

1. GİRİŞ

Günümüzün en önemli sorunlarından birisi, tüm canlıları doğrudan ya da dolaylı olarak etkileyen çevresel streslerdir. Bitkiler, çok farklı koşullara adapte olarak büyüme ve gelişmelerini sürdürebilirler. Olumsuz çevresel faktörlerin bitkiler üzerinde oluşturduğu stres, bitkilerin büyüme ve gelişmeleri için sahip oldukları genetik potansiyelin tümünü ortaya çıkarmasını engeller. Bu stres faktörleri, özellikle tarımsal ürün veriminde % 70'e varan bir azalmaya yol açabilirler. Bitkiler genellikle birden fazla strese maruz kalırlar. Örneğin; fazla ışığa maruz kalan bitkide, içsel CO₂ eksikliği de meydana gelebilir ve devamında oksidatif stres oluşabilir [1]. Ayrıca bir bitki için stres olan bir durum başka bir bitki için stres oluşturmayabilir. Bitki yaşam döngüsünü devam ettirebilir. Bitkilerin strese verdiği cevap, onun coğrafik dağılımını belirler [2].

Ozon tabakasının her geçen gün incilmesi, yeryüzüne ulaşan UV ışınlarının miktarının artmasıyla sonuçlanmaktadır. Büyüme ve gelişme üzerinde olumsuz etkilere sahip olan UV-B ışınları, ozon tabakası tarafından tutulur. Fakat son yıllarda kloroflorokarbon (CFC) gazları gibi bazı hava kirleticileri nedeniyle ozon tabakasında incelmeler meydana gelmiştir ve bu incelmenin önümüzdeki 50 yıl içinde her yıl yaklaşık % 0,3-1 oranında artmaya devam edeceği ileri sürülmektedir [3]. Bu nedenle, her geçen yıl yeryüzüne ulaşan UV-B ışınlarının miktarının ve buna paralel olarak küresel ısınma oranının da artacağı ön görülmektedir. Bu durumda, bitki büyüme ve gelişmesi de olumsuz etkilenecektir. Son yıllarda yapılan uluslararası antlaşmalar sayesinde atmosfere salınan CFC gaz miktarların azaldığı, buna bağlı olarak ozon tabakasının durumu ve yeryüzüne ulaşan UV-B miktarı ile ilgili farklı senaryolar ileri sürülmektedir. Çoğu tarım bitkileri ile yapılan çalışmalarda, incelenen bitkilerin yaklaşık %50'sinin UV-B'ye duyarlı olduğu ortaya konmuştur [4]. UV-B ışınmasına maruz kalmanın, yüksek bitkilerde pek çok cevabın oluşmasına yol açtığı bildirilmektedir [5, 6, 7]. Çünkü UV-B ışınlarının önemli bir özelliği, yüksek enerjisi nedeniyle hücrelere zarar verme potansiyeline sahip olmasıdır. UV-B ışınları, nükleik asitlerin, amino asitlerin, proteinlerin ve enzimlerin yapısını bozar [8, 9]. Ayrıca, UV-B radyasyonu lipid peroksidasyonu ile membran yapısını da bozmaktadır [9]. Engellenen membran transportu da fotosentetik

aktiviteyi olumsuz etkilemektedir [10]. Bitkiler bu tip bir zararlanma ile karşılaştığında bazı koruyucu bileşikler (UV-absorblayan bileşikler gibi) üretirler veya tamir mekanizmalarına sahiplerdir ki; verilen cevaplar, bitkilerin UV-B ışımaya duyarlılığını ve dayanıklılığını belirlemektedir [11].

UV-B radyasyonun orman ağaçları üzerine etkisinin araştırıldığı pek çok çalışmaya literatürde rastlamak mümkündür [12, 13, 14, 15]. Ancak dünya üzerinde farklı bölgelerde yayılış gösteren sarıçam (*Pinus sylvestris* L.) soylarının UV-B radyasyonuna verdiği cevaplar açısından karşılaştırıldığı çalışma henüz mevcut değildir. Bu nedenle, bu tezin amacı, dünya üzerinde yayılış gösterdiği bölgelerin (kuzeyden güneye) pek çoğundan temin edilen bazı sarıçam soyları üzerine UV-B stresinin etkisinin bazı fizyolojik ve fotokimyasal parametrelerle incelenmesidir. Bununla birlikte, UV-B ışımalarının incelenen sarıçam soylarındaki etki mekanizmalarının genel anlamda açığa çıkarılması da hedefler arasındadır.

TC. Orman ve Su İşleri Bakanlığı'ndan sağlanan 10 farklı bölgeye ait 3 yaşındaki sarıçam fidanlarına 2 gün boyunca günde 8 saat UV-B ışığı uygulanmıştır. Uygulamadan 24 saat sonra bazı fizyolojik parametrelerin analizleri için örneklemeler yapılmıştır.

1.1. Sarıçam (*Pinus Sylvestris*)

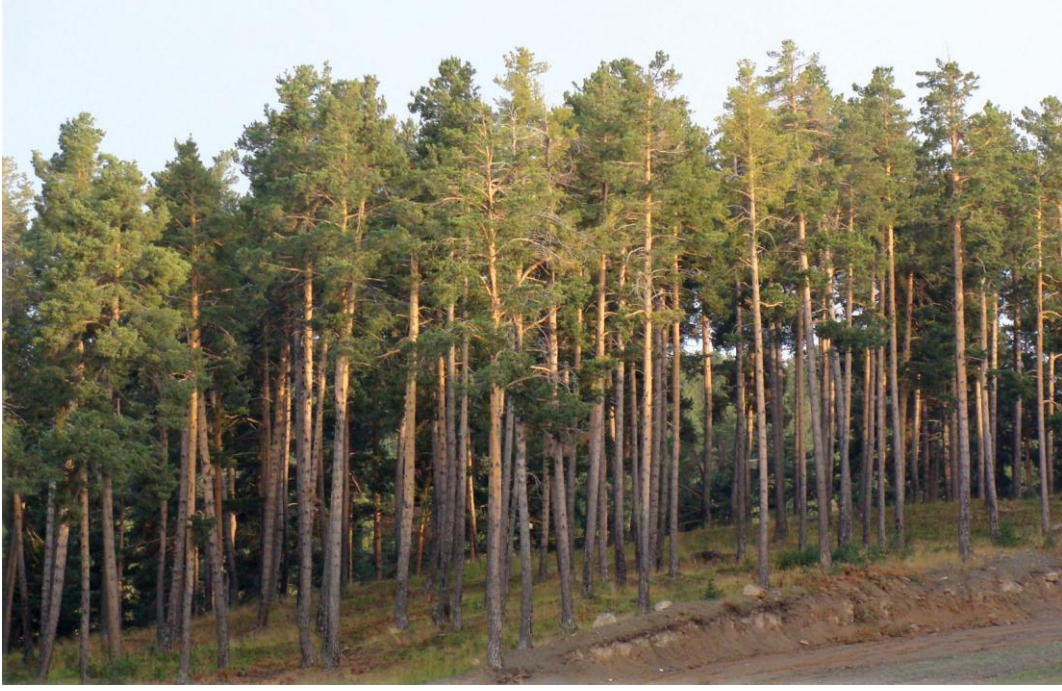
Dünya üzerinde orman vejetasyonunun içinde, iğne yapraklı (ibrelî) ağaç türleri ekolojik ve ekonomik olarak önem taşımaktadır [16].

Pinaceae familyasına ait olan *Pinus* (çam) cinsi, Dünya'da kuzey yarımkürede geniş bir dağılışı göstermekte ve yaklaşık 111 tür ile temsil edilmektedir [17]. Bölgesel ve küresel önemi olan çamlar, kuzey yarımkürede güneş ışınlarının altlarındaki kar örtüsüne ulaşmasını engelleyerek, ormanlık alanda daha sıcak bir kış yaşanmasını sağlar [18]. Dünya'nın birçok bölgesinde yetişen çam türleri, önemli özelliklerinden dolayı doğal yayılış alanları dışında da kültüre alınmıştır [19]. Çamların yaprakları, diğer kozalaklı bitkilere göre daha küçük ve kısa ömürlü olmasına rağmen, fotosentetik kapasitesi daha yüksektir [19, 20]. Genel olarak çamlarda yapraklar, bitki üzerinde 2-5 yıl kalır [19]. Ayrıca çamlar, 15-30 °C sıcaklık değerleri arasında optimum fotosentetik aktivite sergilemektedir. Çamların fotosentez kapasitelerindeki azalma, ekstrem sıcaklıklarda fotosentetik yapılarındaki zararın tamir edilebilir veya edilemez olmasına bağlıdır [21]. Gölgeye pek dayanıklı olmayan çamların; gölge koşullarında kuraklık stresine maruz kalmaları durumunda, ışık alan koşullara göre daha fazla zarar gördüğünü saptamıştır [16].

1.1.1. Sistematikteki Yeri

Sarıçam;

Alem	Plantae
Alt alem	Tracheobionta
Sınıf	Pinopsida
Familya	Pinaceae
Cins	<i>Pinus</i>
Tür	<i>Pinus sylvestris</i> [22, 23] (Şekil 1.1.)



Şekil 1.1. Sarıçam (*Pinus sylvestris*) ormanlarının genel görünüşü [24]

İlk defa 1753 yılında Linneaus tarafından teşhis edilen ve *Pinus sylvestris* L. olarak adlandırılan sarıçamın 100'den fazla varyetesi vardır. Morfolojik ölçümleri minimal ölçüde farklılık gösterirken, genetik analizleri ve reçineleri önemli derecede farklıdır. Sarıçamlar genetik çeşitliliğin oldukça yüksek olması nedeniyle, farklı iklim, ana materyal, topografya ve toprak koşullarında yetişebilen bir ağaç türüdür. Sarıçam; *P. sylvestris* var. *mongolica*, *P. sylvestris* var. *syvestris* ve *P. sylvestris* var. *hamata* olmak üzere 3 varyeteye sahiptir [25].

Sarıçamın doğal yayılış alanları aşırı koyun otlatması, ormanların aşırı işletilmesi, yapılan kesimler sonucunda önemli ölçüde tahribata uğramıştır. 300-400 yıl öncesine kadar Galler ve İngiltere'de yaygın olduğu da görülmektedir. Son yıllarda yapılan ağaçlandırma çalışmalarıyla bu ormanlar tekrar eski durumuna getirilmeye çalışılmaktadır [25].

1.1.2. Sarıçamın Morfolojisi

Dünyada çok geniş bir alanda yayılan Sarıçam, gövdelerinin ince kağıt gibi ayrılması ve en azından gövdenin üst kısımlarında parlak kahverengi olması, iğne yapraklarının kısa; kozalaklarının küçük ve saplı olmasıyla kolayca ayırt edilir [24].

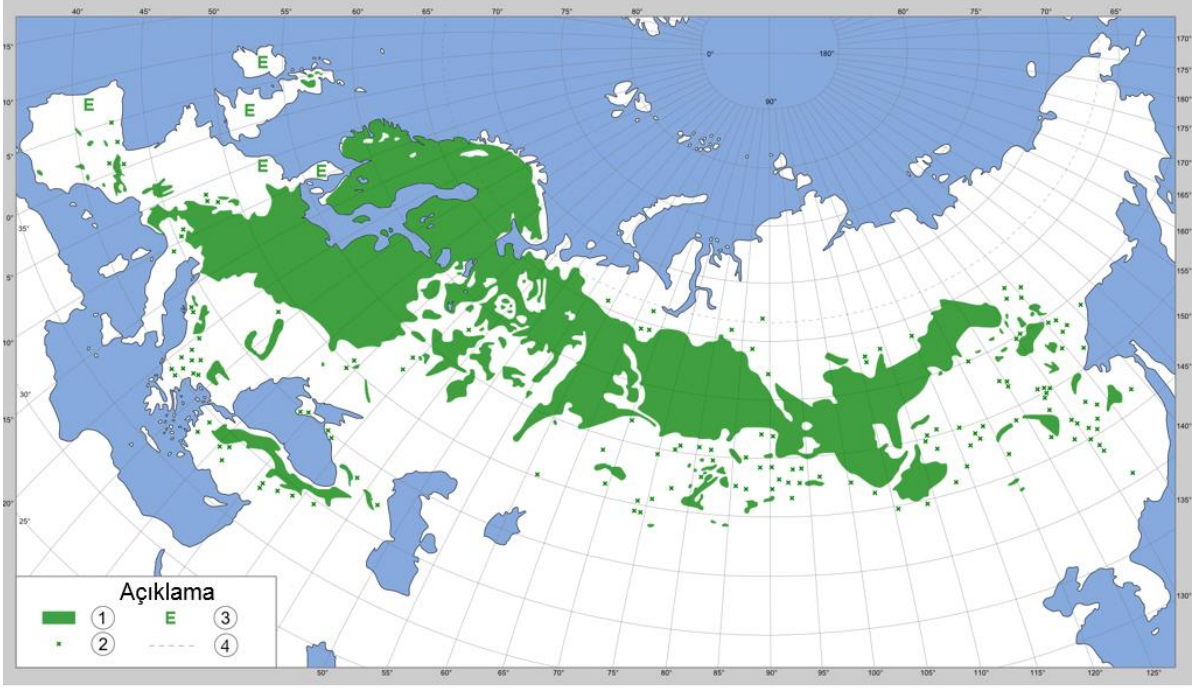
Sarıçam 5-15 m veya daha boylu, düzgün gövdeli bir ağaçtır; kabuk ve yaşlı dallar sarımsı renktedir. Tomurcukları reçineli; iğne yaprakları 2 mm kalınlıkta, 3-7 cm kadar uzunlukta ve mavi-yeşil renklidir; kozalaklar ucu sivri, 4-8 cm boyunda hemen hemen sapsız, donuk sarımsı kahverengi ve sarkıktır. Kozalak pulları dışa doğru kanca gibi çıkıntı meydana getirmiştir [26].

1.1.3. Sarıçamın Dağılışı

Sarıçam (*P. sylvestris*), Pinaceae familyasının dünyada en yaygın dağılışı gösteren üyesidir. Sarıçam, İspanya'dan (8 °B) Sibiryaya (141 °K), 37 °K; Türkiye'den, 70 °K İsveç ve Finlandiya'ya kadar uzanır [26, 27] (Şekil 1. 2.).

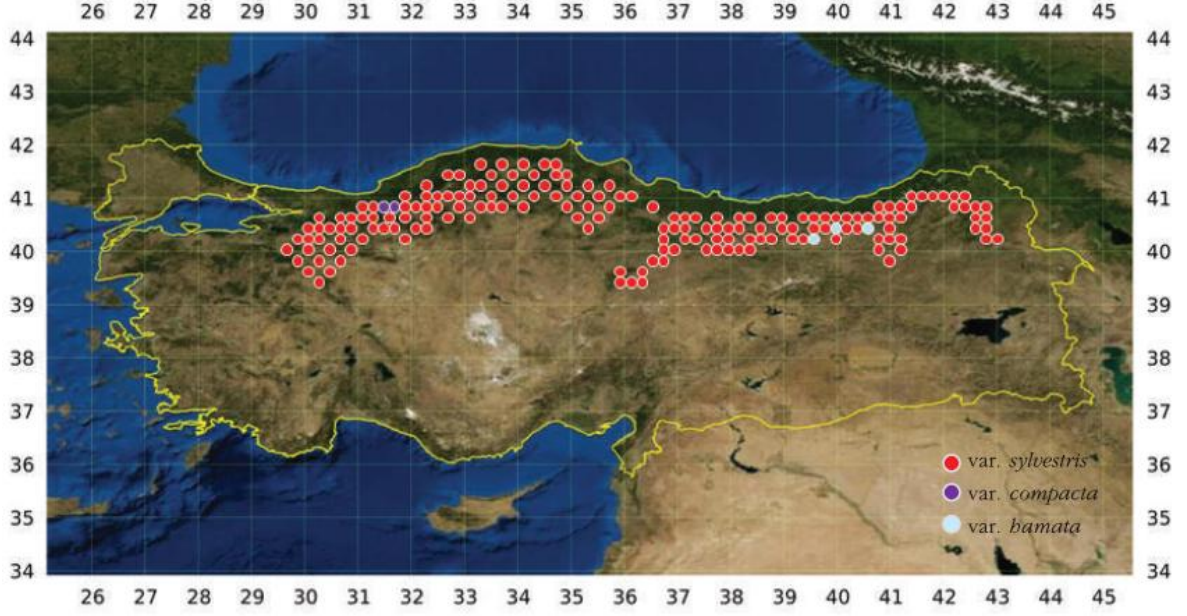
Sarıçamlar çok düşük sıcaklıklara dayanıklıdır. Sibiryada zaman zaman -60 °C'ye düşen sıcaklıklarda dahi yaşamlarını sürdürürler. Kuvvetli kök sistemleri ile fırtına ve rüzgarlardan zarar görmezler [24]. Yıllık ortalama sıcaklığın 4-10 °C ile -60 °C gibi ekstrem sıcaklıklara karşı duyarlı olmadığı ve ilkbahar donlarından etkilenmediği belirtilmektedir [28]. Buralarda yaz günlerinin uzun olmasından dolayı günde 20 saati aşkın süre fotosentez yaparak hızla büyümektedir [25].

Birçok alanda kullanılan ve tercih edilen oduna sahip olan Sarıçam, 30-35 m. uzunluğa ulaşabilen birinci sınıf bir ağaçtır. Anadolu'daki yayılışı incelendiğinde, asıl olarak Anadolu'nun doğu kısmında bulunmuştur. Büyüme koşullarına çok iyi uyum sağladığı için en yaygın görülen ağaçlardan biridir [29]. Türkiye'de toplam yayılış alanı 1.2 milyon ha olup, orman alanlarının %6'sını oluşturmaktadır [30]. Türkiye'de toprak erozyonu ve uzun süren kar örtüsüne karşı çok yaygın olarak ormanlarda yetişen, ekonomik önemi olan bir ağaçtır [27]. Kar yağışının yüksek olduğu alanlarda ince dallı ve dar tepeli bireyler oluştururken, kar yağışının düşük olduğu alanlarda kalın dallı geniş tepeler yapar [24].



Şekil 1. 2. Sarıçamın dünyadaki dağılışı [31]. 1. Türün esas dağılış alanı, 2. İzole oluşumlar, 3. İnsan müdahalesi nedeniyle yok olmuş doğal populasyonlar, 4. Kuzey kutbu

Türkiye’de sarıçam ormanları, sıcaklık ve radyasyonun arttığı iç kesimlerdeki güneye bakan yamaçlarda 1300 m’nin üzerinden başlayarak ormanın üst sınırına kadar uzanır [25]. Bununla birlikte çevresel koşullar, dağılışı etkilemektedir. Karadeniz Bölgesi’nin subalpin ekosisteminin en önemli bileşigidir ve havzaların korunmasında görev yapar [27]. İklimin çok nemli olduğu Karadeniz kıyılarında büyür ve yaklaşık 738000 hektarlık alanı kaplar. Karadeniz kıyılarına paralel iç kısımlardaki dağlarda, kuzey eğimli nemli bölgelerde yetişir. Karadeniz’in doğusunda 200-2700 m’de bulunur. Batı bölgelerde 1200-1600 m’dedir. Türkiye’nin en güney sarıçam yayılışı Kayseri-Pınarbaşı olup yaklaşık 300-350 ha’lık bir alanda orman oluşturmaktadır [24]. Türkiye’de yetişen sarıçamlar ise *P. sylvestris* L. var *sylvestris*, *P. sylvestris* L. var *hamata* ve *P. sylvestris* L. var. *compacta*’dır (Şekil 1. 3.).



Şekil 1. 3. Türkiye’de yayılış gösteren Sarıçam varyeteleri [24].

P. sylvestris var. *sylvestris*; Yaprakları en çok 7 cm uzunluğunda, kozalak boyu 7 cm’ye kadar olan genç sürgünleri genellikle kaba ve yastık şeklinde, açık kahverengi, tomurcuk pulları kırmızı-kahverengi olan varyetedir. Ülkemizde en geniş yayılışa sahip sarıçam varyetesidir [24].

P. sylvestris var. *hamata*; Yaprakları 2-7 cm uzunluğunda, kozalak boyu küçük ve 2-2,5 cm boyunda, genç sürgünleri daha sonra griye dönüşen soluk sarı, yaprakları mavimsi-yeşil, uç kısmı sivri sert uçlu olan varyetedir [24].

P. sylvestris var. *compacta*; Tepe formu yuvarlak, kompakt ve sık dallı, belirgin tek bir gövdesi olmayan varyetedir [24].

Sarıçam’ın fotosentez için gerekli olan ışık miktarının fazla olduğu (ışık kompensasyon noktası yüksek) bilinmektedir. Sarıçam popülasyonu, yüksek rakımlarda ve enlemlerde yetişirse bir çeşit flavonoid öncüsü olan prodelfinidin, düşük rakımlarda ve enlemlerde yetişirse taksifolin bakımından zengin bir içeriğe sahip olduğu bildirilmektedir [32].

1.1.4. Sarıçamın Ekolojik Özellikleri

Sarıçam, nemli ve yarı-nemli iklim koşulları geniş sınırları olan alanlarda yetişir. Bu iklim bölgelerinde saf ve karışık ormanlar halinde görülür. Biyokütle verimi, bölgelere göre farklılık gösterir. Optimum yetiştirme alanlarında Ocak ayı ortalama sıcaklığı -5/-10 °C, Temmuz ayı ortalama sıcaklığı 15-17 °C arasında seyrederek. Ekstrem sıcaklıkların ortalama bir değeriyle -40 ile 40 °C arasında bir değişim gösterdiği karasal kesimlerde de yetişir. Türkiye’de sıcaklığın en fazla düştüğü (kar yağışının etkili olduğu) ve sıcaklıkların nadiren 30 °C üzerine çıktığı yerler optimum yetiştirme alanlarıdır. Ayrıca nemin ve ışık şiddetinin nispeten yoğun olduğu yerlerde optimum yetiştirme ortamını oluşturur. Sarıçam, doğrudan radyasyon alan nemli/yarı nemli ve karasal iklim koşullarında saf ormanlar oluşturur [25].

Organik madde yönünden zengin ve iyi ayrışmış su tutma kapasitesi yüksek killi balçık özelliğindeki toprak ya da ana materyaller ile köklerin kolayca yayıldığı kumlu ana materyal üzerinde sarıçamın biyokütle verimi yüksektir [25].

Sarıçam, ne kadar güney kökenli olursa o kadar düşük sıcaklığa hassastır. Sibirya ve İskandinavya’daki sarıçamın ibreleri kışın sarıya dönerken, İspanya, Güney Fransa ve Balkanlar’dakinin rengi yeşil kalır. Ayrıca yüksek ışık şiddeti ve orta derecede besin maddesine sahip alanlarda iyi gelişme gösterir [25].

1.1.5. Sarıçamın Kullanılma Yerleri

Sarıçam, eğilme direncinin istenilen düzeyde olması ve mantarlara karşı dayanma gücünün diğer türlere göre üstün olmasından dolayı pek çok alanda kullanılır. Çit kazığı, tel direği, yapı iskelesi, travers, bina ve köprü inşaatı, ambalaj sandığı, mobilya, tarımsal işler ve deniz araçlarında kullanılır. Kâğıt hamuru, lif levha, selüloz ve destilasyon ürünlerinin yapımında ise odun yapısı değiştirilerek kullanılır [33]. Ayrıca sarıçamın tomurcukları önemli metabolitlere sahip olduğundan, diüretik ve ekspektoran olarak farmakolojide kullanılmaktadır. İlkbahar aylarında dal uçlarında meydana gelen büyüme tomurcukları, dal uçları ile kesilerek havadar bir yerde kurutulur. İlaç, reçineli bileşikler ve uçucu yağ içerir. Ayrıca dalların odun

kısından kuru distilasyonla elde edilen katran, haricen deri hastalıklarında kullanılır. Gövde ve dal kabuklarında bol miktarda tanen de bulunmaktadır [26].

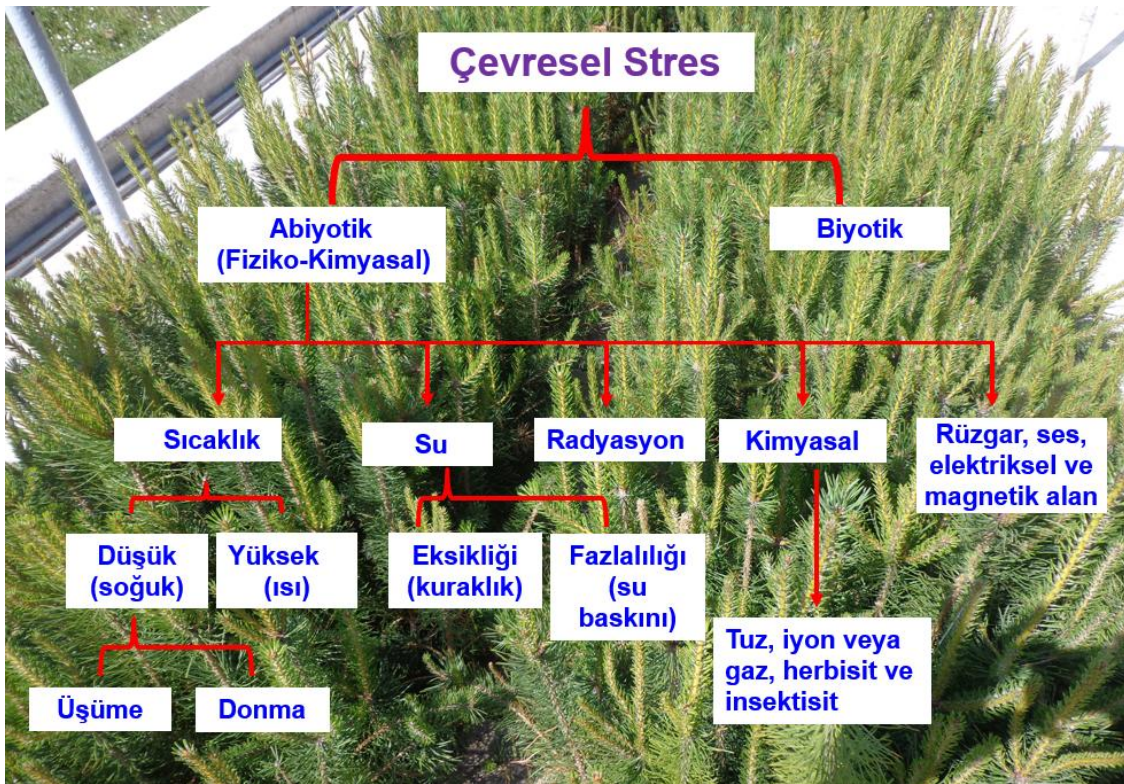
1.2. Stres Kavramı ve Stres Faktörleri

Bitkilerin biyolojik sistemlerini, normal fonksiyonlarını etkileyen koşullara stres denir. Bitkiler doğal ve tarımsal koşullarda, sürekli veya aralıklarla fiziksel, kimyasal veya biyolojik değişkenlere maruz kalabilirler [34]. Bu değişiklikler hızlı ve aşırı olduğunda, bitkiler genellikle çeşitli stres yanıtları ile tepki verirler. Bitkiler stresten sakınmak veya stresin olası zararlarını azaltmak için etkili mekanizmalar geliştirmiştir. Stres tipine bağlı olarak çevresel değişikliklere yanıtın türden türe ve stresten strese geçtiği çok açıktır [35].

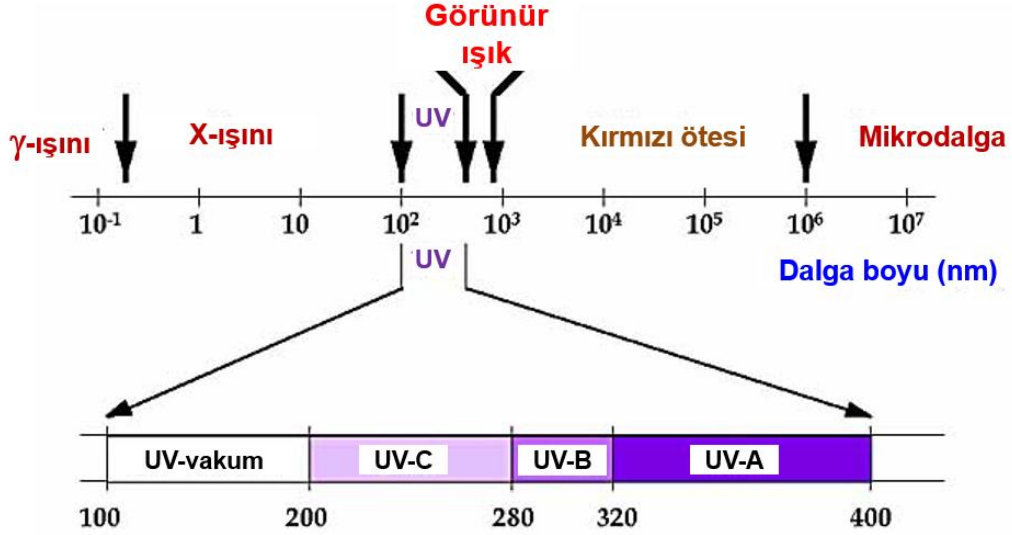
Stres kavramı stres toleransı ile yakından ilişkilidir. Stres toleransı, bitkinin kendisi için uygun olmayan ortam koşulları ile başa çıkma potansiyelidir. Bir bitkinin bir strese önceden maruz kalması sonucu toleransı (direnci) artmış ise, bitki alışmış (uyumlanmış)tır denir. Alıştırma, adaptasyondan farklıdır. Adaptasyon, genellikle pek çok nesil boyunca seçim sonucu kazanılan, genetik olarak belirlenmiş direncin düzeyini belirler. Çevresel streslere adaptasyon ve alışma, morfolojik, anatomik, hücresel, biyokimyasal ve moleküler düzeyde olmak üzere, tüm organizasyon düzeylerinde ortaya çıkan, birbirine bağlı olaylar sonucudur. Örneğin, sıcaklık stresine bağlı olarak yaprak alanının küçülmesi, su kaybını ve sıcaklık stresini azaltır [36]. Bitkiler abiyotik strese karmaşık (geri-dönüşümlü veya geri dönüşümsüz) tepkiler verirler [1]. Strese karşı verilen tepki, doku ve organın stresten etkilenmesine, stresin seviyesine ve süresine bağlı olarak değişir [29, 37, 38]. Buna ilaveten; yaklaşık 400 milyon yıl önce, karasal hayata geçen bitkilerin değişen çevresel koşullara hızlı bir adaptasyonu başarımları gerekmiştir. Örneğin; 1. fotosentezin gerçekleştiği yaprağın morfolojik olarak düzenlenmesi, yani metabolik olarak aktif parankimatik hücrelerin iç, kutikulalı epidermis hücrelerinin dış kısımda yerleşmiş olması. 2. Hayat döngüsünü devam ettirebilmesi için uygun olmayan koşullara dayanıklı uyku formlarının (tohumlar gibi) oluşması. 3. Uzun mesafelere besin maddeleri ve su taşınımı sağlayan iletim ve destek sisteminin gelişmesi [39].

1.2.1. UV-B Stresi

Ultraviyole (UV) ışık spektrumu ve UV-B stresi, ışık spektrumunun 200-400 nm arasındaki dalga boylarını kapsar. Genel olarak; UV, dalga boyu aralıklarına göre üç gruba ayrılır. Canlılar için en zararlısı 200-280 nm arasındaki UV-C'dir ve normal koşullarda yeryüzüne ulaşmaz. İkinci grubu, bitkiler üzerinde zararlı değişikliklere yol açan 280-320 nm arasındaki UV-B ve sonuncu grup ise daha az zararlı olan 320-400 nm arasındaki UV-A'dır [40]. Bu aralık insan gözüyle görünmeyip, *Bombus* gibi bazı böceklerin algılayabildiği dalga boylarıdır.



Şekil 1. 4. Çevresel stres faktörleri

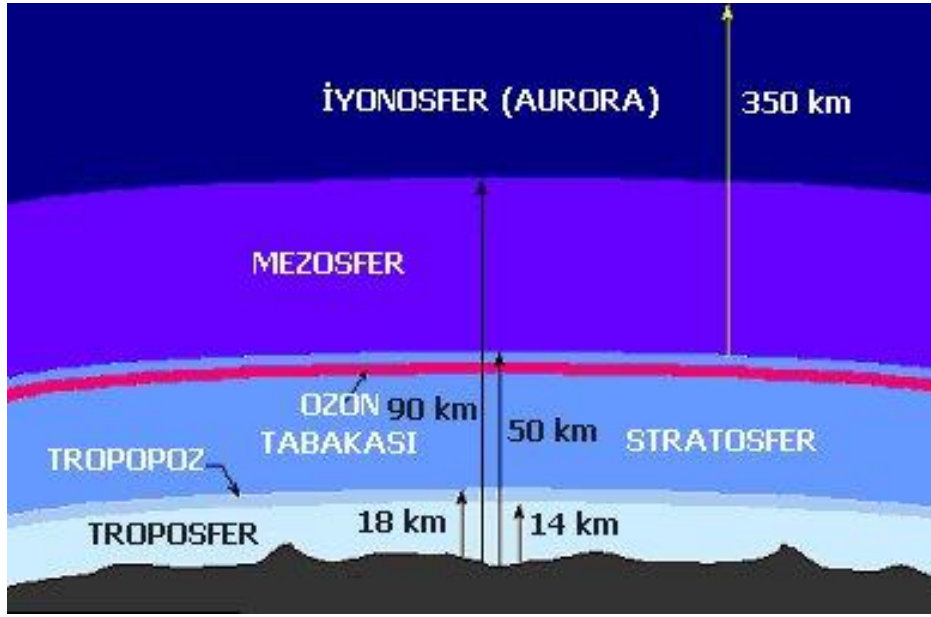


Şekil 1. 5. Elektromanyetik ışık spektrumu ve UV bölgesi

Normal koşullarda UV ışınları atmosferin, troposfer tabakasından hemen sonra gelen ve yaklaşık olarak 15 ile 50'nci km'ler arasında uzanan stratosfer tabakası tarafından tutulur. Stratosferde sıcaklık, troposferin tersine yükseldikçe yavaş yavaş artış göstermekte ve $-45\text{ }^{\circ}\text{C}$ ' ye kadar ulaşmaktadır [41]. Stratosferik ozon tabakası dünya atmosferindeki UV-B absorbe eden temel tabakadır (Devlet Meteoroloji İşleri Genel Müdürlüğü'ne göre 10 ppm ozon yoğunluğuna sahip) ve bu tabakanın incelmesi ile dünya yüzeyine ulaşan, tarım üretimi ve doğal bitki örtüsü için potansiyel tehlike teşkil edebilen UV-B radyasyonun artmasına neden olur [42].

Ozon, atmosferde en yoğun olarak troposfer ve stratosfer tabakaları olmak üzere iki ayrı tabakada ve ayrı şekilde bulunmaktadır. Bunlardan ilki, stratosfer tabakası içerisinde, yerden yaklaşık 10-50 km'ler arasında doğal olarak bulunan ve atmosferdeki toplam ozonun % 90'ını oluşturan stratosferik ozondur. Güneşten gelen zararlı ultraviyole radyasyonunu emmesi (tutması) nedeniyle hayati önem taşır ve iyi huylu ozon olarak isimlendirilir. İkincisi ise; yerden yaklaşık 10-15 km'ler arasında bulunan atmosferdeki toplam ozonun % 10'unu oluşturan ve insan kaynaklı olan troposferik ozondur (Endüstriyel atıklar, egzoz gazı vb). Özellikle, Azot Oksit (NO_x) türevlerinin güneş ışığı ile tepkimeye girmesi sonucu ortaya çıkmaktadır. İnsan sağlığını olumsuz yönde etkilediğinden kötü huylu ozon olarak

isimlendirilmektedir. Toplam ozon ise, bu iki farklı huylu ozonun birleşmesinden ibarettir [41].



Şekil 1. 6. Atmosferin tabakaları [41]

Stratosferik ozon tabakasındaki incelme, dünya yüzeyine ulaşan UV-B düzeyini artırır. Bu tabakanın incelme sebepleri; atmosferik kirleticiler (klorlanmış hidrokarbon vb.) ve insan aktiviteleridir [43, 44, 45]. Goddard Uzay Araştırmaları Enstitüsü (GIIS), 1979-1992 yıllarının verilerine göre, 2010-2020 yılları arasında UV miktarında yıllık maksimum Kuzey Yarımküre'de %14, Güney Yarımküre'de %40 düzeyinde bir artış ön görmüştür [46]. Bununla birlikte, ozon tabakasındaki her %1'lik incelmenin, dünya yüzeyine ulaşan UV-B radyasyonunda %2'lik artışa karşılık geldiği ileri sürülmektedir [44, 46]. Yukarıdaki bulgular ve öngörüler 1980-1990'lı yıllarında yapıldığı için günümüzde farklı iklim senaryoları da mevcuttur. Dünya Meteoroloji Organizasyonu (WMO)'nun 2010 yılı raporuna (52. rapor) göre ozon miktarında artış olacağı bildirilmesine rağmen, Petkov ve ark. [47a,b]'ları yeryüzüne ulaşan UV-B ile ilgili tahminleri yaparken çok dikkatli olunması gerektiğini vurgulamaktadırlar. Çünkü ilgili araştırmacılar Avrupa'nın 34 farklı meteoroloji istasyonundan aldıkları 2011 yılına ait verilere göre ozon tabakasında azalma olduğunu belirlemişlerdir. Bununla birlikte, Eyring ve ark. [48]'ları 1990'lı yılların aksine günümüzde ozon miktarının artacağına dair sinyaller olduğunu bildirmektedirler.

Kuzey kutbunda ozon tabakasının incelme dönemi, kış-ilkbahardır. Güney yarımkürede ozon tabakasında görülen incelme, Eylül ayı ortasında başlamakta ve Ekim ayının ilk haftasında toplam ozonun en düşük seviyeye ulaşmasıyla iyice belirginleşmektedir. Kasım ayından itibaren orta enlemlerden gelen ozonca zengin havanın etkisiyle incelme durmakta, yoğunluk artmakta ve Aralık ayının sonuna doğru normale dönerek eski kalınlığına ulaşmaktadır [41].

Bitkilerin UV-B radyasyonuna cevabı, büyük oranda hem yaprak morfolojisi/anatomisi hem de yaprak hücrelerindeki fizyolojik ve biyokimyasal süreçteki değişiklikleri içeren koruma mekanizmasının gelişmesine bağlıdır. UV-B radyasyonuna tolerans çeşitli sekonder maddelerin, UV-B absorbe eden bileşiklerin (özellikle flavonoidlerin) üretimine bağlıdır. UV-B absorbe eden bileşikler, asıl olarak yaprak epidermisinde birikir ve mezofilde UV-B kaynaklı DNA zararını, fotosentetik aparatları ve membran lipidlerinin zarar görmesini önlemek için UV-B'ye etkili filtre görevi yapar. Ayrıca, flavonoidlerin etkili bir serbest radikal tutucu aktiviteye de sahip olduğu bildirilmektedir [44].

Biyosferde düşük düzeydeki UV-B, yüksek düzeydeki UV-A (UV-B'nin 10-20 katı) ve PAR (UV-B'nin 60-600 katı) ile birlikte DNA dimerizasyonu için gereklidir. UV-A ve PAR dalga boyları fotoreaktivasyonun devam etmesi ve fotoreaktivasyon kapasitesinin kontrolü için çok uygundur. Fotoreaktivasyon mavi ve UV-A'da etkili şekilde devam eder [49].

1.2.2. UV-B Stresinin Bitkiler Üzerine Etkisi

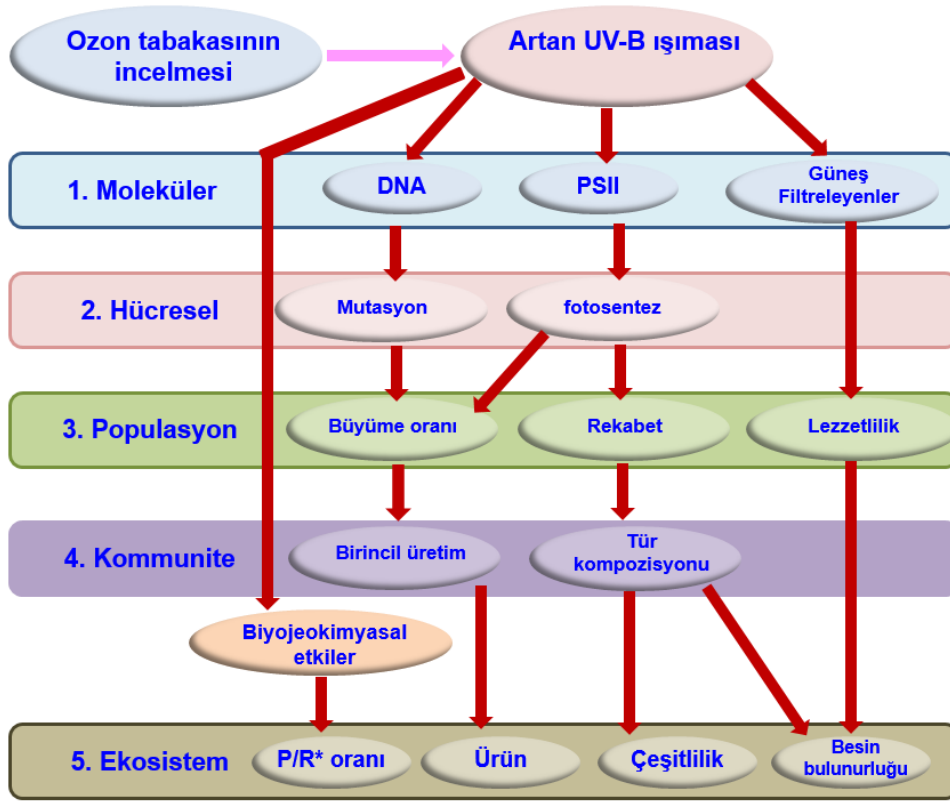
UV-B'nin bitkiler üzerindeki genel etkisi; büyüme, gelişme ve morfoloji ve fotosentezdeki değişiklikleri, DNA, protein ve membran zararını içerir [42, 44, 50, 51].

UV-B radyasyonu duyarlılığı ya da dayanıklılığı, familyalar arasında farklılık göstermekte, hatta aynı familyadaki türler arasında bile oldukça farklı olduğu bildirilmektedir [52, 53]. Türlerin hassasiyeti, yaprak kalınlıklarına veya artan koruyucu pigmentlerin düzeyine bağlı olarak değişir [54]. Yaşam döngüleri boyunca UV-B radyasyonu ile karşılaşır, bunun etkisini biriktiren (hafızaya alan)

çok yıllık bitkiler, tek yıllık bitkilerden daha farklı etkilenirken [44]; tropikal bitkiler, UV-B az miktarda bile artsa önemli derecede etkilenmektedir [56].

Correia ve ark. [56]'ları, yüksek seviyede UV-B radyasyonuna maruz kalan *Triticum aestivum*'un biyokütlesinde azalma saptamışlardır. Bu azalmanın nedeninin; uygulamayla yaprak alanının, fotosentez ve transpirasyon oranlarının ve su kullanımının etkinliğinin azalmasıyla ilişkili olduğunu ileri sürmüşlerdir. Ayrıca, UV-B absorbe eden pigmentlerin birikimde belirgin bir değişiklik olmadığını saptamışlardır. Klorofil sentezinin yaprakların su içeriğinden etkilendiğine dair pek çok kanıt vardır. Lay ve ark. [57] yaptığı çalışmada, uzun süreli az miktarda su eksikliğinin klorofil a oluşumunu inhibe ettiğini ve PSII aktivitesini de etkilediğini göstermiştir.

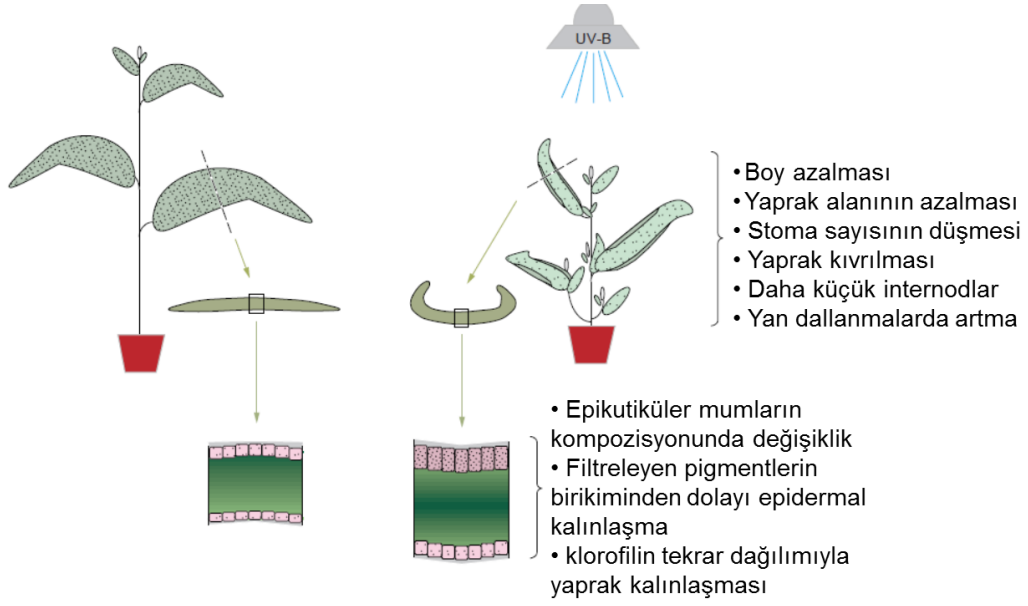
Bitkiler gelen ışığın bir kısmını absorplamayıp geri yansıtırlar. Buna ilaveten, *Pinus sylvestris*'in epidermal tabakası ibrelerinin içeriğinin %90'ına kadar hemen hemen tüm UV-B'yi etkili şekilde filtreleyen çözünebilir ve çeperine bağlı flavonoidleri içerdiği bildirilmektedir [43]. Ayrıca, sarıçam ibrelerin olgunlaşmasında, kumarik asit ve astragalin gibi flavonoid tiplerinin önemli olduğu rapor edilmiştir [12]. Keiller ve ark. [43], orman ağaçlarının uzun süreli (5 yıl) UV-B radyasyonuna maruz kalması sonucu fotosentez, transpirasyon ve su kullanım etkinliğinde azalmalar meydana geldiğini kaydetmişlerdir.



Şekil 1. 7. UV-B radyasyonunun etkileri, *P/R: Fotosentez/Solunum ([58]'den modifiye edilmiştir)

1.2.3. UV-B Stresinin Bitkiler Üzerine Morfolojik Etkileri

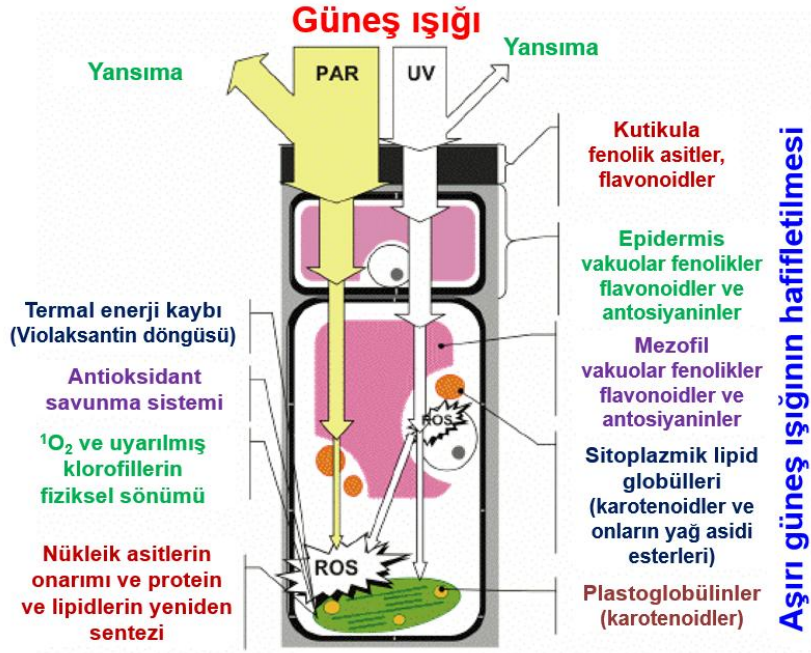
Artan UV-B radyasyonu, epidermal hücreler, palizat parankiması ve bekçi hücreleri olmak üzere yaprak anatomisinde değişikliklere yol açmaktadır [42]. Antartika'da saksı bitkileriyle yapılan bir çalışmada, UV-B radyasyonu (doğal normal seviye) büyümeyi önemli derecede azaltırken, endemik yosun türlerinde (diğer yosun türleriyle karşılaştırıldığında) ışık-koruyucu pigmentlerin seviyelerinde azalmaya paralel yaprak morfolojilerindeki anormalliklerde artış saptanmıştır [59] (Şekil 1.8.).



Şekil 1. 8. UV-B'nin bitki morfolojisi üzerine etkileri. ([42]'den modifiye edilmiştir)

1.2.4. UV-B Stresinin Bitkilerin Fizyolojik ve Moleküler Süreçleri Üzerine Etkileri

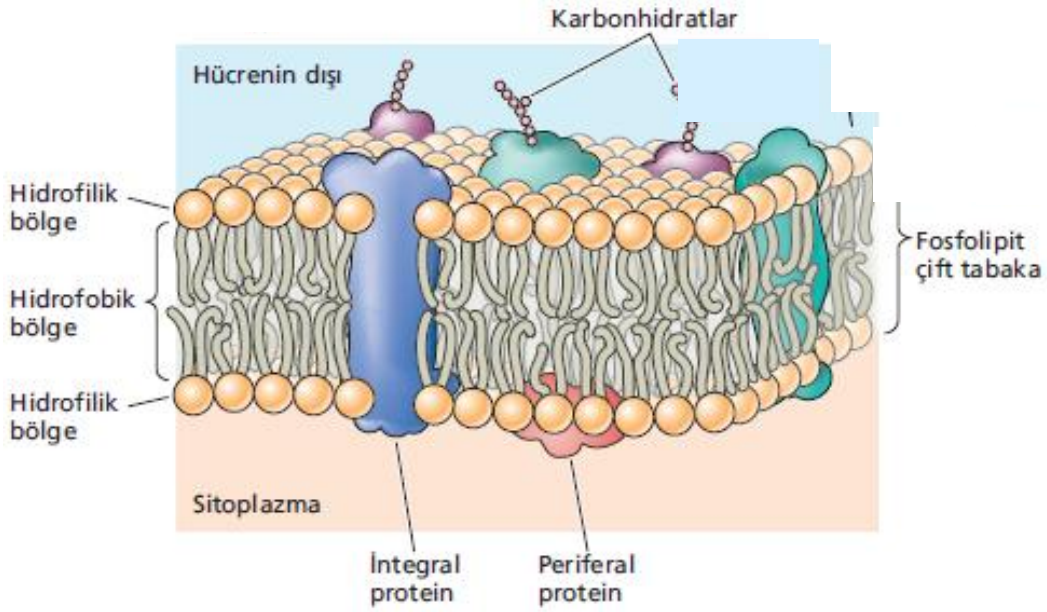
UV-B radyasyonu bitkilerin genetik materyal ve hücre membranlarında zarara sebep olmakta ve bunun sonucu olarak hücrede pek çok metabolik süreci etkilemektedir [44]. UV-B radyasyonun etkilediği hedeflerden biri de DNA'dır [60, 61]. Aşırı UV-B radyasyonu doğrudan DNA ve ilişkili bazlarının yapısını bozmaktadır (Şekil 1.9.). Eğer DNA'nın bütünlüğü korunmaz ve foto-lezyonlar onarılmazsa, DNA'nın transkripsiyonu ve replikasyonu durur [60].



Şekil 1. 9. Bitkilerde önemli foto-zarar ve foto-koruma yolları. ([62]'den modifiye edilmiştir)

Bitki hücreleri çift fosfolipid tabaka ve bu tabaka içinde gömülü proteinlerden oluşan bir zarla kuşatılmıştır (Şekil 1. 10.). Hücre zarı, sitoplazmaya dışarıdan belirli maddelerin girmesini, bazı maddelerin dışarı atılmasını sağlayan seçici geçirgen zardır. Zar yapısındaki fosfolipidlerin hidrolizi veya parçalanması sonucu lipid yapısı değişir. Ayrıca lipid sentezinde görev alan enzimlerin aktivitesindeki değişimler de membran yapısında değişiklikler meydana getirir [63]. Çünkü membran yapısındaki herhangi bir değişiklik membran akışkanlığını, geçirgenliğini etkiler [64].

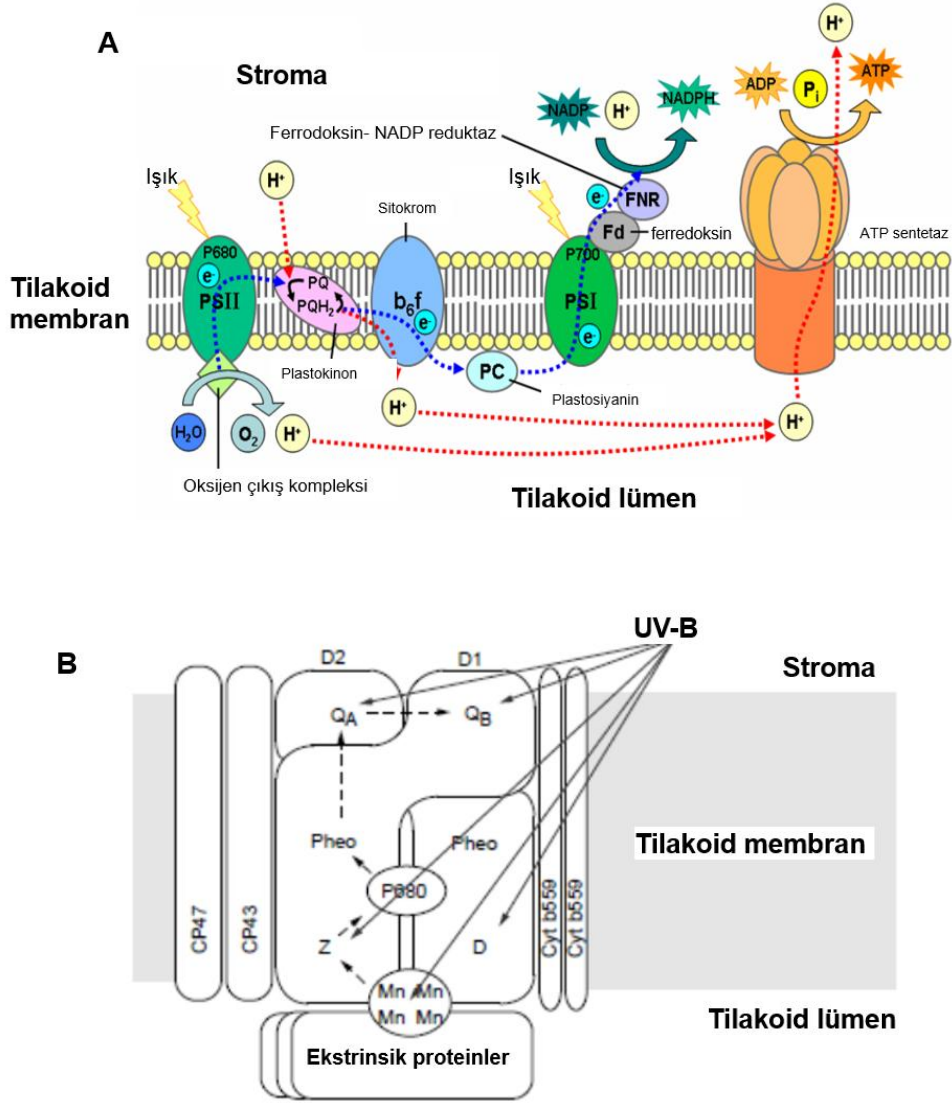
Biyomembranlar, UV-B radyasyonun asıl hedefidir. Artan UV-B radyasyonu ile plazma membranlarında ATPaz miktarının azaldığı, membran geçirgenliğinin arttığı ve doymamış yağ asitlerinin etkilendiği bilinmektedir [51]. Bitkilerde stresin öncelikli etkilerinden biri olarak gösterilen lipid peroksidasyonun son ürünlerinden biri olan malondialdehit (MDA) analizleriyle stresin öncelikli hedefi olan membranlardaki etkileri yansıtılmaktadır [65].



Şekil 1. 10. Hücre zarı [36]

Sarıçam ve Avrupa ladini ile yapılan çalışmada, UV-B ve ozon stresine maruz kalan ibrelerde lipid peroksidasyonun ve dehidroksiaskorbatın (DHA, kontrole göre 5 kat) arttığı bulunmuştur. Ayrıca, sarıçamın daha duyarlı olduğu ve ladinden daha fazla oksidatif stresle karşı karşıya kaldığı belirlenmiştir [32].

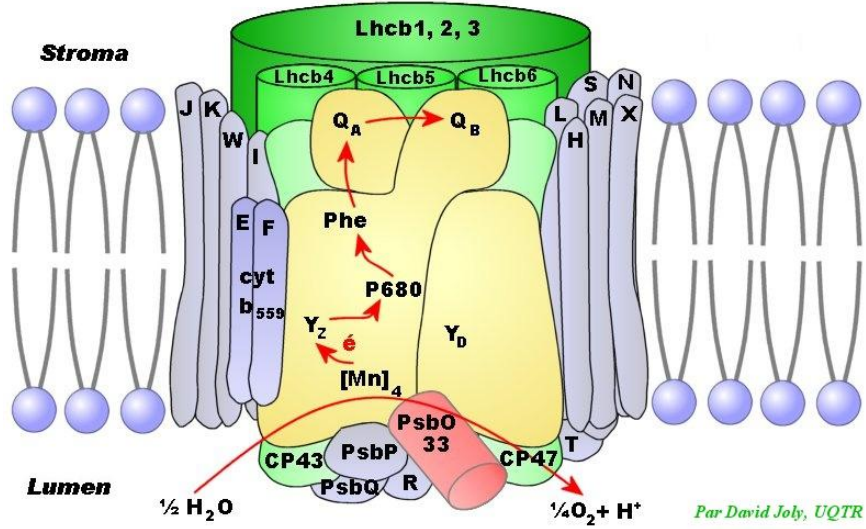
UV-B radyasyonunun fotosentezi etkilediği yukarıda dile gerilmiştir. Bununla ilişkili olarak, yüksek fotosentetik foton akış yoğunluğunun (PPFR, 400-700 nm) UV-B'nin etkileri azalttığı bildirilmektedir. Bitkilerin UV-B radyasyonuna maruz kalması, fotosentetik pigmentlerin miktarında düşüş, membran hasarıyla bağlantılı olarak tilakoid bütünlüğünde kayıp, stomatal iletkenlikte artma ve Rubisco aktivitesinde azalma ile sonuçlanır (Şekil 1.11.). UV-B'nin bu etkileri, yüksek UV-B ve/veya düşük PAR ile birlikte görülmektedir [49]. Fotosentez gibi önemli bir metabolik sürecin gerçekleştiği hücre organeli olması nedeniyle, bitkilerin çevresel stres faktörlerine maruz kalması durumunda kloroplastın yapısal bütünlüğünün korunması çok önemlidir ki, kloroplastlar çevresel değişkenlerden ilk etkilenen organellerden biridir. Kloroplastlar, oksijen radikallerine en çok maruz kalan hücre organelidir. Yaprakların canlılığını yitirmesi (senesens gibi) sırasındaki en önemli olay, membran lipidlerinin parçalanmasıyla kloroplastların yapısal bütünlüğünün bozulmasıdır [66].



Şekil 1.11. Tilakoid membranının genel yapısı (A) ve UV-B radyasyonunun etki mekanizması (B), ([49]'dan modifiye edilmiştir).

Tilakoid membranının hasar görmesi mutlaka fotosentezde önemli bir düşüğe ve özellikle tarım bitkilerinde ürün veriminde azalmaya sebep olur [65]. Klorofil a/b oranındaki artış, UV-B radyasyonunun sebep olduğu pigment miktarlarındaki değişimi ve tilakoid membranlardaki bozulmayı göstermektedir [42]. An ve ark. [51] *Triticum aestivum*'da, UV-B radyasyonu nedeniyle fosfolipid içeriğinde önemli bir düşüş ve membran viskozitesinde artış olduğunu saptamıştır. Yüksek UV-B koşullarında PSII'nin fotosentetik yapının en hassas kısmı olduğu ortaya konmuş ancak tüm mekanizması hala tam çözülememiştir [10, 67, 68]. PSII, sudan plastoquinonlara elektron transferini kataliz eden, protein-pigment kompleksinden ibaret bir yapıdır (Şekil 1.12., [49]). Sudan oksijen oksidasyonunu katalizlediği ve

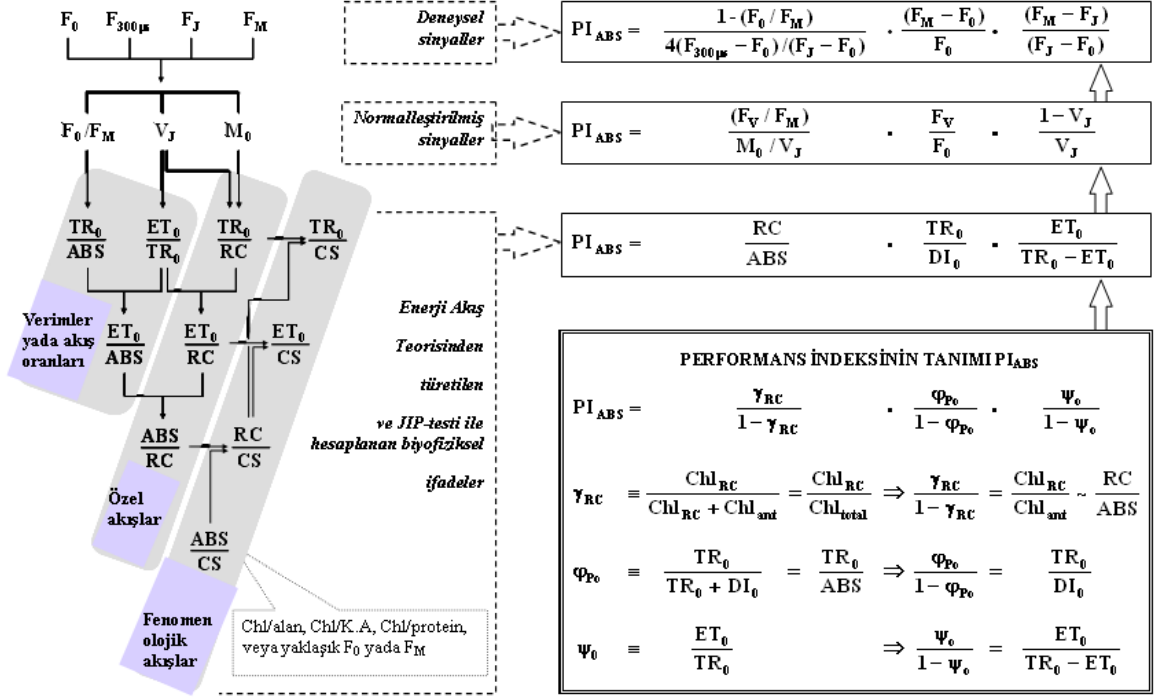
elektron taşınmasını gerçekleştirdiği için PSII, fotosentezin temel düzenleyicilerinden biridir [69].



Şekil 1. 12. PSII'nin yapısı

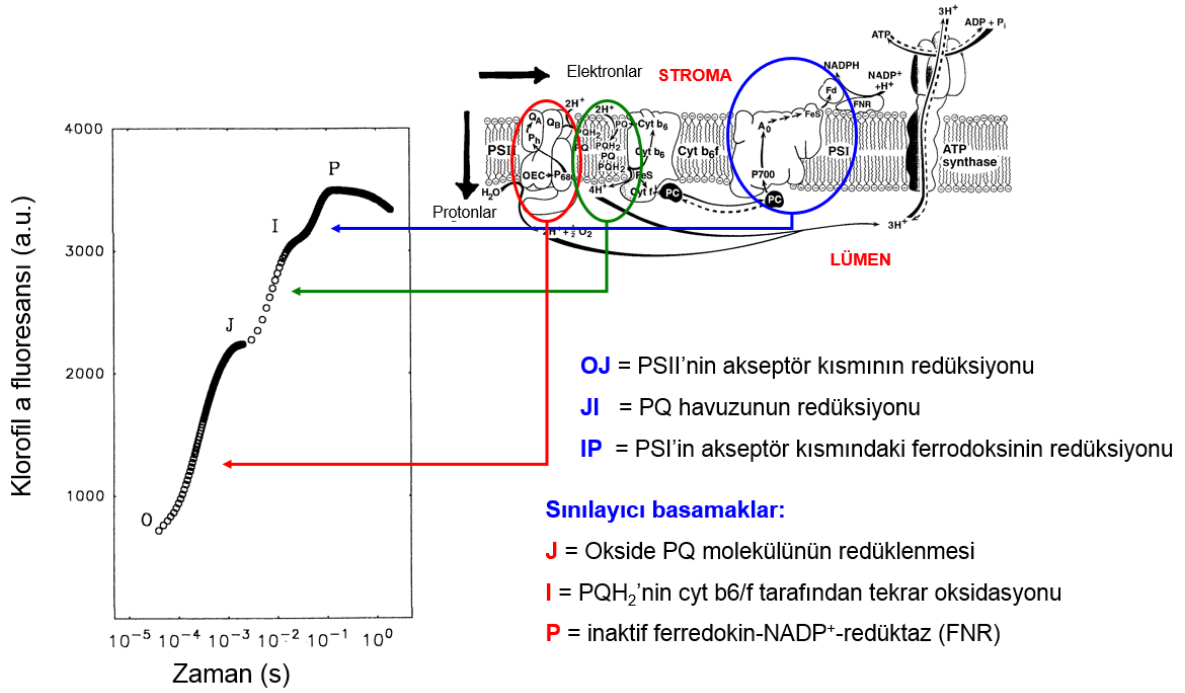
Klorofil a floresansı, çevresel streslerinin fotosentetik etkinlik üzerine etkilerini ortaya çıkarmak için sıklıkla kullanılan bir metottür [70, 71, 72, 73]. Fotosentetik tüm organizmalar floresans yayarlar [71, 74] ve biyomembranlardaki enerji akışlarını gösteren basitleştirilmiş bir model, Şekil 1.13'te verilmiştir. Fotosentetik örneklerde klorofil floresansını ölçmek üzere amaca bağlı olarak değişik fluorometre tipleride geliştirilmiştir [75]. Bu fluorometre tiplerinden biri polifazik klorofil a floresansını (OJIP transientleri) ölçmektedir. Eğer ölçümler, zaman çözünürlüğü çok yüksek bir fluoremetre ile yapılır ve değerler logaritmik zamana karşılık bir grafikte gösterilirse polifazik bir eğri elde edilir (Şekil 1.14.). Bu fazlar, OJIP şeklinde adlandırılır. Her bir faz zamana bağlı olarak örneğin fotosentetik durumu hakkında bilgi verir. Elde edilen sonuçların tablolar halinde sunulmasının yanı sıra farklı şekillerde de grafiklenerek gösterilmesi mümkündür.

JIP testi, stres altındaki bitkilerin araştırılması için sıklıkla kullanılabilir ve böylece her hangi bir biyotoptaki bitkilerin taranması için bir araç görevi görebilir [76].



Şekil 1. 13. Biyomembranlardaki Enerji Akışları Teorisine dayanan OJIP polifazik klorofil a fluoresansı verilerinin JIP testi ile biyofiziksel parametrelere çevrimi ([76]'dan modifiye edilmiştir)

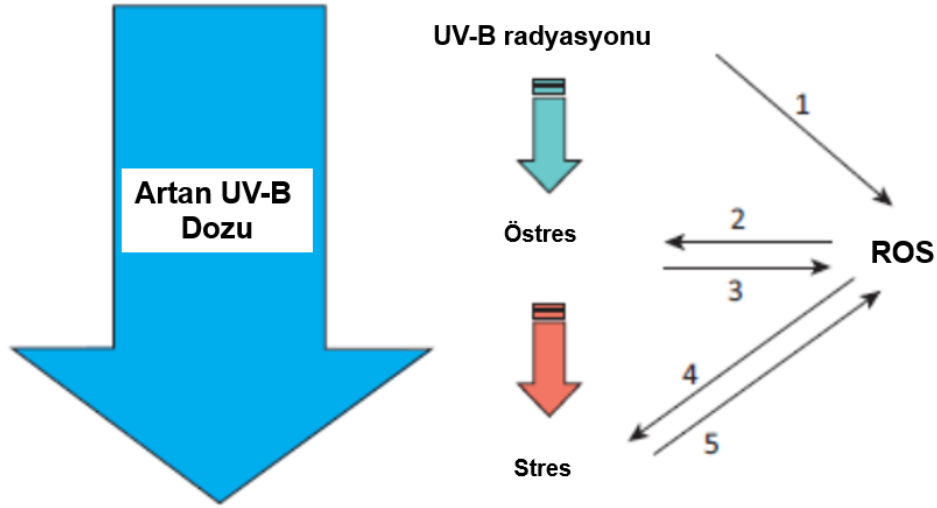
Yüksek UV-B radyasyonunun ışık reaksiyonlarını etkilemesinin yanı sıra, Calvin döngüsü enzimlerinin kaybına ve stomanın kapanmasına neden olduğu vurgulanmaktadır [43]. Calvin döngüsü ile PSI ve PSII'nin görev aldığı ışık reaksiyonlarının, değişen çevresel koşullarda dengeli olması önemlidir [44, 49, 77]. Stres koşulları ile bu denge bozulduğunda; CO₂ fiksasyonunda görev alan enzimlerin aktivitesinin değişikliğe uğradığı ve sakkaroz sentezinin inhibe olduğu ileri sürülmektedir. Bu nedenle, kloroplast ile sitozol arasında madde alışverişi olmadığından ATP sentezinin engellendiği ve kloroplastlarda fosforlanmış ara ürünlerin biriktiği saptanmıştır [78].



Şekil 1. 14. Bitkiler tarafından sergilenen tipik polifazik klorofil a fluoresansı ([79]'dan modifiye edilmiştir)

1.2.5. UV-B Stresine Karşı Savunma Sistemi

Çevresel strese karşı toleransı da kapsayan birçok hücrel metabolik süreçte aktif oksijen türleri (AOT), ikincil haberciler olarak da rol oynamaktadır. Bitkilerde özellikle kuraklık, tuzluluk, soğuk, metal toksisitesi ve UV radyasyonu gibi, abiotik stres faktörleri AOT'lerinin üretimini arttırmaktadır. Hücrel AOT miktarının artması halinde, antioksidant savunma sistemleri ve AOT üretimi arasındaki denge bozulmaktadır. Bu nedenle, zincirleme reaksiyonlar sonucunda AOT miktarının artışı ile bitkiler oksidatif strese girmektedir. Stres altında; AOT üretiminin artışı lipidlerin peroksidasyonuna, proteinlerin oksidasyonuna, nükleik asit hasarına, enzim inhibisyonuna, programlı hücre ölümünün (apoptozis) aktivasyonuna ve hücrelerin ölümüne kadar birçok hasara yol açabilir [65]. AOT üretimi artışı stresin şiddetine, süresine ve bitkinin buna ne kadar uyum sağladığına bağlı olarak değişmektedir [80].



Şekil 1. 15. UV-B radyasyonu ve uyum basamakları. 1. UV-B radyasyonu doğrudan ROS oluşumunu tetikler. ROS, UV-B uyumuna (2) veya oksidatif zarara (3) sebep olur. UV-B yanıt olarak da üretilebilir. NADPH oksidazı aktive eder (4) veya metabolik yola (fotosentez elektron taşınması gibi) zarar verir ([81]'den modifiye edilmiştir).

UV-B'ye tolerans, zarar veren reaksiyonların çeşitliliği ile onarma ve uyum reaksiyonlarının arasındaki dengeye bağlıdır. Zarar-tamir mekanizmasının çalışma şekli fark pek açık olmadığı için bu dengenin analizini yapmak zordur. Örneğin, PSII'nin D1 ve D2 proteinin UV-B nedeniyle zarar görüp yapıdan uzaklaştırılması ve yerine yenisinin konulması [49].

1.2.5.1. UV-B Absorblayan Moleküller

UV-B absorblayan bileşiklerin miktarındaki artış, UV-B stresine genel cevap olarak kabul edilmektedir. Buna ilaveten, flavonoidlerin, hidroksisinnamik asitlerin ve diğer ilgili fenilpropanoid bileşiklerinin sentezlenmesi ve birikimi bitkilerin UV-B'ye karşı cevaplarının değerlendirilmesinde çok sık incelenen parametrelerdendir [42, 53, 82, 83, 84]. Bu bileşikler (güneş filtreleyen pigmentler de denilmektedir, sun-screen pigment), çözünebilir flavonoidler ve çözünemeyen hidroksisinnamik fenilpropanoidler olarak tanımlanan 2 gruba ayrılır. Her iki grubun absorbands aralığı sırasıyla 304-350 nm ve 352-385 nm'dir. Bu bileşikler, UV dalga boyunu etkili şekilde absorbe ederek UV-B filtresi görevi görmektedirler. Görünür ışığın veya PAR'ın mezofil hücrelerine geçmesine izin verirler. Bitkiler UV-B'ye maruz

kaldığında; çözünebilir flavonoidler ve hücre çeperine bağlı çözünmeyen fenil-propanoidlerce zengin bir içeriğe sahip olduğu belirlenmiştir. Singh ve ark. [61] UV-B radyasyonu altında UV-B absorplayan pigmentlerin yaklaşık %10 civarında arttığını arazi çalışmalarında göstermişlerdir. Kozalaklı bitkilerin ibrelerinde epidermis UV-B radyasyonunu etkili bir şekilde azalttığından [85], kozalaklı bitkilerin artan UV-B'ye kısmen dayanıklı olduğu düşünülmektedir [12]. Flavonoid ve diğer fenolik bileşiklerdeki artışın, UV-B radyasyonuna karşı mezofil hücrelerini koruduğu pek çok çalışmada gösterilmiştir [12, 86]. Ayrıca, Stapleton ve Walbot (87) flavonoidlerin DNA'nın radyasyondan zarar görmesine karşı da koruma sağladığını ileri sürmüşlerdir. Yine bu pigmentlerin, tilakoid membranların korunmasında görev aldığı düşünülmektedir. Bunu radikalleri yakalayan mekanizmanın kararlılığını sağlayarak yapmaktadır. Fotosentez sırasında oluşan triplet klorofili, 1O_2 ve serbest radikalleri tutarak antioksidant görev üstlenmektedir [12, 88]. UV-B radyasyonu, flavonoid biyosentez yolundaki anahtar genlerin ifadesini ve flavonoid sentetaz gibi enzimlerin transkripsiyonunu uyarır [83]. Bu enzimler, UV-B absorbe eden fenolik bileşiklerin (özellikle epidermal dokulardaki) indüklenmesini sağlar. Yukarıda da bahsedildiği gibi UV-B absorplayan bileşikler, UV-B radyasyonunun hassas mezofil dokularına geçmesini önler. Angiospermlerde, UV-B absorbe eden bileşikler ilk olarak epidermal hücrelerin vakuollerinde birikir, antiklinal (çevreye dik) hücre çeperinden mezofil dokularına geçmesine izin verir. Gymnospermlerde, UV-B absorbe eden bileşikler vakuollerde ve hücre çeperine bağlı olarak bulunur [84]. UV-B kaynaklı farklı flavonoid metabolitleri mevcuttur [88].

UV-B absorbe eden fenolik bileşikler, hem yaprak gelişim hızını hem de yaprak büyüklüğünü etkiler [12]. Diğer çevresel streslerde de etkili olduğu ortaya konmuştur. Yan ve ark. [89] yaptıkları çalışmada, tuz stresi ile ortaya çıkan oksidatif strese karşı fenoliklerin birikiminin önemli olduğunu belirlemiştir. Redükte askorbat varlığında hidrojen peroksitin, vakuollerdeki fenolikler tarafından etkisiz hale getirildiği bildirilmiştir [90].

UV-B ışınmasını filtreleyen bir molekül olan antosiyaninler, flavonoidlerin şikimik asit yoluyla sentezlenen ve suda çözünen bir pigmenttir. Antosiyaninlerin özellikle kök, gövde ve yaprak dokularında bulunması çevresel strese dayanıklılığın artması ile

ilişkilidir. Osmotik veya toksik madde stresinde kök uçlarında, osmotik veya soğuk stresinde ise gövdede biriktiği bulunmuştur. UV-B radyasyonundaki değişimleri farklı çalışmalarda farklı sonuçlar vermiştir. Arpa çeşitleri ile yapılan çalışmalarda UV-B koşullarında antosiyanin miktarı artarken [91, 92, 93], Chalker-Scott [94] ise DNA zararından dolayı antosiyanin sentezinin inhibe olduğunu bildirmektedir. Ayrıca, anthosiyaninlerin de fotooksidatif zararın azaltılmasına yardımcı olan antioksidantlar gibi davranabildiği iddia edilmektedir [95].

UV-B radyasyonunun etkisinin azaltılmasında rol oynayan diğer bir bileşikler grubu 450-550 nm'deki ışığı absorbe eden karotenoidlerdir [96, 97, 98, 99]. UV-B radyasyonuna karotenoidlerin yanıtı çeşitlidir [12].

1.2.5.2. UV-B'nin Antioksidant Savunma Sistemi Üzerine Etkisi

Bitki hücrelerinde fotosentez ve solunum süreçleri, aktif oksijen türlerinin (AOT) asıl kaynağıdır. Normal büyüme koşullarında, AOT üretimi az, stres koşulları altında üretimi fazladır ve koruma sistemleri ile kontrol altında tutulur [89]. Düzeyleri stresin şiddetine, süresine ve strese karşı bitkinin gösterdiği uyuma da bağlıdır [80]. Aktif oksijen türleri (süperoksit anyonları, hidrojen peroksit, hidroksil radikalleri vb.) son derece reaktiftir ve protein, lipid, pigment ve diğer hücrenel bileşiklere bağlanarak, degradasyona ve fonksiyonlarının bozulmasına sebep olur [100].

Hidrojen peroksit (H_2O_2), hücrenel toksik bir metabolittir. Fakat hem bitki hem de hayvan hücrelerinde sinyal molekül olarak görev yaptıkları da kabul edilmektedir. Hidrojen peroksit oluşumu, abiyotik ve biyotik stres koşullarında artmaktadır. Bazı araştırmacılar H_2O_2 'nin bitkilerde; düşük konsantrasyonda çeşitli abiyotik streslere karşı toleransı arttıran sinyal molekül olarak, yüksek konsantrasyonda ise programlı hücre ölümlerini organize ederek çift yönlü rol oynadığını bildirmişlerdir [100]. Buna ilaveten, bitkilerde H_2O_2 'in biyotik ve abiyotik streslere çapraz toleransın gelişmesinde merkezi bir bileşen olarak kabul edilmektedir [103].

Bitki hücrelerinde AOT'lerin oluştuğu yerlerin başında yer alan fotosentetik elektron taşıma zincirinin bir bileşeni olan fotosistem I (PSI)'deki Mehler

reaksiyonu oksijenin tüketildiği ve sonucunda süperoksit radikalinin (O_2^-) ve hidrojen peroksitin üretildiği yerdir. PSII'deki kısmi su oksidasyonu (3Chl 'deki klorofil molekülü enerjisini iletirken), O_2 ve H_2O_2 formlarının oluşmasını sağlamaktadır [100]. PSI'de ferrodoksin elektronunu, Calvin döngüsündeki enzimlerin kaybından dolayı ferrodoksin NADP redüktaz yerine moleküler oksijene (O_2) verir. Moleküler O_2 'nin bir elektron almasıyla süperoksit iyonları oluşur [104]. Diğer bir AOT kaynağı ise ozon (O_3)'dur. O_3 , stomalar aracılığıyla hücreler arası boşluklara girer ve AOT'ne dönüşür. Ozonla çevresel faktörler, bitkilerin metabolik süreçlerine zarar veren AOT'lerinin üretilmesine neden olduğu açıkça bilinmektedir [104].

AOT'lerinin zararlı etkisi, hücrenin antioksidant savunma sisteminin etkinliğine bağlıdır. Antioksidant savunma, AOT gibi serbest radikal oluşumunu engellemek, oksidatif zararı onarmak ve tehlikeli molekülleri elimine etmek gibi birkaç basamakta gerçekleşir. Hücrenin antioksidant savunma sistemi, süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX), peroksidaz (POD) gibi antioksidant enzimleri ve askorbat, glutatyon, α -tokoferol, karotenoid gibi küçük antioksidant molekülleri kapsar [100]. Bitki hücresine düşük konsantrasyonda hidrojen peroksit uygulaması CAT, APX, GPX ve GR'nin gen ifade olmasına yol açan sinyal molekül olarak görev yapar. H_2O_2 homeostazisindeki değişiklikler, yüksek sıcaklık şok proteinlerinin sentezine neden olur ve mitojenler tarafından aktive edilen protein kinazı arka arkaya aktive eder [100].

SOD, süperoksit radikallerinin H_2O_2 'e çevrilmesini sağlayan dismutasyon reaksiyonunu katalizlemektedir. SOD enziminin yüksek katalitik etkisi nedeniyle hücrelerde O_2^- birikimine izin verilmez. Aynı zamanda süperoksit, hafif asidik koşullarda SOD olmadan kendiliğinden dismutasyonla H_2O_2 çevrilebilir. APX ve CAT, H_2O_2 'i kullanarak birlikte, $^{\cdot}O_2$ ve H_2O_2 düzeyini kontrol ederler. Sonuçta en tehlikeli AOT olan hidroksil (OH^-) radikali oluşumunu sınırlarlar [89]. OH^- , hücrelerin eliminasyonunda kullanılabilecekleri bir enzim sistemi olmadığından kolayca tüm biyolojik moleküllerle reaksiyona girebilir ve fazla miktarda üretildiğinde ise hücrelerin ölümüne sebep olur [105]. Asıl antioksidant olan askorbat ve glutatyon doğrudan AOT'ni bağlar ve APX ve glutatyon peroksidazın substratını azaltır. GR ve dehidroaskorbat redüktaz ve monoaskorbat redüktaz

antioksidant-yenileme enzimi olarak görev yapar [89]. Askorbat-glutasyon döngüsü özellikle kloroplastlarda, H_2O_2 'in kullanılmasında ve hücrenin redoks durumunun korunmasında önemli rol oynar [65, 100]. Bitkilerde özellikle fotosentetik hücrelerde ve meristemlerde fazla miktarda bulunurken, normal fizyolojik koşullar altında yaprak ve kloroplastlarda düşük seviyededir. Ancak stres koşullarına maruz kalan bitki hücrelerinde konsantrasyonu artar ve O_2^- ve OH^- 'in doğrudan temizlenmesinde rol oynayarak, oksidatif strese karşı tolerans sağlamada görev alır [65]. Çözülebilir metabolit askorbatın ozon ve UV-B zararlarının önlenmesinde önemli rol oynadığına dair pek çok kanıt rapor edilmiştir [106].

Bitkiler, UV-B stresi ile karşılaştığında peroksidaz (POD) ve SOD içeren antioksidant enzim sistemini aktive ederler. Yaprak yüzeyinde depolanmış mum tabakası, radyasyonu önlemede etkilidir ve epikütikular mum kristalloidlerini artırarak radyasyonu yansıtırlar. Bütün bu özellikler, UV-B radyasyonunda neden bazı bitkilerin büyümesinin ve fotosentetik aktivitesinin etkilendiğini, diğerlerinin ise etkilenmediğini açıklayabilir [12].

Yağda çözünen antioksidantların miktarı (α -tokoferol ve karotenoidler), suda çözünen asıl antioksidant olan askorbik asitten daha önce artar. Fotosentetik sistemin korunmasında ve onarımında önemli rol oynayan tokoferollerin plastid membranlarında abiyotik stresle birlikte içeriğinin arttığı görülmüştür. Stres derecesi ile tokoferol konsantrasyonu arasında doğrusal bir ilişki saptanmıştır [106]. O_2^- ve AOT'ne karşı membranların kararlılığının korunmasında da tokoferollerin kritik öneme sahip olduğu belirtilmektedir [65, 107].

1.2.6. UV-B'nin Diğer Streslerle İlişkisi

Bitkiler abiyotik (yüksek sıcaklık, tuz kuraklık, UV-B gibi) ve biyotik (bitki patojenleri gibi) pek çok çevresel strese maruz kalabilir. Bitkilerin tek veya birlikte strese maruz kaldıklarında hücrel cevaplarının benzer olduğu gösterilmiştir. Örneğin; *Arabidopsis* bitkisinin *Pseudomonas syringae* patojenine maruz kaldığında öldüğü, UV-B stresine maruz kaldıktan sonra virüs patojeni ile karşılaştığında canlılığını sürdürdüğü görülmüştür [102].

Doğal ortamlarında UV-B radyasyonu, yüksek ışık şiddeti, kuraklık, artmış ozon konsantrasyonu gibi diğer çevresel koşullarla birlikte yer alır [106].

Çizelge 1.1. Antioksidanların sınıflandırılması [105].

Antioksidan Enzimler	Rolü	Özellikleri
Superoksit dizmutaz (SOD)	O_2^- 'i H_2O_2 'ye dönüştürür	Mn-SOD, Manganez içerir CuZn-SOD, Bakır ve çinko içerir Fe-SOD, Mn ve Fe içerir Ni-SOD, Ni içerir Cu-SOD Bakır içerir
Katalaz (CAT)	H_2O_2 'i H_2O 'ya çevirir	Peroksizomlerde yer alan tetramerik bir proteindir.
Glutasyon peroksidaz	H_2O_2 ve lipit peroksidlerini etkisizleştirir	Selenoprotein (Se^{2+} içerir), daha çok sitozolde, az olarak mitokondride bulunur ve GSH kullanır
Antioksidan Vitaminler	Rolü	Özellikleri
Alfa tokoferol	Lipit peoksidasyonunu kırar. Lipit peroksidlerini O_2^- ve OH^- 'yi temizler	Yağda çözünür
Beta karoten	Peroksi radikalleri ile O_2 ve OH^- 'yi temizler Vitamin A'nın oksidasyonunu önler. Geçiş metallerini bağlar	Yağda çözünür
Askorbik asit	Direk olarak O_2^- , OH^- ve H_2O_2 'yu temizler. Nötrofiller tarafından uyarılan antioksidanları nötralize eder. Vit. E'nin rejenerasyonunu sağlar	Suda çözünür

Stratosferik ozon tabakasındaki değişikliklerin yol açtığı küresel iklim değişiklikleri, sıklıkla aşırı yağış ve sıcaklığa neden olur. UV-B ve artan CO_2 düzeyinden etkilenen odunlu bitkilerin hayatta kalmasında sıcaklık ve donma toleransları önemli rol oynamaktadır [14]. Soya fasulyesinin çiçek ve polenlerinde yüksek sıcaklık ve UV-B radyasyonunun, tek veya birlikte öldürücü etkisi olduğu belirlenmiştir [59]. Sadece CO_2 miktarı arttırıldığında, çeşitlerinde önemsiz değişimler gözlemlenirken, yüksek miktarda CO_2 ve UV-B maruz kaldıklarında polen morfolojisi, üretimi ve üremesi önemli derecede etkilenmektedir [59]. Bununla birlikte, UV-B uygulaması öncesi diğer bir çevresel faktörlerle ön

uygulama yapılması durumunda bitkilerin UV-B stresinde daha iyi performans sergilediđi belirlenmiřtir [92, 108, 109]. Sıcaklık stresi ile UV-B radyasyonuna arasında potansiyel negatif bir iliřki olabileceđi bildirilmektedir [110].

2. MATERYAL VE METODLAR

2.1. Bitki Materyali

Bu arařtırmada, Kuzey Yarımküre’de yayılıř gösterdiđi farklı enlemlerden ve bölgelerden sađlanan ve ařađıda listesi verilen 10 sarıçam (*Pinus sylvestris* L.) soyu kullanılmıřtır (Çizelge 2. 1.).

Çizelge 2. 1. Denemede kullanılan sarıçam soyları, ait oldukları ölkeler ve kodları

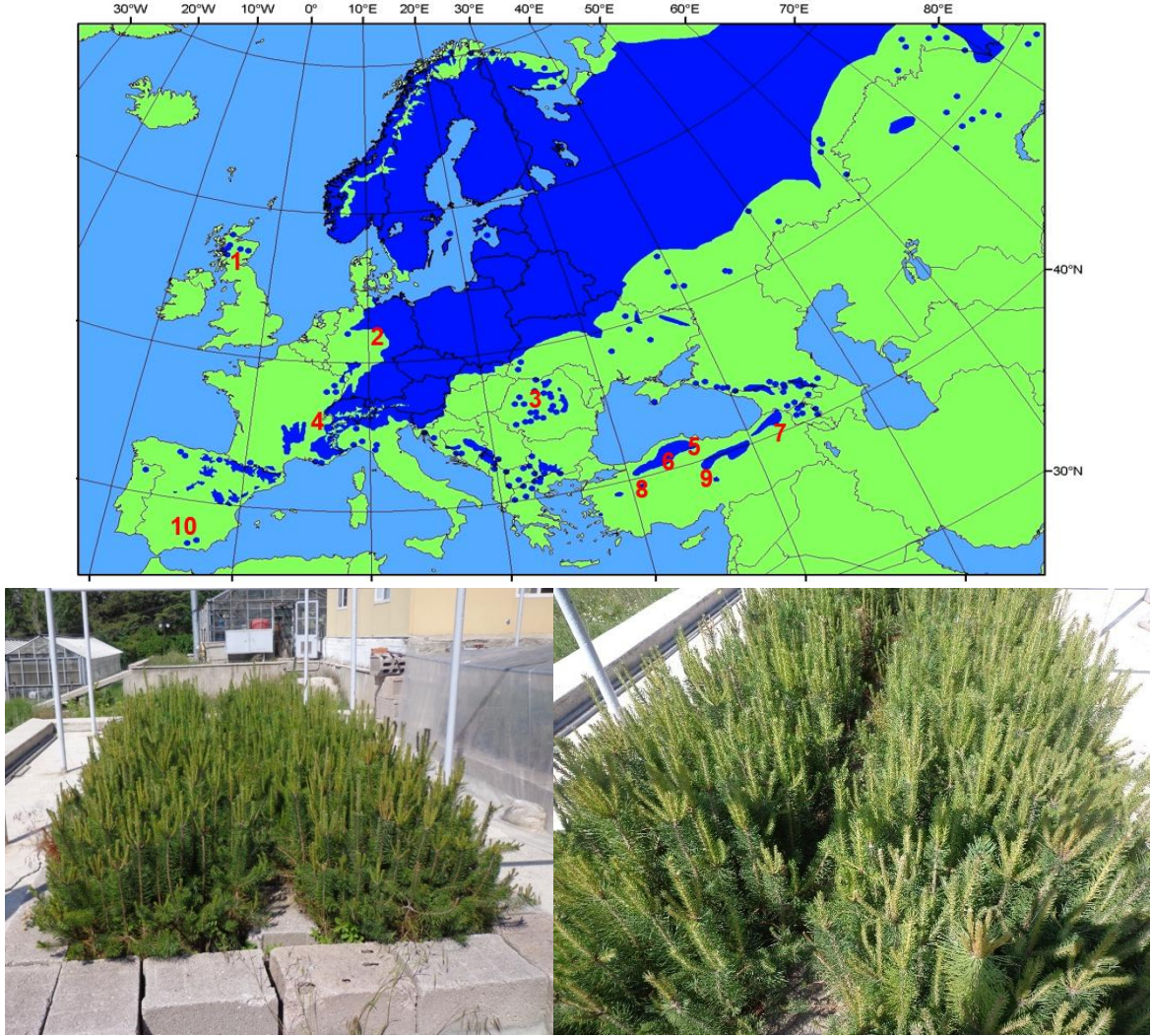
Sıra	Soy	Ölke	Kod
1	psySTN4-01SI	İngiltere	IN
2	Waldsieversdorf	Almanya	ALM
3	Brasovcity	Romanya	RO
4	PSY-Ventoux	Fransa	FR
5	Vezirköprü-Ovacık (Kunduz)	Türkiye	TRV
6	İlgaz-Gökdere (Yenice)	Türkiye	TRI
7	Sarıkamıř –Sarıkamıř	Türkiye	TRS
8	Çatacık-Deđirmendere	Türkiye	TRC
9	Kayseri-Pınarbařı	Türkiye	TRK
10	Sierra penibeticas-nevada	İspanya	IS

Sarıçam soylarına ait fidanlar, T.C. Orman ve Su İřleri Bakanlıđı, Orman Ađaçları ve Tohumları İslah Arařtırma Müdürlüđü tarafından sađlanmıřtır. Çizelge 2.1.’de listelenen ve Őekil 2.1.’de dađılıřları gösterilen sarıçam soylarının tohumları belirtilen ölke ve bölgelerden ilgili Bakanlık tarafından temin edilmiř ve Bakanlıđın Kızılcahamam Orman Fidanlıđı’nda klasik tüplere ekilmiřtir. Bu çalıřmalarda kullanılan fidanlar 3+0 yařına kadar seralarında büyütölmüřtür (Őekil 2.1.).

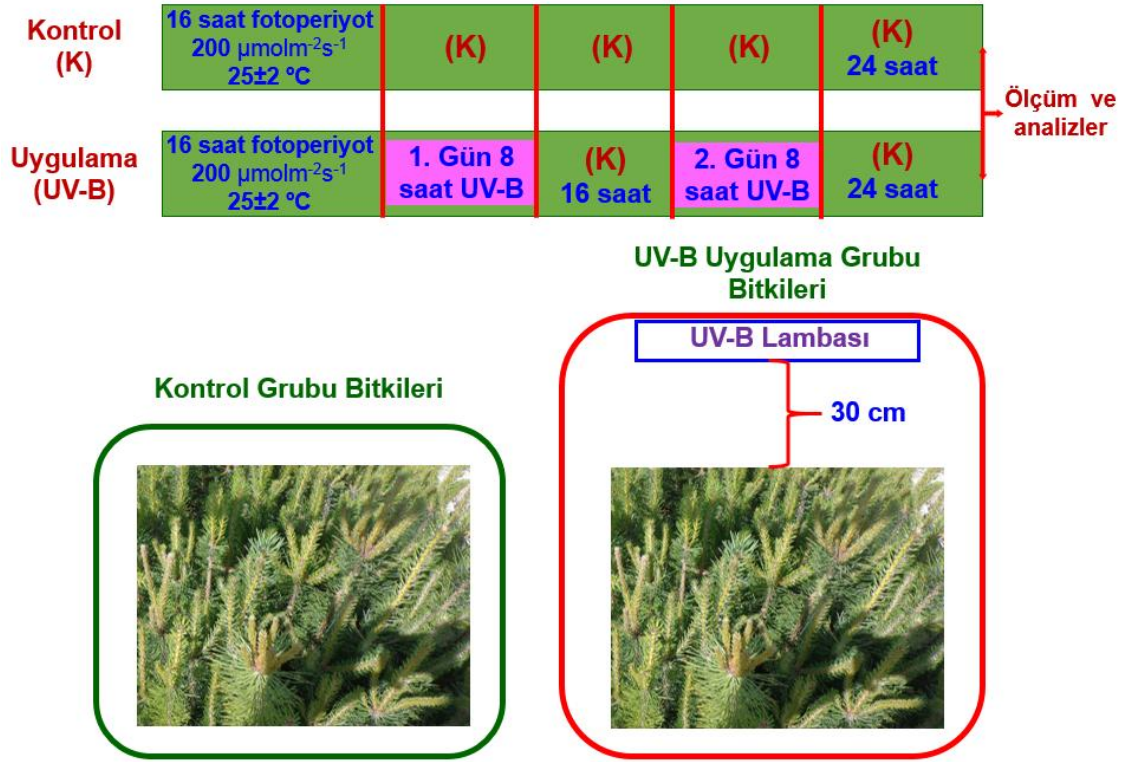
2. 2. UV-B Uygulaması

Laboratuvara getirilen sarıçam fidanları kontrol ve uygulama grubu olacak Őeklinde iki gruba ayrılmıřtır. Uygulama grubu fidanları, özel hazırlanmıř UV-B uygulama kabinlerinde UV-B’ye (312 nm, G15T8E, USHIO UV-B Fluorescent Lamp, biyolojik

olarak etkili UV-B ($UV-B_{BE}$) Caldwell [111] göre hesaplanmıştır ve $2.88 \text{ kJ. m}^{-2}.\text{gün}^{-1}$ 'dir) maruz bırakılmıştır (Şekil 2. 2.). Maruz bırakılma süreleri ön çalışmalar ile belirlenmiştir. Bu amaçla, UV-B uygulamasından sonraki her saat başında polifazik klorofil a fluoresansı ölçümleri yapılmış ve soyların yaklaşık yarısının fotosentetik performans indekslerinin (PI_{abs}) azalma eğiliminde olduğu süre uygulama süresi olarak belirlenmiştir. Böylece uygulama grubu bitkilerine, 2 gün boyunca günde 8 saat UV-B uygulanması kararlaştırılmıştır. Kontrol grubu bitkileri ise doğal ortamlarının özelliklerine ayarlanmış kontrollü koşullardaki iklim odasında tutulmuştur. Uygulama sonrası, uygulama grubu bitkileri de kontrol grubu bitkilerin yanına taşınmıştır. UV-B uygulamasından 1 gün sonra (24 saat) aşağıda belirtilen parametrelerin analizleri yapılmıştır.



Şekil 2. 1. Çalışmada kullanılan soyların dağılış alanları (üst) ve TC. Orman ve Su İşleri Bakanlığı seralarından sağlanan sarıçam fidanlarının genel görüntüsü (alt)



Şekil 2. 2. Deneme düzeni ve UV-B uygulaması

2.3. Belirlenen Parametreler

2.3.1. Membran Hasarı

Membran hasarı, Sairam ve ark. [112]'ları ve Prasil ve Zamechik [113]'den modifiye edilerek belirlenmiştir. Kontrol ve UV-B uygulanmış bitkilerinin yapraklarından alınan örneklerle belirlenmiştir. Bitkilerin iğne yapraklarının en geniş kısmından birer cm'lik 5'er segment alınmıştır. Bu segmentler, içerisinde 5 ml. deiyonize su bulunan deney tüplerine konmuş ve tüpler 24 saat boyunca 100 rpm hıza ayarlanan sallayıcıda tutulmuştur. Bu sürenin sonunda örneklerin bulunduğu sıvının elektriksel iletkenlikleri (EL_1) ölçülüp kaydedilmiştir. Daha sonra örnekler, sıcak su banyosunda 100 °C'de 30 dakika kaynatılıp, elektriksel iletkenlikleri (EL_2) tekrar ölçülmüştür. Kaydedilen değerlerden membran hasarı (MH) aşağıdaki formül ile hesaplanmıştır [112].

$$\text{Membran hasarı (\%)} = (EL_1 / EL_2) \times 100$$

2.3.2. H₂O₂ miktarı

Esterbauer ve Cheeseman [114]'a göre H₂O₂ miktarı saptanmıştır. 100 mg taze yaprak örneği 4 ml % 0.1 trikloroasetik asit (TCA) ile 4°C'de homojenize edilmiştir. Homojenat, 10.000 rpm'de 4°C'de 15 dakika santifüj edildikten sonra elde edilen süpernatant H₂O₂ miktarını belirlemek için kullanılmıştır. 0.5 ml süpernatanta, 0.5 ml 0.1 M tris/HCl tamponu (pH 7.6) ve 1 ml 1 M KI eklenmiştir. 90 dakika karanlıkta reaksiyona bırakıldıktan sonra hidrojen peroksit miktarı 390 nm'de spektrofotometrik (Shimadzu Mini-1240 UV-VIS spectrophotometer) olarak belirlenmiştir.

2.3.3. Fotosentetik Pigment Miktarı

Yaprak dokularının klorofil a ve b, toplam klorofil (a+b) ve karotenoid (ksantofil + karoten, x+c) miktarları Lichtenthaler [115]'e göre belirlenmiştir. Yaprak dokularındaki pigment miktarlarının belirlenmesi için kontrol ve uygulama grubundaki bitkilerden 50 mg yaprak örneği alınarak %100'lük aseton ile homojenize edilmiştir. Homojenat, 3500 rpm'de 5 dakika santrifüj edildikten sonra süpernatantların absorbanları spektrofotometrede 470, 644.8 ve 661.6 nm dalga boylarında okunmuştur. Pigment miktarları (mg/gr.T.A.) aşağıdaki formüllere göre hesaplanmıştır:

$$\text{Klorofil a} = (11.24 \times A_{661.6}) - (2.04 \times A_{644.8})$$

$$\text{Klorofil b} = (20.13 \times A_{644.8}) - (4.19 \times A_{661.6})$$

$$\text{Toplam klorofil} = (7.05 \times A_{661.6}) - (18.09 \times A_{644.8})$$

$$\text{Karotenoid} = [(1000 \times A_{470}) - (1.9 \times \text{klo.a}) - (63.14 \times \text{klo.b})] / 214$$

2.3.4. Flavonoid ve Antosiyanin miktarı

Taze yaprak örneği (100 mg) metanol:HCl:H₂O (79:1:20) karışımında homojenize edilip 10.000 rpm'de 15 dakika santrifüj edilmiştir. Süpernatantta spektrofotometrik

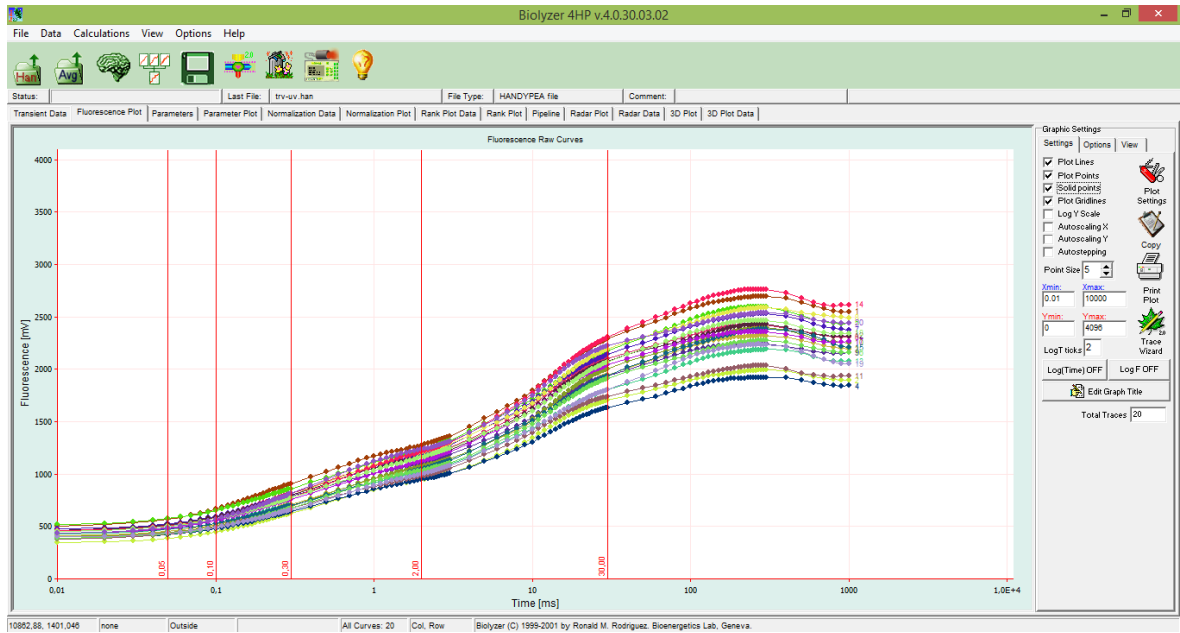
olarak 300 nm'de flavanoid miktarı [116], 535 nm'de antosiyanin miktarı (%) [108] belirlenmiştir.

2.3.5. Polifazik Klorofil a Floresansı

Kontrol ve UV-B uygulanan fidanlarda klorofil a floresansı ölçümleri uygulamadan 24 saat sonra Strasser ve Strasser [117], Strasser ve ark. [71] ve Toth ve ark. [79]'e göre fluorimetre (HandyPEA, Hansatech Instruments Ltd., King's Lynn Norfolk, PE 4 NE, UK) ile yapılmıştır (Şekil 2.3.). Özel klipsleri ile en az 30 dakika karanlığa adapte edilen bitkilerin yapraklarında, 3 dioddan sağlanan 600 Wm^{-2} ($3000 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)'lik kırmızı ışıkla floresans yayılımı uyarılıp 12 bit çözünürlükte, 1 s süresince sinyaller kaydedilmiştir. [71, 79, 117]. Sinyaller 10 μs dan 0.3 ms'ye kadar her 10 μs , 0.3'den 3 ms'ye kadar her 0.1 ms, 3'ten 30 ms'ye kadar her 1 ms, 30'dan 300 ms'ye kadar her 10 ms ve 300 ms'den 1 s'ye kadar 100 ms'de bir kayıt edilmiştir. Elde edilen OJIP verileri, JIP-Test ile (Genevre Üniversitesi'nden R. J. Strasser ve ekibinin geliştirdiği Biolyzer paket programı kullanılarak) hesaplanan parametrelerden yararlanılarak değerlendirilmiştir. Kullanılan JIP-Test parametreleri Çizelge 2. 2.'de verilmiştir.

2.4. İstatistiksel Analizler

Çalışma üç tekrarlı olarak düzenlenmiş ve polifazik klorofil a floresansı hariç incelenen diğer tüm parametreler 3 tekrarlı olarak ölçülmüştür. Polifazik klorofil a floresansı ölçümleri ise her bir uygulama için 10 tekrarlı olarak yapılmıştır. Çalışmadan elde edilen verilere SPSS paket programı kullanılarak, istatistiki varyans analizi (ANOVA) yapılmıştır. Her bir bağımsız değişken için uygulama ve soylar arasındaki farkın önem kontrolü Anlamlı Önemli Fark %5 (AÖF, $p<0.05$) düzeyinde hesaplanmıştır. Sonuçlar radar grafik üzerinde gösterilmiştir. Bunun için UV-B uygulaması kontrol değerlerine göre normalize edilmiştir. İstatistiksel olarak önemli ($p<0.05$) olan değerler grafikte * işareti ile gösterilmiştir.



Şekil 2. 3. Polifazik klorofil a fluoresansı ölçümü (üst) ve Biolyzer paket programında soylara ait fluoresans eğrilerinin görünümü (alt)

Çizelge 2. 2. JIP-testte kullanılan bazı terimlerin, tanımlamaların ve formüllerin özeti [71, 74, 118, 119, 120].

Teknik ve hesaplanan fluoresans parametreleri	Tanımı
F_0	Minimum fluoresans intensitesi (O basamağı)
F_J	2 ms'deki fluoresans intensitesi (J basamağı)
F_I	30 ms'deki fluoresans intensitesi (I basamağı)
F_M	Maksimum fluoresans intensitesi (P basamağı)
V_J	$(F_{2ms} - F_0)/(F_M - F_0)$, J basamağındaki değişken fluoresans (2 ms)
V_I	$(F_{30ms} - F_0)/(F_M - F_0)$, I basamağındaki değişken fluoresans (30 ms)
V_K	$(F_{300\mu s} - F_0)/(F_M - F_0)$, K basamağındaki değişken fluoresans (300 μs)
Mo veya (dV/dt)o	$4(F_{300\mu s} - F_0)/(F_M - F_0)$, Fluoresansın tahmini başlangıç eğimi (ms^{-1} 'deki) veya fotokimyanın başlangıç hızı
OEC	$[1 - (V_K/V_J)]_{stres} / [1 - (V_K/V_J)]_{kontrol}$, oksijen çıkaran komplekslerin (OEC) fraksiyonu
Kuantum etkinliği veya akış oranları	
ϕ_{P_0} veya TRo/ABS	$(1 - F_0)/F_M$ veya F_V/F_M , Primer fotokimyanın maksimum quantum verimi
ϕ_{E_0} veya ETo/ABS	$1 - F_0/F_M$. Ψ_0 , Elektron transportunun maksimum verimi
Ψ_0 veya ETo/TRo	$1 - V_J$, Tutulan eksitonun Q_A^- 'dan elektron transport zincirine bir elektronu hareket ettirme etkinliği
ϕ_{D_0} veya Do/ABS	F_0/F_M , Fotokimya dışında kaybedilen enerji
Spesifik akışlar	Her bir reaksiyon merkezi başına enerji akışları
ABS/RC	$Mo \cdot (1/V_J) \cdot (1/\phi_{P_0})$, t= 0'da absorplanan enerji (reaksiyon merkezi (RC) başına) veya ortalama anten büyüklüğü
TRo/RC	$Mo \cdot (1/V_J)$, t= 0'da yakalanan enerji (RC başına)
ETo/RC	$Mo \cdot (1/V_J) \cdot \Psi_0$, t= 0'da elektron transportu (RC başına)
Dlo/RC	$(ABS/RC) - (TRo/RC)$, Fotokimya dışında kaybedilen enerji (RC başına)
Fenomenolojik akışlar	Ölçüm yapılan yaprak alanı bazında enerji akışları
ABS/CSo $\approx F_0$	t= 0'da absorplanan enerji akışı
TRo/CSo	$\phi_{P_0} \cdot (ABS/CSo)$, t= 0'da yakalanan enerji (yaprak alanı (CS) başına)
ETo/CSo	$\phi_{P_0} \cdot \Psi_0 \cdot (ABS/CSo)$, t= 0'da elektron transportu (CS başına)
Dlo/CSo	$(ABS/CSo) - (TRo/CSo)$, Bir PSII'de fotokimya dışında kaybedilen enerji (CS başına)
RC/CSo	$\phi_{P_0} \cdot (V_J/Mo) \cdot F_0$, t= t F_M 'da aktif PSII reaksiyon merkezleri miktarı
PI_{Abs}	$(RC/ABS) \cdot (\phi_{P_0} / (1 - \phi_{P_0})) \cdot (\Psi_0 / (1 - \Psi_0))$, Performans indeksi

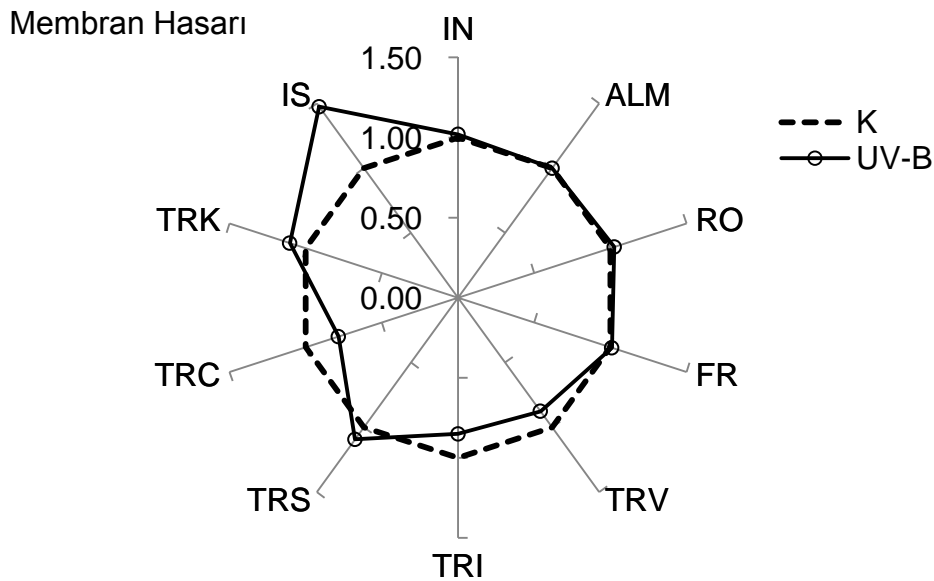
3. SONUÇ ve TARTIŞMA

3.1. Sonuçlar

Bu çalışmada, UV-B uygulamasının farklı sarıçam soyları üzerine etkileri membran hasarı, hidrojen peroksit, fotosentetik pigmentler, flavonoid ve antosiyanin miktarları ve fotosentetik aktivite gibi parametreler aracılığıyla incelenmiştir. Elde edilen verilere göre sarıçam soylarının incelenen parametreler açısından farklı cevap verdiği görülmektedir.

3.1.1. UV-B Uygulamasının Sarıçam Soylarının Membran Hasarı Üzerine Etkileri

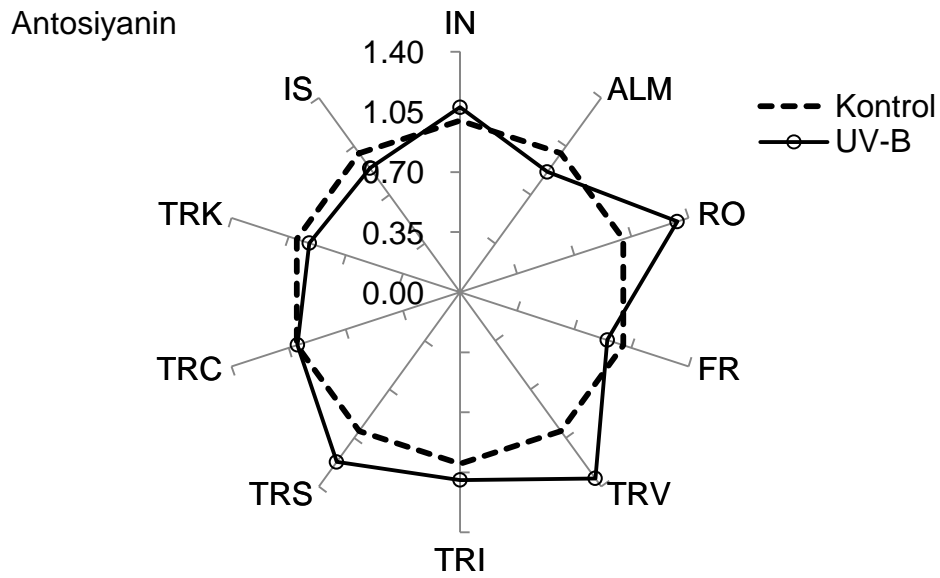
UV-B uygulaması 10 farklı soy üzerinde membran hasarı üzerine etkileri iyon sızıntı oranları ölçülerek incelenmiştir. UV-B uygulamasının soylar üzerine etkisi Şekil 3.1.'de görülmektedir. UV-B uygulaması sonucunda özellikle İspanya soyunda (IS) iyon sızıntısı olarak ölçülen membran hasarı kontrollüne göre yaklaşık %50'lik bir artış sergilemiştir. TRC soyunda membran hasarı ise kontrole göre yaklaşık %20 azalmıştır. Diğer sarıçam soylarında görülen değişimler IS ve TRC soylarındaki kadar belirgin olmamıştır.



Şekil 3.1. UV-B uygulamasının sarıçam soylarının membran hasarı üzerine etkisi. (K, kontrol; UV-B, UV-B uygulaması) (n= 9)

3.1.2. UV-B Uygulamasının Sarıçam Soylarının Antosiyanin Miktarına Etkisi

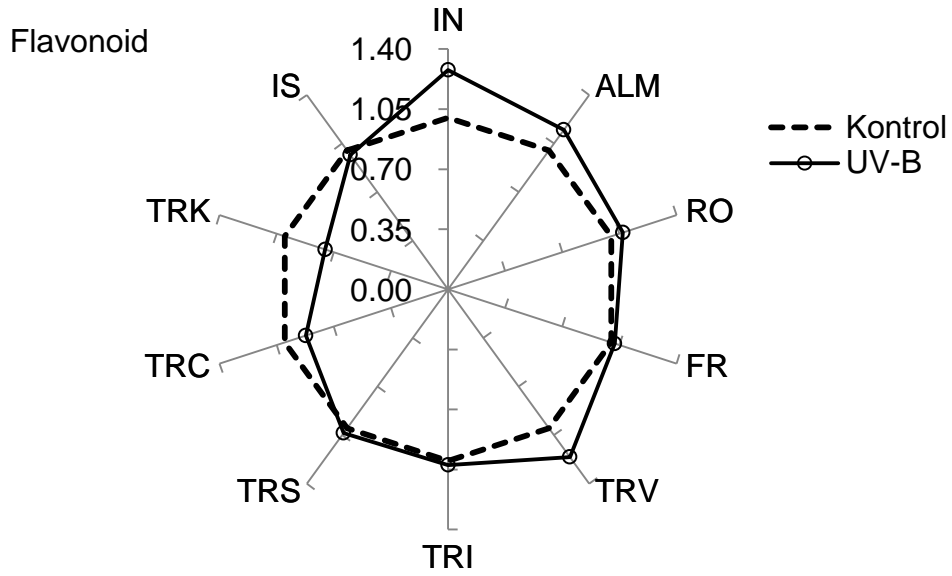
UV-B uygulamasının, sarıçam soylarının antosiyanin içeriği üzerine etkisi incelendiğinde; UV-B uygulaması soyların antosiyanin içeriğinin kontrole göre değişim sergilediği görülmektedir (Şekil 3.2.). UV-B uygulaması ile Romanya (RO), Vezirköprü (TRV) ve Sarıkamış (TRS) soylarının antosiyanin miktarının belirgin şekilde arttığı gözlenirken, diğer sarıçam soylarının antosiyanin içeriğindeki değişimler bu üç soydaki değişimler kadar büyük olmadığı görülmektedir.



Şekil 3. 2. UV-B uygulamasının sarıçam soylarının antosiyanin miktarına etkisi (n= 9)

3.1.3. UV-B Uygulamasının Sarıçam Soylarının Flavonoid Miktarına Etkisi

Yapraklardaki flavonoid içeriği üzerine UV-B uygulamasının etkisi Şeki 3.3.'te verilmiştir. UV-B uygulaması, İngiltere (IN), Almanya (ALM) ve Vezirköprü (TRV) soylarında flavonoid miktarını sırasıyla yaklaşık %28, %15 ve %21 arttırdığı belirlenmiştir. Buna karşılık Çatacık (TRC) ve Kayseri (TRK) soylarında flavonoid miktarı sırasıyla yaklaşık %13 ve %25 azalmıştır (Şekil 3.3.).



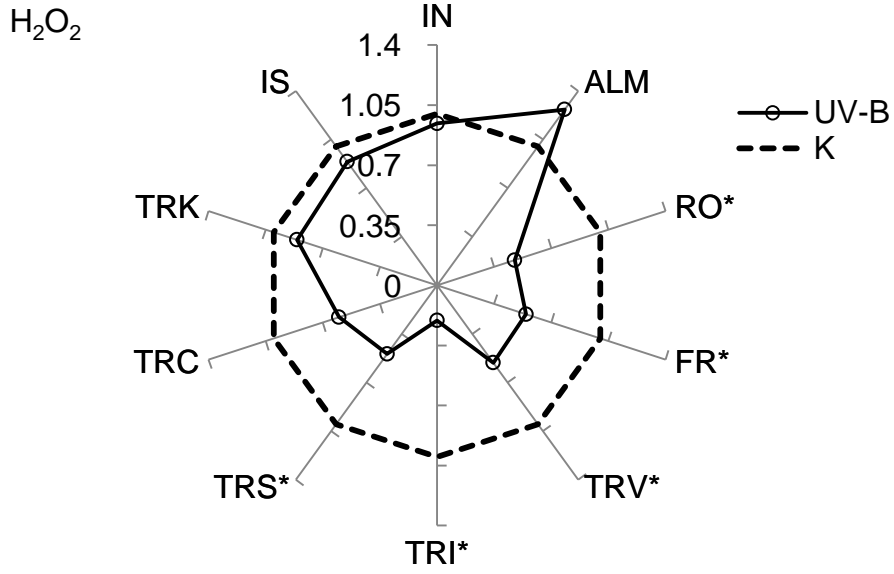
Şekil 3. 3. UV-B uygulamasının sarıçam soylarının flavonoid miktarına etkisi (n= 9)

3.1.4. UV-B Uygulamasının Sarıçam Soylarının Hidrojen Peroksit (H₂O₂) Miktarına Etkisi

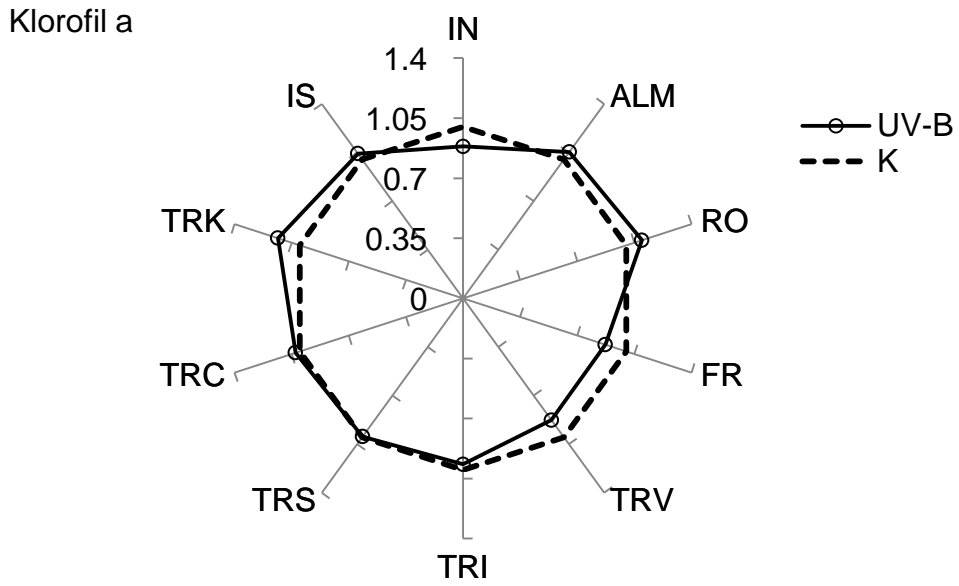
UV-B stresi uygulaması sonucunda H₂O₂ miktarı Almanya soyu (ALM) hariç diğer tüm sarıçam soylarında kontrole göre azaldığı görülmüştür (Şekil 3.4). Azalan H₂O₂ miktarı Romanya (RO), Fransa (FR), Vezirköprü (TRV), Sarıkamış (TRS) soylarında önemli (p<0,05) ve yaklaşık %50 iken, Ilgaz (TRI) soyunda %79 olduğu belirlenmiştir.

3.1.5. UV-B Uygulamasının Sarıçam Soylarının Fotosentetik Pigment Üzerine Etkisi:

UV-B uygulamasının fotosentetik pigmentler üzerine etkisi Şekil 3.5., 3.6., 3.7. ve 3.8.'de ve toplam klorofil/karotenoid oranı Şekil 3.9'da verilmiştir. Klorofil a miktarı İngiltere (IN), Fransa (FR), Vezirköprü (TRV), Ilgaz (TRI) soylarında kontrole göre UV-B uygulamasıyla azaldığı görülürken, Almanya (ALM), Romanya (RO), Çatacak (TRC), Kayseri (TRK) ve İspanya (IS) soylarında kontrole göre artırdığı saptanmıştır (Şekil 3.5.). Sarıkamış soyunda ise bir değişiklik gözlenmemiştir. Bununla birlikte, klorofil a miktarında belirlenen değişimler istatistiksel olarak önemli olmamıştır.



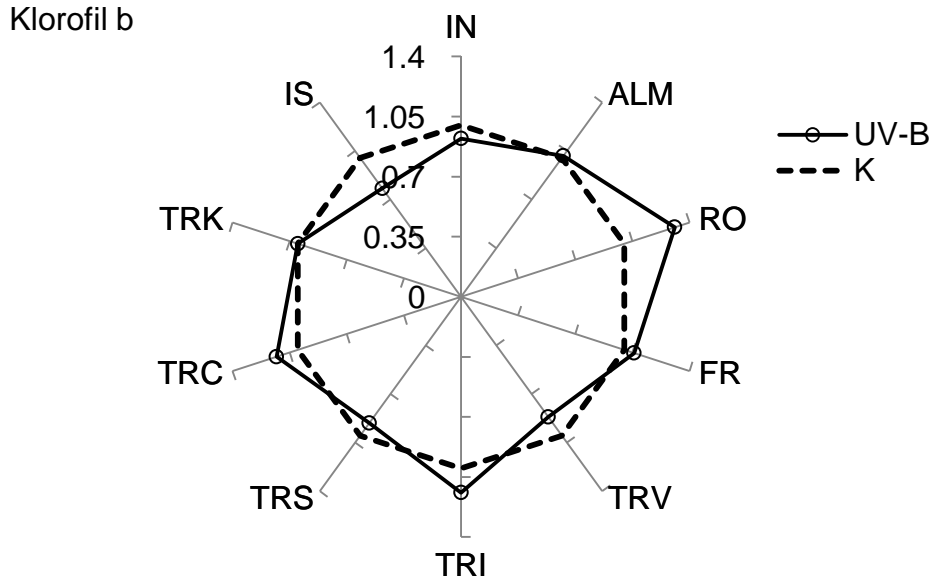
Şekil 3. 4. UV-B uygulamasının sarıçam soylarının hidrojen peroksit miktarına etkisi (n= 9; *, istatistiksel olarak p<0.05 düzeyinde önemli)



Şekil 3. 5. UV-B uygulamasının sarıçam soylarının klorofil a miktarına etkisi (n= 9)

UV-B uygulaması klorofil b miktarını, İngiltere (IN), Vezirköprü (TRV), Sarıkamış (TRS) ve İspanya (IS) soylarında kontrole göre azalmaya neden olurken, Romanya (RO), Fransa (FR), Ilgaz (TRI) ve Çatacık (TRC) soylarında kontrole göre artmış ancak bu artış istatistiksel olarak önemli bulunmamıştır (Şekil 3.6.). Almanya (ALM) ve Kayseri (TRK) soylarında ise bir değişiklik saptanmamıştır. UV-

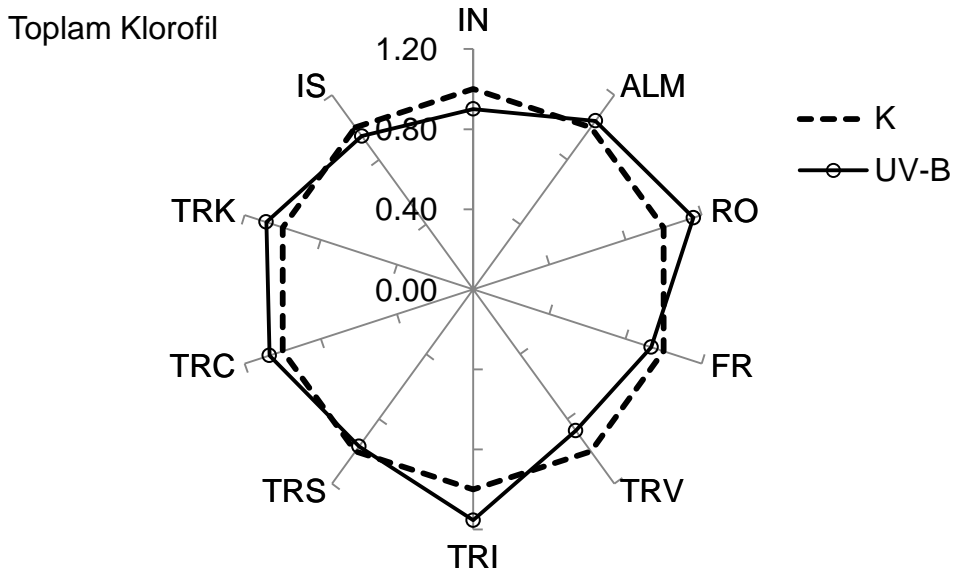
B uygulamasının, klorofil a miktarına benzer şekilde klorofil b miktarına da etkisi istatistiksel olarak önemli bulunmamıştır.



Şekil 3. 6. UV-B uygulamasının sarıçam soylarının klorofil b miktarına etkisi (n= 9)

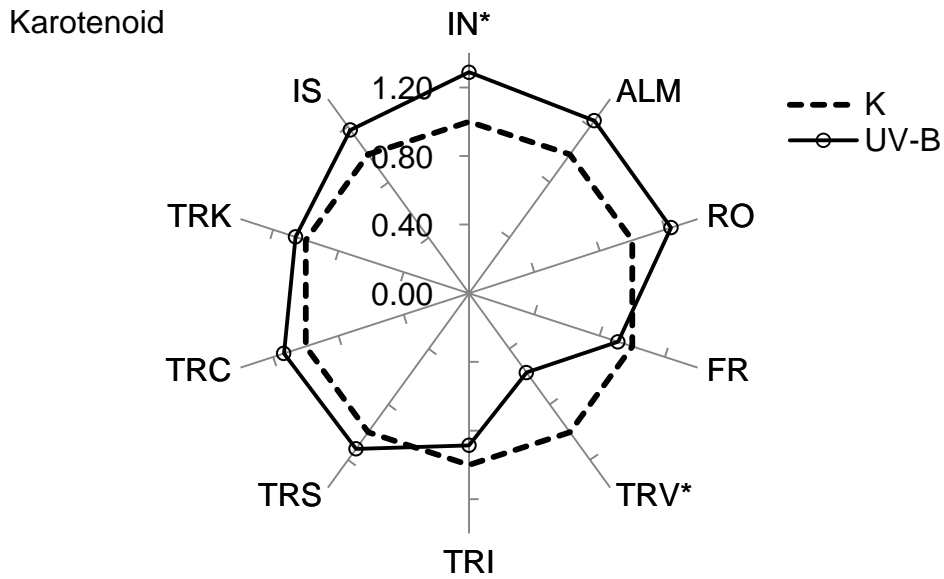
UV-B uygulaması nedeniyle klorofil a ve b miktarında meydana gelen değişiklikler toplam klorofil miktarlarına da yansımıştır (Şekil 3.7.). İngiltere (IN), Fransa (FR), Vezirköprü (TRV) ve İspanya (IS) soylarının toplam klorofil miktarını UV-B azaltırken, diğer soylarda arttığı saptanmıştır. Sarıkamış (TRS) soyunda ise bir değişiklik göze çarpmamaktadır (Şekil 3.7.). Diğer klorofil pigmentler miktarlarında olduğu gibi toplam klorofil miktarında da gözlenen değişiklikler istatistiksel olarak önemli bulunmamıştır.

UV-B uygulamasının diğer bir fotosentetik pigment olan karotenoid miktarlarına etkisi soylara göre farklılık sergilemiştir (Şekil 3.8.). Fransa (FR), Vezirköprü (TRV) ve Ilgaz (TRI) soyları hariç diğer tüm sarıçam soylarında UV-B uygulaması sonucunda karotenoid miktarı artmıştır. Ancak bu artış, sadece İngiltere (IN) soyunda istatistiksel olarak önemli olmuştur ($p<0.05$). Karotenoid miktarında azalış saptanan diğer 3 sarıçam soylarından sadece Vezirköprü (TRV)'deki değişim istatistiksel olarak önemli seviyededir ($p<0.05$).

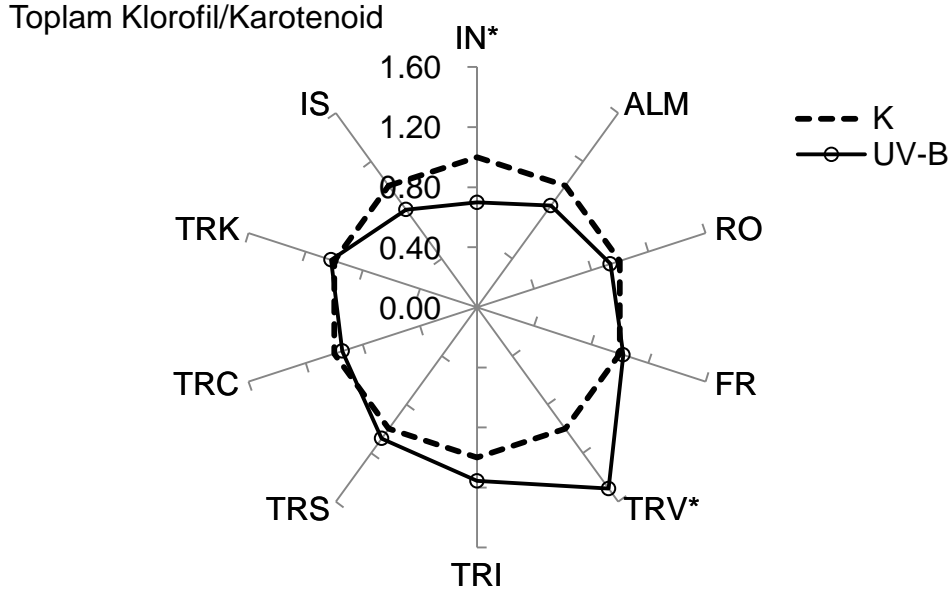


Şekil 3. 7. UV-B uygulamasının sarıçam soylarının toplam klorofil miktarına (a+b) etkisi (n= 9)

UV-B uygulamasının tüm soylarda toplam klorofil / karotenoid oranındaki değişim incelendiğinde; sarıçam soylarının yarısı (IN, ALM, RO, TRC ve IS) azalma sergilerken, diğer yarısı (FR, TRV, TRI, TRS ve TRK) artış sergilemiştir (Şekil 3. 9.). İngiltere (IN) ve Vezirköprü (TRV) soylarındaki klorofil/karotenoid oranındaki değişimler kontrollerine göre istatistiksel olarak önemli bulunmuştur ($p < 0.05$).



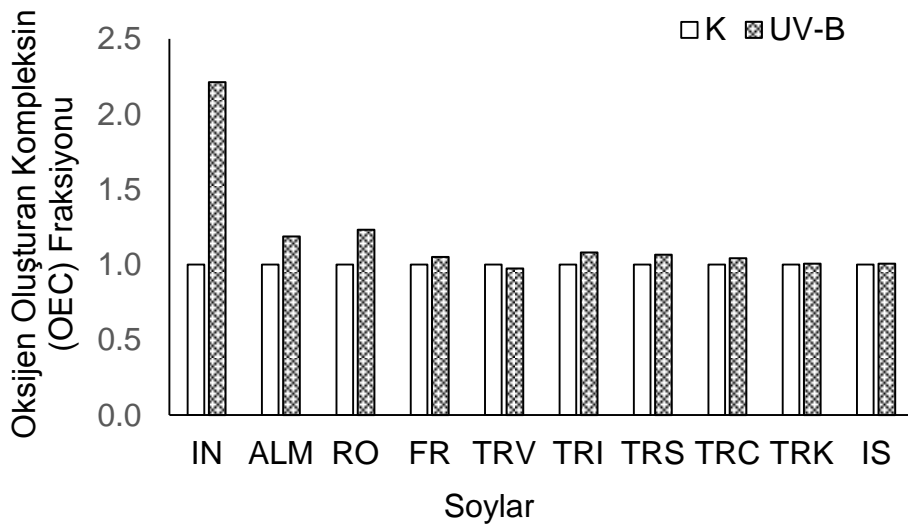
Şekil 3. 8. UV-B uygulamasının sarıçam soylarının karotenoid miktarına (c+x) etkisi (n= 9; *, istatistiksel olarak $p < 0.05$ düzeyinde önemli)



Şekil 3. 9. UV-B uygulamasının sarıçam soylarının toplam klorofil/karotenoid miktarına etkisi (n= 9; *, istatistiksel olarak p<0.05 düzeyinde önemli)

3.1.6. UV-B Uygulamasının Polifazik Klorofil a Fluoresansına Etkisi

UV-B uygulamasıyla tüm sarıçam soylarının oksijen oluşturan kompleksin (OEC) fraksiyonu 0.97 (Vezirköprü, TRV) ile 2.2 (İngiltere, IN) arasında değişim göstermiştir (Şekil 3.10.). Diğer sarıçam soylarının OEC fraksiyonu ise yaklaşık 1.1 civarındadır.

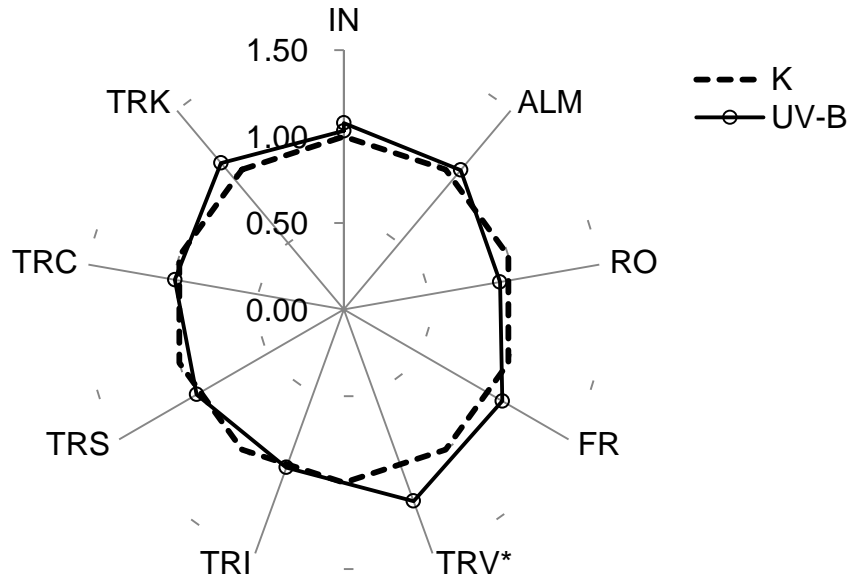


Şekil 3.10. UV-B uygulamasının sarıçam soylarının oksijen oluşturan kompleksin (OEC) fraksiyonuna etkisi (n= 30)

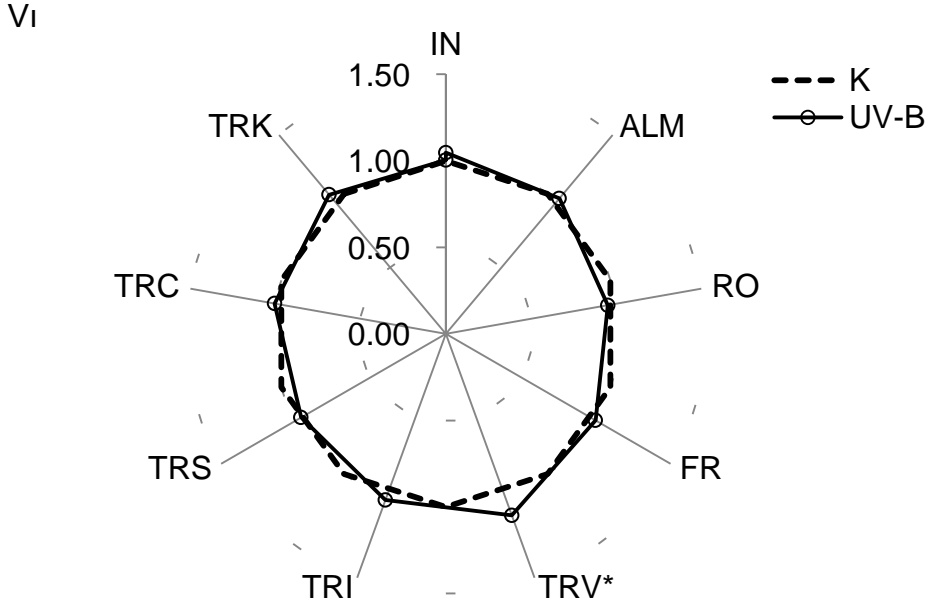
UV-B uygulaması redükte Q_A 'nın fraksiyonunu ifade eden 2 ms'deki değişken floresansı (V_J), Romanya (RO), Ilgaz (TRI), Sarıkamış (TRS) ve Çatacık (TRC) sarıçam soylarında kontrole göre azalmasına neden olurken diğer soylarda artışa yol açmıştır (Şekil 3.11.). Bununla birlikte Vezirköprü (TRV)'deki artış istatistiksel olarak önemli olduğu belirlenmiştir.

UV-B uygulaması V_J 'den farklı olarak; PQ havuzunun redüksiyon durumunu ifade eden 30 ms'deki değişken floresansı (V_I) Romanya (RO) ve Sarıkamış (TRS) soylarında kontrole göre azaltırken, diğer soylarda kontrole göre arttırdığı saptanmıştır (Şekil 3.12.). V_J 'den benzer şekilde; V_I 'da belirlenen değişimler sadece Vezirköprü (TRV) soyunda istatistiksel olarak önemli bulunmuştur ($p<0.05$).

VJ

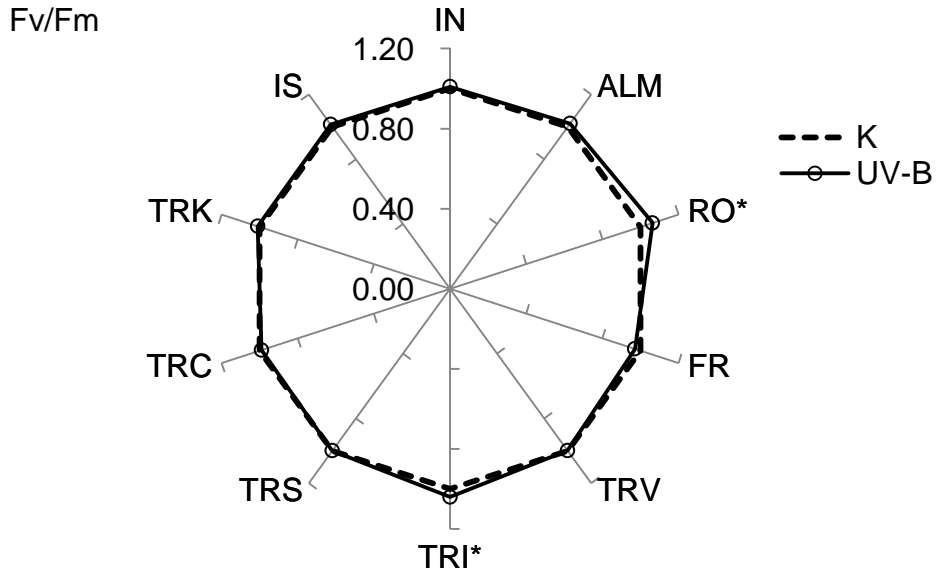


Şekil 3.11. Sarıçam soylarının V_J (2 ms'deki değişken floresans) değeri üzerine UV-B uygulamasının etkisi ($n= 30$; *, istatistiksel olarak $p<0.05$ düzeyinde önemli)



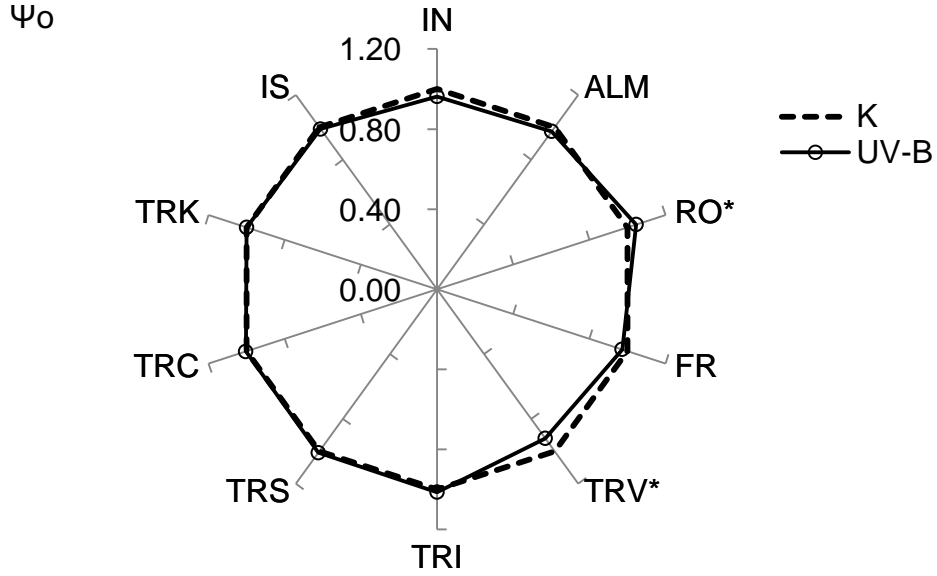
Şekil 3.12. Sarıçam soylarının V_i (30 ms'deki deęişken floresans) deęeri üzerine UV-B uygulamasının etkisi (n= 30; *, istatistiksel olarak $p<0.05$ düzeyinde önemli)

UV-B uygulamasının sarıçam soylarının PSII'sinin maksimum potansiyel verimlilięi (F_v/F_m , ϕ_{P_0} veya TR_o/ABS) üzerine etkisi Şekil 3.13'te verilmiştir. UV-B uygulaması, Romanya (RO) ve Ilgaz (TRI) soylarının F_v/F_m deęerinde önemli düzeyde artmasına neden olmuştur ($p<0.05$).



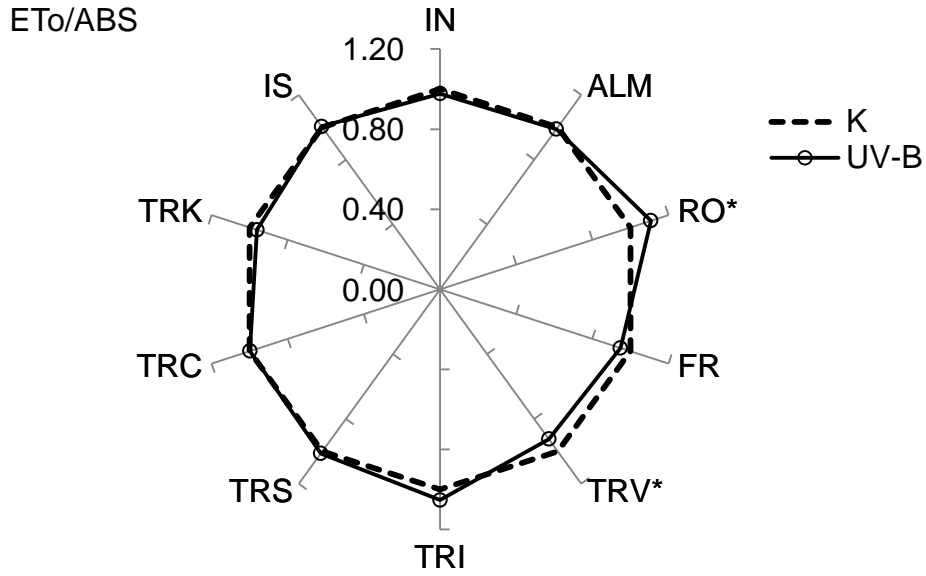
Şekil 3.13. Sarıçam soylarının PSII'nin maksimum potansiyel etkinlięi (F_v/F_m) üzerine UV-B uygulamasının etkisi (n= 30; *, istatistiksel olarak $p<0.05$ düzeyinde önemli)

UV-B uygulamasının tutulan eksitonun Q_A^- 'dan elektron transport zincirine bir elektronu hareket ettirme etkinliğini (Ψ_o veya ETo/TRo) Vezirköprü (TRV) soyunda azalttığı, Romanya (RO) soyunda arttırdığı, diğer sarıçam soylarında ise bu soylar kadar belirgin bir değişime yol açmadığı saptanmıştır (Şekil 3.14.).



Şekil 3. 14. Sarıçam soylarında UV-B uygulamasının, tutulan eksitonun Q_A^- 'dan elektron transport zincirine bir elektronu hareket ettirme etkinliğine (Ψ_o) etkisi (n= 30; *, istatistiksel olarak $p<0.05$ düzeyinde önemli)

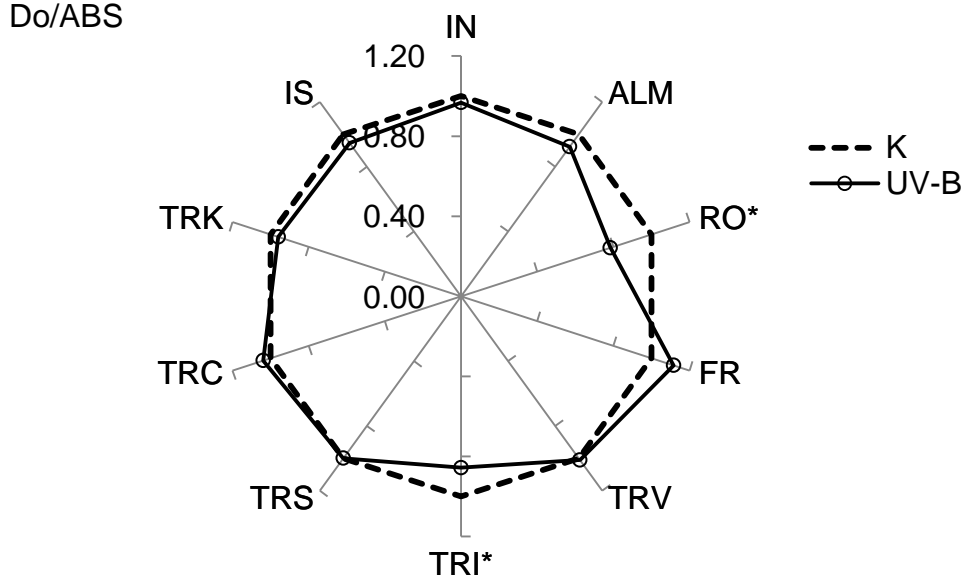
UV-B uygulaması elektron transportunun maksimum verimini (ϕ_{Eo} veya ETo/ABS) Romanya (RO) ve Ilgaz (TRI) soylarında kontrole göre artırırken, Fransa (FR) ve Vezirköprü (TRV) soylarında azaltmıştır (Şekil 3.15.). Diğer sarıçam soylarının elektron transportunun verimi üzerinde kontrole göre bir değişime neden olmamıştır. ETo/ABS'deki kontrollerine göre olan değişimler RO ve TRV soylarında istatistiksel olarak önemli bulunmuştur ($p<0.05$).



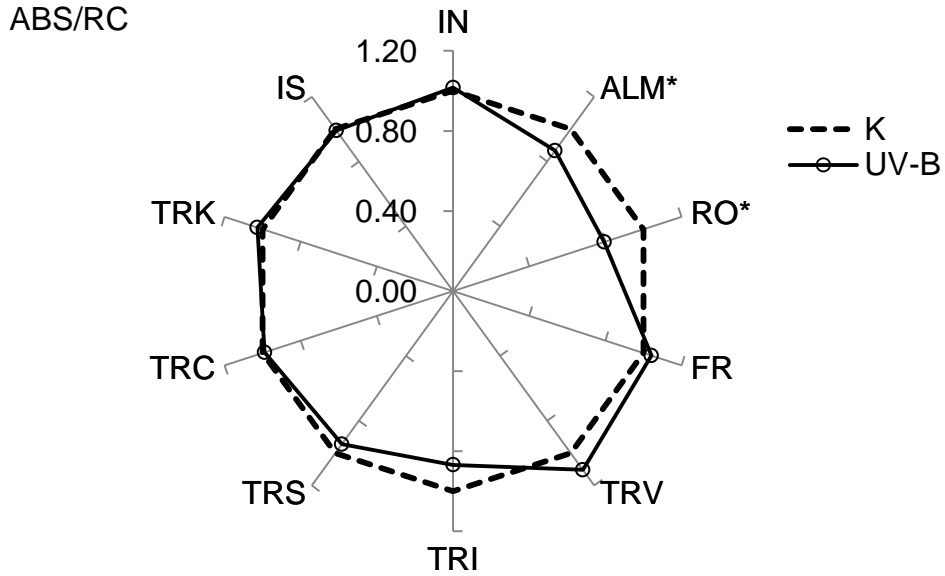
Şekil 3. 15. Sarıçam soylarında elektron transportunun maksimum verimine (ETo/ABS) UV-B uygulamasının etkisi (n= 30; *, istatistiksel olarak p<0.05 düzeyinde önemli)

UV-B uygulaması Fransa (FR), Vezirköprü (TRV) ve Çatacık (TRC) sarıçam soylarının fotokimya dışında enerji kaybını (ϕ_{D_0} veya Do/ABS) kontrole göre artırırken, Sarıkamış (TRS) soyu haricindeki diğer tüm sarıçam soylarında azaltmıştır (Şekil 3.16.). Bu azalma özellikle RO ve TRI sarıçam soylarında istatistiksel olarak önemli bulunmuştur ($p<0.05$).

UV-B uygulaması reaksiyon merkezi başına absorplanan enerji miktarını veya ortalama anten büyüklüğünü (ABS/RC) İngiltere (IN), Fransa (FR) ve Kayseri (TRK) soylarında kontrole göre artırırken, diğer sarıçam soylarında azaltmıştır (Şekil 3.17.). ALM ve RO soyunun ABS/RC değerindeki azalma istatistiksel olarak önemli bulunmuştur ($p<0.05$).

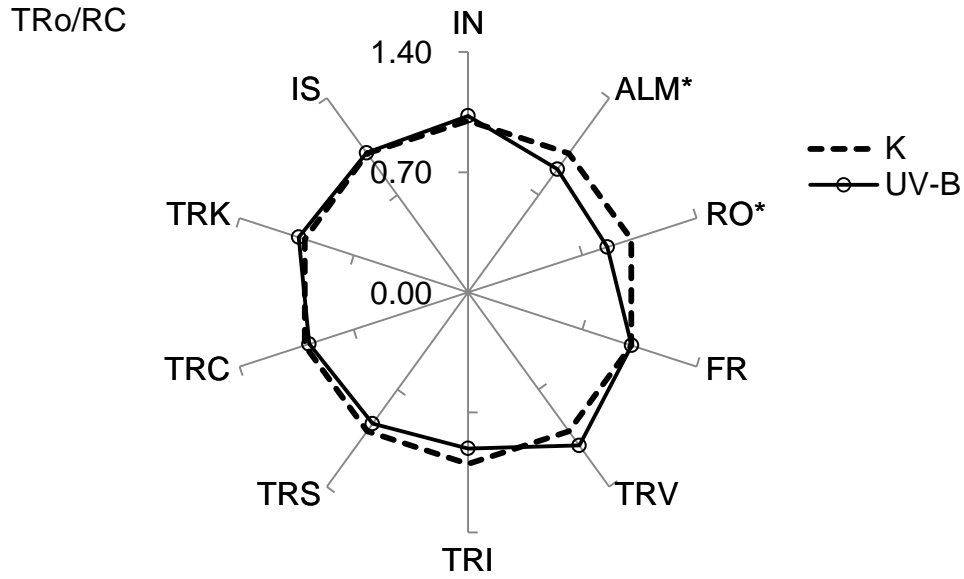


Şekil 3.16. Sarıçam soylarında fotokimya dışında enerji kaybına (Do/ABS) UV-B uygulamasının etkisi (n= 30; *, istatistiksel olarak p<0.05 düzeyinde önemli)



Şekil 3.17. Sarıçam soylarında ortalama anten büyüklüğüne (ABS/RC) UV-B uygulamasının etkisi (n= 30; *, istatistiksel olarak p<0.05 düzeyinde önemli)

UV-B uygulaması; reaksiyon merkezi başına tutulan enerjiyi (TRo/RC) Romanya (RO) soyunda kontrolüne göre azaltırken, İlgaz (TRI), Sarıkamış (TRS) ve Çatacık (TRC) soyları hariç diğer sarıçam soylarında kontrollerine göre arttırmıştır (Şekil 3.18.). ALM ve RO soylarındaki azalma istatistiksel olarak önemli bulunmuştur (p<0.05).

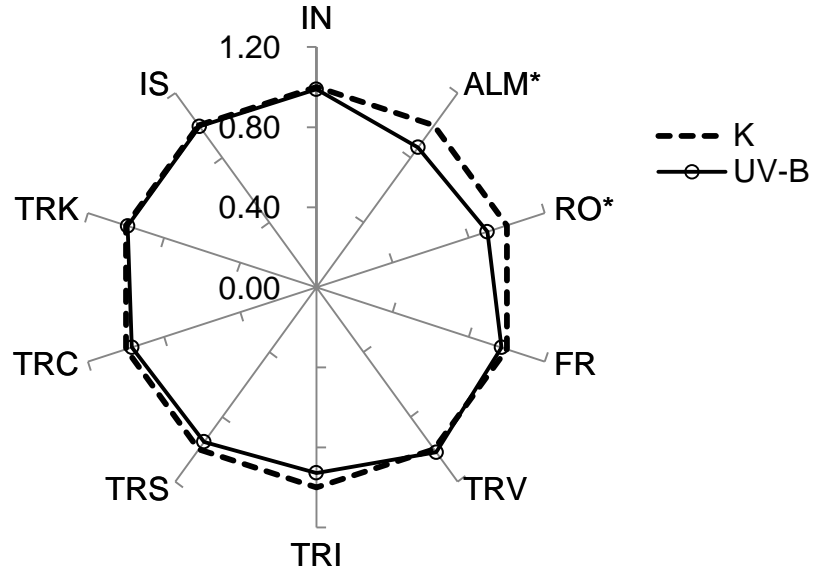


Şekil 3.18. Sarıçam soylarında reaksiyon merkezi başına tutulan enerjiye (TRo/RC) UV-B uygulamasının etkisi (n= 30; *, istatistiksel olarak p<0.05 düzeyinde önemli)

UV-B uygulaması reaksiyon merkezi başına elektron transportunu (ETo/RC) Almanya (ALM), Romanya (RO) ve Ilgaz (TRI) soylarında kontrollerine göre azaltırken, diğer sarıçam soylarında bu soylardaki kadar belirgin bir değişime yol açmamıştır (Şekil 3.19.). ALM ve RO soylarındaki değişim ise istatistiksel olarak önemlidir (p<0.05).

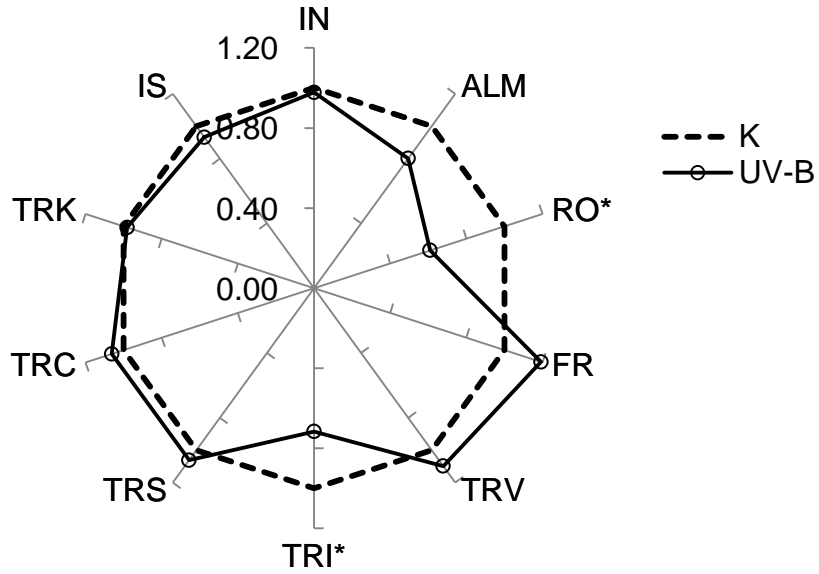
Reaksiyon merkezi başına enerji kaybına (Dlo/RC) UV-B uygulamasının etkisi Şekil 3.20.'de görülmektedir. UV-B uygulaması Fransa (FR), Vezirköprü (TRV), Sarıkamış (TRS) ve Çatacık (TRC) soylarında Dlo/RC değerinde kontrollerine göre artışa neden olurken, özellikle Almanya (ALM), Romanya (RO) ve Ilgaz (TRI) soylarında azalmaya yol açmıştır (Şekil 3.20.). Ancak sadece RO ve TRI soylarındaki azalmalar önemli düzeyde olmuştur (p<0.05).

ETo/RC



Şekil 3. 19. Sarıçam soylarında reaksiyon merkezi başına elektron transportuna (ETo/RC) UV-B uygulamasının etkisi (n= 30; *, istatistiksel olarak p<0.05 düzeyinde önemli)

Dlo/RC

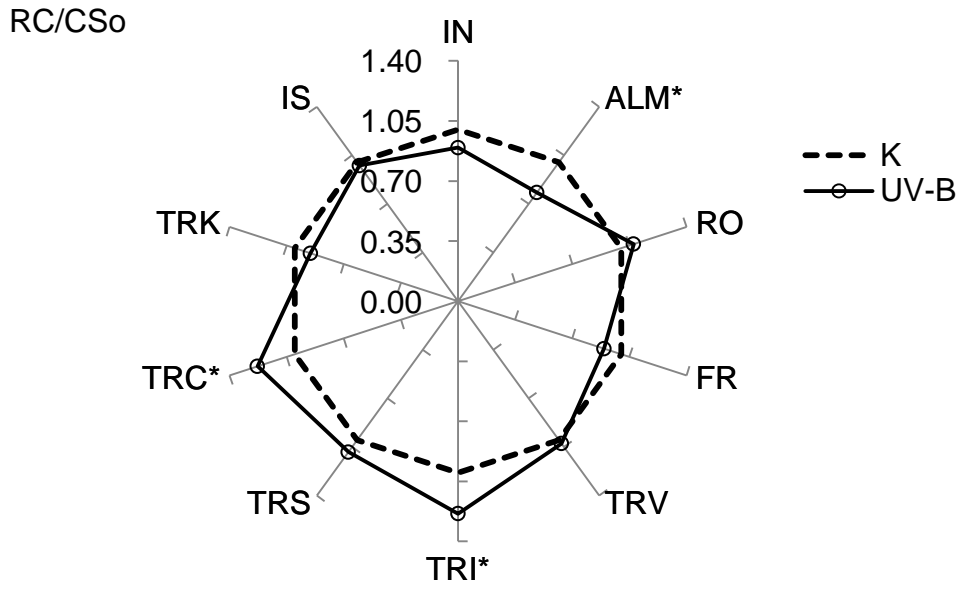


Şekil 3. 20. Sarıçam soylarında reaksiyon merkezi başına enerji kaybına (Dlo/RC) UV-B uygulamasının etkisi (n= 30; *, istatistiksel olarak p<0.05 düzeyinde önemli)

UV-B uygulamasının aktif PSII reaksiyon merkezleri miktarını (RC/CS₀) Romanya (RO), Vezirköprü (TRV), Ilgaz (TRI), Sarıkamış (TRS) ve Çatacık (TRC) olmak üzere 5 sarıçam soyunda arttırdığı gözlenirken, özellikle Almanya (ALM) olmak üzere diğer 5 soyda azalttığı saptanmıştır (Şekil 3.21.). RC/CS₀'da belirlenen

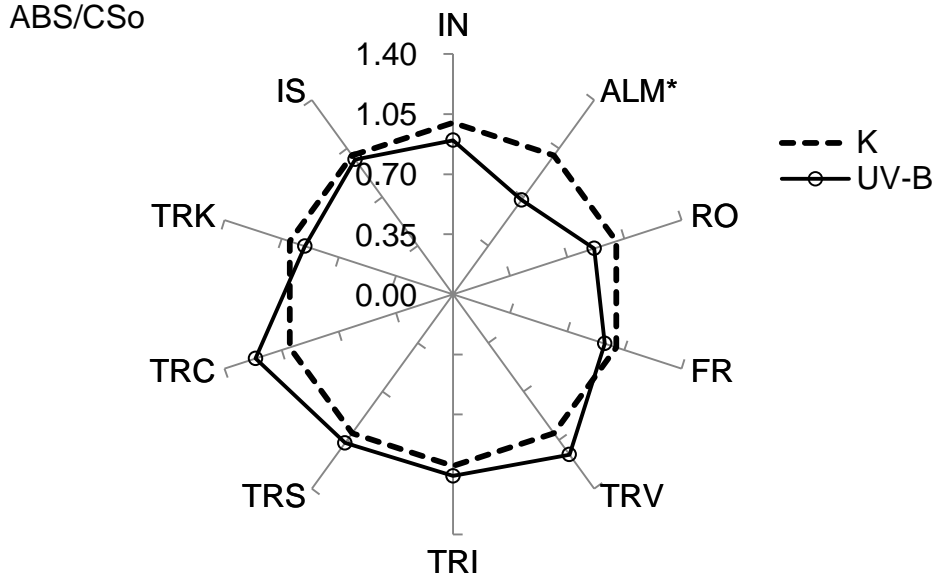
değişimler sadece ALM, TRI ve TRC soylarında istatistiksel olarak önemli bulunmuştur ($p<0.05$).

UV-B uygulamasının yaprak tarafından absorplanan enerji (ölçüm yapılan yaprak alanı bazında ışık absorpsiyonunu, ABS/CSo) miktarını Vezirköprü (TRV), Ilgaz (TRI), Sarıkamış (TRS) ve Çatacık (TRC) soylarında kontrollerine göre arttırdığı saptanırken, özellikle Almanya (ALM) olmak üzere diğer sarıçam soylarında kontrollerine göre azalttığı belirlenmiştir (Şekil 3.22.). Sadece Almanya (ALM) soyundaki değişim istatistiksel olarak önemli düzeyde olmuştur ($p<0.05$).

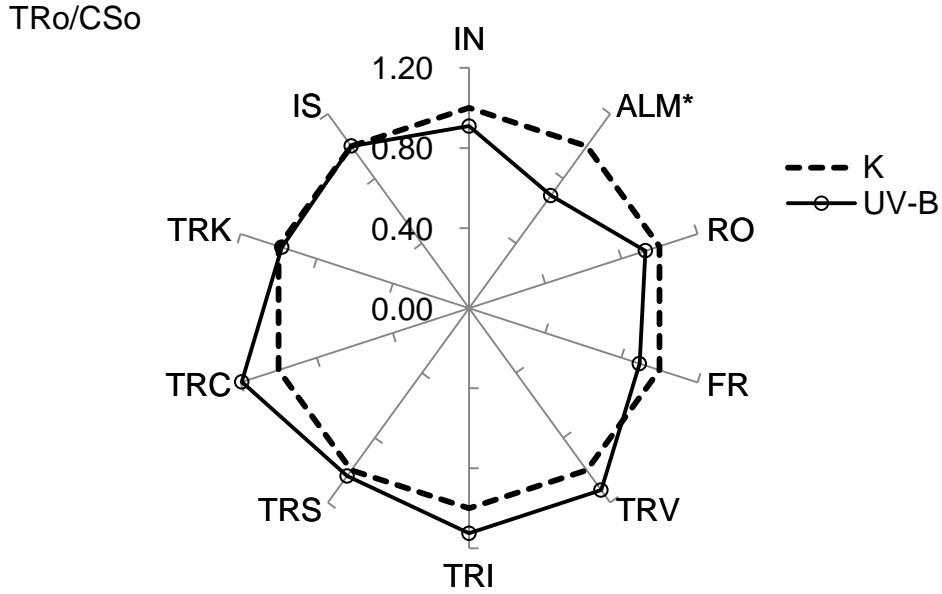


Şekil 3. 21. Sarıçam soylarında aktif PSII reaksiyon merkezleri miktarına (RC/CSo) UV-B uygulamasının etkisi ($n= 30$; *, istatistiksel olarak $p<0.05$ düzeyinde önemli)

UV-B uygulamasının yaprak tarafından tutulan enerji (ölçüm yapılan yaprak alanı bazında tutulan ışık enerjisi, TRo/CSo) üzerine etkisi Şekil 3.23.'te verilmiştir. UV-B'nin tutulan enerji (TRo/CSo) miktarı üzerinde, ABS/CSo sonucuna benzer bir etki yaptığı belirlenmiştir. UV-B Vezirköprü (TRV), Ilgaz (TRI), Sarıkamış (TRS) ve Çatacık (TRC) soylarında tutulan enerji miktarını kontrollerine göre artırırken, Kayseri (TRK) ve İspanya (IS) soyları hariç yine özellikle Almanya (ALM) olmak üzere diğer sarıçam soylarında kontrollerine göre azaltmıştır (Şekil 3.23.). ALM UV-B uygulamasından önemli derecede etkilenmiştir ($p<0.05$).



Şekil 3. 22. Sarıçam soylarında yaprak tarafından absorplanan enerji (ABS/CSo) miktarına UV-B uygulamasının etkisi (n= 30; *, istatistiksel olarak p<0.05 düzeyinde önemli)

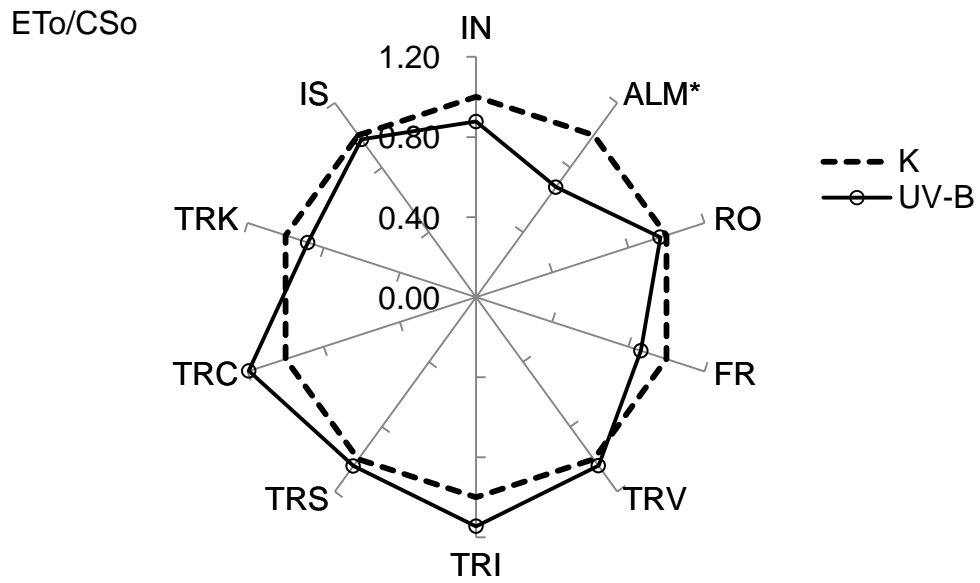


Şekil 3. 23. Sarıçam soylarında yaprak tarafından tutulan enerji (TRo/CSo) miktarına UV-B uygulamasının etkisi (n= 30; *, istatistiksel olarak p<0.05 düzeyinde önemli)

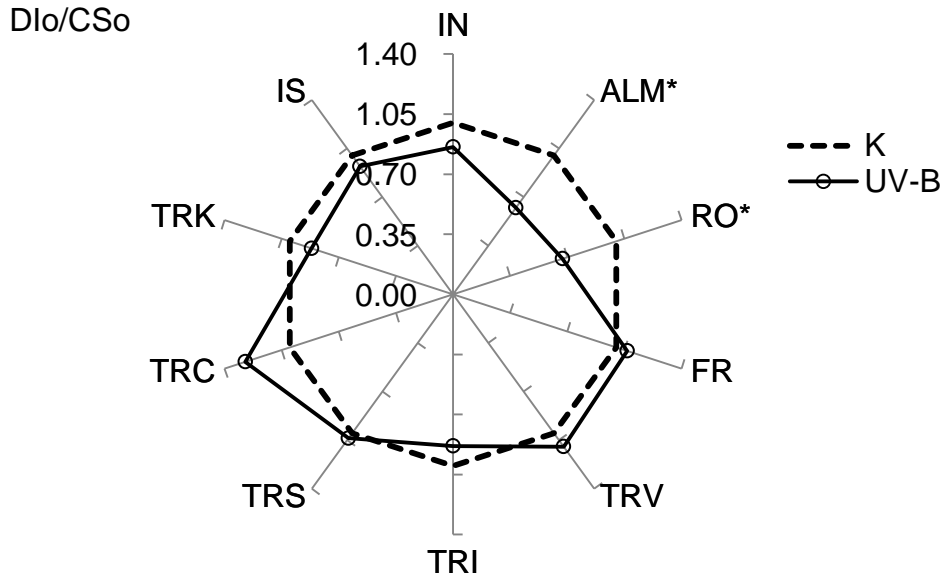
UV-B uygulaması ölçüm yapılan yaprak alanı başına elektron transportunu (ETo/CSo) Vezirköprü (TRV), Ilgaz (TRI), Sarıkamış (TRS) ve Çatacık (TRC)

soylarında kontrollerine göre arttırırken, diğer sarıçam soylarında azaltmıştır (Şekil 3.24.). Almanya (ALM) soyundaki azalma önemli düzeyde bulunmuştur.

UV-B uygulamasıyla ölçüm yapılan yaprak alanı başına fotokimya dışında enerji kaybı (Dlo/CSo) miktarı Fransa (FR), Vezirköprü (TRV) ve Çatacık (TRC) soylarında artarken, Sarıkamış (TRS) soyu hariç diğer tüm sarıçam soylarında kontrollerine göre belirgin bir şekilde azalmıştır (Şekil 3.25.). Almanya (ALM) ve Romanya (RO) soylarındaki azalma ise istatistiksel olarak önemlidir.



Şekil 3.24. Sarıçam soylarında ölçüm yapılan yaprak alanı başına elektron transportu (ETo/CSo) üzerine UV-B uygulamasının etkisi (n= 30; *, istatistiksel olarak $p<0.05$ düzeyinde önemli)

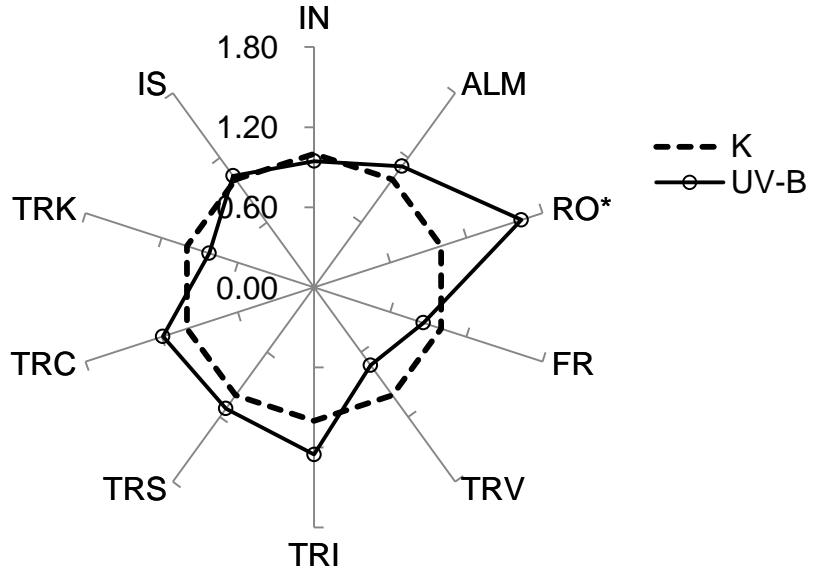


Şekil 3. 25. Sarıçam soylarında ölçüm yapılan yaprak alanı başına fotokimya dışında enerji kaybı (Dlo/CSO) miktarına UV-B uygulamasının etkisi (n= 30; *, istatistiksel olarak $p < 0.05$ düzeyinde önemli)

UV-B uygulaması performans indeksini (Plabs) Almanya (ALM), Romanya (RO), Ilgaz (TRI), Sarıkamış (TRS) ve Çatacık (TRC) soylarında kontrollerine göre belirgin şekilde arttırırken, Fransa (FR), Vezirköprü (TRV) ve Kayseri (TRK) soylarında belirgin bir şekilde azaltmıştır (Şekil 3.26.). RO çeşidinin PI değerindeki değişim istatistiksel olarak önemli bulunmuştur.

UV-B uygulamasının sarıçam soylarının biyomembranlar üzerindeki enerji akışlarına etkileri Pipeline grafik modeliyle Ek 1 ve Ek 2'de verilmiştir. Şekiller incelendiğinde; bazı soyların kontrol gruplarındaki fotosentetik etkinliğin UV-B uygulamasına göre daha az olduğu görülebilir. Bunun nedeni kontrol bitkilerinde inaktif reaksiyon merkezlerinin daha fazla olmasından kaynaklanmaktadır. Ancak yukarıda da bahsedildiği üzere floresans parametrelerinde gözlenen değişimler genel anlamda istatistiksel olarak önemli bulunmamıştır.

Plabs



Şekil 3. 26. Sarıçam soylarında performans indeksine (Plabs) UV-B uygulamasının etkisi (n= 30; *, istatistiksel olarak p<0.05 düzeyinde önemli)

3.2. Tartışma

Canlılar üzerinde etkilere sahip olduğu gösterilen UV-B, her ne kadar farklı görüşler ve senaryolar olmasıyla rağmen kimi araştırmacılara göre stratosferik ozon tabakasının azalması nedeniyle yeryüzüne daha fazla miktarda ulaşmaktadır [47a, b, 121]. Ancak bitkilerin UV-B radyasyonuna duyarlılık ya da dayanıklılık dereceleri farklı bitki grupları, hatta aynı bitki türleri arasında bile, büyük değişiklik sergileyebilmektedir. UV-B elektromanyetik spektrumun çok küçük bir bölümünü oluşturmasına rağmen, sahip olduğu yüksek enerji nedeniyle hücresel yapıya olumsuz etkiler yapmaktadır. UV-B radyasyonu sonucu hücrede meydana gelen hasarlar da, bitki büyüme ve gelişmesinde önemli metabolik süreçlerin aksamasına yol açacaktır.

Bu çalışmada, UV-B stresinin farklı bölgelerden temin edilmiş sarıçam soyları üzerine etkisi araştırılmıştır. Araştırmada UV-B uygulamasının membran bütünlüğüne, hidrojen peroksit, UV-absorplayan (flavonoid ve antosiyanin) ve fotosentetik pigmentlerin miktarlarına ve polifazik klorofil a fluoresansına etkisi incelenmiştir.

UV-B stresinin ilk hedeflerinden biri olan membranlar üzerine etkisi [15], membranlardaki hasarın bir göstergesi olan iyon sızıntısı belirlenerek ortaya konulmaya çalışılmıştır. İspanya soyu (IS) hariç, sarıçam soylarının uygulanan UV-B stresinden belirgin düzeyde etkilenmediği saptanmıştır (Şekil 3. 1.). Membran yapısının etkilenmemesi uygulanan stres seviyesinden soyların etkilenmediğinin bir göstergesi olarak kabul edilebilir. IS soyunun membran hasarının yüksek olması, muhtemelen UV-B absorplayan pigmentleri (Şekil 3.2. ve Şekil 3.3.) diğer soylara göre yeterince sentezleyememesinden dolayı olabilir. Hollosy [122] UV-B stresinin membran lipidlerinin peroksidasyonuna yol açarak membranların yapısını ve fonksiyonunun bozulmasına neden olduğunu bildirmektedir. Buna ilaveten, UV-B radyasyonundaki bir artışın membranların parçalanması nedeniyle tilakoidlerin ve grananın kopmasıyla sonuçlandığı rapor edilmiştir [123]. Aynı araştırmacılar, artan UV-B ışınları altında membran bütünlüğünü koruyabilen bitkilerin daha toleranslı olduğunu akla getirebileceğini ifade etmişlerdir.

Antosiyanin ve flavonoidler UV-B absorbe eden fenolik moleküller olduğu için UV-B uygulanması durumunda miktarlarının artması bir çok araştırmada rapor edilmiştir [42, 91, 109]. Flavonoidlerin, UV-B radyasyonunun mezofile ulaşmasını engelleyerek ve UV-B'yi absorplayarak UV-B stresine adaptasyonda önemli rol oynadığı bildirilmiştir [49, 93, 109]. UV-B uygulaması ile birlikte bazı soylarda antosiyanin miktarının belirgin şekilde arttığı saptanmıştır (Şekil 3.2.). Flavonoid miktarında ise Çatacık (TRC) ve Kayseri (TRK) soylarında azaldığı, diğer soylarda ise arttığı belirlenmiştir. Flavonoidler gibi UV-B absorplayan fenolik pigmentlerin bitkilerde DNA ve diğer hedeflerin UV-B radyasyonunun fotoaktivasyon hasarından koruduğu ileri sürülmektedir [45]. Normal koşullardaki UV-B seviyesinin üstündeki UV-B radyasyonuna karşı bitkilerin tolerans kazanmak için UV-B absorplayan pigmentlerin (sun-screen pigmentler) miktarını arttırdığı bildirilmiştir [81]. Albert ve ark. [67] ve Müller ve ark. [86] yaptıkları çalışmalarda, UV-B uygulamasının UV-B absorplayan bileşiklerin (flavonoid ve antosiyanin gibi) miktarını arttırdığını rapor etmişlerdir. Buna ilaveten, flavonoid ve ilişkili bileşikler görünür dalga boylarını az absorplarken, UV bölgesini etkin şekilde absorpladıklarından ve epidermal hücre vakuollerinde birikme eğiliminde olduklarından [88], bitkilerin UV-B radyasyonunun zararlı etkilerinden korunmasında önemli bir rol oynarlar. Çalışmadan elde edilen sonuçlara göre, membran hasarının en fazla görüldüğü soylar olan İspanya (IS) ve Kayseri (TRK) soylarının (Şekil 3.1.) UV-B absorplayan pigmentleri kontrollerine göre azalma sergilemiştir. Bu durum da ilgili soyların UV-B'nin iç dokulara geçişini yeterince engelleyemediği ve membranların zarar gördüğünü göstermektedir.

Düşük konsantrasyonlarda sinyal molekül, yüksek konsantrasyonda stres faktörü olarak görülen hidrojen peroksit (H_2O_2) miktarı, UV-B uygulaması ile Romanya (RO), Fransa (FR), Vezirköprü (TRV), Ilgaz (TRI) ve Sarıkamış (TRS) soylarında azalmıştır (Şekil 3. 4.). Neto ve ark., [101] H_2O_2 'in hücredeki çift yönlü rolleri konusunda ifade ettiği gibi; bu araştırma için bazı sarıçam soylarında H_2O_2 'in düşük konsantrasyonlarda uyumlanma/alıştırma sinyali olarak görev yaptığı akla gelebilir. Ya da, UV-B uygulaması sonrasında H_2O_2 miktarlarındaki azalmanın, etkin çalışan bir antioksidant savunma sisteminin sonucu olduğu düşünülebilir. Ancak bu değişimlerin daha net açıklanabilmesi için antioksidant sistemin araştırılması gerekmektedir ve böylece mekanizma hakkında daha kesin bilgiler

elde etmek mümkün olabilir. H_2O_2 detoksifiye eden enzimlerin aktivitelerinin artması ile H_2O_2 miktarının azaldığı Zancan ve ark. [124]'lerinin çalışmasında da gösterilmiştir. Wei-Feng ve ark. [125]'leri arpadan transfer edilen peroksizomal askorbat peroksidaz (pAPX) geni taşıyan transgenik *Arabidopsis*'in tuz stresi tolerans mekanizmasını araştırdıkları çalışmada, stres koşulları altında yabancı tipe göre daha az H_2O_2 biriktirdiğini bulmuşlardır. Bunun nedenini, transgenik tipteki H_2O_2 'in parçalanmasında pAPX'in daha efektif olduğu şeklinde açıklamışlardır. Böylece transgenik *Arabidopsis*'in tuz stresinin indüklediği oksidatif hasardan korunduğunu ileri sürmektedirler. Çalışmamızda UV-B uygulamasıyla H_2O_2 'in azalması, muhtemelen H_2O_2 detoksifiye eden antioksidant enzim sisteminin uyarılmasıyla ilişkili olabilir.

Çevresel olumsuz etkenlerin başlıca hedeflerinden biri de fotosentetik süreçtir. Fotosentez, stresten doğrudan veya dolaylı olarak etkilenir. Stres klorofil a, b ve toplam klorofil miktarlarını etkilemiştir (Şekil 3.5, 3.6 ve 3.7). Membran yapısının etkilenmediği soylarda, pigment miktarında da değişim gözlenmemiştir (Şekil 3.1.). Bu durum, Zhang ve ark. [66]'lerinin ve Singh [45]'in bulgularıyla da benzerlik göstermektedir.

Karotenoid miktarının UV-B uygulaması sonucunda, İngiltere (IN) ve Vezirköprü (TRV) soylarında önemli düzeyde etkilendiği belirlenmiştir (Şekil 3.8.). TRV soyunda miktar kontrolüne göre önemli düzeyde azalırken, IN soyunda önemli düzeyde artmıştır (Şekil 3.8.) UV-B stresi sırasında karotenoid miktarının azalması, karotenoidin UV-B absorblayan molekül gibi rol oynadığı fikrini akla getirebilir ve bitki UV-B stresine karşı adaptasyon göstermeye çalıştığı düşünülebilir [42]. Bu görüşün aksine, UV-B'nin karotenoid miktarını arttırdığı ve karotenoidlerdeki bu artışın fotosentetik sistemi koruma görevlerinin bir göstergesi olduğu ileri sürülmektedir [126]. Buna ilaveten, karotenoid tipi pigmentler fotoinhibisyon zararının azaltılmasında da rol oynamaktadır. TRV soyunun toplam klorofil/karotenoid oranının kontrole göre önemli düzeyde artması, karotenoidlerin fotokoruma görevinin bir göstergesi kabul edilebilir (Şekil 3.9). Bununla ilişkili olarak, Yao ve Liu [52] karotenoidlerin UV-B koşullarında klorofil pigmentini fotooksidatif yıkımdan koruma görevi sonucu azaldığını bildirmişlerdir ki İngiltere

(IN) soyunda elde ettiğimiz sonuç bu görüşle uyumludur. Genel olarak; membranda hasar saptanmaması, UV-B uygulamasıyla membran bütünlüğünün bozulmadığı fikrini akla getirebilir. Ancak yukarıda belirtilen görüşlere rağmen, incelenen parametreler ışığında bu sarıçam soylarının sahip karotoid içeriği ile UV-B'ye karşı yeterli bir foto-koruma sağlayamadığı ileri sürülebilir. Önemli membran zararının olmaması da, tilakoid membranlarda klorofil tipi fotosentetik pigment içeriğinin de değişmemesini sağlamış olabilir.

UV-B'nin başlıca, suyun oksidasyonunda yer alan mangan kümesini inaktive ederek ve Tyr-Z and Tyr-D elektron donörlerini etkileyerek PSII'nin donör kısmına zarar verdiği ileri sürülmektedir [127, 128]. Çalışmamızda UV-B uygulaması sarıçam soylarının OEC fraksiyonunu kontrollerine göre hemen hemen etkilememiştir (Şekil 3.1.0). UV-B uygulama süresi ve seviyesi, PSII'nin özellikle donör kısmında ciddi bir inhibisyona yol açmadığı söylenebilir. OEC sonucu ile klorofil içeriği ve fotosentetik etkinlik sonuçları birbirleriyle uyumludur.

Fotosistemlerin pigmentleri, proteinleri ve membran bileşenleri UV-B radyasyonuna duyarlıdır, çünkü fotootorofik organizmaların klorofiller, fikobiliproteinler ve kinonları UV dalga boylarındaki ışığı absorbe ederek aktif oksijen türlerinin oluşumuna neden olurlar [68].

UV-B stresinin, karanlığa adapte edilmiş sarıçam yapraklarında ölçülen polifazik klorofil a fluoresans parametrelerine etkisi farklıdır. Vezirköprü (TRV), stresten olumsuz etkilendiğini V_j ve V_i parametrelerindeki istatistiksel olarak önemli düzeydeki artış göstermektedir (Şekil 3.11. ve Şekil 3.12.). Çünkü bu parametrelerde gözlenen artış, sırasıyla redükte Q_A 'nin birikimi ve bu molekülün reoksidasyon hızının yavaş olduğunu ve PSI aktivitesindeki değişimi ifade etmektedir [129]. UV-B uygulamasıyla İngiltere (IN), Fransa (FR), Vezirköprü (TRV) ve Kayseri (TRK) orijinlerinin fotosentetik performansları (Plabs) azalmıştır, ancak bu azalma istatistiksel olarak önemli olmamıştır. Diğer sarıçam soylarında PI artmış ama sadece artış Romanya (RO) soyunda önemli bulunmuştur (Şekil 3.26.). Plabs'ın bileşenlerinden biri olan PSII'nin maksimum potansiyel etkinliği (TR/ABS veya F_v/F_m), UV-B uygulamasıyla Romanya (RO) ve Ilgaz (TRI) soylarında önemli düzeyde artmıştır (Şekil 3.13.). UV-B uygulaması, diğer bir

Plabs bileşeni olan tutulan eksitonun Q_A^- 'dan elektron transport zincirine bir elektronu hareket ettirme etkinliği (Ψ_0), Vezirköprü (TRV) soyunda önemli düzeyde azalmasına neden olmuştur (Şekil 3.14.). Buna ilaveten, Plabs değerinin artmasını veya azalmasını diğer bir bileşeni olan aktif reaksiyon merkezleri (RC/ABS) de etkilemektedir. Elektron transportunun maksimum verimi (ETo/ABS) UV-B uygulamasıyla Romanya (RO) soyunda önemli düzeyde artarken, Vezirköprü (TRV) soyunda önemli derecede azalmıştır (Şekil 3.15.). UV-B, fotokimya dışında enerji kaybını (Dlo/ABS) da Romanya (RO) ve Ilgaz (TRI) soylarında kontrollerine göre önemli düzeyde azalmasına yol açmıştır (Şekil 3.16.). Ayrıca bazı sarıçam soylarında (ALM ve RO) UV-B radyasyonunun ortalama anten büyüklüğünü (ABS/RC) kontrole göre önemli derece azalttığı bulunmuştur (Şekil 3.17. ve Ek 1.). UV-B radyasyonun PSII'nin donör kısmını etkilemesinin yanı sıra akseptör tarafını da olumsuz etkilediği rapor edilmiştir [127, 130]. Ayrıca, UV-B ile D1 ve D2 protein alt birimlerinin parçalanma-sentez süreçlerinin hızlandığı bildirilmiştir [131, 132]. Uygulanan UV-B süre ve seviyesi nedeniyle muhtemelen fotosentetik sistemde bu zarar-tamir mekanizması iyi çalıştığı için incelenen sarıçam soylarının fotosentetik etkinliğinde önemli değişimler gözlenmemiştir. Hatta Romanya (RO) soyunda fotosentetik performans (Plabs) kontrolüne göre önemli düzeyde artmıştır. Ayrıca, UV-B ve UV-A'ya maruz bırakılan bitkilerin Plabs'larındaki artışın, fotoinhibisyona karşı bitkileri koruyabilecek düzeylerde antosiyanin seviyesinin artması sonucu olduğu iddia edilmektedir [133]. Çalışmamızda da RO soyunun antosiyanin miktarı artmıştır ki bu literatürle uygunluk göstermektedir.

Tüm sarıçam soylarının membranlardaki spesifik enerji akışları (TRo/RC, ETo/RC ve Dlo/RC) UV-B koşulları altında Almanya (ALM, Dlo/RC hariç) ve Romanya (RO) soyları hariç hemen hemen kontrol değerlerindedir veya bu değerlere çok yakındır (Şekil 3.18., Şekil 3.19. ve Ek 1.). Bulgularımızın aksine, Wang ve ark. [67]'leri bir su mercimeği tipinde (*Wolffia arrhiza*) UV-B uygulamasının tilakoid membranda elektron transportunu inhibe ederek ve inaktif reaksiyon merkezleri miktarını arttırarak fotosentetik etkinliği olumsuz etkilediğini belirlemişlerdir. Dlo/RC değeri ise UV-B uygulamasıyla Fransa (FR) ve Vezirköprü (TRV) soylarında belirgin şekilde artarken, Almanya (ALM), Romanya (RO) ve Ilgaz (TRI) orijinlerinde azalmıştır (Şekil 3.20. ve Şekil 3.27.).

UV-B uygulaması sarıçam orijinlerinin fenomenolojik (ölçüm yapılan yaprak alanı bazında) enerji akışları farklı cevaplar vermiştir. Aktif PSII reaksiyon merkezleri miktarının (RC/CSo), tutulan enerji (TRo/CSo) miktarının ve elektron transportu (ETo/CSo)'nun UV-B uygulaması ile genel olarak Avrupa kökenli sarıçam soylarında azalırken, Kayseri (TRK) hariç Türkiye kökenli orijinlerde arttığı bulunmuştur (Şekil 3.22., Şekil 3.23., Şekil 3.24. ve Ek 2.). Stres uygulaması fotokimya dışında enerji kaybı (Dlo/CSo) miktarını Fransa (FR), Vezirköprü (TRV), sarıkamış (TRS) ve Çatacık (TRC) soylarında arttırmış, diğer tüm soylarda azaltmıştır, ancak bu değişimler sadece Almanya (ALM) ve Romanya (RO) soylarında istatistiksel olarak önemli olmuştur (Şekil 3.25. ve Ek 2.).

Fotosentetik etkinlik genel olarak değerlendirildiğinde, UV-B uygulamasına tüm sarıçam soyları arasında en olumlu cevabı Romanya (RO) soyunun verdiği görülmektedir. Özellikle uygulama sonucu fotosentetik performans indeksindeki (PI) önemli düzeydeki artış bu görüşü desteklemektedir. Bununla birlikte, tüm soylar uygulanan UV-B seviyesinde fotosentetik etkinliklerini optimum düzeyde yürütebildiği ileri sürülebilir.

Stres, bitkinin büyümesini ve gelişmesini kısıtlayan veya engelleyen etmenler olarak tanımlanmaktadır. UV-B stresine bitkinin uyum göstermesi veya zarar görmesi sadece UV-B dozuna bağlı değildir; fotosentetik aktif ışımının (PAR) yoğunluğuna, bitkinin uyum durumuna ve bitki türüne bağlı olarak da değiştiği bildirilmektedir [80]. Albert ve ark. [66]'ları çalıştıkları bitkilerin UV-B'den etkilenme düzeyini, yaprağın ışığı alma açısı ve pozisyonu tarafından da etkilendiğini ileri sürmüşlerdir. Tuz, kuraklık gibi diğer pek çok çevresel stres faktörleri, bitkilerin UV-B'ye verdikleri cevapları değiştirebilmektedir [80, 107, 108].

Bu araştırma sonuçları genel olarak değerlendirildiğinde; UV-B radyasyonu koşullarında incelenen sarıçam soylarının fizyolojik ve biyokimyasal süreçlerinin hemen hemen optimum düzeyde devam ettiği ifade edilebilir. Uygulanan UV-B stresinin hem süre hem de seviye olarak ilgili sarıçam soyları için ciddi bir stres oluşturmadığı görülmektedir. Oysa arpa ya da buğday gibi kültür bitkileri UV-B'ye maruz kalmaları durumunda metabolik süreçleri önemli düzeylerde

etkilenebilmektedir. Orman oluşturan önemli kozalaklı ağaç türlerinden biri olan sarıçam UV-B'ye kültür bitkilerinden daha dayanıklı bir performans sergilemiştir. Ancak her ne kadar elde edilen sonuçlar birbirine yakın olsa da; çalışmada kullanılan sarıçam soylarının incelenen parametrelere verdikleri cevaplar puanlanarak soylar arasında sınıflandırma yapılmıştır. Düşük puanlar, iyi (1. grup); orta düzeydeki puanlar, ılımlı (2. grup) ve en yüksek puanlar ise zayıf cevap verenleri (3. grup) ifade etmektedir. Buna göre; Romanya (RO) ve Ilgaz (TRI) soyları 1. grupta, Sarıkamış (TRS), Çatacık (TRC) ve İspanya (IS) soyları 2. grupta, İngiltere (IN), Almanya (ALM), Fransa (FR), Vezirköprü (TRV) ve Kayseri (TRK) soyları ise 3. grupta yer almaktadır. Eğer UV-B ülkemiz için bir sorun haline gelirse; araştırılan sarıçam soyları arasından en iyi performansı Ilgaz (TRI) soyu sergilerken, Kayseri (TRK) soyu en zayıf performansı sergileyecek gibi görünmektedir. Bu sonucu Kuzey Yarımküre bazında değerlendirirsek, Romanya (RO) en iyi performansı, Fransa (FR) en zayıf performansı sergileyeceği ileri sürülebilir.

Bu çalışmadan elde edilen sonuçlar, daha sonraki çalışmalarda farklı cevaplar veren bitki gruplarının karşılaştırmalı olarak araştırılarak farklılık mekanizmalarının ortaya konulmasının gerekliliğini göstermektedir. Çalışmada uygulanan UV-B seviyesi araştırılan sarıçam soyları için şiddetli bir stres seviyesi olmazken arpa gibi kültür bitkileri için bu seviye stres yaratmıştır. Bununla ilişkili olarak, UV-B stresinin kültür bitkilerine etkilerinin araştırıldığı pek çok çalışma yapılmıştır ve yapılmaya devam etmektedir. Ancak orman ağaçları gibi odunsu türler üzerinde çalışmalar daha az sayıdadır. Bu çalışma farklı bölgelerden sarıçam soylarını kapsamı nedeniyle literatüre ve daha sonraki çalışmalara katkı sağlayacağını düşünmekteyiz. Bununla birlikte, sarıçam soyları ile daha sonra yapılacak çalışmalarda, daha uzun süreli ve farklı seviyelerde stres uygulaması ve farklı stres kombinasyonları araştırılabilir. Yine, bu bitki türünün reçine gibi farklı metabolitlerinin UV-B'ye dayanıklılıkta katkı sağlayıp sağlamadığı ve diğer olası savunma mekanizmaları daha ayrıntılı bir şekilde incelenebilir. Farklı süre ve seviyedeki UV-B uygulamasının sarıçam soylarının önemli metabolik süreçlerinin meydana geldiği organellerindeki yapısal ve fonksiyonel değişimler detaylı şekilde ortaya konulabilir.

KAYNAKLAR

- [1] Cramer, G.R., Urano, K., Deltrot, S., Pezzotti, M., Shinozaki, K., Effect of abiotic stress on plants: a systems biology perspective, *BMC Plant Biology*, 11,163, **2011**.
- [2] Özen, H.Ç., Onay, A., *Büyüme ve Gelişme Fizyolojisi*, Dicle Üniversitesi Basımevi, Diyarbakır, 167, **1999**.
- [3] Chameides, W.L., Kasibhatla, P. S., Yienger J., Levy H., Growth of continental-scale metro-agro-plexes, regional ozone pollution, and world food production, *National Library of Medicine*, 264, 74-77, **1994**.
- [4] Tevini, M., Stratospheric ozone depletion: the effects of enhanced UV-B radiation on terrestrial ecosystems, *Journal of Plant Physiology*, 157, 5, 590-591, **1999**.
- [5] Strid, A, Chow, W.S., Anderson, J.M., UV-B damage and protection at the molecular level in plants. *Photosynthesis Research* 39, 475-489, **1994**.
- [6] Tevini, M., UV-B effects on terrestrial plants and aquatic organisms. *Progress in Botany*, 55, 174-190, **1994**.
- [7] Mackerness, S., John, C.F., Jordan, B., Thomas, B., Early signaling components in ultraviolet-B responses: distinct roles for different reactive oxygen species and nitric oxide, *FEBS Letters*, 489, 237-242, **2001**.
- [8] Bieza, K. and Lois, R., An Arabidopsis mutant tolerant to lethal ultraviolet-B levels shows constitutively elevated accumulation of flavonoids and other phenolics. *Plant Physiology*, 126, 1105-1115, **2001**.
- [9] Hightower, K.R., McCready, J.P., Borchman, D., Membrane damage in UV-irradiated lenses. *Photochemistry and Photobiology* 4, 485-490, **1994**.
- [10] Allen, D.J., Noguees, S., Baker, N.R., Ozone depletion and increased UV-B radiation: is there a real threat to photosynthesis? *Journal of Experimental Botany*, 49, 1775-1788, **1998**.
- [11] Saile-Mark, M. and Tevini, M., Effects of solar UV-B radiation on growth, flowering and yield of central and southern, European bush bean cultivars (*Phaseolus vulgaris* L.), *Plant Ecology*, 128, 115-125, **1997**.
- [12] Laakso, K., Sullivan, J.H., Huttunen, S., The effects of UV-B radiation on epidermal anatomy in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), *Plant, Cell and Environment*, 23, 461-472, **2000**.
- [13] Albert, K.R., Mikkelsen, T.N., Ro-Poulsen, H., Effects of ambient versus reduced UV-B radiation on high arctic *Salix arctica* assessed by measurements and calculations of chlorophyll-a fluorescence parameters from fluorescence transients, *Physiologia Plantarum*, 124, 208-226, **2005**.
- [14] L'Hirondelle, S. J., Binder, W.D., Temperature Stress Tolerance of Conifer Seedlings after Exposure to UV-B Radiation *Symposium-in-Print: Ultraviolet Radiation and Terrestrial Ecosystems*, **2005**.
- [15] Laposi, R., Veres, S., Lakatos, G., Olah V., Fieldsend A., Meszaros

- I., Responses of leaf traits of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings to supplemental UV-B radiation and UV-B exclusion , *Agricultural and Forest Meteorology*, 149, 745-755, **2009**.
- [16] Kozłowski, T.T., Kramer, P.J., Pallardy, S.G., *The Physiological Ecology of Woody Plants*, Academic Press, San Diego, 657, **1991**.
- [17] Konukçu, M., *Ormanlar ve Ormancılığımız*, DPT yayınları, No. 2630, 238, **2001**.
- [18] Bonan, G.B., Pollard, D., Thompson, S.L., Effects of boreal forest Vegetation on Global Climate, *Nature*, 359, 716-718, **1992**.
- [19] Richardson, D.M., Rundel, P.W., *Ecology and Biogeography of Pinus: An Introduction. Ecology and Biogeography of Pinus*, (eds: Richardson D.M., Cambridge, U.K., 3-46, **1998**.
- [20] Rundel, P-W., Yoder, B.J., Ecophysiology of Pinus, *Ecology and Biogeography of Pinus*, (eds: Richardson, D.M.), Cambridge, U.K., 296-323, **1998**.
- [21] Semerci H., *Farklı Islah Zonlarından Örneklenen Anadolu Karaçamı (Pinus nigra Arnold subspecies pallasiana (Lamb.) Holmboe) Orijinlerinin Soğuğa Dayanıklılıkları*, Yüksek Lisans Tezi, Hacettepe Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Ankara, **2005**.
- [22] Sevimsoy, M., *Sarıçam*, (ed: Giray N.), Ormancılık Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü, Ankara, 39-63, **1994**.
- [23] www.turkherb.ibu.edu.tr (Ocak, **2014**).
- [24] Yalıtık, F., Akkemik, Ü., *Türkiye'nin Doğal Gymnospermleri (Açık Tohumlular)*, T.C. Çevre ve Orman Bakanlığı, Ankara, **2011**.
- [25] Atalay, İ., Efe, R., *Sarıçam (Pinus slyvestris var. slyestris) Ormanlarının Ekolojisi ve Tohum Nakli Açısından Bölgelere Ayrılması*, Orman Ağaçları ve Tohumları Islah Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü, Ankara, **2012**.
- [26] Tanker, N., Koyuncu, M., Coskun, M., *Farmasötik Botanik*, Ankara Üniversitesi, Eczacılık Fakültesi Yayınları, Ankara, **2004**.
- [27] Ayan, S., Şevik, H., Bilir, N., Grouping of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) seed stand populations in Western Blacksea region of Turkey by seedling morphological distance, *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 4, 11, 1548-1552, **2005**.
- [28] Aksoy, C., *Sarıçam*, (ed: Giray N.), Ormancılık Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü, Ankara, 39-63, **1994**.
- [29] Durkaya, A., Durkaya, B., Atmaca, S., Predicting the above-ground biomass of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) stands in Turkey, *Energy Sources, Part A*, 32, 485-493, **2010**.
- [30] Alan, M., Ezen, T., Öztürk, H., Şıklar, S., Derilgen, S. I., *İç Anadolu Batı Islah Zonu'nda (1300-1700 m) Sarıçam (Pinus sylvestris L.) Döl Denemeleri (10.Yaş Sonuçları)*, T. C. Orman Genel Müdürlüğü Orman Ağaçları ve Tohumları Islah Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü, Teknik Bülten No: 30, **2012**.
- [31] http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pinus_sylvestris_range-01.png, Ocak, **2014**.
- [32] Turunen, M., Latola, K., UV-B radiation and acclimation in timberline plants, *Environmental Pollution*, 137, 390-403, **2005**.
- [33] Öktem, E., *Sarıçam*, (ed: Giray N.), Ormancılık Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü, Ankara, 251-273, **1994**.

- [34] Mahajan, S., Tuteja, N., Cold, salinity and drought stresses: an overview, *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 444, 139-158, **2005**.
- [35] Aart, G.M.M., Fiers M.W.E.J., What drives plant stress genes, *Trends in Plant Science*, 8, 99-102, **2003**.
- [36] Taiz L., Zeiger E., *Bitki Fizyolojisi*, (Ed. Türkan, İ.), Palme Yayıncılık, 689, **2008**.
- [37] Tattersall E.A., Grimplet, J., Deluc, L., Wheatley, M.D., Vincent, D., Osborne, C., Ergul, A., Lomen, E., Blank, R.R., Schlauch, K.A., Cushman, J.C., Cramer, G.R., Transcript abundance profiles reveal larger and more complex responses of grapevine to chilling compared to osmotic and salinity stress, *Functional and Integrative Genomics*, 7, 4, 317-333, **2007**.
- [38] Pinheiro, C., Chaves, M.M., Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data?, *Journal of Experimental Botany*, 62, 3, 869-882, **2011**.
- [39] Baniwal, S.K., Baharti, K., Chan, K.Y., Fault, M., Ganguli, A., Kotak, S., Mishra, S.K., Nover, L., Port, M., Scharf, K.D., Tripp, J., Weber, C., Zielinski, D., Von Koskull-Döring, P., Heat stress response in plants: a complex game with chaperones and more than twenty heat stress transcription factors, *Journal of Biosciences*, 29, 4, 471-87, **2004**.
- [40] Tevini, M., Plant responses to ultraviolet radiation stress. In: Papageorgiou G, Govindjee (Eds) *Chlorophyll a Fluorescence - a signature of photosynthesis*. Advances in photosynthesis and respiration. Springer, The Netherlands 19, 605-621, **2004**.
- [41] <http://www.mgm.gov.tr/FILES/arastirma/ozonuv/atmosferinyapisi.pdf>, Ocak, **2014**.
- [42] Zu, Y., Pang, H., Yu, J., Li D., Wei, X., Gao, Y., Tong, L., Responses in the morphology, physiology and biochemistry of *Taxus chinensis* var. *mairei* grown under supplementary UV-B radiation, *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 98, 152-158, **2010**.
- [43] Keiller, D.R., Mackerness, S. A., Holmes, M. G., The action of a range of supplementary ultraviolet (UV) wavelengths on photosynthesis in *Brassica napus* L. in the natural environment: effects on PS II, CO₂ assimilation and level of chloroplast proteins, *Photosynthesis Research*, 75, 139-150, **2003**.
- [44] Laposi, R., Veres, S., Lakatos, G., Olah, V., Fieldsend, A., Meszaros, I., Responses of leaf traits of European beech (*Fagussylvatica* L.) saplings to supplemental UV-B radiation and UV-B exclusion, *Agricultural and Forest Meteorology*, 149, 745-755, **2009**.
- [45] Singh, J., Gautam, S., Brushan, Pant, A., Effect of UV-B radiation on UV absorbing compounds and pigments of moss and lichen of Schirmacher Oasis Region, East Antarctica, *Cellular & Molecular Biology*, 58, 80-84, **2012**.
- [46] Li, F.R., Peng, S.L., Chen, B.M., Hou, Y.P., A meta-analysis of the responses of woody and herbaceous plants to elevated ultraviolet-B radiation, *Acta Oecologica*, 36, 1-9, **2010**.
- [47] a-Petkov, B., Vitale, V., Tomasi, C., Mazzola, M., Lanconelli, C.,

- Lupi, A., Busetto, M., Variations in total ozone column and biologically effective solar UV exposure doses in Bologna, Italy during the period 2005–2010, *International Journal Of Biometeorology*, 58, 31–39, **2014**.
- b- Petkov, B.H., Vitale, V., Tomasi, C., Siani, A.M., Seckmeyer, G., Webb, A.R., Smedley, A.R.D., Casale, G.R., Werner, R., Lanconelli, C., Mazzola, M., Lupi, A., Busetto, M., Diémoz, H., Goutail, F., Köhler, U., Mendeva, M.D., Josefsson, W., Moore, D., Bartolomé, M.L., González, J.R.M., Misaga, O., Dahlback, A., Toth, Z., Varghese, S., Backer, H., Stübi, R., Vanicek, K., Response of the ozone column over Europe to the 2011 Arctic ozone depletion event according to ground-based observations and assessment of the consequent variations in surface UV irradiance, *Atmospheric Environment* 85, 169-178, **2014**.
- [48] Eyring V., Waugh D.W., Bodeker G.E., Cordero E., Akiyoshi H., Austin J., Beagley S.R., Boviller B.A., Braesicke P., Brühl C., Butchart N., Chipperfield M.P., Dameris M., Deckert R., Deushi M., Frith S.M., Garcia R.R., Gettelman A., Giorgetta M.A., Kinnison D.E., Mancini E., Manzini E., Marsh D.R., Matthes S., Nagashima T., Newman P.A., Nielsen J.E., Pawson S., Pitari G., Plummer D.A., Rozanov E., Schraner M., Scinocca J.F., Semeniuk K., Shepherd T.G., Shibata K., Steil B., Stolarski R.S., Tian W., Yoshiki M., Multimodel projections of stratospheric ozone in the 21 st century, *Journal of Geophysical Research* 112, D16303, **2007**.
- [49] Jansen, M.A.K., Gaba, V., Greenberg, B.M., Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation, *Trends in plant science*, 3(4), 131-135, **1998**.
- [50] Correia, C.M., Torres-Pereira, M.S., Torres-Pereira, J.M.G., Growth, photosynthesis and UV-B absorbing compounds of Portuguese Barbela wheat exposed to ultraviolet-B radiation, *Environmental Pollution*, 104, 383-388, **1999**.
- [51] An, L., Feng, H., Tang, X., Wang, X., Changes of microsomal membrane properties in spring wheat leaves (*Triticum aestivum* L.) exposed to enhance ultraviolet-B radiation, *Journal of and Photochemistry and Photobiology Biology*, 57, 60-65, **2000**.
- [52] Yao, X., Liu, Q, Changes in photosynthesis and antioxidant defenses of *Picea asperata* seedlings to enhanced ultraviolet-B and to nitrogen supply, *Physiologia Plantarum*, 129, 363-374, **2007**.
- [53] Ren, J., Duan, B., Zhang, X., Korpelainen, H., Li, C., Differences in growth and physiological traits of two poplars originating from different altitudes as affected by UV-B radiation and nutrient availability, *Physiologia Plantarum*, 138, 278–288, **2010**.
- [54] Deckmyn, G., Impens, I., Seasonal responses of six Poaceae to differential levels of solar UV-B radiation, *Environmental and Experimental Botany*, 41, 177-184, **1999**.
- [55] Kumari, R., Agrawal, S.B., Sarkar, A., Evaluation of changes in oil cells and composition of essential oil lemongrass (*Cymbopogon citraus* (D.C.) Stapf.) due to supplemental ultraviolet-B irradiation, *Current Science*, 97, 1137-1142, **2009**.
- [56] Correia, C.M., Torres-Pereira, M.S., Torres-Pereira, J.M.G., Growth,

- photosynthesis and UV-B absorbing compounds of Portuguese Barbela wheat exposed to ultraviolet-B radiation, *Environmental Pollution*, 104, 383-388, **1999**.
- [57] Lay, P., Eullaffroy, P., Juneau, P., Popovic, R., Evidence of chlorophyll synthesis pathway alteration in desiccated barley leaves, *Plant Cell Physiology*, 41 (5), 565-570, **2000**.
- [58] Dahlback, A., Recent changes in surface ultraviolet solar radiation and stratospheric ozone at a high Arctic site. *UV Radiation and Arctic Ecosystems* (Ed. Hessen D.), pp. 3-22, Springer Verlag, Berlin, **2002**.
- [59] Caldwell, M.M., Bornman, J.F., Ballare C.L., Flint, S.D., Kluandaivelu G., Terrestrial ecosystems, increased solar ultraviolet radiation, and interactions with other climate change factors, *Photochemical and Photobiological Sciences*, 6, 252-266, **2007**.
- [60] Riquelme, A., Wellmann, E., Pinto M., Effects of ultraviolet-B radiation on common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants grown under nitrogen deficiency, *Environmental and Experimental Botany*, 60, 360-367, **2007**.
- [61] Singh, J., Gautam, S., Brushan, Pant A., Effect of UV-B radiation on UV absorbing compounds and pigments of moss and lichen of Schirmacher Oasis Region, East Antarctica, *Cell Molecular Biology*, 58, 80-84, **2012**.
- [62] Solovchenko, A.E., Merzlyak, M.N., screening of visible and UV radiation as a photoprotective mechanism in plants, *Russian Journal of Plant Physiology*, 55, 719-737, **2008**.
- [63] Huang, B., Cellular membranes in stress sensing and regulation of plant adaptation to abiotic stresses, *Plant-environment interactions*, CRC/Taylor&Francis, 416, **2006**.
- [64] Wu J., Seliskar, D.M., Gallagher, J.L., Stress tolerance in the marsh plant *Spartina patens*: impact of NaCl on growth and plasma membran lipid composition, *Physiologia Plantarum*, 102, 307-317, **1998**.
- [65] Büyük, İ., Soydam, A. S., Aras, S., Bitkilerin stres koşullarına verdiği moleküler cevaplar, *Türk Hijyen ve Deneysel Biyoloji Dergisi*, 69, 97-110, **2012**.
- [66] Zhang, M., Zhang, C., Yu, G., Jiang, Y., Strasser, R., Yuan, Z., Yang, X., Chen, G., Changes in chloroplast ultrastructure fatty acid components of thylakoid membrane and chlorophyll a fluorescence transient in flag leaves of a super-high-yield hybrid rice and its parents during the reproductive stage, *Journal of Plant Physiology*, 167, 277-285, **2010**.
- [67] Albert K. R., Mikkelsen T. N., Poulsen H. R., Michelsen A., Arndal M. F., Bredal L., Hakansson K. B., Boesgaard K., Schmidt N. M., Improved UV-B screening capacity does not prevent negative effects of ambient UV-B irradiance on PSII performance in High Arctic plants. Result from a six year UV exclusion study, *Journal of Plant Physiology*, 167, 1542-1549, **2010**.
- [68] Wang, G., Hao, Z., Anken, R., Lu J., Liu Y., Effects of UV-B radiation on photosynthesis activity of *Wolffia arrhiza* as probed by chlorophyll fluorescence transients, *Advances in Space Research*, 45, 839-845,

2010.

- [69] Mechri, B., Cheheb, H., Boussadia, O., Attia, F., Mariem F.B., Braham, M., Hammami, M., Effects of agronomic application of olive mill wastewater in a field of olive trees on carbohydrate profiles, chlorophyll a fluorescence and mineral nutrient content, *Environmental and Experimental Botany*, 71, 184-191, **2011**.
- [70] Krause, G.H. Weis, E., Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42, 313-349, **1991**.
- [71] Strasser, R.J., Srivastava, A., Tsimilli-Michael, M., The fluorescent transient as a tool to characterise and screen photosynthetic samples, *Probing Photosynthesis: Mechanism, regulation and Adaptation*, (Eds: Yunus, M., Pathre, U., Mohanty, P.), Taylor and Francis, London, 445-483, **2000**.
- [72] Mehta, P., Jajoo, A., Mathur, S., Bharti, S., Chlorophyll a fluorescence study revealing effects of high salt stress on Photosystem II in wheat leaves, *Plant Physiology and Biochemistry*, 48,16-20, **2010**.
- [73] Kalaji, H.M., Carpentier, R., Allakhverdiev, I.S., Bosa K., Fluorescence parameters as early indicators of light stress in barley, *Journal of Photochemistry Photobiology B. Biology*, 112, 1-6, **2012**.
- [74] Strasser, R.J., Tsimilli-Michael, M., Srivastava, A., Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. *Chlorophyll a Fluorescence - a signature of photosynthesis*. Advances in photosynthesis and respiration, (Eds: Papageorgiou G, Govindjee ()), Springer, The Netherlands 19, 321-362, **2004**.
- [75] Çiçek, N., Çakırlar, H., Fotosentezi ölçme yöntemleri: Klorofil floresansı. *Anadolu Üniversitesi, Bilim ve Teknoloji Dergisi*, 7, 295-302, **2006**.
- [76] Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Dangre D., Rai M., Biophysical Phenomics Reveals Functional Building Blocks of Plants Systems Biology: A Case Study for the Evaluation of the Impact of Mycorrhization with Piriformospora Indica, (eds: Varma A., Oelmüller R.), *Advanced Techniques in Soil Microbiology, Soil Biology (Varma A. – Series Editor)*, 11, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 319-341, **2007**.
- [77] Ensminger, I., Busch, F., Huner, N.P.A., Photostasis and cold acclimation: sensing low temperature through photosynthesis, *Physiologia Plantarum*, 126, 28-44, **2006**.
- [78] Vernieri, P., Lenzi, A., Figaro, M., Tognoni, F., Pardossi, A., How the roots contribute to the ability of Phaseolus vulgaris L. to cope with chilling-induced water stress, *Journal of Experimental Botany*, 52, 2199-2206, **2001**.
- [79] Toth, S.Z., Schansker, G., Kissimon, J., Kovacs, L., Garab, G., Strasser, R.J., Biophysical studies of photosystem II related recovery processes after a heat pulse in barley seedlings (*Hordeum vulgare* L.). *Journal Plant Physiology*, 162, 181-194, **2005**.
- [80] Miller, G., Suzuki, N., Ciftci-Yilmaz, S., Mittler, R., Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity, *Plant, Cell and Environment*, 33, 453-467, **2010**.
- [81] Hideg, E., Jansen, M.A.K., Strid A., UV-B exposure, ROS, and

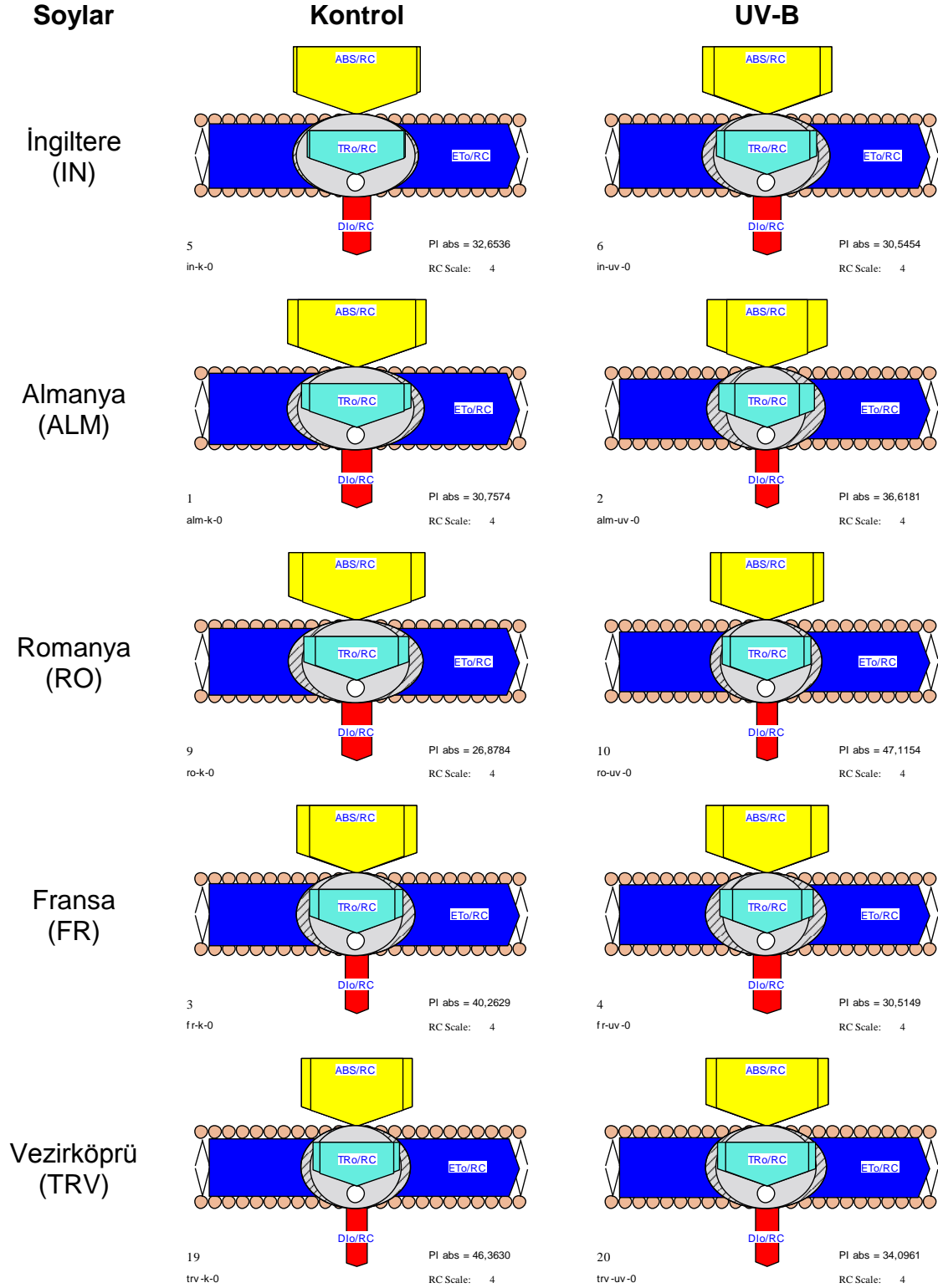
- stress: inseparable companions or loosely linked associates?, *Trends in Plant Science*, 18, 107-115, **2013**.
- [82] Caldwell, M.M., Flint, S.D., Stratospheric ozone reduction, solar UV-B radiation and terrestrial ecosystem. *Climatic Change*, 28, 375-394, **1994**.
- [83] Cybulski III, W.J., Peterjohn, W.T., Sullivan, J.H., The influence of elevated ultraviolet-B radiation (UV-B) on tissue quality and decomposition of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) needles, *Environmental and Experimental Botany*, 44, 231-241, **2000**.
- [84] Warren, J.M., Bassman, J.H., Mattison, D.S., Fellman, J.K., Edward, G.E., Robberecht, R., Alteration of foliar flavonoid chemistry induced by enhanced UV-B radiation in field-grown *Pinus ponderosa*, *Quercus rubra* and *Pseudotsuga menziesii*, *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 66, 125-133, **2002**.
- [85] Day T.A., Howells B.W., Rice W.J., Ultraviolet absorption and epidermal-transmittance spectra in foliage, *Physiologia Plantarum*, 92, 207-218, **1994**.
- [86] Müller, V., Albert A., Winkler J.B., Lankes C., Noga G., Hunsche M., Ecologically relevant UV-B dose combined with high PAR intensity distinctly affect plant growth and accumulation of secondary metabolites in leaves of *Centella asiatica* L. Urban, *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 127, 161-169, **2013**.
- [87] Stapleton, A.E., Walbot, V., Flavonoids can protect maize DNA from the induction of ultra violet radiation damage, *Plant Physiology*, 105, 881-889, **1994**.
- [88] Schnitzler, J.P., Jungblut T.P., Feicht, C., Köfferlein, M., Langebartels, C, Heller, W., Sandermann, J.H., UV-B induction of flavonoid biosynthesis in Scots pine (*Pinus sylvestris* L .) seedlings, *Trees*, 11, 162-168, **1997**.
- [89] Yan, K., Shao, H., Shao, C., Chen, P., Zhao, S., Brestic, M., Chen, X., Physiological adaptive mechanism of plants grown in saline soil and implications for sustainable saline agriculture in coastal zone, *Acta Physiologiae Plantarum*, 35, 2867-2878, **2013**.
- [90] Zancani, M., Nagy, G., Phenol dependent H₂O₂ breakdown by soybean root plasma membrane bound peroxidase is regulated by ascorbate and thiols, *Journal of Plant Physiology*, 156, 295-299, **2000**.
- [91] Alexieva, V., Sergiev I., Mapelli S., Karanov E., The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat, *Plant, Cell and Environment*, 24, 1337-1344, **2001**.
- [92] Çakırlar, H., Çiçek, N., Fedina, I., Georgieva, K., Doğru, A., Velitchkova, M., NaCl induced cross-acclimation to UV-B radiation in four barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars. *Acta Physiologiae Plantarum*, 30, 561-567, **2008**.
- [93] Çiçek, N., Çakırlar, H., Strasser, R.J., Arpa bitkisinde Ultraviyole-B stresinin fotosistem II etkinliği üzerine etkisi, *Anadolu Üniversitesi Bilim ve Teknoloji Dergisi, Yaşam Bilimleri ve Biyoteknoloji*, 2, 9-19 **2012**.
- [94] Chalker-Scott, L., Environmental Significance of Anthocyanins in Plant Stress Responses, *Photochemistry and Photobiology*, 70, 1-9,

- 1999.**
- [95] Steyn, W.J., Wand, S.J.E., Holcroft, D.M., Jacobs, G., Anthocyanins in vegetative tissues: a proposed unified function in photoprotection, *New Phytologist*, 155, 349-361, **2002.**
- [96] Sieferman-Harms, D., The light harvesting function of carotenoids in photosynthetic membrane, *Plant Physiology*, 69, 561-568, **1987.**
- [97] Niyogi, K.K., Shih, C., Chow, W.S., Pogson, B.J., Della Penna, D., Björkman, O., Photoprotection in a zeaxanthin and lutein-deficient double mutant of *Arabidopsis*, *Photosynthesis Research*, 67, 139-145, **2001.**
- [98] Navrot, N., Rouhier, N., Gelhaye, E., Jaquat, J.P., Reactive oxygen species generation and antioxidant systems in plant mitochondria, *Physiologia Plantarum*, 129, 185-195, **2007.**
- [99] Gill, S.S., Tuteja, N., reactive oxygen species and machinery antioxidant in abiotic stress tolerance in crop plants, *Plant Physiology and Biochemistry*, 48, 909-930, **2010.**
- [100] Lepedus, H., Gaca, V., Viljevac, M., Kovac S., Fulgosi, H., Simic, D., Jurkovic, V., Cesar, V., Changes in photosynthetic performance and antioxidative strategies during maturation of Norway maple (*Acer platanoides* L.) leaves, *Plant Physiology and Biochemistry*, 49, 368-376, **2011.**
- [101] Neto, A.D.A., Prisco, J.T., Eneas-Filho, J., Medeiros, J.V.R., Gomes-Filho, E., Hydrogen peroxide pre-treatment induces salt stress acclimation in maize plants, *Journal of Plant Physiology*, 162, 1114-1122, **2005.**
- [102] Bowler, C., Fluhr R., The role of calcium and activated oxygens as signals for controlling cross-tolerance, *Trends in plant science*, 5, 241-246, **2000.**
- [103] Asada, K., The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons, *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 50, 601-639, **1999.**
- [104] Zincer, C., Jungbulut, T., Heller, W., Seidlitz, H.K., Schnitzler, J.P., Ernst, D., Sondermann, J.H., The effect of ozone in Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.): gene expression, biochemical changes and interaction with UV-B radiation, *Plant, Cell and Environment*, 23, 975-982, **2000.**
- [105] Çaylak, E., Hayvan ve bitkilerde oksidatif stres ile antioksidanlar, *Tip Araştırmaları Dergisi*, 9, 73-83, **2011.**
- [106] Baumbush, L.O., Eiblmeier, M., Schnitzler, J.P., Heller, W., Sanderman, H., Polle, A., Interactive effects of ozone and low-UV-B on radiation on antioxidants in spruce (*Picea abies*) and pine (*Pinus sylvestris*) needles, *Physiologia Plantarum*, 104, 248-254, **1998.**
- [107] Yusuf, M. A., Kumar, D., Rajwanshi, R., Strasser, R.J., Govindjee, M.T-M., Sarin N.B., Overexpression of γ -tocopherol gene in methytransferase transgenic *Brassica juncea* plants alleviates abiotic stress: Physiological and chlorophyll a fluorescence measurements, *Biochimica et Biophysica Acta*, 1797, 1428-1438, **2010.**
- [108] Fedina, I., Georgieva, K., Velitchkova, M., Grigorova, I., Effect of

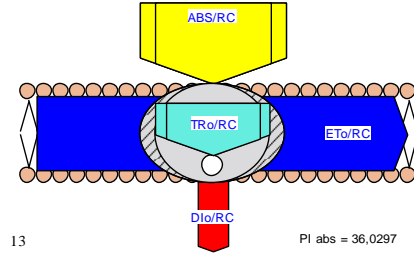
- pretreatment of barley seedlings with different salts on the level of UV-B induced and UV-B absorbing compounds, *Environmental and Experimental Botany*, 56, 225-230, **2006**.
- [109] Fedina, I., Velitchkova, M., Georgieva, K., Grigorova, I., UV-B induced compounds as affected by proline and NaCl in *Hordeum vulgare* L. cv. Alfa, *Environmental and Experimental Botany*, 54, 182-191, **2005**.
- [110] Mittler, R., Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science*, 11, 15-19, **2006**.
- [111] Caldwell, M.M, *Solar UV irradiation and the growth and development of higher plants*, Photophysiology (Ed. AC Giese). Academic Press, New York, pp. 131-177, **1971**.
- [112] Sairam, R.K., Srivastava, G.C., Agarwal, S., Meena, R.C., Differences in antioxidant activity in response to salinity stress in tolerant and susceptible wheat genotypes. *Biologia Plantarum*, 49, 85-91, **2005**.
- [113] Prasil, I., Zamechik, J., The use of a conductivity measurement method for assessing freezing injury: I. Influence of leakage time, segment number, size and shape in a sample on evaluation of the degree of injury, *Environmental and Experimental Botany*, 40, 1-10, **1998**.
- [114] Esterbauer, H., Cheeseman, K.H., Determination of aldehydic lipid peroxidation products: malonaldehyde and 4-hydroxynonenal, *Methods in Enzymology*, 186, 407-431, **1990**.
- [115] Lichtenthaler, H.K., Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes, *Methods Enzymology*, 148, 4-14, **1987**.
- [116] Mirecki, R.M. and Temura, A.H., Effects of ultraviolet-B irradiance on soybean V, The dependence of plant sensitivity on the photosynthetic photon flux density during and after leaf expansion, *Plant Physiology*, 74, 475-480, **1984**.
- [117] Strasser, B.J. and Strasser, R.J., Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP-test, *Photosynthesis: From Light to Biosphere*, vol. V., (Eds: Mathis, P.) Kluwer Academic Publisher, The Netherlands, 977-980, **1995**.
- [118] Tsimilli-Michael, M. and Strasser, R.J., In vivo assessment of plant vitality: applications in detecting and evaluating the impact of Mycorrhization on host plants, *Mycorrhiza: State of the Art, genetics and Molecular Biology, Eco-Function, Biotechnology, Eco-Physiology, Structure and Systematics*, (Eds: Varma, A.), 3rd edition, Springer, Dordrecht, 679-703, **2008**.
- [119] Han, S., Tang, N., Jiang, H.X., Yang, L.T., Li, Y., Chen, L.S., CO₂ assimilation, photosystem II photochemistry, carbohydrate metabolism and antioxidant system of citrus leaves in response to boron stress. *Plant Science*, 176, 143-153, **2009**.
- [120] Kalaji, H.M., Govindjee, K.B., Koscielniak, J., Zuk-Golaszewska K., Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces, *Environmental and Experimental Botany*, **2010**.
- [121] McKenzie R.L., Björn L.O., Bais A., Ilyas M., Changes in

- biologically active ultraviolet radiation reaching the Earth's surface. *Photochemical and Photobiological Sciences*, 2, 5-15, **2003**.
- [122] Hollosy, F., Effects of ultraviolet radiation on plant cells, *Micron*, 33, 179-197, **2002**.
- [123] Kakani, V.G., Reddy, K.R., Zhao, D., Sailaja, K., Field crop responses to ultraviolet-B radiation: a review. *Agricultural and Forest Meteorology*, 120, 191-218, 2003.
- [124] Zancan S., Suglia I., Rocca N. L., Ghisi R., Effects of UV-B radiation on antioxidant parameters of iron-deficient barley plants, *Environmental and Experimental Botany*, 63, 71-79, **2008**.
- [125] Xu, W.F., Shi, W.M., Ueda, A., Takabe, T., mechanisms of salt tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana* carrying a peroxisomal ascorbate peroxidase gene from barley, *Pedosphere*, 18, 4, 486-495, **2008**.
- [126] Musil, C.F., Chimphango, S.B.M., Dakora, F.D., Effects of elevated Ultraviolet-B on native and cultivated plants of Southern Africa, *Annals of Botany*, 90, 127-137, **2002**.
- [127] Vass I., Sass L., Spetea C., Bakou A., Ghanotakis D., Petrouleas V., UV-B induced inhibition of Photosystem II electron transport studied by EPR and chlorophyll fluorescence, Impairment of donor and acceptor side components, *Biochemistry*, 35, 8964-8973, **1996**.
- [128] Larkum A.W.D., Karge M., Reifarth F., Eckert H.J., Post A., Renger G., Effect of monochromatic UV-B radiation on electron transfer reactions of Photosystem II, *Photosynthesis Research*, 68, 49-60, **2001**.
- [129] Ceppi, M.G., Oukarroum, A., Çiçek, N., Strasser, R.J., Schansker, G., The IP amplitude of the fluorescence rise OJIP is sensitive to changes in the photosystem I content of leaves: a study on plants exposed to magnesium and sulfate deficiencies, drought stress and salt stress, *Physiologia Plantarum*, 144, 277-288, **2012**.
- [130] Jansen, M.A.K., Greenberg, B.M., Edelman, M., Mattoo, A.K., Gaba, V., Accelerated degradation of the D2 protein of photosystem II under ultraviolet radiation. *Photochemistry and Photobiology*, 63, 814-817, **1996**.
- [131] Barbato, R., Frizzo, A., Friso, G., Rigoni, F., Giacometti, G.M., Degradation of the D1-protein of photosystem-II reaction-center by ultraviolet-B radiation requires the presence of functional manganese on the donor side. *European Journal of Biochemistry*, 227, 723-729, **1995**.
- [132] Friso, G., Spetea, C., Giacometti, G.M., Vass, I., Barbato, R., Degradation of photosystem-II reaction-center D1-protein induced by UV-B radiation in isolated thylakoids – identification and characterization of C-terminal and N-terminal breakdown products. *Biochimica et Biophysica Acta-Bioenergetics*, 1184, 78-84, **1994**.
- [133] Tsormpatsidis, E., Henbest, R.G.C., Davis, F.J., Battey, N.H., Hadley, P., Wagstaffe, A., UV irradiance as a major influence on growth, development and secondary products of commercial importance in Lollo Rosso lettuce 'Revolution' grown under polyethylene films, *Environmental and Experimental Botany*, 63, 232-239, **2008**.

Ek 1. Membran modelde sarıçam soylarının kontrol ve UV-B uygulama gruplarındaki spesifik enerji akışları. Her bir parametrenin oransal değeri okların büyüklüğü ile temsil edilmektedir. Hesaplamalar ve grafikler Biolyzer yazılımı ile yapılmaktadır. Kısaltmaların ve nomenklatürün listesi Çizelge 2.2.'de ve metin içerisinde verilmiştir.

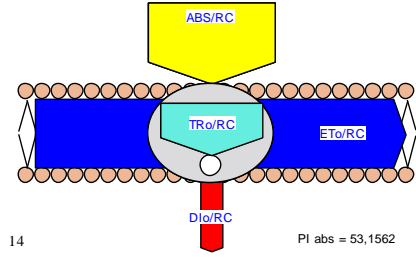


Ilgaz (TRI)



13
tri-k-0

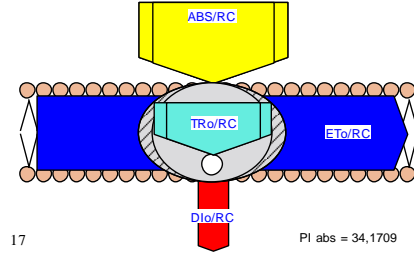
PI abs = 36,0297
RC Scale: 4



14
tri-uv-0

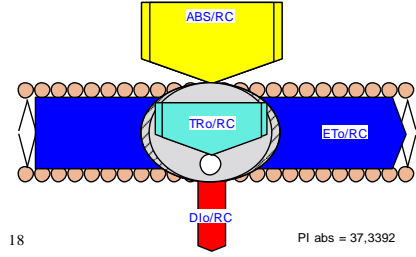
PI abs = 53,1562
RC Scale: 4

Sarıkamış (TRS)



17
trs-k-0

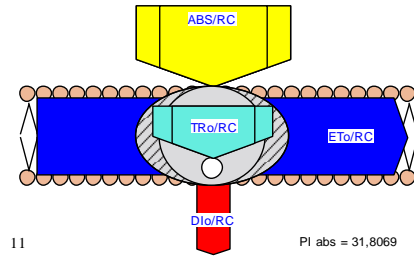
PI abs = 34,1709
RC Scale: 4



18
trs-uv-0

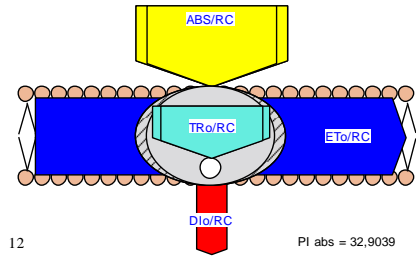
PI abs = 37,3392
RC Scale: 4

Çatacık (TRC)



11
trc-k-0

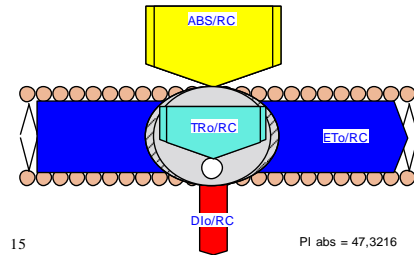
PI abs = 31,8069
RC Scale: 4



12
trc-uv-0

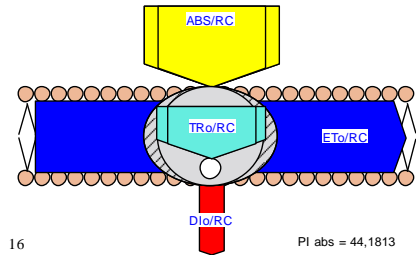
PI abs = 32,9039
RC Scale: 4

Kayseri (TRK)



15
trk-k-0

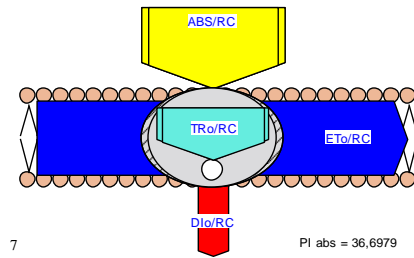
PI abs = 47,3216
RC Scale: 4



16
trk-uv-0

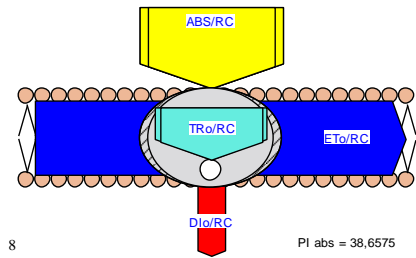
PI abs = 44,1813
RC Scale: 4

İspanya (IS)



7
is-k-0

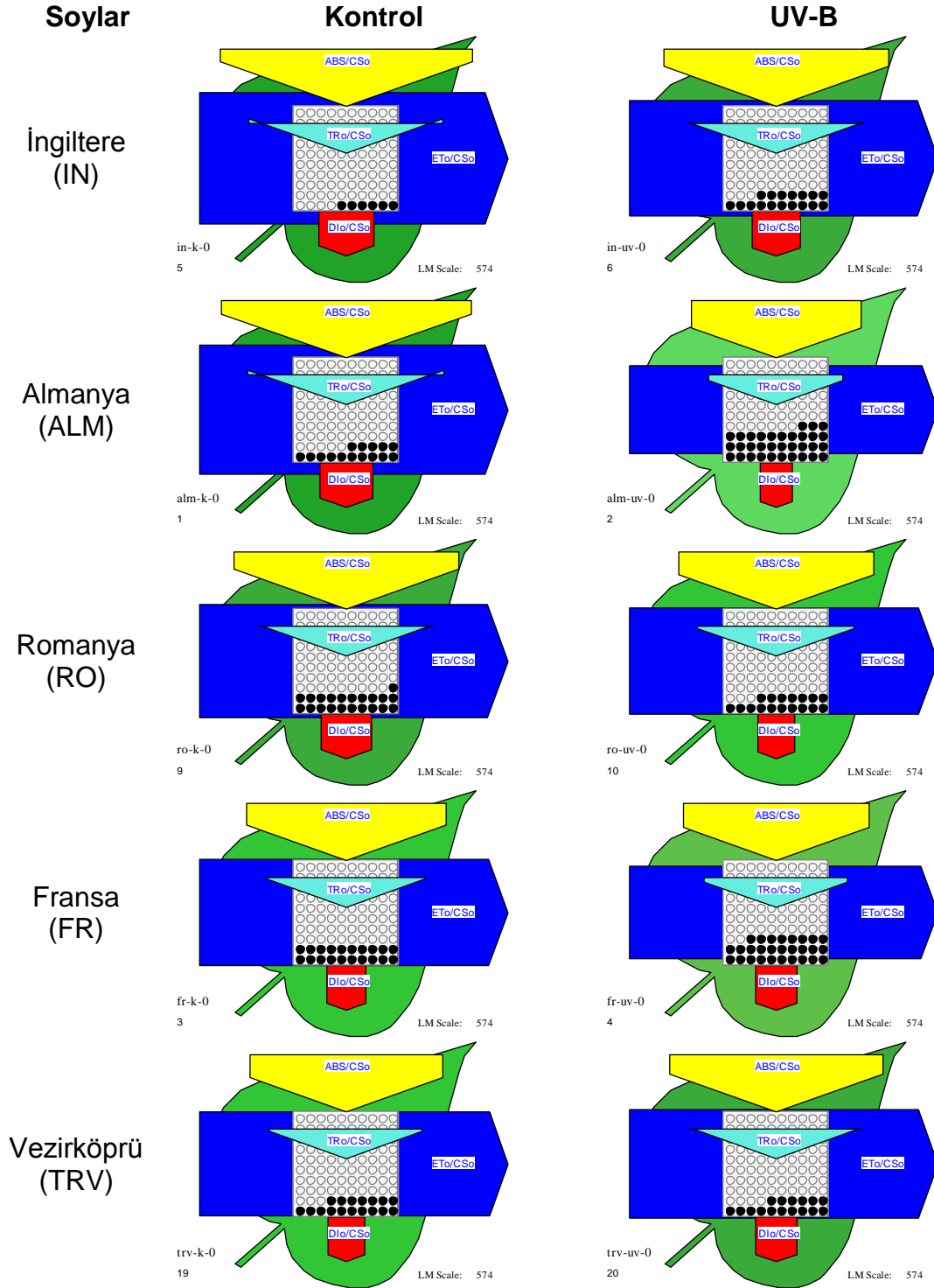
PI abs = 36,6979
RC Scale: 4



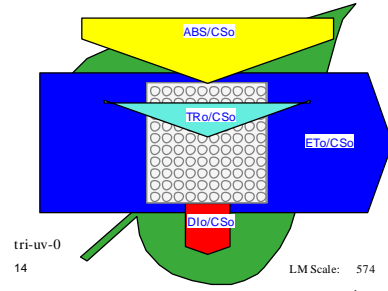
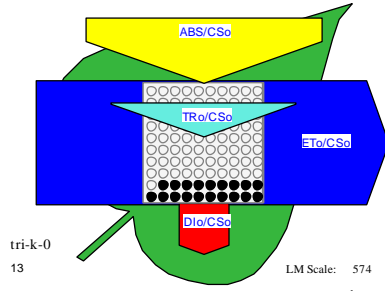
8
is-uv-0

PI abs = 38,6575
RC Scale: 4

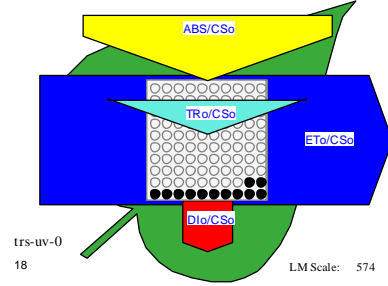
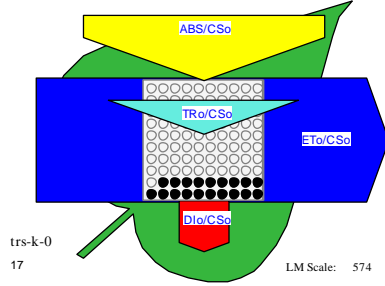
Ek 2. Yaprak modelinde sarıçam soylarının kontrol ve UV-B uygulama gruplarındaki fenomenolojik (ölçüm yapılan yaprak alanı bazında, CS) enerji akışları. Her bir parametrenin oransal değeri okların büyüklüğü ile temsil edilmektedir. Boş daireler aktif reaksiyon merkezlerini gösterirken, siyah renkli daireler inaktif reaksiyon merkezlerini ifade etmektedir. Hesaplamalar ve grafikler Biolyzer yazılımı ile yapılmaktadır. Yaprakların yeşil renginin yoğunluğu, Biolyzer yazılımı tarafından tahmin edilen klorofil içeriği ile orantılıdır. Kısaltmaların ve nomenklatörün listesi Çizelge 2.2.'de ve metin içerisinde verilmiştir.



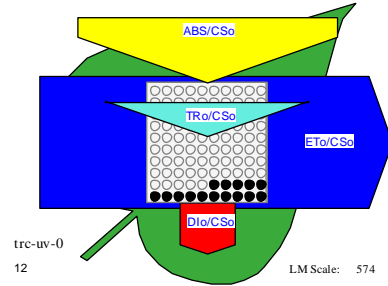
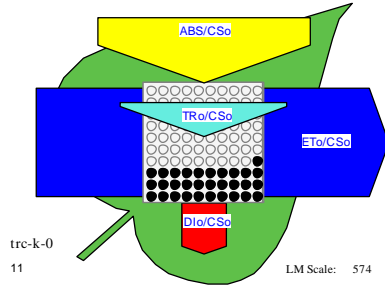
Ilgaz (TRI)



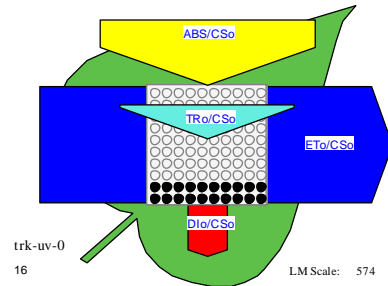
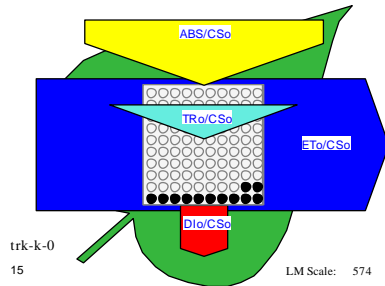
Sarıkamış (TRS)



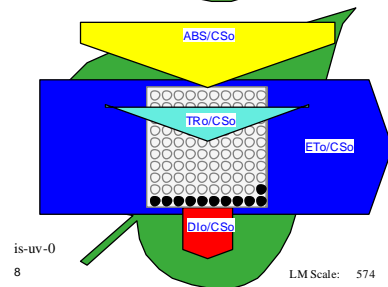
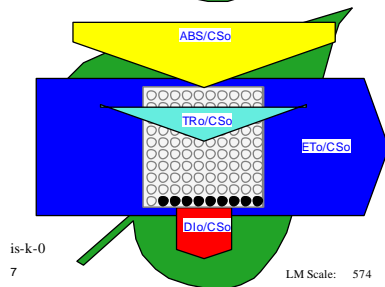
Çatacık (TRC)



Kayseri (TRK)



İspanya (IS)



ÖZGEÇMİŞ

Kimlik Bilgileri

Adı Soyadı : Özge Alaçık

Doğum Yeri : Malatya

Medeni Hali : Bekar

E-posta : oalacik@hacettepe.edu.tr

Adresi: Şemsettin Günaltay Caddesi, Çelebi Apartmanı, No:186/23, Erenköy, İstanbul

Eğitim

Lise : Malatya Anadolu Lisesi

Lisans : Hacettepe Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü

Yüksek Lisans :-

Doktora :-

Yabancı Dil ve Düzeyi: İngilizce

İş Deneyimi: -

Deneyim Alanları: -

Tezden Üretilmiş Projeler ve Bütçesi: -

Tezden Üretilmiş Yayınlar: -

Tezden Üretilmiş Tebliğ ve/veya Poster Sunumu ile Katıldığı Toplantılar:-