

**KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ  
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

**BİYOLOJİ ANABİLİM DALI**

***CTENANTHE SETOSA*'DA KURAKLIK KOŞULLARINDA YAPRAK  
KIVRILMASI İLE FOTOSENTETİK VERİM ARASINDAKİ İLİŞKİ**

**YÜKSEK LİSANS TEZİ**

**Biyolog HATİCE NAR**

**EKİM 2008  
TRABZON**

**KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ  
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

**BİYOLOJİ ANABİLİM DALI**

***CTENANTHE SETOSA*'DA KURAKLIK KOŞULLARINDA YAPRAK  
KIVRILMASI İLE FOTOSENTETİK VERİM ARASINDAKİ İLİŞKİ**

**Biyolog Hatice NAR**

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

**Enstitüye Verildiği Tarih : 05.09.2008**

**Tezin Savunma Tarih : 22.10.2008**

**Tez Danışmanı : Prof. Dr. Asım KADIOĞLU**

**Jüri Üyesi : Prof. Dr. Faik Ahmet AYAZ**

**Jüri Üyesi : Doç. Dr. Lokman ALTUN**

**Enstitü Müdürü : Doç. Dr. Salih TERZİOĞLU**

**Trabzon 2008**

## ÖNSÖZ

“*Ctenanthe setosa*’da kuraklık koşullarında yaprak kıvrılması ile fotosentetik verim arasındaki ilişki” adlı bu çalışma Karadeniz Teknik Üniversitesi Biyoloji Anabilim Dalında “Yüksel Lisans Tezi” olarak hazırlanmıştır.

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

Bölümün her türlü imkanından yararlanarak rahat bir ortamda çalışmamı sağlayan bölüm başkanımız sayın Prof. Dr. Ali Osman BELDÜZ’e teşekkür ederim.

Yüksek lisansa başladığım ilk günden bu yana bir şeyler öğrenmeme her zaman sabırla yardımcı olan sayın Öğr. Gör. Dr. Rabiye TERZİ, Arş. Gör. Dr. Neslihan SARUHAN GÜLER, Arş. Gör. Aykut SAĞLAM ve Arş. Gör. Nihal KUTLU’ya şükranlarımı sunarım.

Benden kilometrelerce uzakta olmalarına rağmen desteklerini hep arkamda hissettiğim sevgili aileme ve nişanlım İlkay KÖMÜRCÜ’ye çok teşekkür ederim.

Bu çalışma 2006.111.004.2 nolu proje ile K.T.Ü Bilimsel Araştırma Projeleri Birimi (BAP) tarafından desteklenmiştir. Bu nedenle K.T.Ü Bilimsel Araştırma Projeleri Birimi başkanı ve üyelerine teşekkür ederim.

Hatice NAR  
Trabzon 2008

## İÇİNDEKİLER

<u>No</u>	<u>Sayfa</u>
ÖNSÖZ .....	II
İÇİNDEKİLER .....	III
ÖZET .....	V
SUMMARY .....	VI
ŞEKİLLER DİZİNİ .....	VII
TABLolar DİZİNİ .....	VIII
SEMBOLLER DİZİNİ .....	XI
1. GENEL BİLGİLER .....	1
1.1. Giriş .....	1
1.2. Stres ve Stres Çeşitleri .....	3
1.3. Kuraklık ve Kuraklık Stresi .....	5
1.4. Yaprak Kıvrılması .....	7
1.5. Kuraklığın Bitki Gelişimine Etkileri .....	8
1.5.1. Kuraklığın Bitki Morfolojisi Üzerine Etkileri .....	9
1.5.2. Kuraklığın Bitkideki İçsel Olaylar Üzerine Etkisi .....	9
1.5.2.1. Fotosentezin Azalması .....	9
1.5.2.1.1. Stomatal Sınırlamalar .....	10
1.5.2.1.2. Stomatal Olmayan Sınırlamalar .....	10
1.6. Kuraklık Stresinin Etkili Olduğu Bazı Bitkisel Faktörler .....	11
1.6.1. Yaprak Su Potansiyeli .....	11
1.6.2. Stoma İletkenliği .....	12
1.6.3. Fotosentetik Pigmentler .....	13
1.7. Klorofil Floresans Parametreleri .....	13
1.8. Marantaceae Familyasının ve <i>Ctenanthe</i> (Rosc.) Eichler Cinsinin Genel Özellikleri .....	16
2. YAPILAN ÇALIŞMALAR .....	17
2.1. Bitkilerin Büyütülmesi .....	17
2.2. Yaprak Kıvrılma Derecesinin Ölçülmesi .....	18
2.3. Nispi Su İçeriği ve Yaprak Su Potansiyelinin Belirlenmesi .....	18

2.4.	Stoma İletkenliğinin Belirlenmesi.....	19
2.5.	Fotosentetik Pigment Analizleri.....	19
2.6.	Klorofil Floresans Ölçümleri .....	20
2.7.	İstatistik Analizler.....	20
3.	BULGULAR.....	21
3.1.	Kuraklığın Yaprak Kıvrılma Derecesi Üzerine Etkisi.....	21
3.2.	Kuraklığın Nispi Su İçeriği, Yaprak Su Potansiyeli ve Stoma İletkenliği Üzerine Etkisi .....	24
3.3.	Kuraklık Stresinin Klorofil ve Karotenoid İçeriğine Etkisi.....	24
3.4.	Kuraklık Stresinin Klorofil Floresans Parametrelerine Etkisi .....	24
4.	TARTIŞMA .....	32
5.	SONUÇLAR.....	37
6.	ÖNERİLER.....	39
7.	KAYNAKLAR.....	40
	ÖZGEÇMİŞ	

## ÖZET

Bu çalışmada *Ctenanthe setosa* bitkisinde kuraklık stresi koşullarında yaprak kıvrılmasına bağlı olarak fotosentetik adaptasyon mekanizmasını anlamak için PS II'nin fotokimyasal reaksiyon verimi araştırıldı. Bu amaçla yaprak kıvrılma dereceleri boyunca (kontrol (%0), % 20-30, % 50-60, % 70 ve üzeri), bitkinin yeniden sulandıktan sonraki 1. ve 2. gündeki ve maksimum kıvrılma derecesinden sonra fiziksel olarak kıvrılması engellenmiş yapraklarda fotosentetik parametreler, stoma iletkenliği ( $g_s$ ) ve yaprak su potansiyeli ( $\Psi$ ) seviyeleri belirlendi. Yaprak kıvrılma derecesindeki artış boyunca su potansiyeli ve yaprağın alt ve üst yüzeyindeki stoma iletkenliğinin azaldığı bulundu. Pigment içeriğinin ise % 50-60 kıvrılma derecesine kadar azaldığı fakat ilerleyen kıvrılma derecelerinde kontrol değerine yaklaştığı saptandı. PS II kuantum veriminin, elektron taşınım hızının ( $ETR$ ) ve fotokimyasal kullanımanın ( $qP$ ) % 50-60 kıvrılma derecesine kadar önemli bir değişim göstermediği fakat %70 kıvrılma derecesinde önemli derecede azaldığı tespit edildi. Fotokimyasal olmayan kullanımanın ( $NPQ$ ) % 20-30 kıvrılma derecesinde arttığı fakat daha sonraki kıvrılma derecelerinde azaldığı görüldü. Diğer taraftan fluoresans ( $F_s$ ) değerinin kıvrılma boyunca arttığı bulundu. Strese bırakılan bitkiler sulandıktan sonra klorofil fluoresans ve diğer fizyolojik parametrelerin yaklaşık olarak kontrol seviyesine ulaştığı belirlendi. Fiziksel olarak kıvrılması engellenmiş yapraklarda kuraklık boyunca stoma iletkenliğinin azaldığı gözlemlendi. Diğer taraftan kıvrılması engellenmiş yapraklardaki  $NPQ$  değerinin kıvrılmış yapraklara kıyasla daha yüksek olduğu bulundu.  $ETR$ 'nin ise kıvrılmış yapraklarda değişmediği fakat kıvrılması engellenmiş yapraklarda azaldığı tespit edildi. Kıvrılması engellenmiş yapraklarda kuantum verimindeki azalmanın kıvrılmış yapraklara oranla daha erken başladığı saptandı. Fotokimyasal kullanımanın ise kıvrılması engellenmiş yapraklarda, kıvrılmış yapraklardan daha fazla azaldığı görüldü. Bu sonuçlar, *C. setosa* bitkisinde yaprak kıvrılmasının kuraklık stresinin oluşturduğu hasardan PS II'yi koruduğunu göstermektedir.

**Anahtar Kelimeler:** *Ctenanthe setosa*, kuraklık, klorofil fluoresans, fotosentetik pigmentler, su potansiyeli, stoma iletkenliği

## SUMMARY

### **Relationship Between Leaf Rolling and Photosynthetic Efficiency During Drought Stress in *Ctenanthe setosa***

Photochemical efficiency of photosystem II of *Ctenanthe setosa* which is used as a model plant in this study was investigated to understand photosynthetic adaptation mechanism under drought stress causing leaf rolling. Stomatal conductance ( $g_s$ ), the levels of photosynthetic pigments and photosynthetic parameters were determined in leaves that had four different degree of leaf rolling (control (0 %), 20-30 %, 50-60 %, 70 % and more), opened after irrigation and mechanically opened by clamping with plastic wires at 70 % and more degree of leaf rolling.  $g_s$  value, gradually decreased in adaxial and abaxial surfaces in relation to degree of leaf rolling. In addition, pigment contents decreased to 50-60 % degree of leaf rolling but reached control with further the rolling. No significant variations in quantum yield of PS II, electron transport rate (*ETR*) and photochemical quenching (*qP*) were found up to 50-60 % degree of leaf rolling while they significantly decreased at 70 % and more degree of leaf rolling. Non-photochemical quenching (*NPQ*) increased at 20-30 % degree of leaf rolling and then decreased. Steady state chlorophyll fluorescence was enhanced during all degree of leaf rolling. After irrigation, the chlorophyll fluorescence and other physiological parameters reached to approximately control (0 %), again. As for mechanically opened leaves by clamping,  $g_s$  continued to decrease during drought period. The decrease in adaxial surface was lower in the rolled leaves than those of the clamped leaves during 5 days of drought. *NPQ* was high in the clamped leaves compared to the rolled leaves. *ETR* did not change in the rolled leaves but decreased in the clamped leaves. Quantum yield significantly declined on the 5<sup>th</sup> day of drought after 70 % and more degree of leaf rolling in the rolled leaves while decrease in the clamped leaves was observed on the 2<sup>nd</sup> day. *qP* also decreased more in the clamped leaves than in rolled leaves. In conclusion, the results indicate that leaf rolling protects PS II functionality from damage induced by drought stress.

**Key Words:** Chlorophyll Fluorescence, *Ctenanthe setosa*, Drought, Leaf Rolling, Protection, PS II Functionality.

## ŞEKİLLER DİZİNİ

<u>No</u>	<u>Sayfa</u>
Şekil 1. Başlıca çevresel stres tipleri.....	4
Şekil 2. Klorofil floresans ölçümleri için hazırlanmış deney düzeneği .....	18
Şekil 3. <i>C. setosa</i> 'nın kuraklık stresine maruz bırakılmamış (a) ve strese maruz bırakılmış (b) görünümü .....	21
Şekil 4. Kuraklık periyodu boyunca kıvrılma dereceleri ve bitkiler yeniden sulandıktan sonraki birinci ve ikinci günlerde $F_v/F_m$ değerindeki değişimler.....	24
Şekil 5. Kuraklık periyodu boyunca kıvrılma dereceleri ve bitkiler yeniden sulandıktan sonraki birinci ve ikinci günlerde $F_s$ değerindeki değişimler .....	25
Şekil 6. Kuraklık periyodu boyunca ve yeniden sulamadan sonraki birinci ve ikinci günlerde yaprak canlılık indeksi .....	26
Şekil 7. Kuraklık periyodu boyunca kıvrılma dereceleri ve bitkiler yeniden sulandıktan sonraki birinci ve ikinci günlerde $\Phi_{PSII}$ değerindeki değişimler .....	27
Şekil 8. Kuraklık periyodu boyunca kıvrılma dereceleri ve bitkiler yeniden sulandıktan sonraki birinci ve ikinci günlerde $qP$ değerindeki değişimler .....	28
Şekil 9. Kuraklık periyodu boyunca kıvrılma dereceleri ve bitkiler yeniden sulandıktan sonraki birinci ve ikinci günlerde $NPQ$ değerindeki değişimler .....	28
Şekil 10. Kuraklık periyodu boyunca kıvrılma dereceleri ve bitkiler yeniden sulandıktan sonraki birinci ve ikinci günlerde $ETR$ 'deki değişimler .....	29



## TABLULAR DİZİNİ

<u>No</u>	<u>Sayfa</u>
Tablo 1. Kuraklık stresine maruz bırakılmış <i>C. setosa</i> bitkisindeki yaprak kıvrılma derecesi, nispi su içeriği (%), yaprak su potansiyeli ve stoma iletkenliği .....	23
Tablo 2. Maksimum kıvrılma derecesinden sonraki 5 gün boyunca plastik tutucu ile kıvrılması engellenmiş yapraklar ve kıvrılmış yaprakların stoma iletkenliğindeki değişimler .....	23
Tablo 3. Maksimum kıvrılma derecesinden sonraki 5 gün boyunca plastik tutucu ile kıvrılması engellenmiş yapraklar ve kıvrılmış yaprakların fotosentetik parametrelerindeki değişimler .....	30
Tablo 4. Fizyolojik parametreler ve klorofil floresans verimi arasındaki linear ilişkiler .....	31

## SEMBOLLER DİZİNİ

$ETR$	Elektron taşınım hızı
$g_s$	Stoma iletkenliği
$\Psi$	Yaprak su potansiyeli
$F_v/F_m$	PS II'nin fotokimyasal reaksiyonlarının maksimum kuantum verimi
$F_m$	Karanlıktaki maksimum fluoerans
$F_m'$	Işıktaki maksimum fluoerans
$F_0$	Karanlıktaki minimum fluoerans
$F_s$	Fluoerans
$NPQ$	Fotokimyasal olmayan kullanılma
$qP$	Fotokimyasal kullanılma
$\Phi_{PSII}$	PS II'nin fotokimyasal reaksiyonunun verimi
$R_{fd}$	Yaprak canlılık indeksi
$NSI$	Nispi su içeriği

## 1. GENEL BİLGİLER

### 1.1. Giriş

Bitkiler yaşamları süresince birçok stres faktörü ile karşılaşır. 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 bitkiler 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 olabilir.

Son yıllarda, özellikle artan sıcaklık ve bunun beraberinde CO<sub>2</sub> etkisiyle yeryüzünün iklimi gittikçe değişmektedir. Bu değişimler, fotosentezden başlayarak bitki büyüme gelişimini ve fonksiyonlarını da etkilemektedir. İklimsel değişimlerin etkisiyle oluşan çevresel streslerin en önemlilerinden birisi kuraklık stresidir (Drake vd., 1997).

Kuraklık stresinin bitkilerde önemli verim kayıplarına neden olduğu bilinmektedir. Örneğin dünyanın ortalama sıcaklığında 1 °C'lik azalmanın çeltik üretiminde % 40'luk düşüş meydana getireceği, diğer taraftan narenciye, kışlık tahıl, patates ve bazı sebzelerin ve meyve ağaçlarının dona dayanıklılığının 2 °C yükselmesinin dünyadaki üretimi önemli derecede artıracığı ileri sürülmüştür (Hale ve Orcutt, 1987). Bu nedenle bitkilerde stres zararlarını azaltmak için, stresin oluşum mekanizmasının çok iyi bilinmesi gerekmektedir.

Bitkilerde genelde stres faktörlerinden en çok etkilenen olaylardan birisi fotosentezdir. Kuraklık esnasında bitkilerin fotosentez hızındaki azalma iki etkiden kaynaklanabilir:

Birincisi stres etkisiyle stoma kapanmasına bağlı olarak karbondioksit girişinin azalması sonucu gerçekleşen fotosentetik aktivite kaybıdır (Muller ve Whitshitt, 1996; Lima vd., 2002). Bitkilerin kuru ağırlığının % 95 kadarı fotosentezden sağlandığı için fotosentez oranındaki bir azalma bitkilerde verim kaybı ile sonuçlanır (Xu ve Shen, 2001).

İkincisi ise genellikle uzun süreli ve şiddetli kuraklık streslerinde ortaya çıkan ve stomaya bağlı olmayan cevaplardır. Örneğin şiddetli kuraklık koşullarında bitkilerden izole edilen kloroplastlarda fotosentetik elektron transportu ve fotofosforilasyon kapasitelerinin azaldığı gösterilmiştir (Smirnoff, 1993). Yapılan çalışmalar fotosistemlerden özellikle fotosistem II'nin kuraklık stresinden etkilendiğini, bu etkinin sistemde yer alan D1 ve D2 protein seviyesinde görüldüğü vurgulanmıştır. Stres ilerledikçe fotosentetik CO<sub>2</sub> fiksasyonu

daha fazla etkilenir. Şöyle ki kuraklık, kloroplastların hacmindeki indirgenme, ribuloz-1,5-bifosfat karboksilaz/oksijenaz (rubisco)'da konformasyonel değişimlere yol açabilir. Ayrıca kuraklık stresi esnasında kloroplast stroması asitleşir ve bu durum rubisco aktivitesinin inhibisyonu ile sonuçlanır (Martin vd., 2002).

Kuraklık stresi koşullarında ortamın ışık yoğunluğu da oldukça önemlidir. Aşırı ışık enerjisi fotosentetik elektron zincirinin fazla döngü yapmasına yol açar ki; bu da fotosistem II (PS II) için zararlı etkilere neden olabilir. Bu durumda kloroplastlarda reaktif oksijen türlerinin üretimi artar. Oluşan reaktif oksijen türleri hücredeki makromoleküllere saldırarak onların fonksiyonlarını bozarlar Ayrıca reaktif oksijen türlerinin oluşumu sonucu kloroplast lipidlerinin, pigmentlerinin ya da proteinlerinin hasar görmesiyle fotosentez verimi azalabilir (Baker, 1991, He vd., 1995, Asada, 1999). Aktif oksijen türlerinin etkilerini azaltmak için bitkiler kompleks bir antioksidan sisteme sahiptirler. Bu sistem sayesinde kuraklık stresinin olumsuz etkilerinden korunurlar (Reddy vd., 2004). Ayrıca bazı bitki dokuları aşırı kuraklık koşulları altında fotooksidatif stresten sakınmak için klorofillerini yıkarak veya saklayarak kloroplastlardaki serbest radikal oluşumunu engellerler. Kuraklık koşullarının ortadan kalkmasıyla bu önlemler ortadan kalkar ve fotosentez devam eder.

Bitkilerde kuraklık stresini azaltmak için değişik yollar bulunmakta olup, bunlardan birisi de transpirasyonun kontrol altına alınmasıdır (Hale ve Orcutt, 1987). Kuraklık stresi veya su stresi koşulları altında yaprakların rulo şeklinde kıvrılması transpirasyonu azaltan önemli mekanizmalardan birisidir (Bidwell, 1974). Yaprak kıvrılmasının radyant sıcaklığı ve ışığın absorpsiyonunu azalttığı ve böylece bitkileri aşırı ışığın zararlı etkilerinden koruyan bir mekanizma olduğu kaydedilmiştir (O'Toole ve Cruz, 1980; Hsiao vd., 1984). Ayrıca, kıvrılmanın çimlerde ve hububat ürünlerinde kuraklığa dayanıklılığı artırdığı (Henson, 1983; Dingkuhn vd., 1999) ve kurak alanlar için iyi bir sakınma mekanizması olduğu rapor edilmiştir (White vd., 1992). Yaprak kıvrılmasının en önemli etkisi yaprak yüzeyini çevreleyen mikroklimayı değiştirmektir. Kuraklığa cevap olarak yaprak mikroklimasının değişmesi sonucunda stomalar açık kalır, fotosentez ve büyümenin devamı sağlanır (Matthews vd., 1990).

Bitkilerde su eksikliği sonucu oluşan bu tarz yaprak hareketlerinin bulliform hücreleri tarafından meydana getirildiği, *Ctenanthe setosa* bitkisinde ise bu görevi hipodermis hücrelerinin üstlendiği belirtilmiştir (Kadioğlu ve Terzi, 2007).

*Ctenanthe setosa*'daki yaprak kıvrılması üzerinde ilk fizyolojik ve biyokimyasal çalışmaların Kadioğlu ve vd. (Turgut ve Kadioğlu, 1998; Kadioğlu ve Turgut, 1999; Ayaz,

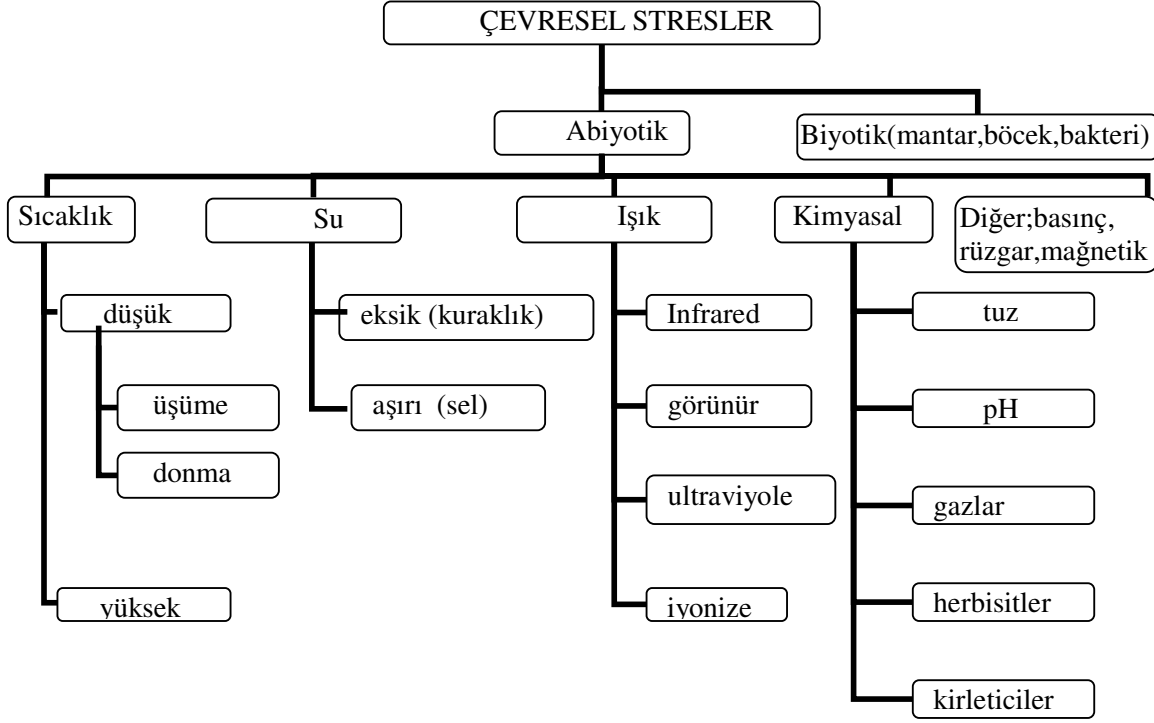
vd., 2000,2001; Kadiođlu, vd., 2002; Terzi, 2005, Sađlam, vd. 2008) tarafından yapıldığı anlaşılmıştır. Bu çalışmalarda yaprakların kıvrılması sırasında osmotik ayarlamayı sağlamak için yaprakta çözünebilir şeker ve düşük moleküler ağırlıklı karbohidratların biriktiđi, kıvrılma derecesine bađlı olarak prolin, fenolik asit seviyesi ve peroksidaz aktivitesinin arttığı (Kadiođlu ve Turgut, 1999, Ayaz vd., 2000, 2001; Terzi, 2005), süperoksit dismutaz ve glutasyon redüktaz aktivitesinde belirgin bir deđişme olmadığı rapor edilmiştir (Terzi, 2005). Yaprak kıvrılma mekanizmasına sahip olan çeltik (Jones, 1979; Ekanayake vd., 1993), buđday (Jones, 1979), diđer bazı *Gramineae* türleri (bir çok kserofitik çimlerde) (Heckathorn ve Delucia, 1991) üzerinde de pek çok çalışma yapılmış ve yaprak kıvrılması ile strese tolerans arasındaki ilişki araştırılmıştır. Ayrıca, kuraklığa en toleranslı *Festuca arundinacea* Schreb. türlerinin belirlenmesinde yaprak kıvrılma derecesinin önemli bir özellik olduğu ileri sürülmüştür (White vd., 1992).

Daha önce vurgulandıđı gibi bitkilerde verimin en önemli kriteri olan fotosentez olayındaki deđişimler ile yaprak kıvrılması arasındaki ilişkiler tam olarak bilinmemektedir. Teorik olarak bazı görüşler ileriye sürülmekle birlikte, bu konuda deneysel verilere fazlaca rastlanılmamıştır. Bu amaçla mevcut çalışmada *Ctenanthe setosa* bitkisinde yaprak kıvrılmasının bazı fotosentetik parametreler ve fotosistem 2 aktivitesi (PS II) üzerindeki etkileri belirlenecektir.

## 1.2. Stres ve Stres Çeşitleri

Çevresel ve biyolojik faktörlerin ayrı ayrı ya da birlikte fizyolojik olaylarda belirgin deđişimler meydana getirmesi stres olarak tanımlanmaktadır. Stres terimi aynı zamanda hasar meydana getirme potansiyelini de kapsar. Bir metabolizma bozukluđunun sonucunda oluşan bu hasarlar bitkinin büyümesinde ve veriminde azalma meydana getirirler (Hale ve Orcutt, 1987).

Bitkilerin maruz kaldığı başlıca stres faktörleri, biyotik ve abiyotik olmak üzere iki kısma ayrılabilir (Şekil 1).



Şekil 1. Başlıca çevresel stres tipleri

Bu 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 iki ayrılır (Levitt, 1972). Sakınma, bitkiye dıştan uygulanan olumsuz bir faktörün etkisini stres oluşturmadan önleme yeteneğidir (Street ve Öpik, 1984). Örneğin bir bitkinin yaprağı, transpirasyon yaparak iç sıcaklığını korur ve böylece sıcaklıktan sakınır. Çoğu bitkilerde çeşitli kuraklık sakınma mekanizmaları gelişmiştir. Örneğin, kserofitik 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). Tolerans ise bitkinin aşırı dış stres şartlarında olduğu kadar içsel stres altında da bir dereceye kadar canlılığını devam ettirme yani strese dayanma kapasitesidir. Bu özellikteki bitkiler, stres sonucu oluşan hasarları azaltabilme veya hiç hasar oluşturmama yeteneğine sahiptirler. (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 koşullardan kaynaklanan streslere dayanabilen ya da bu stresleri tolere edebilen bitkiler yetiştirmeye ihtiyaç vardır. Daha dayanıklı ve toleranslı bitkiler yetiştirmek için strese dayanıklılık ve tolerans mekanizmalarının bilinmesi gerekir (Bidwell, 1974).

### **1.3. Kuraklık ve Kuraklık Stresi**

Kuraklık genel anlamda meteorolojik bir olgu olup, yağışın yeraltı sularının veya yüzey sularının ortalama değerlerinin altında olması anlamına gelmektedir. Diğer bir ifadeyle topraktaki nem miktarının bitkinin solma noktasında bulunmasıdır. Yağışsız dönemin kuraklık oluşturması; toprağın su tutma kapasitesi ve bitkiler tarafından gerçekleştirilen buharlaşma veya transpirasyon hızına bağlı olarak gerçekleşmektedir (Jones, 1992; Kozlowski ve Pallardy, 1997). Kuraklık genel olarak su eksikliği ve kuruma olarak iki tipe ayrılabilir. Buna göre:

1. Su eksikliği: Stomalarda kapanmaya ve gaz değişiminde kısıtlamaya neden olan orta düzeydeki su kaybıdır. Bu koşullarda hafif su noksanlığına maruz kalan bitkilerde (nispi su içeriği yaklaşık % 70) stomaların kapanmasına bağlı olarak karbondioksit alımı kısıtlanır.

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 dokular, %30'un altındaki nispi su içeriğinde iyileşme sürecine giremezler.

Dünya üzerindeki kullanılabilir alanlar stres faktörlerine göre sınıflandırıldığında doğal bir stres faktörü olan kuraklık stresi % 26'lık payla en büyük dilimi içermektedir. Kuraklık stresini % 20 ile mineral stresi ve % 15 ile soğuk ve don stresi takip etmektedir. Bunların dışında kalan tüm stresler % 29'luk bir pay alırken, yalnızca % 10'luk bir alan herhangi bir stres faktörüne maruz kalmamaktadır (Blum, 1986). Bu durumda kuraklık stresi büyümeyi ve verimi etkileyen en yaygın çevresel streslerden biri olup bitkilerde birçok fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler cevabı oluşturmaktadır. Buna bağlı olarak bitkiler, sınırlı çevresel koşullara adapte olmayı sağlayacak bazı tolerans mekanizmaları geliştirirler (Arora ve Mohan, 2002). Kramer (1980)'e göre bu mekanizmalar kuraklıktan sakınma ve kuraklığa tolerans gösterme olmak üzere iki ana başlık altında incelenebilir. Çoğu bitkide çeşitli kuraklık sakınma mekanizmaları gelişmiştir. Stresten sakınma mekanizmalarından ilki çöl bitkilerinde görülür. Örneğin, çölde kısa ömürlü olan bitkiler yeterli yağmur periyodu sırasında büyür ve ürerler. Kuraklık periyodunda ise dormant tohumlar meydana getirirler. Diğer bir sakınma mekanizması sukkulent bitkilerde görülür. Bu bitkiler kuraklığa karşı sukkulent dokularında su depolayarak su kaybını en az oranda tutarlar ve böylece uzun bir süre canlılıklarını sürdürebilirler (Salisbury ve Ross, 1992). Örneğin herdem yeşil çöl bitkileri kuraklık periyodu boyunca dokularındaki turgoru devam ettirebilmek için suda çözünebilir maddeleri biriktirerek kuraklıktan kaçınırlar (Mundree vd., 2002). Diğer taraftan, bitkisel organlar arasında stresten en çok etkilenen organlardan birisi yapraklar olup, özel çevre koşullarına adapte olmak için bir takım metamorfozlar geçirirler. Örneğin, kurak ortam bitkileri ışık etkisinden korunmak ve suyu iyi bir şekilde absorbe etmek için yaprak yüzeyinde tüy, kütikula ve stoma modifikasyonları gibi özel yapılar geliştirirler.

Stresten sakınan bitkiler yalnızca orta şiddetteki kuraklık stresi koşullarında hayatta kalabilirken, strese toleranslı bitkiler ise çok daha şiddetli kuraklık stresinde 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 bitkiler su hasarına ve düşük su potansiyeline maruz bırakıldıktan sonra hücrenin canlılığını ve büyümesini devam ettiren mekanizmaları



kapsar. 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, stoma açıklığının korunmasına (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 olur ve su kaybını artırabilir. Bu koşullar altında geliştirilen mekanizmalardan birisi yaprağın yüzeyindeki yansıtma özelliğindeki değişimlerdir (Oppenheimer, 1960). Örneğin, kuraklık stresi altında, küçük taneli tahıl bitkileri orta damar boyunca kıvrılmış dik yapraklar oluştururlar.. Bu olay, bitkiler genellikle suyu geceleyin aldıkları için günün ilerleyen saatlerinde gerçekleşir fakat toprak nemi azaldığı zaman, yaprak kıvrılması günün erken saatlerinde de meydana gelebilir (Terzi, 2005).

Yaprak kıvrılması bazı bitkilerin stresten sakınma mekanizmalarından birisidir (Clarke, 1986). Bitkilerde yaprak kıvrılmasında rol alan iki farklı tipi bulunmaktadır. Bunlardan biri bulliform hücreleri olup, bu hücreler bazı Gramineae türlerinin yaprak üst epidermisinde orta damar boyunca yer alırlar. Hava kabarcığı şeklinde olan bu hücreler, yaprak kıvrılması ve açılmasını kontrol etmek için turgor veya plazmoliz olurlar. Kuraklık stresi altında, bulliform hücreleri büzülür 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 çeşidi 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 olur (Kadioğlu ve Terzi, 2007).

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

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

Yaprak kıvrılması bitkinin su kaybını azaltarak senesensin gecikmesine etki etmesi bakımından da önemlidir (Richards vd., 2002). Su stresi sırasında yaprak senesensi yerine yaprak kıvrılmasının başlaması bitkinin fotosentezi iyileştirmesine veya azami olarak artırmasına da olanak sağlar (Knap, 1985). Örneğin, *Andropogon gerardii*, stres esnasında su kaybı oranını yavaşlatmak için yapraklarını kıvrarak fotosentezi aktif olarak devam ettirir ve böylece kısa süreli kuraklığa dayanabilir. Diğer taraftan, yaprak kıvrılmasının diğer bir önemi yaprak sıcaklığının oluşturduğu hasarı azaltarak bitkinin solunumdaki kayıplarını azaltmasıdır (Richards vd., 2002).

### **1.5. Kuraklığın Bitki Gelişimine Etkileri**

Bitkiler su gereksinimlerine göre hidrofiter, mezofitler ve kserofitler olmak üzere üç gruba ayrılabilirler. Kısmen ya da veya tamamen su içerisinde yaşayabilenler hidrofit, uygun toprak nemi bulunan alanlarda gelişebilenler mezofit, kurak alanlarda yaşayabilenler ise kserofit olarak adlandırılır. Kuraklık koşullarında bu bitki çeşitlerinde meydana gelen fizyolojik ve morfolojik değişimler de birbirinden farklıdır. Bu değişimler şu şekilde izah edilebilir.

### **1.5.1.Kuraklıđın Bitki Morfolojisi Üzerine Etkileri**

Kurak şartlar altında yapraklarda meydana gelen morfolojik deđişimler, genelde transpirasyonla kaybedilen su miktarını azaltmaya; köklerde oluşan morfolojik deđişimler ise topraktaki suyu daha yüksek bir kuvvetle absorbe etmeye yöneliktir. İlk olarak kuraklık stresi altında kök gelişimi hızlanır ve kökün gövdeye oranı artar. Kurak şartlarda fotosentez yavaşlar ve bunun sonucu olarak filiz gelişimi zayıflar. Fotosentez ürünlerinin büyük bölümü kök gelişimi için köklere taşınır. Böylece kök gelişimi hızlanır ve kökün gövdeye oranı artar. Kuraklık stresi altında köklerde meydana gelen bir diđer deđişim de mantara benzer kalın bir doku tabakasıyla örtölmeleridir. Bu tabaka, alttaki canlı hücreleri, kurak ve sıcak toprađın etkisinden korumaktadır. Kuraklık stresine bir tepki olarak bitkide yaprakların üzeri sık tüylerle kaplanır. Bu tüyler, alttaki hücrelerin sıcaklığını 1-2 °C düşürerek, transpirasyon hızını azaltır. Ayrıca yaprak üzerinde mum üretimi artar, kütikula tabakası güneş ışınlarını yansıtarak sıcaklığın etkisini azaltır ve böylece transpirasyon hızı kesilir (Göksoy ve Turan, 1991).

### **1.5.2. Kuraklıđın Bitkideki İçsel Olaylar Üzerine Etkisi**

#### **1.5.2.1. Fotosentezin Azalması**

Kuraklık stresi bitkilerde osmotik düzenleme, stomatal hareketi etkileme,protein metabolizmasında bozukluk,hormonal dengenin deđişmesi gibi pek çok fizyolojik olayı etkilemekle birlikte en önemli etkiyi fotosentezi azaltarak yapmaktadır. Bilindiđi üzere kurak koşullarda bitkide fotosentez büyük oranda azalmaktadır. Fotosentez kabiliyeti o bitkideki toplam yaprak alanı ve her yaprađın fotosentez aktivitesi ile belirlenir. Kuraklık stresi ile toplam yaprak alanı azalmakta ve dolayısıyla fotosentez yavaşlamaktadır. Kuraklık sırasında fotosentezin gerilemesi büyük ölçüde iki nedene bađlı olarak gerçekleşmektedir:

1. Orta düzeydeki su noksanlığı koşulları altında stomaların kapanmasına bađlı olarak gerçekleşen stomatal sınırlamalar
2. Genellikle daha uzun süreli ve daha şiddetli streslerde ortaya çıkan stomatal olmayan sınırlamalar.

### 1.5.2.1.1. Stomatal Sınırlamalar

Kuraklığa karşı oluşturulan en erken tepkilerden biri, kloroplastlara CO<sub>2</sub> difüzyonunu kısıtlayan stoma kapanması olayıdır (Muller ve Whitshitt, 1996; Lima vd., 2002). Bu etki genellikle orta düzeydeki su eksikliği koşullarında gerçekleşir. Kuraklık ile birlikte stoma aracılığı ile sağlanan gaz geçişindeki olası azalma fotosentetik karbondioksit asimilasyonunu sekteye uğratar. Kuraklık sırasında bitkilerin stomalarını kapatmalarına neden olan iki temel etken, hidrolik sinyaller (yaprak su potansiyeli, hücre turgoru) ve kimyasal sinyaller (absisik asit)'dir. Son zamanlarda birçok araştırmacı tarafından; aynı anda ya da farklı zamanlarda gerçekleşen hidrolik ve kimyasal sinyal tipleri arasında bir kombinasyon olduğuna dair kanıtlar öne sürülmüştür (Asamaa vd., 2002). 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 ve Zeiger, 1998). Asama vd (2002), stoma kapanmasının yapraktaki su potansiyelinden çok, toprağın su potansiyeline bağlı olduğunu kaydetmişlerdir. Nitekim önceleri stomaların kapanmasında, yapraktaki su potansiyelinin ve hücre turgorunun azalmasının etkili olduğu düşünülürken yaprak su potansiyelinde bir düşme olmaksızın stomatal iletkenliğin azaldığı görülmüştür.

### 1.5.2.1.2. 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 yada fotooksidatif hasara neden olabilecek aktif oksijen türlerinin oluşumuna neden olabilir (Asada, 1999). İzole edilen kloroplastlardaki çalışmalar iki fotosistemin ve özellikle de PSII' nin kuraklık stresinden etkilendiğini göstermiştir (He vd., 1995). PS II'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 PS II'nin D1 içeriğinde büyük bir değişiklik meydana gelmez. Stresin yeterince güçlü olması durumunda D1 proteininin sentezi sınırlı hale gelir ve PS II'nin reaksiyon merkezinde D1'in bozulumu kaçınılmaz olur. Bunun sonucunda

ikinci reaksiyon merkezi polipeptidi olan D2 proteini ve son olarak da tüm PS II parçalanır (He vd., 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 üretilebileceği düşünülmüştür. Bununla beraber, ITK II'deki pigment molekülleri O<sub>2</sub> geçirmez bir bariyer ile O<sub>2</sub>'den ayrılmış gibi görünmektedir ve böylece ITK II tarafından reaktif oksijen türlerinin üretimi sınırlanmıştır. Bu bariyer, ITK II'yi tilakoit membranın diğer kısımlarında oluşan reaktif oksijen türlerinden de koruyabilir. ITK II'nin etrafında yer alan lipid özelliğindeki yapı da oksijen ve oksijen radikallerinin bu klorofil-protein kompleksine girişini sınırlayabilir. Her durumda ITK II'nin oksidatif hasara oldukça dirençli olduğu görünmektedir.

Fotosentezin stomatal olmayan sınırlanması aynı zamanda kloroplast lipidlerinin, pigmentlerinin ya da proteinlerinin oksidatif olarak hasar görmesiyle ilişkili olabilir. Bitkilerde fotosentetik kapasite, ortamın ışık yoğunluğu ve nispi su içeriğinin (NSİ) değişimine bağlı olarak da etkilenmektedir.

## **1.6. Kuraklık Stresinin Etkili Olduğu Bazı Bitkisel Faktörler**

### **1.6.1. Yaprak Su Potansiyeli**

Yaprak su potansiyeli, bitkilerin su stresine cevabını ölçmek için iyi bir parametredir. 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 gerektiği 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) *Phaseolus vulgaris* bitkisiyle yaptıkları çalışmada yaprak su potansiyeli -0,3 MPa olduğunda CO<sub>2</sub> alımının ve transpirasyon oranının yüksek olduğunu kaydetmişlerdir. Yaprak su potansiyeli -0,9 MPa kadar düşük bir değere ulaştığında ise CO<sub>2</sub> 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, çeltikte yaprak sıcaklığı ve

yaprak osmotik potansiyeli ile ilişkili olduğu rapor edilmiştir (Ekanayake vd., 1993). Yaprak kıvrılmasının artmasına paralel olarak yaprak su potansiyeli de azalır. Mısır bitkisinin yaprak su potansiyeli  $-0,48$  MPa'a ulaştığında yapraklarını kıvrıldığı gözlenmiştir. Ayrıca yaprak kıvrılmasının çeltikte yaprak su potansiyeli için yararlı bir indikatör olabileceği kaydedilmiştir. Diğer taraftan çeltik ve buğday bitkilerinde yapılan çalışmalarda yaprak kıvrılmasıyla yaprak su potansiyeli arasında güçlü bir ilişkinin var olduğu görülmüştür (Dingkuhn vd., 1999).

### 1.6.2. Stoma İletkenliği

Stoma iletkenliği, belli bir zamanda yaprak alanından transport edilen su buharı ve CO<sub>2</sub> miktarının ölçümüdür (Von Willert vd., 1995). Stoma iletkenliğinin yüksek olması optimal su durumunu gösterir. Buna karşılık stoma iletkenliğinin düşük değerinde olması kuraklık stresiyle ilişkilidir. Bu nedenle stoma iletkenliği bitkideki su durumunun iyi bir indikatörüdür. Kuraklığa karşı oluşturulan en erken tepkimelerden biri kloroplastlara CO<sub>2</sub> 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 iletkenliğindeki farklılıklar, transpirasyon hızı 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 CO<sub>2</sub> asimilasyon oranının önemli derecede düştüğü kaydedilmiştir (Corlett vd., 1994).

### 1.6.3 Fotosentetik Pigmentler

Bitkilerde stresin en önemli etkilerinden biride fotosentetik pigmentlerin içeriğindeki azalmadır. Ağır su stresinin (-1,9 Mpa ) klorofil,  $\beta$ -karoten, neoksantin ve lutein seviyesini önemli derecede azalttığı rapor edilmiştir (Yordanov vd., 2000). Bazı çim (Fu ve Huang, 2001) ve buğday (Sairam vd., 1997/98) bitkilerinde klorofil a ve klorofil b içeriği su stresi esnasında kontrol bitkilerine kıyasla önemli ölçüde azalmıştır. Ayrıca bazı buğday genotiplerinde su ve sıcaklık stresinin klorofil içeriğini, klorofil a/b oranı ve klorofil kararlılık indeksini de azalttığı kaydedilmiştir (Sairam vd., 1997; Herbinger vd., 2002). Bununla beraber bazı bitkilerde stres esnasında fotosentetik pigmentlerde artış meydana gelebilir. Örneğin, *Digitalis lanata*'da su stresinin,  $\beta$ - karoten içeriğinde fotokoruma veya singlet oksijen temizlenmesinin artmasından kaynaklanan artışa neden olduğu rapor edilmiştir (Smirnoff, 1993). Yine, *Poa pratensis* L.'de kuraklık periyodunun 6. gününde *Festuca arundinacea* L.'de ise 12. gününde klorofil içeriği kontrole göre artış göstermiştir (Jiang ve Huang, 2001).

Fotosentetik pigmentler fotosentez olayındaki rollerine ilave olarak ışık tarafından uyarılan aşırı reaktif oksijen türlerinin oluşumunu engelleyerek fotodinamik hasarlara karşı koruma sağlarlar (Herbinger vd., 2002). Bu pigmentlerden en önemlisi olan karotenoidler de singlet oksijenin temizlenmesinde rol oynarlar. Bu nedenle bir genotipteki karotenoid seviyesi aynı zamanda o genotipin strese toleransını da belirler. (Sairam vd., 1997/1998). Tolerant genotipler, yüksek karotenoid içeriğinin yanı sıra aynı zamanda yüksek klorofil içeriğine de sahiptirler (Pastori ve Trippi, 1992). Örneğin, toleranslı buğday ve mısır genotiplerinde stres şartları altında klorofil içeriği azalmakla beraber toleranslı olan genotiplerde (hassas olanlara nazaran) nispeten daha yüksek klorofil içeriği bulunmuştur (Chandrasekar vd., 2000; Lascano vd., 2001; Kraus vd., 1995).

### 1.7. Klorofil Fluoresans Parametreleri

Fotosentetik pigmentler (klorofil ve karotenoidler v.s) tilakoid zar üzerinde PS I ve PS II halinde kümelenmişlerdir. Burada yer alan klorofil molekülleri absorbe ettikleri ışık enerjisini, kısa dalga boyu absorbe eden pigmentten uzun dalga boyu absorbe eden pigmente doğru iletirler. Yani absorbe edilen ışık enerjisinin seviyesi gittikçe azalır. Böylece enerji bir pigmentten diğerine aktarılarak fotosistemin reaksiyon merkezine (P680

veya P700) iletilir. Eđer uyarılan klorofil molekülü enerjisini bu süre içinde başka bir klorofil molekülüne veremezse elektron temel durumuna geri döner ve absorbe ettiđi ışık enerjisini yine ışık olarak ortama verir. Bu olay fluoresans olarak adlandırılır.

Klorofil fluoresans analizleri bitki fizyologları ve ekofizyologların kullandığı yaygın ve etkin tekniklerden biridir. Klorofil fluoresans verimi ölçülerek fotokimyasal verimdeki deđişiklikler ve ısı dağılımı hakkında bilgi sahibi olunabilir. Klorofil fluoresansın toplam miktarı çok küçük olmasına rağmen (absorbe edilen toplam ışığın sadece % 1 veya % 2'si) ölçümü oldukça kolaydır. Fluoresans olayında ortama verilen ışığın dalga boyu, klorofil pigmentleri tarafından absorbe edilen ışığa oranla daha uzun dalga boyludur, başaka bir ifade ile daha düşük enerjilidir. Bu yüzden fluoresans verimi, yaprakların dalga boyu bilinen bir ışığa maruz bırakılmasıyla ölçülebilir .

Klorofil fluoresans verimindeki deđişimler ilk olarak 1960'lı yıllarda Kautsky vd. (1960) tarafından gözlemlendi. Kautsky vd. (1960) yaptıkları çalışmalarda fotosentetik materyalin karanlıktan ışığa transfer edilmesi sonucunda bir saniye gibi kısa sürede klorofil fluoresans veriminde bir artış olduğunu gözlemlədiler. Bu artışa, plastokinon ve kinon A gibi elektron akseptörlerindeki azalmanın neden olduğu öne sürülmüştür. PS II ışığı absorblayınca sırasıyla plastokinon A ve plastokinon B bir elektron kabul eder. Bu sırada reaksiyon merkezi kapalıdır. Reaksiyon merkezinin kapalı olması ise fotokimyasal verimde azalmaya ve bunun sonucu olarak da fluoresans veriminde artışa neden olur.

Fotokimyasal kullanılma parametreleri ( $qP$ ) genellikle  $F_m$  ve  $F_0$  deđerleri ile ilişkilidir. Çok kullanılan bu parametre PS II'nin fotokimyasal reaksiyonunun verimini ( $\Phi_{PSII}$ ) gösteren bir ölçüdür (Genty vd., 1989) ve aşağıdaki formülde gösterildiđi gibi hesaplanır:

$$\Phi_{PSII} = F_m' - F_s / F_m'$$

$\Phi_{PSII}$ , PS II'de klorofil tarafından absorbe edilen ışığın miktarını ölçer.  $\Phi_{PSII}$ ,  $qP$ 'ye çok benzer fakat aralarında birtakım farklılıklar vardır.  $\Phi_{PSII}$ , PS II'de absorbe edilen ışığın miktarını ölçerken,  $qP$  ise açık olan PS II reaksiyon merkezlerinin miktarı hakkında bilgi verir.  $\Phi_{PSII}$  ve  $qP$ 'nin ilişkili olduğu diđer bir parametre ise  $F_v/F_m$ 'dir. Bu PS II'nin fotokimyasal reaksiyonlarının maksimum kuantum verimini gösteren bir ölçüdür. Yani bütün PS II merkezleri açıksa PS II'nin maksimum veriminden bahsedilebilir.  $\Phi_{PSII}$  verimi



ölçmekle görevli iken,  $qP$  ve  $F_v/F_m$  değişen verimin altında yatan nedenler hakkında bilgi verir.  $qP$ 'deki değişim reaksiyon merkezlerinin kapanmasıyla ilgilidir. Bir yaprak karanlıktan ışığa transfer edildiği zaman PS II reaksiyon merkezleri aşamalı olarak kapanır bu da klorofil floresans veriminde bir artışa neden olur. Fakat bu artışı müteakip olarak birkaç dakika içinde floresans düzeyi düşmeye başlar. Bu durum floresans kullanılması ( $qP$ ) olarak adlandırılır ve aşağıdaki şekilde açıklanır:

Yapraklar, karanlık ortamdan ışığa transfer edildiğinde PS II'de taşınan elektronların oranında bir artış meydana gelir. Bu artış stomaların açılması ve karbon döngüsüne katılan enzimlerin ışıkla aktive olmasından kaynaklanır. Bu şekildeki bir kullanıma, fotokimyasal kullanıma olarak adlandırılır. Aynı zamanda ısıya dönüştürülen enerji miktarında da bir artış söz konusu olur. Daha sonraki bu süreç fotokimyasal olmayan kullanıma ( $NPQ$ ) olarak adlandırılmaktadır. Herhangi bir bitkide bu iki süreçteki değişiklikler 15-20 dakika içinde tamamlanır ve yaklaşık  $F_s$  değerine ulaşılabilir.  $F_s$  kuraklık stresi boyunca C3 bitkilerinde stoma iletkenliği ve net  $CO_2$  asimilasyonundaki değişimleri net bir şekilde görebilmek için önemli bir araçtır.

Klorofil floresans ölçümlerinde bitkilerin fotosentetik performansları hakkında bilgiye sahip olmak için  $NPQ$  ve  $qP$  arasındaki farkı iyi bilmek gerekir. Böyle bir yaklaşım için bitkiye yüksek yoğunlukta kısa süreli bir ışık verilir. Bu ışık bitkinin kısa bir süre için PS II reaksiyon merkezlerinin kapanmasına neden olur. Ayrıca kısa süreli olarak verilen bu ışık  $NPQ$ 'de önemsiz bir artışa, fotosentez veriminde uzun süreli olmayan bir değişime neden olur. Işık süresince floresans verimi herhangi bir fotokimyasal kullanıma ( $qP$ ) olmadığında, ulaşılacak değere denk bir değer olan maksimum floresansa ( $F_m$ ) ulaşır. Bu değer  $F_s$  ve  $F_o$  değeri ile karşılaştırılması ise bize  $qP$  verimi dolayısıyla da PS II'nin performansı hakkında bilgi verir.  $F_o$ , laboratuvar koşullarında karanlık adaptasyonuna maruz bırakılan yaprağa birkaç saniye boyunca dalga boyu 680 nm'den daha fazla olan uzak kırmızı ışık verilerek elde edilen bir değer olup,  $qP$  değerinin hesaplanmasında kullanılır.

Fotokimyasal değişimlerin yanısıra ısı dağılım etkinliğinde de (Örnek,  $NPQ$ ) iç ve dış faktörlere bağlı olarak birtakım değişiklikler olabilir. Bunlar,  $F_m$  düzeyinde değişim şeklinde de yansiyabilir. Burada fotokimyadan farklı olarak ısı dağılımını engellemek mümkün değildir. Böylece  $NPQ$ 'nun yokluğunda klorofil floresans verimini ölçmek mümkün değildir. Bu yüzden  $NPQ$  değerinin belirlenmesi için karanlık bir deney ortamına ihtiyaç duyulur.

PS II'nin fotokimyasal reaksiyonlarının maksimum kuantum verimindeki ( $F_v/F_m$ ) değişim ise  $NPQ$ 'daki değişimden kaynaklanır.  $F_v/F_m$ 'nin karanlık ortamda elde edilmiş değerleri PS II'nin potansiyel kuantum verimini yansıtır ve bitkinin fotosentetik performansı hakkında bilgi veren hassas bir indikatör olarak kullanılır. Çoğu bitki türünde karanlık adaptasyonlu ortamda  $F_v/F_m$  değeri 0,83 olarak ölçülmüştür (Björkmann ve Demmig, 1987 ; Johnson vd., 1993)  $F_v/F_m$  değerinin 0,83'den daha düşük olması ise bitkinin stres altında olduğunun bir göstergesidir (Johnson vd., 1993).

### 1.8. Marantaceae Familyasının ve *Ctenanthe* Cinsinin Genel Özellikleri

Marantaceae familyası üyeleri tropik bölgelerde yaklaşık 30 cinsi bulunan otsu, çok yıllık ve rizomlu bitkilerdir. Çoğu tropik Amerika, birkaç türü ise tropik Asya ve Afrika'da yayılış gösterir. Çoğu sera ve süs bitkisidir. Yaprakları 2 sıra halinde dizilmiş olup, petiyolün kaidesinde dar veya geniş olabilen bir kın mevcuttur. Yaprak ayasında orta damardan çıkan damarlar birbirine paraleldir (Heywood, 1978). Petiyolün yaprak ayasıyla birleştiği yerde pulvinus adı verilen hücrelerin yer aldığı şişkin bir kısım bulunur ve bu motor hücreler yaprağın hareketinde rol oynarlar (Zeybek ve Zeybek, 1994).

Marantaceae familyasının bir üyesi olan *Ctenanthe*, her dem yeşil taksonları olan bir cins olup, çalimsı ve çok yıllık bitkilerdir. Dekoratif yaprakları için yetiştirilirler (Brickell, 1989). Anavatanı tropikal Brezilya'dır. *Calathea* ve *Maranta* cinsleri ile yakın ilişkisi vardır ve bazen *Phrynium* adıyla da bilinirler (Terzi, 2005). Soğuğa hassastırlar ve minimum 15°C'de yaşayabilirler. Nemli ortamları, yarı gölgeli alanları ve iyi drenajlı toprakları tercih ederler. Üretilmesi ilkbaharda rizomlardan bölünerek yapılır (Brickell, 1989). *C. pilosa*, *C. setosa*, *C. amabilis* gibi bazı türlerinde nektar salgısı görülür (Kirchoff ve Kennedy, 1985).

*C. setosa*, tropikal, çok yıllık otçul bitkilerin küçük bir familyasının üyesi olup, sera ve evlerde süs bitkisi olarak kullanılır (Heywood, 1978). Bitkiler yaklaşık bir metre boyunda olabilir ve yeşil yapraklara sahiptirler (Terzi, 2005). Bu bitkilerin kuraklığa ve hava sıcaklığının artmasına cevap olarak yapraklarını rulo şeklinde kıvrırma yeteneğinde oldukları belirlenmiştir (Turgut ve Kadioğlu, 1998).

## 2. YAPILAN ÇALIŞMALAR

### 2. 1. Bitkilerin Büyütülmesi

*Ctenanthe setosa* (Rosc.) Eichler (Marantaceae) fideleri toprak ve kum içeren (5:1) plastik saksılara (yükseklik 14 cm, üst çapı 16 cm ve alt çapı 11 cm) vejetatif olarak dikildikten sonra yaşlı ve solmuş yapraklar kesildi. Bitkilerin 25 °C’de, laboratuvar koşullarında (yaklaşık 250-300  $\mu\text{mol}$  (foton)  $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  ışık yoğunluğunda) büyümeleri sağlandı. Daha sonra kontrol bitkileri gün aşırı sulanırken, yapraklarını kıvrırması amacıyla diğer gruptaki bitkiler 56 gün kuraklık periyoduna maruz bırakıldı. Kuraklığın 35. gününde bitkiler % 20-30’luk kıvrılma derecesine ulaştı. 56. günde ise maksimum kıvrılma derecesi olan % 70’lik kıvrılma derecesine ulaşıldı. Maksimum kıvrılma düzeyine ulaştıktan sonra bitkiler sulandı ve yapraklarını açtıkları görüldü. Bu sırada bazı yapraklarında maksimum kıvrılma derecesinden sonra fiziksel olarak kıvrılmaları engellendi (Şekil 2). Böylece kuraklık stresi esnasında, yaprak kıvrılmasının fotosentetik aygıtı korumada etkili olup olmadığı öğrenilmeye çalışıldı. Kuraklık stresi boyunca, kuraklık sonrası bitkilerin yeniden sulanmasıyla ve % 70’lik kıvrılma düzeyinden sonra kuraklığın 5 günü boyunca yaprakların kıvrılması engellenerek stoma iletkenliği, fotosentetik pigmentler ve klorofil floresans parametreleri ölçüldü.



Şekil 2. Fiziksel olarak kıvrılması engellenmiş yapraklar

## 2.2. Yaprak Kıvrılma Derecesinin Ölçülmesi

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

## 2.3. Nispi Su İçeriği ve Yaprak Su Potansiyelinin Belirlenmesi

Nispi su içeriği tayini Castillo (1996)'a göre yapıldı. Yaprakların taze ağırlıkları ölçüldükten sonra +4 °C'de 24 saat deiyonize suda bekletilerek turgid ağırlıkları alındı. Daha sonra örnekler 65 °C'ye ayarlı fırında 48 saat bekletilerek kuru ağırlıkları kaydedildi ve aşağıdaki formülde yerine koyularak nispi su içerikleri (NSİ) belirlendi.

Nispi Su İçeriği (%) = (Taze ağırlık-Kuru ağırlık/Turgid ağırlık-Kuru ağırlık)x100

Kuraklık boyunca *C. setosa*'nın yaprak su potansiyeli C52 termocouple psikometre cihazı ile belirlendi (Wescor, Inc., Logan, UT USA). Bitkilerin en geç yaprağının geniş yüzeyinden 6 mm çapında alınan diskler, cihazın C52 sensörüne yerleştirildi. Numunelerin yaprak su potansiyelleri belirlenmeden önce 45 dakika kalibre edildi.

#### 2.4. Stoma İletkenliğinin Belirlenmesi

*C. setosa*'da kuraklık boyunca stoma iletkenlik derecesi porometre cihazı ile belirlendi (AP4, Delta-T Devices, Burwell, Cambridge, UK). Stoma iletkenliği yaprakların alt ve üst yüzeylerinde ayrı ayrı ölçüldü. Kıvrılmış yaprakların üst yüzeylerindeki stoma iletkenliği yaprakların iç kısmından ölçüldü.

#### 2.5. Fotosentetik Pigment Analizleri

Yaprak kıvrılma derecesi artışı boyunca bitki yapraklarından 0,1 g alınarak 5 ml % 80'lik aseton içerisinde homojenize edildi. Elde edilen ekstraktlar 5 dak. 5000 g'de santrifüj edildi. Süpernatantın 645, 630 ve 450 nm'lerdeki absorbansları spektrofotometrede okunup absorbans değerleri formüllerde yerine konarak klorofil ve karotenoid miktarları Arnon (1949)'a ve Jaspars (1965)'a göre belirlendi. Fotosentetik pigment içeriği kuru ağırlık başına mg olarak hesaplandı.

#### 2.6. Klorofil Floresans Ölçümleri

Klorofil floresans ölçümleri OS1-FL fluorometresi ile ölçüldü Bunun için toplam 15 adet yaprak seçildi ve OS1-FL yaprak tutucu klipsi ile tutturuldu ve böylece yapraklar klorofil floresans ölçümünden önce 20 dakika karanlık adaptasyonuna bırakıldı. Karanlıktaki minimum floresans ( $F_0$ ) ve karanlıktaki maksimum floresans ( $F_m$ ) değerleri ölçüldü.  $F_s$  değerini okumak için 5,5 W halojen lamba kullanıldı. Işıktaki maksimum floresansı ( $F_m'$ ) belirlemek için 0,8 sn beyaz ışık(8000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) uygulandı.

$qP$  ve  $NPQ$  değerleri  $\frac{(F_m' - F_s)}{(F_m' - F_0)}$  ve  $\frac{(F_m - F_m')}{F_m'}$  formülü ile hesaplandı.  $F_v/F_m$  değeri ve PS

II'nin fotokimyasal reaksiyonunun verimi ( $\Phi_{PS II}$ ) makina tarafından okundu. *ETR* özel PAR klipi ile ölçüldü ve aşağıdaki formül ile hesaplandı.

$$ETR = \Phi_{PSII} \times PAR \times 0.5$$

Bütün parametreler cihazın 4. modunda hesaplandı.

Yaprak canlılık indeksi ise;  $R_{fd} = \frac{(F_m - F_s)}{F_s}$ , formülüne göre belirlendi.

## 2.7. İstatistik Analizler

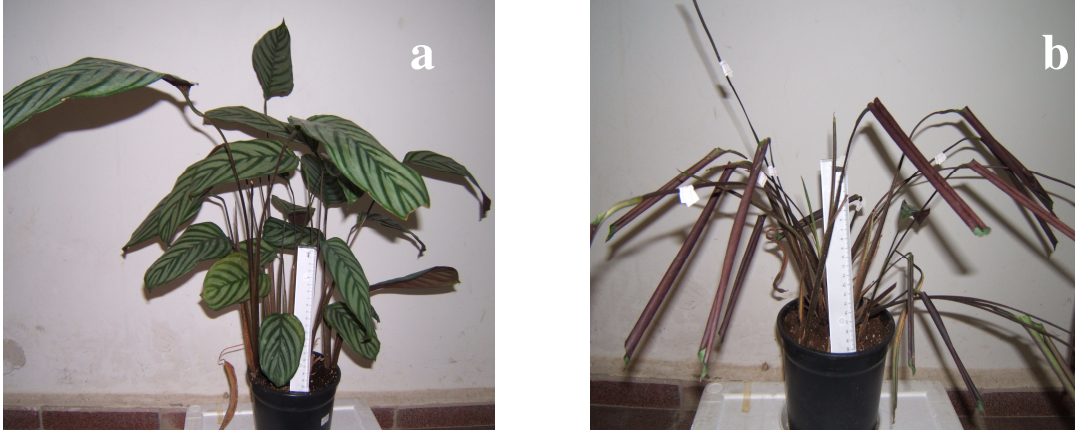
Üç saksıdan onsekiz tekerrürlü olarak gerçekleştirilen analizlerin sonucunda elde edilen verilerin varyans analizi Statistical Package for Social Sciences (SPSS for Windows 10.0) paket programı içerisinde yer alan Duncan Çoklu Karşılaştırma Testi'ne göre belirlendi.

### 3. BULGULAR

#### 3.1. Kuraklığın Yaprak Kıvrılma Derecesi Üzerine Etkisi

*C. setosa* bitkisinin yapraklarının laboratuvar koşullarında kuraklık periyodunun 35. gününde kıvrılmaya başlayarak 56 gün sonunda maksimum kıvrılmaya ulaştıkları saptandı. Kuraklık periyodu arttıkça yaprak kıvrılma derecelerinin arttığı belirlendi. Gün aşırı sulanan kontrol bitkilerinin normal görünümlü (yapraklar yere paralel) olduğu, kuraklığa maruz bırakılmış bitkilerin (stresli) ise yapraklarını rulo şeklinde kıvrıldığı gözlemlendi.

Stressiz ve stresli bitkilerin genel görünüşleri Şekil 3'de verilmiştir.



Şekil 3. *C. setosa*'nın kuraklık stresine maruz bırakılmamış (a) ve strese maruz bırakılmış (b) görünümü

#### 3.2. Kuraklığın Nispi Su İçeriği, Yaprak Su Potansiyeli ve Stoma İletkenliği Üzerine Etkisi

Kuraklık koşulları altında kıvrılma sürecince yaprakta nispi su içeriğinin azaldığı bulundu. NSİ değeri kontrol bitkisinin yapraklarında % 97 iken, % 20-30 kıvrılma derecesinde % 92, % 50-60 kıvrılma derecesinde % 84 ve en yüksek kıvrılma derecesinde % 79 olarak bulundu (Tablo1).

Kuraklık periyodunun artmasına paralel olarak yaprak kıvrılma derecesi artarken yaprak su potansiyelinin ( $\Psi$ ) istatistiki olarak ( $P \leq 0,05$ ) önemli derecede azaldığı belirlendi. Kontrol bitkisinin yapraklarında -0,33 MPa olan yaprak su potansiyelinin, % 20-

30 kıvrılma derecesindeki yapraklarda -1,22 MPa, % 50-60 kıvrılma derecesindeki yapraklarda -1,44 MPa, ve % 70 kıvrılma derecesindeki yapraklarda ise -1,6 MPa'a düştüğü kaydedildi (Tablo 1). Maksimum kıvrılma derecesinden sonra bitkiler sulandı ve kıvrılmış yapraklar açıldı. Bu bitkilerin NSİ ve su potansiyeli ( $\Psi$ )'nin yeniden kontrol değerlerine ulaştığı gözlemlendi (Tablo1). Kıvrılma periyodu boyunca kıvrılma ve NSİ ( $r = -0,99$ ), kıvrılma ve su potansiyeli ( $r = -0,92$ ) arasında önemli bir negatif korelasyon gözlemlendi.(Tablo 3).

Kıvrılma derecesinin artmasına paralel olarak stoma iletkenliğinin de stres boyunca önemli derecede ( $P \leq 0,05$ ) azaldığı bulundu. Kontrol yapraklarında yaprağın alt yüzeyindeki stoma iletkenliği  $31,1 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  iken, % 20-30 kıvrılma derecesinde  $7,8 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , % 50-60 kıvrılma derecesinde  $6,6 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  ve % 70 kıvrılma derecesinde  $5,8 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  olarak saptandı. Kuraklık stresine maruz kalma artan kıvrılma dereceleri boyunca stoma iletkenliğinde sırasıyla % 75, % 79 ve % 81 oranında azalmaya neden oldu.(Tablo 1). Kontrol yapraklarında yaprağın üst yüzeylerindeki stoma iletkenliği ise kontrol bitkilerinde  $11,5 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , % 20-30 kıvrılma derecelerinde  $8,1 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , % 50-60 kıvrılma derecelerinde  $7,4 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  ve % 70 kıvrılma derecesinde ise  $6,9 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  olarak belirlendi. Bitkilerin yeniden sulanması sonucunda, 2 gün sonunda açılan yapraklarda üst yüzeydeki stoma iletkenliğinin kontrol değerlerine ulaştığı, alt yüzeydeki stoma iletkenliğinin ise kontrol değerlerine ulaşmadığı gözlemlendi. Bu sonuçlardan yola çıkarak yaprak kıvrılması stoma iletkenliği ve su potansiyeli arasındaki ilişkinin önemli olduğuna, stoma iletkenliği ve NSİ arasındaki ilişkinin ise önemli olmadığı sonucuna varıldı (Tablo 3). Maksimum kıvrılma derecesinden sonra fiziksel olarak kıvrılması engellenmiş yapraklarda 5 günlük kuraklık periyodu boyunca stoma iletkenliğinin azaldığı bulundu. (Tablo 2). Fakat bu süre zarfında kıvrılması engellenmiş yaprakların üst yüzeyindeki stoma iletkenliğindeki azalma kıvrılmış yapraklara oranla daha yüksek bulundu. Kıvrılması engellenmiş yapraklara kıyasla kıvrılmış yapraklarda alt yüzeydeki stoma iletkenliği daha yüksek olarak belirlendi. Diğer taraftan kıvrılması engellenmiş yaprakların alt yüzeylerindeki stoma değerleri, maksimum kıvrılma derecesinden sonraki 3 günlük kuraklık periyoduna kadar, kıvrılmış yapraklardan daha düşük bulundu, fakat daha sonra kıvrılmış ve kıvrılması engellenmiş yapraklar arasında herhangi bir farklılık gözlemlenmedi. (Tablo 2). Su potansiyeli ve yaprağın üst yüzeyindeki stoma iletkenliği ( $r = 0,99$ ), su potansiyeli ve yaprağın alt yüzeyindeki stoma iletkenliği ( $r = 0,98$ ), yaprağın üst



yüzeyindeki stoma iletkenliği ve NSİ ( $r = 0,99$ ) arasında istatistiksel olarak önemli korelasyonlar saptandı.

Tablo 1. Kuraklık stresine maruz bırakılmış *C. setosa* bitkisindeki yaprak kıvrılma derecesi, nispi su içeriği (%), yaprak su potansiyeli ve stoma iletkenliği. Stoma iletkenliği yaprakların alt ve üst yüzeylerinde ayrı ayrı ölçüldü. (T khl: toplam klorofil, T kar: Toplam karotenoid ).

	Yaprak Kıvrılma Dereceleri				Yeniden Sulama	
	Kontrol	%20-30	%50-60	%70-üzeri	1.gün	2.gün
$\Psi (-)$	0,3±0,02 f	1,2±0,03 c	1,4±0,03 b	1,6±0,02 a	0,6±0,04 d*	0,5±0,02 e
NSİ	97±1,0 d	92±2,0 c	84±1,0 b	79±3,0 a	95±3,0 d	99±1,0 e
Alt g <sub>s</sub>	31,1±2,6 f	7,8±0,7 c	6,6±0,4 b	5,8±0,3a	11,3±0,2 d	23,4±0,4 e
Üst g <sub>s</sub>	11,5±0,5 c	8,1±0,5 ab	7,4±0,3 ab	6,9±0,7a	9,2±0,6 ab	10,8±0,5 c
T Khl	38,8±3,9 c	31,3±3,4 b	23,1±1,1a	36,2±2,5bc	24,3±1,8 a	24,4±0,7 a
T Kar	5,4± 0,9 b	3,8±0,5 a	3,8±0,2 a	5,8±0,5 b	3,6±0,2 a	3,8±0,6 a

\* Her bir satırdaki farklı harfler  $P < 0,05$  seviyesinde önemlidir (n=18).

Tablo 2. Maksimum kıvrılma derecesinden sonraki 5 gün boyunca fiziksel olarak kıvrılması engellenmiş yapraklar ve kıvrılmış yaprakların stoma iletkenliğindeki değişimler (K yaprak: Kıvrılmış yaprak, A yaprak: Kıvrılması engellenmiş yaprak).

Gün	Maksimum Kıvrılma Derecesinden Sonraki Kuraklık Periyodu				
	1.	2.	3.	4.	5.
<b>Alt Yüzey</b>					
KYaprak	5,8±0,6 l*	4,4±0,4 jk	3,9±0,2 hij	3,3±0,2 efgh	3,3±0,4 def
A Yaprak	3,7±0,2 fghi	3,3±0,2 defg	3,2±0,4def	3,1±0,3 de	2,7±0,3 cd
<b>Üst Yüzey</b>					
KYaprak	6,9±0,7 m	5,9±0,7 l	4,8±0,3 k	4,0±0,4 ij	3,9±0,4 ghi
A Yaprak	3,3±0,5 def	2,8±0,1 cde	2,3±0,2 bc	2,1±0,1ab	1,6±0,1 a

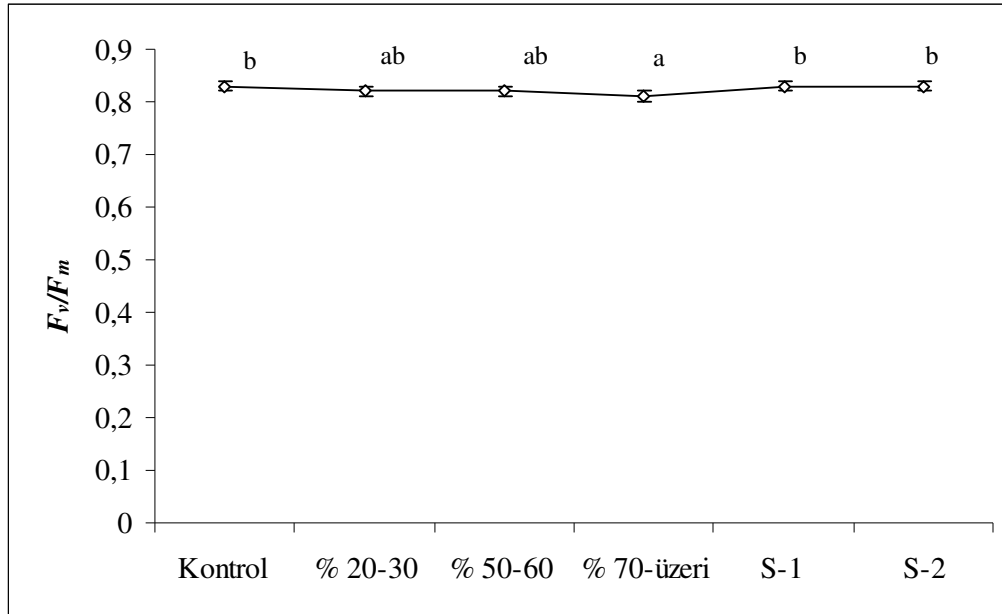
\* Her bir satır ve sütundaki farklı harfler  $P < 0,05$  seviyesinde önemlidir (n=18).

### 3.3. Kuraklık Stresinin Klorofil ve Karotenoid İçeriğine Etkisi

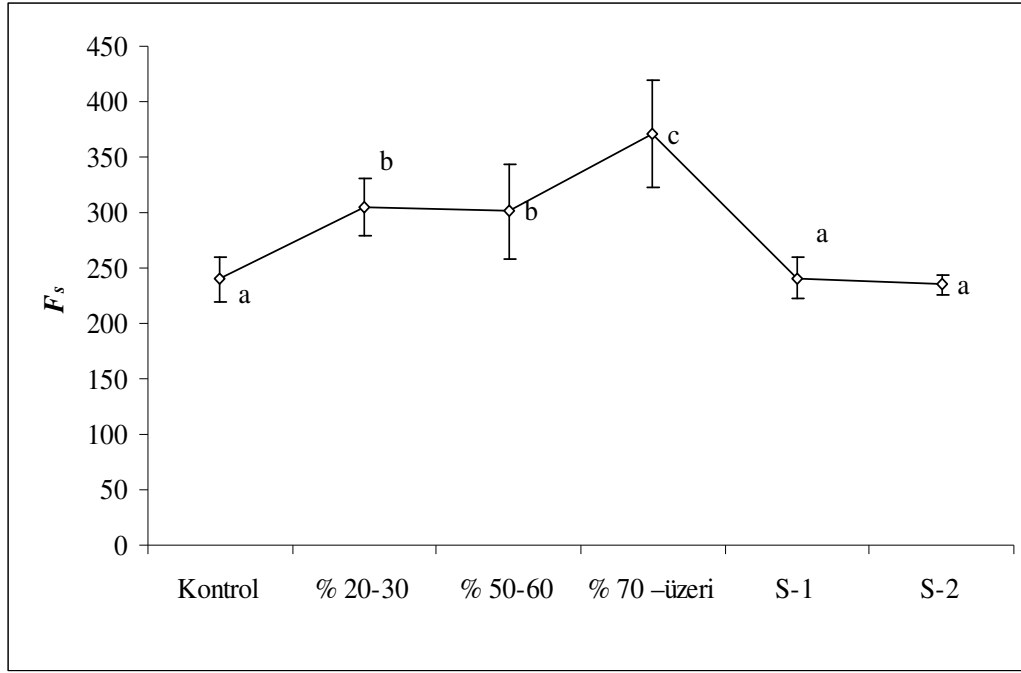
Kuraklık stresi altında % 50-60 kıvrılma derecesine kadar toplam klorofil ve karotenoid miktarlarında azalma eğilimi olduğu saptandı. Fotosentetik pigment içeriklerinin % 70 kıvrılma derecesinde % 50-60 kıvrılma derecesi ile karşılaştırıldığında arttığı ve daha sonra kontrol düzeyine ulaştığı bulundu. Kıvrılmış yapraklarda toplam klorofil miktarı 38,8 iken kıvrılması engellenmiş yapraklarda 28,1 olarak belirlendi. Toplam karotenoid miktarı ise kıvrılmış yapraklarda 5,6 iken, maksimum kıvrılma derecesinden sonra fiziksel olarak kıvrılması engellenmiş yapraklarda 4,6 olarak saptandı. Kuraklık sonrası yeniden sulanan bitkilerde ise karotenoid miktarı, kontrol bitkileriyle kıyaslandığında beklenmedik bir şekilde azalarak 3,8 olarak bulundu (Tablo 1).

### 3.4. Kuraklık Stresinin Klorofil Fluoresans Parametrelerine Etkisi

Kuraklık stresinin PS II'nin  $F_v/F_m$  değerini % 50-60 kıvrılma derecesine kadar etkilemezken, % 70 kıvrılma derecesinde azalttığı saptandı (Şekil 4). Fluoresans değerinin ( $F_s$ ) ise artan yaprak kıvrılma derecelerine paralel olarak arttığı görüldü (Şekil 5).

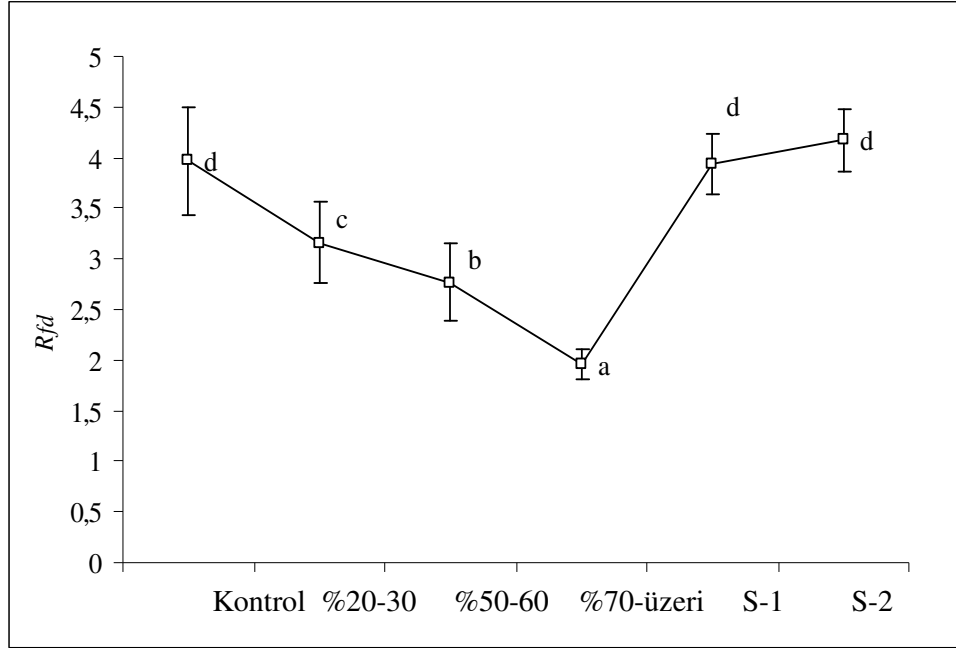


Şekil 4. Kuraklık Periyodu Boyunca Kıvrılma Dereceleri ve Yeniden Sulandıktan Sonraki Birinci ve İkinci Günlerdeki  $F_v/F_m$  değerindeki değişimler



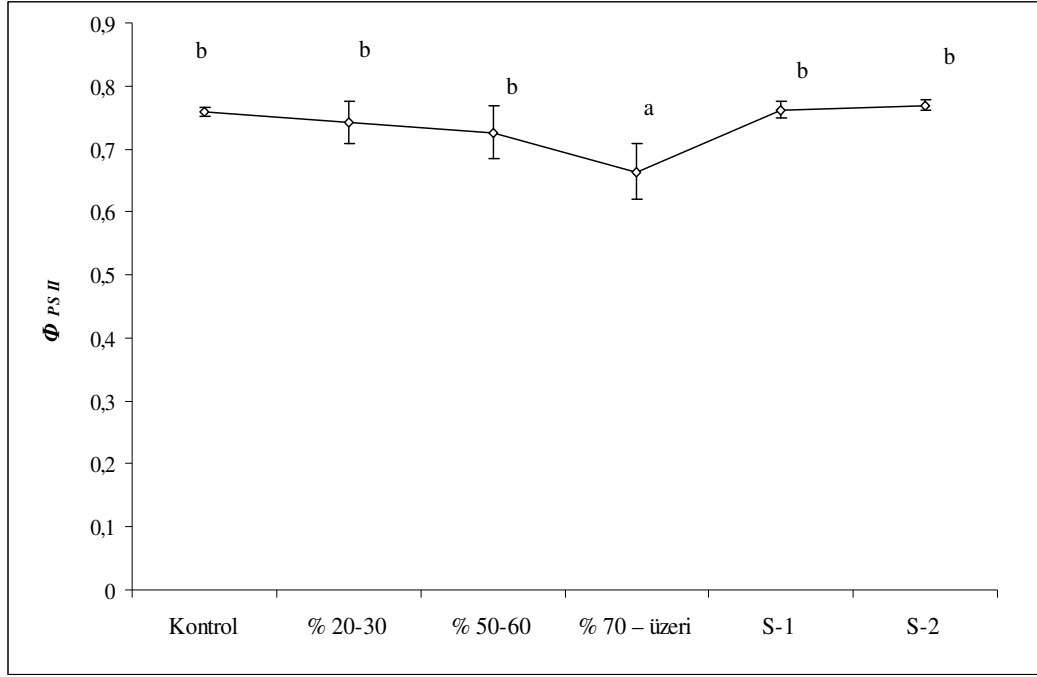
Şekil 5. Kuraklık Periyodu Boyunca Kıvrılma Dereceleri ve Yeniden Sulandıktan Sonraki Birinci ve İkinci Günlerdeki  $F_s$  değerindeki değişimler

Kontrol bitkilerinde ve % 20-30 kıvrılma derecesinde  $R_{fd}$  3,0'ün üzerinde iken, % 50-60 ve % 70 kıvrılma derecesinde azalarak 2,8 ve 1,96'ya ulaştığı belirlendi. Fakat yeniden sulamayı takiben  $R_{fd}$ 'nin yeniden kontrol düzeylerine ulaştığı görüldü (Şekil 6).



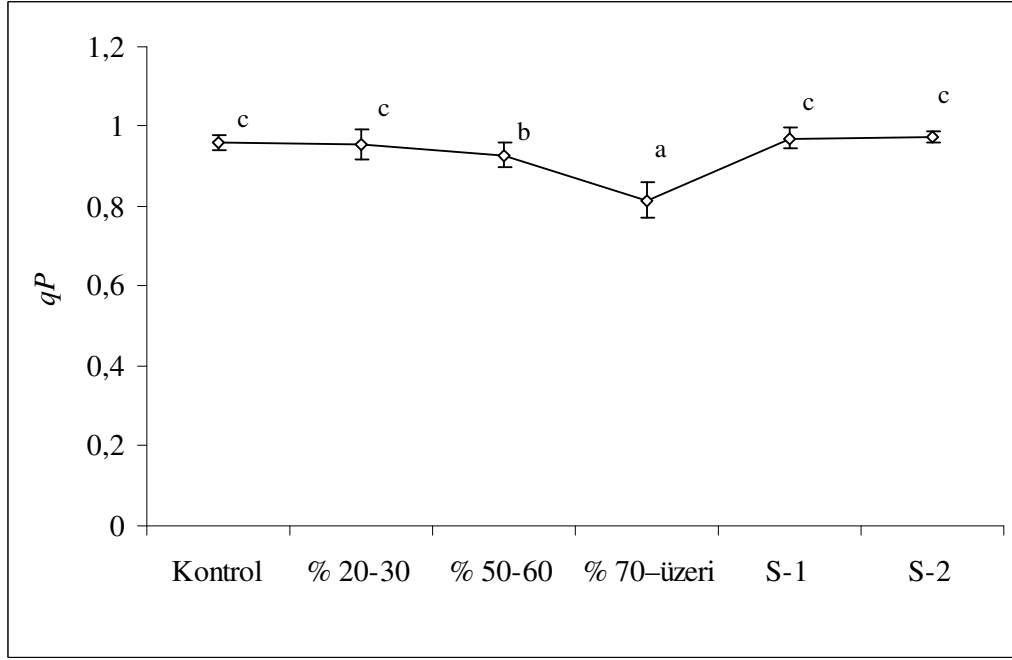
Şekil 6. Kuraklık periyodu boyunca ve yeniden sulamadan sonraki birinci ve ikinci günlerde yaprak canlılık indeksi ( $P < 0.05$  seviyesinde önemlidir)

Bu sonuçlardan yola çıkarak  $R_{fd}$  ve  $ETR$  ( $r = 0,98$ ),  $R_{fd}$  ve  $\Phi_{PS II}$  ( $r = 0,95$ ),  $R_{fd}$  ve  $qP$  ( $r = 0,91$ ),  $R_{fd}$  ve  $F_s$  ( $r = -0,98$ ) arasında önemli korelasyonlar gözlemlendi. Kuraklık stresinin % 50-60 kıvrılma derecesine kadar PS II elektron taşınım verimini ( $\Phi_{PS II}$ ) önemli bir şekilde etkilemediği fakat % 70 kıvrılma derecesinde PS II elektron taşınım veriminde bir azalma olduğu belirlendi (Şekil 7).

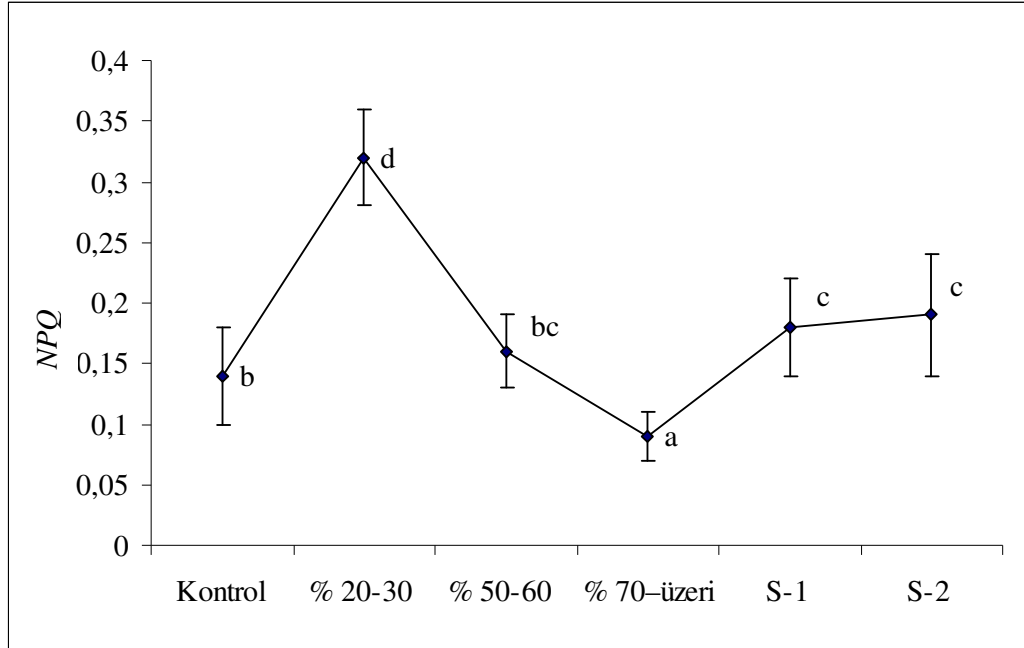


Şekil 7. Kuraklık Periyodu Boyunca Kıvrılma Dereceleri ve Yeniden Sulandıktan Sonraki Birinci ve İkinci Günlerdeki  $\Phi_{PSII}$  değerindeki değişimler

qP değerinin % 50-60 kıvrılma derecesine kadar yavaş bir şekilde, % 70 kıvrılma derecesinde ise hızlı bir şekilde azaldığı bulundu (Şekil 8).  $NPQ$  değerinin ise % 20-30 kıvrılma derecesine kadar artarken, daha sonra azaldığı belirlendi (Şekil 9). Yapılan korelasyon analizi sonucunda kıvrılma ile  $\Phi_{PSII}$  ( $r = -0,92$ ), qP ( $r = -0,96$ ),  $ETR$  ( $r = -0,95$ ),  $F_s$  ( $r = 0,94$ ) ve  $R_{fd}$  ( $r = -0,99$ ) arasında istatistiksel açıdan önemli ( $P < 0,05$ ) ilişkiler olduğu belirlendi. Diğer taraftan yaprak kıvrılması ve diğer klorofil fluoresans parametreleri arasında bir korelasyon olmadığı görüldü. Benzer olarak  $NPQ$  ve diğer fizyolojik parametreler arasında da önemli bir korelasyon bulunamadı (Tablo 3).

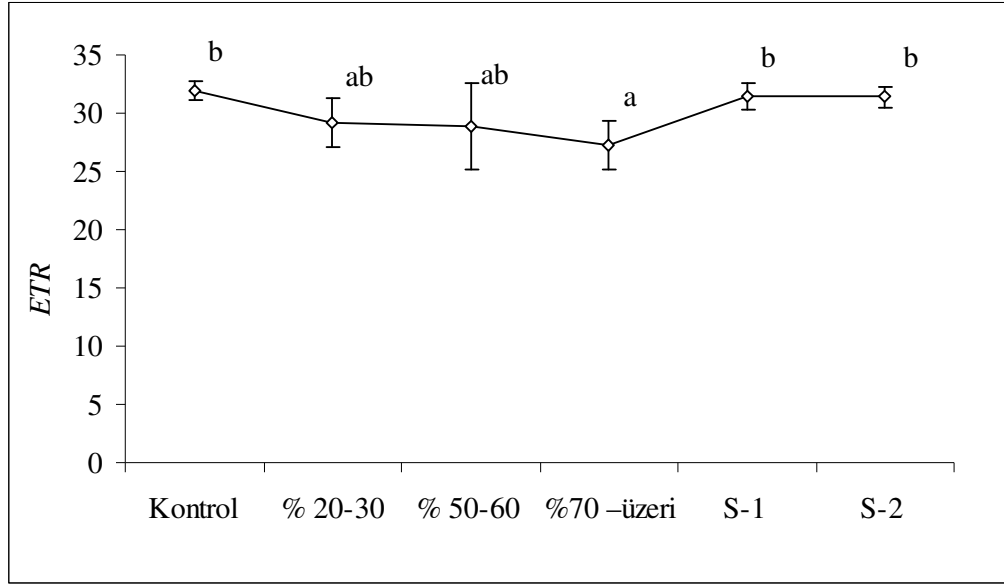


Şekil 8. Kuraklık Periyodu Boyunca Kıvrılma Dereceleri ve Yeniden Sulandıktan Sonraki Birinci ve İkinci Günlerdeki  $qP$  değerindeki değişimler



Şekil 9. Kuraklık Periyodu Boyunca Kıvrılma Dereceleri ve Yeniden Sulandıktan Sonraki Birinci ve İkinci Günlerdeki  $NPQ$  değerindeki değişimler

*ETR*'nin ise % 50-60 kıvrılma derecesine kadar önemli ölçüde değişmediği fakat daha sonra azaldığı bulundu (Şekil 10). Kıvrılma periyodu boyunca *ETR* ve  $NSI$  ( $r = 0,94$ ), *ETR* ve  $\Psi$  ( $r = 0,98$ ) arasında istatistiki olarak önemli ( $P < 0,01$ ) pozitif bir korelasyon gözlemlendi (Tablo 3). Bitkiler yeniden sulandıktan sonra ise bütün klorofil fluoresans parametrelerinin yeniden hızlı bir şekilde kontrol değerlerine ulaştığı gözlemlendi.



Şekil 10. Kuraklık Periyodu Boyunca Kıvrılma Dereceleri ve Yeniden Sulandıktan Sonraki Birinci ve İkinci Günlerdeki *ETR* değerindeki değişimler

Tablo 3. Fizyolojik Parametreler ve Klorofil Fluoresans Verimi Arasındaki Linear ilişkiler.(Korelasyon katsayısı ve önemli farklılıklar verildi)

	Kıvrılma	$\Psi_{\text{leaf}}$	RWC	$g_s$ (alt)	$g_s$ (üst)	$R_{fd}$	$qP$	$\Phi_{PSII}$
$\Psi$	-0,92*							
NSİ	-0,99**							
$g_s$ (altyüz)	-0,83	0,98*	0,80					
$g_s$ (üstyüz)	-0,91*	0,99**	0,88	0,99**				
$R_{fd}$	-0,99**	0,95**	0,98**	0,84	0,91*			
$qP$	-0,96*	0,89*	0,94**	0,52	0,64	0,91*		
$\Phi_{PSII}$	-0,92*	0,83*	0,93**	0,62	0,73	0,95**	0,99**	
$F_v/F_m$	-0,63	0,87*	0,78	0,85	0,91*	0,75	0,62	0,53
$NPQ$	-0,40	0,05	0,40	-0,19	-0,01	0,28	0,36	0,44
$ETR$	-0,95*	0,98**	0,94**	0,92*	0,96*	0,98**	0,96**	0,91*
$F_s$	0,94*	-0,93**	-0,93**	-0,83	-0,89	-0,98**	-0,98**	-0,96**

\*  $P < 0,05$  \*\*  $P < 0,01$

Maksimum kıvrılma derecesinden sonra fiziksel olarak kıvrılması engellenmiş yapraklarda ise kıvrılmış yapraklarla kıyaslandığında  $F_v/F_m$  değerinde herhangi bir farklılık görülmedi. Fiziksel olarak kıvrılması engellenmiş yapraklardaki  $NPQ$  değeri ise kıvrılmış yapraklara göre daha yüksek olarak bulundu.  $ETR$ 'nin kıvrılmış yapraklarda değişmediği, kıvrılması engellenmiş yapraklarda azaldığı saptandı. Kıvrılmış yapraklarda maksimum kıvrılma derecesinden sonraki kuraklığın 5. gününde kuantum verimi azalırken, kıvrılması engellenmiş yapraklarda ise 2 günün sonunda kuantum veriminin azaldığı belirlendi. Böylece  $qP$ 'nin kıvrılması engellenmiş yapraklarda, kıvrılmış yapraklara oranla daha fazla azaldığı tespit edildi (Tablo 4).



Tablo 4. Maksimum kıvrılma derecesinden sonraki 5 gün boyunca fiziksel olarak kıvrılması engellenmiş yapraklar ve kıvrılmış yaprakların fotosentetik parametrelerindeki değişimler

Gün	$F_v/F_m$	$\Phi_{PSII}$	$qP$	$NPQ$	$ETR$	$R_{fd}$
Kıvrılmış yaprak						
1	0,80±0,01a	0,76±0,01 ef*	0,96±0,02c	0,06±0,02a	21,3±3,2 c	2,8±0,1a
2	0,80±0,01a	0,73±0,02 cd	0,94±0,02c	0,11±0,04a	23,5±2,4 c	2,9±0,3a
3	0,80±0,01a	0,75±0,01 def	0,95±0,03c	0,11±0,01a	22,7±0,8 c	2,8±0,3a
4	0,81±0,01a	0,73±0,02 de	0,92±0,05bc	0,12±0,05a	21,4±1,5 c	2,6±0,5a
5	0,80±0,03a	0,70±0,01 bc	0,89±0,02ab	0,09±0,03a	22,5±0,7 c	2,6±0,2a
Kıvrılması engellenmiş yaprak						
1	0,81±0,03a	0,76±0,01 f	0,96±0,04 c	0,21±0,06b	20,6±1,6 c	2,8±0,2a
2	0,80±0,01a	0,70±0,03 ab	0,92±0,03bc	0,23±0,07b	20,1±0,6 c	2,8±0,2a
3	0,81±0,01a	0,69±0,03 ab	0,89±0,05ab	0,38±0,13c	17,8±1,2 cb	2,8±0,6a
4	0,79±0,02a	0,67±0,02 a	0,87±0,03 a	0,39±0,08c	14,1±1,5 ab	2,3±0,6a
5	0,81±0,01a	0,67±0,01 a	0,86±0,02 a	0,37±0,06c	11,3±1,9 a	2,4±0,3a

\*Her bir sütundaki farklı harfler  $P < 0,05$  seviyesinde önemlidir.

#### 4. TARTIŞMA

Bu çalışmada kuraklık stresi ile fotosentetik verim arasındaki ilişkinin belirlenmesi amacıyla yaprak su potansiyeli, stoma iletkenliği, fotosentetik pigmentler ve klorofil floresans analizleri yapıldı. Bu amaçla çalışmamızda kuraklık stres düzeylerini belirlemek için su potansiyeli değerleri kullanıldı. 0 ile -1 MPa arası hafif dereceli bir stres, -1 ile -2 MPa arası orta dereceli stres, -2 MPa'dan daha yukarı su potansiyeli değeri ise ağır stres olarak belirtildi (Lawlor, 1983). *C. setosa*'da kuraklık stresi esnasında kıvrılma boyunca su potansiyeli ve NSİ değerlerinde azalma bulundu. Çalışmamızda elde edilen su potansiyeli ve NSİ değerlerinin stresli bitkilerle yapılmış diğer çalışmalardan elde edilen verilerle benzer olduğu gözlemlendi (Sanchez-Rodriguez vd., 1997). Yaprak su potansiyeli ölçülerek elde edilen veriler 56 günlük kuraklık periyoduna maruz kalan *C. setosa*'da % 70 maksimum kıvrılma derecesinde bile orta şiddetli bir stresin (-1 ile -2 MPa) oluştuğunu göstermektedir. Ayrıca diğer bitki türleri ile karşılaştırıldığında kuraklık periyodu esnasında *C. setosa*'daki nispi su içeriğinin ve yaprak su potansiyelindeki düşüşün çok fazla olmaması bu bitkinin yapraklarını kıvrırmak suretiyle su kaybını azaltarak uzun bir süre kuraklığa dayanıklılık göstermesinin bir sonucudur.

Çalışmamızda kullanılan *C. setosa* bitkisinin yapraklarının kuraklık periyodu boyunca içeriye doğru kıvrıldığı gözlemlenmiştir. Bu durumda yaprağın alt kısmı ışığa maruz kalırken, üst kısmı kıvrılma nedeniyle ışık alamamıştır. Bu nedenle mevcut çalışmada kıvrılma boyunca stoma iletkenliği yaprağın alt ve üst yüzeylerinde ayrı ayrı ölçüldü. Kıvrılma boyunca yaprağın alt yüzeyindeki stoma iletkenliğinin üst yüzeyinden daha hızlı azaldığı bulundu (Tablo 1). Bu nedenle bitki maksimum kıvrılma derecesine ulaştığı zaman fiziksel olarak yaprakların kıvrılması engellendi ve yaprak kıvrılmasının stoma hareketlerine etkisi araştırıldı. Maksimum kıvrılma derecesinden sonraki kuraklığın ilk 3 gününe kadar kıvrılması engellenmiş yaprakların alt yüzeylerindeki stoma iletkenliği kıvrılmış yapraklardan daha düşük bulundu. Fakat daha sonra kıvrılmış yapraklar ve açılmış yapraklar arasında bir farklılık bulunamadı (Tablo 2). Maksimum kıvrılma derecesinden sonraki kuraklık periyodu boyunca kıvrılmış yaprakların üst yüzeylerindeki stoma iletkenliği açılmış yapraklarla karşılaştırıldığında daha yüksek olarak bulundu (Tablo 2). Elde edilen sonuçlara göre kıvrılmış yaprakların üst yüzeyindeki yüksek stoma iletkenliği kıvrılma sonucundaki iç yüzeyin daha ılık olmasından kaynaklanabilir. Diğer

taraftan bu sonuçlar yaprak kıvrılmasının yaprağın iç kısmında stoma kapanmasını kontrol ederek stomaların CO<sub>2</sub> alabilmesini ve böylece fotosentezin devamlılığına katkı sağlayabileceğini göstermektedir.

Su eksikliğine adaptasyon, CO<sub>2</sub> kaynağındaki azalışa paralel olarak karanlık reaksiyonlar ve elektron taşınım yolunun indirgenmesine yol açar (Jones 1992). Kuraklık periyodunda stomalar kapanmasına rağmen, elektron taşınımının devam ettiği saptanmıştır. Bu durum özellikle % 50-60 kıvrılma derecesine kadar bitkinin kıvrılma mekanizmasıyla ışık ve CO<sub>2</sub> kaynağı arasındaki dengeyi ayarlamasından kaynaklanabilir.

Kuraklık stresine maruz kalmış bitkilerde klorofil ve karotenoid yıkımının kloroplastta fotooksidatif süreçle ilgili olduğu rapor edilmiştir (Munne-Bosch ve Penuelas, 2004). Bu çalışmada kuraklık boyunca % 50-60 kıvrılma derecesine kadar her iki fotosentetik pigment içeriğinin azaldığı fakat daha sonra arttığı ve kontrol değerlerine ulaştığı bulundu. Kuraklık stresinin şiddetine ve süresine bağlı olarak çeşitli bitki türlerinde klorofil miktarının azaldığı veya önemli bir değişimin olmadığı rapor edilmiştir (Kyparissis vd., 1995). Çalışmamızda maksimum kıvrılma derecesinde fotosentetik pigment içeriğinin artması kıvrılmanın bir sonucu olarak yaprağın iç kısmında daha ılık bir ortam oluşmasına katkı sağlayabilir. Diğer taraftan stresli bitkilerin yeniden sulanmasından sonra elde edilen sonuçlar, bitkinin uzun bir kuraklık periyodundan sonra yeniden sulanmayı yeni bir stres faktörü olarak algılayabileceğini göstermektedir. Diğer taraftan maksimum kıvrılma derecesinden sonraki 3. günde kıvrılması engellenmiş yaprakların toplam klorofil ve karotenoid içeriklerinin kıvrılmış yapraklara oranla daha fazla azaldığı bulundu. Sonuç olarak artan yaprak kıvrılma derecesinin fotooksidatif hasarın sonucu olarak meydana gelen fotosentetik pigmentlerin yıkımını önleyebileceğini söylemek mümkündür.

$F_v/F_m$ 'değerindeki azalma çevresel streslere cevapta fotoinhibitör hasarın varlığını gösterir (Maxwell ve Johnson 2000). Fakat % 50-60 kıvrılma derecesine kadar  $F_v/F_m$  değerinin değişmemesi, PS II'nin fotokimyasal reaksiyonlarının maksimum kuantum veriminin, kıvrılma ile birlikte kuraklık boyunca değişmediğini göstermektedir. Bu çalışmada kuraklık stresi altında maksimum kıvrılma derecesinde açılmış yapraklar ve kıvrılmış yapraklar arasında  $F_v/F_m$  değerinde önemli bir farklılığın olmadığı bulundu. *C. setosa*'da değişmeyen  $F_v/F_m$  değeri, diğer bitki türlerinde yapılmış çalışmalar sonucu elde edilen sonuçlarla paralellik göstermekte olup, bitkinin su eksikliğine karşı fotosentez mekanizmasının dayanıklılığını doğrulamaktadır (Chavez vd., 2002; Cornic and Fresneau 2002). Diğer taraftan çalışmamızda kıvrılma boyunca  $F_v/F_m$  değeri 0,8'den daha yüksek

olduğu görüldü. Benzer olarak stresli olmayan çoğu bitki için yapılan ölçümlerde  $F_v/F_m$  değerinin 0,83 civarında olduğu rapor edilmiştir (Maxwell ve Johnson 2000).

Çalışmamızda ölçülen fotosentetik parametrelerden biri  $NPQ$ 'dur. Kuraklığın  $NPQ$ 'da bir artışa neden olabileceği bilinmektedir (Sheuermann vd., 1991; Biehler vd., 1997).  $NPQ$ 'nun % 20-30 kıvrılma derecesine kadar arttığı fakat daha sonraki kıvrılma derecelerinde ise azaldığı saptandı (Şekil 9). Ayrıca kıvrılması engellenmiş yapraklarda kıvrılmış yapraklarla kıyaslandığında  $NPQ$  değerinde daha net bir artış gözlemlendi (Tablo 4). Artan  $NPQ$  değeri yapraklar üzerindeki enerji yükünün termal olarak dağılmasına işaret edebilir. Diğer taraftan yaprak kıvrılma derecesi arttıkça gelen ışık azalır ve yaprak etkili bir termal dağılım mekanizmasına ihtiyaç duymayabilir. Bunun sonucu olarak çalışmamızda % 20-30 kıvrılma derecesinden sonra  $NPQ$  değerinin yaprak kıvrılma derecesinin artmasına paralel olarak azaldığı bulundu. Mevcut çalışmada kurak koşullarda kıvrılması engellenmiş yaprakların  $NPQ$  değerinde kıvrılmış yapraklara kıyasla bir artış olduğu kaydedildi. Ayrıca sulamadan sonraki açılmış yapraklarda  $NPQ$  değerindeki artış da yukarıdaki fikri desteklemektedir.

$\Phi_{PSII}$ 'deki azalma PS II tarafından yakalanan ışığın ısı olarak dağıtılmasındaki artışın bir sonucudur. (Cornic vd., 1992; Demming-Adams ve Adams, 1992). Çalışmamızda kuraklık stresi esnasında maksimum kıvrılma derecesinde (% 70)  $\Phi_{PSII}$ 'nin azaldığı bulundu (Şekil 7).  $\Phi_{PSII}$ 'deki bu azalış yaprak kıvrılmasının artmasına paralel olarak ışık absorpsiyonunun azalmasıyla açıklanabilir. Ayrıca kıvrılmış yapraklarla kıyaslandığında kıvrılması engellenmiş yaprakların  $\Phi_{PSII}$  değerinde bir azalışın olduğu saptandı. Kıvrılması engellenmiş yaprakların verimindeki ( $\Phi_{PSII}$ ) azalma  $ETR$ 'deki düşüş ile alakalı olabilir.

Fotosentetik parametrelerden bir diğeri olan  $qP$  birincil quinon akseptörü ( $Q_A$ )'nın redoks durumunun bir ölçümüdür. Mevcut çalışmada elde edilen sonuçlar okside  $Q_A$  miktarının % 50-60 kıvrılma derecesine kadar değişmediğini fakat daha sonra % 70 kıvrılma derecesinde ise azaldığını gösterdi (Şekil 8) Ayrıca % 70 kıvrılma derecesinden sonraki kuraklık stresi boyunca kıvrılması engellenmiş yaprakların  $qP$  değerinde kıvrılmış yapraklardan daha fazla azalma olduğu (Tablo 4) ve elektron taşınımının %50-60 kıvrılma derecesine kadar devam ettiği bulundu. Diğer taraftan  $ETR$  sonuçlarının  $qP$  ölçümleriyle uygunluk gösterdiği saptandı. Kuraklık stresi altında  $ETR$ 'nin önce değişmediği fakat kuraklığın son aşamasında azaldığı saptandı (Şekil 10). Elde edilen verilere göre, bitkinin

% 50-60 kıvrılma derecesine kadar strese karşı fotosistem II'yi koruduğu fakat daha sonra strese direncinin azaldığı söylenebilir. Ayrıca kıvrılması engellenmiş yapraklardaki *ETR*'de dikkate değer azalma ise yaprak kıvrılmasının kuraklık stresi altında fotosentez için önemli bir koruyucu olduğu fikrini desteklemektedir.

Mevcut çalışmada ölçülen fotosentetik parametrelerden biri de  $F_S$  olup,  $F_S$ 'nin bitkiler için su stresine duyarlı bir parametre olduğu rapor edilmiştir (Flexas vd., 2000). Çalışmamızda  $F_S$  'nin kıvrılma periyodu sırasında arttığı bulundu (Şekil 5).  $F_S$  'deki bu artış yaprak kıvrılmasından dolayı ışık absorpsiyonunun azalmasıyla açıklanabilir. Diğer taraftan sulama sonrası yapılan ölçümlerde ise  $F_S$ 'nin azalmaya başladığı bulundu. Elde edilen sonuçlar yapraklarda ışık absorpsiyonunda azalmanın olduğu fikrini desteklemektedir.

$R_{fd}$ , değeri, bitkinin fizyolojik durumu hakkında bilgi veren iyi bir indikatördür (Pukacki ve Kaminska-Rozek, 2005).  $R_{fd}$ 'nin 3'ün üzerinde olması yaprakların çok etkili bir şekilde fotosentez yaptığını gösterirken,  $R_{fd}$ 'nin 1'in altında olması yaprağın net CO<sub>2</sub> asimilasyonu yapmadığını gösterir (Lichtenthaler ve Rinderle, 1988). Çalışmamızda  $R_{fd}$  değerinin kontrol yapraklarında ve % 20-30 kıvrılma derecelerinde 3,0'ın üzerinde olduğu bulundu. Daha sonraki kıvrılma derecelerinde (% 50-60 ve % 70) ise azalarak 2,8'e ve daha da azalarak 1,96'ya kadar düştüğü saptandı. Yeniden sulamayı takiben ise,  $R_{fd}$  değerinin artarak kontrol düzeyine ulaştığı kaydedildi (Şekil 6). Kontrol seviyesine kadar olan bu artış fotosentezin karanlık ve aydınlık reaksiyonlarının kuraklık stresine karşı göstermiş oldukları toleransın göstergesi olabilir. Diğer taraftan kıvrılması engellenmiş yapraklarda  $R_{fd}$  değerinin kıvrılmış yapraklara kıyasla değişmediği bulundu.  $R_{fd}$  değeri aynı zamanda Calvin döngüsünün enzimatik reaksiyonları hakkında da bilgi verir (Lichtenthaler ve Rinderle, 1988). Buna göre Calvin döngüsü enzimlerinin maksimum kıvrılma düzeyine kadar etkilenmemiş olabileceği söylenebilir.

Bitkiler kuraklığın neden olduğu ışık hasarından farklı mekanizmalarla korunabilirler. Bu mekanizmaların en önemlisi yaprak kıvrılmasıdır (Kadıoğlu ve Terzi 2007). Yaprak kıvrılması yaprak alanını indirgeyerek ışığın olumsuz etkilerinden bitkiyi koruyarak kuraklık koşullarında stoma iletkenliğinin devam etmesine olanak sağlar. Mevcut çalışmada kıvrılmış yapraklar yeniden sulandıktan sonra klorofil floresans değerlerinin yaklaşık olarak kontrol değerlerine ulaştığı bulundu. Ölçülen fizyolojik parametreler ve klorofil floresans değerleri kıvrılma periyodu sırasında *C. setosa*'nın fotosentetik mekanizmasında önemli bir hasarın oluşmadığını göstermektedir. Ayrıca

yaprak kıvrılmasının kuraklık altındaki bitkilerde PS II'yi koruduđuna işaret etmektedir. Elde edilen veriler, kuraklık stresinde yaprak kıvrılmasının PS II verimi, stoma iletkenliđi ve ışık arasındaki uyumu sađlayan avantajlı bir mekanizma olduđunu göstermektedir.

Sonuç olarak, yaprak kıvrılma mekanizmasının kuraklıđa maruz kalan bitkilerde fotosistem II'yi koruduđu ve bu yolla fotosentezin devamlılıđını sađladıđı söylenebilir.

## 5. SONUÇLAR

1. Kuraklık koşulları altında kıvrılma sürecince yaprakta nispi su içeriğinin (NSİ) azaldığı bulundu. Maksimum kıvrılma derecesinden sonra sulanan bitkilerde ise nispi su içeriğinin kontrol değerlerine ulaştığı gözlemlendi.

2. Kuraklık periyodunun artmasına paralel olarak yaprak kıvrılma derecesi artarken yaprak su potansiyelinin ( $\Psi$ ) önemli derecede azaldığı belirlendi. Maksimum kıvrılma derecesinden sonra sulanan bitkilerin yapraklarında ise su potansiyeli değerlerinin yeniden kontrol değerlerine ulaştığı gözlemlendi.

3. Kıvrılma derecesinin artmasına paralel olarak stoma iletkenliğinin de stres boyunca önemli derecede azaldığı bulundu. Bitkilerin yeniden sulanması sonucunda yapraklarda üst yüzeydeki stoma iletkenliğinin kontrol değerlerine alt yüzeydeki stomalardan daha erken ulaştığı gözlemlendi. Maksimum kıvrılma derecesinden sonra kıvrılması engellenmiş yapraklarda ise kuraklığın 5 günü boyunca stoma iletkenliğinin azaldığı bulundu.

4. Kuraklık stresi altında % 50-60 kıvrılma derecesine kadar toplam klorofil ve karotenoid miktarlarında azalma eğilimi olduğu saptandı Kuraklık sonrası yeniden sulanan bitkilerde ise karotenoid miktarının, kontrol bitkileriyle kıyaslandığında azaldığı bulundu.

5. Kuraklık stresinin % 50-60 kıvrılma derecesine kadar, PSII'nin fotokimyasal reaksiyonlarının maksimum kuantum verimini ( $F_v/F_m$ ) etkilemediği, % 70 kıvrılma derecesinde ise etkilediği saptandı.

6. Fluoresansın ( $F_s$ ) ise artan yaprak kıvrılma dereceleri ile paralel olarak arttığı görüldü.

7. Yaprak canlılık indeksinin ( $R_{fd}$ ) %50-60 kıvrılma derecesinden sonra azaldığı belirlendi. Kuraklık sonrası sulanan bitkilerde ise  $R_{fd}$ 'nin yeniden kontrol düzeylerine ulaştığı görüldü.

8. Fotokimyasal kullanılma değerinin ( $qP$ ) % 50-60 kıvrılma derecesine kadar yavaş bir şekilde, % 70 kıvrılma derecesinde ise hızlı bir şekilde azaldığı bulundu.  $qP$ 'nin kıvrılması engellenmiş yapraklarda, kıvrılmış yapraklara oranla daha fazla azaldığı tespit edildi.

9. Fotokimyasal olmayan kullanılma deęerinin ( $NPQ$ ) ise % 20-30 kıvrılma derecesine kadar artarken, daha sonra azaldığı belirlendi. Kıvrılması engellenmiş yapraklardaki  $NPQ$  deęeri ise kıvrılmış yapraklara göre daha yüksek olarak bulundu.

10. ETR'nin ise % 50-60 kıvrılma derecesine kadar önemli bir şekilde deęişmediği fakat daha sonra azaldığı bulundu. Kıvrılması engellenmiş yapraklarda ise azaldığı saptandı.

11. Bitkiler yeniden sulandıktan sonra ise bütün klorofil fluoresans parametrelerinin yeniden hızlı bir şekilde kontrol deęerlerine ulaştığı gözlemlendi.

12. Maksimum kıvrılma derecesinden sonra kıvrılması engellenmiş yapraklar, kıvrılmış yapraklarla kıyaslandığında  $F_v/F_m$  deęerinde herhangi bir farklılık görülmedi.

13. Kuraklık stresinin % 50-60 kıvrılma derecesine kadar PS II'nin fotokimyasal reaksiyonunun verimini ( $\Phi_{PS II}$ ) önemli bir şekilde etkilemediği, fakat % 70 kıvrılma derecesinde PS II elektron taşınım veriminde bir azalma olduğu belirlendi.



## 6. ÖNERİLER

Tarafımızdan daha çok bir model bitki olarak kullanılan *C. setosa* bitkisindeki yaprak kıvrılma mekanizmasını aydınlatmaya yönelik olan bu çalışmadan elde edilen bilgiler, ekonomik önemi olduğu vurgulanan ve benzer mekanizmalara sahip bitkiler için kullanılabilir olmasından dolayı, mevcut çalışmanın uygulanabilir özelliği bulunmaktadır.

Yaprak kıvrılması olmayan bitkilerin kuraklığa maruz kalması sonucunda genelde stomalarını kapatarak belli bir süre bu stres durumundan sakınmaya çalışmakta, stresin uzaması sonucunda ise fotosentez yapamamasından dolayı ölümü söz konusu olabilmektedir. *C. setosa*'da ve diğer bazı Gramineae türlerinde mevcut olan yaprak kıvrılma veya katlanma mekanizmasının aşırı kuraklık koşullarındaki verimliliğin sürdürülmesinde çok önemli rol oynayacağı açıktır. Yaprak kıvrılma mekanizmasının çalışılması bakımından yukarıda belirtildiği gibi iyi bir model bitki olan *Ctenanthe setosa*'da kuraklık stresi esnasında meydana gelen değişimlerin ayrıntılı olarak bilinmesi önemlidir.

Yaprak kıvrılması ile fotosentetik verim arasındaki ilişkini araştırıldığı bu çalışmada, ölçülen fizyolojik parametreler ve klorofil flüoresans değerleri kıvrılma periyodu sırasında *C. setosa*'nın fotosentetik mekanizmasında önemli bir hasarın oluşmadığını göstermektedir. Ayrıca yaprak kıvrılmasının kuraklık altındaki bitkilerde PS II'yi koruduğuna işaret etmektedir. Bu sonuçlar bize kuraklık stresinde yaprak kıvrılmasının PSII verimi, stoma iletkenliği ve ışık arasındaki uyumu sağlayan avantajlı bir mekanizma olduğunu göstermektedir. Yaprak kıvrılma mekanizmasının kuraklığa maruz kalan bitkilerde fotosentetik mekanizmayı koruduğu söylenebilir. Ancak bu konuda kesin sonuçlara ulaşabilmek için fotosentezin karbondioksit fiksasyon devrinin aktivitesinin yaprak kıvrılması ile nasıl değiştiğinin araştırılması çok yararlı olacaktır. Bu nedenle bundan sonraki çalışmalarda kıvrılma periyodu boyunca CO<sub>2</sub> fiksasyon oranı ve fotosentezde rol oynayan Calvin döngüsü enzimleri çalışılması önerilmektedir.

## 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.
- 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. Agron. Crop Sci., 186, 111-118.
- Asada, K., 1999. The Water-Water Cycle in Chloroplast: 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, 2002. U., 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.
- Ayaz, F.A., Kadioğlu, A. ve Turgut, R., 2000. Water Stress Effects on The Content of Low Molecular Weight Carbohydrates and Phenolic Acids in *Ctenanthe setosa* (Rosc.) Eichler, Can. J. Plant Sci., 80, 373-378.
- Ayaz, F.A., Kadioğlu A. ve Dogru, A., 2001. Leaf Rolling Effects on Lipid and Fatty Acid Composition in *Ctenanthe Setosa* (Marantaceae) Subjected to Water-Deficit Stress, Acta Physiol. Plant., 23, 43-47.
- Baker, N.R., 1991. A possible Role for Photosystem II in Environmental Perturbations of Photosynthesis, Physiol. Plant., 81, 563-570.
- 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.
- Bidwell, R.G.S., 1974. Plant Physiology, Giles, McMillan Co., New York.
- Biehler, K., Haupt, S., Beckmann, J., Fock, H. ve Becker, T.W., 1997. Simultaneous CO<sub>2</sub> and 16 O<sub>2</sub>:18 O<sub>2</sub> Gas Exchange and Fluorescence Measurements Indicate Differences in Light Energy Dissipation Between The Wild-Type and The Phytochrome-Deficient Aurea Mutant of Tomato During Water Stress, J. Exp. Bot. 48, 1439-1449.
- Björkman, O. ve Demmig-Adams, B., 1987. Photon Yield of O<sub>2</sub> Evolution and Chlorophyll Fluorescence at 77k among Vascular Plants of Diverse Origins, Planta, 170, 489-504.

- 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.
- Brickell, C., 1989. The Royal Horticultural Society Gardeners Encyclopedia of Plants and Flowers, Dorling Kindersley, London
- Castillo, F.J., 1996. Antioxidative Protection In The Inducible CAM Plant *Sedum Album* L. Following The Imposition Of Severe Water Stress and Recovery, Oecologia, 107, 469-477.
- Chandrasekar, V., Sairam, R.K. ve Srivastava, G.C., 2000. Physiological and Biochemical Responses of Hexaploid and Tetraploid Wheat to Drought Stress, J. Agron.Crop Sci., 185, 219-227.
- 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.
- Clarke, J.M., 1986. Effect of Leaf Rolling on Leaf Water Loss in *Triticum spp.*, Can. J. Plant Sci., 66, 885-891.
- Corlett, J.E., Jones, H.G., Mascacci, A. ve Masojidek, J., 1994. Water Deficit, Leaf Rolling And Susceptibility To Photoinhibition In Field Grown Sorghum, Physiol. Plant., 92, 423-430.
- Cornic, G. Ghashghaie, J., Genty, B. ve Briantais, J.M., 1992. Leaf Photosynthesis is Resistant to a Mild Drought Stress, Photosynthetica, 27, 295-309.
- 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.
- Demming-Adams, B. ve Adams, W.W., 1992. Photoprotection and Other Responses of Plants to High Light Stress, Annu. Rev. Plant Physiol., 43, 599-626.
- Dingkuhn, M., Audebert, A.Y., 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 Crops Research, 61. 223-236.
- Drake R.B., Gonzales-Meler M.A., ve Long S.P., 1997. Annual Rev. Plant.Physiol. Mol. Biol. 48, 607-637.
- Ekanayake, I.J., De Datta , S.K. ve Steponkus, P.L., 1993. Effect of Water Deficit Stress on Diffusive Resistance, Transpiration, and Spikelet Desiccation of Rice (*Oryza Sativa* L.), Ann. Bot., 72, 73-80.

- Feng, Y.L., Cao, K.F. ve Feng, Z.L., 2002. Thermal Dissipation, Leaf Rolling and Inactivation of PS II Reaction Centres In *Amomum Villosum*, J. Tropical Ecol., 18, 865-872.
- Flexas, J., Briantais, J.M., Cerovic, Z.G., Medrano, H. ve Moya, I., 2000. Steady-State and Maximum Chlorophyll Fluorescence Responses to Water Stress in Grapevine Leaves: A New Remote Sensing System, Remote Sens. Environ., 73, 283-297.
- Fu, J. ve Huang, B., 2001. Involvement of Antioxidants and Lipid Peroxidation in The Adaptation of Two Cool-Season Grasses to Localized Drought Stress, Envir.Exp.Bot., 45, 105-114.
- Galmes, J., Medrano, H. ve Flexas, J., 2007. Photosynthesis and Photoinhibition in Response to Drought in A Pubescent (Var. *Minor*) and A Glabrous (Var. *Palaui*) Variety of *Digitalis Minor*, J. Exp. Bot., 60, 105-111.
- Genty, B., Briantais, J.M. ve Baker, N.R. 1989. The Relationship Between The Quantum Yield of Photosynthetic Electron Transport and Quenching of Chlorophyll Fluorescence, Biochim. Biophys. Acta., 990, 87-92.
- Hale, M.G. ve Orcutt, D.M., 1987. The Physiology of Under Stress, John Wiley and Sons, New York, USA.
- Handa, S., Bressan, R.A., Handa, A.K., Carpita, N.C. ve Hasegawa, P.M., 1983. Solute 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.
- Heckathorn, S.A. ve Delucia, E.H., 1991. Effect of Leaf Rolling on Gas Exchange and Leaf Temperature of *Andropogon gerardii* and *Spartina pectinata*, Bot. Gaz., 152 263-268.
- Henson, I.E., 1983. Abscisic Acid and Water Relations of Rice (*Oryza sativa* L.): Effects of Drought Conditioning on Abscisic Acid Accumulation in the Leaf and Stomatal Response, Ann. of Bot., 52, 247-255.
- Herbinger, K., Tausz, M., Wonisch, A., Soja, G., Sorger, A. ve Grill, D., 2002. Complex Interactive Effects of Drought and Ozone Stress on The Antioxidants Defence Systems of Two Wheat Cultivars, Plant Physiol.Biochem., 40, 691-696.
- Heywood, V.H., 1978, Flowering Plants of the World, Oxford University Press, Oxford.
- Hopkins, W.G., 1995. Introduction to Plant Physiology, The University of Western Ontario, John Wiley and Sons Inc., 423-443
- Hsiao, T.C., O'Toole, J.C., Yambao, E.B. ve Turner, N.C., 1984. Influence of Osmotic Adjustment on Leaf Rolling and Tissue Death in Rice (*Oryza sativa* L.), Plant Physiol., 75, 338-341.

- Jaspars, E.M.J., 1965. Pigmentation of Tobacco Crown-gall Tissues Cultured in Vitro in Dependence of The Composition of The Medium, Physiol. Plant., 18, 933-940
- Jiang, Y. ve Huang, B., 2001. Drought and Heat Injury to Two Cool-Season Turfgrasses in Relation to Antioxidant Metabolism and Lipid Peroxidation, Crop Sci., 41, 436-442.
- Johnson, G.N., Young A.J., Scholes J.D. ve Horton P., 1993. The Dissipation of Excess Excitation Energy in British Plant Species, Plant Cell and Env., 16, 673-679.
- Jones, H.G., 1979. Visual Estimation of Plant Water Status in Cereals, J.Agric.Sci., 92, 83-89.
- Jones, H.G., 1992. Plants and Microclimate, Cambridge University Press, Cambridge.
- Kadioğlu, A. ve Turgut, R., 1999. Some Biochemical Changes during Leaf Rolling in *Ctenanthe setosa* (Marantaceae), Acta Physiol. Plant. 21, 203-214.
- Kadioğlu A., Palavan-Ünsal, N., Turgut, R. and 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, Bot. Rev., 73, 290-302.
- 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.
- Kautsky, H., Appel, W. ve Amann H., 1960. Chlorophyll Fluorescenz und Kohlensäureassimilation, Biochemische Zeitschrift, 322, 277-292.
- Kirchoff, B.K. ve Kennedy, H., 1985. Foliar, Nonstructural Nectaries in the Marantaceae, Can. J. Bot., 63, 1785-1788
- Knap, 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.
- 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
- Kyparissis, A., Petropoulou, Y. ve Manetas, Y., 1995. Summer Survival Of Leaves in A Soft-Leaved Shrub (*Phlomis fruticosa* L., Labiatae) Under Mediterranean Field Conditions: Avoidance of Photoinhibitory Damage Through Decreased Chlorophyll Contents, J. Exp. Bot., 46, 1825-1831.
- Kraus, T.E., McKersie, B.D. ve Fletcher, R.A., 1995. Paclobutrazole Induced Tolerance of Wheat Leaves to Paraquat May Involve Antioxidant Enzyme Activity, J. Plant Physiol., 145, 570-576.

- Lascano, H.R., Antonicelli, G.E., Luna, C.M., Melchiorre, M.N., Gomez, 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.
- Lawlor, D.W., 1983. Integration of Biochemical Processes in the Physiology of Water-Stressed Plants. In: Effects of Stress on Photosynthesis, R. Marelle, H. Clijsters, Ed., M., Van Poucke, London, Junk Publishers, 35-44.
- Lewitt, J., 1972. Responses of Plants to Environmental Stresses, Academic Press, New York.
- Lichtenthaler, H.K. ve Rinderle, U., 1988. The Role of Chlorophyll Fluorescence in Detection of Stress Conditions in Plants, Crit. Rev. Anal. Chem., 19, 529-585.
- Lima, A.L.S., Da Matta, F.M., Pinheiro, H.A., Totola, M.R. ve Looreiro, M.E., 2002. Photochemical Responses and Oxidative Stress in Two Clones of *Coffea canephora* under Water Deficit Conditions, Environ.Exp. Bot., 47, 239-247.
- 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.
- 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.
- 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.
- Muller, J.E. ve Whitshitt, M.S., 1996. Plant Cellular Responses to Water Deficit, Plant Growth Regul., 20, 41-46.
- Mundree, S.G., Baker, B., Mowla, S., Peters, S., Marais, S., Willigen, C.V., Govender, K., Maredza, A., Muyanga, S., Farrant, J.M. ve Thomson, J.A., 2002. Physiological and Molecular Insights into Drought Tolerance, Afr. J. Biotechnol., 1, 23-38
- Munné-Bosch, S. ve Peñuelas, J., 2004. Drought-Induced Oxidative Stress In Strawberry Tree (*Arbutus unedo* L.) Growing in Mediterranean Field Conditions, Plant Sci., 4, 1105-1110.
- Omarova, E.I., Bogdanova, E.D. ve Polimbetova, F.A., 1995. Regulation of Water Loss by The Leaves of Soft Winter Wheat With Different Organization of Leaf Structure, Russ. J. Plant Physiol., 42, 383-385.
- Oppenheimer, H.R., 1960. Plant Water Relationships in Arid and Semi-Arid Conditions, UNESCO, UK., 105-138

- O'Toole, J.C., Ozbun, J.L. ve Wallace, D.H., 1977. Photosynthetic Response to Water Stress in *Phaseolus vulgaris*, Physiol. Plant., 40, 111-114.
- O'Toole, J.C. ve Moya, T.B., 1978. Genotypic Variation in Maintenance of Leaf Water Potential in Rice, Crop Sci., 18, 873-876.
- O'Toole, J.C. ve Cruz, R.T., 1980. Response of Leaf Water Potential, Stomatal-Resistance, and Leaf Rolling to Water-Stress, Plant Physiol., 65, 428-432.
- 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.
- 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.
- Pukacki, P.M. ve Kamińska-Rożek, E., 2005. Effects of Drought on Chlorophyll A Fluorescence and Electrical Admittance of Shoots in Norway Spruce Seedlings, Trees 19, 539-544.
- Reddy, A. R., Chaitanya, K.V. ve Vivekanandan, M., 2004. Drought-Induced Responses of Photosynthesis and Antioxidant Metabolism in Higher Plants, J. Plant Physiol., 161, 1189-1202.
- 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.
- Sairam, R.K., Shukla, D.S. ve Saxena, D.C., 1997/98. Stress Induced Injury and Antioxidant Enzymes in Relation to Drought Tolerance in Wheat Genotypes, Bio. Plant., 40, 357-364.
- Salisbury, F.D. ve Ross, C.W., 1992. Plant Physiology, Wadsworth Publishing Co., California
- Sanchez-Rodriguez, J., Martinez-Carrasco, R. ve Perez, P., 1997. Photosynthetic Electron Transport and Carbon Reduction Cycle Enzyme Activities Under Long Term Drought Stress in *Casuarina equisetifolia* Forst. & Forst., Photosynth. Res. 52, 255-262.
- Sherwin, H.W. ve Farrant, J.M., 1998. Protection Mechanism Against Excess Light in the Resurrection Plants *Craterostigma wilmsii* and *Xerophyta viscosa*, Plant Growth Regul 202-210.
- Sheuermann, R., Biehler, K., Stuhlfauth, T. ve Fock, H.P., 1991. Simultaneous Gas Exchange and Fluorescence Measurements Indicate Differences in The Adaptation of Sunflower, Bean and Maize to Water Stress, Photosynth. Res. 27, 187-197.

- Singh, M., Srivastava, J.P. ve Kumar, A., 1990. Effect of Water Potential Components in Wheat Genotypes, Indian J. Plant Physiol., 33, 312-317.
- Smirnov, N., 1993. The role of Active Oxygen in the Response of Plants to Water Deficit and Desiccation, New Phytol., 125, 27-58.
- Smirnov, N., 1998. Plant Resistance to Environmental Stresses, Curr. Opin. Biotechnol., 9, 214-219.
- Street, H.E. ve Öpik, H., 1984. The Physiology of Flowering Plants: Their Growth and Development, Third Edition, Baltimore.
- Teiz, L. ve Zeiger, S.C.E., 1998. Plant Physiology, Univ. of California, Los Angeles Sinauer Associates, Inc., Publisher 726-735.
- Terzi, R., 2005. *Ctenanthe setosa*'da Yaprak Kıvrılma Mekanizmasının Araştırılması, Doktora Tezi, K.T.Ü. Fen Bilimleri Enstitüsü, Trabzon.
- Tezara, W., Marin, O., Rengifo, E., Martinez, D. ve Herrera, A., 2005. Photosynthesis and photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought, Photosynthetica, 43, 37-45.
- Turgut, R. ve Kadioğlu, A., 1998. The Effect of Drought, Temperature and Irradiation on Leaf Rolling in *Ctenanthe setosa*, Biol. Plant., 41, 629-633.
- 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 Crops Research, 13, 257-271.
- Von Willert, D.J., Matyssek, R. ve Herppich, W., 1995. Experimentelle Pflanzenekologie Grundlagen und Anwendungen, Geor Theme Verlag, Stuttgart, 344.
- White, R.H., Engelke, M.C., Morton, S.J. ve Ruennele, B.A., 1992. Competitive Turgor Maintenance in Tall Fescue, Crop Sci., 32, 251-256.
- Xu, D. Q. ve Wu, S., 1996. Three Phases of Dark-Recovery Course from Photoinhibition Resolved by the Chlorophyll Fluorescence Analysis in Soybean Leaves Under Field Conditions, Photosynthetica, 32, 417-423.
- Xu D.Q. ve Shen Y.K., 2001. Photosynthetic Efficiency and Crop Yield., In Pessaraki M (ed.) Handbook of Plant and Crop Physiology: 2nd edit. Marcel Dekker Inc. NY USA.
- Yordanov, I., Velikova, V. ve Tsonev, T., 2000. Plant Responses to Drought, Acclimation, and Stress Tolerance, Photosynthetica, 38, 171-186.
- Zeybek, N. ve Zeybek, U., 1994, Farmasotik Botanik, İkinci Baskı, Ege Üniversitesi, Eczacılık Fakültesi Yayınları, İzmir, 53-54.



Zhang, Y.J., Zhao, C.J., Lui, L.Y., Wang, J.H. ve Wang, R.C., 2005. Chlorophyll Fluorescence Detected Passively by Difference Reflectance Spectra of Wheat (*Triticum aestivum* L.) leaf, J. Integr. Plant Biol. 47, 1228-1235.

## ÖZGEÇMİŞ

23.03.1982 yılında Kayseri’de doğdu. İlk ve orta öğrenimini Kayseri’de tamamladı. 2000 yılında Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü’nde başladığı lisans öğreniminden 2004 yılında biyolog unvanı ile mezun oldu. 2005-2006 eğitim öğretim yılında K.T.Ü. Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalında yüksek lisans eğitimine başladı. İyi derecede İngilizce bilmektedir.