

**IJEASED****INTERNATIONAL JOURNAL OF EASTERN ANATOLIA  
SCIENCE ENGINEERING AND DESIGN***Uluslararası Doğu Anadolu Fen Mühendislik ve Tasarım Dergisi*

ISSN: 2667-8764 , 1(2), 164-185 , 2019


<https://dergipark.org.tr/tr/pub/ijeased>

Derleme Makalesi / Review Article

**Bitkilerde Antioksidan Sistemler ve Tuz Stresine Verdikleri Yanıtlar**

Ali DOĞRU\*

Sakarya Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, 54000, Sakarya, Türkiye.

Yazar Kimliği / Author ID (ORCID Number)	Makale Süreci / Article Process
*Sorumlu Yazar / Corresponding author : <a href="mailto:adogru@sakarya.edu.tr">adogru@sakarya.edu.tr</a>  <a href="https://orcid.org/0000-0003-0060-4691">https://orcid.org/0000-0003-0060-4691</a> , A. Doğru	Geliş Tarihi / Received Date : 20.09.2019 Revizyon Tarihi / Revision Date : 17.10.2019 Kabul Tarihi / Accepted Date : 18.10.2019 Yayın Tarihi / Published Date : 15.12.2019
Alıntı / Cite : Doğru, A. (2019). Bitkilerde Antioksidan Sistemler ve Tuz Stresine Verdikleri Yanıtlar, Uluslararası Doğu Anadolu Fen Mühendislik ve Tasarım Dergisi, 1(2), 164-185.	

**Özet**

Tuz stresi tarımsal verimliliği kısıtlayan abiyotik stres faktörlerinden biridir. Tuz stresi bitkilerde süperoksit radikali, hidrojen peroksit, hidroksil radikali ve tekil oksijen gibi aktif oksijen türlerinin oluşum ve birikim hızlarını artırarak oksidatif strese neden olur. Ancak bitkilerde reaktif oksijen türlerinin oluşumunu engelleyerek ya da oluşan reaktif oksijen türlerini detoksifiye ederek koruma sağlayan etkili bir antioksidan sistem gelişmiştir. Bu sistemin enzimatik ve enzimatik olmayan bileşenleri bitkileri oksidatif hasarlarından korumaktan sorumludur. Tuz stresi altında antioksidan aktivitesini artırabilen bitki türlerinin tuza dayanıklı olduğu kabul edilmektedir. Bu derlemede antioksidan sistemin bileşenleri ve tuz stresi altında bu bileşenlerde meydana gelen değişimler tartışılmıştır.

**Anahtar Kelimeler:** Antioksidan Sistem, Oksidatif Stres, Tuzluluk.***Antioxidant Systems in Plants and Responses to Salt Stress*****Abstract**

Salt stress is one of the abiotic stresses that limit agricultural productivity. Salinity caused oxidative stress in plants by accelerating production and accumulation rate of active oxygen species such as superoxide radical, hydrogen peroxide, hydroxyl radical and singlet oxygen. However, plants have evolved an efficient antioxidant protective system by preventing the production or detoxifying active oxygen species. Enzymatic and non-enzymatic components of this system are responsible for protecting plants from oxidative damages. Plant species that can increase their antioxidant activity have generally been accepted to be resistant to salt stress. In this study, the components of antioxidant system and changes in these components under salt stress have been discussed.

**Keywords:** Antioxidant System, Oxidative Stress, Salinity.

## 1. Giriş

Tuz stresi özellikle kurak ve yarı kurak bölgelerde tarımsal verimliliđi kısıtlayan abiyotik bir stres faktörüdür (Dođru ve Yılmaz Kaçar, 2019). Tuzluluk bitki büyüme ve gelişmesini fizyolojik kuraklığa neden olarak, mineral madde beslenmesini bozarak ve tuz bileşiklerini oluşturan iyonların toksik etki yapmasından dolayı olumsuz etkilemektedir. Bunun dışında biyotik ve abiyotik stres faktörlerine maruz kalan bitkilerde sekonder bir stres olarak ortaya çıkan oksidatif stres de bitkilere belirli ölçüde zarar vermektedir. Oksidatif stres reaktif oksijen türlerinin (ROT) varlığında gözlenen bir stres tipidir. ROT' lar bitki hücrelerinde normal metabolik reaksiyonlar sırasında oluştuđu gibi tuzluluk da dahil çeşitli stres faktörlerinin etkisiyle oluşum hızları artış gösterebilir. Kloroplastlar, mitokondriler, peroksizomlar ve apoplastik bölgede oluşan ve oldukça reaktif olan süperoksit radikali ( $O_2^{\cdot-}$ ), hidrojen peroksit ( $H_2O_2$ ), hidroksil radikali ( $OH^{\cdot}$ ) ve tekil oksijen ( $^1O_2$ ) gibi ROT'lar çeşitli hücre hasarlarına neden olur. Ancak bitkiler hem ROT'ların oluşumunu sınırlayan hem de oluşan ROT'ları detoksifiye eden etkili bir antioksidan sisteme sahiptir. Süperoksit dismutaz (SOD), askorbat peroksidaz (APOD), glutatyon redüktaz (GR), dehidroaskorbat redüktaz (DHAR), monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR), katalaz (KAT) ve guaiakol peroksidaz (GPOX) gibi enzimler bu sistemin enzimatik bileşenlerini oluşturur (Czarnocka ve Karpinski, 2018). Askorbik asit (C vitamini), karotenoidler, glutatyon ve  $\alpha$ -tokoferol (E vitamini) ise enzimatik olmayan bileşenlerdir (Agati ve ark., 2012). Farklı stres koşulları altında hücre antioksidan mekanizmada meydana gelen deđişimler konusunda birçok araştırma yapılmıştır. Stres koşulları altında antioksidan etkinliğini artırabilen bitki türlerinin genellikle strese daha dayanıklı oldukları kabul edilmektedir (Khan ve Singh, 2008; Singh ve ark., 2008; Dođru, 2014).

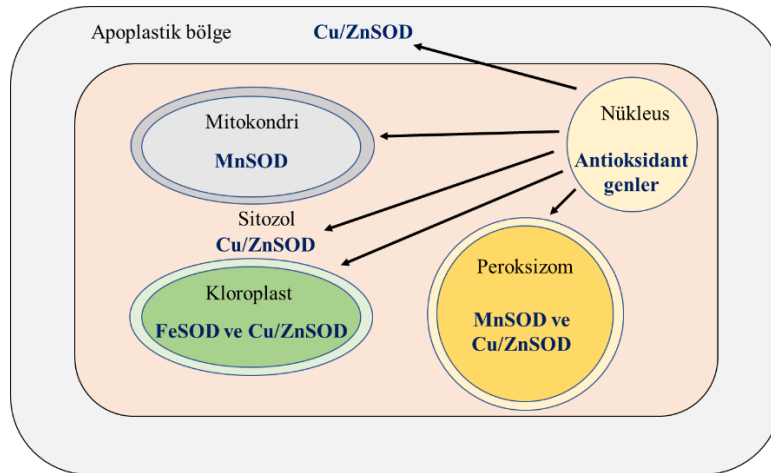
Stres içermeyen ideal koşullarda bitki dokularında ROT'ların oluşum ve detoksifikasyon hızları arasında bir denge vardır. Ancak stres koşulları altında ROT'ların oluşum hızı artış gösterdiğinden antioksidan sistemin detoksifikasyon etkinliği yetersiz kalabilir. Bu durumda bitki hücrelerinde ROT'lar nedeniyle lipid peroksidasyonu, proteinlerin oksidasyonu, enzimlerin inhibisyonu, karbohidratlarda ve nükleik asitlerde yapısal bozulmalar gibi problemler ortaya çıkar. Stres süresinin uzaması ve şiddetinin artması durumunda ise duyarlı türlerde doku ölümleri gerçekleşebilir. Bu nedenle stresli koşullarda antioksidan sistemin aktivasyonu hem tarımsal verimlilik hem de bitkinin canlılığını koruması bakımından oldukça önemlidir.

Bu derleme çalışmasında bitkilerdeki antioksidan sistemin enzimatik ve enzimatik olmayan bileşenleri ve tuz stresi koşullarında bu bileşenlerde meydana gelen deđişimler hakkında genel bilgiler verilmiştir.

## 2. Antioksidan Sistemin Enzimatik Bileşenleri

### 2.1. Süperoksit dismutaz (SOD; EC 1.15.1.1)

Süperoksit dismutazlar (SOD) bitki hücrelerinde ROT'lara karşı geliştirilen antioksidan savunma mekanizmasının ilk bileşenini oluşturmaktadır (Alscher ve ark., 2002). Bitki hücrelerinde süperoksit radikali ( $O_2^-$ ) elektron taşınım reaksiyonlarının gerçekleştiği tüm organellerde meydana gelebilir. Bu da oksijenin aktivasyonu sonucunda  $O_2^-$  oluşumunun kloroplastlar, mitokondriler, peroksizomlar, mikrozoimler, glioksizomlar, apoplast ve sitozol gibi tüm hücre kısımlarında mümkün olduğu anlamına gelmektedir (Eltner, 1991). SOD enzimlerinin hemen hemen hücrenin tamamında bulunması da bu fikri destekler niteliktedir (Şekil 1). Ancak yukarıda bahsedilen hücre kısımları arasında özellikle kloroplastlar, mitokondriler ve peroksizomlar ROT oluşturma kapasitesi bakımından diğerlerine göre daha fazla ön plana çıkmaktadır (Fridovich, 1986).



Şekil 1. SOD izozimlerinin bitki hücrelerinde bulunduğu yerler (Alscher ve ark., 2002).

Fosfolipid membranların yüklü  $O_2^-$  moleküllerine geçirgen olmadığı bilinmektedir (Takahashi ve Asada, 1983). Bu nedenle SOD enzimlerinin  $O_2^-$  oluşumunun gerçekleştiği her hücre kısmında bulunması oldukça önemlidir (Takahashi ve Asada, 1983). Kullanılan metal kofaktörüne göre SOD' lar üç grup altında incelenmektedir. Bunlar demir-SOD (FeSOD), mangan-SOD (MnSOD) ve bakır/çinko-SOD'dur (Cu/ZnSOD) ve hepsi de bitki hücrelerinin farklı kısımlarında lokalize olmuştur. Buna göre FeSOD kloroplastlarda, MnSOD mitokondri ve peroksizomlarda, Cu/ZnSOD ise kloroplast, sitozol ve muhtemelen apoplastik bölgede bulunmaktadır (Mittler, 2002; Gill ve ark., 2015) (Şekil 1). Bu üç farklı SOD izoziminin aminoasit sırasının analizleri MnSOD ve FeSOD enzimlerinin evrimsel olarak en eski tipleri oluşturduğunu ve muhtemelen aynı ata proteinden türediğini göstermiştir. Cu/ZnSOD ile diğer SOD tipleri arasında herhangi bir aminoasit

dizilim benzerliđi belirlenememiř ve bu izozimin muhtemelen ökaryotlarda farklı bir yoldan oluřtuđu sonucuna varılmıřtır (Kanematsu ve Asada, 1990, Smith ve Doolittle, 1992). Üç SOD izoziminin farklı metalleri kofaktör olarak kullanmasının sebebi de muhtemelen farklı jeolojik devirlerde atmosferde oksijene oranla farklı çözüner geçiř metallerrinin baskın olarak bulunmasıdır (Bannister ve ark., 1991).

### 2.1.1. Demir İçeren SOD'lar (FeSOD)

FeSOD izoziminin SOD enzimlerinin en eski grubunu oluřturduđu düşünölmektedir. Demir muhtemelen o devirde çözüner demirin (Fe (II)) bol miktarda bulunmasından dolayı SOD'un aktif bölgesinde kofaktör olarak kullanılan ilk metaldir (Bannister ve ark., 1991). Çevredeki oksijen konsantrasyonu arttıka aynı çevredeki mineral bileřenleri oksitlenmiřtir. Bu řekilde Fe (II) miktarının azalması ile Mn (III) metali kofaktör olarak kullanılmaya başlanmıřtır.

FeSOD hem prokaryotlarda hem de ökaryotlarda bulunur. FeSOD ökaryotlarda *Euglena gracilis* ve yüksek bitkilerden izole edilmiřtir. FeSOD H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> ile inaktif hale gelir ancak KCN' ye dirençlidir. Üzerinde çalıřma yapılan tüm bitki türlerinde FeSOD'a kloroplastlarda rastlanmıřtır. Poliklonal antikörler su zambađının protoplastları ile inkübe edildiđinde antikörlerin özellikle kloroplastlara bađlandıđı gözlenmiřtir (Salin, 1988). *Arabidopsis thaliana*'da üç farklı FeSOD tespit edilmiřtir (Kliebenstein ve ark., 1998). Hayvansal organizmalarda FeSOD' un bulunmaması, FeSOD geninin plastidlerde oluřtuđu ve daha sonra nükleus genomuna bađlandıđı fikrinin ortaya atılmasına neden olmuřtur. Geliřmiř bitkilerde ve siyanobakterilerde korunmuř birçok FeSOD bölgesinin bulunması, ancak fotosentetik olmayan bakterilerde bulunmaması da bu teoriyi desteklemektedir (Bowler ve ark. 1994). Daha önceleri FeSOD'un bütün bitki türlerinde bulunmadıđı düşünölmekteydi. Ancak daha sonra FeSOD aktivitesinin Ginkgoaceae, Nymphaeaceae ve Brassicaceae familyalarında belirlenmesi ile bu enzimin bitkiler aleminde geniř bir yayılım gösterdiđi sonucuna varılmıřtır (Salin ve Bridges, 1981). Van Camp ve ark. (1990) ile Crowel ve Amasino (1991) birbiriyle filogenetik iliřkisi olmayan üç bitki türünden (*Nymphaea plumbaginifolia*, *Arabidopsis thaliana* ve *Glycine max*) FeSOD genlerini izole etmiřtir.

FeSOD'un iki farklı alt grubu vardır. Bunlardan birincisi birbirinin aynısı olan, aktif bölgesinde 1-2 gram demir atomu içeren ve her biri 20 kDa'lık alt üniteden oluřan bir homodimerdir. FeSOD'un bu tipi günümüze kadar *Escherichia coli*, *Photobacterium sepoa*, *Photobacterium leiognathi*, fakültatif bir anaerob olan *Thiobacillus denitrificans*, mor bir kükürt bakterisi olan *Chromatium vinosum* ve geliřmiř bitkilerden de *Ginkgo biloba*, *Brassica campestris*

ve *Nuphar luteum*'dan izole edilmiştir (Yost ve Fridovich, 1973; Puget ve Michelson, 1974; Baldensperger, 1978; Kanematsu ve Asada, 1978; Salin ve Bridges, 1980). İkinci FeSOD grubu ise birçok gelişmiş bitkide bulunan, birbirinin aynısı ve moleküler ağırlığı 80-90 kDa civarındaki alt ünitelerden oluşmuş olan bir tetramerdir. Bu grubun üyeleri aktif bölgelerinde yaklaşık 2-4 gram demir atomuna sahiptir. Bu gruptaki FeSOD proteinleri *Mycobacterium tuberculosis*, *Thermoplasma acidophilum* ve *Methanobacterium bryantii* gibi prokaryotların yanı sıra *Tetrahymena pyriformis* gibi bir ökaryottan izole edilmiştir (Kusunose ve ark., 1976; Searcy ve Searcy, 1981; Kirby ve ark., 1981; Barro ve ark., 1990).

### 2.1.2. Mangan İçeren SOD'lar (MnSOD)

Daha önce de belirtildiği gibi jeolojik devirler boyunca çevredeki Fe (II) miktarı azaldıkça, daha yaygın bir metal olan Mn (III)'ün kullanımı başlamıştır. Sonuç olarak MnSOD'lar evrimsel yaş bakımından FeSOD'lardan sonra ikinci sırada yer alır. MnSOD'lar mitokondrilerde ve peroksizomlarda bulunur ve alt ünite başına bir tane demir atomuna sahiptir. Bu enzimler aktif bölgelerinde Mn atomu olmadıkça aktivite gösteremez. Mn ve FeSOD'lar primer, sekonder ve tersiyer yapı bakımından büyük ölçüde benzerlik gösterse de birbirlerinden belirgin derecede farklılaşmıştır ve aktivite bakımından birbirinin yerini tutamazlar (Fridovich, 1986). MnSOD'un katalizlediği reaksiyonda negatif yüklü  $O_2^-$ , enzimin aktif bölgesinde bulunan pozitif yüklü aminoaside bağlanır. Daha sonra aktif bölgedeki metal  $O_2^-$  ye bir elektron vererek indirgenmesini sağlar ve bir proton ilavesi ile  $H_2O_2$  oluşturulur (Asada, 1994; Bowler ve ark., 1994).

MnSOD homodimerik veya homotetramerik yapıdadır ve her alt ünite bir Mn (III) taşır. MnSOD potasyum siyanür (KCN) ile inhibe edilemediği gibi  $H_2O_2$  ile inaktif duruma da getirilemez ve hem prokaryotlarda hem de ökaryotlarda bulunur. Bitki MnSOD'ları birbirine yaklaşık olarak %65 oranında benzerlik gösterir. Ayrıca bakteriyel MnSOD'lara da büyük ölçüde benzerler.

MnSOD'lar ökaryotlarda mitokondriyal enzimler olarak bilirse de peroksizomlarda da Mn içeren bir SOD belirlenmiştir. Karpuzda da immüno-lokalizasyon çalışmaları ile bir tane peroksizomal bir tane de mitokondriyal MnSOD belirlenmiştir (delRio ve ark., 1992). Mısırdaki MnSOD'yi kodlayan dört tane genin varlığı ortaya çıkarılmıştır (Zhu ve Scandalios, 1993). MnSOD mısır dışında *Nicotiana tabacum*, *Vigna mungo*, karpuz, karnabahar, bezelye ve ıspanak mitokondrilerinde de belirlenmiştir (Bowler ve ark., 1994; Reddy ve Venkaiah, 1982; Sandalio ve delRio, 1987; Droillard ve Paulin, 1990; Foster ve Edwards, 1980; Jackson ve ark. 1978). Yeşil

alglerde ve siyanobakterilerde MnSOD'un tilakoid membranlara bađlı olarak bulunduđu belirlenmiřtir (Okada ve ark., 1979).

### 2.1.3. Bakır/Çinko İeren SOD'lar (Cu/ZnSOD)

Atmosferdeki oksijen miktarı arttıka Fe (II) miktarı da iyice azalmıř ve özünme özelliđine sahip olmayan Cu (I) özünebilir Cu (II)'ye dönüřmüřtür. Bu řekilde Cu (II) SOD enzimlerinin aktif bölgesinde kofaktör olarak kullanılmaya bařlamıřtır. FeSOD ve MnSOD'un elektriksel özellikleri büyük ölçüde benzerlik gösterdiđinden Fe kullanımından Mn kullanımına geiř SOD proteini yapısında küçük bir deđiřime yol amıřtır. Bu nedenle FeSOD ve MnSOD yapısal olarak çok benzerlik gösterir. Ancak Cu/ZnSOD'un elektriksel özellikleri çok farklıdır. Bu nedenle bakırın kofaktör olarak kullanılmaya bařlanmasından sonra enzimin protein yapısında büyük bir deđiřim meydana gelmiřtir (Bannister ve ark., 1991). Fe ve MnSOD hem prokaryotlarda hem de ökaryotlarda bulunurken, CuZn/SOD büyük ölçüde ökaryotlarda bulunur. Ancak Cu/ZnSOD'un varlıđı *Photobacterium leiognathi*, *Caulobacter crescentus* ve *Pseudomonas*'lar gibi bakterilerde gösterilmiřtir. Cu/ZnSOD' un prokaryotlarda da bulunmasını aıklamaya yönelik iki tane hipotez vardır. Birincisi Cu/ZnSOD'nin prokaryot ve ökaryotlarda birbirinden bađımsız bir řekilde geliřmiř olmasıdır. İkincisi Cu/ZnSOD'nin ilk olarak ökaryotlarda olduđunu ve ökaryotik genin daha sonra prokaryotlara transfer edildiđini ileri sürmektedir. Bu hipotez ilk olarak Martin ve Fridovich (1981) tarafından ileri sürülmüř ve daha sonra Bannister ve Parker (1985)'in alıřmaları ile desteklenmiřtir. Ancak bu hipotezin dođruluđunun tam olarak ispatlanabilmesi için daha fazla alıřmaya gereksinim duyulmaktadır.

Cu/ZnSOD' lar bütün bitki hücrelerinde bulunur. Bu enzimlerin iki farklı alt grubu vardır. Birinci grup homodimerik olan sitoplazmik ve periplazmik formları içerir. İkinci grup ise homotetramerik olan kloroplastik ve hücre dıřı Cu/ZnSOD'ları içerir (Bordo ve ark., 1994). Her alt ünitenin aktif bölgesi birbirinden bađımsız olarak fonksiyon gösterir. Bu alt üniteler ayrılıp tekrar birleřirse yeni oluřan enzim aktiviteye sahiptir. Bu da tam katalitik aktivite için alt üniteler arasındaki fonksiyonel etkileřimlerin mutlak gerekli olmadıđını göstermektedir (Fridovich, 1986).

Cu/ZnSOD hem kloroplastik hem de sitozolik formda bulunur. Bu iki izozimin aminoasit sırası yaklaşık %68 oranında benzerlik gösterirken; kloroplastik formlar arasında %90, sitozolik formlar arasında da %80-90 oranında benzerlik belirlenmiřtir. Ispanakta bir tane kloroplastik iki tane de sitozolik form tanımlanmıřtır (Ogawa ve ark., 1996; Kanematsu ve Asada, 1990). Kloroplastik form özünür bir enzimdir ve stromada bulunur (Asada ve ark., 1973).

*Arabidopsis thaliana*' da yapılan bir çalışmada, bu bitkinin genomunda FeSOD' a ait üç tane (*FSD1*, *FSD2* ve *FSD3*), Cu/ZnSOD' a ait üç tane (*CSD1*, *CSD2* ve *CSD3*), MnSOD' a ait bir tane (*MSD1*) gen bulunduğu belirlenmiştir (Kliebenstein ve ark., 1998). SOD' un bütün izozimleri nukleusta kodlanır ve daha sonra fonksiyon gösterecekleri bölgeye gönderilir. SOD aktivitesinin biyotik ve abiyotik stres faktörleri altındaki bitki dokularında artış göstermesi, stres toleransının gelişmesi bakımından önemlidir. Dut, nohut, domates ve mısır gibi bitki türlerinde tuz uygulamaları sonucunda SOD aktivitesinde artış meydana geldiği rapor edilmiştir (Harinasut ve ark., 2003; Kukreja ve ark., 2005; Gapinska ve ark., 2008; Doğru, 2014). Eyidoğan ve Öz (2005), tuz stresi altındaki nohut bitkilerinde Cu/ZnSOD ve MnSOD izozimlerinin aktivitelerinde artış gözlemişlerdir. Pan ve arkadaşları (2006) da *Glycyrrhiza uralensis* bitkisinde tuz stresi etkisiyle SOD aktivitesinin artış gösterdiğini bildirmişlerdir. Benzer şekilde Ahmad ve arkadaşları (2010) dut bitkisinde tuz stresinin SOD aktivitesini artırdığını belirlemişlerdir. Öte yandan MnSOD genini yüksek derecede ekspresleyen transgenik *Arabidopsis* ve domates bitkilerinde de tuz stresi uygulamaları SOD aktivitesinin artmasına neden olmuştur (Wang ve ark., 2004 ve 2007).

## 2.2. Askorbat Peroksidaz (APOD; EC 1.11.1.11)

APOD gelişmiş bitkiler de dahil birçok canlı grubunda ROT'ların detoksifikasyonuna karşı en etkili antioksidan enzimlerden biridir. APOD bitki hücrelerinde su-su döngüsü ve askorbat-glutasyon döngüsünde yer alan enzimlerden biridir ve H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>'nin parçalanmasından sorumludur. APOD enziminin kloroplastlardaki tilakoid membranlara bağlı olan (tAPOD), glioksizom mebranlarına bağlı olan (gmAPOD), kloroplast stromasında (sAPOD) ve sitoplazmada (cAPOD) çözülmüş olarak bulunan farklı izozimleri vardır (Noctor and Foyer, 1998). APOD' un H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>'ye afinitesi oldukça yüksektir (µM seviyesinde). Bitki hücrelerinde H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>'nin parçalanmasında rol oynayan diğer enzimlerden olan guaiakol peroksidaz (GPOD) ve katalazın (KAT) afinitesi ise daha düşüktür (mM seviyesinde). Bu nedenle bitkilerde H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>'nin detoksifikasyonu konusunda en etkili enzim APOD' dur. Srivastava ve arkadaşları (2005) tuz stresi uyguladıkları *Anabaena doliolum*'da APOD aktivitesinin arttığını bildirmişlerdir. Farklı mısır genotiplerinde tuz stresinin etkileri konusunda yapılan bir çalışmada, APOD aktivitesinin 3167 adlı genotipte azalırken, 32K61 adlı genotipte arttığı belirlenmiştir (Doğru, 2014). Mittova ve arkadaşları (2002) farklı domates genotipleri ile yaptığı çalışmada, tuz tolerans derecesi ile APOD aktivitesindeki artış arasında bir korelasyon bulunduğunu rapor etmişlerdir. Benzer şekilde *Citrus* bitkilerinde de tuz toleransı ile artan APOD aktivitesi arasında bir ilişkinin olduğu ileri sürülmüştür (Gueta-Dahan ve ark., 1997).

Hernandez ve arkadaşları (2000) tuz stresi uygulanmış bezelyede APOD aktivitesinin artış gösterdiğini, Gossett ve arkadaşları (1994) ise tuz uygulanmış pamuk bitkisinde APOD aktivitesinin azaldığını bildirmişlerdir.

### 2.3. Glutasyon Redüktaz (GR; EC 1.6.4.2)

Hem prokaryot hem de ökaryot canlılarda bulunan GR bir flavo-protein oksidoredüktazdır (Romero-Puertas ve ark., 2006). GR, SOD ve APOD gibi askorbat-glutasyon döngüsünde rol oynayan bir enzimdir ve indirgenmiş glutasyon havuzunu besleyerek ROT'lara karşı savunmanın önemli bir parçasını oluşturur. GR büyük oranda kloroplastlarda bulunmasına rağmen, mitokondri ve sitoplazmada da gözlenmiştir (Creissen ve ark., 1994). GR, okside durumdaki glutasyonu (GSSG) NADPH molekülünden aldığı bir elektronu kullanarak indirgenmiş forma (GSH) dönüştürür (Chalapathi ve Reddy, 2008). GSH aynı zamanda glutasyon transferaz enziminin substratı olarak da önemlidir (Reddy ve Raghavendra, 2006). GR aktivitesinde ve GSH miktarında meydana gelen değişimler bitki türlerinin çeşitli stres faktörlerine karşı tolerans geliştirmesinde oldukça önemlidir. Eyidođan ve Öz (2005) nohut bitkisinin yaprak dokularında, Kukreja ve arkadaşları (2005) kök dokularında, Srivastava ve arkadaşları (2005) ise *A. doliolum*'da tuz stresi uygulamaları sonucu GR aktivitesinin arttığını bildirmişlerdir. Dođru (2014) tuz stresi uyguladığı 3167 ve Bora adlı mısır genotiplerinde tuz stresinin GR aktivitesini artırdığını rapor etmiştir. Hernandez ve arkadaşları (1999) bezelye bitkisinde, Parida ve arkadaşları (2004) ise *Bruguiera parviflora* bitkisinde tuz stresinin GR aktivitesini artırdığını gözlemlemişlerdir.

### 2.4. Monodehidroaskorbat Redüktaz (MDHAR; EC 1.6.5.4)

MDHAR kloroplastik ve sitoplazmik izozimleri bulunan bir flavin adenin dinükleotid enzimidir. MDHAR elektron alıcısı olarak monodehidro askorbat (MDHA) molekülü için büyük bir spesifiteye sahiptir. MDHA molekülü de NADPH' dan ziyade NADP molekülünden elektron alır. Reaksiyonun ilk basamağında enzim-FAD kompleksi, bir yük transfer bileşimini oluşturmak üzere indirgenir. İndirgenen enzim de elektronlarını MDHA molekülüne vererek iki molekül askorbik asidin oluşumunu sağlar. Bu olayın tilakoid membranlarda ışık yardımıyla indirgenmiş olan ferrodoksin aracılığı ile meydana gelmesi fizyolojik açıdan oldukça önemlidir. İndirgenmiş ferrodoksinin, MDHA molekülünü NADP+' ya göre daha etkili bir şekilde indirgeme yeteneğine sahip olması nedeniyle, MDHAR enzimi MDHA molekülünün tilakoid membranlardaki savunma sistemi yardımıyla indirgenmesinde görev almaz. Dolayısıyla MDHAR enzimi ortamda indirgenmiş



ferrodoksin yerine NAD(P)H molekülünün bulunduğu durumlarda fonksiyoneldir (Asada, 1999). MDHAR enzimi APOD ile birlikte mitokondri ve peroksizomlarda da H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>'nin detoksifikasyonundan sorumludur (del Rio ve ark., 2002). Transgenik tütün bitkilerinde MDHAR geninin aşırı ekspresyonunun tuz toleransını artırdığı belirlenmiştir (Eltayeb ve ark., 2007). Hasanuzzaman ve arkadaşları (2011) ise tuz stresi uygulanan *Brassica napus* bitkilerinde, artan tuz konsantrasyonu ile birlikte MDHAR aktivitesinin azaldığını belirtmişlerdir. Yapılan diğer bir çalışmada da tuz stresinin armut bitkisinin yapraklarındaki MDHAR aktivitesini artırdığı gözlenmiştir (He ve ark., 2008).

### 2.5. Dehidroaskorbat redüktaz (DHAR; EC 1.8.5.1)

DHAR enzimi oksitlenmiş askorbik asitten indirgenmiş askorbik asidin oluşumunu sağlayan reaksiyonu katalizler. Hücrelerde stres faktörlerinin neden olduğu ROT birikimine karşı tolerans için indirgenmiş askorbat miktarının regülasyonu oldukça önemlidir. DHAR enziminin aktivitesindeki artışlar da birçok abiyotik stres faktörüne karşı geliştirilen tolerans için gereklidir. Tütün ve *Arabidopsis* bitkilerinde de tuz toleransı ile DHAR enziminin aktivitesindeki artışlar arasında bir korelasyonun bulunduğu ortaya çıkarılmıştır (Ushimaru ve ark., 2006; Eltayeb ve ark., 2007). Hasanuzzaman ve arkadaşları (2011) ise orta (100 mM) ve yüksek (200 mM) şiddette tuz stresi uyguladıkları *Brassica napus* bitkilerinde, DHAR aktivitesinin azaldığını belirtmişlerdir. Tuz stresi uygulanan *Cicer arietinum* bitkisinde de DHAR aktivitesinin artmasıyla birlikte tuz toleransının da arttığı rapor edilmiştir (Sheokand ve ark., 2010). Hernandez ve arkadaşları (1999) ise bezelye yapraklarındaki DHAR aktivitesinin sadece yüksek tuz konsantrasyonlarında (130-160 mM) indüklendiğini belirtmişlerdir.

### 2.6. Katalaz (KAT; EC 1.11.1.6)

Katalaz enzimi tetramer yapısına sahip olan, hem grubu içeren ve H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>'nin doğrudan doğruya su ve oksijene dönüşümünü sağlayan reaksiyonu katalizleyen bir enzimdir. Stres koşulları altındaki bitkilerde ROT'ların detoksifikasyonu için önemli bir fonksiyona sahiptir (Garg ve Manchanda, 2009). Bir molekül katalaz enzimi dakikada yaklaşık 6 milyon H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> molekülünü su ve oksijene kadar parçalayabilmektedir. Katalaz enzimi özellikle peroksizomlarda meydana gelen fotorespirasyon, yağ asitlerinin β-oksidasyonu ve pürin metabolizması sırasında oluşan H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> moleküllerinin detoksifikasyonunda etkilidir. Gelişmiş bitkilerde katalaz enziminin izozimleri de ayrıntılı bir

şekilde çalışılmıştır (Polidoros ve Scandalios, 1999). Katalazın arpada 2, ayçiçeğinde 4 ve kolzada 12 tane izoziminin bulunduğu rapor edilmiştir (Frugoli ve ark., 1996, Azevado ve ark., 1998, Azpilicueta ve ark., 2007). Mısır bitkisinde belirlenen üç katalaz izoziminin (*CAT1*, *CAT2* ve *CAT3*) genlerinin farklı kromozomlar üzerinde yer aldığı ve aynı zamanda ekspresyon ve regülasyonlarının da birbirinden bağımsız gerçekleştiği belirlenmiştir. Bu izozimlerden *CAT1* ve *CAT2*'nin peroksizomlar ve sitoplazmada, *CAT3*'ün ise mitokondrilerde bulunduğu ortaya çıkarılmıştır (Scandalios, 1990). Eyidođan ve Öz (2005), tuz stresi altındaki nohut yapraklarında katalaz aktivitesinin önemli derecede arttığını belirlemiştir. Benzer şekilde nohut bitkisinin köklerinde de tuz stresinin katalaz aktivitesini artırdığı belirlenmiştir (Kukreja ve ark., 2005). *A. doliolum*' da ise tuz stresinin katalaz aktivitesini azalttığı rapor edilmiştir (Srivastava ve ark., 2005). Katalaz aktivitesinin tuz stresine maruz bırakılan soya, (Comba ve ark., 1998), salatalık (Lechno ve ark., 1997), dut (Sudhakar ve ark., 2001) ve hardal bitkilerinde (Ahmad ve ark., 2012) arttığı da ortaya çıkarılmıştır.

## **2.7. Guaiakol peroksidaz (GPOD; EC 1.11.1.7)**

GPOD ve APOD enzimleri bitki hücrelerindeki fizyolojik işlevleri bakımından farklılık gösterir. GPOD temelde indol-3-asetik asit adlı bitkisel hormonun parçalanmasından, lignin biyosentezinden ve H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>'yi parçalayarak biyotik stres faktörlerine karşı bir savunma mekanizması oluşturmaktan sorumludur. GPOD enzimi genellikle guaiakol ve pirogallol gibi aromatik yapıya sahip olan elektron vericilerini tercih eder (Asada, 1999). *Vigna radiata* (Panda, 2001) ve *Oryza sativa* (Koji ve ark., 2009) bitkilerinin yapraklarında, tuz stresi uygulamaları sonucu GPOD aktivitesinin arttığı belirtilmiştir. Doğru (2014) ise tuz stresi altındaki mısır genotiplerinden 3167 ve 32K61 genotiplerinin yapraklarındaki GPOD aktivitesinin arttığını, Bora genotipinde ise azaldığını ve GPOD aktivitesindeki değişimlerin genotipe bağılı olarak farklılık gösterdiğini belirlemiştir. Tuz stresinin duyarlı bir domates genotipinin köklerinde GPOD aktivitesini azalttığı, ancak toleranslı genotipte ise artırdığı gözlenmiştir (Mittova ve ark., 2004). GPOD ve diğer antioksidan enzimlerin bitkilerde tuz stresinin neden olduğu oksidatif hasarın boyutlarını azalttığı da bildirilmiştir (Alscher ve ark., 1997; Apel ve Hirt, 2004).

### 3. Antioksidan Sistemin Enzimatik Olmayan Bileşenleri

#### 3.1. Askorbik Asit (AsA; C vitamini)

Askorbik asit bitkilerde yaygın olarak bulunan, AOT'lerin neden olduğu oksidatif hasarları minimum seviyeye indiren veya tamamen ortadan kaldıran, suda çözünme özelliğine sahip olan antioksidan bir moleküldür (Athar ve ark., 2008). Askorbik asit tüm bitki dokularında bulunur. Ancak meristematik hücrelerde, bazı meyvelerde ve fotosentetik dokularda miktarı daha fazladır. Gelişimini tamamlamış kloroplastlarda ve yüksek klorofil içeriğine sahip olan olgun yapraklardaki miktarının çok yüksek olduğu belirlenmiştir.

Askorbik asit normal fizyolojik koşullar altında yapraklarda ve kloroplastlarda çoğunlukla indirgenmiş formda bulunur (Smirnoff, 2000). Bir bitki hücresindeki askorbik asidin yaklaşık %30-40'luk kısmının kloroplastlarda bulunduğu ve kloroplast stromasındaki askorbik asit miktarının 50 mM a kadar çıkabileceği bildirilmiştir (Foyer ve Noctor, 2005).

Bitki hücrelerinde askorbik asit metabolizmasında en önemli rolü oynayan organeller ise mitokondrilerdir. Mitokondriler, askorbik asit sentezinin yanı sıra, bu molekülün indirgenmiş formunun rejenerasyonundan da sorumludur (Szarka ve ark., 2007). İndirgenmiş askorbik asidin rejenerasyonu bitki metabolizması açısından oldukça önemlidir. Çünkü okside formdaki askorbik asit (dehidro askorbik asit; DHA), indirgenmediği takdirde çok kısa bir süre içinde parçalanabilir. Askorbik asit en etkili AOT temizleyicisi olarak kabul edilir. Çünkü birçok enzimatik ve enzimatik olmayan reaksiyona gereksinim duydukları elektronları askorbik asit sağlamaktadır. Askorbik asit aynı zamanda  $O_2^-$  ve  $OH^-$  radikallerini detoksifiye ederek ve tokoperoksi radikallerinden  $\alpha$ -tokoferol oluşumunu sağlayarak, membranları AOT'lerin neden olabileceği hasarlara karşı korur. Diğer yandan askorbik asit, violoksantin deepoksidaz enzimi için kofaktör olarak görev yapar ve absorblandıktan sonra kullanılmayan ve fotosentetik birimlere zarar verebilecek olan aşırı ışık enerjisinin tüketilmesini sağlar (Smirnoff, 2000). Yapraklardaki askorbik asit miktarı ile bitkilerin stres faktörlerine tolerans dereceleri arasında bir ilişki olduğu bildirilmiştir. Örneğin yapraklarındaki askorbik asit miktarı yüksek olan tütün ve kavak bitkilerinde oksidatif stres hasarlarının azaldığı rapor edilmiştir. (Aono ve ark., 1993; Foyer ve ark., 1995). Doğru (2014), tuz stresinin bazı mısır genotiplerinin yapraklarındaki indirgenmiş askorbik asit miktarını artırırken, okside formdaki askorbik asit miktarını azalttığını belirlemiştir. Agarwal ve Shaheen (2007) de tuz stresi altındaki *Momordica charantia* bitkilerinin yapraklarındaki askorbik asit miktarının kontrole göre arttığını ortaya çıkarmıştır. Farklı bitki türlerinde yapılan çalışmalar da tuz stresinin

yapraklardaki askorbik asit miktarını artırdığını göstermiştir (Panda ve Upadhyay, 2004; Parida ve ark., 2004).

### 3.2. Glutasyon

Glutamin, sistein ve glisin amino asitlerinden oluşan ve bir tripeptid olan glutasyon, AOT'lerin neden olduğu oksidatif strese karşı en önemli savunma mekanizmalarından birini oluşturmaktadır. Bitkilerde çođunlukla indirgenmiş formda bulunan glutasyon; sitoplazma, endoplazmik retikulum, vakuol, mitokondri, kloroplast, apoplast peroksizomlar gibi birçok bölgede bulunabilir (Mittler ve Zilinskas, 1992; Jimenez ve ark., 1998). Glutasyonun bitkilerde AOT'lerin neden olduğu oksidatif strese karşı savunmada rol oynayabilmesi için indirgenmiş formda bulunması gerekmektedir (Meyer, 2008). Glutasyon;  $^1O_2$ ,  $H_2O_2$  ve en toksik ROT olan  $OH^-$  radikalinin potansiyel temizleyicisidir (Larson, 1988; Briviba ve ark., 1997; Noctor ve Foyer, 1998). Glutasyon ayrıca, askorbat-glutasyon döngüsünde indirgenmiş askorbik asidin oluşumunu sağlayarak, antioksidan savunma sisteminde önemli bir fonksiyonu yerine getirir. Şiddetli strese maruz kalan bitkilerde genellikle indirgenmiş glutasyon miktarının azaldığı, redoks durumunun bozularak bitki dokularında okside formdaki glutasyon miktarının arttığı ve oksidatif hasarların meydana geldiđi belirlenmiştir (Tausz ve ark., 2004). Creissen ve ark. (1999), *Vigna radiata*'nın tuza toleranslı olan Pusa Bold adlı genotipinin yapraklarındaki indirgenmiş glutasyon miktarının daha yüksek olduğunu ve bu genotipte meydana gelen oksidatif hasarın boyutlarının da daha düşük olduğunu bildirmişlerdir. Glutasyonun farklı stres koşulları altında fotosentetik aygıtın oksidatif hasara karşı korunmasında da rol oynadığı bilinmektedir. Tuza toleranslı olan *Brassica napus* bitkilerinde, glutasyon miktarındaki artışın tuz stresinin olumsuz etkilerini azalttığı belirlenmiştir (Hussain ve ark., 2008). Gossett ve arkadaşları (1996) da, tuza toleranslı olan pamuk genotiplerinde indirgenmiş glutasyon miktarının duyarlı olanlara göre daha yüksek olduğunu rapor etmiştir. İndirgenmiş glutasyon aynı zamanda ROT'ların detoksifikasyonunda rol oynayan glutasyon transferaz ve glutasyon peroksidaz gibi enzimleri için bir substrat niteliğindedir (Noctor ve ark., 2002).

ROT'ların detoksifikasyonu dışında glutasyon; bitkilerdeki sülfat taşınımı, bazı metabolitlerin konjugasyonu, sinyal iletimi, stres cevaplarıyla ilgili bazı genlerin ekspresyonu, ksenobiyotiklerin detoksifikasyonu, patojen direncinin kazanılması, enzim regülasyonu ve ağır metal toksisitesi koşullarında fitoşelatinlerin sentezi gibi birçok fizyolojik olayda önemli rol oynamaktadır (Xiang ve ark., 2001; Mullineaux ve Rausch, 2005; Rausch ve Wachter, 2005).

### 3.3. $\alpha$ -Tokoferol (E vitamini)

Tokoferoller, yağda çözünme özelliğine sahip olan, ROT ve lipid radikallerinin detoksifikasyonunda rol oynayan moleküllerdir (Hollander-Czytko, 2005). Bu moleküller özellikle biyomembranlarda antioksidan ve antioksidan olmayan bazı fonksiyonların yerine getirilmesinden sorumludur. Kloroplastların tilakoid membranlarında lokalize olan tokoferoller,  $^1O_2$ 'yi detoksifiye ederek membran stabilitesini sağlar. Tokoferollerin bitkilerde bulunan dört farklı izomerinden ( $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ - ve  $\delta$ -) sadece  $\alpha$ -tokoferol sahip olduğu üç tane metil grubundan dolayı en kuvvetli antioksidan aktiviteye sahiptir (Kamal-Eldin ve Appelqvist, 1996). Bir molekül  $\alpha$ -tokoferolün çok kısa bir süre içinde yaklaşık 120 tane  $^1O_2$  molekülünü etkisiz hale getirerek lipidlerin otooksidasyon hızını azalttığı belirlenmiştir (Munne-Bosch, 2005). Gelişmiş bitkilerde tokoferollerin sentezinden sorumlu genlerin

ekspresyonunun oksidatif stresle indüklenebileceği bildirilmiştir (Wu ve ark., 2007). Tuz stresi altındaki *A. doliolum*'da  $\alpha$ -tokoferol miktarının artış gösterdiği ortaya çıkarılmıştır (Srivastava ve ark., 2005). Trebst ve arkadaşları (2002), osidatif stres altındaki *Chlamydomonas reinhardtii*'de fotosentetik aktivitenin korunması için  $\alpha$ -tokoferol miktarının yüksek olması gerektiğini rapor etmişlerdir. Farouk (2011), buğday yapraklarında tuz stresinin indüklediği yaprak senesensinin  $\alpha$ -tokoferol ile yavaşlatıldığını bulmuştur.  $\alpha$ -tokoferolün özellikle tilakoid membranlarda lipid peroksil radikallerini etkisiz hale getirerek lipid peroksidasyon oranını azalttığı belirlenmiştir (Maeda ve ark., 2005).

### 3.4. Karotenoidler

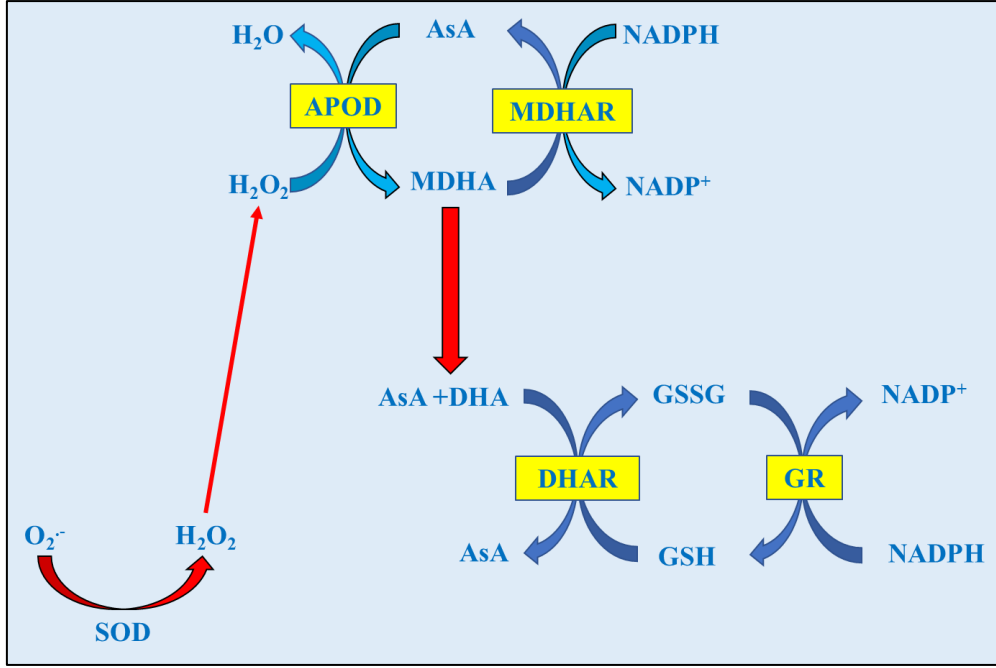
Bitkiler fotosentetik reaksiyonlarına zararlı olabilecek aşırı ışık enerjisinden korunmak için farklı savunma sistemlerine sahiptir. Bu sistemlerin bazıları isoprenoid bileşiklerle ilgilidir. Tokoferoller ile birlikte karotenoid grubu pigmentlerden olan  $\beta$ -karoten ve zeaksantin; aşırı ışık enerjisini ortama ısı olarak vererek veya ROT'ları detoksifiye edip lipid peroksidasyonunu yavaşlatarak tüm fotosentetik organizmalarda ışığın neden olabileceği hasarlara karşı koruma sağlar. Karotenoidler bitkilerde ve mikroorganizmalarda bulunan pigmentlerdir. Doğada 600'den fazla karotenoid çeşidi bulunmaktadır. Karotenoidler lipidlerde çözünen, antioksidan etkiye sahip moleküllerdir ve bitkilerde oksidatif stres toleransı da dahil birçok fonksiyonu üstlenir. Örneğin karotenoidler dalga boyu 400-550 nm arasında olan ışığı absorblayarak bu ışığın enerjisini klorofil pigmentlerine transfer eder. Bazı kaynaklarda "aksesuar" pigment" olarak da tanımlanan karotenoidler böylece fotosentetik aktivitenin artmasını sağlar (Sieferman-Harms, 1987). Bunun

dışında karotenoidler; üçlü uyarılmış klorofil molekülünün (Kl<sub>o3</sub>), <sup>1</sup>O<sub>2</sub> ve fotosentez sırasında oluşabilecek diğer ROT'ların zararlı etkilerine karşı fotosentetik aygıtın korunmasını sağlayarak antioksidan etkiye sahiptir (Collins, 2001). Karotenoidlerin ayrıca fotosentetik aygıt bakımından önemli yapısal fonksiyonu da vardır. Karotenoidler hem tilakoid membranların ve ışık toplayıcı komplekslerin yapısındaki proteinlerin stabilizasyonu hem de FS I'in yapısal bütünlüğünün sürdürülmesi için önemlidir (Niyogi ve ark., 2001). Yapılan bir çalışmada 100 mM konsantrasyonunda tuz uygulanan pirinç yapraklarında karotenoid miktarının kontrole göre %36 oranında azaldığı belirlenmiştir (Chutipaijit ve ark., 2011). *Vigna radiata*'da artan tuz konsantrasyonlarının yapraklardaki karotenoid ve ksantofil pigmentlerinin miktarını azalttığı gözlenmiştir (Saha ve ark., 2010). Benzer şekilde tuz stresi altındaki *Greviela arenaria*, domates ve *B. Parviflora* bitkilerinin yapraklarındaki toplam karotenoid miktarının azaldığı rapor edilmiştir (Kennedy ve de Phillippsis, 1999; Khavarinejad ve Mostofi, 1998; Parida ve ark., 2002). Yapılan bazı çalışmalarda da tuz stresinin yonca ve arpa bitkilerinin yapraklarındaki toplam karotenoid miktarını etkilemediği belirlenmiştir (Khavarinejad ve Chaparzadeh, 1998; Çakırlar ve ark., 2008). Hefni ve Abdel-Kader (2006) ise toleranslı sorgum genotiplerinde tuz uygulamaları sonucunda yapraklardaki toplam karotenoid miktarının kontrollere göre artış gösterdiğini ve bunun tuz toleransı konusunda bir seleksiyon kriteri olarak kullanılabileceğini belirtmiştir.

#### **4. Antioksidan Bileşenlerin Dahil Olduđu Koruyucu Mekanizmalar**

##### **4.1. Askorbat-Glutasyon Döngüsü**

Kloroplastlarda, mitokondrilerde, peroksizomlarda ve sitozolde aktif olan askorbat-glutasyon döngüsü ROT' lara karşı geliştirilmiş en temel savunma mekanizmasıdır (Edrewa, 2005). Bu döngü başka herhangi bir ROT oluşumuna yol açmadan H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>' nin su ve oksijene kadar parçalanarak detoksifikasyonunu sağlar (Şekil 2).

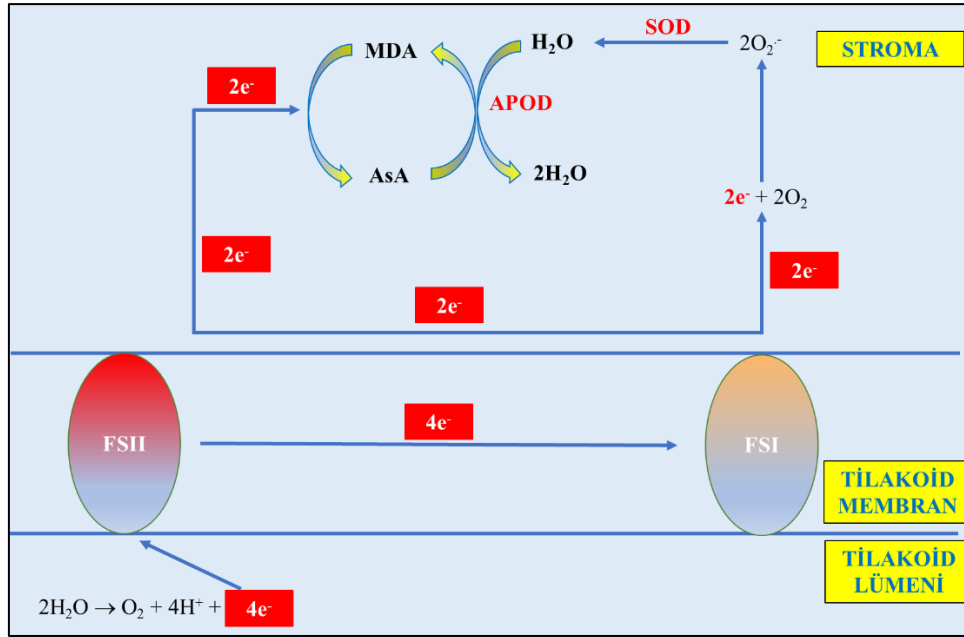


**Şekil 2.** Askorbat-glutasyon döngüsü (APOD: askorbat peroksidaz; AsA: askorbik asit; MDHA: monodehidro askorbat; MDHAR: monodehidroaskorbat redüktaz; DHA: dehidro askorbat; DHAR: dehidroaskorbat redüktaz; GSSG: oksitlenmiş glutasyon; GSH: indirgenmiş glutasyon; GR: glutasyon redüktaz) (Doğru, 2006).

Askorbat-glutasyon döngüsünde bulunan enzimler APOD, MDHAR, DHAR ve GR'dir. Bu enzimlerden APOD, indirgeyici molekül olarak askorbatı kullanarak hidrojen peroksidi parçalarken; MDHAR ve DHAR enzimleri askorbatın rejenerasyonunu sağlar. Askorbatın rejenerasyonunun sağlanması için görev yapan enzimlerden MDHAR indirgeyici molekül olarak NADPH'yi, DHAR ise glutasyonu kullanmaktadır. Elektronunu vererek oksitlenen glutasyon ise GR enziminin katalizlediği bir reaksiyonla yeniden indirgenir.

#### 4.2. Su-Su Döngüsü

ROT'ların detoksifikasyonunu sağlayan diğer bir mekanizma da su-su döngüsüdür (Şekil 3). Bu olayda iki molekül suyun fotolizi sonucu ortaya çıkan dört elektron, fotosistem II aracılığı ile fotosistem I'e ulaştırılır. Bu elektronlardan iki tanesi, iki molekül  $O_2$ 'yi indirgeyerek, iki molekül süperoksit radikalini oluşturur. Oluşan süperoksit radikalleri, SOD ile hidrojen perokside indirgenir. Hidrojen peroksit ise APOD ile suya indirgenir. Bu reaksiyon sırasında oksitlenen askorbik asit de diğer iki elektronla yeniden indirgenir. Yani iki molekül suyun fotolizi ile oluşan dört tane elektron, yine iki molekül suyun oluşturulmasında kullanılmaktadır (Asada, 1999).



Şekil 3. Su-su döngüsü (FSII: fotosistem II; FSI: fotosistem I; SOD: süperoksit dismutaz; APOD: askorbat peroksidad; AsA: askorbik asit; MDA: monodehidro askorbat) (Dođru, 2006).

## 5. Sonuç

Tarımsal faaliyetler düşünöldüğünde tuz stresi yeryüzündeki en büyük problemlerden biridir. Ülkemizde 1.5 milyon hektar, dünyada ise 800 milyon hektarlık bir alan tuz stresinden etkilenmiş durumdadır. Bu durumun insan beslenmesi ve ekonomik bakımdan olumsuz sonuçlara sebep olacağı muhakkaktır. Bu olumsuzlukları elimine etmek, tuzlanmış topraklarda yüksek verimde tarımsal faaliyetlerin gerçekleştirilmesine bağlıdır. Bunun için de tuzlu topraklarda büyüyüp gelişebilen ve yaşam döngüsünü tamamlayabilen ekonomik bitki türlerinin belirlenmesi gerekmektedir. Bitkilerde tuza toleransın varlığını ve derecesini belirlemeye yönelik çeşitli kriterler mevcuttur. Antioksidan sistemin enzimatik ve enzimatik olmayan bileşenlerinde meydana gelen değişimler de bu amaç doğrultusunda kullanılmaktadır. Tuz stresi koşullarında antioksidan kapasitesini artıran bitki türleri ve genotiplerinin tuz stresine nispeten daha dirençli olduğu kabul edilmektedir. Çünkü bu tür ve genotipler tuz stresinin neden olduğu oksidatif hasarlara karşı kendilerini daha iyi savunmaktadır. Bu nedenle günümüzde klasik ıslah teknikleri ve moleküler teknikler kullanılarak ekonomik öneme sahip olan bitkilerin antioksidan kapasitesi geliştirilmeye çalışılmaktadır. Bu şekilde tuz stresine daha dayanıklı hale getirilen bitkiler sayesinde tuzluluğun neden olduğu ekonomik kayıplar ortadan kaldırılabilir. Bu nedenle tuz stresi altında antioksidan sistemin enzimatik ve enzimatik olmayan bileşenlerinde meydana gelen değişimlerin



daha iyi anlaşılması daha isabetli ıslah çalışmaları ve ürün kayıplarının azaltılması bakımından faydalı olacaktır.

## Kaynaklar

- Agarwal, S., Shaheen, R. (2007). Stimulation of antioxidant system and lipid peroxidation by abiotic stresses in leaves of *Momordica charantia*. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19, 149-161.
- Agati, G., Azzarello, S., Poolastri, M., and Tattini, M. (2012). Flavonoids as antioxidants in plants: location and functional significance. *Plant Science and International Journal of Experimental Plant Biology*, 196, 67-76.
- Ahmad, P. Hakeem, K. R., Kumar, A., Ashraf, M., Akram, N. A. (2012). Salt-induced changes in photosynthetic activity and oxidative defense system of three cultivars of mustard (*Brassica juncea* L.). *African Journal of Biotechnology*, 11(11), 2694-2703.
- Ahmad, P., Jaleel, C. A., Sharma, S. (2010). Antioxidative defence system, lipid peroxidation, proline metabolizing enzymes and biochemical activity on two genotypes of *Morus alba* L. subjected to NaCl stress. *Russian Journal of Plant Physiology*, 57(4), 509-517.
- Alscher, R. G. Donahue, J. L., Cramer, C. L. (1997). Reactive oxygen species and antioxidants: relationship in green cells. *Physiologia Plantarum*, 100: 224-233.
- Alscher, R. G., Ertürk, N., and Heath, L. S. (2002). Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany*, 53(372), 1331-1341.
- Aono, M. Kubo, A., Saji, H., Tanaka, K., Kondo, N. (1993). Enhanced tolerance to photooxidative stress of transgenic *Nicotiana tabacum* with high chloroplastic glutathione reductase activity. *Plant Cell and Physiology*, 34, 129-135.
- Apel, K. Hirt, H. (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 55: 373-399.
- Asada, K. (1994). *Production and action of active oxygen species in photosynthetic tissue*. Boca Raton: CRC Press.
- Asada, K. (1999). The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 50, 601-639.
- Asada, K., Urano, M., Takahashi, M. (1973). Subcellular location of superoxide dismutase in spinach leaves and preparation and properties of crystalline spinach superoxide dismutase. *European Journal of Biochemistry*, 36, 257-266.
- Athar, H. R. Khan, A. Ashraf, M. (2008). Exogenously applied ascorbic acid alleviates salt-induced oxidative stress in wheat. *Environmental and Experimental Botany*, 63, 224-231.
- Azevedo, R. A. Alas, R. M., Smith, R. J., Lea, P. A. (1998). Response of antioxidant enzymes to transfer from elevated carbon dioxide to air and ozone fumigation, in leaves and roots of wild-type and catalase-deficient mutant of barley. *Physiologia Plantarum*, 104, 280-292.
- 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, 589-595.
- Baldensperger, J. B. (1978). An iron containing superoxide dismutase from the chemo lithotrophic *Thiobacillus denitrificans* rt strain. *Archives of Microbiology*, 119, 237-444.
- Bannister, J. V., Parker, M. W. (1985). The presence of a copper/zinc superoxide dismutase in the bacterium *Photobacterium leiognathi*: a likely case of gene transfer from eukaryotes to prokaryotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 82, 149-152.
- Bannister, W. H., Bannister, J. V., Barra, D., Bond, J., Bossa, F. (1991). Evolutionary aspects of superoxide dismutase: the copper/zinc enzyme. *Free Radical Research Communications*, 12-13, 349-361.
- Barro, D., Schinina, M. E., Bossa, F., Puget, K., Durosay, P. (1990). A tetrameric iron superoxide dismutase from the eukaryote *Tetrahymena pyridornis*. *Journal of Biological Chemistry*, 265, 17680-17686.
- Bordo, D., Djinovich, K., Bolognesi, M. (1994). Conserved patterns in the Cu, Zn superoxide dismutase family. *Journal of Molecular Biology*, 238, 366-386.

- Bowler, C., Van Camp, W., Van Montagu, M., Inze, D. (1994). Superoxide dismutases in plants. *Critical Reviews in Plant Science*, 13, 199-218.
- Briviba, L. O. Klotz, H. (1997). Toxic and signaling effects of photochemically or chemically generated singlet oxygen in biological system. *Journal of Biological Chemistry*, 378, 1259-1265.
- Çakırlar, H. Çiçek, N., Fedina, I., Georgieva K., Dođru A., Velitchkova, M. (2008). NaCl induced cross-acclimation to UV-B radiation in four barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars. *Acta Physiologia Plantarum*, 30, 561-567.
- Chalapathi Rao, A. S. V. Reddy, A. R. (2008). *Glutathione reductase: a putative redox regulatory system in plant cells*. The Netherlands: Springer.
- Chutipaijit, S. Cha-um, S., Sompornpailin, K. (2011). High contents of proline and anthocyanin increase protective response to salinity in *Oryza sativa* L. spp. indica. *Australian Journal of Crop Science*, 5, 1191-1198.
- Collins, A. (2001). Carotenoids and genomic stability. *Mutation Research*, 475, 1-28.
- Comba, M. E. Benavides, M. P., Tomaro, M. L. (1998). Effect of salt stress on antioxidant defence system in soybean root nodules. *Australian Journal of Plant Physiology*, 25, 665-671.
- Creissen, G. Firmin, J., Fryer, M., Kular, B., Leyland, N., Reynolds, H., Pastori, G., Wellburn, F., Baker, N., Wellburn, A., Mullineaux, P. (1999). Elevated glutathione biosynthetic capacity in the chloroplasts of transgenic tobacco plants paradoxically causes increased oxidative stress. *The Plant Cell*, 11, 1277-1291.
- Creissen, G. P. Broadbent, P., Kular, B., Reynolds, H., Wellburn, A. R., Mullineaux, P. M. (1994). Manipulation of glutathione reductase in transgenic plants: implications for plant responses to environmental stress. *Proceeding Royal Society Edinburg*, 102B, 167-175.
- Crowell, D. N., Amasino, R. M. (1991). Induction of the specific mRNAs in cultured soybean cells during cytokinin or auxin starvation. *Plant Physiology*, 95, 711-715.
- Czarnocka, W., Karpinski, S. (2018). Friend or foe? Reactive oxygen species production, scavenging and signaling in plant response to environmental stress. *Free Radical Biology and Medicine*, 122, 4-20.
- Del Rio, L. A. Corpas, F. J., Sandalio, L. M., Palma, J. M., Gomez, M. Barroso, J. B. (2002). Reactive oxygen species, antioxidant systems and nitric oxide in peroxisomes. *Journal of Experimental Botany*, 53, 1255-1272.
- delRio, L. A., Sandalio, L. M., Palma, J. M., Bueno, P., Corpas, F. J. (1992). Metabolism of oxygen radicals in peroxisomes and cellular implications. *Free Radical in Biology and Medicine*, 13, 557-580.
- Dođru, A. (2006). Kolza (*Brassica napus* L. ssp. *oleifera*)'nın bazı kışlık çeşitlerinde düşük sıcaklık toleransı ile ilgili fizyolojik ve biyokimyasal parametrelerin araştırılması. Doktora Tezi, Hacettepe Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Ankara.
- Dođru, A., (2014, Haziran). Farklı mısır genotiplerinde tuz stresinin antioksidan sistem üzerindeki etkileri. 22. *Ulusal Biyoloji Kongresi* (s. 430). Eskişehir: Osman Gazi Üniversitesi.
- Dođru, A., Yılmaz Kaçar, M. (2019). A Preliminary study on salt tolerance of some barley genotypes. *SAU Journal of Science*, 23(5), 755-762.
- Droillard, M. J., Paulin, A. (1990). Isozymes of superoxide dismutase in mitochondria and peroxisomes isolated from petals of carnation (*Dianthus caryophyllus*) during senescence. *Plant Physiology*, 94, 1187-1192.
- Edrewa, A. (2005). Generation and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts: a submolecular approach. *Agriculture, Ecosystem and Environment*, 106, 119-133.
- Elstner, E. F. (1991). *Mechanisms of oxygen activation in different compartments of plant cells*. Rockville MD, American Society of Plant Physiologists.
- 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, 1255-1264.
- Eyidođan, F., Öz, M. T. (2005). Effect of salinity on antioxidant responses of chickpea seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 29, 485-493.
- Farouk, S. (2011). Ascorbic acid and  $\alpha$ -tocopherol minimize salt-induced wheat leaf senescence. *Journal of Stress Physiology and Biochemistry*, 7, 58-79.

- Foster, J. G., Edwards, G. E. (1980). Localization of superoxide dismutase in leaves from C3 and C4 plants. *Plant Cell and Physiology*, 21, 895-906.
- Foyer, C. H. Noctor, G. (2005). Redox homeostis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses. *Plant Cell*, 17, 1866-1875.
- Foyer, C. H. Souriau, N., Perret, S., Lelandais, M., Kunert, K. J., Pruvost, C., Jouanin, L. (1995). Overexpression of glutathione reductase but not glutathione synthetase leads to increases in antioxidant capacity and resistance to photoinhibition in poplar trees. *Plant Physiology*, 109, 1047-1057.
- Fridovich, I. (1986). Superoxide dismutases. *Advances in Enzymology and Related Areas of Molecular Biology*, 58, 61-97.
- 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.). *Plant Physiology*, 112, 327-336.
- Gapinska, M., Skladowska, M., Gabara, B. (2008). Effect of shlor- and long-term salinity on the activities of antioxidative enzymes and lipid peroxidation in tomato roots. *Acta Physiologiae Plantarum*, 30, 11-18.
- Garg, G., Manchanda, R. (2009). ROS generation in plants: boon or bane. *Plant Biosystem*, 143, 8-96.
- Gill, S. S., Anjum, N. A., Gill, R., Yadav, S., Hasanuzzaman, M., Fujita, M., Mishra, P., Sabat, S. C., and Tuteja, N. (2015). Superoxide dismutase-mentor of abiotic stress tolerance in crop plants. *Environmental Science and Pollution Research International*, 22, 10375-10394.
- Gossett, D. R. Banks, S. W., Millhollon, E. P., Lucas, M. C. (1996). Antioxidant response to NaCl stress in a control and a NaCl-tolerant cotton cell line grown in the presence of paraquat, buthionine sulfoximine and exogenous glutathione. *Plant Physiology*, 112, 803-809.
- Gossett, D. R. Millhollon, E. P., Lucas, M. C. (1994). Antioxidant response to NaCl stress in salt tolerant and salt sensitive cultivars of cotton. *Crop Science*, 34, 706-714.
- Gueta-Dahan, Y. Yaniv, Z., Zilinskas, B. A., Ben-Hayyim, G. (1997). Salt and oxidative stress: similar and specific responses and their relation to salt tolerance in citrus. *Planta*, 203, 460-469.
- Harinasut, P., Poonsopa, D., Roengmongkol, K., Charoensataporn, R. (2003). Salinity effects on antioxidant enzymes in mulberry cultivars. *Science Asia*, 29, 109-113.
- Hasanuzzaman, M. Fujita, M. (2011). Selenium pretreatment upregulates the antioxidant defense and methylglyoxal detoxification system and confers enhanced tolerance to drought stress in rapeseed seedlings. *Biological Trace Element Research*, 143, 1758-1776.
- He, L. Ban, Y., Inoue, H., Matsuda, N., Liu, J., Moriguch, T. (2008). Enhancement of spermidine content and antioxidant capacity in transgenic pear shoots overexpressing apple spermidine synthase in response to salinity and hyperosmosis. *Phytochemistry*, 69, 2133-2141.
- Hefni, M. Abdel Kader, D. Z. (2006). *Antioxidant-enzymatic system as selection criteria for salt tolerance in forage sorghum genotypes (Sorghum bicolor L. Moench)*. Netherlands: Springer.
- Hernandez, J. A. Campillo, A., Jimenez, A., Alacon, J. J., Sevilla, F. (1999). Response of antioxidant systems and leaf water relations to NaCl stress in pea plants. *New Phytologist*, 141, 241-251.
- Hernandez, J. Jimenez, A., Mullineaux, P., Sevilla, F. (2000). Tolerance of pea plants (*Pisum sativum*) to long term salt stress is associated with induction of antioxidant defences. *Plant Cell and Environment*, 23, 853-862.
- Hollander-Czytko, H. Grabowski, J., Sandorf, I., Weckermann, K., Weiler, E. W. (2005). Tocopherol content and activities of tyrosine aminotransferase and cystine lyase in *Arabidopsis* under stress conditions. *Journal of Plant Physiology*, 162, 767-770.
- Hussain, T. M. Chandrasekhar, T., Hazara, M., Sultan, Z., Saleh, B.Z., Gopal, G.R. (2008). Recent advances in salt stress biology – a review. *Biotechnology and Molecular Biology Review*, 3, 8-30.
- Jackson, C., Dench, J., Moore, A. L., Halliwell, B., Foyer, C. H., Hall, D. O. (1978). Subcellular localization and identification of superoxide dismutase in the leaves of higher plants. *European journal of Biochemistry*, 91, 339-344.
- Jimenez, J. A. Hernandez, G., Pastori, L. A., del Rio, F. (1998). Role of the ascorbate-glutathione cycle of mitochondria and peroxisomes in the senescence of pea leaves. *Plant Physiology*, 118, 1327-1335.

- Kamal-Eldin, A. Appelqvist, L. A. (1996). The chemistry and antioxidant properties of tocopherols and tocotrienols. *Lipids*, 31, 671-701.
- Kanematsu, S., Asada, K. (1978). Superoxide dismutase from an anaerobic photosynthetic bacterium, *Chromatium vinosum*. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 185, 473-482.
- Kanematsu, S., Asada, K. (1990). Characteristic amino acid sequences of chloroplast and cytosol isozymes of CuZn-superoxide dismutase in spinach, rice and horsetail. *Plant and Cell Physiology*, 31, 99-112.
- Kennedy, B. F. De Fillippis, L. F. (1999). Physiological and oxidative response to NaCl of the salt tolerant *Grevillea ilicifolia* and the salt sensitive *Grevillea arenaria*. *Journal of Plant Physiology*, 155, 746-754.
- Khan, N. A., Singh, S. (2008). *Abiotic Stress and Plant Responses*. New Delhi: IK International.
- Khavarinejad, R. A. Mostofi, Y. (1998). Effects of NaCl on photosynthetic pigments, saccharides, and chloroplast ultrastructure in leaves of tomato cultivars. *Photosynthetica*, 35, 151-154.
- Khavarinejad, R. A., Chaparzadeh, N. (1998). The effects of NaCl and CaCl<sub>2</sub> on photosynthesis and growth of alfalfa plants. *Photosynthetica*, 35(3), 461-466.
- Kirby, T. W., Lancaster Jr. J. R., Fridovich, I. (1981). Isolation and characterization of the iron-containing superoxide dismutase of *Methanobacterium bryantii*. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 210, 140-148.
- Kliebenstein, D. J., Monde, R., Last, R. L. (1998). Superoxide dismutase in *Arabidopsis*: an eclectic enzyme family with disparate regulation and protein localization. *Plant Physiology*, 118, 637-650.
- Koji, Y. Shiro, M., Michio, K., Mitsutaka, T. Hiroshi, M. (2009). Antioxidant capacity and damages caused by salinity stress in apical and basal regions of rice leaf. *Plant Production Science*, 12, 319-326.
- Kukreja, S., Nandval, A. S., Kumar, N., Sharma, S. K., Unvi, V., Sharma, P. K. (2005). Plant water status, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> scavenging enzymes, ethylene evolution, and membrane integrity of *Cicer arietinum* roots as affected by salinity. *Biologia Plantarum*, 49, 305-308.
- Kusunose, E., Ichihara, K., Noda, Y., Kusunose, M. (1976). Superoxide dismutase from *Mycobacterium tuberculosis*. *Journal of Biochemistry (Tokyo)*, 80, 1343-1352.
- Larson, R. A. (1988). The antioxidants of higher plants. *Phytochemistry*, 27, 969-978.
- Lechno, S. Zamzki, E., Tel-Or, E. (1997). Salt stress induced responses in cucumber plants. *Journal of Plant Physiology*, 150, 206-211.
- Maeda, H. Sakuragi, Y., Bryant, D. A., DellaPenna, D. (2005). Tocopherols protect *Synechocystis sp.* strain PCC 6803 from lipid peroxidation. *Plant Physiology*, 138, 1422-1435.
- Martin, Jr. J. P., Fridovich, I. (1981). Evidence for a natural gene transfer from the ponyfish to its bioluminescent bacterial symbiont *Photobacter leiognathi*. The close relationship between bacteriocuprein and the copper-zinc superoxide dismutase of teleost fishes. *Journal of Biological Chemistry*, 256, 6080-6089.
- Meyer, A. J. (2008). The integration of glutathione homeostasis and redox signaling. *Plant Physiology*, 165, 1390-1403.
- Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7, 405-410.
- Mittler, R. Zilinskas, B. A. (1992). Molecular cloning and characterization of a gene encoding pea cytosolic ascorbate peroxidase. *Journal of Biological Chemistry*, 267, 21802-21807.
- Mittova, V. Guy, M., Tal, M., Volokita, M. (2004). Salinity up-regulates the antioxidative system in root mitochondria and peroxisomes of the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii*. *Journal of Experimental Botany*, 55, 1105-1113.
- Mittova, V., Guy, M., Tal, M., Volokita, M. (2002). Response of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii* to salt-dependent oxidative stress: increased activities of antioxidant enzymes in root plastids. *Free Radical Research*, 36, 195-202.
- Mullineaux, P. M. Rausch, T. (2005). Glutathione, photosynthesis and the redox regulation of stress-responsive gene expression. *Photosynthetic Research*, 86, 459-474.
- Munne-Bosch, S. (2005). The role of  $\alpha$ -tocopherol in plant stress tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 162, 743-748.
- Niyogi, K. K. Shih, C., Chow, W. S., Pogson, B. J., DellaPenna, D., Bjorkman, O. (2001). Photoprotection in a zeaxanthin-and lutein-deficient double mutant of *Arabidopsis*. *Photosynthetic Research*, 67, 139-145.

- 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, 1283-1304.
- Noctor, G., Foyer, C. H. (1998). A re-evaluation of the ATP:NADPH budget during C<sub>3</sub> photosynthesis. A contribution from nitrate assimilation and its associated respiratory activity. *Journal of Experimental Botany*, 49, 1895-1908.
- Ogawa, K., Kanematsu, S., Asada, K. (1997). Generation of superoxide anion and localization of CuZn superoxide dismutase in the vascular tissue of spinach hypocotyls: their association with lignification. *Plant Cell and Physiology*, 38, 1118-1126.
- Okada, S., Kanematsu, S., Asada, K. (1979). Intracellular distribution of manganese and ferric superoxide dismutase in blue-green algae. *FEBS Letters*, 103, 106-110.
- Pan, Y., Wu, L. J., Yu, Z. L. (2006). Effect of salt and drought stress on antioxidant enzyme activities and SOD isoenzymes of liquorice (*Glycyrrhiza uralensis* Fish). *Plant Growth Regulation*, 49, 157-165.
- Panda, S. K. (2001). Response of green gram seeds under salinity stress. *Indian Journal of Plant Physiology*, 6, 438-440.
- Panda, S. K. Upadhyay, R. K. (2004). Salt stress injury induces oxidative alterations and antioxidative defence in the roots of *Lemna minor*. *Biologia Plantarum*, 48, 249-253.
- Parida, A. Das, A. B., Das, P. (2002). NaCl stress causes changes in photosynthetic pigments, proteins and other metabolic components in the leaves of a true mangrove, *Bruguiera parviflora*, in hydroponic cultures. *Journal of Plant Biology*, 45, 28-36.
- Parida, A. K. Das, A. B. (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 60, 324-349.
- Parida, A.K. Das, A.B., Mohant, P. (2004). Investigations on the antioxidative defense responses to NaCl stress in a mangrove, *Bruguiera parviflora*: differential regulations of isoforms of some antioxidative enzymes. *Plant Growth Regulation*, 42, 213-226.
- Polidoros, N. A. Scandalios, J. G. (1999). Role of hydrogen peroxide and different classes of antioxidants in the regulation of catalase and glutathione-S-transferase gene expression in maize (*Zea mays* L.). *Plant Physiology*, 106, 112-120.
- Puget, K., Michelson, A. M. (1974). Iron containing superoxide dismutases from luminous bacteria. *Biochimie*, 56, 1255-1267.
- Rausch, T. Wachter, A. (2005). Sulfur metabolism: a versatile platform for launching defence operations. *Trends in Plant Science*, 10, 503-509.
- Reddy, A. R. Raghavendra, A. S. (2006). *Photooxidative stress*. The Netherlands: Springer.
- Reddy, C. D., Venkaiah, B. (1982). Studies on isoenzymes of superoxide dismutase from mung bean (*Vigna radiata*) seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 116, 279-284.
- Romero-Puertas, M. C. Corpas, F.J., Sandalio, L. M., Leterrier, M., Rodriguez Serrano, M., del Rio, L. A.J., Palma, M. (2006). Glutathione reductase from pea leaves: response to abiotic stress and characterization of the peroxisomal isozyme. *New Phytologist*, 170, 43-52.
- Saha, P. Chatterjee, P., Biswas, A. K. (2010). NaCl pretreatment alleviates salt stress by enhancement of antioxidant defense system and osmolyte accumulation in mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek). *Indian Journal of Experimental Biology*, 48, 593-600.
- Salin, M. L. (1988). Toxic oxygen species and protective system of the chloroplast. *Physiologia Plantarum*, 72, 681-689.
- Salin, M. L., Bridges, S. M. (1980). Localization of superoxide in chloroplasts from *Brassica campestris*. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 99, 37-47.
- Salin, M. L., Bridges, S. M. (1981). Absence of the iron-containing superoxide dismutase in mitochondria from mustard (*Brassica campestris*). *Biochemical Journal*, 195, 229-233.
- Sandalio, L. M., delRio, L. A. (1987). Localization of superoxide dismutase in glyoxysomes from *Citrus vulgaris*: functional implications in cellular metabolism. *Journal of Plant Physiology*, 127, 395-409.
- Scandalios, J. G. (1990). Response of plant antioxidant defense genes to environmental stress. *Advances in Genetic*, 28, 1-41.
- Searcy, K. B., Searcy, D. G. (1981). Superoxide dismutase from the Archeobacterium *Thermoplasma acidophilum*. *Biochimica et Biophysica Acta*, 670, 39-46.

- Sheokand, S. Bhankar, V., Sawhney, V. (2010). Ameliorative effect of exogenous nitric oxide on oxidative metabolism in NaCl treated chickpea plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 22, 81-90.
- Sieferman-Harms, D. (1987). The light harvesting function of carotenoids in photosynthetic membrane. *Plant Physiology*, 69, 561-568.
- Singh, S., Anjum, N. A., Khan, N. A., Nazar, R. (2008). *Abiotic Stress and Plant Responses*. New Delhi: IK International.
- Smirnoff, N. (2000). Ascorbic acid: metabolism and functions of a multifaceted molecule. *Current Opinion in Plant Biology*, 3, 229-235.
- Smith, M. W., Doolittle, R. F. (1992). A comparison of evolutionary rates of the two major kinds of superoxide dismutases. *Journal of Molecular Evolution*, 34, 175-184.
- Srivastava, A. K., Bhargava, P., Rai, L. C. (2005). Salinity and copper-induced oxidative damage and changes in antioxidative defence system of *Anabaena doliolum*. *World Journal of Microbial Biology*, 22, 1291-1298.
- Sudhakar, C. Lakshmi, A., Giridarakumar, S. (2001). Changes in the antioxidant enzyme efficacy in two high yielding genotypes of mulberry (*Morus alba*) under NaCl salinity *Plant Science*, 161, 613-619.
- Szarka, A. Horemans, N., Kovacs, Z., Grof, P., Mayer, M., Banhegyi, G. (2007). Dehydroascorbate reduction in plant mitochondria is coupled to the respiratory electron transfer chain. *Plant Physiology*, 129, 225-232.
- Takahashi, M. A., Asada, K. (1983). Superoxide anion permeability of phospholipid membranes and chloroplast thylakoids. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 226, 558-566.
- Tausz, M. Ircelj, H., Grill, D. (2004). The glutathione system as a stress marker in plant ecophysiology: is a stress-response concept valid. *Journal of Experimental Botany*, 55, 1955-1962.
- Trebst, A. Depka, B., Holländer-Czytko, H. (2002). A specific role for tocopherol and of chemical singlet oxygen quenchers in the maintenance of photosystem II structure and function in *Chlamydomonas reinhardtii*. *FEBS Letter*, 516, 156-160.
- 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, 1179-1184.
- Van Camp, W., Bowler, C., Villarroel, R., Tsanh E. W., van Montagu, M, Inze, D. (1990). Characterization of iron superoxide dismutase cDNAs from plants obtained by genetic complementation in *Escherichia coli*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 87, 9903-9907.
- Wang, Y., Wisniewski, M., Meilan, R., Uratsu, S. L., Cui, M. G., Dandekar, A., Fuchigami, L. (2007). Ectopic expression of Mn-SOD in *Lycopersicon esculentum* leads to enhanced tolerance to salt and oxidative stress. *Journal of Applied Horticulture*, 9, 3-8.
- Wang, Y., Ying, Y., Chen, J., Wang, X. C. (2004). Transgenic *Arabidopsis* overexpressing Mn-SOD enhanced salt tolerance. *Plant Science*, 167, 671-677.
- Wu, G. Wei, Z. K., Shao, H. B. (2007). The mutual responses of higher plants to environment: physiological and microbiological aspects. *Biointerfaces*, 59, 113-119.
- Xiang, C. Werner, V., Christensen, E. M., Oliver, D. J. (2001). The biological functions of glutathione revisited in *Arabidopsis* transgenic plants with altered glutathione levels. *Plant Physiology*, 126, 564-574.
- Yost, Jr. F. J., Fridovich, I. (1973). An iron-containing superoxide dismutase from *Escherichia coli*. *Journal of Biological Chemistry*, 248, 4905-4908.
- Zhu, D., Scandalios, J. G. (1993). Maize mitochondrial manganese superoxide dismutases are encoded by a differentially expressed multigene family. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 90, 9310-9314.