

BİTKİLERDE TUZLULUĞA TOLERANSIN FİZYOLOJİK VE BİYOKİMYASAL MARKÖRLERİ

Mustafa YILDIZ¹, Hakan TERZİ, Süleyman CENKÇİ, E. Suna ARIKAN TERZİ,
Behiye URUŞAK

ÖZ

Tuz stresi kurak ve yarı kurak bölgelerde bitki verimliliğini sınırlamaktadır. Tuz stresi özellikle fotosentez gibi fizyolojik işlevleri olumsuz etkileyerek bitki büyümesinde azalmaya neden olmaktadır. Tuza tolerans, bitkinin tuzlu koşullar altında normal büyüme ve gelişimini sürdürebilme yeteneği olarak tanımlanmıştır. Tuz stresi, normal biyokimyasal reaksiyonlara katılmayan ve uyumlu çözünenler olarak adlandırılan düşük moleküler ağırlıklı bileşiklerin birikimiyle sonuçlanmaktadır. Karbohidratlar, polioller, amino asitler ve amidler, kuaterner amonyum bileşikler, poliaminler ve çözünebilir proteinler gibi bu uyumlu çözünenler ozmotik düzenleme, makromoleküllerin korunması, hücresel pH'ın ayarlanması ve serbest radikallerin detoksifikasyonunda kritik rol oynayabilmektedir. Diğer taraftan, tuzluluk gibi çevresel streslere maruz kalan bitkiler reaktif oksijen türlerini (ROT) oluşturmakta ve bu ROT'leri antioksidant enzim sistemleri ile etkili bir şekilde elimine edilmektedir. Bitkilerde tuzluluğa toleransın geliştirilmesi için bazı fizyolojik ve biyokimyasal markörlerin kullanımı bitki ıslah çalışmalarında önemlidir. Bu derlemede, tuza toleransta seleksiyon kriteri olarak bazı fizyolojik ve biyokimyasal markörlerin kullanılma olasılığı tartışılmıştır.

Anahtar Kelimeler: Tuzluluk stresi, Tuzluluk toleransı, Fizyolojik ve biyokimyasal markörler, Uyumlu çözünenler, Antioksidant enzimler.

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL MARKERS OF SALINITY TOLERANCE IN PLANTS

ABSTRACT

Salt stress limits plant productivity in arid and semi arid regions. Salt stress causes decrease in plant growth by adversely affecting physiological processes, especially photosynthesis. Salinity tolerance is defined as the ability of plant to maintain normal growth and development under salt conditions. Salt stress results in accumulation of low molecular weight compounds, termed compatible solutes, which do not interfere with the normal biochemical reactions. These compatible solutes such as carbohydrates, polyols, amino acids and amides, quaternary ammonium compounds, polyamines and soluble proteins may play a crucial role in osmotic adjustment, protection of macromolecules, maintenance of cellular pH and detoxification of free radicals. On the other hand, plants subjected to environmental stresses such as salinity produce reactive oxygen species (ROS) and these ROS are efficiently eliminated by antioxidant enzyme systems. In plant breeding studies, the use of some physiological and biochemical markers for improving the salt tolerance in plants is crucial. In this review, the possibility of using some physiological and biochemical markers as selection criteria for salt tolerance is discussed.

Keywords: Salinity stress, Salinity tolerance, Physiological and biochemical markers, Compatible solutes, Antioxidant enzymes.

¹ Afyon Kocatepe Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Afyonkarahisar.
Fax: 0 272 2281235 E-posta: mustafa_yildizus@yahoo.com

1. GİRİŞ

Toprak tuzluluğu kurak ve yarı kurak bölgelerde tahıl üretimini sınırlayan önemli çevresel streslerden biridir (Shannon, 1998; Al-lakhverdiev vd., 2000a). Birleşmiş Milletler Çevre Programı (The United Nations Environment Program), dünyadaki ekim alanlarının %50'sinin ve tarımsal alanların %20'sinin tuz stresinde olduğunu tahmin etmektedir (Flowers ve Yeo, 1995). Her yıl bir milyon hektardan fazla arazinin tuzluluğa maruz kaldığı tahmin edilmektedir (Dubey, 1990). Dünyada 800 milyon hektarın üzerindeki arazi tuzluluktan (397 milyon ha) ve sodiklikten (434 milyon ha) etkilenmektedir (FAO, 2005) ve bu alan dünyadaki karasal alanların %6'sını oluşturmaktadır. Ülkemizdeki tuzlu topraklar ise 599 bin ha hafif tuzlu, 508 bin ha tuzlu, 15 bin ha sodik, 127 bin ha hafif tuzlu-sodik, 268 bin ha tuzlu-sodik toprak olmak üzere toplam 1.5 milyon ha alanı kapsamaktadır (TÜİK, 2004).

Germplazmaların tuz toleransı ile ilişkili olarak taranmasında çimlenme yüzdesi, nispi büyüme oranı, yapraklarda meydana gelen zararın derecesi, yapraklarda Na^+ veya Cl^- birikiminin oranı (Munns vd., 1995; Ahmad vd., 2005), bitki boyu (Noble ve Rogers, 1992), yaprak yüzey alanı (Franco vd., 1993), kök hücrelerinde iyon konsantrasyonu (Flowers ve Hajibagheri, 2001), çözünebilir şekerlerin konsantrasyonu (Cram 1976), ozmoprotektan olarak fonksiyon gören poliollerin, prolin ve glisinbetain birikimi (Clark vd., 2003; Misra ve Gupta, 2005), poliaminlerin birikimi (Kasukawe vd., 2004), çözünebilir proteinlerin birikimi (Hurkman vd., 1989; Pareek vd., 1997), antioksidant enzimlerin seviyesindeki değişimler (Demiral ve Türkan, 2005) gibi birçok fizyolojik ve biyokimyasal seleksiyon parametresi kullanılmaktadır.

Bu derlemede, bitkilerde tuz stresinin bitki büyüme ve gelişmesi üzerindeki etkilerinin yanı sıra tuza toleransta biyokimyasal markörler olarak kullanılan uyumlu çözünenler, spesifik proteinler ve serbest radikal temizleyicisi olan antioksidant enzimler hakkında bilgi verilmiştir.

2. TUZ STRESİ VE BÜYÜME

Tuz stresi kurak ve yarı kurak bölgeler ile sulama yapılan alanlarda önemli bir abiyotik stres faktörüdür. Dünyanın yaklaşık %7'si, kültüre alınmış alanların %20'si ve sulama yapılabilen alanların neredeyse yarısı tuzluluktan etkilenmektedir (Szabolcs, 1994).

Bitki gelişiminde tuzluluğun zararlı etkileri; (a) toprak çözeltisinin düşük ozmotik potansiyeli (ozmotik stres), (b) beslenme dengesizliği, (c) spesifik iyon etkisi (tuz stresi) ve (d) bu faktörlerin kombinasyonu ile ilişkilidir (Ashraf, 1994; Marschner, 1995). Bu faktörlerin tümü, bitki büyüme ve gelişiminde fizyolojik ve biyokimyasal seviyelerde (Levitt, 1980; Munns, 2002) ve moleküler seviyede (Mansour, 2000; Tester ve Davenport, 2003) olumsuz pleiotropik (tek bir genin birden fazla karakterden sorumlu olması) etkilere neden olmaktadır. Ozmotik stres sodyum iyonlarının direkt bir etkisi olmaksızın su eksikliğinden kaynaklanmaktadır (Munns, 2002). İyonik dengesizlik aşırı miktarda Na^+ ve Cl^- birikiminden kaynaklanmakta ve K^+ , Ca^{+2} , Mn^{+2} ve NO_3^- gibi besin elementlerinin alımı azalmaktadır (Hasegawa vd., 2000; Viegas vd., 2001). Hücreler arası Na^+ birikimi metabolizma için toksiktir ve toprakta aşırı Na^+ birikimi birçok duyarlı bitki için büyüme inhibisyonunda önemli rol oynamaktadır (Mengel ve Kirkby, 2001). Sodyum (Na^+) sitoplazmada biriktiğinde birçok enzimi inhibe etmektedir. Bu etkiler, toksik reaktif oksijen türlerinin üretimi ile ilişkili olan oksidatif stres ve beslenme dengesizliği, hücre metabolizması üzerine tuzların ve iyonların inhibitör etkileri ve ters ozmotik gradientlerin bir kombinasyonundan kaynaklanmaktadır (Sharma vd., 1997).

Tuzluluk bitki büyümesi ve verimliliğini sınırlayan çevresel bir faktördür (Allakhverdiev vd., 2000b). Bitkiler üzerine yüksek tuzluluğun zararlı etkileri verimlilikte azalma veya bitki ölümü olarak tüm bitki seviyesinde gözlemlenmektedir (Muranaka vd., 2002a, b, Murphy vd., 2003; Mensah vd., 2006). Tuz stresi artan solumun oranı, iyon toksisitesi, bitki büyümesindeki değişimler, mineral bozukluklar, kalsiyum iyonlarının yerine sodyum iyonlarının geçmesiyle sonuçlanan membran kararsızlığı (Marschner, 1986), membran geçirgenliği (Gupta vd., 2002) ve azalan fotosentez etkinliği (Hasegawa vd., 2000; Munns, 2002; Ashraf ve Shahbaz, 2003; Kao vd., 2003) gibi fizyolojik işlevleri etkilemektedir. Diğer taraftan, tuzluluk azot (Mansour, 2000) ve karbon metabolizmasını da (Balibrea vd., 2000) olumsuz etkilemektedir.

Tuzluluk bitki büyümesini birkaç yolla etkileyebilmektedir: (1) Büyüme cevabının birincisi, bitkilerin su alımını tuz azaltmakta ve dolayısıyla büyümede hızlı bir inhibisyon gözlenmektedir. Tuzun bu ozmotik etkisi, kuraklık stresindeki etkilere benzerdir. (2) Büyüme cevabının ikincisi, tuzluluğun büyüme üz-

erindeki diğer etkileridir. Örneğin, tuzun yaşlı yapraklarda toksik seviyelerde birikmesiyle, fotosentetik kapasite ve dolayısıyla asimilatların büyüyen dokulara iletimi azalmakta ve büyüme sınırlanmaktadır. Büyüme cevabının ikinci evresi, tuza tolerans yetenekleri bakımından farklılık gösteren türler ve genotipler arasında açıkça ayrılmaktadır. Yüksek tuz konsantrasyonlarında, tüm bitki türleri belirgin büyüme inhibisyonları göstermesine karşın, büyüme ve üretkenlik açısından türler arasında belirgin farklılıklar bulunmaktadır (Munns, 2000). Büyümenin baskılanması tüm bitkilerde meydana gelir; fakat tolerans seviyeleri ve tuzun öldürücü konsantrasyonlarında büyümedeki azalma oranları farklı bitki türleri arasında geniş bir skalada değişmektedir. Büyümenin baskılanması su potansiyelindeki değişimin bir sonucu olmasına rağmen, hücre bölünmesi ve uzamasının inhibisyonuna ve hücre ölümünün hızlanmasına katkısı tam belirlenmemiştir (Hasegawa vd., 2000).

Birçok tarla bitkisi tuzlu koşullara önemli düzeyde hipersensitiftir. Tuz stresi fasulye (Demir ve Kocaçalışkan, 2002; Stoeva ve Kaymakanova, 2008), biber (Yılmaz vd., 2004), mısır (Neto vd., 2004), soya (*Glycine soja*, *G. tomentella* ve *G. tabacina*) (Kao vd., 2006) ve nohut (Kaya vd., 2008) gibi birçok tarım bitkisi türünde büyümeyi inhibe etmektedir. Bazı arpa çeşitlerinde çimlenme yüzdesi artan tuz seviyeleri ile azalmaktadır (Naseer vd., 2001). Arpanın çimlenme evresinde tuz stresine bağlı olarak primer stres bileşeni ozmotik etkidir (Mano vd., 1996). Fide evresinde ise tuz stresi ozmotik etkilerden ziyade iyonik etkilere neden olmaktadır (Storey ve Wyn Jones, 1978). Tuz stresi yaprak yüzey alanını (Wang ve Nil, 2000), yaprak, gövde ve kökün yaş ve kuru ağırlığını (Hernandez vd., 1995; AliDinar vd., 1999; Chartzoulakis ve Klapaki 2000; Naseer vd., 2001) azaltmaktadır. Bununla birlikte, sodyum klorür (NaCl) tuzluluğunun arpa bitkisinde kardeş sayısı, başak boyutu, başakçık sayısı, biyokütle ve tane verimini azalttığı bildirilmiştir (Ahmad vd., 2003). Türkiye’de ekimi yapılan bazı arpa çeşitlerinde fide uzunluğunun tuzluluk ile inhibe olduğu, buna karşın kök uzamasının tuz uygulamalarında (59.3, 133.3 ve 216.6 mM NaCl) arttığı bildirilmiştir (Bağcı vd., 2003). Tuzluluğun arpa fidelerinde kök ve gövde büyümesini olumsuz olarak etkilediği ve bu etkinin tuza toleranslı çeşide (Afzal) göre hassas çeşitte (EMB 82-12) daha fazla olduğu bildirilmiştir (Khosravinejad vd., 2009a). Tuz stresi sorgum bitkisinde büyümeyi önemli düzeyde inhibe etmekte (Ibrahim, 2004) ve özellikle hassas sorgum genotiplerinin yapraklarında

büyüme oranını azaltmakta ve çözünebilir karbohidrat seviyesini arttırmaktadır (Lacerda vd., 2005). Domatesin gövde ağırlığı, bitki boyu, yaprak sayısı ve kök uzunluğu tuzluluğun artmasıyla önemli düzeyde azalmaktadır (Mohammed vd., 1998). Artan NaCl seviyeleri pamukta kök, gövde ve yaprak biyokütlesinde önemli düzeyde azalışa, kök/gövde oranında ise önemli düzeyde artışa neden olmaktadır (Meloni vd., 2001). Turp (*Raphanus sativus*) bitkisinin büyümesi üzerinde yüksek tuzluluğun inhibe edici etkisinin yaklaşık %80’i, total bitki kuru ağırlığında meydana gelen azalmanın yanı sıra yaprak yüzey alanı ve dolayısıyla ışığın yakalanmasındaki azalmadan kaynaklanırken, geriye kalan %20’si ise muhtemelen stoma iletkenliğinde bir azalışla ilişkilendirilmektedir (Marcelis ve VanHooijdonk, 1999).

2.1 Tuz Stresi ve Fotosentez

Tuz stresi bitkilerde fotosentez etkinliğinde azalmaya neden olmakta (Sayed, 2003) ve bitki yapraklarında klorofil içeriğini etkilemektedir (Fedina vd., 2003; Khan, 2003). Bu parametreler bitki türü (Dubey, 1994) ve stresin şiddeti ve süresi (Mishra vd., 1997) ile ilişkilidir.

Tuzluluğun artışına bağlı olarak fotosentezdeki azalma (a) intraselüler kısmi CO₂ basıncının artmasına neden olan stoma kapanması (Sibole vd., 1998), (b) protein konsantrasyonundaki azalma (Sibole vd., 1998), (c) fotosentetik pigmentlerin miktarındaki azalma (Sultana vd., 1999) ve (d) iyon konsantrasyonlarındaki değişimler (Khan ve Ungar, 1997) ile ilişkilidir.

Bitkilerde klorofil metabolizması ışıklandırılan etiyole yapraklarda çalışılmıştır (Schoefs, 2001). Klorofil biyosentezindeki azalma 5-aminolevulinik asit (ALA) birikimindeki azalmadan kaynaklanabilmektedir (Stobart vd., 1985). Öncül maddesi glutamat olan ALA bütün tetrapirollerin ve ışığa maruz kalma sonucu klorofillere dönüşen protoklorofilidin öncüsüdür. Santos vd. (2001), tuz stresinin ayçiçeği yapraklarında ALA seviyesinin azalmasına neden olduğunu bildirmiştir.

Klorofil içeriğindeki azalmanın klorofil degradasyonundaki artma veya klorofil sentezindeki azalmadan kaynaklanabileceği bildirilmiştir (Santos, 2004). Klorofil degradasyonunda ilk basamak klorofilaz enzimi tarafından fitol yapısının ayrılmasıdır (Fang vd., 1998). Bununla birlikte, klorofilaz aktivitesi düşük oksijen koşullarında senesens ile azalmakta (Fang vd., 1998); fakat tuzlu koşullar altında bu enzimin durumu ile ilgili yeterli bilgi bulun-

mamaktadır (Santos, 2004). Farklı tuz konsantrasyonlarına (0–100 mM NaCl) 21 gün maruz bırakılan 5 günlük etiyole ayçiçeği (*Helianthus annuus* L. var. SH222) fidelerinde 25 mM NaCl uygulaması yalnızca klorofil *b* içeriğinde önemli düzeyde bir artışa neden olurken, 50 ve 100 mM NaCl uygulamaları klorofil *a* ve *b* içeriğinde önemli düzeyde azalmalara neden olmuştur (Santos, 2004). Araştırmacı, 50 ve 100 mM NaCl uygulamalarında klorofil sentezindeki azalmanın klorofilaz ilişkili degradasyondan ziyade klorofillerin öncüsü olan ALA miktarındaki azalmadan kaynaklandığını ileri sürmüştür.

Bitkilerin yaprak dokusundaki total klorofil ve karotenoid içeriği tuz stresi altında genellikle azalmaktadır (Khavarinejad ve Mostofi, 1998; Agastian vd., 2000). Klorofil içeriğindeki azalma tuzun membran kararlılığı üzerine olumsuz etkilerinden kaynaklanmaktadır (Ashraf ve Bhatti, 2000). Diğer taraftan, NaCl stresinin alfalfa bitkisinin karotenoid içeriğinde önemli değişikliklere neden olmadığı bildirilmiştir (Khavarinejad ve Charparzadeh, 1998). Artan tuz konsantrasyonunun arpa fidelerinde fotosentetik pigmentlerin (klorofil *a*, *b* ve karotenoidler) miktarında azalmaya neden olmuştur (El-Tayeb, 2005). Mercimek (*Lens calinaria* L. var. Sultan) fidelerinin toplam klorofil içeriğinin kontrole göre tuz uygulamalarında önemli düzeyde azaldığı bildirilmiştir (Turan vd., 2007). Bazı pirinç (*Oryza sativa* L.) genotiplerinde pigmentlerin tuz stresi ile azaldığı, bazı genotiplerinde ise arttığı bulunmuştur (Alamgir ve Ali, 1999). Ali vd. (2004), 18 pirinç genotipi arasında total klorofil içeriği bakımından önemli düzeyde farklılıklar (%4.2–26.0) olduğunu göstermiştir. Hussein vd. (2007), bürülce bitkisinde farklı tuz uygulamalarının (kontrol, 3.13, 6.25 ve 9.37 dS/m NaCl) klorofil *a*, *b* ve karotenoid miktarında artışa ve klorofil *a/b* oranında ise azalmaya neden olduğunu bildirmiştir. İki arpa (*Hordeum vulgare* L.) çeşidinde (toleranslı Afzal ve hassas EMB 82–12) farklı tuz konsantrasyonları (0–400 mM NaCl) toplam klorofil içeriğini önemli derecede azaltırken, karotenoid içeriğini arttırmıştır (Khosravinejad vd., 2008). Klorofil içeriğindeki azalma Afzal çeşidine göre EMB 82–12 çeşidinde ve karotenoid içeriğindeki artış ise EMB 82–12 çeşidine göre Afzal çeşidinde daha yüksek bulunmuştur. Tuz stresi uygulamaları sonucunda yüksek karotenoid içeriğine sahip olan bitki çeşidinde klorofillerin fotooksidasyona karşı korunması daha iyi olmaktadır (Khosravinejad vd., 2008).

Klorofil *b*'ye göre klorofil *a*'daki artış tuza toleransta önemli bir parametre olarak değerlendirilmektedir. Öncel ve Keleş (2002), 200

mM NaCl uygulamasının bazı ekmeklik (*Triticum aestivum* L.) ve makarnalık (*Triticum durum* Desf.) buğday çeşitlerinde klorofil *a* ve *b* içeriğini önemli düzeyde azalttığı ve özellikle bazı çeşitlerin klorofil *a* kaybına karşı dirençli olduğunu bildirmiştir. Hossain vd. (2006), iki ekmeklik buğday çeşidinde (Aghrani ve Kanchan) farklı tuz uygulamalarının (0–150 mM NaCl) klorofil *a* ve *b* içeriğini azalttığını; fakat kontrole göre 50 mM NaCl uygulamasının klorofil *a* miktarını arttırdığını rapor etmiştir. Etiyole ekmeklik buğday (Giza 168 çeşidi) fidelerinin yaprak segmentleri farklı tuz konsantrasyonlarında (0–600 mM NaCl) inkübe edildikten sonra ışıklandırıldığında, klorofil *a* birikimi kademeli olarak önemli düzeyde inhibe olmaktadır (Abdelkader vd., 2007). Üç domates (*Lycopersicon esculentum*) çeşidinde (Trust, Grace ve Plitz) farklı deniz suyu konsantrasyonlarının klorofil *a* ve *b* içeriklerini azalttığı, buna karşın klorofil *a* içeriğinin klorofil *b*'ye göre daha düşük olduğu bildirilmiştir (Hajer vd., 2006). Klorofil *a/b* oranındaki artışın tuza dayanıklılık ile ilgili önemli bir parametre olduğu vurgulanmıştır (Öncel ve Keleş, 2002).

Bitki büyümesi, bütünleşmiş ve düzenlenmiş birçok fizyolojik işlevin bir sonucudur. Tuzluluk gibi çevresel faktörler tarafından bitki büyümesinin sınırlanması tek bir fizyolojik işlev tarafından belirlenmemektedir. Bununla birlikte, bitki büyümesinin sürdürülmesinde en önemli fizyolojik işlev fotosentezdir. Bu nedenle, büyümeyi etkileyen çevresel stresler fotosentezi de etkilemektedir (Parida ve Das, 2005). Uzun süreli tuz stresine maruz kalındığında, karbon asimilasyonundaki azalma yapraklardaki aşırı tuz birikiminden kaynaklanmaktadır (Munns ve Termatt, 1986). Tuz stresi altında bitki dokularında artan Na⁺ konsantrasyonunun oksidatif strese ve dolayısıyla kloroplast yapısının bozulmasına neden olduğu bildirilmiştir (Parida ve Das, 2005).

Fotosentez oranı tuz stresine maruz kalmış bitkilerde daha düşüktür ve fotosentetik aktivitedeki azalmalar birkaç faktörden kaynaklanmaktadır (Iyengar ve Reddy, 1996):

- Tuz toksisitesi,
- Stomanın hidroaktif kapanması nedeniyle CO₂ sağlanmasının azalması,
- CO₂'e karşı permeabilityyi azaltan hücre membranlarının dehidrasyonu,
- Sitoplazmik yapıda değişiklikler tarafından teşvik edilen enzim aktivitesindeki değişiklikler,
- Tuzluluk tarafından teşvik edilen sene-sensin artmasıdır.

Tuz stresi altında fotosentezin baskılandığına ilişkin raporlar olmasına rağmen (Chaudhuri ve Choudhuri, 1997; Soussi vd., 1998; AliDinar vd., 1999; Kao vd., 2001; Romeroaranda vd., 2001), fotosentezin düşük tuz konsantrasyonu tarafından stimüle edildiği rapor edilmiştir (Rajesh vd., 1998; Kurban vd., 1999). Örneğin, *Alhagi pseudoalhagi* (legümen) bitkisinin yapraklarında CO₂ asimilasyon oranının düşük tuzlulukta (50 mM NaCl) arttığı, 100 mM NaCl'de önemli bir değişimin göstermediği ve 200 mM NaCl uygulamasında yaklaşık %60 azaldığı bildirilmiştir. Alfalfa bitkisinin yaprak dokularında NaCl stresi net fotosentez oranı ve klorofil içeriğini azaltmaktadır (Khavarinejad ve Charparzadeh, 1998). Pirincin (*Oryza sativa* L.) dört çeşidinde, NaCl konsantrasyonun artışına bağlı olarak FSI ve FSII aktivitelerinde kademeli azalmalar gözlenmiş ve net fotosentez oranında etkin bir azalma bulunmuştur (Tiwari vd., 1997).

Fotosentetik aktivite yapraklardaki su potansiyelinin azalmasıyla inhibe olmaktadır (Iyengar ve Reddy, 1996). Düşük su potansiyeli altında fruktoz-1,6-bifosfat substratının stromal seviyesi artmakta ve fruktoz-1,6-bifosfataz ürünü olan fruktoz-6-fosfat azalmakta ve böylelikle fruktoz-1,6-bifosfataz fotosentezi sınırlayacak seviyeye gelmektedir (Heuer, 1996). Diğer taraftan, fotosentetik aktivitede azalma, toplam tuz konsantrasyonu ve iyonik kompozisyona bağlıdır. Yüksek tuz konsantrasyonuna bağlı olarak su potansiyelindeki azalma geri dönüşümlü olarak fotosentetik elektron transportunu inaktive eden ozmotik strese neden olmaktadır (Allakhverdiev vd., 2000a). Yüksek tuz koşulları altında ozmotik potansiyeldeki artış Na⁺ iyonlarının sitosolde birikmesine (Papa-georgiou vd., 1998) ve hem fotosentetik hem de solunumdaki elektron transportunun inaktive olmasına neden olmaktadır (Allakhverdiev vd., 1999). Fotosentetik hızda azalma, karbon indirgeme reaksiyonları için CO₂'in kullanılabilirliğini sınırlayan stoma iletkenliğinde bir azalmaya neden olmaktadır (Brugnoli ve Bjorkman, 1992). Stomaların kapanması transpirasyonla suyun kaybını minimuma indirmekte ve kloroplast aktivitesinde değişime neden olan kloroplastın ışık toplayan ve enerjii koruyan sistemlerini etkilemektedir (Iyengar ve Reddy 1996.).

3. TUZLULUK TOLERANSI

Yüksek tuz konsantrasyonlarında bitkilerin büyüebilme ve yaşam döngülerini tamamlaya-

bilme yeteneği *tuzluluk toleransı* olarak tanımlanmaktadır (Parida ve Das, 2005).

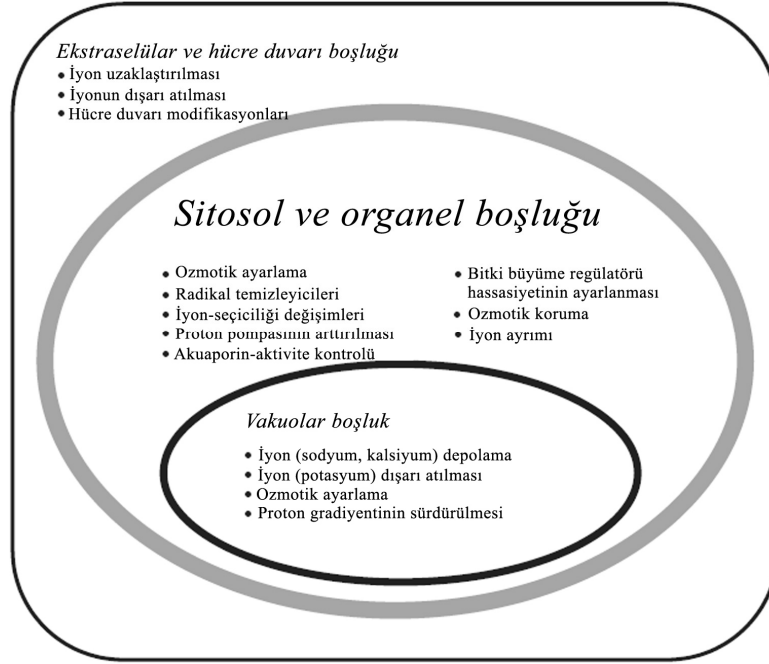
Bitkiler tuz stresinin üstesinden gelebilmek için bazı biyokimyasal ve moleküler mekanizmalar geliştirmiştir (Iyengar ve Reddy, 1996) (Şekil 1):

- a) Seçici birikim ya da iyonların uzaklaştırılması,
- b) Kökler tarafından alınan iyonların kontrolü ve yapraklara transferi,
- c) Tüm bitki bünyesinde ve hücrese seviyede iyonların lokalizasyonu,
- d) Uyumlu çözünenlerin sentezi,
- e) Fotosentetik yolda değişim,
- f) Membran yapısında değişim,
- g) Antioksidatif enzimlerin teşviki,
- h) Bitki hormonlarının teşviki.

Tuz toleransındaki önemli gelişmeler bitki türlerinde ıslah teknikleri ve geleneksel seleksiyon yoluyla yapılmaktadır (Ashraf, 2002). Bununla birlikte, seleksiyon yöntemlerinin çoğu tarımsal karakterlerdeki farklılıklara dayandırılmıştır (Noble, 1992). Tarımsal karakterler, bitki büyümesindeki genetik ve çevresel etkileri temsil etmekte ve tuz toleransı ile ilgili fizyolojik mekanizmaların tümünü kapsamaktadır. Tuz toleransı için tipik tarımsal seleksiyon parametreleri verim, canlılık, bitki boyu (Noble, 1992), yaprak yüzey alanı (Franco, 1993), yaprak hasarı (Munns, 1993), nispi büyüme oranı (Cramer vd., 1990) ve nispi büyüme azalmasıdır (He ve Cramer, 1993). Tuz stresine karşı gösterilen ilk tepki, yaprak yüzey genişlemesi oranındaki azalma ve büyümenin durmasıdır. Stres azaldığında veya tamamen ortadan kalktığında büyüme devam edebilmektedir. Bir bitkide tuz stresinin başlangıcı ve gelişimi sırasında enerji ve yağ metabolizması, protein sentezi ve fotosentez gibi bütün temel işlevler etkilenmektedir.

Bitkilerin tuz toleransı ile ilgili olarak çeşitli inorganik iyonlar ve organik metabolitlerin birikimi, fotosentez ve su ilişkileri birçok araştırmanın konusunu oluşturmaktadır (Munns, 2002). Birçok araştırma, tuz stresi için farklı biyokimyasal indikatörler ve tuz toleransı arasındaki ilişkiye dikkat çekmiştir. Örneğin, strese maruz kalmış bitkilerde glisinbetain (kuaterner amonyum bileşiği) ve prolinin (imino asit) hücrese yapıları korumada ve ozmotik uyumu sağlamada adapte edici bir rol oynadığının kuvvetli kanıtları bulunmaktadır (Garg vd., 2002; Yang vd., 2003; Demiral ve Türkan, 2006; Banu vd., 2009). Benzer olarak, transjenik pirinç bitkilerinde kuraklık ve yüksek sıcaklığa karşı bir disakarit olan trehaloz birikiminin hücrese stres direnciyle ilişkili olduğu bildirilmiştir (Garg vd., 2002). Bununla birlikte, Mittova vd. (2002), kültür domatesine (*Lycopersicon esculentum*) göre yabani domatesin (*Lycopersicon pennellii*) daha yüksek tuz toleransına sahip olmasının guaiakol peroksidaz, askorbat peroksi-

daz ve süperoksit dismutaz gibi antioksidant enzimlerin artan aktiviteleriyle ilişkili olduğunu bildirmişlerdir.



Şekil 1. Bitki tuz stresi ile ilişkili olan biyokimyasal fonksiyonlar (Bohnert ve Jensen, 1996'dan değiştirilerek).

Süperoksit dismutaz, glutatyon redüktaz ve peroksidaz gibi antioksidant enzimler için kodlanan genler nadiren strese spesifiktir ve sıklıkla eksprese olmaktadır (Kreps vd., 2002).

Bitkilerin tuz stresine tepki gösterme yeteneği strese maruz kalınan gelişim evresinde eksprese olan genlere bağlıdır (Epstein ve Rains, 1987). Tuz toleransının tek bir genden ziyade birkaç genin karmaşık etkileşimiyle kontrol edildiği düşünülmektedir. Arpada tuz toleransının genetik analizleri tuz toleransı için *üç genin* varlığını belirlemiştir (Koval ve Koval, 1996). Zıt olarak, klor ve sodyum alımını tek ve basit bir genin kontrol ettiğini gösteren bazı sonuçlar bulunmaktadır (Bernstein, 1977). Saneoka vd. (1995), tuzlu koşullar altındaki mısır bitkilerinde tek bir genin glisinbetain birikimini kontrol ettiğini kuvvetle ileri sürmüştür. Abel ve MacKenzie (1964), soya fasulyesinde tek bir dominant genin tuz toleransı ile ilişkili olarak klor uzaklaştırmasını kontrol ettiğini bildirmiştir. Tuza toleransı arttırabilen aday genler; (a) tuz alımı ve transportunu kontrol eden, (b) ozmotik veya koruyucu fonksiyona sahip ve (c) tuzlu koşullarda bitki büyümesini hızlandıran genler olmak üzere üç ana fonksiyonel gruba ayrılmaktadır (Munns, 2005).

3.1 Uyumlu Çözünenler

Vakuollerdeki iyonik dengeyi sağlamak için sitoplazmada "*uyumlu çözünenler*" olarak adlandırılan düşük molekül ağırlıklı bileşikler birikmekte ve normal biyokimyasal reaksiyonları engellemeyen bu çözünenler reaksiyonlarda su ile yer değiştirmektedir (Ashihara vd., 1997; Hasegawa vd., 2000; Zhifang ve Loescher, 2003) (Tablo 1). Bu uyumlu çözünenler esas olarak polioller (Orthen vd., 1994; Bohnert vd., 1995), çözünebilir şekerler (Bohnert ve Jensen, 1996; Kerepesi ve Galiba, 2000) ve bazı azotlu bileşiklerdir (Khan vd., 2000a; Khatkar ve Kuhad, 2000; Singh vd., 2000; Wang ve Nil, 2000). Tuz stresi sırasında biriken amino asitler, amidler, imino asitler, proteinler, kuaterner amonyum bileşikleri ve poliaminler azot içeren bileşiklerdir. Tuzlu koşullarda büyüyen bitkilerde önemli bir rol oynamalarına karşın bu maddelerin ozmotik düzenlemeye olan katkıları türler, çeşitler ve hatta bir bitkinin farklı organları arasında farklılık göstermektedir (Ashraf, 1994). Tuzlu çevrelerde, bitki türüne bağlı olarak biriken spesifik azot içeren bileşikler değişiklik göstermektedir. Stres koşulları altında biriken bu bileşiklerin ozmotik ayarlama, hücresel makromoleküllerin korunması, azotun depolanması, hücresel pH'ın sürdürülmesi,

hücrelerin detoksifikasyonu ve serbest radikallerin temizlenmesi gibi olaylarda fonksiyon gördüğü ileri sürülmektedir. Azot içeren bileşiklerin birikimi genellikle bitki tuz toleransı ile ilişkilendirilmiştir (Mansour, 2000).

Tablo 1. Tuz stresine cevap olarak biriken bileşikler ve toleranstaki muhtemel fonksiyonları (Parida ve Das, 2004'den değiştirilerek)

Grup	Spesifik Bileşik	Fonksiyonu
İyonlar	Sodyum, klor	Ozmotik düzenleme Potasyum çıkışı
Pigmentler	Karotenoidler, antosiyaninler	Fotoinhibisyona karşı koruma
Polioller	Mannitol Pinitol	Karbon kaynağı, ozmotik düzenleme Ozmoprotektan, ozmotik düzenleme, FSII'nin fotokimyasal etkinliği, radikal temizleyici,
Amino asitler	Prolin	Ozmotik düzenleme Ozmoprotektan
Kuaterner aminler	Glisinbetain	Ozmoprotektan Tilakoid ve plazma membran bütünlüğünün korunması
Poliaminler	Spermin, spermidin	İyon dengesi, kromatinin korunması
Şekerler	Glukoz, fruktoz, sukroz Fruktanlar	Ozmotik düzenleme Ozmoprotektan, karbon kaynağı
Proteinler	Ozmotin Süperoksit dismutaz, katalaz	Patojenez ilişkili proteinler Ozmoprotektan Radikal detoksifikasyonu

3.1.1 Karbohidratlar

Çözünebilir şekerler tuzluluğa maruz kalan glükofit bitkilerde diğer organik ozmotiklere göre toplam ozmotik potansiyelin yaklaşık %50'sini oluşturmaktadır (Cram, 1976). Glukoz, fruktoz, sukroz, trehaloz ve fruktanlar gibi şekerler ve nişasta tuz stresine maruz kalan bitkilerde birikmekte ve ozmotik koruma, ozmotik düzenleme, karbon kaynağı ve radikal temizleyici gibi fonksiyon görmektedir (Parida vd., 2002; Jang vd., 2003). Kısa süreli strese maruz kalan *Setaria sphacelata* (C4) bitkisinde sukroz ve nişasta içeriğinin azaldığı bildirilmiştir. Uzun süreli stres koşullarında, çözünebilir şekerler yüksek, nişasta ise düşük seviyede bulunmuştur. Metabolizmanın sukroz yönünde değişmesi, nişasta sentez ve parçalanmasının sukroz sentezinden daha fazla etkilenmesinden kaynaklanmaktadır (Silva ve Arrabaça, 2004). Pirinç, soya, pamuk ve buğdayda sukroz ve nişasta (Rathert, 1984; Dubey ve Singh, 1999; Kafi vd., 2003), *Pennisetum clandestinum* bitkisinde glukoz ve fruktoz (Muscolo vd., 2003) ve zeytin bitkilerinde glukozun (Tattini vd., 1996) ozmolit

olarak biriktiği rapor edilmiştir. Tuz stresini buğday çeşitlerinde indirgeyici şekerler (glukoz, fruktoz), sukroz ve fruktanların miktarını arttırmaktadır (Kerepesi ve Galiba, 2000). Bir disakkarit olan trehaloz farklı abiyotik stresler altında farklı organizmalarda birikmekte ve ozmolit ve ozmotik koruyucu olarak fonksiyon görmektedir (Hounsa vd., 1998). Nadir bulunan ve redüklemeye özelliği olmayan bir şeker olan trehaloz birçok bakteri ve mantarda ve desikasyona toleransı yüksek bitkilerde bulunmaktadır. Trehalozu aşırı eksprese eden pirinç bitkilerinin birçok abiyotik strese karşı toleranslı olduğu belirtilmiştir (Jang vd., 2003). Transjenik bitkilerde trehaloz içeriğindeki normal bir artış stres koşullarında yüksek fotosentetik aktivite ve düşük fotooksidatif zararlı sonuçlanmaktadır. Trehalozun çevresel streslerin neden olduğu zararlı biyomolekülleri koruduğu düşünülmektedir. Transjenik bitkilerdeki düşük trehaloz seviyesi trehalozu parçalayan spesifik trehalaz aktivitesi ile açıklanabilmektedir. Bu nedenle, trehalaz aktivitesinin azaltılması trehaloz birikiminde artışa neden olabilmesi muhtemeldir (Penna, 2003). Tuz stresinde çözünebilir karbo-

hidratların birikimi artmakta ve CO₂ asimilasyon oranı azalmaktadır (Murakeozy vd., 2003). Toplam çözünebilir şeker içeriği sorgum bitkisinde tuzluluğun artışına bağlı olarak artmaktadır (İbrahim, 2004). Domates yapraklarında çözünebilir şekerlerin ve toplam sakkarit içeriğinin tuzlulukta önemli derecede arttığı buna karşın nişasta içeriğinin tuzluluktan etkilenmediği belirtilmiştir (Khavarinejad ve Mostofi, 1998). Zıt olarak, bakla bitkisinde çözünebilir ve hidroliz olabilir şekerlerin tuz stresinde azaldığı belirtilmiştir (Gadallah, 1999). Bununla birlikte, bitki kısımlarının sukroz içeriğinin tuz toleransı indikatörü olabileceği rapor edilmiştir (Juan vd., 2005). Tuzluluk özellikle tuza hassas genotiplerde çözünebilir karbohidratların miktarında artışa neden olmaktadır (Lacerda vd., 2005). Zıt olarak, tuza toleranslı ayçiçeği aksesyonlarında toplam çözünebilir şeker içeriğinin hassas aksesyonlara oranla daha yüksek seviyede biriktiği bildirilmiştir (Ashraf ve Tufail, 1995).

Tuz stresine cevap olarak çözünebilir şekerlerin birikimindeki belirgin değişimler, bir tür içerisinde veya türler arasında ve hatta tüm hatlar arasında tuza tolerans açısından farklılıkların ifade edilmesi için önemli bir kanıt olabilmektedir (Ashraf ve Harris, 2004). Aynı araştırmacılar, ıslah programlarında bazı türler için tuz toleransının bir indikatörü olarak çözünebilir şeker birikiminin potansiyel bir rolü olmadığını bildirmiştir.

3.1.2 Polioller

Polioller bitkilerde hem asiklik hem de siklik formda bulunan polihidrik şeker alkolleridir. Bitkilerde yaygın olarak bulunan asiklik formdaki polioller mannitol, gliserol, sorbitol iken siklik formda olanlar ononitol ve pinitoldür (Clark vd., 2003).

Uyumlu çözünenler arasında poliollerin de ozmoregülasyona katkıda bulunduğu ve bitkilerin tuz toleransında rol oynadığı düşünülmektedir. Polioller vakuolde yüksek konsantrasyonlarda lokalize olan inorganik iyonların neden olduğu ozmotik düzensizliklerin üstesinden gelebilmek için sitoplazmada birikmektedir. Siklik ve asiklik poliollerin düşük moleküler ağırlıklı şaperonlar ve stresle teşvik edilmiş oksijen radikallerinin savaşçıları olarak rol oynadığı düşünülmektedir (Bohnert ve Shen, 1999).

Bir alkol şekeri olan mannitol bir primer fotosentetik ürün olarak sentez edilmekte ve bazı bitki türleri tarafından metabolize edil-

mektedir (Conde vd., 2007). Bununla birlikte, buğday ve tütün gibi tarımsal öneme sahip birçok bitki türü mannitol üretememektedir. Mannitol üreten transformant bitkilerin mannitol biyosentezi ve birikimi stres koşullarında artarken, mannitol katabolizması azalmaktadır (Sickler vd., 2007). Mannitol kereviz bitkisinde de mannoz-6-fosfat redüktazın (M6PR) aktivitesiyle sentezlenmekte (Zhifang ve Loescher, 2003) ve düşük su potansiyeline maruz kalan bitkilerde birikimi artmaktadır. Bitkilerin yüksek tuzluluğu tolere etme yeteneğinin mannitol tarafından artırıldığı belirtilmiştir. Örneğin, normal olarak mannitol sentezlemeyen ya da biriktirmeyen tütüne, bakteriyel mannitol-1-fosfat dehidrogenaz (*mtlD*) geni aktarıldığında transjenik tütün bitkilerinin yaprak ve köklerinde yüksek konsantrasyonda mannitol biriktiği ve yüksek derecede tuz toleransı gösterdiği rapor edilmiştir (Tarczynski vd., 1992). Benzer olarak, bakteri *mtlD* geni transfer edilmiş transjenik buğday hatlarının hem tuzluluk hem de kuraklık altındaki yüksek büyüme performansının yapraklardaki yüksek mannitol birikimi ile ilişkili olduğu bulunmuştur (Abebe vd., 2003). Oksijen radikali savaşçıları olarak fonksiyon gören mannitolün *in vitro*'da reaktif oksijen türlerinin detoksifikasyonunda rol aldığı (Elstner, 1987; Halliwell vd., 1988) ve böylece kuraklık stresindeki bitkilerde proteinleri oksidatif zarardan koruduğu bildirilmiştir (Moran vd., 1994). Bununla birlikte, tuza hassas buğday çeşidinde dışsal mannitol uygulamasının antioksidant enzim aktivitelerini arttırdığı bildirilmiştir (Seçkin vd., 2007).

Siklik şeker alkoller olan pinitol ve ononitolün tuzlu koşullara maruz kalan birçok bitki türünde biriktiği belirlenmiştir (Paul ve Cockburn, 1989). Pinitol soya fasulyesinde tüm bitki kısımlarında önemli seviyelerde bulunmaktadır ve myo-inositolden sentezlenmektedir (Dittrisch ve Brandl, 1987). Bitkilerde pinitolün rolü açık olmamasına karşın tuz stresi (Gorham vd., 1984), kuraklık stresi (Streeter vd., 2001), yüksek sıcaklık teşvikli su kıtlığı (Guo ve Oosterhuis, 1995), embriyo gelişimi (Gomes vd., 2005) ve legümlerdeki nodülasyon ile ilişkili olduğu düşünülmektedir. Kuraklık stresine cevap olarak soyanın yapraklarında pinitol, prolin ve şekerlerin biriktiği; fakat pinitol miktarının prolin ve şekerlere göre daha yüksek olduğu bildirilmiştir (Streeter vd., 2001). Fougere vd. (1991), yonca bitkisinde pinitol ve ononitolün önemli düzeyde biriktiğini belirlemiş ve pinitolün tuz stresine karşı toleransta katkı sağlayabileceğini ileri sürmüştür. Birçok baklagilde meydana gelen pinitol (Smith ve Phillips, 1980) ve D-pinitol, serbest radikallerle savaşığı kadar vakuol ve

sitoplazma arasında hücre içi ozmotik ayarlama önemli bir rol oynadığı bildirilmiştir.

Ononitol bitki dokularında teşhis edilmiştir (Streeter, 1985); fakat pinitol üretiminde kullanıldığı için oldukça düşük konsantrasyonlarda bulunmaktadır. Tütün hücrelerine *Mesembryanthemum crystallinum* imt geninin transferi ononitol üretimini arttırmaktadır (Vernon vd., 1993). Kuraklık ve tuza tolerans ile sonuçlanan ononitol birikimi transjenik tütün bitkilerinde belirtilmiştir (Sheveleva vd., 1997).

3.1.3 Amino Asitler ve Amidler

Tuz stresine maruz kalan bitkilerde amino asitlerin (alanin, arjinin, glisin, serin, bir imino asit olan prolin ve non-protein amino asitler sitrulin ve ornitin) ve amidlerin (glutamin ve asparajin) biriktiği rapor edilmiştir (Mansour, 2000).

Stres koşullarındaki bitkilerde en fazla çalışılan amino asitlerden biri olan prolin glutamat veya ornitinden sentez edilebilmesine rağmen, prolin predominant olarak glutamattan sentez edilmektedir. Bitkilerde prolin birikiminin tuzluluk, kuraklık, yüksek sıcaklık, düşük sıcaklık, ağır metal, patojen enfeksiyonu, besin kıtlığı, atmosferik kirlenme ve UV ışınma gibi stres durumlarında arttığı bildirilmiştir (Hare ve Cress, 1997; Siripornadasil vd., 2002). Bitkilerde prolin birikim seviyesi türden türe değişmekte ve kontrol bitkilerine göre 100 kat daha fazla miktarda birikebilmektedir. Bitkilerde yaygın olarak bulunan ve diğer amino asitlere oranla daha fazla miktarlarda birikebilen prolin kullanılabilir azot birikimini düzenlemektedir (Abraham vd., 2003).

Bütün bitki türleri stres koşullarında prolin biriktirmekte ve prolin sentezi için Δ^1 -pirrolin karboksilat sentetaz (P5CS) geninin ekspresyonu tüm dokularda süratle teşvik edilmektedir (Hong vd., 2000). Prolin sentezinde üç enzimatik aktivite rol oynamaktadır (Atienza vd., 2004; Ueda vd., 2004) (Şekil 2):

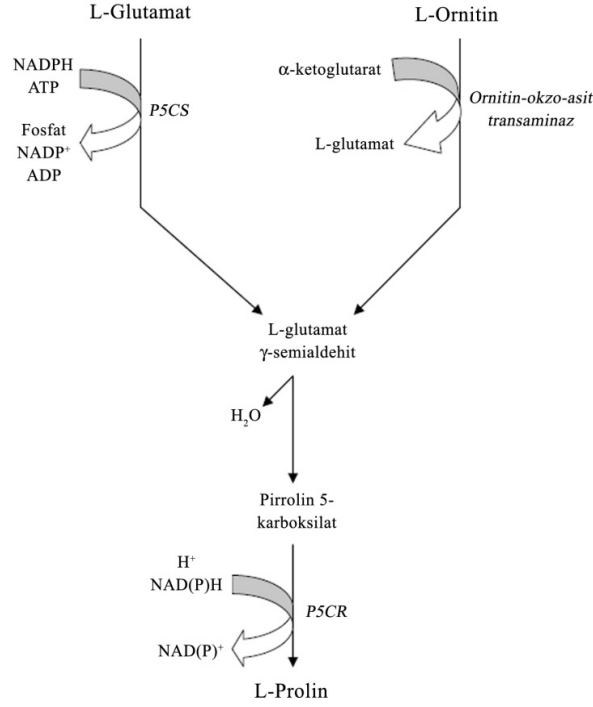
- 1) P5CS'ın Δ^1 - γ -glutamil kinaz aktivitesi,
- 2) P5CS'ın glutamik- γ -semialdehit dehidrogenaz aktivitesi ve
- 3) Δ^1 -pirrolin karboksilat redüktazın (P5CR) iki izogeni glutamati prolin imino asidine dönüştürmektedir.

Δ^1 -pirrolin karboksilat sentetaz (P5CS) enzimi geri bildirim ile kontrol edilmekte ve bu genin aşırı ekspresyonu yapraklardaki prolin

konsantrasyonunu sadece iki kat arttırmaktadır (Hong vd., 2000). Geri bildirim inhibisyonu ortadan kaldırmak için modifiye edilmiş P5CS genine sahip tütün bitkisinde prolin içeriği 200 mM NaCl uygulamasında dört kat artmaktadır (Hong vd., 2000). Bitki dokularında prolin birikimi; prolin degradasyonundaki azalma, prolin biyosentezindeki artış, protein sentezindeki veya prolin kullanımındaki azalma ve proteinlerin hidrolizinden kaynaklanabileceği belirtilmiştir (Yoshiba vd., 1997). Yabani tipe göre transjenik tütün bitkilerinde prolin içeriğinin artmasına bağlı olarak çimlenme yüzdesi ve fide ağırlığının daha fazla ve serbest radikal üretiminin daha düşük olduğu bildirilmiştir (Hong vd., 2000).

Tuz stresi altında tüm bitki dokularındaki prolin konsantrasyonu 1 mol/L'ye kadar çıkmaktadır (Ashraf ve Harris, 2004; Munns 2005). Prolin birikimi tuz stresi altındaki birçok monokotilde yaygın özelliklerden biri olmasına rağmen (Wyn Jones ve Storey, 1978), arpa fidelelerinde NaCl stresi prolin birikimini etkilememektedir (Yamaya ve Matsumoto, 1989). Tuz stresine toleranslı bitkilerin seleksiyonunda prolin birikiminin bir parametre olarak kullanılabilirliği savunulmaktadır (Ramajulu ve Sudhakar, 2001). Bununla birlikte, prolin sıcaklık, kuraklık ve ağır metal gibi çevresel stres koşullarında da birikebildiği (Sairam vd., 2002) ve hatta tuz stresi altındaki birçok bitkide prolin seviyesi azaldığından (Naik ve Joshi, 1983; Siddiqui ve Krishnamoorthy, 1987) dolayı prolin birikimi tuz toleransı için bir markör olarak kabul edilmemektedir. Domates, *Aegiceras corniculatum* ve buğday bitkilerinde prolin birikimi ve tuza tolerans arasında negatif bir korelasyon olduğu rapor edilmiştir (Aziz vd., 1998; Parida vd., 2004; Poustini vd., 2007). Poustini vd. (2007), otuz ekmeçlik buğday çeşidinin yaprak dokularında tuz stresi prolin birikiminde artışa neden olmuştur. Prolin birikimi tuza toleranslı 19 buğday çeşidinde 5.2 kat artarken, tuza hassas çeşitlerde 13.8 kat artmıştır. Üstelik, tuz stresine en hassas çeşit olan Ghods'da prolin birikimi 27.4 kat artmıştır. Tuza hassas (cv. Ghods) ve tuza toleranslı (CR ve Kharchia) buğday çeşitleri arasında tüm tuzluluk konsantrasyonlarında yaprak ve apeks dokularında prolin miktarı farklılık göstermezken, kök prolin içeriği hassas çeşitte daha fazla birikmiştir (Kafi vd., 2003). Benzer olarak, tuza toleranslı pirinç genotipine göre hassas çeşitlerde prolin daha yüksek konsantrasyonlarda birikmektedir (Lutts vd., 1999). Bununla birlikte, pirinç ve sorgum bitkisinde prolin birikiminin tuz stresi zararının bir cevabı olarak ortaya çıktığı; fakat tuza tolerans ile ilişkili bir bitki cevabı olmadığı, prolin birikiminin tuz zararından kaynaklandığı ve bu nedenle tuza toleransın bir indikatörü olmadığı bildirilmiştir (Lutts vd., 1999; Lacerda vd., 2003).

Tuza toleransta farklılık gösteren tür ve çeşitlerin yanı sıra bir bitki genotipinin farklı dokularında prolin birikimi farklılık göstermektedir (Kafi vd., 2003). Ayçiçeği (Ashraf ve Tufail, 1995), yalancı safran (Ashraf ve Fatima, 1995), *Eruca sativa* (Ashraf, 1994) ve *Lens culinaris* (Hurkman vd., 1991) bitkilerinin tuza hassas hatlarına göre toleranslı hatlarının yapraklarında toplam serbest amino asit içeriğinin daha yüksek olduğu rapor edilmiştir.



Şekil 2. Prolin biyosentez yolu. P5CS: Δ^1 -pirrolin karboksilat sentetaz, P5CR: Δ^1 -pirrolin karboksilat redüktaz (Delauney vd., 1993'den değiştirilerek).

Arpa, buğday, fasulye ve mung fasulyesinde 200 mM NaCl uygulamasının prolin içeriğini arttırdığı bildirilmiştir (Saffan, 2008). Petrusa ve Winicov (1997), tuza toleranslı yonca bitkisinde prolin içeriğinin hızlı bir şekilde iki katına çıktığını; fakat tuza hassas bitkilerde bu artışın yavaş olduğunu bildirmiştir. Nanjo vd. (2003), *Arabidopsis* bitkisinde antisens prolin dehidrogenaz cDNA transferinin aşırı miktarda prolin birikimine neden olduğu ve 600 mM NaCl uygulamasına tolerans gösterdiğini bildirmiştir. Tuza toleransta farklılık gösteren iki arpa (*Hordeum vulgare* L.) çeşidinde (toleranslı Afzal ve hassas EMB82-12) prolin birikiminin özellikle yüksek tuz uygulamalarında (300 ve 400 mM NaCl) önemli düzeyde arttığı ve bu artışın EMB82-12 çeşidine göre Afzal çeşidinde daha yüksek olduğu bildirilmiştir (Khosravinejad vd., 2009b). Khan vd. (2009), altı buğday çeşidinde (Lu-26s, Sarsabz, KTDH-22, V-7012, Khirman ve Bakhtawar) kontrole (1.5 dS/m NaCl) göre tuz (12.0 dS/m NaCl) uygulamasının prolin içeriğinde artışa neden oldu-

ğunu belirtmiştir. Yüksek seviyede prolin biriktiren Sarsabz, Lu-26s ve KTDH çeşitlerin aynı zamanda klorofil içeriği ve ürün kaybındaki azalmanın daha az olması nedeniyle bu çeşitleri tuza toleranslı olarak tanımlamışlardır (Khan vd., 2009). Tuza toleranslı salatalık çeşidinde (*Zaoduojia*) artan tuz konsantrasyonuna bağlı olarak prolin miktarının arttığı, hassas çeşitte (Jinchun No.2) ise değişmediği belirtilmiştir (Zhu vd., 2008). Tuza toleransta farklılık gösteren pirincin iki yabancı türü (toleranslı *Oryza latifolia* Desf. ve hassas *O. rufipogon* Griff.) ve kültür pirinci (*O. sativa* L.) çeşitlerinde (toleranslı SR26B ve hassas IR28) serbest prolin içeriği kontrole göre tuz uygulamasında genellikle artmış, bu artış toleranslı tür ve çeşitte önemli düzeyde farklılık göstermiştir (Nakamura vd., 2002).

Ozmotik olarak oldukça aktif olan prolin membran kararlılığına katkıda bulunmakta ve NaCl'ün hücre membranlarına olan olumsuz etkisini azaltmaktadır (Mansour, 1998). Maggio vd. (2002), adaptasyonda bir sinyal düzenleyici

molekül olarak prolinin fonksiyon gördüğünü ileri sürmüştür. Proteinojenik bir amino asit olan prolin ozmolit, radikal temizleyicisi, makromolekül stabilize edici ve hücre duvarı bileşeni olarak fonksiyon görmektedir (Matysik vd., 2002). Prolinin, proteinlerin yapısını stabilize eden moleküler şaperonlar olarak fonksiyon gördüğü ve prolin birikiminin sitosolik pH'ı ve hücrenin redoks durumunu dengede tutabildiği düşünülmektedir. Sonuç olarak, prolin birikimi stres cevabını etkileyen stres sinyalinin bir parçası olabilmektedir (Maggio vd., 2002).

3.1.4 Kuaterner Amonyum Bileşikleri

Birçok bitki türünde, yaprak ozmotik potansiyeli ve glisinbetain, β -alaninbetain ve prolinbetain arasında pozitif bir korelasyon bulunmaktadır. Bu organik bileşiklerin hücrede ozmoprotektif etkilere sahip olduğu bilinmektedir (Rhodes ve Hanson, 1993).

Tuz stresine maruz kalan bitkilerde en yüksek seviyelerde biriken kuaterner amonyum bileşiği *glisinbetain*dir (Mansour, 2000). Uyumlu çözünenler arasında glisinbetain abiyotik streslere karşı etkin bir koruyucudur (Chen ve Murata, 2008). Yüksek bitkilerde glisinbetain kloroplastlarda etanolamin, kolin ve betain aracılığıyla serin amino asidinden sentez edilmektedir (Şekil 3) (Rhodes ve Hanson, 1993). İlk basamakta kolin monooksijenaz aktivitesi ile kolin betain aldehide dönüşmektedir. İkinci basamakta betain aldehit dehidrogenaz aktivitesi ile betain aldehit glisinbetaine dönüşmektedir. Tuz stresi her iki enzimin aktivitesini teşvik etmektedir (Weretilnyk ve Hanson, 1989; Arakawa vd., 1990). Glisinbetain kloroplastlarda lokalize olmakta ve kloroplast yapısının ve tilakoid membranların korunmasında önemli bir rol oynayarak fotosentetik aktivitenin ve plazmamembran bütünlüğünün sürdürülmesini sağlamaktadır (Yokoi vd., 2002). Murata vd. (1992), glisinbetainin tuz stresi altındaki bitkilerde ekstrinsik FSII kompleks proteinlerinin etkileşimlerini stabilize ederek FSII kompleksini koruduğunu ileri sürmüştür.

Dışsal glisinbetain uygulaması ile *Arabidopsis*'in yaprak ve kök dokularında DNA mikroarray analizleri ile transkripsiyon faktörleri, membran değiş-tokuş bileşenleri, reaktif oksijen türlerini temizleyen enzimler ve plazma membranında lokalize olmuş NADP bağımlı ferrik redüktaz için gerekli genlerin ekspresyonunun arttığı belirlenmiştir (Einset vd., 2007). Glisinbetain enzimlerin ve kompleks proteinlerin kuaterner yapılarını stabilize etmekte ve fizyolojik olmayan sıcaklıklarda ve tuz konsan-

trasyonlarında membranların yapısının kararlılığının sürdürülmesini sağlamaktadır (Papageorgiou ve Murata, 1995). Bununla birlikte, dışsal betain uygulaması ile stres-koruyucu proteinlerinin sentezinin artması (Khedr vd., 2003) ve lipid membranlarının oksidasyonunun azalması (Demiral ve Türkan, 2004) sonucu tuza toleransın geliştiği belirtilmiştir. Sonuç olarak, NaCl teşvikli oksidatif stresin bir sonucu olarak glisinbetain birikmekte ve tuza tolerans mekanizmalarının stimülasyonuna katkıda bulunmaktadır (Demiral ve Türkan, 2006).

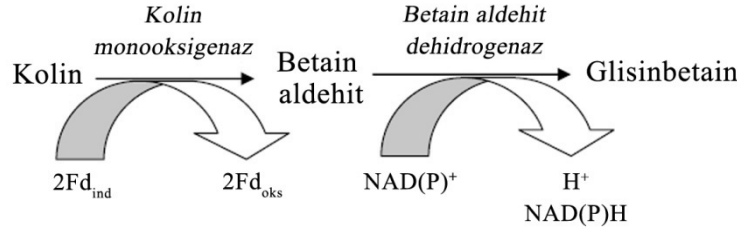
Glisinbetain arpa, mısır, sorgum, pirinç, domates, patates, ıspanak, havuç ve Cezayir menekşesi gibi birçok bitki türünde tuz stresine cevap olarak artmaktadır (Saneoka vd., 1999; Khan vd., 2000a; Muthukumarasamy vd., 2000; Wang ve Nil, 2000; Yang vd., 2003; Demiral ve Türkan, 2006; Abdul Jaleel vd., 2007; Kholova vd., 2009). Bu türlerin tuza toleranslı genotipleri hassas genotiplere göre daha fazla glisinbetain biriktirmektedir. Khan vd. (2000a), tuz stresi altında glisinbetain içeriğinin dokular arasında farklılık gösterdiğini bildirmiştir. Tuzlu koşullar altında glisinbetain birikiminin tuza hassas dut bitkilerine göre toleranslı bitkilerde daha yüksek olduğu bildirilmiştir (Agastian vd., 2000). Benzer olarak, toleranslı mısır çeşidinde (PHEM 3) glisinbetainin hassas çeşide göre (Najvot) daha yüksek seviyelerde biriktiği bildirilmiştir (Kholova vd., 2009). Bununla birlikte, glisinbetain içeren mısır hatlarında gövde büyümesindeki inhibisyonun glisinbetain içermeyen hatlardan daha düşük olduğu rapor edilmiştir (Saneoka vd., 1995). Glisinbetaini düşük seviyelerde veya hiç biriktirmeyen bitkilerde dışsal glisinbetain uygulaması çevresel streslerin olumsuz etkilerini azaltılmasına katkıda bulunabilmektedir (Yang ve Lu, 2005; Banu vd., 2009).

Glisinbetainin reproduktif organlardaki koruyucu etkileri bu organlara yaprak ve diğer organlardan glisinbetainin taşınması ve birikimi aracılığıyla olmaktadır. Normal koşullar altında tohum üretimi ve meyve kalitesi glisinbetaini kodlayan genlerin teşviki ile artırılmakta ve stres toleransının artırılması için bazı çalışmalara gereksinim duyulmaktadır. Çeşitli çevresel streslere karşı bitkilerin glisinbetain teşvikli toleransı için muhtemel mekanizmalar: (a) fotosentetik mekanizmanın korunması, (b) stres toleransında fonksiyon gören spesifik gen ürünlerinin teşviki, (c) stres koşullarında reaktif oksijen türlerinin seviyesinin azaltılması ve (d) direkt olarak veya plazma membranlarının korunması ile iyon-kanal proteinlerinin aktivitelerinin

düzenlenmesini kapsamaktadır (Chen ve Murata, 2008).

3.1.5 Poliaminler

Poliaminler iki ya da daha fazla amino grubu içeren polivalent bileşiklerdir. Yüksek bitkilerdeki en yaygın poliaminler putresin, spermidin, spermin ve daha az meydana gelen diaminoopropan ve kadaverindir (Mansour, 2000). Biyolojik rollerindeki temellere göre iki grup içinde sınıflandırılmışlardır (Kuznetsov vd., 2002). İlk gruptakiler, hücre uzaması ve kök oluşumu gibi fonksiyonları ile oksin ve gibberellinlere benzeyen putresin ve kadaverindir (Walden vd., 1997). İkinci gruptakiler ise hücre bölünmesi, organogenez ve bitki senesensini düzenlemesi ile sitokininlere benzeyen spermidin ve spermindir (Galston vd., 1997; Hopkins, 1999).



Şekil 3. Glisinetain biyosentez yolu. Fd_{ind} : İndirgenmiş ferrodoksin, Fd_{oks}: Okside ferrodoksin (Weretilnyk vd. 1989'dan değiştirilerek).

Nötral pH'ta polikasyon olan poliaminler sıklıkla hücredeki DNA, RNA ve fosfolipidler gibi polianiyonlara bağlanarak bu makromolekülleri kararlı hale getirmektedir. Ayrıca poliaminler protoplastları kararlı hale getirmekte, embriyogenez sırasında hücre bölünmesini aktive etmekte ve çoğu bitkide senesensi geciktirmektedir (Genard vd., 1991). Bununla birlikte, membran kararlılığının sürdürülmesinde poliaminlerin rolü olduğu bildirilmiştir (Di Tomaso vd., 1989). Ayrıca, poliaminlerin ozmotik uyuma katkısının diğer azotlu bileşiklere göre daha az miktarda olduğu belirlenmiştir (Kakkar ve Rai, 1997). Diğer taraftan, bezelye fidelerinde üç yaygın poliaminin tuz stresinin inhibitör etkisini azalttığı bildirilmiştir (Ivanova vd., 1991). Uzun süreli stresin yalnızca arjinin ve ornitin dekarboksilaz ve poliamin oksidazın aktiviteleri ve poliamin seviyesinde küçük değişikliklere neden olurken, kısa süreli stresin poliamin seviyesinde ve enzim aktivitesinde önemli bir artışa neden olduğu bulunmuştur (Das vd., 1995).

Bitkilerde poliaminler birçok fizyolojik işlevin (rizogenez, somatik embriyogenez, polen oluşumu, çiçeklenme ve meyve absisyonu, dor-

mansi ve senesens) düzenlenmesinde fonksiyon görmekte ve ozmotik stres, mineral besin eksikliği, yüksek ve düşük sıcaklık stresi ve tuz stresi gibi çevresel streslerde savunma mekanizmaları ile ilişkilidir (Bouchereau vd., 1999; Kakkar vd., 2000; Sairam ve Tyagi, 2004). Poliaminlerin içeriğindeki değişimler tuz stresi koşullarında hem prolin birikimini teşvik edebilmekte hem de kontrol edebilmektedir (Larher vd., 1998). Transjenik bitkilerde artan prolin içeriği veya poliamin biyosentezi abiyotik streslere karşı tolerans ile ilişkilendirilmiştir (Kishor vd., 1995; Kasukawe vd., 2004).

Tuz stresinde, bitkilerde poliaminlerin konsantrasyonunun önemli seviyede artmasının tuz stresine karşı koruyucu bir mekanizma ve tuza toleransla ilişkili olduğu bildirilmiştir (Iqbal ve Ashraf, 2005). Arpa bitkilerinde kök tonoplast veziküllerinde serbest ve bağlı poliaminlerin içeriğinin tuza tolerans ile yakından ilişkili olduğu belirtilmiştir (Zhao vd., 2000). Spermidin ve sperminin tuz stresi altında plazma membranını koruduğu ve tuza toleransı arttırdığı ileri sürülmüştür (Gonzalez ve Ramirez, 1999). Diğer taraftan, tuz stresi tonoplast veziküllerinde fosfolipitlerin ve poliaminlerin içeriğinde azal-

maya neden olmaktadır (Zhao ve Qin, 2004). Yabani tip *Arabidopsis* bitkileri 100 mM NaCl ile ön muameleden sonra 125 mM NaCl uygulamasına maruz bırakıldığında poliaminler birikmekte; fakat direkt olarak 125 mM NaCl uygulamasına transfer edildiğinde poliaminler birikmemektedir (Kasinathan ve Wingler, 2004). *Brassica campestris* bitkisinde putresin içeriğinin 25 ve 50 mM NaCl stresinde arttığı, buna karşın 100 mM uygulamasında azaldığı bildirilmiştir (Das vd., 1995).

Tuza toleranslı pirinç çeşitlerinde spermin ve spermidin gibi poliaminlerin seviyesinin yüksek olduğu, buna karşın hassas çeşitlerde sadece putresin seviyesinin yüksek olduğu bildirilmiştir (Krishnamurthy ve Bhagwat, 1989; Basu ve Ghosh, 1991). Tuza toleranslı pirinç çeşitlerinin (Nonabokra ve Pokkali) kök plazma membranlarında spermin ve spermidin içeriğinin yüksek, buna karşın hassas çeşitlerin (M-1-48 ve IR8) membranlarında sadece putresin seviyesinin yüksek olduğu bildirilmiştir (Roy vd., 2005). Bununla birlikte, pirinç (Katiyer and Dubey, 1990) ve domatesin (Aziz vd., 1998) tuza toleranslı hatlarına göre tuza hassas hatlarında poliamin birikimi daha yüksek miktarda bulunmuştur.

Tuza hassas pirinç çeşidinde (Kong Pao) dışsal putresin uygulamasının verim üzerine NaCl tuzluluğunun olumsuz etkisini azalttığı belirtilmiştir (Ndayiragije ve Lutts, 2007). Benzer olarak, dışsal putresin ve spermidin uygulaması (0.5 mM) arpa fidelerinde tuz zararını azaltmaktadır (Zhao ve Qin, 2004). Tuz stresine maruz kalan arpa fidelerinde tuz zararının azaltılmasında dışsal poliamin uygulamasının tonoplast bütünlüğünün ve fonksiyonunun sürdürülmesinde etkili olduğu bildirilmiştir (Zhao ve Qin, 2004).

Tuz stresine maruz kalan bitkilerde farklı poliaminlerin miktarı azalmakta, artmakta ya da en azından değişmemektedir. Zapata vd. (2008), 100 mM NaCl uygulamasının biber gövde dokusunda toplam poliaminlerin içeriğini arttırdığı, fasulye ve ıspanak bitkilerinde azalttığı ve marul ve domates bitkilerinde değişime neden olmadığını bildirmiştir. Poliamin içeriğindeki değişimler farklı streslere tepki olarak da gözlemlendiğinden (Kakkar ve Rai, 1997; Mansour, 2000) poliamin birikiminin tuz stresine spesifik olmadığı gösterilmiştir.

3.1.6 Çözünebilir Proteinler

Bitki büyümesinde olumsuz etkilere sahip olan tuzluluk bitki metabolizmasını etkilemekte

ve büyüme, gelişme ve gen ekspresyonunda önemli modifikasyonlara neden olmaktadır. Bu modifikasyonlar bazı metabolitlerin birikimine veya tüketimine ve bazı hücrel proteinlerin miktarında değişimlere neden olabilmektedir (Kong vd., 2005). Tuzlu koşullarda büyüyen bitkilerde, tuz stresi poliribozomların kaybolmasına ve dolayısıyla protein sentez ve seviyesinin azalmasına neden olmaktadır (Artlip ve Funkhouser, 1995). Tuz stresi tarafından teşvik edilen birçok proteinin, hücrelerin sitoplazmik akışkanlığında değişimlere neden olduğu bilinmektedir (Hasegawa vd., 2000). Tuz stresi altındaki bitkilerde biriken proteinler azot kaynağı olarak kullanılabilir (Singh vd., 1987) ve ozmotik düzenlemede rol oynayabilmektedir.

Birkaç tuz-teşvikli protein bitki türlerinde tanımlanmış ve iki farklı gruba ayrılmıştır (Pareek vd., 1997; Mansour, 2000):

- 1) Tuz stresi proteinleri: Yalnızca tuz stresine cevap olarak biriken proteinlerdir.
- 2) Stresle ilişkili proteinler: Yüksek ve düşük sıcaklık, kuraklık, aşırı sulama ve mineral besin eksiliği veya fazlalığına cevap olarak biriken proteinlerdir.

Tuzluluk buğdayda çözünebilir proteinlerin seviyesinde “artışa” veya “azalışa” ve bazı proteinlerin “tamamen kaybolmasına” ve/veya “yeni proteinlerin sentezine” neden olabilmektedir (Yıldız, 2007; Yıldız ve Terzi, 2008). Artan NaCl tuzluluğu koşullarında büyütülen pirinç fidelerinde strese maruz bırakılmamış fidelere göre çözünebilir proteinler kadar total proteinlerin de seviyesinde bir artma olduğu belirlenmiştir (Dubey ve Rani, 1989). Pirince benzer olarak börülce (*Vigna unguiculata* L.) fidelerinde, soya fasulyesi kallus kültürlerinde olduğu gibi bezelye (*Pisum sativum* L.) ve *Cajanus cajan* bitkilerinde, NaCl tuzluluğu protein miktarında bir artmaya neden olmaktadır (Mehta ve Vora, 1987; Vyas ve Rao, 1987; Elenany, 1997). Tuzlu koşullarda artan protein seviyesi, proteinlerin belirli yeni oluşumları kadar önceden mevcut proteinlerin artan sentezinden kaynaklanmaktadır (Dubey ve Rani, 1989). Farklı bitki türlerinin tuz stresine maruz bırakılmış kısımlarında protein seviyesindeki azalma; protein sentezinde ve amino asitlerin kullanılabilirliğinde azalma, amino asitler ve protein sentezini kapsayan enzimlerin denatürasyonuna bağlıdır (Popova vd., 1995). Yaprakların çözünebilir protein içeriklerinin birçok çalışmada tuzluluğa cevap olarak azaldığı bildirilmiştir (Alamgir ve Ali, 1999; Gadallah, 1999; Wang ve Nil, 2000; Muthukumarasamy vd., 2000; Parida vd., 2002). Agastian vd.

(2000), dut çeşitlerinde çözünebilir protein içeriğinin düşük tuzlulukta arttığını, fakat yüksek tuzlulukta azaldığını bildirmiştir. Yarı kurak bölgelerde nohut (*Cicer arietinum* L.) bitkisinin 100 mM NaCl içeren kum kültüründe gelişen fidelerinde protein seviyesinde belirgin bir azalma belirlenmiştir (Murumkar ve Chavan, 1986). Pirinç (*Oryza sativa* L.) tohumları NaCl'ün artan seviyelerinde çimlendirildiğinde, embriyo ekseninde çözünebilir protein seviyesi kadar total protein seviyesinde de azalma gözlenmiştir (Dubey ve Rani, 1987). Arpa bitkilerine uygulanan NaCl stresi, yaprak protein içeriğinde azalmaya neden olmaktadır (Popova vd., 1995). Ashraf ve Waheed (1993), mercimeğin tüm hatlarında tuz toleransına bakılmaksızın tuz stresinden dolayı çözünebilir yaprak proteinlerinin azaldığını bildirmişlerdir. Tuzluluğun *Bruguiera parviflora*'da 17, 23, 32, 33 ve 34 kDa molekül ağırlıklı birkaç protein bandının yoğunluğunda bir azalmaya neden olduğu ve bu protein bantlarının azalma derecesi dışsal NaCl konsantrasyonu ile aşağı yukarı orantılı olarak görüldüğü bildirilmiştir (Parida vd., 2004b). Buğdayda, 13 ve 20 kDa'luk proteinlerin sentezinin tuz uygulamasında azaldığı bildirilmiştir (Elshintinawy ve Elshourbagy, 2001). Bununla birlikte, *Prosopis* bitkisinde 60 kDa'luk bir protein (Munoz vd., 1997), yerfıstığı (*Arachis hypogaea*) bitkisinde 38 ve 260 kDa'luk iki protein (Hassanein, 1999), buğdayda 24 kDa'luk bir protein (Elshintinawy ve Elshourbagy, 2001), makarnalık buğdayda 24.8–27.9 kDa aralığında dört protein (Yıldız 2007) ve yabancı buğday türünde (*Aegilops speltoides*) 20.3, 20.7, 21.0 (pI 5.1) ve 21.7 kDa'luk (pI 6.9) dört proteinin (Yıldız ve Terzi, 2008) tuz uygulamasında kaybolduğu bildirilmiştir. Birkaç tuz teşvikli protein bazı bitki türlerinde teşhis edilmiştir (Ashraf ve Haris, 2004). Tuzlu koşullarda kültürü yapılan tütün hücrelerinde *ozmotin* adı verilen 26 kDa'luk proteinin (hücredeki total proteinin %10–12'si kadar) tuz ve kuraklık stresinde ozmotik düzenleme için spesifik olarak sentezlendiği ve biriktiği bildirilmiştir (Singh vd., 1987). Arpada, immünolojik olarak ozmotinle ilişkisi olmayan ve *germin* olarak adlandırılan 26 kDa'luk iki polipeptidin tuz stresine cevap olarak sentezinin arttığı belirlenmiştir (Hurkman vd., 1991). Yamada vd. (2002), *Bruguiera sexangula* bitkisinde artan tuz toleransından sorumlu olan spesifik bir proteinin (AOC, allen oksit siklaz) varlığını tespit etmişler ve bu proteini *mangrin* olarak adlandırmışlardır. Bununla birlikte, darı (*Eleusine coracana*) bitkisinde 54 kDa ve 23–24 kDa'luk proteinlerin tuz ve kuraklık toleransından sorumlu olduğu belirlenmiştir (Uma vd., 1995). Buna ilaveten, diğer birçok stres proteini birçok bitki türünde

rapor edilmiştir: Çimlenen pirinç tohumlarında 23 kDa'luk bir protein (Rani ve Reddy, 1985), kültüre alınmış tütün hücrelerinde 18, 19.5, 21, 26, 34, 35.5, 37 ve 58 kDa'luk 8 protein (Singh vd., 1985), arpa köklerinde 26 kDa'luk protein (Hurkman ve Tanaka, 1987), arpa köklerinde 24–27 kDa aralığında (pI 6.1–7.6) altı yeni protein ve gövdede 20–24 kDa aralığında (pI 6.3–7.2) beş yeni protein (Ramagopal, 1987), pirincin kültüre alınmış hücrelerinde 26 ve 27 kDa'luk iki protein (Shirata ve Takaishi, 1990), pirinç gövdesinde 15 ve 26 kDa'luk iki protein (Shirata ve Takaishi, 1990), *Brassica*'da 56.1–79.8 ve 93.8 kDa'luk proteinler (Jain vd., 1993), turp (*Raphanus sativus* L.) bitkisinde 22 kDa'luk (pI 7.5) bir protein (Lopez vd., 1994), domates kökünde 21, 21.5, 22 ve 32 kDa'luk 4 protein (Chen ve Plant, 1999), yerfıstığı (*Arachis hypogaea*) bitkisinde 52 ve 127 kDa'luk iki protein (Hassanein, 1999), mısır köklerinde 29, 39, 51 ve 61 kDa'luk dört protein (Tamas vd., 2001), pirinç köklerinde 14.5, 15 kDa'luk (Salekdeh vd., 2002; De Souza vd., 2003), ekmeçlik buğdayın yaprak dokusunda 28.9, 30.0 ve 44.3 kDa'luk üç protein ve makarnalık buğdayın yaprak dokusunda 18.6, 19.4, 25.7, 25.9, 26 ve 27.6 kDa'luk altı protein (Yıldız 2007) belirlenmiştir. Bununla birlikte, tuz stresine maruz bırakılan *Mesembryanthemum crystallinum* kallusunda zamana bağlı olarak sentezlenen 5 proteinden üçünün (29, 34 ve 40 kDa) tuz stresine erken tepki ve ikisinin (14 ve 32 kDa) geç tepki olarak teşvik edildiği bildirilmiştir (Yen vd., 1997). NaCl stresine karşı miktarı artan protein(ler)in türlerin savunma mekanizmasını oluşturabileceği, aynı proteinlerin miktarının azalması durumunda ise stresin yeterince üstesinden gelemeyeceği ve proteinin azalması veya kaybolmamasının bir genotipin duyarlılığının artmasına neden olabileceği ileri sürülmüştür (Yıldız ve Terzi, 2008).

Tuz stresine tolerans birçok metabolit, protein ve mRNA'nın seviyesindeki değişimler ile sağlanmaktadır. Yalancı safranın tuza–hassas ve –toleranslı aksesyonları, *Melilotus indica* ve *Eruca sativa*'nın kültür ve tuza toleranslı yabancı populasyonlarının yaprak çözünebilir proteinlerinde önemli düzeyde fark olmadığı belirlenmiştir (Ashraf, 1994; Ashraf ve Fatima, 1995). Arpa (Hurkman vd., 1989), ayçiçeği (Ashraf ve Tufail, 1995), süpürge darısı (Uma vd., 1995) ve pirincin (Lutts vd., 1996; Pareek vd., 1997) tuza hassas çeşitlerinden ziyade tuza toleranslı çeşitlerinde çözünebilir proteinlerin yüksek içeriği gözlenmiştir. Ashraf ve O'Leary (1999), buğdayın test edilen tüm çeşitlerinde tuz stresinden dolayı toplam çözünebilir proteinlerin arttığını; fakat bu artışın tuza hassas çeşitte (Potohar) çok

belirgin ve toleranslı hatta (S24) ise düşük olduğunu bildirmişlerdir. Buğday çeşitlerinde gözlenen özdeş protein profillerinin yanı sıra diğer çeşitlere göre tuza hassas Potohar buğday çeşidinde 29 ve 48 kDa moleküler ağırlığındaki proteinlerin önemli düzeyde azaldığı belirlenmiştir. Protein profillerindeki nicel değişimlerin tuzlu koşullarda metabolik yollardaki ayarlamalardan sorumlu olabileceği düşünülmektedir (Ashraf ve O'Leary, 1999).

Yüksek bitkilerde, ozmotik stres vejetatif bitki dokularında LEA (late embriyogenesis abundant) proteinleri ile ilişkili birkaç proteinin sentezini teşvik etmektedir. LEA proteinleri tuzluluk, kuraklık, yüksek sıcaklık stresi ve tohum olgunlaşması gibi koşullarda teşvik edilen hidrofilik ve termostabil bir protein grubudur. Biyokimyasal, biyofiziksel ve biyoinformatik çalışmalar LEA proteinlerinin ozmotik stresdeki muhtemel rollerini göstermektedir. LEA proteinleri antioksidantlar, membran ve protein stabilize edici ve hücredeki boşlukları doldurarak hücre katlanmaları engelleyen moleküller olarak fonksiyon görmektedir (Tunnacliffe ve Wise, 2007). Soya fasulyesinde en az 20 üyesi teşhis edilen LEA proteinleri (Phang vd., 2008) sekans benzerliklerine göre altı farklı gruba sınıflandırılmıştır (Bray, 1993).

Grup 1 LEA proteinleri hidrofilik olup, oldukça korunmuşlardır (Dure, 1993). *Escherichia coli*'de *PM11* veya *Em* genlerinin ekspresyonu yüksek tuz konsantrasyonlarında büyümeyi sağlamaktadır (Lan vd., 2005; Cai vd., 2006). Yabani tip bitkilere göre *Em* geni transfer edilmiş transjenik tütün bitkileri 250 mM NaCl'de daha yüksek klorofil içeriğine sahiptirler (Cai vd., 2006). Buğday Grup 1 LEA protein (PMA1959) genini eksprese eden iki transjenik pirinç bitkisinde 25 kDa'luk bir proteinin varlığı gösterilmiştir (Cheng vd., 2002). Bu proteinin tuz ve dehidrasyon stresine maruz bırakılan pirinç bitkilerinde artan toleransla ilişkili olduğu bildirilmiştir (Cheng vd., 2002).

Grup 2 LEA proteinleri *dehidrinler* olarak bilinmektedir. Bu proteinler oldukça hidrofilik olup, tirptofan amino asidine sahip değildirlir. Genel olarak, soya fasulyesinde Grup 2 LEA proteinleri tuz toleransından çok dehidrasyon ve sıcaklık toleransı ile ilişkilidir (Phang vd., 2008). Bununla birlikte, Grup 2 LEA proteinleri tuzluluk, kuraklık, düşük sıcaklık/donma stresine cevap olarak sentez edilmektedir (Allagulova vd., 2003; Cherian vd., 2006; Wahid ve Close, 2006). Buğday Grup 2 LEA protein (PMA80) genini eksprese eden iki transjenik pirinç bitkisinde 39 kDa'luk bir proteinin varlığı gösterilmiştir. Dehidrasyon veya tuz stresine

maruz bırakılan pirinç bitkilerinde artan toleransla ilişkili olarak PMA80 proteininin yüksek miktarda biriktiği rapor edilmiştir (Cheng vd., 2002).

Grup 3 LEA proteinleri tuz stresine toleransta önemli bir rol oynamaktadır (Phang vd., 2008). *Escherichia coli*'de *PM30* veya *PM2* genlerinin ekspresyonu yüksek tuzlu koşullarda daha iyi tolerans sağlamaktadır (Lan vd., 2005; Liu ve Zheng, 2005). *PM2* veya *PM2B* genini eksprese eden transjenik tütün bitkisinin 250 mM NaCl'e daha iyi tolerans gösterdiği bildirilmiştir (Liu ve Zheng, 2005). Bununla birlikte, arpa LEA geni *HVA1*'i yüksek miktarda eksprese eden pirinç ve buğday bitkilerinin daha iyi stres toleransı gösterdiği bildirilmiştir (Xu vd., 1996; Sivamani vd., 2000). Benzer olarak, pirinç OsDREB1A transkripsiyon faktörünü aşırı eksprese eden transjenik *Arabidopsis* bitkilerinin tuz, kuraklık, yüksek sıcaklık ve donma stresine karşı tolerans gösterdiği bildirilmiştir (Dubouzet vd., 2003). Bu gözlemler, LEA proteinlerinin tuz stresi altında bitkilerin korunmasında önemli bir rol oynadığı ve LEA genlerinin tuza toleranslı genetik ürün geliştirmede moleküler bir araç olarak kullanılmasında önemli bir potansiyel olduğunu göstermektedir (Xu vd., 1996). Grup 3 LEA proteinlerini kodlayan tuza toleranslı pirinç çeşidi Pokkali, hassas çeşit Taichung N1 ve bir cDNA klonu olan Oslea 3'ü kullanarak, tuza toleranslı çeşitte tuza hassas çeşide göre LEA proteinlerinin daha yüksek seviyelerde biriktiği belirlenmiştir (Moons vd., 1997).

D113 tip proteinler olarak adlandırılan Grup 4 LEA proteinleri düşük moleküler ağırlıklı, oldukça hidrofilik ve termostabilidir. LEA proteinlerinin bu grubu stres koşullarında protein agregasyonunu önlemek için moleküler şaperonlar olarak fonksiyon görebilmektedir (Shih vd., 2007). Grup 4 LEA proteinlerinin tuza tolerans mekanizmasındaki rolü tam olarak bilinmemektedir. Bununla birlikte, tuz ve kuraklık stresi altındaki soya fasulyesi yapraklarında *PM9* geninin ekspresyonu artmaktadır (Lee vd., 2000).

3.2 Antioksidant Enzimler

Bitkilerde normal büyüme koşullarında üretilen reaktif oksijen türleri (ROT) düşük konsantrasyonlarda belirlenmiştir (Polle, 2001). Buna karşın, birçok çevresel stres ROT'lerinin üretimini teşvik etmektedir (Desikan vd., 2001; Pastori ve Foyer, 2002; Karpinski vd., 2003; Laloï vd., 2004). Yüksek tuz konsantrasyonları hücrel elektron transportunda bozulmalara ve

süperoksit ($O_2^{\cdot-}$), hidrojen peroksit (H_2O_2), hidroksil radikali ($\cdot OH$) ve singlet oksijen (1O_2) gibi ROT'lerinin oluşumuna neden olmaktadır (Halliwell ve Gutteridge, 1985; Elstner, 1987).

Sitotoksik etkilere neden olan ROT'leri peroksidasyon reaksiyonlarına neden olarak proteinler, lipitler ve nükleik asitler gibi önemli biyomoleküllere zarar vermektedir. Bu nedenle, hücre içerisindeki ROT seviyelerinin optimum sınırı geçmemesi gerektiği bildirilmiştir (Mittler, 2002; Quiles ve Lopez, 2004). Tuz stresi zararının görüldüğü primer bölgelerin membranlar olduğu ileri sürülmüştür (Candan ve Tarhan, 2003); çünkü ROT'leri doymamış yağ asitleri ile etkileşime girerek plazmalemma veya intraselüler organellerdeki membran lipitlerinin peroksidasyonuna neden olabilmektedir (Karabal vd., 2003). Diğer taraftan, ROT'leri bitki büyüme ve metabolizması üzerine birçok zararlı etkiye sahip olmasına rağmen hücre sinyali, gen regülasyonu, senesens ve programlı hücre ölümü gibi birçok fizyolojik olayda önemli rol oynamaktadır (Grant ve Loake, 2000; Breusegem vd., 2001; Neill vd., 2002; Blokhina vd., 2003; Dat vd., 2003; Laloi vd., 2004; Gechev vd., 2006). Örneğin, apoplasta bulunan H_2O_2 'nin patojenler için toksik olduğu ve gen transkripsiyonunda aktif rol oynadığı rapor edilmiştir (Horemans vd., 2000; Smirnoff, 2000). Ozmotik stres sonucu stomaların kapanması, fotosentetik karbon fiksasyonu için CO_2 alımını sınırlamakta ve bu nedenle kloroplastlarda fotoinhibisyona ve fotooksidasyona neden olan yüksek seviyede süperoksit ($O_2^{\cdot-}$) birikimi ile sonuçlanmaktadır (Hsu ve Kao, 2003; Yang vd., 2007).

Bitkiler, reaktif oksijen türlerinin etkilerini elimine eden veya azaltan ve stresin neden olduğu bozulmaların farklı seviyelerinde etkili olabilen çeşitli mekanizmalar geliştirmiştir (Baek ve Skinner, 2003). Serbest radikal teşvikli oksidatif stresine karşı bitkiler koruyucu, tamir, fiziksel savunma ve antioksidant savunma mekanizmalarını geliştirmiştir. Antioksidant savunma sistemleri arasında antioksidant enzimler bir seri kompleks reaksiyon ile ROT'lerinin temizlenmesinde önemli rol oynamaktadır. Bitkilerdeki antioksidant enzimler süperoksit dismutaz (SOD: EC 1.15.1.1), katalaz (CAT: EC 1.11.1.6), askorbat peroksidaz (APX: EC 1.11.1.11), guaiakol peroksidaz (POD: EC 1.11.1.7), glutatyon redüktaz (GR: EC 1.6.4.2), monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR: EC 1.6.5.4) ve dehidroaskorbat redüktaz (DHAR: EC 1.8.5.1) gibi düşük molekül ağırlıklı enzimleri içermektedir (Noctor ve Foyer, 1998). Bununla birlikte, glutatyon (GSH), askorbat (AsA), vitamin C ve E, lipoik asit, antosiyanin,

karotenoidler ve tokoferoller gibi enzimatik olmayan antioksidantların oksidatif strese karşı koruma sağladığı bilinmektedir (Gupta vd., 2005).

SOD çeşitli hücre kompartımanlarında bulunabilmekte ve iki $O_2^{\cdot-}$ radikalinin H_2O_2 ve suya dönüştüren dismutasyon reaksiyonunu kataliz etmektedir (Scandalios, 1993). H_2O_2 radikalinin detoksifikasyonu CAT (Kono ve Fridovich, 1983) ve POD (Gara vd., 2003) gibi enzimler tarafından suya dönüştürülmesi ile gerçekleştirilmektedir. ROT'lerinin temizlenme sisteminde ve askorbat-glutatyon siklusunda fonksiyon gören diğer enzimler ise GR, DHAR ve MDHAR'dır (Yoshimura vd., 2000).

Antioksidant enzimlerin aktivitesindeki artışın birçok bitkideki tuz toleransı ile yakından ilişkili olduğu rapor edilmiştir (Gossett vd., 1994; Hernandez vd., 2000; Benavides vd., 2000; Lee vd., 2001; Mittova vd., 2002; Bor vd., 2003). Bununla birlikte, buğday (Esfandiari vd., 2007), pirinç (Demiral ve Türkan, 2005; Zhao vd., 2006), pamuk (Gosset vd., 1994), bezelye (Hernández vd., 2000) ve domates (Mittova vd., 2003; Koca vd., 2006) gibi bitki türlerinde antioksidant enzim aktivitesindeki artış ile oksidatif stres zararındaki azalma arasında önemli bir korelasyonun bulunduğu bildirilmiştir. Zhu vd. (2004), tuz stresine maruz kalmış kabak bitkisinde CAT ve DHAR enzim aktivitelerinin azaldığını, buna karşın SOD, APX, POD ve GR aktivitelerinin arttığını bildirmiştir. Benzer olarak, tuz stresine maruz kalan pamuk (*Gossypium hirsutum* L.) bitkilerinde SOD, POD ve GR aktivitelerinin arttığı, CAT aktivitesinin azaldığı bildirilmiştir (Gosset vd., 1994). Buğdayda APX, MDHAR, DHAR ve GR aktivitelerinin gövde dokusunda arttığı, ancak kök dokusunda azaldığı belirtilmiştir (Meneguzzo ve Navarilzzo, 1999). Tuz stresi altındaki bitkilerde SOD, APX, CAT ve GR aktivitesindeki artışın toleranslı buğday genotiplerinde daha yüksek olduğu bildirilmiştir (Sairam vd., 1998, 2001). Bununla birlikte, tuz stresine cevap olarak SOD, APX, GR, DHAR, CAT ve POD aktivitesindeki artışın toleranslı varyete veya çeşitlerde daha yüksek olduğu birçok çalışmada rapor edilmiştir (Gomez vd., 1999; Sreenivasulu vd., 2000; Hernandez vd., 2000). Sairam ve Srivastava (2002), kloroplastik fraksiyonlardaki Cu/Zn-SOD, Fe-SOD, APX ve GR ve mitokondriyal fraksiyonlardaki Mn-SOD aktivitesinin tuz stresine toleranslı buğday genotiplerinde nispeten daha yüksek olduğunu rapor etmiştir. Bununla birlikte, mRNA ekspresyonundaki tuz teşvikli artışın ve yüksek Mn-SOD, APX, GR ve MDHAR aktivitesinin toleranslı Granada beze-

lye çeşidinde belirlendiği, buna karşın hassas Chillis çeşidinde ise bu enzimlerin aktivitesinde ve mRNA seviyelerinde önemli bir değişimin olmadığı bildirilmiştir (Hernandez vd., 2000).

Reaktif oksijen türlerine karşı koruyucu mekanizmalardaki belirgin değişimlerin belirlenmesinin, tuza toleransın değerlendirilmesinde önemli olduğu görülmektedir. Genetik mühendisliği teknikleri, reaktif oksijen türlerini temizleyen spesifik enzimleri aşırı eksprese eden birkaç tuza toleranslı çeşidin geliştirilebileceğini göstermektedir. Tuza toleransta bitki çeşitleri arasındaki farklılıklar ile antioksidant enzimlerin aktivitesindeki değişimlerin belirlenmesi ıslah çalışmaları için temel oluşturacaktır. Sonuç olarak, antioksidant enzimlerin ve metabolitlerin değişen seviyelerine sahip olan transjenik bitkilerin geliştirilmesi için ROT'lerinin regülasyonu ve antioksidant enzimlerin sentezinin belirlenmesi önem kazanmaktadır.

4. SONUÇ

Tüm bitki ve hücresele seviyede abiyotik streslere tolerans oldukça komplekstir. Bu durum, stres faktörleri ile bitki büyüme ve gelişimini etkileyen çeşitli fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler olaylar arasındaki etkileşimlerin karmaşıklığından kaynaklanmaktadır. Günümüzde, stres koşullarında tarımsal öneme sahip bitki türlerinin üretimini kolaylaştıracak ekonomik olarak etkin teknolojik araç ve yöntemler bulunmamaktadır. Bununla birlikte, çevresel streslere toleranslı bitkilerin geliştirilmesi, gelişmiş ve gelişen ülkelerde artan ihtiyaçlara yardımcı olacak bir yaklaşımdır. Toleranslı bitkilerin geliştirilmesi, farklı bitki gelişim evrelerinde toleransı sağlayan fizyolojik mekanizmaların ve genetik kontrollerinin bilinmesini gerektirmektedir. Farklı bitki türlerinde tuza tolerans mekanizmalarının karşılaştırılması, tuza toleransı sağlayan muhtemel moleküler mekanizmaları düzenleyici noktaların anlaşılmasında önemli olacaktır. Yeni yaklaşımlar, hızla gelişen metabolomik teknolojisi yoluyla tuz stresi sırasında metabolik regülasyonun birkaç önemli özelliğinin anlaşılması yönünde gelişmektedir. Metabolit profilme ile diğer omik'lerin (genomik, proteomik) birlikte kullanımı tuza toleransın anlaşılmasında önemli bir yaklaşım olarak görülmektedir.

KAYNAKLAR

Abebe, T., Guenzi, A.C., Martin, B. ve Cushman, J.C. (2003). Tolerance of mannitol-accumulating transgenic wheat to water

stress and salinity. *Plant Physiol.* 131, 1748–1755.

Abel, H. ve Mackenzie, A.J. (1964). Salt tolerance of soybean varieties (*Glycine max* (L.) Merrill) during germination and later growth. *Crop Sci.* 4, 157–161.

Abdelkader, A.F., Aronsson, H. ve Sundqvist, C. (2007). High salt stress in wheat leaves causes retardation of chlorophyll accumulation due to a limited rate of protochlorophyllide formation. *Physiol. Plant.* 130, 157–166.

Abdul Jaleel, C., Gopi, R., Sankar, B., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Sridharan, R. ve Panneerselvam, R. (2007). Alterations in germination, seedling vigour, lipid peroxidation and proline metabolism in *Catharanthus roseus* seedlings under salt stress. *S. Afr. J. Bot.* 73, 190–195.

Abraham, E., Rigo, G., Szekely, G., Nagy, R., Koncz, C. ve Szabados, L. (2003). Light-dependent induction of proline biosynthesis by abscisic acid and salt stress is inhibited by brassinosteroid in *Arabidopsis*. *Plant Mol. Biol.* 51, 363–372.

Agastian, P., Kingsley, S.J. ve Vivekanandan, M. (2000). Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica* 38, 287–290.

Ahmad, A., Intshar, U.H.J., Shamshad, A. ve Muhammad, A. (2003). Effects of Na, SO₄ and NaCl salinity on different yield parameters of barley genotypes. *Int. J. Agric. Biol.* 5, 157–159.

Ahmad, M., Niazi, B.H., Zaman, B. ve Athar, M. (2005). Varietal differences in agronomic performance of six wheat varieties grown under saline field environment. *Int. J. Environ. Sci. Technol.* 2, 49–57.

Alamgir, A.N.M. ve Ali, M.Y. (1999). Effect of salinity on leaf pigments, sugar and protein concentrations and chloroplast ATPase activity of rice (*Oryza sativa* L.). *Bangladesh J. Bot.* 28, 145–149.

Ali, Y., Aslam, Z., Ashraf, M.Y. ve Tahir, G.R. (2004). Effect of salinity on chlorophyll concentration, leaf area, yield and yield components of rice genotypes grown un-

- der saline environment. *Int. J. Environ. Sci. Technol.* 1, 221–225.
- AliDinar, H.M., Ebert, G. ve Ludders, P. (1999). Growth, chlorophyll content, photosynthesis and water relations in guava (*Psidium guajava* L.) under salinity and different nitrogen supply. *Gartenbauwissenschaft* 64, 54–59.
- Allagulova, C.H.R., Gimalov, F.R., Shakirova, F.M. ve Vakhitov, V.A. (2003). The plant dehydrins: structure and putative functions. *Biochemistry* 68, 945–961.
- Allakhverdiev, S.I., Nishiyama, Y., Suzuki, I., Tasaka, Y., Sakamoto, A. ve Murata, N. (1999). Genetic engineering of the unsaturation of fatty acids in membrane lipids alters the tolerance of *Synechocystis* to salt stress. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96, 5862–5867.
- Allakhverdiev, S.I., Sakamoto, A., Nishiyama, Y., Inaba, M. ve Murata, N. (2000a). Inactivation of photosystems I and II in response to osmotic stress in *Synechococcus*, contribution of water channels. *Plant Physiol.* 122, 1201–1208.
- Allakhverdiev, S.I., Sakamoto, A., Nishiyama, Y., Inaba, M. ve Murata, N. (2000b). Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of photosystems I and II in *Synechococcus* sp. *Plant Physiol.* 123, 1047–1056.
- Arakawa, K., Mizuno, K., Kishitani, S. And Takabe, T. (1990). Immunological studies of betaine aldehyde dehydrogenase in barley. *Plant Cell Physiol.* 33, 833–840.
- Artlip, T.S. ve Funkhouser, E.A. (1995). Protein Synthetic Responses to Environmental Stresses. M. Pessaraki (Ed.), *Handbook of Plant and Crop Physiology*, pp. 627–644. Marcel Dekker, New York.
- Ashihara, H., Adachi, K., Otawa, M., Yasumoto, E., Fukushima, Y., Kato, M., Sano, H., Sasamoto, H. ve Baba, S. (1997). Compatible solutes and inorganic ions in the mangrove plant *Avicennia marina* and their effects on the activities of enzymes. *Z. Naturforsch.* 52, 433–440.
- Ashraf, M. ve Waheed, A. (1993). Responses of some local/exotic accessions of lentil (*Lens culinaris* Medic.) to salt stress. *J. Agron. Soil Sci.* 170, 103–112.
- Ashraf, M. (1994). Breeding for salinity tolerance in plants. *Crit. Rev. Plant Sci.* 13, 17–42.
- Ashraf, M. ve Tufail, M. (1995). Variation in salinity tolerance in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *J. Agron. Soil Sci.* 174, 351–362.
- Ashraf, M. ve Fatima, H. (1995). Responses of some salt tolerant and salt sensitive lines of safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Acta Physiol. Plant.* 17, 61–71.
- Ashraf, M. ve O’Leary, J.W. (1999). Changes in soluble proteins in spring wheat stressed with sodium chloride. *Biol. Plant.* 42, 113–117.
- Ashraf, M.Y. ve Bhatti, A.S. (2000). Effect of salinity on growth and chlorophyll content in rice. *Pak. J. Sci. Ind. Res.* 43, 130–131.
- Ashraf, M. (2002). Salt tolerance of cotton: some new advances. *Crit. Rev. Plant Sci.* 21, 1–30.
- Ashraf, M. ve Shahbaz, M. (2003). Assessment of genotypic variation in salt tolerance of early CIMMYT hexaploid wheat germplasm using photosynthetic capacity and water relations as selection criteria. *Photosynthetica* 41, 273–280.
- Ashraf, M. ve Harris, P.J.C. (2004). Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Sci.* 166, 3–16.
- Atienza, S.G., Faccioli, P., Perrotta, G., Dalfino, G., Zschiesche, W., Humbeck, K., Stanca, A. ve Cattivelli, L. (2004). Large scale analysis of transcripts abundance in barley subjected to several single and combined abiotic stress conditions. *Plant Sci.* 167, 1359–1365.
- Aziz, A., Martin-Tanguy, J. ve Larher, F. (1998). Stress-induced changes in polyamine and tyramine levels can regulate proline accumulation in tomato leaf discs treated with sodium chloride. *Physiol. Plant.* 104, 195–202.
- Baek, K.H. ve Skinner, D.Z. (2003). Alteration of antioxidant enzyme gene expression

- during cold acclimation of near-isogenic wheat lines. *Plant Sci.* 165, 1221–1227.
- Bağcı, S.A., Ekiz, H. ve Yılmaz, A. (2003). Determination of the salt tolerance of some barley genotypes and the characteristics affecting tolerance. *Turk. J. Agric. For.* 27, 253–260.
- Balibrea, M.E., Dell'Amico, J., Bolarin, M.C. ve Perez-Alfocea, F. (2000). Carbon partitioning and sucrose metabolism in tomato plants growing under salinity. *Physiol. Plant.* 110, 503–511.
- Banu, M.N., Hoque, M.A., Watanabe-Sugimoto, M., Matsuoka, K., Nakamura, Y., Shimoishi, Y. ve Murata, Y. (2009). Proline and glycinebetaine induce antioxidant defense gene expression and suppress cell death in cultured tobacco cells under salt stress. *J. Plant Physiol.* 166, 146–156.
- Basu, R. ve Ghosh, B. (1991). Polyamines in various rice genotypes with respect to NaCl salinity. *Physiol. Plant.* 82, 575–581.
- Benavides, M.P., Marconi, P.L., Gallego, S.M., Comba, M.E. ve Tomaro, M.L. (2000). Relationship between antioxidant defense system and salt tolerance in *Solanum tuberosum*. *Aust. J. Plant Physiol.* 27, 273–278.
- Bernstein, L. (1977). Physiological basis of salt tolerance in plants. pp.283–290. In: A. Muhammed vd., (Eds.), Genetic Diversity in Plants, Plenum Press, New York.
- Blokhina, O., Virolainen, E. ve Fagerstedt, K.V. (2003). Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Ann. Bot.* 91, 179–194.
- Bohnert, H.J., Nelson, D.E. ve Jensen, R.G. (1995). Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell* 7, 1099–1111.
- Bohnert, H.J. ve Jensen, R.G. (1996). Strategies for engineering water stress tolerance in plants. *Trends Biotechnol.* 14, 89–97.
- Bohnert, H.J. ve Shen, B. (1999). Transformation and compatible solutes. *Scient. Hort.* 78, 237–260.
- Bor, M., Ozdemir, 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 Sci.* 164, 77–84.
- Bouchereau, A., Aziz, A., Larher, F. ve Martin-Tanguy, J. (1999). Polyamines and environmental challenges: recent development. *Plant Sci.* 140, 103–125.
- Bray, E.A. (1993). Molecular responses to water deficit. *Plant Physiol.* 103, 1035–1040.
- Breusegem, F.V., Vranova, E., Dat, J.F. ve Inze, D. (2001). The role of active oxygen species in plant signal transduction. *Plant Sci.* 161, 405–414.
- Brugnoli, E. ve Bjorkman, O. (1992). Growth of cotton under continuous salinity stress: influence on allocation pattern, stomatal and nonstomatal components of photosynthesis and dissipation of excess light energy. *Planta* 187, 335–347.
- Cai, D., Zheng, Y. ve Lan, Y. (2006). Expression of *Em* gene (*LEA1*) from soybean immature seeds confers salt tolerance to *Escherichia coli* and tobacco plants. *J. Shenzhen Univ. (Sci. Eng.)* 23, 230–236.
- Candan, N. ve Tarhan, L. (2003). The correlation between antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation levels in *Mentha pulegium* organs grown in Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cu^{2+} , Zn^{2+} and Mn^{2+} stress conditions. *Plant Sci.* 163, 769–779.
- Chartzoulakis, K. ve Klapaki, G. (2000). Response of two green house pepper hybrids to NaCl salinity during different growth stages. *Sci. Hort.* 86, 247–260.
- Chaudhuri, K. ve Choudhuri, M.A. (1997). Effect of short-term NaCl stress on water relations and gas exchange of two jute species. *Biol. Plant.* 40, 373–380.
- Chen, C.C.S. ve Plant, A.L. (1999). Salt-induced protein synthesis in tomato roots: The role of ABA. *J. Exp. Bot.* 50, 677–687.
- Cheng, Z.Q., Targolli, J., Huang, X.Q. ve Wu, R. (2002). Wheat LEA genes, PMA80 and PMA1959, enhance dehydration tolerance of transgenic rice (*Oryza sativa* L.). *Mol. Breed.* 10, 71–82.

- Chen, T.H.H. ve Murata, N. (2008). Glycinebetaine: an effective protectant against abiotic stress in plants. *Trends Plant Sci.* 13, 499–505.
- Cherian, S., Reddy, M.P. ve Ferreira, R.B. (2006). Transgenic plants with improved dehydration stress tolerance: progress and future prospects. *Biol. Plant.* 50, 481–495.
- Clark, A.J., Blissett, K.J. ve Oliver, R.P. (2003). Investigating the role of polyols in *Cladosporium fulvum* during growth under hyper-osmotic stress and in planta. *Planta* 216, 614–619.
- Conde, C., Silva, P., Agasse, A., Lemoine, R., Delrot, S., Tavares, R. ve Gerós, H. (2007). Utilization and Transport of Mannitol in *Olea europaea* and Implications for Salt Stress Tolerance. *Plant Cell Physiol.* 48, 42–53.
- Cram, W.J. (1973). Internal factors regulating nitrate and chloride influx in plant cells. *J. Exp. Bot.* 24, 328–341.
- Cramer, G.R., Epstein, E. ve Läuchli, A. (1990). Effects of sodium, potassium and calcium on salt-stressed barley. *Physiol. Plant.* 80, 83–88.
- Das, S., Bose, A. ve Ghosh, B. (1995). Effect of salt stress on polyamine metabolism in *Brassica campestris*. *Phytochemistry* 39, 283–285.
- Dat, J.F., Pellinen, R., Beeckman, T., Van De Cotte, B., Langebartels, C. ve Kangasjärvi J. (2003). Changes in hydrogen peroxide homeostasis trigger an active cell death process in tobacco. *Plant J.* 33, 621–632.
- Delauney, A.J., Hu, C.A., Kishor, P.B. ve Verma D.P. (1993). Cloning of ornithine delta-aminotransferase cDNA from *Vigna aconitifolia* by trans-complementation in *Escherichia coli* and regulation of proline biosynthesis. *J. Biol. Chem.* 268, 18673–18678.
- Demir, Y. ve Kocaçalışkan, İ. (2002). Effect of NaCl and proline on bean seedlings cultured in vitro. *Biol. Plant.* 45, 597–599.
- Demiral, T. ve Türkan, I. (2004). Does exogenous glycinebetaine affect antioxidative system of rice seedlings under NaCl treatment? *J. Plant Physiol.* 161, 1089–1100.
- Demiral, T. ve Türkan, 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, 247–257.
- Demiral, T. ve Türkan, I. (2006). Exogenous glycinebetaine affects growth and proline accumulation and retards senescence in two rice cultivars under NaCl stress. *Environ. Exp. Bot.* 56, 72–79.
- Desikan, R.A–H., Mackerness, S., Hancock, J.T. ve Neill, S.J. (2001). Regulation of the *Arabidopsis* transcriptome by oxidative stress. *Plant Physiol.* 27, 159–172.
- De Souza Filho, G.A., Ferreira, B.S., Dias, J.M., Queiroz, K.S., Branco, A.T., Bressan-Smith, R.E., Oliveira, J.G. ve Garcia, A.B. (2003). Accumulation of SALT protein in rice plants as a response to environmental stresses. *Plant Sci.* 164, 623–628.
- DiTomaso, J.M., Shaff, J.B. ve Kochain, L.V. (1989). Membrane-mediated putrescine transport and its role in stressed-induced phytotoxicity. *Plant Physiol.* 89, 147.
- Dittrich, P. ve Brandl, A. (1987). A revision of the pathway of D-pinitol formation in Leguminosae. *Phytochemistry* 26, 1925–1926.
- Dubey, R.S. ve Rani, M. (1989). Influence of NaCl salinity on growth and metabolic status of protein amino acids in rice seedling. *J. Agron. Crop Sci.* 162, 97–106.
- Dubey, R.S. ve Sharma, K.N. (1990). Behaviours of phosphatases in germinating rice in relation to salt tolerance. *Plant Physiol. Biochem.* 28, 17–26.
- Dubey, R.S. (1994). Protein synthesis by plants under stressful conditions. pp.277–299. In: M. Pessarakli (Ed.), Handbook of Plant and Crop Stress, Macel Dekker Inc., New York.
- Dubey, R. S. ve Singh, A.K. (1999). Salinity induces accumulation of soluble sugars and alters the activity of sugar metabolizing enzymes in rice plants. *Biol. Plant.* 42, 233–239.

- Dubouzet, J.G., Sakuma, Y., Ito, Y., Kasuga, M., Dubouzet, E.G., Miura, S., Seki, M., Shinozaki, K. ve Yamaguchi-Shinozaki, K. (2003). *OsDREB* genes in rice, *Oryza sativa* L., encode transcription activators that function in drought, high salt and cold responsive gene expression. *Plant J.* 33, 751–763.
- Dure, L. (1993). Structural motifs in LEA proteins of higher plants. pp.48–61. In: T.J. Close ve E.A. Bray (Eds.), *Response of Plants to Cellular Dehydration During Environmental Stress*, American Society of Plant Physiologists, Rockville.
- Esfandiari, E., Shakiba, M.R., Mahboob, S., Al-yari, H. ve Toorchi, M. (2007). Water stress, antioxidant enzyme activity and lipid peroxidation in wheat seedling. *J. Food Agric. Environ.* 5, 149–153.
- Einset, J., Nielsen, E., Connolly, E.L., Bones, A., Sparstad, T., Winge, P. ve Zhu, J-K. (2007). Membrane-trafficking abA4c involved in the effect of glycine betaine on recovery from chilling stress in *Arabidopsis*. *Physiol. Plant.* 130, 511–518.
- Elenany, A.E. (1997). Shoot regeneration and protein synthesis in tomato tissue cultures. *Biol. Plant.* 39, 303–308.
- Elshintinawy, F. ve Elshourbagy, M.N. (2001). Alleviation of changes in protein metabolism in NaCl-stressed wheat seedlings by thiamine. *Biol. Plant.* 44, 541–545.
- Elstner, E.F. (1987). Metabolism of activated oxygen species. D.D. Davies (Ed.), *The Biochemistry of Plants*. Vol. II, Biochemistry of Metabolism, pp.252–315. Academic Press, San Diego, CA.
- El-Tayeb, M.A. (2005). Response of barley grains to the interactive effect of salinity and salicylic acid. *Plant Growth Regul.* 45, 215–224.
- Epstein, E. ve Rains, D.W. (1987). Advances in salt tolerance. H.W. Gableman ve B.C. Loughman (Eds.), *Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition*, pp.113–125. Martinus Nijhoff, Boston.
- Fedina, I.S., Grigorova, I.D. ve Georgieva, K.M. (2003). Response of barley seedlings to UV-B radiation as affected by NaCl. *J. Plant Physiol.* 160, 205–208.
- Fang, Z., Bouwkamp, J. ve Solomos, T. (1998). Chlorophyllase activities and chlorophyll degradation during leaf senescence in non-yellowing mutant and wild type of *Phaseolus vulgaris* L. *J. Exp. Bot.* 49, 503–510.
- FAO, (2005). *Global Network on Integrated Soil Management for Sustainable Use of Salt-affected Soils*. Rome, Italy: FAO Land and Plant Nutrition Management Service. <http://www.fao.org/ag/agl/agll/sp>
- Flowers, T.J. ve Yeo, A.R. (1995). Breeding for salinity resistance in crop plants: Where next? *Aust. J. Plant Physiol.* 22, 875–884.
- Flowers, T.J. ve Hajibagheri, M.A. (2001). Salinity tolerance in *Hordeum vulgare*: Ion concentrations in root cells of cultivars differing in salt tolerance. *Plant Soil* 231, 1–9.
- Fougere, F., Le Rudulier, D. ve Streeter, J.G. (1991). Effects of salt stress on amino acid, organic acid, and carbohydrate composition of roots, bacteroids, and cytosol of alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Plant Physiol.* 96, 1228–1236.
- Franco, J.A., Esteban, C. ve Rodriguez, C. (1993). Effects of salinity on various growth stages of muskmelon cv. Revigal. *J. Hortic. Sci.* 68, 899–904.
- Gadallah, M.A.A. (1999). Effects of proline and glycinebetaine on *Vicia faba* response to salt stress. *Biol. Plant.* 42, 249–257.
- Galston, A.W., Kaur-Sawhney, R., Atabella, T. ve Tiburcio, A.F. (1997). Plant polyamines in reproductive activity and response to abiotic stress. *Bot. Acta*, 110, 197–207.
- Gara, L.D., Pinto, M.C. ve Tommasi, F. (2003). The antioxidant systems vis-à-vis reactive oxygen species during plant-pathogen interaction. *Plant Physiol. Biochem.* 41, 863–870.
- Garg, A.K., Kim, J.K., Owens, T.G., Ranwala, A.P., Do Choi, Y., Kochian, L.V. ve Wu, R.J. (2002). Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99, 15898–15903.

- Gechev, T.S., Breusegem, F.V., Stone, J.M., Denev, I. ve Laloi, C. (2006). Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death. *BioEssays* 28, 1091–1101.
- Genard, H., Le Saos, J., Hillard, J., Tremolieres, A. ve Boucaud, J. (1991). Effect of salinity on lipid composition, glycinebetaine content and photosynthetic activity in chloroplasts of *Suaeda maritima*. *Plant Physiol. Biochem.* 29, 421–427.
- Gomes, C.I., Obendorf, R.L. ve Horbowicz, M. (2005). Myo-Inositol, D-chiro-inositol, and D-pinitol synthesis, transport, and galactoside formation in soybean explants. *Crop Sci.* 45, 1312–1319.
- Gomez, J.M., Hernandez, J.A., Jimenez, A., del Rio, L.A. ve Sevilla, F. (1999). Differential response of antioxidative enzymes of chloroplast and mitochondria to long term NaCl stress of pea plants. *Free Radic. Res.* 31, 11–18.
- Gonzalez, L.M. ve Ramirez, R. (1999). Respiration, water relations and pigment concentrations in rice seedlings grown under saline conditions. *Cultivos Tropicales* 20, 35–37.
- Gorham, J., McDonnell, E. ve Wyn Jones, R.G. (1984). Pinitol and other solutes in salt-stressed *Sesbania aculeate*. *Z. Pflanzenphysiol. Bd.* 114, 173–178.
- Gossett, D.R., Millhollon, E.P. ve Lucas, M.C. (1994). Antioxidant responses to NaCl stress in salt-tolerant and salt-sensitive cultivars of cotton. *Crop Sci.* 34, 706–714.
- Grant, J.J. ve Loake, G.J. (2000). Role of reactive oxygen intermediates and cognate redox signaling in disease resistance. *Plant Physiol.* 124, 21–29.
- Guo, C. ve Oosterhuis, D.M. (1995). Pinitol occurrence in soybean plants as affected by temperature and plant growth regulators. *J. Exp. Bot.* 46, 249–253.
- Gupta, N.K., Meena, S.K., Gupta, S. ve Khandelwal, S.K. (2002). Gas exchange, membrane permeability, and ion uptake in two species of Indian jujube differing in salt tolerance. *Photosynthetica* 40, 535–539.
- Gupta, K.J., Stoimenova, M. ve Kaiser, W.M. (2005). In higher plants, only root mitochondria, but not leaf mitochondria reduce nitrite to NO, in vitro and in situ. *J. Exp. Bot.* 56, 2601–2609.
- Halliwell, B. (1982). The toxic effects of oxygen on plant tissues. pp.89–123. In: L.W. Oberly (Ed.), *Superoxide Dismutase*, Vol. I., CRC Press, Boca Raton, FL.
- Halliwell, B. ve Gutteridge, J.M.C. (1985). *Free Radicals in Biology and Medicine*. Clarendon Press, Oxford.
- Hajer, A.S., Malibari, A.A., Al-Zahrani, H.S. ve Almaghribi, O.A. (2006). Responses of three tomato cultivars to sea water salinity. 1. Effect of salinity on the seedling growth. *Afr. J. Biotechnol.* 5, 855–861.
- Hare, P.D. ve Cress, W.A. (1997). Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regul.* 21, 79–102.
- Hasegawa, P.M., Bressan, R.A., Zhu, J.K. ve Bohnert, H.J. (2000). Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 51, 463–499.
- Hassanein, A.M. (1999). Alterations in protein and esterase patterns of peanut in response to salinity stress. *Biol. Plant.* 42, 241–248.
- He, T. ve Cramer, G.R. (1992). Growth and mineral nutrition of six rapid-cycling *Brassica* species in response to seawater salinity. *Plant Soil* 139, 285–294.
- Hernandez, J.A., Olmos, E., Corpas, F.J., Sevilla, F. ve del Rio, L.A. (1995). Salt-induced oxidative stress in chloroplasts of pea plants. *Plant Sci.* 105, 151–167.
- Hernández, J.A., Jimenez, 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 Environ.* 23, 853–862.
- Heuer, B. (1996). Photosynthetic carbon metabolism of crops under salt stress. pp.887–896. In: M. Pessierkali (Ed.), *Hand Book of Photosynthesis*, Marshal Dekar, Baten Rose, USA.

- Hong, Z., Lakkineni, K., Zhang, Z. ve Verma, D.P.S. (2000). Removal of feedback inhibition of Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress. *Plant Physiol.* 122, 1129–1136.
- Hopkins, W.G. (1999). Introduction to Plant Physiology. Second ed., Wiley, New York.
- Horemans, N., Foyer, C.H. ve Asard, H. (2000). Transport and action of ascorbate at the plant plasma membrane. *Trends Plant Sci.* 5, 263–267.
- Hossain, A.A., Halim, M.A., Hossain, F. ve Meher Niger, M.A. (2006). Effects of NaCl salinity on some physiological characters of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Bangladesh J. Bot.* 35, 9–15.
- Hounsa, C.G., Brandt, E.V., Thevelein, J., Hohmann, S. ve Prior, B.A. (1998). Role of trehalose in survival of *Saccharomyces cerevisiae* under osmotic stress. *Microbiology* 144, 671–680.
- Hsu, S.Y. ve Kao, C.H. (2003). Differential effect of sorbitol and polyethylene glycol on antioxidant enzymes in rice leaves. *Plant Growth Regul.* 39, 83–90.
- Hurkman, W.J. and Tanaka, C.K. (1987). The effects of salt on the pattern of proteins synthesis in barley roots. *Plant Physiol.* 83, 517–524.
- Hurkman, W.J., Fornari, C.S. ve Tanaka, C.K. (1989). A comparison of the effect of salt on polypeptide and translatable mRNA in roots of a salt tolerant and salt sensitive cultivar of barley. *Plant Physiol.* 90, 1444–1456.
- Hurkman, W.J., Rao, H.P. ve Tanaka, C.K. (1991). Germin-like polypeptides increase in barley roots during salt stress. *Plant Physiol.* 97, 366–374.
- Hussein, M.M., Balbaa, L.K. ve Gaballah, M.S. (2007). Developing a salt tolerant cowpea using alpha tocopherol. *J. App. Sci. Res.* 3, 1234–1239.
- Ibrahim, A.H. (2004). Efficacy of exogenous glycine betain application on sorghum plants grown under salinity stress. *Acta Bot. Hung.* 43, 307–318.
- Iqbal, M. ve Ashraf, M. (2005). Changes in growth, photosynthetic capacity and ionic relations in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) due to pre-sowing seed treatment with polyamines. *Plant Growth Regul.* 46, 19–30.
- Ivanova, I., Foudouli, A., Koshuchowa, S. ve Kozhukhova, S. (1991). Effects of salt stress on guard cells and their abolition by phytohormones and polyamines. *Fiziol. Rast.* 17, 24–27.
- Iyengar, E.R.R. ve Reddy, M.P. 1996. Photosynthesis in highly salt-tolerant plants. pp.897–909. In: M. Pesserkali (Ed.), Handbook of Photosynthesis, Marshal Dekar, Baten Rose, USA.
- Jain, S., Nainwatee, H.S., Jain, R.K. ve Chowdhury, J.B. (1993). Salt-tolerance in *Brassica juncea* L. II. Salt-stress induced changes in polypeptide pattern of in vitro selected NaCl-tolerant plant. *Euphytica* 65, 107–112.
- Jang, I.C., Oh, S.J., Seo, J.S., Choi, W.B., Song, S.I., Kim, C.H., Kim, Y.S., Seo, H.S., Choi, Y.D. ve Nahm, B.H. (2003). Expression of a bifunctional fusion of the *Escherichia coli* genes for trehalose-6-phosphate synthase and trehalose-6-phosphate phosphatase in transgenic rice plants increases trehalose accumulation and abiotic stress tolerance without stunting growth. *Plant Physiol.* 131, 516–524.
- Juan, M., Rivero, R.M., Romero, L. ve Ruiz, J.M. (2005). Evaluation of some nutritional and biochemical indicators in selecting salt-resistant tomato cultivars. *Environ. Exp. Bot.* 54, 193–201.
- Kafi, M., W. S. Stewart, and A. M. Borland. (2003). Carbohydrate and proline contents in leaves, roots and apices of salt-tolerant and salt-sensitive wheat cultivars. *J. Plant Physiol.* 50, 174–182.
- Kakkar, R.R. ve Rai, V.R. (1997). Polyamines under salt stress. pp.191–203. In: P.K. Jaiwal vd., (Eds.), Strategies for Improving Salt Tolerance in Higher Plants, Oxford and IBH Publishing Co., New Delhi.

- Kakkar, R.K., Nagar, P.K., Ahuja, P.S. ve Rai, V.K. (2000). Polyamines and plant morphogenesis. *Biol. Plant.* 43, 1–11.
- Kao, W.Y., Tsai, H.C. ve Tsai, T.T. (2001). Effect of NaCl and nitrogen availability on growth and photosynthesis of seedlings of a mangrove species, *Kandelia candel* (L.) Druce. *J. Plant Physiol.* 158, 841–846.
- Kao, W.Y., Tsai, T.T. ve Shih, C.N. (2003). Photosynthetic gas Exchange and chlorophyll a fluorescence of three wild soybean species in response to NaCl treatments. *Photosynthetica* 41, 415–419.
- Kao, W.Y., Tsai, T.T., Tsai, H.C. ve Shih, C.N. (2006). Response of three *Glycine* species to salt stress. *Environ. Exp. Bot.* 56, 120–125.
- Karabal, E., Yücel, M. ve Öktem, H.A. (2003). Antioxidant responses of tolerant and sensitive barley cultivars to boron toxicity. *Plant Sci.* 164, 925–933.
- Karpinski, S., Gabrys, H., Mateo, A., Karpinska, B. ve Mullineaux, P.M. (2003). Light perception in plant disease defence signalling. *Curr. Opin. Plant. Biol.* 6, 390–396.
- Kasukabe, Y., He, L., Nada, K., Misawa, S., Ihara, I. ve Tachibana, S. (2004). Overexpression of spermidine synthase enhances tolerance to multiple environmental stresses and up-regulates the expression of various stress-regulated genes in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 45, 712–722.
- Kasinathan, V. ve Wingler, A. (2004). Effect of reduced arginine decarboxylase activity on salt tolerance and on polyamine formation during salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol. Plant.* 121, 101–107.
- Katiyar, S. ve Dubey, R.S. (1990). Salinity-induced accumulation of polyamines in germinating rice seeds differing in salt tolerance. *Crop Sci.* 30, 229–240.
- Kaya, M., Kaya, G., Kaya, M.D., Atak, M., Sağlam, S., Khawar, K.M. ve Çiftçi, C.Y. (2008). Interaction between seed size and NaCl on germination and early seedling growth of some Turkish cultivars of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *J. Zhejiang Univ. Sci. B* 9, 371–377.
- Kerepesi, I. ve Galiba, G. (2000). Osmotic and salt stress-induced alteration in soluble carbohydrate content in wheat seedlings. *Crop Sci.* 40, 482–487.
- Khan, M.A. ve Ungar, I.A. (1997). Effect of thermoperiod on recovery of seed germination of halophytes from saline conditions. *Am. J. Bot.* 84, 279–283.
- Khan, M.A., Ungar, I.A. ve Showalter, A.M. (2000a). Effects of sodium chloride treatments on growth and ion accumulation of the halophyte *Haloxylon recurvum*. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 31, 2763–2774.
- Khan, M.A., Ungar, I.A. ve Showalter, A.M. (2000b). The effect of salinity on the growth, water status, and ion content of a leaf succulent perennial halophyte *Suaeda fruticosa* (L.) Forssk. *J. Arid Environ.* 45, 73–84.
- Kahn, N.A. (2003). NaCl-inhibited chlorophyll synthesis and associated changes in ethylene evolution and antioxidative enzyme activities in wheat. *Biol. Plant.* 47, 437–440.
- Khan, M.A., Shirazi, M.U., Khan, M.A., Mujtaba, S.M., Islam, E., Mumtaz, S., Sher-een, A., Ansari, R.U. ve Ashraf, M.Y. (2009). Role of proline, K/Na ratio and chlorophyll content in salt tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Pak. J. Bot.* 41, 633–638.
- Khatkar, D. ve Kuhad, M.S. (2000). Short-term salinity induced changes in two wheat cultivars at different growth stages. *Biol. Plant.* 43, 629–632.
- Khavarinejad, R.A. ve Chaparzadeh, N. (1998). The effects of NaCl and CaCl₂ on photosynthesis and growth of alfalfa plants. *Photosynthetica* 35, 461–466.
- Khavarinejad, R.A. ve Mostofi, Y. (1998). Effects of NaCl on photosynthetic pigments, saccharides, and chloroplast ultrastructure in leaves of tomato cultivars. *Photosynthetica* 35, 151–154.
- Khedr, A.H.A., Abbas M.A., Wahid A.A.A., Quick W.P. ve Abogadallah G.M. (2003). Proline induces the expression of salt stress responsive proteins and may improve the adaptation of *Pancreaticum maritimum* L. to salt stress. *J. Exp. Bot.* 54, 2553–2562.

- Kholova, J., Sairam, R.K., Meena, R.C. ve Srivastava, G.C. (2009). Response of maize genotypes to salinity stress in relation to osmolytes and metal-ions contents, oxidative stress and antioxidant enzymes activity. *Biol. Plant.* 53, 249–256.
- Khosravinejad, F., Heydari, R. ve Farboodnia, T. (2008). Effect of salinity on photosynthetic pigments, respiration and water content in two barley varieties. *Pak. J. Biol. Sci.* 3, 821–825.
- Khosravinejad, F., Heydari, R. ve Farboodnia, T. (2009a). Growth and inorganic solute accumulation of two barley varieties in salinity. *Pak. J. Biol. Sci.* 12, 168–172.
- Khosravinejad, F., Heydari, R. ve Farboodnia, T. (2009b). Effect of salinity on organic solutes contents in barley. *Pak. J. Biol. Sci.* 12, 158–162.
- Kishor, P., Hong, Z., Miao, G.H., Hu, C. ve Verma, D. (1995). Overexpression of [δ]-pyrroline-5-carboxylate synthetase increases proline production and confers osmotolerance in transgenic plants. *Plant Physiol.* 108, 1387–1394.
- Koca, H., Ozdemir, F. ve Turkan, I. (2006). Effect of salt stress on lipid peroxidation and superoxide dismutase and peroxidase activities of *Lycopersicon esculentum* and *L. pennellii*. *Biol. Plant.* 50, 745–748.
- Kong, K., Daduang, S., Wongkham, C.H., Bun-Nag, S., Kositrakun, M., Theerakulpisut, P. (2005). Protein profiles in response to salt stress in leaf sheaths of rice seedlings. *Sci. Asia* 31, 403–408.
- Kono, Y. ve Fridovich, I. (1983). Inhibition and reactivation of Mn-Catalase. *J. Biol. Chem.* 258, 13646–13668.
- Koval, V.S. ve Koval, S.F. (1996). Genetic analysis of salt tolerance in barley—identification of number of genes. *Genetica* 32, 1098–1103.
- Kreps, J.A., Wu, Y., Chang, H-S., Zhu, T., Wang, X. ve Harper, J.F. (2002). Transcriptome changes for *Arabidopsis* in response to salt, osmotic, and cold stress. *Plant Physiol.* 130, 2129–2141.
- Krishnamurthy, R. ve Bhagwat, K.A. (1989). Polyamines as modulators of salt tolerance in rice cultivars. *Plant Physiol.* 91, 500–504.
- Kurban, H., Saneoka, H., Nehira, K., Adilla, R., Premachandra, G.S. ve Fujita, K. (1999). Effect of salinity on growth, photosynthesis and mineral composition in leguminous plant *Alhagi pseudoalhagi* (Bieb.). *Soil Sci. Plant Nutr.* 45, 851–862.
- Kuznetsov, V.V., Rakitin, V.Y., Sadomov, N.G., Dam, D.V., Stetsenko, L.A. ve Shevyakova, N.I. (2002). Do polyamines participate in long-distance translocation of stress signals in plants? *Russ. J. Plant Physiol.* 49, 120–130.
- Lacerda, C.F., Cambraia, J., Cano, M.A.O. ve Ruiz, H.A. (2003). Solute accumulation and distribution during shoot and leaf development in two sorghum genotypes under salt stress. *Environ. Exp. Bot.* 47, 107–120.
- Lacerda, C.F., Cambraia, J., Oliva, M.A. ve Ruiz, H.A. (2005). Changes in growth and in solute concentrations in sorghum leaves and roots during salt stress recovery. *Environ. Exp. Bot.* 54, 69–76.
- Laloi, C. Apel, K. ve Danon, A. (2004). Reactive oxygen signalling: the latest news. *Curr. Opin. Plant Biol.* 4, 323–328.
- Lan, Y., Cai, D. ve Zheng, Y. (2005). Expression in *Escherichia coli* of three different soybean Late Embryogenesis Abundant (LEA) genes to investigate enhanced stress tolerance. *J. Integr. Plant Biol.* 47, 613–621.
- Larher, F., Aziz, A., Deleu, C., Lemesle, P., Ghaffar, A., Bouchard, F. ve Plasman, M. (1998). Suppression of the osmoinduced proline response of rapeseed leaf discs by polyamines. *Physiol. Plant.* 102, 139–147.
- Lee, P., Hsing, Y. ve Chow, T. (2000). Promoter activity of a soybean gene encoding a seed maturation protein, GmPM9. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 41, 175–182.
- Lee, D.H., Kim, Y.S. ve Lee, C.B. (2001). The inductive responses of the antioxidant enzymes by salt stress in the rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiol.* 158, 737–745.

- Levitt, J. (1980). Responses of Plant to Environmental Stresses. Vol.II, Water Radiation, Salt and Other Stresses, Academic Press, Inc., 2nd. Edition, 607.
- Liu, Y. ve Zheng, Y.Z. (2005). PM2, a group 3 LEA protein from soybean, and its 22-mer repeating region confer salt tolerance in *Escherichia coli*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 331, 325–332.
- Lopez, F., Vansuyt, G., Fourcroy, P. ve Casedelbart, F. (1994). Accumulation of 22-kDa protein and its mRNA in the leaves of *Raphanus sativus* in response to salt stress or water stress. *Physiol. Plant.* 91, 605–614.
- Lutts, W., Kinet, J.M. ve Bouharmont, J. (1996). NaCl-induced Senescence in Leaves of Rice (*Oryza sativa* L.) Cultivars Differing in Salinity Resistance. *Ann. Bot.* 78, 389–398.
- Lutts, S., Majerus, V. ve Kinet, J.M. (1999). NaCl effects on proline metabolism in rice (*Oryza sativa*) seedlings. *Physiol. Plant.* 105, 450–458.
- Maggio, A., Miyazaki, S., Veronese, P., Fujita, T., Ibeas, J.I., Damsz, B., Narasimhan, M.L., Hasegawa, P.M., Joly, R.J., ve Bressan, R.A. (2002). Does proline accumulation play an active role in stress induced growth reduction? *Plant J.* 31, 699–712.
- Mano, Y., Nakazumi, H. ve Takeda, K. (1996). Varietal variation in and effects of some major genes on salt tolerance at the germination stage in barley. *Breeding Sci.* 46, 227–233.
- Mansour, M.M.F. (1998). Protection of plasma membrane of onion epidermal cells by glycinebetaine and proline against NaCl stress. *Plant Physiol. Biochem.* 36, 767–772.
- Mansour, M.M.F. (2000). Nitrogen containing compounds and adaptation of plants to salinity stress. *Biol. Plant.* 43, 491–500.
- Marcelis, L.F.M. ve VanHooijdonk, J. (1999). Effect of salinity on growth, water use and nutrient use in radish (*Raphanus sativus* L.). *Plant Soil* 215, 57–64.
- Marschner, H. (1986). Mineral Nutrition in Higher Plants. Academic Press, London, 477–542.
- Marschner, H. (1995). Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London.
- Matysik, J.A., Bhalu, B. ve Mohanty, P. (2002). Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants. *Curr. Sci.* 82, 525–532.
- Mehta, N.J. ve Vora, A.B. (1987). Metabolic changes induced by NaCl salinity in pea plants. International Conference of Plant Physiologists of SAARC Countries, Gorakhpur, 47.
- Meloni, D.A., Oliva, M.A., Ruiz, H.A. ve Martinez, C.A. (2001). Contribution of proline and inorganic solutes to osmotic adjustment in cotton under salt stress. *J. Plant Nutr.* 24, 599–612.
- Meneguzzo, S., Navari-Izzo, F. ve Izzo, R. (1999). Antioxidative responses of shoots and roots of wheat to increasing NaCl concentrations. *J. Plant Physiol.* 155, 274–280.
- Mengel, K. ve Kirkby, E.A. (2001). Principles of Plant Nutrition. 5th Edn. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 848.
- Mensah, J.K., Akomeah, P.A., Ikhajiagbe, B. ve Ekpekurede, E.O. (2006). Effect of salinity on germination, growth and yield of five groundnut genotypes. *Afr. J. Biotechnol.* 20, 1973–1979.
- Mishra, S.K., Subralimanyam, D. ve Singhal, G.S. (1997). Interaction between salt and light stress on the primary process of photosynthesis. *J. Plant Physiol.* 138, 92–96.
- Misra, N. ve Gupta, A.K. (2005). Effect of salt stress on proline metabolism in two high yielding genotypes of green gram. *Plant Sci.* 169, 331–339.
- Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.* 7, 405–410.
- Mittova, V., Tal, M., Volokita, M. ve Guy, M. (2002). Salt stress induces up-regulation of an efficient chloroplast antioxidant system in the salt-tolerant wild tomato spe-

- cies *Lycopersicon pennellii* but not in the cultivated species. *Physiol. Plant.* 115, 393–400.
- Mittova, V., Tal, M., Volokita, M. ve Guy, M. (2003). Up-regulation of the leaf mitochondrial and peroxisomal antioxidative systems in responses to salt-induced oxidative stress in the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii*. *Plant Cell Environ.* 26, 845–856.
- Mohammad, M., Shibli, R., Ajlouni, M. ve Nimri, L. (1998). Tomato root and shoot responses to salt stress under different levels of phosphorus nutrition. *J. Plant Nutr.* 21, 1667–1680.
- Moons, A., Dekeyser, A. ve Vanmontagu, M. (1997). A group 3 leaf cDNA of rice, responsive to abscisic acid, but not to jasmonic acid, shows variety specific differences in salt stress response. *Gene* 19, 197–204.
- Moran, J.F., Becana, M., Iturbe-Ormaetxe, I., Frechilla, S., Klucas, R.V. ve Aparicio-Tejo, P. (1994). Drought induces oxidative stress in pea plants. *Planta* 194, 346–352.
- Munoz, G.E., Marin, K. ve Gonzalez, C. (1997). Polypeptide profile in *Prosopis* seedlings growing in saline conditions. *Phyton-Int. J. Exp. Bot.* 61, 17–24.
- Munns, R. ve Termatt, A. (1986). Whole plant responses to salinity. *Aust. J. Plant Physiol.* 13, 143–160.
- Munns, R. (1993). Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses. *Plant Cell Environ.* 16, 15–24.
- Munns, R., Schachtman, D.P. ve Condon, A.G. (1995). The significance of a two-phase growth response to salinity in wheat and barley. *Aust. J. Plant Physiol.* 22, 561–591.
- Munns, R. (2000). Salinity, growth and phytohormones. Chapter 13, pp.305. In: A. Lauchli ve U. Luttge (Eds.), *Salinity: Environment – Plants – Molecules*. Secaucus, NJ, USA: Kluwer Academic Publishers.
- Munns, R. (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ.* 25, 239–250.
- Munns, R. (2005). Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytol.* 167, 645–663.
- Murakeozy, E.P., Nagy, Z., Duhaze, C., Bouchereau, A. ve Tuba, Z. (2003). Seasonal changes in the levels of compatible osmolytes in three halophytic species of inland saline vegetation in Hungary. *J. Plant Physiol.* 160, 395–401.
- Muranaka, S., Shimizu, K. ve Kato, M. (2002a). Ionic and osmotic effects of salinity on single-leaf photosynthesis in two wheat cultivars with different drought tolerance. *Photosynthetica* 40, 201–207.
- Muranaka, S., Shimizu, K. ve Kato, M. (2002b). A salt-tolerant cultivar of wheat maintains photosynthetic activity by suppressing sodium uptake. *Photosynthetica* 40, 509–515.
- Murata, N., Mohanty, P.S., Hayashi, H. ve Papatheo, G.C. (1992). Glycinebetaine stabilizes the association of extrinsic proteins with the photosynthetic oxygen-evolving complex. *FEBS Lett.* 296, 187–189.
- Murphy, K.S.T. ve Durako, M.J. (2003). Physiological effects of short-term salinity changes on *Ruppia maritima*. *Aquat. Bot.* 75, 293–309.
- Murumkar, C.V. ve Chavan, P.D. (1987). Salinity induced biochemical changes during germination of chick pea. (*Cicer arietinum* L.). *Acta Agron. Hung.* 36, 43–49
- Muscolo, A., Panuccio, M.R. ve Sidari, M. (2003). Effects of salinity on growth, carbohydrate metabolism and nutritive properties of kikuyu grass (*Pennisetum clandestinum* Hochst). *Plant Sci.* 164, 1103–1110.
- Muthukumarasamy, M., Gupta, S.D. ve Pannerselvam, R. (2000). Enhancement of peroxidase, polyphenol oxidase and superoxide dismutase activities by triadimefon in NaCl stressed *Raphanus sativus* L. *Biol. Plant.* 43, 317–320.
- Naik, C.R. ve Joshi, C.L. (1983). Ineffectual role of proline metabolism in salt stressed

- sugar cane leaves. *Proc. Indian Acad. Sci.* 92, 265–269.
- Nakamura, I., Murayama, S., Tobita, S., Bong, B.B., Yanagihara, S., Ishimine, Y. ve Kawamitsu, Y. (2002). Effect of NaCl on photosynthesis, water relations and free proline accumulation in the wild *Oryza* species. *Plant Prod. Sci.* 5, 305–310.
- Nanjo, T., Fujita, M., Seki, M., Kato, T., Tabata, S. ve Shinozaki, K. (2003). Toxicity of free proline revealed in an *Arabidopsis* T-DNA tagged mutant deficient in proline dehydrogenase. *Plant Cell Physiol.* 44, 541–548.
- Naseer, S.H., Nisar, A. ve Ashraf, M. (2001). Effect of salt stress on germination and seedling growth of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Pak. J. Biol. Sci.* 4, 359–360.
- Ndayiragije, A. Ve Lutts, S. (2007). Do exogenous polyamines have an impact on the response of a salt-sensitive rice. *Biol. Plant.* 51, 303–312.
- Neill, S.J., Desikan, R., Clarke, A., Hurst, R.D. ve Hancock, J.T. (2002). Hydrogen peroxide and nitric oxide as signalling molecules in plants. *J. Exp. Bot.* 53, 1237–1247.
- Neto, A.D.A., Prisco, J.T., Enéas-Filho, J., Lacerda, C.F., Silva, J.V., Costa, P.H.A. ve Gomes-Filho, E. (2004). Effects of salt stress on plant growth, stomatal response and solute accumulation of different maize genotypes. *Braz. J. Plant Physiol.* 16, 31–38.
- Noble, C.L. ve Rogers, M.E. (1992). Arguments for the use of physiological criteria for improving the salt tolerance in crops. *Plant Soil* 146, 99–107.
- Noctor, G. ve Foyer, C.H. (1998). Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 49, 249–279.
- Orthen, B., Popp, M. ve Smirnoff, N. (1994). Hydroxyl radical scavenging properties of cyclitols. *Proc. R. Soc. Edinburg Sect. B* 102, 269–272.
- Öncel, I. ve Keleş, Y. (2002). Tuz stresi altındaki buğday genotiplerinde büyüme, pigment içeriği ve çözünür madde kompozisyonunda değişimler. *C.Ü. Fen-Edb. Fak. Fen Bilimleri Dergisi* 23, 1–16.
- Pareek, A., Singla, S.L. ve Grover, A. (1997). Salt responsive proteins/genes in crop plants. pp.365–391. In: P.K. Jaiwal vd., (Eds.), Strategies for Improving Salt Tolerance in Higher Plants. Oxford and IBH Publication Co., New Delhi.
- Papageorgiou, G.C., Alygizaki-Zobra, A., Ladas, N. ve Murata, N. (1998). A method to probe the cytoplasmic osmolarity and osmotic water and solute fluxes across the cell membrane of *Cyanobacteria* with Chl a fluorescence: experiments with *Synechococcus* sp. PCC 7942. *Physiol. Plant.* 103, 215–224.
- Papageorgiou, G.C. ve Murata, N. (1995). The unusually strong stabilizing effects of glycinebetaine on the structure and function of the oxygen-evolving photosystem II complex. *Photosynth. Res.* 44, 243–252.
- Parida, A., Das, A.B. ve Das, P. (2002). NaCl stress causes changes in photosynthetic pigments, proteins and other metabolic components in the leaves of a true mangrove, *Bruguiera parviflora*, in hydroponic cultures. *J. Plant Biol.* 45, 28–36.
- Parida, A.K., Das, A.B. ve Mitra, B. (2004a). Effects of salt on growth, ion accumulation photosynthesis and leaf anatomy of the mangrove, *Bruguiera parviflora*. *Trees-Struct. Funct.* 18, 167–174.
- Parida, A.K., Das, A.B., Mitra, B. ve Mohanty, P. (2004b). Salt-stress induced alterations in protein profile and protease activity in the mangrove, *Bruguiera parviflora*. *Z. Naturforsch.* 59c, 408–414.
- Parida, A.K. ve Das, A.B. (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotox. Environ. Safe.* 60, 324–349.
- Pastori, G.M. ve Foyer, C.H. (2002). Common components, networks, and pathways of crosstolerance to stress. The central role of ‘redox’ and abscisic acid-mediated controls. *Plant Physiol.* 129, 460–468.
- Paul, M.J. ve Cockburn, W. (1989). Pinitol, a compatible solute in *Mesembryanthemum crystallinum* L.? *J. Exp. Bot.* 40, 1093–1098.

- Penna, S. (2003). Building stress tolerance through over-producing trehalose in transgenic plants. *Trends Plant Sci.* 8, 355–357.
- Petrusa, L.M. ve Winicov, I. (1997). Proline status in salt tolerant and salt sensitive alfalfa cell lines and plants in response to NaCl. *Plant Physiol. Biochem.* 35, 303–310.
- Phang, T-H., Shao, G. ve Lam, H.M. (2008). Salt tolerance in soybean. *J. Integr. Plant Biol.* 50, 1196–1212.
- Popova, L.P., Stoinova, Z.G. ve Maslenkova, L.T. (1995). Involvement of abscisic acid in photosynthetic process in *Hordeum vulgare* L. during salinity stress. *Plant Growth Regul.* 14, 211–218.
- Poustini, K., Siosemardeh, A. ve Ranjbar, M. (2007). Proline accumulation as a response to salt stress in 30 wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in salt tolerance. *Genet. Resour. Crop. Evol.* 54, 925–934.
- Quiles, M.J. ve López, N.I. (2004). Photoinhibition of photosystems I and II induced by exposure to high light intensity during oat plant grown effects on the chloroplastic NADH dehydrogenase complex. *Plant Sci.* 166, 815–823.
- Rajesh, A., Arumugam, R. ve Venkatesalu, V. (1998). Growth and photosynthetic characteristics of *Ceriops roxburghiana* under NaCl stress. *Photosynthetica* 35, 285–287.
- Ramagopal, S. (1987). Salinity stress induced tissue-specific proteins in barley seedlings. *Plant Physiol.* 84, 324–331.
- Ramajulu, S. ve Sudhakar, C. (2001). Alliviation of NaCl salinity stress by calcium is partly related to the increased proline accumulation in mulberry (*Morus alba* L.) callus. *J. Plant Biol.* 28, 203–206.
- Rani, R. ve Reddy, A.R. (1994). Salt stress responsive polypeptides in germinating seeds and young seedlings of Indica rice *Oryza sativa* L. *J. Plant Physiol.* 143, 250–253.
- Rathert, G. (1984). Sucrose and starch content of plant parts as a possible indicator for salt tolerance of crops. *Aust. J. Plant Physiol.* 11, 491–495.
- Rhodes, D. ve Hanson, A.D. (1993). Quaternary ammonium and tertiary sulphonium compounds in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44, 357–384.
- Romeroaranda, R., Soria, T. ve Cuartero, J. (2001). Tomato plant-water uptake and plant-water relationships under saline growth conditions. *Plant Sci.* 160, 265–272.
- Saffan, S.E.S. (2008). Effect of salinity and osmotic stresses on some economic plants. *J. Agric. Biol. Sci.* 4, 159–166.
- Sairam, R.K., Deshmukh, P.S. ve Saxena, D.C. (1998). Role of antioxidant system in wheat genotypes tolerance to water stress. *Biol. Plant.* 41, 387–394.
- Sairam, R.K., Chandrasekhar, V. ve Srivastava, G.C. (2001). Comparison of hexaploid and tetraploid wheat cultivars in their response to water stress. *Biol. Plant.* 44, 89–94.
- Sairam, R.K. ve Srivastava, G.C. (2002). Changes in antioxidant activity in subcellular fractions of tolerant and susceptible wheat genotypes in response to long-term salt stress. *Plant Sci.* 162, 897–904.
- Sairam, R.K., Roa, K.V. ve Srivastava, G.C. (2002). Differential response of wheat cultivar genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. *Plant Sci.* 163, 1037–1048.
- Sairam, R.K. ve Tyagi, A. (2004). Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Curr. Sci.* 86, 407–421.
- Salekdeh, G.H.H., Siopongco, J., Wade, L.J., Ghareyazie, B. ve Benett, J. (2002). A proteomic approach to analyzing drought and salt responsiveness in rice. *Field Crops Res.* 76, 199–219.
- Saneoka, H., Nagasaka, C., Hahn, D.T., Yang, W.J., Premachandra, G.S., Joly, R.J. ve Rhodes, D. (1995). Salt tolerance of glycinebetaine-deficient and -containing maize lines. *Plant Physiol.* 107, 631–638.

- Saneoka, H., Shiota, K., Kurban, H., Muhamad, I.C., Premachandra, G.S. ve Fujita, K. (1999). Effect of salinity on growth and solute accumulation of two wheat lines differing in salt tolerance. *Soil Sci. Plant Nutr.* 45, 873–880.
- Santos, C., Azevedo, H. ve Caldeira, G. (2001). *In situ* and *in vitro* senescence induced by KCl stress: nutritional imbalance, lipid peroxidation and antioxidant metabolism. *J. Exp. Bot.* 52, 351–360.
- Santos, C.V. (2004). Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. *Sci. Hortic.* 103, 93–99.
- Sayed, O.H. (2003). Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal crop research. *Photosynthetica* 41, 321–330.
- Scandalios, J.G. (1993). Oxygen stress and superoxide dismutase. *Plant Physiol.* 101, 7–12.
- Schoefs, B. (2001). The protochlorophyllide–chlorophyllide cycle. *Photosynth. Res.* 70, 257–271.
- Seçkin, B., Sekmen, A.H. ve Türkan, İ. (2009). An enhancing effect of exogenous mannitol on the antioxidant enzyme activities in roots of wheat under salt stress. *Plant Growth Regul.* 28, 12–20.
- Shannon, M.C. (1998). Adaptation of plants to salinity. *Adv. Argon.* 60, 75–119.
- Sharma, S., Sharma, K.P. ve Uppal, S.K. (1997). Influence of salt stress on growth and quality on sugarcane. *Indian J. Plant Physiol.* 2, 179–180.
- Sheveleva, E., Chmara, W., Bohnert, H.J. ve Jensen, R.G. (1997). Increased salt and drought tolerance by D–ononitol production in transgenic *Nicotiana tabacum* L. *Plant Physiol.* 115, 1211–1219.
- Shih, M., Hsieh, T., Lin, T., Hsing, Y. ve Hoekstra, F.A. (2007). Characterisation of two soybean (*Glycine max* L.) LEA 4 proteins—circular dichroism and Fourier transform infrared studies. *S. Afr. J. Bot.* 73, 497–498.
- Shirata, K. ve Takaishi, H. (1990). Salt-induced accumulation of 26 and 27 kDa proteins in cultured cells of rice plant. *Soil Sci. Plant Nutr.* 36, 153–157.
- Siddiqui, S. ve Krishnamoorthy, H.N. (1987). Effect of B–9 on proline content of gram (*Cicer arietinum*) under saline conditions. *Indian J. Plant Physiol.* 30, 107–110.
- Sibole, J.V., Montero, E., Cabot, C. ve Poschenrieder, C.B. (1998). Role of sodium in the ABA-mediated long-term growth response of bean to salt stress. *Physiol. Plant.* 104, 299–305.
- Sickler, C.M., Edwards, G.E., Kiirats, O., Gao, Z. ve Löscher, W. (2007). Response of mannitol-producing *Arabidopsis thaliana* to abiotic stress. *Funct. Plant Biol.* 34, 382–391.
- Silva, J.M. ve Arrabaça, M.C. (2004). Contributions of soluble carbohydrates to the osmotic adjustment in the C4 grass *Setaria sphacelata*: a comparison between rapidly and slowly imposed water stress. *J. Plant Physiol.* 161, 551–555.
- Singh, N.K., Handa, A.K., Hasegawa, P.M. ve Bressan, R.A. (1985). Proteins associated with adaptation of cultured tobacco cells to NaCl. *Plant Physiol.* 79, 126–137.
- Singh, N.K., Bracken, C.A., Hasegawa, P.M., Handa, A.K., Buckel, S. ve Hermodson, M.A. (1987). Characterization of osmotin, a thumatin like protein associated with osmotic adaptation in plant cells. *Plant Physiol.* 85, 529–536.
- Singh, S.K., Sharma, H.C., Goswami, A.M., Datta, S.P. ve Singh, S.P. (2000). In vitro growth and leaf composition of grapevine cultivars as affected by sodium chloride. *Biol. Plant.* 43, 283–286.
- Siripornadulsil, S., Train, S., Verma, D.P.S. ve Sayre, R.T. (2002). Molecular mechanisms of proline-mediated tolerance to toxic heavy metals in transgenic microalgae. *Plant Cell* 14, 2837–2847.
- Sivamani, E., Bahieldin, A., Wraith, J.M., Al-Niemi, T., Dyer, W.E., Ho, T.H.D. ve Qu, R.D. (2000). Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley HVA1 gene. *Plant Sci.* 155, 1–9.

- Smirnoff, N. (2000). Ascorbic acid: metabolism and functions of a multifaceted molecule. *Curr. Opin. Plant Biol.* 3, 229–235.
- Smith, A.E. ve Phillips, D.V. (1980). Occurrence of pinitol in foliage of several forage legume species. *Crop Sci.* 20, 75–77.
- Soussi, M., Lluch, C. ve Ocana, A. (1998). Effects of salt stress on growth, photosynthesis and nitrogen fixation in chick-pea (*Cicer arietinum* L.). *J. Exp. Bot.* 49, 1329–1337.
- Sreenivasula, 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*). *Physiol. Plant.* 109, 435–442.
- Stobart, A., Griffiths, W., Ameen-Bukhari, I. ve Sherwood, R. (1985). The effect of Cd²⁺ on the biosynthesis of chlorophyll in leaves of barley. *Physiol. Plant.* 63, 293–298.
- Stoeva, N. ve Kaymakanova, M. (2008). Effect of salt stress on the growth and photosynthesis rate of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). *J. Cent. Eur. Agr.* 9, 385–392.
- Storey, R. ve Wyn Jones, R.G. (1978). Salt stress and comparative physiology in the gramineae. I. Ion relations of two salt- and water-stressed barley cultivars, California Mariout and Arimar. *Aust. J. Plant Physiol.* 5, 801–816.
- Streeter, J.G. (1980). Carbohydrates in soybean nodules. II. Distribution of compounds in seedlings during the onset of nitrogen fixation. *Plant Physiol.* 66, 471–476.
- Streeter, J.G., Lohnes, D.G. ve Fioritto, R.J. (2001). Patterns of pinitol accumulation in soybean plants and relationships to drought tolerance. *Plant Cell Environ.* 24, 429–438.
- Sultana, N., Ikeda, T. ve Itoh, R. (1999). Effect of NaCl salinity on photosynthesis and tryptophan accumulation in developing rice grains. *Environ. Exp. Bot.* 42, 211–220.
- Szabolcs, J. (1994). Soils and salinization. pp.3–11. In: M. Pessarakli (Ed.), Handbook of Plant and Crop Stress, Marcel Dekker, New York.
- Tarczynski, M.C., Jensen, R.G. ve Bohnert, H.J. (1992). Expression of a bacterial mtlD gene in transgenic tobacco leads to production and accumulation of mannitol. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 89, 2600–2604.
- Tattini, M., Gucci, R., Romani, A., Baldi, A. ve Everard, J.D. (1996). Changes in non-structural carbohydrates in olive (*Olea europaea*) leaves during root zone salinity stress. *Physiol. Plant.* 98, 117–124.
- Tester, M. ve Davenport, R. (2003). Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Ann. Bot.* 91, 503–507.
- Tiwari, B.S., Bose, A. ve Ghosh, B. (1997). Photosynthesis in rice under salt stress. *Photosynthetica* 34, 303–306.
- Tunnacliffe, A. ve Wise, M.J. (2007). The continuing conundrum of the LEA proteins. *Naturwissenschaften* 94, 791–812.
- Turan, M.A., Türkmen, N. ve Taban, N. (2007). Effect of NaCl on stomatal resistance and proline, chlorophyll, Na, Cl and K concentrations of lentil plants. *J. Agron.* 6, 378–381.
- TÜİK, (2004). Tarımsal Yapı ve Üretim. Ankara.
- Ueda, A., Kathiresan, A., Inada, M., Narita, Y., Nakamura, T., Shi, W., Takabe, T. ve Bennett, J. (2004). Osmotic stress in barley regulates expression of a different set of genes than salt stress does. *J. Exp. Bot.* 55, 2213–2218.
- Uma, S., Prasad, T.G. ve Kumar, M.U. (1995). Genetic variability in recovery growth and synthesis of stress proteins in response to polyethylene glycol and salt stress in finger millet. *Ann. Bot.* 76, 43–49.
- Vernon, D.M., Ostrem, J.A. ve Bohnert, H.J. (1993). Stress perception and response in a facultative halophyte, the regulation of salinity-induced genes in *Mesembryanthemum crystallinum*. *Plant Cell Environ.* 16, 437–444.
- Viegas, R.A., Silveria, J.A.G., Lima Junior, A.R., Queiroz, J.E. ve Fausto, M.J.M. (2001). Effects of salinity on growth and inorganic solute accumulation of young

- cashew plants. *Braz. J. Agric. Eng. Campina Grande* 5, 216–222.
- Vyas, A.V. ve Ra, N.U.V. (1987). Protein mechanism in salt stressed cowpea seedlings. In: International Conference of Plant Physiologists of SAARC Countries, Gorakhpur, 119.
- Wahid, A. ve Close, T.J. (2007). Expression of dehydrins under heat stress and their relationship with water relations of sugarcane leaves. *Biol. Plant.* 51, 104–109.
- Walden, R., Cordeiro, A. ve Tiburcio, A.F. (1997). Polyamines: small molecules triggering pathways in plant growth and development. *Plant Physiol.* 113, 1009–1013.
- Wang, Y. ve Nil, N. (2000). Changes in chlorophyll, ribulose biphosphate carboxylase-oxygenase, glycine betaine content, photosynthesis and transpiration in *Amaranthus tricolor* leaves during salt stress. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 75, 623–627.
- Weretilnyk, E.A., Bednarek, S., McCue, K.F., Rhodes, D. ve Hanson, A.D. (1989). Comparative biochemical and immunological studies of the glycine betaine synthesis pathway in diverse families of dicotyledons. *Planta* 178, 342–352.
- Wyn Jones, R.G. ve Storey, R. (1978). Salt stress and comparative physiology in the Gramineae: IV. Comparison of salt stress in *Spartina X townsendii* and three barley cultivars. *Aust. J. Plant Physiol.* 5, 839–850.
- Xu, D., Duan, X., Wang, B., Hong, B., Ho, T.H.D. ve Ray, W. (1996). Expression of a late embryogenesis abundant protein gene, HVA1 from barley confers tolerance to water deficit and salt stress in transgenic rice. *Plant Physiol.* 110, 249–257.
- Yamada, A., Saitoh, T., Mimura, T. ve Ozeki, Y. (2002). Expression of mangrove allene oxide cyclase enhances salt tolerance in *Escherichia coli*, yeast, and tobacco cells. *Plant Cell Physiol.* 43, 903–910.
- Yamaya, T. ve Matsumoto, H. (1989). Accumulation of asparagines in NaCl-stressed barley seedlings. *Berichte des Ohara Institut für Landwirtschaftliche Biologie, Okayama Universität*, 19, 181–188.
- Yang, W.-J., Rich, P.J., Axtell, J.D., Wood, K.V., Bonham, C.C., Ejeta, G., Mickelbart, M.V. ve Rhodes, D. (2003). Genotypic variation for glycinebetaine in sorghum. *Crop Sci.* 43, 162–169.
- Yang, X. ve Lu, C. (2005). Photosynthesis is improved by exogenous glycinebetaine in salt-stressed maize plants. *Physiol. Plant.* 124, 343–352.
- Yang, Y., Yan, C.Q., Cao, B.H., Xu, H.X., Chen, J.P. ve Jiang, D.A. (2007). Some photosynthetic responses to salinity resistance are transferred into the somatic hybrid descendants from the wild soybean *Glycine cyrtoloba* ACC547. *Physiol. Plant.* 129, 658–669.
- Yen, H.E., Zhang, D.Z., Lin, J.H., Edwards, G.E. ve Ku, M.S.B. (1997). Salt-induced changes in protein composition in light-grown callus of *Mesembryanthemum crystallinum*. *Physiol. Plant.* 101, 526–532.
- Yıldız, M. (2007). Two-dimensional electrophoretic analysis of soluble leaf proteins of a salt sensitive (*Triticum aestivum*) and a salt tolerant (*Triticum durum*) cultivar in response to NaCl stress. *J. Integr. Plant Biol.* 49, 975–981.
- Yıldız, M. ve Terzi, H. (2008). Effects of NaCl on protein profiles of tetraploid and hexaploid wheat species and their diploid wild progenitors. *Plant Soil Environ.* 54, 227–233.
- Yılmaz, K., Akıncı, İ.E. ve Akıncı, S. (2004). Effect of salt stress on growth and Na, K contents of pepper (*Capsicum annuum* L.) in germination and seedling stages. *Pak. J. Biol. Sci.* 7, 606–610.
- Yokoi, S., Quintero, F.J., Cubero, B., Ruiz, M.T., Bressan, R.A., Hasegawa, P.M. ve Pardo, J.M. (2002). Differential expression and function of *Arabidopsis thaliana* NHX Na⁺/H⁺ antiporters in the salt stress response. *Plant J.* 30, 529–539.
- Yoshihara, Y., Kiyosue, T., Nakashima, K., Yamaguchi-Shinozaki, K. ve Shinozaki, K. (1997). Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress. *Plant Cell Physiol.* 38, 1095–1102.

- Yoshimura, K., Yabute, Y., Ishikawa, T. ve Shigeoka, S. (2000). Expression of spinach ascorbate peroxidase isoenzymes in response to oxidative stresses. *Plant Physiol.*, 123, 223–233.
- Zapata, P.J., Serrano, M., Pretel, M.T. ve Botella, M.A. (2008). Changes in free polyamine concentration induced by salt stress in seedlings of different species. *Plant Growth Regul.* 56, 167–177.
- Zhao, F.G., Sun, C. ve Liu, Y.L. (2000). Effects of salinity stress on the levels of covalently and non covalently bound polyamines in plasma membrane and tonoplast isolated from leaves and roots of barley seedlings. *Acta Bot. Sin.* 42, 920–926.
- Zhao, F.G. ve Qin, P. (2004). Protective effect of exogenous polyamines on root tonoplast function against salt stress in barley seedlings. *Plant Growth Regul.* 42, 97–103.
- Zhao, F., Guo, S., Zhang, H. ve Zhao, Y. (2006). Expression of yeast SOD2 in transgenic rice results in increased salt tolerance. *Plant Sci.* 170, 216–224.
- Zhifang, G. ve Loescher, W.H. (2003). Expression of a celery mannose 6–phosphate reductase in *Arabidopsis thaliana* enhances salt tolerance and induces biosynthesis of both mannitol and a glucosyl–mannitol dimer. *Plant Cell Environ.* 26, 275–283.
- Zhu, Z.J., Wei, G.Q., Li, J., Qian, Q.Q. ve Yu, J.Q. (2004). Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt–stressed cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Plant Sci.* 167, 527–533.
- Zhu, J., Bie, Z.L., Huang, Y. ve Han, X.X. (2008). Effect of grafting on the growth and ion concentrations of cucumber seedlings under NaCl stress. *Soil Sci. Plant Nutr.* 54, 895–902.

