

Bitkilerde Düşük Sıcaklık Stresi ve Soğuğa Uyum

Ali DOĞRU*

Sakarya Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, 54187, Sakarya

YAYIN BİLGİSİ

Tarihçe:

Alınış: Ekim 2019
Kabul: Aralık 2019
Online Yayınlanma: Aralık 2019

Anahtar Kelimeler:

Soğuk uyumu
Soğuk toleransı
Donma toleransı
Düşük sıcaklık duyarlılığı

ÖZET

Düşük sıcaklıklar tüm dünyada bitki türlerinin coğrafi dağılımını ve ekonomik bitkilerin verimini büyük ölçüde azaltmaktadır. Bazı bitkiler düşük sıcaklığa duyarlıdır ve soğuk stresi koşullarında dehidrasyona uğrayabilir. Ayrıca soğuk stresi duyarlı bitkilerde oksidatif strese, yüksek protoplazmik viskoziteye ve katabolizmaya ve fotosentez hızının azalmasına neden olur. Bazı bitkiler de düşük sıcaklığa toleranslıdır ve eğer uygun bir süre düşük fakat dondurucu olmayan sıcaklıklara maruz bırakılırsa soğuğa uyum sağlayabilirler. Soğuğa uyum boyunca antioksidan enzimlerin aktivasyonu, çözümlü şeker, absisik asit ve prolin birikimi, büyümenin durması, rozet gövde oluşumu, membran kompozisyonunda değişimler ve su kaybı gibi metabolik değişimler gözlenir. Bu derlemede soğuğa toleranslı bitkilerde soğuk uyumu boyunca meydana gelen morfolojik, fizyolojik ve biyokimyasal değişimler tartışılmıştır.

Low Temperature Stress and Cold Acclimation in Plants

ARTICLE INFO

History:

Received: October 2019
Accept: December 2019
Available online: December 2019

Keywords:

Cold acclimation
Cold tolerance
Freezing tolerance
Low temperature sensitivity

ABSTRACT

Low temperature limits the geographical distribution of plant species and significantly decreases the yield of several crops around the world. Some plants are sensitive to low temperature and suffer from dehydration under cold stress. In addition, cold stress led to the oxidative stress, higher protoplasmic viscosity and catabolism and decreased rate of photosynthesis in sensitive plants. Some plants, however, are tolerant to low temperature and could acclimate to cold if kept in the low but non-freezing temperature for appropriate time. During cold acclimation, some metabolic changes such as activation of antioxidant enzymes, accumulation of soluble sugars, abscisic acid and proline, cessation of growth and formation of rosette stem, water loss and changes in membrane composition may occur. In this review, morphologic, physiologic and biochemical processes which observed in the cold-tolerant plants during cold acclimation are discussed.

1. Giriş

Biyotik ve abiyotik stres faktörleri bütün dünyada bitki büyümesini ve bitkisel verimliliği sınırlamaktadır [1]. Vij ve Tiyagi (2007) abiyotik stres faktörlerinin, biyotik faktörlerle karşılaştırıldığında, tarımsal bitkilerde %50'lik bir ürün kaybına yol açtığını bildirmişlerdir [2]. Dünya nüfusunun sürekli artış gösterdiği, buna karşın besin üretiminin çeşitli abiyotik stres faktörlerinin

etkisiyle azaldığı belirtilmiştir [3]. Kuzey ve Güney Yarımküre' de kara ve denizlerin asimetrik dağılımı nedeniyle farklı sıcaklık derecelenmelerinin (termik gradientlerin) oluştuğu ve bunun bitkilerin yeryüzündeki dağılımını etkilediği belirtilmiştir [4]. Dünyadaki en yüksek hava sıcaklığı 57-58 °C ile Kuzey Afrika, Hindistan, Meksika ve Kaliforniya'da ölçülmüştür [4]. Yeryüzünün %23'ünde yıllık ortalama hava sıcaklığının 40 °C'nin üzerinde olduğu ifade

edilmiştir. Bunun yanında yeryüzündeki en düşük sıcaklık -90 °C ile Antarktika'da ölçülürken, Doğu Sibirya'nın vadi ve ovalarında ise bugüne kadar ölçülen en düşük sıcaklık -66 ile -68 °C arasındadır. Yine yeryüzünün %42'sinde yıllık ortalama hava sıcaklığının -20 °C'nin altında olduğu, dünyanın toplam yüz ölçümünün sadece 1/3'ünde donma tehlikesinin olmadığı rapor edilmektedir [5]. FAO'nun tarımsal faaliyetleri kısıtlayan çevresel faktörler bakımından yaptığı değerlendirmeye göre, ülkemiz topraklarının büyük bölümünün de düşük sıcaklık stresi riski altında olduğu bildirilmiştir (Şekil 1). Tuzluluk ve kuraklıkla birlikte düşük ve yüksek sıcaklık streslerinin gelecekte bitkisel verimliliği azaltacak en önemli faktörler arasında olacağı tahmin edilmektedir [6]. Yeryüzünün çok az yerinde sıcaklıklar, bitkilerin yaşamsal fonksiyonlarını uygun şekilde sürdürmelerine izin veren 5-25 °C arasında kalmaktadır [5]. Bitkilerin en önemli özelliklerinden birisi de poikilotermik canlılar olmasıdır. Yani bitki dokularının sıcaklığı ortam sıcaklığına bağlı olarak değişmektedir [7]. Aktif olarak yer değiştirme şeklinde bir hareket yeteneğine sahip olmayan bitkiler, yaşadıkları ortamın sıcaklığındaki değişimleri algılayıp, metabolik reaksiyonlarını, oluşan yeni sıcaklık rejimine göre ayarlamak zorundadır. Ancak bitkiler aleminde düşük sıcaklıklara tolerans gösterme bakımından büyük varyasyonlar bulunmaktadır [8]. Düşük sıcaklıklar bitki büyüme ve gelişmesini çimlenmeden tohum oluşumuna kadar hemen hemen her evrede etkilemektedir. Bir bitki türünün düşük sıcaklığa gösterebileceği toleransın derecesi genetik faktörlerle belirlenir ve bitkinin kökeni olan ortamın iklim özelliklerine bağlıdır [9].

Bitkiler düşük sıcaklığa tolerans derecelerine göre üç grupta incelenebilir. Birinci grupta muz (*Musa sapientum*), avokado (*Persea spp.*) ve papaya (*Carica papaya*) gibi düşük sıcaklığa duyarlı tropikal kökenli bitkiler bulunur. Bu bitkiler 12 °C'nin altındaki sıcaklıklarda ciddi şekilde zarar görür. Patates (*Solanum tuberosum*) ve domates (*Solanum lycopersicum*) gibi subtropikal kökenli bitkiler ikinci gruba dahildir. Bu bitkiler düşük sıcaklığa dayanıklı fakat donmaya duyarlıdır. 12 °C'nin altındaki sıcaklıklara uyum gösterebilirler fakat sıfırın altındaki sıcaklıklarda yaşamlarını sürdüremezler. Üçüncü gruptaki bitkiler donmaya dayanıklıdır. Bunlar soğuğa uyum sağlayabilir ve sıfırın altındaki sıcaklıklarda da yaşamlarını sürdürebilir. Bazıları otsu bazıları odunsu olan bu türler ılıman iklim kuşağı kökenli bitkilerdir. Ancak bu türler arasında da donmaya tolerans bakımından farklılıklar bulunmaktadır. Örneğin

donmaya toleranslı olan birçok otsu bitki -7 ile -30 °C arasındaki sıcaklıklarda canlılığını koruyabilirken, birçok odunsu bitki -80 °C'den daha düşük sıcaklıklara bile dayanıklıdır. Düşük sıcaklığın bitkiler üzerindeki etkileri sadece sıcaklıktaki düşme miktarına değil aynı zamanda mevsime, bitkinin o anda içinde bulunduğu gelişim evresine ve düşük sıcaklığın etkili olma süresine de bağlıdır [9].



Şekil 1. Tarımsal faaliyetleri sınırlayan stres faktörleri bakımından Türkiye topraklarının durumu [10].

2. Düşük Sıcaklık ve Duyarlı Bitkiler

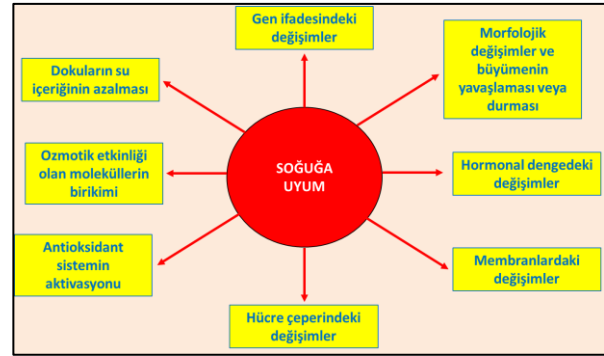
Düşük sıcaklığın duyarlı bitkilerde hangi mekanizmalarla etkili olduğu ve bitki metabolizmasında yol açtığı değişimlerin neler olduğu uzun zamandır araştırılmaktadır [10]. 19. yüzyılın ikinci yarısında, düşük sıcaklıkların duyarlı bitkiler üzerindeki olumsuz etkilerinin, bitkinin yaşadığı ortamdan su alabilme yeteneğinin kısmen kaybedilmesinden kaynaklandığı düşünülmektedir; yapılan araştırmalar düşük sıcaklık zararlarının sadece bu sebeple açıklanamayacağını ortaya koymuştur [10]. 20. yüzyılın ortalarına doğru ise sitoplazma yapısındaki değişimlerin dokulardaki suyun tutulma yeteneğini azalttığı ve böylece bitkinin toprak üstü organlarının solmasına yol açtığı bulunmuştur [11]. Henkel ve ark. (1966) ise düşük sıcaklık zararları ile protoplazma viskozitesi arasında belirgin bir korelasyon bulunduğunu; düşük sıcaklığa toleransı az olan bitkilerde, protoplazma viskozitesinin yüksek olduğunu rapor etmiştir [12]. Viskozitenin artması da protoplazmadaki biyokimyasal reaksiyonları yavaşlatmakta ve bu da bitkinin beslenme, solunum ve büyümesinde fizyolojik problemlere yol açmaktadır. 1950-1960 yılları arasında yapılan araştırmalar, duyarlı bitkilerde düşük sıcaklığın asıl etkisinin metabolik düzensizlikler olduğunu ortaya çıkarmıştır. Henkel ve ark. (1966) düşük sıcaklıklarda, duyarlı bitkilerde çeşitli metabolitlerin parçalanma hızının sentez hızından daha fazla olduğunu ortaya çıkarmıştır [12].

1970'li yıllarda ise düşük sıcaklığa verilen primer cevabın hüresel membranlardaki faz değişimi olduğu fikri ön plana çıkmıştır. Lyons (1973)'e göre, düşük sıcaklık zararlarının nedeni, membran lipidlerinde düşük sıcaklığın etkisiyle ortaya çıkan moleküler düzensizliktir [13]. Ayrıca Terzaghi ve ark. (1989), membran yapısında meydana gelen düzensizliklerin, tropikal bitkilerde, ılıman bölge bitkilerine göre daha yüksek sıcaklıklarda ortaya çıktığını belirlemiştir [14]. 1970-1980 yılları arasında, yüksek ışık yoğunluğu uygulanan bitkilerde, düşük sıcaklık zararlarının arttığını, bunun sebebinin ise absorblanan fazla miktardaki ışık enerjisi sonucu fotosistemlerde oluşan fotooksidatif zarar ve fotoinhibisyon olduğunu belirlemiştir [11]. Son yıllarda ise duyarlı bitkilerde düşük sıcaklık zararlarının oluşumu ile sitoplazmik Ca^{+2} konsantrasyonunun artması arasında belirgin bir korelasyon olduğu bulunmuştur. Minorsky (1985), sitoplazmik Ca^{+2} konsantrasyonunun artması ile sitoplazmik viskozitenin de değiştiğini, buna bağlı olarak hücre bölünmesinin, etilen oluşumunun, fotosentez ve solunumla ilgili bazı enzim aktivitelerinin inhibe olduğunu ortaya çıkarmıştır [15]. Bunun yanında, duyarlı bitkilerde düşük sıcaklık koşullarında aktif oksijen türlerinin (AOT) üretimini aşırı derecede arttığı ve eş zamanlı olarak süperoksit dismutaz (SOD), askorbat peroksidad (APOD) ve katalaz (KAT) gibi antioksidan enzim aktivitelerinin inhibe olduğu da gözlenmiştir [16, 17]. Görüldüğü gibi düşük sıcaklıklar, duyarlı bitkilerin metabolik reaksiyonları üzerinde farklı yollarla etkili olabilmektedir. Oluşan herhangi bir değişiklik, sekonder değişimlere neden olarak açığa çıkan etkinin şiddetini artırılabilmektedir.

3. Soğuğa Uyum ve Donma Toleransı

Daha önce bazı ılıman bölge bitkilerinin hem düşük sıcaklıklara hem de sıfırın altındaki sıcaklıklara toleranslı olduğu belirtilmiştir. Bu tip bitkilerin donma toleransı kazanabilmesi için, belli bir süre düşük fakat sıfırın üzerindeki sıcaklıklara maruz kalması gerekmektedir. Bu olay soğuğa uyum olarak bilinmektedir. Bir bitkinin herhangi bir strese toleranslı olması, toleransı sağlayan genlere sahip olması ile gerçekleşir. Ancak bu genlerin bazıları ortam koşullarından bağımsız olarak sürekli ifade edilirken, bazıları da bitkinin stres koşullarına uyum sağlaması gerektiğinde ifade edilmektedir. Bu açıdan düşünüldüğünde uyum olayı, bitkinin sahip olduğu genetik potansiyeli, indükleyici koşullar altında ifade edebilme yeteneği olarak da tanımlanabilir. Soğuğa uyum durumunda ise düşük fakat sıfırın üzerindeki sıcaklıklar, indükleyici çevresel bir

faktördür [18]. Kış ayları boyunca düşük sıcaklıklara dayanıklı olan bitkilerde solunum, fotosentez ve protein sentezi gibi metabolik olayların hızlarında artış olduğu rapor edilmiştir [19]. Çünkü bu, soğuğa uyumunun gerçekleşmesi için gereken enerjiyi sağlamaktadır. Hughes and Pearce (1988) bu gibi metabolik olayların hızında, düşük sıcaklık uygulamasının başladığı ilk günlerde azalma görülmesine rağmen, zamanla arttığını ancak yine de kontrol bitkilerine göre daha düşük bir seviyede kaldığını belirlemişlerdir [20]. Soğuğa uyum boyunca dayanıklı bitkilerde birçok morfolojik, fizyolojik ve biyokimyasal değişim meydana gelmektedir [21]. Şekil 2'de görüldüğü gibi bunlardan birisi de morfolojik değişimlerdir. Soğuğa uyum boyunca kışlık buğdayda ve diğer bazı bitkilerde gözlenen rozet yapısının, düşük sıcaklık etkisiyle oluştuğu ve bunun soğuğa uyum yeteneği konusunda morfolojik bir kriter olarak kullanılabileceği rapor edilmiştir [22, 23, 24].



Şekil 2. Bitkilerde soğuğa uyum boyunca meydana gelen metabolik değişimler [10].

Kışlık kolza çeşitlerinde soğuğa uyumun sağlanabilmesi için rozet yapısının oluşması gerektiği vurgulanmıştır [25]. Bu özelliğin yazlık ve kışlık kolza bitkileri arasında görülen soğuğa uyum gösterme yeteneğindeki farklılığın da temelini oluşturduğu ileri sürülmüştür. Yazlık kolza bitkilerinin soğuğa uyum sağlama yeteneğinin, kışlık kolzaya göre daha zayıf olduğu belirtilmiştir [25, 26]. Yazlık kolza bitkileri ile tarla koşullarında yapılan bir çalışmada, sıcaklığın 0 °C'nin biraz üzerine çıkması durumunda bile, bitkilerin generatif evreye geçtiği ve bu koşullarda soğuğa uyumun sağlanması için gereken enerjinin gövde uzaması için harcandığı belirtilmiştir. Rapacz (1999) ise yazlık kolza bitkilerinde kışlıkların tersine, tam anlamıyla rozet yapısının oluşmadığını veya rozet yapısının uzun süre korunmadığını ve bunun sonucu olarak soğuğa uyumun da tam olarak sağlanmadığını rapor etmiştir [27]. Rozet yapının oluşumu ve büyümedeki duraklamanın, bitkinin soğuğa daha

iyi uyum sağlaması için gerekli olduğu bildirilmiştir [28, 29, 30]. Ayrıca Fowler ve ark. (1981) ile Limin and Fowler (2000), rozet oluşumu ile hücre boyutlarının ve hücrelerin su miktarının azaldığını ve bitkilerin soğuğa daha kolay uyum sağladığını bulmuşlardır [31, 32]. Huner ve ark. (1981) ve Griffith ve ark. (1985), soğuğa uyum sırasında yaprak hücrelerinin çeperlerinde kalınlaşma olduğunu ve lipid miktarının arttığını bulmuşlardır [33, 34]. Ayrıca soğuğa uyum boyunca, kışlık kolza yaprak hücrelerinin çeperlerindeki pektin yapısına giren galaktoz, arabinoz ve glukoz; hemiselülozun yapısına giren galaktoz ve arabinoz miktarının arttığı da belirlenmiştir [35].

Soğuğa uyum sırasında birçok dayanıklı bitkide çözünür şeker birikiminin gerçekleştiği, şeker birikimi ile donma toleransının kazanılması arasında çok belirgin bir korelasyonun bulunduğu belirlenmiştir [36]. Bitki türüne göre değişmekle birlikte, bitki hücrelerinde düşük sıcaklık koşullarında sukroz, glukoz, fruktoz, rafinoz ve stakioz gibi suda çözünebilir şekerlerin birikim gösterdiği kanıtlanmıştır [37]. Soğuğa uyum boyunca gerçekleşen çözünür şeker birikiminin, hücresel membranların soğuktan korunmasını sağladığı rapor edilmiştir [37]. Bunun dışında çözünür şekerlerin metabolik reaksiyonların sürdürülmesi için gereken enerji kaynağını oluşturdukları, koruyucu özelliğe sahip diğer metabolitlerin öncü maddesi oldukları, hücrelerin ozmotik dengesinin korunmasında rol oynadıkları ve ilkbaharın gelmesiyle birlikte bitkide hızlı büyüme için gereken enerjiyi sağladıkları belirtilmiştir [38, 39, 40]. Yapılan genetik çalışmalar da donma toleransının kazanılması için soğuğa uyum periyodunda şeker birikiminin önemini göstermektedir. Örneğin soğuğa uyum gerçekleştiremeyen bir *Arabidopsis* mutantının (*sfr4*; sensitive to freezing) şeker biriktirme yeteneğinden yoksun olduğu belirlenmiştir [41]. Ancak yüksek sıcaklıklarda bile şeker birikimi yapabilen *esk1* (*eskimo1*) mutant bitkilerinin donmaya oldukça toleranslı oldukları rapor edilmiştir [42]. Bununla birlikte soğuğa uyumun sağlanması için sadece çözünür şeker birikiminin gerçekleştirilmesi yeterli olmamaktadır. Örneğin *sfr* grubundan olan ve soğuğa uyum boyunca yaprak dokularındaki çözünür şeker miktarında artış gözlenen bazı mutantlarda, donma direnci kazanılamamaktadır [43]. Bu sonuçlar, çözünür şeker birikiminin soğuğa uyumun sağlanmasında diğer bazı metabolik değişimlerle birlikte etkili olduğunu göstermektedir.

Soğuğa uyum boyunca bitkisel dokularda birikim gösteren diğer bir bileşik de serbest prolidir [44]. *Arabidopsis*'in donmaya dirençli olan *esk1*

mutantında soğuğa uyum periyodunda, yabani tiplere göre yaklaşık 30 kat daha fazla serbest prolin birikiminin gerçekleştiği rapor edilmiştir [42]. Çözünür şekerlere benzer şekilde soğuğa uyum boyunca gerçekleşen serbest prolin birikiminin yine hücrelerdeki ozmotik dengenin korunmasında rol oynadığı, sıcaklıkların artmaya başladığı dönemde kullanılabilir bir depo maddesi olduğu ve bazı sitoplazmik enzimlerle hücresel membranların korunmasını sağladığı ileri sürülmüştür [45, 9]. Ayrıca kışlık arpada yapılan bir ıslah çalışmasında, soğuğa uyum periyodu sonunda yaprak dokularındaki serbest prolin miktarının önemli bir seçim kriteri olarak kullanıldığı belirtilmiştir [9]. Nanjo ve ark. (1999), serbest prolinin parçalanma hızının bazı genetik uygulamalarla azaltıldığı bir *Arabidopsis* mutantının yaprak dokularında, soğuğa uyum evresinde, yabani tiplere göre, serbest prolin miktarının yaklaşık 2,3 kat arttığını göstermiştir [46]. Ancak bazı araştırmacılar da serbest prolin miktarındaki artışın stres cevabı olarak değerlendirilemeyeceğini öne sürmektedir. Örneğin *Arabidopsis thaliana*'nın yapraklarındaki serbest prolin miktarının, donma dayanıklılığının oluşumundan bir gün sonra artış gösterdiği kanıtlanmıştır [36]. Bu nedenle bitkisel dokularda gözlenen serbest prolin miktarındaki değişimler bitki türü, gelişim evresi, uygulanan stres tipi ve süresi gibi faktörler göz önünde tutularak değerlendirilmelidir.

Bitki hücrelerinde donma zararlarının meydana geldiği ilk bölge membranlardır. Bu nedenle soğuğa uyum boyunca hücresel membranlarda meydana gelen değişimler oldukça önemlidir. Ristic and Ashworth (1993), *Arabidopsis*'de soğuğa uyumun başlamasından itibaren ilk 6 saat içinde yapısal değişimlerin meydana geldiğini belirlemiştir [47]. Membranlarda meydana gelen bu tip değişimlerin biyokimyasal temeli tam olarak anlaşılmasına rağmen; Steponkus (1984), Uemura and Steponkus (1994) ve Uemura ve ark. (1995) soğuğa uyum evresinde membran lipid kompozisyonundaki değişimlerin, donma dayanıklılığının kazanılması ile korelasyon gösterdiğini rapor etmişlerdir [48, 49, 50]. Soğuğa duyarlı bitkilerin hücresel membranlarında, daha çok doymuş yağ asitleri bulunur ve bu tip membranlar düşük sıcaklıklarda katılaşma eğilimi gösterir. Oluşan bu faz değişimi membranların yapısındaki proteinlerin de normal fonksiyonlarını yapmalarını engellemektedir. Dayanıklı bitkilerde ise soğuğa uyum boyunca desaturaz enzimlerinin aktivite ve dolayısıyla membranların yapısındaki doymamış yağ asitlerinin miktarı artmaktadır. Bu değişim de membranlardaki faz değişimini önler ve membranlar düşük

sıcaklıklarda bile fonksiyonlarını yerine getirebilir [51]. Stres altındaki bitki dokularında hormon miktarları değişim göstermekte ve sonuçta bitki büyümesi yavaşlamaktadır [52]. Bitkisel bir hormon olan absisik asit (ABA); tuz, düşük sıcaklık ve kuraklık gibi abiyotik stres faktörlerine karşı cevap oluşturma konusunda etkili bir sinyal molekülüdür. ABA bitkilerde strese uyum sağlanması için gerekli olan fizyolojik, moleküler ve gelişimsel değişimlerin gerçekleşmesi için etkili bir kimyasal mesaj oluşturmaktadır [53, 54]. Bu nedenle bitkilerin değişen ortam koşullarına göre dokularındaki ABA miktarını sürekli ayarlamaları gerekmektedir. Chen ve ark. (1983), bitki dokularındaki ABA miktarının soğuğa uyum sırasında geçici olarak arttığını [55]; Lang ve ark. (1994) ise dışarıdan yapılan ABA uygulamalarının soğuğa uyumun yerini alabildiğini ortaya çıkarmıştır [56]. ABA sentezleyemeyen mutant bitkilerin soğuğa uyum gösterme yeteneklerinin daha az olduğu rapor edilmiştir [57]. ABA'nın bazı genlerin ifadesi üzerinde de etkili olduğu bilinmektedir. Bu genlerden bazıları sadece düşük sıcaklığa, bazıları sadece ABA'ya cevap olarak ifade edilirken; bazı genlerin ifadesi için hem ABA'nın hem de düşük sıcaklığın etkisi gerekmektedir. Bu da soğuğa uyumun tam olarak sağlanması için, ABA'ya bağımlı ve ABA'dan bağımsız olan mekanizmaların koordinasyonunun gerekliliğini göstermektedir [9]. Bu iki mekanizma arasındaki koordinasyonun kalsiyum iyonları ile sağlandığı düşünülmektedir. Nitekim düşük sıcaklık uygulaması sonucunda bitki hücrelerindeki ABA ve kalsiyum iyonu miktarının arttığı belirlenmiştir [58]. Xiong ve ark. (2001), ABA'nın dehidrasyon tolerans genlerini indükleyerek donma toleransının kazanılmasında etkili olduğunu rapor etmişlerdir [59]. ABA'ya cevap veren genlerin ekspresyonu; DREB2A/2B, AREB1, RD22BP1 ve MYC/MYB gibi transkripsiyon faktörleri ile indüklenebilir [56]. *A. thaliana*'da düşük sıcaklıkla indüklenen *COR*, *RAB18*, *LT178* ve *KIN2* gibi genlerin varlığı belirlenmiştir. Shinozaki ve Yamaguchi-Shinozaki (2000) *COR* genlerinin ekspresyonunun artmasını sağlayan hem ABA'ya bağımlı hem de ABA'dan bağımsız sinyal mekanizmalarının varlığını ortaya çıkarmıştır [60]. Finkelstein ve ark. (2002) ABA'nın LEA (late embryogenesis abundant proteinleri) genlerinin ekspresyonunu da indüklediğini rapor etmiştir [61]. Bies-Etheve ve ark. (2008) ise dışarıdan uygulanan ABA'nın bitkilerin vejetatif dokularındaki LEA genlerini aktive ettiğini bildirmiştir [62]. Bitkilerde donma toleransının kazanılması için LEA genlerinin ekspresyonunun gerekli olduğu bilinmektedir [48]. Abiyotik stres

faktörleri genellikle bitki dokularındaki ABA miktarını artırır ve böylece stresle ilgili bazı genlerin ekspresyonu ve stoma kapanması sağlanmaktadır.

Düşük sıcaklık etkisiyle bazı bitki türlerinin dokularında salisilik asit (SA) birikiminin gerçekleştiği ve eksojen SA uygulamalarının patates, mısır ve pirinç gibi bitkilerde düşük sıcaklık toleransını indüklediği bildirilmiştir [63]. Ancak birçok *Arabidopsis* mutantında aşırı SA birikiminin donma duyarlılığını artırdığı ortaya çıkarılmıştır [64]. Bitki dokularında giberellin (GA) miktarı da düşük sıcaklık koşullarında değişim göstermektedir. Niu ve ark. (2014) GA'nın CRT/DRE bağlanma faktörü geninin ekspresyonunu sağladığını ve düşük sıcaklığa tolerans kazanılmasında rol oynadığını rapor etmişlerdir [65]. Jasmonik asit (JA) de bitkilerde düşük sıcaklık toleransının kazanılmasında etkili olan düzenleyici bir sinyal molekülüdür [66, 67]. Dışarıdan uygulanan JA'nın bitkilerde düşük sıcaklık toleransını önemli derecede artırdığı ve JA sentezinin inhibe edilmesi sonucunda da bitkilerin düşük sıcaklık stresine duyarlılıklarının arttığı belirlenmiştir.

Bunun dışında, soğuğa uyum evresinde birçok genin ifadesinin arttığı da rapor edilmiştir. Örneğin *Arabidopsis*'de *COR6.6/KIN2*, *COR15A*, *COR47/RD17* ve *COR78/RD29A* olmak üzere dört farklı *COR* (*cold regulated*) geninin kodladığı bazı proteinlerin, membran ve protein stabilizasyonunun sağlanması konusunda önemli roller üstlendiği ortaya çıkarılmıştır [68]. Oluşan buzun büyümesini önleyen ve kışlık bitkilerin sıfırın altındaki sıcaklıklarda yaşamlarını sürdürmelerini sağlayan antifiriz proteinlerin miktarının da soğuğa uyum evresinde arttığı belirlenmiştir [69]. Kışlık kolza bitkilerinde de soğuğa uyum döneminde *Bn115* ve *Bn28* gibi bazı genlerin ifadelerinin arttığı belirlenmiştir [70].

4. Sonuç

Soğuğa uyum düşük sıcaklığa dayanıklı bitkilerde donma direncinin kazanılmasını ve bitkilerin kış aylarını dondan zarar görmeden geçirmesini sağlamaktadır. Bu tip bitkilerin kış boyunca hayatta kalmaları ve ürün miktarları ile kaliteleri soğuğa uyum gösterebilmelerine bağlıdır. Yeryüzünün büyük kısmında yıllık en düşük ortalama sıcaklığın 0 °C civarında ve yarısına yakın bir kısmında da -10 °C olduğu düşünülürse bu tip ortamlarda gerçekleştirilecek tarımsal faaliyetlerden alınacak verim üzerinde soğuğa uyum ve donma direncinin önemi daha iyi anlaşılacaktır. Soğuğa uyum boyunca soğuğa

dayanıklı bitki tür ve genotiplerinde meydana gelen metabolik değişimlerin iyi bilinmesi hem ıslah çalışmaları hem de yetiştirilecek tür ve genotip konusunda fikir vermesi açısından faydalı olacaktır. Sürekli artan dünya nüfusunun besin gereksiniminin karşılanabilmesi düşük sıcaklık stresinden kaynaklanan kayıpların engellenmesine de bağlıdır. Bu nedenle günümüzde düşük sıcaklığa daha toleranslı, soğuğa uyum yeteneği daha fazla ve donma direnci daha yüksek olan genotiplerin elde edilmesi için ıslah çalışmaları yapılmaktadır.

Kaynakça

- [1] Seki M., Kamei A., Yamaguchi-Shinozaki K. ve Shinozaki, K. Molecular responses to drought, salinity and frost: common and different paths for plant protection. *Current Opinion in Biotechnology* 2003; 14: 194-199.
- [2] Vij S., Tyagi AK. Emerging trends in the functional genomics of the abiotic stress response in crop plants. *Plant Biotechnology Journal* 2007; 5: 361-380.
- [3] Mahajan, S., Tuteja N. Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 2005; 444: 139-158.
- [4] Alberdi M., Corcuera LJ. Cold acclimation in plants. *Phytochemistry* 1991; 30: 3177-3184.
- [5] Larcher W. *Physiological Plant Physiology*. Berlin: Springer-Verlag; 1995.
- [6] Duncan RR. *Plant-Environment Interactions*. New York: Marcel Dekker; 2000.
- [7] Hale MG., Orcutt DM. *The Physiology of Plants under Stress*. New York: John Wiley & Sons Inc; 1987.
- [8] Rajashekar CB. *Plant-Environment Interactions*. New York: Marcel Dekker; 2000.
- [9] Sutka J., Galiba G. *Abiotic Stresses: Cold Stress*. *Encyclopedia of Applied Plant Sciences* 2003; 12: 1-9.
- [10] Doğru, A. (2006). *Kolza (Brassica napus L. ssp. oleifera)*'nın bazı kışlık çeşitlerinde düşük sıcaklık toleransı ile ilgili fizyolojik ve biyokimyasal parametrelerin araştırılması. (Yayımlanmamış doktora tezi). Hacettepe Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, Ankara.
- [11] Lukatkin AS. Initiation and development of chilling injury in leaves of chilling-sensitive plants. *Russian Journal of Plant Physiology* 2005; 52: 608-613.
- [12] Henkel PA., Kushnirenko SV. *Plant cold tolerance and its elevation by heat treatments*. Moscow: Nauka; 1966.
- [13] Lyons JM. Chilling injury in plants. *Annual Review of Plant Physiology* 1973; 24: 445-466.
- [14] Terzaghi WB., Fork DC., Berry JA., Field CB. Low and high temperature limits to PS II: A survey using transparinaric acid, delayed light emission and Fo chlorophyll fluorescence. *Plant Physiology* 1989; 91: 1494-1500.
- [15] Minorsky PV. An heuristic hypothesis of chilling injury in plants: a role for calcium as the primary physiological transducer of injury. *Plant Cell and Environment* 1985; 8: 75-94.
- [16] Alam B., Jacob J. Overproduction of photosynthetic electrons is associated with chilling injury in green leaves. *Photosynthetica* 2002; 40: 91-95.
- [17] Takac T. The relationship of antioxidant enzymes and some physiological parameters in maize during chilling. *Plant and Soil Environment* 2004; 50: 27- 32.
- [18] Pearce RS. Molecular analysis of acclimation to cold. *Plant Growth Regulation* 1999; 29: 47-76.
- [19] Guy CL. Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism. *Annual Review of Plant Physiology Plant Molecular Biology* 1990; 41: 187-223.
- [20] Hughes MA., Pearce R.S. Low temperature treatment of barley plants causes altered gene expression in leaf meristems. *Journal of Experimental Botany* 1988; 39: 1461-1467.
- [21] Xin Z., Browse J. Cold comfort farm: the acclimation of plants to freezing temperature. *Plant, Cell and Environment* 2000; 23: 893-902.
- [22] Gray GR., Cauvin LP., Sarhan F., Huner NPA. Cold acclimation and freezing tolerance. A complex interaction of light and temperature. *Plant Physiology* 1997; 114: 467-474.
- [23] Vasil'yev IM. (1961). *Wintering of Plants*. American Institute of Biological Science, Washington, DC.
- [24] Roberts DWA. The effect of light on development of the rosette growth habit of winter wheat. *Canadian Journal of Botany* 1984; 62: 818-822.
- [25] Teutonico RA., Patla JP., Osborn TC. In vitro freezing tolerance in relation to winter survival of rapeseed cultivars. *Crop Science* 1993; 33: 103-107.
- [26] Rapacz R., Tokarz K., Janowiak F. The initiation of elongation growth during long-term low-temperature stay of spring-type

- oilseed rape may trigger loss of frost resistance and changes in photosynthetic apparatus. *Plant Science* 2001; 161: 221-230.
- [27] Rapacz M. Frost resistance and cold acclimation abilities of spring-type oilseed rape. *Plant Science* 1999; 147: 55-64.
- [28] Andersson G., Olsson G. Criciferous oilseeds. Berlin: Paul Parey, 1961.
- [29] Levitt J. Responses of Plant to Environmental Stresses. New York: Academic Press, 1972.
- [30] Rapacz M. Regulation of frost resistance during cold de-acclimation and re-acclimation in oilseed rape. A possible role of PSII redox state. *Physiologia Plantarum* 2002; 115: 236-243.
- [31] Fowler DB., Gusta LV., Tyler NJ. Selection for winter hardiness in wheat. III. Screening methods. *Crop Science* 1981; 21: 896-901.
- [32] Limin AE., Fowler DB. Morphological and cytological characters associated with low-temperature tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Canadian Journal of Plant Science* 2000; 80: 687-692.
- [33] Huner NPA., Patla JP., Li PH., Carter JV. Anatomical changes in leaves of Puma rye in response to growth at cold-hardening temperatures. *Botanical Gazette* 1981; 142: 55-62.
- [34] Griffith M., Huner NPA, Espelle KE. Kolattukudy PE. Lipid polymers accumulate in the epidermis and mestome sheath cell walls during low temperature development of winter rye leaves. *Protoplasma* 1985; 125: 53-64.
- [35] Kubacka-Zebelska M., Kacperska A. Low temperature-induced modifications of cell wall content and polysaccharide composition in leaves of winter oilseed rape (*Brassica napus* L. var. *oleifera* L.). *Plant Science* 1999; 148: 59-67.
- [36] Wanner LA., Juntilla O. Cold-induced freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 1999; 120: 391-400.
- [37] Klimov SV., Popov VN., Dubinina IM., Burakhanova EA., Trunova, TI. The decreased cold resistance of chilling-sensitive plants is related to suppressed CO₂ assimilation in leaves and sugar accumulation in roots. *Russian Journal of Plant Physiology* 2002; 49: 776-781.
- [38] Murelli C., Rizza F., Albini FM., Dulio A., Terzi V., Cattivelli L. Metabolic changes associated with cold-acclimation in contrasting cultivars of barley. *Physiologiae Plantarum* 1995; 94: 87-93.
- [39] Sasaki H., Ishimura K., Oda M. Changes in sugar content during cold acclimation and deacclimation of cabbage. *Annals of Botany* 1996; 78: 365-369.
- [40] Travert S., Valerio L., Fouraste I., Boudet AM., Teulieres C. Enrichment in specific soluble sugars of two eucalyptus cell-suspension cultures by various treatments enhances their frost tolerance via a noncolligative mechanism. *Plant Physiology* 1997; 114: 1433-1442.
- [41] McKown R., Kuroki G., Warren G. Cold responses of *Arabidopsis* mutants impaired in freezing tolerance. *Journal of Experimental Botany* 1996; 47: 1919-1925.
- [42] Xin Z., Browse J. *eskimo1* mutants of *Arabidopsis* are constitutively freezing tolerant. *Proceeding of the National Academy of Science* 1998; 95: 7799-7804.
- [43] Hincha DK., Sonnewald U., Willmitzer L., Schmitt, JM. The role of sugar accumulation in leaf frost hardiness: investigations with transgenic tobacco expressing a bacterial pyrophosphatase or a yeast invertase gene. *Journal of Plant Physiology* 1996; 147: 604-610.
- [44] Dörffling K., Dörffling H., Lesselich G., Luck E., Zimmermann C., Melz G., Jürgens HU. Heritable improvement of frost tolerance in winter wheat by *in-vitro*-selection of hydroxyproline-resistance prolin overproducing mutants. *Plant Molecular Biology* 1997; 23: 221-225.
- [45] Alia P., Saradhi PP., Mohanty P. Involvement of proline in protecting thylakoid membranes against free radical-induced photodamage. *Journal of Photochemistry and Photobiology* 1997; 38: 253-257.
- [46] Nanjo T., Kobayashi M., Yoshiba Y., Kakubari Y., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Antisense suppression of proline degradation improves tolerance to freezing and salinity in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Letter* 1999; 461: 205-210.
- [47] Ristic Z., Ashworth E.N. Changes in leaf ultrastructure and carbohydrates in *Arabidopsis thaliana* L. (Heyn) cv. Columbia during rapid cold acclimation. *Protoplasma* 1993; 171: 111-123.
- [48] Steponkus PL. Role of the plasma membrane in freezing injury and cold acclimation. *Annual Review of Plant Physiology Plant Molecular Biology* 1984; 35: 543-584.
- [49] Uemura M., Steponkus PL. A contrast of the plasma membrane lipid composition of

- oat and rye leaves in relation to freezing tolerance. *Plant Physiology* 1994; 104: 479-496.
- [50] Uemura M., Joseph RA., Steponkus PL. Cold acclimation of *Arabidopsis thaliana*. Effect of plasma membrane lipid composition and freeze-induced lesions. *Plant Physiology* 1995; 109: 15-30.
- [51] Taiz L., Zeiger. *Plant Physiology*. Massachusetts: Sinauer Associates Inc Publishers, 1998.
- [52] Rihan HZ., Al-Issawi M., Fuller MP. Advances in physiological and molecular aspects of plant cold tolerance. *Journal of Plant Interactions* 2017; 12: 143-157.
- [53] Ton J., Flors V., Mauch-Mani B. The multifaceted role of ABA in disease resistance. *Trends in Plant Science* 2009; 14: 310-317.
- [54] Xue-Xuan X., Hong-Bo S., Yuan-Yuan M., Gang X., Jun-Na S., Dong-Gang G., Cheng-Jiang R. Biotechnological implications from abscisic acid (ABA) roles in cold stress and leaf senescence as an important signal for improving plant sustainable survival under abiotic-stressed conditions. *Critical Review in Biotechnology* 2010; 30: 222-230.
- [55] Chen HH., Brenner ML., Li, PH. Involvement of abscisic acid in potato cold acclimation. *Plant Physiology* 1983; 71: 362-365.
- [56] Lang V., Mantyla E., Welin B., Sundberg B., Palva, E. Alteration of water status, endogenous abscisic acid content and expression of *rab18* gene during the development of freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology* 1994; 104: 1341-1349.
- [57] Llorente F., Oliveros JC., Martinez-Zapater JM., Salinas J. A freezing-sensitive mutant of *Arabidopsis*, *frs1*, is a new *aba3* allele. *Planta* 2000; 211: 648-655.
- [58] Mahajan S., Tuteja N. Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 2005; 444: 139-158.
- [59] Xiong L., Ishitani M., Lee H., Zhu JK. The *Arabidopsis* LOS5/ABA3 locus encodes a molybdenum cofactor sulfurase and modulates cold stress- and osmotic stress-responsive gene expression. *Plant Cell Online* 2001; 13: 2063-2083.
- [60] Tuteja N. Abscisic acid and abiotic stress signaling. *Plant Signal and Behaviour* 2007; 2: 135-138.
- [61] Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Molecular responses to dehydration and low temperature: differences and cross-talk between two stress signaling pathways. *Current Opinion in Plant Biology* 2000; 3: 217-223.
- [62] Finkelstein RR., Gampala SSL., Rock CD. Abscisic acid signaling in seeds and seedlings. *Plant Cell Online* 2002; 14: 15-45.
- [63] Bies-Etheve N., Gaubier-Comella P., Debures A., Lasserre E., Jobet E., Raynal M., Cooke R., Delseny M. Inventory, evolution and expression profiling diversity of the LEA (late embryogenesis abundant) protein gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Molecular Biology* 2008; 67: 107-124.
- [64] Wan SB., Tian L., Tian RR., Pan QH., Zhan JC., Wen PF., Chen JY., Zhang P., Wang W., Huang, WD. Involvement of phospholipase D in the low temperature acclimation-induced thermotolerance in grape berry. *Plant Physiology and Biochemistry* 2009; 47: 504-510.
- [65] Miura K., Ohta M. SIZ1, a small ubiquitin-related modifier ligase, controls cold signaling through regulation of salicylic acid accumulation. *Journal of Plant Physiology* 2010; 167: 555-560.
- [66] Niu S., Gao Q., Li Z., Chen X., Li W. The role of gibberellin in the CBF1-mediated stress-response pathway. *Plant Molecular Biology Report* 2014; 32: 852-863.
- [67] Cao S., Zheng Y., Wang K., Jin P., Rui H. Methyl jasmonate reduces chilling injury and enhances antioxidant enzyme activity in postharvest loquat fruit. *Food Chemistry* 2009; 115: 1458-1463.
- [68] Thomashow MF. Plant cold acclimation: freezing tolerance gene and regulatory mechanisms. *Annual Review of Plant Physiology Plant Molecular Biology* 1999; 50: 571-599.
- [69] Griffith M., Yaish MWF. Antifreeze proteins in overwintering plants: a tale of two activities. *Trends in Plant Science* 2004; 9: 399-405.
- [70] Jaglo KR., Kleff S., Amundsen KL., Zhang X., Hake V., Xhang Z., Deits T., Thomashow MF. Components of the *Arabidopsis* C repeat/dehydration-responsive element binding factor cold-response pathway are conserved in *Brassica napus* and other plant species. *Plant Physiology* 2001; 127: 910-917.