı bir şekilde araştırılmıştır. Dış kaynaklı NADH substrat olarak sağlandığında ve elektron akışı, iç zar boyunca bir proton gradientinin oluşmasıyla birleştirildiğinde NaCl tarafından 50–200 mM aralığında solunumun uyarılabileceğini göstermiştir. Substratın süksinat veya malat olduğu durumlarda, eklenen NaCl'e yanıt olarak progresif bir inhibisyon vardır; böylece solunum 100 mM NaCl'de %50 azaltılmıştır. Yani, farklı elektron taşıma yolları, 0 mM ila 200 mM arasındaki NaCl konsantrasyonlarına farklı tepkiler göstermiştir. Tüm yollar, 400 mM'ın üzerindeki NaCl konsantrasyonları ile inhibe edilmiştir (Jacoby ve ark., 2016).

Kloroplastta mitokondri ve sitozolün aksine, Na⁺ ve Cl⁻ konsantrasyonları 100 mM civarında en uygun görünmektedir. Örneğin, 200 mM NaCl'de yetiştirilen ıspanaktan izole edilen kloroplastlar 165 mM Na⁺ ve 117 mM Cl⁻ içermektedir ve NaCl eklenmeden yetiştirilen kontrol bitkilerinden izole edilen kloroplastlar 96 mM Na⁺ ve 100 mM Cl⁻ içermektedir (Robinson ve ark., 1983). Yüksek tuzlulukta yetişen halofitlerde benzer değerler bulunmuştur (Flowers ve ark., 2015). Bununla tutarlı

olarak, izole edilmiş kloroplastlardaki O_2 oluşumu, 100 mM üzerindeki NaCl konsantrasyonları uygulanıncaya kadar inhibe edilmemiştir (Preston ve Chritchley, 1986).

1.2.9. Cl^- toksisitesi

Cl^- toksisite sorunu sıklıkla gündeme gelir. Aşırı derecede yüksek Cl^- konsantrasyonlarındaki yapraklar, Na^+ 'un çoğunu dışarıda tutan türlerde toksisiteye neden olabilir. “ Cl^- duyarlı” olarak kabul edilen ve Cl^- alımındaki genetik varyasyonun tuz toleransı ile korelasyon gösterdiği türler, yani Na^+ 'u eski köklerde, saplarda ve yaprak sapslarında durdurarak yapraklarda nispeten düşük konsantrasyonlarda tutanlar gibi görünmektedir (örn. soya fasulyesi, narenciye, asma). Bunlar, muhtemelen osmotik düzenleme için sınırlı yetenekleri nedeniyle, görece tuza duyarlı kategoriye girer (Shabala ve Munns, 2017).

Sırasıyla Na^+ veya Cl^- olan veya olmayan farklı tuz çözeltilerinde bitki yetiştirildiğinde toksisite, Cl^- yerine Na^+ ile ilişkilendirilmiştir. Bazı türler hemen hemen Na^+ 'un tamamını yaprak laminasından uzak tutarlar, fakat Cl^- böyle değildir. Böylece Cl^- dışardaki çözeltiye paralel olarak yükselir, örn. fasulye, *Phaseolus vulgaris* (Seemann ve Chritchley, 1985). Tersisi asla gerçekleşmez. Na^+ -dışlayan türlerde, Cl^- toksik konsantrasyonlara yükselebilir, ancak bu, Cl^- 'un Na^+ 'dan daha toksik olduğu anlamına gelmez. Cl^- toksisitesinin ne toksik olduğu konsantrasyon ne de sitoplazmik bölmelerdeki optimal konsantrasyonunun nedeni bilinmemektedir. İzole edilen birçok enzimin aktiviteleri, NaCl ve KCl'e neredeyse aynı tepkileri gösterir; örneğin, fasulyeden izole edilen malat dehidrojenaz, NaCl ile KCl'e aynı cevabı göstermiştir (Şekil 1. 6.). Görünüşte; bu, Cl^- 'un tuz etkisinin toksik bileşeni olduğunu göstermektedir. Protein sentezini katalize eden ribozomal sistem gibi bir enzim kompleksi incelendiğinde, Cl^- 'un toksik bir etkisi olduğu anlaşılmaktadır. Çeşitli buğday türlerinin tohumunun translasyon sisteminden elde edilen mRNA ekstraktı 100-200 mM potasyum asetatla optimalken ve asetat için K^+ veya Cl^- yerine Na^+ uygulanması inhibe edicidir (Gibson ve ark., 1984). Benzer bir bulgu Flowers ve Dalmond (1992) tarafından da bildirilmiştir.

Dokulardaki yüksek Cl^- konsantrasyonları ile ilişkili toksisite, iyonun bir protein üzerindeki doğrudan etkisi yerine Cl^- 'un veya eşlik eden anyonların bölümlenmesi, veya yük regülasyonunun sağlanması için gereken enerjiden kaynaklanabilir.

1.2.10. Toksikoloji ve doku toleransı

Flowers ve ark. (2015)'nin önerdiği gibi toksisite ve toksikoloji kavramı önemlidir. Toksikolojide, organizmanın toksik bileşiğe maruz kalmasının uzunluğu ve ayrıca organizmanın maruz kaldığı diğer stresler, sonucu etkilemektedir (Miller ve ark., 2000). Bunun nedeni, belirli bir konsantrasyonda toksik hale gelen AOT gibi inhibe edici bileşiklerin yavaş birikmesi olabilir veya tuzla ve/veya inhibe edici bileşiklerle mücadele etmek için sitoplazmik organellerdeki iyon konsantrasyonlarını muhafaza etmek için gereken enerji miktarının tükenmesi ve talebini aşması olabilir.

Hücre ve dokuya zarar vermenin kesin olarak, eşik toksisite seviyesinin üzerine yükselen Na^+ 'a değil, görünüşte, 10-30 mM arasında olabilen eşik değerin altındaki sitozolde Na^+ seviyesini korumak için ATP'nin sürdürülemez harcamalarının neden olduğu bir enerji açığına bağlı olması olasıdır. Başka bir deyişle, Na^+ 'un doku yaralanmadan önce toksik bir seviyeye ulaşmaması mümkündür: Bu durumda hücre ve doku ölümüne neden olan şey Na^+ 'u vakuolde, sitozol ve mitokondri dışında tutmak için harcanan enerjidir. Bu hücre ve doku ölümüne neden olur. Yapraklarında çok düşük Na^+ bulunan türlerde, asimilatları büyüme süreçlerinden spesifik metabolitlerin sentezine yönlendirmek harcanan ayrıca bir enerjidir.

Doku toleransı, Na^+ veya Cl^- 'un yüksek konsantrasyonunu tolere etme kabiliyeti olarak düşünülebilir. 50–100 mM Na^+ 100-150 mM Cl^- 'dan daha yüksek anlamına gelir. “Bir hücrenin, x mM'nin üzerinde Na^+ 'u yani sitozol için toksik olan bir konsantrasyonu” tolere edebilme kabiliyeti, gibi daha kesin bir tanımlı olması tatmin edici olacaktır. Fakat yukarıda gösterildiği gibi, bu potansiyel toksik konsantrasyonun ne olduğunu bilemeyiz. Bir genotipin Na^+ yaprak konsantrasyonlarını bir başkasının üstünde tolere edebilmesi belirli bir süre ve belirli

bir tuzluluk derecesi için geçerli olacaktır, çünkü altta yatan osmotik stresin derecesi ve maruz kalma süresi de önemlidir (Shabala ve Munns, 2017).

Na^+ toksisitesine çok fazla odaklanılırken; bazı çalışmalar da muhtemelen metabolizma üzerinde belirli olumsuz etkilere sahip yüksek Na^+/K^+ oranının (Greenway ve Munns, 1980; Maathuis ve Amtmann, 1999) veya düşük K^+ ihtimalinin altını çizmişlerdir (Shabala ve Cuin, 2008; Shabala ve Pottosin, 2014). Özellikle K^+ 'a gerek duyan enzimler hassas olabilir. Tuzlu topraklarda yetişen bitkilerin dokularındaki K^+ konsantrasyonlarının daha düşük olduğu ve yaprakların veya köklerin NaCl 'e ani maruz kalmasının K^+ sızıntısına neden olduğu iyi bilinmektedir. Arpa gibi bazı türlerde tuz toleransındaki genotipik farklılıklar K^+ muhafazasındaki, genotipik farklılıklar ile bağlantılıdır (Wu ve ark., 2015b).

1.3. Tuzluluğa Karşı Genetik ve Fizyolojik Yanıtlar

1.3.1. Genel sınıflandırma

Bitki türleri, tuzluluğa tolerans gösterme kapasitelerinde büyük ölçüde değişiklik gösterir. Başlıca tarımsal bitkiler arasında arpa, pamuk, şeker pancarı ve kolza en toleranslı olanlardır; ekmeklik buğday orta derecede toleranslı iken, pirinç ve baklagil türlerinin çoğu hassastır. Dünyada en çok yetiştirilen üç tahıl ürünü buğday, pirinç ve mısırdır. Buğday, 150 mM NaCl 'e (15 dS/m) kadar tuzlulukta yetiştirilebilir. Pirinç tuza çok daha duyarlıdır. Mısır tuz duyarlılığı açısından bu iki türün arasında bulunur. Dünyanın önemli yem türlerinden yonca ise en toleranslı türdür (Munns, 2007).

Ekin, mera ve bahçe bitkileri arasındaki tuz toleransı bakımından değişimin kapsamlı bir araştırması, Maas ve Hoffman (1977) tarafından yapılmıştır (USDA-ARS, 2011). Bu araştırma, her bir tür için, verimde azalma yokken ve bu değerin altındaki verimle artan tuzluluk arasında doğrusal bir azalma olduğu eşik bir tuzluluk oranı sunmaktadır. Bu eşik değeri türler arasındaki toleransı karşılaştırmak için çok yararlı bir başlangıç noktasıdır. Örneğin, pirinç verimi 3 dS m^{-1} (30 mM NaCl); buğday

verimi ise $6-8 \text{ dS m}^{-1}$ ($60-80 \text{ mM NaCl}$) değeriinde EC'de düşmeye başlar (Tablo 1.5.). Müteakiben artan tuzluluk oranına sahip pirincin doğrusal verim düşüşü, buğdayın iki katıdır.

Tablo 1.5. Bazı kültür bitkilerinde tuzluluğa bağlı olarak verimdeki nispi azalma (Chinnusamy ve ark., 2005)

Ürün	EC (eşik değeri) dS m^{-1}	Verimlilikteki nispi azalma (Her dS m^{-1} 'deki % kayıp)
<i>Phaseolus vulgaris</i> L. (Fasülye)	1,0	19,0
<i>Solanum melongena</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 hypogaea</i> L. (Yerfıstığı)	3,2	29,0
<i>Soja hispida</i> Moench. (Soya fasülyesi)	5,0	20,0
<i>Triticum</i> sp. L. (Buğday)	6,0	7,1
<i>Beta vulgaris</i> L. var. <i>altissima</i> (Doll) Helm. (Şeker pancarı)	7,0	5,9
<i>Gossypium</i> sp. L. (Pamuk)	7,7	5,2
<i>Hordeum vulgare</i> L. (Arpa)	8,0	5,0

Parabolik eğri ilişkilerinin, toplam biyokütle değil verim için olduğu vurgulanmalıdır. Toprak tuzluluğu ile toplam biyokütle arasındaki ilişki, ekili türlerin çoğu için doğrusaldır. Düşük tuzluluk, yaprak alanı azaltılsa bile tahıl verimini azaltmayabilir, çünkü azaltılmış yaprak alanı için tane doldurma sırasında depolanan

karbonhidrat rezervlerinin yeniden yapılandırılmasıyla bir telafi söz konusudur. Kültür türleri arasında ve kendi içlerinde tuzlu topraklarda verimi artırma potansiyeli açısından önemli bir çeşitlilik vardır (Shabala ve Munns, 2017).

1.3.2. Halofitlerde genetik değişkenlik

Halofitler, kurak çöllerdeki haliçlerden kalıntı tuz göllerine kadar değişen ortamlarda bulunan doğal tuzlu toprak florasının elemanlarıdır. Vasküler halofitler, birçok çiçekli bitki familyasına dağılır ve bazı otları, çalıları ve ağaçları içerir (Flowers ve Colmer, 2008). Avustralasya (Avustralya, Yeni Zelanda, Yeni Gine adası ve Pasifik Okyanusu'ndaki komşu adaları kapsayan Okyanusya'da bir bölge) bölgesinin iyi bilinen halofitleri tuz mantarları (*Atriplex* türleri) ve mangrovlardır.

Tuz seven bir bitki anlamına gelen “halofit” terimi, tuzlu bölgelere özgü birçok bitkinin iyi büyümesi için biraz tuz gerektirdiği gözlemini yansıtır: Bazıları maksimum büyümeye ulaşmak için 10-50 mM NaCl'e ihtiyaç duyar ve *Atriplex nummularia* gibi birkaç halofit en iyi 200 mM NaCl içeren ortamda büyür. Pek çok halofit, deniz suyuna yakın veya hatta daha yüksek olan tuzluluklarda büyüebilir (Shabala ve Munns, 2017).

NaCl en fazla çözünür ve en yaygın tuz olduğundan, tüm bitkiler tuz birikimlerini düzenleyen mekanizmalar geliştirmiştir. K^+ ve NO_3^- gibi düşük konsantrasyonlarda yaygın olarak bulunan diğer besin maddelerini lehine seçmişler. Çoğu bitkide, Na^+ ve Cl^- topraktan su alınırken kökler tarafından etkin bir şekilde dışlanır (Munns, 2005). Halofitler, bu dışlamayı glikofitlerden daha yüksek tuzluluk derecelerinde koruyabilir. Örneğin, *Hordeum marinum*, 450 mM NaCl'ye kadar hem Na^+ hem de Cl^- 'u dışarda tutar. Tuzluluk kurak ve yarı kurak toprakların ortak bir özelliği olduğundan, bitkilerin tuzluluğun yanı sıra kuraklığın da neden olduğu düşük toprak su potansiyelini tolere edebilecek mekanizmalar geliştirmesi şaşırtıcı değildir. Böylece osmotik strese tolerans, çoğu glikofit ve halofitin bir özelliğidir.

Artan tuzlulukla birlikte büyümede önemli bir artışa sahip olan türler ancak dikotiledonlar olabilir; monokotiledon türler, artan tuzluluğa karşı pozitif bir büyüme yanıtına çok az sahiptir veya hiç yoktur. Aynı şekilde, çoğu halofit, dokularında bitkinin kuru ağırlığına büyük ölçüde katkıda bulunan yüksek konsantrasyonlarda NaCl biriktirir. Örneğin, tuzlar, optimum 200 mM NaCl konsantrasyonunda büyütülen *A. Nummularia*'nın kuru ağırlığının yaklaşık %10'una katkıda bulunmuştur. Halofitlerin yaprak dokularındaki tuz konsantrasyonu, 500 mM'den daha yüksek olabilir; bu, glikofit türlerde bulunan maksimum konsantrasyondan çok daha yüksektir. Bazı halofitlerin yaprak özsuunda yapılan analizler, NaCl miktarının 1 M'a kadar yükselebileceğini göstermektedir. Enzimler bu kadar yüksek bir NaCl konsantrasyonunda işlev göremediğinden, metabolizmanın devam etmesini sağlayan özel hücresel özellikler bulunmalıdır (Shabala ve Munns, 2017).

1.3.3. Glikofitlerde genetik değişkenlik

Buğday (*Triticum aestivum*), dünyanın en yaygın yetiştirilen tahıl bitkisidir. Tuza ve kuraklığa orta derecede toleranslıdır. Arpa ile birlikte çoğu kurak ve yarı kurak tarım bölgesinde tercih edilen bir tahıldır. Dünyadaki buğdayın çoğu sulama altında üretilmektedir; ancak, yağmurla beslenen buğday ekilen alanlar oldukça önemlidir ve genel olarak sulanan alanların azaltılarak bu alanların daha da büyümesi beklenir. Buğday, dünyanın pek çok kurak veya yarı kurak bölgesinde yetiştirildiği için, sulama, arazi açılması veya doğal süreçlerden kaynaklanan tuzluluklarla karşılaşılması muhtemeldir (Munns, 2007).

Ekmeklik buğday, diğer tahıllara göre tuza orta derecede dayanıklıdır. Tuzluluğun 10 dS m⁻¹'e (yaklaşık 100 mM NaCl) yükseldiği bir alanda pirinç (*Oryza sativa*) olgunlaşmadan önce ölürken; ekmeklik buğday düşük oranda olmasına rağmen ürün verecektir. En toleranslı tahıl olan arpa (*Hordeum vulgare*) bile 250 mM NaCl'den (%50 deniz suyuna eşdeğer) yüksek tuz konsantrasyonlarında bir süre sonra ölür. Bununla birlikte, seçilen bazı genotipler, çok daha yüksek tuzluluk seviyelerine dayanma kapasitesine sahiptir ve bazı tuz toleranslı arpa çeşitleri, 320 mM NaCl'de büyüdüğünde kontrolün %50'sine varan oranda verim göstermiştir (Chen ve ark.,

2007). Makarnalık buğday (*Triticum turgidum* ssp.) ekmeklik buğdaydan daha az tuz toleransına sahiptir (Munns ve ark., 2006). Yabani buğday türlerinde yapraklarda Na^+ taşınımını kontrol etme yeteneği bakımından genetik çeşitlilik vardır (Colmer ve ark., 2006). Makarnalık buğdayın tuz toleransını artırmak için yine buğday kaynaklı, *Nax1* ve *Nax2* adlı iki Na^+ taşıyıcı kullanılmaktadır (Munns, 2007).

Küresel pirinç üretimi buğday üretimine yakındır. Dünyada çok fazla sayıda insan için temel besindir. Özellikle tuza duyarlıdır, birçok çeşidin tane verimi sadece 6 dS m^{-1} 'lik EC değerinde yarı yarıya düşer (Maas ve Hoffman, 1977). Pirinç, tatlı su bataklıklarında gelişmiştir ve suya batık ancak tuzlu olmayan koşullara adapte olmuştur, bu nedenle tuzluluk, deniz suyu sızıntısı olan deltalarındaki pirinç üretiminde önemli bir kısıtlamadır. Tuza toleranslı çeşitler arasında Hindistan'daki körfez bölgelerinden gelen geleneksel Pokkali ve Nona Bokra genotipleri bulunur (Munns, 2007). Bu ve diğer pirinç genotiplerinden alınan genler, daha fazla toleranslı pirinç çeşitlerinin yetiştirilmesi için kullanılmaktadır (Zeng ve ark., 2004).

1.3.4. Tuzluluk ve kuraklık toleransı arasındaki korelasyon

Yaprak ve kök gelişimini kontrol eden mekanizmalar kuraklık ve tuzlulukta ortaktır ve aynı zamanda su stresi ile ilişkili faktörlerden kaynaklanmaktadır. Bu durum, Na^+ ve Cl^- 'un büyüyen hücrelerin kendilerinde, yapraklarda (Hu ve Schmidhalter, 1998; Fricke, 2004) ve köklerde toksik konsantrasyonların altında olduğuna dair kanıtlarla desteklenir (Jeschke, 1984; Jeschke ve ark., 1986).

Tahıllarda, tuzluluğun toplam yaprak alanı üzerindeki ana etkisi sürgün sayısındaki azalmadır; dikotiledon türlerinde, ana etki, tek tek yaprakların büyüklüğünün veya dalların sayısının azalmasıdır. Sürgün büyümesi tuza kök büyümesinden daha hassastır. Bunun faydası kök büyümesine göre yaprak alanındaki azalmanın bitkinin su kullanımını azaltmasıdır. Böylece toprağın nemini koruması sağlanırken, topraktaki tuz konsantrasyonunun da yükselmesi önlenir (Shabala ve Munns, 2017).

Kökler toprakta bir su eksikliğini algıladığında, kök hücrelerinin büyüme ve farklılaşma oranları değişir ve kök sisteminin dallanma derecesinde ve yan köklerin büyüme hızında değişiklik olur. Kök büyüme hızı azalsa bile, bu azalma sürgün büyümesinden daha azdır ve bazı durumlarda su eksikliği nispeten ılımlı olduğunda kök kütlesi artabilir. *Arabidopsis*'te kurak topraklarda bitki biyokütlesine göre köklerin oranı %30 artmıştır (Hummel ve ark., 2010). Üzüm bağlarında, kurak topraklardaki kökler daha derin ıslak katmanlara doğru büyümeye devam ederken, sulanan bitkilerin kökleri ise üst tabakada yayılış gösterir (Lovisolo ve ark., 2010). Kurak topraktaki kökler ayrıca sürgün oluşumu için ABA ve diğer bazı hormonlar için bir sinyal oluşturur (Davies ve ark., 2005; Lovisolo ve ark., 2010).

Kökler tuzlu bir toprağı hissettiğinde, tepkiler benzerdir. En azından asma dışındaki türlerde, ABA tek sinyal değildir. Sitokininler, oksinler ve etilen prekürsörü olan ACC (aminosiklopropan karboksilik asit) gibi sinyaller de ayrıca belirtilmiştir (Pérez-Alfocea ve ark., 2010). Hormonal sinyaller asimilat üretiminin kök, yaprak ve yan dallardaki kullanımını koordine edebilir. Tuzluluğun osmotik fazı sırasında kaynak-hedef ilişkilerinin hormonal düzenlenmesi, büyüme hızı ve gelişimin azaldığı ve iyonların yapraklarda toksik seviyelere yükselmesinden önceki aşama, tüm bitki enerji dengesini etkiler ve iyonların birikimini toksik seviyelere getirmemek için kritik öneme sahiptir (Pérez-Alfocea ve ark., 2010). Kurak toprakta olduğu gibi tuzlu ortamda da verim, genç yaprakların yüksek büyüme hızlarına ve aynı zamanda olgun yaprakların yaşlanmasının geciktirilmesine bağlıdır.

Hücre bölünmesi ve farklılaşmanın hormonal kontrolü, yaprakların görünümünden (daha küçük ve daha kalın) belli olur. Bu da hücre boyutunun ve şeklinin değiştiğini gösterir (James ve ark., 2002). Tuz uygulanmış bitkilerden elde edilen yapraklar daha yüksek bir ağırlık/alan oranına sahiptir, bu da transpirasyonun etkinliğinin daha yüksek olduğu (kaybedilen su başına daha fazla karbon fiksasyonu) anlamına gelir; bu, kurak ve tuzlu toprağı adapte olmuş bitkilerde yaygın olan bir özelliktir.

1.4. Bitkilerde Tuzluluk Toleransı Oluşturan Temel Fizyolojik Mekanizmalar

1.4.1. Osmotik düzenleme

Tuzluluk osmotik strese neden olarak ve hücrenin turgorunu azaltarak bitki büyümesini engeller. Bitkiler normal büyümelerini sürdürmek için, artan dış ozmolaliteyi (1 kg çözücünde/suda çözünmüş partikül sayısı) ayarlamalıdır. Bu olay, dış osmotik potansiyele karşı koymak için sitoplazmada çeşitli moleküller biriktirerek yapılabilir. Organizmalar için üç ana yol mevcuttur (Shabala ve Shabala, 2011). Örneğin bitkiler, dış ortamdan çeşitli organik osmolitleri (yani uyumlu çözünen maddeler) biriktirebilir. Ayrıca osmotik ayarlama, uyumlu çözünenlerin sentezi ile de sağlanabilir. Son olarak bitkiler, osmotik ayarlama için organik osmolitler kadar inorganik maddeleri de kullanır ve Na^+ , Cl^- ve K^+ birikimlerini artırabilirler. Bu seçeneklerin her birinin kendi avantajları ve dezavantajları vardır.

Osmolitlerin alımı en çok tercih edilen seçenektir. Dört ana osmolit sınıfı vardır (Delauney ve Verma, 1993). Bunlar şekerler, polioller, aminoasitler ve kuaterner amonyum bileşikleridir. Bütün bunlar hücre içinde metabolik reaksiyonları etkilemeden yüksek konsantrasyonlarda hücrelerde birikebilen, küçük ve suda çözünür moleküllerdir. Klasik görüşe göre, bu toksik olmayan ve osmotik olarak aktif çözünen maddelerin birikimi hücrelerden su çıkışının düşmesine neden olacak, böylece hücre genişlemesi için gerekli olan turgor sağlanacaktır (Shabala ve Shabala, 2011). Bununla birlikte, çoğu durumda, bu organik osmolitlerin topraklardaki konsantrasyonu son derece düşüktür ve bu nedenle, bu seçenek pratik olarak uygulanabilir değildir.

Topraktaki sınırlı bir organik osmolit havuzuna güvenmek yerine, çoğu bitki bu maddelerin üretimini artırır. Sonuç olarak, organik osmolitlerin miktarları, bitkilerin tuzla karşı karşıya kaldıklarında çoğalabilir (Bohnert ve ark., 1995; Sakamoto ve Murata, 2000). Osmotik stres toleransını artırmak için uyumlu bileşiklerin biyosentetik yollarını manipüle etmek için birçok genetik mühendislik girişimi

yapılmıştır (Bohnert ve ark., 1995; Bajaj ve ark., 1999; Bohnert ve Shen, 1999; Shabala ve Shabala, 2011).

Bununla birlikte, bu stratejinin de bitki açısından bazı dezavantajları vardır. Örneğin osmolitlerin sentezi bitki açısından son derece yüksek bir enerji kaybına yol açar. Tipik olarak, farklı osmolitlerin 1 molünü sentezlemek için 30 ila 80 mol ATP harcanması gerekir (Raven, 1985; Oren, 1999). Bu yüksek karbon gereksinimi, bitkilerin veriminde önemli azalmaya neden olur ve tuzlu koşullar altında yüksek osmotik ayarlama kapasitesine sahip genotipler genellikle stressiz koşullar altında nispeten düşük verim potansiyeline sahiptir (Muñoz-Mayor ve ark., 2008). Bu durum transgenik bitkilerin çoğunun artan osmolit üretimi ile tarla koşullarında iyi performans gösterememelerini açıklar (Bajaj ve ark., 1999; Bohnert ve Shen, 1999). Osmolitlerin biyosentezi, saatlerce ve günlerce sürebilen oldukça yavaş bir işlemdir. Ancak osmotik ayarlama için daha hızlı yollar gerekir. Bitki hücrelerindeki organik osmolitlerin konsantrasyonları, tuzlu koşullar altında artmasına rağmen, çok düşüktür, hatta genellikle birkaç mM'ı geçmez (Igarashi ve ark., 1997; Shen ve ark., 1997). Bu da bütün hücrelerde osmotik regülasyon sağlayamaz. Bu nedenle, organik osmolitlerin sentezinin, sadece sitozol veya kloroplastlar gibi küçük organellerde osmotik ayarlama ile ilgili olabileceği, ancak tuzlu koşullar altında doku büyümesini sürdürmek için gereken hücre turgorunu üretemediği kabul edilmektedir.

Enerjik olarak dezavantajlı ve oldukça yavaş olan osmolit biyosentezine alternatif bir yol inorganik iyonlar vasıtasıyla sağlanan osmotik ayarlamadır. Yapılan deneyler, *Arabidopsis* kök epidermisindeki turgor geri kazanımının %90'ının, K^+ , Na^+ ve Cl^- iyonlarının artan alımı vasıtasıyla 40 dakika içinde sağlandığını göstermiştir (Shabala ve Lew, 2002). Gerçekten de, hücre içinde suyun tutulması, hem organik hem de inorganik moleküllerin artan konsantrasyonu ile bağlantılıdır. Bununla birlikte, bu iyonların birikmesi hücre metabolizmasını önemli ölçüde etkilememelidir. K^+ bu rol için uygun görünmektedir; ancak, stres koşullarında, elektrokimyasal gradientler K^+ kaybını artırır ancak alım gerçekleşmez. Diğer iki iyon, (Na^+ ve Cl^-), tuzlu koşullar altında dış ortamda çok fazla miktarda bulunur ve bu nedenle normal hücre turgorunu korumak için daha uygun bileşenlerdir. Ancak her iki iyon da yüksek

konsantrasyonlarda toksiktir ve hücre metabolizmasında ciddi bozulmalara neden olabilir. Ekstremofilik bakteriler için birkaç olası istisna dışında (Oren, 1999), enzimatik aktivitenin, halofit veya glikofit türlerinde olsun olmasın, yüksek sitozolik Na^+ seviyeleri tarafından büyük ölçüde inhibe edildiği görülmektedir. Bu nedenle, iyonların kesinlikle vakuolde tutulması gereklidir. Yine de, vakuolde elektrokimyasal gradiente karşı bir mol Na^+ pompalamak, bir mol organik osmolit üretmek için gereken miktarın yalnızca onda biri olan sadece 3,5 mol ATP gerektirir (Shabala ve Shabala, 2011). Bu nedenle, bu yöntemin enerji faydaları açıktır.

1.4.2. Na^+ alımının köklerden dışarıda kalması

Plazma zarı boyunca Na^+ alımı için elektrofizyolojik ve moleküler genetik yaklaşımlar kullanılarak çeşitli yollar tanımlanmıştır. Bunlar aşağıda verilmiştir (Şekil 1.3):

- a. Seçici olmayan katyon kanalı NSCC (Amtmann ve Sanders, 1999; Tyerman ve Skerrett, 1999; Demidchik ve ark., 2002): Bunlar voltajdan bağımsız (VIC kanalları olarak adlandırılır) veya zayıf voltaj bağımlı olabilir (Demidchik ve ark., 2002). NSCC kanalları ayrıca, hücre dışı Ca^{+2} 'a duyarlılıkları bakımından da büyük ölçüde farklılık gösterir (Davenport ve Tester, 2000). NSCC'nin, kök içine Na^+ alımı için ana yol olduğuna inanılmaktadır ve çok sayıda faktör tarafından Na^+ alımı yapılabilir; örneğin sitozolik veya eksternal Ca^{+2} miktarı, pH seviyeleri, siklik nükleotitler, ATP, glutamat, G-proteinleri, AOT ve membran üzerindeki mekanik gerilme gibi (Demidchik ve Maathuis, 2007). NSCC kanallarının kesin moleküler yapısı belirsizliğini korumaktadır.
- b. Yüksek afiniteli K^+ taşıyıcı, HKT1 (Maathuis ve Amtmann, 1999; Laurie ve ark., 2002): HKT ailesi, taşıma seçiciliğine bağlı olarak iki farklı alt aileye ayrılabilir. Birinci alt ailedeki taşıyıcılar, K^+ 'dan daha yüksek oranda Na^+ 'a seçici iken, ikinci alt ailedeki olanlar, K^+ 'a seçicidir veya her iki iyonu da taşır (Platten ve ark., 2006). Seçilen Trk/Ktr/HKT protein sekanslarının bakteri ve bitkilerde karşılaştırılmasıyla birlikte *Dionaea muscipula* (Venüs sinek kapağı)

hücrelerinde, okaliptüs'ten elde edilen *HKT1.1* ve *HKT1.2*'ye en yakın homolojiye sahip olan HKT alt sınıfı 1'e ait son derece seçici Na^+ kanalı belirlenmiştir (Bohm ve ark., 2016a). İlgili böcek kapan geni, *Xenopus* oositlerinde ekspreslendiğinde, Na^+ 'a bağlı akımlar bir Na^+ kanalının ayırt edici özelliklerini taşımaktadır. Bu katı Na^+ seçiciliği için temel özellik, ilk kanaldaki lupta serin kalıntısının varlığıdır. Tersine, 2. alt aileye ait buğday, arpa ve pirinç ortologları (farklı organizmalarda bulunan, atasal kökeni aynı, dolayısıyla yapısal ve işlevsel benzerliği olan fakat tür oluş sürecinde ayrılmış olan genler) gibi K-geçirgen Trk/Ktr/HKT'ler, sıklıkla ilgili pozisyonda bir glisine sahiptir (Bohm ve ark, 2016b). Birçoğunun Na^+ spesifik olduğu görülen HKT tipi taşıyıcılar, Na^+ varlığında K^+ homeostazının düzenleyicileri olabilir (Rus ve ark., 2001).

- c. Düşük afiniteli katyon taşıyıcı, LCT1 (Amtmann ve ark., 2001): Şu ana kadar bu taşıyıcı sadece buğday türlerinde bulunmuştur ve köke Na^+ girişi için ana yolu temsil etmesi olası değildir.
- d. Apoplast yoluyla kök içine Na^+ sızıntısından kaynaklanan bir baypas akışı: Bu alım genellikle olgun kök bölgesinde gerçekleşir. Burada kök endodermisindeki kaspari şeridinin bütünlüğü, yanal köklerin çıkıntı yapmasıyla parçalanır. Bu apoplastik akışın bitkiye toplam Na^+ akışında katkısının derecesi türler arasında önemli ölçüde değişmektedir. Örneğin, bir baypas akışının, pirinçte Na^+ alımının ana yolunu temsil ettiğine inanılmaktadır (Yadav ve ark., 1996; Yeo ve ark., 1999); buğdayda on kat daha küçüktür (Garcia ve ark., 1997). Ayrıca, transpirasyonu etkileyen karanlığın başlamasıyla yapılan stoma kapatma veya aşırı su eksikliği gibi faktörler dışında, apoplastik Na^+ alımı üzerinde fazla kontrol olmadığı görülmektedir.

Bu yolların her birinin nispi katkısı türlere ve büyüme koşullarına göre değişmekle birlikte, Na^+ 'un tek yönlü akışı çoğu glikofitte termodinamik olarak pasiftir ve oldukça kontrolsüz görünmektedir (Tester ve Davenport, 2003). Tuzluluk toleranslarında zıtlık oluşturan genotipler arasında tek yönlü Na^+ alımında da küçük

bir fark var gibi görünmektedir (Davenport ve ark., 1997; Chen ve ark., 2007; Cuin ve ark., 2011). Ayrıca, köke giren Na^+ miktarı, sonuçta bitki dokularında biriken Na^+ miktarından çok daha fazladır. Her iki faktör de, kök içine giren Na^+ 'un büyük bir kısmının (%95–97) rizosfere geri çekildiği anlamına gelir (Munns, 2002).

Termodinamik olarak, tuzlu koşullar altında sitozolden dış ortama Na^+ çıkarmak aktif, enerji tüketen bir işlemdir. Hayvanlarda ve mikroorganizmalarda, bu tür ekstrüzyona, doğrudan ATP'nin hidrolizi ile enerji verilen özel Na^+ -pomaları aracılık eder (Gimmler, 2000). Bununla birlikte, bu Na^+ pomaları yüksek bitkilerde bulunmamıştır (Garcia-deblás ve ark., 2001) ve bitki köklerinden aktif Na^+ ekstrüzyonuna, plazma membranındaki Na^+/H^+ dönüştürücülerinin aracılık ettiğine inanılır (Şekil 1.3.), bu da plazma zarının her iki tarafı arasında büyük H^+ gradientlerinin varlığı ile desteklenmiştir (Zhu, 2003; Apse ve Blumwald, 2007). *Arabidopsis*'te, bir Na^+/H^+ antiporter fonksiyonu, *SOS1* geniyle bağdaştırılmıştır (Shi ve ark., 2000; Qiu ve ark., 2003), ve *SOS1* homologlarının varlığına ilişkin deneysel kanıtlar hem glikofitler (Mullan ve ark., 2007) hem de halofitler (Chen ve ark., 2010) için gösterilmiştir. *SOS1*'in aşırı ekspresyonunun Na^+ birikimini azalttığı ve transgenik *Arabidopsis*'te tuzluluk toleransını artırdığı bulunmuştur (Shi ve ark., 2003), ve karşılaştırmalı transkript analizleri *Thellungiella*'da (bir tuz toleranslı akrabası) *Arabidopsis* türleriyle karşılaştırıldığında tuzla indüklenen *SOS1* ekspresyonu daha yüksek bazal seviyeleri ortaya çıkarmıştır (Oh ve ark., 2010). Yüksek tuzluluk toleransı olan buğday çeşitleri ayrıca fonksiyonel olarak daha yüksek *SOS1* benzeri Na^+/H^+ dönüştürücü aktivitesine sahiptir (Cuin ve ark., 2011). Tüm bu gözlemler, plazma membran Na^+/H^+ dönüştürücülerinin bitki tuzluluk tolerans mekanizmalarının bileşenleri olarak önemli rolüne işaret etmektedir.

1.4.3. Hücre içi Na^+ tutulumu

Vakuolde etkin Na^+ tutulumu, enerjik olarak tuzluluk koşulları altında osmotik ayarlama elde etmenin en uygun ve verimli yoludur. Halofit ve glikofit türleri arasında majör sitozolik enzimlerin Na^+ duyarlılığında herhangi bir fark olmadığı veya çok az olduğu belirlenmiştir (Flowers ve Colmer, 2008). Bitkilerin sitozoldeki

Na^+ içeriklerini toksik olmayan seviyelerde tutmaları kesinlikle önemlidir. Na^+ 'un vakuol içinde tutulması bu amaca ulaşmak için etkili bir mekanizma sağlar.

Na^+ 'un vakuollere taşınmasına tonoplasttaki Na^+/H^+ antiporter sistemi aracılık eder. Bu olay vakuolar H^+ -translokaz enzimleri, H^+ ATPaz ve H^+ PPiaz tarafından üretilen protonların elektrokimyasal gradienti tarafından yönlendirilir (Blumwald, 2000; Zhang ve Blumwald, 2001). Bu tür dönüştürücülerin *NHX* genleri tarafından kodlandığı ve hem kök hem de yaprak hücrelerinde bulunduğu ve çalıştığı bulunmuştur. *NHX1* geninde bozukluk taşıyan *Arabidopsis* bitkilerinde, yaprak genişlemesinde problem olduğu görülmektedir (Apse ve ark., 2003). Bir *NHX1* maya mutantında *AtNHX1*'in ekspresyonu, organizmanın NaCl hassasiyetini ve Na^+ 'un hücre içinde vakuole hapsedilmesini baskılamıştır (Gaxiola ve ark., 1999; Quintero ve ark., 2000). *Arabidopsis AtNHX1* proteini, bitkilerde tanımlanan ilk Na^+/H^+ değiştiricisidir (Gaxiola ve ark., 1999). O zamandan beri, tanımlanan homolog *NHX* taşıyıcılarının sayısı çarpıcı bir şekilde artmıştır ve 60'tan fazla bitki türünde *NHX* proteinlerini kodlayan DNA dizileri tanımlanmıştır (Pardo ve ark., 2006). Toplamda, *Arabidopsis*'te 6 *AtNHX* izoformu bilinmektedir. *AtNHX3* ve *AtNHX4* transkripti sadece çiçek ve köklerde bulunur (Yokoi ve ark., 2002; Aharon ve ark., 2003). *AtNHX5* ve *AtNHX6*'nın endozomlarda lokalize olduğuna inanılır; büyüme ve gelişme, tuzluluk toleransı ve vezikül trafiği ile ilgili olduğuna inanılır (Bassil ve ark., 2011a; Qiu, 2012). Son zamanlarda, *NHX1* ve *NHX2*'nin *Arabidopsis*'te K^+ homeostazında yeni bir rol alarak K^+ 'u vakuole taşıdığı tespit edilmiştir (Bassil ve ark., 2011b; Barragán ve ark., 2012).

Tonoplast antiporterleri halofitlerde yapısal olarak ekspreslenir (Barkla ve ark., 1995; Glenn ve ark., 1999), tuza toleranslı glikofitlerde NaCl ile aktive edilmeleri gerekir (Garbarino ve Dupont, 1988), tuza duyarlı bitkilerde ise ekspresyon seviyeleri son derece düşüktür ve tuzla indüklenemez (Apse ve ark., 1999; Zhang ve Blumwald, 2001). *NHX* antiporterlerinin aşırı ekspresyonu, çeşitli bitki türlerinde tuz toleransını geliştirmek için kullanılmıştır (Apse ve ark., 1999; Zhang ve Blumwald, 2001; Zhang ve ark., 2001; Li ve ark., 2007). İlginç bir şekilde, vakuolde *NHX* aktivitesini uyaran iyon özgü stresten ziyade osmotik streştir (Pardo ve ark., 2006). Hücre içi ve

apoplastik pH'ın geçici değişimleri ile birlikte kuraklığa ve osmotik strese bağlı bir hormon olan ABA'nın muhtemel bir rolü olduğu önerilmiştir (Pardo ve ark., 2006; Quintero ve ark., 2000).

Vakuolar primer H^+ pompalarının aktivitesi, vakuolar Na^+/H^+ antiporterlerin çalışması için itici güç sağlayan Na^+ ile düzenlenir ve birçok bitki türü için NaCl'e cevaben tonoplast H^+ -ATPaz aktivitesinde artışlar bildirilmiştir (Shabala ve Mackay, 2011). Buna karşılık, vakuolde H^+ -PPiaz'ın, NaCl konsantrasyonlarının artmasıyla inhibe olduğu görülmektedir (Golldack ve Dietz, 2001). Bu olay muhtemelen Na^+ 'un enzimdeki K^+ bağlanma bölgeleri için rekabeti sonucu oluşmaktadır (Rea ve Poole, 1993). Bu nedenle, H^+ -PPiaz aktivitesinin aşırı ekspresyonu, çeşitli türlerde gelişmiş tuzluluk ve osmotik stres toleransı ile sonuçlanmıştır (Bao ve ark., 2009; Liu ve ark., 2010). Ancak, daha yeni çalışmalar halofit türlerinde tuzluluk toleransının, kök epidermisindeki yapısal olarak daha yüksek AHA transkript seviyeleri ile ilişkili olmadığını, ancak bir bitkinin, tuz uygulaması sonucunda plazma zarı H^+ -ATPaz'ı hızlı bir şekilde düzenleme yeteneğinin ilişkili olduğunu ortaya koymuştur (Bose ve ark., 2015).

Verimli Na^+ tutulumu, sadece tonoplast boyunca taşınmaya değil, aynı zamanda vakuol içinde iyonların tutulmasına da dayanır. Aslında, vakuol ve sitozol arasındaki dört ile beş kat konsantrasyon gradienti düşünüldüğünde, etkili mekanizmalar mevcut değilse Na^+ kolayca geri sızabilir (Shabala ve Mackay, 2011). Bu nedenle, Na^+ 'un potansiyel olarak sitoplazmaya geri sızabileceği tonoplast katyon kanallarınca sıkıca kontrol edilmelidir. Bu son zamanlarda *Chenopodium quinoa* mezofil hücrelerindeki vakuollerde yavaş (SV) ve hızlı (FV) kanallarda gösterilmiştir (Bonales-Alatorre ve ark., 2013). Bu çalışma vakuoldeki Na^+ tutulumunun sadece birkaç tuz kesesine sahip olan yaşlı yapraklarda, epidermal tuz kesesi hücrelerinde yoğun tuz tutmaya dayanan genç yapraklara göre daha düşük FV akım yoğunluğuna sahip olduğunu göstermiştir. Bu yoğunluk, yüksek tuzluluk altında yetiştirilen bitkilerde yaklaşık iki kat azalmıştır. Ayrıca yaşlı yapraklarda çok daha küçük (yedi kata kadar) SV kanalı yoğunluğu vardır. Bu sonuçlar, yaşlı yapraklarda SV ve FV tonoplast kanallarının aktivitesinin negatif kontrolünün Na^+ sızıntısını azalttığına dair

güçlü kanıtlar sunarken, vakuollerinde Na^+ sızıntısını azalttığı, Na^+ 'un verimli bir şekilde tecrit edilmesini sağladığı ve tuzluluk toleransı sağladığı görülmüştür. Bunu takiben bir çalışmada (Pottosin ve ark., 2014), vakuolar SV akımlarının kinoa mezofil hücre vakuollerinde aşağı regülasyonunun, kolinin bloke edici etkisinin bir sonucu olduğunu ortaya koymuştur. Kolin bilinen osmolitlerden biridir ve tuz stresi başlangıcında hızla (dakikalar içinde) yaprak dokularında kolin seviyelerinde birkaç kat artış olur (Summers ve Weretilnyk, 1993).

1.4.4. Sitozolde K^+ tutma

Enzim aktivasyonu ve protein biyosentezi için K^+ ile olan rekabetinin bir sonucu olarak ortaya çıkan Na^+ toksisitesinin, mutlak bir Na^+ değeri yoktur, bunun yerine hücre metabolik yeterliliğini ve nihayetinde bir bitkinin tuzlu ortamlarda hayatta kalma kabiliyetini belirleyen sitozolik K^+/Na^+ oranıdır (Shabala ve Cuin, 2008). Bu nedenle, bitki tuzluluk toleransı, sadece sitozolik Na^+ dışlamasıyla değil, aynı zamanda etkili sitozolik K^+ tutma ile sağlanabilir. Bir genotipin sürgün K^+ konsantrasyonu ile tuzluluk toleransı arasında güçlü bir pozitif korelasyon olduğu çok çeşitli bitki türleri için bildirilmiştir (Cuin ve ark., 2003, 2010; Chen ve ark., 2005, 2007; Colmer ve ark., 2006). Ekmek ve makarnalık buğday arasındaki tuz hassasiyetindeki fark, 4D kromozomu üzerinde bir *Kna1* lokusu tarafından kontrol edilen bir özellik olan K^+/Na^+ farkının/ayrımının artmasından dolayı olabilir (Gorham ve ark., 1991; Dvorčık ve ark., 1994; Dubcovsky ve ark., 1996). *Arabidopsis* bitkileri, artan tuzluluk ile yaprak K^+ içeriğinde hızlı bir düşüş gösterse de, tuz toleranslı akrabaları olan *Thellungiella halophila*, tuzlu koşullar altında mezofil K^+ içeriğini artırabilir (Volkov ve ark., 2004).

Bitki hücrelerinde K^+ alımı ve tutulmasına çok sayıda çeşitli taşıyıcı aracılık eder (*Arabidopsis*'te yedi farklı aileye ait 75 taşıma geni; Véry ve Sentenac, 2002; Shabala, 2003). Bu taşıyıcılar hem doku seviyesinde hem de stresin bir fonksiyonu olarak yüksek ifade özgüllüğü sergiler. Bununla birlikte, tuzlu koşullar altında bunlardan depolarizasyonun dışı doğru düzeltici K^+ (GORK) kanalı ve NSCC kanalı olarak sadece ikisinin, optimal sitozolik K^+ homeostazının korunmasında ve tuzluluk

kaynaklı K^+ sızıntısının kontrol edilmesinde ana rol oynadığı görülmektedir (Şekil 1.3.).

Bitkiler normal şartlar altında büyütüldüğünde, K^+ alımının çoğuna K^+ seçici kanalların (KIR) (*Arabidopsis*'te AKT veya KAT gibi) içe doğru yönlendirilmesi aracılık eder. Bununla birlikte, tuzlu koşullar altında, kök plazma zarı, pozitif yüklü Na^+ iyonlarının yoğun bir akışı sonucu kuvvetle depolarize edilir (Şekil 1.3.). Membran potansiyelinde gözlenen değişim, türlere ve gerçek tuz konsantrasyonuna bağlı olarak 50-70 mV kadardır. Bu, K^+ alımını KIR kanalları üzerinden termodinamik olarak imkansız hale getirir ve bitkiler yalnızca yüksek afiniteli taşıma sistemleri aracılığıyla K^+ alımı yapabilir. Böyle bir alım çok daha az etkilidir; ayrıca, fazladan K^+ arzı altında yetiştirilen bitkilerde (yani K^+ gübrelerini kullanarak) bu yüksek afiniteli taşıma sistemlerinin ifade seviyeleri oldukça düşüktür ve azaltılmış K^+ kullanılabilirliğinin bitki taleplerini karşılamak için yeterli bir seviyeye getirilmesi uzun zaman alır. Daha da önemlisi, gözlemlenen depolarizasyon sadece K^+ alımını daha problemli hale getirmekle kalmaz, aynı zamanda GORK kanalları üzerinden büyük bir K^+ akışına neden olur. Birlikte ele alındığında, bu iki faktör, bitkilere yüksek metabolik maliyeti olan sitozolik K^+ havuzunda büyük bir tükenmeye neden olur (Shabala ve Munns, 2017).

Tuzlu koşullar altında sitozolden yoğun K^+ sızıntısına katkıda bulunan bir diğer faktör AOT üretimi olabilir. NSCC (Demidchik ve ark., 2003) ve GORK (Demidchik ve ark., 2010) dahil olmak üzere çeşitli K^+ geçirgen kanalları, AOT tarafından aktive edilir ve hücreden K^+ sızıntısı için ilave bir yol (membran depolarizasyonundan bağımsız olarak) sağlanır (Şekil 1.3.). Böyle bir sızıntının fizyolojik sonuçları en az üç yönlüdür:

- a. Sitozolda normal metabolik aktiviteyi sağlamak için, bitkiler vakuollerden mevcut K^+ 'ı çekerek sitozolik K^+ havuzunu doldurmaya çalışırlar (Cuin ve ark., 2003). Bu, turgorun kaybı ve büyümenin bozulması ile sonuçlanır. İşlem çok uzun sürerse, vakuoldeki K^+ havuzu da tükenir ve hücre çöker.

- b. Depolarizasyona bağılı K^+ sızıntısını önlemek için bitkiler membran etkinliğini daha aktif H^+ pompalama yoluyla geri kazanmalıdır (aksi takdirde depolarize olurlar). Aslında, bir bitkinin kök hücrelerinde negatif membran potansiyelini sürdürme kabiliyeti ile en azından bazı türlerde farklı tuz toleransı arasında güçlü bir pozitif korelasyon vardır (Chen ve ark., 2007). Dahası, tuza toleranslı genotipler, kontrol koşulları altında bile, kendinden daha yüksek (iki-üç kat) H^+ -pompalama oranına sahip gibi görünmektedir. Bununla birlikte, bu ikinci yöntem yüksek ATP tüketimini gerektirir. Dolayısıyla, bu strateji, tuzlu koşullar altında çok etkili olabilir, ancak tuzlu olmayan koşullar altında daha az verim ile sonuçlanacaktır.
- c. Sitozolik K^+ havuzunun tükenmesi, kaspaz benzeri proteinlerin aktivasyonuna ve programlanmış hücre ölümlerinin (PCD) tetiklenmesine neden olabilir (Şekil 1.4.). PCD'nin bitkilerin stres altında hayatta kalmalarına yardımcı olduğu varsayılır (Apel ve Hirt, 2004). Bununla birlikte, eğer bu işlem çok sayıda hücreye yayılırsa, kökün besin ve su alma kabiliyeti ciddi bir şekilde tehlikeye girer, bu da sürgün büyümesini ve gelişimini etkiler. Dolayısıyla, bu tür bir stratejinin ancak çok kısa sürede kullanıldığında fizyolojik bir avantajı olabilir.

Daha önceki çalışmaların çoğu, köklerde K^+ tutulmasının esas niteliğine odaklanmışken (Chen ve ark., 2005, 2007; Cuin ve ark., 2008, 2011; Smethurst ve ark., 2008), K^+ tutulmasının rolü yaprak mezofilinde esasen keşfedilmemiş olarak kalmıştır. Son zamanlarda, yaprak mezofilinin K^+ 'u tutma kabiliyetinin, en azından arpada, bir tuzluluk toleransı mekanizmasının önemli ve esasen gözden kaçan bir bileşenini temsil ettiği gösterilmiştir (Wu ve ark., 2015b). Tuzlu koşullar altında mezofil K^+ tutma kabiliyeti ve toplam tuzluluk toleransı arasında kuvvetli pozitif korelasyon bulunmuştur. Arpa kökleri için önceki çalışmaların aksine (Chen ve ark., 2007), mezofilde K^+ tutulması, toleranslı çeşitlerde artan H^+ pompalaması ile ilişkili değildir, bunun yerine bu özellik ile negatif korelasyon göstermiştir. Bu bulgular, aktiviteyi dengelemek ve tuza duyarlı genotiplerde sitozolik K^+ homeostazını eski haline getirmek için gereken yüksek afiniteli HAK/KUP K^+ taşıyıcıları için itici güç

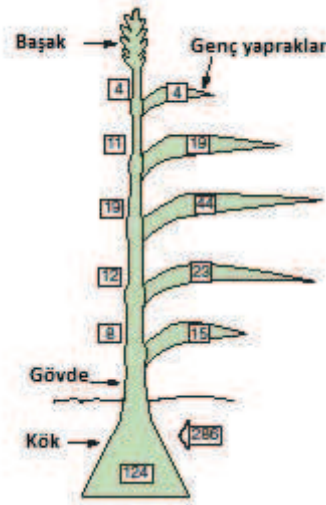
sağlamak için artan H^+ ekstrüzyonunun gerekli olabileceği gerçeğiyle açıklanmaktadır (Wu ve ark., 2015b).

1.4.5. Dokuya özgü Na^+ tutulumu

Genç dokularda büyümesi devam eden hücrelerin tuz konsantrasyonları her zaman en düşük seviyededir. Bunun nedeni, büyüyen dokuların, çok düşük tuz konsantrasyonlarına sahip olan floem tarafından beslenmesidir.

Yaprak ayaları, tuzlu toprakta yetişen bir bitkide en savunmasız dokudur. Yaprak ayalarında transpirasyon akımı bittiğinde; tuzu ihraç etmek için sınırlı kapasiteye sahip yaprak ayaları, potansiyel olarak toksik seviyelerde tuz biriktirebilir. Birçok tür, yaprak tabanından yaprak ucuna doğru veya uzun bir gövdeden sürgün tepesine doğru suyu ileten ksilemden Na^+ alabilir. Dikotiledon türlerde, Na^+ yaprak saplarında; monokotiledon türlerde, Na^+ yaprak kınında toplanabilir ve saklanabilir (Wolf ve ark., 1990; Davenport ve ark., 2005). Bir bitkide tüm yaprakları birbiriyle karşılaştırsak; tuz konsantrasyonları genç yapraklarda yaşlı yapraklardan daha düşüktür. Çünkü genç yapraklar daha kısa bir süredir transpirasyon yapıyorlardır. Türlerin çoğunda tuz konsantrasyonları yaprak ayalarında yaprak tabanlarından, yani yaprak saplarından (dikotiledon türler) veya kınlarından (monokotiledon türler) daha düşüktür. Çünkü ksilemden transpirasyon akımı olarak alınan tuzlar yaprak tabanlarından dökülür.

Gövde uzadığında, yapraklara doğru giden ksilemden Na^+ elde edilebilir, ve gövde internodları, transpirasyon akışındaki iyonlar için önemli bir hazne haline gelir (Wolf ve ark., 1991). Üreme safhasındaki arpa bitkilerinde, gövde internodlarındaki Na^+ ve Cl^- konsantrasyonları zamanla artmış ve üzerlerindeki yaprağa giden Na^+ miktarını önemli ölçüde azaltmıştır (Şekil 1.7.).



Şekil 1.7. 100 mM NaCl’de büyütülen bir arpa bitkisinin farklı kısımlarında 7 günlük bir süre boyunca Na⁺ içeriğinde artışlar. Sayılar μmol Na⁺ (Wolf ve ark., 1991).

Bitki tarafından 7 gün boyunca alınan toplam Na⁺ miktarı 286 μmol, köklerde biriken net miktar 124 μmol (%43) ve kalan miktar gösterildiği gibi gövdede ve yaprakta biriktirilmiştir (Wolf ve ark., 1991).

Son zamanlarda ilginç bir gözlem, floresan CoroNa yeşil boya kullanarak, tuzluluk stresi toleransı farklı bir kaç buğday çeşidinin köklerinde Na⁺’un hücre ve organel spesifik dağılımını inceleyerek yapılmıştır (Wu ve ark., 2015a). Tuzluluk stresi toleransının, olgun kök bölgesinde vakuolar Na⁺ tutma kabiliyeti ile pozitif korelasyon gösterdiği, ancak kök apeksinde olmadığı gösterilmiştir. Dahası, tüm beklentilerin aksine, kök meristemindeki sitozolik Na⁺ seviyeleri, tuz toleransı açısından duyarlı gruba göre anlamlı derecede yüksek çıkmıştır. Buna dayanarak meristem hücrelerinin ‘tuz sensörü’ rolü oynayabileceği, sinyal yolları zincirini tetikleyebileceği ve hem transkripsiyonel hem de fonksiyonel seviyelerde adaptif bitki tepkilerine yol açabileceği ileri sürülmüştür.

1.4.6. Ksilem yüklemesinin kontrolü

Bitki tuzluluk toleransına katkıda bulunan çoklu fizyolojik mekanizmalar arasında, ksileme Na⁺ yüklemesinin azaltılması çoğu zaman en önemli özelliklerden biri

olarak adlandırılır (Tester ve Davenport, 2003; Munns ve Tester, 2008). Bu, kökten ksileme Na^+ girişinin en aza indirilmesi veya kökteki hassas dokulara ulaşmadan önce ksilemden geri çekilmenin maksimize edilmesiyle başarılabilir. Ksilem içine Na^+ yüklenmesinin altında yatan taşıma mekanizmaları hala tartışmalıdır (Shabala, 2007). En az iki olası mekanizma önerilmiştir (Şekil 1.3.). Bunlardan birincisi ksilem-parankima arasında yer alan Na^+ geçirgen iyon kanallarının aracılık ettiği pasif yükleme, diğeri ise SOS1 Na^+/H^+ değıştiricilerin aracılık ettiği aktif Na^+ yüklemesidir (Wegner ve Raschke, 1994; Wegner ve De Boer, 1997; Köhler ve Raschke, 2000; De Boer ve Volkov, 2003; Munns ve Tester, 2008). Belirsizliğin en büyük nedeni, ksilem özsuyundaki ve parankima hücre sitozolündeki asıl Na^+ konsantrasyonları ve ksilem parankimasının zar potansiyelidir.

Ksilemdeki gerçek Na^+ konsantrasyonu, türlere, tuz stresinin şiddetine ve birikim sırasındaki transpirasyon hızına bağlıdır. Bununla birlikte, Na^+ ksilem içeriğinin tipik olarak 10 ila 30 mM arasında olduğu konusunda genel bir fikir birliği vardır (Flowers ve Colmer, 2008; Shabala ve ark., 2010; Shabala ve Mackay, 2011). Ksilem parankima hücreleri için membran potansiyel değıerlerini almak daha zor bir iştir. - Ancak yapılan deneylerde ksilem parankima hücrelerinin genellikle kök epidermisine kıyasla hafif hiperpolarize edildiğı ve yaklaşık -120 mV ila -140 mV (mısır ve arpa için) civarında membran potansiyeli (MP) değıerlerine sahip olduğu bulunmuştur (Shabala ve ark., 2010; Wegner ve ark., 2011). Bitkiler tuz stresine maruz kaldıklarında, radyal kök eksenı boyunca tüm hücrelerin sırayla depolarizasyonu gerçekleşir ve parankima hücreleri, tipik deneysel koşullar altında 40-60 mV ile depolarize edilir (Wegner ve ark., 2011).

Yukarıdaki bilgilerin ışığında, tipik bir glikofit türünün ksilem özsuyunda düşük transpirasyon hızlarında yüksek tuzlulukta olduğu gibi yaklaşık 20 mM Na^+ ve yaklaşık -70 mV ila -80 mV arasında bir parankima hücresi membran potansiyeli varsayılabilir. Bu parametreler için Nernst potansiyelinin basit bir şekilde hesaplanması, Na^+ 'un ksilem içine pasif olarak yüklenebilmesi için bitkilerin parankima hücre sitozolünde 300 mM Na^+ 'dan daha fazlasına sahip olması gerektiğini göstermiştir. Bu pek mümkün değıildir. Daha önce belirtildiğı gibi,

sitozolik Na^+ değerlerinin 30 mM'ı geçmediği konusunda fikir birliği vardır (Tester ve Davenport, 2003). Bu nedenle, aktif yüklemenin, apoplastik yol baskın olmadıkça, tuzlu koşullar altında bitkilerde ksilem Na^+ seviyesinin kontrolünden sorumlu olan kilit mekanizma olması muhtemeldir.

Bu aktif yükleme için en muhtemel aday Na^+/H^+ antiporteri olan SOS1'dir (Şekil 1.3.). Bu antiporterlerin, köklerin ksilem-simplast sınırında tercihli olarak ekspreslendiği gösterilmiştir (Shi ve ark., 2002). Bu aktif Na^+ yüklemesi için itici kuvvet, endodermiste lokalize olmuş H^+ translokasyonlu ATPazlar tarafından korunan bir H^+ gradienti olacaktır. Halofit *Atriplex nummularia*'ya NaCl verilmesi; böyle bir ATPaz'ın mRNA seviyelerini ve *Arabidopsis*'te bir endodermal H^+ -ATPaz'ın T-DNA yıkımını artırmıştır (Niu ve ark., 1993). Bu olay tuz duyarlılığını artırmış ve bitkilerin tuzlu koşullarda sürgünde düşük Na^+ tutma kabiliyetlerini azaltmıştır (Vitart ve ark., 2001).

Na^+ 'un ksilem içine yüklenmesinin metabolik enerji gerektiren aktif bir süreç gibi görünmesi ilginç bir soruyu ortaya çıkarmaktadır. Bitkiler neden Na^+ 'u ksileme pompalamak için enerji harcar ve sonra sürgünde birikimlerini en aza indirmeye çalışır? Çünkü Na^+ , hücre turgorunu korumak için uygun bir ozmotik potansiyel ayarlayıcı olarak kullanılabilir. Bunun, hücre vakuollerinde tonoplast NHX Na^+/H^+ dönüştürücü ile verimli bir şekilde tutulabileceği varsayılır. Bu nedenle, ksileme Na^+ yüklemesinin kısıtlanmasının önemi hakkındaki sonuç tüm durumlar için genelleştirilemez. Mesela, ksilem içine Na^+ yüklenmemesi arpanın tuz toleransında önemli rol oynamaz (Shabala ve ark. 2010); ayrıca, toleranslı arpa çeşitleri, tuza duyarlı genotiplerle karşılaştırıldığında daha yüksek ksilem Na^+ içeriğine sahiptir. Aynısı halofit türler için de geçerlidir (Shabala ve Mackay, 2011).

Bununla birlikte, burada iki önemli durum vardır. Yüksek ksilem Na^+ yüklemesi, yalnızca bitkiler yaprak vakuollerinden güvenli bir şekilde Na^+ tutma üstünlüğüne sahip olduğunda kabul edilebilir. İkinci olarak, ksilem Na^+ yüklemesine, optimal ksilem K^+/Na^+ oranını korumak için ksilem içine yeterli miktarda eşzamanlı K^+ yüklemesi eşlik etmelidir (Shabala ve ark., 2010). Burada, pasif taşıma sistemlerinin

(yani, SKOR ve NORC kanalları; Şekil 1.3.) rolü çok önemlidir. SKOR kanallarının tercihen ksilem parankiması dokusunda ifade edildiği bilinmektedir ve zamana bağlı bir şekilde membran depolarizasyonu ile membran potansiyellerinde K^+ 'un Nernst potansiyelinin biraz pozitif olması durumunda aktive edilebilir (Wegner ve Raschke, 1994; Gaymard ve ark., 1998). SKOR kanallarının arpadaki K^+ ksilem yüklemesindeki rolü, yakın zamanda elektrofizyolojik deneylerde doğrulanmıştır (Shabala ve ark., 2010). NORC kanalları çok daha az seçicidir ve Na^+ ve Ca^{+2} gibi diğer katyonlara da geçirgendir (Wegner ve Raschke, 1994). Bu nedenle, eğer sitozolik Na^+ içeriği çok daha yüksek ise (100 mM'ın üzerinde) ve ksilem Na^+ içeriği, aksine düşükse NORC kanalları, ksileme pasif Na^+ yüklemesinden sorumlu olabilir (Flowers ve Colmer, 2008). Bu rol, ksilem Na^+ içeriği hala düşük olduğunda ve kök korteks hücrelerinde progresif bir Na^+ birikmesi olduğunda, tuza maruz kalınmasından hemen sonra çok önemli olabilir.

Ksilem Na^+ yükleme mekanizmalarına dair; ikisi de ksilem parankima dokusundan tuzluluk stresi sinyali ile ilişkili, H_2O_2 ve ABA'e cevaben bir dizi elektrofizyolojik deney yapılarak daha fazla bilgi edinilmiştir (Zhu ve ark., 2016a). Bu sonuçlara göre NADPH oksidaz aracılı apoplastik H_2O_2 üretimi, ksilem Na^+ yüklemesinin tersi yönde hareket eder ve kök dokusunda AOT ile indüklenebilir Ca^{+2} alınımları sistemleri ile nedensel olarak ilişkilidir. Ayrıca, ABA'in, Na^+ 'un ksilemden geri alım işlemini (doğrudan veya dolaylı olarak) düzenlediği; bumetanit (bilinen bir memeli klorür katyon ko-taşıyıcı taşıyıcısı (CCC); Starremans ve ark., 2003) tarafından indüklenen Na^+ ve K^+ akışının önemli ölçüde azalttığı bulunmuştur (Zhu ve ark., 2016a). Bu son bulgular yukarıdaki CCC'nin arpadaki ksilem Na^+ yüklemesinde önemli bir rol oynadığını göstermektedir (Zhu ve ark., 2016a). *AtCCC* tercihen kökte ve ksilem-simplast sınırında sürgün iletim sisteminde ekspreslenir (Colmenero-Flores ve ark. 2007) ve *A. Thaliana*'da ksilem içine K^+ , Na^+ ve Cl^- 'un koordineli simportunu katalize ettiği bulunmuştur.

1.4.7. Ksilim'den Na^+ geri alımı

Sürgünde Na^+ birikimini azaltmanın bir başka stratejisi de ksilime giren Na^+ 'un geri alınması olabilir (Tester ve Davenport, 2003). Bu işlem için en muhtemel “kontrol noktaları” kök ve sürgün iletim demetlerinin olgun bölgeleri ve sürgünün tabanıdır.

Na^+ yüklenmesinin termodinamiği ve floemin moleküler seviyede boşaltılması hakkında çok az şey bilinmektedir. HKT taşıyıcılarının her iki işlemde de çalıştığı iddia edilmiştir (Berthomieu ve ark., 2003). HKT taşıyıcıları iki taşıma modunda çalışabilir, ya yüksek afiniteli bir $\text{Na}^+\text{-K}^+$ simplastı olarak (düşük K^+ ve Na^+ konsantrasyonlarının varlığında), veya düşük afiniteli bir $\text{Na}^+\text{-Na}^+$ (ko)-transporteri olarak (dışardaki çözeltideki $\text{Na}^+\text{-K}^+$ konsantrasyon oranı yüksek olduğunda) (Rubio ve ark., 1995; Gassmann ve ark., 1996). *Arabidopsis hkt1;1* mutantları yabancı tipe göre tuza duyarlıdır ve sürgünde Na^+ 'u aşırı miktarda biriktirirken, kökte Na^+ 'un miktarı oldukça düşüktür (Berthomieu ve ark., 2003).

HKT grup 1 genleri, Na^+ seçici ve ksilem parankimasi hücreleri gibi hücrelere plazma zarı boyunca Na^+ taşıyan taşıyıcıların bir ailesidir. Pirinç Na^+ taşıyıcı *OsHKT1;5*, plazma zarında yerleşmiştir ve köklerde ksilem dokularında ekspreslenir (Ren ve ark., 2005). Yapraklarda Na^+ birikim oranlarındaki genetik varyasyon pirincin tuz toleransı ile yüksek korelasyon gösterir, ve *OsHKT1;5*'in alel varyasyonu; bu değişiklikten büyük ölçüde sorumludur (Negrão ve ark., 2013; Platten ve ark., 2013). Pirinç HKT taşıyıcılarının *OsHKT1;4* ve *OsHKT1;5*'in konformasyonel 3D modellemesi Cotsaftis ve ark. (2012) tarafından yapılmıştır. Cotsaftis ve ark. (2012) yaprak kınındaki Na^+ birikiminin, kompleks bir gen ifadesinin düzenlenmesi ve taşıyıcıların tuz stresi altında protein yapısı ile kontrol edildiğini ortaya koymuşlardır. Son zamanlarda, *OsHKT1;4*'ün ifadesi, bitki gelişiminin farklı aşamalarında pirinç organlarında ve dokularında çalışılmıştır (Suzuki ve ark., 2016). *OsHKT1;4* yaprak kınlarında ifade edilmiştir, ancak genç pirinç bitkilerinin köklerinde ifade edilmemiştir. Üreme aşamasında, gövde uzadığında, gen, üst nodlarda ve bayrak yaprağında olduğu gibi en üstteki internodda

çok kuvvetli şekilde eksprese edilmiştir. Fenotip incelendiğinde sadece üreme aşamasında Na^+ 'un doku birikimini etkilediğini göstermiştir (Suzuki ve ark., 2016).

Arabidopsis'teki eşdeğeri *AtHKT1;1*'dir (Davenport ve ark., 2007). *Arabidopsis* *HKT1;5*'in homoloğu *AtHKT1;1*'in aşırı ekspreslenmesi; *Arabidopsis*'te ve pirinçte, Na^+ 'un sürgün dışı bırakılmasını artırdığını göstermiştir (Møller ve ark., 2009; Plett ve ark., 2010).

Ekmeklik buğdayda, iki pirinç geninin ortologları, üç genin hepsinde ortaya çıkar (Huang ve ark., 2008), ancak gen ailesinin fizyolojik olarak aktif olan tek üyesi ekmeklik buğdayda bulunur; makarnalık buğdayda bulunmaz ve D genomundadır (Byrt ve ark., 2007). *TaHKT1; 5-D* (daha önce *Kna1* lokusu olarak bilinir), ksilemden Na^+ 'u alır ve yapraklara akışını indirger (Byrt ve ark., 2014). Taşıma ve ifade sonuçlarına göre *TaHKT1; 5-D*, buğday kök floemindeki plazma zarı üzerinde lokalize bir Na^+ seçici taşıyıcı kodlar (Byrt ve ark., 2014). Transgenik ekmeklik buğdayda *TaHKT1; 5-D*'nin ekspresyonunun azalması; yapraklardaki Na^+ konsantrasyonunda bir artışa yol açmıştır.

Makarnalık buğdayda fizyolojik olarak aktif HKT grup 1 genleri yoktur. Ancak sürgünde Na^+ birikimini azaltan iki lokus, *Nax1* ve *Nax2* makarnalık buğdayda keşfedilmiştir (James ve ark., 2006). Hem *Nax1* hem de *Nax2*, Na^+ 'u kökteki ksilemden boşaltabilir, *Nax1* ayrıca Na^+ 'u yaprak tabanındaki ksilemden boşaltabilir; bu nedenle, yaprak tabanı ve kını arasında yüksek bir Na^+ oranına yol açar (James ve ark., 2006). *Nax1* ve *Nax2* hatları aynı zamanda kökten filizlere kadar daha yüksek K^+ taşıma hızına sahiptir ve K^+ 'un Na^+ 'a göre daha fazla bir şekilde ayırt edilmesini sağlar (James ve ark., 2006). *Nax1* için aday gen, *TmHKT1; 4* (Huang ve ark., 2006) ve *Nax2* için aday gen, *TmHKT1; 5* (Byrt ve ark., 2007)'dir. Daha sonra yapılan çalışmalar bu genlerin ksilemi çevreleyen hücrelerin plazma zarı üzerinde lokalize olduğunu göstermiştir (Munns ve ark., 2012).

Nax2'nin aynı zamanda sodik topraktaki bitkilere de fayda sağladığı bulunmuştur (Genç ve ark., 2016). Na^+ dışlamada farklılık gösteren üç tahıl türü, Na^+ humat ile

sodik bir saksı karışımında yetiştirilmiş ve yaprak besin profilleri ve saksı verimi belirlenmiştir. *Nax2* geni içeren Na^+ 'u dışarıya atan ekmeklik buğday ve durum buğdayı *Nax2* geni içermeyen Na^+ biriktiren arpa ve makarnalık buğdaydan daha yüksek verime sahiptir (Genç ve ark., 2016).

Bununla birlikte, son zamanlarda *Nax* lokuslarının hem kök korteksi hem de merkezi silindir dokularında Na^+/H^+ değiştirici gibi *SOS1*'in aktivitesini ve ekspresyon seviyelerini de etkilediği gösterilmiştir. Zhu ve ark., (2016b) *Nax* gen bölgelerinin, her ikisinin de ksilem Na^+ içeriğinin azaltılmasına katkıda bulunan iki tamamlayıcı mekanizma sağladığı sonucuna varmıştır. Bu mekanizmalardan biri, Na^+ 'un kök merkezi silindirine *HKT1;4* veya *HKT1;5* yoluyla geri kazanılmasını artırırken; diğeri, *SOS1* yoluyla ksilem içine Na^+ yükleme hızını azaltır. Bu nedenle, sürgün iyon içeriğinin kontrolünde hangi sürecin (ksileme Na^+ yükleme veya Na^+ 'un floem tarafından köklere geri alımının azaltılması) daha büyük rol oynadığı tam olarak bilinmemektedir.

1.4.8. Floem yoluyla sürgünden Na^+ uzaklaştırılması

Sürgünden Na^+ uzaklaştırılmasına, Na^+ 'un köklere floem tarafından yeniden sirküle edilmesi aracılık eder (Munns ve ark., 1988; Blom-Zandstra ve ark., 1998). Bu sirkülasyonun derecesi ile bitki tuzluluk toleransı arasında güçlü bir korelasyon olduğu çeşitli bitki türlerinde bildirilmiştir (Matsushita ve Matoh, 1991; Pérez-Alfocea ve ark., 2000). Bununla birlikte, aşağıda belirtildiği gibi, floemdeki Na^+ akımları, ksilemden çok daha azdır, bu da floemdeki retranslokasyonun, yapraklardaki Na^+ konsantrasyonlarını düzenlemek için sınırlı bir kapasiteye sahip olduğunu gösterir.

Floeme moleküler seviyede Na^+ yüklemesinin ve boşaltılmasının termodinamiği hakkında çok az şey bilinmektedir. HKT taşıyıcılarının her iki işlemde de çalıştığı öne sürülmüştür (Berthomieu ve ark., 2003). *Arabidopsis hkt1;1* mutantları, yabancı tipe kıyasla tuza duyarlıdır ve sürgünde Na^+ 'u aşırı miktarda biriktirir, ancak kökte Na^+ birikim miktarı çok düşük seviyededir (Berthomieu ve ark., 2003). *AtHKT1;1*,

baskın olarak floemde bulunmuştur. Bu proteinin sürgündeki ksilem parankimasi hücrelerinin plazma membranında lokalize olduğunu gösteren Sunarpi ve ark. (2005), *AtHKT1;1*'in Na^+ 'un sürgündeki ksilemden çekilmesinde bir rolü olabileceği olasılığını ortaya koymuştur. Bu görüş Davenport ve ark. (2007) tarafından kesin olarak desteklenmiştir. *AtHKT1;1*'in, floem yoluyla Na^+ devridaiminde yer almadığı ve köklerin içine Na^+ akışından sorumlu olmadığı sonucuna varılmıştır. Bunun yerine, *AtHKT1;1*'in, ksilemden Na^+ alımının ve kök vakuolar yüklemesinin kontrolündeki rolü onaylanmıştır (Davenport ve ark., 2007). Na^+ 'un sürgünden nasıl çıkarıldığı ve köklere geri alındığı sorusuna bir cevap hala bulunamamıştır.

Cevaplanmamış önemli bir soru da floemde remobilize edilmiş Na^+ 'un kaderi ile ilgilidir. Na^+ 'un köke hareket ettiği konusunda bir fikir birliği vardır. Ancak kökün Na^+ için nihai hedef olup olmadığı bilinmemektedir. Bir yapraktan alınan Na^+ taşıyan kalburlu borular, yalnızca floem sıvısının aşağı doğru hareketi engellenirse, genç yapraklar için risk oluşturmada Na^+ ihraç edilebilir. Bununla birlikte, eğer kalburlu borular daha genç yapraklara veya sürgün tepesine bağlıysa, Na^+ floemden büyüyen yapraklara taşınır ve sürgünlerde Na^+ 'un hızlı bir şekilde toksik seviyelere ulaşabileceği meristematik bölgelerine yönlendirilebilir. Acıbaklada ^{14}C içeren besleme çalışmaları ile gösterildiği gibi, yaşlı yapraklar fotosentatlarıyla kökü besler, genç yapraklar sürgün tepesini besler ve orta konumdaki yapraklar da sürgün tepesini ve kökü besler (Layzell ve ark., 1981). Floem yoluyla sınırlı miktarda tuz çıkışı sürgünün büyüyen dokularına yönlendirilmemesini sağlar.

Tuza daha fazla toleranslı türlerde floemde düşük tuz çıkış oranları vardır. Tuza toleranslı türlerden olan arpa, ksilemde yapraklara giren Na^+ 'un sadece %10'unu dışarı verir (Wolf ve ark., 1990). Tuza duyarlı türlerin, tuza toleranslı türlerden daha yüksek oranda floem ihracatı olduğu görülmektedir. Son derece hassas bir bitki olan beyaz lupin için, floemden tuz çıkışının 25-40 mM NaCl'de yetişen bitkiler için tuz alımının %30'u ve 100 mM NaCl'de yetişenler için tuz alımının %50'si olduğu tahmin edilmiştir (Munns ve ark., 1988; Jeschke ve ark., 1992). Floemdeki Na^+ ve Cl^- konsantrasyonu arttıkça, meristematik ve üreme dokularının tuz yükleme olasılığı

da artar. Acıbağlarda, Na^+ 'un floem alımının artmasının, tuza duyarlılığına katkıda bulunabileceği muhtemeldir (Jeschke ve ark., 1992).

Böylece tuzlu toprakta yetişen bir bitki için kök ksileminde Na^+ yüklemesini kontrol etmesi ve Na^+ 'u köklerin üst kısmındaki ksilemden, yaprak veya gövde tabanından almak için bir yedekleme mekanizmasına sahip olması kritik önem taşır.

1.4.9. Oksidatif stres toleransı

Hücreleri oksidatif hasara karşı koruyan ana savunma hattı, çeşitli antioksidan bileşenlerden oluşur. Bunlar bir dizi enzim ve AOT'ni yıkıcı bir radikal haline dönüşmeden etkisiz hale getirme kabiliyetine sahip olan düşük molekül ağırlıklı bileşiklerdir (Scandalios, 1993). Hem enzimatik hem de enzimatik olmayan bileşenler AOT'nin detoksifikasyonundan sorumludur (Mittler ve ark., 2004). Bu sistemin enzimatik bileşenleri süperoksit dismutaz (SOD), askorbat peroksidaz (APX), glutatyon redüktaz (GR), glutatyon peroksidaz (GPX), guaiakol peroksidaz (GPOX) ve katalazdan (CAT) oluşur (Noctor ve Foyer, 1998). Enzimatik olmayan AOT süpürücü bileşiklerin en önemlileri askorbat ve glutatyondur (Colville ve Smirnoff, 2008). Metal iyonlarının ayrılması ile birlikte bunlar arasındaki mevcut denge, yüksek derecede toksik hidroksil radikalının oluşumunun önlenmesinde önemlidir (Mittler, 2002). Aktif oksijen türlerinin enzimler tarafından nasıl detoksifiye edildiği Tablo 1.6.'da gösterilmiştir.

Tablo 1.6. Aktif Oksijen Türlerinin Çeşitli Antioksidan Enzimlerle Atılması

Enzim	Reaksiyon
SOD	$\text{O}_2^{\cdot -} + 2\text{H}^+ \Rightarrow \text{H}_2\text{O}_2$
CAT	$\text{H}_2\text{O}_2 \Rightarrow \text{H}_2\text{O} + \frac{1}{2} \text{O}_2$
POD	$\text{H}_2\text{O}_2 \Rightarrow \text{H}_2\text{O} + \frac{1}{2} \text{O}_2$
APX	$\text{H}_2\text{O}_2 + \text{Asc} \Rightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{MDA}$
MDAR	$\text{MDA} + \text{NAD(P)H} \Rightarrow \text{Asc} + \text{NAD(P)}^+$
DHAR	$\text{DHA} + \text{GSH} \Rightarrow \text{Asc} + \text{GSOG}$

Tablo 1.6. (Devamı)

GR	$\text{GSGG} + \text{NAD(P)H} \Rightarrow \text{GSH} + \text{NAD(P)}^+$
GPX	$\text{H}_2\text{O}_2 + \text{GSH} \Rightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{GSGG}$

AOT geleneksel olarak aerobik metabolizmanın yan ürünleri olarak kabul edilir (Mittler, 2002). Bitkilerin AOT'ni aktif olarak sayısız fizyolojik süreci kontrol etmek için sinyal molekülleri olarak ürettikleri anlaşılmıştır. Örneğin; savunma tepkileri ve hücre ölümü, çapraz tolerans, gravitropizm, stoma açılması, hücre genişlemesi ve boyuna büyüme, hormon etkisi, yaprak ve çiçek gelişimi gibi. Birçok durumda, AOT üretimi genetik olarak programlanır; süperoksit ve H_2O_2 ikinci haberci olarak kullanılır (Foyer ve Noctor, 2005). Bu gibi fizyolojik durumlar için “oksidatif stres” yerine yeni “oksidatif sinyal” kavramı önerilmiştir. AOT'nin bitki metabolizmasındaki "pozitif" rolü için hem fizyolojik (örneğin iyon kanalları aktivitesinin düzenlenmesi; Foreman ve ark., 2003), hem de genetik (örneğin gen ekspresyonunun kontrolü; Mittler ve ark., 2004) seviyelerde bildirilmiştir. Böylece, AOT'nin bitkilerde hayvanlarda olduğu gibi pleiotropik etkiye sahip olduğu görülmektedir. AOT belirli yerlerde kontrollü bir şekilde üretildiğinde, bitki metabolizmasında kilit rol oynar. Aşırı üretildiklerinde, sonuçta meydana gelen kontrolsüz oksidasyon hücresel hasara ve nihayetinde ölüme neden olur. Hasarları önlemek, ancak AOT'nin faydalı fonksiyonlarının devam etmesine izin vermek için, antioksidan savunma sisteminin aktif oksijeni kontrol altında tutması ile ilgilidir. Bu nedenle, bitkiler AOT üretimini ve temizliğini hassas bir şekilde dengelemek için gerçekten zorlu bir ikilemle karşı karşıya kalmaktadır. Bu, büyük bir gen ağının “AOT gen ağı”; düzenlenmesi, iyon taşıyıcılarının ve sitozolik iyon homeostazının etkin kontrolüyle sağlanır (Mittler ve ark., 2004).

Antioksidan aktivite ile tuz toleransı arasındaki bağlantı oldukça karmaşık görünmektedir. Düzinelerce makale, bitki dokularındaki antioksidan üretimi ile bitki tuz toleransı arasında pozitif bir ilişki olduğunu iddia ederken, birçok çalışmada ise bu iki özellik arasında korelasyon olmadığı, hatta negatif bir korelasyonun bulunduğu bildirilmiştir (Bose ve ark., 2014). Bu bağlamda, sitozolden Na^+ dışlanması için etkili mekanizmalara sahip olan gerçekten tuza toleranslı türlerin, ilk

aşamada aşırı AOT üretimine izin vermediklerinden yüksek düzeyde antioksidan aktivite gerektirmeyebileceği iddia edilmiştir (Bose ve ark., 2014). Bu nedenle, artan antioksidan aktivitenin, doğrudan tuz toleransı sağlayan bir özellik yerine hasar kontrol mekanizması olarak ele alınması gerektiği de belirtilmektedir.

Yukarıdaki tartışmalara rağmen, glikofit ve halofit türler arasındaki karşılaştırmalı bir analiz; genel olarak halofitlerde daha yüksek seviyede antioksidan enzim aktivitesi, özellikle de yüksek SOD aktivitesi olduğunu ortaya koymuştur. SOD'nin ana rolü $O_2^{\cdot-}$ 'nin H_2O_2 'e hızlı bir şekilde dönüşümünü sağlamaktır. Stres koşulları altında hem transkripsiyon hem de translasyon sonrası seviyelerde bir dizi adaptif cevabı tetiklemek için H_2O_2 sinyallerinin hızlı şekilde indüklenmesi ve bunun için de daha yüksek SOD seviyeleri gereklidir (Bose ve ark., 2014). Ayrıca AOT'nin en zararlı olan hidroksil radikali enzimatik antioksidanlar yoluyla detoksifiye edilemez ve membran yapıları ve transport proteinleri üzerindeki zararlı etkilerini önlemenin tek yolu enzimatik olmayan antioksidanlarla gerçekleştirilen detoksifikasyondur. Halofit türler, bu konuda glikofitlere göre oldukça üstün görünmektedir (Bose ve ark., 2014).

1.5. Anatomik Adaptasyon

Halofitleri veya tuza toleranslı glikofitleri, tuza duyarlı bitkilerden çarpıcı şekilde farklı kılan tek bir anatomik özellik yoktur. Yine de, bazı anatomik özelliklerin, bitkilerin yüksek tuzlu ortamlara adaptasyonunda önemli olduğu düşünülmektedir. Bunların çoğu Na^+ tutulumu veya sekestresyonu ile ilişkili olsa da, başka bazı fizyolojik mekanizmalar da mevcuttur (Shabala ve Munns, 2017).

1.5.1. Yaprak etlenmesi

Yaprak etlenmesi, yaprak dokularının kalınlaşmasını ve elde edilen yaprak özsuyu hacmindeki artışı tanımlamak için kullanılan bir terimdir (Shabala ve Mackay, 2011). Bu olgunun fizyolojik mantığı; bu organelde daha verimli hücre içi Na^+ tutulumuna yol açan, hücre ve vakuol boyutundaki önemli bir artıştır. Glikofitlerde yaprak

etlenmesi tipik olarak, mezofil hücrelerinin büyüklüğünün artırılmasıyla sağlanır (Gorham ve ark., 1985). Optimal hücre metabolizmasını sağlamak için Na^+ 'un sitozolden uzaklaştırılmasının önemi göz önüne alındığında, yaprak kalınlığını hızla artırabilen bitkilerin adaptif bir avantaja sahip olduğu kabul edilir.

Buna göre, yaprak kalınlığındaki artışın tuz toleransı için bitki ıslahında fizyolojik bir belirteç olarak kullanılabileceği ileri sürülmüştür. Halofitlerde, özellikle de tuz bezleri olmayanlarda, yaprak etlenmesi, yaprak dokusu hücreleri arasında yüksek derecede özelleşme ile sonuçlanan temel bir özelliktir. *Carpobrotus rossii* adlı halofit türde; fotosentetik mezofil hücreleri nispeten küçük bir alanla sınırlandırılırken, yaprağın büyük bir kısmı çok az kloroplast içeren sünger parankiması hücrelerinden oluşur. Boyutu çok büyük olan bu hücreler yaprak laminasında Na^+ tutulumu için geniş bir alan sunar. Na^+ 'un sünger parankiması hücrelerine yüklenmesini, ancak mezofile yüklenmemesini sağlayan spesifik iyonik mekanizmalar araştırılmaya devam edilmektedir (Shabala ve Munns, 2017).

1.5.2. Tuz bezleri ve tuz keseleri

Tuz keseleri ve bezleri, tuzluluk ile ilgili en belirgin anatomik özelliktir. Üç ana tip bez veya kese yapısı bilinmektedir (Agarie ve ark., 2007; Shabala ve Mackay, 2011): Bunlar tahılların çoğunda bulunan iki hücreli boşaltım yapıları, bazı tahıl türlerinde ve birkaç dikotiledon familyasında bulunan çok hücreli yapılar ve Chenopodioideae, Oxalidaceae ve Mesembryanthemaceae familyalarına özgü olan epidermal kese hücreleridir (EBC). Tuz bezlerinin ve keselerinin temel işlevi, fazla tuzun metabolik olarak aktif dokulardan uzaklaştırılmasıdır (Agarie ve ark., 2007; Flowers ve Colmer, 2008). Tuz bezleri içeren bitkilerin günlük olarak yapraklarda bulunan Na^+ miktarının üç ila dört katını salgılayabildiği bildirilmiştir (Marcum ve Murdoch, 1992; Marcum ve ark., 2007). Bununla birlikte, keselerin işlevi, yalnızca toksik iyon türleri için bir depolama alanı olmak değildir. Oldukça yoğun yapılar olduğundan, tuzlu keseler ayrıca su kaybını azaltmak ve aşırı UV hasarını önlemek için ikincil bir epidermis olarak önemli bir rol oynayabilir. EBC için öne sürülen diğer fonksiyonlar, su, malat, flavanoidler, sistein, pinitol, inositol ve kalsiyum oksalat kristalleri gibi

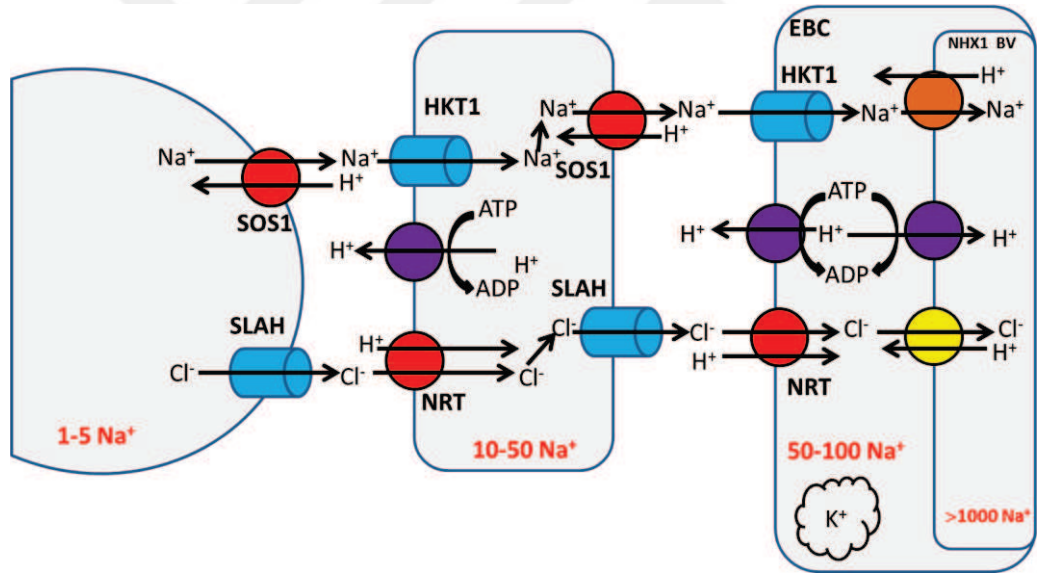
çeşitli metabolik bileşiklerin depolanmasını içerir (Agarie ve ark., 2007; Jou ve ark., 2007). Bu açıdan, tuz keseleri, görevi sadece aşırı Na^+ ve Cl^- 'un salgılanması olan tuz bezleri ile karşılaştırıldığında tuz toleransı konusunda daha ön plandadır.

Tuz kesesi yoğunluğu, yaprak yüzeyine (adaksiyal ve abaxial), yaprak yaşı ve bitki türlerine bağlı olarak büyük ölçüde değişebilir. Genel bir kural olarak, kese yoğunluğu genç bitkilerde daha yüksektir, yapraklar gelişirken ve yaprak olgunlaşırken bu yoğunluk azalır (Bonales-Alatorre ve ark., 2013). Kese tam kapasitesine ulaştıktan sonra yırtılır ve kesede biriken tuzlar serbest bırakılır. Yaprak yüzeyi yoğun biçimde kütinleştiğinden, tuzun yeniden emilme olasılığı minimumdur ve Na^+ iyonlarının çoğu daha sonra yaprak yüzeyinden yağmurla yıkanır.

İyonun tuz keselerine yüklenme mekanizması hala bir hipotez halindedir. Bu konuda hem apoplastik hem de simplastik yolların fonksiyonel olduğu önerilmiş ve bazı özel hücre tiplerinin rol oynadığı bildirilmiştir (Shabala ve Mackay, 2011). Son zamanlarda, yapısal ve işlevsel benzerliklere dayalı yeni bir model önerilmiştir (Shabala ve ark., 2014). Bu model, EBC'ye tuz yüklenmesine katkıda bulunan ana taşıma sistemlerini açıklamaktadır. Bu modele göre, sap hücresi (SC), EBC'ye tuz yüklenmesini düzenlerken arkadaş hücreleri (CC) floem içine şeker yüklemeyi düzenler (De Schepper ve ark., 2013). Tuzun SC ve kese hücresinin sitoplazmik tabakası boyunca büyük merkezi vakuolün içine hareketi, fizyolojik olarak benzer bir role sahip olan böbrek hücreleri epiteli gibi düşünülebilir (Gattineni ve Baum, 2015). Bu sürece polar olarak organize edilmiş taşıyıcılar aracılık eder. Termodinamik bir bakış açısından, EC'den EBC vakuolüne Na^+ ve Cl^- taşınması, söz konusu iyonların elektrokimyasal potansiyel gradyanına bağlanmayı gerektiren enerjik olarak zor bir işlem olmalıdır. Bu rol, buna göre *SOS1* ve *NHX1* tipi genler tarafından kodlanan plazma zarı ve vakuol proton-bağımlı Na^+ taşıyıcılara aittir (Kronzucker ve Britto, 2011; Yamaguchi ve ark., 2013). Aşağı doğru Na^+ aktarımına Na^+ kanalını kodlayan *HKT* tipi genler aracılık eder (Almeida ve ark., 2013). EBC'ye klorür yüklenmesine, *CIC* tipi proton bağlı taşıyıcılar ve SLAC/SLAH tipi kanallar aracılık eder (Plett ve ark., 2010; Roelfsema ve ark., 2012). Vakuolar Na^+ ve Cl^- birikimine V-ATPaz ve V-

PPaz H^+ pompaları tarafından enerji sağlanır (Shabala, 2013). Sitozolik K^+ ve organik osmolitler tarafından osmotik denge ayarlanır (Şekil 1.8).

Hem EBC hem de SC, EC-SC-EBC kompleksi içinde apoplastik bağlantı kolayca çözülebilir. Tuz kesesi hücreleri ve ortak EC'ler arasında NaCl için belirgin konsantrasyon gradienti göz önüne alındığında (kırmızı sayılar), hücresel Na^+ ve Cl^- transportunun moleküler mekanizması ve bunun fonksiyonel epidermis kese kompleksi içindeki düzenlemesi hakkında bazı sorular ortaya çıkar. Termodinamik düşüncelere ve ön deneysel verilere dayanarak, çeşitli transport sistemlerinin eşgüdümlü bir şekilde çalıştıkları öngörülmektedir. Bunlar; SOS1 (Na^+/H^+ plazma membran değıştirici), *HKT1* (Na^+ kanalı olarak çalışan yüksek afiniteli taşıyıcı), SLAH (Cl^- geçirgen anyon kanalı, NRT (Cl^-/H^+ yardımcı taşıyıcı) ve *NHX1*'dir (tonoplast bazlı Na^+/H^+ değıştirici) (Shabala ve ark., 2014) (Şekil 1.8.).



Şekil 1.8. Kese hücre kompleksi anatomisi ve epidermal kese hücrelerinde (EBC) tuz tutulmasına aracılık eden taşıma sistemi (Shabala ve ark., 2014).

1.5.3. Kök anatomisinde değışiklikler

Kök büyümesi tuz stresinden genellikle yaprak büyümesine göre daha az etkilenir. Kök büyüme hızı, NaCl veya diğerk osmotik bir strese maruz kaldıktan sonra normale dönebilir (Munns, 2002). Mısırdı, 0,4 MPa'ya kadar mannitol, KCl veya NaCl (yani plazmolize neden olmayan bir osmotik şok) uygulamasından sonra bir saat içinde,

150 mM gibi yüksek NaCl konsantrasyonlarına maruz kaldıktan sonra bir gün içinde kök büyümesi normal seyrini tekrar kazanabilir (Munns, 2002). Yaprakların aksine, bu kök büyüme hızlarının normale dönmesi, turgorun tamamen kazanılamamasına rağmen gerçekleşir (Frensch ve Hsiao, 1994). Bu, hücre duvarı özelliklerinde yapraklara kıyasla köklerde farklı değişiklikler olduğunu gösterir, ancak mekanizma bilinmemektedir. Zamanla, yeni veya lateral köklerin baskılanması gerçekleşir, ancak bu konuda çok az şey bilinmektedir.

Yapılan çalışmalar tuzlu koşullarda yetişen bitkilerde kazık köklerin uzamasının yavaşladığı ancak vasküler kök dokularının farklılaşmaya devam ettiğini ortaya çıkarmıştır. 150 veya 200 mM NaCl ile vermikülitte yetiştirilen pamuk bitkisinin köklerinin ayrıntılı anatomik çalışmalarında, kazık kök uzamasının yavaşlamasıyla, ksilem elemanlarının farklılaşmasının devam ettiğini göstermiştir (Reinhardt ve Rost, 1995a). Öyle ki, olgun ksilem elemanlarının, tuz stresi altındaki bitkilerin kök uçlarına, tuza maruz kalmayan kontrol bitkilerinden daha yakın olduğu bulunmuştur. Ayrıca, yan köklerinin uçtan yaklaşık üç kat daha fazla çıktığını, kazık kökün ise kontrole kıyasla 200 mM NaCl stresi altında ciddi şekilde kısıtlandığını (kontrolden on kat daha yavaş) bulmuşlardır (Reinhardt ve Rost, 1995b).

Tuz stresi koşullarında aksiller uç büyümesi yavaşladığında yan köklerin büyümesinin avantajı; suya ve besinlere erişim için toplam kök uzunluğunun korunması olabilir. Rahnema ve ark. (2011), makarnalık buğdayın aksiller köklerinin tuz stresi etkisiyle büyümesinin yavaşladığı, ancak kök uzunluğunun yan köklerde meydana gelen büyüme hızındaki artış ile telafi edildiğini ortaya çıkarmıştır. Yan kökler genellikle aksiller köklerden daha ince olduğundan, yan köklerde birim karbon başına daha fazla kök uzunluğu üretilebilir, bu da belki de aksiller uzunluğundan farkı açıklar. Pamuk ve diğer türlerde yapılan çalışmalar, kök büyüme hızındaki azalmanın ve yan köklerin büyüme hızındaki artışın, osmotik strese bağlı olduğunu ve tuz toksisitesine bağlı olmadığını göstermiştir (Rahnema ve ark., 2011).

1.5.4. Yaprak transpirasyonunun kontrolü

Tuz uygulanmış bitkilerde birim yaprak alanı başına fotosentez hızı, stoma iletkenliği azalsa bile, genellikle değişmez (James ve ark., 2002). Bu paradoks, yukarıda açıklanan, daha küçük, daha kalın yapraklara neden olan ve birim yaprak alanı başına daha yüksek bir kloroplast yoğunluğu ile sonuçlanan hücre anatomisinde meydana gelen değişikliklerle açıklanmaktadır. Makarnalık buğday ile yapılan ayrıntılı bir çalışmada, stoma iletkenliğindeki stres kaynaklı düşüş, hemen farkedilmiştir. Tersine, fotosentez hızı, hemen azalmamıştır (James ve ark., 2002). Birim yaprak alanı başına yüksek fotosentez hızı, değişen yaprak ve hücre morfolojisinden kaynaklanmıştır. Böylelikle farklı boyutlardaki daha küçük hücrelere sahip olan ve birim yaprak alanı başına daha yüksek bir kloroplast yoğunluğu sergileyen yapraklar, daha düşük stoma iletkenliğini telafi edebilmiş ve fotosentez hızını koruyabilmiştir (birim yaprak alanı bazında). Bu sonuç, yaprak için yüksek bir transpirasyon verimliliği sağlar, çünkü birim karbon fiksasyonu başına kaybedilen su daha azdır. Bu kuru veya tuzlu toprağa bir adaptasyondur.

Fotosentez, birim alan yerine klorofil bazında ifade edildiğinde, tuzluluktan kaynaklanan bir azalma genellikle ölçülebilir. Her durumda, tuzluluktan dolayı yaprak alanındaki azalma, bitki başına fotosentezin her zaman azaldığı anlamına gelir (James ve ark., 2002).

1.6. Tuz Stresi Algılama ve Erken Sinyalin Varsayılan Mekanizmaları

Sitozolden Na^+ çıkarılmasına aracılık eden Na^+ taşıma sistemlerinin moleküler yapısı ve fonksiyonu ayrıntılı olarak incelenmiştir. Bitkilerin toprakta yüksek Na^+ seviyelerini algılamalarını sağlayan mekanizmalar ve tuzlu koşullar altında bitki performansını optimize eden hızlı sinyal olayları hakkında çok az şey bilinmektedir (Maathuis, 2014; Shabala ve ark., 2015). Sensör terimi, dış ortamdaki değişiklikleri algılayan ilk bileşen anlamına gelir. Bu, sensör için biyofiziksel bir özelliği işaret eder (milisaniye aralığında çalışır) ve konumunun plazma zarında olduğunu belirtir. Bununla birlikte fizyolojik olarak, tuzluluğun zararlı etkileri çok daha yavaş

(saatlerden günlere) bir zaman diliminde belirginleşmektedir. Dolayısıyla, pratik bakış açısından, bu sensörler genotipik farklılık veren ve bitkilerin tuzlu bir ortama adaptif potansiyelini belirleyen erken sinyal olaylarıdır (Tablo 1.7.).

Tablo 1.7. Bitkilerde tuz stresi algılama ve erken sinyal için olası mekanizmalar

Varsayılan mekanizma	sensör	Aday genler/proteinler	Detaylar/yorum	Referanslar
Na ⁺ sistemleri	taşıma	SOS1 antiporter	Na ⁺ /H ⁺ SOS1 proteini, sitoplazmada yer alması ve potansiyel olarak Na ⁺ 'u algılaması öngörülen 10-12 transmembran bölgeye ve 700 amino asit uzunluğunda bir kuyruğa sahiptir. Ancak, bu hipotez için doğrudan deneysel destek sağlanmamıştır.	Zhu, 2003
Na ⁺ sistemleri	taşıma	NCX ailesinden Na ⁺ /Ca ⁺² eşanjörleri	<i>Arabidopsis</i> için varsayılan bir NCX benzeri (<i>AtNCL</i>) geninin varlığı önerilmiştir. 9-11 transmembran alanları ve büyük bir hücre içi hidrofilik halka içeren bir proteini kodlar. Protein, NCX'te korunan bazı kritik amino asitlere sahiptir (treonin, serin veya asparajin gibi). Bunlar hücre içi Na ⁺ bölgesini algılayan alanı oluşturur.	Wang ve ark., 2012
Düzenleyici bağlayıcı sahip proteinler	Na ⁺ bölgelere	CHX ailesinden Katyon-H ⁺ değiştiriciler	Bitkilerde henüz hiçbir Na ⁺ seçici iyon kanalı tanımlanmamıştır (Hedrich, 2012). Bununla birlikte, bitkiler, memelilerde bulunanlar gibi düzenleyici Na ⁺ bağlama bölgelerine sahip başka proteinler içerebilir. Muhtemel adaylar, sitozolik bir halkada birbirlerinin karşısında bulunan ve bir DxR/KxxH motifi oluşturan bir aspartat ve bir histidinin yan zincirlerine sahip olmalıdır.	Maathuis, 2014

Tablo 1.7. (Devamı)

NSCC/NADPH oksidasyonları ikilisi	NOX genleri (RbohA-J)	RbohD ve RbohF, tuz stresi tepkileri için kritik öneme sahiptir ve Ca^{+2} geçirgenliği olan NSCC kanalları ile paralel olarak bitkilerde bir tuz sensörü olarak çalışabilir. Model, NSCC'nin NADPH oksidazın hemen yakınında bulunduğunu ve dolayısıyla NADPH oksidazın çok hızlı bir aktivasyonunu ve apoplastik alanda AOT birikiminde eşzamanlı bir artış sağlayabildiğini varsayar.	Shabala ve ark., 2015
Mekanik kanalları taşıyıcılar	sensör ve MSL (MscS benzeri), MCA ve Piezo familyasından taşıyıcılar; RLK (reseptör benzeri kinazlar)	Mekanik-sensör kanallar mekanik bir kuvveti milisaniye içinde elektrik trans-membran varyasyonuna dönüştürür ve bu nedenle, çözelti ozmolalitesindeki ani bir değişimin neden olduğu dış ortamdaki değişiklikleri algılamak için en muhtemel adaylardır.	Monshausen ve Haswell, 2013; Kurusu ve ark., 2013
Siklik reseptörleri	nükleotid CNGC ailesi	Seçici olmayan 20 katyon kanalı Arabidopsis'teki CNGC ailesine aittir. Bu kanallar Ca^{+2} 'ya geçirgendir ve NADPH oksidaz ile birlikte, Ca^{+2} "imzalarını" şekillendiren ve tuzluluğa gen ağı aracılı bitki uyarlamalı tepkilerini aktive eden kendiliğinden genişleyen bir fonksiyonel birim oluşturabilir.	Julkowska ve Testerink, 2015; Talke ve ark., 2003; Maathuis ve Sanders, 2001
Purino-reseptörleri	P2X reseptörleri	ATP ve ADP gibi hücre dışı pürinler, tuzluluk koşulları altında sinyal molekülleri olarak işlev görür. Tuza bağlı eATP, plazma zarındaki P2X purino-reseptörleri tarafından algılanır ve K^+/Na^+ homeostazı ve plazma membranı onarımına bağlı genlerin yukarı regülasyonu için gerekli olan H_2O_2 ve sitozolik Ca^{+2} gibi sinyallere çevrilebilir.	Demidchik ve ark., 2009; Tanaka ve ark., 2010; Sun ve ark., 2012

Tablo 1.7. (Devamı)

Anneksinler	ANN1	<i>AtNN1</i> , düzlemsel lipid çift katmanlarında Ca^{+2} geçirgen kanallar oluşturabilen bir plazma membran proteinidir. <i>AtANN1</i> , kök Na^{+} alımına katkıda bulunmasa da, tuz tedavisi sırasında üretilen sitozolik Ca^{+2} sinyalinin bir bileşenidir ve tuz koşullarında kök hücrelerinin adaptasyonunda anahtar bir bileşen olduğu ileri sürülmektedir.	Lee ve ark., 2004; Laohavisit ve ark., 2013
H^{+} -ATPaz/GORK ikilisi	AHA; GORK	Bitki plazma zarı H^{+} -ATPaz, sitoplazmik fosforilasyon alanında Asp (617) içeren bir bölgede proton pompasına bağlı K^{+} ile uyarılır. Tuzluluk tarafından indüklenen masif GORK aracılı K^{+} akışı, sitozolik K^{+} konsantrasyonunda hızlı (dakikalar içinde) iki kat azalma sağlar. GORK kanallarının H^{+} -ATPaz'a yakın yerleştirildiğini varsayarsak, H^{+} -ATPaz mikro etki alanındaki sitozolik K^{+} konsantrasyonundaki bir düşüş, Glu (184)'te inhibisyonu yukarıda açıklandığı şekilde serbest bırakarak H^{+} -pompa hızla aktive edebilir.	Buch-Pedersen ve ark., 2006; Shabala ve ark., 2006

Aynı zamanda, bu algılama sistemlerinin çoğunun paralel olarak (çok farklı zaman aralıklarında olmasına rağmen) çalışması ve sitozolik olmayan Ca^{+2} ve H_2O_2 'deki değişimler gibi ortak bileşenlerle entegre edildiği savunulmaktadır (Shabala ve ark., 2015). Birlikte ele alındığında, böylesine karmaşık bir algılama mekanizması bitkilere, tuz stresinin kendine özgü doğası ve ciddiyetiyle ilgili bilgileri kodlayarak stresi spesifik Ca^{+2} ve H_2O_2 sinyallerine dönüştüren sağlam bir kod çözme sistemi sağlayabilir.

İkincil tuzluluk, hem çevresel hem de toplumsal tehdit teşkil eder. Tuzlar, yükselen taban suyu ile toprağa doğru hareket ederken, sulama depolarını veya şehir su kaynaklarını besleyen dere veya nehirlerle gider. Taban suyundaki değişiklikler göz önüne alınmadan bu toprakların ekiminin devam etmesi olumsuz etkiler yaratabilir. Tuzlanma sürecini durdurmak için yeniden bitkilendirme veya tarımsal uygulamaların değiştirilmesi gerekebilir. Sulama suyunun daha fazla kullanılması veya bitki örtülü toprakların daha fazla temizlenmesi için iyileştirme veya kontrol çalışmalarının eksikliği topraklarda ve su havzalarında geri dönüşümsüz hasara neden olabilir.

Yağışın düşük olduğu ve taban suyunun yükselmediği doğal tuzlulukta, küresel gıda kaynaklarını korumak için sürekli ekim önemlidir. Bitkilerin tuzla başa çıkma mekanizmaları tarım daha marjinal alanlara geçtikçe önemi artan bir konudur ve yeni genetik tuz toleransı kaynakları bulunmalıdır.

Bitkilerin hücre sitozolünde toksik Na^+ seviyelerinin ortaya çıkmasını önlemek için geliştirdikleri mekanizmaların, osmotik düzenleme ve hücre turgorunun korunmasını sağlayan mekanizmaların yanı sıra, tuzluluğun dayattığı AOT stresle baş etmenin etkili mekanizmaları ile tamamlanması gerekir. Bu süreçlerin daha kapsamlı bir fizyolojik ve genetik bilgiyle anlaşılması; yetiştiricilerin gelecek için yeni dayanıklı bitkiler üretmelerini sağlayacaktır.

1.7. Tuza Bağlı Hasarları Azaltmak İçin Koruyucu Ekzojen Maddelerin Rolü

Çok sayıda araştırma, osmoprotektanların (prolin, glisinbetain, trehaloz), bitki hormonlarının (absisik asit, indol asetik asit, giberallik asit, jasmonik asit, salisilik asit, brassinosteroidler), antioksidanların (askorbik asit, glutatyon, tokoferol), sinyal moleküllerinin (nitrik oksit, hidrojen peroksit), poliaminlerin ve iz elementlerin (selenyum, silisyum) ekzojen olarak uygulanmasının, bitkilerde tuz kaynaklı zararlara karşı önemli bir koruma sağladığını göstermiştir. Bu koruyucu maddeler çimlenme, büyüme, gelişme, fotosentez, antioksidan kapasite ve verimi artırarak tuz toleransını artırmıştır.

Ekzojen olarak uygulanan salisilik asidin (SA) etkisinin, doza, bitki türü ve genotipine, gelişim aşamasına ve uygulama biçimine bağlı olarak farklı etkilere sahip olduğu bildirilmiştir (Horvath ve ark., 2015; Poor ve ark., 2019).

1.7.1. Bitkilerde salisilik asidin rolü

SA biyotik ve abiyotik stres faktörlerine verilen çoklu tepkilerin aktivasyonunda ve düzenlenmesinde önemli bir rol oynadığı belirlenmiş bir bitki hormonudur. Özellikle, bitki-mikroorganizma etkileşimleri sırasında, savunma mekanizmalarının bir parçası olarak, SA başlangıçta lokal olarak enfekte olmuş dokuda biriktirilir ve daha sonra bitkinin enfekte olmayan kısımlarında sistemik kazanılmış direnç sağlamak için tüm dokulara yayılır. SA, fenilalanin veya izoforizma biyosentetik yollarıyla üretilir. Birincisi, sitozolde, ikincisi kloroplastlarda gerçekleşir. Sentezlendikten sonra serbest SA seviyeleri, glikosilasyon, metilasyon ve dihidroksibenzoik asitlere hidroksilasyon dahil olmak üzere aktif olmayan formlar üreten bir dizi kimyasal modifikasyonla düzenlenir. Glikosile edilmiş SA, SA ile tetiklenen tepkileri aktive etmek için gerekli olana kadar vakuolde depolanır. Bütün bu bilgiler, SA seviyelerinin, taşıyıcıların hareketi ile koordine edilmesi gereken hücre içi ve dışı hareketini de içeren sıkı bir kontrol altında olduğunu göstermektedir. Bununla birlikte, bu konudaki bilgilerimiz hala çok sınırlıdır.

Salisilik asit, genellikle bir hidroksil grubu veya bunun fonksiyonel türevini taşıyan bir aromatik halkaya sahip maddeler olarak tanımlanan, olağanüstü çeşitli bitki fenolikleri grubuna aittir (Şekil 1.9.). Bitki fenolikleri sıklıkla ikincil metabolitler olarak adlandırılır. "İkincil" terimi, bu tür bileşiklerin bitki için sadece küçük öneme sahip olduğu ve bazen atık ürünlerle aynı düşünülebileceği anlamına gelir. Bununla birlikte, bu kavram yavaş yavaş, birçok fenolik bileşiğin bitki büyümesinin, gelişmesinin ve diğer organizmalarla etkileşimin düzenlenmesinde önemli bir rol oynadığı görüşü ile yer değiştirmiştir (Harborne, 1980).

Örneğin, fenolikler, bitki hücre duvarlarının önemli bir yapısal bileşeni olan ligninin biyosentezi için gereklidir. Ayrıca, fenolikler, en belirgin şekilde fitoaleksinlerle yani

bitkilerin mikroorganizmalara, böceklerle ve herbivorlara karşı kimyasal savunmasıyla ilişkilendirilmiştir (Hahlbrock ve Scheel, 1989; Meraux ve Raskin, 1992). Bazı fenolikler, komşu bitkilerin çimlenmesini ve büyümesini etkileyen allelopatik bileşikler olarak işlev görür (Einhelling, 1986). Bitki kökleri tarafından üretilen fenolik moleküller çimlenme, haustorium (parazit emme organı) oluşumu ve parazitik *Striga* türlerinde konakçı eklenmesi için gereklidir (Lynn ve Chang, 1990). Deneysel kanıtlar, fenoliklerin bitki-mikroorganizma etkileşimlerinde sinyaller olarak işlev gördüğünü giderek daha fazla ortaya koymaktadır. *Agrobacterium tumefaciens* virülans gen ekspresyonunun, bitki tarafından üretilen fenolik bileşikler (asetosiringon ve α -hidroksi asetosiringon) tarafından aktiveleştirildiği gösterilmiştir (Stachel ve ark., 1985). Baklagil köklerinde ve tohumlarında bulunan türlere özgü flavonoidler, *Bradyrhizobium* ve *Rhizobium* türlerinin nod genlerinin indüklenmesi için gereklidir (Long, 1989).

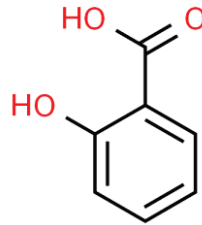
Serbest SA, 157-159 °C’de eriyen kristalimsi bir tozudur. Suda orta derecede çözünür ve polar organik çözücülerde çok çözünür. Doymuş bir sulu SA çözeltisinin pH değeri 2,4’tür. SA, 301 nm’de uyarıldığında 412 nm’de floresan verir ve bu özellik, bitki dokularındaki SA miktarını tespit etmek için kullanılabilir (Raskin ve ark., 1987; Raskin ve ark., 1990). SA uygulanmış bitki dokularındaki SA içeriğinin ekstraksiyonu ve HPLC analizi için prosedürler mevcuttur (Procter, 1843; Yalpani ve ark., 1991). SA’ye karşı antikorlar hazırlanmıştır, ancak bitkilerde test edilmemiştir (Bennett ve ark., 1987).

1.7.2. Bitkilerde salisilik asit düzeyleri

Uzun zamandır önerilen bitkilerde SA’nın varlığı, modern analitik teknikler kullanan birçok araştırmacı tarafından doğrulanmıştır (Procter, 1843; Griffiths, 1958; Baardseth ve Russwurm, 1978; Cleland ve Ajami, 1974; Mendez ve Brown, 1971). Tarımsal açıdan önemli 34 türün yapraklarında ve üreme yapılarında SA’nın kapsamlı bir araştırması, bu bileşiğin bitkilerde her yere dağıldığını doğrulamıştır (Raskin ve ark., 1990). Pirinç, yengeç otu, yeşil tilki kuyruğu, arpa ve soya fasulyesi, 1 $\mu\text{g g}^{-1}$ taze ağırlığın üzerinde SA seviyelerine sahiptir. En yüksek SA seviyeleri, termojenik

bitkilerin çiçeklenmesinde ve nekrotizan patojenlerle enfekte olmuş bitkilerde kaydedilmiştir

Salisilik asit (SA), aromatik bir halka ve bir hidroksil grubuna sahip olan, bitkiler tarafından sentezlenen fenolik bileşikler olan, toplu olarak salisilat adı verilen bir grup moleküle aittir. Salisilatlar kimyasal olarak tanımlanmadan önce bile, binlerce yıldır insanlar onları ağrı kesici olarak kullanmıştır (Klessig ve ark., 2018). Bu kullanımın ilk bilinen kanıtı El Sidrón mağarasındaki Neandertal fosillerinden diş plağı üzerinde keşfedilmiştir (Weyrich ve ark., 2017). Bu fosiller kavak kabuğu kalıntıları içermekte olup, bireylerin diş abselerinin ağrılarını hafifletmek için bitkiyi çiğnemelerini önermektedir. Analjezik olarak salisilat içeren bitkilerin kullanımı, Avrupa, Asya ve Amerika'ya kadar birçok antik kültürde bulunabilir (Vlot ve ark., 2009). Bununla birlikte, 1828 yılına kadar Johann A. Buchner tarafından salisin, söğüt kabuğundan saflaştırılamamıştır. Daha sonra 1838 civarında Raffaele Piria tarafından, Latince adı olan *Salix alba* olan beyaz söğüt ağacından salisin; salisilik asit (2 hidroksibenzoik asit) adlı bir aside dönüştürülebilen bir şeker ve aromatik bir bileşiğe ayrılmıştır (Vlot ve ark., 2009; Kumar, 2014) (Şekil 1.9.).



Şekil 1.9. Salisik asidin yapısı

1859'da Hermann Kolbe ve arkadaşları, SA'ı sentezleyerek, kolay bulunabilirlik ve düşük maliyet nedeniyle tüketiminde artışa yol açmıştır. Daha sonra, SA tüketiminin neden olduğu yan etkileri önlemek için (midede tahriş ve kanama), Felix Hoffmann, asetilsalisilik asidin, günümüzde dünya çapında kullanılan aspirin isimli üründe sindirim sistemine daha az zarar verdiğini bildirmiştir. (Vlot ve ark., 2009; Klessig ve ark., 2018). Aspirinin insanlarda ateş, ağrı veya şişliği tedavi etme ve kalp krizi, felç ve bazı kanser riskini azaltma üzerindeki etkileri ve yararları iyi tanımlanmış ve

incelenmiştir (Klessig ve ark., 2018). İkincil olarak bitki biyolojisindeki metabolit rolü yalnızca 20. yüzyılın sonlarında karakterize edilmiştir.

Bitki hormonları, bitki büyümesini, gelişmesini, üremesini ve sağkalımını düzenleyen temel biyolojik roller oynar. Bu mekanizmaların birçoğu, bitki hormonlarının merkezi rolleri yerine getirdiği çapraz iletişim ve sinyal iletim yolları ile düzenlenmektedir (Verhage ve ark., 2010; De Vleeschauwer ve ark., 2013).

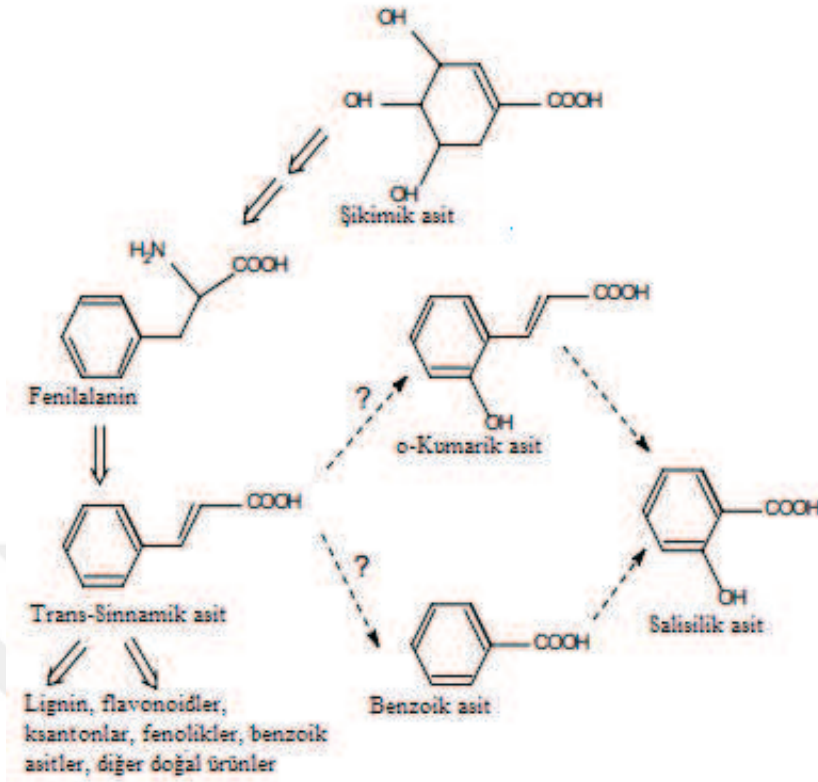
Uzun yıllar boyunca SA, bitkilerin ürettiği binlerce fenolik bileşikten sadece biri, göreceli olarak önemsiz bir biyolojik işlevi olan ikincil bir metabolit olarak kabul edilmiştir (Raskin, 1992; Métraux ve Raskin, 1993). Bununla birlikte, 1974'te SA, ilk kez floemde lokalize olan ve *Xanthium strumarium* ve *Lemna gibba*'nın çiçeklenmesini tetikleyebilen ve bir bitki hormonu olarak rol oynadığını belirten mobil bir sinyal molekül olarak tanımlanmıştır (Cleland, 1974; Cleland ve Ajami, 1974). Bununla birlikte, SA'nın bir fitohormon olduğu kanıtı, *Sauromatum guttatum* bitkisinde termojenez sırasındaki rolünün tanımlanması ile sağlanmıştır (Raskin ve ark., 1989). Yazarlar, bu olay sırasında ekzojen SA veya türevleri tarafından spesifik olarak uyarılabilecek, ancak diğer yapısal olarak ilişkili bileşikler tarafından uyarılmayacak olan endojen SA'nın 100 katlık bir artışını belirlemişlerdir. Bu ilk karakterizasyondan sonra, çok sayıda raporda SA'nın, ozon, UV radyasyonu, parakuat (herbisit), ısı, soğuk, metal ve tuzluluk/ozmotik stresler dahil olmak üzere birçok abiyotik strese karşı dayanıklılığı ve toleransı artırıcı rolü üzerinde durulmuştur. (Horváth ve ark., 2007; Yuan ve Lin, 2008; Rivas-San Vicente ve Plasencia, 2011; Dempsey ve Klessig, 2017). Ek olarak, SA uygulamasının tohum çimlenmesi, vejetatif büyüme, çiçeklenme, meyve verimi, yaşlanma, stoma kapanması, termojenez, fotosentez, solunum, alternatif solunum yolundaki değişiklikler, glikoliz ve Krebs döngüsü de dahil olmak üzere bitki büyümesinin ve gelişiminin birçok yönünü etkilediğine dair kanıtlar vardır (Khan ve ark., 2015; Dempsey ve Klessig, 2017; Klessig ve ark., 2018).

1.7.3. Salisik asit biyosentezi

SA'in (orto-hidrobenzoik asidin) fenolik bileşiklerin sentezi için faal olan şikimik asit yolunda bir ara ürün olan sinnamik asidin doğal bir türevi olduğuna inanılmaktadır. Bununla birlikte, bu yönde iki olası yol önerilmiştir (Şekil 1.10.).

Birincisi C-2 konumunda hidroksilasyona uğrayan benzoik asit üretmek için sinnamik asit yan zincirinin dekarboksilasyonu: Son zamanlarda, SA'nın sentezi için bu şema, tütün bitkilerinde ve ayrıca pirinç fidelerinde de bildirilmiştir (Yalpani ve ark., 1993; Silverman ve ark., 1995). Sinnamik asidin benzoik aside β -oksidasyonunu katalize eden enzim *Quercus pedunculata*'da tanımlanmıştır (Alibert ve Ranjeva, 1971; Alibert ve ark., 1972). Bununla birlikte, benzoik asidin salisilik aside dönüşümünden sorumlu olan diğer enzim, bugüne kadar karakterize edilememiştir.

İkincisi sinnamik asidin o-kumarik aside hidroksilasyonu ve ardından salisilik aside dekarboksilasyonu: Sinnamik asidin o-kumarik aside dönüşümünün ilk kez bezelye fidelerinde tespit edilen trans-sinamat-4 hidroksilaz tarafından katalize edildiğine inanılmaktadır (Russel ve Conn, 1967; Alibert ve Ranjeva, 1971; Alibert ve ark., 1972). Daha sonra *Quercus pedunculata*'da (Alibert ve Ranjeva, 1971; Alibert ve ark., 1972), *Jeruselem artichoke* yumruları (Garbiac ve ark., 1991) ve *Melilotus alba*'da (Gestetner ve Conn, 1974) tanımlandı. Bununla birlikte, o-kumarik asidin SA'e dönüşümünü aktive eden enzim henüz tanımlanmamıştır.



Şekil 1.10. Bitkilerde salisilik asit biyosentezi

Ayrıca, radyoaktif ^{14}C -benzoik asit veya ^{14}C -sinnamik asidin kullanımı, *Gaultheria procumbens*'te işaretli SA oluşumuna neden olmuştur (Ellis ve Amrchein, 1971). Bu gözlem, SA'nin sinnamik asitten sentezlendiği ve SA sentezine bir ara madde olarak benzoik asidin aracılık ettiği inancını kuvvetle desteklemektedir. Fakat El-Basyuni ve ark. (1964), yukarıdaki iki sistemin de, yüksek bitkilerde, SA'nin sentezinde çalıştığına inanmaktadır.

1.7.4. Salisilik asidin fizyolojik rolü

1.7.4.1. Salisilik asidin bitki büyümesi üzerindeki etkisi

Fenolik bileşiklerin, fotosentez, iyon alımı, membran geçirgenliği, enzim aktiviteleri, çiçeklenme, ısı üretimi, bitkilerin büyümesi ve gelişmesi de dahil olmak üzere fizyolojik ve biyokimyasal süreçler üzerinde etki gösterdiği çok iyi belgelenmiştir. Birincisi, böyle bir doğal bileşik, bitki büyüme düzenleyicisi olarak işlev görebilecek

SA'tır (Arberg, 1981). SA, asetilsalisilik asit (ASA), gentisik asit (GTA) veya diğer SA analoglarının mısır ve soya fasulyesi yüzeylerine uygulanması, yaprak alanlarını ve kuru kütle üretimini hızlandırmış, ancak bitki boyu ve kök uzunluğunu etkilememiştir (Khan ve ark., 2003). Kullanılan çeşitli SA konsantrasyonlarında, Fariduddin ve ark. (2003), *Brassica juncea*'nın yapraklarına uygulanan 10^{-5} M'lık SA'in kuru madde birikiminde azami bir artış gözlemlemiştir, ancak bunun üzerindeki konsantrasyonların inhibe edici olduğunu kanıtlamışlardır. Ayrıca, 10^{-5} M SA'e batırılmış tohumlardan yetiştirilen buğday fideleri, suya batırılmışıya kıyasla daha fazla yaprak ve daha fazla taze ve kuru kütleyle sahip olmuştur. SA ile muamele edilmiş bazı süs bitkilerinin gövdeleri hızlı bir şekilde kök farklılaşması göstermiştir (Singh ve ark., 1993). Yukarıdakilerin aksine, Pancheva ve ark. (1996), salisilik asit ile muamele edilmiş arpa fidelerinin yapraklarının ve köklerinin büyümesinde bir inhibisyon gözlemlemiş ve uygulanan SA konsantrasyonundaki artışlar bu inhibisyonu daha da artırmıştır. Benzer şekilde, *Funaria hygromatica*'da tomurcuk oluşumunda doza bağımlı bir inhibisyonu Christianson ve Duffy (2002) de rapor etmiştir.

Bitki tarafından üretilen genel bir fenolik bileşik olan SA, hidroksi benzoik asit (HBA) türevidir. Bu gruptaki tüm bileşikler, büyüme düzenleyicisi olarak fonksiyon gösterebilmektedir (Aberg, 1981). Ayrıca, SA fitohormonlar kategorisi içerisine dahil edilmiştir (Raskin, 1992). Dıştan uygulanan SA'in çevresel streslere karşı bitki cevabının hafifletilmesi için önemli bir sinyal molekülü olduğu bilinmektedir (Senaratna ve ark., 2000). SA'in tuz stresine maruz bırakılmış kabak (She ve ark., 2002), *Brassica juncea* (L.) Czern, buğday fideleri (Zhang ve ark., 1999), mung fasulyesi (Nazar ve ark., 2011) ve *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh fideleri (Borsani ve ark., 2001) ile kadmiyum uygulanmış soya fasulyesi fideleri (Drazic ve Mitailovic, 2005), ağır metal stresli çeltik (Mishra ve Choudri, 1997), ısı ve soğuk stresli genç üzüm bitkileri (Wang ve Shao-Hua, 2005) ve ısı stresli *Agrostis stolonifera* L. (beyaz ayrık çimi) (Larkindale ve Huang, 2004) gibi sayısız bitki türünde, sayısız abiyotik stres etkilerini hafifletmede önemli roller oynadığı kaydedilmiştir. Tüm bunların yanında, SA'in bitkilerde tohum çimlenmesi (Cutt ve Klessing, 1992), stoma kapanması (Larqué-Saaveda, 1979), iyon alınımı ve taşınımı

(Harper ve Balke, 1981), zar geçirgenliği (Barkosky ve Einhelling, 1993), fotosentez, büyüme ve gelişme (Khan ve ark., 2003) gibi pek çok fizyolojik olayda da rol oynadığı rapor edilmiştir. SA, tüm bu fizyolojik süreçleri, jasmonik asit, etilen ve oksin gibi diğer bitki fitohormonlarının sinyalinin sentezini değiştirerek etkileyebilmektedir. Farklı konsantrasyonlarda SA uygulaması sonucunda, kuraklık stresi esnasında fotosentez ve bitki büyümesinde olumlu sonuçlar (Singh ve Usha, 2003) ve su stresi altında yetiştirilen buğday genotiplerinde ürün bazında önemli ekonomik artışlar kaydedilmiştir (Gomez ve ark., 1993).

Dıştan uygulanan SA, bitki patojenik ilişki (PR) genlerinin ifade edilmesini sağlamakta ve böylelikle hastalıklara karşı direnç kazanılmaktadır (White, 1979; Ward ve ark., 1991). Sağlıklı ve dirençli tütün bitkilerinin tütün mozik virüsü ile enfeksiyonu SA seviyesini tetiklemiş ve küçük bir alanda sınırlanmış olan enfeksiyon sonucunda yapraklarda aşırı duyarlı yanıt (hipersensitive response; HR) oluşmuştur; bunun sonrasında da enfekte olmamış yapraklarda sistemik kazanılmış direnç (systemic acquired resistance; SAR) geliştirilmiştir (Malamy ve ark., 1990; Yalpani ve ark., 1993).

1.7.4.2. Salisilik asidin fotosentezle ilgili özelliklere etkisi

SA veya türevlerinin uygulandığı bitkilerin metabolizmaları, bitki türüne ve SA'ın uygulama tarzına bağlı olarak çeşitli derecelerde değişmiştir. SA'ın (20 mg ml^{-1}) *Brassica napus* bitkilerine uygulanması klorofil içeriğini iyileştirmiştir (Ghai ve ark., 2002). Benzer şekilde, buğday tohumlarının 10^{-5} M SA ile ıslatılması, SA'ın konsantrasyonu arttıkça azalan pigment içerikli bitkilerin ortaya çıkmasına neden olmuştur (Hayat ve ark., 2005). Dahası, 10^{-5} M SA püskürtülen 30 günlük *Brassica juncea* bitkileri, yalnızca su ile püskürtülenlere göre %20 daha yüksek klorofille sahiptir, ancak maksimum konsantrasyonda (10^{-3} M), klorofil içeriği düşmüştür (Fariduddin ve ark., 2003). Bununla birlikte, asetil ASA veya GTA tatbik edilen mısır ve soya yapraklarının klorofil içeriğinde herhangi bir değişiklik gözlenmemiştir (Khan ve ark., 2003). Bununla birlikte, *Vigna mungo* tohumlarının sulu SA çözeltilerine ($10\text{-}150 \text{ }\mu\text{M}$) batırılması, bitkilerin yapraklarında klorofil ve karotenoid

içeriğinde bir azalmaya neden olmuş, ancak sulama yoluyla bitkilere verilen SA tohum muamelesi kadar etkili olmamıştır (Anandhi ve Ramanujam, 1997). Benzer şekilde, arpa bitkilerinin yaprakları, kültür ortamına 100 µM ile 1 mM SA ilave edilirse daha az klorofile sahip olmuştur (Pancheva ve ark., 1996). SA karotenoidlerin, ksantofillerin ve de-epoksidasyon oranlarının sentezini harekete geçirmiştir, ancak buğday bitkilerinde klorofil pigmentlerinin seviyesini ve ayrıca buğday fidelerinde klorofil a/b oranını düşürmüştür (Moharekar ve ark., 2003). Ayrıca, salisilik asitle beslenen *Spirodela*, daha az antosiyanin ve klorofil pigmentine sahiptir (Khurana ve Maheshwari, 1980).

Yapraktan uygulanan SA, *Phaseolus vulgaris*'te (LarquéSaavedra, 1979) stoma kapanmasını ve *Phaseolus vulgaris* ve *Commelina communis*'te (Larqué-Saavedra, 1978, 1979) solunum hızını düşürmüştür. Bununla birlikte, Khan ve ark. (2003) mısır ve soya yaprakları üzerindeki SA, ASA ve GTA spreyine cevaben transpirasyon hızında ve stoma iletkenliğinde bir artış gözlemlemişlerdir. Ayrıca, soyanın yaprakları, SA ile muamele edildiğinde daha fazla su kullanım etkinliği, daha yüksek transpirasyon hızı ve daha yüksek içsel CO₂ konsantrasyonu sergilemiştir (Kumar ve ark., 2000). Benzer şekilde, bir hafta boyunca SA'e maruz bırakılan arpa bitkilerinde, CO₂ telafisinde ve stoma direncinde bir artış olduğu belirtilmiştir (Pancheva ve ark., 1996).

Hardal yapraklarındaki karbonik anhidrazın aktivitesi, 10⁻⁵ M yaprak SA muamelesi ile (Fariduddin ve ark., 2003); buğday tanelerine ekim öncesi tohum uygulaması ile (Hayat ve ark., 2005) önemli ölçüde artış gözlenmiştir. Bu çalışmaların her ikisinde de yazarlar, iki yüksek konsantrasyonda karbonik anhidraz aktivitesinde bir düşüş gözlemlemişlerdir. Arpa bitkilerinde, bir hafta boyunca SA uygulamasına maruz kalan diğer çok önemli enzim olan ribuloz-1,5-bisfosfat karboksilaz/oksijenazın (Rubisco) aktivitesi, yaklaşık %50 oranında azalmış ve bu kaybın, uygulanan SA konsantrasyonu ile orantılı olduğu belirlenmiştir (100 µM ile 1 mM) (Pancheva ve Popova, 1997). Ayrıca, arpadaki fosfoenol pürivat karboksilaz (PEPC) aktivitesinde bir artış ve fotosentetik aktivitede bir düşüşe dikkat çekmişlerdir. Yukarıdaki gözlemlerin aksine, stresli mısır bitkilerinde Rubisco aktivitesi (Khodary, 2004) ve

hardal bitkilerinde fotosentetik aktivite (Fariduddin ve ark., 2003) SA'in etkisi altında artmıştır. Ayrıca, Fariduddin ve ark. (2003) hardal bitkilerinde yüksek fotosentetik aktivite ile bağlantılı olarak artan su kullanımı ve karboksilasyon verimlerinin arttığını gözlemlemişlerdir, ancak daha yüksek SA konsantrasyonları (10^{-4} ve 10^{-3} M) zararlı olmuştur. Benzer şekilde, SA soya fasulyesi, arpa ve/veya mısırdaki fotosentetik hızı uyarmıştır (Khodary, 2004, Pancheva ve ark., 1996, Kumar ve ark., 2000, Khan ve ark., 2003).

1.7.4.3. Salisilik asidin nitrat metabolizması üzerine etkisi

SA ile birlikte 0,01-1 mM $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ konsantrasyonunun, azot alımını ve nitrat redüktaz (NR) aktivitesini mısır bitkilerinin yapraklarında ve köklerinde artırdığı, daha yüksek $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ konsantrasyonun (5 mM) inhibe edici olduğu kanıtlanmıştır (Jain ve Srivastava, 1981). Benzer şekilde, SA, NO_3 mevcudiyetinde NR'ın aktivitesini artırmış ve ayrıca enzimin proteaz ve tripsine karşı korunmasını desteklemiştir (Rane ve ark., 1995). SA'in sulu çözeltisine (10^{-5} M) batırılmış buğday tohumlarından elde edilen bitkiler ve ayrıca yaprakları SA (10^{-5} M) ile muamele edilen hardal yapraklarında yüksek NR aktivitesi belirlenmiştir (Fariduddin ve ark., 2003; Hayat ve ark., 2005). Buğdayda, 10^{-5} M SA, enzimlerin aktivitesini ilgili kontrollere kıyasla %36 ve hardalda ise %13 artırmıştır. Üstelik her iki durumda da SA'in uygulanan maksimum konsantrasyonunun (10^{-3} M), inhibitör etki yarattığı rapor edilmiştir. Yüksek SA konsantrasyonu NR'ın buğday fidelerindeki aktivitesini %14, hardal bitkilerindeki aktivitesini ise %10 azaltmıştır. SA uygulanan *Glycine max*'da hem NR aktivitesi hem de protein içeriği artmıştır (Kumar ve ark., 1999), ancak SA arpadaki çözünür protein seviyesini düşürmüştür (Pancheva ve ark., 1996). Bununla birlikte, SA (10-50 μM) uygulamasına cevap olarak *Vigna mungo* kültür bitkilerinde şeker, nişasta ve fenol seviyelerinde bir azalma görülmüştür (Anandhi ve Ranjeva, 1997).

1.7.4.4. Salisilik asidin etilen üretimi üzerine etkisi

22 ilişkili fenolik bileşik tarafından oluşturulan etki karşılaştırılmış ve bunların içinde SA ve ASA'nın, etilen üretimini önlediği gösterilmiştir. Ayrıca, SA'nın inhibe edici etkileri, etilen oluşturucu enzimin bilinen bir inhibitörü olan dinitrofenolün etki tarzına çok benzemektedir (Leslie ve Romani, 1980). Benzer bir çalışmada Romani ve ark. (1989), SA ve ASA'nın, elma yaprak disklerinde üç saat içinde etilen üretimini yaklaşık %90 oranında inhibe ettiğini gözlemlemiştir.

1.7.4.5. Salisilik asidin mineral besinler üzerindeki etkisi

Bitkiler ayrıca SA'nın etkisi altında, besin durumlarında bir değişim sergiler. Fosfatın (Glass, 1973) ve K^+ 'un (Glass, 1974) arpa kökleri tarafından alımı SA tarafından azaltılmıştır. Bununla birlikte, yulaf kökleri tarafından K^+ 'un absorpsiyonunun, SA'nın etkisi altında inhibe edilmesi, pH'a ve elementin ortamdaki konsantrasyonuna bağlıdır. Bu inhibisyon, düşük pH'da daha belirgindir ve protonlanmış SA formunun daha yüksek aktiviteye sahip olduğu gösterilmiştir (Harper ve Balke, 1981; Gordon ve ark., 2002). SA aynı zamanda mitokondri transmembranı elektrokimyasal potansiyelinin ve tonoplastta ATP'ye bağlı proton gradientinin çökmesine neden olmuştur (Macri ve ark., 1986).

1.7.4.6. Salisilik asidin ısı üretimine etkisi

SA'nın bitkilerde ısı üretimine etkisi kanıtlanmıştır (Raskin, 1992b). Bu önemli gözlemin yanı sıra, modern analitik tekniklerin (Raskin ve ark., 1989) kullanımı, SA'nın bir ısı üreticisi ve bitkilerde ısı üretiminin bütünleşik bir endojen düzenleyicisi olduğunu kanıtlamıştır (Popova ve ark., 1996). Bu nedenle, SA 0,13 mg g⁻¹ taze kütlenin *Lilium*'un yeni gelişen kısımlarına ekzojen olarak uygulanması, sıcaklıkta 12 °C'lik bir artışa neden olmuştur (Raskin ve ark., 1989). SA'nın termojenik türlerde etki mekanizmasının, solunum üzerindeki etkisiyle olduğu öne sürülür (Van-Straten ve ark., 1995).

1.7.4.7. Salisilik asidin çiçeklenme üzerine etkisi

Bitkilerde SA'e atfedilen ilk fizyolojik cevap, kinetin ve indol asetik asit ile desteklenmiş tütün dokusu kültüründe çiçeklenmenin uyarılmasına etkisi olmuştur (Lee ve Skoog, 1965; Eberhard ve ark., 1989). SA'in bu etkisi daha sonra farklı familyalara ait bir dizi bitki türünde gösterilmiştir. SA, *Lemma*'da çiçeklenmeyi hızlandırmış, ancak çiçek gelişiminin sonraki evreleri üzerindeki etkisi önemli bulunmamıştır (Cleland ve Ajami, 1974; Cleland ve Tanaka, 1979). Benzer şekilde, SA, *Xanthium strumarium*'da çiçeklenmeyi teşvik etmiştir (Cleland ve Ajami, 1974). Dahası, SA'in bir analogu olan aspirin, *Spirodela polyrrhiza*'da (Khurana ve Maheshwari, 1980), *Spirodela punctata*'da (Scharfetter ve ark., 1978) ve *Wolffia microscopica*'da (Khurana ve Maheshwari, 1987; Tamot ve ark., 1987) ve sukroz ile kombinasyon halinde *Oncidium*'da çiçeklenmeyi hızlandırmıştır (Hew, 1987). Benzer şekilde, Arecaceae familyasının bir üyesi olan *Pisita stratiotes*'te çiçeklenme, kültür ortamına SA ilavesi ile hızlandırılmıştır (Piterse, 1982). SA'in soya fasulyesi yapraklarına uygulanması ayrıca çiçek tomurcuğu ve meyve oluşumunu 2-5 güne kadar hızlandırmıştır (Kumar ve ark., 1999). Bu, bilim insanlarını SA'in bir tür endojen çiçeklenme düzenleyici işlevi gördüğü sonucuna varmaya zorlamıştır (Cleland ve Ajami, 1974). GA, β -naftol ve SA'in *Impatiens balsamina*'da çiçeklenme üzerine etkilerinin karşılaştırılması, SA'in GA'e göre sinerjistik bir etki yarattığını ortaya çıkarmıştır (Nanda ve ark., 1976; Sood ve Nanda, 1979). *Arabidopsis thaliana*'da çiçeklenme üzerindeki benzer sinerji de bildirilmiştir (Goto, 1981). Başka bir çalışmada SA'in çiçeklenme üzerindeki indükleyici etkisini giberellik asit (GA), kinetin, naftalen asetik asit (NAA), etral ve kloro kolin klorür (CCC) ile karşılaştırmıştır. Sonuç olarak SA ve/veya GA'in diğer herhangi bir kombinasyonundan daha etkili olduğu belirlenmiştir (Kumar ve ark., 2000). SA'in çiçeklenmeyi indükleme mekanizmasının temelleri henüz tam olarak anlaşılmamıştır. Bununla birlikte, Ooto (1975), benzoik asit üzerindeki serbest o-hidroksil grubunun çiçeklenme indüksiyonunu destekleyen metal şelatlama özelliği sağladığını ileri sürmüştür. Bu görüş, şelatlama ajanlarının Lemnaceae'de çiçeklenmeye neden olduğu ve SA ile karşılaştırılabilir olduğu gözlemlerinden destek almaktadır (Seth ve ark., 1970; Ooto, 1972; Piterse, 1977).

1.7.4.8. Salisilik asidin biyolojik üretkenliğe etkisi

SA, bitki biyolojik üretkenliğini artıran bir bitki büyüme düzenleyicisidir. Süs bitkileri veya bahçe bitkileriyle sera koşullarında veya açık alanda yapılan deneyler, bitkilerin bu bileşiğe metabolik olarak cevap verdiklerini açıkça göstermiştir. Ayrıca, bitkilerde olumlu tepkiler oluşturmak için daha düşük miktarlarda SA'ye ihtiyaç vardır. Süs bitkileri üzerindeki etki, bitki büyüklüğündeki artış, çiçek sayısı, yaprak alanı ve erken çiçeklenme olarak ifade edilir. Bahçe türlerinde, bildirilen etki, meyvelerin kalitesini etkilemeden verim artışıdır. Biyo-üretkenlikteki artışın, SA'nin kök uzunluğu ve yoğunluğu üzerindeki olumlu etkisinden kaynaklandığı ileri sürülmektedir (Alfonso ve Rodolfo, 2007).

1.7.4.9. Salisilik asidin membran transportuna etkisi

Membran transportu üzerindeki SA etkisi, en az çalışılan fizyolojik özelliktir. Bununla birlikte, hücre ve çevre arasındaki bileşik akışlarındaki değişiklikler, SA uygulamasına verilen ilk tepkilerden biridir. Düşük SA konsantrasyonları bile K^+ akışını geciktirir, Ca^{+2} miktarını artırır ve proton akışlarını değiştirir. Bu iyon taşıma değişiklikleri, membran seçiciliği kaybindan ve elektrojenik pompanın aktivitesinden kaynaklanan plazmalemma depolarizasyonu ile ilgilidir. Bu değişikliklerin bir nedeni, en kısa plasmodesma noktası olan kök boyun bölgelerinde hızlı ve kısa ömürlü kalloz birikiminden kaynaklanan plasmodesma iletkenliğinin azalması olabilir. SA uygulamalarının kalloz sentaz ve β -1,3-glukanaz aktivitelerini etkileme olasılığı tartışılmaktadır. Plasmodesma iletkenliğinin kaybı, habercilerin taşınmasını veya yayılan patojenleri etkileyebilir. Enfekte olmuş bir hücrenin kalloz biriktirmesi ile meydana gelen izolasyon, en eski bitki savunma reaksiyonlarından biridir ve bunu takip eden diğer savunma mekanizmalarının başlangıcıdır (Krasavina, 2007).

1.7.4.10. Salisilik asidin bitki hormonlarına etkisi

SA, endojen bir bitki büyüme düzenleyicisidir. Ekzojen hormonlarda (0,05 mM) kullanılabilecek benzer konsantrasyonda buğday bitkilerine uygulandığında, SA

büyümeği teşvik eder ve abiyotik strese karşı koruyucu etkilere neden olur. Hormonal sistemde sitokininlerin miktarında değişikliğe sebep olmadan büyümeye neden olduğu gösterilmiştir. SA kaynaklı ABA birikimi zararlı etki yaratmaz. Kök hücrelerinin büyümesinin hem bölünme hem de genişleme ile net şekilde uyarılması, yaş ve kuru fide kütlelerinin artması ve SA ile muamele edilmiş buğdayın verimi ile kanıtlanmıştır. Bu, SA'ın büyüme uyarıcı etkisinin ifadesinde indol-3-asetik asit (IAA) için önemli bir rol olduğunu göstermiştir. ABA'ın SA'ın antistres etkisinin tezahüründe arabulucu olması muhtemeldir. Bu, SA kaynaklı ABA birikiminin takip ettiğini gösteren verilerle kanıtlanmaktadır. Bu veriler dehidrin genlerinin gelişmiş ifadesi ve prolin yani hücrelerin ozmoproteksiyonu ile ilişkisi olan maddeler birikmesi olarak gösterilebilir. Ayrıca, SA, fide köklerinin hücre duvarlarının hızlandırılmış lignifikasyonunu destekleyen anyonik peroksidaz, fenilalanin-amonyak liyaz da dahil olmak üzere, süperoksit dismutaz ve peroksidaz aktivasyonuna neden olur. Bu, tuzluluk ve su eksikliğinin, SA ile ön işleme tabi tutulmuş bitkilerde, kontrol bitkilerine kıyasla lipid peroksidasyon seviyesindeki bir düşüş, elektrolitlerin bitki dokularından sızması ve bunun yanı sıra daha yoğun bir büyüme ile kanıtlanmasıyla ortaya çıkan bitkiler üzerindeki zararlı etkilerinin azalmasına katkıda bulunur. SA ile ön muamelenin stres altında gözlenen IAA ve sitokinin içeriğinde şiddetli bir düşüşü önlediğini ve yüksek ABA seviyesini koruduğunu vurgulamak önemlidir. Hormonal sistemin durumu üzerindeki SA etkisinin böyle bir karakteri, bitkilerin koruyucu reaksiyonlarına ve stres sonrası dönemde onarıcı işlemlerin hızlanmasına katkıda bulunabilir (Shakirova, 2007).

1.7.4.11. Salisilik asidin abiyotik strese etkisi

SA, bitki tarafından üretilen, fenolik bir bileşik ve bitki büyümesinde ve gelişiminde önemli rol oynayan potansiyel bir endojen bitki hormonudur. SA'ın biyotik strese verilen bitki tepkilerindeki rolü, yoğun olarak çalışılmaktadır. Son yıllarda, SA'ın abiyotik streslere karşı oluşturulan cevaplar üzerindeki etkisi de araştırılmaktadır (El Tayeb 2005; Ahmad ve ark., 2011). Bununla birlikte, SA'ın abiyotik streslerdeki asıl rolü henüz çözümlenmemiştir. Birkaç uygulama yönteminin (ekimden önce tohumları ıslatmak, hidroponik çözeltiye ilave etmek, sulamak veya püskürtmek),

bitki stres tolerans mekanizmalarında yer alan çok çeşitli prosesleri indükleyerek çeşitli bitki türlerini abiyotik strese karşı koruduğu gösterilmiştir (Horvath ve ark., 2007).

Bazı durumlarda, ekzojen SA uygulamasının ve endojen SA seviyelerinin etkisine ilişkin araştırmalarda çelişkili sonuçlar elde edilir. Ekzojen SA'nin etkisinin doğrudan mı olduğu yoksa endojen SA'nin etkisi ile bağlantılı mı olduğu henüz belli değildir. SA, oldukça karmaşık bir sinyal iletim ağının bir parçasıdır. Bu soruların açıklığa kavuşturulması bizi kontrol mekanizmasının anlaşılmasına daha da yakınlaştırabilir.

Bitkilerin stres hassasiyetini azaltabilen bileşikler üzerine yapılan araştırmalar hem teorik hem de pratik açıdan büyük öneme sahiptir. Stres fizyolojisi açısından, SA'nin ilk olarak biyotik strese verilen tepkilerde rol oynadığı gösterilmiştir. Bununla birlikte, kademeli olarak diğer stres faktörleri için önemli olabilecek daha fazla etkiye sahip olduğu bulunmuş ve son yıllarda SA'nin de abiyotik stres etkilerine yanıtlarda rol oynadığını gösteren çok sayıda kanıt toplanmıştır (düşük ve yüksek sıcaklık, UV-B, ozon, ağır metaller, vb.). Bu konuyla ilgili çoğu araştırma, ekzojen SA'nin abiyotik strese karşı koruyucu etkisini bildirmiştir. Uygun konsantrasyonlarda tatbik edildiğinde, SA, bitkilerde antioksidan kapasiteyi artıran ve poliaminler gibi koruyucu bileşiklerin sentezini indüklemeye yardımcı olan, strese karşı kuvvetlenme işlemi görevi gören bitkilerde geçici olarak düşük oksidatif stres seviyesine neden olabilir. SA metabolizmasının bir şekilde değiştirildiği çok sayıda mutant veya transgenik bitki mevcuttur. Bu çalışmalar, SA'nin endojen etkisinin ve rolünün daha iyi bir şekilde anlaşılmasını sağlamıştır.

SA'nin çoklu stres toleransı sağlayabildiği gösterilmiştir (Senaratna, 2000). Benzer şekilde, buğday tohumunun SA çözeltisine batırılması, yalnızca kuraklığa karşı değil aynı zamanda tuzluluk stresine karşı da koruma sağlamıştır (Hamada ve AlHakimi, 2001). Aksine, SA, tuz stresi ve osmotik stres sırasında *Arabidopsis* bitkilerinin fotosentetik dokularında AOT oluşumunu destekleyebilir. NaCl veya mannitol muamelesinden sonra SA biriktiremeyen *NahG* bitkilerinde; yabani tip bitkilerin

sürgünlerinde gözlemlenen yaygın nekrotik lezyonlara rastlanmamıştır (Borsani ve ark., 2001).

SA ön uygulaması ayrıca muhtemelen aldoz redüktaz ve APX enzimlerinin aktifleştirilmesinden; şeker, poliol veya prolin gibi osmolitlerin birikmesinden dolayı domates bitkilerinde tuzluluğa karşı koruma sağlamıştır (Tari ve ark., 2002, 2004; Szepesi ve ark., 2005).

Buğday tohumlarının 0,05 mM SA çözeltisinde bekletilmesi, tuzluluğun fide büyümesi üzerindeki zararlı etkilerini azaltmış ve büyümeyi hızlandırmıştır (Shakirova ve ark., 2003). Buğday bitkilerine uygulanan SA, köklerin apikal meristemindeki hücre bölünmesini hızlandırarak, bitki büyümesinde bir artışa ve buğday verimliliğinin artmasına neden olmuştur. SA muamelesinin, hem ABA hem de IAA birikmesine neden olduğu, ancak tuzluluk altında buğday fidelerinde fitohormon seviyelerindeki değişiklikleri azaltırken, sitokinin içeriğini etkilemediği bulunmuştur. SA ile işlem görmüş buğday fidelerinde, yüksek bir ABA seviyesi de korunmuştur. ABA'nın SA kaynaklı artışı, bitkilerin strese ön hazırlıklarına katkıda bulunabilir. ABA'nın, antistres reaksiyonlarının gelişmesini sağlayan çeşitli stres proteinlerinin sentezini indüklemeye kilit bir rolü olduğu bilinmektedir. Stres kaynaklı AOT'nin birikmesi ve bu nedenle genç buğday fidelerinin köklerinde SOD ve peroksidaz aktivitesi düzeyi, SA ile ön işleme tabi tutulmuş bitkilerde, kontrol grubunda olduğundan önemli ölçüde daha düşük çıkmıştır. Bu sonuçlar ilgili enzimlerin SA'nın tuz stresi koşulları altındaki bitkiler üzerindeki koruyucu etkisine katkıda bulunduğunu belirtmektedir (Sakhabutdinova, 2004).

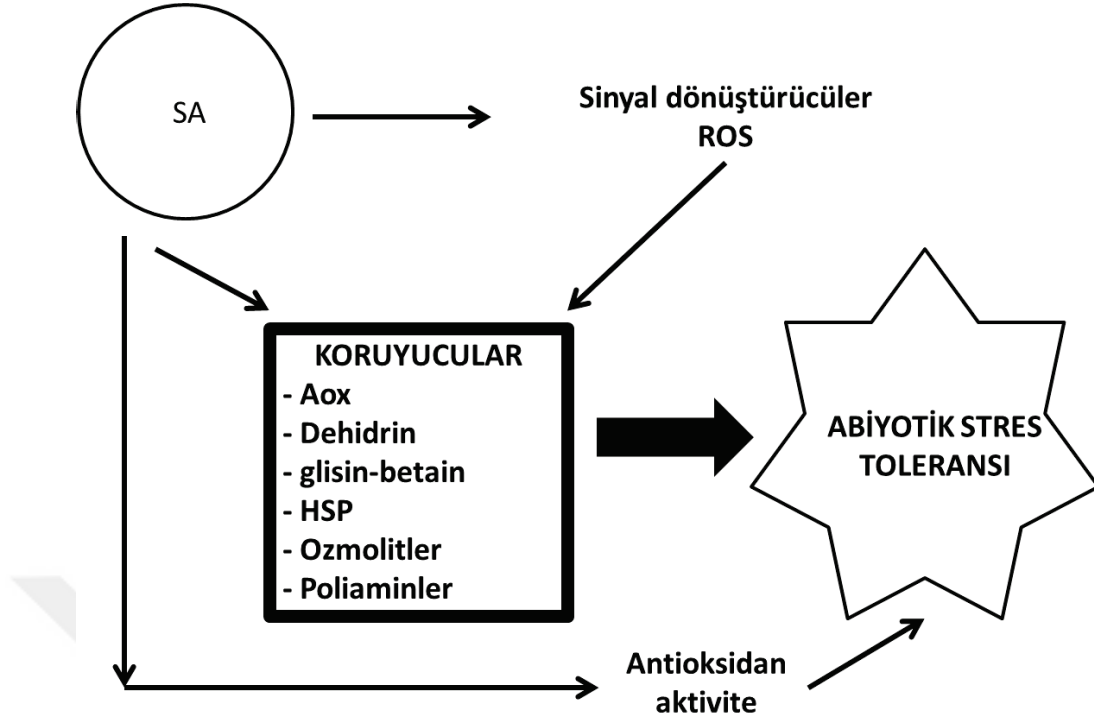
Tuz, soğuk ve kuraklık gibi bazı abiyotik stresler, monokotiledon halofit *Aneurolepidium chinense*'deki plazma membran proteinini kodlayan *AcPMP3-1* ve *AcPMP3-2* genlerinin ekspresyonunu büyük ölçüde uyarmıştır. ABA, H₂O₂ ve SA ayrıca *AcPMP3* genlerinin ekspresyonunu da tetiklemiştir. Yapılan çalışmalar *AcPMP3-1*'in hücrelerde hem Na⁺ hem de K⁺ birikiminin düzenleyicisi olarak görev yaptığını göstermiştir (Inada ve ark., 2005). *In situ* hibridizasyon, *AcPMP3-1* transkriptinin, kök ucu ve kök epidermisinin hücrelerinde lokalize olduğunu

göstermiştir, bu da tuz stresi altında *AcPMP3-1*'in bitki kökleri ve dış çevre arasında Na^+/K^+ taşınmasını düzenlediğini göstermiştir.

NaCl seviyesindeki bir artış genellikle çimlenme yüzdesini, büyüme parametrelerini ve hem sürgünlerde hem de köklerde K^+ , Ca^{+2} , P ve çözünmeyen şekerlerin içeriğini azaltır. Ayrıca fotosentetik pigment içeriğini azaltabilir ve hücrelerden elektrolit sızıntısını artırabilir. SA ön uygulaması (ekimden önce 1 mM SA çözeltisine batırma) tuz stresi uygulanan arpa fidelerinde bağıl su içeriğini, taze ve kuru kütleyi, su içeriğini, fotosentetik pigmentleri, çözünmeyen sakaritler, P ve peroksidaz aktivitesini artırmıştır. Buna karşılık, Na^+ ve çözünür protein içerikleri, lipid peroksidasyon seviyesi ve elektrolit sızıntısı, SA ile tuz stresi altında, SA olmayan ortama göre belirgin şekilde daha düşüktür. Stres koşulları altında, SA ile ön işleminden geçirilmiş bitkilerin sürgünlerinde daha az Ca^{+2} , daha fazla K^+ birikimi ve köklerde çözünabilir şeker birikimi belirlenmiştir. Ekzojen SA uygulamasının, membran bütünlüğünü ve fotosentetik pigmentlerin korunmasını sağlayarak tuz stresine ön-adaptif bir tepkiye yol açtığı ve arpa bitkilerinde büyümeyi olumlu yönde etkilediği gözlenmiştir (El Tayeb, 2005).

Son zamanlarda, majör ve minör yaprak damarlarında iletim demetlerinin ksilem parankima hücrelerinde tuzun indüklediği proteinin (SALT) olduğu gösterilmiştir. SALT'yi kodlayan genin ekspresyonu, bir mantar önleyici, JA, ABA veya NaCl ile muameleden sonra artmıştır. Bununla birlikte, tek başına SA veya diğer seçicilerin biriyle kombinasyon halinde SA, SALT gen ekspresyonunu kuvvetle inhibe eder (Kim ve ark., 2004).

Yukarıdaki sonuçlardan açıkça anlaşılmaktadır ki, SA, bitkilerin abiyotik stres duyarlılığının azaltılmasında çok umut verici bir bileşik olabilir. Çünkü bazı koşullar altında çeşitli stres faktörlerinin çeşitli bitki türlerinde zarar verici etkilerini hafiflettiği tespit edilmiştir (Şekil 1.11.).



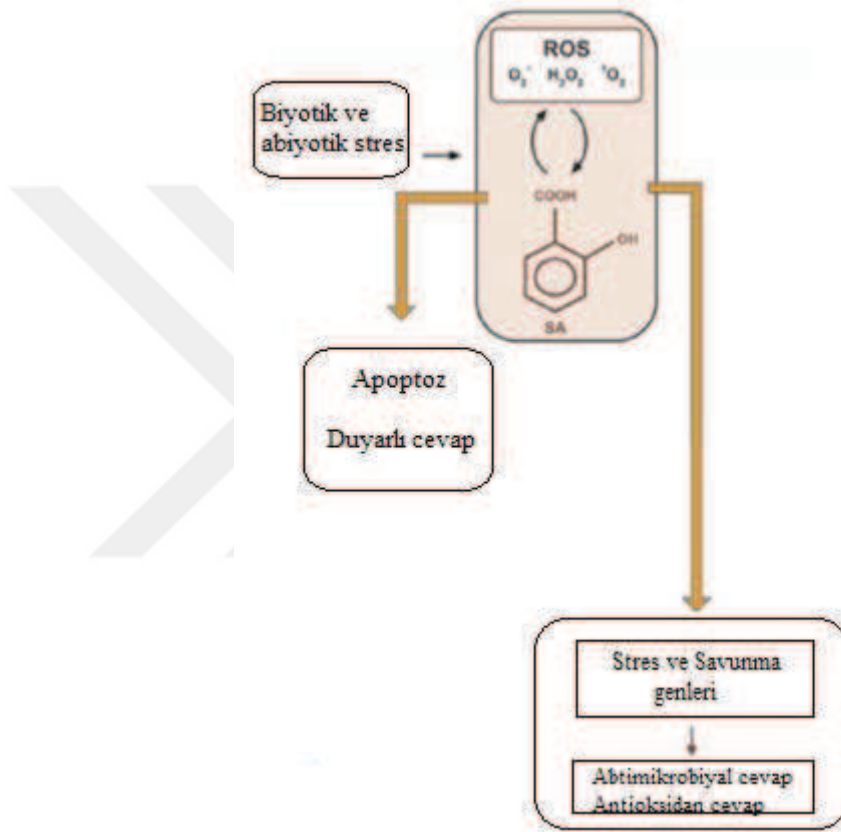
Şekil 1.11. SA'nın abiyotik stres toleransının uyarılması üzerindeki etkisinin şematik modeli

1.7.4.12. Salisilik asidin redoks homeostazına etkisi

SA ve AOT, genetik kontrollü savunma reaksiyonları için gerekli olan sinyallerdir. Hem biyotik hem de abiyotik stres tarafından üretilen SA ve AOT, programlanmış hücre ölümü (PCD) ve savunma yanıtı için gereken genlerin ifadesi gibi genetik kontrollü savunma reaksiyonlarını tetikleyen sinyaller olarak etkileşime girer. Apoptoz, esas olarak patojenlere ve ajanlara karşı savunma sırasında üretilen yerel tepkilerde (aşırı duyarlılık) oluşur. Stres savunma genlerinin ekspresyonu sistemik olarak gerçekleşir; antimikrobiyal ve antioksidan tepkilerden sorumludur. Bu tepki, tüm sistemik dokularda patojenlere direnç (SAR) veya abiyotik strese tolerans sağlar (Loreto ve ark., 2007).

Redoks homeostazındaki değişikliklerle bağlantılı olarak SA biyosentezinin aktivasyonu, patojen enfeksiyonu, UV radyasyonu veya artan ozon (O₃) seviyeleri gibi çeşitli biyotik ve abiyotik streslere maruz kalan bitkilerde meydana gelir. Bu koşullar altında, AOT ve SA, genetik olarak kontrol edilen savunma ile ilgili işlemlerin tetiklenmesi için çok önemli sinyallerdir. Bu sinyaller bitkiyi

programlanmış hücre ölümü (PCD) ve strese karşı savunmaya neden olan genlerin ifadesi için harekete geçirir. Geçmiş yıllardaki kanıtların artması, SA'nın genetik kontrollü savunma reaksiyonlarında AOT ile etkileşime girdiği fikrini desteklemektedir. Birlikte ele alındığında, bu kanıtlar SA'nın savunma cevabının başlangıcındaki hücrel redoks dengesinin kontrolünde rol oynadığını göstermektedir (Şekil 1.12.).



Şekil 1.12. SA ve redoks homeostazi

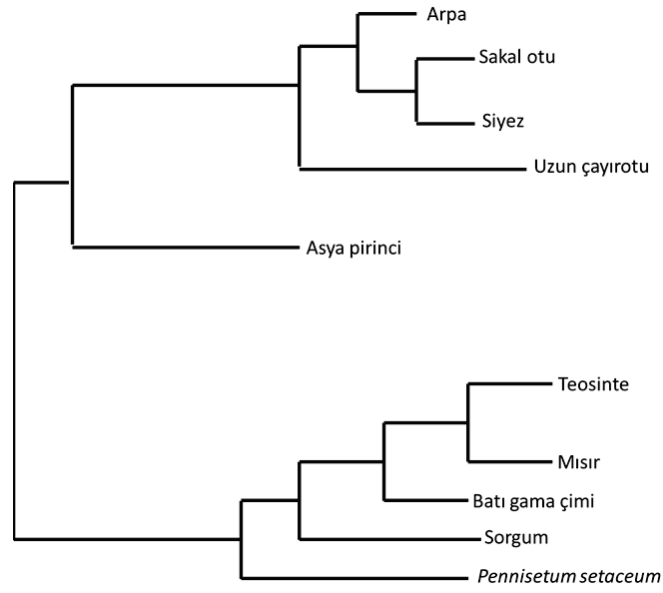
SA, aşağıdaki reaksiyonlarla AOT üretimine neden olur: ilk önce, hücre dışı salgılanan guaiacol peroksidaz (GPX) H_2O_2 'yi suya; SA ile ara bileşik II'ye indirgenebilen bir ara bileşik I'i bir SA radikalinin ($SA\bullet$) oluşumu ile ayrıştırır. $SA\bullet$ daha sonra suda çözünmüş O_2 ile reaksiyona girerek $O_2^{\bullet-}$ 'nin oluşumuna neden olur. SA, CAT aktivitesini inhibe ederek, H_2O_2 birikimini indükler, bu nedenle $O_2^{\bullet-}$ ve H_2O_2 oluşturucusu olarak işlev görür (Mori ve ark., 2001). SA ile $O_2^{\bullet-}$ üretimi hücre dışı alanlarda ve epidermal koruyucu hücrelerde (ayrıca GPX aktivitesi de gösterir) gerçekleşir (Mori ve ark., 2001). Stoma kapanmasında yer alan H_2O_2 aynı zamanda

komşu mezofil ve epidermal hücrelerin hücre duvarlarından difüzyonla da sağlanabilir. Bu nedenle, plazma zarında Ca^{+2} kanallarının SA aktivasyonu, Ca^{+2} 'un sitozolik konsantrasyonlarının artmasına ve stoma kapanmasına yol açmaktadır (Mori ve ark., 2001).

SA ve diğer salisilatların rol oynadığı diğer fizyolojik olaylar şu şekilde sıralanabilir (Özeker, 2005; Aktaş, 2001): Çiçeklenmeyi uyarmak, termojeniteye (ısı üretimi) neden olmak (Termojenite ilk olarak Lamarck tarafından 1778 yılında Arum cinsinde tanımlanmıştır.), köklerdeki absorpsiyon ve membran taşınım mekanizmasını engellemek, meyve olgunlaşmasını inhibe etmek, etilen biyosentezini engellemek, yapraklarda ve epidermiste transpirasyonu azaltmak, ABA teşvikli stoma kapanmasını tersine çevirmek, mısır fidelerinde antosiyanin üretimini uyarmak, baklagillerde simbiyotik azot fiksasyonunda etkili olan kök nodül oluşumunu artırmak, *in vivo* ortamda nitrat redüktazın aktivitesini artırmak, vegetatif gelişmeyi hızlandırmak.

1.8. Mısır (*Zea mays* L.) Bitkisi

Zea mays, Poaceae ailesinin bir üyesidir. Mısırın 55-70 milyon yıl önce Orta veya Güney Amerika'da olduğu ve o zamandan beri yaklaşık 10 000 çeşit akrabası olduğu düşünülmektedir. Şekil 1.13. mısırla ilgili türlerin filogenetik ağacını göstermektedir. Mısır için doğrudan bir ata yoktur; ancak, bugüne kadar, mısıra en yakın akrabalar Meksika ve Güney Amerika'ya özgü geniş çayırlardır (teosinte).



Şekil 1.13. Mısırın filogenetik ağacı

Zea mays L. bitkisinin sistematığı aşağıdaki şekildedir (Davis, 1965; <https://bizimbtkiler.org.tr/yeni/demos/technical/09.04.2019>):

Alem: Plantae

Bölüm: Magnoliophyta

Sınıf: Liliopsida

Takım: Cyperales

Aile: Poaceae

Cins: *Zea*

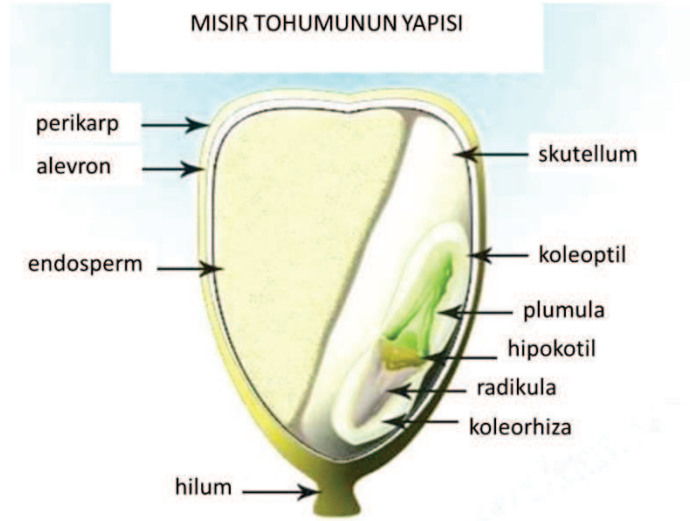
Tür: *Zea mays*

Mısır tohumlama işlemlerinden dolayı insan müdahalesi olmadan hayatta kalma yeteneği sınırlı bir bitkidir. Mısır C4 metabolizmasına sahip tek yıllık bir bitkidir ve karbon fiksasyonunda çok etkilidir. Dünya genelinde, toplam tahıl üretiminin %32'sini oluşturur ve 800 milyon ton civarında küresel üretime sahiptir. Dünya genelindeki en büyük üç üretici ABD, Çin ve Brezilya'dır. Mısır, Antarktika hariç her kıtada yetiştirilir. Mısır tanesi biyobozunur köpükler, plastikler ve yapıştırıcılar dahil olmak üzere gıda, yem ve endüstriyel ürünler için kullanılır. Ek olarak, hasat sonrası mısır kalıntıları (yaprak, sap ve koçan), yem, biyoyakıt üretimi ve kimyasal üretim için kullanılır (Scott ve Emery, 2016).

Mısır, tek evcikli bir bitkidir. Çiçekler, vejetatif bitki büyümesinin 60-70 gününden sonra olgunlaşır. Erkek çiçekler püsküllere dönüşür ve ana sapın en üst ucunda bulunur. Dişi çiçekler, sap boyunca nodyumlarda yer alan bir veya daha fazla başakta bulunur. Tipik mısır çeşitleri diploittir, $2n=20$ kromozom bulundurur. Çok miktarda polen (bitki başına 1 milyara kadar) anterlerden dökülür ve hava akımları tarafından dağılır. Polenlerin çoğunluğu bitkiye yakın düşerken, polenlerin küçük bir kısmı rüzgarla büyük mesafeler kat edebilir. Döllenme, angiosperm türleri için ortak olan “çifte döllenme” sürecinde gerçekleşir. İki çekirdeği taşıyan bir polen, bir polen tüpü üretmek için çimlenir. İlk sperm hücresi, nihayetinde yeni nesil bitkiye dönüşen embriyoyu üretmek için yumurta hücresi ile birleşir. İkinci sperm hücresi, endospermin ortaya çıkmasına neden olan embriyo kesesi ana hücresi ile birleşerek, gelişmekte olan fideyi bağımsız bir şekilde yaşayana kadar besleyen depo dokusunu oluşturur. Tanenin olgunluğa erişmesi yaklaşık 40 gün sürer (Scott ve Emery, 2016).

Olgun mısır tanesi, karyopsis olarak adlandırılır ve gerçek bir tohum değil, tek tohumlu bir meyvedir. Tane perikarp, embriyo, endosperm ve pedisel olmak üzere 4 kısımdan oluşur. Sertlik, şekil, ebat, renk ve kompozisyon gibi fiziksel özellikler mısır çeşitlerine göre değişir (Scott ve Emery, 2016).

Bir mısır tanesinin kısımları Şekil 1.14.’te gösterilmektedir. Çekirdeğin dış kısmı perikarptır ve çekirdeği koruma amacıyla çevreler. Endosperm, tane içeriğinin çoğunu oluşturur. Endospermin kendisi de alevron (dış) katman, nişastalı endosperm, bazal endosperm transfer katmanı ve embriyo çevresindeki bölge olarak dört doku tipinden oluşur. Endosperm, büyüyen embriyoya şeker ve amino asit formunda besin sağlar. Embriyo skutellum (çimlenme sırasında besinleri emen monokotiledon), koleoptil (ortaya çıkan sürgünün koruyucu kılıfı), plumula (genç bitki), radikula (birincil kök) ve koleorizadan (koruyucu kök kılıfı) oluşur. Uç kapağı, çekirdeği koçana tutturmaya ve çekirdeği korumaya yarar. Bir mısır tanesi ortalama olarak %72 nişasta, %9,5 protein, %4,3 yağ, %1,4 sodyum karbonat ve %2,6 şeker içerir (Scott ve Emery, 2016).



Şekil 1.14. Mısır tohumunun yapısı

Mısır, dünyadaki mutfak kültürlerine ortaklık getiren bir gıda maddesidir. Kültürel gelenekler ve mısır çeşitleri, mısırın çok çeşitli gıdalara nasıl dahil edildiğini belirler. Mısır taneleri mısır nişastası, kızartma ve pişirme için mısır yağı gibi ürünlere ayrılabilir ve işlenebilir. Tam tahıllı taneler patlamış mısır veya öğütülmüş mısır unu olarak kullanılır ve ekmeklerde, bisküvilerde kullanılır. Hemen hemen her Meksika yemeğinde mısır kullanılır. Dünyada Macaristan’da, Afrika’da, Avrupa’da, Amerika Birleşik Devletleri’nde ve Gana’da mısır lapası değişik isimlerde bulunmaktadır. Mısır unu toprağa fermente edilebilir. Peru’da bira veya viski gibi sert alkollü içecekler yapmak için kullanılabilir. Mısır gerçekten kültürlerarası bir besindir (Scott ve Emery, 2016).

Mısır genetik araştırmalarda önemli bir model organizmadır. Bu amaç için onu çekici kılan çeşitli özelliklere sahiptir. Büyük bir bitkidir ve fenotipik analizler kolayca yapılır. Her bitki tipik olarak 100 ila 400 tane içeren bir koçan üretir. Geniş alanlara adapte olabilen ve muazzam genetik çeşitliliğe sahip bir türdür. Orta büyüklükte bir mısır, 2,5 milyon baz çiftine sahiptir. Araştırmaya yardımcı olan mutant stokların geniş bir koleksiyonu da geliştirilmiştir; bu, birçok genin ilk önce mısırdaki moleküler olarak tanımlanmasına izin vermiştir. Diploid bir tür olarak, genetik manipülasyon ve analiz, yüksek ploid seviyesine sahip türlerden daha az karmaşıktır. Ek olarak, mısır

kromozomlarının fiziksel büyüklüğü sitogenetik araştırmacılar için büyük bir avantajdır (Scott ve Emery, 2016).

Mısır araştırması, bazı önemli keşiflere yol açmıştır. Belki de en önemlisi, 1983 yılında Nobel Fizyoloji veya Tıp Ödülü'nü alan Barbara McClintock tarafından yapılan keşiftir. Mısırdaki sitogenetik çalışmalar, genetik rekombinasyon ve etkin genetik haritalamanın anlaşılmasıyla sonuçlanmıştır. Mısırdaki telomerlerin rolü belirlenmiştir. Genomu tamamen dizilen ilk tahıl ürünlerinden biridir (Scott ve Emery, 2016).

Biyoteknoloji, mısır üretiminde düşük girdiler ve daha yüksek çıktılar sağlamıştır. Bununla birlikte, bazı toplumların genetiği değiştirilmiş mısır kullanımı ile ilgili endişeleri vardır (Scott ve Emery, 2016).

Yüksek besin değerlerine ek olarak, mısır taneleri, karotenoidler, fenolikler, fitosteroller ve potansiyel anti-HIV aktivitesinin benzersiz bir bileşeni olarak iyi bir biyoaktif fitokimyasal kaynağıdır (GNA-mısır) (Rouf Shah ve ark., 2016).

1.9. Kaynak Araştırması

Toprak tuzluluğu, tarımsal toprakları etkileyen ve bu toprakların verimini düşüren normal mahsul gelişimini engelleyen bir tehdittir. Salisilik asidin tuz stresi altında bitkinin büyümesini ve gelişmesini desteklemede yararlı bir rol oynadığı görülmüştür. Bu faktörler göz önünde tutularak, salisilik asidin zararlı etkilerle başa çıkmada yararlı olup olmadığını değerlendirmek için birçok çalışma yapılmıştır.

Suhaib ve ark., (2018) iki tuz konsantrasyonu altında (75 mM ve 150 mM) iki konsantrasyon salisilik asit (0,25 mM ve 0,50 mM) içeren buğday üzerinde hidroponik ortamda bir deney düzenlemiştir. Salisilik asit gövde uzunluğunda önemli bir gelişme göstermiştir. Kök uzunluğu için de aynı eğilim bulunmuştur. Tuz stresi klorofil içeriğini, kök sayısını ve K^+/Na^+ oranını düşürmüştür, ancak salisilik asit uygulaması belirtilen tüm parametreleri önemli ölçüde geliştirmiştir. 0,25 mM

salisilik asidin etkisi, her iki tuz stresi altında, 50 mM salisilik asit muamelesine kıyasla daha etkili olmuştur.

Turkyilmaz (2012), salisilik asit uygulanan buğday bitkilerinde sürgün uzunluğunda bir artış kaydetmiştir. Cornelia ve ark. (2011), tuzluluğun sürgün büyümesini azalttığını, ancak salisilik asidin, buğday bitkilerinde tuzluluğun etkisini hafiflettiğini bildirmiştir. Sadeghipour ve Aghaei (2012), 0,50 mM salisilik asit uygulandığında fasülyede daha fazla sürgün uzunluğu kaydetmiştir. Salisilik asit uygulaması hem tuzlu hem de tuzlu olmayan koşullar altında kök uzunluğunu artırmıştır (Suhaib ve ark., 2018). Waseem ve ark. (2006), salisilik asidin kök yoluyla uygulandığında, kök uzunluğunu ve diğer fizyolojik parametreleri artırdığını bildirmiştir. Ghafiyehsanj ve ark. (2013), salisilik asidin, tuzlu koşullar altında buğdayın bazı biyokimyasal özellikleri üzerindeki etkisini ölçmüş ve tuzluluğun bitki büyümesini önemli ölçüde azalttığını, ancak salisilik asit uygulamasının kök uzunluğunu artırarak büyümeyi artırdığını tespit etmiştir.

El Tayeb (2005), arpaya SA uygulamasının, tuz stresine önceden adaptif bir yanıt oluşturduğunu; klorofil a, b ve karotenoid sentezini artırdığını ve membran bütünlüğünü koruduğunu bulmuştur. SA ile ön işlemden geçirilmiş bitkilerde, daha az Ca^{+2} , daha fazla K^{+} birikimi ve tuzlu koşullar altında köklerde çözünen şekerler tespit edilmiştir (El Tayeb, 2005).

Güneş ve ark. (2007) SA uygulanan *Zea mays* bitkisinde, büyüme hızında artış, lipid peroksidasyonunda azalma ve membran geçirgenliğinde artış gözlemlendiğini kaydetmişlerdir. Toprağa ilave edilen SA, tuz stresi sırasında mısır bitkilerinin canlılığı üzerinde iyileştirici etkiye sahiptir ve Na^{+} ve Cl^{-} birikimini azaltmıştır (Güneş ve ark., 2007).

Fasülye bitkilerinde SA muamelesi, tuz stresine bağlı olarak fotosentez hızındaki azalmayı ortadan kaldırdığı gibi yaprakların Na^{+} , Cl^{-} ve H_2O_2 içeriğini en aza indirmiştir (Nazar ve ark., 2011). Ayrıca NR ve ATPS (ATP-sülfürlaz) aktivitesini indükleyerek artan N ve S asimilasyonu sağlamıştır. *Vigna radiata* bitkisinin tuza

toleranslı (Pusa Vishal) ve hassas (T44) çeşitlerinde 0,5 mM SA uygulaması, azot ve kükürt asimilasyonunu, GSH içeriğini ve APX ve GR'ın aktivitesini artırmıştır. Bu, tuzlu olmayan koşullarda fotosentezde artışa neden olmuş ve tuz stresi altında fotosentezdeki azalmayı hafifletmiştir. Ayrıca yapraktaki Na^+ ve Cl^- içeriğinin kısıtlanmasında ve fotosistem II'nin (FSII) daha yüksek verimliliğini, fotosentetik N kullanım verimliliğini ve su ilişkilerini sürdürmeye yardımcı olmuştur. Bununla birlikte, 1 mM SA'nın uygulanması inhibe edici etkilere neden olmuştur (Nazar ve ark., 2011).

Yıldırım ve ark. (2008), tuz stresi altında yetiştirilen salatalıkta yaprak salisilik asit (SA) uygulamalarının büyüme, klorofil ve mineral içeriği üzerindeki etkisini araştırmışlardır. Salatalık fideleri farklı konsantrasyonlarda (0,25, 0,50 ve 1 mM) yaprak SA uygulamaları ile muamele edilmiştir. Besin çözeltisine 0,60 ve 120 mM sodyum klorür (NaCl) eklenerek tuz stresi uygulanmıştır. Tuz stresi salatalık bitkilerinin büyümesini, klorofil içeriğini ve mineral alımını olumsuz yönde etkilemiş; bununla birlikte, SA'nın yaprak uygulamaları daha yüksek gövde taze ağırlığı, gövde kuru ağırlığı, kök taze ağırlığı ve ayrıca kök kuru ağırlığı ile sonuçlanmıştır. Tuz stresi altındaki bitkilere yapılan SA uygulamaları ile bitki başına yaprak sayısı ve gövde çapı artmıştır. En yüksek klorofil içeriği, hem tuzlu hem de tuzlu olmayan koşullarda 1 mM SA uygulaması ile elde edilmiştir. Yapraklardaki oransal su miktarı (LWRC), tuz stresi uygulaması ile azalırken, SA, tuz stresi altındaki salatalık bitkilerinin oransal su miktarını artırmıştır. Tuz uygulamaları salatalık bitkilerinde elektrolit sızıntısında önemli artışlara neden olurken, SA ile muamele edilmiş bitkiler, muamele edilmemiş olanlardan daha düşük elektrolit sızıntısı değerlerine sahip olmuştur. Genellikle en ideal değerler 1 mM SA uygulamasından elde edilmiştir. Daha önceki çalışmalar, 25, 50, 100 ve 190 mM NaCl uygulamalarının, sürgünlerde taze ve kuru ağırlık, salatalık bitkilerinin kök büyümesi gibi bazı büyüme parametrelerini azalttığını göstermiştir (Chartzoulakis, 1994; Zhu ve ark., 2004).

Elhindi ve ark. (2017) tuzlu ortamda büyütülen fesleğen bitkisinde yapraktan uygulanan SA'nın tuz toleransı üzerindeki etkilerini büyüme hızı, fotosentetik aktivite,

toplam osmoregulator ve mineral madde içeriğini inceleyerek araştırmıştır. Tuzluluk, besin çözeltisine 0, 60 ve 120 mM sodyum klorür (NaCl) ilave edilerek sağlanmış; 60 ve 120 mM NaCl ilavesi, fesleğen fidelerinin büyümesini, fotosentetik aktivitesini ve besin alımını inhibe etmiş; elektrolit sızıntısını, prolin ve Na⁺ içeriğini artırmıştır. Fesleğen bitkilerine yapraktan farklı konsantrasyonlarda (0,50 ve 1 mM) SA uygulanmıştır. Bu uygulamalar büyümede, klorofil içeriğinde, mineral madde içeriğinde artış sağlamıştır. Bu çalışmada genellikle en ideal değerlere 1 mM'lık SA uygulaması sonucunda ulaşılmıştır. Ayrıca, SA uygulamasının neden olduğu antioksidan aktivitenin artması membranların korunmasını sağlayarak bitkinin tuza toleransını artırmıştır (Turan ve Aydın, 2005). Benzer sonuçlar, Bayat ve ark. (2012), Mohammadzadeh ve ark. (2013) ve Sumaira ve ark. (2014) tarafından yapılan çalışmalarda farklı bitki türleri için de kaydedilmiştir.

Khodary (2004); 10⁻² M SA ve NaCl (50, 100 ve 150 mM) uygulanan mısır çeşitlerinde tuzun zararlı etkilerine karşı SA'nin etkilerini incelemiştir. SA'nin mısırın tuz toleransı üzerindeki etkileri, sürgün ve kök uzunlukları, sürgün ve kök taze, kuru ağırlıkları ve yaprak alanı gibi bazı büyüme parametrelerinin ölçülmesiyle belirlenmiştir. SA ve NaCl uygulamaları sonucunda Rubisco aktivitesi, fotosentetik pigmentlerin içeriği, ¹⁴CO₂-fiksasyon hızı ve şeker miktarlarındaki değişimler incelenmiştir. NaCl ölçülen tüm parametreleri önemli ölçüde azaltmıştır. SA'nin ekzojen uygulaması (yaprak spreyi) mısır çeşidinde NaCl'ün zararlı etkilerini azaltmıştır ve tuz toleransını artırmıştır.

SA uygulaması *T. aestivum* fidelerinde ABA ve IAA birikmesine neden olurken sitokinin içeriğini etkilemediği görülmüştür (Sakhabutdinova ve ark., 2003). SA *T. aestivum*'da tuz stresi altındaki tahıl verimini artırmıştır (Arfan ve ark., 2007).

Gunes ve ark., (2011), SA ve yüksek tuzluluk tarafından oluşturulan sinyal yollarının AOT ve nitrik oksit (NO) üretimini etkileyebileceğini iddia etmişlerdir. SA kaynaklı H₂O₂ ve NO üretiminin, çeşitli stresörlere çapraz toleransın fonksiyonel bağlantıları olarak kabul edildiğini bildirmişlerdir. SA uyarımlı ön adaptasyon durumu, *Solanum lycopersicum*'daki müteakip tuz stresine uyum sağlamada faydalı olmuştur (Gunes

ve ark., 2011). Tüm bitki seviyesinde SA, daha sonra bitkinin ölümüne yol açan yüksek konsantrasyonlarda (1-10 mM) H_2O_2 birikimini başlatmıştır.

Torabian (2010), SA ile yapılan ön muamelenin, *Medicago sativa* bitkisinde tuzluluk stresi altında adaptif tepkiler yarattığını ve bunun sonucu olarak, bitki büyümesini artıran biyotik zarlarda koruyucu reaksiyonları teşvik ettiğini bildirmiştir. SA ön uygulaması büyümeyi artırmış ve bitkilerin tuzluluk oranlarına karşı daha yüksek direnç göstermesine neden olmuştur, böylece çimlenme yüzdesini, tohum canlılığı endeksini ve fidelerin büyüme parametrelerini artırmıştır. Ayrıca, tuzluluk elektrolit kaçağını yoğunlaştırırken, SA azaltmıştır. Bu azalma SA konsantrasyonu arttıkça daha güçlü bulunmuştur (Torabian, 2010).

Brassica juncea'da Yusuf ve ark. (2012) SA'in hem stres hem de stressiz koşullar altında bazı antioksidan enzimlerin aktivitelerini (SOD, CAT ve POX) artırdığını bildirmiştir. Bununla birlikte, SA'in antioksidan sisteme etkisi, stresli koşullar altında daha belirgindir, bu nedenle, yüksek antioksidan aktivitenin, *B. juncea* bitkilerinin NaCl stresine karşı artan toleransından sorumlu olabileceğini ileri sürmüştür.

Bununla birlikte, bazı çalışmalar SA'in (0,5 mM) uygulanmasının, fotosentetik dokularda AOT oluşumunu teşvik edebileceğini ve tuz ve osmotik stresler sırasında oksidatif hasarı artırabileceğini göstermektedir. Örneğin, Barba-Espín ve ark. (2011), SA uygulamasının, *P. sativum* bitkilerinin tuzluluğa tepkisi üzerindeki etkisini araştırmıştır. NaCl kaynaklı yapraklarda oluşan hasar, bitki büyümesinde bir azalma ile ilişkili olan SA ile artmıştır. Dehidroaskorbik asit (DHA) ve glutatyon (GSSG) birikimi meydana gelmesine rağmen, tuz stresi uygulanmış bitkilerin yapraklarındaki AsA ve GSH içeriği, SA'e yanıt olarak artmıştır. SA ile muamele edilen ve tuza maruz kalan bitkilerin yapraklarında da H_2O_2 miktarında bir artış meydana gelmiştir. SA'in NaCl'e maruz kalan *P. sativum* bitkilerinde negatif etkisi ayrıca antioksidan metabolizmasındaki bir dengesizlik ile de ilişkilendirilmiştir. Genel olarak, SA eksikliği veya çok yüksek bir SA seviyesi, bitkilerin abiyotik streslere karşı

duyarlılığını artırmaktadır. Optimum SA konsantrasyonu (çoğu bitki için 0,1-0,5 mM) ise abiyotik stres toleransını artırır.

Hussain ve ark. (2011); *Viola odorata* bitkisinde yaptıkları çalışmada 50 mM tuz konsantrasyonuna karşı 30 mg/L SA uygulamışlardır. Çalışma sonusunda bitki boyu, kök uzunluğu ve biyokütle artmış, Na^+ ve Cl^- içeriği azalmıştır.

Erdal ve ark. (2011) SA'in yaprak uygulamasının *T. aestivum*'un tuz duyarlılığına etkilerini araştırmıştır. Buğday bitkisinde tuza bağlı zararlı etkinin SA uygulaması ile belirgin şekilde azaldığını gözlemlemişlerdir. Ekzojen SA uygulaması, tuz stresi altındaki buğday bitkilerinin hem kök hem de sürgünlerindeki taze ve kuru ağırlıklarını önemli ölçüde artırmıştır. Artan antioksidan aktiviteye paralel olarak SA uygulaması, SA olmadan tuz stresi altında büyüyen bitkilere kıyasla H_2O_2 içeriğini azaltmıştır.

SA, patojen saldırılarında sistemik kazanılmış direncin (SAR) indüklenmesine aracılık eden önemli bir hormondur. Stoma kapanması da apertür yoluyla patojen istilasının önlenmesinde önemli gibi görünmektedir ve SA bu süreçte bir rol oynamaktadır (Mori ve ark., 2001). SA'in, O_2^- tarafından tetiklenen sitozolik serbest Ca^{+2} konsantrasyonlarındaki artışların ardından hücre dışı peroksidazlar tarafından katalize edilen süperoksit anyonlarının üretimini indüklediği öne sürülmüştür (Kawano ve Muto, 2000).

Kök yoluyla SA'in uygulanması *Lens esculentum*'u NaCl stresine karşı korumuş ve tuz stresi altında fotosentez hızını artırmıştır (Stevens ve ark., 2006; Poór ve ark., 2011).

Miura ve ark., (2012) stoma kapanmasındaki etkilerinden dolayı, ABA ve SA'i, kuraklığa tolerans için önermişlerdir. İndüklenmiş AOT birikiminin, SA ile ABA arasında stoma kapanmasının düzenlenmesinde sinyal iletilici bir rol oynadığı ileri sürülmüştür (Miura ve ark., 2012). SA veya ABA stoma kapanmasını indükleyerek transpirasyonun azalmasına neden olur, böylece suyun kuraklık koşulları altında

hayatta kalmak için depolanmasına izin verir. Ayrıca SA, ABA birikimini uyarabilir ve bu nedenle her iki hormonun stoma kapanması ve kuraklık toleransı kazanımı üzerinde sinerjistik etkileri olabilir (Miura ve ark., 2012).

SA, strese yanıt olarak bitki savunma mekanizmalarında yer alan sinyal iletim basamaklarında gerekli olan bir fenolik bileşiktir (Bartoli ve ark., 2013). SA ve bunun türevi olan metil salisilat (MeSA), patojen saldırılarına yanıt olarak sistemik kazanılmış direnç (SAR) ve aşırı duyarlı yanıt olan hücre ölümünü indükler (Loake ve Grant, 2007). SA plazma membranına bağlı NADPH-oksidazlarla ilgili gen ekspresyonunu düzenleyerek hücresel yaşam döngüsünde etkilidir. Stres koşulları altında, NADPH oksidazlar ve hücre duvarı peroksidazları, hücre dışı alanlarda ve sitozolik Ca^{+2} salımından ve AOT birikimlerinden (oksidatif patlamalar) sorumludur (Kawano ve Muto, 2000).

Tütün bitkilerinin SA bağlayıcı proteini (SABP) SABP2, SA için yüksek afinite gösterir (Du ve Klessig, 1997). SA, SABP2'ye bağlandığında, SABP2'nin MeSA esterazı engellenir, böylece enfekte olmuş dokularda enfekte olmamış bölgelere daha sonra taşınması için MeSA birikimini kolaylaştırır (Forouhar ve ark., 2005; Park ve ark., 2007). Katalaz (CAT) ayrıca SA bağlayıcı bir protein olarak görülmektedir (Dempsey ve ark., 1999) ve bu yazarlara göre, CAT aktivitesi SA veya biyolojik olarak aktif SA analogları tarafından spesifik olarak inhibe edilir. SA ayrıca sitozolik askorbat peroksidaz (APX) aktivitesini de inhibe etmiştir ve SA ile muamele edilmiş tütün yapraklarında artan H_2O_2 seviyelerine yol açmıştır. Bu AOT, patojenleri öldürmek ve/veya bulmakta yardımcı olan hücre duvarı çapraz bağını ve lignifikasyonunu etkinleştirmek için doğrudan işlev görür (Dempsey ve ark., 1999). H_2O_2 'in ayrıca patogenez ile ilişkili (PR) proteinlerin ekspresyonunu uyardığı gösterilmiştir (Chen ve ark., 1993). Bununla birlikte, SAR sırasında tütünde H_2O_2 birikimi bulunmamasına rağmen (Neuencchwander ve ark., 1995) SA'in, patojen enfeksiyonlarının neden olduğu oksidatif patlamalarda H_2O_2 birikimini kolaylaştırdığı düşünülmektedir ve H_2O_2 ile indüklenen PR proteinlerinin SA'e bağımlı olduğu gösterilmiştir (Neuencchwander ve ark., 1995). SA ve AOT arasındaki ilişki karmaşıktır, bazen görünüşte çelişkili gözlemlere yol açar. Aslında,

bazı araştırmacılar SA ve H_2O_2 'in birbirlerini etkileyen bir geri besleme döngüsü oluşturduğunu öne sürmüşlerdir. Burada ilk olarak patojen enfeksiyonu sonucunda H_2O_2 miktarı artar ve SA sentezi aktive edilir. Sonra SA ve AOT, hücre ölümünü ve savunma gen ekspresyonunu güçlendirmek için birlikte çalışır. SA ayrıca H_2O_2 üretimini güçlendirir. Bu da kendi kendini çoğaltan bir döngüde daha fazla SA sentezini ve hücre ölümünü etkinleştirir (Vlot ve ark., 2009; Overmyer ve ark., 2003).

Osmotik düzenleme, bitkilerin tuz stresine verdiği fizyolojik tepkilerin temelidir. Sitozol ve diğer organellerde organik çözücülerin (örneğin prolin) birikimi bitki hücrelerindeki osmotik düzenlemeye yardımcı olur. Tuz stresine cevap olarak, birçok bitki türünün dokularında yüksek miktarda organik çözünen madde birikimi gerçekleşmiştir (Wu ve ark., 2011). Genel olarak, prolin içeriği, NaCl uygulanan bitkilerde daha fazla bulunmuştur. Aslında, prolin, osmotik potansiyel düzenlemesi, membran bütünlüğünün korunması, enzimlerin/proteinlerin stabilizasyonu ve serbest radikallerin temizleyicisi gibi stresli koşullar altında birçok fonksiyona sahiptir (Idrees ve ark., 2011). Başka bir çalışmada, Molinari ve ark. (2007), stres altındaki transgenik şeker kamışı bitkilerinde stresin indükleyebildiği prolin birikiminin, osmotik bir ayarlama aracı yerine, antioksidatif savunma sisteminin bir bileşeni olarak davrandığı ileri sürmüştür. Bu nedenle, prolin stres sonrası metabolik reaksiyonlarda ana enerji kaynağı olabilir ve biriken prolin, görünüşte büyüme ve hayatta kalma için enerji sağlar, böylece tuzluluk toleransı sağlayabilir.

Tuzluluğun bitkideki pigment içeriğini değiştirdiği bilinmektedir. Tuza duyarlı bazı bitkilerde tuz stresinin klorofil içeriğini azalttığı bildirilmiştir (Lee ve ark., 2004; Yıldırım ve ark., 2008; Bayat ve ark., 2012). Bununla birlikte, SA uygulanmış bitkiler, uygulanmamış bitkilerden daha fazla klorofil miktarına sahip olmuştur.

Kök bölgesindeki tuzluluğun; fotosentetik pigmentler, stoma işlevi, gaz alış veriş özellikleri, tiolakoid zarın yapısı ve fonksiyonu, elektron taşınması ve enzim aktivitelerini de içeren fotosentez olayında engel oluşturduğu, bitkilerin oksidatif stres azaltma mekanizmalarını ve hücresel metabolizmasını engellediği

belgelenmiştir (Murthy, 2004). Ekzojen olarak uygulanan SA, net fotosentetik aktiviteyi önemli ölçüde artırmıştır. Bu olay bitkilerde fotosentetik yapıların işlevsel durumundaki iyileşmeden dolayı olabilir. Bu iyileşme ise dokulardaki nitratin mobilizasyonu veya klorofil biyosentezinin hızlanmasıyla mümkündür (Shi ve ark., 2006). Yapraktan uygulanan SA'nın çeşitli bitki türlerinde net CO₂ asimilasyon hızını artırarak fotosentetik kapasiteyi olumlu yönde etkilediği bulunmuştur. Örneğin, soya fasulyesi (Khan ve ark., 2003), buğday (Arfan ve ark., 2007) ve ayçiçeği bitkilerinde (Noreen ve Ashraf, 2008). SA'nın yapraktan uygulanması ile, gaz alışveriş özelliklerinde tuzun indüklediği azalmanın engellendiği daha önceki araştırmalarda bulunmuştur (Hayat ve ark., 2005; Noreen ve Ashraf 2008; Sumaira ve ark., 2014).

Tuz stresi, süperoksit radikali ve hidrojen peroksit gibi AOT'nin oluşumuna yol açar. Reaktif oksijen türleri oksidatif hasara yol açarak lipidlerde, protein ve nükleik asitlerde yapısal hasara neden olabilir. Potansiyel olarak sitotoksik AOT'ne karşı koruma sağladığı bilinen birçok antioksidan olduğu bilinmektedir (Parida ve Das, 2005). Stres sırasında hücrelerde oksidatif hasarın önlenmesi, stres tolerans mekanizmalarından biri olarak kabul edilmektedir. Stres toleransının artması, genellikle bitkilerde antioksidan sistemin aktivitesinin artırılması ile ilgilidir (Wang ve Li, 2006). SA'nın bir antioksidan olarak görev yaptığı yönünde görüşler mevcuttur (Senaratna ve ark., 2000; Shim ve ark., 2003; Agarwal ve ark., 2005). Bazı antioksidan enzimlerin aktivitelerinde, tuzluluk dahil olmak üzere birçok stres koşulunda SA uygulamalarında artışlar gözlenmiştir (Raskin, 1992; Borsani ve ark., 2001; He ve ark., 2002; Popova ve ark., 2003; Szalai ve ark., 2005; Shi ve ark., 2006; Gunes ve ark., 2006; Stevens ve ark., 2006).

Torun ve Ayaz (2019) SA'nın tuz stresi öncesinde ve stres süresince uygulanmasının, arpa (*Hordeum vulgare* L. cv. Kalaycı, Erginel ve Akhisar) çeşitlerinin köklerinde büyüme parametreleri, prolin miktarı ve antioksidan enzimlerinin (SOD, POX, CAT, APX ve GR) aktivitelerindeki değişimleri incelemişlerdir. Tuz stresi, arpanın her üç çeşidinde de büyüme parametrelerinde azalmaya neden olmuştur. Ayrıca, SA'nın uygulama süresinin antioksidan savunma sistemi üzerindeki etkisi ortaya konulmuştur. Sonuç olarak, SA antioksidan savunma sistemini uyararak tuz stresinin

sebebi olduğu oksidatif hasarı azaltmıştır. Bu etki, SA'nın uygulama zamanına ve türün çeşitlerine göre farklılık göstermiştir. Özellikle stres öncesi uygulanan SA, tuz stresine karşı daha yüksek tolerans sağlamış ve çeşitler arasında bu etki daha çok Kalaycı çeşidinde gözlenmiştir.

Mısır bitkisine yapılan SA uygulaması kuraklık toleransını baskılamıştır (Németh ve ark., 2002). *Arabidopsis*'te yabancı tip bitkiye yapılan SA uygulaması ile 5°C'nin altında bitki yaşayamazken, SA birikimi yapamayan *NahG* bitkilerinin bu koşullarda yaşayabildikleri (Scott ve ark., 2004), yüksek konsantrasyondaki SA uygulamasının *Arabidopsis* bitkisinde tuzun neden olduğu oksidatif hasarı artırdığı ve *NahG* bitkilerinin tuz uygulamasına çok dayanıklı olduğu (Borsani ve ark., 2001) bilinmektedir. Bu sonuç Shakirova ve ark. (2003)'nin yaptığı çalışma sonuçlarını destekleyici niteliktedir. SA'nın kök kuru ağırlığı üzerine etkisini araştıran bir çalışmada, tuz stresi olmayan bir ortamda 0,5 mM SA uygulaması kök kuru ağırlığında değişime neden olmamıştır (Palma ve ark., 2009).

Bitki hücrelerinde ozmotik düzenleme organik çözünen maddeler olarak bilinen ozmolitlerin birikimi ile gerçekleştirilmektedir. Bu ozmolitler arasında önemli yeri olan prolin, ozmotik potansiyeli ayarlama, zar bütünlüğünü koruma, enzim/protein dengesini sağlama, NADP⁺/NADPH oranını koruma ve serbest radikalleri temizleme gibi çoklu işlevlere katılmaktadır (Misra ve Saxena, 2009). Günümüzde yapılan araştırmalarla, birçok bitkinin strese cevap olarak prolin biriktirdiği ve biriken prolinin bitkinin stresten kaynaklanan olumsuz etkilerden korunması için gerekli olduğu çok iyi bilinmektedir (Szabados ve Saviouré, 2010). Bitkilerde yüksek miktarlarda biriken prolin çevresel streslere karşı bir adaptasyon cevabıdır (Rai, 2002). Tuz stresi koşullarında prolin seviyelerindeki yüksek artışlar pancar (Gzik, 1996), yonca (Petrusa ve Vinicov, 1997) ve susam (Koca ve ark., 2007) gibi tuza toleransı yüksek bitki türlerinde rapor edilmiştir. Shakirova ve ark.'nın (2003) tuz stresi altındaki buğday fideleri ile yaptığı çalışmada, tuz stresi koşullarında yüksek düzeylerde biriken prolinin ekzojen olarak uygulanan SA ile daha da arttığı ve dolayısıyla tuzluluğun oluşturduğu zararlı etkilerin hafifletildiği tespit edilmiştir. El-

Tayeb (2005)'in yine arpa bitkisi ile yaptığı tuz stresi çalışmasında da benzer sonuçlar elde edilmiştir.

Aşırı tuzluluk, bitkide su eksikliğini teşvik ederek, iyonik ve ozmotik stres etkilerini artırarak AOT oluşumuna neden olup, lipid zarlarda, proteinlerde ve nükleik asitlerde oksidatif hasarlara yol açar (Parida, 2005). Tuz-teşvikli oksidatif stres esnasında, atmosferik CO₂'in varlığı stoma kapanmasındaki artış yüzünden azalır ve Calvin çevrimi vasıtasıyla NADPH'nin birikimi azaltılır. Fotosentetik elektron taşınması esnasında ferrodoksin aşırı miktarda azaldığında, elektronlar PSI'den oksijene çok zararlı oksijen radikallerini üreten zincir bir reaksiyonu başlatan Mehler Reaksiyonu olarak adlandırılan süreç ile süperoksit radikallerinin oluşumu için aktarılabilmektedir (Hsu ve Kao, 2003; Turkan ve Demiral, 2009). Bitkiler sesil tabiatlarından dolayı çevresel streslere adaptasyon gösterir. AOT sinyal moleküller olarak davranır ve bitkilerde oluşan AOT'ne karşı savunma amaçlı antioksidan mekanizma devreye sokulur (Khan ve ark., 2003). SOD aktivitesinin aynı türün çeşitleri arasında strese olan tolerans farklılıklarının ortaya konulması açısından literatürde sonuçlar kaydedilmiştir (Sreenivasulu ve ark., 2000; Sabra ve ark., 2012). SOD aktivitesinin ürünü olan H₂O₂, hücresel toksisite için önemli bir ajan ya da çevresel stres ve strese verilen cevaplar arasında potansiyel bir sinyal moleküldür (Seckin ve ark., 2010) ve miktarı hücre içerisinde sayısız enzim tarafından düzenlenmektedir. CAT, peroksizom ve glioksizomlarda, POX, kloroplastlarda ve APX de kloroplast, sitozol, mitokondri ve peroksizomlarda H₂O₂'nin detoksifikasyon işlemini gerçekleştirerek oksidatif strese karşı bitkiyi korumada hayati rol oynar. APX aktivitesinin tuz toleransı yüksek olan bitkilerde daha yüksek olduğu bulguları şeker pancarı (Bor ve ark., 2003) ve susam (Koca ve ark., 2007) bitkilerinde rapor edilmiştir. Tuz stres toleransları farklı olan iki mısır çeşidi (Azevedo ve ark., 2006) ile iki farklı arpa türü (Seckin ve ark., 2010) arasında SOD, POX, CAT, APX ve GR enzimlerinin aktiviteleri, tuz stresi koşullarında teşvik edilmiştir. Tuza tolerant olan bitkilerde GR aktivitesinin yüksek olduğu çeltik köklerinde (Demiral ve Turkan, 2005), bezelye (Hernández ve ark., 2000) ve mung fasulyesi yapraklarında (Nazar ve ark., 2011) kaydedilmiştir.

Genç buğday fidelerinin kökleri ile yapılan tuz stresi ve SA'nın etkileri üzerine olan çalışmada da SOD ve POX aktivitelerinin azaldığı tespit edilmiştir (Hayat ve ark., 2010). SA uygulamasının CAT (Chen ve ark., 1993; Ansari ve Misra, 2007) ve APX (Durner ve Klessig, 1995) enzim aktivitelerini inhibe ettiğini gösteren çalışmalar mevcuttur. Stres öncesinde yapılmış olan SA ön muamelesi fasulye bitkisinde tuz stresi altında CAT ve APX aktivitelerini azalmıştır (Palma ve ark., 2009). Shakirova (2007), SA uygulaması ile SOD, APX ve GR aktivitelerinde artış ve CAT aktivitesinde de azalma olabileceğini kaydetmiştir. Dahası, tuz stresine maruz bırakılmış hardal bitkisi üzerine SA'nın etkilerinin araştırıldığı çalışmada, çeşitli antioksidan enzim (SOD, CAT ve POX) aktivitelerinin artışı ile doğru orantılı olarak belirlenen prolin artışı tuza veya SA'ya maruz kalmanın sonucu olarak tuz stresine karşı geliştirilen toleransın göstergesi olduğu saptanmıştır (Yusuf ve ark., 2008).

Abdelkader ve ark. (2007); tuz stresine maruz kaldığında, koyu renkli buğday fidelerinin yapraklarında (*Triticum aestivum*, cv. Giza 168), klorofil birikiminin azaldığını göstermiştir. Klorofil biyosentez hızında tuz stresi kaynaklı azalmanın altında yatan mekanizmayı açıklamak için, tuz stresinin protoklorofillitin spektral formları, protoklorofillitin klorofillitr fototransformasyonu, protoklorofillitin yenilenmesi ve protoklorofillitin 5-aminolevulinik asitten (ALA) sentezlenmesi üzerindeki etkileri araştırılmıştır. Protoklorofillitin klorofillite fototransformasyonunun tuz stresinden etkilenmediği tespit edilmiştir. Tuz stresinin, kısmen porfirin oluşum oranını azaltarak, klorofil bağlama proteinlerinin oluşumunda olası bir azalma ile klorofil birikimini önlediği sonucuna varılmıştır. Benzer sonuçlar Turan ve Tripathy (2015)'in pirinç fidelerinde tuz stresi altında yaptıkları çalışmada da gözlenmiştir.

Güneş ve ark., 2005; SA ile ıslatılmış tohumun (24 saat boyunca 1 mM SA) ve topraktaki (0,1 mM ve 0,5 mM) SA uygulamasının, mısırın (*Zea mays* L., Hamidiye F1) büyüme ve mineral konsantrasyonları üzerindeki etkileri tuz, bor toksisitesi veya kuraklık stresli koşullarında incelemiştir. Ekzojen olarak uygulanan SA, tohumla ıslatılmış (SS) veya topraktan (SI) verilen tüm stres koşullarında bitki büyümesini önemli ölçüde artırmıştır. SA'nın tuzluluk ve kuraklık altındaki bitkilerin büyümesi

üzerindeki bu etkileri Senaratna ve ark. (2000), Shakirova ve ark. (2003) ve Sakhabutdinova ve ark. (2003) çalışmalarındaki bulgularla paraleldir. SA, tuz koşullarında Na^+ ve Cl birikimini inhibe etmiştir. Kuraklık durumu dışında, SA uygulamaları bitkilerde N birikimini uyarmıştır. Stres koşullarında SA verilen bitkilerin P, K, Mg ve Mn konsantrasyonları da artmıştır. Bu sonuçlar SA'nın bitkilerin çevresel streslere verdiği yanıtı düzenlediğini ve bitki büyümesini iyileştirmek ve stres koşullarında mineral besin konsantrasyonlarını teşvik etmek için bir bitki büyüme düzenleyicisi olarak kullanılabileceğini göstermektedir.

SA; Pb, Hg ve Cd gibi toksik metallerin zarar verici etkilerinin iyileştirilmesinde etkili bulunmuştur (Mishra ve Choudhuri 1999; Pal ve ark., 2002). Senaratna ve ark. (2000) SA'ya yanıt olarak stresli bitkilerin kuru maddesindeki artışlar, stres sırasında hücrelerde oksidatif hasarın önlenmesiyle ilgili olabilir sonucuna varmış ve bu koruma seviyesi, SA tarafından artırılmış antioksidan aktivitesine bağlanmıştır.

Aly ve Soliman (1998), SA'nın soya fasulyesi genotiplerinde demir alımı üzerindeki etkisini çalışmıştır. SA'nın kalkerli topraklarda yetişen soya fasulyesi genotiplerinde demir klorozunun düzeltilmesinde etkili olduğunu bulmuşlardır. Al-Hakimi ve Hamada (2001), SA'nın tuzluluk altında yetişen buğday bitkilerinin Na^+ , K, Ca ve Mg içeriğindeki olumlu etkilerini gözlemlemişlerdir. Al-Hakimi ve Hamada, (2001) SA'nın buğday gövde ve kök dokularının tuzluluk altındaki Na^+ içeriğini azalttığını tespit etmiştir.

El-Katomi ve ark., (2019) genetik tip ve SA uygulamasının zamanlamasının mısırın tuzluluk stresine tepkisi üzerindeki etkisini araştırmıştır. Mısırın tekli ve üçlü melezleri (sırasıyla SH ve TH), hidroponik olarak büyütülmüş ve 150 mM NaCl uygulamasından önce veya sonra yapraklara bir hafta 1 mM SA püskürtülmüştür. Uygulamaların etkisi en çok kök biyokütlesi üzerinde, en az yaprak sayısı üzerinde belirgin olmuştur. SA, özellikle tuzluluk stresi altında, yaprakların büyümesi için stres etkilerini çok fazla ortadan kaldırmamış ancak kökler için faydalı etki göstermiştir. Tuzluluk, daha geniş ve daha kısa yaprakların oluşumuna yol açmış; kök büyümesini, gövde büyümesinden daha büyük ölçüde azaltmıştır; ancak SA tam

tersi bir etki yaratmıştır. Tuzluluğun yaprak klorofil konsantrasyonu üzerindeki etkisi, iki melezde de anlamlı çıkmamıştır. Stomatal CO_2 konsantrasyonu yüksek çıkmıştır. Hem tuzluluk hem de SA, stoma kapanmasını indüklemiş, transpirasyon ve fotosentez hızlarını düşürmüştür. Tuzluluk, yapraklarda çözünen şeker, prolin ve Na^+ konsantrasyonlarını artırmış, K^+ ve fenolik madde konsantrasyonlarını azaltmıştır.

Tuzluluk, yaprakları olumsuz etkilemiş ve mısır tek hibritinin kuru ağırlığını azaltmıştır (Hussein ve ark., 2007). SA'nın mısır ve soya fasulyesi büyümesi üzerindeki yararlı etkisi, yaprak alanı ve kuru ağırlıkta, bitki boyu ve kök uzunluğundan daha fazla olmuştur (Khan ve ark., 2003; Vazirimehr ve ark., 2014). Aynı şekilde, SA püskürtmesi, kök çapından ziyade kök kuru ağırlığı üzerinde belirgin bir etkisi yapmıştır (Hussein ve ark., 2007).

SA'nın faydalı etkisi nohut (Farjam ve ark., 2015) ve mısır için de bildirilmiştir (Hussein ve ark., 2007; Güneş ve ark., 2007). Salatalık tohumlarının SA ile önceden muamelesi, büyümeyi artırmış ve tuzluluğun fideler üzerindeki toksik etkisini hafifletmiştir (Wahid ve ark., 2017). Ekzojen SA, tuz stresinin (Khoshbakht ve Asgharei, 2015; Jini ve Joseph, 2017) ve su stresinin (Shao ve ark., 2018) bitki performansı üzerindeki olumsuz etkilerini hafifletmek için manipüle edilmiştir.

Tuz stresinin mısırın fotosentetik pigmentleri üzerinde inhibe edici bir etkisi olduğu bildirilmiştir (Hichem ve ark., 2009; Farooq ve ark., 2015). SA'nın ön muamelesiyle (salatalık tohumları) veya köklendirme ortamına (mısır fidelerinin) eklenmesiyle uygulanması bitkilerin pigment içeriğini artırmıştır (Khodary, 2004; Tufail ve ark., 2013; Khoshbakht ve Asgharei 2015; Wahid ve ark., 2017;).

SA'nın ekzojen uygulamasının, şeker üretimini (Fahad ve Bano, 2012) ve prolin üretimini artırarak, tuzluluğun mısır büyümesi üzerindeki olumsuz etkisini azalttığı bildirilmiştir (Hussein ve ark., 2007). Tuzluluk stresi altında sırasıyla prolin (Esan ve Olaiya, 2016) ve Na^+ 'un, bamya ve mısırın osmoregülasyonuna katkısı Cicek ve Cakirlar (2002) tarafından bildirilmiştir.

Mısırdaki K^+ alımının tuzluluk tarafından engellendiği bildirilmiştir (Farooq ve ark., 2015); ve SA'nın tuz stresinin etkisinin azaltılmasındaki rolü, besin maddelerinin, özellikle K^+ 'un bitki dokularındaki miktarını artırmaktır. Bu artış tuz iyonlarının azalmasına bağlı olarak K^+/Na^+ oranının artırılmasıyla sağlanmaktadır (Fahad ve Bano, 2012).

Tuzluluğun, K^+ konsantrasyonunu etkilemeden iki mısır çeşidinin Na^+ konsantrasyonunu, Na^+/K^+ oranını ve yaprak ozmolalitesini artırdığı bildirilmiştir (Çiçek ve Çakırlar, 2002). Mansour ve ark. (2005), tuza duyarlı bir mısır çeşidinin, tuza toleranslı olandan daha yüksek yaprak Na^+ miktarına sahip olduğunu bildirmiştir.

Salatalık tohumlarının SA ile önceden muamele edilmesi, Na^+ konsantrasyonlarını azaltarak ve bitki dokularının K^+ konsantrasyonlarını artırarak tuzluluğun salatalık fideleri üzerindeki toksik etkisini hafifletmiştir (Wahid ve ark., 2017). SA uygulaması Na^+ alımını azaltmış ancak tuz stresi altındaki diğer minerallerin alımını artırmıştır (Vazirimehr ve ark., 2014; Jini ve Joseph, 2017). Tufail ve ark. (2013), tuzluluk stresinin mısır büyümesi, dokulardaki K^+/Na^+ ve Ca^{+2}/Na^+ oranlarının korunması üzerindeki etkisini hafifletmek için kullanılan SA miktarının verimliliğinde mısır genotiplerinin etkisinin olduğunu göstermiştir.

Güneş ve ark. (2007), 40 mM tuz uygulanan mısır bitklerinde farklı konsantrasyonlardaki (0, 0,1, 0,5 ve 1,0 mM) SA uygulamasının büyüme, mineral alımı, membran geçirgenliği, lipid peroksidasyonu, H_2O_2 konsantrasyonu, UV emici maddeler, klorofil ve karotenoid konsantrasyonları üzerindeki etkisi araştırmışlardır. Ekzojen olarak uygulanan SA, hem tuzlu hem de tuzlu olmayan koşullarda bitki büyümesini önemli ölçüde artırmıştır. Tuzluluk stresinin bir sonucu olarak, malondialdehit (MDA) içeriği ve membran geçirgenliği açısından ölçülen lipid peroksidasyonu SA ile azalmıştır. UV emici maddeler (UVAS) ve H_2O_2 konsantrasyonu, SA seviyelerinin artmasıyla artmıştır. SA ayrıca Na^+ ve Cl^- birikimini kuvvetle inhibe etmiş, fakat stresli mısır bitkilerinde N, Mg, Fe, Mn ve Cu konsantrasyonlarını uyarmıştır.

Ganesan ve Thomas (2001) tarafından yapılan bir çalışmada SA uygulaması, pirinçte H_2O_2 birikimine yol açmıştır ve aktif oksijen birikimi ile birlikte olan bir dizi hücrel mekanizmayı indüklemiştir. SA ile muamele edilen yaprakların ayrıca tütünde H_2O_2 biriktirdiği gösterilmiştir (Chen ve ark., 1993; Rao ve ark., 1997).

Ortamda artan NaCl konsantrasyonu ve dokulardaki Na^+ içeriğindeki artış arasındaki pozitif korelasyon iyi belgelenmiştir (Al-Hakimi ve Hamada, 2001; Alpaslan ve Güneş, 2001). Al-Hakimi ve Hamada'nın (2001) SA'nın buğday sürgünü ve tuzluluk altındaki dokularının Na^+ içeriğini azalttığını tespit etmiştir. Ayrıca, Mishra ve Choudhuri (1999), *Oryza sativa*'da ağır metal stresinin neden olduğu metabolik bozulmaların, SA'nın ekzojen uygulamasıyla kısmen hafifletildiğini bulmuşlardır.

Fotosentezdeki azalma, Na^+ ve Cl^- iyonlarının ve esansiyel mineral besinlerin homeostazındaki bozulma (Güneş ve ark., 2007; Keutgen ve Pawelzik, 2008), stoma kapanması (Steduto ve ark., 2000), yaprak su potansiyeli (Silva ve ark., 2008) ve kloroplastlarda AOT üretiminin artması (Meneguzzo ve ark., 1999) ile ilişkilendirilmiştir. Güneş ve ark. (2005) ve Al-Hakimi ve Hamada (2001), SA uygulamasının, NaCl'nin besin içeriği üzerindeki olumsuz etkilerini önlediğini öne sürmektedir.

Azooz (2009), SA uygulamasının Na^+ ve K^+ seçiciliğini değiştirdiğini ve membran hasarını azaltmada yardımcı olan Na^+/K^+ oranını düşürdüğünü göstermiştir. SA'nın membran bütünlüğünde ve iyon alımının düzenlenmesindeki koruyucu rolü de daha önce bildirilmiştir (El-Tayeb, 2005; Güneş ve ark., 2007).

Tuz stresi su açığını tetikler ve AOT oluşumuna ve oksidatif strese neden olan iyonik ve ozmotik etkileri artırmaktadır (Parida ve Das, 2005). AOT bir sinyal molekülü görevi görür ve bitkiler AOT'ne karşı koruma için antioksidan aktivitelerini artırmak zorundadır (Khan ve ark., 2003). SA ile farklı stres koşullarında antioksidan enzimlerdeki artış belgelenmiştir (Khan ve ark. 2003; Wangand Li 2006; Palma ve ark., 2009; Syeed ve ark., 2010).

Durner ve Klessig (1995), yüksek SA konsantrasyonu uygulanan bitkilerde APX aktivasyonunun azalmasına ve dokularda H_2O_2 birikimine yol açtığını kanıtlamıştır. Tütün bitkilerinin 1 mM SA ile muamelesi, endojen H_2O_2 seviyelerinde %50-60 artışa neden olmuştur. Nemeth ve ark. (2002) ayrıca yüksek konsantrasyonda ekzojen olarak uygulanan SA'nın mısır üzerindeki inhibe edici etkilerini bildirmişlerdir. Borsani ve ark. (2001), düşük endojen SA'ya sahip transgenik *Arabidopsis* bitkilerinin, tuz stresinin yol açtığı oksidatif hasara, yabancı tip bitkilerden daha iyi dayanabileceğini göstermiştir.

Fayez ve Bazaid (2014); tuz ve su stresi altındaki arpa bitkisinde SA veya KNO_3 ilavesinin, oksidatif stresi hafiflettiği sınıcuna varmışlardır. Bu iyileştirici etki düşük MDA içerikleri ve yapraklarda azalmış Na^+ / K^+ oranı ile sağlanmıştır.

Stres koşullarına karşı koymak veya bunlardan kaçınmak için, bitkiler NaCl toksisitesine ve tuzluluktan kaynaklanan topraktaki düşük su potansiyeline veya kuraklığa karşı mücadele etmek için karmaşık mekanizmalar geliştirmiştir (Munns ve Tester, 2008; Vaseva ve ark., 2012). Bitki büyümesinde tuz stresine bağlı inhibisyon, spesifik iyon toksisitesine, Na^+ ve Cl^- iyonlarının homeostazındaki bozulmaya, stoma kapanmasına ve kloroplastlarda artan AOT üretimine bağlanabilir (Meneguzzo ve ark., 1999; Steduto ve ark., 2000; Güneş ve ark., 2007; Daneshmand ve ark., 2010).

SA'nın yapraktan uygulanması, tuzluluğun bitki büyümesi üzerindeki zarar verici etkisini azaltmış, büyüme ile ilgili metabolik olayların iyileşmesini hızlandırmış ve tuzluluğun etkilerini tersine çevirmiştir (Idrees ve ark., 2011). Hussain ve ark.. (2008) ayrıca ekzojen SA uygulamasının ayçiçeğindeki kuraklık stresinin olumsuz etkilerini azaltmada çok etkili olduğunu bulmuştur. SA'nın membran bütünlüğünde ve iyon alımının düzenlenmesindeki koruyucu rolü de bildirilmiştir (El-Tayeb, 2005; Erasalan ve ark., 2007; Güneş ve ark., 2007).

Idrees ve ark. (2010) SA'nın su stresi uygulanmış buğdaylarda fotosentetik aktiviteyi koruduğunu ve Rubisco aktivitesini artırdığını bildirmiştir.

Abiyotik streslere cevap olarak prolin birikimi yaygın olarak bildirilmektedir ve bitkilerde hücrel stres adaptasyonunda rol oynayabilir (Fayez, 2000; Ashraf ve Foolad, 2007; Shahbaz ve ark., 2011; Sperdouli ve Moustakas, 2012). Su eksikliği hasarının çeşitli biyokimyasal göstergelerinde, prolin birikimi ve bitkilerde protein sentezinde azalma bildirilmiştir (Irigoyen ve ark., 1992).

MDA seviyesi, sıklıkla AOT üretiminin artmasına bağlı olarak oksidatif hasarın bir göstergesi olarak kullanılır (Mittler, 2002; Miller ve ark., 2010). Buğdayda su stresi seviyelerinin artması ile membran hasarındaki (lipid peroksidasyon) artış da bildirilmiştir (Ezzat-Ollah ve ark., 2007; Hameed ve ark., 2011).

Blumwald ve ark. (2000), NaCl'ye bağlı K^+ konsantrasyonundaki azalmayı, yüksek bir harici Na^+ konsantrasyonuna bağlamıştır. Wakeel ve ark. (2011), Na^+ toksisitesinin bitki büyümesini etkilediğini, Na^+/K^+ oranını artırdığını ve böylece K^+ 'nın bitki hücresindeki Na^+ ile yer değiştirmesinin plazma membranının H^+ -ATPaz aktivitesini etkilediğini ileri sürmüştür.

Ahmed ve ark. (2009), tuz stresi altında büyütülen domates bitkilerinin büyüme ortamına SA uygulaması ile membran bütünlüğü ve fotosentetik pigmentlerin içeriğinin korunduğunu ve böylece stresin zararlı etkilerinin azaltıldığını bildirmişlerdir. İlaveten, K^+ , Ca^{+2} ve Mg^{+2} alımında bir artış ve Na^+ ve Cl^- 'un alımında bir azalış saptanmıştır (Ahmed ve ark., 2009). Keza SA'nın yaprağa uygulanması ile farklı bitkilerde inorganik iyonların alınımlı ve taşınımının değiştiği gösterilmiştir. Örneğin, tuz stresi altında büyütülen SA uygulanmış mısır bitkilerinde N, Mg^{+2} , Fe^{+2} , Cu^{+2} ve Mn^{+2} birikimi önemli düzeyde artarken Na^+ ve Cl^- azalmıştır (Gunes ve ark., 2005). NaCl stresinde büyütülen domates bitkilerinde, yaprağa SA uygulaması ile gövde ve köklerde Na^+ 'un azalması ve K^+ ve Mg^{+2} 'un artmasıyla NaCl'nin toksik etkisi önemli düzeyde azalmıştır (He ve Zhu, 2008). SA ön uygulamasını takiben tuz uygulamalarına maruz bırakılan domates fidelerinin yapraklarında uyumlu ozmolitler (örneğin; glukoz, fruktoz, sorbitol ve prolin) belirgin bir şekilde birikmiş ve bitki büyümesi önemli düzeyde teşvik edilmiştir (Szepesi, 2006).

Misra ve Saxena (2009), mercimekte kök ortamına uygulanmış SA'nın prolin metabolizmasında yer alan anahtar enzimlerin aktiviteleri ve bitki büyümesi üzerine etkilerini incelemiştir. Uyumlu çözünenler, hücre dışında yüksek tuz konsantrasyonunu dengelemek ve vakuolde Na^+ ve Cl^- iyonlarının yüksek konsantrasyonlarda birikimini engellemek için esas olarak sitozolde birikirler (Kavi Kishor ve ark., 2005). Ekim öncesi buğday tohumlarının SA ile muamelesinin, ozmotik potansiyel, K^+/Na^+ oranı ve fotosentetik pigmentlerin içeriğini kontrol ve tuzlu koşullarda pozitif olarak düzenlediği bildirilmiştir (Kaydan ve ark., 2007). Tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde SA'nın prolin birikimini artırdığı ve bu durumun ozmotik ayarlama da önemli olduğu belirtilmiştir (Gautam ve Singh, 2009). Prolin ve glisin betain gibi uyumlu çözünenlerin SA teşvikli oluşumu, membranların ve proteinlerin kararlı olmasında ve böylece tuz stresine karşı toleransın artmasında etkilidir (Deef, 2007). Farklı antioksidan enzimlerin aktiviteleri, tuzluluğa maruz kalma ve/veya SA uygulamasının sonucunda prolin içeriğindeki artışla uyumlu olarak artmış ve böylece tuz stresine karşı toleransın artması sağlanmıştır (Yusuf ve ark., 2008). Tuz stresi (250 mM NaCl) sırasında SA (0,5 mM) uygulanmış buğday fidelerinde askorbik asit ve glutatyon döngüsü enzimlerini kodlayan genlerin transkript seviyeleri ile askorbik asit ve glutatyon içeriklerinin arttığı belirtilmiştir (Li ve ark., 2013).

SA'nın CAT aktivitesini hem *in vivo* hem de *in vitro* ortamda inhibe ettiği rapor edilmiştir (Chen ve ark., 1993; Larkindale ve Huang, 2004). CAT'ın SA tarafından inhibe edilmesi H_2O_2 seviyesinin artışına sebep olmaktadır. Bu durumda, H_2O_2 ve diğer AOT ikincil mesajcı gibi davranarak bitki savunması ile ilişkili genlerin ifade edilmesini teşvik edebilmektedir (Conarth ve ark., 1995).

Perveen ve ark. (2012) buğday bitkisinde tuz toleransına salisilik asidin etkilerini araştırmışlardır. 10 ve 20 μM salisilik asidin tohum çimlenme suyuna eklenmesiyle tohumlar daha yüksek Na^+/K^+ oranına sahip olmuştur. Aynı şekilde Shahbaz ve ark. (2013) *Brassica napus* L. bitkisinin çimlenme suyuna 0,5 ve 1 mg L^{-1} salisilik asit eklemiş; daha yüksek sürgün yaş ağırlığı, daha yüksek fotosentetik oran, kök ve gövdede daha yüksek K^+ ve prolin içeriği tespit etmişlerdir.

Dong ve ark. (2011) salatalık bitkisine 0,5 ve 1 mM salisilik asidi yapraktan püskürtme yoluyla uygulamışlardır. SA uygulanan bitkilerde çözünür şeker miktarı artmış; bu çözünür şekerler osmotik düzenleyici gibi görev yaparak su alımını ve deposunu kolaylaştırarak tuz toleransını artırmıştır. *Pistacia vera* L. bitkisine 0,1, 0,5 ve 1 mM SA yaprak uygulaması prolin içeriğinin artışını engelleyerek tuz stresinin etkilerini azaltmıştır (Bastam ve ark., 2013).

Arabidopsis bitkisinde tuz stresi altındaki bitkilere kökten 10-500 μ M SA uygulaması K⁺ akışını düşürerek membran depolarizasyonun önlemiştir (Jakannan ve ark., 2013).

SA'nın antioksidan olarak görev yaptığına dair çeşitli çalışmalar mevcuttur (Senaratna ve ark., 2000; Shim ve ark., 2003; Agarwal ve ark., 2005).

Bu çalışmanın amacı, kök ve yaprak yoluyla uygulanan salisilik asidin, mısır bitkilerinde tuz stresinin olumsuz etkisi üzerine herhangi bir etkisi olup olmadığını araştırmaktır.

BÖLÜM 2. MATERYAL VE YÖNTEM

2.1. Materyal

Araştırmada, mısır (*Zea mays* L.) bitkisine ait ADA 9510 genotipi kullanılmıştır. Tohumlar Mısır Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü Sakarya şubesinden temin edilmiştir. Bu genotipin özellikleri Tablo 3.1.'de verilmiştir.

Tablo 2.1. ADA 9510 genotipinin özellikleri

ADA 9510	
Morfolojik Özellikler	Bitki boyu 250-300 cm, yaprakları dik ve geniş, sarı at dişi tane yapısında.
Tarımsal Özellikler	Olgunlaşma Gün Sayısı: Orta-Geççi FAO 650 (125-130 gün)
Verim Potansiyeli	Tane Verimi: 1250-1550 kg/da Silaj Verimi: 8-9 ton/da
Tavsiye Bölgeleri	İç Anadolu Bölgesi'nde silaj; Marmara, Ege, Karadeniz, Akdeniz ana ürünüdür.
İslahçı Kurum	Mısır Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü-Sakarya
Tescil Yılı	2000

<https://arastirma.tarimorman.gov.tr/misir/IcerikResimleri/SolMenuResimleri/%C3%A7e%C5%9Fitler/m%C4%B1s%C4%B1r/ADA%209510.jpg> (3.1.2019)

Çalışmada kullanılan salisilik asit (CAS-No: 69-72-7) Merck firmasından temin edilmiştir.

2.2. Yöntem

2.2.1. Kullanılan araç-gereçler

Çalışmada kullanılan başlıca ekipmanlar, Radwag AS220/C/12 hassas terazi, Centurion Scientific K3 Series soğutuculu santrifüj, DragonLab MS-H-Pro ısıtıcılı

manyetik karıştırıcı, IsoLab vorteks, Hanna HI2211 pH metre, Nüve sıcak su banyosu, Elga saf su cihazı, JEIOTECH etüv, Shimadzu mini UV 1240 spektrofotometre ve JSR JSPC-200C iklim dolabı, Hansatech Florimetre, Eppendorf Research plus mikropipettir.

2.2.2. Analizler

2.2.2.1. Bitki yetiştirme yöntemi

Sağlam ve yaklaşık olarak aynı büyüklükte yeteri kadar tohum seçilerek; %96'lık etil alkol ile kısa süreli hızlıca yıkanmış; %5'lik sodyum hipoklorit içerisinde 5 dk yüzey sterilizasyonuna tabi tutulmuştur. Daha sonra saf su ile iyice yıkanarak (fungusitin temizlendiğinden emin olana kadar) oda şartlarında saf su içerisinde 1 gün şişmeye bırakılmıştır. Ertesi gün mısır tohumları 9 cm çapındaki cam petrilerde, her petride 20'şer tane olacak şekilde, belirli aralıklarla, saf su ile ıslatılan kurutma kağıtları arasına yerleştirilmiştir. Tüm bu hazırlıklardan sonra tohumlar kontrollü şartlarda ($25^{\circ}\text{C} \pm 2$, %70 nem) 3 gün karanlığa maruz bırakılarak çimlenmeye bırakılmıştır. Bu sırada $\frac{1}{2}$ kuvvette Hoagland çözeltisi hazırlanmıştır (Tablo 3.2.)(Hoagland, 1920). Bunun için Tablo 3.2.'deki çözeltiler karıştırılarak saf su ile 20 L'ye tamamlanır. Çimlenen tohumlar $\frac{1}{2}$ kuvvette Hoagland çözeltisi içeren köpük kaplara alınarak 16 saat ışık/8 saat karanlıkta ($300 \mu\text{mol (foton) m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ışık yoğunluğunda) olacak şekilde büyümeye alınmıştır. Her iki günde bir Hoagland çözeltisi değiştirilmiş; değiştirilmeyen günlerde saksılar çalkalanmıştır. 11. güne gelindiğinde deney düzenekleri hazırlanmıştır. 3 farklı tuz konsantrasyonu (50, 75, 100 mM), bir salisilik asit konsantrasyonu ($50 \mu\text{M}$) hem kökten hem de yapraktan olmak üzere 2 farklı uygulama yapılmıştır. Deney düzeneklerinin son hali Tablo 3.3.'te verilmiştir.

Tablo 2.2. Hoagland besin çözeltisi (Hoagland, 1920)

Bileşikler	Stok Çözeltiler	½ Hoagland Çözeltisi
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	118,1 g L ⁻¹	50 mL
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	26,6 g L ⁻¹	
$\text{K}_2\text{HPO}_4 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$	16,4 g L ⁻¹	
KNO_3	50,4 g L ⁻¹	
$\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3 \cdot 18\text{H}_2\text{O}$	0,1050 g 25 mL ⁻¹	37,5 µL
KI	0,0139 g 25 mL ⁻¹	
KBr	0,0139 g 25 mL ⁻¹	
$\text{SnCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	0,0139 g 25 mL ⁻¹	
LiCl	0,0139 g 25 mL ⁻¹	
$\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	0,1944 g 25 mL ⁻¹	
H_3BO_3	0,3055 g 25 mL ⁻¹	
$\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,0494 g 25 mL ⁻¹	
$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	0,0277 g 25 mL ⁻¹	
$\text{NiSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,0297 g 25 mL ⁻¹	
$\text{Co}(\text{NO}_3)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$	0,0277 g 25 mL ⁻¹	
$\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,0834 g 100 mL ⁻¹	10 mL
$\text{C}_4\text{H}_6\text{O}_6$ (Tartarik asit)	0,0450 g 100 mL ⁻¹	

Tablo 2.3. Deney grupları

1. Deney Grubu	Kontrol	K
2. Deney Grubu	Tuz (50 mM)	T 50
3. Deney Grubu	Tuz (75 mM)	T 75
4. Deney Grubu	Tuz (100 mM)	T 100
5. Deney Grubu	Salisilik Asit (50 µM)	SA 50
6. Deney Grubu	Tuz (50 mM), Salisilik Asit (50 µM)-kök	T50 SA50
7. Deney Grubu	Tuz (75 mM), Salisilik Asit (50 µM)-kök	T75 SA50
8. Deney Grubu	Tuz (100 mM), Salisilik Asit (50 µM)-kök	T100 SA50
9. Deney Grubu	Salisilik Asit (50 µM)	SA 50 (Y)
10. Deney Grubu	Tuz (50 mM), Salisilik Asit (50 µM)-yaprak	T50 SA50 (Y)
11. Deney Grubu	Tuz (75 mM), Salisilik Asit (50 µM)-yaprak	T75 SA50 (Y)
12. Deney Grubu	Tuz (100 mM), Salisilik Asit (50 µM)-yaprak	T100 SA50 (Y)

Bitkiler 5. günün sonunda hasat edilmiştir. Hasat sırasında;

- Kök gövde boyları 10 tekrarlı olacak şekilde ölçülmüştür.
- Taze ve kuru ağırlıkların belirlenmesi için kök ve gövde taze ağırlıkları 10 tekrarlı olacak şekilde tartılmış kuruması için etüve koyulmuştur.
- Pigment analizi için, her gruptan 3 yaprak parçasının yaş ağırlığı tartılarak 2 mL asetona koyulmuş ve yapraklar renklerini verene kadar buzdolabında yaklaşık 2 gün kadar bekletilmiştir.
- Oransal su miktarı için her gruptan 3 yaprak parçasının yaş ağırlığı tartılarak 3 mL bidistile suya koyulmuş ve 24 saat bekletilmiştir.
- Biyokimyasal analizler için saksıda kalan diğer yaprakların tamamı kesilerek -20 °C’de depolanmıştır.

2.2.2.2. Kök ve gövde boylarının belirlenmesi

Hasat yapılırken tüm deney gruplarından 10’ar tekrarlı olacak şekilde kök ve gövde boyları milimetrik cetvel yardımıyla ölçülmüştür. Ölçümler sırasında en uzun kökün uzunluğu esas alınmıştır. Kök boyu, gövde boyu ve toplam bitki boyu cm bitki^{-1} olarak ifade edilmiştir.

2.2.2.3. Yaş ve kuru ağırlıkların belirlenmesi

Her uygulamaya ait 10 tane bitkinin kök ve gövdesi ayrılarak yaş ağırlıkları (gr/bitki) tartılmıştır. Örnekler 3 gün boyunca 80 °C’de etüvde bekletildikten sonra kuru ağırlıkları da tartılarak kaydedilmiştir. Oransal su miktarı ve yüzde kuru madde miktarları kök ve gövde için aşağıdaki denklemler kullanılarak (3.1, 3.2) hesaplanmıştır (Gibon ve ark., 1997; Farrant, 2000).

$$Su\ miktarı\ (\%) = [(Yaş\ ağırlık - Kuru\ ağırlık) \div Yaş\ ağırlık] \times 100 \quad (3.1)$$

$$Kuru\ madde\ miktarı\ (\%) = (Kuru\ ağırlık \times 100) \div Yaş\ ağırlık \quad (3.2)$$

2.2.2.4. Fotosentetik pigment miktarının belirlenmesi

Yaprak dokularındaki klorofil a ve b, toplam klorofil (klorofil a+b) ve karotenoid (ksantofil+β-karoten) miktarları Lichtenthaler (1987)’e göre belirlenmiştir. Yaprakların ana damar içermeyen yan kısımlarından çıkarılan 0,5 cm çapındaki 3 disk tartıldıktan sonra, cam deney tüplerine alınarak üzerine 3 mL %100’lük aseton ilave edilmiştir. Pigmentlerin yaprak dokusundan çözücüye geçmesi için bir hafta buzdolabında (+4 °C) bekletilmiştir. Elde edilen özüt 10,000 rpm’de 10 dakika santrifüj edilerek absorbans değerleri 661,1, 644,8 ve 470 nm’de spektrofotometrik (SHIMADZU, UV mini 1240 UV-VIS Spectrophotometer) olarak belirlenmiştir. Pigment miktarları aşağıdaki formüllere (3.3, 3.4, 3.5, 3.6) göre hesaplanmıştır (Lichtenthaler, 1987):

$$Klorofil\ a\ (Klo\ a) = (11,24 \times A_{661,6}) - (2,04 \times A_{644,8}) \quad (3.3)$$

$$Klorofil\ b\ (Klo\ b) = (20,13 \times A_{644,8}) - (4,19 \times A_{661,6}) \quad (3.4)$$

$$Toplam\ Klorofil\ (Klo\ a + b) = (7,05 \times A_{661,6}) + (18,09 \times A_{644,8}) \quad (3.5)$$

$$Karotenoid\ (x + c) = \frac{[(1000 \times A_{470}) - (1,9 \times Klo\ a) - (63,14 \times Klo\ b)]}{214} \quad (3.6)$$

2.2.2.5. Klorofil türevleri ve ara maddelerin belirlenmesi

Yaprakların ana damar içermeyen yan kısımlarından çıkarılan 0,5 cm çapındaki 3 disk tartıldıktan sonra, cam deney tüplerine alınarak üzerine 3 mL %100'lük aseton ilave edilmiştir. Aynı hacimde hegzan eklenerek 1500 rpm'de 3 dakika santrifüj edilmiştir. 2 faz belirdikten sonra fazlar birbirinden ayrılır. Üst fazda daha az polar bileşikler, alt fazda daha polar bileşikler yer alır. Üst fazın absorbens değerleri 661 nm'de spektrofotometrik (SHIMADZU, UV mini 1240 UV-VIS Spectrophotometer) olarak belirlenmiştir (klorofil+feofitin miktarı için). Üst faz su banyosunda kurutulduktan sonra asetonla çözülerek 50 µL %12,5 HCl eklenmiştir. Absorbans değerleri 665,4, 653,4, 470 nm'de spektrofotometrik (SHIMADZU, UV mini 1240 UV-VIS Spectrophotometer) olarak belirlenmiştir. Alt fazın absorbens değerleri 667, 666, 663,6, 646,6, 650, 628, 590, 575, 440,5 nm'de spektrofotometrik olarak belirlenmiştir. Protoporfirin, Mg^{+2} -protoporfirin ve protoklorofillit miktarları Kahn ve ark. (1976); klorofillit a ve klorofillit b miktarları McFeeters (1971); feofitin a ve feofitin b miktarları ise Lichtenthaler (1987)'ye göre hesaplanmıştır.

2.2.2.6. Klorofil a floresansı

Ölçümler Modulated Fluorescence Measurement System 2 (FMS-2 Hansatech Instrument Ltd. King Lynn. UK) ile ilgili yapraklarda üç tekrarlı olarak gerçekleştirilmiştir. Floresans ölçümlerinden önce yapraklar 30 dakika karanlık adaptasyonuna maruz bırakılmıştır. Minimum floresans (F_o) $0,2 \mu\text{mol.m}^{-2} \text{s}^{-1}$ maksimum floresans (F_m) ise 1 saniyelik $7200 \mu\text{mol.m}^{-2} \text{s}^{-1}$ şiddetinde ışık kullanılarak belirlenmiş ve PSII'nin maksimum kuantum etkinliği (F_v/F_m) hesaplanmıştır (Genty ve ark., 1989; Huner ve ark., 1996).

2.2.2.7. Serbest prolin miktarının belirlenmesi

Etüvde kurutulduktan sonra havanda ezilerek ince toz haline getirilen yaprak örneklerinde prolin miktarını belirlemek için Weimberg (1987)'in metodu modifiye edilerek özütler hazırlanmıştır (Çiçek ve Çakırlar, 2002). 10 mg kuru materyal

üzerine 4 mL distile su ilave edildikten sonra tüpler sıcak su banyosunda (100 °C) 10 dakika bekletilmiştir. Bu sürenin sonunda örnek soğutulup süzölmüş ve çökelti üzerine 3 mL distile su konulup tekrar sıcak su banyosunda bekletilmiştir. Soğutma ve süzme aşamasından sonra aynı işlemler bir kez daha tekrarlanarak süzöntülerin toplam hacmi 10 mL'ye tamamlanmış ve vorteksle karıştırılmıştır. Süzöntüden alınan örneklerle prolin miktarı ($\mu\text{mol/g}$ kuru ağırlık) asit-ninhidrin metoduna göre 520 nm'de yapılan okumalarla spektrofotometrik (SHIMADZU, UV mini 1240 UV-VIS Spectrophotometer) olarak belirlenmiştir (Bates ve ark., 1973).

2.2.2.8. Hidrojen peroksit (H_2O_2) miktarının belirlenmesi

Yaprak dokularındaki H_2O_2 miktarını belirlemek için 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 dövölerek homojenize edilmiştir. Homojenizasyon sırasında ve sonrasında numunelerin soğuk tutulmasına özen gösterilmiştir. Bu karışım +4 °C'de 4100 rpm'de 20 dk santrifüj edildikten sonra süpernatanttan 0,5 mL alınarak yeni tüplere içinde 0,1 M 0,5 mL Tris tamponu (pH:7,6) ve 1 M 1 mL potasyum iyodür (KI) eklenmiştir. Spektrofotometrede 390 nm dalga boyunda absorbanları ölçölmüştür. Yaprak dokularındaki hidrojen peroksit miktarı nmol g taze ağırlık⁻¹ olarak hesaplanmıştır.

2.2.2.9. Malondialdehit (MDA) miktarının belirlenmesi

Yaprak dokularındaki lipid peroksidasyonunu belirlemek için 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 dövölerek homojenize edilmiştir. Homojenizasyon sırasında ve sonrasında numunelerin soğuk tutulmasına özen gösterilmiştir. Bu karışı +4 °C'de 4100 rpm'de 20 dk santrifüj edildikten sonar 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 tampon (pH:7,6) eklenmiş daha sonar 95 °C'de 60 dk su banyosunda tutulmuştur. Su banyosundan çıkarılan tüplerdeki reaksiyonları durdurmak için tüpler

buz banyosuna konulmuştur. Spektrofotometrede 532 ve 600 nm dalga boylarında absorbansları ölçülmüştür. Yaprak dokularındaki MDA miktarı nmol g taze ağırlık⁻¹ olarak hesaplanmıştır.

2.2.2.10. İndirgenmiş askorbik asit miktarının belirlenmesi

Askorbik asit miktarı Fe⁺³ iyonlarının Fe⁺² iyonlarına indirgenmesi esasına göre belirlenmiştir (Law ve ark., 1983). Bu amaçla belirli miktarda yaprak dokusu %10'luk TCA içinde ekstrakte edildikten sonra santrifüj edilmiş ve süpernatantlar kullanılmıştır. 400 µL süpernatant üzerine, %10'luk TCA, 5 M NaOH, 150 mM NaPO₄ tamponu (pH:7,4), 10 mM ditiotritol, %0,5'lik N-etilmaleimid, %44'lük H₃PO₄ ve %3'lük FeCl₃ ilave edildikten sonra karışım 37 °C'de 60 dakika inkübe edilmiş ve 525 nm'de spektrofotometrik olarak absorbansları belirlenmiştir. Askorbik asit miktarı standart grafik yardımıyla hesaplanmıştır (µg g⁻¹ taze ağırlık).

2.2.2.11. Toplam superoksit dismutaz (SOD) aktivitesinin belirlenmesi

Toplam SOD aktivitesi Beyer ve Fridovich (1987)'e göre belirlenmiştir. Yaklaşık 0,3 g taze yaprak dokusu, sıvı azotla öğütülmüş ve 1,5 mL, 100 mM K-PO₄ (pH:7,0), %2'lik PVP (polivinilpirolidon) ve 1 mM Na₂EDTA içeren ekstraksiyon çözeltisi ile homojenize edilmiştir. Homojenat, 14,000 rpm ve +4 °C'de 20 dk santrifüj edilmiştir. Son hacim 1030 µL olacak şekilde 100 mM K-PO₄ tamponu (pH:7,8), 9,9x10⁻³ M metionin, 5,7x10⁻⁵ M NBT (nitroblue tetrazolyum), %1'lik triton X-100 ve enzim karışımından oluşan bir reaksiyon çözeltisi hazırlanmıştır. Reaksiyon 0,9 µM riboflavin ilavesi ile başlatılmış, bu karışım 15 dk boyunca 375 µmol m⁻² s⁻¹ şiddetinde ışığa maruz bırakıldıktan sonra 560 nm'de absorbans değerleri belirlenmiştir (SHIMADZU, UV mini 1240 UV-VIS Spectrophotometer). Toplam SOD aktivitesi daha önce hazırlanmış olan standart grafikten faydalanarak hesaplanmıştır (U/mg protein).

2.2.2.12. Toplam glutatyon redüktaz (GR) aktivitesinin belirlenmesi

Toplam GR aktivitesi Sgherri ve ark. (1994)'ye göre belirlenmiştir. Yaklaşık 0,3 g taze yaprak dokusu, sıvı azotla öğütülmüş ve 1,5 mL, 100 mM K-PO₄ (pH:7,0), %2'lik PVP ve 1 mM Na₂EDTA içeren ekstraksiyon çözeltisi ile homojenize edilmiştir. Homojenat, 14,000 rpm ve +4 °C'de 20 dk santrifüj edilmiştir. Son hacim 1000 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 (SHIMADZU, UV mini 1240 UV-VIS Spectrophotometer) olarak 320 nm'de yapılan okumalarla ölçülmüştür. Düzeltme, NADPH yokluğunda GSSG oksidasyonu ile yapılmıştır. Enzim aktivitesi, NADPH'nin ekstinksiyon katsayısı (6,2 mM/cm. 340 nm) kullanılarak reaksiyonun başlangıç hızından hesaplanmıştır (nmol NADPH/dk/mg protein).

2.2.2.13. Toplam askorbat peroksidaz (APOD) aktivitesinin belirlenmesi

Toplam APX aktivitesi Wang ve ark. (1991)'a göre belirlenmiştir. Yaklaşık 0,3 g taze yaprak dokusu, sıvı azotla öğütülmüş ve 1,5 mL, 50 mM Tris-HCl (pH:7,2), %2'lik PVP, 1 mM Na₂EDTA ve 2 mM askorbat içeren ekstraksiyon çözeltisi ile homojenize edilmiştir. Homojenat, 12,000 rpm ve +4 °C'de 20 dk santrifüj edilmiştir. Son hacim 1000 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 (SHIMADZU, UV mini 1240 UV-VIS Spectrophotometer) 290 nm'de yapılan okumalarla enzim özütü içermeyen reaksiyon çözeltisine karşılık kaydedilmiştir. Enzim aktivitesi, askorbatın ekstinksiyon katsayısı (2,8 mM/cm.290 nm) kullanılarak reaksiyonun başlangıç hızından hesaplanmıştır (nmol askorbat/dk/mg protein).

2.2.2.14. Toplam 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), %2'lik PVP ve 1 mM Na₂EDTA içeren ekstraksiyon çözeltisi ile homojenize edilmiştir. Homojenat, 14,000 rpm ve +4 °C'de 20 dk santrifüj edilmiştir. Son hacim 3180 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 (SHIMADZU, UV mini 1240 UV-VIS Spectrophotometer) olarak 470 nm'de yapılan okumalarla ölçülmüş ve guaiakol'ün ekstinksiyon katsayısı (26,6 mM/cm. 470 nm) kullanılarak reaksiyonun başlangıç hızından hesaplanmıştır (nmol H₂O₂/dk/mg protein).

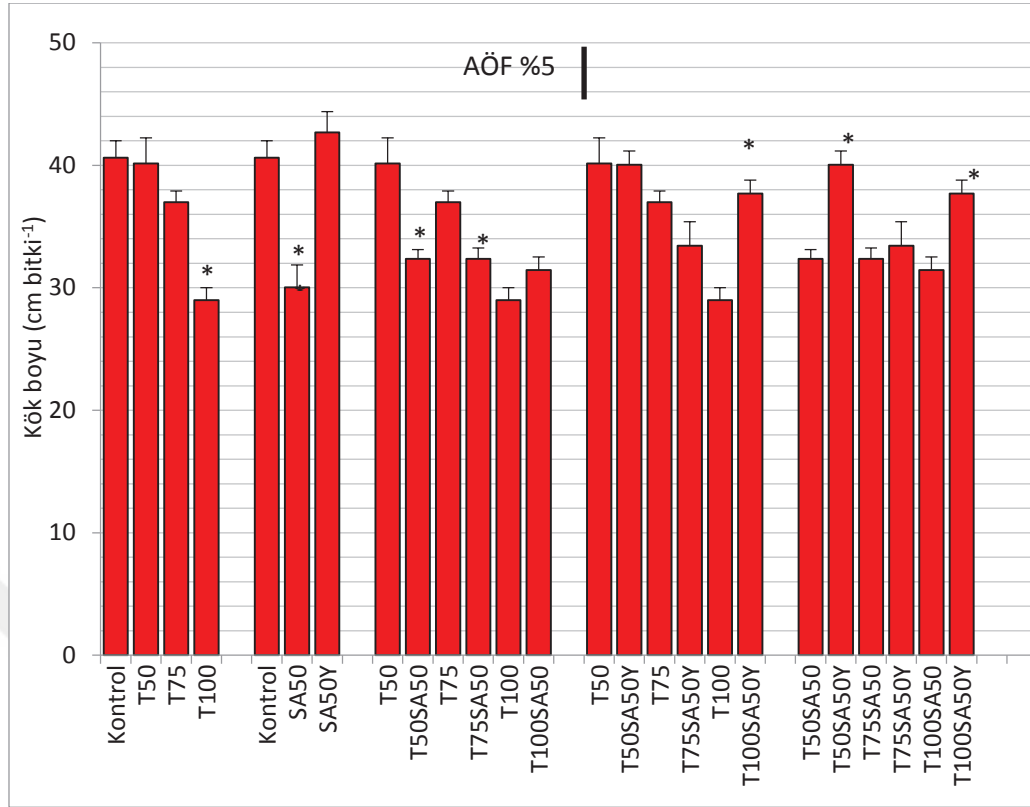
2.2.2.15. İstatistik analizler

Denemelerden elde edilen verilerin aritmetik ortalama, standart sapma ve standart hataları hesaplanmış, SPSS 20.0 paket programı kullanılarak, istatistiki varyans analizi tek yönlü (ANOVA) yapılmıştır. Her bir bağımsız değişken için uygulama ve çeşitler arasındaki farkın önem kontrolü (LSD), least significant difference; AÖF (Anlamlı Önemli Fark) %5 düzeyinde hesaplanmıştır.

BÖLÜM 3. ARAŞTIRMA BULGULARI

3.1. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Kök Boyu Üzerindeki Etkisi

Mısır bitkilerinin kök boyu, 50 ve 75 mM tuz uygulamaları ile kontrol bitkileri karşılaştırıldığında istatistiksel olarak anlamlı derecede etkilememiş ($P>0,05$), 100 mM tuz uygulaması ise önemli derecede azaltmıştır ($P<0,05$). Kök yoluyla uygulanan salisilik asit mısır bitkilerinde kök boyunu kontrol grubuna göre istatistiksel olarak anlamlı derecede azaltmış ($P<0,05$); ancak yapraktan verilen salisilik asit etkilememiştir ($P>0,05$). 50 ve 75 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde kökten verilen salisilik asit kök boyunu sadece 50 ve sadece 75 mM tuz uygulamalarına göre istatistiksel olarak azaltırken ($P<0,05$), 100 mM tuz ve kökten salisilik asit kombinasyonu sadece 100 mM tuz uygulaması ile karşılaştırıldığında istatistiksel bir fark gözlenmemiştir ($P>0,05$). 50 ve 75 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde yaprak yoluyla verilen salisilik asit kök boyunu sadece 50 ve sadece 75 mM tuz uygulamaları ile karşılaştırıldığında istatistiksel anlamda etkilememiş ($P>0,05$), 100 mM tuz ve yapraktan salisilik asit kombinasyonu, sadece 100 mM tuz uygulamasına göre istatistiksel olarak anlamlı derecede artırmıştır ($P<0,05$). 50 ve 100 mM tuz stresi altındaki bitkilere yapraktan yapılan salisilik asit uygulaması, mısır bitkilerinde kök boyunu kökten yapılan salisilik asit uygulamasına göre istatistiksel olarak anlamlı derecede artırmıştır ($P<0,05$). 75 mM tuz uygulanan bitkilerde ise kök ve yapraktan verilen salisilik asit uygulamaları arasında kök boyu bakımından istatistiksel olarak bir fark gözlenmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 3.1.).

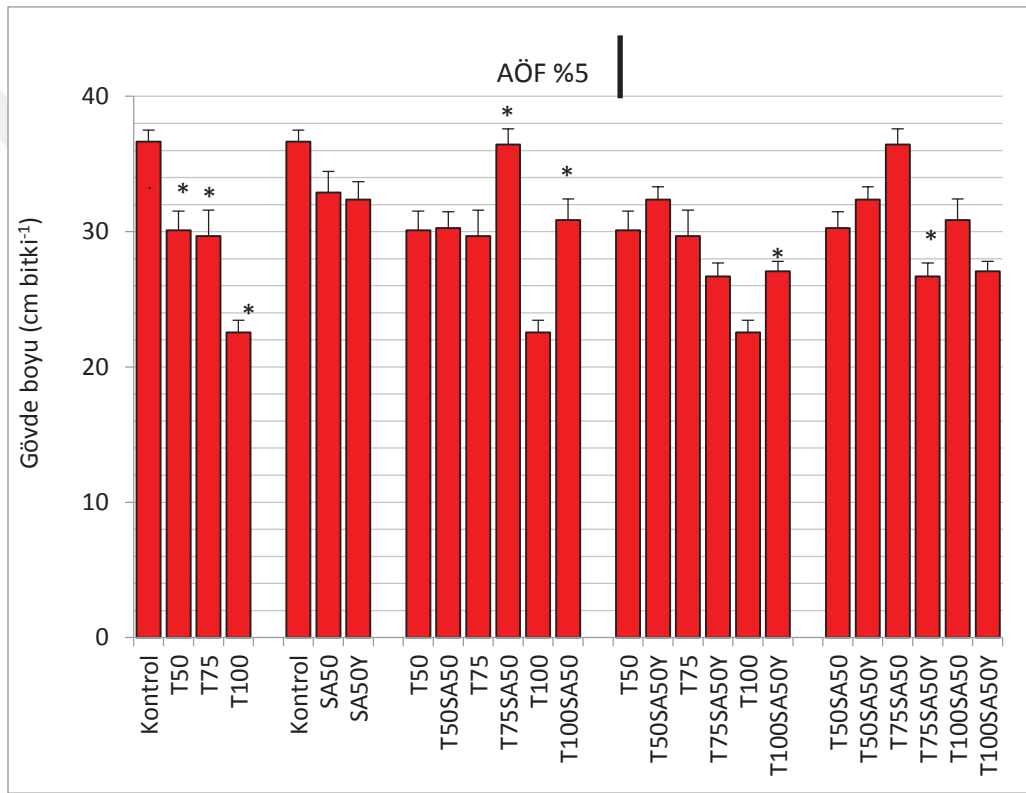


Şekil 3.1. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50 μ M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin kök boyu üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.2. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Gövde Boyu Üzerindeki Etkisi

Uygulanan tüm tuz konsantrasyonları (50, 75 ve 100 mM) mısır bitkisinin gövde boyunda kontrol grubuna göre istatistiksel olarak önemli derecede azalmaya yol açmıştır ($P<0,05$). Kök ve yapraktan gerçekleştirilen salisilik asit uygulamaları hem birbirleriyle hem de kontrol grubuyla karşılaştırıldığında mısır bitkilerinde gövde boyunu istatistiksel olarak anlamlı şekilde etkilememiştir ($P>0,05$). 50 mM tuz stresi uygulanan mısır bitkilerinde kökten uygulanan salisilik asit gövde boyunu sadece 50 mM tuz uygulamasına göre istatistiksel olarak anlamlı şekilde etkilememiştir ($P>0,05$). 75 ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde ise kök yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit gövde boyunu sadece 75 ve sadece 100 mM tuz uygulamalarına göre istatistiksel olarak önemli derecede artırmıştır ($P<0,05$). 50 ve 75 mM tuz uygulanan bitkilerde yapraktan verilen salisilik asit gövde boyunu sadece 50 ve sadece 75 mM tuz uygulanan bitkilerle karşılaştırıldığında istatistiksel olarak

anlamli şekilde etkilememiř ($P>0,05$), 100 mM tuz ve yapraktan salisilik asit kombinasyonu ise sadece 100 mM tuz uygulaması ile karřılařtırıldıėında istatistiksel olarak anlamli derecede artırmıřtır ($P<0,05$). 50 ve 100 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde k k ve yapraktan yapılan salisilik asit uygulamaları arasında g vde boyu bakımından istatistiksel bir fark belirlenmemiřtir ($P>0,05$). 75 mM tuz stresi altındaki bitkilerde ise k kten verilen salisilik asit g vde boyunu yapraktan uygulanan salisilik aside g re istatistiksel olarak  nemli derecede artırmıřtır ($P<0,05$) (řekil 3.2.).

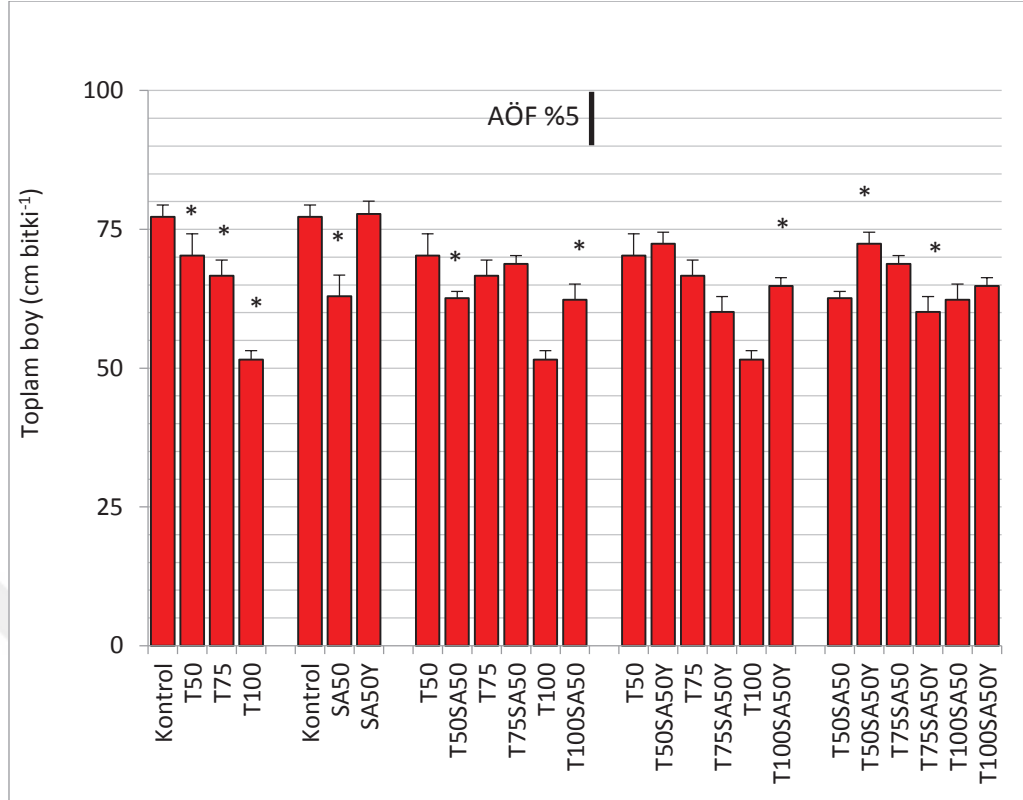


řekil 3.2. Tuz (50,75 ve 100 mM), k k ve yapraktan salisilik asit (50 M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin g vde boyu  zerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata deėerlerini,  ubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (A F) anlamli  nemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.3. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Toplam Bitki Boyu  zerindeki Etkisi

50, 75 ve 100 mM tuz konsantrasyonları mısır bitkisinin toplam bitki boyunda kontrol grubuna g re istatistiksel olarak  nemli derecede azalmaya yol a mıřtır ($P<0,05$). K k yoluyla uygulanan salisilik asit mısır bitkilerinde toplam bitki boyunu

kontrol bitkilerine göre önemli derecede azaltırken ($P<0,05$), yapraktan verilen salisilik asit istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde etkilememiştir ($P>0,05$). Yaprak yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulaması mısır bitkilerinde bitki toplam boyunu kökten verilen salisilik aside göre belirgin oranda artırmıştır ($P<0,05$). 50 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde kökten verilen salisilik asit toplam bitki boyunu sadece 50 mM tuz uygulamasına göre anlamlı derecede azaltırken, 100 mM tuz ve kökten salisilik asit kombinasyonu sadece 100 mM tuz uygulaması ile karşılaştırıldığında istatistiksel olarak anlamlı derecede artırmıştır ($P<0,05$). 75 mM tuz uygulanan mısır bitkilerine kökten verilen salisilik asit ise bitki toplam boyunu sadece 75 mM tuz verilen bitkilerle karşılaştırıldığında istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde etkilememiştir ($P>0,05$). 50 ve 75 mM tuz uygulanan mısır bitkilerine yapraktan uygulanan salisilik asit toplam bitki boyunu sadece 50 ve sadece 75 mM tuz uygulamaları ile karşılaştırıldığında istatistiksel anlamda etkilememiş ($P>0,05$), 100 mM tuz ve yapraktan salisilik asit kombinasyonu sadece 100 mM tuz uygulamasına göre artırmıştır ($P<0,05$). 50 mM tuz stresi altındaki bitkilerde yapraktan verilen salisilik asit, 75 mM tuz stresi uygulanan mısır bitkilerinde ise kökten verilen salisilik asit toplam bitki boyunu önemli oranda artırmıştır ($P<0,05$). 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde ise kök ve yapraktan yapılan salisilik asit uygulamaları arasında toplam bitki boyu bakımından istatistiksel bir fark gözlenmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 3.3.).

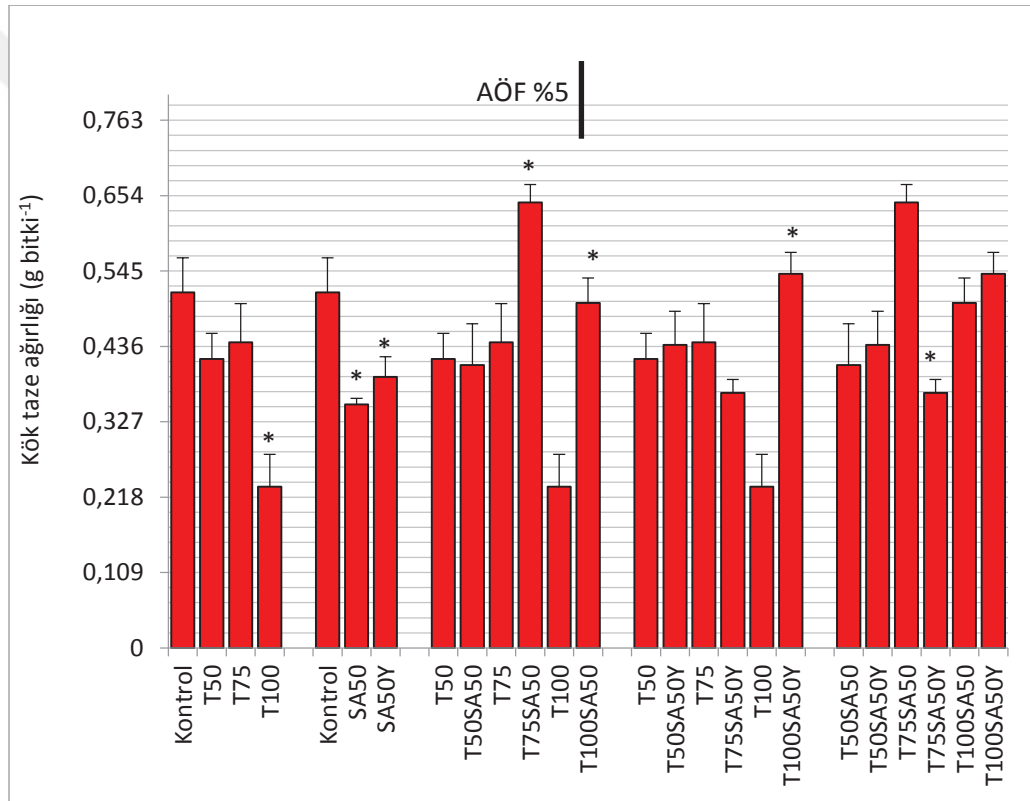


Şekil 3.3. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50 μ M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin toplam boyu üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.4. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Kök Taze Ağırlığı Üzerindeki Etkisi

50 ve 75 tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde kök taze ağırlığı kontrol grubuna göre istatistiksel olarak önemli derecede etkilenmezken, 100 mM tuz stresi altındaki bitkilerde istatistiksel olarak önemli derecede azalma gözlenmiştir ($P<0,05$). Kök ve yaprak yoluyla uygulanan salisilik asit mısır bitkilerinde kök taze ağırlığını kontrole göre istatistiksel olarak azaltmış ($P<0,05$); ancak kök ve yapraktan yapılan salisilik asit uygulamaları arasında önemli bir fark gözlenmemiştir ($P>0,05$). 50 mM tuz stresi altındaki bitkilere kök yoluyla uygulanan salisilik asit mısır bitkilerinde kök taze ağırlığını sadece 50 mM tuz uygulamasına göre istatistiksel olarak anlamlı derecede etkilememiştir ($P>0,05$). Ancak 75 ve 100 mM tuz ve kökten salisilik asit kombinasyonları kök taze ağırlığını sadece 75 ve sadece 100 mM tuz uygulamalarına göre istatistiksel olarak önemli oranda artırmıştır ($P<0,05$). 50 ve 75 mM tuz stresi uygulanan mısır bitkilerine yaprak yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulaması

kök taze ağırlığını sadece 50 ve sadece 75 mM tuz uygulamaları ile karşılaştırıldığında istatistiksel anlamda etkilememiştir ($P>0,05$). Ancak 100 mM tuz ve yapraktan salisilik asit verilen mısır bitkilerinde kök taze ağırlığı sadece 100 mM tuz uygulanan bitkilere göre istatistiksel olarak önemli oranda artırmıştır ($P<0,05$). 50 ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde yaprak ve kökten verilen salisilik asit uygulamaları arasında kök taze ağırlığı bakımından istatistiksel bir fark bulunmamıştır ($P>0,05$). Ancak 75 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde yapraktan verilen salisilik asit kök taze ağırlığını kök uygulaması ile karşılaştırıldığında istatistiksel fark gözlenmiştir ($P<0,05$) (Şekil 3.4.).

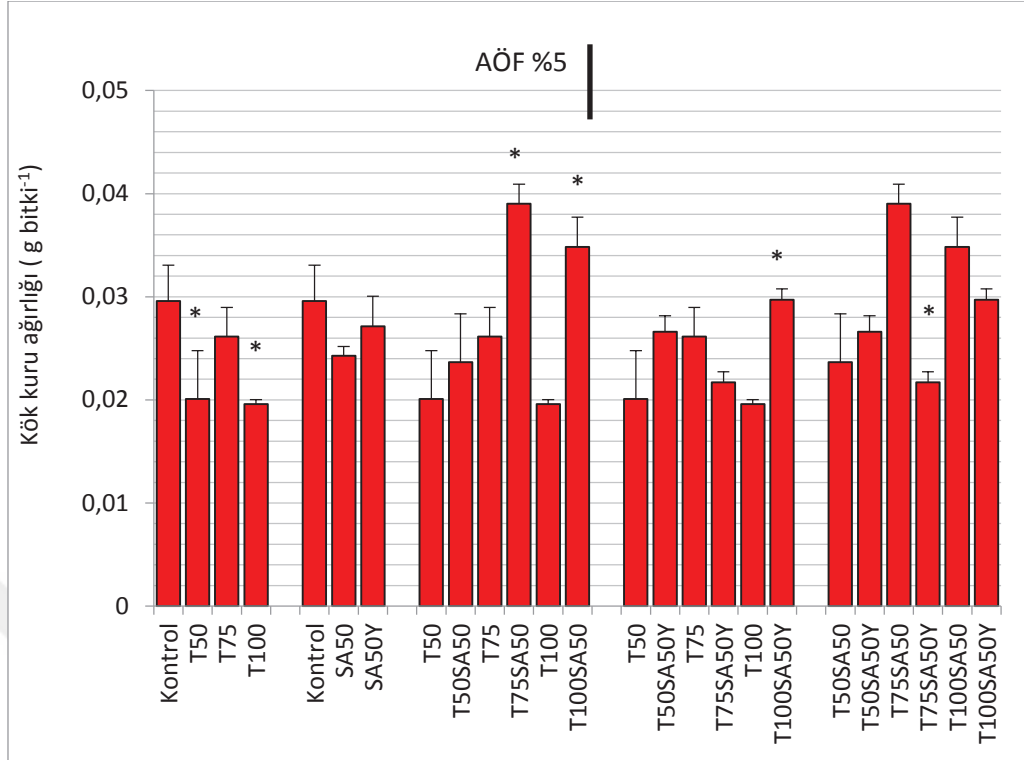


Şekil 3.4. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50 μ M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin kök taze ağırlığı üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.5. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Kök Kuru Ağırlığı Üzerindeki Etkisi

50 ve 100 mM tuz uygulamaları mısır bitkisinde kök kuru ağırlığını kontrol grubuna göre istatistiksel olarak anlamlı derecede azaltırken ($P<0,05$), 75 mM tuz uygulaması

etkilememiştir ($P>0,05$). Kök ve yaprak yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulamaları arasında kök kuru ağırlığı bakımından hem birbirleriyle hem de kontrol bitkileriyle karşılaştırıldığında istatistiksel olarak anlamlı bir fark bulunmamıştır ($P>0,05$). 50 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde kökten yapılan salisilik asit uygulaması kök kuru ağırlığını sadece 50 mM tuz uygulanan bitkilerle karşılaştırıldığında istatistiksel anlamda etkilememiştir ($P>0,05$). Ancak 75 ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde kökten verilen salisilik asit kök kuru ağırlığının sadece 75 ve sadece 100 mM tuz uygulanan bitkilere göre istatistiksel olarak anlamlı derecede artmasına neden olmuştur ($P<0,05$). 50 ve 75 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde yapraktan verilen salisilik asit kök kuru ağırlığını sadece 50 ve sadece 75 mM tuz uygulamasına göre istatistiksel olarak etkilememiş ($P>0,05$) ancak 100 mM tuz ve yapraktan salisilik asit kombinasyonu sadece 100 mM tuz uygulamasına göre istatistiksel olarak önemli oranda artırmıştır ($P<0,05$). 50 ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde kökten ve yapraktan verilen salisilik asit uygulamaları arasında kök kuru ağırlığı bakımından istatistiksel bir fark gözlenmemiştir ($P>0,05$). Ancak 75 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde kökten verilen salisilik asit kök kuru ağırlığını yapraktan yapılan salisilik asit uygulamasına göre istatistiksel olarak önemli derecede artırmıştır ($P<0,05$) (Şekil 3.5.).

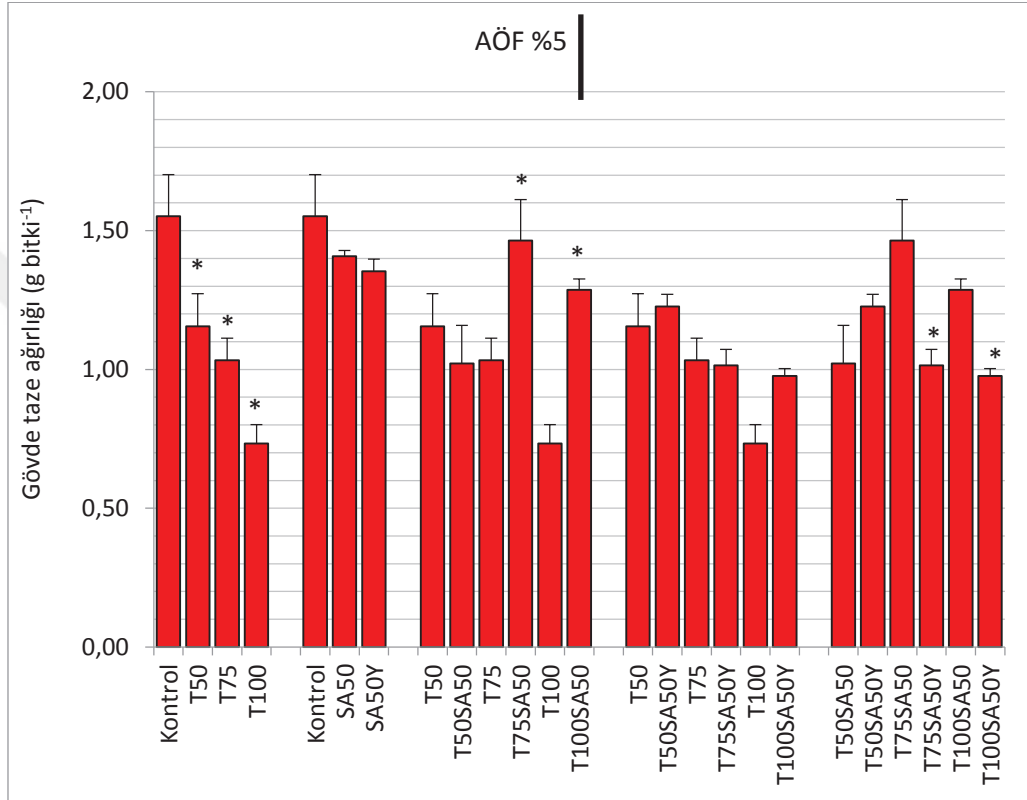


Şekil 3.5. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50 μ M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin kök kuru ağırlığı üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.6. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Gövde Taze Ağırlığı Üzerindeki Etkisi

50, 75 ve 100 mM tuz uygulamaları mısır bitkilerinde gövde taze ağırlığının kontrole göre önemli derecede azalmasına neden olmuştur ($P<0,05$). Kök ve yapraktan gerçekleştirilen salisilik asit uygulamaları hem kontrole hem de birbirleriyle karşılaştırıldığında istatistiksel bir fark gözlenmemiştir ($P>0,05$). 50 mM tuz uygulaması yapılan mısır bitkilerinde kök yoluyla verilen salisilik asit gövde taze ağırlığını sadece 50 mM tuz uygulanan bitkilerle karşılaştırıldığında istatistiksel anlamda etkilememiş ($P>0,05$); ancak 75 ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerine kökten verilen salisilik asit gövde taze ağırlığını sadece 75 ve sadece 100 mM tuz uygulamalarına göre istatistiksel olarak artırmıştır ($P<0,05$). 50, 75 ve 100 mM tuz stresi uygulanan mısır bitkilerinde yaprak yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulamaları gövde taze ağırlığını sadece tuz (50, 75 ve 100 mM) uygulamaları ile karşılaştırıldığında istatistiksel olarak anlamlı derecede etkilememiştir ($P>0,05$). 50 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde kök ve yapraktan yapılan salisilik asit

uygulamaları arasında gövde taze ağırlığı bakımından istatistiksel bir fark belirlenmemiştir ($P>0,05$). Ancak 75 ve 100 mM tuz stresi uygulanan mısır bitkilerinde kök yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulaması gövde taze ağırlığını yapraktan verilen salisilik aside göre istatistiksel olarak önemli oranda artırmıştır ($P<0,05$) (Şekil 3.6.).

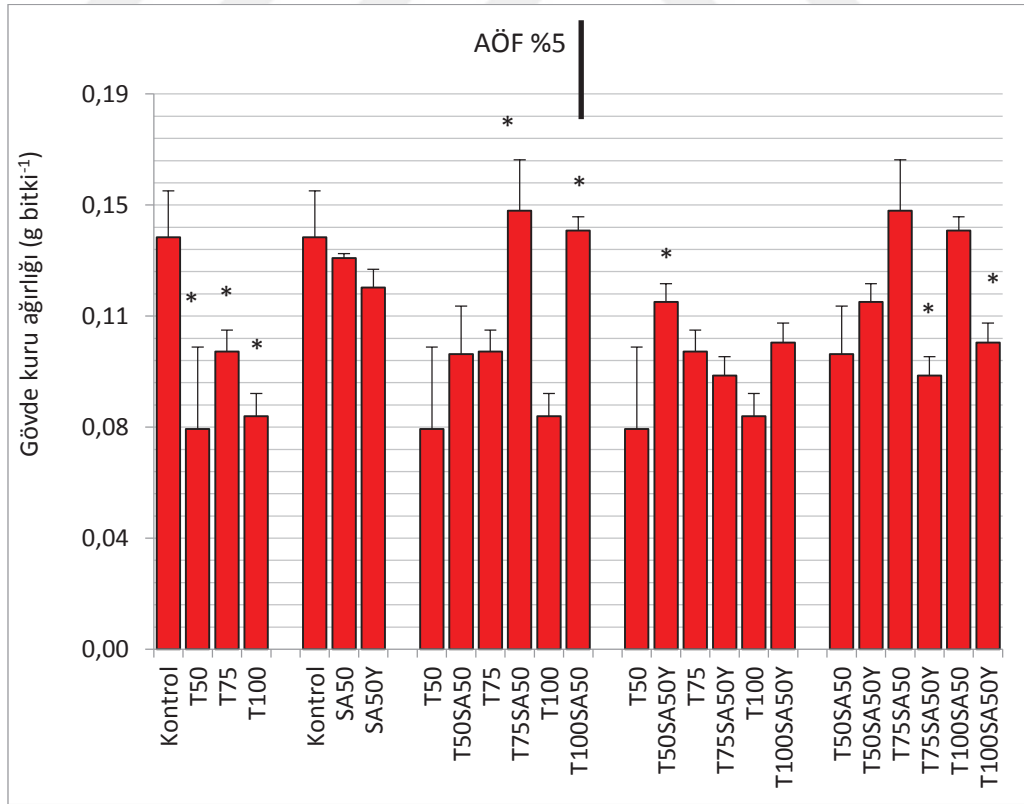


Şekil 3.6. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin gövde taze ağırlığı üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.7. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Gövde Kuru Ağırlığı Üzerindeki Etkisi

50, 75 ve 100 mM tuz uygulamaları mısır bitkilerinde gövde kuru ağırlığının kontrol grubuna göre istatistiksel olarak azalmasına neden olmuştur ($P<0,05$). Ancak kök ve yaprak yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulamaları gövde kuru ağırlığını hem birbirleriyle hem de kontrol bitkileriyle karşılaştırıldığında istatistiksel olarak anlamlı derecede etkilememiştir ($P>0,05$). 50 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde kök yoluyla verilen salisilik asit gövde kuru ağırlığını sadece 50 mM tuz uygulanan

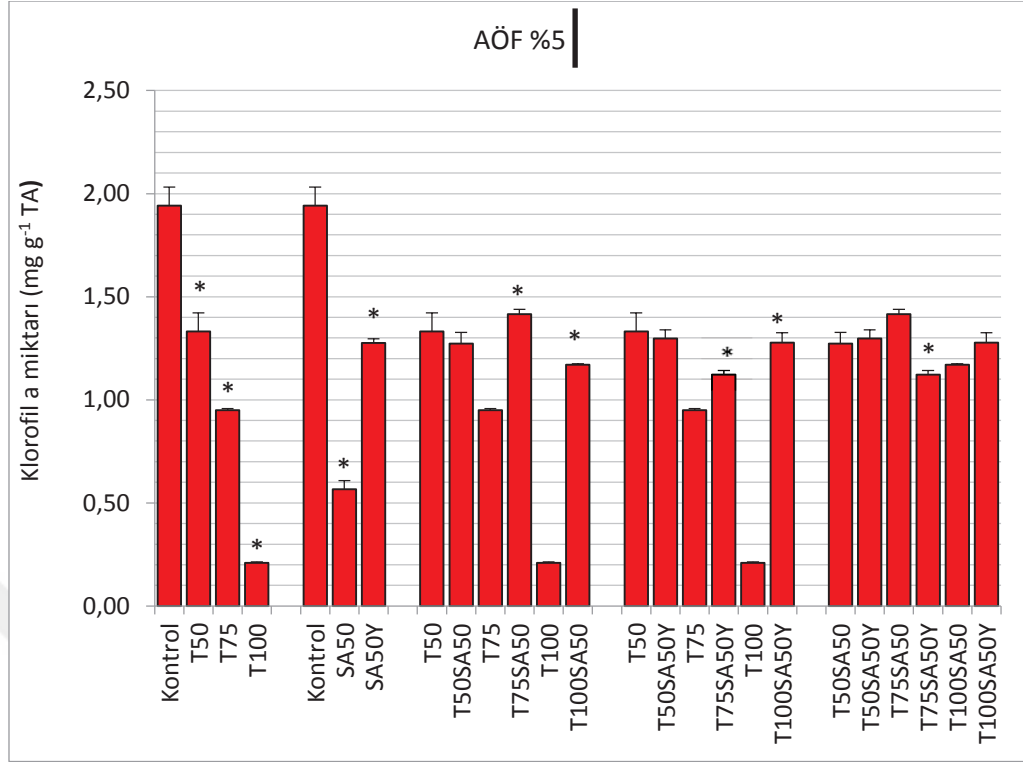
bitkilerle karşılaştırıldığında istatistiksel olarak anlamlı derecede etkilememiş ($P>0,05$); ancak 75 ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerine kökten verilen salisilik asit gövde kuru ağırlığını sadece 75 ve sadece 100 mM tuz uygulamalarına göre istatistiksel olarak anlamlı derecede artırmıştır ($P<0,05$). 50 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde yapraktan verilen salisilik asit gövde kuru ağırlığını sadece 50 mM tuz uygulanan bitkilere göre istatistiksel olarak anlamlı derecede artırırken ($P<0,05$), 75 ve 100 mM tuz stresi altındaki bitkilerde yapraktan yapılan salisilik asit uygulaması gövde kuru ağırlığını sadece 75 ve sadece 100 mM tuz uygulaması ile karşılaştırıldığında istatistiksel olarak anlamlı derece etkilememiştir ($P>0,05$). 50 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde kökten ve yapraktan yapılan salisilik asit uygulamaları arasında gövde kuru ağırlığı bakımından istatistiksel bir fark gözlenmemiştir ($P>0,05$). Ancak 75 ve 100 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde kökten verilen salisilik asit gövde kuru ağırlığının yaprak uygulaması ile karşılaştırıldığında istatistiksel olarak önemli derecede artmasına neden olmuştur ($P<0,05$) (Şekil 3.7.).



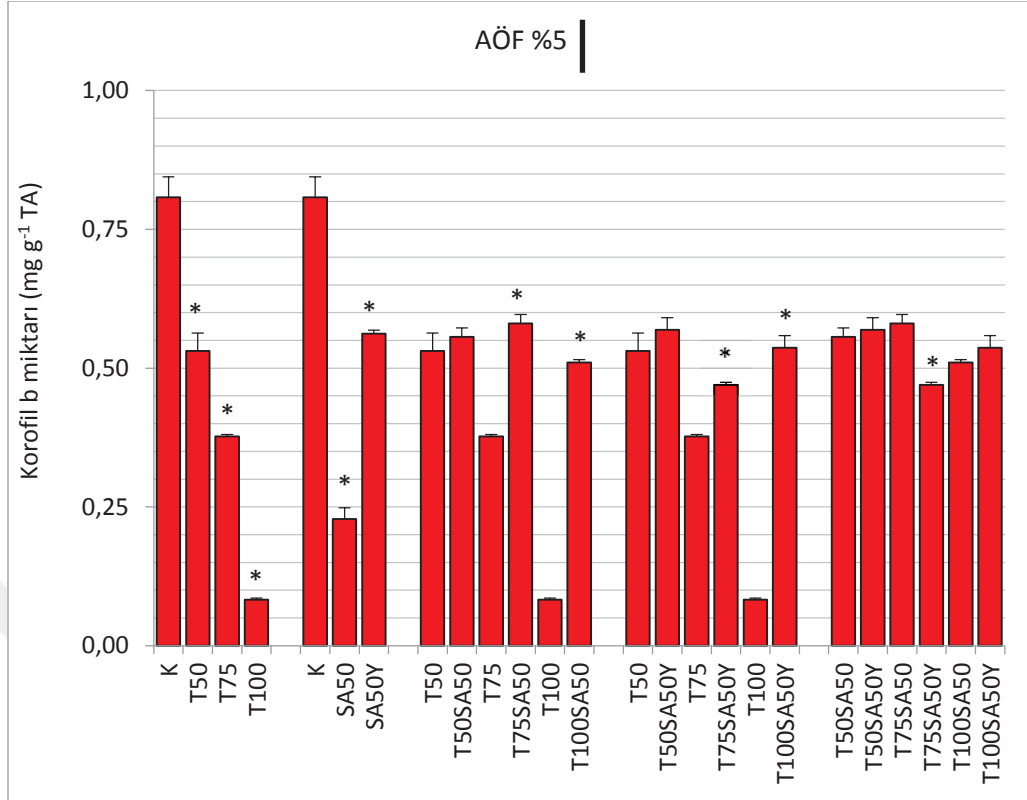
Şekil 3.7. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin gövde kuru ağırlığı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.8. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Fotosentetik Pigment Miktarı Üzerindeki Etkisi

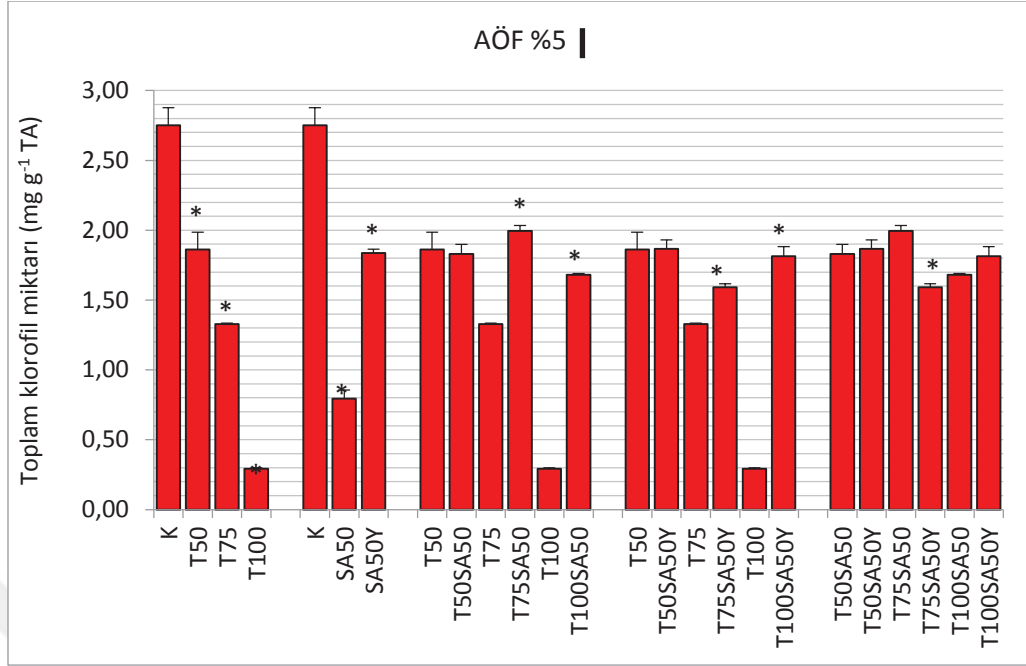
Mısır yapraklarındaki klorofil a, klorofil b, toplam klorofil ve toplam karotenoid miktarı uygulanan tuz konsantrasyonu arttıkça kontrol grubuna göre istatistiksel olarak anlamlı derecede azalmıştır ($P<0,05$). Benzer şekilde kök ve yaprak yoluyla uygulanan 50 μM 'lık salisilik asit yapraklardaki klorofil a, klorofil b, toplam klorofil ve toplam karotenoid miktarını kontrol grubuna göre istatistiksel olarak önemli oranda azaltmıştır ($P<0,05$). Yapraktan uygulanan salisilik asidin, kökten yapılan uygulama ile karşılaştırıldığında, yapraklarda daha yüksek klorofil a, klorofil b, toplam klorofil ve toplam karotenoid miktarları olduğu belirlenmiştir ($P<0,05$). 50 mM tuz verilen mısır bitkilerinde kök ve yaprak yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulamaları klorofil a, klorofil b, toplam klorofil ve toplam karotenoid miktarlarını istatistiksel olarak etkilememiş ($P>0,05$) ve kontrol bitkilerine göre daha düşük değerler gözlenmiştir ($P<0,05$). 75 mM tuzun yanı sıra yapraktan yapılan salisilik asit uygulamaları, yapraklarda kontrol grubuna göre daha düşük klorofil a, klorofil b, toplam klorofil ve toplam karotenoid miktarlarına yol açmıştır ($P<0,05$). Ancak kökten uygulanan salisilik asit, tuz stresi (75 mM) altındaki mısır bitkilerinin yapraklarındaki fotosentetik pigment miktarlarının, sadece 75 mM tuz uygulanan bitkilere göre artmasını sağlamıştır ($P<0,05$). Benzer şekilde 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde, hem kök hem de yapraktan yapılan salisilik asit uygulamaları, sadece 100 mM tuz uygulanan bitkilere göre yapraklardaki fotosentetik pigment miktarlarının istatistiksel olarak anlamlı derecede artmasını sağlamıştır ($P<0,05$). 50 ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde kökten ve yapraktan yapılan salisilik asit uygulamaları arasında fotosentetik pigment bakımından istatistiksel bir fark gözlenmemiştir ($P>0,05$). Ancak 75 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde kökten verilen salisilik asit fotosentetik pigment miktarının yaprak uygulaması ile karşılaştırıldığında istatistiksel olarak önemli derecede artmasına neden olmuştur ($P<0,05$) (Şekil 3.7.). (Şekil 3.8., 3.9., 3.10., 3.11.).



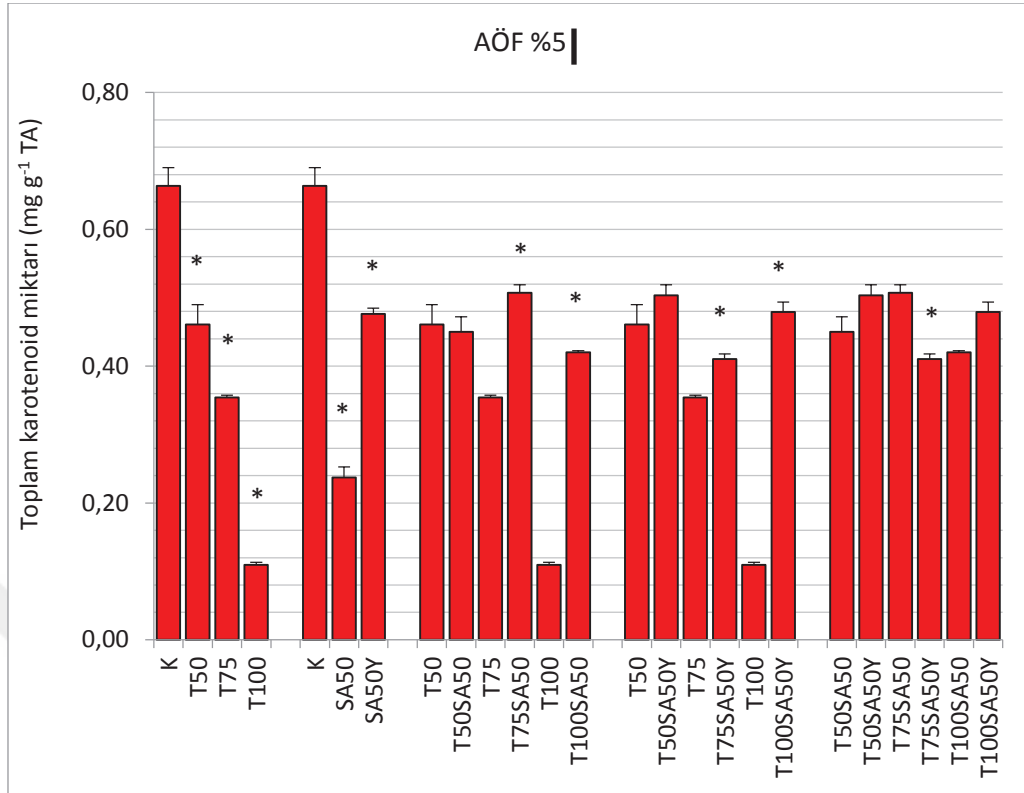
Şekil 3.8. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki klorofil a miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)



Şekil 3.9. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki klorofil b miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)



Şekil 3.10. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki toplam klorofil miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

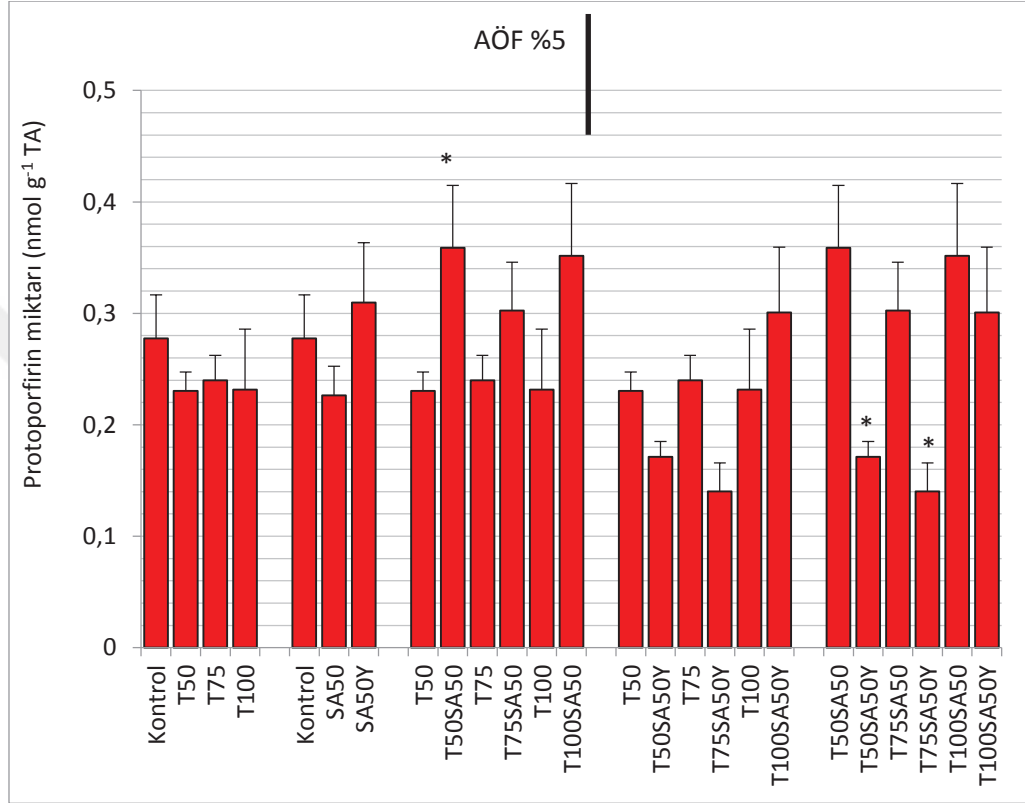


Şekil 3.11. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki toplam karotenoid miktarı üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.9. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Klorofil Türevleri Miktarı Üzerindeki Etkisi

Tuz uygulamaları (50, 75 ve 100 mM) mısır yapraklarındaki protoporfirin miktarını kontrol grubuna göre istatistiksel olarak anlamlı derecede etkilememiştir ($P>0,05$). Benzer olarak kök ve yaprak yoluyla uygulanan salisilik asit mısır yapraklarındaki protoporfirin miktarını hem birbirleriyle hem de kontrol bitkileriyle karşılaştırıldığında istatistiksel olarak önemli derecede etkilememiştir ($P>0,05$). 50 mM tuz uygulanan mısır yapraklarındaki protoporfirin miktarı kökten salisilik asit uygulaması sonucunda, sadece 50 mM tuz uygulaması ile karşılaştırıldığında istatistiksel olarak önemli derecede artarken ($P<0,05$), yaprak yoluyla uygulanan salisilik asit sonucunda değişmemiştir ($P>0,05$). 75 ve 100 mM tuzla birlikte kök ve yapraktan salisilik asit uygulanan mısır bitkilerinin yapraklarındaki protoporfirin miktarı, sadece 75 ve sadece 100 mM tuz uygulanan bitkilerle karşılaştırıldığında

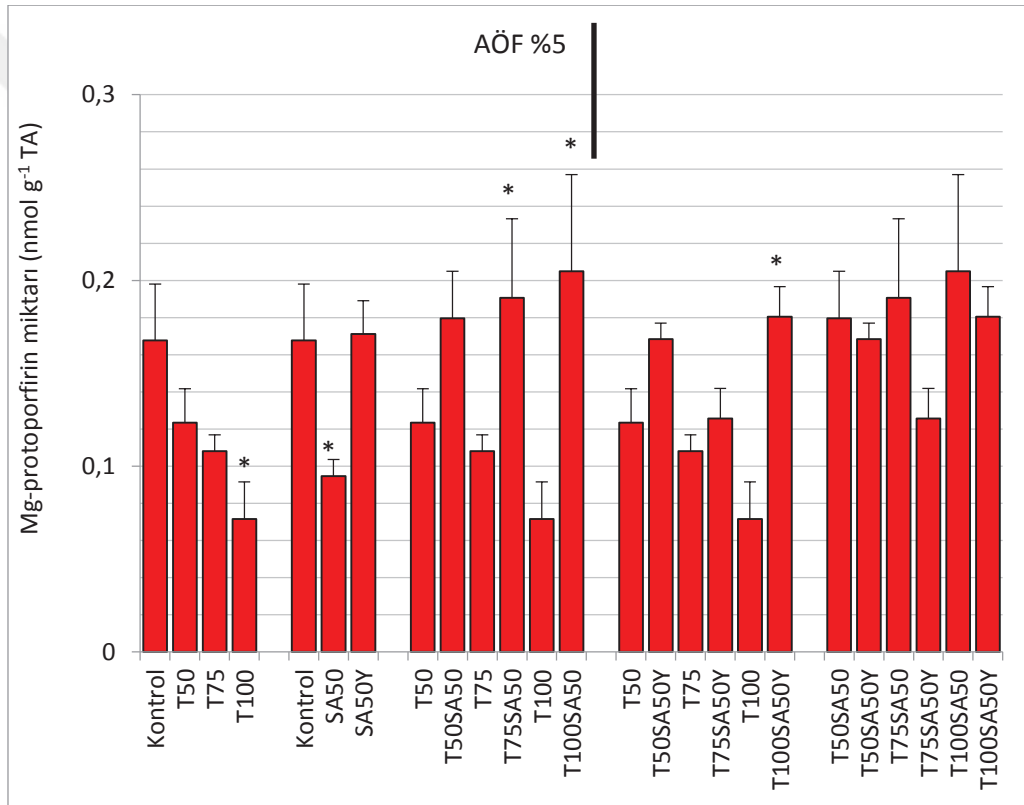
istatistiksel olarak anlamlı bir değişim göstermemiştir ($P>0,05$). 50 ve 75 mM tuz ve kökten yapılan salisilik asit uygulamasının yapraklardaki protoporfirin miktarını, yapraktan yapılan salisilik asit uygulamasına göre istatistiksel olarak önemli oranda artırdığı belirlenmiştir ($P<0,05$) (Şekil 3.12.).



Şekil 3.12. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50 μ M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki protoporfirin miktarı üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

Sadece 100 mM'lık tuz uygulaması mısır yapraklarındaki Mg-protoporfirin miktarını kontrol grubuna göre istatistiksel olarak azalttığı belirlenmiştir ($P<0,05$). Kök ve yaprak yoluyla uygulanan salisilik asit mısır yapraklarındaki Mg-protoporfirin miktarını kontrol grubuyla karşılaştırıldığında istatistiksel olarak önemli derecede etkilememiştir ($P>0,05$). Ancak yaprak yoluyla uygulanan salisilik asit, kök yoluyla yapılan uygulama ile karşılaştırıldığında mısır yapraklarında daha yüksek Mg-protoporfirin miktarına yol açmıştır ($P<0,05$). 50 mM tuz ve kök yoluyla salisilik asit uygulanan mısır yaprakları ile sadece 50 mM tuz uygulanan mısır yaprakları arasında Mg-protoporfirin miktarı bakımından istatistiksel olarak bir fark bulunmamıştır

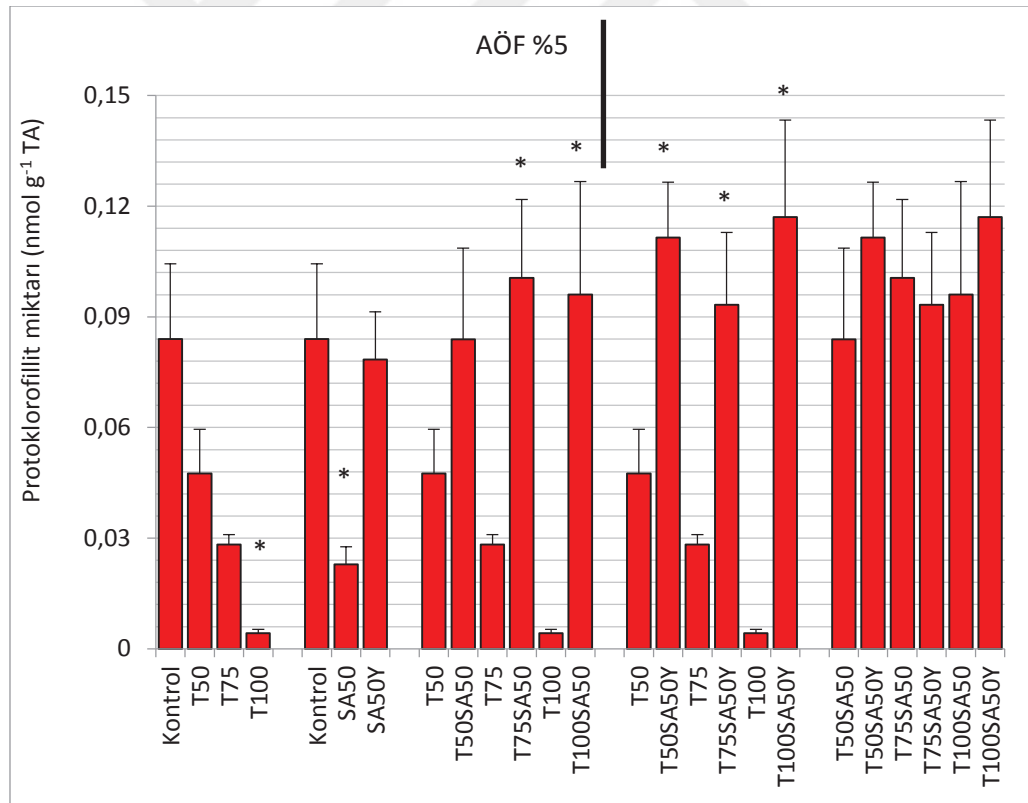
($P>0,05$). Ancak 75 mM ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerine verilen salisilik asit, yapraklardaki Mg-protoporfirin miktarını, sadece 75 ve sadece 100 mM tuz uygulanan bitkilere göre önemli oranda artırmıştır ($P<0,05$). Yaprak yoluyla salisilik asit uygulanan 100 mM tuz stresi altındaki mısır yapraklarındaki Mg-protoporfirin miktarı da sadece 100 mM tuz uygulanan bitkilere göre istatistiksel olarak anlamlı bir şekilde daha yüksek bulunmuştur ($P<0,05$). Üç farklı konsantrasyonda (50, 75 ve 100 mM) tuz stresi uygulanan mısır yapraklarında, kök ve yaprak yoluyla yapılan salisilik asit uygulamaları arasında Mg-protoporfirin miktarı bakımından istatistiksel bir fark belirlenmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 3.13.).



Şekil 3.13. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50 μ M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki Mg-protoporfirin miktarı üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

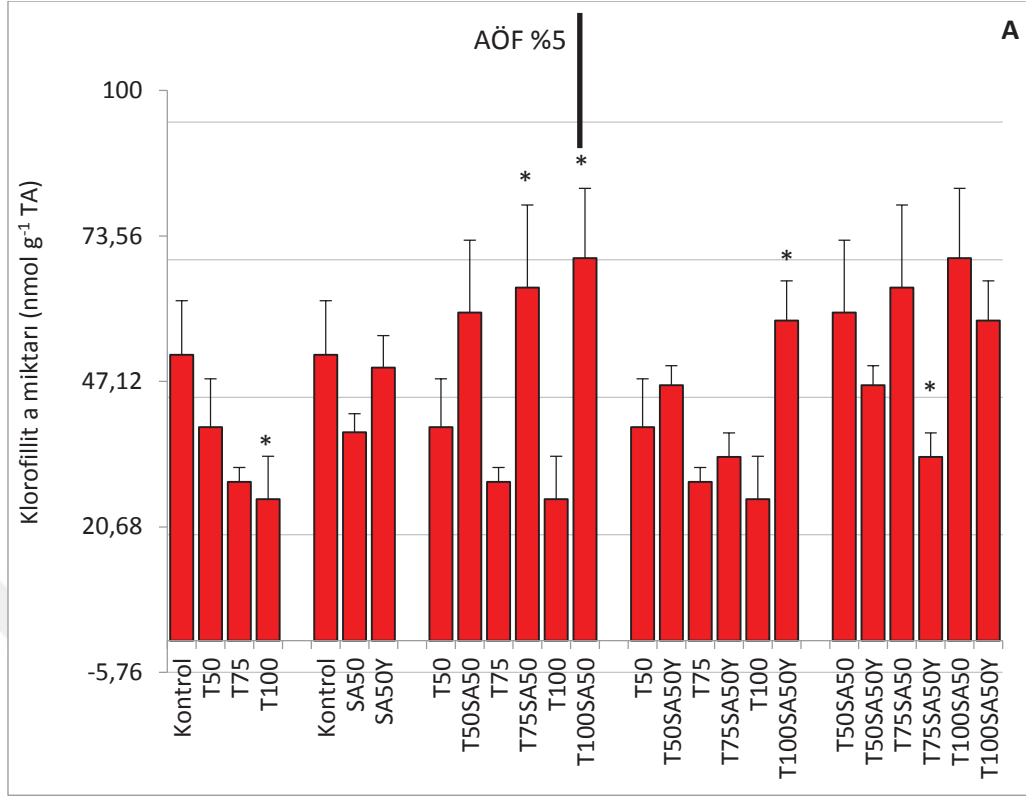
75 ve 100 mM'lık tuz uygulamaları mısır yapraklarındaki protoklorofillit miktarını kontrole göre önemli oranda azaltmıştır ($P<0,05$). Kök yoluyla uygulanan salisilik asit mısır yapraklarındaki protoklorofillit miktarını kontrole göre önemli derecede azaltırken ($P<0,05$), yapraktan uygulanan salisilik asit etkilememiştir ($P>0,05$).

Yapraktan uygulanan salisilik asit yapraklardaki protoklorofil lit miktarını kök uygulamasına göre önemli oranda artırmıştır ($P<0,05$). 50 mM tuz ve kökten salisilik asit uygulaması ile sadece 50 mM tuz uygulanan mısır yapraklarında protoklorofil lit miktarı bakımından istatistiksel olarak bir fark bulunmamıştır ($P>0,05$). Ancak 75 ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerine kök yoluyla uygulanan salisilik asit yapraklardaki protoklorofil lit miktarının sadece 75 ve 100 mM tuz uygulanan bitkilere göre istatistiksel olarak belirgin şekilde artırmıştır ($P<0,05$). Üç farklı tuz konsantrasyonu (50, 75 ve 100 mM) ve yapraktan salisilik asit verilen mısır bitkilerinin yapraklarındaki protoklorofil lit miktarı sadece tuz uygulanan bitkilere göre daha yüksek bulunmuştur ($P<0,05$). 50, 75 ve 100 mM tuz uygulanan bitkilerde, kök ve yapraktan yapılan salisilik asit uygulamaları arasında yapraklardaki protoklorofil lit miktarı bakımından istatistiksel bir fark belirlenmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 3.14.).

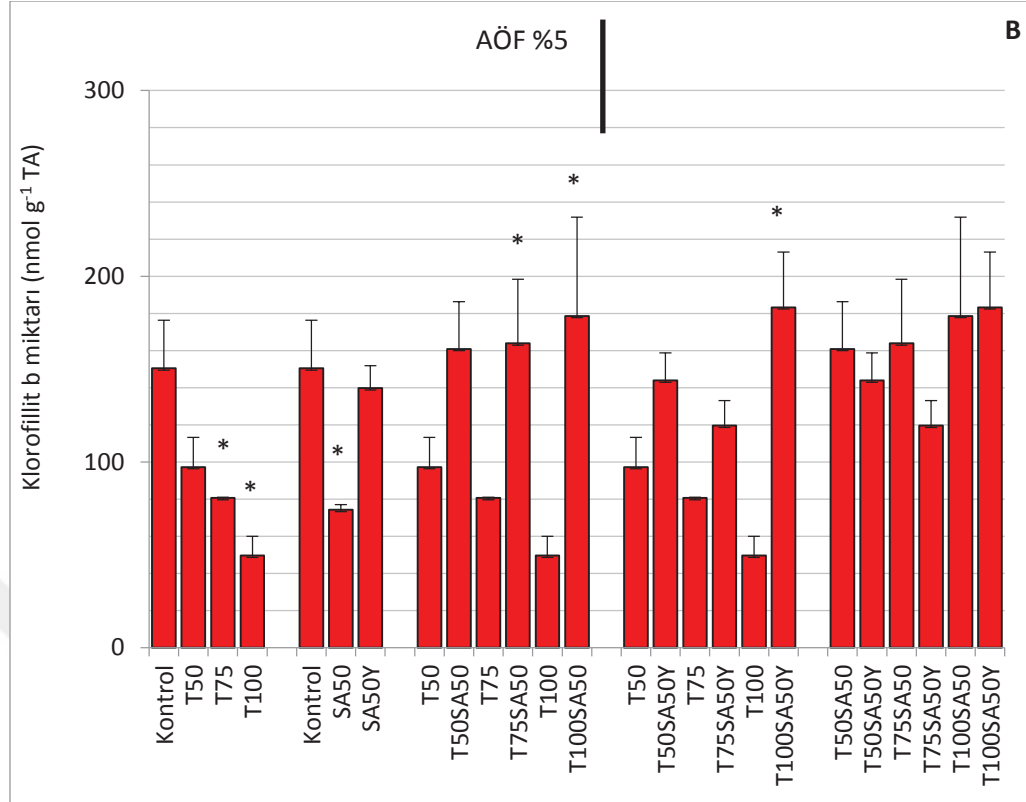


Şekil 3.14. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki protoklorofil lit miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

50 ve 75 mM tuz uygulamaları mısır yapraklarındaki klorofillit a ve klorofillit b miktarını kontrolle karşılaştırıldığında istatistiksel anlamda etkilememiş ($P>0,05$) ancak 100 mM'lık tuz uygulaması önemli derecede azaltmıştır ($P<0,05$). Kökten ve yapraktan yapılan salisilik asit uygulamaları yapraklardaki klorofillit a miktarını birbirleriyle ve kontrolle karşılaştırıldığında etkilememiştir ($P>0,05$). Ancak kök yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulaması yapraklardaki klorofillit b miktarını kontrole göre önemli derecede azaltırken ($P<0,05$), yapraktan verilen salisilik asit etkilememiştir ($P>0,05$). Kök ve yapraktan yapılan salisilik asit uygulamaları karşılaştırıldığında, mısır yapraklarındaki klorofillit b miktarı bakımından istatistiksel bir fark belirlenmemiştir ($P>0,05$). 50 mM tuz ve kökten salisilik asit uygulanan bitkilerin yapraklarındaki klorofillit a ve klorofillit b miktarları ile sadece 50 mM tuz stresi altındaki bitkilerin yapraklarındaki klorofillit a ve klorofillit b miktarları arasında istatistiksel bir fark bulunmamıştır ($P>0,05$). Ancak 75 ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerine uygulanan salisilik asit sadece 75 ve 100 mM tuz uygulanan bitkilerle karşılaştırıldığında yapraklardaki klorofillit a ve klorofillit b miktarlarını önemli derecede artırmıştır ($P<0,05$). 100 mM tuz stresi altındaki bitkilerde yaprak yoluyla yapılan salisilik asit uygulamaları yapraklardaki klorofillit a ve klorofillit b miktarlarını, sadece 100 mM tuz uygulanan bitkilere göre belirgin oranda artırmıştır ($P<0,05$). 75 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerine kökten verilen salisilik asit, yapraklardaki klorofillit a miktarını yaprak uygulaması ile karşılaştırıldığında önemli oranda artırmıştır ($P<0,05$) (Şekil 3.15., 3.16.).



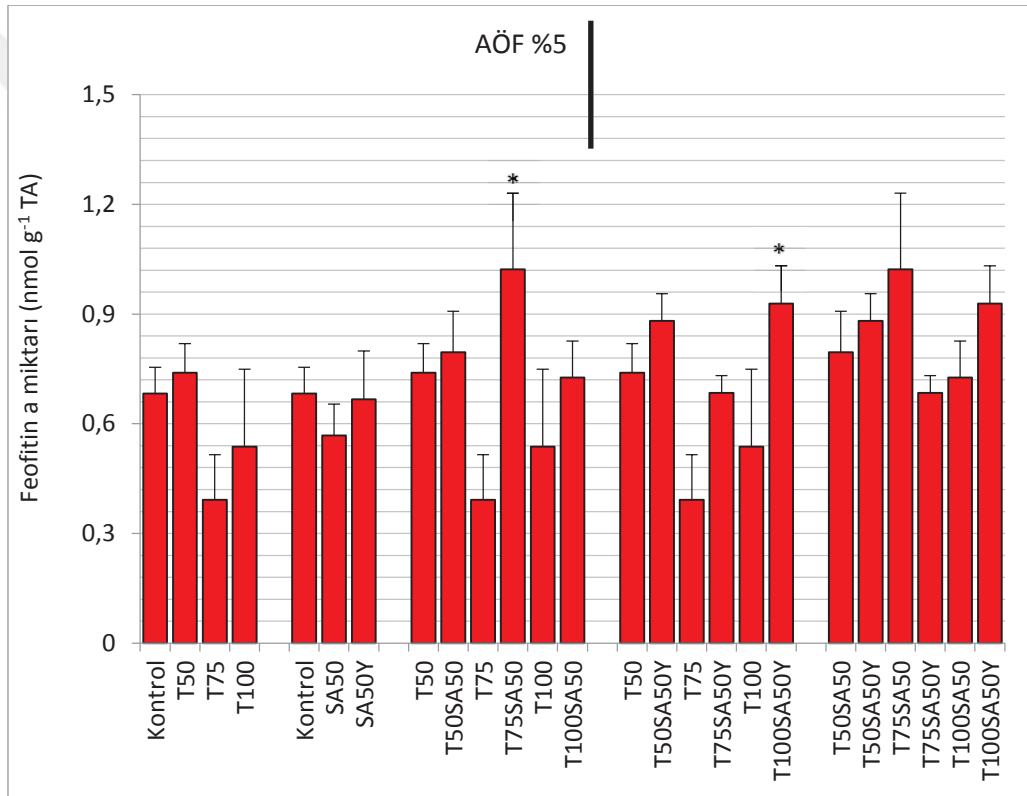
Şekil 3.15. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50 μ M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki (A) klorofillit a ve (B) klorofillit b miktarı üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)



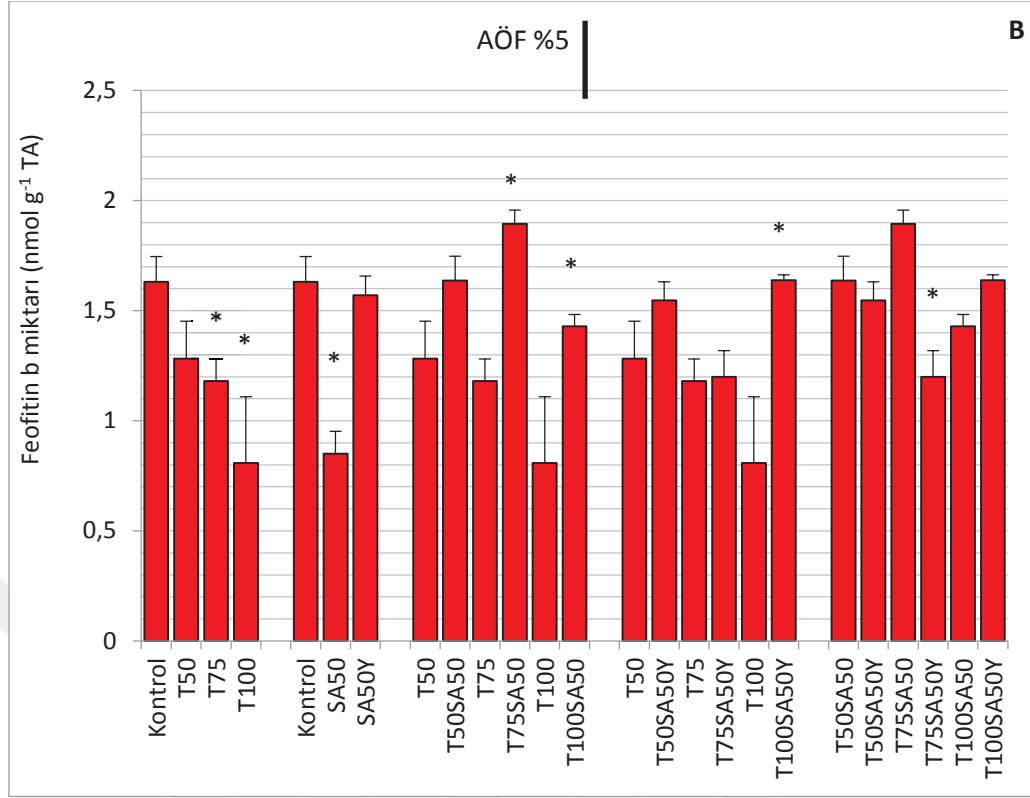
Şekil 3.16. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki klorofil b miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

Tuz uygulamaları (50, 75 ve 100 mM) mısır yapraklarındaki feofitin a miktarını kontrol grubuna göre istatistiksel anlamda etkilememiştir ($P>0,05$). Ancak 75 ve 100 mM tuz uygulamaları mısır yapraklarındaki feofitin b miktarını kontrol grubuyla karşılaştırıldığında istatistiksel olarak önemli derecede azaltmıştır ($P<0,05$). Kök ve yapraktan yapılan salisilik asit uygulamaları hem birbirleriyle hem de kontrolle karşılaştırıldığında yapraklardaki feofitin a miktarını istatistiksel olarak etkilememiştir ($P>0,05$). Sadece kök yoluyla uygulanan salisilik asit yapraklardaki feofitin b miktarını kontrol bitkilerine göre istatistiksel olarak önemli derecede azaltmıştır ($P<0,05$). Yapraktan verilen salisilik asit ise kök uygulamasına göre yapraklardaki feofitin b miktarını artırmıştır ($P<0,05$). 75 mM tuz ve kökten salisilik asit verilen mısır yapraklarındaki feofitin a miktarı sadece 75 mM tuz verilen bitkilere göre istatistiksel olarak yüksek bulunmuştur ($P<0,05$). Ancak kök yoluyla yapılan salisilik asit uygulaması 50 ve 100 mM tuz uygulanan mısır yapraklarındaki feofitin a miktarını, sadece 50 ve sadece 100 mM tuz uygulanan bitkilerle

karşılaştırıldığında etkilememiştir ($P>0,05$). Kökten verilen salisilik asit 75 ve 100 mM tuz uygulaması yapılmış mısır yapraklarındaki feofitin b miktarının sadece tuz (75 ve 100 mM) uygulanan bitkilere göre artış göstermesini sağlamıştır ($P<0,05$). Yaprak yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulaması ise sadece 100 mM tuz stresi altındaki mısır yapraklarındaki feofitin a ve feofitin b miktarının, sadece 100 mM tuz verilen bitkilere göre istatistiksel olarak artış göstermesini sağlamıştır ($P<0,05$). Kök ve yapraktan yapılan salisilik asit uygulamaları arasında tuz stresi altındaki mısır yapraklarındaki feofitin a ve feofitin b miktarı bakımından istatistiksel fark gözlenmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 3.17., 3.18.).



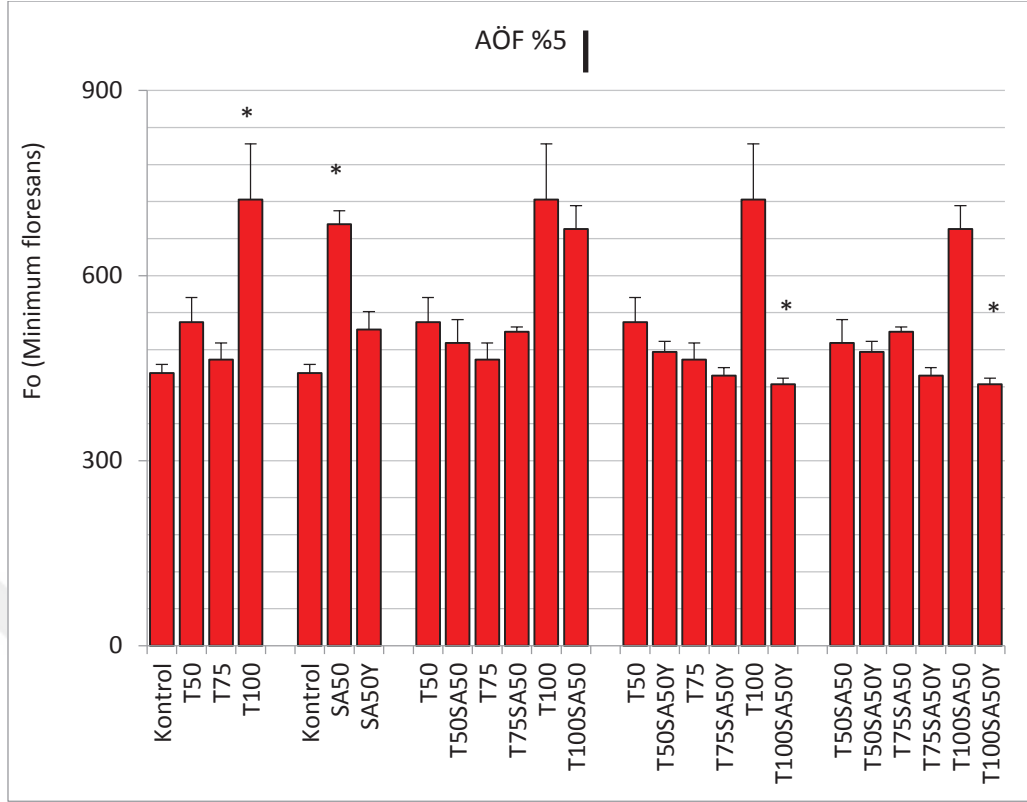
Şekil 3.17. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50 μ M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki feofitin a miktarı üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)



Şekil 3.18. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50 μ M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki feofitin b miktarı üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

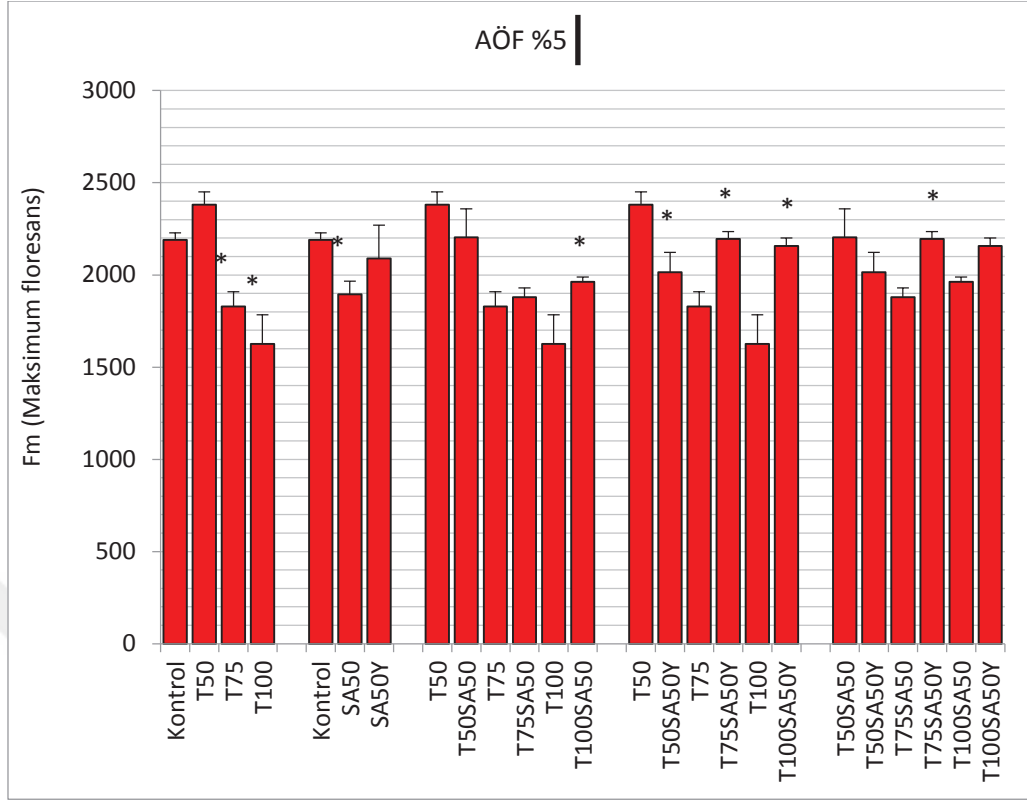
3.10. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Klorofil a Floresansı Parametreleri Üzerindeki Etkisi

50 ve 75 mM tuz uygulanan mısır yapraklarında F_0 (minimum floresans) değeri kontrolle karşılaştırıldığında önemli derecede etkilenmemiş ($P>0,05$), ancak 100 mM tuz uygulaması sonucu artmıştır ($P<0,05$). Kök yoluyla uygulanan salisilik asit mısır yapraklarındaki F_0 değerini kontrole ve yapraktan uygulanan salisilik aside göre artırırken ($P<0,05$), yapraktan verilen salisilik asit etkilememiştir ($P>0,05$). 100 mM tuz uygulanan mısır bitkilerine yapraktan verilen salisilik asit F_0 değerinin belirgin derecede azalmasına yol açmıştır ($P<0,05$) (Şekil 3.19.).



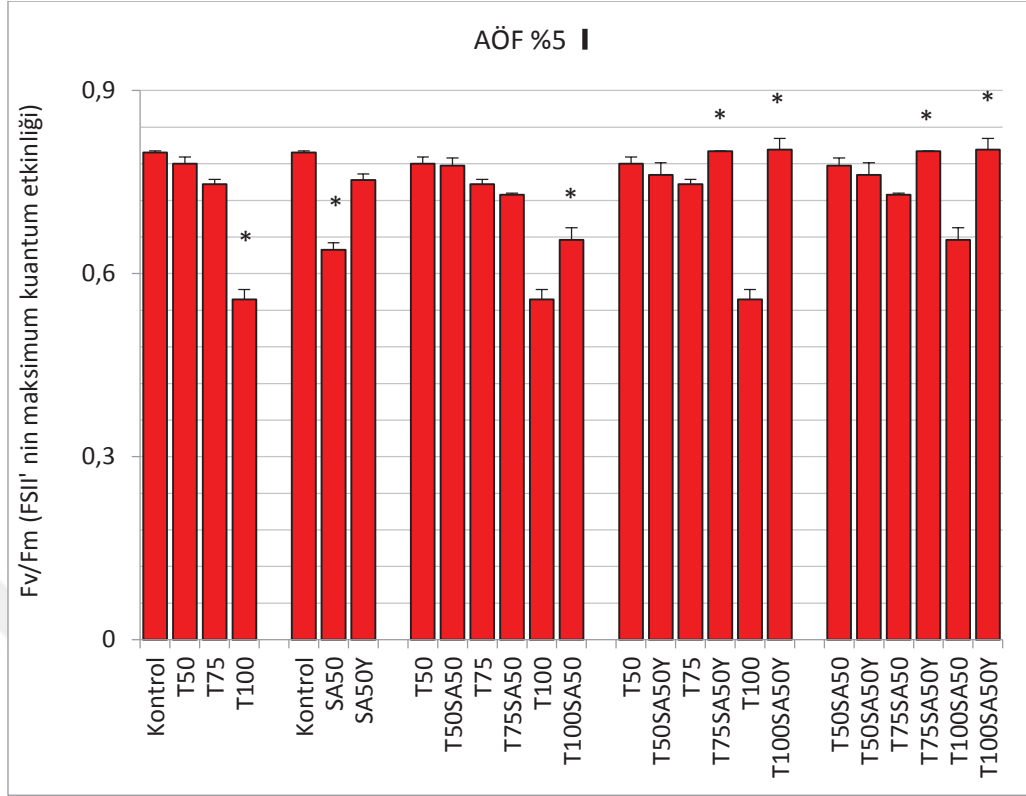
Şekil 3.19. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki F_o (minimum floresans) değeri üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

50 mM’lık tuz uygulaması mısır yapraklarındaki F_m (maksimum floresans) değerini kontrolle karşılaştırıldığında etkilememiştir ($P>0,05$). Ancak 75 ve 100 mM’lık tuz stresi ve kök yoluyla uygulanan salisilik asit F_m değerinin kontrole göre önemli derecede azalmasına yol açmıştır ($P<0,05$). Mısır bitkilerine kök ve yapraktan yapılan salisilik asit uygulamaları arasında istatistiksel anlamda bir fark bulunmamıştır ($P>0,05$). 75 ve 100 mM tuz stresi uygulanan mısır bitkilerine yapraktan uygulanan salisilik asit F_m değerinin önemli oranda artmasına yol açmıştır ($P<0,05$). Benzer bir sonuç 100 mM tuz uygulanan mısır bitkilerine kökten salisilik asit verilmesiyle de gözlenmiştir. 75 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde, kökten verilen salisilik asitle karşılaştırıldığında, yapraklara püskürtülen salisilik asidin F_m değerini artırma konusunda daha etkili olduğu belirlenmiştir ($P<0,05$) (Şekil 3.20.).



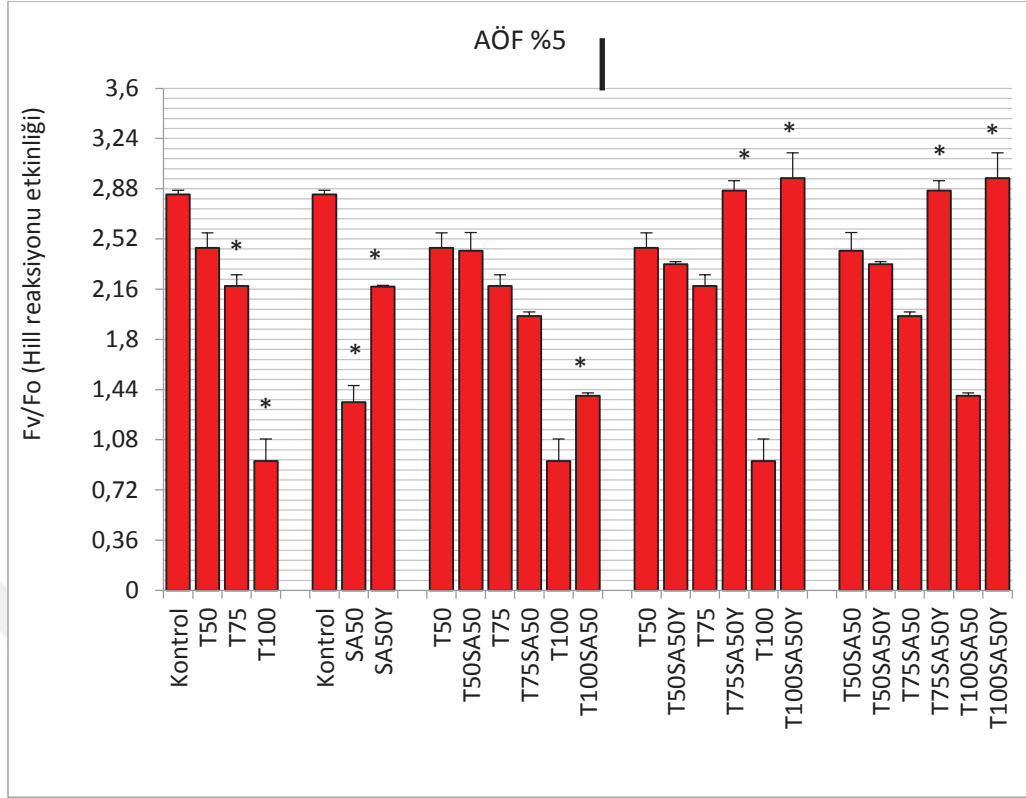
Şekil 3.20. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki F_m (maksimum floresans) değeri üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

75 ve 100 mM tuz uygulamaları ile kök ve yapraktan verilen salisilik asit mısır yapraklarındaki F_v/F_m (FSII'nin maksimum kuantum etkinliği) oranını kontrole göre önemli oranda azaltmıştır ($P<0,05$). Yaprak yoluyla uygulanan salisilik asidin köklerden verilen salisilik aside göre F_v/F_m oranının daha yüksek olmasını sağladığı belirlenmiştir ($P<0,05$). 100 mM tuz uygulanan mısır bitkilerine hem kök hem de yaprak yoluyla verilen salisilik asit F_v/F_m oranını sadece 100 mM tuz uygulamasına göre önemli derecede artırmış ancak bu etki yaprak uygulamasında daha etkili bulunmuştur ($P<0,05$). Benzer şekilde 75 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde yaprak yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulaması kök uygulamasına göre daha yüksek F_v/F_m oranına neden olmuştur ($P<0,05$). Yapraklara püskürtülen salisilik asit 75 mM tuz stresi altındaki mısır yapraklarında, sadece 75 mm tuz uygulamasına göre F_v/F_m oranının belirgin oranda artmasını sağlamıştır ($P<0,05$) (Şekil 3.21.).



Şekil 3.21. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki F_v/F_m (FSII' nin maksimum kuantum etkinliği) üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

Çalışmamızda kullanılan tüm tuz konsantrasyonları (50, 75 ve 100 mM) ve hem kök hem de yapraktan verilen salisilik asit uygulamaları mısır yapraklarındaki F_v/F_o (Hill reaksiyonu etkinlik oranı) oranını kontrole göre belirgin derecede azaltmıştır ($P<0,05$). Ancak yaprak yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulamasının kök uygulamasına göre daha yüksek F_v/F_o oranına yol açtığı gözlenmiştir ($P<0,05$). 75 ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerine yapraktan uygulanan salisilik asidin, kök uygulaması ile karşılaştırıldığında daha yüksek F_v/F_o oranına neden olduğu belirlenmiştir ($P<0,05$). Yapraktan verilen salisilik asit, 75 mM tuz stresi altındaki bitkilerde, sadece 75 mM tuz uygulamasına göre F_v/F_o oranının daha yüksek olmasını sağlamıştır ($P<0,05$) (Şekil 3.22.).

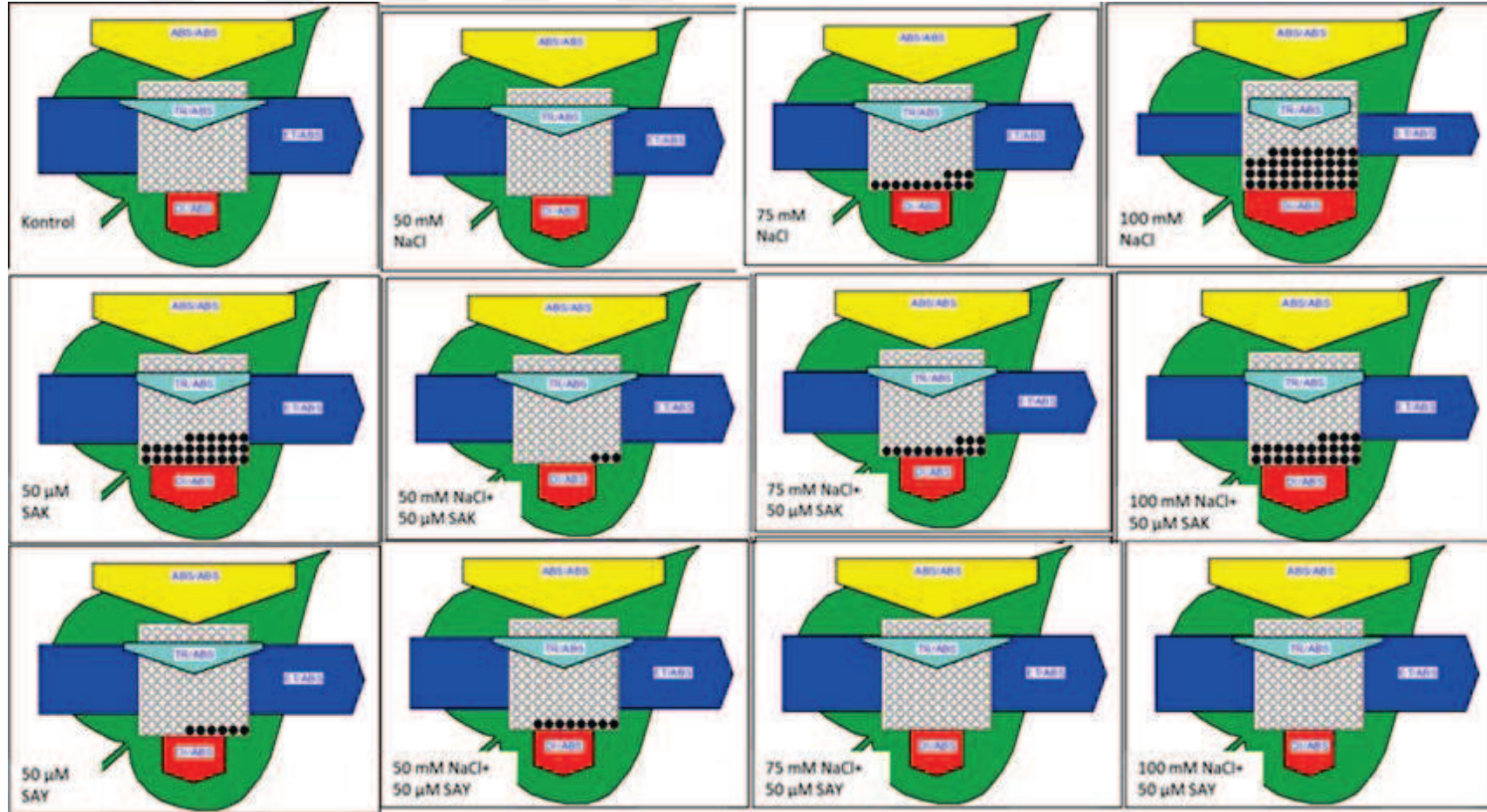


Şekil 3.22. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50 μ M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki Fv/Fo (Hill reaksiyonu etkinliği) üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

50 mM'lık tuz uygulaması mısır bitkilerinde FSII birimlerinin yapısındaki reaksiyon merkezlerini, absorblanan ışık enerjisi miktarını (TRo/ABS), elektron taşınım etkinliğini (ETo/ABS) ve fotokimyasal olaylar dışındaki enerji kaybını (Dİo/ABS) etkilememiştir. Ancak 75 ve 100 mM'lık tuz uygulamaları sonucunda, artan tuz konsantrasyonlarına paralel olarak hasar gören reaksiyon merkezi miktarı artmış, TRo/ABS ve ETo/ABS azalmış, Dİo/ABS ise artmıştır. Yapraktan uygulanan salisilik asit kökten uygulanana göre reaksiyon merkezlerinde daha az hasara yol açmıştır. Ayrıca TRo/ABS daha yüksek, Dİo/ABS ise daha düşük bulunmuştur. Yapraktan uygulanan salisilik asit 75 ve 100 mM tuz uygulanan bitkilerde, sadece 75 ve 100 mM tuz stresi altındaki bitkilere göre reaksiyon merkezlerindeki hasarın onarılmasını sağlamış, TRo/ABS ve RTo/ABS değerlerini artırmış, Dİo/ABS'yi ise azaltmıştır (Şekil 3.23.). Şekil 3.23.'te sarı renkli kısımlar gelen ışık miktarını, açık mavi kısımlar absorblanan ışık enerjisi miktarını (TRo/ABS), koyu mavi kısımlar elektron taşınım etkinliğini (ETo/ABS), siyah yuvarlak kısımlar FSII birimlerinin

yapısındaki reaksiyon merkezlerinin zararını, kırmızı kısımlar fotokimyasal olaylar dışındaki enerji kaybını (Dlo/ABS) temsil etmektedir.

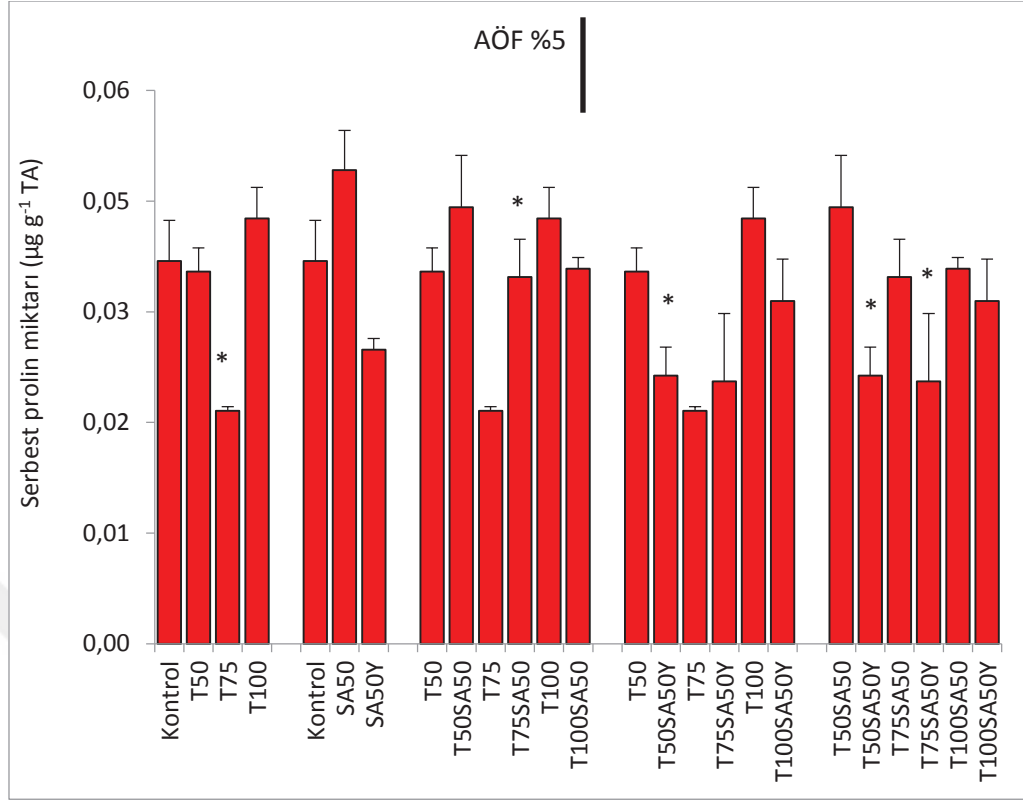




Şekil 3.23. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50 μ M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki reaksiyon merkezleri(siyah yuvarlak), absorblanan ışık enerjisi miktarı (T_{ro}/ABS)(açık mavi), elektron taşınım etkinliği (E_{To}/ABS)(koyu mavi) ve fotokimyasal olaylar dışındaki enerji kaybı (D_{io}/ABS)(kırmızı) üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.11. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Prolin Miktarı Üzerindeki Etkisi

50 ve 100 mM tuz uygulamaları mısır yapraklarındaki prolin miktarını kontrolle karşılaştırıldığında etkilememiş ($P>0,05$), 75 mM tuz uygulaması ise önemli derecede azaltmıştır ($P<0,05$). Kök ve yapraktan yapılan salisilik asit uygulamaları arasında mısır yapraklarındaki prolin miktarı bakımından istatistiksel bir fark gözlenmemiştir ($P>0,05$). Kökten uygulanan salisilik asidin yapraklardaki prolin miktarını yaprak uygulamasına göre önemli derecede artırdığı görülmüştür ($P<0,05$). 75 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerine kök yoluyla uygulanan salisilik asit yapraklardaki prolin miktarını sadece 75 mM tuz uygulaması ile karşılaştırıldığında önemli derecede artırmıştır ($P<0,05$). 50 ve 100 mM tuz stresi altındaki bitkilerde ise kökten verilen salisilik asit sadece tuz stresi (50 ve 100 mM) uygulanan bitkilere göre prolin miktarı üzerinde istatistiksel bir farka yol açmamıştır ($P>0,05$). Benzer şekilde 50, 75 ve 100 mM tuz stresi altındaki bitkilere yapraktan uygulanan salisilik asit, sadece tuz stresi (50, 75 ve 100 mM) uygulanan bitkilerle karşılaştırıldığında yapraklardaki prolin miktarı bakımından bir fark bulunamamıştır ($P>0,05$). Farklı konsantrasyonlarda tuz stresi uygulanan mısır bitkilerine kök yoluyla uygulanan salisilik asit yapraklardaki prolin miktarını yaprak uygulamaları ile karşılaştırıldığında artırmış ancak sadece 50 mM tuz stresi altındaki bitkilere kök yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulaması yaprak uygulamasına göre prolin miktarını önemli oranda artırmıştır ($P<0,05$) (Şekil 3.24.).

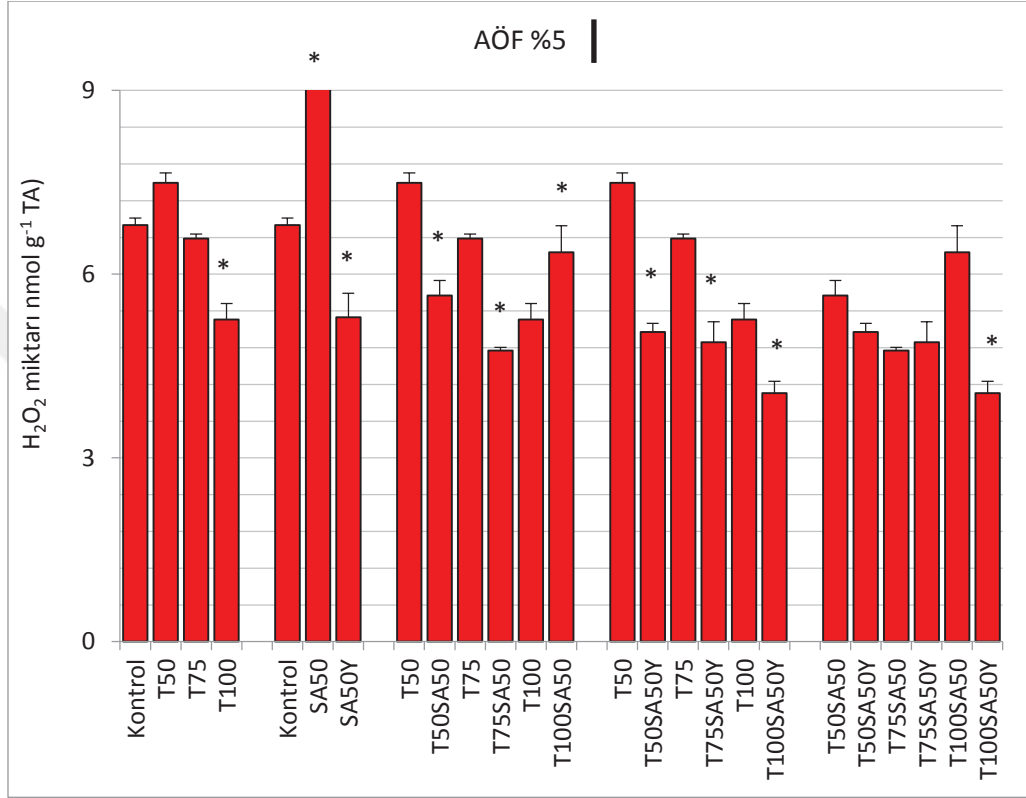


Şekil 3.24. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki serbest prolin miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.12. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin H₂O₂ Miktarı Üzerindeki Etkisi

50 ve 75 mM tuz uygulamaları mısır yapraklarındaki H₂O₂ miktarını kontrolle karşılaştırıldığında etkilememiş (P<0,05), 100 mM tuz uygulaması ise azaltmıştır (P<0,05). Kök yoluyla uygulanan salisilik asit mısır yapraklarındaki H₂O₂ miktarını kontrole göre önemli derecede artırırken, yaprak yoluyla verilen salisilik asit azaltmıştır (P<0,05). Kökten uygulanan salisilik asit mısır yapraklarındaki H₂O₂ miktarını yapraktan uygulanan salisilik asitle karşılaştırıldığında istatistiksel anlamda artırmıştır (P<0,05). 50 ve 75 mM tuz stresi altındaki bitkilere kök yoluyla verilen salisilik asit yapraklardaki H₂O₂ miktarını sadece 50 ve 75 mM tuz verilen bitkilere göre önemli derecede azaltırken (P<0,05); 100 mM tuz ve salisilik asit verilen bitkilerde sadece 100 mM tuz uygulanan bitkilere göre H₂O₂ miktarı artmıştır (P<0,05). Yapraktan verilen salisilik asit ise 50, 75 ve 100 mM tuz uygulanan

bitkilerin yapraklarındaki H_2O_2 miktarını önemli oranda azaltmıştır ($P<0,05$). 100 mM tuz uygulanan mısır bitkilerine yapraktan verilen salisilik asit H_2O_2 miktarını kökten verilen salisilik asitle karşılaştırıldığında belirgin oranda azaltmıştır ($P<0,05$) (Şekil 3.25.).

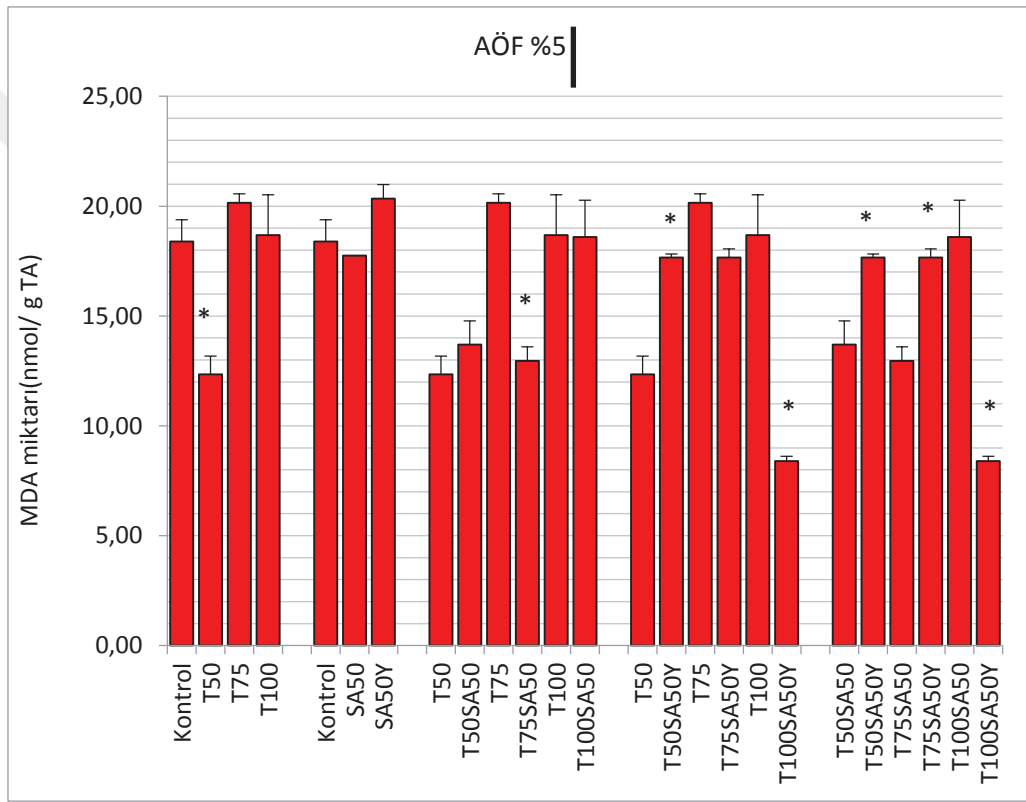


Şekil 3.25. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50 μ M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki H_2O_2 miktarı üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.13. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin MDA Miktarı Üzerindeki Etkisi

50 mM tuz uygulaması mısır yapraklarındaki MDA miktarını kontrole göre önemli derecede azaltırken ($P<0,05$), 75 ve 100 mM tuz uygulamaları etkilememiştir ($P>0,05$). Kök ve yaprak yoluyla salisilik asit uygulanan mısır yapraklarında MDA miktarı açısından hem birbirlerine hem de kontrole göre istatistiksel fark görülmemiştir ($P>0,05$). 75 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerine kök yoluyla uygulanan salisilik asit yapraklardaki MDA miktarını sadece 75 mM tuz

uygulamasına göre önemli oranda azaltmıştır ($P<0,05$). Ancak 50 ve 100 mM tuz uygulanan bitkilere kökten verilen salisilik asit yapraklardaki MDA miktarını sadece 50 ve 100 mM tuz verilen bitkilerle karşılaştırıldığında istatistiksel anlamda etkilememiştir ($P>0,05$). 50 mM tuz uygulanan mısır bitkilerine yapraktan verilen salisilik asit yapraklardaki MDA miktarını sadece 50 mM tuz uygulanan bitkilere göre önemli oranda artırırken ($P<0,05$); 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerine yapraktan uygulanan salisilik asit MDA miktarını sadece 100 mM tuz uygulanan bitkilerle karşılaştırıldığında belirgin derecede azaltmıştır ($P<0,05$) (Şekil 3.26.).

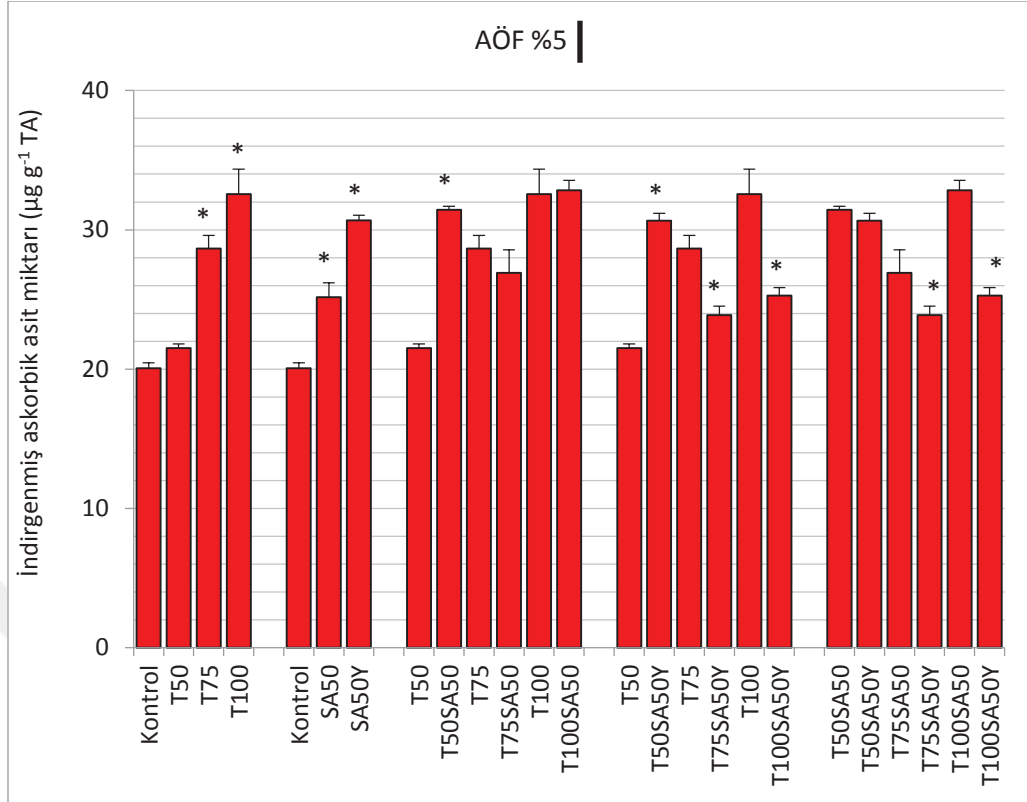


Şekil 3.26. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50 μ M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki MDA miktarı üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.14. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin Askorbik Asit Miktarı Üzerindeki Etkisi

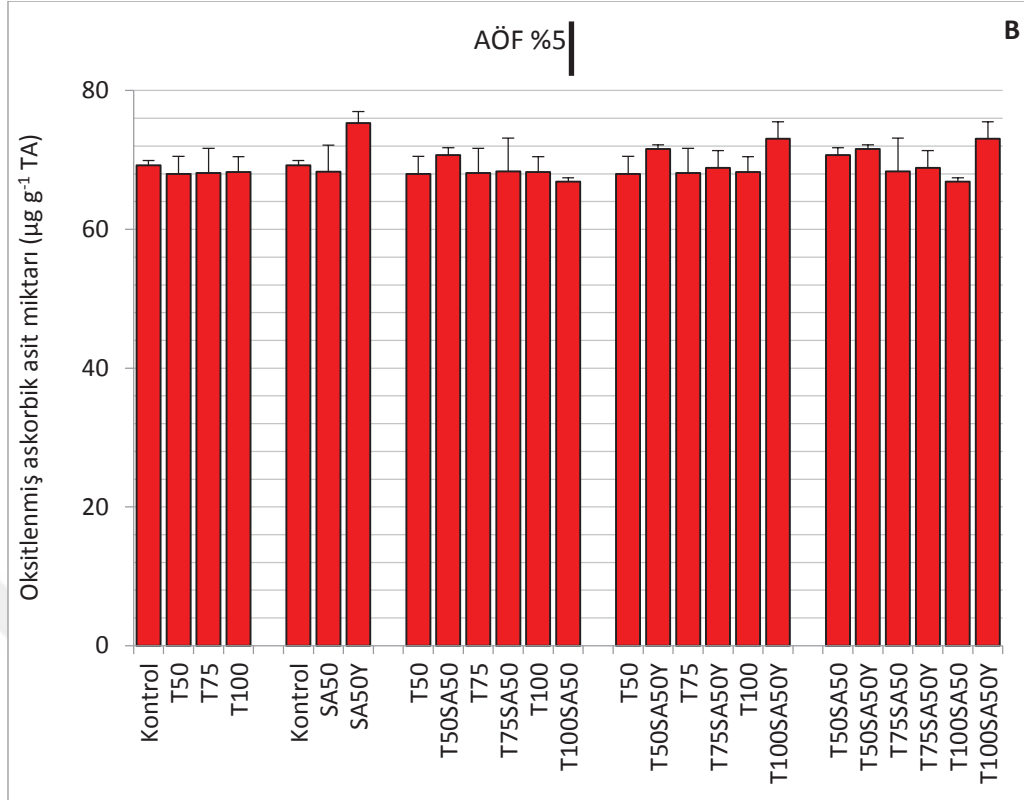
50 mM tuz uygulaması mısır yapraklarındaki indirgenmiş askorbik asit miktarını kontrolle karşılaştırıldığında etkilemezken ($P>0,05$), 75 ve 100 mM tuz uygulaması önemli oranda artırmıştır ($P<0,05$). Kök ve yaprak yoluyla uygulanan salisilik asit

mısır yapraklarındaki indirgenmiş askorbik asit miktarını kontrole göre belirgin oranda artırmış, yapraktan verilen salisilik asidin kök uygulamasına göre daha etkili olduğu gözlenmiştir ($P<0,05$). 50 mM tuz stresi uygulanan mısır bitkilerinde kök yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulaması yapraklardaki indirgenmiş askorbik asit miktarını sadece 50 mM tuz uygulamasına göre önemli derecede artırmıştır ($P<0,05$). Ancak 75 ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde kökten uygulanan salisilik asit yapraklardaki indirgenmiş askorbik asit miktarını, sadece 75 ve 100 mM tuz uygulanan bitkilerle karşılaştırıldığında istatistiksel olarak etkilememiştir ($P>0,05$). 50 mM tuz stresi uygulanan mısır bitkilerinde yaprak yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulamasının yapraklardaki indirgenmiş askorbik asit miktarını sadece 50 mM tuz uygulamasına göre önemli derecede artırdığı belirlenmiştir ($P<0,05$). 75 ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde ise yapraktan uygulanan salisilik asit yapraklardaki indirgenmiş askorbik asit miktarını, sadece 75 ve 100 mM tuz uygulanan bitkilerle karşılaştırıldığında belirgin oranda azaltmıştır ($P<0,05$). 50 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde kök ve yaprak yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulamaları arasında yapraklardaki indirgenmiş askorbik asit miktarı bakımından istatistiksel bir fark gözlenmemiştir ($P>0,05$). 75 ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde kökten uygulanan salisilik asidin indirgenmiş askorbik asit miktarını, yaprak uygulaması ile karşılaştırıldığında önemli derecede artırdığı görülmüştür ($P<0,05$) (Şekil 3.27.).



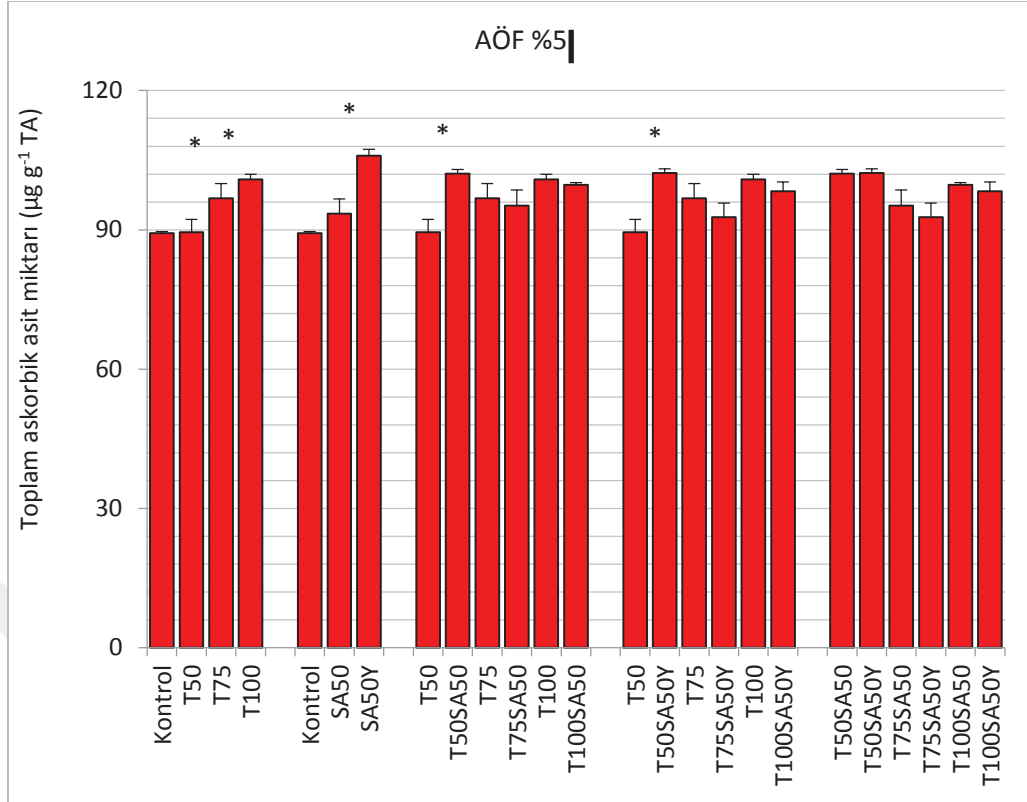
Şekil 3.27. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki indirgenmiş askorbik asit miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

Tuz stresi uygulamaları (50, 75 ve 100 mM) mısır yapraklarındaki oksitlenmiş askorbik asit miktarını kontrol değeri ile karşılaştırıldığında istatistiksel anlamda etkilememiştir ($P>0,05$). Benzer şekilde kök ve yaprak yoluyla uygulanan salisilik asit mısır yapraklarındaki oksitlenmiş askorbik asit miktarını hem kontrolle hem de birbirleriyle karşılaştırıldığında etkilememiştir ($P>0,05$). Sadece tuz uygulanan mısır yapraklarındaki oksitlenmiş askorbik asit miktarı, tuzla birlikte kök ve yapraktan yapılan salisilik asit uygulamaları sonucunda önemli derecede etkilenmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 3.28.).



Şekil 3.28. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50μM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki oksitlenmiş askorbik asit miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

50 mM tuz uygulaması mısır yapraklarındaki toplam askorbik asit miktarını kontrole etkilememiş ($P>0,05$); ancak 75 ve 100 mM lık tuz uygulamaları artırmıştır ($P<0,05$). Kök yoluyla uygulanan salisilik asit mısır yapraklarındaki toplam askorbik asit miktarını kontrole karşılaştırıldığında etkilememiştir ($P>0,05$). Ancak yapraktan verilen salisilik asit istatistiksel olarak artırmıştır ($P<0,05$). Benzer şekilde yapraktan verilen salisilik asidin mısır yapraklarındaki toplam askorbik asit miktarını, kökten uygulanan salisilik asitle karşılaştırıldığında önemli derecede artırdığı gözlenmiştir ($P<0,05$). Kök ve yaprak yoluyla uygulanan salisilik asit, sadece 50 mM tuz uygulanan bitkilerle karşılaştırıldığında yapraklardaki toplam askorbik asit miktarını önemli derecede artırmıştır ($P<0,05$) (Şekil 3.29.).

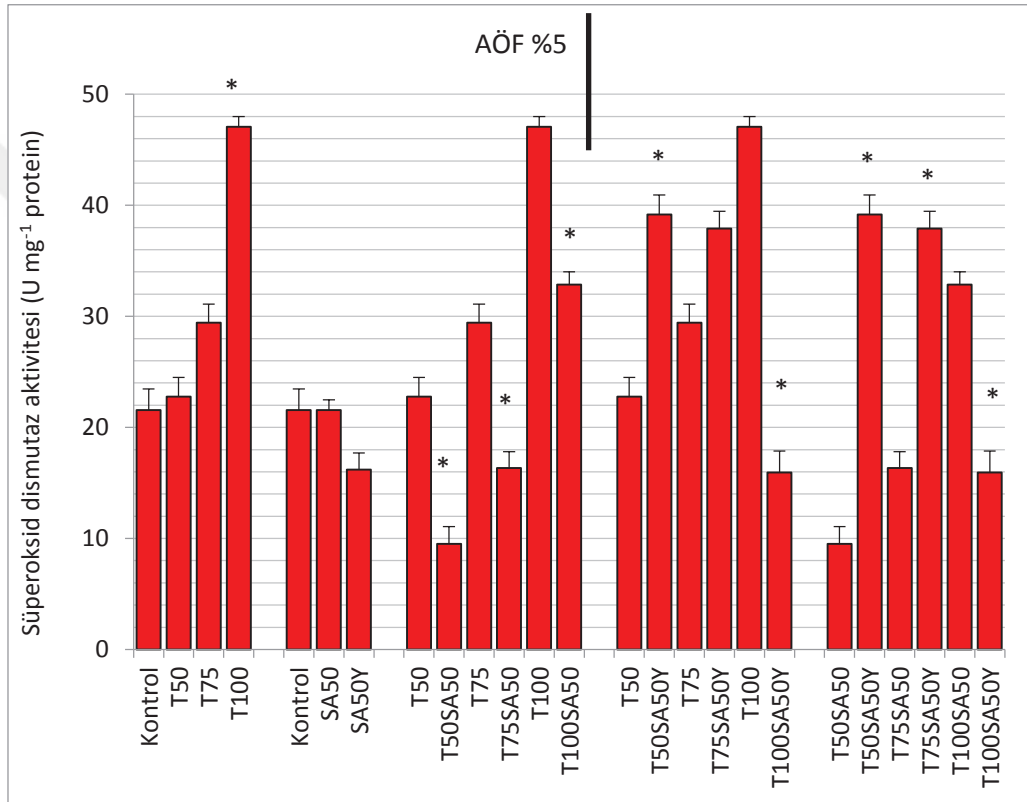


Şekil 3.29. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki toplam askorbik asit miktarı üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise P=0,05 seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.15. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin SOD Aktivitesi Üzerindeki Etkisi

50 ve 75 mM tuz uygulamaları mısır bitkilerinin yapraklarındaki SOD aktivitesini kontrolle karşılaştırıldığında etkilememiş ($P>0,05$) ancak 100 mM tuz uygulaması önemli derecede artırmıştır ($P<0,05$). Kök ve yaprak yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulamaları yapraklardaki SOD aktivitesini hem birbirleri ile hem de kontrolle karşılaştırıldığında istatistiksel olarak etkilememiştir ($P>0,05$). 50, 75 ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde kökten uygulanan salisilik asit yapraklardaki SOD aktivitesini sadece 50, 75 ve 100 mM tuz uygulamalarına göre belirgin derecede azaltmıştır ($P<0,05$). 50 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde yaprak yoluyla uygulanan salisilik asit yapraklardaki SOD aktivitesini sadece 50 mM tuz uygulanan bitkilere göre önemli derecede artırırken, 100 mM tuz ve salisilik asit kombinasyonu sadece 100 mM tuz uygulamasına göre azaltmıştır ($P<0,05$). 75 mM tuz stresi

altındaki bitkilerde ise yapraktan yapılan salisilik asit uygulaması SOD aktivitesini sadece 75 mM tuz uygulanan bitkilere göre etkilememiştir ($P>0,05$). 50 ve 75 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde yapraktan verilen salisilik asidin SOD aktivitesini kökten uygulanan salisilik aside göre belirgin oranda artırdığı gözlenmiştir ($P<0,05$). 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerinde ise kök yoluyla gerçekleştirilen salisilik asidin SOD aktivitesini yapraktan verilen salisilik aside göre belirgin oranda azalttığı belirlenmiştir ($P<0,05$) (Şekil 3.30.).

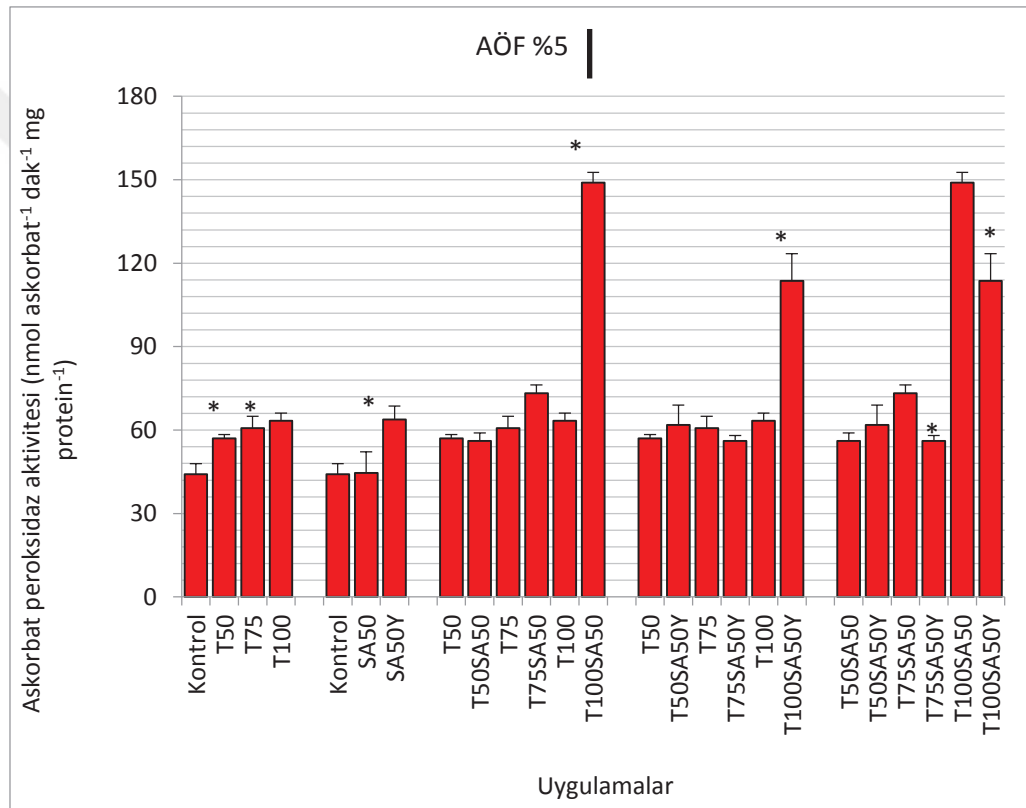


Şekil 3.30. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki süperoksit dismutaz aktivitesi üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.16. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin APOD Aktivitesi Üzerindeki Etkisi

50 mM tuz uygulaması mısır yapraklarındaki APOD aktivitesini kontrolle karşılaştırıldığında etkilemezken ($P>0,05$), 75 ve 100 mM tuz uygulamaları önemli derecede artırmıştır ($P<0,05$). Yapraktan uygulanan salisilik asit hem kontrole hem

de kök yoluyla yapılan salisilik asit uygulamasına göre yapraklardaki APOD aktivitesinin istatistiksel olarak artmasına neden olmuştur ($P<0,05$). Kökten ve yapraktan verilen salisilik asit 100 mM tuz uygulanan bitkilerde, sadece tuz (100 mM) verilen bitkilere göre yapraklardaki APOD aktivitesinin önemli derecede artmasını sağlamış ($P<0,05$); 50 ve 75 mM tuz uygulanan bitkilerde ise etkilememiştir ($P>0,05$). 75 ve 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerindeki kökten yapılan salisilik asit uygulamaları, yaprak uygulamasına göre APOD aktivitesinin istatistiksel olarak artmasına yol açmıştır ($P<0,05$) (Şekil 3.31.).

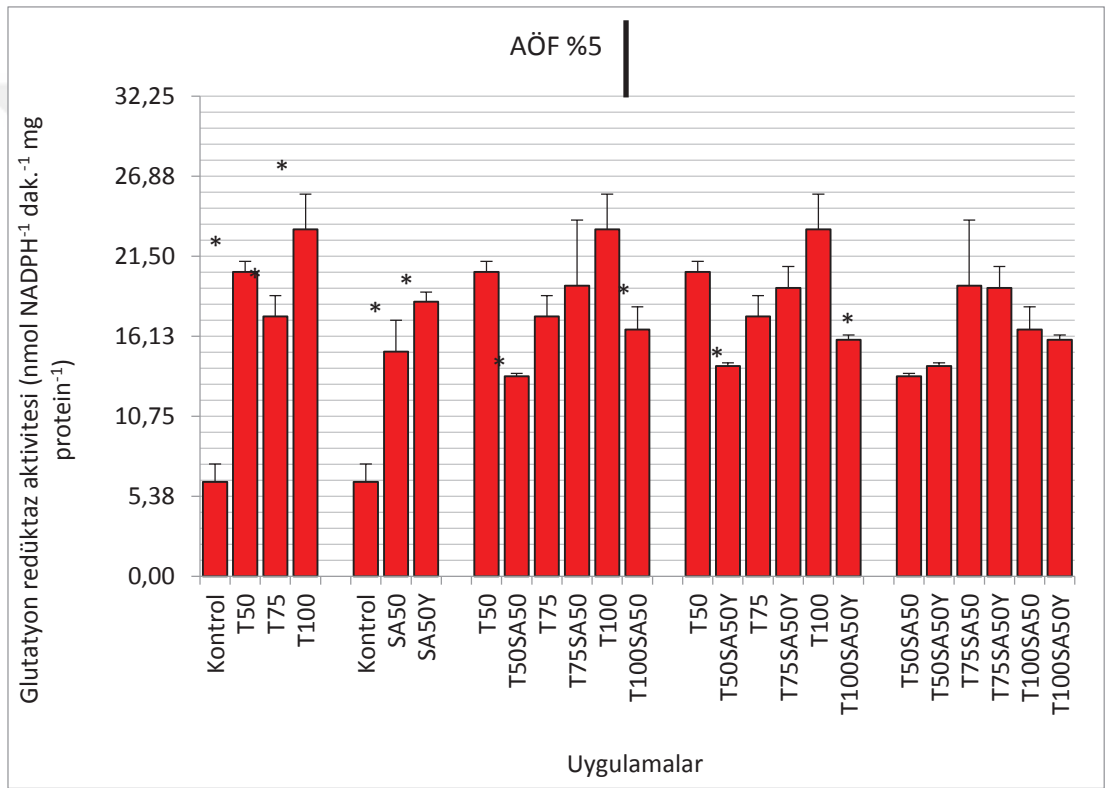


Şekil 3.31. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50 μ M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki askorbat peroksidaz aktivitesi üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.17. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin GR Aktivitesi Üzerindeki Etkisi

Tuz uygulamaları (50, 75 ve 100 mM) mısır yapraklarındaki GR aktivitesini kontrole göre önemli oranda artırmıştır ($P<0,05$). Benzer şekilde kök ve yapraktan verilen

salisilik asit mısır yapraklarındaki GR aktivitesinin kontrole göre artırmıştır ($P<0,05$). Ancak yapraklardaki GR aktivitesi kökten ve yaprakтан yapılan salisilik asit uygulamaları karşılaştırıldığında istatistiksel olarak önemsiz bulunmuştur ($P>0,05$). 50 ve 100 mM tuz uygulanan bitkilere kök ve yaprak yoluyla verilen salisilik asit yapraklardaki GR aktivitesinin sadece 50 ve 100 mM tuz stresi altındaki bitkilere göre belirgin derecede azalmasına neden olmuştur ($P<0,05$). Ancak kök ve yaprak yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulamaları arasında yapraklardaki GR aktivitesi bakımından istatistiksel bir fark belirlenmemiştir ($P>0,05$) (Şekil 3.32.).

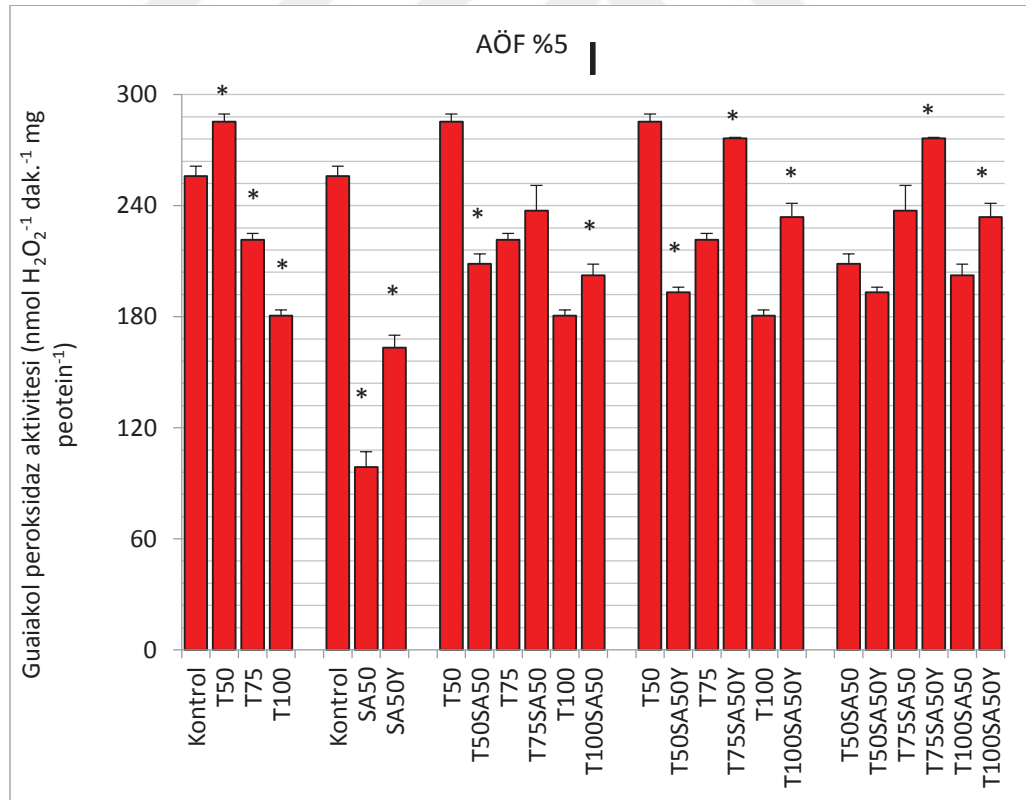


Şekil 3.32. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yaprakтан salisilik asit (50 μ M) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki glutatyon redüktaz aktivitesi üzerine etkisi (Barlar $\pm$ standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

3.18. Tuz Stresi ve Salisilik Asit Uygulamalarının Mısır Bitkisinin GPOD Aktivitesi Üzerindeki Etkisi

50 mM tuz uygulaması mısır yapraklarındaki GPOD aktivitesini kontrole göre önemli oranda artırırken ($P<0,05$), 75 ve 100 mM tuz uygulamaları azaltmıştır ($P<0,05$). Kök ve yaprak yoluyla gerçekleştirilen salisilik asit uygulamaları

yapraklardaki GPOD aktivitesini kontrole göre belirgin oranda azaltmıştır ($P<0,05$). Yapraktan verilen salisilik asit yapraklardaki GPOD aktivitesini kökten yapılan salisilik asit uygulamasına göre istatistiksel olarak artırmıştır ($P<0,05$). 50 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde kök ve yapraktan verilen salisilik asit yapraklardaki GPOD aktivitesini sadece 50 mM tuz uygulamasına göre önemli oranda azaltmıştır ($P<0,05$). 75 mM tuz uygulanan mısır bitkilerinde kök yoluyla verilen salisilik asit yapraklardaki GPOD aktivitesini sadece 75 mM tuz stresi altındaki bitkilerle karşılaştırıldığında etkilememiş ($P>0,05$), ancak yaprak yoluyla verilen salisilik asit artırmıştır ($P<0,05$). 100 mM tuz stresi altındaki mısır bitkilerine kök ve yaprak yoluyla verilen salisilik asit yapraklardaki GPOD aktivitesinin sadece 100 mM tuz verilen bitkilere göre istatistiksel olarak artmasını sağlamıştır. 75 ve 100 mM tuz stresi uygulanan bitkilerde yapraklardan verilen salisilik asidin GPOD aktivitesini kökten verilen salisilik aside göre daha belirgin şekilde artırdığı belirlenmiştir ($P<0,05$) (Şekil 3.33.).



Şekil 3.33. Tuz (50,75 ve 100 mM), kök ve yapraktan salisilik asit (50µM) ve tuz-salisilik asit uygulamalarının mısır bitkilerinin yapraklarındaki guaiakol peroksidaz aktivitesi üzerine etkisi (Barlar ± standart hata değerlerini, çubuk ise $P=0,05$ seviyesinde (AÖF) anlamlı önemli farkı ifade etmektedir; T: tuz; SA: salisilik asit; Y: yaprak)

BÖLÜM 4. TARTIŞMA VE SONUÇ

Dünya toprakları üzerinde tuzluluk en önemli çevresel sorunlardan biridir. Tuzluluk; özellikle kurak ve yarı kurak iklim bölgelerinde yıkanarak yeraltı suyuna karışan çözünabilir tuzların yüksek taban suyuyla birlikte kapillarite yoluyla toprak yüzeyine çıkması ve buharlaşma sonucu suyun topraktan ayrılarak tuzun toprak yüzeyinde ve yüzeye yakın bölümünde birikmesi olayıdır (Ergene, 1982; Kwiatowsky, 1998, Kara, 2002). Tarımsal ya da peyzaj sulama uygulamalarının yanlış yapılması, özellikle doğal drenaj koşullarının kötü olduğu kurak ve yarı kurak yerlerde tuzluluk sorununun ortaya çıkmasına neden olabilmektedir. Sulamada kullanılan yerüstü ve yer altı sularının tamamı da bünyelerinde erimiş olarak tuzları bulundururlar. Topraktaki su buharlaşma ve bitki kullanımıyla tüketildiğinde geride bu tuzlar kalarak birikmektedir. Toprakta biriken tuzlar, toprağın fiziksel ve kimyasal özelliklerini bozmakta ve bitki gelişimini de olumsuz yönde etkilemektedir. Yetiştirilen bitkinin veriminde görülecek azalmalar, toprak çözeltilisinin konsantrasyonuna bağlı olduğu kadar, bitkinin tuza dayanımı ile de ilgilidir (Ekmekçi ve ark., 2005).

Salisilik asit (SA), bitkilerde çeşitli fizyolojik ve biyokimyasal fonksiyonlara etki eden, önemli bir sinyal molekül olarak davranan ve biyotik ve abiyotik strese karşılık bitkinin göstereceği dirençte çeşitli etkilere sahip olan bir bitki hormonu olarak kabul edilmektedir (Arfan ve ark., 2007; Syeed ve ark., 2010). Bitki toleransındaki rolü pek çok stresle ilişkilendirilmiş olsa da yapılan çalışmalar, literatürde abiyotik stres altındaki bitkilerde SA uygulaması ile antioksidan savunma sistemin nasıl düzenlendiği henüz açıklığa kavuşturulmamıştır. Örneğin, mısır bitkisine yapılan SA uygulaması kuraklık toleransını baskılamıştır (Nemeth ve ark., 2002). *Arabidopsis*'te yabancı tip bitkiye yapılan SA muamelesi ile 5°C'in altında bitki yaşayamazken, SA

birikimi yapamayan *NahG* bitkilerinin bu koşullarda yaşayabildikleri (Scott ve ark., 2004), yüksek konsantrasyondaki SA'nın *Arabidopsis* bitkisinde NaCl tarafından oksidatif hasarı artırdığı ve NahG bitkilerinin NaCl uygulamasına çok dayanıklı olduğu bilinmektedir (Borsani ve ark., 2001). Bu sonuçlar, SA'nın bitki türü ve uygulanan konsantrasyona bağlı olarak stres toleransında, karşı etkilere sahip olabileceğini göstermektedir (Torun ve Ayaz, 2019).

Bu çalışmada, mısır (*Zea mays* L.) ADA 9510 genotipinde, salisilik asit (SA)'ın tuz stresi altındaki etkileri araştırılmıştır. Tuz stresinin şiddeti artarken antioksidan enzim aktiviteleri artmış; büyüme parametreleri ve fotosentetik pigment içerikleri düşmüştür. SA uygulaması ise antioksidan enzim aktivitesini bir miktar azaltmış; büyüme parametrelerini artırmıştır ($P<0,05$). Aynı zamanda fotosentetik pigment miktarlarına da olumlu etkileri olmuştur ($P<0,05$). Tuz stresi 100 mM'lık konsantrasyonda en olumsuz etkiyi gösterirken; SA kombinasyonunda 75 mM'lık tuz konsantrasyonu en iyi sonuçları vermiştir ($P<0,05$). Kök uygulamalarına göre ise genelde yaprak uygulamaları daha iyi sonuçlar vermiştir ($P<0,05$).

Tuzluluk, bitki hücrelerinin metabolik aktivitesini azaltarak bitkinin büyümesini önemli ölçüde azaltmaktadır (Ramagopal, 1987) ve bitki büyümesi, tuz stres toleransının zirai anlamda en önemli markörlerinden biridir (Munns, 2002). Bitki büyümesinde tuz stresine bağlı inhibisyon, iyon toksisitesi, iyon homeostazındaki bozulma, stoma kapanması ve artan AOT üretimiyle ilgilidir (Meneguzzo ve ark., 1999; Steduto ve ark., 2000; Güneş ve ark., 2007; Daneshmand ve ark., 2010). Büyümedeki azalmayı tespit etmek amacıyla çalışmamızda kök boyu, gövde boyu, toplam boy, kök taze ağırlığı, kök kuru ağırlığı, gövde taze ağırlığı, gövde kuru ağırlığı parametrelerine bakılmıştır. Bu morfolojik gözlemlere bakıldığında, çalışmamızda, SA yokluğunda, tuz stresli mısır fidelerine ait büyüme parametrelerinde önemli azalmalar saptanmıştır. Büyüme parametrelerindeki azalma 100 mM tuz konsantrasyonunda en şiddetli etkiyi göstermiştir. SA kombinasyonlarında ise 100 mM tuz konsantrasyonunda özellikle yaprak uygulamalarında en iyi etkiler görülmüştür. Uygulanan SA, diğer konsantrasyonlarda da bitki büyümesi üzerine tuzun zarar verici etkilerini

hafifletmiştir. Büyüme üzerine SA'nın bu etkisi, Shakirova ve ark. (2003) yaptığı çalışma ile destekleyici niteliktedir. SA'nın kök kuru ağırlığı üzerine etkisini araştıran bir çalışmada, tuz stresi olmayan bir ortamda 0,5 mM SA uygulaması kök kuru ağırlığında değişim göstermemiştir (Palma ve ark., 2009). Suhaib ve ark. (2018) gövde ve kök uzunluğu için salisilik asidin tuzun azaltıcı etkilerini artırdığını savunmuşlardır. Aynı sonuçlar; Waseem ve ark. (2006), Cornelia ve ark. (2011), Turkyılmaz (2012), Sadeghipour ve Aghaei (2012), Ghafiyehsanj ve ark. (2013) çalışmaları ile desteklenmiştir. Yıldırım ve ark. (2008); salatalıkta SA uygulamalarının tuzun azalttığı büyümeyi; gövde- kök taze ve kuru ağırlıklarının artırarak iyileştirdiğini göstermiştir. Buna paralel sonuçlar daha önceki çalışmalarda da mevcuttur (Chartzoulakis, 1994; Zhu ve ark., 2004). Khodary (2004) mısırd, Torabian (2011) *Medicago sativa* bitkisinde, Erdal ve ark. (2011) buğdayda, Elhindi ve ark. (2017) büyüme parametreleri üzerindeki aynı etkiyi fesleğen bitkisinde, gözlemlemiştir. Bu çalışmaları destekler nitelikte bizim çalışmamızda tuz stresine karşı SA uygulaması kök kuru ağırlığını artırmıştır. Buna paralel olarak bizim çalışmamızda da kök boyu ve gövde boyunda tuzun etkileri salisilik asit tarafından hafifletilmiştir. Yani sonuçlar; salisilik asidin kök boyu, gövde boyu, toplam boy, kök taze ağırlığı, kök kuru ağırlığı, gövde taze ağırlığı, gövde kuru ağırlığı parametrelerine tuzun verdiği zararlı etkileri hafiflettiğini desteklemiştir. Bununla birlikte; ekzojenik SA'nın vejetatif büyüme üzerine etkileri bitki türleri, olgunlaşma safhaları ve SA'nın konsantrasyonuna bağlı olarak değişmektedir. SA uygulamasının, *T. aestivum* fidelerinde tuzluluk altında ABA ve IAA'nın birikmesine neden olduğu bulunmuştur. Bununla birlikte, SA uygulaması sitokinin içeriğini etkilememiştir. Bu nedenle SA uygulaması, antistres programlarının geliştirilmesini ve stres faktörlerinin giderilmesinden sonra büyüme sürecinin normalleşmesinin hızlandırılmasını sağlayabilmektedir (Sakhabutdinova ve ark., 2003).

Osmotik düzenleme tuz stresine karşı verilen tepkilerin temelini oluşturur. Sitozol ve diğer organellerde organik çözücü miktarının artması (prolin gibi) hücrelerde osmotik düzenlemeye yardımcı olur. Tuz stresine karşı birçok bitki dokusunda organik çözünen madde miktarında artış gözlenmiştir (Wu ve ark., 2011). Prolin, ozmotik basıncı ayarlama, zar bütünlüğünü koruma, enzim/protein dengesini

sağlama, $\text{NADP}^+/\text{NADPH}$ oranını koruma ve serbest radikalleri temizleme gibi çoklu işlevlere katılmaktadır (Misra ve Saxena, 2009). Günümüzde yapılan araştırmalarla, birçok bitkinin strese cevap olarak prolin biriktirdiği ve biriken prolinin bitkinin stresten geri dönüşümünde gerekli olduğu çok iyi bilinmektedir (Szabados ve Savouré, 2010). Dokularda yüksek miktardaki prolin strese karşı bir adaptasyon cevabı olarak tanımlanmaktadır (Fayez, 2000; Rai, 2002; Ashraf ve Foolad, 2007; Shahbaz ve ark., 2011; Sperdouli ve Moustakas, 2012). Tuz stresine bağlı olarak çeşitli bitkilerde prolin düzeyinde önemli artışlar kaydedilmiştir (Gzik, 1996; Petrusa ve Vinicov, 1997; Koca ve ark., 2007). SA uygulanan bitkilerde ise tuz stresi koşullarında prolin düzeylerinin daha fazla arttığı gözlenmiştir (Shakirova ve ark., 2003; El Tayeb, 2005; Deef, 2007; Yusuf ve ark., 2008; Gautam ve Singh, 2009; Bastam ve ark., 2013; Elhindi ve ark., 2017; Torun ve Ayaz, 2019). Ekzojen SA uygulaması mısır bitkisinde prolin ve organik şeker miktarını artırarak osmoregülasyona katkı sağlamıştır (Çiçek ve Çakırlar, 2002; Hussein ve ark., 2007; Fahad ve Bano, 2012; Esan ve Olaiya, 2016). SA uygulamasıyla artan prolin osmotik düzenleyici görevi yaparak su alımını ve depolanmasını kolaylaştırmış; bu da büyümeyi olumlu etkilemiştir. Organlardaki prolin miktarının artışının artan NaCl konsantrasyonu ile daha da artması; bu bitkilerin daha fazla AOT biriktirdiği, stres miktarının fazla olduğu AOT'nin temizlenmesi için daha fazla antioksidan enzime ihtiyaç olduğunun göstergesi olarak değerlendirilebilir. Mısırdaki tuzun verdiği zararları hafifletici etki göstermesini beklediğimiz SA uygulaması, yapılan çalışmamızda prolin içeriğiyle bir korelasyon göstermemiştir. SA uygulaması prolin içeriğinde bir artışa sebep olmamıştır. Molinari ve ark. (2007) yaptığı çalışmada transgenik şeker kamışı bitkilerinde prolinin bitki antioksidan sisteminin bir bileşeni olduğunu ileri sürmüştür. Bu durum prolinin stres sonrası metabolik reaksiyonlarda enerji kaynağı görevi üstlenerek tuzluluk toleransı sağladığı sonucunu doğurabilir. Prolin içeriğinde bir artış olmaması bu durumla ilişkilendirilebilir.

Tuzluluk fizyolojik kuraklık oluşturarak iyonik ve osmotik stres etkilerini artırır. Bunun sonucunda tuz stresi bitkilerde AOT seviyelerini etkilemekte ve oksidatif hasarlara sebep olmaktadır (Parida, 2005; Gemes ve ark., 2011). AOT sinyal molekülü görevindedir ve bitkiler AOT'ne karşı kendilerini korumak için antioksidan

aktivitelerini artırmaktadırlar (Khan ve ark., 2003). Antioksidan sistem ise biriken AOT seviyelerini düşürerek hücrelerde oksidatif hasar etkilerini azalmaktadır (Parida ve Das, 2005). Oksidatif hasarın azaltılması stres toleransı ile ilişkili olup; antioksidan aktivitenin artırılması bitkilere önemli stres toleransı sağlamaktadır. (Wang ve Li, 2006). Tuz toleransı yüksek olan bitkilerde antioksidan enzimlerin aktivitesinin yüksek olduğu bildirilmiştir (Hernandez ve ark., 2000; Bor ve ark., 2003; Demiral ve Turkan, 2005; Azevedo ve ark., 2006; Koca ve ark., 2007; Seckin ve ark., 2010; Nazar ve ark., 2011). Bunun yanında SA'nın bitkilerde abiyotik stres koşullarında antioksidan enzim seviyelerini artırdığı birçok çalışmada bildirilmiştir (Raskin, 1992; Borsani ve ark., 2001; He ve ark., 2002; Popova ve ark., 2003; Khan ve ark., 2003; Szalai ve ark., 2005; Turan ve Aydın, 2005; Shi ve ark., 2006; Gunes ve ark., 2006; Stevens ve ark., 2006; Wang and Li, 2006; Shakirova, 2007; Yusuf ve ark., 2008; Syeed ve ark., 2010; Bayat ve ark., 2012; Mohammadzadeh ve ark., 2013; Sumaira ve ark., 2014; Torun ve Ayaz, 2019). Çalışmamızda, tuz stresi koşullarında antioksidan enzim aktivitelerinde istatistiksel olarak önemli ($P < 0,05$) değişimler ve SA'nın tuz stresi ile teşvik edilen enzim aktivitelerinde önemli rolleri belirlenmiştir. SOD aktivitesi bitkilerde ne kadar yüksekse oksidatif hasar ve hücrel toksisite o kadar azaltılmış demektir (Torun ve Ayaz, 2019). SA $O_2^{\cdot-}$ tarafından tetiklenen Ca^{+2} artışının ardından hücre dışı peroksidazların katalize ettiği süperoksit anyonlarının üretimini indükler (Kawano ve Muto, 2000). SOD, $O_2^{\cdot-}$ radikalinin H_2O_2 'e dönüşümünü sağlayan antioksidan enzimdir. Buna bağlı olarak çalışmamızda SOD aktivitesinin artan tuz konsantrasyonu ile arttığı gözlenmiştir. SA kök uygulamalarına bakıldığında tuzla beraber olan kombinasyonlarda enzim aktivitesinin düştüğü gözlenmiştir. Genç buğday fidelerinde yapılan tuz stresi ve SA'nın etkilerinin araştırıldığı bir çalışmada bu sonuçlara benzer şekilde SOD ve POX aktivitelerinin azaldığı bildirilmiştir (Hayat ve ark., 2010). Bu durum bitkinin iyi durumda olduğu oluşan AOT miktarının az olduğu ve dolayısıyla enzim aktivitesinin de buna bağlı olarak düştüğü şeklinde yorumlanabilir. Yaprak uygulamalarında ise SOD aktivitesinin SA tuz kombinasyonlarında önceki çalışmalara paralel olacak şekilde önemli artışlar sağlanmıştır. SOD aktivitesi sonucunda oluşan H_2O_2 askorbat-glutasyon döngüsüne girerek su ve oksijene kadar parçalanır. Askorbat-glutasyon döngüsünde bulunan enzimler APX, MDHAR, DHAR ve GR'dir. Bu enzimlerden

APX, indirgeyici molekül olarak askorbatı kullanarak hidrojen peroksidi parçalar. Elektronunu vererek oksitlenen glutatyon ise GR enziminin katalizlediği bir reaksiyonla yeniden indirgenir. Askorbat-glutatyon döngüsü, kloroplastlarda, sitozolde, mitokondrilerde ve peroksizomlarda bulunmaktadır (Bowler ve ark., 1992; Jimenez ve ark., 1997; Noctor and Foyer, 1998; Vranova, 2003). Çalışmamızda APX enzimi 100 mM'lık tuz ve SA kök ve yaprak kombinasyonunda oldukça artmış tuzun zararlı etkilerini azaltmak için H_2O_2 parçalamaktadır. Aynı şekilde GR aktivitesi de bu reaksiyonda glutatyonu indirmek amacıyla artmıştır. Bu sonuçlar önceki diğer çalışmalarla desteklenmektedir; APX aktivitesinin tuz toleransı yüksek bitkilerde daha yüksek olduğu birçok bitkide raporlanmıştır (Hernandez ve ark., 2000; Bor ve ark., 2003; Demiral ve Turkan, 2005; Azevedo ve ark., 2006; Koca ve ark., 2007; Shakirova, 2007; Yusuf ve ark., 2008; Seckin ve ark., 2010; Nazar ve ark., 2011). GPOD enzimi bitkilerde hidrojen peroksidin parçalanmasından sorumludur. Bu enzim bu antioksidan aktivitesinin yanı sıra bitkilerde büyüme ve gelişme ile hücre çeperindeki lignin biyosentezinde rol oynamaktadır (Riquelme ve Cardemil, 1993; Bruce ve West, 1989). Enzim miktarı SA uygulamalarıyla önemli ölçüde artmış buna bağlı olarak enzim miktarının yüksek olduğu gruplarda H_2O_2 miktarı düşmüştür.

Singlet oksijen, hidrojen peroksit, süperoksit ve hidroksil radikalleri gibi AOT'lerin oluşumunun, metabolik olaylar üzerinde zararlı etkilere sahip olduğu bilinmektedir. Ancak Asada (1993), bu moleküllerin normal hücrel reaksiyonlar sonucunda da oluştuğunu rapor etmiştir (Foyer ve ark., 1994). Edrewa (2005) ise AOT'lerin düşük konsantrasyonlarda hücrel fonksiyonların yerine getirilebilmesi için oldukça önemli olduğunu belirtmiştir. Bunun dışında AOT'lerin bitkilerde patojen enfeksiyonlarından korunma ve sinyal iletiminde de önemli roller oynadığı belirlenmiştir (Grant ve Loake, 2000; Van Breusegem ve ark., 2001; Neill ve ark., 2002). Normal koşullardaki bir bitki hücresinde metabolik reaksiyonlar sırasında AOT'lerin oluşumu ile parçalanması olayları kontrol altında tutulmaktadır. Oksijen toksisitesi ise kontrol edilemeyen aşırı üretim veya savunma mekanizmalarının yetersizliği sonucu oluşmaktadır (Edrewa, 2005).

Yusuf ve ark. (2012) SA'nın stresli ortamlarda olduğu gibi stressiz ortamlarda da antioksidan aktiviteyi artırdığını bildirmişlerdir. Bizim çalışmamızda da stressiz koşullarda sadece SA uygulamaları bu çalışma ile paralel sonuçlar vermiş; özellikle GR enzimi miktarında artışlar gözlenmiştir. Palma ve ark. (2009) yaptıkları çalışmada SA uygulamasının tuz stresi olmayan bir ortamda kök kuru ağırlığında anlamlı bir değişim gözlememişlerdir. Bu sonuçlar antioksidan aktivitedeki sonuçlar ile benzerdir.

Genellikle SA antioksidan enzim seviyelerinde bir artışa sebep olurken; uygulanan SA konsantrasyonu bu iyileştirici etkide kilit rol oynamaktadır. Barba-Espin ve ark. (2011) yaptıkları bir çalışmada SA uygulamasının tuz stresi hasarlarını artırdığını ve antioksidan metabolizmada bir dengesizliğe yol açtığını bildirmişlerdir. Nemeth ve ark. (2002) mısırdaki yaptıkları çalışmada SA uygulamasının kuraklık toleransını baskıladığını bulmuşlardır. Bu baskılamanın SA konsantrasyonu ile ilişkili olabileceği Borsani ve ark. (2001) yaptığı çalışma ile desteklenmektedir. Borsani ve ark. (2001) *Arabidopsis* bitkisinde yüksek konsantrasyonda SA uygulamasının tuzun neden olduğu oksidatif hasarı artırdığı SA birikimi yapamayan NahG bitkilerinin tuz uygulamasına karşı daha dayanıklı olduğunu tespit etmişlerdir. Durner ve Klessig (1995) yüksek SA konsantrasyonunun APX aktivitesini azaltarak H_2O_2 seviyelerinde artışa sebep olduğunu kaydetmişlerdir. Benzer şekilde aşamalı olarak artırılan tuz konsantrasyonlarına karşı da başta SA fayda sağlarken tuz stresi arttıkça bitkilerin ölümüne yol açacak şekilde H_2O_2 birikimine sebep olmuştur (Gemes ve ark., 2011). Bu çalışmada da daha yüksek ve daha düşük birçok SA konsantrasyonu çalışılmış fakat en uygun konsantrasyonun 50 μM olduğu sonucuna varılmıştır. SA'nın düşük ve yüksek seviyeleri bitkilerde abiyotik stres duyarlılığını artırırken; optimum SA konsantrasyonları bu duyarlılığı azaltır.

Bir reaktif oksijen türü olan H_2O_2 biyolojik sistemlerde normal metabolizmanın bir ürünü olarak üretilmekte ve birçok biyokimyasal ve fizyolojik sürece etki etmektedir. H_2O_2 miktarının yüksek olması dokularda oksidatif hasarın olduğunu göstermektedir (Liu ve ark., 2010). SA muamelesinin yapraklardaki H_2O_2 içeriğini en aza indirdiği kaydedilmiştir (Nazar ve ark., 2011; Erdal ve ark., 2011). Bunun aksine Ganesan ve

Thomas (2001) tarafından yapılan çalışmada SA uygulanan pirinç bitkilerinde H_2O_2 birikimi gözlenmiştir. Benzer sonuçlar tütün bitkisinde de bildirilmiştir (Chen ve ark., 1993; Rao ve ark., 1997). Güneş ve ark. (2007) tek konsantrasyon tuz muamelesine artan SA seviyeleri uygulamışlardır. Artan SA miktarı ile beraber H_2O_2 miktarı da artış göstermiştir. Benzer sonuçlar Durner ve Klessig (1995), Güneş ve ark., (2011) literatürlerinde de ortaya konmuştur. Bu çalışmada SA'nın hem kök özellikle de yaprak uygulamalarında H_2O_2 seviyelerini önemli ölçüde düşürdüğü görülmektedir. H_2O_2 hücrel toksisite için önemli bir ajan abiyotik stres ve verilen tepkiler arasında potansiyel bir sinyal moleküldür (Seckin ve ark., 2011). Hücrelerde H_2O_2 seviyeleri birçok enzim tarafından düzenlenmektedir. CAT, peroksizom ve glioksizomlarda, POX, kloroplastlarda ve APX de kloroplast, sitozol, mitokondri ve peroksizomlarda H_2O_2 'in detoksifikasyon işlemini gerçekleştirerek oksidatif strese karşı bitkiyi korurlar. SA'in CAT aktivitesini inhibe ettiği daha önce rapor edilmiştir (Chen ve ark., 1993; Larkindale ve Huang, 2004; Ansari ve Misra, 2007). Sonuçlarımızda stressiz ortamda bitkiye verilen SA'in H_2O_2 miktarını kontrole kıyasla artırmış olması bu olayla ilişkilendirilebilir. Katalaz SA bağlayıcı bir enzim işlevi görür (Dempsey ve ark., 1999) ve aktif SA analogları tarafından inhibe edilir. Bu da hücrelerde H_2O_2 artışına sebep olur. Bu durumda H_2O_2 artışı ikincil mesajcı gibi davranarak bitki savunma genlerinin ifadesini uyarabilirler (Conarth ve ark., 1995).

Bitkilerde stres faktörlerinden etkilenen ilk hedef bölge hücre membranıdır. Tüm bitkilerde abiyotik stresin membrana verdiği hasar doymamış yağ asitlerinin yıkılmasıyla oluşan MDA miktarı ile belirlenmektedir. MDA hücre membranının fosfolipitleri düzeyinde oksidatif bir zararın, lipid peroksidasyonunun bir göstergesidir (Güneş ve ark., 2007). Tuza toleranslı bitkilerde stres faktörleri altında MDA miktarı düşük, tuza toleransı az olan bitkilerde ise MDA miktarı yüksek oranda gözlenmektedir (Güneş ve ark., 2007). Tuz konsantrasyonunun artması ile membran hasarları artış göstermiştir (Ezzat-Ollah ve ark., 2007; Hameed ve ark., 2011). SA'in membran bütünlüğünün korunmasındaki rolü birçok çalışmada belirtilmiştir (El-Tayeb, 2005; Erasalan ve ark., 2007; Güneş ve ark., 2007). Mısırdaki ve arpada tuz stresinin bir sonucu olarak MDA içeriği SA ile azalmıştır (Güneş ve

ark., 2007; Fayez ve Bazaid, 2014). Bu çalışmada diğer çalışmalara paralel olarak tuz stresine bağlı olarak MDA miktarında bir artış gözlenmiş; kontrole kıyasla özellikle foliar SA uygulamaları lipid peroksidasyonunu buna bağlı olarak da MDA miktarını önemli ölçüde düşürmüştür.

Tuz stresinin bitkilerde stomaların kapanmasına, yaprak alanının küçülmesine, transpirasyonun azalmasına, fotosentetik pigment miktarının azalmasına tilakoid membranların yapısal kararlılığını bozarak, iyon düzensizliklerine ve CO₂ fiksasyonunun azalmasına neden olarak fotosentetik aktiviteyi azalttığı bilinmektedir. Stomaların kapanması dokularda CO₂ miktarını azaltır ve bu da fotoinhibisyon ve fotooksidasyon gibi olayları tetikleyerek yaprak dokularındaki klorofil moleküllerinin parçalanmasına yol açmaktadır (Zhang ve ark., 2002; Flexas ve Medrano, 2002). Yaprak dokularındaki fotosentetik pigment miktarı bu moleküllerin sentez ve parçalanma hızı arasındaki dengeye bağlı olarak değişim göstermektedir. Önceki çalışmalar artan tuz konsantrasyonunun klorofil içeriğini düşürdüğünü kaydetmişlerdir (Suhaib ve ark., 2018; Lee ve ark., 2004; Yıldırım ve ark., 2008; Bayat ve ark., 2012; Hichem ve ark., 2009; Farooq ve ark., 2015). Bu çalışmada da artan tuz konsantrasyonları pigment içeriğinde önemli düşüşlere sebep olmuştur. Tuzdan etkilenen bitkilerde klorofil içeriğindeki azalma tuz stresi altında pigment-protein kompleksinin kararsızlığı ile birlikte klorofil ve diğer kloroplast pigmentlerinin olası oksidasyonuna bağlanabilir (Tariq ve ark., 2011). Salisilik asit ise pigment parametreleri üzerinde olumlu etkiye sahiptir (Suhaib ve ark., 2018; El Tayeb, 2005; Yıldırım ve ark., 2008; Khodary, 2004; Wahid ve ark., 2017; Tufail ve ark., 2013; Khohbakht ve Asgharei, 2015; Ahmed ve ark., 2009; Kaydan ve ark., 2007;). Dolayısıyla SA net fotosentetik aktiviteyi artırmıştır. Bu artış bitkilerdeki fotosentetik yapıların işlevsel durumundaki iyileşmeden kaynaklanabilir. İyileşme ise klorofil biyosentezinin hızlanmasıyla mümkündür (Shi ve ark., 2006). Abdelkader ve ark., (2007), klorofil biyosentez hızında tuz stresi kaynaklı azalmayı kanıtlamak için buğdayda yaptıkları çalışmada protoklorofillitin klorofillite fototransformasyonunun tuz stresinden etkilenmediğini tespit etmişlerdir. Benzer sonuçları Turan ve Tripathy, (2015) bulmuştur. Bizim çalışmamızda da bu çalışmalara paralel sonuçlar kaydedilmiştir. Bu sonuçlardan tuz stresinin kısmen porfirin oluşumunu azaltarak

klorofil bağlama proteinlerinin oluşumunda olası bir azalma ile klorofil birikimini önlediği sonucuna varılabilir.

Yapraktan SA uygulamalarında gaz alışverişinde tuzun indüklediği azalmanın engellendiğini kanıtlayan çalışmalar mevcuttur (Hayat ve ark., 2005; Noreen ve Ashraf, 2008; Sumaira ve ark., 2014). Bu da fotosentetik aktiviteyi olumlu etkilemektedir.

SA uygulaması; tuz stresine karşı türe, tuz ve SA konsantrasyonuna bağlı olarak koruma sağladığını açıkça ortaya koymaktadır. Salisilik asit, bitkilerde çeşitli fizyolojik ve biyokimyasal fonksiyonlara etki eden, önemli bir sinyal molekül olarak davranan ve biyotik ve abiyotik strese karşılık bitkinin göstereceği dirençte çeşitli etkilere sahip olan bir bitki hormonu olarak kabul edilmektedir (Arfan, 2007; Syeed, 2010).

BÖLÜM 5. ÖNERİLER

Toprak tuzluluk oranı mahsul verimini önemli ölçüde düşürmektedir. Tuzlu tarım arazisinin etki alanı ve şiddetinin, sulanan arazinin yetersiz drenajı, artan su seviyeleri ve küresel ısınmanın bir sonucu olarak daha da kötüleşeceği tahmin edilmektedir. Çoğu bitki türünün büyümesi ve verimi, toprak tuzluluğundan olumsuz etkilenir, ancak çeşitli adaptasyonlar bazı mahsul çeşitlerinin büyümeye devam etmesine ve ılımlı toprak tuzluluğu altında hasat edilebilir bir verim üretmesine izin verebilir. Tuzlu toprakların önemli maloluşları vardır. Örneğin tarım faaliyetlerinde ekonomik maliyetlerin olması veya bitkilerin tuza adaptasyonu için harcadığı enerji miktarı yadsınamayacak kadar çoktur.

Genetik seviyede spesifik tuz tolerans mekanizmaları, tek bir hücreden tüm bitkilere kadarki rolü için nicel veriler elde ederek hangi yolların enerji kazanımına yol açtığını tahmin eden modeller geliştirebiliriz. Arzulanan sonuç, düşük enerji maliyeti ve daha verimli ürünlerin seçimi olacaktır. Tuzla karşı karşıya kalındığında veya daha öncesinde bitkinin enerjisini ekonomik kullanması ve bunun doğal çeşitliliği mahsul ıslahına yönelik bir temel sağlayacaktır. Stres öncesi ıslah uygulamaları stresli ortamlarda yetiştiricilere verimde önemli artışlar sağlamanın yanı sıra bitkisel gen kaynakları sağlamaktadır (Örneğin, Schroeder ve ark., 2013). *Arabidopsis* üzerinde yapılan temel araştırmalarda, tuz tolerans mekanizmalarına ilişkin birçok mekanizma geliştirilmiş; ancak bunların ne kadarının tarladaki bitkilere uygulanabileceği tartışma konusudur. Uygun fiyatlı yeni nesil dizileme ve yeni transformasyon teknikleri artık mahsüller üzerinde temel araştırmaların yapılmasına izin vermektedir. Ekinlerdeki mevcut daha büyük doğal varyasyon ve daha karmaşık genomları, muhtemelen model bitkilerde mümkün olandan daha büyük verim artışları sağlayacağından gıda güvenliği hedeflerine somut araştırma etkileri sağlayacaktır.

Bu sonuçlar doğrultusunda mısır bitkisinde tuza toleransın artırılması için ekzojen olarak uygulanan SA'nın bitki gereksinimine uygun konsantrasyonunun tespit edilmesinin gerektiği önemle belirtilebilir. Çalışmamızın bitkilerde tuz toleransının artırılmasını hedefleyen bitki fizyolojisi alanlarında yapılacak çalışmalar için yol gösterici bir kaynak olacağını düşünmekteyiz.



KAYNAKLAR

- Abdelkader, A., Aronsson, H., Sundqvist, C., 2007. High salt stress in wheat leaves causes retardation of chlorophyll accumulation due to a limited rate of protochlorophyllide formation, *Physiologia Plantarum*, 130: 157–166.
- Agarie, S., Shimoda, T., Shimizu, Y., Baumann, K., Sunagawa, H., Kondo, A., Ueno, O., Nakahara, T., Nose, A. And Cushman, J.C. (2007) Salt tolerance, salt accumulation, and ionic homeostasis in an epidermal bladder-cell-less mutant of the common ice plant *Mesembryanthemum crystallinum*. *Journal of Experimental Botany* 58, 1957–1967.
- Agarwal, S., Sairam, R. K., Srivastava, G. C., Tyagi, A., and Meena, R. C., 2005. Role of ABA, salicylic acid, calcium and hydrogen peroxide on antioxidant enzymes induction in wheat seedlings. *Plant Sci.*, 169: 559-570.
- Aharon, G.S., Apse, M.P., Duan, S.L., Hua, X.J. and Blumwald, E. (2003) Characterization of a family of vacuolar Na⁺/H⁺ antiporters in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Soil* 253, 245–256.
- Ahmad, R., and N. Jabeen. 2009. Demonstration of growth improvement in sunflower (*Helianthus annuus* L.) by the use of organic fertilizers under saline conditions. *Pakistan Journal of Botany* 41: 1373–1384.
- Al-Hakimi AMA, Hamada AM. Counteraction of salinity stress on wheat plants by grain soaking in ascorbic acid, thiamin or sodium salicylate. *Biol Plant* 2001;44:253–61.
- Alibert, G., and Ranjeva, R., 1971. Recherches sur les enzymes catalysant la biosynthese des acides phenoliques chez *Quercus pedunculata* (Ehrh): I – Formation des series cinnamique et benzoique. *FEBS Lett.*, 19: 11-14.
- Alibert, G., and Ranjeva, R., 1972. Recherches sur les enzymes catalysant la biosyntheses des acid phenoliques chez *Quercus pedunculata* (Ehrh): II- Localization intercellulaire de la phenylalanin mmonique-lyase, de la cinnamate 4-hydroxylase, et de la “benzoate synthase” *Biochem. Biophys. Acta*, 279: 282-289.
- Allakhverdiev, S.I., Nishiyama, Y., Miyairi, S., Yamamoto, H., Inagaki, N., Kanesaki, Y. and 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, 1443–1453.

- Almeida, P., Katschnig, D. and de Boer, A.H. 2013. HKT transporters – state of the art. *International Journal of Molecular Science* 14, 20359–20385. American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland.
- Aly SSM, Soliman SM. Impact of some organic acids on correcting iron chlorosis in two soybean genotypes grown in calcareous soil. *Nutr Cycling Agroecosyst* 1998;51:185–91.
- Amaral Da Silva, E.A., Toorop, P.E., Van Lammeren, A.A.M., and Hilhorst, H.W.M. (2008) *Ann. Bot.*, 102, 425.
- Amtmann, A. and Sanders, D. 1999. Mechanisms of Na^+ uptake by plant cells. *Advances in Botanical Research* 29, 75–112.
- Amtmann, A., Fischer, M., Marsh, E.L., Stefanovic, A., Sanders, D. and Schachtman, D.P. 2001. The wheat cDNA LCT1 generates hypersensitivity to sodium in a salt-sensitive yeast strain. *Plant Physiology* 126, 1061–1071.
- Anandhi, S., and Ramanujam, M. P., 1997. Effect of salicylic acid on black gram (*Vigna mungo*) cultivars. *Ind. J. Plant Physiol.* 2: 138-141.
- Ansari, M., S. ve Misra, N., 2007. Miraculous Role of Salicylic Acid in Plant and Animal System, *American Journal of Plant Physiology*, 2, 51-58.
- Apel, K. and Hirt, H. 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology* 55, 373–399.
- Apse, M.P. and Blumwald, E. 2007. Na^+ transport in plants. *FEBS Letters* 581, 2247–2254.
- Apse, M.P., Aharon, G.S., Snedden, W.A. and Blumwald, E. 1999. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na^+/H^+ antiporter in *Arabidopsis*. *Science* 285, 1256–1258.
- Apse, M.P., Sottosanto, J.B. and Blumwald, E. 2003. Vacuolar cation/ H^+ exchange, ion homeostasis, and leaf development are altered in a T-DNA insertional mutant of *AtNHX1*, the *Arabidopsis* vacuolar Na^+/H^+ antiporter. *Plant Journal* 36, 229–239.
- Arberg, B., 1981. Plant growth regulators. Monosubstituted benzoic acid. *Swed. Agric. Res.*, 11: 93-105.
- Arfan M, Athar HR, Ashraf M. Does exogenous application of salicylic acid through the rooting medium modulate growth and photosynthetic capacity in two differently adapted spring wheat cultivars under salt stress? *J Plant Physiol* 2007; 6: 685-694.
- Arfan M, Athar HR, Ashraf M. Does exogenous application of salicylic acid through the rooting medium modulate growth and photosynthetic capacity in two differently adapted spring wheat cultivars under salt stress? *J Plant Physiol* 2007; 6: 685-694.
- Ashraf, M., 2004. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants, *Flora*, 199: 361-376.

- Ashraf, M., Foolad, M.A., 2007. Improving plant abiotic-stress resistance by exogenous application of osmoprotectants glycine betaine and proline. *Environ. Exp. Bot.* 59, 206–216.
- Azevedo Neto, A., D., Prico, J., T., Eneas-Filho, J., Braga De Abreu, C., E. ve Gomes-Filho, E., 2006. Effect of Salt Stress on Antioxidative Enzymes and Lipid Peroxidation in Leaves and Roots of Salt-Tolerant and Salt-Sensitive Maize Genotypes, *Environmental and Experimental Botany*, 56, 235–241.
- Azooz, M., M., 2009. Salt Stress Mitigation by Seed Priming with Salicylic Acid in two Faba Bean Genotypes Differing in Salt Tolerance, *International Journal of Agriculture and Biology*, 11, 343–350.
- Baardseth, P. . , Russwurm, H. . Jf. 1 978. Content of some organic acids in cloudberry (*Rubus chamaemorus* L.) . *Food Chem.* 3:43–46
- Bajaj, S., Targolli, J., Liu, L.F., Ho, T.H.D. and Wu, R. 1999. Transgenic approaches to increase dehydration-stress tolerance in plants. *Molecular Breeding* 5, 493–503.
- Baker, N. R. and 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.
- Bao, A.K., Wang, S.M., Wu, G.Q., Xi, J.J., Zhang, J.L. and Wang, C.M. 2009. Overexpression of the Arabidopsis H⁺-PPase enhanced resistance to salt and drought stress in transgenic alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Plant Science* 176, 232–240.
- Barba-Espín G, Clemente-Moreno MJ, Álvarez S, García-Legaz MF, Hernández JA, Díaz-Vivancos P., 2011. Salicylic acid negatively affects the response to salt stress in pea plants: effects on PR1b and MAPK expression. *Plant Biol* 13:909–917
- Barkla, B.J., Zingarelli, L., Blumwald, E. and Smith, J.A.C. 1995. Tonoplast Na⁺/H⁺ antiport activity and its energization by the vacuolar H⁺-atpase in the halophytic plant *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Plant Physiology* 109, 549–556.
- Barkosky, R., R. ve Einhellig, F., A., 1993. Effect of Salicylic Acid on Plant Water Relationship, *J. Chem. Ecol.*, 19, 237–247.
- Barragán, V., Leidi, E.O., Andrés, Z., Rubio, L., De Luca, A., Fernandez, J.A., Cubero, B. and Pardo, J.M. 2012. Ion exchangers NHX1 and NHX2 mediate active potassium uptake into vacuoles to regulate cell turgor and stomatal function in Arabidopsis. *The Plant Cell* 24, 1127–1142.
- Bassil, E., Ohto, M.A., Esumi, T., Tajima, H., Zhu, Z., Cagnac, O., Belmonte, M., Peleg, Z., Yamaguchi, T. and Blumwald, E. 2011a. The Arabidopsis intracellular Na⁺/H⁺ antiporters NHX5 and NHX6 are endosome associated and necessary for plant growth and development. *The Plant Cell* 23, 224–239.

- Bassil, E., Tajima, H., Liang, Y.C., Ohto, M., Ushijima, K., Nakano, R., Esumi, T., Coku, A., Belmonte, M. and Blumwald, E. 2011b. The Arabidopsis Na^+/H^+ antiporters NHX1 and NHX2 control vacuolar pH and K^+ homeostasis to regulate growth, flower development, and reproduction. *The Plant Cell* 23, 3482–3497.
- Bastam, N., B. Baninasab, and C. Ghobadi. 2013. Improving salt tolerance by exogenous application of salicylic acid in seedlings of pistachio. *Plant Growth Regulation* 69:275–284.
- 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.
- Bayat, H., M. Alirezaie, and H. Neamati. 2012. Impact of exogenous salicylic acid on growth and ornamental characteristics of calendula (*Calendula officinalis* L.) under salinity stress. *Journal of Stress Physiology and Biochemistry* 8: 258–267.
- Bennett, A. P. , Gallacher, G. , Landon, J. 1987. The raising and characteristics of antibodies to salicylate. *Ann. Clin. Biochem.* 24:374-84
- Bers, D.M., Barry, W.H. and Despa, S. 2003. Intracellular Na^+ regulation in cardiac myocytes. *Cardiovascular Research* 57, 897–912.
- Berthomieu, P., Conéjéro, G., Nublat, A., Brackenbury, W.J., Lambert, C., Savio, C., Uozumi, N., Oiki, S., Yamada, K., Cellier, F., Gosti, F., Simonneau, T., Essah, P.A., Tester, M., Véry, A.A., Sentenac, H. and Casse, F., 2003. Functional analysis of AtHKT1 in Arabidopsis shows that Na^+ recirculation by the phloem is crucial for salt tolerance. *EMBO Journal* 22, 2004–2014.
- 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.
- Blom-Zandstra, M., Vogelzang, S.A. and Veen, B.W. 1998. Sodium fluxes in sweet pepper exposed to varying sodium concentrations. *Journal of Experimental Botany* 49, 1863–1868.
- Blumwald, E. 2000. Sodium transport and salt tolerance in plants. *Current Opinion in Cell Biology* 12, 431–434.
- Blumwald, E., Aharon, G.S., Apse, M.P., 2000. Sodium transport in plant cells. *Biochem. Biophys. Acta* 1465, 140–151.
- Bohm, J., Scherzer, S., Krol, E., Kreuzer, I., von Meyer, K., Lorey, C., Mueller, T.D., Shabala, L., Monte, I., Solano, R., Al-Rasheid, K.A.S., Rennenberg, H., Shabala, S., Neher, E. and Hedrich, R. 2016a. The Venus flytrap *Dionaea muscipula* counts prey-induced action potentials to induce sodium uptake. *Current Biology* 26, 286–295.
- Bohm, J., Scherzer, S., Shabala, S., Krol, E., Neher, E., Mueller, T.D. and Hedrich, R. 2016b. Venus flytrap HKT1- type channel provides for prey sodium uptake into carnivorous plant without conflicting with electrical excitability. *Molecular Plant* 9, 428–436.
- Bohnert, H.J. and Shen, B. 1999. Transformation and compatible solutes. *Scientia Horticulturae* 78, 237–260.

- Bohnert, H.J., Nelson, D.E. and Jensen, R.G. 1995. Adaptation to environmental stresses. *The Plant Cell* 7, 1099–1111.
- Bonales-Alatorre, E., Shabala, S., Chen, Z.H. and Pottosin, I. 2013. Reduced tonoplast fast-activating and slow-activating channel activity is essential for conferring salinity tolerance in a facultative halophyte, quinoa. *Plant Physiology* 162, 940–952.
- Bor, M., Özdemir, F. ve Türkan, I., 2003. The Effect of Salt Stress on Lipid Peroxidation and Antioxidants in Leaves of Sugar Beet *Beta vulgaris* L. and Wild Beet *Beta maritima* L., *Plant Science*, 164, 77–84.
- Borsani O., Valpuesta V., and Botella M. A. 2001. Evidence for a role of salicylic acid in the oxidative damage generated by NaCl and osmotic stress in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Physiol.*, 126: 1024-1030.
- Bose, J., Rodrigo-Moreno, A. and Shabala, S. 2014. ROS homeostasis in halophytes in the context of salinity stress tolerance. *Journal of Experimental Botany* 65, 1241–1257.
- Bose, J., Rodrigo-Moreno, A., Lai, D.W., Xie, Y.J., Shen, W.B. and Shabala, S. 2015. Rapid regulation of the plasma membrane H⁺-ATPase activity is essential to salinity tolerance in two halophyte species, *Atriplex lentiformis* and *Chenopodium quinoa*. *Annals of Botany* 115, 481–494.
- Brodführer, U. 1955. Der Einfluss einer abgestuften Dosierung von ultravioletter Sonnenstrahlung auf das
- Buchanan, B.B., Gruissem, W. and Jones, R.L. 2000. *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*, Vol. 40.
- Buch-Pedersen, M.J., Rudashevskaya, E.L., Berner, T.S., Venema, K. and Palmgren, M.G. 2006. Potassium as an intrinsic uncoupler of the plasma membrane H⁺-ATPase. *The Journal of Biological Chemistry* 281, 38285–38292.
- Budak, M., 2012. Tuzlu alkali toprakların oluşumu, sınıflandırılması ve klasik toprak etüd ve jeostatistik yöntemlerle haritalanması. Gaziosmanpaşa Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Toprak Bilimi ve Bitki Besleme Anabilim Dalı, Doktora Tezi.
- Bussotti, F. Strasser, R.J., Schaub, M. 2007. Photosynthetic behaviour of woody species under high ozone exposure probed with the JIP-test: a review. *Environ. Pollut.*, 147, 430–437.
- Byrt, C.S., Platten, J.D., Spielmeyer, W., James, R.A., Lagudah, E.S., Dennis, E.S. and Munns, R. 2007. HKT1;5-like cation transporters linked to Na⁺ exclusion loci in wheat, *Nax2* and *Kna1*. *Plant Physiology* 143, 1918–1928.
- Byrt, C.S., Xu, B., Krishnan M, Lightfoot, D.J., Athman, A., Jacobs, A.K., Watson-Haigh, N.S., Plett, D., Munns, R., Tester, M. and Gilliam, M. 2014. The Na⁺ transporter, TaHKT1;5-D, limits shoot Na⁺ accumulation in bread wheat. *The Plant Journal* 80, 516–526.
- Campbell, L.C., Raison, J.K. and Brady, C.J. 1976. Response of plant-mitochondria to media of high solute content. *Journal of Bioenergetics and Biomembranes* 8, 121–129.

- Carden, D.E., Walker, D.J., Flowers, T.J. and Miller, A.J. 2003. Single-cell measurements of the contributions of cytosolic Na^+ and K^+ to salt tolerance. *Plant Physiology* 131, 676–683.
- Casati, P. and Walbot, V. 2004. Rapid transcriptome responses of maize (*Zea mays*) to UV-B in irradiated and shielded tissues. *Genome Biology* 5, R16–R16.
- Chartzoulakis, K. S. 1994. Photosynthesis, water relations and leaf growth of cucumber exposed to salt stress. *Scientia Horticulturae* 59: 27–35.
- Chaves, M.M., Flexas, J. and Pinheiro, C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany* 103, 551–560.
- Cheeseman, J.M. 2013. The integration of activity in saline environments: problems and perspectives. *Functional Plant Biology* 40, 759–774.
- Chen Z, Silva H, Klessig DF. Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid. *Science* 1993; 262: 1883-1886.
- Chen, J.A., Xiao, Q.A., Wu, F.H., Dong, X.J., He, J.X., Pei, Z.M. and Zheng, H.L. 2010. Nitric oxide enhances salt secretion and Na^+ sequestration in a mangrove plant, *Avicennia marina*, through increasing the expression of H^+ -ATPase and Na^+/H^+ antiporter under high salinity. *Tree Physiology* 30, 1570–1585.
- Chen, Z., Newman, I., Zhou, M., Mendham, N., Zhang, G. and Shabala, S. 2005. Screening plants for salt tolerance by measuring K^+ flux: a case study for barley. *Plant Cell and Environment* 28, 1230–1246.
- Chen, Z., Silva, H. ve Klessig, D., F., 1993. Active Oxygen Species in the Induction of Plant Systemic Acquired Resistance by Salicylic Acid, *Science*, 262, 1883-1886.
- Chen, Z.H., Pottosin, II, Cuin, T.A., Fuglsang, A.T., Tester, M., Jha, D., Zepeda-Jazo, I., Zhou, M.X., Palmgren, M.G., Newman, I.A. and Shabala, S. 2007. Root plasma membrane transporters controlling K^+/Na^+ homeostasis in salt-stressed barley. *Plant Physiology* 145, 1714–1725.
- Chinnusamy, V., Jagendorf, A., and Zhu, J.K., 2005. Understanding and improving salt tolerance in plants, *Crop Science*, 45: 437-448.
- Choukr-Allah, R. 1996. The potential of halophytes in the development and rehabilitation of arid and semi-arid zones. In: Choukr-Allah, R., Malcolm, C.V. and Hamdy, A. (eds) *Halophytes and Biosaline Agriculture*. Marcel Dekker, New York, pp. 3–13.
- Christianson, M. L., and Duffy, S. H., 2002. Dose-dependent effect of salicylates in a moss, *Funaria hygrometrica*. *J. Plant Growth Regul.*, 21: 200-208.
- Claeys, H., Van Landeghem, S., Dubois, M., Maleux, K. and Inzé, D. 2014. What is stress? Dose-response effects in commonly used in vitro stress assays. *Plant Physiology* 165, 519–527.
- Cleland, C. F., and Ajami, A., 1974. Identification of a flower-inducing factor, isolated aphid honeydew as being salicylic acid. *Plant Physiol.*, 54: 904-906.

- Cleland, C. F., and Tanaka, O., 1979. Effect of day length on the ability of salicylic acid to induce flowering in the long-day *Lema gibba* G3 and the short-day plant *Lema paucicostata* 6746. *Plant Physiol.*, 64: 421-424.
- Colmenero-Flores, J.M., Martinez, G., Gamba, G., Vazquez, N., Iglesias, D.J., Brumos, J. and Talon, M. 2007. Identification and functional characterization of cation-chloride cotransporters in plants. *Plant Journal* 50, 278–292..
- Colmer, T.D., Flowers, T.J. and Munns, R. 2006. Use of wild relatives to improve salt tolerance in wheat. *Journal of Experimental Botany* 57, 1059–1078.
- Colville, L. and Smirnoff, N. 2008. Antioxidant status, peroxidase activity, and PR protein transcript levels in ascorbate-deficient *Arabidopsis thaliana* vtc mutants. *Journal of Experimental Botany* 59, 3857–3868.
- Cornelia, P., A.T. Bogdan, I. Inate, A. Chis and V. Borbely. 2011. Exogenous salicylic acid involvement ameliorating the negative effects of salt stress in wheat plants in vegetative stage. *Plant Physiol.* 8511: 137-146.
- Corvin, D.L., Lesch, S. M., 2005. Characterizing soil spatial variability with apparent soil electrical conductivity. 1. Survey protocols *Science Direct Computers and Electronics in Agriculture* 46:103-133.
- Cotsaftis, O., Plett, D., Shirley, N., Tester, M. and Hrmova, M. 2012. A two-staged model of Na^+ exclusion in rice explained by 3D modelling of HKT transporters and alternative splicing. *PloS ONE* 7, e39865.
- Cramer, G.R. and Bowman, D.C. 1991. Kinetics of maize leaf elongation. I. Increased yield threshold limits shortterm, steady-state elongation rates after exposure to salinity. *Journal of Experimental Botany* 42, 1417–1426.
- Cuin, T.A., Betts, S.A., Chalmandrier, R. and Shabala, S. 2008. A root's ability to retain K^+ correlates with salt tolerance in wheat. *Journal of Experimental Botany* 59, 2697–2706.
- Cuin, T.A., Bose, J., Stefano, G., Jha, D., Tester, M., Mancuso, S. and Shabala, S. 2011. Assessing the role of root plasma membrane and tonoplast Na^+/H^+ exchangers in salinity tolerance in wheat: in planta quantification methods. *Plant Cell and Environment* 34, 947–961.
- Cuin, T.A., Miller, A.J., Laurie, S.A. and Leigh, R.A. 2003. Potassium activities in cell compartments of saltgrown barley leaves. *Journal of Experimental Botany* 54, 657–661.
- Cuin, T.A., Parsons, D. and Shabala, S. 2010. Wheat cultivars can be screened for NaCl salinity tolerance by measuring leaf chlorophyll content and shoot sap potassium. *Functional Plant Biology* 37, 656–664.
- Cushman, J.C. 2007. Salt tolerance, salt accumulation, and ionic homeostasis in an epidermal bladder-cell-less mutant of the common ice plant *Mesembryanthemum crystallinum*. *Journal of Experimental Botany* 58, 1957–1967.
- Cutt, J., R. ve Klessig, D., F., 1992. Salicylic Acid in Plants: A Changing Perspective, *J. Pharm. Technol.*, 16, 26-34.

- Çiçek, N. ve 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.
- Daneshmand, F., Arvin, M.J., Kalantari, K.M., 2010. Physiological responses to NaCl stress in three wild species of potato in vitro. *Acta Physiol. Plant* 32, 91–101.
- Davenport, R., James, R.A., Zakrisson-Plogander, A., Tester, M. and Munns, R. 2005. Control of sodium transport in durum wheat. *Plant Physiology* 137, 807–818.
- Davenport, R.J. and Tester, M. 2000. A weakly voltage-dependent, nonselective cation channel mediates toxic sodium influx in wheat. *Plant Physiology* 122, 823–834.
- Davenport, R.J., Muñoz-Mayor, A., Jha, D., Essah, P.A., Rus, A. and Tester, M. 2007. The Na⁺ transporter AtHKT1;1 controls retrieval of Na⁺ from the xylem in *Arabidopsis*. *Plant Cell and Environment* 30, 497–507.
- Davenport, R.J., Reid, R.J. and Smith, F.A. 1997. Sodium-calcium interactions in two wheat species differing in salinity tolerance. *Physiologia Plantarum* 99, 323–327.
- Davies, W.J., Kudoyarova, G. and Hartung, W. 2005. Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought. *Journal of Plant Growth Regulators* 24, 285–295.
- De Boer, A.H. and Volkov, V. 2003. Logistics of water and salt transport through the plant: structure and functioning of the xylem. *Plant Cell and Environment* 26, 87–101.
- De Schepper, V., De Swaef, T., Bauweraerts, I. and Steppe, K. 2013. Phloem transport: a review of mechanisms and controls. *Journal of Experimental Botany* 64, 4839–4850.
- De Vleeschauwer, D., Gheysen, G., and Höfte, M. (2013). Hormone defense networking in rice: tales from a different world. *Trends Plant Sci.* 18, 555–565. doi: 10.1016/j.tplants.2013.07.002
- Deef, H.E., 2007. Influence of salicylic acid on stress tolerance during seed germination of *Triticum aestivum* and *Hordeum vulgare*. *Advances in Biological Research*, 1, 40–48.
- Delauney, A.J. and Verma, D.P.S. 1993. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant Journal* 4, 215–223.
- Demidchik, V. and Maathuis, F.J.M. 2007. Physiological roles of nonselective cation channels in plants: from salt stress to signalling and development. *New Phytologist* 175, 387–404.

- Demidchik, V., Cuin, T.A., Svistunenko, D., Smith, S.J., Miller, A.J., Shabala, S., Sokolik, A. and Yurin, V. 2010. Arabidopsis root K⁺-efflux conductance activated by hydroxyl radicals: single-channel properties, genetic basis and involvement in stress-induced cell death. *Journal of Cell Science* 123, 1468–1479.
- Demidchik, V., Davenport, R.J. and Tester, M. 2002. Nonselective cation channels in plants. *Annual Review of Plant Biology* 53, 67–107.
- Demidchik, V., Shabala, S.N., Coutts, K.B., Tester, M.A. and Davies, J.M. 2003. Free oxygen radicals regulate plasma membrane Ca²⁺ and K⁺- permeable channels in plant root cells. *Journal of Cell Science* 116, 81–88.
- Demidchik, V., Shang, Z.L., Shin, R., Thompson, E., Rubio, L. et al. 2009. Plant extracellular ATP signalling by plasma membrane NADPH oxidase and Ca²⁺ channels. *Plant Journal* 58, 903–913.
- Demiral, T., T  urkan, I., 2005. Comparative lipid peroxidation, antioxidant defense systems and proline content in roots of two rice cultivars differing in salt tolerance. *Environ. Exp. Bot.* 53 (3), 247e257.
- Dempsey, D. M. A., and Klessig, D. F. (2017). How does the multifaceted plant hormone salicylic acid combat disease in plants and are similar mechanisms utilized in humans? *BMC Biol.* 15:23. doi: 10.1186/s12915-017-0364-8.
- Dong, C., Wang, X. and Shang, Q., 2011. Salicylic acid regulates sugar metabolism that confers tolerance to salinity stress in cucumber seedlings. *Scientia Horticulturae*, 129, 629–636.
- Donoso, P., Mill, J.G., Oneill, S.C. and Eisner, D.A. 1992. Fluorescence measurements of cytoplasmic and mitochondrial sodium concentration in rat ventricular myocytes. *Journal of Physiology-London* 448, 493–509.
- Drazic, G. ve Mihailovic, N., 2005. Modification of Cadmium Toxicity in Soybean Seedlings by Salicylic Acid, *Plant Science*, 168, 511-517. Proc. Scientific Meeting on Forestry, Livestock and Agriculture Mexico, 112.
- Dubcovsky, J., Maria, G.S., Epstein, E., Luo, M.C. and Dvoř  k, J. 1996. Mapping of the K⁺/Na⁺ discrimination locus Kna1 in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 92, 448–454.
- Dunin, F.X., Smith, C.J., Zegelin, S.J., Leuning, R., Denmead, O.T. and Poss, R. 2001. Water balance changes in a crop sequence with lucerne. *Australian Journal of Agricultural Research* 52, 247–261.
- Durner, J. ve Klessig, D., F., 1995. Inhibition of Ascorbate Peroxidase by Salicylic Acid and 2,6-Dichloroisonicotinic Acid, two Inducers of Plant Defense Responses, *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 92, 11312-11316.
- Dvoř  k, J., Noaman, M.M., Goyal, S. and Gorham, J. 1994. Enhancement of the salt tolerance of *Triticum turgidum* L. by the Kna1 locus transferred from the *Triticum aestivum* L. chromosome 4D by homoeologous recombination. *Theoretical and Applied Genetics* 87, 872–877.

- Eberhard, S., Doubrava, N., Marta, V., Mohnen, D., Southwick, A. et al. 1989, Pectic cell wall fragments regulate tobacco thin cell layer explant morphogenesis. *Plant Cell*, 1: 747-755.
- El-Tayeb, M., A., 2005. Response of Barley Grains to the Interactive Effect of Salinity and Salicylic Acid, *Plant Growth Regulation*, 45, 215-224.
- Einhellig, F. A. 1986. Mechanisms and modes of action of allelochemicals. In *The Science of Allelopathy*, ed. A. R. Putnam, C. S. Tang. New York: John Wiley & Sons. 317 pp.
- Ekmekçi, E., Apan, M., Kara, T., 2005. Tuzluluğun bitki gelişimine etkisi. *OMÜ Zir. Fak. Dergisi*, 20(3):118-125.
- El Tayeb, M. A., 2005. Response of barley grains to the interactive effect of salinity and salicylic acid. *Plant Growth Regul.*, 45: 215-224.
- El-Basyouni, S., Chen, D., Ibrahim, R., Neish, A.C., and Towers, G. H. N., 1964. The biosynthesis of hydroxybenzoic acids in higher plants. *Phytochem.* 3: 485-492.
- Elhindi, K. M., Al-Amri, S. M., Abdel-Salam E. M. & N. A. Al-Suhaibani, 2017. Effectiveness of salicylic acid in mitigating salt-induced adverse effects on different physiobiochemical attributes in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.), *Journal Of Plant Nutrition* 2017, Vol. 40, No. 6, 908–919 <http://dx.doi.org/10.1080/01904167.2016.1270311>
- El-Katony, T. M., El-Bastawisy, Z.M., El-Ghareeb, S.S., 2019. Timing of salicylic acid application affects the response of maize (*Zea mays* L.) hybrids to salinity stress, *Heliyon* 5: e01547.
- Ellis, B. E., and Amichein, N., 1971. The “NH-shift” during aromatic orthohydroxylation in higher plants. *Phytochem.*, 10: 3069-3072.
- Erasalan, F., Inal, A., Gunes, A., Alpaslan, M., 2007. Impact of exogenous salicylic acid on the growth, antioxidant activity and physiology of carrot plants subjected to combined salinity and boron toxicity. *Sci. Hort.* 113, 120–128.
- Erdal S, Aydın M, Genisel M, Taspınar MS, Dumlupınar R, Kaya O, Gorcek Z (2011) Effects of salicylic acid on wheat salt sensitivity. *Afr J Biotechnol* 10:5713–5718
- Esan, A.M., Olaiya, C.O., 2016. Effect of salicylic acid (SA) seeds soaking on the NaCl salt stress induced changes in soluble sugar and protein accumulation in organs of two genotypes of okra plants. *Afr. J. Plant Sci.* 10 (6), 105e110.
- Ezzat-Ollah, E., Shakiba, M.R., Mahboob, S.A., Hoshang, A., Mahmood, T., 2007. Water stress, antioxidant enzyme activity and lipid peroxidation in wheat seedling. *Int. J. Food Agric. Environ.* 5, 149–153.
- Fahad, S., Bano, A., 2012. Effect of salicylic acid on physiological and biochemical characterization of maize grown in saline area. *Pakistan J. Bot.* 44 (4), 1433e1438.

- Fariduddin, Q., Hayat, S., and Ahmad, A., 2003. Salicylic acid influences net photosynthetic rate, carboxylation efficiency, nitrate reductase activity and seed yield in *Brassica juncea*. *Photosynthetica*, 41: 281-284.
- Farjam, S., Kazemi-Arbat, H., Siosemardeh, A., Yarnia, M., Rokhzadi, A., 2015. Effects of salicylic and ascorbic acid applications on growth, yield, water use efficiency and some physiological traits of chickpea (*Cicer arietinum* L.) under reduced irrigation. *Legume Res. Int. J.* 38 (1), 66e71.
- Farooq, M., Hussain, M., Wakeel, A., Siddique, K.H., 2015. Salt stress in maize: effects, resistance mechanisms, and management. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 35 (2), 461e481.
- Farrant, J.M., 2000. A comparison of mechanisms of desiccation tolerance among three angiosperm resurrection plant species. *Plant Ecology*, 151, 29-39.
- Fayez K.A., Bazaid, S. A., 2014. Improving drought and salinity tolerance in barley by application of salicylic acid and potassium nitrate, *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 13, 45–55.
- Fayez, K.A., 2000. Action of photosynthetic diuron herbicide on cell organelles and biochemical constituents of the leaves of two soybean cultivars. *Pest. Biochem. Physiol.* 66, 105–115.
- Fernandes-Buces, N., siebe, C., Cram, S., Palacio, J.L., 2006. Mapping soil salinity using a combined spectral response index for bare soiland vegetation: A Case Study in the Former Lake Texcoco, Mexico., *Journal of Arid Environments* Elsevier.
- Flowers, T.J. 1974. Salt tolerance in *Suaeda maritima* (L.) Dum. A comparison of mitochondria isolated from green tissues of *Suaeda* and *Pisum*. *Journal of Experimental Botany* 25, 101–110.
- Flowers, T.J. and Colmer, T.D. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist* 179, 945–963.
- Flowers, T.J. and Dalmond, D. 1992. Protein synthesis in halophytes: the influence of potassium, sodium and magnesium in vitro. *Plant and Soil* 146, 153–161.
- Flowers, T.J. and Hanson, J.B. 1969. The effect of reduced water potential on soybean mitochondria. *Plant Physiology* 44, 939–945.
- Flowers, T.J., Colmer, T.D. and Munns, R. 2015. Sodium chloride toxicity and the cellular basis of salt tolerance in halophytes. *Annals of Botany* 115, 419–431.
- Foreman, J., Demidchik, V., Bothwell, J.H.F., Mylona, P., Miedema, H., Torres, M.A., Linstead, P., Costa, S., Brownlee, C., Jones, J.D.G., Davies, J.M. and Dolan, L. 2003. Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth. *Nature* 422, 442–446.
- Foyer, C.H. and Noctor, G. 2005. Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant Cell and Environment* 28, 1056–1071.

- Frensch, J. and Hsiao, T.C. 1994. Transient responses of cell turgor and growth of maize roots as affected by changes in water potential. *Plant Physiology* 104, 247–54.
- Fricke, W. 2004. Rapid and tissue-specific accumulation of solutes in the growth zone of barley leaves in response to salinity. *Planta* 219, 515–525.
- Fricke, W. and Peters, W.S. 2002. The biophysics of leaf growth in salt-stressed barley. A study at the cell level. *Plant Physiology* 129, 374–388.
- Fricke, W., Akhiyarova, G., Veselov, D. and Kudoyarova, G. 2004. Rapid and tissue-specific changes in ABA and in growth rate response to salinity in barley leaves. *Journal of Experimental Botany* 55, 1115–1123.
- Fricke, W., Akhiyarova, G., Wei, W., Alexandersson, E., Miller, A., Kjellbom, P.O., Richardson, A., Wojciechowski, T., Schreiber, L., Veselov, D., Kudoyarova, G. and Volkov, V. 2006. The short-term growth response to salt of the developing barley leaf. *Journal of Experimental Botany* 57, 1079–1095.
- Gabriace, B., Werck-Reichhart, D., Teutsch, H., and Durst, F., 1991. Purification and immunocharacterization of a plant cytochrome P450: the cinnamic acid 4-hydroxylase. *Arch. Biochem. Biophys.*, 288: 302-309.
- Ganesan, V. And G. Thomas, 2001. Salicylic acid response in rice: influence of salicylic acid on H_2O_2 accumulation and oxidative stress. *Plant Sci.*, 160: 1095-106.
- Garbarino, J. and Dupont, F.M. 1988. NaCl induces a Na^+/H^+ antiport in tonoplast vesicles from barley roots. *Plant Physiology* 86, 231–236.
- Garcia, A., Rizzo, C.A., Ud-Din, J., Bartos, S.L., Senadhira, D., Flowers, T.J. and Yeo, A.R. 1997. Sodium and potassium transport to the xylem are inherited independently in rice, and the mechanism of sodium: potassium selectivity differs between rice and wheat. *Plant Cell and Environment* 20, 1167–1174.
- Garciadeblás, B., Benito, B. and Rodríguez-Navarro, A. 2001. Plant cells express several stress calcium ATPases but apparently no sodium ATPase. *Plant and Soil* 235, 181–192.
- Gaspar, T., Franck, T., Bisbis, B., Kevers, C., Jouve, L., Hausman, J.F. and Dommes, J. 2002. Concepts in
- Gassmann, W., Rubio, F. and Schroeder, J.I. 1996. Alkali cation selectivity of the wheat root high-affinity potassium transporter HKT1. *Plant Journal* 10, 869–882.
- Gattineni, J. and Baum, M. 2015. Developmental changes in renal tubular transport – an overview. *Pediatric Nephrology* 30, 2085–2098.
- Gautam, S. and Singh, P.K., 2009. Salicylic acid-induced salinity tolerance in corn grown under NaCl stress. *Acta Physiologia Plantarum*, 31, 1185–1190.
- Gaxiola, R.A., Rao, R., Sherman, A., Grisafi, P., Alper, S.L. and Fink, G.R. 1999. The *Arabidopsis thaliana* proton transporters, AtNhx1 and Avp1, can function in cation detoxification in yeast. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96, 1480–1485.

- Gaymard, F., Pilot, G., Lacombe, B., Bouchez, D., Bruneau, D., Boucherez, J., Michaux-Ferriere, N., Thibaud, J.B. and Sentenac, H. 1998. Identification and disruption of a plant shaker-like outward channel involved in K⁺ release into the xylem sap. *Cell* 94, 647–655.
- Gechev, T. S., Breusegem, F. V., Stone, J. M., Denev, I. and Laloi, C., 2006. Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death, *BioEssays*, 28:1091-1101.
- Genc, Y., Oldach, K., Taylor, J. and Lyons, G.H. 2016. Uncoupling of sodium and chloride to assist breeding for salinity tolerance in crops. *New Phytologist* 210, 145–156.
- Genty, B., Briantais, J. M. and Baker, N., 1989, The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence, *Biochimica et Biophysica Acta*, 990, 87-92.
- Gestetner, B., and Conn, E. E., 1974. The 2-hydroxylation of transcimannic acid by chloroplasts from *Melilotus alba* Desr. *Arch. Biochem. Biophys.* 163: 617-624.
- Ghafiyehtsanj, E., K. Dilmaghani and H.H. Shoar. 2013. The effects of salicylic acid on some of biochemical characteristics of wheat. *Plant Physiol.* 320-328.
- Ghai, N., Setia, R.C., and Setia, N., 2002. Effects of paclobutrazol and salicylic acid on chlorophyll content, hill activity and yield components in *Brassica napus* L. (cv. GSL-1). *Phytomorphol.*, 52: 83-87.
- Ghassemi, F., Jakeman, A.J. and Nix, H.A. 1995. *Salinisation of Land and Water Resources: Human Causes, Extent, Management and Case Studies*. UNSW Press, Sydney, Australia, and CAB International, Wallingford, UK.
- Gibon, Y., Bessieres, M. A. and Larher, F., 1997, Is glycine betaine a noncompatible solute in higher plants that do not accumulate it? *Plant, Cell and Environment*, 20, 329-340.
- Gibson, T.S., Speirs, J. and Brady, C.J. 1984. Salt-tolerance in plants. II. In vivo translation of m-RNAs from salt-tolerant and salt-sensitive plants on wheat germ ribosomes. Responses to ions and compatible organic solutes. *Plant, Cell and Environment* 7, 579–587.
- Gimmler, H. 2000. Primary sodium plasma membrane ATPases in salt-tolerant algae: facts and fictions. *Journal of Experimental Botany* 51, 1171–1178.
- Glass, A. D., 1973. Influence of phenolic acids on ion uptake. I. Inhibition of phosphate uptake. *Plant Physiol.*, 51: 1037-1041.
- Glenn, E.P., Brown, J.J. and Blumwald, E. 1999. Salt tolerance and crop potential of halophytes. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18, 227–255.
- Golldack, D. and Dietz, K.J. 2001. Salt-induced expression of the vacuolar H⁺-ATPase in the common ice plant is developmentally controlled and tissue specific. *Plant Physiology* 125, 1643–1654.
- Gomez, L., Blanca, L. ve Antonio, C., S., 1993. Evidence of the Beneficent Action of the Acetyl Salicylic Acid on Wheat Genotypes Yield Under Restricted Irrigation. In:

- Gordon, L. K., Minibayeva, F. V., Ogerodnikova, T. I., Rakhmatullina, D. F., Tzentzevitzky, A. N., Maksyutin, D. A., and Valitova, J. N., 2002. Salicylic acid induced dissipation of the proton gradient on the plant cell membrane. *Doklady Biol. Sci.*, 387: 581-583.
- Gorham, J., Bristol, A., Young, E.M. and Jones, R.G.W. 1991. The presence of the enhanced K/Na discrimination trait in diploid *Triticum* species. *Theoretical and Applied Genetics* 82, 729–736.
- Gorham, J., Jones, R.G.W. and McDonnell, E. 1985. Some mechanisms of salt tolerance in crop plants. *Plant and Soil* 89, 15–40.
- Goto, N., 1981. Enhancement of gibberellic acid by 5-bromodeoxyuridine, salicylic acid and benzoic acid on the flowering of *Arabidopsis thaliana*. *Arabidopsis Inf. Serv.*, 18: 157-160.
- Govindjee, G. 2004. Chlorophyll a fluorescence: a bit of basics and history. In: Papageorgiou, Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis. Springer, Ordrecht, pp., 1–42.
- Greenway, H. and Munns, R. 1980. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annual Review of Plant Physiology* 31, 149–190.
- Greenway, H. and Osmond, C.B. 1972. Salt responses of enzymes from species differing in salt tolerance. *Plant Physiology* 49, 256–259.
- Greenway, H. and Setter, T. 1979. Na^+ , Cl^- and K^+ concentrations in *Chlorella emersonii* exposed to 100 and 335 mM NaCl. *Australian Journal of Plant Physiology* 6, 61–67.
- Griffiths, L. A. 1958. Occurrence of gentisic acid in plant tissues. *Nature* 182:733–34.
- Gunes, A., A. Inal, M. Alpaslan, N. Cicek, E. Guneri, F. Eraslan and T. Guzelordu. 2005. Effects of exogenously applied salicylic acid on the induction of multiple stress tolerance and mineral nutrition in maize (*Zea mays* L.). *Arch. Agron. Soil Sci.*, 51: 687-695.
- Gunes, A., Inal, A., Alpaslan, M., Eraslan, F., Guneri-Bagci, E. ve Cicek, N., 2007. Salicylic Acid Induced Changes on Some Physiological Parameters Symptomatic for Oxidative Stress and Mineral Nutrition in Maize (*Zea mays* L.) Grown under Salinity, *Journal of Plant Physiology*, 164, 728–736.
- Gzik, A., 1996. Accumulation of Proline and Pattern of A-Amino Acids in Sugar Beet Plants in Response to Osmotic, Water and Salt Stress, *Environmental and Experimental Botany*, 36, 29–38.
- H.K. (ed.) Applications of Chlorophyll Fluorescence in Photosynthesis Research, Stress Physiology, Hydrobiology and Remote Sensing. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 129–142.
- Hahlbrock, K., Scheel, D. 1989. Physiology and molecular biology of phenylpropanoid metabolism. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40: 347-69.

- Halvorson, A.D. 1990. Management of dryland saline seeps. In: Tanji, K.K. (ed.) *Agricultural Salinity Assessment and Management*. ACSE Manuals and Reports on Engineering Practice, No. 71. American Society of Civil Engineers, New York, pp. 372–392.
- Hamada, A. M., and Al-Hakimi, A. M. A., 2001. Salicylic acid versus salinity-droughtinduced stress on wheat seedlings. *Rostl. Vyr.*, 47: 444-450.
- Hamdy, A. 1996. Saline irrigation: assessment and management techniques. In: Choukr-Allah, R., Malcolm, C.V. and Hamdy, A. (eds) *Halophytes and Biosaline Agriculture*. Marcel Dekker, New York, pp. 147–180.
- Hameed, A., Bibi, N., Akhter, J., Iqbal, N., 2011. Differential changes in antioxidants, proteases, and lipid peroxidation in flag leaves of wheat genotypes under different levels of water deficit conditions. *Plant Physiol. Biochem.* 49, 178–185.
- Harborne, J. B., 1980. Plant phenolics. In: *Secondary Plant Products*. E. A. Bell, B. V. Charlwood (ed.), Springer Verlag, Berlin, 329-402 p.
- Harper, J. P., and Balke, N. E., 1981. Characterization of the inhibition of K⁺ absorption in oat roots by salicylic acid. *Plant Physiol.*, 68: 1349-1353.
- Harper, J. P., and Balke, N. E., 1981. Characterization of the inhibition of K⁺ absorption in oat roots by salicylic acid. *Plant Physiol.*, 68: 1349-1353.
- Hayat S, Fariduddin Q, Ali B, Ahmad A. 2005. Effect of salicylic acid on growth and enzyme activities of wheat seedlings. *Acta Agron. Hung.* 53: 433-437.
- Hayat, Q., Hayat, S., Irfan, M. ve Ahmad, A., 2010. Effect of Exogenous Salicylic Acid Under Changing Environment: A Review, *Environmental and Experimental Botany*, 68, 14-25.
- Hayat, S., Fariduddin, Q., Ali, B., and Ahmad, A., 2005. Effect of salicylic acid on growth and enzyme activities of wheat seedlings. *Acta Agron. Hung.*, 53: 433-437.
- He, C. Y., Zhang, J.S., and Chen, S.Y., 2002. A soybean gene encoding a proline-rich protein is regulated by salicylic acid, an endogenous circadian rhythm and by various stresses. *Theor. Appl. Gen.*, 104: 1125-1131.
- He, Y. and Zhu, Z.J., 2008. Exogenous salicylic acid alleviates NaCl toxicity and increases antioxidative enzyme activity in *Lycopersicon esculentum*. *Biologia Plantarum*, 52, 792–795.
- Hedrich, R. 2012. Ion channels in plants. *Physiological Reviews* 92, 1777–1811.
- Hernández, J., A., Jiménez, A., Mullineaux, P. ve Sevilla, F., 2000. Tolerance of Pea (*Pisum sativum* L.) to Long-Term Salt Stress is Associated with Induction of Antioxidant Defenses, *Plant Cell Environment*, 23, 853–862.
- Hew, C. S . 1 987. The effects of 8-hydroxyl quinoline sulphate, acetylsalicylic acid and sucrose on bud opening of *Oncidium* flowers . *J. Hart. Sci.* 62:75-78
- Hichem, H., El Naceur, A., Mounir, D., 2009. Effects of salt stress on photosynthesis, PSII photochemistry and thermal energy dissipation in leaves of two corn (*Zea mays* L.) varieties. *Photosynthetica* 47 (4), 517e526.

- Hoagland, D.R. , 1920. Optimum nutrient solutions for plants, *Sci.* 52 (1354), 562-564.
- Hopkins, W.G. 1999. *Introduction to Plant Physiology*, 2nd edn. Wiley, New York.
- Horneck, D.A., Ellsworth, J.W., Hopkins, B.G., Sullivan, D.M., Steven, R.G., 2007. Managing salt-affected soils for crop production. A Pacific Northwest Extension. Oregon State University.
- Horvath, E., Brunner, S., Bela, K., Papdi, C., Szabados, L., Tari, I., Csiszar, J., 2015. Exogenous salicylic acid-triggered changes in the glutathione transferases and peroxidases are key factors in the successful salt stress acclimation of *Arabidopsis thaliana*. *Funct. Plant Biol.* 42 (12), 1129e1140.
- Horváth, E., Szalai, G., and Janda, T. (2007). Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling. *J. Plant Growth Regul.* 26, 290–300. doi: 10.1007/s00344-007-9017-4
- Horváth, E., Szalai, G., and Janda, T. (2007). Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling. *J. Plant Growth Regul.* 26, 290–300. doi: 10.1007/s00344-007-9017-4
- Hsu, S., Y. ve Kao, C., H., 2003. Differential Effect of Sorbitol and Polyethylene Glycol on Antioxidant Enzymes in Rice Leaves, *Plant Growth Regulation*, 39, 83–90.
- Hu, Y. and Schmidhalter, U. 1998. Spatial distributions and net deposition rates of mineral elements in the elongating wheat (*Triticum aestivum* L.) leaf under saline soil conditions. *Planta* 204, 212–219.
- Huang, S., Spielmeyer, W., Lagudah, E.S. and Munns, R. 2008. Comparative mapping of HKT genes in wheat, barley and rice, key determinants of Na⁺ transport and salt tolerance. *Journal of Experimental Botany* 59, 927–937.
- Huang, S., Spielmeyer, W., Lagudah, E.S., James, R.A., Platten, J.D., Dennis, E.S. and Munns, R. 2006. A sodium transporter (HKT7) is a candidate for Nax1, a gene for salt tolerance in durum wheat. *Plant Physiology* 142, 1718–1727.
- Hummel, I., Pantin, F., Sulpice, R., Piques, M., Rolland, G., Dauzat, M., Christophe, A., Pervent, M., Bouteille, M., Stitt, M., Gibon, Y. and Muller, B. 2010. *Arabidopsis* plants acclimate to water deficit at low cost through changes of carbon usage: an integrated perspective using growth, metabolite, enzyme, and gene expression analysis. *Plant Physiology* 154, 357–372.
- Huner, N. P. A., Maxwell, D. P., Gray, G. R., Savitch, L. V., Krol, M., Ivanov, A. G. and Falk, S., 1996, Sensing environmental temperature change through imbalances between energy supply and energy consumption: Redox state of photosystem II, *Physiologia Plantarum*, 98, 358-364.
- Hunt, S., 2003, Measurement of photosynthesis and respiration in plants, *Physiologia Plantarum*, 117, 314-325.
- Hussain K, Nawaz K, Majeed A, Ilyas U, Lin F, Ali K, Nisar MF, 2011. Role of exogenous salicylic acid applications for salt tolerance in violet (*Viola odorata* L.). *Sarhad J Agric* 27:171–175

- Hussain, M., Malik, M.A., Farooq, M., Ashraf, M.Y., Cheema, M.A., 2008. Improving drought tolerance by exogenous application of glycinebetaine and salicylic acid in sunflower. *J. Agro. Crop Sci.* 194, 193–199.
- Hussein, M.M., Balbaa, L.K., Gaballah, M.S., 2007. Salicylic acid and salinity effects on growth of maize plants. *Res. J. Agric. Biol. Sci.* 3 (4), 321e328.
- Idrees, M., Khan, M.M.A., Aftab, T., Naeem, M., Hashmi, N., 2010. Salicylic acid-induced physiological and biochemical changes in lemongrass varieties under water stress. *J. Plant Int.* 5, 293–303.
- Idrees, M., M. Naeem, M. N. Khan, A. Tariq, M. A. Khan, and M. Moinuddin. 2011. Alleviation of salt stress in lemongrass by salicylic acid. *Protoplasma* doi: 10.1007/s00709-011-0314-1.
- Igarashi, Y., Yoshiba, Y., Sanada, Y., Yamaguchi-Shinozaki, K., Wada, K. and Shinozaki, K. 1997. Characterization of the gene for $\Delta(1)$ -pyrroline-5-carboxylate synthetase and correlation between the expression of the gene and salt tolerance in *Oryza sativa* L. *Plant Molecular Biology* 33, 857–865.
- Inada, M., Ueda, A., Shi, W. M., and Takabe, T., 2005. A stress-inducible plasma membrane protein 3 (AcPMP3) in a monocotyledonous halophyte, *Aneurolepidium chinense*, regulates cellular Na⁺ and K⁺ accumulation under salt stress. *Planta*, 220: 395-402.
- Irigoyen, J.J., Emerich, D.W., Sanchez-Diaz, M., 1992. Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. *Physiol. Plant* 84, 55–60.
- Jacoby, R.P., Che-Othman, M.H., Millar, A.H. and Taylor, N.L. 2016. Analysis of the sodium chloride-dependent respiratory kinetics of wheat mitochondria reveals differential effects on phosphorylating and non-phosphorylating electron transport pathways, *Plant Cell and Environment* 39, 823–833.
- Jain, A., and Srivastava, H. S., 1981. Effect of salicylic acid on nitrate reductase activity in maize seedlings. *Physiol. Plant.*, 51: 339-342.
- James, R.A., Davenport, R.J. and Munns, R. 2006. Physiological characterisation of two genes for Na⁺ exclusion in durum wheat: Nax1 and Nax2. *Plant Physiology* 142, 1537–1547.
- James, R.A., Rivelli, A.R., Munns, R. and von Caemmerer, S. 2002. Factors affecting CO₂ assimilation, leaf injury and growth in salt-stressed durum wheat. *Functional Plant Biology* 29, 1393–1403.
- Jansen, M., A., K., and Potters, G., 2017. *Stress: The way of life*. CAB International, *Plant Stress Physiology*, 2nd Edition (ed. S. Shabala).
- Jayakannan, M., J. Bose, O. Babourina, Z. Rengel, and S. Shabala. 2013. Salicylic acid improves salinity tolerance in *Arabidopsis* by restoring membrane potential and preventing salt-induced K⁺ loss via a GORK channel. *Journal of Experimental Botany* 64(8):2255–2268. doi:10.1093/jxb/ert085.

- Jeschke, W.D. 1984. K^+ - Na^+ exchange at cellular membranes, intracellular compartmentation of cations, and salt tolerance. In: Staples, R.C. (ed.) *Salinity Tolerance in Plants: Strategies for Crop Improvement*. Wiley, New York, pp. 37–66.
- Jeschke, W.D., Aslam, Z. and Greenway, H. 1986. Effects of NaCl on ion relations and carbohydrate status of roots and on osmotic regulation of roots and shoots of *Atriplex amnicola*. *Plant, Cell and Environment* 9, 559–569.
- Jeschke, W.D., Wolf, O. and Hartung, W. 1992. Effect of NaCl salinity on flows and partitioning of C, N, and mineral ions in whole plants of white lupin, *Lupinus albus* L. *Journal of Experimental Botany* 43, 777–788.
- Jini, D., Joseph, B., 2017. Physiological mechanism of salicylic acid for alleviation of salt stress in rice. *Rice Sci.* 24 (2), 97e108.
- Jou, Y., Wang, Y.L. and Yen, H.C.E. 2007. Vacuolar acidity, protein profile, and crystal composition of epidermal bladder cells of the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum*. *Functional Plant Biology* 34, 353–359.
- Julkowska, M.M. and Testerink, C. 2015. Tuning plant signaling and growth to survive salt. *Trends in Plant Science* 20, 586–594.
- Kacar, B. Katkat, V., Öztürk., G. 2006. *Bitki Fizyolojisi* (2. baskı), Nobel Yayın Dağıtım, ISBN, 9789755918334.
- Kahn, V. M. N., Avivi-Bieise and D. von Wettstein, 1976. Genetic regulation of chlorophyll synthesis analyzed with double mutants in barley. In: Bhuchler, T. (ed). *Genetics and Biogenesis of chloroplasts and Mitochondria*, pp 119-131. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam.
- Kalaji, H. Govindjee, M., Bosa, K., Kos'cielniak, J., Gołaszewska, K.Z. 2011. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces. *Env. Exp. Bot.*, 73, 64–72.
- Kautsky, H., Appel, W. and Amann, H., 1960, Chlorophyllfluorescenz und kohlenassimilation, *Biochemische Zeitschrift*, 322, 277-292.
- Kavi Kishore, P.B., Sangam, S., Amrutha, R.N., Laxmi, P.S., Naidu, K.R., Rao, K.R.S.S., Rao, S., Reddy, K.J., Theriappan, P. and Sreenivasulu, N., 2005. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current Science*, 88, 424–438.
- Kawano, T. and S. Muto. 2000. Mechanism of peroxidase actions for salicylic acid-induced generation of active oxygen species and an increase in cytosolic calcium in tobacco cell suspension. *J. Exp. Bot.*, 51: 658-693.
- Kaydan, D., M. Yagmur and N. Okut. 2007. Effect of salicylic acid on growth and some physiological characters in salt stress wheat. *Tarim Bilimleri Dergisi. Ankara Üniversitesi Ziraat Fakültesi*. 13(2): 114-119.
- Keutgen, A. and E. Pawelzik. 2008. Quality and nutritional value of strawberry fruit under long term salt stress. *Food Chemistry* 107:1413–1420.

- Khan W, Prithiviraj B, Smith DL. Photosynthetic responses of corn and soybean to foliar application of salicylates. *J Plant Physiol* 2003; 160: 485-492.
- Khan, M. I. R., Fatma, M., Per, T. S., Anjum, N. A., and Khan, N. A. (2015). Salicylic acid-induced abiotic stress tolerance and underlying mechanisms in plants. *Front. Plant Sci.* 6:462. doi: 10.3389/fpls.2015.00462
- Khan, W., Prithiviraj, B. ve Smith, D., L., 2003. Photosynthetic Responses of Corn and Soybean to Foliar Application of Salicylates, *Journal of Plant Physiology*, 160, 485-492.
- Khan, W., Prithiviraj, B., and Smith, D. L., 2003. Photosynthetic responses of corn and soybean to foliar application of salicylates. *J. Plant Physiol.* 160: 485-492.
- Khodary, S. F. A., 2004. Effect of salicylic acid on the growth, photosynthesis and carbohydrate metabolism in salt stressed maize plants. *Int. J. Agric. Biol.*, 6: 5-8.
- Khodary, S., E., A., 2004. Effect of Salicylic Acid on the Growth, Photosynthesis and Carbohydrate Metabolism in Salt-Stressed Maize Plants, *International Journal of Agriculture and Biology*, 6, 5-8.
- Khoshbakht, D., Asgharei, M.R., 2015. Influence of foliar-applied salicylic acid on growth, gas-exchange characteristics, and chlorophyll fluorescence in citrus under saline conditions. *Photosynthetica* 53 (3), 410e418.
- Khurana, J. P., and Maheshwari, S. C., 1980. Some effects of salicylic acid on growth and flowering in *Spirodela polyrrhiza* SP20. *Plant Cell Physiol.*, 21: 923-927.
- Khurana, J. P., and Maheshwari, S. C., 1980. Some effects of salicylic acid on growth and flowering in *Spirodela polyrrhiza* SP20. *Plant Cell Physiol.*, 21: 923-927.
- Khurana, J. P., and Maheshwari, S. C., 1987. Floral induction in *Wolffia microscopica* by non-inductive long days. *Plant Cell Physiol.*, 24: 907-912.
- Kilian, J., Whitehead, D., Horak, J., Wanke, D., Weini, S., Batistic, O., D'Angelo, C., Bornberg-Bauer, E., Kingsbury, R.A. and Epstein, E. 1986. Salt sensitivity in wheat a case for specific ion toxicity. *Plant Physiology* 80, 651–654.
- Kim, S. T., Kim, S. G., Hwang, D. H., Kang, S. Y., Koo, S. C., Cho, M. J., and Kang, K. Y., 2004. Expression of a salt-induced protein (SALT) in suspension-cultured cells and leaves of rice following exposure to fungal elicitor and phytohormones. *Plant Cell Rep.*, 23: 256-262.
- Klessig, D. F., Choi, H. W., and Dempsey, D. M. A. (2018). Systemic acquired resistance and salicylic acid: past, present, and future. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 31, 871–888. doi: 10.1094/MPMI-03-18-0067-CR.
- Koca, H., Bor, M., Özdemir, F. ve Türkan, I., 2007. The Effect of Salt Stress on Lipid Peroxidation, Antioxidative Enzymes and Proline Content of Sesame Cultivars, *Environmental and Experimental Botany*, 60, 344–351.
- Köhler, B. and Raschke, K. 2000. The delivery of salts to the xylem. Three types of anion conductance in the plasmalemma of the xylem parenchyma of roots of barley. *Plant Physiology* 122, 243–254.

- Kronzucker, H. and Britto, D.T. 2011. Sodium transport in plants: a critical review. *New Phytologist* 189, 54–81.
- Kronzucker, H.J., Coskun, D., Schulze, L.M., Wong, J.R. and Britto, D.T. 2013. Sodium as a nutrient and toxicant. *Plant and Soil* 369, 1–23.
- Kudla, J. and Harter, K. 2007. The AtGenExpress global stress expression data set: protocols, evaluation and model data analysis of UV-B light, drought and cold stress responses. *The Plant Journal* 50, 347–363.
- Kumar, D. (2014). Salicylic acid signaling in disease resistance. *Plant Sci.* 228, 127–134. doi: 10.1016/j.plantsci.2014.04.014
- Kumar, P., Dube, S. D., and Chauhan, V.S., 1999. Effect of salicylic acid on growth, development and some biochemical aspects of soybean (*Glycine max* L. Merrill). *Ind. J. Plant Physiol.*, 4: 327-330.
- Kumar, P., Dube, S. D., and Chauhan, V.S., 1999. Effect of salicylic acid on growth, development and some biochemical aspects of soybean (*Glycine max* L. Merrill). *Ind. J. Plant Physiol.*, 4: 327-330.
- Kumar, P., Lakshmi, N.J., and Mani, V. P., 2000. Interactive effects of salicylic acid and phytohormones on photosynthesis and grain yield of soybean (*Glycine max* L. Merrill). *Physiol. Mol. Biol. Plants.* 6: 179-186.
- Kumar, P., Lakshmi, N.J., and Mani, V. P., 2000. Interactive effects of salicylic acid and phytohormones on photosynthesis and grain yield of soybean (*Glycine max* L. Merrill). *Physiol. Mol. Biol. Plants.* 6: 179-186.
- Kurusu, T., Kuchitsu, K., Nakano, M., Nakayama, Y. and Iida, H. 2013. Plant mechanosensing and Ca²⁺ transport. *Trends in Plant Science* 18, 227–233.
- Laohavisit, A., Richards, S.L., Shabala, L., Chen, C., Colaco, R. et al. 2013. Salinity-induced calcium signaling and root adaptation in *Arabidopsis* require the calcium regulatory protein Annexin1. *Plant Physiology* 163, 253–262.
- Larcher, W. 1980. *Physiological Plant Ecology*, 2nd edn. Springer, Berlin/Heidelberg/New York.
- Larkindale, J., and Huang, B., 2004. Thermotolerance and antioxidant systems in *Agrostis stolonifera*: Involvement of salicylic acid, abscisic acid, calcium, hydrogen peroxide, and ethylene. *J. Plant Physiol.*, 161: 405-413.
- Larqué-Saavedra, A., 1978. The anti-transpirant effect of acetylsalicylic acid on *Phaseolus vulgaris* L., *Physiol. Plant.*, 43: 126-128.
- Larqué-Saavedra, A., 1979. Stomatal closure in response to acetylsalicylic acid treatment. *Z. Pflanzenphysiol.*, 93 (4): 371-375.
- Laurie, S., Feeney, K.A., Maathuis, F.J.M., Heard, P.J., Brown, S.J. and Leigh, R.A. 2002. A role for HKT1 in sodium uptake by wheat roots. *Plant Journal* 32, 139–149.
- Law, M.Y., Charles, S.A., Halliwell, B., 1983. Glutathione and ascorbic acid in spinach (*Spinacia oleracea*) chloroplasts. *Biochem. J.*, 210, 899-903.

- Layzell, D.B., Pate, J.S., Atkins, C.A. and Canvin, D.T. 1981. Partitioning of carbon and nitrogen and the nutrition of root and shoot apex in a nodulated legume. *Plant Physiology* 67, 30–36.
- Lazof, D. and Läuchli, A. 1991. The nutritional status of the apical meristem of *Lactuca sativa* as affected by NaCl salinization: an electron probe microanalytic study. *Planta* 184, 334–342.
- Leclerc, J.-C. 2003. *Plant Ecophysiology*. Science Publishers, Enfield, CT/Plymouth, UK.
- Lecourieux, D., Mazars, C., Pauly, N., Ranjeva, R. and Pugin, A. 2002. Analysis and effects of cytosolic free calcium increases in response to elicitors in *Nicotiana plumbaginifolia* cells. *The Plant Cell* 14, 2627–2641.
- Lee, S., Lee, E.J., Yang, E.J., Lee, J.E., Park, A.R., Song, W.H. and Park, O.K. 2004. Proteomic identification of annexins, calcium-dependent membrane binding proteins that mediate osmotic stress and abscisic acid signal transduction in *Arabidopsis*. *The Plant Cell* 16, 1378–1391.
- Lee, T. T., and Skoog, F., 1965. Effect of substituted phenols on bud formation and growth of tobacco tissue culture. *Physiol. Plant.*, 18: 386-402.
- Leslie, C. A., and Romani, R. J., 1988. Inhibition of ethylene biosynthesis by salicylic acid. *Plant Physiol.*, 88: 833-837
- Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses: chilling, freezing and high temperature stresses. In: *Physiological Ecology*, Vol. 1. Academic Press, New York, pp. 347–447.
- Li, G., Peng, X., Wei, L. and Kang, G., 2013. Salicylic acid increases the contents of glutathione and ascorbate and temporally regulates the related gene expression in salt-stressed wheat seedlings. *Gene*, 529, 321–325.
- Li, J.Y., Jiang, A.L. and Zhang, W. 2007. Salt stress-induced programmed cell death in rice root tip cells. *Journal of Integrative Plant Biology* 49, 481–486.
- Lichtenthaler, H. K., 1987, Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes, *Methods in Enzymology*, 148, 350-382.
- Lichtenthaler, H.K. 1988. In vivo chlorophyll fluorescence as a tool for stress detection in plants. In: Lichtenthaler,
- Lichtenthaler, H.K. 1998. The stress concept in plants: an introduction. *Annals of the New York Academy of Sciences* 851, 187–198.
- Lichtenthaler, H.K., Ac, A., Marek, M.V., Kalina, J. and Urban, O. 2007. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiology and Biochemistry* 45, 577–588.
- Liu, S.P., Zheng, L.Q., Xue, Y.H., Zhang, Q.A., Wang, L. and Shou, H.X. 2010. Overexpression of OsVP1 and OsNHX1 increases tolerance to drought and salinity in rice. *Journal of Plant Biology* 53, 444–452.
- Long, S. R. 1989. Rhizobium-legume nodulation: life together in the underground. *Cell* 56:203-14

- Lovisollo, C., Perrone, I., Carra, A., Ferrandino, A., Flexus, J., Medrano, H. and Schubert, A. 2010. Drought-induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole-plant level: a physiological and molecular update. *Functional Plant Biology* 37, 98–116.
- Ludlow, M.M. and Muchow, R.C. 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Advances in Agronomy* 43, 107–153.
- Luna, C., Seffino, L.G., Arias, C. and Taleisnik, E. 2000. Oxidative stress indicators as selection tools for salt tolerance in *Chloris gayana*. *Plant Breeding* 119, 341–345.
- Lynn, D. G. , Chang, M. 1990. Phenolic signals in cohabitation: implications for plant development. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 41 :497-526
- Maas, E.V. and Hoffman, G.J. 1977. Crop salt tolerance – current assessment. *Journal of the Irrigation and Drainage Division American Society of Civil Engineering* 103, 115–134.
- Maathuis, F.J.M. 2014. Sodium in plants: perception, signalling, and regulation of sodium fluxes. *Journal of Experimental Botany* 65, 849–858.
- Maathuis, F.J.M. and Amtmann, A. 1999. K⁺ nutrition and Na⁺ toxicity: the basis of cellular K⁺/Na⁺ ratios. *Annals of Botany* 84, 123–133.
- Maathuis, F.J.M. and Sanders, D. 2001. Sodium uptake in *Arabidopsis* roots is regulated by cyclic nucleotides. *Plant Physiology* 127, 1617–1625.
- Macri, F., Kanello, A., and Pennazio, S., 1986. Salicylate-collapsed membrane potential in pea stem mitochondria. *Physiol. Plant.*, 67: 136-140.
- Malamy, J., Carr, J. P., Klessig, D. F., and Raskin, I., 1990. Salicylic acid: A likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection. *Science*, 250: 1002-1004.
- Mansour, M.M., Salama, F.G., Ali, M., and Abou Hadid, A.F. (2005) Cell and plant responses to NaCl in *Zea mays* L. cultivars differing in salt tolerance. *Gen. Appl. Plant Physiol.*, 31 (1–2), 29–41.
- Marcum, K.B. and Murdoch, C.L. 1992. Salt tolerance of the coastal salt-marsh grass, *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth. *New Phytologist* 120, 281–288.
- Marcum, K.B., Yensen, N.P. and Leake, J.E. 2007. Genotypic variation in salinity tolerance of *Distichlis spicata* turf ecotypes. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 47, 1506–1511.
- Marschner, H. 1995. *The Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press, London.
- Matsushita, N. and Matoh, T. 1991. Characterization of Na⁺ exclusion mechanisms of salt-tolerant reed plants in comparison with salt-sensitive rice plants. *Physiologia Plantarum* 83, 170–176.
- Maxwell, K. and Johnson, G. N., 2000, Chlorophyll fluorescence – a practical guide, *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659-668.

- McFeeters, R. F. C. O., Chichester and J. R. Whitaker, 1971. Purification and properties of chlorophyllase from *Ailanthus altissima* (Tree-of-Heaven). *Plant Physiol.* 47: 609-618.
- Mendez, J. , Brown, S. A . 1 97 1 . Phenols and coumarins of tomato plants. *Can. J. Bot.* 49:2097-2 100
- Meneguzzo, S., Navarri-Izzo, F., Izzo, R., 1999. Antioxidative responses of shoot and root of wheat to increasing NaCl concentrations. *J. Plant Physiol.* 155, 274–280.
- Metraux, I. P . , Raskin, I . 1 992. Role of phenolics in plant disease resistance. In *Application of Biotechnology in Plant Pathology*, ed. I. Chet. New York: John Wiley & Sons.
- Métraux, J. P., and Raskin, I. (1993). “Role of phenolics in plant disease resistance,” in *Biotechnology in Plant Disease Control*, ed. E.J.W.S. Chet. (New York, NY: FBAE), 191–209.
- Millar, A.H., Whelan, J., Soole, K.L. and Day, D.A. 2011. Organization and regulation of mitochondrial respiration in plants. *Annual Review of Plant Biology* 62, 79–104.
- Miller, F., Schlosser, P. and Janszen, D. 2000. Haber’s rule: a special case in a family of curves relating concentration and duration of exposure to a fixed level of response for a given endpoint. *Toxicology in Vitro* 149, 21–24.
- Miller, G., Shulaev, V. and Mittler, R. 2008. Reactive oxygen signaling and abiotic stress. *Physiologia Plantarum* 133, 481–489.
- Miller, G.A.D., Suzuki, N., Ciftci-Yilmaz, S. and Mittler, R.O.N. 2010. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant, Cell & Environment* 33, 453–467.
- Mishra, A. And M.A. Choudhuri, 1999. Effects of salicylic acid on heavy metal-induced membrane deterioration mediated by lipoxygenase in rice. *Biol. Plant*, 42: 409-15.
- Mishra, A. ve Choudhuri, M., A., 1997. Ameliorating Effects of Salicylic Acid on Lead and Mercury-Induced Inhibition of Germination and Early Seedling Growth of Two Rice Cultivars, *Seed Sci. Technol.*, 25, 263–270.
- Mishra, A., and Choudhuri, M. A., 1997. Ameliorating effects of salicylic acid on lead and mercury – induced inhibition of germination and early seedling growth of two rice cultivars. *Seed Sci. Technol.*, 25: 263-270.
- Misra, N. ve Saxena, P., 2009. Effect of Salicylic Acid on Proline Metabolism in Lentil Grown Under Salinity Stress, *Plant Science*, 177, 181-189.
- Mittler, R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science* 7, 405–410.
- Mittler, R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science* 7, 405–410.
- Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M. and Van Breusegem, F. 2004. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science* 9, 490–498.

- Mohammadzadeh, M., H. Arouee, S. H. Neamati, and M. Shoor. 2013. Effect of different levels of salt stress and salicylic acid on morphological characteristics of four weight native basils (*Ocimum basilicum*). *International Journal of Agronomy and Plant Production* 4: 3590–3596.
- Moharekar, S. T., Lokhande, S. D., Hara, T., Tanaka, R., Tanaka, A., and Chavan, P.D., 2003. Effect of salicylic acid on chlorophyll and carotenoid contents of wheat and moong seedlings. *Photosynthetica*, 41: 315-317.
- Molinari, H. B. C., C. J. Marur, E. Daros, M. K. F. De Campos, J. R. P. De Carvalho, J. C. B. Filho, L. F. P. Pereira, and L. G. E. Vieira. 2007. Evaluation of the stress-inducible production of proline in transgenic sugarcane (*Saccharum* spp.): osmotic adjustment, chlorophyll fluorescence and oxidative stress. *Plant Physiology* 130: 218–229.
- Møller, I.S., Gilliam, M., Jha, D., Mayo, G.M., Roy, S.J., Coates, J.C., Haseloff, J. and Tester, M. 2009. Shoot Na^+ exclusion and increased salinity tolerance engineered by cell type-specific alteration of Na^+ transport in *Arabidopsis*. *The Plant Cell* 21, 2163–2178.
- Monshausen, G.B. and Haswell, E.S. 2013. A force of nature: molecular mechanisms of mechanoperception in plants. *Journal of Experimental Botany* 64, 4663–4680.
- Mori IC, Pinontoan R, Kawano T, Muto S (2001) Involvement of superoxide generation in salicylic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba*. *Plant Cell Physiol* 42:1383–1388
- Mullan, D.J., Colmer, T.D. and Francki, M.G. 2007. *Arabidopsis*–rice–wheat gene orthologues for Na^+ transport and transcript analysis in wheat–*L. elongatum* aneuploids under salt stress. *Molecular Genetics and Genomics* 277, 199–212.
- Munns, R. 1993. Physiological processes limiting plant growth in saline soil: some dogmas and hypotheses. *Plant Cell and Environment* 16, 15–24.
- Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell and Environment* 25, 239–250.
- Munns, R. 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist* 167, 645–663.
- Munns, R. 2007. Utilising genetic resources to enhance productivity of salt-prone land. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources* 2, No. 009. doi: 10.1079/PAVSNNR20072009.
- Munns, R. and Rawson, H.M. 1999. Effect of salinity on salt accumulation and reproductive development in the apical meristem of wheat and barley. *Australian Journal of Plant Physiology* 26, 459–464.
- Munns, R. and Sharp, R.E. 1993. Involvement of abscisic acid in controlling plant growth in soils of low water potential. *Australian Journal of Plant Physiology* 20, 425–437.
- Munns, R. and Tester, M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59, 651–681.

- Munns, R., Guo, J., Passioura, J.B. and Cramer, G.R. 2000. Leaf water status controls day-time but not daily rates of leaf expansion in salt-treated barley. *Australian Journal of Plant Physiology* 27, 949–957.
- Munns, R., James, R.A. and Läuchli, A. 2006. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany* 57, 1025–1043.
- Munns, R., James, R.A., Xu, B., Athman, A., Conn, S.J., Jordans, C., Byrt, C.S., Hare, R.A., Tyerman, S.D., Tester, M., Plett, D. and Gilliam, M. 2012. Wheat grain yield on saline soils is improved by an ancestral Na⁺ transporter gene. *Nature Biotechnology* 30, 360–364.
- Munns, R., Schachtman, D.P. and Condon, A.G. 1995. The significance of a two-phase growth response to salinity in wheat and barley. *Australian Journal of Plant Physiology* 22, 561–569.
- Munns, R., Tonnet, M.L., Shennan, C. and Gardner, P.A. 1988. Effect of high external NaCl concentrations on ion transport within the shoot of *Lupinus albus*. II. Ions in phloem sap. *Plant, Cell & Environment* 11, 291–300.
- Muñoz-Mayor, A., Pineda, B., Garcia-Abellan, J.O., Garcia-Sogo, B., Moyano, E., Atares, A., Vicente-Agullo, F., Serrano, R., Moreno, V. and Bolarin, M.C. 2008. The HAL1 function on Na⁺ homeostasis is maintained over time in salt-treated transgenic tomato plants, but the high reduction of Na⁺ in leaf is not associated with salt tolerance. *Physiologia Plantarum* 133, 288–297.
- Murphy, E. and Eisner, D.A. 2009. Regulation of intracellular and mitochondrial sodium in health and disease. *Circulation Research* 104, 292–303.
- Nanda, K. K., Kumar, S., and Sood, V., 1976. Effect of gibberellic acid and some phenols on flowering of *Impatiens balsamina*, a qualitative short-day plant. *Physiol. Plant.*, 38: 53-56.
- Nazar R, Iqbal N, Syeed S, Khan NA. Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under salt stress by enhancing nitrogen and sulfur assimilation and antioxidant metabolism differentially in two mungbean cultivars. *J Plant Physiol* 2011; 168: 807-815.
- Nazar R, Iqbal N, Syeed S, Khan NA. Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under salt stress by enhancing nitrogen and sulfur assimilation and antioxidant metabolism differentially in two mungbean cultivars. *J Plant Physiol* 2011; 168: 807-815.
- Nazar, R., Iqbal, N., Syeed, S. ve Khan, N., A., 2011. Salicylic Acid Alleviates Decreases in Photosynthesis Under Salt Stress by Enhancing Nitrogen and Sulfur Assimilation and Antioxidant Metabolism Differentially in Two Mungbean Cultivars, *Journal of Plant Physiology*, 168, 807-815.
- Negrão, S., Almadanim, C.M., Pires, I.S., Abreu, I.A., Maroco, J., Courtois, B., Gregorio, G.B., McNally, K.L. and Oliveira, M.M. 2013. New allelic variants found in key rice salt-tolerance genes: an association study. *Plant Biotechnology Journal* 11, 87–100.

- Németh, M., Janda, T., Horváth, E., Páldi, E., and Szalai, G., 2002. Exogenous salicylic acid increases polyamine content but may decrease drought tolerance in maize. *Plant Sci.*, 162:569-574.
- Niu, X.M., Narasimhan, M.L., Salzman, R.A., Bressan, R.A. and Hasegawa, P.M. 1993. NaCl regulation of plasma membrane H⁺-ATPase gene expression in a glycophyte and a halophyte. *Plant Physiology* 103, 713–718.
- Noctor, G. and Foyer, C.H. 1998. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 49, 249–279.
- Noctor, G., De Paepe, R. and Foyer, C.H. 2007. Mitochondrial redox biology and homeostasis in plants. *Trends in Plant Science* 12, 125–134.
- Noreen, S., and M. Ashraf. 2008. Alleviation of adverse effects of salt stress on sunflower (*Helianthus annuus* L.) by exogenous application of salicylic acid: growth and photosynthesis. *Pakistan Journal of Botany* 40: 1657–1663.
- Odeh, I.O., Onus, A., 2008. Spatial analysis of soil salinity and soil structural satability in a semiarid region of New South Wales, Australia, *Environmental management* 42:265-278 DOI 10.1017/s00267-008-9100-z.
- Oh, D.H., Dassanayake, M., Haas, J.S., Kropornika, A., Wright, C., d'Urzo, M.P., Hong, H., Ali, S., Hernandez, A., Lambert, G.M., Inan, G., Galbraith, D.W., Bressan, R.A., Yun, D.J., Zhu, J.K., Cheeseman, J.M. and Bohnert, H.J. 2010. Genome structures and halophyte-specific gene expression of the extremophile *Thellungiella parvula* in comparison with *Thellungiella salsuginea* (*Thellungiella halophila*) and *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 154, 1040–1052.
- Ohkawa, H., Ohishi, N., Yagi, Y., 1979. Assay of lipid peroxides in animal tissue by thiobarbituric acid reaction. *Anal. Bio.*, 95, 351-358.
- Oota, Y., 1972. The response of Lemma gibba G3 to a single long day in the presence of EDTA. *Plant Cell Physiol.*, 13: 575-580.
- Oota, Y., 1975. Short-day flowering of Lamma gibba G3 induced by salicylic acid. *Plant Cell Physiol.*, 16: 1131-1135.
- Oren, A. 1999. Bioenergetic aspects of halophilism. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 63, 334–348.
- Ottow, E.A., Brinker, M., Teichmann, T., Fritz, E., Kaiser, W., Brosché, M., Kangasjärvi, J., Jiang, X. and Polle, A. 2005. *Populus euphratica* displays apoplastic sodium accumulation, osmotic adjustment by decreases in calcium and soluble carbohydrates, and develops leaf succulence under salt stress. *Plant Physiology* 139, 1762–1772.
- Overmyer K., Brosché M., Kangasjärvi J. 2003. Reactive oxygen species and hormonal control of cell death. *Trends Plant Sci* 8:335–342.
- Ozgur, R., Uzilday, B., Sekmen, A.H. and Turkan, I. 2013. Reactive oxygen species regulation and antioxidant defence in halophytes. *Functional Plant Biology* 40, 832–847.

- Özeker, E., 2005. Salisilik Asit ve Bitkiler Üzerindeki Etkileri, Ege Üniv. Ziraat Fak. Dergisi, 42, 213-223.
- Pa'l M, Szalai G, Horvath E, Janda T, Paldi E. Effect of salicylic acid during heavy metal stress. Proceedings of seventh Hungarian congress on plant physiology. Acta Biol Szegediensis 2002;46:119-20.
- Palma, F., Lluch, C., Iribarne, C., Garcia-Garrida, J., M. ve Tejera Garcia, N., A., 2009. Combined Effect of Salicylic Acid and Salinity on Some Antioxidant Activities, Oxidative Stress and Metabolite Accumulation in *Phaseolus vulgaris*, Plant Growth Regulation, 58, 307-316.
- Pancheva, T. V., Popova, L. P., and Uzunova, A. M., 1996. Effect of salicylic acid on growth and photosynthesis in barley plants. J. Plant Physiol., 149: 57-63.
- Pardo, J.M., Cubero, B., Leidi, E.O. and Quintero, F.J. 2006. Alkali cation exchangers: roles in cellular homeostasis and stress tolerance. Journal of Experimental Botany 57, 1181-1199.
- Parida AK, Das AB. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. Ecotoxicol Environ Saf 2005; 60: 324-349.
- Parida AK, Das AB. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. Ecotoxicol Environ Saf 2005; 60: 324-349.
- Park, S.-W., Kaimoyo, E., Kumar, D., Mosher, S., and Klessig, D. F. (2007). Methyl salicylate is a critical mobile signal for plant systemic acquired resistance. Science 318, 113-116. doi: 10.1126/science.1147113
- Passioura, J.B. and Munns, R. 2000. Rapid environmental changes that affect leaf water status induce transient surges or pauses in leaf expansion rate. Australian Journal of Plant Physiology 27, 941-948.
- Paul, M.J. and Foyer, C.H. 2001. Sink regulation of photosynthesis. Journal of Experimental Botany 52, 1383-1400.
- Pérez-Alfocea, F., Albacete, A., Ghanem, M.E. and Dodd, I.C. 2010. Hormonal regulation of source-sink relations to maintain crop productivity under salinity: a case study of root-to-shoot signalling in tomato. Functional Plant Biology 37, 592-603.
- Pérez-Alfocea, F., Balibrea, M.E., Alarcon, J.J. and Bolarin, M.C. 2000. Composition of xylem and phloem exudates in relation to the salt-tolerance of domestic and wild tomato species. Journal of Plant Physiology 156, 367-374.
- Perveen, S., M. Shahbaz, and M. Ashraf. 2012. Changes in mineral composition, uptake and use efficiency of salt stressed wheat (*Triticum aestivum* L.) plants raised from seed treated with triacontanol. Pakistan Journal of Botany 44:27-35.
- Petrusa, L. ve Winicov, I., 1997. Proline Status in Salt Tolerant and Salt Sensitive Alfalfa Cell Lines and Plants in Response to NaCl, Plant Physiology and Biochemistry, 35, 303-310.
- Piterse, A. H., 1982. A review of chemically induced flowering in *Lemma gibba* G3 and *Pistia stratiotes*. Aquat. Bot., 13: 21-28.

- Piterse, A.H., and Muller, L. J., 1977. Induction of flowering in *Lemna gibba* G3 under short day conditions. *Plant Cell Physiol.*, 18: 45-53.
- plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regulation* 37, 263–285.
- Platten, J.D., Cotsaftis, O., Berthomieu, P., Bohnert, H., Davenport, R.J., Fairbairn, D.J., Horie, T., Leigh, R.A., Lin, H.X., Luan, S., Maser, P., Pantoja, O., Rodríguez-Navarro, A., Schachtman, D.P., Schroeder, J.I., Sentenac, H., Uozumi, N., Véry, A.A., Zhu, J.K., Dennis, E.S. and Tester, M. 2006. Nomenclature for HKT transporters, key determinants of plant salinity tolerance. *Trends in Plant Science* 11, 372–374.
- Platten, J.D., Egdane, J.A. and Ismail, A.M. 2013. Salinity tolerance, Na⁺ exclusion and allele mining of HKT1;5 in *Oryza sativa* and *O. glaberrima*: many sources, many genes, one mechanism? *BMC Plant Biology* 13, 32.
- Plett, D., Toubia, J., Garnett, T., Tester, M., Kaiser, B.N. and Baumann, U. 2010. Dichotomy in the NRT gene families of dicots and grass species. *PLoS ONE* 5, dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0015289.
- Poór P, Gémes K, Horváth F, Szepesi A, Simon ML, Tari I (2011) Salicylic acid treatment via the rooting medium interferes with stomatal response, CO₂ fixation rate and carbohydrate metabolism in tomato, and decreases harmful effects of subsequent salt stress. *Plant Biol* 13:105–114
- Poor, P., Borbely, P., Bodi, N., Bagyanszki, M., Gőrgenyi, Tari, I., 2019. Effects of salicylic acid on photosynthetic activity and chloroplast morphology under light and prolonged darkness. *Photosynthetica* 57, 367e376.
- Popova L., Ananieva E., Hristova V., Christov K., Georgieva K., Alexieva V. and Stoinova Zh. 2003. Salicylic acid-and metyl jasmonate-induced protection on photosynthesis to paraquat oxidative stress. *Bulg. J. Plant Physiol. Special Issue* 133–152.
- Potters, G., Pasternak, T.P., Guisez, Y., Palme, K.J. and Jansen, M.A.K. 2007. Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble? *Trends in Plant Science* 12, 98–105.
- Pottosin, I., Velarde-Buendia, A.M., Bose, J., Zepeda-Jazo, I., Shabala, S. and Dobrovinskaya, O. 2014. Cross-talk between reactive oxygen species and polyamines in regulation of ion transport across the plasma membrane: implications for plant adaptive responses. *Journal of Experimental Botany* 65, 1271–1283.
- Preston, C. and Critchley, C. 1986. Differential effects of K⁺ and Na⁺ on oxygen evolution activity of photosynthetic membranes from two halophytes and spinach. *Australian Journal of Plant Physiology* 13, 491–498.
- Proceedings of the National Academy of Sciences USA 98, 12832–12836.
- Procter, W. 1843. Observations on the volatile oil of *Belula lenta*, and on gaultherin, a substance which, by its decomposition, yields that oil. *Am. J. Pharm.* 15:241

- Qadir, M. and Schubert, S. 2002. Degradation processes and nutrient constraints in sodic soils. *Land Degradation and Development* 13, 275–294.
- Qadir, M., Quillerou, E., Nangia, V., Murtaza, G., Singh, M., Thomas, R.J., Drechsel, P and Noble, A.D. 2014. Economics of salt-induced land degradation and restoration. *Natural Resources Forum* 38, 282–295.
- Qiu, Q.-S. 2012. Plant and yeast NHX antiporters: roles in membrane trafficking. *Journal of Integrative Plant Biology* 54, 66–72.
- Qiu, Q.S., Barkla, B.J., Vera-Estrella, R., Zhu, J.K. and Schumaker, K.S. 2003. Na^+/H^+ exchange activity in the plasma membrane of *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 132, 1041–1052.
- Quintero, F.J., Blatt, M.R. and Pardo, J.M. 2000. Functional conservation between yeast and plant endosomal Na^+/H^+ antiporters. *FEBS Letters* 471, 224–228.
- Rahman, Md.S., Matsumuro, T., Miyake, H. ve Takeoka, Y., 2000. Salinity-induced Ultrastructural Alterations in Leaf Cells of Rice (*Oryza sativa* L.), *Plant Production Science*, 3(4), 422-429.
- Rahnama, A., Munns, R., Poustini, K. and Watt, M. 2011. A screening method to identify genetic variation in root growth response to a salinity gradient. *Journal of Experimental Botany* 62, 69–77.
- Rai, V., K., 2002. Role of Amino Acids in Plant Responses to Stress, *Biologia Plantarum*, 45, 481–487.
- Rane, J., Lakkineni, K. C., Kumar, P. A., and Abrol, Y. P., 1995. Salicylic acid protects nitrate reductase activity of wheat leaves. *Plant Physiol. Biochem.*, 22: 119-121.
- Raskin I. Role of salicylic acid in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol* 1992; 43: 439-463.
- Raskin, I., 1992a. Role of salicylic acid in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 43: 439-463.
- Raskin, I., 1992b. Salicylate, a new plant hormone. *Plant Physiol.*, 99: 799-803.
- Raskin, I., Ehmann, A. , Melander, W. R. , Meeuse, B. I. D . 1 987. Salicylic acid-a natural inducer of heat production in Arum lilies. *Science* 237 : 1 545-56
- Raskin, I., Skubatz, H., Tang, W., and Meeuse, B. J. D., 1990. Salicylic acid levels in thermogenic and nonthermogenic plants. *Ann. Bot.*, 66: 376-383.
- Raskin, I., Turner, I. M., and Melander, W. R., 1989. Regulation of heat production in the inflorescences of an Arum lily by endogenous salicylic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 86: 2214-2218.
- Raven, J.A. 1985. Regulation of pH and generation of osmolarity in vascular plants: a cost-benefit analysis in relation to efficiency of use of energy, nitrogen and water. *New Phytologist* 101, 25–77.
- Rea, P.A. and Poole, R.J. 1993. Vacuolar H^+ -translocating pyrophosphatase. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 44, 157–180.

- Rehem, B. C., Bertolde, F., Z., and Almeida, A.A.F., 2012. Regulation of Gene Expression in Response to Abiotic Stress in Plants, Cell Metabolism – Cell Homeostasis and Stress Response, Edited by Paula Bubulya p. cm. ISBN 978-953-307-978-3
- Reinhardt, D.H. and Rost, T.L. 1995a. On the correlation of primary root growth and tracheary element size and distance from the tip in cotton seedlings grown under salinity. *Environmental and Experimental Botany* 35, 575–588.
- Reinhardt, D.H. and Rost, T.L. 1995b. Developmental changes of cotton root primary tissues induced by salinity. *International Journal of Plant Sciences* 156, 505–513.
- Ren, Z.-H., Gao, J.-P., Li, L.-G., Cai, X.-L., Huang, W., Chao, D.-Y., Zhu, M.-Z., Zong-Yang, W., Luan, S. and Hong-Xuan, L. 2005. A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nature Genetics* 37, 1141–1146.
- Rengasamy, P. 2002. Transient salinity and subsoil constraints to dryland farming in Australian sodic soils: an overview. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 42, 351–361.
- Rhoades, J.D., Kandiah, A. and Mashali, A.M. 1992. The use of saline waters for crop production. *FAO Irrigation and Drainage Paper* 48. Available at: <http://www.fao.org/docrep/T0667E/T0667E00.htm>, accessed 10 July 2016.
- Richards, L.A. (ed.) 1954. Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. *Agriculture Handbook No 60*. United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service. Available at: <http://www.ars.usda.gov/Services/docs.htm?docid=10158> (accessed 10 July 2016).
- Rivas-San Vicente, M., and Plasencia, J. (2011). Salicylic acid beyond defence: its role in plant growth and development. *J. Exp. Bot.* 62, 3321–3338. doi: 10.1093/jxb/err031.
- Robinson, S.P., Downton, W.J.S and Millhouse, J.A. 1983. Photosynthesis and ion content of leaves and isolated chloroplasts of salt-stressed spinach. *Plant Physiology* 73, 238–242.
- Roelfsema, M.R.G., Hedrich, R. and Geiger, D. 2012. Anion channels: master switches of stress responses. *Trends in Plant Science* 17, 221–229.
- Romani, R. J., Hess, V. M., and Leslie, C. A., 1989. Salicylic acid inhibition of ethylene production by apple discs and other plant tissues. *J. Plant Growth Regul.*, 8: 62-69.
- Rubio, F., Gassmann, W. and Schroeder, J.I. 1995. Sodium-driven potassium uptake by the plant potassium transporter HKT and mutations conferring salt tolerance. *Science* 270, 1660–1663.
- Rus, A., Yokoi, S., Sharkhuu, A., Reddy, M., Lee, B.H., Matsumoto, T.K., Koiwa, H., Zhu, J.K., Bressan, R.A. and Hasegawa, P.M. 2001. AtHKT1 is a salt tolerance determinant that controls Na⁺ entry into plant roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 98, 14150–14155.

- Russell, D. W., and Conn, E. E., 1967. The cinnamic acid 4-hydroxylase of pea seedlings. *Arch. Biochem. Biophys.*, 122: 256-258.
- Sabra, A., Daayf, F. ve Renault, S., 2012. Differential Physiological and Biochemical Responses of Three Echinacea Species to Salinity Stress, *Scientia Horticulturae*, 135, 23–31.
- Sadeghipour, O. and Aghaei. 2012. Impact of exogenous salicylic acid application on some traits of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under water stress conditions. *Int. J. Agric. Crop Sci.* 4(11): 685-690.
- Sakamoto, A. and Murata, N. 2000. Genetic engineering of glycinebetaine synthesis in plants: current status and implications for enhancement of stress tolerance. *Journal of Experimental Botany* 51, 81–88.
- Sakhabutdinova, A. R., Fatkhutdinova, D. R., and Shakirova, F. M., 2004. Effect of salicylic acid on the activity of antioxidant enzymes in wheat under conditions of salination. *Appl. Biochem. Microbiol.*, 40: 501-505.
- Sakhabutdinova, A., R., Fatkhutdinova, D., R., Bezrukova, M., V. ve Shakirova, F., M., 2003. Salicylic Acid Prevents the Damaging Action of Stress Factors on Wheat Plants, *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, 314-319.
- 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.
- Scandalios, J.G. 1993. Oxygen stress and superoxide dismutases. *Plant Physiology* 101, 7–12.
- Scharfettez, E., Rottenburg, T., and Kandeler, R., 1978. The effect of EDDHA and salicylic acid on flowering and vegetative development in *Spirodela punctata*. *Z. Pflanzenphysiol.* 87: 445-454.
- Scott, I., M., Clarke, S., M., Wood, J., E. ve Mur, L., A., 2004. Salicylate Accumulation Inhibits Growth at Chilling Temperature in *Arabidopsis*, *Plant Physiology*, 135, 1040–1049.
- Scott, MP and Emery, M., 2016. Maize: Overview, Reference Module in Food Sciences <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-08-100596-5.00022-6>.
- Seckin, B., Türkan, I., Sekmen, A., H. ve Ozfidan, C., 2010. The Role of Antioxidant Defense System At Differential Salt Tolerance of *Hordeum marinum* Huds. (Sea Barleygrass) and *Hordeum vulgare* L. (Cultivated Barley), *Environmental and Experimental Botany*, 69, 76-85.
- Seemann, J.R. and Chritchley, C. 1985. Effects of salt stress on the growth, ion content, stomatal behaviour and photosynthetic capacity of a salt-sensitive species, *Phaseolus vulgaris* L. *Planta* 164, 151–162.
- Selye, H. 1936. A syndrome produced by diverse nocuous agents. *Nature* 138, 32.
- Selye, H. 1964. *From Dream to Discovery*. McGraw-Hill, New York.

- Selye, H. 1973. The evolution of the stress concept: the originator of the concept traces its development from the discovery in 1936 of the alarm reaction to modern therapeutic applications of syntoxic and catatoxic hormones. *American Scientist* 61, 692–699.
- Senaratna T, Touchell D, Bunn E, Dixon K. Acetyl salicylic acid (aspirin) and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plants. *Plant Growth Regul* 2000; 30: 157-161.
- Senaratna, T., Touchell, D., Bunn, E. ve Dixon, K., 2000. Acetyl Salicylic Acid (Aspirin) and Salicylic Acid Induce Multiple Stress Tolerance in Bean and Tomato Plants, *Plant Growth Regulation*, 30, 157–161.
- Senaratna, T., Touchell, D., Bunn, E., and Dixon, K., 2000. Acetyl salicylic acid (Aspirin) and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plants. *Plant Growth Regul.*, 30: 157-161.
- Seth, P. N., Venkatarman, R., and Maheshwari, S. C., 1970. Studies on growth and flowering of a short-day plant, *Wolffia microscopica* III. Role of metal ions and chelates. *Planta*, 90: 349-359.
- Sgherri, C. L. M., Loggini, B., Puliga, S. and Navari-Izzo, F., 1994, Antioxidant system in *Sporobolus stapfianus*: changes in response to desiccation and rehydration, *Phytochemistry*, 35(3), 561-565.
- Shabala, S. 2003. Regulation of potassium transport in leaves: from molecular to tissue level. *Annals of Botany* 92, 627–634.
- Shabala, S. 2007. Transport from root to shoot. In: Yeo, A.R. and Flowers, T.J. (eds) *Plant Solute Transport*. Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 214–234.
- Shabala, S. 2009. Salinity and programmed cell death: unravelling mechanisms for ion specific signalling. *Journal of Experimental Botany* 60, 709–711.
- Shabala, S. 2013. Learning from halophytes: physiological basis and strategies to improve abiotic stress tolerance in crops. *Annals of Botany* 112, 1209–1221.
- Shabala, S. and Cuin, T.A. 2008. Potassium transport and plant salt tolerance. *Physiologia Plantarum* 133, 651–669.
- Shabala, S. and Mackay, A. 2011. Ion transport in halophytes. *Advances in Botanical Research* 57, 151–199.
- Shabala, S. and Pottosin, I. 2014. Regulation of potassium transport in plants under hostile conditions: implications for abiotic and biotic stress tolerance. *Physiologia Plantarum* 151 (3), 257–279.
- Shabala, S. and Shabala, L. 2011. Ion transport and osmotic adjustment in plants and bacteria. *BioMolecular Concepts* 2, 407–419.
- Shabala, S., Bose, J. and Hedrich, R. 2014. Salt bladders: do they matter? *Trends in Plant Science* 19, 687–691.
- Shabala, S., Cuin, T.A., Pang, J.Y., Percey, W., Chen, Z.H., Conn, S., Eing, C. and Wegner, L.H. 2010. Xylem ionic relations and salinity tolerance in barley. *Plant Journal* 61, 839–853.

- Shabala, S., Demidchik, V., Shabala, L., Cuin, T.A., Smith, S.J., Miller, A.J., Davies, J.M. and Newman, I.A. 2006. Extracellular Ca^{2+} ameliorates NaCl -induced K^{+} loss from *Arabidopsis* root and leaf cells by controlling plasma membrane K^{+} -permeable channels. *Plant Physiology* 141, 1653–1665.
- Shabala, S., Munns, R., 2017. Salinity Stress: physiological constraints and adaptive mechanisms, CAB International 2017, Plant Stress Physiology, 2nd Edition (ed. S. Shabala).
- Shabala, S., Wu, H.H. and Bose, J. 2015. Salt stress sensing and early signalling events in plant roots: current knowledge and hypothesis. *Plant Science* 241, 109–119.
- Shabala, S.N. and Lew, R.R. 2002. Turgor regulation in osmotically stressed *Arabidopsis* epidermal root cells. Direct support for the role of inorganic ion uptake as revealed by concurrent flux and cell turgor measurements. *Plant Physiology* 129, 290–299.
- Shahbaz, M., Ashraf, M., Akram, N.A., Hanif, A., Hameed, S., Joham, S., Rehman, R., 2011. Salt-induced modulation in growth, photosynthetic capacity, proline content and ion accumulation in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Acta Physiol. Plant* 33, 1113–1122.
- Shahbaz, M., Z. Mushtaq, F. Andaz, and A. Masood. 2013. Does proline application ameliorate adverse effects of salt stress on growth, ions and photosynthetic ability of eggplant (*Solanum melongena* L.)?. *Scientia Horticulturae* 164:507–511.
- Shakirova, F. M., Sakhabutdinova, A. R., Bezrukova, M. V., Fatkhutdinova, R. A., and Fatkhutdinova, D. R., 2003. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity. *Plant Sci.*, 164: 317-322.
- Shakirova, F., M., 2007. Role of Hormonal System in the Manifestation of Growth Promoting and Antistress Action of Salicylic Acid, In: Hayat, S., Ahmad, A. (Eds) *Salicylic Acid: A Plant Hormone*, Springer, Dordrecht, 69–89.
- Shakirova, F., M., Sakhabutdinova, A., R., Bezrukova, M., V., Fatkhutdinova, R., A. Ve Fatkhutdinova, D., R., 2003. Changes in the Hormonal Status of Wheat Seedlings induced by Salicylic Acid and Salinity, *Plant Science*, 164, 317–322.
- Shao, R.X., Xin, L.F., Guo, J.M., Zheng, H.F., Mao, J., Han, X.P., Jia, L., Jia, S.J., Du, C.G., Song, R., Yang, Q.H., Elmore, R.W., 2018. Salicylic acid-induced photosynthetic adaptability of *Zea mays* L. to polyethylene glycol-simulated water deficit is associated with nitric oxide signaling. *Photosynthetica* 56 (4), 1370e1377.
- She, X., -P., He, J., -J., Zhang, J. ve Zuo, Q., -C., 2002. Mitigative Effect of Salicylic Acid on Salt Stress-Induced Growth Inhibition in Cucumber Seedling, *Acta Botanica Boreali*, 22, 401-405.
- Shen, B., Jensen, R.G. and Bohnert, H.J. 1997. Increased resistance to oxidative stress in transgenic plants by targeting mannitol biosynthesis to chloroplasts. *Plant Physiology* 113, 1177–1183.

- Shi, H.Z., Ishitani, M., Kim, C.S. and Zhu, J.K. 2000. The *Arabidopsis thaliana* salt tolerance gene SOS1 encodes a putative Na⁺/H⁺ antiporter. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97, 6896–6901.
- Shi, H.Z., Kim, Y., Guo, Y., Stevenson, B. and Zhu, J.K. 2003. The *Arabidopsis* SOS5 locus encodes a putative cell surface adhesion protein and is required for normal cell expansion. *The Plant Cell* 15, 19–32.
- Shi, H.Z., Quintero, F.J., Pardo, J.M. and Zhu, J.K. 2002. The putative plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter SOS1 controls long-distance Na⁺ transport in plants. *The Plant Cell* 14, 465–477.
- Shi, Q., Bao, Z., Zhu, Z., Ying, Q. ve Qian, Q., 2006. Effects of Different Treatments of Salicylic Acid on Heat Tolerance, Chlorophyll Fluorescence, and Antioxidant Enzyme Activity in Seedlings of *Cucumis sativus* L., *Plant Growth Regul.*, 48, 127–135.
- Shim IS, Momose Y, Yamamoto A, Kim DW, Usui K. Inhibition of catalase activity by oxidative stress and its relationship to salicylic acid accumulation in plants. *Plant Growth Regul* 2003;39: 285–92.
- Silverman, P., Seskar, M., Kanter, D., Schweizer, P., Metraux, J. P., and Raskin, I., 1995. Salicylic acid in rice, biosynthesis, conjugation and possible role. *Plant Physiol.*, 108: 633-639.
- Singh, B., and Usha, K., 2003. Salicylic acid induced physiological and biochemical changes in wheat seedlings under water stress. *Plant Growth Regul.*, 39: 137-141.
- Singh, S. P., 1993. Effect of non-auxinic chemicals on root formation in some ornamental plant cuttings. *Adv. Hortic. For.*, 3: 207-210.
- Smethurst, C.F., Rix, K., Garnett, T., Auricht, G., Bayart, A., Lane, P., Wilson, S.J. and Shabala, S. 2008. Multiple traits associated with salt tolerance in lucerne: revealing the underlying cellular mechanisms. *Functional Plant Biology* 35, 640–650.
- Smith, A.M., Coupland, G., Dolan, L., Harberd, N., Jones, J., Martin, C., Sablowski, R. and Amey, A. 2010. *Plant Biology*. Garland Science, New York/Abingdon, UK.
- Smith, C.A., Melino, V.J., Sweetman, C. and Soole, K.L. 2009. Manipulation of alternative oxidase can influence salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum* 137, 459–472.
- Sood, V., and Nanda, K., 1979. Effect of gibberellic acid and monophenols on the flowering of *Impatiens balsamina* in relation to the number of inductive and non-inductive photoperiodic cycles. *Physiol. Plant.*, 45: 250-254.
- Sönmez, B., Beyazgül, M., 2008. Türkiye’de tuzlu ve sodyumlu toprakların ıslahı ve yönetimi. *Toprak Gübre ve Su kaynakları Merkez Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü, teknik Yayın No:33*, Ankara.
- Sperdouli, I., Moustakas, M., 2012. Interaction of proline, sugars, and anthocyanins during photosynthetic acclimation of *Arabidopsis thaliana* to drought stress. *J. Plant Physiol.* 169, 577–585.

- Sreenivasulu, N., Grimm, B., Wobus, U. ve Weschke, W., 2000. Differential Response of Antioxidant Compounds to Salinity Stress in Salt Tolerant and Salt-Sensitive Seedlings of Foxtail Millet (*Setaria italica*), *Physiologia Plantarum*, 109, 435–442.
- Stachel, S. E. ., Messens, E. ., Van Montagu, M. ., Zambryski, P. 1 985. Identification of the signal molecules produced by wounded plant cells that activate T-DNA transfer in *Agrobacterium tumefaciens*. *Nature* 3 1 8:624-29
- Starremans, P., Kersten, F.F.J., Van Den Heuvel, L., Knoers, N. and Bindels, R.J.M. 2003. Dimeric architecture of the human bumetanide-sensitive Na-K-Cl Co-transporter. *Journal of the American Society of Nephrology* 14, 3039–3046.
- Steduto, P., Albrizio, R., Giorio, P., Sorrentino, G., 2000. Gas exchange response and stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation of sunflower under salinity. *Environ. Exp. Bot.* 44, 243–255.
- Stevens, J., Senaratna, T. ve Sivasithamparam, K., 2006. Salicylic Acid Induces Salinity Tolerance in Tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. Roma): Associated Changes in Gas Exchange, Water Relations and Membrane Stabilisation, *Plant Growth Regulation*, 49, 77–83.
- Strasser, R.J. 1981. The grouping model of plant photosynthesis: heterogeneity of photosynthetic units in thylakoids. In: Akoyunoglou G (Ed) *Photosynthesis III. Structure and molecular organisation of the photosynthetic apparatus*. Balaban Internati. Sci. Servi., Philadelphia., 727-737.
- Suhaib M., Ahmad I., Munir M., Iqbal, M.B., Khubaib, M., Abuzar M.K., and Ali, S., 2018. Salicylic Acid Induced Physiological and Ionic Efficiency in Wheat under Salt Stress, *Pakistan Journal of Agricultural Research*, 31:1, p.79.
- Sumaira, B., H. S. Ejaz, H. Iqbal, H. B. Khizar, and R. Rizwan. 2014. Mitigating the effects of salinity by foliar application of salicylic acid in fenugreek. *Hindawi Publishing Corporation Physiology Journal* 2014: Article ID 869058, 6p.
- Summers, P.S. and Weretilnyk, E.A. 1993. Choline synthesis in spinach in relation to salt stress. *Plant Physiology* 103, 1269–1276.
- Sun, J., Zhang, X., Deng, S.R., Zhang, C.L., Wang, M.J. et al. 2012. Extracellular ATP signaling is mediated by H₂O₂ and cytosolic Ca²⁺ in the salt response of *Populus euphratica* cells. *PloS ONE* 7, doi:10.1371/journal.pone.0053136.
- Sunarpi, Horie, T., Motoda, J., Kubo, M., Yang, H., Yoda, K., Horie, R., Chan, W.Y., Leung, H.Y., Hattori, K., Konomi, M., Osumi, M., Yamagami, M., Schroeder, J.I. and Uozumi, N. 2005. Enhanced salt tolerance mediated by AtHKT1 transporter-induced Na⁺ unloading from xylem vessels to xylem parenchyma cells. *Plant Journal* 44, 928–938.
- Suzuki, K., Yamaji, N., Costa, A., Okuma, E., Kobayashi, N.I., Kashiwagi, T., Katsuhara, M., Wang, C., Tanoi, K., Murata, Y., Schroeder, J.I., Ma, J.F. and Horie, T. 2016. OsHKT1;4-mediated Na⁺ transport in stems contributes to Na⁺ exclusion from leaf blades of rice at the reproductive growth state. *BMC Plant Biology* 16, 22.

- Syed, S., Anjum, N., A., Nazar, R., Iqbal, N., Masood, A. ve Khan, N., A., 2010. Salicylic Acid-Mediated Changes in Photosynthesis, Nutrients Content and Antioxidant Metabolism in Two Mustard (*Brassica juncea* L.) Cultivars Differing in Salt Tolerance, *Acta Physiologiae Plantarum*, 33, 877-886.
- Szabados, L. ve Savouré, A., 2010. Proline: A Multifunctional Amino Acid, *Trends in Plant Science*, 15, 89–97.
- Szabolcs, I. 1989. Salt-Affected Soils. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Szalai, G., E. Paldi, and T. Janda. 2005. Effect of salt stress on the endogenous salicylic acid content in maize (*Zea mays* L.) plants. *Acta Biologica Szegediensis* 49: 47–48.
- Szepesi, A., 2006. Salicylic acid improves the acclimation of *Lycopersicon esculentum* Mill. L. to high salinity by approximating its salt stress response to that of the wild species *L. pennellii*. *Acta Biologica Szegediensis*, 50, 177.
- Szepesi, Á., Csiszár, J., Bajkán, Sz., Gémes, K., Horváth F., Erdei, L., Deér, A., Simon, L. M., and Tari, I., 2005. Role of salicylic acid pre-treatment on the acclimation of tomato plants to salt- and osmotic stress. *Acta Biol. Szegediensis*, 49: 123-125.
- Taiz, L. and Zeiger, E. 2010. *Plant Physiology*, 5th edn. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Talke, I.N., Blaudez, D., Maathuis, F.J.M. and Sanders, D. 2003. CNGCs: prime targets of plant cyclic nucleotide signalling? *Trends in Plant Science* 8, 286–293.
- Tanaka, K., Gilroy, S., Jones, A.M. and Stacey, G. 2010. Extracellular ATP signaling in plants. *Trends in Cell Biology* 20, 601–608.
- Tanju, Ö., 1996. Toprak genesis ve sınıflandırılması. Ankara Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Toprak Bölümü, Ziraat Fakültesi Yayınları No:1472 Ders Kitabı.
- Tari, I., Csiszár, J., Szalai, G., Horváth, F., Pécsváradi, A., Kiss, G., Szepesi, Á., Szabó, M., and Erdei, L., 2002. Acclimation of tomato plants to salinity stress after a salicylic acid pre-treatment. *Acta. Biol. Szegediensis*, 46: 55-56.
- Tari, I., Simon, L. M., Deér, K. A., Csiszár, J., Bajkán, Sz., Kis, Gy., and Szepesi, Á., 2004. Influence of salicylic acid on salt stress acclimation of tomato plants: oxidative stress responses and osmotic adaptation. *Acta Physiol. Plant.*, 26S: 237.
- Taylor, A.O. and Rowley, J.A. 1971. Plants under climatic stress I. Low temperature, high light effects on photosynthesis. *Plant Physiology* 47, 713–718.
- Termaat, A. and Munns, R. 1986. Use of concentrated macronutrient solutions to separate osmotic from NaCl- specific effects on plant growth. *Australian Journal of Plant Physiology* 13, 109–122.
- Termaat, A., Passioura, J.B. and Munns, R. 1985. Shoot turgor does not limit shoot growth of NaCl-affected wheat and barley. *Plant Physiology* 77, 869–872.
- Tester, M. and Davenport, R. 2003. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany* 91, 503–527.

- Tomot, B.K., Khurana, J.P., and Maheshwari, S.C., 1987. Obligate requirement of salicylic acid for short day induction of flowering in new duck weed, *Wolffia hyaline* 7378. *Plant Cell Physiol.*, 28: 349-353.
- Topaloğlu, R., 2006. Harran ovasında tuzluluk sonucu pamuk ve buğday üretiminde ortaya çıkan ekonomik kaybın belirlenmesi üzerine bir araştırma. Harran Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Tarım Ekonomisi Anabilim Dalı, Yüksek Lisans Tezi, Şanlıurfa, 54s.
- Torabian AR (2010) Effect of salicylic acid on germination and growth of alfalfa (*Medicago sativa* L.) seedlings under water potential loss at salinity stress. *Plant Ecophysiol* 2:151–155
- Torun H., Ayaz, F.A., 2019. Tuz Stresi Koşullarında Salisilik Asidin Zamana Bağlı Uygulanmasının Arpa (*Hordeum Vulgare* L.) Köklerinin Antioksidan Savunma Sistemi Üzerine Etkileri, Eskişehir Technical University Journal of Science and Technology C- Life Sciences and Biotechnology, 8(1), syf.69 – 84.
- Tsimilli-Michael, M., Kruger, G.H.J. and Strasser, R.J. 1996. About the perpetual state changes in plants approaching harmony with their environment. *Archives des Sciences* 49, 173–203.
- Tufail, A., Arfan, M., Gurmani, A.R., Khan, A., Bano, A., 2013. Salicylic acid induced salinity tolerance in maize (*Zea mays*). *Pakistan J. Bot.* 45 (S1), 75e82.
- Turan, M., and A. Aydın. 2005. Effects of Different Salt Sources on Growth, Inorganic Ions And Proline Accumulation In Corn (*Zea Mays* L)” *European Journal of Horticultural Science* 70: 149–155.
- Turan, S. and Tripathy, B.C., 2015. Salt-stress induced modulation of chlorophyll biosynthesis during de-etiolation of rice seedlings, *Physiologia Plantarum* 153: 477–491.
- Turkylmaz, B. 2012. Effects of salicylic and gibberellic acids on wheat (*TRITICUM AESTIVUM* L.) under salinity stress. *Bangla. J. Bot.* 41(1): 29-34.
- Tuteja, N., 2007. Mechanisms of High Salinity Tolerance in Plants, *Methods in Enzymology*, 428, 419-438.
- Türkan, I., ve Demiral, T., 2009. Recent Developments in Understanding Salinity Tolerance, *Environmental and Experimental Botany*, 67, 2-9.
- Tyerman, S.D. and Skerrett, I.M. 1999. Root ion channels and salinity. *Scientia Horticulturae* 78, 175–235.
- U.S., Salinity Laboratory Staff, 1954. Diagnosis and improvement of saline and alkaline soils. *Agricultural Handbook* No:60.
- USDA-ARS 2011. Research databases. Bibliography on salt tolerance. George E. Brown Jr Salinity Lab. US Department of Agriculture, Agricultural Research Service, Riverside, California. Available at: <http://www.ars.usda.gov/Services/docs.htm?docid=8908> (accessed 10 July 2016).
- Van der Straeten, D., Chaerle, L., Sharkov, G., Lambers, H., and Van Montagere, M., 1995. Salicylic acid enhances the activity of the alternative pathway of respiration in tobacco leaves and induces thermogenesis. *Planta*, 196: 421-419.

- Vaseva, I., Akiscan, Y., Simova-Stoilova, L., Kostadinova, A., Nenkova, R., Anders, I., Feller, U., Demirevska, K., 2012. Antioxidant response to drought in red and white clover. *Acta Physiol. Plant* 34, 1689–1699.
- Vazirimehr, M., Rigi, K., Branch, Z., 2014. Effect of salicylic acid in agriculture. *International Journal of Plant, Animal and Environmental Sciences* 4, 291e296.
- Verhage, A., Van Wees, S. C. M., and Pieterse, C. M. J. (2010). Plant immunity: it's the hormones talking, but what do they say? *Plant Physiol.* 154, 536. doi: 10.1104/pp.110.161570
- Véry, A.A. and Sentenac, H. 2002. Cation channels in the Arabidopsis plasma membrane. *Trends in Plant Science* 7, 168–175.
- Vitart, V., Baxter, I., Doerner, P. and Harper, J.F. 2001. Evidence for a role in growth and salt resistance of a plasma membrane H⁺-ATPase in the root endodermis. *Plant Journal* 27, 191–201.
- Vlot AC, Dempsey DMA, Klessig DF, 2009. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annu Rev Phytopathol* 47:177–206
- Volkov, V., Wang, B., Dominy, P.J., Fricke, W. and Amtmann, A. 2004. *Thellungiella halophila*, a salt-tolerant relative of *Arabidopsis thaliana*, possesses effective mechanisms to discriminate between potassium and sodium. *Plant Cell and Environment* 27, 1–14.
- Wachstum der Pflanzen. *Planta* 45, 1–56.
- Wada, K.C. and Takeno, K. 2010. Stress-induced flowering. *Plant Signaling & Behavior* 5, 944–947.
- Wahid, F., Alam, M., Ahmad, I., Gurmani, A.R., Sajid, M., Amin, N.U., Ali, A., 2017. Effect of pre-soaking agents on salinity stressed cucumber seedlings. *Pakistan J. Agric. Sci.* 54 (4), 781e790.
- Wakeel, A., Suimer, A., Hanstein, S., Yan, F., Schubert, S., 2011. In vitro effect of different Na⁺/K⁺ ratios on plasma membrane H⁺-ATPase activity in maize and sugar beet shoot. *Plant Physiol. Biochem.* 49, 341–345.
- Waley, A. (transl.) 1938. *The Analects of Confucius*. Random House, New York.
- Wang, L. J., and S. H. Li. 2006. Salicylic acid-induced heat or cold tolerance in relation to Ca²⁺ homeostasis and antioxidant systems in young grape plants. *Plant Science* 170: 685–694.
- Wang, P., Li, Z.W., Wei, J.S., Zhao, Z.L., Sun, D.Y. and Cui, S.J. 2012. A Na⁺/Ca²⁺ exchanger-like protein (AtNCL) involved in salt stress in Arabidopsis. *The Journal of Biological Chemistry* 287, 44062–44070.
- Wang, S. Y., Jiao, H. and Faust, M., 1991, Changes in ascorbate, glutathione and related enzyme activity during thidiazuron-induced bud break of apple, *Plant Physiology*, 82, 231-236.
- Wang, W., Vinocur, B. and Altman, A. 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta* 218, 1–14.

- Ward, E. R. , Uknes, S. J. , Williams, S. c. , Dincher, S. S, Wiederhold, D. L. , et al. 1991. Coordinate gene activity in response to agents that induce systemic acquired resistance. *Plant Cell* 3 :1085-94
- Waseem, M., A. Habib-ur-rehman and M. Ashraf. 2006. Effect of salicylic acid applied through the rooting medium on drought tolerance of wheat. *Pak. J. Bot.* 38(4): 1127-1136.
- Wegner, L.H. and De Boer, A.H. 1997. Properties of two outward-rectifying channels in root xylem parenchyma cells suggest a role in K⁺ homeostasis and long-distance signaling. *Plant Physiology* 115, 1707–1719.
- Wegner, L.H. and Raschke, K. 1994. Ion channels in the xylem parenchyma of barley roots – a procedure to isolate protoplasts from this tissue and a patch-clamp exploration of salt passageways into xylem vessels. *Plant Physiology* 105, 799–813.
- Wegner, L.H., Stefano, G., Shabala, L., Rossi, M., Mancuso, S. and Shabala, S. 2011. Sequential depolarization of root cortical and stelar cells induced by an acute salt shock – implications for Na⁺ and K⁺ transport into xylem vessels. *Plant Cell and Environment* 34, 859–869.
- Weimberg, R., 1987, Solute adjustment in leaves of species of wheat at two different stages of growth in response to salinity, *Physiologia Plantarum*, 70, 381-388.
- Weyrich, L. S., Duchene, S., Soubrier, J., Arriola, L., Llamas, B., Breen, J., et al. (2017). Neanderthal behaviour, diet, and disease inferred from ancient DNA in dental calculus. *Nature* 544:357. doi: 10.1038/nature21674
- White RF, 1979. Acetylsalicylic acid (aspirin) induces resistance to tobacco mosaic virus in tobacco. *Virology* 99:410–412
- Wolf, O., Munns, R., Tonnet, M.L. and Jeschke, W.D. 1990. Concentrations and transport of solutes in xylem and phloem along the leaf axis of NaCl-treated *Hordeum vulgare*. *Journal of Experimental Botany* 41, 1133–1141.
- Wolf, O., Munns, R., Tonnet, M.L. and Jeschke, W.D. 1991. The role of the stem in the partitioning of Na⁺ and K⁺ in salt-treated barley. *Journal of Experimental Botany* 42, 697–704.
- Wu, H.H., Shabala, L., Liu, X.H., Azzarello, E., Zhou, M., Pandolfi, C., Chen, Z.H., Bose, J., Mancuso, S. and Shabala, S. 2015a. Linking salinity stress tolerance tissue-specific Na⁺ sequestration in wheat roots. *Frontiers in Plant Science* 6, doi: 10.3389/fpls.2015.00071.
- Wu, H.H., Zhu, M., Shabala, L., Zhou, M.X. and Shabala, S. 2015b. K⁺ retention in leaf mesophyll, an overlooked component of salinity tolerance mechanism: a case study for barley. *Journal of Integrative Plant Biology* 57, 171–185.
- Wu, X. X., W. M. Zhu, H. Zhang, H. D. Ding, and H. J. Zhang. 2011. Exogenous nitric oxide protects against salt-induced oxidative stress in the leaves from two genotypes of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Acta Physiologiae Plantarum*

- Yadav, R., Flowers, T.J. and Yeo, A.R. 1996. The involvement of the transpirational bypass flow in sodium uptake by high- and low-sodium transporting lines of rice developed through intravarietal selection. *Plant, Cell and Environment* 19, 329–336.
- Yalpani, N., Leen, J., Lawthon, M. A., and Raskin, I., 1993. Pathway of salicylic acid biosynthesis in healthy and virus-inoculated tobacco. *Plant Physiol.*, 103: 315-321.
- Yalpani, N., Leen, J., Lawthon, M. A., and Raskin, I., 1993. Pathway of salicylic acid biosynthesis in healthy and virus-inoculated tobacco. *Plant Physiol.*, 103: 315-321.
- Yalpani, N.; P. Silverman; T. M. A. Wilson; D. A. Kleier and I. Raskin, 1991. Salicylic Acid is A Systemic Signal and An Inducer of Pathogenesis-Related Proteins in Virus-Infected Tobacco. *The Plant Cell*, 3, 809-818.
- Yamaguchi, T., Hamamoto, S. and Uozumi, N. 2013. Sodium transport system in plant cells. *Frontiers in Plant Science* 4, doi: 10.3389/fpls.2013.00410.
- Yang, C. M., Chang, K. W., Yin, M. H., Huang, H. M., 1998. Method for the determination of chlorophylls and their derivatives, *Taiwania*, 43(2): 116-122.
- Yeo, A.R., Flowers, S.A., Rao, G., Welfare, K., Senanayake, N. and Flowers, T.J. 1999. Silicon reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) in saline conditions and this is accounted for by a reduction in the transpirational bypass flow. *Plant Cell and Environment* 22, 559–565.
- Yeo, A.R., Lee, K.S., Izard, P., Boursier, P.J. and Flowers, T.J. 1991. Short- and long-term effects of salinity on leaf growth in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Experimental Botany* 42, 881–889.
- Yildirim, E., M. Turan and I. Guvenc. 2008. Effect of foliar salicylic acid applications on growth, chlorophyll and mineral content of cucumber grown under salt stress. *Biol. Planta.* pp. 593-612.
- Yokoi, S., Quintero, F.J., Cubero, B., Ruiz, M.T., Bressan, R.A., Hasegawa, P.M. and Pardo, J.M. 2002. Differential expression and function of *Arabidopsis thaliana* NHX Na⁺/H⁺ antiporters in the salt stress response. *Plant Journal* 30, 529–539.
- Yuan, S., and Lin, H. H. (2008). Role of salicylic acid in plant abiotic stress. *Z. Naturforsch C* 63, 313–320. doi: 10.1515/znc-2008-5-601.
- Yusuf M, Fariduddin Q, Varshney P, Ahmad A (2012) Salicylic acid minimizes nickel and/or salinity-induced toxicity in Indian mustard (*Brassica juncea*) through an improved antioxidant system. *Environ Sci Pollut Res* 19:8–18
- Yusuf, M., Hasan, S., A., Ali, B., Hayat, S., Fariduddin, Q. ve Ahmad, A., 2008. Effect of Salicylic Acid on Salinity Induced Changes in *Brassica juncea*, *Journal Of Integrative Plant Biology*, 50, 1–4.
- Yusuf, M., S.A. Hasan, B. Ali, S. Hayat, Q. Fariduddin and A. Ahmad. 2008. Effect of salicylic acid on salinity-induced changes in *Brassica juncea*. *J. Integ. Plant Biol.* 50(9): 1096-1102.

- Yusuf, M.A. Kumar, D., Rajwanshi, R., Strasser, R.J., Tsimilli Michael, M., Govindjee Sarin, N.B. 2010. Overexpression of -tocopherol methyl transferase gene in transgenic Brassica juncea plants alleviates abiotic stress: physiological and chlorophyll fluorescence measurements. *Biochim. Biophys. Acta.*, 1797, 1428–1438.
- Zeng, L.H., Kwon, T.R., Liu, X.A., Wilson, C., Grieve, C.M. and Gregorio, G.B. 2004. Genetic diversity analyzed by microsatellite markers among rice (*Oryza sativa* L.) genotypes with different adaptations to saline soils. *Plant Science* 166, 1275–1285.
- Zhang, H.X. and Blumwald, E. 2001. Transgenic salt-tolerant tomato plants accumulate salt in foliage but not in fruit. *Nature Biotechnology* 19, 765–768.
- Zhang, H.X., Hodson, J.N., Williams, J.P. and Blumwald, E. 2001. Engineering salt-tolerant Brassica plants: characterization of yield and seed oil quality in transgenic plants with increased vacuolar sodium accumulation.
- Zhang, J.X., Nguyen, H.T. and Blum, A. 1999. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *Journal of Experimental Botany* 50, 291–302.
- Zhang, S., Jiyini, G. ve Jingzhi, S., 1999. Effect of Salicylic Acid and Aspirin on Wheat (*Triticum aestivum* L.) Seed Germination Under Salt Stress, *Zhiwu Shenglixue Tongxun*, 35, 29-32.
- Zhong, H. and Läuchli, A. 1994. Spatial distribution of solutes, K, Na, Ca and their deposition rates in the growth zone of primary cotton roots: effects of NaCl and CaCl₂. *Planta* 194, 34–41.
- Zhu, J.K. 2003. Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current Opinion in Plant Biology* 6, 441–445.
- Zhu, J.K., Bressan, R.A., Hasegawa, P.M. and Pardo, J. 2005. Salt and crops: salinity tolerance. *Success Stories in Agriculture*. Council for Agricultural Science and Technology. Available at: <https://www2.ag.purdue.edu/hla/zhulab/Documents/Publications/2005/bohnert.pdf> (accessed 17 November 2016).
- Zhu, M., Shabala, L., Cui, T.A., Huang, X., Zhou, M., Munns, R. and Shabala, S. 2016b. Nax loci affect SOS1-like Na⁺/H⁺ exchanger expression and activity in wheat. *Journal of Experimental Botany* 67, 835–844.
- Zhu, M., Zhou, M.X., Shabala, L. and Shabala, S. 2016a. Physiological and molecular mechanisms mediating xylem Na⁺ loading in barley in the context of salinity stress tolerance. *Plant, Cell and Environment* (in press). doi: 10.1111/pce.12727.
- Zhu, Z., G. Wei, J. Li, Q. Qian, and J. Yu. 2004. Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt-stressed cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Plant Science* 167: 527–533.

ÖZGEÇMİŞ

Sezen Toksoy Köseoğlu, 22.02.1988 tarihinde Arhavi/Artvin’de doğdu. İlk, orta öğretim eğitimini Ardeşen/Rize; lise eğitimini Ordu’da tamamladı. 2005 yılında Ordu Fen Lisesi’nden mezun olduktan sonra başladığı Hacettepe Üniversitesi Biyoloji Bölümü’nü 2010 yılında bitirdi. Aynı yıl Rize Üniversitesi Biyoloji Bölümü’nde yüksek lisans eğitimine başladı. 2011 yılında Sakarya Üniversitesi’nde Araştırma Görevlisi olarak çalışmaya başladı akabinde yüksek lisans eğitimine Sakarya Üniversitesi Biyoloji Bölümü’nde devam etti. 2013 yılında yüksek lisans eğitimini tamamladı ve doktora eğitimine başladı. Halen Sakarya Üniversitesi Biyoloji Bölümü’nde Araştırma Görevlisi olarak görev yapmaktadır.