

**KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

***Heliotropium thermophilum* BİTKİSİNDE SICAKLIĞIN FOTOSENTEZ
ÜZERİNE ETKİSİ**

YÜKSEK LİSANS TEZİ

Biyolog Sevgi KONAR

TEMMUZ 2016

TRABZON



KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

BİYOLOJİ ANABİLİM DALI

***Heliotropium thermophilum* BİTKİSİNDE SICAKLIĞIN FOTOSENTEZ
ÜZERİNE ETKİSİ**

Sevgi KONAR

Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsünde
“YÜKSEK LİSANS (BİYOLOJİ)”
Unvanı Verilmesi İçin Kabul Edilen Tezdir.

Tezin Enstitüye Verildiği Tarih : 27 / 06 / 2016

Tezin Savunma Tarihi : 13 / 07 / 2016

Tez Danışmanı : Prof. Dr. Asim KADIOĞLU

Trabzon 2016

KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

Biyoloji Anabilim Dalında
Sevgi KONAR tarafından hazırlanan

Heliotropium thermophilum BİTKİSİNDE SICAKLIĞIN FOTOSENTEZ ÜZERİNE ETKİSİ

başlıklı bu çalışma, Enstitü Yönetim Kurulunun 28 / 06 / 2016 gün ve 1659 sayılı
kararıyla oluşturulan jüri tarafından yapılan sınavda
YÜKSEK LİSANS TEZİ
olarak kabul edilmiştir.

Jüri Üyeleri

Başkan : Prof. Dr. Asım KADIOĞLU

Üye : Doç. Dr. Rabiye TERZİ

Üye : Yrd. Doç. Dr. Utku AVCI

A. Kadioğlu

R. Terzi

U. Avcı

Prof. Dr. Sadettin KORKMAZ

Enstitü Müdürü

ÖNSÖZ

“*Heliotropium thermophilum* Bitkisinde Sıcaklığın Fotosentez Üzerine Etkisi” adlı bu çalışma, Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalı'nda "Yüksek Lisans Tezi" olarak araştırılmıştır.

Yüksek lisans tez danışmanlığımı üstlenerek, konu seçimi ve çalışmalarımın yürütülmesi sırasında desteğini esirgemeyen sayın hocam Prof. Dr. Asım KADIOĞLU' na, teşekkür ederim.

Her zaman danıştığım da yardımcı olmaktan kaçınmayan sayın hocam Doç. Dr. Rabiye TERZİ'ye ve Doç. Dr. Neslihan SARUHAN'a, çalışmalarım sırasında metot öğrenmemde yardımcı olan sayın Doç. Dr. Aykut SAĞLAM ve Yrd. Doç. Dr. Mehmet DEMİRALAY' a, her zaman yanımda olan ve bana yardımcı olan arkadaşlarıma, sonsuz hoşgörülerinden dolayı benden destek ve yardımlarını hiçbir zaman esirgemeyen kıymetli aileme çok teşekkür ederim.

Bu çalışma TÜBİTAK tarafından 114Z336 no' lu proje ile desteklenmiştir.

Sevgi KONAR
Trabzon 2016

TEZ ETİK BEYANNAMESİ

Yüksek Lisans Tezi olarak sunduğum “*Heliotropium thermophilum* Bitkisinde Sıcaklığın Fotosentez Üzerine Etkisi” başlıklı bu çalışmayı baştan sona kadar danışmanım Prof. Dr. Asım KADIOĞLU' un sorumluluğunda tamamladığımı, verileri/örnekleri kendim topladığımı, deneyleri/analizleri ilgili laboratuvarlarda yaptığımı/yaptırdığımı, başka kaynaklardan aldığım bilgileri metinde ve kaynakçada eksiksiz olarak gösterdiğimi, çalışma sürecinde bilimsel araştırma ve etik kurallara uygun olarak davrandığımı ve aksinin ortaya çıkması durumunda her türlü yasal sonucu kabul ettiğimi beyan ederim.

13/07/2016

Sevgi KONAR

İÇİNDEKİLER

| | <u>Sayfa No</u> |
|---|-----------------|
| ÖNSÖZ..... | III |
| TEZ ETİK BEYANNAMESİ..... | IV |
| İÇİNDEKİLER..... | V |
| ÖZET | VII |
| SUMMARY | VIII |
| ŞEKİLLER DİZİNİ | IX |
| SEMBOLLER DİZİNİ | X |
| 1. GENEL BİLGİLER..... | 1 |
| 1.1. Giriş..... | 1 |
| 1.2. Stres ve Stres çeşitleri | 3 |
| 1.3. Yüksek Sıcaklık Stresi | 5 |
| 1.3.1. Fotosentez ve Yüksek Sıcaklık İlişkisi | 7 |
| 1.4. H ₂ O ₂ | 8 |
| 1.5. Lipid Peroksidasyonu | 8 |
| 1.6. Stres Koşullarında Osmolitlerin Biyosentezi | 9 |
| 1.6.1. Şekerler..... | 9 |
| 1.7. <i>Heliotropium thermophilum</i> Bitkisi Hakkında Genel Bilgiler | 10 |
| 2. YAPILAN ÇALIŞMALAR | 12 |
| 2.1. Bitkilerin Temini | 12 |
| 2.2. Analiz ve Ölçümler | 12 |
| 2.3. Bitkide Stres Derecesini Belirlemek İçin Yapılan Ölçümler | 12 |
| 2.3.1. Yaprak Su Potansiyeli Ölçümü | 12 |
| 2.3.2. Lipid Peroksidasyonu Tayini | 13 |
| 2.3.3. Hücre Membran Kararlılığı (CMS) Tayini | 13 |
| 2.3.4. Hidrojen Peroksit (H ₂ O ₂) İçeriğinin Belirlenmesi | 13 |
| 2.4. Sıcaklık Uygulamasının Fotosentetik Parametreler Üzerine Etkisi | 14 |
| 2.4.1. Klorofil Tayini..... | 14 |
| 2.4.2. Fotosentetik Gaz Değişimi Ölçümleri..... | 14 |

| | |
|--|----|
| 2.4.3. Klorofil Floresans Ölçümleri | 14 |
| 2.4.4. Rubisco Aktivitesinin Belirlenmesi | 15 |
| 2.4.5. İvertaz Aktivitesinin Belirlenmesi | 15 |
| 2.4.6. Nişasta Tayini..... | 16 |
| 2.4.7. Protein Tayini..... | 16 |
| 3. BULGULAR | 17 |
| 3.1. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarındaki Su Potansiyeli Değişimleri | 17 |
| 3.2. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarında Lipid Peroksidasyonundaki Değişimler | 17 |
| 3.3. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarındaki Hücre Membran Kararlılığında Meydana Gelen Değişimler | 18 |
| 3.4. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarında H ₂ O ₂ içeriğindeki Değişimler | 19 |
| 3.5. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarındaki Klorofil İçeriğindeki Değişimler | 19 |
| 3.6. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarındaki Fotosentetik Gaz Değişim Ölçümleri | 20 |
| 3.7. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarındaki Klorofil Floresans Ölçümleri..... | 22 |
| 3.8. Farklı Sıcaklık Koşullarındaki Bitkilerin Yapraklarında Bulunan Nişasta İçeriğindeki Değişimler..... | 25 |
| 3.9. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarında Rubisco Aktivitesindeki Değişimler | 25 |
| 3.10. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarında İvertaz Aktivitesindeki Değişimler | 26 |
| 4. SONUÇLAR | 29 |
| 5. TARTIŞMA | 31 |
| 6. ÖNERİLER..... | 37 |
| 7. KAYNAKLAR..... | 38 |
| ÖZGEÇMİŞ | |

Yüksek Lisans Tezi

ÖZET

Heliotropium thermophilum BİTKİSİNDE SICAKLIĞIN FOTOSENTEZ
ÜZERİNE ETKİSİ

Sevgi KONAR

Karadeniz Teknik Üniversitesi
Fen Bilimleri Enstitüsü
Biyoloji Anabilim Dalı
Danışman: Prof. Dr. Asım KADIOĞLU
2016, 50 Sayfa

Bu çalışmada endemik ve termofil bir çiçekli bitki olan *Heliotropium thermophilum* (Boraginaceae)'da yüksek sıcaklık ve fotosentez arasındaki ilişki araştırılmıştır. Bitkiler, Aydın ili Buharkent Jeotermal alanından temin edilmiştir. Jeotermal alanın 20-30 °C'lik kısmında büyüyen bitkiler kontrol grubu, 55-65 °C'de büyüyenler ise deney grubu olarak değerlendirilmiştir. Bu iki ortamdaki bitkilerde çiçeklenme öncesi ve çiçeklenme sonrası olmak üzere 2 farklı büyüme periyodunda fizyolojik analizler yapılmıştır. Yüksek sıcaklık koşullarındaki *Heliotropium thermophilum* bitkisinde sıcaklığın fotosentez üzerindeki etkilerini belirlemek için öncelikle bitkilerin sahip olduğu stres derecesini belirlemek amacıyla yapraklarda su potansiyeli, lipid peroksidasyonu ve hidrojen peroksit ölçümleri yapılmıştır. Daha sonra ise fotosentetik gaz değişimi, klorofil floresansı, hücre membran kararlılığı, bazı fotosentetik enzim aktiviteleri (rubisco ve invertaz) ile klorofil ve nişasta içeriklerinde değişimler belirlenmiştir. Stres durumunu belirlemek için yapılan çalışma sonucunda fazla bir değişim olmadığı görülmüştür ve bitkinin strese toleranslı olduğu anlaşılmıştır. Yapılan diğer analizlerde ise klorofil floresans parametrelerinde genel bir artış gözlenmekle birlikte Fv/Fm oranında değişim görülmemiştir. Fotosentetik gaz değişimi, rubisco aktivitesi, köklerdeki invertaz aktivitesi ve nişasta içeriğinde artış gözlenmiştir. *H. termophilum* bitkisinin yüksek sıcaklık koşullarında fotosentetik birimlerini koruduğu, yüksek sıcaklıkta belirli ölçüdeki stresin fotosentetik verimi etkilemediği belirlenmiştir.

Anahtar Kelimeler: *Heliotropium thermophilum*, tolerans, yüksek sıcaklık, fotosentez, fizyolojik parametreler.

Master Thesis

SUMMARY

THE EFFECT OF TEMPERATURE STRESS ON PHOTOSYNTHESIS IN
Heliotropium thermophilum

Sevgi KONAR

Karadeniz Technical University
The Graduate School Of Natural and Applied Sciences
Biology Graduate Program
Supervisor: Prof. Asım KADIOĞLU
2016, 50 Pages

In this study, the relationship between high temperature and photosynthesis was investigated in *Heliotropium thermophilum* (Boraginaceae), a flowering, endemic and thermophilic plant. The plants were obtained from Aydın Buharkent geothermal area. Plants growing at 20-30 °C -portion of the geothermal area were considered as control group, while the plants growing at 55-65 °C were named as experimental group. Physiological analyzes were done in two different growth periods including before and after flowering. To detect the effect of high temperature on photosynthesis in *Heliotropium thermophilum*, for this purpose, water potential, lipid peroxidation, cell membran stability and H₂O₂ analysis were carried out so that stress levels on leaves could be determined. In addition, chlorophyll and starch contents, chlorophyll fluorescence, photosynthetic gas exchange parameters, some of photosynthetic enzymes (rubisco and invertase) were measured. After the studies to determine the stress level, no change was determined. Based on these results, it was understood that the plant was tolerant to heat stress. In addition, a general increase in all chlorophyll fluorescence parameters except for Fv/Fm were observed. Fv/Fm did not change. Increase in photosynthetic gas exchange parameters, starch content, rubisco and invertase activities were also observed. It was determined that a certain degree of stress did not affect photosynthetic efficiency at high temperature and *H. thermophilum* protected the photosynthetic units under high temperature conditions

Key Words: *Heliotropium thermophilum*, tolerance, high temperature, photosynthesis, physiological parameters

ŞEKİLLER DİZİNİ

| | <u>Sayfa No</u> |
|--|-----------------|
| Şekil 1. Çevresel stres tipleri..... | 4 |
| Şekil 2. Bitkilerde yüksek sıcaklığın etkileri | 5 |
| Şekil 3. Yüksek sıcaklık stresinde oluşturulan adaptasyonlar | 6 |
| Şekil 4. <i>Heliotropium thermophilum</i> bitkisi..... | 11 |
| Şekil 5. 20-30 ve 55-65 °C'deki sıcaklık ortamının yaprak su potansiyeli üzerine etkisi..... | 17 |
| Şekil 6. 20-30 ve 55-65 °C'deki sıcaklık ortamının lipid peroksidasyonu üzerine etkisi..... | 18 |
| Şekil 7. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamlarının hücre membran kararlılığı üzerine etkisi | 18 |
| Şekil 8. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamının H ₂ O ₂ üzerine etkisi | 19 |
| Şekil 9. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık stresi ortamının klorofil içeriği üzerine etkisi..... | 20 |
| Şekil 10. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamının stoma iletkenliğine etkisi | 21 |
| Şekil 11. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamının fotosentez hızına etkisi..... | 21 |
| Şekil 12. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamının transpirasyon oranına etkisi | 22 |
| Şekil 13. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık stresi ortamının yaprak Fv/Fm oranı üzerine etkisi | 23 |
| Şekil 14. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık stresi ortamının NPQ miktarı üzerine etkisi..... | 23 |
| Şekil 15. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık stresi ortamının PS2'nin fotokimyasal verimi üzerine etkisi..... | 24 |
| Şekil 16. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık stresi ortamının ETR oranı üzerine etkisi | 24 |
| Şekil 17. 20-30 ve 55-65 °C'lerde ki sıcaklık ortamlarının nişasta içeriği üzerine etkisi ... | 25 |
| Şekil 18. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamlarının rubisco aktivitesi üzerine etkisi..... | 26 |
| Şekil 19. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamlarının alkali invertaz aktivitesi üzerine etkisi | 27 |
| Şekil 20. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamlarının çözünür asit invertaz aktivitesi üzerine etkisi | 27 |
| Şekil 21. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamlarının çözünmeyen asit invertaz aktivitesi üzerine etkisi | 28 |

SEMBOLLER DİZİNİ

| | |
|--------------------------------|-----------------------------------|
| CMS | : Hücre membran kararlılığı |
| E | : Transpirasyon |
| ETR | : Elektron transport |
| F _v /F _m | : Maksimum kuantum verimi |
| G _s | : Stoma iletkenliği |
| H ₂ O ₂ | : Hidrojen peroksit |
| MDA | : Malondialdehit |
| NPQ | : Fotokimyasal olmayan yatıştırma |
| P _n | : Net fotosentez hızı |
| SPAD | : Soil plant analysis development |
| TA | : Taze ağırlık |
| Φ _{PS2} | : Fotokimyasal verim |

1. GENEL BİLGİLER

1.1. Giriş

Dünyamız giderek ısınmaktadır. 1960'lı yıllardan bu yana dünyadaki sıcaklığın her on yılda 0.2 °C arttığı ve bu oranda bir artış devam ettikçe 2070'li yıllarda dünyanın sıcaklığının günümüz sıcaklığından 1.8–4.0 °C 'den daha yüksek olacağı tahmin edilmektedir (Brass, 2002). Bu sıcaklık artışı bitkilerde olası sıcaklık stresi hasarlarına sebep olduğundan önemli verim kayıplarını da beraberinde getirecektir.

Gelecekte dünya nüfusunun beslenme problemi nedeniyle yüksek sıcaklık stresinin bitkiler üzerindeki etkileri büyük önem arz etmektedir. Bu amaçla bitkilerin yüksek sıcaklık stres toleransını artırmak için çeşitli çalışmalar yapılmaktadır. Örneğin 2050 yılında dünya nüfus artışının 9 milyar olacağı tahmin edilmekte olup, bu nüfusu beslemek için besin üretiminin %70 artırılması gerektiği ileri sürülmektedir (Bita ve Gerats, 2013).

Yüksek sıcaklık stresi, özellikle tropikal ve subtropikal bölgelerde bitki biyomasının üretimi ve üretkenliğini sınırlayan ana abiyotik streslerden biridir (Boyer, 1982). Bu bölgelerdeki bitkiler yüksek sıcaklık koşullarında yaşamak için bir mücadele içerisinde. Bu nedenle sözkonusu bitkiler aşırı yüksek sıcaklık altında canlılıklarını devam ettirmek için çeşitli mekanizmalar geliştirmişlerdir. Bunlar, kısa süreli sakınma veya aklimasyon mekanizmaları ya da uzun süreli evrimsel adaptasyonlardır. Sıcak ve kuru bir çevrede bitkilerin canlı kalması çeşitli adaptasyon yollarının bir araya gelmesiyle başarılıdır. Yüksek sıcaklık stresine bitkisel adaptasyonlar birçok stratejilerden oluşan sakınma (avoidans) ve tolerans mekanizmaları ile sağlanır. Sakınma mekanizmalarından başlıcaları, yaprak yerleşimindeki değişim, transpirasyonal soğutma, yaprak kıvrılması, erken olgunlaşma ve membran-lipid birleşimindeki değişimlerden oluşur (Fitter ve Hay, 2002).

Yüksek sıcaklık stresinin bitkilerin fizyolojisi, biyokimyası ve gen düzenleme mekanizmaları üzerine geniş bir etkiye sahip olduğu bilinmektedir. Yüksek sıcaklık stresi aynı zamanda bitki metabolitlerinin kompartimentalizasyonunu ve biyosentezini etkileyerek, metabolit dengesini de bozar (Maestri vd., 2002). Örneğin karbonhidrat metabolizmasındaki belirli genlerin ifadesini düşürerek (down regülasyon) sakkaroz sentezini, nişasta birikimini ve karbon metabolizma enzimlerinin aktivitelerini değiştirdiği saptanmıştır (Ruan vd., 2010). Ayrıca yüksek sıcaklık stresine cevap olarak prolin,

glisinbetain, çözünebilir şekerler, şeker alkolleri, tersiyer ve kuarterner amonyum bileşikleri gibi osmolitlerin miktarlarında artma meydana geldiği rapor edilmiştir (Sairam ve Tyagi, 2004; Wahid, 2007). Osmolit birikiminin, membran yapısını stabilize ettiği ve protein kararlılığını artırdığı tahmin edilmektedir (Mirzaei vd., 2012). Dolayısıyla yüksek sıcaklıklara maruz kalan bitkilerde önemli bir uyum mekanizmalarından birisi ozmotik düzenlemeyi sağlayan ozmoprotektan birikimidir (Allakhverdiev, 2000). Şöyle ki prolin, glisin-betain ve çözünebilir şekerler gibi osmolitler, hücrel redoks potansiyelini tamponlayarak, membran kararlılığı ve hücre su dengesini devam ettirerek artan sıcaklıktan bitkileri korurlar (Farooq vd., 2008). Ayrıca kloroplastlarda üretilen bazı osmolitler, termal inaktivasyonu önleyerek ve tilakoidlerde Rubisco aktivazı hapsederek Rubisco'nun aktivasyonunu devam ettirler (Allakhverdiev vd., 2008). Yüksek sıcaklık altında artan karbohidrat kullanılabilirliği de bitkilere yüksek sıcaklık stres toleransı ile ilgili önemli bir fizyolojik özellik kazandırır (Liu ve Huang, 2000). Örneğin yüksek sıcaklığa toleranslı domates bitkilerinde hücre çeperi ve vakuolar invertaz aktivitesinin yüksek olduğu ve artan sakkarozun şeker sinyal aktivitesini ve havuz genişliğini artırarak sıcaklık toleransına katkıda bulunduğu belirlenmiştir (Li vd., 2012).

Yüksek sıcaklık stresinin bitkilerdeki en önemli etkilerinden birisi de dokulardaki senesens olayını başlatmasıdır. Senesens, çeşitli metabolik olaylarla ilgili proteinlerin denatürasyonu, lipid peroksidasyonu, membran lipidlerinin artan akışkanlıklarıyla meydana gelen membran hasarlarıyla ilişkilidir (Savchenko vd., 2002). Membranlardaki lipid doymuşluğu yüksek sıcaklık toleransında çok önemli bir özelliktir. Şöyle ki membran lipidlerindeki doymuş yağ asitlerinin oranı, lipidlerin erime sıcaklığını artırır ve sıcaklıkla oluşan membran akışkanlığının artışı engeller. Özetle bitkilerde yağ asitlerinin doymuşluk seviyesinin artması membran kararlılığını sürdürür ve sıcaklık toleransını artırır (Larkindale ve Huang, 2004).

Yüksek sıcaklık, bitkilerin solunum ve fotosentez kapasitelerinde de azalmalara neden olur. Böylece bitkilerin hayat devri kısalmış ve verimlilik azalmış olur (Barnabas vd., 2008). Fotosentez olayı, yüksek sıcaklık stresinin etkilediği en önemli olaylardan birisi olup, özellikle ribuloz 1,5 bifosfatkarboksilaz (Rubisco) ve Rubisco aktivazın artan sıcaklığa çok duyarlı olduğu ve sıcaklık stresinin düşük seviyelerinde bile aşırı derecede bu enzimleri inhibe edebildikleri saptanmıştır (Morales vd., 2003). Klorofil ve fotosentetik aygıt üzerine yüksek sıcaklığın olumsuz etkilerinin reaktif oksijen türlerinin (ROT) üretilmesiyle ilişkili olduğu belirtilmiştir (Guo vd., 2007). Diğer yandan yüksek sıcaklık stresinin bitkide

klorofillaz aktivitesini uyararak fotosentetik pigment miktarını azalttığı ve bunun sonucu olarak fotosentetik kapasitenin azaldığı rapor edilmiştir (Sharkey ve Zhang, 2010).

Yüksek sıcaklık koşullarında aktif Rubisco'nun miktarındaki azalma net fotosentezin inhibisyonunu sağlar (Salvucci ve Crafts-Brandner, 2004). Yukarıda vurgulandığı gibi bitkilerde termal hasarın primer hedef yeri Rubisco olup, bu etkiyle karbon fiksasyon hızı düşürülür. Karbon fiksasyonundaki bu azalmadan dolayı açığa çıkan oksijenin miktarı artar ve zararlı ROT'ların oluşumuna neden olurlar. Bu ROT'ların artışı ise bitkide oksidatif strese neden olur. Özet olarak ısıya toleranslı bir bitki varyetesi genel olarak termal membran kararlılığı, ısı sakinme potansiyeli artışı ve yüksek fotosentez hızıyla karakterize edilebilir (Nagarajan vd., 2010). Ayrıca bitkilerin yüksek sıcaklık stresi altında yaprak gaz değişimini devam ettirme yeteneği sıcaklık toleransı ile doğrudan ilişkilidir.

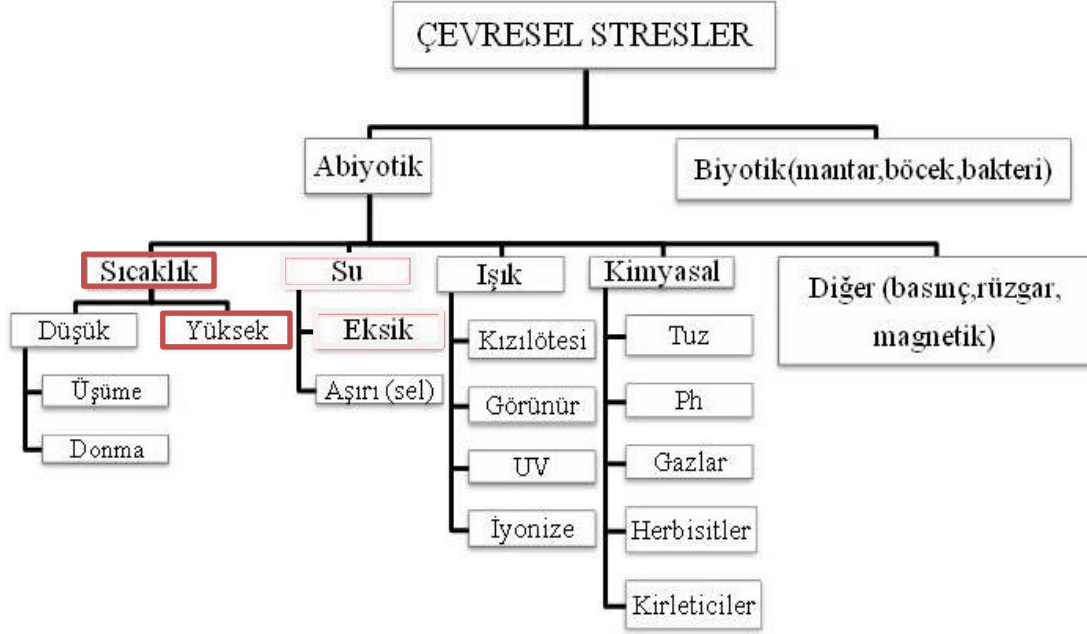
Mevcut tez çalışmasında aşırı yüksek sıcaklıklarda yaşayabilen ve ilk defa Türkiye'de bulunan endemik bir yüksek bitkinin (*Heliotropium thermophilum*) yüksek sıcaklık tolerans mekanizması ve bu mekanizmanın fotosentezle ilişkisi hakkında bilgi edinmek amaçlanmıştır. Bu nedenle söz konusu bitkide normal ve yüksek sıcaklık koşullarında sıcaklığın fotosentez üzerindeki etkilerini belirlemek için öncelikle bitkilerin sahip olduğu stres derecesini belirlemek amacıyla yapraklarda su potansiyeli, lipid peroksidasyonu, hücre membran kararlılığı ve hidrojen peroksit ölçümleri yapılmıştır. Daha sonra ise fotosentetik gaz değişimi, klorofil floresansı, bazı fotosentetik enzim aktiviteleri (rubisco ve invertaz) ile klorofil ve nişasta içeriklerinde değişimler belirlenmiştir. Literatürde *Heliotropium thermophilum* bitkisi üzerinde termotolerans ve fotosentezle ilgili yapılan herhangi bir araştırmaya rastlanılmamıştır. Bu nedenle mevcut tez çalışması bu yönüyle özgündür.

1.2. Stres ve Stres Çeşitleri

Canlılarda normal sistemin fonksiyonlarını inhibe etme eğiliminde olan olumsuz etkiler ya da kuvvetler stres olarak tanımlanmaktadır (Kadıoğlu, 2011). Stres aynı zamanda büyüme, gelişme ve üretim için genetik potansiyelin ifadesini olumsuz şekilde etkileyen herhangi bir çevresel faktörü veya bunların etkileşimlerini içermektedir (Jones ve Qualset, 1984).

Stres faktörleri biyotik ve fizikokimyasal (abiyotik) olmak üzere ikiye ayrılmaktadır (Levitt, 1972). Abiyotik stres faktörleri; soğuk, sıcaklık, kuraklık, tuzluluk, su fazlalığı,

radyasyon, çeşitli kimyasallar, oksidatif stres, rüzgar ve besin yetersizliğinden oluşur. Biyotik faktörler ise virüs, bakteri ve fungusları içeren patojenler, böcekler ve herbivorları (Şekil 1) içine alır (Yılmaz vd., 2011).



Şekil 1. Çevresel stres tipleri (Yılmaz vd., 2011)

Bitkilerin strese dayanıklılıkları sakınma ve tolerans olarak ikiye ayrılır (Levitt, 1972). Sakınma, bitkilerin stres faktörlerinin olumsuz etkilerini azaltması veya engellemesi ya da dış çevrede stres oluşturabilecek koşullar olmasına rağmen bitki hücrelerinin stresten uzak bir iç ortam oluşturmasıdır. Tolerans ise organizmaya ilk olarak öldürücü olmayan yüksek derecede stresin uygulanmasını takiben uygulanan öldürücü strese organizmanın dayanma yeteneğidir. Diğer taraftan tolerans, stres faktörlerinin elimine edilmesi, azaltılması ya da onarılması olarak ta tanımlanmaktadır. Ayrıca bir tür için stres oluşturan koşul başka bir bitki türü için stres oluşturmayabilir. Örneğin, 20 °C ve 30 °C 'de optimum büyüme gösteren bezelye ve soya fasülyesi bitkilerinden, sıcaklığın artması ile birlikte daha erken zarar gören bezelye bitkisidir. Bu durum soya fasulyesinin daha fazla termal toleransa sahip olduğunu göstermektedir (Yıldız ve Terzi, 2007).

1.3. Yüksek Sıcaklık Stresi

Küresel ısınma nedeniyle sürekli artan sıcaklık birçok zararlı stresten biridir (Hasanuzzaman, 2013). Sıcaklık stresi, çevresel süreçlerin doğrudan ya da dolaylı modifikasyonu ve organizmaların yaşam süreçlerindeki etkiler olarak bilinmektedir (Lobell, 2003). Yüksek sıcaklık stresi bitki büyüme ve verimini olumsuz etkileyen bazı morfolojik, fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler değişikliklere neden olmaktadır (Yıldız ve Terzioğlu, 2007).



Şekil 2. Bitkilerde yüksek sıcaklığın etkileri (Hasanuzzaman vd., 2013)

Yüksek sıcaklıkta, hüresel hasar veya hücre ölümü hüresel organizasyonların çöküşüyle dakikalar içinde meydana gelebilir (Ahuja, 2010). Sıcaklık stresi, çimlenme, büyüme, gelişme, üreme ve verim gibi bitkisel gelişim süreçlerini tüm yönleriyle etkiler (McClung ve Davis, 2010). Ayrıca enzimatik reaksiyonları etkileyerek bazı fizyolojik süreçleri ve metabolizmayı etkiler (Ruelland ve Zachowski, 2010; Pagamas ve Nawata, 2008).



Şekil 3. Yüksek sıcaklık stresinde oluşturulan adaptasyonlar (Hasanuzzaman vd., 2013).

Yüksek sıcaklıkta bitkiler, çeşitli adaptasyon mekanizmalarını harekete geçirirler. Bu mekanizmalar, tolerans ve sakınmadır. Orta şiddetteki sıcaklık streslerinde genelde sakınma mekanizmaları uyarılırken yüksek sıcaklık stresinde tolerans mekanizması aktif duruma geçer. Sakınma mekanizmaları; yaprak yerleşimindeki değişme, transpirasyonal soğutma, yaprak kıvrılması, erken olgunlaşma ve membran-lipid birleşimindeki değişimlerdir (Fitter ve Hay, 2002).

Sıcaklığa tolerans (termotolerans) cevabı ise hücre ve organizmanın artan sıcaklıklara (yüksek sıcaklık stresi veya şoku) karşı korunma reaksiyonudur. Aşırı yüksek sıcaklık stresi hücresel zarara ve hücre ölümüne neden olmasına rağmen, yüksek sıcaklık stresinin öldürücü olmayan dozları, hücre veya organizmayı hasardan koruyan, normal hücresel ve fizyolojik aktivitelerin devamını sağlayan ve termal toleransın daha yüksek seviyesine neden olan hücresel cevabı (yüksek sıcaklık cevabı) teşvik eder (Vierling, 1991; Gülen ve Eris, 2003). Yüksek sıcaklığa uyumu kapsayan işlevler, sıcaklık sinyallerinin iletimi ve yüksek sıcaklık toleransının gelişimini sağlayan biyokimyasal işlevlere bu sinyallerin dönüştürülmesi ile başlamaktadır (Sangwan vd., 2002).

Bitkiler membran bütünlüğünün devam ettirilmesi ve yüksek sıcaklık şoku proteinlerinin sentezi gibi bazı fizyolojik ve biyokimyasal mekanizmalarla da yüksek sıcaklık stresine tolerans sağlayabilirler. Hücrel membranlar, bitkilerde yüksek sıcaklıkla oluşan fizyolojik zararın meydana geldiği ilk bölgeler olarak düşünülmektedir. Membranlar, kompartımanlaşma ve konsantrasyon gradiyentinin devamı için yarı geçirgen bariyerler olup, fotosentez ve solunum gibi membranla ilişkili reaksiyonlar için bir alan sağlamaktadırlar (Blum, 1988). Yüksek sıcaklık stresi durumunda membran akışkanlığındaki değişiklikler, membran bileşenlerinin yeniden düzenlenmesi ya da lipit içeriğindeki değişimlerden kaynaklanmaktadır (Süss ve Yordanov, 1986). Yüksek sıcaklık stresi, lipitler arasındaki hidrojen bağlarını ve membranların akıcı fazı içerisindeki proteinlerin polar grupları arasındaki elektrostatik etkileşimi zayıflatarak hücre membranlarının bileşenlerini ve yapısını modifiye ederler. Diğer yandan, yüksek sıcaklık stresi sırasında hücre membran sistemlerinin fonksiyonunu korumasının, bitkilerin yüksek sıcaklığa adaptasyonu ile ilgili olabileceği bildirilmiştir (Raison, vd., 1980).

1.3.1. Fotosentez ve Yüksek Sıcaklık İlişkisi

Fotosentez bitkilerde ısıya duyarlı önemli fizyolojik süreçlerden biridir (Crafts-Brandner ve Salvucci, 2002). Yüksek sıcaklığın bitkilerde fotosentetik kapasite üzerine büyük etkisi vardır (Yang vd., 2006). Bitkinin sıcaklık stresi altında yaprak gaz değişimi ve CO₂ asimilasyon oranlarını sürdürme yeteneği sıcaklığa toleransı ile doğrudan ilişkilidir (Yang vd., 2006; Kumar vd., 2005). Sıcaklık belirgin olarak yaprak su durumunu, yaprak stoma iletkenliği (gs) ve hücreler arası CO₂ konsantrasyonunu etkiler (Greer ve Weedon, 2012).

Soya fasulyesi bitkilerine uygulanan sıcaklık stresinin (38/28 °C) toplam klorofil içeriğini (%18), klorofil a / b oranını (%3), Fv / Fm oranını (%5), fotosentez hızını ve transpirasyonu (%16) belirli oranlarda azalttığı kaydedilmiştir (Tan vd., 2011).

Yüksek sıcaklık stresi, CO₂ fiksasyonunun ilk basamağını katalizleyen ribuloz-1,5-bifosfat karboksilaz/oksijenaz (Rubisco) enziminin inhibisyonunun bir sonucu olarak CO₂ fiksasyonunu azaltmaktadır (Feller vd., 1998; Bernacchi vd., 2002). Işıқта Rubisco aktivasyonunu sağlayan bir stroma enzimi olan Rubisco aktivaz (Portis, 2003), yüksek sıcaklıklarda inaktif olmakta ve CO₂ fiksasyonunun azalmasına neden olmaktadır (Feller, vd., 1998; Crafts-Brandner, Salvucci, 2000; Salvucci, Crafts-Brandner, 2004). Ayrıca

pamuk (*Gossypium hirsutum*), buğday (*Triticum aestivum*), tütün (*Nicotiana tabacum*) ve mısır (*Zea mays*) bitkilerinde orta şiddetteki yüksek sıcaklık koşulları altında Rubisco aktivasyonundaki azalışın net fotosentez oranındaki azalış ile ilişkili olduğu saptanmıştır (Law, Crafts-Brandner, 1999; Crafts-Brandner, Law, 2000; Sharkey, 2001; Crafts-Brandner ve Salvucci, 2002).

1.4. H₂O₂

Hidrojen peroksit diğer oksidanlardan da sentezlenebilen bir moleküldür. Örneğin O₂⁻ (süperoksit), dış yörüngesinde bulunan paylaşılmamış bir elektrona sahip olması nedeniyle kararsız bir moleküldür ve kendiliğinden ya da süperoksit dismutaz enzimi tarafından H₂O₂'ye indirgenir (Blokhina ve Fagerstedt, 2010). Ayrıca H₂O₂, fotorespirasyon olayında oluşan glikolatın oksidasyonu ile oluşabilir. Hidrojen peroksit, genelde plazma membranı, ekstrasellular matriks ve peroksizomlarda üretilmektedir (Slesak vd., 2007).

Hidrojen peroksit, diğer aktif oksijen türlerine göre daha kararlı olması, yüklü bir molekül olmaması ve membranlardan kolaylıkla geçebilme özelliğine sahip olması (Blokhina ve Fagerstedt, 2010) nedeniyle yüksek konsantrasyonlarda toksik, düşük konsantrasyonlarda bulunduğu ise sinyal molekülü olarak görev alır (Fedina vd., 2009). Hidrojen peroksidin toksik etkisi -SH (tiyol) gruplarını okside etmesinden kaynaklanır (Blokhina ve Fagerstedt, 2010).

1.5. Lipid Peroksidasyonu

Stres etkisiyle oluşan serbest radikaller bitkilerde lipid peroksidasyonunu başlatabilir (Thompson vd., 1987). Lipid peroksidasyonunun en önemli ürünü malondialdehid (MDA) dir. Üç ya da daha fazla çift bağ içeren yağ asitlerinin peroksidasyonunda MDA meydana gelir. Oluşan MDA, hücre membranlarından iyon alışverişine etki ederek membrandaki bileşiklerin çapraz bağlanmasına yol açar ve iyon geçirgenliğinin ve enzim aktivitesinin değişimi gibi olumsuz sonuçlara neden olur (Porter, 1984; Niki, 1987). Stres altında lipidlerin oksidasyonu iki veya üç kat artabilir. Örneğin çeltik sürgünlerinde (Yordanov vd., 2000), buğday genotiplerinde (Sairam ve Srivastava 2001), yoncada (Irigoyen vd.,

1992) ve şeker kamışı yapraklarındaki (Smirnoff, 1993) su stresi lipid peroksidasyonunu artırır. Diğer taraftan lipid peroksidasyonunun düşük seviyesi özellikle SOD ve peroksidaz gibi bazı antioksidan enzimlerin aktivitesinin yüksek seviyede tutulmasının bir sonucu olabilir (Fu ve Huang, 2001). Ayrıca, lipid peroksidasyonunun bitkilerin strese toleransı ile ilişkili olduğu bilinir. Örneğin, su stresine maruz bırakılmış buğday ve mısır çeşitlerinde su stresi şartları altında MDA içeriği artarken hassas genotiple karşılaştırıldığında strese toleranslı genotiplerde düşük oranda lipid peroksidasyonu meydana gelir (Pastori ve Trippi, 1992; Sairam vd., 1998).

1.6. Stres Koşullarında Osmolitlerin Biyosentezi

1.6.1. Şekerler

Glukoz, fruktoz ve sakkaroz gibi çözünebilir şekerler bitki yapı ve metabolizmasında önemli fonksiyonlara sahiptirler. Şekerler nişasta ve selüloz gibi kompleks karbohidratların sentezi için substrat olmalarının yanı sıra aminoasit ve yağ asidi biyosentezi için başlangıç bileşiklerini de oluştururlar. Çözünebilir şekerlerden biri olan sakkaroz sentezi sakkaroz fosfat sentaz ve sakkaroz sentaz olmak üzere iki enzim tarafından katalizlenir. Sakkaroz fosfat sentaz yerleşimi bakımından fotosentetik dokularda sınırlı değildir. Aynı zamanda, olgunlaşmakta olan meyveler gibi fotosentetik olmayan dokularda da bulunurlar ve bu dokularda da aktiftirler (Huber ve Huber, 1996).

Şekerler, çeşitli stres cevapları ile ilgilidirler. Bu cevaplarda metabolit ve sinyal molekül olarak rol oynarlar (Couee vd., 2006). Örneğin patojen saldırısı, kuraklık, tuzluluk, düşük sıcaklık veya aşırı uyarılma enerjisi gibi farklı stresler direkt veya dolaylı olarak reaktif oksijen türlerinin üretimine neden olurlar ve böylece adaptif stres cevabı olarak kabul edilen şeker birikimi meydana gelir (Roitsch, 1999). Ayrıca glukoz, fruktoz, sakkaroz, trehaloz ve fruktanlar gibi şekerler ile bir polisakkarit olan nişasta strese maruz kalan bitkilerde birikmekte ve ozmotik koruma, ozmotik düzenleme, karbon kaynağı ve radikal temizleyicisi gibi fonksiyon görmektedir (Parida vd., 2002; Jang vd., 2003). Örneğin kısa süreli strese maruz kalan *Setaria sphacelata* (C4) bitkisinde sakkaroz ve nişasta içeriğinin azaldığı bildirilmiştir. Uzun süreli stres koşullarında, çözünebilir şekerler yüksek, nişasta ise düşük seviyede bulunmuştur. Metabolizmanın sakkaroz yönünde

değişmesi, nişasta sentez ve parçalanmasının sakaroz sentezinden daha fazla etkilenmesinden kaynaklanmaktadır (Silva ve Arrabaça, 2004).

Heksozlar, selüloz ve nişasta sentezini kapsayan çeşitli biyosentetik, metabolik süreçler ve enerji (ATP) eldesi için zorunlu substratlar ve gen ifadesi regülasyonu için önemli sinyal bileşiklerdir (Koch, 2004; Rolland vd., 2006).

Sakkaroz glukoz ve fruktoza hidrolizini invertaz enzimi gerçekleştirir. İvertaz enzimi biyotik ve abiyotik streslere yanıtta ve bitki gelişiminde önemli bir role sahiptir (Sturm, 1999; Essmann vd., 2008). Bitki gelişiminin düzeninin sağlanması için invertaz aktivitesinin *in vivo* da düzenlenmiş olması gerekir (Rausch ve Greiner, 2004; Ruan ve Chourey, 2006).

İvertaz, vakuolar, apoplazmik ve sitoplazmik olarak 3'e ayrılır (Sturm, 1999). Vakuolar invertaz (çözünür asit invertaz) pH 4.5'te optimum aktiviteye sahip olup, metabolik yolların düzenlenmesinde, heksoz birikiminde ve hücre uzamasında rol oynar (Leigh vd., 1979; Yelle vd., 1991; Long vd., 2002). Düşük oksijen (Zeng vd., 1999) ve kuraklık stresi koşullarında vakuolar invertaz aktivitesinin azaldığı kaydedilmiştir (Andersen vd., 2002). Apoplazmik invertaz (çözünemeyen asit invertaz) ise pH 4.5- 5.5 arasında optimum aktiviteye sahip olup abiyotik ve biyotik strese yanıtta, hücre bölünmesinde (Weber vd., 1996) ve floem boşaltımında (Dickinson vd., 1991; Roitsch vd., 2003) görev alır (Sturm ve Chrispeels, 1990; Stitt vd.,1991; McLaughlin ve Boyer, 2004; Essmann vd., 2008). Sitoplazmik invertaz pH 7 - 7.8 aralıklarında optimum aktiviteye sahip olup, bu nedenle nötral/alkalin invertaz olarakta adlandırılır (Masuda vd., 1987; Sturm, 1999). Sitoplazmik invertaz fidelerin büyümesi için heksoz şekerlerinin seviyesini düzenler (Koch, 2004). Vakuolar ve sitoplazmik invertazların her ikisi de asidik pH değerine sahip olup, çözünebilir bir özelliğe sahiptir. Apoplazmik invertaz ise bunların aksine bazik pH değerine sahip olup, hücre duvarına bağlanır ve çözünebilir özellik gösterir.

1.7. *Heliotropium thermophilum* Bitkisi Hakkında Genel Bilgiler

Heliotropium thermophilum bitkisi, ilk olarak 2008 yılında Tan ve arkadaşları tarafından yeni bir tür olarak yayınlanmıştır (Tan vd., 2008). *Heliotropium thermophilum* termofil ve endemik bir çiçekli bitkidir (Şekil 4). Bitki, Batı Anadolu'da Aydın-Buharkent'deki 55-65 °C sıcaklıklardaki jeotermal bir alanda yayılış göstermektedir.

Jeotermal suyun kaynağı bu alanın daha öncesinde yer alan Kızıldere'de bulunmakta olup, su sıcaklığı bu bölgede yaklaşık 116 °C civarındadır. Jeotermal su, ilkbahar ortalarından sonra ve yaz mevsiminde kaynaktan Buharkent'e akarken 55-65 °C 'ye kadar soğumaktadır (Tan vd., 2008). *Heliotropium thermophilum* bitkisinin genel olarak anatomik ve morfolojik özellikleri çalışılmıştır. Ayrıca bitkinin optimum çimlenme sıcaklığının 25 °C olduğu, 40 °C de ise çimlenmediği saptanmıştır. Doğal koşullarda ise tohumlarının, kış sonu ve ilkbahar başlangıcında çimlendikleri ve bu periyotta bitkilerin bulunduğu bölgede söz konusu jeotermal su sıcaklığının 20-30 °C arasında olduğu da belirtilmiştir (Tan vd., 2008).



Şekil 4. *Heliotropium thermophilum* bitkisi

2. YAPILAN ÇALIŞMALAR

2.1. Bitkilerin Temini

Termofil *Heliotropium thermophilum* (Boraginaceae) bitkileri Aydın-Buharkent'den temin edilmiştir. Bitkiler jeotermal alanın 55-65 °C'lik sıcaklıklarında yoğun olarak dağılım göstermekle beraber, nadir olarak da jeotermal kaynaktan daha uzaklıkta, sıcaklığın 20-30 °C olan kısımlarında da yetişebilmektedir. Böylece doğal yaşam alanlarında yüksek sıcaklık (55-65 °C) ve kontrol (20-30 °C) olmak üzere iki bitki grubu oluşturulmuştur.

Bitkinin termal alanda sıcaklık stresinden ilk etkilenecek organı kök, strese karşı hassas olan diğer organı yaprak olduğundan analizler kök ve yaprakta ayrı ayrı yapılmıştır.

Uzun süreli yüksek sıcaklığa maruz bırakılan ve kontrol bitkilerindeki fizyolojik analizler çiçeklenme öncesi ve çiçeklenme sonrası olmak üzere 2 farklı büyüme periyodunda yapılmıştır.

2.2. Analiz ve Ölçümler

Fizyolojik ölçümlerin bir kısmı (klorofil floresansı, gaz değişim parametreleri ve su potansiyeli) bitkilerin doğal ortamlarında doğrudan bitkilerin yaprakları üzerinde yapılmıştır. Diğer analizler için ise bitkilerin yaprak ve köklerinden alınan örnekler sıvı azot içerisine bırakılmıştır ve laboratuvar koşullarında analiz edilmiştir.

2.3. Bitkide Stres Derecesini Belirlemek İçin Yapılan Ölçümler

2.3.1. Yaprak Su Potansiyeli Ölçümü

Bitkilerin stres seviyesini belirlemek için yaprak su potansiyelleri belirlendi. Su potansiyelleri Psypro P2-132 Water Potential System (Wescor, Inc.) kullanılarak Savage ve Cass (1984)'a göre ölçüldü.

2.3.2. Lipid Peroksidasyonu Tayini

Lipid peroksidasyon seviyesi, lipid peroksidasyonun bir ürünü olan malondialdehid içeriğine dayanarak Heath ve Packer (1968) metoduna göre ölçüldü. Her bir numuneden 0,5 gr alınarak 10 ml %0,1 trikloro asetik asit (TCA) içerisinde homojenize edildi. Homojenat 15.000 g de 5 dk santrifüj edildi. Süpernatantın 1 ml'sine 4 ml, %20 TCA içerisinde hazırlanmış %0,5 tiobarbiturik asit ilave edildi. Karışım 95 °C'de 30 dk ısıtıldı ve sonra 10 dk buz banyosunda soğutuldu. 10.000 g de 10 dk santrifüjden sonra süpernatantın absorbansı 532 nm'de kaydedildi. 600 nm'de spesifik olmayan absorpsiyon için okunan değer hesaptan çıkarıldı. Elde edilen sonuç, formülde ($A = E \cdot c \cdot l$) yerine koyularak malondialdehit (MDA) konsantrasyonu hesaplandı. ($A: A_{532} - A_{600}$, E: Absorpsiyon katsayısı, $155 \text{ mmol}^{-1} \text{ cm}^{-1}$, c: MDA konsantrasyonu)

2.3.3. Hücre Membran Kararlılığı (CMS) Tayini

Hücre membran kararlılığı (CMS) ölçümü konduktometrik metotla Tripathy vd. (2000)'e göre yapıldı. Yüksek sıcaklık stresine maruz bırakılan ve bırakılmayan bitkilerden yaprak diskleri alındı ve 20 ml deiyonize su ile yıkandı. Numuneler 24 saat inkübasyona bırakıldıktan sonra konduktometre elektrodu ile elektrolit sızıntısı belirlendi. Bu aşama kontrol grubu için C1, deney grubu (55-65 °C) için T1 olarak adlandırıldı. Daha sonra su banyosu içerisinde 15 dakikalık sürede bütün dokuların öldürülmesi ile konduktometre ile tekrar ölçüm yapıldı, bu ölçümler kontrol grubu için C2, deney grubu için T2 olarak belirtildi. Buradan $\% \text{CMS} = (1 - (T1/T2)) / (1 - (C1/C2)) \times 100$ formülü ile hesaplandı.

2.3.4. Hidrojen Peroksit (H_2O_2) İçeriğinin Belirlenmesi

Hidrojen peroksit tayini Velikova vd. (2000)'e göre yapıldı. Bunun için trikloroasetik asit içerisinde aktif kömür ile ezilen bitki numunelerinden elde edilen ekstre, santrifüj edildikten sonra süpernatanttan 1 ml alınarak üzerine 10 mM potasyum fosfat tamponu ve 1 M KI ilave edildikten sonra 390 nm'de absorbansları okundu.

2.4. Sıcaklık Uygulamasının Fotosentetik Parametreler Üzerine Etkisi

2.4.1. Klorofil Tayini

Klorofil tayini Schlemmer vd. (2005)'e göre yapıldı. Ölçümler canlı bitki yapraklarından SPAD klorofil metre kullanılarak arazi koşullarında gerçekleştirildi.

2.4.2. Fotosentetik Gaz Değişimi Ölçümleri

Stoma iletkenliği, fotosentez hızı (Pn) ve transpirasyon oranı (E) ölçümleri taşınabilir bir sistem olan TPS-2 Fotosentez Sistemi (PP Systems, Hertfordshire, UK) ile gerçekleştirildi. Ölçümler arazi koşullarında saat 11:00-14:00 arasında, en az 4 bitkiden, güneş alan 6 adet sağlıklı yaprak seçilerek yapıldı. Küvete havanın akış oranı 300 ml dak⁻¹'e ayarlandı.

2.4.3. Klorofil Floresans Ölçümleri

Klorofil floresans ölçümleri OS1-FL, florometre ile Nar vd. (2009)'a göre gerçekleştirildi. Ölçümler, karanlık adaptasyon klipsi ile 20 dak karanlığa maruz bırakılan 6 farklı yapraktan alındı. Minimum klorofil floresansı (F₀), maksimum klorofil floresansı (F_m), PS2'yi doyuran λ690 beyaz ışığın (8000 μmol m⁻² s⁻¹), 0,8 s uygulanması ile elde edildi. Karanlık ölçümlerinin ardından, yapraklara aktinik ışık (5,5 W halojen lamba, ML S990, Micron, Tokyo, Japan) uygulanarak kararlı hal klorofil floresansı (F_s) elde edildi. Aydınlıktaki maksimum klorofil floresansını (F_m') belirlemek için doyurucu beyaz ışık (8000 μmol m⁻² s⁻¹), 0,8 s süreyle uygulanmıştır. F_v/F_m ve Φ_{PS2} florometre cihazı tarafından, NPQ ise (F_m - F_m')/F_m' denklemi ile Bilger ve Björkman (1990)'a göre hesaplandı. ETR, özel bir Fotosentetik Aktif Radyasyon (PAR) klipsi ile ölçüldü ve ETR = (ΦPSII × PAR × 0,5 × 0,84) formülüne göre hesaplandı.

2.4.4. Rubisco Aktivitesinin Belirlenmesi

Rubisco ekstraksiyonu için 0,25 g yaprak numunesi sıvı azot ve çözünmeyen polivinilpirolidon (PVP) ile toz haline getirildikten sonra ekstraksiyon, 50 Mm Tris-HCl (pH 7,5), 1 mM EDTA, 10 mM MgCl₂, %12 gliserol, %0,1 β-merkaptoetanol ve %1 PVP-40 (çözünebilir PVP) içeren 5 ml ekstraksiyon tamponu kullanılarak yapıldı. Ekstrakt 20.000 g'de +4 °C'de 15 dak santrifüj edildi. Rubisco aktivitesi radyoaktif ¹⁴C kullanılmasına ihtiyaç duymayan bir metot olan Sawada vd. (2003)'e göre belirlendi. Aktivite, 100 Mm Bisin (pH 8.2), 5 mM MgCl₂, 20 mM NaHCO₃, 5 mM kreatin fosfat, 1 mM ATP-2Na, 0,2 mM NADH, 0,6 mM RuBP, 10 Unite fosfokreatinkinaz, 10 Unite gliseraldehid 3-fosfat dehidrogenaz ve 10 Unite fosfogliseratkinaz içeren reaksiyon ortamında 25 °C'de ölçüldü. Kontrol olarak 340 nm'de RuBP eklenmemiş rubisco ölçüm tamponundaki absorbans değişimleri kullanıldı.

2.4.5. İnvvertaz Aktivitesinin Belirlenmesi

Bu amaçla bitkinin kök ve yaprakları kullanıldı. 0,2 g bitki örnekleri bir havan içinde sıvı azot altında, toz halinde öğütüldü daha sonra bir mililitre ekstraksiyon tamponu, 100 mM 4 - (2-hidroksietil) -1-piperazin, etansülfonik asit (HEPES) - KOH (pH 7,4), 5 mM MgCl₂, 1 mM etilendiamintetraasetik asit, 1 mM etilen glikol -bis (β - aminoetiler) - N,N,N',N' -tetraasetik asit, 1 mM fenilmetilsülfonilflorür, 5 mM diothiouthreitol (DTT), 1 ml Triton X-100, 200 ml gliserol ve 5 mM tiyoüre ilave edildi. Karışım homojenizatöre aktarıldı ve 3 dakika süre ile homojenize edildi. Ekstre daha sonra bir ependorf tüpüne aktarıldı ve 3 dakika boyunca 4 °C'de 14.000 g'de santrifüj edildi. Süpernatant toplanarak muhafaza edildi ve 0,5 ml tampon içinde yeniden süspansiyon haline getirildi, daha sonra tekrar 3 dakika boyunca 4 °C'de 14.000 g'de santrifüj edildi. Bu ikinci supernatant bir öncekine eklendi ve pellet 1,8 ml tampon maddesi içinde yeniden süspansiyon edildi. Aktivite tayini için supernatant ve pelletten elde edilen ekstraktlar eşit oranda karıştırılarak kullanıldı.

İnvvertaz aktivitesi Tomlinson vd. (2004)'e göre belirlendi. Alkalin invvertaz için 50 mM bisin- KOH (N, N-bis [2-hidroksietil] glisin pH 7,6), çözünür ve çözünmez asit invvertaz için pH değerleri sırasıyla 4.3 ve 4.7 olan 50 mM sodyum asetat içeren 180 µl hacimli 0,1 M sukroz tamponuna 20 µl ekstrakt ilave edildi. Sıfır zamanında, deney

karışımı 1 saat boyunca 30 °C'de ardından, 3 dak boyunca daha sonra 85 °C'de tutuldu. Ölçümler için 70 µl reaksiyon karışımı, 190 µl fruktoz deney karışımına (100 mM HEPES-KOH pH 7.4, 2.25 mM MgCl₂, 1,1 mM ATP, 0,2 U heksokinaz ve 1,1 mM NADP) ilave edildi. Glikozdan G6P (Glukoz 6 Fosfat) Üretimi 340 nm absorbanstaki artış ve 0,2 U NADP (Nikotinamid Adenin Dinükleotit Fosfat) bağımlı G6P dehidrojenaz ilavesi üzerine tespit edildi.

2.4.6. Nişasta Tayini

Bu tayinler, bitkinin kök ve yapraklarında yapıldı. Numunelerdeki nişasta içeriği EnzyChromassay kit (BioAssaySystems, Hayward, CA, USA) ile belirlendi (McCleary ve Monaghan, 2002). 100 mg yaprak ve kök örneği havanda öğütüldü ve şekerler 1 ml %90'lık etanol ile 60 °C'lik su banyosunda 5 dakika ekstre edildi. Etanol evaporator ile uçuruldu, kalıntı üzerine 0.5 ml distile su ilave edildi ve 60 °C' lik su banyosunda 5 dakika tutuldu. Daha sonra 0,2 ml DMSO ilave edildi ve 60 °C'de 5 dakika bekletildi. Çözünebilir ve çözünmeyen nişasta, amiloglukosidaz ve α -amilaz enzimlerinin kullanıldığı renk değişimine bağlı bir metot ile glukoz monomerlerine göre belirlendi.

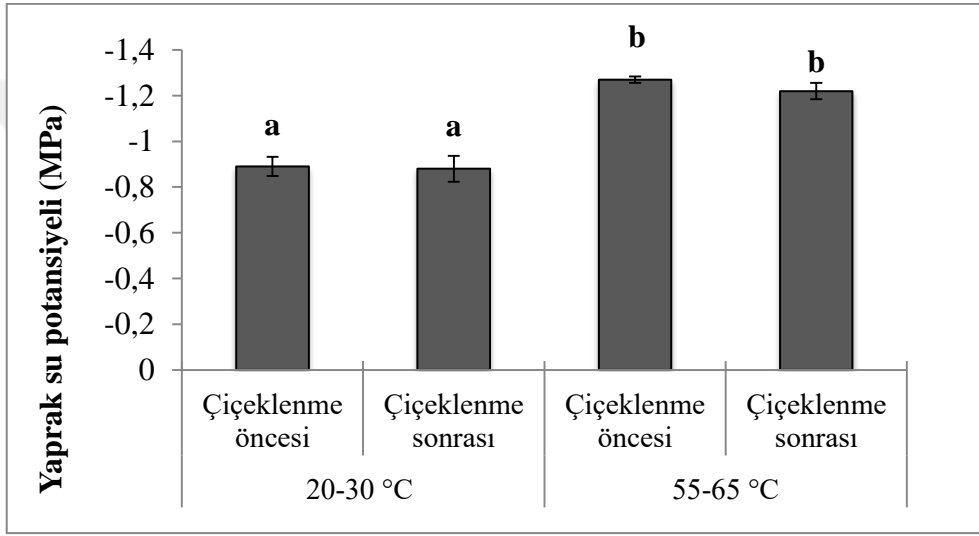
2.4.7. Protein Tayini

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

3. BULGULAR

3.1. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarındaki Su Potansiyeli Değişimleri

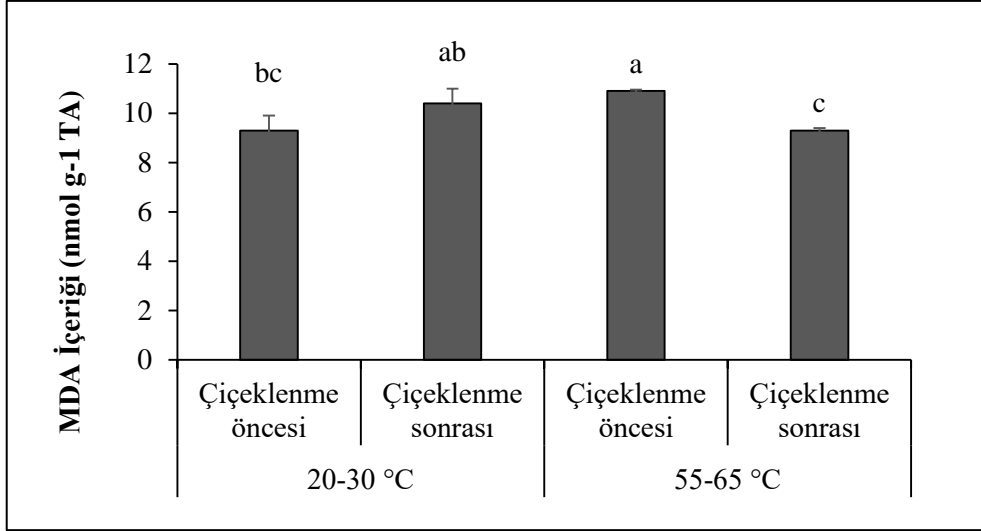
Şekil 5'teki verilere göre 55-65 °C'deki (yüksek sıcaklık) bitkilerin 20-30 °C'deki (normal sıcaklık) bitkilere göre su durumlarını daha az muhafaza ettikleri belirlendi.



Şekil 5. 20-30 ve 55-65 °C'deki sıcaklık ortamının yaprak su potansiyeli üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

3.2. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarında Lipid Peroksidasyonundaki Değişimler

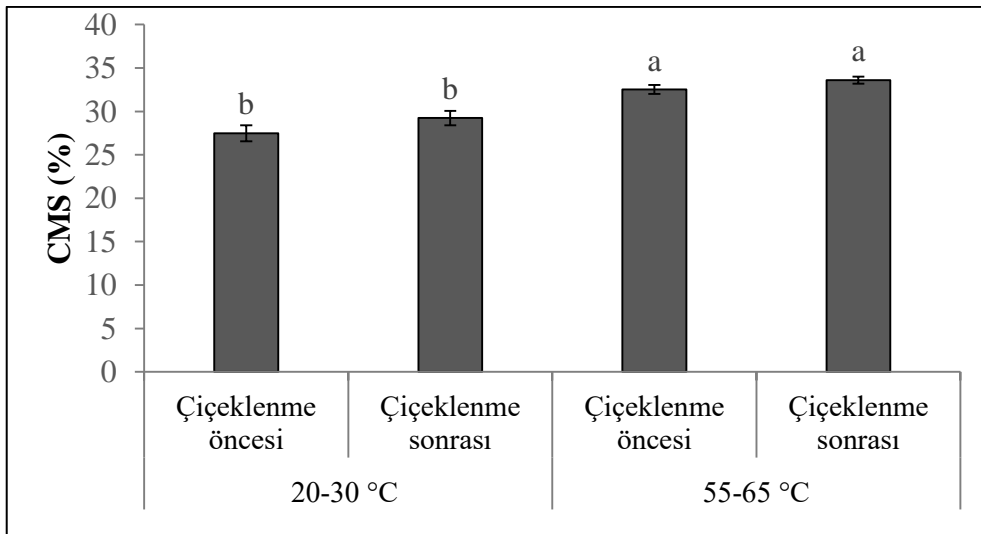
Yüksek sıcaklığa maruz kalan bitkilerin normal sıcaklıkta yaşayan bitkilere göre su durumlarını daha az muhafaza etmelerine rağmen lipid peroksidasyonunun çiçeklenme sonrasında azaldığı çiçeklenme öncesi büyüme periyodundaysa arttığı tespit edilmiştir (Şekil 6).



Şekil 6. 20-30 ve 55-65 °C'deki sıcaklık ortamının lipid peroksidasyonu üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ($P<0.05$) seviyesinde önemsizdir.)

3.3. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarındaki Hücre Membran Kararlılığında Meydana Gelen Değişimler

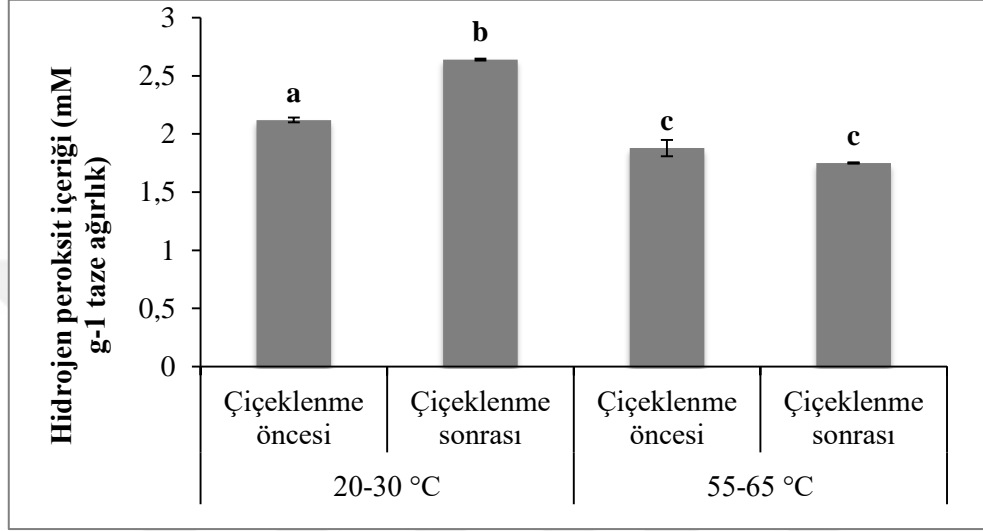
Şekil 7'deki verilere göre yüksek sıcaklıkta yaşayan bitkilerin çiçeklenme öncesi ve sonrası büyüme periyotlarında hücre membran kararlılığının normal sıcaklıklarda yaşayan bitkilere göre arttığı belirlendi.



Şekil 7. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamlarının hücre membran kararlılığı üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ($P<0.05$) seviyesinde önemsizdir.)

3.4. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarında H₂O₂ içeriğindeki Değişimler

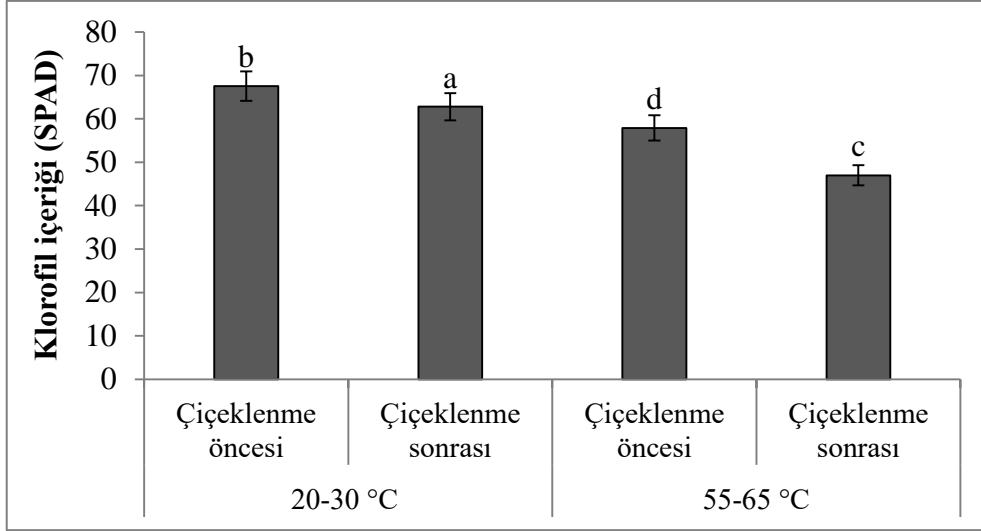
Şekil 8’de görüldüğü gibi yüksek sıcaklıkta yaşayan bitkilerin çiçeklenme öncesi ve sonrası büyüme periyotlarında H₂O₂ içeriğini azalttıkları belirlenmiştir.



Şekil 8. 20-30 ve 55-65 °C’lerdeki sıcaklık ortamının H₂O₂ üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.) TA: Taze Ağırlık

3.5. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarındaki Klorofil İçeriğindeki Değişimler

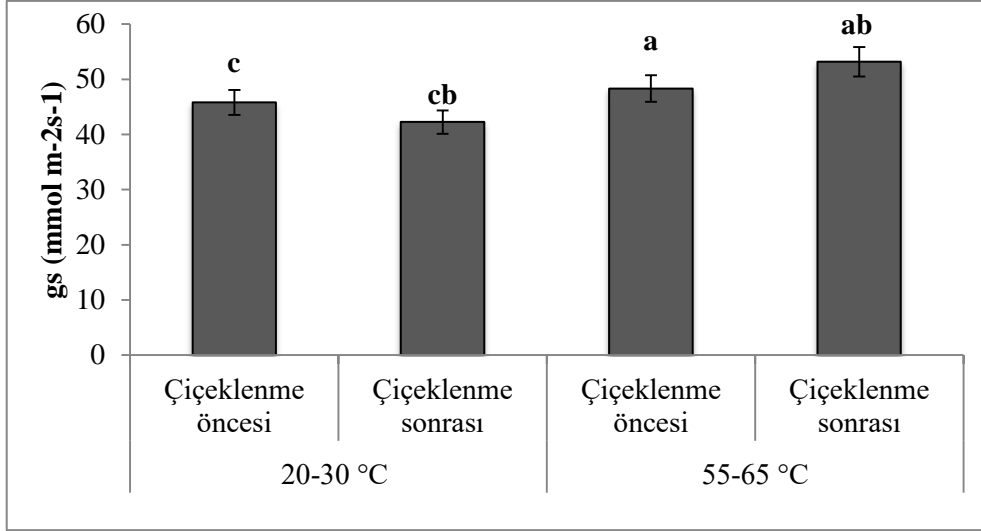
Şekil 9’daki verilere göre yüksek sıcaklıklarda yaşayan bitkilerin klorofil içeriklerini normal sıcaklıklarda yaşayanlara göre çiçeklenme öncesinde %14, çiçeklenme sonrasında %25 oranında azalttığı belirlendi.



Şekil 9. 20-30 ve 55-65 °C’lerdeki sıcaklık stresi ortamının klorofil içeriği üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

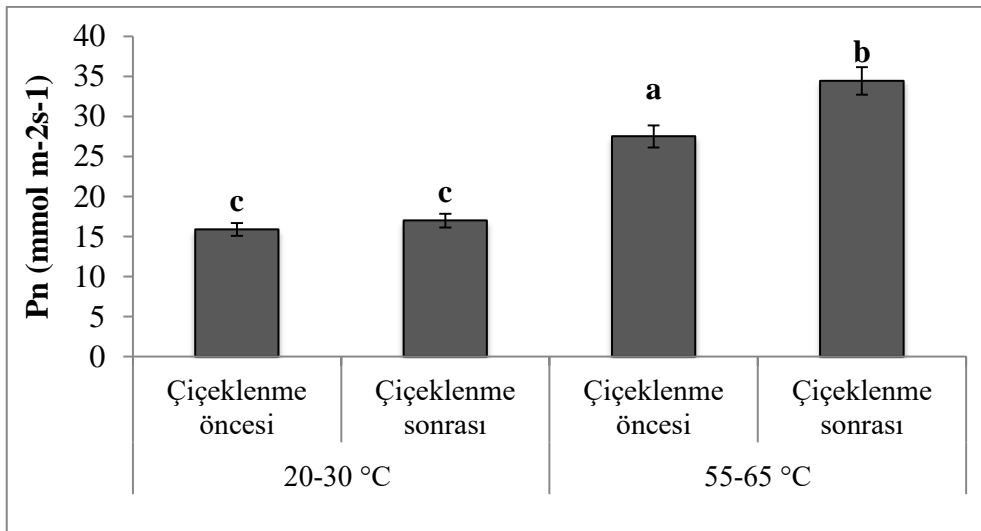
3.6. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarındaki Fotosentetik Gaz Değişim Ölçümleri

Elde edilen verilere göre yüksek sıcaklıklarda yaşayan bitkilerin normal sıcaklıklarda yaşayanlara göre çiçeklenme öncesi büyüme periyodunda stoma iletkenliğinin artış eğiliminde olduğu belirlenirken çiçeklenme sonrası periyotta stoma iletkenliğini arttırdığı belirlendi (Şekil 10).



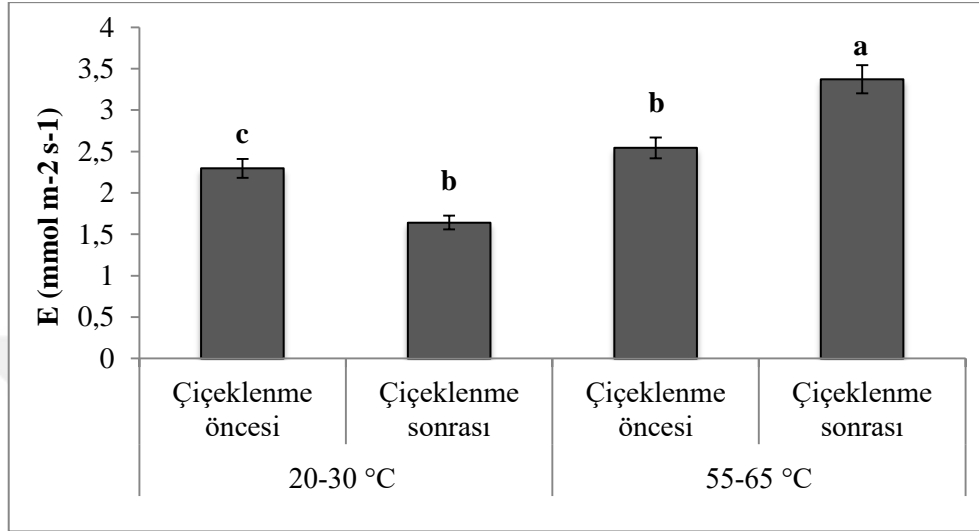
Şekil 10. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamının stoma iletkenliğine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

Şekil 11'deki verilere göre yüksek sıcaklıklarda yaşayan bitkilerin normal sıcaklıklarda yaşayanlara göre hem çiçeklenme öncesi hem çiçeklenme sonrası periyotta fotosentez hızının arttığı belirlendi ve çiçeklenme sonrasındaki bu artışın %102 oranında olduğu tespit edildi.



Şekil 11. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamının fotosentez hızına etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

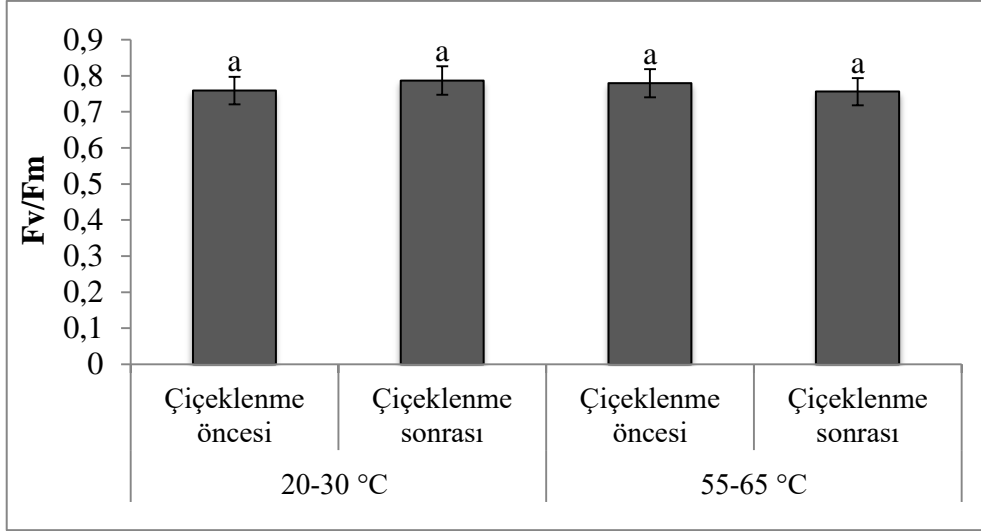
Yüksek sıcaklıklarda yaşayan bitkilerin çiçeklenme sonrasında normal sıcaklıklarda yaşayanlara göre transpirasyon oranını arttırdığı belirlenirken çiçeklenme öncesi periyotta istatistiksel bir değişim belirlenmemiştir (Şekil 12).



Şekil 12. 20-30 ve 55-65 °C’lerdeki sıcaklık ortamının transpirasyon oranına etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

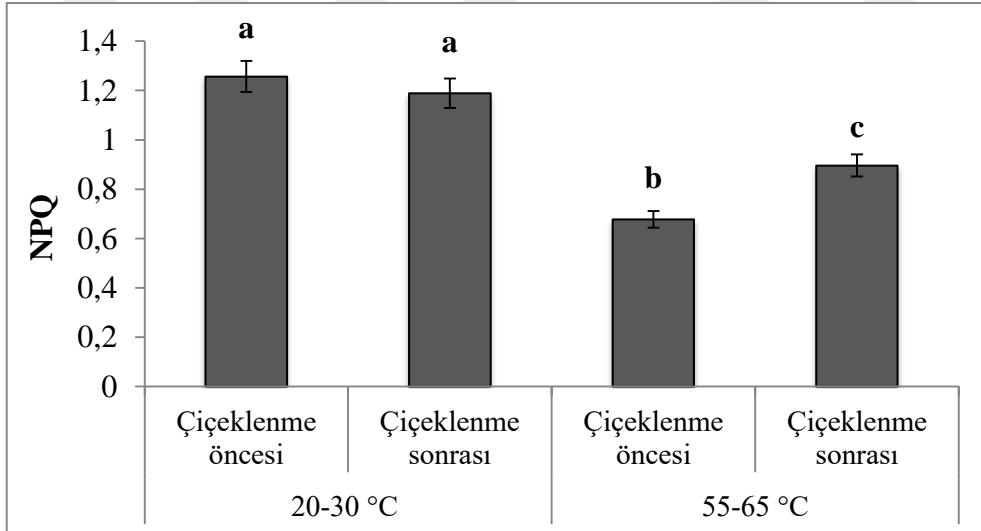
3.7. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarındaki Klorofil Floresans Ölçümleri

Şekil 13’deki verilere göre yüksek sıcaklıklarda yaşayan bitkilerin çiçeklenme sonrasında ve öncesinde normal sıcaklıklarda yaşayanlara göre Fv/Fm oranının değişmediği belirlendi.



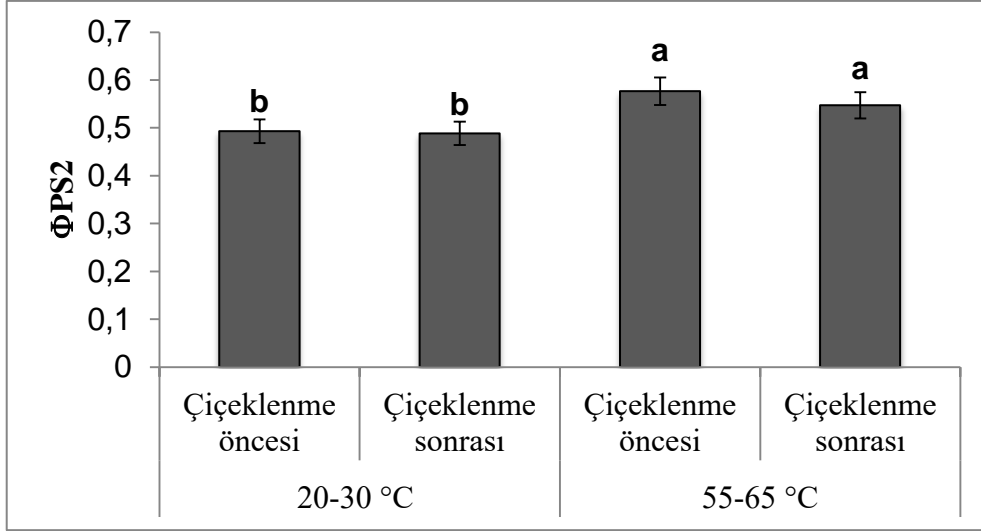
Şekil 13. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık stresi ortamının yaprak Fv/Fm oranı üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

Şekil 14' teki verilere göre yüksek sıcaklıklarda yaşayan bitkilerin çiçeklenme öncesi sonrası her iki büyüme periyodunda da NPQ miktarını azalttığı belirlendi.



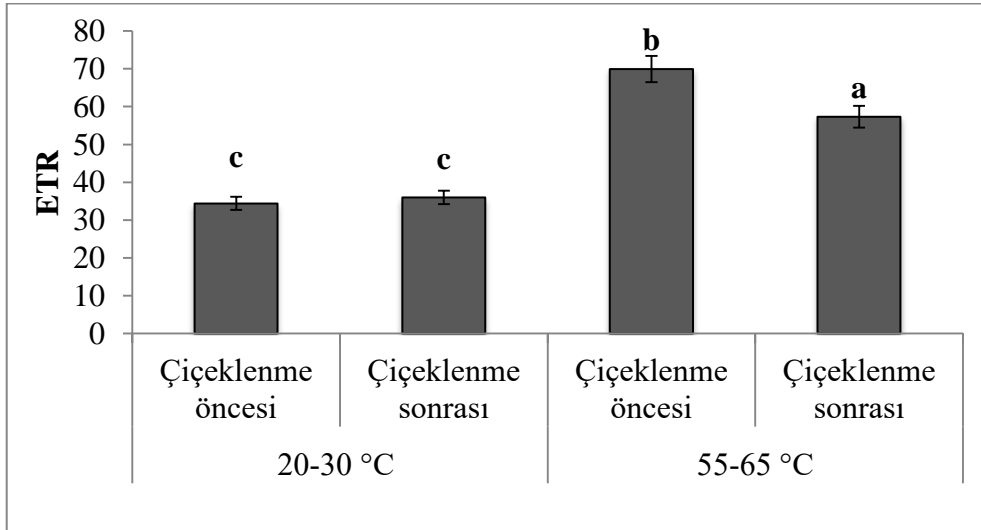
Şekil 14. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık stresi ortamının NPQ miktarı üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

Şekil 15' teki verilere göre yüksek sıcaklıklarda yaşayan bitkilerin çiçeklenme sonrasında normal sıcaklıklarda yaşayanlara göre PS2'nin fotokimyasal verimini arttırdığı belirlendi.



Şekil 15. 20-30 ve 55-65 oC'lerdeki sıcaklık stresi ortamının PS2'nin fotokimyasal verimi üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

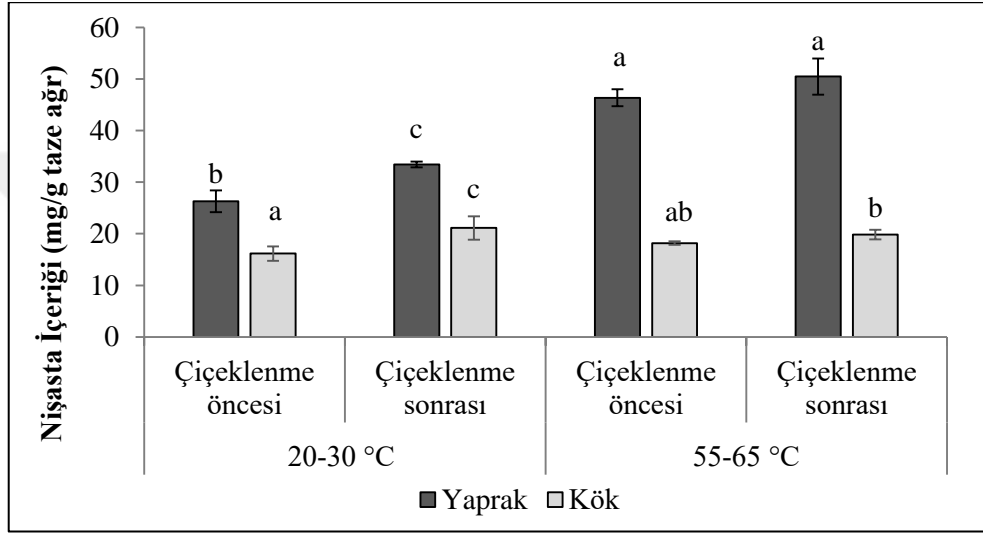
Şekil 16' daki verilerde görüldüğü üzere yüksek sıcaklıklarda yaşayan bitkilerin normal sıcaklıklarda yaşayanlara göre her iki büyüme periyodunda da ETR oranını arttırdığı belirlendi.



Şekil 16. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık stresi ortamının ETR oranı üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

3.8. Farklı Sıcaklık Koşullarındaki Bitkilerin Yapraklarında Bulunan Nişasta İçeriğindeki Değişimler

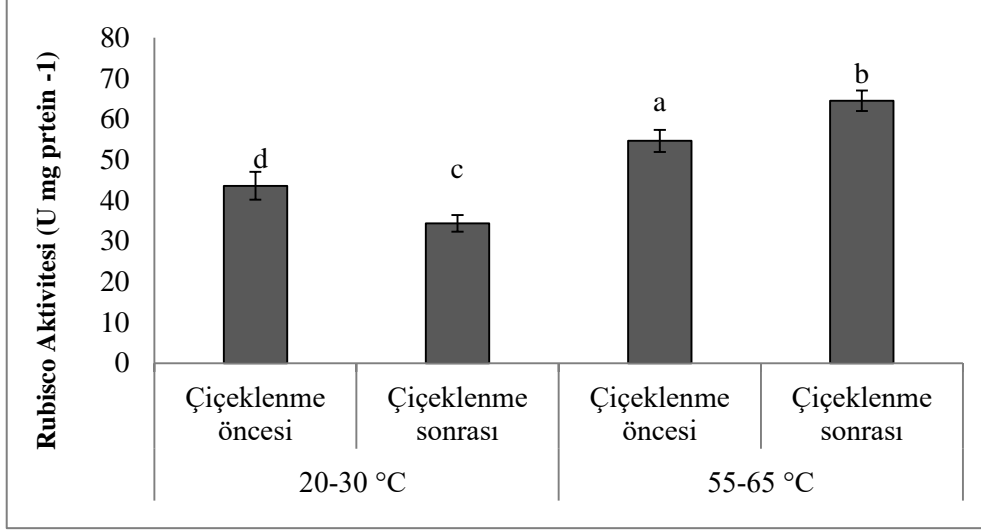
Şekil 17'deki verilere göre yüksek sıcaklıklarda yaşayan bitkilerin nişasta içeriğinin normal sıcaklıkta yaşayanlara göre yapraklarda yapılan analizde her iki büyüme periyodunda da artış görülürken köklerde yapılan analizde çiçeklenme sonrası periyotta azalış eğiliminde olduğu, çiçeklenme öncesinde ise arttığı görülmüştür.



Şekil 17. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamlarının nişasta içeriği üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

3.9. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarında Rubisco Aktivitesindeki Değişimler

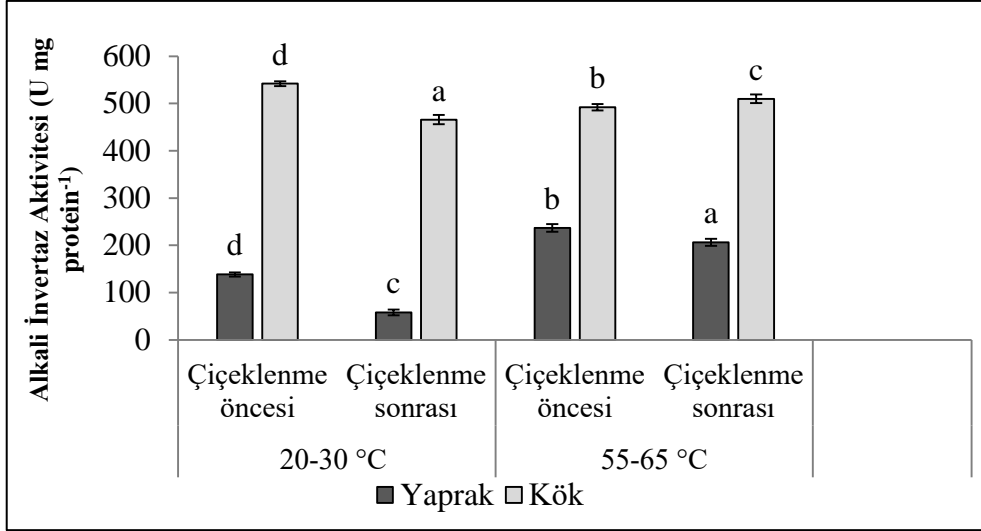
Yüksek sıcaklıkta yaşayan bitkilerin rubisco aktivitesinin normal sıcaklıkta yaşayanlara göre çiçeklenme öncesinde %25, çiçeklenme sonrasında %88 oranında arttığı tespit edildi.



Şekil 18. 20-30 ve 55-65 °C’lerdeki sıcaklık ortamlarının rubisco aktivitesi üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

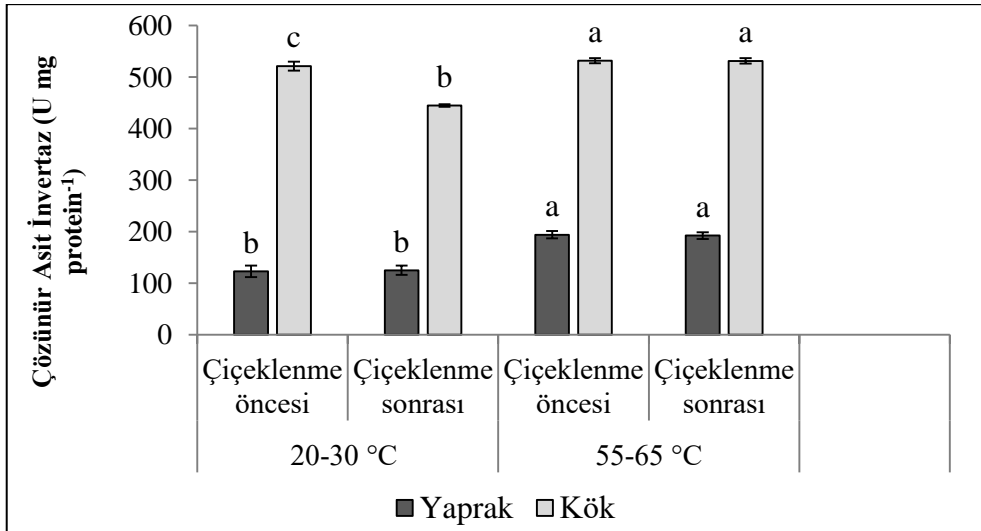
3.10. Farklı Sıcaklık Koşullarında Bitkilerin Yapraklarında İvertaz Aktivitesindeki Değişimler

Şekil 19’ daki verilere göre yüksek sıcaklıklarda yaşayan bitkilerin normal sıcaklıkta yaşayanlara göre alkali invertaz aktivitesinin yapraklarda yapılan analizde her iki büyüme periyodunda da arttığı belirlenirken köklerde yapılan analizde çiçeklenme öncesinde azaldığı çiçeklenme sonrasında arttığı belirlenmiştir.



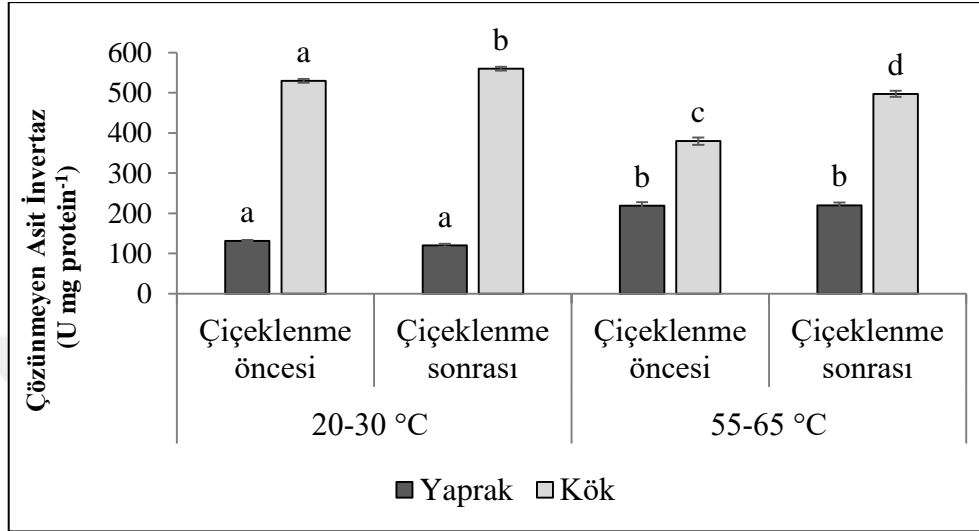
Şekil 19. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamlarının alkali invertaz aktivitesi üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

Şekil 20' deki verilere göre yüksek sıcaklıklarda yaşayan bitkilerin normal sıcaklıkta yaşayanlara göre çözünür asit invertaz aktivitesinin yapraklarda ve köklerde her iki büyüme periyodunda da arttığı belirlenmiştir.



Şekil 20. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamlarının çözünür asit invertaz aktivitesi üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

Şekil 21'deki verilere göre yüksek sıcaklıklarda yaşayan bitkilerin normal sıcaklıktakilere göre çözünmeyen asit invertaz aktivitesinin çiçeklenme öncesi ve sonrası büyüme periyodunda yapraklarda arttığı belirlenirken köklerde azaldığı belirlenmiştir.



Şekil 21. 20-30 ve 55-65 °C'lerdeki sıcaklık ortamlarının çözünmeyen asit invertaz aktivitesi üzerine etkisi (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=4). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 (P<0.05) seviyesinde önemsizdir.)

4. SONUÇLAR

Yapmış olduğumuz bu çalışma sonucunda;

1. Normal sıcaklıkta (20-30 °C) yaşayan bitkilerin su durumlarını muhafaza ettiği belirlenirken yüksek sıcaklık koşullarında (55-65 °C) yaşayan bitkilerin su potansiyellerinin azaldığı belirlenmiştir.
2. Yapraklarda tespit edilen malondialdehit miktarının yüksek sıcaklık şartları altında çiçeklenme sonrasında azaldığı çiçeklenme öncesinde arttığı belirlenmiştir.
3. Yüksek sıcaklık koşullarında yaşayan bitkilerde hücre membran kararlılığının arttığı belirlenmiştir.
4. Yapraklarda ölçülen H₂O₂ içeriğinin yüksek sıcaklık koşullarında çiçeklenme öncesi ve sonrasındaki büyüme periyotlarının her ikisinde de azaldığı tespit edilmiştir.
5. Yapraklarda belirlenen klorofil içeriğinin yüksek sıcaklık ortamında azaldığı bulunmuştur.
6. Yapraklarda yüksek sıcaklık koşullarında stoma iletkenliğinin çiçeklenme sonrası büyüme periyodunda arttığı tespit edilmiştir.
7. Yapraklarda ölçülen net fotosentez hızının yüksek sıcaklık koşullarında en fazla çiçeklenme sonrasında arttığı belirlenmiştir.
8. Yapraklarda gerçekleşen transpirasyon oranının yüksek sıcaklık koşullarında yaşayan bitkilerde çiçeklenme sonrasında artış tespit edilmiştir.
9. Yapraklarda ölçülen fv/fm oranının yüksek sıcaklık koşullarında istatistiki bir değişim görülmemiştir.
10. Yapraklarda ölçülen NPQ miktarının yüksek sıcaklık koşullarında azaldığı gözlemlenmiştir.
11. Yapraklardaki PS2'nin fotokimyasal veriminin yüksek sıcaklık ortamında arttığı belirlenmiştir.
12. Yapraklarda ölçülen ETR oranının yüksek sıcaklık koşullarında çiçeklenme öncesinde ve sonrasında arttığı tespit edilmiştir.

13. Yaprak ve kökte ölçülen nişasta içeriğinin yüksek sıcaklık şartlarında yapraklarda arttığı köklerde ise çiçeklenme sonrasında azalış eğilimi gösterdiği, çiçeklenme öncesinde arttığı gözlemlenmiştir.
14. Yapraklarda belirlenen rubisco aktivitesinin yüksek sıcaklık ortamında aktivitesinin arttığı tespit edilmiştir.
15. Yaprak ve kökte ölçülen alkali invertaz aktivitesinde yüksek sıcaklık ortamında çiçeklenme öncesi bitki köklerinde azalma görülürken çiçeklenme öncesi bitki yapraklarında ve çiçeklenme sonrasında bitkinin yaprak ve köklerinde artış görülmüştür.
16. Yaprak ve kökte tespit edilen çözünür asit invertaz aktivitesinin yüksek sıcaklık ortamında yaprakta da kökte de arttığı belirlenmiştir.
17. Yaprak ve kökte ölçülen çözünmeyen asit invertaz aktivitesinin yüksek sıcaklık koşullarında köklerde azaldığı yapraklarda arttığı tespit edilmiştir.

5. TARTIŞMA

Yüksek sıcaklık koşullarındaki *Heliotropium thermophilum* bitkisinde sıcaklığın fotosentez üzerindeki etkilerini belirlemek için öncelikle bitkilerin sahip olduğu stres derecesini belirlemek amacıyla yapraklarda su potansiyeli, lipid peroksidasyonu, hücre membran kararlılığı ve hidrojen peroksit ölçümleri yapılmıştır. Daha sonra ise fotosentetik gaz değişimi, klorofil floresansı, bazı fotosentetik enzim aktiviteleri (rubisco ve invertaz) ile klorofil ve nişasta içeriklerindeki değişimler belirlenmiştir.

Su potansiyeli bitkinin su durumunu belirten önemli bir parametredir. Yüksek sıcaklık koşullarında söz konusu bitkinin su durumuyla ilgili bilgi edinmek amacıyla yaprak su potansiyeli ölçülmüştür. Çalışmamızda yüksek sıcaklık koşullarında bitkinin su durumunu normal sıcaklık ortamına göre çiçeklenme öncesinde ve sonrasında %46 oranında azaldığı bulunmuştur. Literatürde 46 °C'lik sıcaklık stresi altındaki domates bitkilerinde su potansiyelinde önemli bir değişiklik olmadığı kaydedilirken (Havaux, 1992) buğday bitkisi üzerinde yapılan bir çalışmada 30 °C'lik sıcaklık stresi koşullarında su potansiyelinin azaldığı kaydedilmiştir (Farooq vd., 2009).

Yüksek sıcaklık koşullarında bitkilerin stres durumunu anlamak için, normal ve yüksek sıcaklık koşullarındaki bitkilerde MDA ve H₂O₂ içerikleri ölçülmüştür. Malondialdehit (MDA) miktarı membran lipid peroksidasyonu derecesinin bir göstergesi olarak kullanılmaktadır (Masia, 2003). Çalışmamızda ise yüksek sıcaklık stresi altında *Heliotropium thermophilum* bitkisinde MDA miktarının çiçeklenme öncesinde arttığı çiçeklenme sonrasında azaldığı bulunmuştur. Arabidopsis bitkileri üzerinde yapılan bir çalışmada 40 °C'lik sıcaklık muamelesi sonucu MDA miktarının arttığı rapor edilmiştir (Larkindale ve Knight, 2002). Ayrıca Liu ve Huang (2000) bir çeşit çim (Turfgrass) bitkisinde 35 °C'lik sıcaklık muamelesi sonucu MDA miktarının arttığını kaydetmişlerdir. Çeşitli abiyotik stresler, bitkilerde protein, lipid, DNA hasarına sebebiyet veren reaktif oksijen türlerinin aşırı üretimine neden olurlar (Gill ve Tuteja, 2010). Mevcut çalışmada ise sıcaklık stresi altında H₂O₂ içeriğinin azaldığı tespit edilmiştir. MDA miktarının artışıyla membran hasarının da artışı sebebiyle sıcaklık stresindeki bitkinin membran hasarını engellemek için H₂O₂ içeriğini azalttığı söylenebilir. Literatürde ise sorgum bitkisi üzerine yapılan çalışmada sıcaklık stresi koşullarında H₂O₂ içeriğini azalttığı bildirilmiştir (Djanaguiraman vd., 2010).

Sıcaklığa toleranslı bir varyete yüksek fotosentez oranı ve artan membran sıcaklık kararlılığıyla karakterize edilir (Nagarajan vd., 2010; Scafaro vd., 2010). Birçok abiyotik stresin ilk hedefi biyolojik membranlardır (Bajji vd., 2002). Hücre membran zararına karşılık geliştirilen tolerans mekanizması hücre membran kararlılığıdır (Premachandra, 1991). Çalışmamızda yüksek sıcaklık koşullarında hücre membran kararlılığının normal sıcaklık ortamına göre çiçeklenme öncesinde %15, çiçeklenme sonrasında %18 oranlarında arttığı bulunmuştur. Literatürde Kentucky bluegrass bitkilerinin sıcaklık stresıyla uyarılmalarıyla hücre membran kararlılığının azaldığı bildirilmiştir (Wang ve Huang, 2004). Ayrıca literatürde sıcaklık stresi koşullarında pirinç bitkisinde hücre membran kararlılığının arttığı bildirilmiştir (Mohammed ve Tarpley, 2009). Benzer olarak daha önce börülce (*Vigna unguiculata* L.) bitkisinde yapılan çalışmalarda da hücre membran kararlılığının arttığı bildirilmiştir (İsmail ve Hall, 1999; İbrahim ve Quick, 2001).

Stres parametreleri ile ilgili yapılan bu yapılan analizler sonucunda yüksek sıcaklık koşullarında *Heliotropium thermophilum* bitkisinin stres parametrelerinde fazlaca bir değişimin olmadığı, dolayısıyla yüksek sıcaklığa oldukça toleranslı bir bitki olduğu anlaşılmıştır. Çiçeklenme öncesi ve sonrası yapılan ölçümlerde ise çiçeklenme öncesi devrede bitkilerin yüksek sıcaklıklara az da olsa daha toleranslı oldukları görülmüştür. Literatürde ise çiçeklenme döneminde bitkilerin strese daha hassas oldukları bilgisi vardır (Kaushal vd., 2016). Dolayısıyla elde edilen veriler literatürle uyumludur.

Bundan sonraki deneysel aşamalarda ise yüksek sıcaklıklarda önemli bir stres oluşumu gözlenmeyen *Heliotropium thermophilum* bitkisinde fotosentetik sistemin nasıl etkilendiği araştırılmıştır. Yapılan bazı fotosentetik parametre ölçümleri ile bitkilerin yüksek sıcaklık stresine toleranslı olmalarının fotosentetik sistemle ilişkisi belirlenmeye çalışılmıştır.

Çalışmamızda yüksek sıcaklık koşullarında klorofil içeriğinin normal sıcaklık ortamına göre çiçeklenme öncesinde %14, çiçeklenme sonrasında %25 oranlarında azaldığı bulunmuştur. Sıcaklık stresinin fotosentetik aktivite üzerine etkisi yüksek sıcaklığa duyarlı ve toleranslı domates bitkisi üzerinde belirlenmiştir ve dördüncü yaprak evresinde 2 saat 45 °C'ye maruz bırakılan domateslerde klorofil içeriğinin azaldığı belirlenmiştir (Camejo vd., 2005) ve bu azalış kloroplast membranlarında gerçekleşen lipid peroksidasyonunun sonucu da olabilir (Bibi vd., 2008). Ayrıca literatürde çimlerde yapılan bir çalışmada da uzun süreli streslerde yaprak klorofil içeriğinin azaldığı belirtilmiştir (Jiang ve Huang, 2001). Mevcut çalışmamızda ise klorofil içeriği ile ilgili elde ettiğimiz bulgular,

Heliotropium termophilum bitkisinin yüksek sıcaklıklarda klorofil içeriğini belirli bir seviyede azaltmasına rağmen, bu sıcaklık koşullarında klorofil seviyesini önemli derecede koruduğunu da göstermektedir.

Fotoinhibisyon ETR ve klorofil floresansının her ikisinin de inhibisyonuna neden olmaktadır (Sharma ve Singhal, 1993). Çalışmamızda yüksek sıcaklık koşullarında ETR miktarının normal sıcaklık ortamına göre çiçeklenme öncesinde %103, çiçeklenme sonrasında %59 oranlarında arttığı bulunmuştur. Literatürde ise hint fıstığı (*Jatropha curcas*) bitkisinde 43 °C' lik sıcaklık stresi koşullarında ETR oranının azaldığı belirlenmiştir (Silva vd., 2010).

Çalışmamızda yüksek sıcaklık koşullarında NPQ miktarının normal sıcaklık ortamına göre çiçeklenme öncesinde %46, çiçeklenme sonrasında %25 oranlarında azaldığı tespit edilmiştir. Benzer şekilde Arabidopsis mutantları üzerinde yapılan bir çalışmada 40 °C' lik sıcaklık muamelesi sonucu NPQ miktarının azaldığı belirtilmiştir (Zhang ve Sharkey, 2009). Buğday ve arabidopsis bitkileri üzerine yapılan çalışmalarda 45,50, 55 °C' lerdeki stres durumunun NPQ miktarının 40 °C' dekilere göre azaldığı bildirilmiştir ve bunun sebebinin de PS2'nin zararı en aza indirmek için koruyucu düzenleyici mekanizmasını harekete geçirdiğini belirtmişlerdir (Ait vd., 2008; Essemine vd., 2012; Zivcak vd., 2014). Çalışmamızda da PS2'nin zararı en aza indirmek ve sıcaklığı tolere edebilmek adına yaptığı bir düzenleme olarak düşünülmektedir.

Çalışmamızda yüksek sıcaklık koşullarında Fv/Fm oranında normal sıcaklık ortamına göre çiçeklenme öncesinde ve çiçeklenme sonrasında fark bulunamamıştır. Munne-Bosch ve Allegre (1994) 'nin yaptığı çalışmada da Fv/Fm oranında değişim olmadığı belirlenmiştir. Ayrıca Liu ve Huang (2000)'nin çim bitkisinde yaptığı çalışmada sıcaklık stresi koşullarında Fv/Fm oranının azaldığını bulunurken kültür bitkilerinde bu oranın arttığı bulunmuştur. Ayrıca birçok araştırmacı bu oranın arttığı sonucuna ulaşmıştır (Xue vd., 2001; Djanaguiraman vd., 2005; Germ vd., 2007). Bu durum yüksek sıcaklıklarda fotosentetik membranların korunduğunu işaret etmektedir.

PS2'nin çevresel streste yapraklarda fotosenteze yanıtta anahtar bir rol oynadığına inanılmaktadır (Baker, 1991). Sıcaklık gibi çeşitli kısıtlamaların bu fotosistemin reaksiyon merkezinin içerisinde ya da yakınında birincil hedef olduğu düşünülmektedir (Berry J, Bjorkman, 1980; Kyle vd., 1987). Çalışmamızda yüksek sıcaklık koşullarında PS2'nin fotokimyasal veriminin normal sıcaklık ortamına göre çiçeklenme öncesinde %17, çiçeklenme sonrasında %12 oranlarında arttığı bulunmuştur. Benzer olarak literatürde

Arabidopsis mutantları üzerinde yapılan çalışmada 35-42 °C' lik sıcaklık stresi koşullarında fotokimyasal verimin arttığı rapor edilmiştir (Zhang ve Sharkey, 2009).

Fotosentezin azalması stomatal ve stomatal olmayan sınırlamalara dayandırılmaktadır (Graan ve Boyer, 1990; Ort vd., 1994; Shangguan vd., 1999). Bu stomatal sınırlamalardan biri de stoma iletkenliğidir. Sıcaklık stresi koşullarında stoma iletkenliği stresi belirlemede önemli parametrelerden biridir. Çalışmamızda yüksek sıcaklık koşullarında stoma iletkenliğinin normal sıcaklık ortamına göre çiçeklenme öncesinde farklı olmadığı, çiçeklenme sonrasında ise %26 oranında arttığı bulunmuştur. Bu artışın sebebi yapraklardaki fotosentetik kapasiteyi arttırmak amaçlı olabilir. Benzer şekilde gelişmiş büyüme şartları altında Arabidopsis bitkisinde %30'luk fotosentez oranı ve CO₂ gaz değişimi pozitif olarak stoma iletkenliğini arttırmıştır (Tanaka vd., 2013). Ayrıca hint fıstığı (*Jatropha curcas*) bitkisinde 43°C'lik sıcaklık stres şartları altında stoma iletkenliğinin azaldığı bildirilmiştir (Silva vd., 2010).

Çalışmamızda yüksek sıcaklık koşullarında net fotosentez hızının normal sıcaklık ortamına göre çiçeklenme öncesinde %73, çiçeklenme sonrasında %102 oranlarında arttığı bulunmuştur. Bu artışın elektron transport sisteminin zarar görmesi sebebiyle gerçekleştiği düşünülmektedir ve ayrıca ETR miktarındaki artışta bu görüşü desteklemektedir. Literatürde ise sıcaklık stresi şartlarında pamuk bitkisinde fotorespirasyonunun olmadığı şartlarda bile CO₂'nin artışıyla net fotosentez hızının arttığı bildirilmiştir (Crafts-Bradner ve Law, 2000). Ayrıca hint fıstığı (*Jatropha curcas*) bitkisinde net fotosentez hızının 43 °C'lik sıcaklık stresi koşullarında azaldığı belirtilmiştir (Silva vd., 2010).

Çalışmamızda yüksek sıcaklık koşullarında transpirasyon oranının normal sıcaklık ortamına göre çiçeklenme öncesinde değişmediği, çiçeklenme sonrasında %105 oranında arttığı bulunmuştur. Literatürde sorgum yaprakları üzerinde yapılan araştırmaya göre de sıcaklık stresi altında transpirasyon oranının arttığı bildirilmiştir (Djanaquiraman vd., 2010). Ayrıca transgenik domates bitkilerine 38 °C' lik sıcaklık stresi uygulandığında transpirasyon oranının azaldığı bildirilmiştir (Cheng vd., 2009).

Elektron transferi (Wise vd., 2004) ve rubisco aktivasyonunun (Salvucci ve Crafts-Brandner, 2004) her ikisi de sıcaklık stresinin düzenlenmesinde fotosentezin inhibisyonuna neden olan süreçler olarak önerilmiştir. Benzer şekilde Liu ve Huang 2008 yılında yapmış oldukları çalışmada, yüksek sıcaklık altında fotokimyasal etkinin azaltılıp elektron transferinin zayıflatılmasıyla rubisco aktivitesinin inhibe edilebileceği sonucuna ulaşmışlardır. Çalışmamızda yüksek sıcaklık koşullarında rubisco aktivitesinin normal

sıcaklık ortamına göre çiçeklenme öncesinde %25, çiçeklenme sonrasında yaklaşık %88 oranlarında arttığı bulunmuştur. Bu artışı bitkinin sıcaklığı tolere ederek fotosentezi devam ettirebilmek için gerçekleştirdiğini söyleyebiliriz. Ayrıca literatürde Law ve Crafts-Brandner, (1999, 2000) yaptıkları çalışmalar da 42,5°C'lik sıcaklık stresi altında ki pamuk (*Gossypium hirsutum* L.) bitkisinde rubisco aktivitesinin arttığı sonucuna ulaşmışlardır. Birçok araştırmacı *Deschampsia antarctica* (antartika çimi), tütün ve ıspanak yaprakları üzerinde yaptıkları çalışmalarda benzer sonuca ulaşmışlardır (Salvucci ve Crafts Bradner, 2004; Yamori vd., 2006-2012; Yamori ve Von Coemmerer, 2009).

Çalışmamızda yüksek sıcaklık koşullarında yapraklarda sitoplazmik invertaz aktivitesinin normal sıcaklık ortamına göre çiçeklenme öncesinde %9 oranında azalırken, çiçeklenme sonrasında %9,5 oranında arttığı bulunmuştur. Köklerde ise çiçeklenme öncesinde %71 oranında, çiçeklenme sonrasında %256 oranında artmaktadır. İvertaz sakkarozu glukoz ve fruktoza hidrolize eder ve bitki gelişim ve büyümesinde anahtar bir role sahiptir (Ruan, 2012). Li ve arkadaşları 2012 yılında yaptıkları çalışmada sıcaklık stresine toleranslı domates bitkisinin sıcaklık stresi koşullarında invertaz aktivitesinin arttığını belirlemişlerdir.

Çalışmamızda yüksek sıcaklık koşullarında yapraklarda apoplazmik invertaz aktivitesinin normal sıcaklık ortamına göre çiçeklenme öncesinde %28, çiçeklenme sonrasında yaklaşık %11 oranlarında azaldığı bulunmuştur. Köklerde ise çiçeklenme öncesinde %67, çiçeklenme sonrasında %83 oranlarında azaldığı bulunmuştur. Literatürde apoplazmik invertazın yüksek aktivitesinin özellikle gövdede transport hücreleri ve depolama hücrelerinden apoplazma içerisine sızan sakkarozun iyileştirici özelliğiyle ilgili olabileceği rapor edilmiştir (Ayre, 2011). Apoplazmik invertazın sıcaklığa duyarlı domates tomurcuklarının anterlerinde azaldığı bildirilmiştir (Pressman vd., 2006). Ayrıca literatürde sıcaklık stresi altında sitoplazmik ve apoplazmik invertazın maksimum up regülasyon gerçekleştirdiği bildirilmiştir (Roitsch vd., 2003).

Çalışmamızda yüksek sıcaklık koşullarında yapraklarda vakuolar invertaz aktivitesinin normal sıcaklık ortamına göre çiçeklenme öncesinde %58, çiçeklenme sonrasında %54 oranlarında arttığı bulunmuştur. Köklerde ise çiçeklenme öncesinde %2, çiçeklenme sonrasında %19 oranlarında arttığı bulunmuştur. Literatürde domates bitkisi üzerine yapılan çalışmada sıcaklık stresi koşullarında vakuolar invertaz aktivitesinin arttığı belirlenmiştir (Li vd., 2011). Ayrıca domates bitkisi (*Solanum lycopersicum*) üzerine

yapılan bir başka çalışmada da meyve olgunlaşması süresince heksoz birikimiyle vakuolar invertaz aktivitesinin arttığı belirlenmiştir (Klann vd., 1993; Jin vd., 2009).

Birçok bitki türünde (Seddigh ve Jolliff, 1984; Morita vd., 2005) bitki verimi, nişasta içeriği (Turnbull vd., 2002), membran kararlılığı (Reynolds vd., 1994), çiçeklenme zamanı ve azalan tohum boyutuyla (Gibson ve Mullen, 1996) ilişkilidir. Literatürde nohut yapraklarında sıcaklık stresi muamelesi sonucunda nişasta içeriğinde %35'lik artış belirlenmiştir (Awasthi vd., 2014). Çalışmamızda yüksek sıcaklık koşullarında yapraklarda nişasta içeriğinin normal sıcaklık ortamına göre çiçeklenme öncesinde %76, çiçeklenme sonrasında %51 oranlarında arttığı bulunmuştur. Köklerde ise çiçeklenme öncesinde %12 oranında arttığı, çiçeklenme sonrasında %6 oranında azaldığı tespit edilmiştir. Ayrıca literatürde transgenik patates yumrularında nişasta içeriğinin azaldığı belirtilmiştir (Tjaden vd., 1998).

Fotosentetik parametrelerle ilgili elde edilen bulgular *H. termophilum* bitkisinin yüksek sıcaklık koşullarında fotosentetik birimlerini koruduğu, yüksek sıcaklıklarda bitkide belirli ölçüde stres tespit edilmekle beraber bu stres etkisini fotosentetik verime aktarmadığı belirlenmiştir. Ayrıca sözkonusu analizler sonucunda yüksek sıcaklık koşullarında fotosentez hızında normal ortama göre önemli ölçüde artışların olması da çok ilginç bulunmuş olup, bu konunun daha ayrıntılı olarak araştırılmasının yararlı olacağı sonucuna varılmıştır.

6. ÖNERİLER

Heliotropium thermophilum bitkisi aşırı yüksek sıcaklıklarda yaşayabilen çiçekli bir bitkidir. İlk olarak Türkiye’de bulunmuş olması ve literatürde bu kadar yüksek sıcaklıklarda yaşayabilen başka bir bitkiye rastlanılmamış olması bu bitki üzerinde çalışma yapılmasının önemliliğini göstermektedir. Bu tez kapsamında yaptığımız çalışmalar sonucunda yüksek sıcaklık koşullarında fotosentez hızında normal ortama göre önemli ölçüde artışların olması da çok ilginç bulunmuş olup, bu konunun daha ayrıntılı olarak araştırılmasının yararlı olacağı sonucuna varılmıştır.

Elde edilen fotosentetik analiz verileri *H. thermophilum* bitkisinin, yüksek sıcaklığa tolerant olduğu bilinen bitkilerden daha farklı bir kloroplast yapısına ve özelliklerine sahip olduğuna işaret etmektedir. Yüksek sıcaklık stresine toleranslı yeni kültür bitkilerinin geliştirilmesi, bitki bilimcileri için en önemli araştırmalardan biridir. Bu bitki üzerinde yapılacak daha ayrıntılı çalışmalar sonucu elde edilecek verilerin, küresel ısınmanın etkilerinin arttığı günümüzde ve gelecekte yüksek sıcaklıklara daha dayanıklı kültür bitkilerinin geliştirilmesinde kullanılabilme potansiyeli mevcuttur.

7. KAYNAKLAR

- Ahuja, I., de Vos, R. C., Bones, A. M. ve Hall, R. D., 2010. Plant Molecular Stress Responses Face Climate Change. Trends in plant science, 15, 12, 664-674.
- Ait, A.N., Dewez, D., Didur, O. ve Popovic, R., 2008. Effect of Dichromate on Photosystem II Activity in Xanthophyll-Deficient Mutants of *Chlamydomonas reinhardtii*, Photosynth. Research, 95, 45–53.
- Awasthi, R., Kaushal, N., Vadez, V., Turner, N. C., Berger, J., Siddique, K. H. ve Nayyar, H., 2014. Individual and Combined Effects of Transient Drought and Heat Stress on Carbon Assimilation and Seed Filling in Chickpea. Functional Plant Biology, 41,11, 1148-1167.
- Ayre B.G, 2011. Membrane-Transport Systems for Sucrose in Relation to Whole Plant Carbon Partitioning. Mol Plant 4, 377–394.
- Allakhverdiev, S. I., Sakamoto, A., Nishiyama, Y., Inaba, M. ve Murata, N., 2000. Ionic and Osmotic Effects of NaCl-Induced Inactivation of Photosystems I and II in *Synechococcus sp.*, Plant physiology, 123, 3, 1047-1056.
- Allakhverdiev, S. I., Kreslavski, V. D., Klimov, V. V., Los, D. A., Carpentier, R. ve Mohanty, P., 2008. Heat Stress: An Overview of Molecular Responses in Photosynthesis. Photosynthesis Research, 98, 1-3, 541-550.
- Andersen, M. N., Asch, F., Wu, Y., Jensen, C. R., Næsted, H., Mogensen, V. O. ve Koch, K. E., 2002. Soluble Invertase Expression is an Early Target of Drought Stress During the Critical, Abortion-Sensitive Phase of Young Ovary Development in Maize. Plant Physiology, 130, 2, 591-604.
- Bajji M., Kinet J. ve Lutts S., 2002. The Use of The Electrolyte Leakage Method for Assessing Cell Membrane Stability as a Water Stress Tolerance Test in Durum Wheat, Plant Growth Regul. 36, 61–70.
- Baker, NR., 1991. A Possible Role for Photosystem II in Environmental Perturbations of Photosynthesis. Physiol Plant, 81, 563-570.
- Barnabas, B., K. Jager ve A. Feher, 2008. The Effect of Drought and Heat Stress on Reproductive Processes in Cereals. Plant Cell Environ. 31, 11–38.
- Bernacchi, C.J., vd., 2002. Temperature Response of Mesophyll Conductance. Implications for the Determination of Rubisco Enzyme Kinetics and for Limitations to Photosynthesis in Vivo, Plant Physiology, 130.
- Berry, J. ve Bjorkman O., 1980. Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants. Annual Review of Plant Physiology, 31, 491-543.

- Bibi, A. C., Oosterhuis, D. M. ve Gonias, E. D., 2008. Photosynthesis, Quantum Yield of Photosystem II and Membrane Leakage as Affected by High Temperatures in Cotton Genotypes. Journal of Cotton Science, 37-41.
- Bilger, W. ve Björkman, O., 1990. Role of the Xanthophyll Cycle in Photoprotection Elucidated by Measurements of Light-Induced Absorbance Changes, Fluorescence and Photosynthesis in Leaves of *Hedera canariensis*. Photosynthesis research, 25, 3, 173-185.
- Bitá, C. E. ve Gerats, T., 2013. Plant Tolerance to High Temperature in A Changing Environment: Scientific Fundamentals and Production of Heat Stress-Tolerant Crops. Frontiers in Plant Science, 4.
- Blokhina, O. ve Fagerstedt, K. V., 2010. Oxidative Metabolism, ROS and No Under Oxygen Deprivation. Plant Physiology and Biochemistry, 48,5, 359-373.
- Blum, A., 1988. Plant Breeding for Stress Environments. CRC Press, Inc, 286.
- Brass, G.W., 2002. Arctic Ocean Climate Change. US Arctic Research Commission Special Publication 02-1, 14p.
- Bradford, M. M., 1976. A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein-Dye Binding, Analytical biochemistry, 72, 1, 248-254.
- Boyer, J. S., 1982. Plant Productivity and Environment. Science, 218, 4571, 443-448.
- Camejo, D., Rodríguez, P., Morales, M. A., Dell'Amico, J. M., Torrecillas, A. ve Alarcón, J. J., 2005. High Temperature Effects on Photosynthetic Activity of Two Tomato Cultivars With Different Heat Susceptibility. Journal of plant physiology, 162, 3, 281-289.
- Cheng, L., Zou, Y., Ding, S., Zhang, J., Yu, X., Cao, J. ve Lu, G., 2009. Polyamine Accumulation in Transgenic Tomato Enhances the Tolerance to High Temperature Stress. Journal of integrative plant biology, 51, 5, 489-499.
- Crafts-Brandner, S.J. ve Salvucci, M.E., 2000. Rubisco Activase Constrains the Photosynthetic Potential of Leaves at High Temperature and CO₂ Proceedings of the National Academy of Sciences, 97, 13430-13435.
- Crafts-Brandner, S.J. ve Law, R.D., 2000. Effect of Heat Stress on the Inhibition and Recovery of the Ribulose-1,5- bisphosphate Carboxylase/Oxygenase Activation State, Planta, 212, 67-74.
- Crafts-Brandner, S. J. ve Salvucci, M. E., 2002. Sensitivity of Photosynthesis in a C₄ Plant, Maize, To Heat Stress. Plant Physiology, 129, 4, 1773-1780.
- Couee, I., Sulmon, C., Gouesbet, G. ve El Amrani, A., 2006. Involvement of Soluble Sugars in Reactive Oxygen Species Balance and Responses to Oxidative Stress in Plants, Journal of Experimental Botany, 57, 449-59.

- Dickinson, C. D., Altabella, T. ve Chrispeels, M. J., 1991. Slow-Growth Phenotype of Transgenic Tomato Expressing Apoplastic Invertase. Plant Physiology, 95, 2, 420-425.
- Djanaguiraman, M., Devi, D. D., Shanker, A. K., Sheeba, J. A. ve Bangarusamy, U., 2005. Selenium—An Antioxidative Protectant in Soybean During Senescence. Plant and Soil, 272, 1-2, 77-86.
- Djanaguiraman, M., Prasad, P. V. V. ve Seppanen, M., 2010. Selenium Protects Sorghum Leaves from Oxidative Damage Under High Temperature Stress by Enhancing Antioxidant Defense System. Plant Physiology and Biochemistry, 48, 12, 999-1007.
- Essmann, J., Schmitz-Thom, I., Schön, H., Sonnewald, S., Weis, E. ve Scharte J., 2008. RNA Interference-Mediated Repression of Cell Wall Invertase Impairs Defense in Source Leaves of Tobacco, Plant Physiology, 147, 1288–1299.
- Essemine, J., Govindachary, S., Ammar, S., Bouzid, S. ve Carpentier, R., 2012. Enhanced Sensitivity of the Photosynthetic Apparatus to Heat Stress in Digalactosyl–Diacylglycerol Deficient Arabidopsis, Environmental and Experimental Botany, 80, 16–26.
- Farooq, M., Basra, S. M. A., Wahid, A., Cheema, Z. A., Cheema, M. A. ve Khaliq, A., 2008. Physiological Role of Exogenously Applied Glycinebetaine to Improve Drought Tolerance in Fine Grain Aromatic Rice (*Oryza sativa* L.). Journal of Agronomy and Crop Science, 194, 5, 325-333.
- Farooq, M., Wahid, A. ve Lee, D. J., 2009. Exogenously Applied Polyamines Increase Drought Tolerance of Rice by Improving Leaf Water Status, Photosynthesis and Membrane Properties. Acta Physiologiae Plantarum, 31, 5, 937-945.
- Fedina, I. S., Nedeva, D. ve Çiçek, N., 2009. Pre-treatment with H₂O₂ Induces Salt Tolerance in Barley Seedlings. Biologia Plantarum, 53, 2, 321-324.
- Feller, U. Crafts-Brandner, S. J. ve Salvucci, M. E. vd., 1998. Moderately High Temperatures Inhibit Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase (Rubisco) Activase-Mediated Activation of Rubisco, Plant Physiology, 116, 2, 539-546.
- Fitter, A. ve Hay R., 2002. Environmental Physiology of Plants. Academic Press, San Francisco, California.
- Fu, J. ve Huang, B., 2001. Involvement of Antioxidants and Lipid Peroxidation in The Adaptation of Two Cool-Season Grasses to Localized Drought Stress, Environmental and Experimental Botany, 45, 2, 105-114.
- Germ, M., Kreft, I., Stibilj, V. ve Urbanc-Berčič, O., 2007. Combined Effects of Selenium and Drought on Photosynthesis and Mitochondrial Respiration in Potato. Plant Physiology and Biochemistry, 45, 2, 162-167.

- Gibson, L. R. ve Mullen, R. E., 1996. Influence of Day and Night Temperature on Soybean Seed Yield. Crop Science, 36, 1, 98-104.
- Gill, S. S. ve Tuteja, N., 2010. Reactive Oxygen Species and Antioxidant Machinery in Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants, Plant Physiology and Biochemistry, 48, 909–930.
- Graan, T. ve Boyer, J. S., 1990. Very High CO₂ Partially Restores Photosynthesis in Sunflower at Low Water Potentials. Planta, 181, 3, 378-384.
- Greer, D.H. ve Weedon, M. M., 2012. Modelling Photosynthetic Responses to Temperature of Grapevine (*Vitis vinifera* cv. Semillon) Leaves on Vines Grown in A Hot Climate, Plant Cell Environment, 35, 1050–1064.
- Gülen, H. ve Eris, A., 2003. Some Physiological Changes in Strawberry (*Fragaria x ananassa* 'Camarosa') Plants Under Heat Stress. Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 78, 6, 894-898.
- Guo, T. R., Zhang, G. P. ve Zhang, Y. H., 2007. Physiological Changes in Barley Plants Under Combined Toxicity of Aluminum, Copper and Cadmium. Colloids and Surfaces B: Biointerfaces, 57, 2, 182-188.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M. M., Roychowdhury, R. ve Fujita, M., 2013. Physiological, Biochemical and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants. International Journal of Molecular Sciences, 14, 5, 9643-9684.
- Havaux, M., 1992. Stress Tolerance of Photosystem II in Vivo Antagonistic Effects of Water, Heat and Photoinhibition Stresses. Plant Physiology, 100, 1, 424-432.
- Heath, R.L. ve Packer, L., 1968. Photoperoxidation in Isolated Chloroplast. I. Kinetics and Stoichiometry of Fatty Acid Peroxidation, Archives of Biochemistry and Biophysics, 125, 189–98.
- Huber, S.C. ve Huber, J.L., 1996. Role and Regulation of Sucrose-Phosphate Synthase in Higher Plants, Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 47, 431-444.
- Irigoyen, J. J., Einerich, D. W. ve Sánchez-Díaz, M., 1992. Water Stress Induced Changes in Concentrations of Proline and Total Soluble Sugars in Nodulated Alfalfa (*Medicago sativa*) plants. Physiologia Plantarum, 84, 1, 55-60.
- İbrahim, A. M. ve Quick, J. S., 2001. Heritability of Heat Tolerance in Winter and Spring Wheat. Crop Science, 41, 5, 1401-1405.
- İsmail, A. M. ve Hall, A. E., 1999. Reproductive-Stage Heat Tolerance, Leaf Membrane Thermostability and Plant Morphology in Cowpea. Crop Science, 39, 6, 1762-1768.

- Jang, I. C., Oh, S. J., Seo, J. S., Choi, W. B., Song, S. I., Kim, C. H., ... ve Kim, J. K., 2003. Expression of a Bifunctional Fusion of The Escherichia Coli Genes for Trehalose-6-Phosphate Synthase and Trehalose-6-Phosphate Phosphatase in Transgenic Rice Plants Increases Trehalose Accumulation and Abiotic Stress Tolerance without Stunting Growth. Plant physiology, 131, 2, 516-524.
- Jiang, Y. ve Huang, B., 2001. Drought and Heat Stress Injury to Two Cool-Season Turfgrasses in Relation to Antioxidant Metabolism and Lipid Peroxidation, Crop Science, 41, 2, 436-442.
- Jin, Y., Ni, D. A. ve Ruan, Y. L., 2009. Posttranslational Elevation of Cell Wall Invertase Activity by Silencing its Inhibitor in Tomato Delays Leaf Senescence and Increases Seed Weight and Fruit Hexose Level. The Plant Cell, 21, 7, 2072-2089.
- Jones, R. A. ve Qualset, C. O., 1984. Breeding Crops for Environmental Stress Tolerance. In Applications of Genetic Engineering to Crop Improvement, Springer Netherlands, 305-340.
- Kadioğlu, A., 2011. Bitki Fizyolojisi, ISBN: 978-605-4361-06-9, Beşinci Baskı, Gündüz Ofset Matbaacılık, Trabzon.
- Kaushal, N., Bhandari, K., Siddique, K. H. ve Nayyar, H., 2016. Food Crops Face Rising Temperatures: An Overview of Responses, Adaptive Mechanisms and Approaches to Improve Heat Tolerance. Cogent Food & Agriculture, 2, 1, 1134380.
- Klann, E. M., Chetelat, R. T. ve Bennett, A. B., 1993. Expression of Acid Invertase Gene Controls Sugar Composition in Tomato (*Lycopersicon*) Fruit. Plant Physiology, 103, 3, 863-870.
- Koch K., 2004. Sucrose Metabolism: Regulatory Mechanisms and Pivotal Roles in Sugar Sensing and Plant Development. Current Opinion Plant Biology, 7, 235–246.
- Kumar, A., Omae, H., Egawa, Y., Kashiwaba, K. ve Shono, M., 2005. Some Physiological Responses of Snap Bean (*Phaseolus vulgaris L.*) to Water Stress During Reproductive Period. In Proceedings of the International Conference on Sustainable Crop Production in Stress Environment: Management and Genetic Option; JNKVV: Jabarpur, India, 226–227.
- Kyle, D.J, Osmond, C.B. ve Arntzen, C.J., 1987. Photoinhibition. Elsevier, Amsterdam.
- Larkindale, J. ve Huang, B., 2004. Changes of Lipid Composition and Saturation Level in Leaves and Roots for Heat-Stressed and Heat-Acclimated Creeping Bentgrass (*Agrostis stolonifera*). Environmental and Experimental Botany, 51, 1, 57-67.
- Larkindale, J. ve Knight, M. R., 2002. Protection Against Heat Stress-Induced Oxidative Damage in Arabidopsis Involves Calcium, Abscisic Acid, Ethylene and Salicylic Acid. Plant physiology, 128, 2, 682-695.
- Law, R.D. ve Crafts-Brandner, S.J., 1999. Inhibition and Acclimation of Photosynthesis to Heat Stress is Closely Correlated With Activation of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase, Plant Physiology, 120, 173-181,

- Leigh, R. A., Rees, T. A., Fuller, W. A. ve Banfield, J. O. H. N., 1979. The Location of Acid Invertase Activity and Sucrose in The Vacuoles of Storage Roots of Beetroot (*Beta vulgaris*). Biochemical Journal, 178, 3, 539-547.
- Levitt, J. ve Levitt, J., 1972. Responses of Plants to Environmental Stresses (Vol. 732). New York: Academic press.
- Li, R., Zhu, H., Ruan, J., Qian, W., Fang, X., Shi, Z. ve Li, S., 2010. De Novo Assembly of Human Genomes with Massively Parallel Short Read Sequencing. Genome Research, 20, 2, 265-272.
- Li, Z., Palmer, W. M., Martin, A. P., Wang, R., Rainsford, F., Jin, Y. ve Ruan, Y. L., 2011. High Invertase Activity in Tomato Reproductive Organs Correlates with Enhanced Sucrose Import Into and Heat Tolerance of Young Fruit. Journal of Experimental Botany, 329.
- Li, Z.M., Palmer, W.M., Martin, A.P., Wang, R.Q. ve Rainsford, F., 2012. High Invertase Activity in Tomato Reproductive Organs Correlates with Enhanced Sucrose Import Into and Heat Tolerance of Young Fruit. Journal of Experimental Botany, 63, 1155–1166.
- Liu, X. ve Huang, B., 2000. Heat Stress Injury in Relation to Membrane Lipid Peroxidation in Creeping Bentgrass. Crop Science, 40, 2, 503-510.
- Liu, X. ve Huang, B., 2008. Photosynthetic Acclimation to High Temperatures Associated With Heat Tolerance in Creeping Bentgrass. Journal of Plant Physiology, 165, 1947–53
- Lobell, D. B. ve Asner, G. P., 2003. Climate and Management Contributions to Recent Trends in US Agricultural Yields. Science, 299, 5609, 1032-1032.
- Long, J. C., Zhao, W., Rashotte, A. M., Muday, G. K. ve Huber, S. C., 2002. Gravity-Stimulated Changes in Auxin and Invertase Gene Expression in Maize Pulvinal Cells. Plant Physiology, 128, 2, 591-602.
- Maestri, E., Klueva, N., Perrotta, C., Gulli, M., Nguyen, H. T. ve Marmioli, N., 2002. Molecular Genetics of Heat Tolerance and Heat Shock Proteins in Cereals. Plant Molecular Biology, 48, 5-6, 667-681.
- Masia, A., 2003. Physiological Effects of Oxidative Stress in Relation to Ethylene in Postharvest Produce, Postharvest Oxidative Stress in Horticultural Crops, Hodges, D.M. Ed., Food Products Press, Newyork, 165–197.
- Masuda, H., Takahashi, T. ve Sugawara, S., 1987. The Occurrence and Properties of Alkaline Invertase in Mature Roots of Sugar Beets. Agricultural and biological chemistry, 51, 9, 2309-2314.
- McCleary, B. V. ve Monaghan, D. A., 2002. Measurement of Resistant Starch, Journal of AOAC International, 85, 3, 665-675.

- McClung, C. R. ve Davis, S. J., 2010. Ambient Thermometers in Plants: from Physiological Outputs Towards Mechanisms of Thermal Sensing. Current Biology, 20, 24, R1086-R1092.
- Mclaughlin, J. E. ve Boyer, J. S., 2004. Sugar-Responsive Gene Expression, Invertase Activity and Senescence in Aborting Maize Ovaries at Low Water Potentials, Annals of Botany, 94, 5, 675-689.
- Mirzaei, M., Pascovici, D., Atwell, B. J., Haynes, P. A., 2012. Differential Regulation of Aquaporins, Small Gtpases and V-Atpases Proteins in Rice Leaves Subjected to Drought Stress and Recovery, Proteomics, 12, 864–877.
- Mohammed, A. R. ve Tarpley, L., 2009. Impact of High Nighttime Temperature on Respiration, Membrane Stability, Antioxidant Capacity and Yield of Rice Plants. Crop Science, 49,1, 313-322.
- Morales, D., Rodriguez, P., Dellamico, J., Nicolas, E., Torrecillas, A. ve Sanchez-Blanco, M. J., 2003. High temperature Preconditioning and Thermal Shock Imposition Affects Water Relations, Gas Exchange and Root Hydraulic Conductivity in Tomato, Biologia Plantarum, 47, 203–208.
- Morita, S., Yonemaru, J. I. ve Takanashi, J. I., 2005. Grain Growth and Endosperm Cell Size Under High Night Temperatures in Rice (*Oryza sativa L.*). Annals of Botany, 95, 4, 695-701.
- Nagarajan, S. ve Nagarajan, S., 2010. Abiotic Tolerance and Crop Improvement. In Abiotic Stress Adaptation in Plants, Springer Netherlands, 1-11.
- Nagarajan, S., Jagadish, S., Prasad, A., Thomar, A., Anand, A. ve Pal, M., 2010. Local Climate Affects Growth, Yield and Grain Quality of Aromatic and Non-Aromatic Rice in Northwestern India. Agriculture, Ecosystem, Environment. 138, 274–281.
- Nar, H., Saglam, A., Terzi, R., Varkonyi, Z. ve Kadioglu, A., 2009. Leaf Rolling and Photosystem II Efficiency in *Ctenanthe setosa* Exposed to Drought Stress. Photosynthetica, 47, 3, 429-436.
- Niki, E., 1987. Antioxidants in Relation to Lipid Peroxidation. Chemistry and Physics of Lipids, 44, 2, 227-253.
- Ort, D. R., Oxborough, K. ve Wise, R. R., 1994. Depressions of Photosynthesis in Crops with Water Deficits. Photoinhibition of Photosynthesis from Molecular Mechanisms to the Field, Oxford: Bios Scientific, 315-329.
- Pagamas, P. ve Nawata, E., 2008. Effect of Heat Stress Application to Flower and Fruit on Seed Quality of Chili Pepper. Tropical Agriculture and Development, 52, 3, 82-87.
- Parida, A., Das, A. B. ve Das, P., 2002. Nacl Stress Causes Changes in Photosynthetic Pigments, Proteins and Other Metabolic Components in The Leaves of a True Mangrove, *Bruguiera Parviflora*, in Hydroponic Cultures. Journal of Plant Biology, 45, 1, 28-36.

- Pastori, G. M. ve Trippi, V. S., 1992. Oxidative Stress Induces High Rate of Glutathione Reductase Synthesis in a Drought-Resistant Maize Strain. Plant and cell Physiology, 33, 7, 957-961.
- Premachandra G.S., Saneoka H., Kanaya M. ve Ogata S., 1991. Cell Membrane Stability and Leaf Surface Wax Content as Affected by Increasing Water Deficits in Maize. Journal of Experimental Botany, 42, 167–171.
- Pressman, E., Harel, D., Zamski, E., Shaked, R., Althan, L., Rosenfeld, K. ve Firon, N., 2006. The Effect of High Temperatures on the Expression and Activity of Sucrose Cleaving Enzymes During Tomato (*Lycopersicon esculentum*) Anther Development. Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 81, 341-348.
- Porter, N. A., 1984. Chemistry of Lipid Peroxidation. Methods in Enzymology, 105, 273-282.
- Portis, A.R., 2003. Rubisco Activase: Rubisco's Catalytic Chaperone, Photosynthesis Research, 75, 11-27.
- Raison, J. K., Berry, J. A., Armond, P. A. ve Pike, C. S., 1980. Membrane Properties in Relation to the Adaptation of Plants to Temperature Stress, Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress (NC Turner and PJ Kramer, Editors), John Wiley and Sons, 261-273.
- Rausch, T. ve Greiner, S., 2004. Plant Protein Inhibitors of Invertases, Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Proteins and Proteomics, 1696, 2, 253-261.
- Reynolds, M. P., Balota, M., Delgado, M. I. B., Amani, I. ve Fischer, R. A., 1994. Physiological and Morphological Traits Associated with Spring Wheat Yield Under Hot, Irrigated Conditions. Functional Plant Biology, 21, 6, 717-730.
- Roitsch, T., 1999. Source Sink Regulation by Sugar and Stress, Current Opinion in Plant Biology, 2, 198-206.
- Roitsch, T., Balibrea, M. E., Hofmann, M., Proels, R. ve Sinha, A. K., 2003. Extracellular Invertase: Key Metabolic Enzyme and PR Protein, Journal of Experimental Botany, 54, 382, 513-524.
- Roitsch, T. ve González, M. C., 2004. Function and Regulation of Plant Invertases: Sweet Sensations. Trends in Plant Science, 9, 12, 606-613.
- Rolland, F., Baena-Gonzalez, E. ve Sheen, J., 2006. Sugar Sensing and Signaling in Plants: Conserved and Novel Mechanisms. Annual Review of Plant Biology, 57, 675-709.
- Ruan, Y. L., Llewellyn, D. J. ve Furbank, R. T., 2003. Suppression of sucrose Synthase Gene Expression Represses Cotton Fiber Cell Initiation, Elongation and Seed Development. The Plant Cell, 15, 4, 952-964.
- Ruan, Y. L. ve Chourey, P. S., 2006. Carbon Partitioning in Developing Seed, Seed Sciences and Technology: Trends and Advances, AS Basra, New York: The Haworth Press, 125-152

- Ruan, Y. L., Jin, Y., Yang, Y. J., Li, G.-J., Boyer, J. S., 2010. Sugar Input, Metabolism and Signaling Mediated by Invertase: Roles in Development, Yield Potential and Response to Drought and Heat, Molecular Plant, 3, 942–955.
- Ruan, Y. L., 2012. Signaling Role of Sucrose Metabolism in Development. Mol Plant, 5, 4, 763-765.
- Ruelland, E. ve Zachowski, A., 2010. How Plants Sense Temperature, Environmental and Experimental Botany, 69, 3, 225-232.
- Salvucci, M. E. ve Crafts-Brandner, S. J., 2004. Relationship Between the Heat Tolerance of Photosynthesis and the Thermal Stability of Rubisco Activase in Plants from Contrasting Thermal Environments. Plant Physiology, 134, 4, 1460-1470.
- Salvucci, M.E. ve Crafts-Brandner, S.J., 2004. Mechanism for Deactivation of Rubisco Under Moderate Heat Stress, Physiologia Plantarum, 122, 513-519.
- Salvucci, M.E., Crafts-Brandner S.J., 2004. Inhibition of Photosynthesis by Heat Stress: the Activation State of Rubisco as a Limiting Factor in Photosynthesis. Physiologia Plantarum, 120, 179–186.
- Sairam, R. K., Deshmukh, P. S. ve Saxena, D. C., 1998. Role of Antioxidant Systems in Wheat Genotypes Tolerance to Water Stress. Biologia Plantarum, 41, 3, 387-394.
- Sairam, R. K. ve Srivastava, G. C., 2001. Water Stress Tolerance of Wheat (*Triticum aestivum* L.): Variations in Hydrogen Peroxide Accumulation and Antioxidant Activity in Tolerant and Susceptible Genotypes. Journal of Agronomy and Crop Science, 186, 1, 63-70.
- Sairam, R. K. ve Tyagi, A., 2004. Physiology and Molecular Biology of Salinity Stress Tolerance in Plants. Current Science-Bangalore, 86, 3, 407-421.
- Sangwan, V., Örvar, B. L., Beyerly, J., Hirt, H. ve Dhindsa, R. S., 2002. Opposite Changes in Membrane Fluidity Mimic Cold and Heat Stress Activation of Distinct Plant MAP Kinase Pathways. The Plant Journal, 31, 5, 629-638.
- Savage, M.J. ve Cass, A., 1984. Psychrometric Field Measurement of Water Potential Changes Following Leaf Excision, Plant Physiology, 74, 96-98.
- Sawada, S., Sato, M., Kasai, A., Yaochi, D., Kameya, Y., Matsumoto, I. ve Kasai, M., 2003. Analysis of the Feed-Forward Effects of Sink Activity on the Photosynthetic Source-Sink Balance in Single-Rooted Sweet Potato Leaves. I. Activation of Rubpcase Through The Development of Sinks. Plant and Cell Physiology, 44, 2, 190-197.
- Savchenko, G. E., Klyuchareva, E. A., Abramchik, L. M. ve Serdyuchenko, E. V., 2002. Effect of Periodic Heat Shock on the Inner Membrane System Of Etioplasts. Russian Journal of Plant Physiology, 49, 3, 349-359.

- Scafaro, A. P., Haynes, P. A. ve Atwell, B. J., 2010. Physiological and Molecular Changes in *Oryza meridionalis* Ng., a Heat-Tolerant Species of Wild Rice. Journal of Experimental Botany, 61, 191–202.
- Schlemmer, M. R., Francis, D. D., Shanahan, J. F. ve Schepers, J. S., 2005. Remotely Measuring Chlorophyll Content in Corn Leaves with Differing Nitrogen Levels and Relative Water Content. Agronomy Journal, 97, 1, 106-112.
- Seddigh, M. ve Jolliff, G. D., 1984. Night Temperature Effects on Morphology, Phenology, Yield and Yield Components of Indeterminate Field-Grown Soybean. Agronomy Journal, 76, 5, 824-828.
- Shangguan, Z., Shao, M. ve Dyckmans, J., 1999. Interaction of Osmotic Adjustment and Photosynthesis in Winter Wheat Under Soil Drought. Journal of Plant Physiology, 154, 5, 753-758.
- Sharkey, T. D., Badger, M. R., Von Caemmerer, S. ve Andrews, T. J., 2001. Increased Heat Sensitivity of Photosynthesis in Tobacco Plants with Reduced Rubisco Activase. Photosynthesis Research, 67, 1-2, 147-156.
- Sharkey, T. D. ve Zhang, R., 2010. High Temperature Effects on Electron and Proton Circuits of Photosynthesis. Journal of Integrative Plant Biology, 52, 8, 712-722.
- Sharma, P. K. ve Singhal, G. S., 1993. Effect of Water Stress on Primary Photosynthetic Process: Interaction with Light and Temperature. Indian journal of biochemistry & biophysics, 30, 1, 10-14.
- Slesak, I., Libik, M., Karpinska, B., Karpinski, S. ve Miszalski, Z., 2007. The Role of Hydrogen Peroxide in Regulation of Plant Metabolism and Cellular Signalling in Response to Environmental Stresses. Acta Biochimica Polonica-English Edition, 54, 1, 39.
- Silva, E. N., Ferreira-Silva, S. L., de Vasconcelos Fontenele, A., Ribeiro, R. V., Viégas, R. A. ve Silveira, J. A. G., 2010. Photosynthetic Changes and Protective Mechanisms Against Oxidative Damage Subjected to Isolated and Combined Drought and Heat Stresses in *Jatropha curcas* Plants. Journal of Plant Physiology, 167, 1, 4, 1157-1164.
- Silva, J. M. ve Arrabaça, M. C., 2004. Contributions of Soluble Carbohydrates to the Osmotic Adjustment in the C4 Grass *Setaria sphacelata*: A Comparison Between Rapidly and Slowly Imposed Water Stress. Journal of Plant Physiology, 161, 5, 551-555.
- Smirnoff, N., 1993. Tansley Review No. 52. The Role of Active Oxygen in the Response of Plants to Water Deficit and Desiccation. New Phytologist, 27-58.
- Stitt, M., 1991. Rising CO₂ Levels and Their Potential Significance for Carbon Flow in Photosynthetic Cells. Plant, Cell and Environment, 14, 8, 741-762.

- Sturm, A. ve Chrispeels, M. J., 1990. cDNA Cloning of Carrot Extracellular Beta-Fructosidase and its Expression in Response to Wounding and Bacterial Infection. The Plant Cell, 2, 11, 1107-1119.
- Sturm, A., 1999. Invertases. Primary Structures, Functions and Roles in plant Development and Sucrose Partitioning. Plant physiology, 121, 1, 1-8.
- Süss, K. H. ve Yordanov, I. T., 1986. Biosynthetic Cause of in Vivo Acquired Thermotolerance of Photosynthetic Light Reactions and Metabolic Responses of Chloroplasts to Heat Stress. Plant physiology, 81, 1, 192-199.
- Tan, K., Çelik, A., Gemici, Y., Gemici, M. ve Yıldırım, H., 2008. *Heliotropium thermophilum* (Boraginaceae), a New Taxon from SW Anatolia, Turkey. Advanced Science Letters, 1, 1, 132-139.
- Tan, W., Meng, Q.W., Brestic, M., Olsovska, K. ve Yang, X., 2011. Photosynthesis is Improved by Exogenous Calcium in Heat-Stressed Tobacco Plants. Journal of Plant Physiology, 168, 2063–2071.
- Tanaka, Y., Sugano, S. S., Shimada, T. ve Hara-Nishimura, I., 2013. Enhancement of Leaf Photosynthetic Capacity Through Increased Stomatal Density in Arabidopsis. New Phytologist, 198, 3, 757-764.
- Thompson, J. E., Legge, R. L. ve Barber, R. F., 1987. The Role of Free Radicals in Senescence and Wounding. New Phytologist, 105, 3, 317-344.
- Tjaden, J., Möhlmann, T. ve Kampfenkel, K., 1998. Altered Plastidic ATP/ADP-Transporter Activity Influences Potato (*Solanum tuberosum* L.) Tuber Morphology, Yield and Composition of Tuber Starch. The Plant Journal, 16, 5.
- Tripathy, D., Carlsson, M., Almgren, P., Isomaa, B., Taskinen, M. R., Tuomi, T. ve Groop, L. C., 2000. Insulin Secretion and Insulin Sensitivity in Relation to Glucose Tolerance: Lessons from the Botnia Study. Diabetes, 49, 6, 975-980.
- Turnbull, M. H., Murthy, R. ve Griffin, K. L., 2002. The Relative Impacts of Daytime and Night-Time Warming on Photosynthetic Capacity in *Populus deltoides*. Plant, Cell and Environment, 25, 12, 1729-1737.
- Tomlinson, K. L., McHugh, S., Labbe, H., Grainger, J. L., James, L. E., Pomeroy, K. M. ve Miki, B. L., 2004. Evidence that the Hexose-to-Sucrose Ratio Does not Control the Switch to Storage Product Accumulation in Oilseeds: Analysis of Tobacco Seed Development and Effects of Overexpressing Apoplasmic Invertase. Journal of Experimental Botany, 55, 406, 2291-2303.
- Velikova, V., Yordanov, I. ve Edreva, A., 2000. Oxidative Stress and Some Antioxidant Systems in Acid Rain-Treated Bean Plants, Protective Role of Exogenous Polyamines, Plant Science, 151, 59–66.
- Vierling, E., 1991. The Roles of Heat Shock Proteins in Plants. Annual review of plant biology, 42, 1, 579-620.

- Wahid, A., 2007. Physiological Implications of Metabolite Biosynthesis for Net Assimilation and Heat-Stress Tolerance of Sugarcane (*Saccharum officinarum*) Sprouts. Journal of Plant Research, 120, 2, 219-228.
- Wang, Z. ve Huang B., 2004. Physiological Recovery of Kentucky Bluegrass from Simultaneous Drought and Heat Stress, Crop Science. 44, 1729– 1736.
- Weber, H., Borisjuk, L. ve Wobus, U., 1996. Controlling Seed Development and Seed Size in *Vicia Faba*: A Role for Seed Coat-Associated Invertases and Carbohydrate State. The Plant Journal, 10, 5, 823-834.
- Wise, R.R., Olson A.J., Schrader S. M. ve Sharkey T. D., 2004. Electron Transport is the Functional Limitation of Photosynthesis in Field-Grown Pima Cotton Plants at High Temperature. Plant Cell Environment, 27, 717–724.
- Yamori, W., Suzuki K., Noguchi K., Nakai M. ve Terashima I., 2006. Effects of Rubisco Kinetics and Rubisco Activation State on the Temperature Dependence of the Photosynthetic Rate in Spinach Leaves from Contrasting Growth Temperatures. Plant Cell Environment, 29, 1659–1670
- Yamori, W. ve Von Caemmerer, S., 2009. Effect of Rubisco Activase Deficiency on the Temperature Response of CO₂ Assimilation Rate and Rubisco Activation State: Insights from Transgenic Tobacco with Reduced Amounts of Rubisco Activase. Plant physiology, 151, 4, 2073-2082.
- Yamori, W., Masumoto, C., Fukayama, H. ve Makino, A., 2012. Rubisco Activase is a Key Regulator of Non Steady-State Photosynthesis at Any Leaf Temperature and to a Lesser Extent, of Steady-State Photosynthesis at High Temperature. Plant Journal, 71, 871–880
- Yang, X., Chen, X., Ge, Q., Li, B., Tong, Y., Zhang, A. ve Lu, C., 2006. Tolerance of photosynthesis to Photoinhibition, High Temperature and Drought Stress in Flag Leaves of Wheat: A Comparison Between a Hybridization Line and its Parents Grown Under Field Conditions. Plant Science, 171, 3, 389-397.
- Yelle, S., Chetelat, R. T., Dorais, M., DeVerna, J. W. ve Bennett, A. B., 1991. Sink Metabolism in Tomato Fruit IV. Genetic and Biochemical Analysis of Sucrose Accumulation. Plant Physiology, 95, 4, 1026-1035.
- Yıldız, M. ve Terzi, H., 2007. Bitkilerin Yüksek Sıcaklık Stresine Toleransının Hücre Canlılığı ve Fotosentetik Pigmentasyon Testleri ile Belirlenmesi. Erciyes Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Dergisi, 23, 1-2, 47-60.
- Yıldız, M. ve Terzioğlu, S., 2007. Yüksek Sıcaklık Stresinde Bitki Sıcaklık Şoku Proteinlerinin Rolü. Anadolu University Journal of Sciences & Technology, 8, 1.
- Yılmaz, E., Tuna, L.A. ve Bürün, B., 2011. Bitkilerin Tuz Stresi Etkilerine Karşı Geliştirdikleri Tolerans Stratejileri, Celal Bayar Üniversitesi Fen Bilimleri Dergisi, ISSN 1305-1385, 7.1, 47–66.

- Yordanov, I. Velikova, V. ve Tsonev, T., 2000. Plant Responses to Drought, Acclimation, and Stress Tolerance. Photosynthetica, 38, 2, 171-186.
- Zhang, R. ve Sharkey, T. D., 2009. Photosynthetic Electron Transport and Proton Flux Under Moderate Heat Stress. Photosynthesis research, 100, 1, 29-43.
- Zeng, E. Y. ve Venkatesan, M. I., 1999. Dispersion of Sediment Ddts in the Coastal Ocean Off Southern California. Science of the total environment, 229, 3, 195-208.
- Zivcak, M., Brestic, M. ve Kalaji, H. M., 2014. Photosynthetic Responses of Sun-and Shade-Grown Barley Leaves to High Light: Is the Lower PSII Connectivity in Shade Leaves Associated with Protection Against Excess of Light?, Photosynthesis research, 119, 3, 39-354.



ÖZGEÇMİŞ

Sevgi KONAR, 3 Mart 1991' de Ankara'da doğdu. İlk ve orta öğrenimini Ankara'da tamamladı. 2009 yılında KTÜ Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü'nü kazandı. 2014 yılında KTÜ Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalı'nda Prof. Dr. Asım KADIOĞLU danışmanlığında Yüksek Lisans eğitime başladı. 2016 yılında Yüksek Lisansını tamamladı. Yabancı dili İngilizcedir.

