

DERLEME / REVIEW

**SOĞUK STRESİNİN BİTKİLER ÜZERİNE ETKİLERİ VE TOLERANS
MEKANİZMALARI**

Özlem TURAN¹, Yasemin EKMEKÇİ¹

ÖZ

Soğuk stresi, bitkilerin yeryüzündeki dağılımını belirleyen ve gelişimini etkileyerek verim kayıplarına neden olan en önemli çevre faktörlerinden biridir. Soğuk stresi; stresin şiddetine ve süresine, strese maruz kalan bitkinin genotipine ve gelişme dönemine bağlı olarak büyüme ve gelişmeyi olumsuz etkileyebilmektedir. Ancak çeşitli bitkiler, donma derecesinin üzerindeki düşük sıcaklıklara belirli bir süre maruz kaldıklarında oluşan fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler değişiklikler sonucu soğuğa karşı tolerans kazanmaktadırlar.

Anahtar Kelimeler : Soğuk stresi, Soğuk uyumu ve toleransı, Tolerans mekanizmaları.

**THE EFFECTS OF COLD STRESS ON PLANTS AND TOLERANCE
MECHANISMS**

ABSTRACT

Cold stress is one of the most important environmental stresses which determines the distribution and causes loss of productivity by influencing the development of plants in the world. It negatively affects plants growth and development depending on the intensity and duration of the stress, genotype and development stage of the plant exposure to the stress. However, various plants acquire cold tolerance with many physiological, biochemical and molecular changes that occur by exposure to a particular period of low, non freezing temperatures.

Keywords: Cold stress, Cold acclimation and tolerance, Tolerance mechanisms.

1. GİRİŞ

Bitkiler çeşitli biyotik (patojenler, otçullar, insan tahribatı, rekabet vb.) ve abiyotik (düşük ve yüksek sıcaklık, kuraklık, tuzluluk, radyasyon vb.) stres faktörlerinden önemli derecede etkilenirler. Bitkilerin bu stres faktörlerine maruz kalmaları, onların genetik potansiyellerine ulaşmalarını engeller ve ürün verimliliklerini sınırlar. Dünyada verim düşüklüğünün temel nedeni olan abiyotik stresler, önemli ürünlerin ortalama verimini %50 ya da daha fazla düşürür (Bray vd., 2000).

Soğuk; özellikle tropik ve yarı tropik bölge bitkilerindeki ürün miktarını ve kalitesini kısıtlayan abiyotik stresler arasında yer almaktadır (Yang vd., 2005a). Bununla beraber, çeşitli bitkiler düşük fakat donma derecesinde olmayan sıcaklıklara belirli bir süre maruz kalarak soğuğa karşı toleransı artırma yeteneğine sahiptirler. Soğuk uyumu olarak tanımlanan bu olayın soğğun neden olduğu zararı azalttığı bilinmektedir (Thomashow, 1999). Bu nedenle, bitkilerde soğuğa toleransı ve uyumu sağlayan fizyolojik ve biyokimyasal mekanizmaların aydınlatılması, ürün veriminin artırılması ve soğuğa toleranslı bitkilerin geliştirilebilmesi için büyük önem taşımaktadır.

¹Hacettepe Üniversitesi, Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, Beytepe 06800 Ankara.
yase@hacettepe.edu.tr

Bu derlemede, soğukun bitkiler üzerine etkileri, bitkilerin soğuk stresine karşı geliştirdikleri tolerans mekanizmaları ve soğuk uyumu sırasında indüklenen fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler değişiklikleri aydınlatan literatürün güncelleştirilmesi amaçlanmıştır.

2. SOĞUK STRESİ

Kuraklık, yoğun ışık ya da hava kirliliği gibi diğer çevresel streslerden farklı olarak soğuk, bir bitkinin her bir hücresindeki her bir molekülün termodinamik mikroklimasında büyük, anlık ve eş zamanlı değişikliği gösterir (Kratsch ve Wise, 2000). Her bitkinin normal büyüme ve gelişim gösterebilmesi için, belirli bir optimum sıcaklık derecesi gerekmektedir ve bu sıcaklık derecesinin altındaki sıcaklıklar bitkilerde soğuk stresi olarak algılanmaktadır. Ayrıca, belirli sıcaklık koşulları bir bitki için optimum olurken, diğer bitki için strese neden olabilmektedir (Mahajan ve Tuteja, 2005).

Soğuk stresinden etkilenmelerine göre bitkiler 3 gruba ayrılırlar;

- Soğuğa hassas olanlar (12°C'nin altındaki sıcaklıklardan zarar görürler)
- Soğuğa toleranslı fakat dona duyarlı olanlar (12°C'nin altındaki sıcaklıklara uyum sağlayabilir, fakat donma sıcaklıklarında hayatta kalamazlar)
- Donmaya toleranslı olanlar (donma sıcaklığının altındaki sıcaklıklarda hayatta kalabilirler ve bu sıcaklıklara uyum sağlayabilirler)

Soğuk ve donma streslerinin doğası farklıdır. Soğuk stresi hücreler üzerine düşük sıcaklığın doğrudan etkisidir. Donma ise dolaylı olarak rol oynar, hücreleri buz oluşumu ile zarara uğrattır (Pearce, 1999).

3. SOĞUK STRESİNİN BİTKİLER ÜZERİNE ETKİLERİ

Bitkiler, maruz kaldıkları soğuk streslerini tolere edebilmek için stratejiler geliştirirler. Ancak, aşırı düşük sıcaklıklara maruz kaldıklarında bitkilerin geliştirdikleri bu stratejiler yeterli olmayıp, bitkilerde zarar meydana gelir. Donma derecesinin üzerindeki düşük sıcaklıklarda meydana gelen soğuk zararı, bitkinin soğuğa maruz kalmasıyla tetiklenen fiziksel ve/veya fizyolojik değişikliklerdir. Fizyolojik değişiklikler birincil (primer) ve ikincil (sekonder) zarar olarak ikiye ayrılabilir. Birincil zarar, bitkide fonksiyon bozukluğuna neden olan ilk hızlı tepkidir. Fakat,

bu fonksiyon bozukluğu geri dönüşümlü olup, sıcaklığın normal koşullara yükselmesi sonucunda kolayca düzelebilir. İkincil zarar ise birincil zararın bir sonucu olarak ortaya çıkan fonksiyon bozukluklarıdır ve geri dönüşümlü olmayabilir. Bununla beraber, karakteristik soğuk zararının görsel belirtileri, ikincil soğuk zararından kaynaklanır (Rab ve Saltveit, 1996).

Bitkilerde meydana gelen soğuk zararı belirtileri; sıcaklığa, soğuğa maruz kalma süresine, bitkiye (genotipe), bitkinin gelişim evresine, soğukla temas eden dokuya, rüzgara, suya, besinlere ve ışık gibi diğer çevresel koşullara bağlı olarak değişir (Saltveit ve Morris, 1990). Genel olarak bu belirtiler; bitki büyüme hızının azalması, yaprak genişliğinin azalması, hücresel otolizin ve yaşlanmanın artması, programlanmış hücre ölümleri, ışıkta fotooksidasyon sonucu klorofil kaybı nedeniyle klorozis oluşumu, hücre zar yapılarının bozulması ve bunun sonucunda hücresel bütünlüğün bozulması, protoplazmik akışın en az düzeye inmesi ve nekrozis olarak özetlenebilir (Saltveit ve Morris, 1990; Kratsch ve Wise, 2000; Mahajan ve Tuteja, 2005; Bertamini vd., 2007; Rymen vd., 2007).

3.1. Soğuk Stresinin Hücresel Düzeyde Etkileri

3.1.1. Soğuk Stresinin Hücre Zarı Üzerine Etkisi

Soğukun bitkiler üzerindeki en olumsuz etkisi hücre zarı zararlarına yol açmasıdır. Bu zarar büyük ölçüde dehidrasyon nedeniyle meydana gelmektedir. Hücre zarı lipidlerinin içeriği bitkinin soğuk duyarlılığında ya da toleransında büyük önem taşımaktadır (Mahajan ve Tuteja, 2005). Hücre zarı karakteristik olarak yüksek oranda fosfolipid, serbest ve glikozlanmış sterol ve serebrosidler (monoglikosilseramidler) içerir. Tüm hücre zarları aynı lipid çeşitlerine sahip olsa da farklı bitki türleri arasında fosfolipid, sterol ve serebrosid oranları oldukça değişiktir. Soğukla temas sırasında hücre zarının lipid içeriğinde bir dizi değişiklik meydana gelir. Öncelikle, birçok türde ortak olarak, hücre zarının fosfolipid oranında artış gözlenir. Artan soğuk stresinde, soğuğa toleransın maksimum olduğu seviyede, hücre zarındaki serebrosidlerin oranı azalır, fakat azalmanın miktarı bitki türlerine göre çeşitlilik gösterir (Uemura ve Steponkus, 1999). Ayrıca, türler arasında hücre zarının yağ asidi doyumluğu ile bitkinin soğuk duyarlılığı birbirleriyle ilişkilidir. Hücre zarı lipidlerinin faz ve akışkanlık özellikleri yağ asidi doyumluk derecesinden etkilenir. Zar lipidleri iki çeşit yağ asidinden oluşur: doymamış ve doymuş yağ asi-

di. Doymamış yağ asitleri iki karbon atomu arasında bir ya da daha fazla çift bağ içerirler (-CH=CH-), oysa doymuş yağ asitlerinin karbon atomları tamamen "H" atomlarıyla doyurulmuştur (-CH₂-CH₂-). Doymuş yağ asidi içeren yağlar, doymamış yağ asidi içeren yağlardan daha yüksek sıcaklıklarda katılaşır. Bu yüzden, zardaki doymamış yağ asitlerinin bağıl oranı zar akışkanlığını önemli derecede etkiler. Hücre zarının yarı kristalin (sıvı-mozaik) fazdan jel fazına değiştiği sıcaklık "geçiş sıcaklığı" olarak tanımlanır. Soğuğa duyarlı bitkiler daha yüksek doymuş yağ asidi oranına, böylece, daha yüksek geçiş sıcaklığına sahiptirler. Bu durum, soğuğa duyarlı bitkilerin hücre zarlarının sıvı mozaik fazdan katı jel fazına geçme eğilimini artırmakta ve buna bağlı olarak, hücre zarında iyon sızıntılarına neden olmaktadır. Diğer taraftan, soğuğa toleranslı türler daha yüksek doymamış yağ asidi oranıyla göze çarparlar ve daha düşük geçiş sıcaklığına sahiptirler (Mahajan ve Tuteja, 2005; Bakht vd., 2006; Uemura vd., 2006; Wang vd., 2006).

Bitkinin maruz kaldığı soğuk, hücre zarlarındaki fosfolipid moleküllerinin açıl kuyrukları tarafından algılanır ve fosfolipidlerin polar başları birbirine yaklaşır. Böylece, sıvı mozaik fazdaki bölgeler (domain) jel fazı domainlerine dönüşür. Jel fazı domainleri sıkı ve düşük kinetikli lipidleri ve sert paketlenmiş açıl zincirlerini içerir. Hücre zarı çift tabakasında bir jel faz domaininin bulunması dahi, integral zar proteinlerinin doğru fonksiyon göstermesini engeller ve hücre zarı etkili geçirgenlik özelliğini devam ettiremez (Lyons, 1973; Vigh vd., 1998; Bakht vd., 2006). Soğukun zar lipidlerinin faz özellikleri üzerine bu etkisi yüzünden turgor kaybı ve sitoplazmik sıvı sızıntısı meydana gelir ve hücre bütünlüğü bozulur (Vigh vd., 1998; Martz vd., 2006; Morsy vd., 2007). Bitkinin maruz kaldığı soğuk stresinin süresi kısa olduğunda, meydana gelen bu olumsuz etkiler onarılabilmektedir. Stresin uzun süreli olması ise enerji metabolizmasının eksikliği, fotosistemlerin bozulması, hücre otolizi ve ölüm gibi zararların birbiri ardına oluşmasına neden olmaktadır (Şekil 1).

3.1.2 Soğuk Stresinin Organeller Üzerine Etkisi

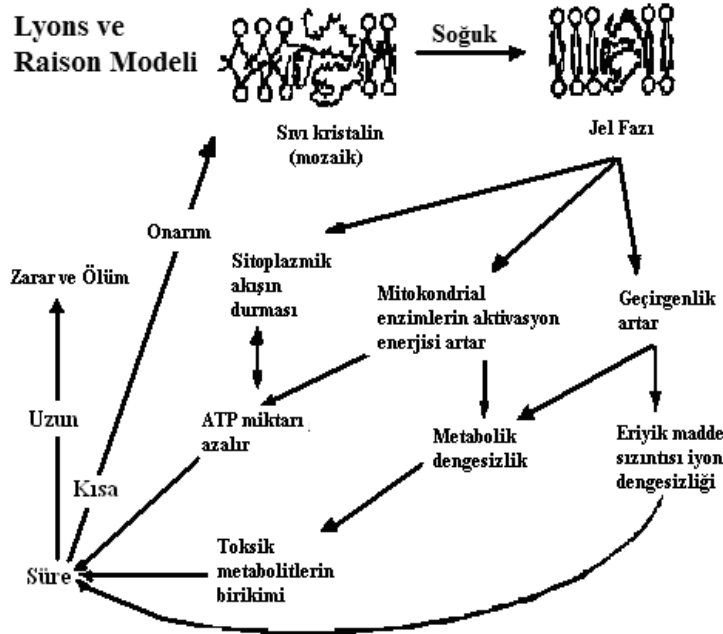
Soğuk stresinde ilk ve en şiddetli etkilenen organel, kloroplasttır. Tipik olarak soğuk zararının belirtileri kloroplast şişmesi, tilakoyidlerin biçim değiştirmesi ve şişmesi, nişasta granüllerinin boyutunda ve sayısında bir azalma ve kloroplast zarından periferik retikulum denilen küçük çıkıntılarının oluşumudur (Kratsch ve Wise, 2000).

Kloroplast şişmesi, soğukun hücresel etkileri çalışmalarında hemen hemen evrensel bir belirti olup, stromal osmotiklerdeki artış ile kendini gösterir (Sfakianaki vd., 2006). Kloroplast şişmesine yol açan ve osmotik olarak aktif olan ajanlar nişasta bozulma ürünleriyle ilişkilidir (Şekil 2). Nişasta, soğuk stresi sırasında çözünür şekerlere dönüştürülür (Kaplan vd., 2006) ve bu nedenle, yaprak çözünür şekerleri soğuk stresinde artma eğilimindedirler (Strand vd., 1997; Nayyar vd., 2005a). Nişasta granülleri soğuğa toleranslı ve hatta soğuğa duyarlı olan türlerde bile, kloroplastik amilazlar tarafından çözünür ve şekerlere yıkılırlar (Kratsch ve Wise, 2000).

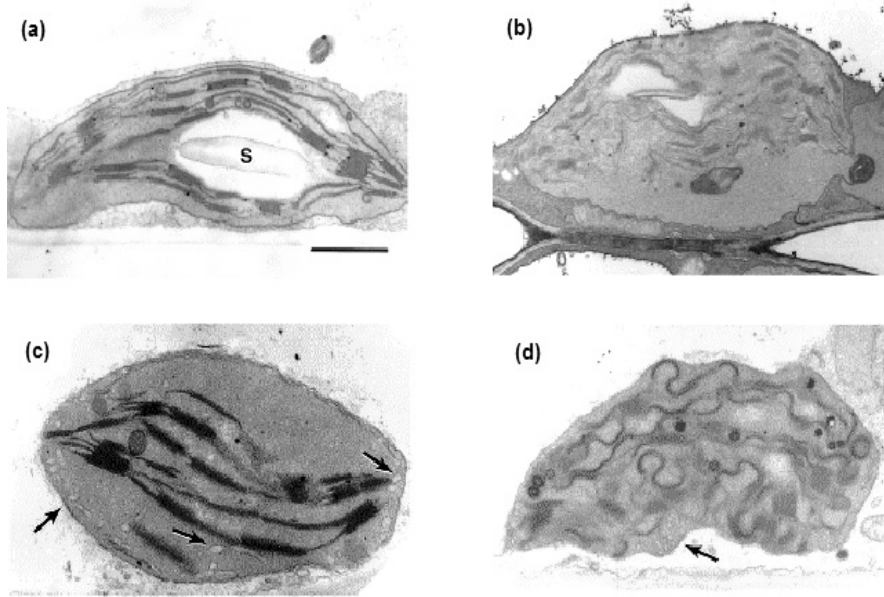
Yüksek organizasyonlu bitkilerde, kloroplast tilakoyid zarları 4 gliserolipid içerirler. Bunlar; monogalaktosil diaçil diaçilgliserol, digalaktosil diaçilgliserol, sülfokinovosil diaçilgliserol ve fosfatidilgliseroldür. Fosfatidilgliserol, bitkinin soğuğa duyarlılığı ile yakından ilişkilidir. Tilakoyid zarlardaki fosfatidilgliseroller, daha yüksek erime sıcaklığına dolayısıyla, daha yüksek donma sıcaklığına sahiptirler. Bu nedenle, soğuğa duyarlı türlerin tilakoyid zarlarındaki fosfatidilgliserol içeriği, soğuğa toleranslı türlerden daha fazladır (Xu vd., 2003). Ayrıca, soğuk stresi sırasında fotooksidatif koşullar yüzünden tilakoyid genişlemesi meydana gelir. Soğuğa duyarlı bitkiler, ışıpta soğuğa maruz kaldıklarında şiddetli fotooksidasyona uğrarlar ve tilakoyid genişlemesi bu gibi çevresel koşullar altında ortak bir belirtidir (Şekil 2b). Tilakoyid genişlemesi paraquat ve antrazin gibi fotooksidatif herbisit uygulamalarında da görülür (Kratsch ve Wise, 2000).

Kloroplastta periferik retikulum genellikle soğuk zararının bir sonucu olarak ortaya çıkar (Şekil 2c-d). Taşıma kapasitesinde soğukla indüklenmiş bir azalma olduğunda, kloroplast iç zarının yüzey alanını artırmak için periferik retikulum gelişir. Periferik retikulum, metabolitlerin kloroplast içine veya dışına hızlı taşınımında görev alır ve Ca⁺² iyonlarının tutunmasında rol oynar. Periferik retikulum düşük sıcaklıklara uyum sırasında kloroplast zarından tilakoyidlere yağların ve tilakoyid bileşenlerinin taşınımını artırmaya hizmet eder (Kratsch ve Wise, 2000).

Mitokondri, kloroplastın aksine soğuk stresine daha toleranslı bir organeldir ve sadece soğuğa karşı aşırı duyarlı bitkilerin mitokondrieleri düşük sıcaklıklardan görünür şekilde etkilenir. Aşırı duyarlı türlerde, (örneğin mısır), mitokondri zarının fiziksel durumunun değiştiği ve bu nedenle sitokrom c oksidaz aktivitesinin azaldığı bildirilmiştir (De Santis vd., 1999; De Virville vd., 2002).



Şekil 1. Soğuk zararı modeli (Lyons, 1973)



Şekil 2. Soğuğa duyarlı bir bitkinin kloroplastlarındaki soğuk zararı belirtileri. (a) optimum koşullardaki bitkinin kloroplastı. (b) yüksek ışık şiddetinde 9 saat 5°C'ye (c) karanlıkta 72 saat 5°C'ye (d) 144 saat 5°C'ye ve bunun 16 saati yoğun ışığa maruz bırakılmış kloroplast. (s) nişasta granülünü, oklar ise periferik retikulum oluşumunu göstermektedir (Kratsch ve Wise, 2000).

Nukleus, donma derecesinin üzerindeki düşük sıcaklık stresinde nadiren görünür değişikliklere uğrar. Aşırı duyarlı bitkilerin soğuk stresine maruz bırakılmış hücre kültürlerinde kromatinin yoğunlaşması (Yun vd., 1996), kromatin ve çekirdekçiklerdeki parçalanma

nedeniyle çekirdekte meydana gelen şişme ve mikrofilamentlerde yığılma gözlenmiştir (Ishikawa, 1996). Tüm bunlara ek olarak, düşük sıcaklıklara maruz kalan hücrelerde golgi vezikülleri genişler ve endoplazmik retikulum irileşir (Ishikawa, 1996).

3.2 Soğuk Stresinin Bitki Organları Üzerine Etkileri

Soğuğa duyarlı fidelerin donma derecesinin üzerindeki düşük sıcaklıklara maruz bırakılması, kök iletiminin ve su alınımının azalmasına, kök ucunun düşmesine ve kök büyümesinin azalmasına neden olur (Rab ve Saltveit, 1996; Aroca vd., 2001). Kökler, rizomlar ve soğanlar soğuğa, toprak üstü organlarından daha duyarlıdır, fakat toprağın sıcaklığın şiddetini hafifletme kapasitesi nedeniyle tarlada bu organlar sürgünlerin maruz kaldığı sıcaklığa maruz kalmazlar. Bununla birlikte, deneyler saksıda yapıldığında bu hafifletici etkinin ortadan kalktığı gösterilmiştir (Fennell ve Markhart, 1998).

Soğuk zararının ilk belirtilerinden biri de kökten su alımı ve transpirasyon arasındaki dengenin değişmesi nedeniyle meydana gelen gövde dehidrasyonudur (Vernieri vd., 2001). Ayrıca, kökte olduğu gibi gövdede de büyüme hızı azalır. Soğuk uygulaması sonucu bitkilerin yaprak genişliği azalır. Daha şiddetli soğuk stresi hücresel otolizi ve yaşlanmayı artırır. Otoliz ve yaşlanma tüm dokuda ya da dokuların yüzeyinde lezyonlara sebep olabilir. Fakat bu lezyonlar, genellikle, hücre çöküşüne bağlı olarak yaprak epidermisinde çukur ya da batık alanlar olarak görülmektedir. Soğuk stresi sırasında, ışıktaki fotooksidasyon sonucu klorofilin bozulması nedeniyle yapraklar sararır (klorozis) ve nekrotik benekler meydana gelir (Saltveit ve Morris, 1990).

Soğuğa en duyarlı organlar üreme organlarıdır. Soğuk, çiçek indüksiyonunu, polen üretimini ve çimlenme zamanını olumsuz etkileyebilir ve bazı duyarlı türlerde çiçek açma zamanında düşük sıcaklığa maruz kalma, kısırlığa neden olabilir.

3.3 Soğuk Stresinin Bitkinin Gelişim Evreleri Üzerine Etkileri

Düşük sıcaklıklardan etkilenen bitkilerde soğuğa duyarlılık, bitkinin gelişim fazına bağlıdır. Tohum, düşük nem içeriği ve dinlenme halinde (dormant) olması nedeni ile uzun süreli düşük sıcaklıklara çok toleranslıdır. Suyun tohumla buluşmasıyla birlikte tohum, soğuğa duyarlı hale gelebilir. Soğuk, suyun emilimini geciktirir ya da ilk emilimi sırasında zar bütünlüğünü bozar, elektrolit (iyon) sızıntısını artırır ve çimlenmeyi önler (Bois vd., 2006).

Çimlenme ve erken fide gelişim evreleri düşük sıcaklıklardan önemli şekilde etkilenir-

ler. Büyüme ve gelişme baskılanır, hatta aşırı duyarlı türlerde tepe tomurcuğu zarar görür (Prasad vd., 2006). Vegetatif evrede fideler soğuğa genellikle olgun bitkilerden daha duyarlıdır.

Reprodaktif evrenin her safhası (üreme organlarının oluşumu, çiçeklenme ve tohum oluşumu) soğuk stresine duyarlıdır. Düşük sıcaklıklarda polen çimlenmesi ve polen tübü oluşumu baskılanır (Clarke ve Siddique, 2004). Çiçeğin erkek ya da dişi kısımlarında soğuk stresi nedeni ile meydana gelen herhangi bir bozukluk, çiçek dökülmesine sebep olur (Nayyar vd., 2005b).

4. SOĞUK STRESİNİN FOTOSENTEZ ÜZERİNE ETKİLERİ

Fotosentez, ışık enerjisini biyokimyasal olarak kullanılabilen kimyasal potansiyel enerjiye (ATP) ve redoks potansiyel enerjisine (NADPH), kloroplast tilakoyid zarlarının bileşenleri aracılığıyla dönüştüren başlıca mekanizmadır. Fotosentezin birincil reaksiyonları sıcaklığa bağımlı değildir ve ışık enerjisini yakalamak ve bu enerjiyi redoks potansiyel enerjiye aktarmak için fotosistem (PS) I ve PSII tarafından katalizlenirler. Buna karşılık, sıcaklığa bağımlı biyokimyasal reaksiyonlar bu redoks potansiyel enerjisini kararlı NADPH formuna dönüştürür (Paul ve Foyer, 2001; Ensminger vd., 2006). Bu sıcaklığa bağımlı reaksiyonlar soğuk stresi koşullarında inhibe olurlar (Allen ve Ort, 2001; Foyer vd., 2002).

Düşük sıcaklıklar kinetik etkiler yüzünden tüm metabolik reaksiyonları yavaşlatır. Ancak, özellikle fotosentez açısından iki duyarlı metabolik reaksiyon vardır; bunlar CO₂ fiksasyonu ve stoma açıklığını düzenleyen reaksiyonlardır. Bu nedenle, stomanın su kaybını düzenleme yeteneğinin ve CO₂ değişiminin engellenmesi yaprakların soğuğa maruz kalmalarının iki önemli sonucudur. Kök zarından su geçirgenliğinin azalması nedeni ile stoma açıklığı düşük sıcaklıklarda genellikle azalır (Vernieri vd., 2001). Düşük sıcaklıklarda fotosentez ve transpirasyon ağı arasında karşılıklı bir ilişki birçok bitkide gözlemlenmiş olsa da, azalan stoma kontrolü azalan fotosentezin tek nedeni değildir. Alternatif olarak zarar, CO₂ fiksasyonunda yer alan enzimlerde (Allen ve Ort, 2001), fotosentezin geri bildirim inhibisyonunu sağlayan şekerlerin yapraklardan havuzlara yer değiştirmesinde ve/veya yavaş stomatal karşılık verme ya da köklerin su geçirgenliğinin azalması nedeniyle değişen su ilişkileri yüzünden (Yang vd., 2005b) meydana gelebilir.

4.1 Soğuk Stresi ve Fotoinhibisyon

Işıktaki düşük sıcaklık koşulları altındaki fotosentetik aygıtlar kimyasal enerji için gerektiren fazla foton yakaladıklarında, PSII boyunca elektron taşınımı inhibe edilir (Sfakianaki vd., 2006). Fotosentezin ışık ile inhibe olmasına “fotoinhibisyon” denir. Bu inhibisyon ise PSII'nin D1 reaksiyon merkez proteininin degradasyonuna neden olur (Szilárd vd., 2005), bu durum fotozarar olarak adlandırılır.

Fotosentezin fotoinhibisyonu, soğuğa erken bir cevaptır ve sıcaklıklar düştükçe artar. Bu artışın asıl nedeni, soğukta eksitasyon enerjisinin karbon metabolizmasında kullanılmasındaki azalmadır. Fotoinhibisyon, ışığın bitkiler için aşırı olduğu durumlarda meydana gelir. Sıcaklığın düşmesiyle Calvin döngüsündeki enzimlerin aktivitesi de düşer, sonuçta kullanılan fotonlarda bir düşüş ve fotoinhibisyonda bir artış meydana gelir. Soğuğa maruz kalma orta ya da yüksek ışık yoğunlukları ile beraber meydana gelirse, fotosentezde soğuk zararı çok daha şiddetli olur.

Soğuk, CO₂ fiksasyonu gibi işlemlerde kimyasal enerji talebini azaltarak fotosistemlerin aşırı eksitasyonunu destekler. Fazla eksitasyon enerjisi ışıktan oksijene transfer edilir, böylece PSII'nin reaksiyon merkezindeki D1 proteininde fotooksidatif zarar meydana gelir (Bertamini vd., 2005; 2007; Ohira vd., 2005). Aktive olmuş oksijeni uzaklaştıracak enzimlerin aktiviteleri düşer, bunun nedeni düşük sıcaklıklarda bu savunma sistemlerinin azalmasıdır. Örneğin, katalaz soğuğa duyarlı bitkide düşük sıcaklıklarda fotoinaktive edilmiştir (Lukatkin, 2002). Bu durum, hidrojen peroksit birikimine ve aktif oksijenin degradatif reaksiyonları başlattığı diğer kloroplast ya da sitozol bölgelerine kaçmasına izin verir.

Soğuk stresine maruz kalma PSII'nin onarımını engeller. Reaksiyon merkezindeki D1 proteininin yıkılıp yeniden sentezlenme (turnover) hızı düşük sıcaklıklarda yavaştır (Hull vd., 1997; Szilárd vd., 2005) ve bu nedenle, bu proteinin yeni PSII kompleksi içindeki yerleşimi bloke edilir.

Soğuk, zeaksantin oluşumunu inhibe eder. Zeaksantin normalde PSII'nin anteninde eksitasyon enerjisini yakalar ve bunu ısı olarak dağıtır (Hirotzu vd., 2004). Ksantofil döngüsünde violaksantin, violaksantin deepoksidaz varlığında zeaksantine dönüşür. Zeaksantin violaksantinden üretimi normal koşullar altın-

da yüksek ışık ve düşük tilakoyid lümen pH'sı ile indüklenir, fakat bu işlem soğukta bloke edilir (Alscher vd., 1997; Hull vd., 1997; Logan vd., 2006). Ayrıca, zeaksantin aşırı eksitasyon enerjisini ısı enerjisine dönüştürme işlemi, hem ışıktaki hem de karanlıkta soğuk nedeniyle inhibe edilir (Flexas vd., 1999).

Stromadaki karbon indirgenmesi ise, hem ışıktaki hem de karanlıkta soğuğa bağlı olarak rubisco aktivitesinde meydana gelen azalma nedeniyle inhibe edilir. Sitolzde karbohidrat kullanımının inhibe edilmesi, ışıktaki ve düşük sıcaklıktaki fonksiyonu bozulan sükröz fosfat sentaz nedeniyle (Foyer vd., 2002). Bu enzim, stromadan sitozole taşınan tiroz fosfatları, sükröz ve inorganik fosfata ayırır. Fakat aktivitesinin bozulması tiroz fosfatların birikimine ve böylece, son ürün inhibisyonuna neden olarak fotosentezi baskılar (Bertamini vd., 2005).

Tüm bunlara ek olarak, soğuk stomaların hem ışıktaki hem de karanlıkta kapanmasına neden olur. Soğuk ile indüklenen stoma kapanmasının iki nedeni vardır. Birincisi, mezofil fotosentezinin doğrudan inhibisyonu, içsel olarak CO₂'nin artışına ve sonuçta da stomaların kapanmasına neden olur. İkinci neden, su sıkıntısı olabilir, çünkü soğuk ile köklerde hidrolitik iletkenlik azalır ve topraktan su alımı önemli derecede inhibe olur ve su kaybını önlemek için stomalar kapanabilir (Yang vd., 2005b). Stomanın kapanması içsel CO₂'nin azalmasına ve fotosentezin inhibisyonuna neden olur.

4.2 Soğuk Stresi ve Fotooksidatif Stres

Soğuk gibi birçok çevresel stres, absorblanan ışık enerjisi ve yararlanılan ışık enerjisi arasındaki dengeyi bozar. Bu durum O₂'nin indirgenmesi yerine singlet O₂ (¹O₂) yani reaktif oksijen türlerinin (ROT) oluşmasına neden olur (Logan vd., 2006). ROT'un ışıktaki meydana gelmesine “fotooksidatif stres” denir. Bu olay iki yolla meydana gelebilir:

- 1- Fotosentetik aktivitenin bir sonucu olarak enerjinin ya da elektronların doğrudan oksijene aktarılması,
- 2- Dokuların ultraviyole ışımaya maruz kalması.

Fotosentez sırasında reaktif oksijen türlerinin oluşumu birçok bileşen ile en aza indirgenir ve fotooksidatif stres düzenleyici mekanizmalarla giderilir. ROT'lar hızlı ve verimli antioksidatif sistemler ile hızlıca yok edilir (Foyer ve Noctor, 2005).

5. SOĞUK STRESİ VE OKSİDATİF STRES

Bitkiler, diğer fotosentetik organizmalar gibi, atmosferik oksijenin varlığında gelişirler; oksijenin büyük enerji potansiyelini kullanabilmek ve aynı zamanda, bu oksidantın ve ROT olarak bilinen O_2 'den türemiş aktif moleküllerin yıkıcı etkilerini sınırlayabilmek için metabolik yollar geliştirmişlerdir (Navrot vd., 2007). Reaktif oksijen türleri [süperoksit molekülü (O_2^-), singlet oksijen (1O_2), hidrojen peroksit (H_2O_2) ve hidroksil radikalleri (OH)] normal hücre metabolizması ürünleridir ve savunma mekanizmaları tarafından ortamdan uzaklaştırılırlar (Scandalios, 2001). Normal koşullar altında ya da çeşitli streslere (soğuk ve donma, kuraklık, kuruma, sel, herbisit uygulamaları, patojen saldırılar ve radyasyon) maruz kalma sırasında hem kloroplast hem de mitokondri ROT üretir. Elektron taşıma zincirindeki aksaklıklara bağlı olarak CO_2 fiksasyonundaki kısıtlamalar kloroplastlarda ROT oluşumunun esas nedenidir. Mitokondride ise, benzer olarak stres koşulları altında elektron taşıma zincirinde meydana gelen aksaklıklar ROT üretiminin başlıca mekanizmasıdır (Davidson ve Schiestl, 2001; Suzuki ve Mittler, 2006). ROT zar lipidlerinin peroksidasyonuna, DNA zincirlerinin kırılmasına ve enzimlerin inaktivasyonuna neden olur (Cheng ve Song, 2006).

Stres koşulları sonucu oluşan ROT, uzaklaştırma mekanizmalarının yetersiz kalması yüzünden bitkide oksidatif stres meydana getirir. Oksidatif stres protein karbonilasyonuna, disülfid ve ditrozin köprülerinin oluşmasına, hidrofobik etkileşimlerden dolayı protein yığılmalarına neden olur (Tambussi vd., 2004).

5.1 Reaktif Oksijen Türleri

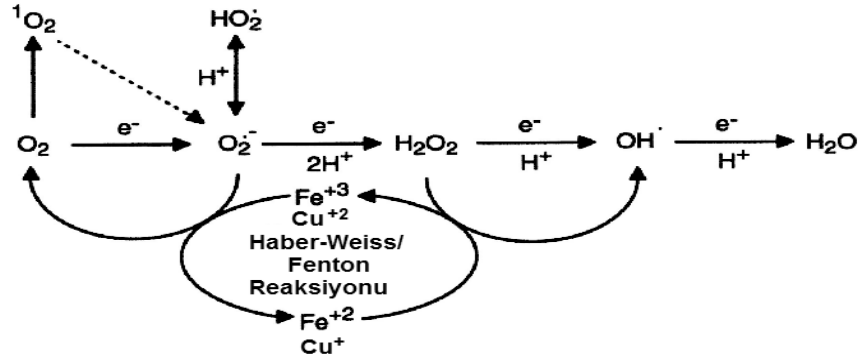
Oksijenin tek elektron alarak indirgenmesi sonucu oluşan ilk oksiradikal ürün, süperoksit radikali (O_2^-), hücrede meydana gelen reaksiyonlar nedeniyle hidroksil radikali (OH) ve singlet oksijen gibi diğer reaktif oksijen türlerini oluşturabilir (Şekil 3) (Alscher vd., 1997). Bu radikal kloroplastlarda meydana gelen Mehler reaksiyonu ve/veya mitokondrideki elektron sızıntıları sonucu oluşur. Süperoksitin kendisi, fazla reaktif değildir ve daha çok hidrojen peroksit (H_2O_2) ve ardından OH oluşturarak etkilidir. İki molekül süperoksit radikalden meydana gelen H_2O_2 (Şekil 3) DNA kırılmalarına, protein denatürasyonlarına ve aynı zamanda kloroplast stromasının thioeredoksin enzimleri gibi thiol içeren enzim-

lerin inaktivasyonuna neden olur ve bitki hücreleri için çok toksiktir (Hagar vd., 1996). H_2O_2 , kloroplast ve mitokondride fotokimyasal ve solunum olayları sonucu oluşur. Ayrıca peroksizomlarda fotosolunum sırasında glikolat glioksilik aside yükseltgendiğinde de üretilir (Mittler vd., 2004). Hidrojen peroksit Fenton reaksiyonu ile hidroksil ya da süperoksit radikaline dönüştürülür. Hidroksil radikalleri ya doğrudan suyun radyasyon veya ultraviyoleye maruz kalarak iyonize olmasıyla ya da hücredeki çeşitli reaksiyonlar sonucunda oluşurlar. Son derece reaktifler ve biyolojik açıdan önemli makromoleküllerin tüm çeşitlerinde, özellikle nükleik asitlerde, zarara neden olurlar. Kloroplastlarda bakır ya da demirin varlığında oksijen dönüşüm aktivitesindeki hızlı azalmanın başlıca nedeninin bakır ya da demir ile katalizlenen Haber-Weiss mekanizmasıyla süperoksit iyonundan hidroksil radikallerinin oluşmasıdır (Şekil 3) (Yruela vd., 1996).

5.2 Reaktif Oksijen Türlerine Karşı Geliştirilen Antioksidant Savunma Mekanizmaları

Bitkilerde, hüresel zar ve organelleri ROT'ların zarar verici etkisinden korumak için antioksidant savunma sistemleri oldukça önemlidir (Lee ve Lee, 2000). Soğuk stresi gibi çevresel stresler metabolik fonksiyon bozukluklarına ve ROT üretiminin artmasına neden olurlar. Zararlı ROT'ların detoksifikasyonu için gereken yüksek verimli antioksidant savunma sistemleri tüm bitki hücrelerinde bulunur (Seppänen ve Fagerstedt, 2000). Bu antioksidant savunma sistemleri enzimatik ve enzimatik olmayan olarak sınıflandırılır (Hernández-Nistal vd., 2002). Enzimatik savunma sistemleri süperoksit dismutaz (SOD), askorbat peroksidaz (APX), katalaz (CAT), peroksidaz (POD), glutatyon redüktaz (GR) ve monodehidroaskorbat redüktaz (MDHAR) enzimlerinden oluşurken, enzimatik olmayan savunma sistemlerini askorbat (AsA), glutatyon, karotenoid, α -tokoferol, antosiyanin ve flavonoidler oluşturur (Choi vd., 2002).

Antioksidant savunma sistemlerinin stres koşullarına verecekleri cevaplar tamamıyla bitki ve stres çeşidine ve stresin uygulanma süresine bağlıdır.



Şekil 3. Moleküler oksijenden (O₂) türeyen ROT'ların kendi içlerindeki dönüşümleri. O₂ aşırı enerjiyle çiftleşmemiş elektronlardan birinin ters dönmesi sağlanarak, aktive edilebilir ve singlet oksijen oluşur (¹O₂). Alternatif olarak, bir elektronun indirgenmesi süper oksit (O₂⁻) radikalinin oluşumuna neden olur. O₂⁻ konjuge asidi olan hidroperoksil radikali (HO₂) denkleminde yer alır. Sonraki indirgenme basamaklarında ise hidrojen peroksit (H₂O₂), hidroksil radikali (OH·) ve su (H₂O) oluşur. Hücrelerde yükseltgenmiş formda bulunan metal iyonları (Fe⁺³, Cu⁺²), O₂⁻ varlığında indirgenirler ve dolayısıyla, Fenton ya da Haber-Weiss reaksiyonları aracılığıyla H₂O₂'nin OH·a dönüşümü katalizlenebilir (Vranová vd., 2002).

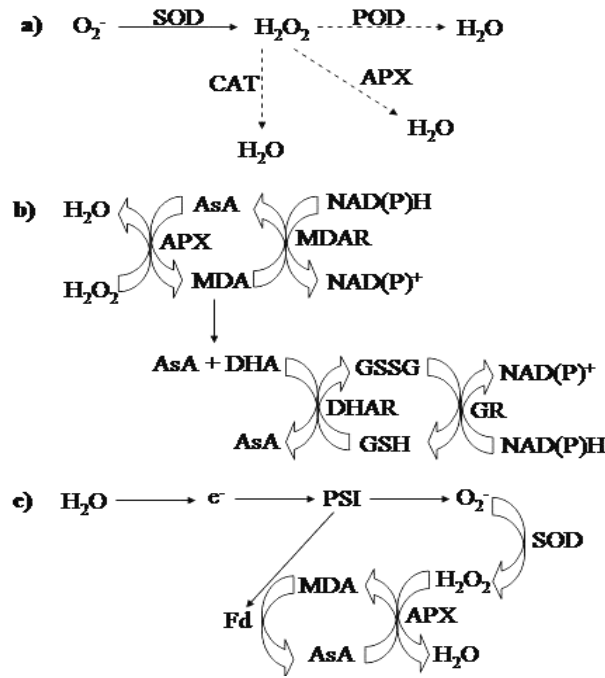
5.2.1 Enzimatik Savunma Sistemleri

SOD, aerobik organizmaların tüm hücrelerinde bulunur ve süperoksit radikalinin hidrojen peroksit dönüşümünü katalizler (Şekil 4a). ROT'lar enzimatik olarak uzaklaştırma sistemindeki ilk zinciri oluşturur (Møller, 2001). SOD, metalloenzimler grubundadır (Lee ve Lee, 2000) ve metal kofaktörlerine ve hücre altı yerleşimlerine göre sınıflandırılır. Baskın olan formları mitokondrial mangan-süperoksit dismutaz (Mn-SOD), sitozolik ve kloroplastik bakır/çinko-süperoksit dismutaz (Cu/Zn-SOD) ve birçok bitki türünde kloroplastik demir-süperoksit dismutaz (Fe-SOD)'dır. SOD gen ifadeleri yoğun ışık ve/veya düşük sıcaklık, kuraklık, hava kirliliği, artan O₂⁻ konsantrasyonu ve fungal saldırılar gibi birçok stres koşulları tarafından indüklenebilir (Cheng ve Song, 2006). SOD antioksidant savunma ağında ana göreve sahiptir. Artan SOD aktivitesi ile oksidatif stres yüzünden meydana gelen zarardan korunmanın artması, birbirleriyle ilişkilidir (Hernández-Nistal vd., 2002).

Süperoksit dismutaz aracılığıyla katalizlenen reaksiyon sonucu oluşan H₂O₂'nin detoksifikasyonu üç farklı enzimle sağlanabilir; peroksidaz (POD), katalaz (CAT) ve askorbat peroksidaz (APX) (Şekil 4a). POD, H₂O₂'yi fenolik bileşikler ve/veya antioksidantlar gibi metabolitlerin oksidasyonu aracılığıyla suya dönüştürür (Sudhakar vd., 2001; Morsy vd., 2007). Peroksidomlarda bulunan CAT sitozolden difüzyonla peroksidomlara gelen H₂O₂'yi ortadan kaldırır (Şekil 4a) (Lukatkin, 2002; Mittler, 2002), fa-

kat CAT'ın hücreleri H₂O₂'den koruma etkinliği oldukça sınırlıdır. Bunun nedeni, CAT'ın H₂O₂'ye karşı ilgisinin düşük olması ve ışık varlığında inaktivasyona uğramasıdır (Prasad, 1997). Ayrıca soğuk stresi birçok bitkide, özellikle soğuğa duyarlı genotiplerde, CAT aktivitesinde belirgin bir düşüşe neden olmaktadır (Lukatkin, 2002). APX ise, mitokondri, kloroplast, sitozol, apoplast ve peroksidomlarda bulunan ve H₂O₂'yi suya indirgeyen askorbat-glutasyon döngüsünün ilk enzimidir (Şekil 4b). APX'in H₂O₂'ye yüksek afinitesi ve askorbat-glutasyon döngüsünün hemen hemen her hücresel yapıda bulunması, bu döngünün ROT seviyesinin kontrolünde hayati önem taşıdığını göstermektedir (Mittler, 2002). Askorbat-glutasyon döngüsünün son enzimi olan GR, oksidatif stres sırasında askorbat havuzunu indirgenmiş halde tutmada önemli bir role sahiptir (Şekil 4b), bu nedenle de inaktivasyonu H₂O₂'nin ortamdan uzaklaştırılmasını sınırlar (Foyer vd., 1991).

Sitozolik süperoksit, su-su döngüsü olarak adlandırılan bir metabolik yol aracılığıyla detoksifiye edilir (Şekil 4c) (Asada, 1999). Su, döngüde hem elektronların kaynağı hem de metabolik yolun son ürünü olarak rol aldığından döngü bu ismi alır. Su-su döngüsü hiçbir şey üretmez, fakat potansiyel olarak kloroplastta zarar veren reaktif oksijen türlerini yok eder. Süperoksitin suya dönüştürülmesinde iki enzim fonksiyon görür. Önce, SOD süperoksitin moleküler oksijen ve H₂O₂'e dismutasyonunu katalizler. Devamında APX, H₂O₂'yi suya indirgemek için askorbatı kullanır.



Şekil 4. Bitkilerde ROT uzaklaştıran metabolik yollar. (a) O_2 'i H_2O_2 'ye dönüştüren metabolik yollar (b) Askorbat-glutasyon döngüsü (c) Su-su döngüsü. Süperoksit dismutaz (SOD) O_2 'yi H_2O_2 'ye çevirerek savunmanın ilk basamağı olarak görev alır. Katalaz (CAT), peroksidaz (POD) ve askorbat peroksidaz (APX) H_2O_2 'yi detoksifiye ederler. POD ve CAT'ın (a) tersine, APX ve GR döngüyü tekrar oluşturmak için bir askorbat (AsA) ve bir glutatyon (GSH) gerek duyarlar (b). Bu döngü elektronları doğrudan NAD(P)H (b) ya da fotosentetik aygıtlardan (c) kullanırlar (Mittler, 2002'den modifiye edilerek alınmıştır).

Kısaltmalar: DHA, dehidroaskorbat; DHAR, DHA redüktaz; Fd, ferrodoksin; GPX, glutatyon peroksidaz; GSSG, okside glutatyon; MDA, monodehidroaskorbat; MDAR, MDA redüktaz; PSI, fotosistem I.

5.2.2 Enzimatik Olmayan Savunma Sistemleri

Enzimatik antioksidant savunma sistemleri gibi, enzimatik olmayan savunma sistemleri (askorbik asit, glutatyon, α -tokoferol, karotenoid, antosiyanin ve flavonoidler gibi düşük moleküler ağırlıklı antioksidantların) de ROT'ların hücrelerden uzaklaştırılmasında önemli göreve sahiptirler. Askorbat, glutatyon ve α -tokoferol hem kimyasal hem de enzimle katalizlenen detoksifikasyon reaksiyonlarında substrat olarak merkezi ve içsel ilişkili rollere sahiptir (Winkler vd., 1994; Slesak vd., 2002).

Askorbik asit (askorbat), bitki hücrelerinde enzim kofaktörü, antioksidant ve kloroplast ya da hücre zarındaki elektron taşıma sistemlerinde elektron verici-alıcı olarak görev yapar. Tüm bu görevler oksidatif stres direnci ile ilgilidir (Conklin, 2001). Askorbat, H_2O_2 'nin ortamdaki uzaklaştırılmasında büyük öneme sahip bileşenlerden biridir. Ayrıca, SOD gibi süperoksiti H_2O_2 'ye dönüştürür. Askorbat kloroplast stromasında çok önemli bir göreve sa-

hıptır, α -tokoferolün yeniden oluşumu ve ksantofil violaksantininin zeaksantine depoksidasyonu için gereklidir (Leipner vd., 1997; 2000).

Glutatyon, bitkilerde bol miktarda bulunan, çok sayıda ve önemli fonksiyonlara sahip olan bir metabolittir (Foyer ve Noctor, 2005). İndirgenmiş glutatyon (GSH), iki ardışık ATP-bağımlı reaksiyon ile katalizlenir (Foyer vd., 2002). GSH lipid peroksidasyonu sonucu oluşan alkol peroksidlerin uzaklaştırılmasını sağlar, böylece zar yapısını kararlı tutmaya yardımcı olur (Hausladen ve Alscher, 1993). Glutatyon bitkilerde oksidatif stres işareti olarak kullanılır. Sülfür içeren bir tripeptid olan glutatyon aynı zamanda indirgenmiş sülfürün depo ve taşınım formu olarak da görev alır (Tausz vd., 2004). Glutatyon, senobiyotiklerin ve ağır metallerin uzaklaştırılmasının yanı sıra hücrel antioksidant savunma sisteminin, reaktif oksijen türlerini kontrol altında tutan önemli bir bileşenidir (Noctor ve Foyer, 1998). Glutatyon kloroplast dışındaki hücrel yapılar da, örneğin mitokondri, sitozol,

peroksidom (Noctor vd., 2002) ve yüksek konsantrasyonda nukleusta (Müller vd., 2002) antioksidant rol oynar.

Düşük sıcaklık gibi abiyotik streslere karşı en erken cevap, glutatyon ve askorbat düzeyinde birkaç dakika içindeki artış olarak tarif edilebilir (Hausladen ve Alscher, 1993). Bu antioksidantların düzeyindeki artışı takiben, antioksidant gen ürünleri olan antioksidant enzim aktiviteleri çeşitli düzeylerde artar (Alscher vd., 1997).

Enzimatik olmayan antioksidantlardan biri olan α -tokoferol bir zar stabilizasyon ajanıdır. Her ne kadar bu görevi zar lipid organizasyonundaki etkisi yüzünden olsa da, az bir kısmı da serbest yağ asitleriyle kompleks oluşturabilme yeteneğinden kaynaklanır. Serbest yağ asitleri zarların çift tabakasının agregasyonu ve füzyonuna neden olurlar. Yağ asitlerinin karboksil grubu ile tokoferol halkaları arasındaki ilişki bu stabilizasyon bozukluğunu azaltır. Tokoferolün antioksidant özelliği hem singlet oksijeni hem de peroksitleri uzaklaştırma yeteneğinden kaynaklanır, fakat β -karotene göre α -tokoferol singlet oksijeni uzaklaştırmada daha az etkindir (Fryer, 1992). Reaktif oksijen türlerinin zar lipidlerine hücumu lipid peroksidasyonu ile sonuçlanır. α -tokoferol oluşan alkil peroksil radikallerini detoksifiye eder ve askorbat havuzu aracılığıyla tekrar oluşur (Alscher vd., 1997).

Hem fotosentetik hem de fotosentetik olmayan bitki dokularının plastidlerinde bulunan karotenoidler, özellikle ışık absorpsiyonu ve reaksiyon merkez kompleksine enerji aktarımı, fotosentetik aygıtları güçlü ışıklandırma nedeniyle oluşan zarardan koruma gibi fotosentezin birçok işlevinde görev alan pigmentlerdir (Tracewell vd., 2001; Lefsrud vd., 2007). Kloroplastlarda karotenoidler ışık toplayıcı sistemin aksesuar pigmentleri olarak görev alırlar, fakat belki de daha önemli görevleri ışıkta fotosentetik komplekslerin eksitasyonu sonucu üretilen ROT'ları ve triplet klorofilin çeşitli formlarını detoksifiye etme yetenekleridir (Demming-Adams vd., 1996; Lefsrud vd., 2007). Karotenoidler iki sınıfa ayrılır; hidrokarbon olan karotenler ve bir ya da daha fazla oksijen atomu içeren karotenoid türevleri olan ksantofiller. Karotenoidlerden β -karoten özellikle singlet oksijeni uzaklaştırmada etkindir (Young, 1991). Karotenoidlerin antioksidant özellikleri fotosistemleri dört yoldan biriyle; ya zincir reaksiyonlarını bitirmek için lipid peroksidasyon ürünleriyle tepkimeye girerek, ya singlet oksijeni uzaklaştırarak ve enerjisi ısı olarak dağıtarak, ya singlet oksijenin oluşma-

sını önlemek için triplet ve uyarılmış klorofil molekülleri ile tepkiyerek ya da fazla eksitasyon enerjisinin ksantofil döngüsüne doğru dağıtılması ile (McKersie, 1996) korur.

Flavonoidler, bitki metabolizmasının ikincil metabolitlerinden olup, cezbedici olarak tozlaşmada ve hücre duvarının katılaşmasında görev almalarının yanı sıra, predatörlere, patojenlere ve abiyotik stres koşullarına karşı savunmada da biyoaktif rollere sahiptirler (Taylor ve Grotewold, 2005; Murakami vd., 2007; Niemi vd., 2007). Flavonoidler, özellikle ultraviyole (UV) toleransında UV gölgeleyicilerdir. Bununla beraber, çeşitli çevresel streslere maruz bırakılan dokulardaki flavonoidler; etkin olarak çiftleşmemiş elektronları yakalama yetenekleri ile ve/veya serbest radikallerin oluşumunu inhibe ederek serbest radikalleri uzaklaştırırlar ve böylece antioksidant olarak rol oynarlar (Pearse vd., 2005; Agati vd., 2007).

Antosiyenin, substrat olarak fenilalanini kullanan şikimik asit metabolik yoluyla bitkilerde sentezlenen flavonoid bileşiklerinden biridir. Bitki gövdeleri soğuğa maruz bırakıldıklarında epidermal ve sub-epidermal hücrelerin vakuollerinde antosiyenin biriktirirler ve böylece renkleri kırmızıya döner (Leng vd., 2000). Antosiyeninler yaprak dokularında ışığı yansıtıp klorofil pigmentlerini maskeleyerek fotoinhibisyonu ve klorofil beyazlamasını azaltmaktadır (Farrant, 2000; Johnston vd., 2007). Ayrıca antosiyeninler, UV gölgeleyici olarak görev alırlar ve UV'ye maruz kalan bitkide strese cevap olarak bitki DNA'sını güneş ışığı zararından korumak için üretilirler.

6. SOĞUK UYUMU (AKLİMASYONU)

Soğuk, bitkilerin biyosentetik aktivitelerini azaltır, fizyolojik işlemlerin normal fonksiyonlarını engeller ve sonuçta, ölüme götüren kalıcı zararlara neden olabilir. Bitki türleri soğuğu tolere etme yeteneklerine göre çeşitlilik gösterirler. Soğuğa duyarlı tropikal türler donma derecesinde olmayan sıcaklıklarda bile onarılamaz şekilde zarar görebilirler. Zararlar metabolik ve hücresel işlemlerin genel aksaklıklarından ve zar özelliklerindeki değişimlerden kaynaklanır. Çeşitli bitki türleri soğuk ya da donma toleransı derecelerini düşük fakat donma derecesinde olmayan sıcaklıklara belirli bir süre maruz kalarak artırma yeteneğine sahiptirler, bu olay "soğuk uyumu veya soğuk aklimasyonu" olarak bilinir (Thomashow, 1999). Ayrıca, dehidrasyon (Mäntylä vd., 1995; Li vd., 2002) ve yüksek tuzluluk (Ryu vd., 1995) gibi osmotik streslerle ve bitki hormonu olan absisik asit (ABA) (Li vd., 2003;

Nayyar vd., 2005a) muamelesi ile de soğuk toleransı gelişimi indüklenebilir. Soğuk uyumu ile elde edilen soğuk tolerans düzeyi durağan değildir, fakat mevsimlere bağlı olarak değişebilir ve ılık, uyumun gerçekleşmediği sıcaklığa döndüğünde hızlıca kaybedilir. Bu durumda soğuğa tolerans, soğuk uyumu veya aklımasyonu ile kazanılacak kalıtsal bir karakter değildir. Ancak bu gen ifadelerine sahip bitkiler, uyum sırasında bu değişiklikleri yaparak tolerans kazanmaktadırlar. Soğuk uyumu dinamik, fotosentetik aktivite gerektiren bir işlemdir. Başarılı bir soğuk uyumu bitkinin düşük sıcaklıklarda, özellikle bitkide fotoinhibisyona ve ROT oluşumuna neden olan orta ve yüksek ışık koşullarında, fotosentetik aygıtların düzgün fonksiyon göstermesini ayarlama yeteneğidir (Wanner ve Junttila, 1999).

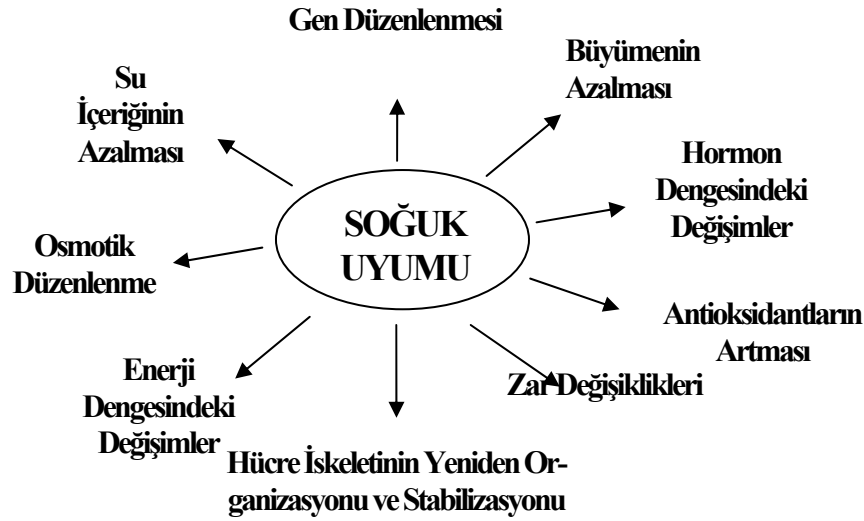
Soğuk uyum yeteneği, çok sayıda geni içeren ve bu gen ifadelerinin (ekspresyon) çoğunlukla düşük sıcaklıkla kontrol edildiği bir poligenik özelliktir. Bu genlerin ifade seviyelerindeki değişimler, soğuk uyumunun karakteristiği olan pek çok moleküler ve fizyolojik değişikliklere neden olur (Şekil 5) (Krebs vd., 2002). En önemli değişiklik, prolin, betain ve/veya çözünür karbohidratlar gibi bitki çeşidine göre farklılık gösteren, birbirinin yerine geçebilen osmolitlerin hücresel konsantrasyonlarındaki artışlarıdır (Warren, 2001). Bu osmolitler nötral pH'da yüksüz olup suda yüksek çözünürlük özelliklerine sahiptirler (Ballantyne ve Chamberlin, 1994). Üstelik yüksek konsantrasyonlarda, makromolekül-çözücü (solvent) ilişkiler üzerindeki zarar verici etkileri çok azdır ya da hiç yoktur (Timasheff, 1993; Yancey, 1994).

Bitkinin soğuğa toleransında anahtar metabolik işlemler, özellikle karbohidrat metabolizması ile arasındaki dengeye bağlıdır. Bitkinin düşük sıcaklıktan korunma amaçlı tepkilerinden biri suda çözünen karbohidratların (sukroz, glukoz, fruktoz gibi) birikimidir (Klimov vd., 2002). Nişastada bir azalma ve beraberinde şekerlerde bir artma uzun zamandır soğuk uyumu ve toleransı ile ilişkilendirilmektedir ve çeşitli şeker formlarının bitkilerde biriktiği bilinmektedir (Öncel, 1984). Çözünür karbohidratların koruyucu etki mekanizması (1) hücre zar sistemine soğuk-koruyucu (cryoprotective) etkisi, (2) bir enerji kaynağı olarak metabolik etkisi ve diğer koruyucu bileşiklerin öncüsü olması, (3) hücreler arası buz oluşumunu durduran osmotik etkisi ya da (4) daha sonra yaprağın yeniden gelişimini sağlayan erteleme etkisi ile ilişki olabilir. Şekerlerin doğrudan homeoviskoziti adaptasyonunu ko-

laylaştırarak hücre zarını modifiye ettikleri bildirilmiştir (Klimov vd., 2002).

Prolin birbirinin yerine geçebilen osmolitlerden biridir ve sentezi soğuğa toleransa katkıda bulunur (Warren, 2001). Prolin, zarları ve proteinleri sıcaklık ekstremlerinin ve yüksek konsantrasyondaki inorganik iyonların zararlı etkilerine karşı korur (Atıcı vd., 2003). Ayrıca prolin, protein-uyumlu hidrotrop (Srinivas ve Balasubramanian, 1995) ve hidroksil radikali uzaklaştırıcısı olarak fonksiyon gösterebilir (Smirnoff ve Cumbes, 1989). Prolin bitkilerde streslere cevap olarak sitozolde biriktirilir. Prolinin yüksek organizasyonlu bitki hücrelerine dışarıdan (eksogen) sağlanması da osmo-koruyucu (Lone vd., 1987) ve soğuk-koruyucu olabilir (Santarius, 1992). Prolin sentezi sitoplazmik asitliğin hafifletilmesi için bir mekanizma olarak ve metabolizmayla uyumlu NADP⁺/NADPH oranının sürdürülmesinde fonksiyon gösterebilir (Hare ve Cress, 1997). Ayrıca, stresin uzaklaşması sonucu prolinin hızla yıkılması, iyileşmenin ve onarımın sağlanması için mitokondrial oksidatif fosforilasyonu destekleyen indirgeyici ajanlar ile ATP'nin üretimini sağlayabilir (Hare ve Cress, 1997; Hare vd., 1998). Prolin biyosentezinde yer alan enzimlerin [P5CS1 ve 2 (δ-pirrolin-5-C sentaz 1 ve 2)] soğuk indüksiyonu, prolin seviyelerinin düşük sıcaklıklarda artmasından sorumludur (Wanner ve Junttila, 1999).

Soğuk uyumu sırasında doymamış zar lipid oranının artması hemen hemen her zaman meydana gelir. Soğuk toleransında zar lipidlerinin doymamış yağ oranlarının artması zar akışkanlığını devam ettirebilmek için çok önemlidir (Warren, 2001; Uemura vd., 2006). Antioksidant enzimler birçok türde soğukla teşvik edilir ve böylece oksidatif stres toleransında bir artış meydana gelir (Hull vd., 1997; Prasad, 1997). Ayrıca flavonoid, antosiyanin ve ksantofiller gibi antioksidantlar da soğuk uyumu sırasında teşvik edilir ve soğuk toleransını artırır (Leng vd., 2000). Bitkilerin soğuğa toleransının, bazı spesifik çözülebilir yeni proteinlerin soğuk uyumu sırasında sentezinin ve birikiminin artması ile ilişkili olduğu çeşitli araştırmacılar tarafından bildirilmiştir (Sarhan ve Perras, 1987; Matsuda vd., 1992; Ekmekci ve Terzioglu, 2002; Terzioglu ve Ekmekci, 2004). Bunun yanı sıra, sıcaklık şoku proteinlerinin (Hsp) birçok farklı sınıfı da sıcaklık ekstremlerine ve diğer streslere bağlı olarak meydana gelen denatüre olmuş proteinlerin kümeleşmesini ve kümeleşmiş olanların ise renatürasyonunu sağlayan, moleküler şaperonlar olarak da fonksiyon gösterirler (Guy ve Li, 1998).



Şekil 5. Bitkilerde soğuk uyumu ile indüklenen hücresel değişiklikler (Xin ve Browse, 2000'den modifiye edilerek alınmıştır).

7.SOĞUK STRESİNİN ALGILANMASI VE SOĞUK UYUMU

7.1 Düşük Sıcaklık Sinyalinin Algılanması

Bitkilerin herhangi bir çevresel strese cevabı, sinyal iletimi (transdüksiyon) denilen bir dizi reaksiyonla meydana gelir. Düşük sıcaklık sinyali iletimi muhtemelen hücre zarında yerleşmiş olan reseptör tarafından soğuk sinyalinin algılanmasıyla başlar (Şekil 6). Bu algılayıcı protein sıcaklık değişiminin sonucu olarak hücre zarının mikrodomanlarındaki fiziksel faz geçişlerini bulma eğilimindedir (Murata ve Los, 1997). Soğuk streseyle indüklenmiş hücre zarı mikrodomanlarındaki katılma aktin hücre iskeletinin yeniden düzenlenmesine sebep olabilir. Soğuk uyumu sırasında bu yeniden düzenlenmeyi Ca^{+2} kanallarının aktivasyonu, sitozolik Ca^{+2} düzeyinin artması ve soğukla düzenlenen COR (cold-regulated gen) genlerinin ifadesinin tetiklenmesi takip eder (Orvar vd., 2000; Chinnusamy vd., 2006) (Şekil 6). Ayrıca, reseptör protein kinazlar soğuk algılayıcıları gibi rol oynayabilirler (Heino ve Palva, 2003). Stres iletiminde zar fosfolipidleri, inositol-1,4,5-trifosfat (IP_3), fosfotidik asit (PA) ve diaçilgliserol (DAG) gibi önemli stres iletim moleküllerini oluşturmaktadır. Bu moleküller tonoplastta Ca^{+2} kanallarının açılmasında görev alırlar (Kacperska, 2004) (Şekil 6).

Absisik asit (ABA) çeşitli stres sinyallerine cevapta kritik rol oynayan önemli bir bitkisel hormon olup stresle birlikte indüklenir. ABA ve soğuk bitki hücresinde kalsiyumun

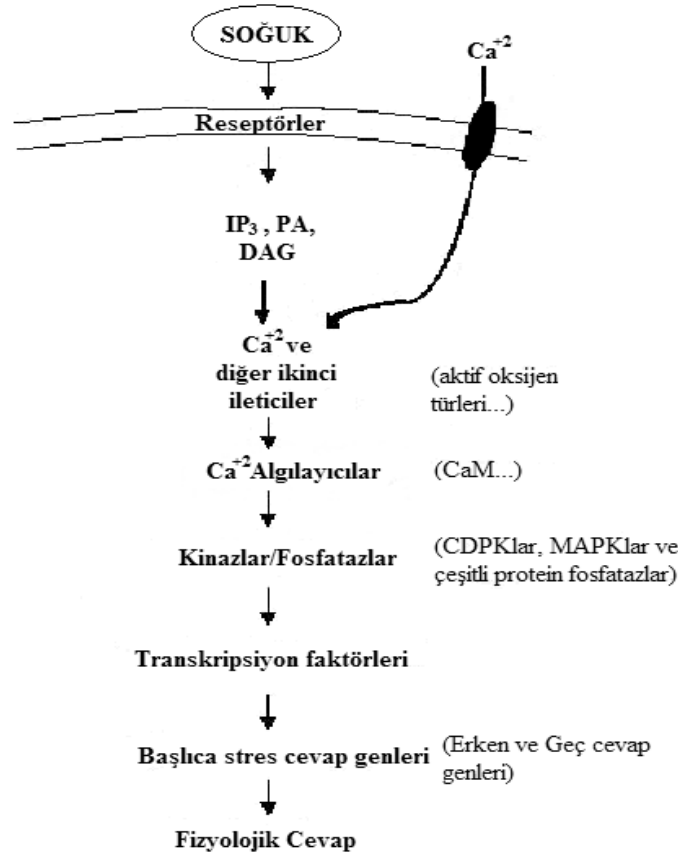
hızla artmasını sağlarlar (Mahajan ve Tuteja, 2005).

7.2 Kalsiyumun Algılamadaki Rolü

Kalsiyum (Ca^{+2}), bitkinin dış sinyallere cevabında ikincil haberci olarak yer alır (Trewavas ve Malhó, 1997). Soğuk, dokunma, ışık, patojenler ve bitki hormonları gibi çeşitli biyotik ve abiyotik uyarıcılar sitozolik kalsiyum konsantrasyonunda geçici bir artışa neden olurlar (Knight ve Knight, 2000; Scrase-Field ve Knight, 2003). Daha sonra kalsiyum algılayıcıları, Ca^{+2} işaretlerinin protein fosforilasyonu, hücre iskeletinin yeniden düzenlenmesi ve gen ifadelerinin değişimini içeren etkilerine uyum sağlar (Rudd ve Franklin-Tong, 2001; Sanders vd., 2002). Bir bitkinin düşük sıcaklığa en erken cevap olaylarından biri, serbest sitozolik Ca^{+2} konsantrasyonunun geçici yükselmesidir. Serbest sitozolik Ca^{+2} konsantrasyonundaki soğukla indüklenen değişiklikler ile soğuk-cevap genleri ve soğuğa toleransın gelişimi birbiriyle ilişkilidir.

7.3 Kalsiyum Sinyalini Algılayan Proteinler

Soğukla indüklenmiş bir Ca^{+2} sinyal ya da işareti, kalsiyum bağlı özel proteinler tarafından tanınırlar. Kalmodulin (CaM) ökaryotlarda en iyi korunmuş Ca^{+2} bağlı proteinlerden biridir. CaM 'ın kendi başına katalitik aktivitesi yoktur, fakat Ca^{+2} bağlanması üzerine çeşitli hücresel işlevlerde yer alan çok sayıda hedef proteinleri aktive eder (Snedden ve Fromm, 2001). Düşük sıcaklıkları içeren çevresel uyarıcılar, CaM ve CaM -benzer proteinleri kodlayan genlerin hızlı transkripsiyonunu başlatır (van der Luit vd., 1999).



Şekil 6. Bitkilerde soğuk stresinin algılanması ve stres iletimi (Mahajan ve Tuteja, 2005'ten modifiye edilerek alınmıştır).

CaM genlerinin soğuğa cevap olarak ifade edilmeleri kısmen Ca^{+2} tarafından düzenlenir. CaM'ın, muhtemelen Ca^{+2} , CaM ve CaM hedef proteinleri dengesine bağlı olarak, soğuk uyumu üzerinde hem pozitif hem de negatif etkisi vardır.

Kalsiyum sinyallerinin ilkin algılayıcılarının gösterdiği tipik hedefler kontrollü olarak düzenlenen protein kinazların ve fosfatazların meydana getirdiği fosforilasyon reaksiyonlarıdır. Protein fosforilasyon/defosforilasyonu soğuk uyumu sırasında sinyal algılanmasında yer alır (Sangwan vd., 2001). Kalsiyum-bağlı protein kinazlar (CDPK) soğuk stresini de içeren abiyotik streslere cevapta önemli algılayıcılar olarak görev alırlar. Çeşitli bitki türlerinde soğuğa maruz kalma ile CDPK genlerinin ifadesindeki değişiklikler arasında bir ilişki vardır. CDPK'ların enzimatik aktiviteleri de soğuğa cevap olarak artar. CDPK'lar soğuk toleransının kazanılması sırasında Ca^{+2} sinyallerine aracı olmada önemli bir role sahip olabilirler (Cheng vd., 2002; Ludvig vd., 2004). Fosforilasyon ve defosforilasyon arasındaki eşitliğin soğuk yüzünden değişmesiyle, düşük sıcaklık toleransının gelişimine ve düşük sıcak-

lık cevap gen ifadelerine yol açan soğuk spesifik protein fosforilasyonuna doğru sinyal algılama reaksiyonlarını yönetebilir (Monroy vd., 1997).

Mitojen-aktive edilmiş protein kinazlar (MAPK) çeşitli ikincil haberciler tarafından iletilmiş çoklu hücre içi sinyalleri tamamlamada anahtar rolü oynayan serin/trionin protein kinazlardır. MAPK, hücre dışı uyarıcılara cevap sırasında tüm ökaryotik hücrelerde sinyal algılamada görev alır. Ayrıca MAPK soğukta Ca^{+2} sinyalinin algılayıcısıdır (Jonak vd., 1999).

7.4 Soğuğa Cevapta Gen İfadelerinin Düzenlenmesi

Soğuk uyumu sırasında yüzlerce gen ifadesinin, artırılarak ya da azaltılarak uyumun düzenlendiği bildirilmiştir (Fowler ve Thomashow, 2002). Aynı zamanda, soğukla indüklenen bu genlerin ifadelerinin kuraklık, yüksek tuz konsantrasyonu ya da ABA tarafından da artırıldığı bilinmektedir. Soğukla düzenlenen (COR) genlerin tanıtım (promoter) analizleri genlerin stres indüksiyonuna aracılık

eden sekansları içerdiklerini göstermiştir. Bazı COR genleri ABA'ya cevap vermeye aracılık eden ABA cevap öğeleri içerir. COR genlerinin ifadesi hem ABA-bağımlı hem de ABA-bağımsız metabolik yollarla düzenlenir (Shinozaki ve Yamaguchi-Shinozaki, 2000).

Düşük sıcaklık sırasında soğukla indüklenilen gen ifadelerinin analizi, ifadeleri farklı zamanlarda meydana gelen en az iki gurubun var olduğunu gösterir. İlk grupta, düşük sıcaklığa cevapta, ifade hızlı ve geçicidir. Erken cevap genleri olarak adlandırılan bu genlerin indüksiyonu yeni proteinlerin sentezini gerektirmez, sinyal elemanları zaten hazırdir. İkinci grupta ise, geç cevap genleri yer alır. COR genlerini de içeren bu genlerin ifadeleri soğuk uygulaması sırasında giderek artar ve uzun süre sürdürülür (Mahajan ve Tuteja, 2005).

7.5 Dehidrinler

Dehidrin proteinleri [geç embriyogenez (LEA) D11 ailesi] bitki hücrelerinde düşük sıcaklık, kuraklık ve tuzluluğu içeren dehidratif öğeli çevresel uyarıcılara cevapta ve tohum ve polen olgunlaşması gibi gelişim evrelerinde üretilir (Svensson vd., 2002). Dehidrinler tüm fotosentetik organizmalarda bulunur. Soğuk ve dehidrasyonla indüklenirler, indüksiyonları organ tipiyle ilgilidir ve dokunun gelişim fazına bağlıdır (Rorat vd., 2004).

Dehidrinler nükleusta, sitoplazmada, mitokondride, vakuolde ve hücre zarı çevresinde yerleşmişlerdir (Heyen vd., 2002; Borovskii vd., 2005). Birçok dehidrin için en fazla birikim düşük sıcaklık zararına daha hassas olan vasküler dokularda ve bu dokuların etrafını çevreleyen hücrelerde gözlemlenmiştir (Nylander vd., 2001). Dehidrinlerin, dehidrasyona karşı hücre yapısını dengeleme (Danyluk, vd., 1998), soğuk-koruyucu (Bravo vd., 2003; Sanchez-Ballesta vd., 2004) ve antifriz (Wisniewski vd., 1999) etkisi gösterme, düşük su koşulları altında enzim aktivitelerini geliştirme (Rinne vd., 1999) ve osmoregulator (Nylander vd., 2001) ya da radikal uzaklaştırıcı (Hara vd., 2003) olarak fonksiyon gösterme gibi görevleri vardır.

8. SONUÇ

Sıcaklığın optimum koşulların altına düşmesiyle oluşan soğuk stresi, bitkilerde büyüme ve gelişimi engelleyerek verim kayıplarına neden olan en önemli çevresel faktörlerden biridir. Günümüzde yeryüzündeki toplam kullanılabilir tarım alanlarının %6'sı soğuk stresine maruz kalmaktadır. Her yıl ortalama 90 mil-

yonluk artış gösteren dünya nüfusunun 2050 yılında 8.5 milyara ulaşabileceği düşünüldüğünde; dünya nüfusedeki artış ile tarımsal alanların ve tarımsal üretimin soğuk stresine bağlı olarak azalması, özellikle insan beslenmesi için tehdit oluşturmaktadır. Bu tehdidin, yüksek besin içeriğine sahip olan tarla bitkilerinin soğuğa karşı toleranslarının araştırılması, tarım yapılamayan soğuk bölge topraklarının tarıma açılması ve soğuğa toleranslı bitkilerin geliştirilmesi ile azalacağı düşünülmektedir.

Ülkemizde ve dünyada yazlık olarak ekimi yapılan pek çok tarımsal bitkilerin gelişme periyodunun sıcak ve kurak döneme denk gelmesi önemli verim kayıplarına neden olmaktadır. Yazlık ekim yerine yapılacak bir güzlük ekim ile bitki veriminin artırılması mümkün görülmektedir. Aynı zamanda son yıllarda özellikle insan faaliyetlerine bağlı olarak gerçekleşen küresel iklim değişiklikleri ve buna bağlı olarak oluşan kuraklık, ülkemizde ve dünyada birçok üründe güzlük ekimi zorunlu kılmaktadır. Ancak, güzlük ekimlerde en önemli abiyotik stresin soğuk zararı olması, bitki verimini ve kalitesini artırmak amacıyla bitkilerin soğuk streslerine karşı geliştirdikleri tolerans ile ilgili fizyolojik, biyokimyasal, moleküler ve genetik temellerin aydınlatılmasına ve sonuçta etkin yetiştirme programlarının uygulamaya geçirilmesine gereksinim doğurmuştur.

KAYNAKLAR

- Agati, G., Matteini, P., Goti, A. ve Tattini, M. (2007). Chloroplast-located flavonoids can scavenge singlet oxygen. *New Phytol.* 174, 77-89.
- Allen, D.J. ve Ort, D.R. (2001). Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants. *Trends Plant Sci.* 6, 36-42.
- Alscher, R.G., Donahue, J.L. ve Cramer, C. (1997). Reactive oxygen species and antioxidants: Relationships in green cells. *Physiol. Plantarum* 100, 224-233.
- Aroca, R., Tognoni, F., Irigoyen, J.J., Sánchez-Díaz, M. ve Pardossi, A. (2001). Different root low temperature response of two maize genotypes differing in chilling sensitivity. *Plant Physiol. Biochem.* 39, 1067-1073.
- Asada, K. (1999). The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons.

- Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50, 601-639.
- Atıcı, Ö., Demir, Y. ve Kocaçalışkan, İ. (2003). Effects of low temperature on winter wheat and cabbage leaves. *Biol. Plantarum* 46, 603-606.
- Bakht, J., Bano, A. ve Dominy, P. (2006). The role of abscisic acid and low temperature in chickpea (*Cicer arietinum*) cold tolerance. II. Effects on plasma membrane structure and function. *J. Exp. Bot.* 57, 3707-3715.
- Ballantyne, J.S. ve Chamberlin, M.E. (1994). Regulation of cellular amino acid levels. Cellular and Molecular Physiology of Cell Volume Regulation, Eds: K. Strange, ss.111-122, CRC Press, Boca Raton.
- Bertamini, M., Muthuchelian, K., Rubinigg, M., Zorer, R. ve Nedunchezian, N. (2005). Photoinhibition of photosynthesis in leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling). Effect of chilling nights, *Photosynthetica* 43, 551-557.
- Bertamini, M., Zulini, L., Muthuchelian, K. ve Nedunchezian, N. (2007). Low night temperature effects on photosynthetic performance on two grapevine genotypes. *Biol. Plantarum* 51, 381-385.
- Bois, J.F., Winkel, T., Lhomme, J.P., Raffailac, J.P. ve Rocheteau, A. (2006). Response of some Andean cultivars of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to temperature: effects on germination, phenology, growth and freezing. *Eur. J. Argon.* 25, 299-308.
- Borovskii, G.B., Stupnikova, I.V., Antipina, A.I., Anuchina, O.S. ve Voinikov, V.K. (2005). Association of dehydrins with wheat mitochondria during low-temperature adaptation. *Russ. J. Plant Physiol.* 52, 194-198.
- Bravo, L.A., Gallardo, J., Olave, N., Martinez, J., Alberdi, M., Close, T.J. ve Corcuera, L.J. (2003). Cryoprotective activity of a cold-induced dehydrin purified from barley. *Physiol. Plantarum* 118, 262-269.
- Bray, E.A., Bailey-Serres, J. ve Weretilnyk, E. (2000). Responses to abiotic stresses. Biochemistry and Molecular Biology of Plants, Eds: W. Gruissem, B. Buchanan ve R. Jones, ss. 158-1249, American Society of Plant Biologists, Rockville, MD.
- Cheng, H.Y. ve Song, S.Q. (2006). Species and organ diversity in the effect of hydrogen peroxide on superoxide dismutase activity in vitro. *Journal of Integrative Plant Biology* 48, 672-678.
- Cheng, S-H., Willmann, M.R., Chen, H-C. ve Sheen, J. (2002). Calcium signalling through protein kinases, The Arabidopsis calcium- dependent protein kinase gene family. *Plant Physiol.* 129, 469-485.
- Chinnusamy, V., Zhu, J. ve Zhu., J.K. (2006). Gene regulation during cold acclimation in plants. *Physiol. Plantarum* 126, 52-61.
- Choi, S.M., Jeong, S.W., Jeong, W.J., Kwon, S.Y, Chow, W.S. ve Park, Y. (2002). Chloroplast Cu/Zn-superoxide dismutase is a highly sensitive site in cucumber leaves chilled in the light. *Planta* 216, 315-324.
- Clarke, H.J. ve Siddique, K.H.M. (2004). Response of chickpea genotypes to low temperature stress during reproductive development. *Field Crop Res.* 90, 323-334.
- Conklin, P.I. (2001). Recent advances in the role and biosynthesis of ascorbic acid in plants. *Plant Cell Environ.* 24, 383-394.
- Danyluk, J., Perron, A., Houde, M., Limin, A., Fowler, B., Benhamou, N. ve Sarhan, F. (1998). Accumulation of an acidic dehydrin in the vicinity of plasma membrane during cold acclimation of wheat. *Plant Cell* 10, 623-638.
- Davidson, J.F. ve Schiestl, R.H. (2001). Mitochondrial respiratory electron carriers are involved in oxidative stress during heat stress in *Saccharomyces cerevisiae*. *Mol. Cell Biol.* 21, 8483-8489.
- De Santis, A., Perangelo, L. ve Genchi, G. (1999). Changes of mitochondrial properties in maize seedlings associated with selection for germination at low temperature. Fatty acid composition, cytochrome c oxidase and adenine nucle-

- tide translocase activities. *Plant Physiol.* 119, 743-754.
- De Virville, J.D., Cantrel, C., Bousquet, A.L., Hoffelti, M., Tenreiro, A.M., Pinto, V.V., Arrabaça, J.D., Caiveau, O., Moreau, F. ve Zachowski, A. (2002). Homeoviscous and functional adaptations of mitochondrial membranes to growth temperature in soybean seedlings. *Plant Cell Environ.* 25, 1289-1297.
- Demming-Adams, B., Gilmore, A.M. ve Adams, W.W. (1996). In vivo functions of carotenoids in higher plants. *FASEB J.* 10, 403-412.
- Ekmekci, Y., ve Terzioglu, S. (2002). Changes in the electrophoretic pattern of soluble shoot proteins of wild and cultivated wheats following cold acclimation and freezing. *Israel J. Plant Sci.* 50, 95-102.
- Ensminger, I., Busch, F. ve Huner, N.P.A. (2006). Photostasis and cold acclimation: sensing low temperature through photosynthesis. *Physiol. Plantarum* 126, 28-44.
- Farrant, J.M. (2000). A comparison of mechanisms of desiccation tolerance among three angiosperm resurrection plant species. *Plant Eco.* 151, 29-39.
- Fennell, A. ve Markhart, A.H. (1998). Rapid acclimation of root hydraulic conductivity to low temperature. *J. Exp. Bot.* 49, 879-884.
- Flexas, J., Badger, M., Chow, W.S., Medrano, H. ve Osmond, C.B. (1999). Analysis of the relative increase in photosynthetic O₂ uptake when photosynthesis in grapevine leaves is inhibited following low night temperatures and/or water stress. *Plant Physiol.* 121, 675-684.
- Fowler, S. ve Thomashow, M.F. (2002). Arabidopsis transcriptome profiling indicates that multiple regulatory pathways are activated during cold acclimation in addition to the CBF cold response pathway. *Plant Cell* 14, 1675-1690.
- Foyer, C.H. ve Noctor, G. (2005). Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in physiological context. *Plant Cell Environ.* 28, 1056-1071.
- Foyer, C.H., Lelandais, M., Galap, C. ve Kunert, K.J. (1991). Effects of elevated glutathione reductase activity on the cellular glutathione pool and photosynthesis in leaves under normal and stress conditions. *Plant Physiol.* 97, 863-872.
- Foyer, C.H., Vanacker, H., Gomez, L.D. ve Harbinson, J. (2002). Regulation of photosynthesis and antioxidant metabolism in maize leaves at optimal and chilling temperatures: review. *Plant Physiol. Biochem.* 40, 659-668.
- Fryer, M.J. (1992). The antioxidant effects of thylakoid vitamin E (α-tocopherol). *Plant Cell Environ.* 15, 381-392.
- Guy, C.L. ve Li, Q.B. (1998). The organization and evolution of the spinach stress 70 molecular chaperone gene family. *Plant Cell* 10, 539-556.
- Hagar, H., Udea, N. ve Shah, S.V. (1996). Role of reactive oxygen metabolites in DNA damage and cell death in chemical hypoxic injury to LLC-PK1 cells. *Am. J. Physiol.* 271, F209- F215.
- Hara, M., Terashima, T.F., Fukaya, T. ve Kuboi, T. (2003). Enhancement of cold tolerance and inhibition of lipid peroxidation by citrus dehydrin in transgenic tobacco. *Planta* 217, 290-298.
- Hare, P.D. ve Cress, W.A. (1997). Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regul.* 21, 79-102.
- Hare, P.D., Cress, W.A. ve Van Staden, J. (1998). Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant Cell Environ.* 21, 535-553.
- Hausladen, A ve Alscher, R.G. (1993). Glutathione. Antioxidants in Higher Plants, Eds: Alscher, R.G. ve Hess, J.L., ss. 1-30, CRC Press, Boca Raton.
- Heino, P. ve Palva, E.T. (2003). Signal transduction in plant cold acclimation, Plant responses to abiotic stress. Topics Current Genetics, Eds: Hirt, H. ve Shinozaki, K., 4, 151-186, Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

- Hernández-Nistal, J., Dopico, B. ve Labrador, E. (2002). Cold and salt stress regulates the expression and activity of a chickpea cytosolic Cu/Zn superoxide dismutase. *Plant Sci.* 163, 507-514.
- Heyen, B.J., Alsheikl, M.K., Smith, E.A., Torvik, C.F., Seals, D.F. ve Randall, S.K. (2002). The calcium-binding activity of a vacuole-associated, dehydrin-like protein is regulated by phosphorylation. *Plant Physiol.* 130, 675-687.
- Hirotsu, N., Makino, A., Ushio, A. ve Mae, T. (2004). Changes in the thermal dissipation and the electron flow in the water-water cycle in rice grown under conditions of physiologically low temperature. *Plant Cell Physiol.* 45, 635-644.
- Hull, M.R., Long, S.P. ve Jahnke, L.S. (1997). Instantaneous and developmental effects of low temperature on the catalytic properties of antioxidant enzymes in two *Zea* species. *Aust. J. Plant Physiol.* 24, 337-343.
- Ishikawa, H.A. (1996). Ultrastructural features of chilling injury: injured cells and the early events during chilling of suspension-cultured mung bean cells. *Am. J. Bot.* 83, 825-835.
- Johnston, J.W., Harding, K. ve Benson, E.E. (2007). Antioxidant status and genotypic tolerance of *Ribes* in vitro cultures to cryopreservation. *Plant Sci.* 172, 524-534.
- Jonak, C., Ligterink, W. ve Hirt, H. (1999). MAP kinases in plant signal transduction. *Cell Mol. Life Sci.* 55, 204-213.
- Kacperska, A. (2004). Sensor type in signal transduction pathways in plant cells responding to abiotic stressors: do they depend on stress intensity? *Physiol. Plantarum* 122, 159-168.
- Kaplan, F., Sung, D.Y. ve Guy, C.L. (2006). Roles of β -amylase and starch breakdown during temperatures stress. *Physiol. Plantarum* 126, 120-128.
- Klimov, S.V., Popov, V.N., Dubinina, I.M., Burakhanova, E.A. ve Trunova, T.I. (2002). The decreased cold-resistance of chilling-sensitive plants is related to suppressed CO₂ assimilation in leaves and sugar accumulation in roots. *Russ. J. Plant Physiol.* 49, 776-781.
- Knight, H. ve Knight, M.R. (2000). Imaging spatial and cellular characteristic of low temperature calcium signature after cold acclimation in Arabidopsis. *J. Exp. Bot.* 51, 1679-1686.
- Kratsch, H.A. ve Wise, R.R. (2000). The ultrastructure of chilling stress. *Plant Cell Environ.* 23, 337-350.
- Krebs, J.A., Wu, Y., Chang, H.S., Zhu, T., Wang, X. ve Harper, J.F. (2002). Transcriptome changes for Arabidopsis in response to salt, osmotic, and cold stress. *Plant Physiol.* 130, 2129-2141.
- Lee, D.H. ve Lee, C.B. (2000). Chilling stress-induced changes of antioxidant enzymes in the leaves of cucumber: in gel enzyme activity assays. *Plant Sci.* 159, 75-85.
- Lefsrud, M.G., Kopsell, D.A. ve Kopsell, D.E. (2007). Nitrogen levels influence biomass, elemental accumulations, and pigment concentrations in spinach. *J. Plant Nutr.* 30, 171-185.
- Leipner, J., Fracheboud, Y. ve Stamp, P. (1997). Acclimation by suboptimal growth temperature diminishes photooxidative damage in maize leaves. *Plant Cell Environ.* 20, 366-372.
- Leipner, J., Stamp, P. ve Fracheboud, Y. (2000). Artificially increased ascorbate content affects zeaxanthin formation but not thermal energy dissipation or degradation of antioxidants during cold-induced photooxidative stress in maize leaves. *Planta* 210, 964-969.
- Leng, P., Itamura, H., Yamamura, H. ve Deng, X.M. (2000). Anthocyanin accumulation in apple and peach shoots during cold acclimation. *Scientia Horticulturae* 83, 43-50.
- Li, C., Junttila, O., Heino, P. ve Palva, E.T. (2003). Different responses of northern and southern ecotypes of *Betula pendula* to exogenous ABA application. *Tree Physiol.* 23, 481-487.
- Li, C., Puhakainen, T., Welling, A., Viherä-Aarnio, A., Ernstsén, A., Junttila, O., Heino, P. ve Palva, E.T. (2002). Cold

- acclimation in silver birch (*Betula pendula*). Development of freezing tolerance in different tissues and climatic ecotypes. *Physiol. Plantarum* 116, 478-488.
- Logan, B.A., Korniyev, D., Hardison, J. ve Holaday, A.S. (2006). The role of anti-oxidant enzymes in photoprotection. *Photosynth Res.* 88, 119-132.
- Lone, M.I., Kueh, J.S.H., Wyn Jones, R.G. ve Bright, S.W.J. (1987). Influence of proline and glycinebetaine on salt tolerance of cultured barley embryos. *J. Exp. Bot.* 38, 479-490.
- Ludvig, A.A., Romeis, T. ve Jones, J.D.G. (2004). CDPK-mediated signalling pathways: specificity and cross-talk. *J. Exp. Bot.* 55, 181-188.
- Lukatkin, A.S. (2002). Contribution of oxidative stress to the development of cold-induced damage to leaves of chilling-sensitive plants: 2. the activity of anti-oxidant enzymes during plant chilling. *Russ. J. Plant Physiol.* 49, 782-788.
- Lyons, J.M. (1973). Chilling injury in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 445-466.
- Mahajan, S. ve Tuteja, N. (2005). Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Arch. Biochem. Biophys.* 444, 139-158.
- Mäntylä, E., Lång, V. ve Palva, E.T. (1995). Role of abscisic acid in drought-induced freezing tolerance, cold acclimation, and accumulation of LTI78 and RAB18 proteins in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.* 107, 141-148.
- Martz, F., Kiviniemi, S., Palva, T.E. ve Sutinen, M.L. (2006). Contribution of omega-3fatty acid desaturase and 3-ketoacyl-ACP synthase II (KASII) genes in the modulation of glycerolipid fatty acid composition during cold acclimation in birch leaves. *J. Exp. Bot.* 57, 4, 897-909.
- Matsuda, Y., Okuda, T., Yamanaka, A. ve Sagisaka, S. (1992). An early stage of cold acclimation with four phases of protein synthesis in crowns of winter wheat. *Biosci. Biotech. Biochem.* 56, 1715-1720.
- McKersie, D.B. (1996). Oxidative stress. <http://cropsoil.psu.edu/Courses>
- Mittler, R. (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.* 7, 405-410.
- Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M. ve Van Breusegem, F. (2004). Reactive oxygen gene network of plants. *Trends Plant Sci.* 9, 490-498.
- Møller, I.M. (2001). Plant mitochondria and oxidative stress: Electron transport, NADPH turnover and metabolism of reactive oxygen species. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 52, 561-591.
- Monroy, A.F., Labbé, E. ve Dhindsa, R.S. (1997). Low temperature perception in plants: effects of cold on protein phosphorylation in cell-free extracts. *FEBS Letter* 410, 206-209.
- Morsy, M.R., Jouve, L., Hausman, J-F., Hoffmann, L. ve Stewart, J.McD. (2007). Alteration of oxidative and carbohydrate metabolism under abiotic stress in two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes contrasting in chilling tolerance. *J. Plant Physiol.* 164, 157-167.
- Müller, M., Weidner, W., De Kok, L.J. ve Tausz, M. (2002). Differential effects of H₂S on cytoplasmic and nuclear thiol concentrations in different tissues of Brassica roots. *Plant Physiol. Biochem.* 40, 585-589.
- Murakami, S., Takahara, H. ve Shiraiwa, M. (2007). Purification and characterization of three neutral extracellular isoperoxidases from rye leaves. *Phytochem.* 68, 777-784.
- Murata, N. ve Los, D.A. (1997). Membrane fluidity and temperature perception. *Plant Physiol.* 115, 875-879.
- Navrot, N., Rouhier, N., Gelhaye, E. ve Jacquot, J.P. (2007). Reactive oxygen species generation and antioxidant systems in plant mitochondria. *Physiol. Plantarum* 129, 185-195.
- Nayyar, H., Bains, T.S. ve Kumar, S. (2005a). Chilling stressed chickpea: effect of cold acclimation, calcium and abscisic acid on cryoprotective solutes and oxidative damage. *Environ. Exp. Bot.* 54, 275-285.

- Nayyar, H., Bains, T.S. ve Kumar, S. (2005b). Low temperature induced floral abortion in chickpea: relationship to abscisic acid and cryoprotectants in reproductive organs. *Environ. Exp. Bot.* 53, 39-47.
- Niemi, K., Julkunen-Tiitto, R., Häggman, H. ve Sarjala, T. (2007). *Suillus variegatus* causes significant changes in content of individual polyamines and flavonoids in Scots pine seedling during mycorrhiza formation in vitro. *J. Exp. Bot.* 58, 391-401.
- Noctor, G. ve Foyer, C.H. (1998). Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 49, 249-279.
- Noctor, G., Gomez, L., Vanacker, H. ve Foyer, C.H. (2002). Interactions between biosynthesis, compartmentation, and transport in the control of glutathione homeostasis and signalling. *J. Exp. Bot.* 53, 1283-1304.
- Nylander, M., Svesson, J., Palva, E.T. ve Welin, B.V. (2001). Stress-induced accumulation and tissue-specific localization of dehydrins in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol. Biol.* 45, 263-279.
- Ohira, S., Morita, N., Suh, H.J., Jung, J. ve Yamamoto, Y. (2005). Quality control of photosystem II under light stress-turnover of aggregates of the D1 protein in vivo. *Photosynth. Res.* 84, 29-33.
- Orvar, B.L., Sangwan, V., Omann, F. ve Dhindsa, R. (2000). Early steps in cold sensing by plant cells: the role of actin cytoskeleton and membrane fluidity. *Plant J.* 23, 785-794.
- Öncel, I. (1984). A study on the relation of cold acclimation and hardiness to mineral nutritional and biochemical fluctuations of three agricultural forms of *Brassica oleracea* L. *Communications* 4, 81-103.
- Paul, M.J. ve Foyer C.H. (2001). Sink regulation of photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 52, 1383-1400.
- Pearce, R.S. (1999). Molecular analysis of acclimation to cold. *Plant Growth Regul.* 29, 47-76.
- Pearse, I.S., Heath, K.D. ve Cheeseman, J.M. (2005). Biochemical and ecological characterization of two peroxidase isoenzymes from the mangrove, *Rhizophora mangle*. *Plant Cell Environ.* 28, 612-622.
- Prasad, P.V.V., Boote, K.J., Thomas, J.M.G., Allen Jr, L.H. ve Gorbet, D.W. (2006). Influence of soil temperature on seedling emergence and early growth of peanut cultivars in field conditions. *J. Argon. Crop Sci.* 192, 168-177.
- Prasad, T.K. (1997). Role of catalase in inducing chilling tolerance in pre-emergent maize seedlings. *Plant Physiol.* 114, 1369-1376.
- Rab, A. ve Saltveit, M.E. (1996). Differential chilling sensitivity in cucumber (*Cucumis sativus*) seedlings. *Physiol. Plantarum* 96, 375-382.
- Rinne, P.L.H., Kaikuranta, P.L.M., van der Plas, L.H.W. ve van der Schoot, C. (1999). Dehydrins in cold-acclimated apices of birch (*Betula pubescent* Ehrh.): production, localization and potential role in rescuing enzyme function during dehydration. *Planta* 209, 377-388.
- Rorat, T., Grygorowicz, W. ve Irzykowski, P.R. (2004). Expression of KS-type Dehydrins is primarily regulated by factors related to organ type and leaf development stage during vegetative growth. *Planta* 218, 878-885.
- Rudd, J.J. ve Franklin-Tong, V.E. (2001). Unravelling response-specificity in Ca²⁺ signalling pathways in plant cells. *New Phytol.* 151, 7-33.
- Rymen, B., Fiorani, F., Kartal, F., Vandepoele, K., Inzé, D. ve Beemster, G.T.S. (2007). Cold nights impair leaf growth and cell cycle progression in maize through transcriptional changes of cell cycle genes. *Plant Physiol.* 143, 1429-1438.
- Ryu, S.B., Costa, A., Xin, Z. ve Li, P.H. (1995). Induction of cold hardiness by salt stress involves synthesis of cold- and abscisic acid-responsive proteins in potato (*Solanum commersonii* Dun). *Plant Cell Physiol.* 36, 1245-1251.
- Saltveit, M.E. ve Morris, L.L. (1990). Overview of chilling injury in horticultural

- crops. Chilling Injury of Horticultural Crops, Eds: C.Y. Wang, ss. 3-15, CRC Press, Boca Raton, FL.
- Sanchez-Ballesta, M.T., Rodrigo, M.J., Lafuente, M.T., Granell, A. ve Zacarias, L. (2004). Dehydrin from Citrus, which confers in vitro dehydration and freezing protection activity, is constitutive and highly expressed in the flavedo of fruit but responsive to cold and water stress in leaves. *J. Agri. Food Chem.* 52, 1950-1957.
- Sanders, D., Pelloux, J., Brownlee, C. ve Harper, J.F. (2002). Calcium at the crossroads of signalling. *Plant Cell* S401-S417.
- Sangwan, V., Foulds, I., Singh, J. ve Dhindsa, R.S. (2001). Cold-activation of Brassica napus BN 115 promoter is mediated by structural changes in membranes and cytoskeleton, and requires Ca²⁺ influx. *Plant J.* 27, 1-12.
- Santarius, K.A. (1992). Freezing of isolated thylakoid membranes in complex media. VIII. Differential cryoprotection by sucrose, proline and glycerol. *Physiol. Plantarum* 84, 87-93.
- Sarhan, F. ve Perras, M. (1987). Accumulation of high molecular weight protein during cold hardening of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Cell Physiol.* 28, 1173-1179.
- Scandalios, J.G. (2001). Molecular responses to oxidative stress. Molecular Analysis of Plant Adaptation to The Environment, Eds: M.J. Hawkesford ve P. Buchner, ss. 181-208, Kluwer Academic Publ.
- Scrase-Field, S. ve Knight, M.R. (2003). Calcium; just a chemical switch?. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6, 1-7.
- Seppänen, M.M. ve Fagerstedt, K. (2000). The role of superoxide dismutase activity in response to cold acclimation in potato. *Physiol. Plantarum* 108, 279-285.
- Sfakianaki, M., Sfichi, L. ve Kotzabasis, K. (2006). The involvement of LHCII-associated polyamines in the response of the photosynthetic apparatus to low temperature. *J. Photoch. Photobio.* B 84, 181-188.
- Shinozaki, K. ve Yamaguchi-Shinozaki, K. (2000). Molecular response to dehydration and low temperature: differences and cross-talk between two stress signalling pathways. *Curr. Opin. Plant Biol.* 3, 217-223.
- Ślesak, I., Miszalski, Z., Karpinska, B., Niewiadomska, E., Ratajczak R. ve Karpinski, S. (2002). Redox control of oxidative stress responses in the C3-CAM intermediate plant *Mesembryanthemum crystallinum*. *Plant Physiol. Biochem.* 40, 669-677.
- Smirnoff, N. ve Cumbes, Q.J. (1989). Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry* 28, 1057-1060.
- Snedden, W.A. ve Fromm, H. (2001). Calmodulin as a versatile calcium signal transducer in plants. *New Phytol.* 151, 35-66.
- Srinivas, V. ve Balasubramanian, D. (1995). Proline is a protein-compatible hydro-trope. *Langmuir* 11, 2830-2833.
- Strand, Å., Hurry, V., Gustafsson, P. ve Gardeström, P. (1997). Development of *Arabidopsis thaliana* leaves at low temperatures releases the suppression of photosynthesis and photosynthetic gene expression despite the accumulation of soluble carbohydrates. *Plant J.* 12, 605-614.
- Sudhakar, C., Lakshmi, A. ve Giridarakumar, S. (2001). Changes in the antioxidant enzyme efficacy in two high yielding genotypes of mulberry (*Morus alba* L.) under NaCl salinity. *Plant Sci.* 2001, 161, 613-619.
- Suzuki, N. ve Mittler, R. (2006). Reactive oxygen species and temperature stresses: A delicate balance between signalling and destruction. *Physiol. Plantarum* 126, 45-51.
- Svensson, J., İsmail, A.M., Palva, E.T. ve Close, T.J. (2002). Dehydrins. Sensing, Signalling and Cell Adaptation, Eds: Storey K.B. ve Storey J.M., ss. 155-171, Elsevier Science B.V.
- Szilárd, A., Sass, L., Hideg, E. ve Vass, I. (2005). Photoinactivation of Photosys-

- tem II by flashing light. *Photosynth Res.* 84, 15-20.
- Tambussi, E.A., Bartoli, G.G., Guiamet, J.J., Beltrano, J. ve Araus, J.L. (2004). Oxidative stress and photodamage at low temperatures in soybean (*Glycine max* L. Merr.) leaves. *Plant Sci.* 167, 19-26.
- Tausz, M., Šircelj, H. ve Grill, D. (2004). The glutathione system as a stress marker in plant ecophysiology: is a stress-response concept valid? *J. Exp. Bot.* 55, 1955-1962.
- Taylor, L.P. ve Grotewold, E. (2005). Flavonoids as developmental regulators. *Curr. Opin. Plant Biol.* 8, 317-323.
- Terzioglu, S. ve Ekmekci, Y. (2004). Variation of total soluble seminal root proteins of tetraploid wild cultivated wheat induced at cold acclimation and freezing. *Acta Physiol. Plant.* 26, 443-450.
- Thomashow, M.F. (1999). Plant cold acclimation: Freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50, 571-599.
- Timasheff, S.N. (1993). The control of protein stability and association by weak interactions with water: how do solvents affect these processes?. *Annu. Rev. Biophys. Biomol. Struct.* 22, 67-97.
- Tracewell, C.A., Vrettos, J.S., Bautista, J.A., Frank, H.A. ve Brudvig, G.W. (2001). Carotenoid photooxidation in photosystem II. *Arch. Biochem. Biophys.* 385, 61-69.
- Trewavas, A.J. ve Malhó, R. (1997). Signal perception and transduction: The origin of the phenotype. *Plant Cell* 9, 1181-1195.
- Uemura, M. ve Steponkus, P.L. (1999). Cold acclimation in plants: relation between lipid composition and cryostability of the plasma membrane. *J. Plant Res.* 112, 245-254.
- Uemura, M., Tominaga, Y., Nakagawara, C., Shigematsu, S., Minami, A. ve Kawamura, Y. (2006). Responses of the plasma membrane to low temperatures. *Physiol. Plantarum* 126, 81-89.
- Van der Luit, A.H., Olivari, C., Haley, A., Knight, M.R. ve Trewavas, A.J. (1999). Distinct calcium signalling pathways regulate calmodulin gene expression in tobacco. *Plant Physiol.* 121, 705-714.
- Vernieri, P., Lenzi, A., Figaro, M., Tognoni, F. ve Pardossi, A. (2001). How the roots contribute to the ability of *Phaseolus vulgaris* L. to cope with chilling-induced water stress. *J. Exp. Bot.* 52, 2199-2206.
- Vigh, L., Maresca, B. ve Harwood, J.L. (1998). Does the membrane's physical state control the expression of heat shock and other genes? *Trends Biochem. Sci.* 23, 369-374.
- Vranová, E., Inzé, D. ve Van Breusegem, F. (2002). Signal transduction during oxidative stress. *J. Exp. Bot.* 53, 1227-1236.
- Wang, X., Li, W., Li, M. ve Welti, R. (2006). Profiling lipid changes in plant response to low temperatures. *Physiol. Plantarum* 126, 90-96.
- Wanner, L.A. ve Junttila, O. (1999). Cold-induced freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 120, 391-399.
- Warren, G.J. (2001). Responses to low temperature and adaptations to freezing, *Molecular Analysis of Plant Adaptation to The Environment*, Eds: M.J. Hawkesford ve P. Buchner, ss. 209-247, Kluwer Academic Publ.
- Winkler, B.S., Orselli, S.M. ve Tonia, S. (1994). The redox couple between glutathione and ascorbic acid: A chemical and physiology perspective. *Free Radic. Biol. Med.* 17, 333-349.
- Wisniewski, M., Webb, R., Balsamo, R., Close, T.J., Yu, X.M. ve Griffith, M. (1999). Purification, immunolocalization, cryoprotective, and antifreeze activity of PCA60: A dehydrin from peach (*Prunus persica*). *Physiol. Plantarum* 105, 600-608.
- Xin, Z. ve Browse, J. (2000). Cold comfort farm: the acclimation of plants to freezing temperatures. *Plant Cell Environ.* 23, 893-902.
- Xu, Y.N., Wang, Z.N., Jiang, G.Z., Li, L.B. ve Kuang, T.Y. (2003). Effect of various temperatures on phosphatidylglycerol

biosynthesis in thylakoid membranes. *Physiol. Plantarum* 118, 57-63.

Yancey, P.H. (1994). Compatible and counter-acting solutes. Cellular and Molecular Physiology of Cell Volume Regulation, Eds: K. Strange, ss. 81-109, CRC Press, Boca Raton.

Yang, H.M., Zhang, J.H. ve Zhang, X.Y. (2005b). Regulation mechanisms of stomatal oscillation. *Acta Bot. Sin.* 47, 1159-1172.

Yang, M-T., Chen, S-L., Lin, C-Y. ve Chen, Y-M. (2005a). Chilling stress suppresses chloroplast development and nuclear gene expression in leaves of mung bean seedlings. *Planta* 221, 374-385.

Young, A.J. (1991). The photoprotective role of carotenoids in higher plants. *Physiol. Plantarum* 83, 702-708.

Yruela, I., Pueyo, J.J., Alonso, P.J. ve Picorel, R. (1996). Photoinhibition of photosystem II from higher plants. Effect of copper inhibition. *J. Biol. Chem.* 271, 27408-27415.

Yun, J.G., Hayashi, T., Yazawa, S., Katoh, T. ve Yasuda, Y. (1996). Acute morphological changes of palisade cells of *Saintpaulia* leaves induced by induced by a rapid temperature drop. *J. Plant Res.* 109, 339-342.



Özlem TURAN, Hacettepe Üniversitesi Biyoloji Bölümü'nden 2004 yılında mezun oldu. Hacettepe Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji Anabilim Dalı'nda 2007 yılında Bilim

Uzmanlığı çalışmasını tamamlamıştır. Halen Hacettepe Üniversitesi, Biyoloji Bölümü, Botanik Anabilim Dalı'nda Doktora çalışmasını sürdürmektedir. İsviçre, Cenevre Üniversitesi, Biyoloji Bölümü, Botanik Anabilim Dalı, Biyoenerji Laboratuvarı'nda burs alarak 1 ay çalışmıştır. Araştırma alanları; Bitki Stres (Soğuk) Fizyolojisi ve Fotosistem II Foto-kimyasal Aktivitesi.



Yasemin EKMEKÇİ, Hacettepe Üniversitesi, Biyoloji Bölümünden 1986 yılında mezun oldu. Hacettepe Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji Anabilim dalında 1989 yılında Bilim Uzmanlığı ve 1995 yılında Doktora çalışmasını tamamlamıştır. Güney Afrika, Cape Town Üniversitesi, Moleküler ve Hücre Biyolojisi Bölümü, Bitki Stres Araştırmaları Biriminde doktora sonrası bursu alarak 10 ay çalışmıştır. Halen Hacettepe Üniversitesi, Biyoloji Bölümü, Botanik Anabilim dalında doçent olarak çalışmaktadır. Araştırma alanları; Bitki Stres (Sıcaklık, kuraklık, herbisit ve ağır metal) Fizyolojisi ve Bitki Moleküler Biyolojisi (Stres proteinleri ve antioksidan enzim sistemleri) üzerinedir.