



Su Stresi Koşullarında Bitkilerde Gözlenen Değişimler

Burcu YÜKSEL^{*1}, Özlem AKSOY¹

¹Kocaeli Üniversitesi, Fen Ed. Fakültesi, Biyoloji Bölümü, İzmit/Kocaeli

*Sorumlu Yazar
E-posta: burcu.yuksel@kocaeli.edu.tr

Geliş Tarihi: 10 Haziran 2017
Kabul Tarihi: 17 Ağustos 2017

Özet

Kuraklık stresine karşı tolerans gösterebilen bitki özelliklerinin belirlenmesi ve yüksek ürün verme özelliğine sahip bitki türleri üzerine yapılan çalışmalar son yıllarda önem kazanmıştır. İslah çalışmalarında kuraklık stresine karşı dayanıklı bitki türlerinin yetiştirilmesinde ve seçiminde, bitkilerin, biyokimyasal, genetiksel ve fizyolojik mekanizmalarındaki değişimlerin oldukça iyi bilinmesi gerekir. Bitkilerin su stresine karşı verdiği tepkiler beş alt kategoride incelenmiştir. Bunlar, (1) morfolojik ve fizyolojik değişimler, (2) sitolojik değişimler, (3) biyomoleküler cevaplar, (4) hormonal cevaplar, ve (5) genetiksel cevaplardır. Bu çalışmanın amacı bitkilerin su stresine verdiği tepkileri özetlemek ve bitkilerde gözlenen değişimleri sınıflandırarak daha iyi anlaşılmasını sağlayarak strese karşı dirençli biyoteknolojik ürün geliştirme yolunda çalışmalara katkı sağlamaktır.

Anahtar kelimeler: Su stresi, Hormonal, Genetiksel cevaplar, Biyoteknoloji

Plants Fluctuation Under Water Stress

Abstract

Determination of plant characteristics that can tolerate drought stress and studies on plant species with high yielding characteristics have gained importance in recent years. Changes in the biochemical, genetic and physiological mechanisms of plants should be well known in breeding studies in the culture and selection of plant species resistant to drought stress. These are the (1) morphological and physiological changes, (2) cytological changes, (3) biomolecular responses, (4) hormonal responses, and (5) genetic responses. The aim of this study is to summarize the response of the plants to water stress and to contribute to the work towards developing a resistant biotechnological product by providing a better understanding of the changes observed in plants.

Keywords: Water stress, Hormonal, Genetic responses, Biotechnology

GİRİŞ

Yirmi birinci yüzyılda dünya ikliminin değişmesi, susuzluk ve dünya nüfusundaki artış, tarımsal alanların azalmasıyla beraber beslenme sorunlarını ortaya çıkarmıştır. Tarımsal üretimde önemli oranda verim kayıplarının yaşanmasına neden olan etmenlerin başında kuraklık gelmektedir. Türkiye dahil olmak üzere tüm dünyada kuraklık, bitki verimliliğini etkileyen en önemli abiyotik streslerdendir ve yaklaşık 2.4 milyar insan yüksek oranda su stresi olan bölgelerde yaşamaktadır [31 ve 33]. Bu veriler kuraklıkla mücadelede kuraklığa dayanıklı bitki çeşitlerinin elde edilmesi üzerinde yapılan çalışmaların önemini açığa çıkarmaktadır. Günümüzde gerçekleşen iklim değişikliği, doğal kaynaklar yerine fosil yakıtların kullanımı, ormanlık alanların giderek azalması, sanayi gelişimine bağlı olarak atmosfere salınan gazların meydana getirdiği sera etkisi ve tarım alanlarının yanlış kullanımına bağlı oluşmaktadır. Bu değişimler sonucunda ortalama yüzey sıcaklıklarında artış meydana gelmektedir. Atmosfer sıcaklığındaki artış, nemde hızlı bir düşüş ya da çevrede hareket eden kuru hava kütleleri; yaprak ve hava arasındaki buhar basıncı

gradiyentinde önemli bir artışa neden olabilmektedir. Bu durumda hem bitkinin transpirasyon hızı hem de topraktan su kaybı artmaktadır [28]. Su stresi, suyun fazlalığı veya eksikliği olmak üzere iki şekilde görülür. Su fazlalığında kökler oksijen alamadıklarından bitki oksijen stresine girer. Su eksikliğinden kaynaklanan stres ise kuraklık stresi olarak tanımlanır ve belirsiz zamanlarda ortaya çıkan kıtlık durumudur. Bu derlemede su eksikliği üzerinde durulmuştur. Kuraklık stresi genel anlamda toprağın sahip olduğu suyun yetersiz kalması ve buna bağlı olarak bitkilerin normal gelişimlerini sağlayamaması koşuludur. Bitkiler hareket edemediklerinden dolayı abiyotik ve biyotik stres faktörlerine en fazla maruz kalan canlılardır. Elverişsiz çevre koşullarına karşı yaşamını devam ettiren bitkinin canlı kalabilme yeteneğini “stres dayanıklılığı” veya “stres direnci” olarak tanımlanmıştır [25]. Bitkiler, çevresel koşullardan dolayı oluşabilecek zararları önlemek amacıyla, büyüme ve gelişme mekanizmalarını değiştirebilirler. Sabit iklim koşullarında uzun senelerden beri yetişen bitki türleri biyotik ve abiyotik streslerden en az etkilenecek şekilde çevrelerine uyum sağlayabilirler [13 ve 15]. Bitkiler kurak

koşullara maruz kaldıklarında, meydana gelen su stresine karşı çıkmak için, birkaç saniye içinde gerçekleşebilen (proteinin fosforilasyonu değişimleri) ya da nispeten daha uzun zamanlarda oluşabilen (gen ifadesi sırasında oluşan değişimler) biyokimyasal ya da genetiksel değişimler ile metabolizmalarını yeniden yapılandırabilirler [8]. Abiyotik ve biyotik stres koşullarında bitki metabolizmasında oluşan değişiklikler, birçok araştırmacı tarafından incelenmesine rağmen henüz tam anlamıyla ortaya konulamamıştır. Bitkinin kuraklık stresi karşısında gösterdikleri tepkileri açıklamak, ekonomik ve besinsel değerleri yüksek olan bitkilerin stres toleransını yükseltmek amacıyla yapılan çalışmalarında gelişmiş yöntemlerin kullanılması önemlidir. Genomik ve transkriptomik incelemeler, bitki kuraklık stresi tepkisinde ilgili genlerin etkilerinin incelenmesi, daha fazla toleransa sahip yabancı bitkilerin genotiplerinin işleyişlerinin anlaşılması ve bitki stres uyumunda epigenetiğin etkilerinin ortaya konulması önemlidir. Bu derleme, bitkilerin su stresine karşı gösterdikleri moleküler tepki mekanizmaları hakkında bilinenleri özetlemek ve tarımsal, ekonomik açıdan önemli olan bitkilerin kuraklık toleransını arttırmayı hedefleyen çalışmalarda kullanılabilecek moleküler verilerin değerlendirilmesini amaçlanmaktadır. Bitkilerde su stresi sırasında gerçekleşen morfolojik, fizyolojik, biyokimyasal ve genetiksel değişikliklerin anlaşılması ve bu sonuçların tarımda yaygın olarak kullanılan bitkilerin dayanıklılığının artırılması amacıyla kullanılması, biyoteknolojik araştırmalarda önemli konularındandır.

Kuraklık stresi esnasında ortaya çıkan fizyolojik ve metabolik mekanizmalar karmaşık ve birbiriyle ilişkilidirler. Bu yeniden yapılandırma süreçleri şu şekilde özetlenebilir.

1) Morfolojik ve fizyolojik değişimler:

Hayatımızın için çok önemli bir fonksiyona sahip olan su, ağaçlardaki taze ağırlığın yarısını, diğer bitkilerde ise çok önemli bir kısmını (yaklaşık olarak %90) meydana getirir [3]. Özellikle büyüme evresinde su sıkıntısı baş gösteren bitkilerdeki gelişim ve verimlilik önemli ölçüde azalır [2, 45 ve 46]. Çiçeklenme döneminde oluşan kuraklık stresi ise bitkide kısırlığa yol açtığı araştırmacılar tarafından rapor edilmiştir [16]. Bitkilerde kuraklık koşullarının baş gösterdiği ilk zamanlarda metabolizma su kaynaklarına erişebilmek için kök gelişimini hızlandırarak gövde gelişimini yavaşlatır. Kuraklık şartları beklenilenden daha çok sürer ve bünyeye zarar vermeye başlarsa, bitkideki kök ve gövde büyümesi aynı anda azalır. Bu değişim yaprak boyunu ve sayısını da etkiler; hatta bazıları sararır ve yere düşer. Bu değişimin temel nedeni sürgün ve kök meristemlerindeki hücre bölünmesinin ve hücrelerin genişlemesinin durmasıdır.

Kültür bitkilerinde su stresinin yaygın bir etkisi tane ve kuru biyokütle üretiminin azalmasıdır [48]. Su kıtlığı durumunda yapraklarda absisyon (dökülme) uyarılır, bitki kökleri toprağın derinliklerindeki nemli bölgelere doğru uzanır [44]. Turgor basıncı düştüğü zaman bitkide solma durumu ortaya çıkar. Bu nedenle, turgor potansiyeli su stresi ya da kuraklık stresi oluşan bitkilerdeki su potansiyelinin temel ögesidir. Kurumanın yeşil bitkilerin generatif yapılarında (polenler, sporlar ve tohumlar) yaygın bir olgu olmasına karşın, vejetatif kurumaya karşı hayatta kalma yeteneği bitkiler aleminde nadir görülmektedir [32].

2) Sitolojik değişimler:

Kuraklık stresine karşı bitkide meydana gelen en belirgin yanıt hücre büyümesinde meydana gelen yavaşlamadır [23 ve 24]. Su noksanlığı sonucunda fotosentez oranı düşer. Bu durum hücre bölünmesinin ve büyümesini olumsuz

yönde etkiler [3]. Transpirasyonla yitirilen su miktarının alınan su miktarından daha çok olması halinde, iletim borularında oluşan negatif basınç nedeniyle bitki organları arasında su alabilmek için rekabet başlar ve değişik organlarının su potansiyelleri arasındaki denge bozulur. Hücrede su kaybının başlaması ile membran yapısı yavaş yavaş değişikliğe uğrayarak jel fazına geçiş yapmakta, bu geçiş sırasında hücrede mevcut hacmin azalması ile meydana gelen gerilim sonucunda plazma membranında yırtılmalar meydana gelmektedir. Ortamda serbest hale geçen hidrolitik enzimler ile hücre otolize olabilmektedir [30]. Bu da oksidatif etkilere sebep olmaktadır [41, 29 ve 24]. Bitkiler bu etkilerden korunabilmek için ya kuraklıktan kaçarak ya da tolere edebilirler. Kuraklıktan kaçan genotipler yüksek su potansiyeline sahiptir veya kuraklık öncesi yaşam döngülerini tamamlarlar. Toleranslı genotiplerin ise su potansiyellerindeki herhangi bir değişmeden etkilenmezler [24]. Hücrede turgor ve hücre su potansiyeli dehidrasyondaki artışa bağlı olarak azalır. İkinci önemli tepki ise turgorla kontrol edilen stoma hareketlerinin, kuraklık etkisiyle gaz alış veriş, fotosentez ve solunumda neden olduğu fizyolojik davranışlardır. Kuraklığın giderek artması sonucu stomaların kapanması fotosentez hızını azaltmaktadır. Bunun nedeni, yaprağın hücre içine CO₂'in difüzyonunun engellenmesidir. Buna bağlı olarak fotosentez engellenmekte, bu da yaprak içine oksijenin difüzyonunu azaltarak, solunumun da engellenmesine neden olmaktadır [1]. Su stresi içinde bitki hücrelerinde oluşan dehidrasyon nedeni ile hacimsel azalmalar gerçekleşmekte, bununla birlikte bitkide stres koşulu, süresi ve derecesine bağlı olarak, büyüme yavaşlamakta, stomalar kapanmakta, fotosentez hızı azalmakta, koruyucu protein ve antioksidan birikimi ise artmaktadır [7 ve 47]. Kuraklıkla oluşan ozmotik strese, stomaların küçülmesi, kutikuladan su kaybının azaltılması ve su alımının artırılmasıyla engellenir. Stresin diğer bir sonucu ise hücre membranlarının yapı ve fonksiyonlarında meydana gelen bozulmalardır [34]. Hücreden su kaybıyla beraber membran yapısında değişiklik oluşur; fosfolipidlerin hidrofilik baş kısımları birbirine yaklaşır ve hücre membranı akıcılığını kaybetmeye başlar. Böylelikle, membran lipidleri sıvı- katı fazını yitirerek daha rijid bir yapıya sahip olur [20]. Su kaybından dolayı hücrede hacim azalması meydana gelir. Stres altındaki plazma membranı ve tonoplastta oluşabilecek çökme, yırtılmalar neden olabilir [30]. Bu zarar, metabolizmayı genelde kalıcı olarak bozar. Membran proteinlerinin yer değiştirmesiyle oluşan durum membran bütünlüğünün ve seçiciliğinin kaybına, hücresel bütünlüğün bozulmasına, ayrıca membran-bağlı enzimlerin aktivitesinde kayba neden olur [28]. Su stresi altında bitkide yapraklardaki su oranının düşmesi ile stomaların su kaybını dengelemek amacıyla kapanırlar. Bu durum fotosentezin yavaşlamasına, yaprak sıcaklığının artmasına, membran sistemlerinin zarar görmesine ve oluşan hücre ölümüne sebep olur [16 ve 13]. Su stresi genel olarak bitki büyümesini baskılamakta ve dolaylı olarak hücre bölünmesinde ve genişlemesindeki aktif sinyal iletimini de engellemektedir [40 ve 49]. Absisik Asit (ABA) in uygulandığı bitkilerde yaprakların kısa olmasından başka kalın olduğu da saptanmıştır. Böylece bitki kendisinin daha fazla su kaybetmesini engelleyerek su stresine karşı korumaktadır. Literatürde de ABA'ya karşı benzer tepkiler rapor edilmiştir [36 ve 27].

3) Biyomoleküler cevaplar

Kuraklık stresi koşullarında, bitkilerin karbonhidrat metabolizması etkilendiği araştırmacılar tarafından rapor

edilmiştir. Özellikle oligosakkaritlerin kuraklık stresinde miktarlarında değişiklik meydana geldiği ve antioksidan savunma mekanizmasını aktive ettikleri belirtilmektedir [8 ve 21]. Bitkiler su stresine karşılaştıklarında “ozmolit” diye bilinen ve hücre turgor dengesini aynı seviyede tutmaya çalışan bir dizi çözünür maddeleri sentezler ve toplarlar [39 ve 4]. Bu maddeler, prolin, glisin ve asparajin gibi kuraklık stresinde miktarlarında değişiklik meydana gelen serbest amino asitler olabileceği gibi, organik asitler, karbohidratlar ve betain gibi çeşitli gruplardan da olabilir. Su dengesinin muhafaza edilmesinde önemli bir rol oynayan ozmolitler bitkinin kuraklık stresine toleransını direk olarak olumlu etkilemezler. Fakat, yaprak içindeki su basıncını bir denge içinde tuttuklarından dolayı stomata iletkenliğini yükseltirler ve böylece fotosentezin sürekliliğini sağlayarak büyümeyi desteklerler. Kurak koşullar oluştuğunda ilk biriken molekül prolin amino asididir. Bitkilerde ortaya çıkan su sıkıntısının belirlenmesinde prolinin hücre içi konsantrasyonunda meydana gelen artışlar önemli belirteçlerdir [3, 26 ve 23]. Bitkilerde baş gösteren su sıkıntısına karşı verilen başlıca tepkilerden biride su stresi koşullarında salınımı artan ve hücre metabolizmasının yeniden düzenlenmesinde ve korunmasında etkili olduğu belirtilen proteinleridir. Bu proteinlerin en önemlileri dehidrin, LEA (bu terim embriyo oluşumunun son döneminde bol miktarda bulunan bir protein çeşidini tanımlamaktadır), su kanal proteinleri ve şaperon olarak görev yapan ısı şoku proteinleridir [13]. Fotosentetik hücreler yüksek oksijen içeren yapılar oldukları için özellikle reaktif oksijen türlerine karşı oldukça hassastırlar [36]. Su stresi sonucu özellikle enzim aktivitelerinde oluşan değişimlerin meydana gelir. Bu durum yaprak sıcaklıklarının artması sonucunda oluşur [10]. Kuraklık stresinde bitkilerde, H₂O₂ miktarda ve lipid peroksidasyonunda artış gözlemlenirken, askorbik asit konsantrasyonunu azalma meydana gelir. Buna karşın stresör enzimleri olan SOD, APX ve CAT su stresinde önemli oranda artış gösterirler [37]. Hücrede su kaybıyla meydana gelen iyon birikimi, membran bütünlüğünü ve enzim inhibisyonu ile hücredeki mevcut proteinlerin yapısını bozarak metabolik etkiyi etkilemektedir. Bununla birlikte hücrede DNA, RNA degradasyonu da gözlenebilmektedir [19].

4) Hormonal cevaplar

Son zamanlarda hidrolik olmayan kök kaynaklı stres sinyallerinin keşfi, bitkilerin toprağın kurummasını nasıl algıladıkları ve nasıl tepki verdikleri ile ilgili anlayışı değiştirmektedir [5]. Bu olayın absisik asit ile düzenlendiği [28] ve ksilemden kuraklıkla indüklenen ABA'nın bitkilerin kuraklık stresinde önemli bir sinyal molekülü olarak görev yaptığı düşünülmektedir [11]. Araştırmacılar, absisik asidin kuraklık stresi altında stomaların kapanmasını sağlayarak olumsuz şartlara karşı koymasını sağladıklarını göstermiş [3 ve 9]. Ayrıca Absisik asit miktarının artması ilgili stresör genlerin ifadelerinde değişikliklerine yol açarak metabolizmanın yeniden yapılandırılmasında önemli rol oynamaktadır [42]. Ayrıca Absisik asit, oksin ve etilenin kuraklık stresi ile ilgili transkripsiyon faktörlerini indüklediği çalışmalarla gösterilmiştir [6].

5) Genetiksel cevap

Su stresine toleransta rol oynayan aday genlerin belirlenmesi ve klonlanması, abiyotik stres yollarının aydınlatılmasında büyük önem taşımaktadır [29]. Biyotik streslere karşı bitkinin direnci çoğunlukla tek gen özelliğine bağlı iken Abiyotik streslere karşı genetik olarak kompleks yanıtlar çok sayıda geni içerdiğinden kontrolü

ve mühendislik çalışmaları oldukça zordur [22]. Kuraklık stresine karşı uyarılan genler; erken cevap genleri ve geç cevap genleri olarak iki genel grup olarak ayrılmaktadır. Erken cevap genleri kuraklık stresi karşısında çok hızlı (dakikalar içinde) ve geçici olarak indüklenmekte olup ayrıca gerekli sinyal bileşenleri önceden mevcut olduğu için bu genlerin indüklenmeleri için yeni protein sentezine ihtiyaç duyulmamaktadır. Erken cevap genleri ayrıca geç cevap genlerini aktive edecek transkripsiyon faktörlerinin sentezlenmesinde de görev almaktadırlar [38]. Geç cevap genleri ise kuraklık stresine karşı rol oynayan genlerin büyük bir kısmını oluşturmaktadırlar ve daha yavaş indüklenmekte ve gen ifadeleri genellikle sürekli olmaktadır [50]. Bu genlerin proteinleri ise; su kanal proteinleri, osmotik koruyucuların (şekerler, prolin, glisin-betain gibi) biyosentezinden sorumlu enzimler, şaperonlar, proteazlar, detoksifikasyon enzimleri ve LEA (geç embriyogenez) proteinleri, protein kinazlar, çeşitli transkripsiyon faktörleri ve fosfolipaz C gibi kuraklık stresine karşı rol oynayan genlerin regülasyonunda ve sinyal iletiminde görevli proteinler yer almaktadır [50 ve 43]. Kuraklık stresi koşulları altında indüklenen genler sadece ilişkili proteinlerin üretiminde görev almayıp, aynı zamanda kuraklık stresi cevabında sinyal iletim genlerinin regülasyonunda da önemli rol oynamaktadır [43]. LEA (Late Embryogenesis Abundant) gen ailesi ve bu ailenin alt grubunda yer alan Dehidrin (DHN) genlerinin kuraklık stres cevabında artış gösterdiği bilinmektedir [14]. Kuraklık stresi altındaki bitkilerde gen ifadesini düzenleyen bZIP, NF-Y, EAR, MYB, AP2/ERF, bHLH, NAC, HD-ZIP ve ZPT2 gibi transkripsiyon faktörleri özgün fonksiyonlara sahip proteinlerden oluşan geniş ailelerdir. Bu transkripsiyon faktörlerinin hücre içi görevleri tam olarak bilinmemektedir [8 ve 13]. ABA birikimi ile aktive olan transkripsiyon faktörleri gen anlatımını promotör bölgesinde bulunan ABRE'lere (“ABA Yanıt elementleri”) bağlanarak düzenlerler ve daha çok bZIP ailesinde yer almaktadırlar. Heterotrimerik G proteinleri, protein kinazlar, protein fosfatazlar, transkripsiyon faktörleri, translyasyon sonrası protein değişimi ile ilgili proteinler, RNA işlenmesi ve inozitol 3 fosfat metabolizmasının ABA sinyal yolunda ilgili olduğu belirlenmiştir [48]. AP2/ERF ailesine ait olan transkripsiyon faktörleri ise promotör'de yer alan DRE'lere (“drought-responsive element”) bağlanır. HD-ZIP transkripsiyon faktörleri ise bitkilere has bir yapı gösterirler [8]. Önceki araştırmalarda, bitkilerde kuraklık stresi esnasında gen anlatımını regule eden pek çok özgün miRNA tespit edilmiştir [8, 12, 11 ve 35]. MAPK (Mitogen- Activated Protein Kinase Pathway) kaskadları, hiperozmotik stres ile etken hale gelerek, ozmolit sentezinde ve birikiminde artışa sebep olurlar [7 ve 17]. Ozmolitlerin birikimi ile LEA/dehidrin gibi proteinler sentezlenmeleri artarak tamir mekanizması oluşturulur ve hücreyi stresten kaynaklanan hasarlardan koruyarak ozmotik dengenin yeniden düzenlenmesine yardımcı olurlar [28]. Bitkilerde hiperozmotik stres ile aktive olan pek çok MAPK bulunmaktadır. Günümüzde farklı stres koşullarında dokularda ifade edilen genlerdeki farklılıkların anlaşılması için geliştirilmiş birçok kapsamlı moleküler teknik bulunmaktadır. Bunlardan RNA temelli gen ifadesi analiz yöntemleri genel olarak; Northern Blot, Real Time PCR (RT-PCR), RNA mikroarray, SAGE (Serial Analysis of Gene Expression) gibi teknikleri içermektedir Kuraklık stresini transkriptom seviyesinde yoğunlaşmıştır [18 ve 42].

SONUÇ

Çevresel kirleticilerin hızla artması, tarımsal açıdan elverişli alanların azalması, küresel iklim sıcaklıklarının değişmesi ve nüfusun giderek artması nedeniyle önümüzdeki yıllarda besin sıkıntılarının oluşabileceği dünyamızda strese bağlı ürün kayıplarının en aza indirilmesi çok önemlidir. Bu nedenle son yıllarda gelişen teknoloji ile strese dayanıklı bitki türlerinin üretilmesi ve gelecekte ortaya çıkması muhtemel beslenme sorununun önlenmesi hedeflenmektedir. Dünya üzerindeki kullanılabilir alanlar, maruz kaldıkları stres faktörlerine göre değerlendirildiğinde % 26'lık alanda kuraklık stresinin, % 20'lik alanda mineral stresinin ve % 15'lik alanda da soğuk ve don stresinin etkili olduğu bildirilmektedir. Diğer streslerin % 29'luk bir alanı kapladığı, sadece % 10'a tekabül eden bir kısmının herhangi bir stres faktörüne maruz kalmadığı belirlenmiştir [9]. Bitkiler üzerinde yapılan çalışmalar ile stres koşullarına adapte olabilen bitki türlerindeki savunma mekanizmalarının ortaya çıkarılması ve böylelikle ürün kayıplarının en aza indirilmesi beslenme, tarım ekonomileri açısından son derece önemlidir.

KAYNAKLAR

- [1] Acar, O. 1999. Kuraklığa dayanıklı bazı arpa (*Hordeum spp.*) çeşitlerinde süperoksit dismutaz (SOD) aktivitelerinin araştırılması., Ege Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Doktora Tezi, İzmir.
- [2] Akıncı, S. 1997. Physiological responses to water stress by *Cucumis sativus L.* and related species. Ph. D. Thesis, University of Sheffield. U. K. 8-11.
- [3] Anjum, SA, Xie X, Wang L, Saleem MF, Man C, Lei W. 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *Afr. J. Agric. Res.*, 6: 2026-2032.
- [4] Ashraf, M. Harris P.J.C. 2004. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Sci.*, 166; 3-16.
- [5] Auge, R.M, Moore J.L. 2002. Stomatal response to nonhydraulic root-to-shoot communication of partial soil drying in relation to foliar dehydration tolerance. *Environ. Exp. Bot.*, 47; 217-229.
- [6] Bakır, M. 2012. Asma Çeşit Ve Anaçlarında Kuraklık Ve Tuz Stresi Toleransına Yönelik Mikrodizin Analizleri Ve Stres İle İlgili Transkriptomların Tespiti. Doktora tezi. Ankara Üniversitesi
- [7] Bartels, D, Sunkar R. 2005. Drought and salt tolerance in plants. *Crit Rev Plant Sci.* 24:23 - 58.
- [8] Bhargava, S., Sawant K. 2013. Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. *Plant Breed.*, 132: 21-32.
- [9] Blum, A. 1986. Breeding crop varieties for stress environments. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2; 199-237.
- [10] Burke, J.J, Hatfield J.L. 1987. Plant morphological and biochemical responses to field water deficit. III. Effect of Foliage Temperature on the potential activity of Glutathione reductase. *Plant Physiol.*, 85; 100-103.
- [11] Cabello, JV., Lodeyro, AF., Zurbriggen M. 2014. Novel perspectives for the engineering of abiotic stress tolerance in plants. *Curr. Opin. Biotech.*, 26: 62-70.
- [12] Cominelli, E., Conti, L., Tonelli, C., Galbiati, M. 2013. Challenges and perspectives to improve crop drought

and salinity tolerance. *New Biotech.*, 30: 355-361

- [13] Dolferus, R. 2014. To grow or not to grow: A stressful decision for plants. *Plant Sci.*, 2229: 247-261.
- [14] Ebrahime, M. 2013. Abiotik Stres Aday Genlerinin Üzüm Çeşit ve Anacında İfade Profillerinin Araştırılması, Ankara Üniversitesi Biyoteknoloji Enstitüsü, Yüksek Lisans Tezi.
- [15] Ergen, NZ., Thimmapuram, J., Bohnert, HJ., Budak, H. 2009. Transcriptome pathways unique to dehydration tolerant relatives of modern wheat. *Funct Integr Genomics.*, 9: 377-396.
- [16] Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., Basra, SMA. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron. Sustain. Dev.*, 29: 185-212.
- [17] Gustin, MC., Albertyn, J., Alexander, M., Davenport, K. 1998. MAP Kinase Pathways in the Yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 62(4); 1264-1300.
- [18] Hu, H., Xiong, L. 2014. Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 65: 715-741.
- [19] Iqbal, M., Ashraf, M., Jamil, A. 2006. Seed enhancement with cytokinins: changes in growth and grain yield in salt stressed wheat plants. *Plant Growth Regul.* 50(1):29-39.
- [20] Kalefetoğlu, T. 2006. Nohut (*Cicer arietinum L.*) çeşit ve hatlarının kuraklık stresine dayanıklılığının karakterizasyonu. Yüksek Lisans Tezi. Hacettepe Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalı, Ankara.
- [21] Keunen, E., Peshev, D., Vangronsveld, J., Den Ende, WV., Cuypers, A. 2013. Plant sugars are crucial players in the oxidative challenge during abiotic stress: extending the traditional concept. *Plant Cell Environ.*, 36: 1242-1255.
- [22] Keskin, B. 2006. Buğdayda (*Triticum Aestivum L.*) Absisik Asitle İlişkili Gen Anlatımı İstanbul Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Doktora Tezi
- [23] Kishor, PB., Sreenivasulu, N. 2014. Is proline accumulation per se correlated with stress tolerance or is proline homeostasis a more critical issue? *Plant Cell Environ.*, 37: 300-311.
- [24] Levitt, J. 1972. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York
- [25] Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses II. water, Radiation, Salt and Other Stres, Academic Press. 3-7, 25-74
- [26] Liang, X., Zhang, L., Natarajan, SK., Becker, DF. 2013. Proline mechanism of stress survival. *Antioxid. Redox Signal.*, 19: 998-1011.
- [27] Lovisolo, C., Hartung, W., Schubert, A. 2002. Whole-plant hydraulic conductance and root-to-shoot flow of abscisic acid are independently affected by water stress in grapevines, *Functional Plant Biology*, 29 (11) 1349-1356.
- [28] Mahajan, S., Tuteja, N. 2005. Cold, salinity and drought stresses, an overview. *Arch. Biochem. Biophys.*, 444; 139-158.
- [29] Matthew, A., Jenks, PMH. 2005. *Plant Abiotic Stress: John Wiley & Sons, Inc.*;
- [30] McKersie, BDL. 1994. *Stress and stress coping in cultivated plants. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands:*
- [31] Oki, T., Kanae, S. 2006. Global hydrological cyc-

les and world water resources, *Science*, 313, 1068-1072.

[32] Oliver, MJ., Tuba, Z., Mishler, BD. 2000. Evaluation of desiccation tolerance in land plants. *Plant Ecol.*, 151; 85-100.

[33] Osakabe, Y., Osakabe, K., Shinozaki, K., Tran, LP. 2014. Response of plants to water stress. *Front. Plant Sci.*, 5: Article 86.

[34] Quartacci, M., Pinzino, C., Sgherri, C., Navari-Izzo, F. 1995. Lipid composition and protein dynamics in thylakoids of two wheat cultivars differently sensitive to drought. *Plant Physiol.*, 108; 191-197.

[35] Rajwanshi, R., Chakraborty, S., Jayanandi, K., Deb, B., Lightfoot, DA. 2014. Orthologous plant microRNAs: microregulators with great potential for improving stress tolerance in plants. *Theor. Appl. Genet.*, 127: 2525-2543.

[36] Robinson, J.M. 1988. Does O₂ photoreduction occur within chloroplast in vivo? *Physiol. Plant*, 72; 666-680.

[37] Sairam, RK., Deshmukh, PS., Saxena, DC. 1998. Role of Antioxidant Systems in Wheat Cultivars Tolerance to Water Stress. *Biologia Plantarum*, 41, 387-394.

[38] Sairam, RK. 2004. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Current Science*. 86(3).

[39] Serraj, R., Sinclair, TR. 2002. Osmolyte accumulation, can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant Cell Environ.*, 25; 333-341.

[40] Schuppler, U., He, P-H., John, PCL., Munns, R. 1998, Effect of Water Stress on Cell Division and Cdc2-Like Cell Cycle Kinase Activity in Wheat Leaves, *Plant Physiol.*, 117(2), 667-678.

[41] Sgherri, CLM., Pinzino, C., Navari-Izzo, F. 1996. Sunflower seedlings subjected to increasing stress by water deficit: Changes in O₂ production related to the composition of thylakoid membranes. *Physiologia Plantarum*. 96(3):446-52.

[42] Shanker, AK., Maheswari, M., Yadav, SK., Desai, S., Bhanu, D., Attal, NB., Venkateswarlu, B. 2014. Drought stress responses in crops. *Funct. Integr. Genomics*, 14: 11-22.

[43] Shinozaki, K., Yamaguchi-Shinozaki, K. Gene Expression and Signal Transduction in Water-Stress Response. *Plant Physiol.* 1997 Oct;115(2):327-34.

[44] Taiz, L., Zeiger, E. 2010. Responses and adaptations to abiotic stress. In: *Plant Physiology*, Fifth Edition. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc. pp. 755-778. ISBN 978-0-87893-866-7.

[45] Tuberosa, R. 2012. Phenotyping for drought tolerance of crops in the genomics era. *Front. Physiol.*, 3: Article 347.

[46] Turner, NC., Blum, A., Cakir, M., Steduto, P., Tuberosa, R., Young N. 2014. Strategies to increase the yield and yield stability of crops under drought – are we making progress? *Funct. Plant Biol.*, 41: 1199-1206.

[47] Zeiger, T. *Water and Plant Cells*. Plant Physiology. 3rd. ed: Sinauer Associates, Inc.; 2002. p. 33-46.

[48] Zheng, ZL., Nafisi, M., Tam, A., Li, H., Crowell, DN., Chary, SN., Schroeder, JI., Shen, J., Yang, Z. 2002. Plasma Membrane-Associated ROP10 Small GTPase Is a Specific Negative Regulator of Abscisic Acid Responses in Arabidopsis, *Plant Cell*, 14, 2787-2797.

[49] Roberts, DR., Dumbroff, EB. 1986. Relations-

hips among drought resistance, transpiration rates, and abscisic acid levels in three northern conifers, *Tree Physiology*, 1,161-167.

[50] Zhu, JK. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual review of plant biology*. 53:247-73.