

**KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

**OZMOTİK STRESE MARUZ BIRAKILAN MISIR FİDELERİNDE DIŞTAN
SAKKAROZ UYGULAMASININ YAPRAK KIVRILMASI ÜZERİNE ETKİSİNİN
ARAŞTIRILMASI**

YÜKSEK LİSANS TEZİ

Biyolog Cansu HACİSALİHOĞLU

HAZİRAN 2015

TRABZON



**KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

**OZMOTİK STRESE MARUZ BIRAKILAN MISIR FİDELERİNDE DIŞTAN SAKKAROZ
UYGULAMASININ YAPRAK KIVRILMASI ÜZERİNE ETKİSİNİN ARAŞTIRILMASI**

Cansu HACİSALİHOĞLU

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

Tezin Enstitüye Verildiği Tarih : 27 / 04 / 2015

Tezin Savunma Tarihi : 02 / 06 / 2015

Tez Danışmanı : Doç. Dr. Rabiye TERZİ

Trabzon 2015

**KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

**Biyoloji Anabilim Dalında
Cansu HACISALİHOĞLU Tarafından Hazırlanan**

**OZMOTİK STRESE MARUZ BIRAKILAN MISIR FİDELERİNDE DIŞTAN SAKKAROZ
UYGULAMASININ YAPRAK KIVRILMASI ÜZERİNE ETKİSİNİN ARAŞTIRILMASI**

**başlıklı bu çalışma, Enstitü Yönetim Kurulunun 28 / 04 / 2015 gün ve 1600 sayılı
kararıyla oluşturulan jüri tarafından yapılan sınavda
YÜKSEK LİSANS TEZİ
olarak kabul edilmiştir.**

Jüri Üyeleri

Başkan : Prof. Dr. Asım KADIOĞLU

Üye : Doç. Dr. Rabiye TERZİ

Üye : Doç. Dr. Nuran DURMUŞ

A. Kadioğlu

R. Terzi

N. Durmuş

Prof. Dr. Sadettin KORKMAZ

Enstitü Müdürü

ÖNSÖZ

"Ozmotik Strese Maruz Bırakılan Mısır Fidelerinde Dıştan Sakkaroz Uygulamasının Yaprak Kıvrılması Üzerine Etkisinin Araştırılması" adlı bu çalışma, Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalı'nda "Yüksek Lisans Tezi" olarak araştırılmıştır.

Yüksek lisans tez danışmanlığımı üstlenerek, gerek konu seçimi gerekse çalışmanın planlanması ve değerlendirilmesinde her türlü yardımını gördüğüm sayın danışman hocam Doç. Dr. Rabiye TERZİ'ye teşekkür ederim.

Çalışmayı yapabilmem için her türlü laboratuvar imkanlarını kullanmamı sağlayan sayın hocam Prof. Dr. Asım KADIOĞLU'na, tez yazma sürecinde hiçbir zaman yardımını esirgemeyen sayın Doç. Dr. Neslihan SARUHAN'a ayrıca jürimde yer alan sayın Doç. Dr. Nuran DURMUŞ'a, çalışmalarım sırasında metot öğrenmemde yardımcı olan sayın Doç. Dr. Aykut SAĞLAM'a, Arş. Gör. Mehmet DEMİRALAY'a ve Arş. Gör. Fuat YETİŞSİN'e, poliamin çalışmalarında bütün laboratuvar imkanlarını bize sunan Eczacılık Fakültesi'nden Doç. Dr. Ahmet YAŞAR ve yüksek lisans öğrencisi Zeynep ŞAHİNBAŞ'a, tez yazımım sırasında her konuda yardımını aldığım değerli hocam Mustafa CÜCE'ye, çalışmalarım sırasında her zaman yanımda olan değerli arkadaşım Asiye SEZGİN'e, manevi desteğini hep yanımda hissettiğim ve beni bu yolda her zaman cesaretlendiren kıymetli nişanlım Celil ALTUNTAŞ'a, aldığım kararlarda arkamda her daim yanımda olan sevgili aileme ve tüm bölüm arkadaşlarıma sonsuz hoşgörülerinden dolayı teşekkür ederim.

Bu çalışma TÜBİTAK tarafından 111T511 no'lu proje ile desteklenmiştir.

Cansu HACISALİHOĞLU
Trabzon 2015

TEZ ETİK BEYANNAMESİ

Yüksek Lisans Tezi olarak sunduğum "Ozmotik Strese Maruz Bırakılan Mısır Fidelerinde Dıştan Sakkaroz Uygulamasının Yaprak Kıvrılması Üzerine Etkisinin Araştırılması" başlıklı bu çalışmayı baştan sona kadar danışmanım Doç. Dr. Rabiye TERZİ' nin sorumluluğunda tamamladığımı, verileri/örnekleri kendim topladığımı, deneyleri/analizleri ilgili laboratuvarlarda yaptığımı, başka kaynaklardan aldığım bilgileri metinde ve kaynakçada eksiksiz olarak gösterdiğimi, çalışma sürecinde bilimsel araştırma ve etik kurallara uygun olarak davrandığımı ve aksinin ortaya çıkması durumunda her türlü yasal sonucu kabul ettiğimi beyan ederim. 02/06/2015

Cansu HACISALİHOĞLU

İÇİNDEKİLER

	<u>Sayfa No</u>
ÖNSÖZ	III
TEZ ETİK BEYANNAMESİ.....	IV
İÇİNDEKİLER.....	V
ÖZET	VII
SUMMARY	VIII
ŞEKİLLER DİZİNİ	IX
TABLolar DİZİNİ.....	X
SEMBOLLER DİZİNİ	XI
1. GENEL BİLGİLER.....	1
1.1. Giriş.....	1
1.2. Stres ve Stres Çeşitleri.....	3
1.3. Kuraklık ve Kuraklık Stresi.....	5
1.4. Ozmotik Stres	7
1.5. Yaprak Kıvrılması	7
1.6. Ozmolitler.....	8
1.6.1. Prolin	9
1.6.2. Poliaminler	10
1.6.3. Glisin-Betain	11
1.6.4. Şekerler.....	11
1.6.4.1. Şeker Sinyal İletimi	14
1.6.4.2. Sakkaroz	17
1.7. Absisik Asit	19
1.8. Hidrojen Peroksit (H ₂ O ₂)	21
1.9. Lipid Peroksidasyonu	21
1.10. Mısır Hakkında Genel Bilgiler	22
2. YAPILAN ÇALIŞMALAR	23
2.1. Bitkilerin Büyütülmesi	23
2.2. Ozmotik Stres Altında Dıştan Uygulanan Sakkaroz ve Sakkaroz Sentez İnhibitörü DL-Dithiothreitol (DTT)'ün Yaprak Kıvrılma Derecesine Göre Etkin Konsantrasyon Belirlemeleri	23

2.3.	Analiz Ölçümler.	24
2.3.1.	Yaprak Kıvrılma Derecesi ve Süresinin Ölçülmesi	24
2.3.2.	Yaprak Su Potansiyeli Ölçümü	24
2.3.3.	Prolin Tayini	24
2.3.4.	Poliamin Tayini	25
2.3.5.	Toplam Şeker Tayini	25
2.3.6.	Stoma İletkenliği Ölçümü	26
2.3.7.	İçsel ABA Tayini.....	26
2.3.8.	Hidrojen Peroksit (H ₂ O ₂) Tayini	26
2.3.9.	Lipid Peroksidasyonu	26
2.4.	İstatistik Analizler	27
3.	BULGULAR	28
3.1.	Dıştan Uygulanan Farklı Sakkaroz ve DTT Muamelelerinin Ozmotik Stres Altında Yaprak Kıvrılma Derecesi Üzerine Etkisi	28
3.1.1.	Etkin Sakkaroz ve DTT Muamelelerinin Ozmotik Stres Altında Yaprak Kıvrılma Derecesi ve Süresi Üzerine Etkisi.....	29
3.2.	Su Potansiyeli	30
3.3.	Prolin İçeriği.....	31
3.4.	Poliamin İçeriği	32
3.5.	Toplam Çözünebilir Şeker İçeriği	33
3.6.	Stoma İletkenliği	34
3.7.	Absisik Asit İçeriği.....	35
3.8.	Hidrojen Peroksit İçeriği	36
3.9.	Lipid Peroksidasyonu	37
4.	SONUÇLAR	39
5.	TARTIŞMA.....	40
6.	ÖNERİLER	45
7.	KAYNAKLAR.....	47

ÖZGEÇMİŞ

Yüksek Lisans

ÖZET

OZMOTİK STRESE MARUZ BIRAKILAN MISIR FİDELERİNDE DIŞTAN
SAKKAROZ UYGULAMASININ YAPRAK KIVRILMASI ÜZERİNE ETKİSİNİN
ARAŞTIRILMASI

Cansu HACISALIHOĞLU

Karadeniz Teknik Üniversitesi
Fen Bilimleri Enstitüsü
Biyoloji Anabilim Dalı
Danışman: Doç. Dr. Rabiye TERZİ
2015, 63 Sayfa

Bu çalışma ozmotik strese maruz bırakılan mısır fidelerinde (Akpınar) sakkaroz uygulamasının yaprak kıvrılması üzerine etkisini aydınlatmak amacıyla tasarlandı. Kuraklık stresi altındaki fidelere dıştan sakkaroz muamelesi (0,1 mM) ile yaprak kıvrılma derecesi, su potansiyeli, prolin, poliamin ve toplam çözünebilir şeker içeriği, stoma iletkenliği (gs), absisik asit (ABA) içeriği, hidrojen peroksit (H_2O_2) ve lipid peroksidasyonu değişimleri belirlendi. Yapılan ölçüm ve analizler sonucunda, stres koşullarında, dıştan uygulanan sakkarozun bitki su durumunu ve membran hasarını (MDA) iyileştirdiği, içsel H_2O_2 miktarını azalttığı, ABA içeriği, stoma iletkenliği ve ozmolitlerin (prolin, poliamin ve çözünebilir şeker) içsel değerlerini arttırdığı belirlendi. Öte yandan, inhibitör uygulamasının su potansiyeli, stoma iletkenliği, ABA içeriğini ve ozmolit seviyelerini azalttığı, H_2O_2 içeriğini artırdığı görüldü. Elde edilen bulgulara göre, kuraklık stresi altında dıştan uygulanan 0,1mM sakkarozun yaprak su durumunu koruyarak ozmolit birikimini uyardığı, ABA içeriğini arttırdığı, içsel H_2O_2 seviyesini ve lipid peroksidasyonunu azaltarak yaprak kıvrılmasını geciktirdiği sonucuna varıldı.

Anahtar Kelimeler: Kuraklık stresi, Mısır, Sakkaroz, Sakkaroz sentez inhibitörü (DTT) , Ozmolit.

Master Thesis

SUMMARY

INVESTIGATION OF EXOGENOUS SUCROSE APPLICATION EFFECT ON LEAF
ROLING EXPOSED TO OSMOTIC STRESS IN MAIZE SEEDLINGS

Cansu HACISALIHOĞLU

Karadeniz Technical University
The Graduate of Natural and Applied Sciences
Biology Graduate Program
Supervisor: Assoc. Prof. Dr. Rabiye TERZİ
2015, 63 Pages

This thesis was designed to clarify the effect on leaf roling application of sucrose in maize seedlings (Akpınar). Degree of leaf roling, water potential, proline, polyamine and total soluble sugar content, stomatal conductance (gs), abscisic acid (ABA), hydrogen peroxide (H_2O_2) and lipid peroxidation changes were determined with exogenous sucrose treatment (0,1 mM) to seedling under drought treatment. After all performed measurements and analysis of results, it has been determined that the exogenous sucrose treatment improved the plant water condition and membrane damage (MDA), to reduce the amount of endogenous H_2O_2 , increase the ABA content, stomatal conductance and intrinsic value of osmolytes (proline, polyamine and soluble sugars). On the other hand, while the inhibitory application reduced the water potential, stomatal value, the ABA contents and the osmolyte level, it increased the H_2O_2 content. As a consequence of these results, we can say that under drought stress is applied externally to 0,1 mM sucrose preserving the leaf water status stimulate the osmolyte accumulation, increase the ABA content, and delay leaf curl degree by reducing the endogenous levels of H_2O_2 and lipid peroxidation.

Key Words: Drought stress, Maize, Sucrose, Osmolyte, Sucrose synthase inhibitor (DTT).

ŞEKİLLER DİZİNİ

	<u>Sayfa No</u>
Şekil 1. Başlıca çevresel stres tipleri	4
Şekil 2. Bitkilerde prolinin çok yönlü fonksiyonları	10
Şekil 3. Bitkilerde metabolizmasında şekerlerin merkezi rolü.....	13
Şekil 4. Bitkilerde şeker algılayıcıları	16
Şekil 5. Sakkarozun yapısı.....	17
Şekil 6. Sakkaroz sentezi	18
Şekil 7. Stres koşullarında ABA-bağımlı ve ABA-bağımsız yollarda gen ifadesinin düzenlenmesi	20
Şekil 8. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında su potansiyeli üzerine etkisi	31
Şekil 9. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında prolin içeriği üzerine etkisi.....	32
Şekil 10. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında poliamin içeriği üzerine etkisi.....	33
Şekil 11. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında toplam çözünebilir şeker miktarı üzerine etkisi.....	34
Şekil 12. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında stoma iletkenliği üzerine etkisi	35
Şekil 13. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında ABA içeriği üzerine etkisi.....	36
Şekil 14. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında hidrojen peroksit içeriği üzerine etkisi	37
Şekil 15. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında lipid peroksidasyonu üzerine etkisi.....	38

TABLolar DİZİNİ

	<u>Sayfa No</u>
Tablo 1. Dıştan uygulanan farklı sakkaroz muamelelerinin ozmotik stres altında yaprak kıvrılma derecesi üzerine etkisi	28
Tablo 2. DTT konsantrasyonlarının ozmotik stres altında yaprak kıvrılma derecesi üzerine etkisi.....	29
Tablo 3. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres altında yaprak kıvrılma derecesi ve süresi üzerine etkisi	30

KISALTMALAR DİZİNİ

ABA	: Absisik asit
ADC	: Arginin dekarboksilaz
bZIP	: Basic Leucine Zipper Factor
DTT	: DL-Dithiothreitol
G5SA	: Glutamil-5-semialdehit
Glc	: Glukoz
H ₂ O ₂	: Hidrojen Peroksit
HXK1	: Hekzokinaz1
KA	: Kuru ağırlık
MDA	: Malondialdehit
ODC	: Ornitin dekarboksilaz
P5CS	: Δ^1 -pirolin-5-karboksilat sentaz
PA	: Poliamin
PEG	: Polietilen glikol
ROT	: Reaktif oksijen türleri
SAMDC	: S- adenzil metionin dekarboksilaz
SPP	: Sukroz fosfat fosfataz
SPS	: Sukroz fosfat sentaz
Suc	: Sakkaroz
SUSY	: Sukroz sentaz
T6P	: Trehaloz 6-fosfat
TCA	: Trikloro asetik asit

1. GENEL BİLGİLER

1.1. Giriş

Bitkiler, çeşitli abiyotik (yüksek tuz ve kuraklık) ve biyotik (patojen enfeksiyonu) stresler tarafından sürekli tehdit altındadır (Li vd., 2014). Dünyada bitki üretimi ve ekili alanların büyük bir kısmı kuraklık, sıcak, soğuk, donma ve toprak tuzluluğunu içeren abiyotik streslerden dolayı kısıtlanmaktadır (Shahbaz ve Ashraf, 2013). Bütün bu streslerle birlikte gıda ve biyomas üretimi ciddi bir şekilde sınırlanabilir. Değişen dünyamızda, özellikle gelişmekte olan ülkelerde artan gıda talebini karşılamak için kurak ve tuzlu topraklarda tarım sistemlerini genişletmek önemlidir (Shinozaki ve Yamaguchi-Shinozaki, 1999; Huang vd., 2012; Koyoro vd., 2012; Krasensky ve Jonak, 2012).

Abiyotik stresler arasında kuraklık stresi, özellikle besin alınımı ve fotosentez gibi bitkideki metabolik süreçler üzerine zararlı etkilere neden olan, ekin üretimini sınırlayan önemli bir faktördür (Pinheiro ve Chaves, 2011). Kuraklık, özellikle ekinlerin üreme döneminde dane veriminde önemli verim azalmasına neden olan çevresel streslerden biridir. Orta ve aşırı kuraklık stresi koşullarında bile hasat olmadan dane veriminde yaklaşık %30-40 düşüş olduğu belgelenmiştir (Fu vd., 2011).

Bitkilerin abiyotik ve biyotik streslerde hayatlarını devam ettirebilmek için geliştirdikleri sakınma mekanizmalarından birisi yaprakların rulo şeklindeki kıvrılma cevabıdır (Bidwell, 1974; Kadıoğlu ve Terzi, 2007). Bu mekanizmaya sahip olan bitkiler uzun süre canlılıklarını devam ettirebilir ve kuraklıktan en az hasarla çıkabilirler (Heckathorn ve Delucia, 1991). Yaprak kıvrılma mekanizmasına sahip olan çeltik, buğday gibi ekonomik öneme sahip bitkilerin de içinde bulunduğu bir çok bitkide bazı çalışmalar yapılmış ve yaprak kıvrılması ile strese tolerans arasındaki ilişki araştırılmıştır (Jones, 1979; Heckathorn ve Delucia, 1991; Ekanayake vd., 1993).

Kuraklık stresi koşullarında yaprak kıvrılması gibi morfolojik değişimlerin yanı sıra bazı fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler değişimler de meydana gelmektedir. Örneğin, su eksikliği sırasında stomatal kapanma, terleme ve fotosentetik oranlarda azalma gibi fizyolojik mekanizmalara (Martinez-Ballesta vd., 2004; Krouma, 2010) ilave olarak protein yıkımı ve diğer azotlu bileşiklerin proteoliz sürecinde oluşan organik maddelerin birikimi ile karakterize edilen ozmotik ayarlama gibi (Ezzine ve Ghorbel, 2006)

biyokimyasal olaylar gerçekleşmektedir. Yukarıda belirtilen olaylar hücresele seviyede sinyal iletimi hareketine geçirilerek gerçekleştirilen stres cevaplarıdır. Sinyalle ilgili cevaplar stres-cevap genlerinin kontrolünü yapan transkripsiyon faktörleri ve bitki büyüme hormonları, şeker, poliamin ve prolin gibi düzenleyici moleküllerle sağlanır (Kavi Kishor vd., 2005; Liu vd., 2007).

Kuraklık, yüksek tuz gibi ozmotik stres şartları altında, stresten sorumlu çok sayıda gen ekspresyonu uyarılır ve bitki stres sinyalinde anahtar hormon olan ABA biriktirilir (Bartels ve Sunkar, 2005; Finkelstein, 2013). ABA bitkilerde birçok stres ilişkili genin ekspresyonunu ve metabolik değişimleri uyarır (Chen vd., 2005). Su eksikliğine maruz kalan bitkilerde stres ilk olarak kökler tarafından hissedilir ve burada üretilen ABA, bitkilerin su kaybını önlemek için yapraklara taşınarak stomaların kapanmasını düzenler (Sauter vd., 2001; Xiong vd., 2002). Bunların dışında, ABA antioksidan sistemi uyararak, çeşitli ozmoprotektan moleküllerin birikimine neden olarak reaktif oksijen türlerinin uzaklaştırılmasına yardımcı olur (Lu vd., 2009; Özfıdan vd., 2013).

Bitkilerin çeşitli stres koşullarında ozmolit olarak çözünebilir şeker ile poliamin, prolin ve glisin betain gibi aminleri biriktirdikleri de bildirilmiştir (Seki vd., 2007). Çözünebilir şekerlerden özellikle sakkaroz, glukoz ve fruktoz bitki yapı ve metabolizmasında hücresele ve organ seviyesinde merkezi bir rol oynarlar. Çeşitli stres cevaplarına karışan şekerler, spesifik veya hormonlarla ilişkili olarak sinyal iletimini uyarır ve gen ifadesinin modifikasyonuna neden olurlar (Couee vd., 2006).

Bazı streslerin serbest ve bağılı poliaminlerin birikimine yol açtığı ve bu artışın bitkinin strese bir cevabı olarak algılanabileceği vurgulanmıştır (Bouchereau vd., 1999). Daha fazla poliamin üretilmesi sonucunda poliaminlerin nispeten daha serbest anyonik moleküllerle (DNA, RNA, proteinler ve membran lipidleri) ilişkiye girdikleri ve böylece stres koşullarında membran sistemlerini denatürasyondan korudukları kaydedilmiştir (Kramer ve Wang, 1989; Singh vd., 2002).

Yukarıda ifade edildiği gibi strese maruz kalan bitkilerde yaygın olarak bulunan ozmolitlerden birisi de prolin dir. Yapılan çalışmalarda, genetik yapısı değiştirilmiş bitkilerde prolinin aşırı üretiminin sağlanması ile kuraklık stresine ve tuzluluğa tolerans sağlandığı bulunmuştur (Yoshiba vd., 1997; Kavi Kishor vd., 2005; Verbruggen ve Hermans, 2008). Prolinin abiyotik stres koşullarında birikimi, bitki türüne ve maruz kalınan stresin şiddeti ve süresine bağılı olarak değişmektedir (Delauney ve Verma, 1993; Bohnert ve Jensen, 1996). Prolinin ozmotik stres koşullarında subseleler yapılarını,

membranların ve proteinlerin stabilizasyonunu sağladığı, reaktif oksijen türlerini parçalayarak hücrel fonksiyonları muhafaza ettiği, ozmotik ayarlama ve sitozol pH' sını düzenleme gibi fonksiyonlarının olduğu kaydedilmiştir (Vanrensburg vd., 1993; Bohnert ve Shen, 1999; Seki vd., 2007).

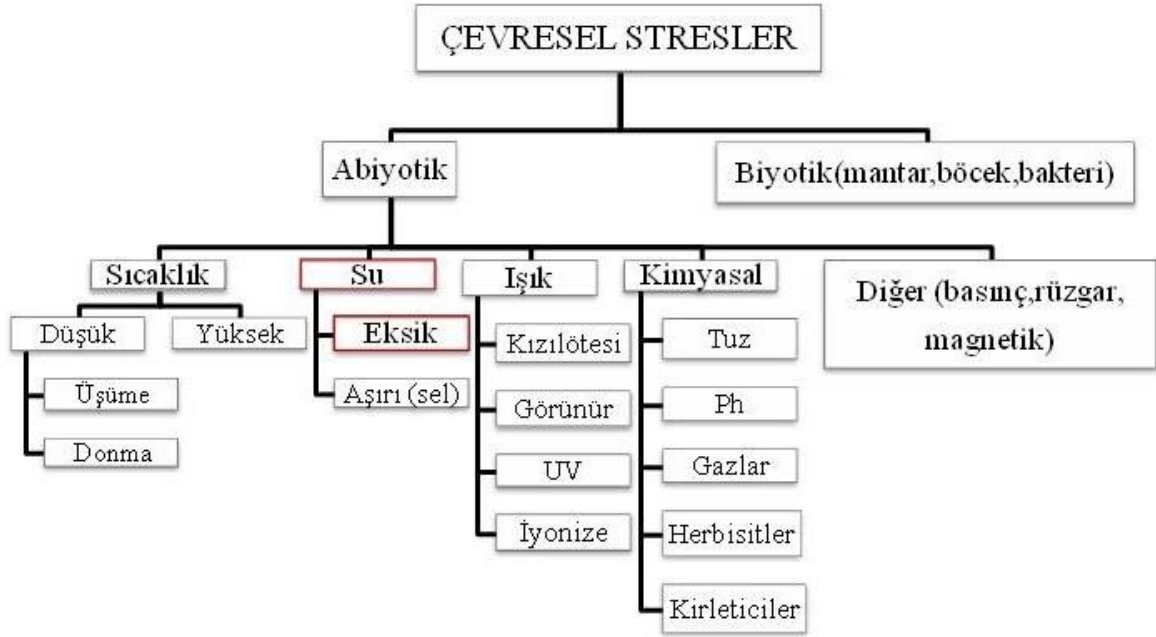
Mevcut çalışmada kuraklık stresine maruz bırakılan mısır fidelerinde dıştan sakkaroz uygulamasının yaprak kıvrılmasını geciktirdiği tarafımızdan belirlenmiştir. Bu çalışmayla sakkarozun hangi içsel olayları etkileyerek yaprak kıvrılmasını geciktirdiğini açığa çıkarmak amaçlanmıştır. Bu nedenle mısır fidelerinde, bazı sinyal ara bileşiklerinin (şekerler, prolin ve poliamin) seviyelerindeki değişimler ile su potansiyeli, stomatal iletkenlik, içsel ABA, H₂O₂ içeriği ve membran hasarı belirlenmiştir. Dıştan bitkilere sakkaroz, prolin veya spermidin gibi ozmolit uygulamalarının bitkilerin abiyotik stres toleransını artırdığı çeşitli çalışmalarla rapor edilmiştir (Ali vd., 2007; Zhao ve Yang, 2008; Ramel vd., 2009; Moustakas vd., 2011; Yang vd., 2011; Slathia vd., 2012; Ali vd., 2013). Cao vd., (2014)' nun yaptığı bir çalışmada dıştan bitkilere sakkaroz uygulamasının abiyotik stres toleransını arttırdığı yapılan çalışmada rapor edilmiştir. Saruhan vd., (2012), mısır çeşitlerinde salisilik asit ön muamelesinin kuraklık toleransını tetiklediğini ve antioksidan sistemi uyararak yaprak kıvrılmasını geciktirdiğini bulmuşlardır. Fakat, ozmotik stres altında dıştan sakkaroz uygulamasının yaprak kıvrılması üzerine nasıl etki ettiği ile ilgili herhangi bir literatüre rastlanmamıştır. Bu nedenle mevcut tez çalışması bu yönüyle özgündür.

1.2. Stres ve Stres Çeşitleri

Canlılarda normal sistemin fonksiyonlarını inhibe etme eğiliminde olan olumsuz etkiler ya da kuvvetler stres olarak tanımlanmaktadır (Kadıoğlu, 2011). Stres terimi aynı zamanda fiziksel olarak bir nesne üzerine birim alan başına uygulanan mekanik kuvvet olarak tanımlanır. Uygulanan strese yanıt olarak, nesne zorlama olarak bilinen boyutta bir değişime maruz kalır (Mahajan ve Tuteja, 2005).

Bitkilerin maruz kaldığı başlıca stres faktörleri, biyotik ve abiyotik olmak üzere iki kısma ayrılabilir. Bitkilerin maruz kaldığı başlıca abiyotik stres faktörleri; soğuk, sıcaklık, kuraklık, tuzluluk, su fazlalığı, radyasyon, çeşitli kimyasallar, oksidatif stres, rüzgâr ve besin yetersizliğinden oluşur. Biyotik faktörler ise virüs bakteri ve fungusları içeren

patojenler, böcekler ve herbivorları içine alır (Yılmaz vd., 2011); (Şekil 1). Abiyotik 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 (Kadıoğlu, 2011).



Şekil 1. Başlıca çevresel stres tipleri (Yılmaz vd., 2011)

Strese dayanıklılık sakınma ve tolerans olmak üzere ikiye ayrılır (Levitt, 1972). Sakınma, bitkiye dıştan uygulanan olumsuz bir faktörün etkisini stres oluşturmadan önleme yeteneğidir (Street ve Opik, 1984). Çoğu bitkilerde çeşitli kuraklık sakınma mekanizmaları gelişmiştir. Örneğin, kserofit bitkilerde su kaybını azaltan yaprak kıvrılması, yüzey tüyleri, alt durumlu stoma ve benzer mekanizmalar bulunur. Benzer şekilde kaktüs bitkisi su stresi esnasında hücre içindeki su miktarını koruyarak kuraklıktan sakınabilir (Bidwell, 1974). Eğer bir bitki stres sonucu oluşan hasarları azaltabilme veya hiç hasar oluşturmama özelliğinde ise bu durum tolerans olarak adlandırılır. Diğer bir deyişle tolerans dıştan uygulanan bir strese canlının dayanabilme yeteneğidir (Street ve Opik, 1984). Örneğin kuraklık toleransına sahip bitkiler protoplazma su kaybettiği zaman protoplazması yeniden su alana kadar hayatsal faaliyetlerine devam edebilirler (Hopkins, 1995).

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 koşullardan kaynaklanan streslere dayanabilen ya da bu stresleri tolere edebilen bitkiler yetiştirmeye ihtiyaç vardır. Daha dayanıklı ve toleranslı bitkiler yetiştirmek için strese dayanıklılık ve tolerans mekanizmalarının bilinmesi gerekir (Bidwell, 1974).

1.3. Kuraklık ve Kuraklık Stresi

Kuraklık genel anlamda meteorolojik bir olgu olup, toprağın su içeriği ile bitki gelişiminde gözle görülür azalmaya neden olacak kadar uzun süren yağışsız dönem için kullanılan bir terimdir. Yağışsız dönemin kuraklık oluşturması; toprağın su tutma kapasitesi ve bitkiler tarafından gerçekleştirilen buharlaşma veya transpirasyon hızına bağlı olarak gerçekleşmektedir (Jones, 1992).

Dünya üzerindeki kullanılabilir alanlar stres faktörlerine göre sınıflandırıldığında doğal bir stres faktörü olan kuraklık stresi % 26'lık payıyla en büyük dilimi içermektedir. Kuraklık stresini %20 ile mineral stresi ve % 15 ile soğuk ve don stresi takip etmektedir. Bunların dışında kalan tüm stresler %29'luk bir pay alırken, yalnızca %10'luk bir alan herhangi bir stres faktörüne maruz kalmamaktadır (Blum, 1986). Bu durumda kuraklık stresi büyümeyi ve verimi etkileyen en yaygın çevresel streslerden biri olup bitkilerde birçok fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler cevabı oluşturmaktadır. Buna bağlı olarak bitkiler, sınırlı çevresel koşullara adapte olmayı sağlayacak bazı tolerans mekanizmaları geliştirirler (Arora ve Mohan, 2002). Kramer' e (1980) göre bu mekanizmalar kuraklıktan sakınma ve kuraklığa tolerans gösterme olmak üzere iki ana başlık altında incelenebilir. Çoğu bitkide çeşitli kuraklık sakınma mekanizmaları gelişmiştir. Stresten sakınma mekanizmalarından ilki çöl bitkilerinde görülür. Örneğin, çölde kısa ömürlü olan bitkiler yeterli yağmur periyodu sırasında büyür ve çoğalırlar. Kuraklık periyodunda ise dormant tohumlar meydana getirirler. Diğer bir kaçınma mekanizması sukkulent bitkilerde görülür. Bu bitkiler kuraklığa karşı sukkulent dokularında su depolayarak su kaybını en az oranda tutarlar ve böylece uzun bir süre canlılıklarını sürdürebilirler (Salisbury ve Ross, 1992). Örneğin herdem yeşil çöl bitkileri kuraklık periyodu boyunca dokularındaki turgoru devam

ettirebilmek için suda çözünebilir maddeleri biriktirerek kuraklıktan kaçınırlar (Mundree vd., 2002). Diğer taraftan, bitkisel organlar arasında stresten en çok etkilenen organlardan birisi yapraklar olup, özel çevre koşullarına adapte olmak için bir takım metamorfozlar geçirirler. Örneğin, kurak ortam bitkileri ışık etkisinden korunmak ve suyu iyi bir şekilde absorbe etmek için yaprak yüzeyinde tüy, kütikula ve stoma modifikasyonları gibi özel yapılar geliştirirler.

Stresten kaçınan bitkiler yalnızca orta şiddetteki kuraklık stresi durumunda hayatta kalırken strese toleranslı bitkilerde ise çok daha şiddetli kuraklık stresi durumunda hayatta kalabilirler. Kuraklığa toleranslı bitkiler dehidrasyonu erteleyenler ve dehidrasyona tolerans gösterenler olmak üzere iki gruba ayrılırlar (Kramer, 1980). Dehidrasyonun ertelenmesi transpirasyonu azaltan veya su absorpsiyonunu artıran mekanizmalar ile sağlanır. Böylece bitkinin zarar oluşturacak derecede düşük su potansiyeline ulaşması önlenir. Dehidrasyon toleransı ise hücreler su hasarına maruz bırakıldıktan sonra, bitkinin canlılığını devam ettiren mekanizmaları kapsar. Su hasarı artarsa hücreler turgor durumlarını kaybederler ve böylece hücrelerin büyümesi sınırlandırılır. Ayrıca, hücreler içsel ozmotik potansiyellerini ayarlayarak da hücre büyüme ve gelişmesini düzenlerler (Hasegawa vd., 1984).

Kuraklık stresine karşı tolerans mekanizmalarından biri de ozmotik ayarlamadır (Kramer, 1980). Kuraklık stresinin bir sonucu olarak bitkiler, ozmolitler olarak bilinen ve turgorun devamını sağlayan maddeleri biriktirirler. Ozmotik ayarlama, kuraklık sonucu turgor özelliğini kaybeden bitki hücrelerinin, sakınma mekanizmalarının yokluğunda turgoru yeniden kazanmaları ve büyümeyi devam ettirebilmeleri için başvurdukları bir yoldur (Handa vd., 1983). Ozmotik ayarlama için en önemli kaynağı indirgen şekerler sağlar (Hasegawa vd., 1984). Bunun yanında prolin, betainler, trehaloz, K^+ , fruktanlarda, ozmotik ayarlama sağlamak için bitkiler tarafından sentezlenirler (Smirnoff, 1998). Yapılan araştırmalar, ozmotik ayarlamının bitkinin türüne, yaşına, stresin derecesine, çevresel şartlara ve strese maruz kalan bölgeye bağlı olduğunu göstermektedir (Ackerson vd., 1980). Ozmotik ayarlama, stoma açıklığının korunmasına (Ackerson vd., 1980; Ludlow vd., 1985) ve fotosentezin devam etmesine (Ackerson vd., 1980) katkı sağlar.

1.4. Ozmotik Stres

Ozmotik stres kuraklık, tuzluluk, soğuk stresinin neden olduğu en önemli abiyotik faktörlerden biridir. Genel olarak ozmotik stres bitkilerin büyümesi, gelişimi ve verimini değiştiren morfolojik, fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler değişimlere neden olur ve bitkilerinin büyüme ve verimini sınırlandırır. Kuraklık, tuzluluk ve soğuk stresinin uyardığı oksidatif stres genellikle birbiriyle bağlantılıdır ve bu koşullar tek başına veya kombine olarak çeşitli hücrel hasarları uyarır. Bitkilerde ozmotik stresi uyaran böyle stresler karmaşık bir yapıdadır. Ozmotik stresin en önemli cevaplarından biri ABA birikimidir. ABA ozmotik stres cevaplarını uyarır. Ozmotik stres sinyalleri ABA bağımlı ve ABA bağımsız yolla gerçekleşir (Upadhyaya vd., 2013).

Ozmotik stres ayrıca oksidatif hasara da neden olur ve bitki hücrelerinde reaktif oksijen türlerinin (ROT) oluşmasını başlatır. Bununla beraber, bitkiler antioksidan enzimlerin aktivasyonu ve çözünebilir bileşiklerin birikimi gibi ROT'ları etkili bir şekilde temizleyerek oksidatif hasarı azaltan mekanizmalara sahiptirler. Eğer ROT üretimi bitkinin temizleyebileceği seviyeyi aşarsa, istenmeyen reaksiyonlar sonucunda tipik belirti olarak ozmotik duyarlılık kaybı, solma ve nekroz meydana gelir. Bu nedenle ROT üretimi ve temizlenmesi arasındaki denge, bitkilerin normal büyüme ve metabolizmasının sürmesi ve bitkilerde ozmotik stres toleransının gerçekleşmesi için gereklidir (Upadhyaya vd., 2013).

1.5. Yaprak Kıvrılması

Yaprak kıvrılması, kuraklık ve yüksek sıcaklık gibi abiyotik stresler ve böcek, fungus gibi biyotik streslerden meydana gelir. Abiyotik ve biyotik stres altında yaprak kıvrılması, bitkilerde genellikle su kaybıyla sonuçlanır. Yaprak kıvrılması çeltik, mısır, buğday ve darı gibi birçok bitkide gözlenen, bitkilerin su eksikliğine karşı tipik bir cevap olarak meydana gelen stres sakınma mekanizmalarından birisidir. Bu olay tuz, sıcaklık, ağır metal ve UV radyasyonu gibi abiyotik stres faktörlerin yanı sıra bakteri, virüs, mantar ve herbivorların neden olduğu su kaybının sonucunda gerçekleşir (Kadıoğlu vd. 2011). Yaprak kıvrılmasının çeltik ve buğdayda yaprak su durumunun görsel bir işareti olduğu bildirilmiştir. Ayrıca mısır fidelerinde yaprak kıvrılmasının yaprak su potansiyeli ile (Fernandez ve Castrillo, 1999), çeltikte ise yaprak ozmotik potansiyeli ve yaprak sıcaklığı ile ilişkili olduğu bilinmektedir (Ekanayake vd, 1993).

Yaprak kıvrılması özellikle çimlerde yaprak üst epidermisindeki orta damar boyunca yer alan bulliform hücrelerinin (Oppenheimer, 1960) veya *Ctenanthe setosa*'da olduğu gibi yaprağın üst epidermisinin altında yer alan hipodermis hücrelerinin turgor özelliğini kaybetmesi sonucu meydana gelir (Terzi ve Kadioğlu, 2007). Bu hücreler, yaprak kıvrılması ve açılmasını kontrol etmek için su ile dolarlar. Kuraklık stresi esnasında ise bu hücreler büzülür ve bunun sonucunda yapraklar kıvrılmaya başlar (Oppenheimer, 1960).

Kurak ortamdaki bir bitki yaprağını kıvrırmak suretiyle kendisine iki şekilde yarar sağlayabilir. Birincisi, yaprak yüzeyine düşen yüksek dozda güneş ışığından kaynaklanan yaprak sıcaklığındaki artışın oluşturacağı hasarlar, güneş ışınlarına maruz kalan yaprak alanı azaltılarak en aza indirilebilir (Begg, 1980). İkincisi, yaprak kıvrılması ile hem transpirasyon azaltılır hem de yaprağın iç yüzeyinde kalan bölgede daha fazla nem ve böylece strese karşı direnç oluşur. Bu sayede yok denecek kadar az olan su, bitki tarafından etkili bir şekilde kullanılır (Matthews vd., 1990).

Yaprak kıvrılması bitkinin su kaybını azaltarak senesensin gecikmesine etki etmesi bakımından da önemlidir (Richards vd., 2002). Su stresi sırasında yaprak senesensi yerine yaprak kıvrılmasının başlaması bitkinin fotosentezi iyileştirmesine veya azami olarak artırmasına olanak sağlar (Knap, 1985). Kıvrılma sırasında fosfoenol pirüvat karboksilaz ve ribuloz 1,5 bifosfat karboksilaz gibi fotosentetik enzimlerle bazı antioksidan enzimlerin aktiviteleri ve ozmolitlerin seviyelerinde değişim meydana gelir. Ayrıca *Ctenanthe setosa* gibi bazı bitkilerin yaprak kıvrılması sırasında ozmotik ayarlama sağlamak için çözünebilir şeker, prolin ve poliamin içeriğini artırdığı kaydedilmiştir. Bu nedenle poliamin gibi ozmolitlerin yaprak kıvrılması sürecinde önemli bir rolü olduğu ileri sürülmüştür (Terzi ve Kadioğlu, 2007). Dıştan uygulanan poliaminlerin de yaprak kıvrılmasını geciktirdiği rapor edilmiştir (Kadioğlu vd., 2002).

1.6. Ozmolitler

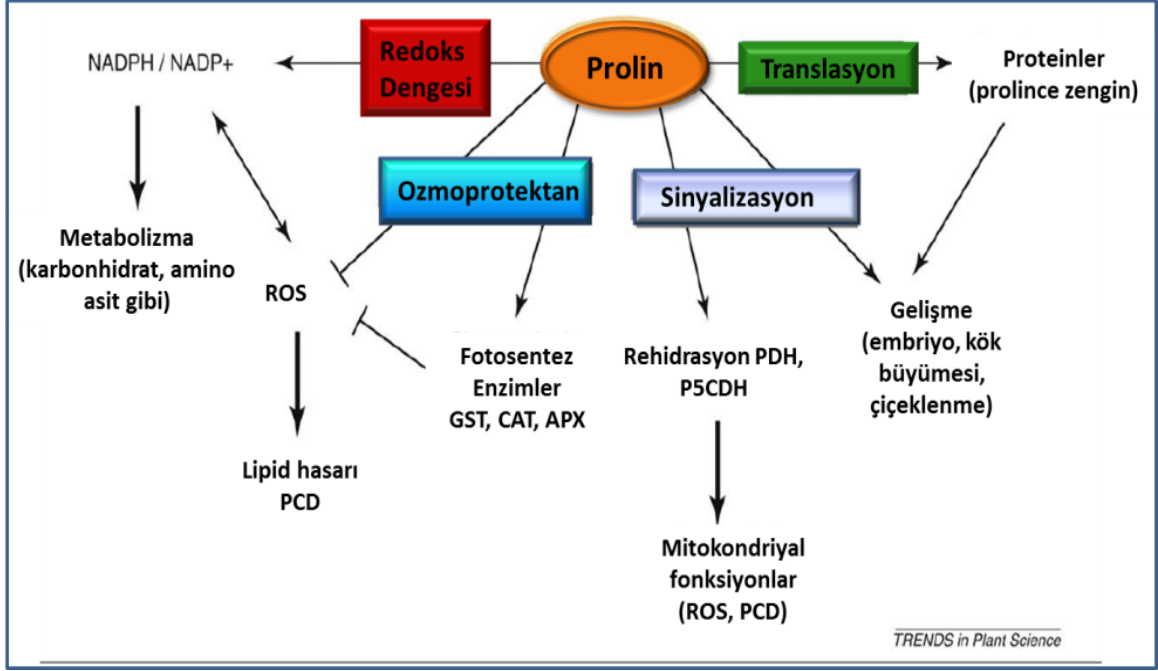
Stres koşulları altında bitkiler, ozmotik dengenin sağlanması ve hücrel yapıların korunması için yaygın olarak prolin, glisin betain, poliamin, çözünebilir şeker (fruktoz, sakkaroz ve glukoz) ve şeker alkollerini (mannitol, gliserol, metillenmiş inositol) gibi ozmolitler biriktirirler (Borsani vd., 2003; Ashraf M, 2007; Yazıcı vd., 2007).

1.6.1. Prolin

Prolin birikimi sadece bitkilerde değil aynı zamanda öbakterilerde, protozoalarda, denizel omurgasızlar ve alglerde de gözlenmiştir (Yordanov vd., 2000). Prolinin esas olarak sitoplazmada ve az da olsa kloroplastlarda sentezlendiği gösterilmiştir (Szekely vd., 2008). Bir ozmolit olan prolin yüksek yapılı bitkilerde glutamat veya ornitinden sentezlenir. *Arabidopsis thaliana*'da glutamat yoluyla prolin biyosentezi, çift işlevli Δ^1 -pirolin-5-karboksilat sentaz (P5CS) enzimi tarafından denetlenir. P5CS enzimi glutamik asiti fosforile ederek glutamil-5-semialdehit (G5SA)'e dönüştürür. Bu enzimin P5CS1 ve P5CS2 olmak üzere iki izoformu bulunmaktadır. Prolin, G5SA'den pirolin-5-karboksilat aracılığıyla Δ^1 -pirolin-5-karboksilat-redüktaz enzimi katalizörlüğünde sentezlenir (Delauney ve Verma, 1993). Bu reaksiyonun hızını belirleyen basamak, P5CS enziminin γ -glutamil kinaz aktivitesidir. Prolin katabolizması ise prolin dehidrogenaz ile parçalanır (Özfidan, 2010).

Prolin, patojen enfeksiyonu gibi biyotik stres koşullarında (Lobato vd., 2009b; Lobato vd., 2010) ve su eksikliği (Costa vd., 2008), tuz stresi (Silveria vd., 2003a) ve ağır metal stresi (Chen vd., 2001) gibi abiyotik stres koşullarında büyük miktarda sentezlenen bir amino asittir. Prolin birikiminin, abiyotik streslerin olumsuz etkilerine karşı bitkilerde ozmotik ayarlamaya katkıda bulunduğu, membranların, proteinlerin ve enzimlerin kararlılığını sağladığı ve serbest radikalleri temizlediği kaydedilmiştir (Kadıoğlu ve Terzi, 2007; Türkan ve Demiral, 2009). Şekil 2' de ifade edildiği gibi prolin birikimi stres toleransını birçok yolda etkileyebilir (Szabados ve Savoure', 2009). Ayrıca, su stresi koşullarında bitkiler arasında yaygın bir olgudur ve çoğu kez osmoregülasyon ile bağlantılıdır (Henda vd., 1986). Bilinen bir başka olgu ise; prolin kuraklık ve tuz stresi gibi stresten sorumlu genlerin ekspresyonunu tetiklemesidir (Zhu vd., 1998; Chinnusamy vd., 2005; Dawood vd., 2014).

Yapılan çalışmalarda birçok bitki çeşidinde strese toleranslı bitkilerde hassas olanlara göre prolin miktarı fazla bulunmuştur (Ashraf ve Foolad, 2007). Ayrıca prolin kuraklıkta lipid peroksidasyonun önlenmesinde de rol oynamaktadır (Molinari vd., 2007).



Şekil 2. Bitkilerde prolinin çok yönlü fonksiyonları

1.6.2. Poliaminler

Poliaminler (PA) bütün bitki hücrelerinde bulunurlar. Bitkilerde büyüme ve gelişme olaylarının yanı sıra biyotik ve abiyotik stres toleransında da önemli rol oynar (Alcázar vd., 2010; Minocha vd., 2010). PA' lar hücre bölünmesi, DNA replikasyonu, hücre farklılaşması gibi birçok düzenleyici olayda ve sinyal iletiminde ikincil mesajcı olarak rol oynadıkları bilinmektedir (Galston ve Sawhney, 1990). Bitkilerde poliaminlerin ozmotik stres (Legocka ve Kluk, 2005), tuz stresi (Jimenez-Bremont vd., 2007), asit stresi (Shen vd., 1994), ağır metal stresi (Groppa vd., 2001) ve UV radyasyonu (Lutz vd., 2005) gibi abiyotik streslerle ilgili olduğu kaydedilmiştir. Yüksek bitkilerdeki yaygın poliaminler bir diammin olan putresin, triamin spermidin ve tetramin spermindir. PA'lar serbest formda bulunabileceği gibi fenolik bileşikler gibi küçük moleküllere kovalent olarak bağlanarak çözünebilir formda veya çözünemeyen bağlı formda bulunabilirler. Çözünemeyen bağlı formdaki PA'lar genellikle nükleik asitler ve proteinler gibi makromoleküllere bağlanırlar (Gill vd., 2010). Bitkilerde PA sentezinin anahtar enzimleri arginin dekarboksilaz (ADC), ornitin dekarboksilaz (ODC) ve S-adenozil metionin dekarboksilaz (SAMDC)'dir. Putresin, arginaz ve ODC'nin katalizlediği ornitin yoluyla veya sırasıyla ADC, agmatin imino hidrolaz ve N-karbamoilputresin amidohidrolaz'ın katalizlediği üç ardışık

reaksiyonla agmatin yoluyla sentezlenir. Spd ve Spm ise SAMDC'nin aktivitesiyle dekarboksile olmuş SAM'daki aminopropil gruplarının ilavesiyle sentezlenir. PA degradasyonu ise diamin oksidaz ve poliamin oksidaz tarafından katalizlenir (Kusano vd., 2008; Tavladoraki vd., 2012). PA biyosentezi, katabolizması, bağlanması, ara bileşikleri ve taşınımı birlikte PA hemoztazına katkıda bulunur. Ayrıca PA katabolizması ve ara bileşikleri özellikle H₂O₂ gibi ROT'lar üretirler. ROT'lar çeşitli sinyal kaskatlarının uyarılmasını veya inhibe edilmesini kontrol ederler. Diğer taraftan, çeşitli abiyotik stres koşullarında PA biyosentezine karışan genlerin (*ADC2*, *SPMS*, *SMADC2*) up-regüle edildiği kaydedilmiştir. PA biyosentezinin ana enzimi olan ADC aktivitesinin stres koşullarında uyarıldığı ve böylece PA içeriğinin de arttığı rapor edilmiştir. Yine, dıştan uygulanan PA'ların çeşitli abiyotik stres koşullarındaki kültür bitkilerinin toleransını artırdığı ve böylece verimi iyileştirdiği bilinmektedir (Zhao ve Yang, 2008; Yang vd., 2011).

1.6.3. Glisin-Betain

Glisin-betain (*N,N,N*-trimetilglisin-betain) önemli bir ozmolittir (Rhodes vd., 1993; Hanson vd., 1994) ve birçok bitki tarafından abiyotik strese karşı yanıt için sentezlenir. Glisin-betainin biyosentetik yolu, kolinin iki aşamalı oksidasyonudur ve biyosentetik yolu iki *N*-metil transferaz enzimi tarafından katalizlendiği bulunmuştur (Waditee vd., 2005). Bu enzimler betain aldehit dehidrogenaz ve kolin monoesterazdır. Glisin-betain arpa ve mısırdaki tuzluluk ve su stresi toleransını uyarır. Transgenik organizmalarda bu iki protein (enzim), dokularda yüksek glisin-betain birikimine neden olur. Glisin-betain senteziyle ilgili iki genin uyarılmasıyla bitkilerdeki osmoprotektan özelliği artırılabilir (Kadıoğlu, 2011). Kuraklık koşullarında, *Arabidopsis* bitkilerindeki *N*-metiltransferaz geninin ekspresyonu yüksek miktarda betain biriktirir (Waditee vd., 2005).

1.6.4. Şekerler

Karbohidratlar, dünyada en bol bulunan biyomoleküllerdir. Her yıl, fotosentez ile birlikte 100 milyar tondan fazla CO₂ ve H₂O, selüloz ve diğer bitki ürünlerine dönüştürülür. Belirli karbohidratlar (şeker ve nişasta) dünyanın birçok yerinde temel besin

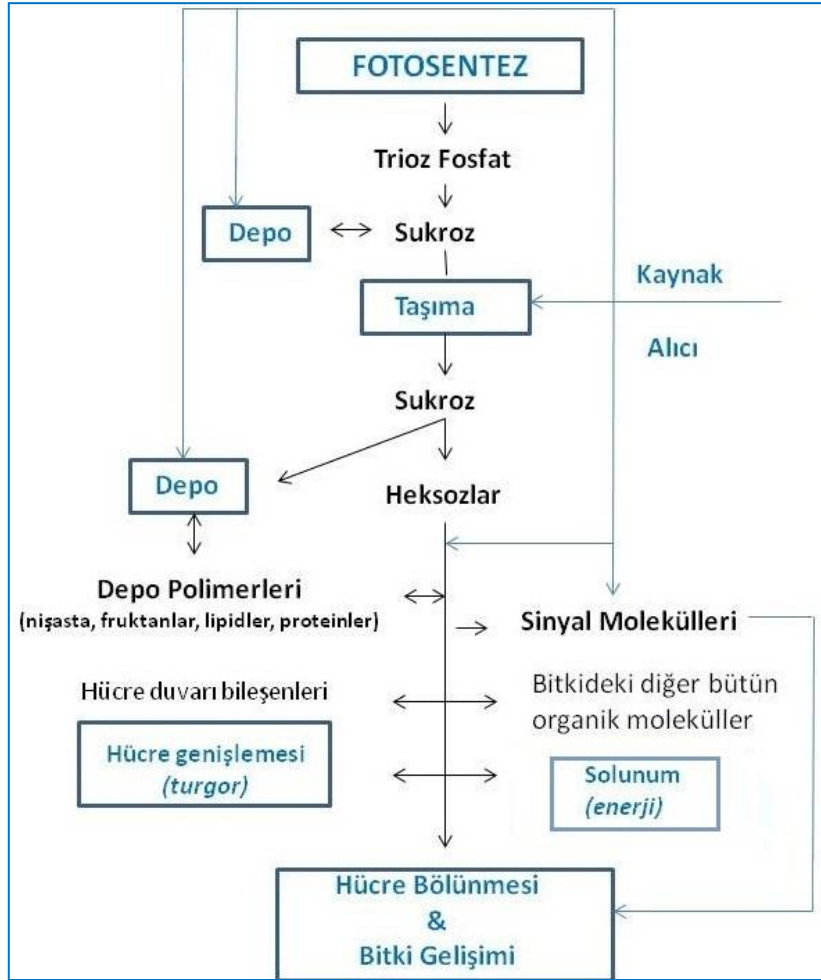
maddesidir ve karbohidratların oksidasyonu fotosentetik olmayan birçok hücrede, enerji veren merkezi bir yoldur. Suda çözünmeyen karbohidrat polimerleri, bakteri ve bitkilerin hücre duvarlarında, hayvanların bağ dokularında yapısal ve koruyucu elemanlar olarak görev alır. Diğer karbohidrat polimerleri, iskelet eklemlerini kayganlaştırmada, hücreler arası yapışmada rol oynar. Daha kompleks karbohidrat polimerleri, kovalent olarak proteinlere yada lipitlere bağlanır. Glikokonjugatlar olarak adlandırılan bu kompleks karbohidrat polimerleri sinyaller gibi rol oynarlar (Nelson ve Cox, 2004).

Karbohidratlar, polihidroksi aldehit (glukoz ve mannoz) veya keton (fruktoz) veya hidroliz sonucu elde edilen bileşikleri veren maddelerdir. Birçok karbohidrat $(CH_2O)_n$ olarak formüllendirilirken bazılarında azot, fosfor veya sülfür de katılabilir. Monosakkaritler, oligosakkaritler ve polisakkarit olarak karbohidratlar 3 ana sınıfa ayrılır. Monosakkaritler ya da basit şekerler, tek polihidroksi aldehit ya da keton birimi içerir. Doğada en bol bulunan monosakkarit, 6 karbonlu D-glukozdur ve genellikle dekstroz olarak da adlandırılır. Dört karbondan daha fazla olan monosakkaritler halkasal yapıdadır. Oligosakkaritler, kısa zincirli monosakkarit birimlerinden oluşmuşlardır ve glikozidik bağ olarak adlandırılan karakteristik bağlarla yapıya katılırlar. En fazla bulunanı 2 monosakkarit birimiyle birlikte disakkarittir. En tipik örneği; 6 karbonlu şeker olan D-glukoz ve D-fruktozdan meydana gelen sakkarozdur. Polisakkaritler (nişasta, selüloz, kitin vb.) 20 ya da daha fazla monosakkarit birimi içeren şeker polimerleridir ve bazıları yüzlerce ya da binlerce monosakkarit birimi içerebilir. Bazı polisakkaritler, örneğin selüloz düz zincirliken, glikojen dallanmıştır. (Nelson ve Cox, 2004).

Şekerler primer metabolizmanın çekirdeğidir (Şekil 3). Bütün fikse edilen karbonlar fotosentez esnasında şeker ve şeker türevlerine geçer. Birçok fikse edilen karbon C4 ve CAM bitkilerinde, organik asit ara ürün yoluyla trioz fosfat formunda kloroplasttan salınır, daha sonra fotosentetik (kaynak) hücre sitozolünde şekerlere dönüştürülür. Bu şeker havuzu heterotrofik (alıcı) organlara acil taşınımlar için vardır (Patrick vd., 2012). Birçok bitki için, sakkaroz floemde karbonun uzun mesafelere taşınımındaki ana formdur (Şekil 3). Bazı bitki türleri ise sakkaroz ile birlikte özellikle rafinoz ailesinden olan oligosakkaritler ya da şeker alkolleri gibi diğer şeker türlerini taşırlar (Ziegler, 1975).

Alıcı organlar tarafından alınan şekerler, büyüme (hücre bölünmesi ve genişlemesi), farklılaşma ve koruma için tüm karbonları ve enerjiyi sağlarlar. Bu gereksinimlerden fazla olan karbon; vakuollerde şeker gibi çözünebilir formda ya da plastidlerde nişasta içeren polimerik formda ya da vesiküllerde protein ya da yağ olarak depo edilir. Bu olayda

bitkiler tarafından algılama, taşınım, metabolize gibi çok yönlü mekanizmayla olmaktadır. Depo şekerleri ve şeker türevleri, bitki gelişimi sırasında tüketilmek için birçok süreçle birlikte mevcut durumlarını düzenlerler (Buchanan vd., 2000); (Şekil 3).



Şekil 3. Bitki metabolizmasında şekerlerin merkezi rolü (Anahtar süreçler mavi kutu içerisine alınmıştır ve anahtar metabolitler siyahla yazılmıştır.); (Patrick vd., 2012)

Diğer şeker çeşitleri; örneğin şeker alkolleri (mannitol ve sorbitol), bazı bitki türlerinde karbohidrat taşıma, depolama ve strese direnç rolleri ile birlikte bilinen doğal ürünlerdir (Loescher, 1987). Trehalozlar, sakkaroz gibi indirgenmeyen bir disakkarittir (Nelson ve Cox, 2004). Bazı durumlarda trehalozlar ozmotik ve diğer stres yanıtlarında bitkiyi korurlar (Patrick vd., 2012). Ayrıca trehalozun gıda, kozmetik ve ilaç da dahil olmak üzere çeşitli ticari kullanımları vardır (Schiraldi vd., 2002).

Bundan başka şekerler çok çeşitli stres cevabı ile ilgilidirler ve bu cevaplarda metabolit ve sinyal molekülü olarak rol oynarlar. Böylece gen ekspresyonunun da modifikasyonuna neden olurlar. Soğuk stresi, herbisit, yaralanma, patojen saldırısı gibi çözünebilir şekerlerin karıştığı stres durumlarında ROT dengesinde de önemli değişimler meydana gelmektedir. Çözünebilir şekerlerin ROT üreten metabolik yollara karıştığı veya bu yollarla birleştiği bilinmektedir. Çözünebilir şekerler ve ROT'lar arasındaki bu birleşen veya antagonistik ilişki transkriptom analizleriyle de günümüzde doğrulanmıştır. Bunun da, şeker sinyalinin ve şekerlerin düzenlediği gen ekspresyonunun oksidatif stresin kontrolü ile alakalı olduğu ortaya konulmuştur. Çözünebilir şekerlerin ROT'lara göre daha hayati bir rolü olduğu düşünülmektedir. Aksine çözünebilir şekerler, ROT temizlenmesine katkı sağlayabilen oksidatif pentoz fosfat yolu gibi NADPH üreten metabolik yolları da beslerler (Couée vd., 2006). Patojen saldırısı, kuraklık, tuz stresi, ABA muamelesi, düşük sıcaklık veya aşırı uyarılma enerjisi gibi farklı stresler direkt veya dolaylı olarak ROT üretimine neden olurlar ve böylece adaptif stres cevabı olarak kabul edilen şeker birikimi meydana gelir (Roitsch, 1999).

1.6.4.1. Şeker Sinyal İletimi

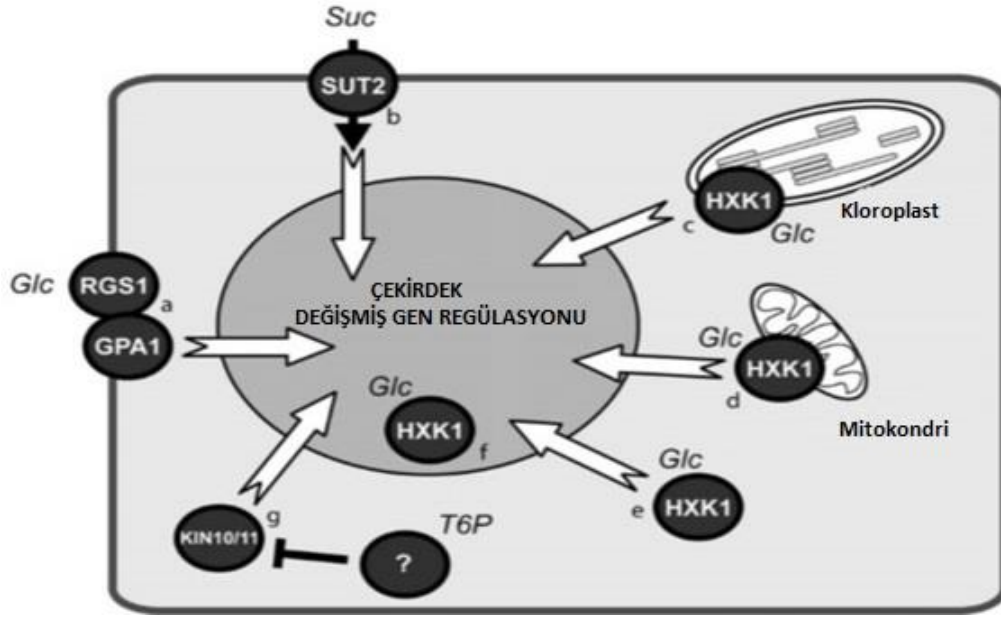
Şeker sinyal mekanizmasında, ilk tanımlanmış bitki algılayıcısı heksokinaz1 (HXK1) proteindir ve bu da bir glukoz algılayıcısıdır. HXK1, glikoliz ve glukoz sensörünün ilk aşamasını katalizleyen, çok işlevli bir proteindir.

Son zamanlarda, HXK1 yolunda sinyal bileşikleri belirlenmiştir. Nukleusta HXK1 ile vakuolar H⁺-ATPaz B1 (VHA-B1) etkileşir ve proteozom alt ünitelerinin (RPT5B) 19S düzenleyici parçası glukoz-bağımlı şekilde glukoz düzenleyici genlerin promotorlarına doğrudan bağlanabilir (Cho vd., 2006).

HXK1 sinyal yolları, hormon sinyal yollarıyla ilişkilidir. ABA sentezi veya sinyalinde yetersiz olan mutantlarda glukoz duyarlı fenotipler görüldüğü için glukoz sensörü olan HXK1, ABA sinyal yoluna bağlıdır (Rolland vd., 2006). Çeşitli ABA düzenleyici transkripsiyon faktörleri, glukoz sinyali için gereklidir (ABI3, ABI4, ABI5, ABF2, -3, -4) (Rolland vd., 2006; Dekkers vd., 2008). ABI4 proteininin trehaloz yanıtına aracılık ettiği (Ramon vd., 2007), kendi şeker-bağımlı ifadesini düzenlediği (Bossi vd., 2009) ve plastidlerden nukleusa geri dönen sinyalde gerekli olan bir element olduğu (Koussevitzky vd., 2007) gösterilmiştir. ABA ve şeker sinyal yollarının arasında

sıkı bir ilişkinin olduğunu gösteren bir başka örnek ise ABI4'ün şeker tetiklemesini teşvik eden *GSQ5/DOG1* allellerinin ekspresyonunun ABA-bağımlı şeker sinyali için gerekli olduğunu gözlenmesidir (Yanagisawa vd., 2003). Ayrıca, glukoz sinyalinin oksin, sitokinin, giberellik asit, salisilik asit ve brasinosteroitlerle bağlantılı olduğu gösterilmiştir (Rolland vd., 2006). Şeker türevi sinyallerinin merkezi rolü bitkinin büyümesi, gelişmesi ve fizyolojisi için önemlidir. Şeker sinyal yollarının birçok yönleri keşfedilmeyi beklemektedir.

HXK1'e ek olarak, homolog sinyal yollarının KIN10/11 (Hardie vd., 2007), G-protein (Zaman vd., 2008) ve ayrıca bZIP proteinlerinin (Al vd., 2005; Hinnebusch, 2005) olduğu belgelenmiştir. Benzer olarak, farklı doğal şekerler ve şeker ara metabolitleri, özel sensörler tarafından algılanır. Buna örnek, disakkarit sakkaroz algılama sensörüdür. En iyi bilinen sakkaroz taşıyıcısı SUT2/SUC3, mayalarda RGT2 ve SNF3 glukoz sensör analogu olarak rol oynadığı ileri sürülmüştür (Eckardt, 2003). Şeker ara metabolitleri de ayrıca algılanabilir. Trehaloz ile beslenen *Arabidopsis* fidelerinde büyüme inhibisyonunun meydana geldiği ve trehaloz biyosentezinde trehaloz 6-fosfatı (T6P)'in büyüme inhibisyonundan sorumlu olduğu gösterilmiştir (Schluepmann vd., 2003). Ayrıca T6P'nin ADP-glukoz pirofosforilazın redox aktivasyonu yolu ile nişasta sentezini düzenlediği (Kolbe, 2005) ve son zamanlarda KIN10/11 düzenleyici kinazı inhibe ettiği belirlenmiştir (Zhang vd., 2009). T6P, KIN10/11'i doğrudan inhibe etmez ve bilinmeyen ek sinyal yollarının bilinmesi gerekir. Bitkilerde bilinen ve önerilen şeker sinyal yolları Şekil 4'de özetlenmiştir.



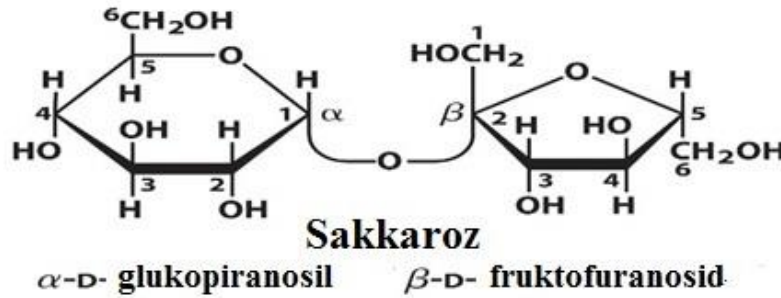
Şekil 4. Bitkideki şeker algılayıcıları (Glukoz (Glc), Sakkaroz (Suc), G- protein α -altünite geni (*GPA1*), Hekzokinaz1 (HXK1), Sukroz taşıyıcısı (SUT2), Treholoz 6-fosfat (T6P), G-protein sinyali düzenleyici (RGS1)); (Hanson ve Smeekens, 2009).

KIN10/11 proteinleri, gen ekspresyonunu özel transkripsiyon faktörlerinin aktivitesi aracılığıyla düzenler. Özellikle önemli olanı, bZIP G-box bağımlı transkripsiyon faktörlerinin küçük bir grubudur (Baena-Gonzalez, 2007; Hanson vd., 2008). Bu S1 bZIP transkripsiyon faktörleri genellikle aktif gen ekspresyonu için yakından ilişkili dört C sınıfı bZIP proteinleri ile birlikte heterodimerleri oluşturmaktadır (Ehlert vd., 2006; Weltmeier vd., 2009). Özellikle, S1 grubu bZIP transkripsiyon faktörleri bZIP1, bZIP2, bZIP11, bZIP44 ve bZIP53, sakkaroz özel sinyali tarafından tamamen bastırılmıştır (Weltmeier vd., 2006). Sakkaroz baskılanması, bZip mRNA'ların 5' ucunda var olan uORF(upstream open reading frame) bağılıdır (Rahmani vd., 2009). uORF sakkaroz kontrol peptidini (SC-peptit) kodlar ve bu sadece yüksek bitki aleminin bZIP genlerinde bulunur (Hanson ve Smeekens, 2009).

Arabidopsis fidelerine şeker uygulaması ribosomal protein genlerinin ekspresyonunu teşvik eder ve rRNA sürecini etkiler. Kodlanan bir nükleolin olan *AtNuc-L1* geni, şeker-bağımlı şekilde ribozomal protein genlerini ve ribozom biyogenesizin ekspresyonunu düzenler (Kojima vd., 2007).

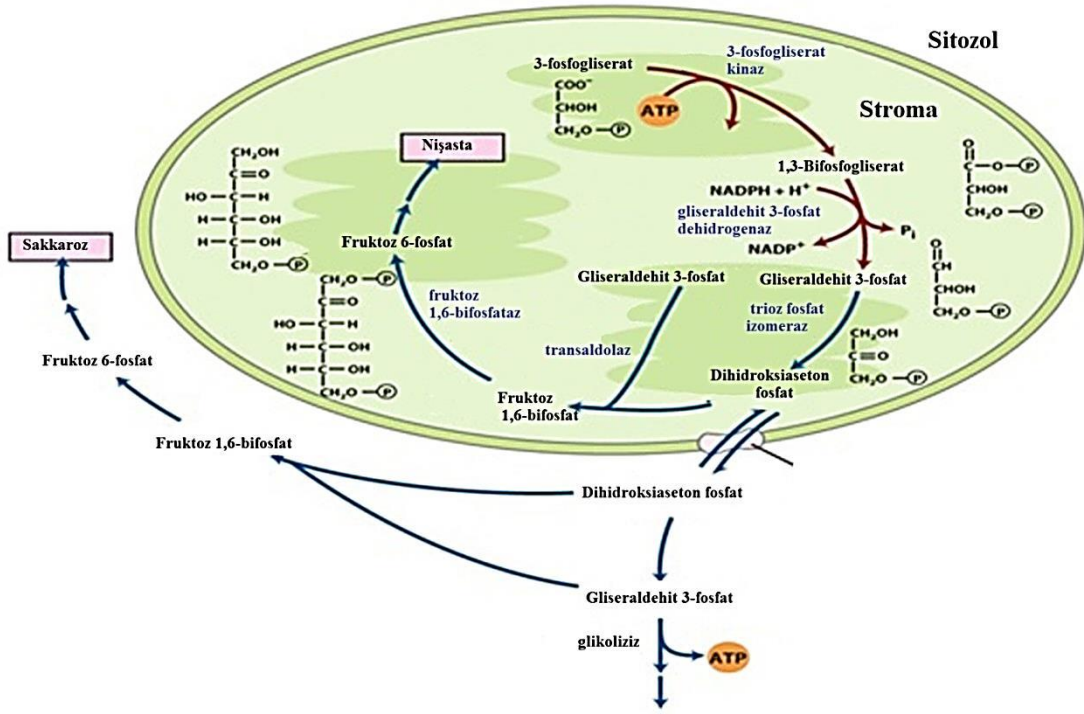
1.6.4.2. Sakkaroz

Sakkaroz (çay şekeri) glukoz ve fruktozdan oluşan bir disakkarittir (Şekil 5). Bu hayvanlar tarafından değil bitkiler tarafından oluşturulur (Nelson ve Cox, 2004). Sakkaroz gibi indirgenmeyen şekerler, keton ya da aldehit gruplarıyla alkole indirgenir ya da bir başka şeker üzerinden benzer gruplarla birleştirilir. Sakkaroz en yaygın taşınabilir şekerdir ve birçok diğer hareketli karbohidratlar sakkarozla bağlı çeşitli sayıda galaktoz molekülü içerir. Raffinoz, sakkaroz ve bir galaktoz molekülünden, stakiyoz, sakkaroz ve iki galaktoz molekülünden ve verbaskoz, sakkaroz ve üç galaktoz molekülünden oluşur (Zimmermann ve Milburn, 1975). Sakkaroz içeren bitkilerdeki fotosentetik dokular karbon akışının kontrolünde önemli katkı sağlar (Stitt vd. 1987; Stitt, 1996; Winter ve Huber, 2000). Fotoasimilatın önemli bir formu olup, kaynak yapraklardan alıcı dokulara kadar taşınır (Xu vd. 2012).



Şekil 5. Sakkarozun yapısı (Nelson ve Cox, 2004)

Sakkaroz, sitozolde sentezlenir ve gliseraldehit 3-fosfat ve dihidroksiaseton fosfatın kloroplasttan dışarı çıkması ile başlar. Fruktoz 1,6 bifosfatın oluşması (aldolaz tarafından katalizlenir) için iki trioz fosfatın birleşmesinden sonra, fruktoz 1,6-bifosfataz hidrolizlenerek fruktoz 6-fosfatı verir (Nelson ve Cox, 2004). Daha sonra sakkaroz 6-fosfat sentaz (EC 2.4.1.14), üridin difosfat glikozdan (UDP- Glc) fruktoz-6-fosfatın (Fru-6-P) glikozil grubunun tranferi ile sakkaroz-6-fosfat (Suc-6-P) sentezini katalizler. Sakkaroz 6-fosfat daha sonra sakkaroz fosfat-fosfataz (EC 3.1.3.24) tarafından sakkarozla hidrolizlenir (Taneja ve Das, 2014); (Şekil 6).



Şekil 6. Sakkaröz sentezi (Nelson ve Cox, 2004)

Sakkaröz, sitozolde (Barratt vd., 2009), mitokondride (Szarka vd., 2008), kloroplastlarda (Gerrits vd., 2001) ve vakuollerde (Sonnewald vd., 1991; Grennan ve Gragg, 2009) parçalanabilir. Sakkaröz sentaz (SUSY)'ın üridin-difosfat (UDP), glukozu ve fruktozu substrat gibi kullanarak, sakkaröz sentezinde rol aldığı bilinmektedir ve bu olay yaprak gibi kaynak dokularda yüksektir (Hoffman Thoma vd., 1996). SUSY'nun fizyolojik koşullar altında sadece bitki enzimi olarak bilinen sakkaröz katabolizmasını başlattığı ve (Patrick vd., 2012) sitosolde sakkarözün UDP-glukoz ve fruktoza dönüşümünü katalizlediği bildirilmiştir. İnvvertazlar ise hücre içinin yanı sıra apoplastta sakkarözün glukoz ve fruktoza dönüşümünü katalizler. Vakuolar ve sitosolik/plastidik/mitokondrial invertazlar glukoz ve fruktozu içeren sakkaröz metabolizmasıyla ilişkiliyken, hücre duvarı invertazları seçici geçirgen elementlerden sakkarözün geçirilmesi söz konusudur (Roitsch ve Gonzalez, 2004).

Sakkaröz fosfat sentaz (SPS)'ın sakkaröz fosfat sentezi için gerekli olduğu bilinir. Kaynak dokulardaki bu enzim invertaz aktivitesi tarafından oluşturulan heksozların yeniden sakkaröz sentezine katılmasına temel teşkil eder. Hızlı büyüyen dokularda, vakuolar invertaz aktivitesi yüksektir ve bu enzimin solunum için gerekli olan sitoplazmik heksoz havuzunu düzenlediği düşünülmektedir (Whittaker ve Botha, 1997). SPS ve

vakuolar (asit) invertazlar, kaynak dokularda ve diğer aktivitelere sakkaroz akışını düzenlemede önemli rol oynarlar (Zhu vd., 1997). SPS, yerleşimi bakımından fotosentetik dokularda sınırlı değildir. Aynı zamanda, olgunlaşmakta olan meyveler gibi fotosentetik olmayan dokularda da bulunurlar ve bu dokularda da aktiftirler (Castleden vd., 2004).

Değişen sakkaroz metabolizması ve taşınımının metabolik etkileri çeşitli bitkilerde araştırılmıştır. Sakkaroz sentezindeki artış genellikle yüksek biyomas üretimi ile sonuçlanır. *Arabidopsis*' te SPS'nin aşırı ekspresyonu yüksek sakkaroz seviyesine ve kuru ağırlıkta artışa sebep olur (Park vd., 2008).

1.7. Absisik Asit

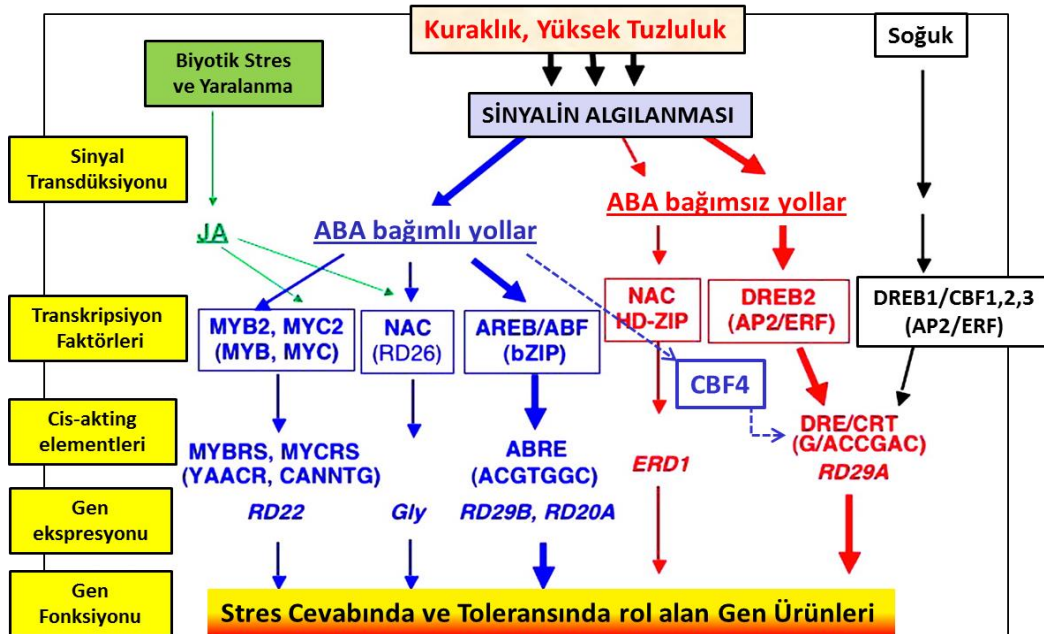
Büyüme hormonları bitkilerin strese cevabını düzenlemede önemli rol oynarlar (Wang vd., 2001). Kuraklık stresi esnasında hücrelerdeki turgorun azalması sonucunda yaprak kıvrılmasının yanı sıra absisik asit (ABA) gibi bazı büyüme hormonlarının seviyesi de değişir (Pierce ve Raschke, 1980; Turner vd., 1986). ABA çiçekli bitkilerde su eksikliğine (kuraklığa) cevap olarak üretilir, kuraklığa ve diğer çevresel streslere toleransla ilgili cevapların başlamasında önemli bir rol oynar. Bitkilerde kuraklık stresi sırasında ABA konsantrasyonunun artması, büyüme, gelişim (Hartung ve Davies, 1991; Bray, 1993; Reddy vd., 2004) ve bazı genlerin ifade edilmesini de (Bray, 1991) kapsayan çok sayıda değişimler meydana getirir (Zeevaart ve Creelman, 1988). Dışarıdan uygulanan ABA'nın da bitkilerde stres ilişkili birçok genin ekspresyonunu uyararak strese karşı toleransı artırdığı belirtilmiştir (Xiong vd., 2002; Fediuc, 2005; Zhu, 2010).

En iyi çalışılmış ABA sinyal iletim yollarından biri, ABA'ya cevap olarak stomaların kapanmasıdır (Allen vd., 2001). ABA uygulamasının, arkadaş hücrelerdeki sitozolik Ca^{+2} iyon seviyelerinde artmaya neden olduğu bilinmektedir. Sitozolik Ca^{+2} konsantrasyonundaki dalgalanmalar, stomaların kapanması için gereklidir (Allen vd., 2001). Birçok fitohormon sinyal iletim işlemlerinde hücre içi mesajcı olarak Ca^{+2} aracılığıyla işlev görmektedir. Ca^{+2} sinyali ABA'yı içeren yanıtlarda siklik-ADP-riboz, inositol 1, 4, 5 trifosfat, inositol hekzafosfat veya H_2O_2 gibi ikinci mesajcılar tarafından tetiklenir (Schroedaer vd., 2001).

Stres süresince ABA biyosentezi ilk olarak köklerde artar ve sonra ksilem vasıtasıyla kimyasal bir sinyal oluşturarak stomaların kapanmasını sağlamak üzere gövdeye taşınır (Gallé vd., 2013). ABA'nın strese karşı stoma kapanması, ozmolit birikimi, büyümenin

inhibisyonu ve metabolizmanın değiştirilmesi gibi fizyolojik adaptasyonlarının yanı sıra, moleküler düzeyde gen ekspresyonunda birçok değişiklikler yaptığı ve LEA, HSP gibi koruyucu proteinlerin ve reaktif oksijen temizleyicilerin sentezini artırdığı bildirilmiştir (Huang ve Wu, 2006; Sripinyowanich vd., 2013). Bununla birlikte, ABA yoksun mutantlarla yürütülen deneyler sonucu, stresle uyarılabilen genlerin bazılarının ABA'ya bağımlı olmasına rağmen bazılarının ise ABA'dan bağımsız olarak kontrol edildiği ortaya çıkmıştır (Zhu, 2002).

Kurak ve tuzluluk stresi ABA bağımlı ve ABA bağımsız yolundaki, ABF (ABRE binding factor)/AREB (ABA responsive element binding protein), MYC (myelocytomatosis)/MYB (myeloblastosis), DREB2 (drought responsive element binding) ve NAC (NAM, ATAF1,2, CUC) transkripsiyon faktörlerine ait gen ifadelerini aktive eder. Bu önemli transkripsiyon faktörleri farklı streslere cevap olarak farklı transkript düzenlenmesi gösterir ve aşırı ifadeleri bitkilerde stresle ilişkili çok sayıda genin doğrudan veya dolaylı olarak devreye girmesi ile sonuçlanır (Agarwal ve Jha, 2010). AREB/ABF ve MYC/MYB transkripsiyon faktörleri ve bZIP (basic leucine zipper factor), ABRE, MYCR, MYBR transkripsiyon faktörleri iki farklı mekanizma ile ABA'ya bağlı olarak strese cevap verirken, DREB proteinleri ise ABA'ya bağlı olmayan durumlarda DRE aracılığı ile strese cevap yolağını aktive ederler (Şekil 7).



Şekil 7. Stres koşullarında ABA-bağımlı ve ABA-bağımsız yollarda gen ifadesinin düzenlenmesi (Shinozaki and Yamaguchi-Shinozaki, 2006)

1.8. Hidrojen Peroksit (H_2O_2)

Hidrojen peroksit (H_2O_2), oksijenin enzimatik olarak iki elektron ile indirgenmesiyle ya da süperoksitlerin enzimatik veya enzimatik olmayan dismutasyon tepkimeleri sonucu oluşur. Süperoksitin olduğu yerlerde önemli miktarda H_2O_2 de üretilir. Fotosentetik elektron taşıma zinciri H_2O_2 'nin üretiminden sorumludur. H_2O_2 'nin üretildiği başka bir kaynak fotorespirasyonla glikolatın oksidasyonunun meydana geldiği peroksizomlardır. Ayrıca biyokimyasal olarak oksijenin iki elektronlu indirgenmesinin gerçekleştiği solunum işlemleri sırasında ve genellikle flavoproteinlerle gerçekleştirilen reaksiyonlarla da oluşturulur. Diğer taraftan plazma membranı ve ekstrasellular matriks H_2O_2 'nin üretildiği diğer önemli kaynaklardır (Slesak vd., 2007). Yarılma ömrü diğer ROT'lara göre nispeten daha uzundur (Bhattacharjee, 2005). Bitki hücrelerinde H_2O_2 'nin fazla olması oksidatif stresin oluşmasına neden olur. H_2O_2 senesens (Peng vd., 2005), fotorespirasyon ve fotosentez (Noctor vd., 1998), stomatal hareket (Bright vd., 2006), hücre döngüsü (Mittler vd., 2004) ve büyüme, gelişme (Foreman vd., 2003) gibi fizyolojik süreçlerde anahtar düzenleyici gibi rol oynar. Yapısında paylaşılmamış elektron içermediğinden radikal özellik taşımaz. H_2O_2 'nin oksitleyici bir tür olarak bilinmesinin nedeni demir ve bakır gibi metal iyonlarının varlığında hidroksil radikalının öncülü olarak davranmasıdır. H_2O_2 özellikle proteinlerdeki hem grubunda bulunan demir ile tepkimeye girerek yüksek oksidasyon düzeyindeki reaktif demir formlarını oluşturur. Bu formdaki demir çok güçlü oksitleyici özelliklere sahip olup, hücre zarlarında lipid peroksidasyonu gibi radikal tepkimeleri başlatabilir. Oksitleyici özelliği nedeniyle biyolojik sistemlerde oluşan H_2O_2 'nin ortamdan uzaklaştırılması gerekir. Bu görevi hücrelerdeki önemli antioksidan enzimler olan katalaz ve peroksidaz yerine getirir (Halliwell, 1984).

1.9. Lipid Peroksidasyonu

Stres etkisiyle oluşan serbest radikaller bitkilerde lipid peroksidasyonunu başlatabilir (Thompson vd., 1987). Lipid peroksidasyonu oksidatif stres sonucunda oluşan malondialdehit (MDA) içeriğine bakılarak belirlenir (Irigoyen vd., 1992) ve yaprak senesensi esnasında önemli bir değişim olarak düşünülür (Dhindsa vd., 1981/82; Thompson vd., 1987). Stres altında lipidlerin oksidasyonu iki veya üç kat artabilir. Örneğin çeltik sürgünlerinde (Yordanov vd., 2000), buğday genotiplerinde (Sairam vd., 2001),

yoncada (Irigoyen vd., 1992) ve şeker kamışı yapraklarındaki (Smirnoff, 1993) su stresi lipid peroksidasyonunu artırır. Bu çalışmada düşük seviyede olması özellikle süperoksit dismutaz ve peroksidaz gibi bazı antioksidan enzimlerin aktivitesinin yüksek seviyede tutulmasının bir sonucu olabilir (Fu ve Huang, 2001). Ayrıca, lipid peroksidasyonunun bitkilerin strese toleransı ile ilişkili olduğu bilinir. Örneğin, su stresine maruz bırakılmış buğday ve mısır çeşitlerinde su stresi şartlarında MDA içeriği artarken hassas genotiple karşılaştırıldığında strese toleranslı genotiplerde düşük oranda lipid peroksidasyonu meydana gelir (Pastori ve Trippi, 1992; Sairam vd., 1998).

1.10. Mısır Hakkında Genel Bilgiler

Mısır, *Poaceae* (buğdaygiller) familyasına ait monokotiledon bir bitkidir. *Poaceae* familyası içerisinde çiçeklenme biçimi bakımından diğer türlerden farklıdır. Çiçekleri monoik yapıda olup, erkek (tepe püskülü) ve dişi çiçekler (koçan) aynı bitki üzerinde fakat farklı yerlerde bulunmaktadır. Mısır, $2n=20$ kromozomlu olup diploid bir bitkidir. Mısır, geniş adaptasyon kabiliyeti nedeniyle Dünya'nın farklı bölgelerinde kültürü yapılabilmektedir. 50° kuzey enleminden 50° güney enlemlerine, deniz seviyesi ile 3000 m'ye kadar olan yüksekliklerde ve ayrıca birçok toprak tipinde tarımı yapılabilmektedir (Morris, 2002).

Mısır, sıcak iklimden tropikal iklime kadar geniş çevrede büyüyen bir ekindir, ancak Heisey ve Edmeades (1999), mısır alanının dörtte birinin herhangi bir yıl içinde kuraklıktan etkilendiğini tahmin etmişlerdir. Mısır, geniş bir kullanım alanı olması nedeni ile diğer tahıllara göre oldukça farklı bir konuma sahiptir. İçerdiği zengin besin maddeleri ile mısır, hem insan hem de hayvan beslenmesinde kullanılabilir. Hayvan beslenmesinde yem hammaddesi olarak kullanılan mısır, insan beslenmesinde ise doğrudan kullanımının yanı sıra birçok gıda maddesinin üretiminde hammadde olarak kullanılmaktadır. Mısır danesinin yapısında ticari değere sahip birçok kimyasal bileşik vardır. Olgun bir danede %70-75 nişasta, % 8-10 protein ve % 4-5 yağ içerir (Earle vd., 1946).

2. YAPILAN ÇALIŞMALAR

2.1. Bitkilerin Büyütülmesi

Mısır (*Zea mays* L.) tohumları (Akpınar çeşidi) Karadeniz Tarımsal Araştırma Enstitüsü'nden temin edildi. Mısırlar 25×18×12 cm'lik saksılarda, 16 saat 22 °C gündüz ve 8 saat boyunca 18 °C gece sıcaklığında, % 50–60 bağıl nemin bulunduğu toprakta büyütüldü. Dört yapraklı aşamaya kadar (yaklaşık 3 hafta) büyütüldü. Sulamalar iki günde bir yapıldı ve saksı başına 200 ml su kullanıldı.

2.2. Ozmotik Stres Altında Dıştan Uygulanan Sakkaroz ve Sakkaroz Sentez İnhibitörü DL-Dithiothreitol (DTT)'ün Yaprak Kıvrılma Derecesine Göre Etkin Konsantrasyon Belirlemeleri

Yaprak kıvrılması üzerine iyileştirici yönde etki eden (kıvrılmayı geciktiren) ve yaprak kıvrılmasına sebep olan etkin konsantrasyonu belirlemek amacıyla ozmotik strese maruz bırakılan mısır fidelerine dıştan farklı konsantrasyonlarda sakkaroz ve DTT uygulamaları yapıldı. Bunun için üç haftaya kadar büyütülen fideler toprak üstü kısımdan kesildi. Ortama adaptasyonları için içerisinde saf su bulunan ve alüminyum folyo ile sarılı deney tüpleri içerisine aktararak 1 saat bekletildi. Daha sonra %3'lük PEG₆₀₀₀ ile hazırlanmış 3 farklı sakkaroz konsantrasyonu (0.1, 0.25, 0.5 mM) içeren solüsyonlarda ve yine %3'lük PEG₆₀₀₀ ile hazırlanmış olan 7 farklı DTT konsantrasyonu (100, 250, 500 µM, 1, 5, 10, 20 mM) içeren solüsyonlarda mısır fideleri 12 saat boyunca bekletildi. Sakkaroz uygulamaları sonuçlarına dayanarak yaprak kıvrılmasına sebep olmayan düşük sakkaroz konsantrasyonu (0,1 mM) ve yaprak kıvrılmasına sebep olan yüksek DTT konsantrasyonu (20 mM) sonraki denemelerde kullanıldı. Bundan sonraki çalışmalarımızda, 0,1 mM sakkaroz (Sulmon vd., 2004), 0,1 mM sakkaroz+PEG, 20 mM DTT (Yakkaldevi ve Jagtap, 2014) ve 20 mM DTT+PEG grupları ile devam edildi. Yaprak kıvrılması, su potansiyeli ve stoma iletkenliği ölçümleri 12 saatin sonunda yapıldı. Analizler ise gelişimini tam olarak tamamlamış fidelere ait olan ikinci yapraklar üzerinde gerçekleştirildi. Spektrofotometrik ölçümler için kullanılacak yaprak örnekleri sıvı azottan geçirildikten sonra -20 °C saklandı.

2.3. Analiz ve Ölçümler

Fidelerin yaprak kıvrılma derecelerindeki ve sürelerindeki varyasyonlar ölçüldü. Daha sonra, ikinci yapraklar kullanılarak yaprak kıvrılma derecesi ve süresinin ölçülmesi, su potansiyeli, stoma iletkenliği, lipid peroksidasyonu, hidrojen peroksit, ABA içeriği, prolin, toplam şeker, poliamin parametrelerindeki değişimler belirlendi.

2.3.1. Yaprak Kıvrılma Derecesi ve Süresinin Ölçülmesi

Bitkilerin su durumunun bir göstergesi olan yaprak kıvrılmasının düzeyi Premachandra vd. (1993)'e göre, yaprak eni ölçülerek yaprağın enindeki yüzde azalma olarak hesaplandı ve yaprak kıvrılma derecesi (%) olarak ifade edildi.

Uygulamalar arasındaki kıvrılma davranışlarındaki varyasyonları belirlemek için, yaprakların ilk kıvrılmaya başladıkları süre ile uygulama süresinin sonundaki yaprak kıvrılma dereceleri (%) kaydedildi.

2.3.2. Yaprak Su potansiyeli Ölçümü

Yaprak su potansiyelleri, iki farklı metoda Savage ve Cass' e (1984) göre Psypro P2-132 Su Potansiyeli Sistemi (Psypro P2-132 Water Potential System) kullanılarak ölçüldü.

2.3.3. Prolin Tayini

Kurutulmuş numunelerden (0,2 g) alınarak 10 ml % 3'lük sülfosalisilik asit ile homojenizasyonun ardından filtre edildi. Süzüntü 22 °C'de 5.000 rpm'de 5 dk santrifüj edildi. Süpernatant kısımlarından 1 ml alınarak üzerine 1 ml asetik asit ve 1 ml ninhidrin konuldu. Ninhidrin, asetik asit ve orto-fosforik asit kullanılarak hazırlandı. Daha sonra tüplere konulan örnekler 1 saat 100 °C'de su banyosunda tutuldu ve reaksiyon buzda sonlandırıldı. Soğuyan örneklerin üzerine 3 ml toluen eklenerek, vorteksle karıştırıldı. Ağzı kapaklı tüplere alınan örnekler 4.000 rpm'de 5 dk santrifüj edildi. Santrifüj sonrası pipetle üst faz sarsılmadan küvete alındı ve 520 nm'de spektrofotometrede okundu (Bates vd., 1973). Sonuçlar gram kuru ağırlık (KA) başına µg olarak ifade edildi.

2.3.4. Poliamin Tayini

Poliamin içeriđi Flores ve Galston (1982) metoduna gre lld. Taze yaprak dokusu (5 g) 15 ml 0.4 M perklorik asit ile homojenize edildi. Homojenat, 4 °C de 3.000 g de 10 dk santrifj edildi. Spernatant toplandı, zerine 0,4 M perklorik asit ilave edildi ve santrifjlendi. Spernatantlar birleřtirildi ve son hacim perklorik asit ile 25 ml'e tamamlandı. Spernatant Whatmann filtre kađıdı ile szld. Spernatantın 1 ml'si zerine 200 µl 1 M NaOH ve 300 µl sodyum hidrojen karbonat ilave edildi ve karıřım 30 saniye vorteksle karıřtırıldı. Bu karıřımın zerine 2 ml dansil klorit ilave edildi. Karıřım 40 °C sıcaklıđında 45 dk inkbe edildi. Reaksiyon 100 µl % 25 amonyum hidroksit ile durduruldu. Karıřım 30 dk oda sıcaklıđında bekledikten sonra hacim asetonyril ile 5 ml'e tamamlandı. Bu karıřım 2500 g' de 5 dk santrifj edildi. Spernatant 0.22 µm'lik filtrelerden geirildi ve HPLC'ye yklendi. Poliamin içeriđi UV/VIS detektr ile okundu. zc miktarları amonyum asetat: asetonyril (65:35 v/v), akıř hızı 0.70 ml dk⁻¹ ve 50 °C biiminde olacak řekilde kullanıldı. 20 µl ekstre, C18 (4.6 × 250 mm) kolonuna enjekte edildi ve 254 nm dalga boyunda belirleme yapıldı. Piklerin alanları kaydedildi ve bir bilgisayar yazılımı ile putresin spermin ve spermidin konsantrasyonları hesaplandı. Sonular gram KA bařına µg olarak ifade edildi.

2.3.5. Toplam znebilir řeker Tayini

Kuru yaprak rneđi (0.2 g), 5 ml % 70 etanol ile homojenize edildikten sonra, homojenat 80 °C de 3 dk kaynatıldı. Homojenat oda sıcaklıđına kadar sođutuldu ve 10.000 g de 5 dk santrifj edildi. Spektrofotometrik tayin iin 100 µl spernatant zerine 900 µl saf su ilave edilerek seyreltildi. Bu karıřımın zerine 1 ml % 5 fenol ilave edildi ve karıřtırıcı ile karıřtırıldı. Aynı karıřım zerine 5 ml % 96 slfrik asit ilave edilerek tekrar karıřtırıldı. Karıřımı ieren tpler oda sıcaklıđına kadar sođutuldu ve absorbansları 490 nm'de lld. Standart glukoz konsantrasyonu 20 µg/ml olarak hazırlandı ve yukarıdaki iřlemlerden geirildikten sonra absorbansı lld (Dubois, 1956). Sonular 100 gram KA bařına mg olarak ifade edildi.

2.3.6. Stoma İletkenliği Ölçümü

Stoma iletkenliği, difüzyon porometresi vasıtası (AP4 Delta T) ile Cohen vd. (1987)'e göre ölçüldü.

2.3.7. İçsel ABA Tayini

100 mg taze yaprak örneği 3 saat liyofilize edildi. Liyofilize örnekler, MilliQ (Su/doku oranı ratio 50:1, v/w) içerisinde 16 saat boyunca 4 °C'de ekstre edildi. Kantitatif ABA analizleri Phytodetek ABA ELISA kiti ile gerçekleştirildi. (\pm) cis-trans ABA (Sigma, St. Louis), standart olarak kullanıldı. Sonuçlar gram KA başına pmol olarak ifade edildi.

2.3.8. Hidrojen Peroksit (H₂O₂) Tayini

Velikova vd. (2000) tarafından geliştirilen metot kullanılarak gerçekleştirildi. Bunun için trikloro asetik asit içerisinde aktif kömür ile ezilen yaprak numunelerinden elde edilen ekstre, santrifüj edildikten sonra Süpernatantın 1 ml alınarak üzerine 10 mM potasyum fosfat tamponu ve 1 M potasyum iyodür (KI) ilave edildi. Daha sonra 390 nm'de absorbansları okundu. Sonuçlar gram KA başına μ mol olarak ifade edildi.

2.3.9. Lipid Peroksidasyonu

Lipid peroksidasyon seviyesi, lipid peroksidasyonun bir ürünü olan malondialdehid içeriğine dayanarak Heath ve Packer (1968) metodunu takip edilerek ölçüldü. Her bir numuneden 0,5 gr alınarak 10 ml % 0,1 Trikloro asetik asit (TCA) içerisinde homojenize edildi. Homojenat 15.000 g de 5 dk santrifüj edildi. Süpernatantın 1 ml'sine 4 ml, % 20 TCA içerisinde hazırlanmış % 0,5 tiobarbiturik asit ilave edildi. Karışım 95 °C'de 30 dk ısıtıldı ve sonra hızlı bir şekilde buz banyosunda soğutuldu. 10.000 g de 10 dk santrifüjden sonra süpernatantın absorbansı 532 nm'de kaydedildi. 600 nm'de spesifik olmayan absorpsiyon için okunan değer hesaptan çıkarıldı. Elde edilen sonuç, formülde ($A = E \cdot c \cdot l$) yerine konularak malondialdehit (MDA) konsantrasyonu hesaplandı. Sonuçlar gram KA

başına nmol olarak ifade edildi ($A:A_{532}-A_{600}$, E:Absorbsiyon katsayısı, $155\text{mmol}^{-1}\text{cm}^{-1}$, c:MDA konsantrasyonu).

2.4. İstatistik Analizler

Üç tekerrürlü olarak gerçekleştirilen ekstraksiyon ve analizlerin sonucunda elde edilen verilerin varyans analizi Statistical Package for Social Sciences (SPSS for Windows 16.0) paket programı içerisinde yer alan Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi'ne göre belirlendi.

3. BULGULAR

3.1. Dıştan Uygulanan Farklı Sakkaroz ve DTT Muamelelerinin Ozmotik Stres Altında Yaprak Kıvrılma Derecesi Üzerine Etkisi

Dıştan uygulanan sakkaroz muamelelerinin yaprak kıvrılma derecesi üzerine etkisi Tablo1'de sunuldu. Ozmotik stres koşullarında sakkaroz ve DTT' nin etkin konsantrasyonunu belirlemek için fidelere çeşitli konsantrasyon denemeleri yapıldı. Uygulamaya maruz bırakılan mısır fidelerinin yaprak kıvrılma derecesi 12 saat sonunda kaydedildi. Bu amaçla mısır fidelerine 0,1 mM ile 0,5 mM arasında sakkaroz konsantrasyonları uygulandı. Uygulanan konsantrasyonlar içinde (0.1, 0.25, 0.5 mM) yaprak kıvrılmasını iyileştirici yönde etki eden (kıvrılmayı geciktiren) sakkaroz konsantrasyonunun 0,1 mM sakkaroz olduğu belirlendi (Tablo 1). Bu nedenle 0,1 mM sakkaroz bundan sonraki çalışmalarda kullanılmıştır.

Tablo 1. Dıştan uygulanan farklı sakkaroz muamelelerinin ozmotik stres altında yaprak kıvrılma derecesi üzerine etkisi

Muameleler	Kıvrılma Derecesi (%)(12.saat)
PEG (%3)	54±4
0,1 mM Sakkaroz+PEG	18±5
0,25 mM Sakkaroz+PEG	24,74±3
0,5 mM Sakkaroz+PEG	25±7

Benzer şekilde içsel sakkaroz seviyesini azaltan DTT konsantrasyonu belirlemek için 100 µM ile 20 mM arasındaki konsantrasyonlar uygulandı ve 20 mM DTT' nin de diğer konsantrasyonlarına göre (100, 250, 500 µM, 1, 5, 10, 20 mM) yaprak kıvrılmasına derecesini en fazla arttıran konsantrasyon olarak gözlemlendi (Tablo 2). Bu nedenle 20 mM DTT bundan sonraki çalışmalarda kullanılmıştır.

Tablo 2. DTT konsantrasyonlarının ozmotik stres altında yaprak kıvrılma derecesi üzerine etkisi

Muameleler	Kıvrılma Derecesi (%)(12.saat)
PEG (%3)	54±4
100 µM DTT+PEG	28,91±1,4
250 µM DTT+PEG	40,32±6
500 µM DTT+PEG	38,53±7
1 mM DTT+PEG	44,19±3
5 mM DTT+ PEG	42,15±4
10 mM DTT+PEG	39,53±2
20 mM DTT+PEG	70±3

3.1.1. Etkin Sakkaroz ve DTT Muamelelerinin Osmotik Stres Altında Yaprak Kıvrılma Derecesi ve Süresi Üzerine Etkisi

Sakkaroz ve DTT muamelelerinin yaprak kıvrılma derecesi ve süresi üzerine etkisi Tablo 3'de sunuldu. Stressiz koşullarda, sakkaroz ve DTT uygulamalarının yaprak kıvrılmasına neden olmadığı gözlemlendi. Osmotik stres ile birlikte sakkaroz uygulamasının (sakkaroz+PEG), PEG grubuna göre ölçülebilir yaprak kıvrılmasını (%8-%12 yaprak kıvrılma derecesi olan fideler) daha geç başlattığı ve kıvrılma derecesinin (%) daha az olduğu belirlendi. Osmotik stres ile birlikte DTT uygulamasının (DTT+PEG) ise PEG grubu bitkilere göre yaprak kıvrılmasını daha erken başlattığı ve kıvrılma derecesinin daha fazla olduğu gözlemlendi.

Tablo 3. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında yaprak kıvrılma derecesi ve süresi üzerine etkisi

Muameleler	Ölçülebilir kıvrılma için geçen süre (dakika)	Kıvrılma derecesi (%) (12. saat)
Kontrol (Saf Su)	- *	0
PEG (%3)	120±15	54±4
Sakkaroz	- *	0
Sakkaroz +PEG	177±3	18±5
DTT	- *	0
DTT +PEG	71±12	70±3

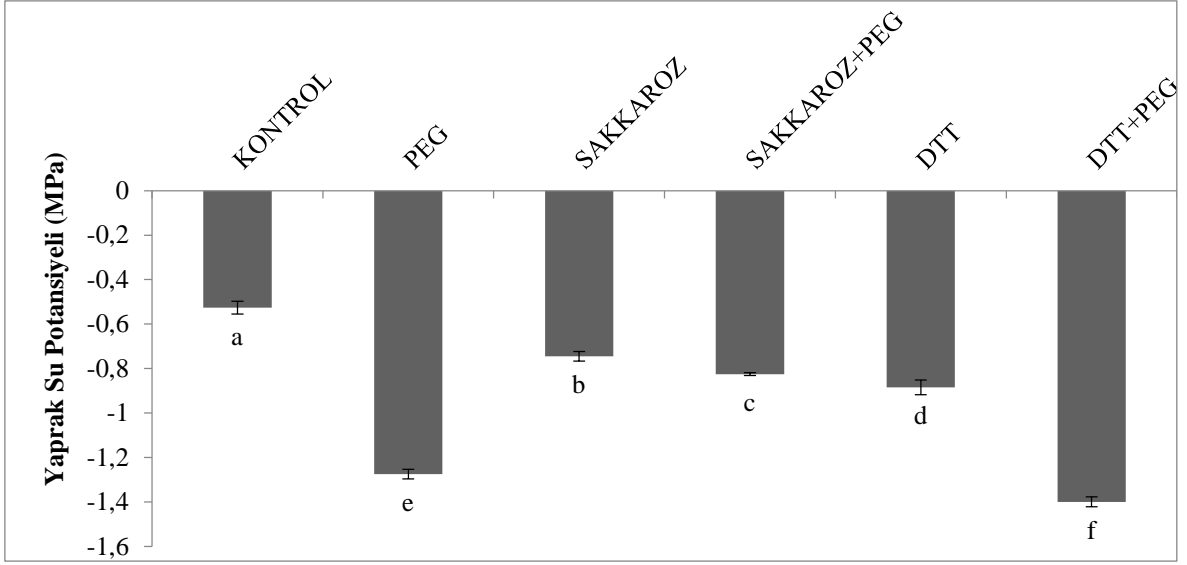
* Ölçülebilir kıvrılma yok ±: standart sapma

3.2. Su Potansiyeli

Stresiz koşullarda uygulanan sakkarozun kontrole göre yaprak su potansiyelini düşürdüğü, bununla beraber stresli koşullarda uygulanan sakkarozun (sakkaroz+PEG) yaprak su potansiyelini ozmotik stres uygulanmış fidelere göre iyileştirdiği belirlendi. Stresli ve stressiz koşullarda DTT uygulamasının ise su potansiyelini azalttığı belirlendi (Şekil 8).

Elde edilen verilerin bitkilerin su durumunun bir göstergesi olan yaprak kıvrılma derecesi (%) ile uygunluk içerisinde olduğu görüldü. PEG grubu ile karşılaştırıldığında, sakkaroz+PEG grubu bitkilerde su potansiyelinde iyileşme gözlemlendiğinden yaprak kıvrılma derecesinin de azaldığı gözlemlendi.

PEG grubu ile karşılaştırıldığında, DTT+PEG grubu bitkilerde su potansiyeli daha fazla azaldığından, yaprak kıvrılma derecesinin de daha fazla olduğu ve kıvrılmanın daha erken başladığı gözlemlendi (Şekil 8).

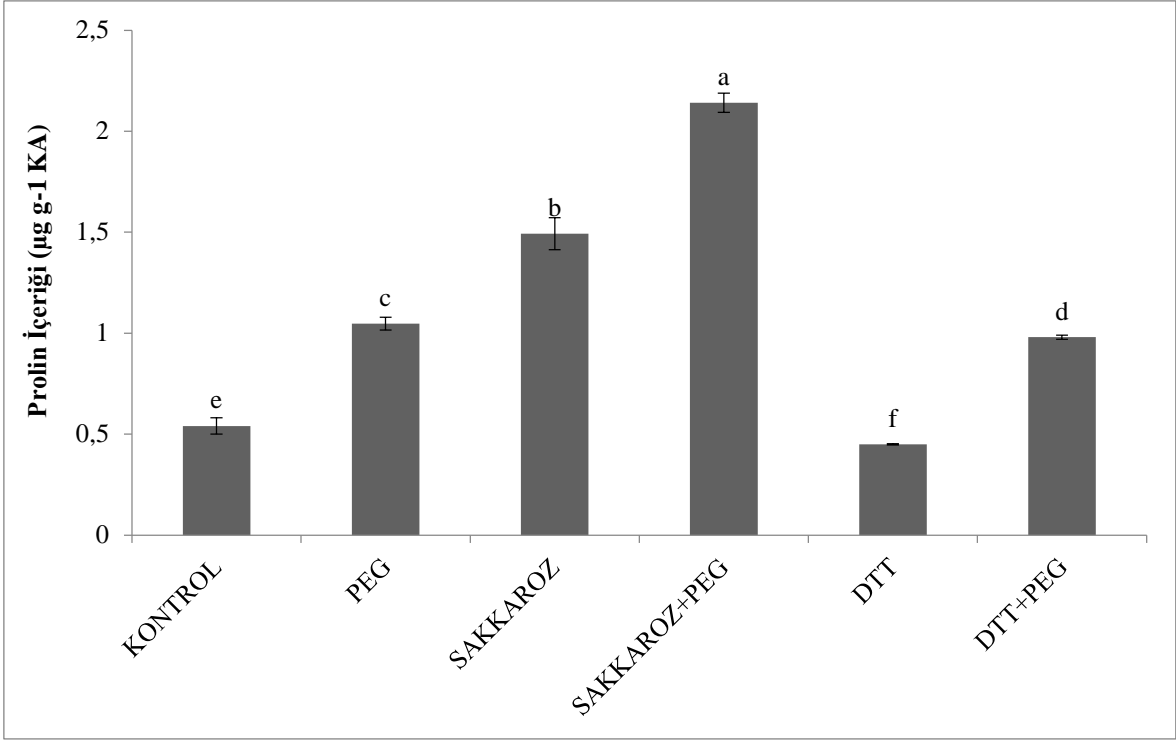


Şekil 8. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında yaprak su potansiyeli üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ($P < 0.05$) seviyesinde önemsizdir.)

3.3. Prolin İçeriği

Sakkaroz uygulamasının hem stresli hem de stressiz koşullarda prolin içeriğini artırdığı belirlendi.

Diğer yandan prolin içeriğinin inhibitör muamelesiyle kontrole göre anlamlı seviyede ($P < 0.05$) azaldığı görüldü. Benzer şekilde, ozmotik stres koşullarında inhibitör uygulanan bitkilerde prolin içeriğinin PEG uygulanan bitkilere göre azaldığı bulundu (Şekil 9).



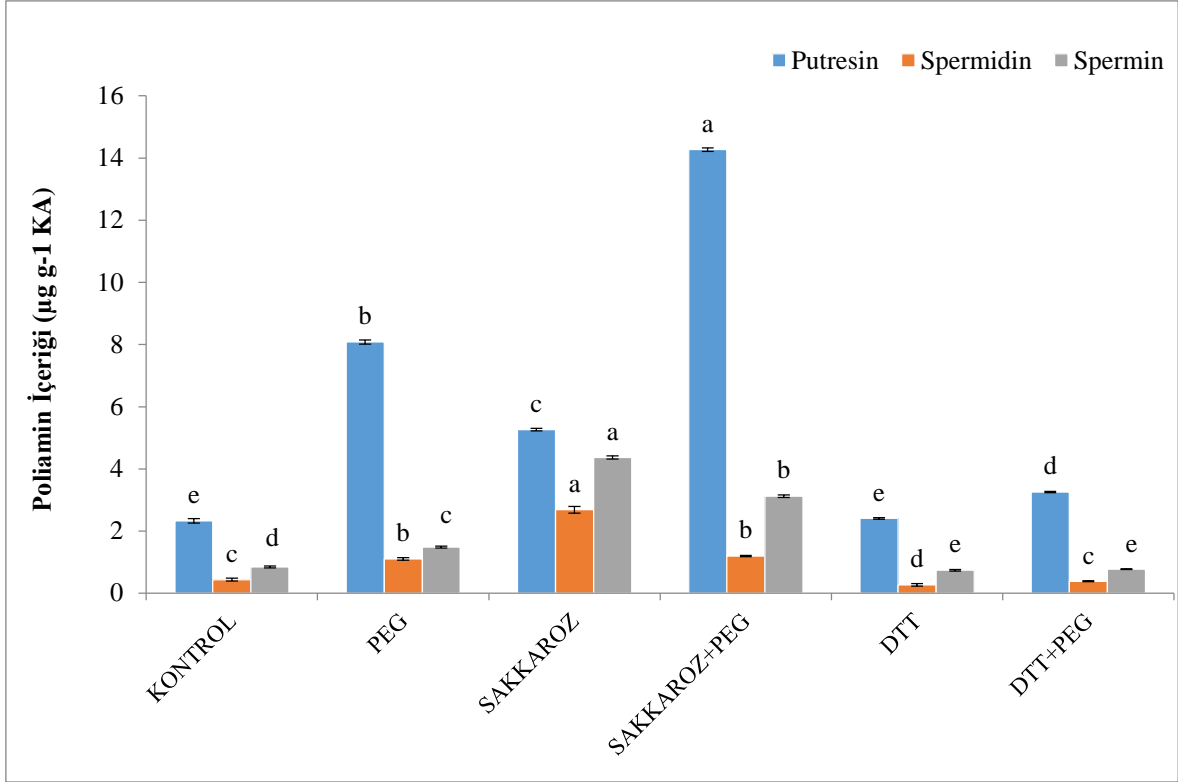
Şekil 9. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında prolin miktarı üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ($P < 0.05$) seviyesinde önemsizdir.)

3.4. Poliamin İçeriği

Sakkaroz uygulamasının stresli ve stressiz koşullarda putresin içeriğini arttırdığı belirlendi. Bundan farklı olarak stresli koşullarda uygulanan DTT' nin ozmotik stres uygulanmış (PEG) gruba göre putresin içeriğini önemli derecede azalttığı görüldü.

Stressiz koşullarda dıştan uygulanan sakkarozun kontrol grubu ile karşılaştırıldığında, spermidin miktarını önemli derecede arttırdığı belirlendi. Diğer taraftan DTT uygulamasının spermidin miktarını stresli ve stressiz koşullarda azalttığı belirlendi.

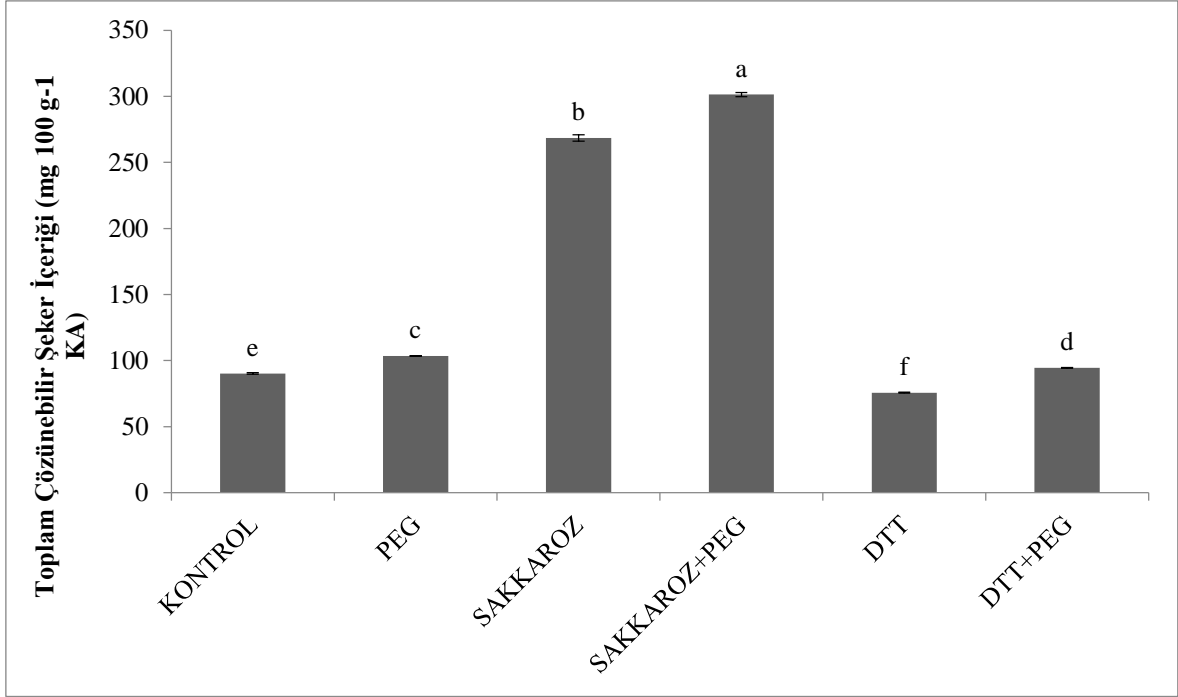
Stresli ve stressiz koşullarda uygulanan sakkarozun kendi kontrolleriyle karşılaştırıldığında spermin miktarının önemli derecede arttığı görülürken, inhibitör uygulaması ile spermin miktarının azaldığı görüldü (Şekil 10).



Şekil 10. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında poliamin içeriği üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen aynı sütunlar arasındaki fark %5 ($P < 0.05$) seviyesinde önemsizdir.)

3.5. Toplam Çözünabilir Şeker İçeriği

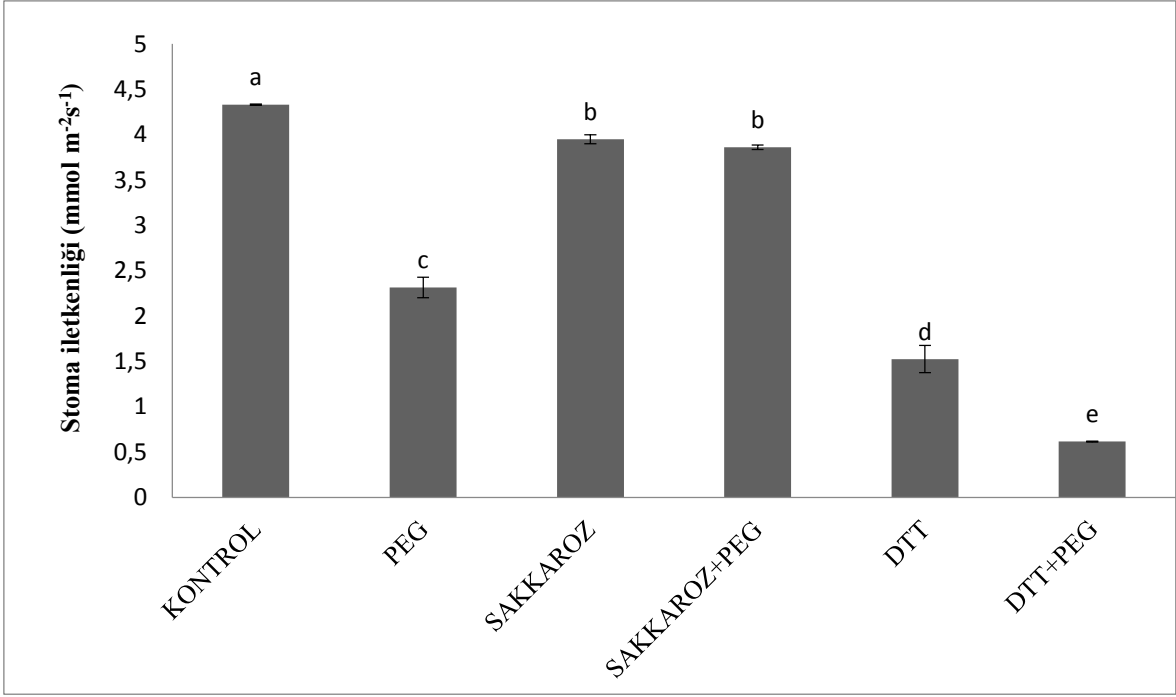
Dıştan sakkaroz uygulamasının stresli ve stressiz koşullarda toplam çözünabilir şeker içeriğini artırdığı belirlendi. Diğer taraftan, inhibitör uygulamasının toplam çözünabilir şeker içeriğini stresli ve stressiz koşullarda anlamlı seviyede ($P < 0.05$) azalttığı belirlendi (Şekil 11).



Şekil 11. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında toplam çözünebilir şeker miktarı üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ($P < 0.05$) seviyesinde önemsizdir.)

3.6. Stoma İletkenliği

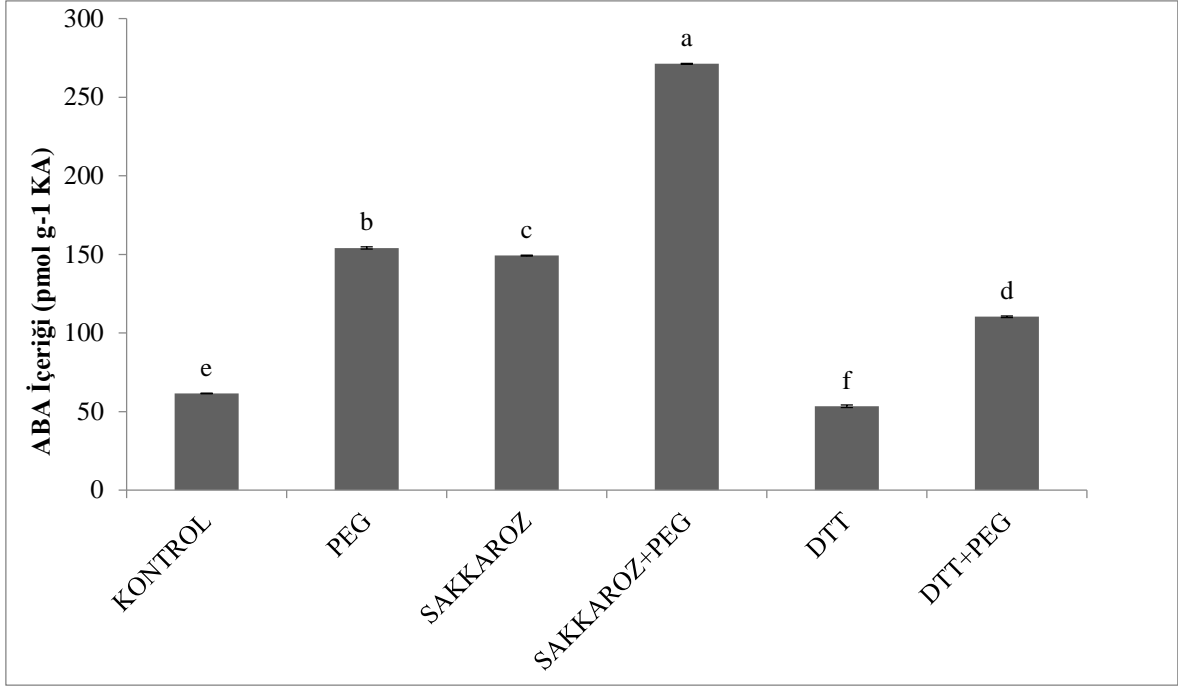
Ozmotik stres koşullarında stomatal iletkenliğin kontrole göre azaldığı belirlendi. Bundan farklı olarak stressiz koşullarda sakkaroz uygulamasının kontrolüne göre stomatal iletkenliği azalttığı görülürken, stresli koşullarda sakkaroz uygulamasının kontrolüne göre stomatal iletkenliği arttırdığı bulundu. Stressiz koşullarda DTT muamelesinin ise kontrole göre stoma iletkenliğini azalttığı saptandı. DTT+PEG grubunda da PEG grubuna göre stoma iletkenliği azaldığı gözlemlendi (Şekil 12).



Şekil 12. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında stoma iletkenliği üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

3.7. ABA İçeriği

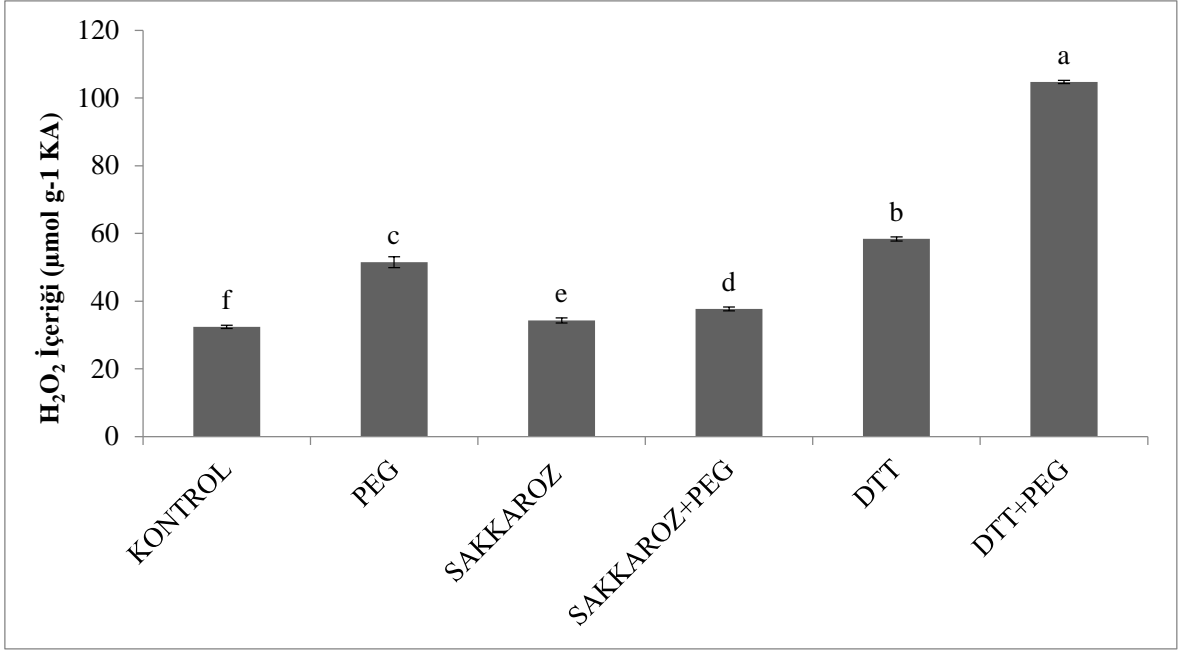
Dıştan sakkaroz uygulamasının stresli ve stressiz koşullarda ABA içeriğini artırdığı saptandı. Bundan farklı olarak uygulanan inhibitörün de stresli ve stressiz koşullarda ABA içeriğini azalttığı bulundu (Şekil 13).



Şekil 13. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında içsel hidrojen peroksit içeriği üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ($P < 0.05$) seviyesinde önemsizdir.)

3.8. H₂O₂ İçeriği

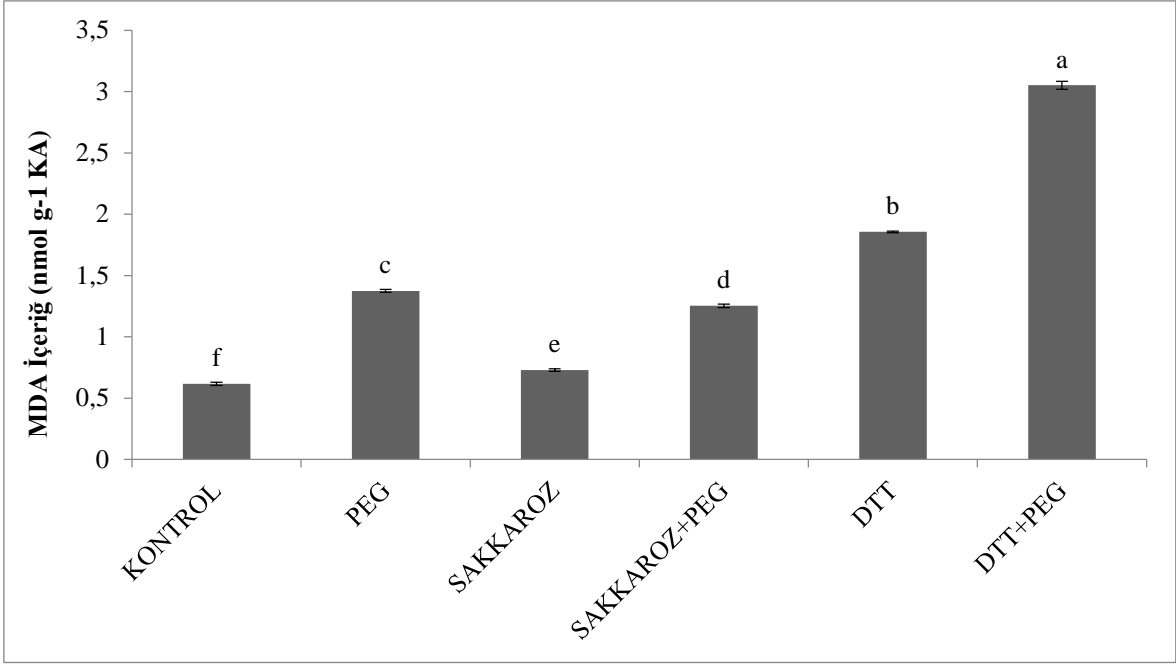
Elde edilen verilere göre, içsel hidrojen peroksit konsantrasyonu stresli ve stressiz koşullarda sakkaroz uygulamasıyla azaldığı gözlemlendi. Diğer yandan içsel hidrojen peroksit içeriğinin inhibitör uygulamasıyla kontrole göre arttığı bulundu. Benzer şekilde ozmotik stres koşullarında inhibitör uygulamasının PEG grubu bitkilere göre içsel H₂O₂ içeriğini artırdığı belirlendi (Şekil 14).



Şekil 14. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında içsel hidrojen peroksit içeriği üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

3.9. Lipid Peroksidasyonu

Sakkaroz uygulamasının ozmotik stres koşullarında membran hasarını azalttığı ve lipid peroksidasyonunu iyileştirici yönde etki ettiği tespit edildi. Ozmotik stres koşullarında inhibitör uygulamasında ise membran hasarı PEG grubuna kıyasla daha fazla uyardığı saptandı (Şekil 15).



Şekil 15. Sakkaroz ve DTT muamelelerinin ozmotik stres ortamında lipid peroksidasyonu üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

4. SONUÇLAR

Yapmış olduğumuz bu çalışma sonucunda;

1. Mısır fidelerinde yaprak kıvrılmasını geciktiren ve kıvrılma derecesini azaltan sakkaroz konsantrasyonunun 0,1 mM olduğu ve ayrıca 20 mM DTT' nin ise en kısa sürede en fazla kıvrılmaya sebep olan etkin konsantrasyon olduğu bulunmuştur.
2. Ozmotik stres koşullarında, dıştan uygulanan 0,1 mM sakkarozun yaprak su potansiyelini arttırdığı, 20 mM DTT uygulamasının ise yaprak su potansiyelini azalttığı belirlenmiştir.
3. Ozmotik stresin, ozmolit (prolin, poliamin, şeker) birikimini arttırdığı gözlenirken, sakkaroz uygulaması ile birlikte ozmolit birikiminin daha da arttığı belirlenmiştir. Bundan farklı olarak ozmolit birikiminin DTT uygulamasıyla birlikte azaldığı belirlenmiştir.
4. Ozmotik stres altında, sakkaroz uygulamasının stomatal iletkenliği arttırdığı, DTT uygulamasının ise stoma iletkenliğini azalttığı tespit edilmiştir.
5. Yapraklardaki içsel ABA seviyesinin stresli ve stressiz koşullarda sakkaroz uygulamalarıyla arttığı, DTT uygulamasıyla ise ciddi şekilde azaldığı gözlemlenmiştir.
6. Ozmotik stres altında yapraktaki içsel H₂O₂ içeriğinde artış olduğu gözlenmiştir. Bu artışın sakkaroz uygulaması ile azaldığı DTT uygulamasıyla arttığı belirlenmiştir.
7. Ozmotik streste, fidelerde malondialdehit (MDA) içeriğinde önemli derecede artışın olduğu belirlenmiştir. Bu artışın dıştan sakkaroz uygulaması ile azaldığı fakat DTT uygulamasıyla arttığı saptanmıştır.

5. TARTIŞMA

Ozmotik strese maruz bırakılan mısır fidelerinde dıştan sakkaroz uygulamasının yaprak kıvrılması üzerine etkisini araştırmak için; yaprak kıvrılma derecesi, toplam çözünebilir şeker, prolin ve poliamin içeriği, su potansiyeli, stoma iletkenliği, lipid peroksidasyonu, hidrojen peroksit ve ABA içeriği değişimleri belirlenmiştir.

Literatürde çeşitli stres faktörleri altındaki bitkilerde yaprak kıvrılma derecesi (%) ölçülerek bu stres faktörlerinin kıvrılma üzerindeki etkisi belirlenmiştir (O" Toole vd.,1979; Clarke,1986; Fernandez ve Castrillo,1999). Örneğin; Turgut ve Kadioğlu' nun (1998) yaptığı bir çalışmada kuraklık stresine maruz kalan *Ctenanthe setosa* 'nın yapraklarını kıvrıdığı ve kuraklık süresi arttıkça kıvrılma derecesinin (%) de arttığı bildirilmiştir. Çalışmamızda, kuraklığa maruz kalmış mısır türlerinde dıştan sakkaroz uygulamasıyla kıvrılma süresinin uzadığı ve kıvrılma derecesinin azaldığı bulunmuştur. Ayrıca salisilik asit uygulamasının uzun dönemdeki kuraklık stresini hafiflettiği ve antioksidan sistemi teşvik ederek yaprak kıvrılmasını geciktirdiği rapor edilmiştir (Kadioğlu vd., 2011). Saruhan vd. (2012), mısır çeşitlerinde salisilik asit ön muamelesinin kuraklık toleransını tetiklediğini ve antioksidan sistemi uyararak yaprak kıvrılmasını geciktirdiğini bulmuşlardır. Yapılan bir başka çalışmada kullanılan Batem 56-55 (kuraklığa toleranslı) ve Batem 51-52 (kuraklığa duyarlı) iki mısır çeşidinin, kuraklık stresinde yaprak kıvrılmasının etkileri araştırılmıştır. Kuraklığa toleranslı olan Batem 56-55 yaprakları, Batem 51-52' den iki gün sonra kıvrılmıştır (Sağlam vd., 2014).

Yaprak su potansiyelinin ozmotik stres koşullarında azaldığı ve buna paralel olarak yaprak kıvrılmasının arttığı gözlenmiştir. Su stresinden etkilenen ve bitkinin su durumunu gösteren önemli bir parametre yaprak su potansiyelidir. Yaprak su potansiyelinin kuraklık stresi için iyi bir indikatör olduğu bilinmektedir (Shaw vd., 2002). Benzer şekilde kuraklık stresine maruz kalan çeltik kültürlerinde yapılan bir çalışmada, yaprak su potansiyelinin 0.5 MPa'dan -2 MPa'a düştüğü rapor edilmiştir (Sharma ve Dubey, 2005). Yine buğdayda yapılan bir çalışmada kuraklık stresinin yaprak su potansiyelini kontrol bitkilerinde -0.63 MPa'dan -2 MPa'a düşürdüğü kaydedilmiştir (Siddique vd., 2000). Mısırla ilgili yapılan bir çalışmada, Batem 51-52 (kuraklığa duyarlı) mısır bitkisinin kontrole göre yaprak su potansiyeli -0.30 MPa' dan -1.81 MPa'a düştüğü ve diğer bir kültür olan Batem 56-55 (kuraklığa toleranslı) mısır bitkisinin kontrole göre yaprak su potansiyelinde önemli bir

değişiklik olmadığı kaydedilmiştir (Sağlam vd., 2014). Çalışmamızda kuraklık stres koşullarında 0,1 mM dıştan sakkaroz muamelesinin yaprak su potansiyelini iyileştirdiği bulunmuştur. Bu veriye dayanarak bitkilerde osmotik stres koşullarında iyileştirici etki yapabilen 0,1 mM konsantrasyondaki sakkarozun yaprak kıvrılmasının gözlenmesiyle belirlenebileceğini söyleyebiliriz.

Abiyotik stres altında, birçok bitki osmotik gücü dengelemek ve antioksidan enzimlerin serbest radikalleri temizlemelerini teşvik etmek için prolin ve çözünebilir şekerleri içeren ozmolitler biriktirir. Prolinin, osmotik ayarlama, ROT' ları temizleme, membran bütünlüğünü koruma, proteinlerin kararlılığını sağlama ve sitozol pH'sını düzenleme gibi fonksiyonlarının olduğu kaydedilmiştir (Seki vd., 2007). Çalışmamızda yaptığımız analiz sonuçlarına göre, stressiz koşullarda dıştan sakkaroz uygulamasının fidelerde prolin içeriğini arttırdığı belirlenmiştir. Ayrıca osmotik stres koşulları altında dıştan sakkaroz uygulamasının da prolin içeriğini arttırdığı tespit edilmiştir. Söz konusu artışın, osmotik stres altında hücrelerin osmotik potansiyellerini ayarlaması ve turgor durumunu muhafaza etmesine neden olabileceği düşünülebilir. Çünkü kuraklık stresi altında prolin birikimiyle yaprak su potansiyeli azalarak bitkiye su alınımı sağlanır. Mevcut bulgularımıza benzer olarak, soğuk stresine maruz bırakılan salatalık bitkilerinde sakkaroz ön muamelesiyle birlikte antioksidan enzim aktivitesinin miktarının arttığı ve bunun da dolaylı yoldan prolin üzerinden düzenlendiği ileri sürülmüştür (Cao vd., 2014). Bu verilere dayanarak sakkaroz uygulamasının osmotik stresin olumsuz etkilerini gidermek için prolin içeriğini artırdığı ifade edilebilir.

Ayrıca genellikle bitkilerin kuraklık gibi abiyotik stres koşullarında poliamin biyosentezini artırma kapasitesine sahip oldukları kaydedilmiştir (Erdei vd., 1996). Çalışmamızda putresin, spermidin ve spermin gibi yaygın poliamin içeriklerinin de stres koşullarında ve sakkaroz+PEG muamelesi yapılan bitkilerde arttığı belirlenmiştir. Bununla beraber, osmotik stres koşullarında vejetatif aşamada dıştan uygulanan sakkarozun yaygın poliaminlerin içeriğini artırdığı tespit edilmiştir. Nitekim poliaminlerin antioksidan veya ROS temizleyicisi olarak rol oynadığı, protein ve hücresel yapıların kararlılığına katkıda bulunduğu ve böylece bitkilerin stres dayanıklılığını artırdığı bilinmektedir (Bartels ve Sunkar, 2005).

Bitkilerde şeker birikiminin içsel osmotik potansiyelin düzenlenmesi ile biyomolekül ve membranların korunmasına katkıda bulunduğu bilinmektedir (Seki vd., 2007). Mevcut çalışmada, osmotik stresi altında dıştan sakkaroz uygulamasının toplam çözünebilir şeker

içeriğini artırdığı görülmüştür. Salatalık fidelerinde yapılan benzer bir çalışmada, sadece PEG ile muamele edilen fidelerde prolin ve çözünebilir şeker içeriğinin arttığı tespit edilmiş, stres koşullarında glukoz ön muamelesi yapılan fidelerde ise bu artışın daha da fazla olduğu görülmüştür (Huang vd., 2013). Bu bulgular, toplam çözünebilir şekerin güçlü bir osmoprotektan olarak rol oynayabileceğini düşündürmektedir. Ozmotik stres koşullarında toplam çözünebilir şeker miktarı ile ilgili elde edilen sonuçlarımız ise literatürde daha önce yapılan çalışmalarla benzerlik göstermektedir. Örneğin bir çok çalışmada kuraklık stresine tolerans kazanılmasında toplam çözünebilir şeker miktarındaki artışın rol oynadığı rapor edilmiştir (Prado vd.i 2000; Gill vd., 2001). Kuraklığa maruz kalmış *C. setosa*'nın toplam çözünebilir şekerleri ve indirgen şekerleri ozmotik potansiyeli ayarlayıp topraktan su alabilmek için biriktirdiği bildirilmiştir (Kadıoğlu ve Turgut, 1999). Ayrıca literatürde toplam çözünebilir şeker miktarının bitki metabolizmasında turgorun sürdürülmesi ve hücrel membranların korunmasında sadece tipik bir osmoprotektan olarak (Coue'e vd., 2006) değil aynı zamanda şeker algılama ve sinyal sistemlerinde bir sinyal molekül olarak işlev gördüğü belirlenmiştir (Chen vd., 2009). Bu fikirler doğrultusunda dıştan uygulanan sakkarozun da içsel şeker miktarını daha da fazla artırarak stres boyunca bitki hücrelerinde ozmotik ayarlamayı sağladığı ve strese adaptasyonda rol oynadığı ifade edilebilir.

Stoma iletkenliği kuraklık stresi için iyi bir indikatördür. Çalışmamızda, ozmotik stres koşullarında dıştan sakkaroz uygulamasının gs değerini arttırdığı gözlemlenmiştir. Stoma açıklığındaki artış dıştan uygulanan sakkaroz konsantrasyonuna bağlı olduğu söylenebilir (Rong vd., 2000). Benzer bir çalışmada, *Commelina benghalensis* L. bitkisine sakkaroz uygulaması stoma iletkenliğini arttırmıştır (Reddy ve Das, 1986).

Bilindiği gibi ABA stomaların kapanmasından sorumlu bir hormondur (Seki vd., 2007). Ayrıca ABA'nın kuraklığa karşı koruma sağlayan abiyotik stres cevaplarına karışan anahtar fitohormon olduğu da bilinmektedir (Mahajan ve Tuteja, 2005). Mevcut çalışmada, ABA içeriğinin stressiz koşullarda sakkaroz uygulanan fidelerde kontrole göre arttığı gözlenmiştir. PEG muamelesinin ABA içeriğini artırdığı, sakkaroz+PEG muamelesinin ise ABA birikimini arttırdığı saptanmıştır. Bu veriler içsel sakkaroz seviyesi ile ABA arasında bir ilişkinin olabileceğini düşündürmektedir. Literatürde, dıştan sakkaroz uygulamasının çilek meyvesinin büyüme ve gelişmesi için ABA birikimini uyardığı gösterilmiştir (Jia vd., 2013).

Kuraklık stresi, bitki büyüme ve gelişmesini etkileyen en önemli çevresel faktörlerden biridir. Bitkilerin çevresel strese maruz kalması artan ROT üretimi ile sonuçlanır (End eve Valluru, 2008). Çalışmamızda stres koşullarında H_2O_2 konsantrasyonunun arttığı belirlenmiş ve dıştan sakkaroz uygulaması ile içsel H_2O_2 konsantrasyonunun azaldığı tespit edilmiştir. Ayrıca literatürde, salatalık fidelerine dıştan uygulanan sakkarozun içsel H_2O_2 içeriğini azalttığı görülmüştür (Huang vd., 2013; Cao vd., 2014).

MDA, ROT'ların neden olduğu membran lipid peroksidasyonunun bir ürünüdür (Hsu ve Kao, 2007) ve MDA birikimi, stres altında membran hasarındaki artış olarak ifade edilir (Bailly vd., 1996). Bununla beraber, çalışmamızda dıştan uygulanan sakkarozun (0,1 mM) ozmotik stres koşullarında lipid peroksidasyonunu iyileştirdiği belirlenmiştir. Ayrıca son yıllarda yapılan bir çalışmada, mevcut çalışmaya benzer olarak soğuk stresi altındaki salatalık fidelerinin 50 mM sakkaroz ön muamelesi ile yüksek MDA seviyesini iyileştirdiği, bunun da büyüme inhibisyonundaki iyileşme ile bağlantılı olduğu bildirilmiştir. Sonuç olarak 50 mM sakkaroz ön muamelesinin ROT seviyesini azalttığı ve böylece soğuk stresi altında lipid peroksidasyonunun da azaldığı kaydedilmiştir (Cao vd., 2014). Lipid peroksidasyonundaki azalma ozmolitlerin birikiminin sonucu olarak su durumunun iyileşmesinden kaynaklanabilir.

Ozmotik stres koşullarında DTT uygulamasıyla ozmolitlerin seviyesi baskılandığında, su potansiyelinin azaldığı, paralel olarak lipid peroksidasyonunun ve içsel H_2O_2 içeriğinin arttığı görülmüştür. Literatürde kuraklık stresinde DTT ile ilgili çalışmaya rastlanmamıştır. Bu açıdan bu çalışmanın literatüre yeni bir bilgi katacağı düşünülmektedir. Ozmotik strese maruz kalan mısır fidelerine çeşitli konsantrasyonlarda dıştan sakkaroz ve DTT uygulamaları yapılarak yaprak kıvrılma dereceleri ölçülmüştür. Sonuçlar, 0,1 mM sakkaroz konsantrasyonunun stresi azaltan ve yaprak kıvrılmasını geciktiren; 20 mM DTT' nin ise kısa sürede yaprak kıvrılmasına neden olan ve stresi arttıran en uygun konsantrasyon oldukları belirlenmiştir. Bunun ışığında ozmotik stres altında uygulanan sakkarozun (0,1 mM) yaprak kıvrılmasını hangi mekanizmalarla geciktirdiğini belirlemek için su potansiyeli, prolin, poliamin, toplam şeker içeriği, stoma iletkenliği, ABA içeriği, H_2O_2 içeriği ve lipid peroksidasyonu parametreleri ölçülmüştür. Dıştan sakkaroz uygulaması ile ozmolit ve su potansiyeli sonuçlarına bakıldığında; ozmotik stres koşulları altında sakkaroz uygulamasının ozmolit birikimini arttırarak su durumunun koruduğu bulunmuştur. Buna paralel olarak, stoma iletkenliğindeki artışın

bitkinin su alma potansiyelinin yüksek olmasıyla ilişkili olduğu söylenilebilir. Dıştan sakkaroz uygulamasının ABA içeriğini arttırdığı bulunmuştur. Ancak bu artışın bitkilere dışarıdan ABA uygulaması sonucunda elde edilen içsel ABA konsantrasyonu (Yayınlanmamış veriler) kıyaslandığında sakkaroz uygulaması sonucu belirlenen ABA değerlerinin stomaları kapatacak seviyede olmadığını söylemek mümkündür. Dıştan 0,1mM sakkaroz uygulaması yapıldığında bitkideki stres durumunu anlamak için içsel H₂O₂ içeriği ve lipid peroksidasyonu belirlenmiştir. Ozmotik stres koşullarında dıştan sakkaroz uygulaması ile içsel H₂O₂ içeriği ve lipid peroksidasyonunun azaldığı bulunmuştur. Bu sonuçlar ile dıştan uygulanan 0,1mM sakkarozun ozmolit birikimini uyararak yaprak su durumunu koruduğu, ABA içeriğini arttırdığı, içsel H₂O₂ seviyesini ve lipid peroksidasyonunu azaltarak yaprak kıvrılmasını geciktirdiği sonucuna varıldı. Dıştan sakkaroz ve DTT uygulamasının yaprak kıvrılması üzerine yapılan bir çalışmaya literatürde rastlanmamış olması, bu tez çalışmasının literatürdeki bu boşluğu dolduracak değerde olduğu düşünülmektedir.

6. ÖNERİLER

Kuraklık, bütün dünyada olduğu gibi, ülkemizde de mısır verimini sınırlandıran en önemli faktördür. Dünyadaki tarım alanlarında karşılaşılan önemli olumsuzluklardan birisinin kuraklık olmasından dolayı ve mısırın ülkemizde özellikle Akdeniz Bölgesinde yetiştirilen ekonomik değeri yüksek bir bitki olmasından dolayı bu çalışmanın yaprak kıvrılması mekanizmasını aydınlatmada ve mısır verimini artırmada önemli olacağı açıktır. Dıştan uygulanan 0,1 mM sakkarozun ozmotik stresin etkilerini önemli derecede azalttığı ve yaprak kıvrılmasını geciktirdiği tarafımızdan ispatlanmıştır. Elde edilen veriler doğrultusunda, sakkarozun stres koşullarında bitkilerde yaprak kıvrılmasını engellemek amacıyla tarımda kullanılabileceği, böylece kuraklık stresine karşı bu bitkilere vejetatif aşamada sakkaroz uygulamak suretiyle mısır üretimindeki ekonomik kayıpların önlenebileceği söylenebilir. Bununla beraber, mevcut çalışmada elde edilen verilere dayanarak tarla denemelerinin yapılmasına yönelik çalışmaların başlatılması gerektiği önerilmektedir.

Elde ettiğimiz bulgular ışığında, ozmotik stres koşulları altında sakkarozun uyardığı sinyal yollarının aydınlatılması kıvrılma mekanizmasının nasıl kontrol edildiğinin anlaşılmasına da katkı sağlayacaktır. Bu çalışmaya benzer olarak dıştan prolin, poliamin ve glisin betain gibi diğer ozmolitlerin uygulanmasının H_2O_2 , ABA ve ozmolit seviyesini nasıl değiştirdiğinin incelenmesi, kuraklık tolerans mekanizmasının aydınlatılmasında rol oynayacaktır. Bu nedenle konunun bu yönleriyle de araştırılması önerilmektedir.

Ayrıca, bitkilerin kuraklık stresini tolere etmek için çeşitli mekanizmalar geliştirdikleri bilinmektedir. Örneğin, ağır stres koşullarında, bitkilerin reaktif oksijen türlerini, antioksidan sistemi ve ozmolit sentezini uyardığı birçok çalışmada tespit edilmiştir. Bununla beraber, içsel sakkaroz miktarındaki değişimlerin H_2O_2 ve ozmolitlerle ilişkisi hala tam olarak açık değildir. Bu nedenle dıştan sakkaroz uygulaması ile içsel sakkaroz miktarına bakılarak H_2O_2 ve ozmolitlerle ilişkisini aydınlatılmasında yol gösterici olabilir. Mevcut çalışmada ise dıştan sakkaroz uygulamasının bu mekanizmalardan ozmolit sentezini uyararak kuraklık stresine tolerans gösterebileceği bulunmuştur. Bundan sonraki çalışmalarda, ozmolit sentezinde ve ABA biyosentezinde rol alan enzim aktivitelerinin moleküler düzeyde araştırılması sonuçların birçok veriyle desteklemesi açısından yarar sağlayabilir. Örneğin; poliamin metabolik enzimlerinden arginin dekarboksilaz, S-adenozil

metionin dekarboksilaz, ve poliamin oksidaz enzimleri ile prolin sentezine karışan enzimlerden Δ^1 -pirolin-5-karboksilat sentaz (P5CS) ve şeker metabolizmasında rol alan sakkaroz sentez enzimi olan sakkaroz sentaz gibi enzimlerin gen ifadesindeki değişimler araştırılabilir.

7. KAYNAKLAR

- Abass, M.S. ve Mohamed, H.I., 2011. Alleviation of Adverse Effects of Drought Stress on Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by Exogenous Application of Hydrogen Peroxide, Bangladesh Journal of Botany, 40, 75–83.
- Ackerson, R.C., Kreig, D.R. ve Sung, F.J.M., 1980. Leaf Conductance and Osmoregulation of Field Grown Sorghum Genotypes, Crop Science, 20, 10-14.
- Agarwal, P. ve Jha, B., 2010. Transcription Factors in Plants and ABA Dependent and Independent Abiotic Stress Signalling, Biologia Plantarum, 54, 201–212.
- Al Sarraj, J., Vinson, C. ve Thiel, G., 2005. Regulation of Asparagine Synthetase Gene Transcription by the Basic Region Leucine Zipper Transcription Factors ATF5 and CHOP, Biological Chemistry, 386, 873-879.
- Alcázar, R., Altabella, T., Marco, F., Bortolotti, C., Reymond, M., Koncz, C., Carrasco, P. ve Tiburcio, A.F., 2010. Polyamines: Molecules with Regulatory Functions in Plant Abiotic Stress Tolerance, Planta, 231, 1237-1249.
- Ali, K., Ashraf, M. ve Athar, H.R., 2007. Exogenously Applied Proline at Different Growth Stages Enhances Growth of Two Maize Cultivars Grown under Water Deficit Conditions, Pakistan Journal of Botany, 39, 1133-1144.
- Ali, K., Anwar, F., Ashraf, M., Saari, N. ve Perveen, R., 2013. Ameliorating Effects of Exogenously Applied Proline on Seed Composition, Seed Oil Quality and Oil Antioxidant Activity of Maize (*Zea mays* L.) under Drought Stress, Internatiol Journal of Molecular Sciences, 14, 818-835.
- Allen, G.J., Chu, S.P., Harrington, C.L., Schumacher, K., Hoffmann, T., Tank, Y.Y., Grill, E. ve Schroeder, J.I., 2001. A Defined Range of Guard Cell Calcium Oscillation Parameters Encodes Stomatal Movements, Nature, 411, 1053-1057.
- Arora, A. ve Mohan, J., 2002. Expression of Dwarfing Genes under Nitrogen and Moisture Stress in Wheat (*Triticum* spp): Dry Matter Partitioning, Root Growth and Leaf Nitrogen, Journal of Agronomy and Crop Science, 186, 111-118.
- Ashraf, M. ve Foolad, M.R., 2007. Roles of Glycine Betaine and Proline in Improving Plant Abiotic Stress Resistance, Environmental and Experimental Botany, 59, 206–216.
- Baena Gonzalez, E., Rolland, F., Thevelein, J.M. ve Sheen, J., 2007. A Central Integrator of Transcription Networks in Plant Stress and Energy Signalling, Nature, 448, 938-942.
- Bhattachrjee, S., 2005. Reactive Oxygen Species and Oxidative Burst: Roles in Stress, Senescence and Signal Transduction in Plant, Current Science, 89, 1113- 1121.

- Bailly, C., Benamar, A., Corbineau, F. ve Come, D., 1996. Changes in Malondialdehyde Content and in Superoxide Dismutase, Catalase and Glutathione Reductase Activities in Sunflower Seeds As Related to Deterioration During Accelerated Aging, Plant Physiology, 97, 104–110.
- Barratt, D.H., Derbyshire, P., Findlay, K., Pike, M., Wellner, N., Lunn, J., Feil, R., Simpson, C., Maule, A.J. ve Smith, A.M., 2009. Normal Growth of *Arabidopsis* Requires Cytosolic Invertase but not Sucrose Synthase, Proceedings of the National Academy of Sciences of U.S.A., 106, 13124–13129.
- Bartels, D. ve Sunkar, R., 2005. Drought and Salt Tolerance in Plants, Critical Reviews in Plant Sciences, 24, 23-58.
- Bates, L.S., Waldren, R.P. ve Teare, I.D., 1973. 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. ve Kramer, P.J., Eds. *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. John Wiley and Sons, New York, 33-42.
- Bidwell, R.G.S., 1974. *Plant Physiology*, Macmillan Publishing Com., Inc., New York, 643s.
- Blum, A., 1986. *Plant Breeding for Stress Environments*, CRC Press, Boca Raton, USA, 1-223s.
- Bohnert, H.J. ve Jensen, R.G., 1996. Strategies for Engineering Water Stress Tolerance in Plants, Trends Biotechnology, 14, 89-97.
- Bohnert, H.J. ve Shen, B., 1999. Transformation and Compatible Solutes, Scientia Horticulturae, 78, 237-60.
- Borsani, O., Valpuesta, V. ve Botella, M.A., 2003. Developing Salt Tolerant Plants in a New Century: a Molecular Biology Approach, Plant Cell Tissue and Organ Culture, 73, 101–115.
- Bossi, F., Cordoba, E., Dupre, P., Mendoza, M.S., Roman, C.S. ve Leon, P., 2009. The *Arabidopsis* ABA INSENSITIVE (ABI) 4 Factor Acts As A Central Transcription Activator of The Expression of Its Own Gene, and for The Induction of ABI5 and SBE2.2 Genes During Sugar Signaling, Plant Journal, 59, 359-374.
- Bouchereau, A., Aziz, A., Larher, F. ve Martin Tanguy, J., 1999. Polyamines and Environmental Challenges: Recent Development, Plant Science, 140, 103-25.
- Bray, E.A., 1991. Regulation of Gene Expression by Endogenous ABA During Drought Stress., *Abscisic Acid: Physiology and Biochemistry*, In Davies, W.J., Jones, H.G., Eds. Bios Scientific Publishers, Oxford, UK, 81-98s.
- Bray, E.A., 1993. Molecular Responses to Water Deficit, Plant Physiology, 103, 1035-1040.

- Bright, J., Desikan, R., Hancock, J.T., Weir, I.S. ve Neill, S.J., 2006. ABA Induced NO Generation and Stomatal Closure in *Arabidopsis* are Dependent on H₂O₂ Synthesis, Plant Journal, 45, 113-122.
- Buchanan, B.B., Gruissem, W. ve Jones, R.L., 2000. Biochemistry and Molecular Biology of Plants. Rockville, MD: ASPP.
- Cao, Y.Y., Yang, M.T., Li, X., Zhou, Z.Q, Wang, X.J. ve Bai, J.G., 2014. Exogenous Sucrose Increases Chilling Tolerance in Cucumber Seedlings by Modulating Antioxidant Enzyme Activity and Regulating Proline and Soluble Sugar Contents, Scientia Horticulturae, 179, 67-77.
- Castleden, C.K., Aoki, N., Gillespie, V.J., MacRae, E.A., Quick, W.P., Buchner, P., Foyer, C.H., Furbank, R.T. ve Lunn, J.E., 2004. Evolution and Function of The Sucrose Phosphate Synthase Gene Families in Wheat and Other Grasses, Plant Physiology, 135, 1753-64.
- Chen, C., Chen, L., Lin, C. ve Kao, C., 2001. Regulation of Proline Accumulation in Detached Rice Leaves Exposed to Excess Copper, Plant Science, 160, 283-290.
- Chen, Z., Hong, X., Zhang, H., Wang, Y., Li, X., Zhu, J. ve Gong, Z., 2005. Disruption of The Cellulose Synthase Gene, AtCesA8/IRX1, Enhances Drought and Osmotic Stress Tolerance in Arabidopsis, The Plant Journal, 43, 273–283.
- Chen, Y.F., Li, L.Q., Xu, Q., Kong, Y.H., Wang, H. ve Wu, W.H., 2009. The WRKY6 Transcription Factor Modulates PHOSPHATE1 Expression in Response to Low Pi Stress in Arabidopsis, Plant Cell, 21, 3554–3566.
- Chinnusamy, V., Jagendorf, A. ve Zhu, J.K., 2005. Understanding and Improving Salt Tolerance in Plants, Crop Science, 45, 437–448.
- Cho, Y.H., Yoo, S.D., ve Sheen, J., 2006. Regulatory Functions of Nuclear Hexokinase1 Complex in Glucose Signaling, Cell, 127, 579-589.
- Clarke, J.M., 1986. Effect of Leaf Rolling on Leaf Water Loss in Triticum spp., Canadian Journal of Plant Science, 66, 885-891.
- Cohen, Y., Moreschet, S. ve Fuchs, M., 1987. Changes in Hydraulic Conductance of Citrus Trees Following A Reduction in Wetted Soil Volume, Plant Cell and Environment, 10, 53–57.
- Costa, R.C.L., Lobato, A.K.S., Oliveira Neto, C.F., Maia, P.S.P., Alves, G.A.R. ve Laughinghouse IV, H.D., 2008. Biochemical and Physiological Responses in Two *Vigna unguiculata* (L.) Walp. Cultivars Under Water Stress, Agronomy Journal, 7, 98-101.
- Couée, I., Sulmon, C., Gouesbet, G. ve El Amrani, A., 2006. Involvement of Soluble Sugars in Reactive Oxygen Species Balance and Responses to Oxidative Stress in Plants, Journal of Experimental Botany, 57, 449-59.

- Cutler, H.G., Yokuta, T. ve Adam, G., 1991. Brassinosteroids: Chemistry, Bioactivity and Applications, ACS Symposium Series 474, Washington DC: American Chemical Society.
- Dawood, M.G., Taie, H.A.A., Nassar, M.R.A., Abdelhamid, M.T. ve Schmidhalter, U., 2014. The Changes Induced in the Physiological, Biochemical and Anatomical Characteristics of *Vicia faba* by the Exogenous Application of Proline under Seawater Stress, South African Journal of Botany, 93, 54–63.
- Dekkers, B.J., Schuurmans, J.A. ve Smeekens, S.C., 2008. Interaction Between Sugar and Abscisic Acid Signalling During Early Seedling Development in Arabidopsis. Plant Molecular Biology, 67, 151-167.
- Delauney, A.J. ve Verma, D.P.S., 1993. Proline Biosynthesis and Osmoregulation in Plants, Plant Journal, 4, 215-23.
- Dhindsa, R.S., Plumb Dhindsa, P. ve Thorpe, T.A., 1981/82. Leaf Senescence Correlated with Increased Levels of Membrane Permeability and Lipid Peroxidation and Decreased Levels of Superoxide Dismutase and Catalase, Journal of Experimental Botany, 32, 93-101.
- Dubois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Rebers, P.A. ve Smith, F., 1956. Calorimetric Method for Determination of Sugars and Related Substances, Analytical Chemistry, 28, 350-56.
- Earle, F.R., Curtis, J.J. ve Hubbard, J.E., 1946. Composition of the Component Parts of the Kernel, Cereal Chemistry, 23, 504-511.
- Eckardt, N.A., 2003. The Function of SUT2/SUC3 Sucrose Transporters: the Debate Continues, Plant Cell, 15, 1259-1262.
- Ehlert, A., Weltmeier, F., Wang, X., Mayer, C.S., Smeekens, S., Vicente Carbajosa, J. ve Droge Laser, W., 2006. Two Hybrid Protein Protein Interaction Analysis in *Arabidopsis* Protoplasts: Establishment of A Heterodimerization Map of Group C and Group S bZIP Transcription Factors, Plant Journal, 46, 890-900.
- Ekanayake, I.J., De Datta, S.K. ve Steponkus, P.L., 1993. Effect of Water Deficit Stress on Diffusive Resistance, Transpiration, and Spikelet Desiccation of Rice (*Oryza sativa* L.), Annals of Botany, 72, 73-80.
- Ende, W.V ve Valluru, R., 2008. Sucrose, Sucrosyl Oligosaccharides and Oxidative Stress: Scavenging and Salvaging?, Journal of Experimental Botany, 60, 9-18.
- Erdei, L., Szegletes, Z., Barabas, K. ve Pestenacz, A., 1996. Responses in Polyamine under Osmotic and Salt Stress in Sorghum and Maize Seedlings, Journal of Plant Physiology, 147, 599-603
- Ezzine, M. ve Ghorbel, M.H., 2006. Physiological and Biochemical Responses Resulting from Nitrite Accumulation in Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill. cv. Ibiza F1), Journal Plant Physiology, 163, 1032-1039.

- Fediuc, E., Lips, S.H. ve Erdei, L., 2005. O-acetylserine (Thiol) Lyase Activity in Phragmites and Typha Plants Under Cadmium and NaCl Stress Conditions and The Involvement of ABA in The Stress Response, Journal of Plant Physiology, 162, 865-872.
- Fernandez, D. ve Castrillo, M., 1999. Maize Leaf Rolling Initiation, Photosynthetica, 37, 493-497.
- Flores, H.E. ve Galston, A.W., 1982. Analysis of Polyamines in Higher Plants by High Performance Liquid Chromatography, Plant Physiology, 69, 701-706.
- Finkelstein, R. Abscisic Acid Synthesis and Response. Arabidopsis Book, 11:0166 <http://dx.doi.org/10.1199/tab.0166>, 01/11/2013.
- Foreman, J., Demidchik, V., Bothwell, J.H., Mylona, P., Miedema, H., Torres, M.A., Linstead, P., Costa, S., Brownlee, C., Jones, J.D., Davies, J.M. ve Dolan, L., 2003. Reactive Oxygen Species Produced by NADPH Oxidase Regulate Plant Cell Growth, Nature, 422, 442-446.
- Fu, G.F., Song, J., Xiong, J., Li, Y.R., Chen, H.Z., Le, M.K. ve Tao, L.X., 2011. Changes of Oxidative Stress and Soluble Sugar in Anthers Involve in Rice Pollen Abortion Under Drought Stress, Agricultural Science in China, 10, 1016-1025.
- Fu, J. ve Huang, B. 2001. Involvement of Antioxidants and Lipid Peroxidation in the Adaptation of Two Cool-Season Grasses to Localized Drought Stress, Environmental and Experimental Botany, 45, 105-114.
- Gallé, A., Csiszár, J., Benyó, D., Laskay, G., Leviczky, T., Erdei, L. ve Tari, I., 2013. Isohydric and Anisohydric Strategies of Wheat Genotypes under Osmotic Stress: Biosynthesis and Function of ABA in Stress Responses, Journal of Plant Physiology, 170, 1389– 1399.
- Galston, A.W. ve Sawhney, R.K., 1990. Polyamines in Plant Physiology, Plant Physiology, 94, 406-410.
- Gechev, S.T., Breusegem, F.B., Stone, J.M., Denev, I. ve Laloi, C., 2006. Reactive Oxygen Species as Signals that Modulate Plant Stress Responses and Programmed Cell Death, BioEssays, 28, 1091-1101.
- Gerrits, N., Turk, S.C., Van Dun, K.P., Hulleman, S.H., Visser, R.G., Weisbeek, P.J. ve Smeekens, S.C., 2001. Sucrose Metabolism in Plastids, Plant Physiology, 125, 926-934.
- Gill, P.K., Sharma, A.D., Singh, P., Bhullar, S.S., 2001. Effect of Various Abiotic Stresses on The Growth, Soluble Sugars and Water Relations Of Sorghum Seedlings Grown in Light and Darkness, Bulgarian Journal of Plant Physiology, 27, 72-84.
- Gill, S.S. ve Tuteja, N., 2010. Polyamines and Abiotic Stress Tolerance in Plants, Plant Signaling & Behavior, 5, 26-33.

- Grennan, A.K. ve Gragg, J., 2009. How Sweet It Is: Identification of Vacuolar Sucrose Transporters, Plant Physiology, 150, 1109-1110.
- Groppa, M.D., Tomaro, M.L. ve Benavides, M.P., 2001. Polyamines as Protectors Against Cadmium or Copper-Induced Oxidative Damage in Sunflower Leaf Discs, Plant Science, 161, 481-488.
- Gupta, K., Dey, A. ve Gupta, B., 2013. Plant Polyamines in Abiotic Stress responses, Acta Pyhsiologiae Plantarum, 35, 2015-2036.
- Halliwell, B., 1984. Toxic Effects of Oxygen on Plant Tissues, in: Chloroplast Metabolism, The Structure and Function of Chloroplasts in Green Leaf Cells, Halliwell, B., Edt., Oxford, Oxford Press, 180-206.
- Handa, S., Bressan, R.A., Handa, A.K., Carpita, N.C. ve Hasegawa, P.M., 1983. Solutes Contributing to Osmotic Adjustment in Cultured Plant Cells Adapted to Water Stress, Plant Physiology, 73, 834-843.
- Hanson, A.D., Rathinasabapathi, B., Rivoal, J., Burnet, M., Dillon, M.O. ve Gage, D.A., 1994. Osmoprotective Compound in The Plumbaginaceae: A Natural Experiment in Metabolic Engineering of Stress Tolerance, Proceedings of National Academy of Science USA, 91, 306-310.
- Hanson, J., Hanssen, M., Wiese, A., Hendriks, M.M. ve Smeekens, S., 2008. The Sucrose Regulated Transcription Factor Bzip11 Affects Amino Acid Metabolism by Regulating the Expression of Asparagine Synthetase1 and Proline Dehydrogenase2, Plant Journal, 53, 935-949.
- Hanson, J. ve Smeekens, S., 2009. Sugar Perception and Signaling an Update, Plant Biology, 12, 562-567.
- Hardie, D.G., 2007. AMP Activated/SNF1 Protein Kinases: Conserved Guardians of Cellular Energy, 8, 774-785.
- Hartung, W. ve Davies, W.J., 1991. Drought Induced Changes in Physiology and ABA, in: Abscisic Acid: Physiology and Biochemistry, In: Davies, W.J. ve Jones, H.G., Eds., Bios Scientific Publishers Ltd., UK, 63-80s.
- Hasegawa, P.M., Bressan, R.A., Handa, S. ve Handa, A.K., 1984. Cellular Mechanisms of Tolerance to Water Stress, Horticultural Science, 19, 371-377.
- Heath, R.L. ve Packer, L., 1968. Photoperoxidation in Isolated Chloroplast. I. Kinetics and Stoichiometry of Fatty Acid Peroxidation, Archives of Biochemistry and Biophysics, 125, 189-98.
- Heckathorn, S.A. ve Delucia, E.H., 1991. Effect of Leaf Rolling on Gas Exchange and Leaf Temperature of *Andropogon gerardii* and *Spartina pectinata*, Botanical Gazette, 152, 263-68.

- Heisey, P.W. ve Edmeades, G.O., 1999. Maize Production in Drought Stressed Environments: Technical Options and Research Resource Allocation, World Maize Facts and Trends 1997/1998.
- Henda, S., Handa, A.K., Hasegawa, P.M. ve Bessan, R.A., 1986. Proline Accumulation and the Adaptation of Cultured Plant Cells to Water Stress, Plant Physiology, 80, 938-945.
- Hinnebusch, A.G., 2005. Translational Regulation of GCN4 and the General Amino Acid Control of Yeast, Annual Review of Microbiology, 59, 407-450.
- Hoffmann Thoma, G., Hinkel, K., Nicolay, P. ve Willenbrink, J., 1996. Sucrose Accumulation in Sweet Sorghum Stem Internodes in Relation to Growth, Plant Physiology, 97, 277-84.
- Hopkins, W.G., 1995. Introduction to Plant Physiology, The University of Western Ontario, John Wiley and Sons, Eds., Canada, Inc. 423-443s.
- Hsu, Y.T. ve Kao, C.H., 2007. Cadmium-Induced Oxidative Damage in Rice Leaves is Reduced by Polyamines, Plant Soil, 291, 27-37.
- Huang, M. ve Wu, W., 2006. Genome Wide in Silico Identification and Experimental Confirmation of Abscisic Acid Regulated Genes in Arabidopsis, Plant Science, 170, 986-993.
- Huang, G.T., Ma, S.L., Bai, L.P., Zhang, L., Ma, H., Jia, P., Liu, J., Zhong, M. ve Guo, Z.F., 2012. Signal Transduction During Cold, Salt and Drought Stresses in Plants, Molecular Biology Report, 39, 969-987.
- Huang, Y.W., Nie, Y.X., Wan, Y.Y., Chen, S.Y., Sun, Y., Wang, X.J. ve Bai, J.G., 2013. Exogenous Glucose Regulates Activities of Antioxidant Enzyme, Soluble Acid Invertase and Alleviates Dehydration Stress of Cucumber Seedlings, Scientia Horticulturae, 162, 20-30.
- Irigoyen, J.J., Emerich, D.W. ve Sacher Diaz, M., 1992. Alfalfa Leaf Senescence Induced by Drought Stress: Photosynthesis, Hydrogen Peroxide Metabolism, Lipid Peroxidation and Etylene Evolution, Physiologia Plantarum, 84, 67-72.
- Jia, H., Wang, Y., Sun, M., Li, B., Han, Y., Zhao, Y., Li, X., Ding, N., Li, C., Ji, W. ve Jia, W., 2013. Sucrose Functions as a Signal Involved in the Regulation of Strawberry Fruit Development and Ripening, New Phytologist, 198, 453-465.
- Jimenez Bremont, J.F., Ruiz, O.A. ve Rodriguez Kessler, M., 2007. Modulation of Spermidine and Spermine Levels in Maize Seedlings Subjected to Long Term Salt Stress, Plant Physiology and Biochemistry, 45, 812-821.
- Jones, H.G., 1979. Visual Estimation of Plant Water Status in Cereals, Journal of Agricultural Sciences, 92, 83-89.
- Jones, H.G., 1992. Plants and Microclimate, Cambridge University Press, Cambridge.

- Kadioğlu, A., Turgut, R., Palavan Ünsal, N. ve Saruhan, N., 2002. Effect of Polyamines on Leaf Rolling in *Ctenanthe setosa*, Israel Journal of Plant Science, 50, 19-23.
- Kadioğlu, A., 2011. Bitki Fizyolojisi, ISBN: 978-605-4361-06-9, 5, Gündüz Ofset Matbaacılık, Trabzon.
- Kadioğlu, A. ve Terzi, R., 2007. A Dehydration Avoidance Mechanism: Leaf Rolling, The Botanical Review, 73, 290-302.
- Kadioğlu, A. ve Turgut, R. 1999. Some Biochemical Changes during Leaf Rolling in *Ctenanthe setosa* (Marantaceae), Acta Physiologiae Plantarum, 21, 209-14.
- Kavi Kishor, P.B., Sangam, S., Amrutha, R.N., Sri Laxmi, P., Naidu, K.R., Rao, K.R.S.S., Rao, S., Reddy, K.J., Theriappan, P. ve Sreenivasulu, N., 2005. Regulation of Proline Biosynthesis, Degradation, Uptake and Transport in Higher Plants: Its Implications in Plant Growth and Abiotic Stress Tolerance, Current Science, 88, 424-38.
- Khalid, A.K., Teixeira da Silva, J.A. ve Cai, W., 2010. Water Deficit and Polyethylene Glycol 6000 Affects Morphological and Biochemical Characters of *Pelargonium odoratissimum* (L.), Scientia Horticulturae, 125, 159-166.
- Knapp, A.K., 1985. Effect of Fire and Drought on the Ecophysiology of *Andropogon gerardii* and *Panicum virgatum* in A Tallgrass Prairie, Ecology, 66, 1309-1320.
- Kojima, H., Suzuki, T., Kato, T., Enomoto, K., Sato, S., Tabata, S., Saez Vasquez, J., Echeverria, M., Nakagawa T, Ishiguro, S. ve Nakamura, K., 2007. Sugarinducible Expression of the Nucleolin-1 Gene of *Arabidopsis thaliana* and its Role in Ribosome Synthesis, Growth and Development, Plant Journal, 49, 1053-1063.
- Kolbe, A., Tiessen, A., Schluepmann, H., Paul, M., Ulrich, S. ve Geigenberger, P., 2005. Trehalose 6-Phosphate Regulates Starch Synthesis via Posttranslational Redox Activation of ADP Glucose Pyrophosphorylase, Proceeding of the National Academy of Science U.S.A., 102, 11118-11123.
- Koussevitzky, S., Nott, A., Mockler, T.C., Hong, F., SachettoMartins, G., Surpin, M., Lim, J., Mittler, R. ve Chory, J., 2007. Signals from Chloroplasts Converge to Regulate Nuclear Gene Expression, Science, 316, 715-719.
- Koyoro, H.W., Ahmed, P. ve Geissler, N., 2012. Abiotic stress responses in plants: An Overview, In: Ahmad, P., Prasad, M.N.V., Eds., *Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change*, Springer, New York, 175-198s.
- Kramer, P.J., 1980. *Water Relations in Plants*, Academic Press, New York.
- Kramer, G.F. ve Wang, C.Y., 1989. Correlation of Reduced Chilling Injury with Increased Spermine and Spermidine Levels in Zucchini Squash, Physiologia Plantarum, 76, 479-84.

- Krasensky, J. ve Jonak, C., 2012. Drought, Salt and Temperature Stress Induced Metabolic Rearrangements and Regulatory Networks, Journal of Experimental Botany, 63, 1593-1608.
- Krouma, A., 2010. Plant Water Relations and Photosynthetic Activity in Three Tunisian Chickpea (*Cicer arietinum* L.) Genotypes Subjected to Drought, Turkish Journal of Agricultural and Forestry, 34, 257-264.
- Kusano, T., Berberich, T., Tateda, C. ve Takahashi, Y., 2008. Polyamines: Essential Factors for Growth and Survival, Planta, 228, 367-381.
- Kuznetsov, V.V. ve Shevyakova, N.I., 1997. Stress Responses of Tobacco Cells to High Temperature and Salinity. Proline Accumulation and Phosphorylation of Polypeptides, Plant Physiology, 100, 320-326.
- Legocka, J. ve Kluk, A., 2005. Effect of Salt and Osmotic Stress on Changes in PolyamineB Content and Arginine Decarboxylase Activity in *Lupinus luteus* Seedlings, Journal of Plant Physiology, 162, 662-668.
- Lewitt, J., 1972. Responses of Plants to Environmental Stresses, Academic Press, New York..
- Li, J.B., Luan, Y.S ve Yin, Y.L., 2014. SpMB Overexpression in Tobacco Plants Leads to Altered Abiotic and Biotic Stress Responses, Gene, 547, 145-151.
- Liu, X., Bai, X., Wang, X. ve Chu, C., 2007. OsWRKY71, A Rice Transcription Factor, is Involved in Rice Defense Response, Journal Plant Physiology, 164, 969-979
- Lobata, A.K.S., Gonçalves Vidigal, M.C., Vidigal Filho, P.S., Costa, R.C.L., Lopes, M.J.S., Cruz, A.S., Meirelles, A.C.S. ve Gonçalves, A.M.O., 2009b. Nitrogen Compounds Responses in Two Cultivars of Common Bean Inoculated with *Colletotrichum lindemuthianum*, Research Journal of Biological Science, 4, 293-297.
- Lobato, A.K.S., Gonçalves Vidigal, M.C., Vidigal Filho, P.S., Andrade, C.A.B., Kvitschal, M.V. ve Bonato, C.M., 2010. Relationships Between Leaf Pigments and Photosynthesis in Common Bean Plants Infected by Anthracnose, New Zealand Journal of Crop Horticultural Science, 38, 29-37.
- Loescher, W.H., 1987. Physiology and Metabolism of Sugar Alcohols in Higher Plants, Physiology Plantarum, 70, 553-557.
- Lu, S., Su, W., Li, H. ve Guo, Z., 2009. Abscisic Acid Improves Drought Tolerance of Triploid Bermudagrass and Involves H₂O₂ and No Induced Antioxidant Enzyme Activities, Plant Physiology and Biochemistry, 47, 132-138.
- Ludlow, M.M., Fisher, M.J. ve Wilson, J.R., 1985. Stomatal Adjustment to Water Deficits in Three Tropical Grasses and A Tropical Legumen Grown in Controlled Conditions and in The Field, Australian Journal of Plant Physiology, 12, 131-149.

- Lutz, C., Navakoudis, E., Seidlitz, H.K. ve Kotzabasis, K., 2005. Simulated Solarirradiationwith Enhanced UV-B Adjust Plastid and Thylakoid Associated Polyamine Changes for UV-B Protection, Biochimica et Biophysica Acta , 1710, 24-33.
- Mahajan, S. ve Tuteja, N., 2005. Cold, Salinity and Drought Stresses: An Overview, Archives of Biochemistry and Biophysics, 444, 139-158.
- Martinez Ballesta, M.C., Martinez, V. ve Carvajal, M., 2004. Osmotic Adjustment, Water Relations and Gas Exchange in Pepper Plants Grown Under NaCl or KCl, Environmental and Experimental Botany, 52, 161-174.
- Matthews, R.B., Azam Ali, S.N. ve Peacock, J.M., 1990. Response of Four Sorghum Lines to Mid-Season Drought: II. Leaf Characteristics, Field Crop Research, 25, 297-308.
- Micallef, B.J., Haskins, K.A., Vanderveer, P.J., Roh, K.S., Shewmaker, C.K. ve Sharkey, T.D., 1995. Altered Photosynthesis, Flowering and Fruiting in Transgenic Tomato Plants That Have An Increased Capacity for Sucrose Synthesis, Planta, 196, 327-334.
- Minocha, R., Long, S., Thangavel, P., Minocha, S.C., Eagar, C. ve Driscoll, C.T., 2010. Elevation Dependent Sensitivity of Northern Hardwoods to Ca addition at Hubbard Brook Experimental Forest, Forest Ecology and Management, NH, USA, 260, 2115-2124s.
- Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M. ve Van Breusegem, F., 2004. Reactive Oxygen Gene Network of Plants, Trends Plant Science, 9, 490-498.
- Molinari, H.B.C., Marur, C.J., Daros, E., De Campos, M.K.F., De Carvalho, J.F.R.P., Filho, J.C.B., Pereira, L.F.P. ve Vieira, L.G.E., 2007. Evaluation of The Stress-Inducible Production of Proline in Transgenic Sugarcane (*Saccharum* spp.): Osmotic Adjustment, Chlorophyll Fluorescence and Oxidative Stress, Physiologia Plantarum, 130, 218-229.
- Morris, M.L., 2002. Impacts of International Maize Breeding Research in Developing Countries, Mexico: DF:CIMMYT. 1966-98s.
- Moustakas, M., Sperdoui, I., Kouna, T., Antonopoulou, C.I. ve Therios, I., 2011. Exogenous Proline Induces Soluble Sugar Accumulation and Alleviates Drought Stress Effects on Photosystem II Functioning of *Arabidopsis thaliana* Leaves, Plant Growth Regulation, 65, 315-325.
- Mundree, S.G., Baker, B., Mowla, S., Peters, S., Marais, S., Willigen, C.V., Govender, K., Maredza, A., Muyanga, S., Farrant, J.M. ve Thomson, J.A., 2002. Physiological and Molecular Insights into Drought Tolerance, African Journal of Biotechnology, 1, 23-38.
- Nelson, D.L. ve Cox, M.M., 2004. Carbohydrates and Glycobiology, in: Lehninger Principles of Biochemistry, 4, 238.

- Noctor, G. ve Foyer, C.H., 1998. A Re-Evaluation of the ATP: NADPH Budget During C3 Photosynthesis. A Contribution from Nitrate Assimilation and Its Associated Respiratory Activity?, Journal of Experimental Botany, 49, 1895-1908
- Oppenheimer, H.R., 1960. Plant Water Relationships in Arid and Semi-Arid Conditions, UNESCO, UK, 105-138s.
- O'Toole, J.C., Cruz, R.T. ve Singh, T.N., 1979. Leaf Rolling and Transpiration, Plant Science Letters, 16, 111-114.
- Özfidan, C., 2010. Ekzojen ABA Uygulamasının Kuraklık Stresi Altındaki Yabani ve ABA Eksik Arabidopsis Mutantları Üzerindeki Biyokimyasal ve Fizyolojik Etkilerinin Araştırılması, Doktora Tezi Ege Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, İzmir.
- Özfidan, C., Türkan, I., Sekmen, A.H. ve Seçkin, B., 2013. Time Course Analysis of ABA And Non Ionic Osmotic Stress Induced Changes in Water Status, Chlorophyll Fluorescence and Osmotic Adjustment in *Arabidopsis thaliana* Wild Type (Columbia) and ABA deficient Mutant (aba2), Environmental and Experimental Botany, 86, 4451.
- Park, J.Y., Canam, T., Kang, K.Y., Ellis, D.D. ve Mansfield, S.D., 2008. Over Expression of an Arabidopsis Family A Sucrose Phosphate Synthase (SPS) Gene Alters Plant Growth and Fibre Development, Transgenic Research, 17, 181-192.
- Pastori, G.M. ve Trippi, V.S., 1992. Oxidative Stress Induces High Rate of Glutathione Reductase Synthesis in A Drought Resistant Maize Strain, Plant and Cell Physiology, 33, 957-961.
- Patrick, J.W., Botha, F.C. ve Brich, R.G., 2012. Metabolic Engineering of Sugars and Simple Sugar Derivatives in Plants, Plant Biotechnology Journal, 11, 142-156.
- Peng, C.L., Ou, Z.Y., Liu, N. ve Lin, G.Z., 2005. Response to High Temperature in Flag Leaves of Super High Yielding Rice Pei'ai 64S/E32 and Liangyoupeijiu, Rice Science, 12, 179-186.
- Pierce, M.L. ve Raschke, K., 1980. Correlation Between Loss of Turgor and Accumulation of Abscisic Acid in Detached Leaves, Planta, 148, 174-182.
- Pinheiro, C. ve Chaves, M.M., 2011. Photosynthesis and Drought: Can We Make Metabolic Connections from Available Data?, Journal of Experimental Botany, 62, 869-882.
- Prado, F. E., Boero, C., Gallarodo, M. ve Gonzalez, J. A., 2000. Effect of NaCl on Germination, Growth and Soluble Sugar Content in *Chenopodium quinoa* Willd Seeds, Botanical Bulletin Academia Sinica, 41, 27-34.
- Premachandra, G.S., Saneoka, H., Fujita, K. ve Ogata, S., 1993. Water Stress and Potassium Fertilization in Field Grown Maize (*Zea mays* L.): Effects on Leaf Water Relations and Leaf Rolling, Agronomy and Crop Science, 170, 195-201.

- Rahmani, F., Hummel, M., Schuurmans, J., Wiese Klinkenberg, A., Smeekens, S. ve Hanson, J., 2009. Sucrose Control of Translation Mediated by A uORF Encoded Peptide, Plant Physiology, 150, 1356-1367.
- Ramel, F., Sulmon, C., Bogard, M., Couée, I. ve Gouesbet, G., 2009. Differential Patterns of Reactive Oxygen Species and Antioxidative Mechanisms During Atrazine Injury and Sucrose Induced Tolerance in *Arabidopsis thaliana* Plantlets, BMC Plant Biology, 9:28, 1-18.
- Ramon, M., Rolland, F., Thevelein, J.M., Van Dijck, P. ve Leyman, B., 2007. ABI4 Mediates The Effects of Exogenous Trehalose on Arabidopsis Growth and Starch Breakdown, Plant Molecular Biology, 63, 195-206.
- Reddy, A.R. ve Das, V.S.R., 1986. Stomatal Movement and Sucrose Uptake by Guard Cell Protoplasts of *Commelina benghalensis* L., Plant Cell Physiology, 27, 1565-1570.
- Reddy, A.R., Chaitanya, K.V. ve Vivekanandan, M., 2004. Drought Induced Responses of Photosynthesis and Antioxidant Metabolism in Higher Plants, Journal of Plant Physiology, 161, 1189-1202.
- Rhodes, D. ve Hanson, A.D., 1993. Quaternary Ammonium and Tertiary Sulphonium Compounds in Higher Plants, Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 44, 357-384.
- Richards, R.A., Rebetzke, G.J., Condon, A.G. ve Van Herwaarden, A.F., 2002. Breeding Opportunities for Increasing the Efficiency of Water Use and Crop Yield in Temperate Cereals, Crop Science, 42, 111-121.
- Roitsch, T., 1999. Source Sink Regulation by Sugar and Stress, Current Opinion in Plant Biology, 2, 198-206.
- Roitsch, T. ve Gonzalez, M.C., 2004. Function and Regulation of Plant Invertases: Sweet Sensations, Trends in Plant Science, 9, 606-613.
- Rolland, F., Baena Gonzalez, E. ve Sheen, J., 2006. Sugar Sensing and Signaling in Plants: Conserved and Novel Mechanisms, Annual Review of Plant Biology, 57, 675-709.
- Rong, L.G., Fa, H.F. ve Outlaw, W.H., 2000. Stimulation of Stomatal Opening by Exogenous Sucrose in Isolated *Vicia faba* Epidermis, Journal of Southwest Agricultural University, 21, 10-13.
- Sağlam, A., Kadioğlu, A., Demiralay, M. ve Terzi, R., 2014. Leaf Rolling Reduces Photosynthetic Loss in Maize under Severe Drought, Acta Botanica Croatica, 73, 315-332.
- Sairam, R.K., Deshmukh, P.S. ve Saxena, D.C., 1998. Role of Antioxidant Systems in Wheat Cultivars Tolerance to Water Stress, Biologia Plantarum, 41, 387-394.
- Sairam, R.K., Chandrasekhar, V. ve Srivastava, G.C., 2001. Comparison of Hexaploid and Tetraploid Wheat Cultivars in Their Responses to Water Stress, Biologia Plantarum, 44, 89- 94.

- Salisbury, F.D. ve Ross, C.W., 1992. *Plant Physiology*, Wadsworth Publishing Company, California.
- Saruhan, N., Sağlam, A. ve Kadioğlu A., 2012. Salicylic Acid Pretreatment Induces Drought Tolerance and Delays Leaf Rolling by Inducing Antioxidant Systems in Maize Genotypes, *Acta Physiologiae Plantarum*, Springer.
- Sauter, A., Davies, W.J. ve Hartung, W., 2001. The Long Distance Abscisic Acid Signal in The Droughted Plant: The Fate of The Hormone on Its Way From Root to Shoot, *Journal of Experimental Botany*, 52, 1991-1997.
- Savage, M.J. ve Cass, A., 1984. Psychrometric Field Measurement of Water Potential Changes Following Leaf Excision, *Plant Physiology*, 74, 96-98.
- Schiraldi, C., Di Lernia, I. ve De Rosa, M., 2002. Trehalose Production: Exploiting Novel Approaches, *Trends in Biotechnology*, 20, 420-425.
- Schluempmann, H., Pellny, T., Van Dijken, A., Smeekens, S., ve Paul, M., 2003. Trehalose 6-Phosphate is Indispensable for Carbohydrate Utilization and Growth in *Arabidopsis thaliana*, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 6849-6854.
- Schroedaer, J., Allen, G., Hugouvieux, V., Kwak, J. ve Waner, D., 2001. Guard Cell Signal Transduction, *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 52, 627-658.
- Seki, M., Umezawa, T., Urano, K. ve Shinozaki, K., 2007. Regulatory Metabolic Networks in Drought Stress Responses, *Current Opinion in Plant Biology*, 10, 296-302.
- Shahbaz, M. ve Ashraf, M., 2013. Improving Salinity Tolerance in Cereals, *Critical Reviews in Plant Science*, 32, 237-249.
- Sharma, P. ve Dubey, R.S., 2005. Drought Induced Oxidative Stress and Enhances The Activities of Antioxidant Enzymes in Growing Rice Seedlings, *Plant Growth Regulation*, 46, 209-221.
- Shaw, B., Thomas, T.H. ve Cooke, D.T., 2002. Responses of Sugar Beet (*Beta vulgaris*) to Drought and Nutrient Deficiency Stress, *Plant Growth Regulation*, 37, 77-83.
- Shen, H.J., Xie, Y. ve Li, R., 1994. Effects of Acid Stress on Polyamine Levels, Ions Efflux, Protective Enzymes and Macromolecular Synthesis in Cereal Leaves, *Plant Growth Regulation*, 14, 1-5.
- Shinozaki, K. ve Yamaguchi Shinozaki, K., 1999. Biotechnology Intelligence Unit; Molecular Responses to Cold, Drought, Heat and Salt Stress in Higher Plants, in: Shinozaki, K., Yamaguchi Shinozaki, R.G., Eds., Landes Company. Texas, USA, 180s.
- Shinozaki, K. ve Yamaguchi Shinozaki, K., 2006. Gene Networks Involved in Drought Stress Response and Tolerance, *Journal of Experimental Botany*, 58, 221-227.

- Siddique, M.R.B., Hamid, A. ve Islam, M.S., 2000. Drought Stress Effects on Water Relations of Wheat, Botanical Bulletin Academia Sinica, 41, 35-39.
- Silveira, J.A.G., Viégas, R.A., Rocha, I.M.A., Moreira, A.C.O.M., Moreira, R.A. ve Oliveira, J.T.A., 2003a. Proline Accumulation and Glutamine Synthetase Activity are Increased by Salt Induced Proteolysis in Cashew Leaves, Journal Plant Physiology, 160, 115-123.
- Singh, D.B., Varma, S. ve Mishra, S.N., 2002. Putrescine Effect on Nitrate Reductase Activity, Organic Nitrogen, Protein and Growth in Heavy Metal and Salinity Stressed Mustard Seedlings, Biologia Plantarum, 45, 605-08.
- Slathia, S., Sharma, A. ve Choudhary, S.P., 2012. Influence of Exogenously Applied Epibrassinolide and Putrescine on Protein Content, Antioxidant Enzymes and Lipid Peroxidation in *Lycopersicon esculentum* Under Salinity Stress, American Journal of Plant Sciences, 3, 714-720.
- Slesak, I., Libik, M., Karpinska, B., Karpinski, S. ve Miszalski, Z., 2007. The Role of Hydrogen Peroxide in Regulation of Plant Metabolism and Cellular Signalling in Response to Environmental Stresses, Acta Biochimica Polonica, 54, 39-50.
- Smirnoff, N., 1998. Plant Resistance to Environmental Stresses, Current Opinion in Biotechnology, 9, 214-219.
- Sonnewald, U., Brauer, M., Von Schaewen, A., Stitt, M. ve Willmitzer, L., 1991. Transgenic Tobacco Plants Expressing Yeast Derived Invertase in Either the Cytosol, Vacuole or Apoplast: A Powerful Tool for Studying Sucrose Metabolism and Sink/Source Interactions, Plant Journal, 1, 95-106.
- Sonnewald, U., Brauer, M., von Schaewen, A., Stitt, M. ve Willmitzer, L., 1991. Transgenic Tobacco Plants Expressing Yeast Derived Invertase in Either the Cytosol, Vacuole or Apoplast: A Powerful Tool Ffor Studying Sucrose Metabolism and Sink/Source Interactions, Plant Journal, 1, 95-106.
- Sripinyowanich, S., Klomsakul, P., Boonburapong, B., Bangyeekhun, T., Asami, T., Gu, H., Buaboocha, T. ve Chadchawan, S., 2013. Exogenous ABA Induces Salt Tolerance in Indica Rice (*Oryza sativa* L.): The Role of OsP5CS1 and OsP5CR Gene Expression During Salt Stress, Environmental and Experimental Botany, 86, 94-105.
- Stitt, M., Huber, S.C. ve Kerr, P.S., 1987. Control of Photosynthetic Sucrose Formation. The Biochemistry of Plants, in: Hatch, M.D., Boardman, N.K., Eds., Academic Press, New York, 327–409s.
- Stitt, M., 1996. Metabolic regulation of photosynthesis. Advances in Photosynthesis. Environmental Stress and Photosynthesis, in: Baker, N., Ed., 3, Academic Press, London, 151-190s.
- Street, H.E. ve Opik, H., 1984. The Physiology of Flowering Plants: Their Growth and Devolopment, Third Edition, Baltimore.

- Sulmon, C., Gouesbet, G., Couée, I. ve El Amrani, A., 2004. Sugar Induced Tolerance to Atrazine in *Arabidopsis* Seedlings: Interacting Effects of Atrazine and Soluble Sugars on psbA mRNA and D1 Protein Levels, Plant Science, 167, 913-923.
- Szabados, L. ve Svouré, A., 2009. Proline: a Multifunctional Amino Acid, Trends Plant Science, 15, 89-97.
- Szabados, L. ve Savoure, A., 2010. Proline: A Multifunctional Amino Acid, Trends in Plant Science, 15, 89-97.
- Szarka, A., Horemans, N., Passarella, S., Tarcsay, A., Orsi, F., Salgo, A. ve Banhegyi, G., 2008. Demonstration of An Intramitochondrial Invertase Activity and The Corresponding Sugar Transporters of The Inner Mitochondrial Membrane in Jerusalem Artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) Tubers, Planta, 228, 765-775.
- Szekely, G., Abraham, E. ve Cseplo, A., 2008. Duplicated P5CS Genes of *Arabidopsis* Play Distinct Roles in Stress Regulation and Developmental Control of Proline Biosynthesis, The Plant Journal, 53, 11-28.
- Taneja, D. ve Das, N., 2014. Molecular Cloning, Sequence Analyses and Expression Studies of Sucrose Phosphate Synthase in Potato (*Solanum tuberosum* L.) Cultivars, Acta Physiologiae Plant, 36, 2253-2269.
- Tavladoraki, P., Cona, A., Federico, R., Tempera, G., Viceconte, N., Saccoccio, S., Battaglia, V., Toninello, A. ve Agostinelli, E., 2012. Polyamine Catabolism: Target Forantiproliferative Therapies in Animals and Stress Tolerance Strategies in Plants, Amino Acids, 42, 411-426.
- Thompson, J.E., Ledge, R.L. ve Barber, R.F., 1987. The Role of Free Radicals in Senescence and Wounding, New Phytologist, 105, 317-344.
- Turgut, R. ve Kadioğlu, A., 1998. The Effect of Drought, Temperature and Irradiation on Leaf Rolling in *Ctenanthe setosa*, Biologia Plantarum, 41, 629-663.
- Türkan, I. ve Demiral, T., 2009. Recent Developments in Understanding Salinity Tolerance, Environmental and Experimental Botany, 67, 2-9.
- Turner, L.B. ve Stewart, G.R., 1986. The Effect of Water Stress Upon Polyamine Levels in Barley (*Hordeum vulgare* L) Leaves, Journal of Experimental Botany, 37, 170-177.
- Upadhyaya, H., Sahoo, L. ve Panda, S.K., 2013. Molecular Physiology of Osmotic Stress in Plants. Molecular Stress Physiology of Plants. In Rout, G.R., Das, A.B., Eds., Springer, USA, 179-192s.
- Velikova, V., Yordanov, I. ve Edreva, A., 2000. Oxidative Stress and Some Antioxidant Systems in Acid Rain Treated Bean Plants Protective Role Of Exogenous Polyamines, Plant Science, 151, 59-66.
- Verbruggen, N. ve Hermans, C., 2008. Proline Accumulation in Plants: A Review, Amino Acids, 35, 753-759.

- Waditee, R., Bhuiyan, N.H., Rai, V., Aoki, K., Tanaka, Y., Hibino, T., Suzuki, S., Takano, J., Jagendorf, A.T., Takabe, T. ve Takabe, T., 2005. Genes for Direct Methylation of Glycine Provide High Levels of Glycine Betaine and Abiotic Stress Tolerance in *Synechococcus* and *Arabidopsis*, Proceedings of the National Academy of Sciences of USA, 102, 1318-1323.
- Wang, Y., Mopper, S. ve Hasenstein, K.H., 2001. Effects of Salinity on Endogenous ABA, IAA, JA, and SA in *Iris hexagona*, Journal of Chemical Ecology, 27, 327-342.
- Weltmeier, F., Ehlert, A., Mayer, C.S., Dietrich, K., Wang, X., Schutze, K., Alonso, R., Harter, K., Vicente Carbajosa, J. ve Droge Laser, W., 2006. Combinatorial Control of *Arabidopsis* Proline Dehydrogenase Transcription by Specific Heterodimerisation of Bzip Transcription Factors, EMBO Journal, 25, 3133-3143.
- Weltmeier, F., Rahmani, F., Ehlert, A., Dietrich, K., Schutze, K., Wang, X., Chaban, C., Hanson, J., Teige, M., Harter K., Vicente Carbojosa, J., Semeekens, S. ve Dröge Laser, W., 2009. Expression Patterns Within The *Arabidopsis* C/S1 Bzip Transcription Factor Network: Availability of Heterodimerization Partners Controls Gene Expression During Stress Response and Development, Plant Molecular Biology, 69, 107-119.
- Whittaker, A. ve Botha, F.C., 1997. Carbon Partitioning During Sucrose Accumulation in Sugar Cane Internodal Tissue, Plant Physiology, 115, 1651-9.
- Winter, H. ve Huber, S.C., 2000. Regulation of Sucrose Metabolism in Higher Plants: Localization and Regulation of Activity of Key Enzymes, Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology, 35, 253-289.
- Xiong, L. ve Zhu, J.K., 2002. Molecular and Genetics Aspects of Plant Responses to Osmotic Stress, Plant Cell & Environment, 25, 131-139.
- Xu, S.M., Brill, E., Llewellyn, D.J., Furbank, R.T. ve Ruan, Y.L., 2012. Overexpression of Potato Sucrose Synthase Gene in Cotton Accelerates Leaf Expansion, Reduces Seed Abortion, and Enhances Fiber Production, Molecular Plant, 5, 430-441.
- Vanrensburg, L., Kruger, G.H.J. ve Kruger, H., 1993. Proline Accumulation as Drought Tolerance Selection Criterion: Its Relationship to Membrane Integrity and Chloroplast Ultrastructure in *Nicotiana tabacum* L., Journal of Plant Physiology, 141, 188-194.
- Yanagisawa, S., Yoo, S.D. ve Sheen, J., 2003. Differential Regulation of EIN3 Stability by Glucose and Ethylene Signalling in Plants, Nature, 425, 521-525.
- Yang, H.Y., Shi, G.X., Qiao, X.Q. ve Tian, X.L., 2011. Exogenous Spermidine and Spermine Enhance Cadmium Tolerance of *Potamogeton malaianus*, Russian Journal of Plant Physiology, 58, 622-628.
- Yazıcı, I., Türkan, I., Sekmen, A.H. ve Demiral, T., 2007. Salinity Tolerance of Purslane (*Portulaca oleracea* L.) is Achieved by Enhanced Antioxidative System, Lower Level of Lipid Peroxidation and Proline Accumulation, Environmental and Experimental Botany, 61, 49-57

- Yılmaz, E., Tuna, L.A. ve Bürün, B., 2011. Bitkilerin Tuz Stresi Etkilerine Karşı Geliştirdikleri Tolerans Stratejileri, *Celal Bayar Üniversitesi Fen Bilimleri Dergisi* ISSN 1305-1385, 7.1, 47–66.
- Yordanov, I., Velikova, V. ve Tsonev, T., 2000. Plant Responses to Drought, Acclimation, and Stress Tolerance, *Photosynthetica*, 38, 171-186.
- Yoshiba, Y., Kiyosue, T., Nakashima, K., Yamaguchi Shinozaki, K. ve Shinozaki, K., 1997. Regulation of Levels of Proline as An Osmolyte in Plants Under Water Stress, *Plant and Cell Physiology*, 38, 1095-1102.
- Zeevaart, J.A.D. ve Creelman, R.A., 1988. Metabolism and Physiology of Abscisic Acid, *Annual Reviews of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 39, 439-73.
- Zhang, C. ve Turgeon, R., 2009. Downregulating The Sucrose Transporter Vpsut1 in *Verbascum Phoeniceum* Does Not Inhibit Phloem Loading, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 18849-18854.
- Zhao, H. ve Yang, H., 2008. Exogenous Polyamines Alleviate The Lipid Peroxidation Induced by Cadmium Chloride Stress in *Malus hupehensis* Rehd., *Scientia Horticulturae*, 116, 442-47.
- Zhu, Y.J., Komor, E. ve Moore, P.H., 1997. Sucrose Accumulation in The Sugarcane Stem is Regulated by The Difference Between The Activities of Soluble Acid Invertase and Sucrose Phosphate Synthase, *Plant Physiology*, 115, 609-16.
- Zhu, B.C., Su, J., Chan, M.C., Verma, D.P.S., Fan, Y.L. ve Wu, R., 1998. Over Expression of a Δ -Pyrroline-5-Carboxylate Synthetase Gene and Analysis of Tolerance to Water and Salt Stress in Transgenic Rice, *Plant Science*, 139, 41-48.
- Zhu, J.K., 2002. Salt and Drought Stress Signal Transduction in Plants, *Annual Reviews of Plant Biology*, 53 247-73.
- Zhu, Q., Zhang, J., Gao, X., Tong, J., Xiao, L., Li, W. ve Zhang, H., 2010. The Arabidopsis AP2/ERF Transcription Factor RAP2.6 Participates in ABA, Salt and Osmotic Stress Responses, *Gene*, 457, 1-12.
- Ziegler, H., 1975. Nature of Transported Substances Transport in Plants I: Phloem Transport, in: Zimmermann, M.H. and Milburn, J.A., Eds., Springer-Verlag, Berlin, 59–100s.
- Zimmermann, M. H. ve Milburn, J. A., eds. 1975. Transport in Plants, 1: Phloem Transport. Springer, New York.

ÖZGEÇMİŞ

08.01.1991 tarihinde Trabzon'da doğdu. İlk, orta öğrenimini Prof. İhsan Koz İlköğretim okulunda, lise öğrenimini Trabzon YDA Lisesi'nde tamamladıktan sonra, 2008-2009 eğitim öğretim yılında Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümünü kazandı. 2012 yılında bu bölümünden mezun oldu. 2013 yılında Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalında Doç. Dr. Rabiye TERZİ danışmanlığında yüksek lisans öğrenimine başladı. İyi düzeyde İngilizce bilmektedir.