

**KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ  
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

**BİYOLOJİ ANABİLİM DALI**

**TERMOFİL *HELIOTROPİUM THERMOPHILUM* BİTKİSİNİN LABORATUVAR  
KOŞULLARINA ADAPTASYONUNUN ARAŞTIRILMASI**

**YÜKSEK LİSANS TEZİ**

**Biyolog Kamil ÖZTÜRK**

**EYLÜL 2018**

**TRABZON**



**KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ**  
**FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**



**Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsünce**

**Unvanı Verilmesi İçin Kabul Edilen Tezdir.**

**Tezin Enstitüye Verildiği Tarih : / /**

**Tezin Savunma Tarihi : / /**

**Tez Danışmanı :**

**Trabzon**

**KARADENİZ TEKNİK ÜNİVERSİTESİ  
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ**

**Biyoloji Anabilim Dalında  
Kamil ÖZTÜRK Tarafından Hazırlanan**

**TERMOFİL *HELIOTROPIUM THERMOPHILUM* BİTKİSİNİN LABORATUVAR  
KOŞULLARINA ADAPTASYONUNUN ARAŞTIRILMASI**

başlıklı bu çalışma, Enstitü Yönetim Kurulunun 04 / 09 / 2018 gün ve 1768 sayılı  
kararıyla oluşturulan jüri tarafından yapılan sınavda  
**YÜKSEK LİSANS TEZİ**  
olarak kabul edilmiştir.

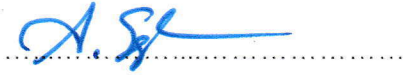
**Jüri Üyeleri**

**Başkan : Prof. Dr. ASIM KADIOĞLU**

**Üye : Doç. Dr. AYKUT SAĞLAM**

**Üye : Doç. Dr. UTKU AVCI**







**Prof. Dr. Sadettin KORKMAZ**

**Enstitü Müdürü**

## ÖNSÖZ

"Termofil *Heliotropium thermophilum* Bitkisinin Laboratuvar Koşullarına Adaptasyonunun Araştırılması" adlı bu çalışma, Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalı'nda "Yüksek Lisans Tezi" olarak hazırlanmıştır.

Yüksek lisans tez danışmanlığımı üstlenerek gerek konu seçimi gerekse çalışmalarımın yürütülmesi sırasında ilgisini esirgemeyen sayın hocam Prof. Dr. Asım KADIOĞLU'na, çok teşekkür ederim.

Her danıştığımdaya yardımcı olmaktan kaçınmayan sayın hocam Doç. Dr. Aykut SAĞLAM'a ve Doç. Dr. Neslihan SARUHAN GÜLER'e ayrıca tez jürimde yer alan değerli hocalarıma, tüm bölüm arkadaşlarıma ve sonsuz hoşgörülerini, destek ve yardımlarını hiçbir zaman esirgemeyen kıymetli aileme çok teşekkür ederim.

Bu çalışma KTÜ-BAP birimi tarafından FYL-2017-6918 no'lu proje ile desteklenmiştir.

Kamil ÖZTÜRK  
Trabzon 2018



## TEZ ETİK BEYANNAMESİ

Yüksek Lisans Tezi olarak sunduğum “Termofil *Heliotropium thermophilum* Bitkisinin Laboratuvar Koşullarına Adaptasyonunun Araştırılması” başlıklı bu çalışmayı baştan sona kadar danışmanım Prof. Dr. Asım KADIOĞLU' nun 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. 19/09/2018

Kamil ÖZTÜRK

## İÇİNDEKİLER

	<b><u>Sayfa No</u></b>
ÖNSÖZ .....	III
TEZ ETİK BEYANNAMESİ.....	IV
İÇİNDEKİLER.....	V
ÖZET .....	VIII
SUMMARY .....	IX
ŞEKİLLER DİZİNİ .....	X
1. GENEL BİLGİLER.....	1
1.1. Giriş .....	1
1.2. Stres ve Stres Çeşitleri.....	4
1.3. Bitkilerde Yüksek Sıcaklık Stresi ve Cevap Mekanizmaları .....	6
1.3.1. Bitkilerin Yüksek Sıcaklık Stresine Karşı Verdiği Cevaplar .....	8
1.3.1.1. Morfolojik Cevaplar .....	8
1.3.1.2. Anatomik Cevaplar.....	10
1.3.1.3. Gelişimsel Cevaplar .....	11
1.3.1.4. Su Cevapları .....	12
1.3.1.5. Membran Yapısı ile İlgili Cevaplar.....	13
1.3.1.6. Hücre Membran Kararlılığı ile İlgili Cevaplar.....	14
1.3.1.7. Sekonder Metabolitler Birikimi ile İlgili Cevaplar .....	15
1.3.2. Yüksek Sıcaklık ve Sinyal İletimi .....	16
1.3.3. Kazanılmış Termotolerans .....	17
1.4. Temel Stres Parametreleri .....	18
1.4.1. Yaprak Su Potansiyeli .....	18
1.4.2. Hücre Membran Kararlılığı .....	18
1.4.3. Yaprak Kuru Ağırlığı .....	18
1.4.4. Lipid Peroksidasyonu .....	19
1.4.5. Hidrojen Peroksit.....	19
1.4.6. Fotosentetik Pigmentler.....	20
1.5. Diğer Stres Parametreleri .....	21
1.5.1. Fenoller.....	21
1.5.2. Flavonoidler.....	21
1.5.3. Antosiyaninler .....	22

1.5.4.	Prolin .....	23
1.5.5.	Çözünebilir Şekerler.....	23
1.6.	<i>Heliotropium thermophilum</i> Bitkisi Hakkında Genel Bilgiler .....	24
2.	YAPILAN ÇALIŞMALAR .....	26
2.1.	Tohumların Temini ve Bitkilerin Büyütülmesi .....	26
2.2.	Analiz ve Ölçümler .....	27
2.3.	Temel Stres Parametrelerinin Ölçümü .....	27
2.3.1.	Yaprak Su Potansiyeli .....	27
2.3.2.	Hücre Membran Kararlılığı Tayini.....	27
2.3.3.	Yaprak Kuru Ağırlığı .....	28
2.3.4.	Lipid Peroksidasyonu Tayini.....	28
2.3.5.	Hidrojen Peroksit İçeriği .....	29
2.3.6.	Toplam Klorofil ve Toplam Karotenoid İçeriği .....	29
2.4.	Fenolik Bileşikler ve Osmolitlerin Tayini.....	29
2.4.1.	Toplam Fenol İçeriği .....	29
2.4.2.	Toplam Flavonoid İçeriği.....	30
2.4.3.	Toplam Antosiyanin İçeriği.....	30
2.4.4.	Prolin İçeriği.....	31
2.4.5.	Toplam Çözünebilir Şeker İçeriği .....	31
2.4.6.	İstatistik Analizler .....	31
3.	BULGULAR .....	32
3.1.	Yaprak Su Potansiyeli .....	32
3.2.	Hücre Membran Kararlılığı Tayini.....	33
3.3.	Yaprak Kuru Ağırlığı .....	34
3.4.	Lipid Peroksidasyonu Tayini.....	35
3.5.	Hidrojen Peroksit İçeriği .....	36
3.6.	Toplam Klorofil İçeriği .....	37
3.7.	Toplam Karotenoid İçeriği .....	38
3.8.	Toplam Fenol İçeriği .....	39
3.9.	Toplam Flavonoid İçeriği.....	40
3.10.	Toplam Antosiyanin İçeriği.....	41
3.11.	Prolin İçeriği.....	42
3.12.	Toplam Çözünebilir Şeker İçeriği .....	43
4.	TARTIŞMA.....	44

5.	SONUÇLAR .....	50
6.	ÖNERİLER .....	51
7.	KAYNAKLAR.....	52

ÖZGEÇMİŞ



Yüksek Lisans Tezi

ÖZET

TERMOFİL *HELIOTROPIUM THERMOPHILUM* BİTKİSİNİN LABORATUVAR  
KOŞULLARINA ADAPTASYONUNUN ARAŞTIRILMASI

Kamil ÖZTÜRK

Karadeniz Teknik Üniversitesi  
Fen Bilimleri Enstitüsü  
Biyoloji Anabilim Dalı  
Danışman: Prof. Dr. Asım KADIOĞLU  
2018, 66 Sayfa

Bu çalışmada endemik ve termofil bir çiçekli bitki olan *Heliotropium thermophilum* 'un laboratuvar koşullarına adaptasyonu araştırılmıştır. Bitkilerin yüksek sıcaklıklarda büyümeleri nadir rastlanan bir durum olmakla birlikte *H. thermophilum* bitkisi, 55-65 °C toprak sıcaklığına sahip jeotermal bir alanda hayatını devam ettirebilen bir türdür. Bu bitki üzerinde literatürde daha önce laboratuvar şartlarında yapılmış herhangi bir araştırmaya rastlanmamıştır. *H. thermophilum* bitkileri Aydın ili Buharkent Jeotermal alanından alınan bitki tohumlarıyla kontrollü olarak laboratuvar şartlarında büyütülmüştür. Laboratuvarda 25±3 °C'lik kısmında büyüyen bitkiler kontrol grubu, 60±4 °C'de büyüyenler ise deney grubu olarak değerlendirilmiştir. Kontrol ve deney grubu bitkilerinin yapraklarında yaprak su potansiyeli, hücre membran kararlılığı, yaprak kuru ağırlığı, lipid peroksidasyonu, hidrojen peroksit, toplam klorofil, toplam karetonoid, toplam fenol, toplam flavonoid, toplam antosiyanin, prolin ve toplam çözünebilir şeker içerikleri ölçülmüştür. Bu ölçümlerden elde edilen verilere ve yapılan gözlemlere göre *H. thermophilum* bitkisinin yüksek sıcaklık koşullarında önemli bir stres yaşamadığı belirlenmiştir. Sonuç olarak bu çalışma ile *H. thermophilum* bitkisinin optimize edilmiş laboratuvar koşullarında, yüksek sıcaklığa oldukça dayanıklı olduğu kontrollü denemelerle ortaya konulmuştur.

**Anahtar Kelimeler:** *Heliotropium thermophilum*, yüksek sıcaklık, termofil, adaptasyon, termotolerans.

Master Thesis  
SUMMARY

INVESTIGATION OF ADAPTATION OF THERMOPHILIC *HELIOTROPIUM*  
*THERMOPHILUM* PLANT TO LABORATORY CONDITIONS

Kamil ÖZTÜRK

Karadeniz Technical University  
The Graduate School of Natural and Applied Sciences  
Biology Graduate Program  
Supervisor: Prof. Asım KADIOĞLU  
2018, 66 Pages

In this study, the adaptation of *Heliotropium thermophilum*, an endemic and thermophilic flowering plant, to laboratory conditions has been investigated. The *H. thermophilum* plant is a species that can survive in a geothermal field with a soil temperature of 55-65 °C, with plants growing at high temperatures being a rare occurrence. No research has been found on this plant in the literature under laboratory conditions. *H. thermophilum* plants were grown under controlled laboratory conditions under with plant seeds collected from Buharkent geothermal field, Aydın province. Plants growing at 25±3 °C in the laboratory were named as control group while the plants growing at 60±4 °C were called as experimental group. Leaf water potential, cell membrane stability, leaf dry weight, lipid peroxidation, hydrogen peroxide, total chlorophyll, total carotenoid, total phenol, total flavonoid, total anthocyanin, proline and total soluble sugar contents were measured in the leaves of control and experimental group plants. According to the data obtained from these measurements and observations, *H. thermophilum* plants were found not to experience significant stress in high temperature environment. In conclusion, this study showed that *H. thermophilum* plant was highly resistant to high temperature under optimized laboratory conditions.

**Key Words:** *Heliotropium thermophilum*, high temperature, thermophilic, adaptation, thermotolerance.

## ŞEKİLLER DİZİNİ

### Sayfa No

Şekil 1. Çevresel stres tipleri .....	5
Şekil 2. Bitkiler üzerindeki yüksek sıcaklığın etkileri.....	7
Şekil 3. Yüksek sıcaklık stresinde oluşturulan adaptasyonlar .....	8
Şekil 4. <i>Heliotropium thermophilum</i> bitkisi .....	25
Şekil 5. Tohumların elde edildiği jeotermal alan (A), ayarlanabilir ısı ünitesi (B).....	27
Şekil 6. Kontrol ve deney grubu bitkilerinin yaprak su potansiyeli değerleri.....	32
Şekil 7. Kontrol ve deney grubu bitkilerinin hücre membran kararlılığı değerleri .....	33
Şekil 8. Kontrol ve deney grubu bitkilerinin yaprak kuru ağırlığı değerleri. ....	34
Şekil 9. Kontrol ve deney grubu bitkilerinin lipid peroksidasyonu değerleri. ....	35
Şekil 10. Kontrol ve deney grubu bitkilerinin hidrojen peroksit içeriği değerleri .....	36
Şekil 11. Kontrol ve deney grubu bitkilerinin toplam klorofil içeriği değerleri .....	37
Şekil 12. Kontrol ve deney grubu bitkilerinin toplam karetonoid içeriği değerleri .....	38
Şekil 13. Kontrol ve deney grubu bitkilerinin toplam fenol içeriği değerleri. ....	39
Şekil 14. Kontrol ve deney grubu bitkilerinin toplam flavonoid içeriği değerleri .....	40
Şekil 15. Kontrol ve deney grubu bitkilerinin toplam antosiyanin içeriği değerleri .....	41
Şekil 16. Kontrol ve deney grubu bitkilerinin prolin içeriği değerleri. ....	42
Şekil 17. Kontrol ve deney grubu bitkilerinin toplam çözünebilir şeker içeriği değerleri .	43

## 1. GENEL BİLGİLER

### 1.1. Giriş

Dünyada ortalama sıcaklık her geçen gün artmaktadır. Yapılan araştırmalarda uzmanlar, küresel hava sıcaklığının son 10 yılda ortalama olarak 0,2 °C arttığını, 2100 yılına kadar sıcaklığın şimdiki seviyesinden ortalama 1,8 - 4,0 °C daha yüksek olacağını tahmin etmektedirler (IPCC, 2007). Küresel ısınmadan dolayı bitkilerin büyümesi ve gelişmesi olumsuz bir şekilde etkilenmekte ve yüksek sıcaklıklar bitkiler üzerinde zarar verici etkilere neden olmaktadır. Uzmanlar, gelecekte buzulların erimesiyle birlikte küresel ısınmanın daha fazla artacağını, tolerans özellikleri sınırlı olan bitkilerde verimin daha fazla azalacağını ileri sürmektedirler. Aynı zamanda sıcaklıktaki bu artışın bazı bölgeleri daha fazla etkileyeceği de düşünülmektedir. Bunun sonucu olarak şüphesiz bitkilerde önemli verim kayıpları oluşacaktır. Örneğin 3-4 °C'lik sıcaklık artışının hububat üretiminde Afrika ve Asya'da %15-35, Ortadoğu'da ise %25-35 düşüşe neden olacağı ileri sürülmüştür (Ortiz vd., 2008). Gelecekte yüksek sıcaklık stresinin bitkiler üzerindeki etkileri dünya nüfusunun beslenme problemi nedeniyle, büyük önem taşımaktadır. Dünya nüfusunun 2050 yılında yaklaşık 9 milyar olacağı öngörülmekte olup, nüfustaki bu artışı beslemek için gerekli olan besin üretiminin %70 daha fazla olması gerektiği tahmin edilmektedir (Bita ve Gerats, 2013). Bu sebeple bitkilerin yüksek sıcaklık stresine karşı toleranslarını artırmak için çeşitli çalışmalar yapılmaktadır.

Yüksek sıcaklık stresinin bitkilerin fizyolojisi, biyokimyası ve gen düzenleme mekanizmaları üzerine çok geniş bir etkiye sahip olduğu bilinmektedir. Bu nedenle bitkiler herhangi bir mekanizma geliştirmeden aşırı yüksek sıcaklık koşullarında canlılıklarını devam ettiremezler. Bu mekanizmalar, kısa süreli sakinme veya aklimasyon mekanizmaları ya da uzun süreli evrimsel adaptasyonlardır. Sıcak ve kuru bir ortamdaki bitkilerin canlı kalması çeşitli adaptasyon mekanizmalarının bir araya gelmesiyle başarılıdır. Bitkilerdeki sakinme mekanizmalarına örnek olarak; yaprak yerleşimindeki değişme, transpirasyonal soğutma, yaprak kıvrılması, erken olgunlaşma ve membran lipid birleşimindeki değişmeler verilebilir (Fitter ve Hay, 2002).

Yüksek sıcaklık stresi, aynı zamanda bitki metabolitlerinin kompartmentalizasyonunu ve biyosentezini etkileyerek, metabolit dengesini de bozar



(Maestri vd., 2002). Örneğin yüksek sıcaklık karbohidrat metabolizmasında görevli bazı genlerin ifade seviyesini azaltarak (down regülasyon) sakkaroz sentezini, nişasta birikimini ve karbon metabolizmasında çalışan enzimlerinin aktivitelerini değiştirir (Ruan vd., 2010). Ayrıca yüksek sıcaklık stresine karşı cevap olarak başlıca osmolitlerden prolin, glisin-betain, çözünebilir şekerler, şeker alkolleri, bazı tersiyer ve kuarternler amonyum bileşikleri miktarlarında artışlar meydana gelmektedir (Sairam ve Tyagi, 2004; Wahid, 2007). Metabolizmada biriken osmolitlerin, membran yapısını dengede tuttuğu ve protein kararlılığını artırdığı düşünülmektedir (Mirzaei vd., 2012). Bu yüzden, aşırı yüksek sıcaklıkların etkisinde kalan bitkilerdeki en önemli uyum mekanizmalarından biri de ozmotik düzenlemeyi sağlayan ozmoprotektanların birikimidir (Sakamoto ve Murata, 2000). Şöyle ki; prolin, glisin-betain ve çözünebilir şekerlerin birikimi, metabolizmadaki ozmotik aktiviteyi devam ettirerek, hücrel redoks potansiyelini baskılayarak, membran kararlılığı sağlayarak ve hücre-su dengesini devam ettirerek artan yüksek sıcaklığa karşı bitkileri korurlar (Farooq vd., 2008). Örneğin transgenik olarak prolin üretimi artırılan bitkilerde yüksek sıcaklık altında yaprak su potansiyelinin daha negatif olduğu ve koruyucu ksantofil pigmentlerinin daha fazla üretildiği saptanmıştır (Dobra vd., 2010). Ayrıca yüksek sıcaklık koşullarında artan karbohidrat miktarı bitkilere yüksek sıcaklık stres toleransına karşı önemli bir fizyolojik direnç kazandırır (Liu ve Huang, 2000).

Bitkilerde yüksek sıcaklık stresine cevap olarak flavonoidler, antosiyaninler, steroidler ve fenolikler gibi sekonder metabolitlerin biriktiği ve yüksek sıcaklık toleransına önemli derecede katkıda buldukları bilinmektedir (Wahid, 2007). Örneğin domates bitkisi üzerinde yapılan bir çalışmada yüksek sıcaklık stresinin çözünebilir fenolik birikimine neden olduğu bildirilmiştir (Rivero vd., 2001). Yüksek sıcaklık stresi altında bitki metabolizmasında artan sekonder metabolit sentezinin oksidatif stres hasarlarına karşı koruyucu rol oynadığı saptanmıştır. Domates ve kavunda yapılan bir çalışmada, sıcaklık stresinin fenolik maddelerin sentezini uyardığını ve parçalanmasını ise inhibe ettiği ve sonuç olarak fenolik maddelerin birikiminin arttığı gösterilmiştir. Bitkilerde bu sekonder bileşiklerin birikmesi, yüksek sıcaklık stresine karşı bir uyum mekanizmasıdır (Rivero vd., 2001). Bu uyum mekanizmasıyla birlikte yapraklar, çevresel koşulların değişmesine hızlı cevap verebilirler (Wahid vd., 2007). Ayrıca karotenoidlerin diğer sekonder bileşikler gibi bitkileri çeşitli streslere karşı koruma görevleri vardır. Bu bileşikler yüksek sıcaklık ve ışığa karşı bitkilerde önemli koruyucu roller üstlenirler (Camejo vd., 2006). Örneğin

ksantofiller ve diğ er bazı terpenoidler (izopren ve tokoferol) tilakoid membranların lipid fazını dengede tutarlar.

Yüksek sıcaklık stresinin en önemli belirtilerinden birisi de dokularda meydana gelen senesensdir. Senesens, hücredeki çeşitli metabolik olaylar sonucunda protein bozulması, lipid peroksidasyonu, membran lipidlerinin akışkanlığındaki artış ile ilişkili olarak membran hasarıyla birlikte oluşur (Savchenko vd., 2002). Bu sebeple membranlardaki lipid doygunluğu yüksek sıcaklık toleransında çok önemli bir özelliktir. Membranlarda biriktirilen doymuş yağ asitlerinin miktarı, lipidlerin erime sıcaklığını artırır ve membran akışkanlığında sıcaklık tarafından oluşacak olan artışı engeller. Kısaca özetlemek gerekirse bitkilerdeki yağ asitlerinin doymuşluk seviyesinin artması membran kararlılığını devam ettirir ve sıcaklık toleransında önemli rol oynarlar (Larkindale ve Huang, 2004).

Bitkiler aleminde iletim demeti ihtiva eden yüksek yapılı bitkilerde büyüme, gelişme ve çoğalma için azami sıcaklık sınırı ortalama olarak 45 °C civarında olmasına karşın bu sıcaklıklarda bile büyüüp gelişebilen bitki sayısı yok denecek kadar azdır. Örnek vermek gerekirse; yüksek sıcaklıklara uyum sağlamış ve toleranslı olan çöl bitkileri bile bu yüksek sıcaklıklarda yeterince büyümez ve gelişemezler (Brock, 1994). Bu konu ile ilgili olarak literatürde rastlayabildiğimiz birkaç bitkiden örnek vermek gerekirse; sıcaklığa adapte olmuş termal *Agrostis scabra* (bir çim türü) nın toprak sıcaklığı 45 °C 'ye kadar olan jeotermal alanlardaki yüksek sıcaklık cevap proteinlerindeki değişimler araştırılmıştır (Tian vd., 2009). Diğ er bir çalışmada ise *Chenopodium album* bitkisinin farklı popülasyonlarında sıcak şok proteinleri (HSP) ile fotosentezde meydana gelen varyasyonlar araştırılmıştır. Bu çalışmada bitkiye dışardan maksimum 48 °C'ye kadar sıcaklıklar uygulanmış ve bu sıcaklıklardaki uygulama en fazla 1 saat süreyle yapılmıştır (Barua vd., 2008). Son olarak, yüksek sıcaklığa toleranslı olduğu bilinen yabancı bir çeltik türü (*Oryza meridionalis*) en fazla 45 °C'de 24 saat bekletilerek bitkideki fizyolojik ve moleküler değişimler araştırılmıştır (Scafaro vd., 2010). Önerilen teze konu olan ve 55-65 °C sıcaklığa sahip jeotermal bir alanda hayatını normal olarak devam ettirebilen bir tür olan *Heliotropium thermophilum* bitkisinin yaşayabildiği sıcaklık aralığında ve uzun bir zaman periyodunda hayatını devam ettirebilen benzer bir bitkiye literatürde rastlanmamıştır. Dolayısıyla bu bitkinin sıcaklık tolerans özelliklerinin araştırılması oldukça önemlidir. Bitkinin doğal habitatındaki çeşitli faktörler bu özelliklerin belirlenmesine engel teşkil edebilir. Örneğin, doğal şartlarda yetişen bitkilerin kesin yaşını belirlemek oldukça zordur. Bitkilerin yaşları da onların çevresel etmenlere cevaplarını

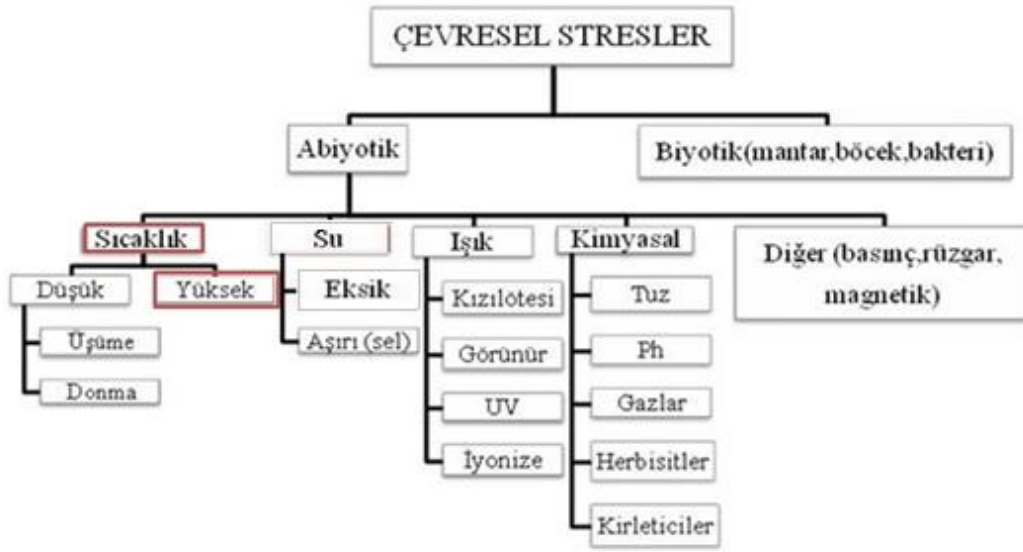
etkileyebilir. Bu sebeple arazi koşullarında farklı zamanlarda yapılan karşılaştırmalı çalışmalarda elde edilen sonuçlar çelişkili olabilir. Bitkilerin yaşına ilaveten, bitkilerin yetiştikleri toprağın içeriği de bitkilerin verdikleri bu cevaplarda rol oynayabilir. Bu nedenle bitkilerin yetiştirme ortamlarının bilinmesi de önemlidir. Bu ve benzeri faktörlerin kontrol altında tutulması, bitkilerin sıcaklık stresi toleranslarını sağlayan özelliklerin tespiti açısından önem arz etmektedir. Öte yandan *Heliotropium thermophilum* gibi sıcaklık toleransı oldukça yüksek olan bitkinin, bunun nasıl yapabildiğinin belirlenmesi için bu bitkinin kontrollü şartlar altında yetiştirilmesi gerekmektedir.

Özetle bu çalışmada endemik ve termofil bir çiçekli bitki olan *Heliotropium thermophilum*'un (Boraginaceae) yüksek sıcaklık koşullarına yanıtı laboratuvar şartlarında yaprak su potansiyeli, hücre membran kararlılığı, yaprak kuru ağırlığı, lipid peroksidasyonu, hidrojen peroksit, toplam klorofil, toplam karetonoid, toplam fenolik madde, toplam flavonoid, toplam antosiyanin, prolin ve toplam çözünebilir şeker içerikleri gibi parametreler ölçülerek ilk kez belirlenecektir.

## 1.2. Stres ve Stres Çeşitleri

Canlılarda normal yaşam fonksiyonlarını baskılama eğiliminde olan olumsuz etkiler ya da kuvvetler stres olarak tanımlanmaktadır (Kadioğlu, 2011). Stres tanımı ayrıca büyüme, gelişme ve üretim için genetik potansiyelin ifadesini olumsuz şekilde etkileyen herhangi bir çevresel faktörü veya bunların etkileşimlerini içermektedir (Jones ve Qualset, 1984). Stres, biyotik ve abiyotik faktörlerin ayrı ayrı ya da birlikte fizyolojik ve biyokimyasal olaylarda belli değişimleri meydana getirmesi veya organizmada hasar oluşturma kapasitesi olarak da tanımlanabilir (Levitt, 1980). Başka bir deyişle, büyüme, gelişme ve üretim için genetik potansiyelin ifadesini olumsuz şekilde etkileyen herhangi bir çevresel faktörü veya bunların etkileşimlerini içermektedir (Jones ve Qualset 1984).

Günümüzde stres faktörleri biyotik ve abiyotik olmak üzere ikiye ayrılmaktadır (Levitt, 1972). Abiyotik stres faktörleri; düşük ve yüksek sıcaklık, kuraklık, tuzluluk, su fazlalığı, radyasyon, çeşitli kimyasallar, rüzgâr ve besin yetersizliğinden oluşur. Biyotik faktörler ise virüs, bakteri ve fungusları içeren patojenler, böcekler ve herbivorları içine alır (Yılmaz vd., 2011, (Şekil 1)).



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

Bitkilerin strese verdikleri cevaplar farklı şekillerde tanımlanmaktadır (Taiz ve Zeiger, 2002).

**Kaçış (escape):** Sadece koşulların uygun olduğu dönemlerde bitkinin zamanından önce büyüme ve gelişmesini tamamlamasıdır. Örneğin, kuraklık gelmeden önce yağışlı mevsimde yaşam döngülerini erkenden tamamlayan bitkilerin davranışlarıdır (Taiz ve Zeiger, 2002).

**Sakınım (avoidance):** Bitkilerin oluşan stres faktörlerinin olumsuz etkilerini azaltması veya engellemesidir. Dış ortamda stres oluşturabilecek koşullar olmasına karşın bitki hücrelerinin stresten uzak bir iç ortam oluşturmasıdır (Taiz ve Zeiger, 2002).

**Tolerans (tolerance) veya direnç (resistance):** Genelde literatürde “stres toleransı” terimi “stres direnci” ile birlikte kullanılır. Fakat “tolerans” terimi daha çok tercih edilmektedir. Bitkilerde tolerans kelimesi karmaşık bir fizyolojik olay olup, organizmaya ilk olarak öldürücü olmayan yüksek derecede stresin (subletal) uygulanmasından hemen sonra uygulanan öldürücü strese (letal) karşı organizmanın dayanma yeteneğidir. Başka bir deyişle, stres faktörlerinin öldürücü etkisinin elimine edilmesi, azaltılması veya onarılmasıdır. Bitkilerin dışsal streslere karşı tepkileri oldukça komplike olup, basit kimyasal ya da biyokimyasal direkt cevaplar, karışık hormonal veya gelişim cevapları ile genetiksel olarak ortaya çıkan kalıtsal etkilere kadar birçok fizyolojik cevapla ilgilidir. Bununla birlikte, bir tür için stres oluşturan koşul veya koşullar başka bir bitki türü için stres oluşturmaz. Yani her bitkinin etkilendiği stres o bitkinin kendi mekanizması ve

toleransı ile ilgilidir. Örneğin, bir bitki büyütme düzeneği kurulup bezelye ve soya fasulyesi bitkileri normal şartlar altında 20°C ve 30°C'de optimum büyüme gösterirken, aynı şartlar altında sadece sıcaklığın artırılması ile birlikte bezelye bitkisi daha erken zarar görür. Yani, soya fasulyesinin termal toleransı bezelyeninkinden daha fazladır (Taiz ve Zeiger, 2002).

Uyum (acclimation) ve adaptasyon (adaptation): Uyum nesilden nesile aktarılamayan yani kalıtımla ilgili olmayan stres cevaplarını ifade ederken, adaptasyon ise nesilden nesile aktarılabilen yani kalıtımla ilgili olan stres cevaplarını ifade eder. Önceden bir strese maruz kaldıktan sonra bitkide tolerans artmışsa, bitki kuvvetlenmiş (hardened) olarak kabul edilir. Uyum genellikle nesiller boyunca doğal seçilimle kazanılan direncin genetik yönden belirlenmiş seviyesi olarak ifade edilen adaptasyondan ayrılır. Ayrıca, adaptasyon terimini uyum kavramı yerine kullananlar da olmuştur. Diğer taraftan, gen ifadesinin uyumdaki önemi çok büyüktür. Çevresel streslere karşı adaptasyon ve uyum, anatomik ve morfolojik seviyeden başlayarak hücresel, biyokimyasal ve moleküler seviyeye kadar uzanan organizasyonun tüm seviyelerinde meydana gelen ve her biri birbiriyle ilişkili olaylardan oluşur (Taiz ve Zeiger, 2002).

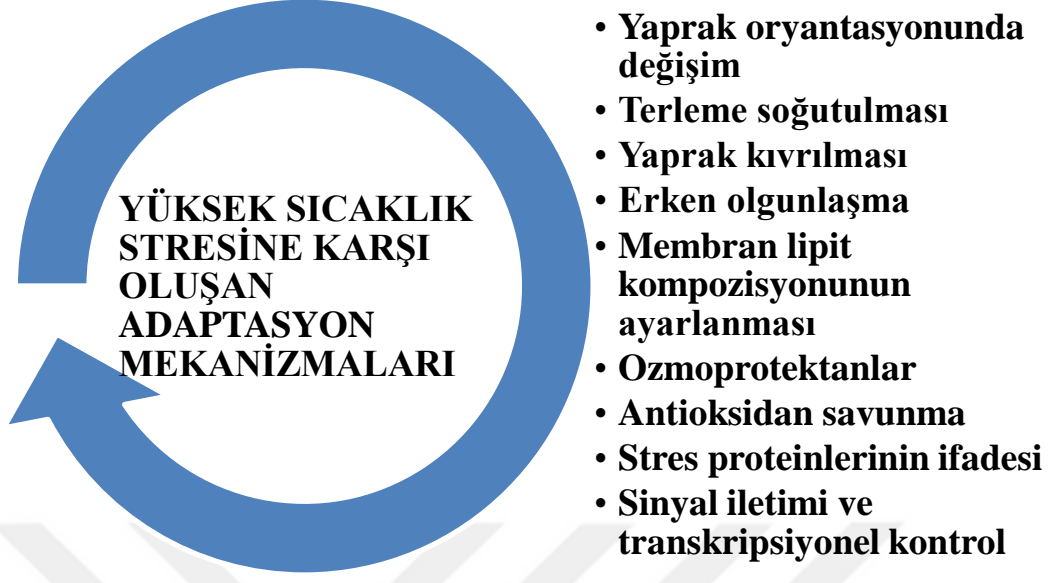
### **1.3. Bitkilerde Yüksek Sıcaklık Stresi ve Cevap Mekanizmaları**

Küresel ısınma nedeniyle sürekli artan sıcaklıklar bitkilerde stres oluşturabilir. Bu streslerle beraber bitkilerde birtakım değişimler meydana gelebilir (Hasanuzzaman, 2013, (Şekil 2)). Küresel hava sıcaklığının her on yılda 0,2 °C arttığı ve yakın gelecekte sıcaklık artışlarının 1,8–4,0 °C 'den daha yüksek sıcaklıklara ulaşabileceği tahmin edilmektedir. Yüksek sıcaklık stresi bitki büyüme ve verimini olumsuz etkileyen bazı morfolojik, fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler değişikliklere neden olmaktadır (Lobell, 2003; Yıldız ve Terzioğlu, 2007).



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

Yüksek sıcaklıkta, hüresel hasar veya hücre ölümü hüresel organizasyonların çöküşü sonucunda dakikalar içinde meydana gelebilir (Ahuja, 2010). Sıcaklık stresi, çimlenme, büyüme, gelişme, üreme ve verim gibi bitki gelişim süreçlerini tüm yönleriyle etkiler (McClung ve Davis, 2010) ve proteinler, membranlar, RNA'lar ve iskelet yapıları üzerinde farklı etkilere sahip olur (Ruelland ve Zachowski, 2010). Oluşabilecek bu yüksek sıcaklık hasarlarına karşı bitkiler, bazı adaptasyon mekanizmaları geliştirebilirler (Hasanuzzaman vd., 2013, (Şekil 3)).



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

### **1.3.1. Bitkilerin Yüksek Sıcaklık Stresine Karşı Verdiği Cevaplar**

#### **1.3.1.1. Morfolojik Cevaplar**

Tropikal iklimlerde aşırı ışık ve yüksek sıcaklıklar genellikle bitki büyümesini ve nihai ürün verimini etkileyen en sınırlayıcı faktörlerdendir. Yüksek sıcaklıklar, yaprakların ve dalların kızarması, yapraklarda güneş yanığı, yaprak yaşlanması ve kopması, sürgün ve kök büyümesinin engellenmesi, meyve renk değişikliği, yapraklarda senesens ve absiyon gibi hasat öncesi ve hasat sonrası önemli zararlara ve verim kayıplarına neden olabilirler (Guilioni vd., 1997; İsmail ve Hall, 1999; Vollenweider ve Gunthardt-Goerg, 2005). Benzer şekilde ılıman bölgelerde, sıcaklık stresinin mısır gibi birçok ürünün verimindeki azalmanın en önemli nedenlerinden biri olduğu bildirilmiştir (Giaveno ve Ferrero, 2003).

Bitkilerde yüksek sıcaklığa bağlı modifikasyonlar, mevcut fizyolojik süreçleri doğrudan etkileyebilir veya alternatif olarak gelişme modelini değiştirebilir. Bu tepkiler bir fenolojik aşamadan diğerine farklılık gösterebilir. Örneğin, sıcaklık stresinin gelişmekte olan tohumlara olan uzun vadeli etkileri, gecikmeli çimlenme ya da tohumların canlılığını kaybetmesi sonucunda fide oluşumunda azalmalara neden olabilir. Günlük değişkenlik gösteren sıcaklık altında, mısır koeptilindeki büyümenin 40 °C'de azaldığı, 45°C'de ise

tamamen durduğu rapor edilmiştir (Weaich vd., 1996). Yaprak genişlemesindeki hasar en düşük seviyede olsa da, yüksek sıcaklıklar; mısırdaki, darıda ve şeker kamışında nispi büyüme hızı ve net asimilasyon oranında, sürgün kuru ağırlığında önemli azalmalara neden olmuştur (Ashraf ve Hafeez, 2004; Wahid, 2007). Yüksek sıcaklıkların sürgünün büyümesine yaptığı önemli etkilerden biri de, bitkilerde erken ölümle sonuçlanan ilk internod boyundaki zamanından önce uzamadır (Hall, 1992). Örneğin, yüksek sıcaklıklar altında yetiştirilen şeker kamışı bitkilerinde küçük internodlar, sürgün artışı, erken yaşlanma ve toplam biyokütlenin azalması gibi olumsuzluklar gözlemlenmiştir (Ebrahim vd., 1998).

Yüksek sıcaklık stresi, tek başına veya kuraklıkla birlikte, ılıman bölgedeki pek çok hububat üretiminin polen ve dane doldurma aşamalarında sıklıkla karşılaşılan bir durumdur. Örneğin, sıcaklık stresinin tane dolumunda azalmaya ve tane dolum süresinde uzamaya ve ilkbahar buğdayının tanelerinin yoğunluğunda ve ağırlığında % 7'ye kadar oranlarda kayba yol açtığı saptanmıştır (Guilioni vd., 2003). Yüksek sıcaklık stresi altında mısır tanesinin nişasta, protein ve yağ içeriğinde (Wilhelm vd., 1999) ve diğer tahıllarda ise tane kalitesinde benzer azalmaların meydana geldiği bildirilmiştir (Maestri vd., 2002). Buğdayda, tane ağırlığı ve tane sayısı sıcaklığın artmasıyla düştüğü için buğdayın sıcaklık stresine duyarlı olduğu görülmüştür (Ferris vd., 1998). Sıcak ve tropik alanlarda meydana gelen sıcaklık duyarlılığının, fasulyede (*Phaseolus vulgaris*) (Rainey ve Griffiths, 2005) ve yerfıstığında (*Arachis hypogea*) (Vara Prasad vd., 1999) verim kaybına yol açtığı rapor edilmiştir. Domates ile ilgili yapılan bir çalışmada erkek ve dişi organlarda mayoz bölünme, polen çimlenmesi ve polen tüpü büyümesi, yumurta canlılığı, stigmadaki polen taneciklerinin sayısı, dölllenme ve dölllenme sonrası olayları, endosperm, proembriyo ve döllenmiş embriyo büyümesi gibi olayların yüksek sıcaklıktan olumsuz etkilendiği bulunmuştur (Foolad, 2005). Benzer olarak yüksek sıcaklığın domatesdeki üreme süreçleri üzerindeki en belirgin etkisinin, kendi kendine tozlaşmayı önleyebilecek uzun bir stilusun oluşturulması olduğu kaydedilmiştir (Kinet ve Peet, 1997). Ayrıca yüksek sıcaklık altında meyve oluşumundaki azalma, bitkilerin kök ya da toprak altı gövdelerinden salınan düşük seviyeli karbonhidratlarla ve büyüme regülatörleri ile de ilişkilendirilmiştir (Kinet ve Peet, 1997).

Bitki büyütme odasında ve sera çalışmalarında, çiçeklenmenin ilk oluştuğunda yüksek sıcaklığın zararlı olduğunu ve duyarlılığın 10-15 gün boyunca devam ettiğini gösterilmiştir. Çeşitli bitkilerde yüksek sıcaklıklara en duyarlı üreme fazları, gametogenez



(polen oluşumundan 8-9 gün önce) ve fertilizasyon (polen oluşumundan 1-3 gün sonra) aşamalarıdır (Foolad, 2005). Ayrıca hem erkek hem de dişi gametofitler yüksek sıcaklığa duyarlıdır ve oluşacak cevaplar bitkilerin genotipine göre değişebilir. Yapılan çalışmalar yumurtaların sıcaklığa genellikle polenlerden daha az duyarlı olduğunu göstermiştir (Peet ve Willits, 1998). Özet olarak yüksek sıcaklığa bitkilerin tepkileri bitki türlerine ve fenolojik aşamalarına bağlı olarak farklılık gösterebilir. Üreme olayları çoğu bitkide yüksek sıcaklıklardan belirgin derecede etkilenir ve bu da sonuç olarak döllenme ve döllenme öncesi süreçleri etkileyerek ve ürün veriminde azalmaya neden olur.

### 1.3.1.2. Anatomik Cevaplar

Literatürde sınırlı bilgiler olmasına rağmen, yüksek ortam sıcaklıklarında anatomik değişiklikler, genellikle kuraklık stresi altındaki anatomik değişikliklere benzerdir. Yüksek sıcaklık koşullarında tüm bitkide hücre boyutunun azalması, stomaların kapanması, su kaybında azalma, stoma kalınlıklarının artması, kök ve sürgünlerin daha büyük ksilemlere sahip olma eğilimi vardır (Anon vd., 2004). Üzümde (*Vitis vinifera*), yüksek sıcaklık stresinin mezofil hücrelerine ciddi şekilde hasar verdiği ve plazma zarının geçirgenliğini arttırdığı saptanmıştır (Zhang vd., 2005). Yüksek sıcaklıkların başlaması ile *Zygophyllum qatarense*'nin polimorfik yapraklar ürettiği ve stomatal davranışlarını değiştirerek transpirasyonel su kaybını azaltma eğiliminde olduğu rapor edilmiştir (Sayed, 1996). Hücre altı seviyede (kloroplastlarda) yüksek sıcaklığın fotosentezde belirgin değişikliklere neden olduğu belirlenmiştir. Örneğin, yüksek sıcaklık uygulamalarının tilakoidlerin yapısal organizasyonunu değiştirerek fotosentezi azalttığı rapor edilmiştir (Karim vd., 1997). Araştırmalar, yüksek sıcaklıkların fotosentetik zarlardaki granum yapısının bozulması ile sonuçlandığını ortaya koymuştur. Yüksek sıcaklık stresine tepki olarak, üzüm bitkisinin mezofil hücrelerindeki kloroplastların şeklinin yuvarlaklaştığı, stroma lamellerinin şişkinleştiği ve vakuol içeriğinde kümeleşmeler olduğu, mitokondrilerdeki krista yapısının bozulduğu rapor edilmiştir (Zhang vd., 2005). Meydana gelen bu değişimlerin fotosentez ve solunum aktivitelerini azalttığı vurgulanmıştır (Zhang vd., 2005). Özet olarak yüksek sıcaklığın sadece doku ve hücresel seviyelerde değil, aynı zamanda alt hücresel seviyede anatomik yapıları önemli ölçüde etkilediği açıktır. Tüm bu değişimler yetersiz bitki büyümesi ve üretkenlik ile sonuçlanabilir.

### 1.3.1.3. Gelişimsel Cevaplar

Yüksek sıcaklık stresine tepki olarak bitki fenolojisindeki değişikliklerin gözlenmesi, stres ile bitki arasındaki etkileşimleri daha iyi anlayabilmeyi sağlar. Farklı fenolojik aşamalar, yüksek sıcaklığa duyarlılık bakımından bitki türlerinde farklılık gösterebilir (Wollenweber vd., 2003; Howarth, 2005). Aynı zamanda yüksek sıcaklık stresi, bitki gelişim oranını etkileyen önemli bir faktördür (Hall, 1992; Marcum, 1998; Howarth, 2005). Bitkinin strese maruz kaldığı gelişim evresi, bitkisel ürünlerdeki etkilenmelerden belirlenebilir. Bununla birlikte, farklı gelişim evrelerinde meydana gelen sıcaklık stresinin zarar verici etkilerinin birikimli olup olmadığı bilinmemektedir (Wollenweber vd., 2003). Türlerin ve çeşitlerin yüksek sıcaklıklara maruz kalma ihtimalleri bitki gelişim evresine göre değişiklik gösterebilir ancak tüm bitki örtüsü ve üreme aşamaları bir dereceye kadar sıcaklık stresinden etkilenir. Örneğin yüksek gün sıcaklığı vejetatif aşamada yaprak gaz değişim parametrelerine zarar verebilir. Benzer olarak üreme aşamasında, kısa süreli sıcaklık stresinde çiçek tomurcuklarında önemli artışlara ve açmış çiçeklerde ölüme neden olabilir. Bununla birlikte, bitki türleri içinde ve arasında hassasiyet açısından büyük farklılıklar vardır (Guilioni vd., 1997; Young vd., 2004). Polen ve anter gelişiminin orta ve yüksek sıcaklıklarda bozulması birçok bitki türünde meyve kaybına neden olmuş önemli bir faktördür (Peet vd., 1998; Sato vd., 2006). Temel besinsel hububat bitkileri dar sıcaklık aralıklarına tolerans gösterebilir. Bu sıcaklıklar çiçek açma aşamasına rastlarsa döllenme ve tohum üretimine zarar verebilir ve düşük verimle sonuçlanabilir (Porter, 2005). Yüksek sıcaklık koşullarında erken açan çiçekler, verimdeki düşüşü en aza indirir (Tewolde vd., 2006). Ayrıca, tane doldurma sırasındaki yüksek sıcaklıklar buğdayın un ve ekmek kalitesini, protein içeriklerini ve diğer fiziko-kimyasal özelliklerini değiştirebilir (Perrotta vd., 1998; Wardlaw vd., 2002). Bu nedenle, yüksek sıcaklıklardaki mahsul üretimi için, sıcaklık stresine en fazla duyarlı gelişim aşamalarını ve bitki süreçlerini, aynı zamanda yüksek gündüz veya yüksek gece sıcaklıklarının hangi aşamada daha zararlı olup olmadığını bilmek önemlidir. Bu tür bilgiler, bitkilerin sıcaklık tolerans potansiyelinin belirlenmesinde önemli rol oynar.

#### 1.3.1.4. Su Cevapları

Bitkinin su durumu, deęişen ortam sıcaklıklarında önemli bir deęişkendir (Mazorra vd., 2002). Genelde bitkiler, nem bol olduęu zaman sıcaklıęa bakılmaksızın dokulardaki su durumunu dengeli sürdürme eğilimindedir. Bununla birlikte, suyun sınırlanması durumunda yüksek sıcaklıklar bu eğilimi ciddi olarak etkiler (Machado ve Paulsen, 2001). Arazi şartlarında, yüksek sıcaklık stresi suyun azalması ile ilişkilidir (Simoës-Araujo vd., 2003). Örneęin *Lotus creticus*'da, artan gece sıcaklıkları stressiz bitkilerle karşılaştırıldığında yaprak su potansiyelinde daha fazla bir azalmaya neden olmuştur (Anon vd., 2004). Şeker kamışında, yaprak su potansiyeli ve bileşenleri, topraęın su kaynaęı ve nispi nem koşulları optimum olmasına rağmen sıcaklık stresine maruz kaldığında deęişmiştir. Bu da sıcaklık stresinin kök hidrolik iletkenlięi üzerine etkili olduęunu göstermiştir (Wahid ve Close, 2007). Benzer şekilde, domateste sıcaklık stresinde yaprak su ilişkileri ve kök hidrolik iletkenlięi bozulmuştur (Morales vd. 2003). Genelde, gündüzleri artan transpirasyon bitkilerde su eksiklięini uyarır ve su potansiyelini azaltır. Bu da birçok fizyolojik sürecin bozulmasına neden olur (Tsukaguchi vd. 2003). Yüksek sıcaklıklar, bitkilerde gündüzleri geceye göre daha fazla su kaybına yol açar. Tuzluluk, su eksiklięi ve yüksek sıcaklıklar da dahil olmak üzere abiyotik stres altında yetişen birçok bitkide anahtar kilit mekanizması, genellikle uyumlu ozmolitler olarak da adlandırılan düşük moleköl aęırlıklı organik bileşiklerin birikimidir (Hare vd., 1998; Sakamoto ve Murata, 2002). Stres altındaki farklı bitki türleri, şekerler ve şeker alkollerini (polioller), prolin, üçüncül ve kuaterner amonyum bileşikleri ve üçüncül sülfonyum bileşikleri gibi çeşitli osmolitler biriktirebilir (Sairam ve Tyagi, 2004). Bu osmolitlerin birikimi, daha önce tarif edildięi gibi bitkilerin stres toleransının artmasına katkıda bulunabilir.

Bir amfoterik kuaterner amin olan glisinbetain (GB), tuzluluk ya da yüksek sıcaklık gibi çeşitli stres koşulları altındaki bitkilerde uyumlu bir çözünen madde olarak önemli bir rol oynamaktadır (Sakamoto ve Murata, 2002). Stres koşulları altında GB sentezleme kapasitesi türden türe farklılık göstermektedir (Ashraf ve Foolad, 2007). Örneęin, mısırda ve şeker kamışında su eksiklięi veya yüksek sıcaklık koşullarından dolayı GB birikiminin yüksek düzeyde olduęu bildirilmiştir (Quan vd., 2004; Wahid ve Close, 2007). Buna karşılık, çeltik (*Oryza sativa*), hardal (*Brassica spp.*), Arabidopsis (*Arabidopsis thaliana*) ve tütün (*Nicotiana tabacum*) gibi bitki türleri doęal olarak stres koşulları altında GB

biriktirmezler. Bununla birlikte, genetik mühendisliği yöntemiyle GB eksikliği olan türler kullanılarak biyosentetik GB yollarının araştırılması yapılmıştır (Sakamoto ve Murata 2002; Quan vd., 2004).

Glisin betain gibi, prolin de yüksek bitkilerde yaygın olarak bulunur ve çevresel streslere tepki olarak bitkilerde normalden yüksek miktarlarda birikebilir (Kavi Kishore vd., 2005). Uygun çözünen bileşiklerin birikiminin işlevsel önemini değerlendirirken, prolin veya GB sentezinin sıcaklık ve diğer çevresel stres altında hücre redoks potansiyelini tamponlayabileceği rapor edilmiştir (Wahid ve Close, 2007). Benzer şekilde, şeker kamışı bitkisinde sıcaklık stresinde çözünebilir şekerlerin birikiminin arttığı bildirilmiş ve bu da sıcaklık toleransına büyük katkılar sağlamıştır (Wahid ve Close, 2007). Domates bitkilerine erkek üreme sisteminin gelişimi ve meyve bağlaması aşamalarında yüksek sıcaklık stresi uygulanması sonucu prolin taşınımının ve şeker metabolizmasının bozulması nedeniyle meyve üretimi başarısız olmuştur (Sato vd., 2006). Ayrıca trehaloz, fruktanlar veya mannitol üretmek için tasarlanmış olan transgenik bitkilerdeki heksoz duyarlılığı stres toleranslı fenotiplere önemli katkıda bulunan bir faktör olabileceği ileri sürülmüştür (Hare vd., 1998).

### **1.3.1.5. Membran Yapısı ile İlgili Cevaplar**

Hücrel membranlar, bitkilerde yüksek sıcaklıkla oluşan fizyolojik zararın meydana geldiği ilk yapılar olarak düşünülmektedir. Membranlar, kompartımanlaşma ve konsantrasyon gradientinin devamı için seçici geçirgen engeller olup, fotosentez ve solunum gibi membranla ilişkili reaksiyonlar için önemli alanlar sağlarlar (Blum, 1988). Yüksek sıcaklık stresi sırasında hücre membran sistemlerinin fonksiyonunu korumasının, bitkilerin yüksek sıcaklığa adaptasyonu ile ilgili olabileceği bildirilmiştir (Raison vd., 1980). Yüksek sıcaklık stresi durumunda membran akışkanlığındaki değişiklikler, membran bileşenlerinin yeniden düzenlenmesinden veya lipit içeriğindeki değişimlerden kaynaklanabilir (Suss ve Yordanov, 1986). Yüksek sıcaklık stresinin neden olduğu hücrel membran bozulması fotosentetik veya mitokondriyal aktiviteyi etkileyebilmekte ve hatta plazma zarının çözünenleri tutma yeteneğini azaltmaktadır (Lin vd., 1985). 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 etmektedir.

### 1.3.1.6. Hücre Membran Kararlılığı ile İlgili Cevaplar

Stres altında hücre zarlarının işlevi, fotosentez ve solunum gibi süreçler için çok önemlidir (Blum, 1988). Sıcaklık stresi, kinetik enerjinin ve moleküllerin membranlar boyunca hareket etmesini hızlandırarak membran yapısındaki kimyasal bağları gevşetir. Bu olay proteinlerin denatürasyonu veya doymamış yağ asitlerinin artması ile biyolojik zarların çift katlı lipid tabakasını daha akışkan hale getirir (Savchenko vd., 2002). Sıcaklık stresi, membran proteinlerinin üçüncül ve kuaterner yapılarını değiştirdiği için membranların bütünlüğü ve fonksiyonları yüksek sıcaklığa duyarlıdır. Belirtilen değişiklikler, artan elektrolit kaybından anlaşılacağı üzere zarların geçirgenliğini artırır. Azaltılmış hücre membran kararlılığının (CMS) bir göstergesi olarak artan elektrolit sızıntısı, soya fasulyesi (Martineau vd., 1979), buğday (Blum vd., 2001), pamuk (Ashraf vd., 1994), darı (Marcum, 1998), börülce (İsmail ve Hall, 1999), arpa (Wahid ve Shabbir, 2005), patates ve domates (Chen vd., 1982) gibi çeşitli bitki türlerinde sıcaklık stresi toleransının belirlenmesinde uzun süreden beri kullanılmaktadır. Elektrolit sızıntısı, bitki ya da dokunun yaşı, numunenin alındığı organ, gelişim evresi, büyüme mevsimi, sertleşme derecesi ve bitki türlerine bağlı olarak değişebilir. Mısır bitkisinde sıcaklık stresinden dolayı oluşan membran yaralanmaları, gelişen yapraklarda olgun yapraklara göre daha azdır (Karim vd., 1997, 1999). Olgun yapraklardaki doymuş yağ asitlerinin miktarındaki artışın membranların erime sıcaklığını yükselttiği ve böylece bitkinin sıcaklık toleransının azaldığı saptanmıştır. Yüksek sıcaklıklarda yetişen *Arabidopsis* bitkilerinde membranlardaki toplam lipid içeriği yaklaşık yarısı kadar düşmüş ve doymamış yağ asitlerinin doymuş yağ asitlerine oranı normal sıcaklıktaki seviyenin üçte birine kadar azalmıştır (Somerville ve Browse, 1991). Bununla birlikte, bazı türlerde sıcaklık toleransının her zaman lipid doygunluk derecesi ile doğru orantı göstermediği ve membran stabilitesinden başka faktörlerin de yüksek sıcaklık altında büyümeyi sınırlayabileceği ileri sürülmektedir (Somerville ve Browse, 1991).

Hücre membran kararlılığı ve yüksek sıcaklıklardaki mahsul verimi arasındaki ilişki bitkiden bitkiye değişiklik gösterebilir. Örneğin darı (Sullivan ve Ross, 1979) gibi bazı bitki türlerinde CMS ile verim arasında belirgin bir ilişki gözlenirken soya fasulyesinde (Martineau vd., 1979) veya buğdayda (Shanahan vd., 1990) bu tür bir ilişki gözlenmemiştir.

### 1.3.1.7. Sekonder Metabolitler Birikimi ile İlgili Cevaplar

İkincil metabolitlerin çoğu, birincil karbon metabolizmasının ara ürünleri olan fenilpropanoid, şikimat, mevalonat veya metil eritritol fosfat yolaklarıyla sentezlenirler (Wahid ve Ghazanfar, 2006). Yüksek sıcaklık stresi, flavonoidler ve fenilpropanoidler gibi fenolik bileşiklerin üretilmesini sağlar. Fenilalanin amonyum liyaz (PAL) fenilpropanoid yolağının temel enzimi olarak bilinmektedir. Sıcaklık stresine tepki olarak artan PAL aktivitesi, hücrelerin sıcaklık stresine karşı ana iklimsel cevap olarak kabul edilir. Yüksek sıcaklık stresi, fenoliklerin biyosentezini uyarır. Örneğin karpuzda (*Citrulus vulgaris*) olduğu gibi sıcaklık stresine uyum sağlamada görev alan fenoliklerin oksidasyonunu baskılar (Rivero vd., 2001).

Karotenoidlerin stres türüne bakılmaksızın çeşitli bitki türlerinde hücrel yapıları koruması yaygın olarak bilinmektedir (Havaux, 1998; Wahid ve Ghazanfar, 2006; Wahid, 2007). Örneğin, ksantofil döngüsü (violaksantin ve zeaksantin'in tesinir dönüşümleri) ışığa karşı korunmada önemli bir rol oynamak için gelişmiştir. Zeaksantin, hidrofobik olduğu için çoğunlukla ROT tarafından oluşturulan peroksidatif membran hasarının önlenmesi için işlev gören ışık yakalayıcı komplekslerin etrafında bulunur (Horton, 2002). Son çalışmalar, karotenoidler ve tokoferol gibi diğer bazı terpenoidlerin, tilakoid membranların lipid fazını stabilize ettiğini ve ışığa karşı koruduğunu ortaya koymuştur (Havaux, 1998; Sharkey, 2005; Velikova vd., 2005). Bitkiler, güçlü ışık veya yüksek sıcaklık gibi potansiyel olarak zararlı çevresel koşullara maruz kaldığında, violaksantin, anteraksantin ve zeaksantin içeren ksantofiller, ışık yakalayıcı kompleksler ile tilakoid membranların lipid fazı arasında parçalara ayrılır. Ksantofil moleküllerinin membran lipidleri ile olan etkileşimi, membranın akışkanlığını azaltır ve yüksek sıcaklıklarda lipid peroksidasyonuna karşı duyarlılığı düşürür (Havaux, 1998).

Flavonoidler, antosiyaninler, ligninler gibi fenolikler, bitkilerdeki en önemli ikincil metabolit sınıf olup, abiyotik streslere tolerans da önemli rol oynarlar (Chalker-Scott, 2002; Wahid ve Ghazanfar, 2006; Wahid, 2007). Flavonoid bileşiklerin bir alt sınıfı olan antosiyaninlerin konsantrasyonları da bitki dokularında yüksek sıcaklıktan çok az etkilenirken, tomurcuk ve meyvelerdeki konsantrasyonları düşük sıcaklıkta artar, yüksek sıcaklıkta ise azalır (Sachray vd., 2002). Örneğin yüksek sıcaklık uygulaması, kırmızı elma (Tomana ve Yamada, 1988), kasımpatı (Shibata vd., 1988) ve yıldız çiçeği (Sachray vd., 2002) bitkilerinde antosiyanin sentezini azaltır. Bitkilerde yüksek sıcaklıklarda düşük

antosiyenin konsantrasyonunun bulunma nedenlerinden birisi sentez ve kararlılık oranının azalmasıdır (Sachray vd., 2002). Öte yandan, yüksek sıcaklık stresi altındaki gül ve şeker kamışı bitkilerinin yaprakları gibi vejetatif dokularda antosiyenin birikiminin olduğu kaydedilmiştir (Wahid ve Ghazanfar, 2006). Antosiyenin, ultraviyole ışınlarından koruyucu rollerinin yanısıra yüksek sıcaklık koşullarında transpirasyonal su kaybının azaltılmasına bağlı olarak yaprak ozmotik potansiyelini düşürmeye yardımcı oldukları ileri sürülmüştür (Chalker-Scott, 2002). Bu özellikler, yaprakların değişen çevresel koşullara karşı hızlı bir şekilde cevap vermesine olanak sağlar.

Bitkisel sekonder ürünlerin bir diğer sınıfı olan izoprenoidler, mevalonat yolu ile sentezlenirler (Taiz ve Zeiger, 2006). Düşük molekül ağırlıklı ve doğada uçucu olan yapraklardan salınan gazların, farklı bitkilerdeki fotosentez aygıtlarına sıcaklık stresi toleransı kazandırdığı bildirilmiştir (Loreto vd., 1998). Daha fazla miktarda izopren yayma yeteneği olan bitkiler genellikle sıcaklık stresi altında daha iyi fotosentetik bir aktiviteye sahiptirler. Bu nedenle izopren salınımı ile sıcaklık stresi toleransı arasında bir ilişki vardır (Velikova ve Loreto, 2005). Sharkey (2005) izopren üretiminin, PSII'yi  $H_2O_2$  gibi reaktif oksijen türlerinin (ROT) neden olduğu hasarlardan koruduğunu bulmuştur. Endojen olarak izopren üretiminin, singlet oksijen ( $^1O^2$ ) ile doğrudan tepkimeye girerek biyolojik membranları bu bileşiklerin zararlı etkilerinden koruduğu ileri sürülmüştür (Velikova vd., 2005).

Özetle, diğer stresler gibi yüksek sıcaklık stresi de doğadaki bitkilerde çok yönlü sekonder metabolitlerin birikmesine neden olur. Bununla birlikte, sekonder metabolitlerin sıcaklık stresi toleransını arttırmadaki rollerinin daha fazla çalışılması gerekmektedir.

### 1.3.2. Yüksek Sıcaklık ve Sinyal İletimi

Streslere karşı bitki cevaplarının çeşitli mekanizmaları ve bunların kazanılmış stres toleransındaki rollerinin açıklanması pratik ve temel önem taşımaktadır. İyon taşıyıcıları, ozmoprotektanlar, serbest radikal temizleyiciler, geç embriyogenezis bolluk proteinleri (LEA) ve sinyal iletiminde yer alan faktörler ve transkripsiyonel kontrol olmak üzere bazı önemli tolerans mekanizmalarının streslere karşı koymada etkileri çok önemlidir (Wang vd., 2004). Bitkilerin sıcaklık stresinden korunmasına imkân sağlayan metabolitlerin üretilmesi ile başlayan değişimler ve bir dizi mekanizmalar ileri sürülmüştür. Sıcaklık stresinin etkileri, sitozol veya sitoplazmik organel membranları ve biyokimyasal yollar gibi

çeşitli seviyelerde görülebilir (Sung vd., 2003). Bununla birlikte, sıcaklık stresinin ilk etkileri hücre zarı üzerinde olup, stres altında lipid çift tabakası daha fazla akışkan hale gelir. Bu değişim,  $Ca^{2+}$  girişine ve hücre iskeletinin oluşumuna, dolayısıyla mitojen aktif protein kinazların (MAPK) ve kalsiyum bağımlı protein kinazın (CDPK) ifade düzeylerinin artmasına neden olur. Bu sinyal basamaklarının aktifleşmesi, hücre su dengesi ve ozmotik ayarlama için antioksidanların ve uyumlu ozmolitlerin üretilmesine yol açar. Bazı organellerde (örneğin, kloroplast ve mitokondri) ROT üretimi, sinyal iletimi ve antioksidan üretimi için büyük önem taşır (Bohnert vd., 2006). Antioksidan savunma mekanizması sıcaklık stresi adaptasyonunun bir parçası olup, termotoleransın kazanılmasıyla ilişkilidir (Maestri vd., 2002). Buna göre bir dizi buğday genotipinde kazanılmış termotolerans kapasitesinin, CAT ve SOD aktiviteleri ile askorbik asit içeriğinin artması ile ilişkili olduğu ve bunun sonucu olarak daha az oksidatif hasarın oluştuğu kaydedilmiştir (Sairam ve Tyagi, 2004).

### **1.3.3. Kazanılmış Termotolerans**

Termotolerans, bir organizmanın aşırı yüksek sıcaklıklarda canlı kalabilme yeteneğini ifade eder. Diğer organizmalar gibi bitkilerin de aşırı termotolerans yeteneklerinin olduğu uzun zamandır bilinmektedir. Bununla birlikte ölümcül yüksek sıcaklıklarda hayatta kalabilme yeteneği ancak birkaç saat sürebilir (Vierling, 1991). Termotoleransın edinilmesi otonom bir doğal olay olup, normalde kısa süreli yüksek sıcaklık şartlarına önceden maruz kalma sonucunda ortaya çıkar. Yüksek derecede sıcaklığa dayanıklılık kazanılması, hücreleri ve organizmaları belirli süredeki ölümcül sıcaklık stresinden koruyabilir. Termotolerans, doğal koşullar altında sıcaklık artışı ile ölümcül yüksekliğe kademeli bir yükselme sonucunda da uyarılabilir (Vierling, 1991).

Özetle, ilgili bileşiklerin otonom sentezi yoluyla bitkiler tarafından kazanılan ya da sıcaklığa kademeli maruz kalma yoluyla kazanılan termotolerans önemli ve potansiyel olarak hayati bir stratejidir.



## **1.4. Temel Stres Parametreleri**

### **1.4.1. Yaprak Su Potansiyeli**

Su potansiyeli neredeyse tüm karasal bitkilerin ksileminde negatiftir (Pockman vd., 1995). Su potansiyeli, yapraklarda meydana gelen terlemeyle düşürülür. Suyun topraktan yapraklara çekilmesi, transpirasyon akışındaki suyun negatif basınç altında olmasına ve su potansiyelinin sıfırın altına düşmesine neden olur. Terlemeye ilaveten ksilem öz suyundaki çözünen maddeler, ksilem su potansiyelindeki azalmaya katkıda bulunabilir. Bununla birlikte, apoplastik sıvıdaki su potansiyelinin ozmotik bileşeninin değeri düşüktür. Çünkü apoplastaki çözünmüş madde miktarları tipik olarak çok küçüktür (Nobel, 2005).

### **1.4.2. Hücre Membran Kararlılığı (CMS)**

Hücre zarı, farklı streslerde ortak ana hücresel hedeflerden biridir (Levitt, 1980). Hasarın derecesi, donma, sıcaklık, kuraklık (Blum ve Ebercon, 1981) ve tuz (Leopold ve Willing, 1984) gibi bitkilerdeki çeşitli streslere karşı tolerans ölçütü olarak yaygın olarak kullanılır. Hücre membran stabilitesi, kuraklık ve sıcaklık toleransının değerlendirilmesi için yaygın olarak kullanılan fizyolojik bir göstergedir (Fokar vd., 1998). Bu yöntem, darı bitkisinde bir kuraklık ve sıcaklık tolerans testi için geliştirilmiş ve yaprak bölümlerinden gelen elektrolit sızıntı miktarı ölçülmüştür (Sullivan, 1972). Çeşitli bitki türlerinde yüksek sıcaklık stresi altında CMS ve bitki verimi arasındaki korelasyon, CMS'nin sıcaklık stresi toleransının bir güvenilirlik indeksi olduğunu göstermiştir (Fokar vd., 1998). Sıcaklık toleransındaki genetik çeşitlilik, darı (Sullivan ve Ross, 1979), soya fasulyesi (Martineau vd., 1979), çeşitli çimen türleri (Wallner vd., 1982), kuru fasulye, sebze (Kuo, 1992) ve bahar buğdayında (Fokar vd., 1998) CMS kullanılarak incelenmiştir.

### **1.4.3. Yaprak Kuru Ağırlığı**

Yaprak kuru ağırlığı (yaprak kuru kütlelerinin taze kütlelerine oranı), stres belirlemede sıkça kullanılan bir parametredir. Bir yaprak tarafından emilen ışığın miktarı ve dokuları aracılığıyla CO<sub>2</sub>'nin yayılma yolu kısmen yaprak kalınlığına bağlıdır (Syvertsen vd., 1995).

Nispeten stressiz dokularda stresli dokulara oranla yaprak kuru ağırlığının daha yüksek olduğu bilinmektedir (Garnier vd, 2001).

#### **1.4.4. 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 peroksidasyonu sonucunda 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 stres 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).

#### **1.4.5. Hidrojen Peroksit (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)**

Hidrojen peroksit, oksijenin enzimatik olarak iki elektron ile indirgenmesiyle ya da süperoksitlerin enzimatik veya enzimatik olmayan dismutasyon tepkimeleri sonucu oluşur. Süperoksitin olduğu yerlerde önemli miktarda H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> de üretilir. Fotosentetik elektron transport zinciri H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>'nin üretiminden sorumludur. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>'nin üretildiği başka bir kaynak fotorespirasyonla glikolatın oksidasyonunun meydana geldiği peroksizomlardır. Ayrıca biyokimyasal olarak oksijenin iki elektronlu indirgenmesinin gerçekleştiği solunum işlemleri sırasında ve genellikle flavoproteinlerle gerçekleştirilen reaksiyonlarla da oluşturulur. Diğer taraftan plazma membranı ve ekstrasellular matriks H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>'nin üretildiği

diğer önemli kaynaklardır (Slesak vd., 2007). Hidrojen peroksit yapısında paylaşılmamış elektron içermediğinden radikal özellik taşımaz.  $H_2O_2$ 'nin oksitleyici bir tür olarak bilinmesinin nedeni demir ve bakır gibi metal iyonlarının varlığında hidroksil radikalının öncülü olarak davranmasıdır.  $H_2O_2$  özellikle proteinlerdeki hem grubunda bulunan demir ile tepkimeye girerek yüksek oksidasyon düzeyindeki reaktif demir formlarını oluşturur. Bu formdaki demir çok güçlü oksitleyici özelliklere sahip olup, hücre zarlarında lipid peroksidasyonu gibi radikal tepkimeleri başlatabilir. Oksitleyici özelliği nedeniyle biyolojik sistemlerde oluşan  $H_2O_2$ 'nin ortamdan uzaklaştırılması gerekir. Bu görevi hücrelerdeki önemli antioksidan enzimler olan katalaz ve peroksidaz yerine getirir (Halliwell, 1984).

#### 1.4.6. Fotosentetik Pigmentler

Klorofil, çeşitli dalga boylarındaki ışınları absorbe ederek bitkide fotosentez olayının meydana gelmesine sebep olan, yeşil renkli bir biyolojik pigmenttir. Klorofiller, fotosentez olayında, karbon dioksitin şekerlere ve diğer maddelere indirgenmesinde kullanılan ışık enerjisini absorblar. Klorofil molekülü merkezde bulunan bir Mg atomu çevresinde yer alan 4 tane pirol halkasından oluşan bir yapıdır. Bu tetra pirol yapısına Mg porfirin adı verilir. Pirol halkalarından birine yani molekülün 7. C atomuna uzun ve düz zincirli bir alkol olan fitol bağlıdır (Sheikh vd., 2017).

Yapraktaki klorofil içeriği bir bitkinin fizyolojik durumunun göstergesidir. Yapraklar klorofil a ve klorofil b olarak içerirler. Klorofil, ışık enerjisini kimyasal enerjiye dönüşümünde zorunlu olması gereken pigmentlerdir. Güneşten alınan radyasyonun miktarı da yapraktaki fotosentetik aktiviteye bağlıdır. Bu nedenle klorofil içeriği fotosentetik aktivite ve birincil üretimle ilgilidir (Curran vd., 1990). Bu sebeplerden dolayı bitkilerde stres sonuçlarını klorofil ölçümleriyle rahatlıkla gözlemlenebilir.

Karotenoid, bitkilerde ve bazı diğer fotosentetik mikroorganizmalarda (yosunlar, bazı mantarlar ve bazı bakterilerde) bulunan bir pigmenttir. Karotenoidlerin pek çok fizyolojik işlevi vardır. Yapıları gereği serbest radikalleri etkili bir şekilde bertaraf ederler ve savunma sistemini güçlendirirler. En yaygın karotenoidler likopen ve A vitamininin öncülü olan  $\beta$ -karotendir. Bitkilerde ksantofil, lutein en bol bulunan karotenoiddir. Bitkilerin yapraklarında bulunan lutein ve diğer karotenoidler bariz değildir çünkü klorofil gibi diğer pigmentler tarafından maskelenir (Carvalho vd., 2012).

## 1.5. Diğer Stres Parametreleri

### 1.5.1. Fenoller

Bitkiler, askorbik asit, tokoferol, karotenoidler, flavonoidler ve fenolik asitler gibi doğal antioksidanların potansiyel kaynaklarıdır (Gulcin 2006; Sakihama vd., 2002). Birçok çalışmada antioksidan aktivite ile bitki özütlerinin fenolik içeriği arasında doğrudan bir ilişki olduğu kaydedilmiştir (Farrukh vd., 2006; Tung vd., 2011; Liu vd., 2008). Antioksidan, antimutagenik, antikanser ve anti-inflamatuar aktiviteler gibi birçok bildirilen biyolojik etkiler, bitkilerde yaygın olarak bulunan fenolik bileşiklerin varlığına atıfta bulunmaktadır (Miller, 1996; Ahmad ve Mukhtar, 1999). Azot içeren bileşikler, lipid peroksidasyonunu etkili bir şekilde önleyen ve bitkilerde oksidatif stresin bir sonucu olarak görülen proteaz ve RNaz aktivitesini engelleyen diğer sekonder metabolit sınıfıdır (Drolet vd., 1986). Ayrıca hücre içi  $Ca^{2+}$  homeostazının sürdürülebilirliği üzerinde önemli etkiler gösterirler (Thomas vd., 1993). Benzer olarak terpenoidler (Topçu vd., 2007; Das vd., 2011) serbest radikalleri temizleme aktivitesi de dahil olmak üzere farklı mekanizmalara sahip doğal antioksidanlar olarak kabul edilirler.

### 1.5.2. Flavonoidler

Flavonoidler, stres korumasında belirgin rolleri de içeren geniş bir biyolojik fonksiyon serisine sahip olan, oldukça çeşitli bir gruptur ve en biyoaktif bitki sekonder metabolitleridir (Winkel-Shirley, 2002). Genellikle yapraklarda, çiçek parçalarında ve polenlerde mevcuttur. Flavonoidler genellikle bitki vakuolünde glikozitler olarak birikirler, ancak yaprakların yüzeyinde ve diğer hava bitki parçalarında ekzodatlar olarak da bulunurlar. Flavonoidlerin, çiçek, meyve ve tohum pigmentasyonu, UV ışığına karşı koruma, fitopatojenlere (patojen mikroorganizmalar, böcekler, hayvanlar) karşı savunma, bitki verimliliği ve polen çimlenmesindeki rolü ve bitki mikrobunda sinyal molekülleri olarak işlev görmesi gibi birçok fonksiyonu olduğu öne sürülmüştür (Olsen vd., 2007). Bitkinin kendisi için fizyolojik aktif bileşikler, stres koruyucu maddeler, çekici veya besleyici caydırıcılar olarak ve genel olarak bitki direncindeki önemli rolünden dolayı yararlıdır (Gill ve Tuteja, 2010). Flavonoidlerin bitki stres cevaplarında ve bazı bitkilerde erkek organların fertilitesinde fonksiyon gördükleri düşünülmektedir (Coberly ve

Rausher, 2003). Ayrıca yüksek ışık, soğuk stresi, kuraklık stresi ve ağır metallerle indüklenmiş oldukları saptanmıştır (Warren ve Mackenzie, 2001). Flavonoidlerin sinyal olarak faaliyetleri yoğun olarak incelenmiştir. Birçok flavonoid biyosentetik geni stres koşulları altında indüklenir. Sel, kuraklık, metal toksisitesi ve besin yoksunluğu gibi biyotik ve abiyotik stresleri takiben flavonoid seviyelerinde belirgin bir artış olduğu tespit edilmiştir (Winkel-Shirley 2002). Çeşitli çevresel etkilere tepki olarak bitkilerde üretilen flavonoidlerin miktar ve çeşitlerini kontrol eden mekanizmaların tanımlanması oldukça önemlidir.

### **1.5.3. Antosiyaninler**

Çeşitli bitki türlerinin farklı dokularında görülen karakteristik kırmızı, mavi ve mor renkleri antosiyaninlerden kaynaklanmaktadır. Antosiyaninler, şikimik asit yolu ile flavonoidlerden türeyen suda çözünür pigmentlerdir. Antosiyaninler çevredeki geçici ışık periyodu, sıcaklık veya diğer benzer sinyallerle değişikliğe uğrayıp kaybolabilirler. Antosiyaninlerin ışık, sinyal iletimi, gen ekspresyonu ve biyosentetik yollarla ilişkisi kapsamlı bir şekilde incelenmiştir (Dooner vd., 1991; Holton ve Cornish, 1995; Mol vd., 1996). Antosiyaninler kök, gövde ve özellikle yaprak dokularında üretilerek bitkinin bazı çevresel streslere karşı direnç sağlamasına yardımcı olur (Chalker-Scott, 1999).

Abiyotik stresler, çoğu bitki türü yapraklarının kollenkima hücrelerinde antosiyanin sentezini uyarabilir (Parkin 1903). Stresle uyarılan antosiyaninlerin fonksiyonu tam olarak bilinmese de en belirgin hipotez, ROT'u temizleyen antioksidanlar gibi davranmalarıdır (Gould, 2004a; Hatier ve Gould 2009; Agati vd., 2012). Antosiyanin içeren yaprak hücrelerinin, antosiyanin olmayan hücelere oranla H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> süpürme kapasitesinin daha fazla olduğu gösterilmiştir (Gould vd., 2002). Bitkiler alemi farklı kimyasal yapıya sahip 500'den fazla antosiyanin üretirler ve bu antosiyaninler ayrı ayrı in vitro olarak farklı radikal temizleme aktivitesine sahiptirler (Garcia-Alonso vd., 2005).

#### 1.5.4. Prolin

Prolinin esas olarak sitoplazmada ve son yıllarda az da olsa kloroplastlarda sentezlendiği gösterilmiştir (Szekely vd., 2008). Bir ozmolit olan prolin yüksek yapılı bitkilerde glutamat veya ornitinden sentezlenir. *A. thaliana*'da glutamat yoluyla prolin biyosentezi, çift işlevli  $\Delta 1$ -pirolin-5-karboksilat sentaz (P5CS) enzimi tarafından sağlanır. P5CS enzimi glutamik asiti fosforile ederek glutamil-5-semialdehite (G5SA) dönüştürür. Bu enzimin P5CS1 ve P5CS2 olmak üzere iki izoformu bulunmaktadır. Prolin, G5SA'den pirolin-5-karboksilat aracılığıyla  $\Delta 1$ -pirolin-5-karboksilat-redüktaz enzimi katalizörlüğünde sentezlenir (Delauney ve Verma, 1993). Bu reaksiyonun hızını belirleyen basamak, P5CS enziminin  $\gamma$ -glutamil kinaz aktivitesidir. Prolin katabolizması ise prolin dehidrogenaz ile parçalanır (Özfidan, 2010).

Prolin birikimi stres toleransını birçok yolla etkileyebilir (Szabados ve Savoure', 2010). Yapılan çalışmalarda birçok bitki çeşidinde strese toleranslı bitkilerde hassas olanlara göre prolin miktarı daha fazla bulunmuştur (Ashraf ve Foolad, 2007). Prolin birikiminin, abiyotik streslerin olumsuz etkilerine karşı bitkilerde ozmotik ayarlamaya katkıda bulunduğu, membranların, proteinlerin ve enzimlerin kararlılığını sağladığı ve serbest radikalleri temizlediği kaydedilmiştir (Kadıoğlu ve Terzi, 2007; Türkan ve Demiral, 2009).

#### 1.5.5. Çözünabilir Şekerler

Glukoz, fruktoz ve sakkaroz gibi çözünabilir 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 temin ederler.

Şekerler çok çeşitli stres cevabı ile ilgilidirler ve bu cevaplarda metabolit ve sinyal molekül olarak rol oynarlar (Couee vd., 2006). Patojen saldırısı, kuraklık, tuz stresi, ABA muamelesi, düşük sıcaklık veya aşırı uyarılma enerjisi gibi farklı stresler direkt veya dolaylı olarak ROT üretimine neden olurlar ve böylece adaptif stres cevabı olarak kabul edilen şeker birikimi meydana gelir (Roitsch, 1999). Şeker sinyal mekanizmasının karakterizasyonu bir glukoz sensörü olan heksokinaz üzerinde yoğunlaşmıştır (Couee vd., 2006). Glukoz, fruktoz, sakkaroz, trehaloz ve fruktanlar gibi şekerler ve nişasta strese

maruz kalan bitkilerde birikmekte ve ozmotik koruma, ozmotik düzenleme, karbon kaynağı ve radikal temizleyicisi olarak fonksiyon görmektedirler (Parida vd., 2002; Jang vd., 2003). 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 sakkaroz sentezinden daha fazla etkilenmesinden kaynaklanmaktadır (Silva ve Arrabaça, 2004).

### **1.6. *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 (Şekil 4)). *H. thermophilum* termofil ve endemik bir çiçekli bitkidir (Şekil 4). Bitki, Batı Anadolu'da Aydın-Buharkent'deki 55-65 °C toprak sıcaklıklarına sahip 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). *H. 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. Tohumların Temini ve Bitkilerin Büyütülmesi

Projede bitkisel materyal olarak kullanılan *Heliotropium thermophilum*'un (Boraginaceae) tohumları Aydın-Buharkent'den temin edildi. Tohumlar, jeotermal alanın 55-65 °C aralıklarında toprak sıcaklığına sahip bitkilerin yoğun olarak bulunduğu bölgeden toplandı (Şekil 5A). Tohumlar, jeotermal alandan alınan toprak ve orman altı toprağının 1:1 oranında karıştırılması ile elde edilen toprak içerisine ekildi. Sıcaklık kontrolü sağlamak için geliştirilen özel ayarlanabilir ısı üniteleri kullanıldı (Şekil 5B). Bitkiler, bu ısı ünitelerinin de içerisinde bulunduğu bir büyütme odasında kontrollü şartlarda (16 saat aydınlık/8 saat karanlık, 25 °C gündüz/20 °C gece sıcaklığı, 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ışık akım yoğunluğu) tutuldu. Bitkilerin toprak sıcaklığı 25±3 °C'ye ayarlandı ve bitkiler bu sıcaklıkta 20 gün büyütüldü. Bu süre sonunda bitkilere topraktan iki farklı sıcaklık uygulaması için, kontrol (25±3 °C) ve deney grubu (60±4 °C) olmak üzere iki farklı grup oluşturuldu. Deney grubunun (60±4 °C) sıcaklığı zamana bağlı olarak sıcaklığa uyum ve adaptasyonunu kolaylaştırmak için ekiminin yirminci gününde 25±3 °C'den 40±3 °C'ye ve otuzuncu gününde ise 60±4 °C'ye çıkarıldı. Bitkiler üç aylık olduklarında hasat edildi.

Uzun süreli yüksek sıcaklığa maruz bırakılan bitkilerde ve kontrol bitkilerin yaprakları üzerinde fizyolojik ve biyokimyasal analizler yapıldı. Fizyolojik ölçümlerden biri olan su potansiyeli laboratuvar şartlarında doğrudan canlı bitkilerin yaprakları üzerinde yapıldı. Diğer analizler için ise hasat edilmiş bitkiler kullanıldı.



Şekil 5. Tohumların elde edildiği jeotermal alan (A), ayarlanabilir ısı ünitesi (B)

## 2.2. Analiz ve Ölçümler

Su potansiyeli ölçümü doğrudan laboratuvarında büyütülen canlı bitkilerin yaprakları üzerinde yapıldı. Diğer analizler için ise laboratuvarında büyütülen bitkilerin yapraklarından alınan ve sıvı azot ile dondurulan örnekler kullanıldı.

## 2.3. Temel Stres Parametrelerinin Ölçümü

Bu kapsamdaki analizlerde bitkilerin canlı ve hasat edilmiş yaprakları kullanıldı.

### 2.3.1. Yaprak Su Potansiyeli

Bitkilerde meydana gelen stresin miktarını belirlemek için temel stres parametrelerinden yaprak su potansiyelleri ölçüldü. Her bir gruptan 5'er tane farklı yapraktan ölçüm alındı. Yaprak su potansiyelleri Psypro P2-132 Water Potential System (Wescor, Inc.) cihazı kullanılarak Savage ve Cass (1984)'a göre ölçüldü.

### 2.3.2. Hücre Membran Kararlılığı Tayini

Bitkilerin stres seviyelerini belirlemek için bir başka temel stres parametresi olan hücre membran kararlılığı (CMS) ölçümü yapıldı. Kontrol ve deney grubu bitkilerin yapraklarından yaklaşık 1cm çapında 15'er disk alındı. Bu diskler 20 ml deiyonize su ile

yıkandı ve 24 saat inkübasyona bırakıldı. Daha sonra konduktometre elektrodu kullanılarak disklerdeki elektrolit sızıntısı belirlendi. Bu aşamadaki kontrol grubuna C1, deney grubuna ise T1 adı verildi. Bir sonraki aşamada aynı diskler, su banyosu içerisinde 15 dakika süre ile kaynatılarak bütün dokuları öldürüldü ve ardından konduktometre ile tekrar ölçüm yapıldı. Bu ölçümlerde kontrol grubuna C2, deney grubuna ise T2 adı verildi. Buradan % CMS=  $(1-(T1/T2)) / (1-(C1/C2)) \times 100$  formülü kullanılarak hesaplandı. Hücre membran kararlılığı (CMS) tayini konduktometrik metotla Tripathy vd., (2000)'e göre yapıldı.

### 2.3.3. Yaprak Kuru Ağırlığı

Kontrol ve deney gruplarından 5'er adet tam bitki örnekleri alındı, yaprakları kesilerek tartıldı. Her bir grup için 3 tekrar yapıldı. Bu örnekler 48 saat boyunca 65°C'de kurutuldu ve kuru ağırlıkları tartıldı. Hesaplama ağırlık farkındaki orana göre yapıldı.

### 2.3.4. Lipid Peroksidasyonu Tayini (MDA)

Bitkilerdeki stres seviyelerini belirlemek için en temel stres parametrelerinden biri olan lipid peroksidasyonu tayini (MDA) yapıldı. Her bir gruptan 0,5 gr yaprak örneği alınarak önce sıvı azot içerisinde parçalandı sonra üzerine 10 ml % 0,1 trikloro asetik asit (TCA) konularak homojenize edildi. Elde edilen bu homojenat 15,000 g de 5 dakika santrifüj edildi. Süpernatantın 1 ml'si alınarak üzerine %20 TCA içerisinde hazırlanmış olan % 0,5 tiobarbiturik asitten 4 ml ilave edildi. Daha sonra bu karışım 95°C'de 30 dakika etüvde bekletilerek ısıtıldı. Sonra hızlı bir şekilde buz banyosunda soğutuldu ve 10,000 g de 10 dakika santrifüj edildikten sonra süpernatantın absorbansı 532 ve 600 nm'de ölçüldü. Spesifik olmayan absorpsiyon için 600 nm'de okunan değer hesaptan çıkarıldı. Elde edilen sonuç, formülde ( $A = \epsilon \cdot c \cdot l$ ) yerine konularak TBARS konsantrasyonu hesaplandı ( $A_{532} - A_{600}$ ,  $\epsilon$ : Absorpsiyon katsayısı, 155 mmol<sup>-1</sup>cm<sup>-1</sup>, c: konsantrasyon). Lipid peroksidasyonu tayini malondialdehid içeriği kullanılarak Heath ve Packer (1968)'e göre yapıldı.

### 2.3.5. Hidrojen Peroksit İçeriği

Hidrojen peroksit (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) tayini için 0,1 gr taze yaprak numunesi TCA ile ezilerek homojenize edildi. Bu homojenat 10,000 rpm'de 10 dakika santrifüj edildikten sonra süpernatanttan 1 ml alınarak üzerine 10 mM potasyum fosfat tamponu ve 1 M potasyum iyodür (KI) ilave edildi. Daha sonra spektrofotometrede 390 nm'de absorbansları okundu. Okunan bu sonuçlar gram başına µmol olarak ifade edildi. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> içeriği Velikova vd. (2000) tarafından geliştirilen metoda göre belirlendi.

### 2.3.6. Toplam Klorofil ve Toplam Karotenoid İçeriği

Klorofil ve karotenoid miktarının belirlenmesi için 0,5 gr taze yaprak dokusu alınarak sıvı azot içerisinde iyice parçalandıktan sonra üzerine 4°C'de %80'lik aseton çözeltisinden 5 ml eklenerek homojenize edildi. Elde edilen bu homojenat 3,000 rpm'de oda sıcaklığında 10 dakika santrifüj edildi ve alınan süpernatant spektrofotometrede 450, 645 ve 663 nm'de ölçüldü. Toplam klorofil içeriği Arnon denklemi (Arnon, 1949) kullanılarak belirlendi. Toplam karotenoid içeriği ise Jaspars formülü kullanılarak Witham vd., (1971)'e göre yapıldı.

$$\text{Klorofil a (g L}^{-1}\text{)} = 12,7 A_{663} - 2,69 A_{645}$$

$$\text{Klorofil b (g L}^{-1}\text{)} = 22,9 A_{645} - 4,68 A_{663}$$

$$\text{Toplam Klorofil (g L}^{-1}\text{)} = 20,2 A_{645} + 8,02 A_{663}$$

$$\text{Toplam Karotenoid (g L}^{-1}\text{)} = 4,07 A_{450} - (0,0435 \text{ KLa miktarı} + 0,3367 \text{ Klb miktarı})$$

## 2.4. Fenolik Bileşikler ve Osmolitlerin Tayini

### 2.4.1. Toplam Fenol İçeriği

Toplam fenol içeriği için 0,1 gr'lık taze yaprak örnekleri tartıldı. Azot ile parçalandı ve % 95'lik metanol ile homojenize edildi. Bu homojenat 10,000 rpm'de 10 dakika santrifüj edildi ve süpernatant alındı. Sonra elde edilen süpernatantdan, 600µl alındı ve üzerlerine 1,400 µl su, 3,900 µl %2'lik Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> ve 100 µl 2 N Folin-Ciocalteu's Phenol Reagent eklenerek vortekslendi. Daha sonra örnekler 30 dakika karanlıkta bekletildi ve

standartlara göre spektrofotometrede 765 nm'de ölçüldü. Standartlar için gallik asit, ve kör olarak saf su kullanıldı. Toplam fenol içeriği spektrofotometrik olarak Singleton vd., (1999)'e göre belirlendi.

#### **2.4.2. Toplam Flavonoid İçeriği**

Toplam flavonoid içeriği için 0,1 gr'lık taze yaprak örnekleri tartıldı, azot ile parçalandı ve %1 asitli metanol (%1 v/v HCl) içinde homojenize edildi. Elde edilen bu homojenat 10,000 rpm'de 15 dakika santrifüj edildi ve 45 °C'de evaporator ile konsantre edildi. Ekstraktlar farklı santrifüj tüplerine alındı ve saf su ile seyreltildi. Daha sonra üzerlerine 150 µl %5 NaNO<sub>2</sub> ilave edildi. Altı dakika sonra, karışım 150 µl %10 AlCl<sub>3</sub> ile muamele edildi ve 6 dakika süreyle inkübe edildi. Bir sonraki aşamada üzerine 2 ml 1N NaOH ilave edildi ve hacim, saf su ile 5 ml'ye tamamlandı. Örnekler 15 dakika bekletildikten sonra absorbansları spektrofotometrede 510 nm'de ölçüldü. Kör olarak saf su kullanıldı. Toplam flavonoid içeriği, 100 gr taze örnek için mg kuersetin standardı cinsinden ifade edildi. Toplam flavonoid içeriği kolorimetrik yöntemle Kim vd., (2003)'e göre belirlendi.

#### **2.4.3. Toplam Antosiyanin İçeriği**

Toplam antosiyanin içeriği için 0,1 gr'lık taze yaprak örneği tartılarak 4°C'de karanlıkta, sallayıcı içerisinde 24 saat boyunca asitli metanol (% 1 v/v HCl) ile homojenize edildi. Homojenat daha sonra 5,000 g'de 15 dakika boyunca 4 °C'de santrifüj edildi. Daha sonra süpernatantlar alındı ve uygun bir konsantrasyona kadar seyreltildi. Absorbans spektrofotometrede 530 ve 657 nm'de okundu ve A<sub>530</sub>'da klorofil bozunma ürünlerinin emilimini telafi etmek için, toplam antosiyaninler  $A_{530} - 0,25A_{657}$  formülünü kullanarak hesaplandı. Standart olarak siyanidin-3-glikozid kullanıldı. Toplam antosiyanin içeriği spektrofotometrik olarak Mancinelli vd., (1988)'e göre belirlendi.

#### **2.4.4. Prolin İçeriđi**

Prolin içeriđi için 0,5 gr'lık taze bitki örnekleri tartılarak azotla birlikte parçalandıktan sonra % 3'lük sülfosalisilik asit ile homojenize edildi ve ardından filtre edildi. Elde edilen bu filtrattan 2 ml alınarak üzerine 1 ml asetik asit ve 1 ml ninhidrin eklendi. Ninhidrin, asetik asit ve orto-fosforik asit kullanılarak hazırlandı. Daha sonra tüplere konulan bu örnekler 1 saat boyunca 100 °C'de su banyosunda bekletildi. Ardından bu tüpler direkt olarak buza konularak reaksiyon sonlandırıldı. Daha sonra örneklerin üzerine 3 ml toluen eklendi ve vortekslendi. Son olarak spektrofotometrede 520 nm'de absorbans okundu. Prolin içeriđi spektrofotometrik olarak Bates vd., (1973)'e göre belirlendi.

#### **2.4.5. Toplam Çözünabilir Şeker İçeriđi**

Toplam çözünabilir şeker içeriđi için 0,3 gr kuru yaprak örnekleri tartıldı ve havanda parçalandı. Toz haline getirilmiş olan bu numunelerin üzerine 5 ml % 70 etanol eklenerek homojenize edildi. Sonra bu homojenat 80 °C de 3 dakika boyunca kaynatıldı. Daha sonra bu homojenat oda sıcaklığına kadar sođutuldu ve 10,000 g de 5 dakika santrifüj edildi. Bir sonraki aşamada spektrofotometrik tayin için elde edilen süpernatanttan temiz bir tüpe 100 µl alınarak üzerine 900 µl distile su ilave edildi ve seyreltildi. Bu karışımın üzerine 1 ml % 5 fenol ilave edildi ve karıştırıcı ile karıştırıldı. Ardından aynı karışım üzerine 5 ml % 96 sülfirik asit ilave ederek tekrar vortekslendi. Karışımı içeren bu tüpler oda sıcaklığına kadar sođutuldu ve spektrofotometrede absorbansları 490 nm'de ölçüldü. Standart için glukoz konsantrasyonu 20 µg/ml olarak hazırlandı ve aynı işlemlerden geçirildikten sonra absorbansı ölçülerek hesaplamada kullanıldı. Toplam çözünabilir şeker içeriđi spektrofotometrik olarak Dubois vd., (1956)'e göre belirlendi.

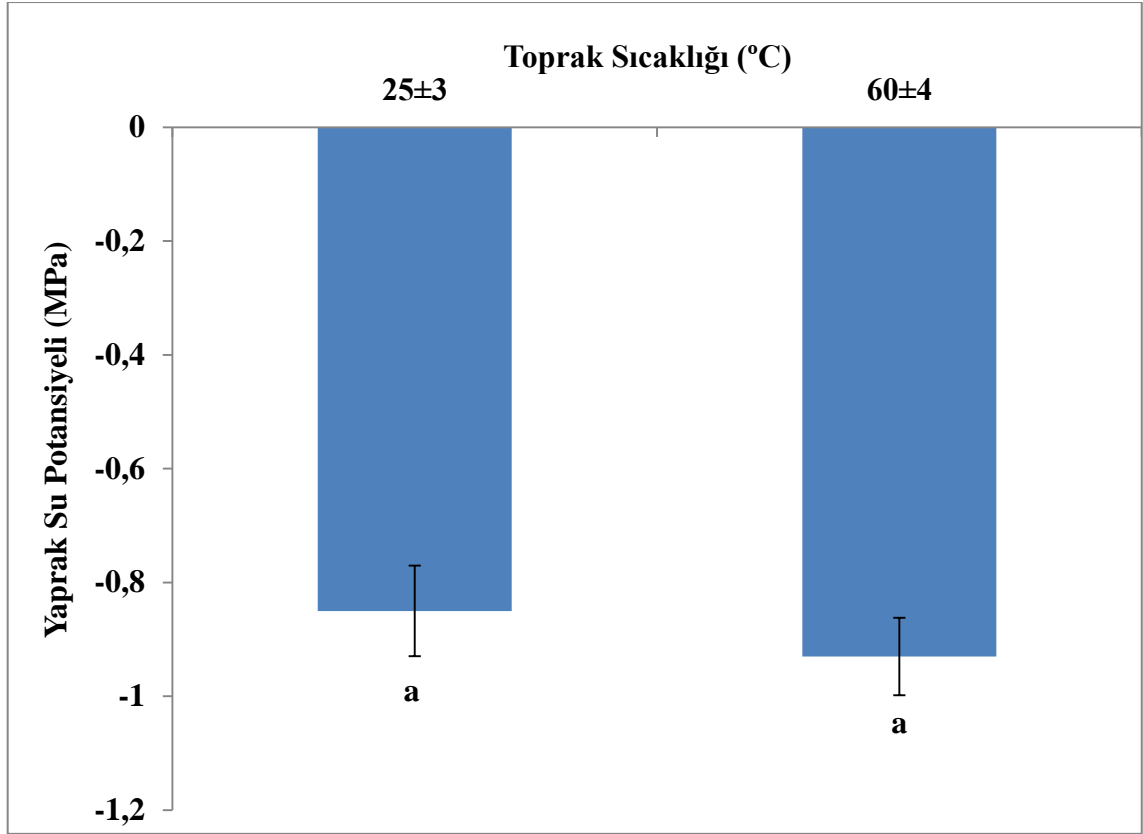
#### **2.4.6. İstatistik Analizler**

Üç tekerrürlü olarak gerçekleştirilen analizlerin sonucunda elde edilen ortalamalar SPSS 16.0 paket programı içerisinde yer alan indepentent sample t testi ile % 5 seviyesinde karşılaştırıldı.

### 3. BULGULAR

#### 3.1. Yaprak Su Potansiyeli

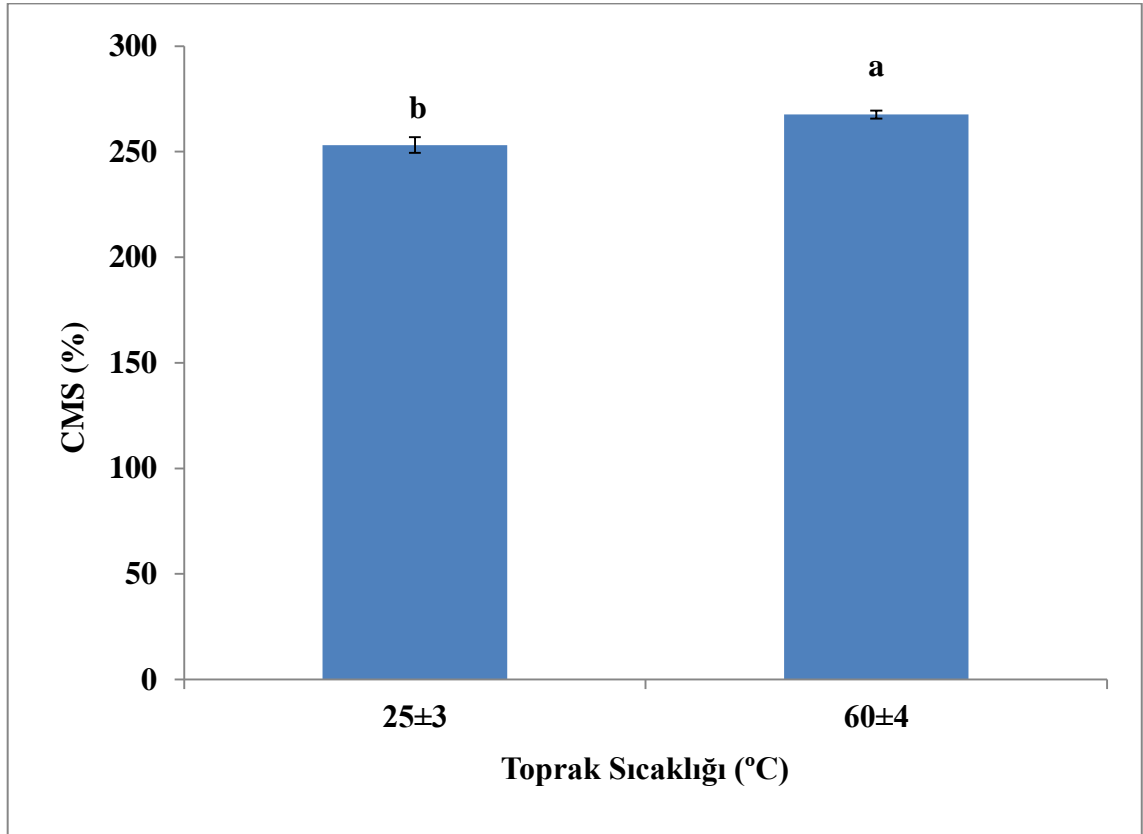
Kontrol grubu ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin yaprak su potansiyelleri arasında istatistik olarak önemli bir fark bulunamadı. Kontrol grubu  $-0,85 \pm 0,079$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlenirken deney grubu  $-0,93\pm 0,068$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlendi (Şekil 6).



Şekil 6. Kontrol ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin yaprak su potansiyeli değerleri (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=3). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ( $P<0.05$ ) seviyesinde önemsizdir).

### 3.2. Hücre Membran Kararlılığı Tayini

Deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin hücre membran kararlılığının (CMS) kontrol grubu ( $25\pm 3$  °C) bitkilerine göre istatistik olarak önemli derece yüksek olduğu tespit edildi. Kontrol grubu  $253,13\pm 3,75$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlenirken deney grubu  $267,61\pm 1,87$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlendi (Şekil 7).

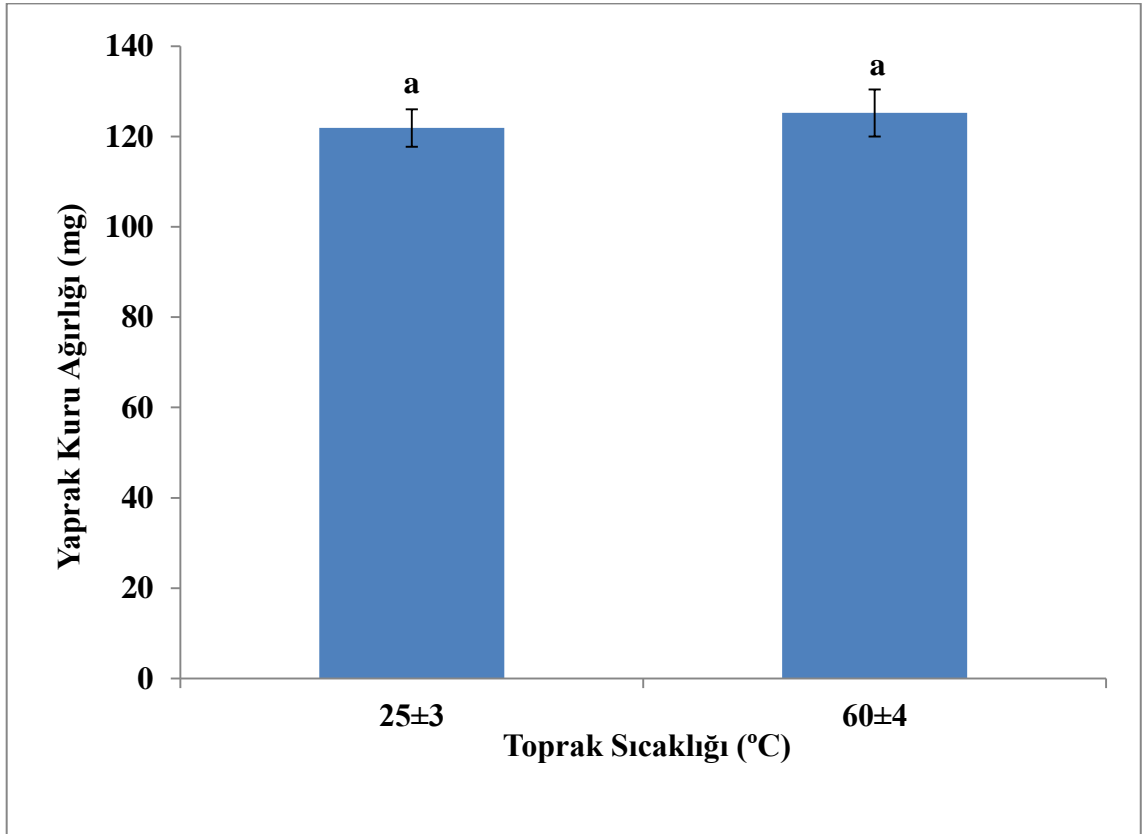


Şekil 7. Kontrol ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin hücre membran kararlılığı değerleri (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=3). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ( $P<0.05$ ) seviyesinde önemsizdir).



### 3.3. Yaprak Kuru Ağırlığı

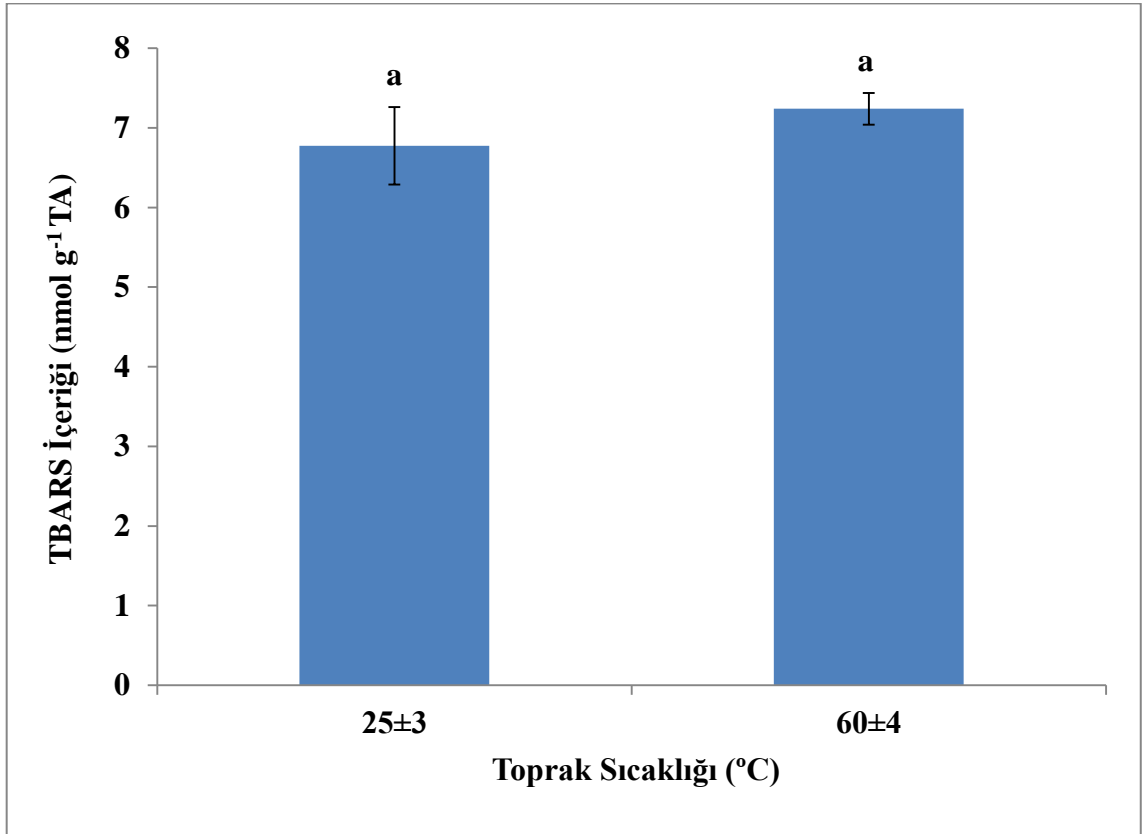
Kontrol grubu ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin yaprak kuru ağırlıkları arasında istatistik olarak önemli bir fark belirlenemedi. Kontrol grubu  $121,9\pm 4,13$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlenirken deney grubu  $125,2\pm 5,22$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlendi (Şekil 8).



Şekil 8. Kontrol ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin yaprak kuru ağırlığı değerleri (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=3). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ( $P<0.05$ ) seviyesinde önemsizdir).

### 3.4. Lipid Peroksidasyonu Tayini

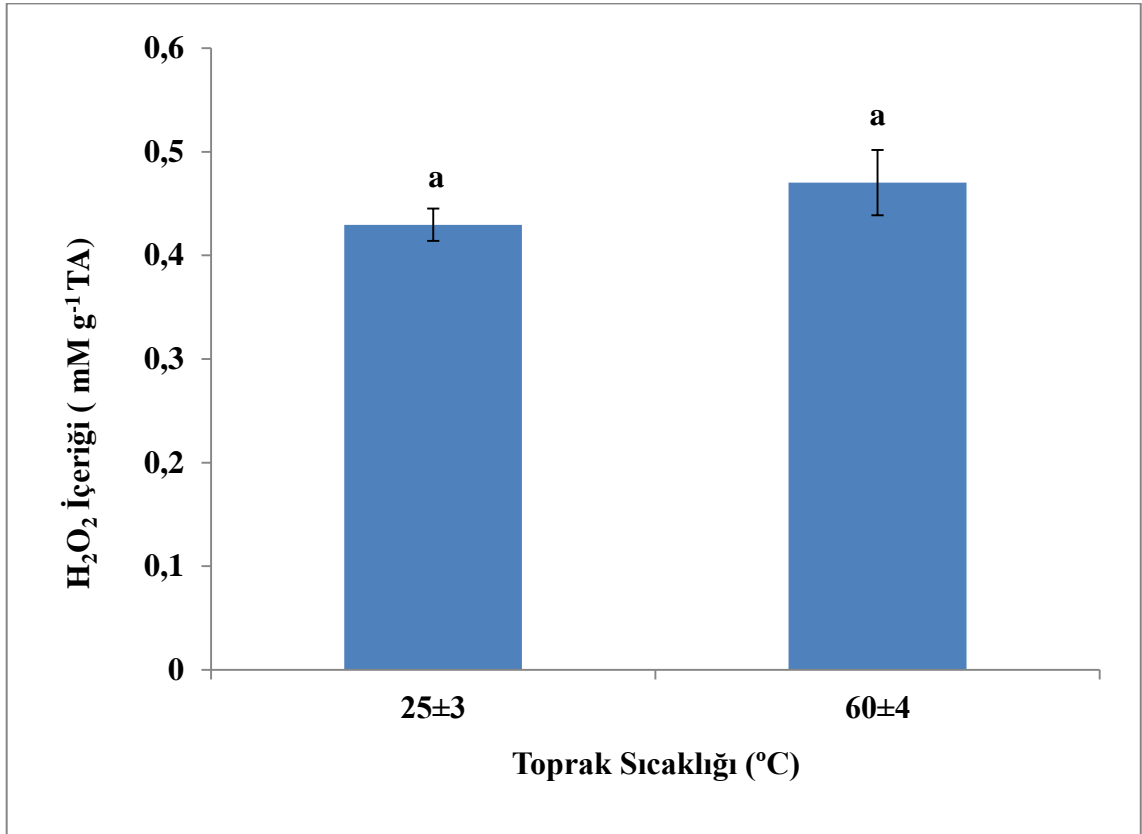
Şekildeki verilere göre, kontrol grubu ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinde malondialdehit içeriğinde istatistik olarak belirgin bir fark gözlenemedi. Kontrol grubu  $6,77\pm 0,49$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlenirken deney grubu  $7,23\pm 0,18$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlendi (Şekil 9).



Şekil 9. Kontrol ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin lipid peroksidasyonu değerleri (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=3). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ( $P<0.05$ ) seviyesinde önemsizdir). (TA: Taze Ağırlık).

### 3.5. Hidrojen Peroksit İçeriği

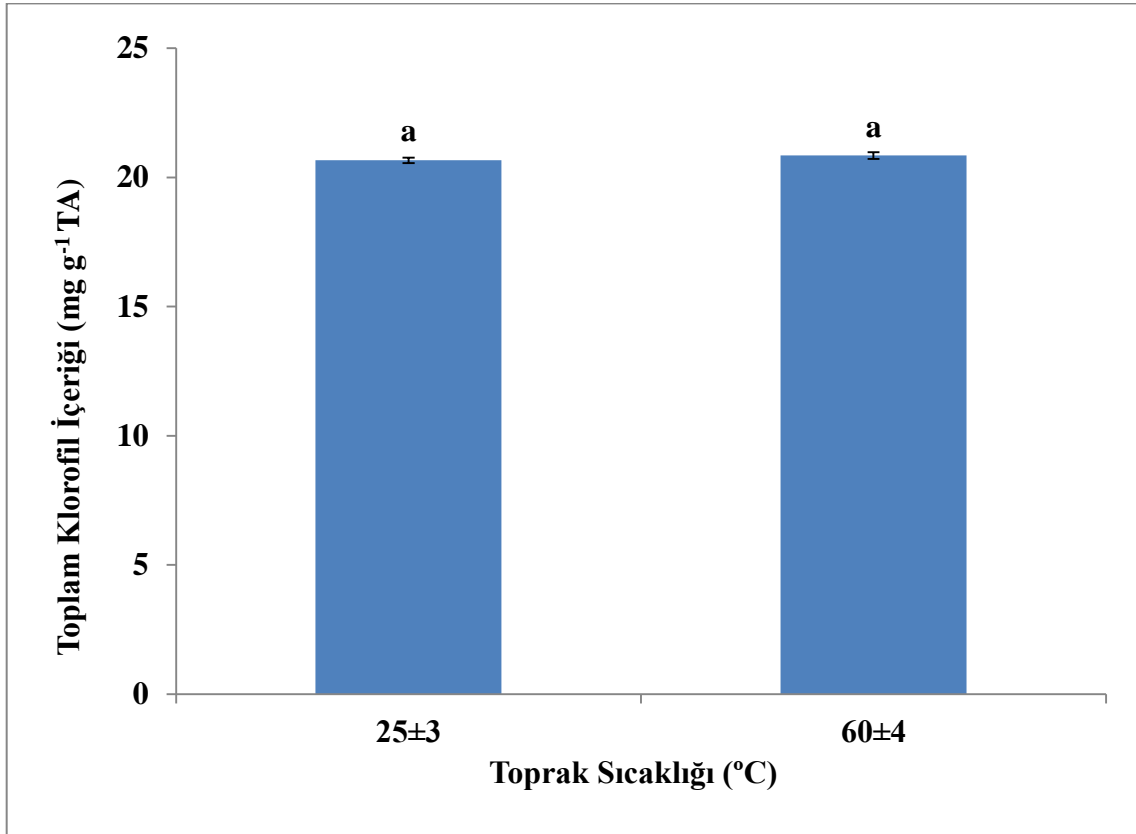
Elde edilen verilere göre, kontrol grubu ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin arasında istatistik olarak önemli bir fark bulunamadı. Kontrol grubu  $0,42\pm 0,02$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlenirken deney grubu  $0,47\pm 0,04$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlendi (Şekil 10).



Şekil 10. Kontrol ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin hidrojen peroksit ( $H_2O_2$ ) içeriği değerleri (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=3). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ( $P<0.05$ ) seviyesinde önemsizdir).

### 3.6. Toplam Klorofil İçeriđi

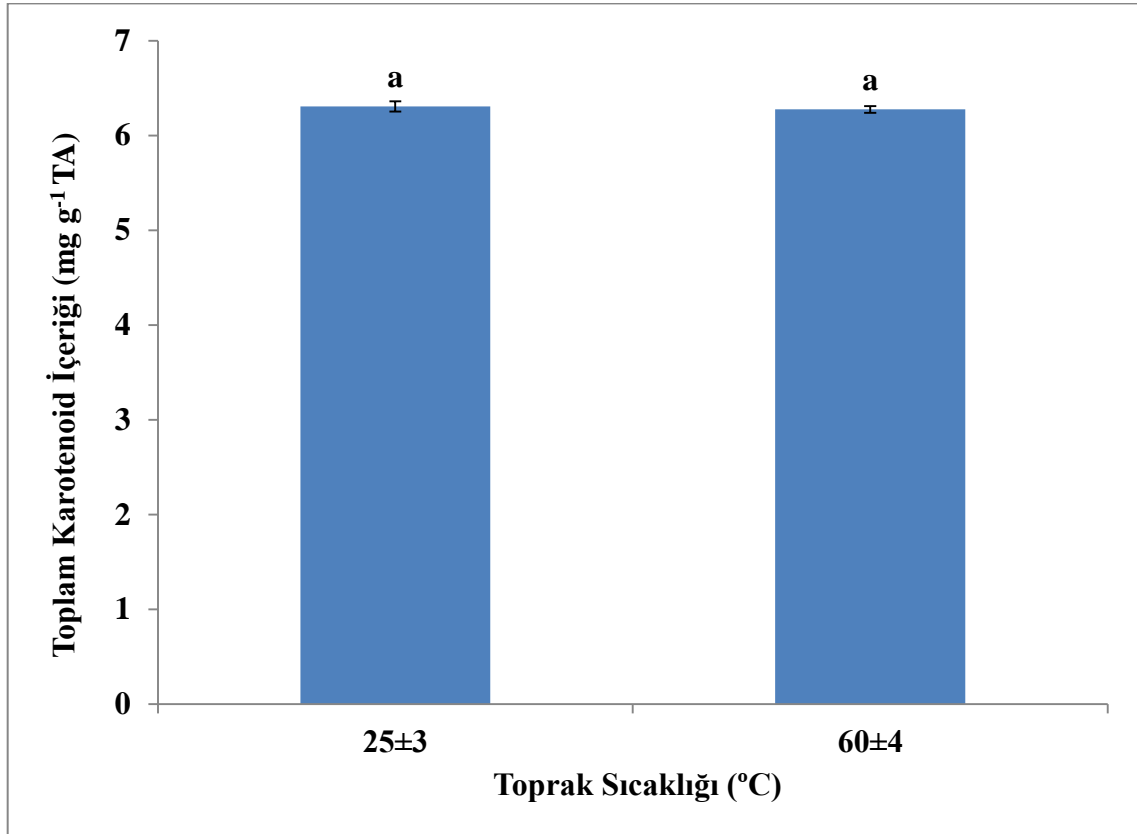
Şekildeki verilere göre, kontrol grubu ( $25\pm 3$  °C) ile deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin arasında toplam klorofil içeriđi açısından istatistik olarak bir fark belirlenemedi. Kontrol grubu  $20,66\pm 0,1$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlenirken deney grubu  $20,84\pm 0,13$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlendi (Şekil 11).



Şekil 11. Kontrol ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin toplam klorofil içeriđi deđerleri (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=3). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ( $P < 0.05$ ) seviyesinde önemsizdir).

### 3.7. Toplam Karotenoid İçeriği

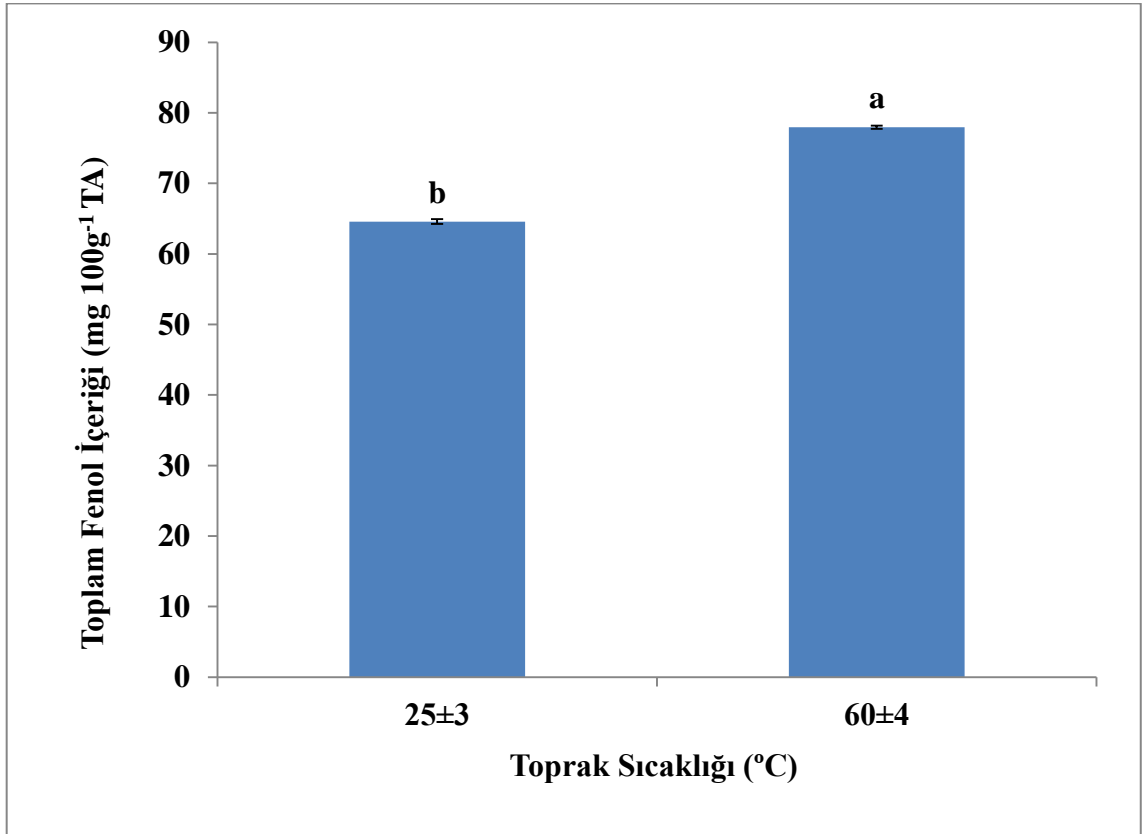
Kontrol grubu ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkileri üzerinde yapılan toplam karotenoid içeriği deneyine göre iki grup arasında istatistik olarak önemli bir fark gözlenemedi. Kontrol grubu  $6,30\pm 0,05$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlenirken deney grubu  $6,27\pm 0,04$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlendi (Şekil 12).



Şekil 12. Kontrol ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin toplam karotenoid içeriği değerleri (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=3). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ( $P < 0.05$ ) seviyesinde önemsizdir).

### 3.8. Toplam Fenol İçeriđi

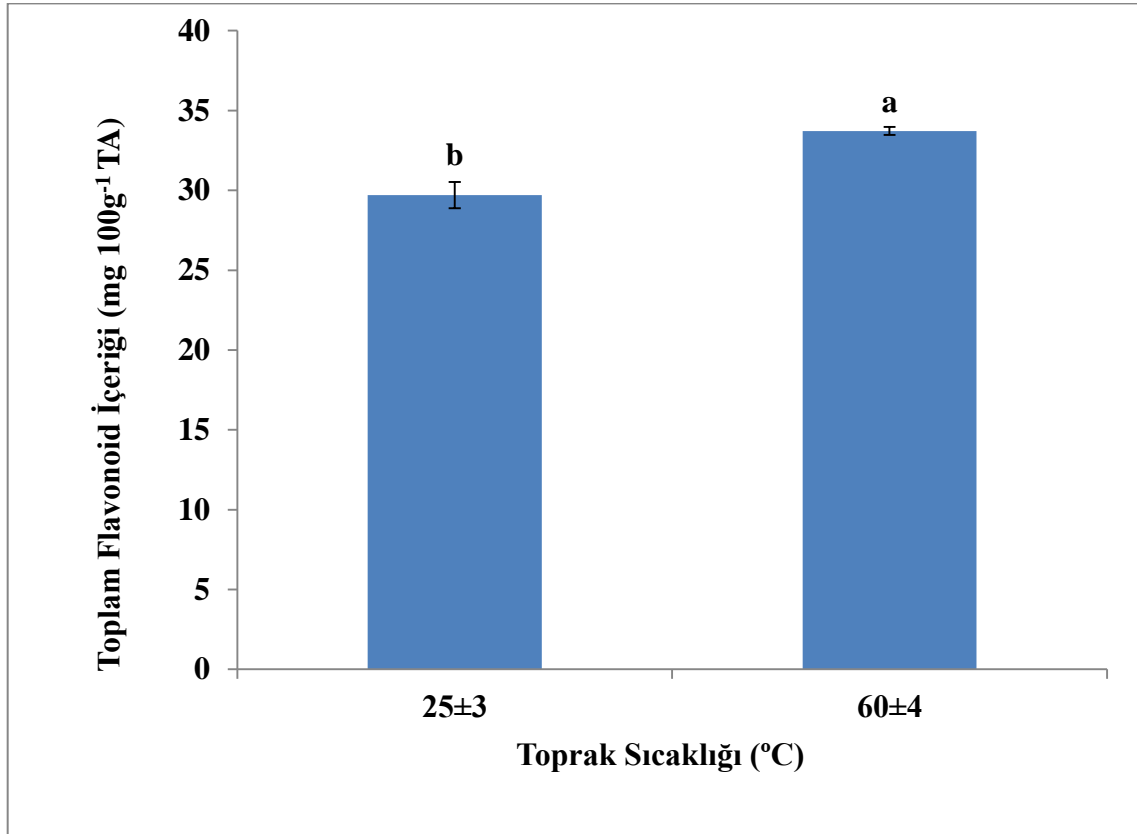
Şekildeki verilere göre, deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin toplam fenol içeriđi kontrol grubu ( $25\pm 3$  °C) bitkilerine kıyasla istatistik olarak belirgin bir şekilde yüksek olduđu tespit edildi. Kontrol grubu  $64,57\pm 0,33$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlenirken deney grubu  $77,94\pm 0,21$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlendi (Şekil 13).



Şekil 13. Kontrol ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin toplam fenol içeriđi deđerleri (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=3). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ( $P<0.05$ ) seviyesinde önemsizdir).

### 3.9. Toplam Flavonoid İçeriđi

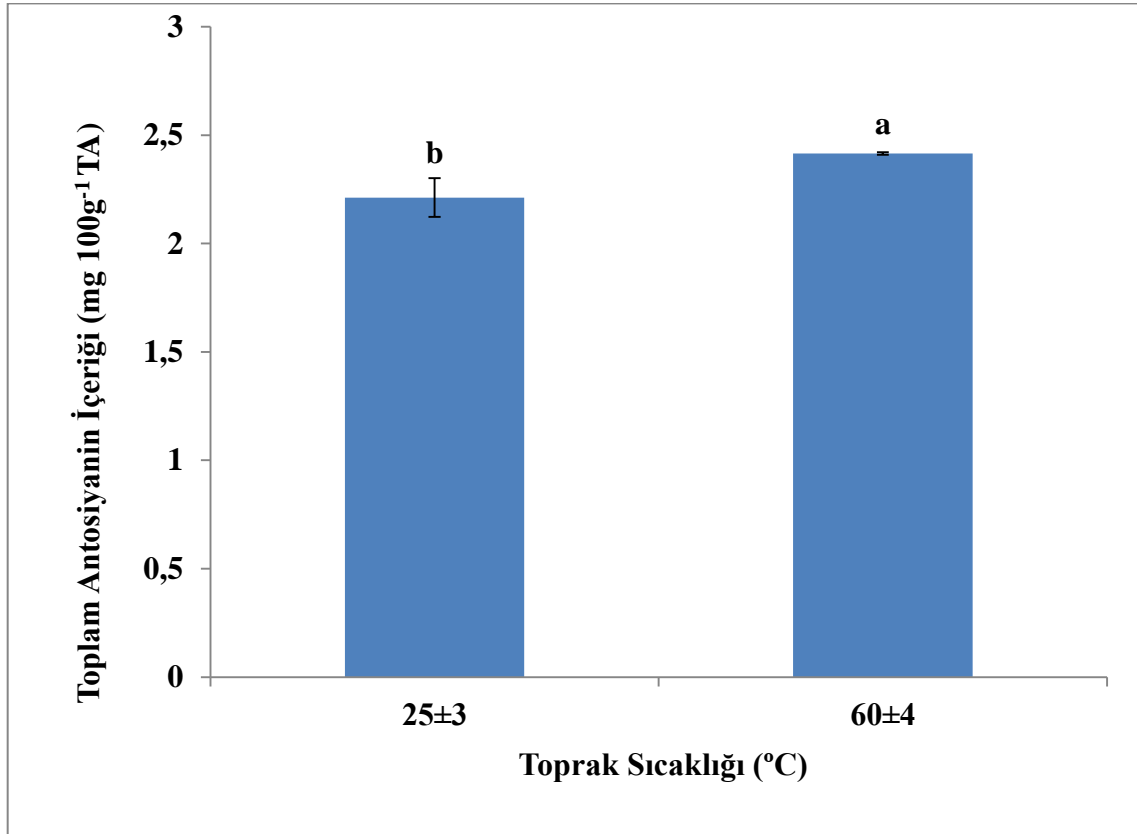
Elde edilen verilere gre, 60±4 °C’de yařayan bitkilerin 25±3 °C’de yařayan bitkilere kıyasla toplam flavonoid ieriđinin daha fazla olduđu saptandı. Kontrol grubu 29,70±0,83 mg 100g<sup>-1</sup> olarak belirlenirken deney grubu 33,72±0,25 mg 100g<sup>-1</sup> olarak belirlendi (řekil 14).



řekil 14. Kontrol (25±3 °C) ve deney grubu (60±4 °C) bitkilerinin toplam flavonoid ieriđi deđerleri (Barlar standart sapmayı gstermektedir (n=3). Aynı harfle gsterilen stunlar arasındaki fark %5 ( $P < 0.05$ ) seviyesinde nemsizdir).

### 3.10. Toplam Antosiyanin İçeriği

Deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin toplam antosiyanin içeriği kontrol grubu ( $25\pm 3$  °C) bitkilerine göre istatistik olarak belirgin bir şekilde yüksek olduğu tespit edildi. Kontrol grubu  $2,21\pm 0,09$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlenirken deney grubu  $2,42\pm 0,006$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlendi (Şekil 15).

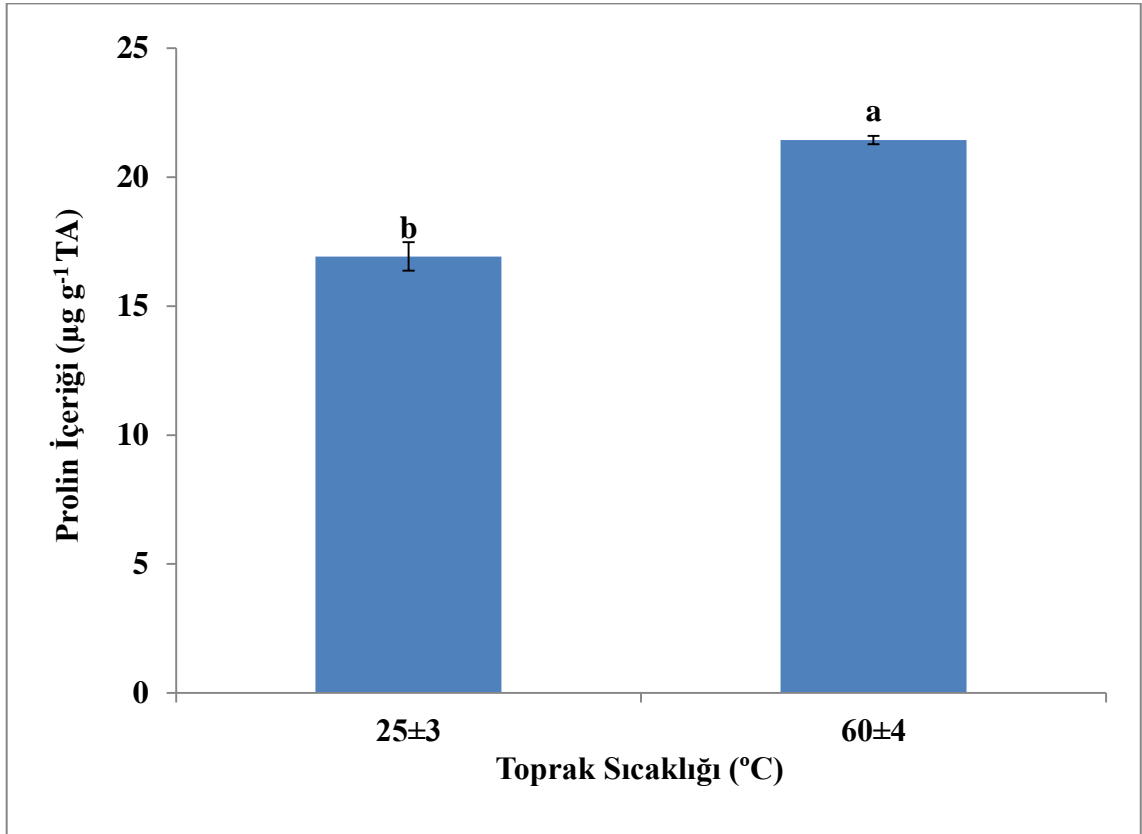


Şekil 15. Kontrol ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin toplam antosiyanin içeriği değerleri (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=3). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ( $P<0.05$ ) seviyesinde önemsizdir).



### 3.11. Prolin İçeriği

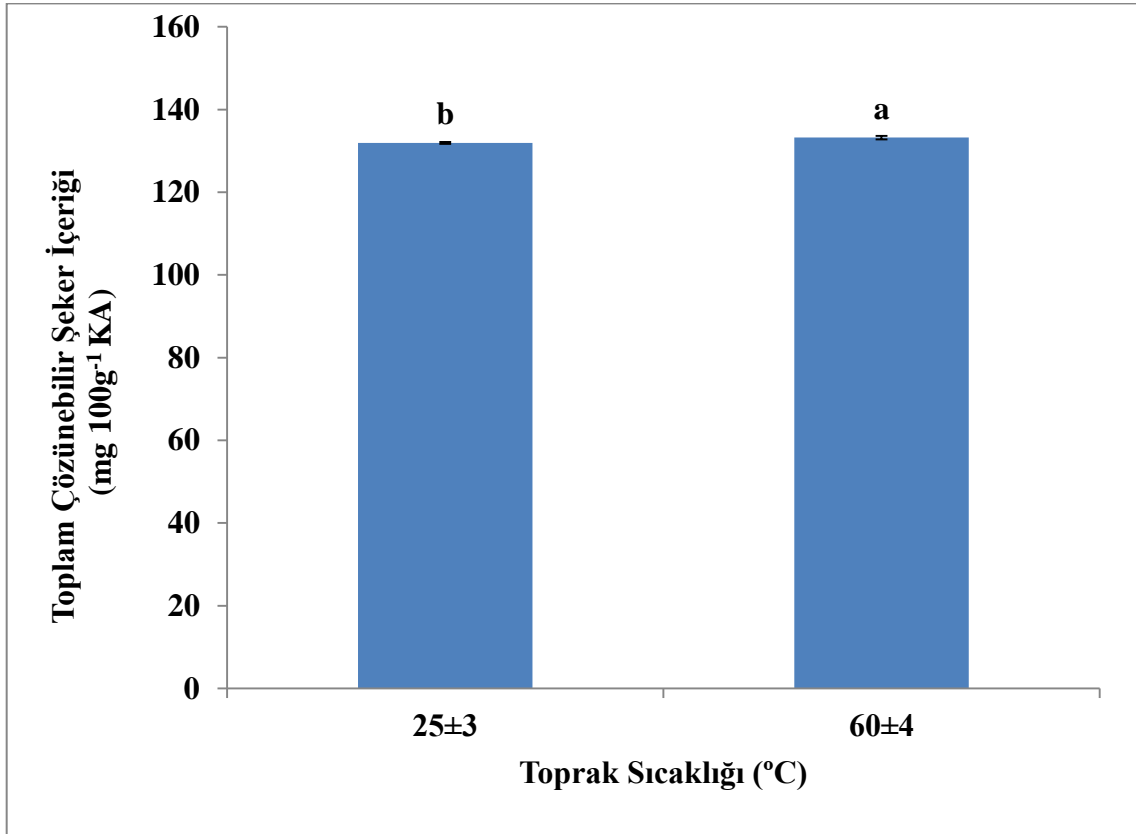
Şekildeki verilere göre, deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin prolin içeriği kontrol grubu ( $25\pm 3$  °C) bitkilerine kıyasla istatistik olarak belirgin bir şekilde yüksek olduğu tespit edildi. Kontrol grubu  $16,93\pm 0,55$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlenirken deney grubu  $21,44\pm 0,16$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlendi (Şekil 16).



Şekil 16. Kontrol ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin prolin içeriği değerleri (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=3). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ( $P < 0.05$ ) seviyesinde önemsizdir).

### 3.12. Toplam Çözünebilir Şeker İçeriği

Elde edilen verilere göre, kontrol grubu ( $25\pm 3$  °C) bitkilerinin toplam çözünebilir şeker içeriği deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerine kıyasla istatistik olarak önemli bir şekilde azaldığı gözlemlendi. Kontrol grubu  $131,96\pm 0,24$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlenirken deney grubu  $133,23\pm 0,44$  mg  $100g^{-1}$  olarak belirlendi (Şekil 17).



Şekil 17. Kontrol ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubu ( $60\pm 4$  °C) bitkilerinin toplam çözünebilir şeker içeriği değerleri (Barlar standart sapmayı göstermektedir (n=3). Aynı harfle gösterilen sütunlar arasındaki fark %5 ( $P<0.05$ ) seviyesinde önemsizdir). (KA: Kuru Ağırlık).

#### 4. TARTIŞMA

Yüksek sıcaklık koşullarında laboratuvar ortamına adapte edilmeye çalışılan *Heliotropium thermophilum* bitkisinde, sıcaklığın bitki büyüme ve gelişmesi üzerindeki etkilerini ve laboratuvar koşullarına adaptasyonunu belirlemek için öncelikle bitkilerin sahip olduğu stres derecesini belirlemek amacıyla yapraklarda su potansiyeli, hücre membran kararlılığı (CMS), yaprak kuru ağırlığı, lipid peroksidasyonu ve H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> içeriği ölçümleri yapılmıştır. Daha sonra ise toplam klorofil, toplam karetonoid, toplam fenol, toplam flavonoid, toplam antosiyanin, prolin ve toplam çözünebilir şeker içerikleri gibi parametrelerle bitkinin genel durumu belirlenmiştir.

Su potansiyeli, bitkinin su durumunu ve sahip olduğu stres derecesini belirlemek için önemli bir parametredir. Söz konusu bitkinin, yüksek sıcaklık koşullarındaki su durumunu belirlemek için, yaprak su potansiyeli ölçülmüştür. Çalışmamızda deney grubu (yüksek sıcaklık) bitkilerinin yaprak su potansiyeli ile kontrol grubu bitkilerinin yaprak su potansiyelleri arasında fark gözlenmemiştir. Literatürde buğday bitkisi üzerinde yapılan bir çalışmada 30 °C'lik sıcaklık stresi koşullarında su potansiyelinin azaldığı kaydedilirken (Farooq vd., 2009), çalışmamıza benzer olarak 46 °C'lik sıcaklık stresi altındaki domates bitkilerinde su potansiyelinde önemli bir değişiklik olmadığı kaydedilmiştir (Havaux, 1992). Bulduğumuz bu sonuç deney grubu bitkilerinin yaprak su içeriğini yüksek sıcaklıkta koruyabildiğini göstermektedir. Bu durum membranların yapısını yüksek sıcaklık şartlarında koruyan bazı mekanizmalar ile ilişkili olabilir. Bitkiler, proteinleri ve hücrenel yapıları organize edebilen, ozmotik ayarlama ile hücre turgorunu koruyan çeşitli çözünür maddeler üreterek ve hücrenel redoks dengesini ve homeostazı yeniden oluşturmak için antioksidan sistemi değiştirerek, yüksek sıcaklığa tepki olarak metabolizmalarını çeşitli şekillerde değiştirirler (Hasanuzzaman vd., 2013). Birçok çalışma, stres hasarının başlangıç bölgesi olarak hücre zarına işaret etmekte, bitki hücre zarlarının işlevi ve yapısı çevresel stres tarafından büyük ölçüde zarar görmektedir (Takahashi vd., 2013). Bu nedenle, çevresel stres toleransının bir ölçüsü olarak hücrenel zar bütünlüğünün değerlendirilmesi, ilgili bir kriter olarak görülmektedir (Sullivan, 1972). Hücre membran hasarına karşılık olarak bitkiler tarafından geliştirilen bir tolerans mekanizması da hücre membran kararlılığıdır (CMS) (Premachandra, 1991). Sıcaklığa toleranslı olan bir tür yüksek fotosentez oranı ve artan CMS ile karakterize edilir (Scafaro vd., 2010). Çalışmamızda

yüksek sıcaklık koşullarına uyum sağlamış bitkilerin hücre membran kararlılığının, normal sıcaklık koşullarına uyum sağlamış bitkilere göre arttığı tespit edilmiştir. Literatürde de çalışmamıza benzer olarak sıcaklık stresi koşullarında pirinç bitkisinde hücre membran kararlılığının arttığı bildirilmiştir (Mohammed ve Tarpley, 2010). Benzer olarak daha önce börülce (*Vigna unguiculata* L.) bitkisinde yapılan çalışmalarda da hücre membran kararlılığının arttığı bildirilmiştir (İsmail ve Hall, 1999). Hücre membranlarında artan kararlılık, sıcaklık stresine karşı dayanıklılığı da beraberinde getirir (ElBasyoni vd., 2017). Membranların stres sırasında bozulmadan kalması turgorun devamlılığı açısından önemlidir. Turgor basıncının devamlılığı da bitki hücrelerinin büyümeleri için gereklidir (Li vd., 2013). Hücreler büyüdükçe kuru madde içerikleri de artış gösterir. Yaprak kuru ağırlığı yüksek sıcaklık koşullarından fazlasıyla etkilenen temel stres parametrelerinden biridir. Bu sebeple çalışmamızda bitkimizin yüksek sıcaklık koşullarında durumunu belirlemek amacıyla yaprak kuru ağırlığı belirlenmiştir. Çalışmamızda *Heliotropium thermophilum* bitkisinde kontrol ve deney gruplarında kuru ağırlık açısından belirgin bir farka rastlanmamıştır. Bu durum bitkinin su içeriğini koruyucu çeşitli adaptasyonlar geliştirdiği fikrini akla getirmektedir. Bitkinin su içeriğinin korunması büyümesi, gelişmesi ve fizyolojisi açısından büyük bir öneme sahiptir. Ayrıca çalışmalarımızda bir başka stres parametresi olan yaprak su potansiyeli ölçümümüzün sonuçlarına göre normal sıcaklıkta yaşayan bitkilerdeki su potansiyeli yüksek sıcaklık koşullarında yaşayan bitkilerle aynı olduğu tespit edilmiştir. Dolayısıyla bu sonuçlar bitkinin su durumuyla ilgili olarak birbirini desteklemektedir.

Yüksek sıcaklık altındaki bitkilerin stres durumunu anlamak için lipid peroksidasyonundaki değişimler incelenmiştir. Malondialdehit (MDA) miktarı membran lipid peroksidasyonu derecesinin bir göstergesi olarak kullanılmaktadır (Masia, 2003). MDA içeriği termotoleransla ilişkili bir parametredir ve seviyesine bağlı olarak termotolerans değerlendirilir (Mohammed ve Tarpley 2010). Seviyesinin arttığı durumlarda söz konusu bitkiler yüksek sıcaklığa hassas, seviyesi düştüğünde ve değişmediğinde söz konusu bitkiler sıcaklığa toleranslı olarak değerlendirilirler (Awasthi vd., 2015). Mevcut tez çalışmasında, deney grubu ile kontrol grubu arasında lipid peroksidasyonu açısından istatistiksel olarak önemli bir fark bulunamadı. Bu sonuç bir başka stres parametremiz olan CMS tayini ile de örtüşmektedir. Artan membran kararlılığı, membran lipidlerinde bir yıkım olmadığının bir delili olabilir. Böylece TBARS içeriğinde bir değişime rastlanmamıştır ve bu sonuçlar birbirini desteklemektedir.

Mevcut çalışmamızda bir başka temel stres parametresi olan ve bitkinin stres durumu hakkında bilgi edinmek amacıyla  $H_2O_2$  içeriği incelenmiştir. Çalışmamızda  $H_2O_2$  içeriği açısından deney grubu bitkileri ve kontrol bitkileri arasında bir değişime rastlanılmamıştır. Bu sonuç da diğer bir stres parametresi olan TBARS sonuçlarını akla getirmiştir. Her iki sonuç da birbirini desteklemektedir ve bitkinin  $60\pm 4$  °C sıcaklıkları arasında bir stres yaşamadığını göstermektedir. Çeşitli abiyotik stresler, bitkilerde protein, lipid, DNA hasarına sebebiyet veren reaktif oksijen türlerinin (ROT) aşırı üretimine neden olur (Gill ve Tuteja, 2010). Normalde ROT üretimi de bitkinin büyüme ve gelişmesini engellemekle beraber bitkinin fizyolojisinde de bazı değişimler ortaya çıkarabilir. Fakat mevcut bitkinin gerek büyüme ve gelişmesinde gerekse fizyolojisinde değişim gözlenmemektedir. Bununla birlikte TBARS ve  $H_2O_2$  içeriği ölçümleri gözönüne alındığında *H. thermophilum* bitkisinde  $60\pm 4$  °C sıcaklık koşullarında önemli bir stres yaşanmadığı ve bitkilerin hayatlarına sağlıklı olarak devam ettikleri sonucuna varılmıştır.

Bitkilerde en önemli renk pigmenti olan klorofil sıcaklık, tuz ve kuraklık gibi streslerden fazlasıyla etkilenir (Tewari ve Tripathy, 1998). Çalışmamızda fizyolojik bir parametre olan bitkinin toplam klorofil miktarı incelenmiştir. Bu doğrultuda elde ettiğimiz bulgulara göre mevcut bitkide kontrol ve deney grupları arasında klorofil içeriği açısından bir değişim gözlenmemiştir. Yaprak klorofil düzeyi bitki stresi ve yaşlanma ile direkt ilgilidir (Hendry vd., 1987). Buradan da yola çıkarak bitkinin  $60\pm 4$  °C sıcaklıkları arasında bir stres durumu ile karşılaşmadığını ve yaşamını normal olarak devam ettirdiğini söyleyebiliriz.

Bitkiler aleminde klorofil ve karetonoid miktarları bitkilerin büyüme ve gelişmesini devam ettirmesi açısından önemli bir yere sahiptir. Karotenoidlerin stres türüne bakılmaksızın çeşitli bitki türlerinde hücrel yapıları koruması yaygın olarak bilinmektedir (Havaux, 1998; Wahid ve Ghazanfar, 2006; Wahid, 2007). Karotenoidlerin yapıları gereği serbest radikalleri etkili bir şekilde yıkarlar ve bitki savunma sistemini güçlendirirler. Bu yüzden strese karşı savunmada rolleri çok önemlidir. Elde ettiğimiz bulgulara göre toplam karetonoid miktarında kontrol ve deney grupları arasında bir fark yoktur. Toplam karetonoid miktarı, toplam klorofil miktarı ile yakından ilişkilidir. Mevcut çalışmamızda bu iki deneyin sonuçları birbirini anlamlı bir şekilde desteklemektedir. Bu sonuçlara dayanarak bitkinin yüksek sıcaklıkta bir stres yaşamadığını söylemek mümkün olabilir.

Flavonoidler, antosiyaninler, ligninler vb. dahil olmak üzere fenolikler, bitkilerdeki en önemli sekonder metabolit sınıftır ve abiyotik streslere karşı tolerans da dahil olmak üzere çeşitli roller oynamaktadır (Chalker-Scott, 2002; Wahid ve Ghazanfar, 2006; Wahid, 2007). Bu sebeple bitkide toplam fenol içeriği ölçülmüştür. Elde ettiğimiz bulgulara göre 60±4 °C sıcaklıkta büyüyen bitkilerdeki toplam fenol içeriği, 25±3 °C sıcaklıklarda büyüyen bitkilere göre daha yüksek bulunmuştur. Yüksek sıcaklıkta büyüyen *Heliotropium thermophilum* bitkisi bu sıcaklıklara uyum sağlamak için içsel mekanizmalar geliştirmiştir. Yüksek sıcaklıklarda bitkilerde fenolik bileşiklerin fazla miktarlarda sentezlendikleri bilinmektedir (Rivero vd., 2001). Sonuç olarak mevcut bitki yüksek sıcaklıkta fazla miktarda fenolik madde sentezleyerek ortama adaptasyonu artırmıştır ve bitkinin fizyolojisinin sıcaklıktan etkilenmemesinde önemli bir rol oynamıştır. Fenolikler doğrudan veya dolaylı yollardan reaktif oksijen türlerini etkisiz hale getirirler. Bu içsel mekanizmalar sayesinde bitki büyüme ve gelişmesini sağlıklı olarak devam ettirebilmektedir.

Sekonder metabolitlerin en önemlilerinden biri olan ve abiyotik streslere karşı bitki savunmasında önemli bir rol oynayan flavonoidlerin içeriği araştırılmıştır. Elde ettiğimiz bulgulara göre, 60±4 °C sıcaklıkta büyüyen bitkilerdeki toplam flavonoid içeriği 25±3 °C sıcaklıklarda büyüyen bitkilere göre daha yüksek bulunmuştur. Elde edilen bu sonuçlar çalışmamızdaki diğer sekonder metabolitler ile birbirini önemli derecede desteklemektedir. Flavonoidler, ROT toksisitesine karşı antioksidan olarak da önemli rol oynayan önemli ikincil bitki metabolitleridir (Morimoto vd., 1998). Flavonoid birikiminin bitkileri yüksek ve düşük sıcaklıklar gibi çeşitli stresli koşullara karşı koruduğu bilinmektedir (Lillo vd., 2008). Sonuçta literatürle benzer olarak *Heliotropium thermophilum* bitkisi yüksek sıcaklıkta fazla miktarda flavonoid ve diğer fenolik maddeleri sentezleyerek bu aşırı yüksek sıcaklığa adaptasyon göstermesine katkıda bulunmuştur.

Antosiyaninler bilindiği üzere abiyotik streslere karşı tolerans ve savunmada bitkilerde önemli yere sahiptirler. Abiyotik stresler, çoğu bitki türünün yapraklarının kollenkima hücrelerinde antosiyanin sentezini uyarabilir (Parkin 1903). Antosiyaninlerin kök, gövde ve özellikle yaprak dokularında üretilerek bitkinin bazı çevresel streslere karşı direnç sağlamasına yardımcı olur (Chalker-Scott, 1999). Ayrıca Shao ve arkadaşları (2007), Arabisopsis'te yüksek sıcaklık stresi altında antosiyaninlerin yüksek sıcaklık hasarında koruyucu bir rol oynadığını belirlemişlerdir. Literatürden de görüleceği gibi antosiyanin miktarı stres belirlemede önemlidir. Mevcut çalışmada bu sebeple toplam antosiyanin miktarı incelenmiş ve elde edilen verilere göre yüksek sıcaklıktaki bitkilerdeki

toplam antosiyanin miktarı kontrol grubuna göre yüksek olduğu belirlenmiştir. Bu sonuca göre bitki yüksek sıcaklıkta daha fazla miktarda antosiyanin sentezleyerek sıcaklığa karşı toleransını artırmıştır. Ayrıca bu bulgular diğer fenolik bileşik ölçümlerimizle de birbirini desteklemektedir. Bitkinin sıcaklığa karşı toleransı sağlıklı olarak büyüme ve gelişmesini devam ettirebilmesi açısından önemlidir.

Abiyotik stres altında birçok bitki osmotik gücü dengelemek ve antioksidan enzimlerin serbest radikalleri temizlemelerini teşvik etmek için prolin ve çözünebilir şekerleri içeren ozmolitler biriktirir (Seki vd., 2007). Prolinin, osmotik ayarlama, ROT' ları temizleme, membran bütünlüğünü koruma, proteinlerin kararlılığını sağlama ve sitozol pH'sını düzenleme gibi fonksiyonlarının olduğu kaydedilmiştir (Seki vd., 2007). Çalışmamızda Elde ettiğimiz bulgulara göre  $60\pm 4$  °C sıcaklıklarda yaşayan bitkilerdeki prolin içeriği,  $25\pm 3$  °C sıcaklıklarda yaşayan bitkilere göre fazla olduğu görülmüştür. Bu sonuç bitkinin içsel prolin miktarını artırarak sıcaklığa karşı tolerans sağladığının bir göstergesidir. Artan prolin miktarı sayesinde bitkideki su miktarı korunmuştur. Elde edilen bu bulgular, literatürde yüksek sıcaklık stresi altındaki domatesin prolin içeriğindeki değişikliklerle benzer olduğu bulunmuştur (Yin vd., 2001). Ayrıca yaprak marul fideleri ile yapılan bir çalışmada, yüksek sıcaklıkla beraber prolin ve çözünebilir şeker içeriğinin arttığı tespit edilmiştir (Han vd., 2013). Çalışmamızdaki yaprak su potansiyeli ve yaprak kuru ağırlığı bulguları bu verilerimizi desteklemektedir.

Bitkilerde şeker birikiminin içsel ozmotik potansiyelin düzenlenmesi ile biyomolekül ve membranların korunmasına katkıda bulunduğu bilinmektedir (Seki vd., 2007). Stres teşvikli şeker birikimi birçok türde rapor edilmiş ve sıcaklık toleransında önemli rol oynadığına inanılmaktadır. Şeker birikimi, iyonların destabilizesinin zararlı etkilerine karşı membran ve enzimleri korumanın yanı sıra osmotik dengeyi devam ettirmede yardımcı olabilmektedir (Farooq vd., 2009). Bu bulgular, toplam çözünebilir şekerin güçlü bir osmoprotektan olarak rol oynayabileceğini düşündürmektedir. Bu sebeple mevcut çalışmada toplam şeker içeriği ölçülmüştür. Elde ettiğimiz verilere göre sıcak ortamda büyüyen bitkilerdeki toplam çözünebilir şeker miktarı kontrol koşullarına göre daha yüksek bulunmuştur. Osmotik stres koşullarında toplam çözünebilir şeker miktarı ile ilgili elde edilen sonuçlarımız ise literatürde daha önce yapılan çalışmalarla benzerlik göstermektedir. Ayrıca literatürde toplam çözünebilir şeker miktarının bitki metabolizmasında turgorun sürdürülmesi ve hücrel membranların korunmasında sadece tipik bir osmoprotektan olarak (Coue'e vd., 2006) değil aynı zamanda şeker algılama ve

sinyal sistemlerinde bir sinyal molekül olarak işlev gördüğü belirlenmiştir (Chen vd., 2009). Bu sonuçlar toplam fenol içeriği ve prolin içeriğiyle de uyumludur ve bitkinin yüksek sıcaklığa karşı tolerans sağlamasında önemli rol oynamıştır.

Yüksek sıcaklık koşullarında laboratuvar ortamında yetiştirilen *Heliotropium thermophilum* bitkisinde temel stres parametreleri ve sıcaklık stresi koşulları altındaki bitkilerin cevaplarının değerlendirilmesi açısından önemli olan bazı metabolitlerin miktarları ölçülmüştür. Bu ölçümlerden elde edilen verilere ve yapılan gözlemlere göre *Heliotropium thermophilum* bitkisi yüksek sıcaklık ortamında bir stres yaşamadığı belirlenmiştir. Ayrıca bu bitkinin doğal ortamında aynı sıcaklıklar altında elde edilen veriler ile elde ettiğimiz verileri birbirini desteklemektedir (Konar, 2016). Buna göre mevcut bitkinin laboratuvar koşullarına uyum gösterdiği kanaatine varılmıştır. Ayrıca sözkonusu bitkinin yapılan analizler sonucunda laboratuvar ortamında yüksek sıcaklıklara adaptasyonu ile ilgili olarak literatürde herhangi bir çalışma bulunmamış olup bu tez çalışmasının literatürdeki bu eksikliği doldurması açısından ve bu konuyla ilgili gelecekteki çalışmalara yön vermesi açısından değerli olduğu düşünülmektedir.



## 5. SONUÇLAR

Yapmış olduğumuz bu çalışma sonucunda;

1. *Heliotropium thermophilum* bitkisinde kontrol ( $25\pm 3$  °C) ve deney grubunda ( $60\pm 4$  °C) su durumunun muhafaza edildiği ve bitkilerin su potansiyellerinin istatistiksel olarak farksız olduğu belirlenmiştir.
2. Mevcut çalışmada  $60\pm 4$  °C’de yaşayan bitkilerin kontrol bitkilerine göre hücre membran kararlılığının daha fazla olduğu bulunmuştur.
3. *H. thermophilum* bitkisinde kontrol ile deney grubu arasında yaprak kuru ağırlıkları bakımından istatistiksel olarak bir fark belirlenmemiştir.
4. Kontrol ve deney grubunda arasında lipid peroksidasyonu bakımından önemli bir artışın olmadığı membran hasarlarının istatistiksel olarak benzer olduğu tespit edilmiştir.
5. Bitkilerdeki hidrojen peroksit ( $H_2O_2$ ) içeriğinin kontrol ve deney grubunda istatistiksel olarak farksız olduğu belirlenmiştir.
6. Toplam klorofil içeriğinin kontrol ve deney grubunda farksız olduğu belirlenmiştir.
7. Bitkilerin yapraklarında ölçülen toplam karotenoid içeriğinin kontrol ve deney grubunda değişmediği kaydedilmiştir.
8. *H. thermophilum* bitkisinde  $25\pm 3$  °C’de yaşayan bitkilere göre  $60\pm 4$  °C’de yaşayan bitkilerin toplam fenol içeriklerinin gözle görülür bir şekilde arttığı tespit edilmiştir.
9. Fenolik bileşiklerden biri olan toplam flavonoid içeriğinin kontrol bitkilerinde deney grubu bitkilerine göre istatistiksel olarak önemli bir azalma olduğu bulunmuştur.
10. Fenolik bileşiklerden bir diğeri olan toplam antosiyanin içeriğinin deney grubu bitkilerinde, kontrol bitkilerine kıyasla daha yüksek olduğu tespit edilmiştir.
11. *H. thermophilum* bitkisinde kontrol koşullarında yaşayan bitkilere göre  $60\pm 4$  °C’de yaşayan bitkilerin prolin içeriklerinin belirgin bir şekilde arttığı sonucuna varılmıştır.
12. Toplam çözünebilir şeker miktarının deney grubu bitkilerinde, kontrol grubu bitkilerinin miktarına göre gözle görülür bir şekilde artışın olduğu tespit edilmiştir.

## 6. ÖNERİLER

Bitkiler belirli bir sıcaklık stresi altına kadar yaşamlarını sürdürebilir ve bunu yapabilmek için çeşitli adaptasyon mekanizmaları geliştirirler. Bu adaptasyonlardan biri de tolerans mekanizmasıdır. Bu mekanizmayı geliştirebilen bitkiler uzun süre yaşamlarını koruyabilirler ve bunun gibi stres durumlarından en az zararla çıkmayı başarırlar.

Yapılan bu çalışmada mevcut bitki yüksek sıcaklığa toleranslı bir bitki olup laboratuvar şartlarında uygulanan yüksek sıcaklıkla doğal ortam şartlarına adapte edilmeye çalışılmıştır. Bu adaptasyonda temel stres parametreleri, fenolik bileşikler ve osmolitlerin tayini yapılarak laboratuvar şartlarına uyumu belirlenmeye çalışılmıştır. Mevcut bitki literatüre yeni kazandırıldığı için hakkında yapılmış yeterli bir çalışma yoktur. Sonraki çalışmalarda mevcut çalışmadan elde ettiğimiz bulgular ışığında bu bitki laboratuvar koşullarında adaptasyon mekanizması ile ilgili ileri aşamada moleküler çalışmalar yapılabilir. Ayrıca tolerans mekanizmasının moleküler anlamda nasıl çalıştığı hangi genlerin rol aldığı incelenebilir ve bu genler bulunarak farklı bitkilere yüksek sıcaklık toleransı ile ilgili gen aktarımları yapılabilir. Böylece gelecekte yüksek sıcaklığa daha dayanıklı ve uzun süre yaşayabilen bitkiler elde edilebilir ve dünyada küresel ısınmadan dolayı oluşabilecek gıda kıtlığı problemine karşı bir çözüm önerisi olabilir.

## 7. KAYNAKLAR

- Ahmad, N. ve Mukhtar H., 1999. Green Tea Polyphenols and Cancer: Biologic Mechanisms and Practical Implications, Nutrition Reviews. 57, 78-83.
- Agati, G., Azzarello, E., Pollastri, S. ve Tattini, M., 2012. Flavonoids as Antioxidants in Plants: Location and Functional Significance, Plant Science. 196, 67-76.
- 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.
- Anon, S., Fernandez, J.A., Franco, J.A., Torrecillas, A., Alarcón, J.J. ve Sánchez-Blanco, M.J., 2004. Effects of Water Stress and Night Temperature Preconditioning on Water Relations and Morphological and Anatomical Changes of *Lotus creticus* Plants, Scientia Horticulturae. 101, 333-342.
- Arnon, D.I., 1949. Copper Enzymes in Isolated Chloroplasts, Polyphenoxidase in *Beta vulgaris*, Plant Physiology. 24, 1-15.
- Ashraf, M. ve Foolad, M.R., 2007. Roles of Glycine Betaine and Proline in Improving Plant Abiotic Stress Resistance, Environmental and Experimental Botany. 59, 206-216.
- Ashraf, M. ve Hafeez, M., 2004. Thermotolerance of Pearl Millet and Maize at Early Growth Stages: Growth and Nutrient Relations, Biologia Plantarum. 48, 81-86.
- Ashraf, M., Saeed, M.M. ve Qureshi, M.J., 1994. Tolerance to High Temperature in Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) at Initial Growth Stages. Environmental and Experimental Botany. 34, 275-283.
- Awasthi, R., Bhandari K. ve Nayyar H., 2015. Temperature Stress and Redox Homeostasis in Agricultural Crops. Redox Homeostasis Managers in Plants Under Environmental Stresses, Frontiers of Environmental Science and Engineering in China. 3,11, 10.3389.
- Barua, D., Heckathorn, S.A., ve Coleman, J.S., 2008. Variation in Heat-Shock Proteins and Photosynthetic Thermotolerance Among Natural Populations Of *Chenopodium album* L. From Contrasting Thermal Environments Implications for Plant Responses to Global Warming, Journal of Integrative Plant Biology. 50, 1440-1451.
- Bates, L.S., Waldren, R.P. ve Teare, I.D., 1973. Rapid Determination of Free Proline for Water Stress Studies, Plant and Soil. 39, 205-207.
- 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.
- Blum, A., ve Ebercon A., 1981. Cell Membrane Stability as a Measure of Drought and Heat Tolerance in Wheat. Crop Science. 21, 43-47

- Blum, A., 1988. Plant Breeding for Stress Environments. CRC Press Inc., Boca Raton, Florida, pp. 223.
- Blum, A., Klueva, N. ve Nguyen, H.T., 2001. Wheat Cellular Thermotolerance is Related to Yield Under Heat Stress. Euphytica. 117, 117-123.
- Bohnert, H.J., Gong, Q., Li, P. ve Ma, S., 2006. Unraveling Abiotic Stress Tolerance Mechanisms Getting Genomics Going. Current Opinion in Plant Biology. 9, 180-188.
- Brock, T.D., 1994. Life at High Temperatures. Yellowstone Association for Natural Science, History & Education, Inc. Yellowstone National Park, Wyoming 82190.
- Camejo, D., Jiménez, A., Alarcón, J. J., Torres, W., Gómez, J. M. ve Sevilla, F., 2006. Changes in Photosynthetic Parameters and Antioxidant Activities Following Heat-Shock Treatment in Tomato Plants, Functional Plant Biology. 33, 177-187.
- Carvalho, de Lucia Maria Jaeger, Patrícia Barros Gomes, Ronoel Luiz de Oliveira Godoy, Sidney Pacheco, Pedro Henrique Fernandes do Monte, José Luiz Viana de Carvalho, Marília Regini Nutti, Ana Cristina Lima Neves, Ana Carolina Rodrigues Alves Vieira ve Semíramis Rabelo Ramalho Ramos., 2012. Total Carotenoid Content, A-Carotene and B-Carotene, of Landrace Pumpkins (*Cucurbita Moschata* Duch): A Preliminary Study, Food Research International. 47, 337-340.
- Chalker-Scott, L., 1999. Invited Review Environmental Significance of Anthocyanins in Plant Stress Responses. Photochemistry and Photobiology. 70, 1-9.
- Chalker-Scott, L., 2002. Do Anthocyanins Function as Osmoregulators in Leaf Tissues? Advances in Botanical Research. 37, 103-106.
- Chen, T.H.H., Shen, Z.Y. ve Lee, P.H., 1982. Adaptability of Crop Plants to High Temperature Stress, Crop Science. 22, 719-725.
- Chen, B., Friedman B., Cheng Q., Tsai P., Schim E., Kleinfeld D. ve Lyden P.D., 2009. Severe Blood-Brain Barrier Disruption and Surrounding Tissue Injury, Stroke. 40, 666-674.
- Coberly, L.C. ve Rausher M.D., 2003. Analysis of a Chalcone Synthase Mutant in *Ipomea purpurea* Reveals a Novel Function for Flavonoids: Amelioration of Heat Stress, Molecular Ecology. 12, 1113-1124.
- 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.
- Curran, P.J., J.L. Dungan, ve H.L. Gholz, 1990. Exploring the Relationship Between Reflectance Red Edge and Chl Content in Slash Pine, Tree Physiology. 33-48.
- Das, J., Mao A.A. ve Handique P.J., 2011. Terpenoid Compositions and Antioxidant Activities of Two Indian Valerian Oils from The Khasi Hills of North-East India. Natural Product Communications. 6, 129-132.

- Delauney, A.J. ve Verma, D.P.S., 1993. Proline Biosynthesis and Osmoregulation in Plants, Plant Journal. 4, 215-23.
- Dobra, J., Motyka V., Dobrev P., Malbeck J., Prasil I. T., Haisel D., Gaudinova, A., Havlova, M., Gubis, J. ve Vankova, R., 2010. Comparison of Hormonal Responses to Heat, Drought and Combined Stress in Tobacco Plants With Elevated Proline Content, Journal of Plant Physiology. 167, 1360-1370.
- Dooner, H. K., T. P. Robbins ve R. A. Jorgensen, 1991. Genetic and Developmental Control of Anthocyanin Biosynthesis, Annual Review Genetics. 25, 173-199.
- Drolet, G., Dumbroff E.B., Legge R.L. ve Thompson J.E., 1986. Radical Scavenging Properties of Polyamines, Phytochemistry Review. 25, 367-371.
- Dubois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Rebers, P.A. ve Smith, F., 1956, Calorimetric Method for Determination of Sugars and Related Substances, Analytical Chemistry. 28, 350-56.
- Ebrahim, M.K., Zingsheim, O., El-Shourbagy, M.N., Moore, P.H. ve Komor, E., 1998. Growth and Sugar Storage in Sugarcane Grown at Temperature Below and Above Optimum. Journal Plant Physiology. 153, 593-602.
- ElBasyoni, Ibrahim, OrcID, Mohamed Saadalla, Stephen Baenziger, Harold Bockelman ve Sabah Morsy, 2017. Cell Membrane Stability and Association Mapping for Drought and Heat Tolerance in a Worldwide Wheat Collection, Sustainability. 9, 1606-1622.
- 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.
- Farrukh, A., Iqbal A. ve Zafar M., 2006. Antioxidant and Free Radical Scavenging Properties of Twelve Traditionally Used Indian Medicinal Plants, Turkish Journal of Biology. 30, 177-183.
- 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.
- Ferris, R., Ellis, R.H., Wheeler, T.R. ve Hadley, P., 1998. Effect of High Temperature Stress at Anthesis on Grain Yield And Biomass of Field Grown Crops of Wheat, Plant Cell and Environment. 34, 67-78.
- Fitter, A. ve Hay R., 2002. Environmental Physiology of Plants. Academic Press, San Francisco, California.

- Fokar, M., Henry T. Nguyen ve Blum, A., 1998. Heat Tolerance in Spring Wheat. I. Genetic Variability and Heritability of Cellular Thermotolerance, Euphytica. 104, 1-8.
- Foolad, M.R., 2005. Breeding for abiotic stress tolerances in tomato. In: Ashraf, M., Harris, P.J.C. (Eds.), *Abiotic Stresses: Plant Resistance Through Breeding and Molecular Approaches*. The Haworth Press Inc., New York, USA. pp. 613-684.
- 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.
- Garcia-Alonso, M., Rimbach G., Sasai M., Nakahara M., Matsugo S., Uchida Y., Rivas-Gonzalo J.C. ve Pascual-Teresa D., 2005. Electron Spin Resonance Spectroscopy Studies on The Free Radical Scavenging Activity of Wine Anthocyanins and Pyranoanthocyanins, Molecular Nutrition and Food Research. 49, 1112-1119.
- Garnier, E., Shipley B., Roumet C. ve Laurent G., 2001. A Standardized Protocol for The Determination of Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content, Functional Ecology. 15, 688-695.
- Giaveno, C. ve Ferrero, J., 2003. Introduction of Tropical Maize Genotypes to Increase Silage Production in The Central Area of Santa Fe, Argentina. Crop Breeding and Applied Biotechnology. 3, 89-94.
- 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.
- Gould, K.S., 2004a. Nature's Swiss Army Knife: The Diverse Protective Roles of Anthocyanins in Leaves, BioMed Research International. 314-320
- Gould, K., McKelvie J. ve Markham K., 2002. Do Anthocyanins Function as Antioxidants in Leaves? Imaging of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> in Red and Green Leaves After Mechanical Injury, Plant Cell and Environment. 25, 1261-1269.
- Guilioni, L., Wery, J. ve Tardieu, F., 1997. Heat Stress-Induced Abortion of Buds and Flowers In Pea: Is Sensitivity Linked To Organ Age or to Relations Between Reproductive Organs? Annals of Botany. 80, 159-168.
- Guilioni, L., Wery, J. ve Lecoer, J., 2003. High Temperature and Water Deficit May Reduce Seed Number in Field Pea Purely By Decreasing Plant Growth Rate, Functional Plant Biology. 30, 1151-1164.
- Gulcin, I., 2006. Antioxidant Activity of Caffeic Acid (3,4-Dihydroxycinnamic Acid), Toxicology. 217, 213-220.
- Hall, A.E., 1992. Breeding for Heat Tolerance, Plant Breeding Review. 10, 129-168.
- Halliwell, B., 1984. Toxic Effects of Oxygen on Plant Tissues, In: *Chloroplast Metabolism, the Structure and Function of Chloroplasts in Green Leaf Cells*, Halliwell, B., Ed., Oxford Press, Oxford, 180-206.

- Han, Yingyan, Shuangxi Fan, Qiao Zhang ve Yanan Wang, 2013. Effect of Heat Stress on the MDA, Proline and Soluble Sugar Content in Leaf Lettuce Seedlings, Agricultural Sciences. 4, 112-115.
- Hare, P.D., Cress, W.A., Staden, J.V., 1998. Dissecting the Roles of Osmolyte Accumulation During Stress, Plant Cell and Environment. 21, 535-553.
- 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.
- Hatier, J-H.B. ve Gould K.S., 2009. Anthocyanin Function in Vegetative Organs. In: Winefield C, Davies K, Gould KS (Eds) Anthocyanins: Biosynthesis, Functions and Applications. Springer, New York, 1-19.
- Havaux, M., 1992. Stress Tolerance of Photosystem II in Vivo Antagonistic Effects of Water, Heat and Photoinhibition Stresses, Plant Physiology. 100,1, 424-432.
- Havaux, M., 1998. Carotenoids as Membrane Stabilizers in Chloroplasts, Trends in Plant Science. 3, 147-151.
- 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, 189-198.
- Hendry, G.A.F., J.D. Houghton, ve S.B. Brown, 1987. The Degradation of Chlorophyll-A Biological Enigma, New Phytologist. 107, 255-302.
- Holton, T. A. ve E. C. Cornish, 1995. Genetics and Biochemistry of Anthocyanin Biosynthesis. Plant Cell. 9, 1071-1083.
- Horton, P., 2002. Crop Improvement Through Alteration in the Photosynthetic Membrane., ISB News Report. Virginia Tech, Blacksburg, VA.
- Howarth, C.J., 2005. Genetic Improvements of Tolerance to High Temperature. In: Ashraf, M., Harris, P.J.C. (Eds.), Abiotic Stresses: Plant Resistance Through Breeding and Molecular Approaches. Howarth Press Inc., New York.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2007. Climate Change 2007–The Physical Science Basis. In Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press.
- 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 Sativd) Plants, Physiologia Plantarum. 84,1, 55-60.
- 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.
- Jones, R. A. ve Qualset, C. O., 1984. Breeding Crops for Environmental Stress Tolerance. In Applications of Genetic Engineering to Crop Improvement. 305-340.
- Kadiođlu, A. ve Terzi, R., 2007. A Dehydration Avoidance Mechanism: Leaf Rolling, The Newyork Botanical Garden, Botanical Review. 73, 290-302.
- Kadiođlu, A., 2011. Bitki Fizyolojisi, ISBN: 978-605-4361-06-9, Beşinci Baskı, Gündüz Ofset Matbaacılık, Trabzon.
- Karim, M.A., Fracheboud, Y. ve Stamp, P., 1997. Heat Tolerance of Maize with Reference of Some Physiological Characteristics. Annales Bangladesh Agriculture. 7, 27-33.
- Kavi Kishore, P.B., Sangam, S., Amrutha, R.N., Laxmi, P.S., Naidu, K.R., Rao, K.R.S.S., Rao, S., Reddy, K.J., Theriappan, P. ve Sreenivasulu, N., 2005. Regulation of Proline Biosynthesis, Degradation, Uptake and Transport in Higher Plants: Its Implications in Plant Growth and Abiotic Stress Tolerance, Current Science. 88, 424-438.
- Kim, D. O., Jeong, S. W., ve Lee, C. Y., 2003. Antioxidant Capacity of Phenolic Phytochemicals from Various Cultivars of Plums, Food Chemistry. 81, 321-326.
- Kinet, J.M. ve Peet, M.M., 1997. Tomato. In: Wien, H.C. (Ed.), The Physiology of Vegetable Crops. CAB International, Wallingford, UK, pp. 207-258.
- Koch, K., 2004. Sucrose Metabolism: Regulatory Mechanisms and Pivotal Roles in Sugar Sensing and Plant Development, Current Opinion Plant Biology. 7, 235-246.
- Konar, S., 2016. *Heliotropium thermophilum* Bitkisinde Sıcaklığın Fotosentez Üzerine Etkisi, Yüksek Lisans Tezi, K.T.Ü., Fen Bilimleri Enstitüsü, Trabzon.
- Kuo, F. E., 1992. Inner Cities and Chronic Mental Fatigue. Presentation at The Environmental Design Research Association Conference, Denver, CO.
- 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.
- Leopold, A. ve Willing R.P., 1984. Evidence of Toxicity effects of Salt on Membranes. In: Staples RC, Toenniessen GH (Eds), Salinity Tolerance in Plants. John Wiley and Sons, New York, pp. 67-76.
- Levitt, J., 1972. Responses of Plants to Environmental Stresses (Vol. 732). New York: Academic press.
- Levitt, J., 1980. Responses of Plants to Environmental Stress, I. Chilling, Freezing and High Temperature Stresses, pp.607, Academic Press, Inc., 2nd Edition.



- Li Sheng-Xiu, Wang Zhao-Hui ve Stewart B.A., 2013. Chapter Five - Responses of Crop Plants to Ammonium and Nitrate N. Advances in Agronomy, 118, 205-397.
- Lillo, C., Lea U.S. ve Ruoff P., 2008. Nutrient Depletion as A Key Factor for Manipulating Gene Expression and Product Formation in Different Branches of the Flavonoid Pathway, Plant Cell and Environment. 31, 587-601.
- Lin, CY., et al., 1985. Solute Leakage in Soybean Seedlings Under Various Heat Shock Regimes. Plant and Cell Physiology. 26, 1493-1498.
- 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., Zhao M., Wang J., Yang B. ve Jiang Y., 2008. Antioxidant Activity of Methanolic Extract of Emblica Fruit (*Phyllanthus emblica* L.) From Six Regions In China, Journal of Food Composition and Analysis. 21, 219-228.
- Lobell, D. B. ve Asner, G. P., 2003. Climate and Management Contributions to Recent Trends in US Agricultural Yields, Science. 299,5609, 1032-1032.
- Loreto, F., Forster, A., Durr, M., Csiky, O. ve Seufert, G., 1998. On the Monoterpene Emission Under Heat Stress And on The Increased Thermotolerance of Leaves Of *Quercus ilex* L. Fumigated with Selected Monoterpenes, Plant and Cell Environment. 21, 101-107.
- Machado, S. ve Paulsen, G.M., 2001. Combined Effects of Drought and High Temperature on Water Relations of Wheat and Sorghum, Plant Soil, 233.
- 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.
- Mancinelli, A.L., Hoff A.M. ve Cottrell M., 1988. Anthocyanin Production in Chl-rich and Chl-Poor Seedlings, Plant Physiology. 86, 652-654.
- Marcum, K.B., 1998. Cell Membrane Thermostability and Whole Plant Heat Tolerance of Kentucky Bluegrass, Crop Science. 38, 1214-1218.
- Martineau, J.R., Specht, J.E., Williams, J.H. ve Sullivan, C.Y., 1979. Temperature Tolerance in Soybean. I. Evaluation of Technique for Assessing Cellular Membrane Thermostability, Crop Science. 19, 75-78.
- Mazorra, L.M., Nunez, M., Echerarria, E., Coll, F. ve S'Anchez-Blanco, M.J., 2002. Influence of Brassinosteroids and Antioxidant Enzymes Activity in Tomato Under Different Temperatures, Plant Biology. 45, 593-596.
- McClung, C. R. ve Davis, S. J., 2010. Ambient Thermometers in Plants: from Physiological Outputs Towards Mechanisms of Thermal Sensing. Current Biology. 20,24, 1086-1092.
- Miller, A.L., 1996. Antioxidant Flavonoids: Structure, Function and Clinical Usage, Alternative Medicine Review. 1, 103-111.

- Mirzaei, M., Pascovici, D., Atwell, B. J. ve 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., 2010. Effects of High Night Temperature and Spikelet Position on Yield-Related Parameters of Rice (*Oryza sativa* L.) Plants, European Journal Agronomy. 33, 117-123.
- Mol, J., G. Jenkins, E. Schafer ve D. Weiss, 1996. Signal Perception, Transduction, and Gene Expression Involved in Anthocyanin Biosynthesis. Critical Reviews in Plant Sciences. 15, 525-557.
- Morales, D., Rodr'iguez, P., Dell'amico, J., Nicol'as, E., Torrecillas, A. ve S'anchez-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.
- Morimoto, R.I., 1998. Regulation of The Heat Shock Transcriptional Response: Cross Talk Between A Family of Heat Shock Factors, Molecular Chaperones, and Negative Regulators, Genes and Development. 12, 3788-3796.
- Niki, E., 1987. Antioxidants in Relation to Lipid Peroxidation. Chemistry and Physics of Lipids, 44,2, 227-253.
- Nobel, P. S., 2005. Physiochemical and Environmental Plant Physiology, 3rd Edn. New York, NY: WH Freeman and Company.
- Ortiz, R., Braun, H. J., Crossa, J., Crouch, J. H., Davenport, G., Dixon, J., vd., 2008. Wheat Genetic Resources Enhancement by the International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), Genetic Resources and Crop Evolution. 55, 1095-1140.
- Olsen, J.P., 2007. Europe in Search for Political Order. An Institutional Perspective on Unity/Diversity, Citizens/their Helpers, Democratic Design/Historical Drift, and the Coexistence of Orders. Oxford: Oxford University Press.
- Özfidan, C., 2010. Ekzojen ABA Uygulamasının Kuraklık Stresi Altındaki Yabani ve ABA-Eksik Arabidopsis Mutantları Üzerindeki Biyokimyasal Ve Fizyolojik Etkilerinin Araştırılması, Doktora Tezi Ege Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, İzmir.
- 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.
- Parkin, J., 1903. On the Localisation of Anthocyanin (Red-Cell Sap) in Foliage Leaves, Report of the British Association Advancement of Science. 73-862.
- Pastori, G. M. ve Trippi, V. S., 1992. Oxidative Stress İnduces High Rate of Glutathione Reductase Synthesis in a Drought-Resistant Maize Strain, Plant and Cell Physiology. 33,7, 957-961.

- Peet, M.M. ve Willits, D.H., 1998. The Effect of Night Temperature on Greenhouse Grown Tomato Yields in Warm Climate, Agricultural and Forest Meteorology. 92, 191-202.
- Peet, M.M., Sato, S. ve Gardner, R.G., 1998. Comparing Heat Stress Effects on Male-Fertile and Male-Sterile Tomatoes, Plant and Cell Environment. 21, 225-231.
- Perrotta, C., Treglia, A.S., Mita, G., Giangrande, E., Rampino, P., Ronga, G., Spano, G. ve Marmiroli, N., 1998. Analysis of Mrnas From Ripening Wheat Seeds: The Effect of High Temperature, Journal of Cereal Science. 27, 127-132.
- Porter, N. A., 1984. Chemistry of Lipid Peroxidation, Methods in Enzymology. 105, 273-282.
- Porter, J.R., 2005. Rising Temperatures are Likely to Reduce Crop Yields. Nature 436, 174.
- Premachandra, G.S., Saneoka H., Kanaya M. ve Ogata S., 1995. Cell Membrane Stability and Leaf Surface Wax Content as Affected by Increasing Water Deficits in Maize, Journal of Experimental Botany. 42, 167-171.
- Quan, R., Shang, M., Zhang, H., Zhao, Y. ve Zhang, J., 2004. Engineering of Enhanced Glycine Betaine Synthesis Improves Drought Tolerance in Maize. Plant Biotechnology. 2, 477-486.
- Rainey, K. ve Griffiths, P., 2005. Evaluation of *Phaseolus acutifolius* A. Gray Plant Introductions Under High Temperatures in a Controlled Environment, Genetic Resources and Crop Evolution. 52, 117-120.
- Raison, J.K., et al., 1980. Membrane Properties in Relation to The Adaptation of Plants to High and Low Temperature Stress, In: Turner, N.C., Kramer, P.J. (Eds.), *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*, pp.261-273, Wiley, New York, USA.
- Rausch, T. ve Greiner, S., 2004. Plant Protein Inhibitors of Invertases, *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)*, Proteins and Proteomics, 1696,2, 253-261.
- Rivero, R. M., Ruiz, J. M., Garcia, P. C., López-Lefebvre, L. R., Sánchez, E. ve Romero, L., 2001. Resistance to Cold and Heat Stress: Accumulation of Phenolic Compounds In Tomato and Watermelon Plants, Plant Science. 160, 315-321.
- Roitsch, T., 1999. Source Sink Regulation by Sugar and Stress, Current Opinion in Plant Biology. 2, 198-206.
- 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., Jin, Y., Yang, Y. J., Li, G.-J. ve 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. 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.
- Ruelland, E. ve Zachowski, A., 2010. How Plants Sense Temperature, Environmental and Experimental Botany. 69,3, 225-232.
- Sachray, L., Weiss, D., Reuveni, M., Nissim-Levi, A. ve Shamir, M.O., 2002. Increased Anthocyanin Accumulation in Aster Flowers at Elevated Temperatures due to Magnesium Treatment, Physiologia Plantarum. 114, 559-565.
- 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.
- Sakamoto, A. ve Murata, N. 2000. Genetic Engineering of Glycine Betaine Synthesis in Plants: Current Status and Implications for Enhancement of Stress Tolerance, Journal Of Experimental Botany. 51, 81-88.
- Sakamoto, A. ve Murata, N., 2002. The Role of Glycine Betaine in The Protection of Plants from Stress: Clues from Transgenic Plants, Plant Cell Environment. 25, 163-171.
- Sakihama, Y., Cohen M.F. ve Grace S.C., 2002. Yamasaki H. Plant Phenolic Antioxidant and Prooxidant Activities: Phenolics-Induced Oxidative Damage Mediated by Metals in Plants, Toxicology. 177, 67-80.
- Sato, S., Kamiyama, M., Iwata, T., Makita, N., Furukawa, H. ve Ikeda, H., 2006. Moderate Increase of Mean Daily Temperature Adversely Affects Fruit Set of *Lycopersicon esculentum* by Disrupting Specific Physiological Processes in Male Reproductive Development, Annals of Botany. 97, 731-738.
- Savage, M.J. ve Cass, A., 1984. Psychrometric Field Measurement of Water Potential Changes Following Leaf Excision, Plant Physiology. 74, 96-98.
- 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.
- Sayed, O.H., 1996. Adaptational Responses of *Zygophyllum Qatarense* Hadidi to Stress Conditions in a Desert Environment, Journal of Arid Environments. 32, 445-452.
- Scafaro, A. P., Haynes, P. A. ve Atwell, B. J., 2010. Physiological and Molecular Changes in *Oryza Meridionalis*, a Heat-Tolerant Species of Wild Rice, Journal of Experimental Botany. 61, 191-202.

- Seki, K., 2007. A Program for Nonlinear Fitting of Soil Water Retention Curve Written in Numerical Calculation Language GNU Octave, Journal of the Japanese Society of Soil Physics. 409, 415-419.
- Shao, L., Shu, Z., Sun, S-L., Peng, C-L., Wang, X-J. ve Lin, Z-F., 2007. Antioxidation of Anthocyanins in Photosynthesis Under High Temperature Stress. Journal of Integrative Plant Biology, 49,9, 1341-1351.
- Sharkey, T.D., 2005. Effects of Moderate Heat Stress on Photosynthesis: Importance of Thylakoid Reactions, Rubisco Deactivation, Reactive Oxygen Species, and Thermotolerance Provided by Isoprene, Plant Cell and Environment. 28, 269-277.
- Shanahan, J.F., Edwards, I.B., Quick, J.S. ve Fenwick, J.R., 1990. Membrane Thermostability and Heat Tolerance of Spring Wheat, Crop Science. 30, 247-251.
- Sheikh, Afeefa Qayoom, Ashok Kumar Pandit ve Bashir Ahmad Ganai, 2017. Seasonal Variation in Chlorophyll Content of Some Selected Plant Species of Yousmarg Grassland Ecosystem, Asian Journal of Plant Science and Research. 7,2, 33-36.
- Shibata, M., Amano, M., Kawata, J. ve Uda, M., 1988. Breeding Process and Characteristics of 'Summer Queen', A Spray-Type Chrysanthemum. Bulletin of the National Research Institute of Vegetables, Ornamental Plants Tea. Series A. 2, 245-255.
- 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.
- Simoes-Araujo, J.L., Rumjanek, N.G. ve Margis-Pinheiro, M., 2003. Small Heat Shock Proteins Genes are Differentially Expressed in Distinct Varieties of Common Bean, Brazilian Journal of Plant Physiology. 15, 33-41.
- Singleton, V.L., Orthofer, R. ve Lamuela-Raventos, R.M., 1999. Analysis of Total Phenols and Other Oxidation Substrates and Antioxidants by Means of Folin-Ciocalteu Reagent, Methods in Enzymology. 299, 152-178.
- 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.
- 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.
- Somerville, C. ve Browse, J., 1991. Plant Lipids, Metabolism and Membranes. Science 252, 80-87.
- Sturm, A., 1999. Invertases Primary Structures, Functions and Roles in Plant Development and Sucrose Partitioning, Plant physiology. 121,1, 1-8.

- Sullivan, C.Y., 1972. Mechanisms of Heat and Drought Resistance in Grain Sorghum and Methods of Measurement? "Sorghum in The Seventies" Ed. By N. G. P. Rao and L. R. House, Oxford and IBH Publishing Co., New Delhi, India.
- Sullivan, C.Y. ve Ross, W.M., 1979. Selecting for Drought and Heat Resistance in Grain Sorghum. In: Mussell, H., Staple, R. (Eds.), Stress Physiology in Crop Plants. Wiley, New York. 263-281.
- Sung, D.-Y., Kaplan, F., Lee, K.-J. ve Guy, C.L., 2003. Acquired Tolerance to Temperature Extremes, Trends in Plant Science. 8, 179-187.
- Suss, K.H. ve Yordanov, I.T., 1986. Biosynthetic Causes of In Vivo Acquired Thermotolerance of Photosynthetic Light Reactions and Metabolic Responses of Chloroplast to Heat Stress, Plant Physiology. 81, 192-199.
- Syvetsen, JP, Lloyd J, McConchie C, Kriedemann PE ve Farquhar GD., 1995. On the Relationship Between Leaf Anatomy and CO<sub>2</sub> Diffusion Through the Mesophyll of Hypostomatous Leaves, Plant Cell and Environment. 18, 149-157.
- Szabados, L. ve Savoure, A., 2010. Proline: A Multifunctional Amino Acid, Trends in Plant Science. 15, 89-97.
- Szekely, G., Abraham, E. ve Cseplo, A., 2008. Duplicated P5CS Genes of Arabidopsis Play Distinct Roles in Stress Regulation and Developmental Control of Proline Biosynthesis, The Plant Journal. 53, 11-28.
- Taiz, L. ve Zeiger, E., 2002. Plant Physiology, Sinauer Associates, Inc. 3th Edition, pp.602-611.
- Taiz, L., Zeiger, E., 2006. Plant Physiology. Sinauer Associates Inc. Publishers, Massachusetts.
- Takahashi, D, Li B, Nakayama T, Kawamura Yukio ve Uemura Matsuo, 2013. Plant Plasma Membrane Proteomics for Improving Cold Tolerance, Front in Plant Science. 4, 90.
- Tan, K., Çelik, A., Gemici, Y., Gemici, M. ve Yıldırım, 2008. H., *Heliotropium thermophilum* (Boraginaceae), a New Taxon from SW Anatolia, Turkey, Advanced Science Letters. 1, 132-139.
- Tewari, Arun Kumar ve Baishnab Charan Tripathy, 1998. Temperature-Stress-Induced Impairment of Chlorophyll Biosynthetic Reactions in Cucumber and Wheat, Plant Physiology. 117, 851-858.
- Tewolde, H., Fernandez, C.J. ve Erickson, C.A., 2006. Wheat Cultivars Adapted to Post-Heading High Temperature Stress, Journal of Agronomy and Crop Science. 192, 111-120.
- Thomas, T., Gunnia U.B., Yurkov E.J., Seibold J.R. ve Thomas T.J., 1993. Inhibition Of Ca<sup>2+</sup> Signaling in Murine Splenocytes by Polyamines: Differential Effects on CD 4 And CD 8 T-Cells, Biochemical Journal. 291, 375-381.

- Thompson, J.E., Ledge, R.L. ve Barber, R.F., 1987. The Role of Free Radicals in Senescence and Wounding, New Phytologist. 105, 317-344.
- Tian, J., Belanger, F. C. ve Huang, B. 2009. Identification of Heat Stress- Responsive Genes in Heat-Adapted Thermal *Agrostis Scabra* by Suppression Subtractive Hybridization, Journal of Plant Physiology. 166, 588-601.
- Tomana, T. ve Yamada, H., 1988. Relationship Between Temperature and Fruit Quality of Apple Cultivars Grown at Different Locations, Journal of the Japanese Society for Horticultural Science. 56, 391–397.
- Topçu, G., Ertaş A., Kolak U., Öztürk M. ve Ulubelen A., 2007. Antioxidant Activity Tests on Novel Triterpenoids From *Salvia Macrochlamys*, Arkivoc. 7, 195-208.
- 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.
- Tsukaguchi, T., Kawamitsu, Y., Takeda, H., Suzuki, K. ve Egawa, Y., 2003. Water Status of Flower Buds and Leaves as Affected by High Temperature in Heat Tolerant and Heat-Sensitive Cultivars of Snap Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Plant Production Science. 6, 4-27.
- Tung, Y.T., Cheng K.C., Ho S.T., Chen Y.L., Wu T.L., Hung K.C. ve Wu J.H., 2011. Comparison and Characterization of the Antioxidant Potential of 3 Wild Grapes—*Vitis thunbergii*, *V. flexuosa*, and *V. kelungeensis*, Journal of Food Science. 76, 701-706.
- Turkan, İ. ve Demiral, T., 2009. Recent Developments in Understanding Salinity Tolerance, Environmental and Experimental Botany. 67, 2-9.
- Vara, Prasad, P.V., Craufurd, P.Q. ve Summerfield, R.J., 1999. Fruit Number in Relation to Pollen Production and Viability in Groundnut Exposed to Short Episodes of Heat Stress, Annals of Botany. 84, 381-386.
- 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.
- Velikova, V. ve Loreto, F., 2005. On the Relationship Between Isoprene Emission and Thermotolerance in *Phragmites australis* Leaves Exposed to High Temperatures and During the Recovery from a Heat Stress, Plant Cell and Environment. 28, 318-327.
- Velikova, V., Edreva, A. ve Loreto, F., 2005. Endogenous Isoprene Protects *Phragmite australis* Leaves Against Singlet Oxygen, Plant Cell and Environment. 28, 318-327.
- Vierling, E., 1991. The Role of Heat Shock Proteins in Plants. Plant Molecular Biology. 42, 579-620.

- Vinocur, B. ve Altman, A., 2005. Recent Advances in Engineering Plant Tolerance to Abiotic Stress: Achievements and Limitations, Current Opinion Biotechnology. 16, 123-132.
- Vollenweider, P. ve Gunthardt-Goerg, M.S., 2005. Diagnosis of Abiotic and Biotic Stress Factors Using the Visible Symptoms in Foliage, Environmental Pollution. 137, 455-465.
- 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.
- Wahid, A. ve Shabbir, A., 2005. Induction of Heat Stress Tolerance in Barley Seedlings by Pre-Sowing Seed Treatment with Glycinebetaine, Plant Growth Regulation. 46, 133-141.
- Wahid, A. ve Ghazanfar, A., 2006. Possible Involvement of Some Secondary Metabolites in Salt Tolerance of Sugarcane, Journal of Plant Physiology. 163,723-730.
- Wahid, A. ve Close, T.J., 2007. Expression of Dehydrins Under Heat Stress and Their Relationship with Water Relations of Sugarcane Leaves, Biologia Plantarum. 51, 104-109.
- Wang, W., Vinocur, B., Shoseyov, O. ve Altman, A., 2004. Role of Plant Heat-Shock Proteins and Molecular Chaperones in the Abiotic Stress Response, Trends Plant Science. 9, 244-252.
- Wardlaw, I.F., Blumenthal, C., Larroque, O. ve Wrigley, C.W., 2002. Contrasting Effects of Chronic Heat Stress and Heat Shock on Kernel Weight and Flour Quality in Wheat, Functional Plant Biology. 29, 25-34.
- Warren, J. ve Mackenzie S., 2001. Why Are all Colour Combinations Not Equally Represented as flower-Colour Polymorphisms? New Phytologist. 151, 237-41.
- Weaich, K., Briston, K.L. ve Cass, A., 1996. Modeling Preemergent Maize Shoot Growth. II. High Temperature Stress Conditions, Agricultural Journal. 88, 398-403.
- Wilhelm, E.P., Mullen, R.E., Keeling, P.L. ve Singletary, G.W., 1999. Heat Stress During Grain Filling in Maize: Effects of Kernel Growth and Metabolism, Crop Science. 39, 1733-1741.
- Winkel-Shirley, B., 2002. Biosynthesis of Flavonoids and Effects of Stress, Current Opinion in Plant Biology. 5, 218-223.
- Witham, F.H., Blaydes B.F. ve Devlin R.M., 1971. Experiments in Plant Physiology, Van Nostrand Reinhold, New York, USA, 167-200.
- Wollenweber, B., Porter, J.R. ve Schellberg, J., 2003. Lack of Interaction Between Extreme High Temperature Events at Vegetative and Reproductive Growth Stages in Wheat, Journal of Agronomy and Crop Science. 189, 142-150.
- Yıldız, M. ve Terzioğlu, S., 2007. Yüksek Sıcaklık Stresinde Bitki Sıcaklık Şoku Proteinlerinin Rolü, Technology Anadolu University, Journal of Sciences. 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.
- Yin, X.G., Luo, Q.X. ve Wang, W.Q., 2001. Studies Oil Methodlogy for Identification of Heat Tolerance of Tomato, Southwest China Journal Of Agricultural Science. 14, 62-65.
- Yordanov, I. Velikova, V. ve Tsonev, T., 2000. Plant Responses to Drought, Acclimation, and Stress Tolerance, Photosynthetica. 38,2, 171-186.
- Young, L.W., Wilen, R.W. ve Bonham-Smith, P.C., 2004. High Temperature Stress of *Brassica napus* During Flowering Reduces Micro and Megagametophyte Fertility, Induces Fruit Abortion, And Disrupts Seed Production, Journal of Experimental Botany. 55, 485-495.
- Zhang, J.H., Huang, W.-D., Liu, Y.-P. ve Pan, Q.-H., 2005. Effects of Temperature Acclimation Pretreatment on The Ultrastructure of Mesophyll Cells in Young Grape Plants (*Vitis vinifera* L. Cv. Jingxiu) Under Cross-Temperature Stresses, Journal Of Integrative Plant Biology. 47, 959-970.

## ÖZGEÇMİŞ

Kamil ÖZTÜRK, 8 Ağustos 1991' de Trabzon'un Sürmene ilçesinde doğdu. İlk ve orta öğrenimini Sürmene'de tamamladı. 2010 yılında KTÜ Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü'nü kazandı. 2015 yılında KTÜ Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalı'nda Prof. Dr. Asım KADIOĞLU danışmanlığında Yüksek Lisans eğitimine başladı. 2018 yılında Yüksek Lisansını tamamladı. Yabancı dili İngilizcedir.

