

Kuraklık stresi ve bitki fizyolojisi

Selda ÖRS ^{1*} Melek EKİNCİ ²

¹ Atatürk Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarımsal Yapılar ve Sulama Bölümü, Erzurum

² Atatürk Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bahçe Bitkileri Bölümü, Erzurum

Alınış Tarihi: 23 Eylül 2015 Kabul Tarihi: 27 Kasım 2015

Öz

Dünya çapında su kaynaklarının miktar ve niteliklerinde meydana gelen düşüşler nedeniyle kuraklık stresi bitki yetiştiriciliğinde her geçen gün önemli hale gelmekte ve ekonomik öneme sahip bitkilerin normal fizyolojik işlevlerinde değişikliklere yol açmaktadır. Bu durum stres koşullarına dayanıklı bitki türlerinin yetiştiriciliğini ön plana çıkarmaktadır. Ayrıca, stres koşullarına dayanıklı bitki türlerinin tolerans mekanizmalarının açıklanması, bitkisel gen kaynaklarının korunması ve aktarımı gibi çalışmalar giderek önem arz etmektedir. Bu çalışmada kuraklığın bitkiler üzerindeki etkileri, bitkilerin gösterdikleri fizyolojik reaksiyonlar ve adaptasyon mekanizmaları son yıllarda yapılmış olan önemli çalışmalar referans alınarak açıklanmıştır.

Anahtar kelimeler: Abiyotik stres, Kuraklık, Bitki fizyolojisi, Stoma iletkenliği, Ozmotik uyum

Drought stress and plant physiology

Abstract

Drought stress has been an important issue nowadays in plant production because of the decline in quantity and quality of water resources in the world and it leads to alter the normal physiological function of the economically high valued plants. This situation makes cultivation of plants tolerant to high stress more crucial. Therefore, current studies are mostly focused on the explaining the tolerance mechanisms of highly drought resistant plants and protecting and transforming of the plant genetic sources. In this paper, drought effects on the plants, plant

* Sorumlu yazar (Corresponding author): seldaors@atauni.edu.tr

physiological reactions to drought and adaptation mechanisms of the plants are explained by referring important researches done in the recent years.

Keywords: Abiotic stress, Drought, Plant physiology, Stomatal conductance, Osmotic adjustment

1. Giriş

Dünya nüfusunda yaşanan artışla birlikte kişi başına tüketilen su miktarı da artmıştır. Dünya nüfusu 1700'lü yıllarda 700 milyon dolayında iken, su tüketimi yaklaşık 110 m³ olup, bunun da yaklaşık % 90'ının tarımda sulama amaçlı kullanıldığı, 1990'lı yıllara gelindiğinde ise tüketilen su miktarının 40 kat arttığı belirtilmektedir (Kılıç, 2008). Buna rağmen mevcut su kaynaklarının değişmemiş olması bitki yetiştiriciliğinde kısıtlı koşullarda sulamanın yapılmasını zorunlu kılmıştır. Dünyada kullanılabilen alanların farklı stres faktörlerinden etkilenme oranları dikkate alındığında; kuraklık % 26 oranla en yüksek paya sahip olup, bunu % 20 oranla mineral madde stresi, % 15 oranla soğuk ve don stresi izlemektedir. Bunların haricinde kalan % 29'luk alanın diğer stres faktörlerinden etkilendiği, toplam kullanılabilen alanların sadece % 10'luk kısmının herhangi bir stres etkisi altında olmadığı belirtilmektedir (Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005).

İklim değişikliğine bağlı olarak artması öngörülen ciddi kuraklık olaylarının sonucunda atmosferik evaporasyon kayıplarının yükselmesi beklenmektedir (Teuling vd., 2013). Bu durum özellikle gelişimleri için fazla miktarda suya ihtiyaç duyan ve su noksanlığının çoğu zaman verim kayıplarına neden olduğu kültür bitkileri yetiştiriciliğinde önem arz etmektedir. Tarımsal anlamda kullanılan bitkilerin kuraklık toleranslarının artırılması yolunda ciddi adımların acil olarak atılması gerekliliği söz konusudur. Bitkilerde görülmesi beklenen biyolojik stres şiddetindeki artış pek çok araştırmacı tarafından irdelenmiştir (Carnicer vd., 2011; Peng vd., 2011; Williams vd., 2013; Vicente-Serrano vd., 2014).

Bitkiler kuraklık, sıcaklık, tuzluluk ve aşırı yağış gibi abiyotik stres koşullarına büyüme ve gelişmeleri en az zarar görecektir şekilde fizyolojik ve metabolik değişikliklerle tepki vermektedirler (Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005). Ancak, abiyotik stres koşullarında meydana gelen bu değişiklikler, uzun yıllardır üzerinde çalışılıyor olmasına rağmen her türlü mekanizmaları tam olarak anlayamamıştır. Bitki kuraklık stres tepkisini anlamak ve tarımsal anlamda önemi olan bitkilerin stres toleransını artırmak amaçlı çalışmalar irdelenerek yeni yaklaşımlar geliştirilmelidir.

Stres faktörleri mekanizmalarının açıklanabilmesi için farklı stres kaynakları altında bitkinin verdiği fizyolojik reaksiyonlar, etki süreleri ve çeşitleri, dayanıklılık mekanizmaları, hücre ve gen seviyesindeki fonksiyonları, tepki süreçleri, bitkide meydana gelen fizyolojik hasarın süresi ve kalıcılığının belirlenmesi önemlidir. Küresel iklim değişikliğine bağlı olarak giderek artması beklenen kuraklık ile mücadele edebilmek için mevcut gıda üretiminin korunması ve artırılması yaşam kalitesinin devamlılığını sağlamak açısından çok önemlidir.

Bu çalışmada vejetatif gelişim sürecinde kuraklık stresine karşı bitkilerin özellikle sebzelerin geliştirmiş oldukları fizyolojik tepkileri, süreç içindeki metabolik olayları ve etki süreleri irdelenerek alanda yapılmış önemli çalışmalar referans alınarak tartışılmıştır.

2. Kuraklık

Kuraklık; meteorolojik, tarımsal, hidrolojik ve sosyo-ekonomik olmak üzere dört alt başlığa ayrılmıştır. Kuraklık meteorolojik kuraklık olarak başlar, tarımsal ve hidrolojik kuraklık olarak gelişir ve sosyo-ekonomik kuraklık olarak etkileri gözle görülür hale gelir. Meteorolojik kuraklık, yağış esaslı olup uzun bir süre yağışın normal değerlerinin altına düşmesi olarak tanımlanırken, tarımsal kuraklık toprakta bitkinin ihtiyacını karşılayacak miktarda su bulunmaması olarak tanımlanır (Mengü vd., 2011). Hidrolojik kuraklık, nehir, göl ve yeraltı su kaynaklarında azalan su miktarı iken sosyo-ekonomik kuraklık diğer kuraklık çeşitlerine bağlı olarak ekonomik dengelerin bozulmasını içermektedir (Mishra ve Singh, 2010).

Kuraklık, farklı disiplinlere göre değişik şekillerde ifade edildiği için ortaya bir tanım karmaşası çıkmıştır. Dünya Meteoroloji Örgütü (WMO)'ne göre kuraklık uzamış ve aralıksız devam eden yağış azalmasıdır. Birleşmiş Milletler Kuraklık ve Çölleşmeyle Mücadele Sözleşmesi (UNCCD)'ne göre kuraklık, yağışların kaydedilmiş normal seviyelere göre belirgin biçimde azalmasıyla ortaya çıkan doğal bir fenomendir ve yeryüzü kaynaklarının üretim sistemlerini kötü etkileyen ciddi hidrolojik dengesizliklere neden olur. Birleşmiş Milletler Dünya Tarım Örgütü (FAO)'ne göre, kuraklık zararı, nem azalmasından dolayı ürünlerin zarar gördüğü yılların yüzdesine göre tanımlanır (Şahin ve Kurnaz, 2014).

Bu çalışmada toprak su miktarındaki azalmanın akabinde, tarımsal ürün miktarının azaldığı bir dönem olarak tanımlanan (Mishra ve Singh, 2010) tarımsal kuraklık dikkate alınacaktır.

2.1. Kuraklık stresinin bitki üzerindeki etkileri

Kuraklık stresinden etkilenmeleri bakımından bitki türleri ve çeşitleri, hatta organları arasında fizyolojik ve metabolik değişimler açısından önemli farklılıklar bulunmaktadır (Belkhodja vd., 1994). Genotipe bağlı olarak farklı şiddetlerde ortaya çıkan kuraklıktan etkilenme derecesi o genotipin stres altında geliştirdiği metabolik değişimlere, yani fizyolojik ve biyokimyasal tepkilere bağlıdır (Kayabaşı, 2011).

Bitkiler üzerindeki kuraklık stresi genel olarak su noksanlığı ve kuruma olarak iki tipe ayrılabilir (Smirnoff, 1993). Birinci grup olarak adlandırılan su noksanlığı stomalarda kapanmaya ve gaz değişiminde kısıtlamaya neden olan orta düzeydeki su kaybidir. Oransal su kapsamının yaklaşık % 70'de kaldığı hafif su noksanlığına maruz kalan bitkilerde stomaların kapanmasına bağlı olarak karbondioksit alımı kısıtlanmaktadır. Kuruma ise metabolizma ve hücre yapısının tamamen bozulmasına ve enzimle katalizlenen reaksiyonların durmasına neden olabilecek aşırı miktardaki su kaybı olarak tanımlanabilir (Smirnoff, 1993; Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005). Solmada, bitki sahip olduğu turgoru kaybederek hücrelerin çökmesine neden olmakta, ihtiyaç duyulan su geri verildiğinde solgunluk şiddeti azalarak bitki eski haline dönebilmektedir. Bununla birlikte, kuruma olayında solma çok ileri bir aşamaya geldiğinden, bitkinin eski haline dönmesi mümkün değildir (Kaçar, 2015). Kurumaya duyarlı vasküler bitkilerin çoğu vejetatif doku, % 30'un altındaki oransal su kapsamına ulaştıktan sonra iyileşme sürecine girememektedirler (Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005).

Bitki ihtiyacı olan suyu kök bölgesinden sağlayamadığı ve bu durum stres oluşturmaya başladığında bitkiler su kayıplarını azaltarak yada su alımını artırarak kurtulmaya çalışırlar (Bray, 1997) ve devamında bitkide oluşacak olan ilk etki bitkinin sahip olduğu turgoru yitirmesidir (Barlow vd., 1980). Yapraklarından terleme ile kaybedilen suyun bitki kökleri ile karşılanmaması ve yitirilen turgurun sonucu olarak, yaprak hücreleri plazmoliz durumuna geçerek pörsümektedir (Günay, 2005).

Su eksikliğinin erken etkilerinden birisi fotosentez oranındaki düşüş nedeni ile vejetatif büyümedeki azalmadır. Gövde büyümesi ve özellikle yaprak büyümesi su eksikliğine kök büyümesinden daha hassastır (Sağlam, 2004). Kurak koşulların olduğu ilk dönemlerde, bitki daha fazla suya ulaşabilmek için gövde uzamasını yavaşlatıp kök gelişimini tetikler (Öztürk, 2015). Gövde boyu üzerine olan olumsuz etkininin yanı sıra, kavun ve domates bitkisinde kuraklık stresinin belirgin şekilde ana gövde çapını da kısıtladığı belirlenmiştir (Gallardo vd., 2004). Diğer taraftan, kurak koşulların uzun sürmesi durumunda hem gövde hem de kök gelişimi durur, yaprak

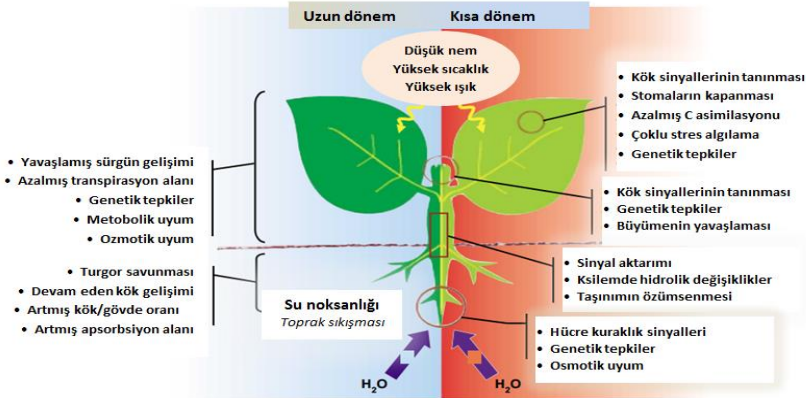
alanı ve yaprak sayısı azalır ve hatta bazı yapraklar sarararak dökülür (Anjum vd., 2011; Öztürk, 2015). Kuraklık stresi altında gelişimini tamamlamış bitkiler su stresi olmaksızın gelişimini tamamlamış bitkilere oranla daha düşük bir hacme sahip olma eğilimindedirler. Liu ve Stützel (2004), C4 bitkilerinden Çin ispanağında kuraklık stresi altında kök kuru ağırlığında artışın ve yaprak alanında azalmanın olduğunu bildirmişler, ayrıca kuraklığın, bitkinin su kaybeden ve su ayarlayabilen organlar arasındaki su oranı ile ilişkili olduğunu ortaya koymuşlardır. Çalışmada kullanılan tüm genotiplerde yaprak alanının düştüğü de belirlenmiştir. Bitki büyümesindeki azalma, sürgün ve kök meristemlerindeki hücre bölünmesinin ve hücrelerin genişlemesinin durmasına bağlı olarak gelişmektedir. Hücre bölünmesinin veya genişlemesinin durması ise su noksanlığı nedeniyle fotosentez oranının düşmesi ile doğrudan ilişkilidir (Anjum vd., 2011). Kuraklık stresinin fotosentezi olumsuz etkilediği pek çok araştırmacı tarafından belirtilmiştir (Chavez, 1991; Ganieva vd., 1997; Ruiz-Lozano vd., 2012; Osakabe vd., 2014, Raqazzi vd., 2014). Ashraf ve Arfan (2005), iki farklı bamya çeşidinin tarla kapasitesinin % 100 ve % 40 oranında sulanmasıyla kurak koşullarda yaprak su potansiyelinin her iki çeşitte de düştüğünü, yaprak oransal su kapasitesinin çeşitler arasında farklılık gösterdiğini belirtmişlerdir. Kuraklık stresi ile fotosentez oranı, transpirasyon oranı, stoma iletkenliği ve su kullanım etkinliğinin düştüğü saptanmıştır. Kuraklık stresi altında bitki zararlanması özellikle yapraklardaki yaprak su oranının düşmesi ile stomaların kapanması ve bunun sonucu olarak yaprak sıcaklığının artması ve buna bağlı olarak membran sistemlerinin zarar görmesiyle oluşan ardışık devam eden hücre ölümleridir (Farooq vd., 2009; Flexsas vd., 2004, 2007; Dolferus, 2014). Plazma membranının yapısı hücredeki sulu ortamın bir sonucu olup, hücreden su kaybıyla beraber, membran yapısı değişikliğe uğramaktadır. Su kaybına bağlı olarak hücrede hacim de azalma meydana gelir ve gerilim altındaki plazma membranında gerçekleşen çökme yırtılmaları yol açabilir. Bu zarar, normal hücresel metabolizmayı genelde kalıcı olarak bozmaktadır (Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005).

Ziska vd. (1990), stresin artışına bağlı olarak ribulozbisfosfat karboksilaz (Rubisco) aktivitesinde ve klorofil içeriğinde azalma olduğunu ortaya koymuşlardır. Shubha ve Tyagi (2007), yapmış oldukları çalışmada su stresi altındaki çalı fasulyesi bitkisinin klorofil değerleri ve tohum kalitesinin azaldığını, çözünebilir şeker miktarının ise arttığını tespit etmişlerdir. Buna karşın Ashraf ve Arfan (2005), kuraklık stresi altında bamya bitkisi klorofil miktarını belirlemiş ve stresle beraber klorofil miktarının arttığını belirtmişlerdir.

2.2. Kuraklık stresi altındaki bitkinin korunma mekanizmaları

Kuraklık stresi bitkilerde birçok fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler tepkileri başlatmakta, buna bağlı olarak bitkiler de strese cevap niteliğinde değişen çevre şartlarına uyum sağlayabilecek adaptasyon mekanizmaları geliştirmektedirler. Su noksanlığına karşı oluşturulan cevaplar, türe, genotipe, su kaybı şiddetine ve uzunluğuna, bitkinin gelişme durumuna, yaşına, organ ile hücre tipine bağlı olarak değişmektedir (Bray, 1997). Bitki fizyolojisinde kuraklık stresinin etkilerinden sakınabilmek için adaptasyon, kuraklıktan kaçınma ve kuraklık toleransı olmak üzere üç farklı strateji mevcuttur. Kuraklığa adaptasyon, kurak süreçlere dayanıklılık kapasitesini ifade ederken, kaçınma; protoplazmadaki su potansiyeli azalmasını zarar verecek kadar uzun sürmesini engelleyecek stratejiler, tolerans ise protoplazma zarar görmeden daha fazla kuruma göstermesi olarak tanımlanmıştır (Gürel ve Avciöğlü, 2001; Mundree vd., 2002). Kuraklıktan kaçınma mekanizmasına örnek olarak dokularında su depolayarak uzun sürelerce canlılıklarını sürdürebilen sukkulent bitkiler verilebilir (Salisbury, 1992). Streslen kaçınan bitkiler yalnızca orta şiddetteki kuraklık stresi durumunda hayatta kalırken, strese toleranslı bitki grupları ise koruyucu mekanizmalarını çalıştırmak suretiyle çok daha şiddetli kuraklık stresi durumunda hayatta kalabilirler (Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005). Bazı kuraklığa dirençli bitkilerin yaprakların mumla kaplı olması, güneş ışınlarına bağlı olarak yaprak yönünün değiştirilmesi ve yapraklarının kıvrılma potansiyelinin olması (Sağlam, 2004) gibi özellikler bitkinin kuraklık stresinden kaçınmak adına geliştirdiği mekanizmalar olarak gösterilebilir. Kuraklık toleransına ise su kıtlığı boyunca turgoru sürdürmek için koruyucu solutları sentezleyen çöl herdem yeşil bitkileri örnek verilebilir (Mundree vd., 2002; Kalefetoğlu ve Ekmekçi, 2005).

Su stresini algılayan bitkilerde ilk olarak ortaya çıkan adaptasyon mekanizması su kaybını engellemek amacıyla stomaların daralması veya kapanmasıdır (Osakabe vd., 2014). Bitki fotosentez oranı, açık stomalardan bitki yaprak dokusu içerisine alınan gaz formundaki karbondioksit miktarı ile ilişkilidir. Stomaların açık olması aynı zamanda bitkinin terleme ile su kaybetmesine de yol açmaktadır. Bu nedenle, kurak koşulların oluşması durumunda bitkiler, terleme ile su kaybını en aza indirmek amacıyla stomalarını hızlı bir şekilde kapatırlar. Buna bağlı olarak karbondioksit alınımları da azaldığı için bitki fotosentez oranında bir düşüş gerçekleşir (Chavez vd., 2003).



Şekil 1. Bitki kuraklık stresi uzun dönem (sol) ve kısa dönem (sağ) reaksiyonları (Chavez vd., 2003)

Kurak koşullar, bitki hücre turgor basıncını yani su potansiyeli miktarını değiştirmektedir. Bitki büyümesi üzerine stresin temel etkisi genellikle ozmotik basınç ile açıklanmaktadır. Bitki hücrelerinin kuraklık stresinden en az etkilenmelerini sağlamak için ozmotik dengeleme çok önemlidir ve bitkilerin kök ortamındaki ozmotik basınç değişimlerine karşı içsel ozmotik durumlarını ayarlayabilmek için özel mekanizmalara sahip olmaları zorunludur (Morgan, 1995). Bitkilerin ozmotik olarak bir denge sağlamalarına 'ozmotik uyum' denir (Hamada vd., 1992). Bitkiler, hayatta kalabilmek için toprak çözeltisinden çeşitli iyonları alarak ya da bazı organik bileşikler sentezleyerek ozmotik su kaybını en düşük seviyeye indirmelidir (Ashraf, 1994, Salama vd., 1994). Genel olarak ozmolit ismiyle anılan bazı yapılar hücre turgor dengesinin korunmasında rol oynayan bir grup çözünür madde sentezler ve biriktirirler (Öztürk, 2015; Tari vd., 2008). Bu maddeler asparajin, prolin ve glisin gibi serbest amino asitler, betain, organik asitler ve karbonhidratlar gibi farklı gruplardan olabilmektedir (Liang vd., 2013). Ozmotik uyumu sağlamakta görev alan ozmolitler, yaprak su basıncını dengeledikleri için stoma iletkenliğini artırır, fotosentezin devamlılığını sağlar ve böylece büyümeye yardımcı olurlar. Su dengesinin korunması ve hücre metabolik faaliyetlerinin sınırlı da olsa devam edebilmesi kurak koşullarda bitkilere kısa süreli bir dayanıklılık sağlamaktadır. Stres koşullarının uzun süreli devam etmesi durumunda ise ozmolit birikimi su eksikliğine bağlı olarak gerçekleşen turgor kaybını dengelemek için yeterli olmamaktadır (Öztürk, 2015). Kuraklık stresi ile oluşan reaktif oksijen türevlerinin

indirgenmesi ve birikimlerinin engellenmesi, bitkilerin stres koşulları ile mücadelelerinde diğer önemli bir etkidir (Öztürk, 2015). Çünkü kuraklık stresi ile fotosentez hızının düşüşüne bağlı olarak bitki bünyesinde hücre metabolizmasının doğal bir yan ürünü olan ve sinyal iletim mekanizmasında önemli rol oynayan tekli oksijen, süperoksit anyonu ve hidrojen peroksit gibi reaktif oksijen türevlerinin oluşması bitkilerin kuraklığa adaptasyon mekanizmaları içinde yer almaktadır (Anjum vd., 2011; Bhargava ve Sawant, 2013; Cabello vd., 2014).

Fotosentez, stomaların açılıp-kapanması, yaprak genişlemesi gibi önemli fizyolojik ve morfolojik olayların, yaprakta azalan turgor potansiyeli ile ilişkili olduğu ve stresin artmasıyla yaprak dokusunun oransal su kapsamının azaldığı ortaya koyulmuştur (Jones ve Turner 1978, Chaves, 1991). Bu nedenle bitkilerin yaprak dokusunun oransal su kapsamı bitkilerin strese karşı tepkileri konusunda ipuçları sunabilir. Bitki yapraklarının iyon içerikleri de bitkilerin kuraklık stresine karşı dayanımları konusunda yol gösterici olabilir. Kurak çevrelerde yetişen dayanıklı çeşitlerin gövdelerinde duyarlı çeşitlere göre daha az iyon biriktirdiği bilinmektedir (McKimmie ve Dobrenz, 1991; Ashraf vd., 1996). Çeşitli inorganik iyonların ve ozmolit olarak görev yapan değişik organik maddelerin birikimi (Wyn Jones, 1981), yapraklardaki fotosentetik aktivitelerin belirlenmesi (Sharma ve Hall, 1992; Belkhodja vd., 1994), hücre zarı geçirgenliğinde ortaya çıkan zararlar (Blum, 1985), kuru madde stres indeksi (Bouslama ve Schapanagh, 1984) strese dayanıklı bitkilerin seçiminde kullanılabilecek parametreler arasında sayılmaktadır (Kayabaşı, 2011).

Organizmaların strese verdikleri yanıtlar genetik yapılarına bağlı olarak değişmektedir (Chaves, 2003). Bitkiler, stresin algılanmasıyla başlayan ve hedef genlerin ifadesiyle sonlanan olaylar ağı ve art arda tetikleyiciler tarafından strese alışmaktadır. Bunlar stres uyarıcıları, taşıyıcılar, transkripsiyon düzenleyicileri, hedef genler ve stres tepkileridir.

C₃ grubu tahıllarda, transpirasyon ile kullanılan su karşılığında daha fazla karbon fiksasyonunun sağlanması ve karbonhidratların hasat edilen organlara taşınımının arttırılması uygulanabilecek bir fizyolojik yaklaşım olarak sunulmuştur (Tatar, 2009). Karpuzun kuraklığa karşı olan tepkileri bakımından C₃ bitkileri için çok uygun bir model olabileceği, kuraklık koşullarını kendi bünyesindeki su ile yapraklarında solma dahi olmadan kendini tolere edebileceği, yüksek güneş ışığı altındaki kuraklık koşullarında, karpuz yapraklarında citrulline, glutamate ve arginineni yüksek konsantrasyonda biriktirdiği saptanmıştır (Yokota vd., 2002; Karipçin, 2009). Yabani karpuz kuraklığa tolerant genotipleri, şiddetli kuraklık dönemlerinde

fotosentez yapan kısımlarını düzenleyebilen ve koruyabilme yeteneğine sahip genotipler olarak saptanmıştır (Kawasaki vd., 2000; Miyake ve Yokota, 2000; Karipçin, 2009). Kavunda kuraklık stresine tolerant genotiplerin belirlenmesinde citruline birikimi iyi bir belirleyici olarak dikkati çekmiştir (Kusvuran vd., 2013). Patlıcan bitkisinde yaprak su potansiyeli azaldıkça; stomaların kapanmasına bağlı olarak terleme ve fotosentez azalmıştır ve fotosentez sırasında CO₂ miktarında artış gözlenmiştir. Diğer sebzelere göre kuraklık koşullarında patlıcanda fotosentez daha iyi sağlandığı ve şiddetli strese maruz kalan bitkilerin tekrar sulanmasından 24 saat sonra, gaz değişim oranları tamamen düzeldiği belirlenmiştir (Behboudian, 2003). Bunun sebebi stresin stomalar üzerindeki geç etkisi ve kuraklığın fotosentez sistemi üzerine doğrudan etkileri olarak açıklanabilir.

Stres koşullarına biyokimyasal olarak dayanıklılığın artırılması için yeni stres proteinleri sentezi ve ozmotik düzenlemeler için gerek duyulan çözümler karbonhidratlar ve poliaminler gibi metabolitlerin birikiminin sağlanması önerilmesine rağmen (Guy vd., 1985, Kramer ve Wang, 1990), bu özellikler incelenerek kuraklığa tolerant genotip belirleme konusunda yüksek oranda korelatif bir ilişki belirlenmemiştir (Kayabaşı, 2011). Mevcut olarak bitkilerin kuraklığa maruz kaldıklarında uyarılan pek çok gen tanımlanmıştır (Cheong vd., 2003; Liu ve Baird, 2004; Hazen vd., 2005; Talame vd., 2007). Belirlenen bu genlerin su stresine karşı bitkinin adaptasyon mekanizmasındaki spesifik fonksiyonlarını tespit etmek amaçlı çalışmalar yapılmaktadır. Fakat bitkinin strese karşı tepkileri çok karmaşık olduğundan bu genlerin çoğu hala belirsizliğini korumaktadır (Bray, 2002; Chaves vd., 2003)

3. Sonuç

Çoğunlukla hücresel düzeyde oksidatif bir zararlanma olarak ortaya çıkan kuraklık stresi, kurak ve yarı kurak bölgelerde verimi etkileyen önemli bir faktördür. Son yıllarda iklim değişikliği gibi güncel konular, dünya su varlığı ve bu varlığın dünya coğrafyasında homojen olarak dağılmamış olması kurak ve yarı kurak geçiş bölgelerinde bulunan ülkelerde ciddi kaygılara dönüşmüştür. Mevcut su varlıklarının en yüksek su kullanım etkinliği ile tarımda kullanımı ve sürdürülebilirliğinin sağlanması için adımlar atılırken, bitki su ilişkileri de daha önemli hale gelmiştir. Dünyada ilerleyen yıllar içinde olması beklenen ciddi su yoksunluğu dönemlerinde nüfusun ihtiyacı olan gıda temini özellikle tarım alanında hayati bir gündem oluşturmuştur. Bu nedenle

bitki ıslah yöntemleri kullanılarak kuraklığa karşı dayanıklı çeşitlerin geliştirilmesi ve aşılı fidelerin kullanımı stres koşullarında öncelikli olarak yürütülen çalışmalar arasındadır. Bununla birlikte, bitki kök bölgesindeki suyun olası en uzun süre boyunca ve en iyi şekilde kullanılabilmesi için evaporasyonun düşürülmesi, toprak neminin tutulumunu arttıran bazı toprak düzenleyicilerin kullanılması, sulama suyu etkinliğinin artırılması, toprak nemini düzenli ve doğru bir şekilde takip edebilen sensörlerin sulama uygulamalarında kullanılması, bazı topoğrafik önlemlerin alınması ve kısmi kök kuruluğu gibi farklı sulama tekniklerinin denenmesi ile ilgili çalışmalar son yıllarda yoğun olarak yürütülmektedir. Kısıtlı su koşullarında hayatta kalabilen, veriminde nispeten düşük azalmalar gözlenen bitkilerin mekanizmaları ilgi alanı oluşturmuş, bu mekanizmalar incelenerek, strese dayanıklı genotipler belirlenmeye başlanmıştır.

Kuraklığın şekline ve bitkilerin fizyolojik olarak su ihtiyaçlarına bağlı olarak, üretim ve sulama yönteminin değiştirilmesi, biyoteknolojik yöntemler ile kuraklığa dayanıklılık ve yüksek su kullanım etkinliği özelliklerini kullanarak yeni çeşitlerin geliştirilmesi gelecek yıllar için gıda temini sağlanmasında önem arz etmektedir.

Kaynaklar

- Anjum, S.A., Xie, X., Wang, L., Saleem, M.F., Man, C., & Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6: 2026-2032.
- Ashraf, M. (1994). Breeding for salinity tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 13(1): 17-42.
- Ashraf, M., McNeilly, T., & Bradshaw, A.D. (1996). The potential for evaluation of salt (NaCl) tolerance of seven grass species. *New Phytologist*, 103: 299-309.
- Ashraf, M., & Arfan, M. (2005). Gas exchange characteristics and water relations in two cultivars of Hibiscus esculentus under waterlogging. *Biologia Plantarum*, 49 (3): 459-462.
- Barlow, E.W.R., Lee, J.W., Munns, R., & Smart, M.G. (1980). Water relations of developing wheat grains. *Australian Journal of Plant Physiology*, 7: 519-525.
- Behbodan, M. H. (2003). Responses of eggplant to drought. I. Plant water balance. *Scientia Horticulturae*, 7: 303-310.
- Belkhdja, R. Morales, F., Abadia, A., & Gomez-Aparisi, J. (1994). Chlorophyll fluorescence as a possible tool for salinity tolerance screening in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Physiology*, 104: 667- 673.
- Bhargava, S., & Sawant, K. (2013). Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. *Plant Breeding*, 132: 21-32.

- Blum, A. (1985). Breeding crop varieties for stress environments. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2(3): 199-238.
- Bousslama, M., & Schapanagh, W.T. (1984). Stress tolerance in soybeans 1. Evaluation of three screening techniques for heat and drought tolerance. *Crop Science*, 24: 933-937.
- Bray, E. (1997). Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science*, 2: 48-54.
- Bray, E.A. (2002). Abscisic acid regulation of gene expression during water-deficit stress in the era of the Arabidopsis genome. *Plant Cell and Environment*, 25: 153-161.
- Carnicer, J., Coll, M., Ninyerola, M., Pons, X., Sánchez, G., & Peñuelas, J. (2011). Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *The Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 108: 1474-1478.
- Chaves, M.M. (1991). Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 42: 1-16.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., & Pereira, J.S. (2003). Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30: 239-264.
- Cheong, Y.H., Kim, K.N., Pandey, G.K., Gupta, R., Grant, J.J., & Luan, S. (2003). CBL1, a calcium sensor that differentially regulates salt, drought, and cold responses in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 15: 1833-1845.
- Cabello, J.V., Lodeyro, A.F., & Zurbriggen, M. (2014). Novel perspectives for the engineering of abiotic stress tolerance in plants. *Current Opinion in Biotechnology*, 26: 62-70.
- Dolferus, R. (2014). To grow or not to grow: A stressful decision for plants. *Plant Science*, 2229: 247-261.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S.M.A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, 29: 185-212.
- Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., & Sharkey, T.D. (2004). Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C₃ plants. *Plant Biology*, 6: 269-279.
- Flexas, J., Diaz-Espejo, A., Galme's, J., Kaldenhoff, R., Medrano, H., & Ribas-Carbo, M. (2007). Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO₂ concentration around leaves. *Plant, Cell & Environment*, 30: 1284-1298.
- Gallardo, M., Thompson, R.B., Valdez, L.C., & Pérez, C. (2004). Response of stem diameter to water stress in greenhouse-grown vegetable crops. *Acta Horticulturae*, 664: 253-260.
- Ganieva, R., Allahverdiev, S., Bayromova, S., & Nafisi, S. (1997). Effect of polystimuline- K on maize (*Zea mays* L.) seedlings pigment apparatus formation on the sodium chloride salinity. *Turkish Journal of Botany*, 21: 253-257.

- Guy, C.L., Niemi, K.J., & Brambi, R. (1985). Altered gene expression during cold acclimation of spinach. *The Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 82: 3673-3677.
- Günay, A. (2005). Sebze Yetiştiriciliği. Cilt I, ISBN 975-00725-0-2, İzmir.
- Gürel, A., & Avcıoğlu, R. (2001). Bitkilerde Abiyotik Stres Faktörlerine Dayanıklılık Mekanizmaları. pp.288-326. In: Özcan, S., Gürel, E. & Babaoğlu, M. (Eds.), Bitki Biyoteknolojisi, Genetik Mühendisliği, S.Ü. Vakfı Yayınları, İzmir.
- Hamada, E.A.M., Homoud, M.A., Kirkwood, R.C., & El-Sayed, H. (1992). Studies on the adaptation of selected species of the Family Gramineae A. Juss to Salinization. *Afaeddes Repertorium*, 103: 128-798.
- Hazen, S.P., Pathan, M.S., Sanchez, A., Baxter, I., Dunn, M., Estes, B., Chang, H.S., Zhu, T., Kreps, J.A., & Nguyen, H.T. (2005). Expression profiling of rice segregating for drought tolerance QTLs using a rice genome array. *Functional and Integrative Genomics*, 5: 104-116.
- Jones, M.M., & Turner, N.C. (1978). Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiology*, 61: 122-126.
- Kaçar, B. (2015). Genel Bitki Fizyolojisi, Nobel Akademik Yayıncılık, Yayın No: 1243, Ankara.
- Kalefetoğlu, T., & Ekmeççi, Y. (2005). The effects of drought on plants and tolerance mechanisms. *Gazi Üniversitesi Fen Bilimleri Dergisi*, 18 (4): 723-740.
- Karipçin, Z.M. (2009). Yerli ve yabancı karpuz genotiplerinde kuraklığa toleransın belirlenmesi. Doktora Tezi, Çukurova Üniversitesi, Adana.
- Kayabaşı, S. (2011). Kuraklık stresinde yetiştirilen soyada (*Glycine max* L.) bazı fizyolojik parametreler ile prolin birikiminin araştırılması. Yüksek Lisans Tezi, Harran Üniversitesi, Şanlıurfa.
- Kawasaki, S., Miyake, C., Kohchi, T., Fujii, S., Uchida, M., & Yokata, A. (2000). Responses of wild watermelon to drought stress: Accumulation of an ArgE homologue and citrulline in leaves during water deficits. *Plant and Cell Physiology*, 41(7): 864-873.
- Kılıç, S. (2008). Küresel iklim değişikliği sürecinde su yönetimi, *İstanbul Üniversitesi Siyasal Bilgiler Fakültesi Dergisi*, 39: 161-186.
- Kramer, G.F., & Wang, C.Y. (1990). Effects of chilling and temperature preconditioning on the activity of polyamine biosynthetic enzymes in zucchini squash. *Journal of Plant Physiology*, 36(1): 115-119.
- Kusvuran, S., Dasgan, H.Y., & Abak, K., (2013). Citrulline is an important biochemical indicator in tolerance to saline and drought stresses in melon. The Scientific World Journal, Article ID 253414, 8 pages, <http://dx.doi.org/10.1155/2013/253414>. Erişim tarihi: 15 Eylül 2015.
- Liang, X., Zhang, L., Natarajan, S.K., & Becker, D.F. (2013). Proline mechanism of stress survival. *Antioxidants & Redox Signaling*, 19: 998-1011.
- Liu, F., & Stutzel, H. (2004). Biomass partitioning, specific leaf area and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to drought stress. *Scientia Horticulturae*, 102 (1): 15-27.

- Liu, X., & Baird, W.V. (2004). Identification of a novel gene, HAABRC5, from *Helianthus annuus* (Asteraceae) that is upregulated in response to drought, salinity, and abscisic acid. *American Journal of Botany*, 91: 184–191.
- McKimmie, T., & Dobrenz, A.K. (1991). Ionic concentrations and water relations of alfalfa seedlings differing in salt tolerance. *Agronomy Journal*, 83: 363-367.
- Mengü, G.P., Anaç, S., & Özçakal, E. (2011). Kuraklık yönetim stratejileri. *Ege Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi*, 48 (2): 175-181.
- Mishra, A.K., & Singh, V.P. (2010). A review of drought concepts. *Journal of Hydrology*, 391: 202–216.
- Miyake, C., & Yokota, A. (2000). Determination of the rate of photoreduction of O₂ in the water-water cycle in watermelon leaves and enhancement of the rate by limitation of photosynthesis. *Plant Cell Physiology*, 41: 335-342.
- Morgan, J.M. (1995). Growth and yield of wheat lines with differing osmoregulative capacity at high oil water deficit in seasons of varying evaporative demand. *Field Crops Research*, 40: 143-152.
- Mundree, S.G., Baker, B., Mowla, S., Peters, S., Marais, S., Willigen, C.V., Govender, K., Maredza, A., Muyanga, S., Farrant, J.M., & Thomson, J.A. (2002). Physiological and molecular insights into drought tolerance. *African Journal of Biotechnology*, 1:23-38.
- Osakabe, Y., Osakabe, K., Shinozaki, K., & Tran, L.P. (2014). Response of plants to water stress. *Front Plant Science*, 5: 86.
- Öztürk, N.Z. (2015). Bitkilerin kuraklık stresine tepkilerinde bilinenler ve yeni yaklaşımlar. *Türk Tarım-Gıda Bilim ve Teknoloji Dergisi*, 3(5): 307-315.
- Peng, C., Ma, Z., Lei, X., Zhu, Q., Chen, H., Wang, W., Liu, S., Li, W., Fang, X., & Zhou, X., (2011). A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature Climate Change*, 1: 467–71.
- Razzaghi, F., Jacobsen, S.E., Jensen, C.R., & Andersen, M.N. (2014). Ionic and photosynthetic homeostasis in quinoa challenged by salinity and drought – mechanisms of tolerance. *Functional Plant Biology*, 42(2): 136-148.
- Ruiz-Lozano, J.M., Porcel, R., Bárzana, G., Azcón, R., & Aroca, R. (2012). Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant drought tolerance: state of the art. pp. 335–362. In: Aroca, R. (Ed.), *Plant Responses to Drought Stress* Springer-Verlag, Heidelberg.
- Sağlam, A. (2004). Ağır kuraklık stresi geçirmiş *Ctenanthe setosa* bitkisinin yeni kuraklık koşullarına adaptasyon yeteneğinin araştırılması. Yüksek Lisans Tezi. Karadeniz Teknik Üniversitesi, Trabzon.
- Salama, S., Trivedi, S., Busheva, M., Arafa, A.A., Garab, G., & Erdei, L. (1994). Effects of NaCl salinity on growth, cation accumulation, chloroplast structure and function in wheat cultivars differing in salt tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 144 (2): 241-247.
- Salisbury, F.B., & Ross, C.W. (1992). *Plant Physiology*. Wadsworth Publishing Co., California.

- Sharma, P.K., & Hall, D.O. (1992). Changes in carotenoid composition and photosynthesis in sorghum under highlight and salt stresses. *Journal of Plant Physiology*, 140: 661-666.
- Shubha, V., & Tyagi, A.K. (2007). Emerging trends in the functional genomics of the abiotic stress response in crop plants. *Plant Biotechnology Journal*, 5 (3): 361-380.
- Smirnoff, N. (1993). The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist*, 125: 27-58.
- Şahin, Ü., & Kurnaz, L. (2014). İklim Değişikliği ve Kuraklık. İstanbul Politikalar Merkezi, Kuraklık Raporu, İstanbul.
- Talame, V., Ozturk, N.Z., Bohnert, H.J., & Tuberosa, R. (2007). Barley transcript profiles under dehydration shock and drought stress treatments: a comparative analysis. *Journal of Experimental Botany*, 58: 229-240.
- Tari, I., Camen, D., Coradini, G., Csiszar, J., Feiuc, E., Gêmes, K., Lazar, A., Madosa, E., Mihacea, S., Poor, P., Postelnicu, S., Staicu, M., Szepesi, A., Nedelea, A., & Erdei, L. (2008). Changes in chlorophyll fluorescence parameters and oxidative stress responses of bush bean genotypes for selecting contrasting acclimation strategies under water stress. *Acta Biologica Hungarica*, 59 (3): 335-345.
- Tatar, Ö. (2009). C3 grubu tahıllarda su kullanım etkinliğini arttırmaya yönelik stratejiler: Fizyolojik ve agronomik yaklaşımlar. *I. Ulusal Kuraklık ve Çölleme Sempozyumu*, 16-18 Haziran, Konya, s. 832-836.
- Teuling, A.J., van Loon, A., Seneviratne, S.I., Lehner, I., Aubinet, M., Heinesch, B., Bernhofer, C., Grünwald, T., Prasse, H., & Spank, U. (2013). Evapotranspiration amplifies European summer drought. *Geophysical Research Letters*, 40 (10): 2071-2075.
- Williams, A.P., Allen, C.D., Macalady, A.K., Griffin, D., Woodhouse, C.A., Meko, D.M., Swetnam, T.W., Rauscher, S.A., Seager, R., Grissino- Mayer, H.D., Dean, J.S., Cook, E.R., Gangodagamage, C., Cai, M., & McDowell, N.G. (2013). Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change*, 3:292-297.
- Wyn Jones, R.G. (1981). Salt Tolerance. pp. 271- 292. In:Johanson, C.B. (Ed), *Physiological Processes Limiting Plant Productivity*, Butter Worths, London.
- Vicente-Serrano, S.M., Lopez-Moreno, J., Beguería, S., Lorenzo-Lacruz, J., Sanchez-Lorenzo, A., García-Ruiz, J.M., Azorin-Molina, C., Morán-Tejeda, E., Revuelto, J., Trigo, R., Coelho, F., & Espejo, F. (2014). Evidence of increasing drought severity caused by temperature rise in southern Europe. *Environmental Research Letters*, 9: 044001, doi:10.1088/1748-9326/9/4/044001.
- Yokota, A., Kawasaki, S., Iwano, M., Nakamura, C., Miyake, C., & Akashi, K. (2002). Citrulline and DRIP-1 protein in drought tolerance of wild watermelon. *Annals of Botany*, 89: 825-832.
- Ziska, L.H., Seemann, J.R., & DeJong, T.M. (1990). Salinity induced limitations on photosynthesis in *Prunus salinica*, a deciduous tree species. *Plant Physiology*, 93: 864-870.