

BITKİLERİN TUZ STRESİ ETKİLERİNE KARŞI GELİŞTİRDİKLERİ TOLERANS STRATEJİLERİ

Emel YILMAZ^{1*}, A. Levent TUNA¹, Betül BÜRÜN¹

¹Muğla Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü, 48000 Muğla, TÜRKİYE

Özet: Tuzluluk, kurak ve yarı kurak alanları tehdit eden en önemli problemler arasındadır. Tarımsal alanlarda tuzluluğun artması, toprağın yapısını bozmakta, bitkilerin ürün kalitesi ve verimliliğini önemli ölçüde sınırlandırmaktadır. Tuz stresi, bitkilerde çeşitli gelişim süreçlerinin yanında morfolojik, hücresel, fizyolojik ve moleküler seviyede pek çok aksaklıklara neden olmaktadır. Bitkiler, tuz stresine yanıt olarak çeşitli tolerans stratejileri geliştirmektedir. Tuz stresine yanıt çerçevesinde, metabolizma yan ürünü olarak oluşan reaktif oksijen türlerini yok eden çeşitli enzimatik olmayan antioksidanlar ile antioksidan enzimlerin aktivitelerinin artırılması, bitki büyüme düzenleyicilerinin ve ozmolit sentezinin teşvik edilmesi, fotosentetik yolun değiştirilmesi, gen ifadesi ve SOS yolu ile iyon alımının düzenlenmesi, stresle ilgili genlerin aktive edilerek transkripsiyon faktörlerinin sentezlenmesi ve stres proteinlerinin üretiminin teşvik edilmesi önemli tolerans stratejileridir. Bu derlemede, tuz stresinin etkileri ve tuzluluğa karşı bitkilerin geliştirdikleri tolerans stratejileri tanıtılacaktır.

Anahtar Kelimeler: *Tuz stresi, tuzluluk etkileri, bitki tolerans stratejileri.*

TOLERANCE STRATEGIES DEVELOPED BY PLANTS TO THE EFFECTS OF SALT STRESS

Abstract: Salinity is one of the major problems that threat arid and semi-arid areas. Increased salinity in the agricultural areas disturbs the structure of soil, significantly limits product quality and productivity of plants. Salt stress causes many problems at morphological, cellular, physiological and molecular levels and in various development processes in plants. The plants develop various tolerance strategies in response to salt stress. With in the context of salt stress, increasing non-enzymatic antioxidants and antioxidant enzyme activities scavenging ROS (Reactive Oxygen Species) as a by product of metabolism, inducing osmolite biosynthesis and various plant growth regulators, changing the way of the photosynthesis, regulating gene expression and ion uptake via SOS pathway, and activating stress-related genes to promote the synthesis of transcription factors and production of stress proteins are important tolerance strategies. In this review, the effects of salt stress and tolerance strategies developed by plants to salinity are described.

Keywords: *Salt stress, salinity effects, plant tolerance strategie*

* Sorumlu yazar

eyilmaz00@yahoo.com

1.GİRİŞ

Bitkiler yaşamlarını sürdürdükleri alanlarda, gelişimlerini kısıtlayıcı çeşitli olumsuz koşullara maruz kalmaktadırlar. Bitkilerde büyüme, gelişme ve metabolizmayı etkileyen ya da engelleyen durumlara stres adı verilmektedir [1]. Stres faktörleri, bitkiler üzerine etkilerini çoğunlukla, eş zamanlı ve kombine şekilde göstermektedirler [2]. Stres faktörleri, orijinlerine göre abiyotik ve biyotik stres faktörleri olmak üzere iki grupta incelenebilmektedir. Abiyotik stres faktörleri soğuk, sıcak, kuraklık, tuzluluk, su fazlalığı, radyasyon, çeşitli kimyasallar, oksidatif stres, rüzgar ve toprakta besin yetersizliği gibi çevresel faktörlerdir. Biyotik stres faktörleri ise virüs, bakteri ve fungusları içeren patojenler, böcekler ve herbivorlardır [3].

Abiyotik stres faktörlerinden biri olan tuzluluk hem tarım yapılan toprakları olumsuz etkilemekte hem de tuzluluk tehdidi altındaki topraklarda yetişen bitkilerde pek çok olumsuzluklara neden olmaktadır. Yurdumuz topraklarının yaklaşık 1.5 milyon hektarı (bunun %32.5'i sulanabilir alanlardır) tuzluluk sorunuyla karşı karşıyadır [4]. Dünya üzerinde ise 800 milyon hektardan fazla karasal alan tuzluluktan etkilenmektedir ve bu alan dünyanın tüm karasal alanlarının %6'sından fazladır. Kuru tarım yapılan 150 milyon hektarlık alanın 32 milyon hektarı çeşitli oranlarda ikincil tuzluluk tehdidi altındadır. 230 milyon hektar sulama yapılmış alanların 45 milyon hektarı ise tuzdan etkilenmektedir [5]. Ekilebilir alanlardaki böylesi tuz birikiminin, küresel çerçevede daha da harap edici boyutlara ulaşacağı tahmin edilmektedir. Bu durum, ürün verimi ve kalitesindeki azalmaya bağlı olarak büyük ekonomik kayıplara da neden olacaktır [3].

Bu derlemede, bitki verimliliğinde önemli kayıplara neden olan tuz stresinin etkileri ve

buna yanıt olarak bitkilerin geliştirdikleri tolerans stratejileri anlatılacaktır.

2. TUZ STRESİNİN ETKİLERİ

Tuz stresi, toprakta NaCl ve diğer çözülebilir tuz miktarının artışına paralel olarak bitkinin büyüme ve gelişimi üzerinde olumsuz etkilere neden olmaktadır. Toprak çözeltisinde tuz konsantrasyonunun artması ve su potansiyelinin azalması, bitki hücrelerinin ozmotik potansiyelini düşürmekte ve bitkilerde bir dizi tepkinin oluşmasına neden olmaktadır [6]. Dolayısıyla, tuz stresi yoğunluk ve süresine bağlı olarak bitkilerde büyüme, gelişme, çimlenme, hücre bölünmesi, fotosentez gibi pek çok biyolojik olayı etkilemekte [7] ve tuzluluk, tarımsal alanlarda bitki verimliliği ile ürün kalitesini sınırlamaktadır [8] (Çizelge 1).

2.1 Bitki Su İlişkisi ve İyon Düzeylerine Tuzluluğun Etkileri

Toprak çözeltisindeki aşırı miktarda bulunan çözülebilir tuzlar, bitkilerin sudan yararlanabilirliğini azaltmaktadır. Böyle durumlarda yaygın bir yanıt olan su potansiyelindeki azalma, turgor potansiyelinin devamı için çözünen madde içeriğinin arttırılması sonucu ozmotik potansiyeldeki azalma ile dengelenebilmektedir. Tuzluluğun artışı, bitkilerin su ve ozmotik potansiyelini daha negatif hale getirmektedir [9]. Köklenme bölgesindeki çözünmüş maddelerin sahip olduğu düşük ozmotik potansiyel, toprağın su potansiyelini düşürmekte ve dolayısıyla bitkilerin genel su durumları etkilenmektedir. Topraktaki su kaybı ile bitki topraktan çok az su alabilmektedir ve bu nedenle su potansiyeli daha da düşmektedir [7].

Çizelge 1. Tuzluluğun artışına bağlı olarak önemli kültür bitkilerinin verimindeki nispi azalma [10].

Ürün	EC (eşik değeri) dS m ⁻¹	Verimlilikteki nispi azalma (Her dS m ⁻¹ 'deki % kayıp)
<i>Phaseolus vulgaris</i> L. (Fasulye)	1.0	19.0
<i>Solanum melongena</i> L. (Patlıcan)	1.1	6.9
<i>Allium cepa</i> L. (Soğan)	1.2	16.0
<i>Capsicum annuum</i> L. (Biber)	1.5	14.0
<i>Zea mays</i> L. (Mısır)	1.7	12.0
<i>Saccharum officinarum</i> L. (Şeker kamışı)	1.7	5.9
<i>Solanum tuberosum</i> L. (Patates)	1.7	12.0
<i>Brassica oleracea</i> L. (Lahana)	1.8	9.7
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill. (Domates)	2.5	9.9
<i>Oryza sativa</i> L. (Çeltik)	3.0	12.0
<i>Arachis hypogaea</i> L. (Yerfıstığı)	3.2	29.0
<i>Soja hispida</i> Moench. (Soya fasulyesi)	5.0	20.0
<i>Triticum sp.</i> L. (Buğday)	6.0	7.1
<i>Beta vulgaris</i> L. var. <i>altissima</i> (Doll) Helm. (Şeker pancarı)	7.0	5.9
<i>Gossypium sp.</i> L. (Pamuk)	7.7	5.2
<i>Hordeum vulgare</i> L. (Arpa)	8.0	5.0

Na⁺, Cl⁻ ve SO₄²⁻ gibi iyonların yüksek konsantrasyonlarda birikimine *spesifik iyon toksisitesi* adı verilmektedir. Normalde, yüksek bitkilerin sitosolü 100-200 mM K⁺ ve 1-10 mM Na⁺ içermektedir ve bu şartlarda metabolik faaliyetler devam etmektedir [7]. Tuzun zararlı etkileri, spesifik iyon toksisitesinin ortaya çıkması, ozmotik basıncın artması, suyun kullanılabilirliğinin azalması veya alkalinitenin artışı nedeniyle olabilmektedir. Spesifik iyon toksisitesi, klorit, sodyum ve diğer iyonların fazla miktarda içeri alınması ile ilgilidir ve bu yüzden iyon dengesizliğine neden olmaktadır [9]. Bitki bünyesine alınan fazla tuz, diğer besin iyonlarının özellikle de K⁺'un alımı ile yarışmaktadır. Pek çok bitkide genel olarak tuzluluk, Na⁺ ve Cl⁻ düzeylerinde artışa ve Ca²⁺, K⁺, Mg²⁺ düzeylerinde azalışa neden olmaktadır [11, 12]. Tuz stresi altında yetiştirilen hıyar fidelerinde, Na⁺, Ca²⁺, Mn²⁺, Cu²⁺ ve Fe²⁺ içeriklerinin arttığı, K⁺ ve P³⁻ içeriklerinin azaldığı belirlenmiştir [13]. Ayrıca, yüksek Na⁺ düzeyi ve yüksek Na⁺/K⁺

oranı çeşitli enzimatik olayları engelleyebilmektedir. Özellikle yüksek Na⁺, protein sentezinde çeşitli aksaklıklara neden olabilmektedir [14].

2.2 Karbonhidratlar ve Proteinler Üzerine Tuzluluğun Etkileri

Tuz stresine maruz kalan pek çok bitki, ozmotik dengeyi sağlamak için hücrelerinde düşük moleküler ağırlıklı çeşitli organik maddeleri yüksek konsantrasyonlarda biriktirmektedirler. Bitki türlerine, çeşitlerine ve bitki kısımlarına göre farklılık göstermekle birlikte, tuzluluk şartları altında düşük molekül ağırlıklı şekerlerin miktarı artmaktadır [15]. Şekerler (glikoz, fruktoz, sükroz, fruktanlar) ve polisakaritler; tuz stresi altında çeşitli radikallerin temizlenmesi, ozmotik dengeleme ve koruma için biriktirilmektedir [14].

Farklı bitki türlerinde tuzlulukla teşvik edilmiş çok sayıda proteyin belirlenmiştir. Bu proteinleri, sadece tuzluluk şartlarında

biriktirilen tuz stresi proteinleri ve diğer abiyotik faktörlerce biriktirilen stresle ilgili proteinler olarak iki gruba ayırmak mümkündür. Proteinler, tuzluluk stresi şartlarında ozmotik düzenlemeye olanak sağlamaktadırlar [15]. Arpa, ayçiçeği, çeltik gibi bitkilerin tuza toleranslı genotiplerinin daha yüksek çözülebilir protein içeriğine sahip oldukları gözlenmiştir [14]. Yapılan çeşitli çalışmalar ile tuzluluğun arpa köklerinde 24-27 kDa düşük molekül ağırlığına sahip proteinlerin ve turp yapraklarında ise 22 kDa proteininin birikimine neden olduğu belirlenmiştir. Tuz stresi altındaki *Mesembryanthemum crystallinum* bitkisinde, ozmotik düzenlemede gerekli olduğu düşünülen 14, 29, 32, 34 ve 40 kDa moleküler ağırlıklı polipeptitler biriktirilmiştir [11]. Domateste yapılan bir çalışmada, tuzluluğun köklerde 30, 62, 75 kDa ve yapraklarda ise 38 ve 46 kDa moleküler ağırlıklı proteinleri teşvik ettiği belirlenmiştir [16].

2.3 Kloroplast Yapısı, Fotosentetik Pigmentler ve Fotosentez Üzerine Tuzluluğun Etkileri

Fotosentetik dokularda tuzluluğun artışı, bitişik grana membranlarında yığılmaya, tilakoidlerin büzülmesine ve klorofillerin parçalanmasına sebep olmaktadır [17]. Tuz stresi, patateste kloroplastların sayısının azalmasına, domateste kloroplastların kümelenmesine neden olmaktadır [11]. NaCl, çeltik bitkilerinde tilakoidlerin şişmesine, lipid damlacıkları ile polisakkarit tanelerinin birikimine ve grana dizilerinin bükülmesine neden olmaktadır [18].

Tilakoidlerin pigment-protein analizleri, yüksek NaCl'ün Fotosistem I (PS I) ve Fotosistem II (PS II) reaksiyon merkezlerini önemli derecede etkilediğini göstermiştir.

Tilakoidlerdeki elektron taşıma sisteminin aktivitesi yüksek tuzlulukta azalmaktadır [19]. Düşük tuzluluk klorofil içeriğini artırırken yüksek tuzluluk klorofillerin moleküler yapısını bozmaktadır [17]. Tuz stresi altında, mısır bitkisi yapraklarında toplam karotenoid ve klorofil içeriği [20], bazı *Cucumis* türlerinde [12] ve bazı pamuk çeşitlerinde [38] klorofil miktarı azalmaktadır. Benzer şekilde buğday yapraklarında [21] ve 18 çeltik genotipinde [22] klorofil-a, klorofil-b ve toplam klorofil miktarlarında azalma belirlenmiştir. Klorofil içeriğindeki azalma, klorofil sentezinin azalmasından ya da klorofil pigmentlerinin parçalanmasının artmasından kaynaklanabilmektedir. Özellikle klorofil parçalanması, klorofilaz enzim aktivitesindeki artış sonucunda ortaya çıkmaktadır [23].

Tuzluluk, bitkilerde net fotosentez oranını, transpirasyon oranını ve stoma iletkenliğini azaltmakta, stoma direncini ise arttırmaktadır [17]. *Citrus sinensis*'de 100 mM tuz uygulaması stoma iletkenliğini ve fotosentez oranını azaltmıştır [24]. Yüksek yapılı bitkilerde tuzluluk, net fotosentezi, fotosentetik parametreleri, pigment kompozisyonunu değiştirmektedir [25]. Tuzluluğa maruz kalmış bitkilerde fotosentezin azalması, stoma kapanmasına bağlı olarak CO₂ fiksasyonundaki azalmaya bağlıdır [26]. Halofit *Plantago coronopus* bitkisinde NaCl, stoma iletkenliğine bağlı olarak su kullanım etkinliğini ve fotosentezi önemli derecede etkilemiştir. Yaprak alanı ve karotenoid/klorofil oranındaki azalmaya bağlı olarak foton sistemlerin elektron akışı tuzluluk ile azalma göstermiştir [27]. Pamukta, net fotosentez ve stoma iletkenliğinin tuzluluk altında azaldığı belirlenmiştir. Tuzluluk, PS II'yi etkilememesine rağmen stoma açıklığı ve yaprağın fotosentez kapasitesini sınırlandırmıştır [28]. Tuz stresi altında,

Alhagi pseudoalhagi ve dut bitkisinde net CO₂ asimilasyon oranının azaldığı; *Atriplex lentiformis*'de net CO₂ asimilasyon oranı ve fosfoenol piruvat karboksilaz (PEPC)/ribuloz bifosfat karboksilaz (Rubisco) oranının azaldığı belirlenmiştir. *Macrotyloma uniflorum*'da tuz uygulaması, stoma iletkenliği ve CO₂ asimilasyon oranında önemli bir azalma göstermiş; tuzluluk fotosentetik elektron taşıma sistemi ile Calvin döngüsü enzimlerinin aktivitesini engellemiştir [11].

2.4 Reaktif Oksijen Türleri (ROT), Antioksidanlar ve Antioksidatif Enzimler Üzerine Tuzluluğun Etkileri

Tuz stresi komplekstir ve pek çok metabolik aktiviteyi etkilemektedir. Ozmotik etkiler sonucunda su eksikliği oluşmakta ve su eksikliği süperoksit (O₂⁻), hidrojen peroksit (H₂O₂), hidroksil radikalleri (OH[·]) ve tekil oksijen (¹O₂) gibi çeşitli ROT'nin oluşumuna neden olmaktadır [11]. ROT, stres şartlarında kloroplast ve mitokondrilerde meydana gelen metabolik reaksiyonlar sonucu oluşmaktadır [29]. Özellikle, kloroplast ve mitokondrilerdeki elektron taşıma sistemlerinden sızmış O₂ ve elektronlar arasındaki etkileşim sonucunda aerobik metabolizma sürecinde üretilmektedirler [26]. Ayrıca, endoplazmik retikulum ile nukleus membranında sitokrom oksidasyonu ve enzimlerin katalitik döngüleri esnasında da oluşmaktadırlar. ROT'nden O₂⁻ radikali, hemen hemen tüm aerobik hücrelerde moleküler oksijenin (O₂) bir elektron (e⁻) alarak indirgenmesi ile oluşur. Bu radikal direk olarak zararlı olmamakla birlikte, H₂O₂ kaynağı olması ve geçiş metalleri iyonlarının indirgeyicisi olması ile dolaylı etkilerle sahiptir. H₂O₂, O₂⁻'in bir e⁻ alması veya O₂'nin iki e⁻ alması sonucu oluşan peroksitin iki vardır, biri sitoplazmada bulunan Cu/Zn-SOD ve diğeri mitokondride bulunan Mn-SOD'dur

proton (H⁺) ile birleşmesinden meydana gelmektedir. Biyolojik sistemlerdeki dismutasyon reaksiyonunda, iki O₂⁻ molekülü, iki H⁺ alarak H₂O₂ ve O₂ oluşturmaktadır. H₂O₂, serbest radikal olmadığı halde Fe²⁺ veya diğer geçiş metallerinin varlığında *Fenton reaksiyonu* sonucu, O₂⁻ varlığında *Haber-Weiss reaksiyonu* sonucunda en reaktif ve zararlı OH[·] radikalini meydana getirmektedir. OH[·] radikali, Fenton ve Haber-Weiss reaksiyonu ya da suyun yüksek radyasyona maruz kalması ile oluşmaktadır. OH[·], tiyoller ve yağ asitlerinden bir H⁺ kopartarak karbon içeren organik radikaller (R[·]), organik peroksit radikalleri (ROO[·]) ve tiyil radikalleri (RS[·])'nin oluşumuna neden olmaktadır [30]. ROT, hücrede membran lipitleri, nükleik asitler, proteinler, klorofiller ve diğer makromoleküllere zarar vermektedir [8, 31]. Hücre membranı üzerine serbest oksijen radikallerinin etkisi, lipid peroksidasyonu ile olmaktadır. Hücre membranının tahribatına yol açan lipid peroksidasyonu, birkaç reaksiyon basamağı sonucunda malondialdehit (MDA) ürününü üretmektedir. Tuza toleranslı genotiplerin, duyarlı genotiplere nazaran daha az miktarda ürettikleri MDA, doku ve iyon sızıntısını da beraberinde getirmektedir [27]. Tuz stresi altındaki susam bitkilerinde MDA içeriğinin arttığı ve 100 mM NaCl konsantrasyonunda en yüksek değere çıktığı belirlenmiştir [8].

Bitkiler, tuz stresi ile meydana getirilen ROT'nden hücreyi korumak için, askorbat, glutatyon, α-tokoferol, karotenoidler gibi antioksidanları ve katalaz (CAT), peroksidaz (POX), glutatyon redüktaz (GR), süperoksit dismutaz (SOD) gibi antioksidatif enzimleri kullanmaktadırlar [32] (Çizelge 2). SOD, O₂⁻'yi hızlıca dismute ederek H₂O₂ ve O₂'ye dönüştürmektedir. SOD'un iki izomer tipi [30]. CAT ile çeşitli peroksidazlar, H₂O₂'nin parçalanmasını katalizlemekte ve CAT

kloroplastlarda bulunmamaktadır [11]. Askorbat-glutasyon döngüsünün ilk adımında askorbat peroksidaz (APX) enzimi, e^- vericisi olarak askorbatı kullanarak H_2O_2 detoksifikasyonunda rol oynamaktadır. Glutasyon peroksidaz (GPX), fenolik bileşikler ya da askorbat gibi substratların oksidasyonu ile H_2O_2 'yi parçalamaktadır. İndirgenmiş glutasyon (GSH), yükseltgenmiş glutasyonu (GSSG) oluşturan askorbat havuzunun oluşumundan sorumludur. NADPH'a bağlı GSSGH indirgenmesi, sitoplazma, kloroplast ve mitokondrilerde bulunan GR enzimi ile katalizlenmektedir. GR, Halliwell-Asada enzimatik yolunun son adımını katalizlemekte ve kloroplastlardaki

CO_2 fikse edici enzimlerin aktivasyonu ve askorbat üretimi için gereklidirler [33].

Tuzluluğun, farklı bitkilerde antioksidatif sistem üzerine etkileri ile ilgili çok sayıda çalışma yapılmıştır. Karpuzda 100 mM NaCl uygulaması, SOD, CAT, APX ve GR enzim aktivitelerinde artışa neden olmuştur [31]. Bezelyede 70 mM NaCl uygulaması, toleranslı varyetede Cu/Zn-SOD aktivitesini etkilememiş ancak, APX, GR, Mn-SOD, DHAR (dehidroaskorbat redüktaz) ve MDHAR (monodehidroaskorbat redüktaz) aktivitesini arttırmıştır. Buna karşılık, duyarlı varyetede APX, MDHAR ve GR aktivitesi sabit kalırken, Cu/Zn-SOD aktivitesi azalmış, DHAR aktivitesi artmıştır [35]. Pamukta NaCl

Çizelge 2. ROT ile ilgili en önemli enzimler ve antioksidanlar [34]

Enzimler/ Antioksidanlar	Fonksiyon	Lokalizasyon
SOD CAT APX MDHAR	$O_2^{\cdot -}$ 'nin dismutasyonu ile H_2O_2 oluşumunu sağlar. İndirgeyiciye gereksinim duymadan H_2O_2 'i detoksifiye eder. İndirgeyici olarak askorbat ile H_2O_2 detoksifikasyonu sağlar. İndirgeyici olarak NAD(P)H ile monodehidroaskorbat radikallerini indirger.	sit, klo, mit, per mit, per, gli sit, klo, mit, per sit, klo, mit
DHAR	İndirgeyici olarak GSH ile dehidroaskorbat radikallerini indirger.	sit, klo, mit
GR	İndirgeyici olarak NADPH ile yükseltgenmiş glutasyonu indirger.	sit, klo, mit, per
POX	İndirgeyici olarak çeşitli substratları kullanarak H_2O_2 'i detoksifiye eder; hücre duvarı polimerleri ile etkileşim içindedirler.	hd, sit, mit, vak
GPX	İndirgeyici olarak GSH kullanarak lipitleri hidroperokside eder ve H_2O_2 'i detoksifiye eder.	sit, klo, mit, er
GST	Lipit hidroksiperoksitleri detoksifiye eder ve DHAR aktivitesi sergiler.	apo, cit, klo, mit, nuk
Askorbat Glutasyon	APX'in substratıdır, H_2O_2 'i detoksifiye eder. Glutasyon transferazlar ve glutasyon redüktazların substratıdır. H_2O_2 ve diğer hidroksiperoksitleri detoksifiye eder.	apo, sit, klo, mit, per, vak apo, sit, klo, mit, per, vak
α - tokoferol	Membran lipitlerini peroksidasyondan korur, lipit peroksitlerini detoksifiye eder ve 1O_2 giderir.	membranlar
Karotenoidler	1O_2 giderir, ABA'nın haberci molekülüdür, fotosentezde etkindir.	klo, kro, ami
Flavonoidler	Direk olarak H_2O_2 'i temizler.	vak

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

stresinin SOD, guaikol peroksidaz ve GR enzimlerinin aktivitelerinde artışa ve CAT ile APX enzimlerinin aktivitelerinde azalmaya neden olduğu belirlenmiştir [11]. 100 mM NaCl, kültür çeşidi *Lycopersicon esculentum* (Lem) ve yabancı toleranslı çeşit *Lycopersicon pennellii* (Lpa)'ye uygulanmıştır. Lpa'da lipit peroksidasyonu ve CAT ile GR aktivitesi düşük, SOD, APX ve DHAR aktivitesi Lem'e göre yüksek bulunmuştur. Lem ile ilgili olarak, lipit peroksidasyonunun daha düşük olduğu ve SOD, CAT ve APX aktivitelerinin arttığı ve GR aktivitesinin azaldığı tespit edilmiştir [36].

2.5 Plazma Membran Geçirgenliği, Membran Lipitleri ve Proteinleri Üzerine Tuzluluğun Etkileri

Abiyotik stres faktörlerinin ilk işareti, spesifik membranların hasar görmesidir [37]. NaCl tuzluluğunun membran yapısında sebep olduğu değişimlerle ilgili yapılan çalışmada, *Dactylis glomerata* L.'da 200 mM NaCl uygulamasının plazma membranında bozulmalara ve kıvrımlara neden olduğu; hücrelerin sitoplazmalarında membrana bağlı keseciklerin gözlemlendiği ifade edilmiştir [38]. Tuzdan ilk etkilenen kısım olan plazma membranı geçirgenliği, farklı genotiplere ait hücrelerde farklılık göstermektedir. Tuzluluk şartlarında, hücre zarı hasarının tuza duyarlı formlarda daha fazla olduğu tespit edilmiştir [39]. Tuz stresi altındaki mısır bitkisinde ise membran geçirgenliği artmış ve bağıl su içeriği azalmıştır. Sonuç olarak, membran geçirgenliğini azaltmak için, Na'un zararlı etkilerini giderebilecek düzeylerde hücreye Ca, Mg ve K uygulaması yapılabileceği önerilmiştir [20].

Tuz stresi altında hücresel membranların içeriğindeki lipitlerle ilgili olarak yapılan çalışmalar da mevcuttur. İyonlara karşı membran geçirgenliğinin düzenlenmesinde,

plazma membranı serbest sterollerinin arttığı gözlenmektedir. Membran akışkanlığının azalması ve membran yağ asitleri doygunluğunun artması, tuz stresi altındaki bitkiler için elzem hale gelmektedir [39]. Yer fıstığında lipit içeriğinin, NaCl'ün düşük konsantrasyonunda arttığı ve yüksek konsantrasyonlarda azaldığı tespit edilmiştir. *Spartina patens*'ın kök hücrelerine ait plazma zarında NaCl stresi nedeniyle fosfolipitlerin azaldığı ayrıca sterollerin molar oranlarının da azaldığı belirlenmiştir. Plazma membranında, fosfatidilkolin (PC) ve fosfatidiletalomin (PE) içeriğinin azaldığı belirlenirken, glikolipit ve total lipit bakımından önemli bir artış gözlenmemiştir [11].

Tuza toleranslı (Giza 2) ve duyarlı (trihibrid 321) mısır çeşitlerinde, 100 mM NaCl uygulamasının, kök hücrelerinin plazma membranı (PM)'ndeki lipit ve protein değişimlerine etkisi araştırılmıştır. Tuz uygulaması, her iki çeşitte PM total glikolipitleri ve proteinleri üzerinde önemli bir etki göstermezken, duyarlı çeşidin PM total sterolleri azalmış, tersine toleranslı çeşitte artmıştır. Bununla birlikte, duyarlı mısır çeşidinde, PM total fosfolipitleri artmış fakat toleranslı çeşitte önemli değişiklik göstermemiştir. Tuz uygulaması yapılmamış trihibrid 321 çeşidi PM'nda en çok bulunan fosfolipitler, fosfatidil gliserol (PG), PC, PE ve fosfatidilserin (PS) iken; tuz uygulamasından sonra PG; PS, fosfatidilinositol (PI) ve PC'ye dönüşmüştür. Dolayısıyla tuz stresi nedeni ile plazma membranında meydana gelen lipit değişikliklerinin membran bütünlüğünü sağlamada etkin olabileceği ileri sürülmüştür [40].

2.6 Azot ve Malat Metabolizması Üzerine Tuzluluğun Etkileri

Tuz stresi altındaki pek çok bitkide, yapraklardaki nitrat redüktaz aktivitesi (NRA)'nde azalma gözlenmektedir. Yapraklardaki NRA'nin azalması, dış ortamdaki Cl⁻ tuzlarının varlığında NO₃⁻ ve NH₄⁺'un alınımının azalması ile ilgilidir [43]. *Zea mays*'da, NaCl stresi altında nitrat içeriği, yapraklarda azalırken köklerde artmaktadır ve yaprakların NRA'si azalmaktadır. Tuzluluk nohut,soya,fasulye,yonca gibi bitkilerde nitrojenaz aktivitesi ve nodülasyonu azaltmaktadır[11]. Şeker pancarında NaCl uygulaması, yaşlı ve genç yapraklardaki NRA'ni azaltmaktadır [41].

Malat metabolizmasında etkin NADP-malat dehidrojenaz (NADP-MDH) enzimi, yüksek yapılı bitkilerin kloroplastlarında CAM (Crassulacean Asit Metabolizması) boyunca CO₂ fiksasyonunda rol oynamaktadır. *Mesembryanthemum crystallinum* türünde tuz stresinden sonra yaprak kloroplastlarında NADP-MDH düzeyleri artmaktadır. *Eucalyptus citridora*'da ise, NaCl uygulamasından sonra malat metabolizması modifiye edilmiştir [11].

2.7 Sitoplazmik Viskozite ve Akışkanlık Üzerine Tuzluluğun Etkileri

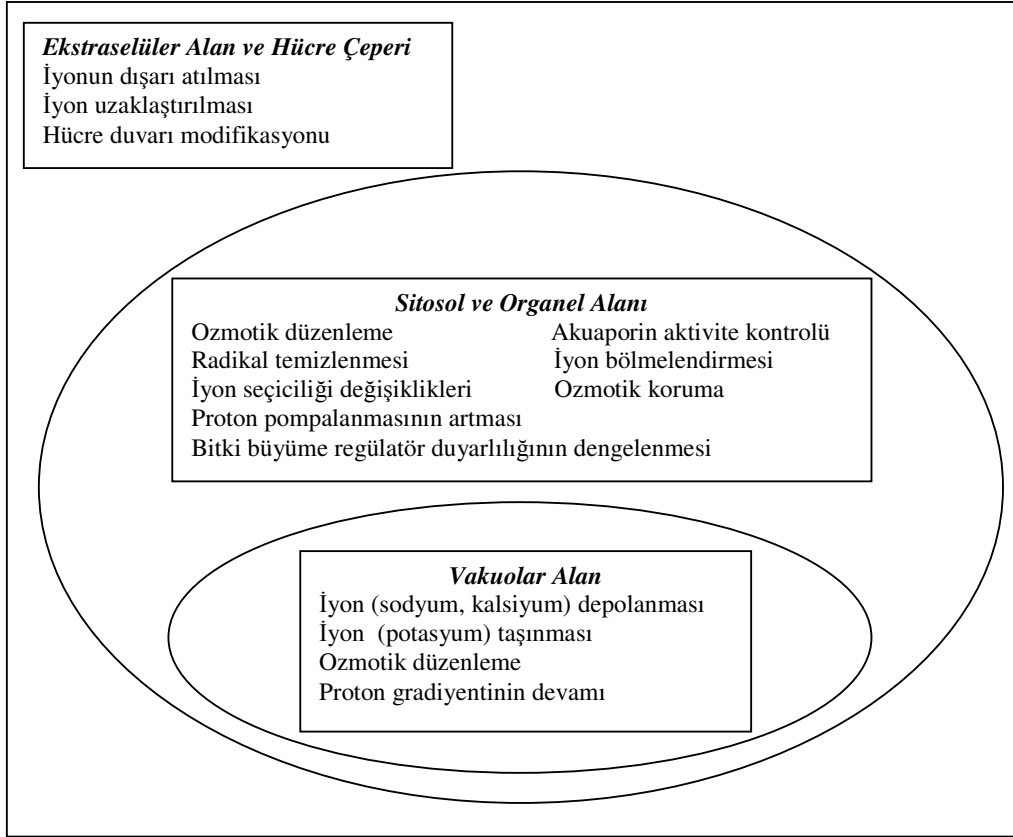
Fizyolojik araştırmalar ışığında, tuz stresi varlığında farklı genotiplere ait hücrelerin sitoplazmik viskoziteleri değişmektedir. Tuza toleranslı bitkilerin yüksek sitoplazmik viskoziteleri, hidrofilik sitoplazmik proteinlerin ve diğer makromoleküllerin artmasına neden olmaktadır. Bu sitoplazmik proteinler, iyon toksisitesini azaltmakta, tuz iyonlarını immobilize etmekte

ve böylelikle iyonların toksik etkilerini engellemektedir [39].

Diğer sitoplazmik özelliklerden farklı olarak, tuzlu ortamlarda sitoplazmik akışkanlık üzerine detaylı çalışma yapılmamıştır. Arpada yapılan bir çalışmada, tuz uygulaması olmadığında tuza duyarlı fidelere ait hücrelerin sitoplazmik akışkanlıklarının tuza toleranslı fidelere göre daha hızlı olduğu görülmüştür. Ancak tuz uygulaması, toleranslı ve duyarlı çeşitlerde sitoplazmik akışkanlığı etkilememiştir. Sitoplazmik akışkanlık ATP'ye gereksinim duyulan aktin-miyozin sisteminin fonksiyonuna bağlı olduğundan tuza toleranslı çeşitlerin sitoplazmik akışkanlıklarının yavaş olması, küçük sitoplazmik ATP havuzundan veya akışkanlığı etkileyen diğer faktörlerdeki (örneğin serbest Ca²⁺) farklılıklardan kaynaklanabilmektedir. Bununla birlikte, sitoplazmik akışkanlığın yavaş olması, hücre içind makromoleküllerin taşınmasını azaltabilmekte ve biti gelişimini yavaşlatabilmektedir [39].

3. TUZ TOLERANSI

Çeşitli çözülebilir tuzların çok yüksek konsantrasyonlarını içeren ortamlarda bitkilerin büyüme ve hayat döngülerini tamamlayabilme yeteneklerine *tuz toleransı* denir [11]. Tuz toleransı, tuz stresine dayanıklılığın bir göstergesidir ve bitki türüne, yaşadığı ortam ve çevre şartlarına bağlı olarak çeşitlilik göstermektedir [1]. Bitkiler, tuz stresine maruz kaldıkları zaman ilgili biyokimyasal ve moleküler mekanizmaları devreye sokmaktadırlar (Şekil 1) [11]. Bitkiler tuza karşı gösterdikleri tepkilere göre



Şekil 1. Bitki tuz stresi ile ilgili olan biyokimyasal fonksiyonlar [11]

halofitler ve glikofitler olmak üzere iki büyük grup altında toplanmaktadır. Halofitler yüksek tuz şartlarına adapte olmuş ve bu şartlarda yaşamını sürdüren bitkilerdir. (*Salicornia herbacea*, *Atriplex vericaria*, *Suaeda maritima* gibi). Glikofitler, tuza duyarlı olan bitkilerdir ve yüksek tuz konsantrasyonlarında yaşayamazlar. Örneğin, mısır, soğan, turunçgiller (özellikle limon), marul, fasulye, ceviz, fındık, kayın ve zambak tuza çok duyarlı, domates, pamuk, arpa, karanfil, ıhlamur, meşe ve çınar orta derecede toleranslı, palmye, hurma, söğüt, meşe, kavak, şeker pancarı ve gül yüksek toleranslı bitkilerdir [1, 4, 7].

3.1 İyon Regülasyonu ve Kompartımanlaşma

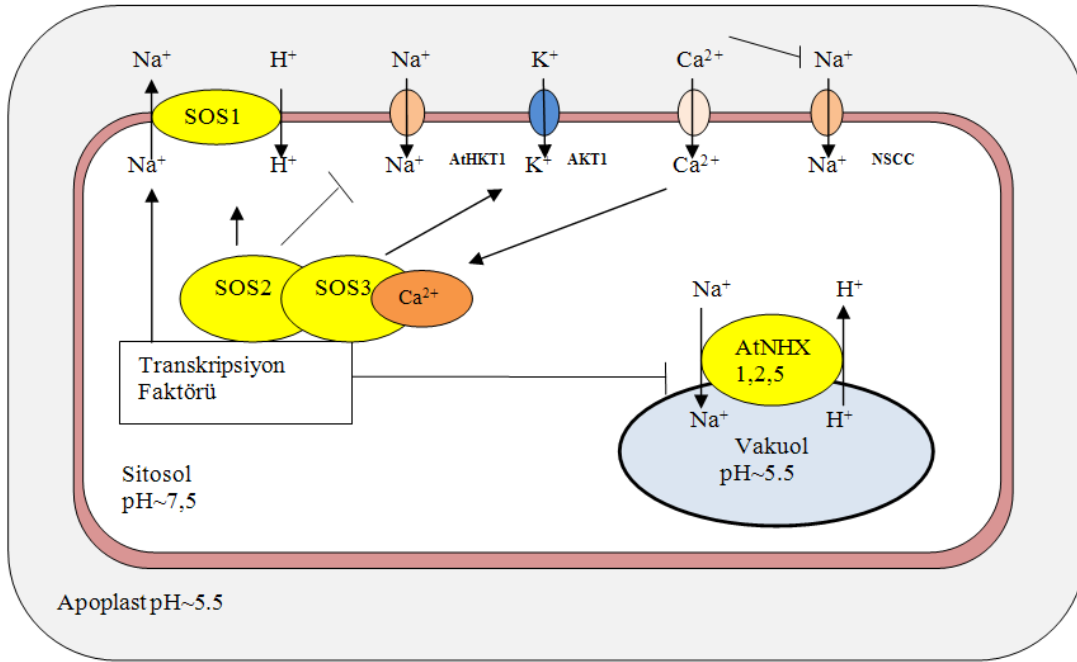
Tuz stresi altındaki bitkilerde iyon dengesinin sağlanması, canlılığın devamı için gereklidir [42]. Tuzluluk, iyonik stres, ozmotik stres ve oksidatif stres ile besinsel dengesizlik gibi farklı sekonder stresler ile bağlantılıdır [43]. Stres şartlarında sitoplazmalarında yüksek tuz bulunduran bitkiler, metabolik fonksiyonlarını devam ettirebilmek için Na^+ 'un fazlasını vakuollerinde depolanmaktadır [11]. Şeker pancarında, vakuolar-proton ATPaz'ı ve vakuolar Na^+/H^+ antiporterleri Na^+ 'un vakuolde birikimini sağlamaktadır [44]. Tonoplastlarda yer alan iki elektrojenik H^+ pompalarından olan vakuolar H^+ -ATPaz ve vakuolar

pirofosfatazlar, tuzluluk stresi altında yaprakların nispi su içeriğinin sağlanmasında ve Na^+ 'un vakuolde birikiminde etkindir [10]

3.1.1 SOS Yolunun Düzenleyici Rolü

Arabidopsis spp.'de iyon dengesi ile tuz toleransında rol oynayan ve genetik olarak birbirine bağlı *SOS1*, *SOS2*, *SOS3* olmak üzere üç lokus teşhis edilmiştir. *SOS* (Salt Overly Sensitive: Tuza Aşırı Duyarlı) genlerinin kontrolündeki *SOS* sinyal yolu, Na^+ ve K^+ iyon dengesini düzenlemektedir [45] (Şekil 2) *SOS* sinyal yolu, aşırı miktardaki intraselüler veya ekstraselüler Na^+ etkisiyle sitoplazmik Ca^{2+} sinyalinin tetiklenmesi sonucu başlatılmaktadır [46].

SOS genlerinin moleküler yapısı belirlenmiş olup, *SOS3* geni kalsiyum bağlayıcı bir proteini, *SOS2* geni bir serin/treonin protein kinazı, *SOS1* geni plazma membranı Na^+/H^+ antiporterini kodlamaktadır. *SOS1*, *SOS2* ve *SOS3* doğrusal bir yolda fonksiyon göstermektedirler [42]. *SOS3*, *SOS2* ile etkileşir ve *SOS2* aktive edilir. *SOS2* ve *SOS3*, *SOS1*'i aktive etmekte ve *SOS1*'in ekspresyon düzeyini kontrol etmektedir [46]. Sonuç olarak *SOS1*'in aktive edilmesiyle tuzluluk şartlarında iyon dengesi ve tuz toleransı sağlanmış olmaktadır [45].



Şekil 2. İyon dengesinin SOS sinyal iletim yolu, tuz stresi ve kalsiyum düzeyleri tarafından düzenlenmesi [46].

—| oklar, taşıyıcı proteinin pozitif yönde, —> oklar ise negatif yönde düzenlenişini göstermektedir. *SOS1*, *SOS2*, *SOS3*, *AtNHX1,2,5* proteinleri tuz stresince aktifleştirilir. **SOS1**: plazma zarı Na^+/H^+ antiporterini; **SOS2**: serin/treonin kinaz; **SOS3**: Ca^{2+} bağlayan protein; **HKT1**: sodyum girişi taşıyıcısı; **AKT1**: K^+ girişi kanalı; **NSCC**: seçici olmayan katyon kanalı; **NHX1, 2 veya 5**: hücre içi zar Na^+/H^+ antiporteridir.

Tuz stresi bir kalsiyum kanalını aktifleştirir ve sitosolde kalsiyum konsantrasyonu artar. Bu artış, SOS3 aracılığı ile SOS2 metabolik basamaklarını uyarır. SOS metabolik basamaklarının, HKT1'i negatif olarak düzenlemesi gerekir. HKT1 de AKT1'i sekonder olarak düzenler. SOS metabolik basamakları, aynı zamanda SOS1 ve AKT1 aktivitelerini de artırır. SOS metabolik basamakları, NHX gen(ler)inin transkripsiyonunu azaltıp SOS1'inkini artırır. Kalsiyum konsantrasyonu düşük olduğunda, NSCC alternatif bir sodyum girişi sistemi olarak rol oynayabilirse de, bu taşıyıcı yüksek kalsiyum düzeylerinde engellenir. Plazma zarının iki yanında zar potansiyeli farkı tipik olarak 120-200 mV ve iç kısımda negatiftir; tonoplastta ise içerde pozitif olup 0-20 mV'tur [7].

3.2 Ozmolitlerin (Uyumlu Çözünenler) Biyosentezi

Stres şartları altında ozmotik dengenin sağlanması ve hücrel yapıların korunması ozmolitlerin fonksiyonları ile başarılmaktadır. Bitkilerde bulunan düşük molekül ağırlıklı şekerler, organik asitler, polioller, çözünebilir proteinler (LEA proteinleri, dehidrin) ve azot içeren bileşikler başlıca ozmolitlerdir [17, 47]. Ozmolitlerin birincil fonksiyonu, turgorun devamını sağlayarak dehidrasyona uğramış hücrelerde bulunan makromolekülleri korumaktır [44]. Ozmolitler, iki mekanizma ile fonksiyonlarını sergilerler. Bunlar; hücrelerin ozmotik potansiyelini arttırmak böylece içsel olarak artmış ozmotik basıncın ozmotik potansiyelini dengelemek ve membranların ile makromoleküllerin yapılarını stabilize etmektir [37].

Tuz stresi altında glikoz, fruktoz, sükroz gibi şekerler biriktirilmektedir. Bunların önemli fonksiyonları, ozmoproteksiyon (ozmotik koruma), ozmotik dengeleme, karbon

depolama ve oksijen radikallerinin ortadan kaldırılmasıdır [11]. Trehaloz, rafinoz ve fruktanlar ise tuz stresi altında biriktirilen kompleks yapılı şekerlerdir ve ozmotik korumada rol oynamaktadırlar [45].

Polioller, polihidrik şeker alkolleri olup siklik (pinitol, ononitol) ve asiklik (mannitol, sorbitol, gliserol) olarak sınıflandırılırlar. Polioller, ozmotik dengeleme, ozmotik koruma ve ROT'nin yok edilmesinde rol oynamaktadırlar [15]. Ozmolitler, ozmotik dengelemede suyun hücrede tutulmasını kolaylaştırırlar ve Na⁺'un apoplastta veya vakuolde birikimini sağlamaktadırlar. Böylece, hücrel yapılar ve makromoleküller korunmaktadır [11].

Azot içeren bileşiklerin çoğu, tuz stresine maruz kalmış bitkilerde biriktirilmektedir. En fazla biriktirilen azot içeren bileşiklerin başında, amidler, imino asitler, kuaterner amonyum bileşikleri, amino asitler, proteinler ve poliaminler gelmektedir. Bu bileşiklerin başlıca fonksiyonları, ozmotik dengeleme, hücrel makromoleküllerin korunması, azot depolanması, hücrel pH'n korunması, hücre detoksifikasyonu ve serbest radikallerin ortadan kaldırılmasıdır. Glutamin, asparajin gibi amidler, tuz stresi altında biriktirilmektedir. Diğer azot içeren bileşiklerden olan kuaterner amonyum bileşikleri içersinde glisin betain, β -alaninbetain, kolin O-sülfat, hidroksiprolinbetain ve pipekolabetain gelmektedir [15]. Glisin betain, çiçekli bitkilerin pek çoğunda bulunan ozmolitlerden olup sitoplazmada yer almakta ve ozmotik dengelemede rol oynamaktadır [48]. Glisin betain, ayrıca tuz stresi altında dışsal PS II'deki proteinlerin stabilizasyonunu sağlayarak PS II'yi korumaktadır [15]. Transgenik bitkilerde artan glisin betain seviyesi, tuzluluk, sıcak ve soğuk stresine karşı önemli tolerans sağlamaktadır. Bunların

yanında, pek çok organizmada, tuzluluk altında canlılığın devam etmesinde etkili bileşiklerden biri de prolidir [46]. NaCl uygulaması yapılmış şeker pancarında, tütünde, buğdayda, mısırdada, susamda ve domateste prolin içeriğinin arttığı tespit edilmiştir [41, 49, 11, 20, 8, 50]. Ozmotik olarak çok aktif olan prolin, kullanılabilir azot birikimini düzenler, membran stabilitesini devam ettirir ve hücre membranının bozulmasını engellemektedir. Bunlara ilaveten, poliaminler ise iki veya daha fazla amino grubu içeren polivalent bileşiklerdir [15]. Son çalışmalar ile bitkilerde tuzluluğun olumsuz etkilerine karşı poliaminlerin önemi ortaya çıkarılmıştır. Diamin putresin ve poliamin spermin ve spermidin çoğu bitkide bulunmaktadır ve tuzluluk şartlarında miktarları artmaktadır [46].

3.3 Antioksidatif Enzimlerin Aktivitesi

Tuz stresi, ozmotik etkileri sonucu su eksikliğine neden olmakta ve su eksikliği çeşitli ROT'nin oluşumunu tetiklemektedir [11]. Bitkiler, tuz stresi ile meydana getirilen reaktif oksijen türlerinden hücreyi korumak için, çeşitli antioksidanları ve antioksidatif enzimleri kullanmaktadır [32]. Tuz stresine maruz kalmış bitkilerin antioksidan enzim aktivitesindeki değişimlerle ilgili pek çok çalışma yapılmıştır. Mısır bitkisinin duyarlı ve toleranslı genotiplerine 100 mM NaCl uygulanmış, her iki çeşidin yapraklarında SOD, APX, GPX ve GR aktiviteleri kontrole nazaran artmıştır ve enzim aktivitesindeki artış toleranslı genotiplerde daha belirgindir. CAT aktivitesi, toleranslı genotiplerde önemli artış göstermezken tuza duyarlı genotiplerde azalmıştır. Tuza toleranslı genotiplerin kalmıştır [33]. Kuraklık, yüksek sıcaklık ve tuzluluk şartları altında SOD, APX, CAT ve APX, GPX ve GR kontrole kıyasla sabit GR

köklerinde, SOD ve CAT aktivitesi artarken enzim aktivitesindeki artış toleranslı buğday genotiplerinde daha fazla ortaya çıkmıştır [46]. Tuzluluk stresi altında susamın Cumhuriyet ve Orhangazi çeşitlerinde SOD, POX, CAT, APX ve GR enzim aktivitesinin arttığı gözlenmiştir [8].

3.4 Bitki Hormonlarının İndüksiyonu

Tuzluluk, kuraklık ve soğuk stresi, absisik asit (ABA) biyosentezi ve birikimine neden olmaktadır [42]. *Citrus sinensis* türünde tuz stresi, ABA ve etilen üretimini arttırmaktadır. ABA, tuz stresi altında çeşitli genlerin teşvik edilmesinden sorumludur. Pirinç bitkisindeki tuz toleransı mekanizmasında, ABA ile teşvik edilebilir genlerin önemli rol oynadıkları düşünülmektedir. ABA, büyüme-gelişme, fotosentez ve asimilasyon ürünlerinin taşınmasında NaCl'ün engelleyici etkisini azaltmaktadır. Bunun yanında ABA, *Mesembryanthemum crystallinum* türünde C₃'ten CAM'a dönüşümü başlatmaktadır. ABA stres şartları altında, stoma bekçi hücrelerinde hızla iyon akışını azaltarak stomada kapanmayı başlatmaktadır [11]. Tuz ve diğer çevresel streslerde, yapraklardaki ABA konsantrasyonu 50 kat artabilmektedir. Yapraklardaki ABA birikimi sonucunda stomaların kapanması, su kaybını azaltmak üzere gerçekleşmektedir [7]. Bununla birlikte, iyon dengesinin kontrolünde ABA'nın gerekli olduğu ile ilgili kanıtlar mevcuttur. Bitki köklerinden K⁺un alımı ve birikiminin ABA ile kontrol edildiği gösterilmiştir. İyon dengesinde önemli olan Ca²⁺un sitoplazmada birikimi, ABA tarafından teşvik edilmektedir [42].

3.5 Bitkilerde Tuzluluğun Gen Ekspresyonunda Meydana Getirdiği Değişiklikler

Bitkilerin tuza maruz kalmasını takiben, gen ekspresyonunda bazı değişiklikler meydana

gelmektedir. Son yıllarda, tuzla teşvik edilen genlerin çoğu karakterize ve izole edilebilmiştir [46] (Çizelge 3). Tuz stresine karşı teşvik edilen genler, fonksiyonlarına göre;

- Osmolitleri sentezleyen genler,
- Hücre bütünlüğünü sağlayan genler,
- Antioksidatif enzimleri kodlayan genler,
- İyon dengesini düzenleyen genler,
- Transkripsiyon faktörlerini kodlayan genler olarak gruplandırılmıştır [42].

Bitkiler, abiyotik stres faktörleri ile mücadele etmek için, ilgili genleri aktive ederek stresle ilgili proteinleri üretmektedir. Şaperonlar olarak rol oynayan Sıcak Şoku Proteinleri (Hsps: Heat-Shock Proteins) ve Geç Embryogenezis (LEA: Late Embryogenesis Abundance) Proteinleri, sıcaklık, tuzluluk ve su eksikliği tarafından teşvik edilmektedir [46]. LEA proteinleri, ilk olarak tohum embriyolarında karakterize edilmiş olup koruyucu etkilere sahiptirler [37]. LEA proteinleri, ABA ile teşvik edilen proteinlerin bir grubudur ve sistein ile triptofandan yoksundurlar. Sitoplazmada bulunan bu proteinler, stres boyunca hücre yapısını korumada rol oynamaktadırlar. Stres koşullarında *lea* genleri tarafından ifade edilen hidrofilik ve çözünebilir LEA proteinleri suyu bağlayarak, tuz stresi boyunca ortaya çıkan su eksikliği etkilerinden, hücre membran ve protein/enzim gibi yapı ve bileşenleri korumada etkin rolleri vardır [23]. LEA proteinleri; Grup 1, 2, 3, 4, 5 LEA proteinleri ve LEA D95 gibi alt gruplara ayrılmaktadır [46].

Abiyotik stres, hücre proteinlerinin konformasyonlarını ve fonksiyonlarını etkilemektedir. Şaperonlar proteinlerin sentezi, işlenmesi ve parçalanması

süreçlerinde fonksiyon göstermektedirler. Moleküler şaperonlar, stres şartları altında proteinlerin yeniden katlanmasına yardımcı olmaktadır [51, 46].

MAP kinazlar (Mitogen-activated protein kinases) ise, ökaryotlarda bulunan serin/treonin protein kinazlardır ve hücre dışı sinyallerin hücre içindeki hedeflere iletiminde rol oynamaktadır. MAPK aktivasyonu, komplekste yer alan protein kinazların sırasıyla fosforilasyonu ile olmaktadır. MAPK fosforilasyonu, kinazların nukleusa translokasyonunu ve belli genlerin aktive edilmesini sağlamaktadır [2].

3.6 Kuraklık ve Tuzluluk Süresince Sinyal Transdüksiyon

Hücre düzeyinde gen regülasyonunu etkileyen sinyal transdüksiyon sistemlerinin çoklu yolları olduğu açıktır. Sinyal transdüksiyon yolu komponentlerinin teşhisi zor olmasına karşın; sinyal transdüksiyon yollarından birinde rol oynayan komponentlerden biri olarak ABA iyi bilinmektedir. Şimdiye kadar yürütülen deneylerin ışığında, stresle ilgili genlerin indüksiyonu için ABA'ya bağlı ve ABA'dan bağımsız yollar belirlenmiştir (Şekil 3), [46].

Stres, ilk olarak hücre membranında bulunan reseptörlerce algılanır, sonrasında diğer sinyal cevaplarına dönüştürülür ve kalsiyum, ROT ve inositol fosfat ikinci mesajcıların oluşumu ile son bulmaktadır. Bu ikincil mesajcılar, intraselüler kalsiyum düzeyini değiştirmektedir.

Çizelge 3. Tuz stresi tarafından indüklenen bazı genler ve fonksiyonları.

Bitki Türleri	Genler	Karakteristik Özellikleri	Kaynak
<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Sal 1</i>	Tuz stresi ile teşvik edilir, <i>Arabidopsis</i> 'de aşırı ifadesi Na ⁺ ve Li ⁺ toksititesini azaltır.	[11]
<i>Brassica napus</i>	<i>Bnd 22</i>	Tuz stresinde 22 kDa proteinini üretir.	[11]
<i>Dunaliella salina</i>	<i>P150</i>	150 kDa proteinini üretir, de novo sentezlenen protein tuz stresiyle sentezi artar.	[11]
<i>Hordeum vulgare</i>	<i>hva 1</i>	ABA, kuraklık, NaCl, soğuk uygulamasıyla teşvik edilir. LEA proteinini üretir.	[9], [40]
<i>Lycopersicon esculentum</i>	<i>le-16 geni</i>	PEG, kuraklık, tuzluluk, soğuk ve sıcak stresiyle teşvik edilir.	[11]
<i>Mesembryanthemum crystallinum</i>	<i>ppc-1, ppc-2</i>	PEP karboksilazı kodlar, su ve tuz stresiyle teşvik edilir.	[11]
	<i>Imt 1</i>	Myo-inositol <i>o</i> -metil transferaz enzimini kodlar, NaCl ve ozmotik stresle teşvik edilir.	[11]
	<i>Inps 1</i>	Myo-inositol 1-fosfat sentaz enzimini kodlar.	[11]
<i>Oryza sativa</i>	<i>RAB21</i>	Su stresinde teşvik edilir. NaCl uygulanmış bitkilerde kodladığı protein biriktirilir.	[11]
	<i>salT</i>	NaCl ve KCl ile ABA tarafından teşvik edilir ve kodladığı protein kök ve sürgünlerde biriktirilir.	[11]
	<i>em</i>	ABA ve tuz stresiyle teşvik edilir, tuz ile ABA sinerjistik olarak etkilenmektedir.	[11]
<i>Medicago sativa</i>	<i>Alfin 1</i>	Tuz stresinde transkripsiyon faktörü kodlar.	[52]
<i>Medicago sativa</i>	<i>MsPRP2</i>	Tuz stresi altında hücre duvarı proteinini üretir.	[52]
<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>AtP5CS</i>	ABA, tuz ve dehidrasyon stresi ile teşvik edilir, prolin biyosentezinde rol oynar.	[52]
	<i>ARSK 1</i>	Tuz, dehidrasyon stresi, ABA ile teşvik edilir, protein kinaz kodlar.	[52]
	<i>ATCDPK1,</i>	Tuz ve dehidrasyon stresi ile teşvik edilir, protein kinaz kodlar.	[52]
	<i>ATCDPK2</i>	Tuz, dehidrasyon stresi ve ABA ile teşvik edilir, protein kinaz kodlar.	[52]
<i>Triticum sp.</i>	<i>PKABA1</i>	Tuz stresinde protein kinaz kodlar.	[52]
<i>Zea mays</i>	<i>mlip15</i>	Tuz ve ABA ile teşvik edilir, transkripsiyon faktörü kodlar.	[52]
<i>Spinacia oleracea</i>	<i>BADH</i>	Betain dehidrojenaz enzimini kodlar ve betain sentezinde rol oynar.	[43]
<i>Nicotiana tabacum</i>	<i>TPX2</i>	Hücre duvarı yapımında rol oynayan peroksidazı kodlar.	[42]
<i>Oryza sativa</i>	<i>OsCDPK7</i>	Gen ekspresyonunu düzenleyen protein kinazı kodlar.	[42]
<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>DREB1A</i>	Gen ekspresyonunu düzenleyen transkripsiyon faktörlerini kodlar.	[42]
<i>Hordeum vulgare</i>	<i>HVD1</i>	Tuz stresinde kloroplasttaki fotosentez reaksiyonlarını düzenler.	[53]
<i>Pisum sativum</i>	<i>PDH45,</i> <i>PDH47</i>	Tuz stresinde DNA/RNA metabolizmasını düzenler.	[53]
<i>Gossypium hirsutum</i>	<i>GhNAC1-6</i>	Yüksek tuzluluk, kuraklık, ABA ile teşvik edilir, bitkiye özgü transkripsiyon faktörlerini kodlar.	[54]
<i>Tamarix hispida</i>	<i>ThbZIP1</i>	NaCl uygulaması ile bZIP transkripsiyon faktörlerini kodlar.	[55]

Sitoplazmik Ca²⁺ düzeyindeki bu değişiklik Ca²⁺ sensörleri (kalsiyumu bağlayıcı proteinler) ile algılanmaktadır. Kalmodulinler, tüm ökaryotlarda bulunan, kalsiyumun rol

oynadığı pek çok metabolik reaksiyonu düzenleyen kalsiyum bağlayıcı proteinlerdir. Bu sensör proteinler, bir fosforilasyon şelalesini başlatarak diğer sinyal moleküllerini

devreye sokmaktadırlar. Sonuçta strese duyarlı önemli genler veya bu genleri kontrol eden transkripsiyon faktörleri sinyal transdüksiyonun son basamaklarında yer almaktadırlar. Stres genlerinin ürünleri, bitkinin adaptasyonuna önderlik eder ve bitkinin hayatta kalmasına yardımcı olur. Ayrıca, gen ifadesinde değişikliklere neden olan stres, ABA, salisilik asit ve etilen gibi farklı moleküllerin üretiminde rol oynamaktadırlar. Bu moleküller, ilk sinyali genişletebilir veya sinyalin 2. kısmını başlatabilmektedir [3].

Su veya tuz stresine karşı teşvik edilen genler, “erken yanıt geni (early response gene)” ve “gecikmiş yanıt geni (delayed response gene)” olarak sınıflandırılmaktadır (Şekil 4). Erken yanıt genleri hızlı (dakikalar içerisinde) ve geçici olarak teşvik edilmektedir. Bu teşvik, yeni protein sentezini gerektirmez, çünkü tüm sinyal komponentleri zaten bulunmaktadır. Tersine, tuza duyarlı genlerin büyük çoğunluğunu oluşturan gecikmiş yanıt genleri, stres tarafından daha yavaş (saatler içerisinde) aktive edilmektedirler ve devamlı ifade edilmektedirler. Erken yanıt genleri, gecikmiş yanıt genlerini son aşamada aktive eden transkripsiyon faktörlerini kodlamaktadır [2, 56].

3.7 Bitkilerde Stres Toleransında Transkripsiyon Faktörlerinin Rolü

Mikroarray teknolojisi kullanılarak yapılan analizler sonucunda, stres ile teşvik edilmiş gen ürünleri fonksiyonlarına göre iki gruba ayrılmaktadır. Bunlar;

- **Fonksiyonel Proteinler:**

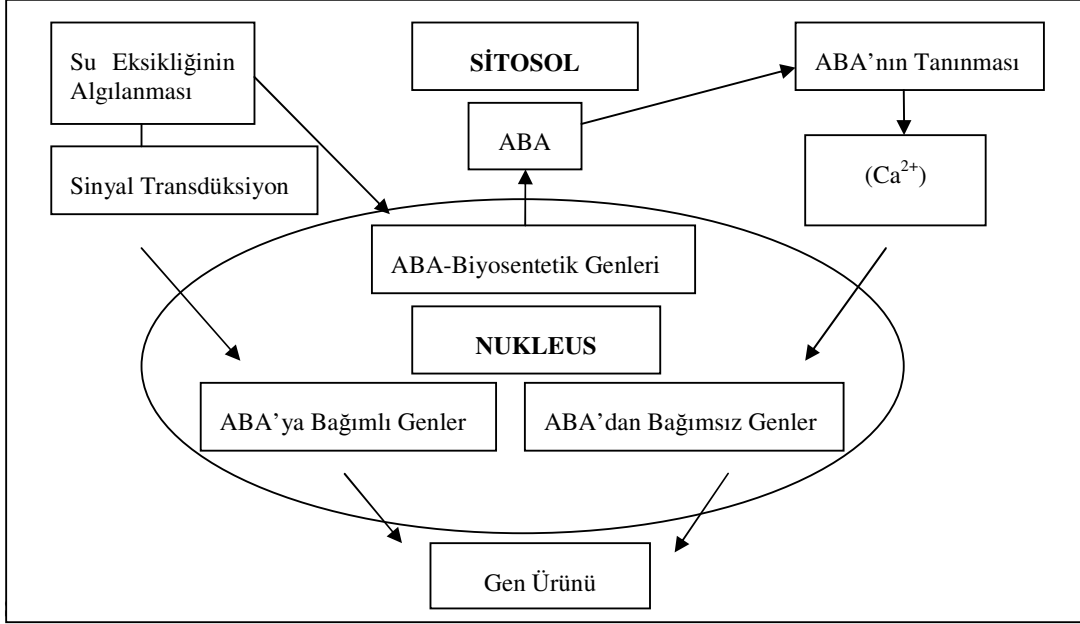
Membranlardaki suyun hareketini devam ettiren membran proteinleri (su kanal proteinleri, membran transporterleri), ozmolit

(prolin, glisin betain, şeker vb) biyosentezinde rol oynayan enzimler, detoksifikasyon enzimleri (CAT, SOD, GST vb) ve makromoleküllerin korunmasında rol oynayan diğer proteinlerdir (LEA proteinleri, şaperonlar).

- **Düzenleyici proteinler:**

Transkripsiyon faktörleri (bZIP, MYC, MYB, DREB), protein kinazlar (MAP kinaz, CDP kinaz, reseptör protein kinaz, ribozomal protein kinaz, transkripsiyon düzenleyici protein kinaz) ve proteazlar (fosfoesterazlar, fosfolipaz vb) olup gen ekspresyonu ve sinyal transdüksiyon regülasyonunda gereklidirler [57]. Transkripsiyon aktivatör faktörleri, çeşitli abiyotik stresle ilgili olan genlerin promotör bölgelerinde bulunan cis-acting elementleri ile etkileşime girmektedir ve böylelikle abiyotik strese toleransta gerekli pek çok genin ekspresyonlarının düzenlenmesinde rol oynamaktadırlar. *Arabidopsis* genomunda yaklaşık olarak 1500 transkripsiyon faktörünü kodlayan gen bulunmaktadır ve kodlama yapan genomun yaklaşık olarak %5.9’unu oluşturmaktadırlar. Transkripsiyon faktörleri, strese yanıt genlerinin ekspresyonlarında gereklidirler. Bu faktörler ABA’ya bağlı ve ABA’dan bağımsız düzenleyici yollarda fonksiyon göstermektedirler. Bundan dolayı stresle teşvik edilmiş genlerin transkripsiyon faktörleri ile ekspresyonlarının düzenlenmesi söz konusudur [51, 57].

Farklı stres faktörlerine karşı bitki cevaplarını düzenleyen bazı transkripsiyon faktörleri teşhis edilmiştir. Etilene duyarlı element bağlayıcı faktörler (ERF), temel domain lözin fermuarı (bZIP), MYC, MYB ve WRKY strese duyarlı en önemli transkripsiyon faktörleri aileleridir. Aynı zamanda ABA, etilen ve oksin sinyal yollarında da etkindirler.



Şekil 3. ABA'ya bağımlı ve ABA'dan bağımsız sinyal transdüksiyon yolu transkripsiyon faktörlerini kodlamaktadır [46].



Şekil 4. Stresle teşvik edilen erken ve geç yanıt genlerinin regülasyonu transkripsiyon faktörlerini kodlamaktadır [46].

Benzer şekilde DELLA nüklear proteinleri, tuza karşı büyümenin düzenlenmesi ile pek çok stres sinyallerine karşı rol

oynamaktadırlar. DREB transkripsiyon faktörleri, ERF ailesi üyeleridir. DREB1 genlerinin ekspresyonu farkı abiyotik streslere

karşı artış göstermiştir. *AtDREB1* geninin ekspresyonu sadece soğuk ve dehidrasyon değil aynı zamanda tuzluluk tarafından da teşvik edilmektedir. *DREB2A* ve homoloğu *DREB2B* ekspresyonu da aynı stres faktörlerince arttırılmaktadır. *AtDREB2A* 250 mM NaCl uygulamasını takiben 10 dakika içerisinde teşvik edilmektedir. *OsDREB2A* dehidrasyon ve tuz stresi uygulamasından 24 saat içinde teşviki sağlanmaktadır. *AhDREB1* ise halofit *Atriplex hortensis* türünden izole edilmiştir ve köklerde 200 mM NaCl uygulaması sonucunda güçlü şekilde ifade edilmektedir. Acı biberde ise *Ca-DREB1P1* dehidrasyon ve yüksek tuzluluk şartları altında hızlı şekilde teşvik edilmektedir [57].

4. SONUÇ

Abiyotik stres faktörleri, bitkilerde morfolojik, anatomik, fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler düzeyde pek çok değişikliğe neden olmaktadır. Özellikle tuz stresi, bitkinin büyüme ve gelişiminin yanı sıra bitki üretkenliği ve verimliliğini önemli derecede etkilemektedir. Büyük oranda ürün kaybına neden olması dolayısıyla tuz stresi, her yıl çok büyük ekonomik zarara da neden olmaktadır.

Tuz stresi, bitkilerin makro, hücrel ve moleküler düzeyinde bir dizi değişimlere sebep olmaktadır. Tuzluluk, bitki hücrelerinin su ve iyon içeriklerini etkilemekte, kloroplast yapısını bozmakta, fotosentetik pigment, protein ile karbonhidrat içeriğini değiştirmekte, fotosentez ve diğer biyosentez reaksiyonları ile antioksidan enzimler ve ozmolitlerin sentezini etkilemekte, Köklerden su ile beraber iyonların alımının ve yapraklara taşınmasının kontrolü, sitoplazmik yapılara ve hücrel membranlara zarar vermektedir. Bitkiler tuz stresinin bu çoklu etkilerine karşı karmaşık biyokimyasal ve moleküller mekanizmaları devreye sokmaktadırlar. Bu mekanizmalar ile sağlanan tuz toleransı sayesinde hem hücrel yapılar korunmakta

hem de hücrel fonksiyonlar sağlıklı şekilde devam ettirilmektedir. Bitkilerde tuz toleransını sağlayan mekanizmaları genel olarak şu şekilde özetlemek mümkündür;

- İyonların dışarıda tutulması, seçici olarak alınması ve hücrel kompartımanlarda biriktirilmesi,
- SOS yolunun aktifleştirilmesi sonucunda iyon dengesinin sağlanması,
- Ozmolitlerin ve antioksidan enzimlerin sentezinin arttırılması,
- Endojen bitki hormonlarının sentezinin teşviki,
- Sinyal transdüksiyon ve fotosentetik yolun değişimi,
- Hücrel membranların yapısının değişimi,
- Fonksiyonel ve düzenleyici proteinlerin sentezi,
- Tuz toleransı ile ilgili genlerin aktifleştirilmesidir.

Sonuç olarak, tuz stresinin bitkideki etkileri ve bu etkilere karşı bitkilerin verdikleri karmaşık cevaplar üzerine araştırmalar yoğun şekilde devam etmektedir. Bitkiler gerek tuzluluk gerekse beraberinde ortaya çıkan kuraklık, oksidatif ve su stresi gibi diğer stres faktörlerine karşı çoklu tolerans stratejileri geliştirmektedirler. Bitkilerin farklı gelişim dönemlerinde toleransı sağlayan farklı mekanizmaların bilinmesi önem arz etmektedir. Ayrıca farklı bitkilerde geliştirilen tolerans stratejilerinin karşılaştırılması, tuza toleransta etkin mekanizmaların belirlenmesini sağlamaktadır. Tuzluluğa karşı toleranslı bitki türlerinin belirlenmesi, yeni çeşitlerin geliştirilmesi ve tuza dayanıklı bitkisel gen kaynaklarının korunması bu küresel sorunun çözümüne ışık tutacaktır.

Bunun yanında, bitki bünyesinde etkili olan tuz stresinin diğer kaynağı, yoğun ve bilinçsiz sulama ile aşırı gübrelemenin yapıldığı tarım topraklarıdır. Toprak suyundaki tuz fazlalığı, bitkilerin topraktan su alımını sınırlandırmaktadır. Bu şekilde, bitki gelişimi ve verimliliğin azalması yüksek ekonomik kayıplara neden olmaktadır. Tuzluluk sorunu olan toprakların yıkanarak iyileştirilmesi, bitkilerin kök bölgesindeki fazla çözülebilir tuzların yıkanması ile bitkilere zarar vermeyecek konsantrasyonlara düşürülmesi, drenajın uygun şekilde yapılması, gübreleme ve sulamanın kontrolü tuzluluğa karşı alınabilecek diğer önlemler arasındadır.

KAYNAKLAR

[1] Gürel A., and Avcıoğlu, R., “Bitkilerde Strese Dayanıklılık Fizyolojisi”, 21. bölüm, Editörler: Özcan, S., Gürel, E., Babaoğlu, M., “Bitki Biyoteknolojisi II, Genetik Mühendisliği ve Uygulamaları”, Selçuk Üniversitesi Vakfı Yayınları, 308-313, (2001).

[2] Kalefetoğlu, T., and Ekmekçi, Y., “Bitkilerde kuraklık stresinin etkileri ve dayanıklılık mekanizmaları (Derleme)”, G.Ü., Fen Bilimleri Dergisi, 18 (4): 723-740 (2005).

[3] Mahajan, S., and Tuteja, N., “Cold, salinity and drought stress: an overview”, Archives of Biochemistry and Biophysics, 444: 139-158 (2005).

[4] Ekmekçi, E., Apan, M., and Kara, T., “Tuzluluğun bitki gelişimine etkisi”, OMÜ, Ziraat Fakültesi Dergisi, 20 (3): 118-125 (2005).

[5] Munns, R., “Comparative physiology of salt and water stress”, Plant, Cell and Environment, 25: 239-250 (2002).

[6] Glenn, E.P., Brown, J.J., Khan, M.J., “Mechanisms of Salt Tolerance in Higher Plants”, Edited by Basra, A.S., and Basra, R.K., “Mechanisms of Environmental Stress Resistance in Plants”, Harwood Academic Publishers, 83-110, (1997).

[7] Bressan, R.A., “Stres Fizyolojisi”, Editörler: Taiz, L., Zeiger, E., Çeviri Editörü: Türkan İ.,

“Bitki Fizyolojisi”, Palme Yayıncılık, Ankara, 591-620 (2008).

[8] Koca, H., Bor, M., Özdemir, F., and Türkan, İ., “The effect of salt stress on lipid peroxidation, antioxidative enzymes and proline content of sesame cultivars”, Environmental and Experimental Botany, 60: 344-351 (2007).

[9] Mugdal, V., Madaan, N., and Mudgal, A., “Biochemical mechanisms of salt tolerance in plants: a review”, International Journal of Botany, 6 (2):136-143 (2010).

[10] Chinnusamy, V., Jagendorf, A., and Zhu, J.-K., “Understanding and improving salt tolerance in plants”, Crop Science, 45: 437-448 (2005).

[11] Parida, A.K., and Das, A.B., “Salt tolerance and salinity effects on plants: a review”, Ecotoxicology and Environmental Safety, 60: 324-349 (2005).

[12] Kuşvuran, Ş., Yaşar, F., Abak, K., and Ellialtıoğlu, Ş., “Tuz stresi altında yetiştirilen tuza toleran ve duyarlı *Cucumis* sp.’nin bazı genotiplerinde lipid peroksidasyonu, klorofil ve iyon miktarlarında meydana gelen değişimler”, Yüzüncü Yıl Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarım Bilimleri Dergisi (J. Agric. Sci.), 18 (1): 13-20 (2008).

[13] Erdal, İ., Türkmen, Ö., and Yıldız, M., “Tuz stresi altında yetiştirilen hıyar (*Cucumis sativus* L.) fidelerinin gelişimi ve kimi besin maddeleri içeriğindeki değişimler üzerine potasyumlu gübrelemenin etkisi”, Yüzüncü Yıl Ün., Ziraat Fakültesi, Tarım Bilimleri Dergisi, 10 (1): 25-29 (2000)

[14] Parvaiz, A., and Satyawati, S., “Salt stress and phyto-biochemical responses of plants-a review”, Plant Soil Environment, 54 (3): 89-99 (2008).

[15] Ashraf, M., and Haris, P.J.C., “Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants”, Plant Science, 166: 3-16 (2004).

[16] Amini, F., Ehsanpour, A.A., Hoang, Q.T., and Shin, J.S., “Protein pattern changes in tomato under in vitro salt stress”, Russian Journal of Plant Physiology, 54 (4): 464-471 (2007).

[17] Ashraf, M., “Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants”, Flora, 199: 361-376 (2004).

- [18] Rahman, S., Matsumuro, T., Miyake, H., and Takeoka, Y., "Salinity-induced ultrastructural alterations in leaf cells of rice (*Oryza sativa* L.)", *Plant Prod. Sci.*, 3 (4): 422-429 (2000).
- [19] Parida, A.K., Das, A.B., and Mitra, B., "Effects of NaCl stress on the structure, pigment complex composition, and photosynthetic activity of mangrove *Brugueira parviflora* chloroplasts", *Photosynthetica*, 41 (2): 191-200 (2003).
- [20] Yakıt, S., and Tuna, A.L., "Tuz stresi altındaki mısır bitkisinde (*Zea mays* L.) stres parametreleri üzerine Ca, Mg ve K'un etkileri", *Akdeniz Üniversitesi, Ziraat Fakültesi Dergisi*, 19 (1): 59-67 (2006).
- [21] Öncel, I., and Keleş, Y., "Tuz stresi altındaki buğday genotiplerinde büyüme, pigment içeriği ve çözünür madde kompozisyonunda değişimler", *C.Ü., Fen-Edebiyat Fakültesi, Fen Bilimleri Dergisi*, 23 (2): 8-16 (2002).
- [22] Ali, Y., Aslam, Z., Ashraf, M.Y., and Tahir, G.R., "Effect of salinity on chlorophyll concentration, leaf area, yield and yield components of rice genotypes grown under saline environment", *International Journal of Environmental Science and Technology*, 1 (3): 221-225 (2004).
- [23] Yıldız, M., Terzi, H., Cenççi, S., Arıkan Terzi, E.S., and Uruşak, B., "Bitkilerde tuzluluğa toleransın fizyolojik ve biyokimyasal markörleri", *Anadolu Üniversitesi Bilim ve Teknoloji Dergisi*, 1 (1): 1-33 (2010).
- [24]] Gomez-Canedas, A., Arbona, V., Jacas, J., Primo-Millo, E., and Talon, M., "Abscisic acid reduced leaf abscission and increases salt tolerance in citrus plants", *J. Plant Growth Regul.*, 21: 234-240 (2003). [25] Arzani, A., "Improving salinity tolerance in crop plants: a biotechnological review", *In Vitro Cell Dev. Biol.-Plant*, 44: 373-383 (2008).
- [26] Sultana, N., Ikeda, T., and Itoh, R., "Effect of NaCl salinity on photosynthesis and dry matter accumulation in developing rice grains", *Environmental and Experimental Botany*, 42: 211-220 (1999).
- [27] Koyro, H.-W., "Effect of salinity on growth, photosynthesis, water relations and solute composition of the potential cash crop halophyte *Plantago cronopus* (L.)", *Environmental and Experimental Botany*, 56: 136-146 (2006).
- [28] Meloni, D.A., Oliva, M. A., Martinez, C. A., and Cambraia, J., "Photosynthesis and activity of superoxide dismutase and glutathione reductase in cotton under salt stress", *Environmental and Experimental Botany*, 49: 69-76 (2003).
- [29] Apse, M.P., Blumwald, E., "Engineering salt tolerance in plants", *Current Opinion in Biotechnology*, 13: 146-150 (2002).
- [30] Altınışık, M., "Serbest oksijen radikalleri ve antioksidanlar", *ADÜ Tıp Fakültesi, Biyokimya AD.*, Aydın, 2000.
- [31] Yaşar, F., Ellialtıoğlu, Ş., Özpay, T., and Uzal, Ö., "Tuz stresinin karpuzda (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Mansf.) antioksidatif enzim (SOD, CAT, APX ve GR) aktivitesi üzerine etkisi", *Yüzüncü Yıl Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarım Bilimleri Dergisi (J. Agric. Sci.)*, 18 (1): 61-65 (2008).
- [32] Zhu, J-K., "Understanding and improving salt tolerance in plants", *Crop Science*, 45: 437-448 (2005).
- [33] Neto, A.D.A., Prisco, J.T., Eneas-Filho, J., Abreu, C.E.B., and Gomes-Filho, E., "Effect of salt stress on antioksidatif enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes", *Environmental and Experimental Botany*, 56: 87-94 (2006).
- [34] Gechev, T.S., Breusegem, F.V., Stone, J.M., Denev, I., and Laloi, C., "Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death", *BioEssays*, 28: 1091-1101 (2006).
- [35] Hernandez, J.A., Jimenez, A., Mullineaux, P., and Sevilla, F., "Tolerance of pea (*Pisum sativum* L.) to long-term salt stress is associated with induction of antioxidant defences", *Plant, Cell and Environment*, 23: 853-862 (2000).
- [36] Shalata, A., and Tal, M., "The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in the leaf of the cultivated tomato and its wild salt tolerant relative *Lycopersicon pennellii*", *Physiologia Plantarum*, 104: 169-174 (1998).
- [37] Holmberg, N., and Bülow, L., "Improving stress tolerance in plants by gene transfer", *Trends in Plant Science*, 3 (2): 61-66 (1998).

- [38] Gupta, S.D., "Plasma membrane ultrastructure in embryogenic cultures of orchardgrass during NaCl stress", *Biologia Plantarum*, 51 (4): 759-763 (2007).
- [39] Mansour, M.M.F., and Salama, K.H.A., "Cellular basis of salinity tolerance in plants", *Environmental and Experimental Botany*, 52: 113-122 (2004).
- [40] Salama, K.H.A., Mansour, M.M.F., Ali, F.Z.M., and Abou-hadid, A.F., "NaCl-induced, changes in plasma membrane lipids and proteins of *Zea mays* L. cultivars differing in their response to salinity", *Acta Physiol Plant*, 29: 351-359 (2007).
- [41] Ghoulam, C., Foursy, A., and Fares, K., "Effects of salt stress on growth, inorganic ions and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in five sugar beet cultivars", *Environmental and Experimental Botany*, 47: 39-50 (2002).
- [42] Borsani, O., Valpuesta, V., and Botella, M.A., "Developing salt tolerant plants in a new century: a molecular biology approach", *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 73: 101-115 (2003).
- [43] Türkan, I., and Demiral, T., "Recent developments in understanding salinity tolerance" *Environmental and Experimental Botany*, 67: 2-9 (2009).
- [44] Smirnov, N., "Plant resistance to environmental stress", *Current Opinion in Biotechnology*, 9: 214-219 (1998).
- [45] Yokoi, S., Bressan, R.A., and Hasegawa, P.M., "Salt stress tolerance of plants", *JIRCAS Working Report*, 25-33 (2002).
- [46] Sairam, R.K., and Tyagi, A., "Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants", *Current Science*, 86 (10): 407-421 (2004).
- [47] Munns, R., "Genes and salt tolerance: bringing them together", *New Phytologist*, 167: 645-663 (2005).
- [48] Flowers, T.J., Garcia, A., Koyama, M., and Yeo, A.R., "Breeding for salt tolerance in crop plants-the role of molecular biology", *Acta Physiologia Plantarum*, 19 (4): 427-433 (1997).
- [49] Niknam, V., Bagherzadeh, M., Ebrahimzadeh, H., and Sokhansanj, A., "Effect of NaCl on biomass and contents of sugars, proline and proteins in seedlings and leaf explants of *Nicotiana tabacum* grown *in vitro*", *Biologia Plantarum*, 48 (4): 613-614(2004).
- [50] Mohamed, A.N., Rahman, M.H., Alsadon, A.A., and Islam, R., "Accumulation of proline in NaCl-treated callus of six tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cultivars", *Plant Tissue Cult. & Biotech.*, 17 (2): 217-220 (2007).
- [51] Wang, W., Vinocur, B., and Altman, A., "Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance", *Planta*, 218: 1-14 (2003).
- [52] Winicow, I., "New molecular approaches to improving salt tolerance in crop plants", *Annals of Botany*, 82: 703-710 (1998).
- [53] Vashisht, A.A., and Tuteja, N., "Stress responsive DEAD-box helicases: a new pathway to engineer plant stress tolerance", *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 84: 150-160 (2006).
- [54] Meng, C., Cai, C., Zhang, T., and Guo, W., "Characterization of six novel NAC genes and their responses to abiotic stresses in *Gossypium hirsutum* L.", *Plant Science*, 176: 352-359 (2009).
- [55] Wang, Y., Gao, C., Liang, Y., Wang, C., Yang, C., and Liu, G., "A novel *bZIP* gene from *Tamarix hispida* mediates physiological responses to salt stress in tobacco plants", *Journal of Plant Physiology*, 167: 222-230 (2010).
- [56] Kaur, N., and Gupta, A.K., "Signal transduction pathways under abiotic stresses in plants", *Current Science*, 88 (11): 1771-1780 (2005).
- [57] Agarwal, P.K., Agarwal, P., Reddy, M.K., and Sopory, S.K., "Role of DREB transcription factors in abiotic and biotic stress tolerance in plants", *Plant Cell Rep*, 25: 1263-1274 (2006).

Geliş Tarihi: 10/03/2011

Kabul Tarihi:10/06/2011