

T.C.
ONDOKUZ MAYIS ÜNİVERSİTESİ
LİSANSÜSTÜ EĞİTİM ENSTİTÜSÜ
TARIMSAL BİYOTEKNOLOJİ ANABİLİM DALI



**STRES KOŞULLARININ ROKA (*Eruca sativa* Mill.)
BİTKİSİNİN VERİM PARAMETRELERİ VE ANTİOKSİDAN
SAVUNMA SİSTEMİ ÜZERİNE ETKİLERİ**

Doktora Tezi

Ahmet Can OLCAY

Danışman

Prof. Dr. Deniz EKİNCİ

SAMSUN
2022

TEZ KABUL VE ONAYI

Ahmet Can OLCAY tarafından, Prof. Dr. Deniz EKİNCİ danışmanlığında hazırlanan “STRES KOŞULLARININ ROKA (*Eruca sativa* Mill.) BİTKİSİNİN VERİM PARAMETRELERİ VE ANTİOKSİDAN SAVUNMA SİSTEMİ ÜZERİNE ETKİLERİ” başlıklı bu çalışma, jürimiz tarafından 22.6.2022 tarihinde yapılan sınav sonucunda oy birliği ile başarılı bulunarak Doktora Tezi olarak kabul edilmiştir.

	Unvanı Adı Soyadı Üniversitesi Ana Bilim/Ana Sanat Dalı	İmza	Sonuç
Başkan	Prof. Dr. Deniz EKİNCİ Ondokuz Mayıs Üniversitesi Tarımsal Biyoteknoloji Anabilim Dalı		<input checked="" type="checkbox"/> Kabul <input type="checkbox"/> Ret
Üye	Doç. Dr. Levent MERCAN Ondokuz Mayıs Üniversitesi Tarımsal Biyoteknoloji Anabilim Dalı		<input checked="" type="checkbox"/> Kabul <input type="checkbox"/> Ret
Üye	Prof. Dr. Hakan ARSLAN Ondokuz Mayıs Üniversitesi Tarımsal Yapılar ve Sulama Anabilim Dalı		<input checked="" type="checkbox"/> Kabul <input type="checkbox"/> Ret
Üye	Doç. Dr. Ercüment AKSAKAL Akdeniz Üniversitesi Tarımsal Biyoteknoloji Anabilim Dalı		<input checked="" type="checkbox"/> Kabul <input type="checkbox"/> Ret
Üye	Prof. Dr. Murat ŞENTÜRK Ağrı İbrahim Çeçen Üniversitesi Biyokimya Anabilim Dalı		<input checked="" type="checkbox"/> Kabul <input type="checkbox"/> Ret

Bu tez, Enstitü Yönetim Kurulunca belirlenen ve yukarıda adları yazılı jüri üyeleri tarafından uygun görülmüştür.

ONAY

... / ... / ...

Prof. Dr. Ali BOLAT
Enstitü Müdürü

BİLİMSEL ETİĞE UYGUNLUK BEYANI

Hazırladığım Doktora tezinin bütün aşamalarında bilimsel etiğe ve akademik kurallara riayet ettiğimi, çalışmada doğrudan veya dolaylı olarak kullandığım her alıntıya kaynak gösterdiğimi ve yararlandığım eserlerin Kaynaklar'da gösterilenlerden oluştuğunu, her unsurun enstitü yazım kılavuzuna uygun yazıldığını ve TÜBİTAK Araştırma ve Yayın Etiği Kurulu Yönetmeliği'nin 3. bölüm 9. maddesinde belirtilen durumlara aykırı davranılmadığını taahhüt ve beyan ederim.

Etik Kurul Gerekli mi ?

Evett (Gerekli ise ekler kısmına ekleyiniz)

Hayır

06/06/2022
Ahmet Can OLCAY

TEZ ÇALIŞMASI ÖZGÜNLÜK RAPORU BEYANI

Tez Başlığı : Stres Koşullarının Roka (*Eruca sativa* Mill.) Bitkisinin Verim Parametreleri ve Antioksidan Savunma Sistemi Üzerine Etkileri

Yukarıda başlığı belirtilen tez çalışması için şahsım tarafından 06/06/2022 tarihinde intihal tespit programından alınmış olan özgünlük raporu sonucunda;

Benzerlik oranı : % 23

Tek kaynak oranı : % 1 çıkmıştır.

06/06/2022
Prof. Dr. Deniz EKİNCİ

ÖZET

STRES KOŞULLARININ ROKA (*Eruca sativa* Mill.) BİTKİSİNİN VERİM PARAMETRELERİ VE ANTİOKSİDAN SAVUNMA SİSTEMİ ÜZERİNE ETKİLERİ

Ahmet Can OLCA Y
Ondokuz Mayıs Üniversitesi
Lisansüstü Eğitim Enstitüsü
Tarımsal Biyoteknoloji Anabilim Dalı
Doktora, Haziran/2022
Danışman: Prof. Dr. Deniz EKİNCİ

Kuraklık ve tuzluluk, tüm Dünya’da tarımsal ürün verimliliğini azaltan en yaygın tehditler arasındadır. Tuz ve kuraklık stresleri, osmotik ve oksidatif streslere yol açarak, bitkilerin gelişimini ve verimliliğini olumsuz etkilemektedir. Bu nedenle tuz ve kuraklık streslerinin bitkiler üzerindeki fizyolojik ve biyokimyasal etkilerinin daha iyi anlaşılması, stres koşulları altında bitkisel performansın yükseltilmesi önem taşımaktadır. Bu tez çalışmasında, sulama suyu tuzluluğu ve su kısıtı uygulamalarının, roka (*Eruca sativa* Mill.) bitkisinin farklı organlarında çeşitli büyüme parametreleri, klorofil, karotenoid, malondialdehit (MDA), prolin içeriklerinin yanı sıra katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX), guaiakol peroksidaz (POD), glutatyon redüktaz (GR), glutatyon S-transferaz (GST) ve süpersoksit dismutaz (SOD) antioksidan enzim aktiviteleri üzerindeki etkileri araştırılmıştır. Çalışma 4 farklı sulama suyu tuzluluğu ve 4 farklı su kısıtı uygulaması yapılan saksılarda yürütülmüştür. Uygulanan tuz ve kuraklık stresleri sonucunda roka bitkilerinin toprak üstü aksam ve köklerinde yaş ve kuru ağırlık değerlerinin önemli derecede azaldığı belirlenmiştir. Bitki ve yaprak boyutlarında tuz ve kuraklık stresleri sonucu önemli azalmalar gerçekleşmiştir. Yapraklarda klorofil içeriği sulama suyu tuzluluğu etkisiyle azalırken, sulama suyu kısıtı sonucu artmıştır. Mineral içerikleri ise stresin türü, düzeyi ve bitkisel dokuya göre farklılık göstermiştir. Antioksidan enzim aktiviteleri de organ ve stres türüne göre değişiklik göstermiş; CAT ve APX aktivitelerinin tuz stresine, GST ve SOD aktivitelerinin ise kuraklık stresine karşı daha hassas olduğu görülmüştür. Söz konusu stres etmenleri MDA ve prolin düzeylerinde de artışlara sebep olmuştur.

Anahtar Sözcükler: Roka, *Eruca sativa*, Tuz, Kuraklık, Stres, Antioksidan, Enzim.

ABSTRACT

EFFECTS OF STRESS CONDITIONS ON YIELD PARAMETERS AND ANTIOXIDANT DEFENCE SYSTEM OF ROCKET SALAD (*Eruca sativa* Mill.)

Ahmet Can OLCA Y
Ondokuz Mayıs University
Institute of Graduate Studies
Department of Agricultural Biotechnology
Ph.D., June/2022
Supervisor: Prof. Dr. Deniz EKİNCİ

Drought and salinity are among common threats concerning crop productivity worldwide. Salinity and water stresses negatively affect plant growth and crop yield by inducing osmotic and oxidative stresses. As a consequence, better understanding of physiological and biochemical effects of both stresses on plants to ensure enhanced performance under stress conditions is of great importance. In this thesis, it was aimed to investigate the effects of irrigation salinity and restriction levels on rocket salad (*Eruca sativa* Mill.) growth and yield parameters, chlorophyll, carotenoid, malondialdehyde (MDA), proline contents, and catalase (CAT), ascorbate peroxidase (APX), guaiacol peroxidase (POD), glutathione reductase (GR), glutathione S-transferase (GST) and superoxide dismutase (SOD) antioxidant enzyme activities, in different tissues. The study was conducted in pots, using 4 different levels of irrigation water salinity and irrigation water restriction. It was indicated that salinity and drought stresses significantly decreased fresh and dry weights of all tissues. Significant declines were determined in the biometric parameters of stems and leaves, due to salinity and drought conditions. Chlorophyll contents of leaves were reduced by irrigation water salinity, while irrigation water restrictions caused increment of these pigments. Mineral levels differed upon the type and level of stress and investigated tissue. Antioxidant enzyme activities also varied in regard to stress conditions and plant tissues; where CAT and APX activities were found to be more sensitive to salinity, while GST and SOD activities were more negatively affected by drought. Salinity and drought stresses caused increased amounts of MDA and proline in the tissues.

Keywords: Rocket Salad, *Eruca sativa*, Salinity, Drought, Stress, Antioxidant, Enzyme.

ÖN SÖZ VE TEŞEKKÜR

Lisansüstü eğitim sürecinin her aşamasında olduğu gibi doktora çalışmalarım boyunca değerli akademik birikim ve deneyimlerini benimle paylaşan, ilgi ve manevi desteğini hiçbir zaman esirgemeyen akademik danışmanım Sayın Prof. Dr. Deniz EKİNCİ'ye sonsuz teşekkürlerimi sunarım. Tez çalışmasının tasarlanması, yürütülmesi, veri analizi ve yazımı dahil tüm aşamalarında çalışmanın en iyi şekilde yürütülebilmesi için her daim sabır ve titizlikle yol gösteren Sayın Prof. Dr. Hakan ARSLAN'a; tüm lisansüstü eğitimim ve doktora çalışmamın araştırma ve tez izleme süreçlerindeki katkı ve desteklerinden dolayı Sayın Doç. Dr. Levent MERCAN'a, teşekkürü borç bilirim. Tez içeriğinin geliştirilmesi ve zenginleştirilmesine yönelik değerli görüş ve önerilerinden dolayı, Sayın Doç. Dr. Ercüment AKSAKAL ve Sayın Prof. Dr. Murat ŞENTÜRK'e teşekkür ederim.

Tez çalışmasının her aşamasında ilgi, destek ve yardımlarıyla her zaman yanımda olan Tarımsal Biyoteknoloji Bölümü çalışma arkadaşlarım Arş. Gör. Gürkan BİLİR, Arş. Gör. Ömer TAŞ, Zir. Yük. Müh. Mutlu YALÇIN, Zir. Müh. Büşra ÇEVİK, Zir. Müh. Kübra IŞIK ve Arş. Gör. Fatih BİLGİ'ye içten teşekkürlerimi sunarım. Ayrıca, sera denemelerinin yürütülmesi ve bazı laboratuvar analizlerinin gerçekleştirilmesindeki özverili destekleri için Arş. Gör. Mehmet Sait KİREMİT, Arş. Gör. Dr. Güney AKINOĞLU, Arş. Gör. Salih DEMİRKAYA ve Arş. Gör. Abdurrahman AY'a teşekkür ederim.

Ahmet Can OLCAY

İÇİNDEKİLER

TEZ KABUL VE ONAYI	i
BİLİMSEL ETİĞE UYGUNLUK BEYANI	ii
TEZ ÇALIŞMASI ÖZGÜNLÜK RAPORU BEYANI	ii
ÖZET	iii
ABSTRACT	iv
ÖNSÖZ VE TEŞEKKÜR	v
İÇİNDEKİLER	vi
SİMGELER VE KISALTMALAR	ix
ŞEKİLLER DİZİNİ	x
TABLolar DİZİNİ	xii
1. GİRİŞ	1
2. ROKA TÜRLERİNİN KÖKENİ, TANIMLANMASI VE ÖZELLİKLERİ 3	3
2.1. Taksonomik Sınıflandırma	3
2.2. Tarihçe, Kültüre Alınma ve Kullanım Alanları.....	4
2.3. Morfolojik, Genetik ve Agronomik Özellikleri.....	5
2.4. Rokanın Fitokimyasal İçeriği	7
2.4.1. Rokada Bulunan Biyoaktif Bileşiklerin Biyosentezi ve Metabolizması	8
2.4.2. Rokada Bulunan Fitokimyasal Bileşiklerin Etkileri	15
2.4.3. Biyoaktif Bileşikleri Etkileyen Dış Etmenler	20
3. BİTKİLERDE OKSİDATİF STRES, STRES TOLERANSI VE	
ANTIOKSİDANLAR	21
3.1. Reaktif Oksijen Türleri.....	21
3.1.1. Süperoksit Radikalleri	22
3.1.2. Singlet Oksijen.....	23
3.1.3. Hidrojen Peroksit.....	24
3.2. Reaktif Oksijen Türleri ve Hücre Biyokimyası.....	25
3.2.1. Reaktif Oksijen Türlerinin Hücrelerde Üretimi ve İşlevleri.....	25
3.2.2. Reaktif Oksijen Türlerinin Oluşturduğu Zararlar	26
3.3. Hücrelerde Reaktif Oksijen Türlerinin Giderilmesi ve Üretimini Önlenmesi	
.....	31
3.4. Reaktif Oksijen Türlerinin Biyotik ve Abiyotik Stres Koşullarıyla İlişkisi	34
3.5. Reaktif Oksijen Türlerinin Giderilmesinde Antioksidan Savunma	
Mekanizması.....	35
3.5.1. Antioksidanların Eylem Düzeyleri	36
3.5.2. Reaktif Oksijen Türlerinin Giderilmesinde Antioksidan Enzimler	37
4. BİTKİLERDE STRES ETMENLERİ	50
4.1. Bitkilerde Tuz Stresinin Oluşumu ve Etkileri	50
4.1.1. Bitkilerin Tuz Stresine Verdiği Yanıtlar ve Dayanım Mekanizmaları	52
4.1.2. Tuzluluk, Oksidatif Stres ve Antioksidan Savunma Sistemleri.....	56

4.2. Bitkilerde Kuraklık Stresinin Oluşumu ve Etkileri	58
4.2.1. Bitkilerin Kuraklık Stresine Verdiği Yanıtlar ve Dayanım Mekanizmaları	59
4.2.2. Kuraklık, Oksidatif Stres ve Antioksidan Savunma Sistemleri.....	62
5. MATERYAL VE YÖNTEM.....	64
5.1. Deneme Alanı ve Denemenin Kurulması.....	64
5.2. Tohum Ekimi ve Çimlendirme.....	65
5.3. Deneme Düzeni ve Konular	65
5.4. Sulama	66
5.5. Büyüme Parametrelerinin Belirlenmesine Yönelik Analizler.....	67
5.6. Toprak Analizleri.....	68
5.7. Fotosentezle İlişkili Pigment İçeriklerinin Belirlenmesi.....	69
5.8. Mineral İçeriklerinin Belirlenmesi	69
5.9. Antioksidan Enzim Aktivitelerinin Belirlenmesi	70
5.10. Lipit Peroksidasyonunun Belirlenmesi.....	71
5.11. Prolin İçeriğinin Belirlenmesi	71
5.12. İstatistiksel Analiz	72
6. BULGULAR VE TARTIŞMA.....	73
6.1. Sulama Suyu Tuzluluğunun Roka Bitkileri Üzerindeki Etkileri.....	73
6.1.1. Büyüme Parametreleri	73
6.1.2. Toprak Tuzluluğu	80
6.1.3. Fotosentezle İlişkili Pigmentler	81
6.1.4. Mineral İçeriği	84
6.1.5. Oksidatif Stres İndikatörleri	94
6.1.6. Toprak Üstü Aksamda Belirlenen Antioksidan Enzim Aktiviteleri	100
6.1.7. Köklerde Belirlenen Antioksidan Enzim Aktiviteleri	112
6.1.8. Parametreler Arası İlişkiler.....	124
6.2. Sulama Suyu Kısıtının Roka Bitkileri Üzerindeki Etkileri	129
6.2.1. Büyüme Parametreleri	129
6.2.2. Fotosentezle İlişkili Pigmentler	136
6.2.3. Mineral İçeriği	140
6.2.4. Oksidatif Stres İndikatörleri	150
6.2.5. Toprak Üstü Aksamda Belirlenen Antioksidan Enzim Aktiviteleri	155
6.2.6. Köklerde Belirlenen Antioksidan Enzim Aktiviteleri	167
6.2.7. Parametreler Arası İlişkiler.....	178
7. SONUÇ VE ÖNERİLER.....	183

KAYNAKÇA.....	194
ÖZ GEÇMİŞ	242



SİMGELER VE KISALTMALAR

APX	: Askorbat peroksidaz
AsA	: Askorbik asit
CAT	: Katalaz
dS m ⁻¹	: DesiSiemens metre
EC	: Elektriksel iletkenlik
EC _e	: Saturasyon çamurunun elektriksel iletkenliği
GLS	: Glukosinolat
GR	: Glutasyon redüktaz
GSH	: Glutasyon
GSSG	: Glutasyon disülfür
GST	: Glutasyon S-transferaz
ITC	: İzotiyosiyanat
Kar	: Karotenoit
Klr	: Klorofil
MDA	: Malondialdehit
P	: Protein
POD	: Guaiakol peroksidaz
ROT	: Reaktif oksijen türleri
SOD	: Süperoksit dismutaz
Ü	: Ünite
YA	: Yaş ağırlık

ŞEKİLLER DİZİNİ

Şekil 3.1. Çoklu doymamış yağ asitlerinin oksidasyonu	28
Şekil 3.2. Bitkilerde reaktif oksijen türlerinin giderilmesi.....	33
Şekil 3.3. Reaktif oksijen türleri ve antioksidan savunma mekanizması	36
Şekil 5.1. Tarla kapasitesinin belirlenmesi	65
Şekil 5.2. Tohum ekimi.....	66
Şekil 5.3. Tohumların çimlendirilmesi	66
Şekil 5.4. Denemede kullanılan bitkilerin hasat öncesi ve sonrası görünümü	67
Şekil 5.5. Denemede kullanılan bazı bitkilerin köklerine ait hasat sonrası görüntü.....	68
Şekil 6.1. CAT aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi	100
Şekil 6.2. APX aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi	103
Şekil 6.3. POD aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi	104
Şekil 6.4. GR aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi ..	106
Şekil 6.5. GST aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi	108
Şekil 6.6. SOD aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi	111
Şekil 6.7. CAT aktivitesinin köklerde sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi.....	113
Şekil 6.8. APX aktivitesinin köklerde sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi.....	115
Şekil 6.9. POD aktivitesinin köklerde sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi.....	117
Şekil 6.10. GR aktivitesinin köklerde sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi	119
Şekil 6.11. GST aktivitesinin köklerde sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi	120
Şekil 6.12. SOD aktivitesinin köklerde sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi.....	122
Şekil 6.13. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerin toprak üstü aksamında incelenen parametrelerin korelasyon analizi sonuçları	125
Şekil 6.14. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerin köklerinde incelenen parametrelerin korelasyon analizi sonuçları	127
Şekil 6.15. CAT aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu kısıtına göre değişimi	156
Şekil 6.16. APX aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu kısıtına göre değişimi	158
Şekil 6.17. POD aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu kısıtına göre değişimi	160
Şekil 6.18. GR aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu kısıtına göre değişimi	162
Şekil 6.19. GST aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu kısıtına göre değişimi.....	164
Şekil 6.20. SOD aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu kısıtına göre değişimi	166
Şekil 6.21. CAT aktivitesinin köklerde sulama suyu kısıtına göre değişimi.....	168
Şekil 6.22. APX aktivitesinin köklerde sulama suyu kısıtına göre değişimi.....	169
Şekil 6.23. POD aktivitesinin köklerde sulama suyu kısıtına göre değişimi.....	171
Şekil 6.24. GR aktivitesinin köklerde sulama suyu kısıtına göre değişimi	173
Şekil 6.25. GST aktivitesinin köklerde sulama suyu kısıtına göre değişimi	175
Şekil 6.26. SOD aktivitesinin köklerde sulama suyu kısıtına göre değişimi.....	177

Şekil 6.27. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerin toprak üstü aksamında incelenen parametrelerin korelasyon analizi sonuçları	179
Şekil 6.28. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerin köklerinde incelenen parametrelerin korelasyon analizi sonuçları	181



TABLolar DİZİNİ

Tablo 2.1. Rokanın besin değeri içeriđi (100 g yař ađırlık için)	8
Tablo 3.1. Bazı antioksidan enzimlerin katalizlediđi reaksiyonlar	38
Tablo 5.1. alıřmada kullanılan toprađın bazı fiziksel ve kimyasal özellikleri	64
Tablo 6.1. Sulama suyu tuzluluđu uygulanan bitkilerde yař ve kuru ađırlık değelerine ait varyans analizi sonuçları	73
Tablo 6.2. Sulama suyu tuzluluđunun yař ve kuru ađırlık değelerine etkisi	73
Tablo 6.3. Sulama suyu tuzluluđu uygulanan bitkilerde biyometrik parametrelere ait varyans analizi sonuçları	77
Tablo 6.4. Sulama suyu tuzluluđunun biyometrik parametrelere etkisi	77
Tablo 6.5. Sulama suyu tuzluluđu uygulanan topraklarda tuzluluk değelerine ait varyans analizi sonuçları	80
Tablo 6.6. Sulama suyu tuzluluđunun toprak tuzluluđuna etkisi	80
Tablo 6.7. Sulama suyu tuzluluđu uygulanan bitkilerde fotosentezle iliřkili pigmentlere ait varyans analizi sonuçları	82
Tablo 6.8. Sulama suyu tuzluluđunun fotosentezle iliřkili pigment içeriklerine etkisi	82
Tablo 6.9. Sulama suyu tuzluluđu uygulanan bitkilerde mineral içeriđine ait varyans analizi sonuçları	85
Tablo 6.10. Sulama suyu tuzluluđunun mineral içeriđine etkisi	86
Tablo 6.11. Sulama suyu tuzluluđu uygulanan bitkilerde MDA içeriđine ait varyans analizi sonuçları	94
Tablo 6.12. Sulama suyu tuzluluđunun MDA içeriđine etkisi	94
Tablo 6.13. Sulama suyu tuzluluđu uygulanan bitkilerde prolin içeriđine ait varyans analizi sonuçları	97
Tablo 6.14. Sulama suyu tuzluluđunun prolin içeriđine etkisi	97
Tablo 6.15. Sulama suyu tuzluluđu uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam CAT aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	100
Tablo 6.16. Sulama suyu tuzluluđu uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam APX aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	102
Tablo 6.17. Sulama suyu tuzluluđu uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam POD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	104
Tablo 6.18. Sulama suyu tuzluluđu uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam GR aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	106
Tablo 6.19. Sulama suyu tuzluluđu uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam GST aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	108
Tablo 6.20. Sulama suyu tuzluluđu uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam SOD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	111
Tablo 6.21. Sulama suyu tuzluluđu uygulanan bitkilerde kök CAT aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	113
Tablo 6.22. Sulama suyu tuzluluđu uygulanan bitkilerde kök APX aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	115

Tablo 6.23. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde kök POD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	117
Tablo 6.24. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde kök GR aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	119
Tablo 6.25. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde kök GST aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	120
Tablo 6.26. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde kök SOD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	122
Tablo 6.27. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde yaş ve kuru ağırlık değerlerine ait varyans analizi sonuçları.....	129
Tablo 6.28. Sulama suyu kısıtının yaş ve kuru ağırlık değerlerine etkisi.....	129
Tablo 6.29. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde biyometrik parametrelere ait varyans analizi sonuçları	133
Tablo 6.30. Sulama suyu kısıtının biyometrik parametrelere etkisi.....	133
Tablo 6.31. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde fotosentezle ilişkili pigmentlere ait varyans analizi sonuçları.....	137
Tablo 6.32. Sulama suyu kısıtının fotosentezle ilişkili pigment içeriklerine etkisi.....	137
Tablo 6.33. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde mineral içeriğine ait varyans analizi sonuçları	140
Tablo 6.34. Sulama suyu kısıtının mineral içeriğine etkisi.....	141
Tablo 6.35. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde MDA içeriğine ait varyans analizi sonuçları	151
Tablo 6.36. Sulama suyu kısıtının MDA içeriğine etkisi.....	151
Tablo 6.37. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde prolin içeriğine ait varyans analizi sonuçları	153
Tablo 6.38. Sulama suyu kısıtının prolin içeriğine etkisi	153
Tablo 6.39. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam CAT aktivitesine ait varyans analizi sonuçları.....	155
Tablo 6.40. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam APX aktivitesine ait varyans analizi sonuçları.....	158
Tablo 6.41. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam POD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları.....	160
Tablo 6.42. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam GR aktivitesine ait varyans analizi sonuçları.....	162
Tablo 6.43. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam GST aktivitesine ait varyans analizi sonuçları.....	164
Tablo 6.44. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam SOD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları.....	166
Tablo 6.45. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde kök CAT aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	168
Tablo 6.46. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde kök APX aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	169

Tablo 6.47. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde kök POD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	171
Tablo 6.48. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde kök GR aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	173
Tablo 6.49. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde kök GST aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	175
Tablo 6.50. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde kök SOD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları	177



1. GİRİŞ

Son yıllarda çeşitli yapraklı sebzeler, beslenmedeki önemi nedeniyle yenebilir değerli ticari ürünler olarak öne çıkmaktadır. Akdeniz ve Orta Doğu ülkelerinde daha iyi bilinen ve yaygın olarak tüketilen bir sebze olan roka da, tüm Dünya’da hızlıca popülarite kazanmış, keskin aroması ve tadıyla sevilerek tüketilir hale gelmiştir (Guijarro-Real et al., 2020). İçerdiği yüksek miktardaki C vitamini, glukosinolatlar, izotiyosiyanatlar, flavonoller ve fenolik bileşiklerin antioksidan ve kanser karşıtı özelliklerinin yanı sıra (Chaudhary et al., 2012; Melchini and Traka, 2010); kardiyovasküler ve bilişsel hastalık risklerini azaltan etkilerinin olduğu bilinmektedir (Björkman et al., 2011; Egea-Gilabert et al., 2009). Beslenmede yeterince sebze ve meyve tüketimine yer verilmemesi çeşitli sağlık sorunlarına yol açabilmekte ve bu nedenle bilimsel çalışmalar, bitkisel besinlerde bulunan yararlı bileşiklerden en yüksek düzeyde fayda sağlanması amacına odaklanmaktadır.

Roka, 350’den fazla cins barındıran *Brassicaceae* (Turpgiller) familyasının çeşitli türlerini kapsayan ve kendine özgü keskin tadı ve güçlü aroması ile bilinen tek yıllık otsu bir bitkidir. Akdeniz ve Orta Doğu orijinli olan bitkinin ana çeşitlilik merkezi, uygun yetişme koşulları ve iklimi sayesinde aynı zamanda bitkinin ana kültivasyon alanını da oluşturan, Akdeniz’in batı bölgeleridir (Hall et al., 2015b). Bu bölgede rokanın geleneksel tüketimi çok eski çağlara dayanıyor olsa da, son yıllarda Dünya’nın birçok ülkesinde salata ve sebze pazarında artan bir popülarite kazanmıştır (Bell et al., 2015; D’Antuono et al., 2008).

Roka, bir grup yapraklı sebze bitkisinin kolektif adıdır (Possenti et al., 2016). Çoğunlukla *Eruca* ve *Diplotaxis* cinslerine dahil çeşitli türler yaygın olarak yetiştirilmekte ve roka olarak bilinmektedir. En yaygın olanlar *Eruca vesicaria* (L.) Cav. ve *Diplotaxis tenuifolia* (L.) Dc türleridir. Bunlar arasında *Eruca sativa* olarak da adlandırılan subsp. *sativa*, “kültür” rokası veya “yıllık” roka olarak bilinmektedir ve Dünya’nın farklı bölgelerine yayılmıştır (Gomez-Campo, 2003). İngilizce ve diğer yabancı dillerde “rocket”, “arugula”, “roquette”, “rucola” “white pepper” veya “taramira” gibi farklı şekillerde adlandırılabilir (Garg and Sharma, 2014). *Eruca vesicaria* (L.) [*Eruca sativa* (Mill.)], biyoaktif bileşik ve lif içeriği açısından ilgi görmektedir ve *Diplotaxis tenuifolia* ile birlikte taze tüketim amacıyla en çok yetiştirilip tüketilen, ekonomik olarak en faydalı olan türdür. Her iki tür de kendilerine özgü keskin yaprak aromalarıyla salata ve sebze karışımlarında tercih edilmektedir

(Chun et al., 2013). oğunlukla iğ yaprak olarak tüketilse de; pişmiş yaprakların, içeklerin ve taze filizlerin de besin olarak kullanıldığı bilinmektedir (Jin et al., 2009).

Tüm Dünya’da yetiştirilmekte olan roka, birçok ülkede karışık salata paketleri halinde ticarileştirilmiştir. Avrupa’da kullanıma hazır ürün gereksiniminin yanı sıra sağlığa yararlı çeşitli bileşiklerden oluşan iyi dengelenmiş ve çeşitlendirilmiş diyeteye verilen büyük önemden dolayı roka tüketimi artmıştır. *Diplotaxis* her döngüde birden fazla hasat imkanı sağlamakta ve ilk hasattan sonra artan verim artışı sergilemektedir. Düşük kalorili bir sebze (25 kalori/100 g taze yaprak) ve çok iyi bir vitamin ve mineral kaynağı olarak roka, diyeteye yer verilmesi açısından tavsiye edilmektedir. Ayrıca önemli nutrasötik ve antikanser özellikler taşıyan çeşitli bileşikler içermektedir (Hall et al., 2015b).

Kültür rokası her ne kadar yeterince değerlendirilmemiş bir bitki gibi görünse de, daha önce değinildiği üzere taze yeşilliklere ve doğal çeşnilere yönelik ilgi giderek artmaktadır (CBI, 2019). Hem kış hem ilkbahar döneminde üretilen, daha kısa bitki boyu ve küçük yaprakları ile karakterize edilen *Diplotaxis* spp. türü için de geniş bir pazar alanı olmasına karşın, *E. sativa* yapraklarının daha düşük nitrat ve daha yüksek C vitamini, fenolik bileşik ve glukosinolat içeriğine sahip olduğu bilinmekte olduğundan (Taranto et al., 2016) üretim potansiyeli daha önemlidir. Temel *Brassica* türleri geniş ölçekte genomik ve fenomik düzeyde çalışılmış olsa da, kültür rokasında yeni araştırmaların büyük bir kısmı biyokimyasal düzeyde gerçekleştirilmiştir (Bell et al., 2015; Taranto et al., 2016). Morfolojik, agronomik ve genetik karakterizasyonları amaçlayan çalışmalar da mevcuttur (Egea-Gilabert et al., 2009; Warwick et al., 2007). Bu nedenle *E. sativa* gen havuzu, agronomik ve kalite ile ilişkili özelliklerin yanı sıra hastalıklara direnç geliştirilmesi amacıyla kullanılabilecek olan, yeterince araştırılmamış potansiyel bir genetik çeşitlilik kaynağı oluşturmaktadır (Pane et al., 2017). Buna karşın diğer bitkilerin aksine rokada bahsedilen amaçlara yönelik daha az sayıda çalışma yapılmıştır.

2. ROKA TÜRLERİNİN KÖKENİ, TANIMLANMASI VE ÖZELLİKLERİ

Roka, son yıllarda tüm Dünya’da popülarite kazanmış olan yapraklı bir sebzedir. Yaygın olarak yetiştiriciliği yapılan iki ana tür; *Eruca sativa* (kültür rokası; *Eruca vesicaria* subsp. *sativa*) ve *Diplotaxis tenuifolia* (yabani roka)’dır. Her iki tür de, rokaya özgü keskin tat ve aromaya sahiptir (Pasini et al., 2011). Yüksek miktarda C vitamini, glukosinolatlar, flavonoller ve fenolik bileşikler içerdiği belirlenmiştir (Bennett et al., 2007). Bu bileşiklerin antioksidan ve kanser karşıtı özelliklerinin yanı sıra, kardiyovasküler ve bilişsel hastalık risklerini azaltan etkilerinin olduğu bilinmektedir (Martínez-Sánchez et al., 2007).

2.1. Taksonomik Sınıflandırma

Roka türlerinin güncel botanik sınıflandırmasında, *E. sativa*’nın, *Brassicinae* alt oymağında *Brassica rapa/oleracea* evrimsel soyundan gelmekte olduğu belirtilmektedir (Hall et al., 2012).

Eruca taksonomisi 2000’li yıllara değin tartışmalı bir konu olmuştur ve tanınmış türlerin sayısı hakkında hâlâ tam olarak anlaşmaya varılamamıştır (Guijarro-Real et al., 2020). Daha önce değinildiği gibi *E. sativa*’nın sinonim adı *E. vesicaria* subsp. *sativa*’dır (Pasini et al., 2011). (Gomez-Campo, 2003)’ya göre kültür rokasının adı *Eruca vesicaria*’dır ve subsp. *vesicaria*, subsp. *sativa* (Miller), subsp. *longirostris* (Uechtr.) ve subsp. *pinnatifida* (Desf.) olmak üzere dört alt türü tanımlanmıştır. Bunların içinde yaygın olarak *Eruca sativa* adıyla bilinen *E. vesicaria* subsp. *sativa* Mill., en çok tüketilen türdür. Ayrıntılı filogenetik çalışmalar literatürde olmadığından, kesin taksonomik sınıflandırma için henüz ortak bir görüş oluşmamıştır. *Med-Checklist* envanterine göre (Akdeniz Ülkeleri vasküler bitki envanteri) *Eruca* cinsi; *E. loncholoma*, *E. setulosa*, *E. sativa* Miller, *E. vesicaria* (L.) Cav. ve *E. pinnatifida*’yı kapsayan 5 türün yer aldığı *E. vesicaria* tür kompleksinden oluşmaktadır (Bell and Wagstaff, 2019). Burada *E. sativa*’nın iki alt türü olarak subsp. *lativalvis* ve subsp. *longirostris* (Uechtr.) tanımlanmıştır. Kapsamlı bir genomik ve filogenetik araştırma yapılana kadar, türün çeşitliliğine ilişkin belirsizlik devam edecektir.

2.2. Tarihçe, Kültüre Alınma ve Kullanım Alanları

Hızlı gelişim gösteren doğası, içeriğindeki glukosinolatların vermiş olduğu (Taranto et al., 2016) kendine özgü keskin tadı ve güçlü aromasıyla tercih sebebi olan *Eruca sativa*'nın bu özelliği; “uro” veya “urere” sözcüklerinden köken alan ve “yanmak” anlamına gelen Latince adında yansıtılmış durumdadır (Bell and Wagstaff, 2019).

Tarihsel olarak *E. sativa* Akdeniz'i çevreleyen ülkeler ve bölgelerde yetiştirilegelmiştir. Türün doğal ekolojik dağılımı Güney Avrupa, Kuzey Afrika, İran, Hindistan ve Pakistan'ı kapsamaktadır ve geleneksel olarak kurak alanlarda kış bitkisi olarak yetiştirilmektedir. (Gomez-Campo, 2003)'ya göre *E. sativa* (*E. vesicaria* subsp. *sativa* Mill.), Dünya'nın farklı bölgelerine yayılmıştır. Diğer alt türler ise İspanya, İtalya, Cezayir ve Fas'ın dahil olduğu Güneybatı Akdeniz havzası ile sınırlanmıştır. (Vavilov, 1926)'a göre ise, *Eruca* cinsi Hindistan'ın Kuzeybatı bölgesi ve birincil orijin merkezi olarak kabul edilen Güneybatı Asya'yı kapsayan geniş bölgeden köken almakta iken; önemli bir ikincil çeşitlenme merkezi de ılıman Akdeniz bölgelerinde yer almaktadır. Türkiye'nin coğrafi orijini olduğu bildirilen türler *Eruca sativa* (2n=22), *Diplotaxis viminea* (2n=20), *Diplotaxis tenuifolia* (2n=22) ve *Diplotaxis muralis* (4n=42)'tir (Eschmann-Grupe et al., 2003).

Roka, hızlı gelişen ve etkin bir kök sistemine sahip olduğundan ağır kuraklık koşullarına karşı koyabilme yeteneğine sahiptir. Bu özelliği sebebiyle kurak alanlarda geleneksel olarak önemli bir besin kaynağı olmuştur (Garg and Sharma, 2014). Dayanıklı otsu yapısı nedeniyle Antartika haricinde tüm kıtalarda kültüre alınabilmiştir.

Rokanın tüketimi antik çağlara uzanmaktadır ve çeşni, yağlı tohum ve tıbbi bitki olarak kullanıldığı bilinmektedir (Hall et al., 2012). Günümüzde en çok taze yaprakları salatalarda ve çeşitli yemeklerde çeşni malzemesi olarak kullanılmakta, çorbalarda pişmiş halde tüketilmekte veya püre, sos olarak hazırlanabilmektedir (Tripodi et al., 2017). Hindistan ve Pakistan'da *Eruca* türleri aynı zamanda yaygın olarak yağlık tohum, mera ve yem bitkisi olarak kullanılmaktadır. Kök, çiçek ve tohumları, hardal türlerine benzer şekilde işlenmekte ve tüketilmektedir (Garg and Sharma, 2014). Batı ülkelerinde genellikle salata ve garnitür olarak kullanılmaktadır (Jin et al., 2009). Yaprakları işlenmiş veya taze olarak pazarlanmakta ve tüketici ilgisi yıldan yıla artmaya devam ederek ekonomik önem kazanmaktadır (Hall et al., 2015a). 90'lı

yıllardan itibaren işlenmiş gıdalara yönelik yüksek katma değerli ürünlerin geliştirilmesi gibi yeni eğilimlerin doğması, kullanıma hazır ürünlere olan talebin artması ve sağlıklı, dengeli beslenmeye verilen önemin yoğunlaşmasıyla rokanın yetiştirilmesine olan ilgi artmıştır (Bell and Wagstaff, 2014). Gerçekten de roka, düşük kalorili içeriğinin yanı sıra içerdiği önemli nutrasötik ve antikanser özellikler taşıyan yüksek düzeydeki sağlığa yararlı bileşikler nedeniyle, tüketilmesi tavsiye edilen bir sebzedir (Higdon et al., 2007).

Rokanın beslenme dışında yağ, deodorant vb. kozmetik ve medikal amaçlara yönelik ikincil kullanım alanları söz konusudur (Guijarro-Real et al., 2020; Hall et al., 2012). Kozmetik kullanımı vücut kremi, losyonu vb ürünleri kapsamaktadır. Antiinflamatuar ve arındırıcı etkilerine ilişkin olarak medikal kullanımı, Antik Yunan ve Roma dönemine ait metinlerde de vurgulanmaktadır (Tripodi et al., 2017).

Bunların yanı sıra rokanın yağlayıcı madde veya biyodizel üretiminde kullanılmasına yönelik bir ilgi de söz konusudur (Li et al., 2009). Bitkinin tohumları yaklaşık olarak % 45 erusik asit ve yaklaşık % 9 gadeleik asit (C20:1) içermektedir (Lazzeri et al., 2004). Somatik embriyogenez (Chen et al., 2012), protoplast kültürü (Ferrie and Caswell, 2016) ve *Agrobacterium* aracılığıyla transformasyon (Slater et al., 2011) yöntemleri ile bitki rejenerasyonu rokada çalışılmıştır.

2.3. Morfolojik, Genetik ve Agronomik Özellikleri

11 çift kromozom içeren diploit bir organizma olan ($2n=22$) *E. sativa/vesicaria* (Padulosi and Pignone, 1996; Nothnagel et al., 2013), ilkbahar başlangıcında çiçeklenen ve ilkbahar sonu/yaz başlangıcında tohum üretimiyle sonlanan tek yıllık yaşam döngüsüne sahiptir. Tüm kıtalarda hem marjinal alanlarda hem de verimli topraklarda yetiştirilmektedir. Bu türün bitkileri yaklaşık 15 cm olan uzunluk, çiçeklerde *caduceus* kaliks yapısı, krem veya beyazımsı renkte korolla ile karakterize edilmektedir (Tripodi et al., 2017). Çeşitler arasında değişen düzeylerde kendine uyumsuzluk bulunmakla birlikte dış döllemeyi tercih eden bir türdür. Elle tozlama ve çiçeklenme boyunca çevresel sıcaklığın düşürülmesiyle bir dereceye kadar bu durumun üstesinden gelinebilmektedir. *Diplotaxis* türleri ile çaprazlama girişimleri olumsuz sonuçlar vermiş fakat; türlere sitoplazmik erkek sterilitesi getirmek amacıyla *Brassica oleracea* ile somatik hibritler üretilmiştir (Carree et al., 2014).

E. sativa mitokondriyal genomu sekanslanmıştır (Wang et al., 2014). Ancak bu çalışma cins içinde var olan tür sayısının tespit edilmesinde yeterli olmamış; yalnızca *Brassica oleracea*'ya, *Raphanus sativus* ve *Arabidopsis thaliana*'dan daha yakın olduğu belirlenebilmiştir.

Diplotaxis cinsi morfolojik özellikler ve kromozom sayısı açısından büyük farklılıklar gösteren çok sayıda tür içermektedir (Tripodi et al., 2017). Cins bünyesinde hem tek yıllık hem de çok yıllık, farklı yaprak şekilleri, kalınlığı ve çiçek renklerine (beyaz, sarı ve mor) sahip bitkiler bulunmaktadır. Tüm kıtalarda yetiştirilen en yaygın türler, *D. tenuifolia* ve *D. muralis*'tir. Bunlar kış aylarında yetiştirilip baharda yeni sürgünler veren çok yıllık bitkilerdir. Meyvelerin (siliqua) çatlaması ve canlı tohum sayısının yüksek olması, bu türün yabancı ot şeklinde yayılmasına olanak tanımaktadır. Taze tüketim için yetiştirilmekte olan iki ana türden diğeri olan ve yabani roka olarak bilinen *Diplotaxis tenuifolia* bitkileri ortalama 80 cm uzunluğu, uzun kazık kökü, etli yaprak ve oblong, sivri uçlu oymalı yaprakları ile karakterize edilmektedir.

Eruca ve *Diplotaxis* bünyesindeki türlerin birbirine benzer kimyasal bileşim ve görünüme sahip olması, belli bir olgunluğa ulaşmadan bitkilerin birbirinden göz ile ayırt edilmesini zorlaştırmaktadır (D'Antuono et al., 2008). Bitki mimarisi açısından *Eruca* ve *Diplotaxis* cinsleri arasındaki temel farklar yaprak morfolojisi, kromozom sayısı ve fitokimyasal bileşik içerikleridir. *Eruca* türleri, tek yıllık bitkiler olarak daha yüksek büyüme oranı, daha büyük yaprak alanı ve erken çiçeklenme eğilimi göstermektedir. Yüksek biyokütle üretimi ile sonuçlanan bu özellikler, yetiştirme sistemini *Diplotaxis* türlerine kıyasla farklılaştırmakta ve daha düşük tohumlama yoğunluğu ile daha az sayıda hasat gerektirmektedir. İki cinsi ayıran diğeri bir özellik de *Eruca* türlerinin tohumlarının (1.5 mm uzunluğunda) *Diplotaxis* spp. tohumlarına (0.7 mm in uzunluğunda) kıyasla daha geniş çapa sahip olmasıdır (Padulosi and Pignone, 1996). *Eruca* türlerinin daha geniş çimlenme sıcaklığı aralığına ve daha yüksek çimlenme hızına sahip olmasının, bitkinin canlı tohumlar üretebilmek için daha fazla enerji gerektiren tek yıllık doğasından kaynaklanan özellikler olduğu düşünülmektedir (Hall et al., 2015b).

E. sativa ve *D. tenuifolia* arasındaki genetik çeşitlilik, agronomik özellikler açısından incelenmiş ve türler arasında yüksek oranda farklılık görülmüştür (Egea-Gilabert et al., 2009). Ancak bu analiz açık erişimi olan genomik dizi verisi olmadığından, sınırlı sonuçlar vermiştir. *Diplotaxis* türleri genellikle fenotipik olarak

tekdüze iken, *Eruca* çeşitleri bu anlamda daha fazla çeşitlilik sergilemektedir (Bennett et al., 2006). Hangi türün genetik olarak diğerinden daha az veya çok çeşitliliğe sahip olduğuna dair doğrudan bir genomik kanıt bulunmamaktadır. *Eruca*'da *Diplotaxis*'e kıyasla daha fazla sayıda polimorfizm bulunması, *Eruca* türlerinde genetik varyasyonun daha fazla olabileceğini ortaya koymaktadır (Taranto et al., 2016). *Eruca* cinsindeki bitkilerin monospesifik doğasının bir sonucu olarak daha geniş bir genetik çeşitliliğe sahip olabileceği de bildirilmiştir (Hall et al., 2012). Fakat daha önce değinildiği gibi *Eruca* cinsinde güncel olarak tanınan beş tür olduğundan bu görüş tartışmalıdır.

D. tenuifolia'nın *E. sativa*'ya göre daha yabani bir form olduğu söylene de bunu destekleyen bir kanıt bulunmamaktadır (Bell and Wagstaff, 2014). Glukosinolat verilerindeki değişkenliğin, *Diplotaxis* türlerinin daha yabani olduğu hipotezini desteklediği düşünülse de (Pasini et al., 2012); analiz edilmiş çeşit sayısı az olduğundan bu bilgiye kesin gözüyle bakılmamaktadır. Bu konunun yapılacak olan araştırmalar ve yoğun ıslah çalışmaları ile netleştirilmesi gerekmektedir (Egea-Gilabert et al. 2009).

Daha önce değinildiği gibi, tüm Dünya'da yetiştirilen en yaygın türler olan *E. sativa* ve *D. tenuifolia* etiketi altında değerlendirilen birçok farklı tür bulunmaktadır. *Eruca vesicaria*, *Diplotaxis erucooides*, *Diplotaxis harra*, *Diplotaxis simplex* ve *Diplotaxis muralis*'in yanı sıra *Bunias orientalis* (Türk rokası), bunlara örnek olarak verilebilir (Bennett et al., 2006; D'Antuono et al., 2008). Tüm bu türler benzer morfolojik özelliklere sahip olmakla birlikte, *E. sativa*'nın bu açıdan en çok farklılık gösteren tür olduğu söylenebilir (Egea-Gilabert et al. 2009). Türler arasında söz konusu olan bu benzer özellikler, hem ticari alanda hem de bilimsel literatür açısından karışıklıklara yol açmaktadır. Kültür rokasının iki ayrı çeşidi (*E. sativa* ve *E. vesicaria*) olduğu ya da bunların iki farklı alt tür olduğu görüşleri dahi, taksonomik açıdan bir tartışma konusudur (Bell and Wagstaff, 2014). Kromozom sayımı ya da çiçek morfolojisinin ayrıntılı incelenmesi yoluyla, bu ayrımın daha net olarak yapılması mümkün olabilir (Hall et al., 2015b).

2.4. Rokanın Fitokimyasal İçeriği

Roka karotenoidler, C vitamini, lif, polifenoller ve glukosinolatlar (GLS'ler) gibi sağlığa yararlı fitokimyasal içerikler açısından (Bennett et al., 2006; Heimler et al., 2007) oldukça zengin bir bitkidir (Tablo 2.1). Turpgiller familyasına ait bitkilerin

tüketilmesinin kanser riskini azaltma, tümör gelişimini inhibe etme ve karaciğeri koruyucu etkileri olduğunu kanıtlayan güçlü epidemiyolojik ve deneysel veriler mevcuttur (Lynn et al., 2006; Juge et al., 2007; Alqasoumi et al., 2009). Söz konusu bitkilerde bu etkiden sorumlu olan baskın bileşikler, GLS'lerin enzimatik parçalanma ürünleri olan izotiyosiyanatlardır (Conaway et al., 2005; Keum et al., 2005). İzotiyosiyanatlar (ITC'ler), bitkisel dokuların doğranması veya çiğnenmesi sonucu serbest kalan endojen bir enzim olan mirosinaz ile GLS'lerin reaksiyonu sonucu ortaya çıkmaktadır (Holst and Williamson, 2004). ITC'lerin genotoksik maddelere karşı etkisi temel olarak, biyotransformasyon ile ilişkili enzimlerin aktivitesini modüle etme yeteneklerinden ileri gelmektedir (Steinkellner et al., 2001).

Tablo 2.1. Rokanın besin değeri içeriği (100 g yaş ağırlık için)

Besin ögesi	Birim	Değer
Enerji	kcal	25
Su	g	91.71
Karbohidrat	g	3.65
Protein	g	2.58
Şeker	g	2.05
Lif	g	1.6
Yağ	g	0.66
C vitamini	mg	15
Tiyamin (B ₁ vitamini)	mg	0.044
Riboflavin (B ₂ vitamini)	mg	0.086
Niyasin (B ₃ vitamini)	mg	0.305
Piridoksin (B ₆ vitamini)	mg	0.073
Folat (B ₉ vitamini), DFE	µg	97
A vitamini, RAE	µg	119
A vitamini	IU	2373
E vitamini	mg	0.43
K vitamini	µg	108.6
Kalsiyum (Ca)	mg	160
Demir (Fe)	mg	1.46
Magnezyum (Mg)	mg	47
Fosfor (P)	mg	52
Potasyum (K)	mg	369
Sodyum (Na)	mg	27
Çinko (Zn)	mg	0.47

*DFE; diyetel folat eşdeğeri, RAE; retinol aktivite eşdeğeri (USDA, 2022)

2.4.1. Rokada Bulunan Biyoaktif Bileşiklerin Biyosentezi ve Metabolizması

Rokada bulunan ana bileşik sınıfını oluşturmakta olan glukosinolatlar, literatürde ayrıntılı olarak incelenmiştir (D'Antuono et al., 2008; Pasini et al., 2012). GLS'ler tüm *Brassicaceae* bitkileri tarafından üretilen özelleşmiş bitkisel savunma bileşikleridir (Stauber et al., 2012). GLS'ler doku hasarı sırasında mirosinaz enzimine

(EC 3.2.1.147; tiyoglukosit glukohidrolaz) maruz kaldığında, glukoz ve kararsız bir ara ürün oluşmaktadır. Bu ara ürün ayrışarak bir sülfat iyonu ve bunun haricinde ITC'ler, nitriller gibi çeşitli ürünlerin yanı sıra, daha düşük oranda tiyosiyanatlar, epitiyonitriller ve oksazolidinler meydana getirmektedir. Bu hidroliz ürünlerinin nispi oranı bitki türüne, glukosinolatın kendisine (yan zincir sübstitüsüyonu olarak) ve pH, metal iyonları veya epitiospesifer protein gibi reaksiyon koşullarına bağlıdır (Bennett et al., 2007).

Eruca ve *Diplotaxis* türleri yaprak dokularında benzer profilde GLS'ler içermektedir ve bunların en göze çarpanları glukosativin (4-merkaptobütıl-GLS), glukoeserin [4-(metiltiyo)bütıl-GLS] ve glukorafanın [4-(metilsülfinil)bütıl-GLS]'dir. Glukosativin ve glukoeserin yıkım ürünlerinin, rokanın tat ve aromasına en çok katkıda bulunan bileşikler olduğu düşünölmektedir (Pasini et al., 2012). Rokada belirlenen diđer GLS'lere örnek olarak diglukotiyobeinin [4-(b-D-glukopiranosildisülfanil) bütıl-GLS] (Kim et al., 2007), 4-hidroksiglukobrassisin (4-hidroksi-3-indolimetil-GLS) (Cataldi et al., 2007) ve 4-metoksiglukobrassisin (4-metoksi-3-indolimetil-GLS) (Kim and Ishii, 2006) bunlara örnek olarak verilebilir.

Fenolik bileşikler, diyetle en çok alınan antioksidanlar arasındadır. Meyve ve sebzelerdeki fenollerin koruyucu etkilerinin flavonoidlerden kaynaklandığına ilişkin önemli veriler mevcuttur (Clifford and Brown, 2005). 37 roka aksesyonunun (32 *Eruca sativa* ve 5 *Diplotaxis tenuifolia*) glukosinolat ve fenolik bileşik profilleri incelenmiştir (Pasini et al., 2012). Çalışma sonucu onbir desülfoglukosinolat (DS-GLS) izole edilmiş ve iki türün glukosinolat profilleri birbirinden farklı bulunmamıştır. 0.76–2.46 mg g⁻¹ kuru ağırlık arasında deđişen total DS-GLS içeriğinde kesin bir çeşitlilik ortaya konmuş, fakat kantitatif analizlerle *Eruca*, *Diplotaxis*'ten ayrılmamıştır. Polifenol analizleri ise, iki roka türünde iki farklı sınıftan bileşiđin tanımlanmasını sağlamıştır. Polifenol profillerinde spesifik düzeyde kalitatif farklılıklar görölmüştür. *Diplotaxis*'te kuersetin türevleri ana fenolik bileşikler iken; *Eruca* örneklerinde kaempferol türevleri karakterize edilmiştir. Total flavonoid içerikleri 4.68–31.39 mg g⁻¹ kuru ağırlık arasında deđişmiştir. Kaempferol-3,4'-diglukosit (% 71.4-82.2) ve izorhamnetin-3,4'-di-glukosit (% 7.8-18.4), *Eruca* örneklerinde en fazla izole edilen bileşikler olmuştur. *Diplotaxis* örneklerinden markör fenolik bileşikler izole edilmemiştir.

Dört *E. sativa* aksesyonunun analiz edildiği bir çalışmada, bir aksesyonda yaprak total GLS içeriğinin % 52'sini glukorafaninin oluşturduğu görülmüştür (Villatoro-Pulido et al., 2013). Roka yapraklarının kuersetin-3-glukosit, rutin, mirisetin, kuersetin, ferulik asit ve p-kumarik asitten oluşan farklı fenolik bileşik profilleri sergilediği görülmüştür. Toplam karotenoit içeriği 16.2-275 µg g⁻¹ aralığında değişkenlik göstermiş, ana karotenoit bileşiğinin lutein olduğu görülmüştür.

E. sativa ve *D. tenuifolia*'da 39 aksesyona ilişkin GLS ve polifenollerin kalitatif ve kantitatif profillerinin incelendiği bir çalışmada, yapraklarda iki kimyasal sınıfa ait yedi adet DS-GLS tespit edilmiştir (Taranto et al., 2016). Bunlardan beşinin alifatik bileşikler (glukoerusin, glukorafanin, progoitrin, glukualisin ve glukosativin) ikisinin ise intermoleküler disülfid bağı içeren yapısal olarak ilişkili iki bileşikler olan 4-(β-D-glukopiranosildisülfanil)bütül-GLS ve dimerik 4-merkaptobütül-GLS olduğu görülmüştür. Total ortalama GLS içerikleri *E. sativa* için 29.61, *D. tenuifolia* için 19.41 mg g⁻¹ kuru ağırlık olarak belirlenmiştir.

2.4.1.1. Glukosinolatlar

Glukosinolatlar, daha önce de belirtildiği gibi turpgiller familyasına ait bitkilere özgü sert ve keskin tadı veren β-tiyoglukosid N-hidrosülfatlardır (Rungapamestry et al., 2007). Potansiyel kemopreventif aktivitelerinin sağlık üzerindeki olumlu etkileri nedeniyle ilgi çeken bitki sekonder metabolitleridir. Yalnızca *Brassicales* takımının, *Eruca* ve *Diplotaxis*'in de üyesi olduğu *Brassicaceae* gibi birkaç angiosperm familyasında var olduğu bilinmektedir (Clarke, 2010; Schouten et al., 2009; Wittstock and Halkier, 2002). Sentezi ve birikimi açısından son derece geniş genetik ve çevresel çeşitliliğin söz konusu olduğu GLS'ler hardal (Kim et al., 2016), Çin lahanası (Lee et al., 2014), yeşil lahanaya, kırmızı lahanaya (Park et al., 2014) gibi türlerde belirlenmiştir. *Brassicaceae* familyasına ait bazı sebzelere özgü olduğu kabul edilmesine karşın kapari, papaya ve moringa gibi birkaç farklı türde de tespit edilmiştir (Possenti et al., 2016). Bitkilerde sayısı 120'yi aşan farklı GLS'ler tanımlanmış olsa da bunlardan yalnızca birkaçı yüksek düzeylerde bulunmaktadır ve bu bileşiklerin birçoğunun metabolik yıkım ürünlerinin (özellikle ITC'ler) potansiyel antikanser etkileri dikkat çekmektedir.

Daha önce değinildiği gibi, glukosinolat içeren ve çiğ olarak tüketilebilen bitkilerdeki keskin aroma; endojen bir enzim olan mirosinaz aktivitesi ile gerçekleşen, enzimatik GLS parçalanma ürünlerinden kaynaklanmaktadır. Mirosinaz sitoplazmada

yer alırken, GLS'ler vakuolde bulunmaktadır. Söz konusu bitkiler tarafından üretilen özelleşmiş savunma bileşikleridir olan (Stauber et al. 2012) GLS'ler, patojen saldırılarının önlenmesinde ve böceklerin uzaklaştırılmasında rol oynayan sekonder metabolit ürünlerdir. Çiğneme ya da herbivor, böcek, fungus ısırtığı/penetrasyonu sonucu gerçekleşen hücre parçalanmasının ardından, GLS'ler ve mirosinaz enzimi etkileşime girmekte ve hidroliz gerçekleşmektedir. GLS'ler ve mirosinaz arasında benzer bir etkileşim donma, çözünme ve bitkilerin doğranması sırasındaki doku hasarı sırasında da meydana gelmektedir. Glukosinolat-mirosinaz sistemi tiyoglukoz, sülfat ve spontane olarak çeşitli degradasyon ürünlerine dönüşen kararsız bir ara ürün meydana getirmektedir. GLS'lerin hidrolizi ile açığa çıkan biyoaktif yıkım ürünlerinin en yaygınları arasında izotiyosiyanatlar, nitriller, tiyosiyanatlar, epitiyonitriller, indoller, oksazolidin-2-tiyonlar, siyanopitiyoalkanlar, askorbigenler, goitrogenler ve epitiyoalkanlar bulunmaktadır (Bones and Rossiter, 2006; Jia et al., 2009; Yuan et al., 2009). Bu hidroliz ürünlerinin birçoğu antibakteriyel, antifungal ve böcek kovucu etkilere sahiptir (Newman et al., 1992; Mithen and Campos, 1996; Halkier and Gershenzon, 2006). GLS'ler ve ITC'lerin toprak kaynaklı patojen, nematod ve yabancı otlara karşı biyofumigant olarak kullanımı giderek artmaktadır. Bazı uçucu bileşiklerin, yüksek GLS konsantrasyonlarını tolere edebilen böcek türlerini kendine çeken karşıt bir etkisi bulunmaktadır (Vaughn et al., 2005).

GLS metabolizması hakkındaki araştırmaların büyük bir kısmı *A. thaliana* (Ishida et al., 2014) ve *Brassica oleracea* (Tian et al., 2016) gibi bitkilerde yapılmış, roka türlerinde az miktarda spesifik çalışma yürütülmüştür. Roka tipik olarak alifatik GLS'ler içerse de, daha düşük konsantrasyonlarda indolik ve aromatik GLS'lere de sahiptir. Roka yapraklarının GLS içeriği 2-140 mg 100 g⁻¹ yaş ağırlık arasında değişmektedir. Ortalama değer *Eruca sativa* için 40 mg g⁻¹ yaş ağırlık, *Diplotaxis tenuifolia* için 31 mg g⁻¹ yaş ağırlıktır (Possenti et al., 2016). GLS konsantrasyonları çevresel koşullar ve strese bağlı olarak zaman içinde değişkenlik gösterebilmektedir (Herr and Büchler, 2010). GLS profilini etkileyen diğer etmenler bitki yaşı, organ tipi, gelişimsel aşama, ortam hava sıcaklığı, su stresi düzeyi, fotoperiyot, tarımsal uygulamalar, yaralanma düzeyi, çeşit/türün coğrafi orijini olarak sayılabilir (Agerbirk et al., 2001; Rangkadilok et al., 2002; Ahuja et al., 2010). GLS biyosentez düzeyi salisilik asit, etilen ve jasmonik asit gibi bitki savunma sinyal bileşiklerince düzenlenmektedir. Bu üç bileşik arasındaki sinerjik veya antagonistik çapraz

etkileşim; GLS biyosentezini düzenleyen genlerin ifadesini ve dokulardaki genel GLS profilini belirleyerek, alifatik ve indolik GLS'ler arasındaki oranı etkilemektedir (Mikkelsen et al., 2003). Tüm bu genlerin hangi düzeye kadar ifade edileceği, biyotik veya abiyotik olabilen başlangıç uyarımına bağlıdır. GLS profili ve konsantrasyonlarını etkilediği gösterilen bu etmenler arasında bitki yaşı, ışık yoğunluğu, fungal enfeksiyon, yaralanma, böcek hasarı, sıcaklık ve yetiştirme mevsimi sayılabilir (Kim et al., 2004; Cartea et al., 2008) Alifatik GLS molekülü başına 2 ya da 3 sülfür atomu gerekli olduğundan, birincil sülfür metabolizması ile olan ilişki de, GLS üretimi açısından önemlidir (Jensen et al., 2014).

Rokanın yaşam döngüsü ve hasat sonrası uygulamalarının herhangi bir noktasındaki glukosinolat miktarının belirlenmesi, metabolik değişimlerin beslenme yoluyla sağlanan sağlık üzerindeki olumlu etkileri nasıl etkileyebileceği hakkında bilgi verecektir. Daha önce değinildiği gibi, 37 roka aksesyonda (*Diplotaxis* ve *Eruca*) yürütülen bir çalışmada, GLS profillerinin türden bağımsız olarak çok yakın olduğu görülmüş ve tüm aksesyonlarda toplamda oniki GLS bileşiği belirlenmiştir (Pasini et al., 2012). Roka glukosinolat konsantrasyonları ve profilleri incelendiğinde temel bileşenlerin glukosativin (4-merkaptobütil-GLS), DMB (dimerik-4-merkaptobütil-GLS), glukorafanın [4-(metilsülfenil)bütil-GLS] ve glukoeserin [4-(metiltiyobütil-GLS)] olduğu kabul edilmektedir (D'Antuono et al., 2008; Avato and Argentieri, 2015). Glukosativin, monomer ve dimer (DMB) formunda bulunabilmektedir. Diğer yaygın GLS bileşenleri arasında glukoeserin, progoitrin, 4-hidroksiglukobrassisin, diglukotiyobeinin, glukorokolamin ve 4-metoksiglukobrassisin sayılabilir. Bu bileşikler yüksek konsantrasyonlarda bulunmasa da, özellikle raf ömrü boyunca duyuşal özellikler ve tüketici beğenisi açısından önemli katkılar sağlıyor olabilir (Bell et al., 2015).

Literatürde uzlaşılması gereken bir diğer önemli bir nokta da, roka türlerinde bulunan özgün dimerik glukosinolatlar ve bunların organoleptik özellikler üzerindeki olası etkileridir (Bell, 2016). Dimerik GLS'lerin mevcudiyetini bir ekstraksiyon artefaktı olarak kabul eden görüşler olsa da (Bennett et al., 2002); DMB (dimerik-4-merkaptobütil-GLS) ve diglukotiyobeinin bileşiklerinin yapraklarda doğal olarak oluşabileceği de gösterilmiştir (Cataldi et al., 2007). Daha yakın zamanda sativin ve bis(4-izotiyosiyanatobütil)-disülfid oluşumunun, ilgili GLS'lerin hem hidrolizi hem de oksidasyonu/reduksiyonu ile gerçekleştiği ve bu durumun dimerik GLS'lerin bitkilerde

bağımsız olarak stabil var olamayacağı anlamına gelmediği bildirilmiştir (Fechner et al., 2018).

Roka türleri tarafından üretilen glukosinolat hidroliz ürünlerine ilişkin literatür verileri de az miktardadır. İzotiyosiyanatların ve nitrillerin birçoğu, *B. oleracea*'ya özgü sülforafan, erusin ve bunların ilgili nitrillerinden yola çıkılarak tanımlanmıştır. Roka ITC'leri ve GLS degradasyon ürünlerinin ilk kez tanımlanmasının ardından (Cerny et al., 1996), konuya ilişkin veriler yeni çalışmalarla güncellenmiş ve sativinin aslında 1,3-tiyazepan-2-tiyon olduğu gösterilmiştir. Glukosativin karasız bir ITC olduğundan, duysal ve sağlıkla ilişkili özellikler açısından bu bileşiğe önemli faydalar sağlayabilecek yedi karbonlu halka yapısı alabilmektedir (Fechner et al., 2018).

Gözlemlenen son profilin, ekstraksiyon koşullarından önemli derecede etkilenmesinden dolayı, tipik bir roka ITC profilini oluşturan bileşenler tam olarak belirlenememiştir (Fechner et al., 2018). Belirli bir varyasyon altında hidroliz ürün profilleri zaman içinde hızlıca değiştiğinden, çalışmalar arasında kesin miktarları ve oranları karşılaştırmak zorlaşmaktadır. Gerçek roka GLS hidroliz ürün profilini en iyi şekilde temsil eden ekstraksiyon koşulları tam olarak bilinmemekte ve yapılan çalışmaların hipotezleri ve amacına bağlı olarak değişebilmektedir (Bell and Wagstaff, 2019).

Belirlenen GLS profillerinin de desteklediği şekilde (Cataldi et al., 2007), tohumlarda baskın olan ITC'nin erusin olduğu kabul edilmektedir. Rokada 39 aksesyona ilişkin genel değerlendirmelerin yapıldığı bir çalışma (Ku et al., 2016), genotip ve coğrafi orijine bağlı olarak hidroliz ürünü ve GLS düzeyi açısından önemli farklılıklar olduğunu ortaya koymaktadır. Sonuç olarak rokadaki temel hidroliz ürünlerinin sativin, erusin, sülforafan ve bis(4-izotiyosiyanatobütil)-disülfid bileşikler olduğu ve bunların görece çokluğu ve kesin miktarlarında farklılıklara yol açan sebeplerin, büyük ölçüde hasat öncesi etkenler ve ekstraksiyon koşullarının kombine etkilerine bağlı olduğu söylenebilir.

GLS hidrolizinin gerçekleştiği koşullar, üretilen her bir kimyasalın oranını etkileyecektir ve pH, demir iyonları, tiyol iyonları, sıcaklık ve hidrasyon bu süreçte önemli *in vivo* roller üstlenmektedir (Foo et al., 2000). Rokayla ilişkili en çok ilgi duyulan konulardan biri, ITC hidroliz ürünlerinin insanlardaki biyolojik aktiviteleridir (Halkier and Gershenzon, 2006). GLS'ler ve mirosinaz enzimi, yalnızca çiğneme veya sindirim aracılığıyla doku hasarı meydana geldiğinde bir araya gelebilse de (Husebye

et al., 2002; Song et al., 2006; Tripathi and Mishra, 2007); GLS'ler spesifik mirosinaz aktivitesi olduğu bilinen bağırsak mikroflorası tarafından hidrolize edilebilmektedir (Heaney and Fenwick, 1980; Shapiro et al., 1998). Ancak bunun etkisi veya yararlılığı henüz tam olarak belirlenmemiştir.

2.4.1.2. Flavonoller

Roka türlerinde bulunan bir diğer önemli kimyasal bileşik grubu olan flavonoller, difenilpropanlardır ($C_6-C_3-C_6$) (Arabbi et al., 2004). Rokadaki flavonoller şeker konjugatları şeklinde bulunmakta ve oldukça fazla miktarlarda üretilmektedirler (Podsdek, 2007).

Rokada yapılan çalışmalarla önemli konsantrasyonlarda çoklu glikozillenmiş flavonoller belirlenmiştir. En çok bulunan aglikonlar kuersetin, kaempferol ve izorhamnetin glikozitleridir (Arabbi et al., 2004). Bu aglikonlar glikozillenmekte ve asetillenmekte olduğundan, biyolojik özellikleri bu durumdan etkilenmektedir (Martínez-Sánchez et al., 2008). *Eruca* türleri genellikle daha fazla miktarda kaempferol içerirken; *Diplotaxis*'te kuersetin en yüksek orandadır (Avato and Argentieri, 2015). Dört farklı türde 50'den fazla farklı flavonol bileşiği belirlenmiş, her birinin yapraklarında, değişen miktarlarda çeşitli bileşikler bulunduğu görülmüştür (Martinez-Sanchez et al. 2008). *Diplotaxis*'in yüksek oranda kuersetin-3,3',4'-triglukozit (43.5 mg 100 g⁻¹ yaş ağırlık) ve *Eruca*'nın en fazla kaempferol-3,4'-diglukozit (97.8 mg 100 g⁻¹ yaş ağırlık) içerdiği tespit edilmiştir. Türler arasında görülen önemli varyasyona karşın, kuersetin türevleri ve yüksek antioksidan aktivite arasında bir korelasyon olduğu da gösterilmiştir. Bu çalışmalarda sözü geçen bileşiklerin bitkiye özgü olduğu savunulmuşsa da, bazı kuersetin ve kaempferol glikozitlerinin her iki roka cinsinde ortak olduğu görüşü de mevcuttur (Bell et al., 2015). Astragalin, izokuersetin ve izorhamnetin-3-glukozitlerine bazı *D. tenuifolia* çeşitlerinde rastlanmıştır; bu bileşikler daha önce yalnızca *E. sativa*'da tespit edilmiştir. Daha önce yalnızca *D. Tenuifolia*'da görülen 3 kuersetin glikoziti [kuersetin-3,3,4'-triglukozit, kuersetin-3,4'-diglukozit-3'-(6-kaffeoil-glukozit) ve kuersetin-3,4'-diglukozit-3'-(6-sinapoil-glukozit)] *E. sativa*'da tespit edilmiştir. *Eruca* türlerinin kaempferol türevlerini, *D. Tenuifolia*'nın ise baskın olarak kuersetini bulunduruyor olması nedeniyle, bu bileşikler iki tür arasında belirleyici bir markör olarak kullanılabilir (Cartea et al., 2008). İsorhamnetin aglikonları her iki türde de bulunmakla birlikte çok daha düşük konsantrasyonlarda mevcuttur (Pasini et al., 2012).

2.4.2. Rokada Bulunan Fitokimyasal Bileşiklerin Etkileri

Yüksek oranda C vitamini, glukosinolatlar, flavonoller ve fenolik bileşikler içeren roka türlerinin sağlığa yararlı etkilere sahip olduğu birçok çalışmada bildirilmiştir (Drewnowski and Gomez-Carneros, 2000; D'Antuono et al., 2008; Björkman et al., 2011). GLS'ler, ITC'ler ve flavonollerin kanser ve kalp krizine karşı önemli ölçüde koruyuculuk sağladığı, bilimsel araştırmalarla gösterilmiştir (Vinson et al., 1995; Pappa et al., 2006). Antioksidan ve antikanser özellikleri olduğu bilinen tüm bu bileşenler, aynı zamanda kardiyovasküler ve bilişsel hastalık risklerinin azaltılmasıyla da ilişkilidir (Degl'innocenti et al., 2008; Egea-Gilabert et al. 2009; Björkman et al., 2011).

Sağlığa faydalı söz konusu etkilerin çoğu; glukorafanin, glukoeserin ve glukobrassisin gibi hidroliz ürünleri ile ilişkilendirilmiştir (Vaughn et al., 2005). ITC ve indol ürünlerinin (sülforafan, erusin ve indol-3-karbinol) hücre ve hayvan çalışmalarında, güçlü kanser karşıtı etkileri olduğu gösterilmiştir (Sun et al., 2011). Bu bileşiklerin sağlıklı ilişkili olan henüz tam olarak anlaşılammış ve daha sınırlı diğer etkileri arasında, gıda kaynaklı patojenler üzerindeki bakterisidal etkiler (van Eylen et al., 2009), kardiyovasküler sorunların gelişimini azaltma ve cildi ultraviyole ışığa karşı koruma (Schouten et al., 2009) sayılabilir.

2.4.2.1. Flavonoller

Flavonollerin bağırsak epitelini serbest radikal hasarından koruma gibi antioksidan ve antiinflamatuvar etkilere sahip olduğu iyi bilinmektedir (Olsson et al., 1998; Harborne and Williams, 2000). Bu bileşikler sitokrom P450 gibi enzimlerin yukarı regülasyonunu indükleyerek kanser, kardiyovasküler hastalıklar, immün bozukluklar, damar sertliği ve kronik inflamasyon risklerini azaltabilmektedir (Kroon et al., 2004; Manach et al., 2004).

Roka türleri, insan ve hayvanlarda sağlığa yararlı çeşitli etkileri olan çoklu glikozile flavonol bileşikleri yüksek oranda içermektedir. Bu bileşikler özellikle sindirim sistemi ve kardiyovasküler sağlık üzerindeki etkileri ile öne çıkmaktadır (Björkman et al., 2011; Traka and Mithen, 2011). *E. sativa* ekstraktlarının sahip olduğu yararlı kardiyovasküler etkilerin bildirildiği bir çalışmada, trombosit agregasyonu ve aktivasyonu ile inflamatuvar araçların azaldığı ve böylece damar içi pıhtılaşmanın gerilediği görülmüştür (Fuentes et al., 2014). Bu etkilerin rokada bulunan çoklu

glikozile flavonollerden kaynaklanabileceği belirtilmişse de, ekstraktlarda bu bileşiklerin konsantrasyonuna ilişkin veri gösterilmemiştir. Spesifik aglikonlar antioksidan aktiviteyi farklı derecelerde etkilemektedir. Örneğin kuersetin türevleri, kaempferol ve izorhamnetinden daha yüksek aktiviteye sahiptir. Yapısal farklılıklar (hidroksil gruplarının düzenlenmesi ve glikozilasyon), moleküllerin hidrojen/elektron donörü, ROT giderici veya indirgeyici ajan olarak kullanılmasını sağlayarak, antioksidan aktiviteyi etkilemektedir (Salah et al., 1995).

2.4.2.2. İzotiyosiyanatlar

Rokada tanımlanan çeşitli ITC hidroliz ürünleri tanımlanmıştır (Jirovetz et al., 2002). Bunlar arasında erusin [4-(metiltiyobütil)-ITC] (Cerny et al., 1996; Iori et al., 1999) insan akciğer karsinoma, hepatoma (HepG2), kolon kanser hücreleri, prostat kanser hücre hatları ve kan kanseri hücrelerinde antiproliferatif aktivite göstermiştir (Melchini et al., 2009). Erusin, çoğunlukla brokolide bulunan sülforafanın yapısal olarak indirgenmiş bir türevidir ve dikkat çekici *in vitro* kanser karşıtı özellikler sergilemiştir (Leoni et al., 1997). İzotiyosiyanatların kemopreventif ve antigenotoksik özelliklerine yönelik çalışmalar umut vericidir (Wu et al., 2009). *E. sativa* ekstraktlarının güçlü antigenotoksik etkilerini ortaya koyan çalışmalar (Lamy et al., 2008), *Brassicaceae* bitkilerinde yürütülen diğer çalışmalarla örtüşmektedir (Kassie et al., 2002; Zhu and Loft, 2003). Daha yüksek oranda erusin ve glukorafanın içeren özel roka çeşitlerinin belirlenmesi, insan beslenmesinde fayda sağlayacak çeşitlerin geliştirilmesi açısından önem taşımaktadır.

Erusin uygulanan insan MCF7 meme adenokarsinoma hücrelerinde, hücre çoğalmasının inhibe edildiği ve hücre döngüsünün erusin tarafından mitozda durdurulmaya başladığı gözlemlenmiştir (Azarenko et al., 2014). Bu etkinin, mikrotübülleri hedef alan çeşitli antikanser ilaçlara benzer şekilde, hücre bölünmesi boyunca mikrotübüllerin oluşumuna erusinin yaptığı müdahaleden kaynaklandığı bildirilmiştir. Bu kemoterapi ilaçları ile izotiyosiyanatlar arasında önemli düzeyde etki farkı bulunsa da, erusinin en önemli faydası diyetle düzenli olarak alındığında insanlar için toksik etki oluşturmamasıdır (Bell and Wagstaff, 2019) . Ancak bu bileşiklerin tüketiminin etkilerini spesifik olarak inceleyen uzun dönemli kronik çalışmalar yapılmadığından, uzun vadede insan sağlığı üzerinde nasıl bir öneme sahip oldukları bilinmemektedir.

Sülforafan bileşiğinin çeşitli hücrel mekanizmalarla etkileşime girerek kanseri farklı evrelerde etkileme kapasitesi olduğu iyi bilinmektedir. İzotiyosiyanatlar, glutasyonla konjugasyon yoluyla glutasyon *S*-transferaz enzimi aracılığıyla metabolize edilmekte ve sağlığa yararlı *in vivo* etkiler kazanmaktadır. Sülforafanın epigenetik değişimleri etkileyerek tümör oluşumunu önlemenin veya baskılamanın yanı sıra gen transkripsiyonu, demetilasyon ve mikroRNA'ların modülasyonundaki hataları düzelttiği belirlenmiştir (Tortorella et al., 2015).

Sülforafanın sağlık üzerindeki etkilerine ilişkin farklı araştırmalar, bu bileşiğin diğer bir etki mekanizmasının, uzun kodlamayan RNA'larla (lncRNA) etkileşim yoluyla olabileceğini göstermiştir. Sülforafan uygulandığında, bu RNA'ların prostat kanser hücrelerinde sülforafan diferansiyel olarak eksprese edildiği ve hücre döngüsü regülasyonu, metabolizma ve sinyal iletimi ile ilgili genlerle bağlantılı olduğu görülmüştür. Uzun kodlamayan RNA LINC01116 ile olan bu genetik interaksiyonun onkojenik bir işlevi olduğu belirlenmiş ve diyetle alınan sülforafanın, prostat kanseri oluşumunu önleyebildiği bir mekanizma olabileceği düşünülmüştür (Beaver et al., 2017). İzotiyosiyanatların prostat onkojenik izyollarıyla interaksiyonunu gösteren farklı çalışmalar da mevcuttur (Traka et al., 2008). Rokada önemli düzeyde sülforafan bulunması (Ku et al., 2016), benzer mekanizmaların, brokolide olduğu gibi, rokanın sindirimi yoluyla da elde edilebileceği anlamına gelmektedir. Roka pişirilmeden tüketilebildiğinden, tüketimden önce daha az mirosinaz yıkımına veya termal degradasyona maruz kalacaktır. Ayrıca teorik olarak rokadan elde edilecek daha fazla miktardaki sülforafan, söz konusu etkilerin *in vivo* olarak belirlenmesinde daha etkili olabilir (Bell et al., 2017).

GLS/ITC araştırmalarının sonuçları brokoli ıslahına önemli katkılar sunmuştur. Benzer çalışmaların, sağlık üzerinde potansiyel olarak aynı etkileri gösterebilecek benzer bileşikler içeren roka bitkisinde de yürütülmesi faydalı olacaktır (Alqasoumi et al., 2009). Örneğin erusinin, sülforafanla çok benzer, hatta bu bileşikten daha üstün biyolojik aktiviteye sahip olduğu gösterilmiştir (Hanlon et al., 2009). Ortalama bir diyetle günlük olarak tüketilebilecek roka miktarının, kanser önleyici bir etki sağlanması için önemli ölçüde yeterli olabileceği bildirilmiştir (Lamy et al., 2008).

2.4.2.3. İndoller

İndoller, glukobrassisin gibi indol glukosinolatların baskın otoliz ürünleridir (Fahey et al., 2001). Roka türlerinde en az bulunan GLS glukobrassisin iken (Pasini et

al. 2012), üretilen en baskın indol türü ise indol-3-karbinoldür. Bu bileşik özellikle üreme organlarında *in vivo* ve *in vitro* kanser önleyici özellikleriyle bilinmektedir (Cashman et al., 1999). İndol-3-karbinolün bir kondenzasyon ürünü olan 3,3'-diindolilmetan da yararlı fizyolojik etkilere sahiptir. Sülforafan gibi ITC'lerden belirgin farklılıklar gösteren bu iki bileşiğin (Bonnesen et al., 2001) meme, prostat, servikal ve kolon kanser hatlarında hücre çoğalmasını azalttığı; aynı zamanda kemirgenlerde mide, meme, uterus, dil ve karaciğerde tümör oluşumunu inhibe ettiği gösterilmiştir (Bradlow et al., 1991; D. J. Kim et al., 1997; Kojima et al., 1994). ITC ve indol tüketiminin karaciğer ve ince bağırsakta ilaç metabolize eden enzimleri artırdığı ve bu fitokimyasalların belirli mekanizmalar yoluyla detoksifikasyonu artırıyor olabileceği bildirilmiştir (Staack et al., 1998).

İndoller hücre çoğalmasını genellikle sitostatik mekanizmalarla durdurmakta iken; izotiyosiyanatlar hücre hatlarında sitotoksisiteyi indüklemekte ve bunun sonucunda apoptoz artmaktadır (Verhoeven et al., 1997). Bu nedenle her iki bileşik de farklı kanser gelişim aşamalarında etkin ve koruyucu roller üstlenebilir (Pappa et al., 2006).

Rokanın GLS içeriği hakkındaki bilgilerin kullanılması aracılığıyla, yeni çeşitlerde ITC ve indolün etkileri en yüksek düzeye çıkarılarak insan sağlığı açısından daha faydalı hale getirilebilir (Bonnesen et al., 2001). ITC/indol tüketiminin kanser karşıtı etkilerine dair kanıtların çoğu, *Brassicaceae* sebzelerinin tüketiminin yer aldığı beslenme modelinin ve kanser tekrarlama sıklığının analiz edildiği epidemiyolojik çalışmalara dayanmaktadır. Bu çalışmalar önemli bir genel sonucun altını çizse de, gözlemlenen etkilerden sorumlu olan mekanizmaların aydınlatılması için yeterli değildir (Angelino et al., 2015). İnsanlar üzerinde yapılan genetik çalışmalarla ITC metabolizmasında rol oynayan birçok gen belirlenmiş ve *Brassicaceae* sebzelerinin tüketiminin sağlık üzerindeki koruyucu etkileri gösterilmiştir. ITC ve indollerin insan sağlığı için yararlı içerikler olduğunu destekleyen çeşitli çalışmalar mevcuttur (Traka and Mithen, 2009). Ancak spesifik etki mekanizmaları, diğer bazı bileşiklerin bunlara kıyasla görece etkileri ve *Brassicaceae* sebzelerinin düzenli tüketiminin insan sağlığı üzerindeki etkiler henüz tam olarak anlaşılammıştır.

2.4.2.4. Nitriller

GLS hidrolizi ile açığa en çok açığa çıkan biyoaktif bileşiklerden biri de nitrillerdir (Alqasoumi et al. 2009). Örneğin glukorafaninin hidrolizi, baskın olarak

sülforafan ve sülforafan nitril ortaya çıkarmaktadır. Bu iki bileşiğin oluşum oranı, büyük ölçüde çevresel koşullar ve bitki çeşidine bağlı olmaktadır (Hanlon et al., 2009). Düşük pH koşulları nitrillerin, yüksek pH ise ITC'lerin oluşumuna daha fazla olanak tanımaktadır (Cole, 1976). Tiyol ve demir iyonlarının varlığı nitrillerin, yüksek sıcaklık koşulları ve hidrasyon ise daha çok ITC'lerin oluşumuna ortam hazırlamaktadır (Uda et al., 1986). Tüm bunlar, roka tüketimi ile sağlığa yönelik olarak sağlanabilecek potansiyel faydalar açısından önem taşımaktadır (Matusheski et al., 2001).

2.4.2.5. Nitrat ve Nitrit

Roka türlerinin yüksek oranda nitrata sahip olduğu bilinmektedir ve bu içeriklerin insan sağlığı açısından sakıncaları olabileceğinin yanı sıra, önemli faydaları olduğu yönünde farklı görüşler söz konusudur. İlk hipotezi destekleyen deneysel kanıt az olmakla birlikte (Ashworth et al., 2015), sağlığa faydalı olduğu yönünde özellikle sporcu beslenmesine ilişkin bazı kanıtlar mevcuttur. Roka gibi bitkilerde bulunan diyetle alınabilen nitratin kardiyovasküler açıdan faydalı etkilere sahip olduğu ve bu yüzden sporcularda takviye edici gıda olarak kullanılarak kan basıncının azaltılması ve performansın artırılması amacıyla yararlanılabileceği ortaya konmuştur. Roka yapraklarının plazma nitrat ve nitritini etkin bir şekilde artırabildiği ve kan basıncını önemli ölçüde düşürdüğü görülmüştür (Jonvik et al., 2016).

2.4.2.6. Diğer Bileşikler

Askorbijenler, indolil-3-metil GLS'lerin midede mirosinaz tarafından katalizlenen parçalanması sırasında, indol-3-karbinol ve 3,3'-diindolilmetanın askorbik asit ile reaksiyonu sonucu oluşmaktadır (Lewis and Fenwick, 1987). Bu nedenle askorbijenlerin, kinon redüktazın indüklenmesi aracılığıyla (Zhu and Loft, 2003) kanser modülasyonunda rolü olduğu düşünülmektedir (Buskov et al., 2000).

Epitiyoalkanlar, mirosinazın düşük pH koşullarında glukosinolatlarla, protein kofaktörleri (epithiospecifier protein) ve demir iyonları varlığında reaksiyonu sonucunda oluşmaktadır. Bu GLS'ler tipik olarak çift bağlı yan zincire sahiptir (Hrncirik et al., 2001). Bu bileşiklerin insan sağlığı açısından önemli biyoaktif etkilere sahip olduğu tam bilinmemekle birlikte üretim oranı ITC'ler, nitriller ve indollerle kıyaslandığında, bu bileşiklerin antikarsinojen etkileri olabileceği düşünülmektedir (Preobrazhenskaya et al., 1993).

2.4.3. Biyoaktif Bileşikleri Etkileyen Dış Etmenler

Roka türleri, pişirilmeden tüketilebilmesi açısından diğer *Brassicaceae* sebzelerinden farklılık göstermektedir. GLS'lerce zengin bitkilerin pişirilerek tüketilmesinin en temel dezavantajlarından biri; mirosinaz enzimleri yüksek sıcaklıklarda denatüre olduğundan (van Eyllen et al. 2009), pişirme süresi ve ısısına bağlı olarak sağlığa yararlı bileşiklerin genellikle önemli düzeyde azalmasıdır (Rungapamestry et al., 2007). *Brassicaceae* sebzelerinin pişirilmekten ziyade çiğ tüketimi tavsiye edilse de (Hayes et al., 2008), pişmemiş *Brassicaceae* sebzelerinin sertliği, yoğun kükürtlü ve sert tatları nedeniyle tüketiciler tarafından çiğ tüketimi kolay değildir.

İnsan bağırsağında bulunan bazı bakterilerin mirosinaz enzimleri taşıdığı bilinmektedir. Bitkisel kaynaklı mirosinaz pişme yoluyla inaktive olsa dahi, bu bakteriler insanların ITC'leri sindirebilmesi için yardımcı rol üstlenmektedir. Bu bakterilerin GLS'lerin sağlığa yararlı hale gelmesine aracı olabilecekleri düşünülse de, bunun ne dereceye kadar gerçekleşebildiği tam olarak bilinmemektedir (Angelino et al. 2015; Traka and Mithen, 2009).

3. BİTKİLERDE OKSİDATİF STRES, STRES TOLERANSI VE ANTİOKSİDANLAR

Çevresel etmenler (kuraklık, sıcaklık, tuz, ışık, vb.) bitkilerin büyüme ve gelişimi üzerinde önemli etkilere sahiptir. Bu etmenlerin düzeyinin optimum toleransı aşması bitkide strese neden olmakta, bunun sonucunda da gelişimsel, yapısal, fizyolojik ve biyokimyasal süreçler etkilenmektedir (Tuteja et al., 2009). Abiyotik stresin birincil etkisi iyon dengesizliği ve hiperosmotik streslerdir. Hiperosmotik stres, homeostazinin yeniden sağlanması ve zarar gören protein ve membranların onarılması için strese yanıt veren mekanizmaları aktive eden moleküler ağların devreye girmesine sebep olmaktadır (Jaleel et al., 2008). Bir bitki abiyotik strese maruz bırakıldığında birçok gen uyarılarak, bir kısmı bu streslere karşı belli derecede koruma sağlayabilecek olan çeşitli metabolit ve proteinlerin artmasına sebep olmaktadır (Bhatnagar-Mathur et al., 2008).

3.1. Reaktif Oksijen Türleri

Reaktif oksijen türleri (ROT), aerobik yaşamın spontan ortaklarıdır (Halliwell, 2006). Stres süresince, yüksek enerji durumuna sahip olan elektronlar moleküler oksijene (O_2) transfer edilerek, ROT meydana gelmektedir (Mittler, 2002). O_2 molekülü, aynı spin kuantum sayısına sahip iki adet elektrona sahip olduğu için bir serbest radikaldir. Bu spin sınırlaması nedeniyle O_2 'nin elektronlarını teker teker kabul etmesi, hücrelere zarar veren ROT'nin oluşmasına sebep olmaktadır. Singlet oksijen, süperoksit radikalleri ve en yaygını hidrojen peroksit (H_2O_2) olan peroksitler, toksik moleküllerdir (Apel and Hirt, 2004). ROT membran lipitleri veya mitokondriyal DNA gibi yüksek moleküler kütleyle sahip molekülleri, özellikle lipit veya timin düzeyinde nükleotit peroksitlerin oluşumuyla hedef almaktadır. ROT, DNA dahil nerdeyse tüm hücrel makromoleküllerde zarara sebep olabilmektedir (Tuteja and Sopory, 2008).

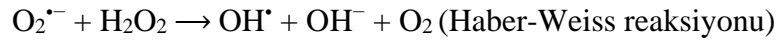
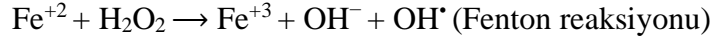
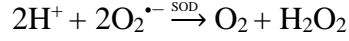
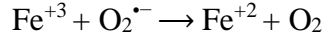
ROT aynı zamanda kloroplast, mitokondri ve peroksizomlar gibi (Del Río et al., 2006; Navrot et al., 2007) farklı organellerdeki çeşitli metabolik izyollarının yan ürünleri olarak da sürekli bir şekilde üretilmektedir. Sürekli hal koşulları altında ROT molekülleri çeşitli antioksidatif savunma mekanizmaları tarafından giderilmektedir (Foyer and Noctor, 2005). ROT'nin üretimi ve giderilmesi arasındaki denge tuzluluk, UV radyasyonu, kuraklık, ağır metaller, sıcaklık ekstremeleri, besin maddesi eksikliği, hava kirliliği, herbisitler ve patojen saldırıları gibi çeşitli biyotik ve abiyotik stres

etmenleri tarafından bozulabilmektedir. Söz konusu dengenin bozulması, hücre içi ROT düzeylerinin ani artışı nedeniyle hücre yapılarında önemli hasarlar gerçekleşebilmektedir. Bitki dokularında % 1-2 O₂ tüketiminin ROT oluşumuna sebep olduğu tahmin edilmektedir (Bhattacharjee, 2005). Süperoksit radikalleri (O₂^{•-}), çeşitli reaksiyonlar boyunca ROT oluşumuna sebep olmaktadır. Oldukça reaktif ve toksik olan O₂^{•-}, hidrojen peroksit (H₂O₂), singlet oksijen (¹O₂), perhidroksi radikali (HO₂[•]), hidroksil radikali (OH[•]), organik hidroperoksitler (ROOH), peroksil radikalleri (ROO[•]) ve alkoksi radikalleri (RO[•]) gibi reaktif oksijen türleri; daha önce değinildiği gibi proteinler, lipitler, karbohidratlar ve DNA'ya zarar vererek hücre ölümüne varan sonuçlara yol açabilmektedir. Çeşitli çevresel stres etmenleri sonucu ROT'nin birikimi bitkisel üretim verimlilik kaybınının başlıca sebepleri arasındadır (Mittler, 2002; Apel and Hirt, 2004).

3.1.1. Süperoksit Radikalleri

Fotosentez boyunca kloroplastlarda O₂ moleküllerinin kısmi indirgenmesi veya bu moleküllere enerji transferi olması yoluyla ROT'nin sürekli olarak görüldüğü iyi bilinmektedir. Süperoksit radikalının (O₂^{•-}) başlıca üretim bölgesi fotosistemin tilakoit membran bağlı birincil elektron akseptörüdür. ROT üretimi aerobik solunumun kaçınılmaz bir sonucudur. Terminal oksidazlar olan sitokrom c oksidaz ve alternatif oksidaz, O₂ ile reaksiyona girdiğinde; dört elektron transfer olmakta ve H₂O meydana gelmektedir. Ancak O₂, bazen diğer elektron transfer zinciri bileşenleriyle etkileşime girebilmektedir. Burada, sadece bir elektron transfer edilir ve sonuç olarak ortaya çıkan O₂^{•-}, yaklaşık 2-4 µs yarılanma ömrüne sahip olan kısmen reaktif bir reaktif oksijen türüdür. O₂^{•-} genellikle üretilen ilk ROT olmaktadır. Bitki dokularında O₂ tüketiminin yaklaşık %1-2'si O₂^{•-} oluşumuna yol açmaktadır. O₂^{•-} elektron taşınımı boyunca kloroplastların elektron transfer zincirindeki non-siklik izyolunda ve hücrenin diğer kısımlarında O₂'nin indirgenmesi sonucu üretilmektedir. O₂'nin O₂^{•-}'ye indirgenmesi elektron transfer zincirinde fotosistem I düzeyinde gerçekleşebilmektedir. O₂^{•-} üretimi, daha reaktif olan OH[•] veya daha yüksek olasılıkla ¹O₂ gibi, her biri membran lipitlerinde peroksidasyona ve hücre sel zayıflamaya sebep olan ROT'nin oluşumunu tetikleyebilir. O₂^{•-} protonasyona uğrayarak, negatif yüklü membran yüzeylerinde doğrudan çoklu doymamış yağ asitlerine saldıran güçlü bir okside edici ajan olan hidroperoksil radikali (HO₂[•]) oluşumuna sebep olabilmektedir. Ayrıca O₂^{•-}'nin Fe⁺³'e bir elektronunu vermesiyle açığa çıkan indirgenmiş demir

formu Fe^{+2} 'nin, SOD tarafından üretilmiş olan H_2O_2 'yi indirgemesi, $O_2^{\bullet-}$ 'nin OH^{\bullet} 'ye dismute edilmesine sebep olabilmektedir. $O_2^{\bullet-}$, H_2O_2 ve demir aracılığıyla OH^{\bullet} üretilen bu reaksiyonlara Haber–Weiss reaksiyonu adı verilirken, Fe^{+2} 'nin H_2O_2 tarafından oksidasyonunun yer aldığı basamağa Fenton reaksiyonu adı verilir:



3.1.2. Singlet Oksijen

Singlet oksijen [$O_2(^1\Delta_g)$ veya 1O_2], O_2 'nin ilk uyarılmış elektronik halidir ve O_2 'ye elektron transferi ile ilişkili olmaması nedeniyle farklı bir reaktif oksijen türüdür. Fotosentez boyunca yetersiz enerji dağılımı, triplet klorofil oluşumuna sebep olabilmektedir. Triplet klorofil 3O_2 (dioksijen) ile tepkime vererek oldukça reaktif olan 1O_2 oluşumuna yol açmaktadır. Fotosentez boyunca oluşan 1O_2 , fotosistem I ve II'nin yanı sıra tüm fotosentez düzeneği üzerinde yüksek düzeyde zarar verici etkiye sahiptir. Ayrıca tuzluluk, kuraklık gibi çeşitli abiyotik stres etmenleri stomanın kapanmasına yol açmakta ve bunun sonucunda düşen hücreler arası CO_2 konsantrasyonu, 1O_2 oluşumunu desteklemektedir. Hücrede 1O_2 yaşam ömrü yaklaşık 3 μs olarak ölçülmüştür (Hatz et al., 2007) ve bu zaman çerçevesinde bir 1O_2 fraksiyonu, polar bir çözücüde yüzlerce nanometreden fazla uzaklığa difüze olabilmektedir. 1O_2 , suda yaklaşık 4 μs ve polar çözücüde 100 μs kalabilmektedir. 1O_2 , birçok biyolojik molekül için okside edici bir ajandır ve proteinlerle, pigmentlerle, nükleik asitlerle ve lipitlerle tepkimeye girebilmektedir. Hücre ölümünü tetikleyebilen fotosistem II aktivitesinin kaybından sorumlu en önemli reaktif osijen türü olduğu düşünülmektedir (Krieger-Liszkay et al., 2008).

1O_2 β -karoten, tokoferol veya plastokinon tarafından etkin bir şekilde giderilebilmektedir. Aksi durumda 1O_2 , fotooksidatif strese karşı moleküler savunma tepkileriyle ilişkili genlerin yukarı regülasyonunu aktive edebilmektedir (Krieger-Liszkay et al., 2008). 1O_2 varlığında fototrofik bakteri *Rhodobacter sphaeroides*'in gelişimi gen ekspresyonu izlenmiş ve bu bakterinin 1O_2 'e karşı, alternatif σ faktörü (σ^E) gerektiren bir transkripsiyonel cevaba sahip olduğu görülmüştür. Global gen ekspresyon analizi ile, artan σ^E aktivitesi sonucu hücrelerdeki RNA düzeyleri

yaklaşık 3 kat artmış olan ≈ 180 gen (≈ 60 operon) belirlenmiştir. Yeni belirlenmiş dört adet σ^E -bağımlı operon tarafından kodlanan gen ürünlerinin stres tepkisi ile ilişkili olduğu ve böylece hücreleri 1O_2 hasarından koruduğu düşünülmektedir (Anthony et al., 2005).

Bitkilerde başka 1O_2 üretim kaynaklarının olduğu bildirilmiştir. Yüksek bitkiler antimikrobiyal sekonder metabolitlerin (fitoaleksinler) üretimini, bitki-patojen etkileşimlerinde bir dayanıklılık mekanizması olarak tetiklemektedir. Bitki fitoaleksinlerinde fenalenon kromoforların bulunması kökensel olarak fototoksik değildir. Bu nedenle bitkiler, patojen saldırılarına, 1O_2 fotosensitizerlerin biyosenteziyle karşılık veriyor olabilir. Ayrıca bazı türler, 1O_2 'den faydalanan fotosensitizer özelliklere sahip farklı tipte sekonder metabolitleri sürekli bir şekilde üreterek, bunların antimikrobiyal ajan olarak etkinliğini artırmaktadır (Flors and Nonell, 2006).

3.1.3. Hidrojen Peroksit

$O_2^{\cdot-}$ 'nin tek değerlikli (univalent) redüksiyonu sonucu hidrojen peroksit (H_2O_2) üretilmektedir. H_2O_2 kısmen reaktif olup, görece uzun yarı ömre (1 ms) sahip iken; $O_2^{\cdot-}$, OH^{\cdot} ve 1O_2 gibi diğer ROT'nin yarı ömürleri (2–4 μs) çok daha kısadır (Bhattacharjee, 2005). Bitki hücrelerinde aşırı H_2O_2 oksidatif strese neden olmaktadır. H_2O_2 , tiyol gruplarını okside ederek enzimleri inaktive edebilmektedir. Cd tarafından indüklenen Ca azalışı, Cu/Zn-SOD aşağı regülasyonuna sebep olarak bezelye bitkisinde aşırı miktarda H_2O_2 ve $O_2^{\cdot-}$ üretimine yol açmıştır (Rodríguez-Serrano et al., 2009). Kloroplast, fotoaktif doğası nedeniyle ROT kaynaklarından biridir. *A. thaliana*'da *AtCLH1* tarafından kodlanan *chlorophyllase 1* geninin, bakteriyel ve fungal nekrotroflarca meydana getirilen doku hasarının ardından hızlı bir şekilde indüklendiği görülmüştür. *AtCLH1* geni susturulmuş bitkilerde bakteriyel etmenin, yüksek ışık koşullarında H_2O_2 düzeyini artırdığı belirlenmiştir (Kariola et al., 2005).

H_2O_2 bitkilerde iki farklı rol üstlenmektedir. Düşük konsantrasyonlarda çeşitli biyotik ve abiyotik stres etmenlerine karşı toleransı tetikleyen bir sinyal molekülü olarak işlev görürken; yüksek konsantrasyonlarda programlanmış hücre ölümüne yol açmaktadır (Quan et al., 2008). H_2O_2 'nin aynı zamanda senesens (Peng et al., 2005), fotorespirasyon ve fotosentez (Noctor and Foyer, 1998b), stoma hareketliliği (Bright et al., 2006), hücre döngüsü (Mittler et al., 2004), büyüme ve gelişme (Foreman et al., 2003) gibi çok çeşitli fizyolojik süreçlerde anahtar konumdaki bir

düzenleyici olduğu gösterilmiştir. Uzun ömrü ve membranlar arası yüksek permeabilitesi nedeniyle H_2O_2 , ROT aracılığıyla oluşturulan sinyaller için ikincil bir mesajcı olarak kabul edilmeye başlamıştır (Quan et al., 2008).

3.2. Reaktif Oksijen Türleri ve Hücre Biyokimyası

3.2.1. Reaktif Oksijen Türlerinin Hücrelerde Üretimi ve İşlevleri

Bitkilerde birçok potansiyel ROT kaynağı bulunmaktadır. Bunlardan bazıları, fotosentez ve solunum gibi normal metabolizma ile ilişkili reaksiyonlardır. Yüksek bitkiler ve alglerde fotosentez; fotosentetik aparatların tüm bileşenlerini barındıran ve ışığın optimum düzeyde yakalanmasını sağlayan tüm yapısal özellikleri sağlayan bir tilakoit membran sistemine sahip olan kloroplastlarda gerçekleşmektedir. Fotosentez süresince kloroplastlarda üretilen oksijen fotosistemlerden geçen elektronları alabildiğinden, $O_2^{\cdot-}$ meydana gelmektedir. Peroksizomlarda fotorespirasyon boyunca glikolat, glikolik aside okside edildiğinde H_2O_2 oluşmaktadır. Bunlar aerobik metabolizmanın kaçınılmaz yan ürünleri olan ROT'nin üretim kaynakları arasındadır (Mittler et al., 2004). Biyotik ve abiyotik stres cevapları, patojen savunması ve sistemik sinyal iletimi gibi birçok farklı fizyolojik sürecin kontrolü için bitkilerin aktif olarak ROT ürettiği de bilinmektedir (Gill and Tuteja, 2010). Bitkilerde NADPH oksidazlar, amin oksidazlar ve hücre duvarına bağlı peroksidazların da dahil olduğu yeni ROT kaynakları belirlenmiştir. Bunlar sıkı bir şekilde düzenlenen ve programlı hücre ölümü, patojen savunması gibi durumlarda ROT üretiminde yer alan süreçlerdir (Dat et al., 2000).

ROT ağırlıklı olarak hücre zarı zararlanmalarına yol açmasıyla anılsa da, hücre içi sinyal ve düzenlemede birçok farklı açıdan temel fizyolojik roller üstlenmektedir. ROT'nin birçok genin ekspresyonunu ve sinyal iletim yollarını engellediği açıkça gösterilmiştir (Thannickal and Fanburg, 2000). ROT'nin çok sayıda genin ekspresyonunu ve sinyal iletim yollarını da etkilemesi, hücrelerin ROT'yi çeşitli genetik stres tepkisi programlarını aktive ve kontrol eden biyolojik uyarı ve sinyaller olarak kullanılmasını sağlayan stratejiler geliştirdiğini göstermektedir (Dalton et al., 1999). Yani ROT ikinci derece mesajcılar olarak çok önemli roller üstlenmektedir.

Normal gelişme koşulları altında hücrelerdeki ROT üretimi düşük olmasına karşın, hücre homeostaziyi bozan birçok stres etmeni, ROT üretimini artırmaktadır (Polle, 2001). Bu etmenler arasında kuraklık stresi ve desikasyon, tuz stresi, soğuk

stresi, ısı şoku, ağır metaller, ultraviyole radyasyonu, ozon ve SO₂ gibi hava kirleticiler, mekanik stres, besin maddesi yoksunluğu, patojen saldırısı ve yüksek ışık stresi bulunmaktadır (Dat et al., 2000). Bu stres süreçleri boyunca ROT'nin üretimi fotorespirasyon gibi izyolları, fotosentetik aparatlar ve mitokondriyal solunum sonucu gerçekleşmektedir. Ayrıca patojenler, yaralanma ve çevresel streslerin, NADPH oksidazlar aracılığıyla aktif ROT'nin üretimini tetiklediği görülmüştür (Mittler, 2002). Stres süresince ROT'nin üretiminin artması hücreler için bir tehdit oluştursa da, daha önce değinildiği gibi ROT'nin aynı zamanda stres tepkisini ve savunma izyolarını aktive eden sinyaller olarak işlev gördüğü de düşünülmektedir (Knight and Knight, 2001). Bu nedenle ROT hücrel indikatörler ve stres tepkisi sinyal iletim izyolları ile ilişkili ikincil mesajcılar olarak görülebilir.

Her ne kadar karalı hal düzeyindeki ROT, bitkiler tarafından hücre içi stres düzeylerini görüntülemek için kullanılabilse de; aşırı ROT birikimi hücre ölümüne sebep olabileceğinden bu düzey sıkı kontrol altında tutulmalıdır (Dat et al., 2000). ROT tarafından indüklenen hücre ölümü membran peroksidasyonu, protein oksidasyonu, enzim inhibisyonu, RNA ve DNA hasarı gibi oksidatif süreçlerden kaynaklanabilmektedir. Bundan farklı olarak ROT düzeyinin artması, programlı hücre ölümü izyolunu da aktive edebilmektedir (Mitsuhara et al., 1999).

Toksik ürünler olan ROT aynı zamanda sinyal olaylarında da yer almakta olduğundan, bitki hücreleri ROT'yi gidererek bunların hücre içi konsantrasyonlarını düzenlemek amacıyla en az iki farklı mekanizmaya ihtiyaç duymaktadır. Bunlardan biri düşük düzeylerdeki ROT'nin sinyal amacıyla modülasyonunu sağlarken; bir diğeri aşırı düzeydeki ROT'nin, özellikle stres boyunca detoksifikasyonunu mümkün kılmaktadır. Ayrıca üretilen ROT tipleri ve bunların kararlı hal düzeyleri arasındaki denge de önemlidir (Mittler, 2002). Tüm bunlar ROT üretici ve ROT giderici farklı mekanizmalar arasındaki etkileşimle belirlenmekte ve bitkinin fizyolojik koşulları, farklı çevresel, gelişimsel ve biyokimyasal uyarıcıların entegrasyonuna bağlı olarak şiddetli bir biçimde değişebilmektedir.

3.2.2. Reaktif Oksijen Türlerinin Oluşturduğu Zararlar

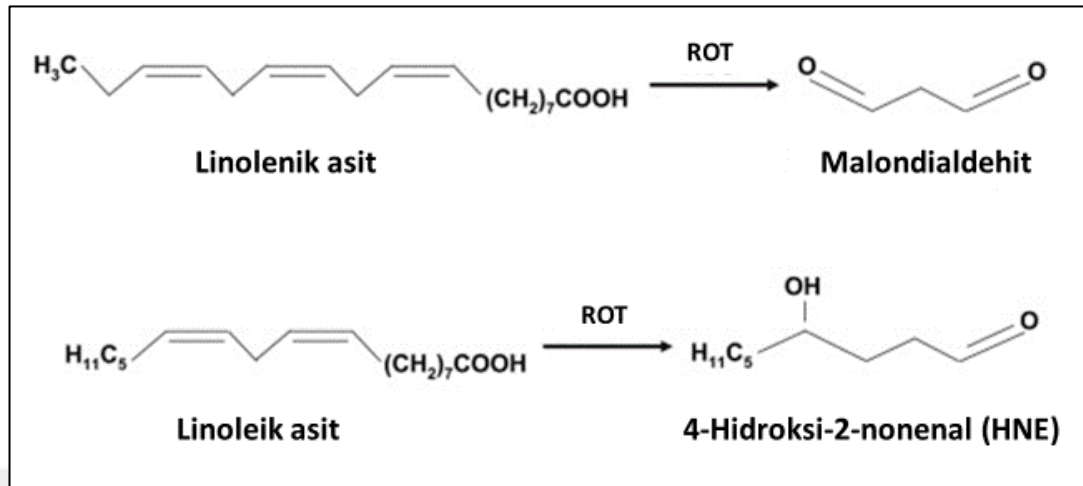
ROT nükleik asitlere zarar vererek, proteinleri okside ederek ve lipit peroksidasyonuna sebep olarak birçok hücrel işlevi etkilemektedir (Foyer and Noctor, 2005). ROT'nin zarar verici, koruyucu veya sinyal iletiler üstlenmesi fark etmeksizin; ROT üretimi ve giderilmesi arasındaki hassas dengenin doğru yer ve

zamanlarda korunmasının çok önemli olduğu unutulmamalıdır (Gratão et al., 2005). ROT hücrelere zarar vermenin yanı sıra, yeni gen ekspresyonu gibi süreçleri de başlatabilmektedir. Uyarılmış hücrel cevaplar çeşitli etmenlere bağlı olmaktadır. Hücrel moleküllerle tepkimeye girmeden önce çok küçük bir mesafeye difüze olduklarından, ROT'nin oluşumunun hücre içi lokasyonu, özellikle yüksek oranda reaktif olan ROT için daha önemli olabilir. Stresin neden olduğu ROT birikimi süperoksit dismutaz (SOD), askorbat peroksidaz (APX), glutatyon peroksidaz (GPX), glutatyon S-transferaz (GST), glutatyon redüktaz (GR) ve katalaz (CAT) gibi çeşitli enzimatik antioksidan sistemler ve AsA, GSH, α -tokoferol, karotenoitler ve flavonoitler gibi enzimatik olmayan metabolitlerce etkisiz hale getirilmektedir (Mittler et al., 2004). Ayrıca mikroorganizmaların, hayvanların ve bitkilerin ROT'nin inhibe edici etkileriyle mücadele etmesine yardımcı olan prolin, enzimatik olmayan antioksidanların en önemlilerindedir (Chen and Dickman, 2005). Bu nedenle bitkilerde stres toleransının geliştirilmesi, antioksidan enzimlerin *in vivo* düzeylerinin artırılmasıyla mümkün olabilmektedir. Yukarıda bahsedilen antioksidanların neredeyse tüm hücrel kompartmanlarda bulunması, hücre yaşamı için ROT detoksifikasyonunun önemini ortaya koymaktadır.

3.2.2.1. Lipit Peroksidasyonu

Lipit peroksidasyonu, tüm canlı organizmalarda gerçekleşen en hasar verici süreç olarak görülmektedir. Membran hasarı çeşitli stres koşulları altında lipit yıkım düzeyinin belirlenmesinde bazen tek bir parametre olarak kullanılabilir (Gill and Tuteja, 2010). Bitki membranlarında en çok bulunan yağ asitleri olan çoklu doymamış yağ asitlerinin peroksidasyonunun artması; membran akışkanlığını azaltmakta, geçirgenliği artırmakta ve membran proteinlerinde ikincil hasarlara yol açmaktadır (Mueller, 2004; Møller et al., 2007; Halliwell, 2006). Lipit peroksidasyonu süresince çoklu doymamış prekürsörlerden ketonlar, küçük hidrokarbon fragmentleri içeren ve bunlarla ilişkili olan bileşikler oluşmaktadır (Garg and Manchanda, 2009). Çoklu doymamış yağ asitleri [linoleik asit (18:2) ve linolenik asit (18:3)], özellikle 1O_2 ve OH^\bullet molekülleri ile reaksiyona girmeye yatkındır ve lipit peroksidatların kompleks karışımlarının oluşumuna yol açmaktadır. 4-hidroksi-2-nonenal (HNE) ve malondialdehit (MDA) gibi çeşitli aldehitlerin yanı sıra hidroksil ve keto yağ asitleri, çoklu doymamış yağ asitlerinin peroksidasyonu sonucu oluşmaktadır. Bu bileşiklerden

bazıları tiyobarbitürük asit (TBA) ile reaksiyona girerek, tiyobarbitürük asit reaktif bileşikleri (TBARS) denen renkli ürünler meydana getirmektedir.



Şekil 3.1. Çoklu doymamış yağ asitlerinin oksidasyonu

Lipit peroksidasyonu hem hücre hem de organel membranlarında ROT düzeyleri eşik değerin üzerinde çıktığında gerçekleşmekte olduğundan, yalnızca normal hücresel işlevselliği doğrudan etkilemekle kalmamakta; aynı zamanda lipit kaynaklı radikallerin üretimi aracılığıyla oksidatif stresi daha da ağırlaştırmaktadır (Montillet et al., 2005). Sürecin tamamı üç basamakta gerçekleşmektedir. Başlangıç basamağı metal komplekslerin, özellikle Cu ve Fe'nin transisyonunu içermektedir. O₂⁻ ve H₂O₂ reaksiyonları başlatabiliyor olsa da OH^{*} oldukça reaktif olduğundan membran lipit peroksidasyonu; bir çoklu doymamış yağ asidi rezidüsünün doymamış yağ açıl zincirlerinde bulunan bir hidrojen atomunun, genellikle OH^{*} tarafından abstraksiyonuyla başlatılmaktadır. Aerobik bir ortamda oksijen, yağ asidine karbon merkezli lipit radikalden eklenerek ROO^{*} oluşumuna yol açmaktadır. Sürecin başlamasının ardından ROO^{*}, bitişik çoklu doymamış yağ asidi yan zincirlerinden bir hidrojen atomu abstraksiyonuyla, peroksidasyon zincir reaksiyonunu daha fazla yayabilmektedir. Oluşan lipit hidroperoksit ise lipit alkoksil radikalleri, aldehitler (malonildialdehit), alkanlar, lipit epoksitler ve alkollerin dahil olduğu çeşitli reaktif türlere kolayca ayrışabilmektedir. Bu nedenle tek bir başlangıç olayı, zincir reaksiyonlarla çoklu peroksit molekülleri üretme potansiyeline sahiptir. Lipit peroksidasyonunun genel etkileri membran akışkanlığının azalması, fosfolipitlerin çift katmanı arasındaki değişiminin kolaylaşması, membran geçirgenliğinin normalde yalnızca spesifik kanallar aracılığıyla geçebilen bileşiklerin geçmesine izin

verebilecek şekilde artması ve membran proteinlerinin zarar görmesi, reseptör, enzim, ve iyon kanallarının inaktivasyonudur (Davies, 2001).

3.2.2.2. Protein Oksidasyonu

Protein oksidasyonu, bir proteinin ROT veya oksidatif stres yan ürünleri tarafından gerçekleştirilen kovalent modifikasyonu olarak tanımlanabilir. Protein oksidasyonlarının çoğu temelde geri dönüşümsüz olsa da, sülfür içeren aminoasitlerle ilişkili olan birkaç tür oksidasyon geri dönüşümlüdür (Ghezzi and Bonetto, 2003). Protein oksidasyonu yaygın bir durumdur ve oksidatif stres için tanısal bir markör olarak sıkça kullanılmaktadır. Örneğin protein karbonilasyonu, protein oksidasyonunun çokça kullanılan bir markörüdür. Özellikle Arg, His, Lys, Pro, Thr ve Trp gibi bazı aminoasitlerin oksidasyonu, aktivitelerini inhibe edebilecek veya değiştirebilecek serbest karbonil grupları vermekte ve proteolitik saldırılara olan duyarlılık artmaktadır (Møller et al., 2007). Protein karbonilasyonu, aminoasit yan zincirlerinin doğrudan oksidasyonu (örneğin, prolin ve arjininin, γ -glutamil semialdehide; lizinin, amino adipik semialdehide ve treoninin aminoketobütirata) nedeniyle gerçekleşebilmektedir. ROT sentezi ve aksiyonunun yeri neresi olursa olsun, ROT genellikle sülfür içeren aminoasitler ve tiyol grupları içeren proteinleri hedef almaktadır (Shringarpure and Davies, 2002). Cys ve Met, özellikle $^1\text{O}_2$ ve OH^\cdot ile oldukça reaktiftir. Aktif oksijen sistein rezidülerinden bir H atomu alarak tiyil radikali meydana getirebilmekte ve bu da ikinci bir tiyil radikaline çapraz bağlanarak disülfid bağları oluşturabilmektedir (Hancock et al., 2006). Bunun dışında oksijen bir metiyonin rezidüsüne eklenerek metiyonin sülfid türevleri oluşturabilmektedir (Gill and Tuteja, 2010).

Çeşitli stres etmenlerinin dokularda proteinlerin karbonilasyonuna sebep olduğu görülmüştür. *Arabidopsis* tohumlarında depo proteinlerinin karbonilasyona uğradığı ve diğer bazı proteinlerin karbonilasyonunun tohum çimlenmesi süresince güçlü bir şekilde arttığı görülmüştür (Job et al., 2005). Buğday yapraklarında protein karbonilasyonunun kloroplast ve peroksizomlara kıyasla mitokondrilerde daha yüksek olması, mitokondrinin oksidatif hasara daha duyarlı olabileceğini göstermiştir (Bartoli et al., 2004). Proteinler oksidatif koşullar altında HNE gibi lipid peroksidasyon ürünleriyle reaksiyona girerek zarar görebilmektedir. Mitokondrinin HNE veya kloroplast ve mitokondride süperoksit oluşumuna yol açan parakuat ile muamele edilmesi, ya da bitkilerin soğuk ya da kuraklığa maruz bırakılması; Gly dekarboksilaz

(ışıl solunum izyolunda bulunan bir enzim), 2-oksoglutarat dehidrojenaz (bir TCA döngüsü enzmi) ve pirüvat dekarboksilaz gibi çeşitli mitokondri enzimlerinin lipoik asit kısmının kovalent HNE türevli eklenme ürünlerinin oluşumuna sebep olabilmektedir (Taylor et al., 2005).

3.2.2.3. DNA Hasarı

DNA, ROT tarafından birçok farklı şekilde değişikliğe uğratılabilmektedir. Bitki genomu çok stabil olsa da, DNA biyotik ve abiyotik stres etmenleri nedeniyle zarar görebilmekte ve genotoksik stres açığa çıkabilmektedir (Tuteja et al., 2009). Endojen olarak gerçekleşen DNA hasarı “Spontane DANA hasarı” olarak bilinmekte ve reaktif metabolitler (OH^{\bullet} , $\text{O}_2^{\bullet-}$ ve NO^{\bullet}) tarafından meydana getirilmektedir. Yüksek ROT düzeyi hücre yapısına, nükelik asitlere, lipitlere ve proteinlere zarar verebilmektedir. En reaktif molekül olan OH^{\bullet} , hem pürin hem de pirimidin bazlarına, aynı zamanda deoksiriboz omurgasına zarar vererek tüm DNA bileşenlerinde zarar oluşturmaktadır. $^1\text{O}_2$ genellikle guanine saldırırken, H_2O_2 ve $\text{O}_2^{\bullet-}$ hiç reaktif olmamaktadır. Neredeyse tüm hücrel makromoleküllerde zarara sebep olabilen ROT; DNA’da baz delesyonu, pirimidin dimerleri, çapraz bağlanmalar, iplik kırılmaları, alkilasyon ve oksidasyon gibi baz modifikasyonlarını kapsayan çeşitli hasarlara yol açmaktadır (Tuteja et al., 2001). 8-Hidroksiguanin en yaygın olarak görülen modifikasyondur (Tuteja et al., 2009). DNA hasarı protein sentezinin azalması, hücre zarı yıkımı, fotosentetik proteinlerin zarar görmesi gibi tüm organizmanın büyüme ve gelişmesini etkileyen çeşitli fizyolojik etkilere sebep olmaktadır. DNA hasarı transkripsiyonun durmasına veya indüklenmesine, sinyal iletim izyollarının indüklenmesine, replikasyon hatalarına, hücre zarı yıkımına ve genomik instabiliteye yol açabilmektedir (Britt, 1999). UV-B maruziyeti sonucu ortaya çıkan en temel DNA hasarı, komşu pirimidinler arasında dimerler oluşmasıdır (Tuteja et al., 2009). Lipit peroksidasyonu ve DNA hasarı tohumda canlılık kaybının temel belirleyicileri olarak görülmektedir. Mitokondri ve çekirdekte DNA hasarının onarılması için birçok mekanizma mevcuttur. Bunlar hasarın doğrudan tersine çevrilmesi, baz değişimi ve tüm nükleotidin değişimi olarak sayılabilir (Tuteja et al., 2001).

Mitokondriyal DNA (mtDNA), özellikle kromatin organizasyonunun olmaması ve DNA tamir aktivitelerinin daha düşük olması nedeniyle, oksidatif hasara çekirdek DNA’sından (nDNA) daha duyarlıdır (Yakes and Van Houten, 1997). Stres koşulları altında kloroplast, mitokondri ve peroksizomlarda ROT konsantrasyonları, normal

gelişme koşulları altında üretilen bazal düzeye kıyasla zararlı düzeylere çıkmaktadır. Stres koşulları boyunca CO₂ fiksasyonunun sınırlı olması, Calvin döngüsü ile karbon indirgenmesinde bir azalışa yol açmakta ve böylelikle okside NADP⁺ azalarak fotosentezde bir elektron alıcısı olarak işlev görmektedir. Fotosentetik elektron transferi boyunca ferrodoksin aşırı indirgendiğinde, elektronlar fotosistem-I'den oksijene transfer edilerek, Mehler reaksiyonu adı verilen süreç aracılığıyla O₂⁻ oluşmaktadır Daha önce değinildiği gibi, bu süreç daha agresif oksijen radikalleri meydana getiren zincir reaksiyonları tetiklemektedir (Hsu and Kao, 2003).

Rekombinasyon etkin noktalarında görülen mutasyon kümeleri, mtDNA ve nDNA'da gerçekleşen ROT hasarının tamamen tesadüfi olmadığını göstermektedir (Ahmad et al., 2010). ROT, doğrudan DNA oksidasyonunun haricinde DNA'yı dolaylı olarak da modifiye edebilmektedir. Yaygın görülen zararlardan biri, çoklu doymamış yağ asidi parçalanma ürünlerinden MDA'nın guaninle konjugasyonudur. Mutasyonlara ek olarak oksidatif DNA modifikasyonları, gen ekspresyonunun düzenlenmesinde önemli olan sitozinlerin metilasyonunda değişimlere yol açabilmektedir (Halliwell, 2006).

3.3. Hücrelerde Reaktif Oksijen Türlerinin Giderilmesi ve Üretiminin Önlenmesi

Kloroplastın hücrelerde temel ROT üretim kaynağı olduğu ve bunun sonucu olarak stres boyunca ROT zararının esas hedefi olduğu yaygın olarak kabul edilmekle birlikte, kloroplastın ROT zararına düşünüldüğü kadar duyarlı olmadığına dair görüşler de söz konusudur (Karpinska et al., 2000). ROT üretiminin gerçekleştiği bir diğer organel de mitokondridir. Ancak mitokondrinin aynı zamanda, bitkilerde programlanmış hücre ölümünün temel düzenleyicisi olduğu ve mitokondride artan ROT düzeyinin programlı hücre ölümünü tetikleyebileceği gösterilmiştir (Lam et al., 2001).

ROT giderici mekanizmalar hem mitokondride hem de kloroplastta bulunmaktadır. Buna karşın, redoksa duyarlı transkripsiyon faktörlerine sahip olması muhtemel olan nukleusun ROT giderici özellikleri hakkında az şey bilinmektedir. H₂O₂ hücrelere akuaporin proteinleri aracılığıyla taşınabildiğinden, hücrenin spesifik bir organelinde (örneğin stres boyunca kloroplastta veya patojen saldırısı sırasında apoplastta) üretilen ROT, diğer hücrel kompartmanları etkileyebilmekte, bunların ROT giderici özelliklerini baskılayabilmekte ve stres, patojen saldırısı veya programlı

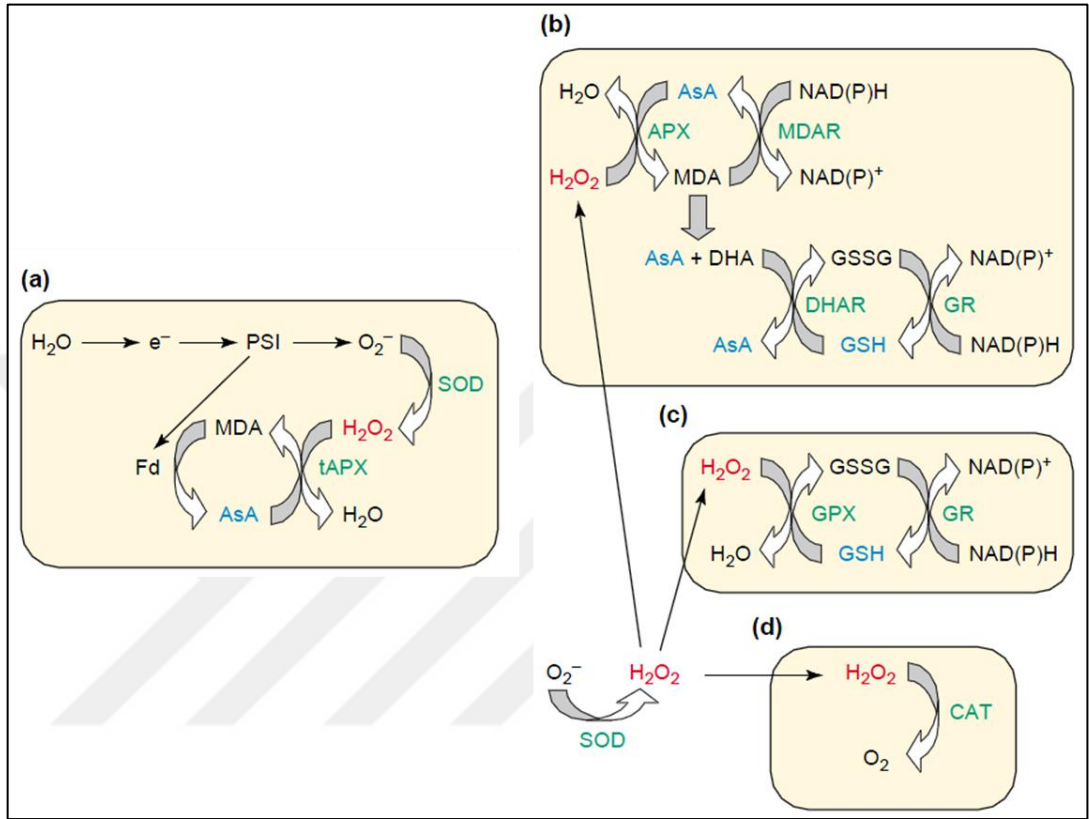
hücre ölümü süresince gen ekspresyon mekanizmalarını değiştirebilmektedir (Delaunay et al., 2000). Bu varsayımı destekler nitelikte, kloroplastta ROT üretiminin artmasına sebep olan stres koşulları, sitozolik ve kloroplastla ilişkili olmayan ROT giderici mekanizmaları indüklemekte ve apoplastta ROT üretimi patogenez tepki proteinlerinin üretimini indüklemektedir. Mitokondri ve çekirdek programlı hücre ölümünün aktivasyonu ile ilişkili olduğundan, stres veya patojen saldırısı durumunda bu organellerde söz konusu olan ROT düzeylerinin, anormal programlı hücre ölümü aktivasyonlarının önlenmesi açısından kontrol altında tutulması gerekmektedir (Lam et al., 2001). Bu nedenle askorbat-glutasyon döngüsü aracılığıyla sitozol ve CAT aktivitesi aracılığıyla peroksizomlar, stres veya normal metabolizma süresince farklı hücre kompartmanlarında meydana gelen genel ROT düzeylerinin kontrolünde tampon bölge işlevi üstlenebilir (Mittler, 2002).

ROT metabolizmasında peroksizomların önemli yere sahip olduğu görülmektedir. Peroksizomlar CAT aracılığıyla ROT detoksifikasyonu sağlamanın yanı sıra, glikolat oksidaz ve yağ asitlerinin β -oksidasyonu aracılığıyla ROT üretiminin yapıldığı bölgeleridir. Peroksizomlar ayrıca, nitrik oksit (NO) sentezinin gerçekleştiği yerlerden biri olabilir (Corpas et al., 2001). Hayvan hücrelerinde NO, yağ asidi β -oksidasyonunu aktive etmekte ve hücrelerde ROT üretimini artırmaktadır. Bitkilerde ise NO'nun ROT tarafından indüklenen hücre ölümü ile ilişkili olduğu gösterilmiştir ve patojenlere karşı verilen tepkilerin en önemli düzenleyicisi olduğu bilinmektedir (Grant and Loake, 2000).

Neredeyse tüm hücrel kompartmanlarda etkin olan SOD enzimi kloroplastlardaki su-su döngüsünde kloroplast, sitozol, mitokondri, apoplast ve peroksizomlardaki askorbat – glutasyon döngüsünde, CAT ise peroksizomlarda bulunmaktadır (Şekil 3.2). Askorbat-glutasyon döngüsünün neredeyse tüm hücrel kompartmanlarda bulunması ve APX'in yüksek H_2O_2 afinitesine sahip olması, bu döngünün ROT düzeyinin kontrolünde önemli rol oynadığını göstermektedir. CAT yalnızca peroksizomlarda bulunsa da, yüksek düzeyde ROT üretiminin gerçekleştiği stres koşulları boyunca ROT detoksifikasyonu için büyük öneme sahiptir (Willekens et al., 1997).

Su-su döngüsü indirgeyici enerjisini doğrudan fotosentetik aparatlardan almaktadır. Bu nedenle bu döngü enerji sağlama yolu açısından otonomdur. Ancak normal metabolizma ve stres boyunca, fotosentetik aparatlar baskılandığı veya zarar

gördüğünde askorbat-glutatyon döngüsü aracılığıyla ROT'nin giderilmesi için indirgeyici enerji kaynaklarının ne olduğu tam olarak bilinmemektedir. CAT aktivite göstermek için indirgeyici ajana ihtiyaç duymadığından, hücrelerin redoks durumuna karşı duyarlı olmayabilir (Mittler, 2002).



Şekil 3.2. Bitkilerde reaktif oksijen türlerinin giderilmesi (a) Su-su döngüsü; (b) Askorbat-glutatyon döngüsü; (c) Glutatyon peroksidaz döngüsü (d) Katalaz (Mittler, 2002)

Askorbik asit ve glutatyon gibi kloroplast ve diğer organellerde yüksek konsantrasyonlarda bulunan antioksidanlar, bitkilerin oksidatif strese karşı savunmasında çok önemlidir. İndirgenmiş peroksida askorbik asit ve glutatyon oranının yüksek olmasının, hücrelerde düzenli bir ROT giderici aktivite için gerekli olduğu düşünülmektedir. Bu oran, indirgeyici olarak NADPH kullanan glutatyon redüktaz (GR), monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR) ve dehidroaskorbat redüktaz (DHAR) tarafından sağlanmaktadır (Noctor and Foyer, 1998a). Bunlara ek olarak, farklı oksidanlar arasındaki genel denge de sıkı bir şekilde kontrol altında olmalıdır. Kloroplastlarda glutatyon sentezinin artışı, kloroplastların genel redoks durumunu değiştirerek, hücrelerin korumaktan çok zarar görmesine sebep olabilmektedir. Farklı antioksidanların yükseltgenme-indirgenme oranlarının da, ROT

giderici mekanizmaların düzenlenmesi için sinyal işlevi görebileceği bildirilmiştir (Karpinski et al., 1997).

ROT üretiminin önlenmesi, giderilmesi kadar önemlidir. Birçok abiyotik stres etmeni ROT üretim oranını artırdığından, stres koşullarının bitki metabolizması üzerindeki etkilerinin önlenmesi veya hafifletilmesi, ROT üretimi riskini azaltacaktır. Stres koşulları boyunca ROT üretimini azaltabilecek mekanizmalar arasında; yaprak hareketleri veya kıvrılması, farklılaşmış epidermis gelişimiyle stomaların özel yapılar arasında saklanması gibi anatomik adaptasyonlar, C₄ ve CAM (Crassulaceae asit) metabolizması gibi fizyolojik adaptasyonlar, fotosentetik araçlar ve bunların duyargalarını, ışık kalitesi ve yoğunluğuna göre yeniden düzenleyen veya fotosentezi tamamen baskılayan moleküler mekanizmalardır (Mittler, 2002).

ROT üretimi, alternatif oksidazlar (AOX) adı verilen enzimler tarafından kloroplast ve mitokondri elektron taşıma zinciri elektronlarının alternatif olarak kanallanmasıyla da azaltılabilmektedir. AOX'ler elektron taşıma zincirindeki elektronları, oksijenin suya indirgenmesinde kullanabilmektedir. Böylece, elektronların oksijeni süperoksit radikale indirgememesinin engellenmesi ve ROT üretiminin substratı konumundaki O₂'nin genel düzeyinin azaltılması mekanizmaları aracılığıyla, ROT üretimini azaltmaktadırlar. Mitokondride AOX düzeyinin azalmasının, bitkilerin oksidatif strese olan duyarlılığını artırdığı görülmüştür (Maxwell et al., 1999).

3.4. Reaktif Oksijen Türlerinin Biyotik ve Abiyotik Stres Koşullarıyla İlişkisi

Bitkilerin patojen saldırılarına karşı savunmasında ROT merkezi bir rol üstlenmektedir. Bu süreç boyunca ROT, bitki hücreleri tarafından hücre zarına bağlı NADPH oksidazların, hücre duvarına bağlı peroksidazların ve apoplasttaki amin oksidazların enzimatik aktivitesinin artmasıyla üretilmektedir (Grant and Loake, 2000). Saldırıya verilen tepki boyunca üretilen H₂O₂, (doğrudan veya süperoksit dismutasyonu sonucu) salisilik asit (SA) ve nitrik oksitle (NO) birlikte hücrelere difüze olarak, programlı hücre ölümü dahil birçok bitkisel savunma mekanizmasının devreye girmesini sağlamaktadır. Bu tepki boyunca bitki büyüme düzenleyicileri olan SA ve NO tarafından APX üretimi posttranskripsiyonel olarak baskılanmakta ve CAT üretimi kararlı hal mRNA düzeyinde aşağı regüle edilmektedir (Klessig et al., 2000). Böylelikle bitki daha fazla ROT üretirken bir yandan da kendi H₂O₂ giderme

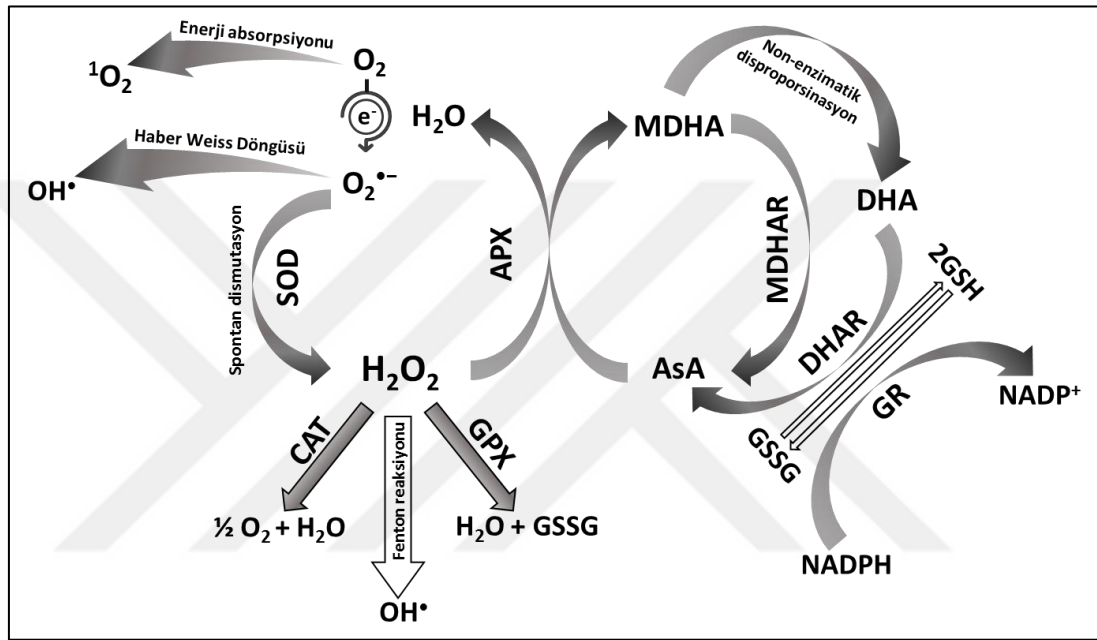
kapasitesini azaltmaktadır. Bunun sonucunda aşırı miktarda ROT birikimi gerçekleşmekte ve programlı hücre ölümü aktive olmaktadır. ROT giderici mekanizmaların ve NO sentezinin baskılanmasının, programlı hücre ölümü aktivasyonu açısından çok önemlidir (Delledonne et al., 2001).

Programlı hücre ölümü ortaya çıktığında ROT'nin üstlendiği rolün, abiyotik streslerde tam tersi olduğu görülmektedir. Bu süreçler boyunca ROT; hücrelerde kararlı hal ROT düzeyini azaltan antioksidan enzim aktiviteleri gibi ROT giderici mekanizmaları teşvik etmektedir. Biyotik ve abiyotik stresler boyunca ROT'nin işlevlerindeki farklılıklar SA ve NO gibi hormonların etkisinden, çeşitli sinyal izyolları arasındaki çapraz iletişimden veya farklı stres etmenleri boyunca üretilen ROT'nin kararlı hal düzey farklılıklarından kaynaklanabilmektedir. Biyotik ve abiyotik stresler süresince ROT metabolizmasında görülen bu farklılık; abiyotik stres altındayken biyotik saldırıya uğrayan bir bitkinin, ROT üretme ve giderme oranını nasıl düzenlediği sorusunu ortaya koymaktadır. Çok yüksek oranda CAT üreten bitkilerin patojen enfeksiyonuna karşı daha az dayanıklılık sergilediği görülmüştür (Polidoros et al., 2001).

3.5. Reaktif Oksijen Türlerinin Giderilmesinde Antioksidan Savunma Mekanizması

Daha önce de değinildiği gibi; bitkilerin aşırı sıcaklık, ağır metaller, kuraklık, tuzluluk, hava kirliliği, besin maddesi eksikliği gibi istenmeyen çevresel koşullara maruz kalması 1O_2 , $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 ve OH^{\cdot} gibi ROT'nin üretimini artırabilmektedir (Şekil 3.3). Bu toksik oksijen ara ürünlerinden korunmak amacıyla bitki hücreleri kloroplast, mitokondri ve peroksizom gibi organellerde, antioksidan savunma sistemlerinden yararlanmaktadır. Hücresel antioksidan mekanizmaların çeşitli stres etmenlerine karşı korunmadaki önemi birçok çalışmayla ortaya konmuştur (Tuteja, 2007; Khan and Singh, 2008). ROT'nin toksik etkilerinin giderilmesinde görev alan antioksidan savunma mekanizmasının bileşenleri enzimatik ve enzimatik olmayan sistemlerdir. Enzimatik antioksidanlar arasında süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX), glutatyon peroksidaz (GPX), glutatyon redüktaz (GR), glutatyonS-transferaz (GST), dehidroaskorbat redüktaz (DHAR), monodehidroaskorbat redüktaz (MDAR), tiyoredoksin peroksidaz (TPX), alternatif oksidaz (AOX), peroksiredoksin (PrxR/POD) vb. sayılabilir (Apel and Hirt, 2004; Mittler et al., 2011). Enzimatik olmayan antioksidan sistem glutatyon (GSH), askorbik

asit (AsA) (suda çözünenler); karotenoidler, tokoferoller [α -tokoferol (E vitamini)] (yağda çözünenler) ve sitokrom f (Cyt f), flavanonlar, antosiyaninler (fenolik bileşikler) gibi çeşitli indirgeyici bileşiklerden oluşmaktadır, (Mittler et al., 2004; Gill and Tuteja, 2010). Her hücresel kompartman, belli bir reaktif oksijen türünü detoksifiye eden birden fazla enzimatik aktivite içermektedir. Örneğin sitozolde, H_2O_2 giderici olarak en az üç farklı enzim (APX, GPX ve PrxR) bulunmaktadır (Suzuki and Mittler, 2006).



Şekil 3.3. Reaktif oksijen türleri ve antioksidan savunma mekanizması

3.5.1. Antioksidanların Eylem Düzeyleri

Canlı sistemlerde antioksidan savunma sistemini oluşturan antioksidan moleküller, farklı düzeylerde etki göstermektedir. Bunlar radikallerin önleniği, giderildiği ve radikallerin yol açtığı hasarların onarıldığı düzeyler olarak sayılabilir (Ighodaro and Akinloye, 2018). Bu temelde antioksidanlar birinci, ikinci, üçüncü ve dördüncü basamak savunma antioksidanları olarak sınıflandırılabilir.

Birinci basamak savunma antioksidanları genellikle hücrelerde serbest radikallerin veya ROT'nin oluşumunu baskılayan ya da önleyen antioksidanlar grubudur. Serbest radikale dönüşme potansiyeli olan bir molekülün veya diğer radikallerin üretilmesine yol açabilen serbest radikalleri, oldukça hızlı bir şekilde nötralize edebilmektedirler. Anahtar roldeki antioksidan enzimler olan SOD, CAT ve GPX bu sınıfın en önemli temsilcileri arasındadır. Bu enzimler sırasıyla süperoksit

radikalini dismutate etmekte, hidrojen peroksitleri parçalamakta ve hidroperoksitleri zararsız moleküllere (H_2O_2 /alkol ve O_2) dönüştürmektedir. Bu sınıfta ayrıca transferin ve seruloplazmin gibi sırasıyla demir ve bakırı şelatlayarak veya tecrit ederek, serbest radikal oluşumunu önleyebilen proteinler de yer almaktadır.

İkinci basamak savunma antioksidanları, genellikle uzaklaştırıcı veya giderici antioksidanlar olarak tanımlanmaktadır. Aktif radikelleri uzaklaştırarak zincirlerin başlamasını önlemekte ve zincir çoğalma reaksiyonlarını kırmaktadırlar. Serbest radikallere elektron vererek onları nötralle etmekte veya gidermekte, böylece süreçteki serbest radikallerin zarar verici etkilerinin azalmasını sağlamaktadırlar. Oluşan bu yeni ürünler kolayca nötralle edilebilmekte ve bu gruptaki diğer antioksidanlarca tamamen zararsız hale getirilebilmektedir. Askorbik asit, ürik asit, glutatyon gibi hidrofilik ve alfa tokoferol (E vitamini), ubikitinol gibi lipofilik antioksidanlar bu kategoridedir.

Üçüncü basamak savunma kategorisindeki antioksidanlar, serbest radikal zararı oluşuktan sonra devreye girmektedir. Bunlar biyomoleküllerde serbest radikallerin oluşturduğu hasarları onaran ve zarar görmüş hücre zarını yeniden yapılandıran *de novo* enzimlerdir. Hasarlı DNA, protein ve lipitleri onaran enzim gruplarıdır. Bu enzimler okside olmuş veya zarar görmüş protein, DNA ve lipitleri tanıyıp, parçalayıp, ortadan kaldırarak; dokular için toksik olabilecek birikmeleri önlerlemekte ve böylece bir çeşit temizlik görevi yapmış olmaktadır. DNA tamiri enzim sistemleri (polimerazlar, glikozilazlar ve nükleazlar), proteolitik enzimler (proteinazlar, proteazlar ve peptidazlar) bunlara örnek olarak verilebilir.

Dördüncü basamak savunma antioksidanlarının eylemi, serbest radikallerin üretimi ve reaksiyonları için gerekli olan sinyallerden yararlanarak, bu serbest radikallerin oluşumunu veya reaksiyonlarını önlemeyi hedefleyen bir adaptasyon mekanizması temelindedir. Oluşan serbest radikalden üretilen sinyal, uygun antioksidanın üretilmesini ve doğru bölgeye taşınmasını uyarmaktadır (Niki, 1993).

3.5.2. Reaktif Oksijen Türlerinin Giderilmesinde Antioksidan Enzimler

Bitkilerin temel enzimatik ROT uzaklaştırma mekanizmalarının başında gelen süperoksit dismutaz (SOD), askorbat peroksidaz (APX), katalaz (CAT) ve glutatyon peroksidaz (GPX) radikal saldırılarına karşı biyolojik sistemlerin hem yaşamsal hem de öncelikli antioksidan koruyucu güçleridir. SOD, su-su döngüsü, AsA-GSH

döngüsü, GPX ve CAT işbirliği içinde ROT giderici izyollarının temelini oluşturmaktadır (Willekens et al., 1997; Dixon et al., 1998; Miyake, 2010). Bu ortaklaşa koruyucu girişim birinci basamak antioksidan savunmadır ve sürece dahil olan antioksidanlar birinci basamak savunma antioksidanları olarak da anılmaktadır. Bu nedenle söz konusu antioksidanların rolü ve etkinliği, antioksidanların tüm savunma stratejisi açısından çok önemli ve önceliklidir (Ighodaro and Akinloye, 2018).

Tablo 3.1. Bazı antioksidan enzimlerin katalizlediği reaksiyonlar

Antioksidan enzim	Enzim kodu	Katalizlediği reaksiyon
Süperoksit dismutaz (SOD)	EC 1.15.1.1	$O_2^{\cdot-} + O_2^{\cdot-} + 2H^+ \rightarrow 2H_2O_2 + O_2$
Katalaz (CAT)	EC 1.11.1.6	$H_2O_2 + H_2O_2 \rightarrow 2H_2O + O_2$
Askorbat peroksidaz (APX)	EC 1.11.1.11	$H_2O_2 + AsA \rightarrow 2H_2O + DHA$
Glutasyon peroksidaz	EC 1.11.1.9	$H_2O_2 + 2GSH \rightarrow 2H_2O + GSSG$
Glutasyon redüktaz	EC 1.6.4.2	$GSSG + NAD(P)H \rightarrow 2GSH + NAD(P)^+$
Dehidroaskorbat redüktaz	EC 1.8.5.1	$DHA + 2GSH \rightarrow AsA + GSSG$
Monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR)	EC 1.6.5.4	$MDHA + NAD(P)H \rightarrow AsA + NAD(P)^+$

SOD, APX ve CAT aktiviteleri arasındaki denge, bitkilerde hidrojen peroksit ve süperoksit radikallerinin kararlı hal düzeylerinin sürdürülmesi için kritik olduğundan, ROT homeostazisinin sağlanması açısından oldukça önemlidir (Fang and Xiong, 2015). Bu dengenin, Haber-Weiss veya Fenton reaksiyonları aracılığıyla yüksek derecede toksik olan hidroksil radikalının oluşumunun önlenmesi açısından önemli olduğu düşünülmektedir (Asada, 2006). Dokularda metabolizma veya hücrel reaksiyonlar sonucu üretilen süperoksit radikali, SOD tarafından katalitik olarak hidrojen peroksit ve moleküler oksijene dönüştürülmektedir. H_2O_2 birikimi arttığında doku ve hücreler için toksik düzeye ulaşmaktadır. Ayrıca Fe^{+2} varlığında Fenton reaksiyonuyla hidroksil radikaline dönüşmektedir. Bunu önlemek amacıyla peroksizomlarda bol miktarda bulunan katalaz, hidrojen peroksiti su ve moleküler oksijene parçalayarak ortaya çıkan serbest radikal zararını azaltmaktadır. Ancak katalaz mitokondride bulunmadığından, hidrojen peroksitin suya ve lipit peroksitlerin karşılık gelen alkollerine indirgenmesi, glutasyon peroksidaz (GPX) tarafından sağlanmaktadır. APX ve CAT enzimlerinin H_2O_2 için farklı afiniteleri (sırasıyla μM ve mM aralığında) olması, bu enzimlerin iki farklı H_2O_2 giderici enzim sınıfına dahil olduğunu göstermektedir. APX sinyal iletimi için ROT'nin hassas düzenlemesiyle ilişkiliyken, CAT ise stres boyunca üretilen aşırı ROT'nin giderilmesinden sorumlu olabilir (Mittler, 2002).

Reaktif oksijen türlerini gideren ve üreten çeşitli mekanizmalar arasındaki bazı karmaşık ilişkiler, transgenik bitkilerde ROT detoksifiye edici mekanizmaların baskılanmasıyla ortaya çıkarılmıştır. APX üretimi baskılanmış bitkiler SOD, CAT ve GR'yi indükleyerek, APX'in kaybını telafi etmeye çalışırken; CAT üretimi baskılanmış bitkilerde de APX, GPX ve mitokondriyal AOX indüklenmiştir (Rizhsky et al., 2002; Willekens et al., 1997). CAT ve APX enzimlerinin, birbirinin eksikliğini tam olarak telafi edememekte olduğu, APX ve CAT düzeyleri azaltılmış bitkilerin çevresel stresler ve patojen saldırısına karşı duyarlı hale gelmiş olmaları sonucu ortaya konmuştur (Mittler et al., 1999). İlginç bir şekilde, APX ve CAT aktiviteleri baskılanmış bitkilerin, en azından belli bazı çevresel koşullar altında; APX ve CAT düzeyleri azaltılmış bitkilere kıyasla oksidatif strese karşı daha az duyarlı olduğu görülmüştür. Bu bitkilerde fotosentetik aktivitenin azalmış, kloroplast AOX üretiminin artmış, oksidatif ve redüktif pentoz-fosfat izyolu ve MDAR genlerinin ekspresyonlarının artmış olması; ROT üretiminin önlenerek, askorbik asit aracılığıyla enzimatik olmayan H_2O_2 detoksifikasyonunun artırılmak istenmesiyle ilişkilendirilmiştir (Rizhsky et al., 2002).

3.5.2.1. Süperoksit dismutaz (SOD)

Bir metaloenzim olan süperoksit dismutaz (EC 1.15.1.1) tüm aerobik organizmalarda, ROT kaynaklı oksidatif strese açık olan tüm hücre içi kompartmanlarda bulunan en güçlü ve etkili antioksidan enzimdir. İlk olarak, genetik ve biyokimyasal açıdan farklı 6 ayrı izoenzimle mısır bitkisinde belirlenmiştir (Scandalios, 1993). Çeşitli çevresel streslerin sonucu oluşan yüksek düzeydeki ROT'nin toksik etkilerine karşı birinci basamak savunma sağlayan SOD enziminin bitki stres toleransındaki önemi büyüktür. SOD enzimleri, süperoksit anyonunun hidrojen peroksit ve moleküler oksijene dismutasyonunu katalizleyerek, bu zararlı molekülü daha etkisiz hale getirmektedir. Bir $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 'e indirgenirken; diğeri O_2 'ye oksitlenmektedir. Böylece Haber–Weiss reaksiyonu aracılığıyla OH^{\cdot} oluşumu riski azaltılmış olmaktadır. Bu reaksiyon, spontan dismutasyona kıyasla 10000 kat daha hızlı gerçekleşmektedir (Gill and Tuteja, 2010). Abiyotik stres etmenlerinden kaynaklanan oksidatif stresle mücadele sırasında yukarı regüle edilebilen SOD aktivitesi, bitkilerin hayatta kalması açısından kritik role sahiptir.

Bir metaloenzim olan SOD, aktivitesi için bir metal kofaktöre gereksinim duymaktadır. Gerekli olan metal iyonuna bağlı olarak, enzimin çeşitli formları

mevcuttur (Fridavich, 1995). Söz konusu metal iyonları demir (Fe), çinko (Zn), bakır (Cu) ve mangan (Mn)'dir. Bu nedenle SOD'lar metal kofaktörlerine göre üç form olarak sınıflandırılmaktadır. Farklı hücrel kompartmanlarda bulunan bu enzimler aktif bölgelerindeki metal iyonuna göre bakır/çinko (Cu/Zn-SOD), mangan (Mn-SOD) ve demir (Fe-SOD) içeren SOD enzimleridir (Mittler, 2002). Aktif merkezinde Ni içeren başka formda bir SOD enzimi, *Streptomyces*'te keşfedilmiştir (E. J. Kim et al., 1996). *A. thaliana* genomunda üç Fe-SOD geni (*FSD1*, *FSD2* ve *FSD3*), üç Cu/Zn-SOD geni (*CSD1*, *CSD2* ve *CSD3*), ve bir Mn-SOD geni (*MSD1*) olduğu bildirilmiştir (Kliebenstein et al., 1999). SOD izoenzimlerinin aktivitesi negatif boyama ile belirlenebilmekte, tanımlamaları ise KCN ve H₂O₂'ye olan duyarlılıkları temelinde yapılabilmektedir. Fe-SOD KCN'ye dayanıklı, H₂O₂'ye ise duyarlıdır (Gill and Tuteja, 2010). Bu izoenzimlerin hücre içi dağılımı da farklılık göstermektedir. Mn-SOD prokaryotların yanı sıra ökaryot hücrelerinin mitokondrilerinde ve peroksizomların matrisinde bulunmaktadır (Del Río et al., 2003). Cu/Zn-SOD ise daha çok ökaryotlarda, bazı izoenzimler bitki hücrelerinde ise sitozolik fraksiyonlarda, bunun yanı sıra kloroplast ve peroksizomlarda bulunmaktadır (Del Río, 2002; Karuppanapandian et al., 2011). Yaygın olarak prokaryotlarda bulunan Fe-SOD, bazı bitkilerin kloroplastlarıyla ilişkili olmaktadır (Alscher, 2002). Prokaryotik Mn-SOD ve Fe-SOD ile ökaryotik Cu/Zn-SOD enzimleri dimer; mitokondri Mn-SOD enzimleri ise tetramerdir. *Citrillus vulgaris* bitkisinin peroksizomları ve glikoksizomlarında, Cu/Zn- ve Mn-SOD aktivitelerine rastlanmıştır (Sandalio and Del Río, 1988). SOD enziminin tüm formları çekirdekte kodlanmakta ve hücre içi kompartmanlara bir amino terminal hedeflendirme sekansı tarafından yönlendirilmektedir.

Çeşitli SOD formları farklı bitkilerden klonlanmıştır (Gill and Tuteja, 2010). Farklı SOD enzimlerini yüksek miktarda ifade eden, abiyotik strese dayanıklı transgenik bitkilerin üretimiyle ilgili birçok çalışma mevcuttur. Fotooksidatif stres altındaki buğdayların Mn-SOD'u yüksek oranda ifade eden protoplastlarında daha az oksidatif zarar oluşmuş, SOD ve GR aktivitelerinde önemli artış gerçekleşmiştir. Mn-SOD ifadesi yüksek olan transgenik *Arabidopsis*'te tuzluluk toleransı artmıştır. Mn-SOD aktivitesinin yanı sıra Cu/Zn-SOD, Fe-SOD, CAT ve POD aktivitelerinin de kontrole göre yüksek olduğu görülmüştür. Abiyotik stres toleransı birden çok genle ilişkili bir özellik olduğundan SOD aktivitesinin değiştirilmesi, stres dayanımı ile

ilişkili diğer enzimlerin ekspresyonlarının artmasına sebep olabilmektedir (Ahmad et al., 2010).

3.5.2.2. Katalaz (CAT)

Katalazlar (EC 1.11.1.6) neredeyse tüm canlı dokularda bulunan tetramerik enzimlerdir. Kofaktör olarak demir veya manganı kullanana CAT, H₂O₂'nin suya ve moleküler oksijene degradasyonunu ya da indirgenmesini katalizleyerek, SOD tarafından başlatılan detoksifikasyon sürecini sürdürmektedir (Chelikani et al., 2004). Genellikle peroksizomlarda yer alan bu enzimler, hücrelerde yüksek düzeylerde bulunmaktadır. Stres koşulları boyunca ROT detoksifikasyonunda vazgeçilmez olan enzimlerdendir. Yüksek verimli bir enzim olan CAT, tüm enzimler arasında en yüksek turnover sayısına sahip olanlardan biridir. Kısa süre içerisinde milyonlarca hidrojen peroksit molekülünü yıkabilmektedir. Bir CAT molekülü dakikada ≈6 milyon H₂O₂'yi, H₂O ve O₂'ye dönüştürebilmektedir (Garg and Manchanda, 2009). CAT peroksizomlarda yağ asitlerinin β-oksidasyonu, fotorespirasyon ve pürin katabolizması ile ilişkili oksidazlarca üretilen hidrojen peroksitin giderilmesinde önemli bir enzimdir.

Bitki katalazları üç sınıfa ayrılabilir. Sınıf I katalazlar en çok fotosentetik dokularda bulunmaktadır ve fotorespirasyon boyunca üretilen H₂O₂'nin giderilmesiyle ilişkilidir. Sınıf II katalazlar vasküler dokularda yüksek oranda üretilmektedir ve biyolojik rolleri tam olarak bilinmese de, lignifikasyonla ilişkili olabilecekleri düşünülmektedir. Sınıf III katalazlar tohumlarda ve genç bitkilerde yüksek düzeylerde mevcuttur ve aktiviteleri glikozomlardaki glikozilat döngüsündeki yağ asidi degradasyonunda üretilen aşırı H₂O₂'nin uzaklaştırılmasıyla ilişkilidir (Willekens et al., 1994). Stres koşulları altında peroksizomların sayısı artmakta ve sitozolden difüze olan H₂O₂ burada giderilmektedir (Lopez-Huertas et al., 2000). Tüm bu sebeplerden H₂O₂'yi doğrudan dismute edebilen katalazlar, stres boyunca ROT detoksifikasyonu için vazgeçilmez enzimlerdir (Van Breusegem et al., 2001).

Birçok bitkide çoklu katalaz izoenzim formları mevcuttur ve CAT izoenzimleri yüksek bitkilerde kapsamlı olarak çalışılmıştır (Ahmad et al., 2010). Örneğin *H. vulgare*'de iki (Azevedo et al., 1998), *Arabidopsis*'te altı (Frugoli et al., 1996), ayçiçeği kotiledonlarında dört (Azpilicueta et al., 2007) adet izoenzim bildirilmiştir. Mısırdaki ayrı kromozomlarda, farklı ekspresyona uğrayan ve bağımsız olarak düzenlenen adet 3 izoform (*CAT1*, *CAT2* ve *CAT3*) bulunmaktadır (Scandalios, 1990).

CAT1 ve *CAT2* peroksizomlarda ve sitozolde bulunurken; *CAT3* mitokondride yer almaktadır. CAT izoenzimlerinin geçici ve mekansal olarak düzenlendiği ve ışığa farklı tepkiler verebildikleri gösterilmiştir (Skadsen et al., 1995).

CAT H_2O_2 'yi doğrudan dismute edebilmenin dışında, metil hidrojen peroksit (MeOOH) gibi başka peroksitlerle de reaksiyona girebilmekte (Ali and Alqurainy, 2012); metanol, etanol, formaldehit, formik asit ve fenoller gibi hidrojen donörleriyle de verimli tepkime gerçekleştirerek, bu substratları okside edebilmektedir (Ighodaro and Akinloye, 2018). Düşük miktarlardaki H_2O_2 hücre çoğalması sinyali, hücre ölümü, karbohidrat metabolizması, mitokondri işlevi gibi bazı fizyolojik süreçlerin düzenlenmesinde rol oynasa da (Dröge, 2002); yüksek konsantrasyonlarda hücreler için zararlı olmaktadır (Ercal et al., 2005). Bu nedenle katalazın hücrelerde H_2O_2 konsantrasyonunu etkin bir şekilde sınırlayabilmesi, en önemli antioksidan savunma enzimlerinden olmasının yanı sıra yukarıda bahsedilen fizyolojik süreçlerdeki öneminin de altını çizmektedir.

Escherichia coli katalazı H_2O_2 'ye bitki katalazına daha yüksek afinite göstermektedir. Tütünde *E. coli* katalaz geni ve domates *rbcS3C* promotörü ile kloroplast transformasyonu, APX'in kloroplastta inaktivasyonuna rağmen, yüksek ışık yoğunluğunda kuraklık stresinin sebep olduğu fotooksidasyona karşı bitkinin dayanıklılığını etkin bir şekilde artırmıştır (Shikanai et al., 1998). *E. Coli* katalazını ifade eden transgenik tütün bitkilerinde klorofil hasarının görülmediğini bildirmiştir (Miyagawa et al., 2000). Aynı genin CaMV35S promotörü altında yüksek miktarda ifade edildiği transgenik çeltik bitkileri 250 mM tuz konsantrasyonuna kadar dayanıklılık kazanmış ve CAT aktivitesi, transgenik olmayan bitkilerden 1.5-2.5 kat daha fazla elde edilmiştir (Nagamiya et al., 2007).

3.5.2.3. Askorbat peroksidaz (APX)

Askorbat peroksidaz (EC 1.11.1.1) enziminin bitkilerde ve diğer organizmalarda ROT'nin giderilmesi ve hücrelerin korunmasında en temel rollerden birini üstlendiği düşünülmektedir (Kangasjärvi et al., 2008). Su-su ve askorbat-glutatyon döngülerinde H_2O_2 'nin suya indirgenerek giderilmesinde görev alan APX, elektron donörü olarak askorbik asitten yararlanmaktadır.

APX ailesi en az beş farklı izoformdan oluşmaktadır. Bunlar arasında tilakoit (tAPX) ve glioksizom (gmAPX) membran formları, kloroplast stroma çözünebilir

formu (sAPX), sitozol formu (cAPX) ve apoplastik form gibi farklı izozimler sayılabilir (Noctor and Foyer, 1998). APX'in kloroplastik izoformu oldukça dayanıksızdır ve AsA yokluğunda yarı ömrü 30 saniyeden azken, sitozolik formunun yarı ömrü 40-60 dakikadır (Miyake and Asada, 1992). tAPX ise stres koşulları altında nanomolar düzeylerde H₂O₂ tarafından inhibe edilmektedir (Miyake and Asada, 1996). APX enziminin H₂O₂ afinitesi (μ M aralığı), CAT ve POD enzimlerine göre (mM aralığı) daha yüksek olduğundan, ROT yönetiminde daha yaşamsal role sahip olabilir veya ROT sinyal iletiminin hassas modülasyonundan sorumlu olabilir (Ahmad et al., 2010).

Fasulye yapraklarında Fe uygulaması sonucu mRNA ve protein olarak incelenen cAPX ekspresyonun indüklendiği görülmüştür (Pekker et al., 2002). Sitozol *APX1* geninin kuraklık ve sıcaklık stresi kombinasyonuna karşı korunmada temel rol üstlendiği bildirilmiştir (Koussevitzky et al., 2008). cAPX1'lerin ışığa ve oksidatif strese karşı daha duyarlı olduğu gösterilmiştir (Davletova et al., 2005). Cu/ZnSOD ve APX genlerinin transfer edildiği transgenik tatlı patates bitkilerinde bu genlerin ekspresyonunun indüklenmesi sonucu, kloroplast APX aktivitesinin transgenik olmayan bitkilere kıyasla onbeş kat yüksek olduğu gözlemlenmiştir (Kwon et al., 2002). Yalnızca APX'i ifade eden bitkilerin, APX ve SOD'u birlikte ifade eden bitkilerden daha yüksek APX aktivitesine sahip olmasına karşın, daha az toleransa sahip olmaları nedeniyle, bitkilere stres toleransı sağlayan eşik bir APX değeri olduğu ve daha yüksek değerlerin toleransı artırmadığı sonucuna varılmıştır.

3.5.2.4. Guaiakol peroksidaz (POD)

Guaiakol peroksidazlar (EC 1.11.1.7) hücre duvarı çapraz bağlanması, lignin ve suberin üretimi, oksin metabolizması, patojenlere karşı savunma ve fiziksel stres etmenleriyle mücadele gibi çeşitli işlevlerle ilişkili çok sayıda proteinden oluşan (Van Doorn and Ketsa, 2014) ve hidrojen peroksidin düşük düzeylerde tutulmasına katkı sağlayan, yalnızca bitkilerde bulunan sınıf III peroksidazlar arasında yer almaktadır (Mathé et al., 2010). Bitki peroksidazları, prostetik grup olarak ferriprotoporfirin IX içeren glikoproteinlerdir. Hidrojen peroksit veya oksijen varlığında birçok hücrenel bileşenin oksidasyonunu gerçekleştirebilen bu enzimler, yaygın olarak kullanılan elektron donörü guaiakolden dolayı, guaiakol peroksidaz olarak adlandırılmaktadır (Vianello et al., 1997).

POD, öncelikli olarak aromatik elektron donörlerini okside ederek hidrojen peroksite giderilmesinde rol oynamaktadır. İki adet yapısal Ca^{2+} iyonu içeren bu enzimler, stres koşulları altında oksijenin reaktif ara formlarını ve peroksi radikallerini etkin bir şekilde giderebilen stres enzimleri olarak kabul edilmektedir (Schuller et al., 1996). Bitkilerden izole edilen POD dizilim ve fizyolojik işlevler bakımından ele alındığında, APX'ten ayırt edilebilmektedir. POD, indol-3-asetik asiti (IAA) ayrıştırmakta, aynı zamanda lignin sentezinde ve H_2O_2 'yi kullanarak biyotik stres etmenlerine karşı savunmada roller üstlenmektedir. Genellikle guaiakol ve piragalol gibi aromatik elektron vericileri tercih eden POD; askorbatı, guaiakolün yaklaşık %1'i oranında okside etmektedir (Asada, 1999).

POD izozimleri çoğunlukla, APX'in bulunmadığı vakuollerde yer almaktadır. Vakuol, POD reaksiyonlarında elektron donörü olarak kullanılacak fenolik bileşikler içermektedir (Yamasaki and Grace, 1998). Hücre duvarlarında bulunan POD izozimlerinin savunmaya yönelik işlevlerle ilişkili oldukları düşünülmektedir (Durner and Klessig, 1995). Bazı POD izozimleri sitozolde bulunmakta fakat APX'ten farklı olarak organellerde rastlanmamaktadır (Shigeoka, 2002).

POD aktivitesi bitki türü ve stres koşullarına bağlı olarak değişmektedir. Cd stresine maruz kalan *T. aestivum* (Milone et al., 2003), *A. thaliana* (Cho and Seo, 2005) ve *C. demersum* (Aravind and Prasad, 2003) bitkilerinde aktivitenin arttığı görülmüştür. Tuz stresi altındaki *V. radiate* (Panda, 2001) ve *O. sativa* (Yamane et al., 2009) bitkilerinin yaprak ve kök dokularında POD aktivitesinin arttığı görülmüştür.

3.5.2.5. Glutasyon peroksidaz (GPX)

Glutasyon peroksidazlar (EC 1.11.1.9), bitki hücrelerinin oksidatif strese karşı korunmasına yardımcı olan önemli antioksidan enzimlerdir (Noctor et al., 2002). Mitokondride ve bazen de sitozolde, GSH aracılığıyla hidrojen peroksite suya, sitotoksik organik ve lipit hidroperoksite ise alkollere indirgenmesini katalize eden geniş bir çoklu izoenzim ailesidir (Dixon et al., 1998). Yani GPX enzimleri H_2O_2 'yi gidermenin yanı sıra, ROT aktivitesi sonucu oluşan lipit peroksidasyon ürünlerini de detoksifiye etmektedirler. Bu nedenle GPX, lipit peroksidasyon sürecinin inhibisyonunda da çok önemli roller üstlenerek hücreleri oksidatif stresten korumaktadır. Aktivitesi çoğu zaman selenyum kofaktörüne bağlı olduğundan, selenosistein peroksidaz olarak da adlandırılmaktadır (Ighodaro and Akinloye, 2018). Bitki GPX'leri; selenyum bağımlı GPX, selenyum bağımlı olmayan fosfolipit

hidroperoksit GPX (PHGPX) ve GPX aktivitesi gösteren glutatyon transferazlar (GST-GPX) olmak üzere üç sınıfa ayrılabilir. GPX ve GST enzimleri birbirinden altbirimleri, aktif merkezlerindeki selenyumun bağlanma şekli ve katalitik mekanizmaları açısından farklılık göstermektedir. Glutatyon peroksidaz geni ya da glutatyon S-transferaz geninin sürekli ekspresyonu, *E. Coli*'de singlet oksijene karşı direnci artırmıştır (Ledford et al., 2007). PHGPX proteini ve bunu kodlayan *csa* geninin; sıcaklık, soğuk ve tuz stresi altındaki turunçgil bitkilerinde, çoğunlukla ROT üretimi aracılığıyla indüklendiği görülmüştür (Avsian-Kretchmer et al., 1999).

GPX'ler, potansiyel Fenton reaksiyonu substratları olan peroksitleri elimine etmektedir. Katalitik reaksiyon için GPX'in substratı, H₂O₂ veya organik bir peroksit olan ROOH'dir (Ahmad et al., 2010). GPX peroksitleri suya veya alkole dönüştürürken, aynı anda GSH'yi okside etmektedir. GPX substrat olarak H₂O₂ için katalazla yarışır ve düşük düzeydeki oksidatif strese karşı temel koruma kalkanları arasındadır.

Arabidopsiste *AtGPX1-AtGPX7* olarak adlandırılan ve sitozol, kloroplast, mitokondri ve endoplazmik retikulumda bulunan yedi adet protein belirlenmiştir (Millar et al., 2003). Turp fosfolipit hidroperoksit GPX geni (*RsPHGPx*), bir maya *PHGPx*-delesyon mutantına aktarılmış ve linoleik asite maruz bırakılmış rekombinant hücre gelişiminin önemli derecede sağlanmış olması, maya *PHGPx3* geninin, membran lipit peroksidasyonuna karşı korunmasında benzer rolü olduğunu ortaya koymuştur (Yang et al., 2005). Tuz stresi (Sreenivasulu et al., 2004), ağır metal stresi, oksidatif stres (Li et al., 2000) ve mekanik stimülasyon (Depège et al., 1998) uygulanan bitki dokularında *PHGPx* mRNA düzeyinin arttığı bildirilmiştir. *Gpxh* geninin ¹O₂ üreten nötral kırmızı, metilen mavisi ve gül Bengal fotosenitizerlerce güçlü bir şekilde indüklendiği belirlenmiştir. Ayrıca *Gpxh* promotörü arilsülfataz raportör geni ile birleştirildiğinde *Gpxh*'nin transkripsiyonel olarak yukarı regülasyon gösterdiği belirtilmiştir (Leisinger et al., 2001).

3.5.2.6. Glutatyon redüktaz (GR)

Birçok bitkisel dokudan saflaştırılmış ve yüksek oranda korunmuş bir enzim olan glutatyon redüktaz (EC 1.6.4.2), düzenleyici ve antioksidatif birçok metabolik süreçte yer alan glutatyon (GSH) molekülünün indirgenmesini katalizlemektedir. Bir flavo-protein oksidoredüktaz olan GR hem prokaryotlarda hem de ökaryotlarda bulunmaktadır (Romero-Puertas et al., 2006). AsA-GSH döngüsünün enzimlerden biri

olan GR, GSSG'nin (glutasyon disülfür veya okside glutasyon) disülfid bağlarının NADPH'ye bağımlı tepkimesini katalizlemektedir. GSH'nin indirgenmiş durumunu sürdürerek ROT'ye karşı savunma sisteminde temel rollerden birini üstlendiğinden, indirgenmiş glutasyon havuzunun korunması açısından önemli bir konumdadır (Rao and Reddy, 2008). Disülfid bağıyla birbirine bağlı olan iki GSH molekülünden oluşan GSSG, GR enzimi tarafından yeniden GSH'a dönüştürülebilmektedir. GR oksidatif strese karşı savunmada yer alırken; AsA-GSH döngüsü, sülfidril (-SH) grubunun korunması gibi süreçlerde yer alan ve glutasyon S-transferaz enziminin bir substratı olan GSH, hücre sisteminde önemli roller üstlenmektedir (Reddy and Raghavendra, 2006). GR çoğunlukla kloroplast stromalarında bulunsa da; mitokondri, sitozol ve peroksizomlarda da bu enzime rastlanmaktadır. Bitkilerde çoklu formlarının mevcut olduğu bilinmektedir ve bezelyede sekiz (Edwards et al., 1990), buğdayda iki adet (Dalal and Khanna-Chopra, 2001) GR formu belirlenmiştir.

Bitkilerin stres koşulları altında sergilediği stres toleransını belirleyen roller üstlenen (Rao and Reddy, 2008) GR ve GSH'nin Halliwell-Asada (AsA-GSH) enzimatik yolunda H₂O₂'nin giderilmesindeki işlevi iyi bir şekilde anlaşılmıştır (Bray et al., 2000). GR, AsA-GSH izyolunun hız sınırlayıcı son basamağını katalizlemektedir. GR aktivite düzeyinin artması, NADP⁺/NADPH oranını artırabileceğinden, fotosentetik elektron taşıma zincirinde elektronların kabul edecek olan NADP⁺ varlığı sağlamaktadır. Böyle bir durumda elektronların O₂'ye akışı ve dolayısıyla O₂⁻ oluşumu en aza indirilebilmektedir (Sudhakar et al., 2001). Askorbatın yeniden oluşumu için gerekli olan yüksek GSH/GSSG oranının sürdürülmesi (Noctor et al., 2002)'nin yanı sıra çeşitli kloroplastik CO₂ sabitleme enzimlerinin aktivasyonu da (Meloni et al., 2003), GR aktivitesi ile ilişkilidir.

Bitkilerde GR aktivitesinin artışı glutasyon düzeyinin yükselmesine ve sonuç olarak bitkilerin tolerans kazanmasına neden olmaktadır. Yüksek sıcaklığın *Triticum aestivum*'da (Keleş and Öncel, 2002), kuraklık stresinin alfafada (Naya et al., 2007), NaCl ve parakuat stresinin pamukta (Vital et al., 2008) GR aktivitesini önemli ölçüde artırdığı belirlenmiştir. Kadmiyum, GSH sentezi ile ilişkili genlerin (*gsh1* ve *gsh2*) mRNA düzeylerinde önemli artışa yol açmıştır (Semane et al., 2007). Çeltik, buğday, arpa ve mısır *GRI* ve *GR2* ekspresyon değerleri northern blot analizi ile incelenmiş ve *HvGRI*, *HvGR2*, ve *TaGR2*'nin Fe eksikliği koşullarına, Fe düzeyinin yeterli olduğu koşullara kıyasla daha fazla tepki verdiği görülmüştür (Melchiorre et al., 2009). GR

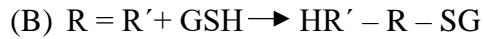
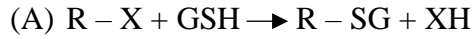
aktivitesi % 30-70 oranında azaltılmış transgenik *N. tabacum* bitkilerinde GR'nin oksidatif strese karşı olası mekanizmalarının belirlenmesi amaçlanmış (Ding et al., 2009); transgenik bitkilerin oksidatif strese karşı daha fazla duyarlılık gösterdiği, GR'nin GSH rejenerasyonunda önemli rol oynadığı ve oksidatif strese karşı AsA havuzunu koruyarak da koruma sağladığı önerilmiştir.

3.5.2.7. Glutasyon S-transferaz (GST)

Glutasyon S-transferazlar (EC 2.5.1.18) ya da bitki glutasyon transferazları, glutasyon tripeptidini (GSH; γ -glu-cys-gly) içeren ksenobiyotik substratların elektrofilik konjugasyonunu katalizleyen geniş ve çeşitli enzim grubudur. Bitki GST'lerinin herbisit detoksifikasyonu, hormon dengeleşimi, antosiyaninin vakuolar sekestrasyonu, tirozin metabolizması, hidroksiperoksit detoksifikasyonu, apoptoz regülasyonu, biyotik ve abiyotik streslere karşı verilen tepkilerle ilişkili işlevleri olduğu bilinmektedir (Dixon et al., 2010). GST'lerin DNA, RNA ve proteinlerle reaksiyon verebilen veya bunlara zarar verebilen sitotoksik ve genotoksik bileşikleri ortadan kaldırma potansiyeline sahip olduğu bilinmektedir (Noctor et al., 2002). GST'ler GSH yardımı ile peroksitleri indirgeyebilmekte, sitotoksik ve genotoksik bileşikleri giderebilen ajanları üretebilmektedir. Soyada 25, mısırdaki 42 ve Arabidopsis'te 54 adet üyesi olduğu bildirilen bitki GST gen ailesi, oldukça geniş ve çeşitlidir (Dixon et al., 2002; Sappl et al., 2004).

Ökaryotik GST'ler genellikle sitoplazmik proteinlerdir ve bitkilerde çözünebilir proteinlerin % 2'sini oluşturacak kadar yüksek düzeylerde bulunabilmektedir (Edwards et al., 2000; Scalla and Roulet, 2002). GST'lerin bitkilerde mikrozomal, plastidik, nüklear, apoplastik izoformları olduğu da bildirilmiştir (Frova, 2003). Mikrozomal GST'ler evrimsel olarak diğer çözünebilir GST'lerden farklıdır (Jakobsson et al., 2000).

GST'ler genel olarak, her biri bağımsız genlerce kodlanan özdeş dimerler (homodimer) ya da farklı alt birimler (heterodimer) şeklinde etkinlik göstermektedir. Heterodimer oluşumu, GST'lerin türler arasındaki sayı ve çeşitliliğine katkıda bulunmaktadır (Frova, 2003). Daha önce değinildiği gibi GST'lerin temel işlevi elektrofilik bileşiklerin yanı sıra ksenobiyotik ve doğal kökenli hidrofobik bileşiklerin, GSH'ye katalitik konjugasyonunu katalizleyerek, toksik olmayan peptid türevlerinin oluşumunu sağlamaktır. Bu işlev bir yer değiştirme (A) veya katım (B) tepkimesi aracılığıyla yerine getirilmektedir;



GST'nin yüksek düzeyde ekspresyonunun çeşitli abiyotik stres etmenlerine karşı bitki direncini artırdığı görülmüştür. GST ve GPX enzimlerini yüksek düzeyde ifade eden tütün fideleri stres altında daha fazla gelişme göstermiştir. Ayrıca MDHAR aktivitesi, GSH ve AsA içeriğinde de, transgenik GST/GPX ifade eden fidelerde yabancı tipe kıyasla önemli bir artış gerçekleştiği görülmüştür. Sonuçlar transgenik tütünde GST/GPX yüksek ekspresyonunun GSH'ye bağlı peroksit giderici aktivitede artış sağlamanın yanı sıra, GSH ve AsA metabolizmasında oksidatif zararı azaltan değişimler meydana getirdiğini göstermiştir (Roxas et al., 2000). GST'nin savunma tepkilerinde bir negatif düzenleyici olarak görev aldığı da gösterilmiştir. *Phytophthora oomiseti* ile enfekte edilmiş tütün köklerinin cDNA'sından çoğaltılan GST geni, bir RNAi vektörüne klonlanmış ve genin ekspresyonunun azaldığı tespit edilmiştir. GST ifadesi susturulan bitkilerin enfeksiyona karşı daha fazla dayanıklılık göstermiş olması, GST'in savunma tepkisindeki negatif düzenleyici rolünü açıkça ortaya koymuştur (Hernández et al., 2009).

3.5.2.8. Monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR)

Monodehidroaskorbat redüktaz (EC 1.6.5.4), kloroplast ve sitozolde bulunan bir flavin adenin dinükleotit (FAD) enzimidir. MDHAR elektron akseptörü olarak monodehidro askorbata (MDHA) yüksek spesifiklik sergilemekte ve elektron donörü olarak NADPH'den ziyade NADH'yi tercih etmektedir. FAD'nin çok aşamalı redüksiyonu ayrıntılı olarak incelenmiştir (Asada, 1999). İlk basamak enzim-FAD formunun indirgenerek, bir yük transfer kompleksinin oluşturulmasıdır. İndirgenen enzim MDHA'ya art arda elektron vererek, bir semikinon formu [E-FAD-NADP(P)⁺] aracılığıyla iki askorbat molekülü oluşturmaktadır. Tilakoitlerde ışıkla indirgenmiş ferrodoksin (redFd) tarafından gerçekleştirilen disproporsiyonasyonun büyük önemi olduğu iyi bilinmektedir. RedFd, MDHA'yı NADP⁺'ya kıyasla daha etkin bir şekilde indirgeyebildiğinden, MDHAR tilakoidal giderici sistemde MDHA'nın indirgenmesinde rol alamamaktadır. Bu yüzden MDHAR yalnızca NAD(P)H varlığında işlev görmektedir. MDHAR, peroksizomlar ve mitokondrielerde H₂O₂'nin giderilmesine APX'e eşlik etmektedir. AsA rejenerasyonunda rol alan MDHAR, DHAR ve GR enzimlerinin aktivitelerinin, kuraklık stresi altındaki çeltik fidelerinde daha yüksek olduğu görülmüştür (Sharma and Dubey, 2005). Transgenik tütünde

MDHAR'nin yüksek düzeyde ekspresyonu, tuz ve osmotik strese gösterilen toleransı artırmıştır (Eltayeb et al., 2007).

3.5.2.9. Dehidroaskorbat redüktaz (DHAR)

Dehidroaskorbat redüktaz (EC 1.8.5.1), GSH'nin indirgeyici substrat olarak kullanımıyla, dehidro askorbatın (DHA) AsA'ya rejenerasyonunu katalizlemekte (Ushimaru et al., 1997) ve böylece ROT üretimine yol açan çeşitli abiyotik stres etmenlerine karşı savunmada büyük önem taşıyan hücrel AsA redoks durumunu düzenlemektedir. AsA'nın MDHA'dan doğrudan enzimatik ve non-enzimatik rejenerasyonu mümkün olmasına karşın, yaprak ve diğer dokularda AsA'nın okside edilmesi bir miktar DHA üretimine yol açmaktadır. Çok kısa ömürlü olan DHA, geri dönüşümsüz olarak 2,3-diketogulonik aside hidrolize edilmekte ya da DHAR tarafından AsA'ya rejenere edilmektedir. DHAR enziminin bitkilerde yüksek düzeydeki ekspresyonunun AsA içeriğini artırması, AsA havuzunun korunmasında DHAR enziminin önemli roller üstlendiğini göstermektedir (Qin et al., 2011). Bitkilerde tohum, kök ve gövdede yüksek miktarda bulunan bir monomerik bir tiyol enzim olan DHAR, ıspanak yaprağı (Hossain and Asada, 1984) ve patates yumrusu (Dipierro and Borraccino, 1991) gibi çeşitli bitkisel dokulardan saflaştırılmıştır.

DHAR'ın yüksek düzeyde ekspresyonunun çeşitli abiyotik streslere karşı bitki direncini artırdığı görülmüştür. *A. thaliana* sitozol DHAR (*DHAR-OX*) veya MDHAR (*MDAR-OX*) genlerini yüksek düzeyde ifade eden, alüminyum stresi altındaki transgenik tütün bitkileri aracılığıyla, MDHAR ve DHAR enzimlerinin AsA rejenerasyonundaki rolünün araştırıldığı bir çalışmada; *DHAR-OX* transgenik bitkilerin Al varlığında ve yokluğunda daha yüksek AsA düzeyine sahip olduğu, *MDAR-OX* bitkilerin yabancı tipe kıyasla yalnızca Al yokluğunda daha yüksek AsA düzeyine ulaştığı görülmüştür. AsA ve APX düzeyleri daha yüksek olan *DHAR-OX* bitkilerin, Al stresi altında daha iyi tolerans gösterdiği belirlenmiştir. DHAR enzimini yüksek düzeyde ifade eden bitkilerin yüksek AsA düzeyini sürdürebilmeleri sayesinde Al stresine tolerans gösterdiği önerilmiştir (Dipierro and Borraccino, 1991). DHAR enziminin yüksek düzeydeki ekspresyonunun tütün bitkilerini ozon toksisitesine karşı koruduğu (Chen and Gallie, 2005), *Arabidopsis*'te tuzluluk toleransını (Ushimaru et al., 2006), tütünde ise kuraklık ve ozon stresi toleransını artırdığı (Eltayeb et al., 2006) belirlenmiştir.

4. BİTKİLERDE STRES ETMENLERİ

Sedanter organizmalar olan bitkiler çeşitli çevresel değişimlere maruz kalmak durumundadır. Bu değişimler yoğun ve hızlı meydana geldiğinde bitkiler bunları stres olarak algılamaktadır. Abiyotik (kuraklık, tuzluluk, soğuk, sıcak, ağır metal stresi ve aşırı sıcaklık artışı vb.) ve biyotik stres etmenleri, bitkinin gelişim ve verimliliğini olumsuz yönde etkilemektedir. Tüm stres etmenleri arasında en şiddetli olarak kabul edilen abiyotik stres, bitkilerin veriminin azalmasına yol açan en temel küresel sebeptir ve tarımsal ürün verimini yaklaşık %50 oranında azaltarak, önemli ekonomik kayba yol açmaktadır (Shanker and Venkateswarlu, 2012). Abiyotik strese gösterilen tolerans veya duyarlılık bitkinin türü, gelişimsel aşaması, stresin tipi ve süresi gibi koşullara bağlı olan karmaşık bir olgudur.

4.1. Bitkilerde Tuz Stresinin Oluşumu ve Etkileri

Tuz stresi bitkinin fizyolojisi üzerinde sert bir etkiye sahip olan başlıca abiyotik stres etmenlerindedir. Çimlenme, bitki canlılığı ve verimini etkileyerek tarımsal ürünlerin verimliliğini kısıtlamaktadır. (Munns and Tester, 2008). Yüksek tuz birikimi toprak solüsyonunun osmotik potansiyelinin düşmesiyle sonuçlanarak bitkilerde su stresi meydana getirmekte ve daha sonra tuzların diğer minerallerle etkileşime girmesi sonucu; bitki besin elementi dengesizliği ve yetersizliği, oksidatif stres gibi durumlar ortaya çıkmaktadır. Tüm bu fizyolojik değişimler, metabolik zararlanmalar ve gelişimin önlenmesi sonucunda bitki ölümü gerçekleşebilmektedir (Sehrawat et al., 2013). Toprak tuzluluğu bitkilerin strese girmesine iki şekilde neden olmaktadır. Topraktaki yüksek tuz konsantrasyonu köklerin su almasını zorlaştırmakta ve bitki bünyesindeki yüksek tuz konsantrasyonu toksik olabilmektedir. Kök çevresindeki tuzlar hücre gelişimi ve bunla bağlantılı metabolizma üzerinde hızlı bir etkiye sahiptir. Bitki bünyesinde tuz birikiminin toksik konsantrasyonlara ulaşmasının ardından bitki işlevleri etkilenmeye başlamaktadır (Munns and Tester, 2008).

Dünya üzerinde, 1125 milyon hektardan fazla alan tuzdan etkilenmiş durumdadır ve bu özellikteki toprakların en çok bulunduğu ülkelerden biri de Türkiye'dir (Sharma et al., 2022). Tuzdan etkilenen bu alanların çoğu doğal olaylardan, kurak ve yarı kurak alanlarda uzun zaman periyotları boyunca tuzların birikiminden kaynaklanmıştır (Rengasamy, 2002). Ana kayaların aşınmasıyla çeşitli çözünebilir tuzlar, özellikle sodyum, kalsiyum ve magnezyum klorürleri, daha düşük

oranda da sülfatlar ve karbonatlar açığa çıkmaktadır. Sodyum klorür en çok çözünebilen ve en fazla açığa çıkan tuzdur. Tuz birikiminin diğer bir sebebi de rüzgar ve yağmurla taşınan okyanus tuzlarının birikimidir. Yağmur suyu 6–50 mg kg⁻¹ sodyum klorür içermektedir ve kıyıdan uzaklaştıkça konsantrasyon azalmaktadır. 10 mg kg⁻¹ NaCl içeren yağmur, her 100 mm'lik yağışta yılda 10 kg ha⁻¹ tuz çökmesine neden olabilmektedir (Munns and Tester, 2008).

Toprak tuzluluğu sulamayla birlikte hızlanarak belirgin ölçüde yoğunlaşabilen bir süreçtir. Doğal tuzluluğun haricinde, son dönemlerde işlenen tarımsal alanların önemli bir kısmı, su tablalarının yükselmesine ve tuzların kök bölgesinde konsantre olmasına sebep olan tarla açma veya sulama nedeniyle, tuzlu hale gelmektedir. Tuzlu bir ortamda sulamanın genel etkisi, daha önce mevcut olmayan yüksek miktardaki yeni tuzu toprağa taşımastır (Munns, 2002). Sulama ve zayıf drenaj en önemli tuzluluk kaynakları arasındadır (Zhu, 2007). Sulama suyu kalsiyum (Ca⁺²), magnezyum (Mg⁺²) ve sodyum (Na⁺) içermektedir. Su buharlaştığında Ca⁺² ve Mg⁺² karbonatlar halinde çökerek, sodyumu toprakta baskın halde bırakmaktadır (Serrano et al., 1998). Toprak solüsyonundaki yüksek Na⁺ konsantrasyonu, besin elementi–iyon aktivitesini düşürerek aşırı Na⁺/Ca²⁺ veya Na⁺/K⁺ oranları ortaya çıkmasına sebep olabilmekte ve böylece köklere su akışını önleyerek veya azaltarak su eksikliğine yol açabilmektedir (Grattan and Grieve, 1998). Ayrıca Na⁺ toprak agregatlarının bozulmasına, hacimsel yoğunluğun artmasına, toprağın daha kompakt hale gelmesine ve total porozitenin azalmasına neden olduğundan toprağın havalanması için engel oluşturmaktadır. Bu nedenle tuzlu topraklardaki bitkiler yüksek Na⁺ düzeyinin yanı sıra, belli bir düzeyde hipoksiden de etkilenmektedir (Singh and Chatrath, 2001). Susuz tarım yapılan alanların yaklaşık % 2'lik kısmı, çeşitli derecelerde ikincil tuzluluktan etkilenmektedir. Sulanmakta olan alanların ise yaklaşık % 20'si tuzdan etkilenmiştir. Sulanan alanlar toplam işlenen arazinin yalnızca % 15'lik kısmına tekabül etmektedir fakat; sulanan araziler, yağmur suyuna dayalı tarım yapılan yerlerden en az iki kat daha fazla verim sağlamakta olduğundan, Dünya gıda ihtiyacının önemli bir kısmı sulanan arazilerden karşılanmaktadır (Munns, 2002).

NaCl kolay çözünebilir ve en yaygın tuz olduğundan, tüm bitkilerin NaCl birikiminin düzenlenmesini ve genellikle düşük konsantrasyonlarda mevcut olan K⁺ ve NO₃⁻ gibi diğer minerallerden yana seçim yapmalarını sağlayan mekanizmalar mevcuttur. Çoğu bitkide Na⁺ ve Cl⁻, kökler tarafından topraktan su alınırken etkin bir

şekilde dışarıda bırakılabilmektedir (Munns, 2005). Yüksek oranda tuzlu olan toprakların doğal florasını oluşturan halofitler, bu mineralleri dışarıda bırakma işlemini glikofitlere kıyasla daha yüksek tuzluluk oranlarında gerçekleştirebilmektedir. Tuzluluk aynı zamanda kurak ve yarı kurak alanların yaygın bir özelliği olduğundan, bitkilerin tuzluluktan ve ayrıca kuraklıktan kaynaklanan düşük toprak su potansiyelini, böylece de osmotik stresi tolere etmelerini sağlayan mekanizmalar geliştirmiş olması, özellikle birçok glikofit ve halofitin sahip olduğu bir özelliktir (Garthwaite et al., 2005).

4.1.1. Bitkilerin Tuz Stresine Verdiği Yanıtlar ve Dayanım Mekanizmaları

Bitkiler farklı gelişim özellikleri sergiledikleri gibi, tuzluluğa olan toleranslarında da büyük farklılıklar göstermektedir. Tuzluluk direncindeki çeşitlilik dikotiledonlarda, monokotiledonlardan çok daha fazladır. Birçok dikotiledon halofit, optimum gelişim için yüksek NaCl konsantrasyonuna (100-200 mM) gereksinim duymaktadır (Flowers et al., 1977).

Bitkilerin tuzluluğa dayanıklılığından sorumlu fizyolojik mekanizmaların anlaşılması için; gelişimi sınırlayan etmenin, topraktaki tuzun osmotik etkisi mi, yoksa bitki bünyesindeki tuzun toksik etkisi mi olduğu bilinmelidir. Bir bitkinin tuz stresine verdiği tepkilerden biri olan sürgün gelişimindeki azalma iki aşamada gerçekleşmektedir. Bunlar, dışsal osmotik basınçtaki yükselişe karşı hızlı bir tepki ve yapraklarda Na⁺ birikiminden kaynaklanan daha yavaş bir tepkidir. Kök çevresindeki tuz konsantrasyonunun bir eşik değerinin üstüne çıkmasının hemen ardından başlayan ilk osmotik fazda, sürgün gelişim oranı önemli derecede düşmektedir. Eşik değer birçok bitki için 40 mM NaCl, veya çeltik ve *Arabidopsis* gibi hassas bitkiler için daha düşük konsantrasyonlardır. Bu durum tamamen olmasa da büyük ölçüde kök çevresindeki tuzun osmotik etkisidir. Gelişen yapraklardaki genişlemenin azaldığı oranda, yeni yapraklar daha yavaş çıkmakta ve yan sürgünler daha yavaş gelişmekte veya pasif kalmakta, böylece daha az sayıda dal veya yan sürgün oluşmaktadır (Munns and Tester, 2008).

Tahıllarda tuzluluğun toplam yaprak alanı üzerindeki temel etkisi yeni filizlerin sayısındaki azalış olurken; dikotiledon türlerindeki temel etki yaprak büyüklüğünden veya dallanmadan önemli ölçüde kısıntıya gitme şeklinde gerçekleşmektedir. İlginç biçimde, sürgün gelişimi kök gelişiminden daha duyarlıdır ve kuruyan topraklarda da görülen bu durumun mekanik bir açıklaması henüz bulunmamaktadır. Teleolojik

açıklaması ise, yaprak alan gelişiminde kök gelişimine kıyasla azalma olmasının, bitki tarafından su kullanımını azaltacak olması ve böylece toprak neminin korunarak topraktaki tuz konsantrasyonunda gerçekleşecek bir tırmanışın önlenecek olmasıdır.

Bitkilerin tuzluluğa verdiği tepkinin ikinci aşaması olan iyon spesifik faz, artık genişlemeyen ve gelen tuzu büyüyen daha genç yapraklar gibi dilüe edemeyen yaşlı yapraklarda, tuzun toksik konsantrasyonlara ulaşması ve bu yaprakların ölmesiyle başlamaktadır. Ölme oranı yeni yaprakların gelişme oranından büyük olduğunda, bitkinin fotosentetik kapasitesi, oluşan yeni yaprakların karbohidrat gereksinimini artık karşılayamayacak ve bu da gelişim oranını daha da azaltacaktır.

Osmotik stres yalnızca gelişim üzerinde hızlı bir etki meydana getirmekle kalmamakta, aynı zamanda gelişim oranları üzerinde iyonik stresten daha büyük bir etki oluşturmaktadır. İyonik stres, gelişimi çok daha sonra etkilemekte ve özellikle düşük–orta tuzluluk düzeylerinde osmotik stresten çok daha az bir etkiye sahip olmaktadır. İyonik etki osmotik etkiyi, yalnızca yüksek tuzluluk düzeylerinde veya Na^+ taşınımını kontrol etme yeteneğinden yoksun duyarlı türlerde domine edebilmektedir. Osmotik tepkide türler arasında önemli bir genetik varyasyon söz konusu olup olmadığı henüz kanıtlanmamıştır. İyonik toleransta bir artışın meydana gelmesi daha fazla zaman almaktadır. Birçok tür arasında, yapraklarda Na^+ ve Cl^- birikim oranının yanı sıra, bu iyonların tolere edilebilme derecesi ile ilişkili kanıtlanmış genetik varyasyonlar söz konusudur. Her iki strese karşı toleransta artış meydana gelmesi, bir bitkinin yaşam döngüsü boyunca epey hızlı bir oranda gelişmesini sağlayacaktır.

Birçok türde Na^+ , toksik konsantrasyona Cl^- den önce ulaşmakta olduğundan çalışmalar Na^+ alınımı ve bitki içindeki taşınımı üzerine yoğunlaşmıştır. Ancak soya, turunçgiller ve üzüm gibi bazı türlerde Cl^- daha toksik bir iyon olarak tanımlanmaktadır. Na^+ odunsu kök ve sürgünlerde etkin bir şekilde alıkonduğundan yapraklara az miktarda ulaşmakta, böylece K^+ majör katyon konumuna gelmektedir. Bu yüzden laminaya geçmeye devam eden Cl^- , tuz çözeltisinin daha önemli bir toksik bileşeni haline gelmektedir.

Tuzluluğa dayanım mekanizmaları üç kategoriye ayrılabilir;

1. Osmotik stres toleransı: Osmotik stres kök uçlarında ve genç yapraklarda hücre genişlemesini hızlı bir şekilde azaltmakta ve stoma kapanmasına

neden olmaktadır. Osmotik strese verilen tepkinin azalması durumu, daha fazla yaprak gelişimi ve stoma iletkenliğinin devamına neden olsa da; artan yaprak alanından yalnızca yeterli toprak suyuna sahip olan bitkiler yararlanabilmektedir. Yaprak alan artışıdaki büyüme, bitkiye su kaynağı sağlandığında verimli olmakta; fakat suyun sınırlı olduğu sistemlerde sakıncalı olabilmekte ve istenen olgunluğa erişilmeden toprak suyunun tamamen kullanılmasına sebep olmaktadır,

2. Yapraklara Na^+ alınmaması: Na^+ 'nın kökler tarafından alınmaması, yapraklarda toksik düzeylerde birikmemesini sağlamaktadır. Bu olayda meydana gelecek olan bir aksama, toksik etkisini türe bağlı olarak günler veya haftalar sonra göstermekte ve daha yaşlı olan yaprakların erken ölmesine sebep olmaktadır,
3. Dokunun birikmiş tuzlara toleransı: Bu tolerans Na^+ ve Cl^- 'nin hücrel ve hücreler arası düzeyde bölümlenerek, sitoplazma ve özellikle yaprak mezofil hücrelerinde toksik düzeylerde birikiminin önlenmesiyle sağlanabilmektedir. Toksikite, yaşlı yapraklarda yaprak Na^+ düzeyinin yüksek konsantrasyonlara ulaşmasını takiben zaman içinde gerçekleşir.

Tuzluluk yüksek olduğunda veya bitki Na^+ 'ya karşı duyarlı olduğunda, tuzluluğun bitkiler üzerindeki iki aşamalı etkileri belirgin olmayacaktır. Çeltik gibi bazı türlerin kökleri sızdıracıdır ve Na^+ apoplastik olarak alınabilmektedir (Gong et al., 2006). Bu nedenle ilk aşama, yani osmotik etki, Na^+ yapraklarda toksik düzeylere ulaşmadan önce sadece birkaç saat veya günlerce sürebilir. Ancak çoğu bitkide ve çoğu koşulda, iki aşama zaman içinde açıkça ayırt edilebilmektedir (Munns et al., 1995).

Osmotik etkinin iyon spesifik etkiden ayırt edilmesi için yeni yaprak oluşum oranı ve yaşlı yapraklardaki zararlanmanın artış oranının gözlemlenmesi gerekmektedir. Osmotik stresin etkileri genç yaprakların genişleme oranının hızlı inhibisyonu ve yaşlı yaprakların stoma iletkenliğindeki azalma şeklinde görülmektedir. İyon spesifik toksisite, yüksek yaprak Na^+ konsantrasyonu veya birikmiş Na^+ 'ya karşı düşük toleranstan kaynaklanan aşırı yaprak olgunlaşması oranının artışıyla görülmektedir.

Osmotik toleransın ve doku toleransının artması, yaprak dokusundaki belli bir Na^+ birikim düzeyinde gelişimin sürdürülebilmesi yeteneğini de artıracaktır. Yine de genç ve yaşlı yapraklar üzerinde farklılık gösteren etkileri sayesinde, bu toleranslar ayırt edilebilmektedir. Artan osmotik tolerans yeni yaprak üretebilme yeteneğinin daha fazla olmasıyla anlaşılabilirken; doku toleransı temel olarak yaşlı yaprakların kurtulma yeteneğinin artmasıyla belli olmaktadır.

Bitkilerin tuzluluğa karşı en belirgin ve kolaylıkla ölçülebilen tepkisi stoma açıklığındaki azalıştır. Stoma ile ilişkili tepkiler kök dışındaki tuzların osmotik etkisi ile indüklenmektedir. Tuzluluk stoma iletkenliğini kısa süre içerisinde, ilk ve geçici olarak, su ilişkilerindeki değişiklikler ve ardından gerçekleşen lokal ABA sentezi nedeniyle etkilemektedir. Bu stoma tepkisi büyük olasılıkla, kurak topraklarda yetişen bitkilerde olduğu gibi kök sinyalleri tarafından düzenlenmektedir (Davies et al., 2005). Tuz stresine maruz bırakılmış ve balans basıncı uygulanarak su statüsü yüksek tutulmuş bitkilerde de stoma kapanması gözlemlenmiştir (Termaat et al., 1985).

Tuza maruz kalmış bitkilerde yaprak alanı başına fotosentez oranı, stoma iletkenliği azalmasına karşın genellikle değişmemektedir (James et al., 2002). Bu paradoks hücre anatomisinde meydana gelen değişimlerin daha küçük, kalın yapraklar oluşmasına sebep olması ve sonuç olarak yaprak alanı başına kloroplast yoğunluğunun artması ile açıklanmaktadır. Fotosentez yaprak alanı bazında değil de birim klorofil bazında ifade edildiğinde, tuzluluğa bağlı bir düşüş ölçülebilecektir. Her durumda yaprak alanında tuzluluğa bağlı oluşan azalma, bitki başına fotosentezin her zaman düştüğü anlamına gelmektedir.

Fotosentez ve gelişme oranı arasındaki ilişkilerin çözülmesi zor olabilmektedir. Fotosentez oranındaki düşüşün, gelişmedeki azalmanın sebebi mi yoksa sonucu mu olduğunun anlaşılması güçtür. Tuzluluk stresinin başlamasıyla fotosentez oranındaki azalış; daha önce açıklandığı gibi yaprak genişlemesindeki değişimlerin hızlılığı (Fricke et al., 2004) ve aynı zamanda kullanılmamış asimilatların göstergesi olan depo karbohidratlarının artışı sebebiyle (Munns et al., 2000), gelişmedeki azalmanın tek sebebi olarak değerlendirilmemektedir. Ancak zaman içinde geri besleme inhibisyonu, büyüme inhibisyonundan kaynaklanan azalmış talebe uygun olarak fotosentez oranına ince ayar yapabilmektedir (Paul and Foyer, 2001). Gelişmekte olan dokularda kullanılmamış fotosentez ürünlerinin artışıyla sonuçlanan yaprak genişlemesindeki azalma, geri besleme sinyalleri üreterek fotosentezi aşağı regüle edebilmektedir.

Yüksek tuzluluk düzeylerinde tuz miktarı yapraklarda aşırı derecede artabilmektedir. Tuzların toksisitesini nasıl ortaya koydukları tam olarak bilinmemektedir. Tuzlar apoplastta artarak hücreyi dehidre ediyor olması, sitoplazmada artarak karbohidrat metabolizması ile ilişkili enzimleri inhibe ediyor olması veya kloroplastta artarak fotosentetik süreçler üzerinde doğrudan bir toksik etki gösteriyor olması muhtemeldir.

4.1.2. Tuzluluk, Oksidatif Stres ve Antioksidan Savunma Sistemleri

Daha önce değinildiği gibi tuz stresine maruz kalan bitkilerde singlet oksijen (1O_2), süperoksit radikali ($O_2^{\cdot-}$), hidrojen peroksit (H_2O_2) ve hidroksil radikali (OH^{\cdot}) gibi ROT'nin üretimi artmaktadır. ROT yüksek konsantrasyonlarda protein, lipid, pigmentler ve nükleik asitleri okside edebilmekte ve genelde hücre yapısında değişikliğe neden olup hücre canlılığını etkileyebilmekte ve böylece organizmalar için önemli derecede zararlı olabilmektedir (Foyer et al., 1997). Hücrenin oksidatif zararlardan korunması için, fazla ROT nötralize edilmelidir. Genellikle antioksidan enzimler ve enzimatik olmayan antioksidanlar bu görevi üstlenmektedir.

Fotosentez oranının düşmesi, ROT'nin oluşumunu ve aynı zamanda bunları detoksifiye eden enzimlerin aktivitesini de artırabilmektedir (Apel and Hirt, 2004). Bitkiler farklı bir ortama alışma sürecinde olduklarında yaprak morfolojisi, kloroplast pigment kompozisyonu ve biyokimyasal süreç aktivitelerinde değişimler meydana getirerek fotosistemlerini olası zararlardan korumaya çalışmaktadır. Fazla ışık nedeniyle fotoinhibisyonu önleyen iki süreç, ksantofil pigmentleri aracılığıyla ısının yayılımı ve elektronların su yerine oksijen alıcılarına transferidir. İkinci mekanizma süperoksit dismutaz, askorbat peroksidaz, katalaz ve diğer peroksidazlar gibi ROT düzeyini düzenleyen anahtar enzimlerin yukarı regülasyonunu gerektirmektedir. Bu enzimlerin çoklu formlarının hücrelerin farklı kısımlarındaki koordine aktivitesi, ROT'nin oluşum ve giderilme oranları arasındaki dengeyi kurmakta ve hidrojen peroksidin hücre sinyal iletimi için gerekli olan düzeyde kalmasını sağlamaktadır (Logan, 2007).

Tüm bu ROT detoksifiye edici mekanizmalar doğal olarak bulunmakta (Foyer and Noctor, 2005) ve kloroplastın düzenleyici sistemlerinde yer alarak fotosistemleri, değişken doğal koşullar altında yaprakların hızlıca artan ışık yoğunluğuna maruz kalması durumunda ortaya çıkabilen fotoinhibisyonun korumaktadır. Güneşin bir bulutun ardından belirmesi gibi ışık yoğunluğunda meydana gelen büyük ve ani

değişimler karşısında bir bitkinin yeterli düzenleme kapasitesi mevcut ise, toprak tuzluluğu nedeniyle fotosentez oranında meydana gelen ve daha yavaş gerçekleşen değişimlere karşı çok daha yeterli düzenleyici kapasitesi mevcut demektir. Antioksidanların yeterli olmayabileceği tek durum, oksidatif patlamanın başlamasıdır. Ancak bu durum abiyotik stres altında gerçekleşmemekte veya bir patojen atağı sırasında yoğun bir ROT artışının programlı hücre ölümünü harekete geçirmesi gibi bir durumda ortaya çıkmaktadır (Apel and Hirt, 2004).

Bu nedenle tuzluluğa tolerans için genetik farklılıklar, ROT detoksifikasyon yeteneğindeki farklılıklar nedeniyle şart değildir. Antioksidan enzimlerin ekspresyon veya aktivite düzeylerindeki farklılıklar birçok çalışmada ortaya konmuştur. Bu farklılıklar genotipin toleranslı veya duyarlı olmasıyla ilişkilidir. Genotipler arasında antioksidan aktivitedeki farklılıkların; stoma kapanma derecesi veya CO₂ fiksasyon oranını değiştiren diğer tepkilerdeki genotipik farklılıklar, fotoinhibisyonu önleyen süreçlerin aktivasyonunu sağlayan durumlardaki farklılıklardan kaynaklanabileceği düşünülmektedir. Böyle temel ve önemli savunma mekanizmaları için biyokimyasal izyolları karmaşık, interaktif ve yapısal olarak yedeklidir. *Arabidopsis* ROT ağını oluşturan 150'den fazla gen mevcuttur. Bu genlerin olası işlevleri ve ROT ağının çeşitli dalları arasındaki koordinasyon, yedekleme derecesi ve çapraz iletişim hakkında henüz yeterli bilgi bulunmamaktadır (Mittler et al., 2004). Oksidatif stres toleransı ile ilişkili tek bir gende meydana gelen değişikliğin herhangi bir abiyotik strese olan toleransı artırabileceği görülmüştür (Logan, 2007). Sitozolik ve kloroplastik askorbat peroksidazlardan biri veya ikisine sahip olmayan *Arabidopsis* mutantlarının tuz stresine karşı daha dayanıklı olduğunun görülmesi (Miller et al., 2007), ROT düzenleyici izyollarının esnekliğinin yanı sıra, ROT'nin düzenleme ve korumasıyla ilişkili izyollarının yedekliliğini gözler önüne sermektedir.

Bitkilerde tuzluluk toleransının fizyolojik ve moleküler mekanizmalarının daha iyi anlaşılmasını sağlamak amacıyla moleküler genetik yöntemlerin uygulanması sonucu, bitkilerin tuzluluğa verdiği tepkilere ilişkin çalışmalarda önemli ilerlemeler kaydedilmektedir. Söz konusu gelişmeler aynı zamanda tarımsal üretim bölgelerinde artan tuzluluk ve iklim değişikliğine rağmen gıda üretimine yapılabilecek pratik katkılar açısından da değer taşımaktadır (Läuchli, 2004).

4.2. Bitkilerde Kuraklık Stresinin Oluşumu ve Etkileri

Bitkiler büyüme, gelişme ve çoğalma için yeterli miktarda suya ihtiyaç duymaktadır. Dünya toprak alanının yaklaşık üçte biri kurak veya yarı kuraktır. Diğer arazi alanlarının çoğunda ise sıklıkla, periyodik olarak beklenmedik iklimatik kuraklıklar oluşabilmektedir. Su kıtlığı bitkiler için ölümcül olabilmekte ve büyük sosyal ve ekonomik kayıplara yol açabilmektedir. Modern bilim ve teknoloji devrimi bir yandan yeni doğal kaynakları araştırma olanaklarımızı artırarak insan yaşamını ciddi anlamda geliştirirken; diğer yandan sürekli artan Dünya nüfusu, yaygınlaşan su kirliliği ve öngörülemez iklim değişiklikleriyle birlikte, su kaynaklarının kısıtlılığını daha da ciddi boyuta taşımaktadır (Trenberth et al., 2014). Geçtiğimiz 100 yıl boyunca altı kat artış gösteren küresel su kullanımı oranı, 1980'lerden beri yılda yaklaşık % 1 oranında artarak büyümeye devam etmektedir. Başta sulama olmak üzere hayvancılık ve su ürünleri yetiştiriciliğini de kapsayan tarımsal kullanım, küresel su tüketiminin % 69'unu oluşturmaktadır; bu oran gelişmekte olan bazı ülkelerde % 95'e kadar çıkmaktadır (WWDR, 2021). Kuraklık büyük tarımsal üretim kayıplarına neden olmanın yanı sıra ekolojik zararlanmalar, arazi çölleşmesi ve toprak erozyonuna katkıda bulunmaktadır. Bu nedenle su kıtlığı acil bir küresel ve çevresel sorun teşkil etmektedir (Döll, 2009).

Su kıtlığının oluşturduğu kaygılar bitkilerde kuraklık dayanıklılığı ve edinilen bilginin suyu ekonomik kullanan kuraklığa dayanıklı bitkiler geliştirilmesinde kullanılmasına yönelik bilimsel çalışmaları tetiklemiştir. Son yıllarda bitkilerin kuraklığa dayanıklılık ve su tasarrufu mekanizmalarını araştırarak, bitkilerde kuraklık dayanımının geliştirilmesi açısından anahtar rol üstlenen genlerin ve araçların belirlenmesiyle ilgili önemli çalışmalar yürütülmektedir. Toprak üstü/altı kısımlardaki morfolojik, yapısal, fizyolojik, biyokimyasal özellikler ve moleküler düzenlemelerle ilgili çalışmalarla, bitkilerde kuraklık tepkilerinin mekanizmaları aydınlatılmaya çalışılmaktadır. Modern biyoloji teori ve teknolojisinin (moleküler genetik, genomik, proteomik ve metabolomik) son yıllardaki hızlı gelişimiyle araştırmacılar, bitki kuraklık tepkileri ile ilişkili biyokimyasal, genetik ve sinyalle ilişkili ağların aydınlatılmasında önemli aşamalar kaydetmiştir (Hu and Xiong, 2014). Ancak bir tür içinde, özellikle bitkilerde dayanıklılığı duyarlılıktan ayıran karmaşık mekanizmaların temelleri hala önemli ölçüde aydınlanmamıştır. Bitkiler kuraklık veya daha yaygın olarak su kısıtına maruz kaldığında, bu strese morfolojik, fizyolojik ve moleküler düzeyde çok çeşitli tepkiler ve uyumsal mekanizmalarla karşılık vermektedir fakat; bir

tür içindeki farklı bitkiler veya genotipler, bu mekanizmalardan yararlanma konusunda geniş çeşitlilik göstermektedir. Su kısıtının erken aşamalarında bitkiler kök sistemleri aracılığıyla genellikle suyu yeraltından absorbe edebilmekte, stomalarını kısmen kapatarak transpirasyonla olan su kaybını azaltmakta ve mevcut karbon kaynağına yetişebilmek için metabolizmasını değiştirmektedir (Reddy et al., 2004). Stres koşulları arttıkça prolinler, çözünebilir şekerler, sperminler ve betain gibi bazı osmolitler bitki hücrelerinde birikerek hücre turgor basıncını sürdürülmesine katkı sağlamaktadır. Süperoksit dismutaz (SOD), askorbat peroksidaz (APX), katalaz (CAT) ve glutatyon redüktaz (GR) gibi oksidasyona karşı koruyucu enzimlerin aktivitelerindeki değişimler de kuraklık stresi altındaki bitkilerde sıkça görülmektedir. Bitkilerin kuraklık stresinde karşı daha genel tepkileri arasında stres sinyal iletimi, transkripsiyon, binlerce işlevsel proteinin regülasyonu gibi kuraklık direncinin moleküler kontrolüne kitlesel olarak katkıda bulunan çok sayıda genin ekspresyonunda meydana gelen değişimler yer almaktadır.

4.2.1. Bitkilerin Kuraklık Stresine Verdiği Yanıtlar ve Dayanım Mekanizmaları

Su kısıtlılığına adaptasyon açısından bitkiler kabaca, kserofitler (genellikle çorak ve kurak alanlarda), mezofitler (genellikle yarı kurak ve yarı nemli alanlarda) ve genellikle yeterli nem veya suya sahip olan alanlara dağılmış olan hidrofitler olarak üç gruba ayrılabilir (Fang and Xiong, 2015). Meteorolojik olarak kuraklık, bitkilerde hasara sebep olacak kadar uzun bir periyotta devam eden kuru hava koşullarıdır (Mitra, 2001). Bitkilerin, su kısıtına maruz kaldıklarında tatmin edici boyutta gelişebilme yeteneği olarak tanımlanan (May and Milthorpe, 1962) kuraklık direnci, daha sonralarda bitki ıslahçıları tarafından “genotiplerin görece verimi” veya “bir kültür bitkisinin su kısıtı olan bir ortamda ekonomik ürününü, su kısıtlılığı olmayan bir yönetime göre en az kayıpla üretebilme yeteneği” olarak ifade edilmiştir (Mitra, 2001). Bitkiler büyüme ve gelişimlerinin yararına olan spesifik yaşam alanlarına adapte olabilmelerini sağlayan çeşitli tiplerde kuraklık direnci stratejilerine sahiptir. Kuraklığa dayanıklılık bitkilerde kuraklık stresi koşullarından kaynaklanan zorlu çevre koşullarına karşılık verme ve adaptasyona ilişkin bütünleşik bir yetkinliktir. Bu kapasite karmaşık bir özelliktir ve bitki morfolojisi, anatomik yapılardan fizyolojik ve biyokimyasal reaksiyonlara kadar değişen farklı düzeylerdeki adaptasyonlarla ilişkilidir (Blum, 2005).

Bitkilerde kuraklığa direnç dört ana mekanizmadan oluşmaktadır. Bunlar sakınma (veya sürgün dehidrasyon sakınması), direnç, kaçma ve katlanma olarak sıralanabilir (Grace and Levitt, 1982; Kneebone et al., 1992; Lawlor, 2013). Kuraklık direncinin bu dört bileşeni arasında sakınma ve direnç, bitkilerde görülen iki temel mekanizmadır (Yue et al., 2006).

Kuraklıktan sakınma, bitkilerin hafif veya orta kuraklık stresi koşulları altında kuraklık stresinden kaynaklanan olumsuz etkileri önleyebilmek için bazı morfolojik yapıları veya büyüme oranlarını dengeleyerek asli normal fizyolojik süreçleri sürdürebilme yetkinliğidir. Sakınma, özellikle bir su kısıtı varlığında yüksek bitki su potansiyelinin sürdürülmesi ile karakterize edilmektedir (Luo, 2010). Bitkilerde kuraklıktan sakınma adaptasyonu için genellikle kullanılan üç strateji şunlardır;

1. Ani stoma kapanması, yaprak kıvrılması (Tardieu, 2013) ve tütün, çeltik gibi (Cameron et al., 2006; Islam et al., 2009) birçok bitkide görülen yaprak yüzeyinde mum tabakası birikiminin artırılarak su kaybının azaltılması,
2. İyi gelişmiş bir kök sistemi ile (özellikle köklenme derinliği, köklenme yoğunluğu veya kök/sürgün oranının artırılması) su alım yeteneğinin artırılması ve spesifik organlarda su depolama yetkinliğinin artırılması (kaktüslerin su depolayan dokuları, kukui ağacı gövdesi, bazı bitkilerin yumruları, vb.) (Ogburn and Edwards, 2010),
3. Vejetatif gelişimden reproduktif döneme geçişi hızlandırmak veya yavaşlatmak suretiyle şiddetli kuraklık stresi aşamasında tam aborsiyonun önlenmesi (Luo, 2010).

Kuraklık direnci, bitkilerin oluşan stres zararlanmalarını binlerce gen düzenlemesi ve çeşitli metabolik yollar aracılığıyla azaltarak ya da tamir ederek, belli düzeydeki bir fizyolojik aktiviteyi şiddetli kuraklık stresi koşulları altında sürdürebilme yeteneğidir (Mitra, 2001). Bitkiler çoğunlukla hücrelerdeki osmotik düzenleyici molekülleri artırmak yoluyla protoplazmik toleransı artırarak hücre turgor basıncını korumakta ve hücre savunma enzimlerinin aktivitesini düzenleyerek zararlı bileşiklerin birikimini azaltmaktadır.

Kuraklıktan kaçma; gelişim periyodu, yaşam döngüsü veya ekim/dikim zamanının doğal veya yapay olarak gelişme sezonunun, yerel dönemsel veya iklimik

kuraklık zamanına denk gelmesini önleyecek biçimde ayarlanmasıdır (Manavalan et al., 2009). Tarımsal üretimde çiftçiler genellikle yaşam döngüsünü mevsimsel kuraklıktan kaçınarak tamamlayan kısa yaşam döngüsüne sahip bitki türleri tercih etmektedirler.

Kuraklığa katlanma davranışı; turgor basıncının tamamen kaybolması ve yaprak dehidrasyonu ile sonuçlanan şiddetli kuraklık stresine maruz kaldıktan sonra bitkinin gelişimine kaldığı yerden devam edebilme, kültür bitkilerinde ise verim kazanmaya kaldığı yerden devam edebilme yeteneği olarak tanımlanmaktadır. Sakınma, direnç, kaçma ve katlanma çeşitli yan anlamlara sahip olmakla birlikte bitkideki işlevleri açısından genellikle birliktedir. Sakınma kuraklığa dayanım performansı açısından ana etmen konumunda iken; direnç (dehidrasyon toleransı) savunmada sakınmadan sonra ikinci sırada görülmektedir (Luo, 2010).

Bitkilerde kuraklığa dayanıklılık oldukça karmaşıktır. Bazı türlerde bitkiler farklı gelişimsel dönemlerde kuraklık dayanımı sergilemek için çoğu kez farklı mekanizma kategorilerini kombine etmektedir. Belli bir gelişimsel aşamada kuraklığa dayanıklılık; morfolojik, fizyolojik ve moleküler düzeylerde bir dizi olay (stoma hareketleri, fotosentez, hücre ozmotik düzenlemesi, koruyucu makromoleküller ve antioksidanların sentezi gibi) ile ilişkilidir. Ayrıca doğal yollarla meydana gelen kuraklık stresi dinamiktir ve tahmin edilmesi mümkün değildir. Bu nedenle bir bitki türünün kuraklığa dayanıklılığını tam anlamıyla ve kesin olarak değerlendirmek oldukça zordur. Araştırmacılar bitki kuraklık dayanıklılığını değerlendirirken çalışmanın amacına göre spesifik bir özellik veya çeşitli kombine indikatörlerden yararlanmaktadır. Bu indikatör özellikler genel olarak sakınma ile ilişkili, tolerans ile ilişkili ve bütüncül göstergeler olmak üzere üçe ayrılabilir (Hu and Xiong, 2014).

Sakınma ile ilişkili indikatörler genellikle nem muhafazası ile su alımı ve kullanım verimliliği ile ilişkilidir. Tolerans ile ilişkili indikatörler temel olarak ozmotik düzenlemeye (ozmotik potansiyel, prolin içeriği, çözünebilir şeker içeriği, absisik asit içeriği vb.) ilişkin fizyolojik parametreleri ve kuraklık zararlanmalarının azaltılmasını (koruyucu enzimlerin aktivitesi ve klorofil içeriği gibi) kapsamaktadır. Stres koşulları altında biyokütle ya da ekonomik verim ile ilişkili bazı kompleks özellikler de tarımsal üretimde bitkilerin kuraklığa dayanıklılığının değerlendirilmesinde kullanılmaktadır. Bu özellikler arasında yaş veya kuru ağırlık, canlı kalma oranı, yeşil kalma yeteneği, tohum verme oranı, spikelet fertilitesi ve dane

ağırlığı sayılabilir. Bu özellikler kuraklığa dayanıklılık ıslahı için daha anlamlı ve etkin olsa da, nadiren kuraklık dayanıklılığının mekanizmalarını fizyolojik ve moleküler düzeyde aydınlatmak için de kullanılmaktadır. Kuraklıktan sakınma ile ilişkili mekanizmalar arasında kök sistemi yapısının modülasyonu, yapraklarda görülen morfolojik ve fizyolojik tepkiler ve fotosentetik izyolları sayılabilir. Kuraklık toleransı ile ilişkili mekanizmalar ise ozmotik düzenleme, bitki hormonları ve klorofil içeriği ile antioksidan savunma sistemleridir (Luo, 2010).

4.2.2. Kuraklık, Oksidatif Stres ve Antioksidan Savunma Sistemleri

Oksidatif stres genel olarak kuraklık stresinin beraberinde meydana gelmektedir. Antioksidan savunma sistemi kuraklığa tepki mekanizmalarından biridir. Daha önce değinildiği gibi, bitki büyüme ve gelişimi için enerji sağlayan aerobik metabolizma çoğunlukla $^1\text{O}_2$, H_2O_2 , $\text{O}_2^{\bullet-}$, ve OH^{\bullet} gibi yan ürünler olarak ROT'nin üretimini de beraberinde getirmektedir. Normal koşullar altında ROT'nin hücre içi üretimi ve uzaklaştırılması dinamik denge içindedir. Bitkiler kuraklık stresi koşullarına maruz kaldığında dinamik dengenin kırılması sonucu aşırı ROT birikimi hücrelere zarar vermekte ve oksidatif stres nihayetinde hücre ölümüne sebep olabilmektedir (Cruz De Carvalho, 2008). Aşırı ROT birikimine karşı hassas olan membran fosfolipitleri ve yağ asitlerinin zarar görmesi, membran lipitlerinin peroksidasyonu sonucunda sonuçlanmaktadır (Møller, 2001). ROT stresi altında çeşitli membran proteinlerinin ve enzimlerin boyutsal konfigürasyonlarının zarar görmesi; membran geçirgenliğinin ve iyon kaçışının artmasına, klorofil yıkımına, metabolizma düzeninin bozulmasına ve hatta şiddetli zararlanmalara veya bitki ölümlerine neden olabilmektedir (Gill and Tuteja, 2010).

Bitkilerde kuraklık stresi altında elektronların üretimi ve kullanımı arasındaki dengesizlikten dolayı kloroplastalarda, peroksizomlarda, mitokondride, endoplazmik retikulumda, plazma membranında ve hücre duvarında ROT üretimi gerçekleşmektedir (Mittler, 2002). ROT bitki hücrelerindeki en duyarlı biyolojik makromoleküllere saldırarak lipit peroksidasyonu, protein karboksilasyonu ve DNA hasarına sebep olmakta; bunların işlevlerinin zayıflaması ise ardışık yıkıcı süreçlerin ortaya çıkmasıyla sonuçlanmaktadır (Møller et al., 2007). Daha önce değinildiği gibi, hücreleri istenmeyen aşırı ROT etkilerinden korumak amacıyla bitkiler, birçok enzimatik ve enzimatik olmayan antioksidan savunma mekanizması geliştirerek hücre içi redoks durumu homeostazisini sürdürmeye çalışmaktadır.

Bitkilerde kuraklığa dayanımının, hücrelerde aşırı ROT birikiminin bertaraf edilmesi veya ROT ile ilişkili sinyal iletiminin düzenlenmesi yoluyla artırılmasını sağlayan çalışmalar mevcuttur (Reguera et al., 2012). Antioksidan savunma sistemini kontrol eden genlerin daha ileri düzeyde karakterizasyonu, transgenik yaklaşımla kuraklık dayanımını geliştirecek yararlı aday genlerin bulunmasını da sağlayabilecektir (Hou et al., 2009).

Aşırı tuzluluk ve kuraklık, tüm Dünya’da bitki gelişimini ve verimliliğini çok önemli düzeyde etkileyerek, bitkilerin üretim potansiyelini azaltan en önemli çevresel stres etmenleridir. 2050 yılında tarımsal üretime uygun ve işlenebilir arazilerin % 50’sinin toprak tuzluluğu nedeniyle kaybedilmiş olacağı (Singh et al., 2015), benzer şekilde kuraklıktan etkilenen toprak alanlarının iki kat artacağı ve su kaynaklarının % 30 oranında azalacağı (Falkenmark, 2013) düşünülmektedir. Son yıllarda, çeşitli biyokimyasal, fizyolojik ve moleküler süreçler üzerinde değişiklikler yapılması yoluyla, kuraklığa ve tuzluluğa dayanıklı bitkiler geliştirilmesine yönelik çok sayıda araştırma yapılmaktadır. Bunun yanı sıra, tuzluluk ve/veya kuraklığa dayanıklı olduğu bilinen bitkilerin fizyolojik süreçlerinin incelenerek, söz konusu bitkilerin sahip olduğu yüksek dayanıklılık kapasitelerinin temelini oluşturan mekanizmaların aydınlatılmasına yönelik çalışmalar da mevcuttur. Bu nedenle bu tez çalışmasında, farklı düzeylerde kuraklık ve tuzluluk koşullarına maruz bırakılan roka bitkilerinin toprak üstü aksam ve köklerinde çeşitli büyüme parametreleri, fotosentezle ilişkili pigment ve mineral içeriklerinin yanı sıra, bazı oksidatif stres indikatörleri ve antioksidan enzim aktivitelerinde meydana gelen değişimler incelenerek; bitkinin tuz ve kuraklık streslerine verdiği yanıtların belirlenmesi amaçlanmıştır.

5. MATERYAL VE YÖNTEM

5.1. Deneme Alanı ve Denemenin Kurulması

Bu tez çalışması 2021 yılı şubat-mayıs ayları boyunca Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Araştırma ve Deneme Alanında yer alan, yalnızca üzeri kapalı bir sera içerisinde yürütülmüştür. Denemenin yürütülmesinde kullanılan toprak materyali, öncelikle hava kuru duruma gelinceye kadar bekletilmiştir. Toprak, içerisinde bulunan yabancı materyallerden arındırılmış ve kesekli yapılar parçalanmıştır. Homojen bir yapı elde edildikten sonra toprak 4 mm'lik elekten geçirilerek deneme materyali olarak kullanılmıştır. Deneme saksılarda yürütülmüş ve hazırlanan hava kuru toprak tartılarak her saksıya eşit miktarda aktarılmış ve ağırlıkları tartılarak belirlenmiştir. Kullanılan toprak hafif alkalın karakterli ve tuzsuz, organik madde ve kireç kapsamı yönünden orta düzeyde, toplam N ve P kapsamı bakımından orta seviyede olup, kumlu killi tın tekstür sınıfına dâhil bir topraktır. Çalışmada kullanılan toprağın bazı fiziksel ve kimyasal özellikleri Tablo 5.1'de verilmiştir.

Tablo 5.1. Çalışmada kullanılan toprağın bazı fiziksel ve kimyasal özellikleri

Toprak özelliği	Değer
pH	7.55
ECe, dS m ⁻¹	0.68
Kireç (CaCO ₃), %	7.41
Organik madde, %	2.16
Kum, %	51.1
Kil, %	32.3
Silt, %	16.6
Toplam azot (N), %	0.108
Yarayışlı fosfor (P), mg kg ⁻¹	10.5
Alınabilir sodyum (Na), me / 100 g	0.29
Alınabilir kalsiyum (Ca), me / 100 g	22.2
Alınabilir magnezyum (Mg), me / 100 g	6.5
Nem, %	3.15

Denemede kullanılacak her bir saksıdaki toprağın tarla kapasitesinin belirlenmesi amacıyla, öncelikle saksılardaki topraklar su ile doyrulmuştur. Toprak yüzeyinden nem kaybının önlenmesi amacıyla saksıların üst kısımlarının havayla teması kesilmiş ve topraktaki fazla suyun saksı altındaki drenaj deliklerinden tamamen tahliye olması için 24 saat süre ile beklenmiştir (Şekil 5.1). Bu işlemin ardından her bir saksı tartılmış ve saksıların tarla kapasitesindeki ağırlıkları belirlenmiştir. İlerleyen

aşamalarda uygulanan strese bağlı olarak yapılan sulama işlemlerinde, belirlenen tarla kapasiteleri dikkate alınmıştır.



Şekil 5.1. Tarla kapasitesinin belirlenmesi

5.2. Tohum Ekimi ve Çimlendirme

Çalışmada *Eruca sativa* BT BU-ROK (Bursa Tarım A.Ş.) çeşidine ait tohumlar kullanılmıştır. Tohumlar doğrudan denemenin yürütüleceği saksılara ekilerek sera koşullarında çimlendirilmiştir (Şekil 5.2). Tohum ekimini izleyen üç hafta boyunca saksılar belirli aralıklarla sulanarak, bitkilerin belirli bir büyüklüğe ulaşması beklenmiş (Şekil 5.3) ve ardından seyreltme işlemi yapılarak, her saksıda bırakılan üç bitki ile çalışmalar yürütülmüştür.

5.3. Deneme Düzeni ve Konular

Yürütülen tez çalışmasında 4 farklı sulama suyu tuzluluğu ve 4 farklı sulama suyu kısıtı uygulamasından oluşan konular belirlenmiştir. Deneme 3 tekerrürlü olacak şekilde toplam 24 saksıda yürütülmüştür. Denemede kullanılan sulama suyu tuzluluğu ve su kısıtı konuları, Tablo 5.2'de verilmiştir. Tuzlu sulama sularının hazırlanmasında NaCl ve CaCl₂ tuzları kullanılarak, elektriksel iletkenlik değerleri EC metre cihazıyla ölçülmüştür.



Şekil 5.2. Tohum ekimi



Şekil 5.3. Tohumların çimlendirilmesi

Tablo 5.2. Deneme konuları

Tuzluluk	Sulama suyu elektriksel iletkenlik	Su kısıtı	Sulama uygulamaları
Konular	(dS m⁻¹)	Konular	
T ₁	0.38	S ₁	% 100
T ₂	1.5	S ₂	% 75
T ₃	3	S ₃	% 50
T ₄	6.5	S ₄	% 25

5.4. Sulama

Tüm tuzluluk ve su kısıtı konularında sulama uygulamaları, kullanılabilir nem düzeyi değerleri göz önüne alınarak yapılmıştır. Saksı ağırlıkları tartılarak, kullanılabilir nem düzeylerinin % 30 oranında azaldığı belirlendiğinde sulama işlemleri gerçekleştirilmiştir.

Tuzluluk çalışmalarında her bir saksıya eksilen su miktarı kadar tuzlu sulama suyu uygulamaları yapılmıştır. Denemede 0.38 dS m^{-1} (T_1), 1.50 dS m^{-1} (T_2), 3.0 dS m^{-1} (T_3) ve 6.5 dS m^{-1} (T_4) olmak üzere 4 farklı sulama suyu tuzluluğu uygulanmıştır.

Su kısıtı çalışmalarında ise 4 farklı su kısıtı konusu incelenmiş, tüketilmesine izin verilen suyun konulara göre %100'ü (S_1), %75'i (S_2), %50'si (S_3) ve %25'i (S_4) sulama ile toprağa verilmiştir.

5.5. Büyüme Parametrelerinin Belirlenmesine Yönelik Analizler

Tüm konularda hasat işlemi tohum ekiminden 90 gün sonra yapılmış ve bitkiler toprak yüzeyinden itibaren bıçak ile kesilerek hasat işlemi gerçekleştirilmiştir (Şekil 5.4). Ayrıca her bir saksıdaki kökler hassas bir şekilde yıkanarak toprak kalıntıları uzaklaştırılmıştır. Gerekli analizleri gerçekleştirmek üzere toprak üstü aksam ve köklerden (Şekil 5.5) doku örnekleri alınmıştır.



Şekil 5.4. Denemede kullanılan bitkilerin hasat öncesi ve sonrası görünümü



Şekil 5.5. Denemede kullanılan bazı bitkilerin köklerine ait hasat sonrası görüntü

Hasat edilen bitkilerin toprak üstü aksam ve köklerinin yaş (taze) ağırlıkları hassas terazide (Ohaus, PA413C) tartılmış ve her örneğin ağırlığı g cinsinden belirlenmiştir. Toprak üstü aksam ve köklerin kuru ağırlık değerlerinin belirlenmesi için öncelikle tüm dokular 70 °C'ye ayarlı etüvde (Nüve, EN 400) ~72 saat süreyle kurutulmuştur. Kurutulan örneklerin ağırlıkları hassas terazide tartılarak g cinsinden belirlenmiştir. Bitki boyunun belirlenmesi amacıyla toprak yüzeyinden kesilmiş her bitkinin boyu, üst yaprağın en uç noktasına kadar cetvel ile ölçülerek cm cinsinden belirlenmiştir. Bitkilerin gövde çapı, 0.01 hassasiyete sahip dijital kumpas ile ölçülmüş ve mm cinsinden belirlenmiştir. Yaprak boyu ve yaprak eninin belirlenmesi amacıyla, her bitkideki tüm yaprakların ölçüleri cetvel yardımıyla cm cinsinden belirlenerek ortalama değerleri alınmıştır. Bitkilerin yaprak sayısı ise, gövde üzerindeki yaprak adedi sayılarak belirlenmiştir. Tüm parametrelerde her bir saksıdaki bitkilerden elde edilen verilerin ortalama değerleri kullanılmıştır.

5.6. Toprak Analizleri

Hasat işlemi sonrasında, bitkilerin yetiştirildiği saksıların orta kısımlarından alınan toprak örnekleri, laboratuvarında hava kuru duruma getirildikten sonra 2 mm'lik gözenek açıklığına sahip eleklerden geçirilmiştir. Her bir örnekten 25 g tartılarak 50 ml hacmindeki tüplere aktarılmış ve toprak doymun hale gelinceye kadar saf su ilave edilmiştir. Hazırlanan tüplerin kapakları kapatılarak 24 saat bekletilmiştir. 4 atm'lik basınç altında, hazırlanan saturasyon örneklerinin süzüğü çıkartılmıştır. Elde edilen

çamur süzüğü örneklerinin ECe değerleri, EC metre (Mettler Toledo, FiveEasy Plus) ile ölçülerek belirlenmiştir.

5.7. Fotosentezle İlişkili Pigment İçeriklerinin Belirlenmesi

Pigment içeriklerinin belirlenmesi amacıyla 0.2 g taze yaprak örneği, 0.1 g MgO (magnezyum oksit) ve 0.25 g ince kum porselen havana alınarak, % 80'lik (v/v) aseton içerisinde soğuk koşullar altında homojenize edilmiştir. Filtre edilen homojenat aseton ile 25 ml'ye tamamlanmıştır. Elde edilen örneklerin absorbanları 645, 663 ve 480 nm dalga boylarında spektrofotometre cihazında (Shimadzu UV-1800) ölçülmüştür. Taze yapraklardaki klorofil-*a*, klorofil-*b*, toplam klorofil ve toplam karotenoit miktarları aşağıdaki formüller kullanılarak hesaplanmış (Arnon, 1949; Witham et al, 1971) ve mg g⁻¹ yaş ağırlık (YA) olarak ifade edilmiştir:

$$\text{Klorofil-}a = [(12.70 \cdot A_{663}) - (2.69 \cdot A_{645})] \cdot V / (1000 \cdot w)$$

$$\text{Klorofil-}b = [(22.90 \cdot A_{645}) - (4.68 \cdot A_{663})] \cdot V / (1000 \cdot w)$$

$$\text{Toplam klorofil} = [(20.2 \cdot A_{645}) + (8.02 \cdot A_{663})] \cdot V / (1000 \cdot w)$$

$$\text{Toplam karotenoit} = (A_{480} \cdot V) / (250 \cdot w)$$

Yukarıda verilen formüllerde A₆₆₃= 663 nm'deki absorban değeri, A₆₄₅= 645 nm'deki absorban değeri, A₄₈₀= 480 nm'deki absorban değeri, V= Son hacim (ml), w= örnek miktarı (g YA) olarak kullanılmıştır.

5.8. Mineral İçeriklerinin Belirlenmesi

Dokulardaki mineral içeriklerinin belirlenmesinde 70 °C'de ~72 saat boyunca etüvde kurutulduktan sonra öğütülmüş bitkisel dokular kullanılmıştır. Elde edilen örneklerden 0.5 g tartılarak kül fırınında kuru yakma yöntemine (Kacar ve İnal, 2008) göre yakılmıştır. Yakma işleminin ardından, son hacmi saf su ile 50 ml'ye tamamlanan süzükler elde edilmiş ve mineral analizlerinde kullanılmıştır. Toplam azot (N) içeriği Kjeldahl yaş yakma yöntemine göre belirlenmiştir (Bremner, 1965). Potasyum (K), sodyum (Na), kalsiyum (Ca) içerikleri dijital alev fotometresi (BWB Technologies, XP); demir (Fe), çinko (Zn), mangan (Mn) içerikleri atomik absorpsiyon spektrometresi (Perkin Elmer, AAnalyst 400) aracılığıyla belirlenmiştir. Fosfor (P) içeriği vanadomolibdofosforik sarı renk, kükürt (S) içeriği ise türbidimetrik yöntemle (Kacar ve İnal, 2008) belirlenmiştir.

5.9. Antioksidan Enzim Aktivitelerinin Belirlenmesi

Antioksidan enzim aktivitelerinin ve protein konsantrasyonlarının belirlenmesi için 1 g taze doku örneği sıvı azot yardımıyla porselen havanda öğütüldükten sonra, 5 ml % 1 (w/v) PVP içeren 100 mM KH₂PO₄ / 0.5 mM EDTA (pH 7.7) tamponunda homojenize edilmiştir. Vorteks işleminin ardından 15000 × g'de 20 dak. boyunca 4 °C'ta santrifüj edilmiştir. Süpernatant alınarak, kullanılıncaya kadar -20 °C'ta saklanmıştır. Tüm enzim aktiviteleri spektrofotometre cihazında (Shimadzu UV-1800), absorbans değerlerinin kinetik değişimi 2 dak. boyunca izlenerek belirlenmiştir. Protein konsantrasyonları bovin serum albumin standart olarak kullanılarak belirlenmiştir (Bradford, 1976). Tüm antioksidan enzim aktiviteleri, Ü mg⁻¹ P olarak ifade edilmiştir.

Katalaz (CAT) aktivitesinin ölçümü için 15 mM KH₂PO₄ tamponu (pH 7.0), 150 µl 120 mM H₂O₂ çözeltisi ve 50 µl enzim ekstraktından oluşan 1 ml'lik reaksiyon karışımı kullanılmıştır. H₂O₂ bozunma oranına bağlı olarak, 240 nm'de ölçülen absorbans değerinde gerçekleşen azalma kaydedilmiştir. Aktivite 0.0436 mM⁻¹ cm⁻¹ molar soğurma katsayısı kullanılarak hesaplanmıştır (Aebi, 1984).

Askorbat peroksidaz (APX) aktivitesinin ölçümü için 30 mM Tris-HCl tamponu (pH 6.75), 100 µl 1 mM EDTA çözeltisi, 100 µl 2.5 mM AsA (askorbik asit) çözeltisi, 50 µl H₂O₂ çözeltisi ve 50 µl enzim ekstraktından oluşan 1 ml'lik reaksiyon karışımı kullanılmıştır. Askorbik asitin oksidasyonuna bağlı olarak, 290 nm'de ölçülen absorbans değerindeki azalma kaydedilmiştir. Aktivite 2.8 mM⁻¹ cm⁻¹ molar soğurma katsayısı kullanılarak hesaplanmıştır (Cakmak and Marschner, 1992).

Guaiakol peroksidaz (POD) aktivitesinin ölçümü için 200 mM KH₂PO₄ tamponu (pH 7.0), 200 µl 100 mM guaiakol çözeltisi, 200 µl 50 mM H₂O₂ çözeltisi ve 75 µl enzim ekstraktından oluşan 1 ml'lik reaksiyon karışımı kullanılmıştır. Tetraguaiakol oluşumuna bağlı olarak, 470 nm'de ölçülen absorbans değerinde gerçekleşen artış kaydedilmiştir. Aktivite 26.6 mM⁻¹ cm⁻¹ molar soğurma katsayısı kullanılarak hesaplanmıştır (Lin and Kao, 1999).

Glutasyon S-transferaz (GST) aktivitesinin ölçümü için 150 mM Tris-HCl tamponu (pH 6.75), 20 mM 100 µl GSH (glutasyon) çözeltisi, 25 mM 100 µl CDNB (1-kloro-2,4-dinitrobenzen) çözeltisi ve 25 µl enzim ekstraktından oluşan 1 ml'lik reaksiyon karışımı kullanılmıştır. Oluşan CDNB konjugat ürününe bağlı olarak, 340 nm'de

ölçülen absorbans değerindeki artış kaydedilmiştir. Aktivite, $9.6 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ molar soğurma katsayısı kullanılarak hesaplanmıştır (Habig et al., 1974).

Glutasyon redüktaz (GR) aktivitesinin ölçümü için 150 mM Tris-HCl tamponu (pH 8.5), 100 µl 2 mM glutasyon disülfür (okside glutasyon, GSSG), 100 µl 2 mM NADPH (nikotinamid adenin dinükleotit fosfat) ve 25 µl enzim ekstraktından oluşan 1 ml'lik reaksiyon karışımı kullanılmıştır. NADPH'nin oksidasyon oranı, 340 nm'de ölçülen absorbans değerleri izlenerek belirlenmiştir. Aktivite, $6.22 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ molar soğurma katsayısı kullanılarak hesaplanmıştır (Cakmak et al., 1993).

Süperoksit dismutaz (SOD) aktivitesinin ölçümü için 50 mM KH_2PO_4 / 0.1 mM EDTA tamponu (pH 7.8), 100 µl 120 mM L-Metiyonin, 100 µl 120 mM Na_2CO_3 (sodyum karbonat), 100 µl 750 µM NBT (nitro-mavi tetrazolyum klorür), 200 µl 100 µM riboflavin ve 100 µl enzim ekstraktından oluşan 1 ml'lik reaksiyon karışımı kullanılmıştır. Reaksiyon karışımlarını içeren tüpler 30 dak. boyunca floresan lamba ile aydınlatılmıştır. Enzim aktivitesi; NBT'nin fitokimyasal redüksiyonunun inhibisyonu, 560 nm'de ölçülen absorbans değerleri izlenerek belirlenmiştir. Bir ünite SOD aktivitesi, NBT'nin redüksiyonunun % 50 oranında inhibe edilmesi için gerekli olan enzim miktarı olarak tanımlanmıştır.

5.10. Lipit Peroksidasyonunun Belirlenmesi

Dokularda lipit peroksidasyonu düzeyi malondialdehit (MDA) içeriği olarak ölçülmüştür. 0.3 g taze doku örneği, 2 ml % 0.1'lik trikloroasetik asit (TCA) içerisinde homojenize edilmiştir. Homojenat $10000 \times \text{g}$ 'de 15 dak. santrifüj edilmiştir. 0.4 ml süpernatant bölüntüsüne, % 0.5 tiyobarbitürik asit (TBA) içeren % 20'lik TCA'dan 1.6 ml eklenmiştir. Karışım $95 \text{ }^\circ\text{C}$ 'ta 30 dak. bekletildikten sonra hızlıca buz üzerinde soğutulmuştur. $10.000 \times \text{g}$ 'de 15 dak. santrifüj işlemi uygulandıktan sonra, süpernatantın 532 nm'deki absorbansı ve 600 nm'deki non-spesifik absorbans değeri spektrofotometrik olarak belirlenmiştir. MDA konsantrasyonu $155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ molar soğurma katsayısı kullanılarak hesaplanmıştır (Heath and Packer, 1968).

5.11. Prolin İçeriğinin Belirlenmesi

Prolin içeriğinin belirlenmesi için 0.3 g taze doku örneği, 1 ml % 3'lük sülfosalisilik asit içerisinde homojenize edilmiştir. Homojenat $10000 \times \text{g}$ 'de 5 dak. santrifüj edilmiştir. 0.1 ml süpernatant bölüntüsü, 0.2 ml asidik ninhidrin (30 ml

glasiyel asetik asit ve 20 ml 6 M fosforik asit içerisinde 1.25 g ninhidrin) ve 0.3 ml glasiyel asetik asitten oluşan reaksiyon karışımı, 96 °C'ta 1 saat bekletildikten sonra buz üzerine alınarak reaksiyon sonlandırılmıştır. Reaksiyon karışımının üzerine 1 ml toluen eklenerek 30 saniye boyunca vorteks işlemi uygulanmıştır. 10000 × g'de 5 dak. santrifüj edildikten sonra renkli organik katmanın absorbansı 520 nm'de spektrofotometre cihazında ölçülmüştür. Prolin içeriği, hazırlanan L-prolin standart eğrisi aracılığıyla belirlenmiştir (Bates et al., 1973).

5.12. İstatistiksel Analiz

Sulama suyu tuzluluğu ve su kısıtı uygulamalarından elde edilen verilerin istatistiksel analizlerinde JMP Pro 14.0 (SAS Institute Inc.), SPSS 22.0 (IBM Corp.) ve Excel 2016 (Microsoft Corp.) yazılımlarından yararlanılmıştır. Konu ortalamaları arasındaki farklılıklar $p < 0.05$ önemlilik düzeyinde Student's t testi ile belirlenmiştir.

6. BULGULAR VE TARTIŞMA

6.1. Sulama Suyu Tuzluluğunun Roka Bitkileri Üzerindeki Etkileri

6.1.1. Büyüme Parametreleri

6.1.1.1. Yaş ve Kuru Ağırlık

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda belirlenen bitki yaş ve kuru ağırlık değerlerine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.1’de, konuların ortama değerlerine ilişkin istatistiksel analiz sonuçları ise Tablo 6.2’de verilmiştir.

Tablo 6.1. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde yaş ve kuru ağırlık değerlerine ait varyans analizi sonuçları

Parametre	SD	HO	F Değeri	P
Toprak üstü aksam yaş ağırlığı	3	53.654758	4.9071*	<0.05
Kök yaş ağırlığı	3	3.4807740	6.1851*	<0.05
Toprak üstü aksam kuru ağırlığı	3	9.0871826	18.9438**	<0.01
Kök kuru ağırlığı	3	3.5378076	10.9179**	<0.01

Tablo 6.2. Sulama suyu tuzluluğunun yaş ve kuru ağırlık değerlerine etkisi

Parametre	Tuzluluk	Toprak üstü aksam		Kök
		Ortalama	Ortalama	
Yaş ağırlık (g)	T ₁	18.4 ± 1.8a	3.5 ± 0.3a	
	T ₂	17.5 ± 0.3a	3.4 ± 0.4a	
	T ₃	16 ± 0.2ab	3.2 ± 0a	
	T ₄	12.9 ± 1.1b	2.1 ± 0.1b	
LSD değeri		3.81*	0.86*	
Kuru ağırlık (g)	T ₁	4.9 ± 0.1a	3.2 ± 0.2a	
	T ₂	4.2 ± 0.1ab	3.1 ± 0.3a	
	T ₃	3.5 ± 0.5b	2.7 ± 0.1a	
	T ₄	2.6 ± 0c	1.8 ± 0b	
LSD değeri		0.80**	0.66**	

*Aynı harfle gösterilen konular arasında istatistiksel açıdan farklılık bulunmamaktadır (p<0.05)

Sulama suyu tuzluluğu roka bitkilerinin toprak üstü aksam yaş ağırlık değerlerini önemli derecede etkilemiştir (p<0.05).

Sulama suyu tuzluluğu arttıkça, toprak üstü aksam yaş ağırlığı azalış göstermiştir. En yüksek yaş ağırlık değeri 18.4 g ile T₁ konusunda elde edilirken, en düşük değer 12.9 g yaş ağırlık ortalamasına sahip olan T₄ konusunda görülmüştür (Tablo 6.2). İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; T₁, T₂ ve T₃ konuları arasında istatistiksel açıdan fark görülmemiştir. Konular arası yaş ağırlık değerleri giderek azalmış olsa da, en yüksek sulama suyu tuzluluğu konsantrasyonunun uygulandığı T₄ konusunda, diğer konulara kıyasla çok daha önemli bir azalış söz konusu olmuştur. Toprak üstü aksamda en yüksek yaş ağırlık değerinin elde edildiği T₁ konusuna göre

T₂, T₃ ve T₄ konularında yaş ağırlık kayıpları sırasıyla % 4.89, % 13.04 ve % 29.89 oranlarında gerçekleşmiştir. Sonuçlar değerlendirildiğinde, 3 ds m⁻¹ değerinin üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamasının rokada yaş ağırlık verimini istatistiksel olarak azalttığı belirlenmiştir.

Sulama suyu tuzluluğu, roka bitkilerinde kök yaş ağırlığı üzerinde önemli derecede (p<0.05) etkili olmuştur.

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, kök yaş ağırlığı değerlerinin düşmesine sebep olmuştur. T₁ konusu 3.5 g ortalama ile en yüksek yaş ağırlık değerine sahipken, köklerde en düşük yaş ağırlık ortalaması T₄ konusunda 2.1 g olarak ölçülmüştür (Tablo 6.2). İstatistiksel olarak 2 farklı grup ortaya çıkmış; T₁, T₂ ve T₃ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark oluşmamıştır. Sulama suyu tuzluluğu sonucu T₄ konusunda kök yaş ağırlığında belirgin bir düşüş gerçekleşmiştir. T₁ konusuna göre, en yüksek tuzluluk değerinin uygulandığı T₄ konusunda kök yaş ağırlığı % 40 oranında azalmıştır. Sonuçlar değerlendirildiğinde, 3 dS m⁻¹'nin üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamasının, roka bitkilerinin kök yaş ağırlığı değerini önemli düzeyde düşürdüğü belirlenmiştir.

Sulama suyu tuzluluğu, roka bitkilerinin toprak üstü aksam kuru ağırlık değerleri üzerinde çok önemli derecede (p<0.01) etki göstermiştir.

Sulama suyu tuzluluğunun artışına karşılık, toprak üstü aksam kuru ağırlığı kademeli olarak azalış göstermiştir. En yüksek kuru ağırlık değeri 4.9 g ile T₁ konusunda elde edilirken, en düşük değer 2.6 g kuru ağırlık ortalaması ile T₄ konusunda belirlenmiştir (Tablo 6.2). İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşurken, T₁ ve T₂ konuları arasında istatistiksel açıdan fark görülmemiştir. Toprak üstü aksamda en yüksek kuru ağırlık değerinin elde edildiği T₁ konusuna kıyasla T₂, T₃ ve T₄ konularında ağırlık kayıpları sırasıyla % 14.28, % 28.57 ve % 46.93 oranlarında gerçekleşmiştir. Konular arası farklar incelendiğinde T₃ konusundan itibaren istatistiksel olarak önemli bir azalış başlamış, en yüksek sulama suyu tuzluluğu konsantrasyonunun uygulandığı T₄ konusunda, daha dikkate değer bir düşüşün gerçekleştiği gözlemlenmiştir. Buna göre 1.5 dS m⁻¹'in üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamaları, roka bitkilerinin toprak üstü aksamında kuru ağırlık değerini istatistiksel olarak azaltmıştır.

Sulama suyu tuzluluğunun, roka bitkilerinin kök kuru ağırlığı üzerinde çok önemli derecede ($p < 0.01$) etkili olduğu belirlenmiştir.

Sulama suyu tuzluluğundaki artış sonucu, roka bitkilerinde kök kuru ağırlığı önemli derecede azalmıştır. En yüksek kuru ağırlık değeri T₁ konusunda ortalama 3.2 g iken, en düşük ortalama T₄ konusunda 1.8 g olmuştur. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; T₁, T₂ ve T₃ konuları arasındaki fark istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır (Tablo 6.2). Köklerde kuru ağırlık değerindeki belirgin düşüş T₄ konusunda gerçekleşmiştir. T₁ konusuna kıyasla, T₄ konusunun kök kuru ağırlık ortalamasında % 43.75 oranında düşüş söz konusu olmuştur. Bu veriler ışığında, rokada kök kuru ağırlığı değerlerinin 3 dS m⁻¹'nin üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulaması sonucu istatistiksel olarak azaldığı belirlenmiştir.

Yüksek tuzluluğun sebep olduğu hiperosmotik ve hipertonic stres nedeniyle bitkiler çeşitli metabolik, fizyolojik ve biyokimyasal değişimler geçirmektedir (P. Ahmad et al., 2013). Yüksek tuz konsantrasyonları toprağın osmotik potansiyelini artırarak bitkilerin su alımını sınırlamaktadır (Deinlein et al., 2014). Tuz stresi büyüme ve gelişme, fotosentez, enerji, protein ve lipit metabolizması gibi birçok önemli süreci etkileyerek bitki verimini düşürmektedir. (Abbaspour, 2012). İki farklı roka çeşidiyle yapılan bir çalışmada NaCl konsantrasyonunun artışı kök ve yapraklarda yaş ve kuru ağırlık değerlerinin sert bir şekilde düşmesiyle sonuçlanmış (Jesus et al., 2015); yapraklarda yaş ağırlık % 49, kuru ağırlık % 45, köklerde kuru ağırlık % 72 oranlarına kadar azalmıştır. Roka bitkilerine farklı NaCl konsantrasyonlarının uygulandığı başka bir çalışmada artan tuzluluk, 50 mM konsantrasyonuna kadar yaş ve kuru ağırlık değerini önemli derecede azaltmış, ilerleyen konsantrasyonlarda ise yaş ve kuru ağırlık değerleri yükselişe geçmiş ve bunu takiben yeniden düşüşler meydana gelmiştir. Uygulanan stresin kök uzunluğunu azalttığı belirlenmiştir (Mahawar and Shekhawat, 2019). Domates ve patlıcan bitkilerine 7 gün boyunca uygulanan NaCl stresi sonucu yaş ağırlık değerleri kontrole kıyasla domateste % 15, patlıcanda ise % 21 oranında; kuru ağırlık ise domateste % 16, patlıcanda % 22 oranında azalmıştır (Raju and Prasad, 2021). Mevcut tez çalışmasında da sulama suyu tuzluluğu roka bitkilerinin toprak üstü aksam ve köklerinde, yaş ve kuru ağırlık değerlerinde önemli kayıplara yol açmıştır. Sonuçlar değerlendirildiğinde, bitkilerin tuzla ilk temas noktası olması nedeniyle, köklerin artan stres dozlarıyla birlikte daha fazla gelişim geriliği sergilediği görülmektedir. Bitkilerde

gelişimin tuza bağlı olarak azalması kısmi stoma kapanmaları, stoma iletkenliğinin ve karbondioksit alınımının sınırlanması dolayısıyla fotosentez kapasitesi, RuBisCO enziminin karboksilaz aktivitesi, RUBP (Ribuloz 1,5-bifosfat) rejenerasyonu ve klorofil içeriğinin azalması ile ilişkili olabilir (Lawlor and Cornic, 2002; Khan and Panda, 2008; Munns and Tester, 2008). Bu durum ayrıca su alınımının azalması ve depolama dokularından besin rezervi hidrolizinin inhibisyonu sonucu gelişim eksenine besin maddesi taşınımının bozulması gibi sorunlardan kaynaklanmış olabilir (Mahawar and Shekhawat, 2019). Gelişimin gerilemesine sebep olan etmenler arasında, dokularda Na^+ birikiminin toksik düzeylere ulaşmasının tetiklediği iyonik düzenlemeler olduğu da bildirilmiştir (Yeo et al., 1991). Yoğun hücre içi akış nedeniyle artan Na^+ içeriği, Na^+/K^+ oranının bozulmasına sebep olmaktadır (Rahman et al., 2016). Bu bağlamda bitkilerin, tuzluluk koşulları altında gerçekleşen Na^+ birikimi sonucu, özellikle kök hücrelerinde meydana gelen K^+ eksikliği/dengesizliği, bazı reaktif oksijen türlerinin birikiminin artması sonucu gerçekleşen lipit peroksidasyonu, protein oksidasyonu ve membran bütünlüğünün kaybolmasına bağlı elektrolit sızıntısı; çalışmada kullanılan bitkilerde gelişim geriliğine yol açmış olabilir (Singh et al., 2016).

6.1.1.2. Biyometrik Parametreler

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda belirlenen bitki boyu, gövde çapı, yaprak boyu, yaprak eni ve yaprak sayısı değerlerine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.3'te, konuların ortalama değerlerine ilişkin istatistiksel analiz sonuçları ise Tablo 6.4'te verilmiştir.

Sulama suyu tuzluluğunun, bitki boyunu önemli derecede etkilediği gözlemlenmiştir ($p < 0.05$).

Artan sulama suyu tuzluluğu, bitki boylarında azalışa yol açmıştır. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; T_1 , T_2 ve T_3 konuları arasında istatistiksel açıdan fark görülmemiştir. En yüksek boy uzunluğu 14.1 cm ile T_1 konusunda elde edilirken; T_4 konusundaki bitkiler, T_1 konusuna kıyasla % 28.36 oranında azalışla 10.1 cm ortalama uzunlukla en düşük boy uzunluğuna sahip olmuştur (Tablo 6.4). İstatistiksel açıdan aynı grupta olan T_1 , T_2 ve T_3 konularındaki bitkilerin boy uzunluğundaki kademeli azalış, T_4 konusundaki bitkilerde daha önemli derecede gerçekleşmiştir. Bu sonuca göre, 3 dS m^{-1} değerinin üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu

uygulamasını, bitki boyunun istatistiksel olarak önemli düzeyde azalmasına sebep olmuştur.

Tablo 6.3. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde biyometrik parametrelere ait varyans analizi sonuçları

Parametre	SD	HO	F Değeri	P
Bitki boyu	3	28.071523	9.4743*	<0.05
Gövde çapı	3	1.2061523	4.8566*	<0.05
Yaprak boyu	3	12.134758	11.8549**	<0.01
Yaprak eni	3	5.1674917	10.7200**	<0.01
Yaprak sayısı	3	84.250000	22.4667**	<0.01

Tablo 6.4. Sulama suyu tuzluluğunun biyometrik parametrelere etkisi

Parametre	Tuzluluk	Ortalama	LSD Değeri
Bitki boyu (cm)	T ₁	14.1 ± 1a	1.98*
	T ₂	13.4 ± 0.4a	
	T ₃	13 ± 0.4a	
	T ₄	10.1 ± 0.5b	
Gövde çapı (mm)	T ₁	2.7 ± 0.2a	0.57*
	T ₂	2.5 ± 0.1a	
	T ₃	2.4 ± 0ab	
	T ₄	1.8 ± 0.2b	
Yaprak boyu (cm)	T ₁	6.7 ± 0.4a	1.16**
	T ₂	6.9 ± 0.3a	
	T ₃	5.8 ± 0.4a	
	T ₄	4.3 ± 0.2b	
Yaprak eni (cm)	T ₁	5.4 ± 0.1a	0.80**
	T ₂	4.9 ± 0.1ab	
	T ₃	4.3 ± 0.3bc	
	T ₄	3.6 ± 0.3c	
Yaprak sayısı (adet)	T ₁	19 ± 0.6a	2.23**
	T ₂	18 ± 1.5a	
	T ₃	14 ± 0.6b	
	T ₄	12.7 ± 0.3b	

*Aynı harfle gösterilen konular arasında istatistiksel açıdan farklılık bulunmamaktadır (p<0.05)

Sulama suyu tuzluluğu, bitkilerin gövde çaplarını önemli derecede etkilemiştir (p<0.05).

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, özellikle belli bir düzeyden sonra roka bitkilerinde gövde çapının azalmasına yol açmıştır. En yüksek gövde çapı T₁ konusunda ortalama 2.7 mm olarak ölçülmüştür. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş, yalnızca T₄ konusu istatistiksel açıdan diğer gruplardan farklı bulunmuştur. Gövde çapının ölçüsü tüm konularda kademeli olarak azalsa da, istatistiksel olarak önemli bulunan düşüş T₄ konusunda gerçekleşmiştir. En fazla gövde çapına sahip olan T₁ konusuna göre, 1.8 mm ortalamaya sahip olan T₄ konusunda, gövde çapının % 33.33 oranında azaldığı belirlenmiştir (Tablo 6.4). Bu sonuçlar değerlendirildiğinde, 3

dS m⁻¹'in üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamasının gövde çapını istatistiksel olarak azalttığı belirlenmiştir.

Uygulanan sulama suyu tuzluluğu, bitkilerde yaprak boyunu çok önemli derecede etkilemiştir (p<0.01).

Sulama suyu tuzluluğu arttıkça yaprak boylarında da azalmalar söz konusu olmuştur. En yüksek yaprak boyu T₁ konusunda 6.7 cm olarak ölçülmüştür. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş, T₁, T₂ ve T₃ konuları arasında istatistiksel açıdan fark görülmemiştir. En yüksek sulama suyu tuzluluğunun uygulandığı T₄ konusundaki bitkilerin yaprak boyu, en yüksek ortalamaya sahip T₁ konusuna kıyasla, % 35.82 oranında azalış sergilemiştir (Tablo 6.4). Yaprak boyu açısından istatistiksel anlamda önemli olan azalma etkisi yalnızca T₄ konusunda görülmüştür. Bu veriler ışığında, 3 dS m⁻¹ değerinin üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamasının, yaprak boyunda çok önemli derecede azalmaya yol açtığı belirlenmiştir.

Sulama suyu tuzluluğunun, bitkilerin yaprak eni üzerinde çok önemli derecede etkili olduğu görülmüştür (p<0.01).

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, yaprak eni ölçülerinin azalmasına yol açmıştır. En yüksek yaprak eni T₁ konusunda ortalama 5.4 cm, en düşük yaprak eni ortalaması ise T₄ konusunda 3.6 cm olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, T₁ ve T₂ konuları arasında yaprak eni açısından istatistiksel fark görülmemiştir. Konular arası farklar incelendiğinde yaprak eni ölçüsünde istatistiksel açıdan önemli azalış T₃ konusunda başlamış, en belirgin düşüş ise T₄ konusunda gerçekleşmiştir. Yaprak eni ortalaması en yüksek olan T₁ konusu ile kıyaslandığında yaprak eni ölçüsündeki azalmanın T₃ ve T₄ konularında sırasıyla % 20.37 ve % 33.33 olduğu görülmüştür (Tablo 6.4). Bu sonuca göre, 1.5 dS m⁻¹ değerinin üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamalarının, roka bitkilerinde yaprak eni ölçülerini istatistiksel olarak azalttığı belirlenmiştir.

Sulama suyu tuzluluğunun, roka bitkilerindeki yaprak sayısını çok önemli derecede (p<0.01) etkilediği görülmüştür.

Sulama suyu tuzluluğu arttıkça, bitkilerdeki yaprak sayılarında azalmalar gerçekleşmiştir. En fazla yaprak sayısı T₁ konusundaki bitkilerde ortalama 19 adet olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş, T₁ ve T₂ konuları ile T₃

ve T₄ konuları arasında istatistiksel açıdan fark görülmemiştir. Sulama suyu tuzluluğu sonucu kademeli olarak azalan yaprak sayısı, T₃ konusundan itibaren istatistiksel anlamda önemli azalma göstermiştir. En fazla yaprak sayısına sahip T₁ bitkilerine kıyasla yaprak sayılarındaki azalmalar T₃ konusunda % 26.31, T₄ konusunda 12.7 adet yaprak ortalaması ile % 33.15 oranında gerçekleşmiştir (Tablo 6.4). Bu sonuca göre sulama suyu elektriksel iletkenlik değerinin 1.5 dS m⁻¹'den yüksek olmasının, yaprak sayısında istatistiksel olarak önemli düzeyde azalmaya yol açtığı belirlenmiştir.

Yukarıda tuz stresi karşısındaki değişimleri değerlendirilen biyometrik parametreler, kuru madde üretimi açısından önemli belirleyicilerdir. Köklerden sürekli olarak su ve besin maddesi alınımının yanı sıra, osmolit ve koruyucu molekül üretiminin artması; tuza karşı dayanıklılık için vazgeçilmez unsurlardır ve bu işlevlerin yerine getirilebilmesi için yaprak dokularından devamlı olarak enerji ve karbon iskeleti sağlanması gerekmektedir. Roka yaprak dokularında hücre bölünmesi ve genişlemesi, düşük Na konsantrasyonlarından dahi olumsuz etkilenmektedir (D'Anna et al., 2003). Roka popülasyonları üzerinde yapılan bir çalışmada, artan NaCl stresiyle birlikte yaprak alanının azaldığı belirlenmiş, bu azalma 6 ve 12 dS m⁻¹'de sırasıyla % 34 ve % 43 oranlarında gerçekleşmiştir (Shariatnia et al., 2021). Ayrıca yaprak alanı ile biyolojik verim ve tohum verimi arasında pozitif korelasyon bulunmuştur. Rokanın büyüme ve gelişimi üzerinde tuzluluğun etkilerinin araştırıldığı bir çalışmada benzer birçok parametre incelenmiştir (Urlic et al., 2017). 40 mM NaCl konsantrasyonunda yaprak sayısının önemli derecede azaldığı, yaprak alanının % 25 oranında düştüğü belirlenmiştir. En yüksek tuz konsantrasyonunda yaprak alanındaki azalmanın, yaprak sayısındaki azalmadan fazla olması nedeniyle; yaprak uzamasının tuz stresine, yaprak farklılaşmasından daha duyarlı olduğu sonucuna varılmıştır. Bu çalışmada ayrıca, NaCl uygulamalarının yaprak kalınlığını önemli derecede artırdığı belirlenmiştir. Mevcut tez çalışmasında roka bitkilerine uygulanan sulama suyu tuzluluğu sonucu bitki boyu, gövde çapı, yaprak boyu, eni ve sayısında önemli derecede azalmalar gerçekleşmiştir. Bitkilerde gelişimin gerilediğini gösteren bu sonuçlar, daha önce değinildiği gibi Na⁺ ve Cl gibi iyonların toksik etkisi ve bu iyonların aşırı miktarda birikiminin yol açtığı iyonik dengesizliklerden kaynaklanmaktadır (Munns and Tester, 2008). Tuz stresinin en erken sonuçlarından biri, toprakta oluşturduğu osmotik etki sonucu bitkilerde su yoksunluğu meydana gelmesidir. Yaprak uzamasındaki yavaşlama, yaprak su durumundaki değişikliklerle ilişkili olabilir (George et al.,

2011). Tüm bu etkilere karşılık olarak evapotranspirasyonun ve stoma iletkenliğinin azalması, ROT üretiminin artması gibi nedenlerden bitki gelişimi gerilemektedir (Liang et al., 2015). Genel anlamda bitkilerde gelişim gerilemesinin gerçekleşmesi, çalışmada kullanılan rokaların tuzluluğa duyarlı doğası olan bitkiler olduğunun bir göstergesi olabilir.

6.1.2. Toprak Tuzluluğu

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda toprakların tuzluluk değerlerine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.5'te, konuların ortalama değerlerine ilişkin istatistiksel analiz sonuçları ise Tablo 6.6'da verilmiştir.

Tablo 6.5. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan topraklarda tuzluluk değerlerine ait varyans analizi sonuçları

Parametre	SD	HO	F Değeri	P
Toprak tuzluluğu	3	27.879958	36.0982**	<0.01

Tablo 6.6. Sulama suyu tuzluluğunun toprak tuzluluğuna etkisi

Parametre	Tuzluluk	Ortalama	LSD Değeri
Toprak tuzluluğu (dS m ⁻¹)	T ₁	0.8 ± 0c	1.01**
	T ₂	1.6 ± 0,2bc	
	T ₃	2.3 ± 0,1b	
	T ₄	4.9 ± 0,5a	

*Aynı harfle gösterilen konular arasında istatistiksel açıdan farklılık bulunmamaktadır (p<0,05)

Sulama suyu tuzluluğunun, toprak tuzluluğunu çok önemli derecede etkilediği (p<0.01) belirlenmiştir.

Bitkilere uygulanan sulama suyu tuzluluğundaki artış, toprak tuzluluğunun da yükselmesine neden olmuştur. En düşük toprak tuzluluğu değeri T₁ konusunda ortalama 0.8 dS m⁻¹ iken; en yüksek ortalama T₄ konusunda 4.9 dS m⁻¹ olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup meydana gelmiş; T₂ ve T₃ konuları arasındaki fark istatistiksel anlamda önemli bulunmamıştır. T₁ konusuna kıyasla T₂, T₃ ve T₄ konularında toprak tuzluluğu, sırasıyla % 100, % 187.5, % 512.5 oranlarında artış göstermiştir (Tablo 6.6). Bu veriler ışığında 1.5 dS m⁻¹ ve üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamalarının, bitkilerin yetiştirildiği toprakların tuzluluk değerlerini önemli derecede artırdığı belirlenmiştir.

Fotosentez, transpirasyon gibi çeşitli fizyolojik süreçleri ve sonuç olarak bitki gelişimini olumsuz etkileyen tuzluluk; aynı zamanda toprak su potansiyelini azaltmakta ve iyon toksisiteye neden olmaktadır (Romero-Aranda et al., 2001). Bu

nedenle, bitki gelişimi ile çözünebilir tuz konsantrasyonu ve stres süresi arasında doğrudan korelasyon söz konusudur (Tavakkoli et al., 2011). Farklı yetiştirme dönemlerinde uygulanan sulama suyu tuzluluğunun domates bitkilerinde kalite ve toprak özelliklerine olan etkilerinin araştırıldığı bir çalışmada, tuz uygulamalarının üç yetiştirme döneminde de EC değerlerini önemli derecede etkilediği, üçüncü dönemin sonunda toprak tuzluluğunun kontrole kıyasla % 60 oranında arttığı belirlenmiştir (Li et al., 2019). Sulama suyu tuzluluğuna maruz bırakılan domates bitkilerinde biyokömür uygulamasının etkileri incelenmiş; kontrole kıyasla 1 ve 3 dS m⁻¹ EC değerindeki sulama suları uygulanan topraklarda tuzluluğun önemli derecede arttığı, biyokömür uygulamasının bu değerleri daha da yükseltmiş olduğu belirlenmiştir (She et al., 2018). 22 farklı nar çeşidinin tuz stresine olan dayanıklılığının incelendiği bir çalışmada, 10 ve 15 dS m⁻¹ elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulanan toprakların tuzluluk düzeyinin kontrole kıyasla önemli derecede artarak, 10.5 - 23.4 dS m⁻¹ değerleri arasında değişen değerlere ulaştığı görülmüştür (Sun et al., 2018). Sulama suyu tuzluluğunun 4 farklı süs çiminin çeşitli gelişme parametreleri üzerindeki etkileri incelenmiş; 5 ve 10 dS m⁻¹ elektriksel iletkenlik değerindeki sulama suyu uygulanan bitkilerin yetiştirme ortamlarındaki tuzluluğun, tüm türlerde ve tuz düzeylerinde kontrole kıyasla önemli derecede artmış olduğu belirlenmiştir (Wang, et al., 2019). Yürütülen tez çalışmasında da, artan sulama suyu tuzluluğunun toprağın tuzluluk değerinde önemli derecede artmasına neden olduğu görülmüştür.

6.1.3. Fotosentezle İlişkili Pigmentler

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda belirlenen klorofil (Klr) ve toplam karotenoit (Kar) içeriklerine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.7'de, konuların ortalama değerlerini içeren istatistiksel analiz sonuçları ise Tablo 6.8'de verilmiştir.

Sulama suyu tuzluluğu, yapraklardaki Klr-*a* içeriğini önemli derecede etkilemiştir ($p < 0.05$).

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, Klr-*a* içeriğini belli bir düzeye kadar düşürmüştür. En yüksek Klr-*a* değeri T₁ konusunda ortalama 1.1 mg g⁻¹ YA, diğer gruplardaysa ortalama 0.6 mg g⁻¹ YA olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; T₂, T₃ ve T₄ konuları arasında istatistiksel açıdan fark bulunmamıştır. En yüksek Klr-*a* içeriğine sahip olan T₁ konusu ile kıyaslandığında, sulama suyu tuzluluğu T₂, T₃ ve T₄ konularında Klr-*a* içeriğini % 45.45 oranında azaltmıştır (Tablo 6.8). Sonuçlar değerlendirildiğinde, 1.5 dS m⁻¹ ve üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip

sulama suyu uygulamaları, roka bitkilerinin yapraklarında Klr-*a* içeriğinin azalmasına yol açmıştır.

Tablo 6.7. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde fotosentezle ilişkili pigmentlere ait varyans analizi sonuçları

Parametre	SD	HO	F Değeri	P
Klorofil- <i>a</i>	3	0.69947929	4.7843*	<0.05
Klorofil- <i>b</i>	3	0.32244005	7.8199*	<0.05
Toplam klorofil	3	2.8468740	21.0856**	<0.01
Toplam karotenoid	3	0.05963885	9.1321*	<0.05

Tablo 6.8. Sulama suyu tuzluluğunun fotosentezle ilişkili pigment içeriklerine etkisi

Parametre	Tuzluluk	Ortalama	LSD Değeri
Klorofil- <i>a</i> (mg g ⁻¹ yaş ağırlık)	T ₁	1.1 ± 0.3a	0.44*
	T ₂	0.6 ± 0.1b	
	T ₃	0.6 ± 0.1b	
	T ₄	0.6 ± 0.1b	
Klorofil- <i>b</i> (mg g ⁻¹ yaş ağırlık)	T ₁	0.7 ± 0.1a	0.23*
	T ₂	0.4 ± 0.1ab	
	T ₃	0.3 ± 0b	
	T ₄	0.3 ± 0b	
Toplam klorofil (mg g ⁻¹ yaş ağırlık)	T ₁	2 ± 0.2a	0.42**
	T ₂	1.2 ± 0.2b	
	T ₃	0.8 ± 0.1b	
	T ₄	0.8 ± 0.1b	
Toplam karotenoid (mg g ⁻¹ yaş ağırlık)	T ₁	0.4 ± 0a	0.09*
	T ₂	0.3 ± 0b	
	T ₃	0.2 ± 0b	
	T ₄	0.2 ± 0b	

*Aynı harfle gösterilen konular arasında istatistiksel açıdan farklılık bulunmamaktadır (p<0.05)

Sulama suyu tuzluluğu, rokadaki Klr-*b* içeriği üzerinde önemli derecede (p<0.05) etkili olmuştur.

Sulama suyundaki tuzluluğu arttıkça, yapraklardaki Klr-*b* içeriği belli bir düzeye kadar düşmüştür. En yüksek Klr-*b* içeriği 0.7 mg g⁻¹ YA ortalama ile T₁ konusunda, en düşük ortalama ise T₃ ve T₄ konularında 0.3 mg g⁻¹ YA olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş, T₁ ile T₂ ve T₃ ile T₄ konuları istatistiksel olarak aynı grupta yer almıştır. Klr-*b* içeriğindeki belirgin düşüş T₃ konusunda gözlemlenmiştir. T₁ konusuna göre, T₃ ve T₄ konularında Klr-*b* içeriği %57.14 oranında düşmüştür (Tablo 6.8). Veriler ışığında 1.5 dS m⁻¹ değerinin üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamalarının, roka yapraklarında Klr-*b* içeriğini önemli derecede azalttığı belirlenmiştir.

Sulama suyu tuzluluğu, yapraklardaki toplam Klr içeriği üzerinde çok önemli derecede etkili olmuştur (p<0.01).

Artan sulama suyu tuzluluğu, yapraklardaki toplam Klr içeriğinde belli bir düzeye kadar düşüşe sebep olmuştur. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşurken, en yüksek toplam Klr içeriği T₁ konusunda ortalama 2 mg g⁻¹ YA olarak belirlenmiştir. T₂, T₃ ve T₄ konuları arasında istatistiksel anlamda bir fark oluşmamıştır. Toplam Klr içeriğindeki en önemli azalış T₃ ve T₄ konularında gerçekleşmiştir. T₁ konusuna göre toplam Klr içeriğinde T₂ konusunda % 40, T₃ ve T₄ konularında % 60 oranında azalma söz konusu olmuştur (Tablo 6.8). Buna göre 1.5 dS m⁻¹ ve üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamaları, roka yapraklarında toplam Klr içeriğinin azalmasına yol açmıştır.

Sulama suyu tuzluluğu, yapraklardaki toplam Kar içeriğini önemli derecede etkilemiştir (p<0.05).

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, roka yapraklarının toplam Kar içeriğinin azalmasına yol açmıştır. En yüksek toplam Kar miktarı T₁ konusunda ortalama 0.4 mg g⁻¹ YA olarak belirlenmiştir (Tablo 6.8). İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; T₂, T₃ ve T₄ konuları arasında istatistiksel olarak önemli bir fark bulunmamıştır. Toplam Kar içeriği T₂ konusundan itibaren istatistiksel olarak önemli azalış göstermiştir. En yüksek toplam Kar içeriğine sahip olan T₁ konusuyla kıyaslandığında, T₂ konusunda % 25, T₃ ve T₄ konularında ise % 50 oranında azalma olduğu görülmüştür. T₃ ve T₄ konularında toplam Kar içeriği açısından daha belirgin bir azalma söz konusu olmuştur. Buna göre 1.5 dS m⁻¹ ve üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamalarının, rokada toplam Kar içeriğini azalttığı belirlenmiştir.

Klr-*a* ve -*b* bitki büyüme ve gelişiminde çok önemli roller üstlenen fotosentez pigmentleridir. Tuz stresi klorofil pigmentlerinin sentezini ve yaşamsal bir fizyolojik süreç olan fotosentezde kullanımını olumsuz etkileyebilmektedir (Ashraf and Harris, 2013). Bu nedenle çeşitli stres etmenlerine verilen tepkilerin belirlenmesi için oldukça elverişli bir gösterge olan klorofil içeriği, bitkilerin kloroplast gelişimi ve fotosentez kapasitesinin ortaya konmasında sıkça kullanılmaktadır (Xue et al., 2013). Karotenoitler de tüm bitkisel dokulardaki plastitlerde bulunan lipofilik antioksidanlardır ve ışığı absorbe ederek enerjiyi klorofil moleküllerine aktarırlar. Karotenoitler antioksidan aktivitelerini, çeşitli mekanizmalarla fotosentez düzeneğini koruma yoluyla sergilemektedir (Das and Roychoudhury, 2014). Enzimatik olmayan savunma sisteminde karotenoitler, singlet oksijenin en önemli gidericisi konumundadır ve lipit peroksidasyonunu önleyerek membran sisteminin korunmasına

yardımcı olmaktadır (Zhang et al., 2017). Tuz stresi, yaprak fotosentez kapasitesi açısından çok önemli olan pigment konsantrasyonlarında büyük ölçekte değişikliklere sebep olabilmektedir. 8 dS m⁻¹ değerindeki sulama suyu tuzluluğunun, roka bitkilerinin toplam klorofil, Klr-*a*, -*b* ve toplam karotenoit içeriğinin sırasıyla % 64, % 55, % 76 ve % 57 oranında azalttığı belirlenmiştir (Kusvuran and Ellialtioglu, 2021). Artan tuzlulukla birlikte klorofil içeriğinde meydana gelen azalmalar, rokada yapılan başka çalışmalarla da ortaya konmuştur (Urlic et al., 2017; Shariatinia et al., 2021). NaCl stresine maruz bırakılan patlıcan ve domates fidelerinde söz konusu pigmentler önemli ölçüde azalmış, en yüksek kayıplar Klr-*a*, -*b* ve toplam karotenoit için sırasıyla % 18, % 25 ve % 15 olarak belirlenmiştir (Raju and Prasad, 2021). Mevcut tez çalışmasında roka bitkilerine uygulanan tuz stresi, yapraklarda klorofil ve toplam karotenoit içeriklerinin düşmesine sebep olmuştur. Aşırı tuz konsantrasyonlarının klorofil içeriğini, strese maruz kalan yapraklardaki kloroplast miktarını azaltarak etkilediği düşünülmektedir (Parida and Das, 2005). Tuz stresinin ilerleyen süreçlerinde en yaşlı yapraklarda kloroz gelişiminin başlamasıyla, klorofil ve toplam karotenoit içeriği genellikle azalmaktadır (Agastian et al., 2000; Hernández et al., 1999). Oksidatif stresin göstergelerinden biri olan fotosentezle ilişkili pigmentlerdeki bu azalma, klorofil parçalayıcı bir enzim olan klorofilaz aktivitesinin yüksek pH nedeniyle artması sonucu pigment degradasyonunun artması (Gong et al., 2013; Yusuf et al., 2012), kloroplast yapısının bozulması veya pigment-protein komplekslerinin instabilitesi (Hussein and Alshammari, 2022) ile de ilişkilendirilmektedir. Bununla birlikte tuz stresi sonucu klorofil içeriğindeki değişim, bitki türüne göre değişiklik göstermektedir. Tuza dayanıklı türlerde tuz stresinin klorofil içeriğini artırdığı, tuza duyarlı türlerde ise azalttığı belirtilmiştir (Jamil et al., 2007). Buna dayanarak, tez çalışmasında kullanılan roka bitkilerinin tuzluluğa karşı duyarlı bir doğası olduğu önerilebilir. Yaş ve kuru ağırlıktaki azalmaların yanı sıra bitki organlarında görülen gelişme gerilikleri de, fotosentez kapasitesinin düşmesine bağlı olarak artmış olabilir.

6.1.4. Mineral İçeriği

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda belirlenen mineral içeriğine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.9’da, konuların ortalama değerlerine ilişkin istatistiksel analiz sonuçları ise Tablo 6.10’da verilmiştir.

Sulama suyu tuzluluğu, toprak üstü aksamda toplam N içeriğini önemli derecede etkilemiştir ($p < 0.05$).

Sulama suyu tuzluluğu arttıkça, toprak üstü aksamda toplam N içeriğinin de arttığı görülmüştür. Toplam N içeriğinin % 0.7 ortalama ile T₁ konusunda en düşük, % 1.0 ile T₄ konusunda en yüksek oranda olduğu belirlenmiştir (Tablo 6.10). İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, T₃ ve T₄ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark bulunmamıştır. En yüksek değere sahip olan T₄ konusunun toplam N içeriğinde, T₁ konusuna göre % 42.86 oranında artış gerçekleşmiştir (Tablo 6.10). Sonuçlar incelendiğinde 1.5 dS m⁻¹ ve üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamaları, toplam N içeriğinde istatistiksel olarak önemli artışa yol açmıştır.

Tablo 6.9. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde mineral içeriğine ait varyans analizi sonuçları

Parametre	SD	HO	F Değeri	P
Toprak üstü aksam toplam azot	3	0.14219958	4.9262*	<0.05
Toprak üstü aksam toplam fosfor	3	0.01382852	33.1028**	<0.01
Toprak üstü aksam toplam potasyum	3	0.21663059	6.1424*	<0.05
Toprak üstü aksam toplam kalsiyum	3	0.06266739	0.4791	ÖD
Toprak üstü aksam toplam sodyum	3	0.01316419	11.3893**	<0.01
Toprak üstü aksam toplam kükürt	3	0.20386872	18.8707**	<0.01
Toprak üstü aksam toplam demir	3	2762.2262	0.8230	ÖD
Toprak üstü aksam toplam çinko	3	2032.3463	6.1053*	<0.05
Toprak üstü aksam toplam mangan	3	586.59306	7.0842*	<0.05
Kök toplam azot	3	0.17337781	54.5230**	<0.01
Kök toplam fosfor	3	0.02866859	20.4000**	<0.01
Kök toplam potasyum	3	0.04806264	75.3238**	<0.01
Kök toplam kalsiyum	3	5.6490737	13.6098**	<0.01
Kök toplam sodyum	3	0.03827931	4.8663*	<0.05
Kök toplam kükürt	3	0.41586039	11.0377**	<0.01
Kök toplam demir	3	93862822	11.3456**	<0.01
Kök toplam çinko	3	718.43622	0.6263	ÖD
Kök toplam mangan	3	132180.35	9.4788*	<0.05

Sulama suyu tuzluluğu, köklerde toplam N içeriğini çok önemli derecede etkilemiştir (p<0.01).

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, köklerdeki toplam N içeriğinde düşümlere yol açmıştır. En düşük toplam N içeriği T₂ ve T₃ konularında ortalama % 0.6 iken; en yüksek ortalama ise T₁ konusunda % 0.9 olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup elde edilmiş, T₂ ve T₃ konuları arasındaki farklılık istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır (Tablo 6.10). Köklerde toplam N içeriğinde T₂ ve T₃ konularındaki düşüşün ardından, T₄ konusunda önemli düzeyde yükseliş meydana gelmiştir. T₁ konusuna göre T₂ ve T₃ konularının toplam N içeriğinde % 33.33; T₄ konusunda ise % 11.11 oranında azalmalar gerçekleşmiştir. Sonuçlar değerlendirildiğinde, 1.5 dS m⁻¹ ve üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamalarının, köklerde toplam N içeriğini azalttığı görülmüştür.

Tablo 6.10. Sulama suyu tuzluluğunun mineral içeriğine etkisi

Parametre	Tuzluluk	Toprak üstü aksam	
		Ortalama	Kök Ortalama
N (%)	T ₁	0.7 ± 0c	0.9 ± 0a
	T ₂	0.8 ± 0bc	0.6 ± 0c
	T ₃	0.9 ± 0ab	0.6 ± 0c
	T ₄	1 ± 0.1a	0.8 ± 0b
LSD değeri		0.19*	0.06**
P (%)	T ₁	0.33 ± 0a	0.24 ± 0b
	T ₂	0.3 ± 0b	0.2 ± 0bc
	T ₃	0.3 ± 0b	0.16 ± 0c
	T ₄	0.23 ± 0c	0.3 ± 0a
LSD değeri		0.02**	0.04**
K (%)	T ₁	0.9 ± 0b	0.58 ± 0a
	T ₂	0.8 ± 0b	0.51 ± 0b
	T ₃	1.2 ± 0.1a	0.43 ± 0c
	T ₄	1 ± 0b	0.59 ± 0a
LSD değeri		0.022*	0.03**
Ca (%)	T ₁	1.5 ± 0.0	3.2 ± 0.1a
	T ₂	1.6 ± 0.20	3.2 ± 0.3a
	T ₃	1.5 ± 0.0	3.3 ± 0.3a
	T ₄	1.4 ± 0.0	1.7 ± 0b
LSD değeri		ÖD	0.74**
Na (%)	T ₁	0.1 ± 0b	0.2 ± 0b
	T ₂	0.14 ± 0b	0.27 ± 0ab
	T ₃	0.13 ± 0b	0.3 ± 0.1a
	T ₄	0.19 ± 0a	0.3 ± 0a
LSD değeri		0.04**	0.10*
S (%)	T ₁	1.5 ± 0a	1.5 ± 0a
	T ₂	1.2 ± 0.1b	1 ± 0b
	T ₃	1.2 ± 0b	1 ± 0.1b
	T ₄	1.4 ± 0a	1 ± 0.1b
LSD değeri		0.12**	0.22**
Fe (ppm)	T ₁	179.9 ± 22.80	9107.8 ± 929.8b
	T ₂	158 ± 32.20	11447.9 ± 1038.1ab
	T ₃	152.4 ± 4.30	13126.3 ± 1504.7a
	T ₄	189.2 ± 8.50	5672.7 ± 374.7c
LSD değeri		ÖD	3317.8**
Zn (ppm)	T ₁	62.2 ± 11.1a	60.5 ± 13.60
	T ₂	49.8 ± 9.2ab	56.4 ± 8.80
	T ₃	33.5 ± 0.1b	77 ± 8.90
	T ₄	29.8 ± 0b	65.9 ± 10.90
LSD değeri		21.04*	ÖD
Mn (ppm)	T ₁	17 ± 2.9c	364.94 ± 23.2a
	T ₂	23.6 ± 2bc	455.31 ± 23a
	T ₃	30.3 ± 3.7ab	494.7 ± 53.6a
	T ₄	35.5 ± 3.8a	221.65 ± 33b
LSD değeri		10.50*	136.2*

*Aynı harfle gösterilen konular arasında istatistiksel açıdan farklılık bulunmamaktadır (p<0.05)

Sulama suyu tuzluluğu, toprak üstü aksamda toplam P içeriği üzerinde çok önemli derecede (p<0.01) etkili olmuştur.

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, toprak üstü aksamda toplam P içeriğinin azalmasına yol açmıştır. En yüksek toplam P içeriği T₁ konusunda % 0.33 olarak

belirlenmiştir (Tablo 6.10). İstatistiksel olarak 3 farklı grup ortaya çıkmış, T₂ ve T₃ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark oluşmamıştır. En yüksek P içeriğine sahip olan T₁ konusu ile kıyaslandığında, T₄ konusunun % 0.23 olarak belirlenen toplam P içeriğinde % 30.30 oranında azalma söz konusu olmuştur. Alınan sonuçlara göre 1.5 dS m⁻¹ ve üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu, toprak üstü aksamda toplam P içeriğinin önemli düzeyde azalmasına yol açmıştır.

Sulama suyu tuzluluğunun, köklerde toplam P içeriği üzerinde çok önemli derecede etkili olduğu (p<0.01) belirlenmiştir.

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, köklerde toplam P içeriğinin önce düşmesine, ardından yükselmesine sebep olmuştur. En düşük toplam P içeriği % 0.16 ortalama ile T₃ konusunda, en yüksek ortalama ise T₄ konusunda % 0.3 olarak elde edilmiştir (Tablo 6.10). İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, T₁ ve T₂ konuları arasında istatistiksel olarak önemli bir fark bulunmamıştır. Köklerde toplam P içeriğinde T₃ konusundaki düşüşü takiben, T₄ konusunda önemli düzeyde artış gerçekleşmiştir. Toplam P içeriği açısından T₁ konusuna kıyasla T₃ konusunda % 33.33 oranında azalma, T₄ konusunda ise % 25 oranında artış söz konusu olmuştur.

Sulama suyu tuzluluğu, toprak üstü aksamda toplam K içeriğini önemli derecede etkilemiştir (p<0.05).

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, toprak üstü aksamda toplam K içeriğinin yükselmesine sebep olmuştur. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; T₁, T₂ ve T₄ konuları arasında istatistiksel olarak önemli bir fark meydana gelmemiştir. En yüksek toplam K içeriği T₃ konusunda % 1.2 olarak belirlenmiştir (Tablo 6.10). T₁ konusuna göre, T₃ konusunun toplam K içeriği % 33.33 oranında artışla % 1.2 düzeyine ulaşmıştır. T₄ konusunda bir miktar azalma söz konusu olmuştur. İstatistiksel anlamda tek önemli fark, T₃ konusunda gerçekleşmiştir. Bu veriler ışığında, 3 dS m⁻¹ elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu, toprak üstü aksamda toplam K içeriğinin artmasına yol açmıştır.

Sulama suyu tuzluluğu, köklerde belirlenen toplam K içeriğini çok önemli derecede (p<0.01) etkilemiştir.

Sulama suyu tuzluluğundaki artışla, köklerde toplam K içeriği önce kademeli olarak azalmış, daha sonra ise yükselmiştir. En düşük toplam K içeriği T₃ konusunda % 0.43 iken, en yüksek ortalama T₄ konusunda % 0.59 olarak belirlenmiştir (Tablo

6.10). İstatistiksel olarak 3 farklı grup meydana gelmiş, T₁ ve T₄ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark bulunmamıştır. Köklerde toplam K içeriğinde T₂ ve T₃ konularında düşüş, en yüksek sulama suyu tuzluluğunun uygulandığı T₄ konusunda ise önceki iki konuya kıyasla artış söz konusu olmuştur. T₁ konusuna göre T₂ ve T₃ konularında sırsasıyla % 12.06 ve % 25.86 oranında azalma meydana gelmiştir.

Sulama suyu tuzluluğunun, toprak üstü aksamda toplam Ca içeriğini istatistiksel olarak etkilemediği belirlenmiştir. En yüksek toplam Ca içeriği T₂ konusunda % 1.6 olarak belirlenmiştir. En düşük Ca içeriği ise % 1.4 ortalama ile T₄ grubunda ölçülmüştür (Tablo 6.10).

Sulama suyu tuzluluğunun, köklerde toplam Ca içeriğini çok önemli derecede etkilediği belirlenmiştir (p<0.01).

Sulama suyu tuzluluğu sonucu, köklerin toplam Ca içeriği belirli bir düzeyden sonra azalmıştır. T₃ konusu % 3.3 ortalama ile en yüksek Ca içeriğine sahip olurken, en düşük ortalama T₄ konusunda % 1.7 olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; T₁, T₂ ve T₃ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark meydana gelmemiştir. Köklerde toplam Ca içeriğinde istatistiksel anlamda önemli olan düşüş T₄ konusunda gerçekleşmiştir (Tablo 6.10). T₁ konusuna kıyasla T₄ konusunun toplam Ca içeriği % 46.87 oranında azalmıştır. Bu veriler ışığında 3 dS m⁻¹ üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamasının roka köklerinin Ca içeriğinde istatistiksel olarak azalmaya sebep olduğu belirlenmiştir.

Sulama suyu tuzluluğu, toprak üstü aksamda toplam Na içeriğini çok önemli derecede etkilemiştir (p<0.01).

Toprak üstü aksamdaki Na oranı, sulama suyu tuzluluğundaki artışla beraber yükselmiştir. En düşük Na düzeyi T₁ konusunda ortalama % 0.10 iken, en yüksek Na oranına sahip olan konu % 0.19 ile T₄ olmuştur. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş, yalnızca T₄ konusu istatistiksel açıdan diğer gruplardan farklı bulunmuştur. T₁ konusuna kıyasla, T₄ konusunun toplam Na oranında % 90 oranında artış söz konusu olmuştur (Tablo 6.10). Bu veriler ışığında, 3 dS m⁻¹ değerinin üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamasının, toprak üstü aksamda toplam Na içeriğini istatistiksel olarak artırdığı sonucuna varılmıştır.

Sulama suyu tuzluluğu, köklerin toplam Na içeriğini önemli derecede (p<0.05) etkilemiştir.

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, köklerin toplam Na içeriğinin de artmasına yol açmıştır. En düşük Na içeriği T₁ konusunda % 0.2 iken, en yüksek ortalama T₃ ve T₄ konularında % 0.3 olarak belirlenmiştir (Tablo 6.10). İstatistiksel olarak 2 farklı grup meydana gelmiş; T₂, T₃ ve T₄ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark oluşmamıştır. Köklerde toplam Na içeriği T₁ konusuna göre T₂ konusunda % 35, T₃ ve T₄ konularında ise % 50 oranlarında artmıştır. Sonuçlar değerlendirildiğinde, 1.5 dS m⁻¹ ve üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyunun roka köklerinde toplam Na içeriğini istatistiksel olarak artırdığı belirlenmiştir.

Sulama suyu tuzluluğunun, toprak üstü aksamda toplam S içeriği üzerinde çok önemli derecede etkili olduğu belirlenmiştir (p<0.01).

Toprak üstü aksamdaki S oranı, sulama suyu tuzluluğundaki artışla önce azalıp, sonra bir miktar yükselmiştir. En düşük toplam S düzeyi T₂ ve T₃ konularında % 1.2 olarak tespit edilmiş; en yüksek S oranı ise % 1.5 ortalama ile T₁ konusunda görülmüştür. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; T₁ ile T₄ ve T₂ ile T₃ konuları istatistiksel olarak aynı grupta yer almıştır (Tablo 6.10). T₁ konusuna göre, T₂ ve T₃ konularının toplam S içeriğinde % 20 oranında azalma gerçekleşmiştir.

Sulama suyu tuzluluğunun, köklerde toplam S içeriği üzerinde çok önemli derecede etkili olduğu belirlenmiştir (p<0.01).

Sulama suyu tuzluluğu arttıkça, köklerde toplam S içeriği belli bir değere kadar azalmıştır. En yüksek S içeriği T₁ konusunda ortalama % 1.5 iken, en düşük ortalama T₂, T₃ ve T₄ konularında % 1 olarak belirlenmiştir (Tablo 6.10). İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş, yalnızca T₁ konusu istatistiksel açıdan diğer konulardan farklılık göstermiştir. Toplam S içeriğindeki azalma T₂ konusundan itibaren gerçekleşmiştir. Köklerde toplam S içeriği tüm konularda T₁ konusuna kıyasla % 33.33 oranında azalmıştır. Buna göre 1.5 dS m⁻¹ ve üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamaları, roka köklerinin toplam S içeriğini önemli düzeyde azaltmıştır.

Sulama suyu tuzluluğunun, toprak üstü aksamda toplam Fe içeriği açısından konular arasında istatistiksel olarak önemli bir farka yol açmadığı görülmüştür. En yüksek Fe içeriği T₄ konusunda ortalama 189.2 ppm, en düşük miktar ise 152.4 ppm ortalama ile T₃ konusunda belirlenmiştir (Tablo 6.10).

Sulama suyu tuzluluğu, köklerin toplam Fe içeriği üzerinde çok önemli derecede (p<0.01) etkili olmuştur.

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, köklerde toplam Fe içeriğinin öncelikle artıp, belli bir değerden sonra ise düşmesine yol açmıştır. En yüksek Fe içeriği T₃ konusunda ortalama 13126.3 ppm iken, en düşük değer ise T₄ konusunda 5672.7 ppm olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, T₂ ve T₃ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir farklılık bulunmamıştır (Tablo 6.10). Toplam Fe içeriğindeki en belirgin artış T₃ konusunda gerçekleşmiştir. Toplam Fe içeriği açısından T₁ konusuna göre T₂ ve T₃ konularında sırasıyla % 22.22 ve % 44.44 oranında artış, en yüksek tuzluluk değerinin uygulandığı T₄ konusunda ise % 33.33 oranında azalma söz konusu olmuştur. Veriler ışığında 1.5 ve 3 dS m⁻¹ elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamalarının köklerde toplam Fe içeriğinde artışa, bu değer üzerinde sulama uygulamasının ise azalışa neden olduğu belirlenmiştir.

Sulama suyu tuzluluğunun, toprak üstü aksamda toplam Zn içeriğini önemli derecede etkilediği belirlenmiştir (p<0.05).

Sulama suyu tuzluluğu arttıkça, toprak üstü aksamdaki Zn içeriği azalmıştır. En yüksek toplam Zn içeriği ortalaması T₁ konusunda 62.2 ppm, en düşük oran ise T₄ konusunda 29.8 ppm olarak belirlenmiştir (Tablo 6.10). İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş, T₁ ile T₂ ve T₃ ile T₄ konuları aynı istatistiksel grupta yer almıştır. T₁ konusuna kıyasla T₃ ve T₄ konularının toplam Zn içeriğinde sırasıyla % 46.14 ve % 52.09 oranlarında azalma gerçekleşmiştir. Sonuçlar değerlendirildiğinde, 1.5 dS m⁻¹ değerinin üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamaları sonucunda toprak üstü aksamda toplam Zn içeriği istatistiksel olarak önemli düzeyde azalmıştır.

Sulama suyu tuzluluğu, köklerin toplam Zn içeriği üzerinde istatistiksel açıdan önemli bir etkide bulunmamıştır. En yüksek Zn içeriği T₄ konusunda ortalama 65.9 ppm olurken, en düşük ortalama ise T₂ konusunda 56.4 ppm olarak belirlenmiştir (Tablo 6.10).

Sulama suyu tuzluluğu, toprak üstü aksamda toplam Mn içeriğini önemli derecede (p<0.05) etkilemiştir.

Sulama suyu tuzluluğu artışına paralel olarak, toprak üstü aksamda toplam Mn içeriği de artmıştır. En düşük Mn içeriği T₁ konusunda 17 ppm, en yüksek ortalama ise T₄ grubunda 35.5 ppm olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, T₃ ve T₄ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark meydana gelmemiştir. En düşük ortalamaya sahip olan T₁ konusuna göre T₂, T₃ ve T₄

konularının toplam Mn içeriğinde meydana gelen artışlar sırasıyla % 38.82, % 78.23 ve % 108.82 oranlarında gerçekleşmiştir (Tablo 6.10). Elde edilen sonuçlar ışığında, 1.5 dS m⁻¹ ve üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu toprak üstü aksamda toplam Mn içeriğini istatistiksel olarak artırmıştır.

Sulama suyu tuzluluğu, köklerin toplam Mn içeriğini önemli derecede etkilemiştir (p<0.01).

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, köklerde toplam Mn içeriğinin belli bir düzeyden sonra azalmasına sebep olmuştur. En yüksek toplam Mn içeriği 494.7 ppm ile T₃ konusunda, en düşük ortalama ise T₄ konusunda 221.65 ppm olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup ortaya çıkmış; T₁, T₂ ve T₃ konuları arasındaki farklılık istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır (Tablo 6.10). Toplam Mn içeriğinde istatistiksel anlamda önemli bulunan azalma T₄ konusunda gerçekleşmiştir. T₁ konusuna kıyasla T₄ konusunun toplam Mn içeriği % 39.26 oranında azalmıştır. Sonuçlar değerlendirildiğinde 3 dS m⁻¹'in üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamasının, roka köklerinin toplam Mn içeriğinde önemli düzeyde azalmaya yol açtığı belirlenmiştir.

Yenebilir kısımların besin değeri açısından değerlendirildiğinde sulama suyu tuzluluğunun, incelenen makro mineraller arasında toplam P ve toplam S, mikro mineraller arasında ise toplam Zn içeriğinin azalmasına yol açtığı; diğer mineral değerlerinin ise artış gösterdiği ya da önemli bir değişiklik sergilemediği görülmüştür.

Mineral içerik dengesinin bozulması, tuz stresinin bitkiler üzerindeki bir diğer olumsuz etkisidir. Na⁺ ve Cl⁻ gibi iyonların doğrudan toksik etkileri, diğer iyonların yanı sıra K⁺ ve Ca⁺² gibi temel besin elementlerinin dengeleşiminde bozukluklar meydana getirmektedir (Munns and Tester, 2008). Farklı roka çeşitleriyle yapılan bir çalışmada, artan tuz konsantrasyonuyla birlikte toprak üstü aksamda Na içeriği, kontrole kıyasla yaklaşık 3 kat artarak, kuru ağırlığın % 2'sine kadar ulaşan değerlere yükselmiştir (Shariatnia et al., 2021). Aynı dokularda K içeriğinin ise % 1.61'den % 1.05'e düştüğü belirlenmiş, dolayısıyla K/Na oranı da önemli azalış göstermiştir. Köklerde ise en yüksek Na artışı 6 dS m⁻¹'de kontrole göre % 174, 12 dS m⁻¹'de ise % 256 olarak belirlenmiştir. Kök K içeriğinin ve K/Na oranının ise tuzluluk artışına karşı düşme eğilimi gösterdiği ve % 88'e kadar azaldığı belirlenmiştir. Stevia bitkisinde NaCl uygulamaları toprak üstü aksam ve köklerde Na⁺ emilimini artırmış; yapraklarda kontrole kıyasla yaklaşık % 43 olan artışın, % 30'a yakın artışın görüldüğü köklere

kıyasla daha fazla olduğu belirlenmiştir (Aghighi Shahverdi et al., 2019). K^+ içeriğinin ise NaCl uygulamaları sonucu tüm dokularda azaldığı, 150 mM konsantrasyonda toprak üstü aksam ve köklerde sırasıyla yaklaşık % 30 ve % 60 oranında gerçekleşerek, köklerde daha yoğun olduğu görülmüştür. NaCl stresi uygulanan *Tetragonia tetragonioides* bitkilerinin yapraklarında; N, P, K, Ca, Mg ve S içeriklerinin, uygulanan tuz konsantrasyonları karşısında azaldığı, Na içeriğinin ise yüksek oranda arttığı belirlenmiştir (Bekmirzaev et al., 2020). Tuz stresinin 18 farklı nar çeşidi üzerindeki etkilerinin incelendiği bir çalışmada, Na konsantrasyonunun kök ve yapraklarda sırasıyla 6.10 ve 18.2 kata kadar arttığı, 8 çeşitte yaprak P konsantrasyonu azalırken köklerde önemli bir değişiklik olmadığı, S içeriğinin tüm organlarda genellikle azaldığı, kök K içeriğinin neredeyse tüm çeşitlerde azaldığı, yapraklarda ise K ve Ca içeriklerinde çeşitler arasında artış ve azalışların bir arada görüldüğü belirlenmiştir. Mikro elementler arasında Fe konsantrasyonunun 3 çeşidin köklerinde ve 8 çeşidin yapraklarında önemli derecede arttığı, Mn içeriğinin çoğu çeşidin yapraklarında arttığı, Zn içeriğinin ise genel olarak tüm bitkilerde azaldığı görülmüştür (Liu et al., 2020). Domates bitkilerine uygulanan NaCl stresi, Na düzeyini artırırken K içeriği azalmış, P oranında ise önemli bir değişiklik meydana gelmemiştir (Gong et al., 2013). Mevcut tez çalışmasında roka bitkilerinin incelenen dokularında belirlenen mineral içeriklerinin tuz stresi karşısındaki değişimi açısından, diğer benzer çalışmalara paralel veriler elde edildiği gibi, literatürden farklı sonuçlara da rastlanmıştır. Tuzluluk koşullarının genel olarak Na ve Cl birikiminde artışlara yol açarken (Teakle and Tyerman, 2010), diğer mineral iyonlar açısından hem hücresel düzeyde hem de tüm bitki düzeyinde dengesizliklere neden olduğu bilinmektedir (Silva et al., 2015). Artan sulama suyu tuzluluğu karşısında roka bitkilerinin toprak üstü aksam ve köklerinde Na içeriği artmıştır. Kontrole kıyasla artış oranı toprak üstü aksamda daha fazla gerçekleşmiş, kuru maddede Na birikim miktarının köklerde daha fazla olduğu belirlenmiştir. Yapraklar Na^+ birikimine köklere kıyasla daha yatkın olduğundan, tuzluluk koşulları altında yetiştirilen bitkilerin yapraklarında Na^+ birikimi daha hızlı gerçekleşebilmektedir (Tiwari et al., 2010). Sodyumun vakuollerde birikimi, bitkilerin tuzluluk koşulları altında hücre su potansiyelini azaltmaya yönelik önemli bir stratejisidir (Munns and Tester, 2008). Yürütülen tez çalışmasında Na^+ emilimi toprak üstü organlarda en yüksek sulama suyu tuzluluğunun uygulandığı T₄ konusunda önemli derecede artarken; köklerde bu artış konular arasında daha belirgin bir dağılım göstermiş, K^+ alınımı köklerde daha az gerçekleşmiştir. Artan sulama suyu tuzluluğu

karşısında Na^+ oranındaki artışlara, kök K^+ içeriğinde önemli derecede görülen azalma eşlik etmiştir. Söz konusu ters orantılı ilişki, köklerde Na^+ ve K^+ alınımı arasındaki yarıştan kaynaklanmış olabilir. İyonik yarıçapları benzer şekilde hidrate olduğundan, iyonların hücrelere giriş izyolları tarafından Na^+ ve K^+ birbirinden kolay ayırt edilememekte ve bu olay da Na^+ toksisitesinin temel mekanizmasını oluşturmaktadır (Blumwald, 2000). Bu nedenle kök dokularında, Na^+ 'nın bağlanma bölgeleri aracılığıyla K^+ ile yarışması sonucu (Singh et al., 2015), K^+ alınımında azalma gerçekleştiği söylenebilir. Tuzluluk koşulları altında yüksek K^+/Na^+ oranı ve K^+ içeriğinin sağlanması, normal aktivitelerin devamı için tuzluluğun oluşturduğu zararların azaltılmasında etkilidir (Guan et al., 2013). K^+ yalnızca tuza dayanıklılık mekanizmalarıyla ilgili önemli bir iyon olmayıp, aynı zamanda birçok yüksek bitkide osmoz, iyon dengesi, protein sentezi, turgor basıncı ve fotosentez gibi fizyolojik işlevleri düzenleyen bir katyondur (Zhu, 2003). Mevcut çalışmada sulama suyu tuzluluğu toprak üstü aksam Na^+ içeriğini T₄ konusunda önemli düzeyde artırmış, K^+ içeriği bu düzeye kadar önemli derecede artmış, sonrasında ise bir miktar azalmıştır. Köklerde de en yüksek sulama suyu tuzluluğunda, K^+ içeriğinde yeniden bir artış görülmüştür. Yüksek K^+/Na^+ oranının tuz stresine karşı savunma açısından bahsedilen önemine istinaden, bitkiler tuzluluk koşulları altında iyon değişimi veya dengeleşimi mekanizmaları aracılığıyla savunma stratejileri geliştirmiş ve böylece aşırı düzeydeki Na^+ uzaklaştırılarak veya K^+ alınımı artırılarak, Na^+ ve K^+ dengeleşimi sürdürülmeye çalışılmış olabilir (Singh et al., 2016; Jiang et al., 2019). Karnabahar ve brokoli gibi *Brassica* türlerinde yapılan çalışmalarda, bu türlerin yüksek veya düşük tuzluluk koşulları altında bitki dokularında daha fazla K^+ birikimi gerçekleşmesini sağlayan etkin sistemleri olduğu bildirilmiştir (De Pascale et al., 2005). Bu nedenle özellikle toprak üstü aksamda sağlanan yüksek K^+ konsantrasyonu, bu dokularda etkin bir K^+ dengeleşimi sağlanabilmiş olmasından kaynaklanıyor olabilir. Ayrıca, yükselen Na^+ düzeyi sonucu K^+/Na^+ oranının düşmesi; Mn, Zn ve Mg içeriğini azaltarak iyon dengeleşiminde sapmalara yol açmaktadır (Ji et al., 2018). Na^+ , Ca^{+2} iyonlarını hücre dışı bağlanma noktalarından kolayca çıkarabildiğinden; tuzluluk koşulları altında Ca^{+2} mevcudiyeti, özellikle düşük $\text{Ca}^{+2}/\text{Na}^+$ oranlarında, önemli derecede azalabilmektedir (Cramer, 2006). Tuzluluk koşulları altında Ca^{+2} alınımındaki azalma, iyonun presipitasyonundan veya artan iyonik şiddetin aktiviteyi azaltmasından da kaynaklanabilmektedir (Cramer et al., 1988). Sulama suyu tuzluluğu sonucu roka bitkilerinin toprak üstü aksamında N içeriğinin arttığı belirlenmiştir. Benzer sonuçlar

buğday ve karpuz bitkilerinde de gözlemlenmiştir (Iqbal et al., 2006; Uygur and Yetisir, 2009). Tuzluluk koşulları altında köklerden N alımın süreci ise, tuz iyonlarının NO_3^- ve NH_4^+ 'ya karşı antagonistik etkisi, N iyonlarının kök ksilemine akışının bozulması, kök bölgesindeki osmotik değişimler nedeniyle su absorpsiyonunun azalması, transpirasyon oranının düşmesi, kök membran yapısının zarar görmesi ve büyüme oranının düşmesi sonucu N gereksiniminin azalması gibi nedenlere bağlı olarak inhibe olabilmektedir (Ashraf et al., 2018). Tuzluluğun şiddeti ve bitkilerin mineral içeriği arasındaki ilişki oldukça karmaşıktır. Bitki gelişimini olumsuz etkileyen tuzluluk; aynı zamanda element mevcudiyetini, absorpsiyonunu ve bitki organları arasındaki taşınımı da etkileyerek mineral içeriğinde düzensizliklere sebep olmaktadır (Greenway and Munns, 1980).

6.1.5. Oksidatif Stres İndikatörleri

6.1.5.1. Lipit Peroksidasyonu

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda, lipit peroksidasyonunun bir ölçütü olarak MDA içeriğine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.11'de, konuların ortalama değerlerine ilişkin istatistiksel analiz sonuçları ise Tablo 6.12'de verilmiştir.

Tablo 6.11. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde MDA içeriğine ait varyans analizi sonuçları

Parametre	SD	HO	F Değeri	P
Toprak üstü aksam MDA	3	0.37950874	13.9474**	<0.01
Kök MDA	3	0.08007752	14.0656**	<0.01

Tablo 6.12. Sulama suyu tuzluluğunun MDA içeriğine etkisi

Parametre	Tuzluluk	Toprak üstü aksam	Kök
		Ortalama	Ortalama
MDA ($\mu\text{M g}^{-1}$ yaş ağırlık)	T ₁	1 ± 0b	0.22 ± 0b
	T ₂	1 ± 0.1b	0.23 ± 0b
	T ₃	1.4 ± 0a	0.4 ± 0a
	T ₄	1.3 ± 0a	0.18 ± 0b
LSD değeri		0.19**	0.09**

*Aynı harfle gösterilen konular arasında istatistiksel açıdan farklılık bulunmamaktadır (p<0.05)

Sulama suyu tuzluluğunun, toprak üstü aksamda MDA içeriği üzerinde çok önemli düzeyde etkili olduğu belirlenmiştir (p<0.01).

Sulama suyu tuzluluğu arttıkça, toprak üstü aksamda MDA içeriği özellikle belirli bir noktadan sonra yükselmiştir. En düşük MDA içeriği T₁ konusunda ortalama 1 $\mu\text{M g}^{-1}$ YA, en yüksek ortalama ise T₃ konusunda 1.4 $\mu\text{M g}^{-1}$ YA olarak belirlenmiştir (Tablo 6.12). İstatistiksel olarak 2 farklı grup ortaya çıkmış, T₁ ile T₂ ve

T₃ ile T₄ konuları aynı gruplarda yer almıştır. Sulama suyu tuzluluğunun etkisiyle MDA içeriğinde istatistiksel anlamda önemli olan yükseliş T₃ konusunda gerçekleşmiştir. En düşük MDA içeriğine sahip olan T₁ konusuna kıyasla T₃ ve T₄ konularında MDA içeriği sırasıyla % 40 ve % 30 oranlarında daha fazla bulunmuştur. Bu veriler ışığında, 1.5 dS m⁻¹'in üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamaları, toprak üstü aksamda MDA içeriğini istatistiksel olarak önemli derecede artırmıştır.

Sulama suyu tuzluluğunun, köklerde MDA içeriğini çok önemli derecede (p<0.01) etkilediği belirlenmiştir.

Sulama suyu tuzluluğundaki artış sonucu, köklerde MDA içeriği belli bir düzeye kadar artmış, daha sonra ise önemli derecede düşmüştür. En yüksek MDA içeriği T₃ konusunda 0.40 µM g⁻¹ YA, en düşük ortalama ise T₄ konusunda 0.18 µM g⁻¹ YA olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; T₁, T₃ ve T₄ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark bulunmamıştır (Tablo 6.12). MDA içeriğindeki istatistiksel açıdan önemli olan artış T₃ konusunda gerçekleşmiştir. T₁ konusuna göre T₃ konusunun MDA içeriği % 81.82 oranında artmıştır. Bu veriler ışığında 3 dS m⁻¹ elektriksel iletkenlik değerine sahip sulama suyunun roka köklerinde MDA içeriğini çok önemli düzeyde artırdığı belirlenmiştir.

Tuz stresinin, bitki dokularında ortaya çıkan oksidatif stres sonucu H₂O₂ içeriğini artırdığı ve yoğun bir şekilde membran lipid peroksidasyonuna yol açtığı bilinmektedir (Mandhania et al., 2006). Membran geçirgenliğinin bozulmasına yol açan lipid peroksidasyonu, tuzluluk koşulları altında meydana gelen oksidatif stres ile çoğunlukla ilişkilendirilen bir belirti olduğundan (Hernández and Almansa, 2002); oksidatif hasar artışının ve membran hasarının bir göstergesi olarak sıkça kullanılmaktadır (Katsuhara et al., 2005). Bu nedenle, bir lipid peroksidasyon ürünü olan MDA da, söz konusu oksidatif hasarların indikatörü olarak kullanılmaktadır. Rokada yapılan bir çalışmada, artan NaCl konsantrasyonları sonucu yapraklarda MDA içeriğinin belirli bir süre sonra önemli derecede arttığı belirlenmiş (Mahawar and Shekhawat, 2019); başlangıç konsantrasyonundan itibaren 25 mM NaCl düzeyine kadar devam eden artışın ardından, ilerleyen dozlarda azaldığı, kontrole kıyasla en yüksek artışın 2.2 kat olduğu belirlenmiştir. Benzer şekilde, roka bitkileriyle yürütülen farklı bir çalışmada uygulanan tuz stresi MDA düzeyinin artışına sebep olmuş ve kontrol bitkilerine kıyasla % 289'a kadar artış meydana gelmiştir (Kusvuran and

Ellialtioglu, 2021). Tuz stresi stevia bitkilerinde MDA içeriğinin artışına sebep olmuş, kontrol grubunda $0.122 \mu\text{M g}^{-1}$ YA olan MDA miktarının 150 mM NaCl konsantrasyonunda $0.885 \mu\text{M g}^{-1}$ YA düzeyine çıktığı belirlenmiştir (Aghighi Shahverdi et al., 2019). Roka köklerinde 50 mM NaCl uygulaması sonucu MDA içeriğinde kontrole kıyasla yaklaşık % 135'lik artış gerçekleşmiş (Mahawar and Shekhawat, 2019), artan tuz konsantrasyonlarıyla birlikte MDA içeriği azalsa da belirlenen miktarın kontrol bitkilerinden daha fazla olduğu görülmüştür. Rokada transkripsiyonel regülasyonlar üzerinde tuzluluğun etkisinin araştırıldığı bir çalışmada, stres uygulanan tüm örneklerde lipid peroksidasyonunun ve MDA düzeyinin arttığı görülmüştür (Franzoni et al., 2020). NaCl stresi uygulanan soya bitkileri üzerinde sodyum nitroprussit uygulamasının etkilerinin incelendiği bir çalışmada, MDA içeriğinin kök dokularında % 44 oranında artmış olduğu belirlenmiştir (Jabeen et al., 2021). Bahsedilen sonuçlarla uyumlu olarak bu tez çalışmasında, başlıca TBA aktif metabolitlerden olan MDA düzeyinin toprak üstü aksamda T_3 konusundan itibaren önemli düzeyde artması, sulama suyu tuzluluk uygulamaları sonucu H_2O_2 gibi reaktif oksijen türlerinin aşırı miktarda üretilmiş olabileceğine işaret etmektedir. Lipid peroksidasyonunun bir ürünü olarak miktarı ölçülen MDA, oksijen radikallerinin birikimi sonucu membrandaki çoklu doymamış yağ asitlerinin peroksidasyonu sonucu üretilmektedir. Fotosentez veya solunum boyunca üretilen ROT'den zarar gören membran bütünlüğü, lipid peroksidasyonunun da artışına yol açmaktadır (Hernández et al., 2000). Benzer şekilde köklerde MDA içeriğinin T_3 konusunda belirgin bir şekilde artmış olması, özellikle 3 dS m^{-1} düzeyinden itibaren oksidatif stres sonucu lipid peroksidasyon oranının arttığının göstergelerinden biridir. T_4 konusunda ise MDA içeriğinin azalmış olması, köklerde aşırı miktarda üretilen reaktif oksijen türlerinin aktive olan antioksidan savunma sistemi tarafından etkin bir şekilde giderilmiş olmasıyla açıklanabilir. Tuz stresine bağlı olarak aktive olan antioksidan sistem, köklerde H_2O_2 düzeyini ve membran hasarını daha başarılı bir şekilde azaltmış olabilir. Köklerde stres boyunca üretilen MDA miktarının genel olarak toprak üstü aksama kıyasla daha az olduğu görülmektedir. MDA birikiminin düşük oranda gerçekleşmesi, tuz stresi koşullarına karşı daha iyi koruma sağlandığını göstermekte ve dokuların oksidatif zararlardan belli bir ölçüde kurtulmasını sağlamaktadır (Meloni et al., 2003).

6.1.5.2. Prolin İçeriği

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda belirlenen prolin içeriğine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.13'te, konuların ortalama değerlerine ilişkin istatistiksel analizler ise Tablo 6.14'te verilmiştir.

Tablo 6.13. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde prolin içeriğine ait varyans analizi sonuçları

Parametre	SD	HO	F Değeri	P
Toprak üstü aksam prolin	3	139.10453	5.4732*	<0.05
Kök prolin	3	20.208470	16.4351**	<0.01

Tablo 6.14. Sulama suyu tuzluluğunun prolin içeriğine etkisi

Parametre	Tuzluluk	Toprak üstü aksam		Kök
		Ortalama	Ortalama	
Prolin ($\mu\text{g g}^{-1}$ yaş ağırlık)	T ₁	2 \pm 0.6b	2.9 \pm 0.4b	
	T ₂	3.3 \pm 0.6b	2.9 \pm 0.1b	
	T ₃	3.7 \pm 2.3b	2.8 \pm 0.1b	
	T ₄	10.7 \pm 2.6a	5.8 \pm 0.4a	
LSD değeri		5.81*	1.28**	

*Aynı harfle gösterilen konular arasında istatistiksel açıdan farklılık bulunmamaktadır ($p < 0.05$)

Sulama suyu tuzluluğu, toprak üstü aksamda prolin içeriği üzerinde önemli derecede ($p < 0.05$) etkili olmuştur.

Sulama suyu tuzluluğu artışına paralel olarak, toprak üstü aksamda prolin içeriğinin arttığı görülmüştür. En düşük prolin içeriği T₁ konusunda ortalama 2 $\mu\text{g g}^{-1}$ YA, en yüksek ortalama ise T₄ grubunda 10.7 $\mu\text{g g}^{-1}$ YA olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; T₁, T₂ ve T₃ konuları arasındaki fark istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır. Sulama suyu tuzluluğu sonucu prolin içeriğinde istatistiksel anlamda önemli bulunan artış T₄ konusunda gerçekleşmiştir. T₁ konusuna kıyasla T₄ konusunda prolin içeriğinin 5.3 kat daha yüksek olduğu belirlenmiştir (Tablo 6.14). Bu sonuçlara göre, 3 dS m⁻¹'nin üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulaması, toprak üstü aksamda prolin içeriğinin istatistiksel olarak önemli derecede artmasına yol açmıştır.

Sulama suyu tuzluluğunun, köklerde prolin içeriği üzerinde çok önemli derecede etkili olduğu belirlenmiştir ($p < 0.01$).

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, köklerde prolin içeriğini belli bir düzeyden sonra artırmıştır. En düşük prolin içeriği T₃ konusunda 2.8 $\mu\text{g g}^{-1}$ YA olarak belirlenmiş, en yüksek ortalama ise 5.8 $\mu\text{g g}^{-1}$ YA ile T₄ konusunda elde edilmiştir (Tablo 6.14). İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; T₁, T₂ ve T₃ konuları arasındaki

farklılık istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır. Prolin içeriğinde istatistiksel olarak önemli bulunan artış T₄ konusunda gerçekleşmiştir. T₁ konusuna kıyasla en yüksek sulama suyu tuzluluğunun uygulandığı T₄ konusunda, prolin içeriği açısından 2 kat artış meydana gelmiştir. Bu sonuca göre, sulama suyu elektriksel iletkenliği 3 dS m⁻¹ değerinin üzerine çıktığında roka köklerinde prolin içeriğinin çok önemli düzeyde yükseldiği belirlenmiştir.

Bir aminoasit olan prolin, farklı abiyotik stres etmenlerine karşılık olarak bitkilerde birikimi gerçekleşen, çok yönlü işlevlere sahip moleküllerden biridir (Verbruggen and Hermans, 2008). Birçok bitki türünde artan dışsal tuzluluğa paralel olarak birikimi gerçekleşmekte olan prolin, tuz stresinin güvenilir bir biyokimyasal markörü olarak değerlendirilmektedir (Boscaiu et al., 2013). Bitkilerde artan tuz stresine karşılık prolin içeriği genellikle artmaktadır. Stres altındaki bitkilerde prolinin yüksek oranda üretilmesi ve birikimi, oksidatif stresi azaltarak bitkilerin tuzluluğa olan toleransını artırmakta (Molinari et al., 2007) ve oksidatif strese karşı dayanıklılığın artışında prolinin ROT detoksifiye edici özelliklerinin önemli payı olduğu düşünülmektedir (Tripathi et al., 2013). Bu metabolit, hücresel yapının korunması ve fotosentez aparatlarında meydana gelen hasarın azaltılması, redoks durumunun dengelenmesi, sitozol pH düzeyinin ayarlanması, protein yapılarının stabilizasyonu ve stres sinyallerinin iletimi gibi çok çeşitli koruyucu görevler üstlenebilmekte (Maggio et al., 2002) ve böylece dış etmenlere verilen uyumsal tepkileri etkileyebilmektedir (Verbruggen and Hermans, 2008). Tuz stresine maruz bırakılan roka bitkilerinde yaprak prolin miktarı artış göstermiş ve en yüksek prolin içeriği, en şiddetli tuzluluk düzeyinde elde edilmiştir (Shariatnia et al., 2021). Benzer şekilde, *E. sativa* toprak üstü aksamında artan NaCl konsantrasyonlarına karşılık prolin içeriğinin arttığı, 75 mM NaCl konsantrasyonunda kontrole kıyasla 7.6 kat artış gerçekleştiği görülmüştür (Mahawar and Shekhawat, 2019). Roka bitkilerin hidroponik sistemde yetiştirildiği bir çalışmada 1.8 – 11.8 dS m⁻¹ aralığında uygulanan tüm sulama suyu tuzluluğu değerleri, yapraklardaki prolin içeriğini giderek artırmıştır (Jesus et al., 2015). *E. sativa*'da 75 mM tuz konsantrasyonunun köklerde prolin içeriğini 1.28 kat artırdığı bildirilmiştir (Mahawar and Shekhawat, 2019). Üç farklı lahana türünde prolin içeriği, uygulanan tuzluluk dozlarına bağlı olarak artış göstermiş, köklerdeki önemli artış en yüksek NaCl konsantrasyonunda gerçekleşmiştir (Šamec et al., 2021). Kum teresinde tuz stresi, 24 saatlik uygulama süresinden itibaren tüm organlarda prolin konsantrasyonunu artırmış

(Hmidi et al., 2018); osmotik düzenlemede köklerde daha etkin olduğu belirlenen prolinin, 200 mM NaCl uygulanan bitkilerde tüm osmotik havuzun % 36'sını oluşturduğu belirlenmiştir. Yapraklardan uygulanan prolin, roka bitkilerinde gelişim performansını ve tuz stresi altında işlevsel metabolitlerin birikimini artırmıştır (Barbieri et al., 2011). Bahsi geçen çalışmalarda alınan sonuçlara paralel olarak, uygulanan sulama suyu tuzluluğu, roka bitkilerinin köklerinde ve toprak üstü aksamda prolin içeriğini, en yüksek sulama suyu tuzluluğunun uygulandığı T₄ konusunda önemli derecede artırmıştır. Bu nedenle incelenen tüm dokularda tuzluluk toleransının sağlanmasında prolinin etkin roller üstlendiği söylenebilir. İçsel prolin düzeyinin artışı, sentezin uyarılması ve/veya katabolizmanın inhibisyonuyla degradasyonun azaltılmasının yanı sıra, spesifik prolin taşıyıcı proteinler aracılığıyla hücreler arası dağılımın değiştirilmesi gibi, stres altındaki bitkilerin sergilediği yaygın mekanizmaların kümülatif bir sonucudur (Jesus et al., 2015; Mansour and Ali, 2017). Prolin düzeylerinin ve tuz stresi karşısında artış oranının, köklere kıyasla toprak üstü aksamda daha fazla olduğu görülmektedir. Prolinin ilk olarak köklerde sentezlendiği ve daha sonra yapraklara taşındığını (Ueda et al., 2001) gösteren çalışmaların yanı sıra, yapraklarda sentezlenen prolinin diğer organlara taşınabileceğini savunan görüşler de mevcuttur (Hmidi et al., 2018). Prolin osmotik koruyucu rolünün yanında; tuzluluk ve kuraklık stresiyle ilişkili koşullar altında yaprak su potansiyelinin azaltılması, köklerden su alınımının en yüksek orana çıkarılabilmesi ve transpirasyonun azaltılarak hücre turgor basıncının sürdürülmesi için bir çözünür işlevi de görmektedir (Ashraf and Foolad, 2007). Prolin birikimi her ne kadar bir osmotik düzenleme rolü üstlenmekte ve hücre sel su potansiyelinin azaltılarak tuzluluk toleransının sağlanmasında önemli görevler almakta olsa da; prolinin temel işlevinin reaktif oksijen türlerine karşı proteinlerin, DNA'nın, membranların ve hücre içi yapıların korunması olduğunu gösteren çalışmalar da mevcuttur (Kavi Kishor et al., 2005). Sayılan tüm bu işlevlerden farklı olarak, azot içeren bu bileşiğin birikiminden bir N depolama formu olarak yararlanılabilmekte ve prolin, stres koşullarıyla mücadele sırasında hücreler için bir azot kaynağı görevi üstlenebilmektedir (Sánchez et al., 2001).

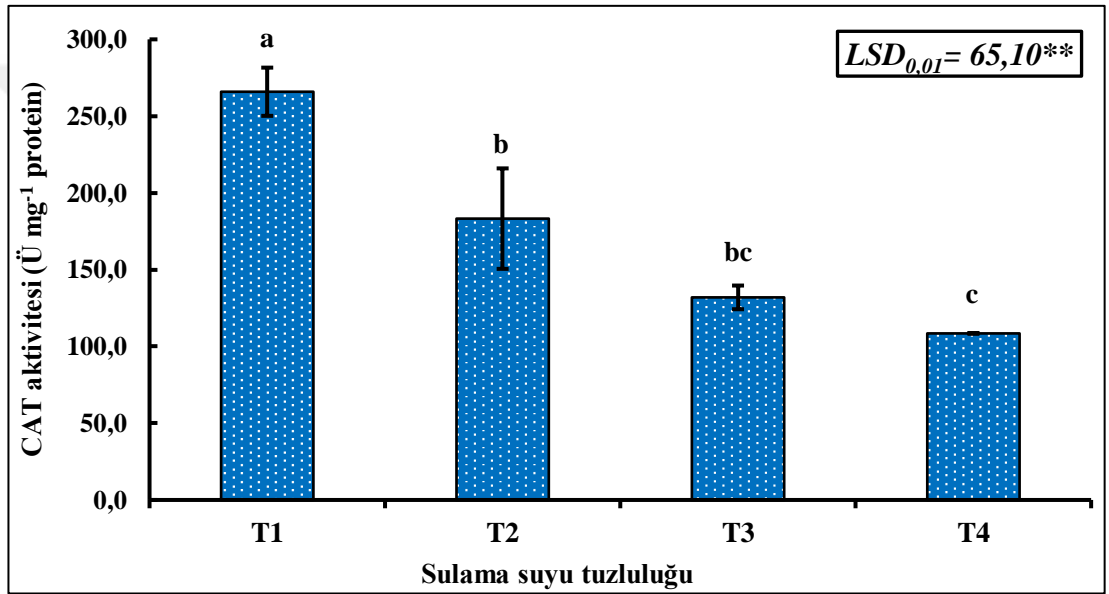
6.1.6. Toprak Üstü Aksamda Belirlenen Antioksidan Enzim Aktiviteleri

6.1.6.1. Katalaz (CAT) Aktivitesi

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda, toprak üstü aksamda belirlenen CAT enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.15'te, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.1'de verilmiştir.

Tablo 6.15. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam CAT aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	43739.880	13.7336**	<0.01



Şekil 6.1. CAT aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi

Sulama suyu tuzluluğu, roka bitkilerinin toprak üstü aksamında CAT enzim aktivitesini çok önemli derecede ($p < 0.01$) etkilemiştir.

Sulama suyu tuzluluğu arttıkça, toprak üstü aksamda ölçülen CAT aktivitesinin azaldığı görülmüştür. En yüksek spesifik aktivite T₁ konusunda ortalama 265.9 Ü mg⁻¹ P iken, en düşük CAT aktivitesi ise T₄ konusunda ortalama 108.5 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiştir (Şekil 6.1). İstatistiksel olarak 3 farklı grup ortaya çıkmış; T₂ ve T₃ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark oluşmamıştır. En yüksek aktiviteye sahip T₁ konusu ile kıyaslandığında T₂, T₃ ve T₄ konularının CAT aktivitelerinde sırasıyla % 31.10, % 50.39 ve % 59.19 oranlarında düşüş gerçekleşmiştir. Sonuçlar değerlendirildiğinde, 1.5 dS m⁻¹ ve üzerinde elektriksel

iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamaları, CAT aktivitesini istatistiksel olarak düşürmektedir.

Peroksizomlarda yağ asitlerinin β -oksidasyonu ve fotorespirasyon yoluyla SOD gibi diğer enzimlerin aktivitesi sonucu üretilen hidrojen peroksite su ve oksijene dönüşümünü katalizleyen CAT, en önemli antioksidan enzimlerden biridir (Esfandiari et al., 2007). NaCl stresine maruz bırakılan roka bitkilerinin kök ve yapraklarında CAT aktivitesinin, belli bir tuz konsantrasyonuna ulaşıldığında azaldığı belirlenmiştir (Mahawar and Shekhawat, 2019). β -Aminobütirik asit uygulamasının *Brassica napus* bitkilerinde tuz stres toleransına olan etkileri incelenmiş; tuz stresi yoğunluğunun artışıyla CAT aktivitesinin istikrarlı bir şekilde azaldığı, β -Aminobütirik asit uygulanan bitkilerde ise CAT aktivitesindeki düşüşün % 33'e kadar önlendiği görülmüştür (Mahmud et al., 2020). Çeltik bitkilerine uygulanan NaCl stresi sonucu, toprak üstü aksamda CAT aktivitesinin, hem kontrol grubunda hem de apigenin ön uygulaması yapılan bitkilerde önemli derecede azaldığı belirlenmiştir (Mekawy et al., 2018). Domates bitkilerinde, uygulanan NaCl konsantrasyonun artışı karşısında CAT aktivitesi, mikorizal fungus uygulaması yapılan ve yapılmayan tüm bitkilerde azalmıştır (Ghorbani et al., 2018). Tuzluluk koşulları altında jasmonik ve hümitik asit uygulamalarının sorgum bitkisine olan etkilerinin incelendiği bir çalışmada (Ali et al., 2019), artan tuz konsantrasyonlarının CAT aktivitesini düşürdüğü belirlenmiş, yapılan uygulamalar sonucu aktivitenin yükseldiği görülmüştür. İngiliz çiminde yapılan bir çalışmada uygulanan NaCl stresi sonucu, CAT aktivitesi azalmıştır (Wu et al., 2017). Bu tez çalışmasında roka bitkilerine uygulanan sulama suyu tuzluluğunun artışı, toprak üstü aksamda CAT aktivitesinin sistematik olarak azalmasına sebep olmuştur. Stres koşulları altında CAT aktivitesinde meydana gelen düşüşler protein içeriğindeki azalmalara veya inaktivasyona bağlı olabilmektedir. Bu nedenle artan sulama suyu tuzluluğuna karşılık CAT aktivitesinde gerçekleşen azalma; yeni enzim sentezinin önlenmesi (Eyidogan and Öz, 2007) veya enzimin fotoinaktivasyonu ile ilişkili olabilir. Katalaz yüksek molar aktiviteye sahip olan ışığa duyarlı bir proteindir ve soğuk, tuzluluk gibi stres etmenlerine eşlik eden farklı ışık koşullarının, hızlandırılmış inaktivasyon veya proteinin yenilenme kapasitesinin düşürülmesi yoluyla, toplam protein miktarının azalmasına yol açabileceği bildirilmiştir (Mhamdi et al., 2010). Aydınlik koşullar altında, katalazın kalıcı bir şekilde gerçekleşebilen inaktivasyonu, enzime bağlı hem grubunun ışığı absorbe etmesi aracılığıyla meydana gelmektedir

(Feierabend and Engel, 1986). Protein sentezinin stres etmeni tarafından inhibe edilmesi, yeni sentez reaksiyonlarını zayıflatarak, ışık koşullarındaki bitkilerin CAT aktivitesinde gerçekleşen azalmaya sebep olan etmenlerden biri olabilir (Price and Hendry, 1991). Benzer şekilde su yosunlarında mitokondriyal CAT aktivitesinin redoksa bağlı mekanizmalar aracılığıyla ışıkla inhibe edildiği görülmüştür (Shao et al., 2008). CAT aktivitesindeki azalmanın ayrıca, peroksizomlarda bulunan proteazlarca meydana getirilen yıkımdan kaynaklanıyor olabileceği bildirilmiştir (Sandalio et al., 2001). Katalaz, senesens ile indüklenen bazı proteazlar içeren peroksizomlarla ilişkili bir enzim olduğundan; söz konusu proteazların aktivitesi katalazı hedef almış olabilir (Distefano et al., 1999). CAT aktivitesindeki düşüşün, stres koşulları altında gerçekleşen aşırı H₂O₂ birikiminin yol açtığı enzim inaktivasyonu ile bağlantılı olduğu da gösterilmiştir (Parida et al., 2004).

6.1.6.2. Askorbat peroksidaz (APX) Aktivitesi

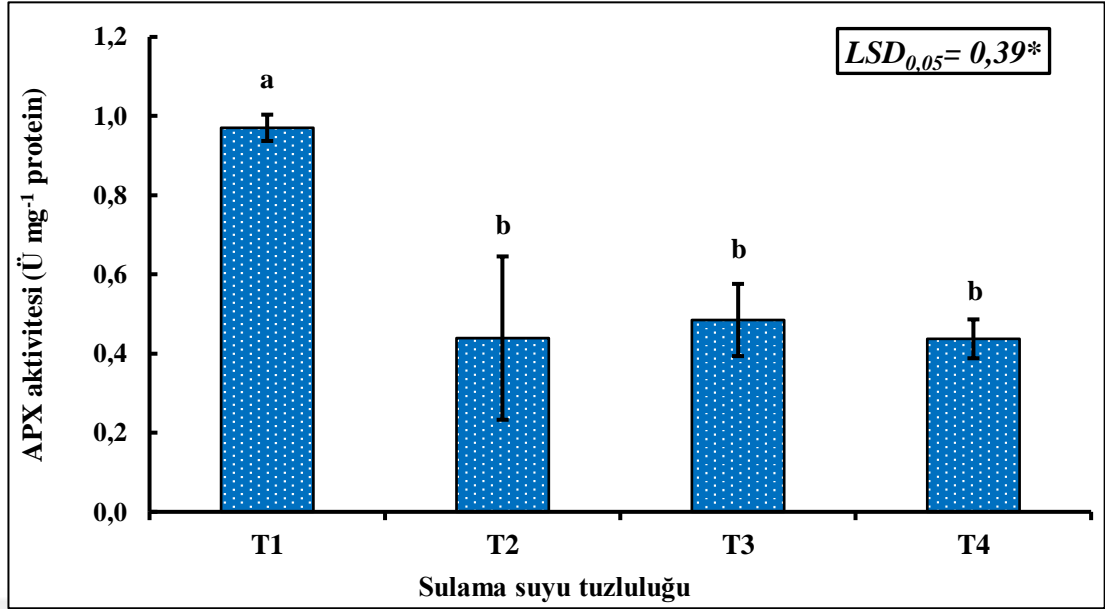
Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda, toprak üstü aksamda belirlenen APX enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.16'da, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.2'de verilmiştir.

Sulama suyu tuzluluğu, toprak üstü aksamda APX aktivitesini önemli derecede etkilemiştir ($p < 0.05$).

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, toprak üstü aksamda APX enzim aktivitesinin azalmasına yol açmıştır. En yüksek aktivite T₁ konusunda ortalama 0.97 μg^{-1} P olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; T₂, T₃ ve T₄ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark bulunamamıştır (Şekil 6.2). Sulama suyu tuzluluğu, APX aktivitesini T₁ konusundan sonra belirgin bir şekilde düşürmüştür. T₁ konusuna göre, en yüksek sulama suyu tuzluluğunun uygulandığı T₄ konusunda % 55.67 oranında azalma gerçekleşmiştir. Sonuçlar değerlendirildiğinde, 1.5 dS m⁻¹ ve üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamalarının, APX aktivitesinde istatistiksel olarak azalmaya sebep olduğu görülmektedir.

Tablo 6.16. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam APX aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	0.60515019	5.1831*	<0.05



Şekil 6.2. APX aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi

AsA-GSH döngüsünün ana bileşenlerinden biri olarak, hücre içi ROT düzeyinin kontrolünde temel rollerden birini üstlenmekte olan askorbat peroksidazın, hücrelerin oksidatif strese karşı korunmasında en önemli enzimlerden biri olduğu düşünülmektedir (Kumar et al., 2018). APX, askorbatı elektron kaynağı olarak kullanarak hidrojen peroksidin giderilmesinde görev almaktadır. NaCl stresi uygulanan bütün bitkilerinde antioksidan aktivite ve stres toleransı incelenmiş; yapraklarda APX aktivitesinin NaCl uygulaması sonucu kontrole kıyasla yaklaşık % 29 oranında azaldığı görülmüştür (Che et al., 2022). Sistein uygulamasının NaCl stresi altındaki keten bitkilerinin antioksidan sistemi üzerindeki etkilerinin araştırıldığı bir çalışmada, uygulanan tüm tuzluluk ve sistein düzeylerinde APX aktivitesinin, kontrol bitkilerine kıyasla önemli derecede azaldığı belirlenmiştir (Hussein and Alshammari, 2022). *Lactuca sativa*'da farklı dozlardaki NaCl stresine bağlı olarak tüm uygulamalarda APX aktivitesinin düştüğü görülmüştür (Kalhor et al., 2018). *Lolium perenne* bitkisinde NaCl stresi, APX aktivitesinin azalmasına yol açmıştır (Wu et al., 2017). Çeltik fidelerinde NaCl stresi, toprak üstü aksamda APX aktivitesinin önemli derecede düşmesine neden olmuştur (Mekawy et al., 2018). Farklı NaCl konsantrasyonları uygulanarak yetiştirilen mısır bitkilerinde, APX aktivitesinin, tuz stresi sonucu önemli derecede azaldığı belirlenmiş (Gong et al., 2011) ve uygulanan stresle ortaya çıkan oksidatif saldırının, bitkilerin antioksidan savunma sistemini önemli ölçüde zayıflatmış olmasının bu sonuca yol açmış olabileceği belirtilmiştir. Mevcut tez çalışmasında roka bitkilerine uygulanan sulama suyu tuzluluğu, toprak üstü aksamda

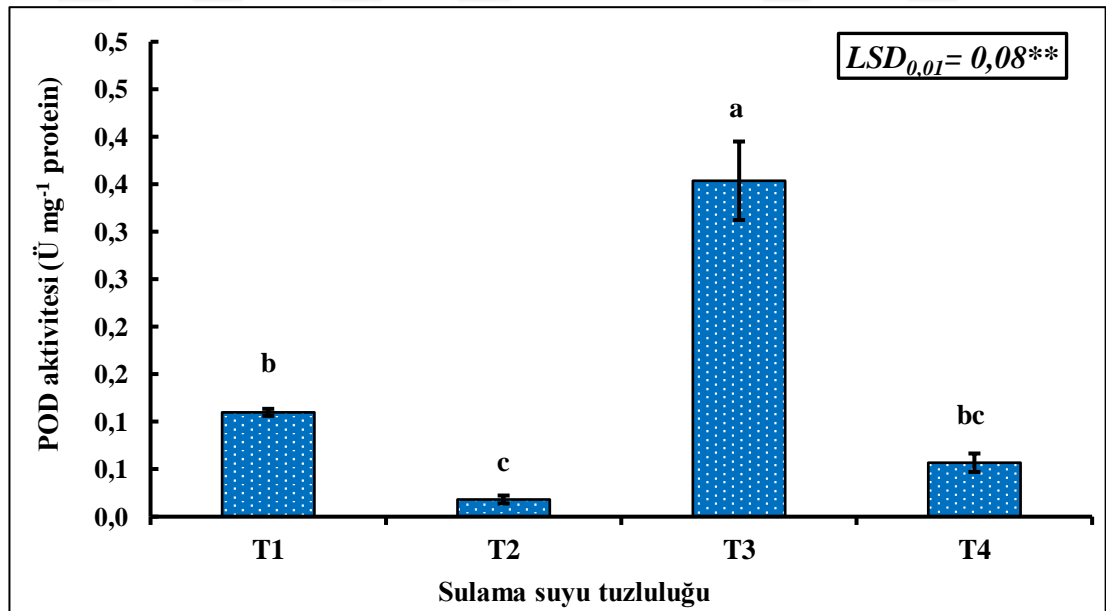
APX aktivitesinin azalmasına neden olmuştur. Sonuçlar ışığında, tuz stresi koşulları altında hidrojen peroksitin giderilmesinde APX enziminin temel rollerden birini üstlenmediği ve AsA-GSH döngüsünün önemli katalistlerinden biri olmadığı önerilebilir. APX aktivitesinin azalması, H₂O₂ üretimindeki artış sonucu enzimin inaktivasyonu veya yeterli miktarda enzim üretilememesiyle de ilişkilendirilmiştir (Khator and Shekhawat, 2019). Tuzluluk, antioksidan enzimler ve reaktif serbest radikeller arasındaki dengenin bozulmasına yol açabilmekte ve tuzluluk düzeyinin artışına paralel olarak ortaya çıkan oksidatif stres, antioksidan sisteme zarar veren etkiler oluşturarak sistemi zayıflatabilmektedir (Foyer and Noctor, 2003).

6.1.6.3. Guaiakol peroksidaz (POD) Aktivitesi

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda, toprak üstü aksamda belirlenen POD enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.17’de, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.3’te verilmiştir.

Tablo 6.17. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam POD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	0.20467570	48.9537**	<0.01



Şekil 6.3. POD aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi

Sulama suyu tuzluluğunun, toprak üstü aksam POD aktivitesi üzerinde çok önemli derecede ($p < 0.01$) etkili olduğu belirlenmiştir.

Sulama suyu tuzluluğundaki artış ile POD enzim aktivitesi belli bir düzeye kadar yükseldikten sonra düşüşe geçmiştir. En düşük spesifik aktivite T₂ konusunda ortalama 0.02 mg⁻¹ P, en yüksek POD aktivitesi ise T₃ grubunda 0.35 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiştir (Şekil 6.3). İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, T₁ ve T₄ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark bulunmamıştır. Enzim aktivitesindeki en belirgin artış T₃ konusunda gerçekleşmiştir. T₁ konusuna göre T₃ konusunda % 218.18 oranında artış meydana gelmiştir. Buna göre, 1.5 dS m⁻¹'in üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamasının POD aktivitesini artırdığı, 3 dS m⁻¹ değerinin üzerinde ise aktivitenin önceki konuya kıyasla azaldığı belirlenmiştir.

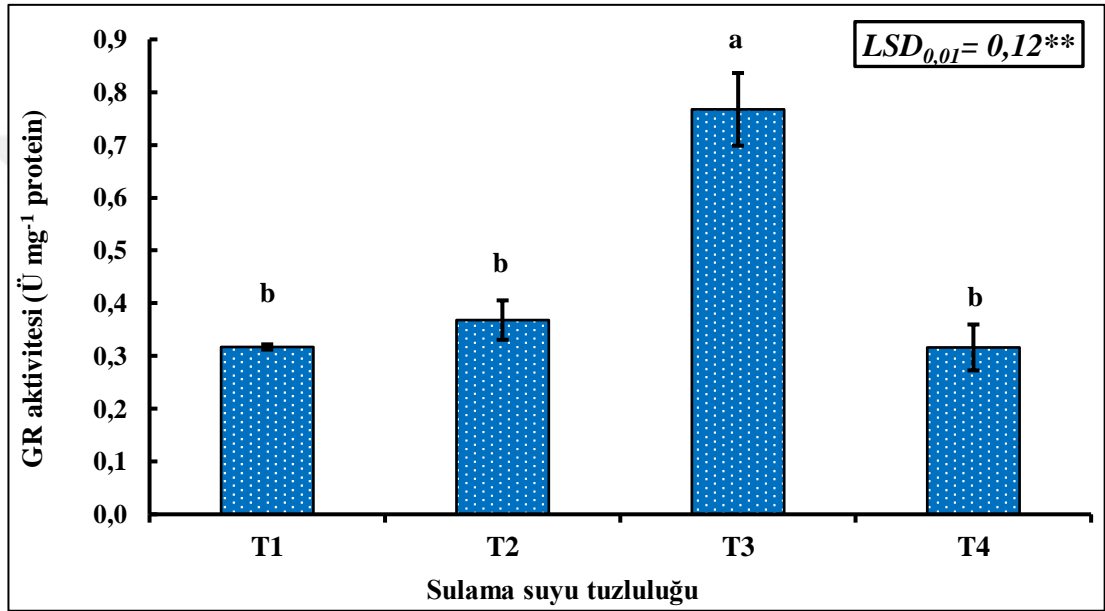
Hem içeren bir protein olan POD, öncelikli olarak guaiakol ve pirogallol gibi aromatik elektron donörlerini okside ederek hidrojen peroksitin giderilmesinde rol oynamaktadır (Schuller et al., 1996). Roka bitkisinde yapılan bir çalışmada, uygulanan tuz stresi POD aktivitesini artırmış ve en yüksek değer 12 dS m⁻¹'de elde edilmiştir (Shariatnia et al., 2021). Mahawar and Shekhawat (2019), NaCl stresinin roka bitkilerinde POD aktivitesini artırdığını belirlemiştir. *Ricinus communis* bitkileriyle yapılan bir çalışmada, uygulanan tuz stresi sonucu POD aktivitesi, ekimi takip eden 10., 20. ve 30. günlerde artış göstermiş, tuz konsantrasyonunun artışıyla aktivite değeri kontrol bitkilerinde görülen değerin altına düşmüştür (Jiao et al., 2019). NaCl stresine maruz bırakılan *Brassica chinensis* bitkilerinde POD aktivitesinin yaklaşık % 60 oranında arttığı belirlenmiştir (Ren et al., 2020). Elde edilen sonuçlar ışığında, tez çalışmasında sulama suyu tuzluluğuna maruz bırakılan roka bitkilerinin toprak üstü aksamında, hücresel H₂O₂ içeriğininin giderilmesinde POD izyolunun daha fazla aktive edildiği; CAT ve APX aktivitelerinin inhibisyonu söz konusuysen, POD enziminin H₂O₂ giderme işlevinin tuz stresiyle birlikte arttığı söylenebilir. Buradan yola çıkarak tuz stresi altındaki roka bitkilerinin toprak üstü aksamında hidrojen peroksitin giderilmesinde POD enziminin daha etkin olduğu sonucuna varılabilir. Kloroplastta giderilemeyen hidrojen peroksitin, buradan sitozole difüze olarak POD tarafından etkin bir şekilde inaktive edildiği bildirilmiştir (Cruz De Carvalho, 2008). Mevcut tez çalışmasında sulama suyu elektriksel iletkenlik değeri 3 dS m⁻¹'i geçtiğinde POD aktivitesi önceki konuya kıyasla düşmüştür. Artan stres konsantrasyonlarında enzim aktivitelerinin inhibisyonu DNA hasarı, transdüksiyonel modifikasyonlar, protein fragmentasyonu ve proteolize karşı savunmasızlığın artması gibi ROT tarafından tetiklenen değişimlerle ilgili olabilmektedir (Verma et al., 2015).

6.1.6.4. Glutasyon redüktaz (GR) Aktivitesi

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda, toprak üstü aksamda belirlenen GR enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.18’de, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.4’te verilmiştir.

Tablo 6.18. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam GR aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	0.42828531	38.3061**	<0.01



Şekil 6.4. GR aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi

Sulama suyu tuzluluğunun, toprak üstü aksamda GR aktivitesi üzerinde çok önemli derecede etkili olduğu görülmüştür ($p < 0.01$).

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, toprak üstü aksamda GR enzim aktivitesini belli bir düzeyden sonra yükseltmiştir. En düşük spesifik aktivite T₁ konusunda ortalama 0.31 Ü mg⁻¹ P iken; en yüksek GR aktivitesi T₃ konusunda 0.77 olarak belirlenmiştir. Tüm konular arasında yalnızca T₃ konusu istatistiksel olarak diğer konulardan farklı bulunmuş (Şekil 6.4) ve GR aktivitesinde istatistiksel açıdan önemli olan artış T₃ konusunda gerçekleşmiştir. GR aktivitesi, T₁ konusuna göre T₃ konusunda % 48.39 oranında artış göstermiştir. Bu sonuç değerlendirildiğinde, 1.5 dS m⁻¹'nin üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamasının GR aktivitesinde artışa sebep olduğu, 3 dS m⁻¹ değerinin üzerinde ise önceki konuya kıyasla aktivitenin düştüğü belirlenmiştir.

Disülfit grubu içeren bir flavoenzim olan GR (Ghisla and Massey, 1989), AsA-GSH döngüsünde etkinlik göstermekte ve okside glutasyonu (GSSG) indirgenmiş formuna (GSH) dönüştürmektedir (De Vega et al., 2003). GR böylece hücrel GSH/GSSG oranını düzenleyerek, hidrojen peroksiti gideren glutasyon peroksidaz ve okside askorbatı indirgeyen dehidroaskorbat redüktaz enzimlerine GSH kaynağı sağlamaktadır. Farklı organik madde uygulamalarının yanı sıra 8 dS m⁻¹ EC değerindeki sulama suyu uygulamasıyla yetiştirilen roka bitkilerinde, GR aktivitesinin çok önemli düzeyde yükseldiği bildirilmiştir (Kusvuran and Ellialtioglu, 2021). *Brassica juncea* fidelerinde 200 mM düzeyindeki NaCl stresinin, GR aktivitesini yaklaşık % 25 oranında artırdığı belirlenmiştir (Ahmad et.al, 2018). Hardal bitkilerinde yapılan başka bir çalışmada, 100 ve 200 mM NaCl konsantrasyonları, uygulamanın 90. gününde GR aktivitesini yaklaşık % 20 ve % 25 oranında artırmıştır (Ahmad et al., 2017). Tuz stresi altındaki fasulye bitkilerinde melatonin uygulamasının etkilerinin araştırıldığı bir çalışmada, NaCl stresinin GR aktivitesini önemli düzeyde artırdığı, melatonin uygulamasının ise bu oranı yalnızca tuz stresi uygulanan bitkilere kıyasla % 25 oranında artırdığı belirlenmiştir (ElSayed et al., 2021). Artan tuz konsantrasyonları farklı kivi genotiplerinde GR aktivitesini, kontrol bitkilerine kıyasla önemli derecede artırmıştır (Abid et.al, 2020). Üç farklı NaCl konsantrasyonuna maruz bırakılan çeltik bitkilerinin GR aktivitesinde yaklaşık 1.5 kat artış gerçekleşmiştir (Wutipraditkul et al., 2015). Mevcut tez çalışmasında GR aktivitesinin artan sulama suyu tuzluluğu konsantrasyonları ile önemli düzeyde artmış olması nedeniyle, AsA-GSH döngüsünde H₂O₂'nin uzaklaştırılmasında rol alan bir flavoprotein enzimatik antioksidan olan GR, roka bitkilerinin toprak üstü aksamında tuzluluk kaynaklı oksidatif stresle mücadele açısından katkılar sağlamış olabilir. Sitozol, mitokondri ve peroksizomlar gibi farklı hücrel kompartmanlarda yer alabilen GR enziminin aktivitesinin % 80'inin kloroplast izoformları aracılığıyla fotosentezle ilişkili dokularda gerçekleştiği bildirilmiştir (Edwards et al., 1990). GR ve GSH, kloroplastlarda hidrojen peroksidin Mehler reaksiyonu aracılığıyla detoksifikasyonunda yer almaktadır. Stres koşulları altında, AsA-GSH havuzu bitki toleransında çok önemli bir işleve sahiptir. Aşırı düzeydeki H₂O₂, GSH tarafından okside edilmekte ve böylece ROT düzeyinin kontrol altında tutulmasına katkı sağlanmaktadır. Daha önce değinildiği gibi APX, substrat olarak kullandığı AsA aracılığıyla H₂O₂'yi suya detoksifiye etmekte ve hemen ardından GSH; AsA-GSH havuzu aracılığıyla AsA'nın dehidroaskorbattan (DHA) dönüşümünü gerçekleştirmektedir. GR ise GSH'nin, bu reaksiyonlarla oluşan

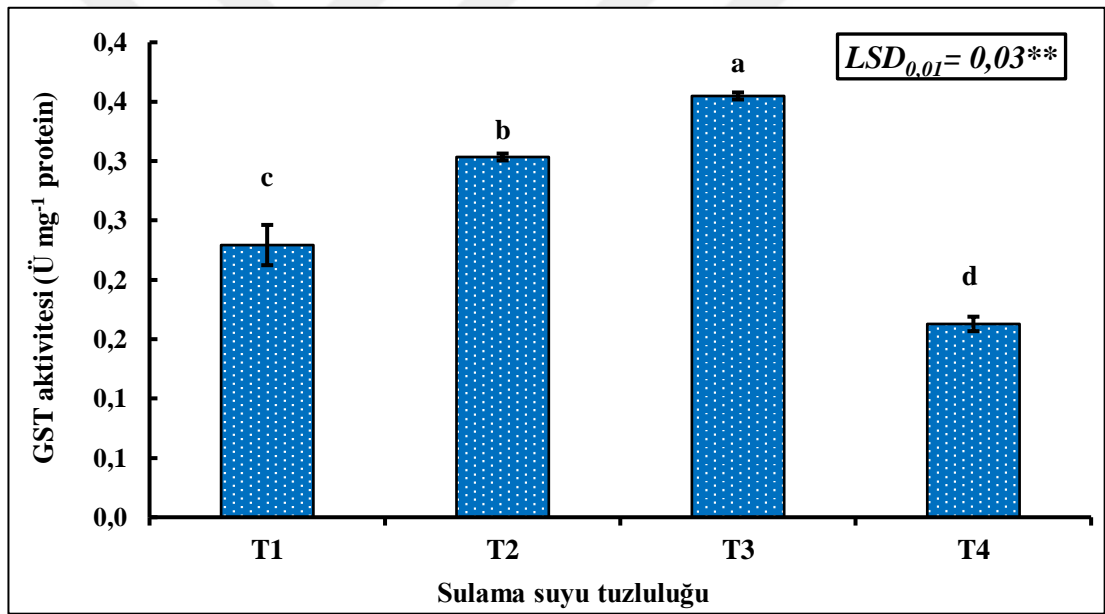
GSSG'den geridönüşümünü sağlamaktadır (Evelin et al., 2009). Bu nedenle tuz stresi altındaki roka bitkilerinin toprak üstü organlarında GR enziminin, aktivite düşüşü sergileyen APX enzimine kıyasla, AsA-GSH döngüsünün daha etkin bir katalisti olduğu söylenebilir.

6.1.6.5. Glutatyon S-transferaz (GST) Aktivitesi

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda, toprak üstü aksamda belirlenen GST enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.19'da, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.5'te verilmiştir.

Tablo 6.19. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam GST aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	0.06373038	70.0172**	<0.01



Şekil 6.5. GST aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi

Sulama suyu tuzluluğu, toprak üstü aksamda belirlenen GST aktivitesini çok önemli derecede etkilemiştir ($p < 0.01$).

Sulama suyu tuzluluğundaki artış ile GST enzim aktivitesi belli bir noktaya kadar yükseldikten sonra düşüşe geçmiştir. En düşük spesifik aktivite T₁ konusunda ortalama 0.23 Ü mg⁻¹ P iken, en yüksek GST aktivitesi ise T₃ grubunda ortalama 0.35 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiştir (Şekil 6.5). GST aktivitesi açısından tüm konular istatistiksel olarak birbirinden farklı bulunmuştur. En düşük dozda tuz içeren sulama suyunun uygulandığı T₁ konusuna kıyasla T₂ ve T₃ konularının GST aktivitesinde

sırasıyla % 30.43 ve % 52.17 oranlarında artış gerçekleşmiştir. Bu sonuçlar ışığında, 1.5 ve 3 dS m⁻¹ elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamalarının GST aktivitesini artırdığı, 3 dS m⁻¹ değerinin üzerinde ise aktivitenin düştüğü belirlenmiştir.

Farklı izoenzimlerden oluşan bitki glutatyon *S*-transferazları, geniş ve çeşitli bir enzim grubunu oluşturmaktadır (Nagalakshmi and Prasad, 2001). Genellikle glutatyonun indirgenmiş formunu (GSH) kullanan GST, ksenobiyotiklerin ve toksik lipid peroksidlerin detoksifikasyonunda, dehidroaskorbatın indirgenmesinde roller üstlenerek redoks sinyal iletiminde, AsA, α -tokoferol ve antosiyaninler gibi indirgeyici havuzlarının korunmasında, birincil metabolizmada ve flavonoid türleri gibi ikincil ürünlerin biyokimyasal reaksiyonlarında yer almaktadır (Dixon et al., 2011). Selenyum ve bor uygulamalarının soyada tuz stres toleransına olan etkilerinin araştırıldığı bir çalışmada, 300 ve 450 mM tuz stresi düzeyinde GST aktivitesinin sırasıyla % 41 ve % 111 oranlarında arttığı, selenyum ve borun bir arada uygulandığı bitkilerde GST aktivitesinin, yalnızca tuz stresi uygulanan bitkilere kıyasla % 21'e kadar daha yüksek olduğu belirlenmiştir (Rahman et al., 2021). Tuz stresi altındaki *Brassica juncea* bitkilerinde GST aktivitesi 30, 60 ve 90 günlük uygulamaların tümünde yaklaşık % 47 oranında artış göstermiştir (Ahmad et al., 2017). Hardalda yapılan başka bir çalışmada NaCl stresi uygulanan bitkilerin GST aktivitesinde % 88'in üzerinde artış gerçekleştiği görülmüştür (Ahmad et al., 2018). Vanilik asit uygulamasının tuz stresi altındaki domates bitkilerine etkilerinin incelendiği bir çalışmada, NaCl toksisitesinin GST aktivitesini kontrole kıyasla % 70 oranında yükselttiği, vanilik asit uygulanan bitkilerde ise yalnızca tuz stresine maruz kalan bitkilere kıyasla GST aktivitesinin % 17 oranında daha fazla olduğu belirlenmiştir (Parvin et al., 2020). Dört farklı kivi genotipinde yapılan bir çalışmada, artan NaCl konsantrasyonu ile tüm genotiplerde GST aktivitesinde kontrole kıyasla yükseliş meydana geldiği belirlenmiştir (Abid et al., 2020). Yüksek selenyum konsantrasyonları, roka yapraklarında GST aktivitesini artırmıştır (Hassan et al., 2018). Krom stresi altındaki domates bitkilerinde, enzimatik antioksidanların aktivitesinde artışlar gerçekleşmiş, GST aktivitesindeki artışın % 82 oranında olduğu belirlenmiştir (Alam et al., 2021). Bu tez çalışmasında da tuz stresi altındaki roka bitkilerinin toprak üstü aksamında GST aktivitesi, yukarıda bahsedilen çalışmalara paralel olarak artış göstermiştir. Bu nedenle GST enzimleri, lipid peroksidazlar gibi toksik stres metabolitlerinin detoksifikasyonundaki rolleri nedeniyle, membran

hasarlarının önlenmesi gibi katkılar sağlayarak, roka bitkilerinin stres yanıtlarında önemli işlevler üstlenmiş olabilir. GST aktivitesinin artışı, serbest radikallerin detoksifikasyonun yanı sıra, hormon iç dengesinin sağlanması, antosiyaninlerin vakuolde tutulması, hücre apoptozu ve çeşitli stres tepkileriyle de ilişkilendirilmiştir (Dixon et al., 2010). GST'lerin peroksidaz ve izomeraz aktivitelerinin olduğu, bu yüzden hidrojen peroksidin neden olduğu hücre ölümlerine karşı koruma sağladığı gösterilmiştir (Sheehan et al., 2001). T₄ konusunda gerçekleşen aktivite düşüşü; uzun süreli ve yoğun tuz stresi sonucu artan ROT üretiminin hücresel işlevlerde aksaklıklar meydana getirmesi nedeniyle, GST birikiminin baskılanmasından kaynaklanmış olabilir. Ayrıca köklere kıyasla toprak üstü aksamda daha düşük seyreden GST aktivitesi, izoenzimlerin dokulardaki farklılaşmış dağılımı, ekspresyonu ve/veya aktivitesi ile ilişkili olabilir (Nikravesht et al., 2012).

6.1.6.6. Süperoksit dismutaz (SOD) Aktivitesi

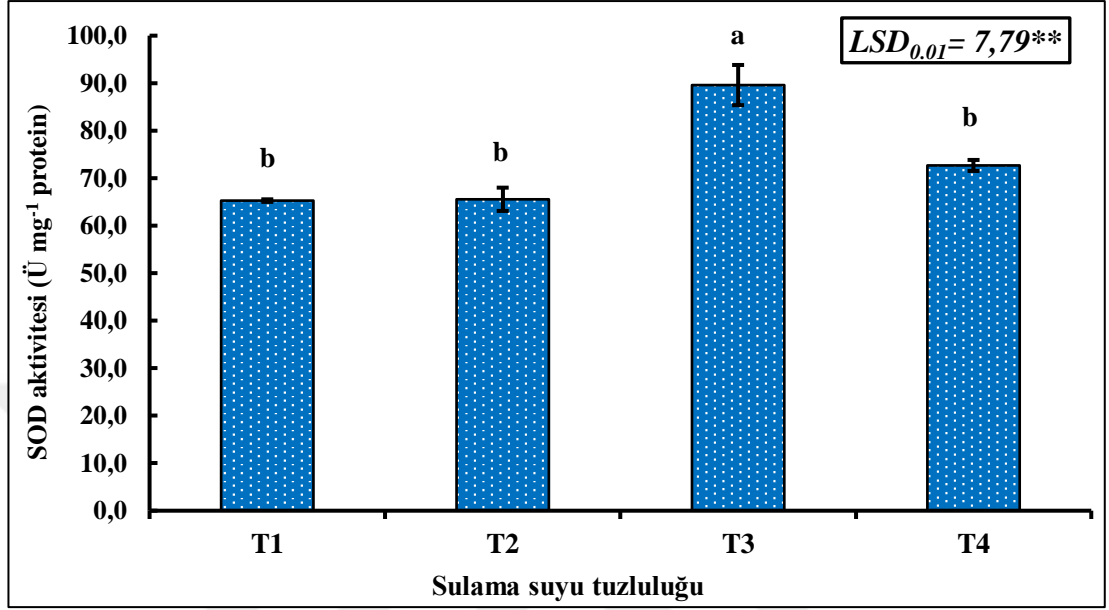
Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda, toprak üstü aksamda belirlenen SOD enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.20'de, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.6'da verilmiştir.

Sulama suyu tuzluluğu, toprak üstü aksamda SOD aktivitesi üzerinde çok önemli derecede ($p < 0.01$) etkili olmuştur.

Sulama suyu tuzluluğu arttıkça, toprak üstü aksam SOD enzim aktivitesinde de belli bir düzeye kadar artış görülmüştür. En düşük spesifik aktivite T₁ konusunda ortalama 65.3 Ü mg⁻¹ P iken; en yüksek SOD aktivitesi T₃ konusunda 89.6 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; T₁, T₂ ve T₄ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark bulunamamıştır (Şekil 6.6). SOD aktivitesinde istatistiksel anlamda önemli bulunan artış, 3 dS m⁻¹ elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyunun uygulandığı T₃ konusunda meydana gelmiş, en yüksek sulama suyu tuzluluğunun uygulandığı T₄ konusunda ise SOD aktivitesi gerilemiştir. T₁ konusuna kıyasla T₃ konusunun SOD aktivitesinde % 37.21'lik artış söz konusu olmuştur. Buna göre, 3 dS m⁻¹ elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamasının SOD aktivitesinde istatistiksel olarak önemli artış meydana getirdiği, 3 dS m⁻¹ değerinin üzerinde ise aktivitenin önceki konuya kıyasla önemli derecede azaldığı sonucuna varılmıştır.

Tablo 6.20. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam SOD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	1171.0602	25.6783**	<0.01



Şekil 6.6. SOD aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi

SOD, tüm aerobik organizmalarda ROT kaynaklı oksidatif strese karşı savunmada merkezi rol üstlenen enzimlerden biridir (Scandalios, 1993; Xue et al., 2008). Metaloenzimler grubuna dahil olan SOD, süperoksit radikalının O₂ ve H₂O₂'ye dismutasyonunu katalizlemektedir. Rokanın farklı ekotipleri üzerinde yapılan bir çalışmada, farklı dozlarda uygulanan NaCl stresi sonucu SOD aktivitesinin çok önemli düzeyde arttığı belirlenmiştir (Shariatnia et al., 2021). Tütün bitkilerine uygulanan NaCl stresinin, yapraklarda SOD aktivitesini kontrol bitkilerine kıyasla yaklaşık % 32 oranında artırarak, önemli derecede etkilediği görülmüştür (Che et al., 2022). NaCl stresine maruz bırakılan domates bitkilerinde SOD aktivitesinin tüm bitkilerde yükseldiği belirlenmiş (Ghorbani et al., 2018), mikoriza uygulanan bitkilerde bu artış daha yüksek oranda gerçekleşmiştir. Farklı *Brassica juncea* türlerinde yapılan bir çalışmada, tuza dayanıklı türün yapraklarındaki SOD aktivitesinin, artan tuzluluk düzeyine karşı doğrusal olarak yükselerek, kontrole kıyasla % 172'ye kadar artış sergilediği görülmüştür (Kumar et al., 2018). Benzer şekilde, tıbbi nane bitkisinde NaCl stresinin antiosidan enzimler üzerine etkilerinin araştırıldığı bir çalışmada, SOD aktivitesinin artan tuz konsantrasyonuna paralel olarak önemli derecede yükseldiği belirlenmiştir (Çoban and Göktürk Baydar, 2016). Mevcut tez çalışmasında SOD

aktivitesinin artan stres koşulları karşısında aktivitesini koruyarak, T₃ konusunda daha da indüklenmiş olması; bu enzimin toprak üstü aksamda tuzluluk koşullarının neden olduğu oksidatif strese karşı savunmada etkin rol üstlenmiş olmasıyla ilişkilendirilebilir. Tuzluluğun da dahil olduğu çeşitli çevresel stres koşulları altında artan SOD aktivitesi, OH[•] oluşum riskini azaltarak bitkilerin stresle mücadelesine katkıda bulunmaktadır. Antioksidan enzimlerin yanı sıra karotenoitler, kloroplastlarda O₂ toksisitesine karşı, özellikle ¹O₂'nin giderilmesinde ilk savunma kalkını olarak görev yapmaktadır (Nasir Khan et al., 2018). Non-enzimatik savunma sisteminde süperoksit anyonunun en önemli gidericisi olan karotenoitler (Galano et al., 2010), doymamış yağ asitlerinin peroksidasyonunu önleyerek, membran sistemini korumaktadır (Zhang et al., 2017). Yapılan çalışmada artan tuz stresi karşısında, yapraklarda toplam karotenoit içeriğinin azaldığı belirlenmiştir. Buna bağlı olarak kloroplastlarda O₂^{•-} oluşumunda meydana gelen artış, substratı tarafından indüklenebilir olduğu bilinen (Tsang et al., 1991) SOD enziminin aktivitesinin yükselmesiyle ilişkili olabilir. Yoğun stres koşulları karşısında ROT düzeyinin artmasıyla ilişkili olarak hücresel işlevlerin zarar görmesi sonucu SOD birikiminin baskılanması (Shawon et al., 2020), en yüksek sulama suyu tuzluluğunun uygulandığı T₄ konusundaki roka bitkilerinde aktivitenin düşmesine yol açmış olabilir.

6.1.7. Köklerde Belirlenen Antioksidan Enzim Aktiviteleri

6.1.7.1. Katalaz (CAT) Aktivitesi

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda, köklerde belirlenen CAT enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.21'de, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.7'de verilmiştir.

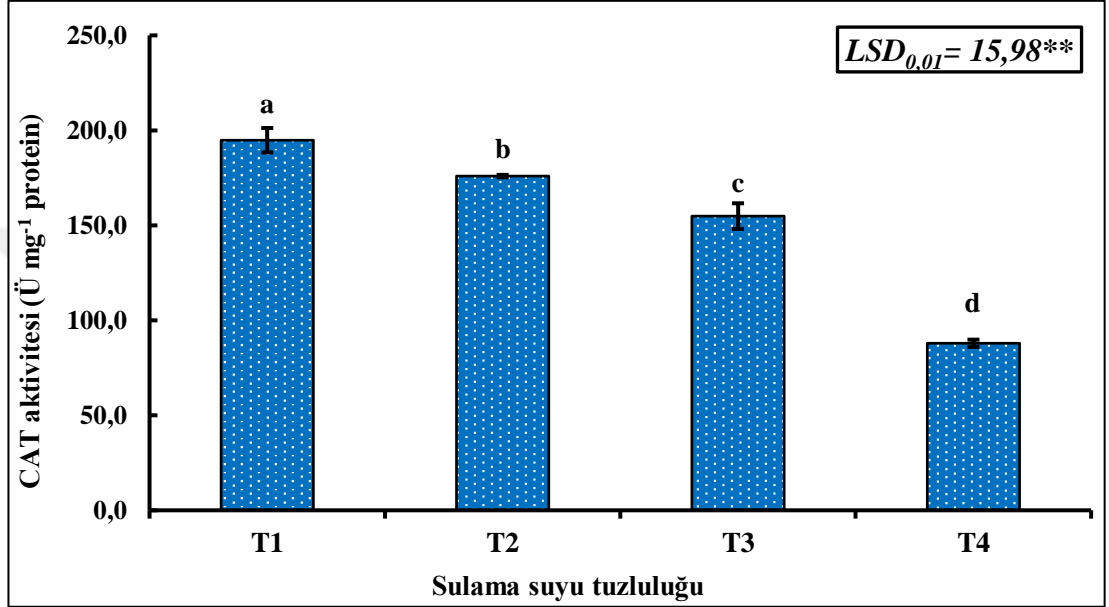
Sulama suyu tuzluluğunun, köklerde CAT enzim aktivitesini çok önemli derecede etkilediği (p<0.01) belirlenmiştir.

Sulama suyu tuzluluğu arttıkça, köklerde CAT enzimi aktivitesi azalmıştır. En yüksek spesifik aktivite T₁ konusunda ortalama 194.8 Ü mg⁻¹ P iken, en düşük ortalama T₄ konusunda 87.9 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiştir. Tüm konular arasındaki farklılık istatistiksel olarak önemli bulunmuş ve 4 farklı grup oluşmuştur (Şekil 6.7). CAT aktivitesindeki en belirgin düşüş, en yüksek sulama suyu tuzluluğunun uygulandığı T₄ konusunda gerçekleşmiştir. T₁ konusuna kıyasla T₂, T₃ ve T₄ konularının CAT aktivitesinde sırasıyla % 9.7, % 20.48 ve % 54.87 oranlarında

azalma meydana gelmiştir. Veriler değerlendirildiğinde 1.5 dS m^{-1} ve üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamalarının, roka köklerinde CAT aktivitesini istatistiksel olarak düşürdüğü sonucuna varılmıştır.

Tablo 6.21. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde kök CAT aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	19529.981	101.6903**	<0.01



Şekil 6.7. CAT aktivitesinin köklerde sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi

Hidrojen peroksitin verimli bir şekilde giderilmesinde rol oynayan enzimlerden biri olan katalaz, yüksek H_2O_2 konsantrasyonlarının indüklediği membran lipid peroksidasyonunu inhibe ederek, tuz stresinin olumsuz etkilerinin azaltılmasında anahtar rollerden birini üstlenmektedir (Mittler, 2002). Rokada yapılan bir çalışmada, 50 mM üzerindeki NaCl konsantrasyonlarında köklerde CAT aktivitesinin önemli derecede azaldığı görülmüştür (Mahawar and Shekhawat, 2019). *Sesuvium portulacastrum* bitkilerinde NaCl uygulaması, kök dokularında CAT aktivitesini önemli düzeyde düşürmüştür (Zorrig et al., 2021). Şeker kamışı köklerinde bakır stresi sonucu CAT aktivitesinin kontrol bitkilerine kıyasla % 99 oranına kadar azaldığı belirlenmiştir (Zeng et al., 2019). Tuzluluğa duyarlı ve dayanıklı çeltik fidelerinde yapılan bir çalışmada, tuz stresinin tüm bitkilerin köklerinde CAT aktivitesini düşürdüğü belirlenmiştir (Abdelaziz et al., 2018). Farklı mısır genotiplerinde yapılan bir çalışmada, NaCl stresi bazı bitkilerin kök ve yapraklarında CAT aktivitesinin düşmesine sebep olmuştur (De Azevedo Neto et al., 2006). Bu tez çalışmasında, toprak

üstü aksamda CAT aktivitesine ilişkin alınan sonuçlara paralel olarak, artan sulama suyu tuzluluğuyla birlikte köklerde de CAT aktivitesinin azaldığı belirlenmiştir. CAT aktivitesinin düşmesi H₂O₂ birikimine; ve bunun sonucunda ortaya çıkan Haber–Weiss reaksiyonu, hidroksil radikallerinin oluşumuna yol açabilmektedir (Gill and Tuteja, 2010). OH^{*}'nin membranlara ve biyolojik sistemlerde bulunan birçok bileşiğe zarar verdiği bilindiğinden, stres altındaki dokularda lipit peroksidasyonu ve membran hasarı oluşumunu hızlandırmış olabilir. Uygulanan sulama suyu tuzluluğu sonucu protein yapısında meydana gelen oksidasyonlar veya ilgili gen ekspresyonunun baskılanması nedeniyle (Ye et al., 2014) CAT enzimi, kök dokularında oksidatif stresin oluşturduğu reaktif oksijen türlerinin giderilmesinde yetersiz kalmış olabilir. CAT aktivitesindeki azalmalar, belli bir H₂O₂ düzeyinin stres sinyal iletiminde kullanılmak amacıyla köklerde korunmak istenmesi ile de ilişkilendirilebilir (Zorrig et al., 2021). CAT H₂O₂'nin su ve oksijene dönüşümünü doğrudan katalizlediği için, H₂O₂'nin giderilmesinde yüksek turnover sayısına sahip bir enzimdir. Bu nedenle aşırı miktardaki H₂O₂'nin hücrelerden hızlı bir şekilde uzaklaştırılması açısından büyük önem taşımaktadır. Ancak katalazın düşük H₂O₂ afinitesine sahip olması, toksik olmayan aralıktaki hücre içi H₂O₂ düzeylerinde bu enzimin tek başına etkili olamayacağına işaret etmektedir (Mekawy et al., 2018). Bu nedenle CAT, daha yüksek hücre içi H₂O₂ düzeylerinin giderilmesine etkin görevler üstleniyor olabilir (Jiao et al., 2019) veya tuz stresi altındaki roka bitkilerinde incelenen dokulardan H₂O₂'nin giderilmesinde temel rollerden birine sahip olmayabilir. Bitkilerde CAT aktivitesinde görülen azalma, peroksidaz ve SOD/askorbat-glutatyon döngüsünün, ROT giderici sistemdeki önemini ortaya koymaktadır (Harinasut et al., 2003).

6.1.7.2. Askorbat peroksidaz (APX) Aktivitesi

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda, köklerde belirlenen APX enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.22'de, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.8'de verilmiştir.

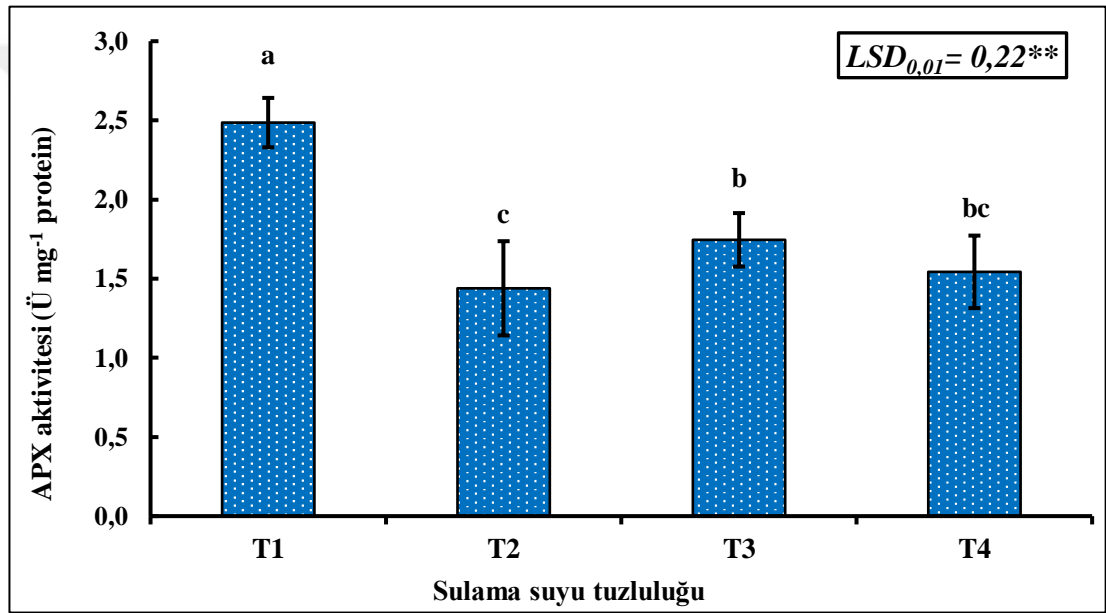
Sulama suyu tuzluluğu, köklerde APX enzim aktivitesi üzerinde çok önemli derecede etkili olmuştur ($p < 0.01$).

Sulama suyu tuzluluğunun artışı sonucu, köklerde APX enzim aktivitesinin azaldığı görülmüştür. En yüksek spesifik aktivite T₁ konusunda ortalama 2.5 Ü mg⁻¹ P olurken, en düşük ortalama T₂ konusunda 1.4 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, T₃ ve T₄ grupları arasında istatistiksel açıdan

bir farklılık bulunmamıştır. Sulama suyu tuzluluğu sonucu istatistiksel anlamda önemli bulunan azalma T₂ konusundan itibaren gerçekleşmiştir. En yüksek ortalamaya sahip olan T₁ konusuna kıyasla T₂ ve T₃ konularının APX aktiviteleri sırasıyla % 44 ve % 32 oranlarında azalmıştır (Şekil 6.8). Bu veriler ışığında 1.5 dS m⁻¹ ve üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamalarının, roka köklerinde APX aktivitesini düşürdüğü belirlenmiştir.

Tablo 6.22. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde kök APX aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	2.0092635	52.9845**	<0.01



Şekil 6.8. APX aktivitesinin köklerde sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi

APX bitki hücrelerinde en yaygın dağılım gösteren antioksidan enzimlerden biri olarak kabul edilmektedir ve bu enzimin izoformlarının hidrojen peroksite katalazdan çok daha yüksek afinite göstermesi, askorbat peroksidazı stres koşulları altında hızlı ve verimli bir H₂O₂ gidericisi haline getirmektedir (Foyer and Noctor, 2003). Farklı dayanıklılık özelliklerine sahip olan antep fıstığı anaçlarıyla yapılan bir çalışmada, tuza dayanıklı bitkilerin yapraklarında yüksek NaCl stresinin APX aktivitesini artırdığı görülürken, dayanıklılığı düşük olan anaçlarda ise aktivitenin azaldığı görülmüştür. Köklerde ise 8, 12 ve 16 dS m⁻¹ EC değerlerinde, anaçların büyük kısmında APX aktivitesinin önemli derecede azaldığı belirlenmiştir (Akbari et al., 2020). Silikon uygulamasının tuz stresi altındaki ayçiçeği bitkilerinin antioksidan enzim aktiviteleri üzerindeki etkilerinin incelendiği bir çalışmada, artan tuzluluk karşısında kök APX

aktivitesinin kontrole kıyasla % 68 azaldığı, silikon uygulamasının yapıldığı bitkilerin köklerinde ise aynı dozda tuz stresi uygulanan bitkilere kıyasla APX aktivitesinin % 48 daha fazla olduğu belirlenmiştir (Conceição et al., 2019). Farklı tuzların, tuz stresine dayanıklı olduğu bilinen *Prosopis strombulifera* bitkisinin antioksidan savunma sistemi üzerindeki etkileri incelenmiş; APX aktivitesinin köklerde, bitki gelişiminin 29. gününde NaCl ve Na₂SO₄+NaCl, 40. gününde ise Na₂SO₄+NaCl uygulamaları sonucunda kontrole kıyasla azaldığı görülmüştür (Reginato et al., 2021). NaCl stresi uygulanan maş fasulyesi köklerinde APX aktivitesi önemli derecede azalmıştır (Panda and Khan, 2009). Tuza dayanıklı ve duyarlı mısır genotipleriyle yapılan bir çalışmada NaCl stresi, tuza duyarlı olan genotiplerin köklerinde APX aktivitesinin yaklaşık % 29 oranında düşmesine sebep olmuştur (De Azevedo Neto et al., 2006). Tez çalışmasında roka bitkilerinin köklerinde belirlenen APX aktivitesi, toprak üstü aksamda alınan sonuçlara benzer şekilde, sulama suyu tuzluluğundaki artış sonucu azalmıştır. Enzim aktivitesindeki bu azalma, daha önce de değinildiği gibi, yüksek tuz konsantrasyonu sonucu gen ekspresyonunun azalması veya enzimin inhibe olması sonucu aktivitenin azalmış olmasıyla ilişkilendirilebilir.

6.1.7.3. Guaiakol peroksidaz (POD) Aktivitesi

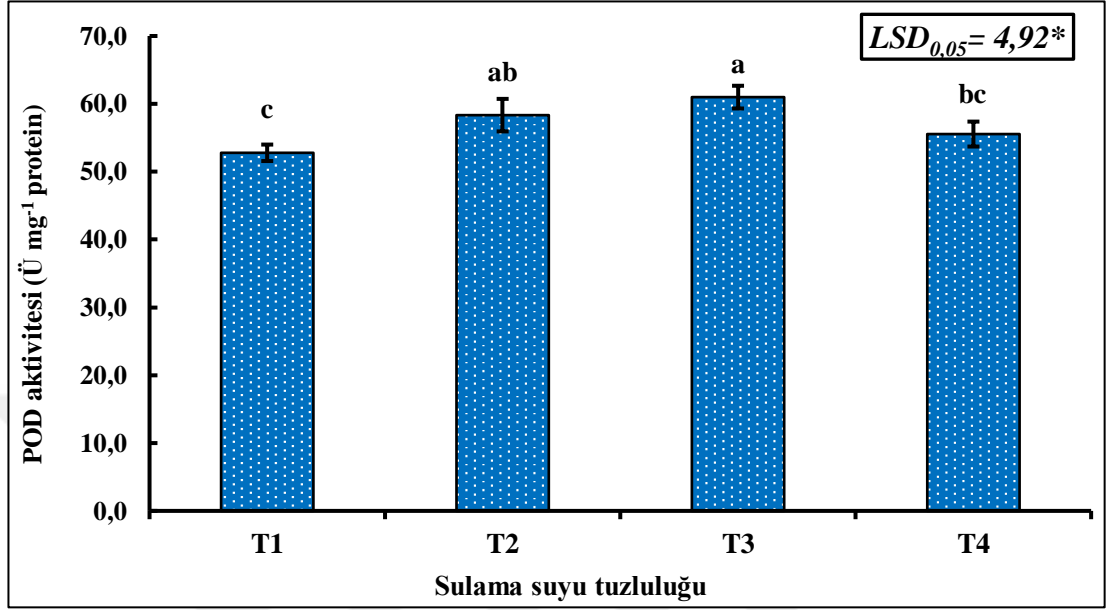
Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda, köklerde belirlenen POD enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.23'te, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.9'da verilmiştir.

Sulama suyu tuzluluğu, köklerde POD enzim aktivitesini önemli derecede ($p<0.05$) etkilemiştir.

Sulama suyu tuzluluğundaki artış, köklerde POD enzim aktivitesinin yükselmesine neden olmuştur. En yüksek spesifik aktivite T₃ konusunda ortalama 61 Ü mg⁻¹ P olarak ölçülmüş, en düşük aktivite ise 52.8 Ü mg⁻¹ P ortalama ile T₁ konusunda belirlenmiştir (Şekil 6.9). İstatistiksel olarak 3 farklı grup ortaya çıkmış, T₂ ve T₃ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark bulunmamıştır. POD aktivitesinde istatistiksel olarak önemli olan artış ilk olarak T₂ konusunda gerçekleşmiştir. T₁ konusuna göre T₂, T₃ ve T₄ konularında POD aktivitesi sırasıyla % 10.42, % 15.53 ve % 5.11 oranlarında artmıştır. Veriler değerlendirildiğinde 1.5 dS m⁻¹ ve üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamalarının roka köklerinde POD aktivitesini istatistiksel olarak artırdığı belirlenmiştir.

Tablo 6.23. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde kök POD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	112.69454	6.1905*	<0.05



Şekil 6.9. POD aktivitesinin köklerde sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi

Guaiakol peroksidaz, H_2O_2 'nin indirgenmesi için guaiakolü elektron donörü olarak kullanan bir sınıf III bitki peroksidazıdır (Urbinati et al., 2018). Rokada yapılan bir çalışmada başlangıç tuz konsantrasyonunun köklerde POD aktivitesini ani bir şekilde artırarak kontrole kıyasla yaklaşık 1.4 kat yükselmesine neden olduğu, tuz konsantrasyonunun artışıyla birlikte aktivitenin bu kez düşüşe geçtiği görülmüştür (Mahawar and Shekhawat, 2019). Antep fıstığında sulama suyu tuzluluğu sonucu hem kök hem de yapraklarda POD aktivitesi önemli artışlar göstermiş, kök dokularında en yüksek POD aktivite düzeyi 16 dS m^{-1} EC değerine sahip sulama suyunda, kontrole kıyasla 1.5 kat daha fazla elde edilmiştir (Akbari et al., 2020). NaCl stresi uygulanan *Brassica juncea* bitkilerinin köklerinde POD aktivitesinin başlangıç tuz konsantrasyonunda hızlı bir yükseliş gösterdiği, 50 mM NaCl konsantrasyonuna ulaşıldığında kontrole kıyasla 1.28 kat arttığı ve ilerleyen konsantrasyonlarda aktivitenin düşüş eğilimine girdiği belirlenmiştir (Khator and Shekhawat, 2019). İki farklı mısır genotipinde yapılan bir çalışmada, artan tuz konsantrasyonları karşısında tüm bitkilerde kök POD aktivitesinin kontrole kıyasla artış gösterdiği, mutant genotipte 100 mM NaCl konsantrasyonundaki aktivitenin 200 ve 300 mM NaCl konsantrasyonlarına kıyasla daha yüksek olduğu görülmüştür (Ahmad et al., 2019). B.

juncea'da yapılan başka bir çalışmada, NaCl uygulamaları sonucu köklerdeki POD aktivitesinin toprak üstü aksama kıyasla daha fazla olduğu ve en yüksek POD aktivitesinin köklerde 150 mM NaCl konsantrasyonunda, kontrol bitkilerine kıyasla yaklaşık 2.45 kat daha fazla olduğu belirlenmiştir (Verma et al., 2015). Kısa süreli tuz stresinin *Vigna radiata* üzerindeki etkilerinin araştırıldığı bir çalışmada, stres koşullarını atlatabilen kök, gövde ve yaprak dokularından elde edilen POD aktivitelerinde önemli artışlar görülmüştür (Panda and Khan, 2009). Mevcut tez çalışmasında uygulanan sulama suyu tuzluluğu köklerde POD aktivitesinde artışa yol açmıştır. Tuz stresi boyunca köklerin CAT ve APX aktivitelerinde azalma görülürken, POD aktivitesi artış göstermiş olduğundan; POD enziminin H₂O₂ giderilmesinde görev alan diğer enzimler arasında daha fazla aktive edilerek, daha etkin bir rol üstlendiği söylenebilir. H₂O₂ afinitesi yüksek enzimler olan peroksidazlar, düşük H₂O₂ afinitesi olan katalazın eksik kalan işlevini tamamlayarak, hücre içi H₂O₂ konsantrasyonlarının toksik olmayan düzeylerde kalmasını düzenleyebilmektedir (Noctor and Foyer, 1998). Söz konusu dokularda stresle birlikte POD aktivitesinin artışı, ilgili gen ekspresyonlarının ya da mevcut doku spesifik izoenzim aktivitelerindeki yükselişten kaynaklanıyor olabilir (Dionisio-Sese and Tobita, 1998; Khan and Panda, 2008). Ayrıca, artan tuzluluğun etkisiyle kök gelişiminde meydana gelen azalma, hücre duvarı polimerlerinin oksidatif çapraz bağlanmasını katalizleyen, hücre duvarına iyonik bağlı POD aktivitesindeki artış ile ilişkilendirilmiştir (Lin and Kao, 2001).

6.1.7.4. Glutatyon redüktaz (GR) Aktivitesi

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda, köklerde belirlenen GR enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.24'te, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.10'da verilmiştir.

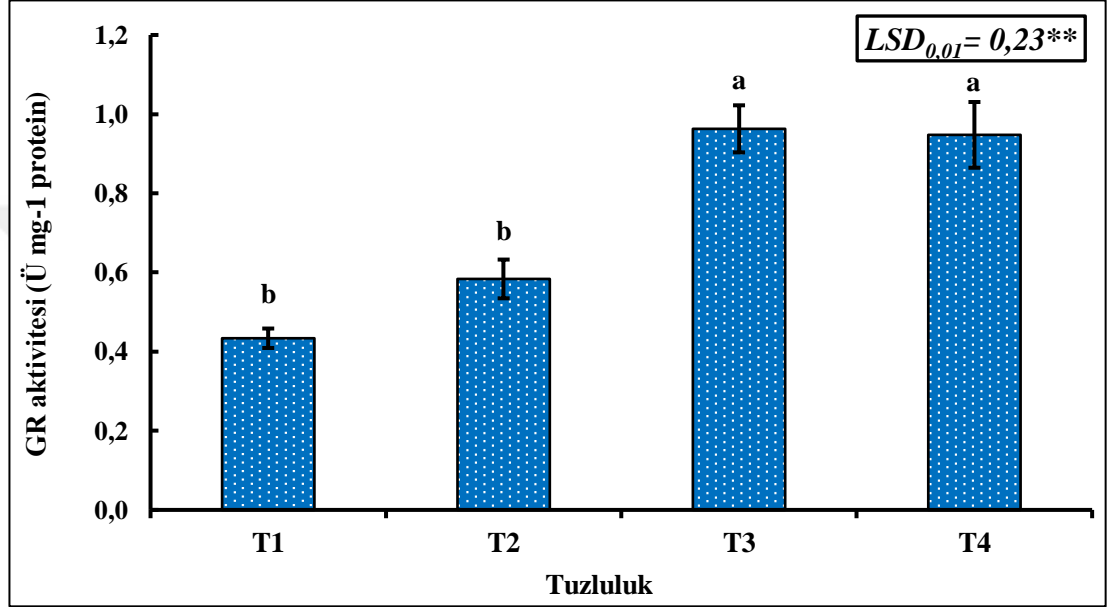
Sulama suyu tuzluluğu, köklerde GR enzim aktivitesini çok önemli derecede etkilemiştir ($p<0.01$).

Sulama suyu tuzluluğu arttıkça, köklerde GR enzim aktivitesinde de artış olduğu görülmüştür. En düşük spesifik aktivite T₁ konusunda ortalama 0.43 Ü mg⁻¹ P olarak elde edilmiş, T₃ konusu 0.96 Ü mg⁻¹ P aktiviteyle en yüksek ortalamaya sahip olmuştur (Şekil 6.10). İstatistiksel olarak 2 farklı grup belirlenirken, T₁ ile T₂ ve T₃ ile T₄ grupları arasındaki fark istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır (Şekil 6.10). GR aktivitesinde istatistiksel anlamda önemli bulunan ilk artış T₃ konusunda gerçekleşmiştir. GR aktivitesi, en düşük ortalamaya sahip olan T₁ konusuna kıyasla,

T₃ konusunda % 123.25 oranında artmıştır. Sonuçlar değerlendirildiğinde, 1.5 dS m⁻¹ değerinin üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamalarının roka köklerinde GR aktivitesini istatistiksel olarak arttığı görülmüştür.

Tablo 6.24. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde kök GR aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	0.63234036	15.8683**	<0.01



Şekil 6.10. GR aktivitesinin köklerde sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi

Enzimatik ve enzimatik olmayan oksidasyon-indirgeme döngülerinde yer alan bir antioksidan olan glutatyon, AsA-GSH döngüsünde DHAR enzimi tarafından katalizlenen bir reaksiyonla okside olarak GSSG formuna dönüşmektedir. GSSG'nin indirgenmesini sağlayan GR, yüksek GSH/GSSG oranının sürdürülerek, hücrelerin oksidatif strese karşı korunmasına yardımcı olmaktadır (Yannarelli et al., 2007). İndirgeme gücünü NADPH, H⁺dan alan GR, NADP⁺/NAPH, H⁺ oranının da yükselmesini sağlamaktadır (Asada et al., 2000). Nanopartiküllerin tuz stresi uygulanan *Dracocephalum moldavica* bitkileri üzerindeki etkilerinin incelendiği bir çalışmada NaCl stresi, sürgün ve köklerde GR aktivitesini önemli düzeyde artırmış, en yüksek GR aktivitesi köklerde 100 mM NaCl uygulamasının yapıldığı bitkilerde görülmüştür (Moradbeygi et al., 2020). Akbari et al. (2020), antep fıstığında 8 dS m⁻¹ elektriksel iletkenlik değerindeki sulama suyunun, incelenen tüm dokularda GR aktivitesini artırdığını, en yüksek artışın ise 16 dS m⁻¹ EC değerinde, çalışmada kullanılan bir anacın yaprak ve köklerinde sırasıyla 1.9 ve 2.2 kat olarak

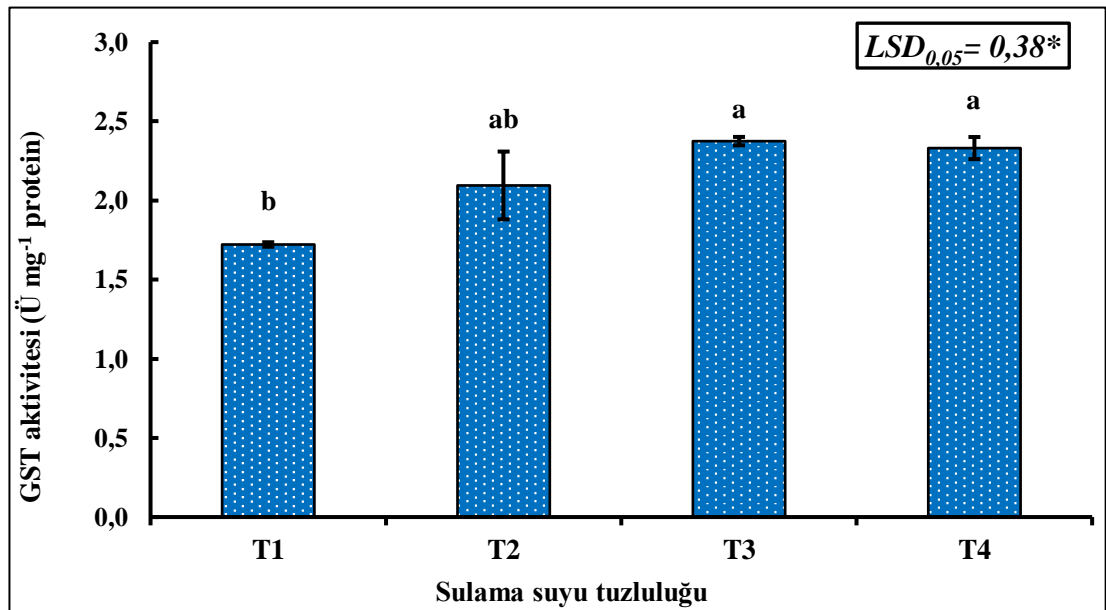
gerçekleştiğini bildirmiştir. *S. Portulacastrum*'da besin elementi eksikliğiyle birlikte uygulanan tuz stresi, kök ve sürgünlerde GR aktivitesinin artmasına sebep olmuştur (Zorrig et al., 2021). Aspir çeşitlerinde yapılan bir çalışmada uygulanan yüksek tuz konsantrasyonları, GR aktivitesini önemli düzeyde artırmıştır (Leblebici et al., 2021). Mevcut tez çalışmasında sulama suyu tuzluluğu, roka bitkilerinin köklerinde GR enziminin aktivitesinde artışa neden olmuştur. Bu nedenle glutatyon redüktaz, tuz stresi kaynaklı oksidatif zararlara karşı kök dokularında gösterilen direnç açısından savunucu rollerden birini üstlenmiş olabilir. Daha önce değinildiği gibi GR, indirgenmiş formdaki askorbat havuzunun sağlanması yoluyla ROT'nin giderilmesi zincirinde görev alan enzimlerden biridir. Bu nedenle GR aktivitesinin artışı AsA-GSH döngüsünün etkinliğinin artmasına yardımcı olarak, dehidroaskorbat düzeyinin azalmasına ve DHA/AsA oranının iyileştirilmesine de katkıda bulunmuş olabilir.

6.1.7.5. Glutatyon S-transferaz (GST) Aktivitesi

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda, köklerde belirlenen GST enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.25'te, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.11'de verilmiştir.

Tablo 6.25. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde kök GST aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	0.80412808	7.1824*	<0.05



Şekil 6.11. GST aktivitesinin köklerde sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi

Sulama suyu tuzluluğunun, köklerde GST enzim aktivitesini önemli derecede ($p<0.05$) etkilediği belirlenmiştir.

Sulama suyu tuzluluğu arttıkça, köklerde GST enzim aktivitesinde de artış meydana gelmiştir. En düşük spesifik aktivite T_1 konusunda ortalama $1.7 \text{ Ü mg}^{-1} \text{ P}$ iken, en yüksek enzim aktivitesi T_3 konusunda ortalama $2.4 \text{ Ü mg}^{-1} \text{ P}$ olarak belirlenmiştir (Şekil 6.11). İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; T_2 , T_3 ve T_4 grupları arasındaki fark istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır. GST aktivitesinde istatistiksel anlamda önemli bulunan ilk artış T_2 konusunda gerçekleşmiştir. En düşük aktiviteye sahip olan T_1 konusuna kıyasla T_2 , T_3 ve T_4 konularında GST aktivitelerinin sırasıyla % 23.59, % 41.18 ve % 35.29 oranlarında daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Buna göre 1.5 dS m^{-1} ve üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamalarının, roka köklerinde GST aktivitesini istatistiksel olarak artırdığı saptanmıştır.

GST'ler, enzimatik olmayan bir antioksidan olan glutatyon tripeptinin, çok sayıdaki fitotoksik substratların elektrofilik bölgelerine konjugasyonunu katalizleyen; ve böylece herbisitlerin detoksifikasyonuna ve toksik ksenobiyotiklerin nötralizasyonuna yardımcı olan, çok işlevli detoksifiye edici enzimlerdir (Kampranis et al., 2000). Tuz stresine maruz bırakılmış iki farklı çeltik çeşidiyle yapılan bir çalışmada, tuza duyarlı olan bitkilerin köklerinde 25, 50 ve 100 mM NaCl konsantrasyonları GST aktivitesini sırasıyla % 9, 24 ve 37 oranında artırmıştır (Das et al., 2018). Üç farklı baklagil bitkisinin köklerinde, tuz stresi GST aktivitesini % 63, % 157 ve % 217 oranlarında artırmış, tohumların NaCl ile ön işleme tabi tutulduğu bitkilerde bu oran daha da yükselmiştir (Chatterjee et al., 2017). Hidrojen sülfid uygulamalarının domates ve patlıcan fidelerinde NaCl stresi üzerindeki etkilerinin araştırıldığı bir çalışmada tuzluluk, GST aktivitesini patlıcanda % 34 ve domateste % 46 oranlarında artırmıştır (Raju and Prasad, 2021). Yine domates bitkisinde NaCl stresi, GST aktivitesini önemli düzeyde artırmıştır (Parvin et al., 2019). Mısır bitkileriyle yapılan bir çalışmada 3 farklı dozda uygulanan NaCl stresi, yabancı tip bitkilerin köklerinde belirlenen GST aktivitesinde artışa sebep olmuştur (Ahmad et al., 2019). Mevcut çalışmada roka köklerinin GST aktivitesinde uygulanan tuz stresine bağlı olarak gerçekleşen artış, bahsedilen çalışmalarla örtüşmektedir. GST aktivitesindeki bu artış, antioksidan savunma sisteminin, uygulanan stresin tetiklediği oksidatif zararlara karşı uyarılmış olmasıyla açıklanabilir. Ayrıca, bazı GST

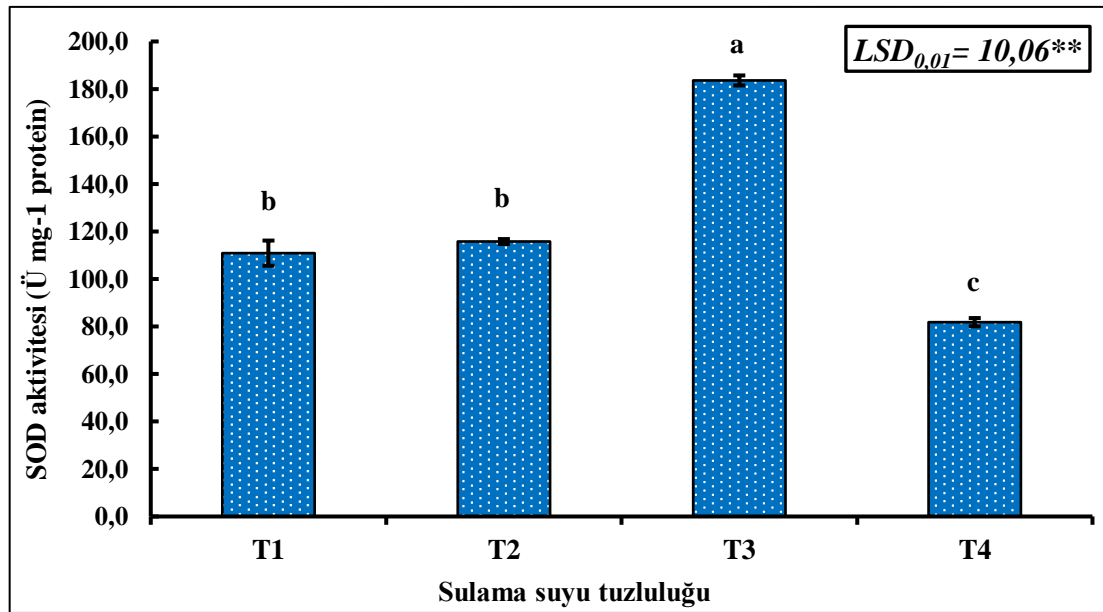
izoformlarının glutatyon peroksidaz aktivitesinin olduğu ve temel işlevlerinin toksik lipit peroksidasyon ürünlerinin azaltılması ve membran bütünlüğünün korunması olabileceği bildirilmiştir (Csiszár et al., 2011). Lipit peroksidasyonu boyunca, reaktif elektrofil türleri olarak adlandırılan çeşitli bileşikler üretilmektedir (Farmer and Mueller, 2013) ve bu bileşiklerin biyolojik aktivitesi, glutatyon konjugasyonu ile düzenlenebilmektedir. Kendiliğinden oluşabilen söz konusu konjugasyon, GST aktivitesince hızlandırılabilir (Noctor et al., 2015). Reaktif elektrofil türlerinin ve bunu takiben meydana gelen konjugasyonun artışı, glutatyon havuzunu önemli ölçüde tüketmektedir (Davoine et al., 2006).

6.1.7.6. Süperoksit dismutaz (SOD) Aktivitesi

Sulama suyu tuzluluğu uygulanan konularda, köklerde belirlenen SOD enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.26'da, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.12'de verilmiştir.

Tablo 6.26. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerde kök SOD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	16699.198	219.5306**	<0.01



Şekil 6.12. SOD aktivitesinin köklerde sulama suyu tuzluluğuna göre değişimi

Sulama suyu tuzluluğunun, köklerde SOD enzim aktivitesini çok önemli derecede etkilediği belirlenmiştir ($p < 0.01$).

Artan sulama suyu tuzluluğu karşısında, köklerde SOD enzim aktivitesinin belli bir düzeye kadar arttığı görülmüştür. En yüksek spesifik aktivite T₃ konusunda ortalama 183.6 Ü mg⁻¹ P olarak elde edilirken; en düşük aktivite 81.8 Ü mg⁻¹ P ortalama ile T₄ konusunda belirlenmiştir (Şekil 6.12). İstatistiksel olarak 3 farklı grup ortaya çıkmış, T₁ ve T₂ konuları aynı istatistiksel grupta yer almıştır. SOD aktivitesindeki önemli artış 3 dS m⁻¹ elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu tuzluluğunun uygulandığı T₃ konusunda gerçekleşmiş, en yüksek sulama suyu tuzluluğunun uygulandığı T₄ konusunda ise aktivite önemli derecede azalmıştır. T₁ konusuna kıyasla en yüksek aktivitenin görüldüğü T₃ konusunda % 165.55 oranında artış gerçekleşmiştir. Elde edilen veriler ışığında 1.5 dS m⁻¹ değerinin üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu tuzluluğunun, roka bitkilerinin köklerinde SOD aktivitesini önemli düzeyde artırdığı, 3 dS m⁻¹ değerinin üzerinde ise aktivitenin önemli derecede azaldığı sonucuna varılmıştır.

Hücrelerde ROT'ye karşı savunmada en temel enzimlerden olan SOD, fosfolipit membranlardan geçemeyen ve bu nedenle hücrede toksik düzeylerde birikebilen süperoksit anyonunun giderilmesinde başlıca rolü üstlenen antioksidan enzimdir (Gogna and Bhatla, 2019). Tuzcul bir bitki olan *Prosopis strombulifera*'ya farklı tuz streslerinin uygulandığı bir çalışmada, SOD aktivitesinin farklı tuz uygulamalarından farklı şekilde etkilendiği görülmüş; NaCl, Na₂SO₄ ve her iki tuzun bir arada uygulandığı bitkilerin köklerinde SOD aktivitesinin sırasıyla düşük; orta ve yüksek; düşük ve orta tuzluluk düzeylerinde önemli derecede arttığı belirlenmiştir (Reginato et al., 2021). Farklı aşılama uygulamalarının kavun bitkilerinin tuz stresine dayanımı üzerindeki etkilerinin araştırıldığı bir çalışmada, uygulanan tuz stresinin süresi arttıkça köklerde ölçülen SOD aktivitesi de önemli düzeyde artış göstermiş; tetraploit anacın kullanıldığı tüm bitkilerde, diploit bitkilere kıyasla aktivitenin daha yüksek olduğu belirlenmiştir (Zhu et al., 2018). Farklı tuzluluk toleransına sahip alfalfa çeşitlerine farklı şekillerde tuz stresi uygulanmış ve SOD aktivitesinin, tuza dayanıklı bitkilerin köklerinde tüm tuzluluk uygulamalarında, tuza duyarlı bitkilerin köklerinde ise uygulanan streslerin neredeyse tamamında kontrole kıyasla önemli düzeyde arttığı belirlenmiştir (Liu, et al., 2018). NaCl stresinin farklı mısır genotipleri üzerindeki etkilerinin incelendiği bir çalışmada, artan stres düzeyi karşısında tüm bitkilerin SOD aktivitesinin arttığı belirlenmiş, tüm NaCl dozlarında mutant genotipin SOD aktivitesinin diğer bitkiye kıyasla daha yüksek olduğu görülmüştür (Ahmad et al.,

2019). Farklı antep fıstığı anaçlarına uygulanan NaCl stresi sonucu, kök dokularında SOD aktivitesi tüm bitkilerde önemli derecede artmış ve en yüksek aktivite, stresin 100. günde 12 dS m^{-1} EC değerinde belirlenmiş, 16 dS m^{-1} düzeyinde ise aktivitenin düştüğü gözlemlenmiştir (Akbari et al., 2020). Mevcut tez çalışmasında da roka bitkilerine uygulanan sulama suyu tuzluluğu, köklerde SOD aktivitesinin yükselmesine neden olmuştur. Bu nedenle SOD enziminin, köklerde tuz stresine verilen yanıtlar açısından önemli roller üstlendiği ve süperoksit radikalının kök dokularındaki toksik etkisinin giderilmesinde etkin olduğu söylenebilir. SOD enzim aktivitesinin artışı, $\text{O}_2^{\bullet-}$ düzeyinin kontrol altında tutulmasına yardımcı olarak, Haber-Weiss reaksiyonu aracılığıyla üretilen ve membranlar, protein ve DNA'da büyük hasarlar oluşturabilen hidroksil radikalının oluşum riskini azaltmaktadır (Bowler et al., 1992). En yüksek sulama suyu tuzluluğunun uygulandığı T₄ konusunda aktivitenin düşmesi ise, oksidatif stresin yoğunlaşması sonucu fizyolojik savunma mekanizmalarının yetersiz kalması ve membran sisteminin zarar görmesiyle ilişkili olabilir.

6.1.8. Parametreler Arası İlişkiler

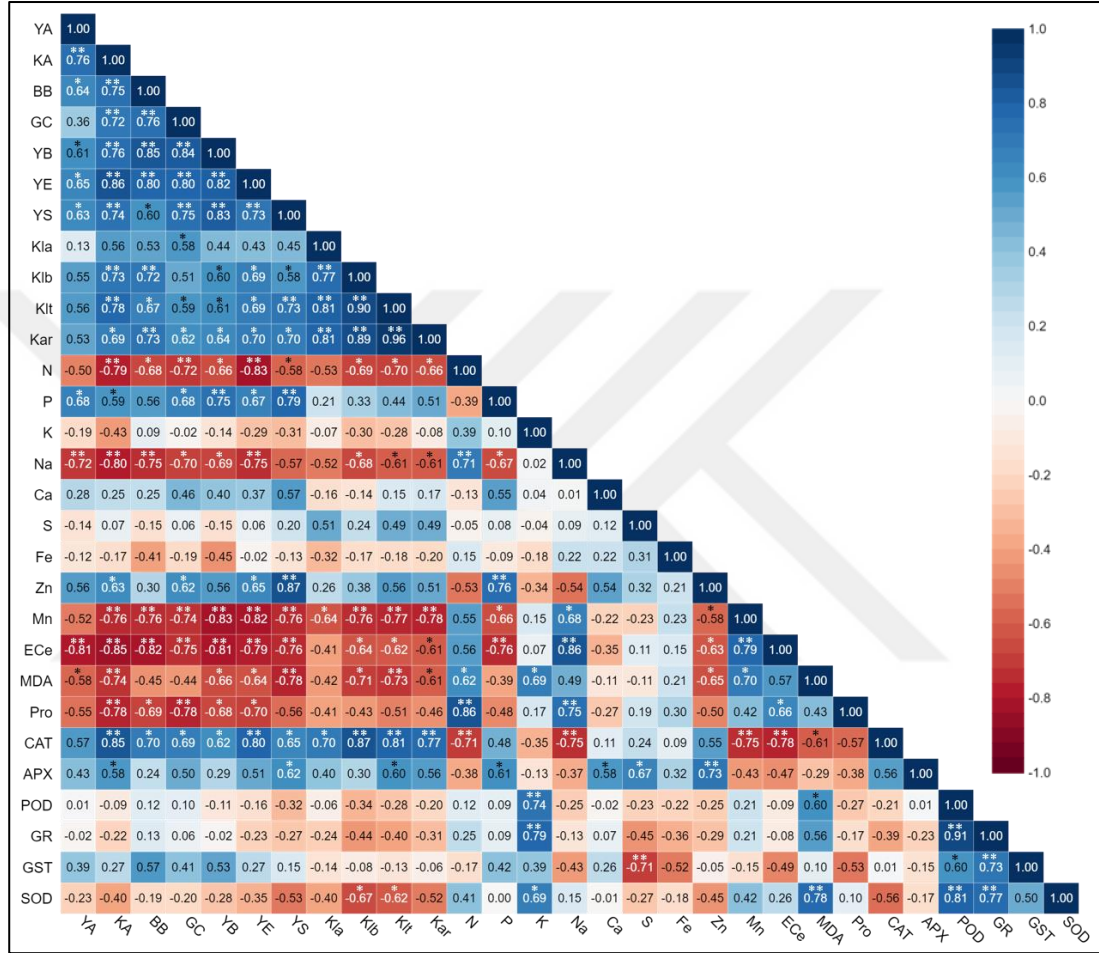
Sulama suyu tuzluluğu uygulanan roka bitkilerinde incelenen büyüme parametreleri, fotosentezle ilişkili pigmentler, mineral içeriği, stres indikatörleri ve antioksidan enzim aktivitelerine ilişkin veriler arasındaki ilişkilerin belirlenmesi amacıyla korelasyon analizi yapılmış ve sonuçlar Şekil 6.13 ve Şekil 6.14'te verilmiştir.

6.1.8.1. Toprak Üstü Aksamda İncelenen Parametreler Arası İlişkiler

Korelasyon analizi sonuçlarına göre toprak üstü aksamda yaş ağırlık ile kuru ağırlık, Na içeriği, ve toprak tuzluluğu arasındaki ilişkinin % 1; aynı parametrenin bitki boyu, yaprak boyu, yaprak eni, yaprak sayısı, P ve MDA içerikleriyle olan ilişkisinin ise % 5 düzeyinde önemli olduğu belirlenmiştir (Şekil 6.13). Yaş ağırlık değeri azaldıkça kuru ağırlık, bitki boyu, yaprak boyu, yaprak eni, yaprak sayısı ve P içeriği de azalırken; negatif korelasyon gösteren Na içeriği, toprak tuzluluğu ve MDA değerleri artmıştır.

Kuru ağırlığın yaş ağırlık, bitki boyu, gövde çapı, yaprak boyu, yaprak eni, yaprak sayısı, klorofil-*b*, toplam klorofil, N, Na, ve Mn içerikleri, toprak tuzluluğu, MDA ve prolin düzeyleri ve CAT aktivitesi parametreleri ile % 1; toplam karotenoid,

P ve Zn içerikleri ve APX aktivitesi ile % 5 düzeyinde önemli ilişkiye sahip olduğu görülmüştür (Şekil 6.13). Kuru ağırlık değeri azaldıkça yaş ağırlık, bitki boyu, gövde çapı, yaprak boyu, yaprak eni, yaprak sayısı, klorofil-*b*, toplam klorofil, toplam karotenoid, P ve Zn içerikleri, CAT ve APX aktiviteleri azalış göstermiş; N, Na, Mn içerikleri, toprak tuzluluğu, MDA ve prolin düzeyleri ise artmıştır.



Şekil 6.13. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerin toprak üstü aksamında incelenen parametrelerin korelasyon analizi sonuçları (**; 0.01 önem düzeyi, *; 0.05 önem düzeyi, YA; yaş ağırlık, KA; kuru ağırlık, BB; bitki boyu, YB; yaprak boyu, YE; yaprak eni, YS; yaprak sayısı, Kla; klorofil-*a*, Klb; klorofil-*b*, Klt; toplam klorofil, Kar; toplam karotenoid, ECe; toprak tuzluluğu, Pro; prolin)

Bitki boyu ile kuru ağırlık, gövde çapı, yaprak boyu, yaprak eni, klorofil-*b*, toplam karotenoid, Na ve Mn içerikleri ve toprak tuzluluğu arasındaki ilişki % 1 düzeyinde önemli bulunurken; yaş ağırlık, yaprak sayısı, toplam klorofil, N içeriği, prolin ve CAT aktivitesi arasındaki ilişkinin ise % 5 düzeyinde önemli olduğu belirlenmiştir (Şekil 6.13). Bitki boyu azaldıkça yaş ağırlık, kuru ağırlık, gövde çapı, yaprak boyu, yaprak eni, yaprak sayısı, klorofil-*b*, toplam klorofil, toplam karotenoid

ve CAT aktivitesi de azalış göstermiş; N, Na ve Mn içerikleri, toprak tuzluluğu ve prolin düzeyi ise artmıştır.

Toprak tuzluluğunun yaş ağırlık, kuru ağırlık, bitki boyu, gövde çapı, yaprak boyu, yaprak eni, yaprak sayısı, P, Na ve Mn içerikleri ve CAT aktivitesi ile arasındaki ilişki % 1; klorofil-*b*, toplam klorofil, toplam karotenoid, Zn ve prolin parametreleri ile arasındaki ilişki ise % 5 düzeyinde önemli bulunmuştur (Şekil 6.13). Toprak tuzluluğu arttıkça Na, Mn ve prolin içerikleri de artmış, negatif kolerasyonun gözlemlendiği diğer parametrelerde ise azalış gerçekleşmiştir.

CAT aktivitesi ile kuru ağırlık, yaprak eni, klorofil-*b*, toplam klorofil, toplam karotenoid, N, Na, Mn içerikleri ve toprak tuzluluğu arasında % 1; bitki boyu, gövde çapı, yaprak boyu, yaprak sayısı, klorofil-*a* ve MDA parametreleri arasında ise % 5 düzeyinde önemli ilişki olduğu belirlenmiştir (Şekil 6.13). CAT aktivitesi azaldıkça N, Na, Mn, toprak tuzluluğu ve MDA değerleri artmış, diğer parametreler ise azalmıştır.

APX aktivitesi ile Zn içeriği arasındaki ilişki % 1 düzeyinde önemli bulunurken; aktivitenin kuru ağırlık, yaprak sayısı, toplam klorofil, P, Ca ve S parametreleriyle arasındaki ilişki % 5 düzeyinde önemli bulunmuştur (Şekil 6.13). Tüm parametreler APX aktivitesiyle pozitif korelasyon sergilemiştir.

POD aktivitesinin K içeriği, GR ve SOD aktiviteleri ile % 1; MDA düzeyi ve GST aktivitesi ile % 5 düzeyinde önemli ilişkiye sahip olduğu ve tüm parametrelerin POD aktivitesi ile pozitif korelasyona sahip olduğu belirlenmiştir (Şekil 6.13).

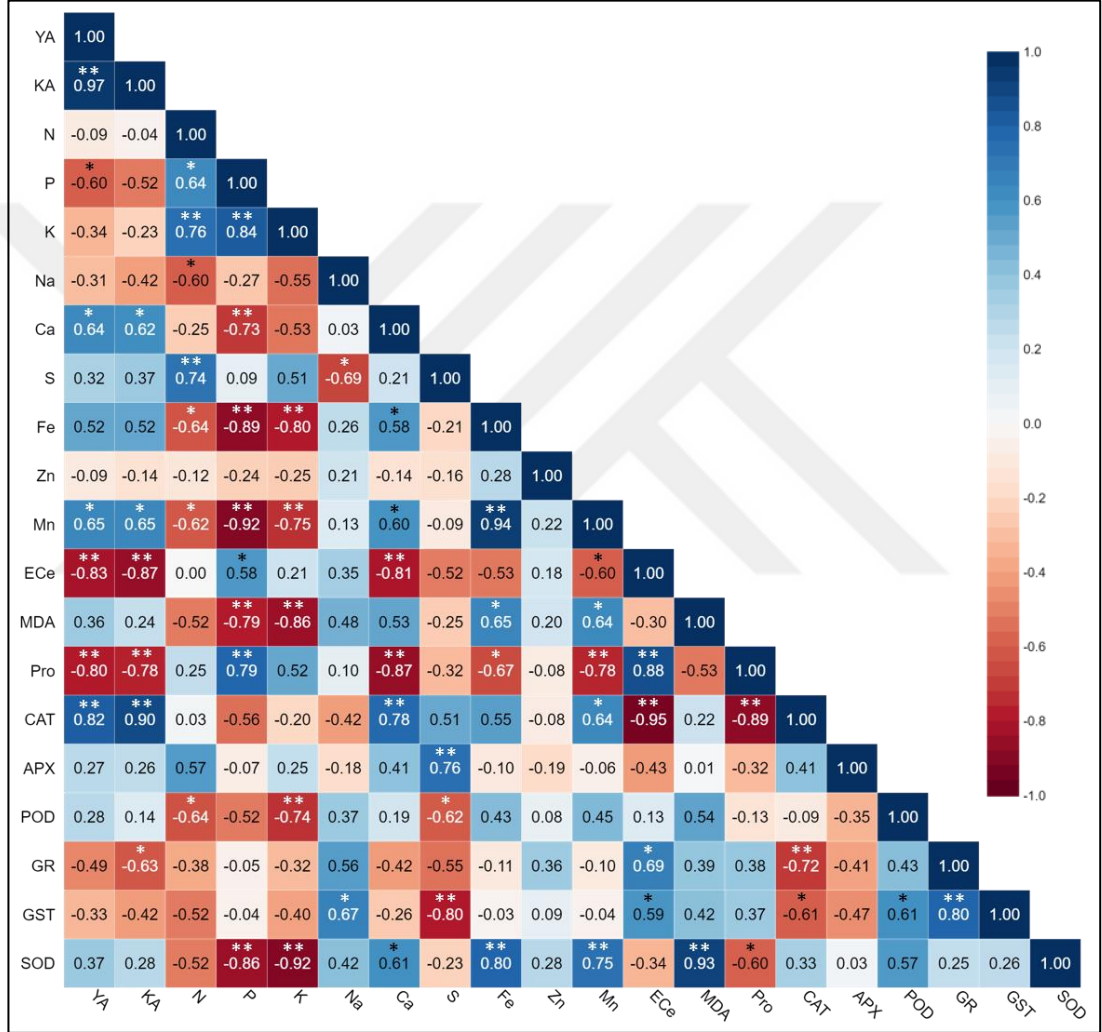
GR aktivitesi ile K içeriği, POD, GST ve SOD aktiviteleri arasındaki ilişki % 1 düzeyinde önemli bulunmuş ve tüm parametreler arasında pozitif korelasyon söz konusu olduğu görülmüştür (Şekil 6.13).

GST aktivitesinin S içeriği ve GR aktivitesi ile % 1; POD aktivitesi ile % 5 düzeyinde önemli ilişkiye sahip olduğu belirlenmiştir (Şekil 6.13). GST aktivitesi S içeriği ile negatif korelasyon sergilemiş, diğer parametreler ile arasında pozitif korelasyon olduğu görülmüştür.

SOD aktivitesinin MDA düzeyi, POD ve GR aktiviteleriyle % 1; klorofil-*b*, toplam klorofil ve K parametreleri ile % 5 düzeyinde önemli ilişkiye sahip olduğu belirlenmiştir (Şekil 6.13). SOD aktivitesi klorofil-*b* ve toplam klorofil parametreleri ile negatif korelasyon sergilerken, diğer parametrelerle arasında pozitif korelasyon söz konusu olmuştur.

6.1.8.2. Köklerde İncelenen Parametreler Arası İlişkiler

Korelasyon analizi sonuçlarına göre köklerde yaş ağırlığın kuru ağırlık, toprak tuzluluğu, prolin içeriği ve CAT aktivitesi ile % 1; P, Ca ve Mn içerikleri ile ise % 5 düzeyinde önemli ilişkiye sahip olduğu belirlenmiştir (Şekil 6.14). Yaş ağırlık değeri azaldıkça kuru ağırlık, Ca, Mn içerikleri ve CAT aktivitesi de azalış göstermiş; P içeriği, toprak tuzluluğu ve prolin değerleri ise artmıştır.



Şekil 6.14. Sulama suyu tuzluluğu uygulanan bitkilerin köklerinde incelenen parametrelerin korelasyon analizi sonuçları (**; 0.01 önem düzeyi, *; 0.05 önem düzeyi, YA; yaş ağırlık, KA; kuru ağırlık, BB; bitki boyu, YB; yaprak boyu, YE; yaprak eni, YS; yaprak sayısı, KLa; klorofil-a, Klb; klorofil-b, Klt; toplam klorofil, Kar; toplam karotenoid, ECe; toprak tuzluluğu, Pro; prolin)

Kuru ağırlık ile yaş ağırlık, toprak tuzluluğu, prolin düzeyi ve CAT aktivitesi arasında % 1; Ca, Mn içerikleri ve GR aktivitesi arasında ise % 5 düzeyinde önemli ilişki olduğu görülmüştür (Şekil 6.14). Kuru ağırlık değerindeki azalmaya yaş ağırlık,

Ca ve Mn içerikleri ve CAT aktivitesi de paralellik göstermiş; toprak tuzluluğu, prolin içeriği ve GR aktivitesi ise negatif korelasyon sergileyerek artmıştır.

Toprak tuzluluğunun yaş ağırlık, kuru ağırlık, Ca, prolin ve CAT aktivitesi parametreleriyle ilişkisinin % 1; P, Mn içerikleri ve GR, GST aktiviteleri ile arasındaki ilişkinin ise % 5 düzeyinde önemli olduğu görülmüştür (Şekil 6.14). Toprak tuzluluğu arttıkça yaş ağırlık, kuru ağırlık, Ca, Mn, CAT aktivitesi değerleri azalmış; P, prolin içerikleri ve GR, GST aktiviteleri ise toprak tuzluluğu ile pozitif korelasyon göstermiştir.

CAT aktivitesi ile yaş ağırlık, kuru ağırlık, Ca, toprak tuzluluğu, prolin, GR aktivitesi parametreleri arasında % 1; Mn içeriği ve GST aktivitesi arasında ise % 5 düzeyinde önemli ilişki olduğu belirlenmiştir (Şekil 6.14). CAT aktivitesi toprak tuzluluğu, prolin içeriği, GR ve GST aktiviteleri ile negatif korelasyon sergilerken, belirtilen diğer parametrelerle arasında pozitif korelasyon olduğu görülmüştür.

APX aktivitesinin S içeriği ile olan ilişkisi % 1 düzeyinde önemli bulunmuştur. Parametreler arasında pozitif yönde bir korelasyon olduğu belirlenmiştir (Şekil 6.14).

POD aktivitesinin K içeriği ile % 1; N, S içerikleri ve GST aktivitesiyle ise % 5 düzeyinde önemli ilişkiye sahip olduğu belirlenmiştir. POD aktivitesi bu parametreler arasında yalnızca GST aktivitesi ile pozitif korelasyon sergilemiştir (Şekil 6.14).

GR aktivitesinin CAT ve GST aktiviteleri ile % 1; kuru ağırlık ve toprak tuzluluğu parametreleri ile % 5 düzeyinde önemli ilişkiye sahip olduğu görülmüştür (Şekil 6.14). GR aktivitesindeki artışa toprak tuzluluğu ve GST aktivitesi paralellik gösterirken, CAT aktivitesi ve kuru ağırlık parametreleri, GR aktivitesine negatif korelasyon sergilemiştir.

GST aktivitesinin S içeriği ve GR aktivitesi ile olan ilişkisinin % 1; Na içeriği, toprak tuzluluğu, CAT ve POD aktiviteleriyle olan ilişkisinin ise % 5 düzeyinde önemli olduğu belirlenmiştir (Şekil 6.14). GST aktivitesi Na içeriği, toprak tuzluluğu, POD ve GR aktiviteleri ile pozitif, S içeriği ve CAT aktivitesiyle negatif korelasyon sergilemiştir.

SOD aktivitesi ile P, K, Fe, Mn ve MDA içerikleri arasında % 1; Ca ve prolin içerikleri arasında ise % 5 düzeyinde önemli ilişki olduğu görülmüştür. SOD aktivitesi Ca, Fe, Mn ve MDA parametreleri ile pozitif korelasyona sahipken, sözü edilen diğer parametreler ile negatif korelasyon sergilemiştir (Şekil 6.14).

6.2. Sulama Suyu Kısıtının Roka Bitkileri Üzerindeki Etkileri

6.2.1. Büyüme Parametreleri

6.2.1.1. Yaş ve Kuru Ağırlık

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konulardan elde edilen yaş ağırlık ve kuru ağırlık değerlerine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.27’de, konuların ortalama değerlerine ilişkin istatistiksel analiz sonuçları ise Tablo 6.28’de verilmiştir.

Tablo 6.27. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde yaş ve kuru ağırlık değerlerine ait varyans analizi sonuçları

Parametre	SD	HO	F Değeri	P
Toprak üstü aksam yaş ağırlığı	3	321.40257	41.3049**	<0,01
Kök yaş ağırlığı	3	13.028437	10.7461**	<0,01
Toprak üstü aksam kuru ağırlığı	3	32.933575	31.8443**	<0,01
Kök kuru ağırlığı	3	11.354878	11.2053**	<0,01

Tablo 6.28. Sulama suyu kısıtının yaş ve kuru ağırlık değerlerine etkisi

Parametre	Sulama Uygulaması	Toprak üstü aksam		Kök
		Ortalama	Ortalama	
Yaş ağırlık (g)	S ₁	19.1 ± 1.1a	3.8 ± 0.3a	
	S ₂	16.6 ± 1.3a	3.4 ± 0.4a	
	S ₃	13.2 ± 0.7b	2.8 ± 0.3a	
	S ₄	7.2 ± 0.6c	1.4 ± 0.2b	
LSD değeri		2.58**	1.02**	
Kuru ağırlık (g)	S ₁	5.6 ± 0.5a	3.6 ± 0.3a	
	S ₂	4.5 ± 0.2b	3.1 ± 0.4ab	
	S ₃	3.4 ± 0.2c	2.6 ± 0.2b	
	S ₄	1.7 ± 0.2d	1.3 ± 0.2c	
LSD değeri		0.94**	0.93**	

*Aynı harfle gösterilen konular arasında istatistiksel açıdan farklılık bulunmamaktadır (p<0.05).

Su kısıtı uygulamaları, toprak üstü aksam yaş ağırlık değerlerini çok önemli derecede etkilemiştir (p<0.01).

Sulama suyu kısıtı arttıkça, toprak üstü aksam yaş ağırlığı kademeli olarak azalmıştır. En yüksek yaş ağırlık değeri 19.1 g ile S₁ konusunda elde edilirken, en düşük değer 7.2 g ortalama ile S₄ konusunda belirlenmiştir (Tablo 6.28). İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, S₁ ve S₂ konuları arasında istatistiksel açıdan fark görülmemiştir. Konular arası yaş ağırlık değerleri giderek azalmakla birlikte, sulama suyu kısıtının en yüksek olduğu S₄ konusunda, diğer konulara kıyasla çok daha önemli bir azalma gerçekleşmiştir. Toprak üstü aksamda en yüksek yaş ağırlık değerinin elde edildiği S₁ konusuna kıyasla S₂, S₃ ve S₄ konularında yaş ağırlık kayıpları sırasıyla % 13.09, % 30.89 ve % 63.30 oranlarında gerçekleşmiştir. Sonuçlar değerlendirildiğinde,

kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki su kısıtı uygulamalarının toprak üstü aksam yaş ağırlığında önemli derecede azalmaya neden olduğu belirlenmiştir.

Su kısıtı uygulamaları, bitkilerin kök yaş ağırlık değerlerini çok önemli derecede etkilemiştir ($p<0.01$).

Sulama suyu kısıtı arttıkça, köklerin yaş ağırlık değerlerinin giderek azaldığı görülmüştür. En yüksek yaş ağırlık değeri S_1 konusunda ortalama 3.8 g olarak elde edilirken, en düşük değer ise 1.4 g ile S_4 konusunda belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; S_1 , S_2 ve S_3 konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark bulunmamıştır (Tablo 6.28). Su kısıtının artışıyla her konudan elde edilen yaş ağırlık değeri giderek azalmış olsa da, istatistiksel açıdan önemli olan azalma S_4 konusunda gerçekleşmiştir. En yüksek değere sahip olan S_1 konusuna kıyasla, su kısıtının en yüksek düzeyde uygulandığı S_4 konusunda belirlenen kök yaş ağırlığında % 63.16'lık kayıp söz konusu olmuştur. Bu sonuca göre, kullanılabilir suyun % 50'sinden fazla orandaki su kısıtı uygulamalarının roka köklerinde yaş ağırlık değerini istatistiksel olarak düşürdüğü belirlenmiştir.

Su kısıtı uygulamalarının, toprak üstü aksam kuru ağırlık değerleri üzerinde çok önemli derecede etkili olduğu ($p<0.01$) görülmüştür.

Sulama suyu kısıtındaki artış, toprak üstü aksam kuru ağırlığını kademeli olarak azaltmıştır. En yüksek kuru ağırlık değeri 5.6 g ile S_1 konusunda belirlenmiş, en düşük değer ise 1.7 g ortalama ile S_4 konusunda elde edilmiştir (Tablo 6.28). İstatistiksel olarak 4 farklı grup oluşmuş, tüm gruplar arasındaki farklılık istatistiksel anlamda önemli bulunmuştur. Konular arası kuru ağırlık değerleri giderek azalmış, sulama suyu kısıtının en yüksek olduğu S_4 konusunda, diğer konulara kıyasla daha belirgin bir azalma gerçekleşmiştir. Toprak üstü aksamda en yüksek kuru ağırlık değerinin elde edildiği S_1 konusuna göre S_2 , S_3 ve S_4 konularında kuru ağırlık değerleri sırasıyla % 19.64, % 39.28 ve % 69.64 oranlarında azalmıştır. Sonuçlar değerlendirildiğinde tüm su kısıtı uygulamaları, rokada kuru ağırlık değerlerini istatistiksel olarak azaltmıştır.

Su kısıtı uygulamalarının, bitkilerin kök kuru ağırlık değerleri üzerinde çok önemli derecede ($p<0.01$) etkili olduğu belirlenmiştir.

Sulama suyu kısıtındaki artış, kök kuru ağırlığı değerlerinin giderek azalmasına sebep olmuştur. Kuru ağırlık değeri en yüksek olan konu 3.6 g ile S_1 konusu iken, en düşük değer ise S_4 konusunda 1.3 g olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı

grup ortaya çıkmış, S₁ ve S₂ konuları arasında istatistiksel açıdan bir farklılık oluşmamıştır. Konular arasında kök kuru ağırlığı değerleri giderek azalırken, istatistiksel anlamda önemli olan ilk düşüş S₃ konusunda gerçekleşmiştir. En yüksek ortalamaya sahip olan S₁ konusuna göre S₃ ve S₄ konularının kök kuru ağırlık değerlerinde sırasıyla % 27.77 ve % 63.88 oranlarında azalma meydana gelmiştir. Buna göre, kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki su kısıtı uygulamalarının roka köklerinde kuru ağırlık değerini istatistiksel olarak azalttığı belirlenmiştir.

Yeterli miktarda su varlığı, bitkilerin büyüme ve gelişimini etkileyen en temel ekolojik etmenlerden biridir (Jabeen et al., 2019). Bu nedenle kısıtlı su koşulları altında bitkilerin gelişimi önlenmekte, verim değerlerinde önemli azalmalar gerçekleşmektedir (Sadiq et al., 2019). Sulama kısıtının *Eruca sativa* gelişim parametreleri üzerindeki etkilerinin incelendiği bir çalışmada, m²'den alınan verimin tam sulama yapılan bitkilere kıyasla % 35 oranında azaldığı belirlenmiştir (Mangarotti et al., 2020). Uygulanan farklı sulama rejimlerinin yabancı rokada verim ve kalite parametreleri üzerindeki etkileri incelenmiş, sulama uygulamaları 2., 3. ve 4. üretim döngüsünde alınan verimi, yaş ve kuru ağırlığı etkilemiştir (Schiattone et al., 2018). Söz konusu çalışmada en yüksek verim, bitki evapotranspirasyonunun tamamının karşılandığı bitkilerden alınırken, % 75'i oranında su sağlanan bitkilerde verim % 8 azalmıştır. Domates bitkilerine uygulanan kuraklık stresi büyüme parametrelerini önemli ölçüde etkilemiş; bitki boyu % 57, toprak üstü aksam yaş ağırlığı % 61, toprak üstü aksam kuru ağırlığı % 63, kök yaş ağırlığı % 63 ve kök kuru ağırlığı % 64 oranında azalmıştır (Altaf et al., 2022). Farklı kuraklık stresi uygulamalarına maruz bırakılan buğdaylarda, stres sonucu verim % 29-34 aralığında azalmış, benzer şekilde kuru ağırlık değerleri de, köklerde uygulamalar arası farklılık daha az olmak üzere, önemli derecede azalmıştır (Wang et al., 2019). Kuraklık stresi uygulanan mısır bitkilerinde sürgünlerin uzunluğu ve kuru ağırlığının azaldığı, en uzun kökün boyu kontrole kıyasla artmış olsa da toplam kök kuru ağırlığı değerinin düştüğü belirlenmiştir (Huang et al., 2019). Bu tez çalışmasında da roka bitkilerine uygulanan kuraklık stresi sonucu toprak üstü aksam ve köklerin yaş ve kuru ağırlıklarında önemli azalmalar gerçekleşmiş olması, su kısıtı uygulamalarının bitki gelişimiyle ilişkili metabolik süreçleri ve antioksidan savunma mekanizmalarını önemli düzeyde inhibe ettiğinin göstergeleri arasındadır. Bitkilerin yaprak alanındaki azalmalar, yaprak senesensi ve yaprak oluşum oranının düşmesi (Zewdie et al., 2007); yaş ağırlık

değerlerinde ve dolayısıyla verimde kayıplara neden olmaktadır. Toprak su potansiyelinin azalması, net asimilasyonu yöneten temel fizyolojik süreçlerin ve bunun sonucu olarak da biyokütlenin değişimine yol açmaktadır (Flexas et al., 2006). Osmotik stres nedeniyle azalan hücre bölünmesi ve büyümesi sonucu kök ve gövde gelişimi yavaşlamaktadır. Bitki gelişiminin temel bileşenleri olan hücre bölünmesi ve büyümesinin, osmotik stresten olumsuz etkilendiği bilinmektedir (Bandeppa et al., 2018). Bu nedenle çalışmadaki bitkilerde hücre bölünmesi ve büyümesi oranlarında meydana gelen düşüşler, incelenen dokularda ağırlık değerlerinin azalmasında etki göstermiş olabilir. Fotosentez ürünlerinin organlar arasındaki paylaşımı, bitki verimliliğini belirleyen etmenlerden biridir (Lemoine et al., 2013). Kuraklık stresi her bir organın gelişimini farklı şekilde etkileyerek, bitkide kuru ağırlık oluşum dağılımını değiştirebilmektedir (Cox and Conran, 1996). Bu çalışmada kuraklık stresi sonucu roka bitkilerinin kuru ağırlık değerlerinin azaldığı ve toprak üstü aksamda görülen kuru ağırlık kayıplarının, köklere kıyasla bir miktar daha fazla olduğu görülmektedir. Bu durum, kısıtlı su koşulları altında toprak üstü organlara daha az oranda fotosentez ürünü pay edildiğini, bitkinin toprak üstü aksamda asimilat paylaşımını köklere kıyasla azaltmış olduğunun bir göstergesi olabilir (Rodrigues et al., 1995). Bitkiler kuraklık koşulları altında yapraklara daha az kuru madde sağlayarak, transpirasyon sürecinde oluşan su kaybını azaltmakta ve ortam koşulları ile rekabet gücünü artırmaktadır. Bu durum ayrıca, daha iyi gelişim gösterebilen dokuların, daha yüksek osmotik düzenlemeye sahip olmasıyla ilişkili olabilir (Chartzoulakis et al., 1993). Bitkilerin kuraklık stresine karşı temel adaptasyon mekanizması; toprak üstü sürgün metabolizmasının inaktivasyonu, besin elementlerinin köklere muhafaza edilmesinin sağlanması ve kök uzamasına yardımcı olunmasıdır (Danish et al., 2019). Bu nedenle roka bitkilerinde artan kuraklıkla birlikte gelişimin azalması, kökler ve gövde arasında gerçekleşen su ve besin elementi yarışı ile ilişkilendirilebilir. (Moradi-Ghahderijani et al., 2017). Verimi etkileyen ağırlık değerlerinin azalmasında, besin elementlerinin kısıtlı olarak alınması (Izzo et al., 1989) ve kök gelişiminin yavaşlamış olmasının da etkisi olabilir.

6.2.1.2. Biyometrik Parametreler

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda bitki boyu, gövde çapı, yaprak boyu, yaprak eni ve yaprak sayısı değerlerine ait varyans analizi sonuçları Tablo

6.29’da, konuların ortalama deęerlerine iliřkin istatistiksel analiz sonuları ise Tablo 6.30’da verilmiřtir.

Tablo 6.29. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde biyometrik parametrelere ait varyans analizi sonuları

Parametre	SD	HO	F Deęeri	P
Bitki boyu	3	70.503706	16.9946**	<0.01
Gövde apı	3	0.99241487	1.7157	ÖD
Yaprak boyu	3	26.181842	23.0743**	<0.01
Yaprak eni	3	5.1830479	25.3292**	<0.01
Yaprak sayısı	3	220.50000	10.5000**	<0.01

Tablo 6.30. Sulama suyu kısıtının biyometrik parametrelere etkisi

Parametre	Sulama uygulaması	Ortalama	LSD Deęeri
Bitki boyu (cm)	S ₁	15.3 ± 1a	1.88**
	S ₂	15.1 ± 0.6a	
	S ₃	12.9 ± 0.6b	
	S ₄	10.1 ± 0.5c	
Gövde apı (mm)	S ₁	2.9 ± 0.20	ÖD
	S ₂	2.9 ± 0.10	
	S ₃	2.6 ± 0.10	
	S ₄	2.3 ± 0.30	
Yaprak boyu (cm)	S ₁	6.9 ± 0.3a	0.98**
	S ₂	6.5 ± 0.3a	
	S ₃	4.6 ± 0.4b	
	S ₄	3.8 ± 0.3b	
Yaprak eni (cm)	S ₁	4.5 ± 0.2a	0.42**
	S ₂	4.3 ± 0.1ab	
	S ₃	4 ± 0.2b	
	S ₄	3 ± 0.1c	
Yaprak sayısı (adet)	S ₁	20.3 ± 0.9a	2.23**
	S ₂	16.5 ± 1.4ab	
	S ₃	14.3 ± 1.4b	
	S ₄	10 ± 1.1c	

*Aynı harfle gösterilen konular arasında istatistiksel açıdan farklılık bulunmamaktadır (p<0.05)

Su kısıtı uygulamaları, bitki boyunu ok önemli derecede etkilemiřtir (p<0.01).

Sulama suyu kısıtındaki artış sonucu bitki boyları giderek azalmıřtır. En yüksek bitki boyu S₁ konusunda ortalama 15.3 cm, en dūřuk bitki boyu ise S₄ konusunda ortalama 10.1 cm olarak ölçülmüřtür (Tablo 6.30). İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluřmuř, S₁ ve S₂ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir farklılık bulunmamıřtır. Her konuda bitki boyları azalmaya devam etse de, istatistiksel olarak önemli olan dūřuř S₃ konusundan itibaren gerekleřmiřtir. En yüksek bitki boyu ortalamasına sahip olan S₁ konusu ile kıyaslandıęında S₃ ve S₄ konularında bitki boyları sırasıyla % 15.69 ve % 33.99 oranlarında azalmıřtır. Buna göre, kullanılabilir suyun % 25’inden fazla orandaki su kısıtı uygulamaları, rokada bitki boyunu istatistiksel olarak azaltmıřtır.

Su kısıtı uygulamalarının, bitkilerin gövde çapı ölçülerini istatistiksel olarak etkilemediği belirlenmiştir. Sulama suyu kısıtı arttıkça, bitkilerin gövde çapları bir miktar azalmıştır. En yüksek gövde çapı ölçüsü S₁ konusunda ortalama 2.9 mm iken, en düşük ortalama ise S₄ konusunda 2.3 mm olarak belirlenmiştir (Tablo 6.30).

Su kısıtı uygulamaları, bitkilerin yaprak boyu üzerinde çok önemli derecede ($p<0.01$) etkili olmuştur.

Sulama suyu kısıtı arttıkça, yaprak boyları da azalış göstermiştir. En yüksek yaprak boyu S₁ konusunda ortalama 6.9 cm iken, en düşük yaprak boyu ortalaması ise S₄ konusunda 3.8 cm olarak belirlenmiştir (Tablo 6.30). İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş, S₁ ile S₂ ve S₃ ile S₄ konuları arasındaki farklılık istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır. Sulama suyu kısıtı arttıkça yaprak boyları azalmaya devam etse de, istatistiksel olarak önemli olan azalış S₃ konusundan itibaren gerçekleşmiştir. En yüksek yaprak boyu ortalamasına sahip olan S₁ konusuna göre S₃ ve S₄ konularında yaprak boyları sırasıyla % 33.33 ve % 44.93 oranlarında azalmıştır. Buna göre, kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki su kısıtı uygulamaları rokada yaprak boyunu istatistiksel olarak azaltmıştır.

Su kısıtı uygulamalarının, bitkilerin yaprak eni üzerinde çok önemli derecede etkili olduğu ($p<0.01$) belirlenmiştir.

Sulama suyu kısıtı arttıkça, bitkilerin yaprak eni azalış göstermiştir. En yüksek yaprak eni S₁ konusunda ortalama 4.5 cm iken, en düşük yaprak eni ortalaması ise S₄ konusunda 3 cm olarak belirlenmiştir (Tablo 6.30). İstatistiksel olarak 3 farklı grup ortaya çıkmış, S₁ ve S₂ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir farklılık bulunmamıştır. Yaprak eni boyutları konular arasında giderek azalmış, en belirgin azalış S₄ konusunda gözlemlenmiştir. Yaprak eni ortalaması en yüksek olan S₁ konusu ile karşılaştırıldığında S₃ ve S₄ konularında yaprak eni boyutları sırasıyla % 11.11 ve % 33.33 oranlarında azalmıştır. Buna göre, kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki su kısıtı uygulamalarının, rokada yaprak enini istatistiksel olarak önemli derecede azalttığı sonucuna varılmıştır.

Su kısıtı uygulamaları, bitkilerdeki yaprak sayılarını çok önemli derecede etkilemiştir ($p<0.01$).

Sulama suyu kısıtındaki artış, yaprak sayılarının azalmasına yol açmıştır. En yüksek yaprak sayısı S₁ konusunda ortalama 20.3 adet, en düşük yaprak sayısı

ortalaması ise S₄ konusunda 10 adet olarak elde edilmiştir (Tablo 6.30). İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, S₁ ve S₂ konuları arasındaki farklılık istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır. Konular arasında yaprak sayıları giderek azalmış, istatistiksel olarak önemli olan azalış S₃ konusundan itibaren gerçekleşmiştir. En fazla yaprak sayısına sahip olan S₁ konusuna kıyasla S₃ ve S₄ konularının yaprak sayılarındaki kayıplar sırasıyla % 29.55 ve % 50.74 oranlarında gerçekleşmiştir. Bu sonuçlar ışığında, kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki su kısıtı uygulamalarının, rokada yaprak sayısını istatistiksel olarak azalttığı belirlenmiştir.

En iyi gelişim düzeyine ulaşılabilmesi için bitkiler, temel gereksinimlerini karşılayacak miktarda su ve besin elementine ihtiyaç duymaktadır. Su mevcudiyetinin kısıtlanması bitkilerin fizyolojik ve biyokimyasal süreçlerinde önemli aksaklıklar meydana gelmesine yol açarak, büyüme ve gelişmeyi olumsuz etkilemektedir (Noori et al., 2018). *E. sativa*'da yapılan bir çalışmada, sulama suyu kısıtı sonucu bitkilerin yaprak alanının, tam sulama yapılan bitkilere kıyasla % 40 oranında azaldığı belirlenmiştir (Mangarotti et al., 2020). Bitki evapotranspirasyon oranı bazında sulama suyu kısıtının uygulandığı yabancı roka bitkilerinde, düşük oranda sulama uygulaması yapılan bitkilerin 2., 3. ve 4. verim döngülerinde yaprak alanı, yaprak sayısı, yaprak eni ve yaprak boyu değerlerinde önemli derecede azalmalar söz konusu olmuştur (Schiattoni et al., 2018). Beyaz yonca bitkilerine uygulanan kuraklık stresi, kök uzunluğunu % 13 oranında azaltmış; kök izdüşüm alanı, yüzey alanı ve hacim değerlerinin de önemli derecede azaldığı belirlenmiştir (Liang et al., 2021). Buğday bitkilerine 15 gün boyunca uygulanan kuraklık stresi sonucu toprak nemi tarla kapasitesinin % 10'una kadar düşmüş ve bitkilerin sürgün uzunluğu, kök uzunluğu ve yaprak alanlarının önemli derecede azaldığı belirlenmiştir (Azmat et al., 2020). Mutant çeltik genotiplerine farklı yetiştirme dönemlerinde kuraklık stresi uygulanmış ve bitki boyu, sürgün sayısı ve yaprak alanı değerlerinde önemli azalmalar gerçekleştiği görülmüştür (Kamarudin et al., 2018). Söz konusu çalışmada ayrıca, kuraklığa dayanıklı çeltik çeşitleri bitki boyu ve sürgün sayısı açısından stresten daha az etkilenmiş, yaprak alanı ise tüm bitkilerde ve tüm yetiştirme dönemlerinde önemli derecede azalmıştır. Mevcut tez çalışmasında su kısıtı uygulamalarının bitki boyu, yaprak boyutları ve yaprak sayısını önemli derecede azalttığı görülmüştür. Söz konusu parametrelerdeki değişimler, su kısıtına verilen fizyolojik tepkilerle ilişkilidir. Kuraklık stresinin bazı metabolik süreçleri devre dışı bırakması, gövde ve sürgün

uzunluklarının azalmasına neden olmaktadır (Gargallo-Garriga et al., 2014). Kuraklık stresinin turgor basıncı, hücre bölünmesi, hücre duvarı sentezi ve hücre büyümesini azaltması sonucu, bitkilerde gelişim oranının düştüğüne yönelik kanıtlar mevcuttur (Jaleel et al., 2009). Yaprak sayısı ve boyutlarında meydana gelen değişiklikler, suyun bitkiler tarafından ekonomik kullanılmak istenmesiyle ilişkili olabilir (Taiz and Zeiger, 2002). Bu değerlerin düşmesi, özellikle suyun çok düşük oranda kullanılabilir olduğu durumlarda, transpirasyonun gerçekleştiği yüzeylerin genel olarak azalmasına neden olmaktadır (Mahajan and Tuteja, 2005; Anjum et al., 2011). Bu nedenle su kısıtı uygulanan roka bitkileri yaprak sayılarını ve yaprak alanlarını, transpirasyonu azaltmak amacıyla düşürmüş olabilir. Kurak alan bitkileri, daha az sayıda yaprağa sahip olmaları veya yapraklarında gerçekleşen modifikasyonlar gibi çeşitli özel yaprak morfolojilerine sahip olmalarıyla bilinmektedir (Parolin, 2001). Genel olarak, bu çalışmadaki bitkilerin tüm gelişme parametrelerinde görülen azalmalar nedeniyle; kuraklık stresinin çalışmadaki roka bitkilerinin büyüme ve gelişmesini etkileyen bir etmen olduğu söylenebilir.

6.2.2. Fotosentezle İlişkili Pigmentler

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda belirlenen klorofil (Klr) ve toplam karotenoit (Kar) içeriklerine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.31’de, konuların ortalama değerlerine ilişkin istatistiksel analiz sonuçları ise Tablo 6.32’de verilmiştir.

Su kısıtı uygulamaları, yapraklardaki Klr-*a* içeriğini çok önemli derecede etkilemiştir ($p<0.01$).

Sulama suyu kısıtındaki artış, Klr-*a* içeriğinin yükselmesine sebep olmuştur. En düşük Klr-*a* değeri S₁ konusunda ortalama 0.8 mg g⁻¹ YA, en yüksek ortalama ise S₄ konusunda 1.3 mg g⁻¹ YA olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; S₁, S₂ ve S₃ konuları arasında istatistiksel açıdan farklılık bulunmamıştır. En düşük Klr-*a* içeriğine sahip olan S₁ konusu ile kıyaslandığında, su kısıtı uygulamaları S₄ konusunda Klr-*a* içeriğini % 62.5 oranında artırmıştır (Tablo 6.32). Sonuç olarak, kullanılabilir suyun %50’sinden fazla orandaki su kısıtı uygulamaları, roka bitkilerinin yapraklarında Klr-*a* içeriğinin istatistiksel olarak artmasına yol açmıştır.

Su kısıtı uygulamalarının, roka bitkilerinin yapraklarındaki Klr-*b* içeriğini çok önemli derecede ($p<0.01$) etkilediği belirlenmiştir.

Sulama suyu kısıtı arttıkça, yapraklardaki Klr-*b* içeriği özellikle belli bir düzeyden sonra yükselmiştir. En düşük Klr-*b* içeriği 0.32 mg g⁻¹ YA ortalama ile S₁ konusunda, en yüksek ortalama ise S₄ konusunda 0.49 mg g⁻¹ YA olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş, yalnızca S₄ konusu istatistiksel olarak diğer gruplardan farklı bulunmuştur. Klr-*b* içeriğinde istatistiksel açıdan önemli olan artış S₄ konusunda gözlemlenmiştir. En düşük Klr-*b* içeriğine sahip olan S₁ konusuna göre, S₄ konusunda Klr-*b* içeriği % 53.12 oranında yükselmiştir (Tablo 6.32). Veriler ışığında kullanılabilir suyun % 50'sinden fazla orandaki su kısıtının, yapraklarda Klr-*b* içeriğini önemli düzeyde artırdığı sonucuna varılmıştır.

Tablo 6.31. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde fotosentezle ilişkili pigmentlere ait varyans analizi sonuçları

Parametre	SD	HO	F Değeri	P
Klorofil- <i>a</i>	3	0.53910799	11.9770**	<0.01
Klorofil- <i>b</i>	3	0.04722020	12.1204**	<0.01
Toplam klorofil	3	0.40820803	5.3374*	<0.05
Toplam karotenoit	3	0.00789842	2.2636	ÖD

Tablo 6.32. Sulama suyu kısıtının fotosentezle ilişkili pigment içeriklerine etkisi

Parametre	Sulama uygulaması	Ortalama	LSD Değeri
Klorofil- <i>a</i> (mg g ⁻¹ yaş ağırlık)	S ₁	0.8 ± 0b	0.24**
	S ₂	0.9 ± 0.1b	
	S ₃	1 ± 0b	
	S ₄	1.3 ± 0.1a	
Klorofil- <i>b</i> (mg g ⁻¹ yaş ağırlık)	S ₁	0.32 ± 0b	0.07**
	S ₂	0.35 ± 0b	
	S ₃	0.38 ± 0b	
	S ₄	0.49 ± 0a	
Toplam klorofil (mg g ⁻¹ yaş ağırlık)	S ₁	1.1 ± 0b	0.32*
	S ₂	1.3 ± 0.07b	
	S ₃	1.3 ± 0.08ab	
	S ₄	1.6 ± 0.2a	
Toplam karotenoit (mg g ⁻¹ yaş ağırlık)	S ₁	0.25 ± 00	ÖD
	S ₂	0.26 ± 00	
	S ₃	0.27 ± 00	
	S ₄	0.32 ± 00	

*Aynı harfle gösterilen konular arasında istatistiksel açıdan farklılık bulunmamaktadır (p<0.05)

Su kısıtı uygulamaları, yapraklardaki toplam Klr içeriği üzerinde önemli derecede etkili olmuştur (p<0.05).

Kısıtın artışıyla, yapraklardaki toplam Klr içeriği de yükselmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşurken, en düşük toplam Klr içeriği S₁ konusunda ortalama 1.1 mg g⁻¹ YA olarak belirlenmiş, S₄ konusu 1.6 mg g⁻¹ YA ile en yüksek ortalamaya sahip olmuştur. S₁ ile S₂ ve S₃ ile S₄ konuları arasında istatistiksel açıdan fark oluşmamıştır. Toplam Klr içeriğindeki en belirgin artış S₄ konusunda gerçekleşmiştir. Toplam Klr

içerikleri, S₁ konusuna kıyasla S₃ konusunda % 18.18, S₄ konusunda ise % 45.45 oranında artış göstermiştir (Tablo 6.32). Buna göre, kullanılabilir suyun %25'inden fazla orandaki su kısıtı uygulamaları, roka yapraklarının toplam Klr içeriğinde istatistiksel olarak önemli artışa yol açmıştır.

Su kısıtı uygulamalarının, bitkilerin toplam Kar içerikleri üzerinde istatistiksel olarak önemli bir etkiye sahip olmadığı belirlenmiştir. Sulama suyu kısıtındaki artış ile, toplam Kar içeriği de bir miktar yükselmiştir. En düşük toplam Kar içeriği S₁ konusunda 0.25 mg g⁻¹ YA iken, en yüksek ortalama S₄ konusunda 0.32 mg g⁻¹ YA olarak belirlenmiştir (Tablo 6.32).

Klorofil içeriği, bitkilerin ışıktan yararlanma yeteneğinin değerlendirilmesi açısından önemli bir ölçüttür (Zhang et al., 2016). Fotosentezle ilişkili en baskın pigment olan klorofilin miktarı, bitki büyüme kapasitesinin belirleyicilerindedir ve stres düzeyinin de bir göstergesidir. Hayvanlarda, yüksek bitkilerde, funguslarda, alglerde ve bakterilerde bulunan sarı, turuncu ve kırmızı renk pigmenti karotenler (genellikle β-karoten ve γ-karoten), pigmentler arasında önemli bir yere sahip olmanın yanı sıra; serbest radikalleri ve stres kaynaklı diğer zararlı bileşikleri etkin bir şekilde gidererek, hücreye verilen zararın azaltılmasına yardımcı olan önemli antioksidanlardır (Gómez and Carpena, 2014). Kuraklık süresince oluşan su stresi, klorofil miktarının değişimine yol açarak fotosentez kapasitesini etkileyebilmektedir (Miao et al., 2015). Farklı sıcaklık koşulları ve kuraklık stresi altında yetiştirilen *Arabidopsis* bitkilerinin klorofil ve karotenoit içeriklerinde önemli artışlar gerçekleşmiş; en yüksek Klr-*a*, Klr-*b*, toplam Klr ve toplam Kar içeriği, yüksek sıcaklıkta kuraklık stresi altında yetiştirilen mutant türde belirlenmiştir (Abo Gamar et al., 2019). Üç farklı şiddette kuraklık stresi uygulanan *C. thesioides* çeşitleri ile yapılan bir çalışmada, su kısıtı arttıkça fotosentezle ilişkili pigment içeriklerinin arttığı belirlenmiş (Zhang et al., 2020) ve en şiddetli kuraklık stresi koşullarında Klr-*a*, Klr-*b* ve toplam Klr içerikleri sırasıyla % 44, % 50 ve % 67 oranlarına kadar artış göstermiştir. Kuraklık stresi altında yetiştirilen soya bitkilerinin Klr-*a*, Klr-*b* ve toplam Klr içeriği, sırasıyla % 46, % 68 ve % 51 oranlarında artış gösterirken, toplam Kar içeriğinde önemli bir değişiklik olmamıştır (Li et al., 2020). Dört farklı manyok genotipi ile yapılan bir çalışmada, tarla kapasitesinin % 50'si düzeyinde uygulanan kuraklık stresi sonucu iki genotipte SPAD klorofil değerlerinin arttığı, stres koşullarının ağırlaşması karşısında ise bu değerlerin kontrole kıyasla azaldığı

belirlenmiştir (Zhu et al., 2020). Mevcut tez çalışmasında da, roka yapraklarının klorofil içeriğinin, özellikle şiddetli su kısıtı altında önemli derecede arttığı belirlenmiştir. Toplam Kar içeriği ise istatistiksel anlamda önemli bulunmasa da, kuraklık koşulları altında bir miktar artış göstererek, mevcut yoğunluğunu koruyabilmiştir. Kısıtlı su koşulları altında söz konusu pigmentlerde meydana gelen artış, bitki gelişiminin azalmasının tetiklediği bir yoğunlaştırma (Li et al., 2020) ya da telafi etme etkisi (Zhang et al., 2020) olarak açıklanabilir. Kuraklık koşulları altında bitkilerin klorofil içeriğine ilişkin tepkisi tür veya çeşide özgü özellikler, kuraklık stresinin yoğunluğu ve süresi vb. etmenlere göre değişkenlik gösterebilmektedir. Antioksidan madde içeriğindeki artış ve sahip olunan yüksek antioksidan enzim aktivite kapasitesine bağlı olarak, kuraklık stresinin meydana getirdiği oksidatif stresten daha az etkilenen bitkilerin, klorofil içeriğini daha başarılı bir şekilde koruyabildiği gösterilmiştir (Zhu et al., 2020). Yeterli düzeyde mevcut olan azot, stresin etkilerini zayıflatarak kloroplast sayısındaki azalışı tersine çevirebilmekte ve boyutlarını artırabilmektedir (Siddiqui et al., 2010). Bu durum, ilerleyen bölümlerde değinileceği gibi, sulama suyu kısıtı karşısında tez çalışmasındaki roka bitkilerinin yapraklarında belirlenen toplam N içeriğinin artmış olmasıyla örtüşmektedir. Kuraklık stresi altında yüksek klorofil içeriğinin sürdürülebilmesi, dokularda su durumunun iyi korunabilmiş olmasıyla da ilişkilendirilmiştir (Zhang et al., 2017). Bu çalışmadaki roka bitkileri de benzer sebeplerden, artan kuraklık stresi koşullarında yüksek klorofil içeriğini koruyabilmiş olabilir. Bu tez çalışmasında, artan su kısıtı uygulamaları karşısında roka yapraklarında fotosentezle ilişkili pigment içerikleri artmış olmasına karşın, bitkilerin gelişimi azalmış ve verimi düşmüştür. Bu nedenle yaprak alanındaki azalma ve bunun sonucu olarak küçülen fotosentetik aparatlar, verimin azalmasına yol açan önemli nedenlerden biri olabilir (Urlic et al., 2017). Ortamda mevcut su potansiyelinin azalması, stomaların kapanmasını tetikleyerek gaz-giriş çıkışını, buna bağlı olarak da bitki gelişimini olumsuz etkilemektedir (Jones, 2013). Transpirasyonun artması, bitkilerin fotosentez sürecini etkin bir şekilde yerine getirmesini olumsuz etkileyerek (Limin et al., 2007) bitki gelişimini yavaşlatmış olabilir. Ayrıca stres koşulları kaynaklı RuBisCO inaktivasyonu, fotosentez kapasitesini azaltarak biyokütlede azalmalara yol açabilmektedir (Dutta et al., 2009).

6.2.3. Mineral İçeriği

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda belirlenen mineral içeriğine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.33'te, konuların ortalama değerlerine ilişkin istatistiksel analiz sonuçları ise Tablo 6.34'te verilmiştir.

Tablo 6.33. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde mineral içeriğine ait varyans analizi sonuçları

Parametre	SD	HO	F Değeri	P
Toprak üstü aksam toplam azot	3	1.5493596	240.9374**	<0.01
Toprak üstü aksam toplam fosfor	3	0.02087446	7.2641*	<0.05
Toprak üstü aksam toplam potasyum	3	0.15606155	10.6063**	<0.01
Toprak üstü aksam toplam kalsiyum	3	0.97127570	10.2123**	<0.01
Toprak üstü aksam toplam sodyum	3	0.00924571	7.8135*	<0.05
Toprak üstü aksam toplam kükürt	3	0.23936233	8.2696*	<0.05
Toprak üstü aksam toplam demir	3	51728.481	17.7761**	<0.01
Toprak üstü aksam toplam çinko	3	3474.5060	46.9082**	<0.01
Toprak üstü aksam toplam mangan	3	306.91638	6.4845*	<0.05
Kök toplam azot	3	0.51730850	14.8172**	<0.01
Kök toplam fosfor	3	0.03362035	5.0700*	<0.05
Kök toplam potasyum	3	0.03008756	15.1995**	<0.01
Kök toplam kalsiyum	3	2.3016843	7.6801*	<0.05
Kök toplam sodyum	3	0.00069838	0.2120	ÖD
Kök toplam kükürt	3	0.67080107	6.8115*	<0.05
Kök toplam demir	3	120732780	25.2065**	<0.01
Kök toplam çinko	3	4731.2215	9.3933*	<0.05
Kök toplam mangan	3	111598.92	6.7500*	<0.05

Su kısıtı uygulamaları, toprak üstü aksamda toplam N içeriğini çok önemli derecede ($p<0.01$) etkilemiştir.

Sulama suyu kısıtındaki artışla, toplam N içeriği de belli bir düzeyden sonra artış göstermiştir. En düşük toplam N içeriği S_1 konusunda ortalama % 0.6 iken, en yüksek ortalama ise S_4 konusunda % 1.5 olarak belirlenmiştir (Tablo 6.34). İstatistiksel olarak 3 farklı grup ortaya çıkmış, S_1 ve S_2 konuları istatistiksel açıdan aynı grupta yer almıştır. Toprak üstü aksam toplam N içeriği, S_3 konusundan itibaren istatistiksel anlamda yükselmiş, en belirgin artış S_4 konusunda gerçekleşmiştir. Toplam N içeriği en düşük olan S_1 konusuna kıyasla S_3 ve S_4 konularında toplam N içeriği sırasıyla % 33.33 ve % 150 oranlarında artış göstermiştir. Buna göre, kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki kısıt uygulamalarının, toplam N içeriğini istatistiksel olarak artırdığı sonucuna varılmıştır.

Su kısıtı uygulamalarının, köklerin toplam N içeriğini çok önemli derecede etkilediği belirlenmiştir ($p<0.01$).

Tablo 6.34. Sulama suyu kısıtının mineral içeriğine etkisi

Parametre	Sulama uygulaması	Toprak üstü aksam	
		Ortalama	Kök Ortalama
N (%)	S ₁	0.6 ± 0c	0.53 ± 0b
	S ₂	0.6 ± 0c	0.52 ± 0b
	S ₃	0.8 ± 0b	0.64 ± 0.1b
	S ₄	1.5 ± 0a	0.96 ± 0.1a
LSD değeri		0.09**	0.17**
P (%)	S ₁	0.3 ± 0b	0.27 ± 0a
	S ₂	0.3 ± 0b	0.27 ± 0a
	S ₃	0.3 ± 0b	0.25 ± 0a
	S ₄	0.4 ± 0a	0.14 ± 0b
LSD değeri		0.06*	0.04**
K (%)	S ₁	0.7 ± 0b	0.48 ± 0b
	S ₂	1 ± 0.1a	0.49 ± 0b
	S ₃	1 ± 0a	0.5 ± 0b
	S ₄	1 ± 0.1a	0.6 ± 0a
LSD değeri		0.14**	0.05**
Ca (%)	S ₁	1.5 ± 0.1ab	1.7 ± 0.5c
	S ₂	1.8 ± 0.1a	2.2 ± 0.4bc
	S ₃	1.4 ± 0.1b	2.8 ± 0.3a
	S ₄	1 ± 0.1c	2.6 ± 0.2ab
LSD değeri		0.35**	0.63*
Na (%)	S ₁	0.1 ± 0c	0.16 ± 00
	S ₂	0.13 ± 0bc	0.15 ± 00
	S ₃	0.2 ± 0a	0.16 ± 00
	S ₄	0.14 ± 0ab	0.14 ± 00
LSD değeri		0.04*	ÖD
S (%)	S ₁	0.9 ± 0c	0.98 ± 0c
	S ₂	1.3 ± 0.1a	1.2 ± 0.1bc
	S ₃	1.2 ± 0ab	1.4 ± 0.1ab
	S ₄	1 ± 0.1bc	1.5 ± 0.1a
LSD değeri		0.20*	0.29*
Fe (ppm)	S ₁	192.2 ± 15.9a	17297.4 ± 976.7a
	S ₂	190.5 ± 27a	14812.7 ± 125.5a
	S ₃	72.2 ± 11.1b	11602.2 ± 1078.4b
	S ₄	49.8 ± 7.4b	8921.1 ± 1112.5c
LSD değeri		62.22**	2524.45**
Zn (ppm)	S ₁	63.1 ± 4.6a	41.3 ± 11b
	S ₂	57.6 ± 3.8a	41.1 ± 3.3b
	S ₃	25.2 ± 2.1b	88.9 ± 7.2a
	S ₄	28 ± 1b	48.3 ± 14.8b
LSD değeri		9.93**	25.89*
Mn (ppm)	S ₁	22.6 ± 4a	574.1 ± 0.4a
	S ₂	11.9 ± 0.7b	568.4 ± 61.2a
	S ₃	12.5 ± 0.7b	477.6 ± 9.5ab
	S ₄	9.3 ± 1.8b	335.7 ± 66.4b
LSD değeri		7.93*	148.32*

*Aynı harfle gösterilen konular arasında istatistiksel açıdan farklılık bulunmamaktadır (p<0.05).

Sulama suyu kısıtındaki artış, köklerde belirlenen toplam N içeriğinin de yükselmesine yol açmıştır. En düşük toplam N değeri S₂ konusunda % 0.52 iken, en yüksek değer S₄ konusunda % 0.96 olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; S₁, S₂ ve S₃ konuları arasındaki fark istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır. Toplam N içeriğinde istatistiksel olarak önemli olan yükseliş, en

yüksek sulama suyu kısıtının uygulandığı S₄ konusunda gerçekleşmiştir (Tablo 6.34). S₁ konusu ile kıyaslandığında, S₄ konusunda belirlenen toplam N içeriği % 81.13 oranında artış göstermiştir. Veriler değerlendirildiğinde, kullanılabilir suyun % 50'sinden fazla orandaki su kısıtının, roka köklerinin toplam N içeriğinde önemli derecede artışa sebep olduğu sonucuna varılmıştır.

Su kısıtı uygulamalarının, toprak üstü aksamda toplam P içeriğini önemli derecede etkilediği görülmüştür ($p<0.05$).

Sulama suyu kısıtındaki artışla, toplam P içeriği de belli bir düzeyden sonra artış göstermiştir. S₁, S₂ ve S₃ konularının ortalama % 0.3 ile en düşük toplam P içeriğine sahip olduğu, S₄ konusunun ise % 0.4 ile en yüksek ortalamaya sahip olduğu belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş, yalnızca S₄ konusu istatistiksel anlamda diğer konulardan farklı bulunmuştur (Tablo 6.34). En düşük değere sahip konulara kıyasla S₄ konusunda toplam P içeriği % 33.33 oranında artmıştır. Bu sonuca göre kullanılabilir suyun % 50'sinden fazla orandaki su kısıtının, toplam P içeriğinde istatistiksel olarak artışa neden olduğu belirlenmiştir.

Su kısıtı uygulamalarının, köklerde toplam P içeriği üzerinde çok önemli derecede etkili olduğu ($p<0.01$) belirlenmiştir.

Sulama suyu kısıtındaki artış sonucu, köklerin toplam P içeriği azalmıştır. En yüksek toplam P değeri S₁ konusunda ortalama % 0.27, en düşük ortalama ise S₄ konusunda % 0.14 olarak elde edilmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup ortaya çıkmış; S₁, S₂ ve S₃ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir farklılık oluşmamıştır. Toplam P içeriğindeki en belirgin düşüş, en yüksek su kısıtının uygulandığı S₄ konusunda gerçekleşmiştir (Tablo 6.34). S₁ konusu ile karşılaştırıldığında, S₄ konusunun toplam P içeriğinde % 48.15 oranında kayıp söz konusu olmuştur. Bu sonuca göre, kullanılabilir suyun % 50'sinden fazla orandaki su kısıtı, roka köklerinde toplam P içeriğini istatistiksel olarak azaltmıştır.

Su kısıtı uygulamaları, toprak üstü aksamda toplam K içeriği üzerinde çok önemli derecede ($p<0.01$) etkili olmuştur.

Sulama suyu kısıtındaki artışla, toplam K içeriği de belli bir düzeye kadar yükselmiştir. En düşük toplam K içeriği S₁ konusunda % 0.7 iken, diğer konularda toplam K içeriği ortalaması % 1 olarak elde edilmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş, yalnızca S₁ konusu istatistiksel anlamda diğer konulardan farklı bulunmuştur

(Tablo 6.34). Toprak üstü aksam toplam K içeriğindeki önemli artış S₂ konusundan itibaren gerçekleşmiştir. En düşük değere sahip olan S₁ konusuna göre S₂, S₃ ve S₄ konularında toplam K içeriği % 42.86 oranında artmıştır. Sonuçlar değerlendirildiğinde, kullanılabilir suyun % 25'i ve üzerindeki oranlarda uygulanan su kısıtlarının, toprak üstü aksamda toplam K içeriğinin artmasına yol açtığı belirlenmiştir.

Su kısıtı uygulamaları, köklerde toplam K içeriğini çok önemli derecede etkilemiştir ($p<0.01$).

Sulama suyu kısıtı arttıkça, köklerin toplam K içeriği de artış göstermiştir. S₁ konusu ortalama % 0.48 ile en düşük toplam K değerine sahipken, en yüksek ortalama S₄ konusunda % 0.60 olarak belirlenmiştir (Tablo 6.34). İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; S₁, S₂ ve S₃ konuları arasındaki fark istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır. Toplam K içeriğinde istatistiksel olarak önemli bulunan artış S₄ konusunda gerçekleşmiştir. En düşük toplam K içeriğine sahip olan S₁ konusuna göre, S₄ konusunda toplam K içeriğinin % 25 oranında arttığı belirlenmiştir. Buna göre, kullanılabilir suyun % 50'sinden fazla orandaki su kısıtının, köklerde toplam K içeriği açısından önemli düzeyde artış sağladığı sonucuna varılmıştır.

Su kısıtı uygulamalarının, toprak üstü aksamda toplam Ca içeriğini çok önemli derecede etkilediği belirlenmiştir ($p<0.01$).

Sulama suyu kısıtının artışı, toplam Ca içeriğini belli bir düzeyden sonra düşürmüştür. En yüksek toplam Ca içeriği S₂ konusunda % 1.8, en düşük ortalama ise S₄ konusunda % 1 olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, S₁ ve S₂ konuları arasındaki fark istatistiksel anlamda önemli bulunmamıştır. Toprak üstü aksam toplam Ca içeriği S₂ konusunda yükselmiş olsa da, kontrol ile arasındaki fark önemli düzeyde bulunmamıştır. Toplam Ca içeriğindeki en belirgin düşüş S₄ konusunda gerçekleşmiştir (Tablo 6.34). S₁ konusuna kıyasla S₃ ve S₄ konularında toplam Ca içeriği sırasıyla % 6.66 ve % 33.33 oranlarında azalmıştır. Veriler ışığında kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki su kısıtı uygulamalarının, toprak üstü aksam toplam Ca içeriğinde istatistiksel olarak azalmaya yol açtığı belirlenmiştir.

Su kısıtı uygulamalarının, köklerde toplam Ca içeriği üzerinde önemli derecede ($p<0.05$) etkili olduğu belirlenmiştir.

Sulama suyu kısıtındaki artış sonucu, köklerde toplam Ca içeriği yükselmiştir. En düşük toplam Ca değeri S₁ konusunda ortalama % 1.7 olurken, en yüksek ortalama ise S₃ konusunda % 2.8 olarak elde edilmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup ortaya çıkmış, S₃ ve S₄ konuları aynı istatistiksel grupta yer almıştır (Tablo 6.34). Toplam Ca içeriğinde istatistiksel açıdan anlamlı olan artış ilk olarak S₂ konusunda gerçekleşmiş, S₄ konusunda bir önceki konuya kıyasla istatistiksel açıdan önemli olmayan bir düşüş söz konusu olmuştur. En düşük toplam Ca ortalamasının görüldüğü S₁ konusuyla kıyaslandığında S₂, S₃ ve S₄ konularının toplam Ca içerikleri sırasıyla % 29.41, % 64.70 ve % 52.94 oranlarında daha yüksek elde edilmiştir. Sonuçlar ışığında, roka bitkilerine uygulanan tüm su kısıtı uygulamalarının, köklerde toplam Ca içeriğini istatistiksel olarak artırdığı belirlenmiştir.

Su kısıtı uygulamaları, toprak üstü aksamda toplam Na içeriğini önemli derecede ($p<0.05$) etkilemiştir.

Sulama suyu kısıtındaki artışla, bitkilerin toplam Na içeriği de yükselmiştir. En düşük Na içeriği S₁ konusunda % 0.1 iken, en yüksek ortalama S₃ konusunda % 0.2 olarak elde edilmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, S₃ ve S₄ konuları arasındaki farklılık istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır. Toprak üstü aksam toplam Na içeriğindeki en belirgin artış S₃ konusunda gerçekleşmiştir (Tablo 6.34). En düşük toplam Na içeriğine sahip olan S₁ konusuna kıyasla S₂, S₃ ve S₄ konularında toplam Na içeriği sırasıyla % 30, % 200 ve % 40 oranlarında daha yüksek elde edilmiştir. Sonuçlar değerlendirildiğinde bitkilere uygulanan tüm su kısıtı uygulamaları, toprak üstü aksamda toplam Na içeriğinde artışa yol açmıştır.

Su kısıtı uygulamaları, köklerde toplam Na içeriğini istatistiksel anlamda önemli derecede etkilememiştir. En düşük toplam Na değeri S₄ konusunda ortalama % 0.14 iken, en yüksek ortalama ise S₁ konusunda % 0.16 olarak elde edilmiştir.

Su kısıtı uygulamalarının, toprak üstü aksamda toplam S içeriği üzerinde önemli derecede etkili olduğu belirlenmiştir ($p<0.05$).

Sulama suyu kısıtının artışıyla, toprak üstü aksamda toplam S içeriği de yükselmiştir. En düşük toplam S içeriği S₁ konusunda % 0.9 olurken, en yüksek ortalama % 1.3 ile S₂ konusunda belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, S₂ ve S₃ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark bulunmamıştır (Tablo 6.34). Toprak üstü aksam toplam S içeriğindeki en belirgin artış S₂ konusunda

gerçekleşmiş, S₄ konusunda ise bir önceki konuya kıyasla istatistiksel olarak önemli bulunan düzeyde azalma meydana gelmiştir. En düşük toplam S içeriğine sahip olan S₁ konusu ile karşılaştırıldığında S₂, S₃ ve S₄ konularında toplam S içeriği sırasıyla % 44.44, % 33.33 ve % 11.11 oranlarında daha yüksek elde edilmiştir. Bu verilere göre uygulanan su kısıtlarının rokada toplam S içeriğini artırdığı, kullanılabilir suyun % 50'sinden fazla orandaki su kısıtında ise, artışın önemli düzeyde azaldığı görülmüştür.

Su kısıtı uygulamalarının, köklerde toplam S içeriği üzerinde önemli derecede ($p<0.05$) etkili olduğu belirlenmiştir.

Sulama suyu kısıtı arttıkça, köklerde toplam S içeriğinin de artış gösterdiği saptanmıştır. S₁ konusu ortalama % 0.98 değeriyle en düşük toplam S içeriğine sahip olurken, en yüksek ortalama S₄ konusunda % 1.5 olarak elde edilmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup ortaya çıkmış, S₃ ve S₄ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark oluşmamıştır (Tablo 6.34). En düşük toplam S ortalamasının görüldüğü S₁ konusuna göre S₂, S₃ ve S₄ konularının toplam S içeriklerinde sırasıyla % 22.45, % 42.86 ve % 153.06 oranlarında artış gerçekleşmiştir. Sonuçlar değerlendirildiğinde, tüm su kısıtı uygulamalarının köklerdeki toplam S içeriğinin önemli düzeyde artışına sebep olduğu belirlenmiştir.

Su kısıtı uygulamaları, toprak üstü aksamda toplam Fe içeriğini çok önemli derecede ($p<0.01$) etkilemiştir.

Sulama suyu kısıtı arttıkça, toprak üstü aksamda toplam Fe içeriği azalmıştır. S₁ konusunun 192.2 ppm ile en yüksek toplam Fe değerine sahip olduğu, belirlenen en düşük ortalamanın ise S₄ konusunda 49.8 ppm olduğu görülmüştür. İstatistiksel olarak 2 farklı grup ortaya çıkmış, S₁ ile S₂ ve S₃ ile S₄ konuları aynı gruplarda yer almıştır. Toprak üstü aksam toplam Fe içeriğinde istatistiksel olarak önemli olan düşüş ilk olarak S₃ konusunda meydana gelmiştir (Tablo 6.34). En yüksek toplam Fe içeriğine sahip olan S₁ konusuna göre S₃ ve S₄ konularında toplam Fe kayıpları sırasıyla % 62.43 ve % 74.09 oranlarında gerçekleşmiştir. Sonuçlar değerlendirildiğinde kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki su kısıtı uygulamaları, toprak üstü aksamda toplam Fe içeriğinin istatistiksel olarak önemli derecede azalmasına yol açmıştır.

Su kısıtı uygulamaları, köklerde toplam Fe içeriğini çok önemli derecede etkilemiştir ($p<0.01$).

Sulama suyu kısıtı arttıkça, köklerde toplam Fe içeriğinin azaldığı belirlenmiştir. En yüksek toplam Fe içeriği S₁ konusunda ortalama 17297.4 ppm iken, en düşük ortalama 8921.1 ppm ile S₄ konusunda belirlenmiştir (Tablo 6.34). İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, S₁ ve S₂ konuları arasındaki farklılık istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır. Sulama suyu kısıtı sonucu toplam Fe içeriği giderek azalmış, istatistiksel olarak önemli olan düşüş ise S₃ konusundan itibaren meydana gelmiştir. En düşük toplam Fe ortalamasına sahip olan S₁ konusuna kıyasla S₃ ve S₄ konularının toplam Fe içeriklerinde sırasıyla % 29.41 ve % 47.06 oranlarında kayıplar gerçekleşmiştir. Bu veriler ışığında, kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki su kısıtı uygulamalarının, köklerde toplam Fe içeriğini istatistiksel olarak azalttığı sonucuna varılmıştır.

Su kısıtı uygulamalarının, toprak üstü aksamda toplam Zn içeriği üzerinde çok önemli derecede etkili olduğu belirlenmiştir ($p<0.01$).

Sulama suyu kısıtının artışıyla birlikte, toprak üstü aksamda toplam Zn içeriği azalmıştır. En yüksek toplam Zn içeriği S₁ konusunda 63.1 ppm iken, en düşük ortalama ise S₃ konusunda 25.2 ppm olarak elde edilmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup ortaya çıkmış, S₁ ile S₂ ve S₃ ile S₄ konuları arasındaki farklılık istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır (Tablo 6.34). Toprak üstü aksam toplam Zn içeriğindeki belirgin düşüş S₃ konusunda görülmüş, S₄ konusunda S₃ konusuna kıyasla istatistiksel açıdan önemli bulunmayan bir artış söz konusu olmuştur. En yüksek toplam Zn içeriğine sahip olan S₁ konusuna göre S₃ ve S₄ konularının toplam Zn içerikleri sırasıyla % 60.06 ve % 55.62 oranlarında azalış göstermiştir. Buna göre kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki su kısıtı uygulamalarının, toprak üstü aksamda toplam Zn içeriğini önemli derecede azalttığı sonucuna varılmıştır.

Su kısıtı uygulamalarının, köklerde toplam Zn içeriği üzerinde önemli derecede ($p<0.05$) etkili olduğu belirlenmiştir.

Sulama suyu kısıtındaki artış, belli bir düzeye kadar köklerde toplam Zn içeriğinin artmasına yol açmıştır. En düşük toplam Zn içeriği S₂ konusunda ortalama 41.1 ppm olurken, en yüksek ortalama S₃ konusunda 88.9 ppm olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; S₁, S₂ ve S₄ konuları aynı istatistiksel grupta yer almıştır. Su kısıtının artışı ile toplam Zn içeriği yükselmiş, S₄ konusunda ise bir önceki konuya kıyasla istatistiksel olarak önemli bir azalma gerçekleşmiştir. S₁ konusuna kıyasla S₃ ve S₄ konularında toplam Zn içeriği sırasıyla % 115 ve % 16.95

oranlarında daha yüksek bulunmuştur (Tablo 6.34). Sonuçlar değerlendirildiğinde, kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki su kısıtının köklerde toplam Zn içeriğini önemli derecede artırdığı, % 50'sinden fazla orandaki su kısıtında ise toplam Zn içeriğinin önceki konuya kıyasla önemli derecede azaldığı belirlenmiştir.

Su kısıtı uygulamaları, toprak üstü aksamda toplam Mn içeriğini önemli derecede ($p<0.05$) etkilemiştir.

Sulama suyu kısıtındaki artış, toprak üstü aksamda toplam Mn içeriğinin azalmasına sebep olmuştur. En yüksek toplam Mn içeriği S₁ konusunda 22.6 ppm, en düşük ortalama ise S₄ konusunda 9.3 ppm olarak belirlenmiştir (Tablo 6.34). İstatistiksel olarak 2 farklı grup ortaya çıkmış, yalnızca S₁ konusu istatistiksel anlamda diğer konulardan farklı bulunmuştur. Toprak üstü aksam toplam Mn içeriğinde istatistiksel açıdan önemli olan azalmalar S₂ konusundan itibaren gerçekleşmiştir. En yüksek toplam Mn içeriğine sahip olan S₁ konusu ile karşılaştırıldığında S₂, S₃ ve S₄ konularının toplam Mn içeriklerindeki kayıplar sırasıyla % 47.34, % 44.69 ve % 58.85 oranlarında gerçekleşmiştir. Buna göre kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki su kısıtı uygulamaları, toprak üstü aksamda toplam Mn içeriğini istatistiksel olarak azaltmıştır.

Su kısıtı uygulamaları, köklerde toplam Mn içeriği üzerinde önemli derecede etkili olmuştur ($p<0.05$).

Sulama suyu kısıtındaki artış sonucu, köklerde toplam Mn içeriği giderek azalmıştır. En yüksek toplam Mn içeriği S₁ konusunda ortalama 574.1 ppm olurken, en düşük ortalama ise S₄ konusunda 335.7 ppm olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup ortaya çıkmış; S₁, S₂ ve S₃ konuları arasında istatistiksel olarak önemli farklılık oluşmamıştır (Tablo 6.34). Su kısıtı uygulamaları sonucu toplam Mn içeriği açısından istatistiksel anlamda önemli olan azalma S₄ konusunda gerçekleşmiştir. En yüksek ortalamaya sahip S₁ konusuna göre S₃ ve S₄ konularında toplam Mn içeriğindeki kayıplar sırasıyla % 16.81 ve % 41.52 oranlarında meydana gelmiştir. Bu verilere göre, kullanılabilir suyun % 50'sinden fazla orandaki su kısıtı, köklerde toplam Mn içeriğini istatistiksel olarak azaltmıştır.

Yenebilir kısımların besin değeri açısından değerlendirildiğinde, su kısıtı uygulamalarının incelenen makro mineraller arasında toplam Ca içeriğinin, mikro

minerallerin ise tamamının azalmasına sebep olduğu; diğer mineral içeriklerinde ise artışların söz konusu olduğu belirlenmiştir.

Kuraklık koşulları altında minerallerin absorpsiyon ve tahliye mekanizmalarının bozulması ve transpirasyon akışının azalması gibi sebeplere bağlı olarak, besin elementi alınımı ve bunun sonucunda bitkilerdeki mineral konsantrasyonları azalabilmekte (Baligar et al., 2001) veya element dengesizlikleri oluşmaktadır (Hu and Schmidhalter, 2005). Söz konusu dengenin bozulması ise çeşitli ikincil etkilere yol açmaktadır (Ahanger et al., 2016). *A. tricolor* bitkisine uygulanan farklı şiddetlerdeki kuraklık stresleri sonucu mineral içeriklerinde meydana gelen değişimler incelenmiş (Sarker and Oba, 2018); tarla kapasitesinin % 30'u oranında sağlanan sulama, yaprakların Ca, K, S, Mg, Na, Mn içeriklerinde sırasıyla % 103, 61, 29, 86, 215, 121 oranlarında artışa neden olmuş, aynı kuraklık düzeyinde bitkilerin P, Fe ve Zn içerikleri ise % 32, 17 ve 13 oranlarında azalmıştır. Çeşitli mikrobiyal uygulamaların soyada kuraklık stres toleransı üzerine olan etkilerinin incelendiği bir çalışmada, kuraklık koşullarının yapraklarda temel besin elementlerinden olan N, P ve K konsantrasyonlarını, normal sulama yapılan bitkilere kıyasla önemli düzeyde azalttığı belirlenmiştir (Sheteiwy et al., 2021). Aynı çalışmada köklerde gerçekleştirilen mikrobiyal uygulamalar N, P ve K içeriklerini sırasıyla % 11, % 29 ve 19 oranlarına kadar artırmıştır. Hıyar bitkisinde yapılan bir çalışmada, hafif şiddetteki kuraklık stresinin bitkilerdeki N içeriğini önemli derecede artırdığı görülmüştür (Alsaedi et al., 2019). *Glycyrrhiza uralensis* bitkilerine sabit bir NaCl konsantrasyonunun eşlik ettiği, farklı şiddetlerde kuraklık stresleri bir arada uygulanmıştır (Zhang et al., 2018). Söz konusu çalışmada yoğun kuraklık stresi altındaki bitkilerin köklerindeki K içeriği 110 günlük uygulamanın ardından önemli düzeyde artarken, uygulamaların çoğunda hafif kuraklık stresi altındaki bitkilerin kök, gövde ve yapraklarda Na içeriğinin arttığı görülmüştür. Altı farklı *Lamiaceae* türünde kuraklık stresinin etkilerinin incelendiği bir çalışmada; dört türde yaprak N konsantrasyonunun değişmediği, diğer türlerde ise azaldığı, P içeriğinin neredeyse tüm türlerde azaldığı, tüm bitkilerin K konsantrasyonunda ise önemli bir değişiklik olmadığı belirlenmiştir (García-Caparrós et al., 2019). Asetik asit uygulamasının soya bitkilerinde kuraklık toleransına olan etkilerinin araştırıldığı bir çalışmada; K düzeyinin kontrol bitkilerine kıyasla yaprak ve köklerde sırasıyla % 133 ve % 11, Fe ve Mn düzeylerinin gövdede sırasıyla % 55 ve % 64, yapraklarda ise sırasıyla % 33 ve % 63 oranlarında artmış olduğu

belirlenmiştir (Rahman et al., 2021). Aynı çalışmada K içeriği gövdede % 13, Ca içeriği kök ve yapraklarda sırasıyla % 28 ve % 19, Fe ve Mn düzeyleri ise köklerde sırasıyla % 16 ve % 19 oranlarında azalış gösterirken; incelenen tüm dokuların Mg içeriği ve gövde Ca içeriği ise önemli bir değişiklik sergilememiştir. Kuraklık stresi uygulanan buğday bitkilerinin köklerinde, stres düzeyinin artışıyla K, Ca, Mg, Mn ve Zn düzeylerinin giderek azaldığı, Fe içeriğinin ise değişmediği görülmüştür (Wu et al., 2019). Üç farklı dozda azot uygulanarak, farklı şiddetlerdeki kuraklık stresleri altında yetiştirilen *Brassica campestris* bitkilerinde N konsantrasyonu; uygulamanın ilk evresinde toprak üstü aksamda düşük dozda azot uygulanan bitkilerde, köklerde ise normal dozda azot uygulanan bitkilerde, kuraklık stresi uygulanmayan bitkilere kıyasla önemli derecede artmıştır (Xiong et al., 2018). Aynı çalışmanın son evresinde ise düşük, normal ve yüksek dozda azot uygulanan tüm bitkilerin köklerinde toplam N konsantrasyonunun, kuraklık stresi uygulanmayan kontrol bitkilerine göre önemli derecede arttığı belirlenmiştir. Mevcut tez çalışmasında sulama suyu kısıtının uygulandığı roka bitkilerinde incelenen mineral içerikleri açısından, literatürdeki benzer çalışmalarda elde edilen verilere uyumlu olanların yanı sıra, paralellik göstermeyen sonuçlar da elde edilmiştir. Kuraklık stresi, kök gelişimini ve elementlerin topraktaki hareketliliğini etkileyerek, mineral maddelerin alınımında değişikliklere sebep olmaktadır (Samarah et al., 2004). Stres etmenleri nedeniyle düşen osmotik potansiyelin düzenlenmesinde, organik çözümlerin yanı sıra Na^+ , K^+ , ve Ca^{+2} gibi inorganik iyonlar da önemli katkılar sağlamaktadır. İnorganik iyonlar, ilgili iyon antiporterleri ve iyon kanalları aracılığıyla gerçekleşen iyon taşınımı aracılığıyla, osmotik düzenlemede çok önemli roller üstlenmektedir (Chen and Jiang, 2010). Tuz stresinde olduğu gibi, kuraklık stresine maruz kalan bitkilerde de Na^+ içeriğinin artışı ve/veya K^+ alınımının azalması iyonik dengeyi bozmakta; osmotik düzenleme kapasitesini ve turgorun sürdürülmesini olumsuz etkileyerek gelişimi baskılayabilmektedir. Mevcut tez çalışmasında kuraklık stresi altındaki roka bitkilerinin toprak üstü aksamında Na içeriğinin artışına karşılık, K düzeylerinin tüm dokularda yükselmiş olması nedeniyle; söz konusu iyonik dengelemenin daha iyi sağlanmış olduğu söylenebilir. Osmotik dengelemenin temel düzenleyici mineralleri olan P, K gibi elementlerin alınımının sürdürülmesi, kuraklık koşulları altında bitkilerin gelişme yeteneğine katkıda bulunmaktadır (Premachandra et al., 1995). Potasyum, mineral bir osmolit olarak turgor ve osmotik basınç düzenleyicisi olmanın yanı sıra hücre büyümesi (Marschner, 2011), su kullanım etkinliği, stoma kontrolü,

fotosentez gibi fizyolojik işlevlerle güçlü bir bağlantıya sahiptir (Sardans et al., 2012). Bu nedenle K konsantrasyonundaki artış, osmotik düzenlemeye katkı sağlamanın yanı sıra, stoma iletkenliğinin artırılması ile de ilişkili olabilir (Patakas et al., 2002). Roka bitkilerinde toplam P içeriğinin toprak üstü aksamda, N içeriğinin ise incelenen tüm dokularda arttığı belirlenmiştir. Bitkilerde N ve P alınımının artması, özellikle kuraklık stresi sürecinde yaşamsal önem taşımaktadır (Sinclair and Vadez, 2002). Kuraklık stresi altında yapraklarda yüksek N içeriğinin korunması, fotosentez performansının sürdürülmesi ile ilişkilendirilmiştir (Miranda-Apodaca et al., 2020). Uygulanan sulama suyu kısıtının şiddeti arttıkça, özellikle S₄ konusunda, toprak üstü aksam toplam N içeriğinin köklere kıyasla daha fazla olduğu göze çarpmaktadır. Kuraklık stresi sırasında fotosentez oranının, tuz stresinden farklı olarak, yalnızca stomalarla ilişkili olarak sınırlanmadığı (Miranda-Apodaca et al., 2018) ve bu nedenle kuraklık stresi altında N konsantrasyonunun köklerden ziyade yapraklarda daha yüksek oranda tutularak, fotosentezle ilişkili enzimlere daha fazla N tahsis edildiği, böylece fotosentez kapasitesinin artırıldığı bildirilmiştir. Ca⁺² iyonlarının stoma kapanmasını başlatarak, su kullanım etkinliğinin kontrolünde etkili olduğu bilinmektedir (Tsang et al., 1991). Kalsiyum iyonları aynı zamanda kuraklık koşulları altında hücrelerde temel fizyolojik fonksiyonları uyaran ikincil mesajcılar konumundadır (Tadayyon et al., 2018).

6.2.4. Oksidatif Stres İndikatörleri

6.2.4.1. Lipit Peroksidasyonu

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda, lipit peroksidasyonunun bir ölçütü olarak MDA içeriğine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.35'te, konuların ortalama değerlerine ilişkin istatistiksel analiz sonuçları ise Tablo 6.36'da verilmiştir.

Su kısıtı uygulamalarının, toprak üstü aksamda MDA içeriğini önemli derecede ($p < 0.05$) etkilediği belirlenmiştir.

Sulama suyu kısıtındaki artış ile, toprak üstü aksamda MDA içeriği özellikle belli bir düzeyden sonra yükselmiştir. En düşük MDA içeriği S₁ konusunda ortalama 0.95 $\mu\text{M g}^{-1}$ YA, en yüksek ortalama ise S₄ konusunda 1.4 $\mu\text{M g}^{-1}$ YA olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; S₁, S₂ ve S₃ konuları arasındaki farklılık istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır (Tablo 6.36). Sulama suyu kısıtı arttıkça MDA içeriği yükselmiş olsa da, istatistiksel açıdan önemli olan

artış S₄ konusunda gözlemlenmiştir. En düşük MDA içeriğine sahip olan S₁ konusuna kıyasla S₂ ve S₃ konularının MDA içerikleri % 15.79 oranında; S₄ konusunun MDA içeriği ise % 47.37 oranında artmıştır. Sonuçlar değerlendirildiğinde kullanılabilir suyun % 50'sinden fazla orandaki su kısıtının, toprak üstü aksamda MDA içeriğini önemli düzeyde artırdığı belirlenmiştir.

Tablo 6.35. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde MDA içeriğine ait varyans analizi sonuçları

Parametre	SD	HO	F Değeri	P
Toprak üstü aksam MDA	3	0.31905016	7.7674*	<0.05
Kök MDA	3	0.02271259	4.4548	ÖD

Tablo 6.36. Sulama suyu kısıtının MDA içeriğine etkisi

Parametre	Sulama uygulaması	Toprak üstü aksam		Kök
		Ortalama	Ortalama	Ortalama
MDA ($\mu\text{M g}^{-1}$ yaş ağırlık)	S ₁	0.95 \pm 0b	0.25 \pm 00	
	S ₂	1.1 \pm 0.1b	0.21 \pm 00	
	S ₃	1.1 \pm 0b	0.23 \pm 00	
	S ₄	1.4 \pm 0.2a	0.32 \pm 00	
LSD değeri		0.23*	ÖD	

*Aynı harfle gösterilen konular arasında istatistiksel açıdan farklılık bulunmamaktadır (p<0.05)

Su kısıtı uygulamaları, roka köklerinde belirlenen MDA içeriğini istatistiksel olarak önemli derecede etkilememiştir. En düşük MDA içeriği S₂ konusunda 0.21 $\mu\text{M g}^{-1}$ YA, en yüksek değer ise S₄ konusunda 0.32 $\mu\text{M g}^{-1}$ YA olarak belirlenmiştir (Tablo 6.36).

Stres koşulları altında gerçekleşen aşırı serbest radikal üretiminin membran lipid peroksidasyonuna sebep olabildiği ve stres kaynaklı hasarın hücresel düzeyde bir yansıması ve ölçütü olduğu iyi bilinmektedir (Jain et al., 2001). MDA, üzerinde çok sayıda araştırma yapılmış olan, CAT aktivitesine duyarsız (O'Brien et al., 2012) bir reaktif aldehit lipid peroksidasyon ürünüdür (Noctor et al., 2015). Bu nedenle MDA içeriği, meydana gelen hücresel hasar derecesinin belirlenmesinde sıkça kullanılan bir göstergedir (Liu et al., 2013). Kuraklık stresine bağlı olarak membran lipid peroksidasyonunun artışı ile oluşan MDA, membran yapısını bozarak bitkilere zarar vermektedir. Hidrojen peroksitin bir sinyal molekülü işlevi üstlenmesi ya da hasara yol açması, H₂O₂ üretimi ve hücresel savunma mekanizmaları arasındaki hassas dengeye bağlıdır (Liu et al., 2013). *Cynanchum thesioides* türlerine uygulanan kuraklık stresinin şiddeti arttıkça, yaprak ve köklerde MDA düzeyinin de arttığı belirlenmiş, yoğun stres koşulları altında MDA içeriğinde kontrole kıyasla yaprak ve köklerde sırasıyla % 37 ve % 54'e kadar artış gerçekleştiği belirlenmiştir (Zhang et al., 2020).

İki farklı turp çeşidiyle yapılan bir çalışmada, tarla kapasitesinin % 50'si ve 75'i oranındaki su kısıtları her iki çeşitte de yaprak MDA içeriğini çok önemli derecede artırmış, benzer sonuçlar bitkilerin köklerinde de söz konusu olmuştur (Jabeen et al., 2021). *Brassica napus* genotiplerine uygulanan kuraklık stresi, bitki köklerindeki MDA oranını % 143 ve % 109 oranlarında artırmış (Dai et al., 2020), melatonin ön uygulaması ise çalışmadaki bir genotipin köklerindeki MDA üretimini % 100 oranında azaltmıştır. *Maclura pomifera* bitkilerine uygulanan kuraklık stresi bitkilerdeki MDA içeriğini, artan kuraklık yoğunluğuna göre 1.2, 1.8 ve 2.9 kat artırmıştır (Khaleghi et al., 2019). Altı farklı turunçgil bitkisine uygulanan 24 günlük kuraklık stresi sonucu MDA içeriğinde çok önemli düzeyde artışlar söz konusu olmuş; en düşük değerler kontrol bitkilerinde görülürken, Brezilya turuncunun yaprak ve köklerinin diğer türlere kıyasla en yüksek MDA içeriğine sahip olduğu belirlenmiştir (Hussain et al., 2018). Bu tez çalışmasında uygulanan sulama suyu kısıtı, toprak üstü aksamda S₄ konusunda MDA içeriğini önemli düzeyde artırmış, köklerin MDA içeriğinde ise istatistiksel açıdan önemli bir değişiklik meydana gelmemiştir. Toplam MDA içeriğinin toprak üstü aksamda köklere kıyasla daha fazla olduğu görülmektedir. Peroksidasyon düzeyinde görülen bu farklılık, değişen su kısıtı koşulları altında kök dokularında oksidatif hasara karşı daha iyi bir korunma sağlandığının göstergelerinden biri olarak değerlendirilebilir. Köklerde söz konusu olan bu durum, hücrelerin oksidatif saldırılara karşı daha etkin bir antioksidatif sisteme sahip olmasından kaynaklanmış olabilir. Düşük lipid peroksidasyon oranları, yüksek düzeydeki sürekli ve indüklenmiş APX ve POD aktivitelerinin varlığıyla da ilişkilendirilmiştir (Sairam et al., 1997; Hojati et al., 2011). Toprak üstü aksamda yoğun kuraklık koşullarında MDA oranının yükselmesi ise, ilerleyen kısımlarda değinilecek olan enzim aktivitelerinde görülen azalmalarla ilişkili olabilir. Yüksek stres düzeylerine ulaşıldığında, ROT sentezi enzimatik koruma sisteminin kapasitesini aştığından, birçok enzimin aktivitesi azalabilmekte ve bu durum yoğun membran lipid peroksidasyonuna yol açmaktadır.

6.2.4.2. Prolin İçeriği

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda belirlenen prolin içeriğine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.37'de, konuların ortalama değerlerine ilişkin istatistiksel analiz sonuçları ise Tablo 6.38'de verilmiştir.

Su kısıtı uygulamaları, toprak üstü aksamda prolin içeriğini çok önemli derecede etkilemiştir ($p < 0.01$).

Tablo 6.37. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde prolin içeriğine ait varyans analizi sonuçları

Parametre	SD	HO	F Değeri	P
Toprak üstü aksam prolin	3	1768.6485	125.9548**	<0.01
Kök prolin	3	2175.1008	332.3324**	<0.01

Tablo 6.38. Sulama suyu kısıtının prolin içeriğine etkisi

Parametre	Sulama uygulaması	Toprak üstü aksam	Kök
		Ortalama	Ortalama
Prolin ($\mu\text{g g}^{-1}$ yaş ağırlık)	S ₁	0.9 \pm 0.2c	3.2 \pm 0.4b
	S ₂	5.5 \pm 2.2c	3.3 \pm 0.3b
	S ₃	12.1 \pm 1.5b	3.5 \pm 0.8b
	S ₄	33.2 \pm 0.1a	34.5 \pm 1.2a
LSD değeri		4.82**	2.95**

*Aynı harfle gösterilen konular arasında istatistiksel açıdan farklılık bulunmamaktadır (p<0.05)

Sulama suyu kısıtı arttıkça, toprak üstü aksamda prolin içeriği de artmıştır. En düşük prolin içeriği S₁ konusunda ortalama 0.9 $\mu\text{g g}^{-1}$ YA olurken, en yüksek ortalama ise S₄ konusunda 33.2 $\mu\text{g g}^{-1}$ YA olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, S₁ ve S₂ konuları arasında istatistiksel olarak bir fark bulunmamıştır (Tablo 6.38). Su kısıtının artışı her konuda belirlenen prolin içeriğini yükseltmiş, istatistiksel açıdan önemli olan ilk artış S₃ konusunda gerçekleşmiştir. En düşük prolin içeriğine sahip olduğu belirlenen S₁ konusuna göre S₂, S₃ ve S₄ konularında prolin içeriklerinin sırasıyla 6.11, 13.44 ve 36.88 kat daha yüksek olduğu görülmüştür. Bu veriler ışığında, kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki su kısıtı uygulamalarının, toprak üstü aksamda prolin içeriğini istatistiksel olarak artırdığı belirlenmiştir.

Su kısıtı uygulamalarının, roka köklerinin prolin içeriği üzerinde çok önemli derecede (p<0.01) etkili olduğu belirlenmiştir.

Sulama suyu kısıtının artışı, köklerde prolin içeriğinin yükselmesine sebep olmuştur. En düşük prolin içeriği S₁ konusunda ortalama 3.2 $\mu\text{g g}^{-1}$ YA, en yüksek ortalama ise S₄ konusunda 34.5 $\mu\text{g g}^{-1}$ YA olarak elde edilmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; S₁, S₂ ve S₃ konuları arasındaki farklılık istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır. Sulama suyu kısıtının artışıyla her konuda prolin içeriği yükselmekle birlikte, istatistiksel olarak önemli bulunan artış S₄ konusunda görülmüştür (Tablo 6.38). En düşük prolin içeriğine sahip olan S₁ konusuna göre S₄ konusunda prolin içeriğinin 10.78 kat daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Bu veriler ışığında, kullanılabilir suyun % 50'sinden fazla orandaki su kısıtının, roka köklerinde prolin içeriğini istatistiksel olarak artırdığı sonucuna varılmıştır.

Abiyotik stres altındaki bitkiler, prolin gibi osmolitlerin birikimiyle sağlanan osmotik düzenleme aracılığıyla normal su durumunu sürdürerek, osmotik stresle savaşmaktadır (Khan et al., 2010). Bu nedenle prolin birikimi, bitkilerin kuraklık stresine karşı geliştirdiği metabolik adaptasyon mekanizmalarından biri olarak görülmektedir. Stres koşulları altında prolin birikimi sitozol, vakuol ve dışsal çevrenin osmotik gücünü dengeleyerek hücrelerin korunmasına yardımcı olmaktadır (Aspinall and Paleg, 1981). Prolin, osmotik düzenleme sürecindeki gereksinimleri karşılayan bir osmolit olmanın yanı sıra; kuraklık stresi boyunca koruyucu aktivite sağlayan başka önemli görevler de üstlenmektedir. Örneğin, hücreler arası yapılarla, membranlarla ve enzimler gibi hücrel makromoleküllerle etkileşime girerek, bunların yapı ve işlevlerini stabilize etmekte (Jain et al., 2001), proteinlerin kimyasal yapısını korumaktadır (Kaur and Asthir, 2015). Dokuları lipid peroksidasyonuna karşı koruyan bir serbest radikal giderici (Gill and Tuteja, 2010), detoksifikasyon izyolları için bir aktivatör görevi üstlenebilen prolin; ayrıca karbon, azot ve enerji kaynağı olarak da işlev görebilmektedir (Hayat et al., 2012). Osmotik stres koşulları altında hem ROT detoksifikasyon izyollarını aktive edebilen (Hossain et al., 2014), hem de spesifik gen ekspresyonlarını uyararak mitokondriyal işlevleri düzenleyebilen (Anjum et al., 2011) prolin, söz konusu bu özellikleri dolayısıyla bir sinyal molekülü olarak da görülmektedir. Dehidrasyon stresi altındaki roka bitkileriyle yapılan bir çalışmada, stres uygulanan bitkilerin prolin içeriğinin kontrol grubuna kıyasla % 37.3 oranında daha yüksek olduğu belirlenmiş, H₂S uygulaması sonucu bu birikimde % 16.9'luk ek artış gerçekleşmiştir (Khan et al., 2018). *Brassica rapa* çeşitleriyle yapılan bir çalışmada, tarla kapasitesinin % 50'si oranındaki kuraklık stresi bir çeşidin yapraklarında prolin düzeyini artırmış, tüm bitkilerin köklerinde ise uygulanan tüm kuraklık düzeyleri prolin birikiminin önemli düzeyde artışına yol açmıştır (Jabeen et al., 2021). Melatonin uygulamasının domates bitkilerinde kuraklık stresi yanıtlarına olan etkileri araştırılmış (Altaf et al., 2022); yapraklarda prolin içeriğinin kontrol grubuna kıyasla % 124 oranında arttığı, melatonin uygulanan bitkilerde ise prolin içeriğinin, kuraklık stresi altındaki bitkilere kıyasla % 20 oranında daha düşük olduğu belirlenmiştir. Kuraklık koşulları altında yetiştirilen *M. pomifera* bitkilerinde, tarla kapasitesinin % 50'si ve % 30'u oranlarında sulanan bitkilerdeki prolin içeriği, kontrol bitkilerine kıyasla 1.2 ve 1.4 kata kadar daha fazla bulunmuş, yeniden yapılan sulama uygulamalarının bitkilerdeki prolin içeriğini kontrol grubundaki değerlere yaklaştırdığı belirlenmiştir (Khaleghi et al., 2019). Farklı döngülerde çoklu kuraklık

stresine maruz bırakılan şeker kamışı bitkilerinin yapraklarındaki prolin içeriği, en yüksek düzey ilk döngüde olmak üzere, tüm uygulamalarda artmış, kök dokularında ise bir ve üç kez kuraklık stresi uygulanan bitkilerde prolin birikiminin yükseldiği belirlenmiştir (Marcos et al., 2018). Mevcut tez çalışmasında roka bitkilerine uygulanan sulama suyu kısıtı, toprak üstü aksamda ve köklerde prolin düzeylerinin önemli derecede artışına sebep olmuştur. Osmotik düzenleyicilerdeki artışın, oksidatif stresi gidererek bitkilerde kuraklık dayanımını artırdığı bilindiğinden, (Elansary and Yessoufou, 2015) roka bitkilerinde meydana gelen prolin birikimi osmotik düzenlemede önemli roller üstlenmiş olabilir. İncelenen bitki organları kıyaslandığında, toprak üstü aksamda sistematik olarak gerçekleşen prolin birikimi S₃ ve S₄ konularında daha belirgin olarak görülmüş, köklerde ise en yoğun strese maruz kalan S₄ konusunda ani bir yükseliş söz konusu olmuştur. Bu durum, artan kuraklık stresi koşullarında köklerin daha yüksek su tutma kapasitesine sahip olmasının yanı sıra, daha etkin bir antioksidan savunma aktivitesi sergilemiş olmasıyla açıklanabilir. Prolin genellikle yoğun stres koşullarında üretildiğinden (Szabados and Savouré, 2010), köklerde prolin birikiminin daha geç artış göstermesi ve genel anlamda daha az üretilmiş olması, bu dokuların stresten daha az etkilendiğinin bir göstergesi olabilir. Prolin düzeyindeki belirgin artış toprak üstü aksamda daha erken görülmüş, en yüksek değerler incelenen tüm organlarda en yoğun stresin uygulandığı bitkilerde ortaya çıkmıştır. Toprak üstü aksamda sentezlenen prolinin, düşük su potansiyeli koşulları altında normal kök gelişiminin sürdürülebilmesi için köklere taşınıyor olabileceğine dair kanıtlar mevcuttur (Sharma et al., 2011).

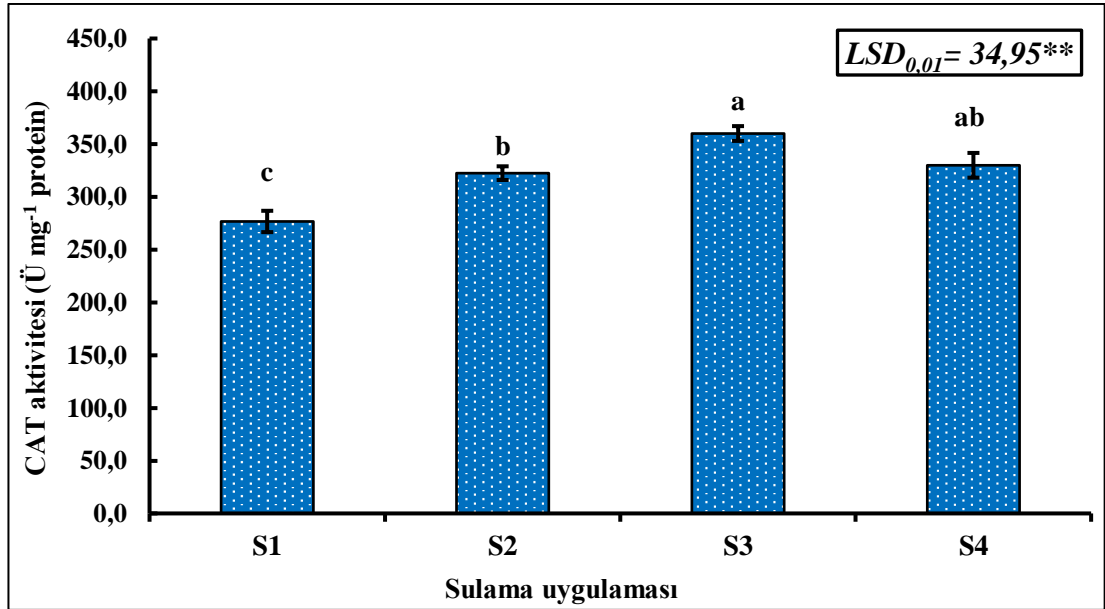
6.2.5. Toprak Üstü Aksamda Belirlenen Antioksidan Enzim Aktiviteleri

6.2.5.1. Katalaz (CAT) Aktivitesi

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda, toprak üstü aksamda belirlenen CAT enzim aktivitesine ilişkin varyans analizi sonuçları Tablo 6.39’da, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.15’te verilmiştir.

Tablo 6.39. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam CAT aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	10682.320	11.6369**	<0.01



Şekil 6.15. CAT aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu kısıtına göre değişimi

Su kısıtı uygulamalarının, toprak üstü aksamda CAT enzim aktivitesini çok önemli derecede ($p < 0.01$) etkilediği belirlenmiştir.

Sulama suyu kısıtındaki artış, toprak üstü aksamda CAT aktivitesinin yükselmesine neden olmuştur. En düşük spesifik aktivite S₁ konusunda ortalama 276.6 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiş, en yüksek aktiviteye sahip olan konu ise 360 Ü mg⁻¹ P ortalama ile S₃ konusu olmuştur. İstatistiksel olarak 3 farklı grup ortaya çıkmış, S₃ ve S₄ konuları arasında istatistiksel anlamda önemli farklılık bulunamamıştır (Şekil 6.15). CAT aktivitesinde S₂ konusundan itibaren istatistiksel anlamda önemli olan artışlar başlamıştır. En düşük aktiviteye sahip olan S₁ konusuna kıyasla; S₂, S₃ ve S₄ konularında CAT aktivitesinin sırasıyla % 16.56, % 30.15 ve % 19.27 oranlarında daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Sonuçlar değerlendirildiğinde, tüm su kısıtı uygulamalarının toprak üstü aksamda CAT aktivitesini istatistiksel olarak artırdığı görülmüştür.

CAT aktivitesi, peroksizomlarda çeşitli şekillerde üretilen hidrojen peroksitin uzaklaştırılmasında temel rol oynamaktadır (Gong et al., 2005). Farklı uygulamaların *E. sativa*'da dehidrasyon stresi üzerine etkilerinin incelendiği bir çalışmada, CAT aktivitesinin kontrol bitkilerine kıyasla önemli düzeyde arttığı, NaHS uygulaması sonucu % 13.5 oranında ek artış gerçekleştiği belirlenmiştir (Khan et al., 2018). Kuraklık stresi Çin lahanasında antioksidan enzim aktivitelerinde önemli değişikliklere sebep olmuş, CAT aktivitesinin 1 haftalık stres sonunda kontrole kıyasla

3 kat arttığı belirlenmiştir (Shawon et al., 2020). Kuraklık stresinin *E. coracana* bitkilerinin morfolojik ve biyokimyasal özellikleri üzerindeki etkileri araştırılmış; yapraklarda CAT aktivitesinin 18., 49. ve 73. günlerde sırasıyla 6, 8 ve 5 kata kadar arttığı belirlenmiş, stresin 18. ve 73. günleri arasında ise aktivitedeki artışın azaldığı görülmüştür (Mude et al., 2020). Rizobakteri uygulamasının patates bitkilerinde kuraklık toleransı üzerindeki etkilerinin incelendiği bir çalışmada; CAT aktivitesinin kuraklığa dayanıklı türde, rizobakteri uygulanan ve uygulanmayan bitkilerde sırasıyla % 68'e ve % 54'e kadar, kuraklığa duyarlı türde ise rizobakteri uygulanan ve uygulanmayan bitkilerde sırasıyla % 61'e ve % 56'ya kadar arttığı belirlenmiştir (Batoool et al., 2020). Mevcut tez çalışmasında uygulanan kuraklık stresi boyunca CAT enzim aktivitesinin yüksek olması ve artış göstermesi, toprak üstü aksamda stresin neden olduğu oksidatif zararların giderilmesinde katalazın etkin rol üstlendiğinin bir göstergesi olabilir. Kuraklık stresine maruz kalan bitki yapraklarında görülen CAT aktivitesi artışının, stres boyunca fotorespirasyonla üretilen hidrojen peroksidin giderilmesini amaçlayan bir adaptasyon olabileceği bildirilmiştir (Foyer and Noctor, 2005). CAT aktivitesindeki artışlar H₂O₂ düzeyini azaltarak, hücre membran stabilitesini ve yapraklarda CO₂ fiksasyonunu artırmaktadır (Lotfi et al., 2015). Aktivitenin yükselmesi, stres koşulları altında enzim sentezinin uyarılmış olması veya enzimin alt birim kuruluşunda meydana gelen değişimler ile ilişkili olabilir (Kamarudin et al., 2018).

6.2.5.2. Askorbat peroksidaz (APX) Aktivitesi

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda, toprak üstü aksamda belirlenen APX enzim aktivitesine ilişkin varyans analizi sonuçları Tablo 6.40'ta, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.16'da verilmiştir.

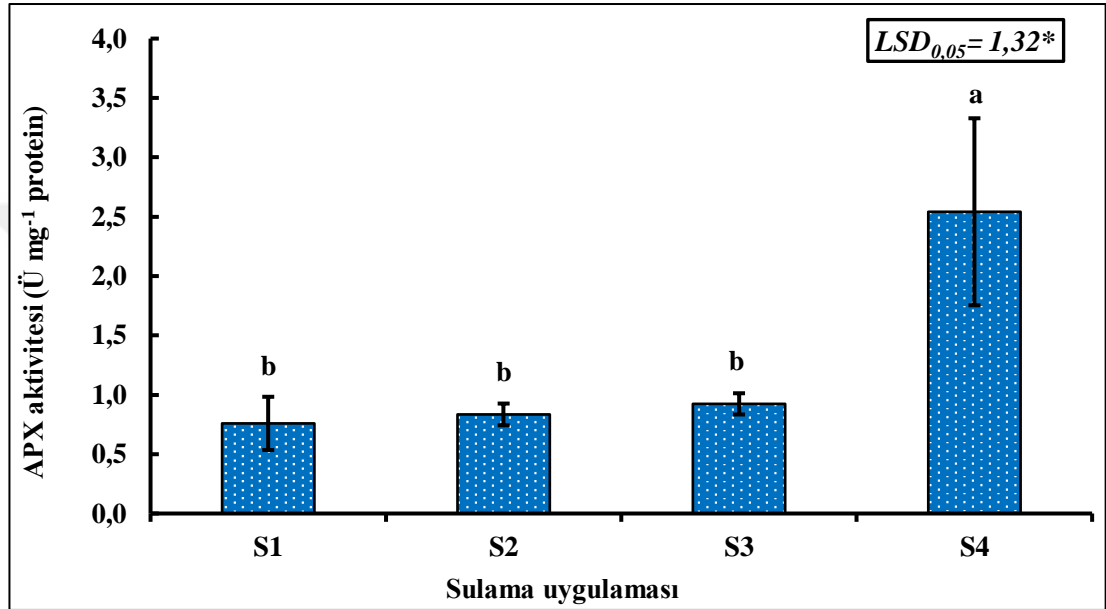
Su kısıtı uygulamaları, toprak üstü aksamda APX enzim aktivitesi üzerinde önemli derecede etkili olmuştur ($p < 0.05$).

Sulama suyu kısıtı arttıkça, toprak üstü aksamda APX aktivitesi de artış göstermiştir. En düşük spesifik aktivite S₁ konusunda ortalama 0.76 Ü mg⁻¹ P iken; en yüksek aktivite S₄ konusunda ortalama 2.54 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiştir (Şekil 6.16). İstatistiksel olarak 2 farklı grup ortaya çıkmış; S₁, S₂ ve S₃ konuları arasında istatistiksel anlamda önemli fark oluşmamıştır. Sulama suyu kısıtı arttıkça APX aktivitesi de yükselmiş, fakat istatistiksel olarak anlamlı olan artış S₄ konusunda gerçekleşmiştir. En düşük aktiviteye sahip olan S₁ konusıyla karşılaştırıldığında S₄

konusunun APX aktivitesinin 3.34 kat daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Veriler ışığında, kullanılabilir suyun % 50'sinden fazla orandaki su kısıtının, toprak üstü aksamda APX aktivitesini önemli düzeyde artırdığı görülmüştür.

Tablo 6.40. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam APX aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	6.5619852	5.0275*	<0.05



Şekil 6.16. APX aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu kısıtına göre değişimi

Bitki hücrelerinde en yaygın dağılıma sahip olan antioksidan enzimlerden biri olan APX, stres koşulları boyunca kloroplast ve sitozolde üretilen ve fotosentezin güçlü bir inhibitörü olan hidrojen peroksiti, elektron verici olarak kullandığı askorbat aracılığıyla suya indirgeyen bir enzimdir (Mehlhorn et al., 1996). Tarla kapasitesinin % 60'ı oranında su sağlanan mısır bitkilerinde APX enzim aktivitesinin önemli derecede arttığı, tohumlara uygulanan farklı dozlardaki selenyum ve çinkonun ise bu artışa % 48'e kadar katkı sağladığı belirlenmiştir (Nawaz et al., 2021). Benzer şekilde, kuraklık stresi uygulanan iki *Adonis* türünde APX aktivitesinin kontrole kıyasla önemli derecede artarak, stresin 30. gününde en yüksek düzeye ulaştığı görülmüştür (Gao et al., 2020). *Maclura pomifera* bitkilerinde tarla kapasitesinin % 75, 50 ve 30'u oranında sağlanan sulama yoluyla oluşturulan kuraklık stresi, APX aktivitesinin önemli derecede artmasına yol açmış, en yüksek değerlere uygulamanın 22. gününde ulaşılmıştır (Khaleghi et al., 2019). Farklı çeltik çeşitlerinin kuraklık stresine maruz

bırakıldığı bir çalışmada, APX aktivitesinin hızlıca yükseldiği görülmüş, kuralığa hassas çeşitte kontrole göre % 99, dayanıklı çeşitte ise % 199'a kadar aktivite artışı olduğu belirlenmiştir (Wang et al., 2019). Çeşitli dışsal uygulamaların genç zeytin ağaçlarında kuraklık stres toleransına olan etkilerinin incelendiği bir çalışmada; kuraklık stresi altındaki tüm bitkilerin yapraklarında APX aktivitesinin kontrole kıyasla arttığı, en yüksek aktivitenin ise kaolin kili partikülü ve ambiol uygulanan bitkilerde gerçekleştiği belirlenmiştir (Denaxa et al., 2020). Mevcut tez çalışmasında da APX enziminin indüklenen aktivitesi, özellikle uygulanan en yüksek su kısıtı düzeyinde, bu enzimin H₂O₂'nin giderilmesinde etkin rollerden birini üstlendiğinin ve askorbat-glutasyon döngüsünün daha güçlü bir katalisti olduğunun bir göstergesi olabilir. APX aktivitesinin yüksek olması hücredeki H₂O₂ düzeyini azaltarak; membran stabilitesini ve CO₂ fiksasyonunu artırmaktadır. Çünkü kloroplastlardaki Calvin döngüsünde yer alan birçok enzim, hidrojen peroksitine karşı çok duyarlıdır ve yüksek H₂O₂ düzeyi, CO₂ fiksasyonunu doğrudan inhibe etmektedir (Yamazaki et al., 2003). Toprak üstü aksamda APX aktivitesinde gerçekleşen önemli artışın, stres koşulları altında kesintisiz elektron akışı sağlayan ve ROT eylemlerinin aynı anda üreticisi ve hedefi konumunda olan kloroplastların korunması adına, roka bitkilerince kullanılan temel mekanizmalardan biri olduğu düşünülebilir (Asada, 1999).

6.2.5.3. Guaiakol peroksidaz (POD) Aktivitesi

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda, toprak üstü aksamda POD enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.41'de, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.17'de verilmiştir.

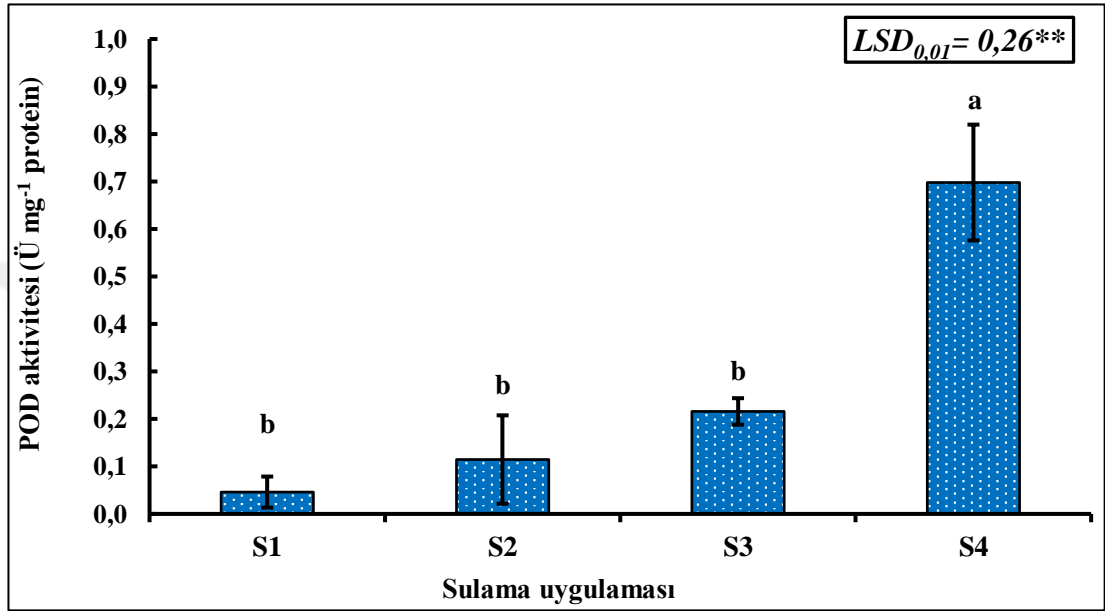
Su kısıtı uygulamalarının, toprak üstü aksamda POD enzim aktivitesini çok önemli derecede ($p < 0.01$) etkilediği belirlenmiştir.

Sulama suyu kısıtı arttıkça, toprak üstü aksamda POD aktivitesi de özellikle belli bir düzeyden sonra artmıştır. POD enziminde en düşük aktivite S₁ konusunda ortalama 0.05 Ü mg⁻¹ P iken; en yüksek ortalama ise S₄ konusunda 0.70 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; S₁, S₂ ve S₃ konuları arasındaki fark istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır (Şekil 6.17). Su kısıtı uygulamaları POD aktivitesini giderek artırmışsa da, istatistiksel anlamda önemli olan yükseliş S₄ konusunda gerçekleşmiştir. En düşük aktiviteye sahip olan S₁ konusuna kıyasla, en yüksek düzeyde su kısıtının uygulandığı S₄ konusunda POD aktivitesi 14 kat daha yüksek elde edilmiştir. Sonuçlar değerlendirildiğinde, kullanılabilir suyun %

50'sinden fazla orandaki su kısıtının, toprak üstü aksamda POD aktivitesini çok önemli derecede artırdığı görülmüştür.

Tablo 6.41. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam POD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	0.78092021	15.5337**	<0.01



Şekil 6.17. POD aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu kısıtına göre değişimi

POD enzimi, SOD tarafından süperoksit radikalının dismutasyonu sonucu üretilen hidrojen peroksitin kloroplastlarda giderilmesinde görevli en temel enzimlerden biridir (Noctor et al., 2000). Kuraklık stresi altındaki roka bitkilerinde farklı uygulamaların etkisinin araştırıldığı bir çalışmada, uygulanan stres POD aktivitesini önemli derecede artırmış, bitkilere sağlanan H₂S donörünün bu artışı % 15.4 oranında ek katkı sağladığı görülmüştür (Khan et al., 2018). Kuraklık stresi uygulanan çeltik bitkilerinde, stresin 6. gününden sonra POD aktivitesinin yükseldiği belirlenmiştir (Wang et al., 2019). Kuraklık stresine maruz bırakılan zeytin ağaçlarının yapraklarında antioksidan savunma yanıtları incelenmiş ve POD aktivitesinin, stresin incelenen tüm periyotlarında artış gösterdiği belirlenmiştir (Denaxa et al., 2020). *E. coracana* yapraklarında POD aktivitesi, kuraklık stresi karşısında çeşit, konsantrasyon ve zamana bağlı artışlar sergilemiş; vejetatif dönemde kontrole kıyasla 7 kata kadar aktivite artışı gerçekleşmiştir (Mude et al., 2020). Kuraklık stresi altında rizobakteri uygulaması ile yetiştirilen patates bitkilerinde; kuraklığa dayanıklı türde POD aktivitesinin % 66'ya, kuraklığa duyarlı türde ise % 58'e kadar arttığı ve rizobakteri

uygulanmayan bitkilerde aktivitenin daha düşük olduğu, düşük stres düzeylerinde ise yüksek şiddetli strese kıyasla aktivitenin genel olarak daha yüksek elde edildiği görülmüştür (Batool et al., 2020). Yukarıdaki araştırmalara paralel olarak bu tez çalışmasında da roka bitkilerinin toprak üstü aksamında ölçülen POD aktivitesinin özellikle yoğun kuraklık stresi koşullarında indüklenmiş olması, bu enzimin de H₂O₂ detoksifikasyonu ve lipit membranların korunmasında aktif katılımı olduğunun göstergelerinden biri olabilir. POD aktivitesindeki artış dokularda oluşabilecek zararların önlenmesine yardımcı olmakta ve hücre metabolizması boyunca üretilen hidrojen peroksidin toksik düzeylere ulaşmasını yavaşlatarak, oksidatif strese karşı koruma sağlamaktadır. Yüksek peroksidaz enzim aktivitesine sahip olan bitkilerin, oksidatif zararlara karşı daha yüksek dirence sahip olduğu bildirilmiştir (Türkan et al., 2005). Araştırmalar peroksidaz aktivitesinin, suyun yapraklarda tutulma durumuyla ilişkili olduğunu ortaya koymuştur (Mercado et al., 2004). Bu nedenle stresin en yüksek düzeye çıktığı S₄ konusundaki bitkilerin su içeriğinde meydana gelen yoğun değişim, POD aktivitesinin indüklenmesini sağlayan bir diğer etken olabilir. Genel çerçevede incelendiğinde, kuraklık stresi koşulları altında, toprak üstü aksamda H₂O₂ giderilmesinde CAT enziminin daha yüksek düzeyde olan ve sistematik artış sergileyen aktivitesinin yanında, APX ve POD enzimlerinin indüklenmiş aktivitelerinin de büyük ölçüde etkili olduğu söylenebilir. Kuraklık stresine maruz kalan bitkilerin POD ve APX aktivitelerinde görülen artışın, bu enzimlerin yüksek ışık koşulları altında daha hızlı H₂O₂ yıkım kapasitesine sahip olmasından kaynaklanabileceği belirtilmiştir (Yang et al., 2008). Söz konusu artışlar, kuraklık stresinin neden olduğu oksidatif zararlara karşı önemli bir koruyucu mekanizma oluşturmaktadır.

6.2.5.4. Glutatyon redüktaz (GR) Aktivitesi

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda, toprak üstü aksamda GR enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.42’de, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.18’de verilmiştir.

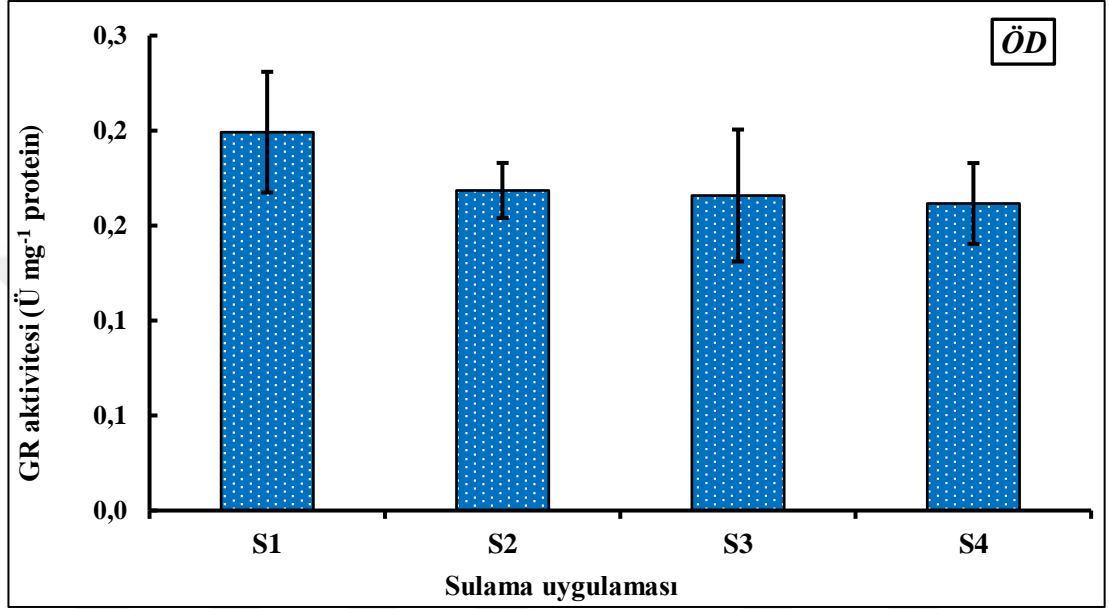
Su kısıtı uygulamalarının, toprak üstü aksamda GR enzim aktivitesi üzerinde istatistiksel olarak önemli bir etkisi olmamıştır.

Sulama suyu kısıtındaki artış, toprak üstü aksamda GR aktivitesini bir miktar azaltmış olsa da konular arasında istatistiksel olarak önemli farklılık oluşmamıştır

(Şekil 6.18). GR enziminde en yüksek aktivite S₁ konusunda ortalama 0.20 Ü mg⁻¹ P iken; en düşük aktivite S₄ konusunda ortalama 0.16 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiştir.

Tablo 6.42. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam GR aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	0.00264989	0.3638	ÖD



Şekil 6.18. GR aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu kısıtına göre değişimi

Singlet oksijen ve hidroksil radikali ile tepkimeye giren, enzimlerin tiyol gruplarının korunması ve askorbatın rejenerasyonunda görev alan bir disülfid indirgeyicisi olan glutatyonun indirgenmiş durumunun sağlanmasında görev alan GR, yüksek GSH/GSSG oranının sürdürülmesine yardımcı olarak oksidatif savunma sisteminde anahtar rollerden birini üstlenmektedir (Alscher, 1989; Noctor and Foyer, 1998). Kuraklık stresi uygulanan *M. officinalis* bitkilerinin antioksidan enzim aktivitelerindeki değişim incelenmiş; kuraklık stresi bir genotipte sera ışığı ve kırmızı LED ışık koşullarında GR aktivitesinde önemli bir değişikliğe neden olmazken, mavi LED aktivitenin önemli derecede azalmasına yol açmıştır (Ahmadi et al., 2020). *Megathyrus maximus* bitkilerinde rizobakterilerin kuraklık stresi toleransı üzerine olan etkilerinin araştırıldığı bir çalışmada, stresin GR aktivitesini kontrol bitkilerinde 3 kat artırdığı, inokülasyon uygulaması yapılan bitkilerde ise bu artışın % 30 dolaylarına düştüğü belirlenmiştir (Moreno-Galván et al., 2020). Farklı mısır genotiplerinin kuraklık stresine verdiği tepkiler araştırılmış (Chugh et al., 2013);

kuraklığa duyarlı olan bitkilerde GR aktivitesinde sürekli olarak görülen düşüş % 50 oranına kadar gerçekleşirken, kuraklığa dayanıklı olan bitkilerin GR aktivitesinde önce % 36'ya kadar yükselen oranda artış görülmüş, ilerleyen aşamalarda ise aktivite düşmeye başlamıştır. Farklı gelişimsel aşamalarda buğday bitkilerine uygulanan kuraklık stresi, tüm gelişimsel periyotlarda GR aktivitesini önemli düzeyde etkilememiştir (Gong et al., 2008). Görüldüğü üzere stres koşulları altında spesifik antioksidan enzim aktiviteleri açısından bitkiler farklı tepkiler verebilmektedir. Bu çalışmada artan sulama suyu kısıtı karşısında toprak üstü aksamda GR enzim aktivitesi önemli bir değişiklik sergilememiştir. Bu durum, roka bitkilerinin kuraklık koşulları altında antioksidan savunma sürecinde diğer enzimlerin temel işlevleri üstlenirken, GR enziminin ise daha ziyade destekleyici roller üstlenmesinden kaynaklanıyor olabilir. GR aktivitesinin artmaması, AsA-GSH döngüsünün ve NADP⁺/NADPH, H⁺ oranının sınırlanmasına, GSH havuzunun azalmasına yol açmış olabilir (Asada et al., 2000). İndirgenen enzim GSSG tarafından yeniden okside edilmediği takdirde, geri dönüşümsüz olarak inaktivasyon gerçekleşebilmektedir (Ghisla and Massey, 1989). Strese duyarlı bitkilerde genellikle glutatyona bağlı savunma sistemleri indüklenirken, dayanıklı türlerde ise daha çok askorbata bağlı savunma sistemlerinin işlev gördüğü bildirilmiştir (Kamarudin et al., 2018). Bitkilerin enzim aktivitesinde herhangi bir artışa gerek olmaksızın, hidrojen peroksiti yeterli hızda giderme kapasitesine sahip olması nedeniyle, aktivitede önemli bir değişiklik gerçekleşmemiş olabilir. GR aktivitesinde değişiklik görülmemesi, radikal üretiminin yavaşlatılmış olması ya da ROT giderilme oranının yükselmiş olmasıyla da ilişkilendirilebilir. Tüm bunlar membran lipid kompozisyonunun yeniden düzenlenmesi, fotosentez aparatlarının modifikasyonu, mitokondri elektron taşıma zinciri düzenlemeleri ve stres kaynaklı ROT giderme mekanizmaları gibi hücrel modifikasyonlarla ilişkili olduğundan, bitkiler tüm bu düzenlemeleri ağır kuraklık koşulları altında tam olarak yerine getiremeyebilmektedir (Basu et al., 2010).

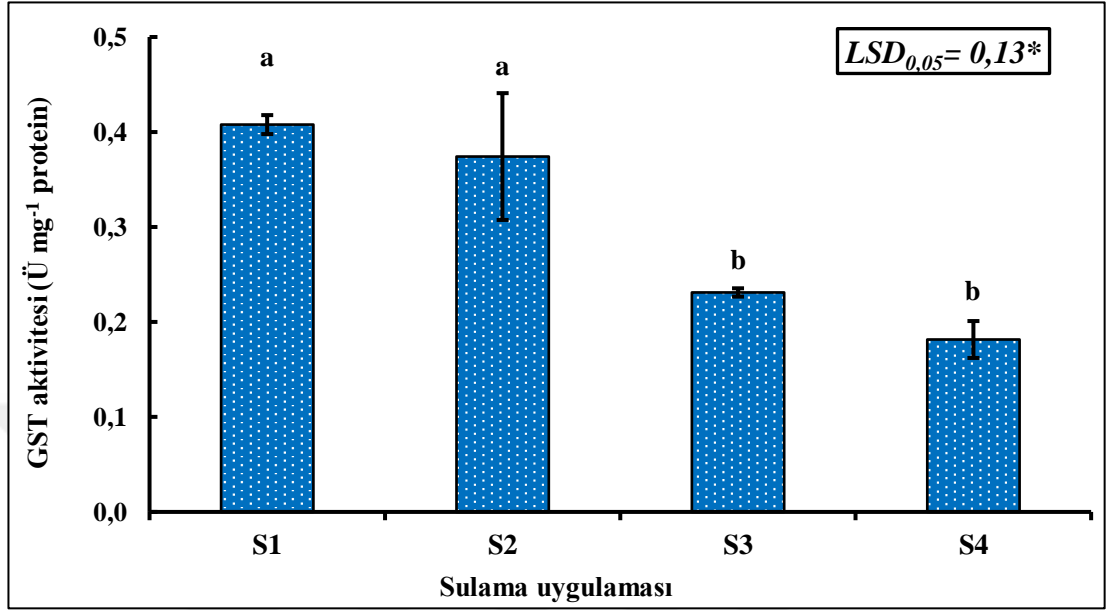
6.2.5.5. Glutasyon S-transferaz (GST) Aktivitesi

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda, toprak üstü aksamda GST enzim aktivitesine ilişkin varyans analizi sonuçları Tablo 6.43'te, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.19'da verilmiştir.

Su kısıtı uygulamaları, toprak üstü aksamda GST enzim aktivitesi üzerinde önemli derecede etkili olmuştur (p<0.05).

Tablo 6.43. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam GST aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	0.10769311	9.2012*	<0.05



Şekil 6.19. GST aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu kısıtına göre değişimi

Sulama suyu kısıtındaki artışla birlikte, toprak üstü aksamda GST aktivitesi özellikle belli bir düzeyden sonra azalmıştır. GST enziminde en yüksek aktivite S₁ konusunda ortalama 0.41 Ü mg⁻¹ P olurken; S₄ konusu 0.18 Ü mg⁻¹ P ortlamayla en düşük aktiviteyi sergilemiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş, S₁ ile S₂ ve S₃ ile S₄ konuları arasındaki fark istatistiksel olarak önemli bulunmamıştır. Sulama suyu kısıtı sonucu GST aktivitesi giderek azalmış, istatistiksel anlamda önemli olan ilk düşüş ise S₃ konusunda meydana gelmiştir. S₁ konusu ile karşılaştırıldığında, S₃ ve S₄ konularının GST aktivitelerinde sırasıyla % 43.90 ve % 56.10 oranlarında azalma sözkonusu olmuştur (Şekil 6.19). Bu veriler ışığında, kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki su kısıtı uygulamalarının, toprak üstü aksamda GST aktivitesini istatistiksel olarak azalttığı belirlenmiştir.

GST enzimleri indirgenmiş glutatyonun, herbisitler gibi çeşitli endobiyotik ve ksenobiyotik bileşiklerle konjugasyonunu katalizleyerek hücresel düzeyde detoksifikasyonunu sağlayan enzimlerdir (Hayes et al., 2005). Faz II GSH-bağlı ROT giderici mekanizmada rol alan GST enzimleri, hücrelerin lipid ve protein peroksidasyon ürünlerinden arındırılmasından sorumludur (Bhardwaj and Yadav, 2012). Domates bitkilerinde kuraklık stresinin, GST aktivitesini kontrol grubuna

kıyasla yaklaşık % 30 oranında düşürdüğü belirlenmiştir (Altaf et al., 2022). Kuraklık stresi uygulamalarının, çeltik türlerinde GST aktivitesini değiştirmediği ya da düşürdüğü belirlenmiştir (Elbasan et al., 2020). Farklı ışık koşullarının kuraklık stresi altındaki *Melissa officinalis* genotiplerine olan etkisi incelenmiş; kuraklık stresinin GST aktivitesini bir genotipte sera ışığı koşullarında, diğer genotipte ise mavi ve beyaz LED ışık altında, kontrol bitkilerine kıyasla önemli derecede düşürdüğü belirlenmiştir (Ahmadi et al., 2020). Mercimekte yapılan bir çalışmada, kuraklık stresinin 1. ve 3. günlerinde GST aktivitesinin sırasıyla % 15 ve % 20 oranlarında azaldığı belirlenmiştir (Molla et al., 2014). GST enzimleri, detoksifikasyonun yanı sıra glutatyon peroksidaz aktivitesi (Bartling et al., 1993) ve fitokimyasalların hücre içi bağlanmaları ve taşınmaları gibi diğer fizyolojik işlevlerde de önemli roller üstlenmektedir (Edwards et al., 2000). Mevcut tez çalışmasında artan su kısıtı uygulamaları, belli bir düzeyden sonra toprak üstü aksamda GST aktivitesinin önemli derecede azalmasına sebep olmuştur. Kuraklık stresine karşı verilen tepkiler gelişimsel aşama, kuraklığa uyum süreçleri ve bitki türüne göre çeşitlilik gösterebilmekte (Koh et al., 2015), kuraklık stresinin oluşturduğu ROT kaynaklı protein hasarı ve degradasyonu vb. nedenler, aktiviteyi düşürebilmektedir. Ayrıca GST aktivitesindeki azalma, mevcut oksidatif zararlardan bitkilerin korunmasında bu enzimin aktivitesinin zorunlu olmamasından ya da stres altındaki hücrelerde antioksidan mekanizmanın sürdürülmesinden sorumlu önemli bir antioksidan olan glutatyonun tüketiminin artmasından kaynaklanmış olabilir (Chen et al., 2004).

6.2.5.6. Süperoksit dismutaz (SOD) Aktivitesi

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda, toprak üstü aksamda SOD enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.44'te, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.20'de verilmiştir.

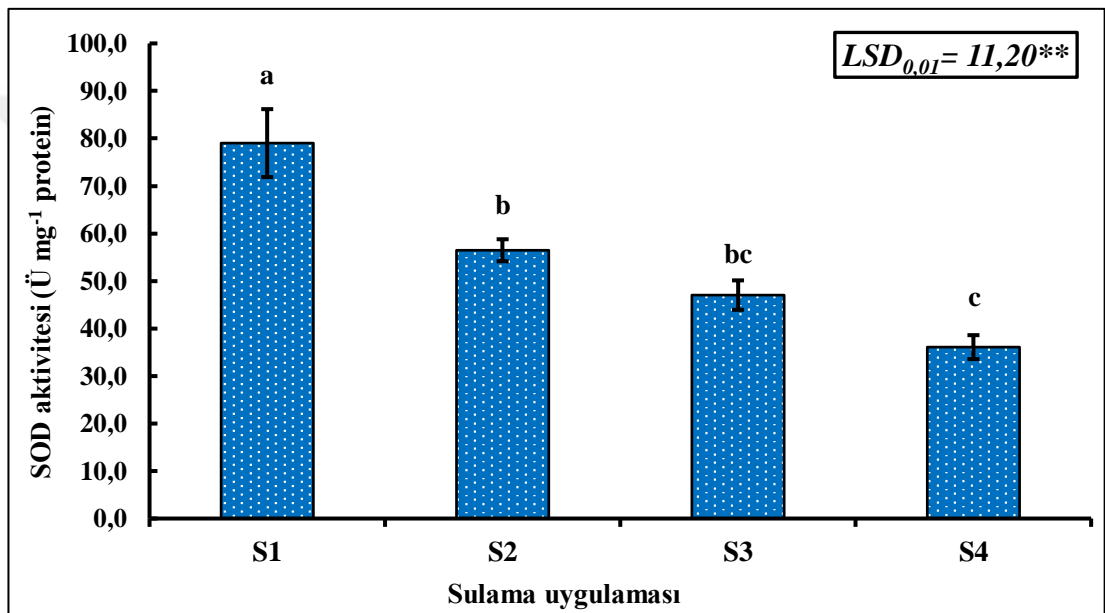
Su kısıtı uygulamalarının, toprak üstü aksamda SOD enzim aktivitesi üzerinde çok önemli derecede etkili olduğu ($p < 0.01$) belirlenmiştir.

Sulama suyu kısıtı arttıkça, toprak üstü aksamda SOD aktivitesi azalmıştır. SOD enziminde en yüksek aktivite S₁ konusunda ortalama 79.02 Ü mg⁻¹ P iken; en düşük aktivite S₄ konusunda ortalama 36.08 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, S₂ ve S₃ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir farklılık bulunamamıştır (Şekil 6.20). Sulama suyu kısıtındaki artış SOD aktivitesini giderek azaltmış, istatistiksel anlamda önemli olan ilk düşüş S₂ konusunda

gerçekleşmiştir. En yüksek aktiviteye sahip olan S₁ konusuna göre; S₂, S₃ ve S₄ konularının SOD aktivitelerinde sırasıyla % 28.55, % 40.48 ve % 54.34 oranlarında azalmalar söz konusu olmuştur. Bu sonuca göre, kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki su kısıtı uygulamalarının, toprak üstü aksamda SOD aktivitesinin istatistiksel olarak düşmesine yol açtığı belirlenmiştir.

Tablo 6.44. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde toprak üstü aksam SOD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	3000.0798	31.8327**	<0.01



Şekil 6.20. SOD aktivitesinin toprak üstü aksamda sulama suyu kısıtına göre değişimi

Oksidatif hasarlara karşı ilk savunma kalkanı olarak nitelendirilen SOD (Asada, 1999), süperoksitin dismutasyonunu katalizlemektedir ve üretilen hidrojen peroksit, daha sonra CAT ve peroksidazlar tarafından, fenolik bileşikler gibi substratlar ya da diğer antioksidanların oksidasyonu aracılığıyla giderilmektedir. 10 farklı buğday genotipiyle yürütülen bir çalışmada, yıllık periyoda yayılan kuraklık stresinin bitkilerde SOD aktivitesini önemli derecede azalttığı belirlenmiştir (Gholamin and Khayatnezhad, 2020). *Zanthoxylum bungeanum* bitkilerinde kuraklık stresi süresince SOD aktivitesi sürekli bir düşüş eğilimi sergilemiş (Fei et al., 2020), kloroplastlardaki *SOD2* geni ekspresyon düzeyinin SOD aktivitesi ile örtüşmesinden dolayı, kloroplast antioksidan savunma sisteminin kuraklık süresince yoğun zarar gördüğü sonucuna varılmıştır. Sulama uygulamasının yapılmadığı kanola bitkilerinde, SOD aktivitesi

kuraklığın 10. ve 14. günlerinde önemli derecede azalmıştır (Koh et al., 2015). Dört hafta boyunca tarla kapasitesinin % 40'ı oranında sulama yapılan bazı nohut çeşitlerinde, SOD aktivitesinin kuraklığa bağlı olarak önemli derecede azaldığı, silikon uygulamasının ise aktiviteyi artırdığı görülmüştür (Gunes et al., 2007). Mevcut tez çalışmasında artan kuraklık stresine bağlı olarak, toprak üstü aksamda SOD aktivitesi giderek azalan bir eğilim sergilemiştir. SOD aktivitesinin düşmesi, bitkilerin radikal giderme yeteneğini azaltarak ROT düzeyinin yükselmesine ve bunun sonucunda da membran hasarına yol açabilmektedir. Kuraklık stresi koşulları altında SOD enzim aktivitesinde görülen azalma, enzimin H_2O_2 tarafından inaktivasyonu ya da metal kofaktörün enzimin aktif merkezine olan bağlantısının bozulması ile ilişkili olabilir (Laxa et al., 2019). SOD aktivitesinin inhibisyonuna ilişkin bir diğer olasılığın da, bazı bitkilerde kuraklık stresi altında daha az rol üstlenen enzimlerin sentez ve birikiminde meydana gelen değişimler olduğu söylenebilir (Basu et al., 2010). Ölçülen enzim aktivitesi hem sentez hem de degradasyonla ilişkili olduğundan, su kısıtı uygulamaları sonucu SOD aktivitesinde görülen düşüş, enzim sentezindeki azalmaya veya enzim degradasyonundaki artışa atfedilebilir (Zhang and Kirkham, 1994). Stres koşullarına bağlı olarak artan H_2O_2 , aralarında SOD'un da bulunduğu çeşitli antioksidan enzimlerin deaktivasyonunun yanı sıra uyarılmasını da sağlayan bir hücre içi sinyal işlevi de görmektedir (Alonso et al., 2001). Bu nedenle kuraklık koşulları boyunca artan H_2O_2 , söz konusu oksidatif sinyal işlevi aracılığıyla SOD enziminin deaktivasyonunu, CAT ve peroksidaz antioksidan sistemlerin ise indüklenmesini sağlamış olabilir (Sgherri et al., 2000). Substratı tarafından indüklenebilir olduğu bilinen SOD enziminin aktivitesinde görülen azalma, tez çalışmasında kullanılan rokalarda kloroplastlarında süperoksit radikallerinin oluşum düzeyi ile de ilişkili olabilir (Tsang et al., 1991).

6.2.6. Köklerde Belirlenen Antioksidan Enzim Aktiviteleri

6.2.6.1. Katalaz (CAT) Aktivitesi

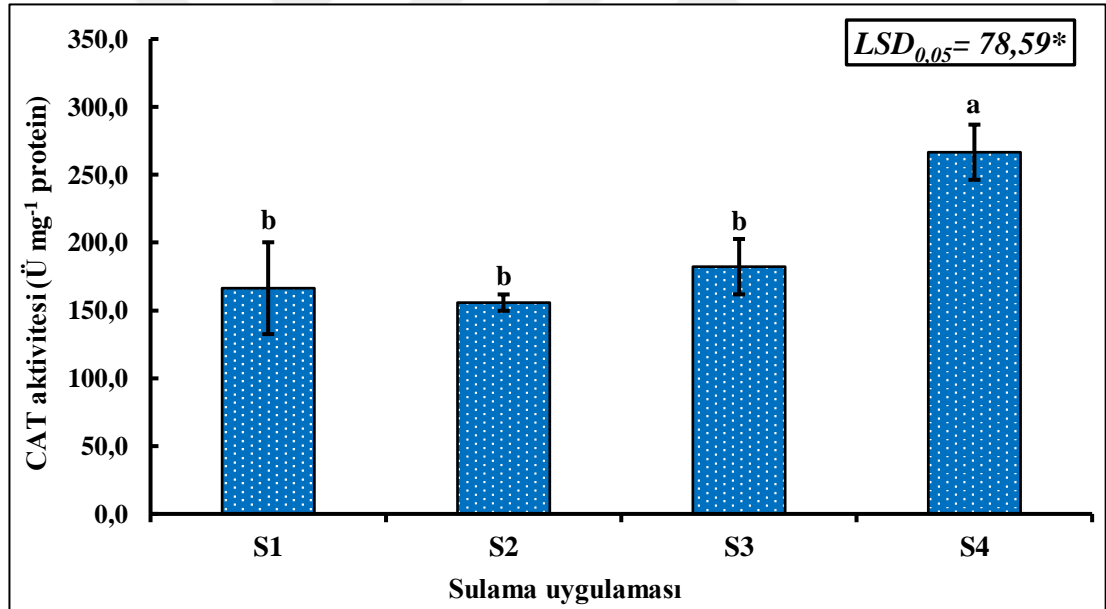
Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda, köklerde belirlenen CAT enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.45'te, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.21'de verilmiştir.

Su kısıtı uygulamaları, köklerde CAT enzim aktivitesi üzerinde önemli derecede etkili olmuştur ($p < 0.05$).

Sulama suyu kısıtındaki artış, belirli bir düzeyden sonra köklerde CAT aktivitesini yükseltmiştir. En düşük spesifik aktivite S₂ konusunda ortalama 155.7 Ü mg⁻¹ P olarak iken, en yüksek ortalama ise S₄ konusunda 266.6 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş; S₁, S₂ ve S₃ konuları arasındaki fark istatistiksel anlamda önemli bulunmamıştır (Şekil 6.21). CAT aktivitesinde istatistiksel olarak önemli bulunan artış S₄ konusunda meydana gelmiştir. S₁ konusu ile karşılaştırıldığında, en yüksek su kısıtının uygulandığı S₄ konusunun CAT aktivitesinde % 60.22 oranında artış söz konusu olmuştur. Bu veriler ışığında, kullanılabilir suyun % 50'sinden fazla orandaki su kısıtı, köklerde CAT aktivitesini istatistiksel olarak artırmıştır.

Tablo 6.45. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde kök CAT aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	22879.445	4.9291*	<0.05



Şekil 6.21. CAT aktivitesinin köklerde sulama suyu kısıtına göre değişimi

CAT, hidrojen peroksiti doğrudan su ve oksijene dismute ederek ROT ile savaşan tetramerik bir proteindir (Kumar et al., 2018). Kuraklığa karşı farklı duyarlılık özellikleri taşıyan kanola çeşitlerinde kök CAT aktivitesi, kuraklık stresi sonucu duyarlı ve dayanıklı çeşitlerde sırasıyla % 30 ve % 60 oranlarında artış göstermiş (Dai et al., 2020), melatonin ön uygulaması aktivitenin daha fazla indüklenmesini sağlamıştır. *Lycium ruthenicum* bitkileri sulama yapılmaksızın 28 günlük periyotta yetiştirilmiş ve köklerde tüm deneysel süreç boyunca artış gösteren CAT aktivitesinin,

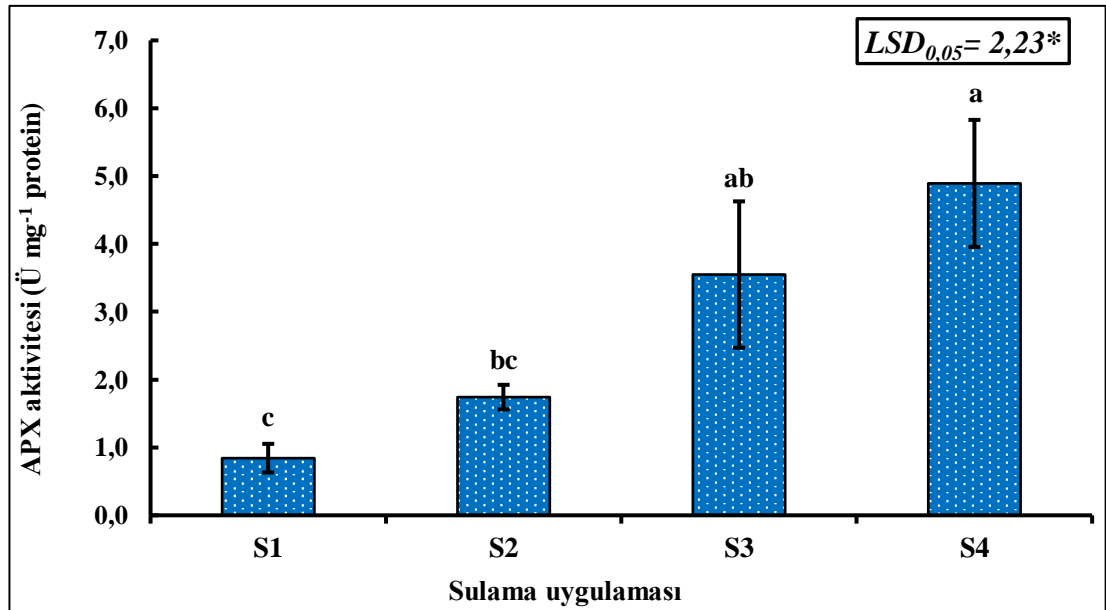
28. günde 3 katın üzerinde artış sergilediği belirlenmiştir (Guo et al., 2018). Farklı turunçgil türlerinde kuraklık toleransının karşılaştırıldığı bir çalışmada uygulanan stres, 24. günde 5 türün köklerinde CAT aktivitesinin önemli düzeyde artmasına neden olmuştur (Hussain et al., 2018). Kuraklığa dayanıklı tatlı patates çeşitlerinde 40 günlük kuraklık uygulamasının ardından, tüm bitkilerin köklerinde CAT aktivitesinin önemli derecede arttığı belirlenmiştir (Zhang et al., 2020). Mevcut tez çalışmasında su kısıtı uygulanan bitkilerin köklerinde CAT aktivitesinin, en yüksek kısıtın uygulandığı bitkilerin köklerinde önemli düzeyde arttığı görülmüştür. Kuraklık stresi sonucu CAT aktivitesinde meydana gelen artış, köklerde hidrojen peroksitin giderilmesinde bu enzimin etkin roller üstlenmiş olmasıyla ilişkilendirilebilir.

6.2.6.2. Askorbat peroksidaz (APX) Aktivitesi

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda, köklerde belirlenen APX enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.46'da, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.22'de verilmiştir.

Tablo 6.46. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde kök APX aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	29.646393	7.9594*	<0.05



Şekil 6.22. APX aktivitesinin köklerde sulama suyu kısıtına göre değişimi

Su kısıtı uygulamalarının, köklerde APX enzim aktivitesini önemli derecede ($p < 0.05$) etkilediği belirlenmiştir.

Sulama suyu kısıtı arttıkça, köklerde APX aktivitesinde de artış gerçekleşmiştir. APX enziminde en düşük spesifik aktivite $0.8 \text{ Ü mg}^{-1} \text{ P}$ ile S_1 konusunda, en yüksek aktivite ise S_4 konusunda ortalama $4.9 \text{ Ü mg}^{-1} \text{ P}$ olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup ortaya çıkmış, S_3 ve S_4 konuları aynı istatistiksel grupta yer almıştır (Şekil 6.22). Sulama suyu kısıtının artışı ile köklerde yükselen APX aktivitesinde istatistiksel açıdan önemli bulunan artışlar S_2 konusundan itibaren gerçekleşmiştir. En düşük aktiviteye sahip olan S_1 konusuna kıyasla; S_2 , S_3 ve S_4 konularının APX aktiviteleri sırasıyla 2.1, 5 ve 6.1 kat artış göstermiştir. Sonuçlar değerlendirildiğinde, tüm su kısıtı uygulamalarının köklerde APX aktivitesini istatistiksel olarak artırdığı belirlenmiştir.

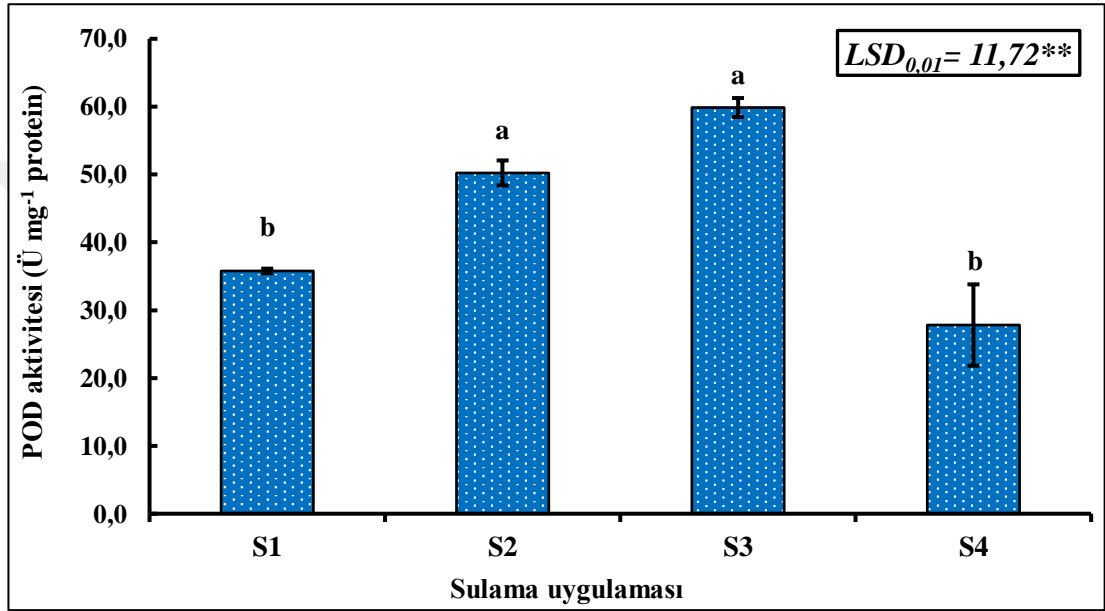
APX, bitkilerin reaktif oksijen türlerinden korunmasında rol alan AsA-GSH döngüsünün bir bileşenidir. Kuraklık stresi buğday köklerinde APX aktivitesini, sulama yapılan bitkilere kıyasla % 103 oranında artırmıştır (Azmat et al., 2020). Farklı mısır hatlarıyla yapılan bir çalışmada, 48 saatlik kuraklık uygulamasının ardından kök APX aktiviteleri önemli derecede yükselmiş, 72 saatin ardından ise dayanıklı ve duyarlı bitkilerde sırasıyla % 34 ve % 66 oranlarında azalmıştır (Zheng et al., 2020). İki farklı tatlı patates çeşidinde yapılan bir araştırmada kuraklık stresi, uygulamanın 40. gününde köklerde APX aktivitesinin yükselmesine sebep olmuş, 60. ve 100. günler arasında ise aktivite düşüş göstermeye başlamıştır (Zhang et al., 2020). Farklı döngülerde birden fazla döngüde kuraklık stresine maruz bırakılan şeker kamışı bitkilerinde meydana gelen stres tepkileri incelenmiş, bir ve iki kez su kısıtı döngüsüne maruz kalan bitkilerin köklerinde APX aktivitesinin önemli düzeyde yükseldiği belirlenmiştir (Marcos et al., 2018). Mevcut tez çalışmasında da artan sulama suyu kısıtına karşılık APX aktivitesi, köklerde sistematik olarak yükselmiştir. Bu durum kuraklık stresi altındaki bitkilerde APX enziminin, antioksidan aktiviteye önemli katkıda bulunmuş olmasıyla ilişkilendirilebilir. Hidrojen peroksitine karşı yüksek afinite gösteren ve farklı hücre içi konumlarda bulunan APX, katalaza ulaşamayan hidrojen peroksiti detoksifiye edebilme yetisine sahiptir (Noctor et al., 2002). H_2O_2 'nin H_2O 'ya indirgenmesinde kullanılan AsA'nın mevcudiyetinin artması, daha yüksek APX aktivitesinin sağlanmasına katkıda bulunmuş olabilir. AsA düzeyinin artışı GR aktivitesi ile de ilişkili olduğundan, çalışmadaki roka bitkilerinin köklerinde belirlenen GR aktivitesindeki artış bu durumla örtüşmektedir. GR aktivitesinin artırdığı GSH havuzu, askorbatın dokulardaki oksidasyonu ile oluşan DHA içeriğini azaltarak daha fazla miktarda AsA birikimi gerçekleşmesini sağlamaktadır (Evelin et al., 2009).

6.2.6.3. Guaiakol peroksidaz (POD) Aktivitesi

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda, köklerde belirlenen POD enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.47’de, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.23’te verilmiştir.

Tablo 6.47. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde kök POD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	1856.5026	17.9831**	<0.01



Şekil 6.23. POD aktivitesinin köklerde sulama suyu kısıtına göre değişimi

Su kısıtı uygulamaları, toprak üstü aksam POD enzim aktivitesi üzerinde çok önemli derecede etkili olmuştur ($p < 0.01$).

Sulama suyu kısıtındaki artış, köklerde POD aktivitesinin belli bir düzeye kadar artmasına neden olmuştur. En düşük POD spesifik aktivitesi S₄ konusunda ortalama 27.8 Ü mg⁻¹ P iken; en yüksek ortalama ise S₃ konusunda 59.9 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 2 farklı grup oluşmuş, S₁ ile S₄ ve S₂ ile S₃ konuları arasında istatistiksel anlamda farklılık bulunmamıştır (Şekil 6.23) Sulama suyu kısıtı sonucu POD aktivitesi S₂ konusundan itibaren istatistiksel anlamda artmış, S₃ konusundan sonra ise aktivite gerilemiştir. S₁ konusuna kıyasla S₂ ve S₃ konularında POD aktiviteleri sırasıyla % 40.22 ve % 67.32 oranlarında artış göstermiştir. Sonuçlar değerlendirildiğinde, kullanılabilir suyun % 25’i ve % 50’si oranlarındaki su kısıtı uygulamaları köklerde POD aktivitesini istatistiksel olarak artırmış, % 50’sinden fazla

orandaki kısıt uygulaması ise aktivitenin önceki konuya kıyasla düşmesine sebep olmuştur.

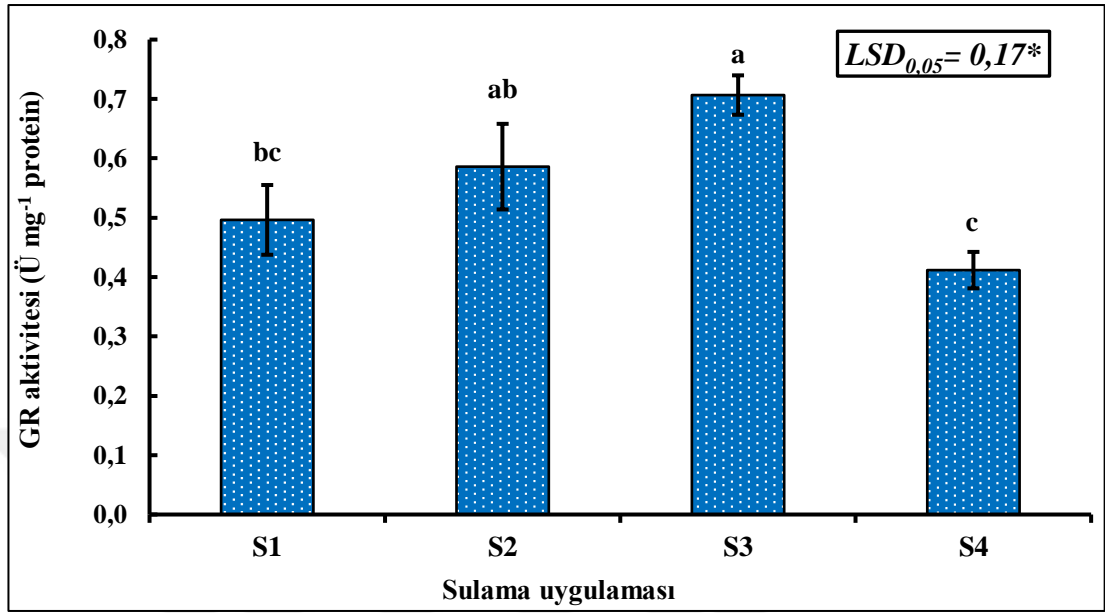
Bitki peroksidazları biyotik ve abiyotik streslere karşı savunmanın yanı sıra; hücre duvarı metabolizması, lignifikasyon, meyve gelişimi ve olgunlaşması, tohum çimlenmesi gibi bitki gelişimindeki birçok biyosentez süreci ile ilişkili enzimlerdir (Passardi et al., 2005). Farklı *Brassica rapa* türlerinde tarla kapasitesinin % 50'si ve 75'i oranında uygulanan kuraklık stresi, tüm bitkilerin köklerinde POD aktivitesinin önemli ölçüde artmasına sebep olmuştur (Jabeen et al., 2021). Kuraklık stresine maruz bırakılan *Trifolium repens* bitkilerinin köklerinde, POD aktivitesi önemli derecede artış gösterirken, mikorizal fungus uygulamalarının bu oranı % 53'e kadar artırdığı görülmüştür (Liang et al., 2021). 28 günlük periyotta kuraklık koşullarına maruz bırakılan siyah kurt üzümü ağaçlarının köklerinde POD aktivitesi tüm stres süreci boyunca artış sergilemiş, son aşamada ise uygulamanın ilk gününe kıyasla 5 katın üzerinde aktivite artışı olduğu belirlenmiştir (Guo et al., 2018). Çeşitli turunçgil bitkilerine hiç sulama yapılmadan uygulanan kuraklık stresi, bitkilerin çoğunun köklerinde POD aktivitesini önemli derecede artırmış, en yüksek aktivite stresin 24. gününde Carizzo sitranjının kök ve yapraklarında belirlenmiştir (Hussain et al., 2018). Bu tez çalışmasında artan sulama suyu kısıtı karşısında POD aktivitesinin köklerde önemli bir artış sergilediği belirlenmiştir. Bu nedenle, aşırı düzeydeki H₂O₂ gibi ROT'nin giderilmesiyle ilişkili bir enzim olan POD aktivitesindeki artış, kök dokularında serbest radikal üretimini azaltarak stres koşullarının sebep olduğu zararların nötralize edilmesine katkıda bulunmuş olabilir. POD aynı zamanda MDA'nın uzaklaştırılmasında, dolayısıyla da hücre membranlarının geçirgenliğinin korunmasında önemli rol oynamaktadır (Hojati et al., 2011). S₄ konusunda enzim aktivitesinde görülen azalma, artan ROT düzeyine bağlı enzim inhibisyonundan kaynaklanabileceği gibi; H₂O₂ giderilmesiyle ilişkili diğer enzimler olan CAT ve APX aktivitelerinin bu aşamada indüklenerek POD enzim aktivitesinin azaltılmış olmasıyla da ilişkili olabilir.

6.2.6.4. Glutatyon redüktaz (GR) Aktivitesi

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda, köklerde belirlenen GST enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.48'de, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.24'te verilmiştir.

Tablo 6.48. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde kök GR aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	0.14344629	6.5653*	<0.05



Şekil 6.24. GR aktivitesinin köklerde sulama suyu kısıtına göre değişimi

Su kısıtı uygulamaları, roka köklerinde GR enzim aktivitesini önemli derecede etkilemiştir ($p < 0.05$).

Sulama suyu kısıtının artışı, köklerde GR aktivitesini belirli bir düzeye kadar artırmıştır. En düşük GR aktivitesi S₄ konusunda $0.41 \text{ Ü mg}^{-1} \text{ P}$ iken, en yüksek aktivite ise S₃ konusunda ortalama $0.70 \text{ Ü mg}^{-1} \text{ P}$ olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup oluşmuş, S₂ ve S₃ konuları aynı istatistiksel grupta yer almıştır. Sulama suyu kısıtının artışı sonucu köklerde GR aktivitesi önce yükselmiş, S₄ konusunda ise azalmıştır. S₁ konusu ile kıyaslandığında S₂ ve S₃ konularında GR aktiviteleri sırasıyla % 16 ve % 40 oranlarında artmış, en yüksek sulama suyu kısıtının uygulandığı S₄ konusunda ise % 18 oranında azalma meydana gelmiştir (Şekil 6.24). Bu veriler ışığında, kullanılabilir suyun % 25'i ve % 50'si oranlarındaki su kısıtı uygulamalarının köklerde GR aktivitesini istatistiksel olarak artırdığı, daha yüksek değerdeki su kısıtının ise aktivitenin azalmasına yol açtığı belirlenmiştir.

Glutatyon disülfürün (GSSG) sülfidril formuna (GSH) dönüşümünü katalizleyen GR, ROT savunma mekanizmaları açısından önemli bir işleve sahiptir (Gill and Tuteja, 2010). Farklı kuraklık toleransı sergileyen iki *Brassica* türüne uygulanan kuraklık stresi sonucunda, kök dokularında GR aktivitesi dayanıklı ve duyarlı türlerde

sırasıyla % 101 ve % 71 oranlarında artış göstermiştir (Sahay et al., 2019). Buğday çeşitlerinin farklı şiddet ve biçimlerde kuraklık stresine maruz bırakıldığı bir çalışmada, tüm bitkilerin köklerinde GR aktivitesinin kuraklığa ön alıştırma aşamasında ve ardından uygulanan kuraklık stresi sırasında önemli derecede yükseldiği, stresin son aşamalarında ise düşüşe geçtiği belirlenmiştir (Wang et al., 2019). Kuraklığa duyarlı ve dayanıklı pamuk çeşitlerine uygulanan kuraklık stresi sonucu, 40 günlük stresin ardından dayanıklı bitkilerin kök ve yapraklarında GR aktivitesinin sırasıyla % 22 ve % 67 oranlarında arttığı, duyarlı bitkilerin kök ve yapraklarında ise sırasıyla % 65 ve % 48 oranlarında azaldığı belirlenmiştir (Prajapat et al., 2018). Farklı dışsal uygulamaların mısırdaki kuraklık stresi yanıtları üzerine olan etkilerinin araştırıldığı bir çalışmada, yoğun kuraklık stresinin GR aktivitesini köklerde önemli derecede artırırken yapraklarda azalttığı belirlenmiş, bu durum antioksidan enzim aktivitelerinin kuraklık stresine karşı organa özgü tepkiler verdiği şeklinde yorumlanmıştır (Huang et al., 2019). Mevcut tez çalışmasında sulama suyu kısıtı, roka bitkilerinin köklerinde GR aktivitesini önemli düzeyde artırmıştır. Bu nedenle kuraklık stresi altındaki roka bitkilerinin köklerinde gerçekleşen ROT düzenlenmesi ve giderilmesi süreçlerinde GR enziminin temel rollerden birini üstlendiği önerilebilir. GR aktivitesinin yükselmesi, GST enzimi tarafından bir indirgeyici olarak kullanılan GSH mevcudiyetini artırarak, bu enzimin aktivitesine katkıda bulunmuş olabilir. Ayrıca AsA rejenerasyonunu artırarak, üretilen H₂O₂'nin giderilmesine ve böylece plazma membran bütünlüğünün korunarak bitkilerin oksidatif strese karşı toleransının artmasına yardımcı olmuş olabilir.

6.2.6.5. Glutatyon S-transferaz (GST) Aktivitesi

Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda, köklerde belirlenen GST enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.49'da, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.25'te verilmiştir.

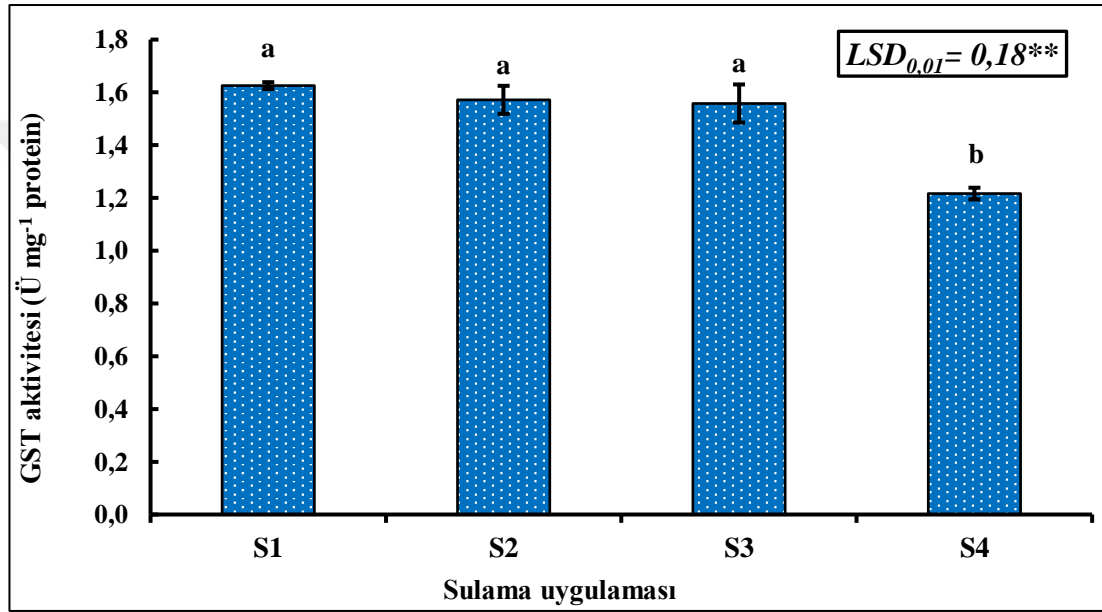
Su kısıtı uygulamalarının, roka köklerinde GST enzim aktivitesini çok önemli derecede ($p < 0.01$) etkilediği belirlenmiştir.

Sulama suyu kısıtı sonucu, köklerde GST aktivitesi belli bir düzeye kadar korunmuş, son aşamada ise azalmıştır. En yüksek GST aktivitesi 1.63 Ü mg⁻¹ P ortalama ile S₁ konusunda görülmüş, en düşük aktivite ise S₄ konusunda ortalama 1.22 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiştir (Şekil 6.25). İstatistiksel olarak 2 farklı grup ortaya çıkmış; S₁, S₂ ve S₃ konuları arasında istatistiksel açıdan önemli bir fark

bulunmamıştır. Sulama suyu kısıtları sonucu istatistiksel anlamda önemli olan düşüş S₄ konusunda gerçekleşmiştir. En yüksek aktiviteye sahip olan S₁ konusuna kıyasla, S₄ konusunun GST aktivitesinde % 25.15 oranında kayıp söz konusu olmuştur. Bu sonuca göre, kullanılabilir suyun % 50'sinden fazla orandaki su kısıtı, köklerde GST aktivitesini istatistiksel olarak azaltmıştır.

Tablo 6.49. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde kök GST aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	0.31341196	13.4398**	<0.01



Şekil 6.25. GST aktivitesinin köklerde sulama suyu kısıtına göre değişimi

Bitkilerin stres dayanıklılığıyla yakından ilişkili bir çoklu enzim ailesini oluşturan GST'ler (Chiou and Tzeng, 2000) ağır metal, tuzluluk gibi oksidatif stres koşulları altında endojen olarak üretilen elektrofillerin ve ksenobiyotik substratların, GSH ile konjugasyonunu katalizleyerek detoksifiye edilmesinde görev almakta (Hossain et al., 2006), böylece çeşitli abiyotik stres formlarına karşı bitkilere stres toleransı sağlamaktadır (Sudhakar et al., 2001). Kuraklık ve sıcaklık streslerine maruz bırakılan domates bitkilerinde, kök GST aktivitesi önemli bir değişiklik göstermemiş, mikoriza uygulamalarının ise aktivitede % 22 oranına kadar artış sağladığı görülmüştür (Haddidi et al., 2020). Kuraklık stresi altındaki *Withania somnifera* bitkilerinin köklerinde GST aktivitesi, yaklaşık 2 kat artış göstermiştir (Singh et al., 2018). Farklı düzeylerde kuraklık stresine maruz bırakılan şeker kamışı bitkilerinde, yoğun kuraklık stresinin köklerde GST aktivitesini önemli derecede artırdığı

görülmüştür (Borišev et al., 2016). Mikoriza uygulaması yapılmış arpa bitkilerinin köklerinde; kuraklık uygulamasının ardından GST aktivitesinin parasetamol varlığında azaldığı, kurak döngü boyunca sitozolik GST aktivitesinin, mikoriza uygulanmayan köklere kıyasla daha düşük olduğu belirlenmiştir (Khalvati et al., 2010). Kuraklık stresine maruz bırakılan mısır bitkilerinde yalnızca köklerde belirlenebilen GST aktivitesi, normal sulama yapılan bitkilere kıyasla 2 kattan fazla artış göstermiştir (Kojić et al., 2012). Mevcut tez çalışmasında artan sulama suyu kısıtı karşısında kök GST enzim aktivitesi, belli bir kısıt düzeyine kadar sabit aktivitesini korumuştur. Glutatyona bağlı detoksifikasyon tepkimelerini katalizlerken glutatyondan yararlanan GST, organik hidroperoksitlerin azaltılmasında ve proteinlerin sülfür gruplarının korunmasında görev alan önemli bir enzimdir (Edwards et al., 2005). Ayrıca GST enzimleri redoks durumunun yanı sıra hücresel yapı, işlev ve metabolizmanın korunmasında da rol oynamaktadır (Dixon et al., 2010). Sulama suyu kısıtının en fazla uygulandığı S₄ konusu bitkilerinin köklerinde aktivitenin düştüğü görülmüştür. Daha önce değinildiği gibi, yoğun kuraklık koşulları altında ROT sentez düzeyi enzimatik antioksidan koruma sistemlerinin kapasitesini aşması durumunda, bitkilerin enzim aktivitelerinde düşüşler görülebilmektedir.

6.2.6.6. Süperoksit dismutaz (SOD) Aktivitesi

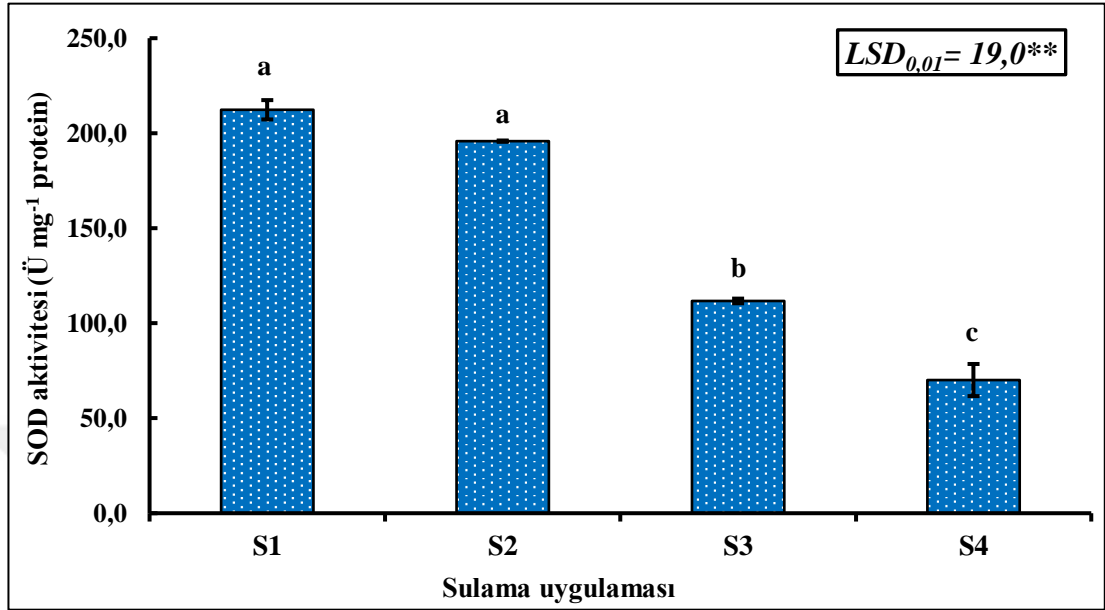
Sulama suyu kısıtının uygulandığı konularda, köklerde belirlenen SOD enzim aktivitesine ait varyans analizi sonuçları Tablo 6.50'de, aktivitenin konulara göre değişim grafiği Şekil 6.26'da verilmiştir.

Su kısıtı uygulamalarının, roka köklerinde SOD enzim aktivitesini çok önemli derecede ($p < 0.01$) etkilediği belirlenmiştir.

Sulama suyu kısıtının artışı karşısında, köklerde SOD aktivitesi sistematik olarak azalmıştır. En yüksek SOD aktivitesi S₁ konusunda ortalama 212.3 Ü mg⁻¹ P, en düşük ortalama ise S₄ konusunda 70.1 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiştir. İstatistiksel olarak 3 farklı grup meydana gelmiş, S₁ ve S₂ konuları arasındaki farklılık istatistiksel açıdan önemli bulunmamıştır (Şekil 6.26). SOD aktivitesinde istatistiksel anlamda önemli olan ilk düşüş S₃ konusunda gerçekleşmiştir. S₁ konusuna kıyasla S₃ ve S₄ konularında belirlenen SOD aktivitelerinde sırasıyla % 47.38 ve % 66.98 oranlarında azalmalar söz konusu olmuştur. Sonuçlar değerlendirildiğinde, kullanılabilir suyun % 25'inden fazla orandaki su kısıtı uygulamaları, roka bitkilerinin köklerinde SOD aktivitesinin önemli derecede azalmasına neden olmuştur.

Tablo 6.50. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerde kök SOD aktivitesine ait varyans analizi sonuçları

SD	HO	F Değeri	P
3	41430.636	152.6697**	<0.01



Şekil 6.26. SOD aktivitesinin köklerde sulama suyu kısıtına göre değişimi

Tüm aerobik organizmalarda yaygın olarak bulunan enzimlerden biri olan SOD, oksidatif stresin giderilmesinde temel rollerden birini üstlenmekte ve aktif oksijenin meydana geldiği organellerin çoğunda bulunmaktadır (Sharma et al., 2012). 24 gün boyunca kuraklık stresine maruz bırakılan 6 farklı turuncgil türüyle yapılan bir çalışmada, kuraklığa duyarlı olduğu bilinen bitkinin köklerinde, SOD aktivitesinin kontrole kıyasla önemli derecede düşük olduğu belirlenmiştir (Hussain et al., 2018). Sıcaklık ve kuraklık streslerinin arpa bitkisi üzerindeki etkilerinin incelendiği bir çalışmada, düşük ve optimum sıcaklık koşulları altında kuraklık stresine maruz bırakılan bitkilerin köklerinde SOD aktivitesinin düştüğü belirlenmiştir (Zhanassova et al., 2021). 21 farklı çeltik hattı üzerinde yapılan bir çalışmada kuraklık stresinin bitkilerin antioksidan savunma sistemi üzerindeki etkileri incelenmiş; kuraklığa duyarlı olduğu bilinen bir çeşidin köklerinde SOD aktivitesinin, bitki gelişiminin erken aşamalarından itibaren kontrole kıyasla önemli derecede azaldığı belirlenmiştir (Nahar et al., 2018). Farklı kuraklık dayanımı özelliklerine sahip olan pamuk çeşitleriyle yapılan bir çalışmada, kuraklığa duyarlı olan bitkilerin köklerinde SOD aktivitesinin önemli düzeyde azaldığı görülmüştür (Zhang et al., 2014). Mevcut tez çalışmasında da, artan sulama suyu kısıtı roka bitkilerinin köklerinde SOD aktivitesinin giderek azalmasına yol açmıştır. Kuraklık stresi koşulları altında SOD aktivitesinin azalması,

söz konusu dokuların süperoksit radikalini giderme yeteneğinin azalmasına yol açmış olabilir (Zhanassova et al., 2021). SOD aktivitesi sonucu üretilen H₂O₂'nin biyolojik toksisitesine bağlı olarak ROT'ye karşı koruma sınırlanabileceğinden; kuraklık stresine dayanıklı bitkilerdeki SOD aktivitesinin, duyarlı bitkilere kıyasla daha düşük olabildiği bildirilmiştir (Chutipaijit, 2016). SOD aktivitesindeki azalma, kuraklık koşulları altında dokularda gerçekleşen protein düzeyindeki düzenlemelerle de ilişkili olabilir (Bian and Jiang, 2009).

6.2.7. Parametreler Arası İlişkiler

Sulama suyu kısıtı uygulanan roka bitkilerinde incelenen büyüme parametreleri, fotosentezle ilişkili pigmentler, mineral içeriği, stres indikatörleri ve antioksidan enzim aktivitelerine ilişkin veriler arasındaki ilişkilerin belirlenmesi amacıyla korelasyon analizi yapılmış ve sonuçlar Şekil 6.27 ve Şekil 6.28'de verilmiştir.

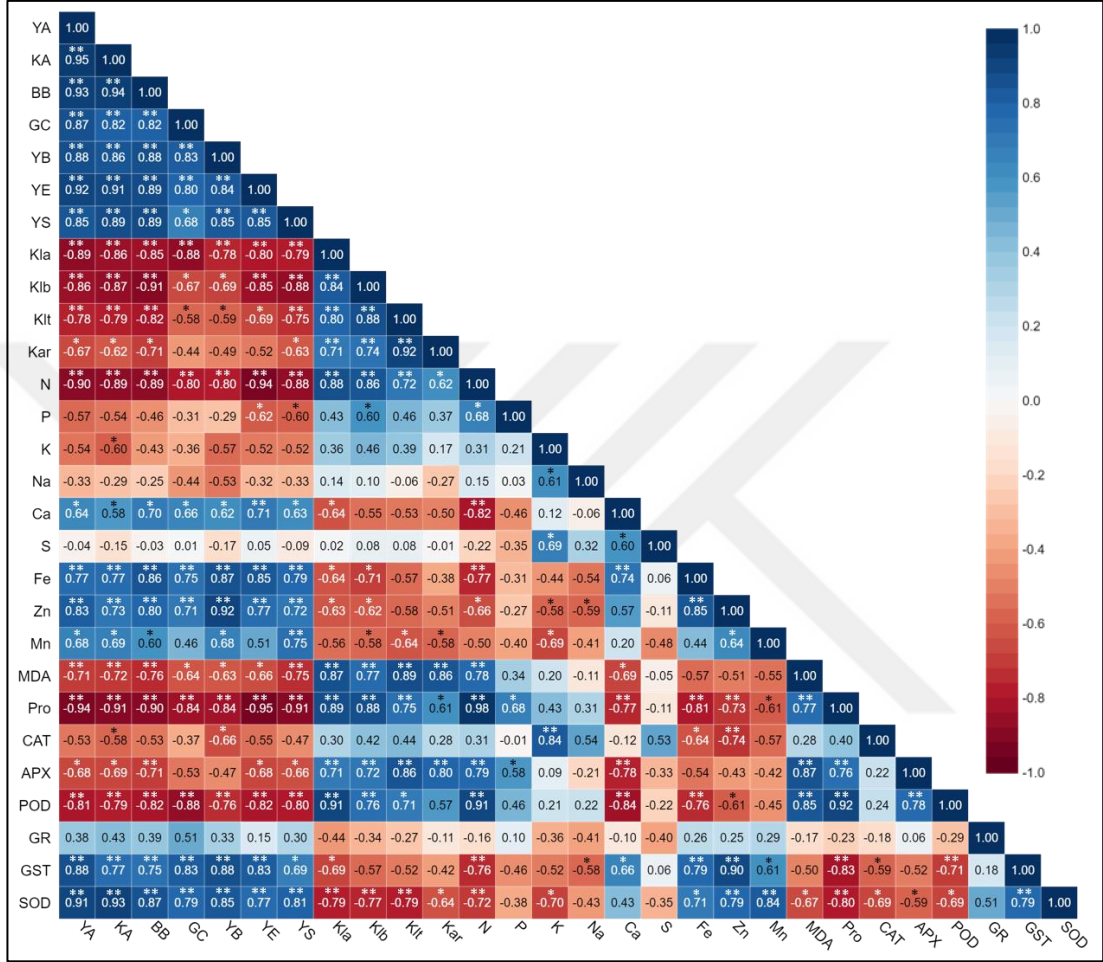
6.2.7.1. Toprak Üstü Aksamda İncelenen Parametreler Arası İlişkiler

Korelasyon analizi sonuçlarına göre toprak üstü aksamda yaş ağırlığın kuru ağırlık, bitki boyu, gövde çapı, yaprak boyu, yaprak eni, yaprak sayısı, klorofil-*a*, klorofil-*b*, toplam klorofil, N, Fe, Zn, MDA, prolin, POD, GST, SOD aktivitesi parametreleri ile % 1; toplam karotenoid, Ca, Mn, APX aktivitesi parametreleri ile % 5 düzeyinde önemli ilişkiye sahip olduğu belirlenmiştir. Yaş ağırlık değeri azaldıkça fotosentezle ilişkili pigmentlerin tümü, N, MDA, prolin içerikleri, APX ve POD aktiviteleri artmış, belirtilen diğer parametreler ise yaş ağırlık değeri ile pozitif korelasyon sergilemiştir (Şekil 6.27).

Kuru ağırlık ile yaş ağırlık, bitki boyu, gövde çapı, yaprak boyu, yaprak eni, yaprak sayısı, klorofil-*a*, klorofil-*b*, toplam klorofil, N, Fe, Zn, MDA, prolin, POD, GST, SOD aktivitesi parametreleri arasında % 1; toplam karotenoid, K, Ca, Mn, CAT ve APX aktivitesi parametreleri arasında ise % 5 düzeyinde önemli ilişki olduğu görülmüştür (Şekil 6.27). Kuru ağırlık değeri azaldıkça fotosentezle ilişkili pigmentlerin tümü, N, K, MDA, prolin içerikleri, CAT, APX ve POD aktiviteleri artmış, sözü edilen diğer parametreler ise kuru ağırlık ile pozitif korelasyon göstermiştir.

Bitki boyunun yaş ağırlık, kuru ağırlık, gövde çapı, yaprak boyu, yaprak eni, yaprak sayısı, klorofil-*a*, klorofil-*b*, toplam klorofil, N, Fe, Zn, MDA, prolin, APX, POD, GST, SOD aktivitesi parametreleri ile % 1; toplam karotenoid, Ca, Mn

parametreleri ile % 5 düzeyinde önemli ilişkiye sahip olduğu belirlenmiştir (Şekil 6.27). Bitki boyundaki azalışa paralel olarak yaş ağırlık, kuru ağırlık, tüm biyometrik parametreler, Ca, Fe, Zn, Mn içerikleri, GST ve SOD aktiviteleri de azalmış, belirtilen diğer parametreler ise bitki boyuyla negatif korelasyon sergilemiştir.



Şekil 6.27. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerin toprak üstü aksamında incelenen parametrelerin korelasyon analizi sonuçları (**; 0.01 önem düzeyi, *; 0.05 önem düzeyi, YA; yaş ağırlık, KA; kuru ağırlık, BB; bitki boyu, YB; yaprak boyu, YE; yaprak eni, YS; yaprak sayısı, Kla; klorofil-a, Klb; klorofil-b, Klt; toplam klorofil, Kar; toplam karotenoid, ECe; toprak tuzluluğu, Pro; prolin)

CAT aktivitesi ile K ve Zn içerikleri arasında % 1; kuru ağırlık, yaprak boyu, Fe içeriği, GST ve SOD aktiviteleri arasında ise % 5 düzeyinde önemli ilişki olduğu görülmüştür (Şekil 6.27). CAT aktivitesi K içeriği haricinde, sözü edilen tüm parametreler ile negatif korelasyon sergilemiştir.

APX aktivitesinin bitki boyu, klorofil-a, klorofil-b, toplam klorofil, toplam karotenoid, N, Ca, MDA, prolin, POD aktivitesi parametreleri ile % 1; yaş ağırlık, kuru ağırlık, yaprak eni, yaprak sayısı, P, SOD aktivitesi ile % 5 önem düzeyinde ilişkili

olduğu görülmüştür (Şekil 6.27). APX aktivitesi yaş ağırlık, kuru ağırlık, bitki boyu, yaprak eni, yaprak sayısı, Ca içeriği ve SOD aktivitesi ile negatif korelasyona sahipken, sözü edilen diğer parametreler ile pozitif korelasyon sergilemiştir.

POD aktivitesi ile yaş ağırlık, kuru ağırlık, bitki boyu, gövde çapı, yaprak boyu, yaprak eni, yaprak sayısı, klorofil-*a*, klorofil-*b*, N, Ca, Fe, MDA, prolin, APX ve GST aktivitesi parametreleri arasında % 1; toplam klorofil, Zn ve SOD aktivitesi parametreleri arasında ise % 5 düzeyinde önemli ilişki olduğu belirlenmiştir (Şekil 6.27). POD aktivitesi arttıkça klorofil-*a*, klorofil-*b*, toplam klorofil, N, MDA, prolin, APX aktivitesi değerleri de artış göstermiş, belirtilen diğer parametreler ise POD aktivitesiyle negatif korelasyon göstermiştir.

GST aktivitesinin yaş ağırlık, kuru ağırlık, bitki boyu, gövde çapı, yaprak boyu, yaprak eni, N, Fe, Zn, prolin, POD ve SOD aktivitesi parametreleri ile % 1; yaprak sayısı, klorofil-*a*, Na, Ca, Mn, CAT aktivitesi parametreleri ile % 5 düzeyinde önemli ilişkiye sahip olduğu görülmüştür (Şekil 6.27). GST aktivitesi azaldıkça klorofil-*a*, N, Na, prolin içeriği ve POD aktivitesi artmış, sözü edilen diğer parametreler ise GST aktivitesiyle pozitif korelasyon sergilemiştir.

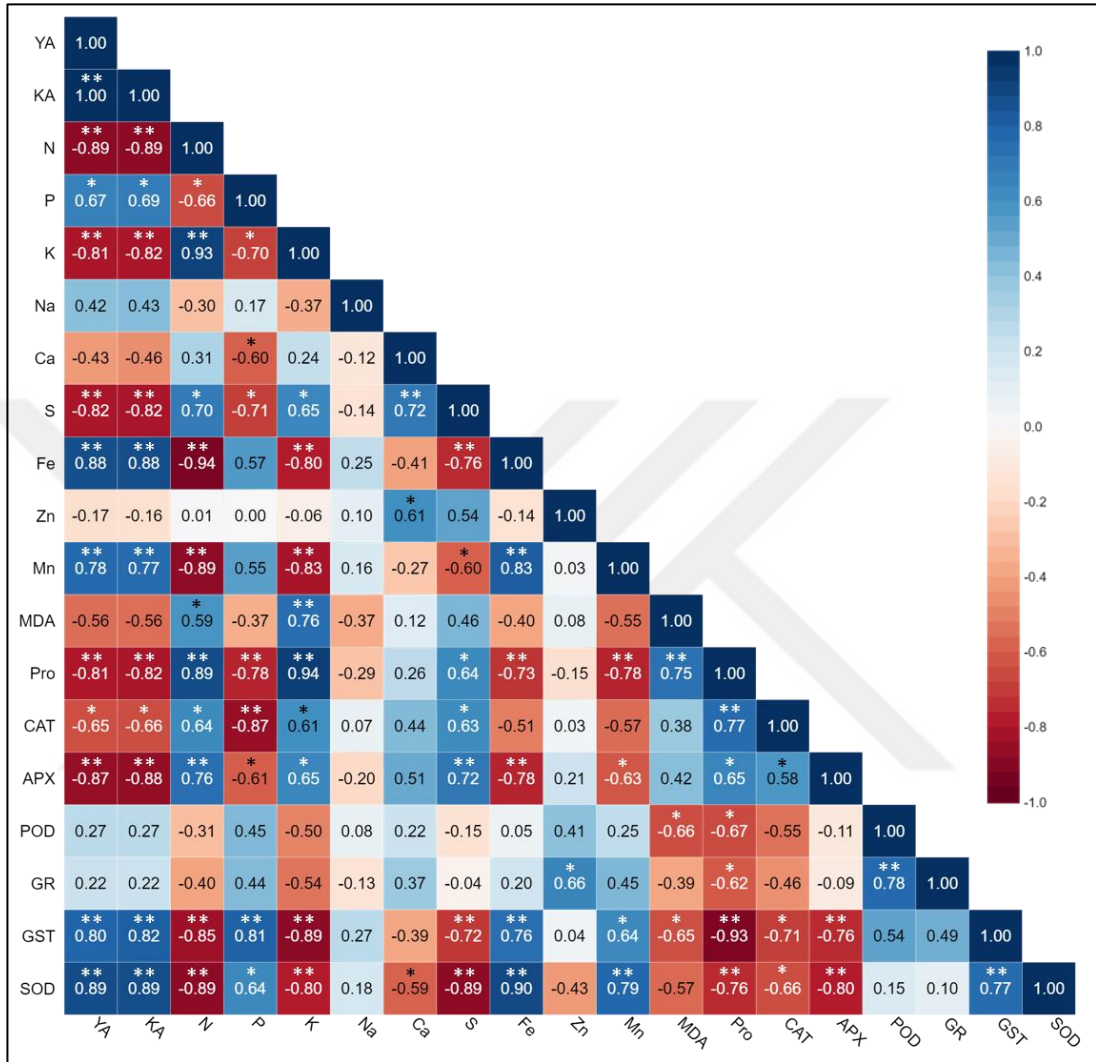
SOD aktivitesi ile yaş ağırlık, kuru ağırlık, bitki boyu, gövde çapı, yaprak boyu, yaprak eni, yaprak sayısı, klorofil-*a*, klorofil-*b*, toplam klorofil, N, Zn, Mn, prolin, GST aktivitesi parametreleri arasında % 1; toplam karotenoid, K, Fe, MDA, CAT, APX ve POD aktivitesi parametreleri arasında ise % 5 düzeyinde önemli ilişki olduğu belirlenmiştir (Şekil 6.27). SOD aktivitesi azaldıkça fotosentezle ilişkili tüm pigmentler, N, K, MDA, prolin içerikleri, CAT, APX, POD aktiviteleri artış göstermiş, belirtilen diğer parametreler ise SOD aktivitesiyle pozitif korelasyon sergilemiştir.

6.2.7.2. Köklerde İncelenen Parametreler Arası İlişkiler

Korelasyon analizi sonuçlarına göre köklerde yaş ağırlığın kuru ağırlık, N, K, S, Fe, Mn, prolin, APX, GST ve SOD aktivitesi parametreleri ile % 1; P içeriği ve CAT aktivitesi ile % 5 düzeyinde önemli ilişkiye sahip olduğu belirlenmiştir. Yaş ağırlık azaldıkça kuru ağırlık, P, Fe, Mn içerikleri, GST ve SOD aktiviteleri de azalmış; negatif korelasyon sergileyen N, K, S, prolin içerikleri, CAT ve APX aktiviteleri ise artış göstermiştir (Şekil 6.28)

Kuru ağırlık ile yaş ağırlık, N, K, S, Fe, Mn, prolin içerikleri, APX, GST ve SOD aktiviteleri arasındaki ilişkinin % 1; P içeriği ve CAT aktivitesi parametreleri

arasındaki ilişkinin ise % 5 düzeyinde önemli olduğu görülmüştür (Şekil 6.28). Kuru ağırlık değeri azaldıkça yaş ağırlık, P, Fe, Mn içerikleri, GST ve SOD aktiviteleri de azalış göstermiş; N, K, S, prolin içerikleri, CAT ve APX aktiviteleri ise artmıştır.



Şekil 6.28. Sulama suyu kısıtı uygulanan bitkilerin köklerinde incelenen parametrelerin korelasyon analizi sonuçları (**; 0.01 önem düzeyi, *; 0.05 önem düzeyi, YA; yaş ağırlık, KA; kuru ağırlık, BB; bitki boyu, YB; yaprak boyu, YE; yaprak eni, YS; yaprak sayısı, K_{la}; klorofil-a, K_{lb}; klorofil-b, K_{lt}; toplam klorofil, Kar; toplam karotenoid, ECe; toprak tuzluluğu, Pro; prolin)

CAT aktivitesinin P ve prolin içerikleri ile % 1; yaş ağırlık, kuru ağırlık, N, K, S içerikleri, APX, GST ve SOD aktiviteleri ile % 5 düzeyinde önemli ilişkiye sahip olduğu belirlenmiştir (Şekil 6.28). CAT aktivitesi yaş ağırlık, kuru ağırlık, P, GST ve SOD aktivitesi parametreleri ile negatif; N, K, S, prolin, APX aktivitesi parametreleri ile pozitif korelasyon göstermiştir.

APX aktivitesi ile yaş ağırlık, kuru ağırlık, N, S, Fe içerikleri, GST ve SOD aktiviteleri arasında % 1; P, K, Mn, prolin içerikleri, CAT aktivitesi parametreleri

arasında ise % 5 düzeyinde önemli ilişki olduğu görülmüştür (Şekil 6.28). APX aktivitesi arttıkça yaş ağırlık, kuru ağırlık, P, Fe, Mn, GST ve SOD aktivitesi parametreleri azalmış; N, K, S, prolin, CAT aktivitesi parametreleri ise artış göstermiştir.

POD aktivitesinin GR aktivitesi ile % 1; MDA ve prolin içerikleri ile % 5 düzeyinde önemli ilişkiye sahip olduğu belirlenmiştir. POD aktivitesi MDA ve prolin içerikleriyle negatif, GR aktivitesi ile pozitif korelasyon sergilemiştir (Şekil 6.28).

GR aktivitesi ile POD aktivitesi arasında % 1; Zn ve prolin içerikleri arasında ise % 5 düzeyinde önemli ilişki olduğu görülmüştür (Şekil 6.28). GR aktivitesi, POD aktivitesi ve Zn içeriği ile pozitif; prolin içeriği ile negatif korelasyon sergilemiştir.

GST aktivitesinin yaş ağırlık, kuru ağırlık, N, P, K, S, Fe, prolin içerikleri, APX ve SOD aktiviteleri ile % 1; Mn, MDA ve CAT aktivitesi parametreleri ile % 5 düzeyinde önemli ilişkiye sahip olduğu belirlenmiştir. Yaş ağırlık, kuru ağırlık, P, Fe, Mn, SOD aktivitesi parametreleri GST aktivitesi ile pozitif; N, K, S, MDA, prolin, CAT ve APX aktivitesi parametreleri ise negatif yönde korelasyon göstermiştir (Şekil 6.28).

SOD aktivitesi ile yaş ağırlık, kuru ağırlık, N, K, S, Fe, Mn, prolin içeriği, APX ve GST aktiviteleri arasında % 1; P, Ca içerikleri ve CAT aktivitesi arasında ise % 5 düzeyinde önemli ilişki olduğu görülmüştür (Şekil 6.28). SOD aktivitesindeki azalışa paralel olarak yaş ağırlık, kuru ağırlık, P, Fe, Mn içerikleri ve GST aktivitesi de azalmış; N, K, Ca, S, prolin içerikleri, CAT ve APX aktiviteleri ise SOD aktivitesiyle negatif korelasyon sergilemiştir.

7. SONUÇ VE ÖNERİLER

Bu tez çalışmasında 4 farklı sulama suyu tuzluğu ve 4 farklı sulama suyu kısıtının, roka (*Eruca sativa* Mill.) bitkilerinin toprak üstü aksam ve köklerinde çeşitli büyüme parametreleri, fotosentezle ilişkili pigment içerikleri, oksidatif stres indikatörleri ve antioksidan enzim aktiviteleri üzerindeki etkileri incelenmiştir. Dünya'nın birçok bölgesinde kurak periyot sıklığının artışı ve sulanan alanlarda görülen tuzlulukla ilişkili sorunlar, tarım arazilerinde kuraklık ve tuzluluk süreçlerinin peş peşe meydana gelmesine neden olmaktadır. Kuraklık ve tuzluluk, tüm Dünya'da tarımsal ürün verimliliğinin en büyük tehditleri arasındadır. Her iki stres etmeni de toprak su potansiyelinin düşmesine yol açtığından; su kısıtlılığı ve osmotik etkiler, bitki gelişimini sınırlayan en temel fizyolojik mekanizmaları oluşturmaktadır (Hillel, 2000). Kuraklık ve tuz stresine maruz kalan bitkiler çeşitli metabolik, fizyolojik ve biyokimyasal değişimler geçirmektedir (Mirza Hasanuzzaman et al., 2014). Yüksek tuz konsantrasyonları, genellikle toprakların osmotik potansiyelini yükseltmekte ve bitkilerde su stresine yol açmaktadır. Na⁺ ve Cl⁻ gibi iyonların içeriğinin yükselmesi, besin maddesi dengesizliklerine yol açmaktadır. Tüm bunların sonucunda, reaktif oksijen türlerinin üretimi artmakta ve bitki gelişimi gerilemektedir (Liu et al., 2015). Benzer şekilde, kuraklık stresi nem kaybını artırmakta, köklerden besin elementi alınımını ve buna bağlı olarak toprak üstü aksama iletimini sınırlamaktadır. Besin elementi yararlanımının ve metabolizmasının azalmasının yanı sıra ROT üretiminin artması, membran lipit peroksidasyonuna bağlı hasarlara yol açmaktadır (Farooq et al., 2009). Görüldüğü üzere, bitkilerin tuz ve kuraklık streslerine gösterdiği dayanım mekanizmalarında fizyolojik ve biyokimyasal bağlantılar ve benzerlikler söz konusudur.

Gelişimin önlenmesi, tuzluluk ve kuraklık stresinin bitkiler üzerindeki en yaygın ve önemli etkilerinden biridir ve temel olarak biyokütlenin azalmasıyla kendini göstermektedir (Parida and Das, 2005). Bitkinin yaşamsal aktivitelerinin bir yansıması olan biyokütle birikimi, stres etmenlerinin bitkilere olan etkisinin değerlendirilmesi için en uygun göstergeler arasındadır. Artan sulama suyu tuzluluğu ve kısıtı karşısında roka bitkilerinin toprak üstü aksam ve köklerinde yaş ve kuru ağırlık değerlerinin önemli düzeyde azaldığı belirlenmiştir. Tuz stresi toprak üstü aksamda yaş ağırlık değerlerini önemli derecede azaltmış, 6.5 dS m⁻¹ elektrikselsel iletkenliğe sahip sulama suyunun kullanıldığı T₄ konusunda kontrol bitkilerine kıyasla % 29.89 oranında yaş

ağırlık kaybı söz konusu olmuştur. Sulama suyu tuzluluğundan benzer şekilde etkilenen köklerde ise T₄ konusunda belirlenen yaş ağırlık kaybı, T₁ konusuna kıyasla % 40 oranında gerçekleşmiştir. Sulama suyu tuzluluğu roka bitkilerinin incelenen tüm organlarında kuru ağırlık değerinin çok önemli (p<0.01) düzeyde azalmasına yol açmıştır. En yüksek kuru ağırlık kayıpları toprak üstü aksamda T₄ konusunda % 46.93, köklerde ise yine aynı konuda % 43.75 oranında gerçekleşmiştir. Roka bitkilerine uygulanan sulama suyu kısıtı ise tüm dokularda yaş ve kuru ağırlık değerlerini çok önemli (p<0.01) derecede etkilemiştir. Toprak üstü aksamda en düşük yaş ağırlık, en yüksek oranda su kısıtının uygulandığı S₄ konusunda belirlenmiş ve kaybın kontrol bitkilerine kıyasla % 63.30 oranında gerçekleştiği görülmüştür. Köklerde de benzer şekilde S₄ konusu bitkilerinde % 63.16'lık yaş ağırlık kaybı söz konusu olmuştur. Su kısıtı uygulamalarının kuru ağırlık üzerindeki etkisi incelendiğinde en düşük değerler S₄ konularında elde edilmiş, bu bitkilerde toprak üstü aksam ve köklerde kuru ağırlık kayıpları sırasıyla % 69.64 ve % 63.88 oranlarında gerçekleşmiştir. Sulama suyu tuzluluğundan en az etkilenen büyüme parametresinin toprak üstü aksam yaş ağırlığı olduğu, diğer değerler açısından toprak üstü aksam ve köklerde birbirine yakın oranlarda kayıplar yaşandığı görülmektedir. Sulama suyu kısıtı ise roka bitkilerinin incelenen tüm dokularında birbirine çok yakın oranlarda ağırlık kayıplarına yol açmış olmanın yanı sıra, biyokütle açısından genel etkisinin sulama suyu tuzluluğuna oranla daha şiddetli olduğu ve daha fazla oransal ağırlık kayıplarına yol açtığı görülmektedir. Bu nedenle uygulanan en yüksek düzeydeki sulama suyu kısıtının, en yüksek sulama suyu tuzluluğuna kıyasla, çalışmada kullanılan roka bitkilerinin yaş ve kuru ağırlık değerleri üzerinde daha fazla olumsuz etkiye sahip olduğu söylenebilir.

Tuz ve kuraklık streslerinin neden olduğu gelişim gerilemeleri; besin elementi dengesizliği, fotosentezle ilişkili pigmentler, hormonal değişimler, proteinlerin baskılanması veya bozunması, enzimlerin inaktivasyonu veya aktivitelerindeki değişimler, sekonder metabolizmadaki düzensizlikler gibi stres kaynaklı olumsuz etkilerle ilişkili olabilmektedir (Abdul Qados, 2011). Sulama suyu tuzluluğu ve kısıtı, tez çalışmasındaki roka bitkilerinin biyometrik parametleri üzerinde önemli derecede etkili olmuştur. Boy uzunluğu, gövde çapı ve yaprak boyu değerlerinde, 3 dS m⁻¹ değerinin üzerinde; yaprak eni ve yaprak sayısı değerlerinde ise 1.5 dS m⁻¹'in üzerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulamalarında istatistiksel olarak önemli azalmalar gerçekleşmiştir. Bu oranlar T₁ konusuna kıyasla en yüksek sulama suyu

tuzluluğunun uygulandığı T₄ konularında sırasıyla yaklaşık % 28, % 33, % 35, % 33 ve % 33 olarak belirlenmiştir. Sulama suyu kısıtı ise, roka bitkilerinin gövde çapları hariç tüm parametreleri çok önemli (p<0.01) düzeyde etkilemiş, söz konusu değerler S₃ konularından itibaren daha belirgin şekilde azalmıştır. Bitki boyu, yaprak boyu, yaprak eni ve yaprak sayıları, kontrol grubuna kıyasla en yüksek sulama suyu kısıtına maruz kalan S₄ konusundaki bitkilerde sırasıyla yaklaşık % 33, % 45, % 33 ve % 50 oranlarında azalmıştır.

Abiyotik stres etmenleri, birçok bitkide organellerin mikroskobik yapısı ve pigment konsantrasyonunda değişikliklere yol açarak, fotosentez sürecini önemli derecede etkilemektedir (Ashraf and Harris, 2013). Bu nedenle fotosentezle ilişkili pigmentlerin birikimi ve fotosistemlerin verimliliği, bitkilerde stres toleransının göstergelerinden biri olarak kullanılabilir (Ashraf et al., 2007). Karotenoidler bitki antioksidan savunma sisteminde temel roller üstlenmekle birlikte oksidatif hasarlara oldukça duyarlıdır (Mittal et al., 2012). Mevcut tez çalışmasında roka bitkilerine uygulanan tuz ve kuraklık stresleri, fotosentezle ilişkili pigment içeriklerinde önemli değişikliklere neden olmuştur. Sulama suyu tuzluluğu, incelenen içeriklerin neredeyse tamamında, 1.5 dS m⁻¹ değerinden itibaren etkili olmuştur. En yüksek sulama suyu tuzluluğunun uygulandığı T₄ konusundaki bitkilerde belirlenen K_lr-*a*, -*b*, toplam K_lr ve toplam Kar düzeyleri, kontrol grubuna kıyasla sırasıyla yaklaşık % 45, % 57, % 60 ve % 50 oranlarında azalmıştır. Roka bitkilerine uygulanan sulama suyu kısıtı ise K_lr-*a*, -*b* ve toplam K_lr içeriklerini önemli derecede etkilemiştir. Sulama suyu kısıtı, sulama suyu tuzluluğunun aksine pigment içeriklerinin artışına sebep olmuştur. En yüksek oranda su kısıtı uygulamasının yapıldığı S₄ konusundaki bitkilerin K_lr-*a*, -*b* ve toplam K_lr içerikleri, kontrol grubu olan S₁ konusuna kıyasla sırasıyla yaklaşık % 62, % 53 ve % 45 oranlarında yükselmiş, toplam Kar içeriğinde ise önemli bir değişiklik belirlenmemiştir. Sonuçlar değerlendirildiğinde, çalışmada kullanılan roka bitkilerinin klorofil pigment içeriği açısından tuz stresine karşı daha duyarlı olduğu söylenebilir.

Kuraklık ve tuzluluk, bitkilerin minerallerle olan ilişkilerini farklı şekillerde etkileyebilmektedir. Transpirasyon oranının azalmasının yanı sıra aktif taşınım ve membran geçirgenliğinin zayıflamasına neden olan kuraklık, genellikle hem köklerden besin elementi alınımının hem de bunların köklerden gövdeye taşınımının azalmasına yol açmaktadır. Toprak neminin azalması, topraktaki besin elementlerinin emici kök

yüzeyine difüzyon oranını da azaltmaktadır (Alam, 1999). Tuzluluk koşulları altında ise, toprakta aşırı düzeylere ulaşan $\text{Na}^+/\text{Ca}^{+2}$, Na^+/K^+ , $\text{Ca}^{+2}/\text{Mg}^{+2}$ ve Cl^-/NO_3 oranları, spesifik iyon toksisitelerine ve iyonik dengesizliklere yol açarak, bitki gelişiminin biyofiziksel ve/veya metabolik bileşenlerini etkilemekte ve sonuç olarak bitki gelişimini azaltmaktadır (Grieve and Grattan, 1999). Na^+ , K^+ ve Ca^{+2} gibi inorganik iyonlar, tuz ve kuraklık stresi altındaki bitkilerin dayanım mekanizmalarından olan osmotik düzenlemelerin yerine getirilmesiyle yakından ilişkilidir (Patakas et al., 2002). Bu mekanizmalarla net çözünür birikimi artırılarak, dış ortamda yükselen osmotik basınca karşı direnç gösterilmektedir. Sulama suyu tuzluluğu, tez çalışmasındaki roka bitkilerinin toprak üstü aksamında Na ve N içeriğini artırmış, P içeriğini azaltmış, K ve S düzeyleri artan sulama suyu tuzluluğu karşısında değişken bir grafik sergilemiştir. Köklerde ise Na oranı artmış, Ca ve S içeriği azalmış, N, K ve P düzeylerinde ise sulama suyu tuzluluğunun artışı karşısında değişken tepkiler söz konusu olmuştur. Toplam Na birikiminin, köklerde toprak üstü aksama kıyasla daha yüksek olduğu görülmüştür. İncelenen mikro elementler olan Fe, Zn ve Mn oranlarının ise toprak üstü aksam ve köklerde, uygulanan tuz stresi sonucunda farklı değişimler sergilediği görülmüştür. Roka bitkilerine uygulanan sulama suyu kısıtı ise toprak üstü aksamda N, P, K ve Na içeriğinin artmasına, Ca oranının ise azalmasına sebep olurken; S düzeyi ise artan su kısıtı karşısında değişken bir grafik sergilemiştir. Köklerde ise kuraklık stresi sonucu N, K, Ca ve S düzeylerinin yükseldiği, P oranının düştüğü, Na içeriğinin ise önemli bir değişiklik sergilemediği gözlemlenmiştir. Sulama suyu kısıtı sonucu roka bitkilerinin makro mineral içeriğinin genellikle artmış olduğu dikkat çekmektedir. Mikro mineral içerikleri ise, sulama suyu kısıtı sonucu genellikle önemli düzeyde azalmıştır. Tuz ve kuraklık stresine maruz kalan birçok bitkide, özellikle dış ortamdaki yüksek Na^+ konsantrasyonu, K^+ ve Ca^{+2} konsantrasyonunun düşmesine ve iyonik dengenin bozulmasına sebep olmaktadır. Bu durum metabolik aktiviteleri inhibe ederek, bitki gelişimini baskılamaktadır (Guan et al., 2013). Tuz ve kuraklık streslerinin aynı anda varlığının bitkiler üzerindeki etkileri araştırılmış ve her iki stresin de bitki performansının azalmasını sert bir şekilde doğrudan etkilemediği; tuzluluk ve kuraklık stresine olan dayanıklılığın, osmotik düzenleme için Na^+ alınımına ilişkin ortak bir mekanizmayla bağlantılı olduğu sonucuna varılmıştır (Glenn and Brown, 1998). Mikro minerallerin, bitkilerin kuraklık ve tuzluluğa dayanıklılığı açısından N, P, K ve Ca elementlerine kıyasla daha az öneme sahip olabileceği bildirilmiştir (Hu and Schmidhalter, 2001). Roka bitkilerinin yenebilir toprak üstü

kısımlarının besin değeri açısından değerlendirildiğinde, incelenen makro mineraller arasında sulama suyu tuzluluğunun toplam P içeriği (~ % 30'a kadar azalma) ve toplam S içeriği (~ % 20'ye kadar azalma), sulama suyu kısıtının ise toplam Ca içeriği (~ % 33'e kadar azalma) açısından olumsuz etkiye sebep olduğu görülmüştür. Toplam Na içeriği her iki uygulama sonucunda da toprak üstü aksamda artış sergilemiştir. İncelenen mikro mineraller arasında ise sulama suyu tuzluluğu toprak üstü aksamda toplam Zn içeriği (~ % 52'ye kadar azalma), sulama suyu kısıtı ise toplam Fe (~ % 74'e kadar azalma), toplam Zn (~ % 60'a kadar azalma) ve toplam Mn (~ % 58'e kadar azalma) içerikleri açısından olumsuz etkilere yol açmıştır. Bu veriler ışığında sulama suyu tuzluluğunun incelenen makro mineral içerikleri; sulama suyu kısıtının ise incelenen mikro mineral içerikleri açısından roka bitkilerinin tüketilebilir kısımlarındaki besin değerini daha olumsuz etkilediği söylenebilir. Sonuç olarak tuz ve kuraklık streslerinin roka bitkilerinde mineral içeriği üzerindeki etkisinin dokular, stres türü ve düzeyi bazında farklılık gösterdiği söylenebilir.

Tuz ve kuraklık stresleri bitkilerde lipit peroksidasyonunu artırmakta ve oksidatif strese neden olmaktadır. Aktif O_2 'ye bağlı olarak gerçekleşen lipit peroksidasyonu, $O_2^{\cdot-}$, 1O_2 , OH^{\cdot} ve H_2O_2 gibi ROT'nin üretimine yol açmaktadır (Karuppanapandian et al., 2011). Bir lipit peroksidasyon ürünü olan MDA içeriği, çevresel stres etmenlerinin sebep olduğu membran lipit peroksidasyonunun değerlendirilmesinde sıkça kullanılmaktadır. Yapılan çalışmada roka bitkilerine uygulanan sulama suyu tuzluluğu, toprak üstü aksam ve köklerde MDA içeriğini çok önemli düzeyde ($p < 0.01$) etkilemiştir. Toprak üstü aksamda MDA içeriği, 3 dS m^{-1} elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyu uygulanan T_3 konusunda, kontrol grubuna kıyasla % 40 artış göstererek $1.4 \mu M g^{-1}$ YA değerine ulaşmış, T_4 konusunda ise $1.3 \mu M g^{-1}$ YA olarak belirlenmiştir. Köklerde ise T_3 konusunda, T_1 konusuna kıyasla % 81.82 oranında artışla $0.4 \mu M g^{-1}$ YA düzeyine çıkan MDA içeriği, 6.5 dS m^{-1} elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyunun uygulandığı T_4 konusunda önemli bir düşüş göstererek $0.18 \mu M g^{-1}$ YA düzeyine inmiştir. Sulama suyu kısıtı ise roka bitkilerinin toprak üstü aksamında belirlenen MDA içeriğini önemli düzeyde etkilemiştir. Kontrol bitkilerine kıyasla, S_4 konusu bitkilerinde MDA içeriği % 47.37 oranında artarak $1.4 \mu M g^{-1}$ YA düzeyine çıkmıştır. Kuraklık stresi roka bitkilerinin köklerinde MDA içeriğini önemli düzeyde etkilememiş, en yüksek değer S_4 konusunda $0.32 \mu M g^{-1}$ YA olarak belirlenmiştir. Artan sulama suyu tuzluluğu

karşısında özellikle toprak üstü aksamda membran lipitlerinin peroksidasyonu sonucu MDA içeriğinin yükseldiği görülmektedir. Tuz stresi sonucu MDA düzeyi köklerde oransal olarak daha fazla artış göstermiş olsa da, toprak üstü aksama kıyasla daha az birikim göstermiş ve artan sulama suyu tuzluluğu karşısında MDA içeriği daha etkin bir şekilde giderilebilmiştir. Sulama suyu kısıtının MDA içeriği açısından incelenen tüm dokularda sulama suyu tuzluluğuna benzer sonuçlara yol açtığı görülmektedir. Özellikle toprak üstü aksamda gerçekleşen aktif oksijen birikimi, lipit peroksidasyonunu uyarıp hızlandırarak, membran lipitlerinin zarar görmesine ve sonuç olarak membran bütünlüğünün bozulmasına yol açmış olabilir (De Azevedo Neto et al., 2006). Tuzluluk koşulları altında H₂O₂ toksisitesini gideren enzimlerden CAT ve APX aktivitelerinin indüklenmemesi, kuraklık stresi altında ise ilişkili enzim aktivitelerinin yetersiz kalması, H₂O₂ birikiminin artmasına yol açmış olabilir. Aktif oksijen düzeyleri antioksidan sistemin koruma kapasitesini aştığında, hücresel bileşenler zarar görmektedir (Cao et al., 2011). Roka bitkilerinin köklerindeki antioksidan savunma sisteminin ise, tuz ve kuraklık streslerinin tetiklediği lipit peroksidasyonunun azaltılmasında, toprak üstü aksama kıyasla daha etkin ve başarılı olduğu söylenebilir.

Önemli bir osmotik ajan olmanın yanı sıra, radikal giderici rolü üstlenebilme yeteneğine de sahip olan (Kaur and Asthir, 2015) prolinin hücresel birikimi, bitkilerin tuzluluk ve kuraklık streslerine olan toleransı ile yakından ilişkilidir. Prolinin de aralarında bulunduğu düşük moleküler ağırlıklı metabolitler olan organik osmolitler, hücre içi ve hücre dışı iyonların osmotik potansiyelini düşürerek ya da dengeleyerek, osmotik streslere karşı direnç sağlamaktadır (Ashraf and Foolad, 2007). Bu nedenle tuz ve kuraklık stresi altındaki bitkilerde prolin sentezi ve birikimi sıkça görülmektedir. Mevcut çalışmada sulama suyu tuzluluğu, roka bitkilerinde belirlenen prolin içeriğini önemli düzeylerde etkilemiştir. Toprak üstü aksamda T₁ konusunda 2 µg g⁻¹ YA olan prolin içeriği, T₄ konusunda % 435 artış göstererek 10.7 µg g⁻¹ YA değerine yükselmiştir. Köklerde ise T₄ konusunda kontrole kıyasla % 200 oranında artan prolin içeriğinin 5.8 µg g⁻¹ YA olduğu belirlenmiştir. Roka bitkilerine uygulanan sulama suyu kısıtı, tüm dokularda prolin içeriğini çok önemli (p<0.01) düzeyde etkilemiştir. Toprak üstü aksamda kontrol grubu olan S₁ konusunda 0.9 µg g⁻¹ YA olarak belirlenen prolin içeriği, artan su kısıtı karşısında sistematik bir yükseliş göstermiş, en yüksek sulama suyu kısıtının uygulandığı S₄ konusunda 36.88 kat artarak

33.2 $\mu\text{g g}^{-1}$ YA düzeyine ulaşmıştır. Köklerde ise istatistiksel olarak önemli olan artış S_4 konusunda gerçekleşmiş ve kontrole kıyasla 10.78 kat artan prolin içeriği 34.5 $\mu\text{g g}^{-1}$ YA olarak belirlenmiştir. Tuz stresinin toprak üstü aksamda, köklere kıyasla daha fazla prolin birikimine neden olduğu görülmektedir. Sulama suyu kısıtı sonucu köklerde prolin birikimi, stresin daha yoğun olduğu düzeylerde gerçekleşmiş olsa da, son aşamada toprak üstü aksamla yakın düzeyde prolin birikimi söz konusu olmuştur. Uzun süreli tuz ve kuraklık streslerinin roka bitkilerinin incelenen tüm dokularında söz konusu metabolitlerin birikimini tetiklediği görülmektedir. Stres koşulları altında özellikle köklerde gerçekleşen osmotik düzenleme; turgor basıncını artırarak kök gelişiminin sürdürülmesine, su ve besin elementi absorpsiyonunun daha etkin bir şekilde gerçekleştirilmesine yardımcı olmaktadır (Hessini et al., 2009). Bu bileşiklerin birikimi ayrıca, roka bitkilerinde hücre membran stabilitesini artırmanın yanı sıra, protein ve enzim aktivitelerinin iyileştirilmesini sağlamış, ROT konsantrasyonlarının aşırı düzeylere çıkmasının engellenmesine katkıda bulunmuş olabilir (Ashraf, 2009).

Uzun veya kısa süreli tuz ve kuraklık stresleri reaktif oksijen türlerinin aşırı düzeyde birikimine yol açarak, bitkilerde oksidatif strese neden olmaktadır. Oksidatif stresle mücadele etmek adına bitkiler çeşitli savunma mekanizmalarını etkinleştirmektedir. Ortaya çıkan oksidatif hasarlar, enzimatik olmayan çeşitli antioksidanlar ve ROT giderici enzimlerden oluşan bir antioksidan savunma sistemi tarafından kontrol edilerek, homeostatik düzeylerde tutulmaktadır (Mittler et al., 2004). Bitkilerde reaktif oksijen türlerinin giderilmesi, antioksidanların ortak ve uyumlu bir şekilde etkinlik göstermesiyle mümkün olmaktadır. Su-su döngüsü, CAT ve AsA-GSH döngüsü, bitkilerde ROT'nin giderilmesinin temelini oluşturan izyolları arasındadır. $\text{O}_2^{\bullet-}$ 'yi H_2O_2 ve O_2 'ye dismute eden SOD, süperoksitlerin giderilmesine ilişkin tek enzimatik mekanizmayı oluşturmaktadır. Hücreler için toksik olan H_2O_2 ise CAT, peroksidazlar ve GR tarafından detoksifiye edilerek, hücresel zararlanmalar önlenmektedir. İndirgeyici güce gereksinim duymadan H_2O_2 'yi doğrudan su ve oksijene parçalayarak giderebilmesi nedeniyle CAT enzimi, yüksek reaksiyon oranına sahip olmakla birlikte, düşük H_2O_2 afinitesi göstermektedir (Willekens et al., 1997). H_2O_2 , AsA-GSH döngüsü tarafından da giderilmektedir. AsA, APX tarafından katalizlenen ilk reaksiyonda indirgeyici ajan olarak görev almaktadır. AsA-GSH izyolunun bileşenlerinden biri olan APX, H_2O_2 'ye yüksek afinite gösterdiğinden, genellikle daha düşük miktardaki H_2O_2 'nin uzaklaştırılmasıyla ilişkilidir (Foyer and

Noctor, 2005). GSSG, indirgeyici ajan NADPH aracılığıyla GR tarafından yeniden GSH'ye dönüştürülmektedir. Sonuç olarak aşırı miktardaki ROT'nin uzaklaştırılması için tüm antioksidanlar birbiriyle eşgüdümlü olarak işlev görmektedir. Yürütülen tez çalışmasında, roka bitkilerine uygulanan sulama suyu tuzluluğu, toprak üstü aksam ve köklerde CAT aktivitesini çok önemli düzeyde ($p<0.01$) etkilemiştir. CAT aktivitesi artan tuz stresi karşısında sistematik olarak azalmıştır. 6.5 dS m^{-1} değerinde elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyunun uygulandığı T₄ konusunda CAT aktiviteleri, kontrol grubu olan T₁ konusuna kıyasla, toprak üstü aksam ve köklerde sırasıyla % 59.19 ve % 54.87 oranlarında düşüş sergilemiştir. Sulama suyu kısıtı ise roka bitkilerinde CAT aktivitesini önemli düzeyde etkilemiş ve artışına sebep olmuştur. Kontrol grubuna göre en yüksek CAT aktiviteleri, S₃ konusunda $360 \text{ Ü mg}^{-1} \text{ P}$ olarak belirlenmiş (~% 30 artış), köklerde ise en yüksek aktivite S₄ konusunda, kontrole kıyasla % 60.22'lik artışla $266.6 \text{ Ü mg}^{-1} \text{ P}$ değerinde elde edilmiştir. Sulama suyu tuzluluğu, bitkilerin APX enzim aktivitesini önemli derecede etkilemiştir. Tüm dokularda düşüş sergileyen aktivite, kontrole kıyasla T₄ konusunda, toprak üstü aksamda ve köklerde sırasıyla %55.67 ve % 32 oranlarında azalmıştır. Sulama suyu kısıtı ise roka bitkilerinde APX aktivitesinin önemli düzeyde ($p<0.05$) artışına yol açmıştır. S₁ konusuna kıyasla en yüksek aktivitelerin görüldüğü S₄ konularında, toprak üstü aksam ve köklerde sırasıyla 3.34 ve 6.1 kat artış olduğu belirlenmiştir. Sulama suyu tuzluluğu sonucu roka bitkilerinin POD aktiviteleri önemli düzeylerde etkilenmiştir. Toprak üstü aksamda en yüksek aktivite, kontrole kıyasla % 218.18 artışın gerçekleştiği, 3 dS m^{-1} elektriksel iletkenlik değerine sahip T₃ konusunda belirlenmiştir. Köklerde de benzer şekilde artış gösteren POD aktivitesi, T₃ konusunda % 15.53 artarak $61 \text{ Ü mg}^{-1} \text{ P}$ değerine kadar yükselmiştir. Sulama suyu kısıtlamaları ise roka bitkilerinin POD aktivitelerini çok önemli düzeyde ($p<0.01$) etkilemiştir. Kontrol bitkilerine kıyasla en yüksek aktiviteler toprak üstü aksamda 14 kat artışla S₄ konusunda, köklerde ise % 67.32 artışla S₃ konusunda gerçekleşmiştir. Tuz ve kuraklık stresleri altındaki bitkilerin köklerinde daha yüksek aktiviteye sahip olduğu belirlenen POD enziminin, söz konusu dokularda toprak üstü aksama kıyasla ROT'nin giderilmesi için daha büyük öneme sahip olduğu önerilebilir. Roka bitkilerine uygulanan tuz stresi tüm organlarda GR aktivitesini çok önemli düzeyde ($p<0.01$) etkileyerek artışına sebep olmuştur. En yüksek aktivteler T₃ konularında belirlenmiş ve kontrol grubuna kıyasla artışlar toprak üstü aksam ve köklerde sırasıyla % 48.39 ve % 123.25 oranlarında gerçekleşmiştir. Sulama suyu kısıtı ise roka bitkilerinin toprak üstü aksamında GR aktivitesini istatistiksel olarak

önemli düzeyde etkilemezken; köklerde önemli düzeyde artış gerçekleşmiş, en yüksek aktivite kontrole kıyasla % 40'lık artışın gerçekleştiği S₃ konusunda görülmüştür. Roka bitkilerine uygulanan tuz stresi sonucu GST aktivitesi tüm organlarda önemli derecede etkilenmiştir. Artış gösteren GST enzim aktivitesinin en yüksek değerleri T₃ konularında belirlenmiştir. Artışlar toprak üstü aksam ve kökler için sırasıyla % 52.17 ve % 35.29 oranlarında gerçekleşmiş, en yüksek aktivite köklerde 2.4 Ü mg⁻¹ P değerinde ölçülmüştür. Sulama suyu kısıtı ise roka bitkilerinde belirlenen GST aktivitelerini çok önemli düzeyde (p<0.01) etkileyerek düşmesine sebep olmuştur. Kontrol bitkilerine kıyasla en düşük aktivite değerleri S₄ konularında belirlenmiş ve azalmalar toprak üstü aksam ve köklerde sırasıyla % 56.10 ve % 25.15 oranlarında meydana gelmiştir. Sulama suyu tuzluluğu, roka bitkilerinde SOD aktivitesini çok önemli düzeyde (p<0.01) etkilemiştir. Tuz stresi karşısında toprak üstü aksamda SOD aktivitesi yükselmiş, T₃ konusunda kontrole kıyasla % 37.21 oranında artışla 89.6 Ü mg⁻¹ P değerine ulaşmıştır. Köklerde de benzer şekilde artış gerçekleşmiş; en yüksek değer 3 dS m⁻¹ elektriksel iletkenliğe sahip sulama suyunun kullanıldığı T₃ konusunda, kontrole kıyasla % 165.55 artışla 186.3 Ü mg⁻¹ P olarak belirlenmiştir. Sulama suyu kısıtı da roka bitkilerinde ölçülen SOD aktivitesini çok önemli düzeyde (p<0.01) etkilemiş; fakat aktivitenin azalmasına yol açmıştır. Toprak üstü aksamda, artan su stresi karşısında sistematik olarak azaldığı belirlenen SOD aktivitesinde en düşük değer, kontrol grubuna kıyasla % 54.34'lük azalmanın görüldüğü S₄ konusunda belirlenmiştir. Köklerde de en düşük SOD aktivitesi, kontrole kıyasla % 66.98 oranında azalmanın gerçekleştiği S₄ konusunda elde edilmiştir.

Çalışmada incelenen roka bitkilerinin CAT ve APX aktivitelerinin tuz stresine, GST ve SOD aktivitelerinin ise kuraklık stresine karşı daha hassas olduğu görülmektedir. Bitkilerin ROT giderici sistemleri, söz konusu enzimlerin aktivitelerindeki düşüşler nedeniyle olumsuz etkilemiş olabilir. Tuzluluk koşulları altında artan POD, GR, GST ve SOD aktiviteleri, su kısıtına maruz kalan bitkilerde ise CAT, APX, POD ve GR aktivitelerinin yükselmesi, hücrelerde redoks homeostazisinin sürdürülmesi ve ROT'nin giderilmesine önemli katkılar sağlayarak, roka bitkilerinin daha iyi stres toleransı gösterilmesini sağlamış olabilir. Her iki stres koşulu altında da köklerde lipit peroksidasyonunun toprak üstü aksama kıyasla daha iyi kontrol altına alınabilmiş veya artışının önlenmiş olması nedeniyle, roka bitkilerinin köklerinde tuz ve kuraklık streslerine bağlı oksidatif strese karşı

antioksidan sistemin daha etkin bir şekilde aktive edilmiş olduğu önerilebilir. Bazı enzim aktivitelerinin, stres etmenlerinin artan düzeylerine paralel şekilde yükselerek karşılık verdiği, belli bir düzeyden sonra ise aktivitelerinin inhibe olduğu görülmüştür. Bu nedenle antioksidan enzimlerin belirli tuz ve kuraklık koşulları altında; ancak enzim üretim oranı, ROT'nin üretiminden yüksek olduğu durumlarda oksidatif stresi azaltabildiği söylenebilir. Çalışmada incelenen roka bitkileri uygulanan tuz ve kuraklık streslerine, adaptasyon yetenekleri oranında uygun karşılıklar verebilmiştir.

Yürütülen tez çalışması sonucunda, farklı düzeylerde uygulanan sulama suyu tuzluluğu ve sulama suyu kısıtı aracılığıyla oluşturulan tuz ve kuraklık streslerinin, *Eruca sativa* bitkilerinin toprak üstü aksam ve köklerinde, incelenen parametreler açısından farklı etkilere sebep olduğu görülmüştür. CAT, APX, POD, GR, GST, SOD enzimlerinin aktivitelerinin yanı sıra, MDA ve prolin içeriğinde belirlenen değişimler; tuz ve kuraklık streslerinin roka bitkilerinde önemli birer oksidatif stres kaynağı olduğunu göstermektedir. Artan tuzluluk ve kuraklık düzeylerinin enzim aktivitelerinde meydana getirdiği değişimler, MDA ve prolin içeriğindeki artışlar ve besin elementi dengesizlikleri; özellikle yoğun stres koşulları altında gerçekleşen ROT birikimi ve hücrel hasarların önemli belirtileridir. Artan ROT düzeyinin hücrelerde neden olduğu toksik etkilerin hafifletilmesinde, antioksidan enzim aktiviteleri arasındaki dengenin yaşamsal olduğu görülmektedir. Bu nedenle antioksidan enzimlerin eşgüdümlü ekspresyonlarının ve aktivitelerinin sürdürülmesi, bitkilerin tuz ve kuraklık streslerine gösterdiği toleransın artması açısından büyük önem taşımaktadır.

Yürütülen tez çalışmasında, sulama suyu tuzluluğu ve sulama suyu kısıtının *Eruca sativa* üzerindeki etkilerinin araştırılması, bitki gelişimi boyunca ortaya çıkan koşulların ve adaptif tepkilerin açığa çıkarılmasına yönelik katkılar sağlamıştır. Daha önce değinildiği gibi tuz ve kuraklık stresleri osmotik ve oksidatif streslere yol açarak, bitkilerin gelişimini ve verimliliğini olumsuz etkilemektedir. Bu nedenle bitkilerin, tuz ve kuraklık streslerinin etkileriyle daha iyi mücadele edebilmesini sağlayacak olan müdahaleler aracılığıyla, stres koşulları altında performansın yükseltilmesi önem taşımaktadır. Çalışmada alınan sonuçlar ışığında, *E. sativa*'nın tuzluluk ve kuraklığa dayanımında antioksidan enzim aktivitelerinin artırılmasının ve osmotik düzenlemenin iyileştirilmesinin, reaktif oksijen türlerinin giderilmesi ve hücrel oksidatif hasarların azaltılması açısından önemli mekanizmalar olduğu söylenebilir.

Çalışmada elde edilen verilerle, *E. sativa*'nın tuz ve kuraklık streslerine gösterdiği dayanıklılık ve/veya duyarlılık mekanizmalarının fizyolojik ve biyokimyasal açıdan daha iyi karakterize edilmesine yönelik katkılar sağlanması hedeflenmiştir. Roka bitkilerinin söz konusu çevresel stres etmenlerine karşı kullandığı biyokimyasal ve moleküler mekanizmaların aydınlatılması, stres koşulları altında bitkisel performansın artırılması açısından gereklidir. Bu nedenle tez çalışmasında elde edilen sonuçların, roka bitkilerinin tuzluluk ve kuraklık koşulları altındaki performansının iyileştirilmesine yönelik ıslah ve genetik mühendisliği yaklaşımları için literatüre yararlı olabilecek temel araştırma verileri ve bulgular sağladığı düşünülmektedir.



KAYNAKÇA

- Abdelaziz, M. N., Xuan, T. D., Mekawy, A. M. M., Wang, H., & Khanh, T. D. (2018). Relationship of salinity tolerance to Na⁺ exclusion, proline accumulation, and antioxidant enzyme activity in rice seedlings. *Agriculture (Switzerland)*, 8(11), 166. <https://doi.org/10.3390/agriculture8110166>
- Abdul Qados, A. M. S. (2011). Effect of salt stress on plant growth and metabolism of bean plant *Vicia faba* (L.). *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 10(1), 7–15. <https://doi.org/10.1016/j.jssas.2010.06.002>
- Abid, M., Zhang, Y. J., Li, Z., Bai, D. F., Zhong, Y. P., & Fang, J. B. (2020). Effect of Salt stress on growth, physiological and biochemical characters of Four kiwifruit genotypes. *Scientia Horticulturae*, 271, 109473. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109473>
- Abo Gamar, M. I., Kisiala, A., Emery, R. J. N., Yeung, E. C., Stone, S. L., & Qaderi, M. M. (2019). Elevated carbon dioxide decreases the adverse effects of higher temperature and drought stress by mitigating oxidative stress and improving water status in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 250(4), 1191–1214. <https://doi.org/10.1007/s00425-019-03213-3>
- Abraham, B. (n.d.). *Drought – plant stress*. Retrieved July 20, 2022, from <https://plantstress.com/drought/>
- Aebi, H. (1984). [13] Catalase in Vitro. *Methods in Enzymology*, 105(C), 121–126. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(84\)05016-3](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(84)05016-3)
- Agastian, P., Kingsley, S. J., & Vivekanandan, M. (2000). Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica*, 38(2), 287–290. <https://doi.org/10.1023/A:1007266932623>
- Agerbirk, N., Olsen, C. E., & Nielsen, J. K. (2001). Seasonal variation in leaf glucosinolates and insect resistance in two types of *Barbarea vulgaris* ssp. *arcuata*. *Phytochemistry*, 58(1), 91–100. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(01\)00151-0](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(01)00151-0)
- Aghighi Shahverdi, M., Omid, H., & Tabatabaei, S. J. (2019). Stevia (*Stevia rebaudiana* Bertoni) responses to NaCl stress: Growth, photosynthetic pigments, diterpene glycosides and ion content in root and shoot. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 18(4), 355–360. <https://doi.org/10.1016/j.jssas.2017.12.001>
- Ahanger, M. A., Morad-Talab, N., Abd-Allah, E. F., Ahmad, P., & Hajiboland, R. (2016). Plant growth under drought stress: Significance of mineral nutrients. In *Water Stress and Crop Plants: A Sustainable Approach* (Vols. 2–2, pp. 649–668). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781119054450.ch37>
- Ahmad, P., Ahanger, M. A., Alyemeni, M. N., Wijaya, L., Egamberdieva, D., Bhardwaj, R., & Ashraf, M. (2017). Zinc application mitigates the adverse effects of NaCl stress on mustard [*Brassica juncea* (L.) Czern & Coss] through modulating compatible organic solutes, antioxidant enzymes, and flavonoid content. *Journal of Plant Interactions*, 12(1), 429–437. <https://doi.org/10.1080/17429145.2017.1385867>
- Ahmad, P., Alyemeni, M. N., Ahanger, M. A., Wijaya, L., Alam, P., Kumar, A., & Ashraf, M. (2018). Upregulation of antioxidant and glyoxalase systems mitigates NaCl stress in *Brassica juncea* by supplementation of zinc and calcium. *Journal of Plant Interactions*, 13(1), 151–162. <https://doi.org/10.1080/17429145.2018.1441452>
- Ahmad, P., Azooz, M. M., & Prasad, M. N. V. (2013). Ecophysiology and responses of plants under salt stress. In *Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress* (Vol. 9781461447). Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4747-4>
- Ahmad, P., Jaleel, C. A., Salem, M. A., Nabi, G., & Sharma, S. (2010). Roles of enzymatic and nonenzymatic antioxidants in plants during abiotic stress. In *Critical Reviews in*

Biotechnology (Vol. 30, Issue 3, pp. 161–175). Taylor & Francis.
<https://doi.org/10.3109/07388550903524243>

- Ahmad, R. M., Cheng, C., Sheng, J., Wang, W., Ren, H., Aslam, M., & Yan, Y. (2019). Interruption of jasmonic acid biosynthesis causes differential responses in the roots and shoots of maize seedlings against salt stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(24), 6202. <https://doi.org/10.3390/ijms20246202>
- Ahmadi, T., Shabani, L., & Sabzalian, M. R. (2020). LED light mediates phenolic accumulation and enhances antioxidant activity in *Melissa officinalis* L. under drought stress condition. *Protoplasma*, 257(4), 1231–1242. <https://doi.org/10.1007/s00709-020-01501-4>
- Ahuja, I., de Vos, R. C. H., Bones, A. M., & Hall, R. D. (2010). Plant molecular stress responses face climate change. In *Trends in Plant Science* (Vol. 15, Issue 12, pp. 664–674). Trends Plant Sci. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.08.002>
- Akbari, M., Katam, R., Husain, R., Farajpour, M., Mazzuca, S., & Mahna, N. (2020). Sodium Chloride Induced Stress Responses of Antioxidative Activities in Leaves and Roots of Pistachio Rootstock. *Biomolecules* 2020, Vol. 10, Page 189, 10(2), 189. <https://doi.org/10.3390/BIOM10020189>
- Alam, P., Balawi, T. H., Altalayan, F. H., Hatamleh, A. A., Ashraf, M., & Ahmad, P. (2021). Silicon attenuates the negative effects of chromium stress in tomato plants by modifying antioxidant enzyme activities, ascorbate–glutathione cycle and glyoxalase system. *Acta Physiologiae Plantarum*, 43(7), 1–17. <https://doi.org/10.1007/s11738-021-03276-4>
- Ali, A., & Alqurainy, F. (2012). Activities of antioxidants in plants under environmental stress. *Citeseer*, 1–50.
- Ali, A. Y. A., Ibrahim, M. E. H., Zhou, G., Nimir, N. E. A., Jiao, X., Zhu, G., Elsiddig, A. M. I., Zhi, W., Chen, X., & Lu, H. (2019). Ameliorative effects of jasmonic acid and humic acid on antioxidant enzymes and salt tolerance of forage sorghum under salinity conditions. *Agronomy Journal*, 111(6), 3099–3108. <https://doi.org/10.2134/agronj2019.05.0347>
- Alonso, R., Elvira, S., Castillo, F. J., & Gimeno, B. S. (2001). Interactive effects of ozone and drought stress on pigments and activities of antioxidative enzymes in *Pinus halepensis*. *Plant, Cell and Environment*, 24(9), 905–916. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00738.x>
- Alqasoumi, S., Al-Sohaibani, M., Al-Howiriny, T., Al-Yahya, M., & Rafatullah, S. (2009). Rocket “*Eruca sativa*”: A salad herb with potential gastric anti-ulcer activity. *World Journal of Gastroenterology*, 15(16), 1958–1965. <https://doi.org/10.3748/wjg.15.1958>
- Alsaeedi, A., El-Ramady, H., Alshaal, T., El-Garawany, M., Elhawat, N., & Al-Otaibi, A. (2019). Silica nanoparticles boost growth and productivity of cucumber under water deficit and salinity stresses by balancing nutrients uptake. *Plant Physiology and Biochemistry*, 139, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.03.008>
- Alscher, R. G. (1989). Biosynthesis and antioxidant function of glutathione in plants. *Physiologia Plantarum*, 77(3), 457–464. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1989.tb05667.x>
- Alscher, R. G. (2002). Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany*, 53(372), 1331–1341. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.372.1331>
- Altaf, M. A., Shahid, R., Ren, M. X., Naz, S., Altaf, M. M., Khan, L. U., Tiwari, R. K., Lal, M. K., Shahid, M. A., Kumar, R., Nawaz, M. A., Jahan, M. S., Jan, B. L., & Ahmad, P. (2022). Melatonin Improves Drought Stress Tolerance of Tomato by Modulation Plant Growth, Root Architecture, Photosynthesis, and Antioxidant Defense System.

Antioxidants, 11(2), 309. <https://doi.org/10.3390/antiox11020309>

- Angelino, D., Dosz, E. B., Sun, J., Hoeflinger, J. L., Van Tassell, M. L., Chen, P., Harnly, J. M., Miller, M. J., & Jeffery, E. H. (2015). Myrosinase-dependent and -independent formation and control of isothiocyanate products of glucosinolate hydrolysis. *Frontiers in Plant Science*, 6(OCTOBER), 831. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00831>
- Anjum, S. A., Xie, X. yu, Wang, L. chang, Saleem, M. F., Man, C., & Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. In *African Journal of Agricultural Research* (Vol. 6, Issue 9, pp. 2026–2032). Academic Journals. <https://doi.org/10.21921/jas.5.3.7>
- Anthony, J. R., Warczak, K. L., & Donohue, T. J. (2005). A transcriptional response to singlet oxygen, a toxic byproduct of photosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(18), 6502–6507. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502225102>
- Anwar Hossain, M., Hoque, M. A., Burritt, D. J., & Fujita, M. (2014). Proline Protects Plants Against Abiotic Oxidative Stress: Biochemical and Molecular Mechanisms. In *Oxidative Damage to Plants: Antioxidant Networks and Signaling* (pp. 477–522). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799963-0.00016-2>
- Apel, K., & Hirt, H. (2004). Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. In *Annual Review of Plant Biology* (Vol. 55, pp. 373–399). Annu Rev Plant Biol. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>
- Arabbi, P. R., Genovese, M. I., & Lajolo, F. M. (2004). Flavonoids in Vegetable Foods Commonly Consumed in Brazil and Estimated Ingestion by the Brazilian Population. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52(5), 1124–1131. <https://doi.org/10.1021/jf0499525>
- Aravind, P., & Prasad, M. N. V. (2003). Zinc alleviates cadmium-induced oxidative stress in *Ceratophyllum demersum* L.: A free floating freshwater macrophyte. *Plant Physiology and Biochemistry*, 41(4), 391–397. [https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(03\)00035-4](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(03)00035-4)
- Arnon, D. I. (1949). Copper Enzymes in Isolated Chloroplasts. Polyphenoloxidase in Beta Vulgaris. *Plant Physiology*, 24(1), 1–15. <https://doi.org/10.1104/pp.24.1.1>
- Asada, K. (1999). The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Biology*, 50, 601–639. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.601>
- Asada, K. (2006). Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. In *Plant Physiology* (Vol. 141, Issue 2, pp. 391–396). Plant Physiol. <https://doi.org/10.1104/pp.106.082040>
- Asada, K., Allen, J., Foyer, C. H., & Matthijs, H. C. P. (2000). The water-water cycle as alternative photon and electron sinks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 355(1402), 1419–1431. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0703>
- Ashraf, M. (2009). Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers. In *Biotechnology Advances* (Vol. 27, Issue 1, pp. 84–93). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2008.09.003>
- Ashraf, M., & Foolad, M. R. (2007). Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*, 59(2), 206–216. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.12.006>
- Ashraf, M., & Harris, P. J. C. (2013). Photosynthesis under stressful environments: An overview. In *Photosynthetica* (Vol. 51, Issue 2, pp. 163–190). Photosynthetica. <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6>
- Ashraf, M., Nawazish, S., & Athar, H. U. R. (2007). Are chlorophyll fluorescence and

photosynthetic capacity potential physiological determinants of drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). *Pakistan Journal of Botany*, 39(4), 1123–1131.

- Ashraf, M., Shahzad, S. M., Imtiaz, M., & Rizwan, M. S. (2018). Salinity effects on nitrogen metabolism in plants—focusing on the activities of nitrogen metabolizing enzymes: A review. In *Journal of Plant Nutrition* (Vol. 41, Issue 8, pp. 1065–1081). Taylor & Francis. <https://doi.org/10.1080/01904167.2018.1431670>
- Ashworth, A., Mitchell, K., Blackwell, J. R., Vanhatalo, A., & Jones, A. M. (2015). High-nitrate vegetable diet increases plasma nitrate and nitrite concentrations and reduces blood pressure in healthy women. *Public Health Nutrition*, 18(14), 2669–2678. <https://doi.org/10.1017/S1368980015000038>
- Aspinall, D., & Paleg, L. (1981). Proline accumulation: physiological aspects. In *Physiology and biochemistry of drought resistance in plants* (pp. 243–259).
- Avato, P., & Argentieri, M. P. (2015). Brassicaceae: a rich source of health improving phytochemicals. In *Phytochemistry Reviews* (Vol. 14, Issue 6, pp. 1019–1033). Springer. <https://doi.org/10.1007/s11101-015-9414-4>
- Avsian-Kretchmer, O., Eshdat, Y., Gueta-Dahan, Y., & Ben-Hayyim, G. (1999). Regulation of stress-induced phospholipid hydroperoxide glutathione peroxidase expression in citrus. *Planta*, 209(4), 469–477. <https://doi.org/10.1007/s004250050750>
- Azarenko, O., Jordan, M. A., & Wilson, L. (2014). Erucin, the major isothiocyanate in Arugula (*Eruca sativa*), inhibits proliferation of MCF7 tumor cells by suppressing microtubule dynamics. *PLoS ONE*, 9(6), e100599. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100599>
- Azevedo, R. A., Alas, R. M., Smith, R. J., & Lea, P. J. (1998). Response of antioxidant enzymes to transfer from elevated carbon dioxide to air and ozone fumigation, in the leaves and roots of wild-type and a catalase-deficient mutant of barley. *Physiologia Plantarum*, 104(2), 280–292. <https://doi.org/10.1034/J.1399-3054.1998.1040217.X>
- Azmat, A., Yasmin, H., Hassan, M. N., Nosheen, A., Naz, R., Sajjad, M., Ilyas, N., & Akhtar, M. N. (2020). Co-application of bio-fertilizer and salicylic acid improves growth, photosynthetic pigments and stress tolerance in wheat under drought stress. *PeerJ*, 8, e9960. <https://doi.org/10.7717/peerj.9960>
- Azpilicueta, C. E., Benavides, M. P., Tomaro, M. L., & Gallego, S. M. (2007). Mechanism of CATA3 induction by cadmium in sunflower leaves. *Plant Physiology and Biochemistry*, 45(8), 589–595. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2007.04.005>
- Baligar, V. C., Fageria, N. K., & He, Z. L. (2001). Nutrient use efficiency in plants. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 32(7–8), 921–950. <https://doi.org/10.1081/CSS-100104098>
- Bandeppa, Paul, S., Aggarwal, C., Manjunatha, B. S., & Rathi, M. S. (2018). Characterization of osmotolerant rhizobacteria for plant growth promoting activities in vitro and during plant-microbe association under osmotic stress. *Indian Journal of Experimental Biology*, 56(8), 582–589.
- Barbieri, G., Bottino, A., Di Stasio, E., Vallone, S., & Maggio, A. (2011). Proline and light as quality enhancers of rocket (*Eruca sativa* Miller) grown under saline conditions. *Scientia Horticulturae*, 128(4), 393–400. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.02.010>
- Bartling, D., Radzio, R., Steiner, U., & Weiler, E. W. (1993). A glutathione S-transferase with glutathione-peroxidase activity from *Arabidopsis thaliana* Molecular cloning and functional characterization. *European Journal of Biochemistry*, 216(2), 579–586. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1993.tb18177.x>
- Bartoli, C. G., Gómez, F., Martínez, D. E., & Guiamet, J. J. (2004). Mitochondria are the main target for oxidative damage in leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of*

Experimental Botany, 55(403), 1663–1669. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh199>

- Basu, S., Roychoudhury, A., Saha, P. P., & Sengupta, D. N. (2010). Differential antioxidative responses of indica rice cultivars to drought stress. *Plant Growth Regulation*, 60(1), 51–59. <https://doi.org/10.1007/s10725-009-9418-4>
- Bates, L. S., Waldren, R. P., & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 39(1), 205–207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
- Batool, T., Ali, S., Seleiman, M. F., Naveed, N. H., Ali, A., Ahmed, K., Abid, M., Rizwan, M., Shahid, M. R., Alotaibi, M., Al-Ashkar, I., & Mubushar, M. (2020). Plant growth promoting rhizobacteria alleviates drought stress in potato in response to suppressive oxidative stress and antioxidant enzymes activities. *Scientific Reports*, 10(1), 1–19. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73489-z>
- Beaver, L., Kuintzle, R., Buchanan, A., Wiley, M., Glasser, S., & Wong, C. P., ... & Ho, E. (2017). Long noncoding RNAs and sulforaphane: a target for chemoprevention and suppression of prostate cancer. *Journal of Nutritional Biochemistry*, 42, 72–83. <https://doi.org/10.1016/j.jnutbio.2017.01.001>
- Bekmirzaev, G., Ouddane, B., Beltrao, J., & Fujii, Y. (2020). The impact of salt concentration on the mineral nutrition of tetragonia tetragonioides. *Agriculture (Switzerland)*, 10(6), 1–10. <https://doi.org/10.3390/agriculture10060238>
- Bell, Luke, "Rocket Science: Phytochemical, Postharvest, Shelf-life & Sensory Attributes Of Rocket Species", University of Reading School of Chemistry, Food and Pharmacy PhD Thesis, Reading 2016, s. 302
- Bell, L., Oruna-Concha, M. J., & Wagstaff, C. (2015). Identification and quantification of glucosinolate and flavonol compounds in rocket salad (*Eruca sativa*, *Eruca vesicaria* and *Diplotaxis tenuifolia*) by LC-MS: Highlighting the potential for improving nutritional value of rocket crops. *Food Chemistry*, 172, 852–861. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.09.116>
- Bell, L., & Wagstaff, C. (2014). Glucosinolates, myrosinase hydrolysis products, and flavonols found in rocket (*eruca sativa* and *diplotaxis tenuifolia*). In *Journal of Agricultural and Food Chemistry* (Vol. 62, Issue 20, pp. 4481–4492). American Chemical Society. <https://doi.org/10.1021/jf501096x>
- Bell, L., & Wagstaff, C. (2019). Rocket science: A review of phytochemical & health-related research in *Eruca* & *Diplotaxis* species. *Food Chemistry: X*, 1, 100002. <https://doi.org/10.1016/J.FOCHX.2018.100002>
- Bell, L., Yahya, H. N., Oloyede, O. O., Methven, L., & Wagstaff, C. (2017). Changes in rocket salad phytochemicals within the commercial supply chain: Glucosinolates, isothiocyanates, amino acids and bacterial load increase significantly after processing. *Food Chemistry*, 221, 521–534. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.11.154>
- Bennett, R. N., Carvalho, R., Mellon, F. A., Eagles, J., & Rosa, E. A. S. (2007). Identification and quantification of glucosinolates in sprouts derived from seeds of wild *Eruca sativa* L. (salad rocket) and *Diplotaxis tenuifolia* L. (wild rocket) from diverse geographical locations. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55(1), 67–74. <https://doi.org/10.1021/jf061997d>
- Bennett, R. N., Mellon, F. A., Botting, N. P., Eagles, J., Rosa, E. A. S., & Williamson, G. (2002). Identification of the major glucosinolate (4-mercaptobutyl glucosinolate) in leaves of *Eruca sativa* L. (salad rocket). *Phytochemistry*, 61(1), 25–30. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(02\)00203-0](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(02)00203-0)
- Bennett, R. N., Rosa, E. A. S., Mellon, F. A., & Kroon, P. A. (2006). Ontogenic profiling of glucosinolates, flavonoids, and other secondary metabolites in *Eruca sativa* (salad

- rocket), *Diplotaxis erucoides* (wall rocket), *Diplotaxis tenuifolia* (wild rocket), and *Bunias orientalis* (Turkish rocket). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 54(11), 4005–4015. <https://doi.org/10.1021/jf052756t>
- Bhardwaj, J., & Yadav, S. K. (2012). Comparative study on biochemical parameters and antioxidant enzymes in a drought tolerant and a sensitive variety of horsegram (*Macrotyloma uniflorum*) under drought stress. *American Journal of Plant Physiology*, 7(1), 17–29. <https://doi.org/10.3923/ajpp.2012.17.29>
- Bhatnagar-Mathur, P., Vadez, V., & Sharma, K. K. (2008). Transgenic approaches for abiotic stress tolerance in plants: Retrospect and prospects. In *Plant Cell Reports* (Vol. 27, Issue 3, pp. 411–424). Plant Cell Rep. <https://doi.org/10.1007/s00299-007-0474-9>
- Bhattacharjee, S. (2005). Reactive oxygen species and oxidative burst: Roles in stress, senescence and signal transduction in plants. In *Current Science* (Vol. 89, Issue 7, pp. 1113–1121).
- Bian, S., & Jiang, Y. (2009). Reactive oxygen species, antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in leaves and roots of Kentucky bluegrass in response to drought stress and recovery. *Scientia Horticulturae*, 120(2), 264–270. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.10.014>
- Björkman, M., Klingen, I., Birch, A. N. E., Bones, A. M., Bruce, T. J. A., Johansen, T. J., Meadow, R., Mølmann, J., Seljåsen, R., Smart, L. E., & Stewart, D. (2011). Phytochemicals of Brassicaceae in plant protection and human health - Influences of climate, environment and agronomic practice. In *Phytochemistry* (Vol. 72, Issue 7, pp. 538–556). Pergamon. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2011.01.014>
- Blum, A. "Drought Stress and Its Impact", PlantStress, [https://plantstress.com/drought/\(01.06.2022\)](https://plantstress.com/drought/(01.06.2022))
- Blumwald, E. (2000). Sodium transport and salt tolerance in plants. In *Current Opinion in Cell Biology* (Vol. 12, Issue 4, pp. 431–434). Elsevier Current Trends. [https://doi.org/10.1016/S0955-0674\(00\)00112-5](https://doi.org/10.1016/S0955-0674(00)00112-5)
- Bones, A. M., & Rossiter, J. T. (2006). The enzymic and chemically induced decomposition of glucosinolates. In *Phytochemistry* (Vol. 67, Issue 11, pp. 1053–1067). Phytochemistry. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2006.02.024>
- Bonnesen, C., Hayes, J. D., & Eggleston, I. M. (2001). Dietary indoles and isothiocyanates that are generated from cruciferous vegetables can both stimulate apoptosis and confer protection against DNA damage in human colon cell lines. *Cancer Research*, 61(16), 6120–6130.
- Borišev, M., Borišev, I., Župunski, M., Arsenov, D., Pajević, S., Čurčić, Ž., Vasin, J., & Djordjevic, A. (2016). Drought impact is alleviated in sugar beets (*Beta vulgaris* L.) by foliar application of fullereneol nanoparticles. *PLoS ONE*, 11(11), e0166248. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166248>
- Boscaiu, M., Lull, C., Llinares, J., Vicente, O., & Boira, H. (2013). Proline as a biochemical marker in relation to the ecology of two halophytic *Juncus* species. *Journal of Plant Ecology*, 6(2), 177–186. <https://doi.org/10.1093/jpe/rts017>
- Bowler, C., Van Montagu, M., & Inzé, D. (1992). Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 43(1), 83–116. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.43.060192.000503>
- Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1–2), 248–254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
- Bradlow, H. L., Michnovicz, J. J., Telang, N. T., & Osborne, M. P. (1991). Effects of dietary

- indole-3-carbinol on estradiol metabolism and spontaneous mammary tumors in mice. *Carcinogenesis*, 12(9), 1571–1574. <https://doi.org/10.1093/carcin/12.9.1571>
- Bray, E. A., Bailey-Serres, J., & Weretilnyk, E. (2000). "Responses to abiotic stress". In: *Biochemistry and molecular biology of plants*. (s. 1158-1203). Rockville: American Society of Plant Physiologists
- Bremner, J. M. (1965). "Total Nitrogen". C. A. Black (ed.) In: *Methods of soil analysis. Part 2: Chemical and microbial properties 9*. (s. 1049-1178). Madison, USA: American Society of Agronomy, Inc.
- Bright, J., Desikan, R., Hancock, J. T., Weir, I. S., & Neill, S. J. (2006). ABA-induced NO generation and stomatal closure in *Arabidopsis* are dependent on H₂O₂ synthesis. *Plant Journal*, 45(1), 113–122. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02615.x>
- Britt, A. B. (1999). Molecular genetics of DNA repair in higher plants. In *Trends in Plant Science* (Vol. 4, Issue 1, pp. 20–25). Elsevier Current Trends. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(98\)01355-7](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01355-7)
- Buskov, S., Hansen, L. B., Olsen, C. E., Sørensen, J. C., Sørensen, H., & Sørensen, S. (2000). Determination of ascorbigens in autolysates of various Brassica species using supercritical chromatography. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 48(7), 2693–2701. <https://doi.org/10.1021/jf000165r>
- Cakmak, I., & Marschner, H. (1992). Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves. *Plant Physiology*, 98(4), 1222–1227. <https://doi.org/10.1104/pp.98.4.1222>
- Cakmak, I., Strbac, D., & Marschner, H. (1993). Activities of hydrogen peroxide-scavenging enzymes in germinating wheat seeds. *Journal of Experimental Botany*, 44(1), 127–132. <https://doi.org/10.1093/jxb/44.1.127>
- Cameron, K. D., Teece, M. A., & Smart, L. B. (2006). Increased accumulation of cuticular wax and expression of lipid transfer protein in response to periodic drying events in leaves of tree tobacco. *Plant Physiology*, 140(1), 176–183. <https://doi.org/10.1104/pp.105.069724>
- Cao, H. X., Sun, C. X., Shao, H. B., & Lei, X. T. (2011). Effects of low temperature and drought on the physiological and growth changes in oil palm seedlings. *African Journal of Biotechnology*, 10(14), 2630–2637. <https://doi.org/10.5897/ajb10.1272>
- Carree, F. H., Eglemeers, P. L. J., & Voermans, W. P. A. R. (2014). Cytoplasmic male sterile *Rucola*. In *Official Gazette of the United States Patent and Trademark Office Patents*.
- Cartea, M. E., Velasco, P., Obregón, S., Padilla, G., & de Haro, A. (2008). Seasonal variation in glucosinolate content in Brassica oleracea crops grown in northwestern Spain. *Phytochemistry*, 69(2), 403–410. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.08.014>
- Cashman, J. R., Xiong, Y., Lin, J., Verhagen, H., Van Poppel, G., Van Bladeren, P. J., Larsen-Su, S., & Williams, D. E. (1999). In vitro and in vivo inhibition of human flavin-containing monooxygenase form 3 (FMO3) in the presence of dietary indoles. *Biochemical Pharmacology*, 58(6), 1047–1055. [https://doi.org/10.1016/S0006-2952\(99\)00166-5](https://doi.org/10.1016/S0006-2952(99)00166-5)
- Cataldi, T. R. I., Rubino, A., Lelario, F., & Bufo, S. A. (2007). Naturally occurring glucosinolates in plant extracts of rocket salad (*Eruca sativa* L.) identified by liquid chromatography coupled with negative ion electrospray ionization and quadrupole ion-trap mass spectrometry. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 21(14), 2374–2388. <https://doi.org/10.1002/rcm.3101>
- Cerny, M. S., Taube, E., & Battaglia, R. (1996). Identification of Bis(4-isothiocyanatobutyl) Disulfide and Its Precursor from Rocket Salad (*Eruca sativa*). *Journal of Agricultural*

- and *Food Chemistry*, 44(12), 3835–3839. <https://doi.org/10.1021/jf960361r>
- Chartzoulakis, K., Noitsakis, B., & Therios, I. (1993). Photosynthesis, plant growth and dry matter distribution in kiwifruit as influenced by water deficits. *Irrigation Science*, 14(1), 1–5. <https://doi.org/10.1007/BF00194999>
- Chatterjee, P., Biswas, S., & Biswas, A. K. (2017). Sodium Chloride Primed Seeds Modulate Glutathione Metabolism in Legume Cultivars under NaCl Stress. *American Journal of Plant Physiology*, 13(1), 8–22. <https://doi.org/10.3923/ajpp.2018.8.22>
- Chaudhary, A., Rampal, G., Sharma, U., Thind, T. S., Singh, B., Vig, A. P., & Arora, S. (2012). Anticancer, antioxidant activities and GC-MS analysis of glucosinolates in two cultivars of broccoli. *Medicinal Chemistry & Drug Discovery*, 2012(2), 30–37.
- Che, Y., Yao, T., Wang, H., Wang, Z., Zhang, H., Sun, G., & Zhang, H. (2022). Potassium ion regulates hormone, Ca²⁺ and H₂O₂ signal transduction and antioxidant activities to improve salt stress resistance in tobacco. *Plant Physiology and Biochemistry*, 186, 40–51. <https://doi.org/10.1016/J.PLAPHY.2022.06.027>
- Chelikani, P., Fita, I., & Loewen, P. C. (2004). Diversity of structures and properties among catalases. *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS* 2004 61:2, 61(2), 192–208. <https://doi.org/10.1007/S00018-003-3206-5>
- Chen, C., & Dickman, M. B. (2005). Proline suppresses apoptosis in the fungal pathogen *Colletotrichum trifolii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(9), 3459–3464. <https://doi.org/10.1073/pnas.0407960102>
- Chen, H., & Jiang, J. G. (2010). Osmotic adjustment and plant adaptation to environmental changes related to drought and salinity. In *Environmental Reviews* (Vol. 18, Issue 1, pp. 309–319). National Research Council of Canada. <https://doi.org/10.1139/A10-014>
- Chen, K. M., Gong, H. J., Chen, G. C., Wang, S. M., & Zhang, C. L. (2004). Gradual drought under field conditions influences the glutathione metabolism, redox balance and energy supply in spring wheat. *Journal of Plant Growth Regulation*, 23(1), 20–28. <https://doi.org/10.1007/s00344-003-0053-4>
- Chen, K., Wu, H. J., Chen, J. F., Cheng, X. F., Jing, X., & Wang, X. Y. (2012). Somatic embryogenesis and mass spectrometric identification of proteins related to somatic embryogenesis in *Eruca sativa*. *Plant Biotechnology Reports*, 6(2), 113–122. <https://doi.org/10.1007/s11816-011-0203-2>
- Chen, Z., & Gallie, D. R. (2005). Increasing tolerance to ozone by elevating foliar ascorbic acid confers greater protection against ozone than increasing avoidance. *Plant Physiology*, 138(3), 1673–1689. <https://doi.org/10.1104/pp.105.062000>
- Chi Lin, C., & Huei Kao, C. (2001). Cell wall peroxidase activity, hydrogen peroxide level and NaCl-inhibited root growth of rice seedlings. *Plant and Soil*, 230, 135–143.
- Chiou, T. J., & Tzeng, W. F. (2000). The roles of glutathione and antioxidant enzymes in menadione-induced oxidative stress. *Toxicology*, 154(1–3), 75–84. [https://doi.org/10.1016/S0300-483X\(00\)00321-8](https://doi.org/10.1016/S0300-483X(00)00321-8)
- Cho, U. H., & Seo, N. H. (2005). Oxidative stress in *Arabidopsis thaliana* exposed to cadmium is due to hydrogen peroxide accumulation. *Plant Science*, 168(1), 113–120. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.07.021>
- Chugh, V., Kaur, N., Grewal, M. S., & Gupta, A. K. (2013). Differential antioxidative response of tolerant and sensitive maize (*zea mays* L.) genotypes to drought stress at reproductive stage. *Indian Journal of Biochemistry and Biophysics*, 50(2), 150–158.
- Chun, J. H., Arasu, M. V., Lim, Y. P., & Kim, S. J. (2013). Variation of major glucosinolates in different varieties and lines of rocket salad. *Horticulture Environment and Biotechnology*, 54(3), 206–213. <https://doi.org/10.1007/s13580-013-0122-y>

- Chutipaijit, S. (2016). Changes in physiological and antioxidant activity of Indica rice seedlings in response to mannitol-induced osmotic stress. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 76(4), 455–462. <https://doi.org/10.4067/S0718-58392016000400009>
- Clarke, D. B. (2010). Glucosinolates, structures and analysis in food. *Analytical Methods*, 2(4), 310–325. <https://doi.org/10.1039/b9ay00280d>
- Clifford, M., & Brown, J. (2005). Dietary Flavonoids and Health — Broadening the Perspective. In *Flavonoids* (pp. 319–370). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420039443.ch6>
- Çoban, Ö., & Göktürk Baydar, N. (2016). Brassinosteroid effects on some physical and biochemical properties and secondary metabolite accumulation in peppermint (*Mentha piperita* L.) under salt stress. *Industrial Crops and Products*, 86, 251–258. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.03.049>
- Cole, R. A. (1976). Isothiocyanates, nitriles and thiocyanates as products of autolysis of glucosinolates in Cruciferae. *Phytochemistry*, 15(5), 759–762. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)94437-6](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)94437-6)
- Conaway, C., Yang, Y., & Chung, F. (2005). Isothiocyanates as Cancer Chemopreventive Agents: Their Biological Activities and Metabolism in Rodents and Humans. *Current Drug Metabolism*, 3(3), 233–255. <https://doi.org/10.2174/1389200023337496>
- Conceição, S. S., Oliveira Neto, C. F. de, Marques, E. C., Barbosa, A. V. C., Galvão, J. R., Oliveira, T. B. de, Okumura, R. S., Martins, J. T. da S., Costa, T. C., & Gomes-Filho, E. (2019). Silicon modulates the activity of antioxidant enzymes and nitrogen compounds in sunflower plants under salt stress. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 65(9), 1237–1247. <https://doi.org/10.1080/03650340.2018.1562272>
- Corpas, F. J., Barroso, J. B., & Del Río, L. A. (2001). Peroxisomes as a source of reactive oxygen species and nitric oxide signal molecules in plant cells. In *Trends in Plant Science* (Vol. 6, Issue 4, pp. 145–150). Trends Plant Sci. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)01898-2](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)01898-2)
- Cox, J. A., & Conran, J. G. (1996). The effect of water stress on the life cycles of *Erodium crinitum* Carolin and *Erodium cicutarium* (L.) L'Hérit. ex Aiton (Geraniaceae). *Austral Ecology*, 21(3), 235–240. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1996.tb00604.x>
- Cramer, G. R. (2006). Sodium-Calcium Interactions Under Salinity Stress. In *Salinity: Environment - Plants - Molecules* (pp. 205–227). Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/0-306-48155-3_10
- CRAMER, G. R., EPSTEIN, E., & LÄUCHLI, A. (1988). Kinetics of Root Elongation of Maize in Response to Short-Term Exposure to NaCl and Elevated Calcium Concentration. *Journal of Experimental Botany*, 39(11), 1513–1522. <https://doi.org/10.1093/jxb/39.11.1513>
- Cruz De Carvalho, M. H. (2008). Drought stress and reactive oxygen species: Production, scavenging and signaling. In *Plant Signaling and Behavior* (Vol. 3, Issue 3, pp. 156–165). <https://doi.org/10.4161/psb.3.3.5536>
- Csiszár, J., Váry, Z., Horváth, E., Gallé, Á., & Tari, I. (2011). Role of glutathione transferases in the improved acclimation to salt stress in salicylic acid-hardened tomato. *Acta Biologica Szegediensis*, 55(1), 67–68.
- D'Anna, F., Miceli, A., & Vetrano, F. (2003). First results of floating system cultivation of *Eruca sativa* L. *Acta Horticulturae*, 609, 361–364. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2003.609.54>
- D'Antuono, L. F., Elementi, S., & Neri, R. (2008). Glucosinolates in *Diplotaxis* and *Eruca*

- leaves: Diversity, taxonomic relations and applied aspects. *Phytochemistry*, 69(1), 187–199. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.06.019>
- Dai, L., Li, J., Harmens, H., Zheng, X., & Zhang, C. (2020). Melatonin enhances drought resistance by regulating leaf stomatal behaviour, root growth and catalase activity in two contrasting rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes. *Plant Physiology and Biochemistry*, 149, 86–95. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.01.039>
- Dalal, M., & Khanna-Chopra, R. (2001). Differential response of antioxidant enzymes in leaves of necrotic wheat hybrids and their parents. *Physiologia plantarum*, 111(3), 297–304. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2001.1110306.x>
- Dalton, T. P., Shertzer, H. G., & Puga, A. (1999). Regulation of gene expression by reactive oxygen. In *Annual Review of Pharmacology and Toxicology* (Vol. 39, pp. 67–101). Annual Reviews 4139 El Camino Way, P.O. Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA. <https://doi.org/10.1146/annurev.pharmtox.39.1.67>
- Danish, S., Zafar-ul-hye, M., Hussain, M., Shaaban, M., Núñez-delgado, A., Hussain, S., & Qayyum, M. F. (2019). Rhizobacteria with ACC-Deaminase Activity Improve Nutrient Uptake, Chlorophyll Contents and Early Seedling Growth of Wheat under PEG- Induced Osmotic Stress. *International Journal of Agriculture and Biology*, 21, 1212–1220. <https://doi.org/10.17957/IJAB/15.1013>
- Das, K., & Roychoudhury, A. (2014). Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. In *Frontiers in Environmental Science* (Vol. 2, Issue DEC, p. 53). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00053>
- Das, P., Manna, I., Biswas, A. K., & Bandyopadhyay, M. (2018). Exogenous silicon alters ascorbate-glutathione cycle in two salt-stressed indica rice cultivars (MTU 1010 and Nonabokra). *Environmental Science and Pollution Research*, 25(26), 26625–26642. <https://doi.org/10.1007/S11356-018-2659-X/FIGURES/7>
- Dat, J., Vandenabeele, S., Vranová, E., Van Montagu, M., Inzé, D., & Van Breusegem, F. (2000). Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. In *Cellular and Molecular Life Sciences* (Vol. 57, Issue 5, pp. 779–795). Springer. <https://doi.org/10.1007/s000180050041>
- Davies, K. (2001). Oxidative Stress, Antioxidant Defenses, and Damage Removal, Repair, and Replacement Systems. *IUBMB Life*, 50(4), 279–289. <https://doi.org/10.1080/713803728>
- Davies, W. J., Kudoyarova, G., & Hartung, W. (2005). Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought. In *Journal of Plant Growth Regulation* (Vol. 24, Issue 4, pp. 285–295). Springer. <https://doi.org/10.1007/s00344-005-0103-1>
- Davletova, S., Rizhsky, L., Liang, H., Shengqiang, Z., Oliver, D. J., Coutu, J., Shulaev, V., Schlauch, K., & Mittler, R. (2005). Cytosolic ascorbate peroxidase 1 is a central component of the reactive oxygen gene network of Arabidopsis. *Plant Cell*, 17(1), 268–281. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.026971>
- Davoine, C., Falletti, O., Douki, T., Iacazio, G., Ennar, N., Montillet, J. L., & Triantaphylidès, C. (2006). Adducts of oxylipin electrophiles to glutathione reflect a 13 specificity of the downstream lipoxygenase pathway in the tobacco hypersensitive response. *Plant Physiology*, 140(4), 1484–1493. <https://doi.org/10.1104/pp.105.074690>
- De Azevedo Neto, A. D., Prisco, J. T., Enéas-Filho, J., Abreu, C. E. B. De, & 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(1), 87–94. <https://doi.org/10.1016/J.ENVEXPBOT.2005.01.008>

- De Pascale, S., Maggio, A., & Barbieri, G. (2005). Soil salinization affects growth, yield and mineral composition of cauliflower and broccoli. *European Journal of Agronomy*, 23(3), 254–264. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2004.11.007>
- De Vega, L., Pérez Fernández, R., Martín Mateo, M. C., Bustamante, J., Bustamante, A., Mendil Herrero, A., & Bustamante Munguira, E. (2003). Study of the activity of glutathione-peroxidase, glutathione-transferase, and glutathione-reductase in renal transplants. *Transplantation Proceedings*, 35(4), 1346–1350. [https://doi.org/10.1016/S0041-1345\(03\)00475-5](https://doi.org/10.1016/S0041-1345(03)00475-5)
- Degl'innocenti, E., Pardossi, A., Tattini, M., & Guidi, L. (2008). Phenolic compounds and antioxidant power in minimally processed salad. *Journal of Food Biochemistry*, 32(5), 642–653. <https://doi.org/10.1111/j.1745-4514.2008.00188.x>
- Deinlein, U., Stephan, A. B., Horie, T., Luo, W., Xu, G., & Schroeder, J. I. (2014). Plant salt-tolerance mechanisms. In *Trends in Plant Science* (Vol. 19, Issue 6, pp. 371–379). Elsevier Current Trends. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.02.001>
- Del Río, L. A. (2002). Reactive oxygen species, antioxidant systems and nitric oxide in peroxisomes. *Journal of Experimental Botany*, 53(372), 1255–1272. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.372.1255>
- Del Río, L. A., Sandalio, L. M., Altomare, D. A., & Zilinskas, B. A. (2003). Mitochondrial and peroxisomal manganese superoxide dismutase: Differential expression during leaf senescence. *Journal of Experimental Botany*, 54(384), 923–933. <https://doi.org/10.1093/jxb/erg091>
- Del Río, L. A., Sandalio, L. M., Corpas, F. J., Palma, J. M., & Barroso, J. B. (2006). Reactive oxygen species and reactive nitrogen species in peroxisomes. Production, scavenging, and role in cell signaling. In *Plant Physiology* (Vol. 141, Issue 2, pp. 330–335). Oxford Academic. <https://doi.org/10.1104/pp.106.078204>
- Delaunay, A., Isnard, A. D., & Toledano, M. B. (2000). H₂O₂ sensing through oxidation of the Yap1 transcription factor. *EMBO Journal*, 19(19), 5157–5166. <https://doi.org/10.1093/emboj/19.19.5157>
- Delledonne, M., Zeier, J., Marocco, A., & Lamb, C. (2001). Signal interactions between nitric oxide and reactive oxygen intermediates in the plant hypersensitive disease resistance response. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(23), 13454–13459. <https://doi.org/10.1073/pnas.231178298>
- Denaxa, N. K., Damvakaris, T., & Roussos, P. A. (2020). Antioxidant defense system in young olive plants against drought stress and mitigation of adverse effects through external application of alleviating products. *Scientia Horticulturae*, 259, 108812. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108812>
- Depège, N., Drevet, J., & Boyer, N. (1998). Molecular cloning and characterization of tomato cDNAs encoding glutathione peroxidase-like proteins. *European Journal of Biochemistry*, 253(2), 445–451. <https://doi.org/10.1046/j.1432-1327.1998.2530445.x>
- Ding, S., Lu, Q., Zhang, Y., Yang, Z., Wen, X., Zhang, L., & Lu, C. (2009). Enhanced sensitivity to oxidative stress in transgenic tobacco plants with decreased glutathione reductase activity leads to a decrease in ascorbate pool and ascorbate redox state. *Plant Molecular Biology*, 69(5), 577–592. <https://doi.org/10.1007/s11103-008-9440-3>
- Dionisio-Sese, M. L., & Tobita, S. (1998). Antioxidant responses of rice seedlings to salinity stress. *Plant Science*, 135(1), 1–9. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(98\)00025-9](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(98)00025-9)
- Dipierro, S., & Borraccino, G. (1991). Dehydroascorbate reductase from potato tubers. *Phytochemistry*, 30(2), 427–429. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(91\)83698-K](https://doi.org/10.1016/0031-9422(91)83698-K)
- Distefano, S., Palma, J. M., McCarthy, I., & Del Río, L. A. (1999). Proteolytic cleavage of

- plant proteins by peroxisomal endoproteases from senescent pea leaves. *Planta*, 209(3), 308–313. <https://doi.org/10.1007/s004250050637>
- Dixon, D. P., Cummins, L., Cole, D. J., & Edwards, R. (1998). Glutathione-mediated detoxification systems in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 1(3), 258–266. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(98\)80114-3](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(98)80114-3)
- Dixon, D. P., Davis, B. G., & Edwards, R. (2002). Functional divergence in the glutathione transferase superfamily in plants: Identification of two classes with putative functions in redox homeostasis in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Biological Chemistry*, 277(34), 30859–30869. <https://doi.org/10.1074/jbc.M202919200>
- Dixon, D. P., Sellars, J. D., & Edwards, R. (2011). The *Arabidopsis* phi class glutathione transferase AtGSTF2: Binding and regulation by biologically active heterocyclic ligands. *Biochemical Journal*, 438(1), 63–70. <https://doi.org/10.1042/BJ20101884>
- Dixon, D. P., Skipsey, M., & Edwards, R. (2010). Roles for glutathione transferases in plant secondary metabolism. In *Phytochemistry* (Vol. 71, Issue 4, pp. 338–350). Pergamon. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.12.012>
- Döll, P. (2009). Vulnerability to the impact of climate change on renewable groundwater resources: A global-scale assessment. *Environmental Research Letters*, 4(3), 035006. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/4/3/035006>
- Drewnowski, A., & Gomez-Carneros, C. (2000). Bitter taste, phytonutrients, and the consumer: A review. In *American Journal of Clinical Nutrition* (Vol. 72, Issue 6, pp. 1424–1435). Am J Clin Nutr. <https://doi.org/10.1093/ajcn/72.6.1424>
- Dröge W. (2002). Free radicals in the physiological control of cell function. *Physiological reviews*, 82(1), 47–95. <https://doi.org/10.1152/physrev.00018.2001>
- Durner, J., & 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 of the United States of America*, 92(24), 11312–11316. <https://doi.org/10.1073/pnas.92.24.11312>
- Dutta, S., Mohanty, S., & Tripathy, B. C. (2009). Role of temperature stress on chloroplast biogenesis and protein import in pea1[OA]. *Plant Physiology*, 150(2), 1050–1061. <https://doi.org/10.1104/pp.109.137265>
- Edwards, E. A., Rawsthorne, S., & Mullineaux, P. M. (1990). Subcellular distribution of multiple forms of glutathione reductase in leaves of pea (*Pisum sativum* L.). *Planta*, 180(2), 278–284. <https://doi.org/10.1007/BF00194008>
- Edwards, R., Del Buono, D., Fordham, M., Skipsey, M., Brazier, M., Dixon, D. P., & Cummins, I. (2005). Differential induction of glutathione transferases and glucosyltransferases in wheat, maize and *Arabidopsis thaliana* by herbicide safeners. *Zeitschrift Fur Naturforschung - Section C Journal of Biosciences*, 60(3–4), 307–316. <https://doi.org/10.1515/znc-2005-3-416>
- Edwards, R., Dixon, D. P., & Walbot, V. (2000). Plant glutathione S-transferases: Enzymes with multiple functions in sickness and in health. In *Trends in Plant Science* (Vol. 5, Issue 5, pp. 193–198). Elsevier Current Trends. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01601-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01601-0)
- Egea-Gilabert, C., Fernández, J. A., Migliaro, D., Martínez-Sánchez, J. J., & Vicente, M. J. (2009). Genetic variability in wild vs. cultivated *Eruca vesicaria* populations as assessed by morphological, agronomical and molecular analyses. *Scientia Horticulturae*, 121(3), 260–266. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2009.02.020>
- Elansary, H. O., & Yessoufou, K. (2015). Growth regulators and mowing heights enhance the morphological and physiological performance of Seaspray turfgrass during drought

- conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*, 37(11), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1986-5>
- Elbasan, F., Ozfidan-Konakci, C., Yildiztugay, E., & Kucukoduk, M. (2020). Rare-earth element scandium improves stomatal regulation and enhances salt and drought stress tolerance by up-regulating antioxidant responses of *Oryza sativa*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 152, 157–169. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.04.040>
- ElSayed, A. I., Rafudeen, M. S., Gomaa, A. M., & Hasanuzzaman, M. (2021). Exogenous melatonin enhances the reactive oxygen species metabolism, antioxidant defense-related gene expression, and photosynthetic capacity of *Phaseolus vulgaris* L. to confer salt stress tolerance. *Physiologia Plantarum*, 173(4), 1369–1381. <https://doi.org/10.1111/ppl.13372>
- Eltayeb, A. E., Kawano, N., Badawi, G. H., Kaminaka, H., Sanekata, T., Morishima, I., Shibahara, T., Inanaga, S., & Tanaka, K. (2006). Enhanced tolerance to ozone and drought stresses in transgenic tobacco overexpressing dehydroascorbate reductase in cytosol. *Physiologia Plantarum*, 127(1), 57–65. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00624.x>
- Eltayeb, A. E., Kawano, N., Badawi, G. H., Kaminaka, H., Sanekata, T., Shibahara, T., Inanaga, S., & Tanaka, K. (2007). Overexpression of monodehydroascorbate reductase in transgenic tobacco confers enhanced tolerance to ozone, salt and polyethylene glycol stresses. *Planta*, 225(5), 1255–1264. <https://doi.org/10.1007/s00425-006-0417-7>
- Ercal, N., Gurer Orhan, H., & Aykin Burns, N. (2005). Toxic Metals and Oxidative Stress Part I: Mechanisms Involved in Metal induced Oxidative Damage. *Current Topics in Medicinal Chemistry*, 1(6), 529–539. <https://doi.org/10.2174/1568026013394831>
- Eschmann-Grupe, G., Hurka, H., & Neuffer, B. (2003). Species relationships within *Diplotaxis* (Brassicaceae) and the phylogenetic origin of *D. muralis*. *Plant Systematics and Evolution*, 243(1–2), 13–29. <https://doi.org/10.1007/s00606-003-0047-5>
- Esfandiari, E., Shekari, F., Shekari, F., & Esfandiari, M. (2007). The effect of salt stress on antioxidant enzymes' activity and lipid peroxidation on the wheat seedling. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 35(1), 48–56. <https://doi.org/10.15835/nbha351251>
- Evelin, H., Kapoor, R., & Giri, B. (2009). Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: A review. In *Annals of Botany* (Vol. 104, Issue 7, pp. 1263–1280). Oxford Academic. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp251>
- Eyidogan, F., & Öz, M. T. (2007). Effect of salinity on antioxidant responses of chickpea seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 29(5), 485–493. <https://doi.org/10.1007/s11738-007-0059-9>
- Fahey, J. W., Zalcmann, A. T., & Talalay, P. (2001). The chemical diversity and distribution of glucosinolates and isothiocyanates among plants. In *Phytochemistry* (Vol. 56, Issue 1, pp. 5–51). Pergamon. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)00316-2](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)00316-2)
- Falkenmark, M. (2013). Growing water scarcity in agriculture: Future challenge to global water security. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 371(2002). <https://doi.org/10.1098/rsta.2012.0410>
- Fang, Y., & Xiong, L. (2015). General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. In *Cellular and Molecular Life Sciences* (Vol. 72, Issue 4, pp. 673–689). Springer. <https://doi.org/10.1007/s00018-014-1767-0>
- Farmer, E. E., & Mueller, M. J. (2013). ROS-mediated lipid peroxidation and RES-activated signaling. In *Annual Review of Plant Biology* (Vol. 64, pp. 429–450). Annu Rev Plant Biol. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120132>

- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. In *Agronomy for Sustainable Development* (Vol. 29, Issue 1, pp. 185–212). Springer. <https://doi.org/10.1051/agro:2008021>
- Fechner, J., Kaufmann, M., Herz, C., Eisenschmidt, D., Lamy, E., Kroh, L. W., & Hanschen, F. S. (2018). The major glucosinolate hydrolysis product in rocket (*Eruca sativa* L.), sativin, is 1,3-thiazepane-2-thione: Elucidation of structure, bioactivity, and stability compared to other rocket isothiocyanates. *Food Chemistry*, *261*, 57–65. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2018.04.023>
- Fei, X., Li, J., Kong, L., Hu, H., Tian, J., Liu, Y., & Wei, A. (2020). miRNAs and their target genes regulate the antioxidant system of *Zanthoxylum bungeanum* under drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, *150*, 196–203. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.01.040>
- Feierabend, J., & Engel, S. (1986). Photoinactivation of catalase in vitro and in leaves. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, *251*(2), 567–576. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(86\)90365-6](https://doi.org/10.1016/0003-9861(86)90365-6)
- Ferrie, A. M. R., & Caswell, K. L. (2016). Applications of Doubled Haploidy for Improving Industrial Oilseeds. In *Industrial Oil Crops* (pp. 359–378). AOCS Press. <https://doi.org/10.1016/B978-1-893997-98-1.00013-0>
- Flexas, J., Bota, J., Galmés, J., Medrano, H., & Ribas-Carbó, M. (2006). Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: Responses of photosynthesis and respiration to water stress. In *Physiologia Plantarum* (Vol. 127, Issue 3, pp. 343–352). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00621.x>
- Flors, C., & Nonell, S. (2006). Light and singlet oxygen in plant defense against pathogens: Phototoxic phenalenone phytoalexins. *Accounts of Chemical Research*, *39*(5), 293–300. <https://doi.org/10.1021/ar0402863>
- Flowers, T. J., Troke, P. F., & Yeo, A. R. (1977). The Mechanism of Salt Tolerance in Halophytes. *Annual Review of Plant Physiology*, *28*(1), 89–121. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.28.060177.000513>
- Foo, H. L., Grønning, L. M., Goodenough, L., Bones, A. M., Danielsen, B. E., Whiting, D. A., & Rossiter, J. T. (2000). Purification and characterisation of epithiospecifier protein from *Brassica napus*: Enzymic intramolecular sulphur addition within alkenyl thiohydroximates derived from alkenyl glucosinolate hydrolysis. *FEBS Letters*, *468*(2–3), 243–246. [https://doi.org/10.1016/S0014-5793\(00\)01176-5](https://doi.org/10.1016/S0014-5793(00)01176-5)
- Foreman, J., Demidchik, V., Bothwell, J. H. F., Mylona, P., Miedema, H., Angel Torres, M., Linstead, P., Costa, S., Brownlee, C., Jones, J. D. G., Davies, J. M., & Dolan, L. (2003). Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth. *Nature*, *422*(6930), 442–446. <https://doi.org/10.1038/nature01485>
- Foyer, C. H., Lopez-Delgado, H., Dat, J. F., & Scott, I. M. (1997). Hydrogen peroxide- and glutathione-associated mechanisms of acclimatory stress tolerance and signalling. *Physiologia Plantarum*, *100*(2), 241–254. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1997.tb04780.x>
- Foyer, C. H., & Noctor, G. (2003). Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. In *Physiologia Plantarum* (Vol. 119, Issue 3, pp. 355–364). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2003.00223.x>
- Foyer, C. H., & Noctor, G. (2005). Oxidant and antioxidant signalling in plants: A re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. In *Plant, Cell and Environment* (Vol. 28, Issue 8, pp. 1056–1071). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01327.x>

- Franzoni, G., Cocetta, G., Trivellini, A., & Ferrante, A. (2020). Transcriptional regulation in rocket leaves as affected by salinity. *Plants*, 9(1), 20. <https://doi.org/10.3390/plants9010020>
- Fricke, W., Akhiyarova, G., Veselov, D., & Kudoyarova, G. (2004). Rapid and tissue-specific changes in ABA and in growth rate in response to salinity in barley leaves. *Journal of Experimental Botany*, 55(399), 1115–1123. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh117>
- Fridavich, I. (1995). Superoxide radical and superoxide dismutases. In *Annual Review of Biochemistry* (Vol. 64, pp. 97–112). Annual Reviews 4139 El Camino Way, P.O. Box 10139, Palo Alto, CA 94303-0139, USA. <https://doi.org/10.1146/annurev.bi.64.070195.000525>
- Frova, C. (2003). The plant glutathione transferase gene family: Genomic structure, functions, expression and evolution. In *Physiologia Plantarum* (Vol. 119, Issue 4, pp. 469–479). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1046/j.1399-3054.2003.00183.x>
- Frugoli, J. A., Zhong, H. H., Nuccio, M. L., McCourt, P., McPeck, M. A., Thomas, T. L., & McClung, C. R. (1996). Catalase is encoded by a multigene family in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Plant Physiology*, 112(1), 327–336. <https://doi.org/10.1104/pp.112.1.327>
- Fuentes, E., Alarcón, M., Fuentes, M., Carrasco, G., & Palomo, I. (2014). A Novel Role of *Eruca sativa* Mill. (rocket) extract: Antiplatelet (NF-κB Inhibition) and antithrombotic activities. *Nutrients*, 6(12), 5839–5852. <https://doi.org/10.3390/nu6125839>
- Galano, A., Vargas, R., & Martínez, A. (2010). Carotenoids can act as antioxidants by oxidizing the superoxide radical anion. *Physical Chemistry Chemical Physics*, 12(1), 193–200. <https://doi.org/10.1039/b917636e>
- Gao, S., Wang, Y., Yu, S., Huang, Y., Liu, H., Chen, W., & He, X. (2020). Effects of drought stress on growth, physiology and secondary metabolites of Two *Adonis* species in Northeast China. *Scientia Horticulturae*, 259, 108795. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108795>
- García-Caparrós, P., Romero, M. J., Llanderal, A., Cermeño, P., Lao, M. T., & Segura, M. L. (2019). Effects of drought stress on biomass, essential oil content, nutritional parameters, and costs of production in six Lamiaceae species. *Water (Switzerland)*, 11(3), 573. <https://doi.org/10.3390/w11030573>
- Garg, G., & Sharma, V. (2014). *Eruca sativa* (L.): Botanical description, crop improvement, and medicinal properties. *Journal of Herbs, Spices and Medicinal Plants*, 20(2), 171–182. <https://doi.org/10.1080/10496475.2013.848254>
- Garg, N., & Manchanda, G. (2009). ROS generation in plants: Boon or bane? *Plant Biosystems*, 143(1), 81–96. <https://doi.org/10.1080/11263500802633626>
- Gargallo-Garriga, A., Sardans, J., Pérez-Trujillo, M., Rivas-Ubach, A., Oravec, M., Vecerova, K., Urban, O., Jentsch, A., Kreyling, J., Beierkuhnlein, C., Parella, T., & Peñuelas, J. (2014). Opposite metabolic responses of shoots and roots to drought. *Scientific Reports*, 4(1), 1–7. <https://doi.org/10.1038/srep06829>
- Garthwaite, A. J., Von Bothmer, R., & Colmer, T. D. (2005). Salt tolerance in wild *Hordeum* species is associated with restricted entry of Na⁺ and Cl⁻ into the shoots. *Journal of Experimental Botany*, 56(419), 2365–2378. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri229>
- George, E., Horst, W. J., & Neumann, E. (2011). Adaptation of Plants to Adverse Chemical Soil Conditions. In *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants: Third Edition* (pp. 409–472). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384905-2.00017-0>
- Ghezzi, P., & Bonetto, V. (2003). Redox proteomics: Identification of oxidatively modified proteins. *Proteomics*, 3(7), 1145–1153. <https://doi.org/10.1002/pmic.200300435>

- Ghisla, S., & Massey, V. (1989). Mechanisms of flavoprotein-catalyzed reactions. In *EJB Reviews 1989* (pp. 29–45). Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-75189-9_3
- Gholamin, R., & Khayatnezhad, M. (2020). Study of Bread Wheat Genotype Physiological and Biochemical Responses to Drought Stress. *HELIX*, 10(5), 87–92. <https://doi.org/10.29042/2020-10-5-87-92>
- Ghorbani, A., Razavi, S. M., Omran, V. O. G., & Pirdashti, H. (2018). Piriformospora indica Alleviates Salinity by Boosting Redox Poise and Antioxidative Potential of Tomato. *Russian Journal of Plant Physiology*, 65(6), 898–907. <https://doi.org/10.1134/S1021443718060079>
- Gill, S. S., & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. In *Plant Physiology and Biochemistry* (Vol. 48, Issue 12, pp. 909–930). Elsevier Masson. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>
- Glenn, E. P., & Brown, J. J. (1998). Effects of soil salt levels on the growth and water use efficiency of *Atriplex canescens* (Chenopodiaceae) varieties in drying soil. *American Journal of Botany*, 85(1), 10–16. <https://doi.org/10.2307/2446548>
- Gogna, M., & Bhatla, S. C. (2019). Biochemical mechanisms regulating salt tolerance in sunflower. In *Plant Signaling and Behavior* (Vol. 14, Issue 12). Taylor & Francis. <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1670597>
- Gomez-Campo, C. (2003). Morphological characterisation of *Eruca vesicaria* (Cruciferae) germplasm. *Bocconea*, 16(2), 615–624.
- Gómez, D. A., & Carpena, R. O. (2014). Effect of 1-naphthaleneacetic acid on organic acid exudation by the roots of white lupin plants grown under phosphorus-deficient conditions. *Journal of Plant Physiology*, 171(15), 1354–1361. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.05.008>
- Gong, B., Wen, D., VandenLangenberg, K., Wei, M., Yang, F., Shi, Q., & Wang, X. (2013). Comparative effects of NaCl and NaHCO₃ stress on photosynthetic parameters, nutrient metabolism, and the antioxidant system in tomato leaves. *Scientia Horticulturae*, 157, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.03.032>
- Gong, H. J., Chen, K. M., Zhao, Z. G., Chen, G. C., & Zhou, W. J. (2008). Effects of silicon on defense of wheat against oxidative stress under drought at different developmental stages. *Biologia Plantarum*, 52(3), 592–596. <https://doi.org/10.1007/s10535-008-0118-0>
- Gong, H. J., Randall, D. P., & Flowers, T. J. (2006). Silicon deposition in the root reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings by reducing bypass flow. *Plant, Cell and Environment*, 29(10), 1970–1979. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01572.x>
- Gong, H., Zhu, X., Chen, K., Wang, S., & Zhang, C. (2005). Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. *Plant Science*, 169(2), 313–321. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.02.023>
- Gong, X., Chao, L., Zhou, M., Hong, M., Luo, L., Wang, L., Ying, W., Cai, J., Songjie, G., & Hong, F. (2011). Oxidative damages of maize seedlings caused by exposure to a combination of potassium deficiency and salt stress. *Plant and Soil*, 340(1), 443–452. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0616-7>
- Grace, J., & Levitt, J. (1982). Responses of Plants to Environmental Stresses. Volume II. Water, Radiation, Salt, and other Stresses. *The Journal of Ecology*, 70(2), 696. <https://doi.org/10.2307/2259945>
- Grant, J. J., & Loake, G. J. (2000). Role of reactive oxygen intermediates and cognate redox

- signaling in disease resistance. In *Plant Physiology* (Vol. 124, Issue 1, pp. 21–29). Oxford Academic. <https://doi.org/10.1104/pp.124.1.21>
- Gratão, P. L., Polle, A., Lea, P. J., & Azevedo, R. A. (2005). Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier. In *Functional Plant Biology* (Vol. 32, Issue 6, pp. 481–494). <https://doi.org/10.1071/FP05016>
- Grattan, S. R., & Grieve, C. M. (1998). Salinity-mineral nutrient relations in horticultural crops. In *Scientia Horticulturae* (Vol. 78, Issues 1–4, pp. 127–157). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(98\)00192-7](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(98)00192-7)
- Greenway, H., & Munns, R. (1980). Mechanisms of Salt Tolerance in Nonhalophytes. *Annual Review of Plant Physiology*, 31(1), 149–190. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.31.060180.001053>
- Grieve, C., & Grattan, S. (1999). Mineral Nutrient Acquisition and Response by Plants Grown in Saline Environments. In *Handbook of plant and crop stress* (2nd ed., pp. 203–229). <https://doi.org/10.1201/9780824746728.ch9>
- Guan, Z. Y., Su, Y. J., Teng, N. J., Chen, S. M., Sun, H. N., Li, C. L., & Chen, F. Di. (2013). Morphological, physiological, and structural responses of two species of artemisia to NaCl stress. *The Scientific World Journal*, 2013. <https://doi.org/10.1155/2013/309808>
- Guijarro-Real, C., Navarro, A., Esposito, S., Festa, G., Macellaro, R., Di Cesare, C., Fita, A., Rodríguez-Burruezo, A., Cardi, T., Prohens, J., & Tripodi, P. (2020). Large scale phenotyping and molecular analysis in a germplasm collection of rocket salad (*Eruca vesicaria*) reveal a differentiation of the gene pool by geographical origin. *Euphytica*, 216(3), 1–20. <https://doi.org/10.1007/s10681-020-02586-x>
- Gunes, A., Pilbeam, D. J., Inal, A., Bagci, E. G., & Coban, S. (2007). Influence of silicon on antioxidant mechanisms and lipid peroxidation in chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivars under drought stress. *Journal of Plant Interactions*, 2(2), 105–113. <https://doi.org/10.1080/17429140701529399>
- Guo, Y. Y., Yu, H. Y., Yang, M. M., Kong, D. S., & Zhang, Y. J. (2018). Effect of Drought Stress on Lipid Peroxidation, Osmotic Adjustment and Antioxidant Enzyme Activity of Leaves and Roots of *Lycium ruthenicum* Murr. Seedling. *Russian Journal of Plant Physiology*, 65(2), 244–250. <https://doi.org/10.1134/S1021443718020127>
- H. Abbaspour. (2012). Influence of salt stress on growth, pigments, soluble sugars and ion accumulation in three pistachio cultivars. *Journal of Medicinal Plants Research*, 6(12), 2468–2473. <https://doi.org/10.5897/jmpr11.1710>
- Habig, W. H., Pabst, M. J., & Jakoby, W. B. (1974). Glutathione S transferases. The first enzymatic step in mercapturic acid formation. *Journal of Biological Chemistry*, 249(22), 7130–7139.
- Haddidi, I., Duc, N. H., Tonk, S., Rápó, E., & Posta, K. (2020). Defense enzymes in mycorrhizal tomato plants exposed to combined drought and heat stresses. *Agronomy*, 10(11), 1657. <https://doi.org/10.3390/agronomy10111657>
- Halkier, B. A., & Gershenzon, J. (2006). Biology and biochemistry of glucosinolates. In *Annual Review of Plant Biology* (Vol. 57, pp. 303–333). Annu Rev Plant Biol. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105228>
- Hall, M., Jobling, J., & Rogers, G. (2012). Some perspectives on rocket as a vegetable crop: A review. *Vegetable Crops Research Bulletin*, 76(1), 21–41. <https://doi.org/10.2478/v10032-012-0002-5>
- Hall, M. K. D., Jobling, J. J., & Rogers, G. S. (2012). Factors Affecting Growth of Perennial Wall Rocket and Annual Garden Rocket. *International Journal of Vegetable Science*, 18(4), 393–411. <https://doi.org/10.1080/19315260.2012.660565>

- Hall, M. K. D., Jobling, J. J., & Rogers, G. S. (2015a). Effect of Nitrogen Supply and Storage Temperature on Vitamin C in Two Species of Baby Leaf Rocket, and the Potential of These Crops for a Nutrient Claim in Australia. *Journal of Plant Nutrition*, 38(2), 246–259. <https://doi.org/10.1080/01904167.2013.873465>
- Hall, M. K. D., Jobling, J. J., & Rogers, G. S. (2015b). Fundamental Differences between Perennial Wall Rocket and Annual Garden Rocket Influence the Commercial Year-Round Supply of These Crops. *Journal of Agricultural Science*, 7(3), p1. <https://doi.org/10.5539/jas.v7n3p1>
- Halliwell, B. (2006). Reactive species and antioxidants. Redox biology is a fundamental theme of aerobic life. In *Plant Physiology* (Vol. 141, Issue 2, pp. 312–322). Oxford Academic. <https://doi.org/10.1104/pp.106.077073>
- Hancock, J., Desikan, R., Harrison, J., Bright, J., Hooley, R., & Neill, S. (2006). Doing the unexpected: Proteins involved in hydrogen peroxide perception. *Journal of Experimental Botany*, 57(8), 1711–1718. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj180>
- Hanlon, N., Coldham, N., Sauer, M. J., & Ioannides, C. (2009). Modulation of rat pulmonary carcinogen-metabolising enzyme systems by the isothiocyanates erucin and sulforaphane. *Chemico-Biological Interactions*, 177(2), 115–120. <https://doi.org/10.1016/j.cbi.2008.08.015>
- Harborne, J. B., & Williams, C. A. (2000). Advances in flavonoid research since 1992. In *Phytochemistry* (Vol. 55, Issue 6, pp. 481–504). Phytochemistry. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)00235-1](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)00235-1)
- Harinasut, P., Poonsopa, D., & Roengmongkol, K. (2003). Salinity Effects on Antioxidant Enzymes in Mulberry Cultivar. *Scienceasia.Org*, 29, 109–113.
- Hassan, A. M., Saber, N. E., Ali, A. S., & El-Hosary, E. G. (2018). Interactive effect between sulfate and selenate on glutathione pool in garden rocket (*Eruca sativa* L.) leaves. *Journal of Plant Nutrition*, 41(14), 1834–1841. <https://doi.org/10.1080/01904167.2018.1462384>
- Hatz, S., Lambert, J. D. C., & Ogilby, P. R. (2007). Measuring the lifetime of singlet oxygen in a single cell: Addressing the issue of cell viability. *Photochemical and Photobiological Sciences*, 6(10), 1106–1116. <https://doi.org/10.1039/b707313e>
- Hayat, S., Hayat, Q., Alyemeni, M. N., Wani, A. S., Pichtel, J., & Ahmad, A. (2012). Role of proline under changing environments: A review. In *Plant Signaling and Behavior* (Vol. 7, Issue 11). Taylor & Francis. <https://doi.org/10.4161/psb.21949>
- Hayes, J. D., Flanagan, J. U., & Jowsey, I. R. (2005). Glutathione transferases. In *Annual Review of Pharmacology and Toxicology* (Vol. 45, pp. 51–88). Annual Reviews. <https://doi.org/10.1146/annurev.pharmtox.45.120403.095857>
- Hayes, J. D., Kelleher, M. O., & Eggleston, I. M. (2008). The cancer chemopreventive actions of phytochemicals derived from glucosinolates. In *European Journal of Nutrition* (Vol. 47, Issue SUPPL. 2, pp. 73–88). Springer. <https://doi.org/10.1007/s00394-008-2009-8>
- Heaney, R. K., & Fenwick, G. R. (1980). The analysis of glucosinolates in Brassica species using gas chromatography. Direct determination of the thiocyanate ion precursors, glucobrassicin and neoglucobrassicin. In *Journal of the Science of Food and Agriculture* (Vol. 31, Issue 6, pp. 593–599). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2740310612>
- Heath, R. L., & Packer, L. (1968). Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 125(1), 189–198. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(68\)90654-1](https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1)
- Heimler, D., Isolani, L., Vignolini, P., Tombelli, S., & Romani, A. (2007). Polyphenol content and antioxidative activity in some species of freshly consumed salads. *Journal of*

- Hernández, I., Chacón, O., Rodríguez, R., Portieles, R., López, Y., Pujol, M., & Borrás-Hidalgo, O. (2009). Black shank resistant tobacco by silencing of glutathione S-transferase. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 387(2), 300–304. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2009.07.003>
- Hernández, J. A., & Almansa, M. S. (2002). Short-term effects of salt stress on antioxidant systems and leaf water relations of pea leaves. *Physiologia Plantarum*, 115(2), 251–257. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2002.1150211.x>
- Hernández, J. A., Campillo, A., Jiménez, A., Alarcón, J. J., & Sevilla, F. (1999). Response of antioxidant systems and leaf water relations to NaCl stress in pea plants. *New Phytologist*, 141(2), 241–251. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00341.x>
- Hernández, J. A., Jiménez, A., Mullineaux, P., & Sevilla, F. (2000). Tolerance of pea (*Pisum sativum* L.) to long-term salt stress is associated with induction of antioxidant defences. In *Plant, Cell and Environment* (Vol. 23, Issue 8, pp. 853–862). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00602.x>
- Herr, I., & Büchler, M. W. (2010). Dietary constituents of broccoli and other cruciferous vegetables: Implications for prevention and therapy of cancer. In *Cancer Treatment Reviews* (Vol. 36, Issue 5, pp. 377–383). *Cancer Treat Rev.* <https://doi.org/10.1016/j.ctrv.2010.01.002>
- Hessini, K., Martínez, J. P., Gandour, M., Albouchi, A., Soltani, A., & Abdelly, C. (2009). Effect of water stress on growth, osmotic adjustment, cell wall elasticity and water-use efficiency in *Spartina alterniflora*. *Environmental and Experimental Botany*, 67(2), 312–319. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.06.010>
- Higdon, J. V., Delage, B., Williams, D. E., & Dashwood, R. H. (2007). Cruciferous vegetables and human cancer risk: epidemiologic evidence and mechanistic basis. In *Pharmacological Research* (Vol. 55, Issue 3, pp. 224–236). <https://doi.org/10.1016/j.phrs.2007.01.009>
- Hillel, D. (2000). Salinity Management for Sustainable Irrigation. In *Salinity Management for Sustainable Irrigation*. The World Bank. <https://doi.org/10.1596/0-8213-4773-x>
- Hmidi, D., Abdelly, C., Athar, H. ur R., Ashraf, M., & Messedi, D. (2018). Effect of salinity on osmotic adjustment, proline accumulation and possible role of ornithine- δ -aminotransferase in proline biosynthesis in *Cakile maritima*. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 24(6), 1017–1033. <https://doi.org/10.1007/s12298-018-0601-9>
- Hojati, M., Modarres-Sanavy, S. A. M., Karimi, M., & Ghanati, F. (2011). Responses of growth and antioxidant systems in *Carthamus tinctorius* L. under water deficit stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33(1), 105–112. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0521-y>
- Holst, B., & Williamson, G. (2004). A critical review of the bioavailability of glucosinolates and related compounds. In *Natural Product Reports* (Vol. 21, Issue 3, pp. 425–447). <https://doi.org/10.1039/b204039p>
- Hossain, M. A., & Asada, K. (1984). Purification of dehydroascorbate reductase from spinach and its characterization as a thiol enzyme. *Plant and Cell Physiology*, 25(1), 85–92. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076700>
- Hossain, M. Z., Hossain, M. D., & Fujita, M. (2006). Induction of pumpkin glutathione S-transferases by different stresses and its possible mechanisms. *Biologia Plantarum*, 50(2), 210–218. <https://doi.org/10.1007/s10535-006-0009-1>
- Hou, X., Xie, K., Yao, J., Qi, Z., & Xiong, L. (2009). A homolog of human ski-interacting protein in rice positively regulates cell viability and stress tolerance. *Proceedings of the*

- National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(15), 6410–6415. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901940106>
- Hrcirik, K., Valusek, J., & Velisek, J. (2001). Investigation of ascorbigen as a breakdown product of glucobrassicin autolysis in Brassica vegetables. *European Food Research and Technology*, 212(5), 576–581. <https://doi.org/10.1007/s002170100291>
- Hsu, S. Y., & Kao, C. H. (2003). The protective effect of free radical scavengers and metal chelators on polyethylene glycol-treated rice leaves. *Biologia Plantarum*, 46(4), 617–619. <https://doi.org/10.1023/A:1024888217021>
- Hu, H., & Xiong, L. (2014). Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops. In *Annual Review of Plant Biology* (Vol. 65, pp. 715–741). Annual Reviews. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040000>
- Hu, Y., & Schmidhalter, U. (2001). Effects of salinity and macronutrient levels on micronutrients in wheat. *Journal of Plant Nutrition*, 24(2), 273–281. <https://doi.org/10.1081/PLN-100001387>
- Hu, Y., & Schmidhalter, U. (2005). Drought and salinity: A comparison of their effects on mineral nutrition of plants. In *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* (Vol. 168, Issue 4, pp. 541–549). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/jpln.200420516>
- Huang, B., Chen, Y. E., Zhao, Y. Q., Ding, C. B., Liao, J. Q., Hu, C., Zhou, L. J., Zhang, Z. W., Yuan, S., & Yuan, M. (2019). Exogenous melatonin alleviates oxidative damages and protects photosystem ii in maize seedlings under drought stress. *Frontiers in Plant Science*, 10, 677. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00677>
- Husebye, H., Chadchawan, S., Winge, P., Thangstad, O. P., & Bones, A. M. (2002). Guard cell- and phloem idioblast-specific expression of thioglucoside glucohydrolase 1 (myrosinase) in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 128(4), 1180–1188. <https://doi.org/10.1104/pp.010925>
- Hussain, S., Khalid, M. F., Saqib, M., Ahmad, S., Zafar, W., Rao, M. J., Morillon, R., & Anjum, M. A. (2018). Drought tolerance in citrus rootstocks is associated with better antioxidant defense mechanism. *Acta Physiologiae Plantarum*, 40(8), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s11738-018-2710-z>
- Hussein, H.-A. A., & Alshammari, S. O. (2022). Cysteine mitigates the effect of NaCl salt toxicity in flax (*Linum usitatissimum* L) plants by modulating antioxidant systems. *Scientific Reports* 2022 12:1, 12(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-14689-7>
- CBI, *The European Market Potential for Fresh Herbs Report*, 2019, <https://www.cbi.eu/market-information/fresh-fruit-vegetables/fresh-herbs/market-potential> (02.10.2019)
- Ighodaro, O. M., & Akinloye, O. A. (2018). First line defence antioxidants-superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and glutathione peroxidase (GPX): Their fundamental role in the entire antioxidant defence grid. *Alexandria Journal of Medicine*, 54(4), 287–293. <https://doi.org/10.1016/j.ajme.2017.09.001>
- Iori, R., Bernardi, R., Gueyrard, D., Rollin, P., & Palmieri, S. (1999). Formation of glucoraphanin by chemoselective oxidation of natural glucoerucin: A chemoenzymatic route to sulforaphane. *Bioorganic and Medicinal Chemistry Letters*, 9(7), 1047–1048. [https://doi.org/10.1016/S0960-894X\(99\)00136-5](https://doi.org/10.1016/S0960-894X(99)00136-5)
- Iqbal, N., Ashraf, M. Y., Javed, F., Martinez, V., & Ahmad, K. (2006). Nitrate reduction and nutrient accumulation in wheat grown in soil salinized with four different salts. *Journal of Plant Nutrition*, 29(3), 409–421. <https://doi.org/10.1080/01904160500524852>
- Ishida, M., Hara, M., Fukino, N., Kakizaki, T., & Morimitsu, Y. (2014). Glucosinolate metabolism, functionality and breeding for the improvement of brassicaceae vegetables.

- In *Breeding Science* (Vol. 64, Issue 1, pp. 48–59). Japanese Society of Breeding. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.64.48>
- Islam, M. A., Du, H., Ning, J., Ye, H., & Xiong, L. (2009). Characterization of Glossy1-homologous genes in rice involved in leaf wax accumulation and drought resistance. *Plant Molecular Biology*, 70(4), 443–456. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9483-0>
- Izzo, R., Navari-Izzo, F. A., & Quartacci, M. F. (1989). Growth and Mineral Content of Roots and Shoots of Maize Seedlings in Response to Increasing Water Deficits Induced by Peg Solutions. *Journal of Plant Nutrition*, 12(10), 1175–1193. <https://doi.org/10.1080/01904168909364030>
- Jabeen, M., Akram, N. A., Ashraf, M., Alyemini, M. N., & Ahmad, P. (2021). Thiamin stimulates growth and secondary metabolites in turnip (*Brassica rapa* L.) leaf and root under drought stress. *Physiologia Plantarum*, 172(2), 1399–1411. <https://doi.org/10.1111/ppl.13215>
- Jabeen, M., Akram, N. A., Ashraf, M., & Aziz, A. (2019). Assessment of biochemical changes in Spinach (*Spinacea oleracea* L.) subjected to varying water regimes. *Sains Malaysiana*, 48(3), 533–541. <https://doi.org/10.17576/jsm-2019-4803-05>
- Jabeen, Z., Fayyaz, H. A., Irshad, F., Hussain, N., Hassan, M. N., Li, J., Rehman, S., Haider, W., Yasmin, H., Mumtaz, S., Bukhari, S. A. H., Khalofah, A., Al-Qthanin, R. N., & Alsubeie, M. S. (2021). Sodium nitroprusside application improves morphological and physiological attributes of soybean (*Glycine max* L.) under salinity stress. *PLoS ONE*, 16(4 April), e0248207. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0248207>
- Jain, M., Mathur, G., Koul, S., & 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(5), 463–468. <https://doi.org/10.1007/s002990100353>
- Jakobsson, P. J., Morgenstern, R., Mancini, J., Ford-Hutchinson, A., & Persson, B. (2000). Membrane-associated proteins in eicosanoid and glutathione metabolism (MAPEG): A widespread protein superfamily. In *American Journal of Respiratory and Critical Care Medicine* (Vol. 161, Issue 2 II, pp. 20–24). American Thoracic Society New York, NY. https://doi.org/10.1164/ajrccm.161.supplement_1.lta-5
- Jaleel, C. A., Gopi, R., Sankar, B., Gomathinayagam, M., & Panneerselvam, R. (2008). Differential responses in water use efficiency in two varieties of *Catharanthus roseus* under drought stress. *Comptes Rendus - Biologies*, 331(1), 42–47. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2007.11.003>
- Jaleel, C. A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, H. J., Somasundaram, R., & Panneerselvam, R. (2009). Drought stress in plants: A review on morphological characteristics and pigments composition. In *International Journal of Agriculture and Biology* (Vol. 11, Issue 1, pp. 100–105).
- James, R. A., Rivelli, A. R., Munns, R., & Von Caemmerer, S. (2002). Factors affecting CO₂ assimilation, leaf injury and growth in salt-stressed durum wheat. *Functional Plant Biology*, 29(12), 1393–1403. <https://doi.org/10.1071/FP02069>
- Jamil, M., Rehman, S. U., Kui, J. L., Jeong, M. K., Kim, H. S., & Eui, S. R. (2007). Salinity reduced growth PS2 photochemistry and chlorophyll content in radish. *Scientia Agricola*, 64(2), 111–118. <https://doi.org/10.1590/s0103-90162007000200002>
- Jensen, L. Mø., Halkier, B. A., & Burow, M. (2014). How to discover a metabolic pathway? An update on gene identification in aliphatic glucosinolate biosynthesis, regulation and transport. In *Biological Chemistry* (Vol. 395, Issue 5, pp. 529–543). Biol Chem. <https://doi.org/10.1515/hsz-2013-0286>
- Jesus, C. G., Silva, F. J., Camara, T. R., Silva, Ê. F. F., & Willadino, L. (2015). Production of rocket under salt stress in hydroponic systems. *Horticultura Brasileira*, 33(4), 493–497.

<https://doi.org/10.1590/S0102-053620150000400014>

- Ji, T., Li, S., Li, L., Huang, M., Wang, X., Wei, M., Shi, Q., Li, Y., Gong, B., & Yang, F. (2018). Cucumber Phospholipase D alpha gene overexpression in tobacco enhanced drought stress tolerance by regulating stomatal closure and lipid peroxidation. *BMC Plant Biology*, *18*(1), 499. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1592-y>
- Jia, C. G., Xu, C. J., Wei, J., Yuan, J., Yuan, G. F., Wang, B. L., & Wang, Q. M. (2009). Effect of modified atmosphere packaging on visual quality and glucosinolates of broccoli florets. *Food Chemistry*, *114*(1), 28–37. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2008.09.009>
- Jiang, J. L., Tian, Y., Li, L., Yu, M., Hou, R. P., & Ren, X. M. (2019). H₂S alleviates salinity stress in cucumber by maintaining the Na⁺/K⁺ balance and regulating H₂S metabolism and oxidative stress response. *Frontiers in Plant Science*, *10*, 678. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00678>
- Jiao, X., Zhi, W., Liu, G., Zhu, G., Feng, G., Ahmed Nimir, N. E., Ahmad, I., & Zhou, G. (2019). Responses of foreign GA3 application on seedling growth of castor bean (*Ricinus communis* L.) under salinity stress conditions. *Agronomy*, *9*(6), 274. <https://doi.org/10.3390/agronomy9060274>
- Jin, J., Koroleva, O. A., Gibson, T., Swanston, J., Maganj, J., Zhang, Y. A. N., Rowland, I. R., & Wagstaff, C. (2009). Analysis of phytochemical composition and chemoprotective capacity of rocket (*Eruca sativa* and *Diplotaxis tenuifolia*) leafy salad following cultivation in different environments. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *57*(12), 5227–5234. <https://doi.org/10.1021/jf9002973>
- Jirovetz, L., Smith, D., & Buchbauer, G. (2002). Aroma compound analysis of *Eruca sativa* (Brassicaceae) SPME headspace leaf samples using GC, GC-MS, and olfactometry. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *50*(16), 4643–4646. <https://doi.org/10.1021/jf020129n>
- Job, C., Rajjou, L., Lovigny, Y., Belghazi, M., & Job, D. (2005). Patterns of protein oxidation in *Arabidopsis* seeds and during germination. In *Plant Physiology* (Vol. 138, Issue 2, pp. 790–802). Oxford Academic. <https://doi.org/10.1104/pp.105.062778>
- Jones, H. G. (2013). Plants and microclimate: A quantitative approach to environmental plant physiology. In *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology* (Vol. 9780521279). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511845727>
- Jonvik, K. L., Nyakayiru, J., Pinckaers, P. J. M., Senden, J. M. G., van Loon, L. J. C., & Verdijk, L. B. (2016). Nitrate-rich vegetables increase plasma nitrate and nitrite concentrations and lower blood pressure in healthy adults. *Journal of Nutrition*, *146*(5), 986–993. <https://doi.org/10.3945/jn.116.229807>
- Juge, N., Mithen, R. F., & Traka, M. (2007). Molecular basis for chemoprevention by sulforaphane: A comprehensive review. In *Cellular and Molecular Life Sciences* (Vol. 64, Issue 9, pp. 1105–1127). Cell Mol Life Sci. <https://doi.org/10.1007/s00018-007-6484-5>
- Kacar B. ve İnal A. (2008) *Bitki analizleri*. Ankara: Nobel Yayın Dağıtım
- Kalhor, M. S., Aliniaiefard, S., Seif, M., Asayesh, E. J., Bernard, F., Hassani, B., & Li, T. (2018). Title: Enhanced salt tolerance and photosynthetic performance: Implication of γ -amino butyric acid application in salt-exposed lettuce (*Lactuca sativa* L.) plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, *130*, 157–172. <https://doi.org/10.1016/J.PLAPHY.2018.07.003>
- Kamarudin, Z. S., Yusop, M. R., Muda Mohamed, M. T., Ismail, M. R., & Harun, A. R. (2018). Growth performance and antioxidant enzyme activities of advanced mutant rice genotypes under drought stress condition. *Agronomy*, *8*(12), 279.

<https://doi.org/10.3390/agronomy8120279>

- Kampranis, S. C., Damianova, R., Atallah, M., Toby, G., Kondi, G., Tsihchlis, P. N., & Makris, A. M. (2000). A novel plant glutathione S-transferase/peroxidase suppresses Bax lethality in yeast. *Journal of Biological Chemistry*, 275(38), 29207–29216. <https://doi.org/10.1074/jbc.M002359200>
- Kangasjärvi, S., Lepistö, A., Hännikäinen, K., Piippo, M., Luomala, E. M., Aro, E. M., & Rintamäki, E. (2008). Diverse roles for chloroplast stromal and thylakoid-bound ascorbate peroxidases in plant stress responses. *Biochemical Journal*, 412(2), 275–285. <https://doi.org/10.1042/BJ20080030>
- Kariola, T., Brader, G., Li, J., & Palva, E. T. (2005). Chlorophyllase 1, a damage control enzyme, affects the balance between defense pathways in plants. *Plant Cell*, 17(1), 282–294. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.025817>
- Karpinska, B., Wingsle, G., & Karpinski, S. (2000). Antagonistic effects of hydrogen peroxide and glutathione on acclimation to excess excitation energy in Arabidopsis. *IUBMB Life*, 50(1), 21–26. <https://doi.org/10.1080/15216540050176548>
- Karpinski, S., Escobar, C., Karpinska, B., Creissen, G., & Mullineaux, P. M. (1997). Photosynthetic electron transport regulates the expression of cytosolic ascorbate peroxidase genes in Arabidopsis during excess light stress. *Plant Cell*, 9(4), 627–640. <https://doi.org/10.1105/tpc.9.4.627>
- Karuppanapandian, T., Moon, J. C., Kim, C., Manoharan, K., & Kim, W. (2011). Reactive oxygen species in plants: Their generation, signal transduction, and scavenging mechanisms. In *Australian Journal of Crop Science* (Vol. 5, Issue 6, pp. 709–725).
- Kassie, F., Rabot, S., Uhl, M., Huber, W., Qin, H. M., Helma, C., Schulte-Hermann, R., & Knasmüller, S. (2002). Chemoprotective effects of garden cress (*Lepidium sativum*) and its constituents towards 2-amino-3-methyl-imidazo[4,5-f]quinoline (IQ)-induced genotoxic effects and colonic preneoplastic lesions. *Carcinogenesis*, 23(7), 1155–1161. <https://doi.org/10.1093/carcin/23.7.1155>
- Katsuhara, M., Otsuka, T., & Ezaki, B. (2005). Salt stress-induced lipid peroxidation is reduced by glutathione S-transferase, but this reduction of lipid peroxides is not enough for a recovery of root growth in Arabidopsis. *Plant Science*, 169(2), 369–373. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.03.030>
- Kaur, G., & Asthir, B. (2015). Proline: a key player in plant abiotic stress tolerance. In *Biologia Plantarum* (Vol. 59, Issue 4, pp. 609–619). Springer. <https://doi.org/10.1007/s10535-015-0549-3>
- Kavi Kishor, P. B., Sangam, S., Amrutha, R. N., Sri Laxmi, P., Naidu, K. R., Rao, K. R. S. S., Rao, S., Reddy, K. J., Theriappan, P., & Sreenivasulu, N. (2005). Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. In *Current Science* (Vol. 88, Issue 3, pp. 424–438).
- Keleş, Y., & Öncel, I. (2002). Response of antioxidative defence system to temperature and water stress combinations in wheat seedlings. *Plant Science*, 163(4), 783–790. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00213-3](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00213-3)
- Keum, Y. S., Jeong, W. S., & Kong, A. N. T. (2005). Chemopreventive functions of isothiocyanates. In *Drug News and Perspectives* (Vol. 18, Issue 7, pp. 445–451). <https://doi.org/10.1358/dnp.2005.18.7.939350>
- Khaleghi, A., Naderi, R., Brunetti, C., Maserti, B. E., Salami, S. A., & Babalar, M. (2019). Morphological, physiochemical and antioxidant responses of *Maclura pomifera* to drought stress. *Scientific Reports*, 9(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55889-y>

- Khalvati, M., Bartha, B., Dupigny, A., & Schröder, P. (2010). Arbuscular mycorrhizal association is beneficial for growth and detoxification of xenobiotics of barley under drought stress. *Journal of Soils and Sediments*, *10*(1), 54–64. <https://doi.org/10.1007/s11368-009-0119-4>
- Khan, M. H., & Panda, S. K. (2008). Alterations in root lipid peroxidation and antioxidative responses in two rice cultivars under NaCl-salinity stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, *30*(1), 81–89. <https://doi.org/10.1007/S11738-007-0093-7/FIGURES/4>
- Khan, M. N., Siddiqui, M. H., Mohammad, F., Naeem, M., & Khan, M. M. A. (2010). Calcium chloride and gibberellic acid protect linseed (*Linum usitatissimum* L.) from NaCl stress by inducing antioxidative defence system and osmoprotectant accumulation. *Acta Physiologiae Plantarum*, *32*(1), 121–132. <https://doi.org/10.1007/s11738-009-0387-z>
- Khan, N. A., & Singh, S. (2008). *Abiotic stress and plant responses*. I.K. International Pub. House.
- Khator, K., & Shekhawat, G. S. (2019). Nitric oxide improved salt stress tolerance by osmolyte accumulation and activation of antioxidant defense system in seedling of *B. juncea* (L.) Czern. *Vegetos*, *32*(4), 583–592. <https://doi.org/10.1007/s42535-019-00071-y>
- Kim, D. J., Han, B. S., Ahn, B., Hasegawa, R., Shirai, T., Ito, N., & Tsuda, H. (1997). Enhancement by indole-3-carbinol of liver and thyroid gland neoplastic development in a rat medium-term multiorgan carcinogenesis model. *Carcinogenesis*, *18*(2), 377–381. <https://doi.org/10.1093/carcin/18.2.377>
- Kim, E. J., Kim, H. P., Hah, Y. C., & Roe, J. H. (1996). Differential expression of superoxide dismutases containing Ni and Fe/Zn in *Streptomyces coelicolor*. *European Journal of Biochemistry*, *241*(1), 178–185. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1996.0178t.x>
- Kim, H. W., Ko, H. C., Baek, H. J., Cho, S. M., Jang, H. H., Lee, Y. M., & Kim, J. B. (2016). Identification and quantification of glucosinolates in Korean leaf mustard germplasm (*Brassica juncea* var. *integrifolia*) by liquid chromatography–electrospray ionization/tandem mass spectrometry. *European Food Research and Technology*, *242*(9), 1479–1484. <https://doi.org/10.1007/s00217-016-2648-6>
- Kim, J. H., Durrett, T. P., Last, R. L., & Jander, G. (2004). Characterization of the Arabidopsis TU8 glucosinolate mutation, an allele of TERMINAL FLOWER2. *Plant Molecular Biology*, *54*(5), 671–682. <https://doi.org/10.1023/B:PLAN.0000040897.49151.98>
- Kim, S. J., & Ishii, G. (2006). Glucosinolate profiles in the seeds, leaves and roots of rocket salad (*Eruca sativa* Mill.) and anti-oxidative activities of intact plant powder and purified 4-methoxyglucobrassicin. *Soil Science and Plant Nutrition*, *52*(3), 394–400. <https://doi.org/10.1111/j.1747-0765.2006.00049.x>
- Kim, S. J., Kawaharada, C., Jin, S., Hashimoto, M., Ishii, G., & Yamauchi, H. (2007). Structural elucidation of 4-(cystein-S-yl)butyl glucosinolate from the leaves of *Eruca sativa*. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, *71*(1), 114–121. <https://doi.org/10.1271/bbb.60400>
- Klessig, D. F., Durner, J., Noad, R., Navarre, D. A., Wendehenne, D., Kumar, D., Zhou, J. M., Shah, J., Zhang, S., Kachroo, P., Trifa, Y., Pontier, D., Lam, E., & Silva, H. (2000). Nitric oxide and salicylic acid signaling in plant defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *97*(16), 8849–8855. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.16.8849>
- Kliebenstein, D. J., Dietrich, R. A., Martin, A. C., Last, R. L., & Dangl, J. L. (1999). LSD1 regulates salicylic acid induction of copper zinc superoxide dismutase in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, *12*(11), 1022–1026. <https://doi.org/10.1094/MPMI.1999.12.11.1022>
- Kneebone, W. R., Kopec, D. M., & Mancino, C. F. (1992). Water requirements and irrigation.

- In *Turfgrass* (Vol. 32, pp. 441–472). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr32.c12>
- Knight, H., & Knight, M. R. (2001). Abiotic stress signalling pathways: Specificity and cross-talk. In *Trends in Plant Science* (Vol. 6, Issue 6, pp. 262–267). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)01946-X](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)01946-X)
- Koh, J., Chen, G., Yoo, M. J., Zhu, N., Dufresne, D., Erickson, J. E., Shao, H., & Chen, S. (2015). Comparative Proteomic Analysis of Brassica napus in Response to Drought Stress. *Journal of Proteome Research*, 14(8), 3068–3081. <https://doi.org/10.1021/pr501323d>
- Kojić, D., Pajević, S., Jovanović-Galović, A., Purać, J., Pamer, E., Škondrić, S., Milovac, S., Popović, Ž., & Grubor-Lajšić, G. (2012). Efficacy of natural aluminosilicates in moderating drought effects on the morphological and physiological parameters of maize plants (*Zea mays* L.). *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 12(1), 113–123. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162012000100010>
- Kojima, T., Tanaka, T., & Mori, H. (1994). Chemoprevention of Spontaneous Endometrial Cancer in Female Donryu Rats by Dietary Indole-3-carbinol. *Cancer Research*, 54(6), 1446–1449.
- Koussevitzky, S., Suzuki, N., Huntington, S., Armijo, L., Sha, W., Cortes, D., Shulaev, V., & Mittler, R. (2008). Ascorbate peroxidase 1 plays a key role in the response of Arabidopsis thaliana to stress combination. *Journal of Biological Chemistry*, 283(49), 34197–34203. <https://doi.org/10.1074/jbc.M806337200>
- Krieger-Liszkey, A., Fufezan, C., & Trebst, A. (2008). Singlet oxygen production in photosystem II and related protection mechanism. In *Photosynthesis Research* (Vol. 98, Issues 1–3, pp. 551–564). Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/s11120-008-9349-3>
- Kroon, P. A., Clifford, M. N., Crozier, A., Day, A. J., Donovan, J. L., Manach, C., & Williamson, G. (2004). How should we assess the effects of exposure to dietary polyphenols in vitro? In *American Journal of Clinical Nutrition* (Vol. 80, Issue 1, pp. 15–21). Am J Clin Nutr. <https://doi.org/10.1093/ajcn/80.1.15>
- Ku, K. M., Kim, M. J., Jeffery, E. H., Kang, Y. H., & Juvik, J. A. (2016). Profiles of Glucosinolates, Their Hydrolysis Products, and Quinone Reductase Inducing Activity from 39 Arugula (*Eruca sativa* Mill.) Accessions. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 64(34), 6524–6532. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.6b02750>
- Kumar, M., Kumar, R., Jain, V., & Jain, S. (2018). Differential behavior of the antioxidant system in response to salinity induced oxidative stress in salt-tolerant and salt-sensitive cultivars of Brassica juncea L. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 13, 12–19. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2017.11.003>
- Kusvuran, S., & Ellialtıoglu, S. S. (2021). Assessment of different organic matters on antioxidative enzyme activities and nutritional components under salt stress in salad rocket (*Eruca sativa*). *Journal of Animal and Plant Sciences*, 31(5), 1319–1328. <https://doi.org/10.36899/JAPS.2021.5.0333>
- Kwon, S. Y., Jeong, Y. J., Lee, H. S., Kim, J. S., Cho, K. Y., Allen, R. D., & Kwak, S. S. (2002). Enhanced tolerances of transgenic tobacco plants expressing both superoxide dismutase and ascorbate peroxidase in chloroplasts against methyl viologen-mediated oxidative stress. *Plant, Cell and Environment*, 25(7), 873–882. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00870.x>
- Lam, E., Kato, N., & Lawton, M. (2001). Programmed cell death, mitochondria and the plant hypersensitive response. In *Nature* (Vol. 411, Issue 6839, pp. 848–853). Nature. <https://doi.org/10.1038/35081184>

- Lamy, E., Schröder, J., Paulus, S., Brenk, P., Stahl, T., & Mersch-Sundermann, V. (2008). Antigenotoxic properties of *Eruca sativa* (rocket plant), erucin and erysolin in human hepatoma (HepG2) cells towards benzo(a)pyrene and their mode of action. *Food and Chemical Toxicology*, 46(7), 2415–2421. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2008.03.022>
- Läuchli, A. (2004). Salinity: Environment - Plants - Molecules. In *Salinity: Environment - Plants - Molecules*. Kluwer Academic Publishers. <https://doi.org/10.1007/0-306-48155-3>
- Lawlor, D. W. (2013). Genetic engineering to improve plant performance under drought: Physiological evaluation of achievements, limitations, and possibilities. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 64, Issue 1, pp. 83–108). J Exp Bot. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers326>
- Lawlor, D. W., & Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, 25(2), 275–294. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00814.x>
- Laxa, M., Liebthal, M., Telman, W., Chibani, K., & Dietz, K. J. (2019). The role of the plant antioxidant system in drought tolerance. In *Antioxidants* (Vol. 8, Issue 4, p. 94). Multidisciplinary Digital Publishing Institute. <https://doi.org/10.3390/antiox8040094>
- Lazzeri, L., Errani, M., Leoni, O., & Venturi, G. (2004). *Eruca sativa* spp. *oleifera*: A new non-food crop. *Industrial Crops and Products*, 20(1), 67–73. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2002.06.001>
- LEBLEBİCİ, S., SÜLÜŞ, Ş., & ÇETİN KILIÇASLAN, G. (2021). Effect of Salt Stress (Potassium Chloride) on the Ecological and Physiological Characteristics of Safflower (*Carthamus tinctorius* L.) Varieties. *Journal of Anatolian Environmental and Animal Sciences*, 6(6), 441–448. <https://doi.org/10.35229/jaes.958049>
- Ledford, H. K., Chin, B. L., & Niyogi, K. K. (2007). Acclimation to singlet oxygen stress in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Eukaryotic Cell*, 6(6), 919–930. <https://doi.org/10.1128/EC.00207-06>
- Lee, M. K., Chun, J. H., Byeon, D. H., Chung, S. O., Park, S. U., Park, S., Arasu, M. V., Al-Dhabi, N. A., Lim, Y. P., & Kim, S. J. (2014). Variation of glucosinolates in 62 varieties of Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) and their antioxidant activity. *LWT - Food Science and Technology*, 58(1), 93–101. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2014.03.001>
- Leisinger, U., Rüfenacht, K., Fischer, B., Pesaro, M., Spengler, A., Zehnder, A. J. B., & Eggen, R. I. L. (2001). The glutathione peroxidase homologous gene from *Chlamydomonas reinhardtii* is transcriptionally up-regulated by singlet oxygen. *Plant Molecular Biology*, 46(4), 395–408. <https://doi.org/10.1023/A:1010601424452>
- Lemoine, R., La Camera, S., Atanassova, R., Dédaldéchamp, F., Allario, T., Pourtau, N., Bonnemain, J. L., Laloi, M., Coutos-Thévenot, P., Maurousset, L., Faucher, M., Gironse, C., Lemonnier, P., Parrilla, J., & Durand, M. (2013). Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 4, Issue JUL, p. 272). Frontiers Research Foundation. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00272>
- Leoni, O., Iori, R., Palmieri, S., Esposito, E., Menegatti, E., Cortesi, R., & Nastruzzi, C. (1997). Myrosinase-generated isothiocyanate from glucosinolates: Isolation, characterization and in vitro antiproliferative studies. *Bioorganic and Medicinal Chemistry*, 5(9), 1799–1806. [https://doi.org/10.1016/S0968-0896\(97\)00112-0](https://doi.org/10.1016/S0968-0896(97)00112-0)
- Lewis, J., & Fenwick, G. R. (1987). Glucosinolate content of brassica vegetables: Analysis of twenty-four cultivars of calabrese (green sprouting broccoli, *Brassica oleracea* L. var. *botrytis* subvar. *cymosa* Lam.). *Food Chemistry*, 25(4), 259–268.

[https://doi.org/10.1016/0308-8146\(87\)90012-4](https://doi.org/10.1016/0308-8146(87)90012-4)

- Li, B., Feng, Y., Zong, Y., Zhang, D., Hao, X., & Li, P. (2020). Elevated CO₂-induced changes in photosynthesis, antioxidant enzymes and signal transduction enzyme of soybean under drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, *154*, 105–114. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.05.039>
- Li, J., Gao, Y., Zhang, X., Tian, P., Li, J., & Tian, Y. (2019). Comprehensive comparison of different saline water irrigation strategies for tomato production: Soil properties, plant growth, fruit yield and fruit quality. *Agricultural Water Management*, *213*, 521–533. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2018.11.003>
- Li, S., Wang, Y., Dong, S., Chen, Y., Cao, F., Chai, F., & Wang, X. (2009). Biodiesel production from *Eruca Sativa* Gars vegetable oil and motor, emissions properties. *Renewable Energy*, *34*(7), 1871–1876. <https://doi.org/10.1016/j.renene.2008.12.020>
- Li, W. J., Feng, H., Fan, J. H., Zhang, R. Q., Zhao, N. M., & Liu, J. Y. (2000). Molecular cloning and expression of a phospholipid hydroperoxide glutathione peroxidase homolog in *Oryza sativa*. *Biochimica et Biophysica Acta - Gene Structure and Expression*, *1493*(1–2), 225–230. [https://doi.org/10.1016/S0167-4781\(00\)00152-4](https://doi.org/10.1016/S0167-4781(00)00152-4)
- Liang, S. M., Jiang, D. J., Xie, M. M., Zou, Y. N., Wu, Q. S., & Kuca, K. (2021). Physiological responses of mycorrhizal symbiosis to drought stress in white clover. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, *49*(1), 1–10. <https://doi.org/10.15835/nbha49112209>
- Liang, Y., Nikolic, M., Bélanger, R., Gong, H., & Song, A. (2015). Silicon in agriculture: From theory to practice. In *Silicon in Agriculture: From Theory to Practice*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-9978-2>
- Limin, Y., Mei, H., Guangsheng, Z., & Jiandong, L. (2007). The changes in water-use efficiency and stoma density of *Leymus chinensis* along Northeast China Transect. *Acta Ecologica Sinica*, *27*(1), 16–23. [https://doi.org/10.1016/S1872-2032\(07\)60006-7](https://doi.org/10.1016/S1872-2032(07)60006-7)
- Lin, C. C., & Kao, C. H. (1999). NaCl induced changes in ionically bound peroxidase activity in roots of rice seedlings. *Plant and Soil*, *216*(1–2), 147–153. <https://doi.org/10.1023/a:1004714506156>
- Liu, C., Zhao, X., Yan, J., Yuan, Z., & Gu, M. (2020). Effects of Salt Stress on Growth, Photosynthesis, and Mineral Nutrients of 18 Pomegranate (*Punica granatum*) Cultivars. *Agronomy*, *10*(1), 27. <https://doi.org/10.3390/agronomy10010027>
- Liu, M., Li, X., Liu, Y., & Cao, B. (2013). Regulation of flavanone 3-hydroxylase gene involved in the flavonoid biosynthesis pathway in response to UV-B radiation and drought stress in the desert plant, *Reaumuria soongorica*. *Plant Physiology and Biochemistry*, *73*, 161–167. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.09.016>
- Liu, P., Yin, L., Wang, S., Zhang, M., Deng, X., Zhang, S., & Tanaka, K. (2015). Enhanced root hydraulic conductance by aquaporin regulation accounts for silicon alleviated salt-induced osmotic stress in sorghum bicolor L. *Environmental and Experimental Botany*, *111*, 42–51. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.10.006>
- Logan, B. A. (2007). Reactive Oxygen Species and Photosynthesis. In *Antioxidants and Reactive Oxygen Species in Plants* (pp. 250–267). <https://doi.org/10.1002/9780470988565.ch10>
- Lopez-Huertas, E., Charlton, W. L., Johnson, B., Graham, I. A., & Baker, A. (2000). Stress induces peroxisome biogenesis genes. *EMBO Journal*, *19*(24), 6770–6777. <https://doi.org/10.1093/emboj/19.24.6770>
- Lotfi, R., Pessarakli, M., Gharavi-Kouchebagh, P., & Khoshvaghti, H. (2015). Physiological responses of *Brassica napus* to fulvic acid under water stress: Chlorophyll a fluorescence and antioxidant enzyme activity. *Crop Journal*, *3*(5), 434–439.

<https://doi.org/10.1016/j.cj.2015.05.006>

- Luo, L. J. (2010). Breeding for water-saving and drought-resistance rice (WDR) in China. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 61, Issue 13, pp. 3509–3517). J Exp Bot. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq185>
- Lynn, A., Collins, A., Fuller, Z., Hillman, K., & Ratcliffe, B. (2006). Cruciferous vegetables and colo-rectal cancer. *Proceedings of the Nutrition Society*, 65(1), 135–144. <https://doi.org/10.1079/pns2005486>
- Maggio, A., Miyazaki, S., Veronese, P., Fujita, T., Ibeas, J. I., Damsz, B., Narasimhan, M. L., Hasegawa, P. M., Joly, R. J., & Bressan, R. A. (2002). Does proline accumulation play an active role in stress-induced growth reduction? *Plant Journal*, 31(6), 699–712. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2002.01389.x>
- Mahajan, S., & Tuteja, N. (2005). Cold, salinity and drought stresses: An overview. In *Archives of Biochemistry and Biophysics* (Vol. 444, Issue 2, pp. 139–158). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/j.abb.2005.10.018>
- Mahawar, L., & Shekhawat, G. S. (2019). EsHO 1 mediated mitigation of NaCl induced oxidative stress and correlation between ROS, antioxidants and HO 1 in seedlings of *Eruca sativa*: underutilized oil yielding crop of arid region. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 25(4), 895–904. <https://doi.org/10.1007/s12298-019-00663-7>
- Mahmud, J. Al, Hasanuzzaman, M., Iqbal Raza Khan, M., Nahar, K., & Fujita, M. (2020). β -Aminobutyric acid pretreatment confers salt stress tolerance in *Brassica napus* L. by modulating reactive oxygen species metabolism and methylglyoxal detoxification. *Plants*, 9(2), 241. <https://doi.org/10.3390/plants9020241>
- Manach, C., Scalbert, A., Morand, C., Rémésy, C., & Jiménez, L. (2004). Polyphenols: Food sources and bioavailability. In *American Journal of Clinical Nutrition* (Vol. 79, Issue 5, pp. 727–747). Oxford Academic. <https://doi.org/10.1093/ajcn/79.5.727>
- Manavalan, L. P., Guttikonda, S. K., Phan Tran, L. S., & Nguyen, H. T. (2009). Physiological and molecular approaches to improve drought resistance in soybean. In *Plant and Cell Physiology* (Vol. 50, Issue 7, pp. 1260–1276). Plant Cell Physiol. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcp082>
- Mandhania, S., Madan, S., & Sawhney, V. (2006). Antioxidant defense mechanism under salt stress in wheat seedlings. *Biologia Plantarum*, 50(2), 227–231. <https://doi.org/10.1007/s10535-006-0011-7>
- Mangarotti, D. P. de O., Rezende, R., Saath, R., Hachmann, T. L., Matumoto-Pintro, P. T., & Anjo, F. A. (2020). Use of selenium to increase antioxidant activity and water use efficiency in arugula (*Eruca vesicaria* ssp. *Sativa*) exposed to drought stress. *Research, Society and Development*, 9(12), e3291210670. <https://doi.org/10.33448/rsd-v9i12.10670>
- Mansour, M. M. F., & Ali, E. F. (2017). Evaluation of proline functions in saline conditions. In *Phytochemistry* (Vol. 140, pp. 52–68). Pergamon. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2017.04.016>
- Manzoor Alam, S. (1999). Nutrient Uptake by Plants Under Stress Conditions. In *Handbook of plant and crop stress* (2nd ed., pp. 285–313). Marcel Dekker. <https://doi.org/10.1201/9780824746728.ch12>
- Marcos, F. C. C., Silveira, N. M., Mokochinski, J. B., Sawaya, A. C. H. F., Marchiori, P. E. R., Machado, E. C., Souza, G. M., Landell, M. G. A., & Ribeiro, R. V. (2018). Drought tolerance of sugarcane is improved by previous exposure to water deficit. *Journal of Plant Physiology*, 223, 9–18. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.02.001>
- Marschner, P. (2011). Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants: Third Edition. In

Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants: Third Edition. Elsevier Inc.
<https://doi.org/10.1016/C2009-0-63043-9>

- Martínez-Sánchez, A., Allende, A., Cortes-Galera, Y., & Gil, M. I. (2008). Respiration rate response of four baby leaf Brassica species to cutting at harvest and fresh-cut washing. *Postharvest Biology and Technology*, 47(3), 382–388. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2007.07.010>
- Martínez-Sánchez, A., Llorach, R., Gil, M. I., & Ferreres, F. (2007). Identification of new flavonoid glycosides and flavonoid profiles to characterize rocket leafy salads (*Eruca vesicaria* and *Diplotaxis tenulifolia*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55(4), 1356–1363. <https://doi.org/10.1021/jf063474b>
- Mathé, C., Barre, A., Jourda, C., & Dunand, C. (2010). Evolution and expression of class III peroxidases. In *Archives of Biochemistry and Biophysics* (Vol. 500, Issue 1, pp. 58–65). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/j.abb.2010.04.007>
- Matusheski, N. V., Wallig, M. A., Juvik, J. A., Klein, B. P., Kushad, M. M., & Jeffery, E. H. (2001). Preparative HPLC method for the purification of sulforaphane and sulforaphane nitrile from *Brassica oleracea*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 49(4), 1867–1872. <https://doi.org/10.1021/jf0013860>
- Maxwell, D. P., Wang, Y., & McIntosh, L. (1999). The alternative oxidase lowers mitochondrial reactive oxygen production in plant cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(14), 8271–8276. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.14.8271>
- May, L. H., & Milthorpe, F. L. (1962). "Drought resistance of crop plants". In: *Field Crop Abstr Vol 15*. (s. 171-179).
- Mehlhorn, H., Lelandais, M., Korth, H. G., & Foyer, C. H. (1996). Ascorbate is the natural substrate for plant peroxidases. *FEBS Letters*, 378(3), 203–206. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(95\)01448-9](https://doi.org/10.1016/0014-5793(95)01448-9)
- Mekawy, A. M. M., Abdelaziz, M. N., & Ueda, A. (2018). Apigenin pretreatment enhances growth and salinity tolerance of rice seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*, 130, 94–104. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.06.036>
- Melchini, A., Costa, C., Traka, M., Miceli, N., Mithen, R., De Pasquale, R., & Trovato, A. (2009). Erucin, a new promising cancer chemopreventive agent from rocket salads, shows anti-proliferative activity on human lung carcinoma A549 cells. *Food and Chemical Toxicology*, 47(7), 1430–1436. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2009.03.024>
- Melchini, A., & Traka, M. H. (2010). Biological profile of erucin: A new promising anticancer agent from cruciferous vegetables. In *Toxins* (Vol. 2, Issue 4, pp. 593–612). Molecular Diversity Preservation International. <https://doi.org/10.3390/toxins2040593>
- Melchiorre, M., Robert, G., Trippi, V., Racca, R., & Lascano, H. R. (2009). Superoxide dismutase and glutathione reductase overexpression in wheat protoplast: Photooxidative stress tolerance and changes in cellular redox state. *Plant Growth Regulation*, 57(1), 57–68. <https://doi.org/10.1007/s10725-008-9322-3>
- Meloni, D. A., Oliva, M. A., Martinez, C. A., & Cambraia, J. (2003). Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 49(1), 69–76. [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(02\)00058-8](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(02)00058-8)
- Mercado, J. A., Matas, A. J., Heredia, A., Valpuesta, V., & Quesada, M. A. (2004). Changes in the water binding characteristics of the cell walls from transgenic *Nicotiana tabacum* leaves with enhanced levels of peroxidase activity. *Physiologia Plantarum*, 122(4), 504–512. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2004.00429.x>

- Mhamdi, A., Queval, G., Chaouch, S., Vanderauwera, S., Van Breusegem, F., & Noctor, G. (2010). Catalase function in plants: A focus on Arabidopsis mutants as stress-mimic models. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 61, Issue 15, pp. 4197–4220). Oxford Academic. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq282>
- Miao, Y., Zhu, Z., Guo, Q., Ma, H., & Zhu, L. (2015). Alternate wetting and drying irrigation-mediated changes in the growth, photosynthesis and yield of the medicinal plant *Tulipa edulis*. *Industrial Crops and Products*, *66*, 81–88. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2014.12.002>
- Mikkelsen, M. D., Petersen, B. L., Glawischnig, E., Jensen, A. B., Andreasson, E., & Halkier, B. A. (2003). Modulation of CYP79 genes and glucosinolate profiles in Arabidopsis by defense signaling pathways. *Plant Physiology*, *131*(1), 298–308. <https://doi.org/10.1104/pp.011015>
- Millar, A. H., Mittova, V., Kiddle, G., Heazlewood, J. L., Bartoli, C. G., Theodoulou, F. L., & Foyer, C. H. (2003). Control of Ascorbate Synthesis by Respiration and Its Implications for Stress Responses. *Plant Physiology*, *133*(2), 443–447. <https://doi.org/10.1104/pp.103.028399>
- Miller, G., Suzuki, N., Rizhsky, L., Hegie, A., Koussevitzky, S., & Mittler, R. (2007). Double mutants deficient in cytosolic and thylakoid ascorbate peroxidase reveal a complex mode of interaction between reactive oxygen species, plant development, and response to abiotic stresses. *Plant Physiology*, *144*(4), 1777–1785. <https://doi.org/10.1104/pp.107.101436>
- Milone, M. T., Sgherri, C., Clijsters, H., & Navari-Izzo, F. (2003). Antioxidative responses of wheat treated with realistic concentration of cadmium. *Environmental and Experimental Botany*, *50*(3), 265–276. [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(03\)00037-6](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(03)00037-6)
- Miranda-Apodaca, J., Agirresarobe, A., Martínez-Goñi, X. S., Yoldi-Achalandabaso, A., & Pérez-López, U. (2020). N metabolism performance in *Chenopodium quinoa* subjected to drought or salt stress conditions. *Plant Physiology and Biochemistry*, *155*, 725–734. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.08.007>
- Miranda-Apodaca, J., Yoldi-Achalandabaso, A., Aguirresarobe, A., del Canto, A., & Pérez-López, U. (2018). Similarities and differences between the responses to osmotic and ionic stress in quinoa from a water use perspective. *Agricultural Water Management*, *203*, 344–352. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2018.03.026>
- Mirza Hasanuzzaman, M. H., Kamrun Nahar, K. N., & Fujita, M. (2014). Regulatory role of polyamines in growth, development and abiotic stress tolerance in plants. *Plant Adaptation to Environmental Change: Significance of Amino Acids and Their Derivatives*, *May*, 157–193. <https://doi.org/10.1079/9781780642734.0157>
- Mithen, R., & Campos, H. (1996). Genetic variation of aliphatic glucosinolates in *Arabidopsis thaliana* and prospects for map based gene cloning. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *80*(1), 202–205. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1996.tb00918.x>
- Mitra, J. (2001). Genetics and genetic improvement of drought resistance in crop plants. In *Current Science* (Vol. 80, Issue 6, pp. 758–763).
- Mitsuhara, I., Malik, K. A., Miura, M., & Ohashi, Y. (1999). Animal cell-death suppressors Bcl-x(L) and Ced-9 inhibit cell death in tobacco plants. *Current Biology*, *9*(14), 775–778. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(99\)80341-8](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(99)80341-8)
- Mittal, S., Kumari, N., & Sharma, V. (2012). Differential response of salt stress on *Brassica juncea*: Photosynthetic performance, pigment, proline, D1 and antioxidant enzymes. *Plant Physiology and Biochemistry*, *54*, 17–26. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.02.003>
- Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. In *Trends in Plant*

Science (Vol. 7, Issue 9, pp. 405–410). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02312-9)

- Mittler, R., Herr, E. H., Orvar, B. L., Van Camp, W., Willekens, H., Inzé, D., & Ellis, B. E. (1999). Transgenic tobacco plants with reduced capability to detoxify reactive oxygen intermediates are hyperresponsive to pathogen infection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(24), 14165–14170. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.24.14165>
- Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M., & Van Breusegem, F. (2004). Reactive oxygen gene network of plants. In *Trends in Plant Science* (Vol. 9, Issue 10, pp. 490–498). <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.08.009>
- Mittler, R., Vanderauwera, S., Suzuki, N., Miller, G., Tognetti, V. B., Vandepoele, K., Gollery, M., Shulaev, V., & Van Breusegem, F. (2011). ROS signaling: The new wave? In *Trends in Plant Science* (Vol. 16, Issue 6, pp. 300–309). Elsevier Current Trends. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.03.007>
- Miyagawa, Y., Tamoi, M., & Shigeoka, S. (2000). Evaluation of the defense system in chloroplasts to photooxidative stress caused by paraquat using transgenic tobacco plants expressing catalase from *Escherichia coli*. *Plant and Cell Physiology*, 41(3), 311–320. <https://doi.org/10.1093/pcp/41.3.311>
- Miyake, C. (2010). Alternative electron flows (water-water cycle and cyclic electron flow around PSI) in photosynthesis: Molecular mechanisms and physiological functions. In *Plant and Cell Physiology* (Vol. 51, Issue 12, pp. 1951–1963). Oxford Academic. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq173>
- Miyake, C., & Asada, K. (1992). Thylakoid-bound ascorbate peroxidase in spinach chloroplasts and photoreduction of its primary oxidation product monodehydroascorbate radicals in thylakoids. *Plant and Cell Physiology*, 33(5), 541–553. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a078288>
- Miyake, C., & Asada, K. (1996). Inactivation mechanism of ascorbate peroxidase at low concentrations of ascorbate; hydrogen peroxide decomposes Compound I of ascorbate peroxidase. *Plant and Cell Physiology*, 37(4), 423–430. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a028963>
- Molinari, H. B. C., Marur, C. J., Daros, E., De Campos, M. K. F., De Carvalho, J. F. R. P., Filho, J. C. B., Pereira, L. F. P., & Vieira, L. G. E. (2007). Evaluation of the stress-inducible production of proline in transgenic sugarcane (*Saccharum* spp.): Osmotic adjustment, chlorophyll fluorescence and oxidative stress. *Physiologia Plantarum*, 130(2), 218–229. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.00909.x>
- Molla, R., Ali, M. R., Hasanuzzaman, M., Al-Mamun, M. H., Ahmed, A., Nazim-Ud-Dowla, M. A. N., & Rohman, M. (2014). Exogenous proline and betaine-induced upregulation of glutathione transferase and glyoxalase i in lentil (*Lens culinaris*) under drought stress. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 42(1), 73–80. <https://doi.org/10.15835/nbha4219324>
- Møller, I. M. (2001). Plant mitochondria and oxidative stress: Electron transport, NADPH turnover, and metabolism of reactive oxygen species. *Annual Review of Plant Biology*, 52, 561–591. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.52.1.561>
- Møller, I. M., Jensen, P. E., & Hansson, A. (2007). Oxidative modifications to cellular components in plants. In *Annual Review of Plant Biology* (Vol. 58, pp. 459–481). Annu Rev Plant Biol. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.58.032806.103946>
- Montillet, J. L., Chamnongpol, S., Rustérucchi, C., Dat, J., Van De Cotte, B., Agnel, J. P., Battesti, C., Inzé, D., Van Breusegem, F., & Triantaphylidès, C. (2005). Fatty acid hydroperoxides and H₂O₂ in the execution of hypersensitive cell death in tobacco leaves.

- Moradbeygi, H., Jamei, R., Heidari, R., & Darvishzadeh, R. (2020). Investigating the enzymatic and non-enzymatic antioxidant defense by applying iron oxide nanoparticles in *Dracocephalum moldavica* L. plant under salinity stress. *Scientia Horticulturae*, 272, 109537. <https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2020.109537>
- Moradi-Ghahderijani, M., Jafarian, S., & Keshavarz, H. (2017). Alleviation of water stress effects and improved oil yield in sunflower by application of soil and foliar amendments. *Rhizosphere*, 4, 54–61. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2017.06.002>
- Moreno-Galván, A. E., Cortés-Patiño, S., Romero-Perdomo, F., Uribe-Vélez, D., Bashan, Y., & Bonilla, R. R. (2020). Proline accumulation and glutathione reductase activity induced by drought-tolerant rhizobacteria as potential mechanisms to alleviate drought stress in Guinea grass. *Applied Soil Ecology*, 147, 103367. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103367>
- Mude, L. N., Mondam, M., Gujjula, V., Jinka, S., Pinjari, O. B., Yellodu Adi Reddy, N., & Patan, S. S. V. K. (2020). Morpho-physiological and biochemical changes in finger millet [*Eleusine coracana* (L.) Gaertn.] under drought stress. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 26(11), 2151–2171. <https://doi.org/10.1007/s12298-020-00909-9>
- Mueller, M. J. (2004). Archetype signals in plants: The phytoprostanes. In *Current Opinion in Plant Biology* (Vol. 7, Issue 4, pp. 441–448). Elsevier Current Trends. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2004.04.001>
- Munns, R. (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, 25(2), 239–250. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x>
- Munns, R. (2005). Genes and salt tolerance: Bringing them together. In *New Phytologist* (Vol. 167, Issue 3, pp. 645–663). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01487.x>
- Munns, R., Guo, J., Passioura, J. B., & Cramer, G. R. (2000). Leaf water status controls daytime but not daily rates of leaf expansion in salt-treated barley. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27(10), 949–957. <https://doi.org/10.1071/pp99193>
- Munns, R., Schachtman, D. P., & Condon, A. G. (1995). The significance of a two-phase growth response to salinity in wheat and barley. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22(4), 561–569. <https://doi.org/10.1071/PP9950561>
- Munns, R., & Tester, M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. In *Annual Review of Plant Biology* (Vol. 59, pp. 651–681). Annual Reviews. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>
- Nagalakshmi, N., & Prasad, M. N. V. (2001). Responses of glutathione cycle enzymes and glutathione metabolism to copper stress in *Scenedesmus bijugatus*. *Plant Science*, 160(2), 291–299. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(00\)00392-7](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(00)00392-7)
- Nagamiya, K., Motohashi, T., Nakao, K., Prodhan, S. H., Hattori, E., Hirose, S., Ozawa, K., Ohkawa, Y., Takabe, T., Takabe, T., & Komamine, A. (2007). Enhancement of salt tolerance in transgenic rice expressing an *Escherichia coli* catalase gene, katE. *Plant Biotechnology Reports*, 1(1), 49–55. <https://doi.org/10.1007/s11816-007-0007-6>
- Nahar, S., Vemireddy, L. R., Sahoo, L., & Tanti, B. (2018). Antioxidant Protection Mechanisms Reveal Significant Response in Drought-Induced Oxidative Stress in Some Traditional Rice of Assam, India. *Rice Science*, 25(4), 185–196. <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2018.06.002>
- Nasir Khan, M., Alzuaibr, F. M., Al-Huqail, A. A., Siddiqui, M. H., Ali, H. M., Al-Muwayhi, M. A., & Al-Haque, H. N. (2018). Hydrogen sulfide-mediated activation of o-acetylserine (Thiol) lyase and L/D-cysteine desulphydrase enhance dehydration tolerance

- in *eruca sativa* mill. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(12), 3981. <https://doi.org/10.3390/ijms19123981>
- Navrot, N., Rouhier, N., Gelhaye, E., & Jacquot, J. P. (2007). Reactive oxygen species generation and antioxidant systems in plant mitochondria. *Physiologia Plantarum*, 129(1), 185–195. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00777.x>
- Nawaz, F., Zulfiqar, B., Ahmad, K. S., Majeed, S., Shehzad, M. A., Javeed, H. M. R., Tahir, M. N., & Ahsan, M. (2021). Pretreatment with selenium and zinc modulates physiological indices and antioxidant machinery to improve drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). *South African Journal of Botany*, 138, 209–216. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2020.12.016>
- Naya, L., Ladrera, R., Ramos, J., González, E. M., Arrese-Igor, C., Minchin, F. R., & Becana, M. (2007). The response of carbon metabolism and antioxidant defenses of alfalfa nodules to drought stress and to the subsequent recovery of plants. *Plant Physiology*, 144(2), 1104–1114. <https://doi.org/10.1104/pp.107.099648>
- Newman, R. M., Hanscom, Z., & Kerfoot, W. C. (1992). The watercress glucosinolate-myrosinase system: a feeding deterrent to caddisflies, snails and amphipods. *Oecologia*, 92(1), 1–7. <https://doi.org/10.1007/BF00317255>
- Niki, E. (1993). Antioxidant Defenses In Eukariotic Cells: An Overview. In *Free Radicals: from Basic Science to Medicine* (pp. 365–373). Birkhäuser Basel. https://doi.org/10.1007/978-3-0348-9116-5_31
- Nikravesh, F., Khavari-Nejad, R. A., Rahimian, H., & Fahimi, H. (2012). Antioxidant enzyme activities and isozyme pattern in hairy roots and regenerated tobacco plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 59(5), 648–655. <https://doi.org/10.1134/S1021443712030132>
- Noctor, G., & Foyer, C. H. (1998a). Ascorbate and Glutathione: Keeping Active Oxygen under Control. *Annual Review of Plant Biology*, 49, 249–279. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.49.1.249>
- Noctor, G., & Foyer, C. H. (1998b). A re-evaluation of the ATP:NADPH budget during C3 photosynthesis: A contribution from nitrate assimilation and its associated respiratory activity? In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 49, Issue 329, pp. 1895–1908). Oxford Academic. <https://doi.org/10.1093/jxb/49.329.1895>
- Noctor, G., Gomez, L., Vanacker, H., & Foyer, C. H. (2002). Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signalling. *Journal of Experimental Botany*, 53(372), 1283–1304. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.372.1283>
- Noctor, G., Lelarge-Trouverie, C., & Mhamdi, A. (2015). The metabolomics of oxidative stress. In *Phytochemistry* (Vol. 112, Issue 1, pp. 33–53). Pergamon. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.09.002>
- Noctor, G., Veljovic-Jovanovic, S., Foyer, C. H., & Grace, S. (2000). Peroxide processing in photosynthesis: Antioxidant coupling and redox signalling. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 355(1402), 1465–1475. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0707>
- Noori, M., Azar, A. M., Saidi, M., Panahandeh, J., & Haghi, D. Z. (2018). Evaluation of water deficiency impacts on antioxidant enzymes activity and lipid peroxidation in some tomato (*Solanum lycopersicum* L.) lines. *Indian Journal of Agricultural Research*, 52(3), 228–235. <https://doi.org/10.18805/IJAR.A-318>
- Nothnagel, T., Budahn, H., Schrader, O., & Klocke, E. (2013). Intergeneric hybridization between *Brassica oleracea* and *Eruca sativa*. *Acta Horticulturae*, 1005, 97–104. <https://doi.org/10.17660/actahortic.2013.1005.7>

- O'Brien, J. A., Daudi, A., Butt, V. S., & Bolwell, G. P. (2012). Reactive oxygen species and their role in plant defence and cell wall metabolism. *Planta*, 236(3), 765–779. <https://doi.org/10.1007/s00425-012-1696-9>
- Ogburn, R. M., & Edwards, E. J. (2010). The ecological water-use strategies of succulent plants. In *Advances in Botanical Research* (Vol. 55, Issue C). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-380868-4.00004-1>
- Olsson, L. C., Veit, M., Weissenböck, G., & Bornman, J. F. (1998). Differential flavonoid response to enhanced UV-B radiation in *Brassica napus*. *Phytochemistry*, 49(4), 1021–1028. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(98\)00062-4](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(98)00062-4)
- Padulosi, S., & Pignone, D. (1996). *Rocket: a Mediterranean crop for the world*.
- Panda, S. K. (2001). Oxidative response of green gram seeds under salinity stress. *Indian Journal of Plant Physiology*, 6(4), 438–440.
- Panda, S. K., & Khan, M. H. (2009). Growth, Oxidative Damage and Antioxidant Responses in Greengram (*Vigna radiata* L.) under Short-term Salinity Stress and its Recovery. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 195(6), 442–454. <https://doi.org/10.1111/J.1439-037X.2009.00371.X>
- Pane, C., Sigillo, L., Caputo, M., Serratore, G., Zaccardelli, M., & Tripodi, P. (2017). Response of rocket salad germplasm (*Eruca* and *Diplotaxis* spp.) to major pathogens causing damping-off, wilting and leaf spot diseases. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 50(3–4), 167–177. <https://doi.org/10.1080/03235408.2017.1285511>
- Pappa, G., Lichtenberg, M., Iori, R., Barillari, J., Bartsch, H., & Gerhäuser, C. (2006). Comparison of growth inhibition profiles and mechanisms of apoptosis induction in human colon cancer cell lines by isothiocyanates and indoles from Brassicaceae. *Mutation Research - Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*, 599(1–2), 76–87. <https://doi.org/10.1016/j.mrfmmm.2006.01.007>
- Parida, A. K., & Das, A. B. (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: A review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 60(3), 324–349. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2004.06.010>
- Parida, A. K., Das, A. B., & Mohanty, P. (2004). Investigations on the antioxidative defence responses to NaCl stress in a mangrove, *Bruguiera parviflora*: Differential regulations of isoforms of some antioxidative enzymes. *Plant Growth Regulation*, 42(3), 213–226. <https://doi.org/10.1023/B:GROW.0000026508.63288.39>
- Park, S., Arasu, M. V., Lee, M. K., Chun, J. H., Seo, J. M., Al-Dhabi, N. A., & Kim, S. J. (2014). Analysis and metabolite profiling of glucosinolates, anthocyanins and free amino acids in inbred lines of green and red cabbage (*Brassica oleracea* L.). *LWT - Food Science and Technology*, 58(1), 203–213. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2014.03.002>
- Parolin, P. (2001). Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia*, 128(3), 326–335. <https://doi.org/10.1007/s004420100660>
- Parvin, K., Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M. H. M. B., Nahar, K., Mohsin, S. M., & Fujita, M. (2019). Comparative Physiological and Biochemical Changes in Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under Salt Stress and Recovery: Role of Antioxidant Defense and Glyoxalase Systems. *Antioxidants 2019, Vol. 8, Page 350*, 8(9), 350. <https://doi.org/10.3390/ANTIOX8090350>
- Parvin, K., Nahar, K., Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M. H. M. B., Mohsin, S. M., & Fujita, M. (2020). Exogenous vanillic acid enhances salt tolerance of tomato: Insight into plant antioxidant defense and glyoxalase systems. *Plant Physiology and Biochemistry*, 150, 109–120. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.02.030>

- Pasini, F., Verardo, V., Caboni, M. F., & D'Antuono, L. F. (2012). Determination of glucosinolates and phenolic compounds in rocket salad by HPLC-DAD-MS: Evaluation of *Eruca sativa* Mill. and *Diplotaxis tenuifolia* L. genetic resources. *Food Chemistry*, *133*(3), 1025–1033. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2012.01.021>
- Pasini, F., Verardo, V., Cerretani, L., Caboni, M. F., & D'Antuono, L. F. (2011). Rocket salad (*Diplotaxis* and *Eruca* spp.) sensory analysis and relation with glucosinolate and phenolic content. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, *91*(15), 2858–2864. <https://doi.org/10.1002/jsfa.4535>
- Passardi, F., Cosio, C., Penel, C., & Dunand, C. (2005). Peroxidases have more functions than a Swiss army knife. In *Plant Cell Reports* (Vol. 24, Issue 5, pp. 255–265). Springer. <https://doi.org/10.1007/s00299-005-0972-6>
- Patakas, A., Nikolaou, N., Zioziou, E., Radoglou, K., & Noitsakis, B. (2002). The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. *Plant Science*, *163*(2), 361–367. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00140-1](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00140-1)
- Paul, M. J., & Foyer, C. H. (2001). Sink regulation of photosynthesis. In *Journal of Experimental Botany* (Vol. 52, Issue 360, pp. 1383–1400). Oxford Academic. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.360.1383>
- Pekker, I., Tel-Or, E., & Mittler, R. (2002). Reactive oxygen intermediates and glutathione regulate the expression of cytosolic ascorbate peroxidase during iron-mediated oxidative stress in bean. *Plant Molecular Biology*, *49*(5), 429–438. <https://doi.org/10.1023/A:1015554616358>
- Peng, C., Ou, Z., Liu, N., & Lin, G. (2005). Response to high temperature in flag leaves of super high-yielding rice Pei'ai 64S/E32 and Liangyoupeijiu. *Rice Science*, *12*(3), 179–186.
- Podsedek, A. (2007). Natural antioxidants and antioxidant capacity of Brassica vegetables: A review. In *LWT - Food Science and Technology* (Vol. 40, Issue 1, pp. 1–11). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2005.07.023>
- Polidoros, A. N., Mylona, P. V., & Scandalios, J. G. (2001). Transgenic tobacco plants expressing the maize Cat2 gene have altered catalase levels that affect plant-pathogen interactions and resistance to oxidative stress. *Transgenic Research*, *10*(6), 555–569. <https://doi.org/10.1023/A:1013027920444>
- Polle, A. (2001). Dissecting the superoxide dismutase-ascorbate-glutathione-pathway in chloroplasts by metabolic modeling. Computer simulations as a step towards flux analysis. *Plant Physiology*, *126*(1), 445–462. <https://doi.org/10.1104/pp.126.1.445>
- Possenti, M., Baima, S., Raffo, A., Durazzo, A., Giusti, A. M., & Natella, F. (2016). Glucosinolates in Food. In *Glucosinolates* (pp. 1–46). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-26479-0_4-1
- Prajapat, P., Singh, D., Tripathi, S., Patel, K., Abbas, H., & Patel, Ankit. (2018). Effect of water stress on antioxidative enzymes and glycine betaine content in drought tolerant and drought susceptible cotton (*Gossypium hirsutum* L.) genotypes. *Indian Journal of Biochemistry and Biophysics*, *55*(3), 198–204.
- Premachandra, G. S., Hahn, D. T., Rhodes, D., & Joly, R. J. (1995). Leaf water relations and solute accumulation in two grain sorghum lines exhibiting contrasting drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*, *46*(12), 1833–1841. <https://doi.org/10.1093/jxb/46.12.1833>
- Preobrazhenskaya, M. N., Bukhman, V. M., Korolev, A. M., & Efimov, S. A. (1993). Ascorbigen and other indole-derived compounds from Brassica vegetables and their analogs as anticarcinogenic and immunomodulating agents. In *Pharmacology and*

Therapeutics (Vol. 60, Issue 2, pp. 301–313). Pergamon. [https://doi.org/10.1016/0163-7258\(93\)90012-3](https://doi.org/10.1016/0163-7258(93)90012-3)

- Price, A. H., & Hendry, G. A. F. (1991). Iron-catalysed oxygen radical formation and its possible contribution to drought damage in nine native grasses and three cereals. *Plant, Cell & Environment*, *14*(5), 477–484. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1991.tb01517.x>
- Qin, A., Shi, Q., & Yu, X. (2011). Ascorbic acid contents in transgenic potato plants overexpressing two dehydroascorbate reductase genes. *Molecular Biology Reports*, *38*(3), 1557–1566. <https://doi.org/10.1007/s11033-010-0264-2>
- Quan, L. J., Zhang, B., Shi, W. W., & Li, H. Y. (2008). Hydrogen peroxide in plants: A versatile molecule of the reactive oxygen species network. In *Journal of Integrative Plant Biology* (Vol. 50, Issue 1, pp. 2–18). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2007.00599.x>
- Rahman, A., Nahar, K., Hasanuzzaman, M., & Fujita, M. (2016). Calcium supplementation improves Na⁺/K⁺ ratio, antioxidant defense and glyoxalase systems in salt-stressed rice seedlings. *Frontiers in Plant Science*, *7*(MAY2016), 609. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00609>
- Rahman, M., Mostofa, M. G., Keya, S. S., Rahman, A., Das, A. K., Islam, R., Abdelrahman, M., Bhuiyan, S. U., Naznin, T., Ansary, M. U., & Tran, L. S. P. (2021). Acetic acid improves drought acclimation in soybean: an integrative response of photosynthesis, osmoregulation, mineral uptake and antioxidant defense. *Physiologia Plantarum*, *172*(2), 334–350. <https://doi.org/10.1111/ppl.13191>
- Rahman, M., Rahman, K., Sathi, K. S., Alam, M. M., Nahar, K., Fujita, M., & Hasanuzzaman, M. (2021). Supplemental selenium and boron mitigate salt-induced oxidative damages in glycine max l. *Plants*, *10*(10), 2224. <https://doi.org/10.3390/plants10102224>
- Raju, A. D., & Prasad, S. M. (2021). Hydrogen sulfide implications on easing NaCl induced toxicity in eggplant and tomato seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*, *164*, 173–184. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.05.001>
- Rangkadilok, N., Nicolas, M. E., Bennett, R. N., Premier, R. R., Eagling, D. R., & Taylor, P. W. J. (2002). Determination of sinigrin and glucoraphanin in Brassica species using a simple extraction method combined with ion-pair HPLC analysis. *Scientia Horticulturae*, *96*(1–4), 27–41. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(02\)00119-X](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(02)00119-X)
- Rao, A. S. V. C., & Reddy, A. R. (2008). Glutathione Reductase: A Putative Redox Regulatory System in Plant Cells. In *Sulfur Assimilation and Abiotic Stress in Plants* (pp. 111–147). Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-76326-0_6
- Reddy, A. R., Chaitanya, K. V., & Vivekanandan, M. (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. In *Journal of Plant Physiology* (Vol. 161, Issue 11, pp. 1189–1202). Urban & Fischer. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.01.013>
- Reddy, A. R., & Raghavendra, A. S. (2006). Photooxidative stress. In *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants* (pp. 157–186). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/1-4020-4225-6_6
- Reginato, M., Cenzano, A. M., Arslan, I., Furlán, A., Varela, C., Cavallin, V., Papenbrock, J., & Luna, V. (2021). Na₂SO₄ and NaCl salts differentially modulate the antioxidant systems in the highly stress tolerant halophyte *Prosopis strombulifera*. *Plant Physiology and Biochemistry*, *167*, 748–762. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.09.003>
- Reguera, M., Peleg, Z., & Blumwald, E. (2012). Targeting metabolic pathways for genetic engineering abiotic stress-tolerance in crops. *Biochimica et Biophysica Acta - Gene Regulatory Mechanisms*, *1819*(2), 186–194.

<https://doi.org/10.1016/j.bbagrm.2011.08.005>

- Ren, Y., Wang, W., He, J., Zhang, L., Wei, Y., & Yang, M. (2020). Nitric oxide alleviates salt stress in seed germination and early seedling growth of pakchoi (*Brassica chinensis* L.) by enhancing physiological and biochemical parameters. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, *187*, 109785. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.109785>
- Rengasamy, P. (2002). Transient salinity and subsoil constraints to dryland farming in Australian sodic soils: An overview. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, *42*(3), 351–361. <https://doi.org/10.1071/EA01111>
- Rizhsky, L., Hallak-Herr, E., Van Breusegem, F., Rachmilevitch, S., Barr, J. E., Rodermel, S., Inzé, D., & Mittler, R. (2002). Double antisense plants lacking ascorbate peroxidase and catalase are less sensitive to oxidative stress than single antisense plants lacking ascorbate peroxidase or catalase. *Plant Journal*, *32*(3), 329–342. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2002.01427.x>
- Rodrigues, M. L., Pacheco, C. M. A., & Chaves, M. M. (1995). Soil-plant water relations, root distribution and biomass partitioning in *Lupinus albus* L. under drought conditions. *Journal of Experimental Botany*, *46*(8), 947–956. <https://doi.org/10.1093/jxb/46.8.947>
- Rodríguez-Serrano, M., Romero-Puertas, M. C., Pazmino, D. M., Testillano, P. S., Risueno, M. C., Del Río, L. A., & Sandalio, L. M. (2009). Cellular response of pea plants to cadmium toxicity: Cross talk between reactive oxygen species, nitric oxide, and calcium. *Plant Physiology*, *150*(1), 229–243. <https://doi.org/10.1104/pp.108.131524>
- Romero-Aranda, R., Soria, T., & Cuartero, J. (2001). Tomato plant-water uptake and plant-water relationships under saline growth conditions. *Plant Science*, *160*(2), 265–272. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(00\)00388-5](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(00)00388-5)
- Romero-Puertas, M. C., Corpas, F. J., Sandalio, L. M., Leterrier, M., Rodríguez-Serrano, M., del Río, L. A., & Palma, J. M. (2006). Glutathione reductase from pea leaves: response to abiotic stress and characterization of the peroxisomal isozyme. *New Phytologist*, *170*(1), 43–52. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01643.x>
- Roxas, V. P., Lodhi, S. A., Garrett, D. K., Mahan, J. R., & Allen, R. D. (2000). Stress tolerance in transgenic tobacco seedlings that overexpress glutathione S-transferase/glutathione peroxidase. *Plant and Cell Physiology*, *41*(11), 1229–1234. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcd051>
- Rungapamestry, V., Duncan, A. J., Fuller, Z., & Ratcliffe, B. (2007). Effect of cooking brassica vegetables on the subsequent hydrolysis and metabolic fate of glucosinolates. *Proceedings of the Nutrition Society*, *66*(1), 69–81. <https://doi.org/10.1017/S0029665107005319>
- Sadiq, M., Akram, N. A., Ashraf, M., Al-Qurainy, F., & Ahmad, P. (2019). Alpha-Tocopherol-Induced Regulation of Growth and Metabolism in Plants Under Non-stress and Stress Conditions. In *Journal of Plant Growth Regulation* (Vol. 38, Issue 4, pp. 1325–1340). Springer New York LLC. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-09936-7>
- Sahay, S., Khan, E., & Gupta, M. (2019). Nitric oxide and abscisic acid protects against PEG-induced drought stress differentially in Brassica genotypes by combining the role of stress modulators, markers and antioxidants. *Nitric Oxide - Biology and Chemistry*, *89*, 81–92. <https://doi.org/10.1016/j.niox.2019.05.005>
- Sairam, R. K., Shukla, D. S., & Saxena, D. C. (1997). Stress induced injury and antioxidant enzymes in relation to drought tolerance in wheat genotypes. *Biologia Plantarum*, *40*(3), 357–364. <https://doi.org/10.1023/A:1001009812864>
- Salah, N., Miller, N. J., Paganga, G., Tijburg, L., Paul Bolwell, G., & Riceevans, C. (1995). Polyphenolic flavanols as scavengers of aqueous phase radicals and as chain-breaking antioxidants. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, *322*(2), 339–346.

<https://doi.org/10.1006/abbi.1995.1473>

- Samarah, N., Mullen, R., & Cianzio, S. (2004). Size distribution and mineral nutrients of soybean seeds in response to drought stress. *Journal of Plant Nutrition*, 27(5), 815–835. <https://doi.org/10.1081/PLN-120030673>
- Šamec, D., Linić, I., & Salopek-Sondi, B. (2021). Salinity Stress as an Elicitor for Phytochemicals and Minerals Accumulation in Selected Leafy Vegetables of Brassicaceae. *Agronomy* 2021, Vol. 11, Page 361, 11(2), 361. <https://doi.org/10.3390/AGRONOMY11020361>
- Sánchez, E., López-Lefebvre, L. R., García, P. C., Rivero, R. M., Ruiz, J. M., & Romero, L. (2001). Proline metabolism in response to highest nitrogen dosages in green bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. cv. Strike). *Journal of Plant Physiology*, 158(5), 593–598. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-00268>
- Sandalio, L. M., Dalurzo, H. C., Gómez, M., Romero-Puertas, M. C., & Del Río, L. A. (2001). Cadmium-induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants. *Journal of Experimental Botany*, 52(364), 2115–2126. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.364.2115>
- Sandalio, L. M., & Del Río, L. A. (1988). Intraorganellar Distribution of Superoxide Dismutase in Plant Peroxisomes (Glyoxysomes and Leaf Peroxisomes). *Plant Physiology*, 88(4), 1215–1218. <https://doi.org/10.1104/pp.88.4.1215>
- Sappl, P. G., Oñate-Sánchez, L., Singh, K. B., & Millar, A. H. (2004). Proteomic analysis of glutathione S-transferases of *Arabidopsis thaliana* reveals differential salicylic acid-induced expression of the plant-specific phi and tau classes. *Plant Molecular Biology*, 54(2), 205–219. <https://doi.org/10.1023/B:PLAN.0000028786.57439.b3>
- Sardans, J., Peñuelas, J., Coll, M., Vayreda, J., & Rivas-Ubach, A. (2012). Stoichiometry of potassium is largely determined by water availability and growth in Catalonian forests. *Functional Ecology*, 26(5), 1077–1089. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02023.x>
- Sarker, U., & Oba, S. (2018). Drought stress enhances nutritional and bioactive compounds, phenolic acids and antioxidant capacity of Amaranthus leafy vegetable. *BMC Plant Biology*, 18(1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1484-1>
- Scalla, R., & Roulet, A. (2002). Cloning and characterization of a glutathione S-transferase induced by a herbicide safener in barley (*Hordeum vulgare*). *Physiologia Plantarum*, 116(3), 336–344. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2002.1160308.x>
- Scandalios, J. G. (1990). Response of Plant Antioxidant Defense Genes to Environmental Stress. *Advances in Genetics*, 28(C), 1–41. [https://doi.org/10.1016/S0065-2660\(08\)60522-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2660(08)60522-2)
- Scandalios, J. G. (1993). Oxygen stress and superoxide dismutases. In *Plant Physiology* (Vol. 101, Issue 1, pp. 7–12). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1104/pp.101.1.7>
- Schiattone, M. I., Viggiani, R., Di Venere, D., Sergio, L., Cantore, V., Todorovic, M., Perniola, M., & Candido, V. (2018). Impact of irrigation regime and nitrogen rate on yield, quality and water use efficiency of wild rocket under greenhouse conditions. *Scientia Horticulturae*, 229, 182–192. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.10.036>
- Schouten, R. E., Zhang, X., Verkerk, R., Verschoor, J. A., Otma, E. C., Tijsskens, L. M. M., & van Kooten, O. (2009). Modelling the level of the major glucosinolates in broccoli as affected by controlled atmosphere and temperature. *Postharvest Biology and Technology*, 53(1–2), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2009.03.001>
- Schuller, D. J., Ban, N., Van Huystee, R. B., McPherson, A., & Poulos, T. L. (1996). The crystal structure of peanut peroxidase. *Structure*, 4(3), 311–321.

[https://doi.org/10.1016/S0969-2126\(96\)00035-4](https://doi.org/10.1016/S0969-2126(96)00035-4)

- Sehrawat, N., Bhat, K. V., Sairam, R. K., Jaiwal, P. K., Biotechnology, C., & Dayanand, M. (2013). *Identification of salt resistant wild relatives of mungbean (Vigna radiata (L .) Wilczek)*. 3(5), 41–49.
- Semane, B., Cuypers, A., Smeets, K., Van Belleghem, F., Horemans, N., Schat, H., & Vangronsveld, J. (2007). Cadmium responses in Arabidopsis thaliana: Glutathione metabolism and antioxidative defence system. *Physiologia Plantarum*, 129(3), 519–528. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00822.x>
- Serrano, R., Culiñán-Maciá, F. A., & Moreno, V. (1998). Genetic engineering of salt and drought tolerance with yeast regulatory genes. In *Scientia Horticulturae* (Vol. 78, Issues 1–4, pp. 261–269). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(98\)00196-4](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(98)00196-4)
- Sgherri, C. L. M., Maffei, M., & Navari-Izzo, F. (2000). Antioxidative enzymes in wheat subjected to increasing water deficit and rewatering. *Journal of Plant Physiology*, 157(3), 273–279. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(00\)80048-6](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(00)80048-6)
- Shanker, A., & Venkateswarlu, B. (2012). Abiotic Stress Response in Plants - Physiological, Biochemical and Genetic Perspectives. In *Abiotic Stress Response in Plants - Physiological, Biochemical and Genetic Perspectives*. InTech. <https://doi.org/10.5772/1762>
- Shao, N., Beck, C. F., Lemaire, S. D., & Krieger-Liszkay, A. (2008). Photosynthetic electron flow affects H₂O₂ signaling by inactivation of catalase in Chlamydomonas reinhardtii. *Planta*, 228(6), 1055–1066. <https://doi.org/10.1007/s00425-008-0807-0>
- Shapiro, T. A., Fahey, J. W., Wade, K. L., Stephenson, K. K., & Talalay, P. (1998). Human metabolism and excretion of cancer chemoprotective glucosinolates and isothiocyanates of cruciferous vegetables. *Cancer Epidemiology Biomarkers and Prevention*, 7(12), 1091–1100.
- Shariatnia, F., Azari, A., Rahimi, A., Panahi, B., & Madahhosseini, S. (2021). Germination, growth, and yield of rocket populations show strong ecotypic variation under NaCl stress. *Scientia Horticulturae*, 278, 109841. <https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2020.109841>
- Sharma, P., Jha, A. B., Dubey, R. S., & Pessarakli, M. (2012). Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions. *Journal of Botany*, 2012, 1–26. <https://doi.org/10.1155/2012/217037>
- Sharma, P., & Shanker Dubey, R. (2005). Modulation of nitrate reductase activity in rice seedlings under aluminium toxicity and water stress: Role of osmolytes as enzyme protectant. *Journal of Plant Physiology*, 162(8), 854–864. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.09.011>
- Sharma, S. S., Keshwanand, S., Jain, S., Jajoria, D. K., Sharma, R. P., Gupta, N. K., Sharma, R. K., & Karan, S. (2022). *Suitability Evaluation of Degraded Salt Affected Soils for Pomegranate (Punica granatum) Farming: A Case Study of Bhilwara District, Rajasthan College of Agriculture, Bhilwara-Raja... Soil Resource studies View project Soil health of Vegetable farms View*. 53.
- Sharma, S., Villamor, J. G., & Verslues, P. E. (2011). Essential role of tissue-specific proline synthesis and catabolism in growth and redox balance at low water potential. *Plant Physiology*, 157(1), 292–304. <https://doi.org/10.1104/pp.111.183210>
- Shawon, R. A., Kang, B. S., Lee, S. G., Kim, S. K., Ju Lee, H., Katrich, E., Gorinstein, S., & Ku, Y. G. (2020). Influence of drought stress on bioactive compounds, antioxidant enzymes and glucosinolate contents of Chinese cabbage (Brassica rapa). *Food Chemistry*, 308, 125657. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2019.125657>

- She, D., Sun, X., Gamareldawla, A. H. D., Nazar, E. A., Hu, W., Edith, K., & Yu, S. (2018). Benefits of soil biochar amendments to tomato growth under saline water irrigation. *Scientific Reports*, 8(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33040-7>
- Sheehan, D., Meade, G., Foley, V. M., & Dowd, C. A. (2001). Structure, function and evolution of glutathione transferases: Implications for classification of non-mammalian members of an ancient enzyme superfamily. In *Biochemical Journal* (Vol. 360, Issue 1, pp. 1–16). <https://doi.org/10.1042/0264-6021:3600001>
- Sheteiwy, M. S., Abd Elgawad, H., Xiong, Y. C., Macovei, A., Brestic, M., Skalicky, M., Shaghaleh, H., Alhaj Hamoud, Y., & El-Sawah, A. M. (2021). Inoculation with *Bacillus amyloliquefaciens* and mycorrhiza confers tolerance to drought stress and improve seed yield and quality of soybean plant. *Physiologia Plantarum*, 172(4), 2153–2169. <https://doi.org/10.1111/ppl.13454>
- Shigeoka, S. (2002). Regulation and function of ascorbate peroxidase isoenzymes. *Journal of Experimental Botany*, 53(372), 1305–1319. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.372.1305>
- Shikanai, T., Takeda, T., Yamauchi, H., Sano, S., Tomizawa, K. I., Yokota, A., & Shigeoka, S. (1998). Inhibition of ascorbate peroxidase under oxidative stress in tobacco having bacterial catalase in chloroplasts. *FEBS Letters*, 428(1–2), 47–51. [https://doi.org/10.1016/S0014-5793\(98\)00483-9](https://doi.org/10.1016/S0014-5793(98)00483-9)
- Shringarpure, R., & Davies, K. J. A. (2002). Protein turnover by the proteasome in aging and disease. *Free Radical Biology and Medicine*, 32(11), 1084–1089. [https://doi.org/10.1016/S0891-5849\(02\)00824-9](https://doi.org/10.1016/S0891-5849(02)00824-9)
- Siddiqui, M. H., Mohammad, F., Khan, M. N., Al-Whaibi, M. H., & Bahkali, A. H. A. (2010). Nitrogen in Relation to Photosynthetic Capacity and Accumulation of Osmoprotectant and Nutrients in Brassica Genotypes Grown Under Salt Stress. *Agricultural Sciences in China*, 9(5), 671–680. [https://doi.org/10.1016/S1671-2927\(09\)60142-5](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(09)60142-5)
- Silva, E. N., Silveira, J. A. G., Rodrigues, C. R. F., & Viégas, R. A. (2015). Physiological adjustment to salt stress in *Jatropha curcas* is associated with accumulation of salt ions, transport and selectivity of K⁺, osmotic adjustment and K⁺/Na⁺ homeostasis. *Plant Biology*, 17(5), 1023–1029. <https://doi.org/10.1111/plb.12337>
- Sinclair, T. R., & Vadez, V. (2002). Physiological traits for crop yield improvement in low N and P environments. In *Plant and Soil* (Vol. 245, Issue 1, pp. 1–15). Springer. <https://doi.org/10.1023/A:1020624015351>
- Singh, K., & Chatrath, R. (2001). Application of physiology in wheat breeding. international maiz. *Wheat Improvement Center (CIMMYT)*, 101-110
- Singh, M., Kumar, J., Singh, S., Singh, V. P., & Prasad, S. M. (2015). Roles of osmoprotectants in improving salinity and drought tolerance in plants: a review. In *Reviews in Environmental Science and Biotechnology* (Vol. 14, Issue 3, pp. 407–426). Kluwer Academic Publishers. <https://doi.org/10.1007/s11157-015-9372-8>
- Singh, M., Singh, V. P., & Prasad, S. M. (2016). Nitrogen modifies NaCl toxicity in eggplant seedlings: Assessment of chlorophyll a fluorescence, antioxidative response and proline metabolism. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 7, 76–86. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2016.05.007>
- Singh, R., Gupta, P., Khan, F., Singh, S. K., Sanchita, Mishra, T., Kumar, A., Dhawan, S. S., & Shirke, P. A. (2018). Modulations in primary and secondary metabolic pathways and adjustment in physiological behaviour of *Withania somnifera* under drought stress. *Plant Science*, 272, 42–54. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.03.029>
- Singh, R. P., Jha, P., & Jha, P. N. (2015). The plant-growth-promoting bacterium *Klebsiella* sp. SBP-8 confers induced systemic tolerance in wheat (*Triticum aestivum*) under salt stress. *Journal of Plant Physiology*, 184, 57–67.

<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.07.002>

- Skadsen, R. W., Schulze-Lefert, P., & Herbst, J. M. (1995). Molecular cloning, characterization and expression analysis of two catalase isozyme genes in barley. *Plant Molecular Biology*, 29(5), 1005–1014. <https://doi.org/10.1007/BF00014973>
- Slater, S. M. H., Keller, W. A., & Scoles, G. (2011). Agrobacterium-mediated transformation of *Eruca sativa*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 106(2), 253–260. <https://doi.org/10.1007/s11240-010-9915-1>
- Song, L., Iori, R., & Thornalley, P. J. (2006). Purification of major glucosinolates from Brassicaceae seeds and preparation of isothiocyanate and amine metabolites. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 86(8), 1271–1280. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2488>
- Sreenivasulu, N., Miranda, M., Prakash, H. S., Wobus, U., & Weschke, W. (2004). Transcriptome changes in foxtail millet genotypes at high salinity: Identification and characterization of a PHGPX gene specifically up-regulated by NaCl in a salt-tolerant line. *Journal of Plant Physiology*, 161(4), 467–477. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-01112>
- Staack, R., Kingston, S., Wallig, M. A., & Jeffery, E. H. (1998). A comparison of the individual and collective effects of four glucosinolate breakdown products from Brussels sprouts on induction of detoxification enzymes. *Toxicology and Applied Pharmacology*, 149(1), 17–23. <https://doi.org/10.1006/taap.1997.8340>
- Stauber, E. J., Kuczka, P., van Ohlen, M., Vogt, B., Janowitz, T., Piotrowski, M., Beuerle, T., & Wittstock, U. (2012). Turning the “mustard oil bomb” into a “cyanide bomb”: Aromatic glucosinolate metabolism in a specialist insect herbivore. *PLoS ONE*, 7(4), e35545. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035545>
- Steinkellner, H., Rabot, S., Freywald, C., Nobis, E., Scharf, G., Chabicovsky, M., Knasmüller, S., & Kassie, F. (2001). Effects of cruciferous vegetables and their constituents on drug metabolizing enzymes involved in the bioactivation of DNA-reactive dietary carcinogens. *Mutation Research - Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*, 480–481, 285–297. [https://doi.org/10.1016/S0027-5107\(01\)00188-9](https://doi.org/10.1016/S0027-5107(01)00188-9)
- Sudhakar, C., Lakshmi, A., & Giridarakumar, S. (2001). Changes in the antioxidant enzyme efficacy in two high yielding genotypes of mulberry (*Morus alba* L.) under NaCl salinity. *Plant Science*, 161(3), 613–619. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(01\)00450-2](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(01)00450-2)
- Sun, B., Liu, N., Zhao, Y., Yan, H., & Wang, Q. (2011). Variation of glucosinolates in three edible parts of Chinese kale (*Brassica alboglabra* Bailey) varieties. *Food Chemistry*, 124(3), 941–947. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2010.07.031>
- Sun, Y., Niu, G., Masabni, J. G., & Ganjegunte, G. (2018). Relative salt tolerance of 22 pomegranate (*Punica granatum*) cultivars. *HortScience*, 53(10), 1513–1519. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI13362-18>
- Suzuki, N., & Mittler, R. (2006). Reactive oxygen species and temperature stresses: A delicate balance between signaling and destruction. In *Physiologia Plantarum* (Vol. 126, Issue 1, pp. 45–51). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1111/j.0031-9317.2005.00582.x>
- Szabados, L., & Savaouré, A. (2010). Proline: a multifunctional amino acid. In *Trends in Plant Science* (Vol. 15, Issue 2, pp. 89–97). Elsevier Current Trends. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009>
- Tadayyon, A., Nikneshan, P., & Pessarakli, M. (2018). Effects of drought stress on concentration of macro- and micro-nutrients in Castor (*Ricinus communis* L.) plant. *Journal of Plant Nutrition*, 41(3), 304–310. <https://doi.org/10.1080/01904167.2017.1381126>

- Taiz, L., & Zeiger, E. (2002). *Taiz, L. and Zeiger, E. (2002) Plant Physiology. 3rd Edition, Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, MA, USA. - References - Scientific Research Publishing. Book.*
[https://www.scirp.org/\(S\(351jmbntvnsjt1aadkposzje\)\)/reference/ReferencesPapers.aspx?ReferenceID=1895315](https://www.scirp.org/(S(351jmbntvnsjt1aadkposzje))/reference/ReferencesPapers.aspx?ReferenceID=1895315)
- Taranto, F., Francese, G., Di Dato, F., D'Alessandro, A., Greco, B., Onofaro Sanajà, V., Pentangelo, A., Mennella, G., & Tripodi, P. (2016). Leaf Metabolic, Genetic, and Morphophysiological Profiles of Cultivated and Wild Rocket Salad (*Eruca* and *Diplotaxis* Spp.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *64*(29), 5824–5836. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.6b01737>
- Tardieu, F. (2013). Plant response to environmental conditions: Assessing potential production, water demand, and negative effects of water deficit. *Frontiers in Physiology*, *4 FEB*. <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00017>
- Tavakkoli, E., Fatehi, F., Coventry, S., Rengasamy, P., & McDonald, G. K. (2011). Additive effects of Na⁺ and Cl⁻ ions on barley growth under salinity stress. *Journal of Experimental Botany*, *62*(6), 2189–2203. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq422>
- Taylor, N. L., Heazlewood, J. L., Day, D. A., & Millar, A. H. (2005). Differential impact of environmental stresses of the pea mitochondrial proteome. *Molecular and Cellular Proteomics*, *4*(8), 1122–1133. <https://doi.org/10.1074/mcp.M400210-MCP200>
- Teakle, N. L., & Tyerman, S. D. (2010). Mechanisms of Cl⁻ transport contributing to salt tolerance. *Plant, Cell and Environment*, *33*(4), 566–589. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02060.x>
- Termaat, A., Passioura, J. B., & Munns, R. (1985). Shoot Turgor Does Not Limit Shoot Growth of NaCl-Affected Wheat and Barley. *Plant Physiology*, *77*(4), 869–872. <https://doi.org/10.1104/pp.77.4.869>
- Thannickal, V. J., & Fanburg, B. L. (2000). Reactive oxygen species in cell signaling. In *American Journal of Physiology - Lung Cellular and Molecular Physiology* (Vol. 279, Issues 6 23-6). American Physiological Society. <https://doi.org/10.1152/ajplung.2000.279.6.11005>
- Tian, M., Xu, X., Liu, Y., Xie, L., & Pan, S. (2016). Effect of Se treatment on glucosinolate metabolism and health-promoting compounds in the broccoli sprouts of three cultivars. *Food Chemistry*, *190*, 374–380. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.05.098>
- Tiwari, J. K., Munshi, A. D., Kumar, R., Pandey, R. N., Arora, A., Bhat, J. S., & Sureja, A. K. (2010). Effect of salt stress on cucumber: Na⁺-K⁺ ratio, osmolyte concentration, phenols and chlorophyll content. *Acta Physiologiae Plantarum*, *32*(1), 103–114. <https://doi.org/10.1007/s11738-009-0385-1>
- Tortorella, S. M., Royce, S. G., Licciardi, P. V., & Karagiannis, T. C. (2015). Dietary Sulforaphane in Cancer Chemoprevention: The Role of Epigenetic Regulation and HDAC Inhibition. In *Antioxidants and Redox Signaling* (Vol. 22, Issue 16, pp. 1382–1424). Mary Ann Liebert Inc. <https://doi.org/10.1089/ars.2014.6097>
- Traka, M., Gasper, A. V., Melchini, A., Bacon, J. R., Needs, P. W., Frost, V., Chantry, A., Jones, A. M. E., Ortori, C. A., Barrett, D. A., Ball, R. Y., Mills, R. D., & Mithen, R. F. (2008). Broccoli consumption interacts with GSTM1 to perturb oncogenic signalling pathways in the prostate. *PLoS ONE*, *3*(7), e2568. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002568>
- Traka, M. H., & Mithen, R. F. (2011). Plant science and human nutrition: Challenges in assessing health-promoting properties of phytochemicals. In *Plant Cell* (Vol. 23, Issue 7, pp. 2483–2497). Plant Cell. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.087916>
- Traka, M., & Mithen, R. (2009). Glucosinolates, isothiocyanates and human health. In

- Phytochemistry Reviews* (Vol. 8, Issue 1, pp. 269–282). Springer. <https://doi.org/10.1007/s11101-008-9103-7>
- Trenberth, K. E., Dai, A., Van Der Schrier, G., Jones, P. D., Barichivich, J., Briffa, K. R., & Sheffield, J. (2014). Global warming and changes in drought. In *Nature Climate Change* (Vol. 4, Issue 1, pp. 17–22). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/nclimate2067>
- Tripathi, B. N., Singh, V., Ezaki, B., Sharma, V., & Gaur, J. P. (2013). Mechanism of Cu- and Cd-Induced Proline Hyperaccumulation in *Triticum aestivum* (Wheat). *Journal of Plant Growth Regulation*, 32(4), 799–808. <https://doi.org/10.1007/S00344-013-9343-7/FIGURES/5>
- Tripathi, M. K., & Mishra, A. S. (2007). Glucosinolates in animal nutrition: A review. In *Animal Feed Science and Technology* (Vol. 132, Issues 1–2, pp. 1–27). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/j.anifeeds.2006.03.003>
- Tripodi, P., Francese, G., & Mennella, G. (2017). Rocket salad: Crop description, bioactive compounds and breeding perspectives. *Advances in Horticultural Science*, 31(2), 107–113. <https://doi.org/10.13128/ahs-21087>
- Tsang, E. W. T., Bowler, C., Hérouart, D., Van Camp, W., Villarroel, R., Genetello, C., Van Montagu, M., & Inzé, D. (1991). Differential regulation of superoxide dismutases in plants exposed to environmental stress. *Plant Cell*, 3(8), 783–792. <https://doi.org/10.1105/tpc.3.8.783>
- Türkan, I., Bor, M., Özdemir, F., & Koca, H. (2005). Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought-tolerant *P. acutifolius* Gray and drought-sensitive *P. vulgaris* L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress. *Plant Science*, 168(1), 223–231. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.07.032>
- Tuteja, N. (2007). Mechanisms of High Salinity Tolerance in Plants. In *Methods in Enzymology* (Vol. 428, pp. 419–438). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(07\)28024-3](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(07)28024-3)
- Tuteja, N., Ahmad, P., Panda, B. B., & Tuteja, R. (2009). Genotoxic stress in plants: Shedding light on DNA damage, repair and DNA repair helicases. In *Mutation Research - Reviews in Mutation Research* (Vol. 681, Issues 2–3, pp. 134–149). Mutat Res. <https://doi.org/10.1016/j.mrrev.2008.06.004>
- Tuteja, N., Singh, M. B., Misra, M. K., Bhalla, P. L., & Tuteja, R. (2001). Molecular mechanisms of DNA damage and repair: Progress in plants. In *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology* (Vol. 36, Issue 4, pp. 337–397). Taylor & Francis. <https://doi.org/10.1080/20014091074219>
- Tuteja, N., & Sopory, S. K. (2008). Plant signaling in stress: G-protein coupled receptors, heterotrimeric G-proteins and signal coupling via phospholipases. In *Plant Signaling and Behavior* (Vol. 3, Issue 2, pp. 79–86). Taylor & Francis. <https://doi.org/10.4161/psb.3.2.5303>
- Uda, Y., Kurata, T., & Arakawa, N. (1986). Effects of thiol compounds on the formation of nitriles from glucosinolates. *Agricultural and Biological Chemistry*, 50(11), 2741–2746. <https://doi.org/10.1080/00021369.1986.10867833>
- Ueda, A., Shi, W., Sanmiya, K., Shono, M., & Takabe, T. (2001). Functional analysis of salt-inducible Proline Transporter of barley roots. *Plant and Cell Physiology*, 42(11), 1282–1289. <https://doi.org/10.1093/pcp/pce166>
- Urbinati, G., Nota, P., Frattarelli, A., Di Cori, P., Lucioli, S., Forni, C., & Caboni, E. (2018). Morpho-physiological and antioxidant response to NaCl-induced stress in in vitro shoots of pomegranate (*Punica granatum* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*, 40(8), 1–12. <https://doi.org/10.1007/s11738-018-2726-4>

- Urlić, B., Dumičić, G., Romić, M., & Ban, S. G. (2017). The effect of N and NaCl on growth, yield, and nitrate content of salad rocket (*Eruca sativa* Mill.). *Journal of Plant Nutrition*, *40*(18), 2611–2618. <https://doi.org/10.1080/01904167.2017.1381122>
- Ushimaru, T., Maki, Y., Sano, S., Koshiba, K., Asada, K., & Tsuji, H. (1997). Induction of Enzymes Involved in the Ascorbate-Dependent Antioxidative System, Namely, Ascorbate Peroxidase, Monodehydroascorbate Reductase and Dehydroascorbate Reductase, after Exposure to Air of Rice (*Oryza sativa*) Seedlings Germinated under Water. *Plant and Cell Physiology*, *38*(5), 541–549. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a029203>
- Ushimaru, T., Nakagawa, T., Fujioka, Y., Daicho, K., Naito, M., Yamauchi, Y., Nonaka, H., Amako, K., Yamawaki, K., & Murata, N. (2006). Transgenic Arabidopsis plants expressing the rice dehydroascorbate reductase gene are resistant to salt stress. *Journal of Plant Physiology*, *163*(11), 1179–1184. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.10.002>
- Uygur, V., & Yetisir, H. (2009). Effects of rootstocks on some growth parameters, phosphorous and nitrogen uptake watermelon under salt stress. *Journal of Plant Nutrition*, *32*(4), 629–643. <https://doi.org/10.1080/01904160802715448>
- Van Breusegem, F., Vranová, E., Dat, J. F., & Inzé, D. (2001). The role of active oxygen species in plant signal transduction. In *Plant Science* (Vol. 161, Issue 3, pp. 405–414). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(01\)00452-6](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(01)00452-6)
- Van Doorn, W. G., & Ketsa, S. (2014). Cross reactivity between ascorbate peroxidase and phenol (guaiacol) peroxidase. In *Postharvest Biology and Technology* (Vol. 95, pp. 64–69). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2014.04.002>
- Van Eylen, D., Bellostas, N., Strobel, B. W., Oey, I., Hendrickx, M., Van Loey, A., Sørensen, H., & Sørensen, J. C. (2009). Influence of pressure/temperature treatments on glucosinolate conversion in broccoli (*Brassica oleracea* L. cv *Italica*) heads. *Food Chemistry*, *112*(3), 646–653. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2008.06.025>
- Vaughn, S. F., Isbell, T. A., Weisleder, D., & Berhow, M. A. (2005). Biofumigant compounds released by field pennycress (*Thlaspi arvense*) seedmeal. *Journal of Chemical Ecology*, *31*(1), 167–177. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-0982-4>
- Vavilov, N. I. (1926). Centers of origin of cultivated plants. *Origin and Geography of Cultivated Plants*, 22–135.
- Verbruggen, N., & Hermans, C. (2008). Proline accumulation in plants: A review. In *Amino Acids* (Vol. 35, Issue 4, pp. 753–759). Springer. <https://doi.org/10.1007/s00726-008-0061-6>
- Verhoeven, D. T. H., Verhagen, H., Goldbohm, R. A., Van Den Brandt, P. A., & Van Poppel, G. (1997). A review of mechanisms underlying anticarcinogenicity by brassica vegetables. In *Chemico-Biological Interactions* (Vol. 103, Issue 2, pp. 79–129). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0009-2797\(96\)03745-3](https://doi.org/10.1016/S0009-2797(96)03745-3)
- Verma, K., Dixit, S., Shekhawat, G. S., & Alam, A. (2015). Antioxidant activity of heme oxygenase 1 in *Brassica juncea* (L.) Czern. (Indian mustard) under salt stress. *Turkish Journal of Biology*, *39*(4), 540–549. <https://doi.org/10.3906/biy-1501-28>
- Vianello, A., Zancani, M., Nagy, G., & Macri, F. (1997). Guaiacol peroxidase associated to soybean root plasma membranes oxidizes ascorbate. *Journal of Plant Physiology*, *150*(5), 573–577. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(97\)80321-5](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(97)80321-5)
- Villatoro-Pulido, M., Priego-Capote, F., Álvarez-Sánchez, B., Saha, S., Philo, M., Obregón-Cano, S., De Haro-Bailón, A., Font, R., & Del Río-Celestino, M. (2013). An approach to the phytochemical profiling of rocket [*Eruca sativa* (Mill.) Thell]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, *93*(15), 3809–3819. <https://doi.org/10.1002/jsfa.6286>

- Vinson, J. A., Dabbagh, Y. A., Serry, M. M., & Jang, J. (1995). Plant Flavonoids, Especially Tea Flavonols, Are Powerful Antioxidants Using an in Vitro Oxidation Model for Heart Disease. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 43(11), 2800–2802. <https://doi.org/10.1021/jf00059a005>
- Vital, S. A., Fowler, R. W., Virgen, A., Gossett, D. R., Banks, S. W., & Rodriguez, J. (2008). Opposing roles for superoxide and nitric oxide in the NaCl stress-induced upregulation of antioxidant enzyme activity in cotton callus tissue. *Environmental and Experimental Botany*, 62(1), 60–68. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.07.006>
- Wang, X., Liu, H., Yu, F., Hu, B., Jia, Y., Sha, H., & Zhao, H. (2019). Differential activity of the antioxidant defence system and alterations in the accumulation of osmolyte and reactive oxygen species under drought stress and recovery in rice (*Oryza sativa* L.) tillering. *Scientific Reports*, 9(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44958-x>
- Wang, X., Mao, Z., Zhang, J., Hemat, M., Huang, M., Cai, J., Zhou, Q., Dai, T., & Jiang, D. (2019). Osmolyte accumulation plays important roles in the drought priming induced tolerance to post-anthesis drought stress in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 166, 103804. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103804>
- Wang, Y., Chu, P., Yang, Q., Chang, S., Chen, J., Hu, M., & Guan, R. (2014). Complete mitochondrial genome of *Eruca sativa* Mill. (Garden rocket). *PLoS ONE*, 9(8), e105748. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105748>
- Wang, Y., Sun, Y., Niu, G., Deng, C., Wang, Y., & Gardea-Torresdey, J. (2019). Growth, gas exchange, and mineral nutrients of ornamental grasses irrigated with saline water. *HortScience*, 54(10), 1840–1846. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI13953-19>
- Warwick, S. I., Gugel, R. K., Gómez-Campo, C., & James, T. (2007). Genetic variation in *Eruca vesicaria* (L.) Cav. *Plant Genetic Resources: Characterisation and Utilisation*, 5(3), 142–153. <https://doi.org/10.1017/S1479262107842675>
- Willekens, H., Chamnongpol, S., Davey, M., Schraudner, M., Langebartels, C., Van Montagu, M., Inzé, D., & Van Camp, W. (1997). Catalase is a sink for H₂O₂ and is indispensable for stress defence in C₃ plants. *EMBO Journal*, 16(16), 4806–4816. <https://doi.org/10.1093/emboj/16.16.4806>
- Willekens, H., Villarreal, R., Van Montagu, M., Inzé, D., & Van Camp, W. (1994). Molecular identification of catalases from *Nicotiana plumbaginifolia* (L.). *FEBS Letters*, 352(1), 79–83. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(94\)00923-6](https://doi.org/10.1016/0014-5793(94)00923-6)
- Witham, F. H., Blaydes, D. F. and Devlin, R. M. (1971). *Experiments in plant physiology*. New York: Van Nostrend Reinhold Company
- Wittstock, U., & Halkier, B. A. (2002). Glucosinolate research in the Arabidopsis era. In *Trends in Plant Science* (Vol. 7, Issue 6, pp. 263–270). Trends Plant Sci. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)02273-2](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02273-2)
- Wu, S., Sun, X., Tan, Q., & Hu, C. (2019). Molybdenum improves water uptake via extensive root morphology, aquaporin expressions and increased ionic concentrations in wheat under drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 157, 241–249. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.10.013>
- Wu, W., Zhang, Q., Ervin, E. H., Yang, Z., & Zhang, X. (2017). Physiological mechanism of enhancing salt stress tolerance of perennial ryegrass by 24-epibrassinolide. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1017. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01017>
- Wu, X., Zhou, Q. H., & Xu, K. (2009). Are isothiocyanates potential anti-cancer drugs? In *Acta Pharmacologica Sinica* (Vol. 30, Issue 5, pp. 501–512). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/aps.2009.50>

- Wutipraditkul, N., Wongwean, P., & Buaboocha, T. (2015). Alleviation of salt-induced oxidative stress in rice seedlings by proline and/or glycinebetaine. *Biologia Plantarum*, 59(3), 547–553. <https://doi.org/10.1007/s10535-015-0523-0>
- WWDR, *The United Nations World Water Development Report*, 2021, <https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000375751> (01.06.2022)
- Xiong, X., Chang, L., Khalid, M., Zhang, J., & Huang, D. (2018). Alleviation of Drought Stress by Nitrogen Application in Brassica campestris ssp. Chinensis L. *Agronomy*, 8(5), 66. <https://doi.org/10.3390/agronomy8050066>
- Xiong, X., Liu, N., Wei, Y. qi, Bi, Y. xian, Luo, J. chuan, Xu, R. xuan, Zhou, J. qiong, & Zhang, Y. jun. (2018). Effects of non-uniform root zone salinity on growth, ion regulation, and antioxidant defense system in two alfalfa cultivars. *Plant Physiology and Biochemistry*, 132, 434–444. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.09.028>
- Xue, Y. F., Liu, L., Liu, Z. P., S.K., M., & Zhao, G. M. (2008). Protective Role of Ca Against NaCl Toxicity in Jerusalem Artichoke by Up-Regulation of Antioxidant Enzymes. *Pedosphere*, 18(6), 766–774. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(08\)60072-7](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(08)60072-7)
- Xue, Z. C., Gao, H. Y., & Zhang, L. T. (2013). Effects of cadmium on growth, photosynthetic rate and chlorophyll content in leaves of soybean seedlings. *Biologia Plantarum*, 57(3), 587–590. <https://doi.org/10.1007/s10535-013-0318-0>
- Yakes, F. M., & Van Houten, B. (1997). Mitochondrial DNA damage is more extensive and persists longer than nuclear DNA damage in human cells following oxidative stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(2), 514–519. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.2.514>
- Yamane, K., Mitsuya, S., Kawasaki, M., Taniguchi, M., & Miyake, H. (2009). Antioxidant capacity and damages caused by salinity stress in apical and basal regions of rice leaf. *Plant Production Science*, 12(3), 319–326. <https://doi.org/10.1626/pp.s.12.319>
- Yamasaki, H., & Grace, S. C. (1998). EPR detection of phytophenoxyl radicals stabilized by zinc ions: Evidence for the redox coupling of plant phenolics with ascorbate in the H₂O₂-peroxidase system. *FEBS Letters*, 422(3), 377–380. [https://doi.org/10.1016/S0014-5793\(98\)00048-9](https://doi.org/10.1016/S0014-5793(98)00048-9)
- Yamazaki, J. Y., Ohashi, A., Hashimoto, Y., Negishi, E., Kumagai, S., Kubo, T., Oikawa, T., Maruta, E., & Kamimura, Y. (2003). Effects of high light and low temperature during harsh winter on needle photodamage of *Abies mariesii* growing at the forest limit on Mt. Norikura in Central Japan. *Plant Science*, 165(1), 257–264. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(03\)00169-9](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(03)00169-9)
- Yang, X. D., Li, W. J., & Liu, J. Y. (2005). Isolation and characterization of a novel PHGPx gene in *Raphanus sativus*. *Biochimica et Biophysica Acta - Gene Structure and Expression*, 1728(3), 199–205. <https://doi.org/10.1016/j.bbaexp.2005.02.003>
- Yang, Y., Han, C., Liu, Q., Lin, B., & Wang, J. (2008). Effect of drought and low light on growth and enzymatic antioxidant system of *Picea asperata* seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 30(4), 433–440. <https://doi.org/10.1007/s11738-008-0140-z>
- Yannarelli, G. G., Fernández-Alvarez, A. J., Santa-Cruz, D. M., & Tomaro, M. L. (2007). Glutathione reductase activity and isoforms in leaves and roots of wheat plants subjected to cadmium stress. *Phytochemistry*, 68(4), 505–512. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2006.11.016>
- Ye, N., Li, H., Zhu, G., Liu, Y., Liu, R., Xu, W., Jing, Y., Peng, X., & Zhang, J. (2014). Copper Suppresses Abscisic Acid Catabolism and Catalase Activity, and Inhibits Seed Germination of Rice. *Plant and Cell Physiology*, 55(11), 2008–2016. <https://doi.org/10.1093/PCP/PCU136>

- Yeo, A. R., Lee, A. S., Izard, P., Boursier, P. J., & Flowers, T. J. (1991). Short- and long-term effects of salinity on leaf growth in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Experimental Botany*, *42*(7), 881–889. <https://doi.org/10.1093/jxb/42.7.881>
- Yuan, G. F., Sun, B., Yuan, J., & Wang, Q. M. (2009). Effects of different cooking methods on health-promoting compounds of broccoli. *Journal of Zhejiang University: Science B*, *10*(8), 580–588. <https://doi.org/10.1631/jzus.B0920051>
- Yue, B., Xue, W., Xiong, L., Yu, X., Luo, L., Cui, K., Jin, D., Xing, Y., & Zhang, Q. (2006). Genetic basis of drought resistance at reproductive stage in rice: Separation of drought tolerance from drought avoidance. *Genetics*, *172*(2), 1213–1228. <https://doi.org/10.1534/genetics.105.045062>
- Yusuf, M., Fariduddin, Q., Varshney, P., & Ahmad, A. (2012). Salicylic acid minimizes nickel and/or salinity-induced toxicity in Indian mustard (*Brassica juncea*) through an improved antioxidant system. *Environmental Science and Pollution Research*, *19*(1), 8–18. <https://doi.org/10.1007/s11356-011-0531-3>
- Zeng, Q., Ling, Q., Wu, J., Yang, Z., Liu, R., & Qi, Y. (2019). Excess Copper-Induced Changes in Antioxidative Enzyme Activity, Mineral Nutrient Uptake and Translocation in Sugarcane Seedlings. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, *103*(6), 834–840. <https://doi.org/10.1007/S00128-019-02735-6/TABLES/2>
- Zewdie, S., Olsson, M., & Fetene, M. (2007). Growth, gas exchange, chlorophyll a fluorescence, biomass accumulation and partitioning in draughted and irrigated plants of two enset (*Ensete ventricosum* Welw. Cheesman) clones. *Journal of Agronomy*, *6*(4), 499–508. <https://doi.org/10.3923/ja.2007.499.508>
- Zhanassova, K., Kurmanbayeva, A., Gadilgereyeva, B., Yermukhambetova, R., Iksat, N., Amanbayeva, U., Bekturova, A., Tleukulova, Z., Omarov, R., & Masalimov, Z. (2021). ROS status and antioxidant enzyme activities in response to combined temperature and drought stresses in barley. *Acta Physiologiae Plantarum*, *43*(8), 1–12. <https://doi.org/10.1007/s11738-021-03281-7>
- Zhang, C., Yang, H., Wu, W., & Li, W. (2017). Effect of drought stress on physiological changes and leaf surface morphology in the blackberry. *Revista Brasileira de Botanica*, *40*(3), 625–634. <https://doi.org/10.1007/s40415-017-0377-0>
- Zhang, H., Duan, W., Xie, B., Wang, B., Hou, F., Li, A., Dong, S., Qin, Z., Wang, Q., & Zhang, L. (2020). Root yield, antioxidant capacities, and hormone contents in different drought-tolerant sweet potato cultivars treated with ABA under early drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, *42*(8), 1–15. <https://doi.org/10.1007/s11738-020-03116-x>
- Zhang, J., & Kirkham, M. B. (1994). Drought-stress-induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species. *Plant and Cell Physiology*, *35*(5), 785–791. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a078658>
- Zhang, J., Liu, J., Yang, C., Du, S., & Yang, W. (2016). Photosynthetic performance of soybean plants to water deficit under high and low light intensity. *South African Journal of Botany*, *105*, 279–287. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.04.011>
- Zhang, L., Peng, J., Chen, T. T., Zhao, X. H., Zhang, S. P., Liu, S. D., Dong, H. L., Feng, L., & Yu, S. X. (2014). Effect of drought stress on lipid peroxidation and proline content in cotton roots. *Journal of Animal and Plant Sciences*, *24*(6), 1729–1736.
- Zhang, W., Yu, X., Li, M., Lang, D., Zhang, X., & Xie, Z. (2018). Silicon promotes growth and root yield of *Glycyrrhiza uralensis* under salt and drought stresses through enhancing osmotic adjustment and regulating antioxidant metabolism. *Crop Protection*, *107*, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2018.01.005>
- Zhang, X., Yang, Z., Li, Z., Zhang, F., & Hao, L. (2020). Effects of drought stress on physiology and antioxidative activity in two varieties of *Cynanchum thesioides*. *Revista*

Brasileira de Botanica, 43(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s40415-019-00573-8>

- Zhang, X., Zhao, Y., & Wang, S. (2017). Responses of antioxidant defense system of epilithic mosses to drought stress in karst rock desertified areas. *Acta Geochimica*, 36(2), 205–212. <https://doi.org/10.1007/s11631-017-0140-z>
- Zheng, H., Yang, Z., Wang, W., Guo, S., Li, Z., Liu, K., & Sui, N. (2020). Transcriptome analysis of maize inbred lines differing in drought tolerance provides novel insights into the molecular mechanisms of drought responses in roots. *Plant Physiology and Biochemistry*, 149, 11–26. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.01.027>
- Zhu, C. Y., & Loft, S. (2003). Effect of chemopreventive compounds from Brassica vegetables on NAD(P)H:quinone reductase and induction of DNA strand breaks in murine hepatic cells. *Food and Chemical Toxicology*, 41(4), 455–462. [https://doi.org/10.1016/S0278-6915\(02\)00278-8](https://doi.org/10.1016/S0278-6915(02)00278-8)
- Zhu, H., Zhao, S., Lu, X., He, N., Gao, L., Dou, J., Bie, Z., & Liu, W. (2018). Genome duplication improves the resistance of watermelon root to salt stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 133, 11–21. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.10.019>
- Zhu, J.-K. (2007). Plant Salt Stress. In *eLS*. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0001300.pub2>
- Zhu, J. K. (2003). Regulation of ion homeostasis under salt stress. In *Current Opinion in Plant Biology* (Vol. 6, Issue 5, pp. 441–445). Elsevier Current Trends. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(03\)00085-2](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(03)00085-2)
- Zhu, Y., Luo, X., Nawaz, G., Yin, J., & Yang, J. (2020). Physiological and Biochemical Responses of four cassava cultivars to drought stress. *Scientific Reports*, 10(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63809-8>
- Zorrig, W., Msilini, N., Amdouni, T., Farhat, N., Chibani, F., Lachaâl, M., Abdelly, C., Ivanov, A. G., Karray-Bouraoui, N., & Rabhi, M. (2021). Optimal salt treatment alleviates detrimental effects of severe nutrient deficiencies in *Sesuvium portulacastrum*. *Arabian Journal of Geosciences*, 14(21), 1–10. <https://doi.org/10.1007/S12517-021-08655-2/FIGURES/4>

ÖZ GEÇMİŞ

Ahmet Can OLCAY, İzmir Atatürk (Anadolu) Lisesi'ni bitirdikten sonra Ege Üniversitesi Ziraat Fakültesi'nden 2010 yılında mezun oldu. 2014 yılında Ege Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Bahçe Bitkileri Yüksek Lisans programını tamamladı. 2015 yılında Ondokuz Mayıs Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Tarımsal Biyoteknoloji Yüksek Lisans programını tamamladı. 2012 yılından bu yana Araştırma Görevlisi olarak görev yapan Ahmet Can OLCAY, iyi derecede İngilizce bilmektedir (06.06.2022).

İletişim Bilgileri

ORCID ID : 0000-0002-2453-1696

Yayınlar:

1. Soydan, E., Olcay, A. C., Bilir, G., Taş, Ö., Şentürk, M., Ekinci, D., & Supuran, C. T. (2020). Investigation of pesticides on honey bee carbonic anhydrase inhibition. *Journal of Enzyme Inhibition and Medicinal Chemistry*, 35(1), 1923-1927.
2. Olcay, A. C., Bilir, G., Taş, Ö., Deniz, M., & Ekinci, D. (2016). Partial Purification of β -glucosidase enzyme from soybean (*Glycine max*) and determination of inhibitory effects two quercetin derivatives on enzyme activity. *Agronomy Research* 14(2), 1419–1426.
3. Cakir, B., Kiliçkaya, O., & Olcay, A. C. (2013). Genome-wide analysis of Aux/IAA genes in *Vitis vinifera*: cloning and expression profiling of a grape Aux/IAA gene in response to phytohormone and abiotic stresses. *Acta physiologiae plantarum*, 35(2), 365-377.
4. Çakır, B., & Olcay, A. C. (2013). Molecular cloning, phylogenetic analysis, and expression profiling of a grape CMP-sialic acid transporter-like gene induced by phytohormone and abiotic stress. *Genes & Genomics*, 35(2), 225-238.
5. Ülker, B., Hommelsheim, C. M., Berson, T., Thomas, S., Chandrasekar, B., Olcay, A. C., ... & Frantzeskakis, L. (2012). Reevaluation of the reliability and usefulness of the somatic homologous recombination reporter lines. *The Plant Cell*, 24(11), 4314-4323.

Kazanılan Ödüller, Teşvikler ve Burslar

- 1. Tübitak 2211-C Öncelikli Alanlar Yurt İçi Doktora Bursu (2016)**
- 2. DAAD German Academic Exchange Service Scholarship (2009)**

