

**KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

**KURAK KOŞULLARDAKİ MISIR ÇEŞİTLERİNDE YAPRAK KIVRILMASI
SIRASINDA FOTOSENTETİK AYGITTAKİ DEĞİŞİMLERİN ARAŞTIRILMASI**

DOKTORA TEZİ

Aykut SAĞLAM

HAZİRAN 2011

TRABZON

KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

KURAK KOŞULLARDAKİ MISIR ÇEŞİTLERİNDE YAPRAK KIVRILMASI
SIRASINDA FOTOSENTETİK AYGITTAKİ DEĞİŞİMLERİN ARAŞTIRILMASI

Biyolog Aykut SAĞLAM

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

Tezin Enstitüye Verildiği Tarih : 20.05.2011
Tezin Savunma Tarihi : 30.06.2011

Tez Danışmanı : Prof. Dr. Asım KADIOĞLU

Trabzon 2011

Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü

Biyoloji Ana Bilim Dalında

Aykut SAĞLAM Tarafından Hazırlanan

**KURAK KOŞULLARDAKİ MISIR ÇEŞİTLERİNDE YAPRAK KIVRILMASI
SIRASINDA FOTOSENTETİK AYGITTAKİ DEĞİŞİMLERİN ARAŞTIRILMASI**

**başlıklı bu çalışma, Enstitü Yönetim Kurulunun 07/06/ 2011 gün ve 1408 sayılı
kararıyla oluşturulan jüri tarafından 30 / 06 / 2011 tarihinde yapılan sınavda**

DOKTORA TEZİ

olarak kabul edilmiştir.

Jüri Üyeleri

Başkan : Prof. Dr. Ziya GERÇEK

Üye : Prof. Dr. Asım KADIOĞLU

Üye : Prof. Dr. Atalay SÖKMEN

Üye : Prof. Dr. Yavuz DEMİR

Üye : Yrd. Doç. Dr. Rabiye TERZİ

Prof. Dr. Sadettin KORKMAZ

Enstitü Müdürü

ÖNSÖZ

“Kurak koşullardaki mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması sırasında fotosentetik aygıttaki değişimlerin araştırılması” adlı bu çalışma Karadeniz Teknik Üniversitesi Biyoloji Anabilim Dalında “Doktora Tezi” olarak hazırlanmıştır.

Öncelikle doktora tez danışmanlığımı üstlenerek, gerek konu seçimi, gerekse çalışmaların yürütülmesi sırasında ilgi ve desteğini esirgemeyen sayın hocam Prof. Dr. Asım KADIOĞLU’na teşekkür ederim.

Tez süresi boyunca rapor sunumlarımı izleyen ve değerli yorumlarıyla geliştirilmesinde emeği geçen tez izleme jürilerim sayın Prof. Dr. Ziya GERÇEK ve sayın Prof. Dr. Atalay SÖKMEN’e, laboratuvar imkanlarını kullanmamı sağlayan sayın Prof. Dr. Ali Osman BELDÜZ’e teşekkür ederim. Ayrıca literatür taraması ve metotlar konusunda yardım aldığım ve tavsiyelerinden yararlandığım KTÜ, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Bitki Fizyolojisi Araştırma Laboratuvarı araştırmacılarına ve çalışmalarına destek veren Onur TOSUN, Mehmet DEMİRALAY, Ersan BEKTAŞ, Halil İbrahim GÜLER ve tüm KTÜ Biyoloji Bölümü çalışanlarına şükranlarımı sunarım. Deney bitkilerinin yetiştirilmesi için sera inşasında yardımcı olan Yrd. Doç. Dr Şemsettin KULAÇ’a, deney bitkilerinin büyütülmesinde yardımcı olan KTÜ Orman Fakültesi Serası çalışanlarına, Rize Üniversitesi, Su Ürünleri Fakültesi, Araştırma Görevlisi Gökhan KALAYCI’ya, Giresun Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi, Kimya Bölümü, Araştırma Görevlisi Zekeriya BAHADIR’a teşekkür ederim.

Tez çalışmam boyunca moral desteğiyle her zaman yanımda olan sonsuz emek ve desteklerini hep arkamda hissettiğim sevgili aileme çok teşekkür ederim.

Bu çalışma TÜBİTAK 110T472 nolu proje tarafından desteklenmiştir.

Aykut SAĞLAM

Trabzon 2011

TEZ BEYANNAMESİ

Doktora Tezi olarak sunduđum “*Kurak Koşullardaki Mısır Çeşitlerinde Yaprak Kıvrılması Sırasında Fotosentetik Aygıttaki Değişimlerin Araştırılması*” başlıklı bu çalışmayı baştan sona kadar danışmanım *Prof. Dr. Asım KADIOĞLU* ‘nun sorumluluğunda tamamladığımı, verileri/örnekleri kendim topladığımı, deneyleri/analizleri ilgili laboratuvarlarda yaptığımı/yaptırdığımı, 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. 20/05/2011

Aykut SAĞLAM

İÇİNDEKİLER

	<u>Sayfa No</u>
ÖNSÖZ	III
TEZ BEYANNAMESİ	IV
İÇİNDEKİLER	V
ÖZET	IX
SUMMARY	X
ŞEKİLLER DİZİNİ	XI
TABLolar DİZİNİ	XIII
SEMBOLLER DİZİNİ	XV
1. GENEL BİLGİLER	1
1.1. Giriş	1
1.2. Stres ve Stres Çeşitleri	4
1.3. Kuraklık ve Kuraklık Stresi	5
1.4. Yaprak Kıvrılması	7
1.5. Bitkilerde Kuraklık Stresinin Etkileri	8
1.5.1. Mekanik Etki	8
1.5.2. Metabolik Etki	8
1.5.3. Oksidatif Etki	9
1.5.3.1. Serbest Radikaller	10
1.5.3.1.1. Süperoksit Radikali ($O_2^{\bullet-}$)	10
1.5.3.1.2. Hidrojen Peroksit (H_2O_2)	11
1.5.3.1.3. Hidroksil Radikali ($\bullet OH$)	11
1.5.3.1.4. Singlet Oksijen (1O_2)	12
1.5.3.2. Antioksidan Sistem	12
1.5.3.2.1. Antioksidan Enzimler	12
1.5.3.2.1.1. Peroksidaz (POD)	12
1.5.3.2.1.2. Askorbat Peroksidaz (APX)	13
1.5.3.2.1.3. Süperoksit Dismutaz (SOD)	14
1.5.3.2.1.4. Katalaz (CAT)	15
1.5.3.2.1.5. Glutatyon Redüktaz (GR)	16
1.5.3.2.1.6. Monodehidroaskorbat Redüktaz (MDHAR)	17

1.5.3.2.1.7. Dehidroaskorbat Redüktaz (DHAR).....	18
1.5.3.2.2. Antioksidan Bileşikler	19
1.5.3.2.2.1. Glutatyon.....	19
1.5.3.2.2.2. Askorbat (L-Askorbik Asit, C Vitamini)	20
1.6. Kuraklığın Klorofil Floresansı Üzerine Etkisi	22
1.6.1. Kautsky Etkisi	23
1.7. Kuraklığın Fotosentetik Gaz Değişimi Üzerine Etkisi	25
1.8. Mısır Hakkında Genel Bilgiler	28
2. YAPILAN ÇALIŞMALAR	30
2.1. Bitkilerin Büyütülmesi ve Kuraklık Stresinin Uygulanması.....	30
2.2. Yaprak Su Potansiyelinin Belirlenmesi	31
2.3. Lipid Peroksidasyonu Tayini.....	31
2.4. Prolin Tayini.....	31
2.5. Antioksidan Enzim Aktivitelerinin Tayini.....	32
2.5.1. Enzimler İçin Ekstrakt Hazırlanması.....	32
2.5.2. Guaiakol Peroksidaz (GPX) Aktivitesinin Tayini	32
2.5.3. Katalaz (CAT) Aktivitesinin Tayini	32
2.5.4. Süperoksit Dismutaz (SOD) Aktivitesinin Tayini.....	32
2.5.5. Askorbat Peroksidaz (APX) Aktivitesinin Tayini	33
2.5.6. Glutatyon Redüktaz (GR) Aktivitesinin Tayini	33
2.5.7. Monodehidroaskorbat Redüktaz (MDHAR) Aktivitesinin Tayini.....	33
2.5.8. Dehidroaskorbat Redüktaz (DHAR) Aktivitesinin Tayini.....	34
2.5.8.1. Enzim Ekstraktının Hazırlanması.....	34
2.5.8.2. Enzim Aktivitesinin Tayini	34
2.6. Antioksidan Maddelerin Analizi	34
2.6.1. Glutatyon Ekstraksiyonu.....	34
2.6.2. Glutatyon (GSH) İçeriğinin Belirlenmesi	34
2.6.3. Askorbat (ASC) İçeriğinin Belirlenmesi.....	35
2.7. Protein Tayini	35
2.8. Hidrojen Peroksit (H ₂ O ₂) İçeriğinin Belirlenmesi.....	35
2.9. Yaprak Kıvrılma Derecesinin Ölçülmesi.....	36
2.10. Fotosentetik Pigmentlerin Tayini	36
2.11. Klorofil Floresans Ölçümleri.....	36

2.12.	Fotosentetik Gaz Değişimi Ölçümleri	37
2.13.	Rubisco Aktivitesi ve Konsantrasyonunun Belirlenmesi.....	37
2.14.	Yaprak Sıcaklığının Ölçülmesi.....	38
2.15.	Dane Verimi ve Verim Bileşenleri	39
2.16.	İstatistik Analizler.....	39
3.	BULGULAR	40
3.1.	Mısır Çeşitlerinin Kuraklığa Dayanıklılıklarının Belirlenmesi.....	40
3.2.	Yaprak Kıvrılmasının Fotosentez Üzerine Etkisinin Belirlenmesi	50
3.2.1.	Kuraklık Stresinin Yaprak Kıvrılma Derecesi Üzerine Etkisi	50
3.2.2.	Yaprak Kıvrılmasının Yaprak Su Potansiyeli Üzerine Etkisi	51
3.2.3.	Yaprak Kıvrılmasının Fotosentetik Pigment İçeriği Üzerine Etkisi.....	53
3.2.4.	Yaprak Kıvrılmasının Klorofil Floresans Parametreleri Üzerine Etkisi.....	57
3.2.4.1.	Yaprak Kıvrılmasının PS2 Maksimum Kuantum Verimi (F_v/F_m) Üzerine Etkisi	57
3.2.4.2.	Yaprak Kıvrılmasının Fotokimyasal Verim (Φ_{PS2}) Üzerine Etkisi	59
3.2.4.3.	Yaprak Kıvrılmasının Fotokimyasal Olmayan Floresans Sönmesi (NPQ) Üzerine Etkisi.....	61
3.2.4.4.	Yaprak Kıvrılmasının Elektron Taşınım Oranı (ETO) Üzerine Etkisi	63
3.2.5.	Yaprak Kıvrılmasının Fotosentetik Gaz Değişim Parametreleri Üzerine Etkisi	65
3.2.5.1.	Yaprak Kıvrılmasının Stoma İletkenliği ve Yaprak Sıcaklığı Üzerine Etkisi	65
3.2.5.2.	Yaprak Kıvrılmasının Transpirasyon Oranı (E) Üzerine Etkisi.....	68
3.2.5.3.	Yaprak Kıvrılmasının Fotosentez Hızı (P_n) Üzerine Etkisi.....	70
3.2.5.4.	Yaprak Kıvrılmasının İçsel CO_2 (C_i) Miktarı Üzerine Etkisi	72
3.2.6.	Yaprak Kıvrılmasının Rubisco Aktivitesi Üzerine Etkisi.....	74
3.2.7.	Yaprak Kıvrılmasının Rubisco Konsantrasyonu Üzerine Etkisi.....	75
3.3.	Yaprak Kıvrılmasının Antioksidan Sistem Üzerindeki Etkisi	77
3.3.1.	Yaprak Kıvrılmasının Hidrojen Peroksit (H_2O_2) İçeriği Üzerine Etkisi.....	77
3.3.2.	Yaprak Kıvrılmasının Asada-Halliwell Yolu Enzimlerinin Aktivitelerinin Üzerine Etkisi	79
3.3.2.1.	Yaprak Kıvrılmasının Askorbat Peroksidaz (APX) Aktivitesi Üzerine Etkisi .	79
3.3.2.2.	Yaprak Kıvrılmasının Glutasyon Redüktaz (GR) Aktivitesi Üzerine Etkisi.....	81
3.3.2.3.	Yaprak Kıvrılmasının Dehidroaskorbat Redüktaz (DHAR) Aktivitesi Üzerine Etkisi	82

3.3.2.4.	Yaprak Kıvrılmasının Monodehidroaskorbat Redüktaz (MDHAR) Aktivitesi Üzerine Etkisi	84
3.3.3.	Yaprak Kıvrılmasının Enzimatik Olmayan Antioksidanlar Üzerine Etkisi	86
3.3.3.1.	Yaprak Kıvrılmasının Askorbat İçeriği Üzerine Etkisi	86
3.3.3.2.	Yaprak Kıvrılmasının Glutatyon İçeriği Üzerine Etkisi	90
3.4.	Yaprak Kıvrılmasının Dane Verimi Üzerine Etkisi.....	94
4.	TARTIŞMA	98
5.	SONUÇLAR	108
6.	ÖNERİLER	111
7.	KAYNAKLAR.....	112

ÖZGEÇMİŞ

Doktora Tezi

ÖZET

KURAK KOŞULLARDAKİ MISIR ÇEŞİTLERİNDE YAPRAK KIVRILMASI SIRASINDA FOTOSENTETİK AYGITTAKİ DEĞİŞİMLERİN ARAŞTIRILMASI

Aykut SAĞLAM

Karadeniz Teknik Üniversitesi
Fen Bilimleri Enstitüsü
Biyoloji Anabilim Dalı

Danışman: Prof. Dr. Asım KADIOĞLU
2011, 129 Sayfa

Bu çalışmada, yaprak kıvrılmasının kuraklık koşulları altındaki mısır bitkilerinde fotosentetik düzenek üzerindeki etkisi araştırıldı. Ondört mısır çeşidi sera koşullarında dane doldurma aşamasına ulaştığında kuraklık stresi ve yapay yaprak kıvrılması engellemesi uygulandı. Mısır çeşitleri kuraklığa dayanıklı hassas ve orta derecede dayanıklı olarak gruplandırıldı. Kuraklığa hassas ve dayanıklı çeşitler arasında farklı yaprak kıvrılması cevapları belirlendi. Yaprak kıvrılması ve kuraklık şiddetinin artmasına bağlı olarak yaprak su potansiyeli (Ψ_{yaprak}), stoma iletkenliği (g_s), okside glutatyon (GSSG) içeriği, PS2 maksimum kuantum verimi (F_v/F_m), PS2 fotokimyasal verimi (Φ_{PS2}), elektron transfer oranı (ETR), fotosentez hızı (Pn), transpirasyon (E), rubisco aktivitesi, rubisco ve içsel CO_2 (C_i) konsantrasyonunda, koçan ağırlığı ve 100 dane ağırlığında kontrol gruplarına göre önemli azalışlar meydana geldi. Diğer taraftan, hidrojen peroksit (H_2O_2), askorbat peroksidaz (APX), glutatyon reduktaz (GR), monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR) ve dehidroaskorbat redüktaz (DHAR) aktivitelerinde, askorbat (ASC), dehidroaskorbat (DHA) ve glutatyon (GSH) içeriklerinde, fotokimyasal olmayan floresans sönmesinde (NPQ) kontrol grubuna göre önemli artışlar belirlendi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi durumunda ise antioksidan sistemin ve fotosentezin inhibe olduğu belirlendi. Bu sonuçlar yaprak kıvrılmasının mısır için kuraklık koşulları altında fotosentezin devamlılığını sağlayan önemli bir mekanizma olduğunu ortaya koymaktadır.

Anahtar Kelimeler: Antioksidan sistem, Fotosentez, Mısır, Yaprak kıvrılması

PhD. Thesis

SUMMARY

STUDYING OF THE CHANGES ON PHOTOSYNTHETIC MACHINERY OF MAIZE CULTIVARS UNDER DROUGHT STRESS DURING LEAF ROLLING

Aykut SAĞLAM

Karadeniz Technical University
The Graduate School of Natural and Applied Sciences
Biology Graduate Program
Supervisor: Prof. Asım KADIOĞLU
2011, 129 Pages

Effects of leaf rolling on photosynthetic machinery of maize plants under drought stress were studied. Fourteen maize cultivars were grown in a greenhouse during grain filling. Drought stress and artificial prevention of leaf rolling were applied to fourteen maize cultivars grown under greenhouse conditions. Cultivars were grouped according to their drought sensitivity and resistance. Different leaf rolling responses were determined between sensitive and tolerant cultivars. As a result of leaf rolling and severe drought stress, decreases in leaf water potential (Ψ_{leaf}), stomatal conductance (g_s), oxidized glutathione (GSSG) content, maximum quantum yield of PS2 (F_v/F_m), effective quantum yield of PSII photochemistry (Φ_{PS2}), electron transport rate (ETR), photosynthesis rate (P_n), transpiration (E) intracellular CO_2 (C_i), ear weight and 100 kernel weight were determined compared to control. On the other hand, significant increases were observed in terms of lipid peroxidation, hydrogen peroxide (H_2O_2) and proline content, guaiacol peroxidase (GPX), ascorbate peroxidase (APX), superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), glutathione reductase (GR), monodehydroascorbate reductase (MDHAR) and dehydroascorbate reductase (DHAR) activities, ascorbate (ASC), dehydroascorbate (DHA) and glutathione (GSH) contents, non-photochemical quenching (NPQ) when compared to the control. In case of artificial prevention, antioxidant system and photosynthesis were inhibited. These results imply that leaf rolling is an important mechanism for the sustainability of photosynthesis under drought stress.

Key Words: Antioxidant system, Leaf rolling, Maize, Photosynthesis

ŞEKİLLER DİZİNİ

Sayfa No

Şekil 1.	Askorbat-glutatyon döngüsü (Asada-Halliwell yolu).....	22
Şekil 2.	Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde yaprak su potansiyelinde meydana gelen değişim.....	42
Şekil 3.	Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde lipid peroksidasyonunda meydana gelen değişim	42
Şekil 4.	Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde stoma iletkenliğinde meydana gelen değişim	44
Şekil 5.	Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde 100 dane ağırlığında meydana gelen değişim	44
Şekil 6.	Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde prolin içeriğinde meydana gelen değişim	46
Şekil 7.	Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde GPX aktivitesinde meydana gelen değişim	46
Şekil 8.	Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde SOD aktivitesinde meydana gelen değişim	48
Şekil 9.	Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde CAT aktivitesinde meydana gelen değişim	49
Şekil 10.	Yaprak kıvrılmasının yaprak su potansiyeli üzerine etkisi	53
Şekil 11.	Yaprak kıvrılmasının toplam klorofil içeriği üzerine etkisi	55
Şekil 12.	Yaprak kıvrılmasının toplam karotenoid içeriği üzerine etkisi	57
Şekil 13.	Yaprak kıvrılmasının maksimum kuantum verimi (Fv/Fm) üzerine etkisi	59
Şekil 14.	Yaprak kıvrılmasının fotokimyasal verim (Φ PS2) üzerine etkisi	61
Şekil 15.	Yaprak kıvrılmasının fotokimyasal olamayan floresans sönmesi (NPQ) üzerine etkisi.....	63
Şekil 16.	Yaprak kıvrılmasının elektron transfer oranı (ETO) üzerine etkisi.....	65
Şekil 17.	Yaprak kıvrılmasının elektron transfer oranı (ETO) üzerine etkisi	67
Şekil 18.	Yaprak kıvrılmasının yaprak sıcaklığı üzerine etkisi.....	67
Şekil 19.	Yaprak kıvrılmasının transpirasyon oranı (E) üzerine etkisi.....	69
Şekil 20.	Yaprak kıvrılmasının fotosentez hızı (Pn) üzerine etkisi	71
Şekil 21.	Yaprak kıvrılmasının içsel CO ₂ konsantrasyonu üzerine etkisi	73
Şekil 22.	Yaprak kıvrılmasının rubisco aktivitesi üzerine etkisi.....	74
Şekil 23.	Yaprak kıvrılmasının rubisco içeriği üzerine etkisi	75
Şekil 24.	Rubisco western blot analizleri.....	76

Şekil 25. Yaprak kıvrılmasının hidrojen peroksit içeriği üzerine etkisi	78
Şekil 26. Yaprak kıvrılmasının APX aktivitesi üzerine etkisi	80
Şekil 27. Yaprak kıvrılmasının GR aktivitesi üzerine etkisi.....	82
Şekil 28. Yaprak kıvrılmasının DHAR aktivitesi üzerine etkisi	84
Şekil 29. Yaprak kıvrılmasının MDHAR aktivitesi üzerine etkisi.....	86
Şekil 30. Yaprak kıvrılmasının ASC içeriği üzerine etkisi.....	88
Şekil 31. Yaprak kıvrılmasının DHA içeriği üzerine etkisi	90
Şekil 32. Yaprak kıvrılmasının GSH içeriği üzerine etkisi.....	92
Şekil 33. Yaprak kıvrılmasının GSSG içeriği üzerine etkisi	94
Şekil 34. Yaprak kıvrılmasının koçan ağırlığı üzerine etkisi.....	96
Şekil 35. Yaprak kıvrılmasının 100 dane ağırlığı üzerine etkisi	97

TABLolar DİZİNİ

	<u>Sayfa No</u>
Tablo 1. Çeşit adlarının kısaltmaları.....	40
Tablo 2. Kuraklık stresinin yaprak su potansiyeli ve lipid peroksidasyonu üzerine etkisi.....	41
Tablo 3. Kuraklık stresinin stoma iletkenliği ve 100 dane ağırlığı üzerine etkisi.....	43
Tablo 4. Kuraklık stresinin prolin içeriği ve GPX aktivitesi üzerine etkisi.....	45
Tablo 5. Kuraklık stresinin SOD ve CAT aktiviteleri üzerine etkisi.....	47
Tablo 6. Mısır çeşitlerinin kuraklığa dayanıklılıklarına göre gruplandırılması	49
Tablo 7. Kuraklık stresinin yaprak kıvrılması üzerindeki etkisi	50
Tablo 8. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde yaprak su potansiyeli değişimleri	52
Tablo 9. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde toplam klorofil içeriğinde meydana gelen değişimler	54
Tablo 10. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde toplam karotenoid içeriğinde meydana gelen değişimler.....	56
Tablo 11. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde Fv/Fm oranında meydana gelen değişimler.....	58
Tablo 12. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde ΦPS2 oranında meydana gelen değişimler.....	60
Tablo 13. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde NPQ'da meydana gelen değişimler	62
Tablo 14. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde ETO'de meydana gelen değişimler	64
Tablo 15. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde stoma iletkenliği değişimleri	66
Tablo 16. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde transpirasyon oranında meydana gelen değişimler	68
Tablo 17. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde fotosentez hızında meydana gelen değişimler	70
Tablo 18. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde içsel CO ₂ konsantrasyonunda meydana gelen değişimler	72
Tablo 19. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde hidrojen peroksit içeriğinde meydana gelen değişimler.....	77
Tablo 20. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde APX aktivitesinde meydana gelen değişimler	79

Tablo 21. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde GR aktivitesinde meydana gelen değişimler	81
Tablo 22. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde DHAR aktivitesinde meydana gelen değişimler	83
Tablo 23. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde MDHAR aktivitesinde meydana gelen değişimler	85
Tablo 24. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde ASC içeriğinde meydana gelen değişimler	87
Tablo 25. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde DHA içeriğinde meydana gelen değişimler	89
Tablo 26. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde GSH içeriğinde meydana gelen değişimler	91
Tablo 27. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde GSSG içeriğinde meydana gelen değişimler	93
Tablo 28. Yaprak kıvrılmasının mısır çeşitlerinde dane verimi üzerine etkisi	95

SEMBOLLER DİZİNİ

ABA	: Absisik asit
AFR	: Askorbat içermeyen radikal
AO	: Askorbat oksidaz
APX	: Askorbat peroksidaz
ASC	: Askorbik asit
CAT	: Katalaz
C _i	: İçsel CO ₂
DHA	: Dehidroaskorbat
DHAR	: Dehidroaskorbat redüktaz
DTNB	: 5-5'-Ditiobis (2-nitro-benzoik asit)
F _v /F _m	: PS 2'nin fotokimyasal reaksiyonlarının maksimum kuantum verimi
F _m	: Karanlıktaki maksimum fluoerans
F _m '	: Isıktaki maksimum fluoerans
F ₀	: Karanlıktaki minimum fluoerans
F _s	: Kararlı hal klorofil floresansı
E	: Transpirasyon oranı
EDTA	: Etilen diamin tetra asetik asit
ETR	: Elektron taşınım oranı
GA	: Giberellik asit
GPX	: Guaiakol peroksidaz
GR	: Glutasyon redüktaz
g _s	: Stoma iletkenliği
GSH	: İndirgenmiş glutasyon
GSSG	: Yükseltgenmiş glutasyon
IAA	: İndol-3-asetik asit
KA	: Kuru ağırlık
MDHA	: Monodehidroaskorbat
MDHAR	: Monodehidroaskorbat redüktaz
NADH	: β-Nikotinamid adenin dinükleotid
NADP	: Nikotinamid dinükleotid fosfat
NADPH	: β-Nikotinamid adenin dinükleotid fosfat

NBT	: Nitro blue tetrazolium
NH ₃	: Amonyak
NPQ	: Fotokimyasal olmayan floresans sönmesi
Pn	: Fotosentez hızı
POD	: Peroksidaz
ROS	: Reaktif oksijen türleri
SOD	: Süperoksit dismutaz
TA	: Taze ağırlık

1. GENEL BİLGİLER

1.1. Giriş

2025 yılına kadar 1,8 milyar insanın su eksikliği, insanların üçte ikisinin ise kuraklık stresinden etkileneceği tahmin edilmektedir. Kısa adı FAO olan Amerika Gıda ve Tarım Örgütü kuraklık stresini, besin eksikliğinin en önemli nedeni olarak görmekte ve gelişmekte olan ülkeler için problem olan yanlış ekonomik yönetimler, sel baskınları ve çatışmalardan daha ağır bastığını belirtmektedir. Kuraklığın çözümü olarak düşünülen sulama çok sayıdaki çiftçi için bir seçenek olmaktan uzak, üstelik gelişmekte olan ülkeler için sulama imkânlarının artırılma potansiyeli de sınırlıdır (World Bank, 2006). Daha da kötüsü, iklimde meydana gelen değişimlerin, tahmin edilemez ve aşırı hava değişimlerine yol açmasıdır. Örneğin dünya ısında 1,4–5,8 °C'lik artışların meydana gelmesi beklenmekte, bu artışın dünyanın şimdiye kadar hiç etkilenmemiş bölgelerinde kuraklık stresine yol açacağı tahmin edilmektedir (IPCC, 2001). 2002–2003 yılları arasında Güney Afrika'da yaşanan kuraklık, 3,3 milyon tonluk gıda eksikliğine yol açmış ve 14 milyon insan açlık tehlikesi ile karşı karşıya kalmıştır (WFP, 2003). Doğu Afrika 2005–2006 yılları arasında şiddetli kuraklığa maruz kalmıştır. Afrika'ya yapılan gıda yardımının değeri yılda 500 milyon- 1 milyar dolar arasında değişmektedir (WFP, 2007). Kuraklığın, dünyanın kuzeyinde ve güneyinde pek çok tahıl türünün verimliliği için yıkıcı etkilere sahip olduğu gösterilmiştir. Güney Avrupa'yı 2003 yılında etkileyen kuraklık ve ısı dalgaları mısır üretiminde %20'lik azalışa sebep olmuştur (European Commission, 2004). Sigorta endüstrisi, kuraklık hasarında kaynaklanan ekonomik kayıpların Almanya'da yılda 200 milyon avroyu bulacağını tahmin etmektedir.

Gelişmekte olan dünyada, mısır üçüncü önemli besin kaynağıdır. 2020 yılına kadar gelişmekte olan ülkelerde mısıra olan talebin buğday ve pirincin önüne geçmesi ve yıllık mısır ihtiyacının 837 milyon tona kadar artması beklenmektedir (Rosegrant vd., 2001). Artan ihtiyacın çoğu, mevcut işlenebilir topraklardaki yoğunlaştırılmış üretim ile yerel kaynaklardan karşılanacaktır (Rosegrant ve Cline, 2003). Dünya sıcaklığının artış eğilimi ve bölgesel ya da mevsimsel aşırı iklim değişiklikleri göz önüne alındığında kuraklık stresine toleranslı mısır varyetelerinin geliştirilmesi önem kazanmıştır. Bu nedenle ürün kayıplarını en aza indirmek ve dünyanın değişen iklim koşullarına karşı dayanıklı türler

geliştirmek için bitkilerin stresten sakınma ve tolerans mekanizmalarının iyi bilinmesi oldukça önem kazanmıştır. Bitkilerin kuraklık stresi altında hayatlarını sürdürebilmek için geliştirdikleri sakınma mekanizmalarından biri transpirasyonu azaltan yaprakların rulo şeklinde kıvrılmasıdır (Bidwell, 1974). Yaprak kıvrılması, radiant sıcaklığı ve ışık absorpsiyonunu azaltır ve böylece bitkileri aşırı ışık etkisinden korur (O'Toole ve Cruz, 1980; Corlett vd., 1994). Bu mekanizmalara sahip olan şanslı bitkiler uzun bir süre canlılıklarını devam ettirebilir ve kuraklıktan en az hasarla sakınabilirler (Sighn ve Mackill, 1977; Heckathorn ve Delucia, 1991).

Yaprak kıvrılma mekanizmasına sahip olan çeltik (*Oryza sativa*) (Jones, 1979; Ekanayake vd., 1993), buğday (*Triticum sativum*) (Jones, 1979) ve diğer bazı Gramineae türleri (bir çok kserofitik çimlerde) (Heckathorn ve Delucia, 1991) üzerinde de pek çok çalışma yapılmış ve yaprak kıvrılması ile strese tolerans arasındaki ilişki araştırılmıştır. Ayrıca, kuraklığa en toleranslı *Festuca arundinacea* Schreb. türlerinin belirlenmesinde yaprak kıvrılma derecesinin önemli bir özellik olduğu ileri sürülmüştür (White vd., 1992). Bazı süs bitkilerinin de dahil olduğu Marantaceae familyası bitkilerinde de benzer bir yaprak kıvrılma mekanizması bulunmaktadır. Örneğin, *C. setosa*'daki yaprak kıvrılması üzerinde ilk fizyolojik ve biyokimyasal çalışmaların Kadioğlu ve vd. (Turgut ve Kadioğlu, 1998; Kadioğlu ve Turgut, 1999; Ayaz, vd., 2000, 2001; Kadioğlu, vd., 2002; Terzi, 2005, Kadioğlu vd., 2011) tarafından yapıldığı anlaşılmıştır. Bu çalışmalarda yaprakların kıvrılması sırasında osmotik ayarlama sağlamak için yaprakta çözünebilir şeker ve düşük moleküler ağırlıklı karbohidratların biriktiği, kıvrılma derecesine bağlı olarak prolin, fenolik asit seviyesi ve peroksidaz aktivitesinin arttığı, (Kadioğlu ve Turgut, 1999, Ayaz vd., 2000, 2001; Terzi, 2005), süperoksit dismutaz ve glutatyon redüktaz aktivitesinin ise değişmediği rapor edilmiştir (Terzi, 2005).

Diğer taraftan çeşitli stres koşullarında bitkilerde en çok etkilenen olaylardan birisinin fotosentez olduğu bilinmektedir. Kuraklık esnasında bitkilerin fotosentez hızındaki azalma iki etkiden kaynaklanabilir. Birincisi stres etkisiyle stoma kapanmasına bağlı olarak karbondioksit girişinin azalması sonucu gerçekleşen fotosentetik aktivite kaybıdır (Muller ve Whitshitt, 1996; Lima vd., 2002). Bu etki genellikle orta düzeydeki su eksikliği koşullarında gerçekleşir. Kuraklık ile birlikte stoma aracılığı ile gaz geçişindeki azalma fotosentetik karbondioksit asimilasyonunu sekteye uğratar. Bitkilerin kuru ağırlığının % 95 kadarı fotosentezden sağlandığı için fotosentez oranındaki bir azalma bitkilerde verim kaybı ile sonuçlanır (Xu ve Shen, 2001). İkincisi ise genellikle uzun

sürekli olan ve daha şiddetli kuraklık streslerinde ortaya çıkan ve stomaya bağlı olmayan cevaplardır. Örneğin şiddetli kuraklık koşullarında bitkilerden izole edilen kloroplastlarda fotosentetik elektron transportu ve fotofosforilasyon kapasitelerinin azaldığı gösterilmiştir (Smirnoff, 1993). Yapılan çalışmalar fotosistemlerden özellikle fotosistem II'nin kuraklık stresinden etkilendiği, bu etkinin sistemde yer alan D1 ve D2 protein seviyesinde görüldüğü vurgulanmıştır. Stres ilerledikçe fotosentetik CO₂ fiksasyonu daha fazla etkilenir. Kuraklık koşulları altında ribuloz-1,5-bifosfat karboksilaz/oksijenaz (rubisco)'da konformasyonel değişimler meydana gelebilir. Ayrıca kuraklık stresi esnasında kloroplast stroması asitleşir ve bu durum rubisco aktivitesinin inhibisyonu ile sonuçlanır (Parry vd., 2002).

Yaprak kıvrılması sırasında fotosentetik aygıttaki değişimlerle veya adaptasyonlarla ilgili fazlaca veri olmadığı rapor edilmiştir (Kadıoğlu ve Terzi, 2007). Yaprak kıvrılmasının bitkinin su kaybını azaltmasıyla fotosentezin maksimum seviyede seyretmesine katkı sağlayabileceği vurgulanmıştır (Richards vd., 2002). *Andropogon gerardii* bitkisinin yapraklarını kıvrarak kısa süreli kuraklığa dayanıklı olduğu ve fotosentez aktivitesinin ise devam ettiği belirtilmiştir (Knapp, 1985). Bu çalışmalarda yaprak kıvrılmasının senesensi geciktirdiği ve solunum kayıplarını azalttığı ileri sürülmüştür. Ayrıca *C. setosa* bitkisinde yaprak kıvrılmasının fotosentetik aygıtı uzun süreli kuraklık stresinden koruduğu (Nar vd., 2009) ve *Amomum villosum* bitkisinde de önemli bir foto-koruma mekanizması olduğu bildirilmiştir (Feng vd, 2002). Bununla birlikte diğer iki çalışmada çeltik ve *C. setosa* bitkilerinde su eksikliği koşullarında yaprak kıvrılması arttıkça kuru madde miktarında belirli oranlarda azalmalar olduğu ileri sürülmüştür (Turner vd., 1986, Kadıoğlu ve Turgut, 1999). Buna ilaveten yapraklarını kıvrıran çeltik çeşitlerinin kuraklığa ve sıcaklığa toleranslı oldukları, yaprak kıvrılmasının fotosentez sırasında etkili su kullanımını sağladığı ileri sürülmüştür (Kadıoğlu ve Terzi, 2007).

Bu çalışma, Türkiye'de tarımı yapılan ve tescil edilen mısır çeşitleri üzerinde yaprak kıvrılmasının bitki fotosentezini ve verimini kuraklık stresinden korumadaki etkinliğini, yaprak kıvrılmasının derecesinin (erken ve geç yaprak kıvrılma aşamaları) fotosentetik verimi nasıl etkilediğini tespit etmek, kuraklık stresine dayanıklı ve hassas çeşitlerde kıvrılmaya bağlı olarak fotosentetik verimdeki farklılıkları ortaya koymak ve Türkiye'de tarımı yapılan mısır çeşitlerinin kuraklık stresine dayanıklılık derecelerini belirlemek amacıyla planlanmıştır. Bu çalışma, yaprak kıvrılması sırasında fotosentetik aygıttaki

adaptasyon ve deęişimler konusunda deneysel veriler elde etmeye yönelik olup, bu etkinin iyileştirilmesi konusunda daha sonra yapılması gereken arařtırmalara temel oluřturacak ve ışık tutacaktır.

1.2. Stres ve Stres Çeřitleri

Canlılarda normal sistemin fonksiyonlarını inhibe etme eğiliminde olan ters etkiler ya da kuvvetler stres olarak tanımlanır (Kadioęlu, 2011). Stres terimi aynı zamanda hasar meydana getirme potansiyelini de kapsar. Bir metabolizma bozukluęunun sonucunda oluřan bu hasarlar bitkinin büyümesinde ve veriminde azalma meydana getirirler (Hale ve Orcutt, 1987).

Bitkilerin maruz kaldıęı bařlıca stres faktörleri, biyotik ve abiyotik olmak üzere iki kısma ayrılabilir. Çevresel stres tiplerinin etkileri birbirleriyle ilişkilidir. Örneęin, yüksek sıcaklıęa dayanıklılık, onunla birlikte meydana gelen kuraklık řartlarına dayanıklılıęa baęlıdır. Dięer taraftan donmaya dayanıklılık, dokunun dehidrasyona dayanıklılıęı ile önemli derecede baęlantılıdır (Hale ve Orcutt, 1987).

Tüm bitkiler belirli derecelerde stres hasarlarına karřı koyma ve canlı kalabilme özellięindedir. Bir bitkinin bazı kısımları (tohumlar, tomurcuk ve dormant hücreler) strese dayanıklı iken, dięer kısımları (meristemler, sukkulent organlar ve fideler) duyarlı olabilir. Ayrıca bitkiler yaşamak zorunda oldukları çevreye kısmen veya tamamen uyabilme özellięine sahiptirler (Bidwell, 1974). Bu, bitkilerin ortamdaki mevcut streslere dayanıklılık veya hassaslık özelliklerine baęlıdır.

Strese dayanıklılık sakınma ve tolerans olmak üzere ikiye ayrılır (Levitt, 1972). Sakınma, bitkiye dıřtan uygulanan olumsuz bir faktörün etkisini stres oluřturmadan önleme yeteneęidir (Street ve Öpik, 1984). Çoęu bitkilerde çeřitli kuraklık sakınma mekanizmaları geliřmiştir. Örneęin, kserofit bitkilerde su kaybını azaltan yaprak kıvrılması, yüzey tüyleri, alt durumlu stoma ve benzer mekanizmalar bulunur. Benzer řekilde kaktüs bitkisi su stresi esnasında hücre içindeki su miktarını koruyarak kuraklıktan sakınabilir (Bidwell, 1974). Eęer bir bitki stres sonucu oluřan hasarları azaltabilme veya hiç hasar oluřturumama özellięinde ise bu durum tolerans olarak adlandırılır. Dięer bir deyiřle tolerans dıřtan uygulanan bir strese canlının dayanabilme yeteneęidir (Street ve Öpik, 1984). Örneęin kuraklık toleransına sahip bitkiler protoplazma su kaybettięi 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 şartlardan 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 gerçekleşir (Jones, 1992; Kozlowski ve Pallardy, 1997).

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 (1980)'e 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 ürerler. Kuraklık periyodunda ise dormant tohumlar meydana getirirler. Diğer bir sakınma 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 sakınırlar (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 su kaybını engellemek için yaprak yüzeyinde tüy, kütikula ve stoma modifikasyonları gibi özel yapılar geliştirirler.

Stresten sakınan 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 ve düşük su potansiyeline maruz bırakıldıktan sonra bitkinin canlılığını devam ettiren veya büyüten mekanizmaları içerir. Su hasarı artarsa hücreler turgor durumlarını kaybederler ve böylece hücrelerin büyümesi sınırlandırılır. Ayrıca, hücreler içsel osmotik potansiyellerini ayarlayarak da hücre büyüme ve gelişmesini düzenlerler (Hasegawa vd., 1984).

Kuraklık stresine karşı tolerans mekanizmalarından biri de osmotik ayarlamadır (Kramer, 1980). Kuraklık stresinin bir sonucu olarak bitkiler, osmolitler olarak bilinen ve turgorun devamını sağlayan maddeleri biriktirirler. Osmotik 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). İndirgen şekerler, prolin, betainler, trehaloz, K^+ , fruktanlar, osmotik ayarlama sağlamak için bitkiler tarafından sentezlenirler (Smirnoff, 1998; Hasegawa vd., 1984). Yapılan araştırmalar, osmotik ayarlamasının bitkinin türüne, yaşına, stresin derecesine, çevresel şartlara ve strese maruz kalan bölgeye bağlı olduğunu göstermiştir (Ackerson vd., 1980; Turner vd., 1986). Osmotik ayarlama, stomaların açık tutulması (Turner vd., 1978; Ackerson vd., 1980; Ludlow vd., 1985) ve fotosentezin devam etmesine (Ackerson vd., 1980) katkı sağlar.

1.4. Yaprak Kıvrılması

Kurak ortamda yetişen bitkiler, yapraklarına gelen ışık miktarını azaltmak için yaprağın açısını değiştirirler ve böylece ışık absorpsiyonu için daha az bir yüzey alanı sağlamış olurlar. Bilindiği gibi ışık, yaprağın ısınmasına neden olarak su kaybını artırabilir.

Yaprak kıvrılması bitkilerin stresten sakınma mekanizmalarından birisidir (Clarke, 1986). Bitkilerde yaprak kıvrılmasıyla ilişkili iki farklı tip hücre bulunmaktadır. Bunlardan biri bulliform hücreleri olup, bu hücreler bazı Gramineae türlerinin yaprak üst epidermisinde orta damar boyunca yer alırlar. Bu hücreler yaprak kıvrılması ve açılmasını kontrol etmek için su ile dolarlar. Kuraklık stresi altında, bulliform hücreleri büzüşür ve bunun sonucunda yapraklar kıvrılmaya başlar. Bu şekildeki bir kıvrılma ile yaprak alanının sadece % 68'i ışığa maruz kalır ve transpirasyon da % 46-83 oranında azaltılır (Oppenheimer, 1960). Yaprak kıvrılmasıyla ilişkili diğer bir hücre hipodermis hücreleridir. *C. setosa*'da bulliform hücreleri yerine yaprağın üst epidermisinin altında ve yaprağın yüzeyi boyunca yer alan büyük hipodermis hücreleri yaprakların rulo şeklinde kıvrılmasına neden olmaktadır (Kadioğlu ve Terzi, 2007).

Yaprak kıvrılması, aşırı güneş ışığında bitkileri ışıktan koruma mekanizması olarak bilinir (Kao ve Forseth, 1992; Björkman ve Demmig-Adams, 1993; Xu ve Wu, 1996). Örneğin aşırı güneş ışığına maruz kalan *Amomum villosum* Lour. (Zingiberaceae) bitkisinde meydana gelen yaprak kıvrılması bitkiyi ışığın olumsuz etkilerinden koruyan mekanizmalardan biridir ve normal tarla koşullarında bu mekanizma etkili bir şekilde bitkiyi ışık hasarından koruyabilir (Feng vd., 2002).

Kurak ortamdaki bir bitki yaprağını kıvrarak 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 oluşturularak stresten sakınılır (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 da olanak sağlar (Knapp, 1985). Örneğin, *Andropogon gerardii* bitkisi stres

esnasında su kaybı oranını yavaşlatmak için yapraklarını kıvrarak fotosentezi aktif olarak devam ettirir ve böylece kısa süreli kuraklığa dayanabilir (Richards vd., 2002).

1.5. Bitkilerde Kuraklık Stresinin Etkileri

1.5.1. Mekanik Etki

Kuraklık, bitki hücrelerinden belirgin bir su kaybı gerçekleştiği zaman bitkide turgor azalmasıyla kendini gösterir ve bu durum mekanik etki olarak adlandırılır. (Lewitt, 1980). Bilindiği gibi plazma membranının yapısı hücredeki sulu ortamın bir sonucudur. Bu yapı membrandaki hidrofobik fosfolipid kuyrukların su tarafından itilmesiyle oluşur (sıvı-katı faz). Kuraklık etkisiyle hücreden su kaybıyla beraber, membran yapısı değişikliğe uğrar, fosfolipidlerin hidrofobik baş kısımları birbirine yaklaşır ve membranlar kompakt bir görüntü alır (Jel fazı). Su kaybına bağlı olarak hücre hacmi de azalır ve plazma membranı hücre çeperinden ayrılır. Gerilim altındaki plazma membranı ve tonoplastta gerçekleşen çökme, yırtılmalara yol açabilir (McKersie ve Lehsem, 1994) ve bu durum zarlar üzerinde yerleşmiş olan hidrolitik enzimlerin serbest kalması ve dolayısıyla sitoplazmanın otolizi ile sonuçlanabilir (Salisbury ve Ross, 1992). Sonuç olarak mekanik etki, normal hücre metabolizmayı kalıcı olarak bozabilir.

1.5.2. Metabolik Etki

Hücre içeriğinin büyük bir kısmını oluşturması, taşıyıcı olması, hücresel reaksiyonlar ve işlevler için çözücü rolü oynaması gibi fonksiyonel özelliklerinden dolayı suyun, hücreden kaybı durumunda, normal regülasyon devam edemez ve metabolizma bozulur. Su kaybına bağlı olarak gerçekleşen iyon birikimi, membran bütünlüğünü sağlayan proteinlerinin yapısının bozulmasına yol açarak hücreye zarar verebilir. Su kaybı sonucunda, proteinlerin yapısında bulunan hidrofobik ve hidrofobik aminoasitlerin su ile etkileşimleri bozulur (Campbell, 1991) ve bu durum protein denatürasyonlarına neden olur (Bray, 1997; Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005). Proteinlerin parçalanmasıyla dokularda aminoasitler birikir ve enzim inhibisyonları oluşur. En önemlisi NH_3 gibi toksik bir bileşik ortaya çıkar. NH_3 bitkide metabolik dengenin bozulmasına neden olduğu gibi suyun yukarı

dođru tařınmasına da engel olarak iki y6nl6 zarar verir. Kuraklık stresi sırasında hasar g6ren diđer yapılar DNA ve RNA gibi n6kleik asitlerdir. Kessler (1961)'e g6re kuraklık stresine maruz kalmıř olan bitkilerde RNAaz aktivitesi artmakta ve bu da enzimin bađlı durumundan serbest duruma geçmesinden kaynaklanır. Kuraklık stresi altında bitkilerde hormonal dengelerde de bir takım deđiřiklikler meydana gelir. ABA miktarı artarken, sitokininlerin, GA'nın ve IAA'nın miktarları azalır (Çırak ve Esendal, 2006).

1.5.3. Oksidatif Etki

Bitkilerdeki oksidatif etki serbest radikallerin 6zellikle reaktif oksijen t6rlerinin oluřumunu ierir. Serbest radikaller eřleřmemiř elektron ieren molek6ller olup olduka reaktifirler. Her t6rden kimyasal ve biyokimyasal tepkime daima atomların dıř orbitallerindeki elektronlar sayesinde gerekleřir. Dıř orbitallerde paylařılmamıř elektron bulunması serbest radikallerin reaktivitesini arttırdıđı iin, serbest radikaller kimyasal aktifliđi y6ksek molek6llerdir. Bu radikaller plazma membranı, mitokondri, ER membranlarında da oluřabilir (McKersie ve Lehsem, 1994). Bununla birlikte, suyun kısıtlı olduđu durumlarda, bitki daha fazla su kaybetmemek iin, genellikle stomalarını kapatır. Bu durum da fotosentezle fiksasyon iin gerekli CO₂'nin alımının kısıtlanmasına neden olur ve b6ylece kuantum verimi azalır. B6ylece fotosentezdeki elektron aksept6r6 NADP⁺ kısıtlı hale gelir ve ferrodoksin NADP yerine oksijeni red6kler ve PS I'in elektronları O₂'ye transferi sonucunda reaktif s6peroksit radikali (O₂^{•-}), 6retilir (Mehler reaksiyonu) (Tambussi vd., 2000). Birok t6rde kuraklık stresi altında artan s6peroksit 6retim hızı lipid peroksidasyonuna, yađ asidi doygunluđuna ve sonu olarak membranların b6t6n6yle zarar g6rmesine neden olur (Sgherri vd., 1996). S6peroksit tek bařına ok fazla reaktif olmayıp, H₂O₂ ve Hidroksil ([•]OH) radikallerini oluřturmak suretiyle etkili olur (Halliwell ve Gutteridge, 1989). S6peroksit ve hidrojen peroksitin hidroksil radikalini oluřturmak 6zere tepkimesi sırasında (Haber-Weiss reaksiyonu), artan demir ya da bakır gibi diđer geiř metalleri, bu reaksiyonları hızlandırmak suretiyle oksidatif hasarı daha da artırabilir (Fenton reaksiyonu) (Smirnoff, 1993). Serbest radikaller hem indirgen hem de y6kseltgen olarak bazen de her iki etkiyi birlikte g6stererek h6cre hasarına neden olurlar. Serbest radikallerin DNA, h6cresel proteinler ve lipidler 6zerinde de zararlı etkileri vardır.

Serbest oksijen radikalleri genellikle hidroksil, peroksi, singlet oksijen, peroksinitrit ve hidrojen peroksit radikallerinden oluşur. Bu radikallerin yarılanma ömürleri birkaç mili saniye ile dakikalar hatta saatler arasında değişebilmektedir.

1.5.3.1. Serbest Radikaller

1.5.3.1.1. Süperoksit Radikali ($O_2^{\bullet-}$)

Süperoksit radikali ($O_2^{\bullet-}$), oksijene bir elektronun aktarılmasıyla oluşur. Bu reaksiyon enzimatik olarak çeşitli organellerde meydana gelebilir. Moleküler oksijenin, oksidatif fosforilasyon esnasında NADPH-oksidadaz veya ksantin-oksidadaz gibi enzimlerin katalizörlüğünde süperoksit radikali meydana gelir. Süperoksit radikalının yarılanma ömrü hücrelerin farklı yerlerinde bulunan süperoksit dismutaz enziminin varlığına bağlıdır (Stahl ve Sies, 2002). Ayrıca indirgeyici moleküler oksijene tek elektron verip kendileri oksitlenirken süperoksit radikali oluşur. Hidrokinonlar, flavinler, tiyoller, katekolaminler, ferrodoksinler gibi yüzlerce molekül aerobik ortamda oksitlenirken süperoksit oluşumuna neden olurlar. Çeşitli dehidrogenazlar ve oksidadazlar olmak üzere yüzlerce enzimin katalitik etkisi sırasında ürün olarak süperoksit radikali oluşabilir. Plazma membranlarında da süperoksit üreten NAD(P)H oksidadaz enziminin varlığı belirlenmiştir (Vionella ve Macri, 1991). Ayrıca süperoksit enzimatik olmayan reaksiyonlarla, örneğin kloroplast, mitokondri ve plazma membranındaki elektron transport sisteminin yeterince düşük redoks potansiyeline sahip bileşenleri ve ferrodoksin tarafından da üretilebilir. Ayrıca kloroplastlarda PS 1 ve PS 2 tarafından süperoksitin üretildiği kaydedilmiştir (Elstner ve Osswald, 1994). Süperoksit radikali oldukça reaktiftir ve lipidlerin yanı sıra diğer biyokimyasal bileşenlerin de oksidasyonuna sebep olur. Bu radikalın lipid peroksidasyonu, membran hasarı, hücrel toksisite ve DNA'daki tek zincir kırıklarıyla ilişkisi olduğu belirtilmiştir (Fridovich, 1995). Ayrıca süperoksit radikali, hidrojen peroksitle reaksiyona girerek çok daha toksik bir molekül olan hidroksil radikalini üretebilir. Haber-Weiss reaksiyonu olarak bilinen bu reaksiyon demir ve bakır gibi metallerin katalizörlüğünde oldukça hızlı gerçekleşir. Süperoksit radikali, yüksek katalitik etkiye sahip süperoksit dismutaz (SOD) enziminin etkisiyle dismutasyona girerek konsantrasyonu azalır. SOD tarafından katalizlenen bu reaksiyon dismutasyon tepkimesi olarak adlandırılır (Halliwell, 1984).

1.5.3.1.2. Hidrojen Peroksit (H₂O₂)

Hidrojen peroksit, oksijenin enzimatik olarak iki elektron ile indirgenmesiyle ya da süperoksitlerin enzimatik veya enzimatik olmayan dismutasyon tepkimeleri sonucu oluşur. Süperoksitin olduğu yerlerde önemli miktarda H₂O₂'de üretilir. Fotosentetik elektron transport zinciri H₂O₂'nin üretiminden sorumludur. H₂O₂'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 H₂O₂'nin üretildiği diğer önemli kaynaklardır (Slesak vd., 2007). Yapısında paylaşılmamış elektron içermediğinden radikal özellik taşımaz. H₂O₂'nin oksitleyici bir tür olarak bilinmesinin nedeni demir ve bakır gibi metal iyonlarının varlığında hidroksil radikalinin öncülü olarak davranmasıdır. H₂O₂ 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 H₂O₂'nin ortamdaki uzaklaştırılması gerekir. Bu görevi hücrelerdeki önemli antioksidan enzimler olan katalaz ve peroksidaz yerine getirir (Halliwell, 1984).

1.5.3.1.3. Hidroksil Radikali (•OH)

Hidroksil radikali, en aktif ve en toksik oksijen radikali olup üretildiği her yerde birçok molekül ile reaksiyon verir. Hidroksil radikali, iyonlaştırıcı radyasyonun (x-ışınları) etkisiyle su moleküllerinin homolitik kırılması sonucunda olduğu gibi hidrojen peroksit molekülünün metaller ile reaksiyonu sonucunda eksik indirgenmesi ile de oluşabilir (Stahl ve Sies, 2002). Biyolojik sistemlerin tanıdığı en reaktif tür olan •OH, su dahil rastladığı her molekülle tepkimeye girebilir. Bütün bu tepkimeler •OH'ın paylaşılmamış elektron içeren dış orbitaline elektron alma ilgisinden kaynaklanır (Halliwell, 1984).

Hidroksil radikalının sebep olduğu en önemli hasar, lipid peroksidasyonu olarak bilinen serbest radikal zincir reaksiyonudur. •OH'ın başlıca hedefi yağ asitleri olup zar

lipidlerinin peroksidasyonu zarın yapısını bozar ve geçirgenliğini artırıp hücre ölümüne sebep olabilir (Nishiyama vd., 1998).

1.5.3.1.4. Singlet Oksijen ($^1\text{O}_2$)

Singlet oksijen, moleküler oksijenin yüksek enerji ile uyarılmış formu olup biyolojik sistemlerde fotosentez reaksiyonları sırasında oluşur. Bitkilerde $^1\text{O}_2$ 'nin başlıca kaynağı fotosentetik elektron transport sistemindeki klorofil pigmentleridir (Foyer vd., 1997). Ayrıca singlet oksijen çok çeşitli yollarla kimyasal veya fotokimyasal olarak da üretilebilir. Oksijenin bu formunun reaktivitesi çok yüksektir. Singlet oksijenin yarılanma ömrü 10^{-6} ile 10^{-5} saniye arasında olup karbon-karbon bağları ile tepkimeye girme eğilimi yüksektir (Stahl ve Sies, 2002).

1.5.3.2. Antioksidan Sistem

Antioksidan terimi, zararlı bir forma dönüşmeksizin reaktif oksijen türleri (ROS)'ni temizleyebilen bileşikler için kullanılmaktadır. Bitki dokuları stres koşullarında hücreleri ROS etkisinden korumak için, bazı enzimler (süperoksit dismutaz, katalaz, glutatyon redüktaz, peroksidazlar) ve düşük moleküler ağırlıklı antioksidanlar (glutatyon, askorbat, karotenoidler, tokoferoller) ihtiva ederler. Antioksidan enzimler koordineli bir şekilde ROS'ları temizlerler veya onları daha az toksik olan bileşiklere metabolize ederler. Bitkiler bütün hücre alt yapılarında antioksidan sisteme sahiptirler. Kuraklık stresine maruz kalan bitkiler antioksidan savunma sistemlerinin bazılarının ya da tamamının aktivasyonu ile oksidatif stresin üstesinden gelebilirler (Srivalli vd., 2003; Jung, 2004; Pinheiro vd., 2004; Ramachandra vd., 2004).

1.5.3.2.1. Antioksidan Enzimler

1.5.3.2.1.1. Peroksidaz (POD)

Peroksidazlar (POD, EC 1.11.1.17) bitkilerde yaygın olarak bulunan ve hem grubu ihtiva eden oksidaz grubu enzimlerdir. POD'lar çoklu moleküler formlara ve geniş bir

hücre altı dağılımına sahiptirler. Bitki hücrelerinde POD esas olarak, hücre çeperinde, vakuollerde, membrana bağlı ribozomlarda ve bitki dokularının ekstrasellular alanlarında bulunurlar. Hücre çeperine bağlı olan peroksidazlar çözünebilir, iyonik bağlı ve kovalent bağlı formlarda mevcuttur. Peroksidazların birçok fizyolojik olayla ilişkili olduğu ve metabolizmada aktif bir rol oynadığı belirlenmiştir. Bitki hücrelerindeki çeperin uzama kabiliyeti, lignin biyosentezi ve oksin katabolizmasıyla ilişkisinin olmasının yanı sıra en önemli fonksiyonu H₂O₂'nin parçalanmasını katalizleyerek antioksidan savunma sistemine katkı sağlamalarıdır.



Stres altındaki bitkilerde peroksidaz aktivitesinin arttığı bilinmektedir (Gaspar vd., 1991). Örneğin *Arabidopsis* bitkisinde yapılan bir çalışmada kuraklık stresine maruz bırakılan bitkilerde peroksidaz aktivitesinin arttığı belirlenmiştir. Peroksidaz aktivitesi, dış kaynaklı sinyallere ve zor çevre koşullarına cevap olarak hızlı bir şekilde değişebilir. Peroksidazlar hidrojen vericisi olarak birçok organik ve inorganik substratı kullanarak H₂O₂'yi temizlerler ve H vericisi olarak kullandıkları substrata göre isimlendirilirler. Guaiakol peroksidazlar guaiakole olan yüksek spesifikliklerine rağmen başka birçok substratı elektron vericisi olarak kullanabilirler. Kuraklık stresi koşullarında mısır bitkisinde yapılan bir çalışmada guaiakol peroksidaz aktivitesinin arttığı kaydedilmiştir (Zhang vd., 1995). Benzer şekilde orta şiddette kuraklık stresine maruz bırakılan çeltik bitkisinde guaiakol peroksidaz aktivitesinin kontrole göre arttığı, fakat ağır kuraklık koşullarında aktivitenin azaldığı belirlenmiştir (Sharma ve Dubey, 2005).

1.5.3.2.1.2. Askorbat Peroksidaz (APX)

Hidrojen peroksiti parçalarken substrat olarak askorbatı kullanan enzimler askorbat peroksidazlar (APX, EC 1.11.1.11) olarak adlandırılırlar. APX'lerin bitki hücrelerinin sitoplazma ve kloroplastlarındaki H₂O₂'nin temizlenmesinde etkili oldukları düşünülmektedir (Dalton vd., 1987; Asada, 1992). Bu enzimin kloroplastlarda tilakoid membrana bağlı ve stromada bulunan formları vardır (Chen ve Asada, 1989; Miyake ve Asada, 1992). Bu formlar elektron verici olarak askorbat için spesifik olup, askorbatın

yokluğunda aşırı derecede kararsızdırlar (Miyake ve Asada, 1996). Sitoplazmada bulunan askorbat peroksidazlar, kloroplastakine benzer ancak askorbat yokluğunda daha fazla kararlı olup askorbattan başka elektron vericilerini de kullanabilir. Su stresine maruz kalan duyarlı buğday çeşitlerinde askorbat peroksidaz aktivitesinin uyarıldığı, toleranslı buğdayda ise sadece yüksek stres yoğunluğunda arttığı kaydedilmiştir (Sgherri vd., 2000). Benzer şekilde orta şiddetli su stresine maruz bırakılan çeltik bitkisinde artan askorbat peroksidaz aktivitesinin H₂O₂'nin detoksifikasyonunda anahtar bir rol oynadığı kaydedilmiştir (Sharma ve Dubey, 2005). Askorbat peroksidazlar yaygın şekilde çalışılan guaiakol peroksidazlara benzemesine rağmen H⁺ vericisi olarak askorbata olan yüksek spesifikliklerinden dolayı aralarında farklılıklar vardır (Nakano ve Asada, 1987).

1.5.3.2.1.3. Süperoksit Dismutaz (SOD)

Süperoksit dismutaz (SOD, EC 1.15.1.1) süperoksit serbest radikalının hidrojen peroksit ve oksijene dönüşümünü katalizleyen bir enzimdir (Fridovich, 1986; Elstner, 1987). SOD, ilk kez Mann ve Keilis (1938) tarafından izole edilmiş ve başlangıçta bir bakır depo proteini olduğu düşünülmüştür. Bu enzimin katalitik fonksiyonu keşfedilene kadar eritrokuprein, indofenol oksidaz ve tetrazolium oksidaz gibi isimlerle adlandırılmıştır. Canlı organizmalar SOD ile süperoksiti uzaklaştırır ve Haber-Weiss reaksiyonuyla hidroksil radikalının oluşum riskini azaltır. SOD, süperoksit anyonlarını uzaklaştırmasına rağmen toksik bir oksijen türevini (O₂^{•-}) diğerine (H₂O₂) dönüştürür (Mehlhorn vd, 1996). Bu reaksiyon sonucu oluşan H₂O₂, fotosentezin güçlü bir inhibitörüdür ve kloroplast fonksiyonu için risk oluşturur. Bu toksik ürün peroksidazlar tarafından temizlenebilir.



SOD bütün aerobik organizmalarda ve aktifleşmiş oksijen üreten bütün hücre alt yapılarında bulunduğu için oksidatif strese karşı savunmada merkezi bir rolünün olduğu düşünülmektedir (Bowler vd., 1992). SOD'un üç farklı izoenzimi vardır. Bunlar bakır/çinko (Cu/ZnSOD), mangan (MnSOD) ve demir (FeSOD) izoenzimleri olup KCN ve H₂O₂'ye duyarlılıklarına bağlı olarak belirlenirler ve hücre alt yapılarındaki dağılımları

farklıdır. MnSOD her iki inhibitöre dirençli olup prokaryotik organizmalar ve ökaryotik hücrelerin mitokondrisinde, Cu/ZnSOD her iki inhibitöre duyarlı olup yüksek bitkilerin hem sitoplazma hem de kloroplastlarında (Scandalios, 1993), FeSOD ise, KCN'ye dirençli, H₂O₂'ye duyarlı olup, prokaryotik organizmalarda ve bazı bitki türlerinin kloroplastlarında bulunabilirler (Bowler vd., 1992).

SOD aktivitesinin su stresine cevabı türlere ve kuraklık süresine bağlı olarak değiştiği (Fu ve Huang, 2001) ve bu değişimlerin oksidatif strese dirençlilikle bağlantısı olduğu rapor edilmiştir (Foyer vd., 1994). Yapılan çalışmalarda kuraklık stresi esnasında bazı bitki türlerinde SOD aktivitesinin arttığı, ayçiçeği (*Helianthus annuus*) ve yonca (*Trifolium sp.*) bitkilerinde ise belirgin bir değişimin olmadığı rapor edilmiştir (Irigoyen vd., 1992; Smirnoff, 1993). Bazı çalışmalarda ise SOD aktivitesinde tek başına meydana gelen artışların reaktif oksijen türlerine karşı yeterli koruma sağlayamayacağı ve oksidatif stresi tek başına engelleyemeyeceği ileri sürülmüştür (Pitcher vd., 1991). Diğer taraftan SOD'un hücre membran proteinleriyle ilişkisi olduğu düşünülmektedir (Ogawa vd., 1997). Ozona maruz bırakılan buğday bitkisinde yapılan bir çalışmada SOD aktivitesindeki artışın hücre çeperinin yapısında değişime neden olabileceği rapor edilmiştir (Padu vd., 1999).

1.5.3.2.1.4. Katalaz (CAT)

Katalaz (CAT, EC 1.11.1.6), tabiatta çok yaygın dağılım göstermektedir. Bu enzim, aerobik mikroorganizmaların hepsinde, omurgalılarda, omurgasızlarda, bitkilerde ve mantarlarda bulunmaktadır (Bergmeyer ve Grabl, 1983). Katalaz yüksek konsantrasyonlardaki H₂O₂'nin iki elektronunu kullanarak su ve oksijene indirgenmesini katalizleyen tetramerik demir porfirin içeren yüksek molekül ağırlığına sahip bir enzimdir. Aynı zamanda katalaz, düşük H₂O₂ konsantrasyonlarında alkoller, askorbat ve fenol içeren indirgenmiş substratları kullanarak peroksidatif aktivite gösterebilir (Chaudiere ve Ferrari-Iliou, 1999). Katalazın görev aldığı genel bir reaksiyon aşağıda gösterilmiştir.

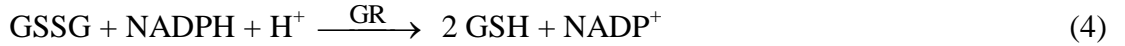


Katalaz kararlı bir enzim değildir. Yüksek ışık yoğunluğu ve stresli bitki hücrelerinde oluşan H₂O₂'nin yüksek konsantrasyonlarıyla inhibe edilebilir (Feierabend

vd., 1992; Streb vd., 1993). Siyanid, azid, süperoksit ve indirgenmiş glutatyon tarafından da katalaz aktivitesinin inhibe edildiği rapor edilmiştir (Fridovich, 1986). Ayrıca H_2O_2 'ye olan zayıf affinitesi bu enzimin etkinliğini kısıtlamaktadır (Foyer vd., 1994). Katalazın büyük bir kısmı, peroksizomlarda çok az miktarda da mitokondri matriksinde bulunur. Katalazın bitki dokusunda H_2O_2 'in uzaklaştırılmasında önemli rol oynadığı düşünülmektedir (Patykowski ve Urbanek, 2003). Katalazın temel fonksiyonu, moleküler oksijen mevcudiyetinde H_2O_2 'in ve ROOH gibi bir peroksin radikalliğini gidererek özellikle membranlarda oluşturabilecekleri geri dönüşümsüz hasarları engellemektir (Chaudiere ve Ferrari-Ilioui, 1999).

1.5.3.2.1.5. Glutatyon Redüktaz (GR)

Glutatyon redüktaz (GR, EC 1.6.4.2) elektron verici olarak NADPH'ı kullanan oksitlenmiş glutatyonun (GSSG), indirgenmesini (GSH) katalizleyen bir enzimdir (Scruton vd., 1990; Creissen vd., 1994).



GR'nin hem prokaryotlarda hem de ökaryotlarda bulunduğu belirlenmiş olup (Creissen vd., 1994) ilk defa eritrositlerde ve mayalarda tespit edilmiştir (Meldrum ve Tarr, 1935). GR hem gimnospermler hem de angiospermlerin dahil olduğu birçok bitkide çalışılmıştır (Creissen vd., 1994). GSH'nin antioksidan özelliğinden dolayı, glutatyon redüktaz hücrenin antioksidan kapasitesinin devamlılığı için önemlidir (Meister, 1983; Creissen vd., 1994). GR, bitkilerin kuraklık, yüksek oksijen basıncı ve hava kirleticileri tarafından üretilen oksidatif stresin olumsuz etkilerinin düzeltilmesine ve strese karşı direnç sağlanmasına katkıda bulunur (Sairam vd., 1997). GR diğer enzimlerle birlikte H_2O_2 'nin temizlenmesinde de görev alır. Hayvanlarda substrat olarak GSH'ı kullanan glutatyon peroksidazla birlikte GR, H_2O_2 'in temizlenmesine katılır (Schirmer vd., 1989). Glutatyon peroksidaz H_2O_2 'yi temizlerken substrat olarak GSH'ı kullanır ve reaksiyon sonucu GSSG oluşur. Oluşan GSSG, GR enzimiyle tekrardan GSH'a indirgenir ve böylece glutatyon peroksidaz enziminin substratı yeniden oluşur. GR'nin benzer bir fonksiyonu bitkilerde mevcuttur. Oksitlenmiş askorbik asiti (dehidroaskorbat) tekrardan askorbik asite

indirgeyen dehidroaskorbat redüktaz (DHAR) enzimi de GSH'ı kullanmakta ve reaksiyon sonucu GSSG oluşmaktadır. Ayrıca GR enzimi GSSG'yi GSH'a indirgerken, NADPH'ı kullanmakta ve böylece CO₂ fiksasyonu azaldığı zamanlarda, NADPH/NADP⁺ oranının ayarlanmasına yardımcı olmaktadır. Bu nedenle GR tarafından GSSG'nin GSH'a indirgenmesi, oksidan temizlenmesinde büyük bir adım olarak kabul edilmekte (Creissen vd., 1996) ve oksidatif strese karşı korunmada GR'nin önemli bir enzim olduğu düşünülmektedir (Aono vd., 1995). Nitekim, yapılan çeşitli çalışmalarda oksidatif stres durumunda bu enzim aktivitesinin arttığı kaydedilmiştir (Mehlhorn vd., 1987; Pastori ve Trippi, 1992; Edwards vd., 1994).

1.5.3.2.1.6. Monodehidroaskorbat Redüktaz (MDHAR)

Monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR, EC 1.6.5.4), bitkilerde ilk kez 1951 yılında bulunmasına rağmen (Matthews, 1951), bu enzimin izolasyonu ve karakterizasyonu son yıllarda yapılmıştır (Arrigoni vd., 1981; Kow, 1982a, 1982b; Hossain vd., 1984; Hossain ve Asada, 1984). MDHAR, askorbik oksidaz ve L-askorbik asit veya askorbat peroksidaz ve L-askorbik asit gibi monodehidroaskorbat oluşumuna neden olan bir sistem varlığında NAD(P)H'nin oksidasyonu ile belirlenir. MDHAR'ın NADH ile olan aktivitesi NADPH ile olan aktivitesinden iki kat daha fazladır (Hossain ve Asada, 1984; Sano vd., 1995) ve elektron vericisi olarak NADH'ı kullanır.

MDHAR, NAD(P)H aracılığıyla monodehidroaskorbatın (MDHA) askorbata indirgenmesini katalizler (Hossain ve Asada, 1984).



MDHAR, birçok bitkide, hayvanda, mantar, alg ve tek hücreli canlılarda bulunmuştur (Arrigoni vd., 1981; Hossain ve Asada, 1984). Bitkilerde kloroplastlarda (Hossain vd., 1984), glioksizomlarda (Bowditch ve Donaldson, 1990), peroksizomlarda (Jimenez vd., 1997), mitokondri ve sitozolde (Yamamuchi vd., 1984) bulunduğu belirlenmiştir. Kloroplastlardaki MDHAR, stromaya yerleşik olarak bulunur ve yapısı tilakoid membrana bağlı APX'e çok benzerlik gösterir.

ROS'ları temizlemede ASC'nin antioksidan aktivitesinin sürmesi için MDHA'dan ASC'nin oluşumu önemlidir. MDHA ya kendiliğinden ya da NAD(P)H'ı indirgeyici ajan olarak MDHAR tarafından askorbata indirgenir. Birçok enzim MDHA tarafından inaktive edilir. Bu yüzden hücrelerde MDA radikalının düşük konsantrasyonlarda tutulması gereklidir. MDHAR, ASC üretmek için MDA'nın indirgenmesini katalizleme kapasitesine sahip olan tek enzimdir.

MDHAR'ın ROS'ları temizlemedeki anahtar rolüne ek olarak, bitki hücrelerinin uzaması ve hücre bölünmesinde, tohum çimlenmesinde rol oynadığı rapor edilmiştir (Cakmak vd., 1993; Arrigoni, 1994). Su stresi altındaki bitkilerde MDHAR sentezinin artması, oksidatif stresin etkisini azaltmak için bitkinin gösterdiği temel cevaplardan biridir. Örneğin, yapılan çalışmalarda kuraklık stresi esnasında çeltik bitkisinde MDHAR aktivitesinin arttığı kaydedilmiştir (Sharma ve Dubey, 2005). Benzer şekilde kuraklık koşullarında bezelye (*Pisum sativum*) yapraklarının mitokondri ve peroksizomlarında MDHAR aktivitesinin oldukça yüksek olduğu rapor edilmiştir (Jimenez vd., 1997).

1.5.3.2.1.7. Dehidroaskorbat Redüktaz (DHAR)

Dehidroaskorbat redüktaz (DHAR, EC 1.8.5.1), ilk kez 1934'te tanımlanmasına rağmen yapısı tam olarak aydınlatılamamıştır. Pfankuch tarafından bir tiyol (sistein) aracılığıyla DHA'nın katalitik olarak indirgendiği belirlenmiş olup, 1941'de Crook, bitkilerde GSH bağlı DHAR'ı karakterize etmiştir (Youn, 2000).

DHAR, bütün canlılarda bulunan, tek bir polipeptid zincirinden oluşmuş bir tiyol enzim olup, glutatyon (GSH) aracılığıyla dehidroaskorbatın (DHA) askorbata (ASC) indirgenmesini katalizler. Dehidroaskorbat, 6'dan büyük pH'larda kararsızdır ve tartarat ile oksalata dönüşebilir. Bu dönüşümü önlemek için dehidroaskorbat indirgeyici olarak glutatyonu kullanan dehidroaskorbat redüktaz tarafından askorbata dönüşür ve bu reaksiyon sonucu oluşan GSSG, GR tarafından tekrardan GSH'a indirgenir (Foyer ve Halliwell, 1976).



DHAR'ın, MDHAR gibi oksidatif hasara karşı hücreleri korumada önemli olduğu ve çeşitli çevresel streslere cevap olarak arttığı kaydedilmiştir (Asada ve Takahashi, 1987; Elstner, 1987; Salin, 1988). Diğer taraftan, içsel askorbat ve onun okside ürünleri olan MDHA ve DHA'nın hücre büyümesi ve uzamasını etkilediği bulunmuştur (De Gara vd., 1991; Lin ve Varner 1991; Takahama ve Oniki, 1994; Gonzalez-Reyes vd., 1994). Ayrıca DHAR'ın askorbatın redoks durumunu veya konsantrasyonunu kontrol etmesiyle bitki hücrelerinin büyümesinde önemli bir rol oynadığı rapor edilmiştir (Kato vd., 1997). Bununla beraber birçok enzimin DHAR aktivitesine sahip olduğu düşünülmektedir. Örneğin, tiyoltransferaz (glutaredoksin) ve protein disülfid izomeraz (Wells vd., 1990) enzimlerinde DHAR aktivitesinin varlığı kanıtlanmıştır.

1.5.3.2.2. Antioksidan Bileşikler

1.5.3.2.2.1. Glutatyon

Glutatyon bütün canlı organizmalarda bulunan düşük moleküler ağırlıklı tiyol ihtiva eden bir bileşiktir. Tabiatta yaygın bir şekilde bulunan bu sülfürlü bileşik 1921 yılında Hopkins tarafından keşfedilmiş ve glutamil-sisteinden ibaret bir dipeptid olduğu zannedilmiştir. Ancak 1929 yılında kristal halde elde edildikten sonra yapısının tripeptid olduğu anlaşılmış ve 1935 yılında δ -L-glutamil-L-sisteinil-glisin (Glu- Cys- Gly) halinde sentezlenmiştir (Gözükara, 1997). GSH iki peptid bağı, iki karboksilik asit grubu, bir amino grubu ve bir tiol grubundan oluşmuş bir moleküldür.

GSH, hayvan hücrelerinin hemen hemen hepsinde yüksek konsantrasyonlarda bitkilerde özellikle yapraklarda ise milimolar konsantrasyonlarda bulunan genel bir indirgeyicidir (Rennenberg ve Lamourex, 1990). Glutatyonun metabolizmada ve metabolizmanın düzenlenmesinde önemli rolü olduğu belirlenmiştir. GSH, DNA sentezinde ve hasarlı DNA parçalarının onarılmasında, metabolik fonksiyonların yerine getirilmesinde, zehirli maddelerin inaktif hale dönüştürülmesinde ve serbest radikallerin olası hasarlarının önlenmesinde görev yapmaktadır. Glutatyonun özellikle lignin ve fitoaleksinin biyosentezi ile bağlantılı savunucu gen ürünlerinin miktarlarını yükselttiği belirlenmiştir (Wingate vd., 1988). Glutatyonun bitki ve hayvan hücrelerinde gerekli olduğu ve bazı legümenlerin bir homolog tripeptid olan homoglutatyon (Glu-Cys-Ala) ihtiva ettikleri tespit edilmiştir (Klapheck, 1988).

GSH, bitki yapraklarının hem sitoplazması hem de kloroplastlarında enzimatik olarak sentezlenir (Meister, 1988; Hausladen ve Alscher, 1993). GSH seviyesi doku yaşıyla birlikte azalır (Rennenberg ve Lamourex, 1990) ve bitkinin bulunduğu çevreye göre değişir. Örneğin ışıklı ortamdaki bitkilerin glutasyon miktarı karanlıktakinden daha yüksektir. Ayrıca mevsimlere ve türlere göre de GSH içeriğinin değiştiği belirlenmiştir (Schupp vd., 1992). Hücre altı seviyede, GSH konsantrasyonunun en yüksek olduğu organel kloroplastlardır. Burada glutasyon miktarının, ortalama olarak 1 ve 4 mM arasında olduğu kaydedilmiştir (Law vd., 1983). Bununla beraber, sitoplazmada da önemli miktarda GSH'ın bulunduğu belirlenmiştir. Glutasyon, daha çok indirgenmiş form olan GSH formunda bulunur.

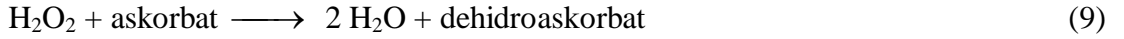
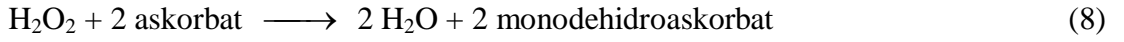
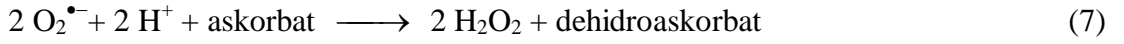
GSH birçok farklı yolla antioksidan rolünü gerçekleştirir ve GSH'ın antioksidan fonksiyonunda, yapısında bulunan sistemin sülfidril grubu etkilidir. GSH'daki tiyol grubunun oksitlenmesiyle oluşan GSSG, antioksidan özelliğini kaybeder. GSH, kimyasal olarak singlet oksijen, süperoksit, hidroksil radikalleri ile reaksiyona girer ve böylece direkt olarak serbest radikal temizleyicisi olarak görev yapar (Foyer vd., 1994; Creissen vd., 1996). Lipid peroksidasyon reaksiyonlarıyla oluşan açıl peroksitlerini uzaklaştırarak membran yapısını kararlı kılar (Price vd., 1990). Ayrıca GSH, dehidroaskorbat molekülünün dehidroaskorbat redüktaz enzimi katalizörlüğünde indirgenmesi reaksiyonuna katılmaktadır. Bu tepkime iyi bilinen bir antioksidan olan askorbatın meydana gelmesini sağlar (Zhao, 2001).

GSH'ın hücre metabolizmasında antioksidan özelliklerinden başka fonksiyonları da vardır. Bunlardan biri indirgenmiş sülfürün depo ve taşınma şekli olarak rol oynamasıdır (May vd., 1998). Örneğin, GSH'ın yapraklardan kök gibi depo organlarına indirgenmiş sülfürün aktarılmasında önemli bir rolü vardır (Rennenberg, 1982).

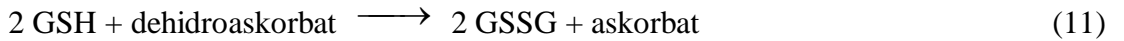
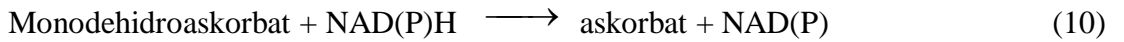
1.5.3.2.2. Askorbat (L-Askorbik Asit, C Vitamini)

Askorbat (ASC) yeşil sebze ve meyvelerin besin değerine katkı sağlayan en iyi karakterize edilmiş bileşiklerden biri olup, insan beslenmesinde önemli olduğu kadar bitki dokularında da bol miktarda bulunur. Son yıllarda askorbatın bitki büyüme ve gelişmesi ve çevresel stres olaylarında da önemli role sahip olduğu gösterilmiştir (Foyer, 1993; Conklin, 2001). Ayrıca bitkilerde oksidatif hasara karşı korunmada da önemli bir role sahiptir ve süperoksit, singlet oksijen ve H₂O₂ gibi radikalleri temizleme özelliği vardır. Bunun

yanında bitki hücre çeperi bileşenlerinden hidroksiprolin bakımından zengin proteinlerin sentezinde görev alır. Askorbat özellikle kloroplastlarda fotosentez boyunca üretilen ROS'ları temizleyerek, kloroplastın oksitleyici ortamında fotosentezin karbon asimilasyonu fonksiyonunun korunmasını sağlar. Kloroplastlarda üretilen süperoksit ve hidrojen peroksitin temizlenmesi askorbat peroksidaz ve stromal ve tilakoid bağlı süperoksit dismutaz tarafından katalizlenir. Askorbatın süperoksitle olan reaksiyonunda SOD'un rolüne benzer fonksiyonu vardır. Diğer taraftan hidrojen peroksitle olan reaksiyonu askorbat peroksidaz tarafından katalizlenir.



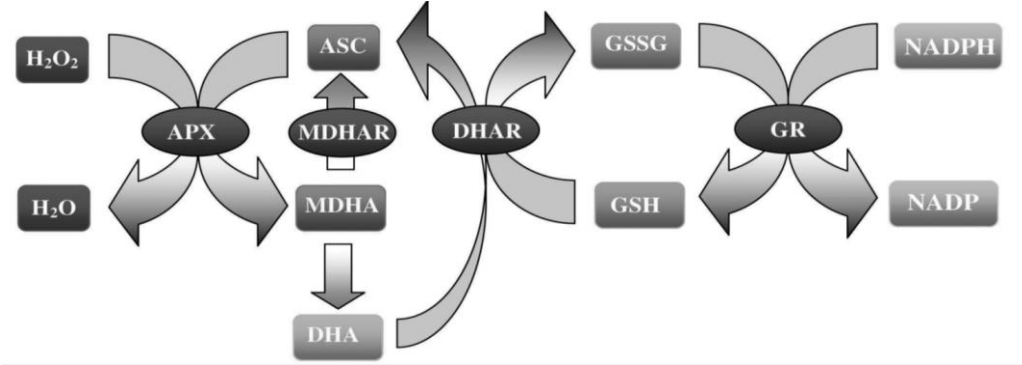
Bu reaksiyonlar sonucunda askorbat dehidroaskorbat ve monodehidroaskorbata oksitlenir. ROS temizleme sisteminin fonksiyonunun devamı için askorbatın okside formlarının indirgenmesi gerekir. Oluşan bu ürünlerden monodehidroaskorbat (MDHA) monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR) (Hossain ve Asada, 1984), dehidroaskorbat ise dehidroaskorbat redüktaz (DHAR) tarafından askorbata indirgenir ve oluşan GSSG, GR tarafından tekrar GSH'a indirgenir (Foyer ve Halliwell, 1976).



Bu reaksiyonların gerçekleşebilmesi için gerekli olan enzimler aracılığıyla oksitlenmiş askorbat ürünlerinden (DHA ve MDHA) indirgenmiş askorbat (ASC) üretilmektedir.

Askorbat-glutasyon siklusu veya Asada-Halliwell yolu olarak adlandırılan sistem (Şekil 1) enzimatik ve enzimatik olmayan bileşenleri kullanarak ROS'ların toksikliğine karşı koyar (Foyer ve Halliwell, 1976; Nakano ve Asada, 1981). Bu sistemin en önemli özelliklerinden biri H_2O_2 inaktivasyonundan karbon fiksasyonu enzimlerini korumasıdır. Bu özelliğinin yanı sıra NADPH/NADP⁺ oranını düşürerek elektronların PS1'den

moleküler oksijene verilme potansiyelini azaltır ve ROS oluşumunu önler. Ayrıca bu sistem bitkileri oksijenin toksikliğinden korumak için gereklidir.



Şekil 1. Askorbat-glutasyon siklusu (Asada-Halliwell yolu), May vd. 1998.

Askorbat suda çözünebilir antioksidan bir bileşik olduğu için aktifleşmiş oksijenle sulu fazda bulunan diğer bileşenlerden daha kolay reaksiyona girer ve oksidatif hasardan makromolekülleri korur. Askorbat sadece büyük bir antioksidan bileşik olarak fonksiyon görmeyip aynı zamanda α -tokoferol ve karotenoid gibi membrana bağlı antioksidanları indirgenmiş formuna dönüştürür (Horemans vd., 2000).

Askorbat çoğu bitki dokularında milimolar konsantrasyonlarda bulunur ve askorbat içeriği çevresel faktörlerin yanı sıra bitki dokusuna ve bitkilerin fizyolojik durumuna bağlı olarak değişkenlik gösterir (Loewus, 1988; Smirnov, 1996). Fotosentetik dokular, meyveler ve diğer depo organları yüksek askorbat konsantrasyonuna sahiptirler (Loewus ve Loewus, 1987). Askorbat, genellikle genç dokularda yaşlı olanlara kıyasla daha yüksek konsantrasyonlarda bulunur ve daha çok meristem gibi büyüyen dokularda birikir (De Gara ve Tommasi, 1999). Ayrıca askorbat, apoplast (Vanacker vd., 1998a; 1998b), sitozol ve vakuollerde de (Rautenkranz vd., 1994) bulunabilir.

1.6. Kuraklığın Klorofil Floresansı Üzerine Etkisi

Bir klorofil molekülü tarafından absorbe edilen her bir ışık hüzmesi bir elektronu temel durumdan uyarılmış duruma getirir. Klorofil molekülleri tarafından absorbe edilen bu ışık enerjisi fotosentetik işlemleri yürütmek için kullanılır. Fazla enerji ise ısı olarak dağıtılır ya da klorofil floresansı olarak adlandırılan kırmızı ışık olarak yansıtılır. Bu üç

işlem eş zamanlı olarak meydana gelir. Bir tanesinin etkinliğindeki artış, diğer ikisinin verimliliğini azaltır. Bu sebeple klorofil floresansın verimliliğini ölçerek fotokimyasal etkinlik ve ısı dağılımı hakkında bilgi edinmek mümkündür. Klorofil floresans spektrumu absorbe edilen ışığından farklı ve daha uzun dalga boyludur. Klorofil floresansı absorbe edilen toplam ışığın %1-2 kadar olmasına rağmen, klorofil floresansını ölçmek nispeten kolaydır. Floresansın verimi yaprağı belirli dalga boyunda ışıkla muamele ederek ve yansıtılan uzun dalga boylu ışığı ölçerek değerlendirilebilir (Maxwell ve Johnson, 2000).

1.6.1. Kautsky Etkisi

1960'da Kautsky ve arkadaşları, fotosentetik materyali karanlıktan ışığa taşıdıklarında klorofil floresansında bir saniye süresinde artışı gözlediler (Kautsky vd., 1960). Bu artışın, sonraları PS2'de plastokinon A (QA) meydana gelen indirgenmeden dolayı olduğu açıklanmıştır. PS2 ışığı absorbladığında ve QA bir elektronu yakaladıktan sonra o elektorunu yanındaki elektron yakalayıcısına (QB) aktarmadan diğer bir elektronu yakalayamaz. Bunun ardından reaksiyon merkezinin kapalı olduğu söylenir. Reaksiyon merkezlerinin kapanması, fotokimyasal etkinlikte azalma ve takiben floresansda artışa yol açar. Herhangi bir zamandaki bu değişimlerin büyüklüğü kapalı merkezlerin sayısı ile orantılıdır. Karanlık ortamda bekletilen bir yaprak ışığa alındığında, PS2 reaksiyon merkezleri kısa bir süre içinde klorofil floresansında artışa yol açacak biçimde kapanırlar. Bununla beraber, floresans seviyesi birkaç dakikalık uzun bir zaman periyodunda azalır. Bu olay floresansın azalması olarak adlandırılır. Floresans azalmasına katkıda bulunan iki işlem vardır. Birincisi, PS2'den taşınan elektron oranının karbon metabolizmasını içeren enzimlerin ışık teşvikli aktivasyonu ve stoma açılması yüzünden artmasıdır. Bu olay fotokimyasal sönme olarak adlandırılır. İkincisi, enerjinin ısıya dönüşümündeki artıştır. Bu fotokimyasal olmayan sönme (NPQ) olarak adlandırılır. Her iki işlem de, bitki türüne bağlı olarak aşağı yukarı 15-20 dakika içinde durağan duruma ulaşır (Maxwell ve Johnson, 2000). Floresansdaki azalmanın fotokimyasal ve fotokimyasal olmayan bileşenlerini açıkça ayırmak, klorofil floresansını ölçerek bitkilerin fotosentetik performansını anlamak için önemlidir. Floresans verimi bir işlem devam ederken diğeri kapatılarak tahmin edilir. Yaygın olan fotokimyasal bileşenin kapatılmasıdır. Böylece iki faktörden sadece birinin varlığında floresans verimi tahmin edilebilir. Bu işlem herbisitler kullanılarak gerçekleştirilebilir. Bir herbisit olan diuron (DCMU)' un ilavesi, PS2'i inhibe etmesine ve

fotokimyası sifra dūřurmesine rađmen, fizyolojik aıdan uygun bir metot deđildir. Diđer taraftan fotokimyasal sōnmeyi sifırlayan, ıřık katlama (iki katına ıkarma) tekniđi bitkiye zarar vermeyen ve daha uygun bir metottur (Bradbury ve Baker, 1981). Bu teknikte kısa sūrelerle yūksək yođunluklu ıřık flařları gōnderilir. ıřık flařları ile PS2'nin reaksiyon merkezleri kapanır, fotokimyasal olmayan sōnme deđeri artarken, fotosentez etkilinde deđiřim olmaz. Fotokimyasal sōnmenin yokluđunda, floresans verimi ulařabileceđi en yūksək deđere ulařır (maksimum floresans F_m). Maksimum floresans (F_m), ıřıktaki durađan floresans (F_t) ve fotosentetik ıřıđın olmadıđı floresans (F_o) ile karřılařtırılırsa, fotokimyasal sōnmenin etkinliđi ve PS2 performansı hakkında bilgi verir (Maxwell ve Johnson, 2000). Maksimum floresans seviyesi ısı dađılımındaki (NPQ) deđiřimle, deđiřikliđe maruz kalmasına rađmen, NPQ tamamen inhibe edilemez ve klorofil floresansının verimi NPQ olmadan ōlulemez.

Bajji vd. (2004) F_v/F_m 'yi tuz ve PEG uygulamalarının ardından kuraklık toleransındaki geliřmeleri takip etmek iin diđer fizyolojik parametrelerle birlikte kullanmıřlardır. F_v/F_m 'nin, sera kořullarında 10 saat sūre ile kesilmiř kontrol yapraklarında ve kuraklıđa bırakılmıř yapraklarda dūřtūđunū rapor etmiřlerdir. Yapılan diđer bir alıřmada NPQ'un kuraklık stresine maruz kalmıř buđday bitkilerinde kontrol bitkilerine oranla daha yūksək olduđu kaydedilmiřtir (Tambussi vd., 2002). Diđer taraftan Massacci ve Jones (1990) NPQ'nun kuraklık stresine maruz kalan elma ađalarında arttıđını fakat F_v/F_m nin kontrol bitkilerine kıyasla kuraklıđa maruz kalan bitkilerde deđiřmediđini gōzlemiřtir. Benzer řekilde Pettigrew (2004) pamuk, Kicheva vd., (1994) ise buđday bitkileri ile yaptıkları alıřmalarda kuraklık stresi ve kontrol grupları arasında F_v/F_m aısından fark bulunmadıđını rapor etmiřlerdir.

Kuraklık stresinin F_v/F_m üzerindeki etkisini belirlemek amacıyla kontrol ve kuraklık stresine maruz bırakılmıř meře ađalarında klorofil floresansı ōlūlmūřtur (Epron vd., 1992). F_v/F_m , kontrol bitkilerinde gūn boyunca deđiřmezken, stres altındaki bitkilerde dūřtūđu gōzlenmiřtir. Arařtırıcılar bu azalıřın ōđleden sonra normale dōndūđunū belirlemiř ve bu geici dūřūřun fotosentetik sistemi kalıcı hasardan koruduđunu ileri sūrmūřlerdir.

Klorofil floresansı, Colom ve Vazzana (2003) tarafından *Eragrostis curvula* bitkisinin kuraklık stresi kořullarında būyūyebilme ve ūreme yeteneđini aıklıđa kavuřturmak iin kullanılmıřtır. Yapılan alıřmada kuraklıđa dayanıklı ve hassas olan iki kūltivar kuraklık stresine maruz bırakılmıř ve F_v/F_m 'nin kuraklık stresi altındaki iki

kültivarda da azaldığı kaydedilmiştir. Fakat hassas kültürde bu azalışın daha fazla bulunduğu, sulamadan sonra F_v/F_m 'nin her iki kültürde aynı zamanda eski haline döndüğü bildirilmiştir. Klorofil floresansı patates kültürlerinin kuraklık toleransının belirlenmesinde de kullanılmıştır (Ranalli vd., 1997). Kültürlerin kuraklık stresine verdikleri floresans cevapları çeşitlilik göstermiştir. Araştırmacılar floresans ve verim arasında önemli derecede yüksek bir korelasyon belirlemişlerdir. Newell, (1994) koparılmış yapraklardan su kaybı protokolüne göre taranan onaltı tatlı patates kültürü arasından seçtiği iki kültürü klorofil floresansı kullanarak değerlendirmiştir. İki kültürden kuraklığa dayanıklı olanı, hassas kültüre göre düşük yaprak su kaybı ve yüksek F_v değeri göstermiştir. Araştırmacı, klorofil floresansı parametrelerinin, kültürlerin kuraklık stresine toleranslarına göre ayrımları için kullanılabileceği sonucuna varmıştır.

Sulama ve kuraklık uygulamaları sonucu elde edilen verim değerlerine dayanarak hesaplanan kuraklık duyarlılık indeksi ile klorofil floresansının önemli ölçüde ve negatif korelasyon gösterdiği belirlenmiştir (Ali Dib, 1994). Aynı araştırmacı klorofil floresansının kuraklığa toleranslı kültürlerin tanımlanması için hızlı bir teknik olarak kullanılabileceğini ileri sürmüştür. Havaux ve Lannoye (1985) kuraklığa hassas ve dayanıklı buğday kültürlerinin kuraklık stresine bırakılmış yaprak disklerinde klorofil floresansı cevaplarını çalışmışlardır. Dayanıklı kültürler klorofil floresansında yalnızca küçük değişimler gösterirken, hassas kültürlerde düşüş gözlemlenmiştir. Ayrıca klorofil floresansının bitki stresi çalışmalarında bir araç olarak kullanılabileceğini ifade etmişlerdir.

1.7. Kuraklığın Fotosentetik Gaz Değişimi Üzerine Etkisi

Atmosferden stomalara CO_2 'in difüzyonundaki azalış, hafif ve orta dereceli kuraklık stresleri altında azalan fotosentezin ana düşüş sebebi olarak kabul edilir (Flexas vd., 2004; Chaves vd., 2009). Fotosentez üzerindeki bu sınırlama stoma ve mezofil gibi iki bileşenden oluşmaktadır (Flexas vd., 2008). Mezofilin önemi ile ilgili tartışmalar halen devam etmekte olup; hücreler arası ve kloroplastik CO_2 konsantrasyonunun belirlenmesi ile ilgili metodolojik kavramlar üzerinde yoğunlaşmıştır (Bunce, 2009; Lawlor ve Tezara, 2009). Mezofil iletkenliği (gm) fiziksel (CO_2 'in çözünürlüğü, CO_2 'in apoplastik ve simplastik rotalarının yüzey alanı) ve metabolik bileşenleri (aquaporinler ve karbonik anhidraz) ihtiva etmektedir. Her ikisi de türe bağlı olmakla beraber, anatomik ve biyokimyasal bileşenlerin katkısı ve buna ilaveten kuraklık ve sıcaklık gibi çevresel koşulların da deneye etkisi göz

ardı edilmemelidir. Topraktaki su eksikliđinin mezofil iletkenliđini (g_m) dūřurdūđu bildirilmiřtir (Flexas vd., 2008). Buna ilaveten stoma iletkenliđinin (g_s), g_m 'e gre kuraklık stresine daha hassas olduđu bilinmektedir (Bunce, 2009).

Kurak ortamlara iyi adapte olan trlerde, stomaların toprak ve atmosferik kuraklıđa cevapları suyun korunmasında nemli bir zelliktir (David vd., 2007). Stomalar ksilem basıncının dūřmesini nleyen basınç dzenleyicileri gibi davranırlar (David vd., 2007). Bu durum, sıcak gnlerde gn ortasında stoma kapanmasında ya da topraktaki orta dereceli kuraklıkta dūřen stoma iletkenlerinde grlebilir. Her iki cevaba, sentezlenen ya da kuraklık stresine maruz kalmıř kklerden yapraklara tařınan ABA tarafından aracılık edilir ve bu cevaplar pek ok i ve dıř faktr tarafından dzenlenirler. Stoma iletkenliđi stresin nemli bir indikatrdr. Azalan stoma iletkenliđi yksek ıřıkla birlikte olduđunda, bitkiler ařırı ıřık enerjisine maruz kalırlar ve CO₂'in Calvin dngsndeki kullanımı azalır. Bu durum da fotosentezin azalması ya da fotoinhibisyon, C₃ bitkileri iin gl koruma mekanizması olarak grlr. Bu koruma, ksantofil ve lutein siklusunu da ihtiva eden ıřık yakalayan komplekslerde meydana gelen termal dađılım ile bařarılıdır (Garcia-Plazaola vd., 2003; Demmig-Adams vd., 2006). Bu fotokoruyucu mekanizmalar absorbe edilen enerji iin yarıř halindedirler. Bu durumda da PS2'nin verimliliđi dūřer (Genty vd., 1989). Absorbe edilen enerji fotorespirasyon ya da Mehler peroksidaz reaksiyonu tarafından kullanılıyorsa, CO₂ asimilasyonunda dūřuř meydana gelir ve buna paralel olarak devresel olmayan elektron tařınımında da azalma gzlenir. Bu durum C₃ ve bazı C₄ bitkilerinde belirlenmiřtir (Ghannoum, 2009). C₃ bitkilerine kıyasla C₄ bitkilerinin CO₂ konsantre edici mekanizmaya rađmen kuraklık stresine karřı hassaslıkları yksek indirgeyici gce sahip Mehler reaksiyonunun alternatif elektron kaynađı olarak davranmasına mal edilebilir (Ghannoum, 2009).

Yukarıda belirtildiđi gibi kuraklık stresi altında fotosentezin sınırlanmasına sebep olan stomatal faktrlere ilaveten biyokimyasal faktrler de bulunmaktadır. Bu faktrler CO₂ difzyonunun sınırlanması kadar nemlidir (Galmes vd., 2007). Bu faktrlerden en nemlileri PS2'nin fotokimyasal etkinliđi, enerji dengesi, kloroplastlardaki CO₂'in ulařılabilirliđi ve rubisco aktivitesidir (Xu vd., 2010; Pinherio ve Chaves, 2011). Sınırlandırılmıř CO₂ ve yksek ıřık kořulları altında enerji dengesi hcre fonksiyonlarının anahtar bileřeni olarak kabul edilir. (Lawlor ve Tezara, 2009; Pfannschmidt vd., 2009). Bu kořullar altında Tezara vd. (1999) ATP retimindeki kusur ve bunu takiben ribuloz bifosfat'ın yeniden retimi ve kloroplastlarda oluřturulan ROS ların ATP sentaz'a zarar

verdiklerini ileri sürmüşlerdir. Kuraklık stresinin rubisco üzerindeki etkisine değinecek olursak; sonuçlar çok çeşitlilik göstermekle birlikte, genel olarak rubisco aktivitesi ve miktarının şiddetli stresten etkilendiği bulunmuştur (Maroco vd., 2002; Parry vd., 2002; Flexas vd., 2006). Rubisco aktivitesinin azalmasındaki anahtar faktör rubisco aktivizasyondaki azalmadır (Lawlor ve Tezara, 2009). Galmes vd. (2010) Onbir Akdeniz türünde yaptıkları çalışma ile kuraklık stresi altında meydana gelen düşük kloroplastik CO₂ (Cc) konsantrasyonunun rubisco'nun etkisizleşmesini teşvik edebileceğini ve bu durumun yaprak özelliklerine bağlı olduğunu ileri sürmüştür. Buna ilaveten düşük Cc adapte olmuş türlerin şiddetli kuraklık koşullarında rubisco'yu aktif tutabildikleri ileri sürülmüştür.

Kuraklık stresi koşulları altında fotosentezi etkileyen morfolojik değişimler de meydana gelir (Tissue vd., 1999). Bu değişimler yeni yaprak büyümesinin inhibisyonu ya da uzun süreli stres durumunda yaşlı yaprakların erken senesensi ve yaprak alanı değişimleri olabilir (Rucker vd., 1995). Bitkilerin verimliliği yapraklar tarafından üretilen fotoasimilatlarla bağlıdır. Bu sebeple fotosentezin, kuraklık stresine cevabını çalışmak için, en iyi yaklaşım bitkilerin tüm yaprakları üzerinde durmaktır (Pereira ve Chaves, 1993). Yaprak boyutlarındaki bu azalma transpirasyon alanının azalmasına ayrıca büyüme sezonu boyunca daha düşük ışık alınımına yol açacak ve biyo kütle üretimi azalacaktır (Pereira ve Chaves, 1993). Çoğu hububat bitkisinde, su eksikliği ile yaprak açısında meydana gelen değişim, yaprak tarafından alınan toplam ışığı azaltacak ve böylece karbon asimilasyonu düşecektir. Diğer taraftan yaprak açısında meydana gelen değişim güneşin yüksek enerjisine karşı önemli koruyucu rolü vardır. Yaprak kıvrılması da koruyucu rolü olan bir diğer olaydır (Kadioglu vd., 2011). Kuraklık, yüksek sıcaklık ve yüksek ışık gibi çevresel stresler yaprakların kıvrılmasını hızlandırır (Kadioglu ve Terzi, 2007). Yaprak kıvrılması ile değişen yaprak yapısı, fotosentezi artırabilir. Örneğin Soares vd., (2008) doğal yaprak kıvrılması ile yaprak yüzeylerinin değişimini takiben yaprak içerisinde meydana gelen stoma kapanması ve bazı biyokimyasal değişimler neticesi yapraktaki fotosentetik etkinliğinin arttığını göstermişlerdir. Ayrıca Richards vd., (2002) yaprak kıvrılmasının bitkilerin su kaybını engelleyerek fotosentezi artırdığını ileri sürmüştür. Benzer olarak, Zhang vd. (2009) orta dereceli yaprak kıvrılmasının çeltik kültürlerinde fotosentezi ve böylece verimi artırdığını rapor etmiştir.

Yaprak kıvrılması, pigment-anten komplekslerini ve PS2'nin reaksiyon merkezlerini hasarlardan korur (Sarieva vd., 2010). Ayrıca yaprak kıvrılmasının buğday yapraklarında PS2 ve PS1 arasındaki elektron taşınım seviyesini kısa süreli sıcaklık stresinden koruduğu

rapor edilmiştir (Sarjeva vd., 2010). Bu çalışmada yüksek sıcaklık stresi altında yüksek yaprak kıvrılması derecelerine sahip buğday kültürlerinin pigment içeriğinde önemli ölçüde artış belirlenmiştir. Diğer taraftan, Subashri vd. (2009) yaprak kıvrılmasının ışık alan yaprak yüzeyini azaltarak klorofilin aktivitesini ve fotosentezi azalttığı için, yaprak kıvrılması ve klorofil içeriği arasında negatif bir ilişki olduğunu ileri sürmüşlerdir. Yaprak kıvrılmasının yapay olarak engellenmesi, zorunlu gölge bitkisi olan *Amomum villosum* bitkisinde fotokimyasal olmayan floresans sönmesindeki (NPQ) artışa rağmen fotosentezin inhibisyonunu önemli ölçüde hızlandırmıştır (Feng vd., 2002). Benzer biçimde mekanik olarak açılmış *C. setosa* yapraklarında NPQ normal olarak kıvrılan yapraklara göre daha yüksek olarak ölçülmüştür (Nar vd., 2009). Aynı araştırmacılar, PS2 kuantum verimi (Φ_{PS2}) ve fotokimyasal sönmenin mekanik olarak açılmış *C. setosa* yapraklarında, kıvrılmış yapraklara göre önemli ölçüde azaldığını rapor etmişlerdir. Ayrıca aynı araştırmacılar klorofil floresans parametrelerindeki değişimlerin yaprak kıvrılmasının fotosentetik sistemi koruyan avantajlı bir mekanizma olabileceğini ileri sürmüşlerdir.

1.18. 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. Bitkinin sistematikteki yeri aşağıdaki şekilde olup, 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).

Alem :Plantae
 Bölüm :Magnoliophyta
 Sınıf :Liliopsida
 Ordo :Cyperales
 Familya :Poaceae
 Cins :Zea
 Species :Zea mays

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 kullanılır. Mısır danesinin yapısında ticari değere sahip birçok kimyasal bileşik vardır. Olgun bir mısır danesi %70-75 nişasta, % 8-10 protein ve % 4-5 yağ içerir (Earle vd., 1946). Mısır, nişasta protein ve yağ kaynağı olarak kullanılmasının dışında diğer birçok kullanım alanları (glukoz; içeceklerde ve reçel yapımında, etanol; biodizel yakıt, plastik yapımında ve bunun gibi) ile de dikkat çekmektedir. Birçok kullanım alanı nedeniyle bugün; koçan uzunluğu ve şekli, tane büyüklüğü ve şekli, dane rengi, yapısı, aroması ve lezzeti, pişirim kalitesi, endospermi, yağ, protein ve nişasta içeriği gibi birçok farklı özelliklere sahip farklı mısır çeşitleri geliştirilmiştir.

2. YAPILAN ÇALIŞMALAR

2.1. Bitkilerin Büyütülmesi ve Kuraklık Stresinin Uygulanması

Mısır bitkileri Karadeniz Teknik Üniversitesi, Sera Alanında bir yağmur koruyucu altında (8 m genişlik x 15 m uzunluk x 3 m yükseklik) 2008, 2009 ve 2010 yıllarının Mayıs- Ağustos ayları süresince büyütüldü. Yağmur koruyucu hava akımını sağlamak ve sera etkisi oluşmaması için ön ve arka taraflarından tamamen, sağ ve sol taraflardan ise yerden 150 cm kadar açık bırakıldı. Ondört ayrı mısır çeşidinin (*Zea mays* L.) tohumları (Batem 56-55, Batem 51-52, Ttm-8119, Batem 56-54, Batem 54-55, Akpınar, Sm-24, Karadeniz yıldızı, Gözdem, Batem 72-55, Batem 72-52, Karaçay, Pegaso, Helen) Batı Akdeniz, Karadeniz Tarımsal Araştırma Enstitü'lerinden ve Advanta Tohumculuk firmasından sağlandı. Tohumlar, 45 cm çapında ve 60 cm derinliğinde, 20 kg kumlu toprak içeren saksılara ekildi. Her mısır çeşidi için altı adet saksı kullanıldı. Herbir saksıya sekiz adet tohum ekildi. Çimlenmeden bir hafta sonra saksılardaki bitki sayısı ikiye indirildi. Bitkiler saksı başına 3,5 L su ile sulandı ve bitkiler dane doldurma safhasına (R2) kadar büyütüldü. Bu safha mısırın kuraklığa en hassas olduğu aşamalardan biridir (Chapmann vd., 1997). Kuraklık stresi bu safhadan itibaren uygulandı. Mısır çeşitlerinin kuraklığa dayanıklılık derecelerinin belirlenmesi için her çeşide ait 6 saksıdan 3'ü sulanmaya devam ederken 3'ü sulanmayarak kuraklık stresine bırakıldı. Kuraklık stresi mısırların olgunlaşmasına kadar devam edildi. Kuraklığın 30. gününde yapraklar örneklendi. Örnekleme için üstten 5 ve 6. yapraklar seçildi. Yaprak kıvrılmasının fotosentez üzerine etkisinin tespit edilmesi için mısır bitkileri yukarıdaki biçimde dane doldurma aşamasına kadar büyütüldü. Kuraklık stresi bu safhadan itibaren uygulandı. Her çeşide ait 6 saksıdan 3'ü sulanmaya devam ederken 3'ü sulanmayarak, yaprak kıvrılması elde etmek için kuraklık stresine bırakıldı. Kuraklık stresi boyunca yaprak kıvrılması gözlemlendi. Yaprak kıvrılmasının fotosentetik sistemi korumadaki fonksiyonelliğini gösterebilmek için kuraklığa bırakılan bitkilerin bazı yaprakları ince tel (plastik kaplı) ile sarılarak yaprak kıvrılmasının oluşumu mekanik olarak engellendi. Kuraklığın 20. gününde yaprak kıvrılma derecesi % 20-40 arasında olan yapraklar, kuraklığın 30. gününde ise yaprak kıvrılma derecesi % 50-80 arasında olan yapraklar ve yaprak kıvrılması engellenen yapraklar örneklendi. Örnekleme için üstten 5 ve 6. yapraklar seçildi. Spektrofotometrik ölçümler

için kullanılacak yaprak örnekleri sıvı azottan geçirildikten sonra - 20 °C saklandı. Su potansiyeli, klorofil floresansı ve gaz değişim parametreleri aynı yapraklarda ölçüldü.

2.2. Yaprak Su Potansiyelinin Belirlenmesi

Yaprak su potansiyeli C52 termocouple psikometre cihazı ile belirlendi (Wescor, Inc., Logan, UT USA). Bitkilerin en genç yaprağının geniş yüzeyinden 6 mm çapında alınan diskler, cihazın C52 sensörüne yerleştirildi. Numunelerin yaprak su potansiyelleri belirlenmeden önce cihaz 45 dakika kalibre edildi.

2.3. Lipid Peroksidasyonu Tayini

Lipid peroksidasyonu Heath ve Packer (1968) tarafından belirlenen metoda göre hesaplandı. Bu metoda göre lipid peroksidasyonunun son ürünü olarak MDA'yı kabul eden tiyobarbütirik asit testi kullanıldı. 1 g bitki örneği, % 20 trikloroasetik asit ve % 0,5 tiyobarbütirik asit içeren 10 ml çözeltide homojenize edildi. Homojenat 95 °C de 30 dakika inkübe edildi ve 10 000 g de 10 dakika santrifüjlendi. 532 ve 600 nm de süpernatantın absorbans okundu, 600 nm deki spesifik olmayan absorbans çıkarıldı. Kırmızı renkli MDA-TBA kompleksinin miktarından lipid peroksidasyon değişimleri hesaplandı ($\epsilon = 155 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$).

2.4. Prolin Tayini

Prolin tayini Bates vd. (1973)'e göre gerçekleştirildi. Taze ağırlıkları alınan (0,1 g) yaprak örnekleri %3 sülfosalisilik asit içinde homojenize edildi. Whatman filtre kağıdından süzülen ekstratın 2 ml si, 2 ml asit ninhidrin ve 2 ml glasiyal asetik asit içeren kapaklı test tüplerinde 1 saat 100 °C lik su banyosunda tutuldu. Reaksiyon buz banyosunda sonlandırıldı. Reaksiyon ortamına 4 ml toluen ilave edilerek karıştırıldı. Toluene kör olarak kullanıldı ve üst faz 520 nm de ölçüldü. Standart olarak L-prolin kullanıldı. Sonuçlar mg g^{-1} kuru ağırlık olarak hesaplandı.

2.5. Antioksidan Enzim Aktivitelerinin Tayini

2.5.1. Enzimler İin Ekstrakt Hazırlanması

Yapraklardan alınan numunelerden 0,5 g tartıldı ve sıvı azot ierisinde toz haline getirildi. Daha sonra 5 ml ekstraksiyon tamponu (50mM K₂HPO₄, 1 mM EDTA pH 7,0, % 1 PVPP) ierisinde ekstrakte edildi. Ekstrakt +4°C'de 20000 g'de 20 dakika santrifüj edildi. Elde edilen süpernatant enzim aktivitesinin tayini iin kullanıldı.

2.5.2. Guaiakol Peroksidaz (GPX) Aktivitesinin Tayini

Guaiakol peroksidaz aktivitesi, Urbanek vd., (1991)'in yöntemine göre belirlendi. Enzim aktivitesi, 100 mM potasyum fosfat tamponu (pH 7,0), 0,1 mM EDTA, 5 mM guaiakol, 15 mM H₂O₂ ve 50 µl enzim ekstraktı ieren 2 ml'lik reaksiyon karışımının 470 nm'de 1 dak. süreyle ölçülmesiyle belirlendi. Guaiakol peroksidaz (GPX) aktivitesi 26,6 mM⁻¹cm⁻¹ ekstraksiyon katsayısının kullanılmasıyla hesaplandı.

2.5.3. Katalaz (CAT) Aktivitesinin Tayini

Katalaz (CAT, EC 1.11.1.6) aktivitesi, Aebi (1983)'nin yöntemine göre belirlendi. Enzim aktivitesi, 50 mM potasyum fosfat tamponu (pH 7,0), 30 mM H₂O₂ ve 20 µl enzim ekstraktı ieren 1 ml'lik reaksiyon karışımının 240 nm'de 5 dakika süreyle ölçülmesiyle belirlendi. Katalaz aktivitesi, H₂O₂ iin 39,4 mM⁻¹cm⁻¹ epsilon katsayısının kullanılmasıyla hesaplandı.

2.5.4. Süperoksit Dismutaz (SOD) Aktivitesinin Tayini

Süperoksit dismutaz (SOD, EC 1.15.1.1) aktivitesi, Beauchamp ve Fridovich (1971) metoduna göre belirlendi. 50 mM potasyum fosfat tamponu (pH 7,8), 0,1 mM EDTA, 13 mM metiyonin, 75 µM nitro blue tetrazolyum, ve 50 µl ekstrakt ihtiva eden 1 ml reaksiyon ortamına 2 µM riboflavin ilave edilerek reaksiyon başlatılmış, bu karışım 10 dakika

boyunca $375 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ şiddetinde beyaz ışığa maruz bırakıldıktan sonra 560 nm 'de absorbans değerleri belirlendi.

2.5.5. Askorbat Peroksidaz (APX) Aktivitesinin Tayini

Askorbat peroksidaz (APX, EC 1.11.1.11) aktivitesi, 290 nm 'de absorbansdaki azalışa bağlı olarak belirlendi (Nakano ve Asada, 1981). Enzim aktivitesi, 50 mM potasyum fosfat tamponu ($\text{pH } 7,0$), $250 \mu\text{M}$ ASC, 5 mM H_2O_2 ve $20 \mu\text{l}$ enzim ekstraktı içeren 1 ml 'lik reaksiyon karışımının ölçülmesiyle belirlendi. Askorbat peroksidaz aktivitesi, 290 nm 'de ASC için $2,8 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ epsilon katsayısının kullanılmasıyla hesaplandı.

2.5.6. Glutasyon Redüktaz (GR) Aktivitesinin Tayini

Glutasyon redüktaz (GR, EC 1.6.4.2) aktivitesi spektrofotometrik olarak Foyer ve Halliwell (1976)'e göre belirlendi. Substrat olarak $0,25 \text{ mM}$ NADPH ve 1 mM oksitlenmiş glutasyon (GSSG) kullanıldı. Yükseltgenmiş glutasyonun enzim tarafından indirgenmesi için indirgeyici faktör olarak NADPH kullanıldı. Aktivite tayini için, $200 \mu\text{l}$ $0,5 \text{ mM}$ EDTA içerisinde hazırlanmış 50 mM Tris-HCl ($\text{pH } 7,8$), $250 \mu\text{l}$ GSSG ve $500 \mu\text{l}$ NADPH ihtiva eden karışıma $50 \mu\text{l}$ enzim ekstraktı ilave edildi. NADPH'in oksidasyonu 340 nm 'de 5 dakika boyunca azalmanın ölçülmesiyle belirlendi.

2.5.7. Monodehidroaskorbat Redüktaz (MDHAR) Aktivitesinin Tayini

Monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR, EC 1.6.5.4) aktivitesi, Hossain vd., (1984)'nin tanımladığı gibi ölçüldü. Monodehidroaskorbat (MDHA), askorbat oksidaz vasıtasıyla askorbattan oluşur. Enzim aktivitesi, 50 mM Potasyum fosfat tamponu ($\text{pH } 7,8$), $150 \mu\text{M}$ NADH, $500 \mu\text{M}$ ASC ve $100 \mu\text{l}$ enzim ekstraktı içeren 1 ml 'lik reaksiyon karışımının ölçülmesiyle belirlendi. Ölçülen değerler askorbat oksidaz (AO)'ın yokluğunda elde edilen verilerden çıkarıldı. MDHAR aktivitesi, 340 nm 'de NADH için $6,22 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ epsilon katsayısının kullanılmasıyla hesaplandı.

2.5.8. Dehidroaskorbat Redüktaz (DHAR) Aktivitesinin Tayini

2.5.8.1. Enzim Ekstraktının Hazırlanması

Yapraklardan alınan 0,5 g numune, 50 mM Tris-HCl, (pH 7,4), 100 mM NaCl, 2 mM EDTA ve 1 mM MgCl₂ içeren ekstraksiyon tamponunda homojenize edildi. Ekstrakt +4°C'de 20000 g'de 10 dakika santrifüj edildi. Elde edilen süpernatant enzim aktivitesinin tayini için kullanıldı.

2.5.8.2. Enzim Aktivitesinin Tayini

Dehidroaskorbat redüktaz (DHAR, EC 1.8.5.1) aktivitesi, Hossain ve Asada (1984)'nın tanımladığı gibi ölçüldü. Enzim aktivitesi, 50 mM K₂HPO₄/KH₂PO₄ (pH 6,5), 0,5 mM DHA, 1 mM GSH ve 100 µl enzim ekstraktı içeren 1 ml'lik reaksiyon karışımının ölçülmesiyle belirlendi. DHAR aktivitesi, 265 nm'de absorbansdaki artışa bağlı olarak belirlendi ve 7 mM⁻¹cm⁻¹ epsilon katsayısının kullanılmasıyla hesaplandı.

2.6. Antioksidan Maddelerin Analizi

2.6.1. Glutasyon Ekstraksiyonu

Yapraklardan alınan numunelerden 0,5 g tartıldı ve sıvı azot içerisinde toz haline getirildi. Daha sonra 5 ml, 1 mM EDTA içeren % 5'lik metafosforik asit içerisinde ekstrakte edildi. Ekstrakt +4°C'de 10.000xg'de 10 dakika santrifüj edildi. Elde edilen süpernatant glutasyon içeriğinin belirlenmesi için kullanıldı.

2.6.2. Glutasyon (GSH) İçeriğinin Belirlenmesi

Glutasyon içeriği spektrofotometrik olarak Griffith (1980) yöntemine göre belirlendi. Glutasyon (GSH+GSSG) 250 mM K₂HPO₄/KH₂PO₄ (pH 7,5), 200 µM NADPH, 600 µM DTNB, 25 µl ekstrakt ve 0,3 U GR içeren reaksiyon karışımının kullanılmasıyla ölçüldü. 412 nm'de absorbanstaki değişim 3 dakika boyunca ölçüldü. GSSG içeriğini belirlemek

için 25 µl ekstrakt 2-vinylpyridine ile 25°C'de 1,5 saat boyunca inkübe edildi. Glutatyon konsantrasyonu 0-5 µM konsantrasyonlarda GSH'ın kullanılmasıyla elde edilen standart grafik üzerinden hesaplandı.

2.6.3. Askorbat (ASC) İçeriğinin Belirlenmesi

Yapraklardaki askorbat konsantrasyonu Liso vd. (1984)' e göre belirlendi. 0,25 g taze yaprak dokusu 5 ml, % 5 (w/v) m-fosforik asit ile homojenize edildi. Ekstrakt 10,000 g'de 4 dakika santrifüj edildi. 70 µl örnek, 0,1 M sitrat-0,2 M fosfat tamponu (pH 6,2) içeren 3 ml reaksiyon ortamına ilave edildi. Başlangıç absorbansı 265 nm'de okundu, askorbat konsantrasyonu, reaksiyon ortamına iki ünite askorbat oksidaz ilavesinin 5 dakika ardından meydana gelen azalmanın okunması ile belirlendi. Askorbat oksidasyonu tamamlandıktan sonra, askorbat oksidaz, 10 mM sodyum azit ile inhibe edildi. Ardından ortama 2,5 mM DTT ilave edildi. DTT ile meydana gelen indirgenmenin ardından (3 dakika). Absorbans 265 nm de yeniden okundu. DHA ve askorbat içermeyen radikaller (AFR) başlangıç ve son absorbanslar arasındaki farktan belirlendi (Takahama ve Oniki, 1994). Askorbat konsantrasyonu, taze ağırlık başına mikrogram askorbat olarak hesaplandı.

2.7. Protein Tayini

Protein tayini Bradford (1976)' a göre spektrofotometrik olarak yapıldı. Bovin serum albumin (BSA) standartları hazırlanarak, Coomassie Brilliant Blue G250 boyar maddesi ile proteinlerin oluşturduğu kompleks 595 nm ölçüldü. Protein konsantrasyonu mg cinsinden hesaplanarak, enzim aktivitelerinin belirlenmesinde kullanıldı.

2.8. Hidrojen Peroksit (H₂O₂) İçeriğinin Belirlenmesi

Hidrojen peroksit içeriği Velikova vd. (2000)' e göre belirlendi. 0.25 g yaprak dokusu 5 ml % 0,1 (w/v) trikloroasetik asit ile homojenize edildi. Homojenat 12000 g' de 15 dakika santrifüj edildi. 500 µl süpernatant, 500 µl, 10 mM potasyum fosfat tamponu

(pH 7,0) ve 1 ml 1 M KI karışımına ilave edildi. Absorbans, 390 nm de okundu. Hidrojen peroksit içeriği standart eğri kullanılarak belirlendi.

2.9. Yaprak Kıvrılma Derecesinin Ölçülmesi

Yaprak kıvrılma derecesi Premachandra vd. (1993)'e göre belirlendi. Yaprakların kıvrılmasından önce ve sonra orta kısımlarının eni ölçüldü. Yaprak kıvrılma derecesi, kıvrılma sonucunda yaprak enindeki % azalma olarak ifade edildi.

2.10. Fotosentetik Pigmentlerin Tayini

Fotosentetik pigmentler karotenoid ve klorofil tayini Arnon (1949)'a göre belirlendi. Taze yaprak örnekleri (0,25 g) 5 ml % 80 aseton içerisinde homojenize edildi. Homojenat 5000 g' de oda sıcaklığında 5 dakika santrifüj edildi. Süpernatantın absorbansı 663, 645 ve 450 nm'lerde spektrofotometrede (Nicolet evolution 100, Thermo Scientific, USA) ölçüldü. Pigment içeriklerinin belirlenmesi için Lichtenthaler (1987) tarafından geliştirilen aşağıdaki formüller kullanıldı.

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

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

$$\text{Toplam Klorofil} = 20,2 \times A_{645} + 8,02 \times A_{663}$$

$$\text{Toplam Karotenoid} = 4,07 \times A_{450} - (0,0435 \times \text{kl.a miktarı} + 0,3367 \times \text{kl.b miktarı})$$

2.11. Klorofil Floresans Ölçümleri

Klorofil floresans ölçümleri OS1-FL, florometre ile Nar vd. (2009)'a göre gerçekleştirildi (OptiScience Corporation, Tyngsboro, MA, USA). Ölçümler, karanlık adaptasyon klipsi ile 20 dakika karanlığa maruz bırakılan 6 farklı yapraktan alındı. Ölçümler sırasında kıvrılmış yapraklar açılarak düz hale getirildi. Minimum klorofil floresansı (F_0) modüle edilmiş, zayıf ışık ($\lambda 660$, $<0,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) altında ölçüldü. Maksimum klorofil floresansı (F_m), PS2'yi doyuran $\lambda 690$ beyaz ışığın ($8000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 0,8 s uygulanması ile elde edildi. Karanlık ölçümlerinin ardından, yapraklara güneş ışığı ile beraber aktinik ışık (5,5 W halojen lamba, ML S990, Micron, Tokyo, Japan) uygulanarak

kararlı hal klorofil floresansı (F_s) elde edildi. Aktinik ışığın yoğunluğu $120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 'di. Aydınlıktaki maksimum klorofil floresansını (F_m') belirlemek için doyurucu beyaz ışık ($8000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 0,8 s süreyle uygulandı. Klorofil floresans parametrelerinin tanımları van Kooten ve Snel (1990) tarafından belirtildiği gibi kullanıldı. F_v/F_m ve Φ_{PS2} , sırasıyla PS2'nin maksimum ve etkili kuantum verimliliğidir. NPQ ($F_m - F_m'$)/ F_m' denklemi ile Bilger ve Björkman (1990)'a göre hesaplandı. F_v/F_m ve Φ_{PS2} ise florometre cihazı tarafından, ($F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ ve $\Phi_{PS2} = (F_m' - F_s)/F_m'$) denklemleri kullanılarak Genty vd. (1989)'a göre hesaplandı. ETR, özel bir Fotosentetik Aktif Radyasyon (PAR) klipsi ile ölçüldü ve $ETO = (\Phi_{PSII} \times PAR \times 0,5 \times 0,84)$ formülüne göre hesaplandı.

2.12. Fotosentetik Gaz Değişimi Ölçümleri

Stoma iletkenliği porometre cihazı (AP4, Delta-T Devices, Burwell, Cambridge, UK) ile belirlendi. Ölçümler 11:00 – 15:00 saatleri arasında yağmur koruyucu altında açık bir havada gerçekleştirildi.

Diğer gaz değişim ölçümleri taşınabilir bir sistem olan TPS-2 Fotosentez Sistemi (PP Systems, Hertfordshire, UK) ile gerçekleştirildi. Sistem, kalibrasyonu üretici firma (PP Systems, Amesbury, Massachusetts, USA) tarafından yapılan otomatik universal yaprak küvetine (25×18-mm PLC6) sahipti. Deney koşulları aşağıdaki gibiydi. Ölçümler sırasında küvete gelen havanın akış hızı $250 \pm 4 \text{ cm}^3 \text{ min}^{-1}$, PPF (gün ışığı) $1500 \pm 21 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, nispi nem $< \%50$, ve yaprak sıcaklığı $26 \pm 1,8 \text{ }^\circ\text{C}$ 'di. Ölçümler için her mısır çeşidine ait 4 bitkiden, güneş alan 6 adet sağlıklı yaprak seçildi. Ölçümler yaprağın ortasından 2.5 cm^2 'lik bir alandan alındı. Küvete havanın akış oranı 300 ml min^{-1} 'e ayarlanmıştı. Ölçümler sırasında alınan havanın CO_2 konsantrasyonu 350 ppm ve hava buhar basıncı eksikliği (VPD) yaklaşık 2 kPa'dı. Fotosentez hızı (P_n), içsel CO_2 konsantrasyonu (C_i) ve transpirasyon oranları (E) üç tekrarlı olarak ölçüldü.

2.13. Rubisco Aktivitesi ve Konsantrasyonunun Belirlenmesi

Rubisco ekstraksiyonu için 0.25 g yaprak numunesi sıvı azot ve çözünmeyen polivinilpirolidon (PVP) ile toz haline getirildikten sonra ekstraksiyon, 50 mM Tris-HCl (pH 7.5), 1 mM EDTA, 10 mM MgCl_2 , % 12 gliserol, % 0.1 β -merkaptoetanol ve % 1

PVP-40 (çözünebilir PVP) içeren 5 ml ekstraksiyon tamponu kullanılarak yapıldı. Ekstrakt 20.000 g'de +4 C'de 15 dakika santrifüj edildi. Rubisco aktivitesi radyoaktif ¹⁴C kullanılmasına ihtiyaç duymayan bir metot olan Sawada vd. (2003)'e göre belirlendi. Aktivite 100 mM Bisin (PH 8.2), 5 mM MgCl₂, 20 mM NaHCO₃, 5 mM kreatin fosfat, 1 mM ATP-2Na, 0.2 mM NADH, 0.6 mM RuBP, 10 Unite fosfokreatin kinaz, 10 Unite gliseraldehid 3-fosfat dehidrogenaz ve 10 Unite fosfogliserat kinaz içeren reaksiyon ortamında 25 °C de ölçüldü. Kontrol olarak 340 nm'de RuBP eklenmemiş rubisco ölçüm tamponundaki absorbans değişimleri kullanıldı.

Yaprak ekstraktları, Laemmli (1970)'e göre SDS-PAGE ile elektroforez edildi. Her jel için aynı miktarda çözünebilir protein (30 µg protein) kullanıldı (Bradford, 1976). Elektroforezden sonra proteinler PVDF membrana blotlandı (15V, 2saat). Transferden sonra blotlar, %5 az yağlı süt tozu içeren TBS ile 1 saat bloklandı. Membran, %5 az yağlı süt tozu içeren TTBS içinde 1:5000 oranında seyreltilen primer antikor (RbcL antikor) ile 1.5 saat inkübe edildi. TTBS ile yıkandıktan sonra, %5 az yağlı süt tozu içeren TTBS içinde 1:25000 oranında seyreltilen ikincil antikor (Rabbit anti-goat IgG, HRP conjugated) ile 1.5 saat inkübe edildi. Membran 3 ml metanol, 17 ml su, 6 mg 4-chloro-1 naftol ve 30 µl %30 hidrojen peroksit içeren geliştirme ortamında bantlar gözlenene kadar bekletildi. Membran fotoğraflandıktan sonra ImageJ jel analiz programı ile incelenerek rubisco miktarı hesaplandı.

2.14. Yaprak Sıcaklığının Ölçülmesi

Yaprak sıcaklığı 5 cm²'lik alanlara sahip mısır yaprak parçalarında termal kamera (Flir A 200) ile ölçüldü. Mısır yaprak parçalarının bir kısmı (6 adet) 18 saat süre ile saf suda bekletilirken, diğer kısmı da (6 adet) saf suyla muaemele edilmeyerek (dehidrasyona bırakılarak) 18 saat kuraklık stresi uygulandı. Kuraklık stresi uygulanan grubtaki yaprak parçaları yaprak kıvrılmasının engellenmesi için saydam bant ile tutturuldu.

2.15. Dane Verimi ve Verim Bileşenleri

Dane verimi ve verim bileşenleri, mısırların olgunluğa ulaştığı zaman olan kuraklık stresinin 30. günü toplanan koçanlarda belirlendi. Her kùltivar için toplam 10 adet bitkiden toplanan koçanlarda koçan ağırlığı (g) ve 100-dane ağırlığı (100 DA) belirlendi.

2.16. 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. Mısır Çeşitlerinin Kuraklığa Dayanıklılıklarının Belirlenmesi

Mısır bitkileri sera koşullarında dane doldurma aşamasında 30 gün kuraklığa bırakılarak, yaprak su potansiyelleri, lipid peroksidasyonu, stoma iletkenliği, prolin içeriği, antioksidan enzim aktiviteleri ve dane verimi ile ilişkili parametreler ölçülerek kuraklık stresine karşı hassaslık ve dayanıklılıkları tespit edildi. Buna göre, yaprak su potansiyeli, stoma iletkenliği ve dane verimindeki azalışı, lipid peroksidasyonudaki ve prolin içeriğindeki artışı en az olan, antioksidan enzim aktivitelerindeki artışı fazla olan çeşitler dayanıklı olarak kabul edildi. Diğer taraftan su potansiyeli, stoma iletkenliği, dane verimi ve antioksidan enzim aktivitelerindeki azalışı ve prolin içeriğindeki artışı en fazla olan çeşitler ise kuraklık stresine hassas olarak, bu gruplar dışında kalanlar ise orta dereceli dayanıklı olarak gruplandırıldı. Çeşitlerin kuraklığa dayanıklılıklarının kıyaslanması için kuraklığa dayanıklı olduğu bilinen Pegaso ve Helen çeşitlerine ait değerlerden faydalanıldı.

Tablo 1. Çeşit adlarının kısaltmaları

Çeşit adı	Kısaltılmış biçimi	Çeşit adı	Kısaltılmış biçimi
Batem 56-55	56-55	Karadeniz yıldızı	K. yıldızı
Batem 51-52	51-52	SM-24	SM-24
Batem 72-52	72-52	Gözdem	Gözdem
Batem 56-54	56-54	Karaçay	Karaçay
Batem 54-55	54-55	Akpınar	Akpınar
Batem 72-55	72-55	Pegaso	Pegaso
TTM-8119	8119	Helen	Helen

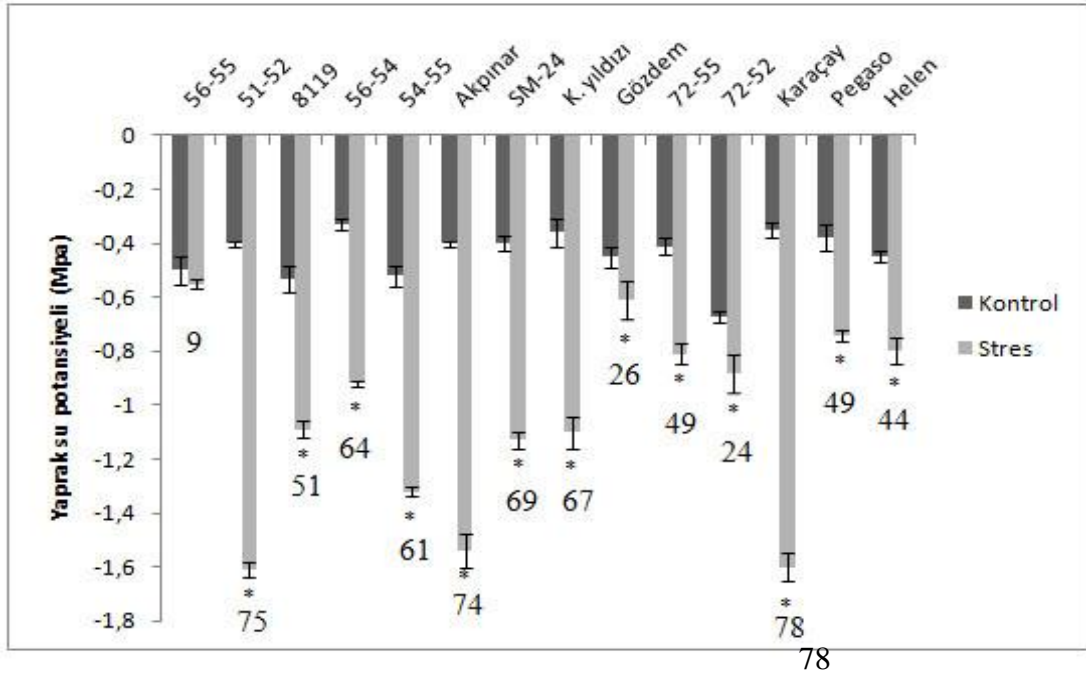
Yaprak su potansiyeli 56-55, 72-52 ve 72-55' de kontrole göre sırasıyla % 9, % 23 ve % 49 oranında azalırken, 51-52, Akpınar ve Karaçay'da sırasıyla % 75, % 74 ve % 78 oranlarında azalma gerçekleşti. 8119, 56-54 ve 54-55'de azalış % 51, % 64 ve % 61 oranlarında bulundu (Tablo 2, Şekil 2). Lipid peroksidasyonu ise 56-55, 72-52 ve 72-55 çeşitlerinde kontrole göre sırasıyla % 28, % 11 ve % 8 oranında artış gösterirken, 51-52,

Akpınar ve Karaçayda artış % 55, % 58 ve % 48 olarak hesaplandı. 8119, 56-54 ve 54-55'de ise artış % 35, % 33 ve % 33 oranlarında gerçekleşti (Şekil 3).

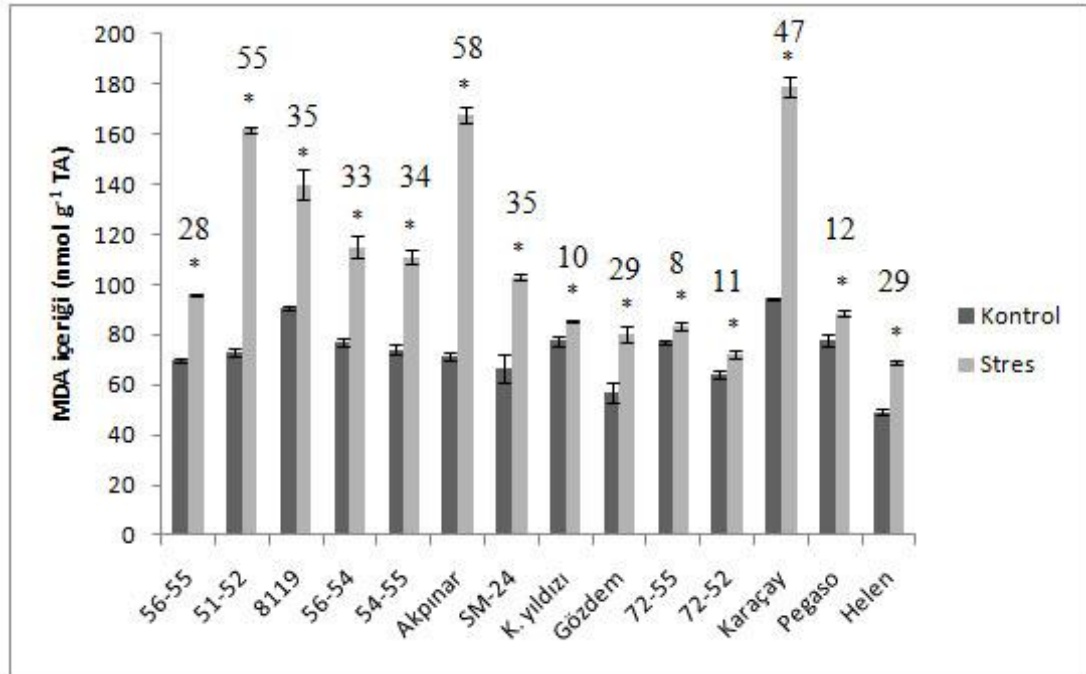
Tablo 2. Kuraklık stresinin yaprak su potansiyeli ve lipid peroksidasyonu üzerine etkisi

Çeşit	Yaprak Su Potansiyeli (MPa)		Lipid Peroksidasyonu (nmol g ⁻¹ TA)	
	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres
56-55	-0,50±0,05b	-0,55±0,02 a	69,6±0,9e	96±0,3f*
51-52	-0,40±0,01a	-1,61±0,03 f*	73±1,4d	162±1,1b*
8119	-0,53±0,05b	-1,09±0,03d*	90,5±1,0b	140±6,0 c*
56-54	-0,33±0,02a	-0,92±0,01c*	77±2,0c	115,1±4,3d*
54-55	-0,52±0,04b	-1,32±0,02 e*	74±2,1cd	111,1±2,5d*
Akpınar	-0,40±0,01a	-1,54±0,06f*	71,2±1,4de	167,8±3,5b*
SM-24	-0,40±0,03a	-1,13±0,03d*	66,5±5,5def	102,9±1,3e*
K. yıldızı	-0,36±0,05a	-1,10±0,06d*	77,6±1,8c	85,7±0,5h*
Gözdem	-0,45±0,04ab	-0,61±0,07a*	56,7±4,0g	80,2±3,3i*
72-55	-0,41±0,03 a	-0,81±0,04b*	77±0,5c	83,4±1,4i*
72-52	-0,67±0,02c	-0,88±0,07b*	64±1,4f	72±1,5j*
Karaçay	-0,35±0,03a	-1,60±0,05e*	94,4±0,4a	179±4,2a*
Pegaso	-0,38±0,05a	-0,74±0,02b*	77,6±2,3c	88,6±1,1g*
Helen	-0,45±0,02ab	-0,80±0,05b*	49,3±1,2h	69±0,8j*

± üç tekerrürlü ortalamanın standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir (P ≤ 0,05), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 2. Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde yaprak su potansiyelinde meydana gelen değişim (* kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli ($P \leq 0.05$) farkı göstermektedir. Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. Rakamlar kontrol ve stres grupları arasındaki farkın %'sidir.)



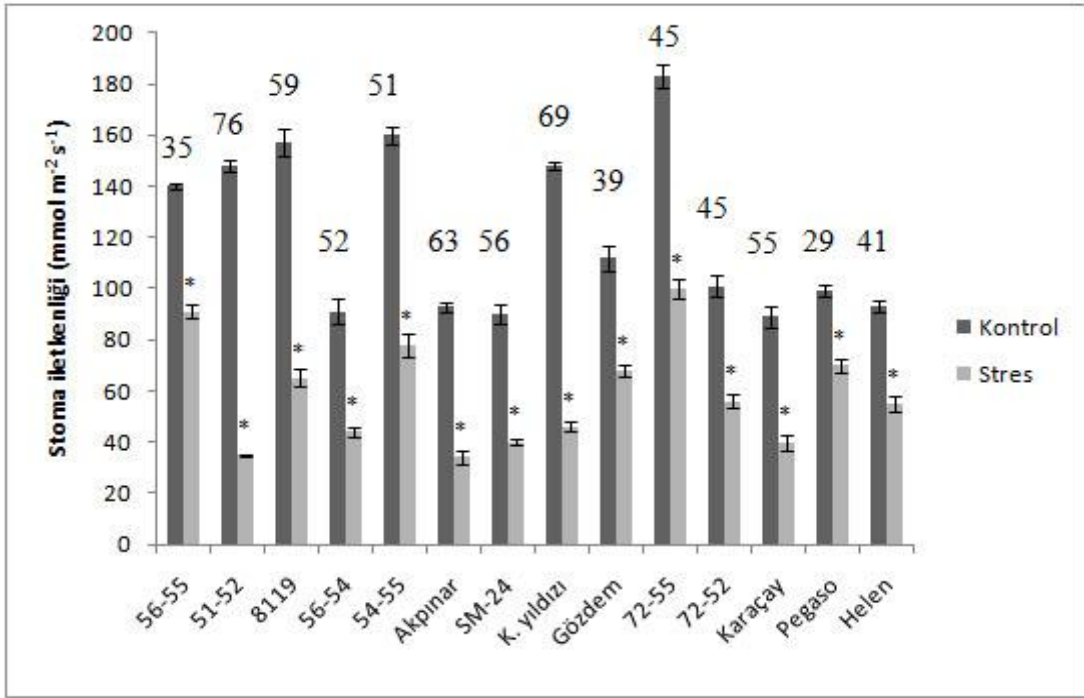
Şekil 3. Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde lipid peroksidasyonunda meydana gelen değişim

Stoma iletkenliğinde meydana gelen azalış 56-55, 72-55 ve 72-52 için kontrole göre sırasıyla % 35, % 45 ve % 45 oranlarında iken, hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da azalışlar sırasıyla % 76, % 63 ve % 55 oranlarında bulundu (Tablo 3). 8119, Sm-24 ve 54-55' de bu değerler % 59, % 56 ve % 51 olarak belirlendi (Şekil 4). 100 dane ağırlığındaki azalış ise 56-55, 72-55 ve 72-52 için sırasıyla % 10, % 21 ve % 18 oranlarında, hassas çeşitler, 51-52, Akpınar ve Karaçay'da % 51, % 33 ve % 52 oranlarında, 8119, SM-24 ve 54-55 için ise % 34, % 38 ve % 26 olarak hesaplandı (Şekil 5).

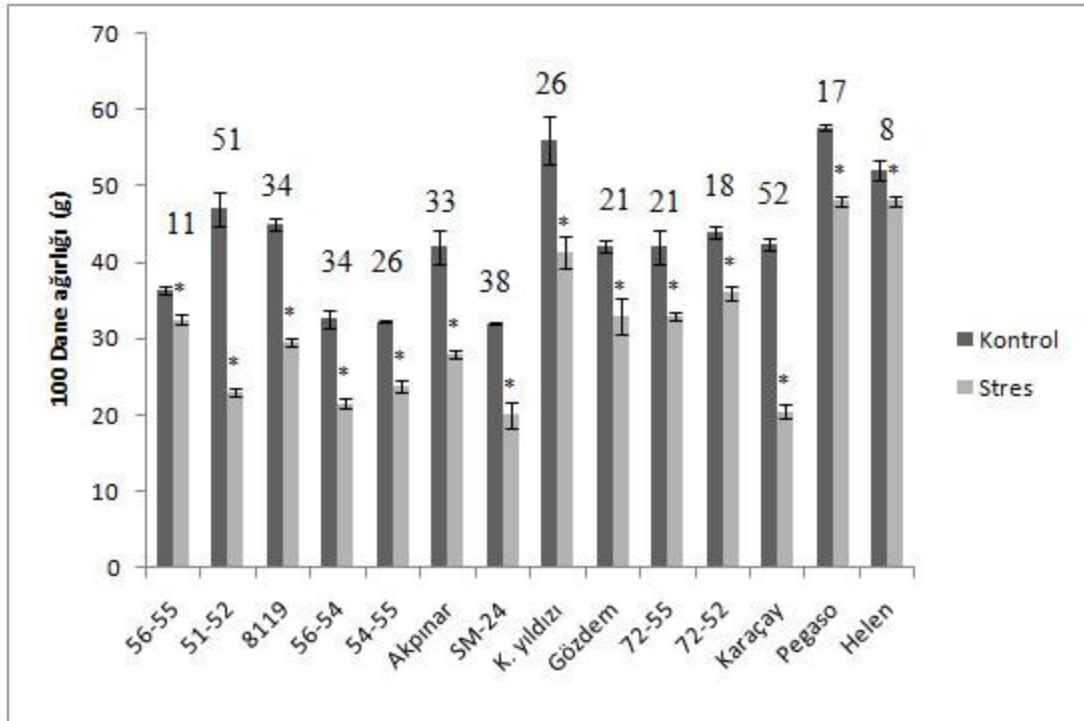
Tablo 3. Kuraklık stresinin stoma iletkenliği ve 100 dane ağırlığı üzerine etkisi

Çeşit	Stoma İletkenliği ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		100 Dane Ağırlığı (g)	
	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres
56-55	140±1,3d	91±2,7b*	36,3±0,5e	32,5±0,7d*
51-52	148±2,2c	35±0,5h*	47±2,3c	23±0,4f*
8119	157±5,3b	65±3,4d*	45±0,7c	29,5±0,5e*
56-54	91±4,8h	44±2,1f*	32,6±1,1f	21,5±0,6g*
54-55	160±3,4b	78±4,4c*	32,2±0,1f	23,7±0,8fg*
Akpınar	93±2,0h	34±3,0i*	42±2,2d	28±0,5e*
SM-24	90±4,0h	40±1,3g*	32±0,2f	20±1,6gh*
K. yıldızı	148±1,2c	46±2,0f*	56±3,2ab	41,2±2,1b*
Gözdem	112±5,1e	68±2,4d*	42±0,8d	33±2,4d*
72-55	183±4,7a	100±3,5a*	42±2,2cd	33±0,5d*
72-52	101±4,2f	56±2,6e*	44±0,8cd	36±1,0c*
Karaçay	89±4,1h	40±3,1g*	42,4±0,8d	20,5±0,8h*
Pegaso	99±2,3g	70±2,5d*	57,6±0,4a	48±0,7a*
Helen	93± 2,3h	55±3,2e*	52±1,3b	48±0,6a*

± üç tekerrürlü ortalamanın standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 4. Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde stoma iletkenliğinde meydana gelen değişim



Şekil 5. Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde 100 dane ağırlığında meydana gelen değişim

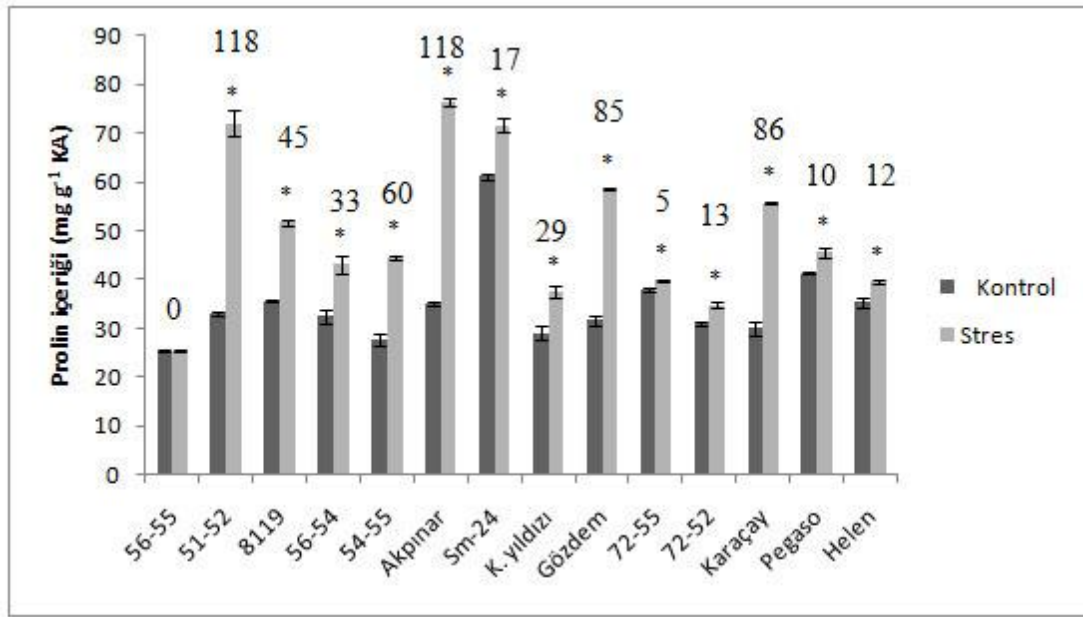
Yapılan analizler sonucunda prolin içeriğinde genel olarak kuraklığa orta derecede dayanıklı ve hassas çeşitlerdeki artışın dayanıklı çeşitlere göre daha yüksek olduğu belirlendi (Tablo 4). Prolin içeriğinde 56-55’de istatistik olarak önemli bir değişim gözlenmedi. Prolin içeriğinde gözlenen artış 72-55 ve 72-52 çeşitleri için kontrole göre % 13 ve % 5 iken 51-52, Karaçay ve Akpınar için artış oranları sırası ile % 118, % 86 ve % 118 olarak hesaplandı. 8119, SM-24 ve 54-55 çeşitlerinde ise kontrole göre artış sırası ile % 45, % 17 ve % 60 olarak bulundu (Şekil 6). Kuraklık stresi altında, guaiakol peroksidaz (GPX) aktivitesinin kontrole kıyaslandığında genel olarak (51-52 hariç) önemli derecede arttığı belirlendi (Tablo 4).

Tablo 4. Kuraklık stresinin prolin içeriği ve GPX aktivitesi üzerine etkisi

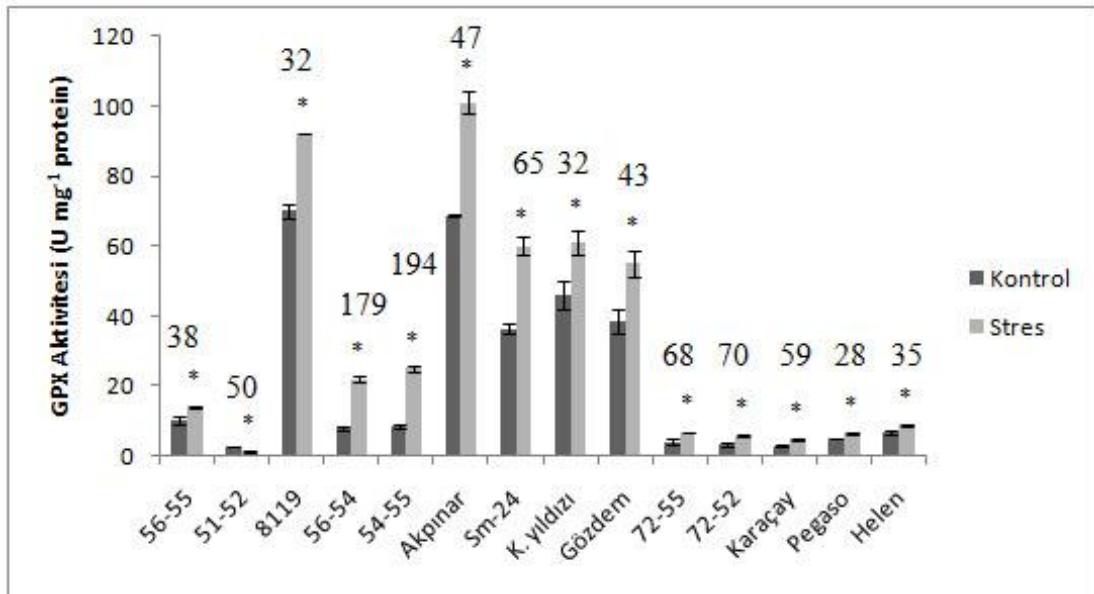
Çeşit	Prolin (mg g ⁻¹ KA)		GPX aktivitesi (U mg ⁻¹ protein)	
	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres
56-55	25,4±0,3h	25,3±0,2j	10,1±1,1d	14±0,3f*
51-52	33,1±0,5e	72,1±2,5b*	2,6±0,2i	1,3±0,5j*
8119	35,6±0,3d	51,7±0,7e*	70±2,1a	92,1±0,1b*
56-54	32,4±1,4e	43,1±1,9f*	7,9±0,4e	22±0,6e*
54-55	27,8±1,3g	44,6±0,4f*	8,5±0,7e	25±0,8d*
Akpınar	35,1±0,3d	76,5±0,9a*	68,7±0,2a	101±3,3a*
SM-24	61,2±0,6a	71,7±1,3b*	36,4±1,6c	60±2,5c*
K. yıldızı	29,1±1,3g	37,5±1,1h*	46,2±4,0b	61±3,5c*
Gözdem	31,6±1,1ef	58,5±0,2c*	38,4±3,3bc	55±3,6c*
72-55	37,9±0,5c	39,9±0,2g*	4,1±0,8h	6,9±0,1h*
72-52	30,9±0,3f	34,7±0,6i*	3,41±0,7h	5,8±0,4i*
Karaçay	30,0±1,4fg	55,7±0,3d*	2,96±0,1i	4,7±0,2i*
Pegaso	41,4±0,2b	45,6±1,1f*	5,1±0,08g	6,5±0,5h*
Helen	35,3±1,1d	39,5±0,3g*	6,6±0,7f	8,9±0,4g*

± üç tekerrürlü ortalamının standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir (P ≤ 0,05), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).

56-55, 72-52 ve 72-55’de GPX aktivitesinde kontrole göre artış oranları % 38, % 70 ve % 68 iken, Akpınar ve Karaçay’da kontrole göre artış % 47 ve % 59 oranlarında belirlendi. 8119, 56-54 ve 54-55’de ise kontrol grubuna göre artışlar sırasıyla % 32, % 179 ve % 194 olarak hesaplandı (Şekil 7).



Şekil 6. Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde prolin içeriğinde meydana gelen değişim



Şekil 7. Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde GPX aktivitesinde meydana gelen değişim

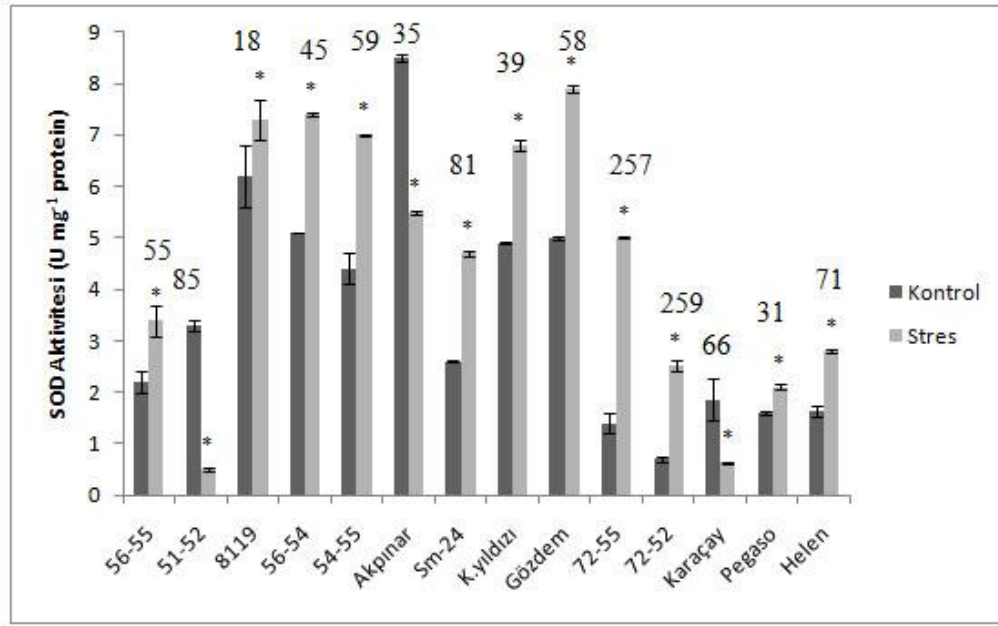
Kıvrılma derecesi ve stresin şiddetinin artmasıyla beraber süperoksit dismutaz (SOD) aktivitesi çeşitlere göre farklılık gösterdi (Tablo 5). SOD aktivitesinde kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar 51-52, Akpınar ve Karaçay için sırasıyla, % 85, % 35 ve % 66 olarak belirlendi. Diğer taraftan 56-55, 72-52, 72-55 için aktivite artış oranları kontrole göre % 55, % 259 ve % 257 olarak hesaplandı. 8119, 56-54 ve 54-55'de ise kontrol grubuna göre artışlar sırasıyla % 18, % 45 ve % 59 olarak bulundu (Şekil 8).

Tablo 5. Kuraklık stresinin SOD ve CAT aktiviteleri üzerine etkisi

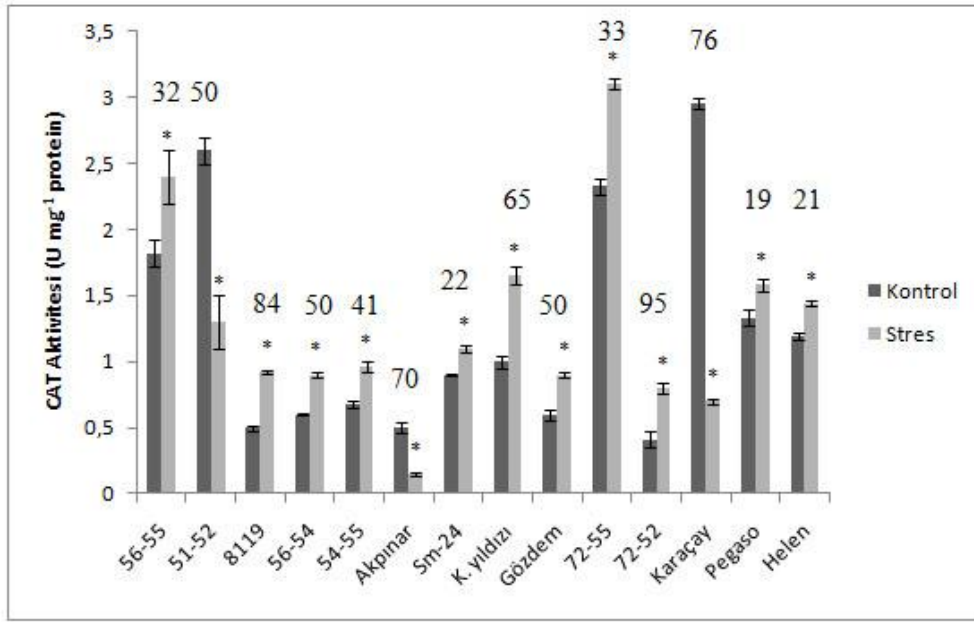
Çeşit	SOD aktivitesi (U mg ⁻¹ protein)		CAT aktivitesi (U mg ⁻¹ protein)	
	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres
56-55	2,2±0,2g	3,4±0,3g*	1,82±1,1c	2,4±0,3b*
51-52	3,3±0,1f	0,5±0,02j*	2,6±0,2a	1,3±0,5e*
8119	6,2±0,6b	7,3±0,4bc*	0,5±0,02j	0,92±0,01g*
56-54	5,1±0,01c	7,4±0,03b*	0,6±0,01i	0,9±0,02g*
54-55	4,4±0,3e	7,0±0,01c*	0,68±0,03h	0,96±0,04fg*
Akpınar	8,5±0,06a	5,5±0,04d*	0,50±0,04j	0,15±0,01f*
SM-24	2,6±0,01g	4,7±0,06f*	0,90±0,01g	1,1±0,03f*
K. yıldızı	4,9±0,01d	6,8±0,1c*	1,0±0,05f	1,65±0,07c*
Gözdem	5,0±0,03c	7,9±0,06a*	0,60±0,04i	0,90±0,02g*
72-55	1,4±0,2i	5,0±0,02e*	2,33±0,06b	3,1±0,04a*
72-52	0,7±0,05j	2,51±0,1h*	0,41±0,06k	0,8±0,04h*
Karaçay	1,86±0,4ghi	0,63±0,02k*	2,96±0,04a	0,7±0,02i*
Pegaso	1,6±0,04i	2,1±0,06i*	1,33±0,06d	1,58±0,05c*
Helen	1,64±0,1i	2,8±0,02h*	1,19±0,03e	1,44±0,02d*

± üç tekerrürlü ortalamının standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).

51-52, Akpınar ve Karaçay'da CAT aktivitesinde meydana gelen aktivite azalışları kontrole göre % 50, % 70 ve % 76 olarak bulundu (Tablo 5). 56-55, 72-52 ve 72-55 çeşitlerinde CAT aktivitesindeki artış kontrole göre sırasıyla % 32, % 95 ve % 33 olarak belirlendi. 8119, 56-54 ve 54-55'de ise kontrol grubuna göre artışlar sırasıyla % 84, % 50 ve % 41 olarak bulundu (Şekil 9).



Şekil 8. Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde SOD aktivitesinde meydana gelen değişim



Şekil 9. Kuraklık stresine maruz kalmış mısır çeşitlerinde CAT aktivitesinde meydana gelen değişim

Yukarıdaki verilere göre Batem 56-55, Batem 72-52, Batem 72-55 ve Gözdem kuraklığa dayanıklı, Batem 51-52, Akpınar ve Karaçay kuraklığa hassas, TTM-8119, SM-24, Batem 54-55, Batem 56-54 ve Karadeniz Yıldızı ise kuraklığa orta derecede dayanıklı olarak belirlendi. Kuraklığa dayanıklılık/ hassaslık belirlemesi yapıldıktan sonra çeşitler kuraklığa dayanıklı ve hassas olarak ayrıldı.

Tablo 6. Mısır çeşitlerinin kuraklığa dayanıklılıklarına göre gruplandırılması

Kuraklığa Dayanıklı	Kuraklığa Hassas	Kuraklığa Orta Derece Dayanıklı
Batem 56-55	Batem 51-52	Karadeniz Yıldızı
Batem 72-55	Akpınar	Sm-24
Batem 72-52	Karaçay	Batem 56-54
Gözdem		Batem 54-55
		Ttm-8119

3.2. Yaprak Kıvrılmasının Fotosentez Üzerine Etkisinin Belirlenmesi

3.2.1. Kuraklık Stresinin Yaprak Kıvrılma Derecesi Üzerine Etkisi

Mısır bitkileri sera koşullarında kuraklık periyodunun 20. gününde kıvrılmaya başlayarak 30 gün sonunda maksimum kıvrılmaya ulaştıkları saptandı. Kuraklık periyodu arttıkça yaprak kıvrılma derecelerinin arttığı belirlendi. Gün aşırı sulanan kontrol bitkilerinin normal görünüşlü (yapraklar yere paralel) olduğu, kuraklığa maruz bırakılmış bitkilerin (stresli) ise yapraklarını silindirik (veya rulo) şeklinde kıvrıldığı gözlemlendi. Yaprak kıvrılma dereceleri 20 ve 30 gün kuraklık stresine maruz bırakılmış bitkiler için hesaplanarak Tablo 7’de verildi. Hassas olarak belirlenen çeşitler olan 51-52, Akpınar ve Karaçay’a ait yaprakların kuraklığın 20. gününde diğer çeşitlere göre daha çok kıvrıldıkları belirlendi. En yüksek kıvrılma değeri % 45 ile Akpınar çeşidine aitti. Dayanıklı çeşitlerin (56-55, 72-55, 72-52 ve Gözdem) yaprak kıvrılma derecelerinin ise hassas çeşitlere kıyasla istatistik olarak daha az olduğu görüldü.

Tablo 7. Kuraklık stresinin yaprak kıvrılması üzerindeki etkisi

Yaprak Kıvrılma Derecesi (%)							
Gün	56-55	Gözdem	72-55	72-52	Pegaso	Helen	Sm-24
20	26±3,3d	25±3,2d	22±3,6e	21±1,4e	28±2,5d	20±1,5e	28±2,1d
30	65±2,7c*	68±2,4c*	71±3,5cb*	70±2,6cb*	70±2,5cb*	65±3,2c*	70±1,3c*
Gün	K. yıldızı	8119	56-54	54-55	Karaçay	Akpınar	51-52
20	33±3,5c	30±2,5cd	31±3,4c	28±2,2d	43±2,7a	45±0,8a	37±3,1bc
30	76±2,0ab*	70±3,4bc*	74±2,1b*	78±2,4a*	79±3,1a*	80±3,0a*	77±0,5a*

± üç tekerrürlü ortalamının standart sapmasıdır. G stresi uygulama süresi olan günü göstermektedir. * günler arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı gün içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).

Dayanıklı çeşitlerde yaprak kıvrılma dereceleri % 20-26 arasında değişim gösterdi. Kuraklığın 30. gününde hassas çeşitler yine dayanıklı çeşitlere kıyasla daha yüksek kıvrılma derecelerine sahipti olduğu belirlendi (Tablo 7).

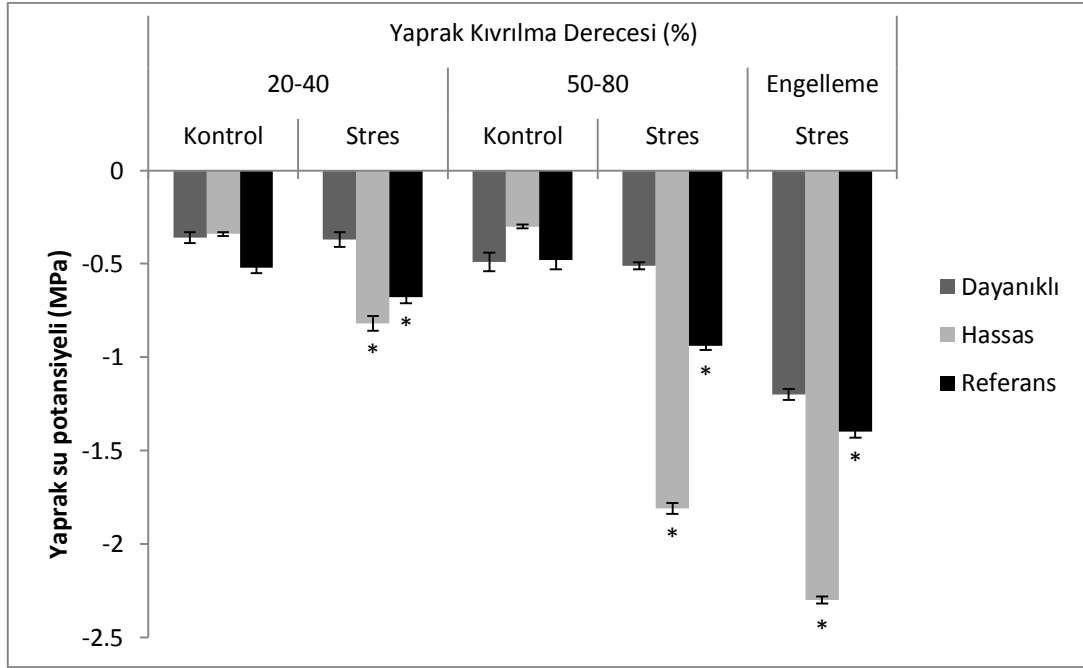
3.2.2. Yaprak Kıvrılmasının Yaprak Su Potansiyeli Üzerine Etkisi

Kuraklık periyodunun artmasına paralel olarak yaprak kıvrılma derecesi artarken yaprak su potansiyelinin (Ψ) istatistik açıdan ($P \leq 0,05$) önemli derecede azaldığı belirlendi. Yaprak kıvrılmasının erken aşamasına (% 20-40 yaprak kıvrılması) kıyasla yaprak kıvrılmasının geç aşamasında (% 50-80 yaprak kıvrılması) su potansiyelindeki azalma kuraklığa dayanıklı çeşitlerde (55-56, 72-52, 72-55 ve Gözdem) hassas çeşitlere kıyasla daha az olduğu belirlendi. Örneğin dayanıklı çeşitler 56-55 ve 72-52'de % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde kontrol grubuna göre yaprak su potansiyelinde meydana gelen azalma % 3 ve % 9 olarak belirlenirken, kuraklığa dayanıklılığı bilinen Pegaso'da su potansiyelinde meydana gelen azalma kontrole göre % 31 olarak hesaplandı. Bu azalma hassas çeşitler olan Karaçay ve 51-52 de % 188 ve % 141 olarak belirlendi. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde de benzer sonuçlar tespit edildi. Dayanıklı çeşitlerden 56-55, 72-52 ve Pegaso'da su potansiyelinde meydana gelen azalma kontrole göre % 4, % 31 ve % 96 olarak belirlendi. Hassas çeşitler olan 51-52 ve Karaçay'da ise bu azalış sırasıyla % 503 ve % 357 olarak hesaplandı. Yaprak kıvrılması yapay olarak engellendiğinde ise bu azalışların yaprak kıvrılmasına göre önemli ölçüde arttığı belirlendi (Tablo 8). Örneğin % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde, 56-55'in yaprak su potansiyeli kontrol grubunda - 0,49 MPa iken bu değer stres grubunda - 0,51 MPa olarak belirlenmiş ve istatistik olarak önemli bir fark bulunamadı. Diğer taraftan yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle su potansiyeli değeri - 0,49 MPa'dan - 1,2 MPa'a düştü. Benzer biçimde yaprak su potansiyeli, % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 51-52 çeşidinin kontrol grubunda - 0,30 MPa iken, stres grubunda - 1,81 MPa düştü. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle bu değer -2,3 MPa'a düştüğü belirlendi (Şekil 10).

Tablo 8. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde yaprak su potansiyeli değişimleri

Yaprak Su Potansiyeli (MPa)					
Çeşit	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	-0,36±0,03a	-0,37±0,04a	-0,49±0,05c	-0,51±0,02a	-1,2±0,03a*
51-52	-0,34±0,01a	-0,82±0,04cd*	-0,30±0,01a	-1,81±0,03f*	-2,3±0,02g*
8119	-0,48±0,05b	-0,86±0,02d*	-0,53±0,05c	-1,19±0,03d*	-1,5±0,01c*
56-54	-0,38±0,03a	-0,59±0,07b*	-0,38±0,02b	-0,82±0,01b*	-1,3±0,02a*
54-55	-0,53±0,01b	-1,06±0,05d*	-0,69±0,04d	-1,52±0,02e*	-2,1±0,06g*
Akpınar	-0,54±0,04b	-0,78±0,01c*	-0,60±0,01d	-0,74±0,06b*	-1,8±0,04e*
Sm-24	-0,55±0,06b	-0,99±0,05de*	-0,60±0,03d	-1,23±0,03d*	-1,9±0,02f*
K.yıldızlı	-0,31±0,08a	-1,02±0,05e*	-0,36±0,05ab	-1,14±0,06d*	-1,5±0,03cb*
Gözdem	-0,60±0,04c	-1,00±0,09e*	-0,65±0,04d	-1,11±0,07d*	-1,6±0,04d*
72-55	-0,37±0,01a	-0,52±0,02b*	-0,41±0,03b	-0,81±0,04b*	-1,2±0,06a*
72-52	-0,68±0,05c	-0,74±0,05c	-0,67±0,02d	-0,88±0,07cb*	-1,3±0,04a*
Karaçay	-0,32±0,05a	-0,92±0,06de*	-0,35±0,03b	-1,60±0,05e*	-2,4±0,01h*
Pegaso	-0,52±0,03b	-0,68±0,03c*	-0,48±0,05c	-0,94±0,02c*	-1,4±0,03b*
Helen	-0,30±0,02a	-0,52±0,01b*	-0,35±0,02b	-0,83±0,05cb*	-1,3±0,05a*

± üç tekerrürlü ortalamının standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 10. Yaprak kıvrılmasının yaprak su potansiyeli üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit ise Pegaso'dur.)

3.2.3. Yaprak Kıvrılmasının Fotosentetik Pigment İçeriği Üzerine Etkisi

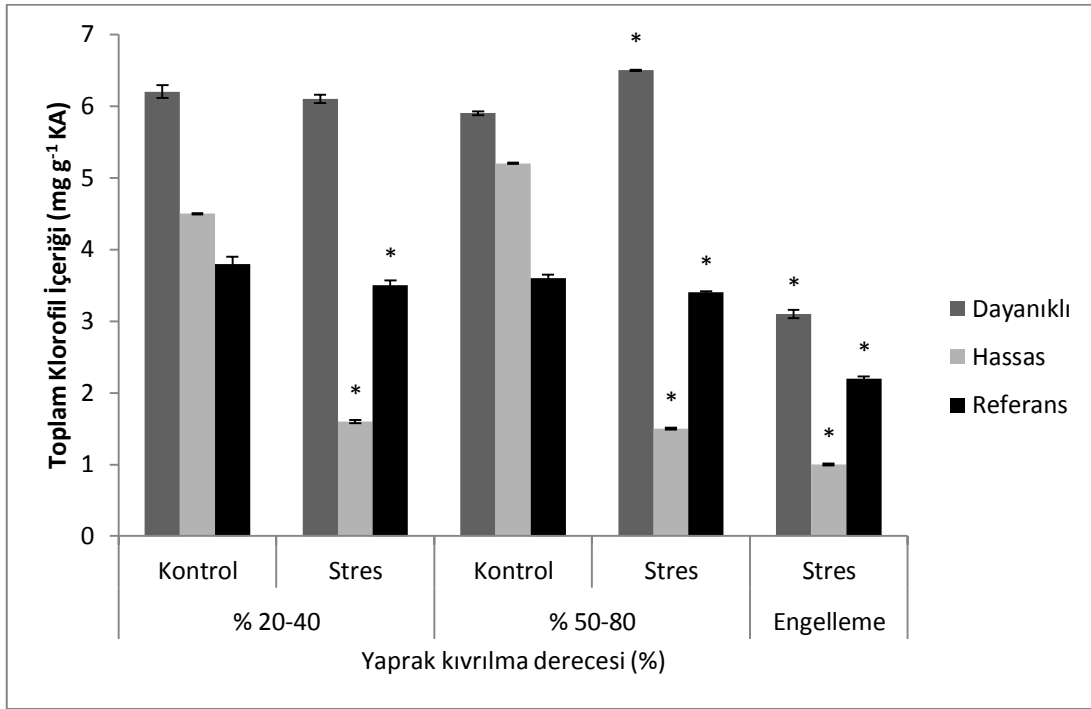
Yaprak kıvrılması boyunca yapılan analizler sonucunda toplam klorofil içeriğinde genel olarak önemli derecede azalışlar belirlendi. Kuraklığa hassas ve orta derecede dayanıklı çeşitlerde klorofil miktarındaki azalış dayanıklı çeşitlere göre daha fazlaydı. Örneğin % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde Karaçay çeşidinde klorofil konsantrasyonunda kontrole göre meydana gelen azalma % 29, SM-24'de bu azalma % 15 olarak hesaplandı. Dayanıklı çeşitler 72-55 ve Pegaso'da klorofil miktarındaki azalış sırasıyla % 12 ve % 8 oranlarında bulundu. Bununla birlikte % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde dayanıklı çeşitler olan 56-55 ve 72-52 de istatistik açıdan kontrole göre bir fark bulunamadı. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde pigment konsantrasyonundaki azalma % 50-80 yaprak kıvrılma derecesine göre artmıştır. Örneğin Karaçay'da % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde kontrol grubuna kıyasla meydana gelen azalma % 29 iken, % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde bu azalış % 58 oranında bulundu (Tablo 9). % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde dayanıklı çeşitler Gözdem, 72-52 ve Pegaso'da toplam klorofil içeriğinde kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 3, % 6 ve % 6

olarak hesaplandı. Kuraklığa hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da, % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde toplam klorofil içeriğinde kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 81, % 57 ve % 85 olarak bulundu (Şekil 11). Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle klorofil içeriğindeki azalışlar, yaprak kıvrılmasına göre önemli ölçüde arttı. Örneğin % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 51-52 çeşidinde klorofil içeriğinde kontrol grubuna göre meydana gelen azalma % 71 iken yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle bu değerin % 81'e çıktığı belirlendi.

Tablo 9. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde toplam klorofil içeriğinde meydana gelen değişimler

Toplam Klorofil (mg g ⁻¹ KA)					
Çeşit	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	6,2±0,09a	6,1±0,06a	5,9±0,03b	6,5±0,01a*	3,1±0,06d*
51-52	4,5±0,01d	1,6±0,02i*	5,2±0,01d	1,5±0,01i*	1,0±0,01i*
8119	4,6±0,01d	4,4±0,04d*	4,5±0,05f	4,4±0,03e	2,2±0,03g*
56-54	6,3±0,02a	5,7±0,02b*	6,7±0,02a	6,2±0,04b*	3,9±0,04a*
54-55	2,9±0,02i	2,7±0,01h	3,6±0,08i	3,1±0,06h*	1,5±0,03h*
Akpınar	2,6±0,1j	3,1±0,09g*	3,5±0,2ij	2,9±0,03i*	1,5±0,03h*
Sm-24	3,2±0,04h	2,7±0,03h	3,5±0,01j	2,3±0,1j*	1,5±0,02h*
K.yıldızı	5,2±0,04c	3,5±0,01f	5,5±0,1c	3,8±0,1g*	2,1±0,07g*
Gözdem	5,6 ±0,1b	5,0 ±0,04c*	5,4±0,04c	5,2±0,06c*	3,3±0,04c*
72-55	4,3±0,09e	3,8±0,2e*	4,5±0,08f	4,4±0,06e	3,0±0,01e*
72-52	3,9±0,04f	3,8±0,09e	5,1±0,02e	4,8±0,01d*	3,7±0,05b*
Karaçay	4,5±0,02d	3,2±0,03g*	4,0±0,1h	1,7±0,08k*	0,6±0,07j*
Pegaso	3,8±0,1f	3,5±0,07e*	3,6±0,05i	3,4±0,02i*	2,2±0,03g*
Helen	3,6±0,05g	3,1±0,01g*	4,2±0,01g	4,2±0,01f	2,9±0,02f*

± üç tekerrürlü ortalamanın standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 11. Yaprak kıvrılmasının toplam klorofil içeriği üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit ise Pegaso'dur.)

Yapılan analizler sonucu toplam karotenoid içeriğinde artan yaprak kıvrılma derecesi ve kuraklık stresinin şiddetine paralel olarak istatistik açıdan önemli azalmalar ($P \leq 0,05$) meydana gelirken, kuraklığa dayanıklı ve orta derecede dayanıklı bazı çeşitlerde kuraklığın ilerleyen aşamalarında artışlar da gözlemlendi (Tablo 10). Diğer taraftan dayanıklı çeşitlerden 56-55, Pegaso ve Gözdem'de % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde karotenoid içeriğinde kontrole göre değişim gözlenmezken, 72-52 ve 72-55'de karotenoid içeriğinde azalışlar belirlendi. Hassas çeşitler, 51-52 ve Karaçay'da önemli ($P \leq 0,05$) azalmalar belirlendi. 72-52 ve 72-55 'de karotenoid içeriğinde azalma kontrole kıyasla sırasıyla % 8 ve % 8,3 iken bu oran 51-52'de % 57, Karaçayda ise % 36 olarak belirlendi.

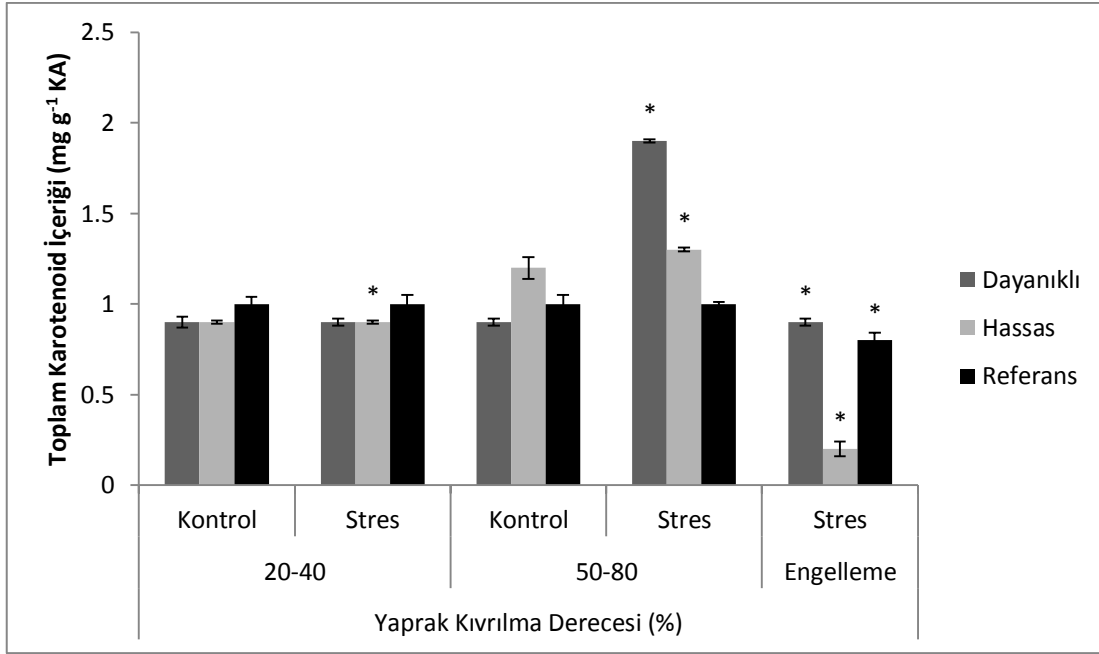
% 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde elde edilen sonuçlar % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde elde edilen sonuçlara benzer olarak bulundu. Dayanıklı çeşitlerden 56-55 ve Pegaso'da karotenoid içeriğinde kontrole kıyasla istatistik açıdan önemli bir fark gözlenmezken, Gözdem çeşidinde kontrole göre % 24 oranında bir artış belirlendi. Öte yandan hassas çeşitlerden 51-52'de karotenoid içeriğindeki azalış % 67 oranında bulundu. Kıvrılmanın engellenmesi durumunda tüm çeşitlerde istatistik açıdan önemli düşüşler

meydana geldi. Örneğin hassas çeşitlerden Akpınar'da % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde kontrole göre karotenoid içeriğinde meydana gelen azalmanın % 8'den yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle % 46'ya çıktığı belirlendi. Benzer biçimde Karaçay çeşidinde de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde karotenoid içeriğinde kontrol grubuna göre meydana gelen azalmanın % 46'dan yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle % 83'e çıktığı bulundu. Pegaso çeşidinde karotenoid içeriğinde % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde kontrole göre istatistik olarak fark gözlenmezken, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle kontrol grubuna kıyasla % 20 oranında azalış belirlendi (Tablo 10).

Tablo 10. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde toplam karotenoid içeriğinde meydana gelen değişimler

Toplam Karotenoid (mg g ⁻¹ KA)					
	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
Çeşit	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	0,9±0,03h	0,9±0,02f	0,9±0,02i	1,9±0,01b*	0,9±0,02d*
51-52	1,4±0,01e	0,6±0,01h*	1,5±0,01d	0,5±0,01k*	0,2±0,04h*
8119	1,6±0,01c	1,2±0,02c*	1,4±0,02e	1,5±0,01c*	0,6±0,01f*
56-54	2,1±0,01a	1,8±0,01b*	1,9±0,01a	2,0±0,06b	1,0±0,03c*
54-55	0,8±0,01i	0,8±0,01g	1,1±0,03f	0,9±0,01h*	0,6±0,04f*
Akpınar	0,8±0,03i	0,9±0,03f*	1,2±0,06g	1,3±0,01e*	0,6±0,01f*
Sm-24	1,0±0,01g	0,8±0,01g*	1,0±0,01h	1,3±0,04e*	0,5±0,01g*
K.yıldızı	1,5±0,02d	1,0±0,05e*	1,7±0,04b	1,4±0,04d*	1,0±0,08bcd*
Gözdem	1,8 ±0,4b	1,9 ±0,05a	1,6±0,01c	2,1±0,01a*	1,1±0,05b*
72-55	1,2±0,03f	1,1±0,05cd*	1,4±0,03e	1,4±0,01d	1,0±0,03c*
72-52	1,2±0,01f	1,1±0,03d*	1,6±0,01c	1,5±0,01c*	1,3±0,04a*
Karaçay	1,4±0,02e	0,9±0,01f*	1,1±0,03f	0,6±0,04i*	0,1±0,02c*
Pegaso	1,0±0,04g	1,0±0,05e	1,0±0,05hi	1,0±0,01g	0,8±0,04e*
Helen	1,2±0,02f	1,0±0,01e*	1,4±0,01e	1,4±0,01d	1,0±0,06bc*

± üç tekerrürlü ortalamının standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir (P ≤ 0,05), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 12. Yaprak kıvrılmasının toplam karotenoid içeriği üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit Akpınar ve referans çeşit ise Pegaso'dur.)

3.2.4. Yaprak Kıvrılmasının Klorofil Floresans Parametreleri Üzerine Etkisi

3.2.4.1. Yaprak Kıvrılmasının PS2 Maksimum Kuantum Verimi (F_v/F_m) Üzerine Etkisi

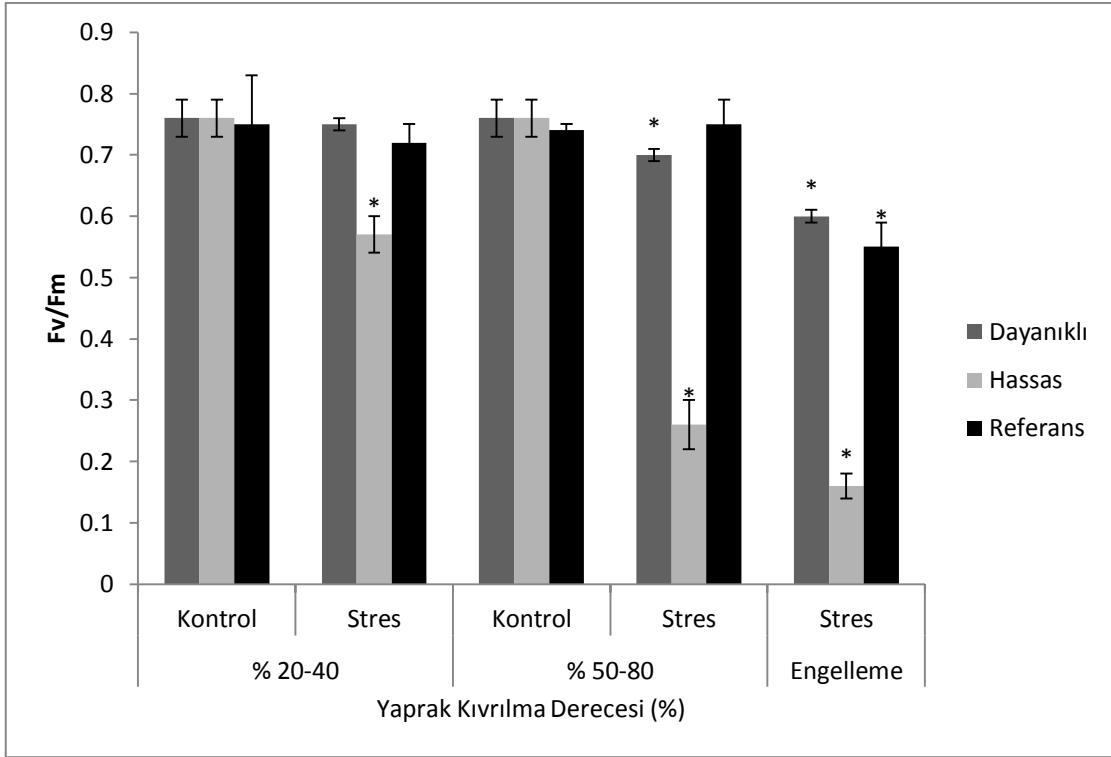
PS II maksimum kuantum verimi (F_v/F_m) yaprak kıvrılması boyunca çeşitlerin genelinde yaprak kıvrılmasının erken aşamasında (hassas çeşitler hariç) değişmezken, kuraklık stresinin şiddeti arttıkça çeşitlerin çoğunda F_v/F_m oranında önemli azalmalar ($P \leq 0,05$) kaydedildi (Tablo 11). % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde hassas çeşitler 51-52 ve Karaçay'da F_v/F_m oranında kontrole göre önemli azalışlar gözlemlendi. Kontrol grubuna göre 51-52 ve Karaçay çeşitlerinde kaydedilen azalışlar sırasıyla % 25 ve % 15 olarak hesaplandı. Dayanıklı çeşitlerde ise istatistik olarak fark bulunamadı. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da F_v/F_m oranında meydana gelen azalışlar kontrole göre sırası ile % 66, % 26 ve % 13 oranlarında bulundu. Dayanıklı çeşitler 56-55, Gözdem ve 72-55' de F_v/F_m oranında meydana gelen azalışlar % 8, % 18 ve % 8 olarak kaydedildi. Diğer taraftan dayanıklı çeşit olan Pegaso'da kontrol grubuna göre istatistik açıdan önemli bir fark bulunamadı. Bununla birlikte yaprak

kıvrılmasının engellenmesi ile tüm çeşitlerde F_v/F_m oranında kontrole göre önemli düşüşler kaydedildi (Tablo 11). Örneğin dayanıklı çeşitler 56-55, 72-55 ve Pegaso'da F_v/F_m oranında kontrol grubuna göre meydana gelen azalmalar sırasıyla % 14, % 31 ve % 27 oranlarında gerçekleşti. Hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da F_v/F_m oranında kontrol grubuna göre meydana gelen azalmalar ise sırasıyla % 39, % 55 ve % 65 oranlarında bulundu (Şekil 13).

Tablo 11. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde F_v/F_m oranında meydana gelen değişimler

F_v/F_m					
Yaprak Kıvrılma Derecesi					
Çeşit	% 20-40		% 50-80		Engelleme
	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	0,76±0,03ab	0,75±0,01a	0,76±0,03a	0,70±0,01ab*	0,60±0,01a*
51-52	0,76±0,03ab	0,57±0,03e*	0,76±0,03a	0,26±0,04e*	0,16±0,02f*
8119	0,71±0,01c	0,71±0,01b	0,71±0,01bc	0,63±0,02b*	0,43±0,002c*
56-54	0,78±0,01a	0,77±0,02a	0,72±0,01b	0,73±0,01a	0,53±0,02b*
54-55	0,77±0,01ab	0,75±0,02a	0,71±0,01bc	0,66±0,04ab	0,46±0,03cb*
Akpınar	0,74±0,02ab	0,75±0,02a	0,74±0,02a	0,55±0,01c*	0,25±0,01e*
Sm-24	0,75±0,02ab	0,74±0,01a	0,69±0,01c	0,66±0,01b*	0,36±0,03d*
K. yıldızı	0,75±0,02ab	0,72±0,01ab	0,73±0,02a	0,68±0,02b	0,38±0,02d*
Gözdem	0,78±0,01a	0,76±0,01a	0,78±0,04a	0,68±0,001b*	0,44±0,002bc*
72-55	0,71±0,01c	0,70±0,02bc	0,71±0,01bc	0,65±0,02b*	0,45±0,06bc*
72-52	0,74±0,02ab	0,75±0,03a	0,74±0,02ab	0,72±0,03a	0,52±0,01b*
Karaçay	0,73±0,01b	0,62±0,02de*	0,71±0,01bc	0,62±0,02b*	0,22±0,02e*
Pegaso	0,75±0,08ab	0,72±0,03ab	0,74±0,01a	0,75±0,04a	0,55±0,04ab*
Helen	0,74±0,04ab	0,74±0,02ab	0,74±0,03a	0,70±0,03a	0,50±0,03b*

± üç tekerrürlü ortalamanın standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 13. Yaprak kıvrılmasının maksimum kuantum verimi (F_v/F_m) üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit ise Pegaso'dur.)

3.2.4.2. Yaprak Kıvrılmasının Fotokimyasal Verim (Φ_{PS2}) Üzerine Etkisi

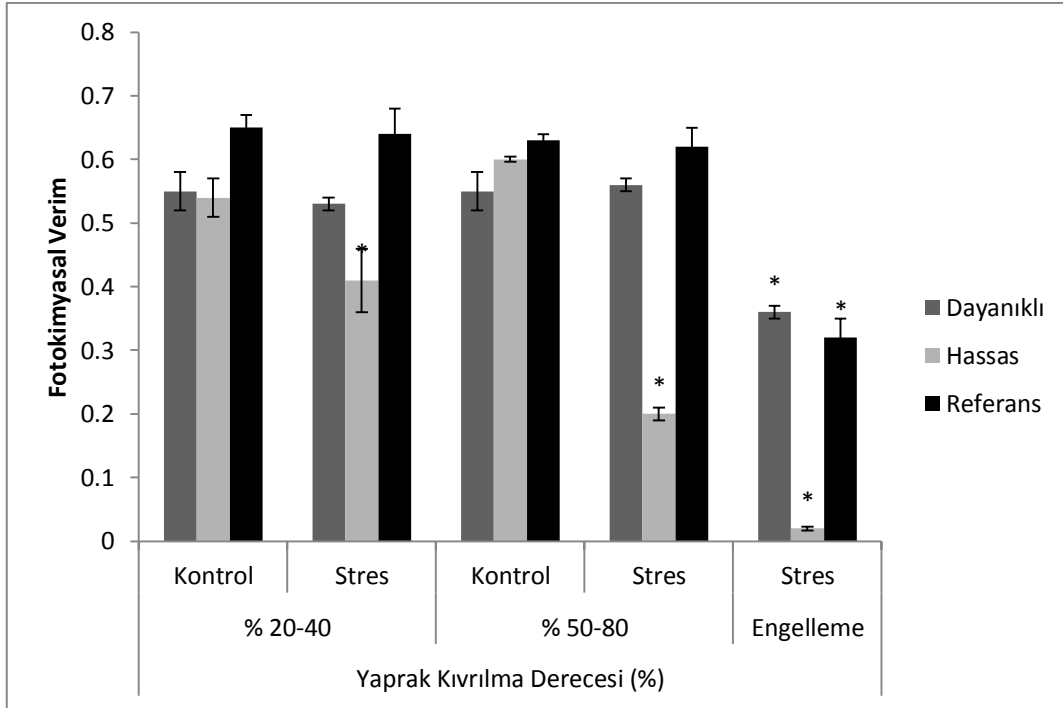
Fotokimyasal verim (Φ_{PS2})'in kıvrılma derecesiyle ve kuraklığın şiddeti ile paralel olarak azaldığı bulundu. % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde dayanıklı çeşitlerde istatistik olarak fark gözlenmezken, özellikle hassas çeşitlerde meydana gelen azalış kontrole göre önemli olarak ($P \leq 0,05$) kaydedildi (Tablo 12). % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da Φ_{PS2} 'nin kontrole göre azalış oranları sırasıyla % 24, % 27 ve % 27 olarak belirlendi. Dayanıklı çeşitler 56-55, 72-52, Pegaso ve 72-55'de ise Φ_{PS2} 'de kontrole göre fark belirlenmedi. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde ise hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da fotokimyasal verimde kontrole göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 67 % 74 ve % 65 olarak hesaplandı. Dayanıklı çeşitler Pegaso ve 56-55' de önemli bir fark gözlenmezken, 72-52 ve 72-55'de Φ_{PS2} 'nin kontrole göre azalış oranları % 10 ve % 27 olarak kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi durumunda Φ_{PS2} 'de kontrole göre önemli azalışlar ($P \leq 0,05$)

belirlendi. Örneğin, % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 56-55 dayanıklı çeşidinin kontrol grubunda 0,55 olan Φ_{PS2} değerinin kıvrılma durumunda değişmediği, kıvrılmanın engellenmesiyle 0,36'a düştüğü kaydedildi. Bu azalışın kontrol grubuna göre % 36 oranında olduğu belirlendi (Tablo 12). Benzer biçimde hassas çeşit olan 51-52'nin % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde kontrol grubunda 0,6 olan Φ_{PS2} değerinin kıvrılma durumunda 0,2'e kıvrılmanın engellenmesiyle 0,02'ye düştüğü belirlendi. Bu azalmanın kontrol grubuna göre % 90 oranında olduğu bulundu (Şekil 14).

Tablo 12. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde Φ_{PS2} oranında meydana gelen değişimler

Φ_{PS2}					
	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
Çeşit	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	0,55±0,03cd	0,53±0,01c	0,55±0,03e	0,56±0,01c	0,36±0,01a*
51-52	0,54±0,03cd	0,41±0,05cd*	0,6±0,004d	0,2±0,01g*	0,02±0,003e*
8119	0,65±0,04ab	0,44±0,01d*	0,61±0,03cd	0,33±0,02f*	0,13±0,02c*
56-54	0,64±0,03bc	0,59±0,03b	0,65±0,01b	0,63±0,01b	0,24±0,01b*
54-55	0,53±0,01d	0,50±0,01c	0,59±0,01cd	0,43±0,01e*	0,12±0,01c*
Akpınar	0,48±0,01e	0,35±0,02e*	0,72±0,01a	0,19±0,02g*	0,09±0,004d*
Sm-24	0,55±0,01cd	0,55±0,02bc	0,55 ±0,02e	0,45±0,01e*	0,25±0,07ab*
K.yıldızı	0,54±0,03cd	0,55±0,04bc	0,61±0,01cd	0,36±0,02f*	0,16±0,04c*
Gözdem	0,64±0,03bc	0,62±0,01b	0,67±0,01b	0,49±0,01d*	0,29±0,03a*
72-55	0,64±0,01b	0,62±0,01b	0,60±0,01d	0,44±0,03e*	0,24±0,02b*
72-52	0,57±0,02c	0,55±0,02c	0,60±0,02cd	0,54±0,01c*	0,34±0,01a*
Karaçay	0,60±0,02c	0,44±0,02d*	0,63±0,001c	0,22±0,02g*	0,09±0,002c*
Pegaso	0,65±0,02b	0,64±0,04ab	0,63±0,01c	0,62±0,03b	0,32±0,03a*
Helen	0,72±0,03a	0,70±0,04a	0,71±0,01a	0,71±0,01a	0,31±0,04a*

± üç tekerrürlü ortalamının standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 14. Yaprak kıvrılmasının fotokimyasal verim (Φ_{PS2}) üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit ise Pegaso'dur.)

3.2.4.3. Yaprak Kıvrılmasının Fotokimyasal Olmayan Floresans Sönmesi (NPQ) Üzerine Etkisi

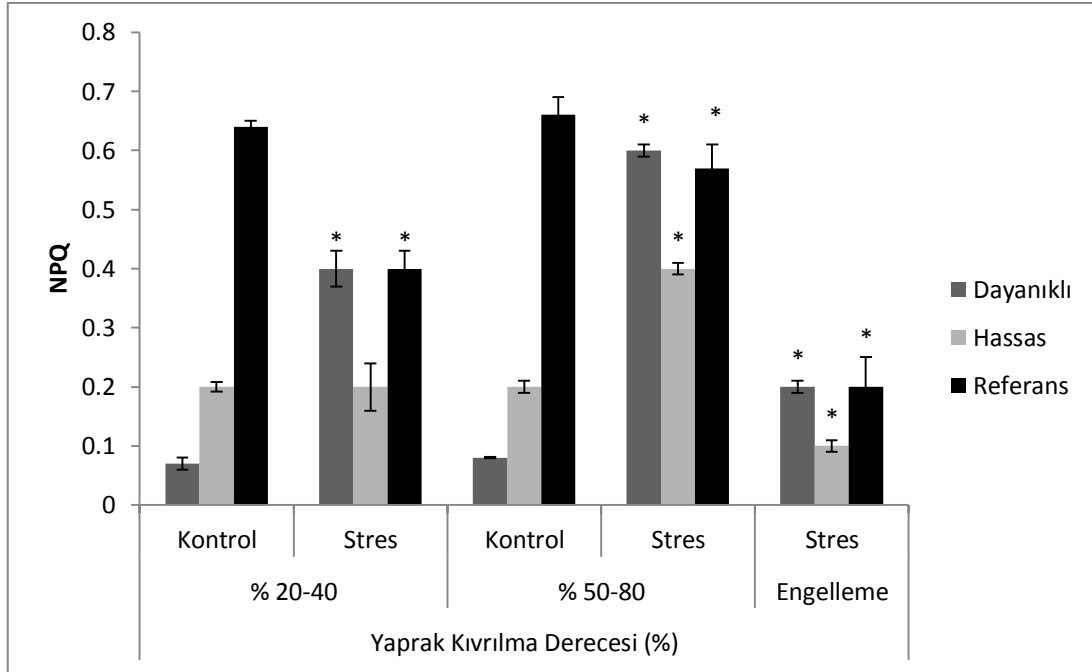
Kuraklık stresi boyunca fotokimyasal olmayan floresans sönmesinin (NPQ) yaprak kıvrılmasının artmasına paralel olarak arttığı ($P \leq 0,05$) kaydedildi (Tablo 13). % 20-40 yaprak kıvrılma dereesinde hassas çeşit 51-52' de kontrole göre istatistik açıdan önemli bir fark belirlenemezken, Akpınar ve Karaçay çeşitlerinde kontrole göre sırasıyla % 50 ve % 450 oranında artışlar kaydedildi. Dayanıklı çeşitler, 56-55 ve 72-55'de kontrole göre önemli bir fark gözlenmezken, Gözdem, Helen ve 72-52'de kontrole göre sırasıyla % 471, % 20 ve % 33 oranlarında artışlar belirlendi. % 50-80 yaprak kıvrılma dereesinde, hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da kontrole göre % 100, % 700 ve % 200 oranlarında artışlar meydana gelirken, dayanıklı çeşit 56-55 de % 25 oranında artış bulundu. Öte yandan, 72-52, Gözdem ve 72-55 çeşitlerinde kontrole göre sırasıyla % 25, % 650 ve % 700'lik artışlar gözlemlendi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi durumu ile % 50-80 kıvrılma derecesine sahip bitkilerin NPQ değerleri ile kıyaslandığında dikkate değer azalışlar kaydedildi. Örneğin, hassas çeşit 51-52'de % 50-80 kıvrılma dereesinde 0,4 olan NPQ

değerinin, engelleme sonucu 0,1'e düştüğü bulundu. Benzer biçimde dayanıklı çeşit 56-55'de stresin 30. gününde 0,5 olan NPQ değerinin, engelleme sonucu 0,2'e düştüğü kaydedildi. Akpınar çeşidinde % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 0,8 olan NPQ değerinin yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle 0,5 e düştüğü belirlenmiştir. Pegaso çeşidinde de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 0,5 olan NPQ değerinin, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle 0,2'ye indiği belirlenmiştir (Şekil 15).

Tablo 13. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde NPQ'da meydana gelen değişimler

NPQ					
Çeşit	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	0,5±0,01b	0,5±0,03e	0,4±0,03c	0,5±0,001*e	0,2±0,01d*
51-52	0,2±0,01e	0,2±0,05g	0,2±0,01e	0,4±0,04c*	0,1±0,04e*
8119	0,3±0,02d	0,5±0,01e*	0,3±0,01d	0,6±0,04d*	0,2±0,01d*
56-54	0,07±0,001g	0,1±0,02h*	0,06±0,005h	0,1±0,02f*	0,1±0,02e*
54-55	0,4±0,02c	0,7±0,004c	0,4±0,01c	1,1±0,07a*	0,2±0,04d*
Akpınar	0,2±0,008e	0,3±0,04g*	0,1±0,01f	0,8±0,01c*	0,5±0,01a*
Sm-24	0,1±0,01f	0,9±0,05b	0,1±0,02f	1,3±0,09a*	0,3±0,08b*
K.yıldızlı	0,05±0,004h	0,3±0,04g*	0,05±0,004h	0,74±0,03c*	0,3±0,05bc*
Gözdem	0,07±0,004g	0,4±0,01f*	0,08±0,003g	0,6±0,001d*	0,2±0,01d*
72-55	0,2±0,03e	0,2±0,03g	0,1±0,01f	0,8±0,06c*	0,5±0,06a*
72-52	0,3±0,001d	0,4±0,001f *	0,4±0,01c	0,5±0,04e*	0,3±0,01fg*
Karaçay	0,2±0,03e	1,1±0,08a*	0,1±0,03f	0,3±0,01a*	0,4±0,01b*
Pegaso	0,64±0,01a	0,4±0,03f*	0,66±0,03a	0,5±0,07de*	0,2±0,07ef*
Helen	0,5±0,02b	0,6±0,01d*	0,5±0,03b	0,5±0,01e	0,3±0,04c*

± üç tekerrürlü ortalamanın standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 15. Yaprak kıvrılmasının fotokimyasal olmayan floresans sönmesi (NPQ) üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit ise Pegaso'dur.)

3.2.4.4. Yaprak Kıvrılmasının Elektron Taşınım Oranı (ETO) Üzerine Etkisi

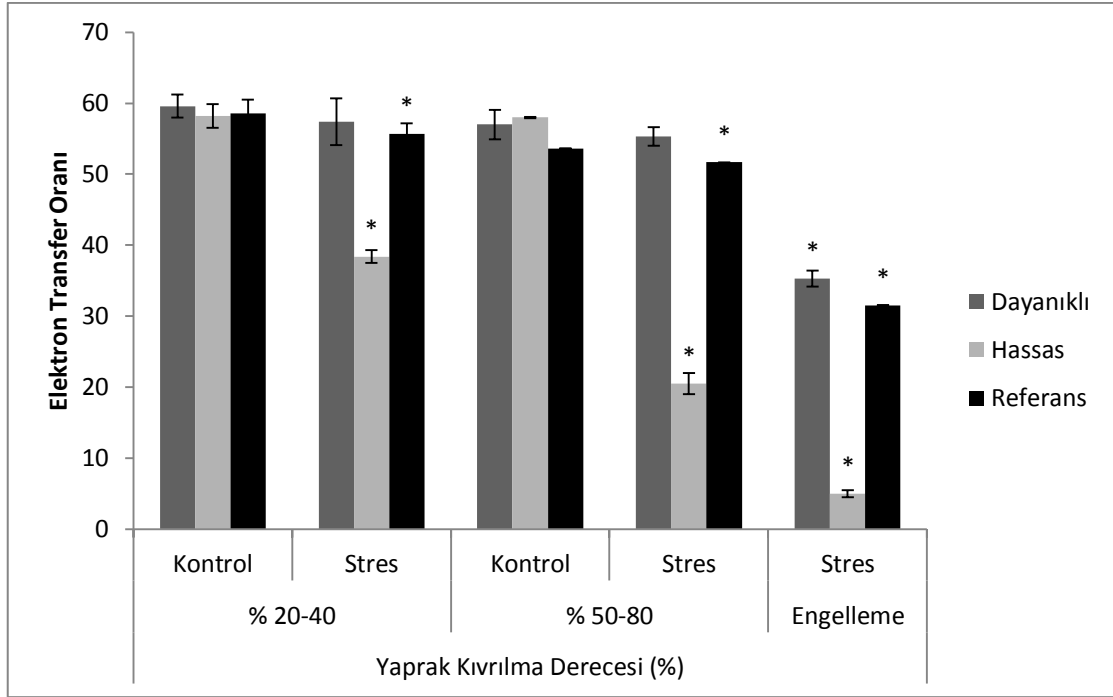
Elektron taşınım oranı (ETO)'nın kuraklık stresinin şiddeti ve yaprak kıvrılmasına paralel olarak azaldığı saptandı (Tablo 14). % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde 51-52, Akpınar ve Karaçay'da ETO'da kontrole göre istatistik olarak önemli azalmalar kaydedildi. 51-52, Akpınar ve Karaçay çeşitlerinde kontrole göre meydana gelen azalışlar, % 34, % 40 ve % 28 oranlarında bulundu. Dayanıklı çeşitler 72-52 ve 56-55'de istatistik olarak bir fark gözlenemezken, Gözdem, Pegaso ve 72-55' de kontrole göre % 25, % 5 ve % 18 oranında azalışlar belirlendi. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da kontrole göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 65, % 68 ve % 62 olarak hesaplandı. Dayanıklı çeşitler, 72-55, Pegaso ve Gözdem'de ise ETO'deki azalışlar kontrole göre sırasıyla % 37, % 4 ve % 21 olarak kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle ETO'da kontrole göre dikkate değer azalmalar meydana geldi. Örneğin, 51-52 çeşidinde % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde yapraklarını kıvrırmış bitkilerde 20,5 olan ETO değerinin, kıvrılmanın engellenmesiyle 5'e indiği belirlendi. Bu azalış kontrol grubuna göre % 76 oranında gerçekleşti (Tablo 14). Diğer taraftan dayanıklı

çeşit, Gözdem de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 49 olan ETO'nun yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle 21' e düştüğü belirlendi. Meydana gelen bu azalmanın kontrol grubuna göre % 57 olduğu belirlendi. Dayanıklı çeşitlerden Pegaso'da ETO'nun % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 51,7 iken yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle 31,5'e indiği belirlendi. Bu azalmanın kontrol grubuna göre % 39 oranında olduğu hesaplandı (Şekil 16).

Tablo 14. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde ETO'da meydana gelen değişimler

ETO					
Çeşit	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	59,6±1,6b	57,4±3,3a	57±2,1de	55,3±1,3ab	35,3±1,1b*
51-52	58,2±3,3b	38,4±4,4cd*	58±0,8e	20,5±1,2h*	5±0,6j*
8119	65±3a	41±2,7cd*	59±0,2d	32,8±2,7f*	22,8±2,7ef*
56-54	66,4±2,9a	50,7±2,4b*	64±0,9b	53,6±2,0a*	23,4±1,6e*
54-55	58,7±1,5b	52,5±0,3ab*	58±0,1e	42,7±1,2e*	17±1,4g*
Akpınar	46,5±1,7d	28±0,9e*	59,4±0,1d	19±1,5h*	9±0,5i*
Sm-24	54±1,2c	44,4±1,5c*	55±1,5def	45±1,2d*	15±0,2h*
K.yıldızı	57,2±1,8b	53,1±2,7a*	57,8±2,4def	35±2,0f*	15±1,4h*
Gözdem	66,7±2,0a	49,7±1b*	61,7±0,6c	49±0,1c*	21±0,8f*
72-55	67±2,5a	55,2±2,6a*	69±0,01a	43,1±1,7de*	23,1±1,4e*
72-52	53,2±2,6bc	49,3±1,5b	57,4±0,9e	49,8±0,6c*	39,5±0,4a*
Karaçay	56±2,2bc	40,1±0,3d*	61 ±0,7c	23,5±1,2g*	4,5±0,8j*
Pegaso	58,6±1,9b	55,7±1,5a*	53,6±0,02g	51,7±0,01b*	31,5±0,02d*
Helen	57,1±0,8b	53,3±1,8a*	57,7±1,3de	52±0,03b*	32±0,04c*

± üç tekerrürlü ortalamasının standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 16. Yaprak kıvrılmasının elektron transfer oranı (ETO) üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit ise Pegaso'dur.)

3.2.5. Yaprak Kıvrılmasının Fotosentetik Gaz Değişim Parametreleri Üzerine Etkisi

3.2.5.1. Yaprak Kıvrılmasının Stoma İletkenliği ve Yaprak Sıcaklığı Üzerine Etkisi

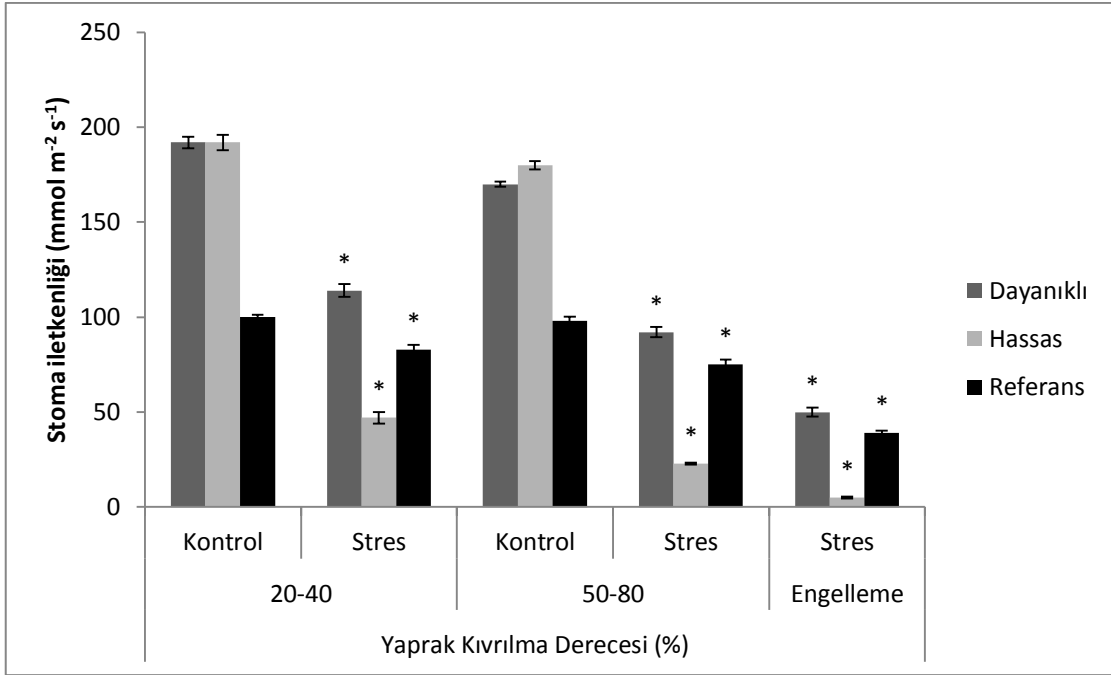
Stoma iletkenliğinin yaprak kıvrılmasındaki artışa paralel olarak istatistik açıdan önemli ölçüde ($P \leq 0,05$) azaldığı belirlendi (Tablo 15). Dayanıklı çeşitlerdeki azalış, hassas çeşitlere kıyasla daha az bulundu. Örneğin, % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde kuraklığa dayanıklı çeşitler olan 55-56, Gözdem, 72-55 ve Pegaso'da kontrole göre gözlenen azalış sırasıyla % 41, %31, % 7 ve % 17 olarak belirlendi. Bu azalış hassas çeşitler olan 51-52 ve Akpınar'da sırasıyla % 76 ve % 65 olarak belirlendi. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde de, % 20-40 yaprak kıvrılma derecesine benzer olarak hassas çeşitlerde stoma iletkenliğinin dayanıklı çeşitlerle kıyaslandığında önemli ölçüde ($P \leq 0,05$) azaldığı belirlendi. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde stoma iletkenliğindeki azalış, 56-55, Gözdem, 72-55 ve Pegaso'da kontrole göre % 46, % 40, % 45 ve % 24 oranlarında gerçekleşirken, 51-52 ve Akpınar'da % 87 ve % 69 olarak hesaplandı. Kıvrılmanın

engellenmesi durumunda stoma iletkenliği, % 50-80 yaprak kıvrılma derecesindeki yapraklara göre istatistik açıdan önemli ölçüde ($P \leq 0,05$) azaldı. Örneğin, 56-55 çeşidinde % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde $92 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ olan stoma iletkenliğinin kıvrılmanın engellenmesi ile $50 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 'e, Akpınar çeşidinde ise $40 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 'dan, $19 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 'a indiği belirlendi. Pegaso çeşidinde % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde $75 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ olan stoma iletkenliğinin yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle $39 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 'a indiği belirlendi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle stoma iletkenliğinde meydana gelen bu azalışlar 56-55, Akpınar ve Pegaso çeşitlerinde kontrol grubuna göre sırasıyla % 71, % 85 ve % 60 olarak belirlendi (Şekil 17).

Tablo 15. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde stoma iletkenliği değişimleri

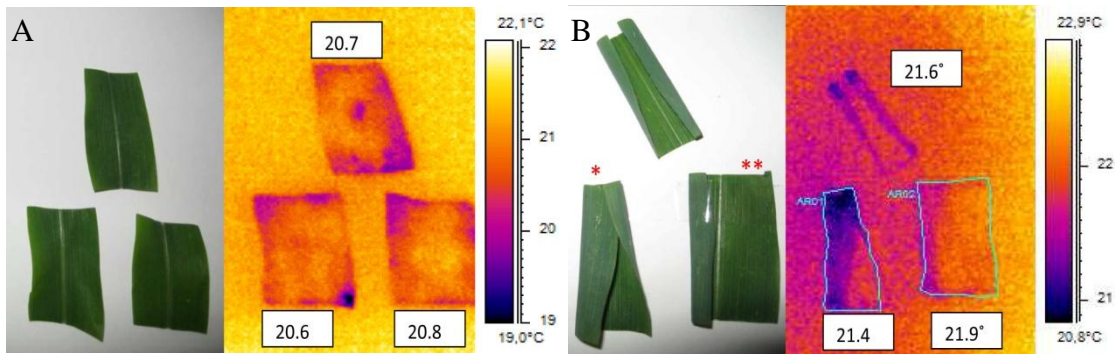
Stoma İletkenliği ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)					
	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
Çeşit	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	192±3,1c	114±3,3b*	170±1,3c	92±2,7a*	50±2,5a*
51-52	192±4,0c	47±3,1g*	180±2,2b	23±0,5f*	5±0,4i*
8119	200±3,3b	52±2,5f*	188±5,3b	45±3,4e*	20±3,1e*
56-54	118±5,1g	55±3,4e*	121±4,8f	54±2,1d*	23±1,4e*
54-55	184±3,4cd	96±2,2c*	170±3,4c	88±4,4a*	30±0,8cd*
Akpınar	157±3,5e	55±0,8ef*	130±2,0e	40±3,0e*	19±1,1ef*
Sm-24	136±5,5f	62±4,1e*	121±5,0f	40±1,3e*	17±2,7efg*
K. yıldızı	185±6,2c	41±3,5g*	146±1,2d	21±2,0f*	12±2,3h*
Gözdem	113±4,1g	78±3,2d*	100±5,1g	60±2,4c*	34±3,4c*
72-55	232±4,3a	215±3,6a*	223±4,7a	90±3,5a*	41±4,0b*
72-52	107±1,6h	93±1,4c*	101±4,2g	56±2,6d*	32±0,7c*
Karaçay	87,5±3,0j	61±2,7e*	88±4,1i	43±3,1e*	16±0,5g*
Pegaso	100±1,2i	83±2,5d*	98±2,3h	75±2,5b*	39±1,2b*
Helen	74±2,2k	50±1,5fg*	67±2,3j	45±3,2e*	21±1,4ef*

± üç tekerrürlü ortalamının standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 17. Yaprak kıvrılmasının elektron transfer oranı (ETO) üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit ise Pegaso'dur.)

Yaprak sıcaklığının kıvrılma boyunca arttığı, kıvrılmanın engellenmesiyle yaprak sıcaklığının daha fazla olduğu belirlendi. Örneğin kontrol grubunda 20,7 ° C olan yaprak sıcaklığının, kıvrılma ile beraber 21,5 ° C'e yükselen sıcaklığın, kıvrılmanın engellenmesiyle 22 ° C'e yükseldiği bulundu (Şekil 18).



Şekil 18. Yaprak kıvrılmasının yaprak sıcaklığı üzerine etkisi (A kontrol: iyi sulanmış, B kuraklık: su verilmemiş grup, * yaprak kıvrılması, ** yaprak kıvrılmasının engellenmesidir)

3.2.5.2. Yaprak Kıvrılmasının Transpirasyon Oranı (E) Üzerine Etkisi

Kuraklık periyodu boyunca yapılan analizler sonucu, kuraklığın şiddeti ve yaprak kıvrılmasına paralel olarak transpirasyon oranında istatistik olarak önemli ölçüde ($P \leq 0,05$) azalmalar kaydedildi (Tablo 16). Örneğin % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da kontrole göre E'de meydana gelen azalışlar sırasıyla % 69, % 83 ve % 64 olarak hesaplandı. Dayanıklı çeşitler 56-55, 72-52, Pegaso ve Gözdem'de kontrole göre E'de meydana gelen azalışlar sırasıyla % 33, % 71, % 64 ve % 46 olarak belirlendi.

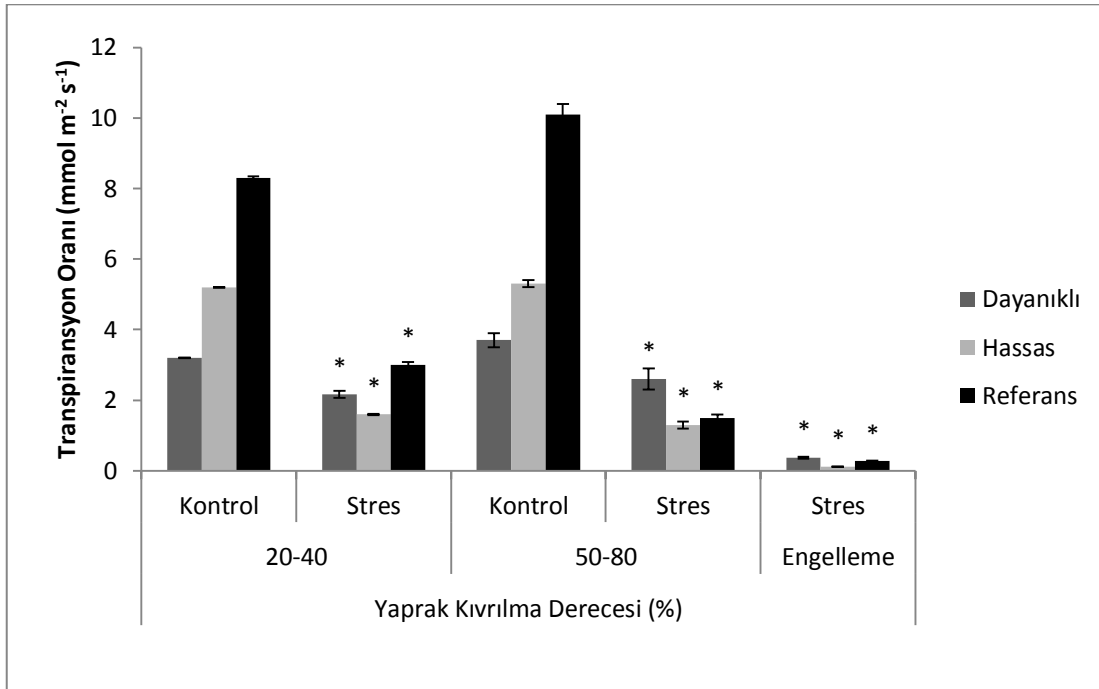
Tablo 16. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde transpirasyon oranında meydana gelen değişimler

Transpirasyon Oranı ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)					
	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
Çeşit	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	3,2±0,01e	2,16±0,1c*	3,7±0,2g	2,6±0,3 c	0,37±0,02d*
51-52	5,2±0,01d	1,6±0,02e*	5,3±0,1f	1,3±0,1f*	0,11±0,007g*
8119	4,9±0,2d	2,3±0,01c*	5,6±0,2f	1,3±0,2f*	0,13±0,03f*
56-54	2,9±0,14f	2,4±0,01c*	3,2±0,3g	0,23±0,1i*	0,12±0,008g*
54-55	6,8±0,3c	1,3±0,05f*	6,2±0,1e	0,9±0,01g*	0,14±0,02f*
Akpınar	9,5±0,3a	1,6±0,01e*	9,1±0,1b	1,5±0,01e*	0,12±0,01fg*
Sm-24	5,1±0,05d	2,39±0,2cd*	5,8±0,4e	3,5±0,4ab*	0,11±0,01g*
K yıldızı	6,3±0,6c	2,14±0,25c*	6,1±0,01e	1,7±0,17e*	0,13±0,03fg*
Gözdem	2,8±0,15f	1,5±0,08e*	2,5±0,04h	1,1±0,1f*	0,68±0,04c*
72-55	7,2±0,7c	2,1±0,04d*	7,90±0,22d	1,6±0,17e*	0,79±0,001b*
72-52	8,1±0,1b	2,3±0,06d*	8,28±0,02c	3,8±0,07a*	0,79±0,03b*
Karaçay	8,1±0,9ab	3,8±0,27a*	7,6±0,09d	0,7±0,04h*	0,16±0,03f*
Pegaso	8,3±0,4b	3,0±0,8ab*	10,1±0,3a	1,5±0,1e*	0,27±0,01e*
Helen	6,9±0,6c	2,89±0,37b*	7,78±0,3d	3,1±0,09b*	1,15±0,07a*

± üç tekerrürlü ortalamanın standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).

% 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde, hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da kontrole göre E'de meydana gelen azalış sırasıyla % 75, % 84 ve % 91 oranlarında

gerçekleşti. Dayanıklı çeşitler, 56-55, 72-52, Pegaso ve Gözdem kontrol grubuna göre E'de meydana gelen azalışlar % 30, % 54, % 85 ve % 56 olarak hesaplandı. Yaprak kıvrılmasının azalmasıyla kontrole göre önemli azalışlar kaydedildi. Örneğin, hassas çeşitlerden 51-52' de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde $1,3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ olan transpirasyon oranının yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle $0,11 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 'e düştüğü belirlendi. Benzer biçimde dayanıklı çeşitlerden 56-55'de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde $2,6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ olan transpirasyon oranının, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle $0,37 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 'e düştüğü belirlendi. Dayanıklı çeşit Pegaso'da % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde $1,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ olarak bulunan transpirasyon oranının yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle $0,27 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 'e indiği belirlendi. Transpirasyon oranında meydana gelen bu azalışlar 51-52, 56-55 ve Pegaso çeşitlerinde kontrol grubuna göre sırasıyla % 98, % 90 ve % 97 olarak hesaplandı (Şekil 19).



Şekil 19. Yaprak kıvrılmasının transpirasyon oranı (E) üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit ise Pegaso'dur.)

3.2.5.3. Yaprak Kıvrılmasının Fotosentez Hızı (Pn) Üzerine Etkisi

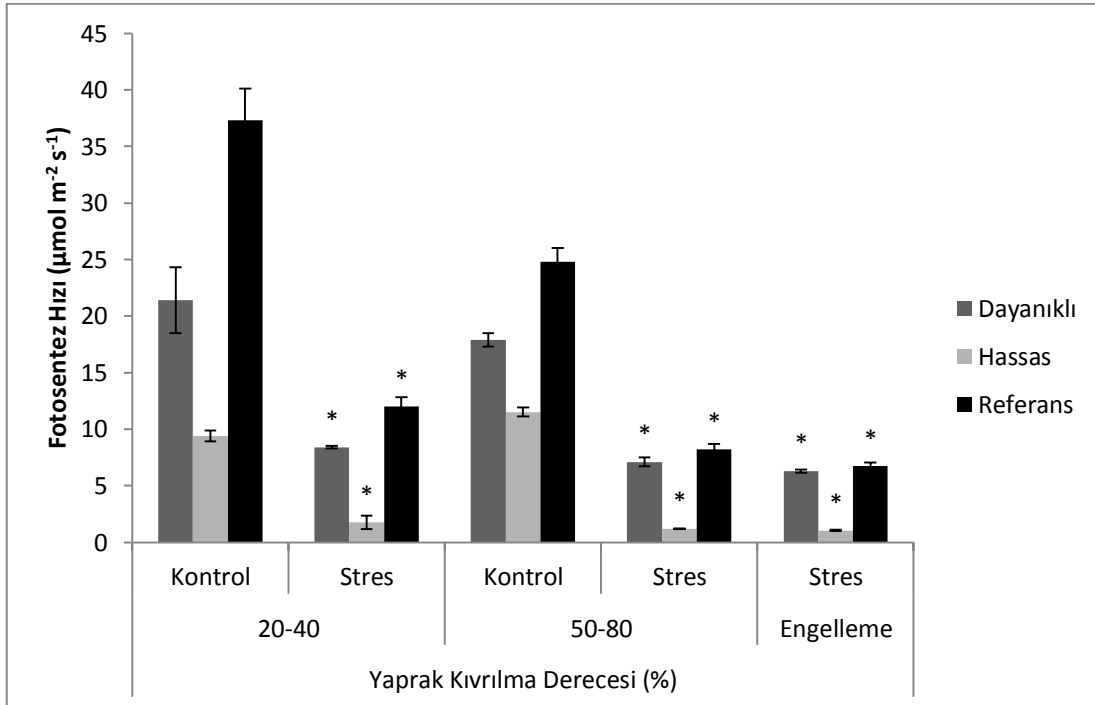
Fotosentez hızının yaprak kıvrılma derecesi ve kuraklık stresinin şiddeti arttıkça önemli ölçüde ($P \leq 0,05$) azaldığı gözlemlendi. % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da fotosentez hızının kontrole göre azalışı sırasıyla % 81, % 98 ve % 59 iken, dayanıklı çeşitler, 56-55, 72-55, Pegaso ve 72-52'de fotosentez hızının kontrole göre azalış oranları sırasıyla % 61, % 72, % 68 ve % 84 olarak hesaplandı.

Tablo 17. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde fotosentez hızında meydana gelen değişimler

Fotosentez Hızı ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)					
	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
Çeşit	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	21,4±2,9e	8,4±0,1c*	15,9±0,6d	7,1±0,4c*	6,3±0,14b*
51-52	9,4±0,5g	1,75±0,1h*	11,5±0,4f	1,2±0,04f*	1,03±0,06f*
8119	28,8±1,2d	16,3±1,1a*	48,7±1,3a	11,8±0,1a*	8,2±0,9a*
56-54	5,7±0,3h	0,77±0,2i*	7,8±0,1g	0,8±0,01h*	0,53±0,04h*
54-55	31,9±1,5c	1,9±0,3g*	5,9±0,4h	0,4±0,01i*	0,35±0,07i*
Akpınar	74,4±2,6a	1,7±0,2h*	50,5±7,9a	0,9±0,28g*	1,05±0,07f*
Sm-24	15,6±1,5f	5,9±0,1e*	14,0±0,1e	5,2±0,20d*	4,1±0,14d*
K. yıldızı	14,1±0,7f	6,7±0,2e*	12,4±0,9f	5,4±0,8cd*	3,0±0,2e*
Gözdem	9,5±1,4g	1,9±0,6gh*	34,7±0,2b	5,5±0,3cd*	4,1±0,07d*
72-55	26,3±0,7d	7,4±0,2d*	14,2±0,7e	1,4±0,21f*	0,95±0,07f*
72-52	18±2,1f	2,9±0,2f*	18±0,21c	3,6±0,06e*	2,5±0,7e*
Karaçay	5,3±0,4h	2,2±0,1g*	5,5±0,35h	1,4±0,1f*	0,68±0,03g*
Pegaso	37,3±2,8b	12±0,8b*	24,8±1,2c	8,2±0,49b*	6,73±0,3b*
Helen	28,7±1,4d	6,6±0,5de*	35,5±1,3b	6,2±0,42c*	5,36±0,4c*

± üç tekerrürlü ortalamının standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi). KE yaprak kıvrılmasının engellenmesidir.

Diğer taraftan % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da kontrol grubuna göre Pn'da meydana gelen azalışlar % 90, % 98 ve % 75 olarak hesaplandı. Dayanıklı çeşitler, 56-55, 72-55, Pegaso ve 72-52'de kontrole göre Pn'da meydana gelen azalışlar % 55, % 90, % 67 ve % 79 olarak kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi durumunda ise % 50-80 yaprak kıvrılma derecesine sahip bitkilerin değerleriyle kıyaslandığında tüm çeşitlerde dikkate değer düşüşler belirlendi. (Tablo 17). Örneğin 56-55 çeşidinde % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde $7,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ olan fotosentez hızının, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle $6,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ düştüğü belirlendi. Hassas çeşit olan 51-52'de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde $1,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ olan fotosentez hızının, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle $1,06 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 'a indiği kaydedildi. Benzer biçimde dayanıklı çeşit Pegaso'da % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde $8,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ olan fotosentez hızının yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle $6,73 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e azaldığı belirlendi. Fotosentez hızında yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle meydana gelen azalışlar 51-52, 56-55 ve Pegaso çeşitlerinde kontrol grubuna göre sırasıyla % 91, % 60 ve % 73 olarak belirlendi (Şekil 20).



Şekil 20. Yaprak kıvrılmasının fotosentez hızı (Pn) üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit ise Pegaso'dur.)

3.2.5.4. Yaprak Kıvrılmasının İçsel CO₂ (C_i) Miktarı Üzerine Etkisi

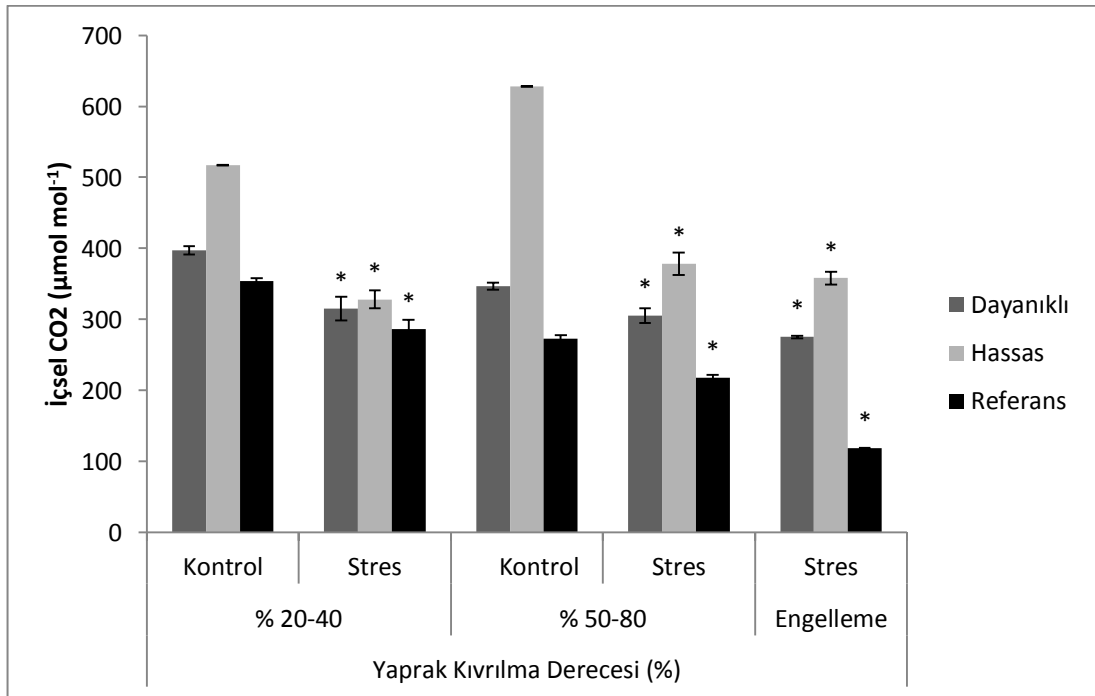
İçsel CO₂ miktarı yaprak kıvrılmasının ve kuraklık stresinin şiddetinin artmasıyla azalma göstermiştir (Tablo 18). Azalmaların istatistik açıdan önemli olmadığı belirlendi (P≤0,05). % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da C_i konsantrasyonunda kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar sırasıyla %37, %24 ve %37 olarak belirlendi. Dayanıklı çeşitler, 56-55, Pegaso ve 72-55'de kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 21, % 19 ve % 15 oranlarında bulundu.

Tablo 18. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde içsel CO₂ konsantrasyonunda meydana gelen değişimler

İçsel CO ₂ (μmol mol ⁻¹)					
	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	397±6,1c	315±16,8bc*	347±4,9h	305±16,3fg*	275±2,1e*
51-52	517±0,6a	328±12,6b*	628±0,7a	378±15,6b*	358±9,0a*
8119	506±0,7b	443±15,4a*	515±18,4bc	340±0,6c*	284±18cde*
56-54	349±5,7d	290±12,9c*	333±17hi	295±3,0g*	280±4,5e*
54-55	344±5,0d	243±4,9e*	330±8,5i	277±0,8h*	168±6,1h*
Akpınar	327±25,1de	249±21,3de*	444±9,2c	381±11,0b*	233±0,7g*
Sm-24	321±0,7e	248±4,9e*	501±7,8c	446±2,1a*	304±1,4c*
K.yıldızı	347±10,7d	277±18,7cd*	327±0,7i	311±0,7e*	300±5,6cd*
Gözdem	377±11,2cd	268±7,8d*	389±0,7d	326±0,8d*	247±6,7f*
72-55	304±6,4f	260±5,0d*	375±0,2f	254±8,1c*	243±3,5f*
72-52	289±27,6g	297±13,8bc	379±1,4e	278±16,1b*	199±12,0h*
Karaçay	515±2,83a	325± 0,7b*	529±3,5b	365±15,5b*	335±10b*
Pegaso	354±3,5d	286±13,2c*	273±4,2j	218±3,5i*	118±1,0i*
Helen	349±26,87de	252±23,3cd*	363±2,1g	305±0,5f*	296±2,8d*

± üç tekerrürlü ortalamanın standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir (P ≤ 0,05), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).

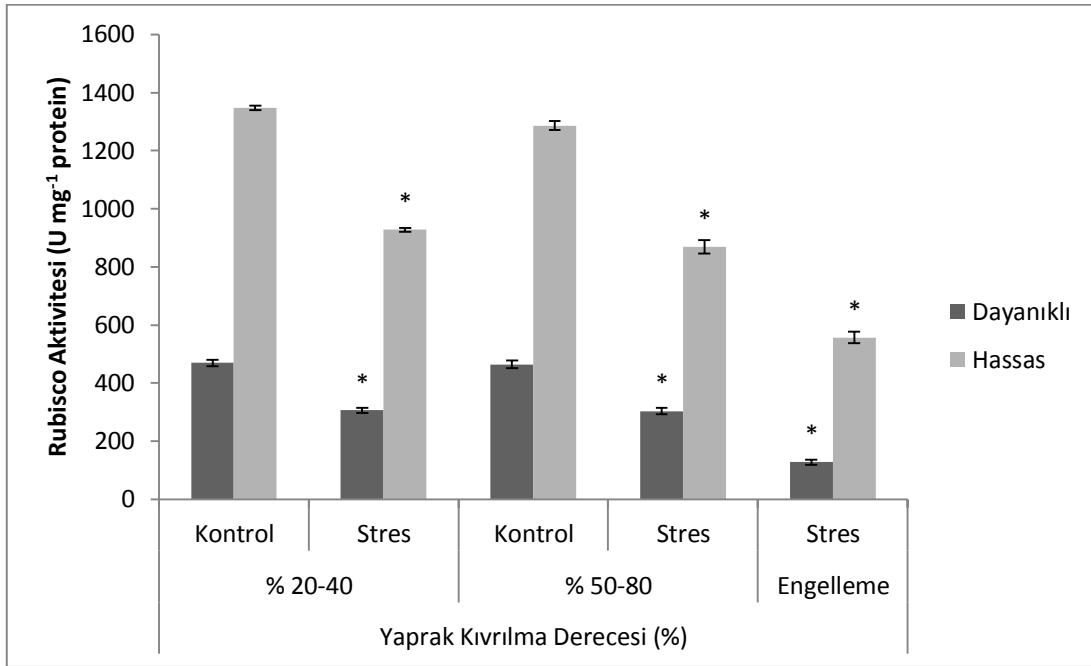
% 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde ise hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 40, % 14 ve % 31 olarak belirlendi. Dayanıklı çeşitler olan 56-55, Pegaso ve 72-55'de C_i 'de kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar sırasıyla %12, % 20 ve % 32 olarak hesaplandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle C_i konsantrasyonu, % 50-80 yaprak kıvrılma derecesine kıyasla önemli düşüşler gösterdi. Örneğin 56-55 çeşidinde % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde kontrol grubunda $347 \mu\text{mol mol}^{-1}$ olan C_i konsantrasyonunun, $275 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 'e düştüğü belirlenmiştir. Benzer biçimde dayanıklı çeşit 56-55'de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde $305 \mu\text{mol mol}^{-1}$ olan içsel CO_2 konsantrasyonunun, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle $275 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 'e düştüğü belirlendi. Diğer taraftan dayanıklı çeşit Pegaso'da % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde $218 \mu\text{mol mol}^{-1}$ olan içsel CO_2 konsantrasyonunun kıvrılmanın engellenmesiyle 118 'e düştüğü belirlendi. İçsel CO_2 oranında yaprak kıvrılmasının azalmasıyla meydana gelen azalışlar 51-52, 56-55 ve Pegaso çeşitlerinde kontrol grubuna göre sırasıyla % 43, % 21 ve % 57 olarak hesaplandı (Şekil 21).



Şekil 21. Yaprak kıvrılmasının içsel CO_2 konsantrasyonu üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit ise Pegaso'dur.)

3.2.6. Yaprak Kıvrılmasının Rubisco Aktivitesi Üzerine Etkisi

Yapılan analizlerde, rubisco aktivitesinin artan kuraklık stresi ve kıvrılmasına ters orantılı olarak önemli ölçüde azaldığı ($P \leq 0,05$) kaydedildi (Şekil 22). Örneğin, % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde dayanıklı çeşitler 56-55 ve Gözdem’de kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 35 ve % 32 olarak belirlendi. Diğer taraftan hassas çeşitler 51-52 ve Akpınar’da kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar ise % 31 ve % 78 olarak kaydedildi. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde ise dayanıklı çeşitler 56-55 ve Gözdem’de rubisco aktivitesinde kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 35 ve % 28 olarak hesaplandı.



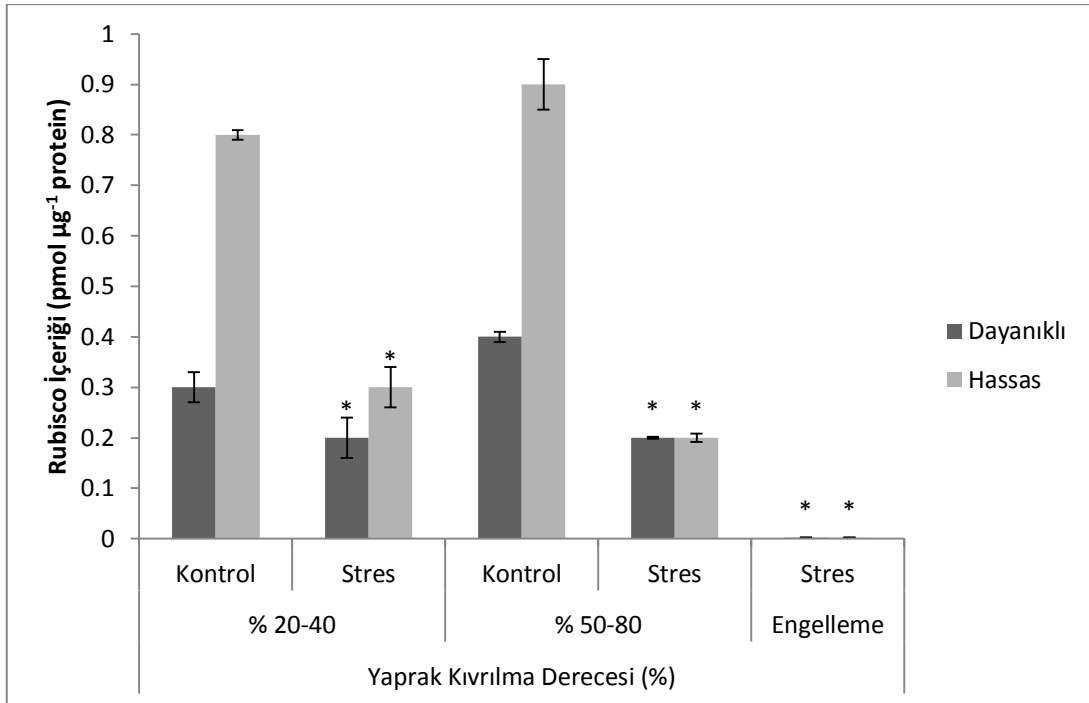
Şekil 22. Yaprak kıvrılmasının rubisco aktivitesi üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55 ve hassas çeşit 51-52’dir.)

Hassas çeşitler 51-52 ve Akpınar’da ise rubisco aktivitesinde meydana gelen düşüşler kontrole göre sırasıyla % 32 ve % 81 oranlarında kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle rubisco aktivitesinde dikkate değer azalışlar gözlemlendi. Örneğin 56-55’de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde kontrol grubunda 464 U mg⁻¹ protein olan rubisco aktivitesinin, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle kontrol grubuna

göre % 72'lik bir azalışla 128 U mg^{-1} protein'e düştüğü belirlendi. Benzer şekilde, hassas çeşit Akpınar'da % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 1819 U mg^{-1} protein olan aktivitenin, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle kontrol grubuna göre % 90 oranında bir azalışla 171 U mg^{-1} protein'e düştüğü belirlendi (Şekil 22). Dayanıklı çeşit Gözdem ve hassas çeşit 51-52'de rubisco aktivitesinde kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 49 ve % 57 olarak hesaplandı.

3.2.7. Yaprak Kıvrılmasının Rubisco Konsantrasyonu Üzerine Etkisi

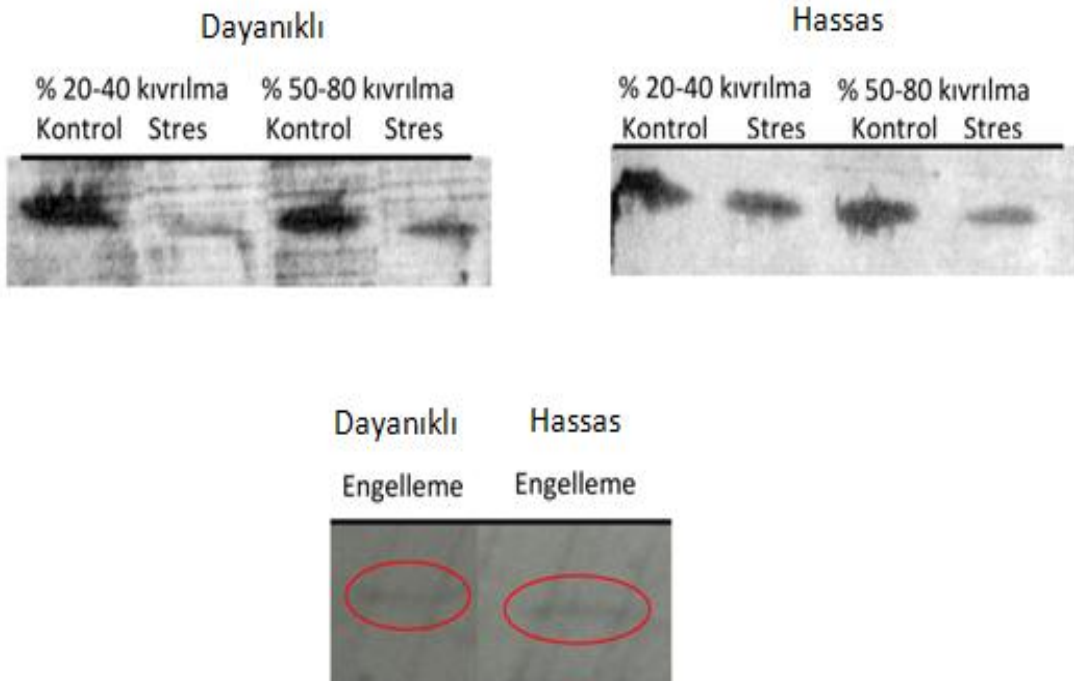
Rubisco içeriğinin artan kuraklık stresi ve yaprak kıvrılmasına ters olarak önemli ölçüde ($P \leq 0,05$) azaldığı belirlendi (Şekil 23). % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde dayanıklı çeşitler 56-55 ve Gözdem'de rubisco içeriğinde kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 33 ve % 11 olarak kaydedildi. Diğer taraftan hassas çeşitler 51-52 ve Akpınar'da rubisco içeriğinde meydana gelen azalışların kontrol grubuna göre % 63 ve % 33 oranlarında olduğu belirlendi.



Şekil 23. Yaprak kıvrılmasının rubisco içeriği üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55 ve hassas çeşit 51-52'dir.)

% 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde ise rubisco içeriğinde meydana gelen azalışların % 20-40 yaprak kıvrılma derecesine göre daha yüksek oranda olduğu tespit edildi. % 50-80 yaprak kıvrılma dereesinde dayanıklı çeşitlerden 56-55 ve Gözdem'de rubisco konsantrasyonunda kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 50 ve % 20 olarak hesaplandı. Hassas çeşitler 51-52 ve Akpınar'da ise rubisco içeriğinde meydana gelen azalmaların kontrol grubuna göre % 78 ve % 67 oranlarında olduğu hesaplandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle rubisco içeriğinde, gerek kontrol ve gerekse yaprak kıvrılması durumuna kıyasla dikkate değer azalmalar belirlendi. Dayanıklı çeşitler 56-55 ve Gözdem'de kontrol grubuna göre % 99 ve % 70 oranlarında azalışlar belirlenirken, hassas çeşitler 51-52 ve Akpınarda rubisco içeriğinde kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 100 ve % 90 oranlarında gerçekleşti (Şekil 23).

Rubisco'nun yaprak kıvrılması boyunca ve yaprak kıvrılmasının engellenmesi durumlarında değişimini gösteren western blot analizleri de Şekil 24'de görülmektedir. Western blot analiz sonuçlarının da rubisco aktivitesinde elde edilen sonuçları destekler nitelikte olduğu kaydedilmiştir.



Şekil 24. Rubisco western blot analizleri (Dayanıklı çeşit 56-55 ve hassas çeşit 51-52'dir).

3.3. Yaprak Kıvrılmasının Antioksidan Sistem Üzerindeki Etkisi

3.3.1. Yaprak Kıvrılmasının Hidrojen Peroksit (H₂O₂) İçeriği Üzerine Etkisi

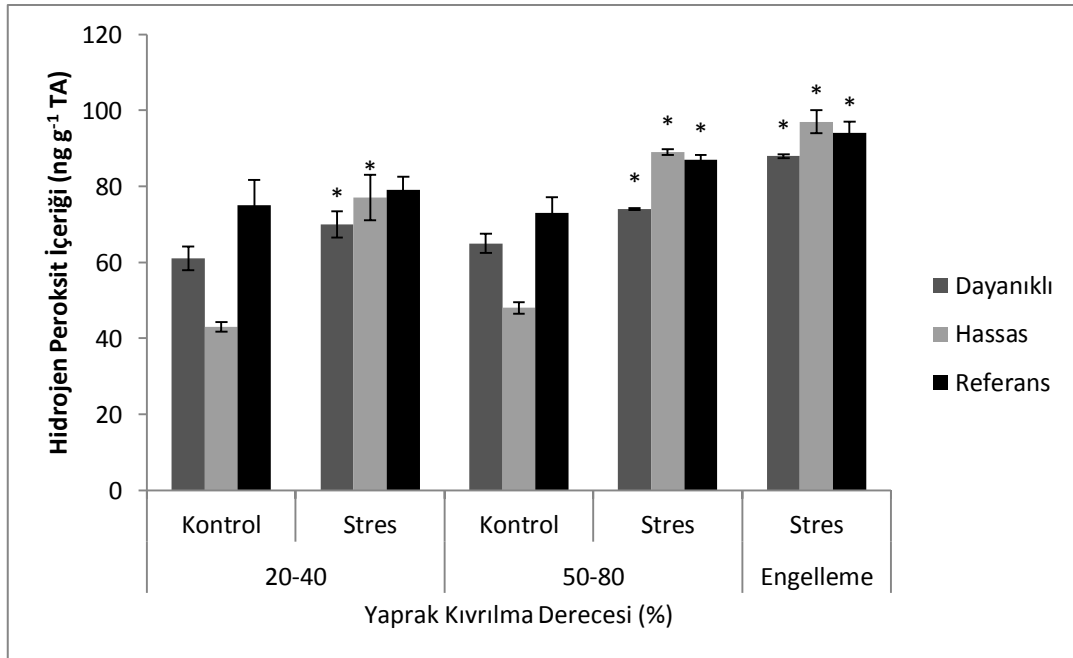
Hidrojen peroksit içeriğinde artan yaprak kıvrılması ve kuraklığa paralel olarak önemli artışlar ($P \leq 0,05$) meydana geldi. Yaprak kıvrılmasının % 20-40 derecesinde, kontrole göre en yüksek artış hassas çeşit olan 51-52'de ve % 79 oranında gerçekleşirken, kuraklığa dayanıklı olduğu bilinen Pegaso çeşidinde bu oran % 5 ile en düşük olarak belirlendi. (Tablo 19).

Tablo 19. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde hidrojen peroksit içeriğinde meydana gelen değişimler

Hidrojen Peroksit (ng g ⁻¹ TA)					
Çeşit	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	61 ±3,1c	70±3,5d*	65± 2,5c	74± 0,3h*	88± 0,5fg*
51-52	43 ±1,2f	77±6,0bcd*	48±1,5f	89± 0,7f*	97± 3,0de*
8119	76± 2,6b	90±7,5bc*	72 ±2,2b	101± 0,5c*	121± 4,0bc*
56-54	54±3,5d	80± 0,1bc*	58± 2,9d	98±0,4d*	115± 2,2c*
54-55	72±4,0b	108±3,8a*	71± 4,8b	119± 0,6b*	128±4,2b*
Akpınar	86± 3,3a	109± 0,1a*	87± 7,5a	125±0,8a*	142±3,7a*
Sm-24	47±2,8e	65±2,5e*	45± 4,4f	71± 6,0i*	103±3,8d*
K.yıldızı	51±1,9de	57±0,8f*	51± 2,6e	67 ±1,5j*	101±0,4de*
Gözdem	66± 8,4bc	83± 4,1c*	71± 7,0bc	85±7,0cd*	89±2,1f*
72-55	72±4,6b	83 ±2.0c*	74± 1,5b	94± 0,5e*	100±2,5de*
72-52	53±5,2d	67±8,3de*	52±0,1e	69± 0,9j*	78±5,0g*
Karaçay	64±1,1c	75±1,4d*	72± 0,4b	87± 7,5ef*	116±0,3c*
Pegaso	75±6,7b	79±3,5cd	73±4,1b	87±1,2f*	94±3,0ef*
Helen	73±5,1b	82± 0,1c*	71± 2,5b	87±2,5f*	116±2,8c*

± üç tekerrürlü ortalamanın standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).

Dayanıklı çeşitlerden 56-55 ve 72-52 de meydana gelen artışlar kontrole göre sırasıyla % 15 ve % 26 olarak hesaplandı Hassas çeşitler olan Akpınar ve Karaçay'da ise artış oranları sırasıyla % 27 ve % 17 olarak bulundu. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde ise hidrojen peroksit içeriğindeki artış dayanıklı çeşitler, 56-55, 72-55, Pegaso ve 72-52'de kontrole göre sırasıyla % 14, % 27, % 19 ve % 33 olarak hesaplandı. Hassas çeşitler, 51-52 ve Akpınar'da ise artış oranları sırası ile % 85 ve % 44 olarak belirlendi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi durumunda ise hidrojen peroksit içeriğinde dikkate değer biçimde artışlar meydana geldi. Örneğin, dayanıklı çeşit 56-55'de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 74 ng g^{-1} TA olan hidrojen peroksit konsantrasyonunun kıvrılmanın engellenmesiyle 88 ng g^{-1} TA'a yükseldiği belirlendi. Benzer biçimde hassas çeşit 51-52'de 89 ng g^{-1} TA olan konsantrasyon, engelleme sonucu 97 ng g^{-1} TA'e yükseldi (Tablo 19). Dayanıklı çeşit Pegaso'da % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 87 ng g^{-1} TA olan hidrojen peroksit içeriğinin, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle 94 ng g^{-1} TA'a yükseldiği belirlendi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle hidrojen peroksit içeriğinde kontrol grubuna göre meydana gelen artışlar 56-55, 51-52 ve Pegaso çeşitlerinde sırasıyla % 35, % 102 ve % 29 olarak bulundu (Şekil 25).



Şekil 25. Yaprak kıvrılmasının hidrojen peroksit içeriği üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit Pegaso'dur.)

3.3.2. Yaprak Kıvrılmasının Asada-Halliwell Yolu Enzimlerinin Aktivitelerinin Üzerine Etkisi

3.3.2.1. Yaprak Kıvrılmasının Askorbat Peroksidaz (APX) Aktivitesi Üzerine Etkisi

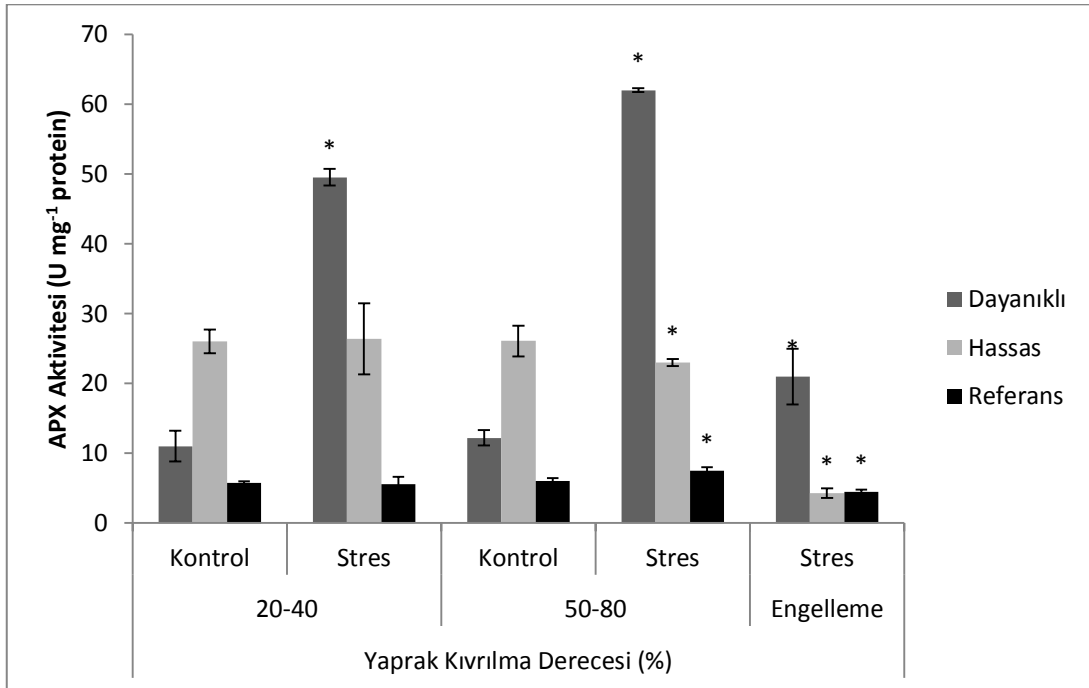
Yaprak kıvrılması boyunca bitkilerin yapraklarında yapılan analizler sonucunda APX aktivitesinde genel olarak artış olduğu görüldü. Aktivitedeki artışlarının istatistik bakımdan önemli olduğu (54-55 ve 51-52 çeşitleri haricinde) tespit edildi (Tablo 20). % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde hassas çeşitler Akpınar ve Karaçay'da aktivite kontrole göre % 313 ve % 63 oranında arttı.

Tablo 20. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde APX aktivitesinde meydana gelen değişimler

	APX aktivitesi (U mg ⁻¹ protein)				
	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
Çeşit	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	11±2,2ef	49,5±1,2c*	12,2±1,1f	62±0,3d*	21± 4,0a*
51-52	26±1,7d	26,4±5,1d	26,1±2,2d	23±0,5j	4,3± 0,7ef*
8119	43±3,2ab	42,2±4,6c	44,4±2,3b	58±1,6e*	9,3± 1,0d*
56-54	16±3,4e	34,4±2,0d*	16,3±1,4e	45±2,1g*	2,9± 0,6g*
54-55	35±3,3c	32±3,0d	35±3,4c	38±3,4h	10± 0,3d*
Akpınar	7,5±0,6g	31±2,5d*	8,1±2,2g	50±3,0f*	3,6± 0,5fg*
Sm-24	51±3,6a	71±2,4b*	52±2,8a	80±1,3b*	4,3± 0,6f*
K. yıldızı	33±2,8c	46±4,2c*	34,1±2,0c	61±2,0de*	18,5 ±0,1b*
Gözdem	26±3,8d	119±2,7a*	28±2,4d	141±2,4a*	5,7± 0,03*
72-55	9,2±1,0f	12,7±0,4e*	10±0,8g	30±3,5i*	17± 1b*
72-52	50±5,8ab	68,6±4,4b*	51±3,1a	76±2,6c*	4,3±0,2f*
Karaçay	28±2,3d	45,6±2,1c*	29±1,8d	48±3,1fg*	18± 1,0b*
Pegaso	5,8±0,2h	5,6±1,0f	6,0±0,4h	7,5±0,5l*	4,5±0,3f*
Helen	5,9±0,9h	7,1±1,1f*	6,1±0,9h	8,5±0,2k*	4,0±0,5f*

± üç tekerrürlü ortalamanın standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).

Dayanıklı çeşitler, 56-55, Gözdem, 72-55, Pegaso ve 72-52’de aktivite artışları kontrole göre % 350, % 358, % 38, % 3 ve % 37 oranlarında bulundu. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde ise hassas çeşitler Akpınar ve Karaçay’da aktivitedeki artışlar kontrole göre % 517 ve % 66 olarak hesaplandı. Dayanıklı çeşitler 56-55, Gözdem, Pegaso ve 72-52’ de ise artış oranları % 408, % 404, % 25 ve % 49 olarak hesaplandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi aktivitede kontrole kıyasla, 56-55 çeşidi hariç, önemli ölçüde düşüşe yol açtı. Örneğin hassas çeşit 51-52’de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 23 U mg⁻¹ protein olan APX aktivitesinin yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle 4,3 U mg⁻¹ protein’e düştüğü belirlendi. Dayanıklı çeşit 56-55’de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 62 U mg⁻¹ protein olan aktivitenin, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle 21 U mg⁻¹ protein’e düştüğü belirlendi. Benzer biçimde dayanıklı çeşit Pegaso’da % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 7,5 U mg⁻¹ protein olan APX aktivitesinin, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle 4,5 U mg⁻¹ protein’e düştüğü belirlendi (Şekil 26).



Şekil 26. Yaprak kıvrılmasının APX aktivitesi üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit Pegaso’dur.)

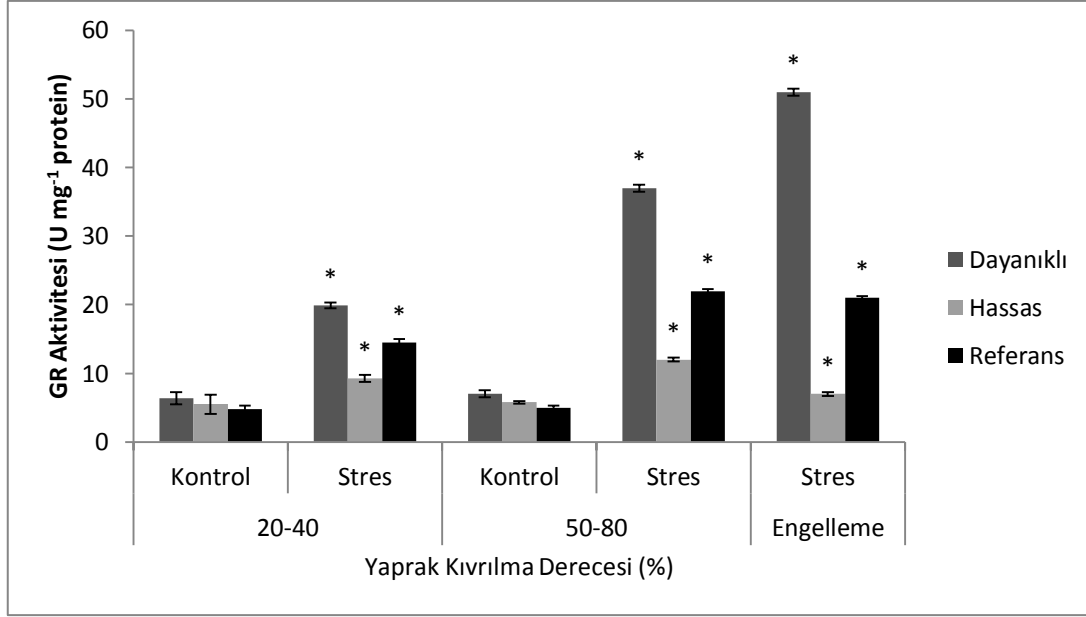
3.3.2.2. Yaprak Kıvrılmasının Glutasyon Redüktaz (GR) Aktivitesi Üzerine Etkisi

Yaprak kıvrılması boyunca yapılan analizler sonucunda glutasyon redüktaz (GR) aktivitesinin kontrole kıyaslandığında genel olarak önemli ölçüde arttığı ($P \leq 0,05$), yalnızca hassas tür olan Akpınar'da aktivitede azalışın olduğu belirlendi (Tablo 21). GR aktivitesinde % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde, hassas çeşitler 51-52 ve Karaçay'da kontrole göre meydana gelen artış % 69 ve % 178 oranlarındaydı. Dayanıklı çeşitler 56-55, Pegaso, Gözdem, 72-52 ve 72-55'de ise kontrole göre artış oranları % 211, % 202, % 60, % 454 ve % 28 olarak belirlendi. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde hassas çeşitler 51-52 ve Karaçay'da GR aktivitesinde kontrole göre gözlenen artışlar sırasıyla % 107 ve % 329 olarak belirlendi. Dayanıklı çeşitlerde meydana gelen artışlar ise 56-55, Pegaso, Gözdem, 72-52 ve 72-55 için sırasıyla % 429, % 340, % 81, % 545 ve % 73 olarak hesaplandı. Kıvrılmanın engellenmesi durumunda ise genel olarak kontrol grubuna göre artışlar gözlenirken, Akpınar, Sm-24 ve 72-55 çeşitlerinde azalışlar gözlemlendi (Şekil 27).

Tablo 21. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde GR aktivitesinde meydana gelen değişimler

GR Aktivitesi ($U\ mg^{-1}\ protein$)					
	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
Çeşit	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	6,4± 0,9ef	19,9 ±0,4c*	7,0 ± 0,5d	37 ±0,5c*	51±0,5a*
51-52	5,5 ±1,4ef	9,3± 0,5gh*	5,8±0,2e	12±0,3h*	7,0±0,3i*
8119	5,4 ±0,4fg	7,1± 0,9i*	5,5±1,0e	11±0,6h*	23±0,3d*
56-54	5,8 ±0,2f	8,7± 0,5h*	6,1± 1,5de	9,8±0,3i*	9,0±0,1h*
54-55	12,5 ±0,5c	32,3± 1,9a*	12± 0,3c	31 ±1,0c*	9,0±0,2h*
Akpınar	15,1± 1,4b	11,6± 0,5f*	18,3± 1,4b	11,3± 0,8h*	9,0±0,3h*
Sm-24	17± 2,3b	25,7± 1,8b*	18± 2,0b	27±0,5f*	14±0,6g*
K. yıldızı	7,7± 0,9d	10,3± 0,6g*	7,5± 0,5d	31± 0,3d*	21±0,5e*
Gözdem	16,7± 0,9b	26,7± 0,5b*	17,1± 0,5b	31± 1,4de*	28± 0,2c*
72-55	24,1± 1,4a	30,9± 0,6a*	26 ± 0,9a	45 ± 1,2a*	23±0,4d*
72-52	6,1± 0,5e	33,8± 5,9a*	6,2±0,4e	40 ±0,8b*	29±0,4b*
Karaçay	7,4± 0,5d	20,6± 3,6c*	7,0±1,2de	30±0,2e*	19±0,5f*
Pegaso	4,8± 0,5g	14,5± 0,5e*	5,0±0,3ef	22±0,3g*	21±0,3e*
Helen	11,6± 0,4c	15,8± 0,5d*	12±0,6c	30,5± 1,4de*	24±0,5d*

± üç tekerrürlü ortalamının standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 27. Yaprak kıvrılmasının GR aktivitesi üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit Pegaso'dur.)

3.3.2.3. Yaprak Kıvrılmasının Dehidroaskorbat Redüktaz (DHAR) Aktivitesi Üzerine Etkisi

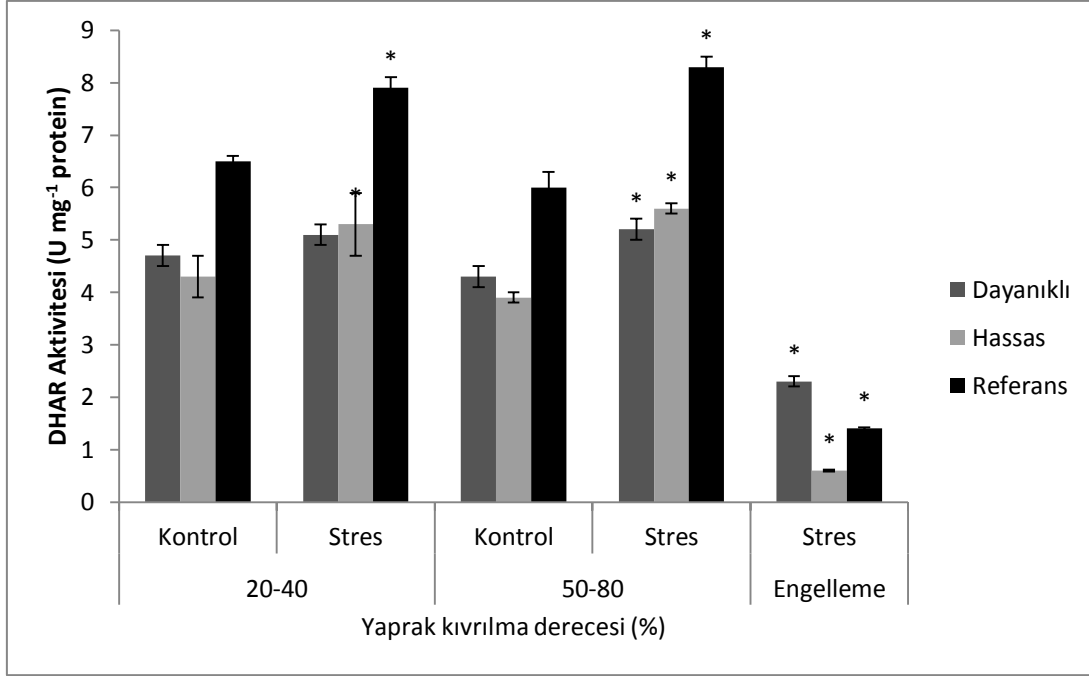
Dehidroaskorbat redüktaz (DHAR) aktivitesinin kontrolle kıyaslandığında (% 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde K. Yıldızı ve Helen hariç) önemli ölçüde arttığı ve bu artışın istatistik açıdan önemli olduğu ($P \leq 0,05$) belirlendi. % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde DHAR aktivitesinde kontrol grubuna göre artış, 51-52, Akpınar ve Karaçay'da sırasıyla % 23, % 18 ve % 6 olarak belirlendi (Tablo 22). 56-55, 72-52, Pegaso ve Gözdem' de kontrole göre aktivite artışları sırası ile % 9, % 10, % 22 ve % 16 oranlarında bulundu. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde hassas çeşitler, 51-52, Akpınar ve Karaçay'da DHAR aktivitesindeki artışlar kontrol grubuna göre % 21, % 76 ve % 38 oranlarında gerçekleşti. Diğer taraftan 56-55, 72-52, Pegaso ve Gözdem' de aktivite artışları kontrol grubuna göre % 21, % 43, % 38 ve % 15 oranlarında bulundu. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi durumunda kontrol gruba göre önemli ölçüde aktivite kayıpları meydana geldi. Örneğin, % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 56-55 çeşidinin kontrol grubunda $4,3 \text{ U mg}^{-1} \text{ protein}$ olan aktivite kıvrılmanın engellenmesi ile $2,3 \text{ U mg}^{-1} \text{ protein}$ e indi (Tablo 22).

Tablo 22. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde DHAR aktivitesinde meydana gelen değişimler

DHAR aktivitesi (U mg ⁻¹ protein)					
Çeşit	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	4,7±0,2b	5,1±0,2c	4,3±0,2c	5,2±0,2c*	2,3±0,1ab*
51-52	4,3±0,4c	5,3±0,6bc	3,9±0,1c	5,6±0,1b*	0,6±0,02g*
8119	6,5±0,4a	8,0±0,7a*	5,7±0,1a	8,8±0,2a*	0,7±0,03f*
56-54	4,9±0,3b	4,7±0,2c	4,5±0,2bc	6,1±0,5b*	2,6±0,2a*
54-55	2,7±0,2e	5,0±0,2c*	2,6±0,2c	5,6±0,3b*	0,6±0,1fg*
Akpınar	5,1±0,2b	6,0±0,1b*	4,9±0,2b	8,6±0,1a*	0,3±0,02h*
Sm-24	3,7±0,2d	3,7±0,4d	3,5±0,1d	4,2±0,4c*	2,0±0,1b*
K. yıldızı	6,5±0,5a	5,4±0,6bc	6,1±0,2a	3,4±0,2d*	1,1±0,4d*
Gözdem	4,3±0,1c	5,0±0,2c*	4,0±0,2cd	4,6±0,2c*	0,6±0,01g*
72-55	4,0±0,2cd	4,9±0,3c*	3,6±0,2d	4,9±0,4c*	1,5±0,1c*
72-52	4,0±0,3cd	4,4±0,4c	4,0±0,3cd	5,7±0,3b*	1,1±0,2d*
Karaçay	4,3±0,1c	4,56±0,3c	4,0±0,1c	5,5±0,3bc*	0,9±0,03e*
Pegaso	6,5±0,1a	7,9±0,2a*	6,0±0,3a	8,3±0,2a*	1,4±0,03c*
Helen	4,2±0,4c	5,7±0,2b*	4,2±0,5bcd	3,1±0,4d*	2,0±0,4ab*

± üç tekerrürlü ortalamının standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir.

Benzer biçimde hassas çeşit 51-52'de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 3,9 U mg⁻¹protein olan DHAR aktivitesinin yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle 0,6 U mg⁻¹protein'e düştüğü belirlendi. Dayanıklı çeşit Pegaso'da % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 6,0 U mg⁻¹ protein olan aktivitenin, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle 1,4 U mg⁻¹protein'e düştüğü belirlendi (Şekil 28).



Şekil 28. Yaprak kıvrılmasının DHAR aktivitesi üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit Pegaso'dur.)

3.3.2.4. Yaprak Kıvrılmasının Monodehidroaskorbat Redüktaz (MDHAR) Aktivitesi Üzerine Etkisi

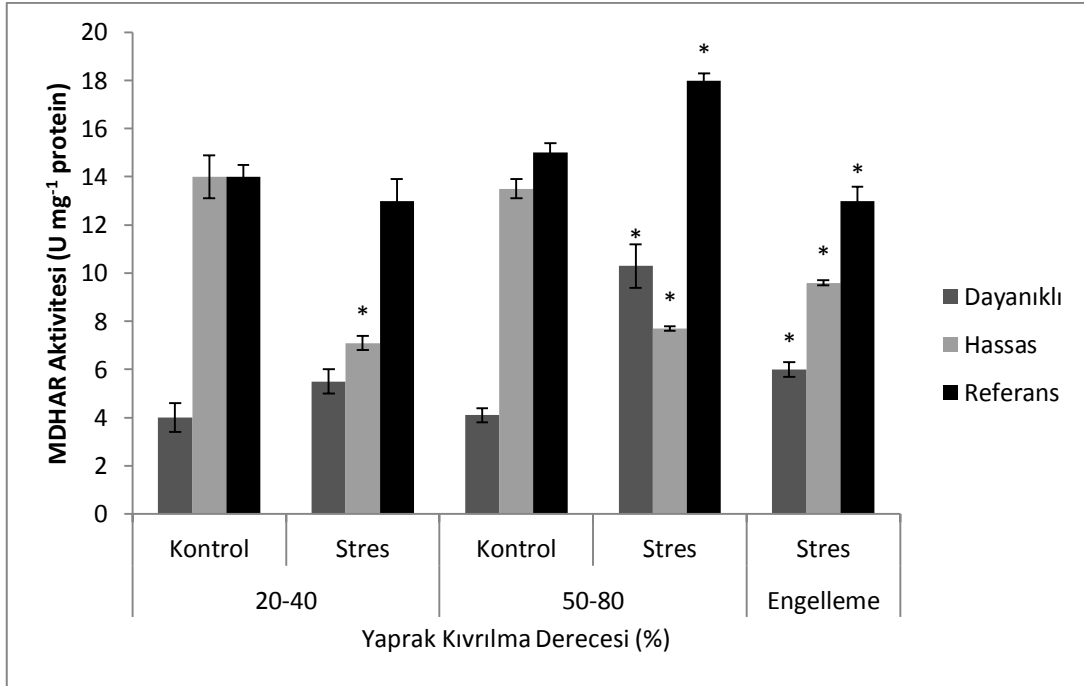
Monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR) aktivitesinin yaprak kıvrılması boyunca artışının istatistik bakımdan önemli olduğu ($P \leq 0,05$) belirlendi. Bununla birlikte hassas çeşitlerden 51-52, orta dereceli dayanıklı çeşitlerden Sm-24' de yaprak kıvrılması boyunca aktivitenin azaldığı kaydedildi. % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde MDHAR aktivitesinin 56-55, Gözdem, Pegaso ve 72-52 çeşitlerinde kontrole göre artış oranları sırasıyla % 38, % 122, % 7 ve % 40 olarak hesaplandı (Tablo 23). Hassas çeşitler, Akpınar ve Karaçay'da ise aktivite artışı kontrole göre sırasıyla % 80 ve % 71 olarak bulundu. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde MDHAR aktivitesinin dayanıklı çeşitler, 56-55, 72-52, Pegaso ve Gözdem'de kontrole göre artış oranları sırası ile % 151, % 109, % 20 ve % 96 olarak hesaplanırken, hassas çeşitler olan Akpınar ve Karaçay'da bu değerler % 270 ve % 47 olarak bulundu.

Tablo 23. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde MDHAR aktivitesinde meydana gelen değişimler

MDHAR Aktivitesi (U mg ⁻¹ protein)					
Çeşit	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	4 ±0,6b	5,5± 0,5f	4,1± 0,3e	10,3± 0,9e*	6,0 ±0,3f*
51-52	14± 0,9a	7,1± 0,3e*	13,5± 0,4b	7,7± 0,1f*	9,6± 0,1b*
8119	7,0 ±0,1e	9,6± 0,4d*	7,1 ±0,6d	19± 0,5b*	5,0± 0,6g*
56-54	5,1± 0,2f	5,0 ±0,1f	5,0 ±0,3e	6,1± 0,5g*	3,2 ±0,3h*
54-55	4,0 ±0,5f	4,0 ±0,3g	7,1± 0,9d	17± 0,5cd*	7,7 ±0,2d
Akpınar	10± 0,9c	18 ±2,3a*	7,3± 0,4d	27 ±0,6a*	9,6 ±0,5b*
Sm-24	13± 0,4b	9,0 ±0,1d*	12,2± 0,1c	6,4 ±0,2g*	5,7 ±0,3fg*
K yıldızı	8,0 ±0,5d	11± 0,9c*	7,1 ±0,9d	27± 3,2a*	10,5± 0,6b*
Gözdem	2,3± 0,5g	5,1± 0,2f*	2,5 ±0,3f	4,9± 0,7h	2,0 ±0,1h
72-55	5,0 ±0,6f	13± 0,5b*	4,8 ±0,5e	18± 1,5bc*	13± 0,4a*
72-52	5,0 ±0,5f	7,0 ±0,4e*	4,3± 0,4e	9,0± 0,5e*	7,1± 0,1e*
Karaçay	7,0 ±0,5de	12 ±2,3bc*	6,8± 0,3d	10 ±0,2e*	8,6 ±0,1c*
Pegaso	14± 0,5a	13± 0,9b	15± 0,4a	18 ±0,3c*	13 ±0,6a*
Helen	4,7± 0,3f	5,0± 0,1f	4,5 ±0,1e	10± 0,5e*	6,4± 0,3f*

± üç tekerrürlü ortalamanın standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).

Yaprak kıvrılmasının engellenmesi durumunda, MDHAR aktivitesinde % 50-80 yaprak kıvrılma derecesine sahip bitkilere ait değerlerle kıyaslandığında dikkate değer ölçüde azalışlar gözlemlendi. Örneğin, dayanıklı çeşit 56-55'de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 10,3 U mg⁻¹ protein olan MDHAR aktivitesinin, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle 6,0 U mg⁻¹ protein'e düştüğü belirlendi. Hassas çeşit, Akpınar'da % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 27 U mg⁻¹ protein U mg⁻¹ protein olan MDHAR aktivitesinin 9,6 U mg⁻¹ protein'e düştüğü belirlendi. Dayanıklı çeşit Pegaso'da % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 18 U mg⁻¹ protein olan MDHAR aktivitesinin yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle 13 U mg⁻¹ protein'e düştüğü bulundu (Şekil 29).



Şekil 29. Yaprak kıvrılmasının MDHAR aktivitesi üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit Pegaso'dur.)

3.3.3. Yaprak Kıvrılmasının Enzimatik Olmayan Antioksidanlar Üzerine Etkisi

3.3.3.1. Yaprak Kıvrılmasının Askorbat İçeriği Üzerine Etkisi

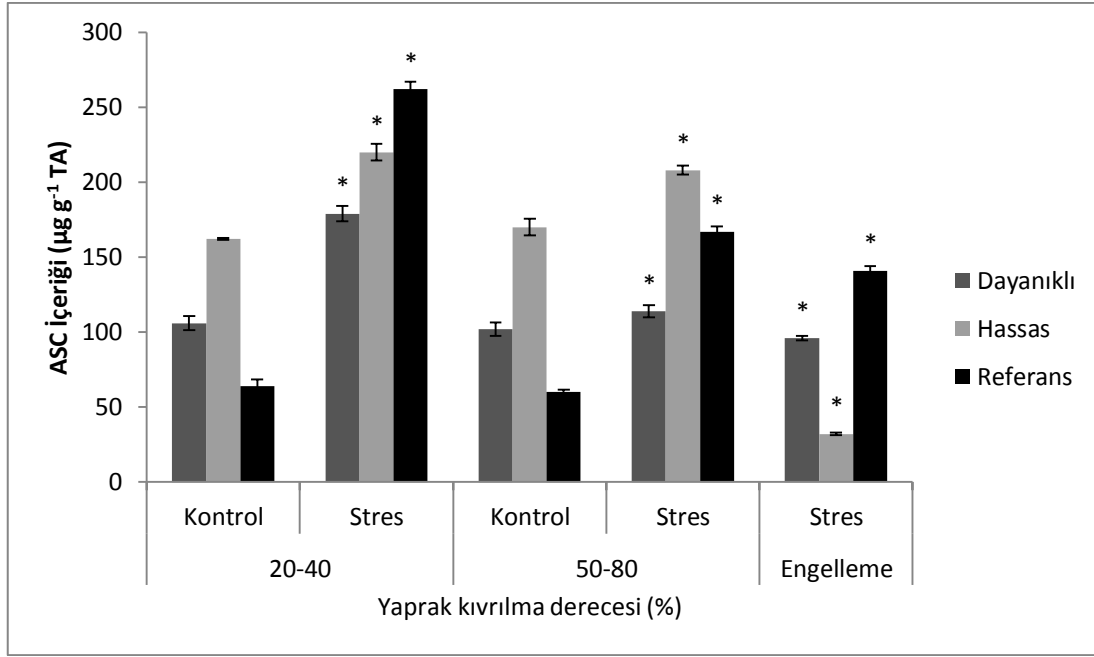
Kuraklık periyodu boyunca yapılan analizler sonucunda genel olarak askorbat (ASC) ve dehidroaskorbat (DHA) içeriklerinin kontrolle kıyaslandığında kıvrılma periyodu boyunca arttığı belirlendi. Bu artışların istatistik olarak önemli olduğu ($P \leq 0,05$) kaydedildi. Bununla birlikte ASC içeriğinin, 56-54 ve Akpınar çeşitlerinde azaldığı saptandı (Tablo 24). % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde dayanıklı çeşitler 56-55, 72-52, Pegaso ve Gözdem'de askorbat içeriğindeki artış kontrole göre % 69, % 181, % 309 ve % 2200 oranlarında bulundu. Hassas çeşit olan 51-52'de ise kontrole göre artış % 36 oranında iken Akpınar'daki düşüş kontrole göre % 70 olarak hesaplandı. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde ASC içeriğinin kontrole göre artış oranları 56-55, 72-52, Pegaso ve Gözdem çeşitlerinde % 12, % 175, % 178 ve % 1661 oranlarında bulundu. Hassas çeşit, 51-52' de artış % 22 olarak bulundu. Diğer taraftan ASC içeriğinde Akpınar ve Karaçay çeşitlerinde kontrole göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 94 ve % 26 oranında bulundu. Yaprak

kıvrılmasının engellenmesi ise ASC içeriğinde önemli azalışlara neden oldu (Tablo 24). Örneğin, dayanıklı çeşit 56-55 de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde $114 \mu\text{g g}^{-1}$ TA olan ASC içeriğinin yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle $96 \mu\text{g g}^{-1}$ TA' a indiği belirlendi. Hassas çeşit 51-52'de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde $208 \mu\text{g g}^{-1}$ TA olan ASC içeriğinin, kıvrılmanın engellenmesiyle $32 \mu\text{g g}^{-1}$ TA'a düştüğü bulundu. Dayanıklı çeşit Pegaso'da % 50-80 kıvrılma derecesinde $167 \mu\text{g g}^{-1}$ TA olarak bulunan ASC içeriğinin, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle $141 \mu\text{g g}^{-1}$ TA'a düştüğü belirlendi (Şekil 30).

Tablo 24. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde ASC içeriğinde meydana gelen değişimler

Askorbat İçeriği ($\mu\text{g g}^{-1}$ TA)					
	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
Çeşit	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	106±4,6e	179±5,0h*	102±4,6f	114±4,1f*	96±1,4f*
51-52	162±0,6c	220±5,6f*	170±5,6d	208±3,0c*	32±0,9j*
8119	60±0,5g	263±2,6d*	56±2,9hi	246±2,0b*	67±3,3h*
56-54	242±4,5a	119±3,5k*	238±2,3a	113±2,1f*	93±3,7f*
54-55	184±6,1b	201±0,8g*	190±3,0c	110±5,0f*	90±5,0f*
Akpınar	239±0,7a	73±6,2l*	225±3,5b	14±6,0i*	160±2,4b*
Sm-24	28±4,2j	222±5,3ef*	24±0,2j	64±0,6h*	48±4,0i*
K yıldızı	71±3,8f	320±4,0b*	80±4,6g	90±2,0g*	103±2,7e*
Gözdem	10±1,1k	230±3,5e*	8,4±0,6k	148±2,2e*	77±1,0g*
72-55	56±2,2h	285±9,3c*	57±0,3i	214±3,8c*	141±3,2c*
72-52	52±0,5i	146±3,0j*	59±1,4h	162±5,0d*	127±3,0d*
Karaçay	150±0,8d	155±5,0*	148±1,7e	110±1,8f*	76±5,3g*
Pegaso	64±4,3g	262±4,8d*	60±1,5h	167±3,5d*	141±3,0c*
Helen	62±1,8g	382±5,0a*	80±2,1g	261±4,4a*	210±2,6a*

± üç tekerrürlü ortalamının standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 30. Yaprak kıvrılmasının ASC içeriği üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit Pegaso'dur.)

DHA içeriğinde de kuraklığa orta derecede dayanıklı olan 54-55, 56-54 ve dayanıklı çeşit olan 72-55' de önemli düşüşler de gözlemlendi (Tablo 25). Bu çeşitlerin DHA içeriklerinde kontrol grubuna göre meydana gelen azalmalar % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde sırasıyla % 31, % 75 ve % 21 olarak hesaplandı. Diğer taraftan dayanıklı çeşitler 56-55, Pegaso ve 72-52'de DHA içeriğinde kontrol grubuna göre meydana gelen artışlar sırasıyla % 342, % 427 ve % 77 oranlarında bulundu. Hassas çeşitler 51-52, Karaçay ve Akpınar' da kontrol grubuna göre meydana gelen artışlar % 82, % 321 ve % 349 olarak hesaplandı. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde dayanıklı çeşitler 56-55, Pegaso ve 72-52' de kontrol grubuna göre meydana gelen artışların sırasıyla % 111, % 619 ve % 7 düzeylerinde olduğu belirlendi (Tablo 25).

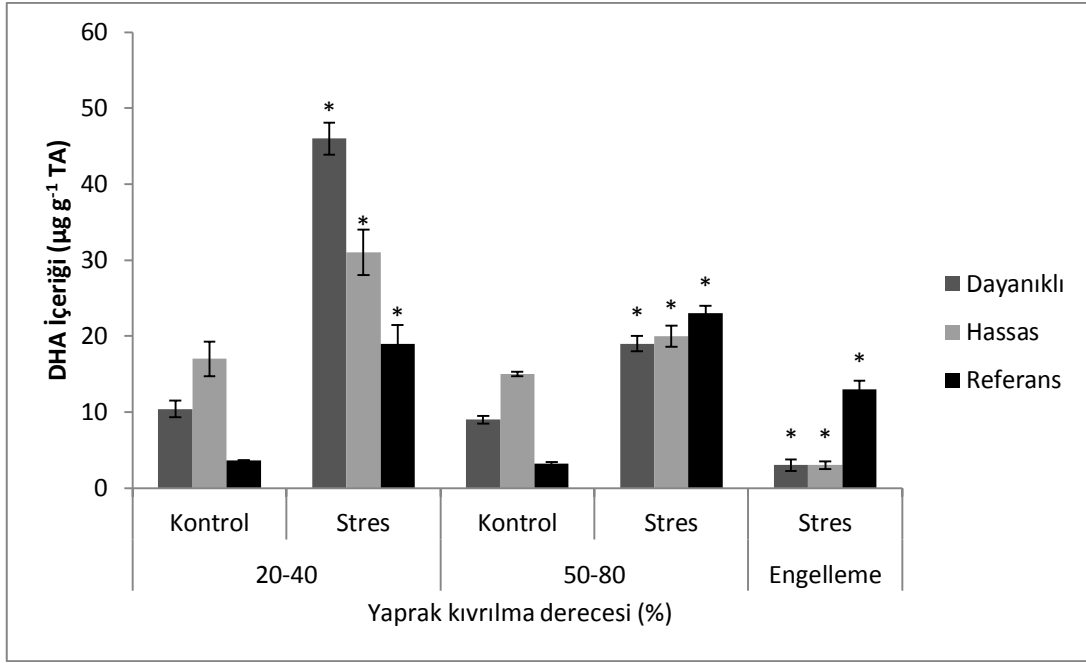
Hassas çeşitler 51-52, Karaçay ve Akpınar'da % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde DHA içeriğinde meydana gelen artışlar kontrol grubuna göre sırasıyla % 33, % 97 ve % 26 olarak hesaplandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi ise stres koşullarında DHA sentezinde azalmalara yola açtı. Örneğin, % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde yapraklarını kıvrırmış olan 56-55 çeşidinde $19 \mu\text{g g}^{-1}$ TA olan DHA miktarı kıvrılmanın engellenmesi sonucu $3 \mu\text{g g}^{-1}$ TA'a düştüğü belirlendi. Benzer biçimde hassas çeşit 51-52'

de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde $20 \mu\text{g g}^{-1}$ TA olarak belirlenen DHA miktarının, engelleme sonrası $3 \mu\text{g g}^{-1}$ TA'a düştüğü bulundu (Tablo 25). Dayanıklı çeşit Pegaso'da % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde $23 \mu\text{g g}^{-1}$ TA olan DHA içeriğinin, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle $13 \mu\text{g g}^{-1}$ TA'a indiği bulundu (Şekil 31).

Tablo 25. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde DHA içeriğinde meydana gelen değişimler

DHA İçeriği ($\mu\text{g g}^{-1}$ TA)					
	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
Çeşit					
56-55	10,4±1,1c	46±2,1b*	9±0,5e	19±1,0c*	3±0,8f*
51-52	17±2,3b	31±3,0d*	15±0,3c	20±1,4b*	3±0,5f*
8119	4,4±0,5d	15,7±3,0fg*	4,0±0,2g	13±1,2e*	13±0,2b*
56-54	24±2,0a	5,9±3,0h*	21±1,1a	5,0±0,3g*	2,5±0,1g*
54-55	24±1,6a	16,6±1,0fg*	19±2,6ab	11±2,0ef*	8±0,5e*
Akpınar	4,9±0,5d	22±1,0e*	4,3±0,2g	5,4±0,5g*	2±0,2g*
Sm-24	16±0,6b	21±2,0e*	15±0,4c	18±0,5c*	13±0,2b*
K. yıldızı	3,1±0,6e	53±0,6a*	3,0±0,1h	10±1,0f*	8±0,2e*
Gözdem	3,5±0,5e	21±1,0e*	3,0±0,5h	12,6±1,5e*	9±0,3d*
72-55	17,4±2,2b	13,7±2,0g*	17±1,0b	4,2±0,3h*	3±0,3f*
72-52	17±1,2b	30±3,5d*	15±0,2c	16±0,2d*	11±0,2c*
Karaçay	7,6±1,8c	32±3,4d*	6,6±1,2f	13±2,1e*	13±0,1b*
Pegaso	3,6±0,1e	19±2,5ef*	3,2±0,2h	23±1,0b*	13±1,1b*
Helen	10±2,0c	39±2,4c*	11±1,3d	32±0,3a*	19±0,7a*

± üç tekerrürlü ortalamının standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 31. Yaprak kıvrılmasının DHA içeriği üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit Pegaso'dur.)

3.3.3.2. Yaprak Kıvrılmasının Glutasyon İçeriği Üzerine Etkisi

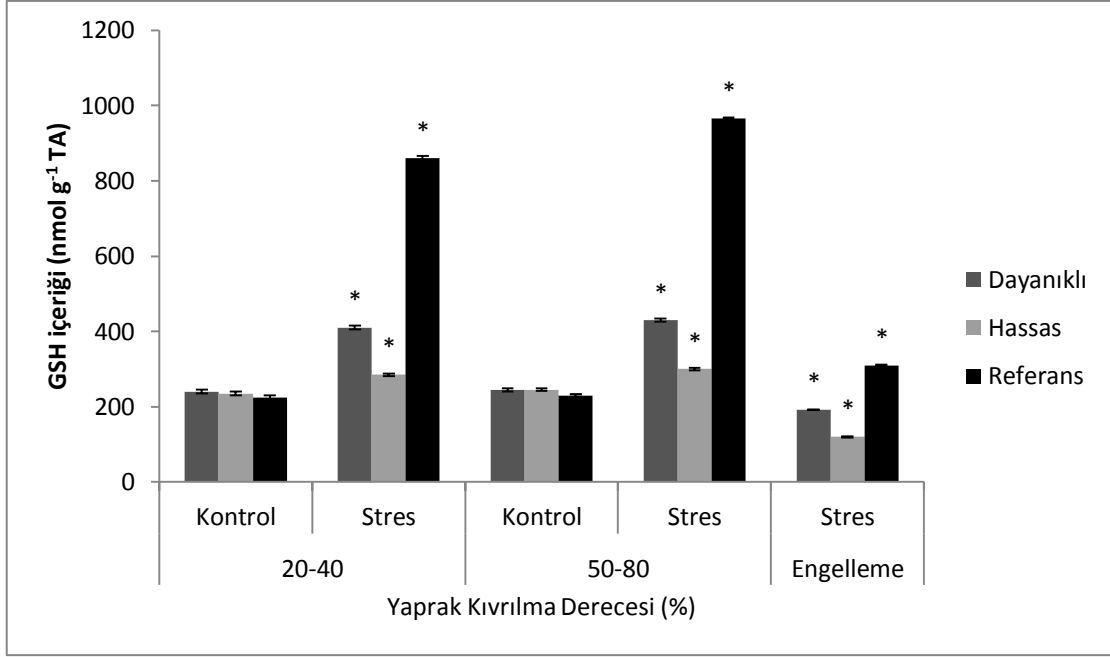
Kuraklık stresine maruz bırakılan mısır bitkilerinde yapılan analizler sonucunda indirgenmiş glutasyon içeriğinin (GSH) yaprak kıvrılmasına paralel olarak önemli ölçüde ($P \leq 0,05$) arttığı belirlendi (Tablo 26). GSH içeriği dayanıklı çeşitlerde, hassas çeşitlerle karşılaştırıldığında daha yüksek olarak bulundu. % 20-40 yaprak kıvrılma derecesinde GSH içeriğinin dayanıklı çeşitler 56-55, 72-52, Pegaso ve Gözdem'de kontrole göre artışı sırasıyla % 71, % 136, % 282 ve % 181 oranlarında bulundu. Diğer taraftan hassas çeşitler, 51-52, Akpınar ve Karaçay'da GSH içeriğinin kontrole göre artış oranları sırası ile % 21, % 33 ve % 13 olarak hesaplandı. % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde dayanıklı çeşitler 56-55, 72-52, Pegaso ve Gözdem'de ise GSH artışı kontrole göre % 76, % 75, % 320 ve % 62 oranlarında bulundu. Hassas çeşitler, 51-52, Akpınar ve Karaçay'da ise kontrole göre GSH içeriğinin artış oranları sırası ile % 23, % 40 ve % 25 olarak hesaplandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi durumunda ise GSH içeriklerinde kontrole göre önemli ($P \leq 0,05$) düşüşler kaydedildi. Örneğin, dayanıklı çeşit 56-55'de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde $430 \text{ nmol g}^{-1} \text{ TA}$ olan GSH içeriğinin, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle

192 nmol g⁻¹ TA'a indiği bulundu (Şekil 32). Hassas çeşit 51-52'de, % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 300 nmol g⁻¹ TA olan GSH içeriğinin, kıvrılmanın engellenmesiyle 120 nmol g⁻¹ TA'a düştüğü belirlendi.

Tablo 26. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde GSH içeriğinde meydana gelen değişimler

GSH (nmol g ⁻¹ TA)					
	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
Çeşit	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	240±5,0g	410±5,1h*	245±4,6g	430±4,6h*	192±1,2f*
51-52	235±5,2gh	285±3,2l*	245±3,2g	300±3,3k*	120±2,0g*
8119	429±3,1c	470±5,0g*	460±9,2b	526±1,2g*	292±1,0c*
56-54	221±5,7h	235±1,2k*	230±5,1h	245±3,6m*	190±1,8f*
54-55	168±4,2j	362±5,2j*	160±2,7j	380±5,3j*	56±1,1i*
Akpınar	516±2,3a	688±2,6c*	500±4,1a	702±1,3c*	60±3,0h*
Sm-24	286±5,1f	402±1,2i*	270±2,2f	412±2,1i*	240±5,2e*
K. yıldızı	193±4,3i	244±7,0k*	193±4,0i	265±3,8l*	25±1,1j*
Gözdem	222±1,2h	624±3,2d*	246±3,2g	640±1,5d*	50±1,0i*
72-55	347±4,0d	820±3,5b*	352±6,0d	940±5,3b*	320±2,6a*
72-52	324±6,4e	531±1,2e*	332±2,1e	580±3,2e*	250±1,0d*
Karaçay	460±7,2b	520±4,2f*	440±8,5c	551±3,4f*	242±3,0e*
Pegaso	225±5,2h	860±5,5a*	230±3,3h	966±2,3a*	310±1,2b*
Helen	240±4,7g	351±5,2j*	245±1,5g	370±4,5j*	190±2,3f*

± üç tekerrürlü ortalamanın standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir (P ≤ 0,05), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 32. Yaprak kıvrılmasının GSH içeriği üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit Pegaso'dur.)

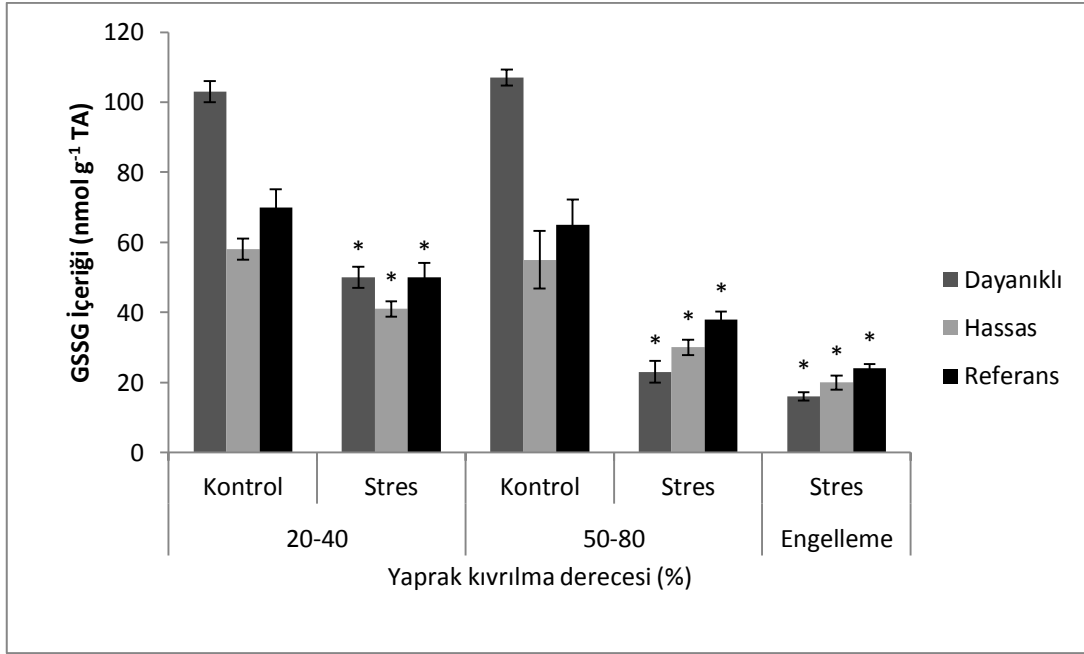
Kuraklık stresine maruz bırakılan mısır bitkilerinde kıvrılma ve kuraklık stresinin şiddetine paralel olarak okside glutatyon (GSSG) içeriğinde kontrole göre önemli azalışlar ($P \leq 0,05$) belirlendi (Tablo 27). Kuraklığın 20. gününde hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da GSSG içeriğinde kontrole göre azalışlar sırasıyla % 41, % 100 ve % 12 olarak hesaplandı. Dayanıklı çeşitler 56-55, Gözdem ve 72-52'de GSSG içeriğinde kontrole göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 106, % 220 ve % 525 oranlarında bulundu. Kuraklık stresinin 30. gününde hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da GSSG içeriğinde kontrole göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 83, % 113 ve % 11 olarak hesaplanırken, dayanıklı çeşitler olan 56-55, 72-52 ve Gözdem'de ise GSSG içeriğinde azalışlar sırasıyla % 365, % 291 ve % 650 olarak hesaplandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle GSSG içeriğindeki azalışlar kontrol grubuna göre önemli ölçüde fazla bulundu. Örneğin, dayanıklı çeşit 56-55 % 50-80 yaprak kıvrılma dereesinde kontrol grubunda $107 \text{ nmol g}^{-1} \text{ TA}$ olan GSSG konsantrasyonu kıvrılmanın engellenmesi ile $16 \text{ nmol g}^{-1} \text{ TA}$ 'a inerken, hassas çeşit 51-52' de kontrol grubunda $55 \text{ nmol g}^{-1} \text{ TA}$ olarak belirlenen GSSG içeriğinin yaprak kıvrılmasının engellenmesini takiben $20 \text{ nmol g}^{-1} \text{ TA}$ 'a düştüğü belirlendi. Dayanıklı çeşit Pegaso'da % 50-80 yaprak kıvrılma dereesinde kontrol grubunda 65 nmol

g^{-1} TA olan GSSG içeriğinin yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle 24 nmol g^{-1} TA'ya düştüğü bulundu (Şekil 33).

Tablo 27. Yaprak kıvrılması sırasında mısır çeşitlerinde GSSG içeriğinde meydana gelen değişimler

GSSG (nmol g^{-1} TA)					
	Yaprak Kıvrılma Derecesi				
	% 20-40		% 50-80		Engelleme
Çeşit	Kontrol	Stres	Kontrol	Stres	Stres
56-55	103±3,0f	50±3,1e*	107±2,3d	23±3,1g*	16±1,2e*
51-52	58±3,0ij	41±2,2f*	55±8,2fg	30±2,2f*	20±2,0c*
8119	316±5,1b	201±4,0b*	320±11a	199±7,0b*	14,2±1,0f*
56-54	29±3,1l	19±4,0i*	25±5,0h	12±4,0h*	5±1,8h*
54-55	61±1,5i	27±1,2h*	57±3,5fg	22±1,0g*	6±1,1h*
Akpınar	56±2,1j	28±2,0g*	51±4,1g	24±3,0g*	15±3,0ef*
Sm-24	110±5,2e	94±2,3d*	103±4,4d	88±5,3d*	66±5,2a*
K. yıldız	131±1,0d	102±2,3c*	120±1,1c	98±2,3c*	9,8±1,1g*
Gözdem	96±2,5g	30±1,3g*	90±3e	23±1,3g*	13±1,0f*
72-55	70±2,0h	40±4,6f*	62±1,0f	30±4,6f*	9,6±2,6g*
72-52	200±5,1c	32±1,0g*	210±9,1b	28±3,2f*	5,8±1,0h*
Karaçay	341±7,1a	305±2,6a*	332±11a	298±8,4a*	42±3,0b*
Pegaso	70±5,2h	50±4,2e*	65±7,2f	38±2,2e*	24±1,2c*
Helen	50±2,5k	27±4,3h*	53±3,1g	20±4,0g*	15±2,3ef*

± üç tekerrürlü ortalamanın standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 33. Yaprak kıvrılmasının GSSG içeriği üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit Pegaso'dur.)

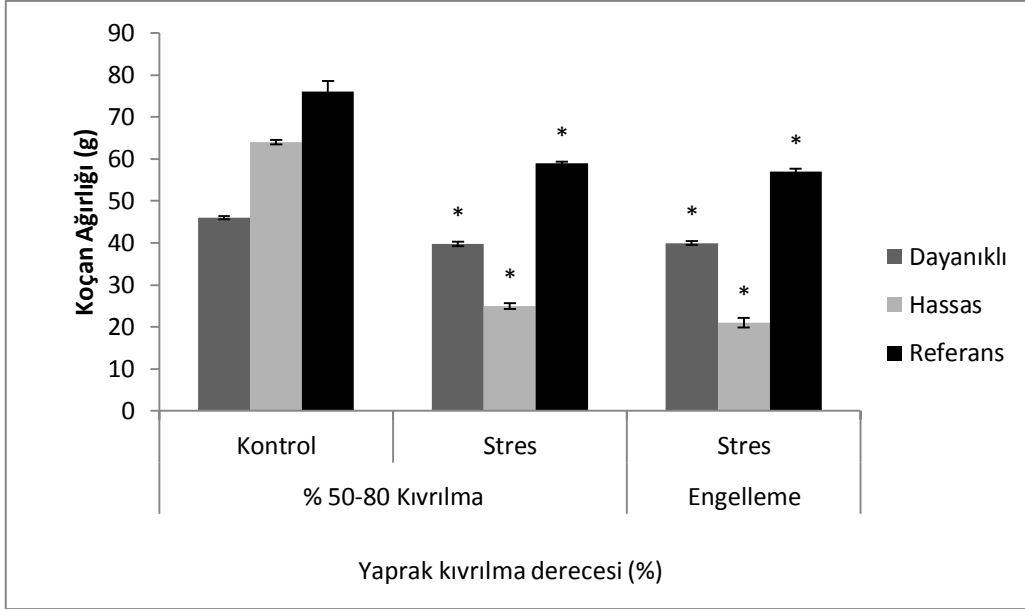
3.4. Yaprak Kıvrılmasının Dane Verimi Üzerine Etkisi

Dane verimi parametrelerinde yaprak kıvrılması boyunca istatistik olarak önemli azalmalar tespit edildi. Koçan ağırlığında % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da kontrol grubuna göre sırasıyla % 61, % 48 ve % 48 oranlarında azalmalar olduğu belirlendi (Tablo 28). Dayanıklı çeşitler 56-55, 72-52 ve Pegaso'da koçan ağırlığında kontrol grubuna göre meydana gelen azalmalar sırasıyla % 13, % 17 ve % 22 olarak bulundu. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle koçan ağırlığında meydana gelen azalma % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde meydana gelen azalmaya göre daha fazlaydı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da koçan ağırlığında kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 67, % 55 ve % 48 olarak bulunurken, dayanıklı çeşitler 56-55, 72-52 ve Pegaso'da yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle koçan ağırlığında meydana gelen azalışlar kontrol grubuna göre sırasıyla % 13, % 25 ve % 25 olarak belirlendi (Şekil 34).

Tablo 28. Yaprak kıvrılmasının mısır çeşitlerinde dane verimi üzerine etkisi

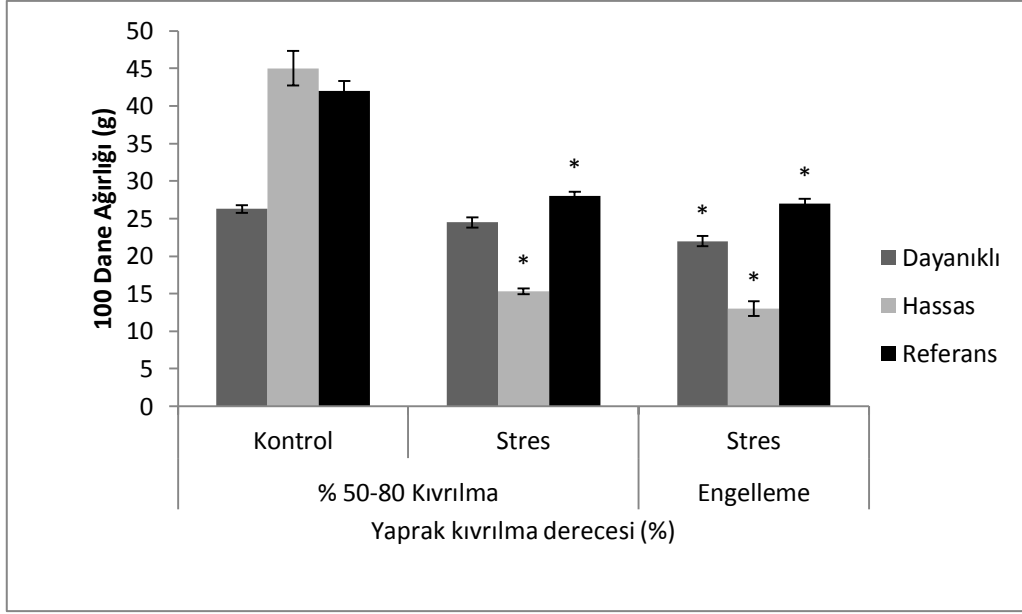
Çeşit	Koçan Ağırlığı (gr)			100 Dane Ağırlığı (gr)		
	Kontrol	Stres	Engelli	Kontrol	Stres	Engelli
56-55	46±0,4f	40±0,5e*	40±0,5c*	26±0,5e	25±0,7b	22±0,7c*
51-52	64±0,5c	25±0,7h*	21±1,1g*	45±2,3a	15±0,4e*	13±1,0f*
8119	52±0,3e	30±2,4g*	31±0,8e*	37±0,7b	15±0,5e*	13±0,9f*
56-54	58±1,2d	26±3,0h*	25±0,7f*	33±1,1c	17±0,6d*	15±1,2e*
54-55	55±2,1d	38±0,4f*	40±1,8cd*	32±0,1cd	24±0,8b*	24±0,4b*
Akpınar	84±3,5a	44±0,6d*	38±0,2d*	42±2,2a	25±0,5b*	28±0,6a*
Sm-24	64±2,6c	48±0,3c*	43±0,6b*	32±0,2cd	18±1,6d*	17±1,1d*
K. yıldızı	75±2,4b	35±3,2f*	30±2,1e*	46±3,2a	21±2,1c*	22±0,3c*
Gözdem	74±3,7b	46±2,1cd*	42±2,0bc*	42±0,8a	23±2,4bc*	24±1,0b*
72-55	60±2,4cd	44±1,8d*	40±1,4c*	32±2,2bc	22±0,5c*	25±0,7b*
72-52	75±3,0b	62±3,4a*	56±2,4a*	34±0,8c	26±1,4ab*	24±0,7b*
Karaçay	60±3,7c	31±1,2fg*	31±0,7e*	42±0,8a	24±0,8b*	21±0,6c*
Pegaso	76±2,6b	59±0,4a*	57±0,7a*	38±0,4b	28±0,7a*	25±0,8b*
Helen	65±2,5c	59±2,8a*	56±0,7a*	42±1,3a	28±0,6a*	27±0,6a*

± üç tekerrürlü ortalamanın standart sapmasıdır. * satırlar arasındaki önemli farkı gösterir. Küçük harfler aynı sütun içerisindeki farkı gösterir. Aynı harflerle gösterilen değerler önemli ölçüde farklı değildir ($P \leq 0,05$), (Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi).



Şekil 34. Yaprak kıvrılmasının koçan ağırlığı üzerine etkisi (Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit Pegaso'dur.)

Yüz dane ağırlığının da koçan ağırlığında olduğu gibi yaprak kıvrılması boyunca azaldığı saptandı (Tablo 28). Yüz dane ağırlığında, % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde dayanıklı çeşitler 72-52 ve Pegaso'da kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 24 ve % 25 olarak bulundu. Dayanıklı çeşit 56-55'de ise kontrol grubuna göre önemli bir fark bulunamadı. Hassas çeşitler 51-52, Akpınar ve Karaçay'da % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 100 dane ağırlığında meydana kontrol grubuna göre meydana gelen azalışlar sırasıyla % 67, % 40 ve % 43 olarak bulundu. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle 100 dane ağırlığında meydana gelen azalmaların, % 50-80 yaprak kıvrılma derecesine göre daha fazla olduğu belirlendi. Örneğin hassas çeşit 51-52'de, % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde kontrole göre meydana gelen azalmanın % 67 den yaprak kıvrılmasının azalmasıyla % 71'e çıktığı bulundu. Benzer biçimde dayanıklı çeşit 56-55'de % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 100 dane ağırlığında kontrol grubuna göre fark bulunmazken, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle kontrol grubuna göre % 15 çıktığı bulundu (Şekil 35). Dayanıklı çeşit Pegaso'da, % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde 100 dane ağırlığında kontrol grubuna göre meydana gelen azalmanın % 26'dan, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle % 34'e çıktığı bulundu.



Şekil 35. Yaprak kıvrılmasının 100 dane ağırlığı üzerine etkisi Kolonlar üzerindeki barlar standart sapmadır. * kontrol grubuna göre istatistik olarak önemli farkı göstermektedir. Dayanıklı çeşit 56-55, hassas çeşit 51-52 ve referans çeşit Pegaso'dur.)

4. TARTIŞMA

Yaprak kıvrılmasının hangi fizyolojik parametreleri etkileyerek fotosentetik verimin korunmasında rol aldığını belirlemek amacıyla mevcut çalışmada öncelikle yaprak su potansiyelindeki değişimler araştırıldı. Çalışmamızda yaprak su potansiyelinin kuraklık periyodu esnasında yaprak kıvrılma derecesi boyunca düştüğü bulunmuştur. Benzer şekilde kuraklık stresi altındaki çeltik bitkisinin 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 stres geçirmiş bitkilerde -2 MPa'a düşürdüğü kaydedilmiştir (Siddique vd., 2000). Çalışmamızda dayanıklı çeşitlerde su potansiyelinde meydana gelen azalmalar hassas çeşitlere göre daha az olarak bulunmuştur. Nitekim Grzesiak vd. (2007) tarafından mısır bitkileri ile yapılan çalışmada kuraklık stresi sonucunda yaprak su potansiyelinde meydana gelen azalmanın kuraklığa dayanıklı mısır çeşitlerinde daha az olduğu belirlenmiştir. Benzer biçimde Guoth vd. (2009) kuraklığa hassas buğday çeşitlerinde su potansiyelinin kuraklığa cevap olarak dayanıklı çeşitlere göre daha hızlı bir biçimde azaldığını gözlemişlerdir. Diğer taraftan, yaprak kıvrılmasının engellenmesi sonucu su potansiyelinde meydana gelen azalmalar, yaprak kıvrılmasının su kaybını önleyici bir düzenleme mekanizması olduğunu ve böylece fotosentezi koruyabileceğini düşündürmektedir.

Yaprak kıvrılmasının fotosentezi korumak için etkileyebileceği fizyolojik parametrelerden biri de stoma iletkenliği (g_s)'dir. Çalışmamızda kuraklık periyodu esnasında kıvrılma boyunca stoma iletkenliğinin azaldığı tespit edilmiştir. Bu azalış muhtemelen yaprak su potansiyelindeki azalmadan kaynaklanabilir. Mısır bitkisinde su stresinin artmasıyla stoma iletkenliğinin, yaprak su potansiyelinin ve osmotik potansiyelin azaldığı ve stoma iletkenliği ile yaprak su potansiyeli ve osmotik potansiyel arasında pozitif bir korelasyonunun olduğu rapor edilmiştir (Premachandra vd., 1992). Benzer şekilde, *Olea europaea*'da kuraklığın stoma iletkenliğini ve yaprak su potansiyelini düşürdüğü ve stoma iletkenliği ile yaprak su potansiyeli arasında pozitif bir ilişkinin olduğu kaydedilmiştir (Giorio vd., 1999). Öte yandan, yaprak kıvrılmasının engellenmesi ile stoma iletkenliğinde meydana gelen düşüşler ve yaprak sıcaklığının kıvrılmış yapraklarda, kıvrılması engellenmiş yapraklara göre daha düşük bulunması, yaprak

kıvrılmasının bazı stomaların açık kalmasını sağlayarak CO₂ alımını devam ettirilebileceği fikrine kanıt oluşturmaktadır. Nitekim Nar vd. (2009) kuraklığa maruz kalmış ve yapraklarını kıvrırmış *Ctenanthe setosa* bitkilerinde yaprağın kıvrılan üst yüzeyindeki stoma iletkenliğinin daha yüksek olduğunu kaydetmişlerdir.

Yaprak kıvrılmasının etkileyebileceği diğer bir parametre ise fotosentetik pigment miktarıdır. Klorofil ve karotenoid miktarlarındaki değişimlerin kuraklık toleransı ile ilişkili olduğu gösterilmiştir (Sairam vd., 1998). Çalışmamızda dayanıklı çeşitlerde meydana gelen toplam klorofil ve karotenoid azalışının hassas çeşitlere göre daha az oluşu bu görüşü desteklemektedir. Yine, Lascano vd. (2001) kuraklığa duyarlı ve hassas buğday çeşitleri üzerinde yaptıkları çalışma sonuçları, mevcut çalışma ile uyum içindedir. Diğer taraftan Nyachiro vd., (2001) kuraklık stresi altındaki buğday bitkilerinde klorofil içeriğinin kontrole göre önemli ölçüde düştüğünü belirlemiştir. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi durumunda pigment içeriğinde meydana gelen önemli düzeydeki azalışlar, yaprak kıvrılması sayesinde yaprak içerisinde oluşturulabilecek nemli ortamın ortadan kaldırılması ve kıvrılma mekanizması ile kuraklığa sağlanan direncin ortadan kalkmasıyla açıklanabilir.

Yaprak kıvrılması muhtemelen fotosentetik aygıtı etkileyerek fotosentetik verimin sürdürmesine katkıda bulunmuş olabilir. Bu nedenle mevcut çalışmada klorofil floresans parametrelerindeki değişimler araştırılmıştır. Bu parametrelerden biri fotosentetik aygıtın stres koşullarında sağlamlığını gösteren F_v/F_m 'deki değişimdir. Diğer bir deyişle, F_v/F_m değerindeki azalma çevresel streslere cevapta fotoinhibitör hasarın varlığını gösterir (Maxwell ve Johnson, 2000). Fakat kuraklığa dayanıklı çeşitlerde % 50-80 kıvrılma derecesine (30 gün kuraklık) kadar F_v/F_m değerinin değişmemesi, PS2'nin fotokimyasal reaksiyonlarının maksimum kuantum veriminin, kıvrılma ile birlikte kuraklık boyunca değişmediğini göstermektedir. Bu durum dayanıklı çeşitlerde su eksikliğine karşı fotosentez mekanizmasının dayanıklılığını doğrulamaktadır (Chavez vd., 2002; Cornic ve Fresneau, 2002). Öte yandan, kuraklığa hassas çeşitlerde F_v/F_m 'de kontrolde meydana gelen düşüşler fotosentetik aparatın hasar görmüş olabileceğini göstermektedir. Nitekim Li vd. (2006) kuraklık stresine maruz bırakılan yulaf çeşitlerinden kuraklığa hassas olanlarda F_v/F_m değerinin azaldığını rapor etmişlerdir. Bununla birlikte % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde dayanıklı çeşitlerde de gözlenen azalış, kuraklığın fotosentetik sistem üzerindeki olumsuz etkisinin tolere edilemediğini göstermektedir. Diğer taraftan, yaprak kıvrılması yapay olarak engellenmiş çeşitlerde F_v/F_m 'deki önemli azalmalar, yaprak kıvrılmasının fotosentetik sistemi koruyucu yönde fonksiyon görebileceği fikrini

uyandırmaktadır. Benzer şekilde, Nar vd. (2009) kuraklık koşullarında yapraklarını kıvrıran *C. setosa*'da F_v/F_m 'nin değişmemesini yaprak kıvrılmasının fotosentetik sistem üzerinde koruyucu bir rol üstlenmesinin bir sonucu olduğunu ileri sürmüşlerdir.

Çalışmamızda ölçülen başka bir klorofil floresans parametresi ise NPQ'dur. Kuraklığın NPQ'da artışa neden olduğu bilinmektedir (Sheuermann vd., 1991; Biehler vd., 1997). Çalışmamızda artan kıvrılmayla beraber artan NPQ, foto-hasarı engellemek için yapraklar üzerindeki enerji yükünün termal olarak dağılmasına işaret edebilir. Nitekim Naumann vd., (2007) kuraklık stresine maruz bırakılan *Myrica cerifera* ve *Phragmites australis* türlerinde artan NPQ'nun, fotosistemi kuraklığın olumsuz etkilerinden koruyucu fonksiyon gördüğünü rapor etmişlerdir. Diğer taraftan, karotenoidlerin (ksantofil) ısı dağılımına katkı sağladıkları bilinmektedir (Demmig-Adams ve Adams, 1992). Özellikle % 50-80 yaprak kıvrılma derecesinde (30 gün) NPQ ve karotenoid içeriğindeki artış, enerji yükünün termal olarak dağıldığını göstermektedir. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle NPQ'de meydana gelen düşüşe paralel olarak karotenoid içeriğindeki azalma, yaprak kıvrılmasının fotosistemi koruyucu bir rol üstlendiğini göstermektedir. Nitekim Zhang vd. (2009) *Mikania micrantha* ve *Chromolaena odorata* bitkileriyle yaptıkları bir çalışmada artan karotenoid içeriğinin NPQ ile ilişkili olduğunu ileri sürmüşlerdir.

Çalışmamızda PS2'nin fotokimyasal verimi (Φ_{PS2})'nin kuraklık stresi ve artan kıvrılma ile azaldığı belirlendi. Φ_{PS2} 'deki azalmanın NPQ ilişkili olduğu bilinmektedir. Çalışmamızda artan kuraklık ve yaprak kıvrılması esnasında NPQ'daki artış fotokimyasal verimin azalmasında rol oynayabilir. Nitekim Qiu vd. (2003) artan NPQ ile fotosistemdeki yükün ısı ile dağıtılmasının fotosentetik verimi düşürerek sistemi ışık hasarından koruduğunu ileri sürmüştür. Bununla beraber, çalışmamızda yaprak kıvrılmasının engellenmesi ile fotokimyasal verimin yaprakları kıvrılmış bitkilere göre daha fazla azaldığı gözlenmiştir. Bu durum elektron taşınım oranı (ETR)'ndeki azalışla ilgili olabilir. Ayrıca yaprak kıvrılmasının fotosistemi koruyucu rol üstlendiğinin başka bir işareti olduğu söylenebilir.

Çalışmamızda artan kuraklıkla beraber ETO'da düşüşler meydana gelmiştir. ETO'da meydana gelen bu düşüşler, yukarıda ifade edildiği gibi artan NPQ etkisiyle fotosistemdeki enerjinin ısı yoluyla dağılımının artmasına bağlıdır. Bilindiği üzere, ETO'da meydana gelen azalma fotosentezde indirgenmeye yol açar (Lu ve Zhang, 1999). Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle, kıvrılmış yapraklara göre ETO'da dikkate değer azalışlar

meydana gelmiştir. Bu durum yaprak kıvrılmasının fotosentetik membranları koruduğunu işaret etmektedir.

Yaprak kıvrılmasının fotosentetik karbon fiksasyonunu etkileyerek verimi koruyup korumadığının belirlenebilmesi için fotosentetik gaz değişimi parametreleri incelendi. Bilindiği gibi, stoma kapanması, kuraklık stresine verilen ilk cevaplar arasındadır ve CO₂ alınımını sınırladığı için azalan fotosentezin temel nedenlerinden birisi olarak kabul edilir (Zanella vd., 2004). Bu açıdan fotosentezdeki azalma su potansiyelinden çok kloroplastlardaki CO₂'in ulaşılabilir olmasına bağlıdır (Chaves, 1991). Çalışmamızda fotosentez hızında artan kuraklık ve yaprak kıvrılmasıyla beraber azalış olduğu belirlenmiştir. Fotosentez hızındaki düşüşle beraber stoma iletkenliği ve transpirasyon oranının da azalışlar meydana gelmiştir. Fotosentezdeki düşüşe stomatal olan ve olmayan faktörler etki eder (Srivastava ve Strasser, 1997). Bunun yanı sıra Loggini vd. (1999) kuraklık stresine hassas ve dayanıklı buğday kültürlerinde fotosentezin kuraklık stresine farklı cevap verdiğini rapor etmiştir. Nitekim çalışmamızda fotosentez hızının dayanıklı çeşitlerde kuraklıktan kaynaklanan indirgenmesi hassas çeşitlere göre daha azdır. Bu çeşitlerde fotosentez hızı yanında stoma iletkenliği (g_s), transpirasyon hızı (E) ve içsel CO₂ konsantrasyonunun da kuraklık stresine bağlı olarak azaldığı belirlenmiştir. Çalışmamıza benzer şekilde Subrahmanyam vd. (2006) kuraklığa dayanıklı ve hassas 2 buğday çeşidiyle yaptıkları çalışmada g_s ve E'nin tüm çeşitlerde azaldığını kaydetmişlerdir. Yin vd. (2006) *Populus przewalski* bitkisinde kuraklık koşulları altında fotosentez hızı, g_s , C_i ve E parametrelerinde kontrol grubuna göre azalış olduğunu belirlemişlerdir. Çalışmamızda fotosentez hızı, g_s , C_i ve E kuraklık koşulları altında azalma fotosentezin stomatal faktörler tarafından indirgenmiş olduğunu düşündürmektedir. Diğer taraftan su eksikliğinin CO₂ fiksasyonunu stomaları kapatması yoluyla azalttığı bilinmektedir (Athar ve Ashraf, 2005). Bitki kökleri kuraklığa maruz kaldıklarında yapraklara sinyaller yollayarak, stoma iletkenliğini azaltmak suretiyle transpirasyonu kontrol ederler (Davies ve Zhang, 1991). Yaprak kıvrılması da stomatal iletkenliğini düzenlemek suretiyle kuraklık koşulları altında CO₂ alınımının devamlılığını sağlayan bir mekanizmadır (Nar vd., 2009). Nitekim çalışmamızda yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle, tüm gaz değişim parametrelerinde (P_n , g_s , C_i ve E) kıvrılan yapraklara göre önemli azalışların olması, yaprak kıvrılmasının fotosentetik verimi koruyucu bir fonksiyon gösterdiği fikrini desteklemektedir.

Yaprak kıvrılmasının fotosentetik verimi karbondioksit fiksasyon enzimlerinin aktivitelerini etkileyerek gerçekleştirdiğinin belirlenebilmesi için çalışmamızda rubisco

aktivitesi ve konsantrasyonu çalışılmıştır. Mevcut çalışmada rubisco aktivitesinde kuraklık stresi ve yaprak kıvrılması boyunca azalmalar meydana gelmiştir. Rubisco aktivitesinin kuraklık stresi sırasında farklı şekillerde değişim gösterdiği bilinmekle beraber çalışmamıza benzer şekilde Maroco vd. (2002) tarla koşullarında kuraklık stresi uyguladıkları üzüm bitkilerinde rubisco aktivitesinde azalış olduğunu rapor etmişlerdir. Çalışmamızda rubisco aktivitesinin yanı sıra rubisco konsantrasyonunun da kuraklık stresine paralel olarak yaprak kıvrılma derecesi arttıkça azaldığı belirlenmiştir. Rubisco aktivitesinde olduğu gibi rubisco konsantrasyonu da kuraklık stresi esnasında farklı biçimde değişimler göstermektedir. Bununla birlikte Jorge vd. (2006) 2D-PAGE ile yaptıkları bir çalışmada rubisco'nun *Quercus ilex* L. yapraklarında yedi gün kuraklıktan sonra azaldığını rapor etmişlerdir. Rubisco aktivitesinin ve konsantrasyonunun azalışı uzun süreli kuraklıktan kaynaklanan stoma kapanması sonucu olabilir. Çünkü stoma kapanması dokunun fazla ısınması, fotosentetik ürünlerde ve C_i konsantrasyonunda azalmaya yol açabilir (Baczek-Kwinta vd., 2010). Düşük seviyedeki C_i rubisco'nun deaktivasyonuna ve sukroz fosfat sentaz'ın baskılanmasına yol açabilir (Chaves ve Oliveira, 2004). Çalışmamızda C_i miktarında meydana gelen azalma da bu fikri destekler niteliktedir. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle gerek rubisco aktivitesinde ve gerekse konsantrasyonunda yapraklarını kıvrıran bitkilere kıyasla meydana gelen dikkate değer azalmalar yaprak kıvrılma mekanizmasının Calvin devri enzimleri üzerinde koruyucu bir etkiye sahip olabileceğini göstermektedir.

Çalışmamızda yaprak kıvrılmasının antioksidan sistemi etkileyerek fotosentezi koruyup korumadığını anlayabilmek için Asada-Halliwell yolu enzimleri çalışılmıştır. Bilindiği gibi strese maruz kalmak aşırı reaktif oksijen türlerinin oluşumuna neden olur. ROS'lar genellikle normal hücrel aktivite tarafından üretilirler ve normal şartlarda hücrelerde düşük seviyede bulunurlar fakat biyotik veya abiyotik stres şartlarına maruz kaldıklarında seviyeleri artar. ROS'ların birikimi hücrelerin zarar görmesine neden olur (Mittler, 2002). ROS'ların sitotoksik etkilerinden hücre ve hücre alt yapılarını korumada ve bitkinin çevresel streslere dayanıklılığında antioksidan enzimlerdeki değişimlerin etkili olduğu bilinmektedir. Bununla birlikte bitkinin strese dayanıklılığı ROS üretimi ve hücrenin antioksidan yeteneğiyle denge halindedir (Pastori ve Trippi, 1993). Yapılan analizlerde H_2O_2 içeriğinin kıvrılma derecesine bağlı olarak arttığı bulunmuştur. Çalışmamızda yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle hidrojen peroksit içeriğinin artmasını,

bitkiyi ışık hasarlarına karşı koruyucu yaprak kıvrılmasının etkinliğini gösterememesi ve ışık hasarı sonu ROS konsantrasyonunun artmasıyla açıklanabilir.

Bitkileri oksidatif hasardan korumak için reaktif oksijen türlerinin (ROS) antioksidan sistem tarafından kontrol altında tutulması gerekir (Ros Barcelo vd., 1987). APX, DHAR, MDHAR ve GR enzimlerinin oluşturduğu ve askorbat-glutasyon siklusu veya Asada-Halliwell yolu olarak adlandırılan sistem stromada indirgenmiş askorbatın yüksek seviyede kalmasını sağlar. Böylece askorbat yokluğunda aşırı derecede kararsız olan APX enziminin fonksiyonel olması sağlanır ve enzimatik olarak H_2O_2 temizlenebilir. APX'in H_2O_2 'yi temizlemesi askorbat-glutasyon siklusunun ilk basamağını oluşturmaktadır (Foyer ve Halliwell, 1976; Asada, 1994). Hidrojen peroksit, APX tarafından suya dönüştürülürken, askorbik asiti kullanır. APX tarafından indirgenen askorbik asit MDHAR tarafından yeniden üretilir (Makino vd., 2002). Böylece fazla elektronlar tüketilir ve aşırı enerjinin dağıtılması teşvik edilir. Bu durum, foto hasara karşı bitkiye koruma sağlar. Mevcut çalışmada APX aktivitesinin yaprak kıvrılmasına paralel olarak arttığı belirlenmiştir. Benzer şekilde kuraklık koşullarındaki pamuk bitkilerinde yüksek APX aktivitesi belirlenmiştir (Ratnayaka vd., 2003). Ma vd. (2011) elma bitkisi ile yaptıkları bir çalışmada APX aktivitesinin kuraklık koşullarında kontrol bitkilerine kıyasla arttığını rapor etmişlerdir. Çalışmamızda APX aktivitesindeki artışın H_2O_2 seviyesinin artmasından kaynaklandığı düşünülmektedir. Diğer taraftan, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle, APX aktivitesinde yaprak kıvrılması durumuyla kıyaslandığında önemli düşüşler meydana gelmesi yaprak kıvrılmasının APX aktivitesini koruyucu ve oksidatif hasarı azaltıcı bir rol üstlendiğini düşündürmektedir. Bununla birlikte hidrojen peroksit konsantrasyonunun yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle artması APX aktivitesinin inhibisyonu ile de sonuçlanmış olabilir.

Ayrıca DHAR, MDHAR ve GR sentezi oksidatif stresi azaltmak için su stresine maruz kalmış bitkilerin temel cevaplarından biridir (Dat vd., 1998). Stres altında bu sistemde görevli olan enzimlerin aktivitelerinin arttığı gösterilmiştir (Mishra vd., 1993; Edwards vd., 1994; Foyer vd., 1994). Elde ettiğimiz bulgularda bu düşünceyi destekler niteliktedir. Askorbat-glutasyon yolunun diğer enzimleri olan DHAR, MDHAR ve GR de çalışmamızda araştırılmıştır. DHAR ve MDHAR oksidatif hasara karşı hücre bileşenlerini korumada önemli rol oynar (Asada ve Takahashi, 1987; Elstner, 1987; Salin, 1988). Aynı zamanda askorbat üretimini katalizlerler (Sgherri vd, 2000). Ayrıca bu iki enzim askorbatın yüksek redoks durumunun sürmesine katkı sağlar (Noctor ve Foyer, 1998).

Yapılan analizlerde DHAR ve MDHAR aktivitelerinin kıvrılma boyunca arttığı saptanmış ve aktivitedeki bu artışlar istatistik olarak önemli bulunmuştur. Literatürde yapılan çalışmalarla da kuraklık stresi sırasında MDHAR ve DHAR aktivitelerinin arttığı ileri sürülmüştür. Örneğin kuraklık stresine maruz bırakılan buğday çeşitlerinde orta ve ağır su stresi koşullarında MDHAR ve DHAR aktivitelerinin arttığı bulunmuştur (Selote ve Chopra, 2006). Yine çeltik bitkisinde yapılan bir çalışmada orta şiddette kuraklık stresi altında her iki enzim aktivitesinin de kontrole kıyaslandığında önemli derecede artış gösterdiği rapor edilmiştir (Sharma ve Dubey, 2005). Elde edilen bulgulara göre yapraktaki DHAR aktivitesinin kuraklık periyodu esnasında kıvrılma boyunca artmasının dehidroaskorbat (DHA) seviyesinin artmasından kaynaklanabileceği düşünülmektedir. Böylece artan DHAR aktivitesi DHA'dan daha fazla askorbatın indirgenmesine neden olur. Elde edilen sonuçlar DHAR ve MDHAR aktivitelerindeki artışın kuraklık esnasında glutatyon konsantrasyonunun önemli derecede artmasından kaynaklanabileceğini göstermektedir. Ayrıca artan DHAR ve MDHAR'ın hücrelerde biriken H₂O₂'yi temizlemek için askorbatın indirgenmesini katalizlediklerini söylemek mümkündür. Öte yandan yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle DHAR ve MDHAR aktivitelerinde, yaprak kıvrılması durumuna göre önemli ölçüde azalmaların meydana gelmesi yaprak kıvrılmasının MDHAR ve DHAR enzimlerini stresin olumsuz etkilerinden koruyucu bir rolü de üstelendiğini göstermektedir.

Mevcut çalışmada askorbat-glutatyon siklusunun diğer bir antioksidan enzimi olan GR aktivitesinde meydana gelen değişimler araştırılmıştır. GR, GSSG'nin GSH'a indirgenmesine aracılık eder ve GSH'ın GSSG'ye oranının yüksek kalmasını sağlayarak oksidatif hasara karşı kloroplastların korunmasında önemli bir rol oynar (Gamble ve Burke, 1984; Pilon-Smits vd., 2000). Dolayısıyla stres altında askorbat-glutatyon yoluna GSH sağlamak ve GSH/GSSG oranının yüksek tutulması için GR aktivitesinde artış olması bir ihtiyaç olabilir. Çalışmamızda yaprak kıvrılma derecesi artarken yaprakta GR aktivitesinin arttığı bulunmuştur. GR aktivitesindeki artış, glutatyon seviyesinin artmış olmasından kaynaklanabilir. Nitekim araştırmamızda yaprak kıvrılması boyunca GSH seviyesinin arttığı bulunmuştur. Bu nedenle mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması artışına paralel olarak GR aktivitesinin artış göstermesi kuraklık koşullarında bu enzimin bitkiye dayanıklılık sağlamada rol oynayabileceğinin bir kanıtı olabilir. Benzer şekilde çeltik bitkisinde yapılan bir çalışmada kuraklık stresi esnasında GR aktivitesindeki artışın glutatyon seviyesinin artmasından kaynaklandığı ileri sürülmüştür (Sharma ve Dubey,

2005). Artan GR aktivitesinin strese tolerans geliřtirmede etkili olabileceđi ve elektron transport zincirindeki önemli bileřenlerin redoks dengesini deđiřtirebileceđi rapor edilmiřtir (Tyystjarvi vd., 1999). Diđer taraftan yapraktaki GR aktivitesinin biriken H₂O₂ radikallerine bir cevap olarak arttıđı dūřünölmektedir. Ayrıca GR'nin askorbat-glutatyon yoluyla H₂O₂ radikallerinin temizlenmesinde fonksiyonu olduđunu söylemek mümkündür. Nitekim literatürdeki bazı alıřmalar bu dūřünöyü destekler niteliktedir. Örneđin su stresine maruz bırakılan buđday bitkisinde GR aktivitesinde gözlenen artıřın reaktif oksijen ürünlerine karřı kloroplastları korumada etkili olabileceđi rapor edilmiřtir (Gamble ve Burke, 1984). Ayrıca Foster ve Hess (1982), artan oksijen konsantrasyonuna cevap olarak oksidatif hasara karřı bitki dokularını korumada GR aktivitesinin arttıđını ileri sürmüřlerdir. Öteyandan yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle GR aktivitesinde, yaprak kıvrılmasına kıyasla meydana gelen azalmalar yaprak kıvrılmasının GR aktivitesini koruyucu rol üstlendiđini ve oksidatif hasarı azaltıcı görev görebileceđine kanıt oluřturmaktadır.

Antioksidan maddeler ve enzimatik olarak katalizlenen reaksiyonlardan oluřan antioksidan savunma sistemi oksidatif strese sebep olan reaktif oksijen türlerinin yok edilmesinde hücrelere yardımcı olurlar. Askorbat (ASC) ve glutatyon (GSH) hücrelerde bulunan düşük moleköl ađırlıklı antioksidanlar olup enzimatik olmayan reaksiyonlarla ROS'ları temizlerler ve oksidatif stresin etkisini azaltırlar (Smirnoff ve Palanca, 1996). Ayrıca her iki bileřik hücrelerin redoks durumunun devam etmesinde önemli bir role sahip olup direkt olarak reaksiyona girerler. Böylece süperoksit (O₂^{•-}) ve hidroksil radikallerini (•OH) nötralize ederler (Dalton, 1995). Askorbat redoks sistemi L-askorbik asit (askorbat), monodehidroaskorbat ve dehidroaskorbattan oluřur. Mevcut alıřmada yaprak kıvrılması boyunca ASC ve DHA içeriđinin arttıđı belirlenmiřtir. Mevcut alıřmada gözlenen yüksek ASC içeriđi APX aktivitesinin sürdürölmesi için arttırıldıđının, yüksek DHA seviyesi de kuraklık řartları altında ASC oksidasyonunun iřaretidir (Zhou vd., 2009). Mevcut alıřmaya benzer olarak, Behnamnia vd., (2009) *Lycopersicon esculantum* bitkisi üzerinde yaptıkları bir alıřmada 5 gün boyunca kuraklık stresine maruz bırakılan bitkilerde, ASC ve DHA içeriđinin arttıđını bulmuřlardır. Diđer taraftan yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle, yaprak kıvrılmasına göre ASC ve DHA içeriđinde meydana gelen azalıřlar, yaprak kıvrılmasının askorbat redoks sisteminin dengesinin sađlanması ve oksidatif stresin olumsuz etkisinin azaltılmasında önemli rolü olabileceđini göstermektedir.

Mevcut çalışmada etkili bir radikal temizleyici olan glutasyon içeriğindeki değişimler de araştırılmıştır. GSH içeriğinin yaprak kıvrılması ilerledikçe arttığı, GSSG içeriğinin ise azaldığı gözlenmiştir. Yaprak kıvrılması sırasında glutasyon içeriğinde meydana gelen artış GR ve DHAR aktivitelerinin artmasıyla açıklanabilir. GR aktivitesindeki artış yüksek GSH ve düşük GSSG seviyesiyle ilişkilidir. Elde edilen bulgulara benzer şekilde kuraklık stresine maruz bırakılmış çeltik bitkisinde glutasyon konsantrasyonunun arttığı ve bu artışın askorbat-glutasyon yolundaki enzim aktivitelerindeki değişimle ilişkili olduğu rapor edilmiştir (Sharma ve Dubey, 2005). Zhang ve Kirkham (1996)'ın yaptıkları çalışmada elde ettikleri veriler, sonuçlarımızı destekler niteliktedir. Bu araştırmacılar kuraklık stresine maruz bırakılmış *Sorghum bicolor* bitkisinde GSH seviyesinin arttığını, GSSG seviyesinin ise azaldığını rapor etmişlerdir. Kuraklık stresi esnasında glutasyon seviyesindeki artış oksidatif strese karşı bitkileri korumada GSH'nin ne kadar önemli olduğunu göstermektedir. Aynı zamanda artan glutasyon seviyesinin askorbat ve dehidroaskorbat seviyelerinin düzenlenmesi için gerekli olduğu düşünülür (Noctor ve Foyer, 1998; Foyer vd., 2001). Nitekim, GR'nin GSSG'yi GSH'a indirgerken NADPH'ı kullandığı ve böylece CO₂ fiksasyonunun azaldığı zamanlarda NADPH/NADP⁺ oranının ayarlanmasına yardımcı olduğu bilinmektedir (Creissen vd., 1996). Diğer taraftan yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle, glutasyon içeriğinde yaprak kıvrılması durumuna göre meydana gelen azalmalar, yaprak kıvrılmasının glutasyon dengesini sağlamada fonksiyon görebileceği ve böylece CO₂ fiksasyonunun da devamlılığını sağlayabilecek bir mekanizma olduğunu düşündürmektedir.

Çalışmamızda yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle antioksidan sistemin büyük oranda inhibe olması, kıvrılmanın antioksidan sistemin düzenlenmesiyle yakından ilişkili olabileceğini ve yaprak kıvrılmasının antioksidan sistemi koruyarak fotosentetik verimi koruyabileceğini işaret etmektedir.

Yaprak kıvrılmasının dane verimi ve bitki büyümesi üzerine etkisinin olup olmayacağına belirlenebilmesi için bitki büyümesi ve verim ile ilgili bazı parametreler çalışılmıştır. Kuraklık stresinin mısır bitkisinin gelişmesi ve bitki büyümesi ve veriminde azalmaya yol açtığı bilinmektedir (Shirazi vd., 2011). Ti-da vd. (2006) mısır bitkisinde kuraklık stresinin dane verimi üzerinde etkisini araştırdıkları bir çalışmada kuraklık koşulları altında mısır veriminde meydana gelen kayıplarda belirleyici faktörün koçan karakterleri olduğu, bu karakterlerden özellikle koçandaki dane sayısındaki ve 100 dane ağırlığındaki azalmaların, verim kaybında ana etken olduğunu rapor etmişlerdir. Xiao vd.,

(2005) kuraklık stresine maruz bıraktıkları mısır bitkilerinde 100-dane ağırlığı ve koçan ağırlığı parametrelerinde kontrol grubuna göre azalmalar bulmuşlardır. Mevcut çalışmada da kuraklık stresi ve yaprak kıvrılmasının artmasıyla mısır çeşitlerinin koçan ağırlığı ve 100-dane ağırlığında kontrol grubuna kıyasla önemli azalışlar belirlenmiştir. Benzer biçimde Khalily vd. (2010) mısır bitkisiyle yaptıkları bir çalışmada kuraklık stresi altında dane ağırlığında azalma belirlemişlerdir. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi durumunda ise yaprak kıvrılmasına göre koçan ağırlığında ve 100-dane ağırlığında meydana gelen dikkate değer azalışlar yaprak kıvrılmasının dane verimi kaybını azaltıcı bir mekanizma olabileceğini göstermektedir.

Sonuç olarak elde edilen tüm bulgular, yaprak kıvrılmasının kuraklık koşulları altında bitkilerin su kaybını azaltan, transpirasyonu düzenleyen, fotosistemleri foto-dinamik hasara karşı koruyan, oluşturduğu nemli bir ortam aracılığı ile bazı stomaların açık kalmasına yol açarak CO₂ alınımının ve dolayısıyla fotosentezin devamlılığını sağlayan, stoma iletkenliği ve ışık arasındaki uyumu sağlayan avantajlı bir mekanizma olduğunu göstermektedir.

5. SONUÇLAR

1. Batem 56-55, Batem 72-52, Batem 72-55 ve Gözdem kuraklığa dayanıklı, Batem 51-52, Akpınar ve Karaçay kuraklığa hassas, TTM-8119, SM-24, Batem 54-55, Batem 56-54 ve Karadeniz Yıldızı ise kuraklığa orta derecede dayanıklı olarak belirlendi.
2. Kuraklığa dayanıklı çeşitlerde, kuraklığa hassas çeşitlere göre yaprakların kıvrılma derecelerinin daha az olduğu belirlendi.
3. Kuraklık stresine maruz bırakılan mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılma derecesi artarken, yaprak su potansiyelinin ve stoma iletkenliğinin azaldığı bulundu. Yaprak kıvrılmasının engellenmesinin yaprak su potansiyeli ve stoma iletkenliğindeki azalışı arttırdığı belirlendi.
4. Artan kuraklık ve yaprak kıvrılması boyunca toplam klorofil içeriğinin azaldığı, karotenoid içeriğinin kuraklığın erken aşamalarında azalırken, kuraklığın şiddeti arttıkça arttığı belirlendi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesinin fotosentetik pigmentlerdeki azalmayı arttırdığı belirlendi.
5. Yapılan analizler sonucunda PS2 maksimum kuantum veriminin (F_v/F_m) kuraklık stresinin erken aşamalarında dayanıklı çeşitlerde değişmediği hassas çeşitlerde ise azaldığı belirlendi. Kuraklığın şiddeti arttıkça F_v/F_m 'nin önemli ölçüde azaldığı saptandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle bu azalışın daha fazla olduğu kaydedildi.
6. Fotokimyasal verim (Φ_{PS2})'in kıvrılma derecesiyle ve kuraklığın şiddeti ile paralel olarak azaldığı bulundu. Kuraklığın erken aşamasında dayanıklı çeşitlerde istatistik olarak fark gözlenmezken, özellikle hassas çeşitlerde meydana gelen azalış kontrole göre önemli olarak kaydedildi. Kıvrılmanın engellenmesi fotokimyasal verimi dikkate değer bir biçimde azalttı.
7. Kuraklık stresi boyunca fotokimyasal olmayan floresans sönmesinin (NPQ) yaprak kıvrılmasının artmasına paralel olarak arttığı kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi durumunda, yaprakları kıvrılmış bitkilerin NPQ değerleri ile kıyaslandığında dikkate değer azalışlar kaydedildi.
8. Elektron taşınım oranı (ETO)'nın kuraklık stresinin şiddeti ve yaprak kıvrılmasına paralel olarak azaldığı saptandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle ETO'da yaprak kıvrılmasına göre dikkate değer azalmalar meydana geldi.

9. Kuraklık periyodu boyunca yapılan analizler sonucu, kuraklığın şiddeti ve yaprak kıvrılmasına paralel olarak transpirasyon oranında istatistik olarak önemli ölçüde azalmalar kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle transpirasyon oranında meydana gelen azalma yaprak kıvrılmasına göre daha yüksek olarak belirlendi.
10. Fotosentez hızının yaprak kıvrılma derecesi ve kuraklık stresinin şiddeti arttıkça önemli ölçüde azaldığı gözlemlendi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi durumunda yaprakları kıvrılmış bitkilerin sahip oldukları değerlerle kıyaslandığında tüm çeşitlerde dikkate değer düşüşler belirlendi.
11. İçsel CO₂ miktarı, yaprak kıvrılmasının ve kuraklık stresinin şiddetinin artmasıyla azalma gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle C_i konsantrasyonunda, yaprak kıvrılmasına göre önemli düşüşler bulundu.
12. Rubisco aktivitesinde yaprak kıvrılmasına paralel olarak düşüşler belirlendi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle aktivitedeki düşüşlerin yaprak kıvrılması durumuna göre daha yüksek olduğu belirlendi.
13. Rubisco konsantrasyonunda yaprak kıvrılması arttıkça azalışlar belirlendi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle rubisco konsantrasyonunda meydana gelen azalmanın yaprak kıvrılmasına göre daha fazla olduğu belirlendi.
14. Yaprak sıcaklığında kuraklık stresine bağlı olarak artışlar belirlendi. Yaprak kıvrılması durumunda, yaprak kıvrılmasının engellenmesine göre yaprak sıcaklığının daha düşük olduğu belirlendi.
15. Artan kuraklık ve yaprak kıvrılması boyunca hidrojen peroksit içeriğinin arttığı bulundu. Yaprak kıvrılmasının engellenmesinin hidrojen peroksit içeriğindeki artışı hızlandırdığı belirlendi.
16. Yaprak kıvrılması sırasında APX aktivitesinin kontrole oranla önemli ölçüde arttığı belirlendi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi ile APX aktivitesinde önemli düşüşler kaydedildi.
17. Kıvrılma derecesinin artmasıyla beraber kuraklık periyodu arttıkça GR aktivitesinin genel olarak arttığı bulundu. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle aktivitede yaprak kıvrılmasına göre düşüşler gözlemlendi.
18. Yapılan analizler sonucunda DHAR aktivitesinin kontrole kıyaslandığında önemli ölçüde arttığı saptandı. Yaprak kıvrılmasının yapay olarak engellenmesi ile DHAR aktivitesinde yaprak kıvrılmasına kıyasla önemli düşüşler kaydedildi.

19. MDHAR aktivitesinin genel olarak kıvrılma boyunca arttığı, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle MDHAR aktivitesinde kıvrılmış yapraklarla kıyaslandığında aktivitede önemli azalışlar meydana geldiği belirlendi.
20. Yaprak kıvrılması boyunca yapılan analizler sonucunda askorbat (ASC) ve dehidroaskorbat (DHA) içeriklerinin arttığı belirlendi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle ASC ve DHA içeriklerinde kontrole göre önemli azalışlar belirlendi.
21. Erken aşamadaki yaprak kıvrılmasının, yaprak kıvrılmasının geç aşamasına göre fotosentezi daha fazla koruduğu belirlendi.
22. Koçan ağırlığında yaprak kıvrılması sırasında azalışlar meydana geldi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle bu azalışlarda önemli artışlar belirlendi.
23. Yaprak kıvrılması ile 100 dane ağırlığında azalmanın meydana geldiği, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle 100 dane ağırlığında meydana gelen azalmaların, yaprak kıvrılmasına göre önemli ölçüde arttığı belirlendi.
24. Dayanıklı çeşitlerde fotosentetik verimdeki korumanın hassas çeşitlere göre daha etkili olduğu belirlendi.

6. ÖNERİLER

Bitkilerin kuraklık stresi altında hayatlarını sürdürebilmek için geliştirdikleri sakınma mekanizmalarından biri yaprakların rulo şeklinde kıvrılmasıdır. Bu mekanizmalara sahip olan şanslı bitkiler uzun bir süre canlılıklarını devam ettirebilir ve kuraklıktan en az hasarla sakınabilirler. Bu mekanizmaya sahip olan mısır bitkisi stres çalışmalarının fizyolojisini açıklamak bakımından oldukça önemli bir bitkidir. Yaprak katlanması veya kıvrılmasının fotosentez hızında azalmaya yol açtığı düşünülmektedir. Özellikle dünyada geniş olarak tarımı yapılan ve bu mekanizmaya sahip pirinç, mısır, buğday gibi bitkiler için bu çalışmalar daha büyük önem arz etmektedir. Bu sebeple kıvrılma mekanizmasının bütün yönleri ile bilinmesi gerekir. Ekonomik olarak önemli ve yaprak kıvrılma mekanizmasına sahip mısır bitkisinde kıvrılma mekanizmasını aydınlatmaya yönelik olan bu çalışmadan elde edilen bilgiler, benzer mekanizmalara sahip bitkiler için kullanılabilir olmasından dolayı, mevcut çalışmanın uygulanabilir özelliği bulunmaktadır. Bu sebeple yaprak kıvrılması ile ilgili genlerin zirai bitkilere aktarım (örn NARROW AND ROLLED LEAF 1, Rolled leaf 9) çalışmalarına hız kazandırılması önerilmektedir

Diğer taraftan kuraklık stresi sonucu verim kayıplarını azaltabilmek için kuraklığa dayanıklılığı bu çalışma ile belirlenen ve kuraklığa dayanıklı olduğu bilinen refesans çeşitler Pegaso ve Helen'den daha dayanıklı olması sebebiyle yurt dışı kaynaklı bu çeşitler yerine BATEM 56-55'in, buna ilaveten kuraklığa dayanıklı çeşitler olan BATEM 72-52 ve Gözdem'in tarımının yapılması, kuraklığa dayanıklılığı bilinmeyen çeşitlerin tarımı yapılacaksa yaprak kıvrılması cevabı geç başlayan çeşidin ekilmesi tarafımızdan önerilmektedir.

Bununla birlikte yaprak kıvrılması sürecince Calvin devrinin diğer enzimlerinde meydana gelen değişimlerin ortaya konması, yaprak kıvrılmasının bu enzimler üzerinde koruyucu bir etkisi olup olmadığının anlaşılmasında önemli olacaktır.

7. KAYNAKLAR

- Ackerson, R.C., Kreig, D.R. ve Sung, F.J.M., 1980. Leaf Conductance and Osmoregulation of Field Grown Sorghum Genotypes, Crop Sci., 20, 10-14.
- Aebi, H.E., 1983. Catalase. In: Methods of Enzymatic Analysis, Bergmeyer, H.U., Ed., Verlag Chemie, Weinherm, 273-286.
- Ali Dib, T., Monneveux, P.H., Acevedo, E. ve Nachit, M.M., 1994. Evaluation of Proline Analysis and Chlorophyll Fluorescence Quenching Measurements as Drought Tolerance Indicators in Durum Wheat (*Triticum turgidum* L. var. durum), Euphytica, 79,65-73.
- Aono, M., Saji, H., Fujiyama, S. ve Sugita, M., 1995. Decrease in Activity of Glutathione Reductase Enhances Paraquat Sensitivity in Transgenic *Nicotiana tabacum*, Plant Physiol., 107, 645-648.
- Arnon, D.I., 1949. Copper Enzymes in Isolated Chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*, Plant Physiol., 24, 1-15.
- 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, J. Agronon. Crop Sci., 186, 111-118.
- Arrigoni, O., Dipierro, S. ve Borracino, G., 1981. Ascorbate Free Radical Reductase: A Key Enzyme of The Ascorbic Acid System, FEBS Lett., 125, 242-244.
- Arrigoni, O., 1994. Ascorbate System in Plant Development, J. Bioenerg Biomembr., 26, 407-419.
- Asada, K. ve Takahashi, M., 1987. Production and Scavenging of Active Oxygen in Photosynthesis, In: Photoinhibition, Kyle, D.J., Osmond, C.B., Arntzen, C.J., Ed., Elsevier, Amsterdam, 227-287.
- Asada, K., 1992. Ascorbate Peroxidase-Hydrogen Peroxide Scavenging Enzyme in Plants, Physiol. Plant., 85, 235-241.
- Asada, K., 1994. Production and Action of Active Oxygen Species in Photosynthetic Tissues, In: Causes of Photooxidative Stress and Amelioration of Defense Systems in Plants, Foyer, C.H., Mullineaux, P.M., Ed., CRC Press, Boca Raton, 77-104.
- Athar, H.R. ve Ashraf. M., 2005. Photosynthesis under drought stress. In: Hand Book Photosynthesis, 2nd edition, Pessarakli, M., Ed., CRC Press, New York, USA, 795-810.
- Ayaz, F.A., Kadioğlu, A. ve Turgut, R., 2000. Water Stress Effects on the Content of Low Molecular Weight Carbohydrates and Phenolic Acids in *Ctenanthe setosa* (Rosc.) Eichler (Marantaceae), Can. J. Plant Sci., 80, 373-378.
- Ayaz, F.A., Kadioglu, A. ve Dogru, A., 2001. Leaf Rolling Effects on Lipid and Fatty Acid Composition in *Ctenanthe setosa* (Marantaceae) Subjected to Water-Deficit Stress, Acta Physiol. Plant., 23, 43-47.

- Baczek-Kwinta, R., Adamska, A., Seidler-Lozykowska, K. ve Tokarz, K., 2010. Does The Rate of German Chamomile Growth and Development Influence The Response of Plants to Soil Drought?, Biologia, 65, 837-842.
- Bajji, M., Bertin, P., Lutts S. ve Kinet, J.M., 2004. Evaluation of Drought Resistance Related Traits in Durum Wheat Somaclonal Lines Selected *in vitro*, Aust. J. Exp. Agric. 44, 27-35.
- Bates, L.S., Waldren, R.P. ve Teare, I.D., 1973. Rapid Determination of Free Proline for Water Stress Studies, Plant Soil., 39, 205-207.
- Beauchamp, C. ve Fridovich, I., 1971. Superoxide Dismutase: Improved Assays and An Assay Applicable to Acrylamide Gels, Anal. Biochem., 44, 276-287.
- Begg, J.E., 1980. Morphological Adaptation of Leaves to Water Stress, In: Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress, Turner, N.C., Kramer, P.J., Ed., John Wiley and Sons, New York, 33-42.
- Behnamnia, M., Kalantari, K.M. ve Rezanejad, F., 2009. Exogenous Application of Brassinosteroid Alleviates Drought-induced Oxidativestress in *Lycopersicon esculentum* L., Gen. App. Plant Physiol., 35, 22-34.
- Bergmeyer, J. ve Grabl, M., 1983. Methods of Enzymatic Analysis, Third Edition, Germany, 190-302.
- Bidwell, R.G.S., 1974. Plant Physiology, Giles, McMillan Co., New York.
- Biehler, K., Haupt, S., Beckmann, J., Fock, H. ve Becker, T.W., 1997. Simultaneous CO₂ and 16 O₂:18 O₂ Gas Exchange and Fluorescence Measurements Indicate Differences in Light Energy Dissipation Between The Wild-Type and The Phytochrome-Deficient Aurea Mutant of Tomato During Water Stress, J. Exp.Bot., 48, 1439-1449.
- Bilger, W. ve Björkman, O., 1990. Role of The Xanthophyll Cycle in Photoprotection Elucidated by Measurements of Light-Induced Absorbance Changes, Fluorescence and Photosynthesis in Leaves of *Hedera canariensis*, Photosynth. Res., 25, 173-185.
- Björkman, O. ve Demmig-Adams, B., 1993. Regulation of Photosynthetic Light Energy Capture, Conversion and Dissipation in Leaves of Higher Plants, In: Ecophysiology of Photosynthesis, Shulze, E.D., Caldwell, M.M., Ed., Springer-Verlag, Berlin, 17-47.
- Blum, A., 1986. Plant Breeding for Stress Environments, CRC Press, Boca Raton, USA, 1-223.
- Bowditch, M. ve Donaldson, R. 1990. Ascorbate Free-Radical Reduction by Glyoxysomal Membranes, Plant Physiol., 94, 531-537.
- Bowler, C., Van Maontague, M. ve Inze, D., 1992. Superoxide Dismutase and Stress Tolerance, Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 43, 83-116.
- Bradbury, M., ve Baker, N.R., 1981. Analysis of The Slow Phases of The In Vivo Chlorophyll Fluorescence Induction Curve. Changes in The Redox State of Photosystem II Electron Acceptors and Fluorescence Emission from Photosystems I and II, Biochim. Biophys. Acta, 635, 542-551.

- Bradford, M.M., 1976. Rapid and Sensitive Method for The Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing The Principle of Protein-Dye Binding, Anal. Biochem., 72, 248–254.
- Bray, E.A., 1997. Plants Responses to Water Deficit, Trends Plants Sci., 2, 48-54.
- Bunce, J.A., 2009. Use of The Response of Photosynthesis to Oxygen to Estimate Mesophyll Conductance to Carbon Dioxide in Water-Stressed Soybean Leaves, Plant Cell Environ., 32, 875–881.
- Cakmak, I., Strbac, D. ve Marschner, H., 1993. Activities of Hydrogen Peroxide-Scavenging Enzymes in Germinating Wheat Seeds, J. Exp. Bot., 44, 127-132.
- Campbell, M.K., 1991. Biochemistry, Harcourt Brace Jovanovich College Publishers, Fort Worth, USA.
- Chapman, S.C., Crossa, J. ve Edmeades, G.O., 1997. Genotype by Environment Effects and Selection for Drought Tolerance in Tropical Maize. 1. Two Mode Pattern Analysis of Yield, Euphytica 95, 1–9.
- Chaudiere, J. ve Ferrari-Iliou, R., 1999. Intracellular Antioxidants from Chemical to Biochemical Mechanisms, Food Chem. Toxicol., 37, 949-962.
- Chaves, M.M., 1991. Effects of Water Deficits on Carbon Assimilation, J. Exp. Bot., 42, 1-16.
- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Maroco, J.P., Rodrigues, M.L., Picardo, C.P.P., Osorio, M.L., Carvalho, I., Faria, T. ve Pinheiro, C., 2002. How Plants Cope With Water Stress in The Field. Photosynthesis and Growth, Ann. Bot., 89, 907-916.
- Chaves, M.M. ve Oliveira, M.M., 2004. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture, J. Exp. Bot., 407, 2365–2379.
- Chaves, M.M., Flexas, J. ve Pinheiro, C., 2009. Photosynthesis under Drought and Salt Stress: Regulation Mechanisms from Whole Plant to Cell, Ann. Bot., 103, 551–560.
- Chen, G.X. ve Asada, K., 1989. Ascorbate Peroxidase in Tea Leaves: Occurrence of Two Isozymes and the Differences in Their Enzymatic Properties, Plant Cell Physiol., 30, 987-998.
- Clarke, J.M., 1986. Effect of Leaf Rolling on Leaf Water Loss in *Triticum* spp., Can. J. Plant Sci., 66, 885-891.
- Colom, M.R. ve Vazzana, C., 2003. Photosynthesis and PSII Functionality of Drought-resistant and Drought-sensitive Weeping Lovegrass Plants, Environ. Exp. Bot., 49, 135-144.
- Conklin, P.L., 2001. Recent Advances in the Role and Biosynthesis of Ascorbic Acid in Plants, Plant Cell Environ., 24, 383-394.
- Corlett, J.E., Jones, H.G., Massacci, A. ve Masodijidek, J., 1994. Water Deficit, Leaf Rolling and Susceptibility to Photoinhibition in Field Grown Sorghum, Physiol. Plant., 92, 423-430.
- Cornic, G. ve Fresneau, C., 2002. Photosynthetic Carbon Reduction and Oxidation Cycles are The Main Electron Sinks for Photosystem II Activity During A Mild Drought, Ann. Bot., 89, 887-894.

- Creissen, G., Edwards, E.A. ve Mullineaux, P.M., 1994. Glutathione Reductase and Ascorbate Peroxidase, In: Causes of Photooxidative Stress and Amelioration of Defence Systems in Plants, Foyer, C.H., Ed., Mullineaux, P.M., CRC Press, Boca Raton, 343-364.
- Creissen, G., Broadbent, P., Stevens, R., Wellburn, A.R. ve Mullineaux, P.M., 1996. Manipulation of Glutathione Metabolism in Transgenic Plants, J. Biochem., 24, 465-472.
- Çırak, C. ve Esendal, E., 2006. Soyada Kuraklık Stresi, OMÜ Zir. Fak. Dergisi, 21, 231-237.
- Dalton, D.A., Harus, F.J., Russell, S.A. ve Evans, H.J., 1987. Purification, Protection and Distribution of Ascorbate Peroxidase in Legumen Root Nodules, Plant Physiol., 83, 789-794.
- Dalton, D.A., 1995. Antioxidant Defences of Plants and Fungi, In: Oxidative Stress and Antioxidant Defences in Biology, Ahmad, S., Ed., Chapman Hall, New York, 298-355.
- Dat, J.F., Foyer, C.H. ve Scott, I.M., 1998. Changes in Salicylic Acid and Antioxidants during Induced Thermo Tolerance in Mustard Seedlings, Plant Physiol., 118, 1455-1461.
- Demmig-Adams, B., Adams, W.W. ve Mattoo, A., 2006. Photoprotection, Photoinhibition, Gene Regulation and Environment. Advances in Photosynthesis and Respiration, Springer, 21, Dordrecht, 382 s.
- David, T.S., Henriques, M.O., Kurz-Besson, C., Nunes, J., Valente, F., Vaz, M., Pereira, J.S., Siegwolf, R., Chaves, M.M., Gazarini, L.C. ve David, J.S., 2007. Water Use Strategies in Two Co-Occurring Mediterranean Evergreen Oaks: Surviving The Summer Drought, Tree Physiol., 27, 793-803.
- Davies, W.J. ve Zhang, J., 1991. Root Signals and The Regulation of Growth and Development of Plants in Drying Soil, Annual Rev. Biol. Plant Physiol. Plant Molecul., 42, 55-76.
- De Gara, L., Tommasi, F., Liso, R. ve Arrigoni, O., 1991. Ascorbic Acid Utilization by Prolylhydroxylase "in vivo", Phytochemistry, 30, 1397-1399.
- De Gara, L. ve Tommasi, F. 1999. Ascorbate Redox Enzymes: A Network of Reactions Involved in Plant Development, Recent Dev. Phytochem., 3, 1-15.
- Demmig-Adams, B. ve Adams, W.W., 1992. Photoprotection and Other Responses of Plants to High Light Stress, Annu. Rev. Plant Physiol., 43, 599-626.
- Earle, F.R., Curtis, J.J. ve Hubbard, J.E., 1946. Composition of The Component Parts of The Kernel, Cereal Chem. 23, 504-511.
- Edwards, E.A., Enard, C., Creissen, G.P. ve Mullineaux, P.M., 1994. Synthesis and Properties of Glutathione Reductase in Stressed Peas, Planta, 192, 137-143.
- Ekanayake, I.J., De Data, S.K. ve Steponkus, P.L., 1993. Effect of Water Deficit Stress on Diffusive Resistance, Transpiration, and Spikelet Desiccation of Rice (*Oryza sativa* L.), Ann. Bot., 72, 73-80.
- Elstner, E.F., 1987. Metabolism of Activated Oxygen Species, In: The Biochemistry of Plants, D.D. Davies, Ed., Academic Press, USA, 253-315.

- Elstner, E.F. ve Osswald, W., 1994. Mechanisms of Oxygen Activation During Plant Stress, P. Royal Soc. Edinburg, 103, 131-154.
- Epron, D., Dreyer, E. ve Bréda, N. 1992. Photosynthesis of Oak Trees (*Quercus petaea* (Matt.) Lieb.) during Drought under Field Conditions: Diurnal Course of Net CO₂ Assimilation and Photochemical Efficiency of Photosystem II, Plant Cell Environ., 15, 809-820.
- European Commission, Agriculture in the European Union. Statistical and Economic Information 2003. http://europa.eu.int/comm/agriculture/agrista/index_en.htm 18 Temmuz 2004
- Feierabend, J., Schaan, C. ve Hertwig, B., 1992. Photoinactivation of Catalase Occurs Under Both High and Low Temperature Stress Conditions and Accompanies Photoinhibition of Photosystem II, Plant Physiol., 100, 1554-1561.
- Feng, Y.L., Cao, K.F. ve Feng, Z.L., 2002. Thermal Dissipation, Leaf Rolling and Inactivation of PS II Reaction Centres in *Amomum villosum*, J. Tropical Ecol., 18, 865-872.
- Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., ve Sharkey, T.D. 2004. Diffusive and Metabolic Limitations to Photosynthesis under Drought and Salinity in C₃ plants. Plant Biol., 6, 269-279.
- Flexas, J., Ribas-Carbo, M., Bota, J., Galmes, J., Henkle, M., Martinez-Canellas, S. ve Medrano, H., 2006. Decreased Rubisco Activity during Water Stress Is Not Induced by Decreased Relative Water Content but Related to Conditions of Low Stomatal Conductance and Chloroplast CO₂ Concentration, New Phytol., 172, 73-82.
- Flexas, J., Ribas-Carbo, M., Diaz-Espejo, A., Galmes, J. ve Medrano, H., 2008. Mesophyll Conductance to CO₂: Current Knowledge and Future Prospects, Plant Cell Environ., 31, 602-612.
- Foster, J.G. ve Hess, J.L., 1982. Oxygen Effects on Maize Leaf Superoxide Dismutase and Glutathione Reductase, Phytochemistry, 21, 1527-1532.
- Foyer, C.H. ve Halliwell, B., 1976. Presence of Glutathione and Glutathione Reductase in Chloroplast: A Proposed Role in Ascorbic Acid Metabolism, Planta, 133, 21-25.
- Foyer, C.H., 1993. Ascorbic Acid, In: Antioxidants in Higher Plants, Alscher, R.G., Hess, J.L., Ed., CRC Press, Boca Raton, 31-58.
- Foyer, C.H., Descouvieres, P. ve Kunert, K.J., 1994. Protection Against Oxygen Radicals: An Important Mechanism Studied in Transgenic Plants, Plant Cell Environ., 17, 507-523.
- Foyer, C.H., Lopez-Delgado, H., Dat, J.F. ve Scott, I.M., 1997. Hydrogen Peroxide and Glutathione Associated Mechanisms of Acclimatory Stress Tolerance and Signalling, Physiol. Plant., 100, 241-254.
- Foyer, C.H., Theodoulov, F.L. ve Delrot, S., 2001. The Functions of Inter and Intracellular Glutathione Transport Systems in Plants, Trends Plant Sci., 6, 486-492.
- Fridovich, L., 1986. Biological Effect of Superoxide Radical, Arch. Biochem. Biophys., 247, 1-11.

- Fridovich, I., 1995. Superoxide Radical and Superoxide Dismutases, Annu. Rev. Biochem., 64, 97-112.
- Fu, J. ve Huang, B., 2001. Involvement of Antioxidants and Lipid Peroxidation in the Adaptation of Two Cool-Season Grasses to Localized Drought Stress, Environ. Exp. Bot., 45, 105-114.
- Galmes, J., Medrano, H. ve Flexas, J., 2007. Photosynthetic Limitations in Response to Water Stress and Recovery in Mediterranean Plants with Different Growth Forms, New Phytol., 175, 81–93.
- Galmes, J., Ribas-Carbo, M., Medrano, H., ve Flexas, J., 2010. Rubisco Activity in Mediterranean Species is Regulated by the Chloroplastic CO₂ Concentration Under Water Stress, J. Exp. Bot., 62, 653-662.
- Gamble, P.E. ve Burke, J.J., 1984. Effect of Water Stress on the Chloroplast Antioxidant System, I. Alterations in Glutathione Reductase Activity, Plant Physiol., 76, 615-621.
- Garcia-Plazaola, J.I., Hernandez, A., Olano, J.M. ve Becerril, J.M., 2003. The Operation of The Lutein Epoxide Cycle Correlates with Energy Dissipation, Funct. Plant Biol., 30, 319–324.
- Gaspar, T., Penel, C., Hagege, D. ve Greppin, H., 1991. Peroxidases in Plant Growth Differentiation and Development Processes, Univ. M. Curie-Sklodowska, Lublin, Poland and Univ., Geneva, Switzerland.
- Genty, B., Briantais, J.M. ve Baker, J.M., 1989. The Relationship Between The Quantum Yield of Photosynthetic Electron Transport and Quenching of Chlorophyll Fluorescence, Biochim. Biophys. Acta., 990, 87–92.
- Ghannoum, O., 2009. C₄ Photosynthesis and Water Stress, Ann. Bot., 103, 635–644.
- Giorio, P., Sorrentino, G. ve d'Andria, R., 1999. Stomatal Behaviour, Leaf Water Status and Photosynthetic Response in Field-Grown Olive Trees Under Water Deficit, Environ. Exp. Bot., 42, 95-104.
- Gonzalez-Reyes, J.A., Hidalgo, A., Caler, J.A., Palos, R. ve Navas, P., 1994. Nutrient Uptake Changes in Ascorbate Free Radical-Stimulated Onion Roots, Plant Physiol., 104, 271-276.
- Gözükara, E.M., 1997. Biyokimya, Evin Matbaası, İstanbul.
- Griffith, O.W., 1980. Determination of Glutathione and Glutathione Disulfide Using Glutathione Reductase and 2-Vinylpyridine, Analyt. Biochem., 106, 207-212.
- Grzesiak, M.T., Rzepka, A., Hura, T., Hura, K. ve Skoczowski, A., 2007. Changes in Response to Drought Stress of Triticale and Maize Genotypes Differing in Drought Tolerance, Photosynthetica, 45, 280–287.
- Guoth, A., Tari, I., Galle, A., Csiszar, J., Pecsvaradi, A., Cseuz, L. ve Erdei, L., 2009. Comparison of the Drought Stress Responses of Tolerant and Sensitive Wheat Cultivars during Grain Filling: Changes in Flag Leaf Photosynthetic Activity, ABA Levels and Grain Yield, J. Plant Growth Reg., 28, 167–176.
- Hale, M.G. ve Orcutt, D.M., 1987. The Physiology of Under Stress, John Wiley and Sons, New York, USA.

- 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., Ed., Oxford Press, Oxford, 180-206.
- Halliwell, B. ve Gutteridge, J.M.C., 1989. Free Radicals in Biology and Medicine, Oxford, Clarendon Press.
- 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 Physiol., 73, 834-843.
- Hasegawa, P.M., Bressan, R.A., Handa, S. ve Handa, A.K., 1984. Cellular Mechanisms of Tolerance to Water Stress, Hort. Sci., 19, 371-377.
- Hausladen, A. ve Alscher, R.G., 1993. Glutathione, In: Antioxidants in Higher Plants, Alscher, R.G., Hess, J.L., Ed., CRC Press, Boca Raton, 1-30.
- Havaux, M. ve Lannoye, R., 1985. Drought Resistance of Hard Wheat Cultivars Measured by A Rapid Chlorophyll Fluorescence Test, J. Agric. Sci. Camb., 104, 501-504.
- Heath, R.L. ve Packer, L., 1968. Photoperoxidation in Isolated Chloroplasts. I. Kinetics and Stoichiometry of Fatty Acid Peroxidation, Arch. Biochem. Biophys., 125, 189-198.
- Heckathorn, S.A. ve Delucia, E.H., 1991. Effect of Leaf Rolling on Gas Exchange and Leaf Temperature of *Andropogon gerardii* and *Spartina pectinata*, Bot. Gaz., 152, 263-268.
- Horemans, N., Foyer, H.C., Potters, G. ve Asard, H., 2000. Ascorbate Function and Associated Transport Systems in Plants, Plant Physiol. Biochem., 38, 531-540.
- Hopkins, W.G., 1995. Introduction to Plant Physiology, The University of Western Ontario, John Wiley and Sons Inc., 423-443.
- Hossain, M.A. ve Asada K., 1984. Purification of Dehydroascorbate Reductase from Spinach and Its Characterization As A Thiol Enzyme, Plant Cell Physiol., 25, 85-92.
- Hossain M.A, Nakano Y ve Asada, K., 1984. Monodehydroascorbate Reductase in Spinach Chloroplasts and Its Participation in Regeneration of Ascorbate For Scavenging Hydrogen Peroxide, Plant Cell Physiol., 25, 385-395.
- IPCC, 2001. Climate Change 2001: Synthesis Report. A Contribution of Working Groups I, II, and III to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Watson, R.T. ve Core Writing Team, Ed., Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Irigoyen, J.J., Emerich, D.W. ve Sanchez-Diaz, M., 1992. Alfalfa Leaf Senescence Induced by Drought Stress: Photosynthesis, Hydrogen Peroxide Metabolism, Lipid Peroxidation and Ethylene Evolution, Physiol. Plant., 84, 67-72.
- Jimenez, A., Hernandez, J.A., del Rio ve Sevilla, F., 1997. Reactive Oxygen Intermediates in Plant-Microbe Interactions: Who is Who in Powdery Mildew Resistance?, Planta, 216, 891-902.
- Jorge, I., Navarro, R.M., Lenz, C., Ariza, D. ve Jorriin, J., 2006. Variation in The Holm Oak Leaf Proteome at Different Plant Developmental Stages, Between Provenances and in response to Drought Stress, Proteomics, 6, 207-214.

- Jones, H.G., 1979. Visual Estimation of Plant Water Status in Cereals, J. Agric. Sci., 92, 83-89.
- Jones, H.G., 1992. Plants and Microclimate, Cambridge University Press, Cambridge.
- Jung, S., 2004. Variation in Antioxidant Metabolism of Young and Mature Leaves of *Arabidopsis thaliana* Subjected to Drought, Plant Sci., 166, 459-466.
- Kadioğlu, A. ve Turgut, R., 1999. Some Biochemical Changes During Leaf Rolling in *Ctenanthe setosa* (Marantaceae), Acta Physiol. Plant., 21, 209-214.
- Kadioğlu, A., Turgut, R., Palavan-Ünsal, N. ve Saruhan, N., 2002. Effect of Polyamines on Leaf Rolling in *Ctenanthe setosa*, Israel J. Plant. Sci., 50, 19-23.
- Kadioğlu, A. ve Terzi, R., 2007. A Dehydration Avoidance Mechanism: Leaf Rolling, The Bot. Review., 73, 290-302.
- Kadioğlu, A., 2011. Bitki Fizyolojisi, Gündüz Ofset Matbaacılık, Trabzon.
- Kadioglu, A., Terzi, R., Saruhan, N. ve Saglam, A., 2011 Current Advances in The Investigation of Leaf Rolling Caused by Biotic and Abiotic Stress Factors, Plant Sci., DOI: 10.1016/j.plantsci.2011.01.013.
- Kalefetoğlu, T. ve Ekmekçi, Y., 2005. The Effects of Drought on Plants and Tolerance Mechanisms, G.Ü. Fen Bilimleri Dergisi, 18, 723-740.
- Kao, W.Y. ve Forseth, I.N., 1992. Diurnal Leaf Movement, Chlorophyll Fluorescence and Carbon Assimilation in Soybean Grown Under Different Nitrogen and Water Availabilities, Plant Cell Environ., 15, 703-710.
- Kato, Y., Urano, J., Maki, Y. ve Ushimaru, T., 1997. Purification and Characterization of Dehydroascorbate Reductase from Rice, Plant Cell Physiol., 38, 173-178.
- Kautsky, H., Appel, W. ve Amann, H., 1960. Chlorophyll Fluorescence and Carbon Assimilation. Part XIII. The Fluorescence and the Photochemistry of Plants, Biochem. Z., 332, 277-292.
- Kessler, B., 1961. Nucleic Acids As Factors in Drought Resistance of Higher Plants, Recent Advan. Bot., 2, 1153-1159.
- Khalily, M., Moghaddam, M., Kanouni H. ve Asheri, E., 2010. Dissection of Drought Stress as a Grain Production, Asian J. Crop. Sci., 2, 60-69.
- Kicheva, M.I., Tsonev, T.D. ve Popova, L.P., 1994. Stomatal and Nonstomatal Limitations to Photosynthesis in Two Wheat Cultivars Subjected to Water Stress, Photosynthetica, 30, 107-116.
- Klapheck, S., 1988. Homoglutathione: Isolation, Quantification and Occurrence in Legumens, Physiol. Plant., 74, 727-732.
- 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.
- Kow, Y.W., Smyth, D.A. ve Gibbs, M., 1982a. Oxidation of Reduced Pyridine Nucleotide By A System Using Ascorbate and Hydrogen Peroxide from Plant and Algae, Plant. Physiol., 69, 72-76.

- Kow, Y.W., Smyth, D.A. ve Gibbs, M., 1982b. Oxidation of NAD(P)H in A Constituted Spinach Chloroplast Preparation Using Ascorbate and Hydrogen Peroxide, Plant Physiol., 69, 740-741.
- Kozłowski, T.T.ve Pallardy, S.G., 1997. Physiology of Woody Plants, Academic Press, San Diego.
- Kramer, P.J., 1980. Water Relations in Plants, Academic Press, New York.
- Laemmli, U.K., 1970. Cleavage of Structural Proteins during the Assembly of The Head of Bacteriophage T4, Nature, 227, 680–685.
- Lascano, H.R., Antonicelli, G.E., Luna, C.M., Melchiorre, M.N., Gómez, L.D., Racca, R.W., Trippi, V.S. ve Casano, L.M., 2001. Antioxidant System Response of Different Wheat Cultivars Under Drought, Field and in vitro Studies, Aust. J. Plant Physiol., 28, 1095-1102.
- Law, M.Y., Charles, S.A. ve Halliwell, B., 1983. Glutathione and Ascorbic Acid in Spinach (*Spinacia oleracea*) Chloroplasts, Biochem. J., 210, 899-903.
- Lawlor, D.W. ve Tezara, W. 2009. Causes of Decreased Photosynthetic Rate and Metabolic Capacity in Water-Deficient Leaf Cells: a Critical Evaluation of Mechanisms and Integration of Processes, Ann. Bot., 103, 561–579.
- Lewitt, J., 1972. Responses of Plants to Environmental Stresses, Academic Press, New York.
- Lewitt, J., 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses, Academic Press, New York.
- Li, R.H, Gou. P.G., Baum, M., Grando, S. ve Ceccarelli, S., 2006. Evaluation of Chlorophyll Content and Fluorescence Parameters as Indicators of Drought Tolerance in Barley, Agric. Sci. China, 5, 751-757.
- Lichtenthaler, H.K., 1987. Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes, Methods Enzymol., 148, 350-382.
- Lima, A.L.S., DaMatta, F.M., Pinheiro, H.A., Totola, M.R. ve Loureiro, M.E., 2002. Photochemical Responses and Oxidative Stress in Two Clones of *Coffea canephora* Under Water Deficit Conditions, Environ. Exp. Bot., 47, 239-247.
- Lin, L.S. ve Varner, J.E., 1991. Expression of Ascorbic Acid Oxidase in Zucchini Squash (*Cucurbita pepo* L.), Plant Physiol., 96, 159-165.
- Liso, R., Calabrese, G., Bitonti, M.B. ve Arrigoni, O. 1984. Relationship Between Ascorbic Acid and Cell Division, Exp. Cell Res., 150, 314–320.
- Loewus, F.A. ve Loewus, M.W., 1987. Biosynthesis and Metabolism of Ascorbic Acid in Plants, Crit. Rev. Plant Sci., 5, 101-119.
- Loewus, F.A., 1988. Ascorbic Acid and Its Metabolic Products. In: The Biochemistry of Plants, Press, J., Ed., Academic Press, New York, 85-107.
- Loggini, B., Scartazza, A., Brugnoli, E. ve Navari-Izzo, F. 1999. Antioxidative Defense System, Pigment Composition, and Photosynthetic Efficiency in Two Wheat Cultivars Subjected to Drought Stress, Plant Physiol., 119, 1091-1099.
- Lu, C. ve Zhang, J., 1999. Effect of Water Stress on Photosystem II Photochemistry and Its Thermostability in Wheat Plants, J.Exp. Bot., 50, 1199-1206.

- 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, Aust. J. Plant Physiol., 12, 131-149.
- Ma, Y.H., Ma, F.W., Wang, Y.H. VE Zhang, J.K., 2011. Responses of The Enzymes Related with Ascorbate–Glutathione Cycle during Drought Stress in Apple Leaves, Acta Physiol. Plant., 33, 173–180.
- Makino, A., Miyake, C. ve Yokota, A., 2002. Physiological Function of The Water-Water Cycle (Mehler reaction) and The Cyclic Electron Flow around PSI in Rice Leaves, Plant Cell Physiol., 43, 1017-1026.
- Mann, C. ve Kleilil, D., 1938. Homocuprein and Heptacuprein, Copper Protein Compounds of Blood and Liver in Mammals, Proc. R. Soc., London, 126, 303-315.
- Maroco, J.P., Rodrigues, M.L., Lopes, C. ve Chaves, M.M., 2002. Limitations to Leaf Photosynthesis In Grapevine under Drought—Metabolic and Modeling Approaches, Funct. Plant Biol., 29, 1–9.
- Massacci, A. ve Jones, H.G., 1990. Use of Simultaneous Analysis of Gas-Exchange and Chlorophyll Fluorescence Quenching for Analyzing The Effects of Water Stress on Photosynthesis In Apple Leaves, Trees, 4, 1-8.
- Matthews, R.B., 1951. The Oxidation of Reduced Diphosphopyridine Nucleotide in Green Peas, J. Biol.Chem., 189, 695-704.
- 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 Res., 25, 297-308.
- Maxwell, K. ve Johnson, G.N., 2000. Chlorophyll Fluorescence - A Practical Guide, J. Exp. Bot., 51, 659-668.
- May, M.J., Vernoux, T., Leaver, C., Van Montagu, M., ve Inze, D., 1998. Glutathione Homeostasis in Plants: Implications for Environmental Sensing and Plant Development, J. Exp. Bot., 49, 649-667.
- McKersie, B.D. ve Lehsem, Y., 1994. Stress and Stress Coping in Cultivated Plants, Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Mehlhorn, H., Cottam, D.A., Lucas, P. W. ve Wellburn, A.R., 1987. Induction of Ascorbate Peroxidase and Glutathione Reductase Activities by Interactions of Mixtures of Air Pollutants, Free Radical Res. Commun., 3, 193-197.
- Mehlhorn, H, Lelandais, M, Korth, H.G. ve Foyer, C.H., 1996. Comparision of Ascorbate-Dependent Peroxidase Activity in Horseradish Peroxidase Types I and II and in Leaf Extracts, FEBS Letts., 378, 203-206.
- Meister A., 1983. Selective Modification of Glutathione Metabolism, Science, 220, 472-477.
- Meister, A., 1988. Glutathione Metabolism and Its Selective Modification, J. Biol. Chem., 263, 17205-17208.
- Meldrum, N.U. ve Tarr, H.L.A., 1935. The Reduction of Glutathione by the Warburg Christian System, Biochem. J., 29, 108-115.

- Mishra, N.P., Mishra, R.K. ve Singhal, G.S., 1993. Changes in the Activities of Antioxidant Enzymes during Exposure of Intact Wheat Leaves to Strong Visible Light at Different Temperatures in the Presence of Protein Synthesis Inhibitors, Plant Physiol., 102, 903-910.
- Miyake, C. ve Asada, K., 1992. Tylakoid Bound Ascorbate Peroxidase in Spinach Chloroplasts and Photoreduction of Its Primary Oxidation Product Monodehydroascorbate Radicals in the Tylakoids, Plant Cell Physiol., 33, 541-553.
- Miyake, C. ve Asada, K., 1996. Inactivation Mechanism of Ascorbate Peroxidase at Low Concentrations of Ascorbate, Hydrogen Peroxide Decomposes Compound I of Ascorbate Peroxidase, Plant Cell Physiol., 37, 423-430.
- Mittler, R., 2002. Oxidative Stress, Antioxidants and Stress Tolerance, Trends Plant Sci., 7, 405-410.
- Morris, M.L., 2002. Impacts of International Maize Breeding Research in Developing Countries, 1966-98. DF:CIMMYT, Mexico.
- Muller, J.E. ve Whitshitt, M.S., 1996. Plant Cellular Responses to Water Deficit, Plant Growth Regul., 20, 41-46.
- 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, Afr. J. Biotechnol., 1, 23-38.
- Nakano, Y. ve Asada, Y., 1981. Hydrogen Peroxide is Scavenged by Ascorbate-Specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts, Plant Cell Physiol., 22, 867-880.
- Nakano, Y. ve Asada, Y., 1987. Purification of Ascorbate Peroxidase from Spinach Chloroplasts: Its Inactivation in Ascorbat Depleted Medium and Reactivation by Monodehydroascorbate Radical, Plant Cell Physiol., 28, 131-135.
- Nar, H., Saglam, A., Terzi, R., Varkonyi, Z. ve Kadioglu, A., 2009. Leaf Rolling and Photosystem II Efficiency in *Ctenanthe setosa* Exposed to Drought Stress, Photosynthetica, 47, 429-436.
- Naumann, J.C., Young, D.R. ve Anderson, J.E., 2007. Linking Leaf Chlorophyll Fluorescence Properties to Physiological Responses for Detection of Salt and Drought Stress in Coastal Plant Species, Physiol. Plant., 131, 422-433.
- Newell, L.L., Garner, J.O. ve Silva, J.L., 1994. Estimation of Drought Tolerance in Sweetpotatoes, Phyton., 56, 119-125.
- Nishiyama, Y. Ikeda, H. ve Haramaki, N., 1998. Oxidative Stress is Related to Exercise in Tolerance in Patients With Heart Failure, Am. Heart. J., 135, 115.
- Noctor, G. ve Foyer, C.H., 1998. Ascorbate and Glutathione, Keeping Active Oxygen Under Control, Ann. Rev Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 49, 249-279.
- Nyachiro, J.M., Briggs, K.G., Hoddinott, J. ve Johnson-Flanagan, A.M., 2001. Chlorophyll Content, Chlorophyll Fluorescence and Water Deficit in Spring Wheat, Cereal Res. Commun., 29, 135-142.

- Ogawa, K., Kanematsu, S. ve Asada, K., 1997. Generation of Superoxide Anion and Localization of Cu-Zn Superoxide Dismutase in the Vascular Tissue of Spinach Hypocotyls: Their Association With Lignification, Plant Cell Physiol., 38, 1118-1126.
- Oppenheimer, H.R., 1960. Plant Water Relationships in Arid and Semi-Arid Conditions, UNESCO, UK., 105-138.
- O'Toole, J.C. ve Cruz, R.T., 1980. Response of Leaf Water Potential, Stomatal-Resistance, and Leaf Rolling to Water-Stress, Plant Physiol., 65, 428-432.
- Padu, E., Moldau, H. ve Kollist, H., 1999. The Effect of Ozone on Antioxidative Reactions in Apoplast and Symplast of Barley Leaves, Plant Peroxidase Newslett., 133-138.
- Parry, M.A.J., Andralojc, P.J., Khan, S., Lea, P.J. ve Keys, A.J., 2002. Rubisco Activity: Effects of Drought Stress, Ann. Bot., 89, 833-839.
- Pastori, G.M. ve Trippi, V.S., 1992. Oxidative Stress Induces High Rate of Glutathione Reductase Synthesis in A Drought Resistant Maize Strain, Plant Cell Physiol., 33, 957-961.
- Pastori, G.M. ve Trippi, V.S., 1993. Antioxidative Protection in A Drought-Resistant Maize Strain during Leaf Senescence, Physiol. Plant., 87, 227-231.
- Patykowski, J ve Urbanek, H., 2003. Activity of Enzymes Related to H₂O₂ Generation and Metabolism in Leaf Apoplastic Fraction of Tomato Leaves Infected With *Botrytis cinerea*, J. Phytopathol., 151, 153-161.
- Pereira, J.S. ve Chaves, M.M., 1993. Plant Water Deficits in Mediterranean Ecosystems. In: Plant responses to waterdeficits—from cell to community, Smith, J.A.C., Griffiths, H., Eds., Oxford: BIOS Scientific, 237-251.
- Pettigrew, W.T., 2004. Physiological Consequences of Moisture Deficit Stress in Cotton, Crop Sci., 44, 1265-1272.
- Pfannschmidt, T., Brautigam, K., Wagner, R., Dietzel, L., Schroter, Y., Steiner, S. ve Nykytenko, A., 2009. Potential Regulation of Gene Expression in Photosynthetic Cells by Redox and Energy State: Approaches Towards Better Understanding, Ann. Bot., 103, 599-607.
- Pilon-Smits, E.A.H., Zhu, Y.L., Sears, T. ve Terry, N., 2000. Overexpression of Glutathione Reductase in *Brassica juncea*: Effects of Cadmium Accumulation and Tolerance, Physiol. Plant., 110, 455-460.
- Pinheiro, H.A., DaMatta, F.M., Chaves, A.R.M., Fontes, E.P.B. ve Loureiro, M.E., 2004. Drought Tolerance in Relation to Protection Against Oxidative Stress in Clones of *Coffea canephora* Subjected to Long-Term Drought, Plant Sci., 167, 1307-1314.
- Pinheiro, C. ve Chaves, M.M., 2011. Photosynthesis and Drought: Can We Make Metabolic Connections from Available Data?, J. Exp Bot., 62, 869-882.
- Pitcher, L.H., Brennan, E., Hurley, A., Dunsmuir, P., Tepperman, J.M. ve Zilinskas, B.A., 1991. Overproduction of Petunia Copper/Zinc Superoxide Dismutase Does Not Confer Ozone Tolerance in Transgenic Tobacco, Plant Physiol., 97, 452-455.
- Premachandra, G.S., Saneoka, H., Fujita, K. ve Ogata, S., 1992. Osmotic Adjustment and Stomatal Response to Water Deficits in Maize, J. Exp. Botany., 43, 1451-1456.

- Premachandra, G.S., Saneoka, H., Fujita, K. ve Ogata, S., 1993. Water Stress and Potassium Fertilization in Field Grown Maize (*Zea mays* L.): Effects of Leaf Water Relations and Leaf Rolling, J. Agron. Crop Sci., 170, 195-201.
- Price, A.H., Lucas, P.W. ve Lea, P.J., 1990. Age Dependent Damage and Glutathione Metabolism in Ozone Fumigated Barley: A Leaf Section Approach, J.Exp.Bot., 40, 1309-1317.
- Qiu, N.W., Lu, Q.T. ve Lu, C.M., 2003. Photosynthesis, Photosystem II Efficiency and the Xanthophyll Cycle in The Salt-Adapted Halophyte *Atriplex centralasiatica*, New Phytol., 159, 479-486.
- Ramachandra R, A., Chaitanya, K.V., Jutur, P.P. ve Sumithra, K., 2004. Differential Antioxidative Responses to Water Stress Among Five Mulberry (*Morus alba* L.) Cultivars, Environ. Exp. Bot., 52, 33-42.
- Ranalli, P., diCandilo, M. ve Bagatta, M., 1997. Drought Tolerance Screening for Potato Improvement, Plant Breeding, 116, 290-292.
- Ratnayaka, H., Molin, W.T. ve Sterling, T.M., 2003. Physiological and Antioxidant Responses of Cotton and Spurred Anoda Under Interference and Mild Drought, J. Exp. Bot., 54, 2293–2305.
- Rautenkranz, A.A.F., Li, L., Machler, F., Martinoia, E. ve Oertli J.J., 1994. Transport of Ascorbic and Dehydroascorbic Acid Across Protoplasts and Vacuole Membranes Isolated from Barley (*Hordeum vulgare* L. cv. Gerbel) leaves, Plant Physiol., 106, 187–193.
- Rennenberg, G.H., 1982. Glutathione Metabolism and Possible Roles in Higher Plants. Phytochem., 21, 2771-2781.
- Rennenberg, H., ve Lamourex, G.L., 1990. Physiological Processes That Modulate The Concentration of Glutathione in Plant Cells. In: Sulfur Nutrition and Assimilation in Higher Plants, Fundamental Environmental and Agricultural Aspects, Rennenberg, H., Brunold, C., De Kok, L.J., Stulen, I., Ed., SPB Academic Publication., The Hague, 53-65.
- 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 Sci., 42, 111-121.
- Ros Barcelo, A., Munoz, R. ve Sabater, F., 1987. Lupin Peroxidases: I. Isolation and Characterization of Cell Wall-Bound Isoperoxidase Activity, Physiol. Plant., 71, 448-454.
- Rosegrant, M.W., Paisner, M.S., Meijer S.ve Witcover, J., 2001. Global Food Projections to 2020. Emerging Trends and Alternative Futures, International Food Policy Research Institute (IFPRI) , Washington, DC .
- Rosegrant, M.W. ve Cline, S.A., 2003. Global Food Security: Challenges and Policies, Science, 302, 1917–1919.
- Rucker, K.S., Kvien, C.K., Holbrook, C.C. ve Hook, J.E., 1995. Identification of Peanut Genotypes with Improved Drought Avoidance Traits, Peanut Sci., 24, 14-18.

- Sairam, R.K., Deshmukh, P.S. ve Shukla, D.S., 1997. Tolerance of Drought and Temperature Stress in Relation to Increased Antioxidant Enzyme Activity in Wheat, J. Agron. Crop Sci., 178, 171-178.
- Sairam, R.K., Deshmukh, P.S. ve Saxena, D.C., 1998. Role of Antioxidant Systems in Wheat Cultivars Tolerance to Water Stress, Biol. Plant., 41, 387-394.
- Salin, M.L., 1988. Toxic Oxygen Species and Protective Systems of the Chloroplast, Pysiol. Plant., 72, 681-689.
- Salisbury, F.D. ve Ross, C.W., 1992. Plant Physiology, Wadsworth Publishing Co., California.
- Sano, S., Miyake, C., Mkami, M. ve Asada, K., 1995. Molecular Characterization Monodehydroascorbate Radical Reductase from Cucumber Highly Expressed in *Escherichia coli*, J. Biol. Chem., 270, 21354-21361.
- Sarieva, G.E., Kenzhebaeva S.S. ve Lichtenthaler H.K., 2010. Adaptation Potential of Photosynthesis in Wheat Cultivars with A Capability of Leaf Rolling under High Temperature Conditions, Russ. J. Plant Physiol., 57, 28–36.
- Sawada, S.S., Sato, M., Kasai, A., Yaochi, D., Kameya Y., Matsumoto, I. ve Kasai, M., 2003. Analysis of The Feed-forward Effects of Sink Activity on The Photosynthetic Source-sink Balance in Single-rooted Sweet Potato Leaves. I. Activation of RuBPcase through The Development of Sinks, Plant Cell Physiol., 44, 190-197.
- Scandalios, J.G., 1993. Oxygen Stress and Superoxide Dismutase, Plant Physiol., 101,7-12.
- Schirmer, R.H., Krauth-Siegel, R.L. ve Schulz, G.E., 1989. Glutathione Reductase, In: Glutathione, Chemical, Biochemical and Medical Aspects, Coenzymes and Cofactors, Dolpin et. al., Ed., Wiley, New York, 187-242.
- Schupp, R., Schatten, T., Willenbrink, J. ve Rennenberg, H., 1992. Long Distance Transport of Reduced Sulphur in Spruce (*Picea abies* L.), J. Exp. Bot., 43, 1243-1250.
- Scruton, N.S., Berry, A. ve Perham, R.N., 1990. Redesign of the Coenzyme Specificity of A Dehydrogenase by Protein Engineering, Nature, 343, 38-43.
- Selote, D.S. ve Chopra, R.K., 2006. Drought Acclimation Confers Oxidative Stress Tolerance by Inducing Co-Ordinated Antioxidant Defense at Cellular and Subcellular Level in Leaves of Wheat Seedlings, Physiol. Plant., 127, 494-506.
- Sgherri, C.L.M., Pinzino, C. ve Navari-Izzo, F., 1996. Sunflower Seedlings Subjected to Increasing Water Stress by Water Deficit: Changes in O₂⁻ Production Related to the Composition of Thylakoid Membranes, Physiol. Plant., 96, 446-452.
- Sgherri, C.L.M., Maffei, M. ve Navari-Izzo, F., 2000. Antioxidative Enzymes in Wheat Subjected to Increasing Water Deficit and Rewatering, J. Plant Physiol., 157, 273-279.
- Sharma, P. ve Dubey, R.S., 2005. Drought Induced Oxidative Stress and Enhances The Activities of Antioxidant Enzymes in Growing Rice Seedlings, Plant Growth Regul., 46, 209-221.

- Sheuermann, R., Biehler, K., Stuhlfauth, T. ve Fock, H.P., 1991. Simultaneous Gas Exchange and Fluorescence Measurements Indicate Differences in The Adaptation of Sunflower, Bean and Maize to Water Stress, Photosynth. Res., 27, 187-197.
- Shirazi S.M. , Sholichin M., Mohammed, J., Shatirah, A. ve Mokhtar, A., 2011. Effects of Different Irrigation Regimes and Nitrogenous Fertilizer on Yield and Growth Parameters of Maize, Int. J. Phys. Sci., 6, 677-683.
- Siddique, M.R.B., Hamid, A. ve Islam, M.S., 2000. Drought Stress Effects on Water Relations of Wheat, Bot.Bull. Acad. Sin., 41, 35-39.
- Singh, B.N. ve Mackill, D.J., 1977, Genetics of Leaf Rolling Under Drought Stress, Manila, IRRI.
- 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 Biochim. Pol., 54, 39-50.
- Smirnoff, N., 1993. The Role of Active Oxygen in the Response of Plants to Water Deficit and Desiccation, New Phytol., 125, 27-58.
- Smirnoff, N., 1996. The Function and Metabolism of Ascorbic Acid in Plants, Ann. Bot., 70, 661-669.
- Smirnoff, N ve Pallanca, J.E., 1996. Ascorbate Metabolism in Relation to Oxidative Stress, Biochem. Soc. T., 24, 472-478.
- Smirnoff, N., 1998. Plant Resistance to Environmental Stresses, Curr. Opin. Biotechnol., 9, 214-219.
- Soares A.S., Driscoll, S.P., Olmos, E., Harbinson, J., Arrabaça, M.C. ve Foyer C.H., 2008 Adaxial/abaxial Specification in The Regulation of Photosynthesis and Stomatal Opening with respect to Light Orientation and Growth with CO₂ Enrichment in The C₄ species *Paspalum dilatatum*, New Phytol., 177, 186–198.
- Srivalli, B., Sharma, G. ve Khanna-Chopra, R., 2003. Antioxidative Defences System in Upland Rice Cultivar Subjected to Increasing Intensity of Water Stress Followed by Recovery, Physiol. Plant., 119, 503-512.
- Srivastava, A. ve Strasser, R.J., 1997. Constructive and Destructive Actions of Light on The Photosynthetic Apparatus, J. Sci. Ind. Res., 56, 133–148.
- Stahl, W. ve Sies, H., 2002. Introduction: Reactive Oxygen Species, Research Monographs, 1-2.
- Streb, P., Michael-Knauf, A. ve Feierabend, J., 1993. Preferential Photoinactivation of Catalase and Photoinhibition of Photosystem II are Common Early Symptoms under Various Osmotic and Chemical Stress Conditions, Physiol. Plant., 88, 590-598.
- Street, H.E. ve Öpik, H., 1984. The Physiology of Flowering Plants: Their Growth and Development, Third Edition, Baltimore.
- Subashri, M., Robin S., Vinod, K.K., Rajeswari S., Mohanasundaram, K. ve Raveen- dran T.S., 2009. Trait identification and QTL validation for reproductive stage drought resistance in rice using selective genotyping of near flowering RILs, Euphytica, 166, 291–305.

- Subrahmanyam, D., Subash, N., Haris, A. ve Sikka A.K., 2006. Influence of Water Stress on Leaf Photosynthetic Characteristics in Wheat Cultivars Differing in Their Susceptibility to Drought, Photosynthetica, 44, 125-129.
- Takahama, U. ve Oniki, T., 1994. The Association of Ascorbate and Ascorbate Oxidase in the Apoplast with IAA-Enhanced Elongation of Epicotyls from *Vigna angularis*, Plant Cell Physiol., 35, 257-266.
- Tambussi, E.A., Bartoli, C.G., Beltrano, J., Guiamet, J.J. ve Araus, J.L., 2000. Oxidative Damage to Tylakoid Proteins in Water-Stressed Leaves of Wheat (*Triticum aestivum*), Physiol. Plant., 108, 398-404.
- Tambussi, E.A., Casadesus, J., Munné-Bosch, S. ve Araus, J.L., 2002. Photoprotection in Water-stressed Plants of Durum Wheat (*Triticum turgidum* var. durum): Changes in Chlorophyll Fluorescence, Spectral Signature, and Photosynthetic Pigments, Funct. Plant Biol., 29, 35-44.
- Terzi, R., 2005. *Ctenanthe setosa*'da Yaprak Kıvrılma Mekanizmasının Araştırılması, Doktora Tezi, K.T.Ü. Fen Bilimleri Enstitüsü, Trabzon.
- Terzi, R. ve Kadioğlu, A., 2006. Drought Stress Tolerance and Antioxidant Enzyme System in *Ctenanthe setosa*, Acta Biol. Cracov. Ser. Bot., 48, 89-96.
- Tezara, W., Mitchell, V.J., Driscoll, S.D. ve Lawlor, D.W., 1999. Water Stress Inhibits Plant Photosynthesis by Decreasing Coupling Factor and ATP, Nature, 401, 914-917.
- Ti-da, G.E., Fang-gong, S.U.I., Li-ping, B.A.I., Yin-yan, L.U. ve Guangsheng, Z.H.O.U., 2006. Effects of water stress on the protective enzyme activities and lipid per oxidation in root and leaves of summer maize, Agric. Sci. China, 5, 291-298.
- Tissue, D.T., Griffin, K.L. ve Ball, J.T., 1999. Photosynthetic adjustment in field-grown ponderosa pine trees after six years of exposure to elevated CO₂, Tree Physiol., 19, 221-228.
- Turgut, R. ve Kadioğlu, A., 1998. The Effect of Drought, Temperature and Irradiation on Leaf Rolling in *Ctenanthe setosa*, Biol. Plant., 41, 629-663.
- Turner, N.C., Begg, J.E. ve Tonnet, M.L., 1978. Osmotic Adjustment of Sorghum and Sunflower Crops in Response to Water Deficits and Its Influence on the Water Potential at Which Stomata Close, Aust. J. Plant Physiol., 5, 597-608.
- Turner, N.C., O'Toole, J.C., Cruz, R.T., Nambuco, O.S. ve Ahmad, S., 1986. Responses of Seven Diverse Rice Cultivars to Water Deficits. I. Stress Development, Canopy Temperature, Leaf Rolling and Growth, Field Crop Res., 13, 257-271.
- Tyystjarvi, E., Riikonen, M., Arisi, A.C.M, Kettunen, R., Jouanin, L. ve Foyer, C.H., 1999. Photoinhibition of Photosystem II in Tobacco Plants Overexpressing Glutathione Reductase and Poplars Overexpressing Superoxide Dismutase, Plant Physiol., 105, 405-416.
- Urbanek, H., Kuzniak-Gebarowska, E. ve Herka, K., 1991. Elicitation of Defense Responses in Bean Leave By *Botrytis cinerea* Polygalacturanase, Acta Physiol. Plant., 13, 43-50.

- Vanacker, H., Carver, T.L.W. ve Foyer, C.H., 1998a. Pathogen-Induced Changes in the Antioxidant Status of the Apoplast in Barley Leaves, Plant Physiol., 117, 1103-1114.
- Vanacker, H., Harbinson, J., Ruisch, J., Carver, T.L.W. ve Foyer, C.H., 1998b. Antioxidant Defences of the Apoplast, Protoplasma, 205, 129-140.
- van Kooten, O. ve Snel, J.F.H., 1990. The Use of Chlorophyll Fluorescence Nomenclature in Plant Stress Physiology, Photosynth.Res., 25, 147–150.
- Velikova, V., Yordanov, I. ve Edreva, A., 2000, Oxidative Stress and Some Antioxidant Systems in Acid Rain-treated Bean Plants: Protective Roles of Exogenous Polyamines, Plant Sci., 151, 59-66.
- Vionella, A. ve Macri, F., 1991. Generation of Superoxide Anion and Hydrogen Peroxide at Surface of Plant, Cell. J. Bioenerg. Biomemb., 23, 409-423.
- Wells, W.W., Xu, D.P., Yang, Y. ve Rocque, P.A., 1990. Mammalian Thioltransferase (Glutaredoxin) and Protein Disulfide Isomerase Have Dehydroascorbate Reductase Activity, J. Biol. Chem., 265, 15361-12364.
- WFP, World Food Programme annual report 2002. United Nations, Rome. http://www.wfp.org/policies/annual_reports/documents/2002_wfp_annual_report.pdf 22 Haziran 2008
- WFP, 2006 Food Aid Flows. World Food Programme, United Nations, Rome. <http://www.wfp.org/interfais/index2.htm> 15 Mayıs 2010
- White, R.H., Engelke, M.C., Morton, S.J. ve Ruemmele, B.A., 1992. Competitive Turgor Maintenance in Tall Fescue, Crop Sci., 32, 251-256.
- Wingate, V.P.M., Lawton, M.A. ve Lamb, C.J., 1988. Glutathione Causes A Massive and Selective Induction of Plant Defense Genes, Plant Physiol., 87, 206-210.
- World Bank , 2006. Agriculture Investment Sourcebook, World Bank, Washington DC.
- Xiao, Y.N., Li, X.H., George, M.L., Li, M.S. Zhang, S.H. ve Zheng Y.L., 2005. Quantitative Trait Locus Analysis of Drought Tolerance and Yield in Maize in China, Plant Mol. Biol.Rep., 23, 155-165.
- Xu, D. Q. ve Wu, S., 1996. Three Phases of Dark-Recovery Course from Photoinhibition Resolved by the Chlorophyll Fluorescence Analysis in Soybean Leaves Under Field Conditions, Photosynthetica, 32, 417-423.
- Xu, D.Q. ve Shen, Y.G., 2001. Photosynthetic efficiency and crop yield. In: Handbook of Crop Physiology, Pessaraki, M., Ed., Marcel Dekker, 2nd Ed., New York, 821-834.
- Xu, Z., Zhou, G. ve Shimizu, H., 2010. Plant Responses to Drought and Rewatering, Plant Signal Behav., 5, 649-654.
- Yamamuchi, N., Yamawaki, K. ve Ueda, Y., 1984. Subcellular Localization of Redox Enzymes Involving Ascorbic Acid in Cucumber Fruit, J. Jpn. Soc. Horti. Sci., 53, 347-353.
- Yin, C., Berninger, F. ve Li, C. 2006. Photosynthetic Responses of *Populus przewalski* Subjected to Drought Stress, Photosynthetica, 44, 62–68.

- Youn, H., 2000. Molecular Analysis of Monodehydroascorbate Reductase and Dehydroascorbate Reductase in Plants, Texas Tech University, Doctor of Philosophy Thesis, United States.
- Zanella, F, Watanabe, T.M., da Silva Lima, A.L. ve Schiavinato, M.A., 2004. Photosynthetic Performance in Jack Bean (*Canavalia ensiformis* (L.) D.C.) Under Drought and After Rehydration, Braz. J. Plant Physiol., 16, 181-184.
- Zhang, G.H, Xu, Q., Zhu, X.D., Qian, Q. ve Xue, H.W., 2009. SHALLOT-LIKE1 is A KANADI Transcription Factor That Modulates Rice Leaf Rolling by Regulating Leaf Abaxial Cell Development, Plant Cell, 21, 719–735.
- Zhang, L.L., Wen, D.Z. ve Fu, S.L. 2009. Responses of Photosynthetic Parameters of *Mikania micrantha* and *Chromolaena odorata* to Contrasting Irradiance and Soil Moisture, Biol. Plant., 53, 517-522.
- Zhang, J., Cui, S., Li, J ve Kirkham, M.B., 1995. Protoplasmic Factors, Antioxidant Responses, and Chilling Resistance in Maize, Plant Physiol. Biochem., 33, 567-575.
- Zhang, J. ve Kirkham, M.B., 1996. Antioxidant Responses to Drought in Sunflower and Sorghum Seedlings, New Phytol., 132, 361-373.
- Zhao, L., Chen, G. ve Zhang, C., 2001. Interactiin Between Reactive Oxygen Species and Nitric Oxide in Drought-Induced Abscisic Acid Synthesis in Root Tips of Wheat Seedlings, Aust. J. Plant Physiol., 28, 1055-1061.
- Zhou, S.Z., Guo, K., Elbaz, A.A. ve Yang, Z.M., 2009. Salicylic acid Alleviates Mercury Toxicity by Preventing Oxidative Stress in Roots of *Medicago sativa*, Environ. Exp. Bot., 65, 27–34.

ÖZGEÇMİŞ

1 Kasım 1978’ de Trabzon’da doğdu. İlk ve orta öğrenimini Trabzon’da tammaladı. 1996 yılında KTÜ Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü’nü kazandı. 2000 yılında KTÜ Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilimdalı’nda Yüksek Lisans Eğitimine başladı. 2001 yılında Fen Bilimleri Enstitüsünde Araştırma Görevlisi olarak çalışmaya başladı. 2004 yılında Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilimdalın’da Doktora Eğitimine Başladı. 2005-2006 yılları arasında 10 ay süre ile Belçikanın Gent Üniversitesi, Fen Fakültesi, Hormon Sinyali ve Biyogörüntüleme Birimi’nde bir Avrupa Birliği Projesinde görev aldı. İyi derecede İngilizce bilmektedir.