

KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

**MISIR (*ZEA MAYS* L.) BİTKİSİNDE POLİAMİN ÖN MUAMELESİNİN YAPRAK
KIVRILMASI, ANTİOKSİDAN SİSTEM VE FOTOSENTEZ ÜZERİNDEKİ
ETKİLERİ**

DOKTORA TEZİ

Biyolog Nihal ÇALIŞKAN

TEMMUZ 2014
TRABZON

KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

**MISIR (*ZEA MAYS L.*) BİTKİSİNDE POLİAMİN ÖN MUAMELESİNİN YAPRAK
KIVRILMASI, ANTİOKSİDAN SİSTEM VE FOTOSENTEZ ÜZERİNDEKİ
ETKİLERİ**

Biyolog Nihal ÇALIŞKAN

**Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü'nce
“DOKTOR (BİYOLOJİ)”
Unvanı Verilmesi İçin Kabul Edilen Tezdir.**

Tezin Enstitüye Verildiği Tarih : 23.05.2014
Tezin Savunma Tarihi : 21.07.2014

Tez Danışmanı : Prof. Dr. Asım KADIOĞLU

Trabzon 2014

Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü

Biyoloji Ana Bilim Dalında

Nihal ÇALIŞKAN Tarafından Hazırlanan

**MISIR (*ZEA MAYS L.*) BİTKİSİNDE POLİAMİN ÖN MUAMELESİNİN
YAPRAK KIVRILMASI, ANTİOKSİDAN SİSTEM VE FOTOSENTEZ
ÜZERİNDEKİ ETKİLERİ**

**başlıklı bu çalışma, Enstitü Yönetim Kurulunun 24/ 06 / 2014 gün ve 1559 sayılı
kararıyla oluşturulan jüri tarafından yapılan sınavda**

**DOKTORA TEZİ
olarak kabul edilmiştir.**

Jüri Üyeleri

Başkan

: Prof. Dr. Ökkeş ATICI



Üye

: Prof. Dr. Asım KADIOĞLU



Üye

: Prof. Dr. Faik Ahmet AYAZ



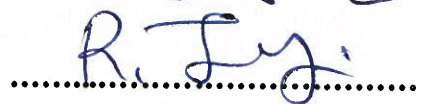
Üye

: Prof. Dr. Ertuğrul SESLİ



Üye

: Doç. Dr. Rabiye TERZİ



Prof. Dr. Sadettin KORKMAZ

Enstitü Müdürü

ÖNSÖZ

“Mısır (*Zea mays* L.) Bitkisinde Poliamin Ön Muamelesinin Yaprak Kıvrılması, Antioksidan Sistem ve Fotosentez Üzerindeki Etkileri” 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 emeği geçen tez izleme jürilerim sayın Prof. Dr. Ahmet AYAZ ve sayın Prof. Dr. Ertuğrul SESLİ’ye teşekkür ederim. Ayrıca HPLC analizlerinin kendi laboratuvarlarında yapılmasına imkan veren sayın Prof. Dr. Narçın PALAVAN ÜNSAL, Doç. Dr. Elif Damla ARISAN ve laboratuvar arkadaşlarına, literatür taraması ve metotlar konusunda yardım aldığım ve tavsiyelerinden yararlandığım sayın Doç. Dr. Rabiye TERZİ, Yrd. Doç. Dr. Aykut SAĞLAM ve Doç. Dr. Neslihan SARUHAN GÜLER’e, çalışmalarımnda her zaman destek olan Yrd. Doç. Dr. Hacer MURATOĞLU, Yrd. Doç. Dr. Melahat ÖZCAN, Öğr. Gör. Emel ÇAKIR ve eşim Yrd. Doç. Dr. Erhan ÇALIŞKAN’a şükranlarımı sunarım. Çalışmalarımnda kolaylık gösteren, yardımlarını esirgemeyen tüm KTÜ Biyoloji Bölümü elemanlarına ve öğrencilerine, mısır tohumlarını temin eden Akdeniz Tarımsal Araştırmalar Enstitüsü’ne teşekkür ederim.

Maddi ve manevi destekleriyle her zaman yanımda olan sonsuz emek ve desteklerini hep arkamda hissettiğim değerli aileme ve özellikle bu yolda bana en büyük desteği sağlayan annem Neriman KUTLU ve babam Selahattin KUTLU’ya minnet ve şükranlarımı sunmaktan onur duyarım.

Nihal ÇALIŞKAN

Trabzon 2014

TEZ BEYANNAMESİ

Doktora Tezi olarak sunduđum “Mısır (*Zea mays* L.) Bitkisinde Poliamin Ön Muamelesinin Yaprak Kıvrılması, Antioksidan Sistem ve Fotosentez Üzerindeki Etkileri” başlıklı bu çalışmayı baştan sona kadar danışmanım Prof. Dr. Asım KADIOĐLU ‘nun sorumluluđunda tamamladıđımı, verileri/örnekleri kendim topladıđımı, deneyleri/analizleri ilgili laboratuarlarda yaptıđımı/yaptırdıđımı, başka kaynaklardan aldıđım bilgileri metinde ve kaynakçada eksiksiz olarak gösterdiđimi, çalışma sürecinde bilimsel araştırma ve etik kurallara uygun olarak davrandıđımı ve aksinin ortaya çıkması durumunda her türlü yasal sonucu kabul ettiđimi beyan ederim. 23/05/2014

Nihal ÇALIŞKAN

İÇİNDEKİLER

	<u>Sayfa No</u>
ÖNSÖZ.....	III
TEZ BEYANNAMESİ.....	IV
İÇİNDEKİLER.....	V
ÖZET	X
SUMMARY	XI
ŞEKİLLER DİZİNİ.....	XII
TABLolar DİZİNİ.....	XV
SEMBOLLER DİZİNİ.....	XVI
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	9
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 ($\bullet OH$)	12
1.5.3.1.4. Singlet Oksijen (1O_2).....	12
1.5.3.2. Antioksidan Sistem.....	12
1.5.3.2.1. Antioksidan Enzimler	13
1.5.3.2.1.1. Peroksidaz (POD).....	13
1.5.3.2.1.2. Askorbat Peroksidaz (APX)	14
1.5.3.2.1.3. Süperoksit Dismutaz (SOD).....	15
1.5.3.2.1.4. Katalaz (CAT)	16

1.5.3.2.1.5. Glutatyon Redüktaz (GR).....	17
1.5.3.2.1.6. Monodehidroaskorbat Redüktaz (MDHAR)	18
1.5.3.2.1.7. Dehidroaskorbat Redüktaz (DHAR)	19
1.5.3.2.2. Antioksidan Bileşikler	20
1.5.3.2.2.1. Glutatyon	20
1.5.3.2.2.2. Askorbat (L-Askorbik Asit, C Vitamini).....	21
1.6. Kuraklığın Fotosentez Üzerine Etkileri	23
1.6.1. Stomatal Sınırlamalar	24
1.6.2. Stomatal olmayan Sınırlamalar	24
1.6.2.1. Kuraklığın Klorofil Floresansı Üzerine Etkisi.....	25
1.6.2.2. Kautsky Etkisi.....	27
1.6.2.3. Kuraklığın Fotosentetik Gaz Değişimi Üzerine Etkisi	28
1.7. Kuraklık Stresinin Etkilediği Bazı Bitkisel Faktörler.....	31
1.7.1. Yaprak Su Potansiyeli.....	31
1.7.2. Stoma İletkenliği.....	32
1.7.3. Nispi Su İçeriği (NSİ).....	32
1.8. Poliaminler.....	33
1.8.1. Poliaminlerin Tarihçesi.....	33
1.8.2. Poliaminlerin Kimyasal Yapısı.....	33
1.8.3. Poliaminlerin Biyosentezi.....	35
1.8.4. Poliamin Katabolizması.....	37
1.8.5. Poliamin Taşınımı ve Dağılımı.....	38
1.8.6. PA Biyosentez Yolu İnhibitörleri	40
1.8.7. Serbest Poliaminler	41
1.8.7.1. PA Biyosentez İnhibitörlerinin İşlevi	41
1.8.8. Poliaminlerin Fizyolojik Etkileri ve Stresle İlişkisi	43
1.9. Mısır (<i>Zea mays</i> L.) Bitkisi Hakkında Genel Bilgiler	46
1.9.1. Mısır Bitkisinin Sistematığı.....	46
1.9.2. Dünyada ve Türkiye’de Mısır Bitkisi.....	47
2. YAPILAN ÇALIŞMALAR.....	49
2.1. Bitkilerin Büyütülmesi ve Kuraklık Stresinin Uygulanması	49
2.2. Uygulanacak Polietilen Glikol Konsantrasyonunun Belirlenmesi	51

2.3.	Uygulanacak Poliamin Çeşidi ve Konsantrasyonun Belirlenmesi	52
2.4.	Poliamin Biyosentez Yolu İnhibitörlerinin Uygulanması	52
2.5.	Yaprak Kıvrılma Derecesinin Ölçülmesi.....	53
2.6.	Nispi Su İçeriği Tayini	53
2.7.	Yaprak Su Potansiyelinin Belirlenmesi	53
2.8.	Lipid Peroksidasyonu Tayini	54
2.9.	Antioksidan Enzim Aktivitelerinin Tayini	54
2.9.1.	Enzim Özütlерinin Hazırlanması	54
2.9.2.	Guaiakol Peroksidaz (GPX) Aktivitesinin Tayini	54
2.9.3.	Katalaz (CAT) Aktivitesinin Tayini	55
2.9.4.	Süperoksit Dismutaz (SOD) Aktivitesinin Tayini	55
2.9.5.	Askorbat Peroksidaz (APX) Aktivitesinin Tayini	55
2.9.5.1.	Enzim Özütünün Hazırlanması.....	55
2.9.5.2.	Enzim Aktivitesinin Tayini	55
2.9.6.	Glutasyon Redüktaz (GR) Aktivitesinin Tayini.....	55
2.9.7.	Monodehidroaskorbat Redüktaz (MDHAR) Aktivitesinin Tayini	56
2.9.8.	Dehidroaskorbat Redüktaz (DHAR) Aktivitesinin Tayini	56
2.9.8.1.	Enzim Özütünün Hazırlanması.....	56
2.9.8.2.	Enzim Aktivitesinin Tayini	56
2.10.	Antioksidan Maddelerin Analizi.....	57
2.10.1.	Glutasyon Özütünün Hazırlanması	57
2.10.2.	Glutasyon (GSH) İçeriğinin Belirlenmesi.....	57
2.10.3.	Askorbat (ASC) İçeriğinin Belirlenmesi	57
2.11.	Protein Tayini	58
2.12.	Hidrojen Peroksit (H ₂ O ₂) İçeriğinin Belirlenmesi	58
2.13.	Fotosentetik Pigmentlerin Tayini	58
2.14.	Klorofil Floresans Ölçümleri.....	58
2.15.	Fotosentetik Gaz Değişimi Ölçümleri	59
2.16.	İçsel Poliamin Miktarlarının Belirlenmesi.....	60
2.17.	İstatistik Analizler.....	60
3.	BULGULAR.....	61
3.1.	Bitkilere Uygulanacak Etkili PEG Konsantrasyonunun Belirlenmesi	61

3.2.	Bitkilere Dışarıdan Uygulanacak Poliamin Konsantrasyonlarının Belirlenmesi.....	62
3.3.	Poliaminlerin Yaprak Kıvrılma Derecesi Üzerine Etkisi	65
3.4.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Su Potansiyeli (Ψ) Üzerine Etkisi.....	66
3.5.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Nispi Su İçeriği (NSİ) Üzerine Etkisi.....	68
3.6.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Lipid Peroksidasyonu Üzerine Etkisi.....	69
3.7.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Antioksidan Sistem Üzerindeki Etkisi.....	71
3.7.1.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Hidrojen Peroksit (H_2O_2) İçeriği Üzerine Etkisi	71
3.7.2.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Superoksit Dismutaz (SOD) Aktivitesi Üzerine Etkisi.....	72
3.7.3.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Katalaz (CAT) Aktivitesi Üzerine Etkisi.....	74
3.7.4.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Guaiakol Peroksidaz (GPX) Aktivitesi Üzerine Etkisi.....	75
3.7.5.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Asada-Halliwell Yolu Enzimlerinin Aktivitelerinin Üzerine Etkisi.....	76
3.7.5.1.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Askorbat Peroksidaz (APX) Aktivitesi Üzerine Etkisi.....	76
3.7.5.2.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Glutasyon Redüktaz (GR) Aktivitesi Üzerine Etkisi	78
3.7.5.3.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Dehidroaskorbat Redüktaz (DHAR) Aktivitesi Üzerine Etkisi.....	79
3.7.5.4.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Monodehidroaskorbat Redüktaz (MDHAR) Aktivitesi Üzerine Etkisi	80
3.7.6.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Enzimatik Olmayan Antioksidanlar Üzerine Etkisi	82
3.7.6.1.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Askorbat (ASC) İçeriği Üzerine Etkisi.....	82
3.7.6.2.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Dehidroaskorbat (DHA) İçeriği Üzerine Etkisi	83
3.7.6.3.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Glutasyon (GSH) İçeriği Üzerine Etkisi.....	85
3.7.6.4.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Okside Glutasyon (GSSG) İçeriği Üzerine Etkisi	86

3.8.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Fotosentez Üzerine Etkisinin Belirlenmesi	88
3.8.1.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Fotosentetik Pigment İçeriği Üzerine Etkisi	88
3.8.2.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Klorofil Floresans Parametreleri Üzerine Etkisi.....	91
3.8.2.1.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin PS2 Maksimum Kuantum Verimi (Fv/Fm) Üzerine Etkisi	91
3.8.2.2.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Fotokimyasal Verim (Φ PS2) Üzerine Etkisi	93
3.8.2.3.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Fotokimyasal Floresans Sönmesi (QP) Üzerine Etkisi.....	94
3.8.2.4.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Fotokimyasal Olmayan Floresans Sönmesi (NPQ) Üzerine Etkisi	96
3.8.2.5.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Elektron Taşınım Oranı (ETO) Üzerine Etkisi	97
3.8.2.6.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Bitkinin Canlılık İndeksi (RFD) Üzerine Etkisi	99
3.8.3.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Fotosentetik Gaz Değişim Parametreleri Üzerine Etkisi	101
3.8.3.1.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Stoma İletkenliği (g_s) Üzerine Etkisi	101
3.8.3.2.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Transpirasyon Oranı (E) Üzerine Etkisi	102
3.8.3.3.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Fotosentez Hızı (P_n) Üzerine Etkisi	104
3.8.3.4.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin İçsel CO ₂ Miktarı (C_i) Üzerine Etkisi	105
3.9.	Dıştan Uygulanan Poliaminlerin ve İnhibitörlerinin İçsel Poliamin Miktarları Üzerine Etkisi	106
4.	TARTIŞMA	110
5.	SONUÇLAR	132
6.	ÖNERİLER	137
7.	KAYNAKLAR	139

ÖZGEÇMİŞ

Doktora Tezi

ÖZET

MISIR BİTKİSİNDE (*ZEA MAYS L.*) POLİAMİN ÖN MUAMELESİNİN YAPRAK KIVRILMASI, ANTIOKSİDAN SİSTEM VE FOTOSENTEZ ÜZERİNDEKİ ETKİLERİ

Nihal ÇALIŞKAN

Karadeniz Teknik Üniversitesi
Fen Bilimleri Enstitüsü
Biyoloji Anabilim Dalı

Danışman: Prof. Dr. Asım KADIOĞLU
2014, 168 Sayfa

Bu çalışmada poliamin (PA) ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan kuraklığa toleranslı ve hassas mısır çeşitlerinin yaprak kıvrılması esnasında antioksidan sistem ve fotosentetik verim üzerindeki etkileri araştırıldı. İlk olarak, 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelesi yapılan toleranslı ve hassas mısır çeşitlerinin yaprak kıvrılma derecelerinin PA'lar tarafından geciktirildiği saptandı. Put ve Spm ön muamelesi yapılan toleranslı ve hassas mısır çeşitlerindeki yaprak kıvrılması esnasında, yaprak su potansiyeli, nispi su içeriği (%), antioksidan enzim aktiviteleri (SOD, CAT, GPX, APX, DHAR, MDHAR ve GR) ve enzimatik olmayan askorbat (ASC) ve indirgenmiş glutatyon (GSH) içeriklerinin arttığı ve lipid peroksidasyonu ile H₂O₂ içeriğinin azaldığı belirlendi. Ayrıca fotosentetik pigment içerikleri, klorofil floresans parametreleri, bazı fotosentetik gaz değişim parametreleri ve içsel PA miktarlarının arttığı, klorofil floresans parametrelerinden NPQ'nun ise azaldığı bulundu. Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellendiğinde, her iki mısır çeşidinde özellikle de hassas çeşitte antioksidan sistemin ve fotosentezin inhibe olduğu belirlendi. Dıştan PA uygulamasının içsel PA seviyesini artırdığı, PA biyosentez yolu inhibitörlerinin uygulanmasıyla PA seviyelerinin azaldığı bulundu. Elde edilen bulgulara göre, PA ön muamelesinin yaprak kıvrılması esnasında toleranslı ve hassas mısır çeşitlerinde özellikle de toleranslı çeşitte antioksidan sistemin ve fotosentezin artırılmasında ve kuraklık toleransının geliştirilmesinde etkili olduğu sonucuna varıldı.

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

PhD. Thesis

SUMMARY

THE EFFECTS OF POLYAMINE PRETREATMENT ON LEAF ROLLING, ANTIOXIDANT SYSTEM AND PHOTOSYNTHESIS IN MAIZE (*ZEA MAYS* L.)

Nihal ÇALIŞKAN

Karadeniz Technical University
The Graduate School of Natural and Applied Sciences
Biology Graduate Program

Supervisor: Prof. Asım KADIOĞLU
2014, 168 Pages

In this study, the effects on antioxidant system and photosynthetic yield were investigated in drought tolerant and sensitive maize varieties that were subjected to drought stress after polyamine (PA) pre-treatment during leaf rolling. Firstly, leaf rolling degrees of maize varieties pretreating 0.1 mM Put and 0.1 mM Spm during drought stress were found to be delayed by PAs.. It was determined that leaf water potential, leaf relative water content (%), antioxidant enzyme activities (SOD, CAT, GPX, APX, DHAR, MDHAR and GR) and non-enzymatic ascorbate (ASC) and reduced glutathione (GSH) increased, and lipid peroxidation and content of H₂O₂ decreased in tolerant and sensitive maize varieties that were pre-treated Put and Spm during leaf rolling. Also, it was found to increase content of photosynthetic pigment, chlorophyll fluorescence parameters, some photosynthetic gas exchange parameters, and amounts of endogenous PAs, and to decrease NPQ be parameters of chlorophyll fluorescence. When leaf rolling was prevented as mechanical, antioxidant system and photosynthetic activity was determined to be inhibited in the both maize varieties, especially in sensitive maize. It was found that exogenous PA treatments increased the level of endogenous PA, and that application of inhibitors of PA biosynthesis pathway decreased endogenous PA levels. As a result, it was concluded that PAs pre-treatment during leaf rolling is effective in increasing antioxidant system and photosynthesis and improving drought tolerance in tolerant and sensitive maize varieties, in particular, the tolerant variety under drought conditions.

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

ŞEKİLLER DİZİNİ

	<u>Sayfa No</u>
Şekil 1. Askorbat-glutasyon döngüsü (Asada-Halliwell yolu).....	23
Şekil 2. Poliamin biyosentez yolu.....	36
Şekil 3. Amin oksidazlar ile poliamin parçalanması.....	38
Şekil 4. Bitki poliaminlerinin (Putresin, Spermidin, Spermin) biyosentez yolu inhibitörleri	41
Şekil 5. Saksıda büyütülen mısırların genel görünüşü	49
Şekil 6. Gövdeden kesilip çözeltilere alınan mısırların görünüşleri.....	50
Şekil 7. Yaprak kıvrılmasının mekanik olarak engellendiği mısır fideleri	50
Şekil 8. Yaprak kıvrılması görülen mısır fidesi	51
Şekil 9. Karaçay ve Side mısır çeşitlerinde PEG konsantrasyonlarının yaprak kıvrılma derecesi üzerine etkisi	61
Şekil 10. Karaçay mısır çeşidinde poliaminlerin farklı konsantrasyonlarının yaprak kıvrılma derecesi üzerine etkisi.....	63
Şekil 11. Side mısır çeşidinde poliaminlerin farklı konsantrasyonlarının yaprak kıvrılma derecesi üzerine etkisi	64
Şekil 12. Dıştan uygulanan poliaminlerin Karaçay ve Side mısır çeşitlerinin yaprak kıvrılmasına etkisi	66
Şekil 13. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında su potansiyelinde meydana getirdiği değişimler	67
Şekil 14. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında nispi su içeriğinde meydana getirdiği değişimler.....	69
Şekil 15. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında lipid peroksidasyonunda meydana getirdiği değişimler.....	69
Şekil 16. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında H ₂ O ₂ içeriğinde meydana getirdiği değişimler.....	72
Şekil 17. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında SOD aktivitesinde meydana getirdiği değişimler	73
Şekil 18. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında CAT aktivitesinde meydana getirdiği değişimler.....	75
Şekil 19. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında GPX aktivitesinde meydana getirdiği değişimler	76
Şekil 20. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında APX aktivitesinde meydana getirdiği değişimler	77
Şekil 21. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında GR aktivitesinde meydana getirdiği değişimler	79

Şekil 22. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında DHAR aktivitesinde meydana getirdiği değişimler	80
Şekil 23. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında MDHAR aktivitesinde meydana getirdiği değişimler	82
Şekil 24. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında ASC içeriği üzerine etkisi	83
Şekil 25. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında DHA içeriği üzerine etkisi	84
Şekil 26. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında GSH içeriği üzerine etkisi	86
Şekil 27. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında GSSG içeriği üzerine etkisi	87
Şekil 28. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında toplam klorofil içeriği üzerine etkisi	89
Şekil 29. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında toplam karotenoid içeriği üzerine etkisi	91
Şekil 30. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında maksimum kuantum verimi (Fv/Fm) üzerine etkisi	92
Şekil 31. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında fotokimyasal verim (Φ PS2) üzerine etkisi	94
Şekil 32. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında fotokimyasal floresans sönmesi (QP) üzerine etkisi	95
Şekil 33. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında fotokimyasal olmayan floresans sönmesi (NPQ) üzerine etkisi	97
Şekil 34. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında elektron taşınım oranı (ETO) üzerine etkisi	99
Şekil 35. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında bitki canlılık indeksi (RFD) üzerine etkisi	100
Şekil 36. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında stoma iletkenliği üzerine etkisi	102
Şekil 37. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında transpirasyon oranı üzerine etkisi	103
Şekil 38. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında fotosentez hızı (P_n) üzerine etkisi	105
Şekil 39. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında içsel CO ₂ miktarı (C _i) üzerine etkisi	106
Şekil 40. Sideye dıştan uygulanan PA'ların ve PA inhibitörlerinin yaprak kıvrılması esnasında içsel PA miktarı üzerine etkisi	107

- Şekil 41. Karaçaya dıştan uygulanan PA'ların ve PA inhibitörlerinin yaprak kıvrılması esnasında içsel PA miktarı üzerine etkisi 108
- Şekil 42. Karaçay ve Sideye dıştan uygulanan PA'ların ve PA inhibitörlerinin yaprak kıvrılması esnasında içsel PA miktarı üzerine etkisi..... 109

TABLÖLAR DİZİNİ

	<u>Sayfa No</u>
Tablo 1. Doğal olarak meydana gelen alifatik diaminler ve poliaminler	34
Tablo 2. Bazı poliaminlerin moleköl ağırlıkları ve yapısal formülleri	34

SEMBOLLER DİZİNİ

ABA	: Absisik asit
ADC	: Arginin dekarboksilaz
AFR	: Askorbat içermeyen radikal
AO	: Askorbat oksidaz
APX	: Askorbat peroksidaz
ASC	: Askorbik asit
CAT	: Katalaz
C _i	: İçsel CO ₂
CHA	: Sikloheksimit
DFMA	: Alfa-Diflorometilarginin
DFMO	: Alfa- Diflorometilornitin
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
GPX	: Guaiakol peroksidaz
GR	: Glutasyon redüktaz
g _s	: Stoma iletkenliği
GSH	: İndirgenmiş glutasyon
GSSG	: Yükseltgenmiş glutasyon
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
ODC	: Ornitin dekarboksilaz
Pn	: Fotosentez hızı
PA	: Poliamin
PEG	: Polietilen glikol
POD	: Peroksidaz
Put	: Putresin
ROS	: Reaktif oksijen türleri
SOD	: Süperoksit dismutaz
Spd	: Spermidin
Spm	: Spermin
TA	: Taze ağırlık

1. GENEL BİLGİLER

1.1. Giriş

Kuraklık stresi, bitki büyümesini ve gelişimini olumsuz etkileyen, bitkisel üretimi sınırlayan ve bitki türlerinin doğal yayılışını değiştirebilen en önemli çevresel faktörlerden birisidir. Kuraklık ve su yüzyıllar boyunca uygarlıkların kaderini belirleyen temel faktörlerden biri olmuştur. Nüfusun hızla artışı ve özellikle iklim değişikliği gibi faktörler var olan ve giderek azalan su kaynaklarının kullanımını sınırlandırmaktadır. Yeryüzündeki karasal alanların %10'undan daha az bir kısmının, tarımsal faaliyetler için elverişli olduğu bildirilmiştir (Kadıoğlu, 2011). Bu kadar sınırlı olan tarımsal alanlarda da başta kuraklık olmak üzere, mineral madde, düşük ve yüksek sıcaklık ve don gibi stres faktörlerinin etkisiyle önemli verim kayıpları söz konusudur (Blum, 1986). Dünyada ve Türkiye'de kullanılabilir su miktarında meydana gelen azalma özellikle tarım sektörünü önemli ölçüde etkilemektedir. Yağışların azalması ve su kaynaklarının sınırlanması kuraklığı da beraberinde getirmektedir.

Kuraklığın, dünyanın kuzeyinde ve güneyinde pek çok tahıl türünün verimliliği için yıkıcı etkilere sahip olduğu gösterilmiştir. Mısır bitkisi dünyada ve ülkemizde hem besin kaynağı hem de farklı amaçlar doğrultusunda kullanım bakımından üçüncü sırada yer almaktadır (Şahin, 2001). 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 fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler temellerinin araştırılması, gerçekleştirilmesi gereken önemli çalışmalar arasındadır. Bitkilerin kuraklık stresi altında hayatlarını sürdürebilmek için geliştirdikleri sakınma mekanizmalarından biri transpirasyonu azaltan yaprakların rulo şeklinde kıvrılmasıdır (Bidwell, 1974). Yaprak kıvrılması birçok Gramineae türlerinde ve tahıllarda (çeltik, buğday, darı) olduğu gibi (Kadıoğlu ve Terzi, 2007) mısırdaki da kuraklık stresine karşı sakınma mekanizması olarak görülmektedir.

Bitkilerin stresi telafi etmek için sahip oldukları koruyucu mekanizmalardan biri antioksidan sistemin aktif hale getirilmesidir (Smirnoff, 1993). Su ve kuraklık stresi altında bazı antioksidan enzimlerin aktivitelerinin arttığı bir çok araştırmacı tarafından rapor edilmiştir (Baisak vd., 1994; Tanaka, 1994). Örneğin kuraklığa dayanıklı mısır bitkisinde su eksikliği durumunda antioksidanlarda artış olurken hassas olan bitkilerde antioksidanların fazlaca değişmediği ve dolayısıyla daha az bir korumanın sağlandığı (Pastori ve Trippi, 1992) ve su stresine toleransın antioksidan sistemlerin aktivitesiyle ilgili olduğu rapor edilmiştir (Pastori ve Trippi, 1993). Ayrıca kuraklık stresine maruz kalan *tenathe setosa* bitkisinin yaprak kıvrılması esnasında yaprak apoplastik alanında antioksidan sistemin aktif hale getirildiği ve strese toleransı geliştirdiği rapor edilmiştir (Saruhan vd., 2009). Fakat bununla birlikte poliamin ön muamelesi ile yaprak kıvrılması esnasında antioksidan sistemde meydana gelen değişimler ve kuraklık stresine toleransı arasındaki ilişki ortaya koyan bir çalışmaya rastlanmamıştır.

Yaprak kıvrılması sırasında fotosentetik aygıttaki değişimlerle veya adaptasyonlarla ilgili fazlaca veri olmadığı rapor edilmiştir (Kadioğlu ve Terzi, 2007). Yaprak kıvrılmasının bitkinin su kaybını azaltmasıyla fotosentezin belirli bir seviyede devam ettirilmesine 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 fotokoruma mekanizması olduğu bildirilmiştir (Feng vd., 2002). Fakat poliamin ön muamelesi yapılan kuraklık stresi geçirmiş bitkilerin yaprak kıvrılması esnasında fotosentetik sistemde meydana gelen değişimlerle ilgili literatürde herhangi bir bilgiye rastlanmamıştır.

Poliaminler bütün canlı organizmalarda bulunan düşük moleküler ağırlıklı azotlu bileşiklerdir (Kaur-Sawhney vd., 2003). Yüksek bitkilerde bulunan putresin, spermidin ve spermin poliaminlerinin bitki büyüme ve gelişme periyoduyla ilişkili olduğu bildirilmiştir (Galston ve Sawhney, 1990; Gallardo ve Matilla, 1996). Poliaminler önemli büyüme regülatörleri olmalarına rağmen fizyolojik fonksiyonları ve etki mekanizmaları hala tam olarak bilinmemektedir (Shu vd., 2012). Bitkilerde poliaminler osmotik (Legocka ve Kluk, 2005), tuz (Jimenez-Bremont vd., 2007), asit (Velikova vd., 2000), ağır metal (Groppa vd., 2001, 2003), UV radyasyon (Lutz vd., 2005), su eksikliği stresi (Flores vd., 1989) gibi

çeşitli çevresel streslerle ilişkilidir. Dıştan PA uygulamasının çeşitli abiyotik streslere karşı toleransı geliştirdiği rapor edilmiştir (Basra vd., 1997; Nayyar ve Chander 2004; Kusano vd., 2008). Strese toleranslı bitkilerin içsel poliamin miktarını hassas olanlara göre daha çok artırdığı gösterilmiştir (Lee, 1997). Dıştan uygulanan poliaminlerin kuraklık stresi esnasında yaprak su durumunu geliştirdiği, H₂O₂ ve MDA miktarını azaltıp membran özelliklerini geliştirdiği, antioksidan enzimleri artırarak bitkileri kuraklık stresinden koruduğu bildirilmiştir (Farooq vd., 2009; Arasimowicz-Jelonek vd., 2009; Farooq vd., 2010).

Çeşitli çevresel streslere cevapta bitkilerin fotokimyasal etkinliklerini sürdürürken PA'ların potansiyel rolü ile ilgili son zamanlarda yoğun çalışmalar yapılmaktadır. Bağlı Put içeriğindeki bir artış tilakoit membranları kararlı hale getirebilir. Böylece PS2 reaksiyon merkez yoğunluğunda bir artışa ve fotosentetik oranın artmasına yol açabilmektedir (Logothetis vd., 2004). İçsel PA'lardaki değişikliklerin fotosentetik aygıtta önemli bir koruyucu rolü olabileceği rapor edilmiştir (Kotzabasis vd., 1999; Sfakianaki vd., 2006). Birçok araştırmacı çeşitli stresler altında fotosentez üzerine dışarıdan uygulanan PA'ların etkilerine dikkat çekmeye başlamıştır. Dışardan uygulanan PA'ların sağlam kloroplasta hızlıca girdiği (He vd., 2002) ve çevresel streslerin kötü etkilerinden fotosentetik aygıtı koruyucu bir rol oynadığı gösterilmiştir (Navakoudis vd., 2003). Stresli bitkilerin fotosentetik etkinliği üzerine PA'ların etkisi stres seviyesine ve dıştan uygulanan PA'ların tipine bağlıdır. Dıştan uygulanan PA'ların PS2'nin fotokimyasal etkinlik seviyesini artırarak tuz stresli salatalık bitkilerinde fotosentetik kapasiteyi uyardığı rapor edilmiştir (Zhang vd., 2009).

Su stresi esnasında strese tolerans için oluşan yaprak kıvrılması ve poliamin metabolizması arasında yakın bir ilişki vardır (Turner ve Stewart, 1986; Kadioglu vd., 2002). Ayrıca *C. setosa*'ya dıştan uygulanan poliaminlerin yaprak kıvrılmasını geciktirdiği bulunmuştur (Kadioglu vd., 2002). Dışardan uygulanan poliaminlerin yaprak kıvrılması esnasında indirgenmiş şeker, prolin ve çözünebilir protein miktarlarını artırdığı ve böylece osmotik ayarlamaya katkıda bulunduğu bildirilmiştir (Saruhan vd., 2006). Literatür bilgilerinde dışardan uygulanan poliaminlerin yaprak kıvrılması esnasında antioksidan ve fotosentetik sistem üzerine etkisi bilinmemektedir. Bu nedenle mevcut çalışmada, kuraklık stresine toleranslı (Side) ve hassas (Karaçay) olduğu bilinen iki mısır (*Zea mays* L.) çeşidinde poliamin ön muamelesinin yaprak kıvrılmasıyla ilişkili olarak antioksidan sistem ve fotosentetik aktivite üzerine etkisi araştırılmıştır. Böylece dıştan uygulanan

poliaminlerin kuraklığa toleranslı ve hassas mısırların yaprak kıvrılmalarındaki rolünün ve antioksidan sistem ile fotosentetik verime olan etkisinin belirlenmesi, ayrıca yaprak kıvrılması esnasında kuraklık toleransı ve poliaminler arasındaki ilişkinin ortaya konulması amaçlanmıştır.

1.2. Stres ve Stres Çeşitleri

Bitkiler yaşamları süresince birçok stres faktörü ile karşılaşır. Stres, çevresel ve biyolojik faktörlerin ayrı ayrı ya da birlikte fizyolojik olaylarda belirgin değişimler meydana getirmesidir. Stres terimi aynı zamanda hasar meydana getirme potansiyelini de kapsar. Bir metabolizma bozukluğunun sonucunda oluşan bu hasarlar bitkinin büyümesinde ve veriminde azalma meydana getirirler (Hale ve Orcutt, 1987).

Stres faktörleri biyotik ve abiyotik olmak üzere ikiye ayrılırlar. Biyotik (patojen, diğer organizmalarla rekabet vb.) ve abiyotik (kuraklık, tuzluluk, radyasyon, yüksek sıcaklık veya don vb.) stresler ekonomik olan tahıllar dahil, tüm bitkilerin normal fizyolojik işlevlerinde değişikliklere yol açarlar. Tüm bu stresler bitkilerin biyosentetik kapasitelerini azaltır, normal fonksiyonlarını değiştirir ve bitkinin ölümüne yol açabilecek zararlara neden olabilirler (Lichtenhaler, 1996). 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.

Bitki üzerinde ender olarak tek başlarına etki yapabilen bu stres faktörleri, genellikle etkilerini eş zamanlı olarak gerçekleştirirler. Çevresel stres tiplerinin etkileri birbirleriyle ilişkilidir. Örneğin, yüksek sıcaklığa dayanıklılık, onunla birlikte meydana gelen kuraklık şartlarına dayanıklılığa bağlıdır. Diğer taraftan donmaya dayanıklılık, dokunun dehidrasyona dayanıklılığı ile önemli derecede bağlantılıdır (Hale ve Orcutt, 1987).

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

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

Stres altındaki bitkiler üzerinde çalışma yapılmasının iki önemli nedeni vardır. Birincisi bitkilerin strese karşı reaksiyon mekanizmasının öğrenilmesidir. İkincisi ise tarımsal alanlarda stres altında bulunan bitkilerin söz konusu streslere dayanma yeteneklerinin ölçülmesi ve dolayısıyla daha verimli ürün elde edilmesidir. Bilindiği gibi dünya topraklarının % 10'undan daha azı tarıma elverişlidir. Bu nedenle aşırı olumsuz 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). Kuraklık genel olarak su noksanlığı ve kuruma olarak iki tipe ayrılabilir (Smirnoff, 1993). Buna göre:

1. Su noksanlığı, stomalarda kapanmaya ve gaz değişiminde kısıtlamaya neden olan orta düzeydeki su kaybıdır. Oransal su kapsamının yaklaşık %70'de kaldığı hafif su noksanlığına maruz kalan bitkilerde stomaların kapanmasına bağlı olarak karbondioksit alımı kısıtlanmaktadır.

2. Kuruma, metabolizma ve hücre yapısının tamamen bozulmasına ve sonunda enzimle katalizlenen reaksiyonların durmasına neden olabilecek potansiyele sahip olan aşırı miktardaki su kaybı olarak tanımlanabilir. Genel bir kural olarak, kurumaya duyarlı vasküler bitkilerin çoğunda vejetatif doku, %30'un altındaki oransal su kapsamında iyileşme sürecine giremez (Smirnoff, 1993).

Dünya üzerindeki kullanılabilir alanlar stres faktörlerine göre sınıflandırıldığında doğal bir stres faktörü olan kuraklık stresi %26'lık payıyla en büyük dilimi içermektedir (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 (Smirnov, 1998; Hasegawa vd., 1984). Yapılan araştırmalar, osmotik ayarlamının 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 (Kutlu vd., 2009).

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 kıvrırmak suretiyle kendisine iki şekilde yarar sağlayabilir. Birincisi, yaprak yüzeyine düşen yüksek dozda güneş ışığından kaynaklanan yaprak sıcaklığındaki artışın oluşturacağı hasarlar, güneş ışınlarına maruz kalan yaprak alanı azaltılarak en aza indirilebilir (Begg, 1980). İkincisi, yaprak kıvrılması ile hem transpirasyon azaltılır hem de yaprağın iç yüzeyinde kalan bölgede daha fazla nem 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 hidrofilik 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 hücrenel metabolizmayı kalıcı olarak bozabilir.

1.5.2. Metabolik Etki

Hücre içeriğinin büyük bir kısmını oluşturması, taşıyıcı olması, hücrenel 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 hidrofilik 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 doğru taşınmasına da engel olarak iki yönlü zarar verir. Kuraklık stresi sırasında hasar gören diğer yapılar DNA ve RNA gibi nükleik asitlerdir. Kessler (1961)'e göre kuraklık stresine maruz kalmış olan bitkilerde RNaz aktivitesi artmakta ve bu da enzimin bağlı durumundan serbest duruma geçmesinden kaynaklanır. Kuraklık stresi altında bitkilerde hormonal dengelerde de bir takım değişiklikler 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 özellikle reaktif oksijen türlerinin oluşumunu içerir. Serbest radikaller eşleşmemiş elektron içeren moleküller olup oldukça reaktiftirler. Her türden kimyasal ve biyokimyasal tepkime daima atomların dış orbitallerindeki elektronlar sayesinde gerçekleşir. Dış orbitallerde paylaşılmamış elektron bulunması serbest radikallerin reaktivitesini arttırdığı için, serbest radikaller kimyasal aktifliği yüksek moleküllerdir. Bu radikaller plazma membranı, mitokondri, ER membranlarında da oluşabilir (McKersie ve Lehsem, 1994). Bununla birlikte, suyun kısıtlı olduğu durumlarda, bitki daha fazla su kaybetmemek için, genellikle stomalarını kapatır.

Bu durum da fotosentezle fiksasyon için gerekli CO₂'nin alımının kısıtlanmasına neden olur ve böylece kuantum verimi azalır. Böylece fotosentezdeki elektron akseptörü NADP⁺ kısıtlı hale gelir ve ferrodoksin NADP⁺ yerine oksijeni indirger ve PSI'in elektronları O₂'ye transferi sonucunda reaktif süperoksit radikali (O₂^{•-}) üretilir (Mehler reaksiyonu) (Tambussi vd., 2000). Birçok türde kuraklık stresi altında artan süperoksit üretim hızı lipid peroksidasyonuna, yağ asidi doyunluğuna ve sonuç olarak membran bütünlüğünün zarar görmesine neden olur (Sgherri vd., 1996). Süperoksit tek başına çok fazla reaktif olmayıp, H₂O₂ ve Hidroksil ([•]OH) radikallerini oluşturmak suretiyle etkili olur (Halliwell ve Gutteridge, 1989). Süperoksit ve hidrojen peroksitin hidroksil radikalini oluşturmak üzere tepkimesi sırasında, artan demir ya da bakır gibi diğer geçiş metalleri, bu reaksiyonları hızlandırmak suretiyle oksidatif hasarı daha da artırabilir (Fenton reaksiyonu) (Smirnoff, 1993). Serbest radikaller hem indirgen hem de yükseltgen olarak bazen de her iki etkiyi birlikte göstererek hücre hasarına neden olurlar. Serbest radikallerin DNA, hücrenel proteinler ve lipidler üzerinde 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 (O₂^{•-})

Süperoksit radikali (O₂^{•-}), oksijene bir elektronun aktarılmasıyla oluşur. Bu reaksiyon enzimatik olarak çeşitli organellerde meydana gelebilir. Moleküler oksijenin, oksidatif fosforilasyon esnasında NADPH-oksidaz veya ksantin-oksidaz gibi enzimlerin katalizörlüğünde süperoksit radikali meydana gelir. Süperoksit radikalinin 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 oksidazlar olmak üzere yüzlerce enzimin katalitik etkisi sırasında ürün olarak süperoksit radikali oluşabilir. Plazma membranlarında da

süperoksit üreten NAD(P)H oksidaz 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 radikalının 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 H_2O_2 'nin ortamdan uzaklaştırılması gerekir. Bu görevi hücrelerdeki önemli antioksidan enzimler olan katalaz ve peroksidaz yerine getirir (Halliwell, 1984).

1.5.3.1.3. Hidroksil Radikali ($\bullet OH$)

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 oluştuğu gibi hidrojen peroksit molekülünün metaller ile reaksiyonu sonucunda eksik indirgenmesi ile de oluşabilir (Stahl ve Sies, 2002). Biyolojik sistemlerin tanıdığı en reaktif tür olan $\bullet OH$, su dahil rastladığı her molekülle tepkimeye girebilir. Bütün bu tepkimeler $\bullet OH$ '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. $\bullet OH$ '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 (1O_2)

Singlet oksijen, moleküler oksijenin yüksek enerji ile uyarılmış formu olup biyolojik sistemlerde fotosentez reaksiyonları sırasında oluşur. Bitkilerde 1O_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 1.11.1.7) 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.



POD'lar (GPX ve APX) yapılan çalışmalarda birçok çevresel strese karşı bitkileri korumada savunma mekanizmasının ilk basamağını oluşturmaktadır (Klotz vd., 1998). 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. Bu yüzden POD'ların oksidatif stres esnasında H₂O₂'nin zararlı etkilerine karşı hücreleri koruduğu

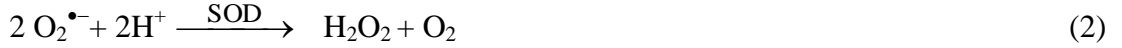
düşünülür (Bolwell vd., 1999). Peroksidazlar hidrojen vericisi olarak birçok organik ve inorganik substratı kullanarak H_2O_2 'yi temizlerler ve H vericisi olarak kullandıkları substrata göre isimlendirilirler. H_2O_2 'yi parçalarken substrat olarak guaiakolu kullanan enzimler guaiakol peroksidazlar (GPX, EC 1.11.1.9), askorbatı kullananlar askorbat peroksidazlar (APX, EC 1.11.1.11) olarak adlandırılmaktadır (Nakano ve Asada, 1987). Guaiakol peroksidazlar (GPX) guaiakole olan yüksek spesifikliklerine rağmen başka birçok substratı elektron vericisi olarak kullanabilirler. Kuraklık stresi koşullarında mısır bitkisinde yapılan bir çalışmada guaiakol peroksidaz aktivitesinin (GPX) arttığı kaydedilmiştir (Zhang vd., 1995). Benzer şekilde orta şiddette kuraklık stresine maruz bırakılan çeltik bitkisinde GPX 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 H_2O_2 '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 H_2O_2 'nin detoksifikasyonunda anahtar bir rol oynadığı bulunmuştur (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 radikalinin 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 radikalinin oluşum riskini azaltır. SOD, süperoksit anyonlarını uzaklaştırmasına rağmen toksik bir oksijen türevini ($O_2^{\bullet-}$) diğerine (H_2O_2) dönüştürür (Mehlhorn vd, 1996). Bu reaksiyon sonucu oluşan H_2O_2 , 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 H_2O_2 'ye duyarlılıklarına bağlı olarak belirlenirler ve hücre alt yapılarındaki dağılımları farklıdır. MnSOD her iki inhibitöre dirençli olup prokaryotik organizmalarda 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, H_2O_2 '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 H₂O₂'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 H₂O₂'in uzaklaştırılmasında önemli rol oynadığı düşünülmektedir (Patykowski ve Urbanek, 2003). Katalazın temel fonksiyonu, moleküler oksijen mevcudiyetinde H₂O₂'in ve ROOH gibi bir peroksitin radikalliğini gidererek özellikle membranlarda oluşturabilecekleri geri dönüşümsüz hasarları engellemektir (Chaudiere ve Ferrari-Iliou, 1999).

1.5.3.2.1.5. Glutasyon Redüktaz (GR)

Glutasyon redüktaz (GR, EC 1.6.4.2) elektron verici olarak NADPH'ı kullanan oksitlenmiş glutasyonun (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'ın antioksidan özelliğinden dolayı, glutasyon 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 H₂O₂'nin temizlenmesinde de görev alır. Hayvanlarda substrat olarak GSH'ı kullanan glutasyon peroksidazla birlikte GR, H₂O₂'in temizlenmesine katılır (Schirmer vd., 1989). Glutasyon peroksidaz H₂O₂'yi temizlerken substrat olarak GSH'ı kullanır ve reaksiyon sonucu GSSG oluşur. Oluşan GSSG, GR enzimiyle tekrardan GSH'a indirgenir ve böylece glutasyon 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'ın 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 radikalinin 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. Glutasyon

Glutasyon 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). Glutasyonun 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. Glutasyonun özellikle lignin ve fitoaleksin biyosentezi ile bağlantılı savunucu gen ürünlerinin miktarlarını yükselttiği belirlenmiştir (Wingate vd., 1988). Glutasyonun bitki ve hayvan hücrelerinde gerekli olduğu ve bazı legümenlerin bir homolog tripeptid olan homoglutasyon (Glu-Cys-Ala) ihtiva ettikleri tespit edilmiştir (Klapheck, 1988).

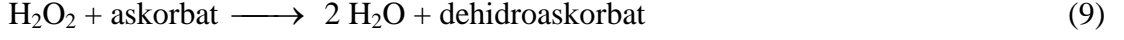
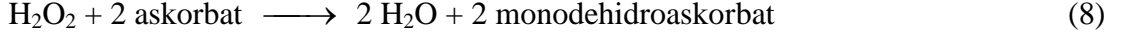
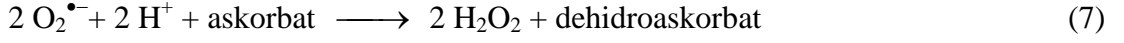
GSH, bitki yapraklarının hem sitoplazması hem de kloroplastlarında enzimatik olarak sentezlenir (Meister, 1988; Hausladen ve Alscher, 1993). GSH seviyesi doku yaşıyla birlikte azalır (Rennenberg ve Lamourex, 1990) ve bitkinin bulunduğu çevreye göre değişir. Örneğin ışıklı ortamdaki bitkilerin glutasyon 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'nin antioksidan fonksiyonunda, yapısında bulunan sisteinin 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).

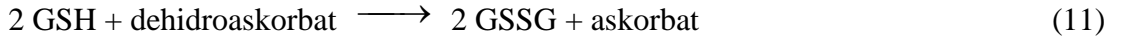
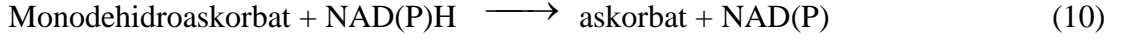
GSH'nin hücre metabolizmasında antioksidan özelliklerinden başka fonksiyonları da vardır. Bunlardan biri indirgenmiş sülfürün depo ve taşınma şekli olarak rol oynamasıdır (May vd., 1998). Örneğin, GSH'nin yapraklardan kök gibi depo organlarına indirgenmiş sülfürün aktarılmasında önemli bir rolü vardır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

1.5.3.2.2.2. 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 hidrosiprolin 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.

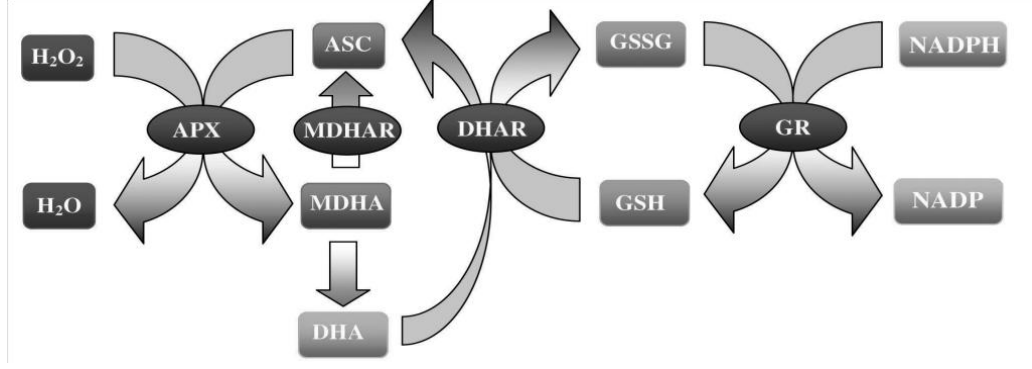


Bu reaksiyonlar sonucunda askorbat dehidroaskorbat ve monodehidroaskorbata oksitlenir. ROS temizleme sisteminin fonksiyonunun devamı için askorbatın okside formlarının indirgenmesi gerekir. Oluşan bu ürünlerden monodehidroaskorbat (MDHA) monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR) (Hossain ve Asada, 1984), 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-glutatyon döngüsü (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; Smirnoff, 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 Fotosentez Üzerine Etkileri

Kuraklık sırasında fotosentezin gerilemesi büyük ölçüde iki nedene bağlı olarak gerçekleşmektedir; orta düzeydeki su noksanlığı koşulları altında stomaların kapanmasına bağlı olarak gerçekleşen stomatal sınırlamalar ve genellikle daha uzun süreli ve daha şiddetli streslerde ortaya çıkan stomatal olmayan sınırlamalar.

1.6.1. Stomatal Sınırlamalar

Kuraklığa karşı oluşturulan en erken tepkilerden biri, kloroplastlara CO₂ difüzyonunu kısıtlayan stoma kapanması olayıdır (Muller, 1996; Lima, 2002). Kuraklık sırasında bitkilerin stomalarını kapatmalarına neden olan iki temel etken, hidrolik sinyaller (yaprak su potansiyeli, hücre turgoru) ve kimyasal sinyaller (absisik asit)'dir. Köklerde sentezlenen ve transpirasyon akıntısıyla bekçi hücrelerine taşınan absisik asit (ABA), bekçi hücrelerindeki hipotetik ABA reseptörüne bağlanarak, kuraklık stresi koşulları altında stomaların kapanmasını sağlar (Teiz, 1998). Önceleri stomaların kapanmasında, yapraktaki su potansiyelinin ve hücre turgorunun azalmasının etkili olduğu düşünülürken; yaprak su potansiyelinde bir düşme olmaksızın stomatal iletkenliğin azaldığı örneklerin görülmesi üzerine; stoma kapanmasının yapraktaki su potansiyelinden çok, toprağın su potansiyeline bağlı olduğu görülmüştür. Son zamanlarda birçok araştırmacı tarafından; aynı anda ya da farklı zamanlarda gerçekleşen hidrolik ve kimyasal sinyal tipleri arasında bir kombinasyon olduğuna dair kanıtlar öne sürülmektedir (Asamaa, 2002; Comstock, 2002).

1.6.2. Stomatal Olmayan Sınırlamalar

Şiddetli su noksanlığına maruz bırakılan bitkilerden izole edilen kloroplastlarda fotosentetik elektron transportu ve fotofosforilasyon kapasitelerinin azaldığı gösterilmiştir (Smirnoff,1993). Fotosentetik elektron zincir reaksiyonlarının inhibisyonu, fotoindirgeyici ya da fotooksidatif hasara neden olabilecek aktif oksijen türlerinin oluşumuna neden olabilir (Asada, 1999). İzole edilen kloroplastlardaki çalışmalar iki fotosistemin ve özellikle de PSII' nin kuraklık stresi ile etkilendiğini göstermiştir (He, 1995). PSII'nin reaksiyon merkezinde yer alan D1 ve D2 proteinleri fotoinhibisyonun en etkili olduğu bölgelerdir (Baker, 1991). Bitkiler stres durumunda D1 proteininin içeriğini sabit tutacak bir onarım sistemine sahiptir ve yapım hızının yıkım hızına yakın olması nedeniyle hafif şiddetli stres koşullarında PSII'nin D1 içeriğinde büyük bir değişiklik meydana gelmez. Stresin yeterince güçlü olması durumunda D1 proteininin sentezi sınırlı hale gelir ve PSII'nin reaksiyon merkezinde D1'in bozulumu kaçınılmaz olur. Bunun sonucunda ikinci reaksiyon merkezi polipeptidi olan D2 proteini ve son olarak da tüm PSII parçalanır (He,1995). Yapraklardaki klorofilin büyük bir kısmı, tilakoit membranlarda en çok bulunan protein olan ışık tutucu kompleks (ITK) II'ye bağlıdır ve bu nedenle stres

koşulları altında bu klorofil-protein kompleksinde büyük miktarlarda singlet oksijen üretilbileceği düşünülmüştür. Bununla beraber, ITK II'deki pigment molekülleri O₂ geçirmez bir bariyer ile O₂'den ayrılmış gibi görünmektedir ve böylece ITK II tarafından reaktif oksijen türlerinin üretimi sınırlanmıştır (Siefermann-Harms, 1998). Bu bariyer, ITK II'yi tilakoit membranın diğer kısımlarında oluşan reaktif oksijen türlerinden de koruyor olabilir (Tambussi, 2000). ITK II'nin etrafında yer alan lipid özelliğindeki yapı da oksijen ve oksijen radikallerinin bu klorofil-protein kompleksine girişini sınırlıyor olabilir (Siefermann-Harms, 1998). Her durumda ITK II oksidatif hasara oldukça dirençli gibi görünmektedir. Fotosentezin stomatal olmayan sınırlanması; kloroplast lipidlerinin, pigmentlerinin ya da proteinlerinin oksidatif olarak hasar görmesiyle ilişkili olabilir (15). Bitkilerde fotosentetik kapasite, ortamın ışık yoğunluğu ve oransal su kapsamının (OSK) değişimine bağlı olarak da etkilenmektedir.

1.6.2.1. 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). Bajji vd. (2004) F_v/F_m 'yi tuz ve PEG uygulamalarının ardından kuraklık toleransındaki gelişmeleri takip etmek için diğer fizyolojik parametrelerle birlikte kullanmışlardır. F_v/F_m 'nin, sera koşullarında 10 saat süre ile kesilmiş kontrol yapraklarında ve kuraklığa bırakılmış yapraklarda düştüğünü rapor etmişlerdir. Yapılan diğer bir çalışmada NPQ'un kuraklık stresine maruz kalmış buğday bitkilerinde kontrol bitkilerine oranla daha yüksek olduğu kaydedilmiştir (Tambussi vd., 2002). Diğer taraftan Massacci ve Jones (1990) NPQ'nun kuraklık stresine maruz kalan elma ağaçlarında arttığını fakat F_v/F_m nin kontrol

bitkilerine kıyasla kuraklığa maruz kalan bitkilerde değişmediğini gözlemiştir. Benzer şekilde Pettigrew (2004) pamuk, Kicheva vd., (1994) ise buğday bitkileri ile yaptıkları çalışmalarda kuraklık stresi ve kontrol grupları arasında F_v/F_m açısından fark bulunmadığını rapor etmişlerdir.

Kuraklık stresinin F_v/F_m üzerindeki etkisini belirlemek amacıyla kontrol ve kuraklık stresine maruz bırakılmış meşe ağaçlarında klorofil floresansı ölçülmüştür (Epron vd., 1992). F_v/F_m , kontrol bitkilerinde gün boyunca değişmezken, stres altındaki bitkilerde düştüğü gözlenmiştir. Araştırmacılar bu azalışın öğleden sonra normale döndüğünü belirlemiş ve bu geçici düşüşün fotosentetik sistemi kalıcı hasardan koruduğunu ileri sürmüşlerdir.

Klorofil floresansı, Colom ve Vazzana (2003) tarafından *Eragrostis curvula* bitkisinin kuraklık stresi koşullarında büyüyebilme ve üreme yeteneğini açıklığa kavuşturmak için kullanılmıştır. Yapılan çalışmada kuraklığa dayanıklı ve hassas olan iki kültivar kuraklık stresine maruz bırakılmış ve F_v/F_m 'nin kuraklık stresi altındaki iki kültivarda da azaldığı kaydedilmiştir. Fakat hassas kültivarda bu azalışın daha fazla bulunduğu, sulamadan sonra F_v/F_m 'nin her iki kültivarda aynı zamanda eski haline döndüğü bildirilmiştir. Klorofil floresansı patates kültivarlarının kuraklık toleransının belirlenmesinde de kullanılmıştır (Ranalli vd., 1997). Kültivarların 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 kültivarı arasından seçtiği iki kültivarı klorofil floresansı kullanarak değerlendirmiştir. İki kültivardan kuraklığa dayanıklı olanı, hassas kültivara göre düşük yaprak su kaybı ve yüksek F_v değeri göstermiştir. Araştırmacı, klorofil floresansı parametrelerinin, kültivarların 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 kültivarların tanımlanması için hızlı bir teknik olarak kullanılabileceğini ileri sürmüştür. Havaux ve Lannoye (1985) kuraklığa hassas ve dayanıklı buğday kültivarlarının kuraklık stresine bırakılmış yaprak disklerinde klorofil floresansı cevaplarını çalışmışlardır. Dayanıklı kültivarlar klorofil floresansında yalnızca

küçük deęişimler gösterirken, hassas kültürlerde düşüş gözlemiştir. Ayrıca klorofil floresansının bitki stresi çalışmalarında bir araç olarak kullanılabilceğini ifade etmişlerdir.

1.6.2.2. 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 elektronu yanındaki elektron yakalayıcısına (QB) aktarmadan dięer 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 deęişimlerin 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 baęlı 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 dięeri 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 fotokimyasal sönmeyi sıfırlayan, ışık katlama (iki katına çıkarma) teknięi bitkiye zarar vermeyen ve daha uygun bir metottur (Bradbury ve Baker, 1981). Bu teknikte kısa sürelerle yüksek yoğunluklu ışık flaşları gönderilir. Işık flaşları ile PS2'nin reaksiyon merkezleri kapanır, fotokimyasal olmayan sönme deęeri artarken, fotosentez etkiliğinde

değişim olmaz. Fotokimyasal sönmenin yokluğunda, floresans verimi ulaşabileceği en yüksek değere ulaşır (maksimum floresans F_m). Maksimum floresans (F_m), ışıktaki durağan floresans (F_t) ve fotosentetik ışığın olmadığı floresans (F_o) ile karşılaştırılırsa, fotokimyasal sönmenin etkinliği ve PS2 performansı hakkında bilgi verir (Maxwell ve Johnson, 2000). Maksimum floresans seviyesi ısı dağılımındaki (NPQ) değişimle, değişikliğe maruz kalmasına rağmen, NPQ tamamen inhibe edilemez ve klorofil floresansının verimi NPQ olmadan ölçülemez.

1.6.2.3. 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 (g_m) 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 eksikliğinin mezofil iletkenliğini (g_m) düşürdüğü bildirilmiştir (Flexas vd., 2008). Buna ilaveten stoma iletkenliğinin (g_s), g_m 'e göre kuraklık stresine daha hassas olduğu bilinmektedir (Bunce, 2009).

Kurak ortamlara iyi adapte olan türlerde, stomaların toprak ve atmosferik kuraklığa cevapları suyun korunmasında önemli bir özelliktir (David vd., 2007). Stomalar ksilem basıncının düşmesini önleyen basınç düzenleyicileri gibi davranırlar (David vd., 2007). Bu durum, sıcak günlerde gün ortasında stoma kapanmasında ya da topraktaki orta dereceli kuraklıkta düşen stoma iletkenlerinde görülebilir. Her iki cevaba, sentezlenen ya da kuraklık stresine maruz kalmış köklerden yapraklara taşınan ABA tarafından aracılık edilir ve bu cevaplar pek çok iç ve dış faktör tarafından düzenlenirler. Stoma iletkenliği stresin önemli bir indikatörüdür. Azalan stoma iletkenliği yüksek ışıkla birlikte olduğunda, bitkiler aşırı ışık enerjisine maruz kalırlar ve CO_2 'in Calvin döngüsündeki kullanımı azalır. Bu durum da fotosentezin azalması ya da fotoinhibisyon, C_3 bitkileri için güçlü koruma

mekanizması olarak görülür. Bu koruma, ksantofil ve lutein siklusunu da ihtiva eden ışık yakalayan komplekslerde meydana gelen termal dağılım ile başarılıdır (Garcia-Plazaola vd., 2003; Demmig-Adams vd., 2006). Bu fotokoruyucu mekanizmalar absorbe edilen enerji için yarış halindedirler. Bu durumda da PS2'nin verimliliği düşer (Genty vd., 1989). Absorbe edilen enerji fotorespirasyon ya da Mehler peroksidaz reaksiyonu tarafından kullanılıyorsa, CO₂ asimilasyonunda düşüş meydana gelir ve buna paralel olarak devresel olmayan elektron taşınımında da azalma gözlenir. Bu durum C₃ ve bazı C₄ bitkilerinde belirlenmiştir (Ghannoum, 2009). C₃ bitkilerine kıyasla C₄ bitkilerinin CO₂ konsantre edici mekanizmaya rağmen kuraklık stresine karşı hassaslıkları yüksek indirgeyici güce sahip Mehler reaksiyonunun alternatif elektron kaynağı olarak davranmasına mal edilebilir (Ghannoum, 2009).

Yukarıda belirtildiği gibi kuraklık stresi altında fotosentezin sınırlanmasına sebep olan stomatal faktörlere ilaveten biyokimyasal faktörler de bulunmaktadır. Bu faktörler CO₂ difüzyonunun sınırlanması kadar önemlidir (Galmes vd., 2007). Bu faktörlerden en önemlileri PS2'nin fotokimyasal etkinliği, enerji dengesi, kloroplastlardaki CO₂'in ulaşılabilirliği ve rubisco aktivitesidir (Xu vd., 2010; Pinherio ve Chaves, 2011). Sınırlandırılmış CO₂ ve yüksek ışık koşulları altında enerji dengesi hücre fonksiyonlarının anahtar bileşeni olarak kabul edilir. (Lawlor ve Tezara, 2009; Pfannschmidt vd., 2009). Bu koşullar altında Tezara vd. (1999) ATP üretimindeki kusur ve bunu takiben ribuloz bifosfat'ın yeniden üretimi ve kloroplastlarda oluşturulan 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 koşullarında 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 bağılıdır. 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., 2012). 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 (Sarieva 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 deęişimlerin yaprak kıvrılmasının fotosentetik sistemi koruyan avantajlı bir mekanizma olabileceğini ileri sürmüşlerdir.

1.7. Kuraklık Stresinin Etkilediđi Bazı Bitkisel Faktörler

1.7.1. Yaprak Su Potansiyeli (Ψ)

Yaprak su potansiyelinin bitkilerin su stresine cevabını ölçmek için iyi bir parametre olduğu düşünülür. Singh vd. (1990), kuraklık stresi boyunca buğday genotipleri arasında yaprak su potansiyel değerlerinde önemli farklılıkların olduğunu göstermiştir. Stresle ilgili çalışmalarda yaprak su potansiyelinin ölçülmesi önemlidir. Padurariu vd. (1969)'ye göre büyüme periyodundaki mısır bitkisinde yaprak su potansiyelinin -0,6 ile -0,7 MPa'dan düşük olmaması gerektiđi ileri sürülmüştür. Şekerpancarında ise bu değer -0,5 MPa olarak kaydedilmiştir. Yaprak su potansiyeline en fazla etki eden olaylardan biri transpirasyondur. O'Toole vd. (1977) fasülye (*Phaseolus vulgaris*) bitkisiyle yaptıkları çalışmada yaprak su potansiyeli -0,3 MPa olduğunda CO₂ alımının ve transpirasyon oranının yüksek olduğunu kaydetmişlerdir. Yaprak su potansiyeli -0,9 MPa kadar düşük bir değere ulaştığında ise CO₂ absorpsiyonunun ve transpirasyonun hemen hemen inhibe edildiğini rapor etmişlerdir. Yaprak su potansiyeli yaprak kıvrılması ile de yakından ilişkilidir (Dingkuhn vd., 1999). Yaprak kıvrılmasının mısırdaki yaprak su potansiyeli, çeltik bitkisinde yaprak sıcaklığı ve yaprak osmotik potansiyeli ile ilişkili olduğu rapor edilmiştir (Ekanayake vd., 1993). Yaprak kıvrılmasının artması düşük yaprak su potansiyeline işaret eder. Mısır bitkisinin yaprak su potansiyeli -0,48 MPa'a ulaştığında yapraklarını kıvrıldığı gözlenmiştir. Ayrıca yaprak kıvrılmasının çeltik bitkisinde yaprak su potansiyeli için yararlı bir indikatör olabileceđi kaydedilmiştir. Diğer taraftan çeltik ve buğday bitkilerinde yapılan çalışmalarda yaprak kıvrılmasıyla yaprak su potansiyeli arasında güçlü bir ilişkinin var olduğu görülmüştür (Dingkuhn vd., 1999).

1.7.2. Stoma İletkenliği

Stoma iletkenliği, belli bir zamanda yaprak alanından transport edilen su buharı ve CO₂ miktarının ölçümüdür (Von Willert vd., 1995). Stoma iletkenliğinin yüksek olması optimal su durumunu gösterir. Buna karşılık stoma iletkenliğinin düşük değerde olması kuraklık stresiyle ilişkilidir. Bu nedenle stoma iletkenliği bitki su durumu için iyi bir indikatördür. Kuraklığa karşı oluşturulan en erken tepkimelerden biri kloroplastlara CO₂ difüzyonunu kısıtlayan stoma kapanmasıdır. Kuraklık sırasında bitkilerin stomalarını kapatmalarına neden olan etkenler yaprak su potansiyeli, hücre turgoru ve ABA seviyesidir. Bitkilerin stomalarını kapatmasında yapraktaki su potansiyelinin ve hücre turgorunun azalmasının etkili olduğu düşünülürken, yaprak su potansiyelinde bir düşme olmaksızın stoma iletkenliğinin azaldığının görülmesi üzerine stoma kapanmasının yapraktaki su potansiyelinden çok toprağın su potansiyeline bağlı olduğu görülmüştür. Su stresi altındaki bitkilerde yaprak su durumunun stoma iletkenliği ve transpirasyon ile ilişkisi bilinmektedir. Yaprak su potansiyeli ile stoma iletkenliği arasında iyi bir korelasyonun olduğu sık sık gözlenmiştir. Stoma iletkenliğinde meydana gelen değişimler transpirasyon oranının değişmesi ile yaprak su potansiyelinde değişime neden olur. Ayrıca birçok fotosentetik parametrenin stoma iletkenliğiyle güçlü bir korelasyon gösterdiği rapor edilmiştir (Medrano vd., 2002). Örneğin yaprak kıvrılması esnasında darı bitkisinde stoma iletkenliği ve net CO₂ asimilasyon oranının önemli derecede düştüğü kaydedilmiştir (Corlett vd., 1994).

1.7.3. Nispi Su İçeriği (NSİ)

Nispi su içeriği (İngilizce kaynaklarda yaygın olarak RWC (relative water content) olarak kısaltılır), bitkinin su durumunun genel bir ifadesidir (Sivaramakrishnan vd., 1988). Diğer bir deyişle yaprağın su durumunu ve dokunun metabolik aktivitesini yansıtan bitkideki su miktarının alternatif bir ölçümüdür (Flower ve Ludlow, 1986). Su potansiyeline benzer olarak nispi su içeriği de bir çok çevresel parametreden etkilenen transpirasyon ve topraktan su alınımı arasındaki dengenin sağlanmasına karşı oldukça duyarlıdır (Sivaramakrishnan vd., 1988). Stres çalışmalarında NSİ'nin belirlenmesi oldukça önemlidir. Buğday kültürleri (Sairam vd., 2001) ve ayçiçeğinde (Sgherri ve Navari-Izzo, 1995) NSİ su stresinin artmasıyla azalır. Stres esnasında dayanıklı ırkların

nispi su içeriğindeki azalışın hassas olanlara nazaran daha az olduğu bilinmektedir. Örneğin, Pastori ve Trippi (1992), NSİ'nin iki mısır ırkında kuraklık periyodu esnasında azaldığını ve bu azalışın hassas olan ırkta dayanıklı olana göre önemli derecede fazla olduğunu rapor etmişlerdir. Buğday bitkisinde yapılan diğer bir çalışmada da toleranslı olan kùltivarın hassas olanla karşılaştırıldığında, stres periyodu esnasında daha fazla NSİ'ye sahip olduğu gör÷lmüştür (Sgherri vd., 2000). Soğan (*Allium cepa*) bitkisinde yapılan başka bir çalışmada ise NSİ'nin kontrol ile karşılaştırıldığında % 25 oranında azaldığı tespit edilmiştir (Egert ve Tevini, 2002).

1.8. Poliaminler

1.8.1. Poliaminlerin Tarihçesi

Bir aminoasit türevi olan poliaminlerin putresin (put), kadaverin (cad), spermidin (spd) ve spermin (spm) olmak üzere başlıca dört tipi iyi bilinmektedir. Put, spd, spm tüm canlı organizmalarda bulunur ve “yaygın poliaminler” olarak adlandırılırlar. Bunlardan spm fosfat kristalleri Palavan-Ünsal (1984)'un belirttiği gibi ilk kez 1678'de Van LeewenhooK tarafından insan prostat salgısında keşfedilmiş ve daha sonraları 1865'te Boettcher bu kristallerin fotoğrafını çekerek yayınlamıştır. Putresin ilk kez alglerde bulunmuş ve bunu daha sonra mantarlar ve yüksek bitkiler izlemiştir. Tüm poliaminlerin yüksek bitkilerde yaygın olduğu, bitki büyüme ve gelişmesiyle ilişkili olduğu bilinmektedir (Slocum vd., 1984).

1.8.2. Poliaminlerin Kimyasal Yapısı

Serbest aminler, alifatik monoaminler, alifatik diaminler, alifatik poliaminler, aromatik aminler olmak üzere kısımlara ayrılır (Bouchereau vd., 2000). Tablo 1'de bitkilerde bulunan alifatik diamin ve poliaminlerin isimleri verilmiştir.

Tablo 1. Doğal olarak meydana gelen alifatik diaminler ve poliaminler (Slocum ve Flores, 1991'den değiştirilerek)

Diaminler	1,3 diaminopropan, putresin, kadaverin
Triaminler	Norspermidin (caldin), spermidin, aminopropil kadaverin, homospermidin
Tetraaminler	Norspermin (thermin), spermin, termospermin, canavalmin, agmatin, homospermin
Pentaaminler	Caldopentamin, homocaldopentamin
Hexaminler	Caldohegzamin, homocaldohegzamin

Birçok büyüme ve gelişme olaylarının düzenlenmesinde önemli role sahip oldukları bilinen poliaminlerin serbest formları olan Put ve Cad (diamin), Spd (triamin), Spm ve Agm (tetramin)'in moleküler ağırlıkları ve molekül formülleri ise Tablo 2'de gösterilmiştir.

Tablo 2. Bazı poliaminlerin molekül ağırlıkları ve yapısal formülleri (Evans ve Malmberg, 1989)

<u>Poliamin</u>	<u>Molekül ağırlığı</u>	<u>Formülü</u>
Putresin	88	$\text{NH}_2(\text{CH}_2)_4\text{NH}_2$
Kadaverin	102	$\text{NH}_2(\text{CH}_2)_5\text{NH}_2$
Spermidin	145,2	$\text{NH}_2(\text{CH}_2)_3\text{NH}(\text{CH}_2)_4\text{NH}_2$
Spermin	202	$\text{NH}_2(\text{CH}_2)_3\text{NH}_2(\text{CH}_2)_4\text{NH}(\text{CH}_2)_3\text{NH}_2$
Agmatin	130,3	$\text{NH}_2(\text{CH}_2)_4\text{NH CNH NH}_2$

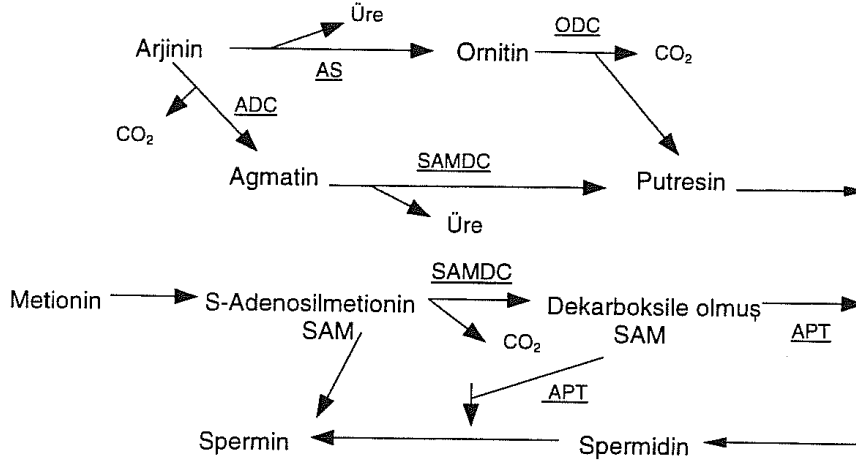
Put, Spd ve Spm'nin bitki dokularında geniş bir yayılım göstermesine karşın, Cad'ın diğerleri kadar geniş bir dağılıma sahip olmadığı bilinmektedir. Cad özellikle Leguminosae (*Pisum*, *Glycine*, *Lathyrus*, *Trifolium*, *Lupinus*), Solanaceae (*Nicotiana* ve *Lycopersicon*), Gramineae (*Hordeum*, *Avena*, *Oryza*), Brassicaceae (*Brassicnapus*) ve Crassulaceae (*Sedum*) familyasına ait bazı bitkilerde tespit edilmiştir (Flores, 1991).

Poliaminler düşük molekül ağırlıklı ve fizyolojik pH'da pozitif yüklü moleküller olup endojen olarak üretilen polikasyonik metabolitlerdir. Bazik karakterli poliamin ve

türevlerinin çeşitli hücresele olaylar için gerekli olduđu ilk kez Synder vd. (1964) tarafından kanıtlanmıştır. Doğal olarak meydana gelen poliaminler Evans ve Malmberg (1989) tarafından hormondan çok sekonder mesajcı olarak adlandırılmaktadır. Dokulardaki konsantrasyonları genellikle nmol/gram doku, µmol/gram doku ya da pmol/ml olarak ifade edilmektedir. Çizelge 1’de bahsedilen Put, Spd, Spm ve Cad’ın dışında kalan diđer amin bileşiklerinin dokularda çok düşük düzeylerde bulunması çalışma konumuzdaki poliamin tiplerinin önemini artırmaktadır. Put, Spd ve Spm molekülleri ilkel canlılarda da görölmektedir. Milyonlarca yıllık evrim aşamasında binlerce deđişik tür canlının yapısında yer aldığı belirlenmiştir (Rosano vd., 1983). Poliamin sentez ve bozunma olayları çok karmaşık kontrol mekanizmalarıyla denetlenmektedir (Tabor ve Tabor, 1984). Poliaminlerin hücresele büyüme ve bölünme üzerinde oynadıkları genel rol iyi tanımlanmış olup ayrıca özelleşmiş doku ve hücrelerin fonksiyonlarında da rol oynadıkları kabul edilmektedir. Doğada PA’lar serbest moleküller olarak meydana gelir, fakat sıklıkla fenolik asitler (konjuge formları) gibi düşük moleköl ağırlıklı organik moleküllere ve ayrıca proteinler, DNA (bound formu) gibi çeşitli makromoleküllere bağlanırlar (Broeck vd., 1994; Martin-Tanguy, 1997; Tiburcio vd., 1997). Bitki gelişiminde serbest poliaminler kadar bağlı poliaminlerin de önemli fonksiyon gördüğü tespit edilmiştir (Bagni vd., 1981; Martin-Tanguy, 1985; Evans ve Malmberg, 1989). Poliaminlerin yapılarındaki pozitif yükler, nükleik asit, protein ve membranların anyonik bölgeleri gibi negatif yüklü yapılarla çok kolay etkileşime girmelerine olanak vermektedir. Bu yapılarından dolayı poliaminler, hücre içi elementlere bağlanarak hücre içinde yer alan mikrozoim, lizozom ve mitokontriiler üzerinde stabilize edici etki yaparlar (Porter ve Sufrin, 1986; Schuber, 1989).

1.8.3. Poliaminlerin Biyosentezi

Poliamin biyosentezi çok sayıda enzimin görev aldığı ve birçok ara ürünün oluştuđu aslında çok karmaşık bir olay olup Şekil 2’de basitleştirilerek şematize edilmiştir. Doğal bir diamin olan Put, poliamin biyosentezi sırasında arginiden sentezlenir ve bu sentez sırasında iki yoldan biri izlenir.



Şekil 2. Poliamin biyosentez yolu. AS: Arginaz, ODC: Ornitin dekarboksilaz, ADC: Arginin dekarboksilaz, SAM: S-adenosilmetionin, SAMDC: S-adenosilmetionin dekarboksilaz, APT: Aminopropil transferaz (Galston, 1983'den değiştirilerek)

Birinci yolda arginin, üre kaybederek önce ornitin daha sonra ornitin dekarboksilaz (ODC) ile CO_2 kaybederek putresini oluşturur. İkinci yolda ise arginin, arginin dekarboksilaz (ADC) tarafından dekarboksile edilerek önce agmatin ve bundan sonra da üre çıkışıyla putresini oluşturur.

Spd ve Spm ise genellikle stres koşullarında ya Put'dan ya da bazik bir amino asit olan metionin üzerinden sentezlenmektedir (Galston ve Sawhney, 1990). Metioninden önce S- adenosilmetionin (SAM) sentezlenir, sonra S- adenosilmetionin dekarboksilaz (SAMDC) enziminin katalizörlüğünde dekarboksile olmuş SAM meydana gelir ve bundan da aminopropil transferaz (APT) enzimi yardımıyla Spd ve Spm sentezi gerçekleştirilir. Poliamin biyosentezinin kontrolü tamamen Put sentezindeki ornitin varlığına ve ODC'nin aktivitesine bağlıdır. Put'dan diğer poliaminlere dönüşümde ise SAMDC aktivitesi önem taşır (Pegg, 1988).

Poliamin metabolizması için üç enzim büyük önem taşımaktadır. Bunlar ODC, SAMDC ve APT'dir. Özellikle biyosentezde ilk basamakta yer alan ODC poliaminlerin oluşumunda hız kısıtlayıcı enzimdir. Herhangi bir uyarı karşısında poliaminlerin oluşması bu enzimin aktivitesine bağlıdır. Biyosentez yolundan da kısmen anlaşılacağı gibi dokularda Put birikimi üç muhtemel mekanizmanın işe karışmasıyla meydana gelebilir:

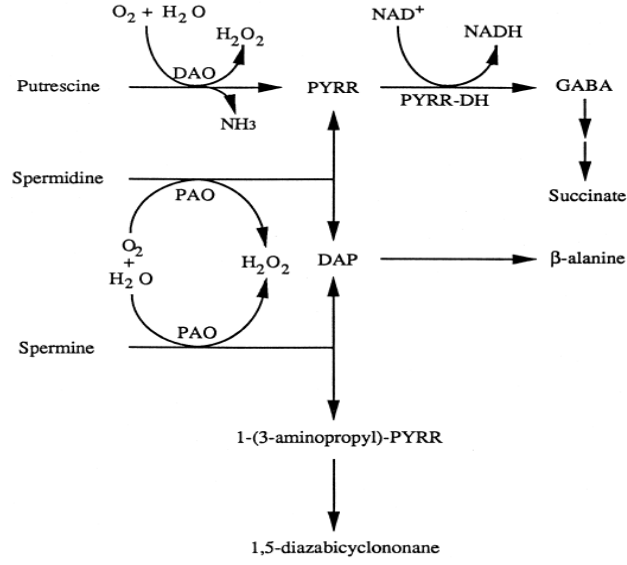
- 1) ODC ve ADC yolu kullanılarak Put sentezinin artışı ile,
- 2) Stres koşulunda gerçekleşen yeni bir biyokimyasal yol ile,

- 3) Put'un Spd, Spm, alkaloid, γ -aminobütirik asit (GABA) ve diğer metabolitlere dönüşümünün azalması ile.

Öte yandan Cad'mın ise tamamen ayrı bir yoldan sentez edildiği ve bir amino asit olan lizinden, lizin dekarboksilaz katalizörlüğünde meydana geldiği saptanmıştır (Galston, 1983).

1.8.4. Poliamin Katabolizması

Serbest PA seviyeleri onların biyosentezlerine, katabolizmalarına, taşınma ve bağlanmalarına bağlıdır (Alcazar vd., 2010). Poliaminlerin terminal katabolizmaları Put üzerinden olmaktadır. Poliaminler diamin oksidazlar (DAO, EC 1.4.3.6) ve poliamin oksidazlar (PAO, EC 1.5.3.3) tarafından katabolize edilir (Şekil 3). DAO'lar 4-aminobutanol, H₂O₂ ve amonyak üreten Put'un oksidasyonunu katalizler. PAO'lar ya katabolizmaya ya da PA'ların geri dönüşümlerine dahildir (Alcazar vd., 2010). PA'lar amine oksidazların rolü ile yükseltgenerek deamine edilir. Amine oksidazlar bakır içerir, diamin oksidazlar (DAO; EC 1.4.36) diaminlere ve flavoproteinlere olan yüksek substrat seçicilikleri ile esas olarak tanımlanır. Poliamin oksidazlar (PAO; EC 1.5.3.3) Spd ve Spm'yi ikincil amino gruplarına yükseltgerler (Federico ve Angelini, 1991). Bu enzimler lignifikasyon, suberinleşme ve hücre duvarının sertleşmesiyle gibi dokuların hücre duvarlarıyla ilişkilidirler (Federico ve Angelini, 1991). Şekil 3'deki şemaya göre Put'dan DAO reaksiyon ürünleri pyrrolin, hidrojen peroksit ve amonyaktır, buna karşın PAO ürünleri Spd ve Spm'den diaminopropan (Dap) ve hidrojen peroksit ile pyrrolin ve 1,5 diazabicyclononane'dır. Dap beta alanine dönüştürülür, halbuki pyrrolin bundan başka pyrrolin dehidrogenaz tarafından katalizlenen bir reaksiyonla γ -aminobütirik asit (GABA)'e dönüştürülür (Şekil 3). γ -aminobütirik asit sonuç olarak aminogruplarını transfer ederek suksinik asite yükseltgenir, böylece Krebs döngüsüne katılır. PA katabolizmasına dahil olan enzimler ve onların eylemleri sonucu oluşan ürünlerin önemli fizyolojik süreçlere dahil olduklarını göstermiştir (Aribaud ve Martin-Tanguy, 1994; Aribaud vd., 1994; Martin-Tanguy, 1997). Put diaminoksidazla γ -aminobütirata (GABA) ya da spontan olarak siklik form olan Δ' -prolin'e dönüşmektedir. GABA gerekli ise kullanılmakta, gerekli değil ise Δ' -prolin yolu önem kazanmaktadır. Put aynı zamanda diğer metabolik yollarla çeşitli alkaloidlere, çeşitli fenolik asit bileşiklerine ve protein bileşiklerine de dönüşebilmektedir.



Şekil 3. Amin oksidazlar ile poliamin parçalanması. DAO, diamin oksidaz; (GABA, γ -aminobutirik asit, PAO, poliamin oksidaz; PYRR, pyrrolin; PYRR-DH, pyrrolin dehidrogenaz) (Martin-Tanguy, 2001)

1.8.5. Poliamin Taşınımı ve Dağılımı

Poliaminler bütün canlı organizmalarda bulunan alifatik bileşiklerdir. Bitkilerde hücre çeperi, vakuol, nukleus, nukleolus, mitokontri ve kloroplastlarda yerleşmiş bulunmaktadır (Slocum, 1991; Niklas et al., 1998). Hücre çeperinde pektik polisakkaritlerle birlikte bulunmakta ve pektin metil esteraz aktivitesi ile lignin metabolizmasını ve hücre pH'sını kontrol ettiği düşünülmektedir. Bununla birlikte diamin ve poliaminlerin hücre çeperinin fizyolojisi üzerine yapmış olduğu etkilerle ilgili moleküler mekanizma belirsizliğini korumaktadır. Hücre çeperi, bitkilerde poliamin katabolizması ile ilişkili en önemli bölgedir. Hücre senesensi sırasında hücre çeperine poliamin bağlanmasının artış gösterdiği bilinmektedir (Messiaen and Cutzen, 1999). PA'lar ıspanağın ışık yakalayan sistem ve PSII ile ilişkili olan tilakoit membranlarında belirlenmiştir (Kotzabasis, 1993). Dahası, *Helianthus tuberosus*'da klorofil a/b antenna kompleksinin apoproteinleri ve Rubisconun büyük alt ünitesi transglutaminazın substratı olarak tanımlanmıştır. Bu enzim PA'ların hem tilakoit membranlara hem de stromal proteinlere birleşmesini katalizlemektedir. Osmotik stresli yulaf yapraklarında dıştan PA'ların uygulanmasının protein degradasyonunu geciktirdiği, klorofil kaybını inhibe ettiği ve tilakoit membranları kararlı hale getirdiği gösterilmiştir (Besford, 1993). PA

inhibitörleri kullanılarak PA konsantrasyonu, klorofil biyosentezi ve fotosentetik oran arasındaki ilişki gösterilmiştir (Beigbeder, 1995). Yulafta yapılan bir çalışmada ADC enziminin kloroplastların tilakoit membranlarında var olduğu elektron mikroskopisi ile gösterilmiştir (Borrell, 1995). Genellikle ODC, SAMDC ve spermidin sentaz sitoplazmada yerleşmiştir (Tiburcio vd., 1990). PA biyosentez enzimlerinin çoğunu kodlayan genlerin klonlandığı özel antibodilerin doku ve hücresele altı yerleşimleri hakkında kesin bilgi sağlamak için üretildiği bildirilmektedir (Kumar vd., 1997).

Friedman ve ark. (1986), ayçiçeği bitkilerine uygulanan tuz stresinin ksilem ve floem sıvılarında Put ve Spd konsantrasyonunu artırdığını saptamış ve bu çalışmada Put 150-9200 pmol/ml olmak üzere esas poliamin olarak belirlenmiştir. Spd miktarı 260-1550 pmol/ml olarak, Spm ise eser miktarda tespit edilebilmiştir. Put düzeyi yaşlı ayçiçeği yapraklarından elde edilen sıvılarda genç olanlara göre daha yüksek bulunmuştur. Hem ksilem hem de floem sıvılarında Put ve Spd'in bol miktarda bulunması, poliaminlerin bitkilerde iki yönlü taşındığını göstermiştir.

Rabiti ve ark. (1989)'nın çalışmaları, dışarıdan uyguladıkları 0,13 μ M işaretli Put'un bitki kökleriyle absorbe edildiğini, 30 dk içinde kotiledon ve koleoptil olmak üzere bitkinin üst kısımlarına taşındığını ve taşınmanın özellikle ksilem borularıyla yapıldığını göstermiştir. Taşınmanın 24 saat kadar devam ettiği ve bu süre zarfında Put'un % 46'sının Spd ve Spm'ye dönüştüğü belirtilmiştir. Taşınma süresinin ise sıcaklığa, bağıl neme ve transpirasyon hızına bağlı olarak değiştiği tespit edilmiştir.

Phaseolus vulgaris L. (Fasulye) ve *Glycine max* (L.) Merr. (Soya) fidelerinin kök, hipokotil, kotiledon, gövde apeksi ile yapraklarında poliamin miktarı ölçülmüş, her iki türün embriyo ve kotiledonlarında Spd ve Spm'nin çok bol olarak bulunduğu ve fidelerde Put, Spm, ile Spd gradientinin tabandan gövde apeksine doğru arttığı deneysel olarak gösterilmiştir (Scoccianti vd., 1990).

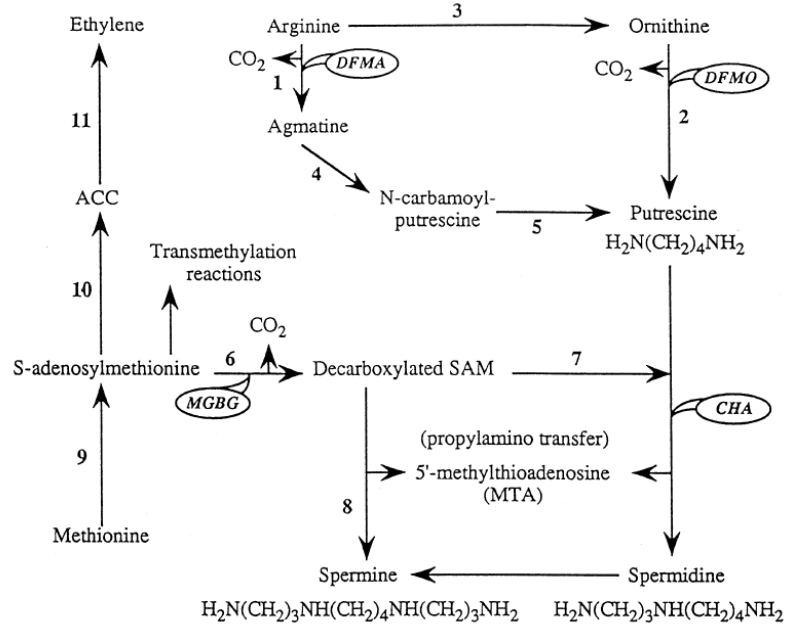
Normalde hücreler hangi PA'lara ihtiyaç duyarsa onu sentezleyebilir. Buna rağmen hücreler dıştan PA'ların alımı için etkili bir taşıma sistemiyle donatılmıştır. Çeşitli PA'lar için bireysel taşıma sistemlerinin ya da bütün PA moleküllerini taşıma kapasitesine sahip sadece tek bir taşıyıcının olup olmadığı bilinmemektedir. Yüksek bitkilerde hücresele seviyede PA alımını çok hızlıdır, 1-2 dk sonra doygunluğa ulaşır ve Put için iki doyurulabilir bileşik ile iki fazlı bir sistem gösterir. PA taşınımı aktif bir mekanizmadır, oksinle önemli derecede teşvik edilir ve absorblanan PA'lar çoğunlukla vakuollerde depolanır (Bagni ve Pistocchi, 1991). PA'ların organelle taşımasını, vakuollerden

tonoplastın boydan boya bir aracı ile taşındığı gösterilmiş, buna karşın membran potansiyeline bağlı matriks boşluğuna aktif bir taşınım mitokontride bulunmuştur (Pistocchi ve Bagni, 1990). Plazmalemma boyunca PA taşınımı enerji bağımlıdır ve kalsiyum bu mekanizmaya dahildir (Pistocchi vd., 1990). Kalmodulin etkisini tersine çeviren kimyasal muamele protein kinazı inhibe eder ve fosfotaz aktiviteleri önemli derecede Put alımını aktive eden Ca^{2+} 'yı azaltır (Antognoni vd., 1995). Bu sonuçlar kalsiyumun kademeli şelale yolu boyunca taşıma sürecini etkilediği, protein kinaz ve fosfotaz aktivitelerine dahil olduğu hipotezini desteklemektedir.

Uzun mesafe taşınımı muhtemelen poliamin fonksiyonunun gerekli bir kısmıdır. Bu yüzden PA'ların bitkinin içine taşınıp taşınmadığının belirlenmesi önemlidir. Uzun mesafe taşınımı üzerine çalışmalar çok fazla sayıda değildir fakat bitki içinde polar olmayan (kutupsuz) bir taşınımın varlığını kanıtlamak için yeterlidir. Genel görüş PA taşınımı temelde ksilem boruları boyunca meydana gelir ve transpirasyon oranına bağlıdır (Bagni ve Pistocchi, 1991). Fakat uzun mesafe taşınımına dahil olan kesin mekanizma bilinmemektedir.

1.8.6. PA Biyosentez Yolu İnhibitörleri

Son yıllarda, PA biyosentezinin özel inhibitörlerinin kullanılabilirliği çevresel streslere PA'ların önemli fizyolojik cevabını ortaya çıkarmaya yardım etmekte ve dahil olan mekanizmaların araştırmasına izin verebilmektedir. Mesela alfa-difluoromethyornithin (DFMO), ODC'nin yıkıcı inhibitörüdür (Metcalf vd, 1978) (Şekil 4). ADC, alfa-diflorometilarginin (DFMA) yıkıcı inhibitörü ile inhibe edilir (Kallio vd, 1981). DFMA ve DFMO sırasıyla ADC ve ODC'nin aktif tarafına dönüşümsüz bağlanır ve böylece enzimin aktivitesini engellerler. Methylglyoxal bis-(guanylylhydrazone) (MGBG) SAMDC'nin güçlü bir inhibitörüdür. Spd sentaz sikloheksimit (CHA) tarafından inhibe edilir (Pegg, 1987). Sonuç olarak aminoguanidine (Ag) DAO'nun güçlü özel bir inhibitörüdür (Tiburcio vd, 1997).



Şekil 4. Bitki poliaminlerinin (Putresin, Spermidin, Spermin) biyosentez yolu inhibitörleri (DFMA, alfa-diflorometilarginin; DFMO, alfa-diflorometilornitin; CHA, sikloheksimit; MGBG, metil-(glyoxal)-bis-guanilhidrazon) (Kumar vd., 1997)

1.8.7. Serbest Poliaminler

1.8.7.1. PA Biyosentez İnhibitörlerinin İşlevi

Son yıllarda, PA biyosentezi için spesifik inhibitörlerin kullanılabilirliği onun mekanizmasını araştırmamıza olanak sağlamaktadır ve bu durum PA'ların birçok büyüme ve gelişme olayına cevabının fizyolojik önemini ortaya çıkarmaya yardım etmektedir. PA biyosentez inhibitörleri kullanılarak içsel PA konsantrasyonu düzenlenmeye çalışılmaktadır. Bu çalışmalar Örneğin DMFO, ODC enziminin (Metcalf vd., 1978), DFMA, ADC enziminin inhibitörüdür (Kallio vd., 1981). Bu çalışmalar PA'ların meyve büyüme ve olgunlaşması, yaprak senesensi generatif organların gelişimi ve tuber oluşumunu kapsayan gelişimsel süreçle ilişkili olduğunu göstermektedir (Evans ve Malmberg, 1989; Galston ve Flores 1991; Galston ve Kaur-Sawhney 1995). Örneğin, DFMO domates bitkisinin meyve büyümesini inhibe etmiş, fakat DFMO ile Put'un birlikte uygulanması bu inhibitör etkiyi engellemiştir (Egea-Cortines ve Mizrahi, 1991). Armut üzerinde gerçekleştirilen bir deneyde Put'un meyve verimini artırdığı, ovüllerin senesensini geciktirdiği, polen çimlenmesi ve iki günde döllenmeyi geliştirdiği tespit

edilmiştir (Egea-Cortines ve Mizrahi, 1991). İnhibitörler kullanılarak, PA'nın hücre bölünmesinde (Altamura 1993), bitkinin kendini yenilemesi (Bajaj ve Rajam, 1995) ve doku kültürü süresince somatik embriyogenezde (Minocha ve Minocha, 1996) etkileri gösterilmiştir. DFMO (DMFA değil) eklenmesi havuç hücrelerinde embriyo oluşumunu inhibe ettiği (Galston ve Flores, 1991) ve embriyo oluşumunun Put, Spd veya Spm ilavesiyle kontrol düzeyine kadar iyileştirildiği belirlenmiştir. Patateste, DFMA etkisiz kalırken, DMFO ilavesi tuber oluşumunu tamamen bloke etmektedir (Galston ve Flores (1991)' den. Bilim insanları ODC yolu ile elde edilen Put'un meydana gelen işlemler için gerekli olduğunu öne sürmektedir. Ayrıca DFMO tütün yaprak eksplantlarından kök farklılaşmasını inhibe etmekte ve bu etkinin dışardan Put uygulanması ile tersine çevrildiği bulunmuştur (Burtin vd., 1990). *Arabidopsis*'in DFMA ile önmuamele edilmesi ultraviyole C ile uyarılmış Spd'nin yükselişini önlemiş ve UV-C radyasyonuna bitkinin duyarlılığını artırmıştır. Spd'nin bitkiye uygulanması UV-C ile uyarılmış olumsuz etkileri kısmen önlemiştir (Campos vd., 1991). PA'ların dışardan uygulanması ile osmotik stres altındaki yulaf yapraklarının protein bozulmasını geciktirdiği, klorofil kaybını inhibe ettiği ve tilakoid membranları kararlı halde tuttuğu bildirilmiştir (Besford vd., 1993). PA inhibitörlerinin kullanımı ile PA konsantrasyonu ve klorofil biyosentezi arasındaki ilişki ve fotosentetik oran açığa çıkarılmıştır (Beigbeder, 1995). İlave olarak, DFMO kök büyümesi ve *Pisum sativum* (bezelye)' un arbuskular mikorizal enfeksiyonunu kuvvetlice inhibe etmiştir (El Ghachtoul vd., 1996). Bu inhibisyonun dışardan Put uygulandığı zaman tersine çevrildiği, DFMO'nun arbuskular mikoriza enfeksiyonundaki etkisinin Put miktarını sınırlandırdığından dolayı gerçekleştiğini gösterilmiş ve ODC' nin kök büyümesi ve mikoriza enfeksiyonunda rolü olabileceğini öne sürülmüştür.

Gerçekten de spesifik inhibitörlerin kullanımının iç kaynaklı PA seviyesindeki değişiklikler ile büyüme cevapları arasında rastgele ilişkiye yol açtığı iddia edilmektedir. Bununla beraber onların etki biçimi bir teori olarak kalmaktadır. PA araştırmaları için birçok deneysel ilerlemeler mevcuttur: (a) moleküler genetik yaklaşımlar PA metabolizmasını değiştiren ve anormal fenotipler sergileyen değişik mutantları tanımlamak için geliştirilmektedir (b) PA biyosentezini kodlayan birçok gen klonlanmaktadır (c) Bitki büyümesi ve gelişimsel süreci üzerinde PA seviyelerinin hücresel düzensizliğe etkileri transgenik yaklaşımlar kullanılarak çalışılmaktadır.

1.8.8. Poliaminlerin Fizyolojik Etkileri ve Stresle İlişkisi

Yapılan çalışmalar poliaminlerin büyüme ve gelişmede, çoğu stres şartları altında membran ve nükleik asit bütünlüğünün sürdürülmesinde önemli rol oynadığını açıkça ortaya koymaktadır (Galston, 1983; Slocum vd., 1984; Smith, 1984; Sankhla vd., 1988). Poliaminlerin, genç dokularda hücre bölünmesine ve büyümesine aracılık ettiği, yaşlı dokularda senesensi geciktirmekte yada durdurmada önemli bir rol oynadığı gösterilmiştir. Bu etkilerin poliaminlerin nükleik asit ve membranlara elektrostatik bağlarla bağlanmasıyla oluştuğu düşünülür (Altman ve Backinach, 1981; Kaur-Sawhney vd., 1982-1984). Poliaminlerin bir büyüme etmeni olarak rol oynadıklarını ortaya koyan çalışmalardan biri de yer elması üzerine yapılmıştır. Verilere göre, bu aminler dormant haldeki yer elması tüberlerinde eser miktarda bulunurken, gövdenin büyümeğe başlaması ile 10-20 kat artmıştır. Bazı bitkilerde fide büyümesindeki poliamin düzeyindeki farklılıkların, bunların büyüme etkeni olarak rol oynamalarının bir sonucu olduğunu düşündürmektedir. Örneğin Bagni (1981), *Phaseolus vulgaris* fidelerinin büyümesi sırasında spermidin ve sperminin kotiledonlarda azaldığını, gövdedeki büyümenin RNA ve protein sentezi ile arttığı bulunmuştur. Yakın zamanda yapılan çalışmalar yapraklardaki poliamin seviyesindeki değişikliklerin çeşitli çevresel streslerle ilişkili olduğunu göstermiştir. Potasyum (K^+) ve Magnezyum (Mg^{+2}) eksikliklerinin putresin içeriğinin artmasına; Fosfor (P), Kükürt (S) ve Azot (N) eksikliklerinin ise azalmasına neden oldukları kaydedilmiştir (Cho, 1983). Son yıllarda poliaminlerin bitkideki birikim yeri ve miktarı ile nükleik asit ve protein içeriği arasında çok yakın bir ilişkinin var olduğu saptanmıştır. Bundan başka polen tüpü büyümesinden önce poliaminlerin, RNA ve protein sentezini artırdığı belirlenmiştir. Bu verilere ek olarak, yüksek poliamin düzeyinin, aktif bitki büyümesi ve mitotik aktivitenin başlaması ile paralel olduğu kaydedilmiştir. Galston (1983), reproduktif evre sırasında hızlı büyüme gösteren dişi çiçek kısımlarında poliamin düzeyinin ve biyosentezleri ile ilgili enzimlerin aktivitelerinin yüksek olduğunu gözlemlemiştir.

Su stresine maruz bırakılan yulaf (*Avena sativa* L.) bitkisinde putresin içeriğinin arttığı bulunmuştur. Örneğin belli bir miktar sorbitole maruz bırakılan yulaf yapraklarındaki putresin içeriğinin uygulamadan 4 saat sonra 6-7 kat arttığı, 6 saatten sonra 60 katlık bir artış olduğu rapor edilmiştir (Flores Galston, 1982, 1984; Galston vd., 1983). Yapraklardaki putresin içeriğinin de bitkilere su verilmediğinde arttığı gözlenmiştir.

(Flores Galston, 1982, 1984). Genellikle bitki türleri, kuraklığın teşvik ettiği abiyotik strese cevapta poliamin biyosentezini artırma eğilimindedirler (Erdei vd., 1996). Dışarıdan uygulanan Put ve Spd'nin özellikle soya fasulyesinde stresle teşvik edilen etkileri yatıştırdığı, DFMA, DFMO ve CHA kullanılarak nohut ve soya fasulyesinde su stresine farklı hassasiyet göstermede PA'ların etkili olduğu bildirilmiştir (Nayyar vd., 2005). Poliamin metabolizması ve yaprak turgoru arasında kapalı bir ilişki vardır. Yaprak turgoru normal eşik değerinde olduğu zaman putresin ve spermin seviyesinde artış, düştüğünde ise her iki poliamin seviyesinde hızla bir düşüş olduğu gözlenmiştir (Flores Galston, 1984).

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

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

Arpa yaprakları üzerinde yapılan bir çalışmada prolin ve glisin-betainin stresli bitkilerde poliamin seviyesine oranla daha fazla oranla biriktiği tespit edilmiştir (Turner ve Stewart, 1986). Bitkilerde poliaminler osmotik (Legocka ve Kluk, 2005), tuz (Jimenez-Bremont vd., 2007), asit (Velikova vd., 2000), ağır metal (Groppa vd., 2001, 2003), UV radyasyon (Lutz vd., 2005), su eksikliği stresi (Flores vd., 1989) gibi çeşitli çevresel streslerle ilişkilidir. Dıştan PA uygulamasının çeşitli abiyotik streslere karşı toleransı geliştirdiği rapor edilmiştir (Nayyar ve Chander 2004; Kusano vd., 2008). Strese toleranslı bitkilerin içsel poliamin miktarını hassas olanlara göre daha çok artırdığı gösterilmiştir (Lee, 1997). Dıştan uygulanan poliaminlerin kuraklık stresi esnasında yaprak su durumunu geliştirdiği ve H₂O₂ ve MDA miktarını azaltıp membran özelliklerini geliştirdiği, antioksidan enzimleri artırarak bitkileri kuraklık stresinden koruduğu bildirilmiştir (Farooq vd., 2009; Farooq vd., 2010). Fakat PA'ların etki biçimleri hala tam olarak anlaşılmış

değildir. Ayrıca PA'ların özellikle de Put'un mısırdaki *Ustilago maydis* patojenik fungusuna karşı aktif rol oynadığı bildirilmiştir (Rodriguez-Kessler vd., 2008). Dıştan uygulanan PA'ların domates ve mısır fidelerinin köklerinden 30 dakika içinde alınıp, 24 saate kadar seviyelerinin artmaya devam ettiği ve bitkinin üst kısımlarına taşındığı bildirilmiştir (Bagni ve Pistocchi, 1991). PA'ların antioksidan rollerine bakıldığında dıştan uygulanan PA'ların 4 günlük soğuk ve su eksikliği stresine maruz kalan 15 günlük nohut fidelerinde H₂O₂ seviyesini ve malondialdehit seviyesini azalttığı, antioksidan seviyelerini artırdığı rapor edilmiştir. Yine PA'ların antioksidan özellikleriyle ilişkili olarak dışarıdan 1 mM Spd ve Spm eklenmesiyle cadmium ve bakır stresine maruz kalan ayçiçeği yaprak disklerinde oluşan stresin olumsuz etkilerinin tersine çevrildiği, lipid peroksidasyonunun azaltılarak, GR ve SOD enzim aktivitelerinin restore edilerek stresten önceki seviyelerine ulaştığı belirtilmiştir (Groppa vd., 2001). Yine başka bir çalışmada Cd²⁺ stresine toleransta dışarıdan uygulanan Spd'nin etkili olduğu GR ve GSH seviyelerini artırdığı bildirilmiştir (Tang vd., 2005). 50-200 mM arasında farklı NaCl konsantrasyonlarıyla muamele edilen Hint hardalı bitkisinin fidelerine Put'un dıştan uygulanması lipid peroksidasyonunu ve makromoleküllerin denatürasyonunu engelleyerek antioksidan enzimleri (SOD, CAT, POD, APX, GR), glutatyon ve karotenoidlerin artışı teşvik ederek fide büyümesini geliştirdiği rapor edilmiştir (Verma ve Mishra, 2005). Tang ve Newton (2005)'a göre PA'lar (özellikle Put) Virginia çam fide ve kalluslarında lipid peroksidasyonunu azaltarak ve antioksidan enzim aktivitelerini artırarak tuzla teşvik edilen oksidatif stresin azaltıldığını belirtmişlerdir. Ayrıca dışarıdan uygulanan PA'ların artan ürün verimliliği için tahılların stres toleransını artırdığı mesela Put'un bitkilerde tuzluluk (Chattopadhyay et al., 2002; Ndayiragije ve Lutts, 2007), soğuk (Nayyar ve Chander, 2004), kuraklık (Zeid ve Shedeed, 2006), ağır metal (Wang vd., 2007), osmotik (Liu vd., 2004), yüksek sıcaklık (Murkowski, 2001) ve sel stresi (Yiu vd., 2009) toleransını önemli derecede artırdığı rapor edilmiştir.

Bağlı Put içeriğindeki bir artış tilakoit membranları kararlı hale getirebilir, böylece PS2 reaksiyon merkez yoğunluğunda bir artışa ve fotosentetik oranın artmasına yol açabilmektedir (Logothetis vd., 2004). İçsel PA'lardaki değişikliklerin fotosentetik aygıtta önemli bir koruyucu rolü olabileceği rapor edilmiştir (Kotzabasis vd., 1999; Sfakianaki vd., 2006). Birçok araştırmacı çeşitli stresler altında fotosentez üzerine dışarıdan uygulanan PA'ların etkilerine dikkat çekmeye başlamıştır. Dışardan uygulanan PA'ların sağlam kloroplasta hızlıca girdiği (He vd., 2002) ve çevresel streslerin kötü etkilerinden

fotosentetik aygıtı koruyucu bir rol oynadığı gösterilmiştir (Navakoudis vd., 2003). Stresli bitkilerin fotosentetik etkinliği üzerine PA'ların etkisi stres seviyesine ve dıştan uygulanan PA'ların tipine bağlıdır. Dıştan uygulanan PA'ların PS2'nin fotokimyasal etkinlik seviyesini artırarak tuz stresli salatalık bitkilerinde fotosentetik kapasiteyi geliştirdiği rapor edilmiştir (Zhang vd., 2009).

1.9. Mısır (*Zea mays* L.) Bitkisi Hakkında Genel Bilgiler

1.9.1. Mısır Bitkisinin Sistematığı

Mısır (*Zea mays* L.), *Poaceae* (buğdaygiller) familyasına ait monokotiledon, tek yıllık otsu 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 dünyanın 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*

Tür :*Zea mays*

Mısır binlerce yıldan beri tarımı yapılan birkaç ender bitkiden birisidir ve bu bitkinin kökeni hakkında çeşitli görüşler ileri sürülmektedir. Ana vatanı Amerika kıtası olup buradan dünyanın her yerine yayıldığı bilinmektedir. ABD'nin New Mexico Eyaletinde yapılan bazı kazılarda bulunan mısır taneleri ve mısır koçanı parçalarının yaklaşık 5000 yıllık olduğu belirlenmiştir. Öte yandan 1954 yılında Meksika'nın başkenti Mexico City'de yapılan kazılarda yaklaşık 7000 yıllık olduğu belirlenen mısır çiçek tozları bulunmuştur. Bu nedenle bu konuda ileri sürülmüş olan bazı teoriler halen tartışmalıdır. Fakat yapılan çalışmalar bitkinin 8.000-10.000 yıllık bir geçmişe sahip olduğunu göstermektedir. Mısırın

ülkemize girişi, Kuzey Afrika üzerinden olmuştur. Bitkiye, mısır adının verilmiş olması, bitkinin ülkemize Mısır ve Suriye üzerinden girdiğinin bir işareti olarak kabul edilmektedir (<http://hayrabolutb.tobb.org.tr/media/ziraat/Misir-Tarimi-2.pdf>).

1.9.2. Dünyada ve Türkiye’de Mısır Bitkisi

Mısır bitkisi dünyada ve ülkemizde hem besin kaynağı hem de farklı amaçlar doğrultusunda kullanım bakımından da üçüncü sırada yer almaktadır (Şahin, 2001). Mısır üretimi için ideal olan sıcaklık değeri 20-32 °C arasında olup, bitki 10-11 °C de çimlenmeye başlayabilmektedir. Mısır bir sıcak iklim bitkisi olmasına rağmen aşırı sıcaklığa ihtiyaç duyan bir bitki değildir. Sıcaklık 32 °C’ye ulaştığında kök ve sap uzamasında ani bir azalma görülür ve sıcaklık 40 °C’ ye ulaştığında ise bitki belli bir süre içinde ölür. Bunun yanında sıcaklığın 9 °C’nin altına düşmesi de kök uzamasını durdurur (Kirtok, 1998). Mısır karbohidrat, protein, demir, B vitamini ve minerallerin önemli bir kaynağıdır. Olgun bir mısır danesi % 70-75 nişasta, % 8-10 protein ve % 4-5 yağ içerir (Earle vd., 1946). Dünya mısır stoklarının yaklaşık yarısı Amerika’da ve gelişmekte olan ülkelerde yetişmektedir.

Türkiye ise dünya ülkeleri arasında mısır ekiliş alanı açısından 7. sıradır. Mısır bitkisi ülkemizde de buğday ve arpadan sonra en çok ekim alanı ve üretime sahip bir sıcak iklim tahılıdır. Mısır, Türkiye’de de hem insan beslenmesinde hem de hayvan yemi olarak kullanılan önemli bir bitkidir. Birleşmiş Milletler Gıda ve Tarım Organizasyonu’nun (FAO) 2008 yılı istatistik verilerine göre dünyadaki mısır üretimi yaklaşık 823 milyon ton olup, mısır ekim alanları da yaklaşık 161 milyon hektarlık bir alanı kaplamaktadır (www.fao.org.tr). Aynı yıl ülkemizde yaklaşık 594 bin hektarlık alanda mısır ekimi yapılmış ve 4,3 milyon ton ürün elde edilmiştir. Yeryüzünde mısır ekimi yapılan tarımsal arazilerden elde edilen mısır verimi yaklaşık 51 Hg/Ha (hektogram/hektar) iken, bu değer ülkemizdeki tarım alanları için 72 Hg/Ha civarındadır. Bu veriler ülkemiz topraklarının ve iklim koşullarının mısır tarımı için daha uygun özelliklere sahip olduğunu göstermesine rağmen, Türkiye’nin yıllık mısır üretimi, dünya üretiminin yaklaşık % 0,5’ini oluşturmaktadır. Türkiye’de mısır ekim alanlarının en geniş alan kapladığı bölge Karadeniz Bölgesi’dir. Türkiye toplam mısır ekim alanlarının (224 237 hektar), % 43,3’ü bu bölgede bulunmasına rağmen mısır üretimi en fazla Akdeniz Bölgesi’nde yapılmaktadır (DİE, 2000). Bölgede ekim alanlarını fiziki coğrafya şartlarından dolayısıyla daha fazla artırmak mümkün

değildir. Bu yüzden verimi artırmaya yönelik önlemler acil ihtiyaçtır. Kuraklık, bütün dünyada olduğu gibi, ülkemizde de mısır verimini sınırlandıran en önemli faktördür. 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). Mısır bitkisinde, özellikle çiçeklenme döneminde ortaya çıkan kuraklık stresinin daha büyük verim kayıplarına yol açtığı belirlenmiştir (Saini ve Westgagge, 2000; Chimenti vd., 2006).

2. YAPILAN ÇALIŞMALAR

2.1. Bitkilerin Büyütülmesi ve Kuraklık Stresinin Uygulanması

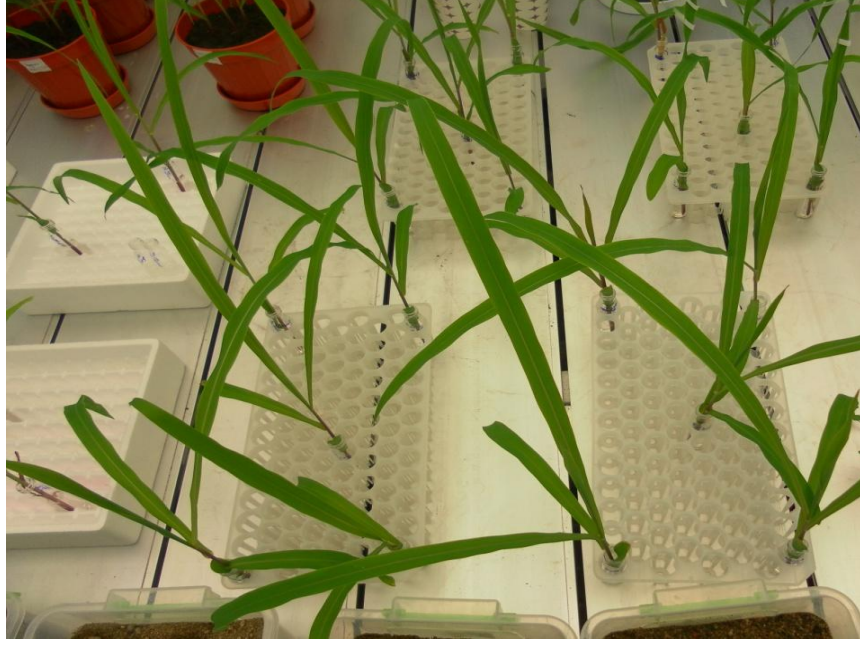
Bu çalışmada kuraklığa hassas (Karaçay) ve toleranslı (Side) olduğu bilinen iki mısır çeşidi kullanıldı. Tohumlar Batı Akdeniz Tarımsal Araştırma Enstitüsü'nden temin edildi. Mısır tohumları içlerinde orman toprağı bulunan plastik saksılara (yükseklik 14 cm, üst çapı 16 cm ve alt çapı 11 cm) ekilerek kontrollü bitki büyütme odasında (23 °C, % 70 nem, 16 saat gündüz 8 saat gece, yaklaşık 250-300 μmol (foton) $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ışık yoğunluğunda) büyümeleri sağlandı. Her bir saksıya 4'er tane tohum ekildi (Şekil 5).



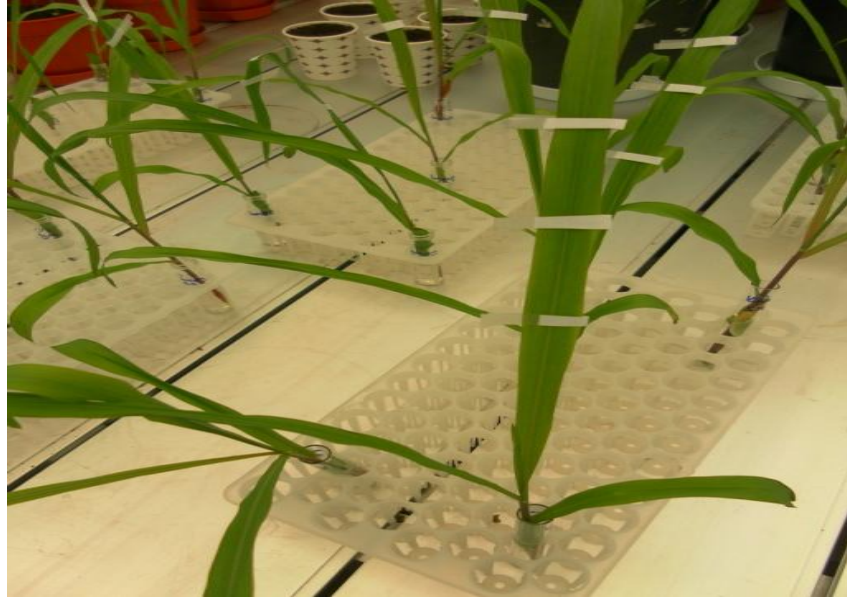
Şekil 5. Saksıda büyütülen mısırların genel görünüşü

Tekerrürlerin güvenilirliği açısından uygulamalar tek seferde çok sayıda bitkiyle yapıldığından bitki sağlama rutin olarak analizler tamamlanana kadar aralıksız sürdürüldü. Mısırlar gün aşırı 100 ml su ile sulandı. Mısır fideleri yaklaşık 1 ay boyunca, 5. yaprakları çıkana (2-3 cm olan) kadar büyütüldü. 5. yaprakları yeni çıkmış aynı boy ve görüntüdeki fideler saksılardan rastgele seçilip gövdenin köke yakın dip kısmından keskin falçatayla kesilerek yaklaşık yarım saat saf suda bekletildi (gövdeden kesilmenin olumsuz etkisini bertaraf etmek, bitkinin ortama alışıp toparlanmasını sağlamak için). Fideler poliamin çözeltileri bulunan 5 ml'lik Hoagland (pH 5,8) çözeltilerine, kontrol için ayrılan fideler ise

sadece hoagland çözeltileri bulunan şişelere tek tek konularak 17 saat (PA uygulama saati yapılan ön denemelerle belirlendi) bekletildi (Şekil 6). Yaprak kıvrılmasının bitkiyi kuraklıktan korumadaki işlevini gösterebilmek için bazı bitkilerin yaprak kıvrılmaları mekanik olarak engellendi (Şekil 7).



Şekil 6. Gövdeden kesilip çözeltilere alınan mısırların görünümü



Şekil 7. Yaprak kıvrılmasının mekanik olarak engellendiği mısır fideleri

Bunun için hormon ön muamelesinden sonra kuraklığa bırakılacak fidelerin 4. yapraklarının ayası şeffaf bantla kaplı kağıt şeritlerle uç, orta ve dibe yakın uç yerden tutturularak yaprak kıvrılmasının oluşumu mekanik olarak engellendi. 17 saat hormon ön muamelesinden sonra kontroller dahil tüm fideler, içinde % 5 PEG (polietilen glikol 6000)'lik Hoagland bulunan cam tüplere ayrı ayrı yerleştirilerek 24 saat kuraklığa maruz bırakıldı. Kuraklığın 24. saatinde kontrol (kuraklık) ve poliamin uygulanan fidelerin sadece 4. yapraklarının (5. yaprakları yeni çıkan mısır fidelerinin en genç ve kıvrılmanın en net görüldüğü bu yaprak olduğu için 4. yapraklar seçildi) yaprak kıvrılma dereceleri (%) ölçüldü (Şekil 8). Su potansiyeli, klorofil floresansı ve gaz değişim parametre ölçümleri için mısırın 4. yaprakları kullanıldı. Ayrıca enzim analizleri için de sadece 4. yapraklar hasat edilip sıvı azottan geçirilip daha sonra kullanılmak üzere -20°C 'de saklandı.



Şekil 8. Yaprak kıvrılması görülen mısır fidesi

2.2. Uygulanacak Polietilen Glikol Konsantrasyonunun Belirlenmesi

Kuraklığa hassas ve toleranslı olduğu bilinen mısırlar kullanıldı. Bitkilere kuraklık stresi uygulaması PEG 6000 (polietilen glikol) ile sağlanacağından PEG'in uygulanacağı konsantrasyonu belirlemek için artan PEG serileri hazırlanarak yaprak kıvrılmasının en iyi görüldüğü konsantrasyonun seçilmesi amaçlandı. Bitkiler yukarıda anlatıldığı gibi büyütülüp 5. yaprak aşamasına gelince gövdeden kesilip yaklaşık 30 dakika saf suda bekletildi. Kuraklığa toleranslı ve hassas mısır çeşitlerinin hangi PEG konsantrasyonunda

en etkili kıvrıldığını belirlemek için bu çeşitler % 0, 5, 10, 15, 20, 25 olarak değişen PEG içeren Hoagland çözeltilerine (gövdeden kesik olduğu için sağlıklı yaşaması için gerekli besinler Hoagland ile sağlandı) konularak 24 saat kuraklık uygulandı. Kuraklık stresinin 24. saatinde bitkinin 4. yapraklarının yaprak kıvrılma dereceleri (%) ölçüldü.

2.3. Uygulanacak Poliamin Çeşidi ve Konsantrasyonunun Belirlenmesi

Hassas (Karaçay) ve toleranslı (Side) olduğu bilinen mısır çeşitlerinde poliamin ön muamelesinin yaprak kıvrılması sırasında antioksidan sistem ile fotosentetik aktivite üzerine etkisini belirlemek için putresin (put), spermidin (spd) ve spermin (spm) poliaminleri bitkiye dışarıdan uygulandı. Bitkiler yukarıda anlatıldığı gibi büyütülüp 5. yaprak aşamasına gelince gövdeden kesilip yaklaşık 30 dakika saf suda bekletildi. Hangi hormonun hangi konsantrasyonlarda en etkili sonuç vereceğini belirlemek için put, spd ve spm'den oluşan 0; 0,1; 1; ve 2,5 mM'lık hormon içeren Hoagland çözeltileri ayrı ayrı hazırlanarak gövdenin dip kısmından kesilen Karaçay ve Side çeşitlerine ait fideler bu hormon çözeltilerinin bulunduğu cam tüpler içerisinde 17 saat boyunca tutuldu. Hormon ön muamelesinden sonra fideler % 5 PEG içeren Hoagland çözeltileri bulunan tüplere alınarak 24 saat kuraklık stresine maruz bırakıldı. Kuraklığın 24. saatinde 4. yaprakların yaprak kıvrılma dereceleri ölçülerek kıvrılmayı en çok geciktiren en etkili poliaminler ve konsantrasyonları belirlendi.

2.4. Poliamin Biyosentez Yolu İnhibitörlerinin Uygulanması

Dışardan uygulanan poliaminlerin ve poliamin sentez yolu inhibitörlerinin içsel poliamin seviyesini değiştirip değiştirmediğini belirlemek için gövdeden kesilip 30 dakika saf suda bekletilen mısır fideleri içinde kontrol (Hoagland); 0,1 mM Put; 0,1 mM Spd; 0,1 mM Spm ve 1 mM DFMO, 1 mM DFMA ve 1 mM CHA inhibitörlerinin karışımından oluşan Hoagland çözeltisi bulunan cam tüplerde 12 saat bekletildi (DFMO: Alfa-Diflorometilornithin, (Ornitin dekarboksilaz enziminin (ODC) inhibitörü); DFMA: Alfa-Diflorometilarginin, (Arginin dekarboksilaz enziminin (ADC) inhibitörü); CHA: Sikloheksimit, (Spd sentaz enzimin inhibitörü). Daha sonra fideler içinde % 5 PEG ve kendi uygulama maddesi poliamin ya da inhibitör içeren hoagland çözeltilerinin bulunduğu cam tüplere alınarak 24 saat kuraklık stresi uygulandı (kontrol grubuna sadece % 5 PEG

bulunan Hoagland uygulandı). Böylece inhibitör ön muamelesi ile engellenen PA sentezinin 24 saat kuraklık esnasında geri dönüşümü engellenmeye çalışıldı. 24 saat kuraklığın sonunda fidelerin 4. yaprakları hasat edilerek 2 gün liyofilize edildi ve örnekler daha sonra HPLC analizlerinde kullanılmak üzere -20 °C’de saklandı.

2.5. 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.

2.6. Nispi Su İçeriği Tayini

Nispi su içeriği tayini Castillo (1996)’a göre yapıldı. Bitkilerin 4. yapraklarının taze ağırlıkları ölçüldükten sonra +4 °C’de 24 saat deiyonize suda bekletilerek turgid ağırlıkları alındı. Daha sonra örnekler 80 °C’ye ayarlı fırında 48 saat bekletilerek kuru ağırlıkları kaydedildi ve aşağıdaki formülde yerine koyularak nispi su içerikleri (NSİ) belirlendi.

$$\text{Nispi Su İçeriği (\%)} = (\text{Taze ağırlık} - \text{Kuru ağırlık} / \text{Turgid ağırlık} - \text{Kuru ağırlık}) \times 100$$

2.7. Yaprak Su Potansiyelinin Belirlenmesi

Yaprak su potansiyeli C52 termocouplepsikometre cihazı ile belirlendi (Wescor, Inc., Logan, UT USA). Bitkilerin 4. yapraklarının orta kısmındaki damarsız olan geniş yüzeyinden 6 mm çapında alınan diskler, cihazın C52 sensörüne yerleştirildi. Numunelerin yaprak su potansiyelleri belirlenmeden önce cihaz 45 dakika kalibre edildi.

2.8. 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. Bitkilerin taze 4. yapraklarından 0,25 g alınarak, % 20 trikloroasetik asit ve % 0,5 tiyobarbütirik asit içeren 5 ml çözeltide homojenize edildi.

Homojenat +4 °C’de, 15000 g’de 5 dakika santrifüj edildi ve süpernatant alındı. Süpernatantlar 95 °C’de 30 dakika inkübe edildi ve reaksiyonu durdurmak için 10 dakika buzda tutuldu. Süpernatantların 532 ve 600 nm’deki absorbansları okundu ve 600 nm’deki spesifik olmayan absorbans çıkarıldı. Kırmızı renkli MDA-TBA kompleksinin miktarından lipid peroksidasyon değişimleri hesaplandı ($\epsilon = 155 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$).

2.9. Antioksidan Enzim Aktivitelerinin Tayini

2.9.1. Enzim Özütlerinin Hazırlanması

Bitkilerin 4. yapraklarından alınan numunelerden 0,5 g tartıldı ve sıvı azot içerisinde toz haline getirildi. Daha sonra 5 ml ekstraksiyon tamponu (50mM K_2HPO_4 , 1 mM EDTA pH 7,0, % 1 PVPP) içerisinde ekstrakte edildi. Ekstrakt +4 °C’de 20000 g’de 20 dakika santrifüj edildi. Elde edilen süpernatant GPX, CAT, SOD, GR, MDHAR enzimlerinin aktivitelerinin tayini için kullanıldı.

2.9.2. 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 H_2O_2 ve 50 μl enzim ekstraktı içeren 2 ml’lik reaksiyon karışımının 470 nm’de 1 dakika süreyle ölçülmesiyle belirlendi. Guaiakol peroksidaz aktivitesi $26,6 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ epsilon katsayısının kullanılmasıyla hesaplandı.

2.9.3. 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 H_2O_2 ve 20 μl enzim ekstraktı içeren 1 ml’lik reaksiyon karışımının 240 nm’de 3 dakika süreyle ölçülmesiyle belirlendi. Katalaz aktivitesi, H_2O_2 için $39,4 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ epsilon katsayısının kullanılmasıyla hesaplandı.

2.9.4. 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 nitroblue tetrazolyum, ve 50 µl ekstrakt ihtiva eden 1 ml reaksiyon ortamına 2 µM riboflavin ilave edilerek reaksiyon başlatıldı. Bu karışım 10 dakika boyunca $375 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ şiddetinde beyaz ışığa maruz bırakıldı ve hemen sonrasında 560 nm’de absorbans değerleri belirlendi.

2.9.5. Askorbat Peroksidaz (APX) Aktivitesinin Tayini

2.9.5.1. Enzim Özütünün Hazırlanması

Yaprak numunelerinden 0,5 g tartıldı ve sıvı azot içerisinde toz haline getirildi. Daha sonra 5 ml ekstraksiyon tamponu (50mM K_2HPO_4 , 1 mM EDTA, 5 mM askorbik asit pH 7,0, % 1 PVPP) içerisinde ekstrakte edildi. Ekstrakt +4 °C’de 20000 g’de 20 dakika santrifüj edildi. Elde edilen süpernatant APX enzim aktivitesinin tayini için kullanıldı.

2.9.5.2. Enzim Aktivitesinin Tayini

Askorbat peroksidaz (APX, EC 1.11.1.11) aktivitesi, 3 dakika boyunca 290 nm’de absorbansdaki azalışa bağlı olarak belirlendi (Nakano ve Asada, 1981). Enzim aktivitesi, 50 mM potasyum fosfat tamponu (pH 7,0), 250 µM ASC, 5 mM H_2O_2 ve 20µl 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.

2.9.6. 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 mM NADPH ve 1 mM oksitlenmiş glutasyon (GSSG) kullanıldı. Yükseltgenmiş glutasyonun enzim tarafından indirgenmesi

için indirgeyici faktör olarak NADPH kullanıldı. Aktivite tayini için, 200 µl 0,5 mM EDTA içerisinde hazırlanmış 50 mM Tris-HCl (pH 7,8), 250 µl GSSG ve 500 µl NADPH ihtiva eden karışıma 50 µl enzim ekstraktı ilave edildi. NADPH'nin oksidasyonu 340 nm'de 3 dakika boyunca azalmanın ölçülmesiyle belirlendi.

2.9.7. Monodehidroaskorbat Redüktaz (MDHAR) Aktivitesinin Tayini

Monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR, EC 1.6.5.4) aktivitesi, Hossain vd., (1984)'nin tanımladığı gibi ölçüldü. Enzim aktivitesi, 50 mM Potasyum fosfat tamponu (pH 7,6), 150 µM NADH, 500 µM ASC, 100 µl enzim ekstraktı ve 0,4 ünite askorbat oksidaz (AO) içeren 1 ml'lik reaksiyon karışımının 340 nm'de 3 dakika boyunca ölçülmesiyle belirlendi. Ölçülen değerler AO'nun yokluğunda elde edilen verilerden çıkarıldı. MDHAR aktivitesi, 340 nm'de NADH için $6,22 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ epsilon katsayısının kullanılmasıyla hesaplandı.

2.9.8. Dehidroaskorbat Redüktaz (DHAR) Aktivitesinin Tayini

2.9.8.1. Enzim Özütünün Hazırlanması

Yaprak numuneleri (0,5 g), 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.

2.9.8.2. Enzim Aktivitesinin Tayini

Dehidroaskorbat redüktaz (DHAR, EC 1.8.5.1) aktivitesi, Hossain ve Asada (1984)'nin tanımladığı gibi ölçüldü. Enzim aktivitesi, 50 mM K₂HPO₄/KH₂PO₄ (pH 6,5), 0,5 mM DHA, 1 mM GSH ve 40 µl enzim ekstraktı içeren 1 ml'lik reaksiyon karışımının ölçülmesiyle belirlendi. DHAR aktivitesi, 265 nm'de 2 dakika boyunca absorbansdaki artışa bağlı olarak belirlendi ve $14 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ epsilon katsayısının kullanılmasıyla hesaplandı.

2.10. Antioksidan Maddelerin Analizi

2.10.1. Glutatyon Özütünün Hazırlanması

Bitkilerin 4. yapraklarından 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 10 000 g'de 10 dakika santrifüj edildi. Elde edilen süpernatant glutatyon içeriğinin belirlenmesi için kullanıldı.

2.10.2. Glutatyon (GSH) İçeriğinin Belirlenmesi

Glutatyon içeriği spektrofotometrik olarak Griffith (1980) yöntemine göre belirlendi. Glutatyon (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 40, 80, 120, 160, 200 µM konsantrasyonlarda GSH'ın kullanılmasıyla elde edilen standart grafik üzerinden hesaplandı.

2.10.3. Askorbat (ASC) İçeriğinin Belirlenmesi

Yapraklardaki askorbat konsantrasyonu Liso vd. (1984)' e göre belirlendi. 0,5 g taze yaprak dokusu 5 ml, % 5 (w/v) m-fosforik asit ile homojenize edildi. Ekstrakt 10 000 g'de 5 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.

2.11. 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'de ölçüldü. Protein konsantrasyonu mg cinsinden hesaplanarak, enzim aktivitelerinin belirlenmesinde kullanıldı.

2.12. 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.

2.13. 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 (Nicolettevolution 100, ThermoScientific, USA) ölçüldü. Pigment içeriklerinin belirlenmesi için Lichtenthaler (1987) tarafından geliştirilen aşağıdaki formüller kullanıldı.

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

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

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

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

2.14. Klorofil Floresans Ölçümleri

Klorofil floresans ölçümleri OS1-FL, florometre ile Nar vd. (2009)'e göre gerçekleştirildi (Opti Science Corporation, Tyngsboro, MA, USA). Ölçümler, karanlık

adaptasyon klipsi ile 20 dakika karanlığa maruz bırakılan bitkilerin 4. yaprakları üzerinde yapıldı. 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 büyüme odasının floresans lambaları 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. Canlılık indeksi (Rfd) $Rfd = (F_m - F_s)/F_s$ eşitliği kullanılarak hesaplandı (Lichtenthaler ve Rinderle, 1988).

2.15. Fotosentetik Gaz Değişimi Ölçümleri

Kuraklığın 24. saatindeki stoma iletkenliği (g_s) porometre cihazı (AP4, Delta-T Devices, Burwell, Cambridge, UK) ile belirlendi.

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 $250 \pm 4 \text{ cm}^3 \text{ min}^{-1}$, $PPFD$ (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 her iki mısır çeşidinin 4. yapraklarında yapıldı. Ölçümler yaprağın ortasından 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. Stoma iletkenliği (g_s), fotosentez hızı (P_n), içsel CO_2 konsantrasyonu (C_i) ve transpirasyon oranları (E) ölçüldü.

2.16. İsel Poliamin Miktarlarının Belirlenmesi

İsel poliaminlerin belirlenmesi Anjum (2008)'a gre deęiřtirilerek yapıldı. 20 mg liyofilize yaprak 5 cm³, % 5 (w/v)'lik perklorik asit iinde havanda ezildi. Santrifüjden sonra süpernatantlar alındı ve pellet aynı çzeltiyle birkaç yıkamadan sonra % 5'lik perklorik asit iinde bekletildi. Süpernatant ve pellette suspansiyonlarında bulunan serbest, konjuge ve baęlı poliaminler 6 M HCl ile 110 °C'de 18 saat hidroliz edilerek konjuge ve baęlı poliamin formları serbest forma dnüşürüldü. 1,6 heksandiamin (0,5 mM; 5 µl) iten standart olarak eklendi. Ekstraktların dansil türevleri hazırlanarak süpernatanttaki poliaminler ve hidrolizeler yüksek basın sıvı kromatografi (HPLC) (Agilent Technologies, Palo Alto, CA, USA) kullanılarak ölçüldü.

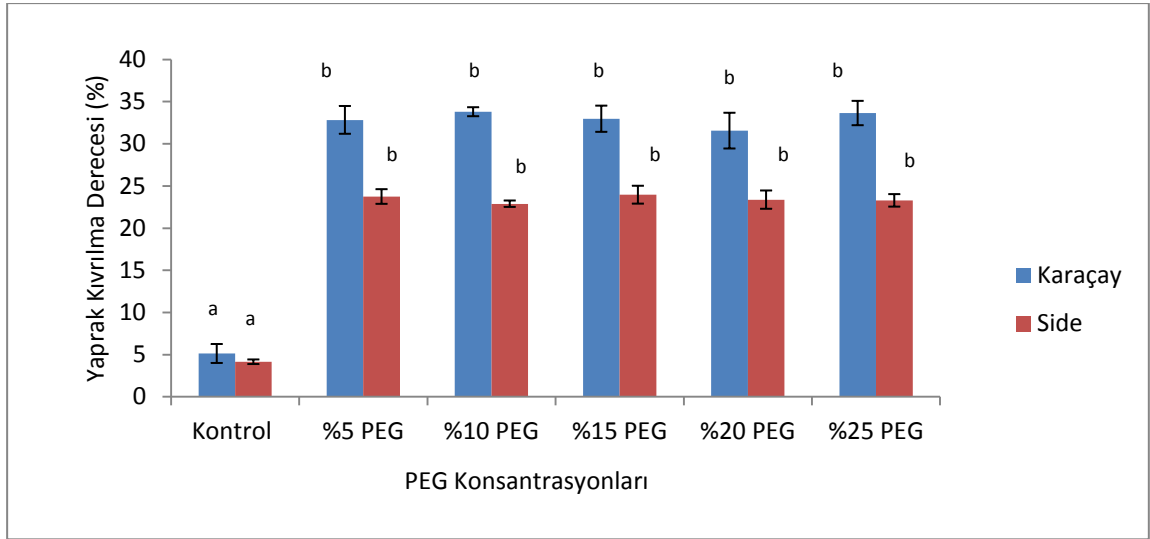
2.17. İstatistik Analizler

Altı tekerrürlü olarak gerekleřtirilen ekstraksiyon ve analizlerin sonucunda elde edilen verilerin varyans analizi Statistical Package for Social Sciences (SPSS for Windows 16.0) paket programı ierisinde yer alan Duncan Çoklu Karşılařtırma Testi'ne gre belirlendi.

3. BULGULAR

3.1. Bitkilere Uygulanacak Etkili PEG Konsantrasyonunun Belirlenmesi

Kuraklık stresi uygulamaları için PEG'in hangi konsantrasyonunun kullanılacağını belirlemek için artan PEG serileri (% 0, 5, 10, 15, 20, 25) hazırlandı. PEG uygulamasının 24. saatinde 4. yaprakların yaprak kıvrılma dereceleri (%) ölçülerek kıvrılmanın en net görüldüğü en uygun konsantrasyon belirlendi. Buna göre hem kuraklığa hassas hem de toleranslı mısır çeşitlerinin yaprak kıvrılmalarının 24 saatin sonunda tüm PEG konsantrasyonlarında kontrole (PEG'siz) oranla önemli derecede arttığı belirlendi (Şekil 9).



Şekil 9. Karaçay ve Side mısır çeşitlerinde PEG konsantrasyonlarının yaprak kıvrılma derecesi (%) üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlararasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

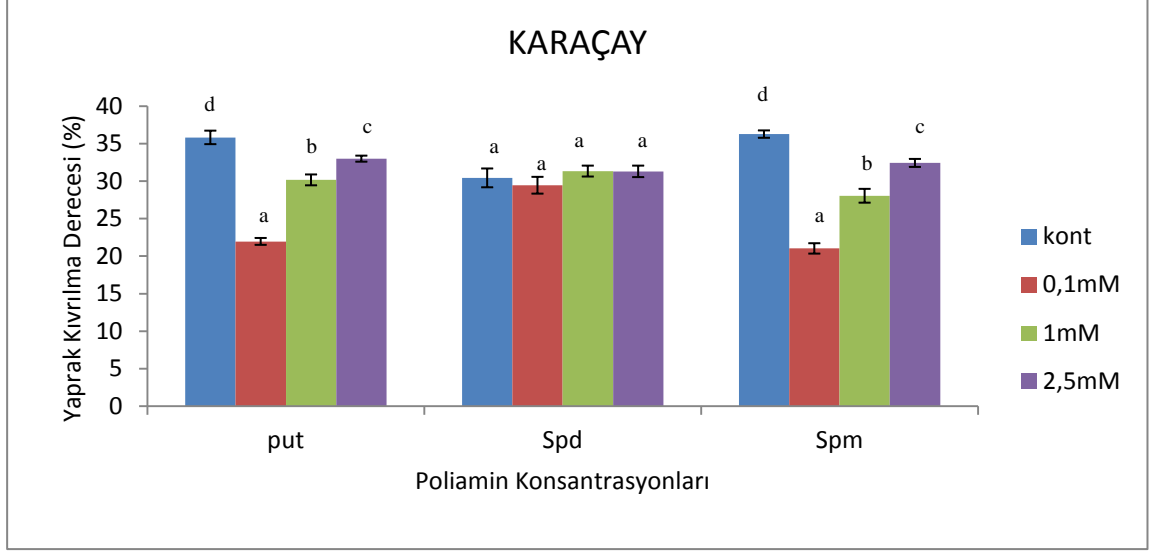
Tüm PEG konsantrasyonlarında hassas Karaçay'ın yaprak kıvrılma dereceleri toleranslı Side'ye göre daha yüksek bulundu. Karaçay'da 24 saat kuraklığın ardından % 5, 10, 15, 20, 25 PEG uygulanan bitkilerin yaprak kıvrılma derecelerinin kontrole (PEG'siz) göre yükseldiği fakat farklı PEG uygulanan gruplar arasında kıvrılma derecesi bakımından istatistiksel açıdan önemli bir fark olmadığı, bu değerlerin kontrolden başlayarak sırasıyla

% 5; % 33; % 34; % 33; % 32; % 34 olduğu bulundu. Side'de ise yaprak kıvrılma derecelerinin 24 saat kuraklığın ardından kontrole (% 0) göre % 5, 10, 15, 20, 25 PEG uygulama gruplarının hepsinde istatistiki bakımdan önemli ve eşit derecede arttığı, ölçülen yaprak kıvrılma dereceleri bu gruplarda sırasıyla % 4; % 24; % 23; % 24; % 23; % 23 olduğu bulundu. Bu yüzden bundan sonraki tüm denemelerde uygulanacak olan kuraklık stresi için yaprak kıvrılmasının etkili şekilde görüldüğü % 5 PEG konsantrasyonunun kullanılmasına karar verildi.

3.2. Bitkilere Dışarıdan Uygulanacak Poliamin Konsantrasyonlarının Belirlenmesi

Kuraklığa toleranslı (Side) ve hassas (Karaçay) olduğu bilinen iki mısır çeşidine dışarıdan uygulanacak poliaminlerin ve kuraklık stresi sonucu oluşan yaprak kıvrılma mekanizmasının antioksidan ve fotosentetik sistem üzerine etkisini belirlemek için Putresin (Put), Spermidin (Spd) veya Spermin (Spm)'in hangilerinin ve hangi konsantrasyonda uygulanması gerektiğini belirlemek için yapılan denemelerde kıvrılmayı en fazla geciktiren poliaminler ve konsantrasyonları belirlenmeye çalışıldı.

Kuraklığa hassas olduğu bilinen Karaçay fidelerine dışarıdan uygulanan poliaminlerden en etkili konsantrasyonlarının 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm olduğu ve yaprak kıvrılmasını önemli derecede geciktirdikleri bulundu (Şekil 10).

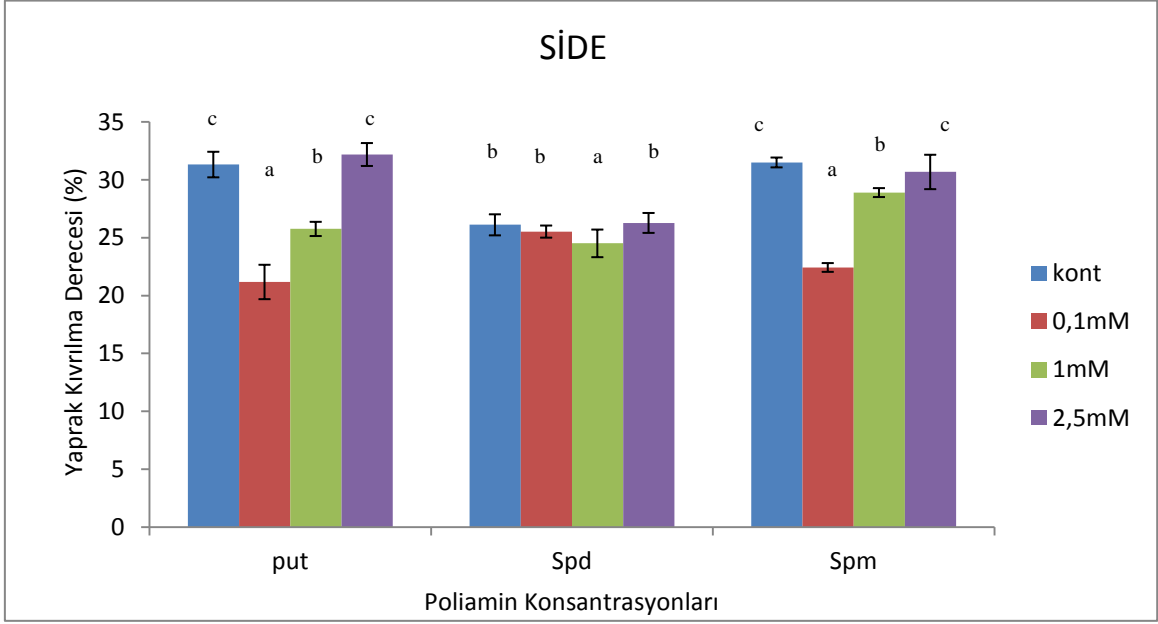


Şekil 10. Karaçay mısır çeşidinde poliaminlerin farklı konsantrasyonlarının yaprak kıvrılma derecesi üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

Karaçay'da kontrol (0); 0,1; 1 ve 2,5 mM Put ön muamelesi yapılan bitkilerinin yaprak kıvrılma derecelerinin sırasıyla % 36; % 22; % 30; % 33 olduğu, kontrole göre 0,1 mM Put'un yaprak kıvrılma derecesini % 39; 1 mM Put'un % 16; 2,5 mM Put'in % 8 geciktirdiği bulundu. Karaçay fidelerine dışarıdan 0; 0,1; 1; ve 2,5 mM Spd ön muamelesi yapıldığında yaprak kıvrılma derecelerinin kontrole göre değişmediği Karaçay'da kontrol; 0,1; 1 ve 2,5 mM Spd ön muamelesi yapılan bitkilerin yaprak kıvrılma derecelerinin sırasıyla % 30; % 29; % 31; % 31 olduğu tespit edildi. Yine Karaçay fideleri 0; 0,1; 1; ve 2,5 mM Spm ile ön muamele edildiğinde yaprak kıvrılma derecelerinin kontrole göre 0,1 ve 1 ve 2,5 mM Spm uygulanan bitkilerde önemli derecede azaldığı yani kıvrılmayı geciktirdiği tespit edildi. Hatta en çok 0,1 mM Spm uygulamasının kıvrılmayı geciktirdiği, Karaçay'da kontrol; 0,1; 1 ve 2,5 mM Spm ön muamelesi yapılan bitkilerin yaprak kıvrılma derecelerinin sırasıyla % 36; % 21; % 20; % 32 olduğu belirlendi. Karaçay fidelerinde kontrole göre 0,1 mM Spm'nin yaprak kıvrılma derecesini % 42; 1 mM Spm'nin % 22; 2,5 mM Spm'nin % 11 geciktirdiği bulundu.

Hassas çeşit Karaçay'da Spd'nin kıvrılma derecesini etkilemediği için Put ve Spm'nin ise en etkili konsantrasyonlarının 0,1 mM olduğu bulundu. Mevcut çalışmada bundan sonra kurulacak denemeler için 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm kullanılmasına karar verildi.

Kuraklığa toleranslı olduğu bilinen Side fidelerine dışarıdan 0; 0,1; 1; ve 2,5 mM Put uygulandığında 2,5 mM Put'un kıvrılma derecesini kontrole göre değiştirmedığı, 0,1 ve 1 mM Put konsantrasyonlarının ise kıvrılmayı önemli derecede geciktirdiği özellikle kıvrılma üzerinde 0,1 mM Put uygulamasının en etkili konsantrasyon olduğu belirlendi (Şekil 11).



Şekil 11. Side mısır çeşidinde poliaminlerin farklı konsantrasyonlarının yaprak kıvrılma derecesi üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

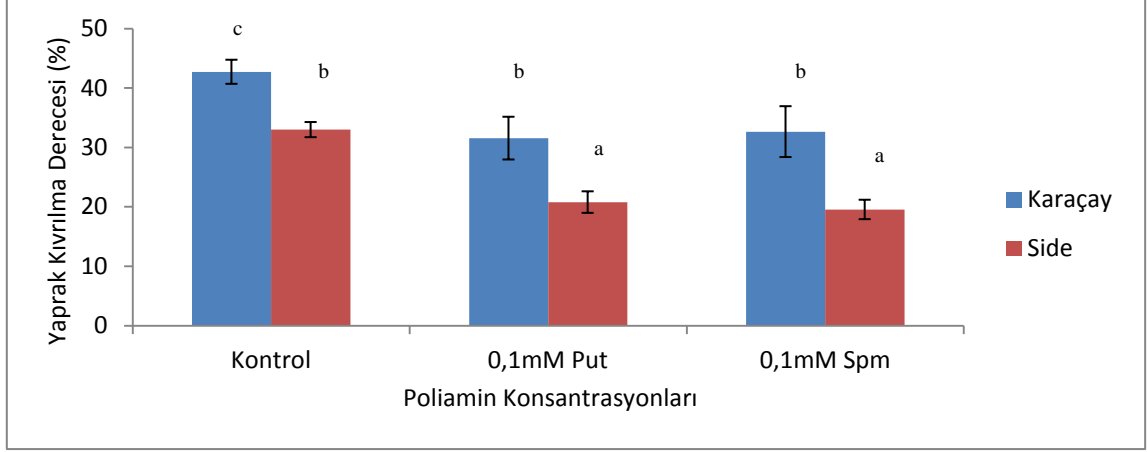
Side de kontrol; 0,1; 1 ve 2,5 mM Put ön muamelesi yapılan bitkilerin yaprak kıvrılma derecelerinin sırasıyla % 31; % 21; % 26; % 32 olduğu, kontrole göre 0,1 mM Put'un yaprak kıvrılma derecesini % 32 ve 1 mM Put'un % 18 geciktirdiği bulundu. Side fidelerine dışarıdan 0,1 ve 2,5 mM Spd ön muamelesi yapıldığında yaprak kıvrılma derecelerinin kontrole göre değişmediği, 1 mM Spd uygulamasının yaprak kıvrılma derecesini kontrole göre % 6 geciktirdiği belirlendi. Side'de kontrol; 0,1; 1 ve 2,5 mM Spd ön muamelesi yapılan bitkilerin yaprak kıvrılma derecelerinin sırasıyla % 26; % 26; % 25; % 26 olduğu tespit edildi. Yine Side fideleri 0; 0,1; 1; ve 2,5 mM Spm ile ön muamele edildiğinde yaprak kıvrılma derecelerinin kontrole göre 2,5 mM Spm ile değişmediği fakat 0,1 ve 1 mM Spm uygulanan bitkilerde önemli derecede azaldığı yani kıvrılmayı

geciktirdiđi tespit edildi. Özellikle en fazla 0,1 mM Spm uygulamasının kıvrılmayı geciktirdiđi, Side çeşidinde kontrol; 0,1; 1 ve 2,5 mM Spm ön muamelesi yapılan bitkilerin yaprak kıvrılma derecelerinin sırasıyla % 31,51; % 22,43; % 28,9; % 30,67 olduđu belirlendi. Side fidelerinde kontrole göre 0,1 mM Spm'nin yaprak kıvrılma derecesini % 29, 1 mM Spm'nin % 8 geciktirdiđi bulundu.

Put ve Spm poliaminlerinin hem hassas hem toleranslı çeşitte yaprak kıvrılmasını geciktirdiđi Spd'nin ise kıvrılma derecesine bir etkisinin olmadığı belirlendi. Karaçay'da Put ve Spm'nin 0,1; 1 ve 2,5 mM konsantrasyonları kıvrılmayı geciktirirken, toleranslı Side'de 2,5 mM Put ve 2,5 mM Spm'nin kıvrılmayı etkilemediđi bulundu.

3.3. Poliaminlerin Yaprak Kıvrılma Derecesi (%) Üzerine Etkisi

Çalışmamızda kuraklığa toleranslı (Side) ve hassas (Karaçay) olduđu bilinen mısırlara dışarıdan 17 saat uygulanan 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelelerinin ardından 24 saat kuraklık stresine bırakılması esnasında oluşan 4. yaprakların yaprak kıvrılma dereceleri (%) ölçüldü. Hem hassas hem toleranslı mısır çeşitlerine dışarıdan uygulanan 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm poliaminlerinin yaprak kıvrılmasını kontrole (kuraklık) göre önemli ve aynı derecede geciktirdiđi bulundu. Karaçay'da kontrol, 0,1 mM Put ve Spm ön muameleli bitkilerin yaprak kıvrılma derecelerinin sırasıyla % 43; % 32; % 33 olduđu bulundu. Toleranslı Side'ye dışarıdan uygulanan Put ve Spm poliaminlerinin yaprak kıvrılma derecelerinin hassas Karaçay'ın bu gruplarına göre daha düşük olduđu yani kıvrılmayı daha çok geciktirdiđi belirlendi. Side'nin yaprak kıvrılma derecelerinin kontrolde % 33 iken 0,1 mM Put uygulananlarda kontrole göre % 37'lik azalış göstererek % 21; 0,1 mM Spm uygulananlarda % 41'lik azalış göstererek % 20 olduđu belirlendi (Şekil 12).



Şekil 12. Dıştan uygulanan poliaminlerin Karaçay ve Side mısır çeşitlerinin yaprak kıvrılmasına etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.4. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Su Potansiyeli (Ψ) Üzerine Etkisi

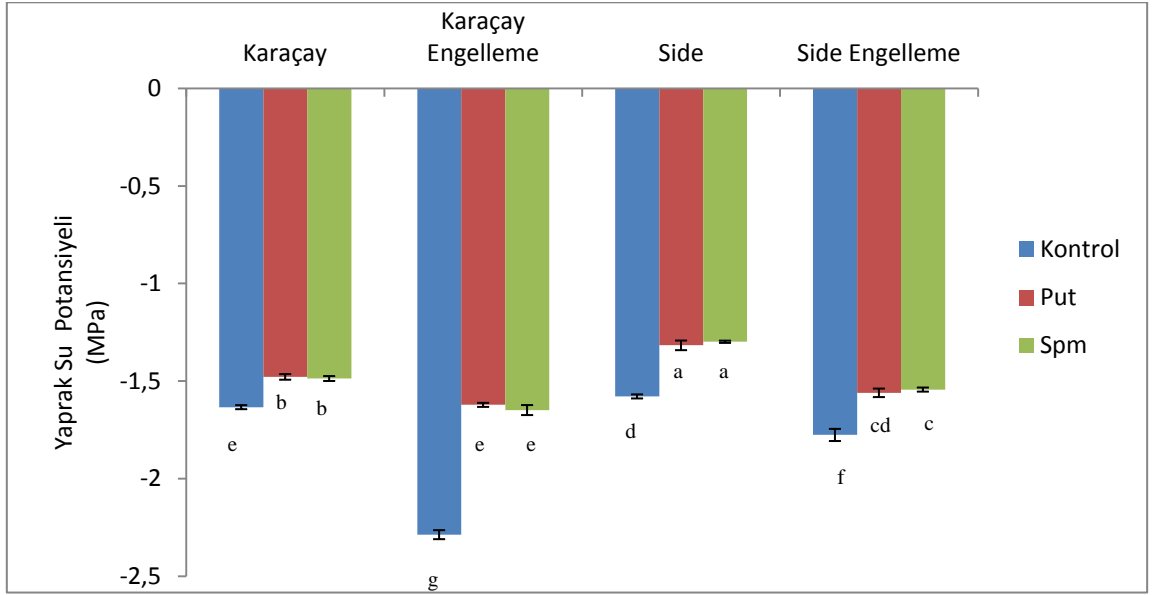
Kuraklığa hassas ve toleranslı mısır çeşitlerinde hem yaprak kıvrılmasının hem de Put ve Spm ön muamelelerinin bitkilerin 4. yapraklarının su potansiyellerini (Ψ) istatistiki açıdan önemli ($P \leq 0,05$) derecede artırdığı saptandı. Yaprak su potansiyelindeki en yüksek artışın toleranslı Side çeşidinde ve kontrole kıyasla Put ve Spm uygulanan yapraklarda olduğu bulundu. Side çeşidinin kontrol, 0,1 mM Put ve Spm ön muameleli bitkilerinin yapraklarındaki su potansiyelleri sırasıyla -1,57; -1,31; -1,29 MPa olarak belirlendi.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol, Put ve Spm uygulanan gruplarındaki su potansiyellerinin yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına kıyasla önemli ve eşit derecede ($P \leq 0,05$) düşüş gösterdiği saptandı. Ayrıca yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol grubuna göre Put ve Spm uygulanmış yapraklarındaki su potansiyellerinin eşit oranda yükseldiği görüldü. Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin su potansiyelleri, kontrolde -1,78 MPa iken 0,1 mM Put poliamin ön muamelelilerde kontrole göre % 12'lik artış göstererek -1,56 MPa'a, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 13'lik artış göstererek -1,54 MPa'a yükseldiği bulundu.

Kuraklığa hassas mısır çeşidinin kontrol ve poliamin ön muameleli gruplarındaki su potansiyelleri (Ψ) toleranslı çeşide göre azalış gösterdi. Karaçay'daki su potansiyelleri-1,63 MPa olan kontrole göre 0,1 mM Put uygulananlarda % 9'lük artışla -1,48 MPa'a, 0,1

mM Spm uygulananlarda % 9'lık bir artışla -1,49 MPa'a yükseldiği bulundu. Aktivitelerdeki artışların istatistiki açıdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu saptandı.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'ın kontrol ve poliamin muameleli gruplarındaki su potansiyellerinin yaprak kıvrılması görülen Karaçay çeşidine göre istatistiki bakımdan önemli derecede azalış gösterdiği kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle tespit edilen su potansiyellerindeki bu azalış kontrole göre Put ve Spm ön muamelesi ile bertaraf edildi. Ayrıca Karaçay engelli yapraklarda su potansiyellerinin kontrole göre hem Put hem Spm ön muamelesiyle önemli ve eşit derecede ($P \leq 0,05$) arttığı görüldü. Yaprak kıvrılması engellenen Karaçay'ın su potansiyellerinin -2,29 MPa olan kontrole göre 0,1 mM Put uygulananlarda % 29'luk artışla -1,62 Mpa'a; 0,1 mM Spm uygulananlarda % 28'lik bir artışla -1,65 MPa'a yükseldiği belirlendi (Şekil 13). Aktivitelerdeki artışların istatistiki açıdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu saptandı.



Şekil 13. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında su potansiyelinde meydana getirdiği değişimler (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

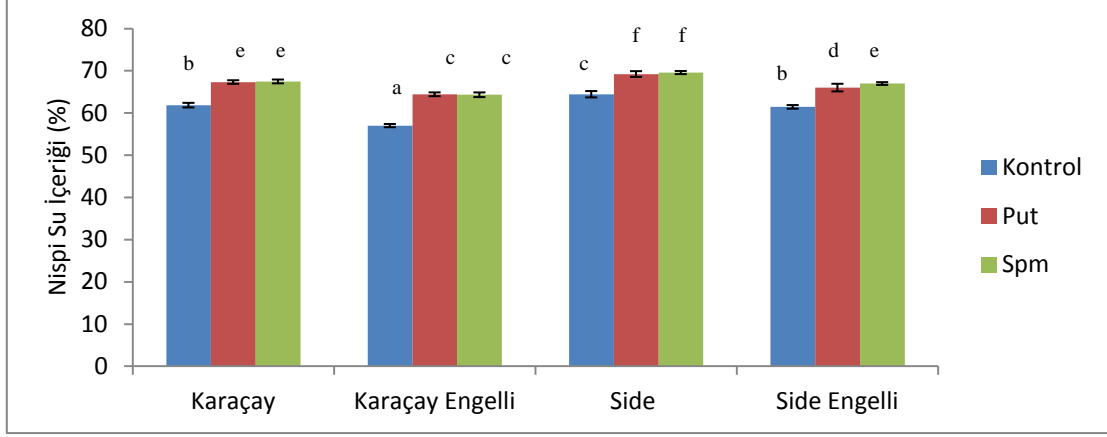
3.5. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Nispi Su İçeriği (NSİ) Üzerine Etkisi

Kuraklığa hassas ve toleranslı mısır çeşitlerinde yapılan analizler sonucunda hem yaprak kıvrılmasının hem de Put ve Spm ile ön muamele edilen bitkilerin 4. yapraklarının nispi su içeriklerinin (NSİ) istatistiki açıdan önemli ($P \leq 0,05$) derecede artırdığı saptandı. NSİ'deki en yüksek artışın toleranslı çeşitte kontrole kıyasla Put ve Spm uygulanan yapraklarda olduğu kaydedildi. Toleranslı çeşidin kontrol, 0,1 mM Put ve Spm ön muameleli bitkilerinin yapraklarındaki NSİ sırasıyla % 64, % 69, % 70 olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol, 0,1 mM Put ve Spm uygulanan gruplarındaki NSİ yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına kıyasla önemli ve eşit derecede ($P \leq 0,05$) düşüş gösterdiği bulundu. Ayrıca yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol grubuna göre Put ve Spm uygulanmış yapraklarındaki NSİ'yi eşit oranda yükselttiği görüldü. Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin NSİ'lerinin kontrolde % 61 iken Put uygulananlarda % 66'ya, Spm uygulananlarda % 67'ye yükseldiği bulundu.

Kuraklığa hassas Karaçay'ın kontrol ve poliamin ön muameleli gruplarındaki yaprak NSİ'nin toleranslı Side'ye göre azalış gösterdiği kaydedildi. Karaçay'daki NSİ'nin kontrolde % 62 iken, Put ve Spm uygulananlarda ise % 67 olduğu belirlendi. NSİ'deki artışların istatistiki açıdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu saptandı.

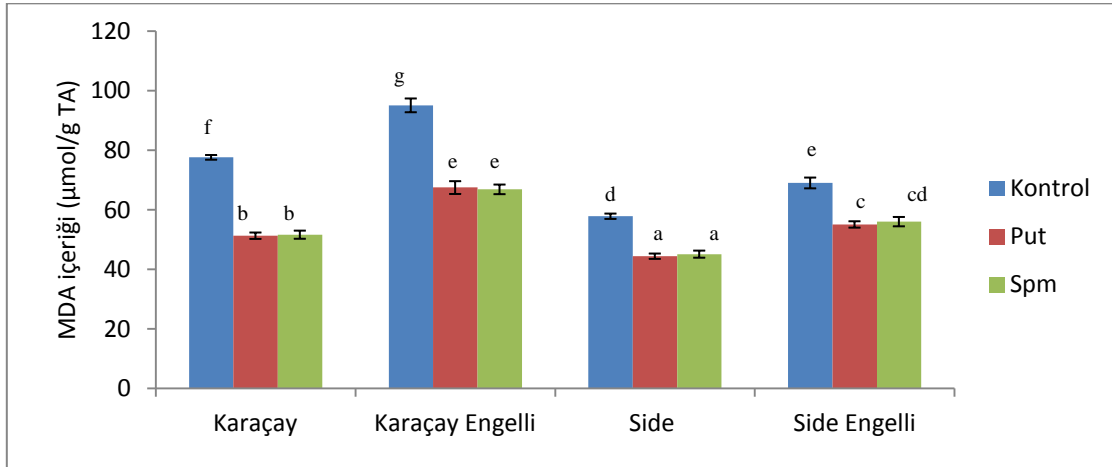
Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'ın kontrol ve poliamin muameleli gruplarındaki yaprak NSİ'nin yaprak kıvrılması görülen Karaçaylara göre istatistiki bakımdan önemli derecede azalış gösterdiği bulundu. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle tespit edilen NSİ'deki bu azalış kontrole göre 0,1 mM Put ve Spm ön muamelesi ile bertaraf edildi. Ayrıca Karaçay engelli yapraklarda NSİ'nin kontrole göre hem Put hem de Spm ön muamelesiyle önemli ve eşit derecede ($P \leq 0,05$) arttığı görüldü. Karaçay'ın kıvrılması engellenmiş kontrol gruplarında NSİ'i % 57 iken, Put ve Spm uygulananlarda % 64 olarak belirlendi (Şekil 14). NSİ'deki artışların istatistiki açıdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu saptandı.



Şekil 14. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında nispi su içeriğinde meydana getirdiği değişimler (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.6. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Lipid Peroksidasyonu Üzerine Etkisi

Kuraklık stresi periyodu geçirmiş hassas Karaçay ve toleranslı Side mısır çeşitlerinde yapılan analizler sonucunda Put ve Spm ön uygulamalarının kontrole (kuraklık) oranla lipid peroksidasyonlarını (MDA içeriklerini) eşit ve önemli derecede azalttığı belirlendi (Şekil 15).



Şekil 15. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında lipid peroksidasyonunda meydana getirdiği değişimler (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

Bu azalışların istatistiksel olarak önemli ($P \leq 0,05$) olduğu kaydedildi. Ayrıca yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle Karaçay ve Side'deki lipid peroksidasyonlarında önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış görüldü.

Kuraklık stresi sonrası yaprak kıvrılması görülen Karaçay'da MDA miktarının kontrolle kıyaslandığında, 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelesinden sonra azaldığı bulundu. Kontrolde g taze ağırlık başına 77,59 μmol olan MDA miktarı Put ve Spm muameleleriyle sırasıyla 51,27 ve 51,61 μmol olarak kaydedildi.

Yaprak kıvrılması engellenen Karaçay kontrol, Put ve Spm uygulanmış bitkilerin yapraklarındaki MDA miktarlarının yaprak kıvrılması görülen Karaçay'ın bu gruplarına kıyasla önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdiği saptandı. Karaçay'da yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle MDA miktarları artarken, dışardan PA uygulanan Karaçay engelli fidelerde kontrolle kıyaslandıklarında MDA içeriklerinde azalış olduğu görüldü. Yaprak kıvrılması engellenen Karaçay'ın MDA miktarları kontrolde g taze ağırlık başına 95,05 μmol iken, Put ve Spm uygulamalarında sırasıyla 67,44; 66,84 μmol olarak kaydedildi.

MDA miktarları toleranslı Side'nin kontrol ve poliamin muameleli gruplarında hassas Karaçay'ınkilere göre daha da azalırken, Side engelli gruplarındaki MDA miktarlarının Side yaprak kıvrılması görülen bitkilere göre arttığı, fakat Karaçay engelli gruplarına göre ise azaldığı bulundu. Side çeşidinde de MDA miktarının kuraklık kontrole oranla 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm uygulamalarıyla istatistiksel bakımdan önemli ve eşit derecede azalış gösterdiği kaydedildi. MDA miktarları Side kontrolde g taze ağırlık başına 57,81 μmol , Put ve Spm uygulamalarında 44,39; 45,08 μmol olarak tespit edildi.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol ve poliamin uygulanan gruplarındaki MDA miktarlarının yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına kıyasla önemli derecede artış gösterdiği bulundu. Side de MDA miktarları yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle artarken, Put ve Spm poliamin uygulanmasıyla kontrole oranla önemli ve eşit derecede azalış gösterdi. Side engelli fidelerin kontrol grubunda 68,99 $\mu\text{mol g}^{-1}$ TA olarak bulunan MDA içeriğinin 0,1 mM Put ve Spm uygulamalarında sırasıyla 55,05 ve 56 $\mu\text{mol g}^{-1}$ TA olduğu kaydedildi.

3.7. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Antioksidan Sistem Üzerindeki Etkisi

3.7.1. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Hidrojen Peroksit (H₂O₂) İçeriği Üzerine Etkisi

Kuraklık periyodu geçirmiş hassas Karaçay'ın ve toleranslı Side mısır çeşitlerinde yapılan analizler sonucunda 0,1 mM Put ve özellikle de 0,1 mM Spm ön uygulamalarının kontrole (kuraklık) oranla H₂O₂ içeriklerini önemli derecede azalttığı belirlendi. Bu azalışların istatistiksel olarak önemli (P≤0,05) olduğu kaydedildi. Ayrıca yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle Karaçay ve Side'deki H₂O₂ içeriklerinde önemli derecede (P≤0,05) artış görüldü.

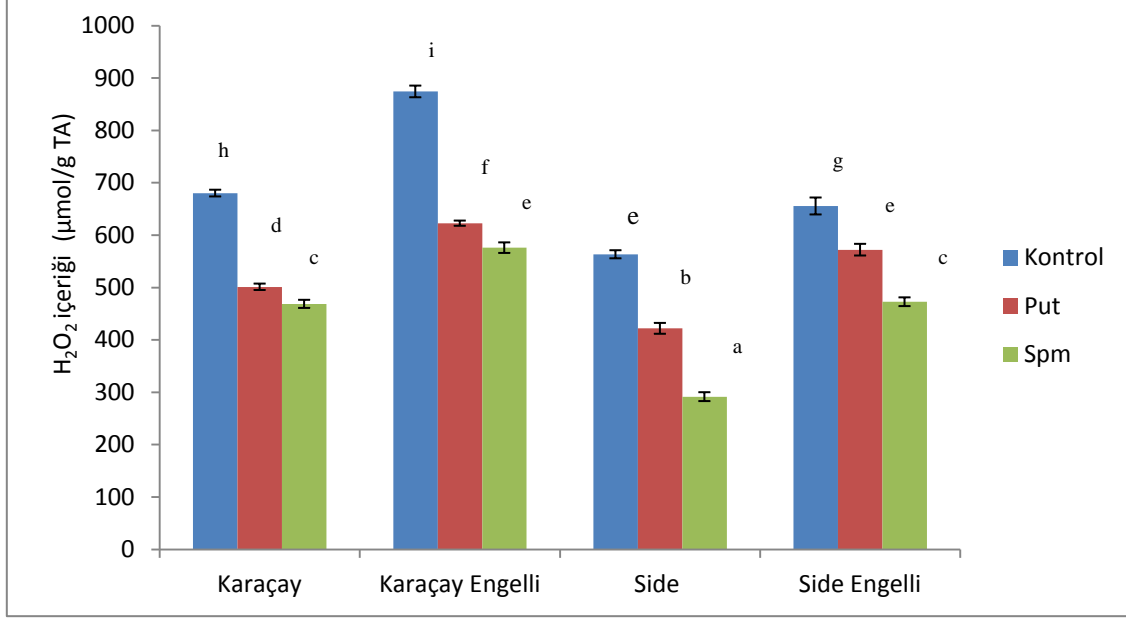
Kuraklık stresi sonrası yaprak kıvrılması görülen Karaçay'da H₂O₂ miktarının kontrole kıyaslandığında Put ve özellikle de Spm ön muamelelerinden sonra azaldığı bulundu. Kontrolde g taze ağırlık başına 680 µmol olan H₂O₂ miktarı Put ve Spm muameleleriyle sırasıyla 501 ve 469 µmol olarak kaydedildi.

Yaprak kıvrılması engellenen Karaçay kontrol, Put ve Spm uygulanmış yapraklarındaki H₂O₂ miktarları yaprak kıvrılması görülen Karaçay'ın bu gruplarına kıyasla önemli derecede (P≤0,05) artış gösterdi. Karaçay'da yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle H₂O₂ miktarları artarken Put ve Spm ön muamelesi yapılan Karaçay engelli fideler kontrole kıyaslandıklarında H₂O₂ içeriklerinde azalış görüldü. Engelli Karaçay'ın H₂O₂ miktarları kontrolde g taze ağırlık başına 874 µmol iken, Put ve Spm uygulamalarında sırasıyla 623; 576 µmol olarak kaydedildi (Şekil 16).

H₂O₂ miktarları toleranslı Side'nin kontrol ve poliamin muameleli gruplarında hassas Karaçaya göre daha da azalırken, Side engelli gruplarındaki H₂O₂ miktarları da Karaçay engelli gruplarına göre azalış gösterdi. Side çeşidinde de H₂O₂ miktarı kontrole (kuraklık) oranla Put ve en çok da Spm uygulamalarıyla istatistiksel bakımdan önemli derecede azalış gösterdi. H₂O₂ miktarları Side'nin kontrol gruplarında g taze ağırlık başına 563 µmol, 0,1 mM Put ve Spm uygulamalarında 422; 292 µmol olarak saptandı.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol ve poliamin uygulanan gruplarındaki H₂O₂ miktarları yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına kıyasla önemli derecede artış gösterdi. Side de H₂O₂ miktarları yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle artarken Put ve en çok da Spm uygulanmasıyla kontrole oranla önemli derecede azalış gösterdi. Side

engelli fidelerin kontrol grubunda $656 \mu\text{mol g}^{-1}$ TA olarak bulunan H_2O_2 içeriğinin $0,1 \text{ mM}$ Put ve Spm uygulamalarında sırasıyla 572 ve $473 \mu\text{mol g}^{-1}$ TA olduğu kaydedildi.



Şekil 16. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında H_2O_2 içeriğinde meydana getirdiği değişimler (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

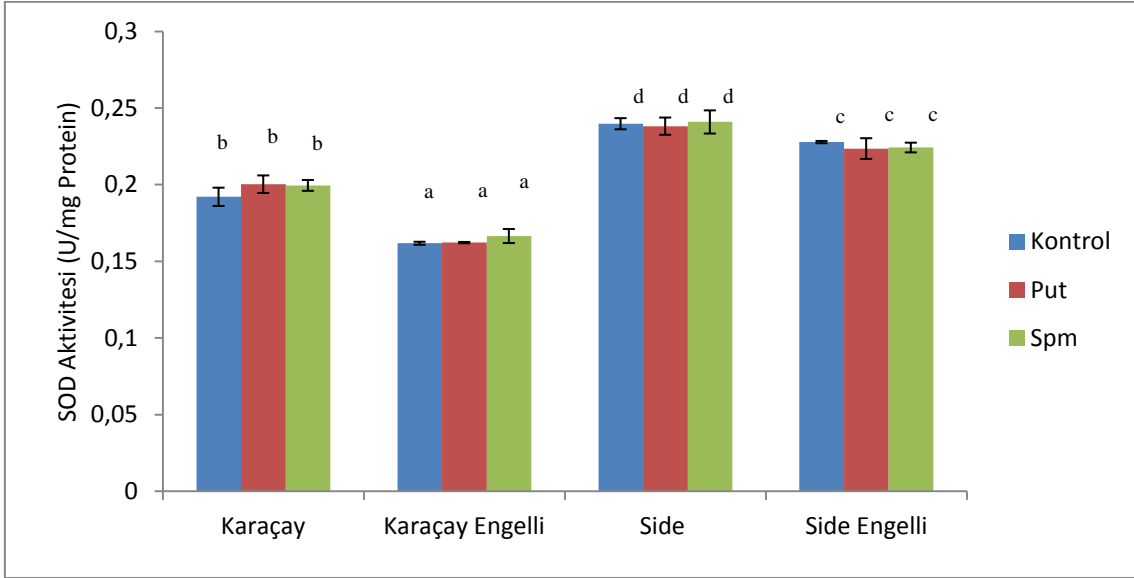
3.7.2. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Superoksit Dismutaz (SOD) Aktivitesi Üzerine Etkisi

Kuraklığa hassas ve toleranslı mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılmasının SOD enzim aktivitesini artırdığı fakat Put ve Spm ön muamelelerinin SOD enzim aktivitesini istatistiki açıdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) etkilemediği saptandı. Toleranslı çeşitteki SOD enzim aktivitesi hassas çeşide göre yüksek bulundu.

Side mısır çeşidinin kontrol, Put ve Spm ön muameleli yapraklarındaki SOD enzim aktivitesi mg protein başına sırasıyla $0,24$; $0,24$; $0,24$ ünite olarak hesaplandı. Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol, Put ve Spm uygulanmış bitki gruplarındaki SOD aktivitesi yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına oranla önemli derecede düşüş gösterdi. Ayrıca Put ve Spm ön muamelesi yapıp yaprak kıvrılması engellenen kuraklık stresine maruz kalmış Side fidelerindeki SOD aktivitesi de yaprak kıvrılması engellenen Karaçay'a göre önemli derecede yüksek bulundu. Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin

Put ve Spm uygulanan yapraklarındaki SOD aktivitelerinin de kontrole göre önemli derecede değişmedi ve SOD aktiviteleri kontrolde, Put ve Spm uygulananlarda mg protein başına 0,23; 0,22; 0,22 ünite olarak kaydedildi.

Kuraklığa hassas Karaçay'ın kontrol ve poliamin ön muameleli bitki gruplarındaki SOD aktiviteleri toleranslı Side'ye göre azalış gösterdi. Karaçay'da SOD aktiviteleri kontrolde, Put ve Spm uygulananlarda önemli derecede değişmezken aktiviteler mg protein başına sırasıyla 0,20; 0,20; 0,20 ünite olarak hesaplandı. Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'ın kontrol ve poliamin ön muamelesi yapılan bitki gruplarındaki SOD aktiviteleri yaprak kıvrılması görülen Karaçay'ın bu gruplarına göre istatistiki bakımdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) azalış gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle tespit edilen SOD aktivitesindeki bu azalış dışarıdan uygulanan Put ve Spm ile bertaraf edilemedi ve kıvrılması engellenen Karaçay'ın kontrol, Put ve Spm ön muamelesi yapılan bitki grupları arasında da SOD aktivitesi bakımından istatistiksel bir fark bulunmadı. Karaçay'da yaprak kıvrılması engellenen kontrol, Put ve Spm uygulanan bitkilerdeki SOD aktiviteleri mg protein başına sırasıyla 0,16; 0,16; 0,17 ünite olarak kaydedildi (Şekil 17).

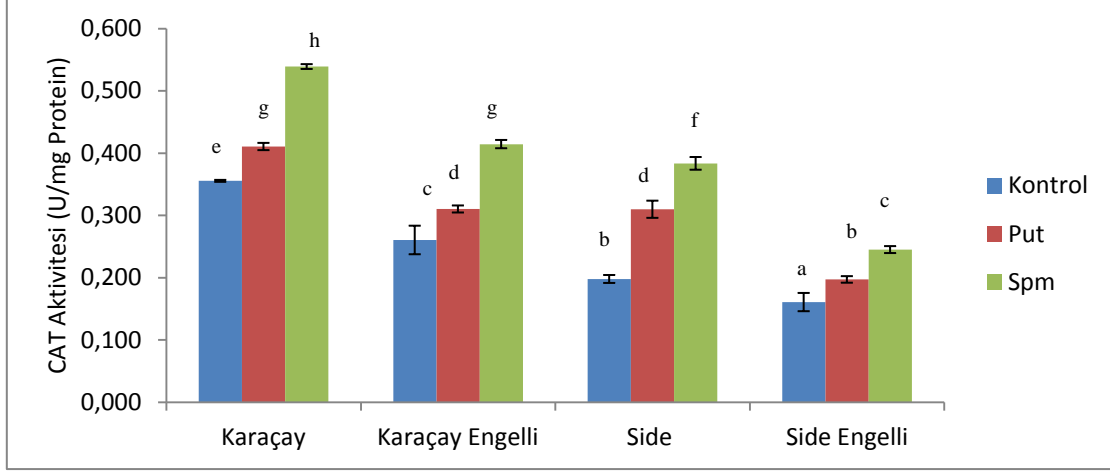


Şekil 17. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında SOD aktivitesinde meydana getirdiği değişimler (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.7.3. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Katalaz (CAT) Aktivitesi Üzerine Etkisi

Mısırdaki kuraklık stresi sonucu meydana gelen yaprak kıvrılması ve 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelelerinin hem Karaçay hem Side çeşitlerinde CAT enzim aktivitesini istatistiki açıdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artırdığı saptandı. CAT'daki bu artışın en yüksek kuraklığa hassas Karaçay çeşidinde ve özellikle de kontrole (kuraklık) oranla 0,1 mM Spm ön muameleli fidelerde olduğu belirlendi. Yaprak kıvrılması engellenen Karaçay'ın kontrol ve poliamin muameleli gruplarındaki CAT aktivitelerinde yaprak kıvrılması görülen Karaçay'a göre azalış saptandı. Kıvrılması engellenip PA uygulanan yapraklarda kontrole (kuraklık) oranla CAT aktivitelerinin istatistiki açıdan önemli derecede arttığı bulundu. 0,1 mM Put uygulanmış yaprak kıvrılması görülen Karaçay'daki CAT aktivitesi kontrole (kuraklık) göre % 16 artarken 0,1 mM Spm uygulaması ile % 52 oranında arttı. Yaprak kıvrılması engellenen Karaçay'daki CAT aktiviteleri istatistiki bakımdan önemli derecede düşerken Put ve Spm ön muameleleri ile kontrole oranla sırasıyla % 19 ve % 59 oranında arttığı görüldü.

Toleranslı çeşitteki CAT aktiviteleri hassas çeşide göre azalırken, Put ve Spm uygulanmış Side'deki CAT aktiviteleri kontrole oranla önemli derecede yüksek bulundu. Yine aynı şekilde Side'deki CAT enzimindeki en çok artış Spm muamelesi sonucunda görüldü. Side'nin kontrol gruplarına göre Put ve Spm ön muameleli fidelerde artış % 57 ve % 94 olarak kaydedildi. Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Side'deki CAT enzim aktivitelerinin kıvrılması engellenmemiş kontrol, Put ve Spm gruplarında önemli derecede azaldığı bulunmuştur. Buna rağmen Side'nin yaprak kıvrılması engelli fidelerinde 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelesinin kontrole oranla CAT aktivitelerini artırdığı saptandı. Side engelli yapraklardaki Put ve Spm muamelelerinin kontrole oranla CAT aktivitelerini % 23 ve 52 oranında artırdığı bulundu (Şekil 18).



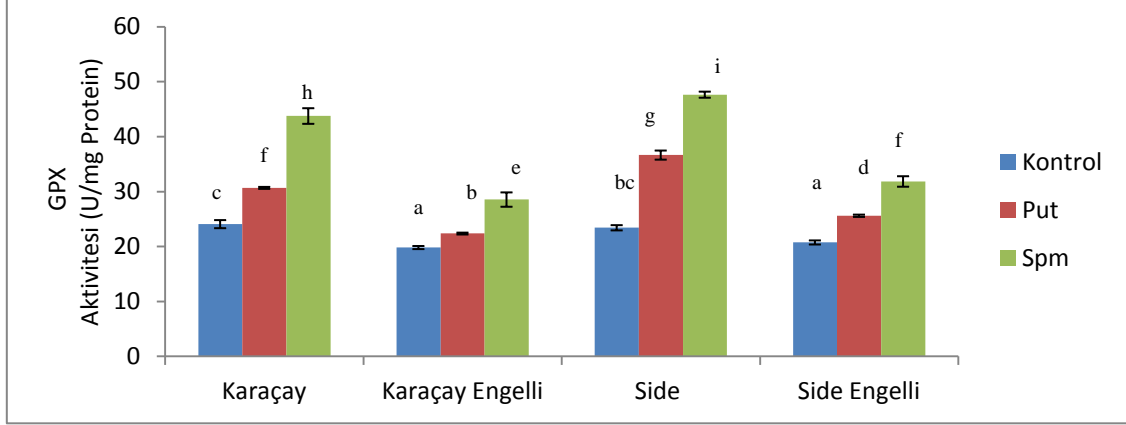
Şekil 18. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında CAT aktivitesinde meydana getirdiği değişimler (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.7.4. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Guaiakol Peroksidaz (GPX) Aktivitesi Üzerine Etkisi

Kuraklık stresi sonucunda GPX aktivitelerinin kontrolle kıyaslandığında 0,1 mM Put ve Spm muameleleri sonucunda Karaçay, Karaçay engelli ve toleranslı Side ve Side engelli çalışma gruplarında istatistiki bakımdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) arttığı belirlendi. En yüksek GPX aktivitesi toleranslı Side ve özellikle Spm ile ön muamele edilip kuraklığa maruz bırakılmış yapraklarda bulundu. Side mısır çeşidinin kontrol, 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli yapraklarındaki GPX enzim aktiviteleri sırasıyla 23,42; 36,65; 47,64 U/mg protein olarak hesaplandı. Ayrıca yaprak kıvrılması engellenen Side'de GPX aktivitesi yaprak kıvrılması olan Side'ye göre önemli derecede düşerken; Side engelli fidelerin kontrol, Put ve Spm muameleli yapraklarındaki GPX enzim aktiviteleri 20,75; 25,61; 31,85 U/mg protein olarak kaydedildi.

Kuraklığa hassas Karaçay ve yaprak kıvrılması engellenen Karaçay fidelerinde kontrole (kuraklık) göre Put ve Spm muamelelerinin GPX aktivitelerini önemli derecede artırdığı; bu artışın en çok Spm ön muamelelerinde olduğu belirlendi. Ayrıca yaprak kıvrılması olan PA uygulanmış yapraklardaki GPX aktivitelerinin yaprak kıvrılması engellenen Karaçay'ın PA uygulanmış gruplarına göre daha yüksek olduğu belirlendi. Karaçay'ın kontrol, Put ve Spm uygulanıp kuraklık stresine maruz bırakılmış yapraklarındaki GPX enzim aktiviteleri sırasıyla 24,09; 30,68; 43,76 U/mg protein olarak

bulundu. Diğer taraftan yaprak kıvrılması engellenen Karaçay'ın, kontrol, Put ve Spm poliamin muameleli yapraklarındaki GPX aktiviteleri sırasıyla 19,83; 22,37; 28,55 U/mg protein olarak hesaplandı (Şekil 19).



Şekil 19. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında GPX aktivitesinde meydana getirdiği değişimler (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

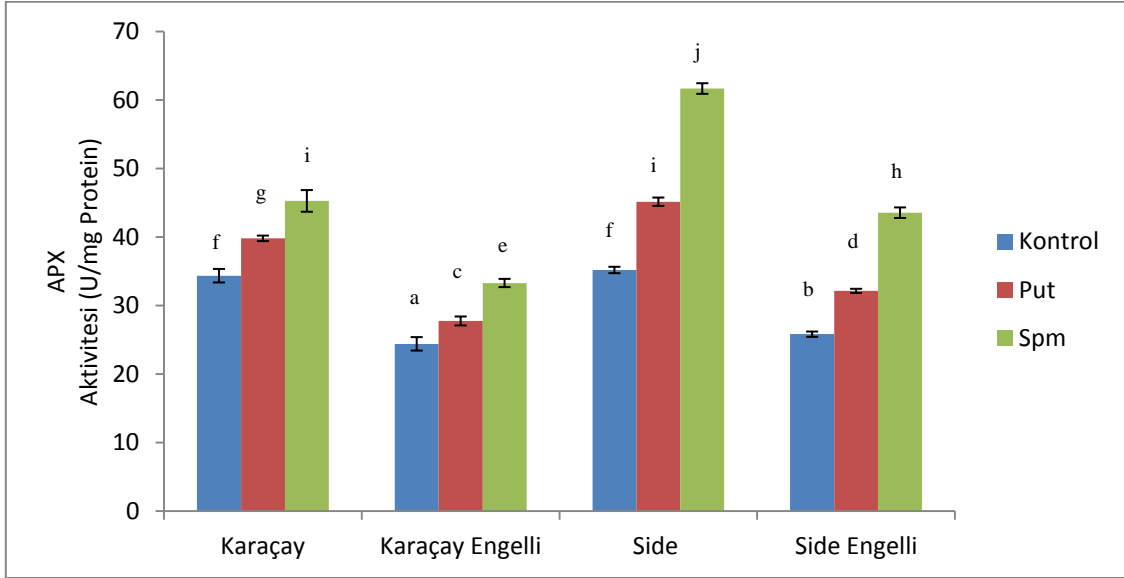
3.7.5. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Asada-Halliwel Yolu Enzimlerinin Aktivitelerinin Üzerine Etkisi

3.7.5.1. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Askorbat Peroksidaz (APX) Aktivitesi Üzerine Etkisi

Kuraklığa hassas ve toleranslı çeşitlerde hem yaprak kıvrılmasının hem de 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm muamelelerinin APX enzim aktivitelerini istatistiki açıdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artırdığı saptandı. APX'deki en yüksek artışın toleranslı çeşitte, özellikle de kontrole oranla Spm muameleli yapraklarda olduğu bulundu. Side çeşidinin kontrol, Put ve Spm ön muameleli yapraklarındaki APX enzim aktiviteleri mg protein başına sırasıyla 35,19; 45,15 ve 61,66 ünite olarak hesaplandı. Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol, Put ve Spm uygulanan gruplarındaki APX aktiviteleri yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına oranla önemli derecede düşüş gösterdi. Yaprak kıvrılması engellenen Side'de APX enzim aktiviteleri azalırken Put ve Spm uygulanan gruplardaki APX aktiviteleri mg protein başına 32,14 ve 43,55 ünite hesaplanarak

kontroldeki 25,82 ünite olan enzim aktivitesine kıyasla önemli derecede artış gösterdi. Bu artışın en fazla Spm uygulanan yapraklarda olduğu saptandı.

Kuraklığa hassas mısır çeşidinin kontrol ve poliamin ön muameleli gruplarındaki APX aktivitesi toleranslı çeşide göre azalış gösterdi. Karaçay'daki APX aktiviteleri kontrolde mg protein başına 34,35 ünite iken Put uygulananlarda % 16 artarak 39,8 üniteye yükseldiği ama Spm uygulananlarda % 32'lik artışla 45,26 üniteye yükseldiği görüldü. Aktivitedeki artışların istatistiki açıdan önemli olduğu ($P \leq 0,05$) saptandı. Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'ın kontrol ve poliamin ön muamelesi yapılan gruplarındaki APX aktiviteleri yaprak kıvrılması görülen Karaçay gruplarına göre istatistiki bakımdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) azalış gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle tespit edilen APX'deki bu azalış kontrole göre PA ön muamelesi ile bertaraf edildi ve özellikle de Spm muamelesi ile APX'de önemli derecede artış görüldü. Karaçay engelli yaprakların kontrol gruplarında APX aktivitesi mg protein başına 24,41 ünite iken, Put uygulananlarda 27,75, 0,1 mM Spm uygulananlarda 33,29 ünite olarak kaydedildi (Şekil 20). Aktivitedeki artışların istatistiki bakımdan önemli olduğu saptandı.



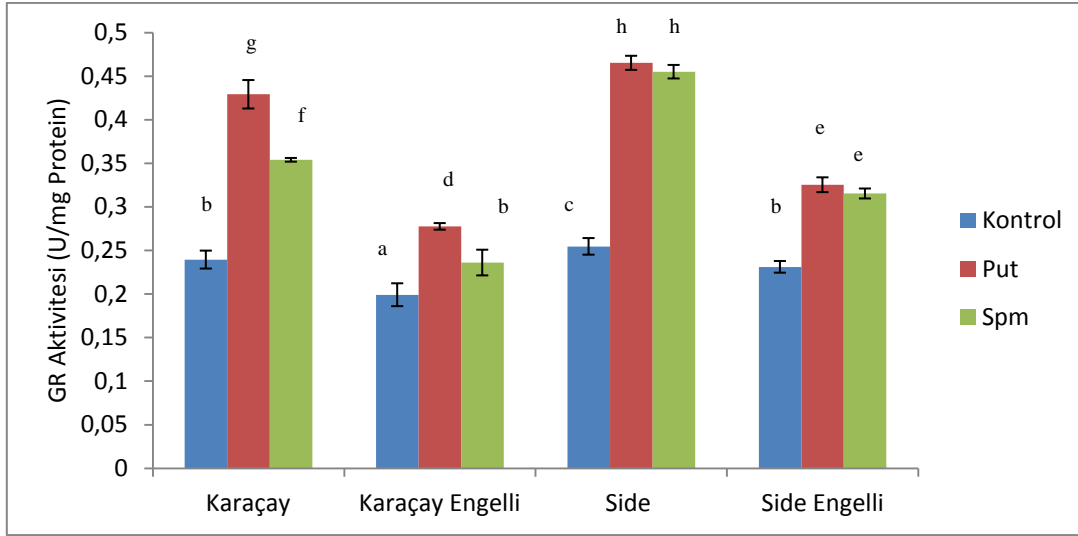
Şekil 20. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında APX aktivitesinde meydana getirdiği değişimler (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.7.5.2. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Glutatyon Redüktaz (GR) Aktivitesi Üzerine Etkisi

Kuraklığa hassas ve toleranslı mısır çeşitlerinde hem yaprak kıvrılmasının hem de 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelelerinin GR enzim aktivitelerini istatistiki açıdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artırdığı saptandı. Kuraklık stresi sonrası yaprak kıvrılması görülen Karaçay'da GR aktivitelerinin kontrole kıyaslandığında arttığı, mg pretein başına 0,24 ünite olan kontroldeki aktivitelerinin Put ön muameleli yapraklarda 0,43 ünite, Spm ön muameleli yapraklarda 0,35 ünite olduğu tespit edildi. Yaprak kıvrılması engellenen Karaçay'ın kontrol ve poliamin ön muameleli gruplarındaki GR aktivitelerinin yaprak kıvrılması görülenlere göre önemli derecede azaldığı tespit edildi. GR aktivitesi yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle düşerken, kıvrılması engellenen Karaçay kontrole göre özellikle 0,1 mM Put ve sonra da 0,1 mM Spm poliamin ön muamelelerinin GR aktivitelerini önemli derecede artırdığı saptandı. Karaçay engelli yapraklardaki mg protein başına GR aktivitelerinin kuraklık kontrolde 0,20 ünite; Put muamelesinde 0,28 ve Spm ön muamelesinde 0,24 ünite olduğu kaydedildi.

GR aktivitesindeki en yüksek artış hassas çeşide göre toleranslı çeşitte görüldü. Side çeşidinde kuraklık kontrole oranla 0,1 mM ve 0,1 mM Spm muamelelerinin eşit ve istatistiksel bakımdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) GR aktivitesini artırdığı görüldü. Side kontrolde GR aktivitesi mg protein başına 0,25 ünite olarak Put ve Spm ön muamelelerinde 0,47 ve 0,46 ünite olarak kaydedildi.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'deki GR aktivitelerinin yaprak kıvrılması görülen Side'ye göre önemli derecede azaldığı tespit edildi. Side'de GR aktiviteleri yaprak kıvrılmalarının engellenmesiyle azalış gösterirken Put ve Spm poliamin uygulamalarıyla kontrole oranla GR aktivitelerinde önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış görüldü. Side engelli yapraklardaki mg protein başına GR aktiviteleri kontrolde 0,23 ünite; Put ve Spm ön muameleli yapraklarda is 0,33 ve 0,32 ünite olarak kaydedildi (Şekil 21).



Şekil 21. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında GR aktivitesinde meydana getirdiği değişimler (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.7.5.3. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Dehidroaskorbat Redüktaz (DHAR) Aktivitesi Üzerine Etkisi

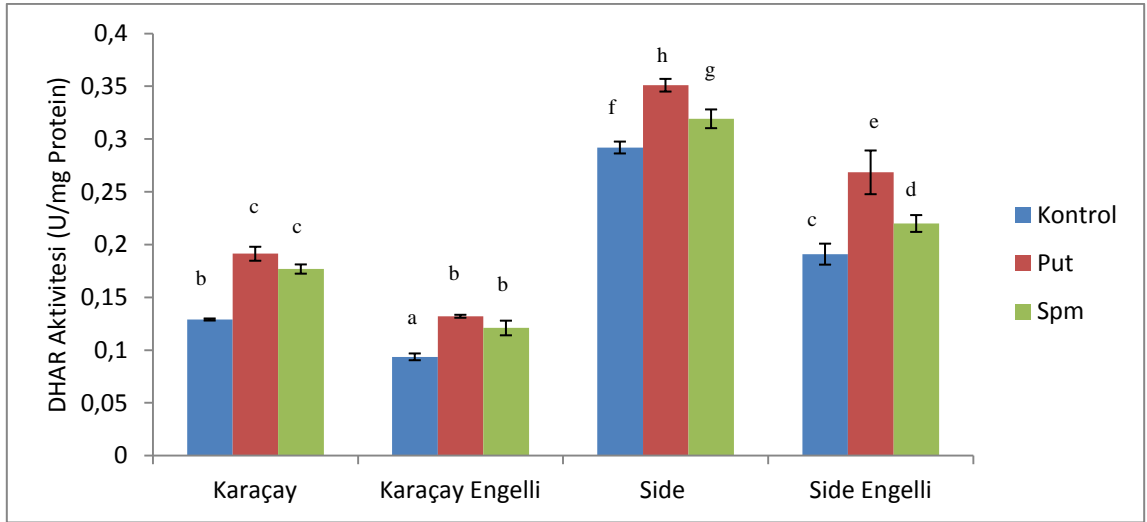
Kuraklığa hassas ve toleranslı mısır çeşitlerinde hem yaprak kıvrılmasının hem de PA ön muamelelerinin DHAR enzim aktivitesini istatistiki açıdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artırdığı saptandı. DHAR aktivitesindeki en yüksek artış toleranslı Side çeşidinde özellikle de kontrole kıyasla Put ön muameleli yapraklarda olduğu saptandı. Side çeşidinin kontrol, 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli yapraklarındaki DHAR aktiviteyi mg protein başına sırasıyla 0,29; 0,35; 0,32 ünite olarak hesaplandı. Put'daki artış % 20, Spm'deki artış % 10 olarak kaydedildi.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol, Put ve Spm uygulanan gruplarındaki DHAR aktiviteyi yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına oranla önemli derecede ($P \leq 0,05$) düşüş gösterdi. Yaprak kıvrılması engellenen Side'deki DHAR aktiviteyi kontrol gruplarında 0,19 U/mg proteine düşerken Put uygulananlarda 0,27 U/mg proteine, Spm uygulananlarda 0,22 U/mg proteine yükseldi.

Kuraklığa hassas Karaçay'ın kontrol ve poliamin ön muameleli gruplarındaki DHAR aktiviteyi toleranslı Side'ye göre azalış gösterdi. Karaçay'daki DHAR aktiviteyi 0,13 U/mg protein olan kontrole göre özellikle Put uygulananlarda % 48'lik artışla 0,19

ünite/mg proteine, Spm uygulananlarda % 37'lik bir artışla 0,18 U/mg proteine yükseldi. Aktivitelerdeki artışların istatistiki açıdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu saptandı.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'ın kontrol ve poliamin muameleli gruplarındaki DHAR aktiviteleri yaprak kıvrılması görülen Karaçaylara göre istatistiki bakımdan önemli derecede azalış gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle tespit edilen DHAR'daki bu azalış kontrole göre PA ön muamelesi ile bertaraf edildi. Ayrıca DHAR aktivitesi Karaçay engelli yapraklarda kontrole göre özellikle Put ön muamelesiyle önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdi. Karaçay engelli yaprakların DHAR aktiviteleri kontrolde 0,09 U/mg protein iken, kontrole göre Put ve Spm uygulananlarda % 41 ve % 29'luk artışla göstererek sırasıyla 0,13 ve 0,12 U/mg proteine yükseldiği bulundu (Şekil 22). Aktivitelerdeki artışların istatistiki bakımdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu saptandı.



Şekil 22. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında DHAR aktivitesinde meydana getirdiği değişimler (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.7.5.4. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Monodehidroaskorbat Redüktaz (MDHAR) Aktivitesi Üzerine Etkisi

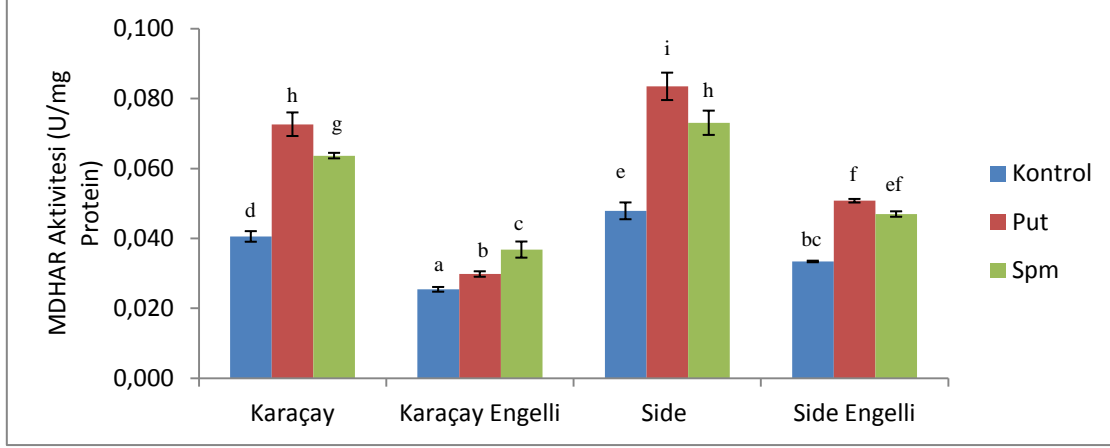
Kuraklığa hassas ve toleranslı mısır çeşitlerinde hem yaprak kıvrılmasının hem de PA ön muamelelerinin MDHAR enzim aktivitelerini istatistiki açıdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artırdığı tespit edildi. MDHAR aktivitesindeki en yüksek artış toleranslı çeşitte kontrole kıyasla Spm ve özellikle de Put ön muameleli yapraklarda tespit edildi. Side'deki

MDHAR aktiviteleri kontrole kıyasla Put ve Spm ön muameleli yapraklarda sırasıyla % 74 ve % 53 oranında kontrol göre istatistiksel bakımdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdi. Side çeşidinin kontrol, Put ve Spm ön muameleli yapraklarındaki MDHAR enzim aktiviteleri mg protein başına sırasıyla 0,047; 0,083; 0,073 ünite olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik engellenen Side'deki MDHAR aktiviteleri yaprak kıvrılması görülen Side'ye göre önemli oranda ($P \leq 0,05$) düşüş gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle düşen MDHAR aktiviteleri PA ön muameleleriyle kontrole oranla önemli derecede artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engelli Side'deki MDHAR aktivitelerinin kontrole kıyasla Put ve Spm ön muameleleriyle sırasıyla % 52 ve % 41 oranında önemli derecede arttığı bulundu. Yaprak kıvrılması engellenen Side çeşidinin kontrol, Put ve Spm ön muameleli yapraklarındaki MDHAR enzim aktiviteleri mg protein başına sırasıyla 0,03; 0,05; 0,04 ünite olarak hesaplandı.

Kuraklığa hassas çeşitteki MDHAR enzim aktiviteleri toleranslı çeşide göre önemli derecede düşüş gösterdi. Karaçay çeşidinde MDHAR aktivitesinin kontrole kıyasla Spm özellikle de Put ön muamelesiyle önemli derecede arttığı, bu artışın kontrole göre Put muamelesiyle % 79 ve Spm muamelesiyle % 57 oranında olduğu kaydedildi. Karaçay çeşidinin kontrol, Put ve Spm ön muameleli yapraklarındaki MDHAR enzim aktiviteleri mg protein başına sırasıyla 0,041; 0,07; 0,064 ünite olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'daki MDHAR aktiviteleri yaprak kıvrılması görülen (engellenmemiş) Karaçay'a göre önemli derecede düşüş gösterdi. Kıvrılması mekanik engelli Karaçay'ın kontrol grubuna göre MDHAR aktiviteleri PA uygulanan yapraklarda artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engellenince MDHAR aktivitesi düşerken PA ön muamelesiyle özellikle de Spm ön muamelesiyle önemli derecede artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engellenen Karaçay'ın MDHAR aktiviteleri kontrole göre Put ve Spm ön muameleleriyle sırasıyla % 17 ve % 44 oranında artış gösterdi (Şekil 23). Yaprak kıvrılması engellenen Karaçay çeşidinin kontrol, Put ve Spm ön muameleli yapraklarındaki MDHAR enzim aktiviteleri mg protein başına sırasıyla 0,03; 0,03; 0,04 ünite olarak hesaplandı. MDHAR aktivitelerindeki artışların istatistiksel bakımdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu saptandı.



Şekil 23. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında MDHAR aktivitesinde meydana getirdiği değişimler (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.7.6. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Enzimatik Olmayan Antioksidanlar Üzerine Etkisi

3.7.6.1. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Askorbat (ASC) İçeriği Üzerine Etkisi

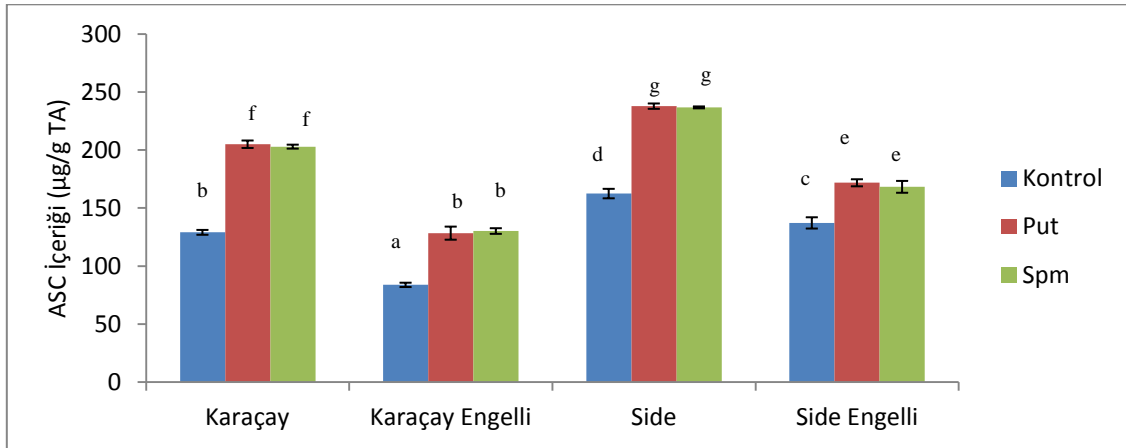
Kuraklık stresi periyodu geçirmiş hassas ve toleranslı mısır çeşitlerinde yapılan analizler sonucunda PA ön uygulamalarının kontrole (kuraklık) oranla ASC içeriklerini önemli derecede artırdığı DHA içeriklerini ise azalttığı görüldü. Bu artışların istatistiksel olarak önemli ($P \leq 0,05$) olduğu kaydedildi. Ayrıca yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle Karaçay ve Side'deki ASC içeriklerinde önemli derecede ($P \leq 0,05$) azalış görüldü.

Kuraklık stresi sonrası yaprak kıvrılması görülen Karaçay'da ASC miktarı kontrole göre Put ve Spm ön muameleleriyle artarken kontrolde g taze ağırlık başına 129 μg olan ASC miktarı Put ve Spm muameleleriyle sırasıyla 205 ve 203 μg olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması engellenen Karaçay kontrol, Put ve Spm uygulanmış yapraklarındaki ASC miktarları yaprak kıvrılması görülen bu gruplarına kıyasla önemli derecede ($P \leq 0,05$) düşüş gösterdi. Karaçay'da yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle ASC miktarları düşerken PA uygulanan Karaçay'ın yaprak kıvrılması engelli fideleri kendi kontrolleriyle kıyaslandıklarında ASC içeriklerinin arttığı görüldü. Yaprak kıvrılması engelli Karaçay'ın ASC miktarları kontrolde g taze ağırlık başına 84 μg iken, Put ve Spm uygulamalarında sırasıyla 128, 130 μg olarak kaydedildi.

ASC miktarları toleranslı Side'nin kontrol ve poliamin uygulanan gruplarında hassas Karaçay'inkilere göre artarken, Side engelli gruplarındaki ASC miktarları da Karaçay engelli gruplarına göre artış gösterdi. Side çeşidinde de ASC miktarı kuraklık kontrole oranla Put ve Spm uygulamalarıyla eşit ve istatistiksel bakımdan önemli derecede artış gösterdi. ASC miktarları Side kontrolde g taze ağırlık başına 163 μg iken, Put ve Spm uygulamalarında 238 ve 237 μg olarak saptandı.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol ve poliamin uygulanan gruplarındaki ASC miktarları yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına kıyasla önemli derecede azalış gösterdi. Side'de ASC miktarları yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle azalırken Put ve Spm poliamin ön muameleleriyle kendi kontrolüne oranla önemli derecede artış gösterdi. Side engelli fidelerin kontrol grubunda 137 $\mu\text{g g}^{-1}$ TA olarak bulunan ASC içeriğinin Put ve Spm uygulanmasıyla sırasıyla 172 ve 168 $\mu\text{g g}^{-1}$ TA olarak bulundu (Şekil 24).



Şekil 24. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında ASC içeriği üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.7.6.2. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Dehidroaskorbat (DHA) İçeriği Üzerine Etkisi

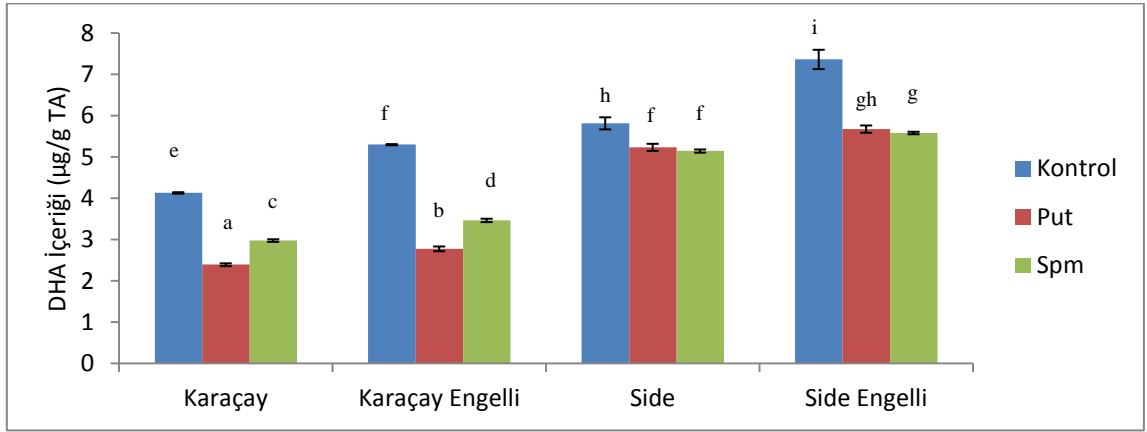
DHA içeriklerinin Karaçay yaprak kıvrılması görülen ve kıvrılması engelli, hem de Side yaprak kıvrılması görülen ve kıvrılması engelli fidelerinin kontrollerine oranla 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleleriyle önemli derecede düştüğü görüldü. Ayrıca Karaçay-Karaçay engelli fideler ve Side-Side engelli fidelerin DHA içerikleri bakımından

kıyaslandığında yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle DHA miktarının arttığı tespit edildi. Yani Karaçay ve Side çeşitlerinde Put ve Spm poliamin uygulamaları DHA miktarını düşürürken, yaprak kıvrılmasının engellenmesinin DHA miktarını arttırdığı görüldü.

Kuraklığa hassas Karaçay’da DHA miktarı kontrole oranla 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm muameleleriyle azalırken en çok azalış Put uygulaması sonucu tespit edildi. Karaçay kontrol fidelerinin yapraklarında g taze ağırlık başına 4 µg olan DHA miktarı, Put ve Spm muameleleriyle 2 ve 3 µg’a düştüğü bulundu (Şekil 25).

Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle DHA miktarları kontrol ve poliamin uygulanmış fidelerde kıvrılması engellenmemiş Karaçaylara göre önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdi. Buna rağmen Karaçay engelli fidelerin kontrollerine göre Put ve Spm ön muamelelerinin DHA miktarını % 48 ve % 35 oranında azalttığı bulundu. Karaçay engelli fidelerin kontrol yapraklarında $5 \mu\text{g g}^{-1}$ TA olan DHA miktarı, Put muameleleriyle $3 \mu\text{g g}^{-1}$ TA, Spm muameleleriyle $3,5 \mu\text{g g}^{-1}$ TA olarak hesaplandı.

Kuraklığa toleranslı çeşitteki DHA içerikleri hassas çeşide göre önemli derecede artış gösterdi. Side çeşidinde DHA içeriğinin kontrole kıyasla 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleleriyle önemli derecede düştüğü, bu azalışın kontrole göre Put muamelesiyle % 10 ve Spm muamelesiyle % 12 oranında olduğu bulundu. Side kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklardaki DHA içerikleri sırasıyla 6; 5 ve $5 \mu\text{g g}^{-1}$ TA olarak hesaplandı.



Şekil 25. Dıştan uygulanan PA’ların yaprak kıvrılması esnasında DHA içeriği üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Side'nin, kontrol ve Spm uygulanmış fidelerindeki DHA içerikleri kıvrılması engellenmemiş Side'nin bu gruplarına göre önemli derecede artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engelli Side'nin DHA içerikleri kendi kontrolüne göre, Put ve Spm ön muamelesiyle sırasıyla % 23 ve % 24 oranında düşüş gösterdi. Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol, Put ve Spm gruplarındaki DHA içerikleri sırasıyla 7,3; 5,7 ve 5,6 $\mu\text{g g}^{-1}$ TA olarak hesaplandı.

3.7.6.3. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Glutasyon (GSH) İçeriği Üzerine Etkisi

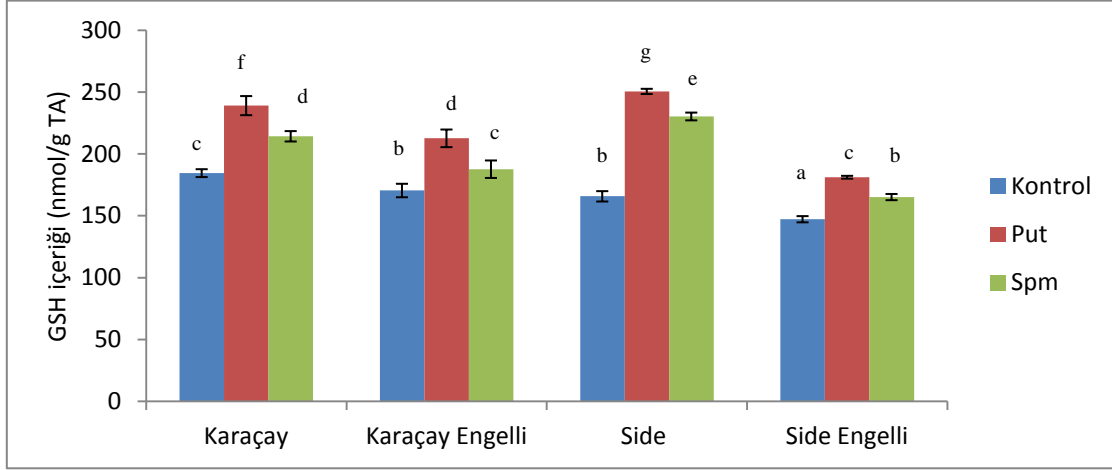
Kuraklığa hassas ve toleranslı mısır çeşitlerinde yapılan analizler sonucunda hem yaprak kıvrılmasının hem de Put ve Spm ön muamelelerinin indirgenmiş glutasyon içeriğini (GSH) istatistiki açıdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artırdığı saptandı. GSH içeriğindeki en yüksek artışın toleranslı Side çeşidinde özellikle de kontrole kıyasla Put ön muameleli yapraklarda olduğu saptandı. Side çeşidinin kontrol, Put ve Spm ön muameleli bitkilerinin yapraklarındaki GSH içerikleri taze ağırlık başına sırasıyla 166; 250 ve 230 nmol olarak hesaplandı. Put'deki artış % 51, Spm'deki artış % 39 olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol, Put ve Spm uygulanan gruplarındaki GSH içerikleri yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına kıyasla önemli derecede ($P \leq 0,05$) düşüş gösterirdi. Ayrıca yaprak kıvrılması engelli Side'nin kendi kontrol grubuna göre PA uygulanmış yapraklarındaki GSH miktarının yükseldiği görüldü. Yaprak kıvrılması engellenen Side GSH içerikleri kontrolde 147 nmol g^{-1} TA iken Put poliamin ön muamelelilerde kontrole göre % 23'lik artış göstererek 181 nmol g^{-1} TA'ya, Spm uygulananlarda % 12'lik artış göstererek 165 nmol g^{-1} TA'ya yükseldiği bulundu.

Kuraklığa hassas Karaçay'ın kontrol ve poliamin ön muameleli gruplarındaki GSH içerikleri toleranslı Side'ye göre azalış gösterdi. Karaçay'daki GSH içerikleri 185 nmol g^{-1} TA olan kontrole göre özellikle Put uygulananlarda % 30'lik artışla 239 nmol g^{-1} TA'ya, Spm uygulananlarda % 16'lik bir artışla 214 nmol g^{-1} TA'ya yükseldi. Aktivitelerdeki artışların istatistiki açıdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu saptandı.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'ın kontrol ve poliamin uygulanan gruplarındaki GSH içerikleri yaprak kıvrılması görülen Karaçaylara göre istatistiki bakımdan önemli derecede azalış gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle tespit edilen GSH içeriklerindeki bu azalış kıvrılması engellenen kontrole göre Put ve Spm ön muamelesi ile bertaraf edildi. Ayrıca Karaçay engelli yapraklarda GSH içeriklerinin

kontrole göre özellikle Put ön muamelesiyle önemli derecede ($P \leq 0,05$) arttığı görüldü. Karaçay engelli yaprakların GSH içerikleri $170 \text{ nmol g}^{-1} \text{ TA}$ olan kontrole göre özellikle Put uygulananlarda % 25'lik artışla $213 \text{ nmol g}^{-1} \text{ TA}$ 'ya, Spm uygulananlarda % 10'lik bir artışla $188 \text{ nmol g}^{-1} \text{ TA}$ 'ya yükseldi (Şekil 26). Aktivitelerdeki artışların istatistiki açıdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu saptandı.



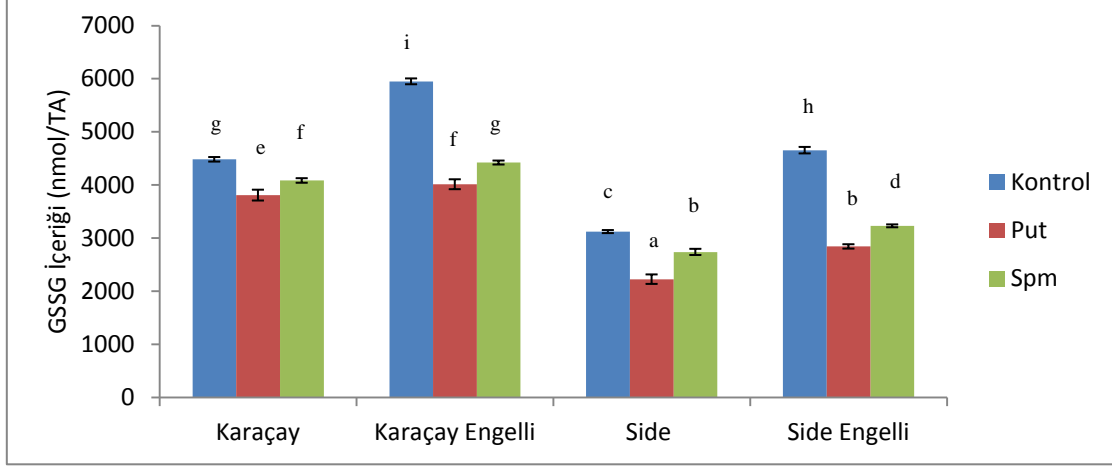
Şekil 26. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında GSH içeriği üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.7.6.4. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Okside Glutasyon (GSSG) İçeriği Üzerine Etkisi

Kuraklığa toleranslı mısır çeşidindeki okside glutasyon (GSSG) içerikleri hassas çeşide oranla önemli derecede düşüş gösterdi. Side çeşidinde GSSG içeriğinin kontrole kıyasla Put ve Spm ön muameleleriyle önemli derecede düştüğü, bu azalışın kontrole göre Put muamelesiyle % 28 ve Spm muamelesiyle % 12 oranında olduğu bulundu. Side kontrol, Put ve Spm uygulanmış yapraklardaki GSSG içerikleri sırasıyla 3123 ; 2227 ve $2740 \text{ nmol g}^{-1} \text{ TA}$ olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Side'nin, kontrol, Put ve Spm uygulanmış gruplarının GSSG içerikleri, yaprak kıvrılması görülen (kıvrılması engellenmemiş) Side'nin bu gruplarına kıyasla önemli derecede artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engelli Side'nin GSSG içerikleri kıvrılması engellenen kontrole göre, Put ve Spm ön muamelesiyle sırasıyla % 39 ve % 31 oranında düşüş gösterdi. Böylece kıvrılması

engellenen Side'nin kontrol, Put ve Spm gruplarındaki GSSG içerikleri sırasıyla 4655; 2843 ve 3231 nmol g⁻¹ TA olarak hesaplandı (Şekil 27).



Şekil 27. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında GSSG içeriği üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

Karaçay-Karaçay engelli ve Side-Side engelli fidelerin yapraklarındaki GSSG içeriklerinin kontrollerine oranla PA ön muameleleriyle her dört grupta da önemli derecede düştüğü görüldü. Ayrıca Karaçay-Karaçay engelli fideler ve Side-Side engelli fideler GSSG içerikleri bakımından kıyaslandığında yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle GSSG miktarının arttığı tespit edildi. Yani Karaçay ve Side çeşitlerinde Put ve Spm poliamin uygulamaları GSSG miktarını düşürürken, yaprak kıvrılmasının engellenmesinin GSSG miktarının arttırdığı görüldü.

Kuraklığa hassas Karaçay'da GSSG miktarı kontrole oranla Put ve Spm muameleleriyle azalırken en çok azalışın Put uygulaması sonucu olduğu tespit edildi. Karaçay fidelerin kontrollerine göre Put ve Spm ön muamelelerinin GSSG miktarını % 15 ve % 9 oranında azalttığı bulundu. Karaçay kontrol fidelerinin yapraklarında g taze ağırlık başına 4483 nmol olan GSSG miktarı, Put ve Spm muameleleriyle 3809 ve 4084 nmol'e düştüğü bulundu.

Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle GSSG miktarları kontrol ve poliamin uygulanmış Karaçay fidelerinde kıvrılması engellenmemiş Karaçaylara göre önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdi. Buna rağmen Karaçay engelli fidelerin kontrollerine göre Put ve Spm ön muamelelerinin GSSG miktarını % 33 ve % 26 oranında azalttığı bulundu.

Karaçay engelli fidelerin kontrol yapraklarında 5950 nmol g^{-1} TA olan GSSG miktarı, Put muameleleriyle 4013 nmol g^{-1} TA ve Spm muameleleriyle 4422 nmol g^{-1} TA olarak hesaplandı.

3.8. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Fotosentez Üzerine Etkisinin Belirlenmesi

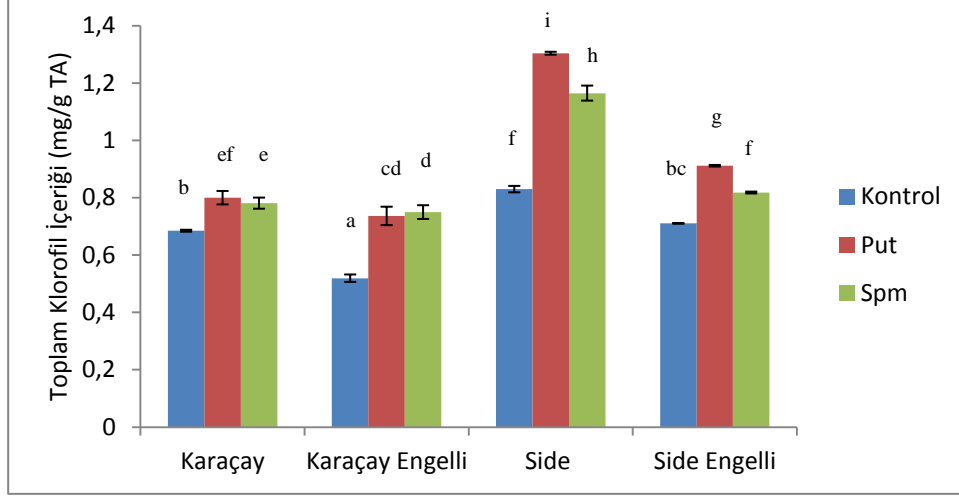
3.8.1. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Fotosentetik Pigment İçeriği Üzerine Etkisi

Karaçay ve Side çeşitlerinde $0,1 \text{ mM}$ Put ve $0,1 \text{ mM}$ Spm ön muameleleri ve yaprak kıvrılması toplam klorofil miktarını artırırken, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle bu miktarlar istatistiksel bakımdan ($P \leq 0,05$) önemli derecede düşüş gösterdi. Toplam klorofil içeriğindeki en yüksek artış toleranslı çeşitte olup kontrole kıyasla Spm ve özellikle de $0,1 \text{ mM}$ Put ön muameleli yapraklarda tespit edildi. Side'deki toplam klorofil içeriği kontrole kıyasla $0,1 \text{ mM}$ Put ve $0,1 \text{ mM}$ Spm ön muameleli yapraklarda sırasıyla % 57 ve % 40 oranında istatistiksel bakımdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdi. Böylece Side kontrol, Put ve Spm uygulanmış yapraklardaki klorofil pigment içerikleri sırasıyla $0,83$; $1,3$ ve $1,16 \text{ mg g}^{-1}$ TA olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik engellenen Side'deki toplam klorofil içeriği yaprak kıvrılması görülen Side'ye göre önemli oranda ($P \leq 0,05$) düşüş gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle düşen toplam klorofil içeriği Put ve Spm poliamin ön muameleleriyle kıvrılması engellenmiş kontrole oranla önemli derecede artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engelli Side'deki toplam klorofil içeriği kontrole kıyasla $0,1 \text{ mM}$ Put ve $0,1 \text{ mM}$ Spm ön muameleleriyle sırasıyla % 28 ve % 15 oranında önemli derecede arttı (Şekil 28). Böylece yaprak kıvrılması engellenen Side kontrol, Put ve Spm uygulanmış yapraklardaki klorofil pigment içerikleri sırasıyla $0,7$; $0,9$ ve $0,8 \text{ mg g}^{-1}$ TA olarak hesaplandı.

Kuraklığa hassas Karaçay'daki toplam klorofil içeriği toleranslı Side'ye göre önemli derecede düşüş gösterdi. Karaçay çeşidinde toplam klorofil içeriğinin kontrole kıyasla $0,1 \text{ mM}$ Spm ve $0,1 \text{ mM}$ Put ön muamelesiyle önemli derecede arttığı, bu artışın Put ve Spm uygulamalarıyla istatistiksel olarak eşit miktarda ve kontrole göre Put muamelesiyle % 17 ve Spm muamelesiyle % 14 oranında olduğu hesaplandı. Böylece Karaçay kontrol, Put ve

Spm uygulanmış yapraklardaki klorofil pigment içerikleri sırasıyla 0,68; 0,8 ve 0,78 mg g⁻¹ TA olarak hesaplandı.



Şekil 28. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında toplam klorofil içeriği üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'daki toplam klorofil içeriği yaprak kıvrılması görülen (engellenmemiş) Karaçay'a göre önemli derecede düşüş gösterdi. Kıvrılması mekanik engelli Karaçay'ın kontrol grubuna göre toplam klorofil içeriği 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli yapraklarda istatistiksel bakımdan eşit miktarda artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engellenince toplam klorofil içeriği düşerken Put, Spm ön muameleleriyle önemli derecede artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engelli Karaçay'ın toplam klorofil içeriği kontrole göre 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleleriyle istatistiksel bakımdan önemli ($P \leq 0,05$) derecede artış gösterdi. Böylece yaprak kıvrılması engellenen Karaçay kontrol, Put ve Spm uygulanmış yapraklardaki klorofil pigment içerikleri sırasıyla 0,52; 0,74 ve 0,75 mg g⁻¹ TA olarak hesaplandı.

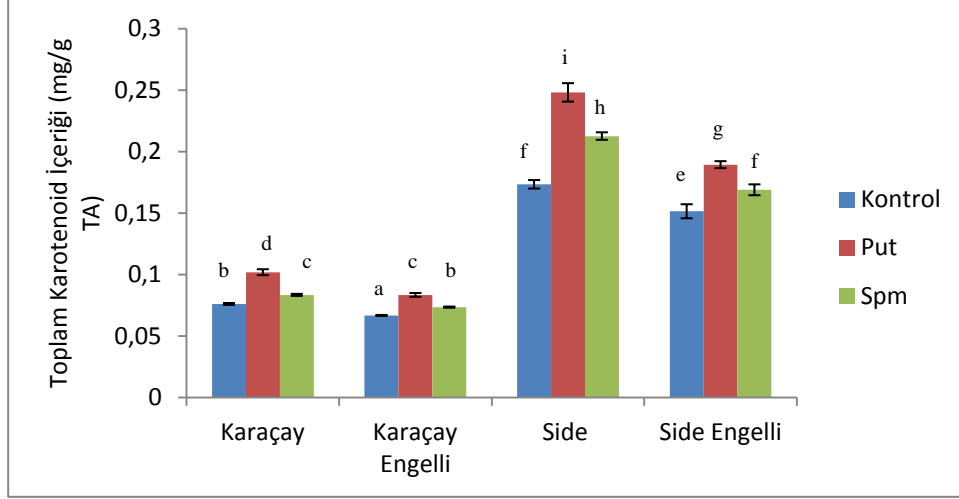
Kuraklığa hassas Karaçay ve toleranslı Side çeşitlerinde hem yaprak kıvrılmasının hem de Put ve Spm ön muamelelerinin toplam karotenoid içeriğini istatistiki açıdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artırdığı saptandı. Toplam karotenoid içeriğindeki en yüksek artışın toleranslı Side çeşidinde özellikle de kontrole kıyasla 0,1 mM Put ön muameleli yapraklarda olduğu saptandı. Side çeşidinde toplam karotenoid içeriğindeki artış 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli yapraklarda kontrole oranla sırasıyla % 43 ve % 22

olarak hesaplandı. Böylece Side kontrol, Put ve Spm uygulanmış yapraklardaki karotenoid pigment içerikleri sırasıyla 0,17; 0,25 ve 0,21 mg g⁻¹ TA olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol, 0,1 Put ve 0,1 mM Spm uygulanan gruplarındaki toplam karotenoid içeriği yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına oranla önemli derecede ($P \leq 0,05$) düşüş gösterdi. Yaprak kıvrılması engellenen Side'de toplam karotenoid içeriği kontrolde 0,15 mg g⁻¹TA'a düşerken 0,1 mM Put poliamin ön muamelelilerde kontrole göre % 25'lik artış göstererek 0,19 mg g⁻¹TA'a, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 12'lik artış göstererek 0,17 mg g⁻¹TA'a yükseldi.

Kuraklığa hassas Karaçay'ın kontrol ve poliamin ön muameleli gruplarındaki toplam karotenoid içeriği toleranslı Side'ye göre azalış gösterdi. Karaçay'daki toplam karotenoid içeriği 0,07 mg g⁻¹TA olan kontrole göre özellikle 0,1 mM Put uygulananlarda % 34'lik artışla 0,1 mg g⁻¹TA'a, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 10'lik bir artışla 0,08 mg g⁻¹TA'a yükseldi.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'ın kontrol ve poliamin muameleli gruplarındaki toplam karotenoid içeriği yaprak kıvrılması görülen Karaçaylara göre istatistiki bakımdan önemli derecede azalış gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle tespit edilen toplam karotenoid içeriğindeki bu azalış kontrole göre 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelesi ile bertaraf edildi. Ayrıca Karaçay engelli yapraklarda toplam karotenoid içeriği kontrole göre özellikle 0,1 mM Put ön muamelesiyle önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdi. Karaçay engelli yaprakların toplam karotenoid içeriği kontrole göre Put ve Spm ön muamelelerinde sırasıyla % 25 ve % 10'luk artış gösterdi (Şekil 29). Böylece yaprak kıvrılması engellenen Karaçay kontrol, Put ve Spm uygulanmış yapraklardaki karotenoid pigment içerikleri sırasıyla 0,066; 0,083 ve 0,073 mg g⁻¹ TA olarak hesaplandı. Aktivitelerdeki artışların istatistiki bakımdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu tespit edildi.



Şekil 29. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında toplam karotenoid içeriği üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.8.2. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Klorofil Floresans Parametreleri Üzerine Etkisi

3.8.2.1. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin PS2 Maksimum Kuantum Verimi (F_v/F_m) Üzerine Etkisi

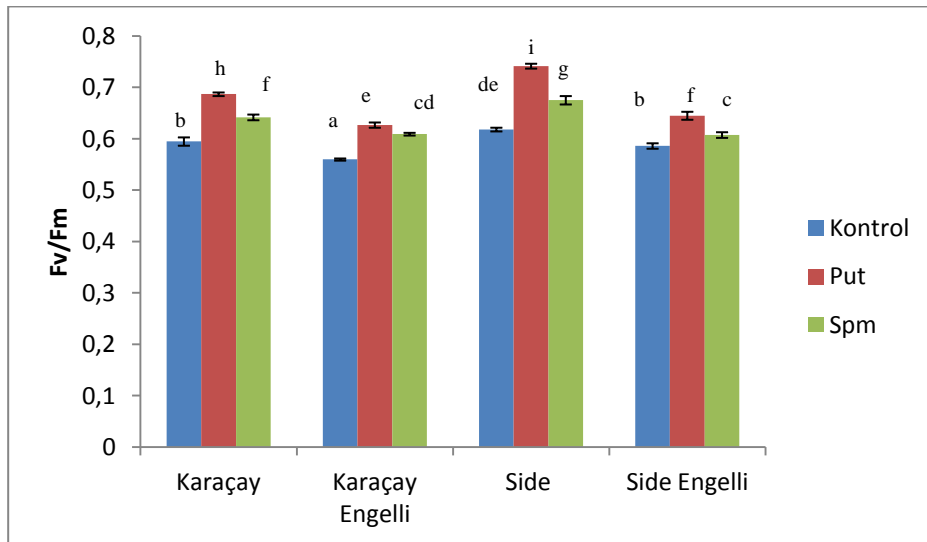
Kuraklığa hassas Karaçay ve toleranslı Side çeşitlerinde yapılan analizler sonucunda hem yaprak kıvrılmasının hem de Put ve Spm ön muamelelerinin PS2 maksimum kuantum verimini (F_v/F_m) istatistiki açıdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artırdığı saptandı. F_v/F_m oranındaki en yüksek artışın toleranslı Side çeşidinde özellikle de kontrole kıyasla 0,1 mM Put ön muameleli yapraklarda olduğu saptandı. Side çeşidinin kontrol grubuna göre 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli bitkilerinin yapraklarındaki F_v/F_m oranlarındaki artış sırasıyla % 20 ve % 9 olarak hesaplandı. Side kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki F_v/F_m oranı sırasıyla 0,62; 0,74 ve 0,68 olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol, 0,1 mM Put ve Spm uygulanan gruplarındaki F_v/F_m oranları yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına kıyasla önemli derecede ($P \leq 0,05$) düşüş gösterirdi. Ayrıca yaprak kıvrılması engelli Side'nin kontrol grubuna göre Put ve Spm uygulamalarıyla F_v/F_m oranlarının yükseldiği görüldü. Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin F_v/F_m oranlarının 0,1 mM Put poliamin ön muamelelilerde kontrole göre % 10'luk, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 3,6'luk artış

gösterdiği bulundu. Yaprak kıvrılması engellenmiş Side'nin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki Fv/Fm oranı sırasıyla 0,59; 0,64 ve 0,61 olarak hesaplandı.

Kuraklığa hassas Karaçay'ın kontrol ve poliamin ön muameleli gruplarındaki Fv/Fm oranları toleranslı Side'ye göre azalış gösterdi. Fv/Fm oranları Karaçay kontrole göre poliamin uygulananlarda yükselirken, özellikle 0,1 mM Put uygulananlarda % 15'lik, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 8'lik bir artış gösterdi. Karaçay'ın kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki Fv/Fm oranı sırasıyla 0,59; 0,69 ve 0,64 olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'ın kontrol ve poliamin muameleli gruplarındaki Fv/Fm oranları yaprak kıvrılması görülen Karaçaylara göre istatistiki bakımdan önemli derecede azalış gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle tespit edilen Fv/Fm oranlarındaki bu azalış kontrole göre 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelesi ile bertaraf edildi. Ayrıca Karaçay engelli yapraklarda Fv/Fm oranlarının kontrole göre özellikle 0,1 mM Put ön muamelesiyle önemli derecede ($P \leq 0,05$) arttığı görüldü. Karaçay engelli yaprakların Fv/Fm oranları kıvrılması engellenen kontrole göre özellikle 0,1 mM Put uygulananlarda % 12'lik, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 9'luk bir artış gösterdi (Şekil 30). Yaprak kıvrılması engellenmiş Karaçay'ın kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklardaki Fv/Fm oranı sırasıyla 0,56; 0,63 ve 0,61 olarak hesaplandı. Aktivitelerdeki artışların istatistiki açıdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu saptandı.



Şekil 30. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında maksimum kuantum verimi Fv/Fm üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.8.2.2. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Fotokimyasal Verim (Φ_{PS2}) Üzerine Etkisi

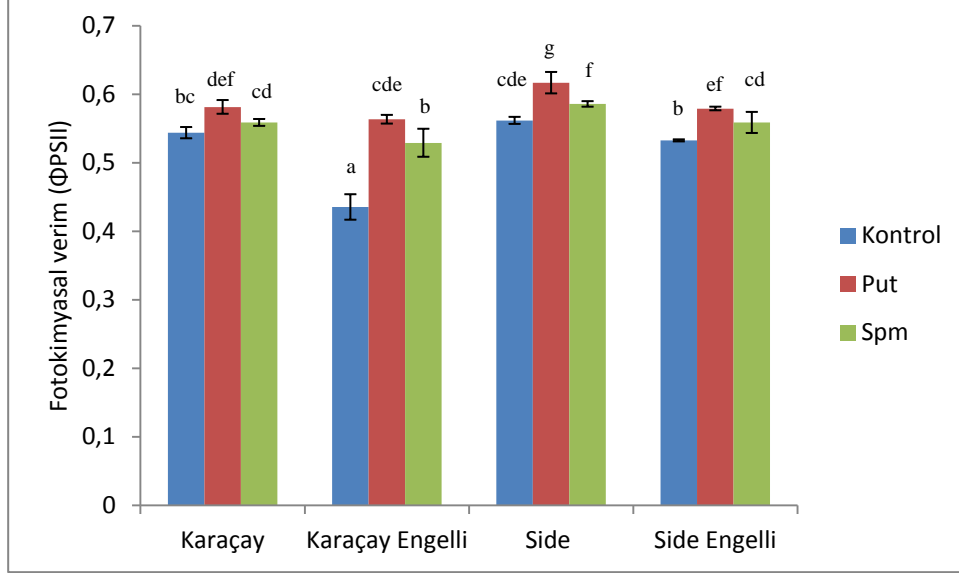
Karaçay ve Side çeşitlerinde 0,1 mM Put ve Spm ön muameleleri ve yaprak kıvrılması fotokimyasal verimi (Φ_{PS2}) artırırken, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle bu miktarlar istatistiksel bakımdan ($P \leq 0,05$) önemli derecede düşüş gösterdi. Fotokimyasal verimdeki en yüksek artış toleranslı Side çeşidinde olup kontrole kıyasla 0,1 mM Spm ve özellikle de 0,1 mM Put ön muameleli yapraklarda tespit edildi. Side'deki fotokimyasal verim kontrole kıyasla 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli yapraklarda sırasıyla % 9 ve % 4 oranında istatistiksel bakımdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdi. Side kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki Φ_{PS2} sırasıyla 0,56; 0,62 ve 0,59 olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik engellenen Side'deki fotokimyasal verim, yaprak kıvrılması görülen Side'ye göre önemli oranda ($P \leq 0,05$) düşüş gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle düşen Φ_{PS2} değeri Put ve Spm poliamin ön muameleleriyle kontrole oranla önemli derecede artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engelli Side'deki Φ_{PS2} kıvrılması engelli kontrole kıyasla 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleleriyle sırasıyla % 9 ve % 5 oranında önemli derecede arttı. Yaprak kıvrılması mekanik engellenen Side kontrol, Put, Spm uygulanmış bitkilerin yapraklarındaki Φ_{PS2} sırasıyla 0,53; 0,58 ve 0,56 olarak hesaplandı.

Kuraklığa hassas Karaçay'daki fotokimyasal verim toleranslı Side'ye göre önemli derecede düşüş gösterdi. Karaçay çeşidinde fotokimyasal verimin kontrole kıyasla 0,1 mM Spm ve 0,1 mM Put ön muamelesiyle önemli derecede arttığı, bu artışın Put ve Spm uygulamalarıyla kontrole göre Put muamelesiyle % 7 ve Spm muamelesiyle % 3 oranında olduğu hesaplandı. Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki Φ_{PS2} sırasıyla 0,54; 0,58 ve 0,56 olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'daki fotokimyasal verim yaprak kıvrılması görülen (engellenmemiş) Karaçay'a göre önemli derecede düşüş gösterdi. Kıvrılması mekanik engelli Karaçay'ın kontrol grubuna göre fotokimyasal verimi 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli yapraklarda istatistiksel bakımdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engellenince Φ_{PS2} 'nin düştüğü Put, Spm ön muameleleriyle önemli derecede arttığı tespit edildi (Şekil 31). Yaprak kıvrılması mekanik engellenen Karaçay kontrol, Put, Spm uygulanmış bitkilerin yapraklarındaki Φ_{PS2}

sırasıyla 0,44; 0,56 ve 0,53 olarak hesaplandı. Fotokimyasal verimdeki artışların istatistiksel bakımdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu tespit edildi.



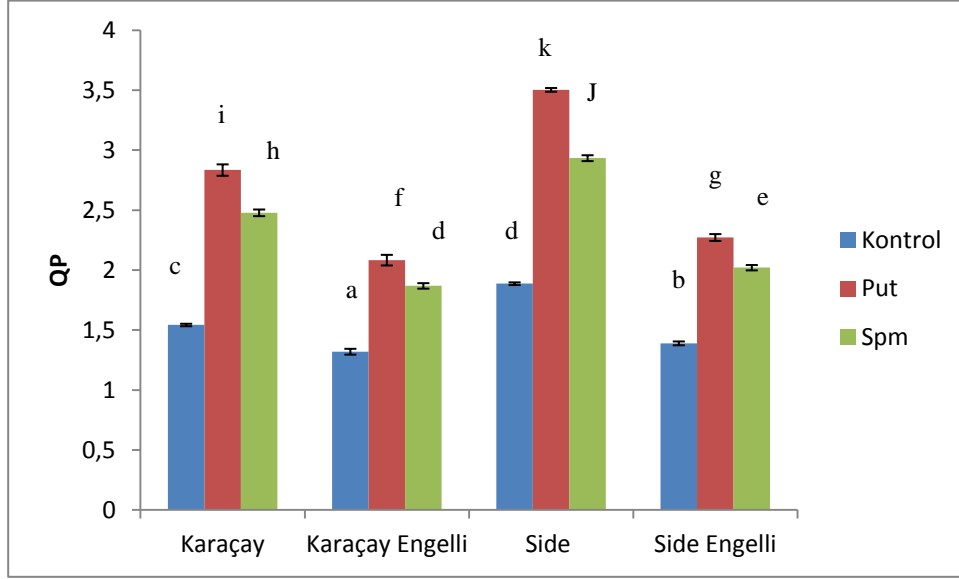
Şekil 31. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında fotokimyasal verim (Φ_{PS2}) üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.8.2.3. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Fotokimyasal Floresans Sönmesi (QP) Üzerine Etkisi

Kuraklığa hassas Karaçay ve toleranslı Side çeşitlerinde yapılan analizler sonucunda hem yaprak kıvrılmasının hem de Put ve Spm ön muamelelerinin fotokimyasal floresans sönmesini (QP) istatistiki açıdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artırdığı saptandı. QP'deki en yüksek artışın toleranslı Side çeşidinde özellikle de kontrole kıyasla 0,1 mM Put ön muameleli yapraklarda olduğu saptandı. Side çeşidinin kontrol grubuna göre 0,1 mM Put ve Spm ön muameleli bitkilerinin yapraklarındaki QP değerindeki artış sırasıyla % 86 ve % 55 olarak hesaplandı. Side fidelerinin kontrol, Put ve Spm uygulanmış yapraklarındaki QP değerleri sırasıyla 1,88; 3,5 ve 2,93 olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol, 0,1 mM Put ve Spm uygulanan gruplarındaki QP değerleri yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına kıyasla önemli derecede ($P \leq 0,05$) düşüş gösterirdi. Ayrıca yaprak kıvrılması engelli Side'nin kontrol grubuna göre Put ve Spm uygulamalarıyla QP değerlerinin yükseldiği görüldü.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin QP değerlerinin 0,1 mM Put poliamin ön muamelelielerde kontrole göre % 64'lük, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 45'lik artış gösterdiği bulundu. Yaprak kıvrılması engellenen Side fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki QP değerlerisırasıyla 1,39; 2,27 ve 2,02 olarak hesaplandı (Şekil 32).



Şekil 32. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında fotokimyasal floresans sönmesi (QP) üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

Kuraklığa hassas Karaçay'ın kontrol ve poliamin ön muameleli gruplarındaki QP değerleri toleranslı Side'ye göre azalış gösterdi. QP'ler Karaçay kontrole göre poliamin uygulananlarda yükselirken, özellikle 0,1 mM Put uygulananlarda % 84'lük, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 61'lik bir artış gösterdi. Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki QP değerleri sırasıyla 1,54; 2,83 ve 2,48 olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'ın kontrol ve poliamin muameleli gruplarındaki QP değerleri yaprak kıvrılması görülen Karaçaylara göre istatistiki bakımdan önemli derecede azalış gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle tespit edilen QP'lardaki bu azalış kontrole göre 0,1 mM Put ve Spm ön muamelesi ile bertaraf edildi. Ayrıca Karaçay engelli yapraklardaki fotokimyasal floresans sönmesinin kontrole göre özellikle 0,1 mM Put ön muamelesiyle önemli derecede arttığı görüldü.

Karaçay engelli yaprakların QP'ları kontrole göre özellikle 0,1 mM Put uygulananlarda % 58'lik, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 42'lik bir artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engellenen Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki QP değerleri sırasıyla 1,32; 2,08 ve 1,86 olarak hesaplandı. Fotokimyasal floresans sönmesindeki artışların istatistiki açıdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu saptandı.

3.8.2.4. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Fotokimyasal Olmayan Floresans Sönmesi (NPQ) Üzerine Etkisi

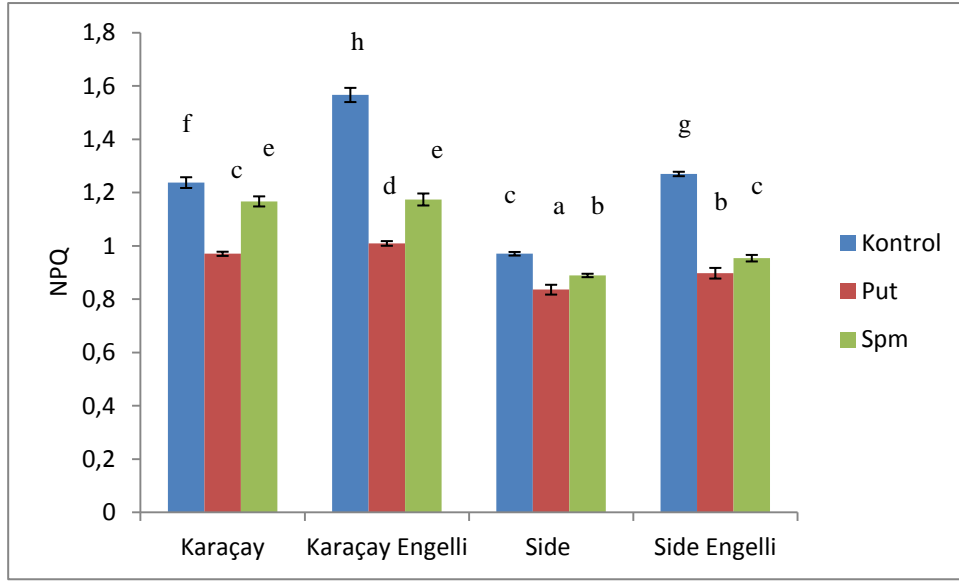
Kuraklığa hassas Karaçay ve toleranslı Side çeşitlerinde hem yaprak kıvrılmasının hem de Put ve Spm ön muamelelerinin fotokimyasal olmayan floresans sönmesini (NPQ) istatistiki açıdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) azalttığı saptandı. NPQ'daki en çok azalışın toleranslı Side çeşidinde özellikle de kontrole kıyasla 0,1 mM Put ön muameleli yapraklarda olduğu saptandı. Side çeşidinde NPQ değerindeki azalış 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli yapraklarda kontrole oranla sırasıyla % 14 ve % 8 olarak hesaplandı. Side fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki NPQsırasıyla 0,97; 0,83 ve 0,89 olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol, 0,1 Put ve 0,1 mM Spm uygulanan gruplarındaki NPQ değerleri yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına oranla önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kıvrılması engellenmiş kontrol grubuna göre NPQ değerleri poliamin muameleleriyle düşerken, 0,1 mM Put poliamin ön muamelelilerde % 29'luk, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 25'lik azalış gösterdi. Yaprak kıvrılması engellenen Side fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki NPQ değerleri sırasıyla 1,27; 0,9 ve 0,95 olarak hesaplandı.

Kuraklığa hassas Karaçay'ın kontrol ve poliamin ön muameleli gruplarındaki fotokimyasal olmayan floresans sönmesi (NPQ) toleranslı Side'nin bu gruplarına göre artış gösterdi. Karaçay'daki NPQ poliamin uygulanmış yapraklarda azalırken, 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleleriyle NPQ kontrole göre sırasıyla % 22 ve % 6 oranında düşüş gösterdi. Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki NPQsırasıyla 1,24; 0,97 ve 1,17 olarak hesaplandı. Fotokimyasal olmayan floresans sönmesindeki düşüşlerin istatistiksel bakımdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu tespit edildi.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'ın kontrol ve poliamin muameleli gruplarındaki NPQ değerleri yaprak kıvrılması görülen Karaçaylara göre

istatistiki bakımdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle tespit edilen NPQ değerlerindeki bu artış kontrole göre 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelesi ile bertaraf edildi. Ayrıca Karaçay engelli yapraklardaki NPQ değerleri kontrole göre özellikle 0,1 mM Put ön muamelesiyle önemli derecede ($P \leq 0,05$) azalış gösterdi (Şekil 33). Yaprak kıvrılması engellenen Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki NPQ sırasıyla 1,56; 1,01 ve 1,17 olarak hesaplandı. NPQ değerlerindeki azalışların istatistiki bakımdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu tespit edildi.



Şekil 33. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında fotokimyasal olmayan floresans sönmesi (NPQ) üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.8.2.5. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Elektron Taşınım Oranı (ETO) Üzerine Etkisi

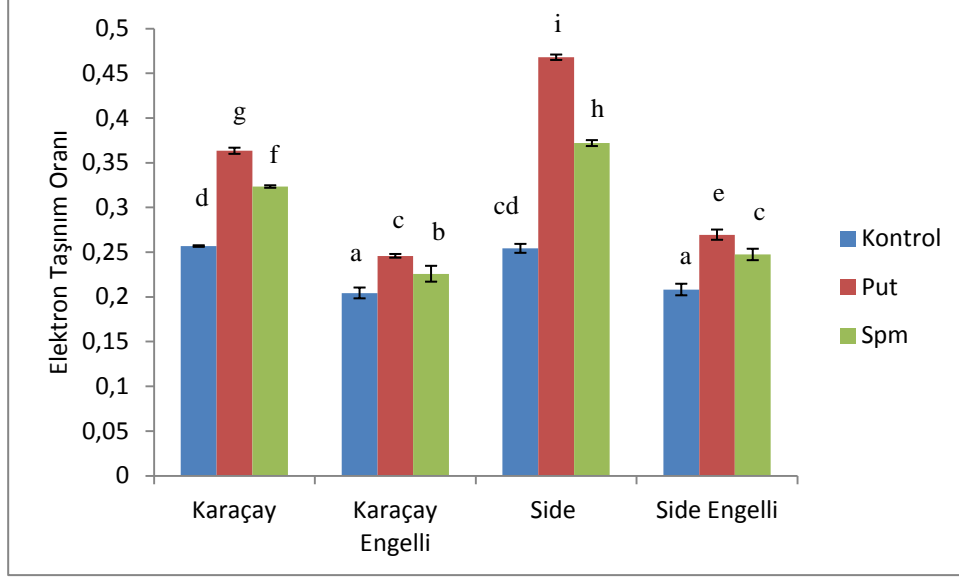
Kuraklığa hassas Karaçay ve toleranslı Side çeşitlerinde yapılan analizler sonucunda hem yaprak kıvrılmasının hem de Put ve Spm ön muamelelerinin elektron taşınım oranını (ETO) istatistiki açıdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artırdığı saptandı. ETO'daki en yüksek artışın toleranslı Side çeşidinde özellikle de kontrole kıyasla 0,1 mM Put ön muameleli yapraklarda olduğu saptandı. Side çeşidinin kontrol grubuna göre 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli bitkilerinin yapraklarındaki ETO değerindeki artış sırasıyla % 84 ve %

46 olarak hesaplandı. Side fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki ETO değerleri sırasıyla 0,25; 0,47 ve 0,37 olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol, 0,1 mM Put ve değerleri Spm uygulanan gruplarındaki ETO değerleri yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına kıyasla önemli derecede ($P \leq 0,05$) düşüş gösterirdi. Ayrıca yaprak kıvrılması engelli Side'nin kontrol grubuna göre Put ve Spm uygulamalarıyla ETO değerlerinin yükseldiği görüldü. Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin ETO değerlerinin 0,1 mM Put poliamin ön muamelelilerde kontrole göre % 29'lik, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 19'lik artış gösterdiği bulundu. Yaprak kıvrılması engellenmiş Side fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki ETO değerleri sırasıyla 0,21; 0,27 ve 0,25 olarak hesaplandı.

Kuraklığa hassas Karaçay'ın kontrol ve poliamin ön muameleli gruplarındaki ETO değerleri toleranslı Side'ye göre azalış gösterdi. ETO'lar Karaçay kontrole göre poliamin uygulananlarda yükselirken, özellikle 0,1 mM Put uygulananlarda % 41'lik, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 26'lık bir artış gösterdi. Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki ETO değerleri sırasıyla 0,26; 0,36 ve 0,32 olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'ın kontrol ve poliamin muameleli gruplarındaki ETO değerleri yaprak kıvrılması görülen Karaçaylara göre istatistiki bakımdan önemli derecede azalış gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle tespit edilen ETO'lardaki bu azalış kontrole göre 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelesi ile bertaraf edildi. Ayrıca Karaçay engelli yapraklardaki elektron taşınım oranlarının kontrole göre özellikle 0,1 mM Put ön muamelesiyle önemli derecede ($P \leq 0,05$) arttığı görüldü. Karaçay engelli yaprakların ETO'ları kontrole göre özellikle 0,1 mM Put uygulananlarda % 20'lik, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 10'luk bir artış gösterdi (Şekil 34). Yaprak kıvrılması engellenmiş Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki ETO değerleri sırasıyla 0,20; 0,25 ve 0,23 olarak hesaplandı. Elektron taşınım oranlarındaki artışların istatistiki açıdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu saptandı.



Şekil 34. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında elektron taşınım oranı (ETO) üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

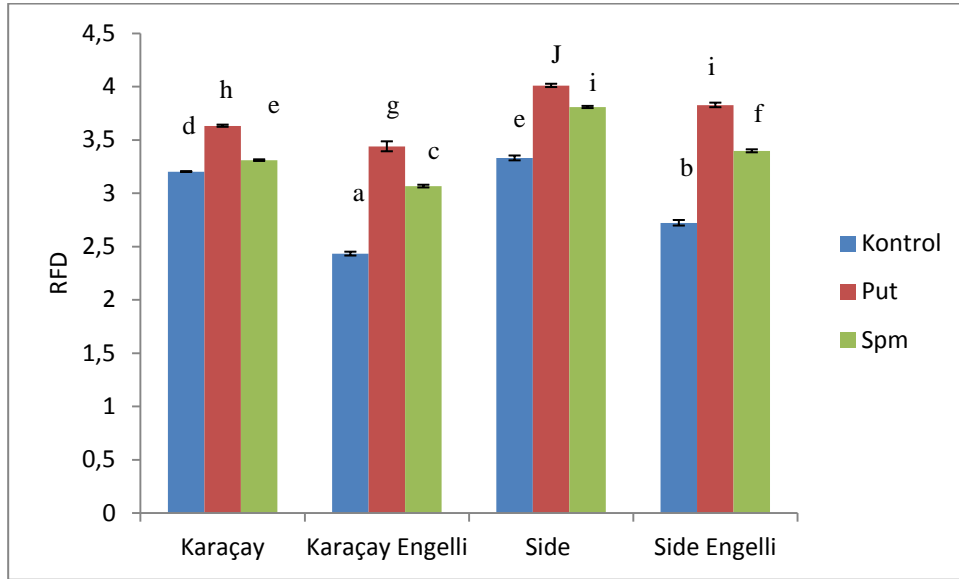
3.8.2.6. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Bitkinin Canlılık İndeksi (RFD) Üzerine Etkisi

Kuraklığa hassas Karaçay ve toleranslı Side çeşitlerinde yapılan analizler sonucunda hem yaprak kıvrılmasının hem de Put ve Spm ön muamelelerinin canlılık indeksini (RFD) istatistiki açıdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artırdığı saptandı. RFD'deki en yüksek artışın toleranslı Side çeşidinde özellikle de kontrole kıyasla 0,1 mM Put ön muameleli yapraklarda olduğu saptandı. Side çeşidinin kontrol grubuna göre 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli bitkilerinin yapraklarındaki RFD değerindeki artış sırasıyla % 20 ve % 14 olarak hesaplandı. Side fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki RFD değerleri sırasıyla 3,33; 4,01 ve 3,81 olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol, 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm uygulanan gruplarındaki RFD değerleri yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına kıyasla önemli derecede ($P \leq 0,05$) düşüş gösterirdi. Ayrıca yaprak kıvrılması engelli Side'nin kontrol grubuna göre Put ve Spm uygulamalarıyla RFD değerlerinin yükseldiği görüldü. Yaprak kıvrılması engellenen Side fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki RFD değerleri sırasıyla 2,72; 3,83 ve 3,4 olarak hesaplandı.

Kuraklığa hassas Karaçay'ın kontrol ve poliamin ön muameleli gruplarındaki RFD değerleri toleranslı Side'ye göre azalış gösterdi. RFD'ler Karaçay kontrole göre poliamin uygulananlarda yükselirken, özellikle 0,1 mM Put uygulananlarda % 13'lik, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 3'lik bir artış gösterdi. Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki RFD sırasıyla 3,20; 3,63 ve 3,31 olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'ın kontrol ve poliamin muameleli gruplarındaki RFD değerleri yaprak kıvrılması görülen Karaçaylara göre istatistiki bakımdan önemli derecede azalış gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle tespit edilen RFD'lerdeki bu azalış kontrole göre 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelesi ile bertaraf edildi. Ayrıca Karaçay engelli yapraklardaki RFD'lerin kontrole göre özellikle 0,1 mM Put ön muamelesiyle önemli derecede arttığı görüldü (Şekil 35). Yaprak kıvrılması engellenen Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki RFD sırasıyla 2,43; 3,44 ve 3,07 olarak hesaplandı. Canlılık indeksindeki artışların istatistiki açıdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu saptandı.



Şekil 35. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında bitki canlılık indeksi (RFD) üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.8.3. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Yaprak Kıvrılması Esnasında Fotosentetik Gaz Değişim Parametreleri Üzerine Etkisi

3.8.3.1. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Stoma İletkenliği (g_s) Üzerine Etkisi

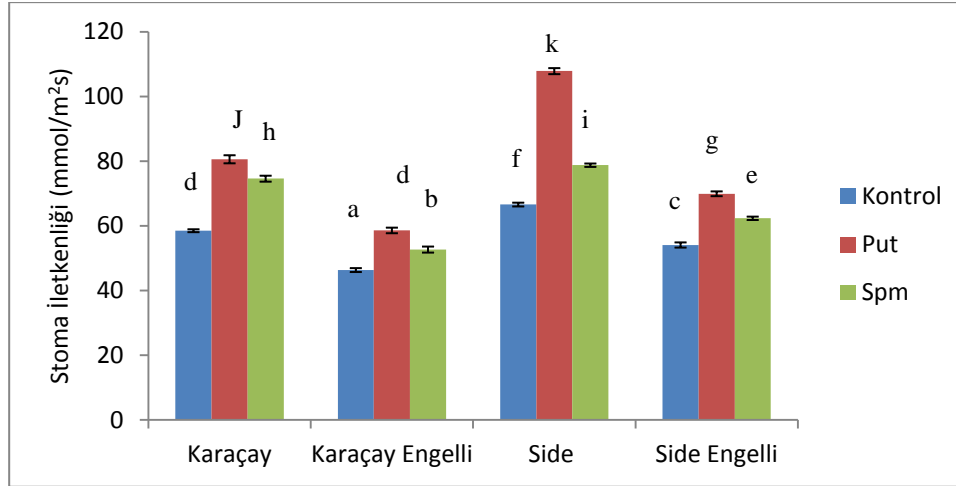
Karaçay ve Side çeşitlerinde 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleleri ve yaprak kıvrılması stoma iletkenliğini (g_s) artırırken, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle bu miktarlar istatistiksel bakımdan ($P \leq 0,05$) önemli derecede düşüş gösterdi. g_s 'deki en yüksek artış toleranslı Side çeşidinde olup kontrole kıyasla 0,1 mM Spm ve özellikle de 0,1 mM Put ön muameleli yapraklarda tespit edildi. Side'deki g_s kontrole kıyasla 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli yapraklarda sırasıyla % 62 ve % 18 oranında istatistiksel bakımdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdi. Side fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki g_s 66,58; 107,83 ve 78,85 $\text{mmol m}^{-2}\text{sn}^{-1}$ olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik engellenen Side'deki g_s yaprak kıvrılması görülen Side'ye göre önemli oranda ($P \leq 0,05$) düşüş gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle düşen g_s , Put ve Spm poliamin ön muameleleriyle kontrole oranla önemli derecede artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engelli Side'deki g_s , kontrole kıyasla 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleleriyle sırasıyla % 29 ve % 15 oranında önemli derecede arttı. Yaprak kıvrılması engellenen Side fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki stoma iletkenliği 54,08; 69,92 ve 62,33 $\text{mmol m}^{-2}\text{sn}^{-1}$ olarak hesaplandı.

Kuraklığa hassas Karaçay'daki g_s toleranslı Side'ye göre önemli derecede düşüş gösterdi. Karaçay çeşidinde g_s 'nin kontrole kıyasla 0,1 mM Spm veya özellikle de 0,1 mM Put ön muameleleriyle önemli derecede arttığı, bu artışın kontrole göre Put muamelesiyle % 38 ve Spm muamelesiyle % 27 oranında olduğu hesaplandı. Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki stoma iletkenliği 58,5; 80,58 ve 74,58 $\text{mmol m}^{-2}\text{sn}^{-1}$ olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'daki g_s yaprak kıvrılması görülen (engellenmemiş) Karaçay'a göre önemli derecede düşüş gösterdi. Kıvrılması mekanik engelli Karaçay'ın kontrol grubuna göre g_s 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli yapraklarda istatistiksel bakımdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engellenince g_s 'nin düştüğü Put ve Spm ön muameleleriyle önemli derecede arttığı tespit edildi. Yaprak kıvrılması engelli Karaçay'ın g_s 'leri kontrole göre 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelesiyle sırasıyla % 26 ve % 14 oranında artış gösterdi (Şekil 36). Yaprak kıvrılması engellenen Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış

yapraklarındaki stoma iletkenliği 46,33; 58,58 ve 52,67 $\text{mmol m}^{-2}\text{sn}^{-1}$ olarak hesaplandı. Stoma iletkenliğindeki artışların istatistiksel bakımdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu tespit edildi.



Şekil 36. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında stoma iletkenliği (g_s) üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.8.3.2. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Transpirasyon Oranı (E) Üzerine Etkisi

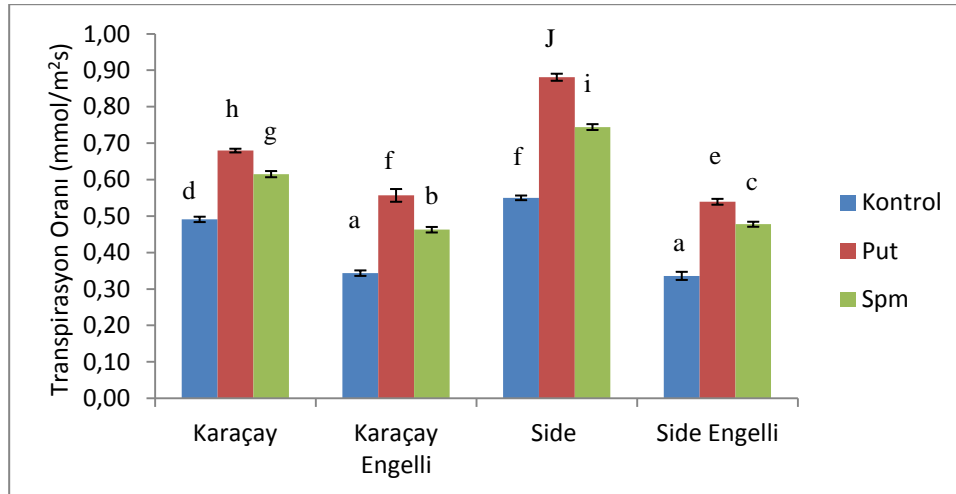
Kuraklığa hassas Karaçay ve toleranslı Side çeşitlerinde yapılan analizler sonucunda hem yaprak kıvrılmasının hem de Put ve Spm ön muamelelerinin transpirasyon oranını (E) istatistiki açıdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artırdığı saptandı. E'deki en yüksek artışın toleranslı Side çeşidinde özellikle de kontrole kıyasla 0,1 mM Put ön muameleli yapraklarda olduğu saptandı. Side çeşidinin kontrol grubuna göre 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli bitkilerinin yapraklarındaki E'deki artış sırasıyla % 60 ve % 35 olarak hesaplandı. Side fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki E değerleri 0,55; 0,88 ve 0,74 $\text{mmol m}^{-2}\text{sn}^{-1}$ olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin kontrol, 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm uygulanan gruplarındaki transpirasyon oranları yaprak kıvrılması görülen Side'nin bu gruplarına kıyasla önemli derecede ($P \leq 0,05$) düşüş gösterirdi. Ayrıca yaprak kıvrılması engelli Side'nin kontrol grubuna göre Put ve Spm uygulamalarıyla E'lerin yükseldiği görüldü. Yaprak kıvrılması engellenen Side'nin E değerlerinin 0,1 mM Put uygulananlarda

kontrole göre % 61'lik, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 42'lik artış gösterdiği bulundu. Yaprak kıvrılması engelli Side fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki E değerleri 0,54; 0,88 ve 0,48 mmol m⁻²sn⁻¹ olarak hesaplandı.

Kuraklığa hassas Karaçay'ın kontrol ve poliamin ön muameleli gruplarındaki E değerleri toleranslı Side'ye göre azalış gösterdi. E'ler Karaçay kontrole göre poliamin uygulananlarda yükselirken, özellikle 0,1 mM Put uygulananlarda % 38'lik, 0,1 mM Spm uygulananlarda % 25'lik bir artış gösterdi. Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki E değerleri 0,49; 0,68 ve 0,62 mmol m⁻²sn⁻¹ olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'ın kontrol ve poliamin muameleli gruplarındaki E değerleri yaprak kıvrılması görülen Karaçaylara göre istatistiki bakımdan önemli derecede azalış gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle tespit edilen E değerlerindeki bu azalış kontrole göre 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelesi ile bertaraf edildi. Ayrıca Karaçay engelli yapraklardaki E'lerin kontrole göre özellikle 0,1 mM Put ön muamelesiyle önemli derecede arttığı görüldü (Şekil 37). Yaprak kıvrılması engelli Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki E değerleri 0,34; 0,56 ve 0,46 mmol m⁻²sn⁻¹ olarak hesaplandı. Transpirasyon oranlarındaki artışların istatistiki açıdan önemli (P≤0,05) olduğu saptandı.



Şekil 37. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında transpirasyon oranı (E) üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 (P≤0,05) seviyesinde önemlidir)

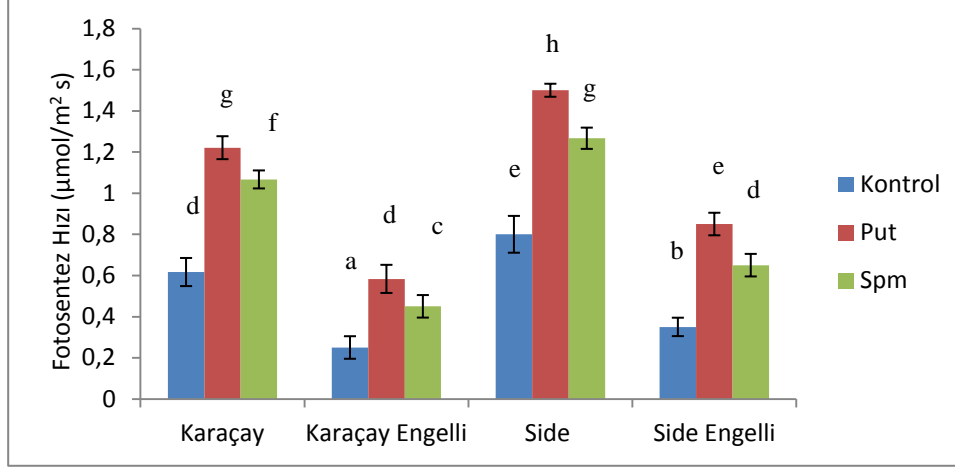
3.8.3.3. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin Fotosentez Hızı (Pn) Üzerine Etkisi

Karaçay ve Side çeşitlerinde 0,1 mM Put ve Spm ön muameleleri ve yaprak kıvrılması fotosentez hızını (Pn) artırırken, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle bu miktarlar istatistiksel bakımdan ($P \leq 0,05$) önemli derecede düşüş gösterdi. Fotosentez hızındaki en yüksek artış toleranslı Side çeşidinde olup kontrole kıyasla 0,1 mM Spm ve özellikle de 0,1 mM Put ön muameleli yapraklarda tespit edildi. Side'deki Pn kontrole kıyasla 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli yapraklarda istatistiksel bakımdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdi. Side fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki Pn 0,8; 1,5 ve 1,27 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sn}^{-1}$ olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik engellenen Side'deki Pn, yaprak kıvrılması görülen Side'ye göre önemli oranda ($P \leq 0,05$) düşüş gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle düşen Pn, Put ve Spm poliamin ön muameleleriyle kontrole oranla önemli derecede artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engelli Side fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki fotosentez hızları 0,35; 0,85 ve 0,65 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sn}^{-1}$ olarak hesaplandı.

Kuraklığa hassas Karaçay'daki Pn toleranslı Side'ye göre önemli derecede düşüş gösterdi. Karaçay çeşidinde Pn kontrole kıyasla 0,1 mM Spm ve 0,1 mM Put ön muamelesiyle önemli derecede arttığı bulundu. Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki fotosentez hızları 0,62; 1,22 ve 1,07 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sn}^{-1}$ olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'daki Pn yaprak kıvrılması görülen (engellenmemiş) Karaçay'a göre önemli derecede düşüş gösterdi. Kıvrılması mekanik engelli Karaçay'ın kontrol grubuna göre fotosentez hızı 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli yapraklarda istatistiksel bakımdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engellenince Pn'nin düştüğü Put, Spm ön muameleleriyle önemli derecede arttığı tespit edildi. Yaprak kıvrılması engelli Karaçay'ın Pn'si kontrole göre 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelesiyle artış gösterdi (Şekil 38). Yaprak kıvrılması engelli Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki fotosentez hızları 0,25; 0,58 ve 0,45 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sn}^{-1}$ olarak hesaplandı. Fotosentez hızındaki artışların istatistiksel bakımdan önemli ($P \leq 0,05$) olduğu tespit edildi.



Şekil 38. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında fotosentez hızı (P_n) üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

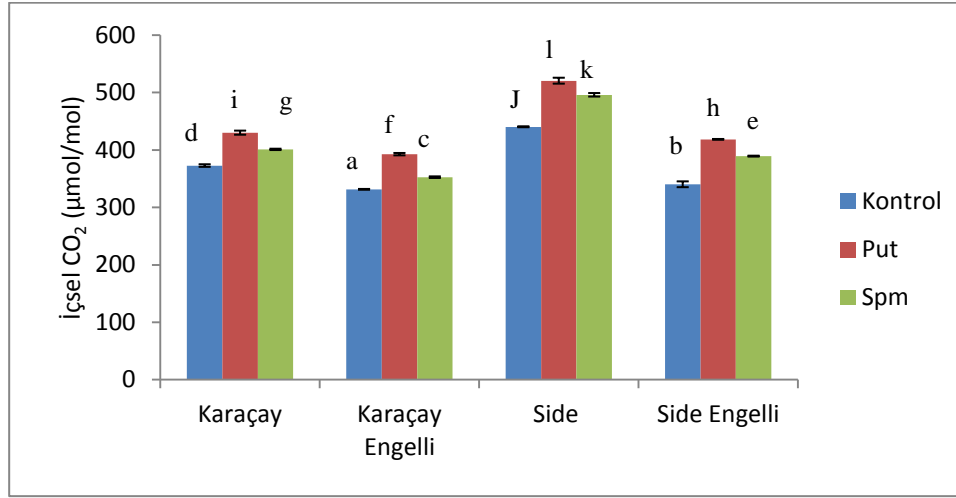
3.8.3.4. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin İçsel CO_2 Miktarı (C_i) Üzerine Etkisi

Karaçay ve Side çeşitlerinde 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleleri ve yaprak kıvrılması içsel CO_2 miktarını (C_i) artırırken, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle bu miktarlar istatistiksel bakımdan ($P \leq 0,05$) önemli derecede düşüş gösterdi. C_i 'deki en yüksek artış toleranslı Side çeşidinde olup kontrole kıyasla 0,1 mM Spm ve özellikle de 0,1 mM Put ön muameleli yapraklarda tespit edildi. Side fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki C_i miktarları 440; 520 ve 496 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik engellenen Side'deki C_i miktarı, yaprak kıvrılması görülen Side'ye göre önemli oranda ($P \leq 0,05$) düşüş gösterdi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle düşen C_i , Put ve Spm poliamin ön muameleleriyle kontrole oranla önemli derecede artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engelli Side fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki C_i miktarları 340; 418 ve 389 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ olarak hesaplandı.

Kuraklığa hassas Karaçay'daki C_i toleranslı Side'ye göre önemli derecede düşüş gösterdi. Karaçay çeşidinde C_i 'nin kontrole kıyasla 0,1 mM Spm ve 0,1 mM Put ön muamelesiyle önemli derecede arttığı, bu artışın Put ve Spm uygulamalarıyla istatistiksel olarak eşit ve önemli miktarda bulundu. Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki C_i miktarları 373; 430 ve 401 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ olarak hesaplandı.

Yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş Karaçay'daki içsel CO₂ miktarı yaprak kıvrılması görülen (engellenmemiş) Karaçay'a göre önemli derecede düşüş gösterdi. Kıvrılması mekanik engelli Karaçay'ın kontrol grubuna göre içsel CO₂ miktarı 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleli yapraklarda istatistiksel bakımdan önemli derecede ($P \leq 0,05$) artış gösterdi. Yaprak kıvrılması engellenince içsel CO₂ miktarının düştüğü Put, Spm ön muameleleriyle önemli derecede arttığı tespit edildi. Yaprak kıvrılması engelli Karaçay'ın içsel CO₂ miktarı kontrole göre 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelesiyle arttığı bulundu (Şekil 39). Yaprak kıvrılması engelli Karaçay fidelerinin kontrol, Put, Spm uygulanmış yapraklarındaki C_i miktarları 331; 393 ve 352 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ olarak hesaplandı. Bu değişimlerin istatistiksel olarak önemli ($P \leq 0,05$) olduğu kaydedildi.

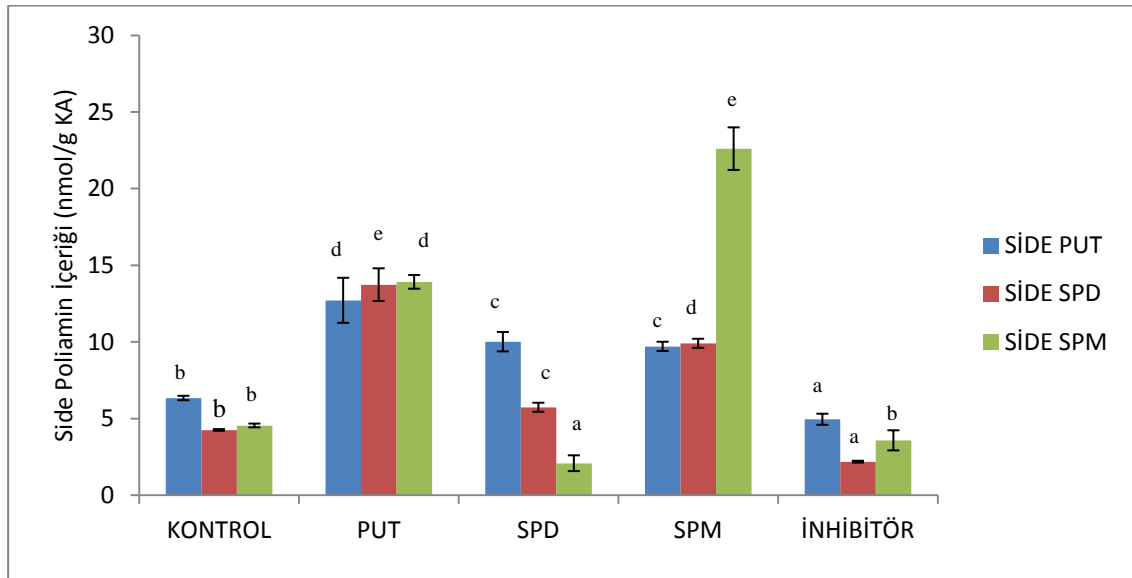


Şekil 39. Dıştan uygulanan PA'ların yaprak kıvrılması esnasında içsel CO₂ miktarı (C_i) üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir)

3.9. Dıştan Uygulanan Poliaminlerin ve İnhibitörlerinin İçsel Poliamin Miktarları Üzerine Etkisi

Kuraklık stresine maruz kalmış hassas (Karaçay) ve toleranslı (Side) mısır çeşitlerinde yapılan HPLC analizleri sonucunda 0,1 mM Put, 0,1 mM Spd ve 0,1 mM Spm ön uygulamalarının kontrole (kuraklık) oranla içsel poliamin içeriklerini önemli derecede arttırdığı ve dıştan uygulanan poliamin sentez yolu inhibitörlerinin ise (1 mM CHA+1 mM DFMO+1 mM DFMA) içsel poliamin içeriklerini önemli derecede azalttığı belirlendi. Ayrıca 0,1 mM Put, 0,1 mM Spd ve 0,1 mM Spm ön uygulamalarının kontrole (kuraklık)

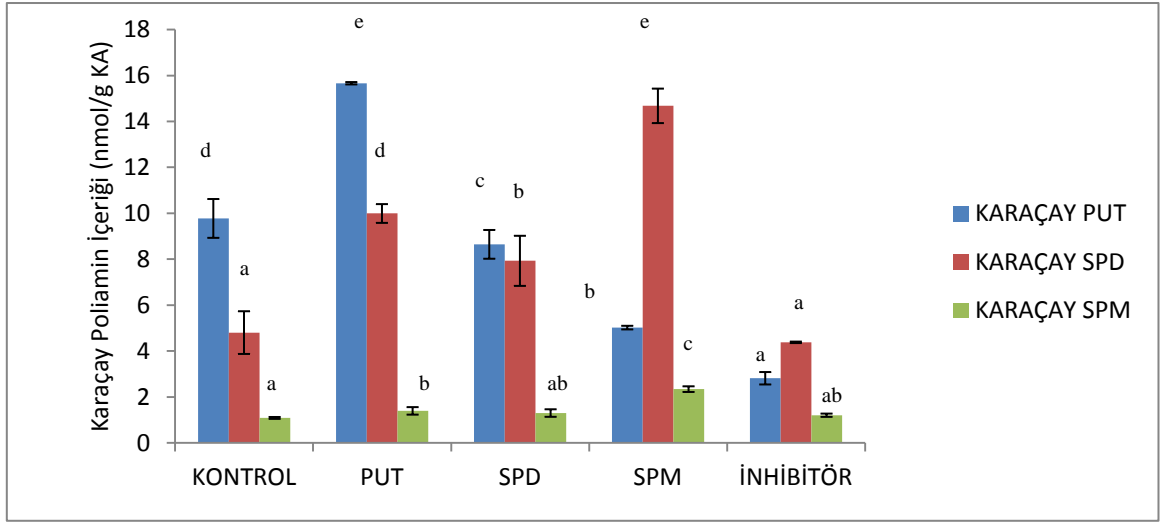
oranla içsel poliamin içeriklerini toleranslı çeşitte hassas çeşide göre daha çok artırdığı saptandı. Bu değişimlerin istatistiksel olarak önemli ($P \leq 0,05$) olduğu kaydedildi. Kuraklık stresi sonrası yaprak kıvrılması görülen Side'de toplam poliamin içeriğinin kontrol grubunda 6,33 nmol/g KA Put; 4,25 nmol/g KA Spd ve 4,54 nmol/g KA Spm olduğu belirlendi. 0,1 mM Put ön muamelesi yapılan Side'deki Put, Spd ve Spm miktarlarının kontrole göre % 101; % 223 ve % 206 oranında artarak miktarlarının sırasıyla 12,7; 13,7 ve 13,91 nmol/g KA olduğu belirlendi. 0,1 mM Spd ön muamelesi yapılan Side'deki Put, Spd miktarlarının kontrole göre % 58 ve % 35 oranında arttığı, Spm'nin ise % 54 oranında azaldığı, miktarlarının ise sırasıyla 10; 5,7 ve 2,08 nmol/g KA olduğu belirlendi. 0,1 mM Spm ön muamelesi yapılan Side'deki Put, Spd ve Spm miktarlarının kontrole göre % 53, % 133 ve % 397 oranında artarak miktarlarının sırasıyla 9,7; 9,9 ve 22,6 nmol/g KA olduğu belirlendi. Fakat inhibitör ön muamelesi yapılan Side'deki Put, Spd ve Spm miktarlarının ise kontrole göre % 21, % 48 ve % 21 oranında düştüğü, miktarlarının sırasıyla 4,94; 2,18 ve 3,57 nmol/g KA olduğu belirlendi (Şekil 40, 42).



Şekil 40. Side'ye dıştan uygulanan PA'ların ve PA inhibitörlerinin yaprak kıvrılması esnasında içsel PA miktarı üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir. Her bir poliamin (Put, Spd, Spm) kendi arasında değerlendirilmiştir)

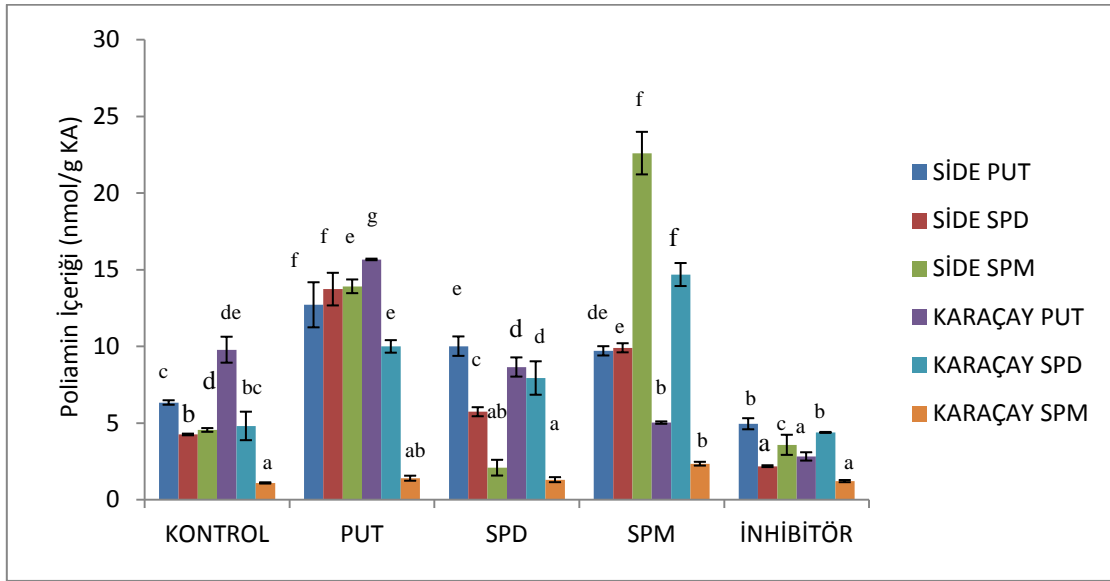
İçsel poliamin içeriklerini hassas Karaçay'ın kontrol ve poliamin muameleli gruplarında toleranslı Side'ye göre azalırken, Karaçay'a 0,1 mM Put, 0,1 mM Spd ve 0,1

mM Spm ön uygulamalarının kontrole (kuraklık) oranla içsel poliamin içeriklerini önemli derecede arttırdığı ve dıştan uygulanan poliamin sentez yolu inhibitörlerinin ise poliamin içeriklerini önemli derecede azalttığı belirlendi. Yaprak kıvrılması görülen Karaçay'da poliamin içeriğinin kontrol grubunda 9,77 nmol/g KA Put, 4,81 nmol/g KA Spd ve 1,09 nmol/g KA Spm olduğu belirlendi. 0,1 mM Put ön muamelesi yapılan Karaçay'da Put, Spd ve Spm miktarlarının kontrole göre % 60, % 108 ve % 28 oranında artarak miktarlarının sırasıyla 15,67; 9,99 ve 1,4 nmol/g KA olduğu belirlendi (Şekil 41, 42) .



Şekil 41. Karaçay'a dıştan uygulanan PA'ların ve PA inhibitörlerinin yaprak kıvrılması esnasında içsel PA miktarı üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir. Her bir poliamin (Put, Spd, Spm) kendi arasında değerlendirilmiştir)

0,1 mM Spd ön muamelesi yapılan Karaçay'da Put miktarının kontrole göre azaldığı, Spd ve Spm miktarlarının ise % 65 ve % 20 oranında arttığı, Put, Spd ve Spm miktarlarının ise sırasıyla 8,65; 7,93 ve 1,30 nmol/g KA olduğu belirlendi. 0,1 mM Spm ön muamelesi yapılan Karaçay'da Put miktarlarının kontrole göre % 49 azaldığı, Spd ve Spm miktarının ise % 205 ve 115 oranında arttığı, Put, Spd ve Spm miktarlarının ise sırasıyla 5,02; 14,68 ve 2,34 nmol/g KA olduğu belirlendi. Fakat inhibitör ön muamelesi yapılan Side'deki Put ve Spd miktarlarının kontrole göre % 71 ve % 8 oranında düştüğü, Spm miktarının ise % 11 oranında arttığı; Put, Spd ve Spm miktarlarının sırasıyla 2,81; 4,38 ve 1,2 nmol/g KA olduğu belirlendi.



Şekil 42. Karaçay ve Side'ye dıştan uygulanan PA'ların ve PA inhibitörlerinin yaprak kıvrılması esnasında içsel PA miktarı üzerine etkisi (Barlar altı tekerrürlü olarak yapılan ölçümlerin standart sapmasını göstermektedir. Sütunlar arasındaki fark % 5 ($P \leq 0,05$) seviyesinde önemlidir. Her bir poliamin (Put, Spd, Spm) kendi arasında değerlendirilmiştir)

4. TARTIŞMA

Mevcut çalışmamızda kuraklık stresine maruz kalan toleranslı ve hassas mısır çeşitlerinde dışarıdan uygulanan poliaminlerin etkisini belirlemek için yaprak kıvrılma dereceleri (%) ölçülmüştür. Çalışmamızda öncelikle toleranslı (Side) ve hassas (Karaçay) mısır çeşitlerine dışarıdan uygulanan 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelelerinin yaprak kıvrılmasını kontrole (kuraklık) göre önemli ve aynı derecede geciktirdiği bulunmuştur. Ayrıca toleranslı çeşidin Put ve Spm uygulanan bitkilerinde yaprak kıvrılma derecesinin hassas çeşide göre daha düşük olduğu tespit edilmiştir. Elde edilen sonuçlar literatürdeki çalışmalarla benzerlik göstermektedir. Örneğin, *Ctenathe setosa* bitkisine dışarıdan uygulanan poliaminlerin yaprak kıvrılmasını geciktirdiği rapor edilmiştir (Kadioğlu vd., 2002). Benzer şekilde Fernandez ve Castrillo (1999)'nun mısır varyetelerinde yaptığı bir çalışmada geç kıvrılan mısırların su eksikliği stresine daha toleranslı olduğu bildirilmiştir.

Dıştan uygulanan poliaminlerin kuraklık stresine maruz kalan toleranslı ve hassas mısır çeşitlerindeki etkisini belirlemek için bitkinin su durumundaki değişimler araştırılmıştır. Bitkilerde stres koşullarında değişen ve bitkinin su durumunu gösteren parametrelerden biri nispi su içeriğidir (NSİ). Mevcut çalışmada yaprak kıvrılması görülen bitkilerdeki nispi su içeriğinin kıvrılması engellenen bitkilere göre daha yüksek olduğu PA'ların bu durumu daha da iyileştirdiği bulunmuştur. Ayrıca PA uygulanmış kıvrılması geç olan toleranslı çeşitteki nispi su içeriğinin hassas olan çeşide göre daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Toleranslı ve hassas mısırların mekanik engelli yaprakları, yaprak kıvrılması görülen bitkilerle kıyaslandığında hem yaprak kıvrılmasının hem de poliaminlerin dıştan uygulanmasının hem toleranslı hem hassas mısırlarda özellikle de toleranslılarda nispi su içeriğini artırdığını göstermektedir. Literatürde kuraklık stresinin artmasıyla çim ve zeytinde nispi su içeriğinin azaldığı rapor edilmiştir (Giori vd., 1999; Fu ve Huang, 2001). Aynı zamanda ağır kuraklık stresi esnasında yaprak kıvrılmasına sahip bitkilerin orta seviyedeki su stresinde görülebilecek bir nispi su içeriğine sahip olması bu bitkinin yapraklarını kıvrarak kuraklığa dayanıklılık sağladığının bir göstergesidir (Nar vd., 2009). Elde edilen sonuçlara benzer şekilde dışarıdan uygulanan Put, Spd ve Spm'nin kuraklık stresi altındaki çeltik (pirinç) bitkilerinde nispi su içeriğini artırarak stresli bitkilerin su ilişkilerini önemli derecede geliştirdiği rapor edilmiştir (Farooq vd., 2009). Yine Farooq

vd. (2010)'na göre dışarıdan uygulanan Spm'nin kuraklık stresi altındaki çeltiğin yaprak nispi su oranını kuraklık kontrole göre önemli derecede geliştirdiği bildirilmiştir.

Su stresinden etkilenen ve bitkinin su durumunu gösteren diğer bir parametre de yaprak su potansiyelidir (Ψ). Mevcut çalışmamızda kuraklık stresi altındaki bitkilerde yaprak su potansiyelinin hem 0,1mM Put hem 0,1mM Spm ön muamelesi ile kuraklık kontrole göre arttığı; bunun kıvrılması engellenmiş bitkilerden ziyade hem yaprak kıvrılması görülen hem de toleranslı mısır çeşidinde daha yüksek olduğu bulunmuştur. Mevcut bulgulara benzer şekilde kuraklık stresi altında dışarıdan Spm uygulanan çeltik bitkilerinin su potansiyelinin önemli derecede arttığı bildirilmiştir (Farooq vd., 2010). Yine yapılan başka bir çalışmada çeltik bitkilerinin kuraklık toleransı sağlamak için dışarıdan uygulanan Put, Spd ve Spm poliaminlerinin etkisiyle özellikle de yaprakta foliar olarak uygulanan Spm ile su potansiyelinin arttığı rapor edilmiştir (Farooq vd., 2009). Mevcut çalışmamızda kuraklık koşullarında dışarıdan uygulanan Put ve Spm poliaminlerinin su potansiyelini artırdığı tespit edilirken, toleranslı mısır çeşidinin hem PA (Put ve Spm aynı oranda artırmış) uygulanmış hem de yaprak kıvrılması geçirmiş gruplarındaki su potansiyellerinin hassas çeşide oranla daha yüksek olduğu bulunmuştur. Benzer bir çalışmada kuraklık koşullarında kıvrılmanın başlangıcında, geç kıvrılan (15.gün) toleranslı mısır çeşidindeki su potansiyelinin daha erken kıvrılan (9.gün) hassas çeşidin su potansiyeliyle aynı olduğu, ek olarak osmotik potansiyelin ise geç kıvrılan toleranslı çeşitte yüksek olduğu bulunmuştur. Ayrıca bu çalışmada yaprak kıvrılmasının başlamasının osmotik potansiyelle ilişkili olabileceği, böylece büyüme esnasında bitkinin hayatta kalmasını artırabileceği rapor edilmiştir (Fernandez ve Castrillo, 1999). Benzer biçimde Guoth vd. (2009) su potansiyelinin kuraklığa cevap olarak kuraklığa hassas buğday çeşitlerinde dayanıklı çeşitlere göre daha hızlı bir biçimde azaldığını kaydetmişlerdir. Mevcut çalışmamızda mısır bitkisinin yaprak kıvrılmasının engellenmesi sonucu su potansiyelinde daha çok azalma meydana gelmesi ve bu azalmanın dışardan Put ve Spm uygulamalarıyla iyileştirilebilmesi yaprak kıvrılmasının ve dışarıdan PA uygulamasının su kaybını önleyici bir düzenleme mekanizması olduğunu ve böylece bitkinin su durumunu geliştirerek fotosentezi koruyabileceğini düşündürmektedir.

Su stresinden etkilenen ve bitkinin su durumunu gösteren parametrelerden bir diğeri ise stoma iletkenliği (g_s) olup kuraklık stresi için iyi bir indikatördür. Çalışmamızda kuraklık stresi esnasında PA uygulanmış ve yaprak kıvrılması görülen bitkilerdeki stoma iletkenliği kıvrılması engellenmiş bitkilere göre daha yüksek bulunmuştur. Öte yandan

toleranslı mısır çeşidindeki stoma iletkenliğinin hassas olana göre daha yüksek olduğu tespit edilmiştir. Mevcut çalışmamızdaki sonuçlara göre hem yaprak kıvrılmasının hem de PA uygulamasının toleranslı ve hassas mısır çeşidinin her ikisinde özellikle de toleranslı çeşitte stoma iletkenliğini artırdığı söylenebilir. Stoma iletkenliğindeki artış muhtemelen yaprak su potansiyelindeki artıştan kaynaklanabilir. Yapılan bir çalışmada kuraklık periyodu esnasında kıvrılma boyunca *C. setosa* bitkisinde stoma iletkenliğinin azaldığı, stres geçirmiş (yapraklarını kıvrırmış) bitkilerde stres geçirmemiş (yapraklarını kıvrırmamış, sulanmış) olanlara kıyasla stoma iletkenliğinin iki kat daha fazla azaldığı görülmüştür (Nar vd., 2009). Bu sonuçlara göre stomaların kıvrılma derecesinin artmasına paralel olarak kuraklık arttıkça aşamalı olarak kapandığı açıktır. Başka bir çalışmada kıvrılmış yaprağın iç kısmındaki stoma iletkenliğinin orta damara yakın düz kısımdan daha yüksek olduğu, böylece kıvrılma sayesinde iç kısımda nemli bir alan oluşturularak stomaların açık kaldığı, CO₂ alımının ve böylece fotosentezin devam ettiği bildirilmektedir (Matthew vd., 1990). Mevcut sonuçlarımıza benzer olarak çeltik bitkisine dışarıdan spm uygulanması ile kuraklığın etkisi tamamen iyileştirilemese de kontrole (kuraklık) göre g_s'nin arttığı böylece kuraklık toleransının da arttırıldığı bildirilmiştir (Farooq vd., 2010). Benzer şekilde tuz stresine hassas çeltik bitkisinde stoma iletkenliğinin stres esnasında önemli derecede düştüğü, Spm uygulanmış tuz stresli bitkilerdeki stoma iletkenliğinin yüksek olduğu, Put ve Spd uygulanmış bitkilerin yapraklarında ise değişmediği rapor edilmiştir (Ndayiragije ve Lutts, 2007). Başka bir çalışmada tuz stresine maruz kalan *Cucumber* fidelerinde dışarıdan uygulanan poliaminlerin stoma iletkenliğini artırarak bitki büyümesini iyileştirdiği bildirilmiştir (Li vd., 2006). Literatürde genelde kuraklık stresinin ve poliamin uygulamalarının stomaları kapattığı böylece daha az su kaybı olacağı rapor edilmiştir (Liu vd., 2000; Çavuşoğlu vd., 2007; Shi vd., 2010). Fakat mevcut çalışmamızda belirtilen araştırmalara zıt olarak stomaların kapanmadığı, su potansiyelinin ise arttığı bulunmuştur. Nar vd. (2009) kuraklığa maruz kalmış ve yapraklarını kıvrırmış *C.setosa* bitkisinde yaprağın kıvrıldığı taraf olan üst yüzeyindeki stoma iletkenliğinin daha yüksek olduğunu bunun kıvrılma mekanizması sayesinde nemli alan oluşturularak stomaların açık kalabildiğini rapor etmişlerdir. Diğer taraftan çalışmamızın sonuçlarına göre toleranslı ve hassas mısır bitkilerinde kıvrılma mekanizmasına ilaveten dışarıdan PA uygulaması ile yaprak kıvrılması geciktirilerek bitkinin kuraklığın zararlı etkilerinden daha az etkilendiği, su durumunu daha iyi koruduğu için stomaların kontrole (kuraklık) göre daha fazla açık kaldığı söylenebilir. Yaprak kıvrılması engellenen mısır fidelerinin g_s'lerinin yapraklarını

kıvrıran bitkilere göre azaldığı, yaprak kıvrılması engellenen mısırlara Put ve Spm uygulamalarının stoma iletkenliğini artırdığı, kuraklık stresinin stoma üzerindeki olumsuz etkisini tersine çevirdiği söylenebilir. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi ile stoma iletkenliğinde yapraklarını kıvrıran bitkilere göre meydana gelen düşüşler, yaprak kıvrılmasının bazı stomaların açık kalmasını sağlayarak CO₂ alınımını devam ettirilebileceği fikrine kanıt oluşturmaktadır.

Yaprak kıvrılmasının ve poliamin ön muamelesinin etkileyebileceği diğer bir parametre ise fotosentetik pigment miktarıdır. Bitkilerin klorofil seviyelerinin çevresel faktörlere cevap olarak azaldığı birçok çalışmada gösterilmiştir (Sfichi-Duke vd., 2008; Munzi vd., 2009). Mevcut çalışmamızda 0,1mM Put ve 0,1mM Spm uygulanıp 24 saat kuraklık stresine maruz kalan yapraklarını kıvrırmış bitkilerin klorofil ve karotenoid pigment içeriklerinde kontrole göre dikkate değer artışlar olduğu saptanmıştır. PA uygulanmış bitkilerin klorofil ve karotenoid pigment içeriklerinde meydana gelen artış toleranslı çeşitte hassas çeşitte göre daha yüksek bulunmuştur. Ayrıca poliaminlerin klorofil kaybını geciktirdiği ve net fotosentez oranının geliştirilmesine neden olan ışık yakalanmasında bir artışa yol açtığı bildirilmiştir (Shu vd., 2012). Yapraklarda klorofil a ve toplam klorofil içeriğinde dıştan uygulanan PA'ların pozitif etkilerinin çeşitli streslerde gözlemlendiği, fakat üç poliaminin etkileri arasında farklılıklar olduğu belirtilmiştir (Shu vd., 2012). Ünal vd. (2008) *Physcia semipinnata*'nın UV-A ışığına maruz kalması esnasında dışarıdan eklenen PA'ların kl a içeriğini önemli derecede artırdığını bildirmişlerdir. Dıştan uygulanan PA'lar arasında Put ve Spd'nin aksine Spm'nin protoklorofillid (PChlide) ve klorofilin *in vivo*'da miktarlarını hem karanlık hem de aydınlıkta düzenlendiği gösterilmiştir (Beigbeder ve Kotzabasis, 1994). Cheng ve Kao (1983) çeltik, buğday ve soya fasulyesi yapraklarında Spd ve Spm'nin klorofil kaybını önemli derecede geciktirdiğini göstermişlerdir. Senesensli yapraklarda 0,2 mM Spm'nin uygulamalarının kl a ve kl b'nin bozulmasını engellediği bildirilmiştir (Serafini-Fracassini vd., 2010). Klorofil ve karotenoid miktarlarındaki değişimlerin kuraklık toleransı ile ilişkili olduğu gösterilmiştir (Sairam vd., 1998). Çalışmamızda yaprak kıvrılması esnasında dayanıklı mısır çeşidinde meydana gelen toplam klorofil ve karotenoid miktarlarının hassas çeşide göre yüksek oluşu bu görüşü desteklemektedir. Yine Lascano vd. (2001) kuraklığa duyarlı ve hassas buğday çeşitleri üzerinde yaptıkları çalışma sonuçları mevcut çalışmamız ile uyum içindedir. Diğer taraftan Nyachiro vd. (2001) kuraklık stresi altındaki buğday bitkilerinde klorofil içeriğinin kontrole göre önemli ölçüde düştüğünü belirlemişlerdir.

Mevcut çalışmamıza benzer şekilde 1 mM Spm ve 0,1 mM Put ön muamelesi yapılan mısır fidelerinde paraquat ile teşvik edilen oksidatif strese karşı klorofil ve karotenoid miktarlarındaki kayıpların önemli derecede önlendiği bildirilmiştir (Durmuş ve Kadioğlu, 2005). Poliaminlerin anti senesens özelliği olduğu ve tilakoit membranları kararlı hale getirerek klorofil kaybını engellediği rapor edilmiştir (Bestford vd., 1993). Yaprak kıvrılmasının engellenmesi durumunda klorofil ve karotenoid miktarında meydana gelen azalışların, yaprak kıvrılması sırasında yaprak içerisinde oluşturulabilecek nemli ortamın ve kuraklığa sağlanan direncin kıvrılmanın engellemesi ile ortadan kaldırılmasıyla ilişkili olabileceği söylenebilir.

Yaprak kıvrılmasının ve PA ön muamelelerinin kuraklık stresi esnasında fotosentezi etkileyerek fotosentetik verimin korunup korunmadığını belirlemek için klorofil floresans parametreleri incelenmiştir. Bu parametrelerden biri fotosentetik aygıtın stres koşullarında sağlamlığını gösteren Fv/Fm (PS2 fotokimyasal reaksiyonlarının maksimum kuantum verimi)'deki değişimdir. Mevcut çalışmamızda 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelesi yapıp 24 saat kuraklık stresine maruz kalan mısırların yaprak kıvrılmaları esnasında kuraklığa dayanıklı mısır çeşidindeki Fv/Fm değerinin hassas çeşide göre özellikle de Put uygulananlarda daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Bu durum dayanıklı çeşitlerde su eksikliğine karşı fotosentez mekanizmasının sürdürülebilirliğinin daha yüksek olduğunu doğrulamaktadır (Chaves vd., 2002; Cornic ve Fresneau, 2002). Ayrıca her iki poliamin ön muamelesinin özellikle de Put ön muamelesinin Fv/Fm değerini artırdığı saptanmıştır. Öte yandan poliamin ön muamelesi ile Fv/Fm'deki artışlar PA'ların kuraklığın fotosentetik sistem üzerindeki olumsuz etkisini tolere edebildiğini göstermektedir. Yapılan bir çalışmada dıştan uygulanan PA'ların hızlı bir şekilde sağlam kloroplastın içine girebildiği (He vd., 2002) ve çevresel streslerin kötü etkilerinden fotosentetik aygıtı korumada rol oynadığı gösterilmiştir (Navakoudis vd., 2003). Dıştan uygulanan PA'ların PS2'nin fotokimyasal etkinlik seviyesini artırarak tuz stresi geçirmiş salatalık bitkilerinin fotosentetik kapasitesini geliştirdiği bildirilmiştir (Zhang vd., 2009). Ayrıca kloroplastlarda sentezlenen PA'ların stres şartları altında tilakoit membranların fotosentetik bileşiklerini kararlı kıldığı kaydedilmiştir (Borrell vd., 1995). Put, Spd ve Spm'nin kök boyunca uygulanmasının PS1 ve PS2 aktivitelerine tuz stresinin zararını iyileştirmede etkili olduğu rapor edilmiştir (Chattopadhyay vd., 2002). İçsel poliamin seviyesi ve formlarının tuz stresli bitkilerin fotokimyasal etkinliğinin düzenlenmesi ve fotosentezle ilişkili olduğu saptanmıştır. Dıştan uygulanan poliaminlerin tuz stresine maruz bırakılan mısır bitkisinde

fotosentetik kapasiteyi artırmak için kloroplastlarda bağlı Spd içeriğini artırdığı bildirilmiştir (Liu vd., 2006). Dışarıdan 4 mM Spd uygulamasının iki domates çeşidinde ısı direncini geliştirdiği ve özellikle toleranslı çeşitte hassas çeşitten ziyade daha yüksek kapasiteye sahip olduğu ve pigment-protein kompleks yapısında oluşacak termal zarara daha yüksek direnç ve daha yüksek PS2 aktivitesi gösterdiği bildirilmiştir (Murkowski, 2001). Dıştan uygulanan Spm'nin salatalığın fotosentetik aygıtına ısı zararını iyileştirmede etkili olduğu, tilakoitlerdeki protein komplekslerinin Spm'ye bağlanarak daha kararlı hale getirildiği ileri sürülmüştür (Li vd., 2003). He vd. (2002)'ye göre Spd ön muameleli salatalık bitkilerinin üşüme stresi esnasında her iki yapraktaki tilakoit membranların yüksek bir Spd içeriğine sahip olduğu bulunmuştur. Ayrıca üşüme stresli yapraklarda Spd ön muamelesinin stoma iletkenliğine etkisinin olmadığı, fakat PS2 fotokimyasının maksimum etkinliğindeki (Fv/Fm) azalmayı ve tilakoitlerin fotosentetik taşınım aktivitesini ve karbon metabolizmasındaki enzimlerin aktivitelerini iyileştirdiği rapor edilmiştir (Shu vd., 2012). Fotosentetik aygıtın yapısındaki Put/Spm oranının fotosentetik etkinlik ve maksimum fotosentetik oran ile ilişkili olduğu, buna rağmen düşük sıcaklığa artan toleransta PA'ların katkısının henüz anlaşılmadığı rapor edilmiştir (He vd., 2002). Ayrıca kıvrılması engellenen yapraklardaki Fv/Fm değerlerinin yaprak kıvrılması görülen bitkilere göre düşüş gösterdiği, böylece Fv/Fm'nin kıvrılma sayesinde hem hassas hem de toleranslı çeşitte arttığına işaret etmektedir. Diğer taraftan yaprak kıvrılması yapay olarak engellenmiş çeşitlerde PA uygulamasıyla kontrole göre Fv/Fm'deki önemli artışların, dıştan PA uygulamasının yaprak kıvrılması mekanik olarak engellenmiş dahi olsa fotosentetik sistemi koruyucu yönde fonksiyon görebileceğini, fakat yaprak kıvrılmasıyla birlikte daha etkili olduğu fikrini düşündürmektedir. Benzer şekilde Nar vd. (2009) kuraklık koşullarında yapraklarını kıvrıran *C.setosa*'da Fv/Fm'nin değişmemesini yaprak kıvrılmasının fotosentetik sistem üzerinde koruyucu bir rol üstlenmesinin bir sonucu olduğu şeklinde rapor etmişlerdir.

Çalışmamızda ölçülen başka bir klorofil floresans parametresi fotokimyasal olmayan floresans sönmesi (NPQ)'dir. Mevcut çalışmamızda Put ve Spm uygulanıp 24 saat kuraklık stresine maruz kalan yapraklarını kıvrırmış bitkilerin NPQ'larında kontrole göre dikkate değer azalışlar meydana geldiği bulunmuştur. PA uygulanmış bitkilerin NPQ'larında meydana gelen azalışın toleranslı mısır çeşidinde hassas çeşide göre yüksek olduğu bulunmuştur. Elde edilen bulgular Fv/Fm, Φ PS2, qp, ETO sonuçlarıyla örtüşmektedir. Toleranslı ve PA uygulanmış Side yapraklarının PS2 fotokimyasal verimi, PS2 reaksiyon

merkezlerinin etkinliđi, elektron taşınım oranı hassas çeşide göre daha yüksek olduğundan fotosistemdeki enerjisinin ısı yoluyla dağıtımının sembolü olan NPQ'nin hassas çeşide göre daha düşük olduğu saptanmıştır. Literatürdeki bilgiler transpirasyon oranı azaldığında yayılan ısı miktarının arttığını bu durumun net fotosentezde bir azalışa neden olduğunu göstermektedir (Yokota vd., 2002). Mevcut çalışmamızda elde edilen bulgular dışarıdan PA uygulamaları ve yaprak kıvrılması ile her iki mısır çeşidinde özellikle de toleranslı Side'de transpirasyon, stoma iletkenliđi, su ilişkileri ve net fotosentezin arttığını buna uygun olarak da NPQ'nun azaldığını göstermektedir. PA ön muamelelerinin (özellikle de 0,1mM Put) NPQ'da meydana getirdiđi en fazla azalışın PA'ların kuraklığın mısır fidelerinde oluşturduđu fotosentetik sistem üzerindeki olumsuz etkisini tolere edebildiğini göstermektedir. Bununla beraber, çalışmamızda yaprak kıvrılmasının engellenmesi ile NPQ'nun yapraklarını kıvrıran bitkilere göre daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Bu durum yine elektron taşınım oranı, Fv/Fm, qp, PS2'deki azalışla ilgili olabilir. Bunun yaprak kıvrılmasının fotosistemi koruyucu rol üstlendiğinin başka bir işareti olduğu söylenebilir. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle yapraklardaki enerji yükünün bir kısmı ısı olarak dağıtılmakta, ısı dağılımının aşırı uyarılma (excitation) enerjisinin birikimini ve ışık hasarı ihtimalini minimize ettiği düşünülebilir. Yaprak kıvrılmasından dolayı azalan yaprak alanının gelen ışığı azalttığı ve yaprağın ısı dağılım mekanizmasına ihtiyaç duymadığı söylenebilir.

Mevcut çalışmamızda dışardan PA uygulanıp 24 saat kuraklık stresine maruz bırakılmış bitkilerin elektron taşınım oranları (ETO)'nda dikkate değer artışlar meydana gelmiştir. PA uygulanmış bitkilerin ETO'larında meydana gelen artış toleranslı çeşitte hassas çeşide göre yüksek bulunmuştur. Bu sonuçlar toleranslı çeşitte hassas çeşide göre daha düşük bulunan NPQ sonuçlarıyla örtüşmektedir. ETO'da meydana gelen düşüş, artan NPQ etkisiyle fotosistemdeki enerjinin ısı yoluyla dağılımının artmasına bağlıdır. Bilindiđi üzere ETO'da meydana gelen azalma fotosentezde indirgenmeye yol açar (Lu ve Zhang, 1999). Ayrıca her iki PA ön muamelesinin özellikle de Put ön muamelesinin ETO değerini artırdığı belirlenmiştir. Öte yandan PA ön muamelesi ile ETO'daki artışların kuraklığın fotosistem üzerindeki olumsuz etkisini tolere edebildiğini göstermektedir. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle kıvrılmış yapraklara göre hem dayanıklı hem hassas mısırların ETO'larında dikkate değer azalışlar meydana geldiđi görülmüştür. Bu durum yaprak kıvrılmasının fotosentetik membranları koruduđuna işaret etmektedir.

Mevcut çalışmamızda Put ve Spm uygulanıp kuraklık stresine maruz kalan yapraklarını kıvrımış bitkilerin PS2'lerinin fotokimyasal verimlerinin (Φ PS2) kontrole göre önemli oranda yükseldiği belirlenmiştir. PA (özellikle Put) uygulanmış bitkilerin Φ PS2'lerindeki artışın toleranslı mısır çeşidinde hassas çeşide göre yüksek olduğu bulunmuştur. Φ PS2'deki artışın azalan NPQ ile ilişkili olduğu bilinmektedir. Kuraklık stresinde dışarıdan uygulanan PA'ların özellikle de Put'un mısır fidelerinin yaprak kıvrılması esnasında PS2'nin fotokimyasal verimini artırarak ışık hasarından korumak için fotosistemdeki yükün dağıtıldığı ve böylece fotosentezin arttırıldığı düşünülmektedir. Bununla beraber çalışmamızda yaprak kıvrılmasının engellenmesi ile fotokimyasal verimin yaprakları kıvrılmış bitkilere göre daha fazla azaldığı gözlenmiştir. Bu durum kıvrılması engellenmiş yaprakların elektron taşınım oranlarındaki (ETO) azalışla ilgili olabilir. Ayrıca yaprak kıvrılmasının fotosistemi koruyucu rol üstlendiğini ve fotosentetik membranları koruduğunu işaret etmektedir.

Mevcut çalışmamızda 0,1mM Put ve 0,1mM Spm uygulanıp 24 saat kuraklık stresine maruz bırakılan yapraklarını kıvrımış bitkilerin fotokimyasal floresans sönmesinin (QP) kontrole göre önemli oranda yükseldiği belirlenmiştir. PA özellikle de Put uygulanmış bitkilerin QP'lerindeki artışın toleranslı mısır çeşidinde hassas çeşide göre yüksek olduğu bulunmuştur. QP'deki artışın azalan NPQ ile ilişkili olduğu bilinmektedir. Ayrıca ETO sonuçları QP ölçümleriyle uyumludur. Kuraklık stresinde dışarıdan uygulanan PA'ların özellikle de Put'un mısır fidelerinin yaprak kıvrılması esnasında PS2'yi koruduğu, ışık hasarından korumak için fotosistemdeki yükün dağıtıldığı ve böylece fotokimyasal verimin ve fotosentezin arttırıldığı düşünülmektedir. Bununla beraber çalışmamızda yaprak kıvrılmasının engellenmesi ile QP'nin yaprakları kıvrılmış bitkilere göre daha fazla azaldığı gözlenmiştir. Bu durum kıvrılması engellenmiş yaprakların elektron taşınım oranlarındaki (ETO) azalışla ilgili olabilir. Ayrıca yaprak kıvrılmasının fotosistemi koruyucu rol üstlendiğini ve fotosentetik membranları koruduğunu işaret etmektedir.

Yaprak kıvrılmasının ve dışarıdan uygulanan PA'ların kuraklık stresi esnasında fotosentetik karbon fiksasyonunu etkileyerek fotosentetik verimin korunup korunmadığını belirlemek için fotosentetik gaz değişimi parametreleri incelenmiştir. Bilindiği gibi stoma kapanması kuraklık stresine verilen ilk cevaplar arasındadır ve CO₂ alınımını sınırlandırdığı için azalan fotosentezin temel nedenlerinden birisi olarak kabul edilir (Zanella vd., 2004). Bu açıdan fotosentezdeki azalma su potansiyelinden çok kloroplastlardaki CO₂'nin ulaşılabilir olmasına bağlıdır (Chaves, 1991). Çalışmamızda

kuraklık stresi esnasında fotosentez hızında yaprak kıvrılması ve dıştan uygulanan PA'lar sayesinde artış olduğu belirlenmiştir. Fotosentez hızındaki artışla beraber stoma iletkenliği (g_s), transpirasyon oranı (E), fotosentez hızı (Pn) ve içsel CO₂ konsantrasyonu (C_i)'nda da artışlar meydana gelmiştir. Çalışmamızda fotosentez hızı, g_s , E, Pn ve C_i'nin kurak koşullar altında dıştan PA uygulanması ve yaprak kıvrılması sayesinde artması fotosentezin stomatal faktörler tarafından yükseltildiğini düşündürmektedir. Kuraklık esnasında dışarıdan uygulanan PA'lar ve yaprak kıvrılması sayesinde artan fotosentez hızı, stoma iletkenliği, transpirasyon oranı ve CO₂ konsantrasyonunun kuraklığa dayanıklı çeşitte kuraklığa hassas çeşide göre daha da yüksek olduğu belirlenmiştir. Loggini vd. (1999) kuraklık stresine hassas ve dayanıklı buğday çeşitlerinde fotosentezin kuraklık stresine farklı cevap verdiğini rapor etmişlerdir. Çalışmamıza benzer şekilde Subrahmanyam vd. (2006) kuraklığa dayanıklı ve hassas iki buğday çeşidinde yaptıkları çalışmada stoma iletkenliği ve transpirasyonun dayanıklı çeşitlerde kuraklıktan kaynaklanan indirgenmesinin hassas çeşitlere göre daha az olduğunu kaydetmişlerdir. Ndayiragije ve Lutts (2007)'nin çeltik çeşitlerinde yaptıkları bir çalışmada tuz stresi altında dıştan uygulanan Put'un CO₂ asimilasyonunu, transpirasyon ve stoma iletkenliğini artırdığını rapor etmişlerdir. Yapılan bazı çalışmalarda PA'ların ışık yakalayan komplekslerin korunmasına (Sfichi vd., 2004) ya da özel proteinlerin kararlı hale getirilmesine katkı sağladığı kaydedilmiştir. Put ön muamelesine cevap olarak stomatal iletkenlikte stresle teşvik edilen artışın CO₂ fiksasyonu ile ilişkili biyokimyasal parametreleri etkileyerek, CO₂ net asimilasyonunun ve net fotosentezin artışına neden olduğu gösterilmiştir (Ndayiragije ve Lutts, 2007). Çalışmamıza benzer şekilde çeltik bitkisine dışarıdan uygulanan Put, Spd ve Spm'nin kuraklık stresi esnasında yaprak net CO₂ asimilasyon oranını kontrole (kuraklık) göre artırdığı böylece PA'ların kuraklık toleransını geliştirdiği bildirilmektedir (Farooq vd., 2009). Aynı zamanda çalışmamızda yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle tüm gaz değişim parametrelerinde (Pn, g_s , C_i ve E) kıvrılan yapraklara göre önemli azalışların olması yaprak kıvrılmasının fotosentetik verimi koruyucu bir fonksiyon gösterdiği fikrini desteklemektedir. Yaprak kıvrılmasının da stomatal iletkenliği düzenlemek suretiyle kuraklık koşulları altında CO₂ alınımının devamlılığını sağlayan bir mekanizma olduğunu göstermektedir.

Çalışmamızda 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan yaprakları kıvrılmış bitkilerin Rfd değerlerinin Put uygulananlarda 3,5'un üzerinde, Spm uygulananlarda 3'un üzerinde olduğu yani fotosentezlerinin yüksek olduğu

bulunmuştur. Rfd değerindeki bu artışın toleranslı çeşitte hassas çeşide göre daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Bu artış büyük bir plastisitenin ve fotosentezin karanlık yolundaki ve PS2'deki reaksiyonların kuraklık stresine toleransının göstergesidir. Rfd tüm bitkinin fizyolojik durumunu gösteren iyi bir indikatördür (Pukacki ve Kaminska-Rozek, 2005). Rfd değerinin 3'ün üzerinde olması çok etkili fotosentezi ve yaprak alanı birim başına yüksek fotosentetik oranı gösterir. Buna karşın Rfd değerinin 1'in altında olması yaprak artık net bir CO₂ asimilasyonu göstermez demektir (Lichtenthaler ve Rinderle, 1988). Rfd ayrıca Calvin döngüsü enzimatik reaksiyonları hakkında bilgi sağlar (Lichtenthaler ve Rinderle, 1988). Dışarıdan PA uygulamasının yaprak kıvrılması esnasında Calvin döngüsü enzimatik reaksiyonlarını olumlu yönde etkilemiş olabileceğini düşündürmektedir, fakat bu konuda daha fazla delile ihtiyaç bulunmaktadır. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle Rfd değerlerinin yaprak kıvrılması görülen bitkilere göre önemli derecede düştüğü, fakat 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleleriyle bu azalışın bertaraf edildiği, Rfd değerlerinin en düşük olduğu grupta 3'ün üzerinde olduğu bulunmuştur. Yaprak kıvrılmanın engellenmesiyle yaprak kıvrılması görülen bitkilere göre Rfd değerinde meydana gelen bu azalış yaprak kıvrılmasının bitkinin canlılığını, PS2 kompleksini ve karanlık yolu reaksiyonlarını, muhtemelen Calvin döngüsü enzimlerini, fotosentezini koruduğunu düşündürmektedir. Sonuç olarak yaprak kıvrılması kuraklık stresi altında gelen ışık, stoma iletkenliği ve bitkilerin PS2 etkinliği arasında bir uyum sağlayan avantajlı bir mekanizma olup kurak periyodu esnasında bitkilerde fotosentetik aygıtı koruduğu görülmektedir.

Strese maruz kalma aşırı reaktif oksijen türlerinin (ROS) oluşumuna neden olmaktadır (Pastori ve Trippi, 1993). Mevcut çalışmamızda dışarıdan 0,1mM Put ve 0,1mM Spm uygulanıp kuraklık stresine maruz kalan özellikle de Spm ile muamele edilen yapraklarını kıvrırmış bitkilerin H₂O₂ içeriklerinin kontrole oranla önemli derecede azaldıkları belirlenmiştir. PA uygulanmış bitkilerin H₂O₂ içeriklerindeki azalışın toleranslı çeşitte hassas çeşide göre daha yüksek olduğu tespit edilmiştir. Benzer şekilde soğana (*Allium fistulosum* L.) dışarıdan Spm uygulanıp aşırı sulama stresine maruz bırakıldığında H₂O₂ içeriğinin kontrole oranla önemli derecede düştüğü rapor edilmiştir (Yiu vd., 2009). Ayrıca dışarıdan Spm uygulanıp kuraklık stresine maruz kalmış çeltik fidelerinde yapılan bir çalışmada H₂O₂ içeriğinin kontrole göre kademeli olarak azaldığı bulunmuştur (Farooq vd., 2010). Çalışmamızda yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle hidrojen peroksit içeriğinin artmasını, bitkinin ışık hasarına karşı koruyucu etkinlik gösterememesi ve ışık hasarının sonucu olarak ROS konsantrasyonunun artmasıyla açıklanabilir.

Mevcut çalışmamızda Put ve Spm ön muamelesinin kuraklık stresinin neden olduğu H_2O_2 ve MDA içeriğinin artışı engellediği bulunmuştur. Dışardan uygulanan Put ve Spm'nin MDA içeriklerini aynı oranda azaltarak membran hasarını eşit derecede engellediği kaydedilmiştir. Lipid peroksidasyonunun inhibisyonunun PA'ların antisenesens etkilerinden biri olabileceği bildirilmektedir (Borell vd.,1997). PA'ların nükleik asit, protein ve fosfolipidler gibi negatif yüklü fosfolipidlerle birleşerek (organik polikasyonlar gibi) membranları kararlı hale getirdiği rapor edilmiştir. Ayrıca Spd ya da Spm ile muamelenin klorofil kaybını engellediği, tilakoit membranların moleküler bileşenlerini kararlı hale getirdiği ve senesensi geciktirdiği kaydedilmiştir (Besford, 1993). Velikova vd. (2000)'e göre PA'ların tilakoit membranlara bağlanarak tilakoit membranların önemli bir kısmını koruduğu rapor edilmiştir. Tilakoit membranların bütünlüğünün korunmasının fotosentetik mekanizmanın sürdürülmesinde önemli rol oynadığı bilinmektedir (Sakurai vd., 2003). Sonuç olarak PS2 aktivitesi su stresi esnasında dışarıdan PA uygulanarak zarardan korunmaktadır (Duan vd., 2006). Ayrıca PA'ların membranları kararlı hale getirerek ve antioksidan kapasiteyi artırarak hücreleri stresle karşılaşma ve mücadeleye hazırladığı kaydedilmiştir (Velikova vd., 2000). Yapılan çalışmalar mevcut çalışmamızda elde edilen bulgularla benzerlik göstermektedir. Mevcut çalışmamızda dışardan PA uygulamasının ve yaprak kıvrılmasının su durumunu, fotosentetik ve antioksidan aktiviteyi artırarak H_2O_2 içeriğini temizlediği ve lipid peroksidasyonunu azalttığı sonucuna varılmıştır. Genelde fotosentetik aktivitenin korunmasında Put'un daha etkili olduğu, diğer taraftan H_2O_2 'nin temizlenmesinde ve diğer antioksidan enzimleri aktiveleştirmede Spm'nin daha etkili olabildiğinden su durumunun korunmasında, yaprak kıvrılmasının geciktirilmesinde ve MDA içeriğinin azaltılmasında Put ve Spm 'nin aynı oranda etkili olduğu belirlenmiştir. Çalışmamıza benzer şekilde dışarıdan Spm uygulanıp kuraklık stresine maruz bırakılmış çeltik fidelerindeki MDA içeriğinin kontrole göre azaldığı rapor edilmiştir (Farooq vd., 2010). Nitekim salatalık bitkilerine dışarıdan poliaminlerin kuraklık stresini öncesi uygulanmasıyla kuraklık stresiyile teşvik edilen lipid peroksidasyonunu düşürdüğü, membran hasarını iyileştirdiği gözlenmiştir (Arasimowicz-Jelonek vd., 2009). Duan vd. (2006) tarafından poliamin ön muamelesinin buğday fidelerinde su stresiyile teşvik edilen membran lipid peroksidasyonunu iyileştirdiği, poliamin ön muamelesinin su stresine toleransı artırdığı kaydedilmiştir. Ayrıca dışarıdan uygulanan Spm'nin su stresine maruz kalan *Allium fistulosum* L. bitkisinde MDA içeriğini önemli derecede azalttığı saptanmıştır (Yiu vd., 2009). Çalışmamızda yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle MDA

içeriğinin artması ışık hasarının sonucu olarak ROS konsantrasyonunun yani hidrojen peroksit üretiminin yükselmesi ve kıvrılmanın engellemesiyle daha fazla ışık alan yaprakların membran hasarının artması ile açıklanabilir.

Bu çalışmada toleranslı ve hassas mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılmasının ve dışarıdan uygulanan PA'ların kuraklık stresi esnasında bitkide antioksidan savunma mekanizmasını nasıl etkilediğini tespit etmek için SOD, CAT, GPX ve Halliwel-Asada yolu enzimleri (APX, DHAR, MDHAR, GR) ve enzimatik olmayan askorbat (ASC) ve glutatyon (GSH) antioksidanlarının rolü araştırılmıştır. Bu antioksidan enzimlerin ROS seviyesini düzenlediği ve ROS'un sebep olduğu zararı azalttığı ya da elimine ettiği, PA'ların ön muamelesinin ROS oluşumunu inhibe ettiği, ROS'ları temizlediği, antioksidan enzimlerin aktivitelerini artırdığı rapor edilmiştir (Velikova vd., 2000; Wang vd., 2007; Zhao ve Yang, 2008; Yiu vd., 2009). Çalışmamızda Put ve Spm uygulanıp kuraklık stresine maruz kalan yapraklarını kıvrırmış bitkilerin SOD enzim aktivitelerinin istatistiki açıdan önemli derecede değişmediği belirlenmiştir. Benzer şekilde kısa dönemli denemelerde (3 gün kadar) PEG kullanılan ortamda SOD aktivitesi üzerine su stresinin etkisinin bulunmadığı rapor edilmektedir (Ahuja ve Kaur, 1985). Daha önce *C.setosa*'nın yaprak ve petiyolünde yapılan çalışmalarda kuraklık boyunca toplam SOD aktivitesinin de çok fazla değişmediği rapor edilmiştir (Terzi ve Kadioğlu, 2006). PA'larla muamele edilen asma protoplastlarında SOD aktivitesinin önemli derecede değişmediği bildirilmiştir (Papadakis ve Roubelakis-Angelakis, 2005). Bakır stresine maruz kalmış *Raphanus sativus* bitkisinde dışardan uygulanan PA'ların SOD enzim aktivitesini değiştirmedeği rapor edilmiştir (Choudhary vd., 2012). Ayrıca mevcut çalışmamızda SOD aktivitesinin toleranslı çeşitte hassas çeşide göre yüksek olduğu bulunmuştur. Bu sonuçlar H₂O₂ sonuçlarıyla da uyumludur. Toleranslı çeşitte hassas çeşide göre SOD aktivitesinin yüksek H₂O₂ içeriğinin daha düşük olduğu tespit edilmiştir. Bu çalışmada H₂O₂ içeriği SOD'un enzimatik etkisiyle orantısız dağılım göstermiştir. Side'de Karaçay'a göre daha az H₂O₂ bulunmasını, H₂O₂'nin daha yüksek miktarlarda bulunan CAT, GPX ya da APX gibi diğer antioksidan enzimlerle ayrıştırılmış olabileceğini göstermektedir. Benzer bir çalışmada dışarıdan uygulanan 1 mM Spm'nin dehidrasyon toleransına karşı antioksidan enzimleri artırarak stresle artan ROS'un etkin uzaklaştırılmasına katkı sağladığı, stresin 12. saatinde SOD enziminin yüksek olduğu buna karşı H₂O₂ ve O₂⁻ seviyelerinin ise düşük olduğu bildirilmektedir. Böylece kontrol ile kıyaslandığında dehidrasyon altında Spm ile muamele edilen yapraklarda daha düşük ROS oluşumunu açıklayabilmektedir (Shi vd., 2010). Çalışmamızda yaprak kıvrılmasının

engellenmesiyle SOD enzim aktiviteleri yapraklarını kıvrıran bitkilere göre önemli derecede düşerken, SOD aktiviteleri yaprak kıvrılması engellenen toleranslı çeşitte kıvrılması engellenen hassas çeşide göre yüksek bulunmuştur. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle antioksidan enzimlerin aktiviteleri düşerken ROS'ların yani H₂O₂'nin seviyesi artmıştır. Öte yandan dışardan uygulanan PA'ların SOD aktivitesi üzerine etkisi olmazken, yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle SOD aktivitesinde yapraklarını kıvrıran bitkilere kıyasla meydana gelen azalmalar, yaprak kıvrılmasının SOD enzimini stresin olumsuz etkilerinden koruyucu rol üstlendiğini ve yaprak kıvrılmasının oksidatif hasarı azaltıcı görev görebileceğine kanıt oluşturmaktadır.

Mevcut çalışmamızda bir diğer antioksidan enzim olan katalaz (CAT) aktivitesindeki değişimler araştırılmıştır. Çalışmamızda Put ve Spm uygulanıp kuraklık stresine maruz kalmış bitkilerin yaprak kıvrılması esnasında yapraktaki CAT enzim aktivitelerinin arttığı bulunmuştur. En yüksek CAT aktiviteleri her iki çeşitte de Spm ön muameleli bitkilerde ve hassas çeşitte belirlenmiştir. Bu sonuçlar H₂O₂ sonuçlarıyla da uyumludur. En yüksek CAT aktivitesi her iki çeşitte de Spm uygulanan bitkilerde olduğundan en düşük H₂O₂ içeriği de Spm uygulanan bitkilerde bulunmaktadır. CAT aktivitesi hassas çeşitte daha yüksek olmasına rağmen H₂O₂ içeriği de Side'de daha düşük bulunmuştur. H₂O₂'nin temizlenmesinde CAT, APX, GPX enzimlerinin yanı sıra ve diğer antioksidanlarında etkisi olacağından Side'de H₂O₂ içeriğinin az çıkması CAT'dan ziyade APX, GPX gibi Side'de daha yüksek miktarda bulunan enzimler sayesinde olduğu düşünülmektedir (Çalışmamızda aktivitesi en yüksek enzimin APX, daha sonra GPX ve CAT olduğu belirlenmiştir). PA ön muamelesinin ve yaprak kıvrılmasının sebep olduğu CAT aktivitesindeki bu artış literatürdeki bazı çalışmalarla uygunluk içerisindedir. Dışarıdan Put, Spd ve Spm uygulamalarının kuraklık stresine maruz kalmış çeltik bitkisinde H₂O₂'nin azaltılmasına neden olan CAT enzim aktivitesinin atmasına ve membran özelliklerinin gelişmesine neden olduğu bildirilmektedir (Farooq vd., 2009). Bu sonuçlar PA'ların ROS temizleyicisi olarak hareket ettiğini doğrulamaktadır.(Sharma, 2005). Yapılan başka bir çalışmada 0,1mM Spd ve 0,1mM Spm'nin CAT aktivitesini artırdığı ve ağır metal stresi altında *N.peltatum* yapraklarında ROS seviyesini önemli derecede azalttığı bildirilmektedir (Wang vd., 2007). Çalışmamıza benzer şekilde dışarıdan foliar olarak Spm uygulanıp kuraklık stresine maruz bırakılan çeltik fidelerindeki CAT aktivitesinin önemli derecede arttığı, böylece membranlardaki oksidatif zarardan yaprak dokularını koruduğu belirtilmiştir. Ayrıca Spm'nin çeltikte oksidatif zarardan korumada çeşitli yolları teşvik edebileceği rapor

edilmiştir (Farooq vd., 2010). Başka bir çalışmada dışarıdan uygulanan Spd'nin ısı stresine maruz kalmış çeltik fidelerinde CAT aktivitesini artırdığı kaydedilmiştir (Mostofa vd., 2014). Çalışmamızda yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle CAT enzim aktivitelerinin yapraklarını kıvrıran bitkilere göre önemli derecede azaldığı bulunmuştur. Hem toleranslı hem de hassas yaprak kıvrılması engellenen mısır fidelerinde 0,1 mM Put ve Spm ön muamelesinin CAT aktivitesini artırarak kuraklığa toleransı artırdığı ve yaprak kıvrılmasının engellenmesinin olumsuz etkilerini bertaraf ettiği gözlenmiştir. Öte yandan yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle CAT aktivitesinin düşmesi ışık hasarı sonucu H₂O₂ ve MDA içeriğinin artması, yaprak kıvrılmasının CAT aktivitesinin oksidatif hasardan koruyucu rol üstlendiğini göstermektedir.

Mevcut çalışmamızda araştırılan bir diğer enzim peroksidaz (POD)'lardır. POD'lar (GPX ve APX) yapılan çalışmalarda birçok çevresel strese karşı bitkileri korumada savunma mekanizmasının ilk basamağını oluşturmaktadır (Klotz vd., 1998). Bu yüzden POD'ların oksidatif stres esnasında H₂O₂'nin zararlı etkilerine karşı hücreleri koruduğu düşünülür (Bolwell vd., 1999). Çalışmamızda 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan yaprakları kıvrılmış bitkilerin GPX aktivitelerinin özellikle de Spm uygulamasıyla çok daha fazla arttığı, bu artışın toleranslı çeşitte hassas çeşitte göre daha yüksek olduğu belirlenmiştir. En yüksek GPX aktiviteleri her iki çeşitte de Spm ön muameleli bitkilerde belirlenmiştir. Bu sonuçlar H₂O₂ sonuçlarıyla da uyumludur. Her iki çeşitte en yüksek GPX aktivitesi ve en düşük H₂O₂ içeriği Spm uygulanan bitkilerde bulunmuştur. PA muamelesi ve yaprak kıvrılması ile H₂O₂ seviyesindeki bu azalış GPX, CAT ve APX enzimlerindeki artıştan kaynaklanabilir. Mevcut çalışmamızda H₂O₂ temizliğinde en aktif çalışan, en yüksek aktiviteye sahip ikinci enzimin GPX olduğu tespit edilmiştir. Ayrıca H₂O₂ temizliğinde en aktif çalışan, en yüksek aktiviteye sahip enzimin APX, sonra GPX en sonra da CAT olduğu tespit edilmiştir. Elde edilen bulgular literatürdeki diğer çalışmalarla uygunluk içerisindedir. Kubis (2008)'e göre dışarıdan uygulanan 1 mM Spd'nin su stresine maruz kalan salatalık fidelerinin H₂O₂ seviyesini azaltarak GPX aktivitesini artırdığı rapor edilmiştir. Kuraklık stresi koşullarında mısır bitkisinde yapılan bir çalışmada GPX aktivitesinin arttığı rapor edilmiştir (Zhang vd., 1995). Benzer şekilde orta şiddette kuraklık stresine maruz bırakılan çeltik bitkisinde GPX aktivitesinin kontrole göre arttığı, fakat ağır kuraklık koşullarında aktivitenin azaldığı kaydedilmiştir (Sharma ve Dubey, 2005). Çalışmamıza benzer şekilde 1 mM Spm ön muamelesinin limon bitkisinde dehidrasyon toleransını geliştirdiği, H₂O₂ içeriğini

düşürerek GPX enzim aktivitesini artırdığı bulunmuştur (Shi vd., 2010). Ayrıca *Malus hupehensis* Rehd. bitkisine dışarıdan foliar uygulanan PA'ların GPX aktivitesini artırarak H₂O₂ içeriğini ve lipid peroksidasyonunu azalttığı rapor edilmiştir (Zhao ve Yang, 2008). Çalışmamızda yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle GPX enzim aktiviteleri yapraklarını kıvrıran bitkilere göre önemli derecede düşerken, GPX aktiviteleri yaprak kıvrılması engellenen toleranslı çeşitte kıvrılması engellenen hassas çeşide göre yüksek bulunmuştur. Bu sonuçlar H₂O₂ sonuçlarıyla da uyumludur. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle GPX aktivitesinde yapraklarını kıvrıran bitkilere kıyasla meydana gelen azalmalar, yaprak kıvrılmasının GPX enzimini stresin olumsuz etkilerinden koruyucu rol üstlendiğini ve yaprak kıvrılmasının oksidatif hasarı azaltıcı görev görebileceğine kanıt oluşturmaktadır.

Çalışmamızda 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan bitkilerin yaprak kıvrılmaları esnasında Askorbat-glutasyon yolunun ilk enzimi olan APX aktivitelerinin özellikle de Spm uygulamasıyla çok daha fazla arttığı, bu artışın toleranslı mısır çeşidinde hassas çeşide göre daha yüksek olduğu bulunmuştur. Bu sonuçlar H₂O₂ sonuçlarıyla da uyumludur. En yüksek APX aktivitesi her iki çeşitte de Spm uygulanan bitkilerde olduğundan en düşük H₂O₂ içeriği de bunlarda bulunmaktadır. Mevcut çalışmamızda H₂O₂ temizliğinde en aktif çalışan, en yüksek aktiviteye sahip enzimin APX, sonra GPX en sonra da CAT olduğu tespit edilmiştir. Elde edilen bulgular literatürdeki diğer çalışmalarla uygunluk içerisindedir. 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. Diğer taraftan kuraklığa hassas ve toleranslı iki mısır çeşidinin kuraklık stresi esnasında strese tolerans cevapları kıyaslanmış, fide evresinde toleranslı mısırdaki MDA, H₂O₂ seviyelerinin hassas çeşide göre azaldığı, SOD, CAT, POD aktivitelerinin, fotosentetik etkinliğinin, su tutma kapasitesinin ve membran kararlılığının ise arttığı rapor edilmiştir (Moussa ve Abdel-Aziz, 2008). Benzer şekilde *Allium fistulosum* L. bitkisine dışarıdan uygulanan Spm ve Spd poliaminlerinin sel stresine karşı APX enzim aktivitesini artırarak H₂O₂ miktarını azalttığı ve böylece strese toleransı geliştirdiği kaydedilmiştir (Yiu vd., 2009). Dışarıdan uygulanan Spd'nin ısı stresine maruz kalmış çeltik fidelerinde APX, CAT, GPX enzim aktivitelerini artırdığı, H₂O₂ ve MDA içeriğini azalttığı bildirilmiştir (Mostofa vd., 2014). Ayrıca Spd'nin dışarıdan uygulanmasıyla üşüme stresine maruz kalmış zencefilin GPX, APX, CAT enzim aktivitelerini artırarak H₂O₂ ve MDA içeriğini azalttığı ve üşüme stresine

tolerans geliřtirdiđi belirlenmiřtir (Li vd., 2014). Benzer sonuların tuz stresi altındaki eřitli bitkilerde PA teřvikiyle gerekleřtiđi rapor edilmiřtir (Lin vd., 2012; Shu vd., 2012 ; Li vd., 2013). Bařka bir alıřmada dıřarıdan foliar uygulanan Spm'nin kuraklık stresine maruz kalan eltik bitkisinde APX enzim aktivitesini ve bitki su durumunu (su potansiyeli, nispi su ieriđi) artırarak kuraklık direncini geliřtirdiđi, H₂O₂ ve lipid peroksidasyonunu dıřurerek yaprak dokularının membranlarını oksidatif zarardan koruduđu kaydedilmiřtir (Farooq vd., 2010). Bu sonular alıřmamızın sonularıyla da uygunluk gstermektedir. alıřmamızda yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle APX enzim aktiviteleri yapraklarını kıvrıran bitkilere gre nemli derecede dıřerken, APX aktiviteleri yaprak kıvrılması engellenen toleranslı eřitte kıvrılması engellenen hassas eřide gre yksek bulunmuřtur. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle APX aktivitesinde yapraklarını kıvrıran bitkilere kıyasla meydana gelen azalmalar 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm uygulamasıyla bertaraf edilmiř ve yaprak kıvrılması engellenmiř hormon uygulanmıř bitkilerde kontrole gre APX aktivitelerinin arttıđı bulunmuřtur. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle APX aktivitesinde yapraklarını kıvrıran bitkilere kıyasla meydana gelen azalmalar, yaprak kıvrılmasının APX aktivitesini koruyucu ve oksidatif hasarı azaltıcı bir rol stlendiđini dıřündürmektedir. Bununla birlikte hidrojen peroksit konsantrasyonunun yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle artması APX aktivitesinin inhibisyonu ile de sonulanmıř olabilir.

alıřmamızda 0,1mM Put ve 0,1mM Spm n muamelesi yapılıp kuraklık stresine bırakılan bitkilerin yaprakları kıvrılmaları esnasında Askorbat-glutatyon yolunun diđer enzimleri olan DHAR ve MDHAR aktivitelerinin zellikle de Put uygulamasıyla ok daha fazla arttıđı, bu artıřın toleranslı eřitte hassas eřide gre daha yksek olduđu belirlenmiřtir. DHAR ve MDHAR oksidatif hasara karřı hcre bileřenlerini korumada nemli rol oynadıđı (Asada ve Takahashi, 1987; Elstner, 1987; Salin, 1988), aynı zamanda askorbat üretimini katalizlediđi rapor edilmiřtir (Sgherri vd, 2000). Ayrıca bu iki enzimin askorbatın yksek redoks durumunun srmesine katkı sađladıđı belirtilmiřtir (Noctor ve Foyer, 1998). Literatrde yapılan alıřmalarla da kuraklık stresi sırasında MDHAR ve DHAR aktivitelerinin arttıđı ileri srlmüřtür. rneđin kuraklık stresine maruz bırakılan buđday eřitlerinde orta ve ađır su stresi kořullarında MDHAR ve DHAR aktivitelerinin arttıđı bulunmuřtur (Selote ve Chopra, 2006). Ayrıca kuraklık stresine maruz kalan *C. setosa* bitkisinin yaprak kıvrılması esnasında apoplastik ve simplastik alanda MDHAR ve DHAR enzim aktivitelerinin arttıđı rapor edilmiřtir (Saruhan, 2009). Yine eltik bitkisinde

yapılan bir çalışmada orta şiddette kuraklık stresi altında her iki enzim aktivitesinin de kontrolle kıyaslandığında önemli derecede artış gösterdiği kaydedilmiştir (Sharma ve Dubey, 2005). Dışarıdan uygulanan Spd'nin ısı stresine maruz kalmış çeltik fidelerinde DHAR enzim aktivitesini artırdığı, H_2O_2 ve MDA içeriğini azalttığı belirlenmiştir (Mostofa vd., 2014). Arpada su stresine maruz kalmadan önce uygulanan Spd'nin MDHAR enzim aktivitesini artırdığı böylece oksidatif stres yoğunluğunun azalmasına sebep olduğu bulunmuştur (Kubis, 2001). Benzer olarak dışarıdan uygulanan Spd'nin salatalık fidelerinde antioksidan enzim aktivitelerini artırarak ısıyla teşvik edilen oksidatif stresi iyileştirdiği belirlenmiştir (Tian vd., 2012). Ayrıca Spd'nin dışarıdan uygulanmasıyla üşüme stresine maruz kalmış zencefil bitkisinin DHAR ve MDHAR aktivitelerini artırarak üşüme stresine tolerans geliştirdiği saptanmıştır (Li vd., 2014). Benzer sonuçların tuz stresi altındaki çeşitli bitkilerde PA teşvikiyle gerçekleştiği rapor edilmiştir (Lin vd., 2012; Li vd., 2013). Elde edilen sonuçlar DHAR ve MDHAR aktivitelerindeki artışın kuraklık esnasında askorbat (ASC) ve glutatyon (GSH) konsantrasyonlarının önemli derecede artmasından kaynaklanabileceğini göstermektedir. Ayrıca artan DHAR ve MDHAR'ın hücrelerde biriken H_2O_2 '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 üstlendiğini göstermektedir.

Mevcut çalışmamızda askorbat-glutatyon siklusunun diğer bir antioksidan enzimi olan GR aktivitesinde meydana gelen değişimler araştırılmıştır. Çalışmamızda Put ve Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan bitkilerin yaprak kıvrılmaları esnasında GR aktivitelerinin özellikle de Put uygulamasıyla çok daha fazla arttığı, bu artışın toleranslı çeşitte hassas çeşide göre daha yüksek olduğu belirlenmiştir. GR aktivitesindeki artış, glutatyon seviyesinin artmış olmasından kaynaklanabilir. Nitekim araştırmamızda yaprak kıvrılması esnasında Spm ve özellikle de Put ön muamelesi yapılmış bitkilerdeki GSH seviyesinin arttığı bulunmuştur. Bu nedenle mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması ile dışardan poliamin uygulanmış bitkilerde GR aktivitesinin artış göstermesi kuraklık koşullarında bu enzimin bitkiye dayanıklılık sağlamada rol oynayabileceğinin bir kanıtı olabilir. GR'nin, GSSG'nin GSH'a indirgenmesine aracılık ettiği ve GSH'ın GSSG'ye oranının yüksek kalmasını sağlayarak oksidatif hasara karşı kloroplastların korunmasında önemli bir rol oynadığı rapor edilmiştir (Gamble ve Burke,

1984; Pilon-Smits vd., 2000). Benzer şekilde çeltik bitkisinde yapılan bir çalışmada kuraklık stresi esnasında GR aktivitesindeki artışın glutasyon seviyesinin artmasından kaynaklandığı ileri sürülmüştür (Sharma ve Dubey, 2005). Artan GR aktivitesinin strese tolerans geliştirmede etkili olabileceği ve elektron transport zincirindeki önemli bileşenlerin redoks dengesini değiştirebileceği rapor edilmiştir (Tyystjarvi vd., 1999). Su stresine maruz bırakılan buğday bitkisinde GR aktivitesinde gözlenen artışın reaktif oksijen türlerine karşı kloroplastları korumada etkili olabileceği rapor edilmiştir (Gamble ve Burke, 1984). Ayrıca Foster ve Hess (1982), artan oksijen konsantrasyonuna cevap olarak oksidatif hasara karşı bitki dokularını korumada GR aktivitesinin arttığını ileri sürmüşlerdir. Benzer olarak dışarıdan uygulanan Spd'nin ısı stresine maruz kalmış çeltik fidelerinde GR aktivitesini artırdığı, H₂O₂ ve MDA içeriğini azalttığı bildirilmiştir (Mostofa vd., 2014). Ayrıca arpada su sterine maruz kalmadan önce uygulanan Spd'nin GR enzim aktivitesini artırdığı böylece oksidatif stres yoğunluğunun azalmasına sebep olduğu bulunmuştur (Kubis, 2001). Başka bir çalışmada Spm ile ön muamele edilip kadmiyum ve bakır stresine maruz kalan buğday yapraklarında kontrole göre GR aktivitesinin arttığı bildirilmiştir (Groppa vd., 2007). Ayrıca dıştan uygulanan Spd'nin Cd²⁺ stresi altındaki *T. latifolia*'nın GR aktivitesini ve GSH seviyesini artırarak strese toleransı artırdığı rapor edilmiştir (Tang vd., 2005). Spd'nin dışarıdan uygulanmasıyla üşüme stresine maruz kalmış zencefilin GR aktivitesinin ve GSH içeriğinin artarak üşüme stresine tolerans geliştirdiği belirlenmiştir (Li vd., 2014). Benzer sonuçların tuz stresi altındaki çeşitli bitkilerde PA teşvikiyle gerçekleştiği rapor edilmiştir (Lin vd., 2012; Shu vd., 2012). Öte yandan yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle GR aktivitesinde, yaprak kıvrılmasına kıyasla meydana gelen azalmalar 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muamelesiyle bertaraf edilmiş ve poliamin uygulanan yaprak kıvrılması engellenen bitkilerdeki GR aktiviteleri kıvrılması engellenen kontrole göre yüksek bulunmuştur. Elde edilen bulgulardan poliamin ön muamelesinin yaprak kıvrılması engellenen bitkilerde GR aktivitesini artırarak H₂O₂ seviyesini azalttığı, fakat yaprakları kıvrılmış bitkilerin seviyesine çıkamadığı sonucuna varılmıştır. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle yaprak kıvrılması görülen bitkilere kıyasla GR aktivitesinde meydana gelen azalmalar yaprak kıvrılmasının, GR aktivitesini koruyucu rol üstlendiğini ve oksidatif hasarı azaltıcı görev görebileceğine kanıt oluşturmaktadır.

Çalışmamızda Put ve Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan bitkilerin yaprak kıvrılmaları esnasında ASC-DHA içeriklerindeki değişimlerin istatistiksel

bakımdan önemli olduğu bulunmuştur. Ayrıca her iki PA muamelesi ile ASC içeriğinin eşit derecede arttığı ve DHA içeriklerinin ise her iki muamelede azaldığı kaydedilmiştir. Aynı zamanda ASC ve DHA içeriklerinin toleranslı çeşitte hassas çeşide göre daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Yüksek ASC içeriği bitkileri oksidatif stresten korumada antioksidan kapasitenin sürdürülmesi için gereklidir. Artan ASC içeriği APX aktivitesinin sürdürülmesinde önemli bir rol oynamaktadır. Sonuç olarak APX'in ASC'yi tükettiği ve ayrıca ASC'nin DHA ve GSSG'den MDHAR, DHAR ve GR aktivitelerine bağlı diğer mekanizmalarla yeniden üretildiği gösterilmiştir (Gill ve Tuteja, 2010). Ayrıca bakır stresi altındaki *Raphanus sativus* bitkisine dışarıdan Spd uygulamasıyla ASC içeriğinin arttığı, bakır stresine toleransın geliştirildiği rapor edilmiştir (Choudhary vd., 2012). Benzer olarak dışarıdan Spd uygulanan zencefil fidelerinde üşüme stresi esnasında ASC içeriklerinin arttığı, DHA içeriklerinin ise azaldığı belirtilmiştir (Li vd., 2014). Ayrıca dışarıdan uygulanan PA'ların ASC sentezini teşvik ettiği belirtilmiştir (Ksouri vd., 2007; Shu vd., 2012, 2013). Artan ASC'nin, bir elektron vericisi olarak hareket ettiği ve APX'in H₂O₂'yi elimine etmesinde substrat olarak görev gördüğü belirtilmiştir (Li vd., 2014). Başka bir çalışmada dışarıdan uygulanan Spd'nin ısı stresine maruz kalmış çeltik fidelerinde ASC içeriğini artırdığı, DHA içeriğini azalttığı bildirilmiştir (Mostofa vd., 2014). 1 mM Spm ya da 1 mM Put ile muamele edilen mısır fidelerinin paraquat stresi esnasında askorbik asit içeriğini artırarak oksidatif strese toleransın geliştirildiği belirtilmiştir (Durmuş ve Kadioğlu, 2005). Diğer taraftan yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle ASC içeriğinde meydana gelen azalışların ve DHA içeriğinde meydana gelen artışların kıvrılması engellenen bitkilerdeki düşük MDHAR, DHAR ve GR aktivite sonuçlarıyla da uyumlu olduğu görülmektedir. Ayrıca düşük ASC içeriği askorbat biyosentezinin sınırlandırıldığını, DHAR tarafından etkisiz geri dönüşüm sağlandığını göstermektedir. Bu sonuçlar yaprak kıvrılmasının askorbat redoks sisteminin dengesinin sağlanmasında ve oksidatif stresin olumsuz etkisinin azaltılmasında önemli rolü olabileceğini göstermektedir.

Mevcut çalışmamızda ASC gibi antioksidan özellik gösteren etkili bir radikal temizleyici olan glutatyon (GSH) içeriğindeki değişimler de araştırılmıştır. Çalışmamızda 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan bitkilerin yaprak kıvrılmaları esnasında GSH içeriklerinin arttığı, GSSG içeriklerinin ise azaldığı gözlenmiştir. GSH içeriğindeki artışın ve GSSG içeriğindeki azalışın toleranslı çeşitte hassas çeşide göre daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Buna ilave olarak PA ön muamelesinin askorbat-glutatyon döngüsünü destekleyerek toleranslı ve hassas mısır

çeşitlerinde kuraklık toleransını artırdığı düşünülmektedir. Çalışmamızda PA'ların dıştan uygulanmasının GR ve DHAR aktivitelerini artırdığı ve bunun GSH içeriğinde artışa ve GSSG içeriğinde azalışa neden olduğu bulunmuştur. Elde edilen bulgulara benzer şekilde kuraklık stresine maruz bırakılmış çeltik bitkisinde glutatyon konsantrasyonunun arttığı ve bu artışın askorbat-glutatyon yolundaki enzim aktivitelerindeki değişimle ilişkili olduğu rapor edilmiştir (Sharma ve Dubey, 2005). Kuraklık stresi esnasında GSH seviyesindeki artışın oksidatif strese karşı bitkileri korumada ne kadar önemli olduğu gösterilmiştir (Zhang ve Kirkham, 1996). Aynı zamanda artan glutatyon seviyesinin askorbat ve dehidroaskorbat seviyelerinin düzenlenmesi için gerekli olduğu belirtilmiştir (Noctor ve Foyer, 1998; Foyer vd., 2001). PA'ların merkezi sinyal molekülü olduğu ve dışardan uygulanmaları halinde bitki toleransını artırmak için askorbat-glutatyon döngüsünü hızlandırdığı bulunmuştur (Alcazar vd., 2010; Wang vd., 2010). Çalışmamıza benzer olarak dışarıdan uygulanan Spd'nin ısı stresine maruz kalmış çeltik fidelerinde glutatyon seviyesini düzenlediği, GSH içeriğini artırdığı GSSG içeriğini ise azalttığı, dışardan uygulanan Spd'nin antioksidan sistemi aktive ederek çeltikleri ısı stresine daha toleranslı hale getirdiği ileri sürülmüştür (Mostofa vd., 2014). Başka bir çalışmada Spd'nin dışarıdan uygulanmasıyla üşüme stresine maruz kalmış zencefilin GSH içeriğinin artmasına GSSG içeriğinin ise azalmasına sebep olarak üşüme stresine tolerans geliştirdiği belirlenmiştir (Li vd., 2014). Mevcut çalışmamızda dışardan uygulanan PA'ların ve yaprak kıvrılmasının kuraklık stresine maruz kalan mısır fidelerinde özellikle de toleranslı çeşitte ASC ve GSH seviyelerinin aşırı üretilen ROS'ları elimine etmek için arttığı belirlenmiştir. Aynı zamanda ASC ve GSH'ı yeniden oluşturan enzimlerin (MDHAR, DHAR, GR) de arttığı ve DHA ve GSSG içeriklerinin ise azaldığı ve bunların birbirleriyle ve artan stres toleransı ile ilişkili olduğu bulunmuştur. Sonuç olarak artan ASC ve GSH seviyeleri daha yüksek antioksidan kapasite ve azalan H₂O₂ ve MDA içeriği olarak açıklanabilir. Askorbat-glutatyon döngüsü enzimlerinin aktiviteleri arasındaki hassas denge H₂O₂'nin etkin uzaklaştırılması için çok önemlidir. Benzer olarak ısı stresinin ASC ve GSH içeriğini azalttığı rapor edilmiştir (Xu vd., 2010; Ma vd., 2008). Başka bir çalışmada Spd ile muamele edilen ısı stresine maruz kalmış fidelede yüksek ASC, GSH içeriğine düşük DHA, GSSG içeriği ve daha yüksek DHAR ve GR aktivitelerinin eşlik ettiği bildirilmiştir (Li vd., 2014). Kuraklık stresiyle azalan ASC ve GSH seviyelerinin ASC-GSH döngüsünün etkinliğini ciddi şekilde etkilediği ve bu olumsuz etkinin, yaprak kıvrılması ve Put ve Spm ön muameleleri ile tersine çevrildiği düşünülmektedir. Diğer taraftan yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle

GSH içeriğinde meydana gelen azalma ve GSSG içeriğinde meydana gelen artışlar, 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleleriyle bertaraf edilmiş ve poliamin uygulanıp yaprak kıvrılması engellenen bitkilerdeki GSH içerikleri kontrole göre yüksek, GSSG içerikleri ise düşük bulunmuştur. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle GSH içeriğinde meydana gelen azalmaların, artan MDA ve H₂O₂ içerikleriyle ilişkili olabileceğini göstermektedir. Bununla birlikte GSH konsantrasyonunun yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle azalması ve GSSG'nin artması, DHAR ve GR aktivitelerinin inhibisyonu ile de sonuçlanmış olabilir. Böylece yaprak kıvrılmasının glutasyon dengesini sağlamada fonksiyon görebileceği ve ASC-GSH döngüsünün devamlılığını sağlamada etkili bir mekanizma olabileceğini düşündürmektedir.

Çalışmamızda 0,1mM Put, 0,1mM Spd, 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan yaprakları kıvrılmış bitkilerin içsel poliamin miktarlarının (Put, Spd ve Spm) kontrole göre önemli derecede arttığı poliamin sentez yolu inhibitörlerinin (1 mM DFMA+1 mM DFMO+ 1 mM CHA) uygulanmasıyla ise azaldığı bulundu. Böylece dışarıdan uygulanan PA'ların ve sentez yolu inhibitörlerinin içsel PA seviyesine etki ettiği anlaşılmış oldu. Ayrıca bu çalışma ile mısır fidelerinde PA ön muamelesinin içsel PA'ları da artırarak yaprak kıvrılmasını geciktirdiği bulunmuştur. Mevcut çalışmamızda PA muamelesinin toleranslı ve hassas mısırlarda yaprak kıvrılması esnasında içsel PA birikimine neden olduğu, antioksidan ve fotosentetik sistemleri aktifleştirerek yaprak lipid peroksidasyonu ve H₂O₂ içeriklerini azalttığı, fotosentez ve su potansiyelini artırdığı ve böylece kuraklık toleransının gelişmesine ve yaprak kıvrılmasının gecikmesine neden olduğu düşünülmektedir. Ayrıca PA ön muamelesinin yaprak kıvrılması esnasında içsel birikiminin PA'ların antioksidan özelliğinden dolayı doğrudan ROS'ları temizlerken membranları koruyabileceği düşünülmektedir (Lee vd., 1997; Velikova vd., 2000). Bundan dolayı yaprak kıvrılması esnasında poliamin içeriğinde artış olması, poliaminlerin yaprak kıvrılmasında önemli bir rol oynadığını göstermektedir. Genellikle bitki türleri, kuraklığın teşvik ettiği abiyotik strese cevapta poliamin biyosentezini artırma eğilimindedirler (Erdei vd., 1996). Dışarıdan uygulanan Put ve Spd'nin özellikle soya fasulyesinde stresle teşvik edilen etkileri yatıştırdığı, DFMA, DFMO ve CHA kullanılarak nohut ve soya fasulyesinde su stresine farklı hassasiyet göstermede PA'ların etkili olduğu bildirilmiştir (Nayyar vd., 2005). Ayrıca mısır fidelerine 1 mM Spm ve Put foliar uygulaması yapılan yapraklarda paraquatla teşvik edilen klorofil ve karotenoid kaybının önemli derecede engellendiği rapor edilmiştir (Durmuş ve Kadioğlu, 2005). Dışarıdan uygulanan Spd'nin ısı stresine maruz

kalmış çeltik fidelerinde kontrole göre içsel Spd ve Spm seviyesini artırdığı böylece kloroplastlardaki hasarı azalttığı ve ısı stresli fidelerde daha yüksek klorofil seviyesini sürdürdüğü saptanmıştır (Mostofa vd., 2014). Su eksikliği stresiyle ilişkili olarak Capell vd. (1998) çeltikte yulaf *ADC* geni aşırı ekspreslendiğinde bitkilerde klorofil kaybı açısından kuraklık toleransının geliştiğini ileri sürmüştür. Stres altında çok daha yüksek Put üreten *Datura adc* geni ekspresleyen transgenik bitkilerin, Spd ve Spm sentezini teşvik ettiği ve sonunda bitkileri kuraklıktan koruduğu bildirilmiştir (Capell vd., 2004). İçsel PA'lardaki değişikliklerin fotosentetik aygıtta önemli bir koruyucu rolü olabileceği rapor edilmiştir (Kotzabasis vd., 1999; Sfakianaki vd., 2006). Dışardan uygulanan PA'ların sağlam kloroplasta hızlıca girdiği (He vd., 2002) ve çevresel streslerin kötü etkilerinden fotosentetik aygıtı koruyucu bir rol oynadığı gösterilmiştir (Navakoudis vd., 2003). Stres toleransının geliştirilmesinde Spd ve Spm'nin serbest ve bağlı formlarının ROS temizliğinde, polikasyonik özelliklerinden dolayı membran kararlılığında doğrudan rol oynamasına bağlı olduğu belirtilmiştir (Liu vd., 2007; Kubis, 2008).

Mevcut çalışmamızda içsel PA miktarlarının dışarıdan 0,1 mM Spd uygulamasından ziyade özellikle 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm uygulamalarıyla yaprak kıvrılması esnasında çok daha fazla arttığı, bu artışın toleranslı çeşitte hassas çeşide göre daha yüksek olduğu belirlenmiştir. Benzer olarak strese toleranslı bitkilerin içsel poliamin miktarını hassas olanlara göre daha çok artırdığı rapor edilmiştir (Lee, 1997).

Çalışmamızda yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle antioksidan sistemin büyük oranda inhibe ve 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm ön muameleleriyle aktive olması, kıvrılmanın ve PA ön muamelesinin antioksidan sistemin düzenlenmesiyle yakından ilişkili olabileceğini ve yaprak kıvrılmasının ve PA'ların antioksidan sistemi teşvik ederek fotosentetik verimi koruyabileceğini işaret etmektedir.

Sonuç olarak elde edilen tüm bulgular, yaprak kıvrılmasının ve PA ön muamelesinin kuraklık koşulları altında bitkilerin su kaybını azaltan, transpirasyonu düzenleyen, fotosistemleri foto-dinamik hasara karşı koruyan, yaprak kıvrılması sayesinde oluşturduğu nemli bir ortam aracılığı ile 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. Kuraklığa toleranslı (Side) ve hassas (Karaçay) mısır çeşitlerinin % 5 PEG konsantrasyonunda 24 saatte en etkili kıvrıldığı belirlendi.
2. Kuraklığa toleranslı ve hassas mısır çeşitlerinin yaprak kıvrılmalarını en çok geciktiren poliaminlerin 0,1 mM Put ve 0,1 mM Spm olduğu, Spd'nin ise kıvrılma derecesine bir etkisinin olmadığı bulundu.
3. Kuraklığa toleranslı ve hassas mısır çeşitlerine dışarıdan uygulanan 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelelerinin yaprak kıvrılmasını aynı derecede geciktirdiği saptandı. Ayrıca Put ve Spm ön muamelelerinin kuraklığa toleranslı çeşitte yaprak kıvrılma derecesini hassasa göre daha çok geciktirdiği belirlendi.
4. 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması esnasında, yaprak su potansiyeli (Ψ) ve % yaprak nispi su içeriğinin her iki muamelede de eşit ve kontrole (kuraklık) göre önemli derecede arttığı bulundu. Toleranslı çeşitteki yaprak su potansiyeli ve % nispi su içeriğindeki artışın hassas çeşide göre yüksek olduğu kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesinin su potansiyelini ve % yaprak nispi su içeriğini azalttığı belirlendi. Diğer taraftan poliamin ön muamelesinin mekanik engelli yapraklarda yaprak su potansiyeli ve % nispi su içeriğini kontrole göre artırdığı saptandı.
5. Put ve Spm ön uygulamalarının kontrole (kuraklık) oranla lipid peroksidasyonlarını (MDA içeriklerini) eşit ve önemli derecede azalttığı belirlendi. Lipid peroksidasyonundaki bu azalışın toleranslı çeşit Side'de daha yüksek olduğu kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesinin lipid peroksidasyonunu artırdığı belirlendi.
6. Mısır çeşitlerinde Put ve Spm ön uygulamalarının özellikle de Put'un kontrole (kuraklık) oranla klorofil ve karotenoid pigment içeriklerini önemli derecede artırdığı tespit edildi. Toleranslı çeşitteki klorofil ve karotenoid pigment içeriklerin hassasa göre daha yüksek olduğu saptandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesinin fotosentetik pigmentlerdeki azalmayı artırdığı belirlendi.
7. Mısır çeşitlerinde Put ve Spm ön uygulamalarının özellikle de Put'un yaprak kıvrılması esnasında PS2 maksimum kuantum verimini (F_v/F_m) kontrole (kuraklık) göre artırdığı tespit edildi. Toleranslı çeşitteki F_v/F_m değerinin hassasa göre daha yüksek olduğu

- saptandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesinin PS2 maksimum kuantum verimini azalttığı belirlendi.
8. 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması esnasında özellikle Put uygulanan bitkilerde fotokimyasal verim (Φ_{PS2})'in kuraklık kontrole göre arttığı bulundu. Fotokimyasal verim (Φ_{PS2})'deki artışın toleranslı çeşitte hassasa göre yüksek olduğu kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesinin fotokimyasal verimi dikkate değer bir biçimde azalttığı belirlendi.
 9. 0,1mM Put ve 0,1mM Spm uygulanıp kuraklık stresine maruz bırakılan mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması esnasında özellikle Put uygulanan bitkilerde fotokimyasal floresans sönmesini (QP) kontrole (kuraklık) göre artırdığı bulundu. QP'deki artışın toleranslı çeşitte hassasa göre daha yüksek olduğu kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesinin fotokimyasal floresans sönmesini dikkate değer bir biçimde azalttığı bulundu.
 10. 0,1 mM Put ve 0,1mM Spm uygulanıp kuraklık stresine maruz bırakılan mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması esnasında özellikle Put uygulanan bitkilerde fotokimyasal olmayan floresans sönmesinin (NPQ)'in kontrole (kuraklık) göre azaldığı bulundu. NPQ'daki azalışın toleranslı çeşitte hassasa göre yüksek olduğu kaydedildi. Kıvrılmanın engellenmesinin fotokimyasal olmayan floresans sönmesini dikkate değer bir biçimde artırdığı belirlendi.
 11. Mısır çeşitlerinde Put ve Spm ön uygulamalarının özellikle de Put'un yaprak kıvrılması esnasında elektron taşınım oranını (ETO) kontrole (kuraklık) göre artırdığı tespit edildi. Toleranslı çeşitteki ETO değerinin hassasa göre daha yüksek olduğu saptandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle ETO'da yaprak kıvrılmasına göre dikkate değer azalmalar meydana geldi.
 12. 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması esnasında özellikle Put uygulanan bitkilerde stoma iletkenliği (g_s)'nin kontrole (kuraklık) göre arttığı bulundu. Stoma iletkenliğindeki artışın toleranslı çeşitte hassasa göre yüksek olduğu kaydedildi. Kıvrılmanın engellenmesinin stoma iletkenliğini yaprak kıvrılmasına göre dikkate değer biçimde azalttığı belirlendi.
 13. Kuraklık stresi esnasında yapılan analizler sonucu, mısırlara dışardan uygulanan poliaminlerin ve yaprak kıvrılmasına paralel olarak transpirasyon oranında (E) özellikle

de toleranslı çeşitte istatistiki olarak önemli ölçüde artışlar kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle transpirasyon oranında yaprak kıvrılmasına göre dikkate değer biçimde düşüşler olduğu kaydedildi.

14. Mısır çeşitlerinde Put ve Spm ön uygulamalarının özellikle de Put'un yaprak kıvrılması esnasında fotosentez hızını (P_n) kuraklık kontrole göre artırdığı tespit edildi. Toleranslı çeşitteki fotosentez hızının hassasa göre daha yüksek olduğu saptandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle fotosentez hızında yaprak kıvrılmasına göre önemli azalmalar meydana geldiği kaydedildi.
15. 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması esnasında özellikle Put uygulanan bitkilerde içsel CO_2 miktarı (C_i)'nin kuraklık kontrole göre arttığı bulundu. C_i 'deki artışın toleranslı çeşitte hassasa göre yüksek olduğu kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesinin içsel CO_2 miktarı önemli derecede azalttığı belirlendi.
16. 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması esnasında özellikle Put uygulanan bitkilerde bitki canlılık indeksi (Rfd)'nin kurak kontrole göre arttığı bulundu. Rfd'deki artışın toleranslı çeşitte hassasa göre yüksek olduğu kaydedildi. Kıvrılmanın engellenmesinin canlılık indeksini yaprak kıvrılmasına göre dikkate değer biçimde azalttığı belirlendi.
17. Mısır çeşitlerinde Put ve Spm ön uygulamalarının özellikle de Spm'nin yaprak kıvrılması esnasında hidrojen peroksit içeriğini kuraklık kontrole göre azalttığı tespit edildi. H_2O_2 içeriğindeki bu azalışın toleranslı çeşitte hassasa göre daha yüksek olduğu saptandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle H_2O_2 içeriğinde yaprak kıvrılmasına göre önemli oranda artış olduğu bulundu.
18. 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması esnasında özellikle Spm uygulanan bitkilerde CAT aktivitesinin kontrole (kuraklık) göre arttığı bulundu. CAT aktivitesindeki artışın hassas çeşitte daha yüksek olduğu kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi ile CAT aktivitesinin yaprak kıvrılmasına göre önemli derecede azaldığı belirlendi.
19. 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması esnasında SOD aktivitesinin kontrole göre değişmediği bulundu. Fakat SOD aktivitesinin toleranslı çeşitte daha yüksek olduğu saptandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi ile SOD aktivitesinin yaprak kıvrılmasına göre önemli derecede azaldığı belirlendi.

20. Mısır çeşitlerinde Put ve Spm ön uygulamalarının özellikle de Spm'nin yaprak kıvrılması esnasında GPX aktivitesini kontrole göre artırdığı tespit edildi. GPX aktivitesindeki bu artışın toleranslı çeşitte hassasa göre daha yüksek olduğu saptandı. Antioksidan enzimler arasında en çok artan ikinci enziminin GPX olduğu belirlendi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle GPX aktivitesinde yaprak kıvrılmasına göre önemli oranda azalış olduğu saptandı.
21. Mısır çeşitlerinde Put ve Spm ön uygulamalarının özellikle de Spm'nin yaprak kıvrılması esnasında APX aktivitesini kontrole göre artırdığı tespit edildi. APX aktivitesindeki bu artışın toleranslı çeşitte hassasa göre daha yüksek olduğu saptandı. Antioksidan enzimler arasında en yüksek artışı APX enziminin gösterdiği saptandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle APX aktivitesinde yaprak kıvrılmasına göre önemli oranda azalış olduğu kaydedildi.
22. 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması esnasında özellikle Put uygulanan bitkilerde MDHAR aktivitesinin kontrole (kuraklık) göre arttığı bulundu. MDHAR aktivitesindeki artışın toleranslı çeşitte daha yüksek olduğu kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi ile MDHAR aktivitesinin yaprak kıvrılmasına göre önemli derecede azaldığı belirlendi.
23. 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması esnasında özellikle Put uygulanan bitkilerde DHAR aktivitesinin kontrole (kuraklık) göre arttığı bulundu. DHAR aktivitesindeki artışın toleranslı çeşitte daha yüksek olduğu kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi ile DHAR aktivitesinin yaprak kıvrılmasına göre önemli derecede azaldığı belirlendi.
24. 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması esnasında GR aktivitesinin kontrole (kuraklık) göre arttığı bulundu. GR aktivitesindeki artışın toleranslı çeşitte daha yüksek olduğu kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi ile GR aktivitesinde yaprak kıvrılmasına göre önemli düşüşler olduğu belirlendi.
25. Mısır çeşitlerinde Put ve Spm ön uygulamalarının yaprak kıvrılması esnasında ASC ve DHA içeriklerini kuraklık kontrole göre önemli ve eşit oranda artırdığı tespit edildi. ASC ve DHA içeriklerindeki bu artışların toleranslı çeşitte hassasa göre daha yüksek olduğu saptandı. Yaprak kıvrılmasının engellenmesiyle ASC ve DHA içeriklerinde yaprak kıvrılmasına göre önemli oranda düşüşler meydana geldiği bulundu.

26. 0,1mM Put ve 0,1mM Spm ön muamelesi yapıp kuraklık stresine maruz bırakılan mısır çeşitlerinde yaprak kıvrılması esnasında özellikle Put uygulanan bitkilerde GSH içeriğinin kontrole göre arttığı ve GSSG içeriğinin ise azaldığı bulundu. GSH içeriğindeki artışın ve GSSG içeriğindeki azalışın toleranslı çeşitte daha yüksek olduğu kaydedildi. Yaprak kıvrılmasının engellenmesi ile yaprak kıvrılmasına göre GSH içeriği azalırken, GSSG içeriğinde önemli derecede artış olduğu belirlendi.
27. Dıştan PA uygulamasının içsel PA seviyesine etki ederek toleranslı ve hassas mısırlarda özellikle de toleranslı çeşitte PA birikimine neden olduğu, poliamin biyosentez yolu biyosentetik inhibitörlerinin (1 mM DFMA+DFMO+CHA) uygulanmasıyla PA seviyelerinin azaldığı bulundu.
28. Hem PA ön muamelesinin hem yaprak kıvrılmasının kuraklık koşulları altında toleranslı ve hassas çeşitlerde özellikle de toleranslı çeşitte antioksidan sistemin ve fotosentezin artırılmasında ve kuraklık toleransının geliştirilmesinde etkili olduğu sonucuna varıldı.

6. ÖNERİLER

Dünyada geniş olarak tarımı yapılan ve yaprak kıvrılma mekanizmasına sahip pirinç, buğday, mısır gibi dünyanın artan besin ihtiyacını karşılamak için üretiminin artırılması gereken tahıllardaki kıvrılma mekanizmasının bütün yönleriyle bilinmesi gerekir. Ekonomik olarak önemli olan mısır bitkisinde kıvrılma mekanizması ile dıştan uygulanan poliaminler ve stres toleransı arasındaki ilişkiyi belirlemek için yapılan bu çalışmadan elde edilen bulguların benzer mekanizmalara sahip bitkiler için kullanılabilir özellikte olacağı düşünülmektedir. Diğer taraftan yaprak kıvrılmasıyla ilgili genlerin zirai bitkilere aktarım çalışmalarına hız kazandırılması gerekmektedir. Mevcut projeden elde edilen sonuçlar dıştan uygulanan poliaminlerin yaprak kıvrılmasını geciktirdiğini göstermiştir. Aynı zamanda mevcut çalışmanın kuraklığa toleranslı çeşitler geliştirmede yaprak kıvrılması genlerinin yanı sıra poliamin mutant bitkileriyle yapılacak moleküler çalışmalar için de temel oluşturduğu düşünülmektedir. Stres esnasında yaprak kıvrılmasının ve PA arasındaki etki mekanizmasının ayrıntılı olarak ortaya konulması için poliamin mutanti mısır bitkileriyle benzer çalışmaların yapılması da yararlı olacaktır.

Diğer taraftan kuraklık stresi sonucu verim kayıplarını azaltabilmek için hem toleranslı hem hassas mısır çeşitlerinin fide aşamasında Put ve Spm ile ön muamele yapılmasının kuraklık stresine toleransı geliştireceği, fotosentezi koruyabileceği düşünülmektedir. Aynı zamanda tarımı yapılacaksa yaprak kıvrılması cevabı daha geç başlayan ve dıştan PA muamelesi ile antioksidan sistemi ve fotosentetik aktiviteyi kurak şartlarda daha çok artıran toleranslı Sidenin ekilmesi tarafımızdan önerilmektedir. Laboratuvar şartlarında yapılan bu çalışmanın tarla denemelerinin yapılması, elde edilen bulgulara göre PA'ların tohumdan ve kuraklık öncesinde fide aşamasında dıştan uygulanması çalışmalarının yapılması yararlı olacaktır.

Ayrıca mevcut çalışma sonuçlarına göre dıştan uygulanan poliaminlerin içsel PA seviyesini etkileyerek PA birikimine, dıştan uygulanan PA biyosentez yolu inhibitörlerinin (DFMA+DFMO+CHA) uygulanması ile de içsel PA seviyelerinin önemli derecede azalmasına neden olduğu bulunmuştur. Böylece dıştan uygulanan PA'ların kuraklık stresiyle mücadelede antioksidan ve fotosentetik sistemlerin aktifleştirilmesinde içsel PA seviyelerinin arttırılmasının da rolü olduğu sonucuna varıldı. Fakat PA ve PA sentez yolu inhibitörlerinin dışardan uygulanarak bu etkinin kesin olarak görülmesi için yaprak

kıvrılması esnasında ilave alıřmalar yapılması tam etkinin anlaşılmasında önemli olacaktır.

Bu alıřma sonucunda yaprak kıvrılması esnasında H_2O_2 ve poliaminler arasında bir ilişkinin olduđu belirlenmiřtir. PA'lar ile H_2O_2 arasındaki ilişkinin alıřılmasının faydalı olacađı dűřünülmektedir.

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, Weinheim, 273-286.
- Alcázar, R., Altabella, T., Marco, F., Bortolotti, C., Reymond, M., Koncz, C., Carrasco, P. ve Tiburcio, A.F., 2010. Polyamines: molecules with regulatory functions in plantabiotic stress tolerance. Planta, 231, 1237-1249.
- 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.
- Altman, A., Bachrach, U., 1981. Involvement of Polyamines in Plant Growth and Senescence. In CM Caldarera, V Zappia, U Bachrach, eds, Advances in Polyamine Research, Vol 3. Raven Press, New York, pp 365-375.
- Angelini, R., Manes, F. ve Federico, R., 1990. Spatial and Functional Correlation Between Diamine-Oxidase and Peroxidase Activities and Their Dependence upon Deetiolating and Wounding in Chick-Pea Stems, Planta, 182, 89-96.
- Anjum, M.A., 2008. Effect of NaCl Concentrations in Irrigation Water on Growth and Polyamine Metabolism in Two Citrus Rootstocks With Different Levels of Salinity Tolerance, Acta Physiol., 30, 43-52.
- Antognoni, F., Pistocchi, R., Casali, P. ve Bagni, B. 1995. Does Calcium Regulate Polyamine Uptake in Carrot Protoplasts?, Plant Physiol. Biochem., 33: 701-702.
- 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.
- Arasimowicz-Jelonek, M., Floryszak, J., ve Kubis, J., 2009. Interaction Between Polyamine and Nitric Oxide Signaling in Adaptive Responses to Drought in Cucumber, J. Plant Growth Reg., 28, 177-186.
- Aribaud, M. ve Martin-Tanguy, J., 1994. Polyamine Metabolism in Normal and Sterile Chrysanthemum Plants. Phytochemistry., 37: 927-932.
- Aribaud, M., Carré, M. ve Martin-Tanguy, J., 1994. Polyamine Metabolism and *in vitro* Cell Multiplication and Differentiation of Chrysanthemum Leaf Explants. Plant Growth Regul., 15, 143-155.

- 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., 1999. The Water-Water Cycle in Chloroplasts: Scavenging of Active Oxygens and Dissipation of Excess Photons, Annu. Rev. Plant Physiol., Plant Mol. Biol., 50: 601-639.
- Asamaa, K., Sober, A., Hartung, W. ve Niinemets, U., 2002. Rate of Stomatal Opening, Shoot Hydraulic Conductance and Photosynthetic Characteristics in Relation to Leaf Abscisic Acid Concentration in Six Temperate Deciduous Trees, Tree Physiol., 22, 267-276.
- Bagni, N., Adamo, P., Serafini-Fracasini, D. ve Villanueva, V.R., 1981. RNA, proteins and polyamines during tube growth in germinating apple pollen, Plant Physiol., 68, 727-730.
- Bagni, N. ve Pistocchi, R., 1991. Uptake and Transport of Polyamines and Inhibitors of Polyamine Metabolism in Plants. In: Slocum R.D. and Flores H.E. (eds), Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants. CRC Press, Boca Raton, pp. 105–118.
- Baisak, R., Rana, D., Acharya, P.B. ve Kar, M., 1994. Alterations in the Activities of Active Oxygen Scavenging Enzymes of Wheat Leaves Subjected to Water Stress, Plant Cell Physiol., 35, 489-495.
- Bajaj, S. ve Rajam, M.V., 1995. Efficient Plant Regeneration From Long-Term Callus Cultures of Rice by Spermidine. Plant Cell. Rep. 14, 717–720.
- 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.

- Baker, N.R., 1991. A Possible Role for Photosystem II in Environmental Perturbations of Photosynthesis, Physiol. Plant., 81, 563-570.
- Basra, R.K., Basra, A.S., Malik, C.P. ve Grover, I.S., 1997. Are Polyamines Involved in The Heat-Shock Protection of Mung Bean Seedlings?, Bot. Bull. Acad. Sin., 38, 165-169.
- 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.
- Beigbeder, A. ve Kotzabasis, K. 1994. The Influence of Exogenously Supplied Spermine on Protochlorophyllide And Chlorophyll Biosynthesis, J. Photoch. Photobio. B., 23, 201-206.
- Beigbeder, A., Vavadakis, M., Navakoudis, E. ve Kotzabasis, K. 1995. Influence of Polyamine Inhibitors on Light-Independent and Light-Dependent Chlorophyll Biosynthesis and on the Photosynthetic Rate, J. Photochem. Photobiol. B: Biology, 28, 235-242.
- Bergmeyer, J. ve Grabl, M., 1983. Methods of Enzymatic Analysis, Third Edition, Germany, 190-302.
- Besford, R.T., Richardson, C.M ve Tiburcio, A.F., 1993. Effect of Polyamines on Stabilization of Molecular Complexes in Thylakoid Membranes of Osmotically Stressed Oat Leaves, Planta 189, 201-206.
- Bidwell, R.G.S., 1974. Plant Physiology, Giles, McMillan Co., New York.
- 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.
- Bolwell, G., Blee, K.A., Butt, V.S., Davies, D.R., Gardner, S.L., Gerrish, C., Minibaeva, F., Rowntree, E.G. ve Wojtaszek, P., 1999. Recent Advances in Understanding the Origin of the Apoplastic Oxidative Burst in Plant Cells, Free Radical Res., 31, 137-145.

- Borrell, A., Culiarez-Macia, F.A., Altabella, T., Besford, R.T., Flores, D. ve Tiburcio, A.F. 1995. Arginine Decarboxylase is Localized in Chloroplasts. Plant Physiol. 109, 771-776.
- Borrell, A., Carbonell, L., Farra's, R., Puig-Parellada, P. ve Tiburcio, A.F., 1997. Polyamines Inhibit Lipid Peroxidation in Senescing Oat Leaves, Physiol. Plant. 99, 385-390.
- Bouchereau, A., Guenot, P., ve Larher, F., 2000. Analysis of Amines in Plant Materials, J. Chromatography, 7, 49-67.
- 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.
- Broeck, D., Straeten, D., Montagu, M. ve Caplan, A., 1994. A group of Chromosomal Proteins is Specifically Released by Spermine and Loses DNA-Binding Activity upon Phosphorylation, Plant Physiol., 106, 559-566.
- 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.
- Burtin, D., Martin-Tanguy, J., Paynot, M., Carré, M. ve Rossin, N., 1990. Polyamines, Hydroxycinnamoyl putrescines, and Root Formation in Leaf Explants of Tobacco Cultivated *in vitro*. Effects of the Suicide Inhibitors of Putrescine Synthesis. Plant Physiol., 93, 1398-1404.
- 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.

- Campos, J.L., Figueras, X., Boronat, A., Pinol, M.T. ve Tiburcio, A.F. 1991. Changes in Polyamine Content of *Arabidopsis thaliana* After UV-C Irradiation. In: Galston G.W. and Tiburcio A.F. (eds), Lecture Course on Polyamines as Regulators of Plant Development. Fundation Juan March, pp. 78–80.
- Capell, T., Escobar, C., Liu, H, Burtin, D., Lepri, O. ve Christou, P., 1998. Over-Expression of the Oat Arginine Decarboxylase cDNA in Transgenic Rice (*Oryza sativa* L.) Affects Normal Development Patterns in vitro and Results in Putrescine Accumulation in Transgenic Plants, Theor Appl Genet., 97, 246-254.
- Capell, T., Bassie, L. ve Christou, P., 2004. Modulation of the Polyamine Biosynthetic Pathway in Transgenic Rice Confers Tolerance to Drought Stress. Proc Natl Acad Sci, 10, 9909-9914.
- Castillo, F.J., 1996. Antioxidative Protection in the Inducible CAM Plant *Sedum abum* L. Following the Imposition of Severe Water Stress and Recovery, Oecologia, 107, 469-477.
- Chattopadhyay, M.K., Tiwari, B.S. Chattopadhyay, G. Bose, A. Sengupta, D.N. ve Ghosh, B. 2002. Protective Role of Exogenous Polyamines on Salinity-Stressed Rice (*Oryza sativa*) Plants. Physiol. Plantarum, 116, 192-199.
- 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., 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.
- Cheng, SH. Ve Kao, CH. 1983. Localized Effect of Polyamines on Chlorophyll Loss, Plant Cell Physiol., 24, 1465-1467.
- Cho, S.C., 1983. Effects of Cytokinin and Several Inorganic Cations on the Polyamine Content of Lettuce Cotyledons, Plant Cell Physiol., 24 (1), 27-32.
- Chimenti, C.A., Marcantonio, M. ve Hall, A.J., 2006. Divergent Selection for Osmotic Adjustment Results in Improved Drought Tolerance in Maize (*Zea Mays* L.) in Both Early Growth and Flowering Phases, Field Crops Research, 95, 305-315.

- Choudhary, S.P., Oral, H.V., Bhardwaj, R., Yu, J ve Tran, L.S., 2012. Interaction of Brassinosteroids and Polyamines Enhances Copper Stress Tolerance in *Raphanus sativus*. J. Exp. Bot., 63, 5659-5675.
- 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.
- Comstock, J.P., 2002. Hydraulic And Chemical Signalling in The Control of Stomatal Conductance and Transpiration, J. Exp. Bot., 53, 195-200.
- 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.
- 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.
- De Gara, L. ve Tommasi, F. 1999. Ascorbate Redox Enzymes: A Network of Reactions Involved in Plant Development, Recent Dev. Phytochem., 3, 1-15.

- De Gara, L., Tommasi, F., Liso, R. ve Arrigoni, O., 1991. Ascorbic Acid Utilization by Prolylhydroxylase “in vivo”, Phytochemistry, 30, 1397-1399.
- 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.
- DİE, 2000, Türkiye İstatistik Yıllığı (1999). Devlet İstatistik Enst. Yay. No: 2390, Ankara.
- DİE, 2000, Devlet İstatistik Enstitüsü Bilgisayar Verileri, Ankara.
- Dingkuhn, M., Audebert A., Jones, M.P., Etienne, K. ve Sow, A., 1999. Control of Stomatal Conductance and Leaf Rolling in *O. sativa* and *O. glaberrima* Upland Rice, Field Crop Res., 61, 223-236.
- Duan, H., Yuan, S., Liu, W., Xi, D., Liang, H ve Lin. H., 2006. Effects of Exogenous Spermidine on Photosystem II of Wheat Seedlings Under Water Stress, J. Integrative Plant Biol., 48, 920-927.
- Durmuş, N., ve Kadioğlu, A., 2005. Spermine and Putrescine Enhance Oxidative Stress Tolerance in Maize Leaves, Acta Physiol. Plant., 27, 515-522.
- 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.
- Egea-Cortines, M. ve Mizrahi, Y. 1991. Polyamines in Cell Division, Fruit Set and Development, and Seed Germination. In: Slocum R.D. and Flores H.E. (eds), Biochemistry and Physiology of Polyamines in plants. CRC Press, Boca Raton, pp. 143–158.
- Egert, M. ve Tevini, M., 2002. Influence of Drought on Some Physiological Parameters Symptomatic for Oxidative Stress in Leaves of Chives (*Allium schoenoprasum*), Environ. Exp. Bot., 48, 43-49.
- 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.
- El Ghachtoul, N., Martin-Tanguy, J., Paynot, M. ve Gianinazz, S., 1996. First Report of the Inhibition of Arbuscular Mycorrhizal Infection of *Pisum sativum* by Specific and Irreversible Inhibition of Polyamine Biosynthesis or by Gibberellic Treatment. FEBS Lett. 385: 189–192.

- 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.
- Erdei, L., Szegletes, Z., ve Pestanacz, A., 1996. Responses in Polyamine Titer Under Osmotic and Salt Stress in Sorghum and Maize Seedlings. J. Plant Physiol., 147, 599-603.
- European Commission, 2004. Agriculture in the European Union. Statistical and Economic Information 2003. http://europa.eu.int/comm/agriculture/agrista/index_en.htm 18 Temmuz 2004.
- Evans, P.T. ve Malmberg, R.L., 1989. Do Polyamines Have Roles in Plant Development, Annu. Rev. Plant Physiol., 40, 235-269.
- Farooq, M., Wahid, A. ve Lee, D., 2009. Exogenously Applied Polyamines Increase Drought Tolerance of Rice by Improving Leaf Water Status, Photosynthesis and Membrane Properties, Acta Physiol Plant, 31, 937-945.
- Farooq, M., Wahid, A., Lee, D. ve Aziz, T., 2010. Comparative Time Course Action of The Folier Applied Glycine betaine, Salicylic Acid, Nitrous Oxide, and Spermine in Improving Drought Resistance of Rice, J. Agron. Crop Sci., 196, 336-345.
- Federico, R. ve Angelini, R., 1991. Polyamine Catabolism. In: Slocum R.D. and Flores H.E. (eds), Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants. CRC Press, Boca Raton, pp. 41-56.
- 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.
- Fernandez, D. ve Castrillo, M., 1999. Maize Leaf Rolling Initiation, Photosynthetica, 37, 493-497.
- 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.
- Flores, H.E. ve Galston, A.W., 1982. Analysis of Polyamines in Higher Plants by High Performance Liquid Chromatography, Plant Physiol., 69, 701-706.
- Flores, H.E. ve Galston, A.W., 1984. Osmotic Stress- Induced Polyamine Accumulation In Cereal Leaves, Plant Physiol., 75, 102-109.
- Flores, H.E., Protacio, C.M. ve Signs, M.W. 1989. Primary and Secondary Metabolism of Polyamines in Plants. Recent. Adv., Phytochem., 23: 329–393.
- Flores, H.E., 1991. Changes in Polyamine Metabolism in Response to Abiotic Stress, In: Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants, R.D. Slocum and H.E. Flores (Eds), CRC Press Boca Raton.
- Flower, D.J. ve Ludlow, M.M., 1986. Contribution of Osmotic Adjustment to the Dehydration Tolerance of Water Stressed Pigeonpea (*Cajanus cajan* L.) Millsp. Leaves, Plant Cell Environ., 9, 33-40.
- 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, I., 1995. Superoxide Radical and Superoxide Dismutases, Annu. Rev. Biochem., 64, 97-112.

- Fridovich, L., 1986. Biological Effect of Superoxide Radical, Arch. Biochem. Biophys., 247, 1-11.
- Friedman, R., Levin, N, and Altman, A., 1986. Presence and Identification of Polyamines in Xylem and Phloem Exudates of Plants, Plant Physiol., 82, 1154-1157.
- 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.
- Gallordo, M., Matilla, A., Munoz de Rueda, P. ve Sanchez-Calle, I.M., 1996. Role of Polyamines in Growth and Development, Ars.Pharm.,37:1, 17-27.
- 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.
- Galston, A.W., 1983. Polyamines as Modulators of Plant Development, Bioscience, 33, 382-388.
- Galston, A.W. ve Kaur-Sawhney, R.K., 1990. Polyamines in Plant Physiology. Plant Physiol. 94: 406–410.
- Galston, A.W. ve Flores, H.E., 1991. Polyamines in Plant Morphogenesis. In: Slocum R.D. and Flores H.E. (eds), Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants. CRC Press, Boca Raton, pp. 175–183.
- Galston, A.W. ve Kaur-Sawhney, R., 1995. Polyamines as Endogenous Growth Regulators. In: Davies P.J. (ed.), Plant Hormones. Physiology, Biochemistry and Molecular Biology. 2nd edn. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 158–178.
- 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.
- Gill, S.S., Tuteja, N., 2010. Reactive Oxygen Species and Antioxidant Machineryin Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants. Plant Physiol. Biochem. 12, 909–1026.
- Giorio, P., Sorrentino, G. ve d'Andria, R., 1999. Stomatal Behaviour, Leaf Water Status and Photosynthetic Response in Field-Grown Olive Tress 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.
- Groppa, M.D., Tomaro, M.L. ve Benavides, M.P., 2001. Polyamines as Protectors Against Cadmium or Copper-Induced Oxidative Damage in Sunflower Leaf Discs. Plant Sci. 161, 481–488
- Groppa, M.D., Benavides, M.P. ve Tomaro, M.L. 2003. Polyamine Metabolism in Sunflower and Wheat Leaf Discs Under Cadmium or Copper Stress. Plant Sci., 161, 481-488.
- Groppa, M.D., ve Benavides, M.P., 2008. Polyamines and Abiotic Stress: Recent Advances, Amino Acids , 34: 35–45
- 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 Oxigen 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.
- He, J.X., Wang, J. ve Liang, H.G., 1995. Effects of water stress on photochemical function and protein metabolism of photosystem II in wheat leaves, Physiol. Plant., 93, 771-777 .
- He, L., Nada, K., Kasukabe, Y. ve Tacibana, S., 2002. Enhanced Susceptibility of Photosynthesis to Low-Temperature Photoinhibition due to Interruption of Cill-Induced Increase of S-Adenosylmethionine Decarboxylase Activity in Leaves of Spinach, Plant Cell Physiol., 43, 196-206.
- 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.
- Hopkins, W.G., 1995. Introduction to Plant Physiology, The University of Western Ontario, John Wiley and Sons Inc., 423-443.
- 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.
- 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.
- Irigoyen, J.J., Emerich, D.W. ve Sacher-Diaz, M., 1992. Alfalfa Leaf Senescence Induced by Drought Stress: Photosynthesis, Hydrogen Peroxide Metabolism, Lipid Peroxidation and 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.

- Jimenez-Bremont, J.F., Ruiz, O.A. ve Rodriguez-Kessler, M., 2007. Modulation of Spermidine and Spermine levels in Maize Seedlings Subjected to Long-Term Salt Stress, Plant Physiol. Biochem., 45, 812-821.
- 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., 2012. Current Advances in The Investigation of Leaf Rolling Caused by Biotic and Abiotic Stress Factors, Plant Sci., 182, 42-48.
- Kalefetoğlu, T. ve Ekmekçi, Y., 2005. The Effects of Drought on Plants and Tolerance Mechanisms, G.Ü. Fen Bilimleri Dergisi, 18, 723-740.
- Kallio, A., McCann, P., Bey, P., 1981. Dla(Difluoromethyl) Arginine: A Potent Enzyme Activated Irreversible Inhibitor of Bacterial Arginine Decarboxylase, Biochemistry 20, 3163–3166.
- 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.
- Kaur-Sawhney, R., Flores, H.E. and Galston, A.W., 1980. Polyamine-Induced DNA Synthesis and Mitosis in Oat Leaf Protoplasts, Plant Physiol., 65, 368-371.
- Kaur-Sawhney, R., Shih L.M. ve Galston, A.W., 1982. Relation of Polyamine Biosynthesis to the Initiation of Sprouting in Potato Tubers, Plant Physiol., 69, 411-415.
- Kaur-Sawhney, R.K., Applewhite, P.B., 1993. Endogenous Protein-Bound Polyamines: Correlation with Regions of Cell Division in Tobacco Leaves, Internodes and Ovaries, Plant Growth Reg., 12, 223–227.

- Kaur-Sawhney, R., Tiburcio, A.F., Altabella, T. ve Galston, A.W., 2003. Polyamines in Plants: An Overview. J. Cell Mol.Biol., 2, 1–12.
- 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.
- 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.
- Kirtok, Y., 1998. Mısır Üretimi ve Kullanımı, Kocaoluk Basım ve Yayınevi, 34-51. sy., İstanbul.
- Klapheck, S., 1988. Homoglutathione: Isolation, Quantification and Occurrence in Legumens, Physiol. Plant., 74, 727-732.
- Klotz, K.L., Liu, T.T.Y., Liu, L. ve Lagrimini, L.M., 1998. Expression of the Tobacco Anionic Peroxidase Gene is Tissue-Specific and Developmentally Regulated, Plant Mol. Biol., 36, 509–520.
- 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.
- Kooten, O.V. ve Snel, J.F.H., 1990. The use of Chlorophyll Fluorescence Nomenclature in Plant Stress Physiology, Photosynthesis Research, 25, 147-150.
- Kotzabasis, K., Fotinou, C., Roubelakis-Angelaki, K.A. ve Ghanotakis, D., 1993. Polyamines in the photosynthetic apparatus, Photosynthesis Research, 38: 83–88.
- Kotzabasis, K., Strasser, B., Navakoudis, E., Senger, H. ve Dörnemann, D., 1999. The Regulatory Role of Polyamines in Structure and Functioning of The Photosynthetic Apparatus During Photoadaptation, J. Photochem. Photobiol. B: Biol. 50, 45-52.
- 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.
- Kozlowski, 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.

- Ksouri, R., Megdiche, W., Debez, A., Falleh, H., Grignon, C. ve Abdelly, C., 2007. Salinity Effects on Polyphenol Content and Antioxidant Activities in Leaves of Thehalophyte *Cakile Maritime*. Plant Physiol. Biochem. 45, 244-249.
- Kubis, J., 2001. Polyamines and "Scavenging system": Influence of Exogenous Spermidine on Halliwell-Asada Pathway Enzyme Activity in Barley Leaves Under Water Deficit, Acta Physiol. Plant., 23, 335-341.
- Kubis, J., 2008. Exogenous Spermidine Differently Alters Activities of Some Scavenging System Enzymes, Superoxide Radical Levels in Water-Stressed Cucumber Leaves, J. Plant Physiol., 165, 397-406.
- Kumar, A., Altabella, T., Taylor, M.A. ve Tiburcio, A.F., 1997. Recent Advances in Polyamine Research, Trends in Plant Sci., 2, 124-130.
- Kusano, T., Berberich, T., Tateda, C. ve Takahashi, Y., 2008. Polyamines: Essential Factors for Growth and Survival, Planta, 228, 367–381.
- Kutlu, N., Terzi, R. Tekeli, Ç., Şenel, G., Battal, P. ve Kadioglu, 2009. Changes in Anatomical Structure and Levels of Endogenous Phytohormones During Leaf Rolling in *Ctenanthe setosa* Under Drought Stress, Turkish J. Biol., 33, 115-122.
- 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.
- Lee, T.M., Lur, H.S. ve Chu, C., 1997. Role of Abscisic Acid in Chilling Tolerance of Rice (*Oryza sativa* L.) Seedlings. 2. Modulation of Free Polyamine Levels, Plant Sci., 126, 1–10.
- Legocka, J. ve Kluk, A., 2005. Effect of Salt and Osmotic Stress on Changes in Polyamine Content and Arginine Decarboxylase Activity in *Lupinus luteus* Seedlings. J. Plant Physiol., 162, 662–668.
- 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.
- Li, X., Jiang, H., Liu, F., Cai, J., Dai, T., Cao, W., Jiang, D., 2013. Induction of chilling tolerance in wheat during germination by pre-soaking seed with nitric oxide and gibberellins. Plant Growth Regul. 71, 31–40.
- Li, X., Gong, B., ve Xu, K., 2014. Interaction of Nitric Oxide and Polyamines Involves Antioxidants and Physiological Strategies Against Chilling-Induced Oxidative Damage *Zingiber officinale* Roscoe, Sci. Hortic., 170, 237–248.
- Li, Z.J., Nada, K. ve Tachibana, S. 2003. High-Temperature-Induced Alteration of ABA and Polyamine Contents in Leaves and Its Implication in Thermal Acclimation of Photosynthesis in Cucumber (*Cucumis sativas* L.). J. Jpn. Soc. Hortic Sci., 72, 393–401.
- Lichtenthaler, H.K. 1987. Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes, Methods Enzymol., 148, 350-382.
- Lichtenthaler, H.K., Rinderle, U. 1988, The Role of Chlorophyll Fluorescence in Detection of Stress Conditions in Plants. Crit. Rev. Anal. 19, 29-85,
- Lichtenhaler, H.K., 1996. Vegetation Stress: An Introduction To The Stress Concept in Plants, J. Plant Physiol., 148, 4-14.
- 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.
- Lin, Y., Liu, Z., Shi, Q., Wang, X., Wei, M. ve Yang, F., 2012. Exogenous Nitric Oxide (NO) Increased Antioxidant Capacity of Cucumber Hypocotyl and radicle Under Salt stress. Sci. Hortic. 142, 118–127.
- Liso, R., Calabrese, G., Bitonti, M.B. ve Arrigoni, O., 1984. Relationship Between Ascorbic Acid and Cell Division, Exp. Cell Res., 150, 314–320.
- Liu, K., Huihua, F., Bei, O. ve Luan, S. 2000. Inward Potassium Channel in Guard Cells As A Target For Polyamine Regulation of Stomatal Movements, Plant Physiol., 124, 1315–1326.
- Liu, H.P., Dong, B.H., Zhang, Y.Y., Liu, Z.P. ve Liu, Y.L., 2004. Relationship Between Osmotic Stress and the Levels of Free, Conjugated, and Bound Polyamines in Leaves of Wheat Seedlings, Plant Sci., 166, 1261–1267.

- Liu, J., Zhou, Y.F., Zhang, W.H. ve Liu, Y.L., 2006. Effects of Exogenous Polyamines on Chloroplast-Bound Polymine Content and Photosynthesis of Corn Suffering Salt Stress. Acta Bot. Boreal.- Occident. Sin., 26 (2), 254–258.
- Liu, J.H., Kitashiba, H., Wang, J., Ban, Y. ve Moriguchi, T., 2007., Polyamines and Their Ability to Provide Environmental Stress Tolerance to Plants, Plant Biotech., 24, 117–126.
- 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.
- Logothetis, K., Dakanali, S., Ioannidis, N. ve Kotzabasis, K., 2004. The Impact of High CO₂ Concentrations on the Structure and Function of the Photosynthetic Apparatus and the role of Polyamines, J. Plant Physiol., 161, 715 –724.
- 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.
- Lutz, C., Navakoudis, E., Seidlitz, H.K., Kotzabasis, K., 2005. Simulated Solar Irradiation With Enhanced UV-B Adjust Plastid and Thylakoid-Associated Polyamine Changes for UV-B Protection, Biochim Biophys Acta, 1710, 24–33.
- 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.
- Manderscheid, R., Jager, H.J. ve Schoeneberger, M.M., 1991. Dose-Response Relationships of Ozone Effects on Foliar Levels of Antioxidants, Soluble Polysmines and Peroxidase Activity of *Pinus taeda* (L.). Assessment of the Usefulness as Early Ozone Indicators, Angew Bot., 65, 373-386.
- Mann, C. ve Kleilis, 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.
- Martin-Tanguy, J., 1985. The occurrence and Possible Function of Hydroxycinnamoyl Acid Amides in Plant, Plant Growth Regul., 3, 381-399.
- Martin-Tanguy, J. 1997. Conjugated Polyamines and Reproductive Development: Biochemical, Molecular and Physiological Approaches. Physiol Plant. 100, 675-688.
- 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 Lehem, Y., 1994. Stress and Stress Coping in Cultivated Plants, Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Medrano, H., Escalona, J. M., Bota, J., Gulias, J. ve Flexas, J., 2002. Regulation of Photosynthesis of C3 Plants in Response to Progressive Drought: Stomatal Conductance As a Reference Parameter, Ann. Bot., 89, 895-905.
- 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. Comparison 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.
- Messiaen, J. ve Cutzen, P., 1999. Polyamines and pectins. II. Modulation of Pectic-Signal Transduction, Planta, 208, 247-256.
- Metcalf, B.W., Bey, P., Danzin, C., Jung, C., ve Casara, K., 1978. Catalytic Irreversible Inhibition of Mammalian Ornithine Decarboxylase by Substrate and Product Analogues, J. Am. Chem. Soc. 100, 2251–2253.
- Minocha, S.C. ve Minocha, R.C. 1996. Role of Polyamines in Somatic Embryogenesis. In: Bajaj Y.P.S. (ed.), *Biotechnology in Agriculture and Forestry: Somatic Embryogenesis and Synthetic Seeds*. vol. 30 Springer-Verlag, New York, pp. 53–70.
- 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.
- Morris, M.L., 2002. Impacts of International Maize Breeding Research in Developing Countries, 1966-98. DF:CIMMYT, Mexico.
- Mostofa, M.G., Yoshida, N. ve Fujita, M., 2014. Spermidine Pretreatment Enhances Heat Tolerance in Rice Seedlings Through Modulating Antioxidative and Glyoxalase System, Plant Growth Regul., 73, 31-44.
- Moussa, H.R. ve Abdel-Aziz, S.M., 2008. Comparative Response of Drought Tolerant and Drought Sensitive Maize Genotypes to Water Stress, Australian J. Crop Sci., 1(1), 31-36.
- 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., Mareza, A., Muyanga, S., Farrant, J.M. ve Thomson, J.A., 2002. Physiological and Molecular Insights into Drought Tolerance, Afr. J. Biotechnol., 1, 23-38.
- Munzi, S., Pirintzos, S.A. ve Loppi S., 2009. Chlorophyll Degradation and Inhibition of Polyamine Biosynthesis in the Lichen *Xanthoria parietina* under Nitrogen Stress, Ecotoxicol. Environ. Safety, 72, 281–285.
- Murkowski, A. 2001. Heat Stress and Spermidine: Effect on Chlorophyll Fluorescence in Tomato Plants. Biol. Plantarum, 44, 53–57.

- 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.
- Navakoudis, E., Lutz, C., Langebartels, C., Lutz-Meindl, U. ve Kotzabasis, K. 2003. Ozone Impact on The Photosynthetic Apparatus And The Protective Role of Polyamines, Biochim Biophys Acta. 1621, 160-169.
- Nayyar, H. ve Chander, S. 2004. Protective Effects of Polyamines Against Oxidative Stress Induced by Water and Cold Stress in Chickpea. J. Agron Crop Sci., 190, 355-65.
- Nayyar, H., Kaur, S., Kumar, K., Sing, J, ve Dir, K., 2005. Involvement of Polyamine in the Constrasting Sensitivity of Chickpea and Soybean to Water deficit Stress. Bot. Bullet, 46, 333-338.
- Ndayiragije, A., ve Lutts, S., 2007. Long Term Exogenous Putrescine Application Improves Grain Yields of a Salt-Sensitive Rice Cultivar Exposed to NaCl, Plant Soil, 291, 225-238.
- Newell, L.L., Garner, J.O. ve Silva. J.L., 1994. Estimation of Drought Tolerance in Sweet Potatoes, Phyton., 56, 119-125.
- Niklas, A., Butowt, R., Jazdewska, E. ve Majewska, A., 1998. Polyamines in the Plant Cell: Synthesis, Mechanisms of Action and Functions, Postepy Biology, 25, 1, 33-49.
- Nishiyama, Y., Ikeda, H. ve Haramaki, N., 1998. Oxidative Stress is Related to Excercise 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.
- O'Toole, J.C., Ozbun, J.L. ve Wallace, D.H., 1977. Phosynthetic Responce to Water Stress in *Phaseolus vulgaris*, Physiol. Plant., 40, 111-114.
- 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.
- 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.
- Padurariu, C., Harovitz, T., Paltineau, R. ve Negomi, V., 1969. On the Relationship Between Soil Moisture and Osmotic Potential in Maize and Sugar Beet Plants, Physiol. Plantarum., 22, 850-860.
- Palavan-Ünsal, N., 1984. Poliamin Biyosentez ve Metabolizması, Doğa Bilimleri Dergisi, A2, 8, 292-317.
- Papadakis, K., ve Roubelakis, A., 2005. Polyamines Inhibit NADPH Oxidase-Mediated Superoxide Generation and Putrescine Prevents Programmed Cell Death Induced by Polyamine Oxidase-Generated Hydrogen Peroxide, Planta, 220, 826-837.
- 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.
- Pegg, A. E., 1988. Polyamine Metabolism and Its Importance in Neoplastic Growth An As A Target For Chemotherapy, Cancer Res., 48, 759-774.
- Pereira, J.S. ve Chaves, M.M., 1993. Plant Water Deficits in Mediterranean Ecosystems. In: Plant Responses to Water Deficits 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, C. ve Chaves, M.M., 2011. Photosynthesis and Drought: Can We Make Metabolic Connections from Available Data?, J. Exp Bot., 62, 869-882.
- 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.
- Pistocchi, R. ve Bagni, N., 1990. Effect of Calcium on Spermine Uptake in Carrot Cell Cultures and Protoplasts. J. Plant Physiol., 136, 728-733.
- Pistocchi, R., Antognoni, F., Bagni, N. ve Zannoni, D., 1990. Spermidine Uptake by Mitochondria of *Hebanthus tuberosus*, Plant Physiol., 92, 690-695.
- 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.
- Porter, C.W. ve Surfin, J.R., 1986. Interference with Polyamine Biosynthesis or Functions by Analogs of Polyamines or Methionine as a Potential Anticancer Chemotherapeutic Strategy, Anticancer Res. 6, 525-542.
- 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.
- Pukacki, P.M., ve Kaminska-Rozek, E., 2005. Effects of Drought on Chlorophyll a Fluorescence Electrical Admittance of Shoots in Norway Spruce Seedling, Trees, 19, 539-544.
- Rabiti, A.L., ve Bagni, N., 1989. Putrescine Uptake and Translocation in Higher Plants, Plant Physiol., 77, 225-230.
- 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.
- Rodriguez-Kessler, M., Ruiz, O.A., Maiale, S., Ruiz- Herrera, J. ve Jimenez-Bremont, J.F., 2008. Polyamine Metabolism in Maize Tumors Induced by *Ustilago maydis*. Plant Physiol Biochem., 46, 805-814.
- Rosano, C.L., Bunce, S.C ve Hurwitz, C., 1983. Localization of Polyamine Enhancement of Protein Synthesis to Subcellular Components of *E.coli-Pseudomonas sp.* J. Bacteriol., 153, 326-334.
- 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.
- Saini, H.S. ve Westgate, M.E., 2000. Reproductive Development in Grain Crops During Drought, Adv. Agron., 58, 59-96.
- 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.
- Sairam, R.K., Chandrasekhar, V. ve Srivastava, G.C., 2001. Comparison of Hexaploid and Tetraploid Wheat Cultivars in Their Responses to Water Stress, Biol. Plant., 44, 89-94.
- Salin, M.L., 1988. Toxic Oxygen Species and Protective Systems of the Chloroplast, Physiol. 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.
- Saruhan, N., Turgut-Terzi, R. ve Kadioglu, A., 2006. The Effect of Exogenous Polyamines on Some Biochemical Changes During Drought Stress in *Ctenanthe setosa* (Rosca.) Eichler, Acta Biol. Hungarica, 57, 221-229.
- Saruhan, N., Terzi, R., Sağlam, A ve Kadioğlu, A., 2009. The Relationship between Leaf Rolling and Ascorbate-Glutathione Cycle Enzymes in Apoplastic and Symplastic Areas of *Ctenanthe setosa* Subjected to Drought Stress, Biol Res, 42, 315-326.
- Scalet, M., Federico, R., Angelini, R., 1991. Time Courses of Diamine Oxidase and Peroxidase Activities, and Polyamine Changes after Mechanical Injury of Chickpea Seedlings, J. Plant Physiol., 137, 571–575
- Scalet, M., Federico, R., Guido, M.C., Manes, F., 1995. Peroxidase Activity and Polyamine Changes in Response to Ozone and Simulated Acid Rain in Aleppo pine needles. Environ. Exp. Bot., 35: 417–425.
- 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.
- Schuber, F., 1989. Influence of Polyamines on Membrane Functions, Biochem. J., 260, 1-10.
- 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.
- Scoccianti, V., Torrigiani, P. ve Bagni, N., 1990. Distribution of Diamine Oxidase Activity and Polyamine Pattern in Bean and Soybean Seedling at Different Stages of Germination, Plant Physiol., 80, 515-519.
- 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.
- Serafini-Fracassini, D.; Di Sandro, A. ve Del Duca, S. 2010. Spermine Delays Leaf Senescence in *Lactuca sativa* and Prevents the Decay of Chloroplast Photosystems, Plant Physiol Bioch., 48, 602–611.
- Sfakianaki, M., Sfichi, L. ve Kotzabasis, K. 2006. The Involvement of LHCII-Associated Polyamines in the Response of the Photosynthetic Apparatus to Low Temperature. J Photochem Photobiol B: Biol., 84, 181-188.
- Sfichi L., Ioannidis, N. ve Kotzabasis, K., 2004. Thylakoid-associated Polyamines Adjust the UV-B Sensitivity of the Photosynthetic Apparatus by Means of Light-harvesting Complex II Changed, Photochem. Photobiol., 80, 499-506.
- Sfichi-Duke, L., Ioannidis, N.E. ve Kotzabasis, K. 2008. Fast and Reversible Response of Thylakoid-Associated Polyamines During and After UV-B Stress: A Comparative Study of the Wild Type and A Mutant Lacking Chlorophyll *b* of Unicellular Green Alga *Scenedesmus obliquus*. Planta, 228, 341–353.
- Sgherri, C.L.M. ve Navari-Izzo, F., 1995. Sunflower Seedlings Subjected to Increasing Water Deficit Stress: Oxidative Stress and Defence Mechanisms, Physiol. Plant., 93, 25-30.
- 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.
- Shi, S., Sun, J., Guo, S.R., Li, J., Liu, C.J., Wang, C.Y. ve Du, C.X., 2010. Effects of Exogenous Putrescine on PSII Photochemistry and Ion Distribution of Cucumber Seedlings Under Salt Stress. Acta Hortic-Amsterdam Sinica, 37, 1065–1072.
- Shu, S., Guo, S.R. ve Yuan L.Y., 2012. Advances In Photosynthesis–Fundamental Aspects. In: Najafpour M.M. (eds), Intech Press, Croatia, pp. 439-464.
- Shu, S., Yuan, L.Y., Guo, S.R., Sun, J., Yuan, Y.H., 2013. Effects of Exogenous Spermine on Chlorophyll Fluorescence, Antioxidant System and Ultrastructure of Chloroplasts in *Cucumis sativus* L. Under Salt Stress. Plant Physiol. Biochem. 63, 209–216.

- Siefermann-Harms, D. ve Angerhofer, 1998. A Evidence for an O₂-Barrier in the Light-harvesting chlorophyll-*a/b*-protein complex LHC II, Photosynth. Res., 55, 83-94.
- Singh, M., Srivastava, J.P. ve Kumar, A., 1990. Effect of Water Potential Components in Wheat Genotypes, Indian J. Plant Physiol., 33, 312-317.
- Sivaramakrishnan, S., Patell, V.Z., Flower, D.J. ve Peacock, J.M., 1988. Proline Accumulation and Nitrate Reductase Activity in Contrasting Sorghum Lines during Mid-Season Drought Stress, Physiol. Plant., 74, 418-426.
- 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.
- Slocum, R.D. ve Flores, H.E., 1991. Biocemistry and Physiology of Polyamines in Plant, CRS Press, Boca Raton, Florida.
- 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., 1998. Plant Resistance to Environmental Stresses, Curr. Opin. Biotechnol., 9, 214-219.
- Smith, T.A., 1984. Putrescine and Inorganic Ions, Adv. Phytochem., 18, 7-54.
- 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.
- 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 Devolopment, 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 Sıkka, A.K., 2006. Influence of Water Stress on Leaf Photosynthetic Characteristics in Wheat Cultivars Differing in Their Susceptibility to Drought, Photosynthetica, 44, 125-129.
- Synder, S.H., Kreuz, D.S. ve Medina, V., 1964, Polyamine Synthesis and Turnover in Rapidly Growing Tissues, Ann. Acad. Sci., 25, 749-771.
- Şahin, S., 2001. Türkiye’de Mısır Ekim Alanlarının Dağılışı ve Mısır Üretimi, Gazi Üniversitesi Gazi Eğitim Fakültesi Dergisi, Cilt: 21, sayı 1, 73-90.
- Tabor, W.C. ve Tabor, H., 1984., Polyamines, Ann. Rev. Biochem., 53, 749-790.
- 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.
- Tanaka, K., 1994. Tolerance to Herbicides and Air Pollutants. In: Causes of Photooxidative Stress and Amelioration of Defence Systems in Plants, Foyer, C.H., Mullineaux, P.M., Ed., CRC Press, Boca Raton, 365-378.
- Tang, W, Newton RJ., 2005., Polyamines reduce salt-induced oxidative damage by increasing the activities of antioxidant enzymes and decreasing lipid peroxidation in Virginia pine. Plant Growth Regul 46, 31-43.
- Teiz, L. and Zeiger, S.C.E., 1998. *Plant Physiology*, University of California, Los Angeles Sinauer Associates, Inc., Publisher, 726-735.
- Terzi, R. ve Kadioğlu, A., 2006. Drought Stress Tolerance and Antioxidant Enzyme System in *Ctenathe 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.
- Tian, J., Wang, L.P., Yang, Y.J., Sun, J. ve Guo, SR., 2012. Exogenous Spermidine Alleviates the Oxidative Damage in Cucumber Seedlings Subjected to High Temperatures, J. Am. Soc. Hortic Sci., 137,11–19.

- Tiburcio, A.F., Kaur-Sawhney, R. ve Galston, A.W., 1990. Polyamine Metabolism. In: Mifflin B.J. and Lea P.J. (eds), *The Biochemistry of Plants, Intermediary Nitrogen Fixation*. Academic Press, New York, pp. 283–325.
- Tiburcio, A.F., Altabella, T. ve Borrell, C., 1997. Polyamine Metabolism and Its Regulation, *Physiol. Plant.*, 100, 664–674.
- 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.
- 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, L.B. ve Stewart, G.R., 1986. The effect of Water Stres Upon Polyamine Levels in Barley (*Hordeum vulgare* L.) Leaves, *J. Exp. Botany*, 37 (2), 170-177.
- 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.
- Unal, D., Tuney, I. ve Sukatar, A., 2008. The Role of External Polyamines on Photosynthetic Responses, Lipid Peroxidation, Protein and Chlorophyll a Content Under the UV-A (352nm) Stress in *Physcia semipinnata*. *J. Photoch Photobiol. B.*, 90, 64-68.
- 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.
- 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.

- Verma, S. ve Mishra, S., 2005. Putrescine Alleviation of Growth in Salt Stressed *Brassica juncea* by Inducing Antioxidative Defense System, J. Plant Physiol., 162, 669–677.
- Vionella, A. ve Macri, F., 1991. Generation of Superoxide Anion and Hydrogen Peroxide at Surface of Plant, Cell. J. Bioenerg. Biomemb., 23, 409-423.
- Von Willert, D.J., Matyssek, R. ve Herppich, W., 1995. Experimentelle Pflanzenekologie Grundlagen und Anwendungen, Geor Theme Verlag, Stuttgart, 344.
- Wang, J.C., Zhang, J.H., Liu, K., Yang, Z.Q. ve Liu, L.J., 2007. Involvement of Polyamines in the Drought Resistance of Rice, J. Exp. Bot., 58, 1545-1555.
- Wang, L., Yang, L., Yang, F., Li, X., Song, Y., Wang, X. ve Hu, X., 2010. Involvements of H₂O₂ and Metallothionein in NO-Mediated Tomato Tolerance to Copper Toxicity, J. Plant Physiol., 167, 1298–1306.
- 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.
- 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.
- 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, 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.
- Yiu, J.C., Juang, L.D., Fang, D.Y.T., Liu, C.W. ve Wu, S.J., 2009. Exogenous Putrescine Reduces Flooding-Induced Oxidative Damage by Increasing the Antioxidant Properties of Welsh Onion, Sci. Hortic-Amsterdam, 120, 306-314.
- 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.
- Zeid, I.M. ve Shedeed, Z.A., 2006. Response of Alfalfa to Putrescine Treatment Under Drought Stress, Biol Plant., 50, 635-40.

- 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, 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.
- 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.
- Zhao, L., Chen, G. ve Zhang, C., 2001. Interaction 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.
- Zhao, H.Z., ve Yang, H.Q., 2008. Exogenous Polyamines Alleviate the Lipid Peroxidation Induced by Cadmium Chloride Stress in *Malus hupehensis* Rehd., Sci. Hortic., 116, 442-447.

ÖZGEÇMİŞ

1981 yılında Trabzon'da doğdu. İlk ve orta öğrenimini Trabzon Atatürk İlk Öğretim Okulunda ve Lise öğrenimini Trabzon Fatih Süper Lisesinde tamamladı. 1999-2000 öğretim yılında Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümünde lisans öğrenimine başladı. 2003 yılında bu bölümden bölüm ikincisi olarak biyolog unvanı ile mezun oldu. 2003 yılında K.T.Ü. Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Bölümü Botanik Anabilim Dalı'nda Prof. Dr. Asım KADIOĞLU danışmanlığında yüksek lisans eğitimine başladı. 2005 yılında yüksek lisans eğitimini tamamladıktan sonra aynı yıl Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalı'nda doktora eğitimine başladı. 2005-2011 yılları arasında K.T.Ü Fen bilimleri Enstitüsü Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümünde Araştırma Görevlisi olarak görev yaptı. 2007-2008 yılları arasında Macar Bilimler Akademisi Uluslararası Eğitim Bursu ile 1 yıl Macaristan'ın Szeged kentinde öğrenim gördü. 2011'den beri Trabzon Su Ürünleri Merkez Araştırma Enstitüsü'nde biyolog olarak görev yapmaktadır.