

## SICAKLIK FAKTÖRÜNÜN BİTKİLER ÜZERİNDEKİ ETKİLERİ VE YÜKSEK SICAKLIK STRESİ

Fulya BAŞARAN<sup>1\*</sup>, Zakire Tülay AYTAŞ AKÇİN<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Atatürk Bahçe Kùltürleri Merkez Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü, Yalova; ORCID: 0000-0002-7381-9215

<sup>2</sup>Prof. Dr., Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Samsun; ORCID: 0000-0002-1716-3936

Geliş Tarihi / Received: 01.06.2022

Kabul Tarihi / Accepted: 24.09.2022

### ÖZ

Bitki ekosistemi içerisinde bitkilerin çimlenme, gelişme ve dağılımında etkili olan faktörler mevcuttur. Bu faktörlerin bitkinin istediği optimum koşullarda gerçekleşmesi durumunda, sağlıklı bir büyüme gerçekleşir. Bu faktörlerin en önemlilerinden birisi de sıcaklıktır. Bu kaynak ihtiyacını karşılamada yaşanacak aksaklık, bitkilerde olumsuz etkilere neden olmaktadır. Küresel iklim değişikliğine bağlı olarak artan sıcaklık faktörünün bitkiler üzerindeki etkilerinin bilinmesi ve bitkinin buna karşı oluşturduğu cevap mekanizmalarının iyi anlaşılması oldukça önemlidir. Bununla birlikte artan sıcaklık stresinin bitkilerde morfolojik, fizyolojik ve verimsel açıdan meydana getirdiği etkileri anlamak ve bitkilerin buna karşı verdikleri tepkileri öğrenmek, sıcaklığa toleranslı genotiplerin geliştirilmesine yönelik adımları atmada önem arz etmektedir. Bu derlemede, sıcaklığın bitkiler üzerindeki etkileri ve yüksek sıcaklık stresine karşı verdiği cevaplar tartışılmıştır.

**Anahtar Kelimeler:** Bitki, yüksek sıcaklık stresi, şok proteinleri, termal tolerans

### EFFECTS OF TEMPERATURE FACTOR ON PLANTS AND HIGH HEAT STRESS

#### ABSTRACT

There are factors that affect the germination, development and distribution of plants within the plant ecosystem. If these factors occur in the optimum conditions desired by the plant, a healthy growth takes place. One of the most important of these factors is temperature. Failure to meet this resource need causes negative effects on plants. It is very important to know the effects of the increasing temperature factor on plants due to global climate change and to understand the response mechanisms of the plant against it. However, it is important to understand the morphological, physiological and productive effects of increased heat stress on plants and to learn the responses of plants to it, in taking steps to develop temperature-tolerant genotypes. In this review, the effects of heat on plants and their responses to high heat stress are discussed.

**Keywords:** Plant, high heat stress, shock proteins, thermal tolerance

### GİRİŞ

Çevre, canlılar ve cansız varlıklar arasındaki bir dizi ilişkiden oluşur ve bitkilerin gelişimi ve coğrafi dağılımını çevre koşullarından büyük ölçüde etkilenmektedir. Herhangi bir çevresel faktör ideal koşulların altında ise, bitkinin büyümesini ve/veya dağılımını sınırlamaktadır. Uygun olmayan çevre koşulları ya bitkiye doğrudan zarar verir ya da zayıflatır ve onu hastalık veya böcek saldırısına karşı daha duyarlı hale getirir. Bitki büyümesini etkileyen çevresel faktörler arasında ışık, sıcaklık, su, nem ve besin maddeleri yer alır [44].

Bitkilerin büyüme ve gelişmesi için ihtiyaç duydukları kaynak mevcudiyetindeki değişiklikler ve bu değişikliklere tolerans aralığı, ortamdaki bitkilerin varlığını veya yokluğunu belirler. Sıcaklık, rüzgâr,

fiziksel toprak özellikleri, toprak pH'sı, tuzluluk, atmosferik nem ve otçulların varlığı gibi çevresel değişkenlerin tümü ve bitkilerin bu alandaki kaynakları kullanma yeteneği, bitkilerin ortamda var oluşunu etkileyen koşullardır [12].

Sıcaklık, bitkisel ürünlerin gelişimi ve verimliliği üzerinde büyük etkisi olan en önemli çevresel streslerden biridir. Bitkiler, sıcaklığa karşı verdiği tepkilere göre birbirinden farklılık gösterirler. Genel olarak bitkilerin varlığı, hücre içi suyun donma noktası (-10°C) ve protein denatürasyon (+60°C) sıcaklık aralığı ile sınırlıdır. Bu hayatta kalma aralığı dışında gelişen bitkilere örnek olarak, Alaska, Kuzey Kanada, Avrupa ve Asya gibi bazı bölgelerde hücre içi suyun donmasına yüksek oranda adapte olan odunsu ağaçlar ve 60°C'ı aşan yüksek günlük

\*Sorumlu yazar / Corresponding author: fulya.basaran@tarimorman.gov.tr

sıcaklıkları tolere eden kaktüsler ve agave bitkileri (sabırotu) verilebilir [37].

Bitkiler yaşamları süresince birçok stres faktörü ile karşılaşmaktadır. Stres faktörleri biyotik ve fizikokimyasal olmak üzere ikiye ayrılmaktadır [22]. Biyotik faktörler; mikroorganizmaların (fungus, bakteri ve virüs) enfeksiyonu ve zararlı hayvanların saldırıları sonucu oluşan stres faktörleridir. Bitkiler, ağır metaller, tuzluluk, kuraklık, besin mineral eksikliği, ışık yoğunluğu, pestisit kontaminasyonu ve aşırı sıcaklıkları içeren çeşitli abiyotik streslerle karşılaşır. Bu stresler, dünya çapında bitkisel üretimi ve gıda güvenliğini sınırlandırabilmektedir. Abiyotik stresler, klorofil biyosentezi, fotosistemlerin performansı, elektron taşıma mekanizmaları ve gaz değişim parametrelerini olumsuz etkileyerek bitkilerin fotosentetik verimliliğini azaltabilmektedir [35].

Esasen stres; biyotik ve abiyotik faktörlerin ayrı ayrı ya da birlikte fizyolojik ve biyokimyasal olaylarda belli değişimleri meydana getirmesi veya organizmada hasar oluşturma kapasitesi olarak tanımlanmıştır [22]. Bununla birlikte bitkilerin strese olan cevabı, stresin yoğunluğuna ve süresine bağlı olarak değişen dinamik bir süreçtir. Stres faktörleri mekanizmalarının açıklanabilmesi için farklı stres kaynakları altında bitkinin verdiği fizyolojik reaksiyonlar, etki süreleri ve çeşidi, dayanıklılık mekanizmaları, hücre ve gen seviyelerindeki fonksiyonları, tepki süreçleri, bitkide meydana gelen hasarın süresi ve kalıcılığının belirlenmesi gereklidir [29]. Abiyotik stresler, dünya çapında bitkisel üretim ve gıda güvenliğinin önündeki en büyük kısıtlamalardan biridir. Bu durum, küresel iklimdeki şiddetli ve hızlı değişiklikler ile giderek daha önemli bir sorun haline almıştır. Ortalama büyüme mevsimi sıcaklığındaki her 1°C'lik artışın mahsul verimini %17'ye kadar azaltabildiği ve daha düşük rakımlardaki bitkilerin daha yüksek rakımlara kaçabildiği bildirilmiştir [31]. Örneğin; artan sıcaklık, mısır, soya fasulyesi, buğday ve pamuk gibi sıcaklığa duyarlı veya badem, üzüm, çilek, narenciye veya çekirdekli meyveler gibi özel bitkisel ürünlerin verimini azaltmaktadır [11].

Küresel iklim değişikliğine bağlı olarak artan sıcaklık faktörünün tarımsal üretimdeki verimi etkilememesi için öncelikle, sıcaklığın bitkiler üzerindeki etkilerinin bilinmesi ve bitkinin buna karşı oluşturduğu cevap mekanizmalarının iyi anlaşılması önemlidir. Bununla birlikte artan sıcaklık karşısında bitkilerin verdiği cevabın hücresel düzeyde cevabını anlamak, buna bağlı olarak sıcaklığa toleranslı genotiplerin geliştirilmesine yönelik adımları atmada önem arz etmektedir.

Bu derlemede, sıcaklık faktörünün bitkiler üzerindeki etkileri esas alınarak, bitkilerin yüksek sıcaklık stresine karşı geliştirdikleri tepkiler değerlendirilmiştir.

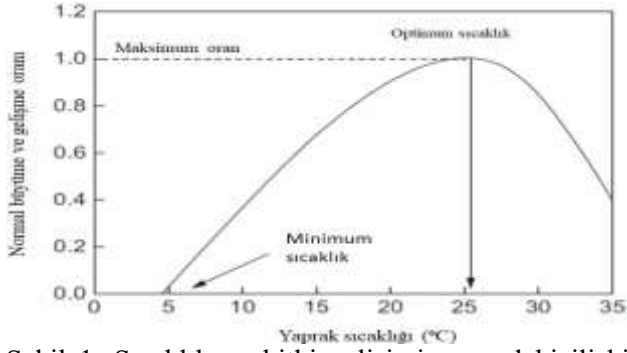
## SICAKLIK FAKTÖRÜNÜN BİTKİLER ÜZERİNDEKİ ETKİLERİ

Sıcaklığın toprak ve iklimsel değişimlerin oluşmasında, mevsimlerin belirlenmesinde ve atmosferdeki hava hareketlerinde birinci derece etkili bir ekolojik faktör olduğu bilinmektedir. Ayrıca sıcaklık canlıların büyüme ve gelişmelerini etkileyen en önemli çevre faktörlerinden birisi olup, kimyasal reaksiyonların hızlarını etkilemekte ve dolayısıyla da bütün fizyolojik ve biyokimyasal faaliyetleri etkilemektedir [14]. Sıcaklık özellikle karasal ekosistemlerde bitkilerin dağılımlarında en temel rolü oynamaktadır. Bununla birlikte sıcaklık, yüksek rakımlı ekosistemlerde bitki yaşamının en belirleyici abiyotik çevresel faktördür. Bitkiler çoğu faaliyetleri için suya, besin maddesi yapımında karbondioksit ve solunum için oksijene ihtiyaç duyarlar. Ancak, bütün bu faktörlerin rolleri sıcaklık ile sınırlandırılmaktadır [19].

Sıcaklık, bitki gelişme hızını etkileyen birincil faktördür. Sıcaklık; fotosentez, terleme, solunum, çimlenme ve çiçeklenme dahil olmak üzere çoğu bitki sürecini etkiler. Belirli bir dereceye kadar sıcaklık arttıkça, fotosentez, terleme ve solunum artar. Sıcaklık, ayrıca vejetatif gelişimden, generatif gelişime kadar olan değişim sürecini de etkiler. Tozlaşma, tüm türlerde aşırı sıcaklıklara karşı en hassas fenolojik aşamalardan biridir ve bu gelişim aşamasında aşırı sıcaklıklar üretimi büyük ölçüde etkilemektedir [11].

Bitkilerin büyük bir kısmı büyüme ve gelişme için 5-36°C arasındaki sıcaklıklara ihtiyaç duymakla birlikte, genel sınırların dışına çıkan birçok bitki tür ve çeşidi bulunmaktadır. Örneğin, kuzey kutbunda yetişen bazı bitkilerin 0-2°C'de gelişebildikleri halde, güney kutbunda yetişen bazı bitkilerin 60-65°C'de normal gelişmelerini sürdürebildiği belirlenmiştir [30]. Sıcaklık ve bitki gelişimi arasındaki ilişki Şekil 1'de gösterilmiştir.

Tohum çimlenmesi ve erken fide gelişiminde en önemli faktör sıcaklıktır. Bununla birlikte, tohumların daha iyi çimlenme gösterdiği sıcaklık aralığı kültür bitkisinin türüne göre değişmektedir. Örneğin buğdayda minimum ve maksimum çimlenme sıcaklığı sırasıyla 20-40°C iken, bu değerler ispanak bitkisinde 5-30°C'dir [10].



Şekil 1. Sıcaklık ve bitki gelişimi arasındaki ilişki [20]

Figure 1. The relationship between temperature and plant growth [20]

Kontrollü laboratuvar ve arazi denemeleri ile birçok bitki türü için üst ve alt gelişme eşik sıcaklıkları belirlenmiştir. Domateste ortam sıcaklığı 35°C'yi geçtiğinde tohum çimlenmesi, fide ve vejetatif gelişim, çiçeklenme ve meyve tutumu ve meyve olgunlaşması olumsuz etkilenir [33]. Diğer bitki türleri için, daha yüksek eşik sıcaklığı 35°C'nin altında veya üzerinde olabilir [40]. Kısaca optimal eşığının üzerindeki sıcaklık, bitkilerde büyümeyi, gelişmeyi ve metabolizmayı daha da geciktiren bitki hücresel homeostazını bozan strese yol açmaktadır [26]. Tütün bitkileri 23.5°C'nin altında yetiştirildikten sonra, daha düşük (18.5°C) ve daha yüksek (28.5°C) büyüme sıcaklıklarında yetiştirildiğinde, büyümenin engellendiği rapor edilmiştir. Genel olarak 28.5°C ve 18.5°C'ye maruz kalan tütün yapraklarında O<sub>2</sub><sup>-</sup> (süperoksit anyonu) ve H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (hidrojen peroksit) birikiminin arttığı, çiçeklenme ve olgunlaşmanın ise hızlandığı bildirilmiştir. Ayrıca 18.5°C'de tütün yapraklarındaki klorofil içeriği artmış ve karotenoidler azalmıştır. Buna karşılık 28.5°C'lik uygulama klorofil içeriğinde azalmaya sebep olmuş, karotenoidleri artırmıştır. Sonuç olarak büyüme sıcaklığının tütün bitkisinde büyüme, gelişme ve fotosentetik pigment metabolizması üzerinde etkili olduğu ve 23.5°C'nin tütün bitkilerinin fotosentetik pigmentlerin metabolizması için optimal bir sıcaklık olabileceği rapor edilmiştir [46].

### Yüksek Sıcaklığın Bitkiler Üzerindeki Etkileri

Yüksek sıcaklık, bitki büyümesini, metabolizmayı ve verimliliği sınırlayan önemli bir çevresel strestir. Bitkilerin yüksek sıcaklık tepkileri sıcaklık derecesine, süreye ve bitki tipine göre değişir. Çok yüksek sıcaklık koşullarında dakikalar içinde hücresel hasar veya hücre ölümü meydana gelebilir. Yüksek sıcaklık, özellikle de bitkisel ürünlerin gelişimini ve üretimini ciddi şekilde etkileyen küresel

bir endişe haline gelmiştir [10]. Protoplazmik akış, solunum, fotosentez, membran geçirgenliği, enzim inaktivasyonu, proteinler ve membranlar yüksek sıcaklıktan etkilenen yapılar veya fonksiyonlardır. Tohum oluşumunu da kapsayan tüm reproduktif evrelerin aşırı sıcaklıklara oldukça duyarlı olduğu bilinmektedir [9]. Yüksek sıcaklık altında bitkilerde görülen bazı birincil hasarlar; protein denatürasyonu, enzimlerin inaktivasyonu, reaktif oksijen türlerinin üretimi ve membran yapısının bozulması, ultrastrüktürel hücresel bileşenlerin hasarı olarak sayılabilir. Bu anomaliler, bitkilerin büyümesini ve gelişmesini engeller. Şekil 2'de sıcaklık stresinin bitkiler üzerindeki etkilerini göstermektedir.



Şekil 2. Farklı bitki kısımları üzerinde sıcaklık stresinin etkileri [1]

Figure 2. Effects of heat stress on different plant parts [1]

### Yüksek Sıcaklığın Fotosentez Üzerindeki Etkileri

Genellikle bitkilerin büyük çoğunluğunun fotosentez için istediği en uygun sıcaklık dereceleri solunum için istedikleri sıcaklık derecelerinden daha düşüktür [30]. Artan sıcaklıktan dolayı solunum hızı artar, fotosentez ise azalır. Bu da canlılığın devam etmesini sağlayan enerjinin eksikliğine neden olur ve dokularda bozulmalar meydana gelir [9]. Sıcaklıktan en çok etkilenen hücresel proteinlerden birisi enzimlerdir. Enzimlerin aktif oldukları belli bir sıcaklık sınırı vardır. Bu sınırların dışına çıkılması enzimlerin inaktif olmasına, dolayısıyla metabolizmanın bozulmasına neden olur. Yüksek sıcaklık stresi, protein denatürasyonu, enzim inaktivasyonu, membran yapısının bozulması, iyon

ve organik çözücülerinin hareketinin azalması, metabolik hız dengesizliği, substratların solunumla tükenmesi gibi birtakım etkilere sebep olmaktadır [22]. Fotosentetik düzenek, sıcaklık stresine karşı çok hassastır ve diğer hücrel bozulmalara göre ilk inhibisyon bölgesidir [26]. Yüksek sıcaklık stresi koşulları altında fotosentez oranındaki azalmanın, kloroplastların yapısal ve fonksiyonel olarak zarar görmeleri ile ilişkili olduğu saptanmıştır. Sıcaklık stresinin fotosentez üzerindeki olumsuz etkisinden önemli ölçüde Rubisco miktarının azalmasının sorumlu olabileceği bildirilmiştir. CO<sub>2</sub> fiksasyonu Rubisco enzimi tarafından katalizlenmekte olup, bu enzim fotosentetik karbon asimilasyonunda önemli bir basamağı oluşturmaktadır [45].

### **Yüksek Sıcaklığın Bitki Gelişimi ve Verimi Üzerindeki Etkileri**

Yüksek sıcaklıkların, bitki büyümesi ve gelişimi üzerinde olumsuz etkiye sahip olduğu ve tarımsal üretim üzerinde kayıplara ve geniş çaplı kıtlıklara yol açacağı tahmin edilmektedir [3]. Mevsimsel sıcaklık olayları, gündüz-gece sıcaklık dalgalanmaları, coğrafi ölçek ve sıcaklık, mahsul verimi üzerindeki etkiler değerlendirilirken dikkate alınması gereken başlıca parametrelerdir. Her bitki türü için sıcaklıklar bu optimumdan uzaklaştıkça büyüme azalır. Örneğin mısır, 32°C'nin üzerindeki sıcaklıklarda ve soya fasulyesi 38°C'nin üzerindeki sıcaklıklarda gelişim gösteremeyecektir [43].

Sıcaklık artışlarının, yaprak gelişimi, çiçeklenme, hasat ve meyve üretiminin fenolojisinin değişmesine, vernalizasyon süresinin azalmasına ve çiçeklenme ile tozlayıcılar arasında uyumsuzluğa sebep olduğu tespit edilmiştir. Yüksek sıcaklıklar, yaprakların ve dalların kavrulması, yapraklarda, dallarda ve gövdelerde güneş yanıkları, yaprak yaşlanması ve dökülmesi, sürgün ve kök büyümesinin engellenmesi, meyve renginin değişmesi ve zarar görmesi ve verim azalması dahil olmak üzere hasat öncesi ve sonrası önemli zararlara neden olabilir [2].

İlkbahar sıcaklıklarındaki artışlarının erken dönemde çiçeklenmeyi tetiklediği ve polen çimlenmesinde, çiçeklenmede ve ovül boyutunda azalmalara sebep olduğu bildirilmiştir. Ayrıca bu artış, çok yıllık bitkilerde daha küçük, deforme olmuş ve daha az meyve üretimi ile sonuçlanmış ve buna bağlı olarak da meyve veriminde düşüşler tespit edilmiştir. Çiçeklenme aşamasında sadece birkaç günlük aşırı sıcaklıklar birçok üründe verimi önemli ölçüde azaltabilir [43].

Yüksek sıcaklıklarda su kaybının etkin kontrolü, çöl bitkilerinin hayatta kalması, gelişimi ve çoğalabilmesinin sağlanması için temel öneme

sahiptir. Sıcaklığın kütikül su geçirgenliği üzerindeki etkisi, özellikle yüksek buharlaşma talebi ve yüksek sıcaklık koşullarında kütikülün oynadığı fizyolojik ve ekolojik rolü belirleyen belirleyici bir parametredir. Şimdiye kadar incelenen tüm bitkilerin kütikül geçirgenliği, 15°C ila 35°C arasındaki sıcaklıklarda hafifçe artarken, 35°C'nin üzerindeki sıcaklıkların geçirgenlikte ciddi bir artışa neden olduğu bildirilmiştir. Buna karşılık, çöl bitkisi *Rhazya stricta*'nın kütikül su geçirgenliğinin, daha yüksek sıcaklıklarda sadece 15°C ile 50°C arasında önemsiz bir artış gösterdiği bildirilmiştir [5].

### **Yüksek Sıcaklığın Mineral Besin Alımına Etkisi**

Sıcaklık stresi altındaki bitkilerde mineral besin maddelerinin yer değişimi ve birikimi ciddi şekilde etkilenmektedir. Kısa süreli sıcaklık stresinin, eğer sıcaklıklar çok yüksek ise, köklerdeki toplam protein konsantrasyonunu ve besin alımı ve asimilasyon proteinlerinin seviyelerini azaltabildiği belirlenmiştir. Yapılan araştırmalar yüksek sıcaklığın kök ve besin maddelerinin alınımı arasındaki ilişkileri etkilemesi nedeniyle, bitkisel üretimi ve besin kalitesini düşürebildiğini göstermiştir [8].

Bununla birlikte toprak sıcaklığı yalnızca topraktaki kimyasal reaksiyonları, su içeriğini ve besin taşınmasını etkilemekle kalmaz, aynı zamanda iyon alınımının, kök büyümesinin ve toprak mikrobiyal topluluklarının bileşimi ve işlevinin bitki fizyolojik yönlerini de etkiler. Aslında, birincil minerallerin ayrışmasından bitki beslenmesine ve organik karbonun depolanmasına kadar toprakta meydana gelen hemen hemen tüm süreçler, toprak sıcaklığından güçlü bir şekilde etkilenir [32].

Giri ve ark. [8] yaptıkları araştırmada domates bitkisini (*Solanum lycopersicum*), 25°C/20°C'de (gündüz/gece) yetiştirmişler ve ardından bunlardan bazılarını altı gün boyunca 35°C/30°C'ye (orta ısı) bazılarını da 42°C/37°C (şiddetli ısı) (maksimum kök sıcaklığı sırasıyla 32°C veya 39°C) sıcaklığındaki ortama aktarmışlardır. Bitkiler daha sonra gözlemlenmek için yedi gün boyunca kontrol koşullarına geri taşınmıştır. Ayrıca bitkiler 28°C/23°C, 32°C/27°C, 36°C/31°C ve 40°C/35°C'de (gündüz/gece) 15 gün boyunca yetiştirilmiş ve köklerdeki besin alımı ve asimilasyon proteinlerinin konsantrasyonları, proteine özgü antikorlar, ELISA (enzime bağlı immünosorbent tahlili) kullanılarak belirlenmiştir. Genel olarak; kökler gövdeye göre daha fazla sıcaklıktan etkilenmiş olup, sıcaklığa bağlı olarak kök/gövde biyomas oranı ve gövde ve kökteki % N ve C miktarları azalmış ve yüksek sıcaklık, besin metabolizması proteinlerinin seviyesinin azalmasına sebep olarak daha az fotosentez oranı ve stoma

iletkenliğine neden olmuştur. Ayrıca 40-42°C sıcaklıkların kökler üzerindeki olumsuz etkilerinin oldukça fazla olduğu kaydedilmiştir [8].

Mısır bitkisinin sıcaklık ve kuraklığa karşı çok hassas bir bitki olduğu bilindiğinden, hem sıcaklık (38°C/30°C) hem de kuraklığın (%50) mısır bitkisinin morfo-fizyolojik gelişimi, verimi, besin maddesi alımı ve oksidatif metabolizması üzerine etkileri araştırılmıştır. Sonuçta, mısır bitkisinin gelişimi için kuraklık ve sıcaklık stresinin eşzamanlı etkisinin, tek başına sıcaklık veya tek başına kuraklık stresinden daha fazla olduğu belirlenmiştir. Kuraklık ve sıcaklık stresinin birleşik etkisi, azot (N), fosfor (P) ve potasyum (K) alımıyla ilgili olarak daha fazla zarar oluşturmuştur. Kök bölgesindeki N ve K, gövdedeki P ve K ve yapraktaki K konsantrasyonlarının, kuraklık ve sıcaklık stresinin birlikte etkili olduğu durumda önemli ölçüde azalma gösterdiği rapor edilmiştir [13].

## YÜKSEK SICAKLIK STRESİ

Yüksek sıcaklık stresi, dünya çapında bitki büyümesini, metabolizmasını ve üretkenliği sınırlayan önemli bir çevresel strestir. Bitki büyümesi ve gelişimi, sıcaklığa duyarlı çok sayıda biyokimyasal reaksiyon içerir. Bitkilerin yüksek sıcaklık stresi; sıcaklığın derecesi ve süresine ve bitki tipine göre değişir. Bitkiler, yüksek sıcaklık stresiyle başa çıkmak için bir dizi uyarlanabilir kaçınma veya alışma mekanizmasına sahiptir. Stres kaynaklı biyokimyasal ve fizyolojik değişiklikleri dengelemek için iyon taşıyıcılar, proteinler, ozmoprotektanlar, antioksidanlar ve sinyalleşme basamaklarında ve transkripsiyonel kontrolde yer alan diğer faktörleri kullanan ana tolerans mekanizmaları etkinleştirilir. Yüksek sıcaklık stresi altında bitkinin hayatta kalması, yüksek sıcaklık uyarısını algılama, sinyal oluşturma, iletme ve uygun fizyolojik ve biyokimyasal değişiklikleri başlatma yeteneğine bağlıdır [10].

Yüksek sıcaklık stresinin bitkiler üzerinde olumsuz etkileri, morfolojik, anatomik ve fizyolojik olarak ortaya çıkabilir. Bitkilerin sıcaklık stresine tepkileri, yaprakların kavrulması, sürgün ve kök büyümesinin inhibisyonu ve artan dallanma gibi morfolojik değişiklikleri; hücre boyutunun küçülmesi ve stoma ve trikoma yoğunluklarının artması gibi anatomik değişiklikleri ve fenolojik aşamadaki değişiklikleri içerir [10, 40]. Bununla birlikte sıcaklık stresine bağlı fizyolojik etkiler olarak; protein denatürasyonu, artan membran akışkanlığı, hücre iskeleti kararsızlığı, solunum ve fotosentezdeki değişiklikler, karbon metabolizması enzimlerinin

aktivitesindeki değişiklikler, ozmolit birikimi, kloroplast ve mitokondriyal enzimlerin inaktivasyonu, fitohormonlardaki değişiklikler ve ikincil metabolitlerin salgılanmasının başlatılması sayılabilir [3].

Bu nedenle sıcaklık etkisi fenolojik olarak derece/ısı/gün birikimi ile bu kadar yakından ilişkililikten, bitkilerin davranışlarını anlamak için daha fazla dikkate alınması gereken çok önemli bir iklim değişkenidir. Yüksek sıcaklığın derecesi, etki süresi ve bitkinin çeşit ve fenolojik döneminin, yüksek sıcaklık stresine verilen tepki ile ilişkili olduğu tespit edilmiştir [9].

Yüksek sıcaklık abiyotik bir stres faktörü olup, organizmanın gelişiminde azalmaya ve birtakım değişikliklere sebep olur. Bitki için stres koşulları normal şartlara döndüğünde şayet canlılık fonksiyonları optimum düzeyde olursa bu durum elastik biyolojik değişim, olmaz ise plastik biyolojik değişim olarak tanımlanır. Plastik biyolojik değişime örnek olarak, donma, yüksek sıcaklık, yüksek tuz konsantrasyonları ve kuraklık gibi stresler verilebilir [22].

Yüksek sıcaklık stresi, çeşitli proteinleri, membranları, RNA ve hücrenin iskelet yapısını etkiler, metabolik işlevlerdeki ana fizyolojik süreçlerde yer alan hücre içi enzimatik reaksiyonları değiştirebilir. Yüksek sıcaklık stresi, bitkilerin özellikle fotosentetik reaksiyonları üzerinde etkili olmaktadır. Fotosentetik sistemin yüksek sıcaklık stresine en duyarlı bölümü, fotosistem-II bileşiklerinin üzerinde bulunduğu tilakoid membranlardır [23]. O nedenle yüksek sıcaklık, öncelikle fotokimyasal reaksiyonlar, özellikle de karbon metabolizmasının enzimleri üzerinde olumsuz etki oluşturmaktadır.

### *Yüksek Sıcaklığa Karşı Bitkilerin Verdiği Cevaplar*

Optimum sıcaklık aralığının üzerindeki sıcaklıklar fotosentez, membran bütünlüğü ve enzim kararlılığını içeren birçok fizyolojik işlevde değişikliklere neden olmaktadır. Bitkilerde çevresel strese karşı direnç mekanizmaları esasen iki şekildedir. Bunlar; kaçınma ve toleranstır. Bitkinin belirli bir strese karşı direnç seviyesi, tolerans mekanizmalarını harekete geçirme yeteneğine ve ayrıca habitatu ile doğrudan ilgili olan kaçınma adaptasyonlarının varlığına bağlıdır [27].

Bitkilerde stres koşullarına karşı oluşan moleküler cevap mekanizmaları makromoleküllerin ve iyonların homeostasisi, koruyucu moleküllerin sentezi, reaktif oksijen türlerinin (ROS) oluşumu ve detoksifikasyon olmak üzere üç grupta toplanabilir. Moleküler düzeyde ise sıcaklık stresi, yüksek sıcaklık stresinden doğrudan korunmayı sağlayan genlerin ifadesinde

değişikliklere neden olur. Bunlar ozmoprotektanların, detoksifiye edici enzimlerin, taşıyıcıların ve düzenleyici proteinlerin ifadesinden sorumlu genleri içerir [18].

Bitkiler, ozmolitlerin ve antioksidanların üretimini değiştirerek ve ısı şoku proteinlerini düzenleyerek belirli ısı seviyelerini tolere edebilmektedir [1]. Sıcaklık stresi altında bitkiler, sıcaklık direncini arttırmak için absisik asit (ABA), gibberellinler (GA'lar), jasmonik asit (JA) ve indol asetik asit (IAA) gibi bazı fitohormonların üretimini düzenleyebilmektedir [10]. IAA ve GA'lar bitki gelişim fonksiyonlarına katkıda bulunurken, JA ve ABA kuraklık, soğuk, sıcak ve patojenler gibi çevresel streslerin etkilerini hafifletir [3].

Bitkiler, yüksek sıcaklık stresine karşı 2 şekilde cevap verirler. Bunlar; sıcaklık şoku proteinlerinin sentezi ve termal tolerans'tır.

### ***Sıcaklık Şoku Proteinleri (SSP)***

Bitkiler yüksek sıcaklık stresine yeni proteinler sentezleyerek cevap verirler ki bu proteinlere sıcaklık şoku proteinleri denir [17]. Şaperonlar olarak da bilinen bitki sıcaklık şoku proteinleri (SSP'ler), biyotik ve abiyotik stres toleransı sağlamada çok önemli bir rol oynar. Ayrıca, SSP'ler, membran stabilitesini arttırmakta ve antioksidan enzim sistemini pozitif olarak düzenleyerek reaktif oksijen türlerini (ROS) detoksifiye etmeye yardımcı olmaktadır. Bununla birlikte, çeşitli biyotik stresler altında patogenez ile ilgili (PR) proteinlerin birikmesi ve stabilitesini sağlayarak bitki bağıışıklığını arttırlar [15].

Sıcaklık şoku proteinleri birçok hücrel faaliyetlerden, örneğin proteinlerdein katlanmasından, translokasyonundan ve parçalanmasından, proteinlerin ve membranların kararlı yapıya kavuşturulmasından sorumludurlar. Stres şartlarında proteinlerin yeniden düzenlenmesini sağlayabilirler. Sıcaklık stresi karşısında normal protein yapılanmasını oluşturdukları ve bozulan hücrel iç dengeyi yeniden sağladıkları için bitkileri strese karşı korumada çok önemli bir rol oynarlar [42]. Bu proteinlerin stoplazma bulunmakla beraber aynı zamanda mitokondri, nukleus, nukleolus, endoplazmik retikulum gibi organellerde ve bu organellerin iç ve dış membran yapılarında bulunduğu bildirilmiştir [34].

SSP'lerin belirli bir yüksek sıcaklığa kadar artış gösterdiği, daha sonra total normal protein sentezinin hızla düştüğü rapor edilmiştir [38]. Vierling [39] yaptığı araştırmada, ılıman ortamlara uyum sağlamış soya fasulyesi, mısır, bezelye ve buğday gibi tahıl bitkilerinin doku sıcaklıkları 32-33°C aştığı zaman,

SSP'leri sentezlemeye başladıklarını tespit etmiştir. Ayrıca bitkilerde SSP'lerinin maksimum sentezlendiği sıcaklık derecesinin, türe ve türün normal büyüme sıcaklığına bağlı olarak değiştiği bildirilmiştir. Bezelyede (*Pisum sativum* L.) bu sıcaklık 36°C, buğday (*Triticum aestivum* L.) ve mısırdaki (*Zea mays* L.) 40°C ve kum darısında (*Panicum miliaceum* L.) 46°C'dir [25]. Yüksek sıcaklık şoku süresince sentezlenen sıcaklık şoku proteinlerinin tamamen bozulmadığı ve en azından 20 saat süresince dokuda mevcut olduğu tespit edilmiştir [16].

Yüksek sıcaklık stresine maruz kalan farklı bitki hücrelerinde sentezlenen SSP'lerinin, stoplazmada sıcaklık şoku granülleri ismi verilen kümeler oluşturması, SSP'lerinin bir fonksiyonun da yapısal olabileceğini ortaya koymuştur [28].

Bitkileri de içeren birçok ökaryot tarafından sentezlenen SSP'lerinin; SSP 110, SSP 90, SSP 70, SSP 60, küçük SSP'ler (~ 17-30 kDA) ve ubikuitin (8.5 kDA) olmak üzere farklı gruplara ait olduğu tespit edilmiştir [39]. Yaklaşık 110 kDA yüksek moleküler ağırlıklı SSP 110 grubu proteinlerin sentezi, diğer SSP'lerin sentezinden daha geçicidir. SSP 90 grubu proteinler, 80-90 kDA arasındaki proteinleri içerir ve hemen hemen bütün hücrelerde normal büyüme sıcaklığında da bulunur. Ancak bu proteinlerin üretiminin yüksek sıcaklıkta daha çok teşvik edildiği belirlenmiştir [39]. SSP 90 genleri birkaç bitki türünden izole edilmiş ve hücre döngüsünün kontrolünde görev yapan bu proteinlerin etkileşimlerinde ve parçalanmasında da önemli rol oynadığı tespit edilmiştir. Yüksek sıcaklık stresi sırasında oluşan SSP 70 proteinlerinin ise yüksek sıcaklık şokundan hücre ve dokuların zarar görmesini engellediği ve stres koşulları altında yapısı bozulan proteinlere bağlanarak öncül ribozomları denatürasyondan koruduğu ileri sürülmüştür [34]. Şaperonlar olarak da adlandırılan SSP 60 grubu proteinler, prokaryotlarda ve ökaryotların mitokondri ve plastitlerinde bulunmaktadır ve proteinlerin doğal yapılarının kazanılmasına yardımcı olarak görev yapmaktadır [4]. Küçük sıcaklık şoku proteinleri (kSSP), temel hücre fonksiyonları için diğer SSP'ler gibi zorunlu değilse de, bu proteinler yüksek sıcaklık şokundan sonra canlılığın tekrar kazanılmasında muhtemelen kritiktir [48]. Küçük sıcaklık şoku proteinlerinin denatüre olmuş veya kısmen katlanmış proteinlerin agregasyonunu engellemek için bu proteinlere bağlandığı tespit edilmiştir. Böylece küçük sıcaklık şoku proteinlerinin, diğer şaperonlar ile doğru şekilde katlanmaya yardımcı olarak görev yaptığı bildirilmiştir [36]. Stres koşullarında moleküler şaperonlar olarak rol oynadığı ileri sürülen küçük sıcaklık şoku proteinleri yüksek yapılı

bitkilerde bol miktarda bulunurlar ve yapısı bozulmuş proteinlere bağlanma gibi fonksiyonel özelliklere sahiptirler. Bu özellikleri nedeniyle, bu proteinlerin bitkilerde sıcaklık stresine karşı toleransın artmasında önemli bir kazanım sağladığı ileri sürülmektedir [36, 41]. Yüksek sıcaklık stresi, birçok ökaryotta ubikuitin (SSP85) grubu proteinlerin de transkripsiyonunu artırmaktadır [24]. Bitkilerde ubikuitinin multigen grupları ile kodlandığı ve yüksek sıcaklık stresine bu genlerin tepkisinin kompleks olduğu tespit edilmiştir [6].

### **Termal Tolerans**

Termal tolerans; bir bitkiye ilk olarak öldürücü olmayan yüksek bir sıcaklık uygulanırsa, ardından uygulanan öldürücü sıcaklığa organizmanın dayanma yeteneği geliştirmesidir [6]. Doğal koşullar altında bitkiye zarar vermeyen stresin genellikle kademeli olarak meydana geldiği ve bitkilerin şiddetli strese maruz kalmadan önce subletal bir strese karşı karşıya kaldıkları belirtilmektedir [24]. “Termal tolerans” olarak tanımlanan bu olay, kompleks olup fizyolojik mekanizmaları da içerir.

Fasulye bitkisi ile yapılan bir çalışmada, bitkilerin 45°C’de birkaç dakikaya veya 50°C’de 30 saniyeye maruz kaldıktan sonra, öldürücü yüksek sıcaklık uygulamasından korunduğu tespit edilmiştir [47]. Chen ve ark. [7] yaptıkları çalışmada fasulye, soya fasulyesi, patates ve domateslerin duyarlı ve toleranslı genotipine ait bitkilere yüksek sıcaklık (50°C) uygulamışlar ve bu bitkiler için letal sürenin, türlerin toleranslı ve duyarlı genotipleri için aynı olduğunu belirlemişlerdir. Bununla birlikte, bu genotiplerde yüksek seviyede yüksek sıcaklık toleransının elde edilebilmesi için ön-uyum sıcaklık uygulamasının da gerekli olduğu rapor edilmiştir.

Bitkilerde termal toleransın kazanılması için hücrese seviyede meydana gelen zararın önlenmesi ve homeostasinin yeniden oluşumunun sağlanabilmesi için gerekli strese cevap mekanizmalarının koordineli ve sinerjistik olarak çalışması gerektiği ileri sürülmüştür [41]. 45°C’de 2-10 dakikalık yüksek sıcaklık şoku uygulamasının SSP’lerin sentezini başlattığı bildirilmiştir [16]. SSP’lerin birikiminin termal toleransın artmasına neden olarak, hücreleri yüksek sıcaklığın zararlı etkilerinden koruduğu bilinmektedir [42, 48].

Termal tolerans biyom oluşumları ve iklim değişikliklerine verilen tepkiler bakımından oldukça önemli olmasına rağmen, bitkilerin termal toleransı hakkındaki bilgilerimiz oldukça sınırlıdır. Küresel iklim değişikliğine bağlı olarak bitkilerin daha yüksek sıcaklıklara maruz kalmaları, sadece bitkilerin hayatta kalabilmelerini ve dağılımını değil aynı

zamanda tüm canlıları da etkileyecek ve ciddi ekonomik problemleri de beraberinde getirecektir. Bu nedenle termal toleransa sahip ırklar üzerinde yoğunlaşmak, gelecekte bitkilerin nesillerini devam ettirebilmeleri ve verimlilikleri açısından son derece önemli olarak görülmektedir [21].

### **SONUÇ**

Sıcaklık stresi bitki büyümesini, klorofil miktarını, fotosentetik parametreleri olumsuz yönde etkilemekte ve bitkilerde ultra strüktürel değişikliklere sebep olmaktadır. Bitkiler, antioksidant enzim aktivitelerini değiştirerek ve sıcaklık şok proteinleri üreterek belirli bir seviyeye kadar yüksek sıcaklık stresini tolere edebilirler. Bununla birlikte, her bitki türünün yüksek sıcaklık stresine cevabı farklılık göstermektedir. Sıcaklığa toleranslı kültürlerin seçimi ve uygun tarımsal tekniklerin kullanılması, bitkilerde yüksek sıcaklık stresinin etkilerini en aza indirmek için uygulanabilecek etkili stratejiler olabilir. Sonuç olarak, bitki veriminin artırılması için bitki genotiplerinin sıcaklık toleranslarının belirlenmesi, sürekli artan dünya nüfusunun besin gereksiniminin sağlanabilmesi açısından faydalı olacaktır.

### **KAYNAKLAR**

1. Ali, S., M. Rizwan, M.S. Arif, R. Ahmad, M. Hasanuzzaman, B. Ali, A. Hussain, 2020. Approaches in enhancing thermos tolerance in plants: an updated review. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39(1):456-480.
2. Baldocchi, D., S. Wong, 2008. Accumulated winter chill is decreasing in the fruit growing regions of California. *Climatic Change*, 87(1):153-166.
3. Bita, C., T. Gerats, 2013. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in Plant Science*, 4:273.
4. Boston, R.S., P.V. Viitanen, E. Vierling, 1996. Molecular chaperones and protein folding in plants. *Post-transcriptional Control of Gene Expression in Plants*, pp:191-222.
5. Bueno, A., A. Alfarhan, K. Arand, M. Burghardt, A.C. Deininger, R. Hedrich, M. Riederer, 2019. Effects of temperature on the cuticular transpiration barrier of two desert plants with water-spender and water-saver strategies. *Journal of Experimental Botany*, 70(5):1613-1625.

6. Burke, J.J., P.J. O'Mahony, M.J. Oliver, 2000. Isolation of Arabidopsis mutants lacking components of acquired thermos tolerance. *Plant Physiology*, 123(2):575-588.
7. Chen, H.H., Z.Y. Shen, P.H. Li, 1982. Adaptability of crop plants to high temperature stress [Bean, potato, soybean, tomato, heat tolerance, viability tests]. *Crop Science (USA)*.
8. Giri, A., S. Heckathorn, S. Mishra, C. Krause, 2017. Heat stress decreases levels of nutrient-uptake and-assimilation proteins in tomato roots. *Plants*, 6(1):6.
9. Gusta, L.V., T.H.H. Chen, 1987. The physiology of water and temperature stress. *Wheat and Wheat Improvement*, 13:115-150.
10. Hasanuzzaman, M., K. Nahar, M. Alam, R. Roychowdhury, M. Fujita, 2013. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(5):9643-9684.
11. Hatfield, J.L., J.H. Prueger, 2015. Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *Weather and Climate Extremes*, 10:4-10.
12. Hull, J.C., H.S. Neufeld, F.S. Gilliam, 2008. Plant ecology. *Encyclopedia of Ecology*, pp:2818-2824.
13. Hussain, H.A., Men, S., Hussain, S., Chen, Y., Ali, S., Zhang, S., Wang, L., 2019. Interactive effects of drought and heat stresses on morpho-physiological attributes, yield, nutrient uptake and oxidative status in maize hybrids. *Scientific Reports*, 9(1):1-12.
14. Khan, M.I.R., Asgher, M., Khan, N.A., 2013. Rising temperature in the changing environment: a serious threat to plants. *Climate Change and Environmental Sustainability*, 1(1):25-36.
15. Khan, A., Ali, M., Khattak, A.M., Gai, W.X., Zhang, H.X., Gong, Z.H., 2019. Heat shock proteins: dynamic biomolecules to counter plant biotic and abiotic stresses. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(21):5321.
16. Kimpel, J.A., Key, J.L., 1985. Heat shock in plants. *Trends in Biochemical Sciences*, 10(9):353-357.
17. Korkmaz, H., Durmaz, A., 2017. Bitkilerin abiyotik stres faktörlerine karşı geliştirilen cevaplar. *Gümüşhane Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Dergisi*, 7(2):192-207.
18. Krasensky, J., Jonak, C., 2012. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *Journal of Experimental Botany*, 63(4):1593-1608.
19. Körner, C., Hiltbrunner, E., 2018. The 90 ways to describe plant temperature. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 30:16-21.
20. Kubota, C., 2020. Growth, development, transpiration and translocation as affected by abiotic environmental factors. In *Plant Factory* (pp:207-220). Academic Press.
21. Lancaster, L.T., Humphreys, A.M., 2020. Global variation in the thermal tolerances of plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(24):13580-13587.
22. Levitt, J., 1980. Response of plants to environmental stresses: chilling, freezing and high temperature stresses. *Physiological Ecology: a series of monographs, texts and treatises*, 1:23-64.
23. Li, D., Wang, M., Zhang, T., Chen, X., Li, C., Liu, Y., Yang, X., 2021. Glycine betaine mitigated the photo inhibition of photosystem II at high temperature in transgenic tomato plants. *Photosynthesis Research*, 147(3):301-315.
24. Lindquist, S., Craig, E.A., 1988. The heat-shock proteins. *Annual Review of Genetics* 22(1):631-677.
25. Mansfield, M.A., Key, J.L., 1987. Synthesis of the low molecular weight heat shock proteins in plants. *Plant Physiology*, 84(4):1007-1017.
26. Mathur, S., Agrawal, D., Jajoo, A., 2014. Photosynthesis: response to high temperature stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 137:116-126.
27. Nievola, C.C., Carvalho, C.P., Carvalho, V., Rodrigues, E., 2017. Rapid responses of plants to temperature changes. *Temperature*, 4(4):371-405.
28. Neumann, D., 1989. Heat shock and other stress response systems of plants. *L. Nover, & K.D. Scharf (Eds.). Springer-Verlag*.
29. Örs, S., Ekinci, M., 2015. Kuraklık stresi ve bitki fizyolojisi. *Derim*, 32(2):237-250.
30. Özcan, M., 2020. Ekoloji ders notları. *Ondokuz Mayıs Üniversitesi Ziraat Fakültesi*, (<https://avys.omu.edu.tr/storage/app/public/muozcan/126205/ekoloji%20ders%20notu-2020.pdf>) (Erişim Tarihi: Aralık 2021).
31. Öztürk, M., Hakeem, K.R., Faridah-Hanum, I., Efe, R. (Eds.), 2015. Climate change impacts on high-altitude ecosystems. *Springer*.
32. Pregitzer, K.S., King, J.S., 2005. Effects of soil temperature on nutrient uptake. In *Nutrient acquisition by plants* (pp:277-310). Springer, Berlin, Heidelberg.
33. Ruggieri, V., Calafiore, R., Schettini, C., Rigano, M.M., Olivieri, F., Frusciante, L., Barone, A., 2019. Exploiting genetic and genomic resources to enhance heat-tolerance in tomatoes. *Agronomy*, 9(1):22.
34. Sarto, C., Binz, P.A., Mocarelli, P., 2000. Heat shock proteins in human cancer. *Electrophoresis: An International Journal*, 21(6):1218-1226.



35. Sharma, A., Kumar, V., Shahzad, B., Ramakrishnan, M., Singh Sidhu, G.P., Bali, A.S., Zheng, B., 2020. Photosynthetic response of plants under different abiotic stresses: a review. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39(2):509-531.
36. Sun, W., Van Montagu, M., Verbruggen, N., 2002. Small heat shock proteins and stress tolerance in plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Structure and Expression*, 1577(1):1-9.
37. Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I.M., Murphy, A., 2015. Plant physiology and development (No. Ed. 6). *Sinauer Associates Incorporated*.
38. Tkáčová, J., Angelovičová, M., 2012. Heat shock proteins (HSPs): a review. *Cell*, 17, 18.
39. Vierling, E., 1991. The roles of heat shock proteins in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 42(1):579-620.
40. Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., Foolad, M.R., 2007. Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61(3):199-223.
41. Wang, W., Vinocur, B., Altman, A., 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218(1):1-14.
42. Wang, W., Vinocur, B., Shoseyov, O., Altman, A., 2004. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. *Trends in Plant Science*, 9(5):244-252.
43. Wheeler, T.R., Craufurd, P.Q., Ellis, R.H., Porter, J.R., Prasad, P.V., 2000. Temperature variability and the yield of annual crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 82(1-3):159-167.
44. Xie, X., He, Z., Chen, N., Tang, Z., Wang, Q., Cai, Y., 2019. The roles of environmental factors in regulation of oxidative stress in plant. *BioMed Research International*, 2019.
45. Xu, Q., Chitnis, V.P., Ke, A., Chitnis, P.R., 1995. Structural organization of photosystem I. Photosynthesis: From Light to Biosphere. *Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands*, pp:87-90.
46. Yang, L.Y., Yang, S.L., Li, J.Y., Ma, J.H., Pang, T., Zou, C.M., Gong, M., 2018. Effects of different growth temperatures on growth, development, and plastid pigments metabolism of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) plants. *Botanical Studies*, 59(1):1-13.
47. Yarwood, C.E., 1961. Acquired tolerance of leaves to heat. *Science*, 134(3483):941-942.
48. Yıldız, M., H. Terzi, 2007. Bitkilerin yüksek sıcaklık stresine toleransının hücre canlılığı ve fotosentetik pigmentasyon testleri ile belirlenmesi. *Erciyes Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Fen Bilimleri Dergisi*, 23(1):47-60.