

İç Anadolu Kurak Sahalarında Abiyotik Bitki Stresleri*

Abiotic Plant Stresses in Central Anatolian Aridlands

 Abdullah Hüseyin DÖNMEZ¹,  Oktay YILDIZ¹

Özet

İç Anadolu kurak sahalarında bitki büyümesini etkileyen en önemli stres faktörleri kuraklık, sıcaklık, don, tuz ve bazı besin elementlerinin yararlanılabilir formlarının eksikliğidir. Bölge iklimsel olarak kurak olmasına rağmen mevsimsel kuraklıkta sık sık görülmektedir. Tuzlu topraklar bölge genelinde olmasa bile bazı taban arazilerde özellikle sodik toprak olarak sorun yaratmaktadır. Besin elementlerinden ise en çok fosforun yararlanılabilir formunun azlığı ile mikro besin elementlerinde demir, bakır ve çinko eksikliği öne çıkmaktadır. Bölgedeki ağaçlandırma çalışmalarının başarısı şimdiye kadar silvikültürel uygulamalarla açıklandığından bitki büyümesini sınırlayan çoğu mekanizma anlaşılabilir. Bu nedenle bitki büyümesini sınırlayan ekolojik ve fizyolojik stres faktörlerini konu alan çalışmalar bölgedeki restorasyon çalışmalarının başarısını artırabilir.

Anahtar Kelimeler: İç Anadolu, ağaçlandırma, kuraklık, Tuzluluk, Besin stresi

Abstract

Prevealing stress factors affecting plant performance in the Central Anatolian arid lands are drought, heat, frost, salt and lack of usable forms of some nutrients. Although the region is climatically arid, seasonal drought is frequently observed. Although not throughout the region, saline soils cause problems in some bottom lands, especially as sodic soils. Among the nutrients, the scarcity of the usable form of phosphorus iron, copper and zinc stand out. Since the success of afforestation efforts in the region has so far been explained by silvicultural practices, most mechanisms limiting plant growth have not been understood. Therefore, studies on ecological and physiological stress factors that limit plant growth can increase the success of restoration efforts in the region.

Keywords: Central Anatolia, afforestation, drought, Salinity, Nutrient stress

Geliş Tarihi: 27.05.2024, Düzeltme Tarihi: 21.09.2024, Kabul Tarihi: 23.09.2024

Adres: ¹Düzce Üniversitesi, Orman Fakültesi, Orman Mühendisliği Bölümü

E-mail: abdullahhuseyindonmez@duzce.edu.tr

*Bu çalışma, Düzce Üniversitesi, Lisansüstü Eğitim Enstitüsü, Orman Mühendisliği Anabilim Dalı'nda "İç Anadolu Kurak Sahalarında Dikim Çukuru, Hüyük asit ve Jasmonik uygulamasının, Toros sediri (*Cedrus libani*), karaçam (*Pinus nigra*), kızılçam (*Pinus brutia*), badem (*Prunus amygdalus*) ve içde (*Elaeagnus angustifolia*) fidanlarının tutma ve büyüme başarısına etkisi" isimli doktora tezinden üretilmiştir.

1. Giriş

Ağaçlandırma önemli bir restorasyon tekniği olup İç Anadolu kurak sahalarındaki erozyonla mücadelede büyük katkılar sağlamaktadır (Yıldız ve ark., 2021). Kurak sahalardaki ağaçlandırma başarısı genelde ilk birkaç yıllık çap boy ve yaşama oranları veriler üzerinden değerlendirilmektedir. Çalışmalarda bitkilerin ayakta kalması ve büyümesini etkileyen saha verimliliği, ekolojik ilişkiler, bitki fizyolojisi vb etkenler yeteri kadar değerlendirilmediğinden ağaçlandırma başarısı sınırlı kalmaktadır (Şekil 1).



Şekil 1. İç Anadolu kurak sahalarında sığ köklere sahip yer örtücü kuraklık stresinden kaçmak için hayat döngülerini yağmurların kesilmesinden birkaç hafta sonra sonlandırmakta, fakat ağaç türleri kurak dönemlerde de fizyolojik faaliyetlerini devam ettirmektedir.

Dolayısıyla bitkilerin yaşama oranlarını ve büyüme performanslarını arttıracak saha kaynakları ve streslerine yönelik araştırmalar bölgedeki ağaçlandırma çalışmalarına önemli katkılar sağlayacaktır.

2. Bitkilerde Stres

Bitkilerin fizyolojik faaliyetlerini ve büyümesini olumsuz olarak etkileyen durum ve etken stres olarak tanımlanmaktadır. Bitkiler stres koşullarına uyabilmek için genellikle fizyolojik, biyokimyasal ve morfolojik tepkiler gösterirler. Bu tepkiler genel olarak, metabolizmalarını değiştirmeyi, su kullanımlarını ayarlamayı, antioksidanlar veya fitokimyasallar gibi koruyucu bileşikler üretmeyi veya zararlılara ve hastalıklara karşı savunma mekanizmalarını etkinleştirmeyi içerebilir. Bununla birlikte, uzun süreli veya şiddetli stres, bitkinin uyum sağlama kapasitesini aşarak büyümesinin azalmasına, verim kayıplarına ve hatta ölümüne yol açabilir. Bu bakımdan bitkide meydana gelen stres durumunu ve etkilerini anlamak, stresin etkilerini azaltmak ve olumsuz koşullara karşı bitki

direncini artırmak için stratejiler geliştirmeye yardımcı olabilir (Büyük ve ark., 2012; Korkmaz ve ark., 2017).

Canlıların stres koşullarında göstermiş olduğu tepkiler farklılıklar göstermektedir. Hayvanlar hareket yeteneğine sahip olduğu için stres kaynaklarından kolayca uzaklaşabilmektedir. Diğer taraftan bitkiler sesil yapıları nedeniyle stresle mücadelede farklı tepki stratejileri geliştirmişlerdir (Schulze ve ark., 2005; Büyük ve ark., 2012). Bitkilere etki eden stres faktörleri biyotik ve abiyotik olarak iki ana başlık altında toplanabilir (Levitt, 1972). Biyotik stresler rekabet, enfeksiyonel bulaşlar (bakteri, virüs, mantar), parazitlik, av-avcı ilişkisi ile kısaca tanımlanabilir. Abiyotik stresler ise su, sıcaklık, ışık, besin gibi kaynak yetersizliklerinden meydana gelmektedir. Bu kaynakların hem azlığı hem de fazlalığı stres faktörü olabilmektedir. Abiyotik stresler çevresel kaynaklı oldukları için bu stresler bitkilerin büyüme, gelişme ve yaşam ortamı koşulları ile doğrudan ilişkilidir (Schulze ve ark., 2005). Abiyotik faktörlerin ne durumda veya hangi dozda stres kabul edileceği, türler arasında farklılık gösterdiği gibi aynı türün organları arasında bile büyük fark oluşturabilir (Schulze ve ark., 2005; Korkmaz ve ark., 2017). Dolayısı ile neden olduğu zararlar da bitkinin türüne, direncine ve elastikiyetine bağlı olarak değişiklik göstermektedir. Stresin bitki ve dolaylı olarak ekosistem üzerindeki tahrip etkisi ise stresin süresi ve şiddetinin yanında ekosistemin yapı ve işlevi ile yakından ilişkilidir (Dubey, 1994; Kadioğlu, 2004; Rao ve ark., 2006; Kosov ve ark., 2011; Büyük ve ark., 2012).

Bitkiler genellikle birden fazla stres faktörünün etkileşimine maruz kalmaktadır. Örneğin, Konya kapalı havzasında çoğunlukla kuraklık öne çıkan bir stres faktörüken, aşırı rüzgâr, sıcaklık ve don, besin kıtlığı, yüksek pH, geçirimsiz toprak, tuzluluk ve sodiklik problemleri de bitki gelişimini olumsuz olarak etkilemektedir. Dolayısıyla bitki gelişimi ve yaşama oranları değerlendirilirken sadece kuraklık gibi bir değişken üzerinden durumu açıklamak yeterli olmayabilir. Suzuki ve diğ. (2014) bitkilerin iki veya daha fazla stres koşulu altında tepki mekanizmalarının farklı olduklarını ve bitki performanslarının tekli strese gösterdikleri tepki ile değil stres faktörlerinin etkileşimiyle açıklanabileceğini ifade etmişlerdir. Örneğin, Mittler (2006)'da bitkiler ısı stresi boyunca yapraklarını soğutmak için stomalarını açarlar, ancak aynı bitki kuraklık stresine de maruz kalırsa stomalarını açamadığından yaprağın yüzey sıcaklığının artacağını bildirmektedir. Yine yapılan bazı çalışmalarda bitki türlerinde yüksek sıcaklık stresinin polen verimliliğini düşürdüğü, kuraklık stresinin ise ovaryum ve çiçek gelişimi üzerinde olumsuz etkiye sahip olduğu ortaya konmuştur. (Westgate, 1994; Prasad ve ark., 2011).

Dolayısı ile yapılan bu çalışmada İç Anadolu bölgesi ağaçlandırmalarında etkisi gözlemlenen kuraklık, tuz, besin eksikliği, sıcaklık ve don gibi bazı stres parametrelerine, bitki fizyolojisindeki etkileri ile meydana getirdikleri tepki mekanizmalarına yer verilmiştir.

2.1. Kuraklık Stresi

İklimsel ve mevsimsel kuraklık ile su kıtlığı sıklıkla birbirlerine karıştırılmaktadır. İklimsel kuraklık (aridity), bir yörede iklimin bitkisel ve hayvansal üretimi kısıtlayacak derecede nemden yoksun olmasını tanımlamaktadır. İklimsel kuraklık, uzun vadede ortalama su girdisi (yağış) ile su kaybının (evapotranspirasyon) bir sonucudur. Gerçekleşen kayıp girdiye yakın ve potansiyel kayıp girdiden fazla ise iklim kurak olarak nitelendirilmektedir. Dolayısıyla sadece yağış miktarı değil yağışın ne kadarının atmosfere buharlaştığı önemlidir. Mevsimsel kuraklık (drought) ise her iklimde (Karadeniz Bölgesi de dahil) görülebilen, aydan aya (veya daha sık) gerçekleşen nem dengesini ifade etmektedir. Su girdisi belirli bir ay için su kaybından az olursa, o ay veya aylar kurak olarak nitelendirilir. Bu dönemde yağışın ve buna bağlı olarak yeraltı suyunun ve dere akışının normalden düşük olması göze çarpar. Dolayısıyla iklimsel kuraklık (aridity) kalıcı, mevsimsel kuraklık (drought) ise geçici bir durumu ifade etmektedir. Eğer mevsimsel kuraklık iklimi kurak (arid) olan bir bölgede yazın olursa bu beklenen bir sonuçtur. Fakat mevsimsel kuraklık (drought) iklimi yağışlı veya kurak olan bir bölgede yağışlı sezonda gerçekleşirse su kıtlığı meydana gelir.

İç Anadolu kurak sahalarında yıllık ortalama yağış 300 mm civarında ölçülmesine rağmen mekânsal ve zamansal olarak homojen değildir. Büyüme sezonunda da toprağa su girdisi sürekli olmayıp ara-sıra yağışlı sonra uzun süre yağışsız genelde pikler halindedir. Bu nedenle, sahada hangi türün ayakta kalacağını büyüme döneminde piklerin sıklığı (yağış) ve bitkilerin pikler arası kurak döneme uyum stratejileri belirlemektedir.

Kurak bölgelerdeki baskın bitki türleri olan kserofitler su kıtlığının meydana getirdiği strese göre farklı stratejiler geliştirmiştir.

2.1.1. Kuraklıktan Kaçanlar (ephemeral)

Kuraklık sırasında bütün metabolik faaliyetlerini askıya alıp tohum veya spor aşamasına geçerler. Genel özellikleri, kısa boylu, yüksek kök/gövde oranına sahip ve çimlenme, büyüme, çiçeklenme ve tohum verme dahil hayat döngüsünü yağmurlu dönemin 2-3 hafta ardından tamamlanmaktadır.

2.1.2. Kuraklığa Direnenler

Kuraklık karşısında direnme kuraklık stresinden uzak duranlar ve kuraklık stresine direnenler olarak iki farklı şekilde meydana gelir. Kuraklık stresinden uzak duranlar, kuraklık olduğunda yüksek su potansiyelini koruyabilme stratejisine dayanır. Bu stratejilerden biri su tasarrufu yapmaktır. Bu tür bitkiler günde kendi ağırlıklarının 1/4300'de kadar suyu terlemeyle kaybederler. Su harcayanlar ise 1 saat içinde kendi ağırlıklarının 5 katına kadar suyu harcaabilirler. Su tasarruf edenlerin en iyi örneği sukkulent (kaktüs) ve bazı sklerofil (maki bitkisi) türleridir. Su harcayanlar ise çok derin kök sistemine sahip bitkiler olup bazen çok derinden getirdikleri suyu yüzeye akşam saatlerinde kısmen bırakarak hidrolik taşınma sayesinde yüzeyde bazı bitkilere de fayda sağlayabilir. Bu tür bitkilerin kök/gövde oranı çok yüksektir (Kozłowski ve Pallardy, 1997; Pallardy, 2008).

Kuraklık Stresine Direnenler ise hücre sularının yoğunluğunu artırarak osmotik potansiyeli düşürüp hücreleri diri (turgid) tutarak kurumaktan kurtulurlar. Bazı bitkiler de zarar görmeden uzun süre kuru halde durup nemli bulunca tekrar canlanmaktadır (yosun, liken, bazı eğreltiler). Bu tür bitkilere yeniden dirilen (resurrection) bitkileri denir.

Kuraklığa uyum sağlayan bitkilerde, sürgünler kısa, kök sistemi uzun, yapraklar küçük ve kalın, yaprak hücreleri küçük, hücre çeperi kalın, stomalar daha küçük; fakat daha yoğun, yapraklar tüylü (pubescent), palizat parankimasi daha gelişmiş, sünger parankimasi daha az gelişmiş, hücreler arası boşluklar dar, daha küçük ksilem hücreleri, yoğun lignin içeren organların oranı daha fazla, stomalar daha derine gömülüdür. Ayrıca kuraklığa uyum sağlamış bitkilerde fizyolojik ve biyokimyasal olarak şeker birikimi artar, hücre suyu daha yoğun, daha düşük osmotik potansiyel, hücre suyu daha az, birim yaprak yüzeyinden daha çok terleme, birim yaprak alanında daha hızlı fotosentez, daha düşük nişasta/şeker oranı, protoplasmik geçirgenlik fazla, solmaya karşı daha dirençli, daha erken çiçeklenme ve meyve oluşumu ve organlar daha uzun ömürlüdür (Kozłowski ve Pallardy, 1997; Pallardy, 2008).

Ot ve çalı türleri ağaçlara göre daha çok kılcal köke sahip olduklarından toprağın üst kısmında su rekabetinde daha avantajlıdır. Ağaçlandırma çalışmalarında diri örtü mücadelesi yapılmazsa fidanlar ilk yıllarda rekabeti kaybedebilir. Bu nedenle ot ve çalıların fazla olduğu ortamlarda ayakta kalan ağaç türlerinin çoğu kazık kök sistemine sahiptir. Su sıkıntısı olan ortamlardaki bir diğer sorun, bitki bünyesinde meydana gelen su açığından dolayı ksilemde su kolonunun kırılmasıyla kavitasyon oluşmasıdır (Manavalan ve Ngyuyen, 2012). Koniferler, geniş yapraklı türlere göre su kolonunun kırılmasına daha dirençli olduklarından

kurak sahalarda daha yangın olarak bulunmaktadı. Ayrıca su kıtlığı stomanın kapanmasına ve stomadan CO₂ ve diğér gaz girdisinin azalmasına neden olur. Bunun yanı sıra köklerden suyla alınan çözünmüş iyonlar da alınmamaktadır.

Bitkideki suyun durumunu ortaya koyan en iyi tanımlayıcı faktör ise yaprak su potansiyelidir. Ayrıca bitkiler bünyelerinde gerçekleştirdikleri bir dizi fizyolojik tepki mekanizmaları (osmotik ayarlama, absisik asit (ABA) sentezi, klorofil, prolin ve çözünmür şeker miktarı ve peroksidaz veya süperoksit dismutaz (SOD) aktivitesinin artışı) ile de bünyelerindeki su kaybının engellenmesini sağlayarak kuraklıkla mücadelesine katkıda bulunur (Luo, 2010).

İç Anadolu ağaçlandırma sahalarında bitki performansını etkileyen en önemli kaynak sudur. Büyüme sezonu fotoperiod veya hava sıcaklığı ile ilgili değil daha çok toprak suyu ile sınırlandırılmış olup genelde yaz ortasında sona ermektedir. Bölgede büyüme sezonu havaların ısınması ve baharda yağışla başlayıp kuraklığın şiddetlenmesiyle sona ermekte ve birkaç ayla sınırlıdır. Bu nedenle hedef türle rekabete giren otsu türlerin uzaklaştırılması, derin dikim, kök büyümesinin teşvik edilerek topraktaki tüketim zonunun arttırılması gibi uygulamalar bitki büyümesine önemli katkı sağlamaktadır (Şekil 2; 3).



Şekil 2. Çukur dikiminde yana doğru uzayan fidan köklerinin daha geç kuruyan alt topraktaki nemden faydalanmasına yardımcı olabilir.



Şekil 3. Bitki kökleri birkaç mm tüketim zonuna sahip olduklarından tüketim zonunu arttırmak için kök büyümesini arttıracak hümik asit gibi kimyasalların uygulanması bitki performansına katkıda bulunabilir.

2.2. Tuz Stresi

Tuzlu topraklar yağış/buharlaştırma oranınının 0.75 veya daha az olduğu yerlerde oluşur. Bazen de alçak düz arazilerin yüksek yerlerden sızan suyla yüksek taban suyuna sahip olan yerlerinde oluşur.

Kurak ve yarı kurak bölgelerde yağış az olduğundan baz oluşturan Ca^{+2} , Mg^{+2} , K^{+} ve Na^{+} gibi katyonlar yıkanamamaktadır. Bu yüzden toprakların baz doygunluk yüzdesi fazladır. Topraklarda yıkanma olmadığından Ca^{+} , Mg^{+} , K^{+} , Na^{+} klorit ve sülfatları birikerek tuzlu toprakları oluşturur. Bu tuzlar ya kayaların ayrışması ürünü veya sularla (yağmur, sulama) getirilmiştir. Sulanan arazilerin 1/3'ü kadarı suyla birlikte üst havzalardan getirilen tuzlardan etkilenmiş durumdadır. Ayrıca drenaj sistemi iyi olmayan ve/veya aşırı sulanan arazilerde de toprakta bulunan fazla su sıcak havalarda buharlaşırken kılcal su hareketi ile alt topraktan yüzeye tuzların taşınması, buharlaşma sonucunda da sudaki bu tuzların toprak yüzeyinde çöküp kalmasına neden olmaktadır. Tuzlu toprakların değişim bölgelerinin çoğu Ca^{+3} ve Mg^{+3} 'la işgal edilmiştir. Bazı topraklarda Na^{+} iyonu doygunluğu %15'i geçerse kesekler dağılır ve pH 8,5'in üstüne çıkar. Dağılan tanecikler boşlukları tıkayarak perkolasyonu yavaşlatır. Bu tür topraklar "sodik" topraklar olarak adlandırılır (Tan, 2011).

Toprakta tuz miktarı toplam çözünmüş tuz (TDS) olarak (mg/L) veya elektrik iletkenliğinden (EC) yararlanılarak hesaplanmaktadır. Bunlardan EC ölçümü daha kolay olduğundan daha çok tercih edilmektedir. Topraktaki EC değeri 4 dS m^{-1} 'in üzerine çıkarsa toprak tuzlu toprak olarak sınıflandırılmasına karşın çoğu hassas bitkiler 1 dS m^{-1} 'in üzerindeki sahalarda strese girebilmektedirler.

Tuz bitkilerin mevcut büyüme ve döl aktarımı süreçlerini olumsuz etkileyerek mevcut fizyolojik döngüsünü olumsuz etkileyen önemli bir abiyotik stresdir (Hirt ve Shinozaki, 2003). Tuz stresinin Primer etkileri; iyonik toksisite ve hiperozmolalitedir. Tuz bünyesindeki Na⁺ ve Cl⁻, hücre içerisinde sitoplazmanın sitosolik yapısını ve organellerin metabolik döngüsünün bozulmasına neden olmaktadır (Niu ve ark., 1995; Serrano ve ark., 1999; Zhu ve ark., 1998). Sekonder etkilerini ise K⁺ dengesi ve membran fonksiyon bozukluğu, fotosentez ve diğer biyokimyasal süreçlerin bozulması ile reaktif oksijen türlerinin (ROS) oluşumudur (Serrano ve ark., 1999; Hasegawa ve ark., 2000; Rodriguez-Navarro, 2000). Tuzlu sahalarda sulama suyunun kalitesi de düşmektedir (Hirt ve Shinozaki, 2003; Jenks ve Hasegawa, 2005). Kök etrafında biriken tuz, osmotik potansiyeli etkileyerek, yaprak içerisinde CO₂'in stomatal iletkenliğini, hücrenin hacmini ve hücrelerdeki su miktarlarını, fotosentezi ve bitkinin meristematik dokularını olumsuz etkilemektedir (Munns ve Sharp, 1993; Passioura ve Munns, 2000; Fricke ve Winfried, 2002). Tuzluluk normale dönse bile bitkide bazı yapıların eski halini alması mümkün değildir. Bitki bünyesine alınan su, zamanla metabolik etkinlikleri düzenlemeye çalışsa da yaşanan stresin fizyolojik tahribatını gerçekleştirerek hücrelerin yapısal formlarının bozulması, küçülme ve kalınlaşması, sürgünlerin etkilenmesi ve sonunda erken çiçeklenme veya daha az sayıda çiçek oluşumu sonucu bitkinin üremesini olumsuz olarak etkilemektedir (Shabala ve Munns, 2005).

2.3. Sıcaklık ve Don Stresi

Bitkilerde büyüme ve gelişmeyi etkileyen değişkenlerden biri de soğuk stresidir ancak bitkiler arasında bu stresle başa çıkma mekanizmaları farklılık göstermektedir (Levitt, 1980; Sakai ve Larcher, 2012). Soğuk stresi literatürde soğuk hasarı (>0°C) ve donma hasarı (<0°C) olarak sınıflandırılmıştır (Guo ve ark., 2018; Ding ve ark., 2019). Bazı bitkiler bu stres karşısında yüksek adaptasyon yetenekleri ile soğuğa uyum sürecinde metabolik mekanizmayı koruyabilmektedir. Fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler düzeydeki bu tepkiler membran ve hücre yapısının düzenlenmesine neden olmaktadır (Ding ve ark., 2019; Aslam ve ark., 2022).

Sıcaklık sıfırın altına düştüğünde solunum ve metabolik faaliyetler engellenir, suyun emilimi azalır ve sürenin uzamasıyla zarar gören hücre zarı bitkide ölüme neden olur. Bu durum sıfırın üzerindeki düşük sıcaklıklarda da benzer etkiler gösterse de bitkilerin dayanıklılıklarına bağlı olarak etkilenme süreleri farklılık gösterir. Soğuk stresine tepki mekanizmaları sinyalizasyon etkinlikleri, fitohormonlar, epigenetik kontrol olmak üzere 3 ana grupta toplanabilir. Sinyalizasyon sürecinde algı, membran modifikasyonu, hücre

yapısının yeniden düzenlenmesi, Ca^{+2} 'un sinyalizasyonu ve ROS birikimi yer almaktadır. Salgılanan fitohormonların başlıcaları ise absesik asit, oksin, etilen, sitokinin, gibrellik asit, salisilik asit, jasmonik asit ve brassinosteroidlerdir. Epigenetik kontrolde de Mikro RNA'lar (miR408, miR393, vb.), SVALKA gibi uzun kodlamayan RNA'lar, HDACs ve H3K9ac gibi kromatinin yeniden şekillenmesi yer almaktadır. Bitki bunlar neticesinde transkripsiyonel düzenleme gerçekleştirerek duyarlılığına bağlı olarak sınırlı coğrafi dağılım, değişmiş büyüme ve üreme toleransı, soğuk iklimlere ve soğuğa dayanıklı fenotip üretme gibi bir dizi uzun vadeli tepki mekanizması geliştirebilmektedir.

Bitkilerin doğal yaşam alanlarında sıcaklık farkının yanı sıra sıcaklığa maruz kalma süresi, miktar ve döngüleri de farklılık göstermektedir. Bu da stres sonucunda oluşan metabolik ve fizyolojik değişimlere ve homeostatik mekanizma sonucu pertürbasyona neden olmaktadır. Örneğin, yüksek sıcaklıklar hücrenin lipid özelliklerini değiştirerek sıvılaştıran membran yapısında bozulmaya neden olur. Bu da enzim aktivitesini değiştirerek, proteinlerde dengesizliğe ve aktif oksijen türlerinin (AOS) üretilmesine yol açar. Aynı zamanda antioksidanların da bu sıcaklık anomalilerinde etkili şekilde aktif olması mümkün olamayabilir. Stresin oluşturduğu bu tepkiler fotosentezin yapılamamasına ve diğer faktörlerin de etkisi ile fenolojik değişimlere, üreme yetersizlikleri ve/veya ölümlere neden olabilir (Hall, 2001; Jenks ve Hasegawa, 2005). Genellikle yüksek sıcaklığın yanında, kuraklık veya yüksek ışık şiddeti de aynı anda bitkide strese neden olmaktadır. Bu çoklu stres etkileşimlerine bitkinin tepki mekanizmaları çakışabilir. Dolayısı ile farklı streslerden gelen sinyal ve tepkiler incelenirken bu değişkenlerin göz önünde bulundurulması gerekir.

2.4. Besin Stresi

Kurak sahalarda genelde yüksek kirece bağlı Ca bulunmaktadır. Fakat bu kirecin çoğu aktif kireç değildir. Makro besin elementlerinde azot çoğu topraklarda eksik olduğundan özellikle kurak sahalarda has bir durum değildir. Kurak sahalarda makro besin elementlerinden en sıkıntılı fosfordur. Fosforun üç farklı iyon formu bulunmasına rağmen alkali topraklarda $Ca_5(PO_4)_3OH$ veya Ca-fosfat formları oluşur ve bunun da çözünürlüğü oldukça düşüktür. Dolayısıyla toprak pH'ı 8.0 civarı olduğunda fosfor eksikliğine sık rastlanır. Aşırı alkali topraklarda ise Na baskındır ve Na fosfat çözünebilir. Dolayısıyla toprak pH'ı 9.0 ve yukarısında P eksikliği görülmez (Binkley ve Fisher, 2013). Fosfor toprakta son derece hareketsiz olduğundan toprak analizi yaparken toprak yüzeyindeki değil kök bölgesindeki fosforun analiz edilmesi daha doğru sonuç verir. Çünkü yüzeydeki fosforu

bitki köklerine ulaşmayacağından çıkan analiz sonucu bitki için yararlanılabilir fosforu yansıtmaz.

Kurak sahalarda mikro besin elementleri nin çoğunun iyon formu azalmaktadır. Ancak bunlardan bitki gelişimini en çok sınırlayanlar demir, bakır ve çinkodur. Bakır topraktan Cu^{+2} iyonu olarak alınır. Toprak pH'ı yükseldikçe çözünürlüğü düşer. Bakır eksikliği en fazla organik topraklarda görülür. Bakır, klorofil ve bazı ko-enzimlerin yapısında bulunur, kloroplast proteini olan plastocyanin bileşiminde bulunur, fotosentez-I ve fotosentez-II tepkimeleri arasında elektron taşınımında görev alır, protein ve karbonhidrat sentezine katkıda bulunur ve azot bağlanmasına katkı yapar. Bakır oksijen ile tepkimeye girip yükseltgenen cytochrome oksit, absorbic asid oksit, ve polyphenol oksit gibi enzimlerin bileşenlerinde bulunur. Bakır alımı ile demir alımı birbirlerini olumsuz etkilemektedir.

Fazla bakır alımı demir eksikliğine benzer bir belirti gösterir. Bakır da bitki içerisinde hareketsiz olduğu için belirtiler ilkönce genç yapraklarda ortaya çıkar. Yapraklarda 1-15 ppm arası bakır bulunur. En önemli bakır gübresi hidratlanmış bakır sülfattır ($CuSO_4 \cdot 5H_2O$ -bordo bulamacının hammaddesi). Bakır eksikliği görüldüğünde toprağa 5 kg/ha civarında $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ verilmesi genelde yeterli olur. Ancak alkali topraklarda bakırın çözünürlüğü düşük olduğundan bu tür topraklarda şelat kullanılması veya yaprak gübresi olarak uygulanması daha uygundur.

Demir eksikliğinde genç yapraklarda sararma görülür. Genelde yaprak damarı yeşil kalır fakat damarlar arası sararır. Yıllık bitkilerde bu belirti büyüme sezonun başında toprak daha soğukken görülebilir. Fakat toprak ısınmaya başlayınca ve kökler de uzamaya başlayınca demirin yararlanılabilirliği artar ve bu belirtide bahar sonuna doğru kaybolabilir. Demir eksikliği ayrıca fazla kireçleme yapılan topraklarda, fazla mangan ve bakır içeren topraklarda da görülmektedir.

Çinko bitki yapraklarında 20 ppm civarı bulunur. Çoğu topraklarda 20-600 kg/ha Zn bulunur. Fakat bunun çok az bir kısmı çözeltiliye karışır. Nötüre yakın toprakların pulluk derinliğinde yaklaşık 1 kg /ha civarı Zn^{+2} bulunur. Toprak pH'ı 6.0'ın üzerinde Zn çözünürlüğü düşmektedir. Düzenli olarak hayvan gübresi kullanılan topraklarda Zn eksikliği pek görülmez. Eksikliği görülen topraklarda genelde $ZnSO_4$ olarak toprağa 2-20 Kg/ha oranında verilebilir. Ayrıca topraktan gübrelemede Zn-şelat ta kullanılmaktadır. Yapraktan gübrelemede ise %0.25 veya %1'lik sprey uygulanabilir.

Mikro besin elementleri çok az miktarda verildiğinden ve genelde pahalı olduğundan yaprak gübrelemesi daha çok tercih edilen bir yöntemdir. Topraktan verilmesi halinde ise iyon formundan çıkmamaları için şelatlanmış halde verilmektedir. Şelatlar metalik

katyonları hareketsiz hale getiren doğal veya sentetik organik bileşiklerdir. En önemli doğal şelatlar klorofil ve hemoglobindir. En önemli sentetik şelat ise etilendiamin tetraasetik asit (EDTA) olup bu yapıda hidrojen yerine bir katyon geçerek farklı besinlerin şelatları üretilir; örneğin Fe – EDTA, Zn – EDTA gibi.

3. Bitki Stresini Belirlemede Yararlanılan Değişkenler

Ölçüm yöntemleri, teknolojik ilerleme ve bilimsel çalışmalara bağlı olarak bitkilerin stres düzeyini belirlemede yararlanılan değişken sayısı ve nitelikleri her geçen gün değişmektedir. Örneğin, besinler arasında potasyum iyonları osmotik ayarlamaya yardımcı olur; silikon kök endodermal silisleşmesini artırır ve hücre su dengesini iyileştirir (Walker ve ark., 1996; Ashley ve ark., 2005; Kacar, 2005). Glisinbetain, prolin ve diğer amino asitler, organik asitler ve polioller içerir düşük moleküler ağırlıklı osmolitler, kuraklık altında hücre fonksiyonlarının sürdürülmesi için çok önemlidir (Klepek ve diğ., 2005; Iqbal ve diğ., 2014; Farooq ve diğ., 2015). Salisilik asit, oksinler, giberellinler, sitokinin ve absisik asit gibi bitki büyüme maddeleri, bitkinin kuraklığa karşı tepkisini modüle eder. Poliaminler, sitrülün ve çeşitli enzimler antioksidan etki göstererek su eksikliğinin olumsuz etkilerini azaltır (Westwood, 1993). Moleküler düzeyde, dehidrasyona duyarlı element bağlama geni, akuaporin, geç embriyogenezde bol proteinler ve dehidrinler gibi kuraklığa duyarlı birkaç gen ve transkripsiyon faktörü tanımlanmıştır (Kaur ve Asthir, 2017). Bitki kuraklık toleransı tohumlara ozmoprotektan uygulaması, büyüyen bitkilere eksojen uygulanması ve ayrıca kuraklığa dayanıklılık mühendisliği gibi stratejilerin benimsenmesiyle yönetilebilir (Supriya ve diğ., 2022; Khan ve diğ., 2024).

Strese neden olan birçok çevresel faktöre karşı bitkilerin geliştirdiği tepkilerden biri prolin artışıdır. Prolin ile ilgili birçok çalışma yürütülmüş olmasına rağmen biyolojik işlevleri hakkında henüz tam sonuç elde edilememiştir. Prolinin yapısı metabolizma için gerekli proteinogenik bir aminoasittir (Szabados ve ark., 2010). Yapılan çalışmalarda, kuraklık (Choudhary ve ark., 2005), aşırı tuzluluk (Yoshida ve ark., 1995), fazla ışık ve UV (Saradhi ve ark., 1995), ağır metal (Schat ve ark., 1997), oksidatif stres (Yang ve ark., 2009) ve biyotik streslere (Fabro ve ark., 2004; Haudecoeur ve ark., 2009) karşı prolin birikimi gözlemlenmiştir (Szabados ve ark., 2010). Birçok çalışmada prolin birikiminin stres altındaki bitkilerde koruyucu bir işlev üslendiği vurgulansa da (Hare ve Cress, 1997; Kishor ve ark., 2005; Verbruggen, 2008; Szabados ve ark., 2010) yapılan bazı çalışmalarda hala durumun bu kadar açık olmadığı vurgulanmıştır. Yani her abiyotik stres altındaki bitki prolin birikimi gerçekleştirmez (Szabados ve ark., 2010). Yapılan çalışmalarda prolin içeriği

kuraklığa dayanaklı pirinç tanelerinde yüksek bulunurken (Choudhary ve ark.,2005; Szabados ve ark., 2010), arpada tuz toleransı ile ilişkisi tespit edilememiştir (Chen ve ark., 2007; Widodo ve ark., 2009; Szabados ve ark., 2010). Sonuç olarak prolinin bitkiler için uyumlu bir osmolit olmasının yanı sıra, son çalışmalarla stres adaptasyonu, onarım ve bitki içerisindeki sinyalleşmede de yer alarak birçok işleve sahip olduğu ortaya konmuştur (Szabados ve ark., 2010).

Sinyal reaksiyon özelliği gösteren diğer bir yapı da reaktif oksijen yapılarıdır. Reaktif oksijenler, atmosferde bulunan oksijenin kısmen indirgenmiş veya uyarılmış halleridir (Halliwell, 2015; Mittler 2017). Hücre içerisinde sinyalizasyon dan sorumlu moleküller olmalarının yanı sıra aerobik metabolizmaların toksik özellikteki yan ürünleridir (König ve ark., 2012; Foyer ve ark., 2013; Vaahtera ve ark., 2014; Mignolet-Spruyt ve ark., 2016; Mittler, 2017). Hücresel yapılarda bulunan ve normal şartlar altında dengede bulunan ROS'lar singlet oksijen ($1/2 O_2$), süperoksit anyonu (O_2^-), hidrojen peroksit (H_2O_2) ve hidroksil radikali (OH^-)'dir (Büyük ve ark., 2012; Halliwell, 2015). Reaktif oksijenler genellikle kloroplast, mitokondri ve peroksizomlarda oluşur. Aynı zamanda da yüksek redoks potansiyeline sahip olan proteinlerin veya moleküllerin olduğu diğer hücresel bölümlerde de oluşabilir (Mittler ve ark., 2004; Mittler, 2017). Görevlerini tamamlayan bu yapı bir dizi antioksidatif enzim ve antioksidan tarafından detoksifiye edilerek ortamdaki uzaklaştırılır. Diğer tüm mekanizmalarda olduğu gibi reaktif oksijenlerin kararsız hale neden olabilecek durumların oluşması oksidatif strese neden olur (Halliwell, 2015; Mittler ve ark., 2004; Mittler ve ark., 2011; Vaahtera ve ark., 2014; Mignolet-Spruyt ve ark., 2016; König ve ark., 2012; Foyer ve ark., 2013; Mittler 2017). Ancak bu durum reaktif oksijenleri kötü yapmaz çünkü atmosferik oksijenin var olduğu zamandan yani 2,4 ila 3,8 milyar yıl önceden beri dünyada var olmuş olması bunca zamandır korunuyor olması ve gelişim süresince yok olmamış olması bu durumu desteklemektedir (Halliwell, 2015; Boyd ve ark., 2014; Mittler ve ark., 2011; Vaahtera ve ark., 2014; Mignolet-Spruyt ve ark., 2016; König ve ark., 2012; Foyer ve ark., 2013; Mittler, 2017). Ayrıca reaktif oksijenlerin etkisiz hale getirilmesinden sorumlu enzim süperoksit dismutazın da çok önceden beri var olması bu durumu desteklemektedir (Mittler, 2017).

Bitkilerde strese karşı geliştirilen tepkilerden en iyi çalışan sinyal reaksiyonlarından biri de ABA aracılık ettiği stoma kapanma sürecidir. Bitkiler suyun eksikliğine bağlı stres meydana geldiğinde bünyelerinde ABA depolarlar. Fiziksel etmenlerin neden olduğu (kuraklık, osmotik, vb.) stres koşullarında, etki mekanizmalarını belirleyerek her bir etki karşısındaki sinyal akışının irdelenmesi, verilecek tepkinin şekillenmesinde büyük önem arz

etmektedir. Dolayısıyla bu hormon çok yönlü stres tepkileri için kritik öneme sahiptir (Cutler ve diğerleri, 2010; Song ve ark., 2016). ABA genellikle su kıtlığı ile olsa da diğer stres durumlarında karotenoid öncülleri tarafından yaprakta ve kökte sentezlenirler. Ksilem öz suyu asidik bir yapı göstermesi mezofil hücrelerinde ABA'nın alınımı kolaylaştırır. Stres faktörü oluşumunun ilk aşamalarında ksilemin pH'ı artar ve bu durum ABA'nın ayrılmış haldeki formunun oluşumunun destekler ve sonuç olarak koruyucu hücrelere daha fazla ABA ulaşır. ABA tarafından seçici olmayan iyon kanallarının hızlı aktivasyonu, membran depolarizasyonunu tetikler ve bu durumda anyon kanallarını aktive eder ve sonucunda malat kaybı ve/veya malatın nişastaya dönüşümü, koruyucu hücre turgorunun kaybına ve stoma kapanmasına yol açar (Rhodes ve ark., 2001).

Bitki büyümesi için önemli sinyal moleküllerinden olan etilen, tohumun çimlenmesinden saçak kök yapımına ve hatta meyve oluşumuna varan birçok bitkisel fonksiyonda rolü vardır. Ancak diğer tüm durumlar gibi etilen durumunda da stresin beraberinde getirdiği aşırı artış sonucunda bitki gelişimi durmaktadır. Bu yüzden bitki stres etileni olarak da anılmaktadır. Yapılan bazı çalışmalarda etilenin meydana gelmesi için S-adenosyle methionine (SAM) 'nin aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC)'ye dönüşümünün ardından ACC'nin etilene dönüşümünü içeren ACC-oxidaz enziminin katalize ettiği iki basamaklı işlem sonucunda mümkün olmaktadır (Yang ve ark., 2009; Arshad ve Frankenberger, 1993; Glick, 2014; İmriz ve ark., 2014).

Bitkiler bazı stres koşullarına verdiği cevaplara değinecek olursak, osmotik bileşen içeren çevresel etmenlerin neden olduğunu streslerde bitki su dengesi bozularak hücrel dehidrasyonlar meydana gelmekte ve bu da iç denge mekanizmasını bozmaktadır. Bitki bu durum karşısında içerisindeki su iletimini ve kontrol altındaki iyon dengesini oluşturarak su geçişinde rol oynayan hidrofilik transmembran kanallar olan aquaporinlerin ve iyon taşıma sistemlerinin aktivasyonunu/inaktivasyonunu kapsayan bir dehidrasyon temel cevap mekanizması oluşturmuştur (Munns, 2002; Wang ve ark., 2003; Vinocur ve ark., 2005; Zhu, 2000; Büyük ve ark., 2012).

Bitkiler strese karşı bazı protein (osmolitler, ısı şoku proteinleri ve LEA (late embryogenesis abundant)) yapıları ile de cevap vermektedir (Büyük ve ark., 2012). Osmolitlerin temel görevi stresin neden olduğu ROS'un temizlenmesidir. Bununla beraber sitoplazmada suyun, apoplast ve vakuollerde de sodyumun tutulumu ile hücre korumasını sağlamaktadır (Smirnoff ve ark., 1989; Büyük ve ark., 2012). Isı şoku proteinleri ise hücre düzeni oluşturma, hücre içerisinde uygun halde olmayan proteinlerin birikimini önleme, hasar almış polipeptitleri bağlama gibi hücre içi birçok görevde yer alarak, strese karşı

hücreyi korumaktadır (Henle ve ark., 1999; Chiba ve ark., 2006; Büyük ve ark., 2012). Tuz stresine yanıt olarak bitkisel dokularda çoğu geç embriyogenez açısından zengin, şaperonlara benzer özelliklere sahip LEA () proteinlerinde olan bir artış meydana gelir (Ingram & Bartels, 1996) Bu proteinler osmotik stres sırasında protein yapısının koruyarak tuz ve kuraklık stresine karşı tepki mekanizması oluştururlar (Ingram & Bartels 1996).

Bitkilerde oksidatif stres cevap mekanizmaları antioksidan sistemler olarak da anılmaktadır. Oksidasyon ile mücadele eden bu maddeler enzimatik olmayan (askorbik asit, tokoferoller (vitamin E), karotenoidler, glutatyon ve fenolik bileşikler) ve enzimatik olan antioksidanlar (süperoksit dismutaz, askorbat peroksidaz, glutatyon peroksidaz ve katalaz) olmak üzere sınıflandırılır (Smirnoff, 2005; Büyük ve ark., 2012). Enzimatik olmayan yapılarda olan askorbik asit, hücre yapısında kloroplast, apoplast, vakuol ve sitozolde bulunan fazlaca bulunan güçlü antioksidandır. Asıl görevi süper oksit anyonu, hidroksil radikali ve hidrojen peroksidin temizlenmesidir (Khan ve ark., 2008; Foyer ve ark., 2013; Büyük ve ark., 2012).

4. Sonuç

İç Anadolu kurak sahalarında ağaçlandırma başarısı genelde sahanın insan ve hayvan baskısından korunması, dikilen fidanların türü ve orijini, dikim aralığı vb. silvikültürel uygulamalarla açıklanmaya çalışılmaktadır. Fakat silvikültürel değişkenler bitki büyümesini etkileyen birçok mekanizmayı açıklamakta yetersiz kalmaktadır. Bu nedenle, ağaçlandırma başarısını artırmak için elde edilen sonuçların ekolojik ve fizyolojik mekanizmalarının belirlenmesi gerekmektedir. Bölgedeki ağaçlandırma uygulamalarının değerlendirilmesinde ana stres faktörlerinin belirlenmesi ve bu stres kaynaklarının ortadan kaldırılması için yapılacak çalışmalar restorasyon çalışmalarının başarısına önemli katkılar sunacaktır.

Teşekkür

Bu çalışma İç Anadolu Kurak Sahalarında Dikim Çukuru, Hümik Asit ve Jasmonik Uygulamasının, Toros Sediri (*Cedrus libani*), Karaçam (*Pinus nigra*), Kızılçam (*Pinus brutia*), Badem (*Prunus amygdalus*) Ve İğde (*Elaeagnus angustifolia*) Fidanlarının Tutma ve Büyüme Başarısına Etkisi isimli ve 120 O 688 numaralı TÜBİTAK projesi tarafından desteklenmiştir.

Kaynaklar

- Ahuja I, de Vos RC, Bones AM, & Hall RD. (2010). Plant molecular stress responses face climate change. *Trends in Plant Science*, 15, 664–674.
- Arshad M., & Frankenberger Jr. W.T., (1993). *Microbial production of plant growth regulators*. In: Blaine F., MEETING Jr. (Eds.), *Soil Microbial Ecology*, New York: Marcel and Dekker, Inc.
- Ashley, M. K., Grant, M. & Grabov, A., (2005), Plant responses to potassium deficiencies: a role for potassium transport proteins, *Journal of Experimental Botany*, 57 (2), 425-436.
- Aslam, M., Fakher, B., Ashraf, M. A., Cheng, Y., Wang, B., & Qin, Y. (2022). Plant low-temperature stress: signaling and response. *Agronomy*, 12, 702.
- Binkley, D. and R.F. Fisher. (2013). *Ecology and Management of Forest Soils*. Fourth Edition, John Wiley & Sons, New York.
- Büyük, İ., Soydam-Aydın, S., ve Aras, S. (2012). Bitkilerin stres koşullarına verdiği moleküler cevaplar. *Turkish Bulletin of Hygiene & Experimental Biology/Türk Hijyen ve Deneysel Biyoloji*, 69(2).
- Chen, Z., Cuin, T. A., Zhou, M., Twomey, A., Naidu, B. P., & Shabala, S. (2007). Compatible solute accumulation and stress-mitigating effects in barley genotypes contrasting in their salt tolerance. *Journal of experimental botany*, 58(15-16), 4245-4255.
- Chiba, S., Yokota, S. I., Yonekura, K., Tanaka, S., Furuyama, H., Kubota, H., ... & Matsumoto, H. (2006). Autoantibodies against HSP70 family proteins were detected in the cerebrospinal fluid from patients with multiple sclerosis. *Journal of the neurological sciences*, 241(2), 39-43.
- Choudhary, N. L., Sairam, R. K., & Tyagi, A. (2005). Expression of Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase gene during drought in rice (*Oryza sativa* L.). *Ind. J. Biochem. Biophys*, 42, 366–370.
- Cutler, S.R., Rodriguez, P.L., Finkelstein, R.R., & Abrams, S.R. (2010). Abscisic acid: Emergence of a core signaling network. *Annu.Rev.Plant Biol.* 61, 651–679.
- Dietrich, D. (2018). Hydrotropism: How roots search for water. *J. Exp. Bot.*, 69, 2759–2771.
- Ding, Y., Shi, Y., & Yang, S. (2019). Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants. *New Phytol.*, 222, 1690–1704.

- Doğan, O. (2011). "Çölleşme nedir? nasıl mücadele edilir?" Kurak ve Yarıkurak Alan Yönetimi Çalıştayı, 5-8 Aralık 2011, Ürgüp, Nevşehir. 262-268.
- Dubey, R.S. (1994). *Handbook of Plant and Crop Stress*. New York: Marcel Dekker, 227.
- Durumel, M. H. (2018). *Ozmotik stres altındaki domates bitkisinde GABA uygulamasının bazı biyokimyasal parametreler üzerine etkisi*. Yüksek Lisans Tezi. Aksaray Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, Aksaray.
- Fabro, G., Kovács, I., Pavet, V., Szabados, L., & Alvarez, M. E. (2004). Proline accumulation and AtP5CS2 gene activation are induced by plant-pathogen incompatible interactions in Arabidopsis. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 17(4), 343-350.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. M. A. (2009). *Plant drought stress: effects, mechanisms and management*. In *Sustainable agriculture*. 153-188. Springer, Dordrecht.
- Foyer, C., H., & Graham N. (2013). Redox signaling in plants. *Antioxidants & Redox Signaling*, 18(16), 2087-2090.
- Fricke, W., & Winfried, S., P. (2002). The biophysics of leaf growth in salt-stressed barley. A study at the cell level. *Plant Physiology*, 129(1), 374-388.
- Glick, B.R. (2014). Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world, *Microbiological Research*, 169(1), 30-39.
- Guo, X., Liu, D., & Chong, K. (2018). Cold signaling in plants: Insights into mechanisms and regulation. *Journal of integrative plant biology*, 60(9), 745-756.
- Hall, A., E. (2001) *Crop responses to the environment*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Halliwell, B., & Gutteridge, J. M. (2015). *Free radicals in biology and medicine*. Oxford University Press, USA.
- Hare, P. & Cress, W. (1997) Metabolic implications of stress induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regul.*, 21, 79-102.
- Hasegawa, P. M., Bressan, R. A., Zhu, J.-K. & Bohnert, H. J. (2000) Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 51, 463-499.
- Haudecoeur, E., Planamente, S., Cirou, A., Tannieres, M., Shelp, B. J., Morera, S., & Faure, D. (2009). Proline antagonizes GABA-induced quenching of quorum-sensing in *Agrobacterium tumefaciens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(34), 14587-14592.

- Henle, K.J., Jethmalani, S.M., & Nagle, W.A. (1999). Stress proteins and glycoproteins. *Int Mol Med*, 1, 25-32.
- Hirt, H., Shinozaki, K. (2003). *Plant responses to abiotic stress* (Vol. 4). Springer Science & Business Media.
- Holmberg, N., & Bülow, L. (1998). Improving stress tolerance in plants by gene transfer. *Trends in plant science*, 3(2), 61-66.
- İmriz, G., Özdemir, F., Topal, İ., Ercan, B., Taş, M. N., Yakışır, E., ve Okur, O. (2014). Bitkisel üretimde bitki gelişimini teşvik eden rizobakteri (PGPR)'ler ve etki mekanizmaları. *Elektronik Mikrobiyoloji Dergisi*, 12(2), 1-19.
- Iqbal, N., Umar, S., Khan, N.A., & Khan, M.I.R. (2014). A new perspective of phytohormones in salinity tolerance: regulation of proline metabolism. *Environ. Exp. Bot.* 100, 34e42.
- Jenks, M. A., & Hasegawa, P. M. (Eds.). (2005). *Plant abiotic stress* (pp. 270-270). Blackwell Pub.
- Ingram, J. & Bartels, D. (1996) The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47, 377–403.
- Kacar, B., 2005, *Potasyumun bitkilerde işlevleri ve kalite üzerine etkileri*, Potasyumun Yeri ve Önemi Çalıştayı, Eskişehir, 20-30.
- Kadioğlu, A. (2004). *Bitki fizyolojisi*. Trabzon: Lokman Yayın, 453.
- Kaur, G., & Asthir, B. (2017). Molecular responses to drought stress in plants. *Biologia Plantarum*, 61(2), 201-209.
- Khan, A., & Ashraf, M. (2008). Exogenously applied ascorbic acid alleviates salt-induced oxidative stress in wheat. *Environmental and experimental botany*, 63(1-3), 224-231.
- Khan, Z., Jan, R., Asif, S., Farooq, M., Jang, Y. H., Kim, E. G., ... & Kim, K. M. (2024). Exogenous melatonin induces salt and drought stress tolerance in rice by promoting plant growth and defense system. *Scientific Reports*, 14(1), 1214.
- Kishor, P. K., Sangam, S., Amrutha, R. N., Laxmi, P. S., Naidu, K. R., Rao, K. S., ... & Sreenivasulu, N. (2005). Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current science*, 424-438.
- Klepek, Y., Geiger, D., Stadler, R., Klebl, F., Landouar-Arsivaud, L., Lemoine, R., Hedrich, R., & Sauer, N. (2005). Arabidopsis polyol transporter 5, a new member of the monosaccharide transporter-like superfamily, mediates H₂O-symport of numerous substrates, including myoinositol, glycerol, and ribose. *Plant Cell*, 17, 204e218.

- Kosová, K., Vítámvása, P., Prášila, I. T. & Renaut, J., (2011). Plant proteome changes under abiotic stress - Contribution of proteomics studies to understanding plant stress response, *Journal of Proteomics*, 74, 1301-1322.
- Kozlowski, T.T., & Pallardy, S.G. (1997). *Physiology of Woody Plants* Second Edition. Academic Press. New York.
- König, J., Muthuramalingam, M., & Dietz, K. J. (2012). Mechanisms and dynamics in the thiol/disulfide redox regulatory network: transmitters, sensors and targets. *Current opinion in plant biology*, 15(3), 261-268.
- Levitt J. (1972). *Responses of plants to environmental Stresses*. New York, London: Academic Press, 697.
- Levitt, J. (1980). *Responses of Plants to Environmental Stresses: Chilling, freezing, and high temperature stresses*. Second Ed., Vols. I II. New York and London Academic Press.
- Luo, L. (2010) Breeding for water-saving and drought-resistance rice in China. *Journal of Experimental Botany*, 61, 3509–3517.
- Manavalan, L., P., & Ngyuyen, H., T. (2012). *Drought tolerance in Crops: Physiology to Genomics Plant stress physiology*. Shabala, S. (Ed.). Cabi.
- Mignolet-Spruyt, L., Xu, E., Idänheimo, N., Hoerberichts, F. A., Mühlenbock, P., Brosché, M., ... & Kangasjärvi, J. (2016). Spreading the news: subcellular and organellar reactive oxygen species production and signalling. *Journal of experimental botany*, 67(13), 3831-3844.
- Mittler, R., Vanderauwera, S., Gollery, M., & Van Breusegem, F. (2004). Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in plant science*, 9(10), 490-498.
- Mittler, R. (2006). Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in plant science*, 11(1), 15-19.
- Mittler, R. (2017). ROS are good. *Trends in plant science*, 22(1), 11-19.
- Mittler, R., Vanderauwera, S., Suzuki, N., Miller, G. A. D., Tognetti, V. B., Vandepoele, K., ... & Van Breusegem, F. (2011). ROS signaling: the new wave?. *Trends in plant science*, 16(6), 300-309.
- Munns, R., & Sharp, R. E. (1993). Involvement of abscisic acid in controlling plant growth in soil of low water potential. *Functional Plant Biology*, 20(5), 425-437.
- Munns, R. (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, cell & environment*, 25(2), 239-250.
- Niu, X., Bressan, R. A., Hasegawa, P. M. & Pardo, J. M. (1995) Ion homeostasis in NaCl stress environments. *Plant Physiology*, 109, 735–742.

- Pallardy, S.G. (2008). *Physiology of woody plants*.—3rd edition. Elsevier, New York
- Passioura, J. B., & Munns, R. (2000). Rapid environmental changes that affect leaf water status induce transient surges or pauses in leaf expansion rate. *Functional Plant Biology*, 27(10), 941-948.
- Prasad PVV, Pisipati SR, Momcilovic I, & Ristic Z. (2011). Independent and combined effects of high temperature and drought stress during grain filling on plant yield and chloroplast EF-Tu expression in spring wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 197, 430–441.
- Rao, K., Raghavendra, A., & Reddy, K. (2006). *Physiology and molecular biology of stress tolerance* (pp. 1-14). Springer: Dordrecht, Netherlands.
- Rhodes, D., & Nadolska-Orczyk, A. (2001). *Plant stress physiology*. e LS.
- Sairam, R. K., & Tyagi, A. (2004). Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Current science*, 407-421.
- Saradhi, P. P., Alia Arora, S., & Prasad, K. V. S. K. (1995). Proline accumulates in plants exposed to UV radiation and protects them against UV-induced peroxidation. *Biochemical and biophysical research communications*, 209(1), 1-5.
- Schat, H., Sharma, S. S., & Vooijs, R. (1997). Heavy metal-induced accumulation of free proline in a metal-tolerant and a nontolerant ecotype of *Silene vulgaris*. *Physiologia plantarum*, 101(3), 477-482.
- Schulze, E. D., Beck, E., & Hohenstein, K. M. (2005). Environment as stress factor: stress physiology of plants. *Plant Ecology*, 702, 7-11.
- Serrano, R., Mulet, J. M., Rios, G. Marquez, J. A., de Larriona, I. F., Leube, M. P., Mendizabal, I. Pascual- Ahuir, A., Proft, M. R. R. & Montesinos, C. (1999) A glimpse of the mechanism of ion homeostasis during salt stress. *Journal of Experimental Botany*, 50, 1023–1036.
- Shabala, S., & Munns, R. (2012). Salinity Stress: Physiological Constraints and Adaptive Mechanisms. *Plant stress physiology*. Shabala, S. (Ed.). Cabi.
- Smirnoff, N., & Cumbes, Q. J. (1989). Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*, 28(4), 1057-1060.
- Smirnoff, N. (2005). Ascorbate, tocopherol and carotenoids: metabolism, pathway engineering and functions. *Antioxidants and reactive oxygen species in plants*, 53-86.
- Song, L., Huang, S. S. C., Wise, A., Castanon, R., Nery, J. R., Chen, H., ... & Ecker, J. R. (2016). A transcription factor hierarchy defines an environmental stress response network. *Science*, 354(6312), 1550.

- Supriya L, Durgeshwar P, Muthamilarasan M, & Padmaja G (2022) Melatonin mediated differential regulation of drought tolerance in sensitive and tolerant varieties of upland cotton (*Gossypium hirsutum* L). *Front Plant Sci.*, 1–22.
- Suzuki, N., Rivero, R. M., Shulaev, V., Blumwald, E., & Mittler, R. (2014). Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*, 203(1), 32-43.
- Szabados, L., & Savaouré, A. (2010). Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in plant science*, 15(2), 89-97.
- Tan, K.H. (2011). *Principles of Soil Chemistry*. Fourth Edition. CRC Press, New York.
- Thirgood, J. V. (1981). *Man and the mediterranean forest*. A history of resource depletion.
- Vaahtera, L., Brosché, M., Wrzaczek, M., & Kangasjärvi, J. (2014). Specificity in ROS signaling and transcript signatures. *Antioxidants & redox signaling*, 21(9), 1422-1441.
- Verbruggen, N., & Hermans, C. (2008). Proline accumulation in plants: a review. *Amino acids*, 35, 753-759.
- Vinocur, B., & Altman, A. (2005). Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations. *Current opinion in biotechnology*, 16(2), 123-132.
- Walker, D. J., Leigh, R. A. & Miller, A. J., (1996). Potassium homeostasis in vacuolate plant cells, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(19), 10510- 10514.
- Wang, M., Zheng, Q., Shen, Q., & Guo, S. (2013). The critical role of potassium in plant stress response. *International journal of molecular sciences*, 14(4), 7370-7390.
- Wang, W., Vinocur, B., & Altman, A. (2003). Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218(1), 1-14.
- Westgate, M. E. (1994). Water status and development of the maize endosperm and embryo during drought. *Crop science*, 34(1), 76-83.
- Westwood, M.N. (1993). Hormones and Growth Regulators, Temperate Zone Pomology: *Physiology and Culture*, Timber Press Inc, Portland, Oregon, USA.
- Widodo, Patterson, J. H., Newbigin, E. D., Tester, M., Bacic, A., & Roessner, U. (2009). Metabolic responses to salt stress of barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars, Sahara and Clipper, which differ in salinity tolerance. *Journal of experimental botany*, 60(14), 4089-4103.
- Yang, J., Kloepper, J. W., & Ryu, C. M. (2009). Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends in plant science*, 14(1), 1-4.

- Yıldız, O., Çetin, B., Sargıncı, M., Toprak, B., ... ve Şahin, U. (2018). İç Anadolu'da ağaçlandırma çalışmaları. *Düzce Üniversitesi Orman Fakültesi Ormancılık Dergisi*, 14(1), 1-20.
- Yıldız, O., Eşen, D., Sargıncı, M., Çetin, B., Toprak, B., & Dönmez, A. H. (2022). Restoration success in afforestation sites established at different times in arid lands of Central Anatolia. *Forest Ecology and Management*, 503, 119808.
- Yoshida, Y. (1995). Correlation between the induction of a gene for 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase and the accumulation of proline in *Arabidopsis thaliana* under osmotic stress. *Plant J.*, 7, 101-110.
- Zhu, J. K. (2000). Genetic analysis of plant salt tolerance using *Arabidopsis*. *Plant physiology*, 124(3), 941-948. Zhu, J. K. (2000). Genetic analysis of plant salt tolerance using *Arabidopsis*. *Plant physiology*, 124(3), 941-948.
- Zhu, J. K., Liu, J., & Xiong, L. (1998). Genetic analysis of salt tolerance in *Arabidopsis*: evidence for a critical role of potassium nutrition. *The Plant Cell*, 10(7), 1181-1191.