

**KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

**POLİAMİNLERİN YAPRAK KIVRILMASINA ETKİSİNİN BİYOKİMYASAL
SEVİYEDE ARAŞTIRILMASI**

Biyolog Neslihan SARUHAN

**Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsünce
“Yüksek Lisans (Biyoloji)”
Unvanı Verilmesi İçin Kabul Edilen Tezdir.**

127443

Tezin Enstitüye Verildiği Tarih : 09.01.2002

Tezin Savunma Tarihi : 04.02.2002

**TC. YÜKSEK ÖĞRETİM KURULUŞ
DOKÜMANASYUN MERKEZİ**

Tez Danışmanı: Prof. Dr. Asım KADIOĞLU

Jüri Üyesi : Prof. Dr. Osman BEYAZOĞLU

Jüri Üyesi : Doç. Dr. Ertuğrul SESLİ

*A. Kadioğlu
O. Beyazoğlu
E. Sesli*

Enstitü Müdürü: Prof. Dr. Asım KADIOĞLU

Ocak 2002

**TC. YÜKSEKOĞRETİM KURULUŞ
DOKÜMANASYUN MERKEZİ**

ÖNSÖZ

Kuraklık stresi sırasında *Ctenanthe setosa* (Marantaceae) bitkisinin yaprak kıvrılması üzerine poliaminlerin etkisi ile bazı biyokimyasal değişimlerin araştırıldığı bu çalışma, Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalı'nda 'Yüksek Lisans Tezi' olarak hazırlanmıştır.

Yüksek lisans tez danışmanlığını üstlenerek, gerek konu seçimi, gerekse çalışmaların yürütülmesi sırasında ilgisini esirgemeyen sayın hocam Prof. Dr. Asım KADIOĞLU'na, bu çalışmayı yapabilmem için her türlü laboratuar imkanlarını kullanmamı sağlayan sayın Doç. Dr. Ali Osman BELDÜZ'e, desteklerini hiçbir zaman esirgemeyen sayın hocam Prof. Dr. Nazmi Turan OKUMUŞOĞLU'na ve değerli yardımlarından dolayı sayın Yrd. Doç. Dr. Şengül ALPAY KARAOĞLU'na teşekkür ederim.

Ayrıca çalışmalarım sırasında metot öğrenmemde yardımcı olan sayın Dr. Ahmet AYAZ'a, Öğr. Gör. Rabiye TURGUT'a, Arş. Gör. Nuran DURMUŞ'a ve Arş. Gör. Sabriye DÜLGER'e, her konuda bana yardımcı olan değerli arkadaşlarım Arş. Gör. Neşe AYDIN'a, Arş. Gör. Nurhayat YILMAZ'a, tüm bölüm arkadaşlarına ve sonsuz hoşgörülerinden dolayı aileme teşekkür ederim.

Neslihan SARUHAN

İÇİNDEKİLER

	<u>Sayfa No</u>
ÖNSÖZ.....	II
İÇİNDEKİLER.....	III
ÖZET.....	V
SUMMARY.....	VI
ŞEKİLLER DİZİNİ.....	VII
TABLOLAR DİZİNİ.....	VIII
SEMBOLLER.....	IX
1. GENEL BİLGİLER.....	1
1.1. Giriş.....	1
1.2. Stres ve Stres Çeşitleri.....	3
1.3. Kuraklık Stresi.....	4
1.4. Streste Prolinin Rolü.....	8
1.5. İndirgen Şekerler ve Stres.....	9
1.6. Stresin Proteinler Üzerine Etkisi.....	10
1.7. Peroksidazlar.....	11
1.8. Poliaminler.....	13
1.8.1. Poliaminlerin Biyosentezi.....	14
1.8.2. Poliaminlerin Fizyolojik Etkileri.....	14
1.9. Marantaceae Familyasının Genel Özellikleri.....	16
2. YAPILAN ÇALIŞMALAR.....	18
2.1. Materyalin Sağlanması.....	18
2.2. Deneyin Kuruluşu ve Poliamin Uygulanması.....	18
2.3. Yaprak Kırılma Derecesinin Ölçülmesi.....	18
2.4. Prolin Tayini.....	19
2.5. Yapraklarda İndirgen Şeker Tayini.....	19
2.6. Proteinlerin Analizi.....	20
2.6.1. Protein Özütünün Hazırlanması.....	20
2.6.2. Çözünebilir Protein Tayini.....	20
2.6.3. Peroxidaz Aktivitesi Tayini.....	21
2.7. İstatistik Analizler.....	21

3. BULGULAR.....	22
3.1. Morfolojik Gözlemler.....	22
3.2. Yaprak Kırılması Üzerine Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Etkisi.....	27
3.3. <i>Ctenanthe setosa</i>'da Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Kuraklık Boyunca Peroksidaz Aktivitesinde Meydana Getirdiği Değişimler.....	28
3.4. <i>Ctenanthe setosa</i>'da Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Kuraklık Boyunca Çözünebilir Protein Miktarı Üzerine Etkisi.....	29
3.5. <i>Ctenanthe setosa</i>'da Dışatan Uygulanan Poliaminlerin Kuraklık Boyunca Prolin Miktarı Üzerine Etkisi.....	30
3.6. <i>Ctenanthe setosa</i> 'da Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Kuraklık Boyunca İndirgen Şeker Miktarı Üzerine Etkisi.....	31
4. TARTIŞMA ve SONUÇ.....	33
5. ÖNERİLER.....	37
6. KAYNAKLAR.....	38
ÖZGEÇMİŞ.....	46

ÖZET

Kuraklık stresine maruz bırakılan *Ctenanthe setosa* bitkisinde dıştan uygulanan poliaminlerin (putrescin, spermidin ve spermin) yaprak kıvrılmasına ve peroksidaz aktivitesindeki değişimlere etkisi incelendi. Ayrıca uygulanan poliaminlerin indirgen şeker, prolin, çözünebilir protein miktarlarında meydana getirdiği değişimler belirlendi.

Bu amaçla, bitkilerin yaprak kıvrılma derecelerindeki değişim morfolojik, peroksidaz aktivitesi ile indirgen şeker, prolin ve çözünebilir protein miktarları ise spektrofotometrik olarak belirlendi.

Yapılan analizler dıştan uygulanan poliaminlerin, yaprak kıvrılmasını önemli derecede geciktirdiğini gösterdi. Kuraklık boyunca poliamin uygulanmış yapraklardaki peroksidaz aktivitesinde kontrole oranla bir azalışın olduğu kaydedildi. Putrescin ve spermidinin prolin ve indirgen şeker miktarında artışa neden olduğu fakat sperminin ise bu artışı baskıladığı belirlendi. Fakat sperminin indirgen şeker miktarına etkisinin istatistikî olarak önemsiz olduğu bulundu. Kuraklık periyodu sırasında poliamin uygulanan yapraklarda çözünebilir protein miktarında kontrole oranla artış olduğu tespit edildi. Ayrıca kuraklık stresi boyunca poliamin uygulanmış ve kontrol bitkilerinde peroksidaz, prolin, indirgen şeker miktarlarında artışın, çözünebilir protein miktarında ise azalışın olduğu bulundu.

Bu sonuçlara göre poliaminlerin yaprak kıvrılma derecesini azaltması, prolin, indirgen şeker ve protein miktarındaki artış ile açıklanabilir. Ayrıca bu olayda peroksidaz enziminin fazlaca etkili olmadığı görüldü.

Anahtar Kelimeler: *Ctenanthe setosa*, Poliamin, Peroksidaz, İndirgen Şeker, Prolin, Yaprak Kıvrılması, Kuraklık Stresi

SUMMARY

The Investigation of Biochemical Levels of Effect of Polyamines on Leaf Rolling During Drought Stress

The effects of three main polyamines (putrescine, spermidine and spermine) on the degree of leaf rolling, changes in the activity of peroxidase were investigated in *Ctenanthe setosa* during drought stress. In addition, the effect of stress on the amounts of reducing sugar, the changes in soluble protein, proline amounts and protein bands in the exojenic polyamine applied leaves were determined.

For this purpose, the changes in the degrees of rolling leaves were studied morphologically. Changes in the activity peroxidase and the amounts of reducing sugar, proline, soluble protein were spectrophotometrically determined.

The analysis show that, the exojenic application of polyamines delayed the leaf rolling. It was observed that peroxidase activity in polyamine applied leaves was decreased according to control ones during drought stress. Also It was determined that putrescine and spermidine were caused an increase in the amount of proline and reducing sugar, in contrast spermine pressed this increase. And it was observed that the level of soluble protein in polyamine applied plants was increased according to control ones during drought stress.

Also we observed an increase in the amount of peroxidase, proline, reducing sugar and a decrease in soluble protein in polyamine applied leaves and control ones during drought stress.

As a result, reduced leaf rolling by polyamines could be explained with the increase amount of proline, reducing sugar and soluble protein. Also it was seen that peroxidase was not significantly effectual in this study.

Key Words: *Ctenanthe setosa*, Polyamine, Peroxidase, Reducing Sugar, Proline, Leaf Rolling, Drought Stress.

ŞEKİLLER DİZİNİ

Sayfa No

Şekil 1. Kuraklık stresine maruz bırakılan <i>Ctenanthe setosa</i> bitkisinin poliamin uygulanmamış (kontrol) yaprakları.....	23
Şekil 2. Kuraklık stresine maruz bırakılan <i>Ctenanthe setosa</i> bitkisinin putrescin uygulanmış yaprakları.....	24
Şekil 3. Kuraklık stresine maruz bırakılan <i>Ctenanthe setosa</i> bitkisinin spermidin uygulanmış yaprakları.....	25
Şekil 4. Kuraklık stresine maruz bırakılan <i>Ctenanthe setosa</i> bitkisinin spermin uygulanmış yaprakları.....	26



TABLOLAR DİZİNİ

Sayfa No

Tablo 1. Başlıca stres tipleri.....	3
Tablo 2. Hücrelerin su kaybına verdikleri cevaplar.....	7
Tablo 3. <i>Ctenanthe setosa</i> bitkisinin yaprak kıvrılması üzerine dıştan uygulanan poliaminlerin etkisi.....	27
Tablo 4. <i>Ctenanthe setosa</i> 'da kuraklık boyunca kontrol (poliamin uygulanmamış) ve poliamin uygulanmış (put, spd ve spm) yapraklardaki peroksidaz aktivitesinde meydana gelen değişimler.....	28
Tablo 5. <i>Ctenanthe setosa</i> 'da kuraklık boyunca kontrol ve poliamin uygulanmış yapraklarda çözünebilir protein miktarındaki değişimler.....	30
Tablo 6. Dıştan uygulanan poliaminlerin kuraklık boyunca <i>Ctenanthe setosa</i> bitkisinin prolin miktarı üzerine etkisi.....	31
Tablo 7. <i>Ctenanthe setosa</i> 'da kuraklık boyunca poliamin uygulanmış ve kontrol yapraklarındaki indirgen şeker miktarındaki değişimler.....	32

SEMBOLLER

ABA	: Absisik Asit
BSA	: Bovin Serum Albumin
CBB	: Coomassie Brilliant Blue
cdsp	: Kloroplastlarda bulunan kuraklığa neden olan protein
hsp	: Sıcak şok proteinleri
LSD	: En küçük farklılık önemlilik testi
M	: Molar
spd	: Spermidin
spm	: Spermin
PA	: Poliamin
POD	: Peroksidaz enzimi
put	: Putrescine
RNA	: Ribonükleik Asit

1. GENEL BİLGİLER

1.1. Giriş

Kuraklık stresini azaltmanın yollarından biri transpirasyonun kontrol altına alınmasıdır (Hale, Orcutt, 1987). Kuraklık stresi ya da su stresi şartları altında transpirasyonu azaltan mekanizmalar yaprakların rulo şeklinde kıvrılması, katlanması veya düşmesidir (Bidwell, 1974). Yaprak kıvrılması yaprağın üst epidermasındaki bulliform hücrelerinden su kaybı sonucu meydana gelir (O'Toole, 1979). Yaprak kıvrılmalarının bazı bitkilerde özellikle su kaybına karşı bir cevap olarak meydana geldiği ileri sürülmüştür (Townley vd., 1979; Begg, 1980; Blum, 1988). Turgor kaybı ile yaprak kıvrılmalarının uyarıldığı ve etkili bir şekilde yaprak yüzey alanının azaldığı tespit edilmiştir (Clarke, 1986). Kıvrılmanın tahıl ürünlerinde kuraklığa dayanıklılığı artırdığı rapor edilmiştir (Townley vd., 1979). Ayrıca suyun sınırlı olduğu kırsal habitatlarda kıvrılma ile orantılı olarak çimlerin hayatı kalma ihtimallerinin arttığı da kaydedilmiştir (Heckathorn, Delucia, 1991). Yaprak kıvrılmalarının yapraktaki su potansiyeli ile ilgili olarak osmotik potansiyeldeki değişimle ilişkili olduğu (Hsiao vd., 1984), kuraklık sonucunda suda çözünen maddelerin fazlaca birliğiyle turgorun devamlılığının sağlandığı (Hanson, 1983) rapor edilmiştir. Özellikle suda çözünen şekerlerdeki artışın, su stresine protoplazmik seviyede toleransı artırdığı (Hsiao vd., 1984), şekerlere ilave olarak prolinin de osmotik ayarlamada rol oynayarak, enzimleri koruduğu ve böylece dokunun canlılığını sürdürmesine yardımcı oldukları belirlenmiştir (Hsiao vd., 1984).

Poliaminler, son yıllarda üzerinde fazlaca çalışma yapılan ve stres ile yakından ilişkili olan bir hormon grubudur (Galston, 1983; Slocum, vd., 1984; Smith, 1984; Sankhla vd., 1988). Poliaminlerin fonksyonun membran stabilizasyonuyla ilişkili olduğu ve bu fonksyonlarının fosfolipid membranlarıyla amino gruplarının elektrostatik bağlarla bağlanması sonucu oluştugu rapor edilmiştir (Smith, 1984). Ayrıca putrescin, spermidin ve spermin gibi poliaminlerin bitkilerin büyümeye ve gelişme periyoduyla ilişkili olduğu gösterilmiştir. Poliaminler özellikle tahıllarda su eksikliği gibi çeşitli stres şartlarına cevap olarak birikirler (Galston ve Sawhney, 1990). Poliaminler ve çeşitli çevresel streslerle ilgili olarak yulaf (*Avena sativa L.*), arpa (*Hordeum vulgare L.*) (Greeland, Lewis, 1984; Turner, Stewart, 1986), buğday (*Triticum aestivum L.*) (Slocum vd., 1990) ve diğer bazı Gramineae türlerinde değişik çalışmalar yapılmıştır. Özellikle tuz stresi, osmotik stres (Flores, Galston, 1982, 1984), su stresi (Turner, Stewart, 1986) ve düşük sıcaklık stresinin

(Slocum vd., 1984) poliaminler üzerine etkisi araştırılmıştır. Ayrıca potasyum, magnezyum, fosfor, kükürt ve azot elementlerinin (Smith, Richards, 1962; Cho, 1983) ve SO₂ gazının (Priebe vd., 1978) poliaminler üzerine etkisi çalışılmıştır.

Yaprak kıvrılması sırasında bitkilerde meydana gelen biyokimyasal ve diğer değişimler fazlaca araştırılmamış konulardan birisidir. Bu konuda sadece *Ctenanthe setosa* (Rosc.) Eichler (Marantaceae) 'da yapılan bazı çalışmalar mevcuttur. Örneğin su stresiyle ilişkili olarak yağ asiti ve lipidler üzerine yaprak kıvrılmasının etkisi (Ayaz vd., 2001), fenolik asit ve düşük molekül ağırlıklı karbohidratların su stresine etkisi (Ayaz vd., 2000) ile yaprak kıvrılması üzerine ışık ve sıcaklığın etkisi araştırılmıştır (Turgut, Kadioğlu, 1998). Ayrıca *Ctenanthe setosa*'da yaprak kıvrılması sırasında içsel poliamin seviyesindeki değişimler araştırılmıştır. (Turgut vd., 2002). Bununla birlikte yaprak kıvrılması üzerine dıştan uygulanan poliaminlerin etkisi ve bu etkinin mekanizması ile ilgili bir çalışmaya rastlanılmamıştır. Bu nedenle bu araştırmada dıştan (ekzojenik) uygulanan poliaminlerin yaprak kıvrılması üzerindeki etkileri ve yaprakta biyokimyasal seviyede meydana gelebilecek muhtemel değişiklikler araştırılmıştır.

1.2. Stres ve Stres Çeşitleri

Stres, çevresel ve biyolojik faktörlerin ayrı ayrı ya da birlikte fizyolojik olaylarda belirgin değişiklikler meydana getirmesidir. Stres terimi hasar meydana getirme potansiyelini de ifade eder. Buradaki hasar bir metabolizma sonucu oluşur ve bitkinin büyümeye, veriminde, değerinde azalma meydana getirir (Hale, Orcutt, 1987).

Bitkilerin maruz kaldığı başlıca stres tipleri; fizyolojik, kimyasal ve biyolojik olmak üzere 3 kısma ayrılır (Tablo 1).

Tablo 1. Başlıca stres tipleri (Hale, Orcutt, 1987).

Fiziksel	Kimyasal	Biyolojik
Kuraklık	Hava kirliliği	Rekabet (Yarışma)
Sıcaklık	Allelokimyasallar	Allelopati
Radyasyon	Besinler (inorganik)	Simbiyosis yokluğu
Sel	Pestisitler	İnsan tahribi
Makine	Toksinler	Hastalıklar
Elektrik	Tuzlar	Böcekler
Manyetik alan, Rüzgar	Toprak çözeltisinin PH'sı	

Bu stres tiplerinin etkileri birbirleriyle ilişkilidir. Örneğin, yüksek sıcaklığa dayanıklılık, onunla birlikte meydana gelen kuraklık şartlarına dayanıklılığa bağlıdır. Diğer taraftan donmaya dayanıklılık, dokunun dehidrasyona dayanıklılığı ile önemli derecede bağlantılıdır (Hale, Orcutt, 1987).

Tüm bitkiler stres hasarlarına karşı koyma ve canlı kalabilme özelliğindedir. Bir bitkinin bazı kısımları (tohumlar, tomurcuklar ve dormant hücreler) strese dayanıklı iken, diğer kısımları (meristemler, sukkulent organlar ve fideler) duyarlı olabilirler.

Bir bitki, evrim prosesiyle yaşamak zorunda olduğu çevreye adapte olabilme veya tam olarak uyabilme yeteneğindedir. Bitkinin canlı olmasını sağlayan evolüsyon olaylarından biri tabii seleksiyondur. Bitkiler tabii seleksiyonla kendilerini telef olmaktan kurtarırlar. Hayatta kalan bitkiler tamamen ya da kısmen ters etkiye neden olan çevresel faktörlerin hasarlarına karşı toleransa sahiptir. Strese tolerans, bitkinin uygun olmayan bir çevrede büyümeye ve canlı kalma kapasitesidir. Toleranslı bitkiler önemli hasarlardan etkilenmemekszin ya da ölmeksızın stres etkilerine tahammül edebilirler.

Stres altındaki bitkiler üzerinde çalışma yapılmasının iki önemli nedeni vardır. Birincisi bitkilerin strese karşı reaksiyon mekanizmasının öğrenilmesidir. İkincisi ise tarımsal

alanlarda stres altında bulunan bitkilerin, söz konusu streslere dayanma yeteneklerinin ölçülmesi ve dolayısıyla daha verimli ürün elde edilmesidir. Bilindiği gibi dünya topraklarının % 10'undan daha azı tarıma elverişlidir. Bu nedenle aşırı olumsuz şartlardan kaynaklanan streslere dayanabilen ya da bu stresleri tolere edebilen bitkiler yetiştirmeye ihtiyaç vardır. Daha dayanıklı ve toleranslı türler yetiştirmek için strese dayanıklılık ve tolerans mekanizmalarının iyice bilinmesi gereklidir (Bidwell, 1974).

Tolerans ve dayanıklılık bitkinin büyümeye ve gelişmesine göre değişebilir. Gelişmenin belirli bir safhasındaki bitki, hasara neden olan strese karşı duyarlı fakat diğer bir büyümeye safhasında dayanıklı olabilir. Lewitt (1980), strese dayanıklılığı tolerans ve sakınma olmak üzere ikiye ayırmıştır. Eğer bir bitki stres ile termodinamik dengeye gelemediyorsa veya bir fiziksel ya da metabolik engel yardımıyla oluşan stresi dışında bırakabiliyorsa stres sakınması denilen durum meydana gelir. Eğer bitki stresle termodinamik dengeye gelirse fakat hasar meydana gelmezse ya da oluşan hasar azalırsa stres toleransı meydana gelir.

1.3. Kuraklık Stresi

Genellikle kuraklık stresi, su eksikliği stresiyle eş anlamba kullanılan bir olaydır. Bu nedenle burada kuraklık stresiyle su stresi terimleri iç içe kullanılmıştır.

Bitkilerin dayanıklı olması gereken en genel streslerden biri kuraklık stresidir. Topraktaki kullanılabilir su azlığı zaman kuraklık stresi meydana gelir ve atmosferik şartlar buharlaşma ve transpirasyonla sürekli su kaybına neden olur. Stres, günlük veya uzun bir zaman periyodunda meydana gelebilir. Eğer sürekli stres meydana gelirse ve bitki belirli dokulardaki ve organlardaki su kaybını önleme veya yavaşlatma gibi mekanizmalara sahip değilse ya da bitkiler suyun taşımısını ve absorbsiyon hızını artırma yeteneğinde değilse kuruyarak ölürlər.

Turner (1979), kuraklığa dayanıklılık mekanizmalarını; kuraklıktan sakınma, yüksek su potansiyelli dokudaki kuraklık toleransı (dehidrasyon ertelemesi) ve düşük su potansiyelli dokudaki kuraklık toleransı (dehidrasyon toleransı) olmak üzere üç kategoriye ayırmıştır (Kramer, 1980).

Kuraklıktan sakınma; şiddetli su kaybından önce bitkinin hayat döngüsünü tamamlayarak stresten kaçınma mekanizmasıdır. Örneğin, çölde kısa ömürlü olan bitkiler yeterli yağmur periyodu sırasında büyür ve ürerler. Kuraklık periyodunda ise dormant tohumlar meydana getirirler. Hızlı bir büyümeye hızına sahip ve belirgin bir büyümeye ortamı

olmayan bitkiler kuraklıktan kaçınmaya iyi adapte olurlar. Kısa zamanda yetişen kültürvarlar kuraklıktan sakınmak için kullanılırlar (Turner, 1979).

Dehidrasyon toleransı (düşük su potansiyelli dokudaki kuraklık toleransı), turgorun devamı ve kuraklık toleransı olmak üzere iki kısma ayrıılır.

Turgor durumunun devamı, stresle birlikte hücrelerin osmotik potansiyelinde başlayan azalışlarla sağlanır. Osmotik ayarlama, hububat türlerinde kuraklığa tolerans mekanizması olarak gösterilir (Ackerson vd., 1980; Morgan, 1980, 1984; Turner vd., 1986). Osmotik ayarlama ayrıca stomal açıklığın (Turner vd., 1978; Ackerson vd., 1980; Ackerson, Hebert, 1981; Ludlow vd., 1985) ve fotosentezin (Ackerson vd., 1980) devamını sağlar. Ayrıca yaprak kıvrılması (Hanson, 1982; Hsiao vd., 1984) ve yaprak ölümünü (Hsiao vd., 1984) geciktirir. Osmotik ayarlamaya bazı inorganik ve organik eriyikler aracılık eder. Hücrelerin aktif osmotik ayarlamasına en önemli katkıyı indirgen şekerler yapar (Hasegawa vd, 1984). İndirgen şekerlere ilave olarak K^+ iyonları da osmotik potansiyeli azaltmada önemli rol oynar (Handa vd., 1983). Prolin de osmotik ayarlamayı sağlamak için bitkiler tarafından sentezlenir.

Kuraklığa toleransın, hücrelerin mekaniksel zararlara dayanma kabiliyetine, membran ve sitoplazmanın protein denatürasyonuna dayanma kabiliyetine bağlı olduğu kaydedilmiştir (Gaff, 1980).

Dehidrasyon ertelemesi (yüksek su potansiyelli dokudaki kuraklık toleransı), ya su alınımının sürekliliği ya da su kaybının azalmasıyla sağlanır. Su kaybı azalışı; absorbe edilen radyasyondaki azalma, yaprak alanındaki indirgenme ile stomatal ve kütiküla dayanıklılığındaki artma sonucu ortaya çıkar. Kuraklık stresi altında stomatal açıklığın hidrostatik feedback kontrolü ve CO_2 konsantrasyonu gibi diğer faktörlerle ilişkilidir. Örneğin bir kaktüste stomaların 40 günlük stresten sonra kapandığı ve 7 ay kapalı kaldığı belirlenmiştir. Yapraklarda radyasyon (ışık) absorbsyonunun azalması yaprakların hareketiyle gerçekleştirilir. Şöyled ki radyasyonun geliş açısı, hareket eden yapraktaki absorbsyon için daha az bir yüzey sağlar. Bu durum yaprak yüzeyini kaplayan tüy gelişimi ya da yaprak yüzeyinin yansıtma kalitesi veya artan mum tabakası gelişimi ile de sağlanabilir. Yaprak alanındaki indirgenme kuraklık stresiyle meydana gelebilir. Ayrıca yaprak absisyonu (dökülmesi) artırılır. Sürgün oluşumu ve yaprak oluşumu azaltılır. Su stresine yaprakların bu şekildeki morfolojik adaptasyonu, yaprakların büyümesi ve gelişmesi esnasında ya da onların tam olarak gelişmesinden sonra meydana gelebilir.

Turgor azalmasının bir sonucu olarak, stomal açıklık ve fotosentezdeki azalmadan daha önce yaprak alanı indirgenir. Yaprak alanındaki indirgenme ise su kaybını azaltır.

Sürekli su alınımı kök sistemi özelliğinin bir sonucudur. Derin köklü bitkiler aşırı bir kuraklık durumunda ve bu kuraklığın toprağın derinliklerine ulaşmasına kadar su absorbsiyonuna devam edebilirler. Köklerin büyümeye hızı da stres toleransını etkileyebilir. Bilindiği gibi kök daha fazla büyürse kök gövde oranı değişir. Kök büyümeyisinin artması daha az gövde büyümeyisinin meydana gelmesine neden olur. Ya da köklerin uzunluğunun ve yoğunluğunun artması bu orani değiştirir. Kök büyümesi ile birlikte iletim demetlerinin çaplarındaki artış kök tarafından gövdeye iletilen su miktarının sürekli olmasına yardım eder (Turner, 1986).

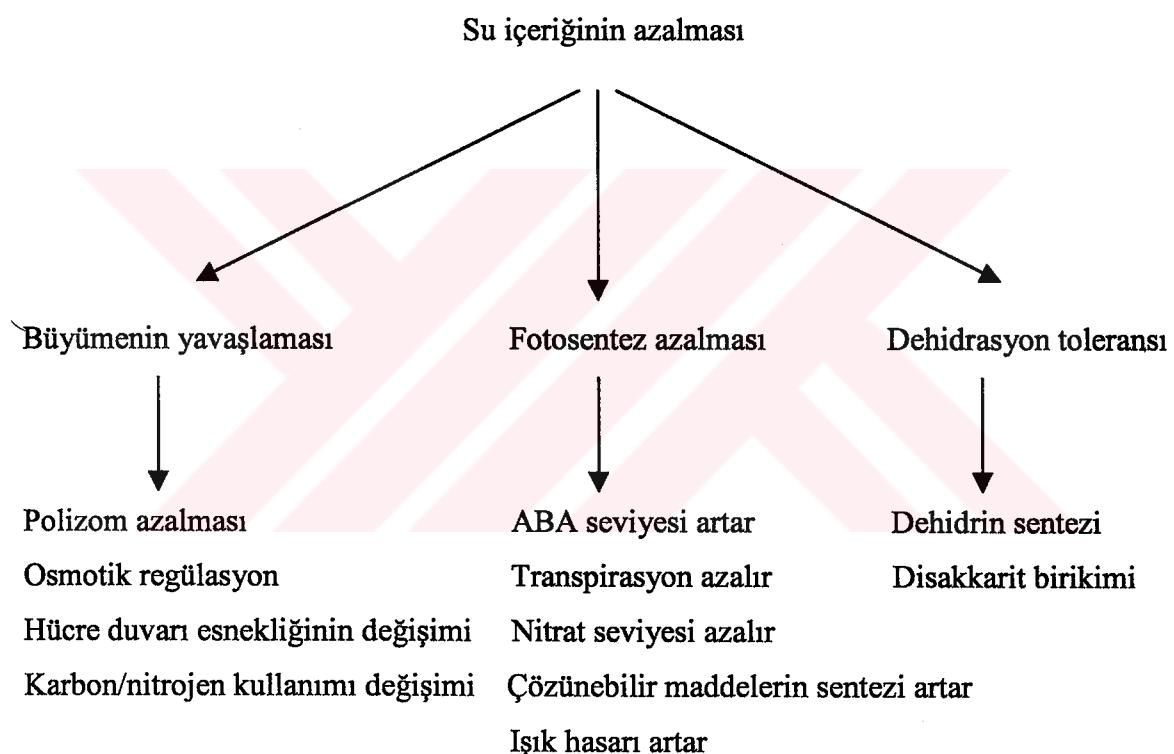
Strese tolerans mekanizmalarından biri de hücre elastisitesindeki değişikliklerdir. Streten dolayı elastisitesinde artma meydana gelen hücrenin boyutunda azalma meydana gelir. Hücre boyutundaki azalmanın elastisiteyi artırması kuru ağırlığın şişme ağırlığına (yaş ağırlık) oranındaki artmayla ilişkilidir.

Sakınma ve tolerans mekanizmaları yanında kurak ortam bitkileri, yapraklarına gelen ışık miktarını azaltmak için, yaprağın açısını değiştirirler ve ışık absorbsiyonu için daha az bir yüzey sağlamış olurlar. Işık, yaprakta ısınmaya neden olarak su kaybını artırabilir. Kurak ortam bitkileri (kserofitler) ışık etkisinden korunmak için yaprak yüzeyinde tüy ve kütikula da geliştirirler. Ayrıca kuraklık etkisiyle yaprak alanında indirgenme de meydana gelebilir ve böylece su kaybı azaltılmış olur. Diğer taraftan kuraklık stresi; transpirasyonu azaltmak için yaprak absisyonuna ve yaşılı yaprakların senesensine de neden olabilir. Yaprakların tam gelişmesinde sonra kuraklığa karşı geliştirilen mekanizmalardan birisi yaprak açısından ve yaprak yüzeyinin yansıtma özelliğindeki değişimlerdir. Örneğin çimlerde yaprağın üst epidermasının üzerindeki orta damar boyunca yer alan bulliform hücrelerinde turgor kaybının bir sonucu olarak rulo şeklinde yaprak kıvrılması meydana gelir. Bu şekildeki kıvrılma %70 oranında transpirasyonu azaltır ve yaprak alanı %68'e kadar bir ışığa maruz kalabilir. Oppenheimer (1960), yaprak kıvrılmasının çeşitli kserofitik çimlerde transpirasyonu %46-83 oranında azalttığını göstermiştir.

Kuraklığın pirinçte fenolojik gelişimi geciktirdiği (Puckridge, O'Toole, 1981; Turner vd., 1986; Inthapa, Fukai, 1988) tahıllarda ise transpirasyon, fotosentez, solunum gibi fizyolojik olayları etkilediği kaydedilmiştir (Fukai et. al., 1985; Turner, 1986). Şiddetli kuraklığın pirincin morfolojisini de etkilediği rapor edilmiştir. Yaprak gelişimi; yaprak kıvrılmasından, erken senesensten ve yaprak genişliğinin azalmasından dolayısıyla yaprak su

stresi olan yapraklarda nitrat redüktaz aktivitesinde azalma meydana gelir. Bu azalma, ksilemdeki nitrat taşınımının düşmesiyle ilişkili olabilir. Stres altındaki bitkilerde serbest prolin yanında biriken diğer bir madde de betain'dir. Hanson ve Nelson (1977)'e göre betain stres esnasında bir ve iki karbonlu öncülerin yeniden sentezlenmesiyle meydana gelmiştir. Kuraklık stresi sırasında prolin ve betain gibi azotlu bileşikler yanında ABA seviyesinde de artma meydana gelir. Protein sentezi de su stresinden etkilenebilir. Hafif bir stres altında bile poliribozomların sayısı, protein sentezinde inaktif oldukları bilinen monoribozomlara dönüştükleri kaydedilmiştir (Hale, Orcutt, 1987).

Tablo 2. Hücrelerin su kaybına karşı verdikleri cevaplar



1.4. Streste Prolinin Rolü

Birçok bitki kuraklık ya da tuz stresine maruz bırakıldığı zaman prolin, glisin, betain ve şeker alkoller gibi uygun osmolitleri biriktirir. (Yordanov, 2000). Bu çözünebilir bileşikler arasında yaygın olarak bilinen prolindir. Prolin birikimi sadece bitkilerde değil, öbakterilerde, protozoalarda, denizel omurgasızlar ve alglerde de gözlenmiştir (Yordanov, 2000).

Bitkilerde serbest prolin birikiminin strese karşı genel bir cevap olduğu görülmüştür (Gzik, 1996). Kuraklık stresi esnasında prolin seviyesindeki artışın, aynı dokudaki diğer serbest aminoasitlere göre daha fazla (Aspinall, Paleg, 1981; Handa vd., 1983) olduğu, fakat şeker ve organik asit gibi düşük molekül ağırlıklı çözünebilir bileşiklere ise benzer olduğu kaydedilmiştir. Stres altında büyüyen bitkilerin dokularında serbest prolin birikiminin olduğu birçok çalışmada ortaya konmuştur (Beny, Gila, 1984). Prolindeki artış, nisbi su içeriği ve yaprak su potansiyelinin azalışıyla ilişkilidir (Blum, Ebercon, 1976). Prolin birikiminin şiddetli tuzluluk ya da su eksikliği şartları altında uygun bir çözünen olarak osmotik strese karşı savunucu görev yaptığı genel bir görüş olarak kabul edilir (Hare, Cress, 1997)

Prolinin kuraklık ve tuzluluk şartları altında osmoregülasyon, proteinlerin stabilizasyonu, enzimlerin sıcaklıkla denatürasyonunun engellenmesi ve aşırı stres altında azot, karbon ve enerjinin korunması gibi etkilerinin olduğu bilinir (Chao, Ching, 1999).

Su stresli yapraklarda serbest prolin birikmesinin olası üç neden vardır. Birincisi, ABA konsantrasyonuna bağlı olduğu tespit edilen glutamik asitten (Barnett, Naylor, 1966; Boggess vd., 1976) prolin sentezinin uyarılması (Stewart, 1980) dir. Bu yolun su stresinin uyardığı prolin birikimine asıl katkıyı sağladığı düşünülür (Karamanos vd, 1983). İkincisi, diğer çözünebilir bileşiklere prolin oksidasyonunun inhibisyonu (Stewart, 1977) ve üçüncüsü protein sentezinin inhibisyonudur (Stewart, 1973). Prolin su stresi ortadan kalktığında hızla metabolize edilir (Stewart, 1973). Stres kalktığında prolin oksidasyonunun inhibisyonu ortadan kalkar ve prolin, glutamik asit ve diğer çözünebilir bileşiklere dönüştürülür (Karamanos vd, 1983).

Prolin birikimindeki genotipik farklılıklar arpa (Singh vd., 1973; Hanson vd., 1979) ve dari (Blum, Ebercon, 1979) da görülmeye rağmen, bu farklılığın nedeni açık değildir. Yüksek seviyede prolin birikimi, Singh (1973) tarafından kuraklığa toleranslı varyetelerde gözlenmiştir.

Bazı tür adaptif cevaplarda prolinin pozitif bir rolü vardır (Karamanos vd., 1983). Birçok aminoasitin osmotik strese cevap olarak birikiği bilinmesine rağmen prolinin bitki hücrelerinin su eksikliğine adaptasyonunda spesifik koruyucu görevde sahip olduğu bulunmuştur (Handa vd., 1986). Çoğu araştırmacı aynı türlerin farklı varyetelerinde tuzluluğa ve kuraklığa tolerans ile prolin birikim kapasitesi arasında pozitif korelasyon olduğunu rapor etmişlerdir (O'Regan vd., 1993). Diğer araştırmacılar ise prolin birikiminin osmotik strese dayanıklılık için pozitif bir indeks olduğunu kaydetmişlerdir (Hever, 1994). Transgenik tütün bitkilerinde yapılan bir çalışmada prolin biyosentez seviyesinin şiddetli osmotik strese toleransı artıldığı rapor edilmiştir (Kavi vd., 1995). Ayrıca su stresi altında kültüre edilmiş domates hücreleri üzerinde yapılan bir çalışmada stres geçirmiş hücrelerin stres geçirmemişlerden yaklaşık 300 kat daha fazla prolin biriktirdiği ve osmotik strese adapte oldukları gözlenmiştir (Handa vd., 1983, 1986).

Bununla beraber bazı araştırmacılar prolin birikimini bir hasar belirtisi olarak düşünmüştür (Hanson vd., 1977). Tal ve ark. (Tal vd., 1979) tuzluluğa toleranslı domates bitkilerinde daha az prolin birikiğini rapor etmişlerdir.

1.5. İndirgen Şekerler ve Stres

Fehling ve Tollens reaktiflerini indirgeyen karbohidratlara “İndirgen Şekerler” denir. Bütün monosakkaridler, aldoz ve ketozlar ile disakkaridlerin birçoğu indirgen şekerlerdir. Polihidroksi aldehid’ler “Aldozlar” ve polihidroksi ketonlar ise “Ketozlar” olarak tanımlanırlar ki gerek aldozlar gerekse ketozlar “Sakkardır” olarak bilinen bir grup karbohidratın temel bileşiklerini oluştururlar. Disakkaridler iki eşdeğer ya da farklı monosakkarid molekülden oluşmuş bileşiklerdir ki bunların en önemlileri (+)- Sakkaroz (Sukroz), (+)- Maltoz, (+)- Laktoz ve (+)- Sellibioz’dur. (+)- Sakkaroz, adı şeker olarak bilinir. Sulu asitlerle ya da invertaz adı verilen enzim yardımıyla hidrolizinden eşit miktarda D -(+)- Glukoz ve D -(+)- Fruktoz oluşur. Nişastanın sulu asitlerle kısmi hidrolizinden ele geçen (+)- Maltoz bir indirgen şekerdir. Arpa şekeri olarak adlandırılan maltoz'un sulu asitlerle tam hidrolizinden sadece iki D -(+)- Glukoz ele geçer. (+)- Laktoz süt şekeri adını alır. Bir indirgen şeker olan (+)- Laktoz'un hidrolizi ile eşit miktarda D -(+)- Glukoz ve D -(+)- Galaktoz oluşur. Sellüloz'dan hidroliz yoluyla ele geçen (+)- Sellibios'da bir disakkardır ve iki molekül D -(+)- Glukoz molekülünün birbirine (+)- Maltoz'da olduğu gibi glukosid halinde bağlanmasıyla oluşmuştur.

Stres sırasında indirgen şekerlerdeki artış birçok çalışmada rapor edilmiştir. Hafif su eksikliğinin (-1.0 Mpa) fastülye (*Phaseolus vulgaris*)’de; nişasta/sukroz oranını azalttığı ve bu durumda nişasta sentezinin sukroz sentezinden daha fazla inhibe edildiği gösterilmiştir (Vassey, Sharkey, 1989). Bundan dolayı fotosentez oranındaki azalışın, stomaların kapanmasına, CO₂’in sınırlanmasının ise nişasta ve sukroz sentez kapasitesinin azalmasına neden olduğu rapor edilmiştir (Yordanov vd., 2000).

Quick vd. (1989), hafif su eksikliğinde; daha fazla sukroz ve daha az nişasta sentezlendini kaydetmiştir. Su eksikliğinin artması fruktoz-2,6-bifosfat içeriğinde büyük bir artışa neden olur. Fruktoz-2,6-bifosfat, triosfosit birikimine neden olur ve bu durumun fotohibisyon karşı koruyucu olduğu bilinir.

Su eksikliğinin, CO₂’in eşit konsantrasyonlarında şeker pancarı yapraklarında nişastanın şekere değişimini uyardığı (Fox, Geiger, 1986) ve çözünebilir şeker içeriğindeki bu artışın osmotik regülasyonda rol oynadığı ileri sürülmüştür (Morgan, 1984).

Su stresi ile indirgen şeker konsantrasyonundaki artış Handa ve ark. (1983) tarafından da rapor edilmiştir. Yaptıkları çalışmada hücrelerdeki sükroz seviyesinin indirgen şeker seviyesinden 3 ile 8 kat daha az olarak bulmuşlardır. Binzel ve ark. (1989), kültüre edilmiş glikofitik hücrelerde NaCl’e adaptasyon sırasında yaklaşık 2 kat indirgen şeker birikimi tespit etmişlerdir. Tütün hücrelerinde yaptıkları başka bir çalışmada çözünebilir şekerlerin hücreler arası konsantrasyonunu araştırmışlar ve indirgen şeker seviyesinde 3 katlık, sükroz seviyesinde ise 10 katlık bir artış olduğunu belirlemişlerdir.

Ayrıca trehalose ya da sükroz gibi disakkaridlerin varlığının kuraklık sırasında membranların stabilize olmasına yardımcı olduğu rapor edilmiştir (Yordanov, 2000).

1.6. Stresin Proteinler Üzerine Etkisi

Strese adaptasyon sırasında belirli proteinlerin sentezlendiği ve protein seviyesinin değişim gösterdiği bulunmuştur. Örneğin kuraklık stresi altında belirli proteinlerin ortaya çıktığı ve bunların denaturasyona dayanıklı bir konfigürasyona sahip oldukları ileri sürülmüştür (Bidwell, 1974).

Stres esnasında biriken proteinler genellikle yüksek hidrofilik özelliğe sahiptir. Bu proteinler su, fosfat ve diğer iyonları tutarken membranların yapısını da korurlar.

Sıcak şoku ve anaerobik şartlar altında da yeni proteinler sentezlenir. Bitkiler yüksek sıcaklığı maruz bırakıldıkları zaman sıcak şok proteinlerini (hsp) sentezlerler ve bu şekilde sıcaklığı alırlar. Örneğin mısır fideleri 40°C sıcaklığı maruz bırakıldıklarında ilk 20

dakikada 68-104 kDa, 52-62 dakikada ise 20-23 kDa ağırlığında hsp proteinleri sentezlerler (Hale, Orcutt, 1987). Ayrıca tohumlarda ölümcül zararlara karşı korunmanın, protein ve şekerlerin birikimiyle ilişkili olduğu bilinmektedir. Diğer bir çalışmada 34 kDa ağırlığındaki kloroplastlarda kuraklığa neden olan stres proteini (cdsp) su eksikliğine bağlı olarak patates bitkisinin tilakoidlerinde tespit edilmiştir (Pruvot, 1996).

Kavak ve buğday üzerinde yapılan çalışmalarda kuraklığa adaptasyonla protein birikimi arasında bir korelasyon olduğu ileri sürülmüştür (Labhilili vd., 1995; Pelah vd., 1997). Yine buğday bitkisi üzerinde yapılan bir çalışmada su eksikliğine alışkin kuraklığa toleranslı buğday bitkisinin tilakoidlerinde kontrol grubuya karşılaşıldığında protein oranında artış gözlenmiştir. Oysa duyarlı buğday bitkilerinde ise bu oranda herhangi bir değişim gözlenmemiştir (Quartacci vd., 1995). Diğer taraftan Handa ve ark. (1983) kültüre edilmiş bitki hücrelerinde su stresine adaptasyon sırasında çözünebilir protein seviyesinde azalmalar kaydetmişlerdir.

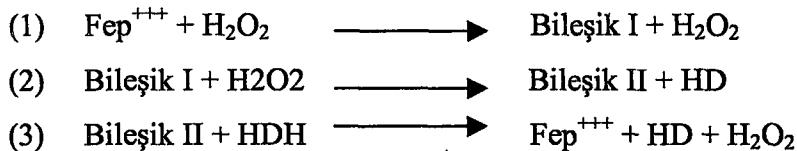
1.7. Peroksidazlar

Peroksidazlar (E.C. 1.11.1.17) bitkilerde yaygın olarak bulunan ve hem grubu içeren oksidoredüktaz sınıfı enzimler mitokondri, kloroplast ve bakterilerde bulunan Clas I, mantarlarda bulunan Clas II ve klasik bitki peroksidazlarını içeren Clas III enzimlerini bünyesinde bulunduran bir enzim grubudur (Constantinides, Bedford, 1967). Bu enzim grubunun yüksek bitkilerdeki yapısı detaylı bir şekilde analiz edilmiştir (Welinder, 1992; Van Huystee, 1987; Van Huystee, Esnault, 1992). Bitki peroksidazları protein kısımlarına bağlanan ve enzim kararlılığı üzerinde etkisi olan oligosakkarit zincirlerinin mevcudiyeti ile karakterize edilen glikoproteinlerdir (Schuller, 1996). Aynı zamanda peroksidazların kararlı durumlarının korunmasında kalsiyum iyonlarının da etkili olduğu ve kalsiyum eksikliğinde enzimin aktif bölgesinde konformasyonel değişikliklerin meydana geldiği belirlenmiştir (Van Huystee, 1989).

Her bitki, substrat spesifikliği ve bitkideki yerlesimi farklı olan çok sayıda peroksidaz izoenzimlerine sahiptir. İzoenzimlerin molekül ağırlıkları 30.000 ile 50.000 Dalton arasında farklılık göstermektedir. Bol miktardaki substrat çeşidi ve izoform varlığından dolayı belli bir hücresel yapı ve dokuya ilgili izoformlarını belirlemek de zor olmuştur.

Peroksidazlar H_2O_2 mevcudiyetinde ve in vitro ortamda hidrojen vericisi olarak rol oynayan bir çok organik ve inorganik substratı kullanabilirler. İlk adım H_2O_2 veya bir organik hidroperoksit tarafından enzimin ferrihem prostetik grubunun iki elektron

oksidasyonuyla ilgilidir. Ferriperoksidazın H_2O_2 ile etkileşimi kararsız bir bileşliğin oluşmasıyla sonuçlanır (Reaksiyon I). Bileşik I olarak adlandırılan bu ara ürün bir elektron vericiyle (HDH) reaksiyona girerek oksitlenir ve bileşik II oluşur (Reaksiyon II). Bileşik II bir elektron kaybederek tekrar enzimin dinlenme formuna (Fep^{+++}) dönüşür (Reaksiyon III). Fep^{+++} , bileşik I ve bileşik II ile ilgili çevrim çoğu peroksidaz reaksiyonları için geneldir.



Elektron verici moleküllerin peroksidatif oksidasyonuna ek olarak çeşitli oksidaz reaksiyonlarının H_2O_2 yokluğunda peroksidaz tarafından katalizlendiği belirlenmiştir. Bu oksidaz reaksiyonuna bileşik I ve bileşik II katılmaz. O_2 süperoksit radikaline (O_2^-) indirgenir. Bu, oksidaz çevrimi, ferroperoksidaz (Fep^{+++}) ve bileşik III ile ilgilidir.



Bitki hücrelerinde peroksidaz esas olarak hücre duvarında, vakuollerde, taşıma organellerinde ve membrana bağlı ribozomlarda bulunur. Bitkilerdeki peroksidazların çalışması, hücrelerdeki bulundukları yerler, doku spesifikliği ve bazı izoperoksidazların fonksiyonlarıyla ilgilidir. Farklı izoperoksidazlar farklı substrat spesifikliğine, ısı kararlılığına ve hücre organellerinde dağıılma özelliğine sahiptirler. Bundan dolayı farklı amaç için meydana gelen reaksiyonları katalizlerler ve gelişme ile ilgili spesifik olaylara katılırlar.

Peroksidazların birçok fizyolojik olayla ilişkisi olduğu ve metabolizmada aktif bir rol oynadığı belirlenmiştir. Örneğin bitki hücrelerindeki çeperin uzama kabiliyeti, matriks polimerleri arasındaki çapraz bağlantıların sayı ve özelliği ile yakından ilgilidir. *Nicotiana tabacum*'un kallus, vejetatif form ve çiçek tomurcuklarında, 47 izoperoksidaz bulunmuş ve bunların yarısından çoğunun gelişme ile ilgili spesifik olaylarda rol oynadığı belirlenmiştir (Barber vd., 1995).

Peroksidazların tirosin birimleri arasındaki kovalent bağların oluşumunu sağlayarak hücre duvarının plastisitesini azaltabileceği belirlenmiştir. Ayrıca kovalent çapraz bağların, hücre duvarına bağlı peroksidazların pektin ve hemiselüloz üzerindeki etkilerinin de temelini teşkil edebileceği anlaşılmıştır (Everse vd., 1991). Peroksidazların lignin biyosentezi ve oksin katabolizması ile ilişkili olduğu da saptanmıştır (Fry, 1986; Mader ve Füssl, 1982). Hem hücre duvarının yapı ve bileşimini değiştirmeleri hem de indol-3-asetik

asidi okside etmeleri, bu enzimlerin bitki büyümeye ve gelişmesinde rol oynadıklarını göstermektedir.

Peroksidazların patojenlere karşı bitkilerde gelişen savunma amaçlı reaksiyonlardaki rolleri tam olarak anlaşılmamıştır. In vitro denemeler sonucu uygun hidrojen vericisi ve H_2O_2 mevcudiyetinde, peroksidazların enfeksiyon ajanları üzerinde letal etkiye sahip olan oksitlenmiş fenoller gibi toksik maddeler ürettikleri belirlenmiştir (Ros Barcelo, 1990).

Yapılan çalışmalar sonucunda peroksidazların hücre büyümesinde inhibitör rol oynadığı bulunmuştur (Hinman, Lang, 1965). *Arachis hypogaea*'nın hipokotilleri ekzojen peroksidazların mevcudiyetinde kültüre edildiğinde, büyümeye üzerinde kuvvetli negatif bir etki görülmüştür. Diğer taraftan kök gelişimi çiçeklenme boyunca endojen indol-3-asetik asit miktarı ile peroksidaz aktivitesi arasında ters bir ilişki gözlenmiştir (Gaspar vd., 1985 ; Van Huystee, Esnault, 1995).

Peroksidaz aktivitesi; su miktarı, ağır metaller, yüksek ve düşük sıcaklık gibi faktörlerin etkisiyle moleküller seviyede hızlı değişimler gösterebilir (Esnault, Chibbar, 1997). Çeşitli bitkilerde senesens boyunca peroksidaz aktivitesinin arttığı belirlenmiştir (Farkas vd., 1964; Parish, 1968; Kisban, Mishra, 1975; Bakardjeva vd., 1992). Işığın, klorofil parçalanmasındaki etkisini peroksidaz aktivitesini etkileyerek yerine getirdiği ileri sürülmüştür. Karanlıkta buğday ve çavdar yapraklarında peroksidaz aktivitesinde hızlı bir yükselme olduğu belirlenmiştir. Bunun yanında, karanlıkta klorofil miktarında da azalma olacağı için söz konusu bu bitkilerde meydana gelen peroksidaz aktivitesindeki artışın klorofil katabolizmasıyla ilgili olduğu düşünülebilir. Bu durumun aksine sucul bir angiosperm olan *Hydrilla*'da ise ışıklandırımayla beraber enzim aktivitesinde artış olduğu gözlenmiştir. Işığın etkisiyle peroksidaz aktivitesinde meydana gelen artış, H_2O_2 birikmesi sonucu oluşan klorofil kaybıyla ilgili olabileceği kaydedilmiştir (Barber vd., 1995). Aynı zamanda bu enzimlerin yaralanma ve hastalık direnci gibi stresle ilgili olaylarda rolü olduğu da rapor edilmiştir (Mukherjee , Rao, 1993).

1.8. Poliaminler

“Poliamin” terimi, diaminler (1,3-diaminopropan, putrescin, kadaverin), triaminler (nonspermidin, spermidin, aminopropil kadaverin, homospermidin), tetraaminler (norspermin, spermin, termospermin, canavalmin), pentaaminler (caldopentaamin, homocaldopentaamin) ve hexaaminler (caldochexamin, homocaldochexamin)'in doğal olarak oluşturduğu terimler topluluğu olarak kullanılır. Poliaminler bir aminoasit türevidir.

Putrescin, spermidin ve spermin tüm canlı organizmalarda meydana gelir ve bunlar “yayın poliaminler” olarak adlandırılırlar. Bitkilerdeki poliamin araştırmaları genellikle putrescin üzerinde yoğunlaşmıştır (Slocum, 1984). Putrescin ilk kez alglerde bulunmuş, bunu daha sonra mantarlar ve yüksek bitkiler izlemiştir. Daha sonraları tüm poliaminlerin yüksek bitkilerde yaygın olduğu bulunmuştur. Poliaminlerin tam mekanizması bilinmemesine rağmen, onların hücrelerin büyümeye ve gelişmesiyle ilişkili olduğu şüphesizdir (Slocum vd., 1984).

1.8.1. Poliaminlerin Biyosentezi

Putrescin ve sperminin biyosentez yolu ilk kez mikroorganizmalarda belirlenmiş, daha sonra hayvan ve bitki hücrelerinde de aynı yolların geçerli olduğu bulunmuştur. Putrescin argininden iki yolla türevlenir. Birinci yolda, arginin üreyi kaybederek ornitini ve daha sonra da ornitin dekarboksilaz enziminin yardımıyla CO_2 'i kaybederek putrescini oluşturur. İkinci yolda arginin, arginin dekarboksilaz tarafından dekarboksile edilerek agmatin ve bundan da putrescin meydana getirilir. İkinci yolun bitkilerde daha geçerli olduğu ileri sürülmüştür. Spermidin ve spermin ise, putrescinden türevlenir. Ayrıca spermidin ve spermin metiyoninden de meydana gelebilir (Galston, Sawhney, 1990).

1.8.2. Poliaminlerin Fizyolojik Etkileri

Son yıllarda yapılan çalışmalar poliaminlerin, büyümeye ve gelişmede, çoğu stres şartları altında membran ve nükleik asit bütünlüğünün sürdürülmesinde önemli rol oynadığını açıkça ortaya koymaktadır (Galston, 1983; Slocum vd., 1984; Smith, 1984; Sankhla vd., 1988). Poliaminlerin, genç dokularda hücre bölünmesi ve büyümeye aracılık ettiği, yaşlı dokularda senesensi geciktirmeye ya da durdurmadan önemli bir rol oynadığı gösterilmiştir. Bu etkilerin, poliaminlerin nükleik asit ve membranlara elektrostatik bağlarla bağlanmasıyla olduğu düşünülür (Altman, Backinach, 1981; Bagni, Senafini-Fracassini, Torrigiani, 1981; Kaur-Sawhney vd., 1982, 1984). Poliaminlerin bir büyümeye etmeni olarak rol oynadıklarını ortaya koyan çalışmaların biri de yer elması üzerinde yapılmıştır. Verilere göre, bu aminler dormant haldeki yer elması tuberlerinde eser miktarda bulunurken, gövdenin büyümeye başlaması ile 10-20 kat artmıştır. Poliaminler çimlenme sırasında da belirlenmiştir. Bazı bitkilerde fide büyümesi sırasındaki poliamin düzeyindeki farklılıkların, bunların büyümeye etkeni olarak rol oynamalarının bir sonucu olduğu düşünülmektedir. Örneğin Bagni (1981), *Phaseolus vulgaris* fidelerinin büyümeye sırasında spermidin ve sperminin kotiledonlarında azaldığını, gövdedeki büyümeyen RNA ve protein

sentezi ile birlikte arttığını bulmuştur. Yakın zamanda yapılan çalışmalar yapraklardaki poliamin seviyesindeki değişikliklerin çeşitli çevresel streslerle ilişkili olduğunu göstermiştir. Potasyum (K^+) ve mağnezyum (Mg^{+2}) eksikliklerinin putrescin içeriğinin artmasına; Fosfor (P), Kükürt (S) ve Azot (N) eksikliklerinin ise azalmasına neden oldukları kaydedilmiştir (Smith, Richard, 1962; Cho, 1983). Bitkilerin asite, amonyum ya da sülfürdioksite maruz kalmasıyla bitki dokularının pH'nın ya da iyonik balansının bozulmasına neden olan koşullar putrescin seviyesinin artışına neden olur (Priebe vd., 1978; Young, Galston, 1982). Son yıllarda poliaminlerin bitkideki birikim yeri ve miktarı ile nükleik asit ve protein içeriği arasında çok yakın bir ilişkinin varlığı saptanmıştır. Bundan başka polen tüpü büyümesinden önce poliaminlerin, RNA ve protein sentezini artırdığı da belirlenmiştir. Bu verilere ek olarak, yüksek poliamin düzeyinin, aktif bitki büyümesi ve mitotik aktivitenin başlaması ile paralel olduğu kaydedilmiştir. Galston (1983), reproduktif evre sırasında hızlı büyümeye gösteren dişi çiçek kısımlarında poliamin düzeyinin ve biyosentezleri ile ilgili enzimlerin aktivitelerinin yüksek olduğunu gözlemlemiştir.

Yaklaşık olarak 30 yıldan beri çevrenin optimal veya stres meydana getiren şartlarına maruz kalmış yüksek bitkilerde putrescin konsantrasyonunda artış olduğu bilinmektedir. Literatür bilgileri putrescin seviyesinin tuz stresine belli bir cevabının olmadığına işaret eder. Örneğin *Vigna*'da putrescin seviyesi yapraklarda artarken köklerde azalmıştır (Friedman vd., 1989).

Su stresine maruz bırakılan yulaf (*Avena sativa L.*) bitkisinde putrescin içeriğinin arttığı bulunmuştur. Örneğin Belli bir miktar sorbitol'e maruz bırakılan yulaf yapraklarındaki putrescin içeriğinin uygulamadan 4 saat sonra 6-7 kat arttığı, 6 saatten sonra 60 katlık bir artış olduğu rapor edilmiştir (Flores, Galston, 1982, 1984; Galston vd., 1983). Yapraklardaki putrescin içeriğinin de bitkilere su verilmediğinde arttığı gözlenmiştir (Flores, Galston, 1982, 1984). Benzer olarak spermidinin de mantar enfeksiyonlu arpa (*Hordeum vulgare L.*) yapraklarında olduğu gibi su stresi geçirmiş bitkilerde arttığı gözlenmiştir (Greenland, Lewis, 1984).

Poliamin metabolizması ve yaprak turgoru arasında kapalı bir ilişki vardır. Yaprak turgoru normal eşik değerinde olduğu zaman putrescin ve spermin seviyesinde artış, düştüğünde ise her iki poliamin seviyesinde hızla bir düşüş olduğu gözlenmiştir (Flores, Galston, 1984).

Son yıllarda bazı düşük sıcaklığa tolerans göstermeyen yarı tropik meyvelerde 5°C sıcaklık uygulaması putrescin düzeyinin artmasına neden olmuştur. Havaya önemli bir kirletici olarak karışan SO₂ gazının bezelye bitkisinde serbest ve bağlı putrescin artışına neden olduğu saptanmıştır (Priebe vd., 1978).

Son yıllarda poliaminlerin senesense etkisi konusunda pek çok araştırma yapılmıştır. Galston, ark. (1984), RNaz ve proteaz aktivitesine ket vurarak senesensi önlediğini saptamışlardır. Yine Kaur-Sawhney ve Galston (1979), poliaminlerin birçok dikotil ve monokotil bitkide, karanlıkta yaprak senesensini önlediğini bulmuşlardır. Bu veriler poliaminlerin büyümeyi düzenleyici maddeler gibi senesensi geciktirdiklerini desteklemektedir.

Yüksek bitkilerdeki mantar enfeksiyonunda poliaminlerin yakından ilişkisi vardır. Örneğin domates meyvelerinin *Rhizopus stolonifer* mantarı ile enfekte olması sonucunda putrescin konsantrasyonu azalmıştır. Hangi yolla etkili olduğu hakkında fazlaca bilgi mevcut değildir.

Fitokrom-poliamin ilişkisi üzerinde yapılan araştırmalar, bitkilerdeki poliamin etkinliğinin fitokrom aktivitesi ile yakından ilgili olduğunu ortaya koymuştur.

Angelini vd. (1990), Scalet vd. (1991), diamino oksidaz (DAO) ve peroksidaz (POD) aktivitelerinin mekanik zararlarla arttığını rapor etmişlerdir. Mandersched vd. (1991), önemli bir hava kirletici madde olan ozonun uygulanmasıyla poliamin ve peroksidaz aktivitelerinde bir artış olduğuna işaret etmiştir. Scalet vd. (1995), peroksidaz enziminin ve poliaminlerin bitkileri ozona karşı korumada önemli rol oynayabileceğini saptamışlardır. Peroksidaz enziminin ve poliaminlerin stresin zararlı etkilerine karşı bitkileri korumada önemli bir rol oynadığı ileri sürülmüştür.

Arpa yaprakları üzerinde yapılan bir çalışmada prolin ve glisin-betainin stresli bitkilerde poliamin seviyesine oranla daha fazla birliği tespit edilmiştir (Turner, Stewart, 1986).

1.9. Marantaceae Familyasının Genel Özellikleri

Çok yıllık otsu bitkilerin yer aldığı küçük bir familyadır. 30 cins ihtiva eder, bu 30 cinsin çoğu tropik Amerika, birkaçı da tropik Asya ve Afrika'da yayılmıştır.

Bitkiler genellikle toprakaltında gelişen rizom ve yumrulara sahiptir. Yapraklar 2 sıra halinde dizilmiş olup petiolün kaidelerinde kın mevcuttur. Yaprak ayası dar veya geniş, orta damardan çıkan damarlar birbirine paraleldir. Petiol kanatlı olabilir ve petiolün ayaya

birleştiği yerde şişkin pulvinus adı verilen bir kısmı bulunur, bu yapı yaprağın hareketinde rol oynar.

Çiçek durumu spika veya panikula şeklindedir. Çiçekler çok göze çarpan özellikte olmayıp, hermafrodit ve asimetriktir. Çiçek örtü yaprakları 2 seride yer almış olup, dış seriyi oluşturan 3 serbest örtü yaprağı sepaloid ve iç serideki 3'ü ise petaloid ve iç serideki ile bir tüp oluşturacak şekilde bileşik ve farklı büyülükte olup 3 lopludur. Stamenlerden sadece bir tanesi fertil (verimli), diğerleri mevcut değil ya da petaloid karpelli, ovaryum alt durumlu olup 3 veya 1 lokulus (oda) tur. Herbir lokulus bazal bir ovul ihtiva eder. Stilus tektir.

Meyva etli veya lokulusit kapsül şeklindedir. Bol endospermli ve bir arile sahiptir.

Marantaceae, Musaceae, Zingiberaceae, Cannaceae ve Strelitziaaceae familyaları ile yakın olarak ilişkilidir. Bu familyalar aynı takımda (Zingiberales) yer alan önemli vejetatif ve floral karakterleri paylaşır. Marantaceae, hem stamen hem de karpellerindeki aşırı indirgenme özelliği ile bu grubun çok fazla görülen bir familyasıdır (Heywood, 1978).

Önemli türlerinden *Maranta arundinacea* Batı Hindistan Adalarında yetişir. *Maranta bicolor* vatanı Brezilya olan bir süs bitkisidir (Zeybek, 1994).

Çalışmada kullanılan *Ctenanthe setosa*, her dem yeşil taksonları olan bir cins olup, çalımsı çok yıllık bitkileridir. Dekoratif yaprakları için yetiştirilir. Ayrıca soğuğa hassastır ve minimum 15⁰C'de yaşayabilir. Nemli ortamları ve yarı gölgeli alanları tercih eder. Nemli fakat drenajlı topraklarda daha iyi büyür. Üretilmesi ise ilkbaharda bölünerek yapılır (Brickell, 1994). *Ctenanthe pilosa*, *Ctenanthe setosa*, *Ctenanthe amabilis* gibi bazı türlerinde nektar salgısı görülür (Kirchoff, Kennedy, 1985).

2. YAPILAN ÇALIŞMALAR

2.1. Materyalin Sağlanması

Ctenanthe setosa (Marantaceae) fideleri eşit büyüklükteki saksılara dikilerek vejetatif olarak çoğaltıldı. Fidelerin yaprakları olumsuz şartlarda rulo şeklinde kıvrıldığı için optimum koşullar (12 saat ışık/12 saat karanlık, 25⁰C sıcaklık ve 250 mol m⁻²s⁻¹ ışık yoğunlığında) sağlanarak fitotronda kontrollü bir şekilde büyümeleri sağlandı. Daha sonra bu bitkilere putrescin, spermidin ve spermin uygulanarak poliamin uygulanmış ve poliamin uygulanmamış (kontrol) bitkiler üzerinde biyokimyasal analizler yapıldı.

2.2. Deneyin Kuruluşu ve Poliamin Uygulanması

Poliaminlerin yaprak kıvrılması üzerine etkisini belirlemek amacıyla 4 tane saksı seçildi. Saksılardan biri kontrol (poliamin uygulanmamış) olarak, diğerleri ise poliamin (putrescin, spermidin ve spermin) uygulamak için kullanıldı.

Bitkiler kuraklık stresine bırakılmadan önce eşit miktarlarda sulandı ve 25⁰C'ye ayarlı iklim dolabında (fitotron) normal ışık yoğunlığında (12 saat ışık/12 saat karanlık periyodunda) ve % 70 nisbi nemde inkübasyona bırakıldı. Putrescin, spermidin ve spermin çözeltileri 5.10⁻⁵ M konsantrasyonda hazırlandı. Kontrol (poliamin uygulanmamış) için ise saf su kullanıldı. Çözeltiler hazırlanırken yaprakların püskürtülen maddeyi tutabilmesi için %5'lik tween 80 ilave edildi.

Saksılar inkübasyona bırakıldıktan sonra poliaminler yapraklara kuraklığın başlangıcında üç gün arayla dört kez uygulandı. Kontrol bitkilerine ise sadece saf su uygulandı. Örnekler yaprak kıvrılma derecelerine göre kuraklığın 16., 22. ve 28. günlerinde alındı ve sıvı azot içerisinde 1 dakika bekletilerek donması sağlandı. Daha sonra örnekler -30⁰C'de muhafaza edildi. Deney maksimum kıvrılma gözlenen kuraklığın 28. gününde sona erdirildi.

Tüm uygulamalar 3 tekerrürlü olarak yapıldı.

2.3. Yaprak Kıvrılma Derecesinin Ölçülmesi

Uygulamalar sonucunda ortalama kıvrılan % yaprak kıvrılma derecesi Premachandra ve arkadaşlarına (Premachandra, Ogata, 1993) göre ölçüldü.

Yaprak kıvrılma derecesi, ölçümlerin 3 tekerülü olarak yapılmasıyla belirlendi.

2.4. Prolin Tayini

Prolin miktarı spektrofotometrik olarak Asit-Ninhidrin metodu ile belirlendi (Bates vd., 1973). Bu amaçla önce saf prolin kullanılarak standart hazırlandı. Bunun için 1 ml'sinde 100 µg prolin içeren çözeltiden 0.1; 0.2; 0.3; 0.4; 0.5 ml alınarak sülfosalisilik asitle 1 ml'ye tamamlandı. Üzerine 1 ml glasial asetik asit ve 1 ml asit-ninhidrin çözeltisi (1.25 g ninhidrin, 30 ml glasial asetik asit ve 20 ml 6 M fosforik asit içinde hafif ısıtlarak çözüldü) ilave edildi. Numuneler 100⁰C'ye ayarlı etüvde 1 saat bekletildikten sonra reaksiyonu durdurmak için buz banyosunda 10 dakika tutuldu. Her tüpe 3 mltoluen ilave edip, vorteksle karıştırıldıktan sonra 520 nm dalga boyunda absorbansları ölçüldü. Kör olarak toluen kullanıldı.

Stres etkisi ile prolin değişimini belirlemek için stres geçirmiş poliamin uygulanmış ve poliamin uygulanmamış (kontrol) bitkilerden alınan yapraklar 60⁰C'ye ayarlı etüvde kurutuldu. Bunlardan 0.6 g alınarak 10 ml %3'lük sülfosalisilik asit içinde homojenize edildi ve homojenat 4 kat tülbentten süzüldü. Süzüntü 5000 rpm'de 5 dakika santrifüj edildi. Süzüntüden 1'er ml alınıp yukarıdaki aynı işlemlerden geçirildi. Elde edilen absorbans değerleri spektrofotometrede hazır olan standart grafik üzerinden µg prolin olarak belirlendi ve buradan 1 g kuru ağırlıktaki prolin miktarı hesaplandı.

2.5. Yapraklarda İndirgen Şeker Tayini

Bu yöntem Ross (1959) ve Kaplankıran (1985) göre yapıldı. İçerisinde 0.0; 0.2; 0.3; 0.4; 0.5; 1.0 mg D(+) glukoz bulunan 1 ml'lik seri çözeltiler hazırlandı. Bu çözeltilerin herbirine 3 ml dinifrofenol eriyiği ilave edildikten sonra 65-70⁰C'ye ayarlı su banyosunda 6 dakika tutuldu. Daha sonra 3 dakika devamlı akan su altında soğutuldu ve 600 nm dalga boyunda spektrofotometrede ölçüldü. Birinci tüp kör olarak kullanıldı. Standart çözeltiler ile onların absorbansları kullanılarak eğri faktörü ayrı ayrı; aşağıdaki formülü kullanılarak hesaplandı.

$$\text{Eğri faktörü} = \text{Standart konsantrasyonu} / \text{Absorbans}$$

Hesaplanan eğri faktörünün de ortalaması alınarak sabit Kurve Faktörü (KF) değeri elde edildi. Daha sonra bu sabit değer üzerinden numunelerdeki indirgen şeker miktarı,

$$\% \text{ İndirgen şeker (g/100g)} = \text{Alet okuması} \times \text{KF} / 0.08 \times 10 \text{ formülü kullanılarak hesaplandı.}$$

Yapraklardaki stres etkisi ile indirgen şeker değişimini belirlemek için, stres geçirmiş poliamin uygulanmış ve poliamin uygulanmamış (kontrol) yapraklar kesilerek 60⁰C'lik

etüvde kurutuldu. Bunlardan 1 g alınıp, saf suyla 25 ml'ye tamamlandı ve 30 dakika çalkalayıcıda çalkalandı ve 4 kat tülbentten süzüldü. Süzüntü 5000 rpm'de 5 dakika santrifüj edildi. Süzüntüden 1'er ml alınıp, yukarıda anlatılan işlemlerden geçirilip, absorbansları okundu ve verilen formüle göre % indirgen şeker miktarları belirlendi.

Çalışmada kullanılan dinitrofenol çözeltisi, A ve B olarak adlandırılan iki farklı çözeltinin karışımı olarak hazırlandı.

A çözeltisi: 7.145 g 2,4- α -dinitrofenol hassas terazide tartıldı. %5'lik NaOH hazırlandı (25g NaOH 500 ml saf suda çeşme suyu altında soğutularak çözülür). 7.145 g 2,4- α -dinitrofenol, bir beher içine konulmuş olan 230 ml %5'lik NaOH içersine ilave edildi. Beher kaynar su banyosuna koyularak karıştırıldı. Bulanıklık giderilinceye kadar ısıtılmaya devam edildi. Bulanıklık tamamen kaybolunca, 2.5 g fenol ilave edildi ve tekrar bulanıklık giderilinceye kadar ısıtıldı.

B çözeltisi: 100 g sodyum potasyum tartarat, 500 ml saf suda çözüldü. A çözeltisi kaynar su banyosundan çıkartılıp çıkartılmaz, B çözeltisi ile süratle karıştırıldı ve karışım saf suyla 1 lt'ye tamamlandı.

2.6. Proteinlerin Analizi

2.6.1. Protein Özütünün Hazırlanması

Yapraklardan protein ekstraksiyonu için, strese maruz kalmış poliamin uygulanmış ve poliamin uygulanmamış (kontrol) bitki yapraklarının 0.5 g alınarak 4 ml fosfat tamponu (pH 6) ile buz üzerinde homojenize edildi. Elde edilen homojenat kalın tülbentten süzüldü. Süzüntü 4°C'de 14000 rpm'de 20 dakika santrifüj edildi. Bu işlemlerden sonra elde edilen süpernatant protein miktarı ve POD aktivitesi tayinleri için kullanıldı.

2.6.2. Çözünebilir Protein Tayini

Ctenanthe setosa bitkisinde çözünebilir protein miktarının tayini Bradford metodu (1976)'ya göre yapıldı. Bu yöntem, fosforik asitli ortamda proteinlerin Coomassie Brilliant Blue (CBB G-250) reaktifi ile kompleks oluşturması, oluşan kompleksin 595 nm'de maksimum absorbans göstermesi gerçegine dayanır. Bu yöntemin diğer protein yöntemlerinden üstün tarafı, çok kısa sürede uygulanması, bozucu faktörlerin söz konusu olmaması ve protein boyalı kompleksinin çözeltilerde uzun süre kalmasıdır. Ayrıca proteine boyanın bağlanması, 2 dakika gibi çok kısa bir sürede gerçekleşir.

Protein tayini için 100 ml'sinde 0.01 µg protein ihtiva eden standart BSA (Bovin Serum Albumin) çözeltisinden tüplere 0.2; 0.4; 0.6; 0.8; 1.0; 1.2; 1.4; 1.6 ml alındı. 0.05 M fosfat tamponu (pH 6) ile tüm tüplerin hacimleri 2 ml'ye tamamlandı. 1.5 ml Coomassie Brilliant Blue G-250 reaktifi ile herbir tüpe ilave edildi. Tüpler vorteksle karıştırıldı. 2 dakika sonra 595 nm'de köre karşı absorbans değerleri okundu. Kör olarak 2 ml tampon ve 1.5 ml boyalı çözeltisi içine konmuş olan tüp kullanıldı. 595 nm'de okunan absorbanslara karşılık gelen µg protein değerleri belirlendi.

Numunedeki çözünebilir protein miktarını bulmak için hazırlanan protein özütünden 0.1 ml alınarak üzerine 0.05 M fosfat tamponu (pH 6) ilave edildi ve 1.5 ml Coomassie reaktifi kullanılarak vortekste karıştırıldı. 2 dakika sonra 595 nm'de spektrofotometrede absorbansları ölçüldü. Numunedeki protein miktarları "mg protein/g taze ağırlık" olarak ifade edildi.

2.6.3. Peroksidaz Aktivitesi Tayini

Peroksidaz aktivitesi spektrofotometrik olarak Rodriguez ve Sanches (1982)'in tanımladığı gibi Van Lelyveld ve Pretarius (1973) metodunun biraz değiştirilmesiyle ölçüldü. Substrat olarak 40 nm guaiacol ve 26 mM H₂O₂ çözeltileri kullanıldı.

Aktivite tayini için, içersine 1 ml guaiacol, 0.5 ml H₂O₂ ve 1 ml 0.05 M fosfat sitrat tamponu (pH 4.6) konulan tüp, 25°C'ye ayarlı su banyosunda 15 dakika bekletildi. Tüp içerisindeki tampon-substrat karışımı spektrofotometre küvetine dökülerek üzerine 0.5 ml enzim ekstraktı ilave edildi. 420 nm dalga boyunda meydana gelen absorbans değişimi 3 dakika boyunca birer dakika arayla kaydedildi ve enzim aktivitesi " $\Delta A_{420} / \text{dk/g taze ağırlık}$ " cinsinden ifade edildi.

2.7. İstatistik Analizler

Elde edilen ortalama değerler arasındaki farklılığı belirlemek için LSD Çoklu Karşılaştırmalı Test yapılmıştır.

3. BULGULAR

3.1. Morfolojik Gözlemler

Bu çalışmada, kuraklık stresine maruz bırakılan Marantaceae familyasına ait olan *Ctenanthe setosa* bitkisinde dıştan uygulanan poliaminlerin yaprak kıvrılması üzerine etkisi belirlendi. Ayrıca poliamin (putrescin, spermidin ve spermin) uygulanmış ve poliamin uygulanmamış (kontrol) yapraklarındaki kuraklık boyunca çözünebilir protein, prolin, indirgen şeker miktarındaki değişimler ile peroksidaz aktivitesindeki değişim araştırıldı.

Yapılan gözlemler sonucunda, uygulanan poliaminlerin *Ctenanthe setosa* bitkisinin yaprak kıvrılması üzerine etkili olduğu kaydedildi. Ayrıca poliaminlerin, kuraklık stresi sırasında meydana gelen biyokimyasal değişiklikleri etkileyerek kıvrılmayı geciktirdiği bulundu.

Poliamin uygulanmamış (kontrol) ve poliamin uygulanmış (putrescine, spermidin ve spermin) yaprakları şekil 1, 2, 3 ve 4'te fotoğraflanmıştır.



Şekil 1. Kuraklık stresine maruz bırakılan *Ctenanthe setosa* bitkisinin poliamin uygulanmamış (kontrol) yaprakları

T.C. YÜKSEK ÖĞRETİM KURULU
DOKÜMAN TASYON MERKEZİ

T.C. YÜKSEK ÖĞRETİM KURULU
DOKÜMAN TASYON MERKEZİ



Şekil 2. Kuraklık stresine maruz bırakılan *Ctenanthe setosa* bitkisinin putrescin uygulanmış yaprakları



Şekil 3. Kuraklık stresine maruz bırakılan *Ctenanthe setosa* bitkisinin spermidin uygulanmış yaprakları



Şekil 4. Kuraklık stresine maruz bırakılan *Ctenanthe setosa* bitkisinin spermin uygulanmış yaprakları.

3.2. Yaprak Kırılması Üzerine Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Etkisi

$5 \cdot 10^{-5}$ M konsantrasyonda uygulanan poliaminlerin *Ctenanthe setosa* bitkisinin yaprak kıvrılmasını önemli derecede geciktirdiği belirlendi. Kuraklığın 16. gününde kontrol (poliamin uygulanmamış) için yaprak kıvrılma derecesi % 64.37, putrescin için % 49.58, spermidin için % 35.41 ve spermin için % 12.90 olarak bulundu. Kuraklığın 22. gününde kıvrılma derecesi, kontrol ve poliamin uygulamalarında arttı. Kontrol için %71.03 iken putrescin için %62.70, spermidin için %54.49, spermin için ise %21.05 olarak bulundu. Kuraklığın 28. gününde de yaprak kıvrılma derecesi kontrol ve putrescin, spermidin ve spermin uygulamalarında artış gösterdi. En yüksek ve en düşük yaprak kıvrılması sırasıyla, putrescin ve spermin uygulamalarında gözlendi. Kontrol için %82.70 iken, putrescin için %76.21, spermidin için %68.53 ve spermin için ise %36.78 olarak bulundu (Tablo 3).

Tablo 3. *Ctenanthe setosa* bitkisinin yaprak kıvrılması üzerine dıştan uygulanan poliaminlerin etkisi. Poliaminler yapraklara, kuraklık stresinin başlangıcında ve üç gün arayla, dört kez uygulandı. Deneye, maksimum yaprak kıvrimasının gözlendiği kuraklığın 28. gününde son verildi.

Uygulamalar	Yaprak Kırılma Derecesi (%)		
	16	22	28
Kontrol	$64.37 \pm 3.76^*$	71.03 ± 5.12	82.70 ± 4.58
Putrescin	49.58 ± 6.78	62.70 ± 9.88	76.21 ± 4.96
Spermidin	35.41 ± 4.84	54.49 ± 5.02	68.53 ± 2.96
Spermin	12.90 ± 4.84	21.05 ± 9.76	36.78 ± 7.86

- Üç tekerrürün ortalaması ve standart sapması.

3.3. *Ctenanthe setosa*'da Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Kuraklık Stresi Boyunca POD Aktivitesinde Meydana Getirdiği Değişimler

Peroksidaz aktivitesini tespit etmek amacıyla yapılan denemeler sonucunda poliamin uygulanmış yapraklarda kontrole oranla bir azalışın olduğu belirlendi. Kuraklığın 16. gününde en yüksek POD aktivitesi kontrol (poliamin uygulanmamış) de gözlendi. Putrescin ile spermidin ve spermin arasındaki farkın istatistikî açıdan önemsiz olduğu bulundu. Kuraklığın 22. gününde POD aktivitesi kontrol ve poliamin uygulamalarında artış gösterdi. En yüksek ve en düşük POD aktivitesi sırasıyla, kontrol ve

sperminde belirlendi. Tüm uygulamalar arasındaki farkların istatistikî açıdan önemli olduğu bulundu. Kuraklığın 28. gününde de POD aktivitesi kontrol ve poliamin uygulamalarında artış gösterdi. En yüksek ve en düşük POD aktivitesi kuraklığın 22. gününde olduğu gibi sırasıyla kontrol ve spermin uygulamalarında belirlendi. Kontrol ve poliamin uygulamaları arasındaki farkın istatistikî açıdan önemli olduğu bulundu (Tablo 4).

Stresin POD aktivitesi üzerine etkisine bakıldığından, kuraklık boyunca kontrol, putrescin ve spermidin uygulamalarında artış gözlenirken, spermin uygulamalarında ise 16. ve 28. günler arasındaki farkın önemli, 16 ile 22 ve 22 ile 28. günler arasındaki farkın istatistikî açıdan önemsiz olduğu bulundu (Tablo 4).

Tablo 4. *Ctenanthe setosa* bitkisinde kuraklık boyunca kontrol (poliamin uygulanmamış) ve poliamin uygulanan (put, spd ve spm) yapraklardaki POD aktivitesinde meydana gelen değişimler.

Uygulamalar	POD Aktivitesi (mg/g taze ağırlık)		
	Kuraklık süresi		
	16	22	28
Kontrol	a 399.2 c	a 438.4 b	a 549.2 a
Putrescin	b 329.8 c	b 405.2 b	b 467.4 a
Spermidin	bc 307.8 c	c 355.6 b	c 333.6 a
Spermin	c 285.6 c	d 315.7 cb	d 343.7 b

* Farklı harflerle gösterilen değerlerin istatistikî açıdan ($p=0.05$) önemli, aynı harflerle gösterilen değerlerin önemsiz olduğu bulundu. Sol kısımdaki harfler sütun içerisindeki ortalamalar arasındaki karşılaştırmayı, sağ kısımdaki harfler satır içerisindeki ortalamalar arasındaki karşılaştırmayı ifade eder. Her aşama (16., 22. ve 28. günler) kendi içerisinde karşılaştırılmıştır (LSD Çoklu Karşılaştırma Testi).

3.4. *Ctenanthe setosa*'da Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Çözünebilir Protein Miktarı Üzerine Etkisi

Dıştan uygulanan poliaminlerin kuraklık boyunca *Ctenanthe setosa* bitkisinin çözünebilir protein miktarında kontrole oranla artışa neden olduğu belirlendi. Kuraklığın 16. gününde çözünebilir protein miktarı kontrolde poliaminlere oranla önemli derecede azalma gösterdi. En yüksek ve en düşük çözünebilir protein miktarı sırasıyla spermin ve kontrolde belirlendi. Putrescin ve spermidin uygulanan yapraklardaki çözünebilir protein miktarının istatistikî açıdan önemsiz olduğu bulundu. Kuraklığın 22. gününde çözünebilir protein miktarı kontrol ve poliamin uygulamalarında azalış gösterdi. Spermidin ile spermin ve kontrol ile putrescin arasındaki farkların istatistikî açıdan önemsiz olduğu bulundu. Kuraklığın 28. gününde de tüm poliamin uygulamalarında çözünebilir protein miktarında artış olduğu bulundu. Stres boyunca yaprak kıvrılması arttıkça çözünebilir protein miktarında azalış olduğu kaydedildi. Kuraklığın 28. gününde yaprak kıvrılması maksimum olan kontrolde çözünebilir protein miktarında önemli derecede azalış olduğu gözlenirken yaprak kıvrılması minimum olan sperminde kontrole oranla önemli derecede artış olduğu görüldü. Ayrıca tüm uygulamalar arasındaki farkların istatistikî açıdan önemli olduğu bulundu (Tablo 5).

Stresin çözünebilir protein miktarı üzerine etkisine bakıldığındâa tüm uygulamalarda stres boyunca önemli bir azalış olduğu belirlendi. Kontrol, putrescin ve spermidin uygulamalarında her üç aşama (16., 22. ve 28. günler) arasındaki farkların istatistikî açıdan önemli, spermin de ise, 16. ve 28. günler arasındaki farkın önemli, 22. ve 28. günler arasındaki farkın önemsiz olduğu bulundu. (Tablo 5).

Tablo 5. *Ctenanthe setosa*'da kuraklık boyunca kontrol (poliamin uygulanmamış) ve poliamin uygulanan yapraklarda çözünebilir protein miktarındaki değişimler. Her aşama (16., 22. ve 28. günler) kendi içerisinde karşılaştırılmıştır (LSD Çoklu Karşılaştırma Testi).

Uygulamalar	Çözünebilir Protein Miktarı (mg/g taze ağırlık)		
	16	22	28
Kontrol	d 2.60 a	c 2.22 b	d 1.85 c
Putrescin	c 3.08 a	bc 2.43 b	c 2.11 c
Spermidin	bc 3.36 a	a 2.88 b	b 2.34 c
Spermin	a 3.95 a	a 3.12 b	a 2.94 b

3.5. *Ctenanthe setosa*'da Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Kuraklık Boyunca Prolin Miktarı Üzerine Etkisi

Poliaminlerin prolin seviyesi üzerine etkisini tespit etmek için yapılan denemeler sonucunda, kuraklık boyunca poliaminlerin kontrole oranla prolin miktarını artırdığı bulundu. Kuraklığın 16. gününde putrescin ve spermidin uygulanan yapraklardaki prolin miktarının kontrole oranla artış gösterdiği belirlendi. Kontrol ile spermin arasındaki farkın istatistikî açıdan önemsiz olduğu bulundu. Kuraklığın 22. gününde de 16. günden olduğu gibi putrescin ve spermidin uygulanan yapraklardaki prolin miktarının kontrole oranla artış gösterdiği belirlendi. Sperminde ise kontrole oranla istatistikî açıdan bir fark bulunamadı. Kuraklığın 28. gününde ise, en yüksek prolin miktarı putrescinde belirlenirken spermin uygulanan bitkilerde prolin miktarında azalış bulundu. Bu aşamada kontrol ile spermidin arasındaki farkın istatistikî açıdan önemsiz, kontrol ile putrescin ve spermin arasındaki farkın önemli olduğu bulundu (Tablo 6).

Stresin prolin miktarı üzerine etkisine bakıldığından, kontrolde stres arttıkça prolin miktarının arttığı gözlandı. Poliaminlerin tüm uygulamalarında kuraklık boyunca prolin miktarında artış olduğu belirlendi. Fakat putrescinde 16. ve 22., spermidinde ise 22. ve 28. günler arasındaki farkların istatistikî açıdan önemsiz olduğu bulundu (Tablo 6).

Tablo 6. Dıştan uygulanan poliaminlerin kuraklık boyunca *Ctenanthe setosa* bitkisinin prolin miktarı üzerine etkisi. Her aşama (16., 22. ve 28. günler) kendi arasında karşılaştırıldı (LSD Çoklu Karşılaştırma Testi).

Uygulamalar	Prolin Miktarı (mg/g kuru ağırlık)		
	Kuraklık süresi		
	16	22	28
Kontrol	b 138.8 c	b 175.1 b	b 280.3 a
Putrescin	a 281.9 b	a 326.4 b	a 384.4 a
Spermidin	a 241.8 b	a 296.9 a	ab 322.0 a
Spermin	b 89.4 c	b 159.1 b	c 197.3 a

3.6. *Ctenanthe setosa*'da Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Indirgen Şeker Miktarında Meydana Getirdiği Değişimler

Poliamin uygulanmış ve kontrol bitkilerinin yapraklarında yapılan denemeler sonucunda sadece kuraklığın son aşamasında (28.gün) poliaminlerin kontrole oranla artış gösterdiği bulundu. Kuraklığın 16. ve 22. günlerinde indirgen şeker miktarında bir değişim kaydedilmedi. Bulunan değerler arasındaki farkların istatistiki açıdan önemsiz olduğu bulundu. Kuraklığın 28. gününde ise, putrescin ve spermidin uygulanan yapraklarda indirgen şeker miktarında kontrole oranla bir artış olduğu gözlendi. Diğer taraftan kontrol ile spermin arasındaki farkın istatistiki açıdan önemsiz olduğu bulundu (Tablo 7).

Stresin indirgen şeker miktarı üzerine etkisine bakıldığından, kontrolde kuraklık boyunca artış görülürken, 22. ve 28. günler arasındaki farkın istatistiki açıdan önemsiz olduğu bulundu. Putrescin ve sperminde de kuraklık boyunca indirgen şeker miktarında artış görülürken spermidinde ise, sadece 16. ve 28. günler arasındaki farkın istatistiki açıdan önemli olduğu bulundu (Tablo 7).

Tablo 7. *Ctenanthe setosa*'da poliamin uygulanmış ve kontrol (poliamin uygulanmamış) yapraklardaki indirgen şeker miktarındaki değişimler. Her aşama (16., 22. ve 28. günler) kendi arasında karşılaştırıldı (LSD Çoklu Karşılaştırma Testi).

Uygulamalar	İndirgen Şeker Miktarı (mg/g kuru ağırlık)		
	Kuraklık süresi 16	22	28
Kontrol	a 44.81 b	a 63.73 a	c 65.32 a
Putrescin	a 45.25 c	a 64.42 b	a 92.25 a
Spermidin	a 34.54 b	a 61.00 ab	ab 88.01 a
Spermin	a 33.93 c	a 52.35 b	bc 69.81 a

4. TARTIŞMA ve SONUÇ

Yaprak kıvrılma derecesi bitkilerin stresle ilişkisini gösterdiği için, stresle ilgili çalışmalarında bu parametre ölçülerek çeşitli faktörlerin kıvrılma üzerine olan etkisi tespit edilmiştir (O'Toole, Cruz, 1980; Galston vd., 1984; Clarke, 1986). Bu çalışmada da *Ctenanthe setosa* bitkisinin yaprak kıvrılma derecelerine (%) bakılarak hem kuraklık hem de dıştan uygulanan poliaminlerin yaprak kıvrılması üzerine etkisi araştırılmıştır. Ayrıca kıvrılma sırasında meydana gelen biyokimyasal değişimlere poliaminlerin etkisi belirlenmiştir.

Ctenanthe setosa bitkisinin yapraklarına dıştan uygulanan poliaminlerin (putrescin, spermidin ve spermin) kuraklık boyunca yaprak kıvrılmasını kontrole oranla önemli derecede geciktirdiği bulunmuştur. En yüksek ve en düşük yaprak kıvrılma derecesi sırasıyla putrescin ve spermin uygulamalarında görülmüştür. Literatürde, uygulanan poliaminlerin yaprak kıvrılması hatta kuraklık stresi üzerine etkisi hakkında yapılan bir çalışmaya rastlanılmamıştır. Ancak endojenik (icsel) poliamin miktarı ile kuraklık stresi arasında bir ilişkinin olduğu çeşitli çalışmalarla ortaya konmuştur. Örneğin, *Ctenanthe setosa* bitkisinde endojenik putrescin, spermidin ve spermin seviyelerinin sırasıyla kuraklığın 15., 13. ve 15. günlerinde maksimum derecede arttığı ve daha sonra ise kademeli olarak azlığı kaydedilmiştir (Kadioğlu vd., 2002). Yine osmotik strese maruz bırakılan hububatlarda putrescin biriminin meydana geldiği (Flores, Galston, 1982, 1984), test edilen birçok bitki stresine cevap olarak putrescinin arttığı bulunmuştur (Slocum vd., 1984; Hiatt, Malmberg, 1988). Bu sonuçlara benzer bir çalışma buğday (*Triticum aestivum L.*) varyetelerinde yapılmış ve kuraklık periyodunun başlangıcında putrescin ve spermidin seviyelerinde artış olduğu fakat stres arttıkça bu seviyenin önemli oranda düşüğü kaydedilmiştir (Turner, Stewart, 1986). Stres altında aminlerin biriminin sınırlı bir seviyede hücre içi pH'ı dengede tutacak bir homeostatik mekanizma olarak fonksiyon gördüğü kaydedilmiştir (Drolet vd., 1986). Bundan dolayı belli bir yaprak kıvrılma derecesine kadar poliamin içeriğindeki artış poliaminlerin yaprak kıvrılmasında önemli bir rol oynadığını göstermektedir.

Yaprak kıvrılmasının poliaminler tarafından geciktirilmesi iki yolla açıklanabilir. Birincisi, dıştan uygulanan poliaminler su kaybını geciktirerek, yaprağın üst epidermasındaki bulliform hücrelerinden su kaybının bir sonucu olarak meydana geldiği ileri sürüldüğünden (O'Toole vd., 1979), muhtemelen poliaminler bulliform hücrelerindeki

su kaybını geciktirerek yaprakların kıvrılmasını azaltmış olabilir. İkincisi, poliaminler yaprak kıvrılmasını bilinmeyen bazı mekanizmaları uyararak azaltmış olabilir. Diğer taraftan *Ctenanthe setosa* yapraklarına uygulanan absisik asitin stoma kapanmasını uyararak yaprak kıvrılmasını azaltmasına benzer olarak poliaminlerin böyle bir etki göstermediği kaydedilmiştir (Kadioğlu vd., 2002). Ayrıca dıştan uygulanan bazı hormonların bitkilerdeki doğal hormonların sentezini uyararak etkili olabilecekleri söylenebilir. Diğer bir yol olarak dıştan uygulanan poliaminlerin, içsel poliamin miktarını artırarak stres etkisini azaltabileceğini de söylenebilir.

Yaprak kıvrılması üzerine poliaminlerin etkisi ile ilgili veriler, yaprak kıvrılması ile poliaminler arasında önemli bir ilişkinin olduğunu göstermektedir. Bulduğumuz bu sonuçlar poliaminlerin yaprak kıvrılma sürecinde önemli bir role sahip olduğunu desteklemektedir.

Çalışmamızda peroksidaz aktivitesinin poliamin uygulanmış yapraklarda kontrole oranla azalş gösterdiği bulunmuştur. Peroksidaz aktivitesindeki azalma, poliaminlerin yapraklardaki stresin etkisini azaltmasının bir sonucu olabilir. Çünkü kuraklık koşullarında bitkilerde peroksidaz aktivitesinin arttığı kaydedilmiştir (Castillo, 1992). Dolayısıyla çalışmamızda elde edilen veriler poliaminlerin yaprak kıvrılmasını azaltma etkisinin, peroksidaz enzimini uyararak yerine getirilmediğini göstermektedir. Ayrıca kuraklık boyunca hem poliamin uygulanmış hem de kontrol yapraklarında peroksidaz aktivitesinde artış görülmüştür. Farklı tipteki streslere bitkilerin verdikleri ilk cevap POD aktivitesindeki artışıdır (Castillo, 1992). Bitkiler stres oluşturucu faktörlere maruz bırakıldıklarında peroksidaz enzimi H_2O_2 'nın oluşumuna karşı koyarak hücreleri koruyabilir. POD enziminin kirletici indikatörlerine karşı dayanıklı olduğu ve bu enzimin sık sık kirlilikle ilgili streslerde ya da diğer stres şartları altında biyokimyasal marker olarak kullanıldığı rapor edilmiştir (Castillo, 1992).

Analizler sonucunda poliaminlerin kuraklık boyunca prolin miktarında artışı neden olduğu tespit edilmiştir. Kuraklık boyunca putrescin ve spermidinin prolin artısında etkili olduğu, sperminin ise bu artışı baskıladığı kaydedilmiştir. Larher (1997), osmotik stres altında sperminin prolin birikimini baskıladığını rapor etmiştir. Diğer bir çalışmada, hububatlarda poliaminlerin prolin ve glisin-betain gibi osmolitleri biriktirmek (Storey, Wyn Jones, 1977) suretiyle osmotik ya da tuz stresi altında bitkilere koruyucu bir etki sağlayacağı rapor edilmiştir (Slocum vd., 1984). Kuraklığın 16. ve 22. günlerinde poliamin uygulanmış ve kontrol bitkilerindeki indirgen şeker miktarının istatistikî açıdan önemsiz

olduğu bulunmuştur. Kuraklığın son aşamasında (28. gün) putrescin ve spermidin uygulamalarında kontrole oranla bir artış gözlenirken spermin uygulamalarında değişim belirlenmemiştir. Poliamin uygulanmış yapraklarda prolin ve indirgen şeker miktarlarındaki artışın hücrelerin osmotik potansiyellerini ayarlayarak turgor durumunu muhafaza etmesi ve böylece su kaybını engelleyerek yaprak kıvırılma derecesini azaltması açısından yararlı olduğu düşünülür. Ayrıca kuraklık stresi sırasında indirgen şeker ve prolin miktarında birikim olduğu birçok araştırmacı tarafından da ortaya konmuştur. Örneğin tütün hücrelerinin NaCl'e adaptasyonları sırasında çözünebilir şekerlerde artış tespit edilmiştir (Binzel, 1987). Şekerlerdeki bu artış bitki hücrelerinde osmotik ayarlamayı sağlayarak strese adaptasyonda rol oynadıkları şeklinde izah edilmektedir (Handa, 1983).Çoğu bitki kuraklık ya da tuz stresine maruz kaldığında prolin biriktirmektedir (Hellebust, 1976; Yancey et.al., 1982; Yordanov, 2000). Su stresi altında, domates kültür hücrelerinin su stresi geçirmemiş olan hücrelerden 300 kat daha fazla prolin biriktirdiği rapor edilmiştir (Handa vd, 1983, 1986; Rhodes vd, 1986). Çalışmamızda prolin miktarındaki bu artışın hücrelerin osmotik potansiyellerini ayarlamada etkili olduğu söylenebilir.

Çalışmamızda poliamin uygulanmış yapraklardaki çözünebilir protein miktarının kontrole oranla artış gösterdiği bulunmuştur. Kuraklığın 22. gününde spermidin ile spermin ve putrescin ile kontrol arasındaki farkın istatistikî açıdan önemsiz olduğu bulunmuştur. Daha önce yapılan çalışmalarla dıştan uygulanan poliaminlerin protein sentezini uyardığı rapor edilmiştir (Slocum vd, 1984). Altman (1977) da dıştan uygulanan poliaminlerin protein ve nükleik asit sentezini artırdığını ileri sürmüştür. Ayrıca poliamin uygulanmış ve kontrol bitkilerinde kuraklık boyunca her üç aşamada da (16., 22. ve 28. günler) indirgen şeker ve prolin miktarında artış olmasına karşılık çözünebilir protein miktarında azalma meydana gelmiştir. Bu azalmanın, indirgen şeker ve prolin gibi osmolitlerdeki artışın makromoleküllerin sentezini baskılamasından kaynaklandığı düşünülmektedir. Handa vd. (1983) da kültüre edilmiş bitki hücreleri üzerine yaptıkları çalışmada, hücrelerde indirgen şeker ve prolin seviyesindeki artışın protein sentezini azalttığını kaydetmişlerdir.

Kısaca poliaminlerin yapraklarda indirgen şeker ve prolin miktarlarında artışa neden olarak osmoregülasyonla diğer organlardan yaprakların su alımını sağlayarak kıvırılma derecelerini azalttıkları olası görülmektedir. Diğer taraftan poliaminlerin yaprak kıvrılması üzerine etkisinin protein sentezini uyarmak suretiyle ilişkili olabileceğini göstermektedir. Ayrıca elde edilen veriler poliaminlerin yaprak kıvrılmasını azaltma etkisinin, peroksidaz enzimini uyararak yerine getirilmediğini göstermektedir. Diğer taraftan kuraklık stresinin

prolin, indirgen şeker miktarlarında ve peroksidaz aktivitesinde artışa, çözünebilir protein miktarında ise azalışa neden olduğu görüldü.



5. ÖNERİLER

Bu çalışmada *Ctenanthe setosa* bitkisinde bir stres sakınma mekanizması olan yaprak kıvrılmasına poliaminlerin etkisi belirlenmiş ve poliaminlerin bitkileri farklı stres tiplerine karşı koruyucu bir etkiye sahip olduğu düşünülmüştür.

Elde edilen veriler hububatları da içeresine alan Gramineae familyasında yaygın olan yaprak kıvrılmasının poliamin üretimi ile azaltılabileceği ve böylece kurak koşullarda bu bitkilere poliamin uygulamak suretiyle verimin düşüşünün engellenebileceği söylenebilir.

Aynı şekilde yaprak kıvrılması, bitkinin kuraklığa karşı bir tolerans mekanizması olduğundan, diğer bitkilerde de poliaminlerin kuraklık stresinden bitkileri koruyabileceği hakkında ipuçları vermiştir.

Bu ikinci konuda daha ayrıntılı çalışmaların yapılmasına gerek olduğu da bir gerçektir.

6. KAYNAKLAR

- Ackerson, R.C., Kreig, D.R., Sung, F.J.M., 1980, Leaf Conductance and Osmoregulation of Field Grown Sorghum Genotypes, *Crop Sci.*, 20, 10-14.
- Ackerson, R.C., Hebert, R.R., 1981, Osmo-Regulation in Cotton in Response to Water Stress. I. Alteration in Photosynthesis, Leaf Conductance, Translocation, and Ultrasuturture, *Plant Physiol.*, 67, 484-488.
- Alhadi, W.W., III, Demming-Adams, B., 1995, The Xanthophyll Cycle and Sustainedthermal Energy Dissipation Activity in *Vinca minor* and *Euonymus kiautschovicus* in Winter, *Plant Cell Environ.*, 18, 117-127.
- Altman, A., Bachrach, U., 1981, Involvement of Polyamines in Plant Growth and Senescence , Advanced in Polyamine Research, 3, 365-375.
- Angelini, R., Manes, F., Federico, R., 1990, Spatial and Fonctional Correlation Between Diamine-Oxidase and Peroxidase Activities and Their Dependence upon De-Etiolating and Wounding in Chick-Pea Stems, *Planta*, 182, 89-96.
- Aspinall, D., Paleg, L.D., 1981, Proline Accumulation. Physiological Aspects- In The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants (Paleg, L.G., Aspinall, D.,Eds.), Academic Press, 206-240, Sydney.
- Ayaz, F.A., Kadıoğlu, A., and Doğru, A., 2001, Leaf Rolling Effects on Lipid and Fatty Acid Composition in *Ctenanthe setosa* (Marantaceae) Subjected to Water Deficit Stress, *Acta Physiol. Plant*, 23, 43-47.
- Ayaz, F.A., Kadıoğlu, A., and Turgut, R., 2000, Water Stress Effects on The Content of Low Molecular Weight Carbohydrates and Phenolic Acid in *Ctenanthe setosa* (Rosc.) Eichler (Marantaceae), *Can. J. Plant Sci.*, 80, 373-378.
- Bagni, N., Serafini-Fracassini, D., And Torrigiani, P., 1981, Polyamines and Growth in Higher Plants, *Ibid*, 3, 377-388.
- Bakardjeva, N., Christova, N., Christov, K., 1992, Effect of İn Vitro Interaction Between Peroxidase, and Calcium,Manganese or Zinc Ions on Heat Sensitivity of The Isoenzyme Components, *CR Acad. Bulg. Sci.*, 45, 103-106.
- Barber, K.R., Maranon, M.J.R., Shaw, G.S., Van Huystee, R.B., 1995, Structural Influence of Calcium on The Cationic Peanut Peroxidase as Determinated by H-NMR Spectroscopy, *Eur. J. Biochem.*, 232,825-833.
- Barcelo, R., Pedreno, M.A., Ferre, M.A., Sabater, F., Muroz, R., 1990, Indole-3-Methanol is The Main Product of Oxidation of Indol-3-Acetic Acid Catalyzed by Two Cytosolic Isoperoxidases From Lupinus, *Planta*, 181, 448-450.
- Barnett, N.M., Naylor, A.W., 1996, Amino Acid and Protein Metabolism in Bermuda Grass during Water Stress, *Plant Physiol.*, 41, 1222-1230.
- Bates, L.S., Waldren, R.P., And Teare, I.D., 1993 Rapid Determination of Free Proline for Water Stress Studies, *Plant And Soil*, 39, 205-207.

- Begg, J.E., 1980, Morphological Adaptation of Leaves to Water Stress. In: Turner, N.C., And Kramer, P.J.,Eds. *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*, 33-42, Wiley Interscience, New York.
- Beny, A., Gila, R., 1984, Proline Accumulation: A Parameter for of Sensitivity of *Tomato* Varieties to Drought Stress, *Plant Physiol.*, 61, 231-235.
- Bidwell, R.G.S., Giles, N.H., and Torrey, J.G., 1974, *Plant Physiol.* Mc Millan Co., New York.
- Binzel, M.L., Hasegawa, P.M., Rhodes, D., Handa, S., Handa, A.K., and Bressan R.A., 1987, Solute Accumulation in Tobacco Cells Adapted to NaCl, *Plant Physiol.*, 84, 108-115.
- Binzel, M.L., Hess, F.D., Bressan R.A., Hasegawa, P.M., 1989, Environmental Stress in Plants, NATO ASI Series, 19, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Blum, A., Ebercon, A., 1976, Genotypic Responses in Sorghum to Drought Stress. III. Free Proline Accumulation and Drought Resistance , *Crop Sci.* 16, 428-431.
- Boggess, S.F., Stewart, C.R., Aspinall, D. and Paleg, L.G., 1976, Effect of Water Stress on Proline Synthesis from Radioactive Precursors, *Plant Physiol.*, 58, 398-401.
- Bradford, M.A., 1976, Rapid and Sensitive Method for The Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilising the Principle of Protein Dye Bindig, *Anal. Biochem.*, 248-254.
- Castillo, F.J., 1992, Peroxidases and Stress In: C Penel, Th Gaspar & H Greppin, Eds, *Plant Peroxidases 1980-1990. Topics and Detailed Literature on Molecular, Biochemical and Physiological Aspects*, University of Geneva, 187-203.
- Cho, S.C., 1983, Effects of Cytokinin and Several Inorganic Cations on The Polyamine Content of *Lettuca* Cotyledons, *Plant and Cell Physiol.*, 24, 27-32.
- Clarke, J.M., 1986, Effectof Leaf Rolling on Leaf Water Loss in *Triticum Spp.* *Plant Physiol.*, 66, 885-891.
- Constantinides, S.M., Bedford, C.C., 1967 Multiple Form of Phenol Oxidase, *J. Food Sci.*, 32, 446-450.
- Drolet, G., Dumbroff, E.B., Legge, R.L., and Thomson, J.E., 1986, Radical Scavenging Properties of Polyamines., *Phytochem.*, 25, 367-371.
- Erdei, L., Trivadi, S., Takeda, K., and Matsumoto, H., 1990, Effect of Osmotic Salt Stresses on The Accumulation of Polyamines in Leaf Segments from Wheat Varieties Differing in Salt and Drought Tolerance, *J. Plant Physiol.*, 137, 165-168.
- Esnault, R., Chibbar, R.N., 1997 Peroxidases and Plant-Defense, *Plant Peroxidase Newslett.*, 10, 34-41.
- Everse, J., Everse, K.E., Grishom, M.B., 1991 Peroxidases in Chemistry and Biology, Boco, Ann., CRR Press, Boston.
- Farkas, G.L., Dezsi, L., Horvath, Mi, Kisban, K., Udvandy, J., 1964, Common Pattern of Enzymatic Changes in Detached Leaves and Tissues Attached by Parasites, *Phytopathol. Zeit.*, 49, 342-354.
- Flores, H.E., Galston, A.W., 1982, Polyamines and Plant Stress: Activation of Putrescine Biosynthesis by Osmotic Shock, *Science*, 217, 1259- 1261.

- Flores, H.E., Galston, A.W. 1984, Osmotic Stress Induced Polyamine Accumulation in Cereal Leaves. I. Physiological Parameters of The Response, *Ibid*, 75, 102-109.
- Francois, L.E., Goodin, J.R., 1972, Interaction of Temperature and Salinity on Sugarbeet Germination, *Agron. J.*, 64, 272-273.
- Friedman, R., Altman, A., and Levin, N., 1989, The Effect of Salt Stress on Polyamine Biosynthesis and Content in Mung Bean Plants and in Halophytes, *Plant Physiol.*, 76, 295-302.
- Fry, S.C., 1986, Cross-Linking of Matrix Polymers in The Growing Cell Walls of Angiosperm, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 37, 165-186.
- Fox, T.C., Geiger, D.R., 1986, Osmotic Response Of Sugarbeet Source Leaves At CO₂ Compensation Point, *Plant Physiol.*, 80, 239-241.
- Fukai, S., Kuroda, E., And Ymagishi, T., 1985, Leaf Gas Exchange of Upland and Lowland Rice Cultivars, *Photosynthesis Res.*, 7, 127-135.
- Gaff, D.F., 1980, Protoplasmic Tolerance of Extreme Water Stresses. In "Adaptation of Plants to Water and High Temperatures Stress" (Eds Turner, N.C., Kramer, P.J.) 207-230, New York.
- Galston, A.W., 1983, Polyamines as Modulators of Plant Development, *Bio.Sci.*, 33, 382-388.
- Galston, A.W., And Sawhney, R.K., 1990, Polyamines in Plant Physiology, *Plant Physiol.*, 94, 406-410.
- Gaspar, T.H., Kevers, C., Coumans, M., Penel, C., and Greppin, H., 1984, Interaction of Polyamines or Their Precursor With the Calcium-Controlled Secretion of Peroxidase by Sugarbeet Cells, *Experientia*, 40, 696-697.
- Gaspar, T.H., Penel, C., Roduit, C., Moncousin, C., and Greppin, H., 1985, The Role of Auxin and The Sensitivity in Floral Induction, *Biol. Plant.*, 27, 325-329.
- Goodwin, T.W., And Mercer, E.I., 1986, Introduction to Plant Biochemistry, Pergamon Press, Oxford-New York.
- Greenland, A.J., Lewis, D.H., 1984, Amines in Barley Leaves Infected by Brown Rust and Their Possible Relevance to Formation of "Green Island", *New Physiologist*, 96, 238-291.
- Gzik, A., 1996, Accumulation of Proline and Pattern of α -Amino Acids in Sugarbeet Plants in Sugarbeet Plants in Response to Osmotic, Water and Salt Stress, *Environ. and Exper. Bot.*, 36, 29-38.
- Hale, M.G., Orcutt, D.M., 1987, The Physiology of Water Stress, John Wiley and Sons, New York.
- Handa, S., Bresson, R.A., Handa, A.K., Carpita, N.C., and Hasegawa, P.M., 1983, Solutes Contributing to Osmotic Adjustment in Cultured Plant Cells Adapted to Water Stress, *Plant Physiol.*, 81, 626-629.
- Handa, S., Handa, A.K., Hasegawa, P.M., and Bresson R.A., 1986, Proline Accumulation and The Adaptation of Cultured Plant Cells to Salinity Stress, *Plant Physiol.*, 80, 938-945.

- Hanson, A.D., Nelsen, C.E., and Everson, E.A., 1977, Evolution of Free Proline Accumulation as An Index of Drought Resistance Using Two Contrasting Barley Cultivars, *Crop Sci.*, 17, 720-726.
- Hanson, A.D., Tully, R.E., 1979, Light Stimulation of Proline Synthesis in Water Stressed Barley Leaves, *Planta*, 145, 45-51.
- Hanson, I.E., 1983, Abscisic Acid and Water Relations of Rice (*Oryza Sativa L.*): Sequential Responses to Water Stress in The Leaf, *Ann. Bot.*, 50, 9-24, Boston.
- Hare, P.D., Cress, W.A., 1997, Tissue-Specific Accumulation of Transcript Encoding Δ^1 -Pyrroline-5-Carboxylate Reductase in *Arabidopsis Thaliana*, *Plant Growth Regul.*, 19, 249-256.
- Hasegawa, P.M., Bresson, R.A., Handa, S., and Handa, A.K., 1984, Cellular Mechanisms of Tolerance to Water Stress, *Hort Sci.*, 19, 371-377.
- Heckthorn, S.A. and Delucia, E.H., 1991, Effect of Leaf Rolling on Gas Exchange and Leaf Temperature of *Andropogon gerardii* and *Spartina pectinata*, *Bot. Gaz.*, 152, 263-268.
- Hever, B., 1994, Osmoregulatory Role of Proline in Water and Salt Stressed Plants. In: Pessarakli M (Ed) *Handbook of Plant and Crop Stress*, 363-381, New York: Marcel Dekker, Inc.
- Heywood, V.H., 1978, *Flowering Plants of The World*, Oxford University Press, Oxford.
- Hiatt, A.C., And Malmberg, R. L., 1988, Utilization of Putrescine in Tobacco Cell Lines Resistant to Inhibitors of Polyamine Synthesis., *Acta Physiol. Plant.*, 21, 209-214.
- Hinman, R.L., Long, J., 1965, Peroxidase Catalyzed Oxidation of Indole-3-Acetic Acid, *Biochemistry*, 4, 144-158.
- Hsiao, T.C., O'Toole, J.C., Yambao, E.B., and Turner N.C., 1984, Influence of Osmotic Adjustment on Leaf Rolling and Tissue Death in Rice (*Oryza Sativa L.*), *Plant Physiol.*, 75, 338-341.
- Hu, C., Van, Huystee, R.B., 1989, Role of Carbohydrate Moieties in Peanut Peroxidases, *Biochem. J.*, 263, 129-135.
- Inthapan, P., Fukai, S., 1988, Growth and Yield of Rice Cultivars under Sprinkler Irrigation in South-Eastern Queens Land. II. Comparison with Maize and Grain Sorghum under Wet and Dry Conditions, *Aust. J. Exp. Agric.*, 28, 243-248.
- Kadioğlu, A., and Turgut, R., 1999, Some Biochemical Changes during Leaf Rolling in *Ctenanthe setosa* (Marantaceae), *Acta Physiol. Plant.*, 21, 209-214.
- Karamanos, A.J., Drossopoulos, J.B., and Niavis, C.A., 1983, Free Proline Accumulation During Development of Two Wheat Cultivars with Water Stress, *J. Agric. Sci.*, 100, 429-439.
- Kaur-Sawhney, R., Shih, L-M., Flores H.E., and Galston, A.W., 1982, Relation of Polyamine Synthesis and Titer to Ageing and Senescence in Oat Leaves, *Plant Physiol.*, 69, 405-410.
- Kramer, P.J., 1980, Drought Stress, and The Origin of Adaptations. In "Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress" (Eds Turner, N.C., Kramer, P.J.) 7-20 New York.

- Kavi Kishor, P.B., Hang, Z., Miao, G.H., Hu, C.A.A., and Verma D.P.S., 1995, Overexpression of Δ^1 -Pyrroline-5-Carboxylate Synthetase Increases Proline Production and Confers Osmotolerance in Transgenic Plants, *Plant Physiol.*, 108, 1387-1394.
- Kirchoff, B.K., Kennedy, H., 1985, Foliar, Nonstructural Nectaries in The Marantaceae, *Can. J. Bot.*, 63, 1785-1788.
- Labhilili, M., Joudrier, P., Gautier, M.F., 1995, Characterazation of Cednas Encoding *Triticum Durum* Dehydrins and Their Experession Patterns in Cultivars That Differ Drought Tolerance, *Plant Sci.*, 112, 219-230.
- Larher, F., Aziz, A., Deleu, C., Lemesle, P., Gaffar, A., Bouchand, F., and Plasman, M., 1997, Suppressment the Osmo-induced Proline Responce of Rapeseed Leaf Disc by Polyamines, *Physilogia Plantarum*, 102 (1), 139-147.
- Lewitt, J., 1980, Responses of Plants to Environmental Stresses. Water, Radiation, Salt and Other Stresses, 2, 25-228, Academic, New York.
- Ludlow, M.M., Fisher, M.J., and Wilson, J.R., 1985, Stomatal Adjustment to Water Deficits in Three Tropical Grasses and A Tropical Legume Grown in Controlled Conditions and in The Field, *Aust. J. Plant Physiol.*, 12, 131-149.
- Mader, M., Füssl, R., 1982, Role of Peroxidase in Lignification of Tobacco Cells, *Plant Physiol.*, 70, 1132-1134.
- Manderscheid, R., Jager, H.J., and Schoeneberger, M.M., 1991, Dose-Response Relationships of Ozone Effects on Foliar Levels of Antioxidants, Soluable Polyamines and Peroxidase Activity of *Pinus Taeda* (L.). Assessment of The Usefulness as Early Ozone Indicators, *Angew Botanik*, 65, 373-386.
- Massacci, A., Battistelli, A., Loreto, F., 1996, Effect of Drought Stress on Photosynthetic Characteristics, Growht and Sugar Accumulation of Field-Grown Sweet Sorghum, *Aust. J. Plant Physiol.*, 23, 331-340.
- Morgan, J.M., 1980, Osmotic Adjustment in The Spikelets and Leaves of Wheat, *J. Exp. Bot.*, 31, 655-665.
- Morgan, J.M., 1984, Osmoregulation and Water Stress in Higher Plants, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 35, 299-319.
- Mukherjee, D., Rao, K.V.M., 1993 , Alteration Patterns of Hill Activity, Peroxidase Activity and Sugars Prgeon Pea during Maturation and Senescence, *Indian J. Plant Physiol.*, 361, 13-16.
- Munns, R., 1988, Why Measure Osmotic Adjustment? *Aust. J. Plant Physiol.*, 15, 717-726.
- Oppenheimer, H.R., 1960, Adaptation To Drought: Xerophytism. In Plant Water Relationships in Arid and Semi-Arid Conditions, 105-138, UNESCO, Paris.
- O'Regan, B.P., Cress, W.A., and Staden, J., 1993, Root Growht, Water Relations, Abciscicacid and Proline Levels of Drought-Resistant and Drought Sensitive Maize Cultivars in Response to Water Stress, *S. Afr. J. Bot.*, 59, 98-104.
- O'Toole, J.C., 1979, Leaf Rolling and Transpiration, *Plant Science Letters*, 16, 111-114.

- Pelah, D., Altman, A., Shoseyov, O., 1997, Drought Tolerance: A Molecular Perspective. In: Altman, A., Ziv, M. (Ed.): In Vitro Culture and Breeding, Horticulture Biotechnology, 439-445.

Premachandra, G.S., Saneoka, H., Fujita, K., and Ogata, S., 1993, Water Stress and Potassium Fertilization in Field Grown Maize (*Zea mays L.*): Effects on Leaf Water Relations and Leaf Rolling, J. Agron. and Crop Sci., 170, 195-201.

Priebe, A., Klein, H., And Jager, H.J., 1978, Role of Polyamines in SO₂-Polluted Pea Plants Journal of Experimental Botany, 29, 1045-1050.

Pruvot, G., Cuine, S., Peltier, G., and Rey, P., 1996, Characterization of A Novel Drought Induced 34 kDa Protein Located in The Thylakoids of *Solanum tuberosum L.* Plants, Planta, 198, 471-479.

Puckridge, O.W., O'Toole, J.C., 1981, Dry Matter and Grain Production of Rice, Using A Line Source Sprinkler in Drought Studies, Field Crops Res., 3, 303-319.

Quartacci, M.F., Pinzio, C., Sgherri, C.L.M., and Navari-Izzo, F., 1995, Lipid Composition and Protein Dynamics in Thylakoids of Two Wheat Cultivars Differently Sensitive to Drought, Plant Physiol., 108, 191-197.

Quick, P., Siegl, G., Neuhaus, E., Feil, R., and Stitt, M., 1989, Shorterm Water Stress Leads to A Stimulation of Sucrose Synthesis, Leaf Conductance, Translocation and Ultrastructure, Plant Physiol., 67, 484-488.

Ross, A.I., 1959, Dinitrophenol Metod For Reducing Sugars, First Edition, The Avi. Publishing Company, Wesport.

Sankhla, N., Upadhyaya, A., and Davis, T.D., 1988, Polyamines in Plant Growth and Development. In: Hormonal Regulation of Plant Growth and Development, (Purohit, S.S., Ed.), Agro-Botanical Publishers, 4, 171-204, Bikaner, India.

Save, R., Penuelas, J., Marfa, O., and Serrano, L., 1993, Changes in Leaf Osmotic and Elastic Properties and Canopy Structure of Strawberries under Mild Water Stress, Hortscience, 28, 925-927.

Scalet, M., Federico Rand Angelini, R., 1991, Time Course of Diamine Oxidase and Peroxidase Activities, and Polyamine Changes After Mechanical Injury of Chick-Pea Seedlings, J. Plant Physiol., 137, 571-575.

Scalet, M., Federico, R., Guido, M.C., and Manes, F., 1995, Peroxidase Activity and Polyamine Changes in Response to Ozone and Simulated Acid Rain in Aleppo Pine Needles, Phytochem., 35, 417-425.

Schuller, D.J., Ban, N., Van Huystee, R.B., Mc Pherson, A., Poulas, T., 1996, The Crystal Function of Peanut Peroxidase Structure, 4, 311-321.

Singh, T.N., Paleg, L.G., and Aspinall, D., 1973, Stress Metabolism III. Variations in Response to Water Deficit in The Barley Plant, Aust. J. Biological Sci. 26, 65-76.

Slocum, R., Kaur-Sawhney, R., and Galston, A.W., 1984, The Physiology and Biochemistry of Polyamines in Plants, Arch. Biochem. Biophys., 235, 283-303.

Smith, T.A., Richards, F.J., 1962, The Biosynthesis of Putrescine in Higher Plants and Its Relation to Potassium Nutrition, Biochemical Journal, 84, 292-294.

Smith, T.A., 1984, Putrescine and Inorganic Ions, Recent Adv. Phytochem., 18, 7-54.

- Stewart, C.R., 1973, The Effect Of Wilting on Proline Metabolism in Excised Bean Leaves in The Dark, *Plant Physiol.*, 51, 508-511.
- Stewart, C.R., Boggess, S.F., Aspinall, D., and Paleg, L.G., 1977, Inhibition of Proline Oxidation by Water Stress, *Plant Physiol.*, 59, 930-932.
- Stewart, C.R., 1980, The Mechanism Of ABA-Induced Proline Accumulation in Barley Leaves, *Plant Physiol.*, 66, 230-233.
- Storey, R. And Wyn Jones, R.G., 1977, Quanternary Ammonium compounds in Plants in Relation to Salt Resistance, *Phytochem.*, 16, 447-453.
- Tal, M., Katz, A., Heiken, H., and Dehan, D., 1979, Salt Tolerance in The Wild Relative of The Cultivated Tomato: Proline Accumulation in *Lycopersicum esculantum Mill.*, *Lycopersicum peruvianum* Miller. and *Solanum penne* Cor. Treated with NaCl and Polyethylene Glycol, *New Phystol.*, 82, 349-355.
- Townley-Smith, T.F., and Hurd, E.A., 1979, Testing and Selecting for Drought Resistance in Wheat. In: Mussell, H., and Staples, R.C., Eds. *Stress Physiology in Crop Plants*, 447-464, Jonh Wiley&Sons, New York.
- Turgut, R., and Kadioğlu, A., 1998, The Effect of Drought, Temperature and Irrigation on Leaf Rolling in *Ctenanthe setosa*, *Biol. Plant.*, 41, 629-633.
- Turner, N.C., Begg, J.E., and Tonnet, M.L., 1978, Osmotic Adjustment of *Sorghum* and *Sunflower* Crops in Response to Water Deficits and Its Influence on The Water Potential at Which Stomata Close, *Aust. J. Plant Physiol.*, 5, 597-608.
- Turner, N.C., 1979, Drought Resistance and Adaptation to Water Deficits in Crop Plants. In: Mussell, H., Staples, R.C, Eds, *Stress Physiolgy in Crop Plants*, 343-372, New York.
- Turner, N.C., 1986, Crop Water Deficits: A Decade of Progress, *Adv. Agron.*, 39, 1-51.
- Turner, L.B., and Stewart, G.R., 1986, The Effect of Water Stress Upon Polyamine Levels in Barley Leaves, *Journal of Exp. Bot.*, 37, 170-177.
- Turner, L.B., and Stewart, G.R., 1988, Factors Affecting Polyamine Accumulation in Barley (*Hordeum vulgare L.*) Leaf Sections during Osmotic Stress, *J. Exp. Bot.*, 39, 311-316.
- Welinder, K.G., 1992, Superfamily of Plant, Fungal and Bacterial Peroxidases, *Curr. Opin. Struc. Biol.*, 2, 388-393.
- Van L., Pretonus, I.J., and Assay, W.J., 1973, Metod for Determination α -Amylase, Indol-3-Acetic Acid Oxidase and Ascorbic Acid Oxidation in A Crude Extract from Avocado, *Agrochemo. Physica*, 5, 29-34.
- Van Huystee, R.B., 1987, Some Molecular Aspects of Plant Peroxidases: Biosynthetic Studies, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 38, 205-219.
- Van Huystee, R.B., Esnault, R., 1992, Structure and Biosynthesis of Peroxidase from Peanut Cells, *Univ. Geneva*.
- Van Huystee, R.B., Esnault, R., 1995, Reflection on Peanut Peroxidase Regulation of Growth, *Plant Peroxidase Newslett.*, 6, 8-10.
- Van Rensburg, L., Krüger, G.H.J., and Krüger, H., 1993, Proline Accumulation as Drought Tolerance Selection Criterion: Its Relationship to Membran Integrity and

- Van Rensburg, L., Krüger, G.H.J., and Krüger, H., 1993, Proline Accumulation as Drought Tolerance Selection Criterion: Its Relationship to Membrane Integrity and Chloroplast Ultrastructure in *Nicotiana tabacum* L., J. Plant Physiol., 141, 188-194.
- Van Swaaij, A.C., Jacobsen, E., Aspinall, D., Jennings, A.C., and Jones, G.P., 1991, Acid and Glycine Betaine Accumulation in Cold-Stressed Wheat Seedlings, Phytochemistry, 30, 407-409.
- Vassey, T.L., Sharkey, T.D., 1989, Mild Water Stress of Phaseolus Vulgaris Plants Leads to Reduced Starch Synthesis and Extractable Sucrose Phosphate Synthase Activity, Plant Physiol., 89, 1066-1070.
- Yordanov, I., Velikova, V., And Tsonev, T., 2000, Plant Responses To Drought, Acclimation, And Stress Tolerance. Photosynthetica, 38 (1), 171-186.
- Young, N.D., and Galston, A.W., 1982, Putrescine and Acid Stress. Induction of Arginine Decarboxylase Activity and Putrescine Accumulation by Low pH, Plant Physiol., 71, 767-771.
- Zeybek, N., Ve Zeybek, U., 1994, Farmasötik Botanik, 2. Baskı, Ege Üniv. Eczacılık Fak. Yayınları, Bornova, İzmir.

ÖZGEÇMİŞ

07.09.1976 yılında Trabzon'da doğdu. İlk, orta ve lise öğrenimini Trabzon'da tamamladı. 1994-1995 öğretim yılında Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü'nde lisans öğrenimine başladı. 1998 yılında bu bölümde biyolog ünvanı ile mezun oldu. Aynı yıl Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Bölümü'nde Prof. Dr. Asım KADIOĞLU danışmanlığında yüksek lisans eğitimiine başladı. Ekim 1999'dan itibaren K.T.Ü. Rize Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü Botanik Anabilim dalında araştırma görevlisi olarak çalışmaktadır.



**TC. YÜKSEK ÖĞRETİM KURULU
AKademik Yasayın Merkezi**