

Prolin Uygulamasının Defne Fidelerinin Kuraklık Toleransının Uyarılması Üzerine Etkileri

Lale YILDIZ AKTAŞ¹, Hülya AKÇA²

¹Ege Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü, 35100 Bornova - İzmir, Türkiye

²Ege Ormanlık Araştırma Enstitüsü, 35072 Urla - İzmir, Türkiye

Received: 08.09.2014; Accepted: 10.10.2014

Özet. Akdeniz her dem yeşil sklerofillerinden *Laurus nobilis* L. (defne) fidelerinde prolin uygulamasının, kuraklık toleransının uyarılması ve hormon içeriği üzerindeki etkileri yarı-kontrollü sera koşullarında çalışılmıştır. Bir aylık fidelerin yarısı kontrol grubu olarak tarla kapasitesinde sulanmış, diğer yarısı ise 5 ay boyunca su eksikliğine (tarla kapasitesinin %25'i) maruz bırakılmış ve her iki gruba da dışarıdan prolin uygulanmıştır. Yaprak ozmotik potansiyeli kontrol grubu fidelerinde -1.5 MPa değerlerinde iken, su stresi koşullarında prolin uygulaması ile daha negatif ozmotik potansiyel değerleri (-2.53 MPa) ölçülmüştür. Su stresi koşullarında fidelere prolin uygulaması ile yaprak PSII fotokimyasal etkinliğinin arttığı, taze ağırlık ve bağıl su içeriğinin korunduğu ve fidelerin hayatta kalma oranının (%52) yükseldiği belirlenmiştir. Su stresi, defne fidelerinde içsel indol-3-asetik asit (IAA), zeatin (Z) ve giberellik asit (GA₃) içeriğinde azalmaya, absisik asit (ABA) içeriğinde ise artışa neden olmuştur. Su stresi koşullarında fidelere yapılan prolin uygulanmasının, yalnız IAA içeriğinde artışa neden olduğu, fakat Z ve GA₃ içeriğinde kuraklık etkisi ile oluşan azalmayı değiştirmediği belirlenmiştir. Su stresi koşullarının ABA birikimini uyardığı fakat aynı koşullar altında fidelere yapılan prolin uygulanmasının ABA miktarındaki artışı baskıladığı belirlenmiştir. Elde edilen veriler, defnenin fide döneminde prolin uygulaması ile kuraklığa toleransını uyarılabildiğini ortaya koymaktadır.

Anahtar Kelimeler: Su eksikliği, *Laurus nobilis*, Fitohormonlar, Su potansiyeli, Kuraklık

Effects of Proline Treatment on Inducing Drought Tolerance of Laurel Seedlings

Abstract. The effects of proline treatment on inducing drought tolerance and phytohormone content of Mediterranean evergreen sclerophyll *Laurus nobilis* L. (laurel) were studied in semi-controlled greenhouse conditions. Half of the one-month-old seedlings were subjected to water deficit (25 % of field capacity) during 5 months and other half was irrigated regularly at field capacity and served as controls. Both groups treated with proline. While leaf osmotic potential reached to -1.5 MPa in control group, proline treatment under drought stress led to more negative values (-2.53 MPa) in seedlings. An enhancement in the photochemical efficiency of PSII, maintaining fresh weight and relative water content and increase in survival capacity of seedlings (%52) were recorded by the effect of proline treatment under drought stress conditions. The phytohormones indole-3-acetic acid (IAA), zeatin (Z) and gibberellic acid (GA₃) contents of leaves were lower as compared to control ones, while abscisic acid (ABA) was higher under water stress conditions. Under same conditions only IAA content was increased but Z and GA₃ contents were not changed by proline treatment. Although drought conditions induced ABA accumulation in leaves proline treatment suppressed high level ABA accumulation under same conditions. The data indicate that proline treatment in seedling stage may induce drought tolerance of laurel plants.

Key words: Drought, *Laurus nobilis*, Phytohormones, Water potential

* Corresponding author. Email address: lale.yildiz@ege.edu.tr

1. GİRİŞ

Kuraklık, dünya çapında bitki büyümesi ve verimine zarar veren önemli çevresel kısıtlayıcılardan birisidir [1]. Özellikle Akdeniz iklimi, su ve sıcaklık değişiminde önemli bir mevsimsellik gösterir. Yaz boyunca sıcaklık yüksek, yağış minimum düzeydedir. Kuru, sıcak ve bulutsuz yaz mevsimi nedeniyle meydana gelen yüksek buharlaşma, lokal flora için su stresinin en yoğun gerçekleştiği periyottur [2]. Bitkiler çeşitli fizyolojik ve biyokimyasal mekanizmalarıyla su eksikliğine yanıt verebilir ve kuraklığa tolerans gösterebilirler. Bitkilerin su stresi ve diğer abiyotik stres koşullarında önemli ozmolitlerden biri olan prolini biriktirdiği ve böylece turgorun devamını ve dehidrasyon sürecinde proteinlerin korunmasını sağladığı bilinmektedir [3]. Fitohormonlar ise strese karşı oluşturulan yanıtları düzenlemede kritik rollere sahiptirler. Kuraklığa maruz kalan bitkilerde, çeşitli aklımasyonları (alışma) tetikleyici ana endojen sinyallerden biri olarak, absisik asit (ABA) dikkat çekmektedir [4]. Bununla birlikte, su stresi altında bitki büyüme ve gelişmesini uyaran ana hormonlar olan gibberellik asit (GA3), zeatin (Z) ve indol-3-asetik-asit (IAA) içerikleri ve sinyal etkileşimleriyle ilgili ise çelişkili raporlar mevcuttur [5-8].

Laurus nobilis L. (defne), yavaş büyüyen Akdeniz bölgesi vejetasyonunun bir üyesidir. Her dem yeşil, 15-20m'ye kadar boylanabilen ağaççıklar olarak tanımlanan defnenin Türkiye'de yayılış alanı Hatay'dan Karadeniz'e kadar olan kıyı bölgelerini kapsamaktadır. Önemli aromatik bir bitki olduğundan, yaş yada kuru defne yaprakları baharat ve bitki çayı olarak yaygın olarak kullanılmaktadır. Ayrıca defne yaprak ve tohumlarından elde edilen uçucu yağlar kozmetik ve tıbbi amaçlarla ülkemiz ve dünyada kullanılmaktadır. De Lilis [9] defnenin kuraklığa toleranslı bir tür olduğunu, fakat genç fidelerin gelişmelerinin erken safhalarında kuraklığa karşı hassas olduğunu rapor etmiştir. Bu durum özellikle hızla yok olan doğal defneliklerin yerine, yeni defne üretim alanları oluşturulmasında sahaya aktarılan fidelerin hayatta kalma oranında önemli kayıplara neden olmaktadır. Anadolu'nun kuzey ve batı kıyılarında tahrip olmuş arazilerin yeniden ağaçlandırılması ve ticari defne üretiminde artış sağlanması amacıyla, kuraklığa dayanıklı potansiyel genç fidelerin araziye aktarılacakları döneme kadar fideliklerde kuraklık koşullarına toleranslarının uyarılması yaşama şansını artırabilir.

Bu çalışmada serada yetiştirilen fidelere prolin uygulamasının kuraklık toleransının uyarılması ve yaprak hormon içeriği üzerindeki etkilerini incelemek amaçlanmıştır. Bu amaçla, kontrol ve su stresi koşullarında, prolin uygulanmış ve uygulanmamış defne fidelinde; yaprak ozmotik potansiyeli ve PS II fotokimyasal etkinliği, yaş ağırlık, bağıl su içeriği ve fitohormon

Prolin Uygulamasının Defne Fidelerinin Kuraklık Toleransı

içeriklerinin değişimleri (absisik asit, gibberellik asit, zeatin ve indol-3-asetik-asit) belirlenmiştir.

2. MATERYAL METOT

Defne fideleri, tüp harcı mil: torf: orman toprağı: organik gübre: kum (3:3:2:2:0.5) karışımından oluşan homojen toprakla doldurulmuş 1.0 l plastik saksılarda çimlendirilmiş ve yetiştirilmiştir. Ege Ormancılık Araştırma Enstitüsü Fidanlığı'nda (Urla-İzmir) yarı-kontrollü koşullar ve doğal fotoperiyod altında büyütülen 1 aylık fidelerin yarısı düzenli olarak tarla kapasitesinde sulanmış ve kontrol grubu olarak kullanılmıştır. Fidelerin diğer yarısı ise 5 ay boyunca su eksikliğine (tarla kapasitesinin % 25'i) maruz bırakılmıştır. Kontrol grubunda ve su eksikliği grubunda yer alan bitkiler ikiye ayrılarak 1µM prolin uygulaması yapılmıştır.

Fidelerin yaşama yüzdesi, her deney grubunda yer alan 100 fideden 6 ay sonunda canlılığını muhafaza edenlerin sayılmasıyla belirlenmiştir. Yapraklar hasat edilmeden, Fotosistem II' nin gün ortası fotokimyasal etkinliği (F_v/F_m) 30 dk boyunca karanlığa adapte edilmiş örneklerde bitki fotosentetik etkinlik analizörü (Hansatech, UK) ile ölçülmüştür. Fidelerde, yaprak ozmotik potansiyeli ise terminal sürgünler kullanılarak Scholander basınç cihazı ile ölçülmüştür. Yaş ağırlıkları tartılan (YA) yapraklar bağıl su içeriği (RWC, %) değerlerinin belirlenmesi için bir gece +4 °C bekletildikten sonra tartılarak turgorlu ağırlıkları (TO) belirlenmiştir. Aynı yapraklar 48 saat boyunca 70±1 °C etüvde tutulduktan sonra tartılarak kuru ağırlıkları (KA) belirlenmiştir. RWC (%) değerleri Ekanayake ve ark. [10] yönteminde belirtilen formülle hesaplanmıştır.

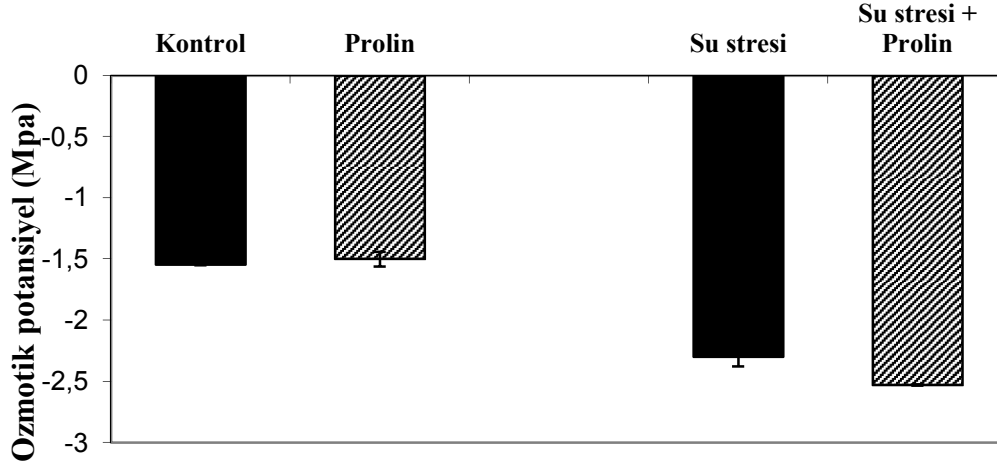
$$RWC = [(YA - KA) / (TO - KA)] \times 100$$

Fitohormonların (IAA, Z, GA₃ ve ABA,) ekstraksiyonu ve saflaştırılması Atıcı ve ark. [11] tarafından tanımlanan yöntemle yapılmıştır. Hormon içeriği izokratik sistem kullanılarak, Waters 600 pump (Waters, Hicrom Ltd. Uk); ultraviyole dedektör (Unicam Analytical Systems, Cambridge, UK) ve µBondapak C18 kolon bulunan Yüksek Performanslı Sıvı Kromatografisi (HPLC) ile belirlenmiştir. Mobil faz olarak asetonitril (12%; pH 4.98) kullanılmıştır. Akış hızı 2 ml dk⁻¹, basınç 2000 psi ve dalga boyu 265 nm olarak seçilmiştir. Saf standartlar kullanılarak GA₃, Z, IAA ve ABA retensiyon zamanları sırasıyla; 2.85, 3.88, 7.17 and 22.21 dakika olarak saptanmıştır. Üç tekrarlı yapılan denemelerde elde edilen veriler SPSS

(16.0) programı kullanılarak ANOVA testi ile değerlendirilmiş (Ortalama \pm Standart Hata) ve uygulamalar arasındaki fark LSD testi ile $p>0.05$ düzeyinde karşılaştırılmıştır.

3. SONUÇLAR VE TARTIŞMA

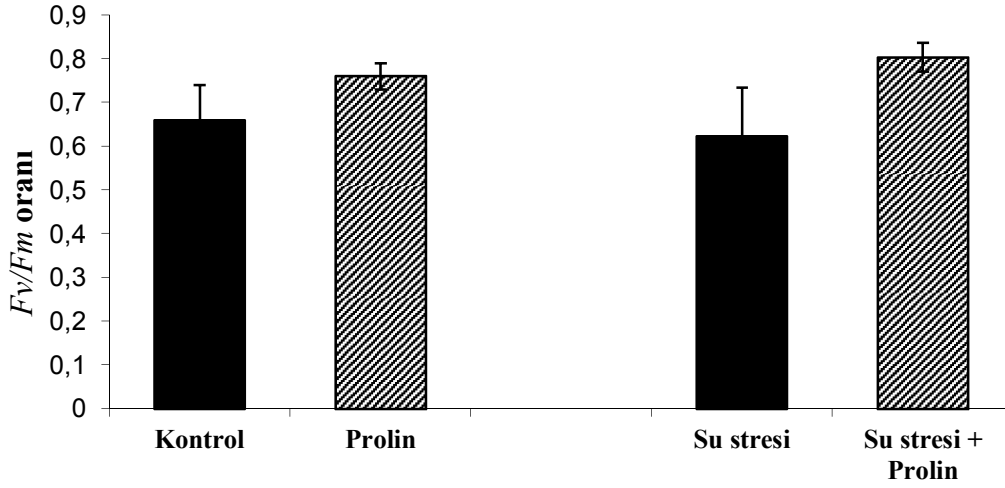
Defne bitkileri, arazi koşullarına aktarıldıklarında özellikle fide aşamasında su eksikliği stresinden oldukça etkilenmektedirler. Bu çalışmada serada yetiştirilen fidelerde prolin uygulamasının kuraklık toleransının uyarılması ve yaprak hormon içeriği üzerine etkileri incelenmiştir. Yarı-kontrollü sera koşullarında yetiştirilen 6 aylık defne fidelerinde, kontrol ve prolin uygulanmış bitki yapraklarına ait ozmotik potansiyel verileriyle, orta düzeyde su stresi değerleri belirlenmiştir (-1.5 MPa). Buna karşın su stresine maruz bırakılan bitkilerde ozmotik potansiyel değerinin önemli oranda düşüş gösterdiği (-2.3 MPa) ve aynı koşullarda yetiştirilen bitkilere prolin uygulanmasının ise ozmotik potansiyelin daha negatif değerlere (-2.53 MPa) ulaşmasını sağladığı belirlenmiştir (Şekil 1).



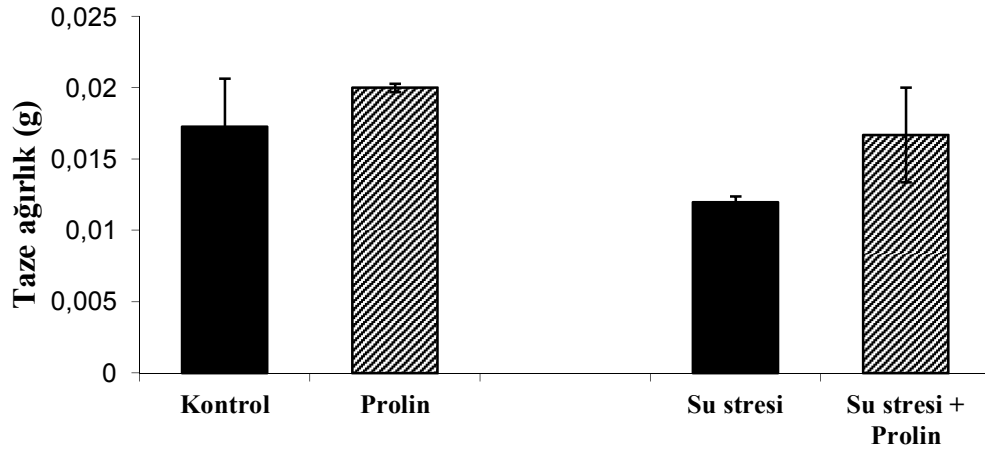
Şekil 1. Kontrol ve su stresi koşullarında prolin uygulamasının defne fidelerinin ozmotik potansiyeli (MPa) üzerine etkileri. Bir aylık fidelerin yarısı düzenli olarak tarla kapasitesinde sulanmış ve kontrol grubu olarak kullanılmıştır. Fidelerin diğer yarısı ise 5 ay boyunca su eksikliğine (tarla kapasitesinin % 25'i) maruz bırakılmıştır. Kontrol grubunda ve su eksikliği grubunda yer alan bitkilere 1 μ M prolin uygulaması yapılmıştır. Sonuçlar 4 tekrar ortalaması \pm Standart hata olarak belirtilmiş ve LSD testi ile $p<0.05$ düzeyinde karşılaştırılmıştır.

Fotosistem II'nin potansiyel kuantum etkinliğini yansıtan Fv/Fm oranı fotosentetik etkinliğin hassas bir indikatörüdür [12]. Fv/Fm oranı uygulamalar arasında önemli fark göstermezken, kuraklık koşullarında fidelere prolin uygulanması fotosentetik aktivitenin artışına (%28) neden olmuştur (Şekil 2).

Prolin Uygulamasının Defne Fidelerinin Kuraklık Toleransı



Şekil 2. Kontrol ve su stresi koşullarında prolin uygulamasının defne yapraklarında PS II fotokimyasal etkinliği (F_v/F_m oranı) üzerine etkileri. Açıklamalar Şekil 1’de verilmiştir.



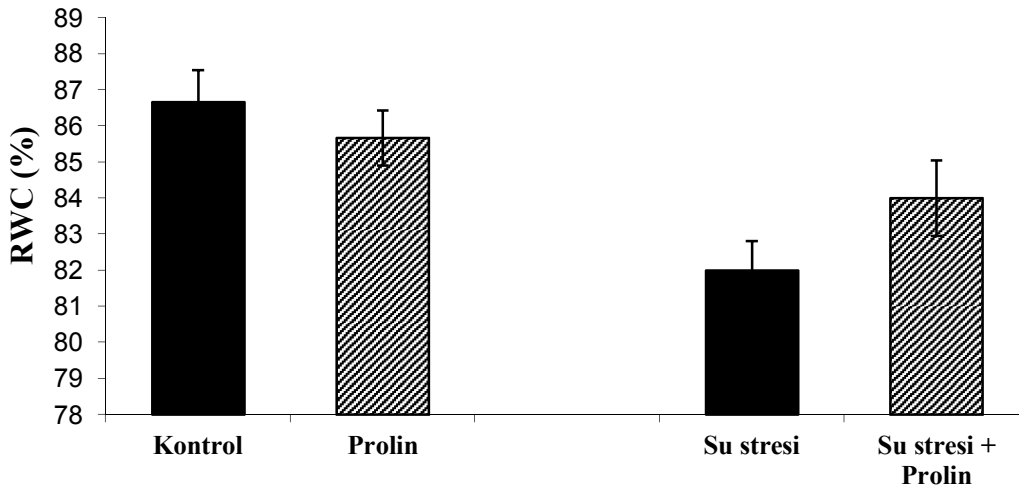
Şekil 3. Kontrol ve su stresi koşullarında prolin uygulamasının defneyapraklarının taze ağırlığı üzerine etkileri. Açıklamalar Şekil 1’de verilmiştir.

Su stresi bitkilerde büyümeyi inhibe eden önemli bir faktördür. Su stresi uygulanan fidelerde taze ağırlık kontrole göre önemli düzeyde azalmasına rağmen, prolin uygulaması su stresi grubunda taze ağırlığın korunmasına neden olmuştur (Şekil 3). Kontrol koşullarında prolin uygulaması bağıl su içeriğinde önemli fark yaratmazken, kuraklık su içeriğinin %82 değerine kadar düşmesine neden olmuştur. Aynı koşullardaki fidelere prolin uygulanmasının bağıl su içeriğini (%84) artırdığı belirlenmiştir. Bu sonuçlar ışığında fidelere tarla kapasitesinin %25’i kadar sulama yapılmasının, kuraklığa toleranslı olduğu bildirilen defne bitkisi [9] için şiddetli stres koşulu oluşturmadığı ileri sürülebilir (Şekil 4).

AKTAŞ ve AKÇA

Su stresi ve prolin uygulamasının sera koşullarında yetiştirilen defne fidelerinde önemli fizyolojik değişikliklere neden olduğu gözlenmiştir. Kuraklık koşulları altında bitkide ağırlık azalmasının, stres etkisiyle sentez reaksiyonlarında oluşan inhibisyonun ve turgor kaybının sonucu olduğu bilinmektedir [13]. Fakat su stresine maruz bırakılan bitkilere prolin uygulamasının, fidelerde ağırlık artışına yönelik pozitif etkisi, prolinin bitkinin stres koşullarında hasarlarını engelleyici etkisini ortaya koyan çalışmalarla uyumlu bir sonuçtur [14]. Kuraklık toleransı gösteren bitkiler daha negatif ozmotik potansiyel dolayısıyla daha düşük su potansiyeli değerlerine sahiptirler [15]. Defne bitkisinde daha önce rapor edilen çalışmalarda düşük su potansiyeli değerlerinin kuraklık toleransını artırmada ve yüksek fotosentetik performans gösterilmesinde etkili olduğu bildirilmiştir [16].

Çalışmamızda su stresi koşullarında prolin uygulaması sonucu yapraklarda düşük su potansiyeli değerlerine ulaşılması (Şekil 1), fidelerde kuraklığa alışmanın bir göstergesidir [16,17]. Bu sonuçlar prolinin ozmotik potansiyele katkısının; bitkide bağıl su içeriğinin (Şekil 4) ve fotosentetik performansın (Şekil 2) korunmasında ve böylece fidelerin stres koşullarında hayatta kalmasına katkı sağlamada önemli rolünü ortaya koyan raporla uyumludur [18, 19, 20]



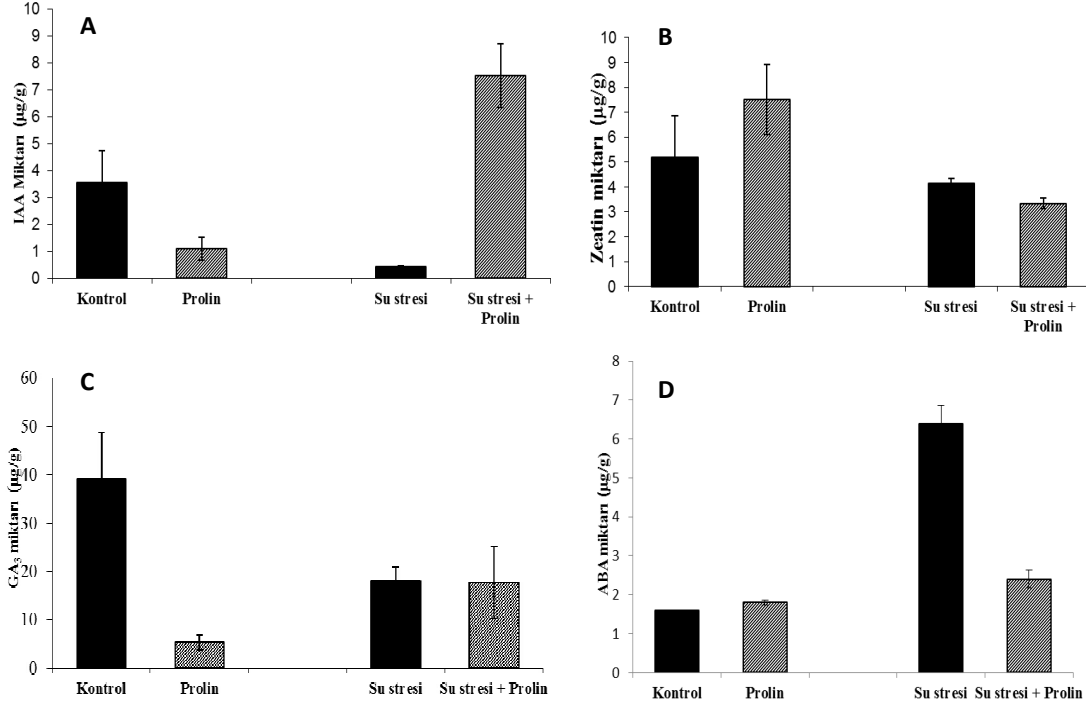
Şekil 4. Kontrol ve su stresi koşullarında prolin uygulamasında defne yapraklarında bağıl su içeriği (RWC, %) üzerine etkileri. Açıklamalar Şekil 1’de verilmiştir.

Elde edilen sonuçlar, Akdeniz ikliminin toleranslı odunsu türlerinin, düşük seviyeli yaprak su potansiyeli ve fotokimyasal verimde yalnızca düşük bir azalma göstererek su

Prolin Uygulamasının Defne Fidelerinin Kuraklık Toleransı

kıtlığını kontrol edebildiğini gösteren [17] ve prolinin stres toleransını artırmadaki rolünü ortaya koyan çalışmalarla da paraleldir [18, 19].

Tarla kapasitesinde sulanan kontrol fidelerine dışarıdan prolin uygulanması IAA içeriğinin %88 oranında azalmasına neden olurken, stres koşullarında fidelere prolin uygulaması oksin miktarını kontrole göre yaklaşık 2 kat artırmıştır (Şekil 5A). Su stresi altında IAA içeriğinin azalmadığı farklı çalışmalarla ortaya konmuştur [21, 6] ve sonuçlarımızla uyumludur. Buna karşın prolin uygulamasının su stresi koşullarında içsel IAA miktarının artışına neden olması, yüksek bağıl su içeriği ve hormonların birbirleriyle korelasyonu ile ilişkilendirilebilir [22]. Abiyotik stres koşullarında IAA rolünün kısmen ABA-IAA sinyal iletim yolu çapraz-etkileşimiyle düzenlendiğini [23] bildirilen çalışmalar bulunmasına karşın bu etkileşimde transkripsiyonel, metabolik veya sinyal düzeyinde prolinin rolü henüz net değildir.

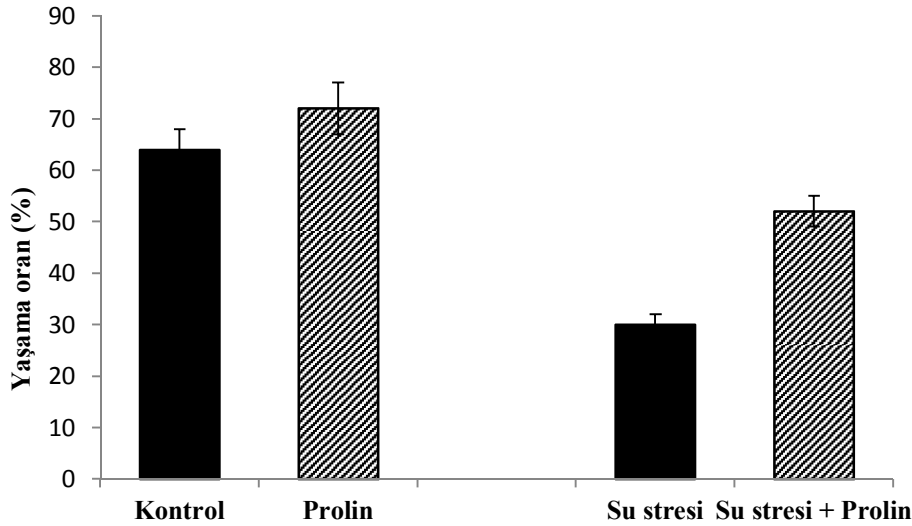


Şekil 5. Kontrol ve su stresi koşullarında prolin uygulamasının defne yapraklarında indol-3-asetik asit (IAA-A), Zeatin (Z-B), giberellik asit (GA₃-C) ve absisik asit (ABA-D) üzerine etkileri. Açıklamalar, Şekil 1'de verilmiştir.

Kontrol koşullarında prolin uygulanan ve uygulanmayan örneklerde zeatin içeriği önemli farklılık göstermemesine karşın, su stresinin bu hormon içeriğinde %78 azalmaya neden olduğu ve prolin uygulamasının zeatin miktarında değişimi uyarmadığı belirlenmiştir (Şekil 5B). Kontrol koşullarında prolin uygulaması GA₃ miktarının kontrole göre 7,8 kat azalmasına neden

olmuştur. Su stresi GA_3 içeriğinin kontrole göre yaklaşık 2 kat azalmasına neden olurken, dışardan prolin uygulamasının kurak koşullarda bu hormonun içeriğinde önemli etkisi olmadığı belirlenmiştir (Şekil 5C). Kuraklık koşullarında defne fideleri yapraklarında Z ve GA_3 içeriğinde azalma meydana getirdiği ve prolin uygulamasının bu hormon miktarlarındaki değişimi etkilemediği belirlenmiştir. Bu sonuçlar, Z ve GA_3 içeriklerindeki azalmanın, çevresel stresle uyarılan içsel ABA miktarındaki artışla ilişkili olarak düzenlendiği hipotezini desteklemektedir [22, 24].

Kontrol koşullarında yapılan prolin uygulamasının, bitki büyüme ve gelişmesini inhibe eden ve stres hormonu olarak bilinen absisik asit miktarında önemli değişime neden olmadığı ($p<0.05$) belirlenmiştir. Fakat su stresi koşullarında defne fideleri yapraklarında kontrole göre ABA içeriğinin 4 kat arttığı ve aynı koşullardaki fidelere dışarıdan prolin uygulanmasının kontrole göre ABA miktarının 1,5 kat artmasına neden olduğu belirlenmiştir (Şekil 5D). Absisik asit, bitkinin su stresinden korunmasıyla ilişkili genlerin indüksiyonu ve stoma kapanması gibi etkileri olan, bir stres hormonudur [25]. Kuraklık koşullarında düşük su potansiyeline (-2,5 MPa) erişilmesi ABA seviyesindeki artışı belirten çalışmalarla uyumludur [5]. Stres koşullarında yetiştirilen ve prolin uygulanan bitkilerde ABA miktarının kontrole göre yüksek, fakat tek başına su stresine maruz bırakılan bitkilere göre düşük olması sonucu, fidelerde büyüme ve gelişme yanıtlarının korunmasında prolinin önemli olduğu savını destekler niteliktedir [22].



Şekil 6. Kontrol ve su stresi koşullarında prolin uygulamasının defne fidelerinde yaşama oranı üzerine etkileri. Açıklamalar Şekil 1’de verilmiştir.

Prolin Uygulamasının Defne Fidelerinin Kuraklık Toleransı

Tarla kapasitesinde sulama yapılan fidelerde yaşama oranının (hayatta kalma oranı) prolin uygulamasından bağımsız olarak %64-72 arasında gerçekleştiği gözlenmiştir. Buna karşın tarla kapasitesinin %25'i oranında sulanarak su stresi koşullarında büyütülen defne fidelerinde yaşama oranı %30 seviyesine düşmüştür. Aynı stres koşullarında yetiştirilen fidelere yapılan 1µM prolin uygulamasının ise fidelerin yarısından fazlasının (%52) yaşamasında etkili olduğu belirlenmiştir (Şekil 6). Bu sonuç, dışarıdan prolin uygulaması ile fidelerde kuraklık toleransının artırıldığına ilişkin önemli bir veri sunmaktadır (Şekil 6). Defne fidelerinin kuraklık stresine toleransının artırılmasında prolinin etkisi, bu amino asitin bir ozmolit [14] ve serbest radikallerin detoksifiye edilmesinde etkin bir antioksidant olması [26-28] özellikleriyle ilişkilendirilebilir. Tüm veriler birlikte değerlendirildiğinde, defne fidelerinde kuraklığa toleransın uyarılmasında, dışardan prolin uygulamasının önemli bir rol oynadığı belirlenmiştir.

Teşekkür: Bu çalışma Türkiye Cumhuriyeti Çevre ve Orman Bakanlığı ve Ege İhracatçılar Birliği (15.6102) tarafından desteklenmiş ve fitohormon analizleri Prof. Dr. Peyami Battal ve ekibi (Yüzüncü Yıl Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü) tarafından yapılmıştır.

KAYNAKLAR

- [1] Boyer, J.S, 1982. Plant productivity and environment. Science, 218, 443-448.
- [2] Mooney, H.A., 1981. Primary production in Mediterranean climate regions, In : Di Castri, F., Goodall, D.W., Specht, R.L., eds, Mediterranean type shrublands-ecosystems of the World. Elsevier, Amsterdam, pp. 249-255.
- [3] Rontein F.D, Basset G, Hanson A.D., 2002. Metabolic engineering of osmoprotectant accumulation in plants. Metab. Eng.,4, 49-56.
- [4] Zhu, J. K., 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. Annu. Rev. Plant Biol., 53, 247-273.
- [5] Pustovoitova, T.N, Zhdanova, N.E, Zholkevich, V.N., 2004. Changes in the levels of IAA and ABA in cucumber leaves under progressive soil drought. Russ. J. Plant Physiol., 51, 513-517.
- [6] Yang, J.C, Zhang, J.H, Wang, Z.Q, Zhu, Q.S, Wang, W., 2001. Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling Plant Physiol., 127, 315-323.

- [7] Xie, Z.J, Jiang, D, Cao, W.X, Dai, T.B, Jing, Q., 2003. Relationships of endogenous plant hormones to accumulation of grain protein and starch in winter wheat under different post-anthesis soil water statuses. *Plant Growth Regul.*, 41, 117-127.
- [8] Santino, A, Taurino M, De Domenico, S, Bonsegna S, Poltronieri, P, Pastor, V, Flors, V., 2013. Jasmonate signaling in plant development and defense response to multiple (a)biotic stresses. *Plant Cell Rep.*, 32, 1085-1098.
- [9] De Lillis, M., 1991. An ecomorphological study of the evergreen leaf. *Braun-Blanquetia*, 7, 127-139.
- [10] Ekanayake I.J, De Datta, S.K, 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.
- [11] Atici, O, Agar, G, Battal, P., 2005. Changes in phytohormone contents in chickpea seeds germinating under lead or zinc stress. *Biol. Plant.*, 49, 215-222.
- [12] Johnson, G.N, Young, A.J, Scholes, J.D, Horton, P., 1993. The dissipation of excess excitation energy in British plant species. *Plant Cell Environ.*, 16, 673-679.
- [13] Taiz, L, Zeiger, E., 2002. *Plant Physiology*. 3rd edition. Sinauer Associates Inc. Sunderland.
- [14] Iqbal, N, Umar, S, Khan, N.A, Iqbal, M, Khan,R.,2014. A new perspective of phytohormones in salinity tolerance: Regulation of proline metabolism. *Environ. Exp. Bot.*, 100, 34- 42.
- [15] Castillo, J.P.M., 2008. Resistance to drought in crops. In: *Abiotic stress and plant responses*, Ed. N. A. Khan and S. Singh, I.K. Int. Publishing House Pvt, 197-204.
- [16] Aktas, L.Y, Akca, H., Altun, N., Battal, P., 2008. Phytohormone levels of drought-acclimated laurel seedlings in semiarid conditions. *Gen. Appl. Plant Physiol.*, Special Issue, 34, 203-214.
- [17] Zunzunegui, M, Diaz Barradas, M.C, Ain-Lhout, F, Clavijo, A, Garcia Novo, F., 2005. To live or survive in Donana dunes: Adaptive responses of woody species under a Mediterranean climate. *Plant Soil*, 273, 77-89.
- [18] Silva-Ortega, C.O, Ochoa-Alfaro, A.E, Reyes-Agüero, J.A, Aguado-Santacruz, G.A, Jiménez-Bremont, J.F., 2008. Salt stress increases the expression of P5CS gene and induces proline accumulation in cactus pear. *Plant Physiol. Biochem.*, 46, 82-92.
- [19] Rejeb, K. B., Abdelly, C., Savouré, A. 2014. How reactive oxygen species and proline face stress together, *Plant Physiol. Biochem.*, 80, 278-284.

Prolin Uygulamasının Defne Fidelerinin Kuraklık Toleransı

- [20] Turkyilmaz Unal, B., Aktas L.Y., Guven, A., 2014. Effects of salinity on antioxidant enzymes and proline in leaves of barley seedlings in different growth stages. *Bulg. J. Agric. Sci.*, 20, 883-887.
- [21] Wang, C, Yang, A, Yin, H, Zhang, J., 2008. Influence of water stress on endogenous hormone contents and cell damage of maize seedlings, *J. Integr. Plant Biol.*, 50, 427-434.
- [22] Dobra, J, Motyka, V, Dobrev, P, Malbeck, J, Prasil, I. T, Haisel, D, Gaudinova, A, Havlova, M, Gubis, J, Vankova, R., 2010. Comparison of hormonal responses to heat, drought and combined stress in tobacco plants with elevated proline content. *J. Plant Physiol.*, 167, 1360-1370.
- [23] Stamm, P, Kumar, P.P., 2013. Auxin and gibberellin responsive *Arabidopsis* SMALL AUXIN UP RNA36 regulates hypocotyl elongation in the light. *Plant Cell Rep.*, 32, 759-769.
- [24] Qin, F, Shinozaki, K, Yamaguchi-Shinozaki, K., 2011. Achievements and challenges in understanding plant abiotic stress responses and tolerance. *Plant Cell Physiol.*, 52, 1569-1582.
- [25] Seki, M, Ishida, J, Narusaka, M, Fujita, M, Nanjo, T, Umezawa, T, Kamiya, A, Nakajima, M, Enju, A, Sakurai, T, Satou, M, Akiyama, K, Yamaguchi-Shinozaki, K, Carninci, P, Kawai, J, Hayashizaki, Y, Shinozaki, K., 2002. Monitoring the expression pattern of around 7,000 *Arabidopsis* genes under ABA treatments using a full length cDNA microarray. *Funct. Integr. Genomics*, 2, 282-291.
- [26] Ramachandra Reddy, A, Chaitanya, K.V, Vivekanandan, M., 2004. Drought induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J. Plant Physiol.*, 161, 1189-1202.
- [27] Verslues, P.E, Bray, E.A., 2006. Role of abscisic acid (ABA) and *Arabidopsis thaliana* ABA-insensitive loci in low water potential-induced ABA and proline accumulation. *J. Exp. Bot.*, 57, 201-212.
- [28] Signorelli, S, Coitiño, E.L, Borsani, O, Monza, J., 2014. Molecular mechanisms for the reaction between •OH radicals and proline: insights on the role as reactive oxygen species scavenger in plant stress. *J. Phys. Chem. B*, 118, 37-47.