

**KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

**TUZ STRESİNE MARUZ BIRAKILAN ARPA (*Hordeum vulgare* L.)
ÇEŞİTLERİNDE SALİSİLİK ASİT MUAMELESİNİN İÇSEL
FİTOHORMONLAR DÜZEYİNDE FİZYOLOJİK VE BİYOKİMYASAL
ETKİLERİNİN ARAŞTIRILMASI**

DOKTORA TEZİ

Biyolog Hülya TORUN

NİSAN 2012

TRABZON

KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

TUZ STRESİNE MARUZ BIRAKILAN ARPA (*Hordeum vulgare* L.)
ÇEŞİTLERİNDE SALİSİLİK ASİT MUAMELESİNİN İÇSEL
FİTOHORMONLAR DÜZEYİNDE FİZYOLOJİK VE BİYOKİMYASAL
ETKİLERİNİN ARAŞTIRILMASI

Biyolog Hülya TORUN

Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsünde
“DOKTOR (BİYOLOJİ)”
Unvanı Verilmesi İçin Kabul Edilen Tezdir.

Tezin Enstitüye Verildiği Tarih : 27.03.2012
Tezin Savunma Tarihi : 27.04.2012

Tez Danışmanı : Prof. Dr. Faik Ahmet AYZAZ

Trabzon 2012

Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü

Biyoloji Ana Bilim Dalında

Hülya TORUN tarafından hazırlanan

**TUZ STRESİNE MARUZ BIRAKILAN ARPA (*Hordeum vulgare* L.)
ÇEŞİTLERİNDE SALİSİLİK ASİT MUAMELESİNİN İÇSEL
FİTOHORMONLAR DÜZEYİNDE FİZYOLOJİK ve BİYOKİMYASAL
ETKİLERİNİN ARAŞTIRILMASI**

**başlıklı bu çalışma, Enstitü Yönetim Kurulunun 27 / 03 / 2012 gün ve 1450 sayılı
kararıyla oluşturulan jüri tarafından yapılan sınavda**

DOKTORA TEZİ

olarak kabul edilmiştir.

Jüri Üyeleri

Başkan : Prof. Dr. İsmail TÜRKAN

Üye : Prof. Dr. Faik Ahmet AYAZ

Üye : Prof. Dr. Atalay SÖKMEN

Üye : Prof. Dr. Ahmet ÇOLAK

Üye : Prof. Dr. Asım KADIOĞLU

Prof. Dr. Sadettin KORKMAZ

Enstitü Müdürü

ÖNSÖZ

Tez çalışmam süresince gerek konu seçimim gerekse bilgi, beceri ve yol gösterici olma özelliği ile her daim yanımda olan ve desteklerini esirgemeyen değerli danışman hocam Sayın Prof. Dr. Faik Ahmet AYZAZ'a en derin saygılarımı ve teşekkürlerimi sunuyorum. Çalışmalarımın gelişmesi açısından benimle değerli bilgi ve görüşlerini paylaşan tez izleme jüri üyelerim Sayın Prof. Dr. Atalay SÖKMEN ve Sayın Prof. Dr. Ahmet ÇOLAK'a şükranlarımı sunarım. Hormon analizlerim için bana laboratuvar imkanlarını sonsuz şekilde sunan Çek Cumhuriyeti, Palacky Üniversitesi, Bitki Büyüme Düzenleyicileri Laboratuvarı Bölüm Başkanı Sayın Prof. Dr. Miroslav STRNAD'a ve UPLC/MS cihazı ile hormon analizlerim ve sonuçların değerlendirilmesinde hiçbir yardımı esirgemeyen Biyoanalitik Grup Başkanı Sayın Dr. Ondřej NOVÁK'a ve gerek laboratuvar içinde metot ve sonuç değerlendirmeleri esnasında gerekse laboratuvar dışında manevi desteklerini benden esirgemeyen başta Sayın Dr. Jiří GRÚZ ve Sayın Dr. Eva HÉNYKOVÁ olmak üzere diğer laboratuvar çalışanları ve arkadaşlarıma sonsuz teşekkürlerimi sunuyorum. Ayrıca, lisans hayatımdan bu yana biyoloji alanında yetişmemi sağlayan tüm KTÜ Biyoloji Bölümü hocalarıma teşekkür ediyorum. Arpa tohumlarının temini için Anadolu ve Ege Tarımsal Araştırma Enstitüleri'ne de teşekkürü borç bilirim. Arpa çeşitlerinin ploidi seviyelerinin belirlenmesinde yardımlarını esirgemeyen değerli hocam Sayın Prof. Dr. Sema AYZAZ'a ve arkadaşım Ebru BAYRAK'a şükranlarımı sunuyorum. Manevi katkılarından dolayı Bitki Fizyolojisi ve Biyokimyası Laboratuvarı üyelerine de teşekkür ediyorum. Doktora eğitimim süresince, 2211-Yurtiçi Doktora Burs Programı kapsamında bana sağladıkları burs olanaklarından dolayı TÜBİTAK Bilim İnsanı Destekleme Daire Başkanlığı'na minnettarlığımı sunarım. Son olarak, akademik hayatım boyunca manevi olarak her an yanımda olduğunu bildiğim sevgili babam Kemal TORUN'a, bana sonsuz sabır, şefkat ve destek veren sevgili annem Nilgün TORUN'a, uzun süren ekstraksiyon zamanlarında bana verdiği yardımlardan dolayı sevgili kardeşim Tuğçe TORUN'a ve cesaretlendirmeleri ile bana katkıda bulunan sevgili kardeşim Yusuf TORUN'a ve her daim yanımda olan sevdiklerime tüm kalbimle teşekkür ediyorum.

Hülya TORUN
Trabzon 2012

TEZ BEYANNAMESİ

Doktora tezi olarak sunduđum ‘‘Tuz Stresine Maruz Bırakılan Arpa (*Hordeum vulgare* L.) eřitlerinde Salisilik Asit Muamelesinin İsel Fitohormonlar Dzeyinde Fizyolojik ve Biyokimyasal Etkilerinin Araıtırılması’’ bařlıklı bu alıřmayı bařtan sona kadar danıřmanım Prof. Dr. Faik Ahmet AYZ’ın sorumluluđunda tamamladıđımı verileri ve rnekleri kendim topladıđımı, analizleri laboratuarlarda yaptıđımı, bařka kaynaklardan aldıđım bilgileri metinde ve kaynakada eksiksiz olarak gsterdiđimi, alıřma srecinde bilimsel araıtırma ve etik kurallara uygun olarak davrandıđımı ve aksinin ortaya ıkması durumunda her trl yasal sonucu kabul ettiđimi beyan ederim. 02/05/2012

Hlya TORUN

İÇİNDEKİLER

	<u>Sayfa No</u>
ÖNSÖZ.....	III
TEZ BEYANNAMESİ.....	IV
İÇİNDEKİLER.....	V
ÖZET	VIII
SUMMARY	IX
ŞEKİLLER DİZİNİ.....	X
TABLolar DİZİNİ.....	XII
SEMBOLLER DİZİNİ.....	XIII
1. GENEL BİLGİLER	1
1.1. Giriş.....	1
1.2. Tuz Stresinin Bitkiler Tarafından Algılanması.....	3
1.3. Tuz Stresinin Neden Olduğu Birincil ve İkincil Etkiler	5
1.3.1. İyonik ve Ozmotik Stres	6
1.3.2. Oksidatif Stres	6
1.3.2.1. Reaktif Oksijen Türleri	7
1.3.2.2. Hücrede ve Hücre Dışı Ortamda ROS'ların Oluşumu	8
1.4. Tuz Tolerans Mekanizmaları.....	9
1.4.1. İyonların Bölmelendirilmesi.....	10
1.4.2. Ozmolitlerin (Uyumlu Çözünenler) Biyosentezi.....	10
1.4.3. Antioksidan Enzim Sistemlerin Aktivitesi	11
1.4.3.1. Süperoksit Dismutaz Enzimi	12
1.4.3.2. Peroksidaz Enzimi	12
1.4.3.3. Katalaz Enzimi.....	12
1.4.3.4. Askorbat Peroksidaz Enzimi.....	13
1.4.4.5. Glutasyon Redüktaz Enzimi.....	13
1.4.4. Bitki Hormonlarının İndüksiyonu.....	13
1.5. Salisilik Asit.....	15
1.6. Salisilik Asidin Bitkilerde Büyüme ve Gelişmedeki Rollerini.....	16
1.7. Salisilik Asit Biyosentezi.....	18

1.8.	Salisilik Asidin Metabolizması.....	20
1.9.	<i>Hordeum vulgare</i> L. (Arpa).....	21
2.	YAPILAN ÇALIŞMALAR.....	24
2.1.	Bitki Materyalinin Sağlanması ve Yetiştirilmesi.....	24
2.2.	Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde Ploidi Seviyelerinin Belirlenmesi.	24
2.3.	Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde Büyüme Parametrelerinin Belirlenmesi.....	25
2.4.	Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde Nispi Su İçeriklerinin Belirlenmesi	25
2.5.	Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde Fotosentetik Pigment İçeriklerinin Belirlenmesi	26
2.6.	Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde Elektrolit Sızıntısının Belirlenmesi	26
2.7.	Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde Prolin Miktarının Belirlenmesi	26
2.8.	Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde Antioksidan Enzim Aktivitelerinin Belirlenmesi	27
2.8.1.	Enzim Özütlelerinin Hazırlanması	27
2.8.2.	Süperoksit Dismutaz (SOD; EC 1.15.1.1) Aktivitesinin Tayini.....	27
2.8.3.	Peroksidaz (POX; EC 1.11.1.7) Aktivitesinin Tayini.....	27
2.8.4.	Katalaz (CAT; 1.11.1.6) Aktivitesinin Tayini	28
2.8.5.	Askorbat Peroksidaz (APX; 1.11.1.11) Aktivitesinin Tayini	28
2.8.6.	Glutasyon Redüktaz (GR; EC 1.6.4.2) Aktivitesinin Tayini	28
2.9.	Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde İçsel Hormon Miktarlarının Belirlenmesi.....	29
2.9.1.	Indol-3-Asetik Asit (IAA) Tayini.....	29
2.9.2.	Sitokinin (<i>t</i> -Zeatin) Tayini	30
2.9.3.	Absisik Asit (ABA) Tayini	30
2.9.4.	Jasmonik Asit (JA) Tayini	31
2.9.5.	Etilen Tayini	31
2.10.	İstatiksel Analizler.....	32
3.	BULGULAR	33
3.1.	Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerine Ait Büyüme Parametreleri	33

3.2.	Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerine Ait Nispi Su İçerikleri.....	37
3.3.	Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerine Ait Fotosentetik Pigment İçerikleri.....	38
3.4.	Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerine Ait Elektrolit Sızıntı Değerleri.....	41
3.5.	Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerine Ait Prolin İçerikleri.....	42
3.6.	Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerine Ait Antioksidan Enzim Aktiviteleri.....	43
3.6.1.	Süperoksit Dismutaz (SOD) Enzimi.....	43
3.6.2.	Guaiakol Peroksidaz (POX) Enzimi.....	45
3.6.3.	Katalaz (CAT) Enzimi.....	47
3.6.4.	Askorbat Peroksidaz (APX) Enzimi.....	49
3.6.5.	Glutasyon Redüktaz (GR) Enzimi.....	51
3.7.	Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerine Ait İçsel Hormon Miktarları.....	53
3.7.1.	Indol-3-Asetik Asit (IAA).....	53
3.7.2.	<i>t</i> -Zeatin (<i>tZ</i>).....	55
3.7.3.	Absisik Asit (ABA).....	56
3.7.4.	Jasmonik Asit (JA).....	58
3.7.5.	Etilen.....	60
4.	TARTIŞMA.....	62
5.	SONUÇLAR.....	81
6.	ÖNERİLER.....	83
7.	KAYNAKLAR.....	85

ÖZGEÇMİŞ

Doktora Tezi

ÖZET

TUZ STRESİNE MARUZ BIRAKILAN ARPA (*Hordeum vulgare* L.) ÇEŞİTLERİNDE
SALİSİLİK ASİT MUAMELESİNİN İÇSEL FİTOHORMONLAR DÜZEYİNDE
FİZYOLOJİK VE BİYOKİMYASAL ETKİLERİNİN ARAŞTIRILMASI

Hülya TORUN

Karadeniz Teknik Üniversitesi
Fen Bilimleri Enstitüsü
Biyoloji Anabilim Dalı

Danışman: Prof. Dr. Faik Ahmet AYZAZ
2012, 104 Tez Sayfa

Bu çalışmada, arpanın (*Hordeum vulgare* L.; 2n=14) Akhisar-98, Erginel-90 ve Kalaycı-97 çeşitlerinin yaprak ve köklerinde, salisilik asit (SA)'ın tuz stresi altında büyüme parametreleri, yaprak bağıl su içeriği (RWC) ve fotosentetik pigment içeriği, prolin miktarı, süperoksit dismutaz (SOD), peroksidaz (POX), katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX) ve glutatyon redüktaz (GR) gibi antioksidant enzimlerin aktiviteleri ve indol-3-asetik asit (IAA), *t*-zeatin, absisik asit (ABA), jasmonik asit (JA) ve etilen gibi içsel fitohormonların miktarları üzerine etkileri araştırılmıştır. SA, arpa çeşitlerinde tuz stresinin büyüme parametreleri, bitkilerin su ve fotosentetik pigment içeriklerinde oluşturduğu azalmayı iyileştirmiştir. Ozmotik düzenlemede görev alan prolin amino asidinin tolerant çeşitlerde fazla biriktiği belirlenmiş ve SA'nın ozmotoleransı arttırdığı bulunmuştur. Tuz stresinin şiddeti artarken Kalaycı'da SOD ve POX, Erginel'de GR ve Akhisar'da da CAT enzimlerinin aktiviteleri artmıştır. SA uygulamasının CAT aktivitesinin azalmasına neden olmasından dolayı ABA seviyesi ile aralarında bağlantı belirlenmiştir. Tuza hassas olan çeşitlerde IAA seviyesi daha yüksek bulunurken *tZ*'nin aynı şekilde azaldığı ve aralarında antagonist bir ilişki belirlenmiştir. SA uygulaması ile tuzun şiddetinin artması sonucu azalan su içeriği ile ilişkili olarak ABA seviyesinde artış ve JA seviyesinde azalma kaydedilmiştir. Sonuç olarak, NaCl ve/veya ekzojenik SA'nın arpa çeşitleri arasında özellikle stres öncesi uygulama ile tuz stresine daha yüksek tolerans kazanıldığı ortaya konulmuştur. Bu sonuçlar, tuz stresine karşı Kalaycı çeşidinin en tolerant, Akhisar çeşidinin ise en hassas olduğunu göstermiştir.

Anahtar Kelimeler: *Hordeum vulgare*, Salisilik asit, Tuz stresi, Antioksidan enzimler, Fitohormonlar

PhD. Thesis

SUMMARY

THE INVESTIGATION of PHYSIOLOGICAL and BIOCHEMICAL EFFECTS at ENDOGENOUS PHYTOHORMONE LEVELS of SALICYLIC ACID TREATMENT in BARLEY (*Hordeum vulgare* L.) CULTIVARS EXPOSED to SALT STRESS

Hülya TORUN

Karadeniz Technical University
The Graduate School of Natural and Applied Sciences
Biology Graduate Program

Supervisor: Prof. Dr. Faik Ahmet AYZAZ
2012, 104 Pages

In the present study, the effects of salicylic acid (SA) on growth parameters, leaf relative water content (RWC), photosynthetic pigment contents, proline contents, antioxidant enzymes including superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POX), catalase (CAT), ascorbate peroxidase (APX) and glutathione reductase (GR) and endogenous phytohormones including indole-3-acetic acid (IAA), *t*-zeatine, abscisic acid (ABA), jasmonic acid (JA) and ethylene were investigated in leaves and roots of Akhisar-98, Erginel-90 ve Kalaycı-97 cultivars of barley (*Hordeum vulgare* L.; 2n=14) under salt stress. SA alleviated salt-induced decreases in growth parameters, contents of water and photosynthetic pigment of barley cultivars. It was determined that the amino acid proline involved in osmotic adjustment was more accumulated in tolerant cultivars than susceptible and SA application was found to increase osmotolerance. While the severity of the salt stress increased, SOD and POX activities in Kalaycı, GR activity in Erginel and CAT activity in Akhisar were also increased. Due to the fact that SA treatment caused decreasing of CAT activity, the connection was determined between ABA levels and SA. When IAA levels were found to be high in salt sensitive cultivars, in a similar manner *tZ* decreased and, the antagonist relation was determined between them. With SA treatment, as a result of increasing concentrations of salt intensity in relation with decreasing water content, increment in ABA and decline in JA levels were recorded. Eventually, it was exhibited that NaCl and/or exogenous SA induced the achievement more tolerance to salt at especially application before salt stress. These findings indicated that Kalaycı was more tolerant and Akhisar was more susceptible to salt stress.

Key Words: *Hordeum vulgare*, Salicylic acid, Salt stress, Antioxidant enzymes, Phytohormone

ŞEKİLLER DİZİNİ

	<u>Sayfa No</u>
Şekil 1.1. İyon dengesinin SOS sinyal iletim yolu, tuz stresi ve kalsiyum düzeyleri tarafından düzenlenmesi..	5
Şekil 1.2. Bitkide tuz stresi ile ilgili olan biyokimyasal fonksiyonlar	9
Şekil 1.3. Salisilik asidin kimyasal formülü.	16
Şekil 1.4. Katalaz enziminin salisilik asit tarafından inhibisyonu	18
Şekil 1.5. Bitkilerde salisilik asit biyosentezinin metabolik yolu	19
Şekil 1.6. Bitkilerde salisilik asit biyosentez ve metabolizması	21
Şekil 2.1. 21 günlük kontrol grubuna ait <i>Hordeum vulgare</i> L. cv. Erginel	24
Şekil 2.2. Hormonların saflaştırılmasında kullanılan kolonlar ve yerleştirildiği düzenek	28
Şekil 2.3. Etilen ölçümü için plastik torbalara yerleştirilen arpa çeşitleri	30
Şekil 3.1 Akhisar arpa çeşidine ait morfolojik görünüm.	35
Şekil 3.2. Erginel arpa çeşidine ait morfolojik görünüm	36
Şekil 3.3. Kalaycı arpa çeşidine ait morfolojik görünüm	36
Şekil 3.4. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki nispi su içerikleri	37
Şekil 3.5. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin klorofil-a değişimi	39
Şekil 3.6. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin klorofil-b değişimi	39
Şekil 3.7. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin toplam karotenoid değişimi	40
Şekil 3.8. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin elektriksel sızıntı değerleri (%)	41
Şekil 3.9. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki prolin değişimi	42
Şekil 3.10. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki prolin değişimi	43
Şekil 3.11. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki süperoksit dismutaz aktivitesi	44
Şekil 3.12. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki süperoksit dismutaz aktivitesi.	45

Şekil 3.13. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki guaiakol peroksidaz aktivitesi	46
Şekil 3.14. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki guaiakol peroksidaz aktivitesi	47
Şekil 3.15. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki katalaz aktivitesi.	48
Şekil 3.16. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki katalaz aktivitesi.	49
Şekil 3.17. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki askorbat peroksidaz aktivitesi.....	50
Şekil 3.18. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki askorbat peroksidaz aktivitesi.	51
Şekil 3.19. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki glutatyon redüktaz aktivitesi.....	52
Şekil 3.20. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki glutatyon redüktaz aktivitesi.	52
Şekil 3.21. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki indol-3-asetik asit değişimi.....	54
Şekil 3.22. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki indol-3-asetik asit değişimi.	54
Şekil 3.23. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki <i>t</i> -zeatin değişimi.	55
Şekil 3.24. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki <i>t</i> -zeatin değişimi.	56
Şekil 3.25. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki absisik asit değişimi.....	57
Şekil 3.26. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki absisik asit değişimi.	58
Şekil 3.27. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki jasmonik asit değişimi.	59
Şekil 3.28. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki jasmonik asit değişimi.	60
Şekil 3.29. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin etilen değişimi.....	61

TABLolar DİZİNİ

Sayfa No

Tablo 3.1. Tuz Stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerindeki arpa çeşitlerinde (Akhisar, Erginel ve Kalaycı) gövde (G.U.) ve kök uzunlukları (K.U.), gövde (G.Y.A.) ve kök yaş ağırlıkları (K.Y.A.) ile gövde (G.K.A.) ve kök kuru ağırlıkları (K.K.A.).....	34
---	----

SEMBOLLER DİZİNİ

ABA	: Absisik Asit
ANOVA	: Analysis of Variance
APX	: Askorbat Peroksidaz
ASA	: Asetilsalisilik Asit
CAT	: Katalaz
EC	: Eletriksel İletkenlik
GR	: Glutasyon Redüktaz
GSGG	: Yükseltgenmiş Glutasyon
GSH	: İndirgenmiş Glutasyon
HPLC	: Yüksek Performanslı Sıvı Kromatografisi
IAA	: Indol Asetik Asit
ICS	: İzokorismat Sentaz
IPL	: İzokorismat Pirüvat Liyaz
JA	: Jasmonik Asit
KA	: Kuru Ağırlık
MS	: Kütle Spektrometresi
NADPH	: Nikotinamid Adenin Dinükleotid Fosfat
NBT	: Nitro Blue Tetrazolium
PAL	: Fenilalanin Amonyum Liyaz
POX	: Peroksidaz
PR	: Patojenik İlişki
PS	: Fotosistem
PVPP	: Polivinilpolipirrolidon
ROS	: Reaktif Oksijen Türleri
RWC	: Nispi Su İçeriği
SA	: Salisilik Asit
SAG	: Asit- β -Glikozit
SGE	: Salisilik Asit Glukoz Esterleri
SOD	: Süperoksit Dismutaz

SOS : Tuza Aşırı Duyarlı
SPSS : Statistical Package for Social Sciences
YA : Yaş Ağırlık

1. GENEL BİLGİLER

1.1 Giriş

Bitkiler yaşamlarını sürdürdükleri alanlarda bir veya birden fazla etkenin, büyüme ve gelişmeyi olumsuz yönde etkileyerek, verim düşüklüğü ile sonuçlanan bir dizi gerilemeye neden olduğu çeşitli olumsuz koşullara maruz kalmaktadırlar. Bu sınırlayıcı faktörlerin başında gelen su kıtlığı ve tarımsal alanlardaki toprak tuzluluğu günümüz tarımının yüz yüze kaldığı en önemli iki abiyotik strestir. Dünya çapında 800 milyon hektardan fazla arazi tuzluluktan halen daha etkilenmektedir (FAO, 2008). Bu miktar dünyadaki toplam arazi alanının % 6'sına denk gelmektedir (Munns ve Tester, 2008). Kuru tarım yapılan 150 milyon hektarlık alanın 32 milyon hektarı çeşitli oranlarda tuzluluk tehdidi altında ve bununla birlikte, 230 milyon hektar sulama yapılmış alanların 45 milyon hektarı ise tuzdan etkilenmektedir (Munns, 2002). Dünyadaki durum böyle iken ekonomik potansiyeli daha çok tarıma dayalı olan ülkemizin yaklaşık 1.4 milyon hektar toprakta tuzluluk sorunu yaşanması (Haktanır vd., 2000) gelecek için endişe vericidir.

Medeniyetin doğuşundan önce ortaya çıkmış olan toprak tuzluluğu, eski Sümer uygarlığının da yıkılma nedenlerinden biridir (Jacobsen ve Adams, 1958). Toprak tuzluluğu çoğunlukla yağışın az, buharlaşmanın ise fazla olduğu yüksek sıcaklık altındaki kurak ve yarı kurak bölgelerde ortaya çıkmaktadır. Toprakların tuzluluk probleminin artmasının nedenleri: *i*) sulama için düşük kalitede su kullanılması, *ii*) kıyı bölgelerde hortumlarla beraber deniz suyunun içe girmesi, *iii*) özellikle kanal-sulama yöntemi kullanılan sulak arazi tarım ekosistemlerinde yetersiz drenaj, *iv*) kurak ve yarı kurak alanlarda yetişen bitkilerin kök bölgelerinde yağışın yetersiz olduğu durularda yüksek evaporasyon ve iyonların süzülmesinin yetersizliğine bağlı tuzların birikimidir. Okyanuslar, tuz gölleri ve tuzlu havzalar da anormal derecede yüksek tuz içeren habitatlardır. Okyanuslardaki aerosol formda olan tuzlar karalardan 100 km içerilere kadar rüzgarlarla taşınmakta ve toprakların tuz içeriklerini arttırmaktadırlar. Ayrıca, toprağın kendi yapısı ve tarımda kullanılan gübreler tuzluluk nedenlerindedir. Özellikle ekilebilir alanlardaki bu şekilde artan tuz birikimi ürün verimi ve kalitesindeki azalmayla beraber ekonomik kayıplara neden olarak küresel anlamda gelecek için daha vahim sonuçlar doğurabilecektir.

Tuzlu toprak, sodyumun (Na^+) özellikle klor (Cl^-) ve sülfatlı (SO_4^{2-}) bileşiklerinin toksik seviyeleri ile karakterize edilmektedir. Dünya çapında, bitki üretiminde en büyük ve en önemli abiyotik streslerden biri olan tuzluluk kelime anlamı ile topraklarda yüksek miktardaki tuzluluğu ifade eden bir terim olsa da, toprak tuzluluğunda en büyük payı sodyum klorür (NaCl) teşkil etmekte ve birçok bitki türü için toksik etki oluşturmaktadır. Tuzlu topraklarda ve sularda sözü edilen iyonlardan başka kalsiyum (Ca^{2+}), magnezyum (Mg^{2+}), potasyum (K^+), karbonat (CO_3^{2-}) ve bikarbonat (HCO_3^-) gibi çözünebilir iyonların varlığı da tuzluluğu arttırmaktadır.

Dünya, litrede yaklaşık 30 g NaCl içeren sulara sahip olması ile tuzlu bir gezegendir (Flowers, 2004). Bu tuzlu çözelti, karaları ve özellikle karalar üzerinde büyüyen ürünleri olumsuz etkilemekte ve gün geçtikçe bu etkileri arttırmaktadır. Yeryüzündeki tuzlanmadan etkilenen karaların yüzölçümü kesin olarak bilinmese de topraklardaki tuzluluk artışının yayılış hızı tarımda ciddi bir tehdit unsurudur (Munns, 2002). Birçok doğal ve kültür bitkisi yüksek konsantrasyonda tuz içeren ortamında yaşamlarını sürdürememektedir. Doğada bitkiler tuzlu ortamlara göstermiş oldukları tolerans bakımından iki grupta toplanmaktadır. Yüksek tuz yoğunluklarından etkilenen ve zarar gören bitkiler olan glikofitler $100\text{-}200 \text{ mmol}^{-1} \text{ NaCl}$ 'e kadar yaşamlarını devam ettirebilirken, yüksek tuz şartlarına adapte olmuş ve bu şartlarda doğal olarak yaşamlarını sürdürebilen halofitler (*Atriplex vesicaria* Benth., *Suaeda maritima* (L.) Dumort. vs.) ise $300 \text{ mmol}^{-1} \text{ NaCl}$ 'den daha yüksek konsantrasyondaki tuzlulukta yaşayabilmektedirler (Zhu, 2007). Yüksek bitkilerin hemen hemen tamamı ve hatta tarım için önemli olan çoğu bitki glikofit bitkiler kapsamında yer almaktadır ve yüksek tuz konsantrasyonlarında yaşayamamaktadır (Lewitt, 1980). Tuzlu ortamlarda yaşayabilme potansiyellerine göre mısır, soğan, limon, marul, fasulye, ceviz, fındık, kayın ve zambak tuza çok duyarlı, domates, pamuk, arpa, karanfil, ihlamur, meşe ve çınar orta derecede toleranslı, palmiye, hurma, söğüt, kavak, şeker pancarı ve gül yüksek toleranslı bitkilerdir. Sonuç olarak, tuzluluk besin kaynakları için bir tehdittir. Günümüzde dünya popülasyonu için mevcut olan besinler yeterli olsa bile, 800 milyondan fazla insan kronik olarak yetersiz beslenmektedir (Conway, 1997). 2001 yılı ortalarında 6.1 milyar olan insan nüfusunun yaklaşık % 50 artması sonucunda 2050 yılında 9.3 milyar olacağı göz önüne alındığında (Flowers, 2004) ekilebilir bitkilerde üretimin artması da zorunlu hale gelmiştir.

Tuz stresi fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler seviyede bitki büyümesi ve verimliliğinde zararlı etkiler meydana getirmektedir (Syeed, 2010; Nazar, 2010). İyonik

stres, ozmotik stres ile hormonal ve besin dengesizliđi gibi ikincil stresler yüksek tuzluluk sebebiyle oluřmaktadır (Messedi vd., 2004; Trkan ve Demiral, 2009). Hcrelerin apoplastlarında yüksek konsantrasyondaki tuz bitkinin yařamını, bymesini ve geliřimini olumsuz ynde etkileyen birincil ve ikincil etkilere sahiptir. İyon toksisitesi ve dengesizliđi ile hiperozmolarite birincil etkilerdendir. Hem Na⁺ hem de Cl⁻ iyonları sitozol ve organellerde meydana gelen olaylar iin indirgeyici etki oluřturmaktadır (Zhu vd., 1998). 0.4 M'dan daha yüksek konsantrasyondaki tuz, protein yapısının devamlılıđı iin gerekli olan hidrofobik-elektrostatik dengeyi bozarak birok enzimi engellemektedir (Wyn Jones ve Pollard, 1983). Diđer taraftan, 0.1 M'lik Na⁺ dođrudan zel biyokimyasal ve fizyolojik sreleri etkilemesi nedeniyle sitotoksiktir (Serrano, 1996). Yksek tuz konsantrasyonları ayrıca hcre geniřlemesini kısıtlayan turgorun azalması veya kaybına neden olan su potansiyelini dřrerek hiperozmotik stres yaratır (Hasegawa vd., 2000; Zhu, 2002). Negatif apoplastik su potansiyeli řiddetli kuraklık esnasında meydana gelen dehidrasyona benzeyen hresel su kaybına neden olabilmektedir.

K⁺'un alınımının engellenmesi, zarda iřlev bozukluđu, fotosentez ve diđer biyokimyasal srelerde aksamalar, reaktif oksijen trlerinin (ROS) oluřumu ve programlanmış hcre lm tuz stresinin ikincil etkileridir (Hasegawa vd., 2000; Rodriguez-Navarro, 2000; Zhu, 2003). K⁺ bitkiler iin gerekli elementlerden biridir ve zellikle dıř ortamdaki konsantrasyon fazla olduđunda hcre ierisine alınmasında Na⁺ ile yařıř halindedir (Rodriguez-Navarro, 2000). Kalsiyum (Ca²⁺), K⁺/Na⁺'un seici birikiminin kontroln ieren eřitli mekanizmalarla Na⁺ toksisitesini azaltmaktadır (Liu ve Zhu, 1998; Rubio vd., 2004). İyonik ve hiperozmotik stresler, bitkilerin hayatta kalmak ve byme ve geliřmeyi yeniden devam ettirmek iin hafifletmek zorunda kaldıđı ikincil metabolik etkilere neden olmaktadır (Hasegawa vd., 2000; Zhu, 2002).

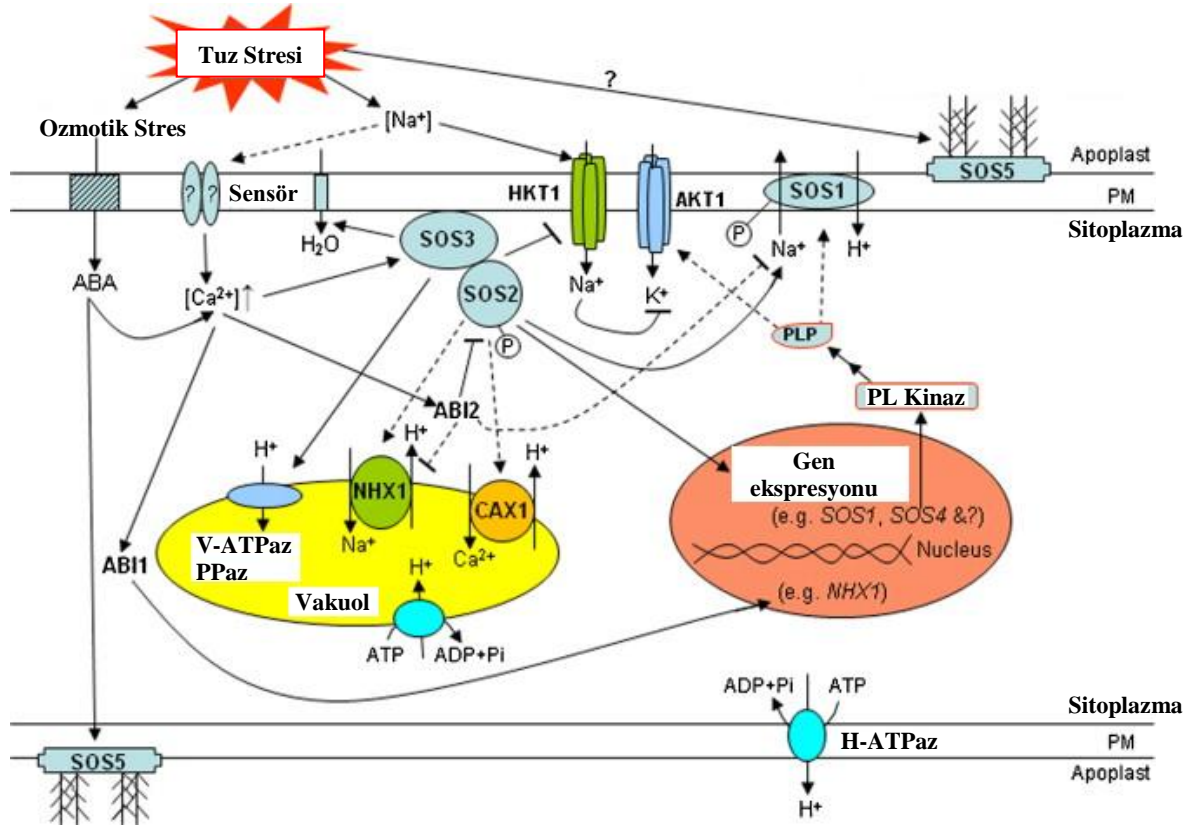
1.2. Tuz Stresinin Bitkiler Tarafından Algılanması

Tuz stresi hresel iyon dengesini ve bununla birlikte ozmotik dengeyi etkilemektedir. Na⁺ ve Cl⁻ iyonlarının ařırısı proteinlerde yapısal deđiřikliklere ve plazma zarının elektriksel potansiyelinde deđiřikliklere sebep olurken, tuz stresine bađlı oluřan ozmotik stres de turgor kaybı ve hcre hacminde deđiřikliklere sebep olmaktadır. Dolayısıyla, bu iyonların ařırısı ve ozmotik stresin teřvik ettiđi turgor deđiřimi tuz stres sinyalinini bařlatır. İyon kanalları/tařıyıcılar ve plazma zarında veya hcre iinde yer alan

iyon bağlayıcı proteinler olası iyon stresi algılayıcılarıdır (Zhu, 2002). Yüksek Na^+ konsantrasyonu altında, Na^+ spesifik olmayan iyon kanallarından hücre içerisine girerek depolarizasyona sebep olmaktadır. Zarın polarizasyonunda meydana gelen değişim tuz stresi sinyalini oluşturarak Ca^{2+} kanallarını aktive etmektedir (Sanders vd., 1999). Ca^{2+} sinyali Na^+ 'un dışarı aktarılmasında ve Na^+/K^+ ayrılmasında ikincil mesajcı olarak görev almaktadır. Turgor kaybı hücre hacminde değişikliğe ve plazma zarının hücre çeperinden geriye çekilmesine neden olmaktadır. Hücre çeperinden plazma zarı ayrıldığı için, zara bağlı reseptör kinazlar, iyon taşıyıcıları/kanalları, hücre çeperi ile temas halinde olan transmembran proteinleri ve integrin proteinleri konformasyonel değişikliklere giderler ve dolayısıyla da bu proteinler ozmotik stresin algılayıcısı olarak iş görürler.

Yüksek tuzluluğa karşı bitkinin verdiği cevapları kontrol eden sinyal yollarının bileşenlerini içeren tuz tolerans belirleyicilerinin aydınlatılması tuz stresinin anlaşılabilmesinde önemli bir gelişme olmuştur (Hasegawa vd., 2000; Zhu, 2002; 2003; Xiong ve Zhu, 2003). Glikofit bir bitki olan *Arabidopsis thaliana* bitkisinde SOS (Salt Overly Sensitive: Tuza Aşırı Duyarlı) yolunun keşfi ile iyon dengesi ve tuz toleransında rol oynayan ve Na^+ 'un herhangi bir hücresel sistemde nasıl algılandığı aydınlatılmıştır (Zhu, 2002). SOS sinyal yolu (Şekil 1.1), hücre içi veya hücre dışında bulunan aşırı miktardaki Na^+ etkisiyle sitoplazmik Ca^{2+} sinyalinin tetiklenmesi sonucu başlatılmaktadır (Sairam ve Tyagi, 2004). SOS sinyal yolunun hedefi iyon taşıyıcılarını aktif hale getirerek iyon dengesini sağlamaktır. Plazma zarındaki Na^+/H^+ antiportu olan SOS1 proteini Na^+ 'u algılayıp dışarı atılmasından sorumlu olan muhtemel algılayıcılarından birini oluşturmaktadır (Shi vd., 2002). SOS2 bir serin/treonin protein kinazı (Liu vd., 2000) ve SOS3 de Ca^{2+} sensörü (Liu ve Zhu, 1998) olarak tanımlanmışlardır. Sitozolik Ca^{2+} salınımı, tuz stresinin ilk 5-10 saniyesi içerisinde serbest kalmakta ve 1 ile 10 dakika sürmektedir; bu nedenle de tuz stresinin sinyal iletiminde meydana gelen en erken olaylardan biri olduğu düşünülmektedir (Lynch vd., 1989; Knight vd., 1997). Ca^{2+} düzeyinde oluşan değişim SOS3 tarafından algılandıktan sonra SOS3 SOS2 ile etkileşime girmektedir ve SOS3-SOS2 protein kinaz kompleksini oluşturulmaktadır. Bu oluşum çeşitli iyon taşıyıcılarını aktif hale getirerek veya engelleyerek bitki hücrelerinde aşırı Na^+ birikimini üç farklı mekanizma ile önlemektedir. (Serrano ve Rodriguez, 2002; Zhu, 2003; Mahajan ve Tuteja, 2005): *i*) İyon taşıyıcısı olan SOS1 Na^+/H^+ antiportu aktif hale getirildiğinde sitosoldeki Na^+ 'un dış ortama veya apoplasta geri taşınması sağlanmaktadır (Quintero vd., 2002). *ii*) Düşük afiniteli Na^+/H^+ taşıyıcısı olan HKT1 engellendiğinde

hücre içerisine Na^+ 'un girişi önlenmektedir (Zhu, 2002). *iii*) Vakuole ait Na^+/H^+ antiportu olan NHX aktive edildiğinde Na^+ vakuolde biriktirilir (Gaxiola vd., 1999). Böylelikle Na^+/H^+ taşıyıcısı aktiviteleri düzenlenerek Na^+ seviyesi ayarlanmakta ve iyon dengesi kurularak tuza tolerans sağlanmaktadır (Şekil 1.1).



Şekil 1.1. İyon dengesinin SOS sinyal iletim yolu, tuz stresi ve kalsiyum düzeyleri tarafından düzenlenmesi (Türkan ve Demiral, 2009)

1.3. Tuz Stresinin Neden Olduğu Birincil ve İkincil Etkiler

Toprak çözeltisinde tuz konsantrasyonunun artması ve su potansiyelinin azalması, bitki hücrelerinin ozmotik potansiyelini düşürmekte ve bitkilerde bir dizi tepkinin oluşmasına neden olmaktadır (Glenn, vd., 1997). Tuz stresi yüksek miktarda Na^+ ve Cl^- iyonlarının birikimi, stoma kapanması ve reaktif oksijen türlerinin (ROS) oluşması sonucunda meydana gelen oksidatif stres ile fizyolojik ve biyokimyasal pek çok olayı olumsuz yönde etkilemektedir. ROS'ların aşırı artışı lipid peroksidasyonunu, elektrolit

sızıntıyı, kloroplastlarda hasarı, fotokimyasal reaksiyonların inhibisyonunu ve fotosentezin azalmasını teşvik etmektedir.

1.3.1. İyonik ve Ozmotik Stres

Yüksek tuzluluk, iyon toksisitesi ve dengesizliği ile hiperozmotikliğe neden olmaktadır (Hasegawa vd., 2000; Zhu, 2002). Tuzluluk sonucunda bitkide kendini gösteren tuz stresi de iyonik ve ozmotik stres bileşenlerini meydana getirmekte (Neto, 2008) ve sonuç olarak, büyüme ve gelişme olumsuz yönde etkilenmektedir (Ashraf ve Foolad, 2007).

İyon toksisitesi Cl^- ve Na^+ gibi iyonların fazla miktarda hücre içerisine alınması ile ilgilidir. Yüksek konsantrasyondaki Na^+ , antioksidan enzimlerin azalmasına (Murguia vd., 1995), ozmotik stres sonucunda bitkide su alımının azalmasına (Tarczynski vd., 1993) ve K^+ noksanlığına (Kaya vd., 2002) neden olurken Cl^- iyonları da özellikle NO_3 alınımı engellenerek (Kirkby ve Knight, 1987) bitkilerde iyon dengesizliğine yol açmaktadır.

Ozmotik stres, tuzlu koşullarda kök çevresinde oluşan ozmotik değişimlerle birlikte bitki ve su dengesinin değişimi sonucunda meydana gelmektedir. Düşük ozmotik stres etkisiyle bir bitkinin yaprak ve gövdesinde büyüme dururken, kökler suya ulaşmak amacıyla toprak tabakasının derinliklerine doğru uzamaya devam edebilmektedir (Smith ve Griffiths, 1993). Ozmotik stresin önlenmesi için bitkide ozmotik düzenleme yapılarak hücrede su alımının başlatılıp turgorun yeniden kazanılması sağlanır ve hücre büyümesi devam ettirilir.

1.3.2. Oksidatif Stres

Tuz stresi reaktif oksijen türleri (ROS) olarak adlandırılan süperoksit (O_2^-), hidrojen peroksit (H_2O_2) ve hidroksil radikallerinin (OH^\cdot) oluşumu ile sonuçlanan oksidatif hasara sebep olmaktadır (Türkan ve Demiral, 2009). Mitokondri ve kloroplastlardaki elektron taşınımı ve fotorespirasyon gibi oksijenli olan hücresel süreçler sırasında (Chinnusamy vd., 2004) moleküler oksijenin elektron alarak indirgenmesi ROS'ların oluşmasına neden olmaktadır. ROS'lar normal koşullarda metabolik olaylar esnasında üretilir; ancak düşük konsantrasyonlarda bitkilerin aktivitelerini etkilemezler. ROS'ların miktarındaki aşırı artış

zar lipid peroksidasyonunu, elektrolit sızıntıyı, kloroplastlarda hasarı, fotokimyasal reaksiyonların inhibisyonunu ve fotosentezin azalmasını teşvik etmektedir. ROS'lar stres metabolizmasının toksik ürünleri olmakla beraber aynı zamanda stres sinyali ve strese uyum cevaplarının ayarlanmasında önemli rolü olan bir sinyal transdüksiyon molekülleridir (Miller, 2010).

ROS'lar doğada son derece aktif olup, DNA, pigmentler, proteinler, lipidler ve diğer gerekli hücresel moleküller gibi sayısız molekül ve metabolitlerle etkileşim içerisine girebilmektedirler (Mittler, 2002). DNA ile tepkimeleri baz modifikasyonları, baz delesyonları ve zincir kırılmalarına neden olmaktadır. Proteinler üzerindeki oksidasyonları yapı değişimine neden olduğundan proteinleri proteolitik yıkıma götürmektedir. Hücre zarında lipidlerinin peroksidasyonu sonucu zar yapısının bozulması ile hücrenin ölümüne yol açabilmektedirler. Ortamdaki su miktarı yetersizken bitki daha fazla su kaybetmemek için stomalarını kapatmaktadır. Ancak bu durum, fotosentezde fiksasyon için gerekli olan CO₂ alımının kısıtlanmasına yol açmaktadır. Böylece fotosentezdeki elektron akseptörü NADP⁺ kısıtlı hale gelmekte, ferredoksin NADP yerine oksijeni indirgemekte ve Fotosistem I'in (PS I) elektronları O₂'e transfer olmaktadır. Ozmotik stresin sebep olduğu bu olay kloroplastlarda O₂⁻ radikali oluşumu ile fotooksidatif hasara neden olmaktadır (Mehler reaksiyonu) (Tambussi vd., 2000). Stres koşulları altında ROS'ların artışı fotosentezin elektron taşıma zincirinin aşırı indirgenmesine de neden olmaktadır (Gomez, 2004).

1.3.2.1. Reaktif Oksijen Türleri

Süperoksit radikali (O₂⁻), oksijene bir elektronun aktarılmasıyla oluşmaktadır. Çeşitli dehidrogenazlar ve oksidazlar olmak üzere yüzlerce enzimin katalitik etkisi sırasında ürün olarak süperoksit radikali oluşabilmektedir. Süperoksit radikali kendisi direkt olarak zarar vermez, fakat hidrojen peroksit kaynağı olarak zarar oluşturur. Bu radikalin lipid peroksidasyonu, zar hasarı, hücresel toksisite ve DNA'daki tek zincir kırıklarıyla ilişkisi olduğu belirtilmiştir (Fridovich, 1995).

Hidrojen peroksit (H₂O₂), oksijenin enzimatik olarak iki elektronla indirgenmesi ya da süperoksitlerin enzimatik veya enzimatik olmayan dismutasyon tepkimeleri sonucu oluşmaktadır. Yapısında paylaşılmamış elektron içermediğinden radikal özellik taşımaz. H₂O₂'in oksitleyici bir tür olarak bilinmesinin nedeni demir ve bakır gibi metal iyonlarının

varlığında hidroksil radikalinin öncülü olarak davranmasıdır. H_2O_2 proteinlerdeki hem grubunda bulunan demir ile tepkimeye girerek yüksek oksidasyon düzeyinde reaktif demir formlarını oluşturmaktadır. Ayrıca, Calvin döngüsünün birçok enzimini etkisiz hale getirmekte (Charles ve Halliwell, 1980) ve hücre içi sinyal molekülü olarak görev yapmaktadır.

Hidroksil radikali (OH^\cdot), en aktif ve en toksik oksijen radikali olup üretildiği her yerde birçok molekül ile reaksiyon vermektedir. Özel bir enzim tarafından savuşturulamadıkları için oldukça reaktifler. OH^\cdot radikalinin sebep olduğu en önemli hasar lipidlerin peroksidasyonuna neden olmaktır (Nishiyama vd., 1998). $O_2^{\cdot-}$ ve H_2O_2 hidroksil radikalini oluşturmak üzere tepkimeye girerler (Haber-Weiss reaksiyonu). Normal şartlarda yavaş ilerlemekte olan bu reaksiyon, demir ya da bakır iyonları varlığında hızlanmak suretiyle oksidatif hasarı daha da artabilir (Fenton reaksiyonu) (Smirnov, 1993).



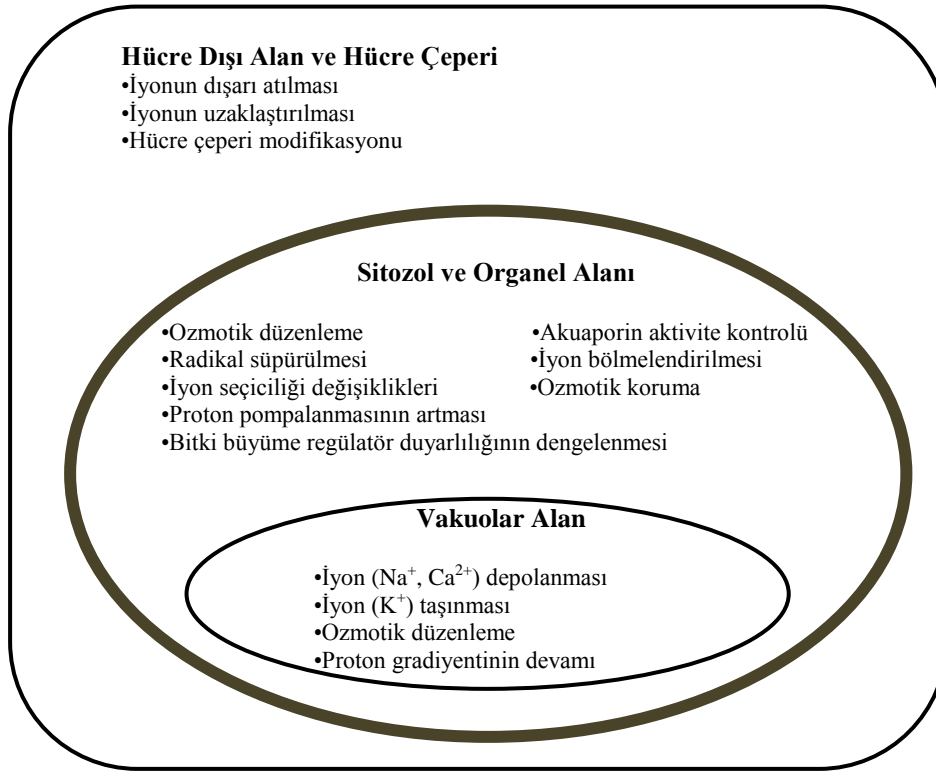
1.3.2.2. Hücrede ve Hücre Dışı Ortamda ROS'ların Oluşumu

Mitokondri ve peroksizomlarda da üretilebilen ROS'ların esas üretim yeri kloroplastlardır (Bartels ve Sunkar, 2005). Tilakoidlerde, PSI ve PSII reaksiyon merkezleri ROS üretiminin gerçekleştiği ana bölgelerdir (Asada, 2006). PS I'de meydana gelen Mehler reaksiyonu sonucunda $O_2^{\cdot-}$ radikalleri oluşmaktadır (Hsu ve Kao, 2003). Hücre içi H_2O_2 düzeyinin en önemli kaynağı peroksizomlardır. Fotorespirasyon esnasında glioksilat, glioksilat oksidaz tarafından H_2O_2 'e dönüştürülür (Noctor vd., 2002). Mitokondri, kloroplast ve peroksizom kadar olmasa da ROS'ların üretim yerleri arasında bulunmaktadır ve mitokondriyel elektron taşınım sistemi ile $O_2^{\cdot-}$ 'ler üretilmektedir.

Tüm bunların yanında, son yıllarda yapılan çalışmalarla H_2O_2 üretilen yerler arasında apoplastın da olduğu ortaya konulmuştur. Plazma zarına bağlı NAD(P)H oksidazlar süperoksit radikali ve hidrojen peroksit üreten enzimlerdir (Sagi, 2006).

1.4. Tuz Tolerans Mekanizmaları

Tuz toleransı, bitkilerin yüksek konsantrasyonda çözünebilir tuzları içeren ortamlarda büyüebilmesi ve hayat döngülerini tamamlama yetenekleridir ve bu durum, bitkinin türüne, yaşadığı ortam ve çevre şartlarına bağlı olarak farklılık gösterir. Tuz stresinin zarar verici etkileri ile başa çıkabilmek için bitkiler birçok biyokimyasal ve moleküler mekanizmalar geliştirmektedirler (Şekil 1.2). Bu biyokimyasal stratejilerden birkaçı şu şekilde sıralanabilmektedir (Parida ve Das, 2005): *i*) tuz iyonlarının seçici olarak biriktirilmesi veya dışarı atılması, *ii*) iyonların kökler tarafından alınması ve yapraklar içerisindeki taşınmasının kontrolü, *iii*) iyonların bölmelendirilmesi, *iv*) uygun osmolitlerin sentezi, *v*) fotosentetik yoldaki değişim, *vi*) membran yapısının değişimi, *vii*) antioksidatif enzimlerin teşviki, *viii*) fitohormonların uyarılması



Şekil 1.2. Bitkide tuz stresi ile ilgili olan biyokimyasal fonksiyonlar (Parida ve Das, 2005)

1.4.1. İyonların Bölmelendirilmesi

Toprak tuzluluğu, hücrelerde iyon dengesini alt üst ettiği için iyon alınımı ve hücrede bölmelendirilmesi bitkinin canlılığının devamı için kritik derecede önemli bir olaydır. İster glikofit ister halofit olsun, bitkiler çok yüksek konsantrasyonlarda tuzu sitoplazmalarında tolere edemezler; bunun yerine ya aşırı miktardaki tuzu vakuolde sınırlandırmakta ya da temel iyonları farklı dokularda bölmelendirmektedirler (Zhu, 2003). Na^+ ve Cl^- iyonlarının her ikisi de sitotoksik olmalarına rağmen ilk olarak hücre içi Na^+ homeostasisi incelenmiştir (Hasegawa vd., 2000; Tester ve Davenport, 2003; Zhu, 2003). Bitki hücrelerinde iyonların dağılımı H^+ -ATPazlar, plazma zarındaki ve tonoplasttaki Na^+/H^+ taşıyıcıları ve Na^+ ve K^+ kanalları tarafından gerçekleştirilir. Özellikle, Na^+ iyonlarının sitoplazmadan uzaklaştırılması veya vakuol içerisinde bölmelendirilmesi tuzlulukla uyarılan Na^+/H^+ antiportörleri tarafından yapılmaktadır (Apse vd., 1999). Tuz stresi uygulanmış transgenik çeltik (Fukuda vd., 1999), *Arabidopsis* (Shi ve Zhu, 2002) ve tütün (Wu vd., 2004) bitkilerinde tonoplast Na^+/H^+ antiportunun aşırı ifade edilmesi sonucu tuz toleransının arttığı rapor edilmiştir. Normal şartlarda yüksek olan sitozolik K^+/Na^+ oranı stresle azalır. Tuzlu şartlarda Na^+ iyonu K^+ ile yarış halindedir. K^+ alınımı için özel taşıma sistemlerinin ifade edilmesi iyonik dengenin sağlanmasına yardımcı olabilmektedir. Hücre içi iyon konsantrasyonlarının düzenlenmesi ile bitkilerin tuza toleransında önemli adım atılmış olmaktadır.

1.4.2. Ozmolitlerin (Uyumlu Çözünenler) Biyosentezi

Tuz stresine maruz kalan bitkilerde gözlenen ozmotik düzenleme, ya inorganik iyonların ya da düşük moleküler ağırlıklı organik maddelerin yüksek konsantrasyonda birikimleri ile meydana gelir. Vakuol hücre genişlemesi için merkez bir organeldir ve iyonların bu organelde birikimi sonucu ozmotik düzenleme kolaylaşmaktadır. Bunun sonucunda, tuzluluktan en az düzeyde etkilenen sitozol ve diğer organeller ile bitkinin büyümeye devam etmesini sağlanmaktadır.

Tuz stresi sonucunda meydana gelen su kaybına karşın bitkiler toleranslarını arttırmak için, sitoplazmada metabolik süreçleri inhibe etmeyen pek çok uyumlu çözünen organik madde (compatible solutes) biriktirmektedirler. Bu uyumlu çözünen organik/ozmoprotektan (ozmotik koruyucu) maddeler bitkileri tuz stresinden: *i*) turgorun

devamlılığına yardımcı olan ozmotik ayarlama, *ii*) reaktif oksijen türlerinin detoksifikasyonu, *iii*) proteinlerin kuarterner yapılarının dengede tutulması ile korumaktadırlar (Yancey vd., 1982; Bohnert ve Jensen, 1996). Ozmolitler, ozmotik ayarlama suyun hücrede tutulmasını kolaylaştırır ve Na⁺'un apoplastta veya vakuolde birikimini sağlarlar. Böylece, hücresel yapılar ve makromoleküller korunmaktadır (Parida ve Das, 2005). Yüksek bitkilerde bulunan ozmolitler, genellikle düşük moleküler ağırlıklı şekerler (fruktoz, sukroz, glukoz), şeker alkoller (mannitol, gliserol, metillenmiş inositol), kompleks şekerler (trehaloz, rafinoz, fruktan), organik asitler, polioller, amino asitler ve amidler, kuarterner amino asit türevleri (glisin betain, β -alaninbetain) ve poliaminler gibi bileşiklerdir.

Yüksek bitkilerde yaygın olarak meydana gelen prolin amino asidi tuz stresi altındaki bitkilerde diğer amino asitlerden fazla miktarda birikmektedir. Birçok bitki, prolini toksik olmayan bir madde ve koruyucu ozmolit olarak tuzluluk şartlarında biriktirmektedir (Singh vd., 2000; Jain vd., 2001). Prolin, ozmotik olarak çok aktif olan kullanılabilir azotun birikimini ve zarın kararlılığını düzenlemekte, ayrıca hücre zarının bozulmasında NaCl'ün etkisini hafifletmektedir. Abiyotik stres altında bitkilerde prolin miktarındaki artışın strese toleransı arttırdığı bilinmektedir (Matysik vd., 2002). NaCl uygulaması ile şeker pancarı, tütün, buğday, mısır, susam ve domates gibi pek çok bitkide prolin içeriğinin arttığı tespit edilmiştir.

Glisin betain, strese maruz kalan bitkilerde en çok bulunan kuarterner amonyum bileşiklerindedir. Kloroplastların düzenlenmesi, tilakoid zarların korunması ve dolayısıyla fotosentetik etkinliğin korunmasında hayati role sahiptir. Ayrıca tuz stresi altında PS II'deki proteinlerin dengede tutulmasını sağlayarak PS II'yi korumaktadır (Ashraf ve Harris, 2004).

1.4.3. Antioksidan Enzim Sistemlerin Aktivitesi

Bitki dokuları stres koşullarında hücreleri ROS etkilerinden korumak için süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), peroksidaz (POX), glutatyon redüktaz (GR) ve askorbat peroksidaz (APX) gibi antioksidan enzimleri ve glutatyon, askorbat, askorbik asit, α -tokoferol ve karotenoidler gibi düşük moleküler ağırlıklı enzimatik olmayan antioksidanları içeren savunma mekanizmasına sahiptirler. Antioksidan sistemler

koordineli bir şekilde ROS'ları süpürmekte veya onları toksikliği daha az olan bileşiklere dönüştürmektedirler.

1.4.3.1. Süperoksit Dismutaz Enzimi

Süperoksit dismutaz (SOD; EC 1.15.1.1) enzimi, süperoksit radikalinin hidrojen peroksit ve oksijene dönüşümünü katalizleyen bir enzimdir (Fridovich, 1986; Bowler, 1992). SOD enziminin aktif bölgesinde bulunan metal kofaktörlerin farklı olmalarına göre Cu/Zn-SOD, Mn-SOD ve Fe-SOD olarak adlandırılan 3 izoenzim bulunmaktadır. Fe-SOD'lar plastitler, Mn-SOD'lar mitokondri ve peroksizom ve Cu/Zn-SOD ise kloroplast, sitoplazma ve hücreler arası boşluklarda bulunmaktadırlar (Tanaka vd., 1999).



1.4.3.2. Peroksidaz Enzimi

Peroksidazlar (POX; EC 1.11.1.7) bitkilerde yaygın olarak bulunan ve hem grubu içeren oksidaz grubu enzimlerdir. Hidrojen verici olarak birçok substratı kullanarak H_2O_2 'i süpürmekte ve kullandıkları substrata göre isimlendirilmektedirler. Guaiakol peroksidaz (GPX) guaiakole olan yüksek özgülüğüne rağmen başka birçok substratı elektron verici olarak kullanabilmektedir. Peroksidazlar hücre çeperinde, vakuolde ve sitozolde bulunmaktadırlar.



1.4.3.3. Katalaz Enzimi

Katalaz (CAT; EC 1.11.1.6), yüksek konsantrasyondaki H_2O_2 'in iki elektronunu kullanarak H_2O ve O_2 'e indirgenmesini katalizleyen tetramerik demir porfirin içeren yüksek molekül ağırlığına sahip bir enzimdir. H_2O_2 'e olan zayıf ilgisi nedeni ile enzimin etkinliği kısıtlanmaktadır (Foyer vd., 1994). Katalaz büyük çoğunlukta peroksizomlarda çok az miktarda da mitokondri matriksinde bulunmaktadır.



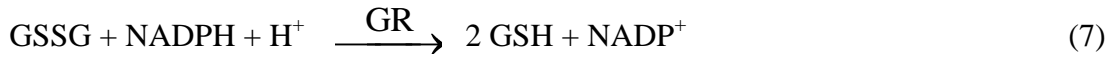
1.4.3.4. Askorbat Peroksidaz Enzimi

Askorbat peroksidaz (APX; EC 1.11.1.11), bitki hücrelerinin sitoplazma ve kloroplastlarında H_2O_2 'in süpürülmesinde görev alır (Asada, 1992). APX, askorbik asidin (ASC) H_2O_2 tarafından oksidasyonunu katalizlemekte ve monodehidroaskorbatı (MDHA) oluşturmaktadır.



1.4.3.5. Glutasyon Redüktaz Enzimi

Glutasyon redüktaz (GR; EC 1.6.4.2), elektron verici olarak NADPH'ı kullanarak yükseltgenmiş glutasyonun (GSSG) indirgenmesini (GSH) katalizleyen enzimdir (Creissen vd., 1994). Antioksidan özelliğinden dolayı GSH, hücrenin antioksidan kapasitesinin devamlılığı için önem teşkil eder. GR, diğer antioksidatif enzimlerle birlikte H_2O_2 'in süpürülmesinde görev almakta ve oksidatif strese karşı tolerans sağlamaktadır (Sairam vd., 1997). NADPH'in kullanılması sonucunda CO_2 fiksasyonu azaldığı zaman, GR NADPH/NADP⁺ oranını ayarlamaya yardımcı olmaktadır. Bu özelliğinden dolayı, ROS'ların süpürülmesinde önemli rol oynadığı kaydedilmiştir (Creissen vd., 1996).



1.4.4. Bitki Hormonlarının İndüksiyonu

Bitki hormonları (fitohormonlar), bitkilerde stres yanıtı olarak meydana gelen sinyal bileşiklerin aktif üyeleridir (Pedranzani vd., 2003). Abiyotik stresler hem fitohormonların seviyelerinde değişimlere hem de bitki büyümesinde azalmalara neden olmaktadır (Morgan, 1990). Sitokininler, giberellinler, oksinler, absisik asit (ABA), etilen ve jasmonik asitler (JA) bitkilerin tuz stresinde ortama alışmasında etkilidirler. Tuz stresli bitkilerde

sitokininler ve giberellik asit seviyelerinde azalma ve ABA seviyesinde artış rapor edilmiştir (Itai vd., 1968; Mizrahi vd., 1971). Bu sonuçlar, tuz stresinin su ilişkileri ve zar geçirgenliğinde değişikliklere neden olduğunun düşünülmesini sağlamaktadır (Karmoker ve Van Steveninck, 1979).

Bitkilerin tuza toleransı açısından en belirgin etki gösteren hormon ABA'dır. ABA, büyüme-gelişme, fotosentez ve asimilasyon ürünlerinin taşınmasında NaCl'ün engelleyici etkisini azaltmaktadır. Bunun yanında, *Mesembryanthemum crystallinum* L. türünde C3'ten CAM'a dönüşümü başlatmaktadır (Thomas vd., 1992). ABA stres şartları altında, stoma bekçi hücrelerinde iyon akışını hızla azaltarak stomanın kapanmasına neden olmaktadır (Parida ve Das, 2005). ABA birikimi ile stomaların kapanması, su kaybını azaltmak üzere gerçekleşir. Tuz stresi altında Ca^{2+} alınımındaki artışın ABA miktarındaki artış ile ilişkili olduğu deneysel araştırmalarla ortaya konulmuştur. Dolayısıyla ABA, dış ortamda bulunan yüksek seviyedeki tuzun taşınımının düzenlenmesini ve zarın kararlılığının devamını sağlamaktadır (Chen vd., 2001).

Indol asetik asit (IAA) doğal bir oksin grubu hormondur ve bitki büyümesinde önemli rollere sahiptir. Hücre genişlemesini, vasküler doku gelişimini ve apikal dominansiyi kontrol etmektedir (Wang vd., 2001). IAA'in tuzluluk altındaki bitkilerde bir cevap oluşturduğu rapor edilmiştir; fakat bitkilerde tuz stresi ile endojen oksin seviyeleri arasındaki ilişki konusunda literatür bilgisi yetersizdir. Tuz stresi altında, IAA içeriğinin değişimi ABA değişimleri ile benzerlik gösterirken (Ribaut ve Pilet, 1991), artan IAA seviyesi büyümedeki azalma ile korelasyon göstermektedir (Ribaut ve Pilet, 1996). Dolayısıyla, tuz stresi koşullarında bitki büyümesindeki azalma hormon dengesinin değişiminin sonucu olabilir. Dıştan uygulanan bitki büyüme düzenleyicileri stresle mücadelede önemli sonuçlar sağlamaktadır. Tüm bunlara zıt olarak, NaCl çeltik (Prakash ve Prathapasanan, 1990) ve domates (Dunlap ve Binzel, 1996) bitkilerinde IAA konsantrasyonunda önemli ölçüde azalmaya neden olmuştur. Sonuç olarak, hormon davranışlarındaki gerçek mekanizmayı anlamak için daha pek çok çalışmaya ihtiyaç duyulduğunu ortaya koymaktadır.

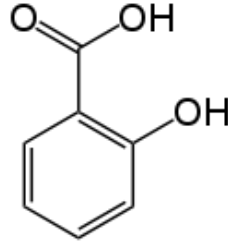
Sitokininler (CKs) bitkilerde hücre bölünmesi, apikal dominansi, besin hareketleri, kloroplast gelişimi, senesens ve çiçeklenme gibi olayları içeren büyüme ve farklılaşmanın düzenlenmesinde önemli görevleri bulunan hormon gruplarıdır (Hare ve Van Staden, 1997). Genel olarak, sitokininler stoma açılıp kapanması gibi birçok olayda ABA'nın antagonisti olarak düşünülmektedir (Blackman ve Davies, 1984). Stres koşulları altında

endojenik CKs miktarlarında gözlenen azalma sınırlayıcı bir faktör olabileceklerini göstermektedir. Bunun göz önünde bulundurulması sonucu, dıştan uygulanan kinetin nohut fidelerinde büyümede artışa sebep olmuştur (Boucaud ve Ungar, 1976). CK içeriğindeki bir azalmanın tuz stresine erken cevaplardan biri olabileceği düşünülmektedir; fakat tuza hassaslık gösteren çeşitler üzerinde NaCl'ün etkileri CKs aracılığı ile olmamaktadır; çünkü büyümede meydana gelen azalma herhangi bir CK seviyesindeki azalmadan önce gelmektedir (Walker ve Dumbroff, 1981).

Jasmonatların tuz toleransında önemli rollere sahip olduğu düşünülmektedir. Tuza toleransları farklı olan domates çeşitleri ile yapılan bir çalışmada, hassas çeşitlerde JA seviyesinin daha az olduğu kaydedilmiştir (Hilda vd., 2003). Jasmonatların genel olarak, savunma cevapları, çiçeklenme ve senesens gibi sinyallere aracılık ettiği bilinmektedir (Parida ve Das, 2005); fakat sinyal iletim yoluna katkıda bulunan faktörler hala daha açıklığa kavuşmamıştır.

1.5. Salisilik Asit

M.Ö. 4. yüzyıllarda Hipokrat'ın kadınlara doğum sırasında ağrıyı hafifletmek amacıyla çiğnemeleri için söğüt ağacının yapraklarını verdiğinin bilinmesi, salisilatların bu önemli özelliğinin çok eskilerden beri insanoğlu tarafından kullanıldığının bir göstergesidir. Johann Buchner isimli Alman bir araştırmacı, 1828 yılında salisilatların önemli bileşiklerinden salisin (alkolik β -glukozit) kristallerini söğüt ağacının kabuklarından ilk kez izole etmiştir. 1838 yılında İtalyan bilim insanı Raffaele Piria, bu kimyasal için, söğüt ağacının Latince tür adı *Salix alba*'dan (beyaz söğüt) ve suda çözündüğünde asidik özellik (pH 2.4) gösterdiğinden salisilik asit (*orto*-hidroksibenzoik asit; 2-hidroksibenzoik asit; Şekil 1.3) ismini kullanmıştır (Raskin, 1992). Ticari ismi aspirin (Bayer Şirketi-Almanya) olan asetilsalisilik asit (ASA), günümüzde dünya çapında, ilaçlar arasında ağrı kesici ve ateş düşürücü olarak en çok pazara sunulan salisilat grubu bir bileşiktir.



Şekil 1.3. Salisilik asidin kimyasal formülü

Salisilik asit, ayrıca, *Filipendula ulmaria* (meadowsweet, erkek sakalı) bitkisinden de 1839 yılında Alman bilim insanları tarafından izole edilmiştir; fakat izole edilen bileşiğin etkili olması yanında, midede tahrişe, kanamalara, ishale ve hatta yüksek dozlarda ölüme sebebiyet verdiği saptanmıştır.

1.6. Salisilik Asidin Bitkilerde Büyüme ve Gelişmedeki Roller

Bitki tarafından üretilen genel bir fenolik bileşik olan salisilik asit (SA) hidroksi benzoik asit (HBA) türevidir. Bu gruptaki tüm bileşikler, büyüme düzenleyicisi olarak fonksiyon gösterebilmektedir (Aberg, 1981). Ayrıca, SA fitohormonlar kategorisi içerisine dahil edilmiştir (Raskin, 1992). Dıştan uygulanan SA'nin çevresel streslere karşı bitki cevabının hafifletilmesi için önemli bir sinyal molekül olduğu bilinmektedir (Senaratna vd., 2000). SA tuz stresine maruz bırakılmış kabak (She vd., 2002), *Brassica juncea* (L.) Czern ve buğday fideleri (Zhang vd., 1999), mung fasulyesi (Nazar vd., 2011) ve *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh fideleri (Borsani vd., 2001) ile kadmiyum uygulanmış soya fasulyesi fideleri (Drazic ve Mitailovic, 2005), ağır metal stresli çeltik (Mishra ve Choudri, 1997), ısı ve soğuk stresli genç üzüm bitkileri (Wang ve Shao-Hua, 2005) ve ısı stresli *Agrostis stolonifera* L. (beyaz ayrık çimi) (Larkindale ve Huang, 2004) gibi sayısız bitki türünde, sayısız abiyotik stres etkilerini hafifletmede önemli roller oynadığı kaydedilmiştir. Tüm bunların yanında, SA'nin bitkilerde tohum çimlenmesi (Cutt ve Klessing, 1992), stoma kapanması (Larqué-Saaveda, 1979), iyon alınımı ve taşınımı (Harper ve Balke, 1981), zar geçirgenliği (Barkosky ve Einhelling, 1993), fotosentez, büyüme ve gelişme (Khan vd., 2003) gibi pek çok fizyolojik olayda da yer aldığı rapor edilmiştir. SA, tüm bu fizyolojik süreçleri, jasmonik asit, etilen ve oksin gibi diğer bitki fitohormonların sinyalinin sentezini değiştirerek etkileyebilmektedir. Farklı konsantrasyonlarda SA uygulaması sonucunda, kuraklık stresi esnasında fotosentez ve

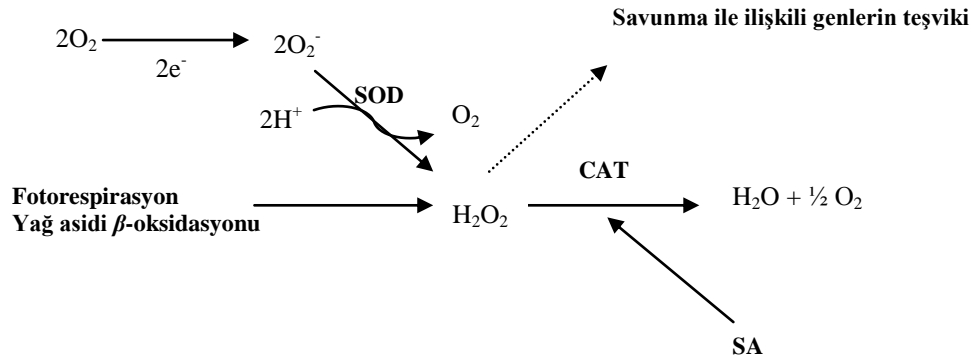
bitki büyümesinde olumlu sonuçlar (Singh ve Usha, 2003) ve su stresi altında yetiştirilen buğday genotiplerinde ürün bazında önemli ekonomik artışlar kaydedilmiştir (Gomez vd., 1993).

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

Salisilik asit ve diğer salisilatların rol oynadığı belli başlı fizyolojik olaylar şu şekilde sıralanabilir (Özeker, 2005):

- 1) Çiçeklenmeyi uyarmak
- 2) Termojeniteye (ısı üretimi) neden olmak (Termojenite ilk olarak Lamarck tarafından 1778 yılında *Arum* cinsinde tanımlanmıştır.)
- 3) Kökler tarafından K^+ ve P^+ alınımını inhibe etmek
- 4) Meyve olgunlaşmasını inhibe etmek
- 5) Etilen biyosentezini engellemek
- 6) Yapraklarda ve epidermiste transpirasyonu azaltmak
- 7) ABA teşvikli stoma kapanmasını tersine çevirmek
- 8) Mısır fidelerinde antosiyanin üretimini uyarmak
- 9) Baklagillerde simbiyotik azot fiksasyonunda etkili olan kök nodül oluşumunu arttırmak
- 10) *in vivo*'da nitrat redüktazın aktivitesini arttırmak
- 11) Vegetatif gelişmeyi hızlandırmak

SA'nın CAT aktivitesini hem *in vivo* hem de *in vitro* inhibe ettiği rapor edilmiştir (Chen vd., 1993; Larkindale ve Huang, 2004). CAT'ın SA tarafından inhibe edilmesi H_2O_2 seviyesinin artışına sebep olmaktadır. Bu durumda, H_2O_2 ve diğer ROS'lar ikincil mesajcı gibi davranarak bitki savunması ile ilişkili genlerin ifade edilmesini teşvik edebilmektedirler (Conarth vd., 1995) (Şekil 1.4).



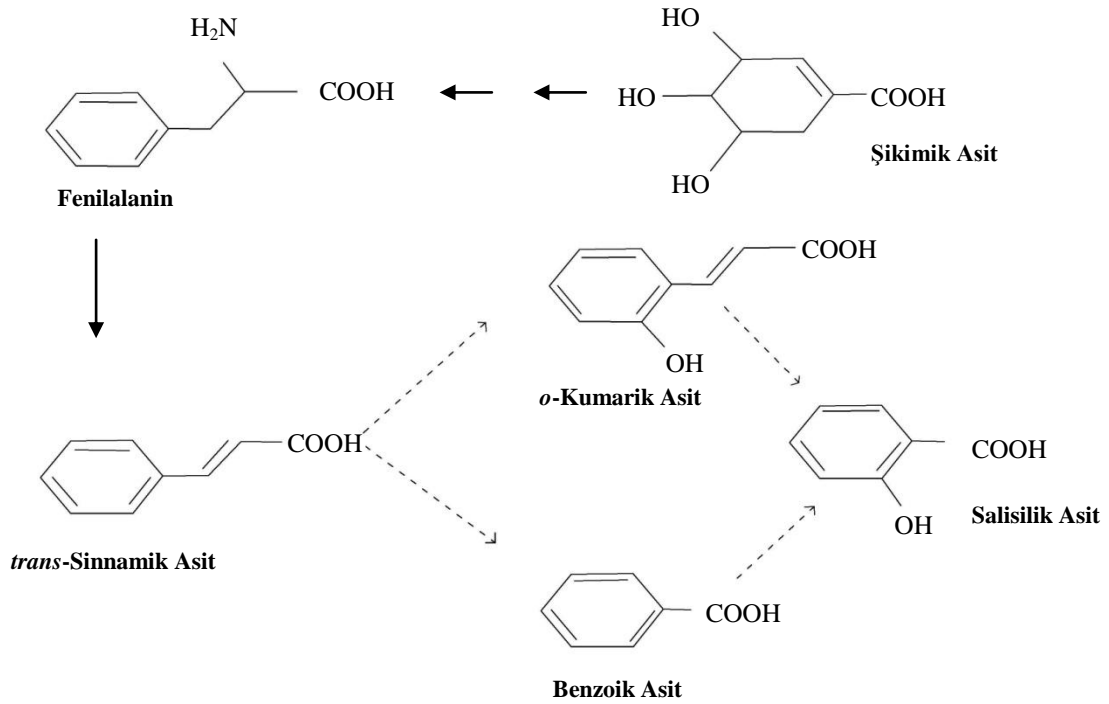
Şekil 1.4. Katalaz enziminin salisilik asit tarafından inhibisyonu (Ansari ve Misra, 2007)

1.7. Salisilik Asit Biyosentezi

Salisilik asit, fenolik bileşiklerin sentezinin gerçekleştiği şikimik asit yolunda ara bir ürün olan sinnamik asidin doğal bir türevidir. Bitkilerde SA oluşumu için iki muhtemel metabolik yolun bulunduğu ileri sürülmektedir (Şekil 1.5).

1) Sinnamik asidin zincir kısmındaki dekarboksilasyonla benzoik asit oluşmakta ve C2 pozisyonundaki hidroksilasyonla SA sentezlenmektedir. Bu sentez şeması ilk kez tütün bitkilerinde rapor edilmiştir (Yalpani vd., 1993). *Quercus pedunculata* Willd. bitkisinde enzimlerin sinnamik asidin β -oksidasyonu ile benzoik aside dönüşümünü katalizlediği belirlenmiştir (Alibert vd., 1972).

2) Sinnamik asidin hidroksilasyonuyla *o*-kumarik asit ve daha sonra dekarboksilasyonla SA oluşmaktadır. Sinnamik asidin *o*-kumarik aside dönüşümünün ilk kez bezelye fidelerinde (Russell ve Conn, 1967) kaydedilmiş olan *trans*-sinnamat-4-karboksilaz enzimiyle katalizlendiğine inanılmaktadır (Alibert vd., 1972). Fakat bu enzimin dönüşümdeki rolü kesin değildir.



Şekil 1.5. Bitkilerde salisilik asit biyosentezinin metabolik yolu (Yalpani vd., 1993)

SA sentez yollarından hangi yolun bitkilerde aktif olarak kullanıldığı ile ilgili olarak yapılan bir çalışmada, *Agrobacterium tumefaciens* Smith & Townsend ile enfekte olmuş genç domates fidelerinde, sinamik asitin *orto*-kumarik aside *orto*-hidroksilasyonunun arttığı ve ardından kumarik asitin β -oksidasyonu ile SA oluştuğu kaydedilmiştir. Enfekte olmamış sağlıklı bitkilerde ise, salisilik asidin yaygın biyosentez yolunun, Sinamik asit→Benzoik asit→Salisilik asit şeklinde gerçekleştiği saptanmıştır (Yalpani vd., 1993).

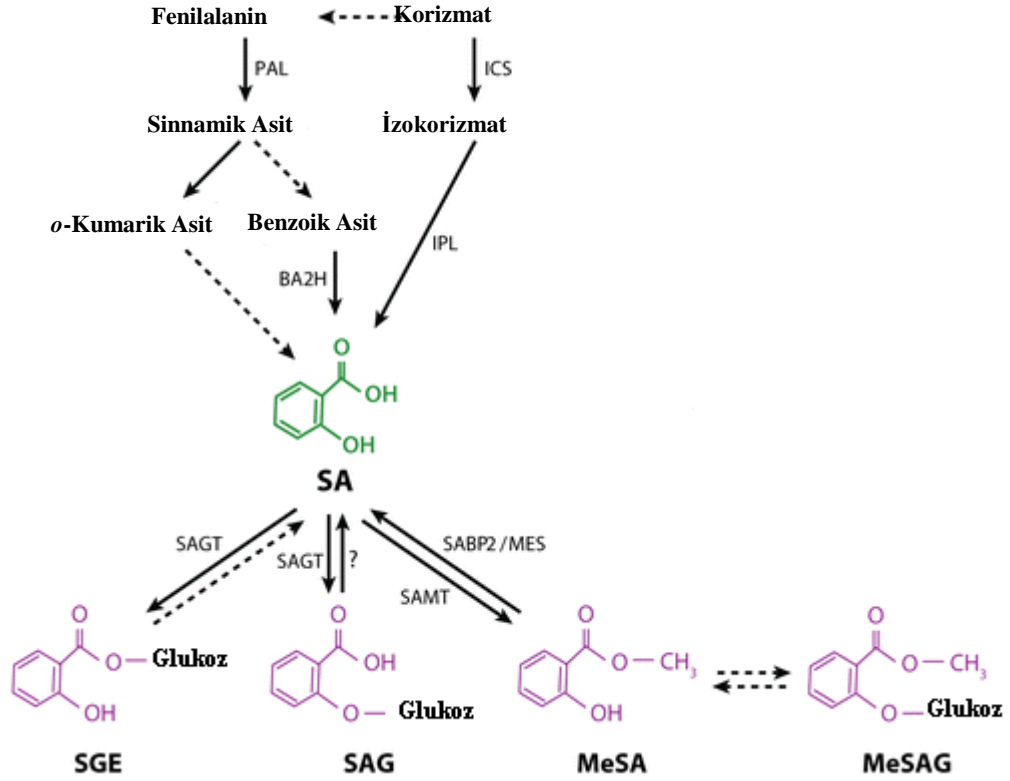
Sinamik asitten SA'in sentezlendiğini ve bu olayın fenilalanin amonyum liyaz (PAL) tarafından katalizlendiğini düşünen pek çok araştırmacı ve araştırma bulunmaktadır. PAL geninin susturulduğu veya kimyasal olarak (2-aminoindan-2-fosfanik asit; PAL inhibitörü) aktivitesinin inhibe edildiği kabak (Meuwly vd., 1995), *Arabidopsis* (Mauch-Mani ve Slusarenko, 1996) ve patates (Coquoz vd., 1998) bitkilerinde patojenlerle teşvik olunan SA birikiminin engellendiği belirlenmiştir. Fakat diğer taraftan yapılan genetik çalışmalar, SA'in izokorizmatan da üretilebileceğini göstermektedir (Şekil 1.6). Bakteride SA, korizmatan izokorizmat sentaz (ICS) ve izokorizmat pirüvat liyaz (IPL) tarafından katalizlenen iki reaksiyonla sentezlenmektedir (Serino vd., 1995). *Arabidopsis thaliana* bitkisi iki adet ICS geni içermektedir (Wildermuth vd., 2001); fakat bakteriyel IPL geni ile

benzer proteini kodlayan gene sahip değildir. Benzer özellik *Nicotiana benthamiana*'da da görülmektedir ve SA birikiminde ICS'ye bağlı bir yol olduğu saptanmıştır (Catinot vd., 2008). Dolayısıyla, SA'in bitkilerdeki biyosentezi halen daha tam olarak aydınlatılmamıştır.

Yakın geçmişte, tanımlanmış olan iki *Arabidopsis* geninin (*PBS3* ve *EPS1*) patojen teşvikli SA birikiminde önemli olduğu kaydedilmiştir (Zheng vd., 2009). Muhtemel olarak *PBS3* ve *EPS1*'in SA biyosentezi için önemli bir prekürsör veya düzenleyici molekül olabilecekleri düşünülmektedir (Chen vd., 2009). Önceki araştırmalara kıyasla son yapılan araştırmalar, bitkilerde SA biyosentezinin düzenlenmesinin ve metabolik yolunun daha karmaşık olduğunu göstermektedir.

1.8. Salisilik Asidin Metabolizması

Bitkilerde SA metabolik olarak aktif olan serbest formunun dışında, esas olarak glikolizasyonla ve az miktarda esterifikasyonla oluşturulan birçok farklı formlarda bulunmaktadır (Şekil 1.6) (Lee vd., 1995). Soya fasulyesinin süspansiyon kültürlerinde (Barz vd., 1978) ve ayçiçeği hipokotillerinde (Klambt, 1962) SA'in glukoz esterlerinin (SGE) varlığı tespit edilmiştir. *Mallatus japonicus* Muell.-Arg (Tanaka vd., 1990) ve *Avena sativa* L. fidelerinin köklerinde ise salisilik asit- β -glukozit (SAG) saptanmıştır (Balke ve Schulz, 1987).



Şekil 1.6. Bitkilerde salisilik asit biyosentez ve metabolizması. PAL, fenilalanin amonyum liyaz; ICS, izokorizmat sentaz; IPL, izokorizmat pirüvat liyaz; BA2H, benzoik asit-2-hidroksilaz; SA, salisilik asit; SAGT, salisilik asit glukozil transferaz; SAMT, salisilik asit metil transferaz; SABP2, salisilik asit bağlanma proteini-2; MES, metil esteraz; SGE, salisilol glukoz ester; SAG, salisilik asit *o*- β -glukozit; MeSA, metil salisilat; MeSAG, metil salisilat *o*- β -glukozit (Vlot, Dempsey ve Klessig, 2009)

1.9. *Hordeum vulgare* L. (Arpa)

Paris'te Louvre Müzesi'nde sergilenen, Sümerler'e ait ve üzerinde biranın mayalanma sürecinin ve arpa tohumları kullanılarak nasıl ekmek yapıldığının yazılı olduğu yaklaşık 5000 yıllık kil tabletler (FAO, 2009) çok eski ve önemli bir tahıl ürünü olan arpanın izlerini bizlere göstermektedir. Taksonomik açıdan Poaceae (Gramineae) familyasına ait olan arpa (129 M mt), dünyada ekimi yapılan ürünler arasında kuru madde üretiminde mısır (604 M mt), buğday (549 M mt), pirinç (424 M mt) ve soya fasulyesinden (175 M mt) sonra beşinci sırada bulunmakta ve şeker kamışı (92 M mt), patates (60 M mt) ve darı (50 M mt) gibi pek çok önemli tarım ürününden önce gelmektedir (FAO, 2007). Ülkemizde buğdaydan sonra üretimde 2. sırada yer alan ve geniş oranda kültürü yapılan

tek yıllık *H. vulgare* L., tahıllar arasında iklim genişliği açısından hemen her koşula kolaylıkla adapte olabilen bir üründür. Dondurucu soğuk ile aşırı sıcaklık arpanın yaşamı için ana risk faktörlerindedir. Sıcaklığı 0°C'nin altına düşmeyen ve 18-20°C'nin üzerine çıkmayan, nispi nemi %70-80 olan yerler arpa için çok uygun yerlerdir. Arpa geniş toprak çeşitliliğine de sahiptir ve diğer bir serin iklim tahılı olan buğdaya göre kuru, tuzlu ve fakir topraklara daha toleranttır.

Arpa zindelik ve enerji veren bir besin olarak tarihte yer almıştır. Örneğin, Romalı gladyatörler kendilerine dayanıklılık, kuvvet ve canlılık verdiği için yedikleri arpadan dolayı 'hordearii' veya 'barley man' olarak bilinmektedirler (Percival, 1921; Baik ve Ullrich, 2008). Günümüzde, dünyada üretilen arpanın üçte ikisi hayvan yemi, üçte biri bira ve viski üretimi, yaklaşık %2'si ise besin olarak kullanılmaktadır. Asya ve Kuzey Afrika ülkelerinde halen daha arpa önemli besin maddesi olarak varlığını korumaktadır (Newman ve Newman, 2006). Arpa içeren besinlerdeki en önemli etki, içerdiği β -glukandan dolayı kandaki kolesterolün düşmesini sağlamasıdır (Behall vd., 2004).

Ülkemizde tahıl ekili alanların %26'sını arpa (buğday, %67,3) oluşturmaktadır ve 2008 verilerine göre yıllık üretimi yaklaşık 6 milyon tondur (TUİK, 2008). Son yıllarda, artan küresel ısınmaya eşlik eden kuraklık ve tuzluluk sorunu tarımsal üretimde bitkinin veriminde önemli bir sorun teşkil etmektedir. Buğday ve arpa üzerinde gerçekleştirilmiş olan karşılaştırmalı bir çalışma, tuzluluğa karşı arpaların daha iyi büyüdüğünü ve daha fazla ürün alındığını göstermiştir. Hatta aynı çalışmada, buğdayın tuz toleransının geliştirilmesi için yabancı arpa türlerinin gen kaynağı olarak kullanılabileceği rapor edilmiştir (Islam vd., 2007).

Bitkilerin tuzluluğa olan tolerans çalışmaları, sadece aynı tür içerisinde değil, aynı türün çeşitleri hatta türe ait çeşidin farklı bölgelerinde farklı tolerans gösterildiğini ortaya koymuştur. Şimdiye kadar tuz stresi hakkında yapılan çalışmalarda ortak amaç, bitkilerin tuza olan toleranslarını arttırmaya katkı sağlamaktır. Munns (1993), bitki fizyologlarının bitkilerin tuz toleransını geliştirebilmelerinin genetikçiler veya ıslahçıların yararlanabilmeleri için genleri veya karakterlerini tanımlamak vasıtasıyla olabileceğini rapor etmiştir. Tuz stresi ve arpa ile yapılmış olan şimdiye kadarki çalışmalarda çimlenme, besin elementlerinin birikimi, fotosentez, iyonik ve ozmotik stres etkileri üzerinde durulmuştur. Buna rağmen, tuz stresi ile teşvik edilen ikincil streslerden olan hormon dengesizliği henüz aydınlatılmamıştır. Tüm bunlar göz önüne alındığında bu çalışmada, çeşitler arasındaki tuza dayanıklılık bakımından ilişki ve bitki büyüme düzenleyicisi olan

salisilik asidin stres öncesi ve stres sırasında yapılan uygulamalarla tuza tolerans sürecini nasıl etkilediđi ortaya konulmaya çalışılmıştır. Bunlara ilaveten, tuz stresine bađlı olarak teşvik edilen fitohormon deđişimleri ve salisilik asidin bu sürece etkileri, arpa çeşitleri açısından karşılıklı ele alınarak aydınlatılmaya çalışılmıştır.

2. YAPILAN ÇALIŞMALAR

2.1. Bitki Materyalinin Sağlanması ve Yetiştirilmesi

Hordeum vulgare L. çeşitlerinden Bilgi, Çıldır-02, Erginel-90, İnce-04, Kalaycı-97 ve Özdemir'e ait tohumlar Eskişehir Anadolu Tarımsal Araştırma Enstitüsü'nden, Akhisar-98, Vamık Hoca ve Süleyman Bey'e ait tohumlar ise Ege Tarımsal Araştırma Enstitüsü'nden temin edilmiştir. Tohumların seçimi için yapılan ön çalışmada, 50, 150 ve 300 mM NaCl çözeltisi içeren petri kaplarında yetiştirilen tohumlardan çimlenme yüzdeleri göz önüne alındığında tuza hassasiyetleri açısından farklılık gösteren Akhisar-98, Erginel-90 ve Kalaycı-97 çeşitleri seçilerek deneylere başlandı. Tohumlar öncelikle çamaşır suyu (% 5 sodyum hipoklorid) ile 15 dakika sterilize edildi ve saf su ile iyice yıkandı. Daha sonra tohumlar perlit içeren plastik kaplarda Hoagland içerisinde (Hoagland ve Arnon, 1950) kontrollü şartlarda (22°C, %70 nem) iki gün karanlığa maruz bırakılarak çimlenmesi sağlandı. Tohumlar çimlendikten sonra 16 saat ışık/8 saat karanlıkta (300 μmol (foton) $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ışık yoğunluğunda) olacak şekilde büyümeye alındı. Her iki günde bir Hoagland çözeltisi değiştirildi. 16. güne gelindiğinde 3 farklı deney düzeneği kuruldu:

I. deney düzeneğinde bitkiler 0 (kontrol), 150 ve 300 mM olmak üzere artan NaCl çözeltilerine,

II. deney düzeneğinde 24 saat 0,5 mM salisilik asit ön muamelesinin (öSA) ardından 0 (kontrol), 150 ve 300 mM NaCl uygulamalarına,

III. deney düzeneğinde 4 gün süre (sSA) ile aynı anda hem 0,5 mM SA hem de 0 (kontrol), 150 ve 300 mM NaCl uygulamalarına maruz bırakıldı.

Bitkiler tüm uygulamaların ardından 21. günde kök ve gövdeleri ayrı olmak üzere hasat edildi. Hasat edilen örnekler -80°C'de muhafaza edildi.

2.2. Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde Ploidi Seviyelerinin Belirlenmesi

Akhisar, Erginel ve Kalaycı çeşitlerine ait tohumlar yukarıda anlatıldığı şekilde çimlendirildi. Elde edilen kök uçları kolşisin ile 3-4 saat ön muameleye alındı (Elçi, 1994). Ön muameleden alınan kök uçları 3:1 oranındaki alkol-asetik asit karışımı ile +4°C'de 24

saat fikse edildi. Daha sonra kök uçları saf su ile yıkandıktan sonra %70 etil alkol içerisinde +4°C'de stok edildi (Jones ve Rickards, 1990). Bu işlemin ardından saf su ile yıkanan kök uçları 60°C'de 1N HCl ile hidroliz edildi. Hidrolizin ardından saf su ile tekrar yıkanan kök uçları Schiff-Reagent boyası ile boyandı. Son olarak, belirgin hale gelen kök uçlarının meristematik kısımları kesilerek preparatları hazırlandı ve preparatlar entellen ile daimi hale getirildi (Elçi, 1994). Her bir çeşide ait preparatlardan kromozomları iyi dağılmış olan hücreler seçildi ve kromozomları mikroskopta sayıldı.

2.3. Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde Büyüme Parametrelerinin Belirlenmesi

21. günde ayrı ayrı yetiştirilmiş olan fidelerden 7 tanesi seçilerek kök ve gövde boyları ölçülerek bu kısımlara ait olan yaş ağırlıklar belirlendi. Daha sonra örnekler 80°C'de 48 saat kurumaya bırakıldıktan sonra kuru ağırlıkları tespit edildi.



Şekil 2.1. 21 günlük kontrol grubuna ait *Hordeum vulgare* L. cv. Erginel

2.4. Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde Nispi Su İçeriklerinin Belirlenmesi

Nispi su içeriği tayini Castillo (1996)'ya göre yapıldı. Arpa çeşitlerinin yapraklarının taze ağırlıkları ölçüldükten sonra +4°C'de 16 saat deiyonize suda bekletilerek turgid

ağırlıkları alındı. Daha sonra örnekler 70°C'de 48 saat bekletilerek kuru ağırlıkları kaydedildi ve aşağıdaki formülde yerine koyularak nispi su içerikleri (RWC) belirlendi.

$$\text{Nispi Su İçeriği (\%)} = (\text{Taze ağırlık} - \text{Kuru ağırlık} / \text{Turgid ağırlık} - \text{Kuru ağırlık}) \times 100$$

2.5. Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde Fotosentetik Pigment İçeriklerinin Belirlenmesi

Klorofil-a ve klorofil-b miktarları Arnon (1949) ve toplam karotenoid miktarları ise Jaspars (1965)'in yapmış oldukları metotlara göre belirlendi. 0,1 g bitki örneği %80 aseton ile homojenize edildikten sonra 5000 rpm'de santrifüj edildi. Elde edilen süpernatant 663, 645 ve 450 nm'lerde ölçülerek, aşağıda verilmiş olan formüller yardımı ile pigment miktarları belirlendi.

$$\text{Klorofil-a} = \Delta A_{663} \times 12,7 - \Delta A_{645} \times 2,69$$

$$\text{Klorofil-b} = \Delta A_{645} \times 22,9 - \Delta A_{663} \times 4,68$$

$$\text{Toplam Karotenoid} = (\Delta A_{450} \times 4,07) - [(0,0435 \times \text{Kl-a}) + (0,3367 \times \text{Kl-b})]$$

2.6. Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde Elektrolit Sızıntının Belirlenmesi

Elektrolit sızıntının belirlenmesi için her üç arpa çeşidine ait yapraklardan alınan 6'şar adet disk 10 mL distile su içeren kapaklı cam tüplere alındı. Tüpler bu şekilde 24 saat boyunca karanlık bir ortamda ve oda sıcaklığında muhafaza edildi. 24 saatlik inkübasyon süreci sonunda bu sıvının eletriysel iletkenliği (EC1) belirlendi. Aynı kapaklı tüpler sıcaklığın kontrol altında tutulduğu 95°C'de 20 dk. bekletildikten sonra oda sıcaklığında soğutulularak bir kez daha eletriysel iletkenlikleri (EC2) ölçüldü. Elektrolit sızıntı EC1/EC2 yüzde oranının hesaplanması ile belirlendi (Shi vd., 2006).

2.7. Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde Prolin Miktarının Belirlenmesi

Arpa çeşitlerinin hem kök hem de yapraklarından 0,5 g alınan örnekler % 3'lük sülfosalisilik asit ile parçalandı ve santrifüj edildikten sonra 2 mL süpernatantın üzerine 2

mL asetik asit ve 2 mL ninhidrin çözeltisi ilave edildi. Bu şekilde hazırlanan tüpler 100°C'de 1 saat bekletildikten sonra 3 mL toluen ilavesinden sonra oluşan üst faz 520 nm'de ölçüldü (Bates vd., 1973).

2.8. Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde Antioksidan Enzim Aktivitelerinin Belirlenmesi

2.8.1. Enzim Özütlerinin Hazırlanması

Arpa çeşitlerinin yaprak ve köklerinden alınan örnekler sıvı azot yardımıyla havanda toz haline getirildi. %1 (w/v) polivinilpolipirrolidon (PVPP) ve 1 mM etilendiamintetraasetikasit (EDTA) içeren 50 mM fosfat tamponu (pH 7,0) ile homojenize edildi. APX ekstraksiyonu için 2 mM askorbat içeren tampon kullanıldı. Elde edilen özüt +4°C'de 20.000 rpm'de 20 dk santrifüj edildi. Santrifüj sonunda oluşan süpernatant enzim aktivitelerinin belirlenmesinde kullanıldı.

2.8.2. Süperoksit Dismutaz (SOD; EC 1.15.1.1) Aktivitesinin Tayini

SOD aktivitesinin belirlenmesi Beauchamp ve Fridovich (1971) metoduna göre yapılmıştır. Aktivite tayini için 50 mM fosfat tamponu (pH 7,8), 0,1 mM EDTA, 13 mM metiyonin, 75 µM nitro blue tetrazolium (NBT) ve 2 µM riboflavin içeren 3 mL'lik reaksiyon karışımı hazırlandı. Özütün ilavesinden sonra bu karışım 10 dk beyaz ışık altında bekletildi ve süre sonunda 560 nm'de karışımlardaki absorbans değerleri ölçüldü. SOD aktivitesi, indikatör olarak kullanılan NBT'nin süperoksit radikalleri ile mavi renkli bir formazana indirgenmesi reaksiyonunun SOD enzimi tarafından engellenmesinin ölçülmesiyle tayin edilmektedir. Bu reaksiyonun %50'sinin inhibisyonuna uygun süpernatant hacmi 1 enzim ünitesi olarak kabul edildi.

2.8.3. Peroksidaz (POX; EC 1.11.1.7) Aktivitesinin Tayini

Guaiakol bağımlı peroksidaz aktivitesi Mika ve Lüthje (2003)'nin yönetimine göre belirlendi. Enzim aktivitesi, 25 mM sodyum asetat (pH 5,0) tamponu, 10 mM guaiakol ve 10 mM H₂O₂ içeren 1 mL'lik reaksiyon karışımının 470 nm'de 1 dk süre ile absorbanstaki

artışın kaydedilmesiyle belirlendi. Aktivite sonuçları, $26,6 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ epsilon katsayısının kullanılmasıyla hesaplandı ve spesifik enzim aktivitesi dakikada tüketilen $\mu\text{mol mL}^{-1} \text{H}_2\text{O}_2$ olarak ifade edildi.

2.8.4. Katalaz (CAT; 1.11.1.6) Aktivitesinin Tayini

CAT enziminin aktivitesinin tayini Aebi (1984)'ye göre belirlendi. Enzim aktivitesi, 50 mM potasyum fosfat tamponu (pH 7,0), 30 mM H_2O_2 ve enzim özütü içeren 1 mL'lik reaksiyon karışımının 240 nm'de 3 dk süreyle ölçülerek absorbanstaki düşüşün kaydedilmesi ile belirlendi. CAT'ın bir ünitesi dakikada harcanan $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2$ olarak ifade edildi.

2.8.5. Askorbat Peroksidaz (APX; 1.11.1.11) Aktivitesinin Tayini

APX aktivitesinin tayini Nakano ve Asada (1981)'ya göre yapıldı. Reaksiyon karışımı 50 mM sodyum fosfat tamponu (pH 7,0), 250 μM askorbat, 5 mM H_2O_2 ve enzim özütünden ibarettir. Askorbatın oksidasyonu ile beraber 290 nm'de 3 dk boyunca absorbansta meydana gelen düşüş izlenmektedir. 1 ünite APX aktivitesi, dakikada okside olan 1 mmol mL^{-1} askorbat olarak ifade edildi.

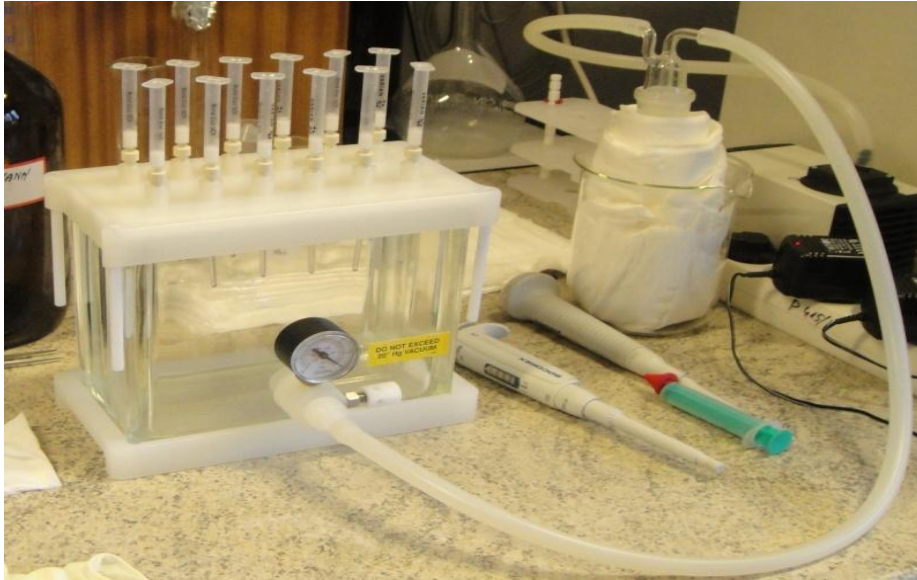
2.8.6. Glutatyon Redüktaz (GR; EC 1.6.4.2) Aktivitesinin Tayini

GR aktivitesi Foyer ve Halliwell (1976)'in metoduna göre 340 nm'de absorbanstaki düşüşün kaydedilmesi ile belirlendi. Enzim aktivitesi tayini için 50 mM Tris-HCl tamponu (pH 7,8), 1mM yükseltgenmiş glutatyon (GSSG), 0,25 mM NADPH, 0,5 mM EDTA ve enzim özütü içeren reaksiyon karışımındaki GSSG miktarındaki azalmanın 3 dk. süre ile ölçülmesi sonucu belirlendi. Enzim aktivitesi, dakikada indirgenen 1 mmol mL^{-1} GSSG miktarı olarak ifade edildi.

2.9. Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerinde İçsel Hormon Miktarlarının Belirlenmesi

2.9.1. Indol-3-Asetik Asit (IAA) Tayini

IAA tayini Pencik vd. (2009)'nin geliştirmiş olduğu metoda göre gerçekleştirildi. Arpa çeşitlerinin kök ve yapraklarına ait örnekler sıvı azotla havan yardımıyla ezildikten sonra %0,02 sodyum dietilditiyokarbamat ve IAA internal standartları içeren 50 mM fosfat tamponu (pH 7,0) ile homojenize edildi. 20.000 rpm'de 15 dk +4°C'de santrifüj edildikten sonra elde edilen özütün pH'sı 3,0'a ayarlandı. Bu şekilde hazırlanan örnekler metanol ve formik asitle (FA; %1; v/v) yıkanmış olan C8 kolonuna (500 mg, 3 mL) aktarıldı (Şekil 2.2). Kolon tekrar aynı çözelti ile yıkandı ve örnekler %70 metanolla tüplere alınıp evaporatör yardımı ile kurutuldu. Viallere alınan örnekler içerisindeki madde miktarları yüksek performanslı sıvı kromatografisi (HPLC) ile birleştirilmiş kütle spektrometresi (MS) ile (HPLC/MS) Symmetry C18 kolonunda (5 µM, 2,1 mm x 150 mm, Waters), 30 °C'de, mobil fazı 10 mM FA ve metanol olan bir gradiyentte analiz edildi. Sonuçlar pmol/g yaş ağırlık olarak ifade edildi.



Şekil 2.2. Hormonların saflaştırılmasında kullanılan kolonlar ve yerleştirildiği düzenek

2.9.2. Sitokinin (*t*-Zeatin) Tayini

Sitokininler Novák vd. (2008)'nin metoduna göre belirlendi. Arpa çeşitlerine ait yaprak ve kök örnekleri ayrı ayrı tartıldıktan sonra 1 mL Bieleski tamponu (metanol:kloroform:formik asit:su) ve 130 µL sitokinin internal standardı ile homojenize edildi. Homojenizasyonun ardından örnekler 3 dk sonikatöre konuldu ve daha sonra santrifüj (15.000 rpm'de, +4°C'de, 3 dk) edildi. Santrifüj sonrasında aynı işlemler bir kez daha yapıldı. Her iki santrifüj sonucunda elde edilen özütler birleştirildi. Bundan sonraki adımda, özütler metanol ile aktifleştirilip %2 FA içeren %50 metanol çözeltisi ile dengelenen güçlü kation değiştirici (SPX; Varian; 100 mg, 1 mL) kolona aktarıldı. Bunu takiben, kolon önce Bieleski tamponu ve metanolla yıkandıktan sonra, kolon içerisindeki örnekler 0,5 M NH₄OH içeren %60 metanol (v/v) çözeltisi ile cam tüplere alındı. Tüplerdeki örnekler evaporatör yardımı ile uçurulduktan sonra içerilerindeki sitokinin miktarı tayini için viallere alınıp LC/MS-MS cihazı C18 kolonunda (BEH C18, 2.1 x 50 mm, 1.7 µm, Waters), 40 °C'de, mobil fazı amonyum format ve metanol olan bir gradiyente analiz edildi. Sonuçlar pmol/g yaş ağırlık olarak ifade edildi.

2.9.3. Absisik Asit (ABA) Tayini

Arpa çeşitlerinin içsel ABA miktarı tayini için homojenizasyon ve saflaştırma işlemleri Turečková vd. (2009)'nin geliştirmiş olduğu metoda göre yapıldı. Örnekler soğuk metanol/su/asetik asit çözeltisi ve internal standart içeren eppendorflarda +4°C'de 1 saat süre ile homojenize edildi. Bu süre sonunda 21.000 g'de, +4°C'de, 10 dk santrifüj edildi. Santrifüj sonunda elde edilen özütler, metanol ile aktifleştirilip %10 metanol çözeltisi ile dengelenmiş olan Oasis HLB kartuşlara (Waters; 60 mg, 3 mL) yüklendi. Bunu takiben, kolon sulu metanol çözeltisi ile yıkandıktan sonra örnekler %80 metanol çözeltisi ile tüplere aktarıldı ve tüp içerisindeki örnekler de vakum altında kurutulmuşlardır. %10 asetonitril ile çözülen kuru örnekler viallere yerleştirildi ve analize kadar -20°C'de bekletildiler. Örnekler LC/MS-MS cihazı ile C18 kolonunda (BEH C18, 2.1mm x 150mm, 1.7 µm, Waters), 40 °C'de, mobil fazı 10 mM FA ve metanol olan bir gradiyente analiz edildi. Sonuçlar pmol/g yaş ağırlık olarak ifade edildi.

2.9.4. Jasmonik Asit (JA) Tayini

Hasatla beraber sıvı azotla iyice ezilen yaprak ve kök örneklerindeki JA miktarının tespiti Hlavačková vd. (2006)'nin metoduna göre gerçekleştirildi. Homojenizasyon %80 soğuk metanol ve internal standart ile gerçekleştirildi. Homojenizasyondan sonra örnekler 15.000 rpm'de, +4°C'de, 3 dk santrifüj edildi. Elde edilen süpernatantlar katı faz ekstraksiyonu için (SPE C18; 100 mg, 1 mL) önce metanolla aktifleştirilip daha sonra bidistile su ile yıkanan kartuşlara yüklendi ve tüp içerisine toplandı. Tüplerdeki örneklerin hacmi yaklaşık 0,5 mL olacak şekilde azot yoğunlaştırıcısı ile buharlaştırıldı. Buharlaşma işlemi sırasında, Oasis MAX kartuşları (Waters; 30 mg, 1 mL) metanolla aktifleştirildi. Sırası ile kolonlar 25 mM NH₄HCO₃ tamponu ve bidistile su ile yıkandı. Yıkanan kolonlara örnekler yüklendi ve kolon tekrar 25 mM NH₄HCO₃ tamponu ile yıkandı. Saf olarak elde edilmiş JA örnekleri tüplere %2 FA içeren metanol çözeltisi ile yıkanarak alındı. Tüpler tekrar azot yoğunlaştırıcıya konularak tamamen kurutulmuş ve daha sonra %10 asetonitril ile çözülüp viallere yerleştirilerek LC/MS-MS cihazı ile Luna fenil-hekzil kolonunda (250 x 2,0 mm, 5 µm, Phenomenex, Torrance, CA, USA) mobil fazı %10 FA ve asetonitril olan bir gradiyente analiz edildi. Sonuçlar pmol/g yaş ağırlık olarak ifade edildi.

2.9.5. Etilen Tayini

Etilen üretiminin tayini Salmen Espindola vd. (1994)'ne göre gerçekleştirildi. Her üç çeşit için yaprak ve kökleri ile beraber tam bir bitki örneği içerisinde 10 mL Hogland içeren hava geçirmez plastik poşetlere yerleştirilerek poşetlerin ağız kısımları sıkı bir şekilde lastikle bağlandı (Şekil 2.3). Etilenin belirlenebilmesi için plastik poşetlerden 1 mL gaz örneği alınarak alev iyonizasyon dedektörü ve etkinleştirilmiş alüminyum oksit kolonu ihtiva eden gaz kromatografisi cihazına enjekte edildi. Cihazın okuduğu değerler ppb olarak ifade edilerek 1 g yaş ağırlıktaki değerler hesaplandı.



Şekil 2.3. Etilen ölçümü için plastik torbalara yerleştirilen arpa çeşitleri

2.10. İstatiksel Analizler

Büyüme parametreleri dışındaki tüm denemeler 3 tekerrürlü olarak gerçekleştirildi. Analizlerin sonucunda elde edilen veriler Statistical Package for Social Sciences (SPSS for Windows 10.0) paket programı içerisinde yer alan Tek-Yönlü Varyans Analizi (One-way ANOVA) ile analiz edilerek, Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi ile ortalamalar arasındaki farklar $p < 0,05$ önemli olarak tespit edildi.

3. BULGULAR

3.1. Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerine Ait Büyüme Parametreleri

H. vulgare L.'ye ait Akhisar-98, Erginel-90 ve Kalaycı-97 çeşitlerinin tuz stresi ve SA uygulamalarına bağlı olarak gövde ve kök uzunluklarında ve bunlarla birlikte, bitkinin bu vejetatif kısımlarına ait olan yaş ve kuru ağırlıklarında meydana gelen değişiklikler Tablo 3.1'de ve morfolojik değişiklikler ise Şekil 3.1, 3.2 ve 3.3'te verilmiştir.

SA içermeyen I. deney grubuna yapılan tuz uygulaması ile her üç arpa çeşidine ait büyüme parametrelerinde önemli derecede azalma belirlendi. Fakat bununla birlikte, Kalaycı çeşidinde 150 mM NaCl, kontrol grubuna göre gövde uzunluğunda % 14'lük azalmaya, 300 mM NaCl ise %4'lük bir azalmaya neden olmuştur. Akhisar ve Erginel'de gövde uzunluklarında sırasıyla 150 mM NaCl'de %25,6 ve %12 azalış, 300 mM NaCl'de ise %26 ve %20'lik bir düşüş kaydedildi. Morfolojik olarak, kökte uzama büyümesi gövdeden daha fazla etkilenmiştir. 300 mM NaCl çözeltisi içeren ortamda kök uzunlukları Akhisar'da %65, Erginel'de %55 ve Kalaycı'da ise %30 azalmıştır.

Stres altında SA uygulamaları ile değişiklik etkiler tespit edildi. Akhisar çeşidinin kök ve gövde uzunluk değerlerinde her iki SA uygulamasında (öSA ve sSA) I. grubun kontrolüne göre istatistiksel olarak değişimler ($P < 0,05$) elde edilmedi. Fakat kök ve gövde ağırlıklarında önemli ölçüde azalış kaydedildi. Aynı azalış durumu tuz stresli koşullarda da saptandı. Kalaycı ve Erginel çeşitlerine ait tüm büyüme parametrelerinde böyle bir durum belirlenemedi.

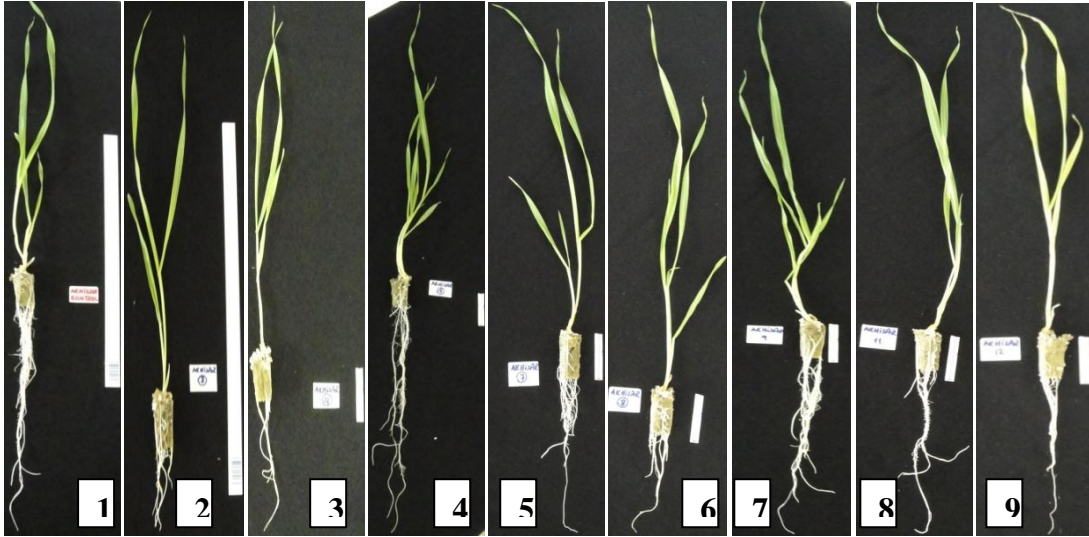
SA ön muamelesi (öSA), Akhisar ve Kalaycı çeşitlerinin büyüme parametrelerinde azalışa sebep olurken Erginel'e ait büyüme parametrelerinde artışa sebep oldu. Erginel çeşidinde kaydedilen bu artışa bakıldığında, gövde uzunluğunda %3, kök uzunluğunda %16 ve gövde yaş ağırlığında %22 gibi önemli ($P < 0,05$) artışlar belirlendi. Diğer büyüme parametreleri için istatistiksel olarak önemli ($P < 0,05$) bulgular elde edilmedi.

Tablo 3.1. Tuz Stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerindeki arpa çeşitlerinde (Akhisar, Erginel ve Kalaycı) gövde (G.U.) ve kök uzunlukları (K.U.), gövde (G.Y.A.) ve kök yaş ağırlıkları (K.Y.A.) ile gövde (G.K.A.) ve kök kuru ağırlıkları (K.K.A.). Aynı satırda yer alan rakamlarda bulunan üssel harflerden aynı olanlar istatistiksel olarak birbirlerinden farklı değildir (P<0,05; n=7). K: Kontrol; öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: 4 gün süre ile sürekli salisilik asit uygulaması.

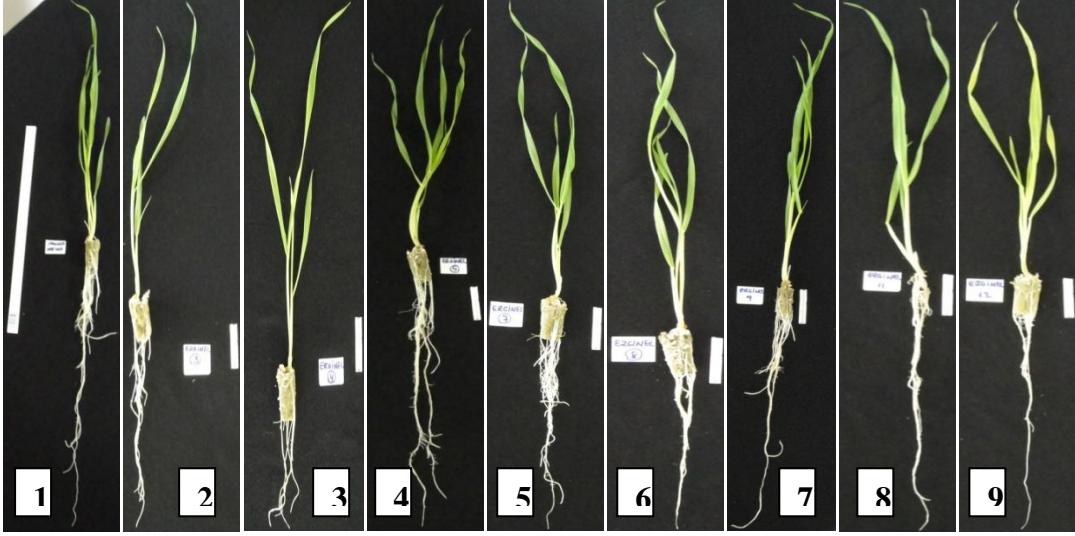
Çeşitler		0	150	300	öSA +	öSA +	öSA +	sSA +	sSA +	sSA +
		mM NaCl (K)	mM NaCl	mM NaCl	0	150 mM NaCl	300 mM NaCl	0	150 mM NaCl	300 mM NaCl
		mM NaCl (K)								
Akhisar	G.U. (cm)	48,0 ^a	35,7 ^c	35,5 ^c	47,0 ^a	38,8 ^{bc}	40,8 ^b	47,7 ^a	41,7 ^b	41,3 ^b
	K.U. (cm)	31,3 ^a	15,4 ^d	11,1 ^e	30,6 ^{ab}	22,1 ^{bc}	20,1 ^c	30,5 ^{ab}	22,8 ^{bc}	20,1 ^c
	G.Y.A. (g)	2,33 ^a	1,17 ^{de}	0,93 ^e	1,73 ^{bc}	1,48 ^{cd}	1,32 ^{cde}	1,93 ^{ab}	1,40 ^{cd}	1,40 ^{cd}
	K.Y.A. (g)	2,12 ^a	1,07 ^{bc}	0,70 ^{cde}	0,92 ^{cd}	0,72 ^{cde}	0,59 ^d	1,30 ^b	0,63 ^{de}	0,55 ^d
	G.K.A. (g)	0,27 ^{abc}	0,15 ^e	0,14 ^e	0,16 ^{de}	0,23 ^{bcd}	0,19 ^{de}	0,20 ^{cde}	0,31 ^{ab}	0,33 ^c
	K.K.A. (g)	0,27 ^a	0,17 ^{bc}	0,14 ^{bcd}	0,12 ^{cd}	0,12 ^{cd}	0,12 ^{cd}	0,18 ^b	0,11 ^{cd}	0,10 ^d
Erginel	G.U. (cm)	43,8 ^{bc}	37,9 ^{ef}	34,9 ^{fg}	45,3 ^{ab}	41,4 ^{cd}	37,8 ^{def}	47,6 ^a	40,3 ^{cde}	32,3 ^g
	K.U. (cm)	36,8 ^b	29,4 ^{cd}	16,4 ^e	42,8 ^a	29,0 ^{cd}	25,2 ^d	36,1 ^b	33,5 ^{bc}	37,4 ^b
	G.Y.A. (g)	3,00 ^b	1,26 ^f	1,41 ^{ef}	3,67 ^a	2,13 ^{cd}	1,77 ^{de}	2,90 ^c	2,15 ^{cd}	1,80 ^{cde}
	K.Y.A. (g)	1,87 ^a	0,85 ^{bc}	0,66 ^c	1,84 ^a	0,90 ^{bc}	0,74 ^{bc}	1,15 ^b	0,96 ^{bc}	0,66 ^c
	G.K.A. (g)	0,36 ^{bc}	0,17 ^d	0,17 ^d	0,45 ^{ab}	0,29 ^c	0,34 ^{bc}	0,52 ^a	0,36 ^{bc}	0,44 ^{ab}
	K.K.A. (g)	0,20 ^{ab}	0,12 ^c	0,11 ^c	0,22 ^a	0,12 ^c	0,11 ^c	0,16 ^{bc}	0,13 ^c	0,11 ^c
Kalaycı	G.U. (cm)	44,8 ^{ab}	38,5 ^e	43,0 ^{bcd}	44,2 ^{abc}	44,8 ^{ab}	41,6 ^d	45,3 ^a	45,5 ^a	42,7 ^{cd}
	K.U. (cm)	34,5 ^a	30,3 ^{ab}	24,2 ^{de}	23,4 ^{de}	30,5 ^{ab}	21,5 ^e	28,6 ^{bc}	27,9 ^{bcd}	26,4 ^{bcd}
	G.Y.A. (g)	3,33 ^a	2,13 ^b	1,93 ^c	2,15 ^{bc}	2,18 ^{bc}	2,09 ^{bc}	2,64 ^b	2,06 ^{bc}	2,14 ^{bc}
	K.Y.A. (g)	1,60 ^a	1,11 ^b	0,73 ^{cd}	0,87 ^{bcd}	1,01 ^{bc}	0,60 ^d	0,90 ^{bcd}	0,84 ^{bcd}	0,71 ^{cd}
	G.K.A. (g)	0,52 ^a	0,39 ^b	0,31 ^c	0,19 ^d	0,40 ^b	0,29 ^c	0,29 ^c	0,25 ^{cd}	0,42 ^b
	K.K.A. (g)	0,16 ^{ab}	0,17 ^a	0,14 ^{abc}	0,10 ^d	0,11 ^{cd}	0,10 ^d	0,11 ^{cd}	0,14 ^{abc}	0,13 ^{bc}

Stres çalışmalarında önemli bir parametre olan kuru ağırlık sonuçlarında da önemli değişimler tespit edildi. I. deney grubunda, en yüksek tuz konsantrasyonunun (300 mM) sebep olduğu stres sonrası gövde ve kök kuru ağırlıklarında, Akhisar'da sırasıyla %48 ve %48, Erginel'de %53 ve %45, Kalaycı'da ise %40 ve %13 azalış kaydedildi. III. deney grubunda SA uygulanmamış gruplara göre kuru ağırlıkta önemli farklar ($P<0,05$) belirlendi. Akhisar çeşidinde 150 mM NaCl'de 2 kat, 300 mM NaCl'de 2,4 kat artan kuru ağırlığın, Erginel çeşidinde 150 mM'da 2,1 kat, 300 mM'da ise 2,6 kat arttığı belirlendi. Bu artış, Kalaycı çeşidinde sadece 300 mM NaCl'de %35 olarak kalmıştır.

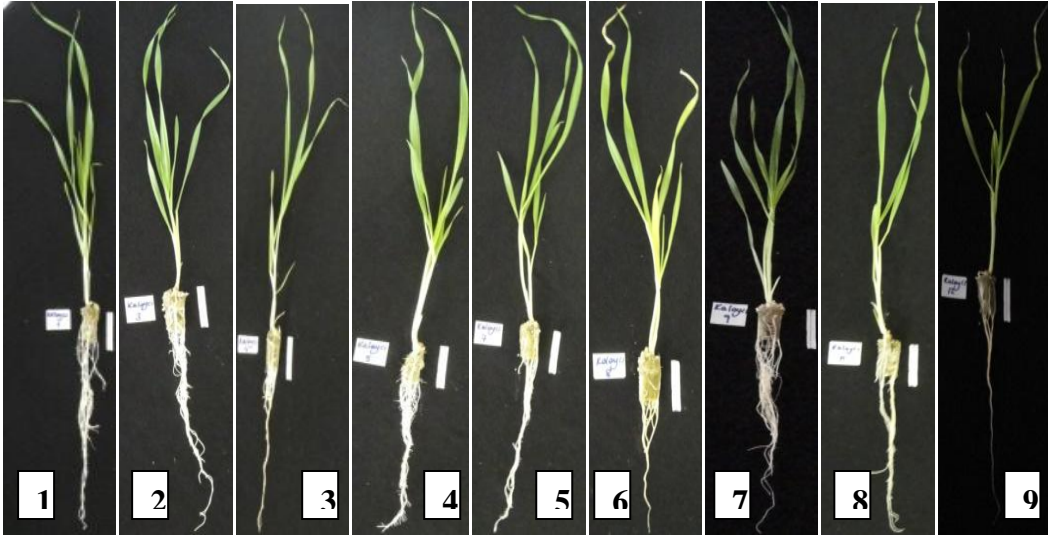
Hidroponik ortamda kök uzunluğu SA'ten en çok Erginel çeşidi etkilenmiştir. I. grupta 300 mM NaCl'ye maruz bırakılan köklerle III. grupta 300 mM NaCl+SA içeren ortamdaki kökler karşılaştırıldığında, stres altında SA uygulamasının kök uzunluğunu 2 kattan daha fazla arttırdığı belirlendi. Bu artış, Akhisar'da %81 iken, Kalaycı'da yaklaşık sadece %9 olmuştur. Genel olarak incelendiğinde, Kalaycı çeşidinde, SA uygulamaları ile büyüme parametreleri açısından istatistiksel olarak önemli ($P<0,05$) farklılıklar tespit edilmedi.



Şekil 3.1. Akhisar arpa çeşidine ait morfolojik görünüm. Şekiller soldan sağa: Kontrol, 150 mM NaCl, 300 mM NaCl, öSA Kontrol, öSA 150 mM NaCl, öSA 300 mM NaCl, sSA Kontrol, sSA 150 mM NaCl, sSA 300 mM NaCl. (Ölçek: 1 ve 2'de 30 cm; 3-9'da 5 cm)



Şekil 3.2. Erginel çeşidine ait morfolojik görünüm. Şekiller soldan sağa: Kontrol, 150 mM NaCl, 300 mM NaCl, öSA Kontrol, öSA 150 mM NaCl, öSA 300 mM NaCl, sSA Kontrol, sSA 150 mM NaCl, sSA 300 mM NaCl. (Ölçek: 1’de 30 cm; 2-9’da 5 cm)



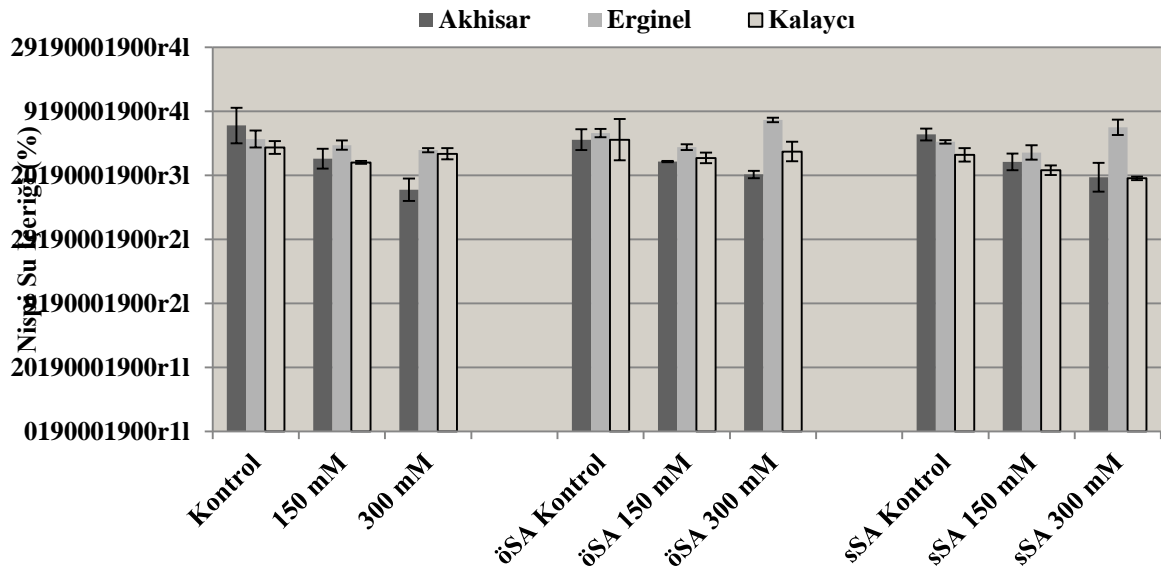
Şekil 3.3. Kalaycı çeşidine ait morfolojik görünüm. Şekiller soldan sağa: Kontrol, 150 mM NaCl, 300 mM NaCl, öSA Kontrol, öSA 150 mM NaCl, öSA 300 mM NaCl, sSA Kontrol, sSA 150 mM NaCl, sSA 300 mM NaCl. (Ölçek: 1-9’da 5 cm)

3.2. Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerine Ait Nispi Su İçerikleri

Çalışmada kullanılan üç arpa çeşidine ait bağıl su içeriği sonuçları Şekil 3.4'te verilmektedir.

Artan NaCl stresi altında arpa çeşitlerinin bağıl su içeriği değişiklikler göstermiştir. I. grupta kontrol grubuna ait bitkilerle karşılaştırıldığında, 300 mM NaCl altında bağıl su içeriğinde en çok azalış Akhisar çeşidinde gözlemlendi. Bu çeşitte bağıl su içeriği %21 azalmıştır. Bu azalma, Erginel'de %4, Kalaycı'da ise %2 olarak belirlenmiştir.

SA içeren Hoagland çözeltilerinde yetiştirilen bitkilerde bağıl su içeriğinde, istatistiksel olarak önemli ($P < 0,05$) sonuç Erginel çeşidinde kaydedildi. Şiddetli tuz stresi altında SA ön uygulaması yapılan bitkilerde (öSA+300 mM NaCl), SA içermeyen bitkilere göre %11 olan artış kaydedildi. III. deney grubundaki bitkilerde ise bağıl su içeriği 300 mM NaCl'de %8 artmıştır. Aynı grupta, RWC'de Kalaycı çeşidinde %9'luk bir azalış Akhisar'da ise %5'lik bir artış belirlendi.



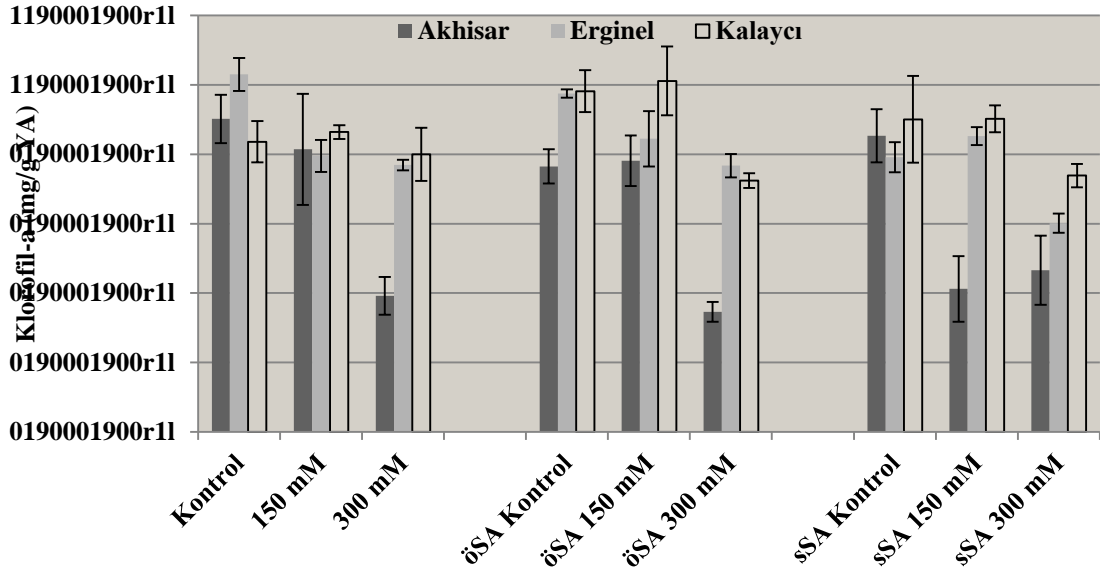
Şekil 3.4. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki nispi su içerikleri. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

3.3. Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerine Ait Fotosentetik Pigment İçerikleri

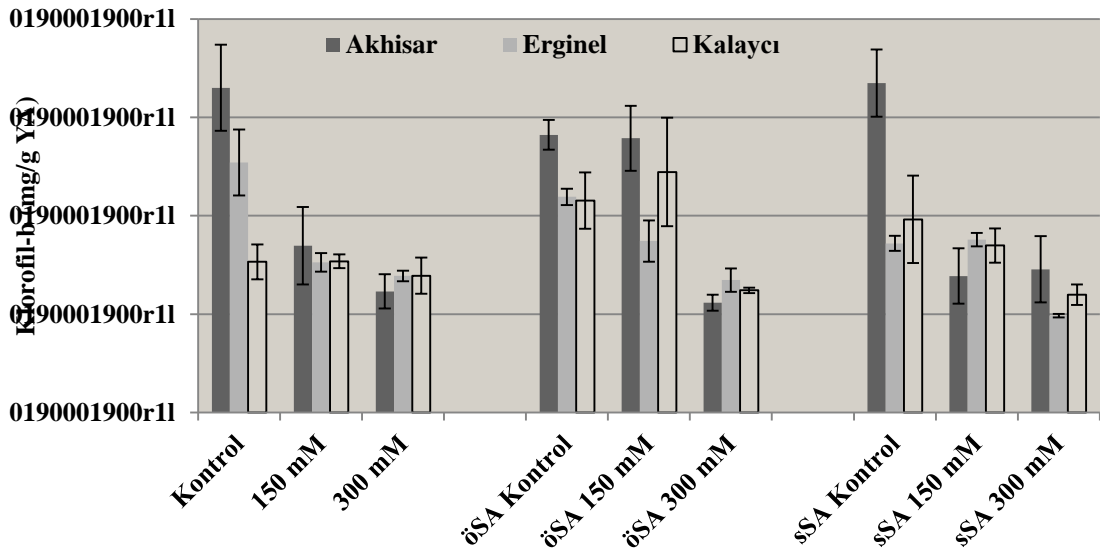
Akhisar, Erginel ve Kalaycı çeşitlerinin tuz stresi ve/veya SA uygulamalarına bağlı fotosentetik pigmentlerdeki değişimleri ile ilgili bulgular Şekil 3.5 (Kl a), Şekil 3.6 (Kl b) Şekil 3.7 (toplam karotenoid) 'de verilmiştir.

I. deney grubunda Kalaycı çeşidinde klorofil-a, klorofil-b ve toplam karotenoid miktarları NaCl konsantrasyonundaki artışa bağlı olarak değişiklik göstermiştir ($P<0,05$). Akhisar çeşidinde ise pigment içeriği tuz stresi uygulamasına bağlı olarak büyük değişiklik göstermiştir. Klorofil-a miktarında kontrol gruplarına göre, 150 mM'da ve 300 mM'da sırasıyla %10 ve %57, klorofil-b ise sırasıyla %48 ve %63 azalma göstermiştir. Erginel çeşidinde ise kontrol grubuna göre klorofil-a'da %23, klorofil-b'de ise %40'luk azalış belirlendi. 150 mM tuz ile 300 mM tuz bulguları arasında özellikle Akhisar çeşidi için istatistiksel olarak önemli ($P<0,05$) farklar kaydedildi.

Klorofil-a ve klorofil-b pigmentlerinin tuz stresi altında SA uygulamaları ile nasıl bir değişim gösterdiği incelendiğinde sadece SA uygulaması yalnızca Kalaycı çeşidinin klorofil pigment miktarında artışa neden olmuştur. SA uygulanmamış kontrol gruplarıyla karşılaştırıldığında, adı geçen bu çeşitte 150 mM NaCl'ün, klorofil-a miktarında %21, klorofil-b miktarında ise %59 artışa neden olduğu bulunmuştur. Klorofil-a ve klorofil-b pigmentleri üzerine tuzun zararlı etkilerinin en fazla hafifletildiği SA uygulaması, tuz stresinden önce bitkilerin 24 saatlik SA uygulamasına bırakıldığı II. deney grubunda kaydedildi. II. deney grubunda, ayrıca, tuza hassasiyeti diğer çeşitlere göre daha fazla olduğu belirlenen Akhisar çeşidinde, SA uygulaması ile fotosentetik pigment içeriğinde istatistiksel olarak önemli ($P<0,05$) artış belirlendi. III. deney grubunda ise 150 mM NaCl uygulaması ile SA uygulaması yapılmamış 15 mM NaCl uygulamasına göre Akhisar çeşidinin klorofil-a miktarında %52, klorofil-b miktarında ise %59'luk azalma kaydedildi. Her iki farklı SA uygulamalarına sahip deney gruplarında, klorofil-a ve klorofil-b pigmentlerinin stres sırasındaki artışları II. deney grubu (öSA) ile belirlendi.



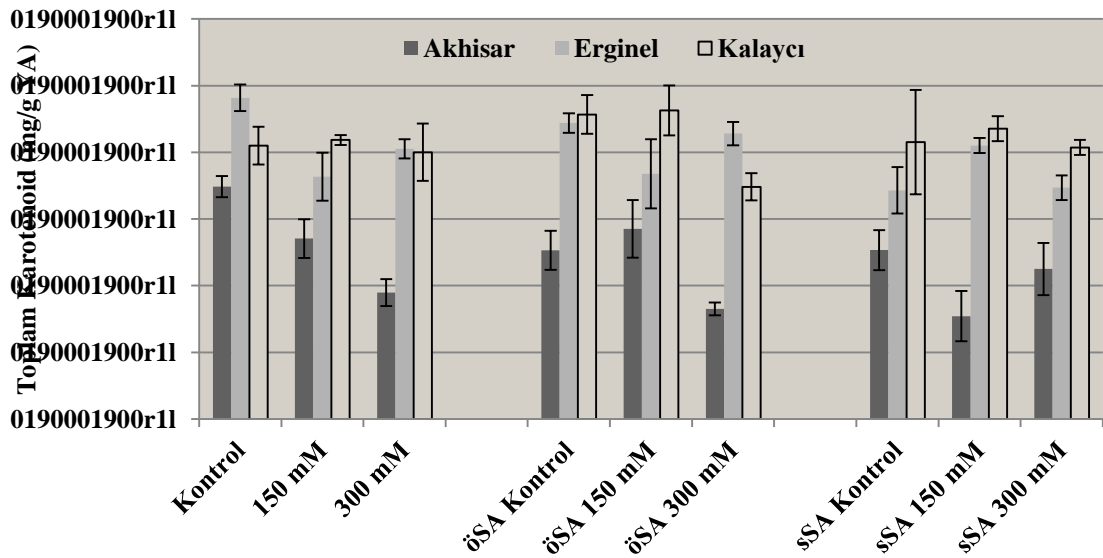
Şekil 3.5. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin klorofil-a değişimleri. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).



Şekil 3.6. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin klorofil-b değişimleri. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

Sodyum tuzu ve/veya SA uygulamalarının toplam karotenoid miktarına etkisinde, birkaç istisna dışında, klorofil-a ve klorofil-b pigment miktarlarına ait grafiklerinde

görülen benzer dalgalanmalar tespit edildi. Toplam karotenoid miktarında, Kalaycı çeşidinde I. deney grubunda stres artışı ile istatistiksel olarak önemli ($P<0,05$) derecede değişim kaydedilmemiştir. Aynı grupta, Akhisar için 300 mM NaCl'de kontrol grubuna göre %45'lik azalış kaydedildi. Bu azalış miktarı, çeşitler arasında belirlenmiş olan en yüksek azalıştır. Erginel çeşidinin toplam karotenoid miktarı 150 mM NaCl ve 300 mM NaCl'de sırasıyla %24 ve %16'lık azalış olarak belirlendi. Her üç deney grubunun tuz stresine maruz kalmamış kontrol grupları karşılaştırıldığında, SA, toplam karotenoid miktarlarında Akhisar ve Erginel'de azalışa (sırasıyla %27 ve %8) Kalaycı'da artışa (%11) neden olmuştur. II. deney grubunda, Kalaycı'da 150 mM NaCl ile, SA uygulanmamış I. deney grubuna göre %12 artış belirlendi. Genel olarak, klorofil-a ve klorofil-b bulgularında olduğu gibi tuz stresi öncesinde uygulanan SA toplam karotenoid miktarlarında da artışa neden olmuştur. Ayrıca, Kalaycı çeşidinde Akhisar ve Erginel çeşitleri ile karşılaştırıldığında, her iki SA uygulaması ile toplam karotenoid miktarlarında istatistiksel olarak önemli ($P<0,05$) artışlar belirlenemedi. SA'nın Kalaycı çeşidinde fotosentetik pigment miktarlarındaki önemli değişimleri klorofil-a ve klorofil-b pigmentleri ve özellikle II. deney grubu (öSA) ile kaydedildi.



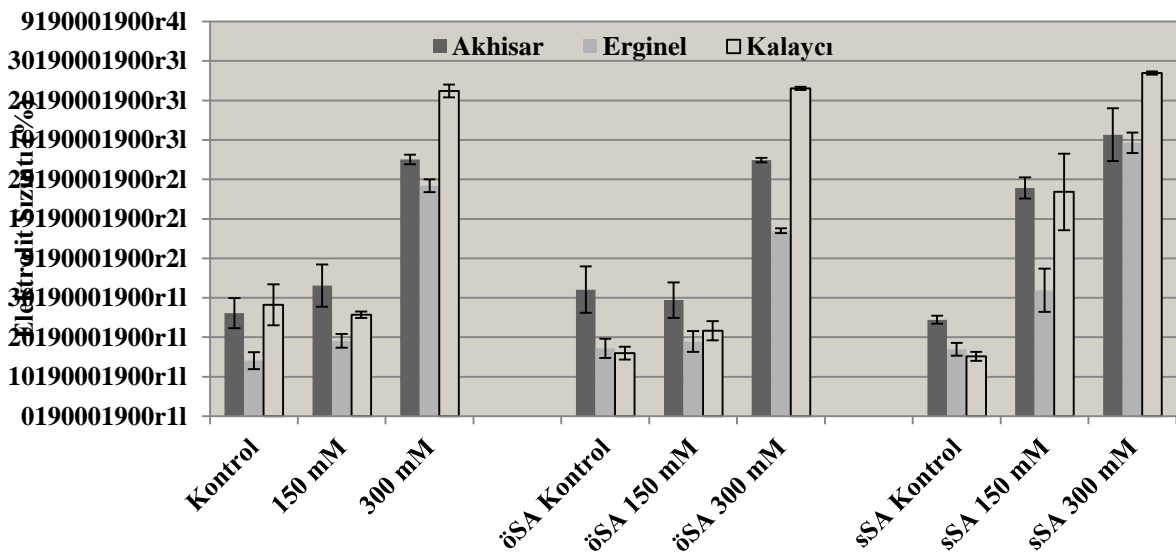
Şekil 3.7. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin toplam karotenoid değişimleri. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P<0,05$; $n=3$).

3.4. Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerine Ait Elektrolit Sızıntı Değerleri

Tuz stresi ve SA'nın hücre plazma zarının geçirgenliği üzerine etkisini aydınlatmak amacıyla arpa çeşitleri, sadece tuz stresi ve tuz stresi+SA'ya maruz bırakılarak elektrolit sızıntı belirlenmiştir (Şekil 3.8).

Elektrolit sızıntı tuz stresi artışına bağlı olarak her 3 çeşitte de değişiklik göstermiştir. I. deney grubunda, tuzluluk, stres artarken elektrolit sızıntıda da artışa neden olmuştur. Özellikle 300 mM NaCl'de kontrol gruplarına göre, Akhisar, Erginel ve Kalaycı'da sırasıyla yaklaşık 2.5, 4.0 ve 3.0 kat artış belirlendi.

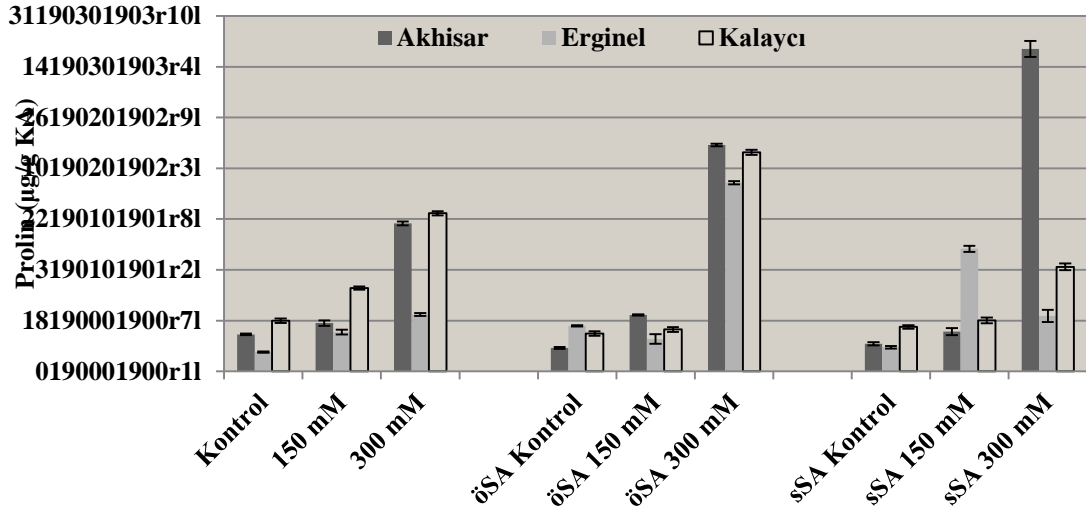
SA ile yapılan uygulamalar karşılaştırıldığında en göze çarpan sonuç, II. deney grubunda Kalaycı çeşidinde belirlendi. Bu deney grubunun kontrol ve 150 mM NaCl uygulamalarında, SA uygulanmamış gruba göre sırasıyla %43 ve %16 azalma kaydedildi. 300 mM NaCl'de ise sadece Erginel çeşidinde %20 azalma belirlendi. Söz konusu tuz konsantrasyonu için, Akhisar ve Kalaycı çeşitlerinde istatistiksel olarak önemli ($P<0,05$) bir değişim saptanmadı. III. deney grubunda ise Kalaycı çeşidinde elektrolit sızıntınının 150 mM NaCl uygulaması ile 2,2 kat artışı tespit edildi. Genel olarak, tüm arpa çeşitlerinde elektrolit sızıntıda artış III. deney grubundaki SA uygulaması ile belirlendi.



Şekil 3.8. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin elektriksel sızıntı değerleri (%). öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P<0,05$; $n=3$).

3.5. Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerine Ait Prolin İçerikleri

Arpanın her 3 çeşidinde NaCl ve SA uygulamalarının prolin içeriğinde meydana getirdikleri değişimler yapraklar için Şekil 3.9 ve kök için Şekil 3.10'da gösterilmiştir.

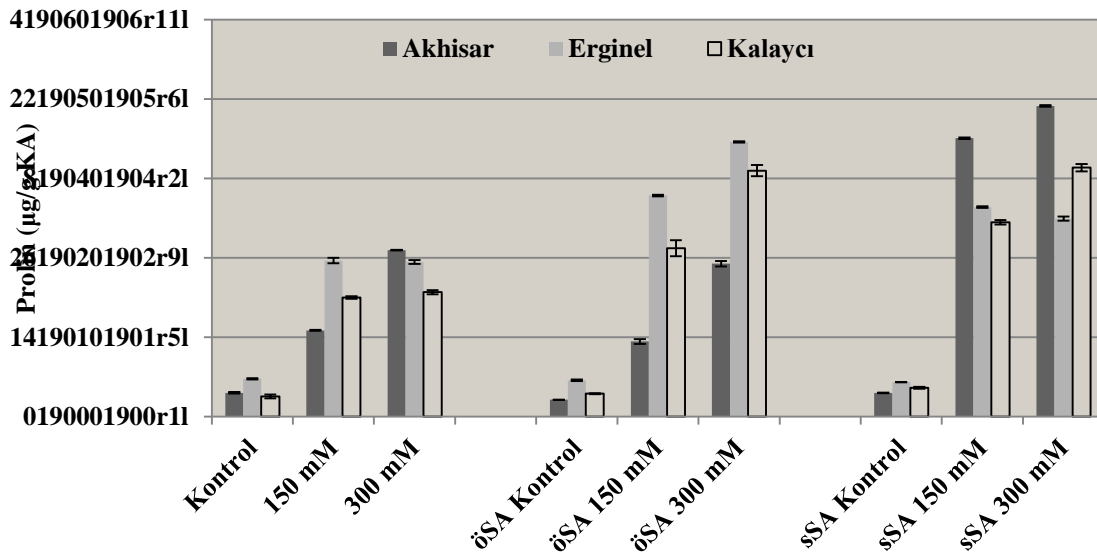


Şekil 3.9. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki prolin değişimi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

Şiddetli tuz stresinde yapraklardaki prolin miktarında meydana gelen değişikliklere bakıldığında, I. deney grubunda istatistiksel olarak önemli ($P < 0,05$) artışlar belirlenmiştir. II. ve III. deney gruplarında 300 mM NaCl her üç çeşitte de prolin miktarlarında farklı oranlarda artışlara neden olmuştur. 300 mM NaCl uygulaması ile kontrol gruplarına göre prolin miktarında Akhisar'da 4 kat, Erginel'de 3.2 kat ve Kalaycı'da 3 kat artış belirlendi. 150 mM NaCl uygulamasında ise Akhisar'da %30, Kalaycı'da %42 ve Erginel'de ise 2 kat artış belirlendi. Ayrıca, II. deney grubunda şiddetli tuz konsantrasyonu (300 mM NaCl) her üç çeşitte de I. deney grubuna göre önemli oranda ($P < 0,05$) artışa neden olmuştur. III. deney grubunda, arpa çeşitlerinin yapraklarındaki prolin miktarı artışında dikkat çekici sonuç, 300 mM tuz ortamında yetiştirilen Akhisar çeşidinde tespit edildi.

Yaprakların prolin miktarlarında belirlenen artış, köklerde de belirlenmiştir. Stresin şiddeti arttıkça Akhisar köklerinde prolin miktarı artmaya devam etmiştir. Erginel ve Kalaycı çeşitlerinin köklerinde kontrole göre 150 mM NaCl'de artış belirlenirken, söz

konusu tuz konsantrasyonu ile 300 mM NaCl arasında önemli farklılıklar belirlenmemiştir. II. ve III. deney gruplarındaki SA uygulamaları ile arpa çeşitlerinin köklerindeki prolin miktarlarında da artış belirlendi. Her üç deney grubundaki bulgulara göre SA uygulamasının arpa köklerinde prolin miktarında önemli değişikliklere ($P<0,05$) neden olmadığı belirlendi. Ayrıca, kökteki prolin miktarlarında II. deney grubunda Erginel, III. deney grubunda ise Akhisar'da önemli artışlar ($P<0,05$) kaydedildi.



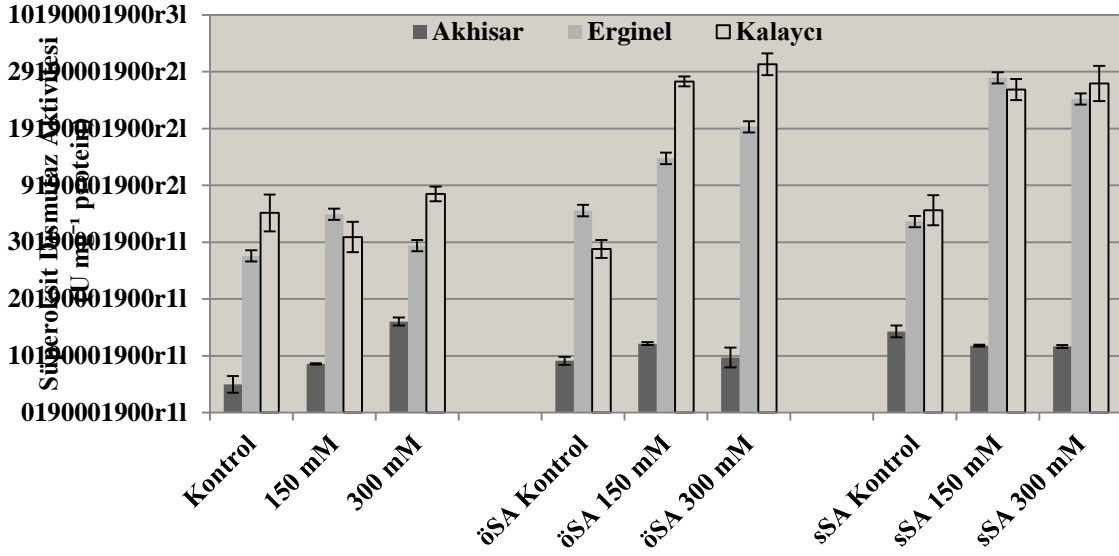
Şekil 3.10. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki prolin değişimi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P<0,05$; $n=3$).

3.6. Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerine Ait Antioksidan Enzim Aktiviteleri

3.6.1. Süperoksit Dismutaz (SOD) Enzimi

Akhisar, Erginel ve Kalaycı'nın yaprak ve köklerinin SOD aktivitelerinde meydana gelen değişimler sırasıyla Şekil 3.11 ve Şekil 3.12'de verilmiştir.

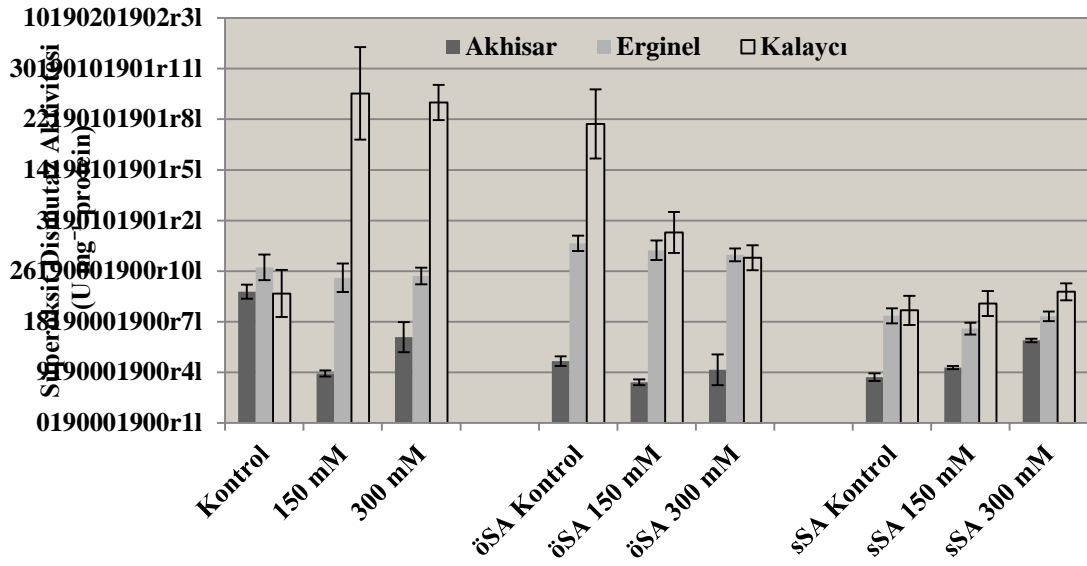
Akhisar çeşidinin hem yaprak hem de köklerinde SOD aktivitesi, her üç deney grubunda da diğer iki çeşide göre daha az belirlenmiştir.



Şekil 3.11. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki süperoksit dismutaz aktivitesi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

I. deney grubunda, Kalaycı ve Erginel yapraklarında SOD aktivitesinde stres artışı ile önemli değişiklikler ($P < 0,05$) belirlenmemiştir. Aynı grupta, Akhisar'da 300 mM NaCl'de kontrol grubuna göre 3 kat artış belirlenmiştir. Her iki SA uygulama grubunda ise SA'nın Akhisar çeşidinde önemli değişikliklere neden olmadığı kaydedildi. II. ve III. deney gruplarında SA uygulaması ile Kalaycı ve Erginel yapraklarının SOD aktivitelerinde önemli artışlar belirlendi. 300 mM tuz uygulamasında, Erginel ve Kalaycı çeşitlerinde II. deney grubu için sırasıyla %41 ve 2,1 kat artış belirlenirken, III. deney grubunda %64 ve %63 artış belirlendi.

Arpa çeşitlerinin kökleri, SOD aktivitesinde yapraklardakinden farklı değişiklikler göstermiştir. I. deney grubunda, Kalaycı çeşidinde tuz stresinin şiddeti arttığında SOD aktivitesinde de artış kaydedildi. Özellikle 150 mM NaCl'de kontrole göre 2,5 kat SOD aktivitesinde artış belirlendi. SA uygulamaları ise yapraklara göre farklı sonuçlar göstermiştir. Her üç arpa çeşidinin SOD aktivitelerinde SA'nın tuz stresi ile uygulandığı grupta istatistiksel olarak önemli ($P < 0,05$) düşüş belirlendi. Üç deney grubunda da Erginel çeşidinin SOD aktivitesinde değişim gözlenmezken III. deney grubunda aktivitenin düştüğü kaydedilmiştir. Ayrıca, tuz stresi öncesinde SA uygulamalarında, özellikle 150 mM NaCl'de Kalaycı çeşidinde kontrolüne göre %45 azalışa neden olmuştur.

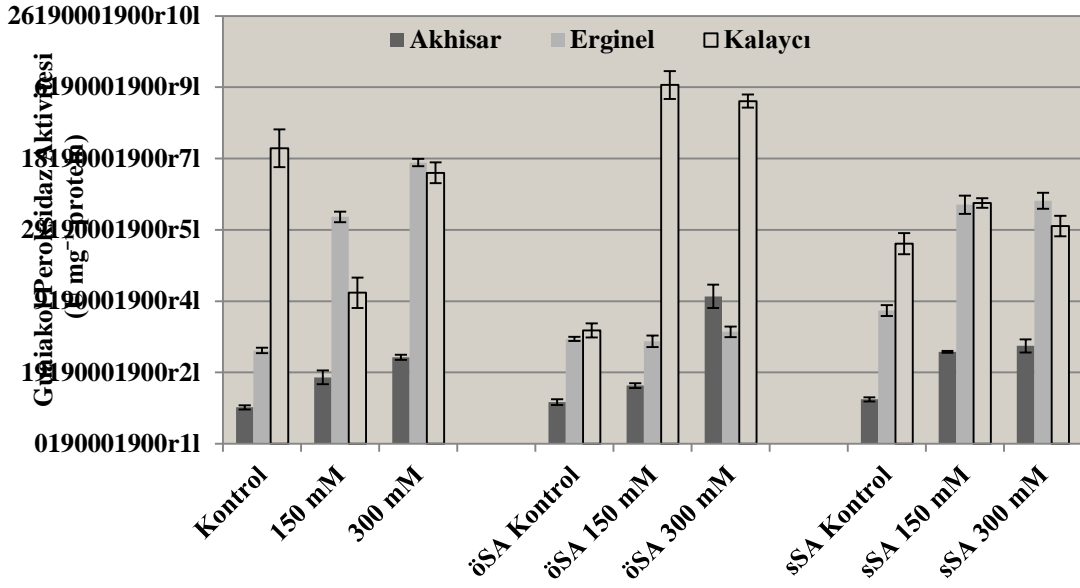


Şekil 3.12. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki süperoksit dismutaz aktivitesi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

3.6.2. Guaiakol Peroksidaz (POX) Enzimi

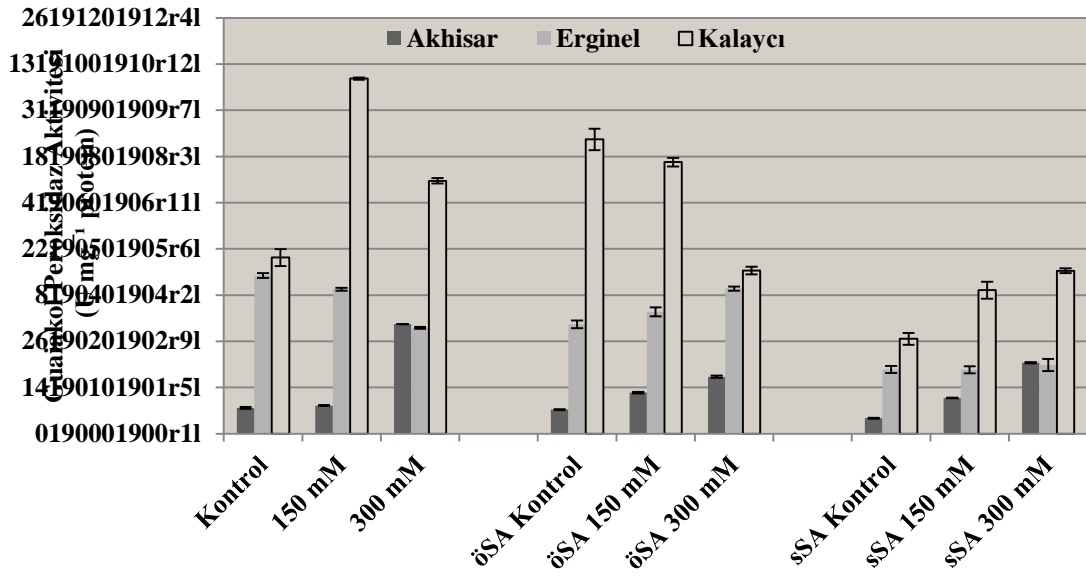
Üç arpa çeşidinin yaprak ve köklerinde, tuz ve SA uygulamalarına bağlı olarak meydana gelen POX enzim aktivite değişimleri Şekil 3.13 ve Şekil 3.14'te gösterilmiştir.

I. deney grubunda, tuz stresi altında olmayan yapraklarda en yüksek POX aktivitesi Kalaycı çeşidinde bulundu. Bitkiler stres durumunda iken kontrole göre, 150 mM NaCl'de POX aktivitesi %49, 300 mM'da ise %8 azalışa neden olmuştur. Akhisar ve Erginel çeşitlerinde, tuz stresinin artmasıyla beraber POX aktivitesinin de arttığı belirlendi. SA uygulaması yapılmış gruplar dikkate alındığında, Kalaycı yapraklarında POX aktivitesi, I. grubun kontrolüne göre, II. deney grubunun kontrolünde %62 azalmıştır. Aynı deney grupları karşılaştırıldığında, Erginel çeşidinde SA'nın POX aktivitesinde düşüşe neden olduğu belirlendi. III. deney grubunda ise, II. deney grubu ile karşılaştırıldığında, Kalaycı çeşidinde 300 mM NaCl'de POX aktivitesinde %20 azalış belirlendi.



Şekil 3.13. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki guaiakol peroksidadz aktivitesi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

Genel olarak, köklerde peroksidadz aktivitesi, en yüksek Kalaycı ve en düşük Akhisar çeşidinde bulundu. Kalaycı çeşidinde II. deney grubunda 150 mM NaCl SA uygulanmamış gruba göre %43'lük artış belirlendi. Ayrıca, Kalaycı çeşidinde diğer 2 çeşide göre daha yüksek POX aktivitesi kaydedildi. III. gruptaki SA uygulamasında söz konusu çeşidin köklerindeki POX aktivitesinde düşüş belirlendi. Akhisar ve Erginel çeşitlerinin POX aktivitelerindeki SA uygulamalarında önemli ölçüde ($P < 0,05$) farklı sonuçlar bulunamadı.

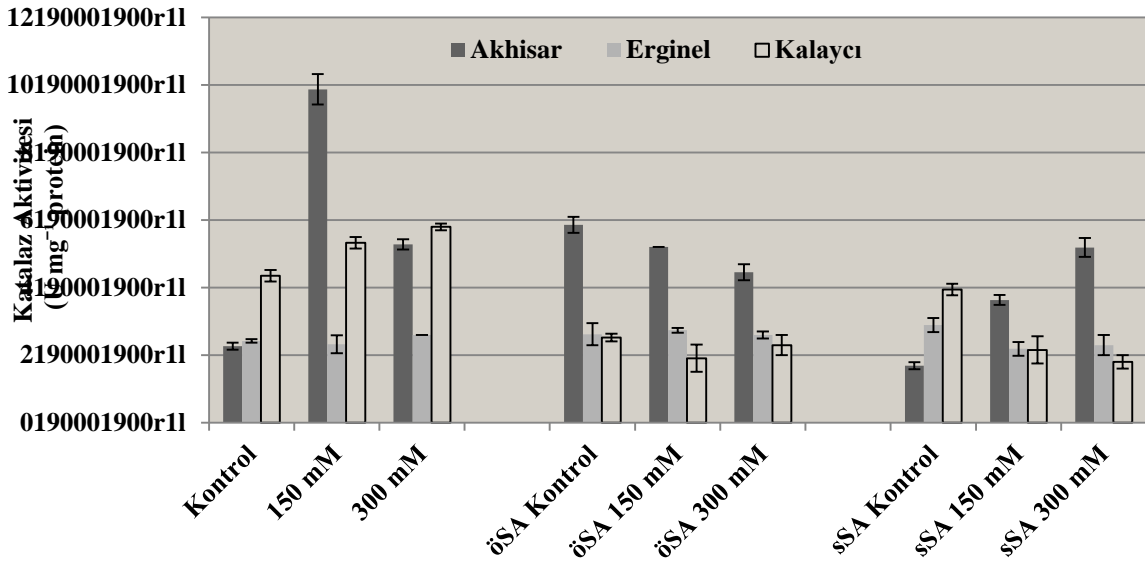


Şekil 3.14. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki guaiakol peroksidaz aktivitesi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

3.6.3. Katalaz (CAT) Enzimi

Akhisar, Erginel ve Kalaycı çeşitlerinin yaprak ve köklerinde, tuz ve SA uygulamalarına bağlı olarak meydana gelen CAT aktiviteleri değişimleri Şekil 3.13 ve Şekil 3.14'te gösterilmiştir.

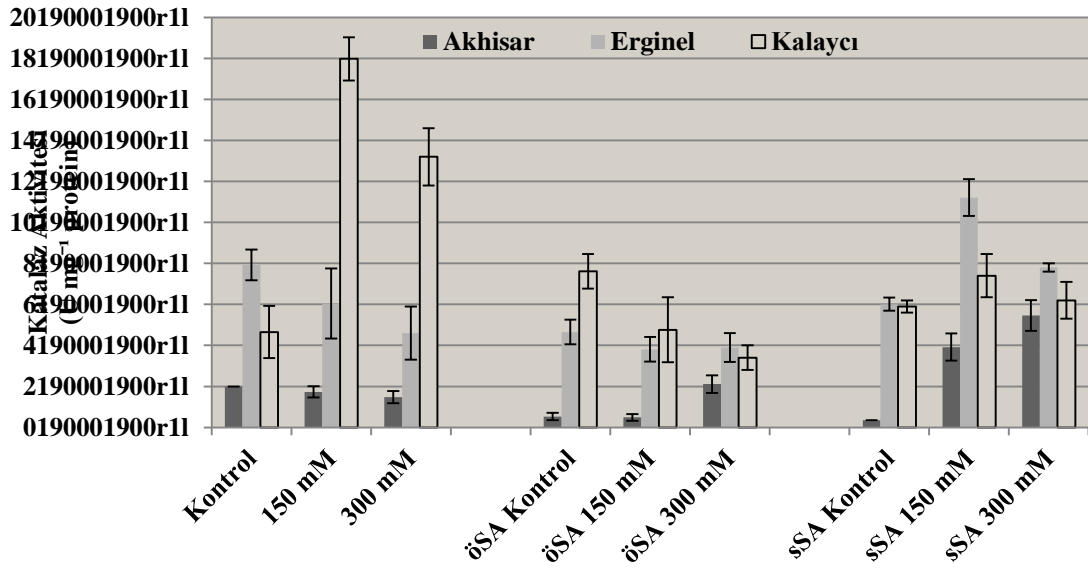
Yaprak ve köklerde CAT aktivitesi herhangi bir değişiklik göstermemiştir. Yapraklarda genel olarak, Erginel çeşidinde CAT aktivitesinin artan stresle ya da SA uygulamaları ile değişmediği belirlendi. SA uygulanmaksızın yaratılan stres koşullarında Akhisar'da 150 mM NaCl uygulaması altında CAT aktivitesi 4,3 kat artmış, 300 mM NaCl'de ise azalmıştır. SA uygulamalarından en fazla Akhisar çeşidi etkilenmiştir. Ayrıca, II. deney grubuna göre III. deney grubunda CAT aktivitesinde artış belirlendi. sSA+300 mM NaCl'de CAT aktivitesinde en fazla düşüş Kalaycı çeşidinde kaydedildi.



Şekil 3.15. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki katalaz aktivitesi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

Kökte en yüksek CAT aktivitesi Kalaycı, en düşük ise Akhisar çeşidinde bulundu. I. deney grubunda, Erginel’de stresin şiddeti arttıkça CAT aktivitesinde düşüş belirlenirken Akhisar’da önemli değişiklikler ($P < 0,05$) kaydedilmedi. Kalaycı’da 150 mM tuz, aktivitenin yaklaşık 3 kat artışına sebep oldu. SA’lı gruplarda uygulama olmayanlara göre Akhisar çeşidinde önemli ($P < 0,05$) aktivite kayıpları tespit edildi. Erginel çeşidinin köklerindeki CAT aktivitesinde, III. deney grubunda 150 mM NaCl’de SA’sız gruba göre %87 artış belirlenmiştir. Ayrıca, aynı deney grubunda en yüksek aktivite artışı Akhisar çeşidinde belirlendi.

Genel olarak, III. deney grubu bulguları diğer iki gruba karşılaştırıldığında Akhisar köklerinde artış belirlenmiştir. Ayrıca, SA uygulamaları CAT aktivitesinde istatistiksel olarak önemli ölçüde ($P < 0,05$) düşüşe neden olmuştur.

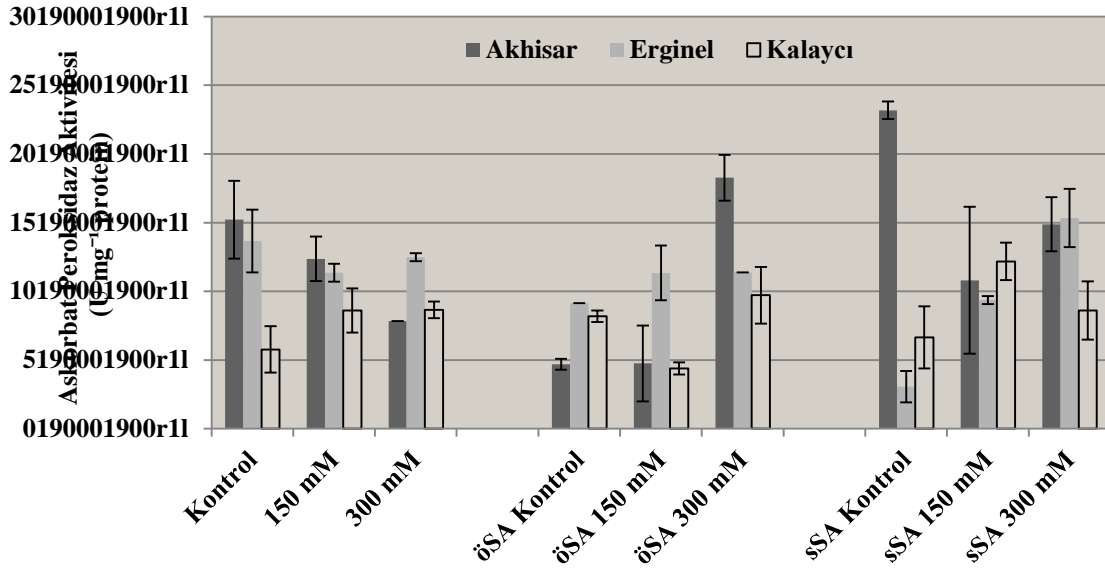


Şekil 3.16. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki katalaz aktivitesi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

3.6.4. Askorbat Peroksidaz (APX) Enzimi

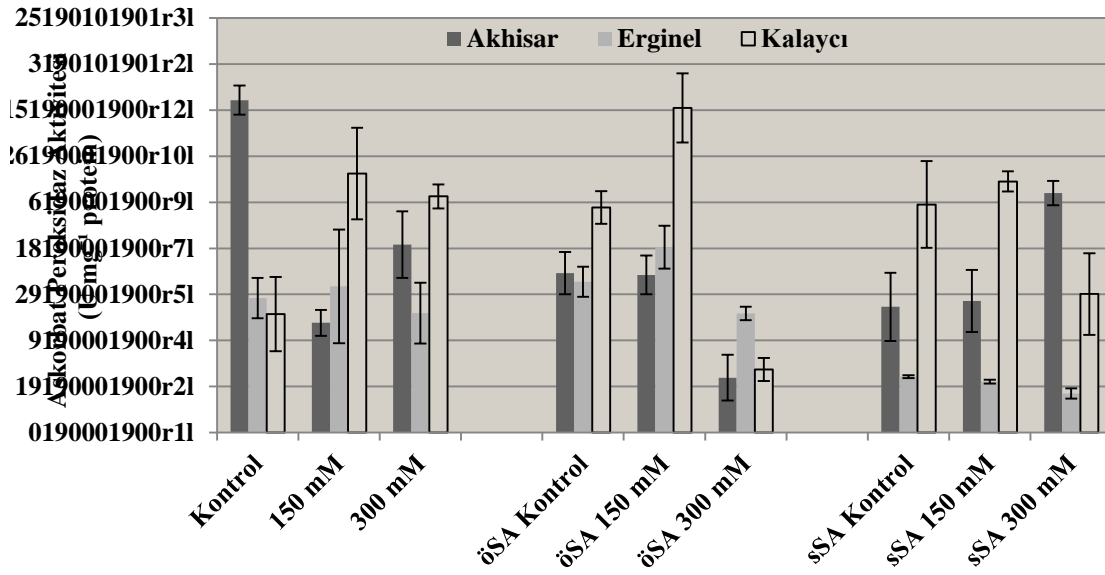
Arpa çeşitlerinin yaprak ve köklerinin APX aktivitelerinde meydana gelen değişimler sırasıyla Şekil 3.17 ve Şekil 3.18’de verilmiştir.

I. deney grubunun askorbat peroksidaz aktivitesinde, her üç çeşitte kontrole göre 150 mM NaCl’de istatistiksel olarak ($P < 0,05$) önemli farklar belirlenmemiştir. Fakat, 300 mM NaCl’de Akhisar ve Erginel çeşitlerinde sırasıyla %49 ve %9 azalış, Kalaycı çeşidinde ise %48 artış belirlendi. Akhisar çeşidinin II. deney grubundaki 300 mM NaCl uygulaması ile SA’sız gruba göre yaklaşık 2,4 kat artış belirlendi. III. deney grubunda ise Akhisar’da SA uygulanmamışlara göre önemli artış ($P < 0,05$) kaydedildi. 300 mM NaCl konsantrasyonunda ise Erginel ve Kalaycı çeşitlerine göre SA’nın APX aktivitesine etkisinin düşük olduğu belirlendi.



Şekil 3.17. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki askorbat peroksidaz aktivitesi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

Kökte, diğer enzimlerde olduğu gibi, askorbat peroksidaz aktivitesi yapraktaki aktivitelere göre daha yüksek bulundu. I. deney grubunda, Akhisar ve Kalaycı çeşitlerinde 150 mM NaCl'de önemli ($P < 0,05$) değişiklikler belirlendi. Özellikle Kalaycı'da kontrole göre 2,2 kat artış gözlemlendi. Bu grupta Erginel için tuz stresinin şiddeti arttıkça değişim gözlenmedi. Genel olarak, SA, Kalaycı ve Akhisar çeşitlerinin köklerinde değişikliklere neden olurken Erginel'de olmamıştır. SA uygulamasında olan kontrol gruplarında uygulama olmayanlara göre Akhisar'da %52 azalma ve Kalaycı'da %90 artış kaydedildi. Ayrıca, II. deney grubunda, 150 mM NaCl'de Kalaycı köklerinin APX aktivitesinde artış belirlenmiştir. 300 mM NaCl'de ise her üç arpa çeşidinde önemli ölçüde ($P < 0,05$) düşüş kaydedildi.



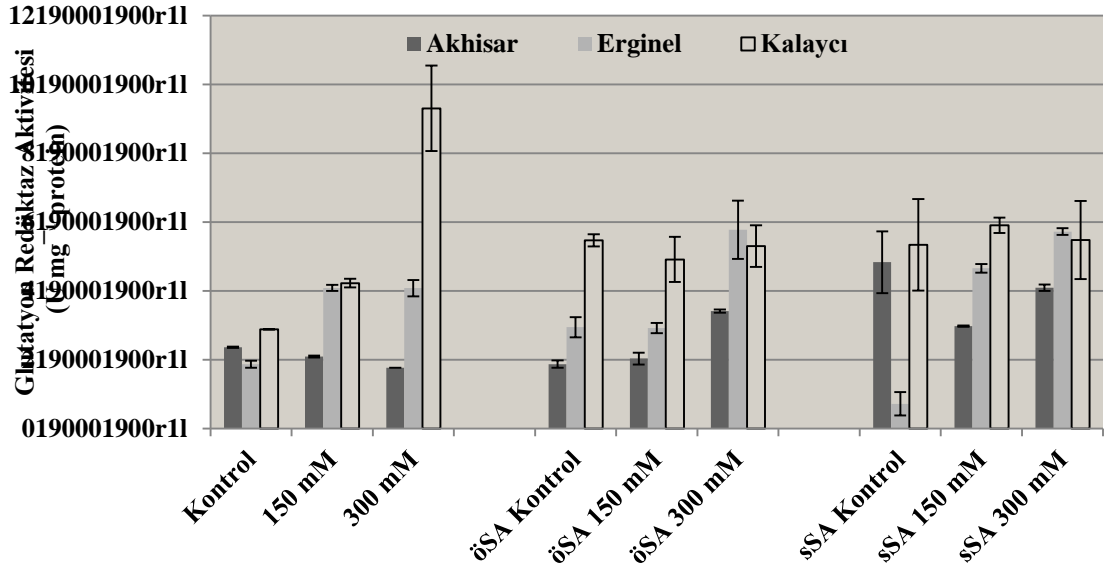
Şekil 3.18. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki askorbat peroksidaz aktivitesi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

Tuz stresi ile SA'nın birlikte uygulandığı gruptaki (III. grup) bitkiler içinde özellikle Erginel çeşidinin hem yaprak hem de köklerindeki APX aktivitesinde diğer gruplarla karşılaştırıldığında istatistiksel olarak önemli ölçüde ($P < 0,05$) azalış kaydedildi.

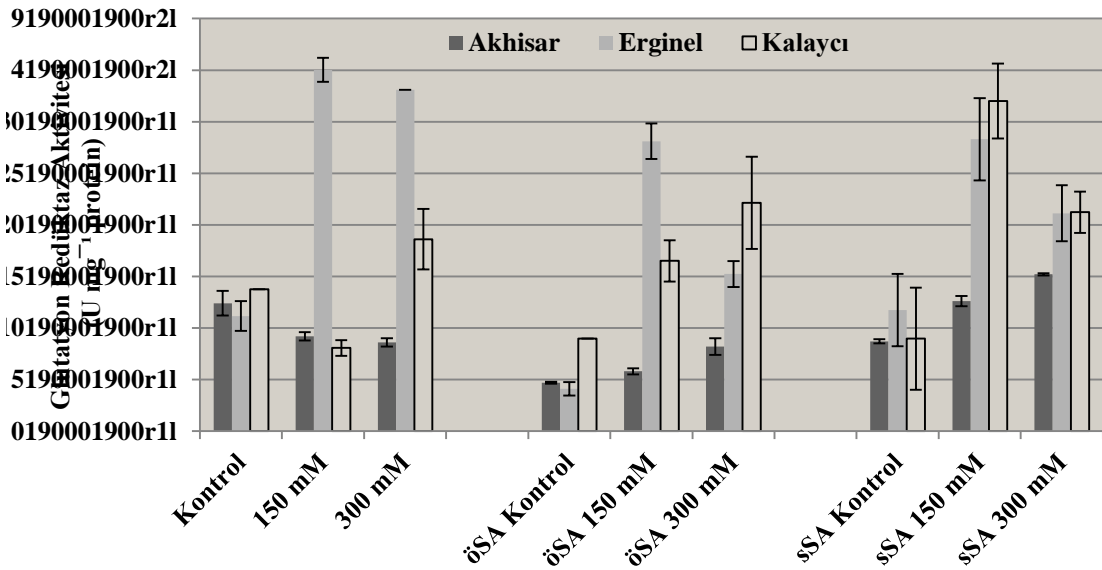
3.6.5. Glutasyon Redüktaz (GR) Enzimi

Üç arpa çeşidinin yaprak ve köklerinde, tuz ve SA uygulamalarına bağlı olarak meydana gelen GR enzim aktivite değişimleri Şekil 3.19 ve Şekil 3.20'de gösterilmiştir.

I. deney grubundaki yapraklarda 300 mM NaCl'de kontrole göre Kalaycı çeşidinin GR aktivitesinde yaklaşık 3,2 kat artış belirlendi. Erginel çeşidinde 150 mM NaCl'de kontrole göre artış fark edilse de 300 mM NaCl'de farklılık gözlenmemiştir. II. deney grubunda Kalaycı çeşidinde önemli değişiklikler ($P < 0,05$) kaydedilememiştir. 300 mM NaCl'de ise SA uygulaması olmayan gruba göre %43 düşüş belirlendi. Bununla birlikte, SA'nın her iki uygulama grubunda da önemli derecede farklılıklar belirlenmedi. III. deney grubunda SA'sız gruba göre Akhisar çeşidinin yapraklarındaki GR aktivitesi 2 kata yakın artmıştır.



Şekil 3.19. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki glutatyon redüktaz aktivitesi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).



Şekil 3.20. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki glutatyon redüktaz aktivitesi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

Köklerde GR aktivitelerinde I. deney grubunda özellikle Erginel çeşidinde önemli artışlar tespit edildi. Kalaycı ve Akhisar çeşitlerinde ise 150 mM NaCl'de kontrole göre aktivitede azalış belirlendi. Erginel çeşidinin köklerinde 150 mM NaCl ile belirlenen önemli miktardaki artış, her iki SA grubunun aynı NaCl konsantrasyonunda da belirlendi. Genel olarak, arpa çeşitlerinde GR aktivitesi, SA ve tuz uygulamalarında kendi kontrolleri ile kıyaslandığında önemli ölçüde ($P<0,05$) artmıştır.

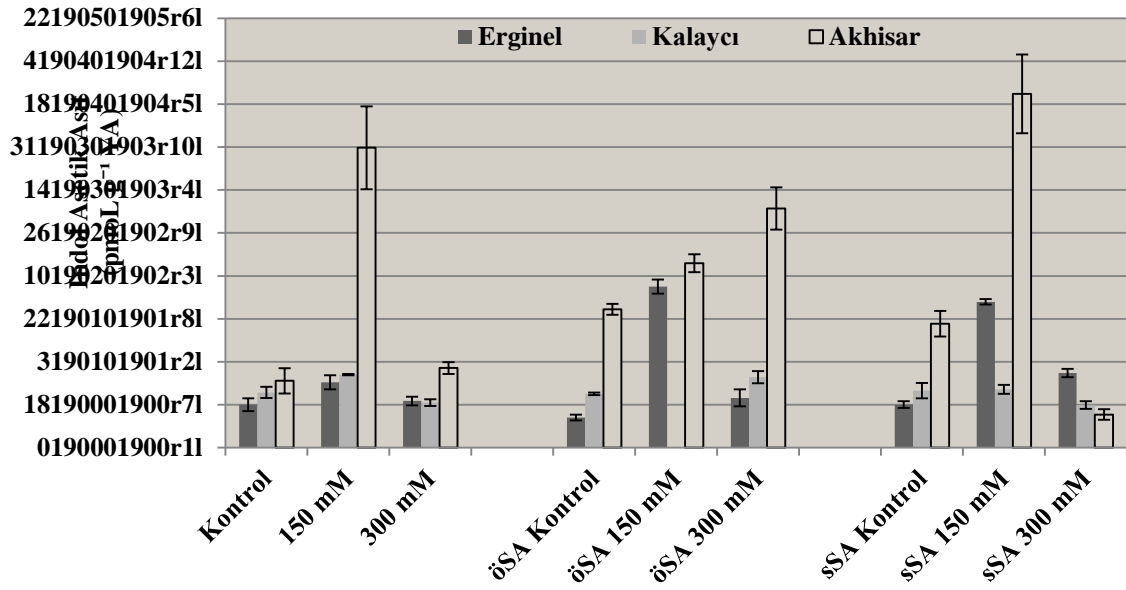
3.7. Tuz ve/veya SA ile Muamele Edilmiş Arpa Çeşitlerine Ait İçsel Hormon Seviyeleri

3.7.1. Indol-3-Asetik Asit (IAA)

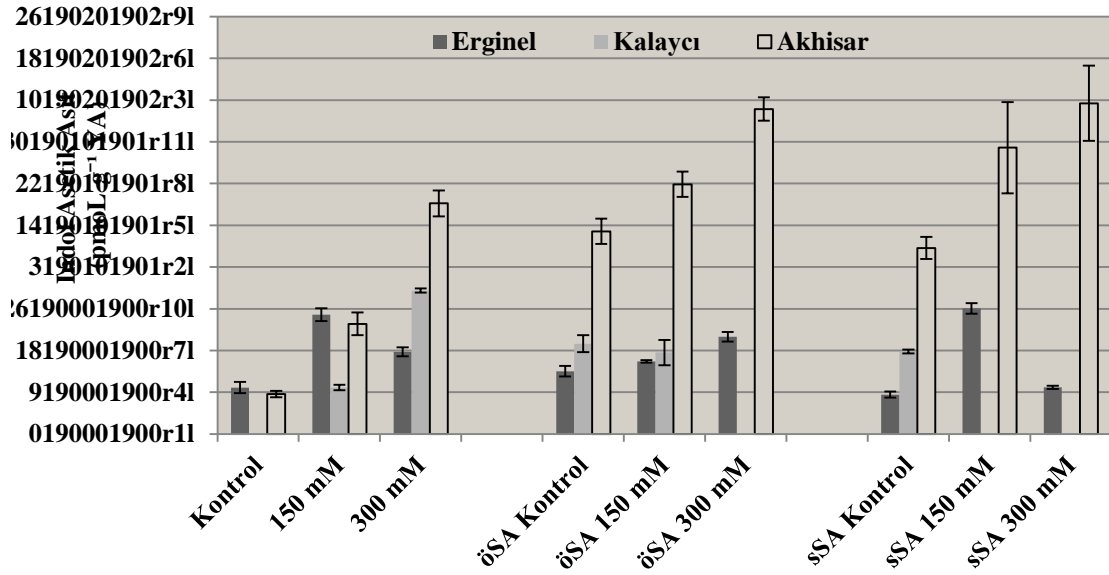
Akhisar, Erginel ve Kalaycı çeşitlerinin yaprak ve köklerinin IAA miktarlarında meydana gelen değişimler sırasıyla Şekil 3.21 ve Şekil 3.22'de gösterilmiştir.

Çeşitlerin yaprak ve köklerine ait içsel IAA değişimini gösteren her iki şekilde de Akhisar'da aktivitenin yüksek miktarı dikkat çekmektedir. Yaprakta I. deney grubunda her üç çeşitte de kontrole göre 150 mM NaCl'de artan IAA içeriği 300 mM NaCl uygulamasında düşmüştür. Akhisar çeşidinde 4,5 kat olan bu artış, Erginel'de %53, Kalaycı'da ise %32 olarak kaydedildi. II. deney grubunda tuz konsantrasyonu arttıkça Akhisar çeşidinde IAA miktarında artış kaydedildi. Kalaycı çeşidinde ise 150 mM NaCl uygulaması ile belirlenebilecek miktarda olmayan IAA içeriği 300 mM'da kontrol bitkisine göre artış göstermektedir. Erginel çeşidinde her iki farklı grup SA uygulaması ile aynı sonuç elde edilip, 150 mM NaCl'de artan IAA içeriğinin 300 mM'da tekrar azalma gösterdiği belirlendi. III. deney grubunda, Akhisar çeşidinin IAA içeriğinin 150 mM'da en yüksek miktarı göstermiştir. Fakat, aynı çeşit için, 300 mM NaCl uygulaması tüm çeşitler arasında en düşük değeri gösterdi.

Arpa çeşitlerinin köklerine ait IAA değişimi bulgularına baktığımızda, Kalaycı ve Akhisar'da artan tuz stresiyle beraber artış tespit edildi. Erginel'de ise kontrole göre 150 mM NaCl'de 2,5 kat artan miktarın 300 mM'da %77 olarak değiştiği belirlendi. Kalaycı çeşidinde II. deney grubunda 300 mM NaCl ve III. deney grubunda 150 ve 300 mM NaCl'de IAA miktarı belirlenemedi.



Şekil 3.21. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki indol-3-asetik asit değişimi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P<0,05$; $n=3$).

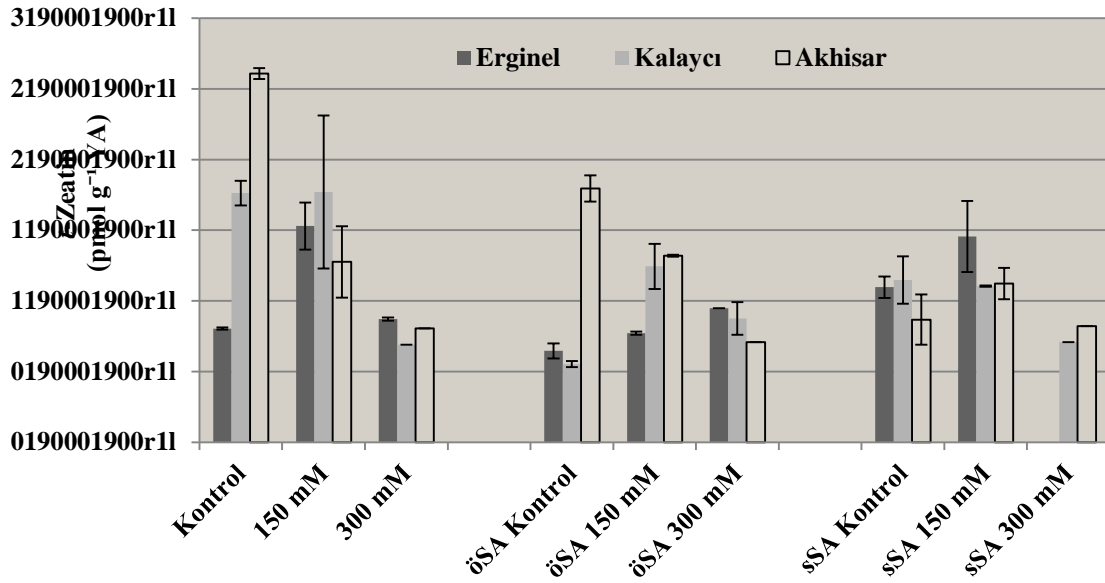


Şekil 3.22. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki indol-3-asetik asit değişimi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P<0,05$; $n=3$).

3.7.2. *t*-Zeatin (*tZ*)

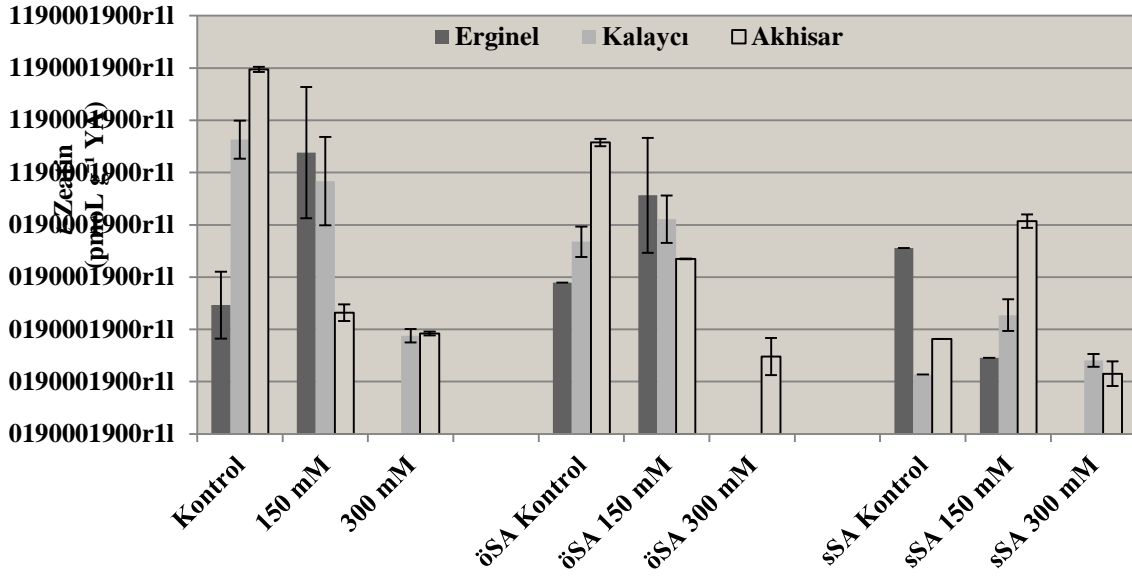
Arpa çeşitlerinde yaprak ve köklerin *t*-zeatin miktarlarında meydana gelen değişimler sırasıyla Şekil 3.23 ve Şekil 3.24'te gösterilmiştir.

Sitokinin grubu bir madde olan *tZ* miktarı, hem yaprak hem de köklere ait I. deney grubunun kontrol bitkilerinde en yüksek Akhisar ve en düşük Erginel çeşidinde belirlendi.



Şekil 3.23. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki *t*-zeatin değişimi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama ± standart hata olarak gösterildi (P<0,05; n=3).

Yaprakların *tZ* miktarında, tuzun şiddetine göre Kalaycı ve Akhisar çeşitlerinde düşüş saptanırken Erginel'de 150 mM'da artış belirlendi. SA uygulamalarının *tZ* miktarını farklı etkilediği kaydedildi. II. deney grubunda, Akhisar çeşidinin yapraklarının *tZ* miktarı stres şiddeti arttıkça düşüş gözlenmiştir. Kalaycı çeşidinde ise kontrol grubuna göre 150 mM NaCl 2,3 kat artış belirlenmiştir. Aynı deney grubunda, Erginel'de 150 ve 300 mM NaCl'de sırasıyla %18 ve %46 artış kaydedildi. Ayrıca, III. deney grubunda da, özellikle 150 mM NaCl'de *tZ* seviyesinde önemli değişimler belirlenmiştir. Genel olarak, SA *tZ* miktarında I. deney grubuna göre istatistiksel olarak önemli (P<0,05) düşüslere neden olmuştur.

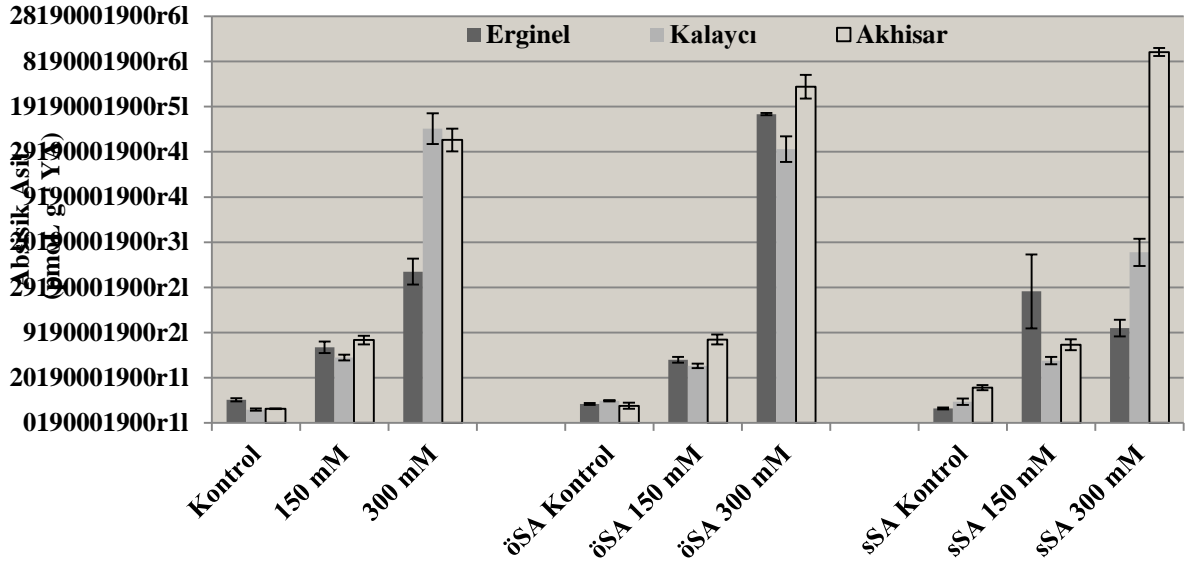


Şekil 3.24. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki *t*-zeatin değişimi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

Kökte yapraktaki duruma benzer biçimde I. deney grubunda Kalaycı ve Akhisar çeşitlerinde azalış belirlendi. 150 mM NaCl'de çeşitler arasında en fazla düşüş Akhisar köklerinde %66 bir azalışla belirlenmiştir. Her 3 deney grubunda yetiştirilen Erginel çeşidinin yapraklarında 300 mM NaCl'de *tZ* miktarı belirlenemedi. Köke uygulanan SA, yapraktakine benzer değişiklikler meydana getirmiştir. III. deney grubunda, Erginel çeşidinde 150 mM NaCl'de, aynı grubun kontrolüne göre %59 azalış kaydedildi. *tZ* miktarında meydana gelen değişimlerde en düşük değerler tuz stresi ile aynı anda uygulanan SA'da ve özellikle Kalaycı çeşidinde belirlendi.

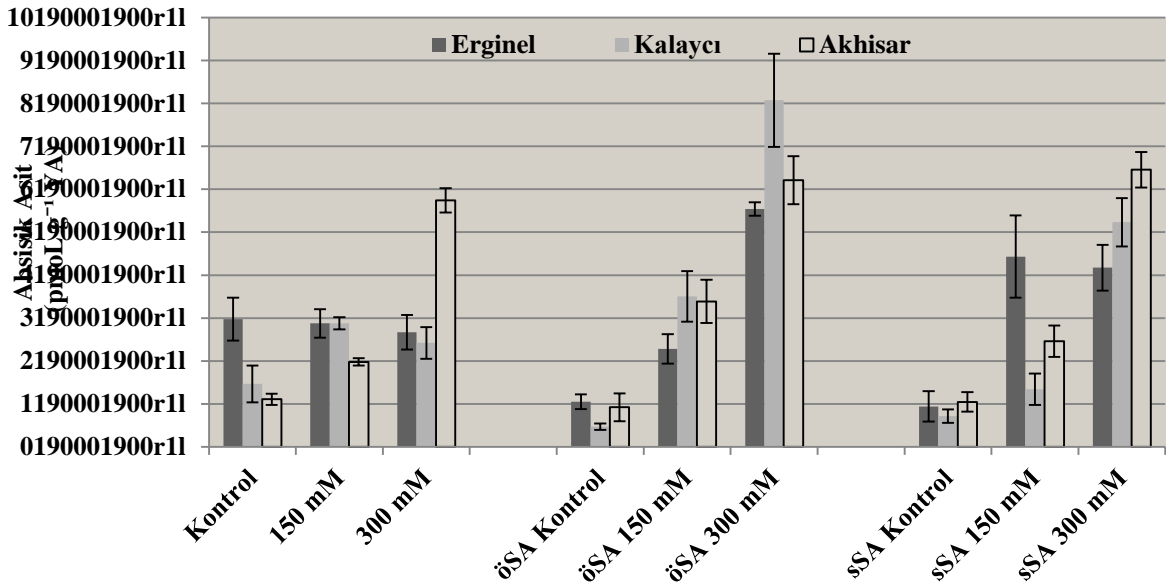
3.7.3. Absisik Asit (ABA)

Üç farklı arpa çeşidinin yaprak ve köklerinde içsel absisik asit miktarlarında meydana gelen değişimler sırasıyla Şekil 3.25 ve Şekil 3.26'da verilmiştir.



Şekil 3.25. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki absisik asit değişimi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

I. deney grubunda, her üç çeşidin yapraklarındaki ABA değişiminin NaCl konsantrasyonu arttıkça arttığı tespit edildi. 300 mM NaCl'de Kalaycı ve Akhisar çeşitlerinde sırasıyla 2,2 ve 2 katlık artış kaydedildi. ABA miktarındaki artış en az Erginel'de belirlendi. II. deney grubunda, Erginel çeşidinin yapraklarında 300 mM NaCl, ABA miktarında I. deney grubunun aynı tuz konsantrasyonuna göre yaklaşık 2 kat artışa neden olmuştur. Bu grupta yetiştirilen bitkilere bakıldığında en ilginç ve yüksek değerler II. grubun 300 mM NaCl'ü ile I. grup arasında belirlendi. Buna göre, ABA miktarlarında Erginel, Kalaycı ve Akhisar çeşitlerinde sırasıyla 13, 20 ve 24 kat artış tespit edildi. III. deney grubunda, Erginel çeşidinin 150 mM NaCl uygulamasında istatistiksel olarak önemli ($P < 0,05$) şekilde artış, bununla birlikte Kalaycı çeşidinin 300 mM NaCl uygulamasında düşüş belirlendi. Akhisar çeşidinin her üç deney grubunun 300 mM NaCl uygulamasında ABA miktarının giderek artışı dikkat çekmektedir.



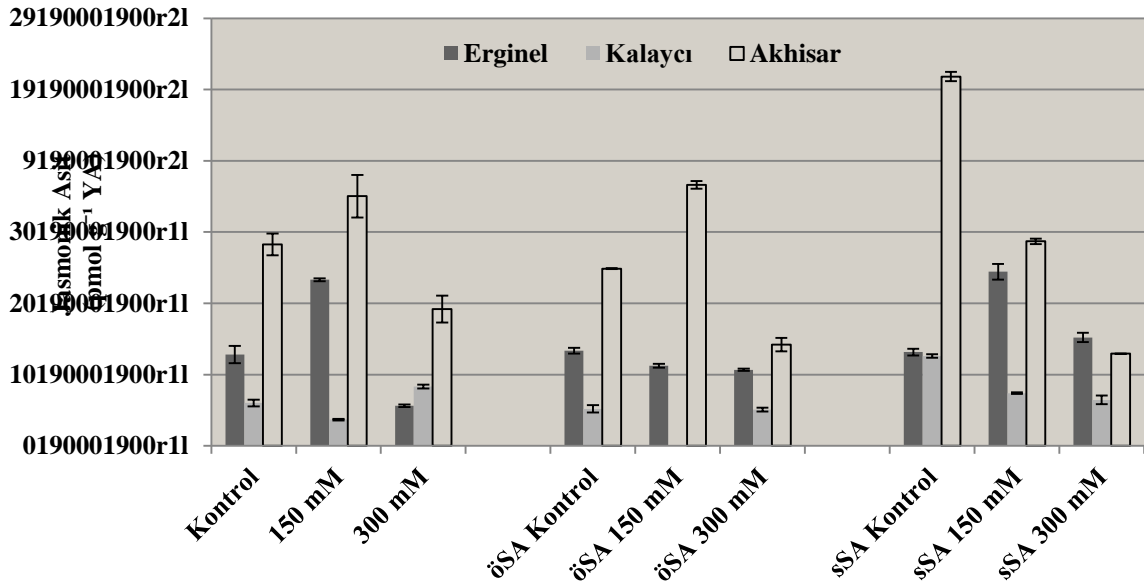
Şekil 3.26. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki absisik asit değişimi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

Kökte ABA miktarındaki değişiminin yapraktaki kadar yüksek olmadığı belirlendi. I. deney grubunda, Erginel'in köklerindeki ABA miktarının tuz şiddetinin artışından etkilenmediği kaydedilmiştir. Kalaycı çeşidinde ABA miktarının 150 mM NaCl'de arttığı ve 300 mM NaCl'de azaldığı gözlenmiştir. Akhisar'da ise artan NaCl istatistiki olarak önemli şekilde ($P < 0,05$) artışta neden olmuştur. Ayrıca, Akhisar'da her iki SA uygulamasında da SA'sız uygulamaya benzer sonuçlar kaydedildi. II. deney grubunda, NaCl artışı tüm çeşitlerin köklerindeki ABA miktarında artışa neden olmuştur. III. deney grubunda ise Kalaycı çeşidinde ABA miktarı azalmıştır. Söz konusu deney grubunda, Erginel köklerindeki ABA miktarı 150 mM ve 300 mM NaCl ile benzer artış göstermiştir.

3.7.4. Jasmonik Asit (JA)

Akhisar, Erginel ve Kalaycı çeşitlerinin yaprak ve köklerinde içsel jasmonik asit miktarında meydana gelen değişimler sırasıyla Şekil 3.27 ve Şekil 3.28'de verilmiştir.

Akhisar çeşidinin hem yaprak hem de köklerinde jasmonik asit miktarında meydana gelen değişiklikler, Kalaycı ve Erginel'dekinden daha fazla kaydedilmiştir.

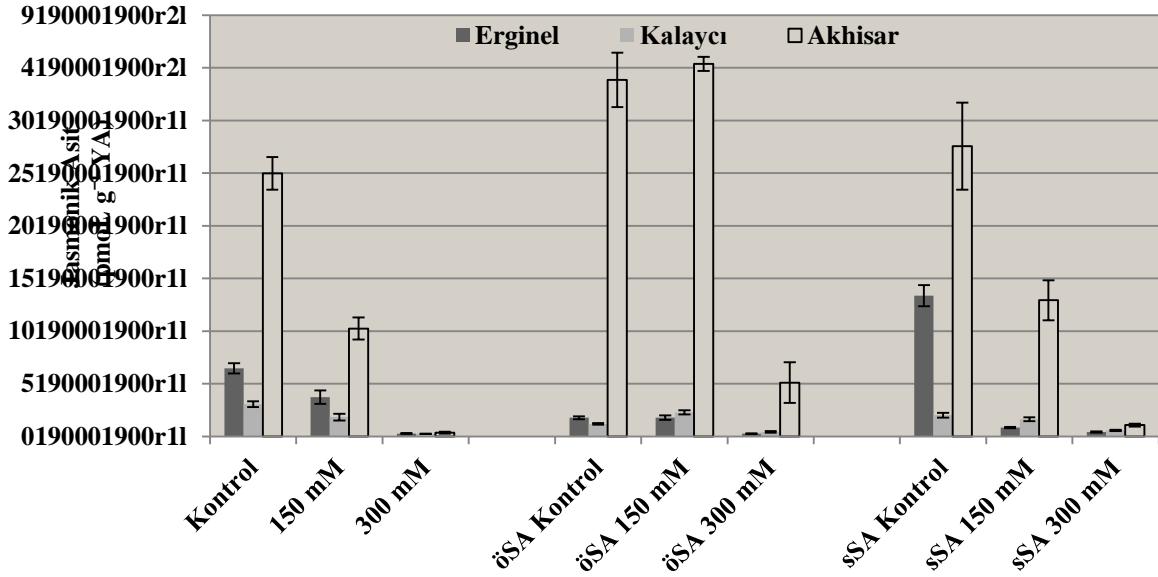


Şekil 3.27. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin yapraklarındaki jasmonik asit değişimi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P<0,05$; $n=3$).

I. deney grubundaki Akhisar ve Erginel yapraklarında JA miktarı kontrole göre, 150 mM NaCl'de artış, 300 mM NaCl'de ise düşüş göstermiştir. Tam tersi biçimde, Kalaycı çeşidinde 150 mM NaCl'de azalış ve 300 mM NaCl'de artış belirlenmiştir. SA'nın JA miktarı üzerinde farklı etkileri olduğu tespit edildi. II. deney grubunda, Erginel çeşidinde JA miktarı 150 mM NaCl'de SA içermeyen gruba göre %52 azalmıştır. Ayrıca, III. deney grubunda, Akhisar çeşidinin yapraklarında JA miktarının I. gruptakilere göre %83 artış gösterdiği belirlendi. SA'in tuz stresi ile birlikte uygulanma durumu, Akhisar çeşidindeki JA miktarını olumsuz etkilemiştir ve istatistiksel olarak ($P<0,05$) önemli düşüş tespit edilmiştir. I. ve III. deney grupları karşılaştırıldığında, 300 mM NaCl ile Erginel çeşidinin yapraklarındaki JA miktarı 2,7 kat artmıştır.

Kökte tuz stresi ve SA ile JA miktarında meydana gelen değişim dikkate alındığında en ilginç sonuç, Akhisar çeşidinde belirlendi. Her üç çeşit için I. deney grubunda önemli derecede düşüşler kaydedildi. Fakat en yüksek azalışın kontrole göre 150 mM NaCl'de %59'luk düşüş ile olduğu belirlendi. SA ön uygulamasındaki bitki gruplarında 150 mM NaCl ile kontrol grupları arasında önemli farklılık kaydedilmemiştir. Ayrıca, her üç çeşidin köklerindeki JA miktarı 300 mM NaCl'den olumsuz olarak etkilenecek istatistiksel olarak önemli ölçüde ($P<0,05$) azalış belirlendi. Kalaycı köklerinde JA miktarının her iki SA

uygulanmasında ve aynı zamanda, tuz stresinin artması durumlarında da önemli miktarda azaldığı kaydedildi. Erginel çeşidinin III. deney grubunda SA'sız gruba göre JA miktarı da 2 kat artmıştır. Aynı grupta, Akhisar çeşidinin JA miktarında da düşüş belirlendi.

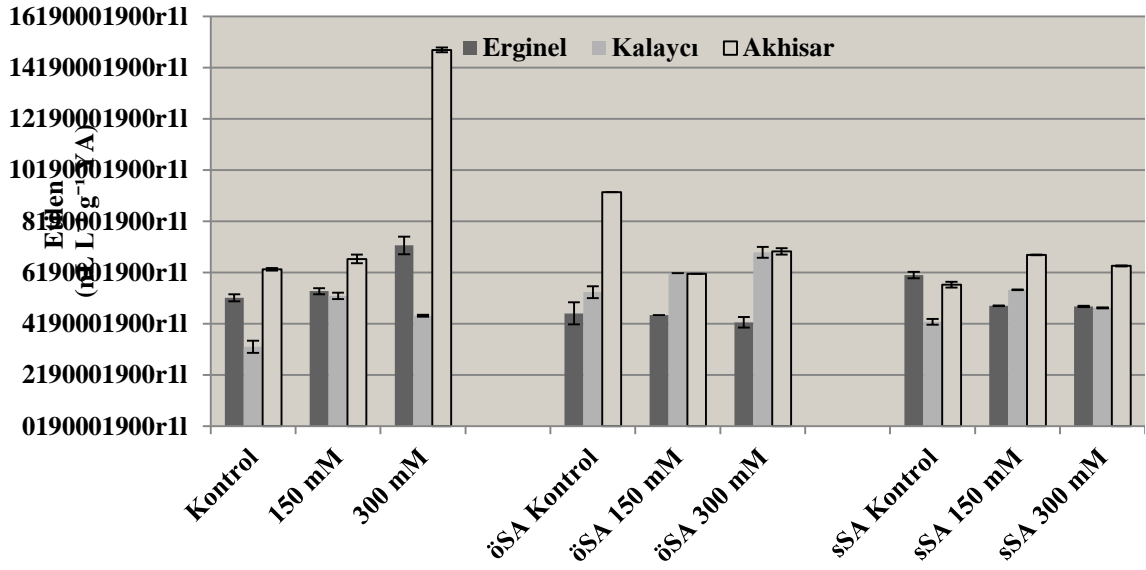


Şekil 3.28. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinin köklerindeki jasmonik asit değişimi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

3.7.5. Etilen

Arpa çeşitlerinde, tuz stresi ve SA'nın etilen miktarında meydana getirdiği değişimler Şekil 3.29'da verilmiştir.

Etilen miktarında her üç çeşitte de meydana gelen değişimler dikkate alındığında, artan stresle beraber kontrol grubuna göre (I. deney grubu) etilen üretiminde de artış olduğu belirlenmiştir. I. deney grubu göz önünde bulundurulduğunda, 150 mM NaCl için Erginel, Kalaycı ve Akhisar'da sırasıyla %5, %64 ve %7 artış gözlemlendi. 300 mM NaCl'de ise Erginel'de %41, Kalaycı'da %39 artış belirlendi. Söz konusu NaCl konsantrasyonunda Akhisar çeşidinde etilen miktarı 2,3 kat artarak en yüksek artış kaydedildi.



Şekil 3.29. Tuz stresi ve/veya salisilik asit uygulama denemelerinde üç arpa çeşidinde etilen değişimi. öSA: Salisilik asit ön uygulaması; sSA: Sürekli salisilik asit uygulaması. Her bir değer ortalama \pm standart hata olarak gösterildi ($P < 0,05$; $n=3$).

II. deney grubunda, Erginel çeşidinde etilen miktarında stres artışı ile birlikte istatistiksel olarak önemli ($P < 0,05$) şekilde değişiklik kaydedilmedi. Akhisar çeşidinde ise I. deney grubuna göre etilen miktarı %49 artmıştır. Fakat bu artış, 300 mM NaCl'de %53 oranında azalmıştır.

NaCl stresiyle birlikte SA'nın uygulandığı III. deney grubunda Kalaycı çeşidinin etilen miktarında önemli değişimler kaydedilmemiştir. Bununla birlikte, Akhisar çeşidinde etilen miktarının, özellikle 300 mM NaCl'de %57 oranında azaldığı kaydedildi.

4. TARTIŞMA

Dünya üzerinde yaşayan tüm canlılar, günümüzün yaşam koşulları ve kalitesi dikkate alındığında, enerji, su ve besin gibi anahtar küresel kaynaklar için artan bir taleple karşı karşıya kalmaktadırlar. Artan talepler karşısında besin ve besinle ilgili işlerde de artan maliyet söz konusu olmakta ve dolayısıyla da bu talepler bazen alt seviyelerde yer almaktadır. Besin fiyatlarındaki enflasyon ise insan nüfusundaki artışla karşılaştırıldığında, fiyatların gelecekte üretim artışındaki ihtiyaçtan daha da ileride olabileceği görülmektedir. Fakat tüm bunlarla birlikte, mevcut kaynaklar yenilik için fırsatlar, yatırımlar ve kar artırımları sunmaktadır. Besin kalitesini ve güvenliğini korumak için ele alınabilecek yeni ve değişik yollar, hâlihazırdaki sorunlarla yüz yüze gelerek bu sorunların geliştirilmesine ihtiyaç duyabilecektir.

Tahıllar, özellikle ekmek ve makarna gibi küresel olarak tüketimde ilk sıralarda yer alan besinleri göz önünde bulundurduğumuzda, dünyadaki besin kaynaklarının merkezinde yer almaktadırlar. Bundan dolayı, dünya çapında besin kaynaklarını geliştirmek veya iyileştirmek için yapılan çalışmaların başlıca kahramanları tahıllardır. Arpa ise tahıllar arasında hem insan hem de hayvan besini olarak kullanılabilmesinden ve alternatif besin kaynağı olabileceğinden dolayı önemli rollerde görev almaktadır (Baik ve Ullrich, 2008).

Salisilik asit (SA), bitkilerde çeşitli fizyolojik ve biyokimyasal fonksiyonlara etki eden, önemli bir sinyal molekül olarak davranan ve biyotik ve abiyotik strese karşılık bitkinin göstereceği dirençte çeşitli etkilere sahip olan bir bitki hormonu olarak kabul edilmektedir (Arfan, 2007; Syeed, 2010). Bitki toleransındaki rolü pek çok stresle ilişkilendirilmiş olsa da tuz stresi altındaki bitkilerde SA uygulaması ile ya da uygulama olmaksızın endojen hormonların değişimi net değildir. Tüm bunların yanında, mısır (*Zea mays* L.) bitkisine yapılan SA uygulaması kuraklık toleransını baskılamıştır (Németh vd., 2002). Ayrıca, *Arabidopsis*'te yaban tip bitkiye yapılan SA muamelesi ile 5°C'in altında bitki yaşayamazken, SA birikimi yapamayan NahG bitkilerinin bu koşullarda yaşayabildikleri (Scott vd., 2004), yüksek konsantrasyondaki SA'nın *Arabidopsis* bitkisinde NaCl tarafından oksidatif hasarı arttırdığı ve NahG bitkilerinin NaCl uygulamasına çok dayanıklı olduğu (Borsani vd., 2001) bilinmektedir. Bu sonuçlar, SA'nın bitki türü ve uygulanan konsantrasyona bağlı olabilecek şekilde teşvik edilen stres toleransında, karşı etkilere sahip olduğunu göstermektedir. Dolayısıyla, tuz stresi altında

bitkilerdeki fizyolojik süreçte, tuza hassas ve tolerant çeşitlerin belirlenmesi, tuza karşı duyarlılığın şimdiye kadar çok fazla değinilmemiş olduğundan içsel hormon dengesizliği ile ilişkilendirilerek açıklığa kavuşması ve bu süreçlerin ne kadar SA uygulaması tarafından etkilendiğinin ortaya konulması önemli bir sonuç meydana getirecektir.

Mevcut çalışmamızda, *H.vulgare*'ye ait 3 farklı çeşidin tuz stresine karşı gösterdikleri toleransın düzeyi, tuz stresine karşı verilen yanıtı karşı salisilik asidin rolü, antioksidan sistem ve hormon değişimleri incelenerek aydınlatılmaya çalışılmıştır. Poliploid bitkilerde diploidlerine göre, düşük ozmotik potansiyel ile turgoru muhafaza edebilmekte, diploidlerde ortamdaki suyun azalması ile fotosentez oranı azalmaktadır ve ayrıca, tetraploid türlerde diploidlere göre daha ince yaprak yapısı ile stoma sayılarının ve şeklinin farklı olma durumları sonucu anatomik olarak abiyotik strese adaptasyonları daha yüksektir (Li vd., 1996). Dahası, tetraploid erik bitkisi yapraklarındaki yüksek ABA sentezi sonucunda su eksikliğine daha yüksek tolerans göstermektedirler (Pustovoitova vd., 1996) ve tetraploid turunc köklerinde diploidlere göre tuz stresi altında daha az Cl⁻ iyonu birikmektedir (Saleh vd., 2008). Tüm bu bilgiler, tez çalışmamıza başlarken arpa çeşitleri arasında ploidi seviyelerinin belirlenmesini teşvik etmiştir. Yapılan analiz sonucunda tezimizde kullandığımız tüm çeşitlerin diploid (2n=14) olduğu belirlendi. Böylelikle tuz stresi ve SA uygulamaları sonucunda meydana gelebilecek olan toleransın farklı ploidi seviyelerinden kaynaklanmadığı tespit edildi.

Tuzluluk, bitki hücrelerinin metabolik aktivitesinde bitkinin büyümesindeki azalmayı yansıtacak şekilde azalma ile sonuçlanmaktadır (Ramagopal, 1987) ve bitki büyümesi, tuz stres toleransının zirai anlamda en önemli belirteçlerinden biridir (Munns, 2002). Büyümedeki azalmayı tespit etmeye yarayacak olan morfolojik gözlemlere bakıldığında, gövde uzunluğunda 150 mM NaCl'de %25,6 ve 300 mM NaCl'de %26, kök uzunluğunda ise sırası ile %50,2 ve %65 oranında azalma belirlenerek çeşitler arasında Akhisar'ın tuza karşı direncinin daha az olduğu ortaya konuldu. Dolayısı ile Akhisar çeşidinin, aşırı tuz stresli ortamda en yüksek büyüme inhibisyonu gösterdiği tespit edildi. Diğer çeşitlerde de hem kök hem de gövde uzunluğunda artan tuz stresi ile birlikte azalma gözlenirse de azalış oranları Akhisar çeşidinden daha az olarak belirlendi. 300 mM NaCl konsantrasyonunda diğer bir *H. vulgare* çeşidi olan Tokak 157/37'de de gövde uzunluğunda azalma gözlenmiştir (Seckin vd., 2010). Veselov ve ark.nın (2008) çalışmasında, kuraklığa karşı farklı hassasiyet gösterme durumlarına göre, iki farklı arpa çeşidinde kuraklığa hassas olanın yaprak uzunluğunda NaCl uygulaması ile tolerant olana göre daha yüksek oranda

azalış kaydedilmiştir. SA'nın büyüme teşvik eden etkileri soya fasulyesi (Gutiérrez-Coronado vd., 1998), buğday (Shakirova vd., 2003), mısır (Gunes vd., 2007) ve papatyada (Kováčik vd., 2009) rapor edilmiştir. Buğday fidelerine uygulanan 50 μ M SA'nın büyüme uyarması yanında, 250 μ M konsantrasyonda uygulandığında papatya bitkisinde olumsuz etkileri de kaydedildi. Bununla birlikte, büyüme uyarıcı SA'nın fitohormon değişimleri (Shakirova vd., 2003) veya fotosentez, transpirasyon ya da stoma iletkenliğinin gelişimine (Stevens vd., 2006) olan katkısı ile ilişkili olabileceği de kaydedildi.

Çalışmamızda, SA uygulaması yokluğunda, sadece NaCl stresli arpa fidelerine ait büyüme parametrelerinde önemli düşüşler saptanmıştır. SA uygulaması ile çeşitler arasında farklı etkiler gözlenirse de her iki SA uygulaması bitki büyümesi üzerine tuzun zarar verici etkilerini hafifletmektedir. Büyüme üzerine SA'nın bu etkisi, tezdeki bulgularımız ve Shakirova ve ark.nın (2003) yaptığı çalışma ile destekleyici niteliktedir. SA'nın gövde ve kök kuru ağırlıkları üzerine etkisi ile ilişkili yapılmış olan bir çalışmada, tuz uygulaması olmadan yapılmış 0,5 mM SA uygulaması gövde kuru ağırlığında %20 azalmaya sebep olurken kök kuru ağırlığında değişim göstermemiştir (Palma vd., 2009) ve aynı çalışmada, SA'nın daha düşük konsantrasyonda söz konusu parametreler üzerinde daha yüksek azalmalara sebep olduğu rapor edilmiştir. Tez çalışmamızda da, 0,5 mM konsantrasyonda her iki SA uygulaması ile Erginel'de kök kuru ağırlığında istatistiksel değişim gözlenmedi. Bu tip sonuçlar, SA'nın büyüme parametreleri üzerindeki etkisinin türden türe değiştiği ve aynı türün çeşitleri üzerinde de önemli değişikliklere sebep olduğunu göstermektedir. Palma vd. (2009)'nin yaptığı aynı çalışmada, belirlediğimiz sonuçlarımızla benzer olarak, tuz uygulaması olmadan sadece SA uygulamasının kuru ağırlıkta düşüşe sebebiyet vermesi yanında, NaCl uygulamaları söz konusu olunca uygulama yapılmamış kontrol gruplarına göre artış gözlenmiştir. Tuz stresi uygulanmış olan bitkilerin SA uygulamasına cevaben kuru ağırlıklarındaki artış, stresle oluşan hasara karşı bitkinin toleransının artmasını sağlayan antioksidan cevabın ve zarların koruyucu rolünün teşvik edilmesi ile ilişkili olabilir. Nitekim su stresi altındaki buğday fidelerinde (Singh ve Usha, 2003) ve tuz stresi uygulaması altındaki arpa bitkilerinde (El-Tayeb, 2005) yapılmış olan SA uygulaması yüksek miktarda kuru ağırlık artışı ile sonuçlanmıştır ve sonuçlarımız benzerlik göstermektedir. Bitki büyümesi ile ilgili olarak SA'nın rolü diğer bitki büyüme düzenleyicilerine göre daha az çalışılmıştır. Ekzojenik SA'nın vejetatif büyüme üzerine etkileri bitki türleri, olgunlaşma safhaları ve SA'nın konsantrasyonuna bağlı olarak değişmektedir.

Bitkinin genel su durumu, sađlık durumu ile dođru orantılıdır. Bitkiler yařadıkları ortamda çözünebilir tuzların artması sonucu sudan faydalanamaz hale gelmektedirler; çünkü abiyotik bir stres olan tuz stresi iyonik ve ozmotik etkilerin artmasına neden olarak bitkide su eksikliđini teşvik eden bir olaydır. Böylesi durumlarda meydana gelen su miktarındaki azalma su potansiyelindeki azalma olarak bilinir. Su kaybına cevap olarak, bitki direnç göstermek adına, azalan su potansiyeline karşı çözünür bileşikleri (uygun ozmolitler) biriktirerek ozmotik potansiyelini azaltıp turgor durumunun devamlılıđını sađlamaya çalışmaktadır.

Tez çalışmamızda, arpa çeşitlerinin her üçünde de NaCl stresine bađlı olarak bađlı su içeriđinde (RWC) literatür çalışmaları ile benzerlik gösterecek şekilde azalma tespit edildi (Yurekli vd., 2004; Pérez-López vd., 2009; Mahdid vd., 2011). Çalışmamızın sonuçlarına göre, her üç arpa çeşidinin nispi su içeriđini en yüksek tuz konsantrasyonu uygulamasında (300 mM NaCl) %76, SA uygulamalarında ise II. deney grubunda %80 ve III. deney grubunda ise %79 oranında belirlendi. Pérez-López ve ark.nın (2009) iki farklı arpa çeşidi ile yaptığı bir çalışmada benzer sonuçlar rapor edilmiştir. Aşırı NaCl (300 mM) içeren hidroponik ortamda SA'sız büyütölen arpa çeşitleri arasında, yaprak bađlı su içeriđinin %21'lik azalması ile Akhisar, tuz stresi sonucu su miktarı en çok etkilenen çeşit olarak belirlendi. RWC miktarındaki bu azalma Erginel'de %4 ve Kalaycı'da %2,3 olarak seyretti. SA'nın bađlı su içeriđine olan etkisinde ise çeşitler arasında farklılık belirlendi. Özellikle Erginel'de SA'nın her iki uygulamada da tuz stresi ile olan inhibisyonu azalttığı ve Kalaycı'da da stresle beraber uygulanan SA'nın aşırı tuzluluk durumunda (300 mM NaCl) olumsuz etki göstererek su içeriđini azalttığı tespit edildi. Su potansiyelindeki düşüş bitkinin strese dayanıklılıđı ile ilgili bir durumdur; çünkü bitkinin yaşadığı ortamdaki suya kıyasla su potansiyelinde daha negatif deđerlere dođru azalma, yapraktaki nispi su içeriđinin devamlılıđına izin vermektedir (Pérez-López vd., 2009).

Çalışmamızda arpa çeşitleri üzerine, NaCl'nin meydana getirdiđi stresi ve SA'nın stres toleransındaki rolünü araştırırken bu parametrelerin fotosentez üzerine etkisini aydınlatmak için klorofil-a, klorofil-b ve toplam karotenoid gibi fotosentetik pigmentlerin içeriklerindeki deđişimler incelendi. Artan NaCl konsantrasyonu ile Akhisar ve Erginel çeşitlerinde klorofil-a, klorofil-b ve dolayısıyla toplam klorofil ile toplam karotenoid miktarlarında deđişimler gözlenirken, Kalaycı'da fotosentetik pigment içeriklerinde deđişim gözlenmedi. Bu sonuçlara göre, Kalaycı çeşidinde yaprak fotokimyası tuz stresi altında çok iyi düzeyde korunduđu sonucuna varılmaktadır. Benzer şekilde, tuz stresi ile birlikte mısır

(Gunes vd., 2007) bitkisinde de tuzluluğun fotosentetik pigment içeriğini deęiřtirmedięi rapor edilmiřtir. Fotosentezde meydana gelen azalıř, Na⁺ ve Cl⁻ iyonları ve gerekli mineral besinlerin dengesinin bozukluęu, stoma kapanması, yaprak su potansiyelindeki azalma ve kloroplastta ROS'ın üretimini artırması ile ilgili olarak iliřkilendirilmektedir (Nazar vd., 2011). Dięer taraftan, klorofilin yüksek konsantrasyonu, potansiyel olarak zararlı etkilerinin bilindięi singlet oksijen kaynaęı olabilmektedir (Jung, 2004). Literatür çalıřmalarında, genellikle klorofil içerięinin meydana gelen stres sırasında azaldıęı rapor edilmektedir ve bu olay büyük ihtimalle oksidatif stresten dolayı zar kararlılıęı ile iliřkili bir durumdur. Klorofil kaybı stres sırasında olumsuz bir sonuçtur ve yeniden bitkinin su durumunun deęiřtirilerek fotosentetik aygıtın korunması gerekmektedir. Bununla birlikte, klorofil miktarındaki azalma ROS'ın üretilmesi sonucu fotosentetik aygıtı karřı yapılabilecek olan daha fazla hasarı en aza indirerek aygıtın korunmaya alınması için meydana gelmiř bir adaptasyon özellięi olarak da düşünölebilmektedir (Jung, 2004).

Tüm bunların yanında, SA'nın tuzluluk toleransına olan katkısının ortaya konulması ile ilgili olarak fotosentetik pigmentler üzerine etkilerine bakıldıęında, herhangi bir tuz uygulaması yapılmamıř olan kontrol grubuna stres öncesinde uygulanan SA'nın Akhisar ve Erginel'de fotosentetik pigment içerięinde ciddi azalmalara ve Kalaycı'da artışa sebep olduęu belirlendi. SA'nın foliar olarak uygulandıęı buędayda (Singh ve Usha, 2003) ve mısırda (Khodary, 2004) ve yine SA muamelesinden sonra büyütilen arpa fidelerinde (El-Tayeb, 2005) klorofil içerięinin önemli oranda arttıęı rapor edilmiřtir. Fakat bařka bir tuz stresi çalıřmasında ise mısır üzerinde SA'nın klorofil pigmentlerinde herhangi bir deęiřikliğe sebep olmazken karotenoid içerięinde düşöře sebep olduęu rapor edilmiřtir (Gunes vd., 2007). Chandra ve Bhatt (1998), SA uygulamasının klorofil pigmenti miktarındaki artış ya da azalıřın genotipe baęlı olduęunu belirtmiřtir. Khan ve ark.nın (2003) yaptıęı bir çalıřmada SA muamelesinin fotosentetik oranı arttırdıęı bulunmuřtur. Normal řartlar altında bu artışın kloroplast sayısındaki artışa baęlı olduęu düşünölmektedir; fakat SA uygulaması olsun ya da olmasın söz konusu çalıřmada klorofil seviyesinde artışa rastlanmamıřtır. Bundan dolayı da klorofil seviyesindeki deęiřiklik ile fotosentetik orandaki deęiřiklięin birbirlerinden sorumlu olmadıkları belirtilmiřtir. Yaptıęımız literatür çalıřmalarında SA uygulamasının stres öncesi uygulamada mı yoksa stresle beraber uygulandıęında mı daha etkili olduęunu tam olarak gösteren bir çalıřma net olarak bulunamadı. Sonuçlarımıza göre, fotosentetik pigmentler üzerine olan etkisi aęısından stres öncesinde 24 saat ön muameleye alınan bitkilerde sonuçların daha

iyileştirici ve bununla birlikte, tuz stresini iyileştirici olma özelliğinin Kalaycı çeşidinde gözle görülür şekilde fazla olduğu tespit edildi.

Tuzluluğun fotosentez üzerine etkileri çok karmaşıktır. Stoma iletkenliği ve net fotosentez çalışmaları tuzluluğa maruz kalmış bitkilerde fotosentezi kısıtlayan faktörün stoma kapanması olduğunu göstermektedir (Tavakkoli vd., 2011). Fotosentezin stomatal olmayan azalım durumunda ise sorumlu olarak iyon toksisitesi veya iyon dengesizliği gösterilmektedir. Stres altındaki bitkiler, epidermis ve stoma bekçi hücrelerinde stomanın açılıp kapanmasının ayarlanması için K^+ 'un yüksek konsantrasyonuna ihtiyaç duymaktadırlar ve tuz teşviki ile K^+ kaybı stoma kapanmasını teşvik etmektedir (Chow vd., 1990). Stoma kapanması meydana gelmediğinde yüksek transpirasyon sonucunda su kaybı meydana gelmektedir. Dolayısı ile Na^+ iyonundan en az etkilenen genotip daha yüksek K^+ iyonuna sahip olarak stres koşullarında stomanın düzenlenmesinde kontrol sahibi olacaktır. Tavakkoli ve ark.nın (2011) NaCl stresi altındaki dört farklı arpa genotipinde yaptığı bir çalışmada, Na^+ 'un yüksek konsantrasyonunun K^+ ve Ca^{2+} iyonlarının alınımını etkileyerek stomatal kondüktansı düşürerek fotosentezi düşürmekte olduğu ve Cl^- iyonunun yüksek konsantrasyonunun ise stomatal olmayan etkiye sebep olarak klorofil parçalanması ile fotosentetik kapasiteyi düşürmekte olduğu rapor edilmiştir. Tüm bunlara SA eklendiğinde meydana gelebilecek olan etkilere bakıldığında, SA'nın Na^+ ve K^+ seçiciliğini değiştirdiği ve Na^+/K^+ oranında azalmaya sebep olarak zar hasarının azalmasına yardımcı olduğu kaydedilmiştir (Azooz, 2009). SA'nın zar bütünlüğünün korunması ve iyon taşınımının düzenlenmesi ile ilgili çalışmalar mevcuttur (El-Tayeb, 2005; Gunes vd., 2007). Tuz toleransları farklı iki mung fasulyesi ile SA'nın etkilerinin araştırıldığı bir çalışmada, NaCl uygulaması altında tuzluluğa hassas olan çeşitte toleranslı olan çeşide oranla Na^+ ve Cl^- taşınımı yapraklara doğru gerçekleşerek büyük oranda bu vejetatif organda birikim meydana gelmiştir. Bu da hassas olan çeşitte fotosentetik aygıtta daha fazla hasara yol açarak net fotosentezin azalmasına neden olmuştur (Nazar vd., 2011). Yapılan çalışmalar neticesinde, ekzojen olarak uygulanan SA'nın fotosentetik parametreler üzerindeki etkilerinin bitkinin türüne ve SA'nın uygulama dozuna bağlı olduğu rapor edilmiştir (Rivas-San ve Plasencia, 2011). SA'nın yüksek konsantrasyonlarının (1-5 mM) tilakoid zarını olumsuz yönde etkilediği, bunun yanında SA'nın düşük dozdaki etkilerinin ise SA tarafından oksinin oksidasyonunun engellenmesi ile mümkün olduğu belirtilmiştir.

Ozmotik ayarlanma organik çözünen maddeler olarak bilinen ozmolitlerin birikimi ile gerçekleştirilmektedir. Bu ozmolitler arasında önemli yerde olan prolinin ozmotik

basıncı ayarlama, zar bütünlüğünü koruma, enzim/protein dengesini sağlama, NADP⁺/NADPH oranını koruma ve serbest radikalleri temizleme gibi çoklu görevleri mevcuttur (Hare vd., 1998; Misra ve Saxena, 2009). Günümüzde yapılan araştırmalarla, birçok bitkinin strese cevap olarak prolin biriktirdiği ve biriken prolinin bitkinin stresten geri dönüşümünde gerekli olduğu çok iyi bilinmektedir (Szabados ve Saviouré, 2010). Bununla birlikte, bitki türleri primer ozmolitleri açısından birbirlerine göre farklılık göstermektedir (Morgan, 1984). Ana ozmolit K⁺ gibi inorganik ya da şeker ve amino asit gibi organik çözünen maddeler olabilirken bazı bitkilerde aynı anda birden fazlası olabilmektedir (Jones vd., 1980; Alves ve Setter, 2004); çünkü bu durum bitkinin su içeriğinde meydana getirdikleri iyileşmenin derecesi ile ilişkilidir. Tez çalışmamızda, birçok çalışmada olduğu gibi artan tuz stresi ile azalan bağıl su içeriğine karşın arpa çeşitlerine ait hem yaprak hem de köklerdeki prolin amino asidi miktarlarında artış gözlemlendi. Bitkilerde yüksek miktarlarda biriken prolin çevresel streslere karşı bir adaptasyon cevabıdır (Rai, 2002). Tuzluluğa hassasiyet gösteren çeşitlerde hem kök hem de yaprak gibi vejetatif organlardaki prolin miktarının artışının artan NaCl konsantrasyonu ile daha da artması bu bitkilerde ROS'ın temizlenmesi için daha fazla gereksinimin olduğunu göstergesi olarak değerlendirilebilir. Tez çalışmamızda, prolin artışının fazlalığına göz attığımızda, 150 mM NaCl'de yapraklarda Erginel, köklerde ise Kalaycı çeşitlerinde kaydedilen artış miktarı 300 mM NaCl'de her iki vejetatif organ için Akhisar çeşidinde belirlendi. Tuz stresi altında prolin seviyelerindeki keskin artışlar pancar (Gzik, 1996), yonca (Petruş ve Winicov, 1997) ve susam (Koca vd., 2007) gibi tuza toleransı yüksek ya da nispi olarak yüksek bitki türlerinde rapor edilmiştir. Akhisar çeşidinde I. deney grubunda 300 mM NaCl'de prolin miktarındaki artışla beraber RWC içeriğinde de %21 azalma olduğu belirlendi. Bu bulgular, Akhisar ile diğer iki çeşit arasında farklı su tolerans mekanizması olduğunu ve dahası, buradaki ozmotik ayarlamaların arpa çeşitleri tarafından geliştirilen tuzluluğa toleransın bir parçası olduğunu da göstermektedir. Sodyum tuzunun arpa çeşitleri üzerine SA'nın etkilerinin araştırıldığı çalışmamızda, prolin içeriğinin SA ile önemli derecede (P<0,05) değiştiği belirlendi. Shakirova ve ark.nın (2003) tuz stresi altındaki buğday fideleri ile yaptığı çalışmada tuz stresi altında yüksek miktarlarda biriken prolinin ekzojenik olarak uygulanan SA ile daha da arttığı ve dolayısıyla tuzluluğun meydana getirdiği zararlı etkilerin hafifletildiği tespit edildi. Tuz stresi etkisi olmadan normal koşullarda büyüyen arpalara yapılan SA uygulaması kökte önemli değişikliklere neden olmazken yaprakta prolin miktarında artışa neden olduğu

belirlendi. El-Tayeb (2005)'in başka arpa çeşitleri ile yaptığı tuz stresi çalışmasında da benzer sonuçlar elde edilmiştir. Kalaycı çeşidinde tuzla birlikte uygulanan SA'nın kökte prolin miktarında artışa sebep olsa bile yaprakta azalma ile sonuçlanması bu uygulamanın Kalaycı çeşidinde olumsuz etkisinin olduğunu göstermiştir. Ayrıca, diğer çeşitler için de SA'nın prolin miktarındaki artışlara bakıldığında hem organ hem de SA'nın uygulamasındaki farklılıklar belirlenmesi çeşitler arasında tolerans farklılıkları olduğunu kesin göstergesi niteliğindedir. Genel olarak, literatür bilgilerinin de doğruladığı gibi (Shakirova vd., 2003; El-Tayeb, 2005; Misra ve Saxena, 2009) tez çalışmamızla, SA'nın prolin gibi önemli bir ozmolitin miktarında artışa sebep olduğu arpa çeşitlerinde NaCl stresine karşı ozmotoleransı arttırarak katkıda bulunduğunu ortaya konuldu.

Aşırı tuzluluk bitkide su eksikliğini teşvik ederek iyonik ve ozmotik stres etkileri arttırarak ROS oluşumuna neden olup, lipid zarlarda, proteinlerde ve nükleik asitte oksidatif hasarla sonuçlanan oksidatif stres meydana getirir (Parida ve Das, 2005). Tuz-teşvikli oksidatif stres esnasında, atmosferik CO₂' in varlığı stomatal kapanmadaki artış yüzünden azalır ve Kalvin çevrimi vasıtasıyla NADPH'ın birikimi azaltılır. Fotosentetik elektron transferi esnasında ferrodoksin aşırı miktarda azaldığı zaman, elektronlar PSI' den oksijene çok zararlı oksijen radikallerini üreten zincir bir reaksiyonu başlatan Mehler Reaksiyonu olarak adlandırılan süreç ile süperoksit radikallerinin oluşumu için transfer olabilmektedir (Hsu ve Kao, 2003; Türkan ve Demiral, 2009). Bitkiler sesil tabiatlarından dolayı çevresel streslere adaptif cevaplar oluştururlar. ROS'lar sinyal moleküller olarak davranırlar ve bitkilerde oluşan ROS'lara karşı savunma amaçlı antioksidan mekanizma devreye sokulur (Khan vd., 2003). Söz konusu antioksidan mekanizmada, ROS süpürücü SOD, POX, CAT, APX ve GR gibi antioksidan enzimler ve/veya askorbat, glutatyon, karotenoid ve fenolik maddeler gibi enzimatik olmayan antioksidan bileşikler bulunmaktadır. ROS üretim oranı ile enzimatik veya enzimatik olmayan yollarla süpürülmeleri ROS tarafından teşvik edilen hasarın derecesi ile belirlenebilecektir (Gill ve Tujeta, 2010). Çalışmamızda, tuz stresi altında azalan su içeriği ve fotosentezle beraber arpa çeşitlerinin hem yaprak hem de köklerinde antioksidan enzim aktivitelerinde istatistiksel olarak önemli (P<0,05) değişimler kaydedildi ve SA'nın tuz stresi ile teşvik edilen enzim aktivitelerinde önemli rolleri belirlendi. SOD O₂^{•-} radikalinin H₂O₂'e dönüşümünü sağlayan hücre içi en etkili enzimdir. SA uygulaması olmaksızın yalnızca tuz uygulaması yapılan grupta Kalaycı çeşidinin hem yaprak hem de köklerinde diğer iki çeşide kıyasla SOD aktivitesinin yüksek olarak belirlenmesi, O₂^{•-} radikallerinin

uzaklaştırılması ile oksidatif hasarın ve hücrel toksikliğin en çok azaltıldığı çeşit olduğunun belirlenmesini sağladı. Yaprak ve kökte SOD aktivitesinin Akhisar çeşidinde önemli oranda düşük olması sonucu ile etkili bir antioksidan mekanizmaya sahip olmadığı belirlendi. Erginel çeşidinde, artan tuzlulukla beraber yaprakta çok az artış gösteren ve bunun yanında kökte pek değişikliğe rastlanmayan SOD aktivitesi Kalaycı çeşidindeki SOD aktivitesi ile kıyaslandığında oksidatif stres azalması ve tuzluluğa toleransın Kalaycı'daki kadar olmadığı tespit edildi. Bu şekilde SOD aktivitesinin aynı türün çeşitleri arasında strese olan tolerans farklarının ortaya konulmasında literatürde benzer sonuçlar kaydedilmiştir (Sreenivasulu vd., 2000; Amor vd., 2006; Sabra vd., 2012). SOD aktivitesinin ürünü olan H_2O_2 hücrel toksisite için önemli bir ajan ya da çevresel stres ve strese verilen cevaplar arasında sinyal moleküldür (Seckin vd., 2010) ve hücre içerisinde sayısız enzim tarafından düzenlenmektedir. CAT peroksizom ve glioksizomlarda, POX kloroplastlarda ve APX de kloroplast, sitozol, mitokondri ve peroksizomlarda H_2O_2 'in süpürülme işlemini gerçekleştirerek oksidatif strese karşı bitkiyi korumada hayati rol oynarlar.

Çalışmamızda, ölçümü yapılan SOD, POX, CAT, APX ve GR antioksidan enzim aktivitelerinde hem yaprak hem de kökteki aktivitelerin teşvik edildiği çeşit olarak Kalaycı çeşidi belirlendi ve diğer çeşitlere göre çok daha etkili antioksidan savunma sisteminin olduğu bulundu. İlaveten, Kalaycı'da ölçülen antioksidan enzim aktiviteleri içerisinde istatistiksel olarak önemli ($P<0,05$) ölçüde yüksek olan aktivitelerin SOD ve POX enzimlerine ait olduğu saptandı. Söz konusu çeşidin yaprak ve kökleri için CAT aktivitelerinde artış kaydedilse de, Akhisar çeşidinde artan tuzlulukla beraber daha yüksek CAT aktivitesi kaydedildi. Bu sonuç, Akhisar yapraklarında özellikle 150 mM NaCl'de CAT aktivitesinin H_2O_2 'in zararlı etkilerinin hafifletilmesinde diğer enzimlerden daha etkin olduğunu göstermektedir. Benzer sonuçlar tuz stres toleransları farklı olan iki mısır çeşidi (Azevedo Neto vd., 2006) ile iki farklı arpa türü (Seckin vd., 2010) arasında da belirlenmiştir. Tez çalışmamızda, denenen arpa çeşitleri arasında APX aktivitesinin yüksek olma durumu, hem yaprak hem de kökler göz önüne alındığında Kalaycı çeşidinde saptandı. Erginel çeşidinde de artan tuz stresi ile korunan APX aktivitesi ile söz konusu çeşitte aşırı oksidatif strese karşı bitkinin kendini korunmasında etkili olduğu belirlendi. Erginel'de belirlenen bu durum, Akhisar'a kıyasla tuzun yüksek konsantrasyonunda fotosentetik pigment içeriğinin korunması ve elektrolit sızıntısının azalması sonuçları ile ilişkili olduğu tespit edilerek tuz stresine karşı olan toleransının Akhisar çeşidine göre daha

yüksek olduğu ortaya konuldu. APX aktivitesinin tuz toleransları yüksek olan bitkilerde daha yüksek olduğu tez bulgularımızla da benzer olarak, şeker pancarı (Bor vd., 2003) ve susam (Koca vd., 2007) bitkilerinde rapor edilmiştir. GR de kloroplastta bulunan ve bitkileri oksidatif hasara karşı koruyan önemli bir enzimdir. Yükseltgenmiş glutatyonun NADPH bağımlı indirgenmesinden sorumludur. Kalaycı ve Erginel çeşitlerinde artan tuz stresi ile birlikte GR aktivitesi her iki vejetatif organda da artarken Akhisar'da azaldığı belirlendi. Tuza tolerant olan bitkilerde GR aktivitesinin yüksek olduğu pirinç köklerinde (Demiral ve Türkan, 2005), bezelye (Hernández vd., 2000) ve mung fasulyesi yapraklarında (Nazar vd., 2011) rapor edilmiştir. Kalaycı ve Erginel çeşitlerindeki aktivitenin yoğunluğu açısından bakıldığında ise Erginel'de GR aktivitesinin gözle görülür şekilde daha yüksek olduğu tespit edildi. Ölçümü yapılan diğer antioksidan enzimlerde adı geçen çeşitte önemli değişimler saptanmazken GR'nin antioksidan savunma açısından daha önemli olduğu saptandı. APX ve GR aktivitelerinde Akhisar'da yaprak ve kökteki azalma durumu ise askorbat-glutatyon döngüsünün bu arpa çeşidi için ROS temizlenmesinde etkili olmadığı kaydedildi. Bununla birlikte, Erginel çeşidi ile başka arpa çeşidi olan Tokak arasında yapılmış iki farklı karşılaştırılmalı çalışmaların birinde 12 günlük kuraklık stresi (Acar vd., 2001) ve diğerinde ise 12 günlük tuz stresi ile beraber paklobutrazol uygulaması (Özmen vd., 2003) altında Erginel çeşidinin kuraklık toleransının düşük olduğu rapor edilmiştir. Her iki çalışma arasındaki farklılık uygulama koşulları ve tuz stresinin süresinin daha kısa olmasından kaynaklanıyor olabilir.

Tuz stresi altında olan üç farklı arpa çeşidinde teşvik edilen antioksidan sistem enzim aktivitelerine SA'nın etkileri incelendiğinde farklı bulgular elde edildi. Tuz stresi öncesinde 24 saat ön muamele ile ya da tuz stresi ile beraber 0,5 mM SA uygulamaları her üç arpa çeşidi için SA uygulaması yapılmayıp sadece tuz uygulaması yapılan gruba kıyasla tüm aktivitelerde uyarılma ile sonuçlanmadı. Elde edilen bulgularla, Kalaycı çeşidi için tuz stresi ile birlikte uygulanan SA uygulamasının antioksidan enzimleri çok fazla arttırmadığı; fakat yapraklardaki SOD aktivitesini önemli ölçüde ($P<0,05$) teşvik ettiği saptandı. Bunlara ilaveten, 24 saat SA uygulaması ardından tuz stresine maruz bırakılan Kalaycı çeşidinin özellikle yapraklarında SOD ve POX aktivitelerinde önemli artışlar belirlendi. Çalışmamızda her üç arpa çeşidinde SA muamelesi ile tuz stresi altında gözlenen POX aktivitesindeki artış diğer bir arpa çalışmasında her iki vejetatif organda da kaydedilmiştir (El-Tayeb, 2005). SA'nın her iki uygulaması ile Erginel çeşidinde antioksidan enzim aktiviteleri çok fazla etkilenmezken, dikkat çekici durum SA'nın tuzla beraber uygulanma

durumunda 150 mM NaCl uygulaması ile artan CAT enzim aktivitesinin 300 mM'la azaldığının saptanmasıdır; çünkü SA uygulaması olmayan gruba kıyasla CAT aktivitesinde görülen bu artış kökte H_2O_2 'in süpürülme işleminin etkili şekilde gerçekleştiğinin göstergesidir. Literatürde SA uygulamasının CAT (Chen vd., 1993; Ansari ve Misra, 2007) ve APX (Durner ve Klessig, 1995) enzim aktivitesini inhibe ettiğini rapor eden bilgiler bulunmaktadır. Bu konu ile ilgili olarak tez çalışmamız gözaltına alındığında, SA uygulamalı grupların kendi arasındaki bulgulara baktığımız zaman, tuza toleransının yüksek olduğu belirlenen Kalaycı çeşidinde her iki SA uygulamasının CAT aktivitesini en alt düzeye indirdiği; fakat tuza hassasiyeti belirlenen Akhisar çeşidinde özellikle tuzla beraber yapılan uygulamada arttırdığı belirlendi. Tüm bunlarla birlikte ilginç olarak, her iki SA muameleli gruplarla SA uygulaması yapılmayan gruba bakıldığında, hem yaprakta hem de kökte SA uygulamasının büyük çoğunlukla CAT aktivitesini inhibisyon yönünde azalttığı tespit edildi. APX aktivitesine bakıldığında ise en belirgin bulguların ön muamelede olduğu saptanarak yapraklarda artan APX aktivitesinin köklerde bariz şekilde 150 mM tuzda artarak 300 mM tuzda tekrar azaldığı saptandı. Ekzojenik SA'nın uzun süreli kuraklık periyodunda *Ctenanthe setosa* bitkisinin yapraklarında da CAT ve APX aktivitesinde artış rapor edilmiştir (Kadioglu vd., 2011). SA'nın GR aktivitesi üzerine olan etkilerine bakıldığında genel olarak aktiviteğin tüm arpa çeşitlerinde artışa sebebiyet vermesi yanında özellikle Akhisar çeşidinde uzun süreli SA uygulaması ile aktiviteyi teşvik etmesi ile kaydedildi. Bununla birlikte, Palma ve ark.nın (2009) tuz stresine maruz bırakılmadan önce tohumların 24 saat SA ile muamele edilip sonra tekrar NaCl ile birlikte SA içeren ortamda büyütüldüğü fasulye bitkisinde CAT ve APX aktivitesinde azalma olduğu bildirilmiştir. Shakirova (2007) SA uygulaması ile SOD, APX ve GR aktivitesinde artış ve CAT aktivitesinde de azalma olabileceğini kaydetmiştir. Dolayısıyla, CAT aktivitesinde artış ya da azalış her bitkide aynı olmak durumunda değildir. Bu da yine enzim aktivitesinin SA'nın uygulanma zamanına, stresin şiddetine ve bitkinin türüne göre değişim gösterdiğini vurgulamaktadır. Genç buğday fidelerinin kökleri ile yapılan tuz stresi ve SA'nın etkileri üzerine olan çalışmada da SOD ve POX aktivitesinin azaldığı tespit edildi (Hayat vd., 2010). Bu bulgular antioksidan enzim aktivitesinin SA ile direkt veya indirekt olarak düzenlendiği ve sonuçta, tuz stresine karşı koruma sağladığını açıkça ortaya koymaktadır. Dahası, tuz stresine maruz bırakılmış hardal bitkisi üzerine SA'nın etkilerinin araştırıldığı çalışmada, çeşitli antioksidan enzim (SOD, CAT ve POX) aktivitesinin artışı ile doğru orantılı olarak belirlenen prolin artışı

tuza ve/veya SA'e maruz kalmanın sonucu olarak tuz stresine karşı geliştirilen toleransın göstergesi olduğu saptanmıştır (Yusuf vd., 2008). Tuz stresi altında SA'nın bitkinin kuru ağırlığını arttırabilmesi ve etkili antioksidan enzim sistemi yardımıyla bitki büyümesi ve üretilebilirliği üzerine tuzun aşırı etkilerini azaltabilme kabiliyeti SA'nın bitki büyümesini arttırması ve tuzluluktan dolayı ürün artışındaki bariyeri kaldırmasını sağlayacaktır.

Arzu edilmeyen koşullar altında bitkiler hayatta kalabilmek için hormonlar tarafından düzenlenen eşsiz oto-koruma sistemlerine sahiptirler (Yasuda vd., 2008). Bitkilerde metabolik aktivite, mineral alınımı, zar yapısı gibi pek çok olayda meydana gelen değişiklikler hormon içeriğinin de değişebileceğini açıkça ortaya koymaktadır. Hormonlarda meydana gelebilecek değişimlerin ne tür olabileceğinin bilinmesi ise kök ile gövde iletişiminde temel sinyal molekül olarak davrandıklarından dolayı önem teşkil etmektedir. Bu konunun bu kadar önemli olması yanında değişen çevre koşulları ile hormon değişiminin teşvik mekanizması tam olarak bilinmemektedir. Fitohormonlar bitkinin büyümesinin düzenlenmesi ve kontrolünde anahtar role sahiptirler ve hal böyle olduğu için SA uygulamasının hormon düzeyindeki etkilerinin ortaya konulması da önem arz etmektedir. Özellikle tuza tolerant genotiplerin seçilip tarımları yapılarak daha fazla ürün almak istenen bir sonuçtur. Tuz stresi altında bitki büyümesindeki azalmanın hormon dengesinin değişmesi ile sonuçlandığının bilinmesinden ötürü çeşitli bitki büyüme düzenleyicilerinin ekzojenik uygulanmaları ile bitkilerde tolerans mekanizmalarının arttırılması amaçlanmaktadır. SA-yoksun transgenik *Arabidopsis* fidelerinden elde edilen sonuçlar bitkilerin tuz stresine daha yüksek tolerans gösterdiklerini ortaya koymuştur (Borsani vd., 2001). Bununla birlikte, tez çalışmamızda ve literatürde var olan birçok eksojen SA uygulamasının çevresel streslere toleransı arttırdığının bilinmesi ve SA'nın aşırı birikimi ile programlı hücre ölümünün meydana gelebileceğinin rapor edilmesi hala daha tam olarak SA düzenleme yollarının aydınlatılmadığı günümüzde daha çok araştırmaya ihtiyaç duyulduğunu göstermektedir. Bu bağlamda, tezimizde ekzojen uygulanmış bitki büyüme düzenleyicisi olan SA'nın içsel hormon seviyelerinin belirlenmesi, literatürde pek fazla değinilmemiş olan aynı türün çeşitleri arasında tolerans kapsamında nasıl değişim gösterdikleri ve daha da önemlisi bitkinin savunma sistemindeki rolleri ortaya konuldu.

Indol-3-asetik asit (IAA) hücre uzaması, vasküler doku gelişimi ve apikal dominansı gibi önemli bitki büyüme olaylarını kontrol eden oksin grubu bir hormondur (Wang vd., 2001). Bitkilerde tuz stresi altında değişen oksin seviyesi ile ilgili az bilgi bulunmaktadır.

Çalışmamızda, sadece tuz stresi altında olan grupta tuz hassas olan Akhisar çeşidinin yapraklarında IAA seviyesinde 150 mM NaCl uygulaması ile istatistiksel olarak önemli ($P < 0,05$) artış; fakat 300 mM'da kontrol grubundaki miktar kadar azalma belirlenirken, kökte ise tuz konsantrasyonunun artması ile IAA seviyesinde artış belirlendi. Tuza tolerant olan Kalaycı'nın yapraklarında pek fazla değişim göstermeyen IAA seviyesinin kökte Akhisar'daki gibi arttığı saptandı. Erginel çeşidinde de Akhisar çeşidindeki kadar bir artış gözlenmemesi, IAA seviyesinin tuza hassas olan çeşitlerde daha yüksek olabileceğini gösterdi. Çalışmalarımızla benzer olarak, Veselov ve ark. (2002) PEG ile muamele edilmiş buğday fidelerinin gövdesinde, Yurekli vd. (2001)'nin yaban tip domateste IAA seviyesinde artış kaydetmiştir. Bununla birlikte, tez çalışmamızda gözlenen artışa zıt olarak tuz stresi altındaki çeltik fidelerinde (Nilsen ve Orcutt, 1996) ve domates köklerinde (Dunlap ve Binzel, 1996) IAA seviyesinde önemli derecede azalma kaydedilmiştir. Mahouachi ve ark.nın (2007) su stresi altındaki papaya fideleri ile yaptığı bir çalışmada IAA seviyesi Kalaycı çeşidinin yapraklarındaki benzer sonuçları kaydetmiştir. Sakhabutdinova ve ark. (2003) tuzluluğun bitkilerin kök sistemlerinde IAA seviyesinde azalmaya sebep olduğunu rapor etmiştir. Bunun yanında ayrıca, buğday tohumlarının tuz stresi uygulaması öncesinde IAA ile muamele edilmesi sonucunda büyümeyi inhibe etme özelliğinin azaltıldığı da rapor edilmiştir (Afzal vd., 2005). Tuz stresi esnasında IAA sinyalinin olmaması bitki büyümesine de katılmamış olabileceğini düşündürmektedir. IAA miktarının sabit olma durumunda bitki dehidrasyonunu (su kaybı) geciktirerek ve ozmotik düzenlemeyi sağlayan organik ya da inorganik ozmolitlerin birikimini artırarak tuz stresi ile başa çıkmaya çalışmaktadır. Ayrıca, IAA miktarındaki artışın protein degradasyonu ile ilişkili olabileceği belirtilmiştir (Vierstra, 2003). SA uygulaması devreye sokulduğunda her iki vejetatif organda fakat daha çok kökte olmak üzere IAA miktarında Akhisar çeşidinde önemli artışlar saptandı. SA uygulaması yapılmış olan Akhisar çeşidinin tuz stresi altında hem yaprak hem de kök gelişiminde meydana gelen artış, artan IAA içeriğinin bir yansıması olabilir. Prakash ve Prathapasanen (1990) çeltik yapraklarında NaCl'ün giberellik asit (GA_3) uygulaması ile IAA konsantrasyonunu önemli derecede azalttığı rapor edilmiştir. Söz konusu çalışmada, arpa çeşitleri tuzluluk sırasında IAA seviyesini düşürerek tuzluluğun etkileri ile başa çıkmaya çalışmıştır. Bu da, tuzluluğun bitki büyümesini ve gelişimini etkileyerek hormon dengesine etki ettiğini açıkça göstermektedir.

Sitokininler bitkide hücre bölünmesi, apikal dominansi, kloroplast gelişimi, senesens ve çiçeklenme gibi olaylarda büyüme ve farklılaşmanın birçok açıdan düzenlenmesinden

sorumlu olmaları ile bilinirler (Kaya vd., 2009). Genellikle, stoma açılması ve tohum çimlenmesi göz önüne alındığında ABA'nın antogonisti olarak düşünülmektedir (Pospíšilová, 2003). Literatür araştırmaları, sitokinin seviyelerinin elverişsiz çevre şartları altında azalma göstermeye eğilimli olduklarını ortaya koymaktadır. Bununla birlikte, bitkilerde sitokininlerin tuzluluk ve yüksek sıcaklığa karşı yüksek tolerans gösterdiği de rapor edilmiştir (Barciszewski vd., 2000). Stres esnasında kökteki sitokinin miktarında meydana gelen azalma gövdedeki gen ifadesini değiştirerek stres etkilerinin düzeltilmesinde uygun cevapların verilmesine neden olmaktadır (Hare ve Van Staden, 1997). Tuz stresi altındaki arpa çeşitlerinin SA içermeyen durumda *tZ* seviyelerine baktığımızda, tuza hassasiyet gösteren Akhisar çeşidinde hem yaprak hem de kökte artan tuz konsantrasyonu ile birlikte önemli oranda ($P < 0,05$) azalma kaydedildi. Toleransı yüksek olan Kalaycı'da ise yine her iki vejetatif organda 150 mM'da kontrole göre değişiklik göstermeyen *tZ* seviyesinin 300 mM NaCl ile azalma gösterdiği ve Erginel'de 150 mM'da artan seviyenin de 300 mM'da tekrar azalma gösterdiği belirlendi. Bu bulgulara göre, tuz toleransı düşük genotiplerde sitokinin seviyesinin hızla azaldığı söylenebilir. Sitokininlerin buğdayda özellikle oksin ve ABA gibi fitohormonlar ile etkileşim içerisinde olarak tuza toleransı arttırabilecekleri savunulmuştur (Iqbal vd., 2006). Çalışmamızda, IAA ve *tZ* bulgularına baktığımızda birbirlerinin antogonisti olarak işlev gördükleri belirlendi. Akhisar çeşidi her iki fitohormon için de en yüksek sonuçların belirlenmesine neden oldu ve çeşitler içerisinde de sadece Akhisar'da hormon düzeyinde keskin değişimler bulundu. Stres koşulları altında sitokininlerde gözlenen azalma eğilimi bu koşullar altında limit faktörü olduklarını düşündürmektedir; dolayısıyla dıştan uygulanacak olan sitokinin grubu bitki büyüme düzenleyicileri büyümeyi teşvik edebilecektir. Nitekim böyle bir durum nohut bitkisinde kinetin uygulaması ile saptanmıştır (Boucaud ve Ungar, 1976). Sitokinin seviyesindeki azalmanın tuz stresinin erken cevabı olduğu; fakat tuza hassasiyet gösteren çeşitler üzerinde tuzun etkisinin sitokininler tarafından olmadığı; çünkü büyümedeki azalmanın sitokinin seviyesindeki azalmadan önce meydana geldiği rapor edilmiştir (Walker ve Dumbroff, 1981). Benzil adenin uygulaması yapılmış olan arpa bitkilerinden tuza hassas olanda stres esnasında büyümede inhibisyon belirlenirken tuza tolerant olanda büyüme ve gövde: kök oranı ve içsel sitokinin içeriğindeki azalmaların hafifletildiği belirlenmiştir (Kuiper vd., 1990). SA'nın sitokinin üzerine etkilerine bakıldığında her üç çeşitte de SA uygulanmayan gruba göre tuz stresi ile beraber azalma saptandı ve bu azalmanın en çok tuz stresine eşlik eden

SA uygulaması ile olduğu belirlendi. Özellikle kökte tuz ile birlikte uygulanan SA'nın tZ seviyesindeki azalmaları teşvik ettiği bulundu. Bununla birlikte, SA'nın Akhisar çeşidinde tuz teşvikli tZ seviyesindeki azalmayı engellediği de bulundu. Bu bulgu da ortamdaki stres faktörüne rağmen büyümenin devam ettirilmesi ile ilişkili olabilir. Tüm bunların yanında, tuza olan toleransları farklı çeşitler arasında içsel hormon düzeyleri ile ilgili çok az bilgi bulunmaktadır.

Absisik asit (ABA), stres hormonu olarak anılmasından dolayı abiyotik stres çalışmalarında en çok araştırılan fitohormondur. Yüksek miktardaki tuzluluk ve kuraklık gibi pek çok strese cevap olarak sentezlenmekte (Xiong vd., 2002) ve fizyolojik değişimleri ve çeşitli genlerin ifadesini uyarmaktadır (Yasuda vd., 2008). ABA, çevresel şartlardan dolayı değişen su içeriğine karşın, bitkinin su durumunun ayarlanmasında içsel mesajcı olarak görev yapmaktadır (Farooq vd., 2009). Ayrıca ABA'nın, kuraklık stresi ile stomanın kapanmasına neden olan karmaşık olaylarda var olmasından dolayı stomanın davranışlarının düzenlenmesinde önemli rollere sahip olduğu rapor edilmiştir (Liu vd., 2005). Çalışmamızda, ABA'nın artan tuz konsantrasyonları ile her üç arpa çeşidine ait vejetatif organlarda artışa sebep olduğu bulundu. Yapılan literatür araştırmalarında da artan stres koşullarına cevap olarak ABA seviyesinde de artış meydana geldiği belirlendi (He ve Cramer, 1996; Montero vd., 1998; Cramer ve Quarrie, 2002; Shakirova vd., 2003; Maggio vd., 2007). Tütün hücre kültürünün PEG'e değil de tuza olan ABA adaptasyonu (LaRosa vd., 1985) ABA seviyesinin ozmotik stresten daha çok tuz stresinden etkilendiğini göstermektedir. Bununla birlikte, ABA'nın stres koşulları altında ozmotik olarak aktif molekül veya iyonların birikimi ile ilişkili olduğu bilinmektedir (Lee vd., 1997). Çeşitli çevresel koşulların meydana getirdiği zararlı etkileri tolere etmek için birikimi teşvik edilen en önemli ozmolit prolin dir (Verbruggen ve Hermans, 2008). Böylelikle, ABA prolin içeriğini düzenleyerek ozmotik düzenlemede önemli işlevi yerine getirir (Ozfidan vd., 2010). Ayrıca daha önce de belirtildiği gibi tuza tolerant türlerde hızlı bir prolin birikimi meydana gelmektedir (Gzik, 1996; Petrusa ve Winicov, 1997; Koca vd., 2007). Çalışmamızdaki ABA seviyesi ve prolin sonuçlarını karşılaştırdığımızda tuz toleransı yüksek bulunan Kalaycı çeşidinde prolin miktarındaki artışın ABA ile ilişkili olabileceği saptandı. Bu durum aynı zamanda diğer arpa çeşitleri için de belirlenmiş oldu. SA uygulaması olmadan sadece tuz uygulanmış gruba baktığımızda literatürde bahsedilen ABA miktarı artışı ile büyümede gözlenen azalmanın belirlediğimiz sonuçlarımıza göre türün çeşitleri içerisinde farklılık göstermesi ile ortaya konuldu. Tolerant olan çeşitte artan

tuz konsantrasyonu gözlenirse bile hassas olan çeşide göre daha az olduğu ve sentezi artan prolin ile ABA seviyesi arasında ilişki bulunarak tolerant olan çeşitteki ABA artışının bu sebepten dolayı olabileceği saptandı. Bu da tuz stresine olabilecek adaptif bir cevaptır.

Çalışmamızda, yaprak ile kök arasında ABA seviyesi bakımından farklar da belirlendi. Gövdede ABA miktarının köke göre daha fazla olması önceki çalışmalarla da desteklenmiştir (Mulholland vd., 2003; Maggio vd., 2007). Gövdedeki yüksek ABA miktarının sebebinin stomanın düzenlenmesi gibi strese karşı kısa süreli olan adaptasyonların kontrolünü gerçekleştirmek için olabileceği düşünülmektedir (Wilkinson ve Davies, 2002). Ayrıca Akhisar çeşidinin köklerindeki özellikle 300 mM NaCl'de artan ABA miktarı prolin içeriğindeki artışla da ilişkili olabilir. SA uygulamasının ABA birikimi ile ilgili sonuçlarına baktığımızda her iki SA uygulamasının ABA seviyesinde artışa sebep olduğu belirlendi. SA uygulamasının en çok Kalaycı ve Erginel çeşitlerinde ABA birikimini teşvik ettiği görüldü. Özellikle tuz uygulamasından önce 24 saat 0,5 mM SA ile muamelenin ardından arttığı belirlenen ABA miktarının korunmasıyla, SA uygulamasının tuz stresi altında teşvik ettiği prolin amino asidinin birikiminin, bitkilerin savunma reaksiyonlarının en önemli bileşiği olabileceği açıkça kaydedildi. SA-teşvikli bitki toleransında ABA'nın düzenleyici bir faktör olarak davrandığı görülmektedir (Shakirova vd., 2003). SA'nın ABA seviyesini aynı türün farklı çeşitlerinde ve farklı organlarında değişik seviyelerde birikerek tetiklediği saptandı. Buğday fideleri ile yapılan bir çalışmada 0,05 mM SA uygulamasının ABA ve IAA birikimine sebep olduğu ve sitokinin seviyesinde ise herhangi bir değişim göstermediğinin rapor edilmesi (Sakhabutdinova vd., 2003), türler ve uygulanan maddenin konsantrasyonuna ve ayrıca stresin şiddetine göre de farklılıklar olabileceği düşünülebilir. Bununla birlikte, ABA'nın fizyolojik düzenlemede yüksek miktarda biriktiğinde, stomaların açılması ve bitki çapının büyümesi gibi işlevleri engelleyerek bitkinin hayatta kalmasını sağlama ve ılımlı stres koşullarında düşük konsantrasyonlarda vejetatif büyüme olaylarında hayati rol oynama gibi iki yönlü rolünün olabileceğini ileri sürülmüştür (Zhang vd., 2006).

Jasmonatlar, bilhassa jasmonik asit (JA), daha çok yaralanma ve patojen saldırısı gibi biyotik stres konusu ile ilgili çalışmaların yapıldığı; fakat sadece konak savunmasında değil abiyotik stresle ilişkili pek çok fizyolojik olayda da görev alan sinyal bileşiktir (Wasternack ve Hause, 2002). Bitkinin savunma cevabı, çiçeklenme ve senesens gibi sinyallerde aracılık yaparlar (Parida ve Das, 2005). JA'in bitki patojen savunmasında hücre içi sinyal olmasının yanında suyun kısıtlandığı streslere cevap olarak rol aldığı da

düşünülmektedir (Anderson vd., 2004). JA sinyal mekanizmasının açıklığa kavuşması için gen düzeyinde çalışmalar mevcuttur (Sasaki vd., 2000); fakat hala JA sinyal yoluna etki eden faktörler tam olarak belli değildir.

Stres şartlarının etkilediği hormon seviyeleri bakımından, çalışmamızda, tuz stresi altındaki her üç arpa çeşidinde JA seviyesinde diğer hormon bulgularından farklı bulgular elde edildi. Aynı türün çeşitleri arasında JA içeriğindeki farklılık tuza karşı olan toleranslarının farklı olması ile ilgili olabilir. Kökte JA miktarının yapraklara göre çok daha az olduğu ve özellikle Kalaycı ve Erginel çeşitlerinde az olan miktarın artan NaCl konsantrasyonları ile daha da azaldığı kaydedildi. SA ve JA biyotik strese toleransta anahtar faktörlerdir ve her iki sinyal yol arasında ilişki olduğu biliniyor olsa da SA ve JA sinyal yollarının antagonist olduğu kabul edilmektedir (Anderson vd., 2007). Kalaycı ve Akhisar yapraklarında sürekli SA uygulaması tuz olmayan ortamda JA seviyesinde SA'siz kontrol gruplarına göre artışa sebep olurken Erginel çeşidinde SA uygulamasının varlığı ya da yokluğunun JA seviyesine etki etmediği belirlendi. Açık bir şekilde görülen ise, Akhisar çeşidinde tuz uygulaması olmadan SA muamelelerinin JA seviyesinin artışını teşvik etmesidir.

Tuz stresi ve JA ilişkisi ile ilgili olarak literatürde, tuza toleranslarının farklı olduğu bilinen iki domates çeşidinde tolerant olan Pera çeşidinde 24 saat tuz uygulaması ardından JA seviyesinde azalma meydana geldiği rapor edilmiştir (Pedranzani vd., 2003). Bu bulgulara zıt olarak, başka domates çeşitleri üzerine tuzun etkisinin araştırıldığı çalışmada tuza hassas olanlarda daha düşük JA seviyesi rapor edilmiştir (Hilda vd., 2003). Bu sonuçlar, strese cevap olarak içsel JA değişiminin tuz toleransı farklı olan genotiplerde farklı olabildiği hipotezini doğrular niteliktedir. Ayrıca, diğer ölçülen hormonlar ile herhangi bir antagonist ya da sinerjik etki içerisinde olmadığı bulundu. Çalışmamızda, elde edilen sonuçlara göre, JA seviyesi ile ölçülen fizyolojik parametrelerin gelişimi arasında korelasyon bulunamadı. JA'in birikiminin fizyolojik aktivitesi ile ilgili olmadığı belirlendi. Bununla birlikte, içsel JA birikiminin tuz stresi altında nasıl değiştiği ve tuza tolerant bakımından hangi bitkilerde yüksek seviye gösterdiği ile ilişkili literatürde çok az bilgi bulunmaktadır.

Bitkilerin strese olan cevabında meydana gelen düzenleyici etkileşimler ağında SA ve JA'in aracılık ettiği sinyal yolları arasındaki antagonist ilişki bilinmektedir (Niki vd., 1998). Ayrıca, ABA'nın SA sinyal yolunu JA/Etilen sinyal yoluna gerek duymadan baskıladığı da rapor edilmiştir (Yasuda vd., 2008). Bu bilgiler ışığında, SA, JA ve ABA

aracılıklı sinyal yolları arasındaki antagonist etkileşimler biyotik ve abiyotik streslere cevap olarak meydana gelmektedir. Bu antagonist ilişkiler çoklu basamaklı karmaşık ilişkiler içerisinde meydana geldiğinden dolayı, en başta ROS oluşumu olmak üzere pek çok mekanizmanın da işlevi olabilir. SAR mekanizmasının uyarılması ile ilgili ROS'ların sinyal olarak davrandığı belirtilmiştir (Alvarez vd., 1998). Daha önce, SA uygulanmış gruplarla SA uygulaması yapılmayan grup arasında CAT aktivitesinin inhibisyon yönünde azaldığını belirtmiştik. Buna göre, arpa çeşitlerinin yaprak ve köke ait ABA sonuçlarına bakıldığında ise SA-ABA-CAT arasında bir ilişki olabileceği tespit edildi; çünkü SA uygulaması ile CAT aktivitesinin azaldığı durumlarda, bu azalmalarla antagonist olarak ABA birikiminde artış belirlendi. Nitekim, dıştan uygulanan ABA'nın arpada CAT aktivitesini arttırarak etkili şekilde H₂O₂'i temizlediği rapor edilmiştir (Fath vd., 2001).

Çeltik bitkisinin köklerinde 150 mM NaCl muamelesi ile yapılmış içsel ABA ve JA'in seviyeleri ile ilgili bir çalışmada, söz konusu iki fitohormonun birbiri ile antagonist olarak çalıştığı ortaya konulmuştur (Moons vd., 1997). Çalışmamızda, ABA ve JA arasında antagonist ilişki bulunarak, bitkide artan tuz konsantrasyonları ile ters orantılı şekilde su miktarındaki azalmaya bağlı olarak ABA seviyesi artarken JA seviyesinde azalma kaydedildi. Genel olarak, artış ve azalışlara dikkat edildiğinde ılımlı tuz koşullarında (150 mM) ABA birikiminde azalma saptandığında JA seviyesinde artış saptandı (Anderson, vd., 2004). Bitkideki su seviyesinin azalması ve buna bağlı olarak turgorun düşmesi ve iyon toksikliğinin meydana gelmesi sonucunda zarlarda da hasar meydana gelmektedir ve jasmonat sentezi için lipidlerin salınmasını tetiklemektedir (Moons vd., 1997).

Fitohormonlar arasında tek gaz halinde olan hormon olma özelliği ile önemli yeri olan etilen, ilk keşfedilen oksin hormonundan dolayı önceleri dolaylı etki gösterdiği düşünüldüğünden etilenle ilgili çalışmalar aksatılmıştır (Burg ve Thimann, 1956). Etilen bitki gelişimi, tohum çimlenmesi senesens gibi pek çok fizyolojik olayda rol oynamaktadır. Çalışmamızda, sodyum tuzunun meydana getirdiği stresin etilen hormonu üzerindeki etkilerine baktığımızda, artan tuz konsantrasyonu ile tuza hassasiyeti belirlenen Akhisar çeşidinde etilen miktarının hızla arttığı kaydedildi. Bunun yanında, aynı uygulama grubunda Kalaycı çeşidinde etilen birikiminde önemli fark gözlenmezken, Erginel'de de artış saptandı. Bu sonuçlarla, tuza hassasiyetliği artan çeşitlerde etilen birikiminde de doğru orantılı olarak artış olabileceği tespit edildi. Benzer olarak, O₃-hassas titrek kavak (*Populus* sp.) klonunun tolerant olan klona göre daha fazla etilen birikimi gerçekleştirdiği

rapor edilmiştir (Vahala vd., 2003). SA uygulamasının genel olarak etilen birikimini azalttığı belirlendi. Söz konusu azalma durumu Akhisar ve Erginel çeşitlerinde açıkça gözlemlendi; bununla birlikte, Kalaycı çeşidinde tuz uygulaması öncesinde yapılan SA muamelesinin az miktarda etilen birikimini teşvik ettiği belirlendi. Kalaycı çeşidinde bu gruptaki etilen artışı tuza toleransının yüksek olduğu belirlenen bu çeşitte yaprak su potansiyelinin düşmesi ile ilişkili olabilir.

SA'nın etilen biyosentezini domates meyvesinde (Li vd., 1992), çeltik yapraklarında (Huang vd., 1993) ve mung fasulyesinde (Lee vd., 1999) inhibe ettiği rapor edilmiştir. Chrominski ve ark.nın (1989) halofit *Allenrolfea occidentalis* (S.Wats.) Kuntze bitkisi ile yaptığı bir çalışmada ekzojenik prolin uygulaması ile etilen üretimini ve dehidrasyonu teşvik eden NaCl'ün inhibitör etkisi ortadan kaldırılmıştır. Etilen ve ABA uygulaması ile gözlenen büyüme inhibisyonları moleküler olarak tanımlanmıştır (Nemhauser vd., 2006). Bu duruma zıt olarak *Arabidopsis* tohumlarında ABA-etilen antagonistliği (Beaudoin vd., 2000) de bilinmektedir. Tez çalışmamızda, ABA ile etilen arasında antagonist bir özellik saptanmadı. Tüm bu bilgilerin yanında, tuz stresine maruz bırakılmış olan bir türe ait çeşitlerin etilen üretimi açısından karşılaştırılmasına ve tuz stresi ile SA-etilen arasındaki ilişkiye ait literatürde eksiklik bulunmaktadır.

Normal koşullar altında bitkiler sürekli olarak çeşitli biyotik ve abiyotik streslere maruz kalırlar. Bu türden çevresel şartlara karşı hayatta kalabilmek için bitkiler, onlara dıştan gelen sinyalleri algılamaya ve özel tolerans cevapları teşvik etmeye izin veren çok yönlü mekanizmalar geliştirmişlerdir. Özellikle tarımı yapılan türlerde biyotik ve abiyotik stresler ürün kaybına sebebiyet verebilmelerinden dolayı yetiştiriciler için önemli problemler meydana getirebilirler. Tez çalışmamızda, tuz stresi koşullarında büyütülen üç farklı arpa çeşidinin hem yaprak hem de köklerinde SA uygulamasının antioksidan savunma sistemi ve ozmolit birikimi üzerine olumlu etkilerinin olduğu ve bu etkiyi özellikle tuz stresi öncesinde kısa süreli uygulamalarla daha etkili olarak gösterdiği ortaya konuldu. Kapsamlı bir şekilde ölçülen içsel fitohormon düzeyleri ile SA'nın sekonder stres olan hormon dengesizliği üzerine etkileri açıklandı. Stresle beraber yaprak su potansiyellerinde oluşan azalma ve SA'nın teşvik ettiği ozmolitlerin birikimi ile korunan yaprak nispi su içerikleri sonuçları tolerant ve hassas çeşitlerin belirlenmesini sağlamıştır. Sonuç olarak, tuza olan tepkilerinin bütününe bakıldığında Kalaycı çeşidinin en tolerant, Akhisar çeşidinin ise en hassas olduğu bu çalışma ile ortaya konulmuştur.

5. SONUÇLAR

1) Farklı ploidi seviyelerine sahip çeşitlerde farklı savunma mekanizmalarının uyarıldığından bilinmesinden dolayı arpa çeşitlerinin ploidi seviyeleri belirlenerek çalışmada kullandığımız arpa çeşitlerinin aynı ploidi seviyelerine sahip olduğu belirlendi (2n=14).

2) NaCl'nin olumsuz etkilediği büyüme parametrelerinin her iki SA uygulaması yapılan grupta iyileştirildiği saptandı.

3) Tuz stresi ile bitkinin değişen su içeriğinin SA uygulaması ile tersine çevrilebildiği belirlendi.

4) Fotosentetik pigment içeriklerinin tuzdan fazlasıyla etkilendiği ve genel olarak stres öncesi SA uygulamasının çeşitler üzerinde daha olumlu etkileri olabildiği tespit edildi.

5) Ozmotik düzenlemede katkısı yadsınamaz olan prolin amino asidinin tolerant çeşitlerde fazla olduğu belirlenerek SA uygulamasının ozmotoleransı arttırdığı kaydedildi.

6) Tuz stresi ile değişen iyonik ve ozmotik olayların meydana getirdiği oksidatif strese karşı her iki vejetatif organ göz önüne alındığında genel olarak, Kalaycı'da SOD ve POX, Erginel'de GR ve Akhisar'da da CAT enzimlerinin ROS'ların temizlenmesinde daha etkin olabildiği tespit edildi.

7) SA uygulamasının özellikle CAT aktivitesinde inhibisyon yönünde azalma ile sonuçlanması, diğer bir fitohormon ABA ile karşılaştırıldığında SA-CAT-ABA arasında ilişki belirlendi.

8) IAA seviyesinin tuza hassas olan çeşitlerde daha yüksek olabildiği belirlenerek SA muamelesi ile çeşitler arasında önemli farklılıklar belirlendi.

9) Tuz toleransı düşük genotiplerde sitokinin seviyesinin hızla azaldığı saptanarak IAA ve tZ bulgularına göre birbirlerinin antogonisti olarak işlev gördükleri belirlendi.

10) SA uygulaması yapılmadığı artan tuz stresi koşullarında ABA ve JA arasında antagonist ilişki bulunarak, bitkide su miktarındaki azalmaya bağlı olarak ABA seviyesi artarken JA seviyesinde azalma kaydedildi.

11) Tuza hassasiyetliđi artan arpa eřitlerinde etilen birikiminde artış olabildiđi ve genel olarak, SA uygulamasının da etilen birikimini azalttıđı tespit edildi.

12) alıřmamızda, NaCl ve ekzojenik SA'in arpa eřitleri arasında fizyolojik ve biyokimyasal olarak önemli deđiřimlere sebep olduđu ve tım bulgular deđerlendirildiđinde bu deđerimlerin en olumluları 24 saatlik SA muamelesi ardından NaCl uygulaması ile olabildiđi ortaya konuldu.

13) Tım tuz ve SA denemelerine bađlı olarak sonular gız önünde bulundurulduđunda, Kalaycı eřidinin en tolerant, Akhisar eřidinin ise en hassas olduđu ortaya konuldu.

6. ÖNERİLER

Tuzluluk, özellikle sulamanın tarım için önemli olduğu ülkelerde daima mevcut olan bir tehlikedir. Bu tehlike ile sayısız canlının yaşamı için gerekli olan hatta pek çok sanayi kuruluşunda hammadde olarak kullanılan ve bilhassa ekimi yapılan ürünler direkt olarak karşı karşıya kalmaktadırlar. Bitkilerin tuzlu koşullara toleransları ile alakalı literatür çalışmalarına bakıldığında çok çeşitlilik görülse de ziraatı yapılan bitki türlerinin genel olarak deniz suyunda mevcut olan tuz konsantrasyonunun yaklaşık üçte birine dayanıklı olmadıkları açıktır. Bitki hücrelerinin düşük sitozolik sodyum konsantrasyonlarını devam ettirme sürecinde göstermiş oldukları kabiliyet, bitkilerin yüksek tuz konsantrasyonlarında yaşamlarını devam ettirmekte göstermiş oldukları kabiliyetle ilgili olan bir durumdur. Bitkilerin tuz toleransını arttırmak için yapılmakta olan geleneksel ıslah programlarındaki başarı, tuz toleransının karmaşık fizyolojik ve genetik yapısından ötürü sınırlı kalmaktadır. Bununla birlikte, tuzluluk tolerans mekanizması, bitkinin tuzluluğa verdiği cevap tuzun ortamdaki konsantrasyonu ve bitkinin büyüdüğü çevre koşulları da ayrıca farklılık gösterdiğinde daha da karmaşık bir hale gelmektedir. Yüksek NaCl konsantrasyonlarında arpa bitkisine ait üç farklı çeşitte tuza karşı olan toleransın ne ölçüde olduğu ve bu süreçte salisilik asidin etkilerinin araştırıldığı bu çalışmada antioksidan enzim sistemleri ve içsel hormon düzeyleri arasındaki bağlantılar ortaya konmaya çalışılmıştır.

Çalışmamızda 24 saatlik SA uygulamasının daha olumlu sonuçların tespitinde kullanılabileceğinin bulunması düşük konsantrasyonlarda SA'nin stresle beraber uygulanabilirliğinin araştırılabileceğini düşündürmektedir. Ayrıca, SA ve içsel hormon seviyeleri arasında ilişkilerin bulunması daha uzun ya da daha kısa stres sürelerinde bu etkilerin devam edip etmediği belirlenebilir. ABA'nın K⁺ kanallarının düzenlenmesinde ve sitozolik Ca⁺² seviyesine etkilerinin bilinmesinden dolayı iyon seviyeleri ölçülerek SA'nin bu bağlamda etkileri saptanabilir. SA'nin farklı konsantrasyonları ile antioksidan sistem ve içsel hormonlar arasındaki ilişkiler daha spesifik olarak ortaya konulabilir. Çalışmamızda, SA, CAT ve ABA arasında bir ilişki belirlememizden dolayı CAT'in inhibisyonunu gerçekleştirerek bu ilişkinin sadece bu 3'lü grup arasında gerçekleştirilip gerçekleştirilmediği tespit edilebilir. İçsel SA düzeyi inhibe edilerek ya da SA sentezleyemeyen mutant bir bitki kullanarak ekzojenik olarak uygulanan ABA'nın antioksidan sistem ve lipid peroksidasyonu üzerine etkisi belirlenebilir.

İnsanlar için önemi yadsınamaz olan salisilatların tuz stresi altında arpa çeşitleri üzerinde olumlu etkilerinin belirlenmesini sağlayan bu çalışma ile tuzlu topraklar için Kalaycı çeşidinin tercih edilen ürün olması ve hormon çalışmaları açısından bundan sonraki çalışmalara yol gösterici olması dileğiyle...

7. KAYNAKLAR

- Aberg, B., 1981. Plant Growth Regulators XLI. Monosubstituted Benzoic Acid, Sweden Journal Agricultural Research, 11, 93-105.
- Acar, O., Türkan I. ve Ozdemir, F., 2001. Superoxide Dismutase and Peroxidase Activities in Drought Sensitive and Resistant Barley (*Hordeum vulgare* L.) Varieties, Acta Physiologiae Plantarum, 23, 351-356.
- Aebi, H., 1984. Catalase, In: L. Packer(Ed), Methods in Enzymology, Academic Pres, Orlando, 105, 121-126.
- Afzal, I., Basra, S. ve Iqbal, A., 2005. The Effect of Seed Soaking with Plant Growth Regulators on Seedling Vigor of Wheat Under Salinity Stress, Journal of Stress Physiology & Biochemistry, 1, 6-14.
- Alibert, G., Ranjeva, R. ve Boudet, A., 1972. Recherches Sur Les Enzymes Catalysant La Formation Des Acides Phénoliques Chez *Quercus pedunculata* (Ehrh.), 11. Localisation Intracellulaire De La Phenylalanine Ammoniaque Lyase, De La Cinnamate 4-Hydroxylase, Et De La 'Benzoate Synthase." Biochim Biophys Acta., 279, 2821-289.
- Alvarez, M., E., Pennell, R., I., Meijer, P., J., Ishikawa, A., Dixon, R., A. ve Lamb, C., 1998. Reactive Oxygen Intermediates Mediate a Systemic Signal Network in the Establishment of Plant Immunity, Cell, 92, 773-784.
- Alves, A., A., C. ve Setter, T., L., 2004. Abscissic Acid Accumulation and Osmotic Adjustment in Cassava Under Water Deficit, Environmental and Experimental Botany, 51, 259-271.
- Amor, N.B., Jiménez, A., Megdiche, W., Lundqvist, M., Sevilla, F. ve Abdelly, C., 2006. Response of Antioxidant Systems to NaCl Stress in the Halophyte *Cakile maritima*, Physiologia Plantarum, 126, 446-457.
- Anderson, J., P., Badruzsaufari, E., Schenk, P., M., Manners, J., M., Desmond, O., J., Ehlert, C., Maclean, D., J., Ebert, P., R. ve Kazan, K., 2004. Antagonistic Interaction Between Abscissic Acid and Jasmonate Ethylene Signaling Pathways Modulates Defense Gene Expression and Disease Resistance in *Arabidopsis*, Plant Cell, 16, 3460-3479.
- Ansari, M., S. ve Misra, N., 2007. Miraculous Role of Salicylic Acid in Plant and Animal System, American Journal of Plant Physiology, 2, 51-58.
- Apse, M., P., Aharon, G., S., Snedden, W., A. ve Blumwald, E., 1999. Salt Tolerance Conferred by Overexpression of Vacuolar Na/H Antiport in *Arabidopsis*, Science, 285, 1256-1258.

- Arnon, D., I., 1949. Copper Enzymes in Isolated Chloroplasts, Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*, Plant Physiology, 24, 1-15.
- Arzani, A., 2008. Improving Salinity Tolerance in Crop Plants: A Biotechnological Review, In Vitro Cell Dev, Biol.-Plant, 44, 373-383.
- Asada, K., 1992. Ascorbate Peroxidase-A Hydrogen Scavenging Enzyme in Plants, Physiologia Plantarum, 85, 235-241.
- Asada, K., 2006. Production and Scavenging of Reactive Oxygen Species in Chloroplasts and Their Functions, Plant Physiology, 141, 391-396.
- Ashraf, M., 2004. Some Important Physiological Selection Criteria for Salt Tolerance in Plants, Flora, 199, 361-376.
- Ashraf, M. ve Haris, P., J., C., 2004. Potential Biochemical Indicators of Salinity Tolerance in Plants, Plant Science, 166, 3-16.
- Ashraf, M. ve Foolad, M., R., 2007. Improving Plant Abiotic-Stress Resistance by Exogenous Application of Osmoprotectants Glycine betaine and Proline, Environmental and Experimental Botany, 59, 206-216.
- Azevedo Neto, A., D., Prico, J., T., Eneas-Filho, J., Braga De Abreu, C., E. ve Gomes-Filho, E., 2006. Effect of Salt Stress on Antioxidative Enzymes and Lipid Peroxidation in Leaves and Roots of Salt-Tolerant and Salt-Sensitive Maize Genotypes, Environmental and Experimental Botany, 56, 235-241.
- Azooz, M., M., 2009. Salt Stress Mitigation by Seed Priming with Salicylic Acid in two Faba Bean Genotypes Differing in Salt Tolerance, International Journal of Agriculture and Biology, 11, 343-350.
- Baik, B., K. ve Ullrich, S., E., 2008. Barley for Food: Characteristics, Improvement, and Renewed Interest, Journal of Cereal Science, 48, 233-242.
- Balke, N., E. ve Schulz, M. 1987. Potential Impact of Enzymatic Glucosidation of Allelopathic Phenolic Compounds. In: Invited Lectures, Sec. 4: Industrial Chemistry, 31st Int. Cong. Pure Appl. Chem. Bulg. Acad. Sci., Sophia, Bulgaria, 17-29.
- Barciszewski, J., Siboska, G., Rattan, S., I., S. ve Clark, B., F., C., 2000. Occurrence, Biosynthesis and Properties of Kinetin (N6-Furfuryladenine), Plant Growth Regulation, 32, 257-265.
- Bartels, D. ve Sunkar, R., 2005. Drought and Salt Tolerance in Plants, Critical Reviews in Plant Sciences, 24, 23-58.
- Barkosky, R., R. ve Einhelling, F., A., 1993. Effect of Salicylic Acid on Plant Water Relationship, J. Chem. Ecol., 19, 237-247

- Bates, L., S., Waldren, R., P. ve Teare, I., D., 1973. Rapid Determination of Free Proline for Water Stress Studies, Plant Soil, 39, 205–207.
- Beauchamp, C. ve Fridovich, I., 1971. Superoxide Dismutase: Improved Assays and an Assay Applicable to Acrylamide Gels, Anal. Biochem., 44, 276–287.
- Beaudoin, N., Serizet, C., Gosti, F. ve Giraudat, J., 2000. Interactions Between Abscisic Acid and Ethylene Signaling Cascades, Plant Cell, 12, 1103–1115.
- Behall, K., M., Scholfield, D.J. ve Hallfrisch, J., 2004. Diets Containing Barley Significantly Reduce Lipids in Mildly Hypercholesterolemic Men and Women, American Journal of Clinical Nutrition, 80, 1185–1193.
- Blackman, P., G. ve Davies, W., J., 1984. Modification of the CO₂ Responses of Maize Stomata by Abscisic Acid and by Naturally Occurring and Synthetic Cytokinins, Journal of Experimental Botany, 35, 174–179.
- Bohnert, H., J. ve Jensen, R., G., 1996. Strategies for Engineering Water Stress Tolerance in Plants, Trends in Biotechnology, 14, 89–97.
- Bor, M., Özdemir, F. ve Türkan, I., 2003. The Effect of Salt Stress on Lipid Peroxidation and Antioxidants in Leaves of Sugar Beet *Beta vulgaris* L. and Wild Beet *Beta maritima* L., Plant Science, 164, 77–84.
- Borsani, O., Valpuesta, V. ve Botella, M., A., 2001. Evidence for a Role of Salicylic Acid in the Oxidative Damage Generated by NaCl and Osmotic Stress in *Arabidopsis* Seedlings, Plant Physiology, 126, 1024-1030.
- Boucaud, J. ve Ungar, I., A., 1976. Hormonal Control of Germination Under Saline Conditions of three Halophyte Taxa in Genus *Suaeda*, Physiologia Plantarum, 36, 197–200.
- Bowler, C., Van Maontague, M. ve Inze, D., 1992. Superoxide Dismutase and Stress Tolerance, Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 43, 83-116.
- Burg, S., P. ve Thiman, K., V., 1959. The Physiology of Ethylene Formation in Apples, Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A., 45, 335-344.
- Castillo, F., J., 1996. Antioxidative Protection in the Inducible CAM Plant *Sedum Album* L. Following the Imposition of Severe Water Stress and Recovery, Oecologia, 107, 469-477.
- Catinot, J., Buchala, A., Abou-Mansour, E. ve Metraux, J., P., 2008. Salicylic Acid Production in Response to Biotic and Abiotic Stress Depends on Isochorismate in *Nicotiana benthamiana*, FEBS Lett, 582, 473-8.
- Chandra, A. ve Bhatt, R., K., 1998. Biochemical Physiological Response to Salicylic Acid in Relation to the Systemic Acquired Resistance, Photosynthetica, 35, 255-258

- Charles, S., A. ve Halliwell, B., 1980. Effect of Hydrogen Peroxide on Spinach (*Spinacia oleracea*) Chloroplast Fructose Bisphosphatase. Biochem J., 189, 373–376.
- Chen, Z., Silva, H. ve Klessig, D., F., 1993. Active Oxygen Species in the Induction of Plant Systemic Acquired Resistance by Salicylic Acid, Science, 262, 1883-1886.
- Chen, S., Li, J., Wang, S., Hüttermann, A. ve Altman, A., 2001. Salt, Nutrient Uptake and Transport, and ABA of *Populus euphratica*; A Hybrid in Response to Increasing Soil NaCl, Trees-Structure and Function, 15, 186-194.
- Chen, Z., Cuin, T., A., Zhou, M., Twomey, A., Naidu, B., P. ve Shabala, S., 2007. Compatible Solute Accumulation and Stress-Mitigating Effects in Barley Genotypes Contrasting in Their Salt Tolerance, Journal Of Experimental Botany, 58, 4245-4255.
- Chen, Z., Zheng, Z., Huang, J., Lai, Z. ve Fan, B., 2009. Biosynthesis of Salicylic Acid in Plants, Plant Signaling and Behavior, 4, 493-496.
- Chinnusamy, V., Schumaker, K. ve Zhu, J., K., 2004. Molecular Genetic Perspectives on Cross-Talk and Specificity in Abiotic Stress Signalling in Plants, Journal of Experimental Botany, 55, 225–236.
- Chow, W., S., Marilyn, C., Ball, C. ve Anderson, J., M., 1990. Growth and Photosynthetic Responses of Spinach to Salinity: Implications of K⁺ Nutrition for Salt Tolerance, Australian Journal of Plant Physiology, 17, 563–578.
- Conarth, U., Chen, Z., Ricigliano J. ve D., Klessig, F., 1995. Two Inducers of Plant Defense Responses, 2, 6-Dichloroisonicotinic Acid and Salicylic Acid, Inhibit Catalase Activity in Tobacco. Proc. Natl. Acad. Sci. USA., 92, 7143-7147.
- Conway, G., 1997. The Doubly Green Revolution, Penguin Books.
- Coquoz, J., L., Buchala, A. ve Metraux, J., P., 1998. The Biosynthesis of Salicylic Acid in Potato Plants, Plant Physiology, 117, 1095-101.
- Cramer, G., R. ve Quarrie, S., A., 2002. Abscisic Acid is Correlated with the Leaf Growth Inhibition of four Genotypes of Maize Differing in their Response to Salinity, Functional Plant Biology, 29, 111–115.
- Creissen, G., P., Broadbent, P., Kular, B., Reynolds, H., Welburn, A., R. ve Mullineaux, P., M., 1994. Manipulation of Glutathione Reductase in Transgenic Plants: Implications for Plant Responses to Environmental Stress, Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, 102, 167-175.
- Creissen, G., Broadbent, P., Stevens, R., Wellburn, A., R. ve Mullineaux, P., M., 1996. Manipulation of Glutathione Metabolism in Transgenic Plants, J. Biochem., 24, 465-472.

- Cutt, J., R. ve Klessig, D., F., 1992. Salicylic Acid in Plants: A Changing Perspective, J. Pharm. Technol., 16, 26-34.
- Drazic, G. ve Mihailovic, N., 2005. Modification of Cadmium Toxicity in Soybean Seedlings by Salicylic Acid, Plant Science, 168, 511-517.
- Dunlap, J., R. ve Binzel, M., L., 1996. NaCl Reduces Indole-3-Acetic Acid Levels in The Roots of Tomato Plants Independent of Stress Induced Abscisic Acid, Plant Physiology, 112, 379-384.
- Durner, J. ve Klessig, D., F., 1995. Inhibition of Ascorbate Peroxidase by Salicylic Acid and 2,6-Dichloroisonicotinic Acid, two Inducers of Plant Defense Responses, Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A., 92, 11312-11316.
- Elçi, Ş., 1994. Sitogenetikte Araştırma Yöntemleri ve Gözlemler, 100. Yıl Üniversitesi Yayınları, Van, 238.
- EI-Tayeb, M., A., 2005. Response of Barley Grains to the Interactive Effect of Salinity and Salicylic Acid, Plant Growth Regulation, 45, 215-224.
- FAO, 2007. <http://www.fao.org>. 18 Haziran 2007.
- FAO, 2008. Land and Plant Nutrition Management Service, <http://www.fao.org/ag/agll/splash>. 22 Temmuz 2008.
- FAO, 2009. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Barley Malt Beer, Agribusiness Handbook, Rome.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D. ve Basra, S., M., A., 2009. Plant Drought Stress: Effects, Mechanisms and Management, Agronomy for Sustainable Development, 29, 185-212.
- Fath, A., Bethke, P., C. ve Jones, R., L., 2001. Enzymes that Scavenge Reactive Oxygen Species are Down-Regulated Prior to Gibberellic Acid Induced Programmed Cell Death in Barley Aleurone, Plant Physiology, 126, 156-166.
- Fridovich, L., 1986. Biological Effect of Superoxide Radical, Arch. Biochem. Biophys., 247, 1-11.
- Fridovich, I., 1995. Superoxide Radical and Superoxide Dismutases, Annual Review of Biochemistry, 64, 97-112.
- Flowers, T., J., 2004. Improving Crop Salt Tolerance, Journal of Experimental Botany, 55, 307-319.
- Foyer, C., H. ve Halliwell, B., 1976. The Presence of Glutathione and Glutathione Reductase in Chloroplasts: A Proposed Role in Ascorbic Acid Metabolism, Planta, 133, 21-25.

- Foyer, C., H., Descouvieres, P. ve Kunert, K., J., 1994. Protection Against Oxygen Radicals: An Important Mechanism Studied in Transgenic Plants, Plant Cell Environ., 17, 507-523.
- Fukuda, A., Nakamura, A. ve Tanaka, Y., 1999. Molecular cloning and expression of the Na⁺/H⁺ exchanger gene in *Oryza sativa*, Biochim Biophys Acta, 1446, 149–155.
- Gaxiola, R., A., Rao, R., Sherman, A., Grisafi, P., Alper, S. ve Fink, G., R., 1999. The *Arabidopsis thaliana* Proton Transporters Atnhx1 and Avp1, Can Function in Cation Detoxification in Yeast, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 96, 1480–1485.
- Glenn, E., P., Brown, J., J. ve Khan, M., J., 1997. Mechanisms of Salt Tolerance in Higher Plants, Edited by Basra, A.S., ve Basra, R.K., Mechanisms of Environmental Stress Resistance in Plants, Harwood Academic Publishers, 83-110.
- Gomez, L., Blanca, L. ve Antonio, C., S., 1993. Evidence of the Beneficent Action of the Acetyl Salicylic Acid on Wheat Genotypes Yield Under Restricted Irrigation. In: Proc. Scientific Meeting on Forestry, Livestock and Agriculture Mexico, 112.
- Gómez-Cadenas, A., Tadeo, F., R., Talón, M. ve Primo-Millo, E., 1996. Leaf Abscission Induced by Ethylene in Water Stressed Intact Seedling of Cleopatra Mandarin Requires Previous Abscisic Acid Accumulation in Roots, Plant Physiology, 112, 401–408.
- Gomez, J., M., Jimenez, A., Olmos, E. ve Sevilla, F., 2004. Location and Effects of Long Term NaCl Stress on Superoxide Dismutase and Ascorbate Peroxidase Isozymes of Pea (*Pisum sativum* cv. Puget) Chloroplasts, Journal of Experimental Botany, 55, 119-130.
- Gunes, A., Inal, A., Alpaslan, M., Eraslan, F., Guneri-Bagci, E. ve Cicek, N., 2007. Salicylic Acid Induced Changes on Some Physiological Parameters Symptomatic for Oxidative Stress and Mineral Nutrition in Maize (*Zea mays* L.) Grown under Salinity, Journal of Plant Physiology, 164, 728–736.
- Gutiérrez-Coronado, M., A., Trejo-López, C. ve Larqué-Saavedra, A., 1998. Effects of Salicylic Acid on the Growth of Roots and Shoots in Soybean, Plant Physiology and Biochemistry, 36, 563–565.
- Gzik, A., 1996. Accumulation of Proline and Pattern of A-Amino Acids in Sugar Beet Plants in Response to Osmotic, Water and Salt Stress, Environmental and Experimental Botany, 36, 29–38.
- Haktanır, K., Cangir, C., Arcak, Ç. ve Arcak, S., 2000. Toprak Kaynakları ve Kullanımı, Türkiye Ziraat Mühendisliği V. Teknik Kongresi, TMMOB Ziraat Mühendisliği Odası, Ankara, 203- 229.
- Hare, P., D. ve Van Staden, J., 1997. The Molecular Basis of Cytokinin Action, Plant Growth Regulation, 23, 41–78.

- Hare, P., D., Cress, W., A. ve Van Staden, J., 1998, Dissecting the Roles of Osmolyte Accumulation During Stress, Plant Cell Environment, 21, 535-553.
- Harper, J., R. ve Balke, N., E., 1981. Characterization of the Inhibition of K⁺ Absorption in Oats Roots by Salicylic Acid, Plant Physiol., 68, 1349–1353.
- Hasegawa, P., M., Bressan, R.A., Zhu, J.K. ve Bohnert, H.J., 2000. Plant Cellular and Molecular Responses to High Salinity, Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 51, 463–499.
- Hayat, Q., Hayat, S., Irfan, M. ve Ahmad, A., 2010. Effect of Exogenous Salicylic Acid Under Changing Environment: A Review, Environmental and Experimental Botany, 68, 14-25.
- He, T. ve Cramer, G., R., 1996. Abscisic Acid Concentrations are Correlated with Leaf Area Reductions in two Salt-Stressed Rapidcycling *Brassica* Species, Plant Soil, 179, 25–33.
- Heath, R., L. ve Packer, L., 1968. Photoperoxidation in Isolated Chloroplasts, I. Kinetics and Stoichiometry of Fatty Acid Peroxidation, Archives in Biochemistry and Biophysics, 125, 189-198.
- Hernández, J., A., Jiménez, A., Mullineaux, P. ve Sevilla, F., 2000. Tolerance of Pea (*Pisum sativum* L.) to Long-Term Salt Stress is Associated with Induction of Antioxidant Defenses, Plant Cell Environment, 23, 853–862.
- Hilda, P., Graciela, R., Sergio, A., Otto, M., Ingrid, R., Hugo, P., C., Edith, T., Estela, M., D. ve Guillermina, A., 2003. Salt Tolerant Tomato Plants Show increased Levels of Jasmonic Acid, Plant Growth Regulation, 41, 149–158.
- Hlaváčková, V., Krchňák, P., Nauš, J., Novák, O., Špundová, M. ve Strnad, M., 2006. Electrical and Chemical Signals Involved in Short-Term Systemic Photosynthetic Responses of Tobacco Plants to Local Burning, Planta, 225, 235–244.
- Hoagland, D., R. ve Arnon, D., I., 1950. The Water Culture Method for Growing Plants without Soil, California Agricultural Experiment Station Circular, 347, 1–32.
- Hsu, S., Y. ve Kao, C., H., 2003. Differential Effect of Sorbitol and Polyethylene Glycol on Antioxidant Enzymes in Rice Leaves, Plant Growth Regulation, 39, 83–90.
- Huang, Y., F., Chen, C., T. ve Kao, C.H., 1993. Salicylic Acid Inhibits the Biosynthesis of Ethylene in Detached Rice Leaves, Plant Growth Regulation, 12, 79-82.
- Iqbal, M., Ashraf, M., Jamil, A. ve Ur-Rehman, S., 2006. Does Seed Priming Induce Changes in the Levels of Some Endogenous Plant Hormones in Hexaploid Wheat Plants Under Salt Stress?, Journal Of Integrative Plant Biology, 48, 181-189.

- Islam, S., Malik, A., L., Islam, A., K., M., R. ve Colmer, T., D., 2007. Salt Tolerance in a *Hordeum marinum-Triticum aestivum* Amphiploid, and Its Parents, Journal of Experimental Botany, 58, 1219-1229.
- Itai, C., Richmond, A., E. ve Vaadia, Y., 1968. The Role of Root Cytokinins during Water and Salinity Stress, Israel J Bot., 17, 187-195.
- Jacobsen, T. ve Adams, R., M., 1958. Salt and Silt in Ancient Mesopotamian Agriculture, Science, 128, 1251-1258.
- Jain, M., Mathur, G., Koul, S. ve Sarin, N., B., 2001. Ameliorative Effects of Proline on Salt Stress-Induced Lipid Peroxidation in Cell Lines of Groundnut (*Arachis hypogaea* L.), Plant Cell Reports, 20, 463-468.
- Jaspars, E., M., J., 1965. Pigmentation of Tobacco Crown Gall Tissues Cultured in Vitro in Dependence of The Composition of The Medium, Physiologia Plantarum, 18, 933-940.
- Jones, R., N. ve Rickards, G., K., Practical Genetics, Open University Press, Buckingham, 1990.
- Jones, M., M., Osmond, C., B. ve Turner, N., C., 1980. Accumulation of Solutes in Leaves of Sorghum and Sunflower in Response to Water Deficits, Australian Journal of Plant Physiology, 7, 193-205.
- Jung, S., 2004. Variation in Antioxidant Metabolism of Young and Mature Leaves of *Arabidopsis thaliana* Subjected to Drought, Plant Science, 166, 459-466.
- Kadioglu, A., Saruhan, N., Sağlam, A., Terzi, R. ve Acet, T., 2011. Exogenous Salicylic Acid Alleviates Effects of Long Term Drought Stress and Delays Leaf Rolling by Inducing Antioxidant System, Plant Growth Regulation, 64, 27-37.
- Karmoker, J., L. ve Van Steveninck, F., M., 1979. The Effect of Abscisic Acid on the Uptake and Distribution of Ions in Intact Seedlings of *Phaseolus vulgaris* cv. Redland Pioneer, Physiologia Plantarum, 45, 453-459.
- Kaya, C., Higgs, D., ve İkinci, A. 2002. An Experiment to Investigate Ameliorative Effects of Potassium Sulphate on Salt and Alkalinity Stressed Vegetable Crops, Journal of Plant Nutrition, 25(11), 2545-2558.
- Kaya, C., Tuna, A., L. ve Yokas, I., 2009. The Role of Plant Hormones in Plants Under Salinity Stress, In: Ashraf, M., Ozturk, M., & Athar, H. R. (Eds) Salinity and Water Stress, Springer, 45-50.
- Khan, W., Prithviraj, B. ve Smith, D., L., 2003. Photosynthetic Responses of Corn and Soybean to Foliar Application of Salicylates, Journal of Plant Physiology, 160, 485-492.

- Khodary, S., E., A., 2004. Effect of Salicylic Acid on the Growth, Photosynthesis and Carbohydrate Metabolism in Salt-Stressed Maize Plants, International Journal of Agriculture and Biology, 6, 5-8.
- Kirkby, E., A. ve Knight, A., H., 1987. The Influence of The Level of Nitrate Nutrition on Ion Uptake and Assimilation, Organic Acid Accumulation and Cation Anion Balance in Whole Tomato Plants, Plant Physiology, 60, 349-353.
- Klamt, H., D., 1962. Conversion in Plants of Benzoic Acid to Salicylic Acid and Its β -D-glucoside, Nature, 196, 491.
- Knight, H., Trewavas, A., J. ve Knight, M., R., 1997. Calcium Signaling in *Arabidopsis thaliana* Responding to Drought and Salinity, Plant J., 12, 1067–1078.
- Koca, H., Bor, M., Özdemir, F. ve Türkan, I., 2007. The Effect of Salt Stress on Lipid Peroxidation, Antioxidative Enzymes and Proline Content of Sesame Cultivars, Environmental and Experimental Botany, 60, 344–351.
- Kováčik, J., Grúz, J., Backor, M., Strnad, M. ve Repčák, M., 2009. Salicylic Acid-Induced Changes to Growth and Phenolic Metabolism in *Matricaria chamomilla* Plants, Plant Cell Reports, 28, 135–143.
- Kuiper, D., Schuit, J. ve Kuiper, P., J., C., 1990. Actual Cytokinin Concentrations in Plant Tissue as an Indicator for Salt Resistance in Cereals, Plant Soil, 123, 243–250.
- Lamarck, J., B., 1778. Flore Francaise 3 L Imprimeris Royal, E Paris, 537-539.
- Larkindale, J. ve Huang, B., 2004. Thermo Tolerance and Antioxidant System in Agrostics stolonifera: Involvement of SA, Abscisic Acid, Ca, H₂O₂ and Ethylene. Journal of Plant Physiology, 161, 405-413.
- Larosa, P., C., Hannda, A., K., Hasegawa, P., M. ve Bressan, R., A., 1985. Abscisic Acid Accelerates Adaptation of Cultured Tobacco Cells to Salt, Plant Physiology, 79, 138–142.
- Larque-Saavedra, A., 1979. Stomatal Closure in Response to Acetylsalicylic Acid Treatment, Z. Pflanzenphysiol., 93, 371–375.
- Lee, H., I., Leon, J. ve Raskin, I., 1995. Biosynthesis and Metabolism of Salicylic Acid, Proceedings of the National Academy of Sciences of U.S.A., 92, 4076-4079.
- Lee, T., M., Lur, H., S. ve Chu, C., 1997. Role of Abscisic Acid in Chilling Tolerance of Rice (*Oryza Sativa* L.) Seedlings: II. Modulation of Free Polyamin Elevel, Plant Science, 126, 1–10.
- Lee, J., H., Jin, E., S. ve Kim, W., T., 1999. Inhibition of Auxin-Induced Ethylene Production by Salicylic Acid in Mung Bean Hypocotyls, Journal of Plant Biology, 42, 1–7.

- Lewitt, J., 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses, II, 2nd Ed. Academic Press, New York, 607.
- Li, N., Parsons, B., L., Liu, D. ve Mattoo, A., K., 1992. Accumulation of Wound Inducible ACC Synthase Transcript in Tomato Fruits is Inhibited by Salicylic Acid and Polyamines, Plant Molecular Biology, 18, 477–487.
- Li, W., L., Berlyn, G., P. ve Ashton, M., S., 1996. Polyploids and their Structural and Physiological Characteristics Relative to Water Deficit in *Betula papyrifera* (Betulaceae), American Journal of Botany, 83, 15–20.
- Liu, F., Jensen, C., R., Shahanzari, A., Andersen, M., N. ve Jacobsen, S., E., 2005. ABA Regulated Stomata Control and Photosynthetic Water Use Efficiency of Potato (*Solanum tuberosum* L.) During Progressive Soil Drying, Plant Science, 168, 831–836.
- Liu, J. ve Zhu, J., K., 1998. A Calcium Sensor Homolog Required for Plant Salt Tolerance, Science, 280, 1943–1945.
- Liu, J., Ishitani, M., Halfter, U., Kim, C., S. ve Zhu, J., K., 2000. The Arabidopsis thaliana SOS2 Gene Encodes a Protein Kinase That is Required for Salt Tolerance, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 97, 3730-3734.
- Lynch, J., Polito, V., S. ve Läuchli, A., 1989. Salinity Stress Increases Cytoplasmic Ca Activity in Maize Root Protoplasts, Plant Physiology, 90, 1271-1274.
- Maggio, A., Raimondi, G., Martino, A. ve De Pascale, S., 2007. Salt Stress Response in Tomato Beyond the Salinity Tolerance Threshold, Environmental and Experimental Botany, 59, 276–282.
- Mahajan, S. ve Tuteja, N., 2005. Cold, Salinity and Drought Stresses: An Overview, Archives of Biochemistry and Biophysics, 444, 139.
- Mahdid, M., Kameli, A., Ehlert, C. ve Simonneau, T., 2011. Rapid Changes in Leaf Elongation, ABA and Water Status During the Recovery Phase Following Application of Water Stress in two Durum Wheat Varieties Differing in Drought Tolerance, Plant Physiology and Biochemistry, 49, 1077-1083.
- Mahouachi, J., Arbona, V. ve Gómez-Cadenas, A., 2007. Hormonal Changes in Papaya Seedlings Subjected to Progressive Water Stress and Re-Watering, Plant Growth Regulation, 53, 43–51.
- Malamy, J., Carr, J., P., Klessig, D., F. ve Raskin, I., 1990. Salicylic Acid: A Likely Endogenous Signal in the Resistance Response of Tobacco to Viral Infection, Science, 250, 1002-1004.
- Matysik, J., Alia, P., S., P., Bhalu, B. ve Mohanty, P., 2002. Molecular Mechanisms of Quenching of Reactive Oxygen Species by Proline Under Stress in Plants, Curr. Sci., 82, 525-532.

- Mauch-Mani, B. ve Slusarenko, A., J., 1996. Production of Salicylic Acid Precursors is a Major Function of Phenylalanine Ammonia-Lyase in The Resistance of *Arabidopsis* to *Peronospora parasitica*, Plant Cell, 8, 203-212.
- Messedi, D., Labidi, N., Grignon, C. ve Abdelly, C., 2004. Limits Imposed by Salt to the Growth of the Halophyte *Sesuvium portulacastrum*, Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 167, 720–727.
- Meuwly, P., Molders, W., Buchala, A. ve Metraux, J., P., 1995. Local and Systemic Biosynthesis of Salicylic Acid in Infected Cucumber Plants, Plant Physiology, 109, 1107-1114.
- Mika, A. ve Lühje, S., 2003. Properties of Guaiacol Peroxidase Activities Isolated from Corn Root Plasma Membranes, Plant Physiology, 132, 1489–1498.
- Miller G., Suzuki, N., Ciftci-Yilmaz, S. ve Mittler, R., 2010. Reactive Oxygen Species Homeostasis and Signalling During Drought and Salinity Stresses, Plant Cell Environ., 33, 453–467.
- Mishra, A. ve Choudhuri, M., A., 1997. Ameliorating Effects of Salicylic Acid on Lead and Mercury-Induced Inhibition of Germination and Early Seedling Growth of Two Rice Cultivars, Seed Sci. Technol., 25, 263–270.
- Misra, N. ve Saxena, P., 2009. Effect of Salicylic Acid on Proline Metabolism in Lentil Grown Under Salinity Stress, Plant Science, 177, 181-189.
- Mittler, M., 2002. Oxidative Stress, Antioxidants and Stress Tolerance, Trends in Plant Science, 7, 405-410.
- Mizrahi, Y., Blumofeld, A., Bittner, S. ve Richmond, A., E., 1971. Abscisic acid and Cytokinin Content of Leaves in Relation to Salinity and Relative Humidity, Plant Physiology, 48, 752–755.
- Montero, E., Cabot, C., Poschenrieder, C., H. ve Barcelo, J., 1998. Relative Importance of Osmotic-Stress and Ion-Specific Effects on ABA-Mediated Inhibition of Leaf Expansion Growth in *Phaseolus vulgaris*, Plant Cell Environment, 21, 54–62.
- Moons, A., Prinsen, E., Bauw, G. ve Van Montagu, M., 1997. Antagonistic Effects of Abscisic Acid and Jasmonates on Salt Stress Inducible Transcripts in Rice Roots, Plant Cell, 9, 2243–2259.
- Morgan, J., M., 1984. Osmoregulation and Water Stress in Higher Plants, Annual Review of Plant Physiology, 35, 299–319.
- Morgan, P., W., 1990. Effects of Abiotic Stresses on Plant Hormone Systems. In: Alscher, R., G., Cumming, J., R. (eds) *Stress Responses in Plants: Adaptation and Acclimation Mechanism*. Wiley-Liss, New York.

- Mugdhal, V., Madaan, N. ve Mudgal, A., 2010. Biochemical Mechanisms of Salt Tolerance in Plants: A Review, International Journal of Botany, 6, 136-143.
- Mulholland, B., J., Taylor, I., B., Jackson, A., C. ve Thompson, A., J., 2003. Can ABA Mediate Responses of Salinity Stressed Tomato, Environmental and Experimental Botany, 50, 17-28.
- Munns, R., 1993. Physiological Processes Limiting Plant Growth in Saline Soils: Some Dogmas and Hypotheses, Plant Cell Environ., 16, 15-24.
- Munns, R., 2002. Comparative Physiology of Salt and Water Stress, Plant, Cell And Environment, 25, 239-250.
- Munns, R. ve Tester, M., 2008. Mechanisms of Salinity Tolerance, Annual Review Plant Biology, 59, 651-681.
- Murguia, J., R, Belles, J., M. ve Serrano, R., 1995. A Salt-Sensitive 3(2), 5-Bisphosphate Nucleotidase Involved in Sulfate Activation. Science, 267, 232-234.
- Nakano, Y. ve Asada, K., 1981. Hydrogen Peroxide is Scavenged by Ascorbate Specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts, Plant Cell Physiol., 22, 867-880.
- Nazar, R., Iqbal, N., Syeed, S. ve Khan, N., A., 2011. Salicylic Acid Alleviates Decreases in Photosynthesis Under Salt Stress by Enhancing Nitrogen and Sulfur Assimilation and Antioxidant Metabolism Differentially in Two Mungbean Cultivars, Journal of Plant Physiology, 168, 807-815.
- Németh, M., Janda, T., Horváth, E., Páldi, E. ve Szalai, G., 2002. Exogenous Salicylic Acid Increases Polyamine Content but May Decrease Drought Tolerance in Maize, Plant Science, 162, 569-574.
- Nemhauser, J., L., Hong, F. ve Chory, J., 2006. Different Plant Hormones Regulate Similar Processes Through Largely Nonoverlapping Transcriptional Responses, Cell, 126, 467-475.
- Neto, B., Kroeze, C., Hordijk L. ve Costa, C., 2008. Modelling the Environmental Impact of an Aluminium Pressure Die Casting Plant and Options for Control, Environmental Modelling and Software, 23, 147-168.
- Newman, C., W. ve Newman, R., K., 2006. A Brief History of Barley Foods, Cereal Foods World, 51, 4-7.
- Niki, T., Mitsuhashi, I., Seo, S., Ohtsubo, N. ve Ohashi, Y., 1998. Antagonistic Effect of Salicylic Acid and Jasmonic Acid on the Expression of Pathogenesis-Related (PR) Protein Genes in Wounded Mature Tobacco Leaves, Plant Cell Physiology, 39, 500-507.
- Nilsen, E. ve Orcutt, D., M., 1996. The Physiology of Plants Under Stress - Abiotic Factors, Wiley, New York, 118-130.

- Nishiyama, Y. Ikeda, H. ve Haramaki, N., 1998. Oxidative Stress is Related to Exercise in Tolerance in Patients with Heart Failure, American Heart Journal, 135, 115.
- Noctor, G., Veljovic-Jovanovic, S., Driscoll, S., Novitskaya, L. ve Foyer, C., H., 2002, Drought and Oxidative Load in the Leaves of C3 Plants: A Predominant Role for Photorespiration, Annals of Botany, 89, 841-850.
- Novák, O., Hauserová, E., Amakorová, P., Doležal, K. ve Strnad, M., 2008. Cytokinin Profiling in Plant Tissues Using Ultra-Performance Liquid Chromatography–Electrospray Tandem Mass Spectrometry, Phytochemistry, 69, 2214–2224.
- Ozfidan, C., Türkan, I., Sekmen, A., H. ve Seckin, B., 2010. Time Course Analysis of ABA and Non-Ionic Osmotic Stress-Induced Changes in Water Status, Chlorophyll Fluorescence and Osmotic Adjustment in *Arabidopsis thaliana* Wild-Type (Columbia) and ABA-Deficient Mutant (*aba2*), Environmental and Experimental Botany, In Press, Corrected Proof.
- Özmen, A., D., Özdemir, F. ve Türkan, I., 2003. Effects of Paclobutrazol on Response of two Barley Cultivars to Salt Stress, Biologia Plantarum, 46, 263-268.
- Özeker, E., 2005. Salisilik Asit ve Bitkiler Üzerindeki Etkileri, Ege Üniv. Ziraat Fak. Dergisi, 42, 213-223.
- Palma, F., Lluch, C., Iribarne, C., Garcia-Garrida, J., M. ve Tejera Garcia, N., A., 2009. Combined Effect of Salicylic Acid and Salinity on Some Antioxidant Activities, Oxidative Stress and Metabolite Accumulation in *Phaseolus vulgaris*, Plant Growth Regulation, 58, 307–316.
- Parida, A., K., Das, A.B. ve Mitra, B., 2003. Effects of NaCl Stress on the Structure, Pigment Complex Composition, and Photosynthetic Activity of Mangrove *Brugueira parviflora* Chloroplasts, Photosynthetica, 41, 191-200.
- Parida, A., K. ve Das, A., B., 2005. Salt Tolerance and Salinity Effects on Plants: A Review, Ecotoxicology And Environmental Safety, 60, 324-349.
- Pedranzani, H., Racagni, G., Alemano, S., Miersch, O., Ramirez, I., Penã-Cortés, H., Taleisnik, E., Machado-Domenech, E. ve Abdala, G., 2003. Salt Tolerant Tomato Plants Show Increased Levels of Jasmonic Acid, Plant Growth Regulation, 41, 149–158.
- Pencík, A., Rolcík, J., Novák, O., Magnus, V., Barták, P., Buchtík, R., Salopek-Sondi, B., ve Strnad, M., 2009. Isolation of Novel Indole-3-Acetic Acid Conjugates by Immunoaffinity Extraction, Talanta, 80, 651–655.
- Percival, J., 1921. The Wheat Plant, Duckworth Publishers, London.
- Pérez-López, U., Robredo, A., Lacuesta, M., Mena-Petite, A. ve Muñoz-Rueda, A., 2009. The Impact of Salt Stress on The Water Status of Barley Plants is Partially Mitigated by Elevated CO₂, Environmental and Experimental Botany, 66, 463–470.

- Petrusa, L. ve Winicov, I., 1997. Proline Status in Salt Tolerant and Salt Sensitive Alfalfa Cell Lines and Plants in Response to NaCl, Plant Physiology and Biochemistry, 35, 303–310.
- Pospíšilová, J., 2003. Interaction of Cytokinins and Abscisic Acid During Regulation of Stomatal Opening in Bean Leaves, Photosynthetica, 41, 49-56.
- Prakash, L. ve Prathapasenan, G., 1990. NaCl and Gibberellic Acid Induced Changes in the Content of Auxin, the Activity of Cellulase and Pectin Lyase During Leaf Growth in Rice (*Oryza sativa*), Annals of Botany, 365, 251–257.
- Pustovoitova, T., N., Eremin, G., V., Rassvetaeva, E., G., Zhdanova, N., E. ve Zholkevich, V., N., 1996. Drought Resistance, Recovery Capacity, and Phytohormone Content in Polyploid Plum Leaves, Russian Journal of Plant Physiology, 43, 232–235.
- Quintero, F., J., Ohta, M., Shi, H., Zhu, J., K. ve Pardo, J., M., 2002. Reconstitution in Yeast Of the *Arabidopsis* SOS Signaling Pathway for Na⁺ Homeostasis, Proc. Natl. Acad. Sci. of USA, 99, 9061–9066.
- Rai, V., K., 2002. Role of Amino Acids in Plant Responses to Stress, Biologia Plantarum, 45, 481–487.
- Ramagopal, S., 1987. Salinity Stress Induced Tissue Specific Proteins in Barley Seedlings, Plant Physiology, 84, 324-331.
- Raskin, I., 1992. Role of Salicylic Acid in Plants, Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular, 43, 439–463.
- Ribaut, J., M. ve Pilet, P., E., 1991. Effect of Water Stress on Growth, Osmotic Potential and Abscisic Acid Content of Maize Roots. Physiologia Plantarum, 81, 156–162.
- Ribaut, J., M. ve Pilet, P., E., 1994. Water Stress and Indole-3-Acetic Acid Content of Maize Roots, Planta, 193, 502–507.
- Rivas-San, M., V. ve Plasencia, J., 2011. Salicylic Acid Beyond Defence: Its Role in Plant Growth and Development, Journal of Experimental Botany, 62, 3321-3338.
- Rodriguez-Navarro, A., 2000. Potassium Transport in Fungi and Plants, Biochimica Et. Biophysica Acta., 1469, 1–30.
- Rubio, L., Rosado, A., Linares-Rueda, A., Borsani, O., Garcia-Sanchez, M., J., Valpuesta, V., Fernandez, J., A. ve Botella, M., A., 2004. Regulation of K⁺ Transport in Tomato Roots by the TSS1 Locus, Implications in Salt Tolerance, Plant Physiology, 134, 452–459.
- Russell, D., W. ve Conn, E., E., 1967. The Cinnamic Acid 4-Hydroxylase of Pea Seedlings, Arch. Biochem. Biophys., 122, 256–258.

- Sabra, A., Daayf, F. ve Renault, S., 2012. Differential Physiological and Biochemical Responses of Three *Echinacea* Species to Salinity Stress, Scientia Horticulturae, 135, 23–31.
- Sagi, M ve Fluhr, R., 2006. Production of Reactive Oxygen Species by Plant NADPH Oxidases, Plant Physiology, 141, 336-340.
- Sairam, R., K ve Saxena, D., C. 2000. Oxidative Stress and Antioxidants in Wheat Genotypes: Possible Mechanism of Water Stress Tolerance, J. Agron. Crop Sci., 184, 55-61.
- Sairam, R., K., ve Tyagi, A., 2004. Physiology and Molecular Biology of Salinity Stress Tolerance in Plants, Current Science, 86, 407-421.
- Sakhabutdinova, A., R., Fatkhutdinova, D., R., Bezrukova, M., V. ve Shakirova, F., M., 2003. Salicylic Acid Prevents the Damaging Action of Stress Factors on Wheat Plants, Bulgarian Journal of Plant Physiology, 314-319.
- Saleh, B., Allario, T., Dambier, D., Ollitrault, P. ve Morillon, R., 2008. Tetraploid Citrus Rootstocks are More Tolerant to Salt Stress than Diploid, Comptes Rendus Biologies, 331, 703–710.
- Salmen Espindola, L., Noin, M., Corbineau, F. ve Côme, D., 1994. Cellular and Metabolic Damage Induced by Desiccation in Recalcitrant *Araucaria angustifolia* Embryos, Seed Sci. Res., 4, 193–201.
- Sanders, D., Brownlee, C. ve Harper, J., F., 1999. Communicating with Calcium, Plant Cell, 11, 691-706.
- Sasaki, Y., Asamizu, E., Shibata, D., Nakamura, Y., Kaneko, T., Awai, K., Masuda, T., Shimada, H., Takamiya, K., Tabata, S. ve Ohta, H., 2000. Genome-Wide Expression-Monitoring of Jasmonateresponsive Genes of *Arabidopsis* Using Cdna Arrays, Biochemical Society Transactions, 28, 863–864.
- Scott, I., M., Clarke, S., M., Wood, J., E. ve Mur, L., A., 2004. Salicylate Accumulation Inhibits Growth at Chilling Temperature in *Arabidopsis*, Plant Physiology, 135, 1040–1049.
- Seckin, B., Türkan, I., Sekmen, A., H. ve Ozfidan, C., 2010. The Role of Antioxidant Defense System At Differential Salt Tolerance of *Hordeum marinum* Huds. (Sea Barleygrass) and *Hordeum vulgare* L. (Cultivated Barley), Environmental and Experimental Botany, 69, 76-85.
- Senaratna, T., Touchell, D., Bunn, E. ve Dixon, K., 2000. Acetyl Salicylic Acid (Aspirin) and Salicylic Acid Induce Multiple Stress Tolerance in Bean and Tomato Plants, Plant Growth Regulation, 30, 157–161.

- Serino, L., Reimann, C., Baur, H., Beyeler, M. ve Visca, P., 1995. Structural Genes for Salicylate Biosynthesis from Chorismate in *Pseudomonas aeruginosa*, Mol. Gen. Genet., 249, 217-228.
- Serrano, R., 1996. Salt Tolerance in Plants and Microorganisms: Toxicity Targets and Defense Responses, International Review of Cytology, 165, 1–52.
- Serrano, R. ve Rodriguez, P., L., 2002. Plant, Genes and Ions, EMBO Reports, 3, 116-119.
- Shakirova, F., M., Sakhabutdinova, A., R., Bezrukova, M., V., Fatkhutdinova, R., A. ve Fatkhutdinova, D., R., 2003. Changes in the Hormonal Status of Wheat Seedlings induced by Salicylic Acid and Salinity, Plant Science, 164, 317–322.
- Shakirova, F., M., 2007. Role of Hormonal System in the Manifestation of Growth Promoting and Antistress Action of Salicylic Acid, In: Hayat, S., Ahmad, A. (Eds) Salicylic Acid: A Plant Hormone, Springer, Dordrecht, 69–89.
- She, X., -P., He, J., -J., Zhang, J. ve Zuo, Q., -C., 2002. Mitigative Effect of Salicylic Acid on Salt Stress-Induced Growth Inhibition in Cucumber Seedling, Acta Botanica Boreali, 22, 401-405.
- Shi, H. ve Zhu, J., K. 2002., SOS4 a Pyridoxial Kinase Gene, is Required for Root Hair Development in *Arabidopsis*, Plant Physiology, 129, 585-593.
- Shi, H., Quintero, F., J., Pardo, J., M. ve Zhu, J., K., 2002. The Putative Plasma Membrane Na/H Antiporter SOS1 Controls Long Distance Na Transport in Plants, Plant Cell, 14, 465-477.
- Shi, Q., Bao, Z., Zhu, Z., Ying, Q. ve Qian, Q., 2006. Effects of Different Treatments of Salicylic Acid on Heat Tolerance, Chlorophyll Fluorescence, and Antioxidant Enzyme Activity in Seedlings of *Cucumis sativus* L., Plant Growth Regul., 48, 127–135.
- Siegel, S., M., Siegel, B., Z., Massey, J., Lahne, P. ve Chen, J., 1980. Growth of Corn in Saline Waters, Physiol. Plant, 50, 71-73.
- Singh, K., K. 2000. The *Saccharomyces cerevisiae* SLN1P-SSK1P two-component system Mediates response to Oxidative Stress and in an Oxidant-Specific Fashion, Free Rad. Biol. Med., 29, 1043-1050.
- Singh, B. ve Usha, K., S., 2003. Salicylic Acid Induced Physiological and Biochemical Changes in Wheat Seedlings Under Water Stress, Plant Growth Regulation, 39, 137-141.
- Smirnoff, N., 1993. The Role of Active Oxygen in the Response of Plants to Water Deficit and Desiccation, New Phytol., 125, 27-58.
- Smith, J., A., C. ve Griffiths, H., 1993. Water Deficits: Plant Responses from Cell to Community, BIOS Scientific Publishers, Oxford, 1872748066.

- Sreenivasulu, N., Grimm, B., Wobus, U. ve Weschke, W., 2000. Differential Response of Antioxidant Compounds to Salinity Stress in Salt Tolerant and Salt-Sensitive Seedlings of Foxtail Millet (*Setaria italica*), Physiologia Plantarum, 109, 435–442.
- Stevens, J., Senaratna, T. ve Sivasithamparam, K., 2006. Salicylic Acid Induces Salinity Tolerance in Tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. Roma): Associated Changes in Gas Exchange, Water Relations and Membrane Stabilisation, Plant Growth Regulation, 49, 77–83.
- Sultana, N., Ikeda, T. ve Itoh, R., 1999. Effect of NaCl Salinity on Photosynthesis and Dry Matter Accumulation in Developing Rice Grains, Environmental and Experimental Botany, 42, 211-220.
- Syed, S., Anjum, N., A., Nazar, R., Iqbal, N., Masood, A. ve Khan, N., A., 2010. Salicylic Acid-Mediated Changes in Photosynthesis, Nutrients Content and Antioxidant Metabolism in Two Mustard (*Brassica juncea* L.) Cultivars Differing in Salt Tolerance, Acta Physiologiae Plantarum, 33, 877-886.
- Szabados, L. ve Savouré, A., 2010. Proline: A Multifunctional Amino Acid, Trends in Plant Science, 15, 89–97.
- Tanaka, S., Hayakawa, K., Umetani, Y. ve Tabata, M., 1990. Glucosylation of Isomeric Hydroxybenzoic Acids by Cell Suspension Cultures of *Mellotus japonicus*. In: Phytochemistry, 29. Pergamon Press, Oxford, 1555–1558.
- Tanaka, Y., Hibino, T., Hayashi, Y., Tanaka, A., Kishitani, S. ve Takabe, T., 1999. Salt Tolerance of Transgenic Rice Overexpressing Yeast Mitochondrial Mn-SOD in Chloroplasts, Plant Science, 148, 131–138.
- Tambussi, E., A., Bartoli, C., G., Beltrano, J., Guiamet, J., J. ve Araus, J., L., 2000. Oxidative Damage to Thylakoid Proteins in Water-Stressed Leaves of Wheat (*Triticum aestivum*), Physiologia Plantarum, 108, 398–404.
- Tarczynski, M., C., Jensen, R., G. ve Bohnert, H., J., 1993. Stress Protection of Transgenic Plants by Production of the Osmolyte Mannitol, Science, 259, 508-510.
- Tavakkoli, E., Fatehi, F., Coventry, S., Rengasamy, P. ve Mcdonald, G., K., 2011. Additive Effects of Na⁺ And Cl⁻ Ions on Barley Growth Under Salinity Stress, Journal of Experimental Botany, 62, 2189-2203.
- Tester, M., ve Davenport, R., 2003. Na⁺ Tolerance and Na⁺ Transport in Higher Plants. Ann. Bot., 91, 503–527.
- Thomas, J., C., Mcelwain, E., F. ve Bohnert, H., J., 1992. Convergent Induction of Osmotic Stress-Responses, Plant Physiology, 100, 416–423.

- TÜİK, 2008. Türkiye İstatistik Kurumu Verileri, T.C. Gıda, Tarım ve Hayvancılık Bakanlığı, <http://www.tarim.gov.tr/> E_kutuphane, Tarim_Sektoru_Tarimsal.html?LanguageID=1. 16 Mayıs 2011.
- Turečková, V., Novák, O. ve Strnad, M., 2009. Profiling ABA Metabolites in *Nicotiana tabacum* L. Leaves by Ultra-Performance Liquid Chromatography–Electrospray Tandem Mass Spectrometry, Talanta, 80, 390-399.
- Türkan, I., ve Demiral, T., 2009. Recent Developments in Understanding Salinity Tolerance, Environmental and Experimental Botany, 67, 2-9.
- Vahala, J., Keinänen, M., Schützendübel, A., Polle, A. ve Kangasjärvi, J., 2003. Differential Effects of Elevated Ozone on two Hybrid Aspen Genotypes Predisposed to Chronic Ozone Fumigation, Role of Ethylene and Salicylic Acid, Plant Physiology, 132, 196-205.
- Verbruggen, N. ve Hermans, C., 2008. Proline Accumulation in Plants: A Review, Amino Acids, 35, 753–759.
- Veselov, D., S., Mustafina, A., R., Sabirjanova, I., B., Akhiyarova, G., R., Dedov, A., V., Veselov, S., U. ve Kudoyarova, G., R., 2002. Effect of PEG-Treatment on the Leaf Growth Response and Auxin Content in Shoots of Wheat Seedlings, Plant Growth Regulation, 38, 191–194.
- Veselov, D., S., Sharipova, G., V., Veselov, S., U. ve Kudoyarova, G., R., 2008. The Effects of NaCl Treatment on Water Relations, Growth, and ABA Content in Barley Cultivars Differing in Drought Tolerance, Journal of Plant Growth Regulation, 27, 380–386.
- Vierstra, R., D., 2003. The Ubiquitin/26S Proteasome Pathway, the Complex Last Chapter in the Life of Many Plant Proteins, Trends in Plant Science, 8, 135–142.
- Vlot, A., C, Dempsey, D., A. ve Klessig, D., F., 2009. Salicylic Acid, a Multifaceted Hormone to Combat Disease, Annual Review of Phytopathology, 47, 177-206.
- Walker, M., A. ve Dumbroff, E., B., 1981. Effects of Salt Stress on Abscisic Acid and Cytokinin Levels in Tomato, Z. Pflanzenphysiol, 101, 461–470.
- Wang, Y., Mopper, S. ve Hasentein, K., H., 2001. Effects of Salinity on Endogenous ABA, IAA, JA, and SA in *Iris hexagona*, Journal of Chemical Ecology, 27, 327–342.
- Wang, L., J. ve Li, S., H., 2006. Salicylic Acid-Induced Heat or Cold Tolerance in Relation to Ca²⁺ Homeostasis and Antioxidant Systems in Young Grape Plants, Plant Science, 170, 685-694.
- Ward, E., R., Uknes, S., J., Williams, S., C., Dincher, S., S., Wiederhold, D., L. ve Alexander, D., C., 1991. Coordinate Gene Activity in Response to Agents That Induce Systemic Acquired Resistance, Plant Cell, 3, 1085-1094.

- Wasternack, C. ve Hause, B., 2002. Jasmonates and Octadecanoids – Signals in Plant Stress Response and Development. In: Moldave K (Ed) Progress in Nucleic Acid Research and Molecular Biology. 72. Academic, New York, 165–221.
- White, R., F., 1979. Acetylsalicylic Acid (Aspirin) Induces Resistance to Tobacco Mosaic Virus in Tobacco, Virology, 99, 410-412.
- Wildermuth, M., C., Dewdney, J. Wu, G. ve Ausubel, F., M., 2001. Isochorismate Synthase is Required to Synthesize Salicylic Acid for Plant Defence, Nature, 414, 562-565.
- Wilkinson, S. ve Davies, W., J., 2002. ABA-Based Chemical Signalling: The Coordination of Responses to Stress in Plants, Plant Cell Environment, 25, 195-210.
- Wu, C., A., Yang, G., D., Meng, Q., W. ve Zheng, C., C., 2004. The Cotton GhNX1 Gene Encoding a Novel Putative Tonoplast Na/K Antiporter Plays an Important Role in Salt Stress, Plant Cell Physiology, 45, 600-607.
- Wyn Jones, R., G. ve Pollard, A., 1983. Proteins, Enzymes and Inorganic Ions. In A. Lauchli ve R.L. Bielecki (Eds) Encyclopedia of Plant Physiology. New Series Vol. 15B, Inorganic Plant Nutrition, Springer-Verlag, Berlin, 528–562.
- Xiong, L., Schumaker, K., S. ve Zhu, J., K., 2002. Cell Signaling During Cold, Drought, and Salt Stress, Plant Cell, 14, 165–183.
- Xiong, L. ve Zhu, J., K., 2003. Regulation of Abscisic Acid Biosynthesis, Plant Physiology, 133, 29–36.
- Yalpani, N., Shulaev, V. ve Raskin, I., 1993. Endogenous Salicylic Acid Levels Correlate with Accumulation of Pathogenesis-Related Proteins and Virus Resistance in Tobacco, Phytopathology, 83, 702-708.
- Yalpani, N., Enyedi, A., J., Leon, J. ve Raskin, I., 1994. Ultraviolet Light and Ozone Stimulate Accumulation of Salicylic Acid, Pathogenesis Related Proteins and Virus Resistance in Tobacco, Planta, 193, 372-376.
- Yancey, P., H., Clark, M., E., Hand, S., C., Bowles, R., D. ve Somero, G., N., 1982. Living with Water Stress: Evolution of Osmolyte System, Science, 217, 1214-1222.
- Yasuda, M., Ishikawa, A., Jikumaru, Y., Seki, M., Umezawa, T., Asami, T., Maruyama-Nakashita, A., Kudo, T., Shinozaki, K., Yoshida, S. ve Nakashita, H., 2008. Antagonistic Interaction between Systemic Acquired Resistance and the Abscisic Acid-Mediated Abiotic Stress Response in *Arabidopsis*, Plant Cell, 20, 1678–1692.
- Yurekli, F., Türkan, I., Porgali, Z., B. ve Topcuoglu, S., F., 2001. Indoleacetic Acid, Gibberellic Acid, Zeatin, and Abscisic Acid Levels in NaCl-Treated Tomato Species Differing in Salt Tolerance, Israel Journal of Plant Sciences, 49, 269–277.

- Yurekli, F., Porgalı, Z., B. ve Türkan, I., 2004. Variations in Abscisic Acid, Indole-3-Acetic Acid, Gibberellic Acid and Zeatin Concentrations in two Bean Species Subjected to Salt Stress, Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica, 46, 201-212.
- Yusuf, M., Hasan, S., A., Ali, B., Hayat, S., Fariduddin, Q. ve Ahmad, A., 2008. Effect of Salicylic Acid on Salinity Induced Changes in *Brassica juncea*, Journal Of Integrative Plant Biology, 50, 1-4.
- Zhang, S., Jiyini, G. ve Jingzhi, S., 1999. Effect of Salicylic Acid and Aspirin on Wheat (*Triticum aestivum* L.) Seed Germination Under Salt Stress, Zhiwu Shenglixue Tongxun, 35, 29-32.
- Zhang, J., Jia, W., Yang, J. ve Ismail, A., M., 2006. Role of ABA in Integrating Plant Responses to Drought and Salt Stresses, Field Crops Research, 97, 111-119.
- Zheng, Z., Qualley, A., Fan, B., Dudareva, N. ve Chen, Z., 2009. An Important Role of a BAHD Acyl Transferase-Like Protein in Plant Innate Immunity, Plant J., 57, 1040-1053.
- Zhu, J., K., Liu, J. ve Xiong, L., 1998. Genetic Analysis of Salt Tolerance in *Arabidopsis*. Evidence for a Critical Role of Potassium Nutrition, Plant Cell, 10, 1181-1191.
- Zhu, J., K., 2002. Salt and Drought Stress Signal Transduction in Plants, Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 53, 247-273.
- Zhu, J., K., 2003. Regulation of Ion Homeostasis Under Salt Stress, Current Opinion in Plant Biology, 6, 441-445.
- Zhu, J., Dong, C., H. ve Zhu, J., 2007. Interplay Between Cold-Responsive Gene Regulation Metabolism and RNA Processing During Plant Cold Acclimation, Current Opinion in Plant Biology, 10, 290-295.

ÖZGEÇMİŞ

13.09.1980 tarihinde Samsun'un Çarşamba ilçesinde doğdu. İlköğrenimini Çarşamba Şehit Nuripamir İlköğretim Okulu'nda, orta öğrenimini Özel Samsun Koleji'nde ve lise eğitimini Samsun Namık Kemal Lisesi'nde tamamladı. 2003 yılında KTÜ, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü'nden birincilikle mezun oldu ve aynı yıl Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji Anabilim Dalı'nda yüksek lisans eğitimine başladı. 2005 yılında yüksek lisans eğitimini tamamladı. Aynı yıl KTÜ, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü'ne Araştırma Görevlisi olarak atandı ve aynı enstitüde doktora eğitimine başladı. 2011 yılı Mart ve Ağustos ayları arasında Çek Cumhuriyeti, Olomouc, Palacky Üniversitesi, Bitki Büyüme Düzenleyicileri Laboratuvarı'nda doktora konusu ile ilgili çalışmalarda bulundu. İyi derecede İngilizce bilmektedir.