

Topraktan Kaynaklanan Stres Faktörlerinin Bitkilerdeki Oksidatif Dengeye Etkileri: Biyokimyasal Mekanizmalar ve Biyobelirteçler

Mustafa Murat ÖZTÜRK^{1*}

¹Kırşehir Ahi Evran Üniversitesi, Sağlık Hizmetleri Meslek Yüksekokulu, Kırşehir, 40100, Türkiye

*Sorumlu yazar / Correspondence: mustafa.ozturk@ahievran.edu.tr

Geliş/Received: 03.02.2026 • Kabul/Accepted: 29.06.2026 • Yayın/Published Online: 31.08.2026

Öz: Toprak özellikleri bitki büyümesi ve verimliliğinde belirleyici bir rol oynar; son yıllarda tuzluluk, kuraklık, pH dalgalanmaları, ağır metal yükü ve besin dengesizlikleri gibi stres faktörleri bitkilerde önemli fizyolojik ve biyokimyasal bozukluklara neden olmuştur. Bu stres koşullarının ortak bir sonucu, reaktif oksijen türlerinin (ROS) aşırı üretimi ve hücrel redoks homeostazının bozulmasıdır. ROS, kontrollü seviyelerde sinyal molekülleri olarak işlev görse de, aşırı birikimi membran lipitlerine, proteinlere ve nükleik asitlere oksidatif hasara yol açarak bitki büyümesini ve verimini sınırlamaktadır. Bu derlemede, topraktan kaynaklanan stres faktörlerinin bitkilerde ROS oluşumunu tetikleyen mekanizmalar, ROS'un hücrel kaynakları ve sinyal verme ve toksik rollerinin ayrımı ayrıntılı olarak tartışılmaktadır. Enzimatik bileşenler (SOD, CAT, APX, GPx) ve enzimatik olmayan bileşenler (askorbat, glutatyon, fenolik bileşikler) dahil olmak üzere bitki antioksidan savunma sistemleri kapsamlı bir şekilde ele alınmaktadır. Ayrıca, organik madde uygulamalarının, biyogübrelerin, şelatlı mikro besinlerin ve fitoremediasyon yaklaşımlarının bitki redoks dengesi üzerindeki biyokimyasal etkileri değerlendirilmektedir. Genel olarak, bu inceleme, toprak bilimi ve bitki biyokimyasının entegrasyonunun sürdürülebilir tarım uygulamaları için yeni bir paradigma sunduğunu göstermektedir. Oksidatif stres belirteçlerinin ve antioksidan tepkilerin izlenmesi, toprak kalitesinin bitki sağlığı üzerindeki etkilerinin erken değerlendirilmesini sağlar ve strese dayanıklı bitki sistemlerinin geliştirilmesi için bilimsel bir temel sağlar.

Anahtar Kelimeler: Antioksidan savunma sistemleri, oksidatif stres, reaktif oksijen türleri (ROS), Sürdürülebilir tarım, toprak bitki etkileşimi.

Effects of Soil-Induced Stress Factors on Oxidative Balance in Plants: Biochemical Mechanisms and Biomarkers

Abstract: Soil properties play a decisive role in plant growth and productivity; In recent years, stress factors such as salinity, drought, pH fluctuations, heavy metal load, and nutrient imbalances have caused significant physiological and biochemical disturbances in plants. A common consequence of these stress conditions is the excessive production of reactive oxygen species (ROS) and the disruption of cellular redox homeostasis. Although ROS function as signaling molecules at controlled levels, their overaccumulation leads to oxidative damage to membrane lipids, proteins, and nucleic acids, thereby limiting plant growth and yield. In this review, the mechanisms by which soil-derived stress factors trigger ROS formation in plants, the cellular sources of ROS, and the distinction between their signaling and toxic roles are discussed in detail. Plant antioxidant defense systems, including enzymatic components (SOD, CAT, APX, GPx) and non-enzymatic components (ascorbate, glutathione, phenolic compounds), are comprehensively addressed. In addition, the biochemical effects of organic matter applications, biofertilizers, chelated micronutrients, and phytoremediation approaches on plant redox balance are evaluated. Overall, this review demonstrates that the integration of soil science and plant biochemistry offers a new paradigm for sustainable agricultural practices. Monitoring oxidative stress markers and antioxidant responses enables early assessment of the effects of soil quality on plant health and provides a scientific basis for the development of stress-tolerant plant systems.

Keywords: Antioxidant defense systems, oxidative stress, reactive oxygen species (ROS), soil- plant interaction, sustainable agriculture.

GİRİŞ

Toprak, bitki üretiminin temelini oluşturan dinamik bir ekosistemdir ve fiziksel, kimyasal ve biyolojik özellikleri bitki büyümesini doğrudan belirler. Toprak yapısı, su tutma kapasitesi, besin içeriği ve mikrobiyal aktivite, bitki büyüme hızı, fizyolojik performans ve strese tolerans üzerinde belirleyici rol oynar. Günümüzde iklim değişikliği, yoğun tarım uygulamaları, uygun olmayan gübreleme ve çevre kirliliği, toprağın bozulmasına neden olarak bitkilerde çok yönlü stres tepkileri tetiklemektedir (Lal, 2015; FAO, 2021).

Topraktan kaynaklanan stres faktörleri, sadece morfolojik ve fizyolojik değişikliklere neden olmakla kalmaz, aynı zamanda bitki hücrelerinde moleküler ve biyokimyasal düzeyde de derin değişikliklere yol açar. Bu değişikliklerin merkezinde, hücresel metabolizmanın kaçınılmaz yan ürünleri olan reaktif oksijen türlerinin (ROS) aşırı üretimi ve bunun sonucunda oksidatif stresin gelişmesi yer alır. Bitkilerin bu stres koşullarına verdiği tepkiler, büyük ölçüde antioksidan savunma sistemlerinin verimliliğine bağlıdır (Gill ve Tuteja, 2010).

Bu bağlamda, toprak-bitki etkileşimlerini sadece tarımsal veya ekofizyolojik perspektiflerden değil, aynı zamanda biyokimyasal temellerinden de ele almak, stres tolerans mekanizmalarını anlamak ve sürdürülebilir tarım uygulamaları geliştirmek için çok önemlidir.

Toprak kalitesi ve bitki sağlığı arasındaki ilişki: Toprak kalitesi, toprağın bitki büyümesini destekleme, biyolojik üretkenliği sürdürme ve ekosistem dengesini koruma kapasitesi olarak tanımlanmaktadır. Toprağın fiziksel, kimyasal ve biyolojik özellikleri; kök gelişimi, su tutma kapasitesi, besin elementi alımı ve bitki metabolizmasının düzenlenmesinde kritik rol oynamaktadır. Özellikle organik madde miktarı, agrega stabilitesi, pH, katyon değişim kapasitesi, mikrobiyal aktivite ve tuzluluk düzeyi gibi parametreler bitki sağlığını doğrudan etkilemektedir (Doran ve Zeiss, 2000).

Toprak kalitesindeki bozulmalar, bitkilerde çok yönlü fizyolojik ve biyokimyasal stres yanıtlarının ortaya çıkmasına neden olmaktadır. Tuzluluk stresi, hücre içi Na^+ ve Cl^- iyonlarının aşırı birikimine yol açarak iyonik dengeyi bozmakta ve ozmotik stres oluşturmaktadır. Bu durum membran stabilitesinin bozulmasına, stomatal kapanmaya ve fotosentetik elektron taşıma zincirinin baskılanmasına neden olmaktadır. Uzun süreli tuzluluk koşulları klorofil biyosentezini azaltmakta ve karbon asimilasyon kapasitesini düşürerek bitki büyümesini önemli ölçüde sınırlandırmaktadır. Benzer şekilde, toprak asitleşmesi besin elementlerinin biyoyararlanımını değiştirirken, alüminyum ve mangan gibi toksik iyonların çözünürlüğünü artırarak kök uzamasını ve mineral taşınımını olumsuz etkilemektedir (Doğru ve Canavar, 2020).

Ağır metal birikimi, toprak kalitesini düşüren en önemli çevresel stres faktörlerinden biri olarak kabul edilmektedir. Kadmiyum (Cd), kurşun (Pb), arsenik (As) ve cıva (Hg) gibi ağır metaller; proteinlerin sülfhidril gruplarına bağlanarak enzimatik sistemleri inhibe etmekte, mitokondriyal ve kloroplastik elektron taşıma zincirlerini bozmakta ve metabolik süreçlerde ciddi aksamalara yol açmaktadır. Bu süreçler sonucunda ROS'ların aşırı üretimi gerçekleşmekte ve süperoksit radikali ($\text{O}_2^{\bullet-}$), hidrojen peroksit (H_2O_2) ve hidroksil radikali ($\bullet\text{OH}$) gibi oksidatif bileşiklerin birikimi artmaktadır. Oluşan oksidatif stres; lipid peroksidasyonu, protein denatürasyonu, DNA hasarı ve hücresel membran bütünlüğünün bozulması ile sonuçlanmaktadır (Mohamed vd., 2025).

Bitkilerin topraktan kaynaklanan stres koşullarına verdiği yanıtlar türler arasında önemli farklılıklar göstermektedir. Bazı bitki türleri güçlü antioksidan savunma sistemleri sayesinde stres koşullarına tolerans geliştirebilirken, hassas türlerde oksidatif hasar daha belirgin hale gelmektedir. Özellikle süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX) ve glutatyon redüktaz (GR) gibi antioksidan enzimler, ROS birikimini kontrol ederek hücresel redoks dengesinin korunmasında temel rol oynamaktadır. Bununla birlikte, bazı çalışmalar uzun süreli veya yüksek şiddetteki stres koşullarında antioksidan sistemlerin yetersiz kaldığını ve hücresel savunma mekanizmalarının baskılandığını bildirmektedir. Bu durum, stres süresi, bitki genotipi, toprak yapısı ve çevresel faktörlerin birlikte değerlendirilmesi gerektiğini göstermektedir (Büyük vd., 2012).

Son yıllarda yapılan çalışmalar, toprak kalitesinin yalnızca fiziksel ve kimyasal parametreler üzerinden değerlendirilmesinin yetersiz olduğunu ortaya koymaktadır. Modern yaklaşımlar; antioksidan enzim aktiviteleri, malondialdehit (MDA) düzeyi, elektrolit sızıntısı, DNA oksidasyon belirteçleri ve stres ilişkili gen ekspresyonları gibi biyokimyasal ve moleküler göstergelerin de değerlendirilmesini önermektedir (Öner vd., 2022; Apel ve Hirt, 2004). Bu biyobelirteçler, bitkilerde topraktan kaynaklanan stres etkilerinin erken dönemde belirlenmesinde hassas araçlar olarak kabul edilmektedir.

Gelecekte yapılacak çalışmaların, toprak kalite parametrelerini transkriptomik, proteomik ve metabolomik yaklaşımlar ile bütünleştirmesi büyük önem taşımaktadır. Özellikle çoklu stres faktörlerinin bitki metabolizması üzerindeki ortak etkilerinin anlaşılması, stres toleransı yüksek bitki çeşitlerinin geliştirilmesi ve sürdürülebilir tarımsal üretim stratejilerinin oluşturulması açısından kritik katkılar sağlayacaktır.

Toprak-bitki etkileşimlerinde biyokimyasının rolü: Toprak-bitki etkileşimleri uzun yıllar boyunca ağırlıklı olarak besin elementi alımı, büyüme performansı ve verim parametreleri üzerinden değerlendirilmiştir. Ancak günümüzde, bu ilişkilerin temelinde karmaşık biyokimyasal ve moleküler mekanizmaların yer aldığı bilinmektedir. Toprak tarafından sağlanan mineral elementler yalnızca bitki beslenmesinde değil, aynı zamanda hücresel metabolizmanın düzenlenmesinde de kritik rol oynamaktadır. Azot, fosfor, potasyum, magnezyum, demir ve çinko gibi temel elementler; fotosentez, solunum, protein sentezi, enerji üretimi ve enzim aktivasyon süreçlerinde

kofaktör veya yapısal bileşen olarak görev almaktadır. Bu nedenle toprak yapısındaki herhangi bir değişim, bitki hücrelerindeki metabolik ağların doğrudan etkilenmesine yol açmaktadır (Buturi vd., 2021).

Toprak koşullarındaki bozulmalar, bitkilerde hücrel redoks dengesinin değişmesine ve metabolik homeostazın bozulmasına neden olmaktadır. Özellikle besin eksikliği, tuzluluk, kuraklık ve ağır metal toksisitesi gibi stres faktörleri; mitokondri, kloroplast ve peroksizom gibi enerji metabolizmasında görev alan organellerde reaktif oksijen türlerinin (ROS) aşırı üretimini tetiklemektedir (Mittler, 2017). Fotosentetik elektron taşıma zincirindeki aksaklıklar ve mitokondriyal solunum süreçlerinin bozulması sonucunda süperoksit radikali ($O_2^{\bullet-}$), hidrojen peroksit (H_2O_2) ve hidroksil radikali ($\bullet OH$) gibi oksidatif moleküller birikmektedir. Artan ROS seviyeleri, hücrel membran lipidlerinde peroksidasyona, protein oksidasyonuna, nükleik asit hasarına ve enzimatik inaktivasyona yol açarak hücrel bütünlüğü tehdit etmektedir (Kaplan vd., 2022).

Bitkiler, bu oksidatif baskıyı dengeleyebilmek amacıyla gelişmiş antioksidan savunma sistemleri geliştirmiştir. Süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX) ve glutatyon redüktaz (GR) gibi enzimatik antioksidanlar, ROS detoksifikasyonunda merkezi görev üstlenmektedir. Bunun yanında askorbik asit, glutatyon, tokoferoller ve fenolik bileşikler gibi enzimatik olmayan antioksidan sistemler de hücrel redoks dengesinin korunmasına katkıda bulunmaktadır. Ancak stres şiddeti ve süresi arttığında antioksidan kapasitenin yetersiz kaldığı ve oksidatif hasarın geri dönüşü olmayan boyutlara ulaşabildiği bildirilmektedir. Bu durum, bitkilerin stres tolerans düzeylerinin türler ve genotipler arasında farklılık göstermesine neden olmaktadır (Aslankoç vd., 2019).

Son yıllarda yapılan çalışmalar, bitki stres yanıtlarının yalnızca morfolojik veya fizyolojik değişiklikler üzerinden değerlendirilmesinin yetersiz olduğunu ortaya koymuştur. Modern biyokimyasal yaklaşımlar; enzim aktiviteleri, metabolit profilleri, lipid peroksidasyon ürünleri, elektrolit sızıntısı, antioksidan kapasite ve stres ilişkili gen ekspresyonlarının birlikte incelenmesini önermektedir. Özellikle metabolomik ve proteomik analizler, topraktan kaynaklanan streslerin hücrel metabolik ağlar üzerindeki etkilerinin daha ayrıntılı anlaşılmasına olanak sağlamaktadır. Ayrıca bazı çalışmalar, aynı stres koşullarında farklı bitki türlerinin birbirinden oldukça farklı biyokimyasal yanıtlar verdiğini göstermektedir (Yıldız vd., 2020). Bu farklılıkların genetik yapı, kök mimarisi, mineral taşıma kapasitesi ve antioksidan savunma etkinliği ile ilişkili olduğu düşünülmektedir.

Biyokimyasal perspektif, toprak kaynaklı streslerin bitki sağlığı üzerindeki etkilerini yalnızca gözle görülebilir fenotipik değişimlerle değil, aynı zamanda hücrel düzeyde ortaya çıkan metabolik ve moleküler yanıtlarla açıklamaktadır. Bu nedenle biyokimya, toprak-bitki ilişkilerinin anlaşılmasında temel bir köprü görevi görmek ve sürdürülebilir tarımsal üretim stratejilerinin geliştirilmesinde kritik katkılar sunmaktadır. Gelecekte yapılacak çalışmaların, biyokimyasal belirteçleri genomik ve transkriptomik veriler ile bütünleştirmesi, stres toleransı yüksek bitki çeşitlerinin geliştirilmesi açısından önemli fırsatlar sağlayacaktır.

Oksidatif stres kavramı: Oksidatif stres, reaktif oksijen türlerinin (ROS) üretimi ile antioksidan savunma sistemlerinin detoksifikasyon kapasitesi arasındaki dengesizliğin sonucu olarak ortaya çıkan biyokimyasal bir durumdur (Sies, 2017). Bitki hücrelerinde ROS oluşumu normal metabolik süreçlerin doğal bir parçasıdır ve özellikle kloroplastlar, mitokondriler, peroksizomlar ve plazma membranı gibi enerji metabolizmasının yoğun olarak gerçekleştiği hücrel yapılarda meydana gelmektedir. Süperoksit anyonu ($O_2^{\bullet-}$), hidrojen peroksit (H_2O_2), hidroksil radikali ($\bullet OH$) ve singlet oksijen ($^1O_2$) gibi ROS bileşikler düşük konsantrasyonlarda hücrel sinyal iletimi, gen ekspresyonunun düzenlenmesi, stomatal hareketler ve büyüme-gelişme süreçlerinde önemli görevler üstlenmektedir. Bununla birlikte, ROS üretiminin kontrolsüz biçimde artması hücrel redoks homeostazının bozulmasına ve oksidatif stresin başlamasına yol açmaktadır (Gülçin, 2025).

Topraktan kaynaklanan çevresel stres faktörleri, bitkilerde aşırı ROS üretiminin temel nedenleri arasında yer almaktadır. Tuzluluk, kuraklık, ağır metal toksisitesi, besin elementi eksiklikleri ve pH dengesizlikleri gibi olumsuz toprak koşulları; fotosentetik elektron taşıma zinciri ve mitokondriyal solunum süreçlerinde aksamalara neden olarak elektron kaçaklarını artırmaktadır. Bu durum, ROS oluşum hızını yükselterek oksidatif hasarın şiddetlenmesine yol açmaktadır (Gill & Tuteja, 2010). Özellikle tuzluluk stresi altında Na^+ iyonlarının aşırı birikimi, hücrel iyon homeostazını bozmakta ve kloroplast fonksiyonlarını olumsuz etkileyerek fotosentetik verimliliği düşürmektedir. Benzer şekilde ağır metaller, proteinlerin sülfhidril gruplarına bağlanarak enzimatik sistemleri inhibe etmekte ve ROS detoksifikasyon mekanizmalarını baskılamaktadır (Sevgi ve Leblebici, 2023).

Aşırı ROS birikimi, hücrel biyomoleküllerde ciddi yapısal ve fonksiyonel bozulmalara neden olmaktadır. Lipit peroksidasyonu sonucunda hücre membranlarının geçirgenliği artmakta ve membran bütünlüğü zarar görmektedir. Malondialdehit (MDA) gibi lipid peroksidasyon ürünleri, oksidatif hasarın önemli biyobelirteçleri olarak kabul edilmektedir. Bunun yanında ROS, protein oksidasyonu ve enzim denatürasyonuna neden olarak metabolik reaksiyonları sekteye uğratmakta, ayrıca DNA zincir kırıkları ve baz modifikasyonları oluşturarak genetik materyalin stabilitesini tehdit etmektedir. Fotosentetik pigmentlerin oksidatif degradasyonu ise klorofil kaybına ve karbon asimilasyon kapasitesinin azalmasına yol açmaktadır.

Bitkiler, oksidatif stresin zararlı etkilerini sınırlamak amacıyla gelişmiş antioksidan savunma sistemleri geliştirmiştir. Süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX), guaiakol peroksidaz (GPx) ve glutatyon redüktaz (GR) gibi enzimatik antioksidanlar ROS detoksifikasyonunda temel görev üstlenmektedir. Örneğin SOD, süperoksit radikallerini H_2O_2 'ye dönüştürürken; CAT ve APX oluşan hidrojen peroksiti suya parçalayarak hücrel toksisiteyi azaltmaktadır. Bunun yanı sıra askorbat, glutatyon, tokoferoller, karotenoidler ve

fenolik bileşikler gibi enzimatik olmayan antioksidanlar da serbest radikallerin nötralizasyonunda önemli rol oynamaktadır (Guo vd., 2023).

Bununla birlikte, literatürde antioksidan savunma sistemlerinin etkinliği konusunda farklı sonuçlar bildirilmektedir. Bazı çalışmalar orta düzey stres koşullarında antioksidan enzim aktivitelerinin arttığını ve bunun adaptif bir yanıt oluşturduğunu belirtirken, uzun süreli veya yüksek şiddetteki stres koşullarında antioksidan kapasitenin baskılandığı ve oksidatif hasarın geri dönüşü olmayan seviyelere ulaştığı rapor edilmiştir. Bu farklılıkların bitki türü, genotip, stres süresi, çevresel koşullar ve gelişim evresi gibi faktörlerden kaynaklandığı düşünülmektedir (Öner vd., 2022).

Son yıllarda oksidatif stres araştırmaları, yalnızca ROS birikiminin belirlenmesine değil, aynı zamanda redoks sinyalizasyon mekanizmalarının anlaşılmasına da odaklanmaktadır. Özellikle transkriptomik, proteomik ve metabolomik yaklaşımlar, bitkilerin stres koşullarına karşı geliştirdiği savunma stratejilerinin moleküler düzeyde açıklanmasına katkı sağlamaktadır. Gelecekte yapılacak çalışmaların, çoklu stres faktörlerinin ortak etkilerini ve ROS-temelli sinyal ağlarını daha ayrıntılı biçimde incelemesi, stres toleransı yüksek bitki çeşitlerinin geliştirilmesi açısından büyük önem taşımaktadır.

Toprakta kaynaklanan stres faktörleri: Toprakta kaynaklanan stres faktörleri, bitkilerde fizyolojik, biyokimyasal, hücrel ve moleküler düzeylerde çok yönlü adaptif yanıtların ortaya çıkmasına neden olan önemli çevresel baskılar arasında yer almaktadır. Bu stres faktörleri, öncelikle hücrel redoks homeostazını bozarak reaktif oksijen türlerinin (ROS) aşırı üretimini tetiklemekte ve oksidatif stres oluşumunu kolaylaştırmaktadır. Tarımsal ekosistemlerde en yaygın görülen toprak kaynaklı stresler arasında tuzluluk, kuraklık, pH dalgalanmaları, ağır metal birikimi, besin elementi eksiklikleri ve organik madde kaybı bulunmaktadır. Bu streslerin etkileri yalnızca bitki büyümesini sınırlandırmakla kalmamakta, aynı zamanda fotosentez, solunum, mineral taşınımı, hormon dengesi ve enerji metabolizması gibi temel biyolojik süreçleri de önemli ölçüde etkilemektedir (El-Ramady vd., 2022).

Tuzluluk: Toprak tuzluluğu, özellikle kurak ve yarı kurak bölgelerde tarımsal üretimi sınırlandıran en önemli abiyotik stres faktörlerinden biri olarak kabul edilmektedir. Küresel iklim değişikliği, yetersiz drenaj sistemleri, yanlış sulama uygulamaları ve yüksek buharlaşma oranları, tarım topraklarında tuz birikimini artırarak bitki gelişimini olumsuz etkilemektedir. Özellikle sodyum (Na^+) ve klor (Cl^-) iyonlarının aşırı birikimi, hücrel iyon homeostazının bozulmasına neden olmakta ve bitkilerde ozmotik stresin gelişmesini tetiklemektedir. Bunun sonucunda köklerin su alma kapasitesi azalmakta, hücre turgoru düşmekte ve büyüme-gelişme süreçleri baskılanmaktadır (Munns & Tester, 2008).

Tuzluluk stresi, bitkilerde yalnızca su eksikliği benzeri etkiler oluşturmakla kalmamakta, aynı zamanda iyon toksisitesi nedeniyle metabolik süreçlerde ciddi bozulmalara yol açmaktadır. Yüksek Na^+ konsantrasyonları, potasyum (K^+) ve kalsiyum (Ca^{+2}) gibi temel iyonların hücre içine taşınmasını engelleyerek enzim aktivitelerini ve protein sentezini olumsuz etkilemektedir. Potasyumun hücrel metabolizmadaki merkezi rolü göz önüne alındığında, K^+/Na^+ dengesinin bozulması fotosentez, osmoregülasyon ve enerji metabolizması üzerinde ciddi etkiler oluşturmaktadır. Ayrıca tuzluluk, stomatal kapanmayı teşvik ederek CO_2 alımını azaltmakta ve fotosentetik karbon asimilasyonunu sınırlandırmaktadır (Sevgi ve Leblebici, 2023).

Tuz stresi altında kloroplastlar, mitokondriler ve peroksizomlar gibi enerji metabolizmasında görev alan organellerde reaktif oksijen türlerinin (ROS) üretimi belirgin şekilde artmaktadır. Fotosentetik elektron taşıma zincirinde meydana gelen aksaklıklar, elektron kaçaklarını artırarak süperoksit radikali ($\text{O}_2^{\bullet-}$), hidrojen peroksit (H_2O_2) ve hidroksil radikali ($\bullet\text{OH}$) gibi oksidatif bileşiklerin birikimine neden olmaktadır. Artan ROS seviyeleri, hücrel membranlarda lipid peroksidasyonunu hızlandırmakta, protein oksidasyonuna yol açmakta ve DNA bütünlüğünü bozarak oksidatif hasarın derinleşmesine neden olmaktadır. Özellikle malondialdehit (MDA) düzeyindeki artış, tuzluluğa bağlı membran hasarının önemli biyobelirteçlerinden biri olarak değerlendirilmektedir (Hasanuzzaman vd., 2020).

Bitkiler, tuzluluğun neden olduğu oksidatif baskıya karşı gelişmiş savunma mekanizmaları geliştirmiştir. Süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX) ve glutatyon redüktaz (GR) gibi antioksidan enzimler, ROS detoksifikasyonunda temel görev üstlenmektedir. Bunun yanında prolin, glisin betain, askorbat ve glutatyon gibi osmoprotektan ve antioksidan bileşiklerin birikimi, hücrel su dengesinin korunmasına ve membran stabilitesinin sürdürülmesine katkı sağlamaktadır. Bazı araştırmalar, tuza toleranslı bitki türlerinde antioksidan enzim aktivitelerinin daha yüksek olduğunu ve iyon taşınım sistemlerinin daha etkin çalıştığını göstermektedir. Buna karşın hassas türlerde ROS birikimi daha hızlı gerçekleşmekte ve hücrel hasar daha belirgin hale gelmektedir (Chele vd., 2021).

Literatürde, tuzluluğa karşı bitki yanıtlarının türler ve genotipler arasında önemli farklılıklar gösterdiği bildirilmektedir. Halofitik bitkiler, iyonların vakuollerde depolanması ve güçlü antioksidan sistemler sayesinde yüksek tuz konsantrasyonlarına tolerans geliştirebilirken, glükofitik türler daha düşük tuz seviyelerinde bile ciddi büyüme kayıpları yaşayabilmektedir (Sevgi ve Leblebici, 2023). Ayrıca bazı çalışmalar kısa süreli orta düzey tuzluluğun antioksidan savunma sistemlerini aktive ederek adaptif yanıtları güçlendirdiğini belirtirken, uzun süreli ve yüksek yoğunluklu tuz stresinin antioksidan kapasiteyi baskıladığı ve geri dönüşü olmayan oksidatif hasarlara neden olduğu ifade edilmektedir (Doğru ve Canavar, 2020).

Son yıllarda yapılan araştırmalar, tuzluluk toleransının yalnızca fizyolojik değil, aynı zamanda moleküler düzeyde düzenlenen karmaşık bir süreç olduğunu ortaya koymaktadır. Özellikle iyon taşıyıcı proteinler, stres ilişkili transkripsiyon faktörleri ve redoks sinyalizasyon mekanizmalarının tuz toleransında kritik rol oynadığı bildirilmektedir (Gupta & Huang, 2014). Bununla birlikte çoklu stres koşullarında (örneğin tuzluluk + kuraklık) bitkilerin verdiği biyokimyasal yanıtların moleküler mekanizmaları hâlen tam olarak açıklanamamıştır. Gelecekte yapılacak çalışmaların, transkriptomik, proteomik ve metabolomik yaklaşımlar ile tuzluluk stresine karşı geliştirilen savunma mekanizmalarını daha ayrıntılı incelemesi, stres toleransı yüksek bitki çeşitlerinin geliştirilmesine önemli katkılar sağlayacaktır.

Kuraklık: Kuraklık, küresel iklim değişikliği ve artan su kaynakları baskısı altında tarımsal üretimi tehdit eden en önemli abiyotik stres faktörlerinden biri haline gelmiştir. Özellikle yağış rejimindeki düzensizlikler, yüksek sıcaklıklar ve buharlaşma oranlarındaki artış, toprak neminin azalmasına neden olarak bitki büyümesini ciddi biçimde sınırlandırmaktadır. Toprak su içeriğinin düşmesi, bitki hücrelerinde su potansiyelinin azalmasına yol açmakta ve bunun sonucunda stomatal kapanma meydana gelmektedir. Stomatal iletkenliğin azalması, CO₂ alımını sınırlandırarak fotosentetik karbon asimilasyonunu baskılamakta, karbon metabolizmasını bozmakta ve enerji üretim süreçlerini olumsuz etkilemektedir (Farooq vd., 2009).

Kuraklık stresi, yalnızca su eksikliği kaynaklı fizyolojik bozulmalarla sınırlı kalmamakta, aynı zamanda hücresel düzeyde önemli biyokimyasal değişiklikleri de beraberinde getirmektedir. Su kaybına bağlı olarak hücre turgorunun azalması, membran stabilitesinin bozulmasına ve metabolik faaliyetlerin yavaşlamasına neden olmaktadır. Özellikle fotosentetik elektron taşıma zincirlerinde meydana gelen düzensizlikler, elektron kaçaklarını artırarak ROS aşırı üretimini tetiklemektedir. Kloroplastlarda oluşan ROS birikimi, fotosistem II'nin (PSII) yapısal bütünlüğünü bozmakta ve fotosentetik verimliliğin azalmasına yol açmaktadır. Bunun sonucunda klorofil degradasyonu, ATP sentezinde azalma ve karbon fiksasyonunda ciddi kayıplar meydana gelmektedir (Chaves vd., 2009).

Kuraklık koşullarında artan ROS üretimi, lipid peroksidasyonu, protein oksidasyonu ve DNA hasarı gibi oksidatif stres belirtilerinin ortaya çıkmasına neden olmaktadır. Özellikle malondialdehit (MDA) düzeyindeki artış, membran lipidlerinde meydana gelen oksidatif hasarın önemli bir göstergesi olarak değerlendirilmektedir. Ayrıca uzun süreli kuraklık stresinin mitokondriyal solunum süreçlerini bozduğu ve hücresel enerji metabolizmasını olumsuz etkilediği bildirilmektedir. Bu süreçler bitki büyümesinin yavaşlamasına, yaprak alanının küçülmesine, erken yaşlanmaya ve verim kayıplarına yol açmaktadır (Işık Çakmakçı ve Güner, 2024).

Bitkiler, kuraklığın neden olduğu oksidatif baskıya karşı çeşitli savunma mekanizmaları geliştirmektedir. Süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX) ve glutatyon redüktaz (GR) gibi antioksidan enzimler, ROS'un detoksifikasyonunda merkezi görev üstlenmektedir. Bunun yanında prolin, glisin betain, trehaloz ve çözümlü şekerler gibi ozmotik düzenleyicilerin birikimi, hücresel su dengesinin korunmasına ve protein stabilitesinin sürdürülmesine katkı sağlamaktadır. Özellikle prolin birikiminin hem ozmotik düzenleme hem de serbest radikal temizleme süreçlerinde önemli rol oynadığı bildirilmektedir (Aslankoç vd., 2019).

Kuraklığa karşı geliştirilen biyokimyasal yanıtların etkinliği, bitki türleri ve genotipler arasında önemli farklılıklar göstermektedir. Bazı tolerant türler güçlü antioksidan savunma sistemleri ve derin kök yapıları sayesinde su eksikliğine daha iyi adapte olabılırken, hassas türlerde ROS birikimi daha hızlı gerçekleşmekte ve oksidatif hasar daha şiddetli olmaktadır. Literatürde bazı çalışmalar orta düzey kuraklık stresinin antioksidan sistemleri aktive ederek adaptif yanıtları güçlendirdiğini belirtirken, uzun süreli ve şiddetli kuraklığın antioksidan kapasiteyi baskıladığı ve hücresel savunma mekanizmalarını zayıflattığı ifade edilmektedir. Bu çelişkili sonuçlar, stres süresi, çevresel koşullar, gelişim dönemi ve genetik yapı gibi faktörlerin birlikte değerlendirilmesi gerektiğini göstermektedir (Nievolva vd., 2017).

Son yıllarda kuraklık araştırmaları, yalnızca fizyolojik değişimlerin değil, aynı zamanda moleküler ve redoks sinyalizasyon mekanizmalarının anlaşılmasına da odaklanmaktadır. Özellikle ABA (absisik asit) sinyalizasyonu, stres ilişkili transkripsiyon faktörleri ve su taşıyıcı aquaporin proteinlerinin kuraklık toleransında önemli rol oynadığı bildirilmektedir. Bununla birlikte çoklu stres koşullarında (kuraklık + yüksek sıcaklık veya kuraklık + tuzluluk) ortaya çıkan biyokimyasal yanıtların mekanizmaları hâlen tam olarak açıklanamamıştır (Mohanta vd., 2024). Gelecekte yapılacak çalışmaların, transkriptomik, proteomik ve metabolomik yaklaşımlar ile kuraklık tolerans mekanizmalarını daha ayrıntılı incelemesi, iklim değişikliğine dayanıklı bitki çeşitlerinin geliştirilmesi açısından büyük önem taşımaktadır.

pH Dalgalanmaları: Toprak pH'ı, mineral besin elementlerinin kimyasal formunu, çözünürlüğünü ve bitkiler tarafından alınabilirliğini belirleyen en kritik edafik faktörlerden biridir. Toprak pH'sındaki değişimler, besin elementlerinin biyoyararlanımını doğrudan etkileyerek bitki büyüme ve gelişmesini sınırlamaktadır. Asidik toprak koşullarında özellikle alüminyum (Al³⁺) ve mangan (Mn²⁺) gibi toksik iyonların çözünürlüğü artmakta, bu durum kök büyümesini baskılamakta ve hücresel düzeyde toksik etkilere yol açmaktadır. Buna karşılık alkalik koşullar, demir (Fe²⁺), çinko (Zn²⁺), fosfor (P) ve bazı mikro elementlerin çözünürlüğünü azaltarak besin eksikliklerine neden olmaktadır (Rengel, 2011).

pH dengesizlikleri, kök bölgesinde iyon homeostazının bozulmasına yol açarak hücresel metabolizmayı doğrudan etkilemektedir. İyon alımındaki bu dengesizlik, plazma membran potansiyelini değiştirmekte ve taşıyıcı proteinlerin etkinliğini azaltmaktadır. Bunun sonucunda hücresel düzeyde metabolik stres gelişmekte,

mitokondriyal solunum ve kloroplast kaynaklı enerji üretim süreçlerinde düzensizlikler ortaya çıkmaktadır. Elektron taşıma zincirlerinde meydana gelen bu bozulmalar, ROS üretimini artırarak oksidatif stresin oluşumunu tetiklemektedir (Mititelu vd., 2025).

Özellikle düşük pH koşullarında artan Al^{+3} toksisitesi, kök hücre duvarına bağlanarak hücre genişlemesini inhibe etmekte ve kök apikal bölgesinde ciddi yapısal hasarlara neden olmaktadır. Bu süreç aynı zamanda oksidatif stresin artışı ile ilişkilidir; çünkü Al^{+3} toksisitesi mitokondri ve plazma membranında elektron kaçaklarını artırarak ROS birikimini teşvik etmektedir. Benzer şekilde yüksek pH koşullarında ortaya çıkan Fe^{+2} ve Zn^{+2} eksiklikleri, fotosentetik elektron taşıma zincirinde görev alan protein komplekslerini olumsuz etkileyerek kloroplast kaynaklı ROS üretimini artırmaktadır (Yıldız vd., 2020).

Artan ROS üretimi sonucunda lipid peroksidasyonu, protein oksidasyonu ve nükleik asit hasarı gibi oksidatif stres belirtileri ortaya çıkmaktadır. Membran lipidlerinin peroksidasyonu hücre zarının geçirgenliğini artırarak iyon sızıntısına yol açmakta ve hücresel bütünlüğü tehdit etmektedir. Ayrıca protein oksidasyonu enzimatik aktivitelerin azalmasına neden olurken, DNA hasarı hücresel bölünme ve genetik stabilite üzerinde olumsuz etkilere yol açmaktadır. Bu süreçlerin uzun süre devam etmesi bitki büyümesinde gerilemeye, kök-gövde gelişiminde dengesizliklere ve verim kayıplarına neden olmaktadır (Sevgi ve Leblebici, 2023).

Bitkiler pH kaynaklı stres koşullarına karşı çeşitli fizyolojik ve biyokimyasal adaptasyon mekanizmaları geliştirmektedir. Kök bölgesinde proton pompası aktivitesinin düzenlenmesi, iyon taşınım sistemlerinin modifikasyonu ve organik asit salgılanması bu adaptif yanıtlar arasında yer almaktadır. Ayrıca süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX) ve glutatyon redüktaz (GR) gibi antioksidan enzimlerin aktivitesi, pH stresine bağlı ROS birikiminin kontrol altına alınmasında kritik rol oynamaktadır. Bunun yanında fenolik bileşikler ve flavonoidler gibi enzimatik olmayan antioksidanlar da redoks dengesinin korunmasına katkı sağlamaktadır (Zhou vd., 2025).

Literatürde pH stresine karşı bitki yanıtlarının türler ve genotipler arasında önemli farklılıklar gösterdiği bildirilmektedir. Bazı bitkiler asidik topraklarda organik asit salgılayarak Al^{+3} toksisitesini azaltabilirken, bazı türler besin eksikliklerine karşı daha etkin alım sistemleri geliştirmektedir. Ancak uzun süreli pH stresinin antioksidan savunma kapasitesini zayıflattığı ve oksidatif hasarın artmasına yol açtığı da rapor edilmiştir. Bu farklılıklar, pH stresine adaptasyonun çok faktörlü ve genetik olarak düzenlenen karmaşık bir süreç olduğunu göstermektedir (Sezen ve Küçük, 2023).

Son yıllarda yapılan çalışmalar, pH dalgalanmalarının yalnızca kimyasal bir toprak özelliği olarak değil, aynı zamanda bitkilerde redoks sinyalizasyonunu ve gen ekspresyonunu etkileyen biyolojik bir stres faktörü olarak değerlendirilmesi gerektiğini ortaya koymaktadır. Ancak pH değişimlerinin ROS sinyal ağları ve antioksidan düzenleme mekanizmaları üzerindeki moleküler etkileri hâlen tam olarak açıklanamamıştır. Gelecekte yapılacak çalışmaların, pH kaynaklı stres yanıtlarını genomik, transkriptomik ve metabolomik düzeyde incelemesi, toprak-bitki etkileşimlerinin daha bütüncül anlaşılmasına önemli katkılar sağlayacaktır.

Ağır metal yükü: Sanayileşme, madencilik faaliyetleri, endüstriyel atıklar ve yoğun tarımsal uygulamalar, toprak ekosistemlerinde kadmiyum (Cd^{+2}), kurşun (Pb^{+2}), cıva (Hg^{+2}) ve arsenik (As) gibi ağır metallerin giderek artan düzeylerde birikmesine yol açmıştır. Bu toksik elementler, biyolojik olarak parçalanamadıkları için toprakta uzun süre kalmakta ve bitkiler tarafından alınarak trofik zincire dahil olabilmektedir. Ağır metaller, hücresel düzeyde özellikle enzimlerin aktif bölgelerinde bulunan sülfhidril (-SH) gruplarına bağlanarak protein yapısını bozmakta ve metabolik yolların işleyişini doğrudan inhibe etmektedir (Shahid vd., 2017).

Ağır metal stresi, bitkilerde redoks dengesinin bozulmasına neden olarak ROS aşırı üretimini tetikleyen en güçlü abiyotik stres faktörlerinden biri olarak kabul edilmektedir. Bu metaller, mitokondri ve kloroplastlardaki elektron taşıma zincirlerinin normal akışını bozarak elektron kaçaklarını artırmakta ve dolayısıyla süperoksit radikali ($O_2^{\bullet-}$), hidrojen peroksit (H_2O_2) ve hidroksil radikali ($\bullet OH$) gibi toksik oksijen türevlerinin birikimine yol açmaktadır. Artan ROS düzeyleri, lipid peroksidasyonu, protein oksidasyonu ve nükleik asit hasarı gibi oksidatif stres belirtilerini tetikleyerek hücresel bütünlüğü ciddi biçimde tehdit etmektedir (Shadfar vd., 2023).

Özellikle membran lipidlerinin oksidatif yıkımı, hücre zarının geçirgenliğini artırarak iyon sızıntısına ve hücresel homeostazın bozulmasına neden olmaktadır. Aynı zamanda klorofil moleküllerinin degradasyonu fotosentetik kapasitenin azalmasına yol açmakta, bu da karbon asimilasyonunu ve biyokütle üretimini sınırlandırmaktadır. Ağır metal toksisitesi ayrıca DNA düzeyinde mutasyonlara, kromozomal hasarlara ve hücresel bölünme süreçlerinde aksamalara neden olarak uzun vadeli gelişimsel bozukluklara yol açabilmektedir (Özbolet ve Tuli, 2016).

Bitkiler, ağır metal stresine karşı farklı biyokimyasal ve moleküler savunma mekanizmaları geliştirmiştir. Bu mekanizmalar arasında metal şelasyonu, vakuolar sekestrasyon, hücre duvarına bağlanma ve antioksidan sistemlerin aktivasyonu yer almaktadır. Fitokelatinler ve metallothioneinler gibi küçük moleküler ağırlıklı peptitler, ağır metallerin detoksifikasyonunda önemli rol oynayarak sitoplazmik toksisiteyi azaltmaktadır. Ayrıca vakuolar sekestrasyon mekanizması, metal iyonlarının hücre içi organellerden izole edilmesini sağlayarak metabolik hasarın sınırlandırılmasına katkıda bulunmaktadır (Karaca, Maral Gül ve Eltem, 2026).

Antioksidan savunma sistemleri de ağır metal kaynaklı oksidatif stresin kontrol altına alınmasında kritik bir rol üstlenmektedir. Süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX) ve glutatyon redüktaz (GR) gibi enzimatik antioksidanlar ROS'un detoksifikasyonunu sağlarken; askorbat, glutatyon, fenolik bileşikler ve

flavonoidler gibi enzimatik olmayan antioksidanlar serbest radikallerin doğrudan temizlenmesinde görev almaktadır. Bununla birlikte, yüksek metal konsantrasyonlarında antioksidan sistemlerin kapasitesi aşılabilmekte ve oksidatif hasar geri dönüşü olmayan seviyelere ulaşabilmektedir (İriş ve Çınar, 2019).

Literatürde ağır metal toleransının bitki türleri ve genotipleri arasında belirgin farklılıklar gösterdiği bildirilmektedir. Hiperakümülatör bitkiler, yüksek metal konsantrasyonlarını tolere edebilmekte ve bu metalleri dokularında biriktirerek fitoremediasyon süreçlerinde önemli rol oynamaktadır. Buna karşın hassas türlerde ROS üretimi daha hızlı gerçekleşmekte ve oksidatif hasar daha şiddetli olmaktadır. Bazı çalışmalar, düşük düzey metal stresinin antioksidan sistemleri uyararak adaptif yanıtları güçlendirebildiğini belirtirken, yüksek düzey maruziyetin hücrel savunma mekanizmalarını baskıladığı ve hücre ölümüne yol açabildiği rapor edilmiştir (Doğru, Altundağ ve Dündar, 2021).

Son yıllarda ağır metal stresine ilişkin araştırmalar, yalnızca fizyolojik yanıtların değil, aynı zamanda moleküler düzeyde düzenleyici ağların anlaşılmasına odaklanmaktadır. Metal taşıyıcı proteinler (ZIP, NRAMP, ABC transporter aileleri), transkripsiyon faktörleri ve redoks sinyalizasyon yolları, bitkilerin metal toleransında kilit rol oynamaktadır. Bununla birlikte çoklu stres koşullarında ağır metal toksisitesinin diğer abiyotik streslerle (tuzluluk, kuraklık, pH değişimleri) etkileşimi hâlen tam olarak aydınlatılamamıştır (Generalova vd., 2025). Gelecekte yapılacak çalışmaların, omik teknolojiler kullanılarak ağır metal stres yanıtlarının bütüncül düzeyde incelenmesi, sürdürülebilir tarım ve fitoremediasyon stratejilerinin geliştirilmesine önemli katkılar sağlayacaktır.

Besin dengesizlikleri: Makro ve mikro besin elementlerinin eksikliği veya fazlalığı, bitki metabolizmasını doğrudan etkileyen en önemli edafik faktörlerden biridir. Azot (N), fosfor (P), potasyum (K⁺), kalsiyum (Ca²⁺), magnezyum (Mg²⁺), demir (Fe²⁺), çinko (Zn²⁺) ve bakır (Cu⁺) gibi temel elementler; fotosentez, solunum, protein sentezi, enzim aktivasyonu ve enerji metabolizmasında kritik rol oynamaktadır. Bu elementlerin optimal düzeylerin dışında bulunması, hücrel metabolik akışların bozulmasına, enzimatik reaksiyonların yavaşlamasına ve bitki büyümesinde belirgin gerilemelere neden olmaktadır (Marschner, 2012).

Besin dengesizlikleri, özellikle kloroplast ve mitokondri gibi enerji üretim organellerinde redoks homeostazının bozulmasına yol açarak ROS üretimini artırmaktadır. Besin elementi eksiklikleri, fotosentetik elektron taşıma zincirinde aksamalara neden olarak elektron kaçaklarını artırmakta ve bu durum ROS oluşumunu tetiklemektedir. Özellikle azot eksikliği klorofil sentezini sınırlayarak fotosentetik kapasiteyi düşürmekte; magnezyum eksikliği ise klorofil molekülünün yapısal bütünlüğünü bozarak fotosentezi doğrudan etkilemektedir (Ishfaq vd., 2022).

Demir eksikliği, özellikle mitokondriyal ve kloroplastik elektron taşıma zincirlerinde görev alan sitokrom komplekslerinin işlevini sınırlandırarak elektron transferini yavaşlatmaktadır. Bu durum enerji metabolizmasında ciddi aksamalara yol açarken aynı zamanda ROS üretimini artırmaktadır. Buna karşılık, bakır gibi geçiş metallerinin aşırı birikimi Fenton ve Haber–Weiss reaksiyonları yoluyla hidroksil radikali (•OH) oluşumunu hızlandırmakta ve hücrel oksidatif hasarı şiddetlendirmektedir. Bu tür reaksiyonlar özellikle lipid peroksidasyonu ve protein oksidasyonu üzerinde yıkıcı etkilere sahiptir (Karabulut ve Gülay, 2016).

Besin dengesizliklerinin neden olduğu oksidatif stres, yalnızca enerji metabolizmasını değil, aynı zamanda hücrel yapıların bütünlüğünü de tehdit etmektedir. Membran lipidlerinin oksidatif yıkımı hücre zarının geçirgenliğini artırırken, protein oksidasyonu enzimatik aktivite kaybına yol açmakta ve DNA hasarı hücrel bölünme süreçlerini olumsuz etkilemektedir. Bu süreçlerin birleşimi, bitkilerde büyüme geriliği, kloroz, nekroz ve verim kayıpları ile sonuçlanmaktadır. Bitkiler, besin dengesizliklerine karşı çeşitli fizyolojik ve biyokimyasal adaptasyon mekanizmaları geliştirmiştir. Kök sisteminin mimarisinin değiştirilmesi, besin taşıyıcı proteinlerin (örneğin NRT, PHT, IRT aileleri) ekspresyonunun artırılması ve mikoriza ile simbiyotik ilişkilerin güçlendirilmesi bu adaptasyon stratejileri arasında yer almaktadır. Ayrıca süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX) ve glutatyon redüktaz (GR) gibi antioksidan enzimlerin aktivasyonu, besin kaynaklı ROS birikiminin kontrol altına alınmasında önemli rol oynamaktadır (Gutjahr ve Paszkowski, 2013).

Literatürde, besin elementlerinin hem eksikliğinin hem de fazlalığının oksidatif stres yanıtlarını tetikleyebildiği bildirilmektedir. Örneğin, düşük besin koşullarında antioksidan sistemlerin adaptif olarak aktive olduğu, ancak uzun süreli eksiklik durumlarında bu sistemlerin yetersiz kaldığı rapor edilmiştir. Benzer şekilde, mikro element toksisitelerinde ROS üretimi hızlı bir şekilde artmakta ve hücrel hasar daha şiddetli hale gelmektedir. Bu durum, besin homeostazının korunmasının bitkilerde oksidatif stres kontrolü açısından kritik bir düzenleyici faktör olduğunu göstermektedir (Emirhüseyinoğlu, Koç Özerson ve Alphan, 2025).

Son yıllarda yapılan çalışmalar, besin dengesizliklerinin yalnızca fizyolojik etkilerinin değil, aynı zamanda moleküler düzeyde sinyalizasyon ağları üzerindeki etkilerinin de anlaşılması gerektiğini ortaya koymaktadır. Özellikle besin algılama mekanizmaları, TOR (Target of Rapamycin) sinyal yolu ve redoks-regüle gen ekspresyon ağlarının bu süreçte önemli rol oynadığı düşünülmektedir. Ancak besin dengesizlikleri ile ROS sinyalizasyonu arasındaki etkileşimlerin tam mekanizması hâlen net değildir. Gelecekte yapılacak çalışmaların, bu ilişkileri omik yaklaşımlar ile incelemesi, bitkilerde besin verimliliği ve stres toleransının artırılması açısından önemli katkılar sağlayacaktır.

Bitkilerde reaktif oksijen türlerinin (ROS) oluşumu: Bitki hücrelerinde reaktif oksijen türleri (ROS), moleküler oksijenin kısmi indirgenmesi sonucu oluşan yüksek reaktif yan ürünlerdir. Normal fizyolojik koşullar altında ROS üretimi düşük düzeylerde gerçekleşir ve hücrel sinyal iletimi, büyüme-gelişme düzenlenmesi ve stres

yanıtlarının koordinasyonunda düzenleyici rol oynar. Özellikle kloroplastlar, mitokondriler, peroksizomlar ve plazma membranı, ROS üretiminin başlıca hücrel kaynaklarıdır. Ancak bu üretim kontrollü antioksidan sistemler tarafından dengede tutulduğu sürece hücrel homeostaz korunur (Doğru, 2020).

Çevresel stres koşulları altında ROS üretimi belirgin şekilde artar ve antioksidan savunma kapasitesini aşarak oksidatif stresin gelişmesine yol açar. Toprakta kaynaklanan tuzluluk, kuraklık, ağır metal yükü, pH dalgalanmaları ve besin dengesizlikleri gibi abiyotik stres faktörleri, elektron taşıma zincirlerinde bozulmalara neden olarak ROS üretimini hızlandırır. Özellikle kloroplastlarda fotosistem I (PSI) ve PSII'de meydana gelen elektron kaçakları, mitokondride ise solunum zincirindeki aksaklıklar ROS oluşumunun başlıca nedenleri arasında yer almaktadır (Mittler, 2017).

ROS türleri arasında süperoksit radikali ($O_2^{\bullet-}$), hidrojen peroksit (H_2O_2), hidroksil radikali ($\bullet OH$) ve singlet oksijen ($^1O_2$) yer almaktadır. Bu moleküller düşük konsantrasyonlarda sinyal molekülü olarak görev yaparken, aşırı birikimleri hücrel makromoleküllerde ciddi hasarlara yol açmaktadır. Lipit peroksidasyonu membran bütünlüğünü bozarken, protein oksidasyonu enzimatik aktiviteleri inhibe eder ve DNA hasarı genetik stabiliteyi tehdit eder. Bu süreçlerin birleşimi hücrel işlev kaybı, büyüme geriliği ve hatta hücre ölümüne kadar gidebilen sonuçlar doğurabilir (Doğru, 2020).

Bitkiler, ROS kaynaklı oksidatif hasarı sınırlamak amacıyla güçlü antioksidan savunma sistemleri geliştirmiştir. Süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX), glutatyon redüktaz (GR) gibi enzimatik antioksidanlar ROS'un detoksifikasyonunda kritik rol oynarken; askorbat, glutatyon, fenolik bileşikler ve karotenoidler gibi enzimatik olmayan antioksidanlar serbest radikallerin doğrudan nötralizasyonunda görev yapar. Bu sistemlerin etkinliği, bitkilerin stres tolerans düzeyini belirleyen temel faktörlerden biridir (Doğru, 2020).

Bununla birlikte ROS üretimi ve temizlenmesi arasındaki denge dinamik bir süreçtir ve stresin şiddeti, süresi, bitki türü ve gelişim evresi gibi faktörlere bağlı olarak değişkenlik gösterir. Düşük ve orta düzey stres koşullarında ROS, adaptif sinyal molekülü olarak savunma yanıtlarını aktive ederken; uzun süreli ve şiddetli stres koşullarında antioksidan kapasitenin aşılmasıyla birlikte toksik etkiler baskın hale gelir (Mittler, 2017).

Son yıllarda yapılan çalışmalar, ROS'un yalnızca zarar verici moleküller olmadığını, aynı zamanda redoks sinyalizasyon ağlarının merkezi bileşenleri olduğunu ortaya koymuştur. ROS, hormon sinyalleme (özellikle ABA, auxin ve jasmonik asit), gen ekspresyon düzenlenmesi ve stres adaptasyon süreçleriyle yakın etkileşim içindedir. Ancak ROS üretimi ile antioksidan sistemler arasındaki ince denge ve bu sistemlerin moleküler düzenlenme mekanizmaları hâlen tam olarak açıklığa kavuşmamıştır (Yavaş ve Emek, 2021). Gelecekte yapılacak çalışmaların, ROS-temelli redoks ağlarını omik teknolojiler ile bütüncül şekilde analiz etmesi, bitkilerde stres biyolojisinin daha iyi anlaşılmasına önemli katkılar sağlayacaktır.

ROS türleri: Bitkilerde reaktif oksijen türleri (ROS), kimyasal özellikleri, oluşum kaynakları ve biyolojik etkileri açısından farklılık gösteren bir grup yüksek reaktif oksijen türevi molekülden oluşmaktadır. Başlıca ROS türleri arasında süperoksit anyonu ($O_2^{\bullet-}$), hidrojen peroksit (H_2O_2), hidroksil radikali ($\bullet OH$) ve singlet oksijen ($^1O_2$) yer almaktadır. Bu moleküller, hücrel metabolizmanın farklı basamaklarında oluşmakta ve hem fizyolojik sinyalizasyon süreçlerinde hem de stres koşullarında oksidatif hasar oluşumunda rol oynamaktadır (Doğru, 2020). Süperoksit anyonu ($O_2^{\bullet-}$), ROS oluşum zincirinin ilk basamak ürünlerinden biri olup özellikle mitokondriyal elektron taşıma zinciri, kloroplast fotosentetik elektron akışı ve plazma membranına bağlı NADPH oksidaz enzimleri aracılığıyla meydana gelmektedir. Elektron taşıma zincirlerinde elektron kaçakları sonucunda moleküler oksijenin kısmi indirgenmesiyle oluşan süperoksit, ROS ağıının diğer bileşenleri için öncül molekül niteliğindedir. Süperoksit dismutaz (SOD) enzimi, bu radikali hızlı bir şekilde hidrojen peroksite (H_2O_2) dönüştürerek hücrel toksisitenin kontrol altına alınmasında kritik rol oynamaktadır (Doğru, 2020).

Hidrojen peroksit (H_2O_2), diğer ROS türlerine kıyasla daha uzun yarı ömre sahip olması ve hücre zarlarını nispeten daha kolay geçebilmesi nedeniyle hem lokal hem de uzak mesafe sinyal molekülü olarak önemli bir işlev görmektedir. Düşük konsantrasyonlarda H_2O_2 , gen ekspresyonunun düzenlenmesi, stomatal hareketler, hücrel büyüme ve stres yanıtlarının aktivasyonunda sinyal aracı olarak görev yapmaktadır. Ancak konsantrasyonunun artması durumunda, özellikle demir ve bakır iyonlarının varlığında, daha reaktif ROS türlerinin oluşumunu tetikleyerek oksidatif hasarın artmasına neden olmaktadır (Apel ve Hirt, 2004).

Hidroksil radikali ($\bullet OH$), ROS türleri arasında en reaktif ve en yıkıcı olanıdır. Fenton ve Haber-Weiss reaksiyonları sonucunda H_2O_2 'nin metal iyonları (Fe^{+2} , Cu^{+}) ile etkileşimi sonucu oluşmaktadır. Bu radikal, oluştuğu anda çevresindeki biyomoleküllerle reaksiyona girme eğiliminde olduğundan hücrel olarak kontrol edilemez ve çok kısa bir yarı ömre sahiptir. Lipitler, proteinler ve nükleik asitler üzerinde geri dönüşü olmayan oksidatif hasara neden olarak membran bütünlüğünün bozulmasına, enzim inaktivasyonuna ve DNA zincir kırıklarına yol açmaktadır (Doğru, 2020).

Singlet oksijen ($^1O_2$) ise özellikle kloroplastlarda, PSII merkezinde yüksek ışıık yoğunluğu koşullarında oluşan oldukça reaktif bir oksijen formudur. Fotosentetik pigmentlerin aşırı uyarılması sonucu enerji transferinin düzgün gerçekleşmemesi, triplet klorofil oluşumuna ve bunun moleküler oksijenle etkileşmesi sonucu singlet oksijen üretimine neden olmaktadır. $^1O_2$, özellikle fotosentetik membran lipidleri üzerinde güçlü oksidatif etki göstererek kloroplast yapısının bozulmasına ve fotosentetik verimliliğin azalmasına yol açmaktadır (Doğru, 2020).

Genel olarak ROS türleri, bitkilerde hem sinyal molekülü hem de toksik ajan olarak çift yönlü bir rol oynamaktadır. Bu çift fonksiyonlu yapı, ROS'un hücrel düzeyde sıkı bir şekilde kontrol edilmesini zorunlu kılmaktadır. ROS üretimi ile antioksidan savunma sistemleri arasındaki hassas denge bozulduğunda oksidatif stres ortaya çıkmakta ve hücrel hasar kaçınılmaz hale gelmektedir. Bu nedenle ROS türlerinin kaynakları, dönüşüm yolları ve biyolojik etkilerinin anlaşılması, bitkilerin stres biyolojisinin çözülmesinde temel bir öneme sahiptir.

Hücrel kaynaklar: Bitki hücrelerinde reaktif oksijen türlerinin (ROS) üretimi, farklı organellerde gerçekleşen metabolik süreçlere bağlı olarak ortaya çıkmakta ve büyük ölçüde hücrel aktivitenin yoğunluğu ile çevresel koşullara göre değişkenlik göstermektedir. ROS üretimi, normal fizyolojik koşullarda kontrollü düzeylerde seyrederken, stres koşullarında belirgin biçimde artarak hücrel redoks dengesini bozabilmektedir. Başlıca ROS üretim merkezleri kloroplastlar, mitokondriler, peroksizomlar ve plazma zarı/apoplast bölgesidir (Doğru, 2020).

Kloroplastlar, bitkilerde ROS üretiminin en önemli kaynaklarından biridir. Fotosentezin ışık reaksiyonlarında, özellikle PSI ve PSII düzeyinde meydana gelen elektron kaçakları, moleküler oksijenin indirgenmesine ve ROS oluşumuna neden olmaktadır. Normal koşullarda bu süreç sınırlı düzeyde gerçekleşirken, yüksek ışık şiddeti, tuzluluk, kuraklık ve besin dengesizlikleri gibi stres faktörleri altında elektron taşıma zincirinde dengesizlikler artmakta ve ROS üretimi belirgin şekilde yükselmektedir. Özellikle PSII'de meydana gelen fotoinhibisyon, kloroplast kaynaklı oksidatif stresin temel nedenlerinden biri olarak kabul edilmektedir (Yavaş ve Emek, 2021).

Mitokondriler, hücrel solunum zincirinin gerçekleştiği başlıca organeller olup ROS üretiminde ikinci önemli kaynaktır. Elektron taşıma zincirinde oksijenin tam indirgenememesi sonucu süperoksit anyonu ($O_2^{\cdot-}$) oluşmaktadır. Normal koşullarda bu üretim antioksidan sistemler tarafından dengelenirken, stres koşullarında (özellikle enerji metabolizmasının bozulduğu durumlarda) elektron kaçakları artmakta ve mitokondriyal ROS üretimi yükselmektedir. Bu durum, ATP sentezinin azalması ve hücrel enerji dengesinin bozulması ile birlikte oksidatif stresin şiddetlenmesine katkıda bulunmaktadır (Yavaş ve Emek, 2021).

Peroksizomlar, özellikle fotorespirasyon ve yağ asidi β -oksidasyonu sırasında önemli miktarda hidrojen peroksit (H_2O_2) üreten organellerdir. Fotorespirasyon sürecinde glikolat oksidaz enzimi aracılığıyla H_2O_2 oluşmakta ve bu molekül katalaz enzimi tarafından detoksifiye edilmektedir. Ancak stres koşullarında peroksizomal H_2O_2 üretimi artmakta ve antioksidan kapasitenin aşılması durumunda hücrel hasar meydana gelebilmektedir (Yavaş ve Emek, 2021).

Plazma zarı ve apoplast, ROS üretiminin kontrol altında gerçekleştiği önemli hücrel bölgeler arasında yer almaktadır. NADPH oksidaz enzimleri (respiratory burst oxidase homolog, RBOH), özellikle savunma yanıtları sırasında apoplastik ROS üretiminden sorumludur. Bu kontrollü ROS üretimi, patojen savunması, hücre duvarı güçlendirilmesi ve sinyal iletimi gibi süreçlerde önemli rol oynamaktadır (Gill & Tuteja, 2010). Ancak stres koşullarında bu sistemin aşırı aktivasyonu, hücre dışı ROS birikimine ve dolaylı olarak hücrel oksidatif hasara yol açabilmektedir.

Topraktan kaynaklanan stres faktörleri, bu organeller arasındaki metabolik dengeyi bozarak ROS üretimini artırmakta ve hücrel redoks homeostazını oksidatif yöne kaydırmaktadır. Özellikle kloroplast ve mitokondri arasındaki enerji ve elektron akışındaki bozulmalar, ROS üretiminin temel tetikleyicileri arasında yer almaktadır. Bu durum, yalnızca organel düzeyinde değil, aynı zamanda tüm hücrel metabolizma üzerinde zincirleme etkiler oluşturarak bitki büyüme ve gelişimini sınırlamaktadır.

Sonuç olarak, ROS üretim kaynaklarının anlaşılması, bitkilerde stres fizyolojisinin ve antioksidan savunma mekanizmalarının yorumlanmasında temel bir gereklilik olup, özellikle çoklu stres koşullarında organeller arası etkileşimlerin daha iyi açıklanması gelecekteki araştırmalar için önemli bir çalışma alanı oluşturmaktadır.

Sinyalleşme ve toksik etkiler arasındaki denge: ROS, bitki hücrelerinde hem düzenleyici sinyal molekülleri hem de potansiyel toksik ajanlar olarak çift yönlü bir işlev üstlenmektedir. Bu ikili rol, ROS'un hücrel konsantrasyonuna, üretim hızına, lokalizasyonuna ve antioksidan savunma sistemleri tarafından kontrol edilme kapasitesine bağlı olarak değişmektedir. Düşük ve sıkı kontrol edilen ROS seviyeleri, hücrel sinyal ağlarının önemli bir bileşeni olarak işlev görürken; kontrolsüz artış durumunda oksidatif hasarın temel tetikleyicisi haline gelmektedir (Doğru, 2020).

Özellikle hidrojen peroksit (H_2O_2), hücre zarlarını geçebilme özelliği ve görece stabil yapısı sayesinde önemli bir ikinci haberci molekül olarak kabul edilmektedir. H_2O_2 ; gen ekspresyonunun düzenlenmesi, kök gelişimi, stomatal hareketler ve çevresel streslere adaptasyon süreçlerinde sinyal iletiminde merkezi rol oynamaktadır. Bu bağlamda ROS, bitkilerin çevresel değişkenlere hızlı yanıt vermesini sağlayan redoks temelli bir düzenleme sistemi olarak değerlendirilmektedir (Doğru, 2020).

Buna karşın, ROS üretimi antioksidan savunma sistemlerinin kapasitesini aştığında, bu moleküller hücrel düzeyde toksik etkilere yol açmaktadır. Aşırı ROS birikimi, membran lipidlerinde yaygın lipit peroksidasyonuna neden olarak hücre zarının bütünlüğünü bozmaktadır. Aynı zamanda proteinlerde oksidatif modifikasyonlar meydana gelmekte, enzimlerin aktif bölgeleri zarar görmekte ve metabolik reaksiyonlar inhibe edilmektedir. DNA düzeyinde ise baz modifikasyonları, zincir kırıkları ve genetik materyal stabilitesinde bozulmalar ortaya çıkmaktadır. Fotosentetik pigmentlerin oksidatif degradasyonu da kloroplast fonksiyonlarını zayıflatarak fotosentetik verimliliği düşürmektedir (Apel ve Hirt, 2004).

Bu nedenle bitkilerde hücrel yaşamın sürdürülebilirliği, ROS üretimi ile antioksidan savunma sistemleri arasındaki dinamik dengeye bağlıdır. Süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX) ve

glutasyon redüktaz (GR) gibi enzimatik antioksidan sistemler ile askorbat, glutasyon ve fenolik bileşikler gibi enzimatik olmayan antioksidanlar bu dengenin korunmasında kritik rol oynamaktadır. Bu sistemler, ROS'un sinyal molekülü olarak işlev gördüğü kontrollü durum ile toksik etki oluşturduğu aşırı birikim durumu arasındaki sınırı belirlemektedir (Apel ve Hirt, 2004).

Topraktan kaynaklanan stres faktörleri, bu hassas redoks dengesini bozarak ROS'un fizyolojik sinyal molekülü rolünden patolojik toksik ajan rolüne geçişini hızlandırmaktadır. Stresin şiddeti ve süresi arttıkça antioksidan sistemlerin kapasitesi yetersiz kalmakta ve oksidatif hasar geri dönüşü olmayan seviyelere ulaşabilmektedir. Bu geçiş süreci, bitkilerin stres tolerans kapasitesini belirleyen temel mekanizmalardan biri olup, aynı zamanda adaptasyon ile hücrel hasar arasındaki sınırı da belirlemektedir (Özer, Karadoğan ve Oral, 2013).

Sonuç olarak ROS'un sinyalizasyon ve toksisite arasındaki çift yönlü rolü, bitki stres biyolojisinin merkezinde yer almakta olup, bu dengenin moleküler düzeyde nasıl düzenlendiğinin anlaşılması, stres tolerans mekanizmalarının çözülmesi açısından kritik öneme sahiptir.

Antioksidan savunma sistemleri: Bitkiler, reaktif oksijen türlerinin (ROS) potansiyel olarak zararlı etkilerine karşı gelişmiş, çok katmanlı ve dinamik bir antioksidan savunma sistemine sahiptir. Bu sistem, ROS'un hücrel düzeyde toksik birikimini engellerken aynı zamanda onların fizyolojik sinyal molekülleri olarak görev yapabileceği optimal düzeyde tutulmasını sağlar. Böylece antioksidan savunma mekanizmaları, yalnızca koruyucu bir sistem değil, aynı zamanda redoks temelli sinyal iletim ağlarının düzenleyici bir bileşeni olarak da işlev görür (Guo vd., 2023).

Bitkilerde antioksidan savunma sistemi, enzimatik ve enzimatik olmayan bileşenlerden oluşan entegre bir ağ şeklinde organize olmuştur. Enzimatik antioksidanlar arasında süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), askorbat peroksidad (APX), glutasyon redüktaz (GR) ve peroksidadlar yer almaktadır. Bu enzimler, ROS'un kademeli olarak detoksifikasyonunu sağlayarak süperoksit radikali ve hidrojen peroksit gibi reaktif türlerin daha az zararlı bileşiklere dönüştürülmesinde görev alır. Özellikle SOD, süperoksit anyonunu H_2O_2 'ye dönüştürerek antioksidan savunma zincirinin ilk basamağını oluştururken, CAT ve APX bu H_2O_2 'nin su ve oksijene indirgenmesini sağlar (Doğru, 2020).

Enzimatik olmayan antioksidan sistem ise askorbat, glutasyon, tokoferoller, karotenoidler, flavonoidler ve fenolik bileşikler gibi düşük moleküler ağırlıklı bileşenlerden oluşmaktadır. Bu moleküller, serbest radikalleri doğrudan nötralize edebilme özellikleri sayesinde hücrel makromoleküllerin oksidatif hasardan korunmasına katkıda bulunur. Ayrıca redoks döngülerinde görev alarak antioksidan enzim sistemlerinin etkinliğini destekler ve hücrel redoks dengesinin sürdürülebilirliğini sağlar (Kireççi, 2018).

Topraktan kaynaklanan stres koşulları altında ROS üretimi belirgin şekilde arttığında, bitkilerin hayatta kalma ve adaptasyon kapasitesi büyük ölçüde bu antioksidan savunma sistemlerinin etkinliğine bağlı hale gelir. Tuzluluk, kuraklık, ağır metal yükü, pH dalgalanmaları ve besin dengesizlikleri gibi stres faktörleri, ROS üretimini artırarak antioksidan sistemler üzerinde yoğun bir baskı oluşturur. Eğer bu savunma mekanizmaları yeterli kapasiteye sahip değilse, ROS birikimi kontrol edilemez hale gelir ve oksidatif stres gelişir (Kireççi, 2018).

Antioksidan savunma sistemlerinin yetersiz kaldığı durumlarda, lipid peroksidasyonu, protein oksidasyonu ve DNA hasarı gibi geri dönüşü olmayan hücrel hasarlar ortaya çıkmakta, bu da hücrel bütünlüğün bozulmasına ve metabolik işlevlerin aksamasına yol açmaktadır. Buna karşılık, güçlü antioksidan kapasiteye sahip bitkiler stres koşullarına daha iyi adapte olabilmekte ve homeostatik dengeyi daha uzun süre koruyabilmektedir (Doğru, 2020).

Sonuç olarak antioksidan savunma sistemleri, bitkilerin stres toleransını belirleyen temel biyokimyasal mekanizmalar arasında yer almakta olup, ROS üretimi ile detoksifikasyonu arasındaki dengenin korunmasında merkezi bir rol oynamaktadır. Bu sistemlerin etkinliği, bitkilerin çevresel stres koşullarına adaptasyon başarısını ve tarımsal verimliliği doğrudan belirleyen kritik bir faktördür.

Enzimatik sistemler: SOD, CAT, APX ve GPx: Enzimatik antioksidanlar, reaktif oksijen türlerinin (ROS) kontrollü detoksifikasyonunu sağlayan ilk ve en kritik savunma hattını oluşturmaktadır. Bu sistemler, ROS'un hücre içinde aşırı birikimini engelleyerek redoks homeostazının korunmasında merkezi bir rol oynar ve stres koşullarında hücrel hasarın sınırlandırılmasını sağlar.

Süperoksit dismutaz (SOD), ROS detoksifikasyon zincirinin ilk basamağında yer alır ve süperoksit anyonunu ($O_2^{\bullet-}$) hidrojen peroksit (H_2O_2) ve moleküler oksijene dönüştürerek süperoksit kaynaklı toksisitenin hızla kontrol altına alınmasını sağlar. SOD izoenzimleri kloroplastlar, mitokondriler, sitozol ve peroksizomlar gibi farklı hücrel kompartımanlarda bulunarak hücre genelinde geniş kapsamlı bir koruma mekanizması oluşturur. Bu yaygın dağılım, ROS üretiminin organel-spesifik değil, bütün hücreyi etkileyen dinamik bir süreç olduğunu göstermektedir (Apel ve Hirt, 2004).

Katalaz (CAT), özellikle peroksizomlarda yüksek aktivite gösteren ve hidrojen peroksiti (H_2O_2) su ve oksijene ayıran temel enzimlerden biridir. CAT, yüksek H_2O_2 konsantrasyonlarında oldukça etkilidir ve hızlı detoksifikasyon kapasitesi sayesinde ani stres koşullarında hücrel koruma sağlar. Bu özellik, özellikle fotorespirasyon ve yağ asidi oksidasyonu gibi süreçlerde peroksizom kaynaklı ROS birikiminin kontrolünde kritik öneme sahiptir (Akkuş ve Bal, 2026).

Askorbat peroksidad (APX), H_2O_2 'nin detoksifikasyonunda elektron vericisi olarak askorbatı kullanan ve daha düşük H_2O_2 konsantrasyonlarında yüksek hassasiyetle çalışan bir enzimdir. APX kloroplastlar, mitokondriler, sitozol ve apoplast dahil olmak üzere geniş bir hücrel dağılıma sahiptir. Bu enzim, askorbat–glutasyon

döngüsünün merkezinde yer alarak redoks dengesinin ince ayarını sağlar ve özellikle fotosentetik organellerde ROS seviyelerinin kontrolünde belirleyici rol oynar (Foyer ve Noctor, 2011).

Glutasyon peroksidaz (GPx), lipid hidroperoksidler dahil olmak üzere çeşitli peroksidleri indirger ve özellikle membran lipidlerinin oksidatif hasardan korunmasında görev alır. GPx, ROS'un özellikle membran sistemleri üzerindeki yıkıcı etkilerini sınırlandırarak hücrel bütünlüğün korunmasına katkı sağlar. Ağır metal ve tuzluluk stresi gibi koşullarda GPx aktivitesinde artış gözlenmesi, bu enzimin stres adaptasyonundaki önemini ortaya koymaktadır (Aslankoç vd., 2019).

Bu enzimatik sistemler birbirleriyle koordineli bir şekilde çalışarak ROS'un aşırı birikimini engeller ve hücrel redoks dengesinin sürdürülmesini sağlar. SOD, CAT, APX ve GPx arasındaki bu ardışık reaksiyon zinciri, ROS'un önce daha az reaktif ara ürünlere dönüştürülmesini, ardından tamamen zararsız bileşiklere indirgenmesini mümkün kılar. Ancak stres koşullarının şiddeti arttıkça bu sistemlerin kapasitesi yetersiz kalabilmekte ve oksidatif hasar kaçınılmaz hale gelebilmektedir (Aslankoç vd., 2019).

Sonuç olarak enzimatik antioksidan sistemler, bitkilerin çevresel stres koşullarına karşı geliştirdiği en temel biyokimyasal savunma mekanizmalarından biri olup, ROS homeostazının korunmasında ve stres toleransının belirlenmesinde kritik rol oynamaktadır.

Enzimatik olmayan savunma; askorbat, glutasyon ve fenolikler: Enzimatik antioksidan sistemleri destekleyen enzimatik olmayan antioksidanlar, reaktif oksijen türlerinin (ROS) doğrudan nötralizasyonunda ve hücrel redoks döngülerinin sürdürülebilirliğinde kritik roller üstlenmektedir. Bu düşük moleküllü bileşikler, hem ROS'un kimyasal olarak temizlenmesinde hem de antioksidan enzimlerin etkinliğinin korunmasında tamamlayıcı bir savunma hattı oluşturur.

Askorbat (C vitamini), bitkilerde en bol bulunan ve en önemli suda çözünebilen antioksidanlardan biridir. Özellikle kloroplastlarda yüksek konsantrasyonlarda bulunur ve fotosentez sürecinde oluşan ROS'un detoksifikasyonunda merkezi bir rol oynar. Askorbat, yalnızca askorbat peroksidaz (APX) için elektron vericisi olarak görev yapmakla kalmaz, aynı zamanda singlet oksijen ($^1O_2$), süperoksit radikali ve hidrojen peroksit gibi ROS türlerini doğrudan nötralize edebilir. Bu çok yönlü fonksiyonu, onu fotosentetik aparatın redoks dengesinin korunmasında kritik bir bileşen haline getirir (Smirnoff, 2018).

Glutasyon (GSH), hücrel redoks homeostazının en önemli düzenleyicilerinden biri olarak kabul edilmektedir. Redükte glutasyon formu, askorbat-glutasyon döngüsünde okside olmuş askorbatın yeniden indirgenmesini sağlayarak antioksidan sistemlerin sürekliliğini destekler. Ayrıca proteinlerin tiol (-SH) gruplarını indirgenmiş durumda tutarak enzimlerin yapısal ve fonksiyonel stabilitesini korur. Bunun yanı sıra glutasyon, ağır metal iyonları ile kompleks (şelat) oluşturarak toksik metallerin hücrel etkilerini sınırlandırır ve detoksifikasyon süreçlerine katkı sağlar. Bu özellikleri nedeniyle GSH, hem antioksidan savunmanın hem de metal tolerans mekanizmalarının merkezinde yer alır (Hasanuzzaman vd., 2020).

Fenolik bileşikler, flavonoidler, fenolik asitler ve tanenler gibi geniş bir metabolit grubunu kapsamaktadır. Bu bileşikler güçlü antioksidan özellikleri sayesinde ROS'u doğrudan nötralize edebilmekte ve oksidatif zincir reaksiyonlarını kırabilmektedir. Fenolikler çoğunlukla vakuollerde, hücre duvarında ve ekstraselüler matriks bölgelerinde birikerek fiziksel ve kimyasal bir bariyer görevi görür. Özellikle hücre duvarında birikmeleri, lipid peroksidasyonu ve patojen kaynaklı oksidatif hasara karşı ek bir koruma sağlar (Sharma vd., 2019).

Toprak kaynaklı stres koşulları altında fenolik metabolizmanın belirgin şekilde aktive olduğu ve bu durumun bitkilerin adaptif yanıtlarının önemli bir parçasını oluşturduğu bilinmektedir. Tuzluluk, kuraklık, ağır metal yükü ve besin dengesizlikleri gibi stres faktörleri, fenilpropanoid yollarının aktivasyonunu artırarak fenolik bileşik sentezini teşvik eder. Bu artış, bitkilerin oksidatif stres toleransını güçlendiren önemli bir biyokimyasal adaptasyon mekanizmasıdır (Sharma vd., 2019).

Enzimatik ve enzimatik olmayan antioksidan sistemler arasındaki dinamik etkileşim, bitkilerin çevresel stres koşullarına karşı geliştirdiği bütüncül savunma stratejisinin temelini oluşturur. Bu iki sistemin uyumlu çalışması, ROS'un fizyolojik sinyal molekülü olarak işlev görmesini sağlarken, aşırı birikimin toksik etkilerinin de etkin bir şekilde sınırlandırılmasına olanak tanır. Böylece bitkiler, değişken çevresel koşullara karşı esnek ve sürdürülebilir bir redoks dengesini koruyabilmektedir.

Toprak iyileştirme uygulamalarının biyokimyasal etkileri: Toprak iyileştirme uygulamaları yalnızca fiziksel yapı ve besin dinamiklerini düzenleyen agronomik müdahaleler değil, aynı zamanda bitki hücrelerinde redoks homeostazını yeniden programlayan biyokimyasal düzenleyicilerdir. Bu yaklaşımlar, toprak-rizosfer-bitki ekseninde iyon dengesi, su potansiyeli ve mikrobiyal aktiviteyi iyileştirerek reaktif oksijen türleri (ROS) üretimini dolaylı olarak modüle eder. Böylece stres koşullarında bozulan oksidatif denge, daha stabil bir metabolik duruma doğru yeniden şekillenir. Bu süreç, yalnızca ROS miktarının azaltılması değil, aynı zamanda ROS'un sinyalizasyon toksisite dengesinin yeniden optimize edilmesi anlamına gelir (Kop Durmuş ve Özdemir, 2023).

Genel olarak toprak iyileştirme stratejileri; organik madde uygulamaları, biyogübreler, şelatlı mikro besinler ve fitoremediasyon yaklaşımları olmak üzere dört ana başlıkta değerlendirilebilir. Bu yaklaşımlar, bitkilerde antioksidan savunma sistemlerinin (SOD, CAT, APX, GPx ve düşük moleküllü antioksidanlar) kapasitesini destekleyerek oksidatif stres yükünü azaltır ve hücrel hasar göstergelerini (MDA, H_2O_2 birikimi, protein karbonilasyonu) düşürür.

Organik madde uygulamaları: Kompost, çiftlik gübresi, bitki artıkları ve biyokömür gibi organik madde uygulamaları, toprak yapısını iyileştirerek sadece fiziksel verimliliği artırmakla kalmaz, aynı zamanda rizosfer redoks ortamını biyokimyasal olarak stabilize eder. Organik madde, mikrobiyal aktiviteyi artırarak besin döngüsünü hızlandırır ve iyonik stresin şiddetini azaltır. Bu durum, kök çevresinde daha dengeli bir su ve iyon ortamı oluşturarak ROS üretimini tetikleyen stres faktörlerini baskılar (Lal, 2015).

Organik maddece zengin topraklarda yetişen bitkilerde antioksidan enzim aktivitelerinin daha dengeli olduğu, lipid peroksidasyon göstergesi olan MDA düzeylerinin azaldığı ve askorbat-glutasyon havuzunun daha stabil kaldığı gösterilmiştir. Özellikle biyokömür uygulamaları, ağır metal iyonlarını adsorbe ederek biyoyararlanımlarını azaltır; böylece Fenton tipi reaksiyonlar baskılanır ve hidroksil radikali oluşumu sınırlanır. Bu mekanizma, organik madde uygulamalarını yalnızca besin düzenleyici değil, aynı zamanda doğrudan redoks modülatörü haline getirir (Akhtar vd., 2015).

Biyogübreler: Biyogübreler (biofertilizer), azot bağlayıcı bakteriler, fosfat çözücü mikroorganizmalar ve bitki büyümesini teşvik eden rizobakteriler (PGPR) içeren mikrobiyal konsorsiyumlardır. Bu mikroorganizmalar yalnızca besin elementlerinin biyoyararlanımını artırmakla kalmaz, aynı zamanda bitkilerin hormonal ve redoks temelli stres yanıtlarını da yeniden düzenler (Vessey, 2003).

PGPR kökenli indol-3-asetik asit (IAA), ACC deaminaz ve siderofor üretimi, kök mimarisini geliştirerek su ve besin alımını artırır. Bu durum, stres kaynaklı ROS üretimini azaltan dolaylı bir fizyolojik rahatlatma sağlar. Aynı zamanda mikrobiyal sinyaller, bitkilerde sistemik dayanıklılık ISR (induced systemic tolerance) oluşturarak antioksidan enzim aktivitelerini artırır. Biyogübre uygulamalarında H₂O₂ ve MDA seviyelerinin azalması, fenilpropanoid metabolizmasının aktive olması ve SOD–CAT–APX sisteminin daha dengeli çalışması bu etkileşimin biyokimyasal göstergeleridir (Glick, 2012).

Bu açıdan biyogübreler, yalnızca besin sağlayıcı değil; bitki–mikroorganizma etkileşimi üzerinden ROS homeostazını yeniden düzenleyen biyolojik stres modülatörleri olarak değerlendirilmektedir.

Şelatlı mikrobeseinler: Demir (Fe²⁺), çinko (Zn²⁺), mangan (Mn²⁺) ve bakır (Cu⁺) gibi mikro besin elementleri, birçok antioksidan enzimin kofaktörü olarak görev yapar. Ancak toprak pH'ı, iyonik rekabet ve çözünürlük kısıtları nedeniyle bu elementlerin biyoyararlanımı sıklıkla sınırlanır. Şelatlı mikro besin uygulamaları, bu elementlerin stabil ve bitki tarafından kolay alınabilir formlarını sağlayarak enzimatik antioksidan kapasiteyi doğrudan destekler.

Şelatlı Fe²⁺ ve Mn uygulamaları özellikle SOD ve APX aktivitelerini artırırken, kloroplast fonksiyonlarını stabilize eder ve elektron taşıma zincirindeki kaçak elektronların azalmasına katkı sağlar. Bu durum ROS üretimini azaltarak fotosentetik verimliliği korur. Demir şelatlarının kloroplast gelişimi ve fotosistem stabilitesi üzerindeki etkisi, özellikle stres koşullarında kritik öneme sahiptir (Marschner, 2012).

Mikro besin eksiklikleri ROS üretimini artıran birincil faktörlerden biri olduğundan, şelatlama teknolojisi yalnızca besin takviyesi değil, aynı zamanda redoks dengesinin yeniden kurulması için bir biyokimyasal strateji olarak değerlendirilmelidir.

Fitoremediasyon yaklaşımları: Fitoremediasyon, kirlenmiş toprakların bitkiler aracılığıyla temizlenmesi veya stabilize edilmesine dayanan sürdürülebilir bir biyoteknolojik yaklaşımdır. Bu süreçte bitkiler, yüksek düzeyde ağır metal ve toksik bileşiklere maruz kaldıkları için güçlü bir oksidatif stres altında gelişirler. Bu nedenle fitoremediasyon türleri genellikle yüksek antioksidan kapasiteye sahip, stres toleransı gelişmiş bitkilerden seçilir (Aybar, Bilgin & Sağlam, 2015).

Hiperakümülatör bitkiler, yüksek metal yüküne rağmen SOD, CAT, GPx ve glutasyon metabolizmasını güçlü şekilde aktive edebilme kapasitesine sahiptir. Aynı zamanda metalotiyonein ve fitokelatin sentezi artarak ağır metaller sitozolden vakuollere veya hücre duvarına güvenli şekilde taşınır ve toksisite sınırlandırılır. Bu mekanizmalar, metal iyonlarının ROS üretimini tetikleyici etkisini dolaylı olarak baskılar (Shahid vd., 2017).

Fitoremediasyon süreci, sadece toprak temizliği açısından değil, aynı zamanda bitkilerde stres adaptasyon mekanizmalarının anlaşılması açısından da model bir sistemdir. Bu sistem, ROS üretimi–antioksidan savunma dengesi–metal detoksifikasyonu üçgenini bir arada inceleme imkânı sunar.

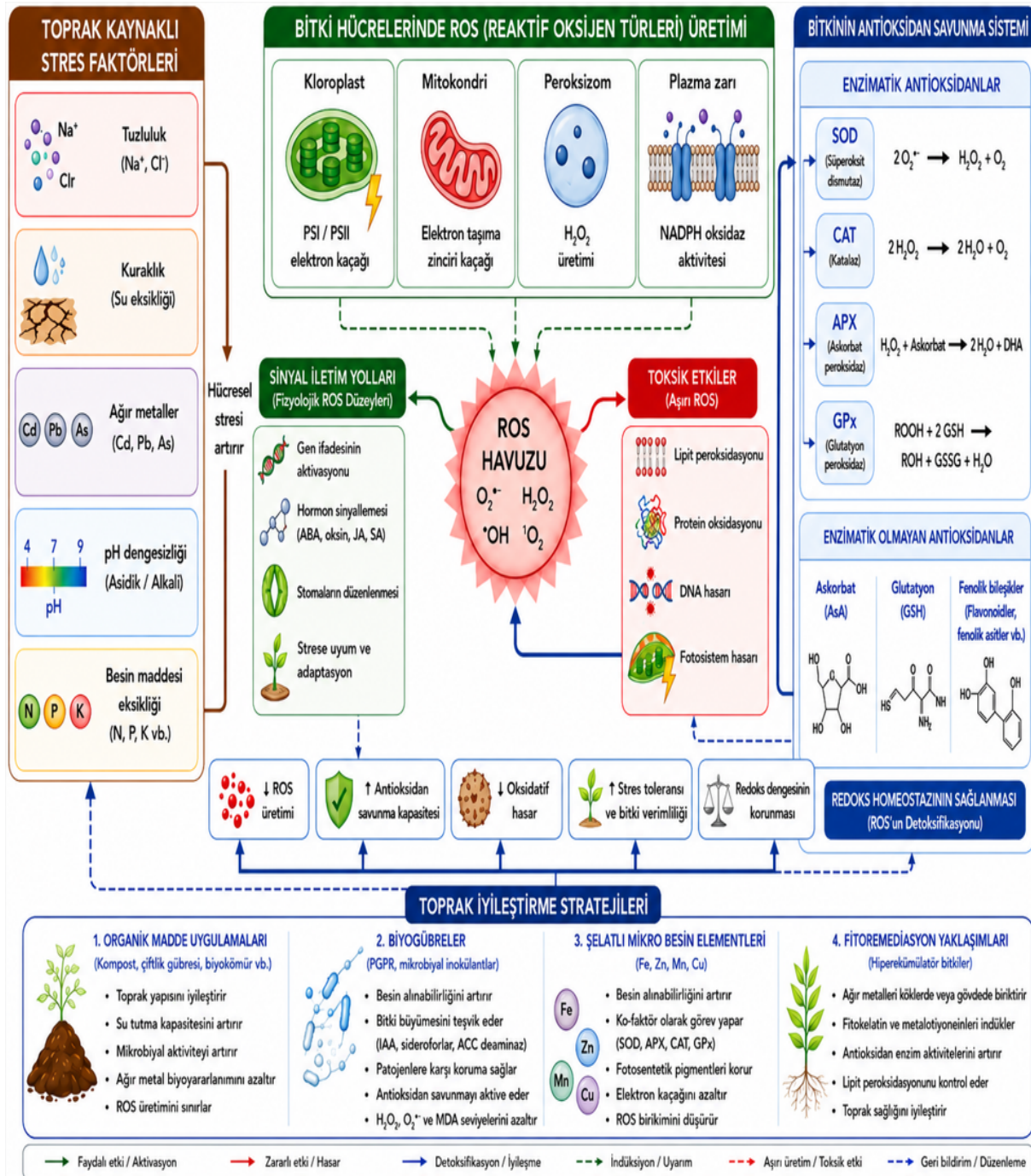
Toprak iyileştirme uygulamalarının ortak biyokimyasal çıktısı, bitkilerde redoks homeostazının yeniden kurulmasıdır. Bu uygulamalar: ROS üretimini azaltır, antioksidan kapasiteyi artırır, metal ve iyon toksisitesini sınırlar ve stres sinyalizasyonunu adaptif seviyeye çeker (Kop Durmuş & Özdemir, 2023).

Bu nedenle toprak iyileştirme stratejileri, yalnızca agronomik müdahaleler değil, aynı zamanda bitki stres biyokimyasını doğrudan yeniden şekillendiren entegratif redoks regülasyon araçları olarak değerlendirilmelidir.

Gelecek perspektifleri: Toprak, bitki üretiminin temelini oluşturan ve fiziksel, kimyasal ile biyolojik özelliklerinin bütüncül etkileşimiyle bitki gelişimini doğrudan belirleyen dinamik bir ekosistemdir. Toprağın su tutma kapasitesi, yapısal stabilitesi, besin elementleri içeriği ve mikrobiyal çeşitliliği; bitkilerin büyüme performansı, fizyolojik verimliliği ve stres tolerans kapasitesi üzerinde belirleyici rol oynamaktadır (Lal, 2015; FAO, 2021). Ancak günümüzde iklim değişikliği, sürdürülebilir olmayan tarım uygulamaları ve çevresel kirlilik baskısı, toprak kalitesinde küresel ölçekte bir bozulmaya neden olmakta ve bu durum bitkilerde artan düzeyde abiyotik stres yanıtlarını tetiklemektedir.

Bu bağlamda topraktan kaynaklanan stres faktörleri yalnızca bitkilerin morfolojik ve fizyolojik özelliklerini değil, aynı zamanda hücresel ve moleküler düzeyde derin biyokimyasal süreçleri de yeniden programlamaktadır.

Bu süreçlerin merkezinde, hücresel metabolizmanın doğal yan ürünleri olan reaktif oksijen türlerinin (ROS) kontrolsüz artışı yer almaktadır. ROS üretimindeki bu artış, redoks homeostazının bozulmasına ve oksidatif stresin gelişmesine yol açarak hücresel işlevlerin bütünlüğünü tehdit etmektedir (Gill ve Tuteja, 2010).



Şekil 1. Toprak kaynaklı stres ve ROS üretimi. (Şekil, OpenAI'nin yapay zekâ destekli görsel oluşturma araçları kullanılarak hazırlanmış ve yazar tarafından düzenlenmiştir).

Bitkilerin bu stres koşullarına verdiği yanıtın etkinliği, antioksidan savunma sistemlerinin kapasitesi ve düzenlenme mekanizmaları ile doğrudan ilişkilidir. Enzimatik ve enzimatik olmayan antioksidan ağların dengeli çalışması, ROS'un sinyal molekülü olarak işlev gördüğü fizyolojik düzeyi korurken, toksik seviyelere ulaşmasını engellemektedir (Apel ve Hirt, 2004; Mittler, 2017). Ancak bu sistemlerin sınırları, özellikle çoklu stres koşullarında zorlanmakta ve bitkilerin adaptasyon kapasitesi çevresel baskıya bağlı olarak değişkenlik göstermektedir.

Gelecek araştırmaların, bitkilerde stres yanıtlarını yalnızca bireysel ROS türleri veya tekil antioksidan sistemler üzerinden değil, bütüncül redoks ağları ve organeller arası sinyal etkileşimleri üzerinden ele alması

gerekmektedir. Özellikle kloroplast–mitokondri–peroksizom etkileşimlerinin sistem biyolojisi yaklaşımıyla çözülmesi, stres tolerans mekanizmalarının anlaşılmasında kritik bir boşluğu dolduracaktır.

Buna ek olarak, omik teknolojiler (transkriptomik, proteomik, metabolomik ve redoksomik) ile elde edilen çok katmanlı verilerin entegre edilmesi, ROS üretimi ve antioksidan yanıtların dinamik kontrolünü daha yüksek çözünürlükte açıklama potansiyeline sahiptir. Bu yaklaşım, yalnızca stres biyolojisinin anlaşılmasını değil, aynı zamanda stres toleranslı bitki genotiplerinin geliştirilmesini de mümkün kılacaktır.

Öte yandan, toprak iyileştirme stratejilerinin biyokimyasal etkilerinin moleküler düzeyde modellenmesi, sürdürülebilir tarım uygulamalarının optimize edilmesi açısından önemli bir araştırma alanı olarak öne çıkmaktadır. Organik madde uygulamaları, mikrobiyal konsorsiyumlar, şelatlı besin yönetimi ve fitoremediasyon gibi yaklaşımların redoks sistemler üzerindeki uzun vadeli etkileri henüz tam olarak aydınlatılamamıştır.

Sonuç olarak, gelecekteki çalışmaların temel hedefi; toprak–bitki–mikrobiyotaya etkileşimini entegre eden, ROS merkezli bir stres biyolojisi modeli geliştirmek olmalıdır. Bu yaklaşım, yalnızca bitki verimliliğini artırmakla kalmayacak, aynı zamanda iklim değişikliğine dayanıklı tarım sistemlerinin geliştirilmesine de bilimsel temel sağlayacaktır.

SONUÇ

Bu derleme, topraktan kaynaklanan stres faktörlerinin bitkilerde reaktif oksijen türleri (ROS) üretimi, antioksidan savunma sistemleri ve oksidatif hasar belirteçleri üzerinden hücrel redoks homeostazını nasıl şekillendirdiğini bütüncül bir biyokimyasal çerçevede ele almıştır. Tuzluluk, kuraklık, pH dalgalanmaları, ağır metal birikimi ve besin dengesizlikleri gibi abiyotik stres faktörlerinin ortak sonucu, kloroplast, mitokondri ve peroksizom başta olmak üzere hücrel organellerde ROS üretiminin artması ve redoks dengesinin oksidatif yöne kaymasıdır. Bu durum, membran lipidleri, proteinler ve nükleik asitler üzerinde geri dönüşü zor hasarlara yol açarak fotosentetik kapasiteyi, metabolik verimliliği ve nihai olarak bitki büyüme performansını sınırlar (Apel ve Hirt, 2004; Gill ve Tuteja, 2010).

Bitkilerin bu stres koşullarına karşı geliştirdiği temel adaptif yanıt, enzimatik (SOD, CAT, APX, GPx) ve enzimatik olmayan (askorbat, glutatyon, fenolik bileşikler) antioksidan sistemlerin koordineli çalışmasına dayanmaktadır. Bu sistemler yalnızca ROS'un detoksifikasyonunu sağlamakla kalmaz, aynı zamanda ROS'un düşük düzeylerde sinyal molekülü olarak işlev görmesini mümkün kılarak stres yanıtlarının düzenlenmesinde kritik rol oynar. Dolayısıyla antioksidan sistemler, ROS'un "fizyolojik sinyal" ile "toksik ajan" arasındaki çift yönlü doğasını belirleyen temel biyokimyasal kontrol mekanizmasını oluşturmaktadır (Foyer & Noctor, 2011; Mittler, 2017).

Toprak iyileştirme stratejileri ise bu redoks dengesinin yeniden kurulmasında dolaylı fakat güçlü bir düzenleyici rol üstlenmektedir. Organik madde uygulamaları, biyogübreler, şelatlı mikro besin yönetimi ve fitoremediasyon yaklaşımları; rizosfer koşullarını iyileştirerek ROS üretimini azaltmakta, antioksidan savunma kapasitesini güçlendirmekte ve oksidatif hasar belirteçlerini düşürmektedir (Lal, 2015; Vessey, 2003; Shahid vd., 2017). Bu etkiler, toprak kaynaklı stresin yalnızca bitki üzerinde değil, toprak–mikrobiyotaya–bitki ekseninde bütüncül olarak ele alınması gerektiğini ortaya koymaktadır.

Sonuç olarak, toprak bilimi ile bitki biyokimyasının entegrasyonu, modern tarımsal üretim sistemleri için kritik bir kavramsal çerçeve sunmaktadır. Oksidatif stres–antioksidan savunma eksenini üzerinden geliştirilen yaklaşımlar, toprak kalitesindeki değişimlerin bitki sağlığı üzerindeki etkilerinin erken dönemde izlenmesine, stres tolerans mekanizmalarının daha iyi anlaşılmasına ve çevresel baskılara dayanıklı bitki sistemlerinin geliştirilmesine olanak sağlamaktadır. Bu bütüncül yaklaşım, sürdürülebilir tarım hedefleri doğrultusunda verimlilik ile ekolojik dengeyi birlikte optimize eden geleceğin üretim modelleri için güçlü bir bilimsel temel oluşturmaktadır.

KAYNAK LİSTESİ

- Akhtar S.S., Andersen M.N. ve Liu F. (2015) Biochar mitigates salinity stress in potato. *J. Agronomy Crop Sci*, 201(5): 368–378. <https://doi.org/10.1111/jac.12132>
- Akkuş, M. S. ve Bal, C. (2026). Katalaz enzim aktivite ölçüm yöntemleri: literatürdeki mevcut yaklaşımlar, karşılaştırmalar ve yeni perspektifler. *Osmaniye Korkut Ata Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Dergisi* 9(2): 1204-1218. <https://doi.org/10.47495/okufbed.1704381>
- Apel, K. ve Hirt, H. (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.* 55: 373–399. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>
- Aslankoç, R., Demirci, D., Inan, Ü., Yıldız, M., Öztürk, A., Çetin, M., Savran, E. Ş. ve Yılmaz, B. (2019). Oksidatif stres durumunda antioksidan enzimlerin rolü - Süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT) ve glutatyon peroksidaz (GPX). *Medical Journal of Süleyman Demirel University* 26(3): 362-369. <https://doi.org/10.17343/sdutfd.566969>
- Aybar, M., Bilgin, A. ve Sağlam, B. (2015). Fitoremediasyon yöntemi ile topraktaki ağır metallerin giderimi. *Doğal Afetler ve Çevre Dergisi* 1(1-2): 59-65. <https://doi.org/10.21324/dacd.67500>
- Buturi, C. V., Mauro, R. P., Fogliano, V., Leonardi, C. ve Giuffrida, F. (2021). Mineral biofortification of vegetables as a tool to improve human diet. *Foods (Basel, Switzerland)* 10(2): 223. <https://doi.org/10.3390/foods10020223>

- Büyük, İ., Aydın, S.S. ve Aras, S. (2012). Bitkilerin stres koşullarına verdiği moleküler cevaplar. *Türk Hij. Deney. Biyol. Derg.* 69(2): 97–110. <https://izlik.org/JA67TG32SY>
- Chaves, M.M., Flexas, J. ve Pinheiro, C. (2009) Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Ann. Bot.* 103(4): 551–560. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn125>
- Chele, K.H., Tinte, M.M., Piater, L.A., Dubery, I.A. ve Tugizimana, F. (2021). Soil salinity, a serious environmental issue and plant responses: a metabolomics perspective. *Metabolites* 11(11): 724. <https://doi.org/10.3390/metabo1110724>
- Doğru, A. (2020). Bitkilerde aktif oksijen türleri ve oksidatif stres. *Int. J. Life Sci. Biotechnol.* 3(2): 205–226. <https://doi.org/10.38001/ijlsb.691600>
- Doğru, A., Altundağ, H. ve DüNDAR, Ş. (2021). Bitkilerde ağır metal hiperakümüasyonu ve fitoremediasyon. *J. Agric. Biotechnol.* 2(2): 32–55. <https://izlik.org/JA48XB29DK>
- Doğru, A. ve Canavar, S. (2020). Bitkilerde tuz toleransının fizyolojik ve biyokimyasal bileşenleri. *Acad. Platf. J. Eng. Sci.* 8(1): 155–174. <https://doi.org/10.21541/apjes.541620>
- Doran, J.W. ve Zeiss, M.R. (2000). Soil health and sustainability: managing the biotic component of soil quality. *Appl. Soil Ecol.* 15(1): 3–11. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00067-6](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00067-6)
- El-Ramady, H., Hajdú, P., Törös, G., Badgar, K., Llanaj, X., Kiss, A., Abdalla, N., Omara, A.E.-D., Elsakhawy, T., Elbasiouny, H., Elbehiry, F., Amer, M., El-Mahrouk, M.E. ve Prokisch, J. (2022). Plant nutrition for human health: a pictorial review on plant bioactive compounds for sustainable agriculture. *Sustainability* 14(14): 8329. <https://doi.org/10.3390/su14148329>
- Emirhüseyinoğlu, A., Koç Özerson, Z. ve Alphan, M.E. (2025). Fonksiyonel besinlerin oksidatif stres üzerine etkileri. *Atlas J. Med.* 5(12): 62–69. <https://doi.org/10.54270/atljm.2025.75>
- FAO. (2021). The state of the world's land and water resources for food and agriculture – systems at breaking point. *Synthesis report 2021*. Rome. <https://doi.org/10.4060/cb7654en>
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N. ve ark. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron. Sustain. Dev.*, 29: 185–212. <https://doi.org/10.1051/agro:2008021>
- Foyer, C.H. ve Noctor, G. (2011). Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub. *Plant Physiol.* 155(1): 2–18. <https://doi.org/10.1104/pp.110.167569>
- Generalova, A., Davidova, S. ve Satchanska, G. (2025). The mechanisms of lead toxicity in living organisms. *J. Xenobiotics* 15(5): 146. <https://doi.org/10.3390/jox15050146>
- Gill, S.S. ve Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.* 48(12): 909–930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>
- Glick, B.R. (2012). Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. *Scientifica* 2012: 963401. <https://doi.org/10.6064/2012/963401>
- Gülçin, İ. (2025). Antioxidants: a comprehensive review. *Arch. Toxicol.* 99(5): 1893–1997. <https://doi.org/10.1007/s00204-025-03997-2>
- Guo, W., Xing, Y., Luo, X., Li, F., Ren, M. ve Liang, Y. (2023) Reactive oxygen species: a crosslink between plant and human eukaryotic cell systems. *Int. J. Mol. Sci.* 24(17): 13052. <https://doi.org/10.3390/ijms241713052>
- Gutjahr, C. ve Paszkowski, U. (2013). Multiple control levels of root system remodeling in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Front. Plant Sci.* 4: 204. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00204>
- Gupta, B. ve Huang, B. (2014). Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization. *Int. J. Genomics* 2014: 701596. <https://doi.org/10.1155/2014/701596>
- Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M.H.M.B., Zulfiqar, F., Raza, A., Mohsin, S.M., Mahmud, J.A., Fujita, M. ve Fotopoulos, V. (2020). Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: revisiting the crucial role of a universal defense regulator. *Antioxidants* 9(8): 681. <https://doi.org/10.3390/antiox9080681>
- İriş, C. ve Çınar, M. (2019). Antioksidan vitaminler ve ağır metal toksisitesi üzerine etkileri. *Vet. Farmakol. Toksikol. Derneği Bülteni* 10(3): 135–151. <https://izlik.org/JA34DB85RW>
- Ishfaq, M., Wang, Y., Yan, M., Wang, Z., Wu, L., Li C. ve Li, X. (2022). Physiological essence of magnesium in plants and its widespread deficiency in the farming system of China. *Front. Plant Sci.* 13: 802274. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.802274>
- Işık Çakmakçı, S. ve Güner, S. (2024). Kuraklık stresine maruz bırakılan doğu kayını (*Fagus orientalis* Lipsky.) orijinlerinde bazı stres parametrelerinin araştırılması. *Artvin Çoruh Üniversitesi Orman Fakültesi Derg.* 25(1): 86–94. <https://doi.org/10.17474/artvinofd.1433806>
- Kaplan, M., Yılmaz, E., Maltaş, A., Torun, S. ve Namal, E.R. (2022). Effect of fertigation with different pH and EC levels on selected physical soil properties. *Mediterr. Agric. Sci.* 35(2): 105–111. <https://doi.org/10.29136/mediterranean.1056911>
- Karabulut, H. ve Gülay, M.Ş. (2016). Serbest radikaller. *Mehmet Akif Ersoy Üniversitesi Sağlık Bilimleri Enstitüsü Derg.* 4(1). <https://izlik.org/JA78KC42XX>
- Karaca, K., Maral Gül, D. ve Eltem, R. (2026). Trichoderma: bitki sağlığını ve tarımsal sürdürülebilirliği destekleyen çok yönlü bir mantar genusu. *Mantar Derg.* 17(1): 77–98. <https://doi.org/10.30708/mantar.1840153>
- Kireççi, O.A. (2018). Bitkilerde enzimatik ve enzimatik olmayan antioksidanlar. *Bitlis Eren Üniversitesi Fen Bilimleri Derg.* 7(2): 473–483. <https://doi.org/10.17798/bitlisfen.463251>

- Kop Durmuş, Ö.T. ve Özdemir, N. (2023). Organik polimer ve bazı tarımsal artık uygulamalarının bazı toprak özellikleri ve buğday bitkisinde verime etkileri. *Toprak Bilimi ve Bitki Besleme Derg.* 11(2): 122–131. <https://doi.org/10.33409/tbbbd.1300362>
- Lal, R. (2015). Restoring soil quality to mitigate soil degradation. *Sustainability* 7(5): 5875–5895. <https://doi.org/10.3390/su7055875>
- Marschner, P. (2012.) Marschner's mineral nutrition of higher plants (3rd ed.). *Academic Press*. <https://doi.org/10.1016/C2009-0-63043-9>
- Mititelu, M., Neacșu, S.M., Busnatu, Ș.S., Scafa-Udriște, A., Andronic, O., Lăcraru, A.E., Ioniță-Mîndrican, C.B., Lupuliasa, D., Negrei, C. ve Olteanu, G. (2025). Assessing heavy metal contamination in food: implications for human health and environmental safety. *Toxics* 13(5): 333. <https://doi.org/10.3390/toxics13050333>
- Mittler, R. (2017). ROS are good. *Trends Plant Sci.* 22(1): 11–19. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.08.002>
- Mohamed, H.I., Ullah, I., Toor, M.D., Tanveer, N.A., Din, M.M.U., Basit A., Sultan, Y., Muhammad, M. ve Rehman, M.U. (2025). Heavy metals toxicity in plants: understanding mechanisms and developing coping strategies for remediation: a review. *Bioresour.Bioprocess.* 12(1): 95. <https://doi.org/10.1186/s40643-025-00930-4>
- Mohanta, T.K., Mohanta, Y.K., Kaushik, P. ve Kumar, J. (2024). Physiology, genomics, and evolutionary aspects of desert plants. *J. Adv. Res.* 58: 63–78. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2023.04.019>
- Munns, R. ve Tester, M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59: 651–681. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>
- Nievolá, C.C., Carvalho, C.P., Carvalho, V. ve Rodrigues, E. (2017). Rapid responses of plants to temperature changes. *Temperature (Austin)* 4(4): 371–405. <https://doi.org/10.1080/23328940.2017.1377812>
- Öner, E., Belge, Kurutas E., Demirhan, İ. ve Güngör, M. (2022). Bitki ekstrelerinde oksidatif stres biyobelirteçleri için yöntem performansının değerlendirilmesi ve biyolojik varyasyonlar: metot validasyon çalışması. *Kahramanmaraş Sütçü İmam Üniversitesi Tarım ve Doğa Derg.* 25(5): 965–973. <https://doi.org/10.18016/ksutarimdogavi.997048>
- Özbolat, G. ve Tuli, A. (2016). Ağır metal toksisitesinin insan sağlığına etkileri. *Arşiv Kaynak Tarama Derg.* 25(4): 502–521. <https://doi.org/10.17827/aktd.253562>
- Özer, H., Karadoğan, T. ve Oral, E. (2013) Bitkilerde su stresi ve dayanıklılık mekanizması. *Atatürk Üniversitesi Ziraat Fakültesi Derg.* 28(3). <https://izlik.org/JA93KP57FT>
- Rengel, Z. (2011). Soil pH, soil health and climate change. Şu eserde: *Soil Health and Climate Change*, s. 69–85. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20256-8_4
- Sevgi, B. ve Leblebici, S. (2023). Tuz stresinin bitkiler üzerindeki etkileri ve geliştirilen tolerans mekanizmaları. *Düzce Üniversitesi Bilim ve Teknoloji Derg.* 11(3): 1498–1516. <https://doi.org/10.29130/dubited.1171221>
- Shadfar, S., Parakh, S., Jamali, M.S. ve Atkin, J.D. (2023). Redox dysregulation as a driver for DNA damage and its relationship to neurodegenerative diseases. *Transl. Neurodegener.* 12(1): 18. <https://doi.org/10.1186/s40035-023-00350-4>
- Shahid, M., Dumat, C., Khalid, S., Schreck, E., Xiong, T. ve Niazi N.K. (2017). Foliar heavy metaluptake, toxicity and detoxification in plants: a comparison of foliar and root metal uptake. *J. Hazard. Mater.* 325: 36–58. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2016.11.063>
- Sharma, A., Shahzad, B., Rehman, A., Bhardwaj, R., Landi, M. ve Zheng, B. (2019). Response of phenylpropanoid pathway and the role of polyphenols in plants under abiotic stress. *Molecules* 24(13): 2452. <https://doi.org/10.3390/molecules24132452>
- Sezen, G. ve Küçük, Ç. (2023). Mısır (*Zea mays* L.) ve mercimek (*Lens culinaris* Medik) gelişimi üzerine *Microcystis viridis* ve *Aphanizomenon gracile* karışımının etkisi. *Commagene J. Biol.* 7(2): 141–146. <https://doi.org/10.31594/commagene.1396910>
- Sies, H. (2017). Hydrogen peroxide as a central redox signaling molecule in physiological oxidative stress: oxidative eustress. *Redox Biol.* 11: 613–619. <https://doi.org/10.1016/j.redox.2016.12.035>
- Smirnoff, N. (2018). Ascorbic acid metabolism and functions: a comparison of plants and mammals. *Free Radic. Biol. Med.* 122: 116–129. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2018.03.033>
- Vessey, J.K. (2003). Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant Soil* 255: 571–586. <https://doi.org/10.1023/A:1026037216893>
- Yavaş, İ. ve Emek, Y. (2021). Bitkilerin abiyotik stres koşullarıyla başa çıkmasına yardımcı strigolaktonlar. *Avrupa Bilim ve Teknoloji Derg.* 31: 686–690. <https://doi.org/10.31590/ejosat.1009438>
- Yıldız, M., Kaya, F. ve Terzi, H. (2020.) Kuraklık stresi ve bitki proteomik. *Gümüşhane Üniversitesi Fen Bilimleri Derg.* 10(1): 286–297. <https://doi.org/10.17714/gumusfenbil.568384>
- Zhou, L., Ullah, F., Zou, J. ve Zeng X. (2025). Molecular and physiological responses of plants that enhance cold tolerance. *Int. J. Mol. Sci.* 26(3): 1157. <https://doi.org/10.3390/ijms26031157>