



T.C.
SELÇUK ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

BOR TOKSİSİTESİNE YANIT OLARAK BOR
TOLERANSLI *Triticum dicoccoides*
GENOTİPİNİN GEN EKSPRESYON ANALİZİ

Berna ŞEN

YÜKSEK LİSANS

Toprak Bilimi ve Bitki Besleme Anabilim Dalını

Ağustos-2023
KONYA
Her Hakkı Saklıdır

TEZ KABUL VE ONAYI

Berna ŞEN tarafından hazırlanan “**Bor Toksisitesine Yanıt Olarak Bor Toleranslı *Triticum dicoccoides* Genotipinin Gen Ekspresyon Analizi**” adlı tez çalışması 14/08/23 tarihinde aşağıdaki jüri tarafından oy birliği / oy çokluğu ile Selçuk Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Selçuk Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Bitki Besleme Anabilim Dalı’nda YÜKSEK LİSANS olarak kabul edilmiştir.

Jüri Üyeleri**İmza****Başkan**

Prof. Dr. Sait GEZGİN

Danışman

Dr. Öğr. Üyesi Anamika PANDEY

Üye

Doç. Dr. Abdullah KAHRAMAN

Yukarıdaki sonucu onaylarım.

Prof. Dr. ÖMER FARUK YÜKSEL

FBE Müdürü

Bu tez çalışması Türkiye Bilimsel ve Teknolojik Araştırma Kurumu (TÜBİTAK) tarafından 119O455 nolu 1001 projesi ile desteklenmiştir.

TEZ BİLDİRİMİ

Bu tezdeki bütün bilgilerin etik davranış ve akademik kurallar çerçevesinde elde edildiğini ve tez yazım kurallarına uygun olarak hazırlanan bu çalışmada bana ait olmayan her türlü ifade ve bilginin kaynağına eksiksiz atıf yapıldığını bildiririm.

DECLARATION PAGE

I hereby declare that all information in this document has been obtained and presented in accordance with academic rules and ethical conduct. I also declare that, as required by these rules and conduct, I have fully cited and referenced all material and results that are not original to this work.

İmza

Berna ŞEN
Tarih: 14.08.2023

ÖZET

YÜKSEK LİSANS

BOR TOKSİSİTESİNE YANIT OLARAK BOR TOLERANSLI *Triticum dicoccoides* GENOTİPİNİN GEN EKSPRESYON ANALİZİ

Berna ŞEN

Selçuk Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü
Toprak Bilimi ve Bitki Besleme Anabilim Dalı

Danışman: Dr. Öğretim Üyesi Anamika PANDEY
İkinci Danışman: Prof. Dr. Ali TOPAL

2023 Yıl, 71 Sayfa

Jüri

Dr. Öğr. Üyesi Anamika PANDEY

Prof. Dr. Sait GEZGİN

Doç. Dr. Abdullah KAHRAMAN

Biyotik ve abiyotik stres faktörleri ülkemizde ve tüm dünyada tarımsal verimi olumsuz etkilemektedir. Önemli abiyotik stres faktörlerinden biri olan bor toksisitesi, Türkiye dahil dünyanın kurak ve yarı kurak bölgelerinde ciddi bir sorundur. Buğdayın bor toksisitesine duyarlı olduğu ve üretiminin de bor toksisitesinden önemli ölçüde etkilendiği bilinmektedir.

Bu nedenle, bor toksik ortamlarda başarıyla yetiştirilebilen, bor toleransı yüksek buğday çeşitlerinin geliştirilmesi gerekmektedir. Bununla birlikte, yoğun buğday ıslah programları, yetiştirilen buğday popülasyonlarında homojenliği geliştirmiş ve onları yüksek bor dahil çevresel streslere karşı daha duyarlı hale getirmiştir. Bu nedenle, daha iyi sürdürülebilirlik için modern buğday genotiplerinin bor toleranslı yeni çeşitlerle değiştirilmesi gerekmektedir. Bor toleranslı yeni buğday genotiplerinin geliştirilmesi için bor toksisite toleransı yüksek buğday genetik kaynaklarının tespit edilmesi ve kullanılması gerekmektedir. Buğday genetik kaynakları geniş bir genetik tabana sahip olup, biyotik ve abiyotik stres koşullarına dayanıklı genotiplerin geliştirilmesi için önemli bir potansiyele sahiptir. Yabani türlerde farklı stres toleranslarında yer alan moleküler mekanizmayı belirlemek ve bunu ekili tahıl mahsullerine uygulamak, adaptif bir strateji olabilir.

Buğday genetik kaynakları arasında yabancı Gernik buğdayı (*Triticum dicoccoides*) binlerce yıldır olumsuz koşullara maruz kalmış ve günümüze kadar gelmiştir. Yabancı Gernik buğdayı, tarımsal ekonomik değere sahip olmasa da, çevreye uyum ve farklı stres koşullarına tolerans için önemli olan genleri içerir. Modern buğday çeşitlerinin öncüsüdür ve buğdayın atası olduğu için bu özelliklerini buğday ıslahında kullanmak faydalı ve kolay olacaktır. Pek çok stres koşuluna toleranslı genlerin kaynağı olmasına rağmen, *T. dicoccoides* genotipleri, Bor toksisite toleransı açısından kapsamlı bir şekilde taranmamıştır. Ne bora toleranslı yabancı Gernik buğdayı genotipi daha önce bildirilmiş ne de genlerinin yüksek bor altında diferansiyel ekspresyonu çalışılmıştır.

Bu amaç doğrultusunda, bu tez kapsamında, Bor toksik koşullarında yetiştirilen bor toleranslı bir *T. dicoccoides* genotipi olan PI362036'nın diferansiyel olarak eksprese edilen genleri, RNA Dizileme ve RT-qPCR tabanlı ekspresyon analizi ile tanımlanmıştır. Çalışmamızda, *T. dicoccoides*, PI362036 genotipinin Bor-toksisite toleransı düzeyi, B-toksisite toleransı iyi bilinen bir genotip olan kontrol çeşidi Bolal 2973 ile karşılaştırılarak belirlenmiştir. *T. dicoccoides*, PI362036'da yüksek bor uygulaması altında

sadece yapraklarda daha az sararma gözlenmemiş, aynı zamanda kök uzunluğu dışındaki tüm büyüme parametreleri Bolal 2973'e kıyasla yüksek bor'dan daha az etkilenmiştir. RNA dizileme sonuçlarında toplam 2663 yeni gen ve 9.869 yeni transkript tanımlanmıştır.

PI362036'nın gövdelerinde yüksek bor altında toplam olarak 2783 gen önemli ölçüde diferansiyel olarak ifade edilmiştir. Önemli ölçüde düzenlenen bu genlerden 134'ünün aşağı regüle edildiği, 2649 genin ise yukarı regüle edildiği bulunmuştur. Bunlardan, transkriptom sıralama sonuçlarına dayalı olarak RT-qPCR analizi için önemli ölçüde diferansiyel olarak eksprese edilen 8 gen seçilmiştir. Çalışılan sekiz gen arasında Kontrol ile karşılaştırıldığında α -DOX, NAS, GELPs, FTSH 9, DCAF13, ILK1 ve UXS1 genleri yukarı regülasyon gösterirken, SFR1 geni bor toksik büyüme koşulu altında aşağı regülasyon göstermiştir. RT-qPCR ve RNA dizileme deki tüm genlerin diferansiyel ekspresyonu birbiriyle uyumluydu. *T. dicoccoides* genotipinin yüksek B toleransına ilişkin ilk transkriptomik çalışma olduğundan, elde edilen sonuçlara odaklanılmalı ve yüksek bor'a tolerans sağlamadaki gen fonksiyonunu aydınlatmak için potansiyel aday genlerin fonksiyonel karakterizasyonu yapılmalıdır.

Anahtar Kelimeler: Abiyotik stres, Bor toksisitesi, Buğday, Gen Ekspresyonu, RNA Sekanslaması, RT-qPCR, *T. dicoccoides*



ABSTRACT**MS THESIS****GENE EXPRESSION ANALYSIS OF A BORON TOLERANT *Triticum dicoccoides* GENOTYPE GROWN UNDER BORON TOXIC CONDITIONS****Berna ŞEN**

**THE GRADUATE SCHOOL OF NATURAL AND APPLIED SCIENCE OF
SELÇUK UNIVERSITY
THE DEGREE OF MASTER OF SCIENCE
SOİL SCİENCE AND PLANT NUTRİTION**

**Advisor: Asst. Prof. Dr. Anamika PANDEY
Co-Advisor: Prof. Dr. Ali TOPAL**

2023 Year, 71 Pages

**Jury
Asst. Prof. Dr. Anamika PANDEY
Prof. Dr. Sait GEZGİN**

Assoc. Prof. Dr. Abdullah KAHRAMAN**Abstract**

Biotic and abiotic stress factors negatively affect agricultural yield in our country and the entire world. Boron toxicity, which is one of the important abiotic stress factors, is a serious problem in arid and semi-arid regions of the world, including Turkey. It is known that wheat, is sensitive to boron toxicity and its production is also significantly affected by boron toxicity. Therefore, it is necessary to develop high boron tolerant wheat varieties that can be successfully grown in boron toxic environments. However, intensive wheat breeding programs have developed homogeneity in the grown wheat populations and have made them more susceptible to environmental stresses, including high boron. Therefore, it is necessary to replace cultivated wheat genotypes with new boron tolerant varieties for better sustainability. For the development of new boron tolerant wheat genotypes, it is necessary to identify and use wheat genetic resources with high boron toxicity tolerance. Wheat genetic resources have a wide genetic base and have an important potential for the development of genotypes resistant to biotic and abiotic stress conditions. Identifying the molecular mechanism involved in different stress tolerances in wild species and applying it to cultivated cereal crops can be an adaptive strategy. Among the wheat genetic resources, wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*) has been exposed to adverse conditions for thousands of years and has survived to the present day. Although wild emmer wheat have no agricultural economic value, they contain genes that are important for adaptation to the environment and tolerance to different stress conditions. It is the precursor to modern wheat varieties, and since it is the wheat ancestor, it will be useful and easy to use these features in wheat breeding. Despite being the source of tolerant genes for many stress conditions, *T. dicoccoides* genotypes have not been thoroughly screened for boron toxicity tolerance. Neither boron tolerant wild emmer wheat genotype has been previously reported nor differential expression of its genes under high boron has been studied. Aiming this issue, within the scope of this thesis, differentially expressed genes of a boron tolerant *T. dicoccoides* genotype, PI362036 grown

under boron toxic condition have been identified via RNA Sequencing and the RT-qPCR based expression analysis. In our study, Boron-toxicity tolerance level of *T. dicoccoides*, PI362036 genotype was determined by comparing with the check cultivar Bolal 2973, which is a well-known B-toxicity-tolerant genotype. Not only less yellowing of the leaves was observed in *T. dicoccoides*, PI362036 under high-Boron treatment, but also all the growth parameters, other than root length were less influenced by high boron as compared to Bolal 2973. In RNA sequencing results, total 2663 novel genes and 9,869 novel transcripts were identified. A total of 2783 genes were significantly differentially expressed in the shoots of PI362036 under high boron. Out of these significantly regulated genes, 134 were found to be downregulated, while 2649 genes were up-regulated. Among these, 8 significantly differentially expressed genes were selected for RT-qPCR analysis based on transcriptome sequencing results. Among the studied eight genes, while α -DOX, NAS, GELPs, FTSH 9, DCAF13, ILK1, and UXS1 genes showed an upregulation, SFR1 gene showed downregulation under boron toxic growth condition as compared to Control. The differential expression of all the genes in RT-qPCR and RNA sequencing was in accordance with each other. Being the first transcriptomic study on the high boron tolerance of the *T. dicoccoides* genotype, the obtained results should be focused, and the functional characterization of potential candidate genes should be conducted to elucidate the gene function in providing tolerance to high boron.

Keywords: Abiotic stress, Boron toxicity, Gene Expression, RNA Sequencing, RT-qPCR, *T. dicoccoides*, Wheat



ÖNSÖZ

Yüksek Lisans eğitim-öğretim hayatıma başladığım ilk günden beri bana yol gösterdiği, bilgi ve tecrübelerini, bulduğum ortamı ve sahip olduğu çalışma imkanlarını benimle paylaştığı, her zaman bana yardımcı olduğu ve hiçbir zaman desteğini esirgemediği için çok kıymetli saygıdeğer danışmanım Dr. Öğr. Üyesi Anamika PANDEY hocama sonsuz saygı ve teşekkürlerimi sunarım. Yüksek lisans tez çalışmamın her aşamasında ve her ayrıntısında bilgi, tecrübe ve deneyimlerini benden hiçbir şekilde esirgemeyen, her zaman yanımda olduklarını hissettiğim, her konuda fikir ve düşüncelerine saygı duyduğum ve önemseydiğim çok kıymetli ve değerli Dr. Öğr. Üyesi. Mohd Kamran KHAN hocama sonsuz teşekkür ederim.

Tarla Bitkileri Bölümü öğretim üyelerinden olan ve ikinci danışmanım saygı değer Prof. Dr. Ali TOPAL hocama çalışmama yapmış olduğu katkılarından dolayı sonsuz teşekkürlerimi sunarım. Toprak Bilimi ve Bitki Besleme Bölümü öğretim üyelerinden olan saygı değer hocam Prof. Dr. Sait GEZGİN 'e ve çalışmamın tamamlanmasında yapmış olduğu katkılarından dolayı Prof. Dr. Mehmet HAMURCU hocama teşekkür ederim.

Ayrıca, hayatımın her aşamasında yanımda olan, beni her zaman destekleyen ve her koşulda beni cesaretlendiren sevgili eşim Zir. Müh. Abdullah ŞEN ve Canım oğlum minik bedeniyle de olsa desteği için Agâh ŞEN sonsuz teşekkür ederim. Vatani ve milleti için ahlaklı ve ilkeli olarak bugünlere gelmemi sağlayan, maddi ve manevi desteğini esirgemeyen ve her koşulda yanımda olan değerli annem Nadiye ÖZBAYGIN'a minnettarım.

Çalışmamda; 119O455 nolu proje ile finansal destek sağladığı için TÜBİTAK'a teşekkür ederim.

Berna ŞEN
KONYA-2023

İÇİNDEKİLER

ÖZET	iii
ABSTRACT.....	v
ÖNSÖZ	vii
İÇİNDEKİLER	viii
SİMGELER VE KISALTMALAR	x
2. KAYNAK ARAŞTIRMASI	4
2.1. Buğdayın Önemi, Üretimi, Buğday Genetik Kaynakları ve Evrimi.....	4
2.2 Bir Buğday Genetik Kaynağı Olarak <i>Triticum dicoccoides</i> 'in Önemi ve Stres Toleransını Geliştirmede Kullanımı	8
2.3 Borun Bitkiler İçin Önemi ve Bitkilerdeki Hareketi	10
2.4. Bitkilerde Metabolik Değişikliklerin Düzenlenmesinde Bor'un Rolü	12
2.5. Yüksek Bor'un Buğday Büyümesine Etkisi Üzerine Farklı Çalışmalar	13
2.6. Buğday Genleri İfadesi: Bor Toksisite Toleransında Önemli Bir Adım	14
2.7. RNA Sekanslaması	17
2.8. Konunun Önemi ve Tezin Amacı	18
3. MATERYAL VE YÖNTEM.....	21
3.1. Bitki Materyali, Bor Toksisite Uygulaması ve Büyüme Parametrelerinin Ölçümü	21
3.2. <i>T.dicoccoides</i> Genotipinden Toplanan Gövde Örneklerinin RNA İzolasyonu ...	22
3.3. İzole Edilen Total RNA Örneklerinin Kalite Okumalarının Gerçekleştirilmesi .	23
3.4. <i>T. dicoccoides</i> Genotipinin Sürgün Örneklerinin RNA Dizilimi ve Farklı Eksprese Edilen Genlerin Değerlendirilmesi.....	23
3.6. <i>T. dicoccoides</i> 'in Gövdelerinden İzole Edilen RNA Örneklerinin Ters Transkripsiyonu Kontrol ve Bor Toksik Koşulu Altında Yetiştirilen Genotip.....	24
3.7. RNA Dizileme Sonuçlarından Seçilen Hdef Genlerin Ayrıntıları ve Bunların RT-qPCR Tabanlı Ekspresyon Analizi	25
3.8. İstatistiksel Analiz.....	27
4. ARAŞTIRMA BULGULARI VE TARTIŞMA	28
4.1. Bor Toksisitesi Stres Altında <i>T. dicoccoides</i> , PI362036 ve Bolal 2973'teki Fizyolojik Değişiklikler	28
4.2. <i>T. dicoccoides</i> Genotipinin Toplanan Gövde Örneklerinden İzole Edilen Toplam RNA Örneklerinin Konsantrasyon ve Kalitesi.....	30
4.4 Yüksek Bor Altında <i>T. dicoccoides</i> Gövdelerinin Diferansiyel Olarak Düzenlenmiş Genleri	32
4.5. RT-qPCR Analizi İçin <i>T. dicoccoides</i> Genotipinden Seçilen Transkriptom Sıralama Sonuçlarına Dayalı Olarak Önemli Ölçüde Diferansiyel Olarak Eksprese Edilmiş 8 Genin Seçimi (*TdsG – <i>T. dicoccoides</i> Gene)	33

5. SONUÇLAR VE ÖNERİLER	47
5.1. Sonuçlar.	47
5.2. Öneriler	49
5. KAYNAKLAR	50



SİMGELER VE KISALTMALAR

Simgeler

% : yüzde

< : küçük

> : büyük

$\leq$: küçük eşittir

=: eşittir

B : Bor

B(OH)₃ : Borik Asit

B(OH)₄⁻ : Borat

B₂O₃ : Bor Oksit

°C : Santigrat

H₂O₂: su

O₂: Oksijen

pH : Hidrojen gücü

ppm : milyonda bir kısım

K : Potasyum

Kısaltmalar

ABD : Amerika Birleşik Devletleri

AtBOR1 : *Arabidopsis thaliana* Bor1

B0 : 0 mM B

B1 : 0.003 mM B

BOREN : Ulusal Bor Araştırma Enstitüsü

CAT : Katalaz

cdNA : Komplementer Deoksiribo Nükleik Asit

DEPC : dietilpirokarbonat

dk : dakika

DNA : Deoksiribonükleik asit

FAO : Food and Agricultural Organisation

FAOSTAT: Food and Agriculture Organization Corporate Statistical Database

ha : hektar

IDRC: International Dispute Resolution Centre

mg : miligram

mg kg⁻¹ : miligram kilogram

mg L⁻¹ : miligram Litre

mL : mililitre

mM : milimolar

mol m⁻³ : mol metreküp

mRNA : mesajcı RNA

NCBI : National Center for Biotechnology Information

OECD:Organisation for Economic Co-operation and Development

PCR : Polimeraz Zincir Reaksiyonu

ppm : milyonda bir kısım

qRT-PCR : Kantitatif Eş Zamanlı Polimeraz Zincir Reaksiyonu

RNA : Ribonükleik asit

rpm : Revolutions Per Minute

SOD : Süperoksit Dismutaz

TaGAP :Gliseraldehit-3-fosfat dehidrojenaz geni

TÜBİTAK: Türkiye Bilimsel ve Teknolojik Araştırma Kurumu

TMO: Toprak mahsülleri ofisi

TÜİK: Türkiye İstatistik Kurumu

USDA : Amerika Birleşik Devletler Tarım Bakanlığı

WHO : World Health Organization (Dünya Sağlık Örgütü)

μL : mikrolitre

μM : mikromolar

1. GİRİŞ

Tarım, dünya ekonomisi için önemli bir sektördür. Tarım, ormancılık ve balıkçılığın yarattığı küresel katma değer, 2000 ile 2019 arasında reel olarak yüzde 73 artarak 2019'da 3,5 trilyon dolara ulaşmıştır. (FAOSTAT 2021). Küresel ana mahsul üretiminin yarısı mısır, buğday pirinç ve şeker kamışı gibi sadece dört mahsulden oluşmaktadır. Buğday, dünya çapında insan beslenmesinin ana bileşeni olarak tüketilen başlıca tahıl ürünlerinden biridir. Küresel buğdayın üçte ikisinden fazlası gıda için, beşte biri ise hayvan yemi için kullanılmaktadır (Grote ve ark., 2021). Küresel üretimi yıllık ortalama yaklaşık 750 milyon tondur (2016–2018, OECD/FAO, 2019). Türkiye, küresel üretimin yaklaşık %3'ünü oluşturan dünyanın en büyük 10. tarım ihracatçısıdır (FAOSTAT, 2021). Tahıllar söz konusu olduğunda en çok tüketilen ve üretilen ürün buğdaydır (Demirbaş ve Atış, 2005). Türkiye, dünya buğday üretiminin yaklaşık %3'ünü gerçekleştirmekte ve işlenmiş buğday (buğday unu) ihracatında dünyada ilk sırada yer almaktadır (FAOSTAT, 2021). Türkiye'nin tahıl ekim alanının yüzde 44'ü buğday üretimine ayrılırken (TÜİK, 2021), buğday ihracatında hem ham, hem de işlenmiş buğday ürünlerinde lider konumdadır (FAOSTAT, 2021). Türkiye'de buğday bin yıldan fazla süredir yetiştirilmektedir (HELİCKE, 2019). 1971'de 10.7 milyon ton olan Türkiye'nin buğday üretimi, 2020'de yıllık ortalama %1,85 oranında artarak 18.25 milyon tona yükselmiştir. Üretilen gıda miktarındaki artışa rağmen, 2019'daki yüzde 8,4'e kıyasla dünya nüfusunun yaklaşık yüzde 10'u 2020'de açlık sorunu yaşamıştır (FAOSTAT 2021). Birleşmiş Milletler'e göre 15 Kasım 2022'de dünya nüfusundaki artış 8 milyara ulaş olup. Gıda ve Tarım Örgütü (FAO), 2050 yılına kadar dünya nüfusunun yaklaşık 9,1 milyara ulaşacağını (günümüzden %34 daha fazla) ve hızla artan dünya nüfusunu beslemek için tahıl üretiminin artmaya devam etmesi gerektiğini belirtmektedir (Foley ve ark., 2011).

Dünyada ve Türkiye'de buğday üretimini engelleyen birçok faktör bulunmaktadır. Dünyada, her yıl toprak bozulmasının tahminen 12 milyon hektar tarım arazisinin kaybına ve bu da yılda en az 20 milyon ton tahıl kaybına neden olmaktadır. Nkonya ve ark. (2016) küresel arazi alanının yaklaşık %30'unun bozulmuş olduğunu ve bozulmuş arazide tahmini üç milyar insanın yaşadığını belirtmektedir. Bu nedenle, bitkisel üretim, bitki örtüsünün ve toprak verimliliğinin kaybı, çölleşme, erozyon, asitleşme ve tuzlanma dahil olmak üzere arazi bozulmasından çeşitli şekillerde etkilenmektedir. Ek olarak, mahsul üretimi, özellikle (alt) tropik bölgelerde artan sıcaklıklar ve kuraklık, sel ve

değişen tarımsal ekolojik koşullar (örn. ürün mevsimleri) gibi daha şiddetli ve sık aşırı hava olayları ile ilişkili olan hava değişkenliği ve iklim değişikliği nedeniyle giderek daha fazla bozulmaktadır (Challinor ve ark., 2014). Yarı kurak iklim kuşağında yer alan Türkiye, iklim değişikliğinden en çok etkilenen bölgelerden biridir. İklim değişikliği, buğday üretilen bölgelerde ortalama güneşlenme süresinin artması nedeniyle buğday ekim alanlarının giderek azalmasına neden olabilir (Karapınar ve Özertan, 2020). Uzmanlara göre, Orta Anadolu ve Güneydoğu Anadolu da dahil olmak üzere Türkiye'nin buğday üreten bölgelerinin çoğu, önümüzdeki yıllarda daha şiddetli ve sık kuraklıklarla karşı karşıya kalacak gibi görünüyor. İklim değişikliğinin 2050 ve 2080 yıllarında Türkiye'nin yedi bölgesinde buğday ekim alanını, buğday üretimini ve verimi azaltacağı tahmin edilmektedir (Dellal ve ark., 2011; Dellal ve Unuvar, 2019). Buğday üretimi üzerindeki iklim değişikliği etkileri genellikle doğrudan biyotik ve abiyotik streslerle ilişkilidir (Ortiz ve ark., 2008; Cairns ve Prasanna, 2018; Deutsch ve ark., 2018).

Bor toksisitesi, Türkiye, Güney Avustralya, Irak, Şili, İspanya ve ABD dahil olmak üzere, sulama suyu veya toprakta bor seviyesinin yüksek olduğu dünyanın çeşitli kurak ve yarı kurak bölgelerinde bitkisel üretim için en önemli abiyotik stres faktörlerinden biridir (Cartwright ve ark., 1984; Nable ve ark., 1997; Kalayci ve ark., 1998; Jefferies ve ark., 2000; El-Shazoly ve ark., 2019). Türkiye'de İç Anadolu bölgesi tarım alanlarının %26,6'sında (yaklaşık 800.000 hektarlık) B toksisitesi önemli bir sorun teşkil etmektedir (Gezgin ve ark., 2002). Toprakta mevcut yüksek bor nedeniyle bitkiler, Karbonhidrat metabolizması, antioksidan savunma stratejisi, hücre duvarı stabilitesi, hücre bölünmesi, fotosentez biyokimyasal, fizyolojik ve moleküler mekanizmalara zarar görmektedir (Landi ve ark., 2012). Bor toksisitesi sadece kök gelişimi ve büyümesini olumsuz etkilemekle kalmayıp, zamanla yaprak uçlarındaki hücrelerin ölümü ile bitkide sararmalar da neden olmaktadır (Sakamoto ve ark., 2011; Çatav ve ark., 2018). Bitkiler bor'u yetersiz veya yeterli koşullarda pasif difüzyon yoluyla alırken, eksik ve fazla bor arzı altında bor'u taşımak için borat taşıyıcılarına ve borik asit kanallarına ihtiyaç duyarlar (Pandey ve ark., 2020). Bor açısından zengin sulama suyu ve azaltılmış yıkanma ile bor açısından zengin toprak, borun toprağın en üst katmanında çökmesine neden olarak mahsul üretimini azaltır (CamachoCristóbal ve ark., 2008; Khan ve ark., 2022). Ürünlerdeki bor noksanlığı, Bor gübrelerinin uygulaması ile çözülebilse de, arazideki toprağın yıkanması gerçekçi olmadığı için bor toksisitesinin üstesinden gelmek zordur (Reid ve ark., 2004). Bu nedenle, bor'a

toleranslı genotipleri belirlemek, moleküler mekanizmalarını anlamak ve bunları toleranslı hatlar üretmek için ıslah programlarında kullanmak, Bor toksisitesini ele almak için önemli bir yaklaşımdır (Reid, 2010; Hua ve ark., 2021). Yabani buğday akrabaları ve mevcut ilkel biçimlerinin, çevresel stres koşullarına karşı büyük bir tolerans kaynağı olduğu bilinmektedir. Potansiyel kaynaklardan biri, kültüre alınmış durum buğdayının (*T. durum*) doğrudan atası olan yabani Gernik buğdayı (*T. turgidum* ssp. *dicoccoides*) ve ekmeklik buğdayın (*T. aestivum*) A ve B genomlarıdır. Yabani Gernik buğdayının, genetik introgresyon yoluyla buğday ıslahı için kullanılabilecek iki soya sahip olduğu belirlenmiştir: İsrail, Suriye, Lübnan ve Ürdün'de dağıtılan batı soyu ve Türkiye, Irak ve İran'da dağıtılan orta doğu soyu (Ozkan ve ark., 2005; Matsuoka, 2011; Peng ve ark., 2011) buğdayın çevresel streslere karşı iyileştirilmesi için iyi bir kaynaktır (Peng ve ark., 2013). Birkaç *T. dicoccoides* popülasyonunun yaprak pası, gövde pası, şerit pası, külleme, fusarium baş yanıklığı, kuraklık ve tuz stresi gibi farklı streslere karşı tolerans gösterdiği bildirilmiştir (Huang ve ark., 2016). Buna karşın, *T. dicoccoides* örnekleri, bor toksisitesi stresine karşı tolerans açısından kapsamlı bir şekilde araştırılmamıştır. Yabani Gernik buğdayında bugüne kadar Bora toleranslı ve bor toksisite stresi altında diferansiyel olarak eksprese edilen genlerin belirlenmesi üzerine bir çalışma bulunmamaktadır. Araştırma açığını kapatmak için TÜBİTAK 1001 projesi (Proje No. 119O455) kapsamında yaklaşık 150 yabani ve yerli buğday çeşidinin bor toksisite tolerans düzeyi incelenmiş ve fizyolojik ve biyokimyasal analiz sonuçlarına göre bor toleransı yüksek bir *T. dicoccoides* genotipi, PI362036 belirlenmiştir. Bu tez çalışmasında, ilk kez, yüksek derecede toksik bir Bor ortamında (10 mM B) yetiştirilen Bor-toksisiteye toleranslı *T. dicoccoides*, PI362036 genotipinin sürgünlerindeki transkriptomik değişiklikleri, RNA dizilimi ve RT-qPCR kullanan bir kontrol (3.1 μ M B) uygulamasını rapor ediyoruz. Elde edilen sonuçlar, yalnızca bor toksisiteye toleranslı *T. dicoccoides* buğday yanıtının altında yatan moleküler mekanizmalar hakkında daha fazla bilgi sağlamakla kalmayacak, aynı zamanda fonksiyonel karakterizasyon için potansiyel aday genler ve bor toksisitesine buğday toleransını iyileştirmek için ıslah yetiştirme programlarında kullanımı alternatif öneriler sunulmasını sağlayacaktır.

2. KAYNAK ARAŞTIRMASI

2.1. Buğdayın Önemi, Üretimi, Buğday Genetik Kaynakları ve Evrimi

Buğday, dünyanın en çok tüketilen tahılı olup bunu çeltik ve mısır takip etmektedir. Buğday iki ana türe ayrılır: (1) hekzaploid ekmeklik buğday ($2n = 6x = 42$, BBAADD) ve (2) tetraploid durum buğdayı ($2n = 4x = 28$, BBAA). Şu anda, küresel düzeyde ekmeklik buğday, üretilen tüm buğdayın %95'ini karşılamaktadır. Yetiştirilme şartlarına bağlı olarak buğday, küresel buğday üretim alanının sırasıyla yaklaşık %65 ve %35'ini kapsayan yazlık ve kışlık buğday olarak sınıflandırılır (Braun ve ark., 2010). Ekmeklik buğday unu, Fransız ekmeği, Arap ekmeği, Chapatti, bisküvi, pastacılık ürünleri ve ticari nişasta ve gluten üretiminde kullanılır. Durum buğdayının yetiştirilmesi, makarna ve makarna ürünlerinde kullanılmak üzere irmik üretimi için kullanılmaktadır. İnsan hayatında buğday temel bir role sahiptir ve küresel, bölgesel düzeylerde gıda güvenliğini geliştirmiştir. Küresel düzeyde günlük insan gereksinimlerinin yaklaşık %19'unu ve protein ihtiyacının %21'ini karşılar (Braun ve ark., 2010). Başta Avrupa, Kuzey Amerika ve Asya'nın batı ve kuzey bölgelerinde olmak üzere dünya nüfusunun %40'ı için temel gıda maddesidir. Doğu ve güney Afrika (%5,8), Batı ve Orta Afrika (%4,7) ve Güney Asya ve Pasifik (%4,3) gibi dünyanın yeni buğday yetiştirilen bölgelerinde buğday talep giderek hızla artmaktadır. Orta Asya (%5,6), Avustralya (%2,2) ve Kuzey Afrika'nın (%2,2) geleneksel buğday yetiştirme bölgelerinde de talep giderek artmaktadır (Shiferaw ve ark., 2013).

Buğday, 144 milyon ton ticaret hacmi ve toplam değeri 36 milyar ABD doları ile küresel düzeyde en çok ticareti yapılan tarımsal emtiadır (Shiferaw ve ark., 2013). Temel ürün olarak buğdaya bağımlı olarak gelişmekte olan ülkelerin çoğu, buğday üretiminde kendi kendine yeterli değildir ve bu nedenle de buğday, onların en önemli ithal ürünüdür. Buğdayın artan ekonomik önemine paralel olarak, hükümetler yıllar içinde buğday verimliliğini artırmak için önemli yatırımlar yapmıştır. 2013 yılında ortalama 218,5 milyon hektarda 3,3 t/ha verimlilik düzeyiyle yaklaşık 732 milyon ton buğday üretilmiştir (Yashavanthakumar ve ark., 2021); Buğday üretimindeki hızlanan artışın, çiftçiler tarafından Yeşil Devrim teknoloji paketlerinin benimsenmesi ile özellikle girdilere (ör. gübreler) daha iyi yanıt veren geliştirilmiş yüksek verimli çeşitler, iyileştirilmiş sulama sistemleri ve iyileştirilmiş hastalık direnci ve pestisitlerin yanı sıra iyi yönetim uygulamaları, elverişli politikalar ve daha güçlü kurumlarla birlikte

başarıldığı ifade edilmektedir (Baum ve ark., 2015). Bununla birlikte, Yeşil Devrim'den bu yana mega çeşitlerin geniş çapta yetiştirilmesi ve benimsenmesi, evcilleştirilmesinin neden olduğu genetik erozyonu güçlendirerek, önemli genetik erozyona ve çeşitlilik kaybına neden olmuştur (Peng ve ark., 2011). İklim değişikliklerinin ortaya çıkmasıyla, genetik erozyon, buğdayın çevresel streslere, haşerelere ve hastalıklara karşı duyarlılığını ve savunmasızlığını artırmıştır (El Solh ve ark., 2012).

Buğday genetik kaynakları, özellikle birincil, ikincil ve üçüncül gen havuzları dahil olmak üzere yabani akrabaları, daha yüksek verim, daha iyi adaptasyon, daha yüksek besinsel son ürün kalitesi ve biyotik ve abiyotik streslere karşı direnç için yetiştirme yoluyla genetik kazanımları sürdürmek için korunması ve akıllıca kullanılması gereken önemli kaynaklardır. Buğdayın birincil gen havuzu, ekmeklik buğday ve durum buğdayına A ve D genomunun ekili ve diploid donörleri ile doğrudan melezleşen yerel buğday türlerinden, erken evcilleştirilmişlerden ve yabani türlerden oluşur. Birincil gen havuzu, buğday ile kolay çaprazlanabilmesi nedeniyle sıklıkla tercih edilmektedir (Mujeeb-Kazi, 2003). Bu türlerin kromozomları ıslah yöntemiyle kolaylıkla kullanılabilir çünkü yetiştirilen türlerle homologtur (Feuillet ve ark., 2008). Son on senedir, Buğdayda ki iyileştirilmeleri sebebiyle belirli ortamlar için birçok yararlı gen kaybolmuş olabilir; bu kayıp genlerden bazıları birincil gen havuzundan geri kazanılabilir. Birincil gen havuzu, buğday açısından oldukça çeşitli, coğrafi olarak yaygın ve döllenme açıdan önemli bir germplazm taşıyıcı (Feuillet ve ark., 2008). Bir çok kültür bitkisi için birincil gen havuzunun mevcut genetik çeşitliliğinin sadece küçük bir kısmının o kültür bitkisinin iyileştirilmesi için kullanıldığını not etmek önemlidir (Tanksley ve McCouch, 1997). Buğdayın ikincil gen havuzu, poliploid *Triticum* ve *Aegilops* gibi türlerle en az bir homolog genomu paylaşan poliploid türler içerir. Üçüncül gen havuzu, homolog olmayan genomlara sahip daha uzaktan ilişkili diploidlerden ve poliploidlerden oluşur. Yetiştirilen türlerin genom yapılarına sahip değildirler ve genetik materyalin transferi oldukça karmaşıktır (Feuillet ve Eversole, 2007). Üçüncül gen havuzu kaynaklarının kullanımı son derece karmaşık olsa da, yeni buğday çeşitleri geliştirmek için önemli bir araç olma potansiyeline sahiptirler (Mujeeb-Kazi ve ark., 2009).

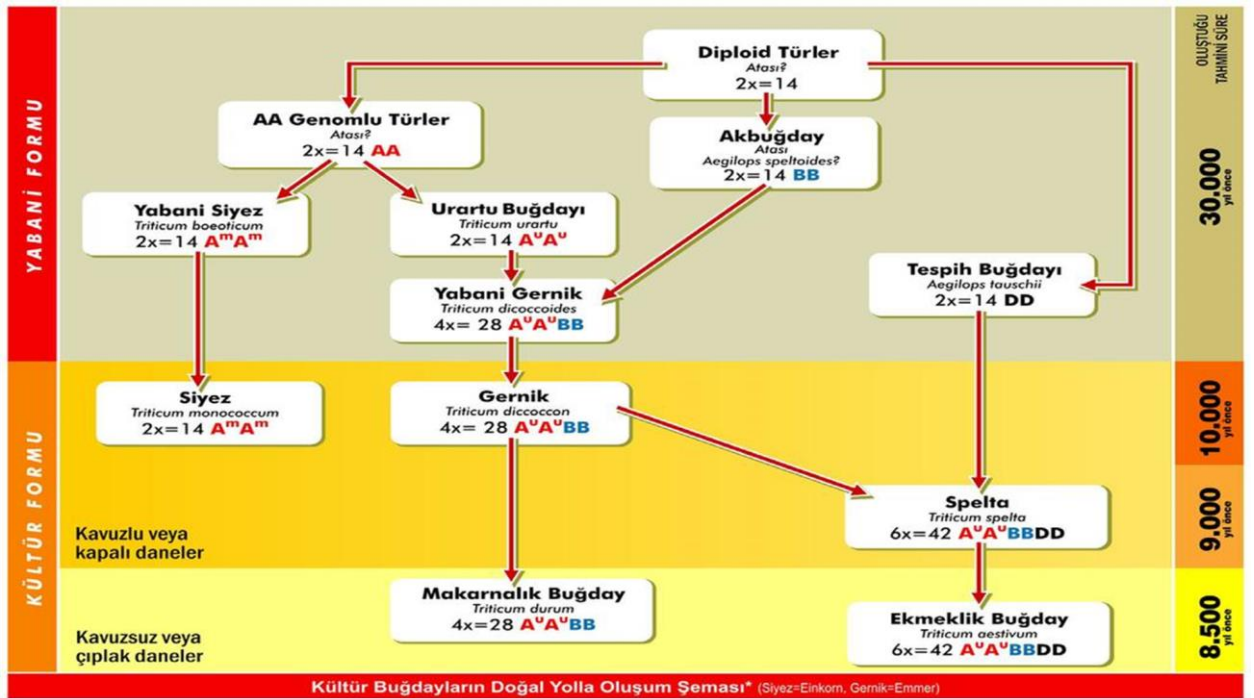
Buğday gen havuzlarını verimli bir şekilde anlamak için buğdayın evrim sürecini anlamak gerekir. Buğday, Bereketli Hilal'de yaklaşık 12.000 ila 10.000 yıl önce kültüre alınan ilk bitkiler arasındaydı (Nesbitt ve Samuel, 1996; Tanno ve Willcox, 2006). Tüm kültürü yapılan buğdaylar, Schulz (1913) tarafından sırayla üç ana

taksonomik gruba (Siyez, Gernik ve Spelta; kavuzlu) ayrılan *Triticum* cinsine aittir. Sakamura (1918), Schulz'un üç buğday grubunun da kromozom sayılarında farklılık gösterdiğini buldu; siyezler diploidlerdir ($2n = 2x = 14$), Gernik tetraploidlerdir ($2n = 4x = 28$) ve spelta hekzaploidlerdir ($2n = 6x = 42$), Her üç grubun temel genomik kromozom sayısı $x = 7$ 'dir. Kısa bir süre sonra, daha fazla sitogenetik analize dayanarak, Kihara (1924) kültürü yapılan siyez (*Triticum monococcum* L., $2n = 2x = 14$), Gernik (*Triticum turgidum* L. $2n = 4x = 28$) ve Ekmeklik Buğdayın (*Triticum aestivum*, $2n = 6x = 42$) sırasıyla AA, AABB ve AABBDD genomunda olduğunu rapor etmiştir.

Diploid siyez buğdayının (*T. monococcum*; $2n = 2x = 14$, $A^m A^m$), yabani formu olan *T. monococcum* ssp. *aegilopoides* ($2n = 2x = 14$, $A^m A^m$) Bereketli Hilal'de, muhtemelen Türkiye'nin güneydoğusundaki Karacadağ sıradağlarında mevcuttur (Heun ve ark., 1997). Siyez buğdayı temel olarak kültürü yapılan tetraploid ve hekzaploid buğdaylarla değiştirilmiş ve şu anda sadece birkaç Akdeniz ülkesinde yem için ve özel amaçlı yetiştirilen eskiden kalma bitki durumundadır (Nesbitt ve Samuel, 1996). *T. urartu* buğdayı, hiçbir zaman üretilmemesine rağmen, Bereketli Hilal'in bazı kısımlarında bulunmuş ve tüm tetraploid ve hekzaploid buğdaylardaki $A^u A^u$ genomuna katkıda bulunarak buğday evriminde önemli bir rol almıştır (Dvorák ve ark., 1993). Gernik buğdayı *Triticum dicoccum* ($2n = 2x = 28$, BB $A^u A^u$), yabani Gernik *Triticum dicoccoides* ten ($2n = 2x = 28$, BB $A^u A^u$) evcilleştirilmiştir (Johnson ve Dhaliwal, 1976; Dvorak ve Akhunov, 2005; Feldman ve Levy, 2005) (Şekil 2.1). Ayrıca kültür formu *Triticum timopheevii*'ye ($2n = 4x = 28$, GGA^tA^t) benzeyen başka bir yabani tetraploid buğday, *Triticum araticum* (GGA^uA^u) çeşidi de bulunmaktadır. *T. timopheevii* ise çok sınırlı bir ölçüde yetiştirilmiş olup Yabani Gernik buğdayından evcilleştirildiğine inanılıyor, (Feldman ve Millet, 2001). Ekmeklik buğday *T. aestivum*'un ($2n = 6x = 42$, BBAAADD) evrimi, uzun yıllar birçok araştırmanın konusu olmuştur ve şimdiki hekzaploid buğdayın, tetraploid buğday türleri *T. turgidum* ($2n = 4x = 28$, BBAA) ile diploid *Aegilops tauchii*'nin ($2n = 2x = 14$, DD) melezlenmesi sonucu ortaya çıktığı kabul edilmektedir (Dvorak ve ark., 1998). Diğer hekzaploid buğday *Triticum zhukovsky*'nin ($2n = 6x = 42$, A^tA^t A^mA^m GG), *T. timopheevii* ($2n = 4x = 28$, A^tA^tGG) ile *T. monococcum* ($2n = 2x = 14$, A^mA^m) melezlenmesinden ortaya çıktığı belirtilmiştir (Upadhyaya ve Swaminathan, 1963).

Yetiştiriciler, evcilleştirme ve geliştirme döneminde ortaya çıkan buğdayın yabani akrabalarını kullanarak, farklı tarım sistemleri için daha iyi bir genetik geçmişe sahip yeni çeşitler yaratmak için birçok fırsata sahiptir (Glaszmann ve ark., 2010).

Yabani buğday türleri, çok çeşitli fiziksel ve tarımsal özelliklere sahiptir ve etkin iyileştirme için kullanılabilecek daha fazla genetik çeşitliliğe sahiptir (Dempewolf ve ark., 2014; Henry ve Nevo, 2014; Brozynska ve ark., 2016; Kilian ve ark., 2021). Bu türlerin çeşitli ekolojik bölgelerde yayılması sonucunda kendine özgü özelliklere sahip birçok tür geliştirilmiştir. Buğdayın ataları ve yabani akrabalarındaki genetik çeşitliliği değerlendirmek için son otuz yılda çeşitli moleküler işaretleyici sistemlerin kullanıldığı çok sayıda araştırma yapılmıştır. Bu nedenle, yeni, üstün ekmeklik buğday çeşitleri geliştirmek için, buğdayın atalarının gen havuzundan yararlanmak faydalı olacaktır. Buğdayın yabani akrabaları, sert olabilen doğal ortamlarına iyi uyum sağlamıştır. Bu nedenle abiyotik stres toleransı için yararlı özellikler taşırlar (Henry ve Nevo, 2014). Bu faydalı özellikler, (ön) ıslah programları aracılığıyla modern buğday çeşitlerine dahil edilebilir (Kilian ve ark., 2021; Sharma ve ark., 2021) ve bu gen havuzunun değeri ile gelecekteki buğday ekimi güvence altına alınabilir.



Şekil 2.1. Modern tetraploid ve hexaploid buğdayın kökeni ve evrimi

2.2 Bir Buğday Genetik Kaynağı Olarak *Triticum dicoccoides*'in Önemi ve Stres Toleransını Geliştirmede Kullanımı

Kültürlü yapılan polyploid buğdaylar, yabani tetraploid atası *T. dicoccoides* dan türetilmiştir. *T. dicoccoides*, Poaceae familyasına aittir ve BBAA olarak adlandırılan iki homolog kromozom setine sahiptir. Bereketli Hilal'de bir yerlerde doğal olarak evrimleşmiştir (Dvorak ve Akhunov, 2005), yabani diploid buğday *T. urartu*'nun ($2n = 2x = 14$, AA genomu) polen donörü olarak modern *Aegilops speltoides* Tausch (SS) ($2n = 2x = 14$, BB genomu) ile yakından ilişkili bilinmeyen bir türle hibritlenmesi yoluyla doğal olarak gelişmiştir (Dvorak ve Akhunov, 2005). Bu genotip günümüzden yaklaşık 300.000–500.000 yıl önce (BP yılı) anne ebeveyn olarak B genomuna katkıda bulunmuştur (Kilian ve ark. 2007a; Johnson ve Dhaliwal, 1976; Dvorak ve Akhunov, 2005; Feldman ve Levy, 2005) *T. dicoccoides* Bereketli Hilal'de doğal olarak yetişmektedir ve 1906'da Doğu Celile'de Aaron Aaronsohn tarafından yeniden keşfedilmiştir. *T. dicoccoides*'in evcilleştirilmesi, Levant bölgesinde birbirinden bağımsız olarak birden çok yerde gerçekleşmiş gibi görünmektedir (Peng ve ark., 2011). Islahçılar tarafından yapılan evcilleştirme ve seçme süreciyle, Gernik (*T. dicoccon* veya *dicoccon*) olarak bilinen başka bir buğday, yaklaşık 10.000 yıl önce ortaya çıkmış olup (Peng ve ark., 2011), büyük olasılıkla güneydoğu Türkiye'de (Ozkan ve ark., 2005). Yaklaşık 8.500 yıl önce, daha kolay harmanlanabilen bir tür olan *T. durum*, muhtemelen seçim ve kendiliğinden mutasyonların bir sonucu olarak ortaya çıkmıştır (Ozkan ve ark., 2005). *T. dicoccoides*'in coğrafi dağılımı, evcilleştirme süreci boyunca değişmiştir; şu anda *T. dicoccoides* batı Bereketli Hilal'de, güneydoğu Türkiye'nin orta kesiminde ve doğu Irak ile batı İran'daki dağlık alanlarda yetişmektedir (Özkan ve ark., 2011). Yabani Gernik yıllık en az 400 mm yağış gerektirir (Willcox, 2005) ve esas olarak birincil habitatlarda bulunur (Harlan ve Zohary, 1966). Tür, çeşitli jeolojik koşullara uyum sağlamış gibi görünmektedir; bugün *T. dicoccoides*, Türkiye'de esas olarak bazalt bölgelerinde (Özkan ve ark., 2011), aynı zamanda sert kireçtaşı ana kayalarda ve terra rossa topraklarda da yetişmektedir (Schweinfurth, 1908; Nevo, 2002). Güneydoğu Türkiye ve kuzeybatı Suriye'deki dağılımı düzensizdir ve kireçli topraklarda nadirdir (Willcox, 2005). Einkorn'a benzer şekilde, Gernik buğdayı da Neolitik dönemde Yakın Doğu'da ve antik Mezopotamya ve Mısır'da başlıca buğday ürünüydü. Türkiye'de yaklaşık 5.000 yıl önce Tunç Çağı'nda çıplak buğdayların (*T. durum* ve/veya *T. aestivum*) yerini almasıyla azalmaya başladı. Avrupa'da bu değişiklik daha sonra

gerçekleşti (Nesbitt ve Samuel, 1996). Bugün Gernik buğdayı Türkiye, İran, Ermenistan, Etiyopya, Umman, İtalya ve İspanya'da yalnızca izole edilmiş bazı geleneksel tarım topluluklarında bulunabilir (Hammer ve ark., 2004; Teklu ve Hammer, 2006). Yabani Gernik buğdayı, büyük uzun taneleri ve olgunlaştığında başakçıklara ayrılan kırılğan başakları olan, ağırlıklı olarak kendi kendine tozlaşan bir türdür. Hem tetraploid hem de hekzaploid buğday çeşitleriyle verimli yavrular üretebilir (Xie ve Nevo, 2008; NEVO ve CHEN, 2010). *T. dicoccoides*'in zengin gen havuzu ve doğrudan ataları, faydalı özelliklerin seçkin çeşitlere nispeten kolayca aktarılmasını sağlar. *T. dicoccoides*'in (Avni ve ark., 2017) yüksek kaliteli tam genom düzeneklerinin mevcudiyeti, bunların buğday ıslah programlarında kapsamlı bir şekilde kullanılma olasılığını ortaya koymaktadır. Yabani Gernik buğday genotipleri, herbisitlere karşı tolerans ve biyotik streslere karşı direnç genleri göstermiştir (Xie ve Nevo, 2008; NEVO ve CHEN, 2010). Yabani Gernik genotipleri, yüksek taneli protein içeriği ile ilgili genin (GPC-B1) iyi tanınan bir kaynağı olmanın dışında, dünya çapında ciddi verim kayıplarından sorumlu olan farklı abiyotik streslere karşı kayda değer bir tolerans sergiler (Uauy ve ark., 2006; Li ve ark., 2009; Shavrukov ve ark., 2010; Budak ve ark., 2013). Buğdayda sarı pasa dayanıklı YR-36 (WKS1) ve YR-15 genleri sırasıyla 6B ve 1B kromozomlarında yer almaktadır (Uauy ve ark., 2005; Fu ve ark., 2009; Klymiuk ve ark., 2018). Fu ve ark. (2009) ve Klymiuk ve ark. (2018), bu genlerin yabani Gernik buğdayından türetildiğini göstermiştir. Yr36 ve YR15, yabani buğdayda doğal olarak bulunur, ancak modern buğdayda bulunmaz. Bu nedenle farklı araştırmacılar bu genleri modern genotiplere aktarmışlar ve sarı pasa dayanıklı buğday genotipleri geliştirmişlerdir. Gernik buğdayının DREB (*TdicDRF1*) ve membran proteini (*TdicTMPIT1*) genleri, buğdayda kuraklığa toleransın kaynak genleri olarak tanımlanmıştır. Ayrıntılı bir çalışmada, yabani Gernik buğdayının DRE-bağlayıcı proteini *TdicDRF1*, kuraklık stresi altında kuraklığa dayanıklı *T. dicoccoides* girişinin köklerinde artan bir şekilde ifade edilmiştir (Lucas ve ark., 2011). Genler, yabani Gernik buğdayında doğal olarak işlevseldir, ancak kültürü yapılan *T. durum* ve *T. aestivum*'da değildir. Daha sonra araştırmacılar bu genleri modern genotiplere aktararak kuraklığa dayanıklı buğday genotipleri geliştirdiler. Kantar ve ark. (2011) kuraklık stresine yanıt olarak *T. dicoccoides* genotiplerinin köklerinde ve sürgünlerinde diferansiyel olarak düzenlenen mRNA'ları tanımladı. *T. dicoccoides* *TdAtg8*'in otofaji ile ilişkili bir geninin, ozmotik ve kuraklık stresi tepkisinde yer aldığı bulunmuştur (Kuzuoglu-Ozturk ve ark., 2012). Budak ve ark. (2013) diferansiyel olarak eksprese

edilen proteinleri aydınlatmak ve transkriptlerin translasyon sonrası modifikasyonlarını daha iyi anlamak için 9 günlük kuraklık stresinde iki yabancı Gernik ve bir modern durum buğdayı genotipinin tam yaprak proteom profillerini karşılaştırdı. Yabancı Gernik buğdayının tuza duyarlı 88 korunmuş ve 124 yeni miRNA'sı tanımlanmış ve Feng ve ark. (2017) tarafından karakterize edilmiştir. Yabancı Gernik buğdayından (*Triticum dicoccoides*) kalsinörin B benzeri bir gen olan TdCBL6'nın, tuz ve düşük K⁺ streslerine yanıtta yer aldığı bulunmuştur (Chen ve ark., 2015). Suneja ve ark. (2019) kuraklık stresi altındaki diğer buğday genotipleriyle birlikte 26 yabancı Gernik buğdayı türünü taradı ve iki *T. dicoccoides* türünü, 5259 ve 7130'u strese uyumlu plastisitenin potansiyel donörleri olarak bildirdi. Yang ve ark. (2022) tuz toleransı ile ilişkili miRNA-mRNA modüllerini tanımlamak için hem tuza dayanıklı (ST) hem de tuza duyarlı (SS) Yabancı Gernik genotiplerinin küçük RNA, transkriptom ve degradome dizilimini gerçekleştirdi. Rui ve ark. (2023) RNA-seq kullanılarak tuz stresi altında tuza dayanıklı bir *T. dicoccoides* genotipinin NAC transkripsiyon faktörlerinin (TF'ler) ekspresyon modellerini gözlemledi. Çeşitli çalışmalarda, farklı stres tepkilerinde yer alan ve seçkin çeşitlere giriş için hedeflenebilen birkaç *T. dicoccoides* geni tanımlanmıştır. Ne yazık ki, bor toksisitesi stresi için bu tür genlerin hiçbiri tanımlanmamıştır.

2.3 Borun Bitkiler İçin Önemi ve Bitkilerdeki Hareketi

Bor, hem eksikliği hem de toksisitesi bitkilerde yaygın olan, bitki büyümesi ve gelişmesi için gerekli olan temel bir mikro besin maddesidir (Landi ve ark., 2019). Bitkiler tarafından normal büyüme için 1 µg/g ila 1 mg/g arasında değişen küçük miktarlarda gereklidir. Ayrıca bitkilerde bor noksanlığı ile toksisite arasındaki aralık değeri çok azdır. Yüksek pH'da borat iyonlarına dönüşebilen borik asit nötr çözünen formda bitki köklerine giren tek mikro elementtir. Küçük boyutu ve yüksüz yapısı nedeniyle fosfolipit zarına kolayca girer ve bitkide rastgele dağılır (Brown ve ark., 2002; Brdar-Jokanović, 2020; Pandey ve ark., 2020). Başlangıçta, lipit çift katmanlarının geçirgenliği nedeniyle Bor'un plazma zarı boyunca borik asit formundaki pasif difüzyonunun köklerden Bor adsorpsiyonunun tek yöntemi olduğu düşünülmüştür. Bununla birlikte, hücre duvarı ile ilgili birkaç genin, Bor taşıyıcılarının ve sinyal iletim mekanizmalarının keşfedilmesiyle, Bor'un bitkilere girişi yeniden tanımlanmıştır (Wang ve ark., 2015). Bor, normal ile yüksek konsantrasyonlarda topraklarda mevcut

olduğunda pasif difüzyon yoluyla kök hücrelere girer. Ancak, Bor konsantrasyonları düşük topraklarda, borat taşıyıcıları ve borik asit kanalları Bor girişini kolaylaştırmaktadır (Stangoulis ve ark., 2001; Tanaka ve Fujiwara, 2008; Miwa ve Fujiwara, 2010). Sadece alım için değil, aynı zamanda Bor taşıyıcıları da Bor toksik koşulları altında Bor'un dokulardan dışlanması rol oynar (Miwa ve ark., 2007; Sutton ve ark., 2007; Schnurbusch ve ark., 2010).

Bor toksisitesi belirtileri tipik olarak olgun yaprakların kenarlarında ortaya çıkar, ancak Bor eksikliği belirtileri ilk olarak genç yapraklar gibi meristematik dokularda ortaya çıkar (Marschner, 1995). Bor'un floemdeki hareketliliğinin azalması nedeniyle, vejetatif büyümesi sırasında bitki tarafından sürekli olarak gereklidir. Yüksek sorbitol içeriğine sahip olanlar ve fotoasimilat olarak sükroz (Suc) içerenler gibi bazı bitkilerde Bor, kompleksler oluşturarak floem yoluyla geçerek genç yapraklarda daha hızlı birikmeye neden olur (Brown ve Shelp, 1997; Hu ve ark., 1997; Stangoulis ve ark., 2001; Stangoulis ve ark., 2010). Bu tür bitkilerde Bor toksisite stresinin belirtileri daha çok meyve hastalıkları, gövde ölümü gibi olabilir. Bor toksisitesi köklerde gözlenemese de kök boyunun uzamasını gözlemlenebilir bir parametredir (Wang ve ark., 2010). Bitkilerde bor alımının stoma iletkenliği ile ilişkili olduğu da belirtilmiştir (Macho-Rivero ve ark., 2018). Aşırı bor arzı altında, bor konsantrasyonları, yaprakların ve orta damarların ve yaprak saplarının kenarları ve uçları arasında önemli ölçüde değişebilir. Ayrıca floem eksüdalarındaki Bor konsantrasyonu yapraklara göre daha düşüktür (Brown ve Shelp, 1997). Buğdayda başak taslağı tamamen yaprak kını ile örtüldüğü için terleme yoluyla su kaybı minimuma indirilir. Bu, bor'un ksilem yoluyla sürgün ucuna minimum düzeyde taşınmasına yol açar (Rawson, 1996). Daha sonra Bor ve şekerler floem yoluyla sağlanmalıdır. Böylece buğdayda Bor, bis-Suc borat kompleksinin oluşumu yoluyla floemden geçer ve böylece Suc'u ana fotoasimilatları olarak yer değiştirir. Sükrozun boşaltılması sırasında Bor da bu kompleksten salınır ve organlarına ulaşır. Bu nedenle, buğdayda bis-Suc borat kompleksi oluşumu, üreme gelişimini sürdürmede büyük önem taşımaktadır (Rerkasem ve ark., 2004; Stangoulis ve ark., 2010).

2.4. Bitkilerde Metabolik Değişikliklerin Düzenlenmesinde Bor'un Rolü

Bor'un buğday büyümesi ve metabolizmasındaki rolüne olan ilgi yaklaşık bir asırdır devam etmektedir (Çataav ve ark., 2018; Brdar-Jokanović, 2020). Bor'un ana rolü, hücre duvarının bütünlüğünü, yapısını ve stabilitesini korumakla bilinir. Sitoplazmik pH da (7.0-7.5) veya daha düşük (yaklaşık 5.0), bitkilerde Bor'un çoğu (% 98'den fazla) borik asit formunda bulunur. Hem borik asit hem de borat anyonları sorbitol, riboz, apioz gibi cis-hidroksil grupları içeren moleküllere bağlanabilir (Matoh ve Kobayashi, 2002). Matoh ve ark. (1993) turp köklerinin hücre duvarlarından ilk kez izole edilmiş bor-polisakkarit kompleksi ve dahası, Kobayashi ve ark. (1996), polisakkariti pektik bir polisakarit rhamnogalacturonan II (RGII) olarak sınıflandırmıştır. Bor'un ester bağları oluşturan RG II molekülleri ile çapraz bağlanması, hücre duvarının gücüne katkıda bulunur (O'Neill ve ark., 2004; Funakawa ve Miwa, 2015). Hücre duvarlarında daha fazla pektin bulunan dikotlar, monokotlara göre daha yüksek Bor gereksinimlerine ve Bor toksisitesine karşı daha yüksek toleransa sahiptir (Hu ve ark., 1996; O'Neill ve ark., 2004). Bor ayrıca amino asitler, fenolikler, üronik asitler ve polialkoller dahil olmak üzere diğer bileşiklerle kompleksler oluşturur (Hu ve ark., 1996; Brown ve ark., 2002).

Sadece hücre duvarında değil, B-RGII yapıları ile glikosil inositol fosforil seramid bazlı komplekslerin oluşumu yoluyla plazma zarının hücre duvarına bağlanmasında da çok önemli bir rol oynar (Wang ve ark., 2015). Bor, zarın işleyişindeki rolü nedeniyle, zar boyunca enzimatik reaksiyonlara, hormonlara ve iyonların taşınmasına katılır (Brown ve ark., 2002; Goldbach ve Wimmer, 2007; Mosa ve ark., 2016). Proton pompalayan ATPaz aktivitesini kontrol ederek zar boyunca proton gradyanını korumaya Bor'un dahil olduğu gözlemlenmiştir (Goldbach ve Wimmer, 2007; Rossini Oliva ve ark., 2018). Bor, hidroksil radikallerinin birikmesiyle plazma zarındaki su kanallarının aktivitesini düzenler (Yu ve ark., 2002). Bor nitrat metabolizmasını, nitrat birikimini ve redüktaz (NR) aktivitesinin diferansiyel düzenlemesi kontrol ettiği bulunmuştur (Eraslan ve ark., 2007; Cervilla ve ark., 2009; Seth ve Aery, 2017). Protein biyosentezi, hücresel taşıma, proteoliz, detoksifikasyon ve antioksidan savunma ile ilişkili yüksek moleküler ağırlıklı proteinlerin ekspresyonunu Bor düzenlemektedir (Sang ve ark., 2015). Bor, şeker içeriğini ve şeker gereksinimlerini karşılamak için kökler, meyveler gibi hızlı büyüyen organlara taşınmasını artırır. B-polyol komplekslerinin oluşumu ve Bor'un toprağa boşaltılmak üzere köklere hareketi büyük ölçüde B-karbonhidrat etkileşimleri tarafından düzenlenir. B, oksin üretiminin

metabolik yollarıyla, özellikle de kök uzunluğunu düzenleyen indol-3-asetik asitle ilişkilidir. Ek olarak, kök dokularda hücre bölünmesi ve meristematik aktivite için sürekli bir Bor kaynağı gereklidir (Tariq ve Mott, 2007). Bor, polenin çimlenmesini ve polen tüpünün büyümesini, polen tüpü duvarındaki kallozun eşit dağılımını düzenleyerek, pektin ile birleşerek hücre duvarının plastik uzayabilirliğini koruyarak ve hücre duvarında daha az fenolik birikimini etkileyerek etkiler (Wang ve ark., 2003). Ayrıca Bor, hem transkripsiyon hem de translasyon seviyelerinde biyolojik hücre aktivitelerine katkıda bulunur (Dzondo-Gadet ve ark., 2002). Bor'un oksinlerin endojen seviyesini artırmadaki ve embriyogenezde yer alan proteinlerin transkripsiyonel yukarı regülasyonundaki rolü birkaç çalışmada doğrulanmıştır (CamachoCristóbal ve ark., 2008; Brdar-Jokanović, 2020).

2.5. Yüksek Bor'un Buğday Büyümesine Etkisi Üzerine Farklı Çalışmalar

Yüksek bor konsantrasyonu, buğdayın enzimatik aktivitelerini ve biyokimyasal bileşenlerini etkileyerek en sonunda veriminin düşmesine neden olur. Buna ilaveten yüksek bor konsantrasyonu buğdayın prolin, çözünür şeker içeriği, toplam fenol içeriği ve çözünür protein içeriğini artırır. Enzimatik aktivitelerin ve biyokimyasal analizlerin sonucunda benzer Bor konsantrasyonlarına sahip farklı çeşitlerin neden Bor toksisitesine farklı tepkiler gösterdiğine dair bir fikir verir. Yüksek Bor, fenolik bileşiklerin biyogenezi için eritroz-4-fosfat sağlayan pentoz fosfat yolunun (PPP) seviyesini artırarak buğday yapraklarında fenolik bileşiklerin birikmesine neden olur (Seth ve Aery, 2014; Pardossi ve ark., 2015; Mishra ve Heckathorn, 2016; Seth ve Aery, 2017). Daha yüksek Bor seviyeleri, amino asit metabolizmasında, hücresel taşımada, proteolizde ve antioksidan üretiminde yer alan proteinlerin prolin yıkımının azalmasına ve ekspresyonunun artmasına yol açar (Sang ve ark., 2015; Seth ve Aery, 2017). Prolin ozmoprotektan görevi görür ve hücresel dengeyi koruyarak bitkinin B stresine karşı toleransını kolaylaştırır (COSTA ve ark., 2011; Kayıhan ve ark., 2016). Buğday genotiplerinin, B-polyol komplekslerinin oluşumu ve Bor'un kaynaktan alıcı organlara hareketi ile Bor stres koşullarına adapte olduğu gözlemlenmiştir. Bu, çözünür şeker içeriğinin artmasına ve dışa akış taşıyıcılarının ekspresyonunun artmasına yol açar, sonunda fazla B'yi toprağa pompalar ve doku Bor konsantrasyonlarını en aza indirir (Reid ve ark., 2004; Miwa ve ark., 2007; Martinez-Cuenca ve ark., 2015; Wakuta ve ark., 2016). Yine yüksek bor konsantrasyonu, nükleik asitlerin, proteinlerin ve lipidlerin oksidatif hasarına neden olan hidrojen peroksit (H_2O_2) ve süperoksit anyonu ($\bullet O_2$) gibi

ROS üretimine yol açar (Ardic ve ark., 2009). Bu, hücrel hasarı en aza indiren ROS türlerinin süpürme sistemini uyarır. Prolin gibi osmoprotektif moleküller ve POX, SOD ve CAT gibi antioksidan enzimler bitkinin ROS hasarıyla başa çıkmasına destek olur. Bor toksisitesi, buğdayda peroksidaz enzimi bazlı gen ekspresyonunu etkileyerek peroksidaz aktivitesini ve hidrojen peroksidin detoksifikasyonunu artırır (Kayıhan ve ark., 2016). Duyarlı çeşitlere kıyasla toleranslı buğday genotiplerinde daha düşük ROS üretimi ve gelişmiş antioksidan enzim aktiviteleri, Bor toksisitesi altında $\bullet\text{O}_2$ ve H_2O_2 'nin yeterli şekilde temizlenmesine ve dolayısıyla Bor toksisitesine karşı daha fazla toleransa katkıda bulunabilir. Antioksidan enzim aktiviteleri dışında malonaldehit (MDA), membran lipidlerinde oksidatif hasarın potansiyel bir göstergesidir. Ancak toleranslı çeşitlerin MDA'sı, Bor toksisitesi altındaki hassas çeşitlere göre daha az artabilir (Erdal ve ark., 2014). Bor toksik büyüme koşullarının buğday bitkileri üzerinde fizyolojik ve biyokimyasal etkilerinin yanı sıra genotoksik sonuçları da bulunmaktadır (Kekec ve ark., 2010; Çataav ve ark., 2018). Genotoksik etkiler, moleküler belirteçler kullanılarak ve toleranslı ve duyarlı genotipler için bant profillerinin yoğunluğu veya varlığı karşılaştırılarak tahmin edilebilir. Ayrıca Bor toksisitesinin, dokulardaki Bor birikiminin belirgin hızı nedeniyle kök ve sürgün numuneleri üzerinde farklı genotoksik etkileri vardır (Çataav ve ark., 2018).

2.6. Buğday Genleri İfadesi: Bor Toksisite Toleransında Önemli Bir Adım

Bor toksisitesi altında borik asit kanalları ve plazma zarındaki Bor taşıyıcıları devreye girerek dokularda daha az Bor birikmesine veya dokulardan daha fazla Bor atılımına katkıda bulunarak Bor toksisitesinin etkilerini azaltır (Nable, 1988; Miwa ve Fujiwara, 2010). Birkaç çalışma, plazma zarı intrinsik proteinleri (PIP) aquaporin seviyelerindeki azalmanın, borik asidin taşınmasını kontrol ederek borik asit toksisitesinin sonuçlarını azaltabileceğini öne sürdü (Martinez-Ballesta ve ark., 2008). Nodulin 26 benzeri intrinsik proteinlerin (NIP'ler) ikinci grubunun borik asit için permeaz görevi gördüğü ve aktif olarak Bor hareketine dahil olduğu varsayılmaktadır (Takano ve ark., 2006; Miwa ve Fujiwara, 2010; Yoshinari ve Takano, 2017). NIP familyası geni NIP5;1, düşük Bor kaynağı altında Arabidopsis köklerinde aşırı eksprese edildi ve borik asit kanalı olarak tanımlanan ilk gen oldu (Takano ve ark., 2006). Bununla birlikte, yüksek Bor kaynağı altında, NIP5;1'in mRNA'sı, NIP5;1'in ifadesini düzenleyerek bozulur ve bitkinin Bor toksik durumuna adaptasyonu için aşırı Bor taşınmasını engeller (Tanaka ve ark., 2011). Bor, borat taşıyıcılarının Bor toksisitesinin

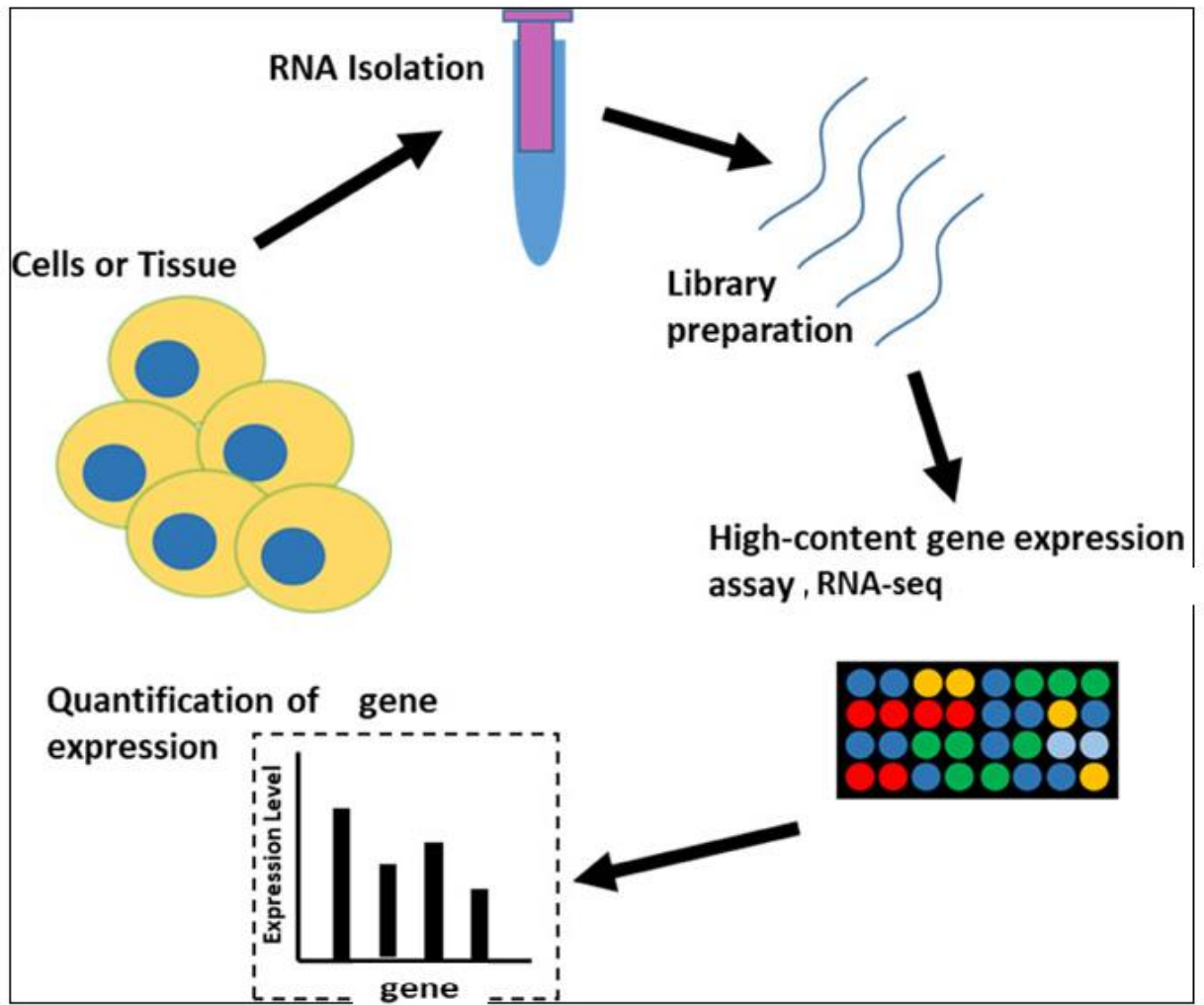
kontrolünde önemli bir rolü olduğu bilinmektedir (Schnurbusch ve ark., 2007; Yoshinari ve Takano, 2017). Bugüne kadar, BOR tipi borat taşıyıcıları (BOR1–BOR7) kodlayan *Arabidopsis thaliana*'da yedi gen rapor edilmiştir (Yoshinari ve Takano, 2017). Borat taşıyıcısı BOR1, düşük Bor altında Bor'un sürgünlere doğru hareketini destekler; bununla birlikte, yüksek Bor altında, BOR1 proteini seçici olarak aşağı regüle edilir ve BOR1 ekspresyonu, transkripsiyonel olarak baskılanır. BOR1'in bu transkripsiyon sonrası kontrolü, bitkilerin Bor toksisitesinden kurtulmasını destekler (Aibara ve ark., 2018). Buğdaydaki *Saccharomyces cerevisiae*'nin BOR1 ortologlarının klonları (TaBOR2), gelişmiş ekspresyonları üzerinde kök Bor konsantrasyonlarını azaltmıştır (Takano ve ark., 2002; Reid, 2007; Sutton ve ark., 2007). Bor çıkışıyla ilişkili olarak, Bor taşıyıcılarının çoğu, düşük Bor isteği altında Bor alımını düzenlese de, AtBOR4 temel olarak, yüksek Bor isteği altında gelişmiş Bor toleransı sağlayan dokulardır (Miwa ve ark., 2007; Miwa ve ark., 2014; Lv ve ark., 2017). Sadece köklerde değil, yapraklarda da Bor taşıyıcıları toksik Bor'un sitoplazmadan nispeten daha fazla Bor'un birikebileceği apoplazmaya gönderilmesinde rol oynar (Reid ve Fitzpatrick, 2009). Kök dokularının dış plazma zarında eksprese edilen AtBOR4 ile daha yüksek sekans benzerliğine sahip TaBOR2, B toksisitesinden kaçınarak ksileme Bor girişini azaltır (Miwa ve ark., 2007; Nakagawa ve ark., 2007; Reid, 2007; Miwa ve ark., 2014). Buğdayda *Arabidopsis*'in Bor taşıyıcı gen ailesinin birkaç homologue rapor edilmiştir (Sutton ve ark., 2007; Leaunghitikanachana ve ark., 2013; Pallotta ve ark., 2014; Reid, 2014). Bahsedilen Bor taşıyıcıları arasında Reid (2007), ekmeklik buğdayın Bor akış taşıyıcısı TaBOR2 geni (D genomu) ile çalıştı; burada tam uzunluktaki cDNA, pGEM-T kolay vektörlerine klonlandı ve ekspresyon analizi, buğdaydaki TaBOR2 gen ekspresyonunun Bor toksisite toleransı ile ilişkili olduğunu doğruladı. Buğdaydaki AtBOR1'in ortolojisi olan TaBOR1, Bor'un sürgüne hareketini ve köklere girişini düzenler. Üç *Triticum aestivum* BOR1 geni, TaBOR1.1, TaBOR1.2 ve TaBOR1.3 (sırasıyla 5D, 5A ve 5B buğday kromozomlarında bulunur), pirincin Bor toksisiteye toleranslı genine ortolog olan OsBOR1, Bor dışı akış taşıyıcıları olarak işlev görür (Leaunghitikanachana ve ark., 2013). Tütün ve *Arabidopsis*'te TaBOR1-GFP füzyonlarının geçici ekspresyonu ve bu genlerin farklı Bor stres koşulları altında diferansiyel birikimi gözlemlendi. Bu genler arasında, kök sürgünü dokularında yüksek Bor kaynağı altında TaBOR1.2'nin aşırı ekspresyonu, yüksek Bor toleransı sağlayan Bor akış taşıyıcıları olarak rollerini göstermiştir. Bu üç genin fonksiyonel karakterizasyonları yapılmış olmasına rağmen sadece ekmeklik buğdaya atanmıştır ve

bu genlerin makarnalık buğday genotiplerinde ve diğer buğday türlerinde de fonksiyonel analizlerinin yapılması gerekmektedir. Arpa ve buğdayda yüksek Bor toleransı için QTL'ler keşfedilmiş olsa da, 2014 yılına kadar sadece arpa genlerinin Bor toleransında önemli rollere sahip olduğu gösterilmiştir (Paull ve ark., 1991; Jefferies ve ark., 2000). NIP aquaporin ailesinin bir üyesini ve anyon geçirgen bir taşıyıcıyı kodlayan arpanın HvNIP2;1 (6H) ve HvBot1 (4H) genleri, B stres tepkilerinde rol oynar (Schnurbusch ve ark., 2010). Bununla birlikte, ortologları buğdayda farklı konumlarda haritalanmıştır ve başlıca Bor toleranslı buğday QTL'leri, Bo1 (7BL) ve Bo4 (4AL) ile ilişkilendirilmemiştir (Jamjod, 1996; Jefferies ve ark., 2000). 2014 yılında yapılan bir çalışmada Pallotta ve ark. (2014) üç köke özgü B taşıyıcı genin (Bot genleri) rolünü bildirmiş ve Bot-B5 alellerinin (Bot-B5b), (Bot(Tp4A)-B5c) ve (Bot-B5c) makarnalık ve ekmeklik buğdayda varlığını ve işlevini maya hücrelerinde dönüştürerek doğrulamış ve bunların geçici ekspresyonu soğan epidermal hücrelerinde gözlenmiştir. Bor genleri sadece makarnalık ve ekmeklik buğday çeşitlerinde rapor edilmiştir. Bununla birlikte, Pallotta ve ark. (2014) daha önce Bot-B5b alelini *Aegilops* aracılığıyla tanımlamıştır. *Ae. tauschii* girişleri ve *Aegilops*'un kültür buğdayda Bor toleransının kaynağı olabileceğini ve ayrıntılı olarak araştırılması gerektiğini önermiştir. Kayıhan ve ark. (2017), toksik Bor (B) ortamında yetiştirilen iki buğday çeşidinin yaprak ve köklerinin transkriptomik tepkilerini incelemiştir. Yaprak ve kök dokularında yaptıkları çalışmada, Bor toksisitesi, Bor'a duyarlı çeşit olan Atay'da, Bor toleranslı çeşit olan Bolal'dakinden daha fazla protein parçalanmasıyla ilgili geni indüklemiştir. Çalışmalarında transkriptomdaki farklılıklar, yüksek düzeyde metabolik uyum gerektiren hassas çeşitte, daha yüksek Bor birikimine bağlanmıştır. Kayıhan ve ark. (2021), yüksek bor seviyeleri altındaki performanslarındaki farklılıkları ele almak için iki buğday çeşidi Bolal-2973 (Bor-toleranslı) ve Atay-85'te (Bor-hassas) miR319, miR172 ve miR398'in ve bunların makul hedef genlerinin transkripsiyon sonrası gen düzenlemesini bildirmişlerdir. Araştırma grubumuzdan, toksik Bor ortamında (10 mM Bor) yetiştirilen Bor toksisiteye toleranslı bir hekzaploid buğday türü olan bir *Triticum zhukovskyi* genotipinin köklerinin transkriptomik tepkisini gözlemlenmiştir (Pandey ve ark., 2022). Çalışmalarında, sırasıyla 1679 ve 4313 yukarı ve aşağı regüle edilmiş gen ile 5992 genin önemli ölçüde diferansiyel olarak ifade edildiği bulunmuştur. Benzer şekilde, Khan ve ark. (2023b), Bor toleranslı *T. dicoccum* sürgünlerinde, Bor toksisitesine duyarlı genleri RNA dizilimi kullanılarak tanımlanmış olup 450'den fazla gen, incelenen genotipin sürgünlerinde yüksek Bor altında önemli ölçüde diferansiyel olarak eksprese

edilmiştir. Çalışmada toplam 3237 yeni gen ve 12.206 yeni transkript belirlenmiştir. AP2-EREBP, MYB ve C3H, Bor toksisitesi altında diferansiyel olarak ifade edilen transkripsiyon faktörlerinin (TF'ler) en yüksek yüzdelere sahip aileler olduğu belirlenmiştir. KEGG yolu fotosentez-anten proteinleri en önemli artışı göstermiştir. Bor'un toksisitesini düzenlemek için diferansiyel olarak eksprese edilen bir dizi gen tanımlanmış olsa da, bunların yetiştirme programlarındaki kullanımı ve tarladaki nihai fonksiyonel analizleri henüz yapılmamıştır.

2.7. RNA Sekanslaması

RNA sekanslaması (RNA-Seq), belirli koşullar altında biyolojik bir örnekte RNA'nın varlığını, miktarını ve yapısını ortaya çıkarmak için kullanılır. Transkriptom boyunca ifadeyi ölçmek için oldukça hassas ve doğru bir araçtır (Şekil 2.2). Transkriptom dizileme, mevcut bir genom dizisini gerektirmez ve belirli bir strese etkilenmiş bitki dokularında genlerin, yeni transkriptlerin ve ilgili transkripsiyonel yolların ve faktörlerin genom çapında diferansiyel düzenlenmesini saptayabilir. Bor toksisitesi altında yetiştirilen tetraploid ve hekzaploid buğday türleri de dahil olmak üzere birçok bitkideki transkripsiyon değişikliklerini değerlendirmek için bu yöntemi birçok araştırmacı kullanmıştır (Kayıhan ve ark., 2017; Khan ve ark., 2023b). Ayrıca, kontrollü büyüme koşulları ile karşılaştırıldığında Bor toksisitesine maruz bırakılarak yetiştirilen herhangi bir Bor toleranslı *T. dicoccoides* genotipindeki transkripsiyonel farklılıkları anlamak için halihazırda bir literatür bulunmamaktadır.

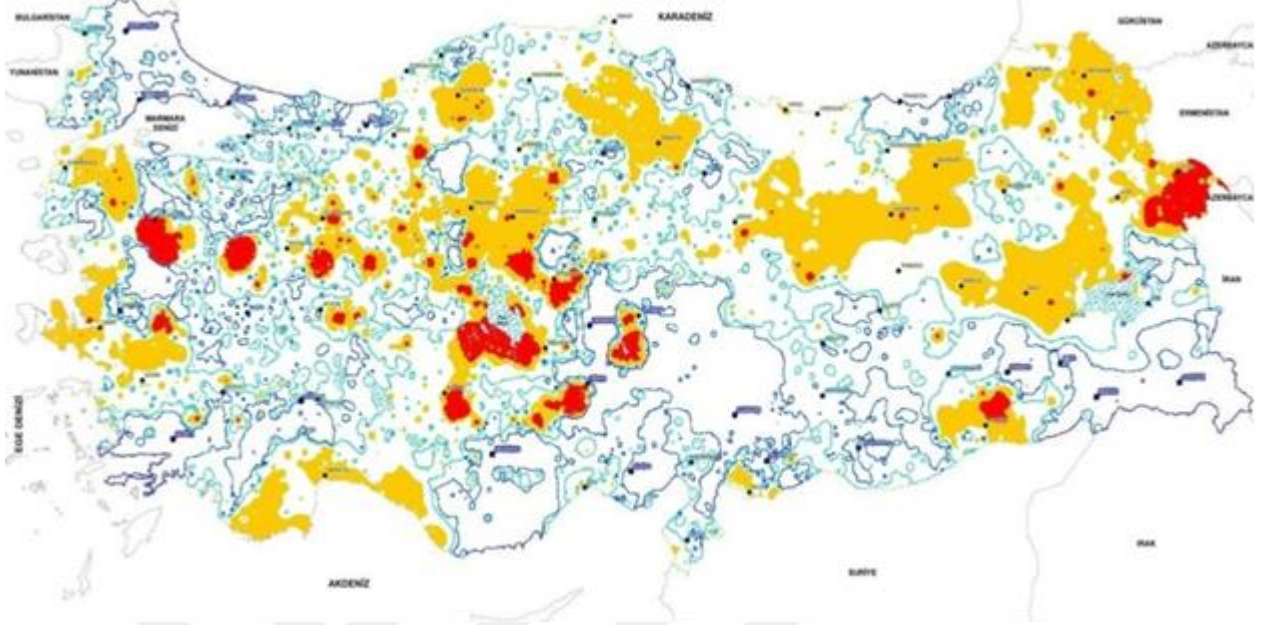


Şekil 2.2 Deney örneklerinde diferansiyel olarak ifade edilen genleri belirlemek için izlenen prosedürü gösteren diyagram

2.8. Konunun Önemi ve Tezin Amacı

Giriş bölümünde de belirtildiği gibi, Bor toksisitesi stresi, Türkiye, Güney Avustralya, Irak, Şili, İspanya ve ABD'yi kapsayan dünya çapında su eksikliği çeken tarım bölgelerinin büyük bir kısmına zarar vermektedir (Cartwright ve ark., 1984; Nable ve ark., 1997; Kalayci ve ark., 1998; Jefferies ve ark., 2000; El-Shazoly ve ark., 2019). Türkiye'de de Orta Anadolu bölgesinin tarım alanlarının %26,6'sını oluşturan yaklaşık 800.000 ha'lık bir alan topraktaki yüksek Bor nedeniyle zarar görmektedir (Gezgin ve ark., 2002) (Şekil 2.3). Bor açısından zengin sulama suyu ve azaltılmış yıkanma ile Bor

açısından zengin toprak, Bor'un toprağın en üst katmanında çökmesine neden olarak verimi azaltır (Camacho-Cristóbal ve ark., 2008; Khan ve ark., 2021).



Şekil 2.3. Bor toksisitesi (sarı) ve çok yüksek toprak Bor toksisitesi (kırmızı) olan bölgeleri gösteren Türkiye haritası (<https://www.boren.gov.tr/Sayfa/tarim-bor-arastirma-uygulama-programi/19>)

Bitkilerdeki bor eksikliği, bor gübrelerinin temini ile çözülebilse de, tarım toprağının yıkanması gerçekçi olmadığı için toksisitenin üstesinden gelmek zordur (Reid ve ark., 2004). Bu nedenle, Bor'a toleranslı genotiplerin belirlenmesi ve bunların toleranslı hatlar üretmek için ıslah programlarında kullanılması, tarım bölgelerindeki Bor toksisitesi sorunuyla başa çıkmanın tek olası çözümüdür (Reid, 2010; Hua ve ark., 2021). Bununla birlikte, yüksek tane verimine odaklanan ıslah program elit germplazmdaki genetik çeşitliliği azalttığı ve bu durumun yalnızca genotiplerin iyileştirme yeteneğini azaltmakla kalmayıp aynı zamanda onları stres koşullarına karşı daha duyarlı hale getirdiği daha önce belirlenmiştir (Rauf ve ark., 2010). Bu nedenle, yüksek Bor toleransı oluşturmaktan sorumlu olan yeni genetik kaynakları ve bunlardaki olası genleri belirlemek, Bor toksisitesine dirençli yeni buğday genotipleri oluşturmak için önemlidir (Rasheed ve ark., 2018). Buğdayın yabani akrabaları ve mevcut ilkel formları, bir dizi potansiyel gene sahiptir ve çevresel stres koşullarına karşı büyük bir tolerans kaynağı oldukları bilinmektedir (McCouch ve ark., 2013; Khan ve ark., 2021). Modern buğday çeşitlerinin Bor toksisitesine tolerans düzeylerinin belirlenmesi ve

transkriptomik deęişimlerinin araştırılmasına yönelik farklı çalışmalar yapılmış olsa da, buędayın yabani akrabaları en az araştırılmış ve bu yönde kullanılmıştır (Schnurbusch ve ark., 2008; Emon ve ark., 2012; Emon ve ark., 2015; Khan ve ark., 2021; Pandey ve ark., 2022; Khan ve ark., 2023b). Yabani Gernik buędayı ve durum buędayı aynı genom formülüne sahiptirler ve ekmeklik buędaya iki genom kazandırmıştır. *T. dicoccoides* buędayın evcilleştirilmesinde temel bir rol sahiptir (Peng ve ark., 2011). *T. dicoccoides*'in genom dizilimi, ilgili genlerin tanımlanması ve izolasyonu için yardımcı olabilir. *T. dicoccoides*'in çevresel streslere farklı adaptif kompleksleri, ekmeklik buędayın ıslahı için büyük önem taşımaktadır (Peng ve ark., 2011). *T. dicoccoides*'in buęday ıslahı için sahip olduęu büyük potansiyel onlarca yıldır kabul edilmiş olsa da, bu potansiyel bugüne kadar büyük ölçüde kullanılmamıştır. Çeşitli biyotik ve abiyotik strese tolerans sağlamaktan sorumlu genlerin kaynağı olarak tanımlanmasına rağmen, *T. dicoccoides* bugüne kadar Bor toksisitesi stres tepkilerinde yer alan genleri belirlemek için hiç çalışılmamıştır. Sonuç olarak, bu araştırma alanındaki boşluğu doldurmak için TÜBİTAK 1001 projesi (Proje no. 119O455) kapsamında farklı buęday türleri taranmış ve bor-toksisiteye dayanıklı bir *T. dicoccoides* türüne ait bir genotip, PI362036 belirlenmiştir. Bu tez araştırmasının amacı, normal ve yüksek bora maruz bırakılan *T. dicoccoides* genotipinde sürgün transkriptomun RNA dizilimi (RNA seq) analiziyle yüksek bor toleransın sağlama moleküler mekanizmaları araştırmaktır.

3. MATERYAL VE YÖNTEM

Daha önceki bölümlerde de bahsedildiği gibi TÜBİTAK 1001 projesi (119O455) kapsamında ABD, Ankara ve İzmir Gen Bankası'ndan temin edilen tohum materyali tohum çoğaltma amacıyla tarla ve serada yetiştirilmiştir. Ayrıca, farklı yabani ve buğday türlerini içeren 158 çeşit, Bor toksisitesi toleransı açısından taranarak fizyolojik ve biyokimyasal analiz sonuçlarına göre yüksek Bor'a toleranslı bir *T. dicoccoides*, PI362036 genotipi tanımlanmıştır. Bu tez çalışmasında, bu genotip moleküler düzeyde Bor toksisite stresi altında daha detaylı araştırılmıştır. Deneyin amacı, normal büyüme koşullarıyla karşılaştırıldığında yüksek Bor ortamı altında yetiştirilen *T. dicoccoides* genotipinin diferansiyel olarak eksprese edilen genlerini (DEG'ler) bildirmektir.

3.1. Bitki Materyali, Bor Toksisite Uygulaması ve Büyüme Parametrelerinin Ölçümü

Bu tezde kullanılan ve Psendogord olarak da adlandırılan Bor toksisitesine dayanıklı tetraploid yabani buğday genotipi, PI362036 [taksonomi *Triticum turgidum* L. subsp. Bu tezde kullanılan *dicoccoides* (Körn. ex Asch. & Graebn.) Thell.], Cluj, Romanya'ya aittir. Dr. Öğr. Üyesi Anamika Pandey, TÜBİTAK 1001 (No. 119O455) projesi kapsamında tohum materyalini ABD Tarım Bakanlığı-Tarımsal Araştırma Servisi, Ulusal Küçük Tane Koleksiyonu (NSGC) tarafından teslim almıştır. PI362036'nın Bor toleransının seviyesini belirlemek için önceki çalışmalarda Bor toksisitesi toleransı gösteren Türk ekmeklik buğday çeşidi Bolal 2973 (Mahboobi ve ark., 2001; Pallotta ve ark., 2014) referans çeşit olarak kullanılmıştır.

Hidroponik deneyde bitkiler, %45-55 nem, 16/8 saat aydınlık/karanlık fotoperiyodu, 22 ± 10 °C sıcaklık ve 16.000 Lx/gün ışık yoğunluğuna sahip bir odada büyütülmüştür. *T. dicoccoides* genotipi ve Bolal 2973 üç tekerrürü olarak hem kontrolde [1/5th Hoagland with 3.1 μ M B] hem de oldukça toksik bor uygulamasında [10 mM B] yetiştirilmiştir (Şekil 3.1). Başlangıçta, tohumlar %5 sodyum hipoklorit, ardından %75 etanol ve steril distile su ile sterilize edilmiştir. Yüzey sterilizasyonu tamamlandıktan sonra tohumlar 4-5 saat suda bekletilmiş ve çimlenene kadar 22°C'de karanlıkta bekletilmiştir. Ayrıca, her bir çeşidin çimlenmiş beş fidesinin üç tekerrürü, iki farklı sette (her uygulama için bir set) 1/5 Hoagland solüsyonu içeren saksılara taşınmıştır.

Böylece, bir biyolojik tekerrür, beş bitkiden oluşturulmuştur ve üç tekerrür, her uygulama için genotip başına toplam 15 bitkiden oluşmuştur. 1/5'lik Hoagland solüsyonunda 3 günlük büyütmeden sonra Bor uygulamalarına (Kontrol ve 10 mM) başlanmıştır. Uygulama 7 gün devam etmiş olup solüsyonlar üç günde bir değiştirilmiştir. Bitkiler 7 gün sonra hasat edilmiş ve gövde uzunluğu (GU), kök uzunluğu (KU), gövde yaş ağırlığı (GYA), kök yaş ağırlığı (KYA), gövde kuru ağırlığı (GKA) ve kök kuru ağırlığı (KKA) KYAGKA dahil olmak üzere genotiplerin büyüme parametrelerinin (KKA) ölçümleri alınmıştır. Ayrıca, moleküler analiz için, sıvı nitrojen ve RNasezap kullanılarak her iki uygulamadan *T. dicoccoides* genotipinin üç tekerrür alınmış ve RNA izolasyonu için -80 °C'de saklanmıştır.

3.2. *T.dicoccoides* Genotipinden Toplanan Gövde Örneklerinin RNA İzolasyonu

T. dicoccoides genotipi PI362036'nın üç tekerrürden yaprak örneklerinin RNA izolasyonu, Pandey ve arkadaşları tarafından sağlanan manuel toplam RNA ekstraksiyon metodu kullanılarak yapılmıştır (Pandey ve ark., 2022). RNA izolasyonu için ilk olarak kullanılacak olan havan ve topuz DEPC ile 10 saat muamele edilmektedir. DEPC'den çıkarılan havan ve topuz otoklavda steril edildikten sonra kullanılmıştır. -80°C den alınan bir miktar (0.1-0.2 g) örnek havan içerisine koyularak üzerine sıvı azot dökülerek ezme işlemi gerçekleştirilmiştir. Ezilen bitki örneği 2ml eppendorf tüpüne alınarak üzerine 1000 µL QIAzol-Lysis Reagent konulmuştur. Örnekleri vortex yapıp ve 5 dakika boyunca karanlık ortamda bekletip daha sonra üzerine 200 µL Chloroform ilave edilerek 5 dakika boyunca karanlık ortamda bekletildikten sonra 12000 rpm'de 15 dakika boyunca 4°C'de santrifüj edilmiştir. Santrifüjden çıkarılan örneklerden süpernatant alınarak ve üzerine 500 µL izopropanol koyularak karışım haline getirilmiş ve 5 dakika boyunca karanlık ortamda bekletilmektedir. Daha sonra 12000 rpm'de 10 dakika boyunca 4°C'de santrifüj edilmektedir. Santrifüjden çıkarılan örneklerin üzerindeki süpernatant dökülerek ve alt kısımda kalan pellet üzerine 500 µL %70'lik etil alkol ilave edilerek 10 dakika boyunca 7500 rpm'de 4°C 'de santrifüj edilmektedir. Santrifüj edilen örneklerden etil alkol dikkatli bir şekilde dökülmüştür ve altında kalan RNA pelleti üzerine 100 µL distile su ilave edilmiştir.



Şekil 3.1. Kontrol ve Bor toksik büyüme koşulları altında hidroponik sistemde yetiştirilen PI362036 ve Bolal 2973 genotipleri

3.3. İzole Edilen Total RNA Örneklerinin Kalite Okumalarının Gerçekleştirilmesi

İzole edilmiş total RNA örneklerinin RNA bütünlük skoru (RIS) değerleri ile birlikte miktar ve kalite, sırasıyla bir QIAxcel gelişmiş fragman analizör, nanodrop spektrofotometre, ve %1 agaroz jeli kullanılarak belirlenmiştir ve örnekler -80°C'de saklanmıştır.

3.4. *T. dicoccoides* Genotipinin Sürgün Örneklerinin RNA Dizilimi ve Farklı Eksprese Edilen Genlerin Değerlendirilmesi

T. dicoccoides PI362036 genotipinin üç biyolojik tekerrürünün tümü kullanılarak ve toplam RNA'larının eşit miktarlarını karıştırarak iki uygulamadan alınan örnekler (kontrol ve yüksek B) RNA dizilimi için hazırlanmıştır. RIN değerleri 7'den yüksek

olan örneklerin her ikisi de cDNA kütüphanesi hazırlamak için kullanılmış ve hazırlanan örneklerin MGI dizilimi DNBseq platformu (Illumina, San Diego, CA, ABD) kullanılarak yapılmıştır. Q20 bazlarının >%97'si ve Q30 bazlarının >%90'ı ile, oligoDT seçimi kullanılarak örnek başına ~96 milyon yüksek kaliteli eşleştirilmiş son okuma geliştirilmiştir. Referans genom haritalaması ve transkriptlerin miktarının belirlenmesi için her iki uygulama örneğinden alınan phred skoru >30 olan iyi kalitede okumalar, temiz okumalar olarak konuşlandırıldı. Elde edilen temiz okumaları *T. aestivum* referans genomu (IWGSC_CS_RefSeq_v2.1) ile hizalamak için HISAT2 (Spliced Alignment of Transcripts için Hiyerarşik İndeksleme) yazılımı kullanılırken, temiz okumaları referans genlerle hizalamak için Bowtie2 kullanılmıştır.

İlaveten, her örneğin gen ifadesi RSEM kullanılarak değerlendirilmiştir. Genlerin/transkriptlerin ekspresyonunu normalleştirmek için transkriptin her kilobazlık bölge başına kaç okuma düştüğü ve bu okuma sayısının bir milyona bölünmesi (FPKM) yöntemi dayalı Cufflinks v2.2.2 yazılımı kullanılmıştır. Genlerin diferansiyel kat değişimini ve FDR (yanlış keşif oranı) değerlerini belirlemek için FPKM değerleri kullanılmıştır. Genlerin daha küçük FDR değerleri, daha yüksek kat değişikliklerini ve önemli ifade farklılıklarını gösterir. Önemli ölçüde diferansiyel olarak eksprese edilen genler (DEG'ler), ayarlanmış p değeri ≤ 0.01 , yanlış keşif oranı (FDR) ≤ 0.001 ve $\log_2\text{FoldChange} \geq 1$ olanlardır. iDEG R paketi, iki uygulama altında genlerin diferansiyel ekspresyonunun istatistiksel önemini belirlemek için kullanılmıştır.

3.6. *T. dicoccoides*'in Gövdelerinden İzole Edilen RNA Örneklerinin Ters Transkripsiyonu Kontrol ve Bor Toksik Koşulu Altında Yetiştirilen Genotip

Ters transkripsiyonu yürütmek için üç biyolojik tekerrür alınan RNA örnekleri kullanılmıştır. İzole edilen total RNA'ların cDNA'ya dönüştürülmesi, Transcriptor First Strand cDNA Synthesis Kit (Roche) ve oligo-dT primerleri kullanılarak mRNA Reverse transkripsiyonu (RT) kit prosedürüne uygun olarak gerçekleştirilmiştir. RNA örneklerinden 1.5 µL alındıktan sonra sırasıyla 25 µM RT primerden 1 µL ve 10.7 µL RNaz-free su eklenerek hacim 13.2 µL'ye tamamlanmıştır. Bu aşamayı takiben farklı bir eppendorf tüpünde RT miks hazırlanmıştır. RT miksin her bir örnek bileşimi Tablo3.1.'de gösterilmektedir. Her örnek için 13.2 µL'lik RNA karışımına 6.8 µL RT miks eklenerek toplam hacim 20 µL olarak ayarlanmıştır. Hazırlanan örneklerin RT reaksiyonu Thermal Cycler cihazında işlemler sırasıyla 55°C'de 30 dk, 85°C'de 5 dk ve

4°C’de tutulmasıyla gerçekleştirilmiştir. Elde edilen cDNA’lar qRT-PCR analizine kadar -20°C’de depolanmıştır.

Tablo 3.1 RT miks bileşenleri

Bileşen	Miktar (µL)
5X TRT buffer	4.0
RNaz inhibitör	0.5
10 µM dNTP miks	2.0
Reverse Transcriptase Enzim (RT Enzim)	0.3
Toplam hacim*	6.8

*Bir örnek için miktarı

3.7. RNA Dizileme Sonuçlarından Seçilen Hedef Genlerin Ayrıntıları ve Bunların RT-qPCR Tabanlı Ekspresyon Analizi

Kontrol ile karşılaştırıldığında bor toksisitesi altında anlamlı ifade gösteren sekiz gen, RNA dizileme sonuçlarından seçildi ve genlerin diferansiyel ifadesini doğrulamak için RT-qPCR yapılmıştır. Hedef genlerin standartlaştırılması, içeren kontrol olarak Gliseraldehit-3-fosfat dehidrojenaz geni (TaGAP) kullanılarak gerçekleştirilmiştir (Pallotta ve ark., 2014; Kayıhan ve ark., 2017). RT-qPCR için seçilen genlere primerler tasarlamak üzere NCBI Primer-BLAST programı kullanılmıştır (Tablo 3.2).

RT-qPCR’ler, Maxima SYBR Green RT-qPCR Master mix (Thermo Scientific) kullanılarak Pandey ve ark. (2022) tarafından tanımlanan malzemeleri ve yöntemleri takiben LightCycler® 96’da (Roche, Almanya) yapılmıştır. PCR Master miksinin bileşimi Tablo 3.3’de verilmiştir. Her bir örnek için toplam Master miks hacmi 18 µL olarak ayarlanmıştır. Tüm cDNA örneklerinin 1:40 oranında hazırlanmış dilüsyonlarından 2 µL alıp ve 18 µL qPCR miksi ile karıştırıp, toplam hacim 20 µL’ye ayarlanmıştır. Her iki uygulama her bir genin qPCR reaksiyonları için üç tekerrür kullanılmıştır. Reaksiyonlar için takip edilen qRT-PCR koşulları Tablo 3.4 ’de verilmiştir.

Tablo 3.2. RT-qPCR analizi için transkriptom sekanslama sonuçlarına dayalı olarak *T. dicoccoides* genotipinden seçilen DEG'lerin listesi ve tasarlanan Primerlerin Dizilimleri (*TdsG – *T. dicoccoides* Geni)

Gen Kodu	Seçilmiş Gen	Gen Bilgileri	Primer Türü	Sekans (5'→3')
TdsG 1	TraesCS 3B02G5 49000	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> alpha-dioxygenase 1-like (LOC119326475), transcript variant X1, mRNA	İleri primer	GGCATGGGTTGAGCC TCTT
			Ters primer	AACCCATGGCTCTGG TAGAA
TdsG 2	TraesCS 6A02G0 93000	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> probable nicotianamine synthase 4 (LOC119314969), mRNA	İleri primer	CAGGTACCAAGGCAA GAACAC
			Ters primer	TGATCTTCTGGACCA GGGCA
TdsG 3	TraesCS 3B02G0 01500	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> swi5-dependent recombination DNA repair protein 1 homolog (LOC119274246), mRNA	İleri primer	CCACTGTAAACGGCG CTAGA
			Ters primer	GGATCGGTTGGGGTT GCTTT
TdsG 4	TraesCS 3B02G2 19300	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> GDSL esterase/lipase At4g10955-like (LOC119275874), mRNA	İleri primer	AACAGGGAAGTTGA AGGGGA
			Ters primer	CAATTACCAGCCCTC CCCAG
TdsG 5	TraesCS 3B02G2 52900	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> ATP-dependent zinc metalloprotease FTSH 9, chloroplastic/mitochondrial (LOC119276292), mRNA	İleri primer	GCTGAGAAGTGCATC ACGCT
			Ters primer	GTTTCCTTTAAACAAT GGCGAGGCA
TdsG 6	TraesCS 3B02G1 91500	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> DDB1- and CUL4-associated factor 13-like (LOC119275595), mRNA	İleri primer	CTTGCAAACCTTGGA CAGCG
			Ters primer	ACAGCGATTGATTGA CGGAGG
TdsG 7	TraesCS 3B02G3 06500	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> integrin-linked protein kinase 1-like (LOC119276811), transcript variant X1, mRNA	İleri primer	TGAGCTTCGAAGGTT TGCGGAAG
			Ters primer	TTATCGCGATGAGCG TGACGAG
TdsG 8	TraesCS 3B02G3 88100	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> UDP-glucuronic acid decarboxylase 1-like (LOC119277519), mRNA	İleri primer	GCCGCGTGGTTAGCA ATTTT
			Ters primer	GCCATCAATCCAGCA ACCAG

Tablo 3.3 qRT-PCR Master miksi bileşenleri

Bileşen	Miktar (µL)
10 µM forward primer	2
10 µM reverse primer	2
Syber green miks	8
RNase free su	6
Toplam hacim*	18

Tablo 3.4 qPCR reaksiyon döngüsü

	Sıcaklık (°C)	Ramp Hızı (°C/s)	Zaman (s)
Tutunma	95	5	600
3 Adımda Amplifikasyon (40-45 Döngü)	95	5	10
	50-60*	5	30
	72	5	30
Erime Noktası	50	4	20
	95	0,1	20

3.8. İstatistiksel Analiz

Büyüme parametreleri için, Kontrol ile karşılaştırıldığında 10 mM bor uygulaması altında ölçülen fizyolojik özelliklerin her birindeki yüzde değişimleri (3 tekerrüre dayalı olarak) MS Excel 2010 kullanılarak hesaplanmıştır. RT-qPCR'de hedef ve referans genlerin ifade düzeyleri ve iki uygulama için ortalamaların ortalama hataları MS excel programı kullanılarak hesaplanmıştır. Erime eğrileri sayesinde, bireysel örneklerin hassasiyeti ortaya çıkmıştır. Bağlı ölçümü belirlemek için Livak ve Schmittgen (2001) tarafından tavsiye edilen DCt yöntemi kullanılmıştır.

4. ARAŞTIRMA BULGULARI VE TARTIŞMA

4.1. Bor Toksisitesi Stres Altında *T. dicoccoides*, PI362036 ve Bolal 2973'teki Fizyolojik Değişiklikler

Kök-gövde büyüme parametreleri, buğday genotiplerinin tolerans düzeylerini belirtmek için önemli bir kriter olarak kabul edilmiştir (Schnurbusch ve ark., 2008; Metwally ve ark., 2012; Coskun ve ark., 2014; Pallotta ve ark., 2014). Çalışmamızda, *T. dicoccoides*, PI362036 genotipinin Bor-toksisite toleransı, Bor-toksisite toleransı yüksek bir genotip olan kontrol çeşidi Bolal 2973 ile karşılaştırılarak belirlenmiştir. Bolal ile karşılaştırıldığında yüksek Bor uygulaması altında *T. dicoccoides*, PI362036'da yapraklarda daha az sararma gözlenmiştir. Yüksek Bor, tüm büyüme parametrelerini önemli ölçüde etkilemiş olup, kök uzunluğu dışında tüm büyüme parametrelerinde PI362036'nın Bolal 2973'e kıyasla yüksek Bor dan daha az etkilendiği ortaya çıkmıştır (Tablo 4.1 ve 4.2.). Bolal'ın KU ve GU kontrole ile karşılaştırılma yapılarak yüksek Bor altında sırasıyla %50 ve %38 azalırken, PI362036'nın KU yüksek bor altında %56 azalmış ve GU %12 artmıştır. Benzer şekilde Bolal'ın KYA ve GYA'sinde %108 ve %30'luk bir azalma gözlenmiştir. Ancak PI362036 iki parameter için yüksek Bor altında sırasıyla yalnızca %53'lük bir düşüş ve %5'lik bir artış göstermiştir. Yüksek Bor, Bolal köklerinin KA'sini kontrol koşullara kıyasla %53 azaltırken, KKA'de %6'lık bir artış göstererek PI362036'nın köklerini olumsuz etkilememiştir. Bolal'ın GKA'si Bor toksisitesi altında ne artış ne de azalış, PI362036 ise yüksek Bor altında %34'lük bir artış göstermiştir.

Tablo 4.1. Yüksek Bor (10 mM Bor) koşullarında yetiştirilen *Triticum dicoccoides* genotipi, PI362036 ve kontrol çeşidi Bolal 2973'ün fizyolojik parametrelerindeki Ortalama, Standart Sapma ve Standart Hata Ortalaması.

		Bolal 2973				PI362036		
		Av_SL	SD	SEM		Av_SL	SD	SEM
Gövde Uzunluğu(cm)	Kontrol	39.17	3.82	2.20		29.83	3.88	2.24
	Yüksek B	28.33	1.53	0.88		33.83	1.26	0.73
Kök Uzunluğu(cm)	Kontrol	26.17	1.76	1.01		23.67	1.26	0.73
	Yüksek B	17.50	3.77	2.18		15.17	2.93	1.69
Gövde Yaş Ağırlığı(g)	Kontrol	0.50	0.02	0.01		0.43	0.08	0.05
	Yüksek B	0.38	0.17	0.10		0.45	0.04	0.02
Kök Yaş Ağırlığı(g)	Kontrol	0.14	0.05	0.03		0.22	0.05	0.03
	Yüksek B	0.07	0.02	0.01		0.15	0.02	0.01
Gövde Kuru Ağırlığı(g)	Kontrol	0.053	0.008	0.004		0.046	0.007	0.004
	Yüksek B	0.053	0.016	0.009		0.070	0.004	0.002
Kök Kuru Ağırlığı(g)	Kontrol	0.011	0.003	0.002		0.011	0.003	0.002
	Yüksek B	0.007	0.001	0.001		0.012	0.003	0.002

Tablo 4.2 Kontrol ile karşılaştırıldığında yüksek Bor (10 mM Bor) koşullarında yetiştirilen *Triticum dicoccoides* genotipi, PI362036 ve kontrol çeşidi Bolal 2973'ün fizyolojik parametrelerindeki yüzde değişimleri.

Çeşitler	Bolal 2973	PI362036
Özellikler/Türler	<i>Triticum aestivum</i>	<i>Triticum dicoccoides</i>
Gövde Uzunluğu (GU)	-38	12
Kök Uzunluğu (KU)	-50	-56
Gövde Yaş Ağırlığı (GYA)	-30	5
Kök Yaş Ağırlığı (KYA)	-108	-53
Gövde Kuru Ağırlığı (GKA)	0	34
Kök Kuru Ağırlığı (KKA)	-53	6

Bolal 2973 ile karşılaştırıldığında, *T. dicoccoides*, PI362036, Bor toksisitesinin azaltılmış fizyolojik etkilerini göstermiştir. Bitki büyüme parametreleri, buğday genotiplerinde Bor toleransını tahmin etmek için büyük ölçüde kullanılmaktadır (Torun ve ark., 2006; Schnurbusch ve ark., 2008; Metwally ve ark., 2012; Coskun ve ark., 2014; Pallotta ve ark., 2014; Khan ve ark., 2021; Khan ve ark., 2022; Khan ve ark., 2023a).

PI362036'nın tüm büyüme parametreleri Bolal 2973 ile karşılaştırıldığında yüksek Bor'dan daha az etkilendiğini ortaya koymuştur. PI362036'nın büyüme

parametreleri, kontrol çeşidiyle karşılaştırıldığında yüksek Bor altında ya artmış ya da çok az azalmıştır. Bu sonuçlar, Bor toksisitesinin kontrol çeşitlerine kıyasla yabancı veya ihmal edilmiş buğday genotiplerinin büyüme parametreleri üzerinde daha az etkiye sahip olduğunu gösteren önceki deneylerle karşılaştırılabilir (Khan ve ark., 2021; Khan ve ark., 2022). Kök-gövde kuru maddesi, genotiplerin farklı streslere karşı tolerans düzeylerini anlamak için önemli bir kriterdir (Metwally ve ark., 2012; Nejad ve ark., 2015; Khan ve ark., 2021).

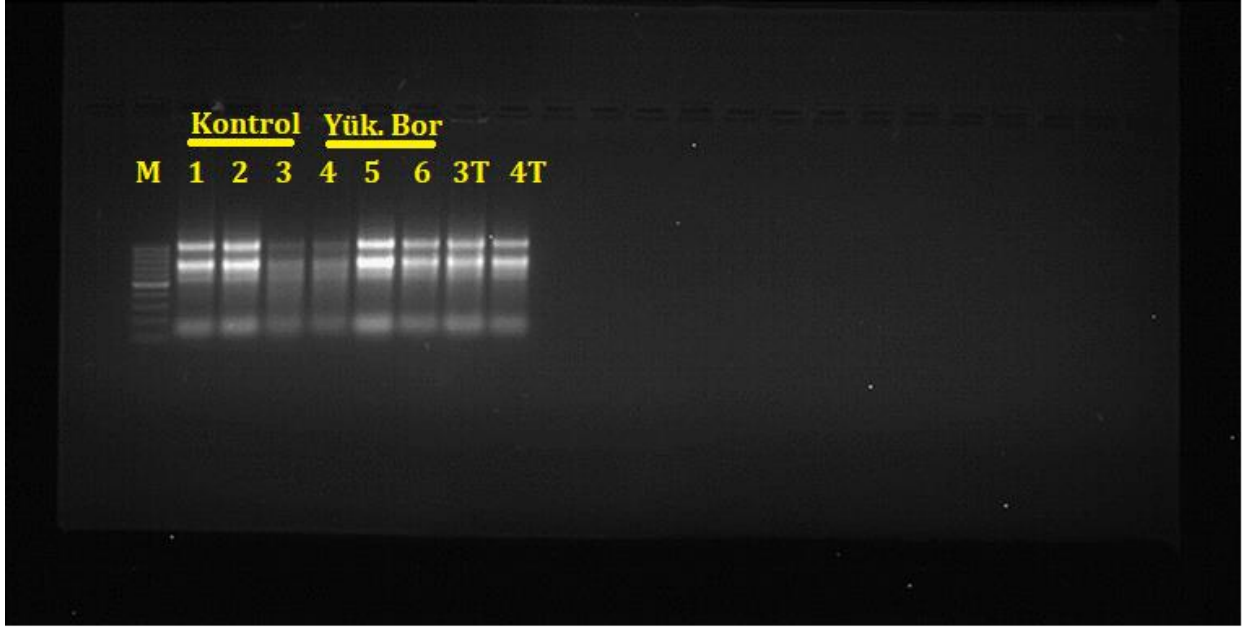
Yüksek Bor altında kontrol çeşidine kıyasla daha toleranslı *T. dicoccoides* genotipinin sürgün uzunluğunda daha fazla artış gösteren sonuçlarımız Schnurbusch ve ark. (2007) ve Pallotta ve ark. (2014) ile uyumlu bulunmuştur. Kök-gövde biyokütlesi için bizim çalışmamıza benzer şekilde, Torun ve ark. (2006) toleranslı genotiplerin GKA'sinin daha az toleranslı genotiplerle karşılaştırıldığında daha yüksek olduğunu bulmuşlardır. Başka bir çalışmada, bor toleranslı *Aegilops* genotipleri, Bor toksisitesi altında GKA ve KKA'de sırasıyla yüksek artış ve daha az azalma göstermiştir. Sonuçlarımızla uyumlu olarak, Bor toleranslı *T. zhukovskyi* genotipi, kontrol genotipi Bolal ile karşılaştırıldığında Bor toksisitesinin kök-gövde kuru maddesi üzerindeki etkisini daha az göstermiştir (Pandey ve ark., 2022). PI362036 ve kontrol çeşidinin KKA'sinde GKA'ye kıyasla Bor toksisitesi altında sırasıyla daha az artış ve daha büyük azalmaya dayalı olarak, Bor toksisitesinin, genotipin Bor tolerans seviyesinden bağımsız olarak gövdelere kıyasla kökler üzerinde daha fazla azaltıcı etkiye sahip olduğu görülmektedir (Kalayci ve ark., 1998; Pandey ve ark., 2022).

4.2. *T. dicoccoides* Genotipinin Toplanan Gövde Örneklerinden İzole Edilen Toplam RNA Örneklerinin Konsantrasyon ve Kalitesi

Materyal ve yöntemlerde bahsedildiği gibi, her iki uygulamadan *T. dicoccoides* genotipinin üç tekerrürü, RNA izolasyonu ve ileri moleküler analiz için -80°C'de saklanmıştır. Bu örneklerin RNA izolasyonu metodoloji bölümünde bahsedildiği gibi gerçekleştirilmiş ve izole edilen RNA örneklerinin konsantrasyonu ve saflığı Tablo 4.3 ve 4.4 de verilmiştir. Tablo 4.3 incelendiğinde A260/A280 oranlarının 1.88-1.97 arasında değiştiği görülmektedir. Yüksek saflıktaki RNA izolasyonunda A260/A280 oranı 1.7-2.2 arasında olması gerekliliği dikkate alınmıştır. Ayrıca, her iki uygulamadan *T. dicoccoides* genotip, PI362036 gövdelerinin üç tekerrüründen izole edilen RNA örneklerinin agaroz jel resmi verilmiştir (Şekil 4.1).

Tablo 4.3 *T. dicoccoides*, PI362036 yaprak örneklerinin RNA ölçümleri ve saflık değerleri.

Numune	Örnek Tipi	ng/ μ L	260/280	260/230
1.	Kontrol_Tek.1	513.07	1.95	1.77
2.	Kontrol__Tek.2	603.18	1.97	1.74
3.	Kontrol__Tek.3	633.05	1.96	1.93
4.	Yüksek B_Tek.1	430.13	1.88	1.85
5.	Yüksek B_Tek.2	485.59	1.93	1.45
6.	Yüksek B_Tek.3	399.07	1.89	1.95



Şekil 4.1 Kontrol ve bor toksik uygulamalarında yetiştirilen *T. dicoccoides*, PI362036 genotipinin gövdelerinin üç tekrardan izole edilen RNA örneklerinin Agaroz Jel resmi.

Tablo 4.4 RNA dizilimi için gönderilen Kontrol ve yüksek bor uygulamalarından *T. dicoccoides* gövdelerinin iki RNA örneğinin RNA Bütünlük Skoru (RIS) değeri

Örnek	RIS	Toplam Konsantrasyon(ng/ μ L)
Kontrol	8.7	437.95
Yüksek B	7.5	590.67

4.3. RNA Dizilimi ve Sıralı Okumaların Genom Haritalaması

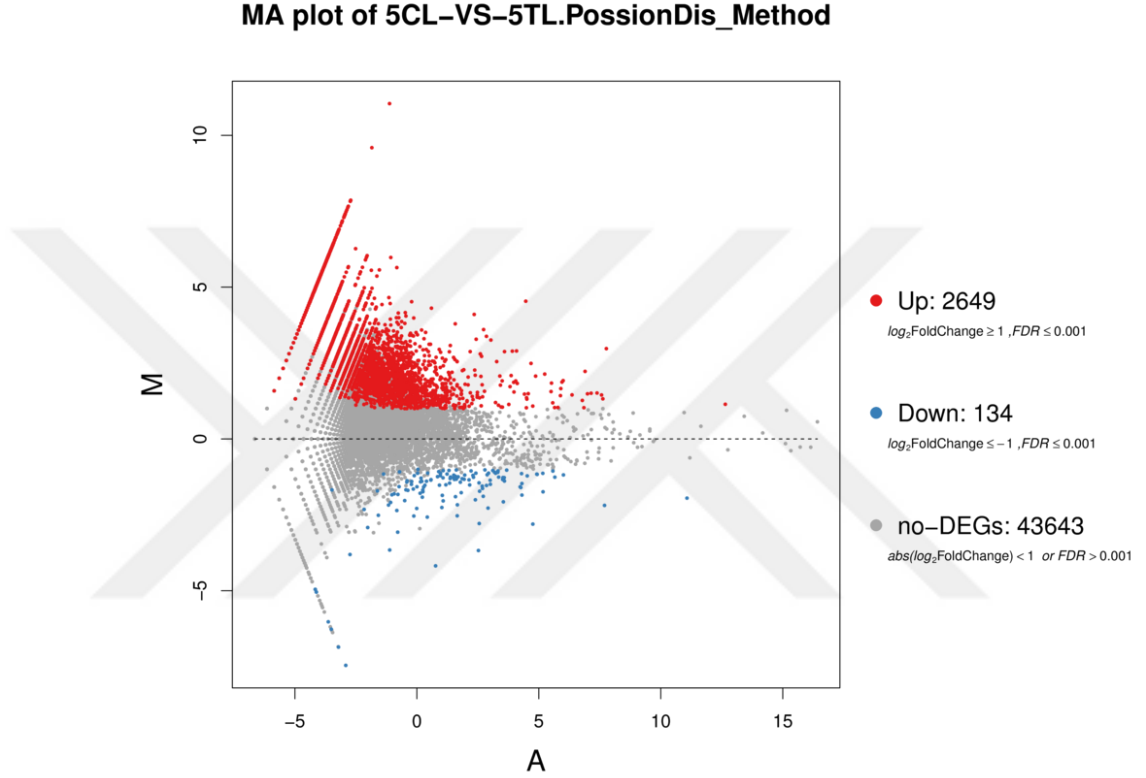
Her iki uygulama için Bor toleranslı PI362036 genotipinin gövdelerinin her biri toplam 15 bitkiden oluşan üç biyolojik tekerrüründen alınan RNA örnekleri karıştırılarak RNA dizileme analizi için Genoks, Ankara'ya gönderilmiştir. Kontrol ve yüksek Bor uygulamasından alınan RNA örneklerinin dizilimi, her örnekten ortalama 96 milyon okuma ile toplam 192,18 milyon temiz okuma vermiştir (Tablo 4.5). Kontrol ve Bor uygulanan örneklerinde Q20 ve Q30'de ortalama temiz okumalar sırasıyla %97,2 ve %90,4 belirlenmiştir (Tablo 4.5). *T. aestivum* referans genomu (IWGSC_CS_RefSeq_v2.1), sırasıyla %3,60 ve %4,45 benzersiz eşleme oranıyla iki kütüphaneden 12,29 ve 13,53 yüksek kaliteli temiz okumayla eşlenmiştir (Tablo 4.5). Kontrol ve uygulama kütüphanelerinde sırasıyla 33.612 ve 42.724 gen, ve 36.519 ve 47.693 transkript bulunmuştur (Tablo 4.5). RNA dizilemenin en önemli faydası, yeni genlerin ve transkriptlerin belirlenmesidir (Amirbakhtiar ve ark., 2021). Bu çalışmada sırasıyla toplam 2663 yeni gen ve 9.869 yeni transkript belirlenmiştir.

Tablo 4.5 Kontrol (3.1 µM Bor) ile karşılaştırıldığında yüksek Bor (10 mM Bor) koşullarında yetiştirilen *T. dicoccoides* (Td) sürgünlerinin dizileme verilerinin kalite tahmin sonuçları ve referans genom dizilimi verileri

Değişkenler/ Numuneler	Td_Kontrol	Td_YB Değerlendirme	Değişkenler/ Numuneler	Td_Kontrol	Td_YB_ Değerlendirme
Toplam Temiz Okuma (M)	97.11	95.07	Eşsiz Genom Haritalama Oranı (%)	41.88	38.63
Toplam Temiz Bazlar (Gb)	9.71	9.51	Toplam Gen Sayısı	33612	42724
Temiz Okumalar Q20 (%)	97.43	97.02	Bilinen Gen Sayısı	32452	41221
Temiz Okumalar Q30 (%)	91.08	89.82	Yeni Gen Numarası	1160	1503
Toplam Genom Haritalama Oranı (%)	12.29%	13.53%	Toplam Transkript Sayısı	36519	47693
Eşsiz Genom Haritalama Oranı (%)	3.60%	4.45%	Bilinen Transkript Numarası	32230	42113
Toplam Genom Haritalama Oranı (%)	76.02	73.81	Yeni Transkript Numarası	4289	5580

4.4 Yüksek Bor Altında *T. dicoccoides* Gövdelerinin Diferansiyel Olarak Düzenlenmiş Genleri

İki gövde kütüphanesi, toplam 46.426 genin diferansiyel regülasyon göstermiştir. Bunlar arasında 2783 gen, yüksek Bor altında PI362036'nın gövdelerinde önemli ölçüde diferansiyel olarak eksprese edilmiştir. Bu önemli ölçüde düzenlenen genlerden 134'ünün aşağı regüle edildiği, 2649 genin ise yukarı regüle edildiği bulunmuştur (Şekil 4.2).



Şekil 4.2 3.1 μM Bor (kontrol) uygulamasına kıyasla *T. dicoccoides* (Tds) genotip PI362036'nın yüksek Bor (TB 10 mM) uygulanmış gövdelerinde diferansiyel olarak ifade edilen genleri (mavi ve kırmızı noktalar) gösteren MA çizimi. X eksen (A) ve Y eksen (M), sırasıyla $\log_2$ dönüştürülmüş kat değişimini ve $\log_2$ dönüştürülmüş ortalama ifadenin seviyesini gösterir.

4.5. RT-qPCR Analizi İçin *T. dicoccoides* Genotipinden Seçilen Transkriptom Sıralama Sonuçlarına Dayalı Olarak Önemli Ölçüde Diferansiyel Olarak Eksprese Edilmiş 8 Genin Seçimi (*TdsG – *T. dicoccoides* Gene)

RNA sıralama sonuçlarına dayanarak, kontrol ile karşılaştırıldığında yüksek Bor altında önemli ölçüde diferansiyel olarak ifade edilen 8 gen rastgele seçilmiş ve RT-

qPCR yoluyla ekspresyon düzeyleri doğrulanmıştır. Bu genlerin ekspresyonlarındaki kat değişiklikleri ve RNA dizilemesindeki ekspresyonlarının anlamlılık derecesini gösteren p değeri Tablo 4.6’da verilmiştir.

Tablo 4.6 RT-qPCR analizi için *T. dicoccoides* genotipinden seçilen transkriptom sıralama sonuçlarına dayalı DEG listesi (*TdsG – *T. dicoccoides* Gene)

Gen Kodu	Seçilmiş Hedef Gen	log2 Fold Change	log10 padj	Gen Kısa Formu	
TdsG1	TraesCS3B02G549000	14.84	2.46	α -DOX	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> alpha-dioxygenase 1-like (LOC119326475), transcript variant X1, mRNA
TdsG2	TraesCS6A02G093000	14.70	2.40	NAS	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> probable nicotianamine synthase 4 (LOC119314969), mRNA
TdsG3	TraesCS3B02G001500	-8.12	2.96	SFR1	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> swi5-dependent recombination DNA repair protein 1 homolog (LOC119274246), mRNA
TdsG4	TraesCS3B02G219300	13.86	2.37	GELP	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> GDSL esterase/lipase At4g10955-like (LOC119275874), mRNA
TdsG5	TraesCS3B02G252900	13.79	2.35	FTSH9	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> ATP-dependent zinc metalloprotease FTSH 9, chloroplastic/mitochondrial (LOC119276292), mRNA
TdsG6	TraesCS3B02G191500	13.86	2.37	DCAF13	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> DDB1-and CUL4-associated factor 13-like (LOC119275595), mRNA
TdsG7	TraesCS3B02G306500	13.74	2.31	ILK1	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> integrin-linked protein kinase 1-like (LOC119276811), transcript variant X1, mRNA
TdsG8	TraesCS3B02G388100	13.26	2.01	UXS1	PREDICTED: <i>Triticum dicoccoides</i> UDP-glucuronic acid decarboxylase 1-like (LOC119277519), mRNA

4.6. TdsG1. (*Triticum dicoccoides*, 4X), α -DOX - TraesCS3B02G549000-[PREDICTED: *Triticum dicoccoides* alpha-dioxygenase 1-like (LOC119326475), transcript variant X1, mRNA]

TdsG1 geni (TraesCS3B02G549000), Kontrol ile karşılaştırıldığında B toksisitesi altında yaklaşık bir kat artış göstermiştir. Yukarı regülasyon, TdsG1 ekspresyonunun yüksek B büyüme koşulları altında etkilendiğini göstermiştir. Bu

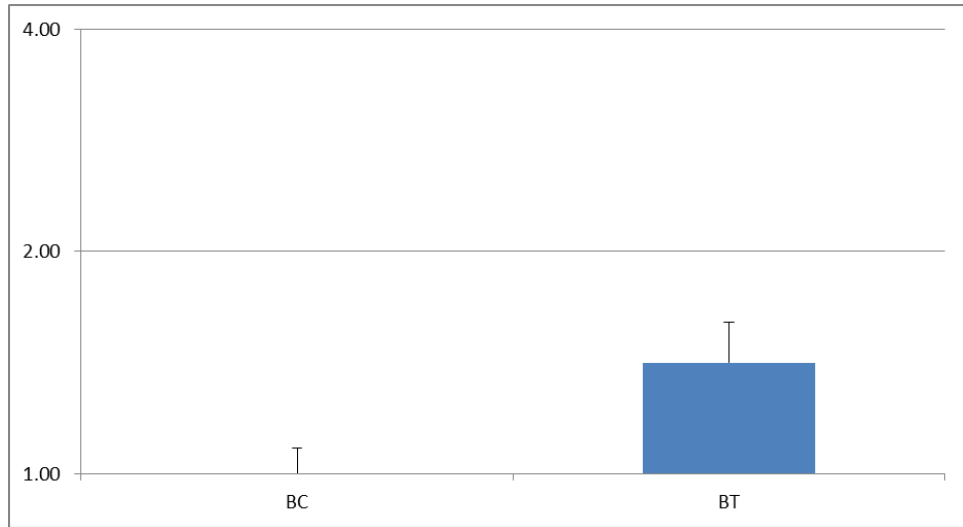
yukarı regülasyon, ekspresyonda 14,84 kat değişiklik gösterdiği RNA dizilemesinde elde edilen gen ekspresyonu sonucu ile uyumluydu. (Tablo 4.7; Şekil 4.3).

Haem peroksidaz (ailesi) ait protein kodlayan gen, TdsG1, Kromozom 3B'de (ters sarmal) bulunur. Gen ontolojisi analizinde, bu genin moleküler fonksiyonu peroksidaz aktivitesi, oksidoredüktaz aktivitesi ve heme bağlanması ile ilişkiliyken, bu genin biyolojik süreci yağ asidi biyosentetik süreci, oksidatif strese yanıt, oksilipin biyosentetik süreci ve hücrel oksidan ile detoksifikasyon ilgilidir.

Bitkilerde α -DOX genlerinin diferansiyel ekspresyonu, ağır metal stresi (Koeduka ve ark., 2005), yaralanma (Tirajoh ve ark., 2004), yüksek tuzluluk stresi (Wei ve ark., 2000), otçul saldırısı (Hermsmeier ve ark., 2001), hücre ölümüne aracılık eden hücrel sinyaller (De León ve ark., 2002), ve bakteriyel enfeksiyon (Sanz ve ark., 1998) gibi farklı stres koşullarında rapor edilmiştir. Bunların arasında, birkaç çalışma, sonuçlarımızla uyumlu olarak α -DOX geninin yukarı doğru düzenlenmiş ifadesini göstermiştir. Zhang ve ark. (2014), kontrol ile karşılaştırıldığında külleme enfeksiyonundan 24 saat, 48 saat ve 72 saat sonra enfeksiyonuna yanıt olarak buğday hattı N9134'te bu genin yukarı regüle edildiğini ortaya çıkarmıştır. Benzer şekilde, *Fusarium graminearum* ile aşılardan 50 saat sonra ekmeklik buğdayın NIL2'si (Yakın izojenik hattı2), kontrol işleme kıyasla bu genin ifadesinde 2,8 kat değişiklik göstermiştir (Nussbaumer ve ark., 2015). Başka bir çalışmada, iki haftalık düşük sıcaklık (4°C) uygulaması, kontrol (23°C) ile karşılaştırıldığında ekmeklik buğday çeşidinde bu genin ekspresyonunu yukarı doğru düzenlemiştir (Li ve ark., 2015). Bu tür çalışmalar, α -DOX genlerinin bitkilerde stres toleransı geliştirmede önemli bir role sahip olabileceğini ve daha fazla karakterize edilmesi gerektiğini göstermektedir.

Tablo 4.7 Kontrole göre normalize edilmiş TdsG1 Geninin RT-qPCR tabanlı ortalama Diferansiyel Gen Ekspresyon Değerleri

TdsG1	Kontrole kıyasla normalize edilmiş		
Uygulama Tipi	Uygulama Kodu	Ortalama	sem
Kontrol	BC	1.00	0.08
10 mM B	BT	1.41	0.19



Şekil 4.3 Referans gen TaGAP ile ilgili olarak TdsG1 geninin bağıl transkript seviyesi. Göreceli ifade değerleri, Kontrol'e göre normalleştirilmiş standart hata ortalaması ile üç tekerürün ortalama değerleri olarak verilmiştir.

4.7. TdsG2. (*Triticum dicoccoides*, 4X), NAS - TraesCS6A02G093000- [TAHMİN EDİLMİŞTİR: *Triticum dicoccoides* Olası Nikotianamin Sentaz 4 (LOC119314969), mRNA]

TdsG2, RT-qPCR'de kontrol ile karşılaştırıldığında Bor toksisitesi altında ifadede bir kat artış göstermiştir. Bulunan yukarı düzenleme, TdsG2'nin ifadesinin Bor stres koşulları altında etkilendiğini göstermiştir. Bu upregülasyon, ekspresyonda 14.7 kat değişiklik gösterdiği transkriptom dizilemesinde elde edilen gen ekspresyonu sonucu ile uyumluydu (Tablo 4.8; Şekil 4.4).

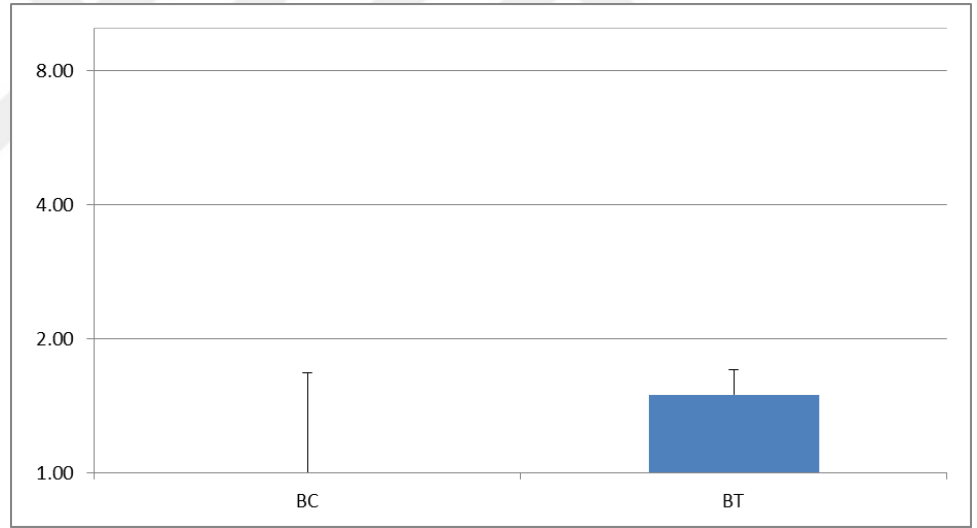
Muhtemel bir nicotianamine sentaz (NAS) olan TdsG2 geninin, bitki içindeki fizyolojik demir durumu için bir sensör olarak yardımcı olan ve demirin taşınmasında yer alabilecek bir poliamin olan nikotianamini sentezlediği bilinmektedir. Kromozom 6A'da (ters sarmal) bulunur ve nikotianamin sentaz (NAS) benzeri aileye aittir. Gen ontolojisi analizinde, bu genin moleküler fonksiyonu transferaz aktivitesi ve nikotianamin sentaz aktivitesi ile ilişkilirken, bu genin biyolojik süreci nikotianamin biyosentetik süreci ile ilgilidir. Gen, sistein ve metiyonin metabolizması, çeşitli bitki sekonder metabolitlerinin biyosentezi, metabolik yollar ve sekonder metabolitlerin biyosentezi dahil olmak üzere farklı KEGG yollarına katılır.

Bizim çalışmamızın aksine, Chinese Spring ekmeklik buğday çeşidinde fosfor eksikliği stresi altında kontrole göre NAS geninde yaklaşık bir kat aşağı regülasyon gözlenmiştir (Oono ve ark., 2013). Bununla birlikte, buğday fidelerinde demir noksanlığında NAS genlerinin yukarı doğru düzenlendiği bulunmuştur (Kaur ve ark., 2021). Ayrıca, NAS genlerinin aşırı ekspresyonunun tatlı patates, pirinç ve soya

fasulyesi bitkilerinde Fe eksikliği toleransı geliştirdiği bildirilmiştir (Lee ve ark., 2009; Nozoye ve ark., 2014; Nozoye ve ark., 2017). Yeni bir buğday nikotianamin sentaz geni, TaNAS-D'nin transgenik Arabidopsis bitkilerinde tuz toleransı geliştirmedeki rolü zaten doğrulanmıştır (Han ve ark., 2017). Bu tür çalışmalar, çalışmamızda tanımlanan Nicotianamine sentaz geninin Bor toksisitesi toleransına yönelik fonksiyonel karakterizasyonunun gerekliliğini vurgulamaktadır.

Tablo 4.8 Kontrole normalize edilmiş TdsG2 Geninin RT-qPCR tabanlı ortalama Diferansiyel Gen Ekspresyon Değerleri

TdsG2	Kontrole kıyasla normalize edilmiş		
Uygulama Tipi	Uygulama Kodu	Ortalama	sem
Kontrol	BC	1.00	0.68
10 mM B	BT	1.50	0.21



Şekil 4.4. Referans gen TaGAP ile ilgili olarak TdsG2 geninin bağıl transkript seviyesi. Göreceli ifade değerleri, Kontrol'e göre normalleştirilmiş standart hata ortalaması ile üç tekerrürün ortalama değerleri olarak verilmiştir.

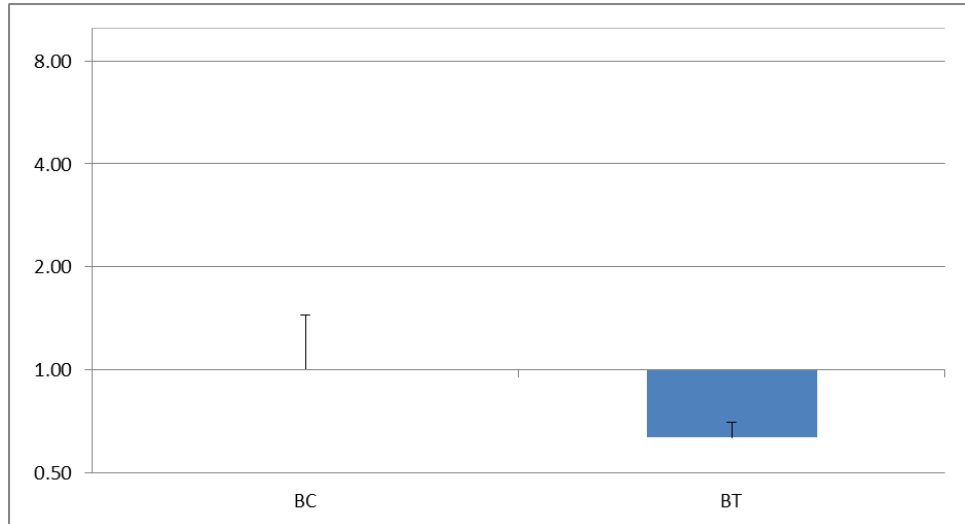
4.8. TdsG3. (*Triticum dicoccoides*, 4X), SFR1 - TraesCS3B02G001500- [TAHMİN EDİLMİŞTİR: *Triticum dicoccoides* swi5'e bağlı rekombinasyon DNA onarım proteini 1 homologu (LOC119274246), mRNA]

RT-qPCR *Triticum dicoccoides* swi5'e bağlı rekombinasyon DNA onarım proteini 1 (LOC119274246) (SFR1) geninin bir homologu olan TdsG3 geninin (TraesCS3B02G001500) aşağı regülasyonunu doğrulamıştır (Tablo 4.9 Şekil 4.9).

TdsG3 geni, Kromozom 3B'de (ters sarmal) bulunur. Gen, transkriptom sekanslamasında ve RT-qPCR'de sırasıyla 8 kat ve 1 kat aşağı regülasyon göstermiştir. Bu çalışmanın aksine, düşük sıcaklığa tepki olarak bu geninin ifadesinde kontrole kıyasla iki kat yukarı regülasyon gözlenmiştir (Li ve ark., 2015). Ayrıca, Bor toksisitesi stresine yanıt olarak Bor toleranslı *T. dicoccum* genotipinde bu genin ekspresyonunda kontrole kıyasla 0,5 katlık bir upregülasyon kaydedilmiştir (Khan ve ark., 2023b). Bu tür çalışmalar, swi5'e bağlı rekombinasyon DNA onarım proteini 1 homolog genlerinin bitkilerde stres toleransının geliştirilmesinde önemli bir role sahip olabileceğini ve ayrıca karakterize edilmesi gerektiğini yönlendirir.

Tablo 4.9 Kontrole normalize edilmiş TdsG3 Geninin RT-qPCR tabanlı ortalama Diferansiyel Gen Ekspresyon Değerleri

TdsG3	Kontrole kıyasla normalize edilmiş		
Uygulama Tipi	Uygulama Kodu	Ortalama	sem
Kontrol	BC	1.00	0.44
10 mM B	BT	0.63	0.07



Şekil 4.5 Referans gen TaGAP ile ilgili olarak TdsG3 geninin bağlı transkript seviyesi. Göreceli ifade değerleri, kontrole göre normalleştirilmiş standart hata ortalaması ile üç tekerürün ortalama değerleri olarak verilmiştir.

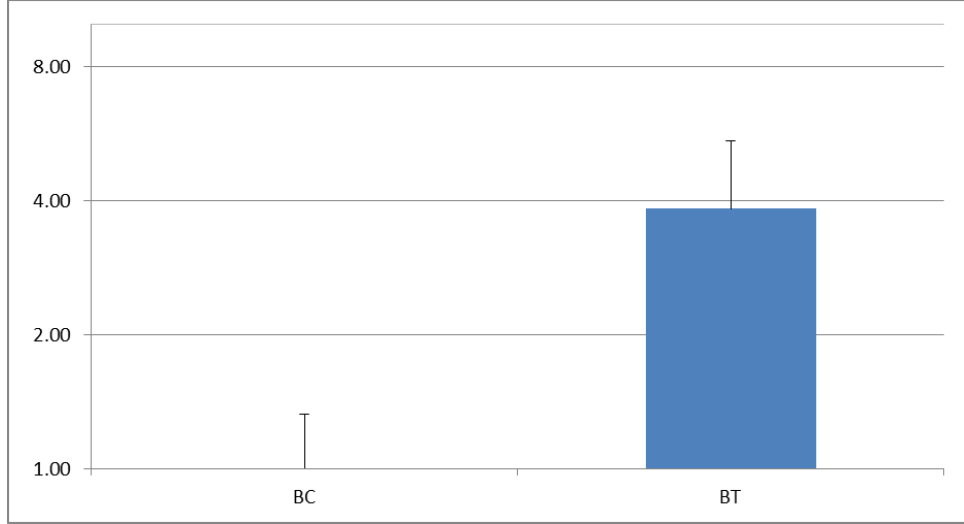
4.9. TdsG4. (*Triticum dicoccoides*, 4X), GELP - TraesCS3B02G219300-[TAHMİN EDİLMİŞTİR: *Triticum dicoccoides* GDSL esteraz/lipaz At4g10955 benzeri (LOC119275874), mRNA]

TdsG4 geni (TraesCS3B02G219300), Kontrol ile karşılaştırıldığında B toksisitesi altında ifadede yaklaşık dört kat artış göstermiştir. Bu yukarı regülasyon, TdsG4 ekspresyonunun yüksek B büyüme koşulları altında oldukça etkilendiğini göstermiştir. Bu upregülasyon, ekspresyonda 13.86 kat değişiklik gösterdiği RNA dizilemesinde elde edilen gen ekspresyonu sonucu ile uyumludur (Tablo 4.10; Şekil 4.6).

GDSL esteraz/lipaz At4g10955 benzeri gen olan TdsG4 geni, Fungal lipaz benzeri alan içeren proteini kodlar. Gen, Kromozom 3B'de (ileri sarmal) bulunur ve GDSL esteraz/lipaz protein (GELP) ailesine aittir. Gen ontolojisi analizinde bu genin moleküler fonksiyonu hidrolaz aktivitesi ile ilişkiliyken, bu genin biyolojik süreci lipid metabolik süreci ile ilişkilidir. GDSL esteraz/lipazlar (GELP'ler), büyüme, gelişme ve stres tepkilerinde hayati roller oynayan bitkilerde büyük ölçüde dağılmıştır. Çalışmamız doğrultusunda GELP (GDSL esteraz/lipaz At4g10955-like), Obuda biber virüsü (ObPV) aşılmasından sonra biber bitkilerinde 6 kat yukarı regüle edilmiştir (Kalapos ve ark., 2021). Benzer şekilde, soya fasulyesinde GELP28'in aşırı ekspresyonunun bitkilerde kuraklık toleransını indüklediği rapor edilmiştir (Su ve ark., 2020). Ayrıca, aşırı GELP ekspresyonuna sahip soya fasulyesi bitkilerinin de tuz stresine karşı toleranslı olduğu bulunmuştur (Su ve ark., 2020). Bizim çalışmamızın aksine gen, *Xanthomonas translucens* ile enfekte olmuş buğday yapraklarında enfeksiyon olmaması durumuyla karşılaştırıldığında 1.9 kat aşağı regülasyon göstermiştir. Bu tür çalışmalar, GELP genlerinin bitkilerde stres toleransı geliştirmede önemli bir role sahip olabileceğini ve daha fazla karakterize edilmesi gerektiğini göstermektedir.

Tablo 4.10 Kontrole normalize edilmiş TdsG4 Geninin RT-qPCR tabanlı ortalama Diferansiyel Gen Ekspresyon Değerleri

WG8	Kontrole kıyasla normalize edilmiş		
Uygulama Tipi	Uygulama Kodu	Ortalama	sem
Kontrol	BC	1.00	0.33
10 mM B	BT	3.84	1.62



Şekil 4.6. Referans gen TaGAP ile ilgili olarak TdsG4 geninin bağıl transkript seviyesi. Göreceli ifade değerleri, Kontrol'e göre normalleştirilmiş standart hata ortalaması ile üç tekrerrürün ortalama değerleri olarak verilmiştir.

4.10. TdsG5. (*Triticum dicoccoides*, 4X), FTSH - TraesCS3B02G252900- [TAHMİN EDİLMİŞ: *Triticum dicoccoides* ATP'ye bağlı çinko metalloproteaz FTSH 9, kloroplastik/mitokondriyal (LOC119276292), mRNA]

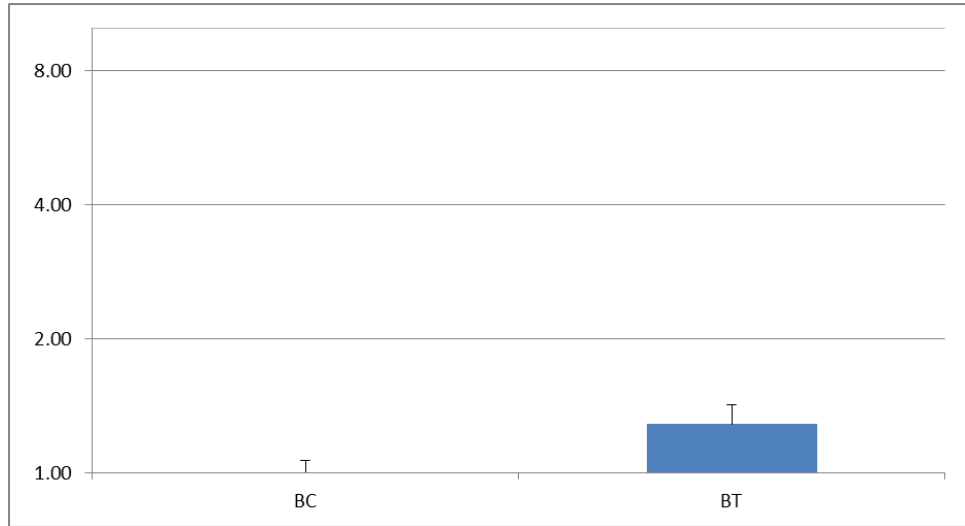
TdsG5 geni (TraesCS3B02G252900), kontrol ile karşılaştırıldığında B toksisitesi altında yüksek ifade göstermiştir. Neredeyse ihmal edilebilir kat artışı göstermesine rağmen, yukarı regülasyon, ifadede 13.8 kat değişiklik gösterdiği transkriptom dizilemesinde elde edilen sonuçla uyumluydu. Bu, TdsG5 geninin ifadesinin Bor toksik koşullar altında etkilendiğini gösterir. (Tablo 4.11; Şekil 4.7).

Çalışmamızda yüksek B'de ekspresyon artışı ortaya koyan TdsG5 geni, *Triticum dicoccoides* ATP-bağımlı çinko metaloproteaz FTSH 9 kloroplastik/mitokondriyal (LOC119276292) geninin bir homologudur. Gen, Kromozom 3B'de (ters sarmal) bulunur ve C-terminal bölümünde peptidaz M41 ailesine ve N-terminal bölümünde AAA ATPase ailesine aittir. Gen ontoloji analizinde bu genin moleküler fonksiyonu nükleotit bağlama, ATP bağımlı peptidaz aktivitesi, metalloendopeptidaz aktivitesi, ATP bağlama, peptidaz aktivitesi, metalopeptidaz aktivitesi, hidrolaz aktivitesi ve ATP hidroliz aktivitesi ile ilişkilidir. Benzer şekilde, biyolojik süreci proteoliz ve ısıya tepki ile ilgiliyken, hücresel fonksiyonu sitoplazma, mitokondri, kloroplast tilakoid, kloroplast zarfı, zar ve hücre içi zara bağlı organel ile ilgilidir. Önceki birkaç çalışma, sonuçlarımızla uyumlu olarak FTSH geninin yukarı doğru düzenlenmiş ifadesini göstermiştir. Çalışmamızla uyumlu olarak, Zhang ve ark. (2014), bu genin, Kontrol'e kıyasla 72 saatlik şerit pas enfeksiyonundan sonra enfeksiyonuna yanıt olarak buğday hattı

N9134'te 1,2 kat yukarı regüle edildiğini ortaya çıkarmıştır. Benzer şekilde, nohut genotiplerinde tuzluluk stresine yanıt olarak FTSH proteininin artan ifadesi kaydedilmiştir (Arefian ve ark., 2019). ATP'ye bağımlı çinko metaloproteaz FtsH ailesinin, bitkinin ısıcağa ve soğuğa karşı direncine dahil olduğu bulunmuştur (Luo ve Kim, 2021). FTSH2 ayrıca *Dunaliella salina*'da 2 saatlik tuz stresinde yüksek ifade ortaya çıkarmıştır (He ve ark., 2020). Bu tür çalışmalar, ATP'ye bağlı çinko metaloproteaz FTSH 9 genlerinin bitkilerde stres toleransının geliştirilmesinde önemli bir role sahip olabileceğini ve daha fazla karakterize edilmesi gerektiğini yönlendirmektedir.

Tablo 4.11 Kontrole normalize edilmiş TdsG5 Geninin RT-qPCR tabanlı ortalama Diferansiyel Gen Ekspresyon Değerleri

TdsG5	Kontrole kıyasla normalize edilmiş		
Uygulama Tipi	Uygulama Kodu	Ortalama	sem
Kontrol	BC	1.00	0.06
10 mM B	BT	1.29	0.14



Şekil 4.7 Referans gen TaGAP ile ilgili olarak TdsG5 geninin bağıl transkript seviyesi. Göreceli ifade değerleri, Kontrol'e göre normalleştirilmiş standart hata ortalaması ile üç tekerrürün ortalama değerleri olarak verilmiştir.

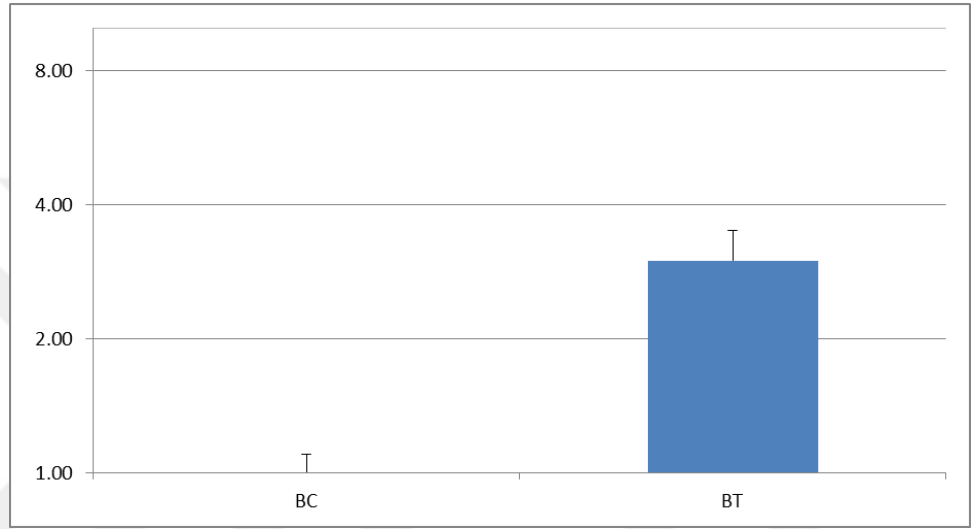
4.11. TdsG6 (*Triticum dicoccoides*, 4X), DCAF13 - TraesCS3B02G191500- [TAHMİN EDİLMİŞTİR: *Triticum dicoccoides* DDB1- ve CUL4 ile ilişkili faktör 13 benzeri (LOC119275595), mRNA]

Kontrol ile karşılaştırıldığında bor toksisitesi altında TdsG6 geni (TraesCS3B02G191500) ifadede üç kat artış göstermiş ve ifadede 13.9 kat değişiklik gösterdiği transkriptom dizilemesinde elde edilen gen ifadesi sonucuyla uyumluydu. Bu yukarı regülasyon, TdsG6'in ifadesinin bor stres koşulları altında oldukça etkilendiğini göstermiştir (Tablo 4.12; Şekil 4.8).

Çalışmamızda yüksek B'de ekspresyon artışı ortaya koyan TdsG6 geni, *Triticum dicoccoides* DDB1- ve CUL4 ile ilişkili faktör 13 benzeri (LOC119275595) (DCAF13) geninin bir homologudur. Gen, Kromozom 3B'de (ileri sarmal) bulunur ve WD tekrar DCAF13/WDSOF1 ailesine aittir. DDB1-CUL4 ile ilişkili faktörler (DCAF'ler) ailesinin üyeleri, doğrudan HASARLI DNA BINDING PROTEIN1'e (DDB1) bağlanır ve proteinlerin seçici ubiquitinasyonunu düzenleyen CULLIN4 tabanlı E3 (CUL4) ubiquitin ligazlarında substrat reseptörleri olarak işlev görür. Gen ontoloji analizinde, bu genin moleküler fonksiyonu protein bağlanması ile ilgilidir. Benzer şekilde biyolojik süreci, SSU-rRNA'nın trisistronik rRNA transkriptinden (SSU-rRNA, 5.8S rRNA, LSU-rRNA) olgunlaşması, rRNA işlemesi ve protein ubiquitination ile ilgiliyken, hücresel işlevi çekirdek, nükleolus, küçük alt birim süreci ve Cul4-RING E3 ubiquitin ligaz kompleksi ile ilgilidir. Çalışmamızda elde edilen sonuçlar, ABA uygulaması ve tuzluluk stresinden sonra DCAF1'in yukarı regüle edildiği Arabidopsis üzerine yapılan bir çalışma ile uyumluydu (Seo ve ark., 2014). Ek olarak, bir DCAF proteini olan DDI1'in domatestte tuz, mannitol ve UV-C işlemi ile yukarı regüle edildiği gösterilmiştir. Bor toleranslı *T. dicoccum*'un DCAF13 geni, yüksek bor büyüme koşulu altında dört kat yukarı regülasyon göstermiştir (Khan ve ark., 2023b). Mevcut literatüre göre, stresli koşullar altında DCAF genlerin ekspresyon üzerine sınırlı sayıda çalışma mevcuttur. Bununla birlikte, Arabidopsis bitkilerinde DCAF geni OZS3 mutasyonu, onların çinko fazlalığına, soğuğa ve UV stresine karşı duyarlılığını arttırarak, bitkilerin farklı streslere karşı tolerans sağlamadaki önemine ve fonksiyonel olarak karakterize edilmesi gerektiğini göstermiştir.

Tablo 4.12 Kontrole normalize edilmiş TdsG6 Geninin RT-qPCR tabanlı ortalama Diferansiyel Gen Ekspresyon Değerleri

TdsG6	Kontrole kıyasla normalize edilmiş		
Uygulama Tipi	Uygulama Kodu	ortalama Değer	sem
Control	BC	1.00	0.10
10 mM B	BT	3.00	0.51



Şekil 4.8. Referans gen TaGAP ile ilgili olarak TdsG6 geninin bağıl transkript seviyesi. Göreceli ifade değerleri, Kontrol'e göre normalleştirilmiş standart hata ortalaması ile üç tekerürün ortalama değerleri olarak verilmiştir.

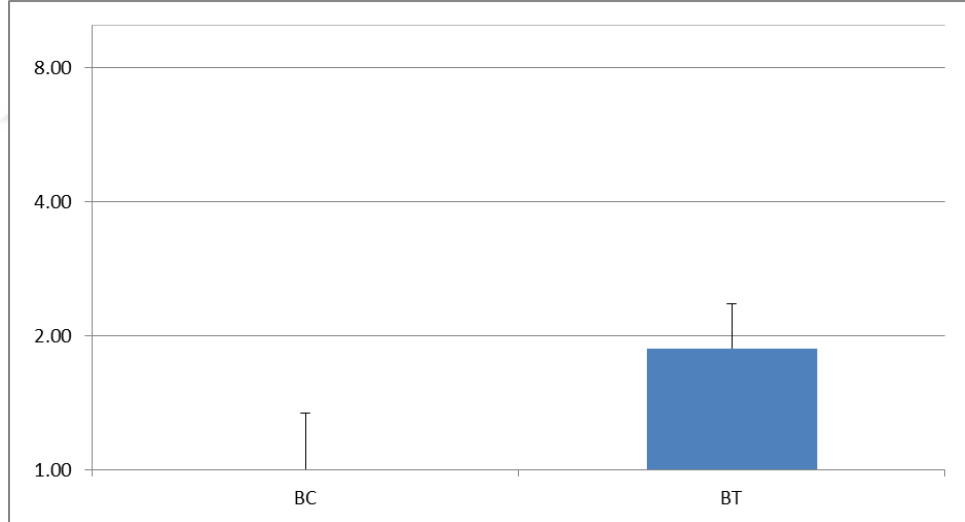
4.12. TdsG7. (*Triticum dicoccoides*, 4X), ILK1 - TraesCS3B02G306500- [TAHMİN EDİLMİŞTİR: *Triticum dicoccoides* integrin-bağlı protein kinaz 1 benzeri (LOC119276811), transkript varyantı X1, mRNA]

Kontrol ile karşılaştırıldığında B toksisitesi altında TdsG7 geni (TraesCS3B02G306500) ifadede iki kat artış göstermiş ve ifadede 13.7 kat değişiklik gösterdiği transkriptom dizilemesinde elde edilen gen ifadesi sonucuyla uyumluydu. Bu yukarı regülasyon, WG10'un ifadesinin B stres koşulları altında oldukça etkilendiğini göstermiştir (Tablo 4.13; Şekil 4.9). Çalışmamızda yüksek B'de ekspresyon artışı gösteren TdsG7 geni (Şekil 4.9), *Triticum dicoccoides* integrin-linked protein kinaz 1-like (LOC119276811) (ILK1) geninin homologudur. Gen, Kromozom 3B'de (ileri sarmal) bulunur. Gen ontolojisi analizlerinde, bu genin moleküler fonksiyonu protein kinaz aktivitesi, protein serin/treonin kinaz aktivitesi, protein bağlanması ve ATP bağlanması ile ilişkiliyken, biyolojik süreci protein fosforilasyonu ile ilgilidir.

Buğdayın ILK1 geni çok fazla araştırılmamışken, Arabidopsis'te kapsamlı bir şekilde incelenmiştir. Arabidopsis'in ILK1 geni, bitki savunma yolları, stres tepkileri ve potasyum homeostazı arasında bir bağlantı işlevi görür. Ozon (Xu ve ark., 2015) ve kuraklık (Pandey ve ark., 2013) stresi altında yetiştirilen Arabidopsis bitkilerinin transkriptom analizinde ILK1 geninin bir kat dan fazla upregülasyonu gözlenmiştir. Buğday ILK1 geninin yüksek Bor stresi altında ekspresyonu üzerine sınırlı sayıda çalışmanın bulunması, fonksiyonel karakterizasyonun gerekliliğini vurgulamaktadır.

Tablo 4.13. Kontrole normalize edilmiş TdsG7 Geninin RT-qPCR tabanlı ortalama Diferansiyel Gen Ekspresyon Değerleri

TdsG7	Kontrole kıyasla normalize edilmiş		
Uygulama Tipi	Uygulama Tipi	Ortalama	sem
Kontrol	BC	1.00	0.34
10 mM B	BT	1.87	0.49



Şekil 4.9 Referans gen TaGAP ile ilgili olarak TdsG7 geninin bağıl transkript seviyesi. Göreceli ifade değerleri, Kontrol'e göre normalleştirilmiş standart hata ortalaması ile üç tekrerrör ortalama değerleri olarak verilmiştir.

4.13. TdsG8. (*Triticum dicoccoides*, 4X), UXS1 - TraesCS3B02G388100- [TAHMİN EDİLMİŞTİR: *Triticum dicoccoides* UDP-glukuronik asit dekarboksilaz 1 benzeri (LOC119277519), mRNA]

Kontrol ile karşılaştırıldığında B toksisitesi altında TdsG8 geni (TraesCS3B02G388100) ifadede 2.5 kat artış göstermiştir. Yukarı regülasyon, ekspresyonda 13.2 kat değişiklik gösterdiği transkriptom dizilemesinde elde edilen

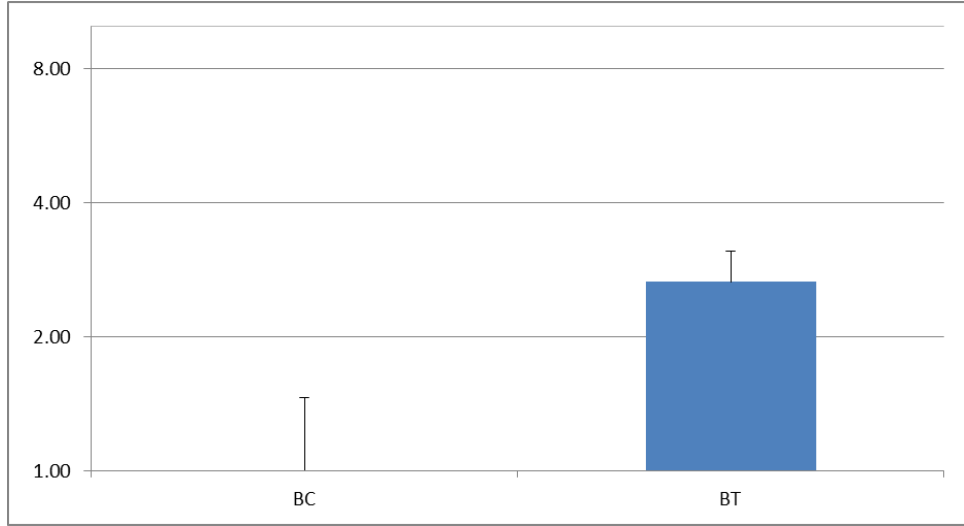
sonuçla uyumluydu. Bu, TdsG6 geninin ekspresyonunun B toksik koşullar altında etkilendiğini göstermektedir (Tablo 4.14; Şekil 4.10.).

Çalışmamızda yüksek B stresinde yaklaşık üç kat yukarı regülasyon gösteren TdsG8 geni, *Triticum dicoccoides* UDP-glukuronik asit dekarboksilaz 1-benzeri (LOC119277519) (UXS1) geninin bir homologudur. Gen, Kromozom 3B'de (ileri sarmal) bulunur ve NAD(P) bağımlı epimeraz/dehidrataz ailesine ve UDP-glukuronik asit dekarboksilaz alt ailesine aittir. UDP-glukuronik asidin UDP-ksiloza NAD bağımlı dekarboksilasyonu bu gen aracılığıyla katalize edilir ve gen, glikozaminoglikan biyosentezinde birincil tetrasakaritin sentezi için gereklidir. Gen ontoloji analizinde, bu genin moleküler fonksiyonu liyaz aktivitesi, karboksi-liyaz aktivitesi, UDP-glukuronat dekarboksilaz aktivitesi ve NAD⁺ bağlanması ile ilişkilidir. Benzer şekilde biyolojik süreci, UDP-D-ksiloz biyosentetik süreci ve D-ksiloz metabolik süreci ile ilgiliyken, hücresel işlevi, zar ve zarın ayrılmaz bileşeni ile ilgilidir.

Bu genin yüksek bor stresi altında yukarı regülasyon sonuçlarımız, Zhang ve ark.(2014) tarafından elde edilen sonuçlarla uyumlu olup, burada N9134 buğday hattındaki gen, külleme ve şerit pası tarafından yukarı regüle edilmiştir. Bor toleranslı *T. dicoccum*'un UXS1 geni, yüksek Bor büyüme koşulu altında üç kez yukarı regülasyon göstermiştir (Khan ve ark., 2023b). Buğday dışında, UXS1 geninin *Phormium tenax* (Bai ve ark., 2017) ve *Iris germanica* (Zhang ve ark., 2021) 'ta kuraklık stresi altında yukarı regüle olduğu bulunmuştur. Bu tür çalışmalar, UXS1 geninin bitkilerde stres toleransı geliştirmede önemli bir role sahip olabileceğini ve daha fazla karakterize edilmesi gerektiğini göstermektedir.

Tablo 4.14. Kontrole normalize edilmiş TdsG8 Geninin RT-qPCR tabanlı ortalama Diferansiyel Gen Ekspresyon Değerleri

TdsG8	Kontrole kıyasla normalize edilmiş		
Uygulama Tipi	Uygulama Kodu	Ortalama	sem
Kontrol	BC	1.00	0.46
10 mM B	BT	2.66	0.46



Şekil 4.10 Referans gen TaGAP ile ilgili olarak TdsG8 geninin bağıl transkript seviyesi. Göreceli ifade değerleri, Kontrol'e göre normalleştirilmiş standart hata ortalaması ile üç tekrür ortalama değerleri olarak verilmiştir.

5. SONUÇLAR VE ÖNERİLER

5.1. Sonuçlar.

- ✓ Sonuçlar, *T. dicoccoides* genotipine Bor toksisite toleransı sağlamada çeşitli mekanizmaların yer aldığını göstermektedir.
- ✓ Bor toksisitesine toleranslı *T. dicoccoides*, PI362036'da yüksek Bor uygulaması altında, iyi bilinen Bor toksisitesine toleranslı ekmeklik buğday çeşidi Bolal 2973 ile karşılaştırıldığında yapraklarda daha az sararma gözlenmiştir.
- ✓ Fizyolojik analizinde, *T. dicoccoides*, PI362036 genotipinin kök uzunluğu hariç gövde uzunluğu, kök-gövde taze ağırlığı ve kök sürgünü kuru ağırlığı gibi tüm büyüme parametreleri Bolal 2973'e kıyasla yüksek bordan (10 mM) daha az etkilenmiştir. Ayrıca, genotipin Bor tolerans seviyesinden bağımsız olarak Bor toksisitesi gövdelerle karşılaştırıldığında kökler üzerinde daha fazla azaltıcı etkiye sahiptir.
- ✓ Transkripsiyonel profillemeye, birkaç genin diferansiyel regülasyonu yoluyla *T. dicoccoides*'te Bor toksisite toleransına dahil olan varsayılan fonksiyonel aday genleri başarıyla tanımlamıştır.
- ✓ Hem Uygulamalardan hem de Sıralı Okumaların Genom Haritalamasından elde edilen bor toleranslı PI362036 genotipinin sürgünlerinin RNA Dizilimi, kontrol ve uygulama kitaplıklarında sırasıyla toplam 33.612 ve 42.724 genin yanı sıra 36.519 ve 47.693 transkript sağlamıştır.
- ✓ Çalışmada toplam 2663 yeni gen ve 9.869 yeni transkript tanımlanmıştır. İki gövde kütüphanesi, toplam 46.426 genin diferansiyel regülasyon göstermiştir. Bunların arasında 2783 gen, yüksek Bor altında PI362036'nın sürgünlerinde önemli ölçüde diferansiyel olarak eksprese edilmiştir. Bu önemli ölçüde düzenlenen genlerden 134'ünün aşağı regüle edildiği, 2649 genin ise yukarı regüle edildiği bulunmuştur.
- ✓ RT-qPCR analizi için transkriptom sıralama sonuçlarına göre, önemli ölçüde diferansiyel olarak eksprese edilmiş ve farklı mekanizmalarda yer alan sekiz gen rastgele seçilmiştir.
- ✓ Çalışılan sekiz gen arasında α -DOX, NAS, GELPs, FTSH 9, DCAF13, ILK1 ve UXS1 genleri yukarı regülasyon gösterirken, SFR1 geni kontrol ile karşılaştırıldığında Bor toksik büyüme koşulu altında aşağı regülasyon göstermiştir.

- ✓ Çalışılan tüm genlerin RT-qPCR yoluyla diferansiyel ekspresyonu, RNA dizileme sonuçlarıyla uyumluydu. Bora toleranslı *T. dicoccoides* genotipi PI362036'da kontrole kıyasla yüksek Bor uygulaması altında önemli ölçüde diferansiyel olarak eksprese edilen 2783 genin tanımlanması, bu genotipin ve potansiyel genlerinin
- ✓ Bor toksisitesi stresi için buğday çeşitlerini iyileştirmede daha fazla incelenmesi ve kullanılması gerektiğini ortaya koymuştur.
- ✓ Çalışma, yalnızca Bor'a toleranslı *T. dicoccoides*'in yüksek Bor'a tepkisi altında yatan moleküler mekanizmalar hakkında daha fazla bilgi sağlamakla kalmayacak, aynı zamanda işlevsel karakterizasyon için potansiyel aday genler ve gelecekte buğday ıslah çalışmaları açısından Bor toksisitesine karşı buğday toleransını iyileştirmek için büyük önem taşıdığı düşünülmektedir.

5.2. Öneriler

Bu tez çalışmasında, ilk kez, normal ve yüksek Bor stresi altında yetişen yüksek Bor toleranslı bir *T. dicoccoides* genotip PI362036'nın RNA sıralamasının sonuçları rapor edilmiştir. En eski yabani buğday türlerinden biri olmasına rağmen, *T. dicoccoides*'in biyotik ve abiyotik stres toleransları açısından potansiyeli iyi araştırılmamış ve bu nedenle tür, genotiplerin iyileştirilmesi için çok fazla kullanılmamıştır. Modern durum buğdayına yakınlığı ve verimli hibrit üretme uyumluluğu nedeniyle, bu çalışmada bildirilen Bor'a toleranslı *T. dicoccoides* genotipi PI362036, ıslah programlarında B toksisite toleransı kaynağı olarak etkili bir şekilde kullanılabilir. Ayrıca daha ileri omik çalışmaları yürütmek için de kullanılabilir. Ek olarak, bildirilen yüksek bora duyarlı aday genler, bitki yetiştiricileri ve moleküler biyologlar tarafından yüksek verimli buğday çeşitlerinde yüksek Bor toleransını birleştirmek için kullanılabilir. Bu çalışma *T. dicoccoides* genotipinin yüksek Bor toleransı üzerine yapılan ilk transkriptomik çalışma olması nedeniyle elde edilen sonuçlara odaklanılmalı ve potansiyel aday genlerin fonksiyonel karakterizasyonu yapılarak yüksek Bor'a tolerans sağlamada gen fonksiyonunun aydınlatılması sağlanmalıdır. Farklı türlerin taranması buğday ataları ve belirli bir strese adaptasyon seviyelerinin belirlenmesi, ıslah programları için verimli genetik kaynaklar sağlayabilir.

5. KAYNAKLAR

- Aibara, I., Hirai, T., Kasai, K., Takano, J., Onouchi, H., Naito, S., Fujiwara, T. ve Miwa, K., 2018, Boron-dependent translational suppression of the borate exporter BOR1 contributes to the avoidance of boron toxicity, *Plant Physiology*, 177 (2), 759-774.
- Amirbakhtiar, N., Ismaili, A., Ghaffari, M.-R., Mirdar Mansuri, R., Sanjari, S. ve Shobbar, Z.-S., 2021, Transcriptome analysis of bread wheat leaves in response to salt stress, *PloS one*, 16 (7), e0254189.
- Ardic, M., Sekmen, A. H., Tokur, S., Ozdemir, F. ve Turkan, I., 2009, Antioxidant responses of chickpea plants subjected to boron toxicity, *Plant biology*, 11 (3), 328-338.
- Arefian, M., Vessal, S., Malekzadeh-Shafaroudi, S., Siddique, K. H. M. ve Bagheri, A., 2019, Comparative proteomics and gene expression analyses revealed responsive proteins and mechanisms for salt tolerance in chickpea genotypes, *BMC Plant Biology*, 19 (1), 300.
- Avni, R., Nave, M., Barad, O., Baruch, K., Twardziok, S. O., Gundlach, H., Hale, I., Mascher, M., Spannagl, M., Wiebe, K., Jordan, K. W., Golan, G., Deek, J., Ben-Zvi, B., Ben-Zvi, G., Himmelbach, A., MacLachlan, R. P., Sharpe, A. G., Fritz, A., Ben-David, R., Budak, H., Fahima, T., Korol, A., Faris, J. D., Hernandez, A., Mikel, M. A., Levy, A. A., Steffenson, B., Maccaferri, M., Tuberosa, R., Cattivelli, L., Faccioli, P., Ceriotti, A., Kashkush, K., Pourkheirandish, M., Komatsuda, T., Eilam, T., Sela, H., Sharon, A., Ohad, N., Chamovitz, D. A., Mayer, K. F. X., Stein, N., Ronen, G., Peleg, Z., Pozniak, C. J., Akhunov, E. D. ve Distelfeld, A., 2017, Wild emmer genome architecture and diversity elucidate wheat evolution and domestication, *Science*, 357 (6346), 93-97.
- Bai, Z.-y., Wang, T., Wu, Y.-h., Wang, K., Liang, Q.-y., Pan, Y.-z., Jiang, B.-b., Zhang, L., Liu, G.-l., Jia, Y. ve Liu, Q.-l., 2017, Whole-transcriptome sequence analysis of differentially expressed genes in *Phormium tenax* under drought stress, *Scientific Reports*, 7 (1), 41700.
- Baum, M., Tadesse, W., Nachit, M., Abdalla, O., Rajaram, S., Singh, R., Payne, T., Ammar, K., Morgounov, A. ve Braun, H., 2015, Global Crop Improvement Networks to Bridge Technology Gaps, Tokyo, 387-399.
- Braun, H., Atlin, G. ve Payne, T., 2010, Multi-location testing as a tool to identify plant response to global climate change, CABI International, p.
- Brdar-Jokanović, M., 2020, Boron toxicity and deficiency in agricultural plants, *International Journal of Molecular Sciences*, 21 (4), 1424.
- Brown, P., Bellaloui, N., Wimmer, M., Bassil, E., Ruiz, J., Hu, H., Pfeffer, H., Dannel, F. ve Römheld, V., 2002, Boron in plant biology, *Plant biology*, 4 (02), 205-223.
- Brown, P. H. ve Shelp, B. J., 1997, Boron mobility in plants, *Plant and Soil*, 193 (1-2), 85-101.
- Brozynska, M., Furtado, A. ve Henry, R. J., 2016, Genomics of crop wild relatives: expanding the gene pool for crop improvement, *Plant Biotechnology Journal*, 14 (4), 1070-1085.

- Budak, H., Akpinar, B. A., Unver, T. ve Turktas, M., 2013, Proteome changes in wild and modern wheat leaves upon drought stress by two-dimensional electrophoresis and nanoLC-ESI-MS/MS, *Plant molecular biology*, 83, 89-103.
- Cairns, J. E. ve Prasanna, B. M., 2018, Developing and deploying climate-resilient maize varieties in the developing world, *Current opinion in plant biology*, 45, 226-230.
- Camacho-Cristóbal, J. J., Rexach, J. ve González-Fontes, A., 2008, Boron in plants: deficiency and toxicity, *Journal of Integrative Plant Biology*, 50 (10), 1247-1255.
- Cartwright, B., Zarcinas, B. ve Mayfield, A., 1984, Toxic concentrations of boron in a red-brown earth at Gladstone, South Australia, *Soil Research*, 22 (3), 261-272.
- Çatav, Ş. S., Genç, T. O., Kesik Oktay, M. ve Küçükakyüz, K., 2018, Effect of boron toxicity on oxidative stress and genotoxicity in wheat (*Triticum aestivum* L.), *Bulletin of environmental contamination and toxicology*, 100, 502-508.
- Cervilla, L., Rosales, M., Rubio-Wilhelmi, M., Sánchez-Rodríguez, E., Blasco, B., Ríos, J., Romero, L. ve Ruiz, J., 2009, Involvement of lignification and membrane permeability in the tomato root response to boron toxicity, *Plant Science*, 176 (4), 545-552.
- Challinor, A. J., Watson, J., Lobell, D. B., Howden, S. M., Smith, D. R. ve Chhetri, N., 2014, A meta-analysis of crop yield under climate change and adaptation, *Nature climate change*, 4 (4), 287-291.
- Chen, L., Ren, J., Shi, H., Zhang, Y., You, Y., Fan, J., Chen, K., Liu, S., Nevo, E. ve Fu, J., 2015, TdCBL6, a calcineurin B-like gene from wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*), is involved in response to salt and low-K⁺ stresses, *Molecular Breeding*, 35, 1-12.
- Coskun, Y., Olgunsoy, P., Karatas, N., Bulut, F. ve Yazar, F., 2014, Mannitol application alleviates boron toxicity in wheat seedlings, *Communications in soil science and plant analysis*, 45 (7), 944-952.
- COSTA, R. C. L. D., LOBATO, A. K. D. S. ve SILVEIRA, J. A. G. D., 2011, ABA-mediated proline synthesis in cowpea leaves exposed to water deficiency and rehydration, *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 35 (3), 309-317.
- De León, I. P., Sanz, A., Hamberg, M. ve Castresana, C., 2002, Involvement of the Arabidopsis α -DOX1 fatty acid dioxygenase in protection against oxidative stress and cell death, *The Plant Journal*, 29 (1), 61-72.
- Dellal, I., McCarl, B. A. ve Butt, T., 2011, Economic assessment of climate change on Turkish agriculture, *Journal of Environmental Protection and Ecology*, 12, 376-385.
- Dellal, I. ve Unuvar, I., 2019, EFFECT OF CLIMATE CHANGE ON FOOD SUPPLY OF TURKEY, *Journal of Environmental Protection and Ecology*, 20, 292-700.
- Demirbaş, N. ve Atış, E., 2005, Evaluation of food security problem for wheat case in Turkey's agriculture, *Ege University Journal of Agriculture Faculty*, 42, 179-190.
- Dempewolf, H., Eastwood, R. J., Guarino, L., Khoury, C. K., Müller, J. V. ve Toll, J., 2014, Adapting Agriculture to Climate Change: A Global Initiative to Collect, Conserve, and Use Crop Wild Relatives, *Agroecology and Sustainable Food Systems*, 38 (4), 369-377.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Tigchelaar, M., Battisti, D. S., Merrill, S. C., Huey, R. B. ve Naylor, R. L., 2018, Increase in crop losses to insect pests in a warming climate, *Science*, 361 (6405), 916-919.

- Dvorak, J., Luo, M. C., Yang, Z. L. ve Zhang, H. B., 1998, The structure of the *Aegilops tauschii* genepool and the evolution of hexaploid wheat, *Theoretical and Applied Genetics*, 97 (4), 657-670.
- Dvorak, J. ve Akhunov, E. D., 2005, Tempos of gene locus deletions and duplications and their relationship to recombination rate during diploid and polyploid evolution in the *Aegilops-Triticum* alliance, *Genetics*, 171 (1), 323-332.
- Dvorák, J., Terlizzi, P., Zhang, H. B. ve Resta, P., 1993, The evolution of polyploid wheats: identification of the A genome donor species, *Genome*, 36 (1), 21-31.
- Dzondo-Gadet, M., Mayap-Nzietchueng, R., Hess, K., Nabet, P., Belleville, F. ve Dousset, B., 2002, Action of boron at the molecular level, *Biological Trace Element Research*, 85 (1), 23-33.
- El-Shazoly, R. M., Metwally, A. A. ve Hamada, A. M., 2019, Salicylic acid or thiamin increases tolerance to boron toxicity stress in wheat, *Journal of Plant Nutrition*, 42 (7), 702-722.
- El Solh, M., Nazari, K., Tadesse, W. ve Wellings, C., 2012, The growing threat of stripe rust worldwide, p.
- Emon, R., Gustafson, K., Bebeli, P., Jahiruddin, M., Haque, M., Ross, K. ve Gusafson, J., 2012, Screening *Aegilops-Triticum* species for Boron tolerance, *Afr J Agr Res*, 7, 1931-1936.
- Emon, R. M., Nevame, A. Y. M., Gustafson, P. J., Haque, M. S., Jahiruddin, M. ve Islam, M. M., 2015, Morpho-Genetic Study and Detection of Boron Toxicity Tolerance of Wild Wheat Genotypes, *Journal of Applied Biotechnology*, 3 (2), 41.
- Eraslan, F., Inal, A., Savasturk, O. ve Gunes, A., 2007, Changes in antioxidative system and membrane damage of lettuce in response to salinity and boron toxicity, *Scientia Horticulturae*, 114 (1), 5-10.
- Erdal, S., Genc, E., Karaman, A., Khosroushahi, F., Kizilkaya, M., Demir, Y. ve Yammis, D., 2014, Differential responses of two wheat varieties to increasing boron toxicity. Changes on antioxidant activity, oxidative damage and DNA profile, *Journal of Environmental Protection and Ecology*, 15 (3A), 1217-1229.
- FAOSTAT. Food and Agriculture Organisation of the United Nations Statistical Database; Statistical Division; FAO: Rome, Italy, 2021; Available online: <http://www.fao.org/statistics/en/> (accessed on 5 February 2021).
- Feldman, M. ve Millet, E., 2001, The contribution of the discovery of wild emmer to an understanding of wheat evolution and domestication and to wheat improvement, *Israel Journal of Plant Sciences*, 49 (sup1), 25-36.
- Feldman, M. ve Levy, A. A., 2005, Allopolyploidy – a shaping force in the evolution of wheat genomes, *Cytogenetic and Genome Research*, 109 (1-3), 250-258.
- Feng, K., Nie, X., Cui, L., Deng, P., Wang, M. ve Song, W., 2017, Genome-Wide Identification and Characterization of Salinity Stress-Responsive miRNAs in Wild Emmer Wheat (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides*), *Genes*, 8 (6), 156.
- Feuillet, C. ve Eversole, K., 2007, Physical mapping of the wheat genome: A coordinated effort to lay the foundation for genome sequencing and develop tools for breeders, *Israel Journal of Plant Sciences*, 55 (3-4), 307-313.
- Feuillet, C., Langridge, P. ve Waugh, R., 2008, Cereal breeding takes a walk on the wild side, *Trends in Genetics*, 24 (1), 24-32.
- Foley, J. A., Ramankutty, N., Brauman, K. A., Cassidy, E. S., Gerber, J. S., Johnston, M., Mueller, N. D., O'Connell, C., Ray, D. K., West, P. C., Balzer, C., Bennett, E. M., Carpenter, S. R., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J.,

- Sheehan, J., Siebert, S., Tilman, D. ve Zaks, D. P. M., 2011, Solutions for a cultivated planet, *Nature*, 478 (7369), 337-342.
- Fu, D., Uauy, C., Distelfeld, A., Blechl, A., Epstein, L., Chen, X., Sela, H., Fahima, T. ve Dubcovsky, J., 2009, A kinase-START gene confers temperature-dependent resistance to wheat stripe rust, *Science*, 323 (5919), 1357-1360.
- Funakawa, H. ve Miwa, K., 2015, Synthesis of borate cross-linked rhamnogalacturonan II, *Frontiers in Plant Science*, 6, 223.
- Gezgin, S., Dursun, N., Hamurcu, M., Harmankaya, M., Onder, M., Sade, B., Topal, A., Soylu, S., Akgun, N., Yorgancilar, M., Ceyhan, E., Çiftçi, N., Kaçar, M., Gültekin, İ., Işık, Y., Şeker, C. ve Babaoglu, M., 2002, Boron Content of Cultivated Soils in Central-Southern Anatolia and its Relationship with Soil Properties and Irrigation Water Quality, In, Eds, p. 391-400.
- Glaszmann, J.-C., Kilian, B., Upadhyaya, H. D. ve Varshney, R. K., 2010, Accessing genetic diversity for crop improvement, *Current opinion in plant biology*, 13 (2), 167-173.
- Goldbach, H. E. ve Wimmer, M. A., 2007, Boron in plants and animals: Is there a role beyond cell-wall structure?, *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 170 (1), 39-48.
- Grote, U., Fasse, A., Nguyen, T. T. ve Erenstein, O., 2021, Food Security and the Dynamics of Wheat and Maize Value Chains in Africa and Asia, *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 4.
- Hammer, K., Filatenko, A. A., Alkhanjari, S., Al-Maskri, A. ve Buerkert, A., 2004, Emmer (*Triticum dicoccon* Schrank) in Oman†, *Genetic Resources and Crop Evolution*, 51 (2), 111-113.
- Han, J., Zhang, W., Sun, L., Su, Q., Li, Z., Fan, X., Zhang, N., Pan, R., Cui, F., Ji, J., Li, H. ve Li, J., 2017, A Novel Wheat Nicotianamine Synthase Gene, TaNAS-D, Confers High Salt Tolerance in Transgenic Arabidopsis, *Plant molecular biology reporter*, 35 (2), 252-264.
- Harlan, J. R. ve Zohary, D., 1966, Distribution of Wild Wheats and Barley, *Science*, 153 (3740), 1074-1080.
- He, Q., Lin, Y., Tan, H., Zhou, Y., Wen, Y., Gan, J., Li, R. ve Zhang, Q., 2020, Transcriptomic profiles of *Dunaliella salina* in response to hypersaline stress, *BMC genomics*, 21 (1), 115.
- HELİCKE, N. A., 2019, Markets and collective action: A case study of traditional wheat varieties in Turkey, *Journal of Economy Culture and Society* (59), 13-30.
- Henry, R. J. ve Nevo, E., 2014, Exploring natural selection to guide breeding for agriculture, *Plant Biotechnology Journal*, 12 (6), 655-662.
- Hermesmeier, D., Schittko, U. ve Baldwin, I. T., 2001, Molecular Interactions between the Specialist Herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and Its Natural Host *Nicotiana attenuata*. I. Large-Scale Changes in the Accumulation of Growth- and Defense-Related Plant mRNAs¹, *Plant Physiology*, 125 (2), 683-700.
- Heun, M., Schafer-Pregl, R., Klawan, D., Castagna, R., Accerbi, M., Borghi, B. ve Salamini, F., 1997, Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting, *Science*, 278 (5341), 1312-1314.
- Hu, H., Brown, P. H. ve Labavitch, J. M., 1996, Species variability in boron requirement is correlated with cell wall pectin, *Journal of Experimental Botany*, 47 (2), 227-232.

- Hu, H., Penn, S. G., Lebrilla, C. B. ve Brown, P. H., 1997, Isolation and characterization of soluble boron complexes in higher plants (the mechanism of phloem mobility of boron), *Plant Physiology*, 113 (2), 649-655.
- Hua, T., Zhang, R., Sun, H. ve Liu, C., 2021, Alleviation of boron toxicity in plants: Mechanisms and approaches, *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 51 (24), 2975-3015.
- Huang, L., Raats, D., Sela, H., Klymiuk, V., Lidzbarsky, G., Feng, L., Krugman, T. ve Fahima, T., 2016, Evolution and Adaptation of Wild Emmer Wheat Populations to Biotic and Abiotic Stresses, *Annual review of phytopathology*, 54 (1), 279-301.
- Jamjod, S., 1996, Genetics of boron tolerance in durum wheat.
- Jefferies, S. P., Pallotta, M. A., Paull, J. G., Karakousis, A., Kretschmer, J. M., Manning, S., Islam, A. K. M. R., Langridge, P. ve Chalmers, K. J., 2000, Mapping and validation of chromosome regions conferring boron toxicity tolerance in wheat (*Triticum aestivum*), *Theoretical and Applied Genetics*, 101 (5), 767-777.
- Johnson, B. L. ve Dhaliwal, H. S., 1976, Reproductive Isolation of *Triticum boeoticum* and *Triticum urartu* and the Origin of the Tetraploid Wheats, *American Journal of Botany*, 63 (8), 1088-1094.
- Kalapos, B., Juhász, C., Balogh, E., Kocsy, G., Tóbiás, I. ve Gullner, G., 2021, Transcriptome profiling of pepper leaves by RNA-Seq during an incompatible and a compatible pepper-tobamovirus interaction, *Scientific Reports*, 11 (1), 20680.
- Kalayci, M., Alkan, A., Cakmak, I., Bayramoğlu, O., Yilmaz, A., Aydin, M., Ozbek, V., Ekiz, H. ve Ozberisoy, F., 1998, Studies on differential response of wheat cultivars to boron toxicity, *Euphytica*, 100 (1-3), 123-129.
- Kantar, M., Lucas, S. J. ve Budak, H., 2011, miRNA expression patterns of *Triticum dicoccoides* in response to shock drought stress, *Planta*, 233, 471-484.
- Karapinar, B. ve Özertan, G., 2020, Yield implications of date and cultivar adaptation to wheat phenological shifts: a survey of farmers in Turkey, *Climatic Change*, 158 (3), 453-472.
- Kaur, G., Shukla, V., Meena, V., Kumar, A., Tyagi, D., Singh, J., Kandoth, P. K., Mantri, S., Rouached, H. ve Pandey, A. K., 2021, Physiological and molecular responses to combinatorial iron and phosphate deficiencies in hexaploid wheat seedlings, *Genomics*, 113 (6), 3935-3950.
- Kayıhan, C., Öz, M. T., Eyidoğan, F., Yücel, M. ve Öktem, H. A., 2017, Physiological, Biochemical, and Transcriptomic Responses to Boron Toxicity in Leaf and Root Tissues of Contrasting Wheat Cultivars, *Plant molecular biology reporter*, 35 (1), 97-109.
- Kayıhan, D. S., Kayıhan, C. ve Çiftçi, Y., 2016, Excess boron responsive regulations of antioxidative mechanism at physio-biochemical and molecular levels in *Arabidopsis thaliana*, *Plant Physiol Biochem*, 109, 337-345.
- Kekec, G., Sakcali, M. S. ve Uzonur, I., 2010, Assessment of genotoxic effects of boron on wheat (*Triticum aestivum* L.) and bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by using RAPD analysis, *Bulletin of environmental contamination and toxicology*, 84, 759-764.
- Khan, M. K., Pandey, A., Hamurcu, M., Avsaroglu, Z. Z., Ozbek, M., Omay, A. H., Elbasan, F., Omay, M. R., Gokmen, F. ve Topal, A., 2021, Variability in physiological traits reveals boron toxicity tolerance in *Aegilops* species, *Frontiers in Plant Science*, 12, 736614.

- Khan, M. K., Pandey, A., Hamurcu, M., Germ, M., Yilmaz, F. G., Ozbek, M., Avsaroglu, Z. Z., Topal, A. ve Gezgin, S., 2022, Nutrient homeostasis of Aegilops accessions differing in B tolerance level under boron toxic growth conditions, *Biology*, 11 (8), 1094.
- Khan, M. K., Arifuzzaman, M., Pandey, A., Turin, M. T. S., Hamurcu, M., Athar, T., Masuda, M. S., Gokmen Yilmaz, F., Topal, A. ve Gezgin, S., 2023a, Advancement in mitigating the effects of boron stress in wheat, In: *Abiotic Stresses in Wheat*, Eds, p. 329-338.
- Khan, M. K., Pandey, A., Hamurcu, M., Rajpal, V. R., Vyhnaneek, T., Topal, A., Raina, S. N. ve Gezgin, S., 2023b, Insight into the Boron Toxicity Stress-Responsive Genes in Boron-Tolerant Triticum dicoccum Shoots Using RNA Sequencing, *Agronomy*, 13 (3).
- Kihara H (1924) Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. *Mem Coll Sci Kyoto Univ Series B* 1:1–251
- Kilian, B., Dempewolf, H., Guarino, L., Werner, P., Coyne, C. ve Warburton, M. L., 2021, Crop Science special issue: Adapting agriculture to climate change: A walk on the wild side, *Crop Science*, 61 (1), 32-36.
- Klymiuk, V., Yaniv, E., Huang, L., Raats, D., Fatiukha, A., Chen, S., Feng, L., Frenkel, Z., Krugman, T. ve Lidzbarsky, G., 2018, Cloning of the wheat Yr15 resistance gene sheds light on the plant tandem kinase-pseudokinase family, *Nature communications*, 9 (1), 3735.
- Kobayashi, M., Matoh, T. ve Azuma, J., 1996, Two chains of rhamnogalacturonan II are cross-linked by borate-diol ester bonds in higher plant cell walls, *Plant Physiology*, 110 (3), 1017-1020.
- Koeduka, T., Matsui, K., Hasegawa, M., Akakabe, Y. ve Kajiwarra, T., 2005, Rice fatty acid α -dioxxygenase is induced by pathogen attack and heavy metal stress: activation through jasmonate signaling, *Journal of Plant Physiology*, 162 (8), 912-920.
- Kuzuoglu-Ozturk, D., Cebeci Yalcinkaya, O., Akpınar, B. A., Mitou, G., Korkmaz, G., Gozuacik, D. ve Budak, H., 2012, Autophagy-related gene, TdAtg8, in wild emmer wheat plays a role in drought and osmotic stress response, *Planta*, 236, 1081-1092.
- Landi, M., Degl'Innocenti, E., Pardossi, A. ve Guidi, L., 2012, Antioxidant and photosynthetic responses in plants under boron toxicity: a review, *Am. J. Agric. Biol. Sci*, 7 (3), 255-270.
- Landi, M., Margaritopoulou, T., Papadakis, I. E. ve Araniti, F., 2019, Boron toxicity in higher plants: an update, *Planta*, 250 (4), 1011-1032.
- Leaungthitikanachana, S., Fujibe, T., Tanaka, M., Wang, S., Sotta, N., Takano, J. ve Fujiwara, T., 2013, Differential expression of three BOR1 genes corresponding to different genomes in response to boron conditions in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.), *Plant Cell Physiol*, 54 (7), 1056-1063.
- Lee, S., Jeon, U. S., Lee, S. J., Kim, Y.-K., Persson, D. P., Husted, S., Schjørring, J. K., Kakei, Y., Masuda, H. ve Nishizawa, N. K., 2009, Iron fortification of rice seeds through activation of the nicotianamine synthase gene, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106 (51), 22014-22019.
- Li, G., Fang, T., Zhang, H., Xie, C., Li, H., Yang, T., Nevo, E., Fahima, T., Sun, Q. ve Liu, Z., 2009, Molecular identification of a new powdery mildew resistance gene Pm41 on chromosome 3BL derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*), *Theoretical and Applied Genetics*, 119, 531-539.

- Li, Q., Zheng, Q., Shen, W., Cram, D., Fowler, D. B., Wei, Y. ve Zou, J., 2015, Understanding the biochemical basis of temperature-induced lipid pathway adjustments in plants, *The Plant cell*, 27 (1), 86-103.
- Livak, K. J. ve Schmittgen, T. D., 2001, Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2(-Delta Delta C(T)) Method, *Methods*, 25 (4), 402-408.
- Lucas, S., Dogan, E. ve Budak, H., 2011, TMPIT1 from wild emmer wheat: first characterisation of a stress-inducible integral membrane protein, *Gene*, 483 (1-2), 22-28.
- Luo, S. ve Kim, C., 2021, Current Understanding of Temperature Stress-Responsive Chloroplast FtsH Metalloproteases, *International Journal of Molecular Sciences*, 22 (22), 12106.
- Lv, Q., Wang, L., Wang, J.-Z., Li, P., Chen, Y.-L., Du, J., He, Y.-K. ve Bao, F., 2017, SHB1/HY1 alleviates excess boron stress by increasing BOR4 expression level and maintaining boron homeostasis in Arabidopsis roots, *Frontiers in Plant Science*, 8, 790.
- Macho-Rivero, M. A., Herrera-Rodríguez, M. B., Brejcha, R., Schäffner, A. R., Tanaka, N., Fujiwara, T., González-Fontes, A. ve Camacho-Cristóbal, J. J., 2018, Boron toxicity reduces water transport from root to shoot in Arabidopsis plants. Evidence for a reduced transpiration rate and expression of major PIP aquaporin genes, *Plant and Cell Physiology*, 59 (4), 841-849.
- Mahboobi, H., Yucel, M. ve Öktem, H. A., 2001, CELL WALL URONIC ACID CONCENTRATIONS OF RESISTANT AND SENSITIVE CULTIVARS OF WHEAT AND BARLEY UNDER BORON TOXICITY, *Journal of Plant Nutrition*, 24 (12), 1965-1973.
- Marschner, H., 1995, Mineral nutrition of higher plants, Academic press, p.
- Martinez-Cuenca, M.-R., Martinez-Alcantara, B., Quinones, A., Ruiz, M., Iglesias, D. J., Primo-Millo, E. ve Forner-Giner, M. A., 2015, Physiological and molecular responses to excess boron in *Citrus macrophylla* W, *PloS one*, 10 (7), e0134372.
- Martinez-Ballesta, M. d. C., Bastías, E., Zhu, C., Schäffner, A. R., González-Moro, B., González-Murua, C. ve Carvajal, M., 2008, Boric acid and salinity effects on maize roots. Response of aquaporins ZmPIP1 and ZmPIP2, and plasma membrane H⁺-ATPase, in relation to water and nutrient uptake, *Physiologia Plantarum*, 132 (4), 479-490.
- Matoh, T., Ishigaki, K.-i., Ohno, K. ve Azuma, J.-i., 1993, Isolation and characterization of a boron-polysaccharide complex from radish roots, *Plant and Cell Physiology*, 34 (4), 639-642.
- Matoh, T. ve Kobayashi, M., 2002, Boron Function in Plant Cell Walls, In: Boron in Plant and Animal Nutrition, Eds: Goldbach, H. E., Brown, P. H., Rerkasem, B., Thellier, M., Wimmer, M. A. ve Bell, R. W., Boston, MA: Springer US, p. 143-155.
- Matsuoka, Y., 2011, Evolution of Polyploid Triticum Wheats under Cultivation: The Role of Domestication, Natural Hybridization and Allopolyploid Speciation in their Diversification, *Plant and Cell Physiology*, 52 (5), 750-764.
- McCouch, S., Baute, G. J., Bradeen, J., Bramel, P., Bretting, P. K., Buckler, E., Burke, J. M., Charest, D., Cloutier, S., Cole, G., Dempewolf, H., Dingkuhn, M., Feuillet, C., Gepts, P., Grattapaglia, D., Guarino, L., Jackson, S., Knapp, S., Langridge, P., Lawton-Rauh, A., Lijua, Q., Lusty, C., Michael, T., Myles, S., Naito, K., Nelson, R. L., Pontarollo, R., Richards, C. M., Rieseberg, L., Ross-Ibarra, J., Rounsley, S., Hamilton, R. S., Schurr, U., Stein, N., Tomooka, N., van

- der Knaap, E., van Tassel, D., Toll, J., Valls, J., Varshney, R. K., Ward, J., Waugh, R., Wenzl, P. ve Zamir, D., 2013, Feeding the future, *Nature*, 499 (7456), 23-24.
- Metwally, A., El-Shazoly, R. ve Hamada, A. M., 2012, Effect of boron on growth criteria of some wheat cultivars, *J. Biol. Earth Sci*, 2 (1), B1-B9.
- Mishra, S. ve Heckathorn, S., 2016, Boron stress and plant carbon and nitrogen relations, *Progress in Botany* 77, 333-355.
- Miwa, K., Takano, J., Omori, H., Seki, M., Shinozaki, K. ve Fujiwara, T., 2007, Plants tolerant of high boron levels, *Science*, 318 (5855), 1417-1417.
- Miwa, K. ve Fujiwara, T., 2010, Boron transport in plants: co-ordinated regulation of transporters, *Annals of Botany*, 105 (7), 1103-1108.
- Miwa, K., Aibara, I. ve Fujiwara, T., 2014, Arabidopsis thaliana BOR4 is upregulated under high boron conditions and confers tolerance to high boron, *Soil science and plant nutrition*, 60 (3), 349-355.
- Mosa, K. A., Kumar, K., Chhikara, S., Musante, C., White, J. C. ve Dhankher, O. P., 2016, Enhanced Boron Tolerance in Plants Mediated by Bidirectional Transport Through Plasma Membrane Intrinsic Proteins, *Scientific Reports*, 6 (1), 21640.
- Mujeeb-Kazi, A., 2003, Wheat Improvement Facilitated by Novel Genetic Diversity and In vitro Technology, *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 13.
- Mujeeb-Kazi, A., Gul, A., Ahmad, I., Farooq, M., Rauf, Y., -ur Rahman, A. ve Riaz, H., 2009, Genetic Resources for Some Wheat Abiotic Stress Tolerances, In: Salinity and Water Stress: Improving Crop Efficiency, Eds: Ashraf, M., Ozturk, M. ve Athar, H. R., *Dordrecht: Springer Netherlands*, p. 149-163.
- Nable, R. O., 1988, Resistance to boron toxicity amongst several barley and wheat cultivars: a preliminary examination of the resistance mechanism, *Plant and Soil*, 112 (1), 45-52.
- Nable, R. O., Bañuelos, G. S. ve Paull, J. G., 1997, Boron toxicity, *Plant and Soil*, 193 (1-2), 181-198.
- Nakagawa, Y., Hanaoka, H., Kobayashi, M., Miyoshi, K., Miwa, K. ve Fujiwara, T., 2007, Cell-type specificity of the expression of Os BOR1, a rice efflux boron transporter gene, is regulated in response to boron availability for efficient boron uptake and xylem loading, *The Plant cell*, 19 (8), 2624-2635.
- Nejad, S. G., Savaghebi, G., Farahbakhsh, M., Amiri, R. M. ve Rezaei, H., 2015, Tolerance of some wheat varieties to boron toxicity, *Cereal Research Communications*, 43 (3), 384-393.
- Nesbitt, M. ve Samuel, D., 1996, From staple crop to extinction? The archaeology and history of the hulled wheats, In, Eds, p. 41-100.
- Nevo, E., 2002, Evolution of wild emmer and wheat improvement: population genetics, genetic resources, and genome organization of wheat's progenitor, *Triticum dicoccoides*, Springer Science & Business Media, p.
- Nevo, E. ve Chen, G., 2010, Drought and salt tolerances in wild relatives for wheat and barley improvement, *Plant, Cell & Environment*, 33 (4), 670-685.
- Nkonya, E., Anderson, W., Kato, E., Koo, J., Mirzabaev, A., von Braun, J. ve Meyer, S., 2016, Global Cost of Land Degradation, In: Economics of Land Degradation and Improvement – A Global Assessment for Sustainable Development, Eds: Nkonya, E., Mirzabaev, A. ve von Braun, J., *Cham: Springer International Publishing*, p. 117-165.
- Nozoye, T., Kim, S., Kakei, Y., Takahashi, M., Nakanishi, H. ve Nishizawa, N. K., 2014, Enhanced levels of nicotianamine promote iron accumulation and

- tolerance to calcareous soil in soybean, *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 78 (10), 1677-1684.
- Nozoye, T., Otani, M., Senoura, T., Nakanishi, H. ve Nishizawa, N. K., 2017, Overexpression of barley nicotianamine synthase 1 confers tolerance in the sweet potato to iron deficiency in calcareous soil, *Plant and Soil*, 418 (1), 75-88.
- Nussbaumer, T., Warth, B., Sharma, S., Ametz, C., Bueschl, C., Parich, A., Pfeifer, M., Siegwart, G., Steiner, B., Lemmens, M., Schuhmacher, R., Buerstmayr, H., Mayer, K. F. X., Kugler, K. G. ve Schweiger, W., 2015. Joint Transcriptomic and Metabolomic Analyses Reveal Changes in the Primary Metabolism and Imbalances in the Subgenome Orchestration in the Bread Wheat Molecular Response to *Fusarium graminearum*. *G3 (Bethesda, Md.)* 5, 12, 2579-2592. Erişim Adresi, <http://europepmc.org/abstract/MED/26438291>
- OECD-FAO (2019) OECD-FAO Agricultural Outlook 2019–2028. OECD Publishing, Paris/Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. https://doi.org/10.1787/agr_outlook-2019-en
- O'Neill, M. A., Ishii, T., Albersheim, P. ve Darvill, A. G., 2004, Rhamnogalacturonan II: structure and function of a borate cross-linked cell wall pectic polysaccharide, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 55, 109-139.
- Oono, Y., Kobayashi, F., Kawahara, Y., Yazawa, T., Handa, H., Itoh, T. ve Matsumoto, T., 2013, Characterisation of the wheat (*triticum aestivum* L.) transcriptome by de novo assembly for the discovery of phosphate starvation-responsive genes: gene expression in Pi-stressed wheat, *BMC genomics*, 14 (1), 77.
- Ortiz, R., Sayre, K. D., Govaerts, B., Gupta, R., Subbarao, G. V., Ban, T., Hodson, D., Dixon, J. M., Iván Ortiz-Monasterio, J. ve Reynolds, M., 2008, Climate change: Can wheat beat the heat?, *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 126 (1), 46-58.
- Ozkan, H., Brandolini, A., Pozzi, C., Effgen, S., Wunder, J. ve Salamini, F., 2005, A reconsideration of the domestication geography of tetraploid wheats, *Theor Appl Genet*, 110 (6), 1052-1060.
- Özkan, H., Tuna, M., Kilian, B., Mori, N. ve Ohta, S., 2010, Genome size variation in diploid and tetraploid wild wheats, *AoB PLANTS*, 2010.
- Özkan, H., Willcox, G., Graner, A., Salamini, F. ve Kilian, B., 2011, Geographic distribution and domestication of wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*), *Genetic Resources and Crop Evolution*, 58 (1), 11-53.
- Pallotta, M., Schnurbusch, T., Hayes, J., Hay, A., Baumann, U., Paull, J., Langridge, P. ve Sutton, T., 2014, Molecular basis of adaptation to high soil boron in wheat landraces and elite cultivars, *Nature*, 514 (7520), 88-91.
- Pandey, A., Khan, M. K., Hamurcu, M., Yilmaz, F. G. ve Gezgin, S., 2020, Boron Toxicity: An Insight on Its Influence on Wheat Growth, In: *Metal Toxicology Handbook*, Eds: CRC Press, p. 417-432.
- Pandey, A., Khan, M. K., Hamurcu, M., Brestic, M., Topal, A. ve Gezgin, S., 2022, Insight into the Root Transcriptome of a Boron-Tolerant *Triticum zhukovskyi* Genotype Grown under Boron Toxicity, *Agronomy*, 12 (10).
- Pandey, N., Ranjan, A., Pant, P., Tripathi, R. K., Ateek, F., Pandey, H. P., Patre, U. V. ve Sawant, S. V., 2013, CAMTA 1 regulates drought responses in *Arabidopsis thaliana*, *BMC genomics*, 14, 1-23.
- Pardossi, A., Romani, M., Carmassi, G., Guidi, L., Landi, M., Incrocci, L., Maggini, R., Puccinelli, M., Vacca, W. ve Ziliani, M., 2015, Boron accumulation and tolerance in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.) with green or purple leaves, *Plant and Soil*, 395, 375-389.

- Paull, J., Rathjen, A. ve Cartwright, B., 1991, Major gene control of tolerance of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) to high concentrations of soil boron, *Euphytica*, 55 (3), 217-228.
- Peng, J. H., Sun, D. ve Nevo, E., 2011, Domestication evolution, genetics and genomics in wheat, *Molecular Breeding*, 28, 281-301.
- Peng, J. H., Sun, D. F., Peng, Y. L. ve Nevo, E., 2013, Gene Discovery in *Triticum Dicoccoides*, the Direct Progenitor of Cultivated Wheats, *Cereal Research Communications*, 41 (1), 1-22.
- Rasheed, A., Mujeeb-Kazi, A., Ogonnaya, F. C., He, Z. ve Rajaram, S., 2018, Wheat genetic resources in the post-genomics era: promise and challenges, *Annals of Botany*, 121 (4), 603-616.
- Rauf, S., da Silva, J. T., Khan, A. A. ve Naveed, A., 2010, Consequences of plant breeding on genetic diversity, *International Journal of plant breeding*, 4 (1), 1-21.
- Rawson, H., 1996, The developmental stage during which boron limitation causes sterility in wheat genotypes and the recovery of fertility, *Functional Plant Biology*, 23 (6), 709-717.
- Reid, R., 2007, Identification of boron transporter genes likely to be responsible for tolerance to boron toxicity in wheat and barley, *Plant and Cell Physiology*, 48 (12), 1673-1678.
- Reid, R. ve Fitzpatrick, K. L., 2009, Redistribution of boron in leaves reduces boron toxicity, *Plant signaling & behavior*, 4 (11), 1091-1093.
- Reid, R., 2010, Can we really increase yields by making crop plants tolerant to boron toxicity?, *Plant Science*, 178 (1), 9-11.
- Reid, R., 2014, Understanding the boron transport network in plants, *Plant and Soil*, 385, 1-13.
- Reid, R. J., Hayes, J. E., Post, A., Stangoulis, J. C. R. ve Graham, R. D., 2004, A critical analysis of the causes of boron toxicity in plants, *Plant, Cell & Environment*, 27 (11), 1405-1414.
- Rerkasem, B., Niranthayagul, S. ve Jamjod, S., 2004, Increasing boron efficiency in international bread wheat, durum wheat, triticale and barley germplasm will boost production on soils low in boron, *Field Crops Research*, 86 (2-3), 175-184.
- Rossini Oliva, S., Mingorance, M. D., Sanhueza, D., Fry, S. C. ve Leidi, E. O., 2018, Active proton efflux, nutrient retention and boron-bridging of pectin are related to greater tolerance of proton toxicity in the roots of two *Erica* species, *Plant Physiology and Biochemistry*, 126, 142-151.
- Rui, Z., Pan, W., Zhao, Q., Hu, H., Li, X., Xing, L., Jia, H., She, K. ve Nie, X., 2023, Genome-wide identification, evolution and expression analysis of NAC gene family under salt stress in wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides* L.), *International Journal of Biological Macromolecules*, 230, 123376.
- Sakamoto, T., Inui, Y. T., Uruguchi, S., Yoshizumi, T., Matsunaga, S., Mastui, M., Umeda, M., Fukui, K. ve Fujiwara, T., 2011, Condensin II alleviates DNA damage and is essential for tolerance of boron overload stress in *Arabidopsis*, *The Plant cell*, 23 (9), 3533-3546.
- Sakamura, T., 1918, Kurze Mitteilung ueber die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-arten, *Shokubutsugaku Zasshi*, 32 (379), en150-en153.

- Sang, W., Huang, Z.-R., Qi, Y.-P., Yang, L.-T., Guo, P. ve Chen, L.-S., 2015, An investigation of boron-toxicity in leaves of two citrus species differing in boron-tolerance using comparative proteomics, *Journal of Proteomics*, 123, 128-146.
- Sanz, A., Moreno, J. I. ve Castresana, C., 1998, PIOX, a new pathogen-induced oxygenase with homology to animal cyclooxygenase, *The Plant cell*, 10 (9), 1523-1537.
- Schulz A (1913) Die Geschichte der kultivierten Getreide. L. Neubert, Halle am Saale
- Schnurbusch, T., Collins, N. C., Eastwood, R. F., Sutton, T., Jefferies, S. P. ve Langridge, P., 2007, Fine mapping and targeted SNP survey using rice-wheat gene colinearity in the region of the Bo1 boron toxicity tolerance locus of bread wheat, *Theoretical and Applied Genetics*, 115 (4), 451-461.
- Schnurbusch, T., Langridge, P. ve Sutton, T., 2008, The Bo1-specific PCR marker AWW5L7 is predictive of boron tolerance status in a range of exotic durum and bread wheats, *Genome*, 51 (12), 963-971.
- Schnurbusch, T., Hayes, J., Hrmova, M., Baumann, U., Ramesh, S. A., Tyerman, S. D., Langridge, P. ve Sutton, T., 2010, Boron Toxicity Tolerance in Barley through Reduced Expression of the Multifunctional Aquaporin HvNIP2;1 *Plant Physiology*, 153 (4), 1706-1715.
- Schweinfurth, G. A., 1908, Über die von A. Aaronsohn ausgeführten Nachforschungen nach dem wilden Emmer (*Triticum dicoccoides* Kcke), p.
- Seo, K. I., Lee, J. H., Nezames, C. D., Zhong, S., Song, E., Byun, M. O. ve Deng, X. W., 2014, ABD1 is an Arabidopsis DCAF substrate receptor for CUL4-DDB1-based E3 ligases that acts as a negative regulator of abscisic acid signaling, *The Plant cell*, 26 (2), 695-711.
- Seth, K. ve Aery, N. C., 2014, Effect of boron on the contents of chlorophyll, carotenoid, phenol and soluble leaf protein in mung bean, *Vigna radiata* (L.) Wilczek, *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*, 84, 713-719.
- Seth, K. ve Aery, N. C., 2017, Boron induced changes in biochemical constituents, enzymatic activities, and growth performance of wheat, *Acta Physiologiae Plantarum*, 39, 1-10.
- Sharma, S., Schulthess, A. W., Bassi, F. M., Badaeva, E. D., Neumann, K., Graner, A., Özkan, H., Werner, P., Knüpfper, H. ve Kilian, B., 2021, Introducing Beneficial Alleles from Plant Genetic Resources into the Wheat Germplasm, *Biology*, 10 (10), 982.
- Shavrukov, Y., Langridge, P., Tester, M. ve Nevo, E., 2010, Wide genetic diversity of salinity tolerance, sodium exclusion and growth in wild emmer wheat, *Triticum dicoccoides*, *Breeding science*, 60 (4), 426-435.
- Shiferaw, B., Smale, M., Braun, H.-J., Duveiller, E., Reynolds, M. ve Muricho, G., 2013, Crops that feed the world 10. Past successes and future challenges to the role played by wheat in global food security, *Food Security*, 5, 291-317.
- Stangoulis, J., Tate, M., Graham, R., Bucknall, M., Palmer, L., Boughton, B. ve Reid, R., 2010, The Mechanism of Boron Mobility in Wheat and Canola Phloem *Plant Physiology*, 153 (2), 876-881.
- Stangoulis, J. C. R., Reid, R. J., Brown, P. H. ve Graham, R. D., 2001, Kinetic analysis of boron transport in *Chara*, *Planta*, 213 (1), 142-146.
- Su, H. G., Zhang, X. H., Wang, T. T., Wei, W. L., Wang, Y. X., Chen, J., Zhou, Y. B., Chen, M., Ma, Y. Z., Xu, Z. S. ve Min, D. H., 2020, Genome-Wide Identification, Evolution, and Expression of GDSL-Type Esterase/Lipase Gene Family in Soybean, *Front Plant Sci*, 11, 726.

- Suneja, Y., Gupta, A. K. ve Bains, N. S., 2019, Stress adaptive plasticity: *Aegilops tauschii* and *Triticum dicoccoides* as potential donors of drought associated morpho-physiological traits in wheat, *Frontiers in Plant Science*, 10, 211.
- Sutton, T., Baumann, U., Hayes, J., Collins, N. C., Shi, B. J., Schnurbusch, T., Hay, A., Mayo, G., Pallotta, M., Tester, M. ve Langridge, P., 2007, Boron-toxicity tolerance in barley arising from efflux transporter amplification, *Science*, 318 (5855), 1446-1449.
- Takano, J., Noguchi, K., Yasumori, M., Kobayashi, M., Gajdos, Z., Miwa, K., Hayashi, H., Yoneyama, T. ve Fujiwara, T., 2002, Arabidopsis boron transporter for xylem loading, *Nature*, 420 (6913), 337-340.
- Takano, J., Wada, M., Ludewig, U., Schaaf, G., von Wirén, N. ve Fujiwara, T., 2006, The Arabidopsis major intrinsic protein NIP5; 1 is essential for efficient boron uptake and plant development under boron limitation, *The Plant cell*, 18 (6), 1498-1509.
- Tanaka, M. ve Fujiwara, T., 2008, Physiological roles and transport mechanisms of boron: perspectives from plants, *Pflügers Archiv-European Journal of Physiology*, 456, 671-677.
- Tanaka, M., Takano, J., Chiba, Y., Lombardo, F., Ogasawara, Y., Onouchi, H., Naito, S. ve Fujiwara, T., 2011, Boron-dependent degradation of NIP5;1 mRNA for acclimation to excess boron conditions in Arabidopsis, *The Plant cell*, 23 (9), 3547-3559.
- Tanaka, N., Uruguchi, S., Saito, A., Kajikawa, M., Kasai, K., Sato, Y., Nagamura, Y. ve Fujiwara, T., 2013, Roles of Pollen-Specific Boron Efflux Transporter, OsBOR4, in the Rice Fertilization Process, *Plant and Cell Physiology*, 54 (12), 2011-2019.
- Tanksley, S. D. ve McCouch, S. R., 1997, Seed Banks and Molecular Maps: Unlocking Genetic Potential from the Wild, *Science*, 277 (5329), 1063-1066.
- Tanno, K.-i. ve Willcox, G., 2006, How Fast Was Wild Wheat Domesticated?, *Science*, 311 (5769), 1886-1886.
- Tariq, M. ve Mott, C., 2007, The significance of boron in plant nutrition and environment-a review, *Journal of Agronomy*.
- Teklu, Y. ve Hammer, K., 2006, Farmers' Perception and Genetic Erosion of Tetraploid Wheats Landraces in Ethiopia, *Genetic Resources and Crop Evolution*, 53 (6), 1099-1113.
- Tirajoh, A., Aung, T. S. T., McKay, A. B. ve Plant, A. L., 2004, Stress-responsive α -dioxxygenase expression in tomato roots, *Journal of Experimental Botany*, 56 (412), 713-723.
- Torun, A. A., Yazici, A., Erdem, H. ve ÇAKMAK, İ., 2006, Genotypic variation in tolerance to boron toxicity in 70 durum wheat genotypes, *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 30 (1), 49-58.
- TÜİK, 2021. Türkiye İstatistik Kurumu. Tarımsal veriler. (Erişim tarihi: 22 Mart 2021) <http://www.tuik.gov.tr>
- Uauy, C., Brevis, J. C., Chen, X., Khan, I., Jackson, L., Chicaiza, O., Distelfeld, A., Fahima, T. ve Dubcovsky, J., 2005, High-temperature adult-plant (HTAP) stripe rust resistance gene Yr36 from *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* is closely linked to the grain protein content locus Gpc-B1, *Theoretical and Applied Genetics*, 112, 97-105.
- Uauy, C., Distelfeld, A., Fahima, T., Blechl, A. ve Dubcovsky, J., 2006, A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat, *Science*, 314 (5803), 1298-1301.

- Upadhyaya, M. D. ve Swaminathan, M. S., 1963, Deoxyribonucleic Acid and the Ancestry of Wheat, *Nature*, 200 (4907), 713-714.
- Wakuta, S., Fujikawa, T., Naito, S. ve Takano, J., 2016, Tolerance to Excess-Boron Conditions Acquired by Stabilization of a BOR1 Variant with Weak Polarity in *Arabidopsis*, *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, 4.
- Wang, B.-L., Shi, L., Li, Y.-X. ve Zhang, W.-H., 2010, Boron toxicity is alleviated by hydrogen sulfide in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings, *Planta*, 231 (6), 1301-1309.
- Wang, N., Yang, C., Pan, Z., Liu, Y. ve Peng, S. a., 2015, Boron deficiency in woody plants: various responses and tolerance mechanisms, *Frontiers in Plant Science*, 6.
- Wang, Q., Lu, L., Wu, X., Li, Y. ve Lin, J., 2003, Boron influences pollen germination and pollen tube growth in *Picea meyeri*, *Tree physiology*, 23 (5), 345-351.
- Wei, J.-Z., Tirajoh, A., Effendy, J. ve Plant, A. L., 2000, Characterization of salt-induced changes in gene expression in tomato (*Lycopersicon esculentum*) roots and the role played by abscisic acid, *Plant Science*, 159 (1), 135-148.
- Willcox, G., 2005, The distribution, natural habitats and availability of wild cereals in relation to their domestication in the Near East: multiple events, multiple centres, *Vegetation History and Archaeobotany*, 14 (4), 534-541.
- WIMMER, M. A., MÜHLING, K. H., LÄUCHLI, A., BROWN, P. H. ve GOLDBACH, H. E., 2003, The interaction between salinity and boron toxicity affects the subcellular distribution of ions and proteins in wheat leaves, *Plant, Cell & Environment*, 26 (8), 1267-1274.
- Xie, W. ve Nevo, E., 2008, Wild emmer: Genetic resources, gene mapping and potential for wheat improvement, *Euphytica*, 164, 603-614.
- Xu, E., Vaahtera, L., Horak, H., Hinch, D. K., Heyer, A. G. ve Brosche, M., 2015, Quantitative trait loci mapping and transcriptome analysis reveal candidate genes regulating the response to ozone in *Arabidopsis thaliana*, *Plant Cell Environ*, 38 (7), 1418-1433.
- Yang, G., Pan, W., Cao, R., Guo, Q., Cheng, Y., Zhao, Q., Cui, L. ve Nie, X., 2022, Multi-omics reveals the key and specific miRNA-mRNA modules underlying salt tolerance in wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides* L.), *BMC genomics*, 23 (1), 724.
- Yashavanthakumar, K., Baviskar, V. S., Navathe, S., Patil, R. M., Bagwan, J. H., Bankar, D. N., Gite, V. D., Gopalareddy, K., Mishra, C. N. ve Mamrutha, H., 2021, Impact of heat and drought stress on phenological development and yield in bread wheat, *Plant Physiology Reports*, 26 (2), 357-367.
- Yoshinari, A. ve Takano, J., 2017, Insights into the Mechanisms Underlying Boron Homeostasis in Plants, *Frontiers in Plant Science*, 8.
- Yu, Q., Hlavacka, A., Matoh, T., Volkmann, D., Menzel, D., Goldbach, H. E. ve Baluska, F., 2002, Short-term boron deprivation inhibits endocytosis of cell wall pectins in meristematic cells of maize and wheat root apices, *Plant Physiology*, 130 (1), 415-421.
- Zaharieva, M., Ayana, N. G., Hakimi, A. A., Misra, S. C. ve Monneveux, P., 2010, Cultivated emmer wheat (*Triticum dicoccon* Schrank), an old crop with promising future: a review, *Genetic Resources and Crop Evolution*, 57, 937-962.
- Zhang, H., Yang, Y., Wang, C., Liu, M., Li, H., Fu, Y., Wang, Y., Nie, Y., Liu, X. ve Ji, W., 2014. Large-scale transcriptome comparison reveals distinct gene activations in wheat responding to stripe rust and powdery mildew. *BMC genomics* 15, 898. Erişim Adresi, <http://europepmc.org/abstract/MED/25318379>

Zhang, J., Huang, D., Zhao, X. ve Zhang, M., 2021, Evaluation of drought resistance and transcriptome analysis for the identification of drought-responsive genes in *Iris germanica*, *Scientific Reports*, 11 (1), 16308.

