



Bitkilerin Kuraklık Stresine Tepkilerinde Bilinenler ve Yeni Yaklaşımlar

Neslihan Zahide Öztürk

Niğde Üniversitesi, Tarım Bilimleri ve Teknolojileri Fakültesi, Tarımsal Genetik Mühendisliği, 51240 Niğde, Türkiye

MAKALE BİLGİSİ

Geliş 13 Ocak 2015
Kabul 23 Ocak 2015
Çevrimiçi baskı, ISSN: 2148-127X

Anahtar Kelimeler:

Kuraklık stresi
Kuraklık toleransı
Fizyolojik değişiklikler,
Metabolik değişiklikler,
Yeni yaklaşımlar

* Sorumlu Yazar:

E-mail:
zahideneslihan_ozturk@nigde.edu.tr

ÖZET

Bu derleme, bitkilerin kuraklık stresine karşı gösterdikleri karmaşık fizyolojik ve metabolik tepki mekanizmaları hakkında bilinenleri özetlemek, en etkin yaklaşımları vurgulamak ve tarımsal anlamda önemi olan bitkilerin kuraklık toleransını arttırmayı hedefleyen çalışmalarda kullanılabilecek yeni yaklaşımları değerlendirmek amacıyla taşımaktadır. Kuraklık, tarımsal üretimde ciddi verim kayıplarına neden olan etmenlerin başında gelmektedir. Küresel ısınmaya bağlı olarak beklenen şiddetli kuraklık olayları, tarımsal anlamda kullanılan bitkilerin kuraklık toleranslarının artırılması yolunda ciddi adımların acil olarak atılmasının gerekliliğini bir kez daha gözler önüne koymaktadır. Hareket edemeyen canlılar olan bitkiler, kuraklık, sıcaklık, tuzluluk ve aşırı yağış gibi abiyotik stres koşullarına büyüme ve gelişmeleri en az zarar göreceği şekilde fizyolojik ve metabolik değişikliklerle tepki vermektedirler. Ancak, abiyotik stres koşullarında meydana gelen bu değişiklikler, karmaşıklıklarından dolayı uzun yıllardır üzerinde çalışılıyor olmasına rağmen halen tam olarak anlaşılabilmiştir. Bu da, bitki kuraklık stres tepkisini anlamak ve tarımsal anlamda önemi olan bitkilerin stres toleransını artırmak amaçlı çalışmalarda yeni yaklaşımlar kullanılmasını gerektirmektedir. Karşılaştırmalı genomik ve transkriptomik çalışmaların yapılması, bitki kuraklık stres tepkisinde miRNA'ların oynadıkları rollerin anlaşılması, toleransları daha yüksek olan yabancı genotiplerin mekanizmalarının aydınlatılması ve bitki stres adaptasyonunda epigenetiğin rolünün ortaya konulması öncelikler arasında yer almaktadır. Bu bilgilerin klasik ıslah çalışmalarıyla birleştirilmesi, doğada gerçekleşen çoklu abiyotik stres koşullarına dayanıklı bitkilerin geliştirilebilmesi için en önemli aşamadır.

Turkish Journal Of Agriculture - Food Science And Technology, 3(5): 307-315, 2015

Literature review and new approaches on plant drought stress response

ARTICLE INFO

Article history:

Received 13 January 2014
Accepted 23 January 2015
Available online, ISSN: 2148-127X

Keywords:

Drought stress
Drought tolerance
Physiological changes
Metabolic changes
New approaches

* Corresponding Author:

E-mail:
zahideneslihan_ozturk@nigde.edu.tr

ABSTRACT

This review aims to summarize the current knowledge on complex physiological and metabolic changes in drought stress response, to point out the most effective approaches to understand stress mechanism and to evaluate new approaches to increase drought stress tolerance of agriculturally important plant species. Drought is the main reason for yield loss in agricultural production. Global warming will cause more serious drought episodes in close future; therefore, it is more urgent to make progress in increasing the drought stress tolerance of agriculturally important plants. Being immobile, plants can alter their physiology and metabolism to get minimum damage from abiotic stress conditions including drought, heat, salt and flooding. Although there is an ongoing research on understanding the plant drought stress response for years, there is still a limited knowledge on these alterations due to their complexity. Therefore, new approaches should be used in research aiming to understand plant stress response and to increase drought stress tolerance of agriculturally important plants. Comparative genomics and transcriptomics studies, understanding the roles of miRNAs in plant drought stress response, figuring out the stress response mechanisms of wild genotypes and comprehending the role of epigenetics in plant stress adaptation are some of the main topics that can be utilized. Integration of this knowledge with classical breeding is the most important point to develop plants with resistance to multiple stresses in their environment.

Küresel iklim değişikliği ve ülkemize etkisi

İklim, yıllara göre farklılık gösteren dinamik bir sistemdir. İklim değişikliği, nedeni ne olursa olsun iklimin ortalama durumunda uzun yıllar boyunca gözlenen değişiklikler olarak tanımlanmaktadır (Anonim, 2014a). Günümüzde gerçekleşen iklim değişikliği, dünyanın oluşumundan bu yana olduğu gibi doğal nedenler ile değil, fosil yakıtlar, yanlış arazi kullanımı, ormansızlaştırma ve sanayi gelişimine bağlı olarak atmosfere salınan gazların oluşturduğu sera etkisine bağlıdır. Doğrudan insan faktörünün rol oynadığı bu değişimin temel etkisi ortalama yüzey sıcaklıklarındaki artış yani küresel ısınmadır. Küresel iklim değişikliğinin anlaşılmasına yönelik modelleme çalışmaları, 2100 yılına kadar ortalama yerküre sıcaklığının 1-3,5°C artmasını ve buna bağlı olarak bölgesel aşırı yüksek sıcaklıklar, taşkınlar ve tüm dünya genelinde yaygın ve şiddetli kuraklık olayları gerçekleşeceğini tahmin etmektedir. Hükümetler arası İklim Değişikliği Paneli 5. Değerlendirme Raporu uyarınca hazırlanan temsili konsantrasyon rotaları (RCP; “Representative concentration pathways”) 4.5 konsantrasyon senaryosu sonuçlarına göre ülkemizde 2013-2040 yılları arasında Kuzey-Batı ve Güney-Doğu bölgelerimizde yaz döneminde 2-3°C, kış döneminde ise 1-1,5°C sıcaklık artışı yaşanacağı öngörülmektedir. Aynı senaryoya göre 2013-2014 yılları arasında kış ve sonbahar dönemlerinde Kıyı Ege ve Batı Akdeniz bölgelerimizde günlük 1-1,25 mm yağış artışı beklenmekle birlikte, yine aynı dönemde İç ve Doğu bölgelerimizde günlük yağış miktarında 0,75-1 mm’ye varan bir azalma öngörülmüştür (Demir ve ark., 2013).

T.C. Orman ve Su İşleri Bakanlığı, Meteoroloji Genel Müdürlüğü’nün hazırlamış olduğu 2013 yılı İklim Değerlendirme Raporu verilerine göre, Türkiye geneli 1981-2010 yılları ortalama sıcaklığı 13,5°C’den 0,6°C’lik bir artışla 14°C’ye yükselmiş durumdadır (Anonim, 2014a). Yine aynı rapor, 2013 yılında öngörüldüğü gibi son 5 yılda ölçülen en az yağış miktarı tespit edildiğini ortaya koymaktadır (Şekil 1). Türkiye yıllık yağış ortalaması olan 646 mm, 2013 yılında genele göre %13, 2012 yılına göre ise %24’lük bir azalma göstererek 564 mm olmuştur. En az yağış alan bölgemiz, %27’lik bir azalma ile Türkiye’nin tahıl deposu olan İç Anadolu Bölgesi olmuştur (Kapluhan, 2013).

Tarımsal üretimde kuraklık ve alınabilecek önlemler

Kuraklık, meteorolojik, hidrolojik, tarımsal ve sosyo-ekonomik anlamda tanımlanabilmektedir. En yaygın kullanım şekli, ortalama değerlerin altında seyreden yağış miktarı nedeniyle arazi ve su kaynaklarının olumsuz etkilenmesi durumudur. Tarımsal anlamda kuraklık ise yıl boyu gerçekleşen toplam yağış miktarından ziyade, tarlaya ekilen bitkinin büyüme döneminde köklerinden alabildiği su miktarı ile ilişkilidir. Büyüme döneminde su eksikliği yaşayan bitkilerde gelişim ve özellikle de verim anlamında önemli kayıplar gerçekleşmektedir (Tuberosa, 2012; Turner ve ark., 2014).

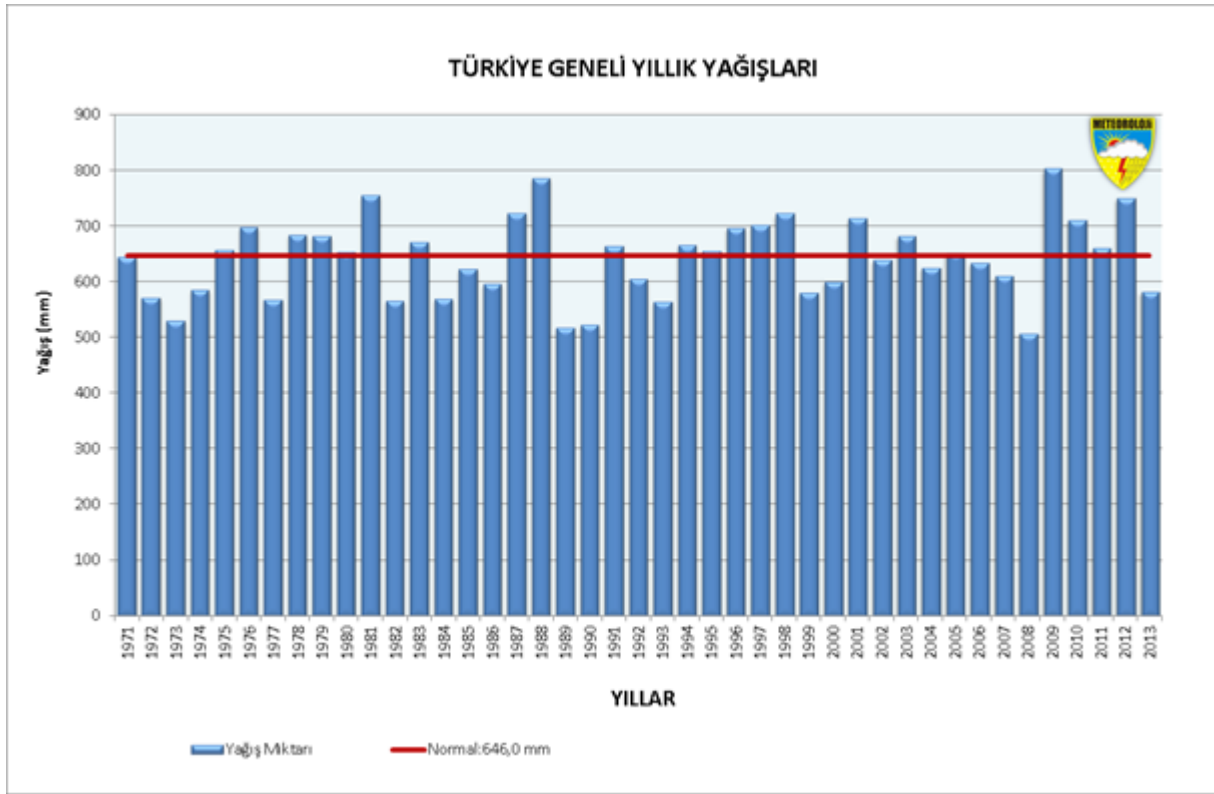
Türkiye genelinde yükselen sıcaklık ve azalan yağış miktarına bağlı giderek artan bir kuraklık etkisi vardır (Şekil 2). Tarımsal anlamda kuraklığın etkisini azaltmak

için mevcut yer altı veya yer üstü su kaynakları kullanılmaktadır. Son yıllarda, normalde kuru tarım yapılan alanlarda dahi kuraklığın etkisini azaltmak amacıyla sulama yapılması gerekmiştir. Mevcut su kaynaklarının kısıtlı olması ve küresel ısınmaya bağlı oluşan yağmur ve özellikle de yeraltı su kaynaklarını besleyen kar yağışı miktarlarındaki azalmaya bağlı olarak, bu rezervlerin doluluk oranının hızla düşeceği öngörüldüğünden, tarımsal kuraklığın etkilerini azaltmak için en kısa zamanda önlemler alınması gerekmektedir.

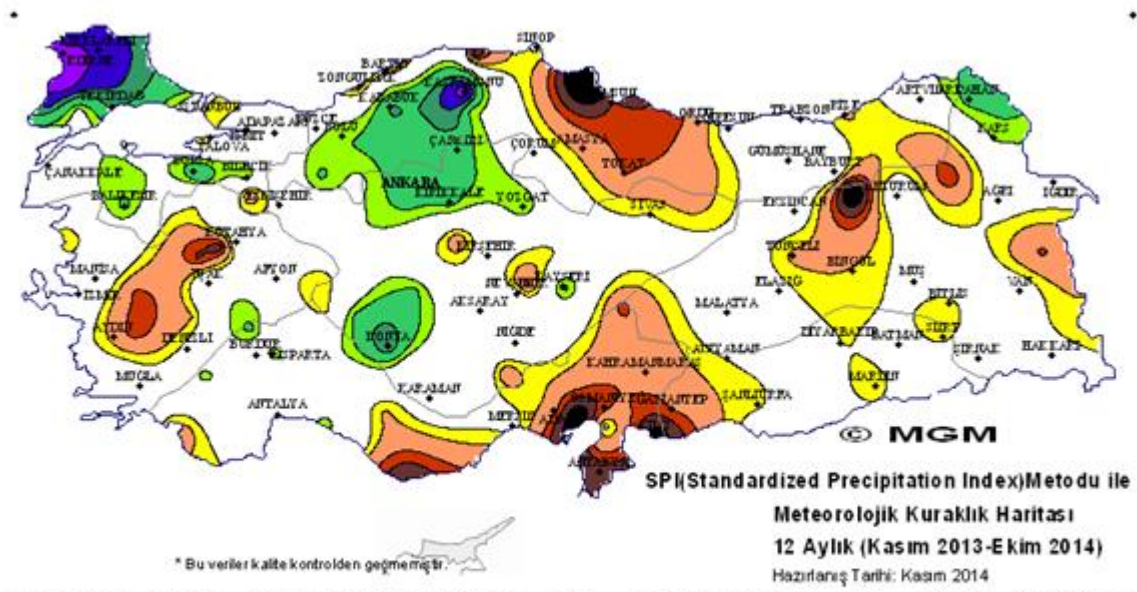
Tarımda en büyük sıkıntılardan biri olan aşırı sulamanın etkin sulama yöntemleri ile dengelenmesi, kullanılan su miktarının azaltılmasını sağlamak için önemlidir. Tarla sulamasının buharlaşma ile su kaybını en aza indireyecek şekilde, örneğin gündüz saatleri yerine gece yapılması, bitkilerin daha az suyla daha verimli bir şekilde sulanmasını sağlayacaktır. Tarım arazilerinin sulanmasında verim kaybını engelleyecek şekilde minimum su kullanımı sağlayabilen diğer bir yöntem ise yarı ıslatmalı sulama, yani bitki köklerinin sadece bir tarafını sulamaya ve bu tarafı her sulamada değiştirmeye dayalı bir yaklaşımdır (Anonim, 2014b). Şu an için tarımsal anlamda kullanılan su miktarında yarıya yaklaşan bir tasarruf sağlayan etkin yöntem ise damla sulamadır (Anonim, 2014b).

Her ne kadar bahsi geçen yaklaşımlar ile sulamada harcanan su miktarını azaltmak mümkün ise de, göz önünde bulundurulması gereken en önemli faktör tarlaya ekilmiş olan bitkinin kendisidir. Bitkilerin su ihtiyaçları sadece çevresel koşullara değil, aynı zamanda büyüme ve gelişme dönemlerine bağlı olarak sürekli değişkenlik göstermektedir. Tarımda kuraklığa bağlı verim kaybını en aza indirmek ancak bitki strese girmeden doğru zamanda, doğru miktarda su vermekle mümkün olacaktır. Bu ise gerek bitkiye ve gerekse de büyüme evresine göre düzenleme yapmayı ve meteorolojik koşulların sürekli takip edilmesini gerektirdiğinden tarla üretiminde kullanılması zor bir yaklaşımdır.

Bitki çeşitleri aynı türe ait olsalar bile kuraklığa toleransları açısından farklılıklar gösterebilmektedirler. Aynı türe ait bazı bitki çeşitleri kurağa toleranslı, yani kurak ortamlarda büyüme ve gelişmelerine devam edebilir ve verimli olabilirken, aynı türe ait ama kuraklığa hassas olan diğer bitki çeşitleri ise az miktarda su kaybında dahi ciddi verim kayıplarına yol açacak kadar hasara uğrayabilmektedirler. Bu nedenle, tarla üretiminde kuraklığa toleransı daha yüksek olan çeşitlerin kullanılması her zaman daha avantajlıdır. Ancak, tarımsal üretimde kullanılan tahıl ve benzeri bitki çeşitlerinin önemli bir kısmı uzun yıllardır ıslah edilmekte ve iyi derecede verimli olabilmeleri için en uygun koşullarda büyütülmektedirler. Bu yüzden tarımsal üretimde kullanılan bitki çeşitlerinin büyük çoğunluğu kurak koşullara çok dayanıklı değildir. Bitkilerde su stresi sırasında gerçekleşen morfolojik, fizyolojik ve biyokimyasal değişikliklerin, kısaca bitkilerin kuraklık stres tepkisinin bilinmesi ve elde edilen bilgilerin tarımsal üretimde kullanılan bitkilerin kurağa toleranslarının artırılmasında kullanılması, biyoteknolojik çalışmalarda halen önemini koruyan konulardan biridir.



Şekil 1 Türkiye’de 1971-2013 yılları arasında ölçülen yıllık yağış ortalamaları (Anonim, 2014a)



Şekil 2 Kasım 2013-Ekim 2014 aralığında Türkiye’deki meteorolojik kuraklık haritası (Anonim, 2014a)

Kuraklığın bitki üzerindeki fizyolojik ve metabolik etkileri

Bitkiler, hareket edemediklerinden dolayı çevresel koşullardaki değişikliklere ve olumsuz koşullara en fazla maruz kalan canlılardır. Yaşam döngüleri boyunca gerçekleşen kuraklık, tuzluluk, aşırı yağış, sıcaklık veya soğuk gibi iklimsel değişikliklere bağlı abiyotik stres

koşulları bitki büyüme ve gelişmesini doğrudan etkilemektedir (Taiz ve Zeiger, 2010). Bitkiler, çevresel koşullarda meydana gelebilecek olan bu değişikliklerden en az zarar görecektir şekilde büyüme ve gelişme mekanizmalarını esnetebilir ve hatta uzun süreler boyunca aynı iklim koşullarında yetiştiklerinde çevresel etmenlerden en az etkilenecek şekilde uyum sağlayabilirler. Aynı türe ait bitkilerin dünya üzerindeki

iklim özellikleri değişen bölgelerdeki dağılımları, çok farklı çevresel koşullara uyum sağlayabildiklerinin en güzel göstergesidir (Dolfeus, 2014). Bu kapsamda bakıldığında kuraklık stresi ile karşılaşan bir bitkide sadece fizyolojik değil, metabolik anlamda da birçok değişikliğin meydana gelebileceğini tahmin etmek güç değildir. Bitkiler kurak koşullarla karşılaştıklarında, meydana gelen su stresinin şiddetine ve süresine bağlı olarak yaşam döngülerini de değiştirecek kadar çarpıcı bir şekilde metabolizmalarını yeniden yapılandırabilirler. Oldukça karmaşık olan ve çoğunlukla birbiri ile doğrudan ilişkili olan kuraklık stresi sırasında fizyolojik ve metabolik yeniden yapılandırma mekanizmaları alt başlıklar şeklinde aşağıdaki gibi özetlenebilir.

Bitki Büyüme ve Gelişimi

Bitkilerin büyüme ve gelişimlerini en çok etkileyen abiyotik stres koşullarından birisi kuraklıktır (Farooq ve ark., 2009). Su, ağaçların taze ağırlığının %50'sini, diğer bitkilerin ise %89-90'ını oluşturmaktadır (Anjum ve ark., 2011). Su sıkıntısının oluşma dönemindeki bitkinin gelişim evresi, kuraklık stresinin bitki büyüme ve gelişimine olan etkisine bağlıdır. Bitkide verimi belirleyen çok sayıda fizyolojik karakter de kuraklık koşullarından etkilenmektedir. Bitkilerin su sıkıntısına hassasiyeti en fazla generatif dönemde etkilidir. Yapılan araştırmalar sonucunda, tohum oluşumunun başladığı gelişim evresinde gerçekleşen şiddetli kuraklık koşullarının %95'lere varan oranda verim kaybına yol açtığını ortaya koymaktadır. Özellikle çiçeklenme evresinde gerçekleşen su sıkıntısının bitkide kısırlığa yol açtığı bilinmektedir (Farooq ve ark., 2009).

Kurak koşullarda bitki büyümesi önemli ölçüde etkilenir. Büyümedeki bu değişim su sıkıntısının yaşandığı süreye bağlıdır. Kurak koşulların olduğu ilk dönemlerde, bitki daha fazla suya ulaşabilmek için gövde uzamasını yavaşlatıp kök gelişimini tetikler. Buna karşın, kurak koşulların bitkide hasara yol açabilecek kadar uzun sürmesi durumunda hem gövde hem de kök gelişimi durur, yaprak alanı ve yaprak sayısı azalır ve hatta bazı yapraklar sarararak dökülür. 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 ve ark., 2011).

Fotosentez

Su stresini algılayan bitkilerde ilk olarak ortaya çıkan değişiklik su kaybını engellemek amacıyla stomaların daralması veya kapanmasıdır (Osakabe ve ark., 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 kısar veya kapatırlar. Buna bağlı olarak karbondioksit alınımı da azaldığı için bitki fotosentez oranında bir düşüş gerçekleşir. Bitki büyümesinde kullanılan karbonhidrat molekülleri ve enerji, fotosentez ile üretildiği için, bu düşüş bitki büyüme ve gelişmesini de etkileyen bir

faktördür. Kuraklık stresi altında bitki bünyesi özellikle yapraklardaki ve yaprak su oranının oran düşmesi ile stomaların kapanmasının bir diğer etkisi de; yaprak sıcaklığının artması ve buna bağlı olarak membran sistemlerinin zarar görmesiyle oluşan hücre ölümleridir (Farooq ve ark., 2009; Dolferus, 2014).

Ozmolitler

Kurak koşullar, aynı zamanda bitki hücre turgor basıncını yani su potansiyeli miktarını değiştirmektedir. Bitki hücrelerinin su stresinden en az etkilenmelerini sağlamak için ozmotik dengeleme çok önemlidir. Bu amaçla bitkiler kuraklık stresini algıladıklarında hücrelerinde "ozmolit" olarak isimlendirilen ve hücre turgor dengesinin korunmasında rol oynayan bir grup çözünür madde sentezler ve biriktirirler. Bu maddeler asparajin, prolin ve glisin gibi serbest amino asitler, betain, organik asitler ve karbonhidratlar gibi farklı gruplardan olabilmektedir. Su dengesini korumakla görevli olan ozmolitler bitkinin kuraklık stresine toleransını doğrudan arttırmazlar. Ancak, yaprak su basıncını dengeledikleri için stomata iletkenliğini artırır, fotosentezin devamlılığını sağlar ve böylece büyümeye yardımcı olurlar. Ozmolitler aracılığıyla 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. Kurak koşullar oluştuğunda ilk biriken serbest amino asit prolin olduğu için bu molekülün hücre içi konsantrasyonu araştırmalarda gerçekleştirilen deneysel koşullarda bitkilerin su sıkıntısına girdiğini göstermek için sıklıkla kullanılan bir ölçüm değeridir. Prolinin hücre içi temel görevi, lipit oksidasyonunu engelleyerek membran sistemlerini ve oluşturdukları bileşikler aracılığıyla da protein yapılarını korumaktır. Ancak son yıllarda gerçekleştirilen çalışmalar, prolinin aynı zamanda sinyal iletiminde de görevli olabileceğini ve mitokondri fonksiyonlarının düzenlenmesi, hücre bölünmesi veya ölümü ve hatta gen anlatım seviyelerinin düzenlenmesinde de rol oynayan önemli bir serbest amino asit olabileceğini ortaya koymaktadır (Anjum ve ark., 2011; Liang ve ark., 2013; Kishor ve Sreenivasulu, 2014).

Absisik asit

Toprakta tuz oranının artmasına bağlı oluşan tuzluluk stresi de kökler tarafından su alımını etkileyip, su potansiyelinin düşmesine yol açtığı için özellikle kuraklık ve tuzluluk stres sinyal iletim mekanizmaları neredeyse aynıdır. Kökler tarafından algılanan su sıkıntısının absisik asit (ABA), sitokininler, etilen ve malat gibi faktörler tarafından gövdeye iletildiği bilinmektedir (Anjum ve ark., 2011). ABA, potasyum iyon (K⁺) akışını değiştirerek bitkilerin kuraklık altında gerçekleştirdikleri değişikliklerden biri olan stomaların kapanmasını sağlamaktadır. Araştırmalar, absisik asidin henüz tam olarak bilinmeyen bazı faktörler aracılığıyla klorofil sentez miktarının azalmasını, kloroplastlarda fonksiyonel ve yapısal değişikliklerin gerçekleşmesini ve fotosentez ürünlerinin birikim, taşınım ve dağıtım mekanizmalarını da etkilediğini ve böylece kuraklık stresi altında

fotosentez mekanizmasının düzenlenmesinde etkin rol oynadığını göstermektedir (Anjum ve ark., 2011; Dolferus, 2014). Absisik asit birikiminin gen anlatımı değişikliklerine yol açtığı ve kuraklık stresi sırasında metabolizmanın yeniden yapılandırılmasında önemli rol oynadığı da bilinmektedir (Shanker ve ark., 2014). ABA seviyesindeki geçici artışlar, genlerin ifadesinin indüklenmesi, uyumlu çözünen ve koruyucu proteinlerin birikimi, antioksidantların seviyesinin artması ve enerji tüketim yollarının baskılanması gibi çok sayıda değişikliğe yol açmaktadır (Bartels ve Sunkar, 2005; Taiz ve Zeiger, 2010).

Oksidatif Hasar

Bitkilerin kuraklık stresi altında gerçekleşen en önemli biyokimyasal değişiklik, fotosentez hızının düşmesine bağlı tekli oksijen, süperoksit anyonu ve hidrojen peroksit gibi reaktif oksijen bileşiklerinin oluşmasıdır (Bhargava ve Sawant, 2013). Stres koşullarında birikimi gerçekleşen reaktif oksijen bileşikleri, aslında hücre metabolizmasının doğal bir yan ürünüdürler ve sinyal iletim mekanizmasında önemli rol oynamaktadırlar (Anjum ve ark., 2011; Cabello ve ark., 2014). Aşırı birikimleri durumunda ise lipid peroksidasyonunu, protein indirgenmesini ve DNA parçalanmasını indükleyerek hücre ölümüne yol açabilmektedirler. Bu nedenle, kuraklık stresi sırasında oluşan reaktif oksijen bileşiklerinin indirgenmesi ve birikimlerinin engellenmesi, bitkilerin stres koşulları ile mücadelelerinde önemli bir etkidir. Reaktif oksijen bileşiklerinin birikimi ile oluşan oksidatif stres ile mücadelede bitkiler enzimatik (süperoksit dismutaz, peroksidaz, katalaz, askorbat peroksidaz) veya enzimatik olmayan (glutasyon, askorbat, tokoferoller, karotenoidler) antioksidan moleküller kullanırlar. Enzimatik olmayan antioksidan moleküllerin temel görevi fotosentetik membranların korunması iken, enzimatik antioksidan moleküller reaktif oksijen bileşiklerini indirgeyerek birikimlerini engellerler (Farooq ve ark., 2009; Anjum ve ark., 2011; Dolferus, 2014; Osakabe ve ark., 2014).

Kuraklık stresinde rol oynayan diğer fonksiyonel moleküller

Bitkilerin kuraklık stresine tepkilerinde rol oynayan diğer fonksiyonel proteinlerden en önemlileri su kanal proteinleri ve şaperon olarak görev yapan ısı şoku proteinleridir. Major integral proteinleri (MIP) üst ailesinden olup, bir alt grubu oluşturan su kanal proteinlerinin miktarı, kuraklık stresi sırasında artmaktadır. Plazma ve vakuol membranlarında yer alan su-seçici bu proteinlerin birikimi ve mevcut proteinlerin fosforilasyon gibi mekanizmalarla aktivitelevlerinin düzenlenmesi, su sıkıntısının olduğu koşullarda bitkilerin hücre içi, hücreler ve dokular arasında su dağılımının etkin bir şekilde yapılmasında önemli bir rol oynamaktadır. İlk defa ısı stresi sırasında tanımlandıkları için ısı şoku proteinleri ("Heat-shock proteins", HSPs) olarak adlandırılan protein ailesi moleküler şaperonlar olarak görev yapmaktadırlar. Stres durumunun olmadığı koşullarda transilasyon sonrası protein katlanması ve membran taşınımına uygun yapıları almasını sağlamakla görevli ısı şoku proteinleri, kuraklık ve sıcaklık gibi stres durumlarında denatüre olan proteinlerin kümeleşmesini

engeller ve küme oluşturmuş proteinlerin yeniden fonksiyonel yapılarını almalarına yardımcı olurlar (Dolferus, 2014).

Kuraklık stresi koşullarında bitkilerin karbonhidrat metabolizması da etkilenmektedir. Fruktoz ve glikoz gibi basit karbonhidratların hücre ve doku konsantrasyonlarının kuraklık stresine tepkileri sırasında değişiklik göstermektedir. Fotosentez metabolizması ile üretilen şeker molekülleri aynı zamanda dokular arasında sinyal iletiminde rol oynarlar. Basit karbonhidratlardaki bu konsantrasyon değişikliğinin fotosentez metabolizmasının tüm bitkide düzenlenmesini sağlamakta görevli olduğu bilinmektedir. Şeker moleküllerinin aynı zamanda oligosakkaritlerin enzimatik ve metabolik antioksidan savunma mekanizmasını aktive ettiği düşünülmektedir (Bhargava ve Sawant, 2013; Keunen ve ark., 2013).

Bitkilerin kuraklık stresine tepkilerinde en önemli rol su stresi koşullarında anlatımı olan ve hücre metabolizmasının yeniden düzenlenmesinde ve/veya korunmasında rol oynadığı düşünülen proteinleridir. Bu proteinlerden en iyi bilinenler dehidrin ve LEA (bu terim embriyo oluşumunun son döneminde bol miktarda bulunan bir protein çeşidini tanımlamaktadır; "late embryogenesis abundant protein") ailelerine ait proteinlerdir. Kuraklık stresinde önemli koruyucu rolleri olan her iki aileye ait proteinlerin ortak özelliği, düşük moleküler ağırlığa sahip çözünen moleküller olmalarıdır. LEA proteinleri ilk olarak tohum embriyolarında tanımlanmış olmalarına karşın, hidrofilik olmaları nedeniyle su bağlama kapasitelerinin yüksek olmasına bağlı olarak bitki stres mekanizmasında koruyucu rol oynadıkları düşünülmektedir (Ergen ve ark., 2009).

Metabolizmanın yeniden yapılandırılması

Bitkilerin kuraklık stresine tepkisi, metabolik seviyede yeniden yapılandırmayı gerektirmektedir. Su sıkıntısı yaşayan bitkilerde hücre, gen anlatımı ve protein sentezi mekanizmalarında gerçekleşen değişiklikleri anlamaya yönelik çalışmalar çok uzun yıllardır devam etmesine rağmen, özellikle tarımsal anlamda önemli bitkilerin kuraklık stres toleransını arttırabilme konusunda henüz önemli bir ilerleme kaydedildiğini söylemek güçtür. Bunun en önemli nedeni, bitkilerin kuraklık stresine tepkileri olarak adlandırılan mekanizmanın karmaşıklığı, tuzluluk, sıcaklık ve soğuk gibi diğer abiyotik stres mekanizmalarının iç içe geçmiş olmasıdır (Nakashima ve ark., 2014). Her dört koşulda da bitkinin abiyotik strese tepkisi stresin algılanması ile başlar ve strese özgün düzenleme mekanizmalarını aktifleştiren sinyal iletimi ile devam eder (Şekil 3). Abiyotik stres tepkisinin oluşmasında transkriptom seviyesinde yeniden düzenlenmeyi başlatan temel sinyal iletimi reseptör tipi kinazlar ailesine dahil olan mitojen ile aktive olan protein kinaz (MAP kinaz) yolağı ile başlamaktadır. MAP kinazlar, hücre dışı sinyallerin hücre genomuna iletilmesinde önemli rol oynayan oldukça korunmuş bir enzim ailesidir. MAP kinaz yolağı aracılığıyla genoma aktarılan bilgi çok sayıda farklı transkripsiyon faktörleri aracılığıyla metabolizmanın yeniden yapılandırılmasını sağlamaktadır (Bhargava ve Sawant, 2013; Dolferus, 2014).



Şekil 3 Bitki abiyotik stres tepkisinin genel aşamaları

Kurak koşullarda gen anlatımını düzenleyen transkripsiyon faktörleri, bZIP, AP2/ERF, HD-ZIP, MYB, bHLH, NAC, NF-Y, EAR ve ZPT2 ailelerine dahil çok sayıda özgün fonksiyonlara sahip proteinlerden oluşan geniş aileler olduğu için henüz pek çoğunun hücre içi görevi tam olarak bilinmemektedir (Bhargava ve Sawant, 2013; Dolferus, 2014). ABA birikimi ile aktive olan transkripsiyon faktörleri daha çok bZIP ailesinde yer almaktadırlar ve gen anlatımını promotör bölgesinde bulunan ABRE'lere ("ABA-responsive elements") bağlanarak düzenlerler. AP2/ERF ailesine dahil olan transkripsiyon faktörleri ise promotör bölgesinde bulunan DRE'lere ("drought-responsive element") bağlanmaktadır. HD-ZIP transkripsiyon faktörleri ise bitkilere özgünlükleri ile dikkat çekmektedirler (Bhargava ve Sawant, 2013).

Kuraklık stresi altında gen anlatımının yeniden yapılandırılmasında çok önemli rol oynayan diğer bir grup fonksiyonel molekül ise mikro RNA'lardır (miRNA). Gen anlatımını transkripsiyon sonrası seviyede düzenleyen miRNA'lar 20 ila 22 nükleotid uzunluğundadırlar ve homolojiye bağlı baz eşleşmesi ile hedef mRNA moleküllerinin indirgenmesini sağlayarak transkripsiyonu durdurur veya azaltırlar. Yapılan çalışmalar, bitkilerde kuraklık stresi sırasında gen anlatımını düzenlemekle görevli çok sayıda özgün miRNA'ların bulunduğunu göstermiştir (Bhargava ve Sawant, 2013; Cominelli ve ark., 2013; Cabello ve ark., 2014; Rajwanshi ve ark., 2014). Henüz sınırlı sayıda çalışma olduğu için, miRNA'ların bitkilere ve stres doz ve koşullarına bağlı değişiklikleri konusunda bilgiler tam değildir.

"Omik" yaklaşımlar

Genomik, transkriptomik, proteomik, metabolomik, iyonomik ve biyoinformatik, kuraklık stresine tepki mekanizmasını anlamaya yönelik "omik" yaklaşımlar arasında sayılabilir. Kuraklık stresine tepkinin moleküler seviyede anlaşılması çalışmaları, yirmi yıldan fazla süredir gelişen tüm yeni teknolojiler kullanılarak gerçekleştirilmektedir. Yapılan çalışmalardan beklenen sonuçların elde edilememiş olmasının en önemli nedeni, halen ökaryotik genom tarafından kodlanan proteinlerin

%40'ının hücre içi fonksiyonunun bilinmemesine ve genomları arasındaki farklılıklar nedeniyle, bitki türlerine özgün bilinen diğer proteinlerle homoloji göstermeyen proteinlerin olmasından kaynaklanmaktadır (Dolferus, 2014).

Kuraklık stresi anlamaya yönelik çalışmalar RNA dizilimi ("RNA-Sequencing") yöntemi ile az maliyetle daha çok veri elde edilmesini sağladığı için transkriptom seviyesinde yoğunlaşmış durumdadır (Hu ve Xiong, 2014; Shanker ve ark., 2014). Literatürde arpadan buğdaya, *Arabidopsis thaliana*'dan domatese kadar pek çok bitkide kuraklık stresi ile gerçekleşen gen anlatımı değişikliklerini içeren çok sayıda araştırma bulunmaktadır. Ancak bu çalışmaların deneysel planlamalarının kullanılan bitkiye ve araştırmacının seçimlerine göre değişiklik gösteriyor olması, bilgilerin örtüştürülmesinde ve genellemesinde sıkıntı yaratmaya devam etmektedir. Aynı bitki türü kullanılarak yapılan deneylerde bile farklı gelişim dönemlerindeki bitkilerin kullanılmasının yanı sıra, kuraklık stresinin şiddeti, uygulama süresi ve örnek toplama zamanı ve şekli açısından da büyük farklılıklar gözlenmektedir. Mevcut bilgi kullanılarak bir birleştirme yapılması mümkün olmadığından henüz biyoinformatik yaklaşımlar aracılığıyla kuraklık stres tepki mekanizmasının genetik ağı ("genetic network") tamamlanamamış durumdadır. Sistem biyolojisi yaklaşımı ile genetik ağın oluşturulabilmesi için çok sayıda transkriptom çalışmalarının proteom verileri ile desteklenmesine, organ, doku ve hücre temelli değişikliklerin araştırıldığı çalışmalara ve stres tepkisinin kinetik değişimini de ortaya koymak amaçlı zamana bağlı çok sayıda verinin elde edilmesine ihtiyaç bulunmaktadır (Cramer ve ark., 2011).

"Omik" yaklaşımları içeren çalışmalar kuraklık stresi sırasında bitkide gözlemlenen gen anlatımı değişiklikleri hakkında geniş bilgi elde etmemizi sağlamakla birlikte, elde edilen verilerin uygulamaya nasıl dönüştürüleceği konusu halen açıklık kazanmış değildir. Kuraklığa toleranslı bitkilerin geliştirilmesi açısından en ümit vadeden, kuraklığa hassas ve toleransı yüksek çeşitlerin karşılaştırılmasını içeren yaklaşımlardır. Ancak literatürde bu tip bir yaklaşımı içeren deneysel çalışma sayısı son

derece azdır. Bugüne kadar yapılan çalışmaların çoğu kontrollü koşullarda büyütülen ve kuraklık stresine maruz bırakılan bitkilerin moleküler seviyede karşılaştırılması ile gerçekleştirilmiştir. Bu yaklaşım, kuraklık stresine tepki sırasında moleküler seviyede gerçekleşen değişiklikleri ortaya koymakla birlikte, bitkilerin kuraklık hassasiyeti ve toleransının temellerini açıklamaktan uzaktır. Kuraklığa toleransı yüksek bir bitki çeşidi geliştirmek ancak bitkinin kuraklığa toleransının yüksek olmasına neden olan faktörlerin ortaya konması ile mümkündür. Bu nedenle, hassas ve toleransı yüksek genotiplerin veya çeşitlerin karşılaştırıldığı “omik” yaklaşımlarla ilgili daha fazla çalışma yapılması büyük önem taşımaktadır (Aprile ve ark., 2013).

Tarla koşullarında kuraklık stresi sürekli olmayıp sulama aralıkları arasında veya meteorolojik koşullara bağlı olarak düzensiz şekilde oluşmaktadır. Laboratuvar koşullarında gerçekleştirilen ve “omik” seviyede araştırma amacı güden çalışmalarda ise sulama yoğunlukla tamamen kesildiği için su stresi uygulamaları sürekli değildir. Her ne kadar özellikle transkriptom ve proteom seviyesindeki değişiklikleri ortaya koyması açısından süregelen stres uygulamaları daha verimli bir yaklaşım olsa da, literatürde doğal koşullarda gerçekleşen kuraklık stresine mümkün olduğu kadar benzeyen çalışmaların eksikliği göze çarpmaktadır (Cominelli ve ark., 2013). Özellikle bitkilerin su sıkıntısına en hassas oldukları tohum oluşum başlangıcı döneminde yapılan stres uygulamaları, tarımsal anlamda önemli bitkilerin kuraklık stres tepkisini anlamak ve toleransını arttırmak amaçlı çalışmalarda daha etkili sonuçların elde edilebilmesi açısından öncelik verilmesi gereken yaklaşımlardır.

Kurağa dayanıklı bitki ıslahında karşılaşılan güçlükler

Klasik ıslah yaklaşımının temelinde hastalıklara dirence veya verime dayalı seleksiyon yatmaktadır. Kuraklığa dayanıklı çeşit geliştirmek için yapılan ıslah çalışmalarında ana ölçüt, kurak koşullarda diğer genotiplere göre daha yüksek ve ekonomik verim oluşturan genotiplerin seçimidir. Ancak bitki verimi çoklu genler tarafından kontrol edilen karmaşık bir mekanizmadır ve genotip x çevre (G x E) ilişkisinden etkilenmektedir (Hu ve Xiong, 2014). Bunun yanı sıra, bitkilerin kuraklık stresine tepkileri karmaşık bir mekanizma olduğu ve su sıkıntısının şiddetine, süresine ve başladığı gelişim evresine göre değişim gösterdiği için klasik ıslah yaklaşımı ile ümitvar melez ıslah hatlarının seçimi oldukça zor olmaktadır (Deikman ve ark., 2012; Cominelli ve ark., 2013).

Kuraklığa toleransı yüksek bitkilerin klasik ıslah yaklaşımı ile elde edilebilmesi için ilk gereken kuraklığa toleransı yüksek olan en az bir ebeveynin melezlemede kullanılmasıdır. Günümüzde tarımsal üretim amacıyla kullanılan bitki çeşitlerinin büyük çoğunluğu, özellikle tahıllar, tarih boyunca daha fazla verim elde etmek amacıyla ıslah edilmişlerdir (Dolferus, 2014; Hu ve Xiong, 2014). Tarımsal üretimde düzenli sulama sıklıkla kullanıldığı için şu anda üretimde kullanılan bitkilerin çoğu kuraklık koşullarında ciddi anlamda zarara uğrayan, verime yönelik ıslah nedeniyle kuraklığa tolerans seviyeleri düşmüş bitkilerdir. Bu nedenle kuraklığa tolerans açısından tarımsal üretimde kullanılan bitkilerin

doğal genotiplerinin de dahil edildiği geniş melezleme ve seleksiyon çalışmalarına ihtiyaç vardır.

Klasik ıslah çalışmalarında tarla seleksiyonu hayli zor olan bir aşamadır. Melez ıslah hatlarının aynı anda hem kontrol koşullarında hem de kuraklık uygulanacak deneme alanlarında ekilmesi gerekebilmektedir. Kontrol koşullarında yetiştirilen bitkilerin strese girmelerine izin vermeyecek şekilde sulanması ve kuraklık koşullarında yetiştirilen bitkilerin uygun dönemde sulama kesilerek veya bitkilerin çıkışından itibaren kısıtlı sulama yapılarak su sıkıntısına maruz bırakılması gerekmektedir. Kuraklık toleransını belirlemede kullanılan fizyolojik karakterlerin (yaprak sıcaklığı, bitki boyu, yaprak klorofil a/b oranı ve SPAD değeri gibi) bu süreç boyunca düzenli alınması, kontrol ve stres uygulanmış melez ıslah hatlarının birbirleri ve melezlemede kullanılan ebeveynler ile görsel olarak da karşılaştırılması gerekmektedir. En nihayetinde melez ıslah hatları kontrol ve kuraklık uygulanmış gruplar arasındaki verim oranlarındaki değişimler göz önünde bulundurularak skorlanmalıdır (Lopes ve ark., 2014). Uygulamanın gücü ve çok sayıda kritere ait bilginin toplanma ve değerlendirme zorunluluğunun yanı sıra beklenmedik yağışlar veya sıcaklık artışları da melez ıslah hatlarının tarla koşullarında kuraklık toleransları bakımından değerlendirmelerini güçleştirmektedir. Yine de klasik ıslah, kuraklığa toleransı yüksek bitki çeşitlerinin geliştirilmesi için en ümit verici yaklaşım olarak halen önemini korumaktadır (Lopes ve ark., 2014).

Yabani genotiplerin kurağa dayanıklılık mekanizmasını anlamak

Aynı aileye ait bitkilerin dünya üzerindeki yayılımları incelendiğinde zor çevre koşullarına adaptasyon yeteneklerinin ne kadar gelişmiş olduğunu anlamak mümkündür. Tarımsal anlamda önemli bitkiler, doğada halen yabani olarak bulunan genotiplerden melezleme ve klasik ıslah yolu ile geliştirilmiş olsalar dahi, uzun yıllardır süren bu yüksek ve kaliteli verime dayalı seçim, bitkinin metabolizmasında baskılayıcı etkilere yol açmıştır (Dolferus, 2014). Günümüzde tarımsal üretimde kullanılan bitkilerin büyük çoğunluğu bu nedenden dolayı kuraklık stresine yabani akrabalarından çok daha hassastırlar. Yapılan çalışmalar, yabani genotipler ile ıslah edilmiş akrabaları arasında genomik DNA seviyesinde farklılıklar oluştuğunu ortaya koymaktadır (Dolferus, 2014). Bu farklılıkların anlaşılabilmesi ve yabani genotiplerin kuraklığa dayanıklılığını sağlayan faktörlerin ortaya konulabilmesi için karşılaştırmalı genomik (“comparative genomics”) veya karşılaştırmalı transkriptomik (“comparative transcriptomics”) yaklaşımlarının kullanılması gerekmektedir. Yabani buğday genotiplerinin tarımda kullanılan genotipler ile karşılaştırması, kuraklık stresi etkisinde transkriptom seviyesinde ıslah edilmiş ve yabani genotipler arasında benzerliklerin yanı sıra yüksek oranda farklılıklar olduğunu da ortaya koymuştur (Ergen ve Budak, 2009; Ergen ve ark., 2009; Nevo ve Chen, 2010; Ahmed ve ark., 2013). Ancak literatürde bu yaklaşımlar kullanılarak yapılan çok az sayıda çalışma mevcuttur ve kuraklık toleransının temellerini anlamak için “omik” yaklaşımların kullanıldığı daha fazla karşılaştırmalı analizlerin yapılmasına ihtiyaç vardır.

Bitki stres hafızası ve epigenetik

Epigenetik, DNA dizisindeki değişikliklerden kaynaklanmayan ancak yeni nesillere aktarılabilen gen anlatımı değişikliklerini tanımlamaktadır. Döllere aktarılabilen gelişimsel veya fenotipik farklılıkların, histon ve kromatin modifikasyonları ile sitozin DNA metilasyon paternindeki değişimler aracılığıyla gerçekleştiği gösterilmiştir (Chinnusamy ve ark., 2008; Boyko ve Kovalchuk, 2011; Schmitz ve ark., 2011). Metilasyon paterni rastgele değildir; genom üzerinde bazı bölgeler yoğun şekilde metilasyona uğrarken (transpozonlar, retroelementler ve sentromer bölgeleri gibi), bazı bölgeler hiç metile edilmeyebilir (Furner ve Matzke, 2011). Bazı genom bölgelerinde ise metilasyon durumu gelişimsel veya çevresel etmenlere bağlı olarak gen anlatımının düzenlenmesini sağlamak için sürekli değişebilmektedir (Grant-Downton ve Dickinson, 2005; Verhoeven ve ark., 2010; Furner ve Matzke, 2011).

Son yıllarda yapılan çalışmalar, bitkilerin bir stres hafızası olduğunu ve yaşam döngüleri sırasında karşılaştıkları çevresel etmenlerle ilgili bilgileri devam eden nesillere aktarabildiklerini ortaya koymaktadır (Vaughn ve ark., 2007; Boyko ve ark., 2010; De Block ve van Lijsebettens, 2011; Herman ve Sultan, 2011; Paszkowski ve Grossniklaus, 2011; Rahavi ve ark., 2011; Shanker ve ark., 2014). Bu bilgi, bitki döllerinin yaşam şansını arttıracak ve çevresel koşullara bağlı stres faktörlerinin devamlılığı koşulunda adaptasyon avantajı yaratacaktır. Stres hafızasının devam eden nesillere aktarılmasında histon ve kromatin modifikasyonlarının ve DNA metilasyon paterninin rollerinin dağılımı tam olarak bilinmemekle beraber, yapılan bazı çalışmalar DNA metilasyonunun özel rolünü göstermekte ve gen içeren bölgelerde gerçekleşen ‘CG’ metilasyonunun döllere aktarılan hafıza için gerekli olan epigenetik düzenlemeden sorumlu olduğunu vurgulamaktadır (Akimoto ve ark., 2007; Kim ve ark., 2010; Mitouze ve Paszkowski, 2011; Paszkowski ve Grossniklaus, 2011; Rahavi ve ark., 2011). Ancak yayımlanmış bu çalışmalarda DNA metilasyon paternindeki değişimlerin devam eden nesillere aktarılıp aktarılmadığı ve bu aktarımın yeni kuşakların stres adaptasyonunu etkileyip etkilemediği henüz detaylarıyla incelenmiş değildir. Ayrıca adaptasyon sürecinde DNA metilasyonuna bağlı olarak anlatımı değişen genom bölgeleri ve bunların transkripsiyon oranlarındaki değişim ile ilgili yeterli bilgi mevcut değildir. Aynı bitki türünün özellikle kurak koşullara adaptasyon gösteren genotiplerinin varlığı düşünüldüğünde, devam eden nesiller boyunca aynı stres koşuluna maruz bırakılmış bitkilerin metilasyon paterninde ortaya çıkan değişikliklerin incelenmesi, kuraklığa toleranslı bitki çeşitlerinin geliştirilmesine yönelik bilimsel çalışmalarda kullanılması gereken yeni bir yaklaşım olarak göze çarpmaktadır.

Bitki abiyotik stres toleransında etkin olan diğer bir epigenetik değişiklik ise histon modifikasyonlarıdır. Ökaryotik organizmalarda genom, histon proteinlerine sarılarak kromatin yapısını oluşturmakta ve histon proteinlerinde meydana gelen asetilasyon ve deasetilasyonlara bağlı olarak gen anlatımı transkripsiyon seviyesinde düzenlenebilmektedir. Son yıllarda yapılan çalışmalar, kuraklık stresinin de dahil olduğu abiyotik

stres tepkisinde metabolizmanın yeniden yapılandırılmasında histon modifikasyonlarına bağlı kromatin yeniden yapılandırılmasının önemini ortaya koymuş ve bu bilginin histon kodu (“histone code”) olarak devam eden nesillere aktarılabilirdiğini göstermiştir (Yuan ve ark., 2013). Kuraklık stresi sırasında oluşan ve devam eden nesillere aktarılabilen histon modifikasyonlarının anlaşılması ve stres toleransında oynadıkları rollerin ortaya konulmasının, sadece kuraklığa değil, diğer abiyotik streslere de dayanıklı bitki eldesinde önemli rol oynayacağı düşünülmektedir.

Sonuç

Küresel iklim değişikliğine bağlı olarak artması beklenen kuraklık ile mücadele edebilmek için mevcut gıda üretiminin korunması ve üretimin artırılması yaşam kalitemizin devamlılığını sağlamak açısından çok önemlidir. Uzun yıllardır süregelen araştırmalar sonucunda, bitkilerin kuraklık stresine tepkileri büyük ölçüde anlaşılmış olmasına rağmen, bitkilerin kuraklık stresine toleransını arttırmaya yönelik çalışmalar konusunda ciddi başarılar elde edilebilmiş değildir. Bu durum araştırmalara yeni bakış açıları ile yaklaşılması ve hedef-sonuç odaklı, yani doğrudan uygulamaya aktarılacak çalışmaların sayısının artması gerekliliğini ortaya koymaktadır. Bitkilerin kuraklık stresine tepkilerinin karmaşık olması, sıcaklık ve tuzluluk gibi diğer abiyotik strese tepkilerinin de benzer sinyal iletim yolları ve mekanizmaları kullanmasından ileri gelmektedir. Bu noktada unutulmaması gereken en önemli faktör, tarla koşullarında, yani doğada, kuraklık, sıcaklık ve tuzluluk streslerinin aynı anda olduğu ve bu nedenle bitkilerin bu streslerle mücadele mekanizmalarının da birbirinden ayrı olamayacağıdır (Suzuki ve ark., 2014). Bu nedenle, bitki stres toleransının artırılmasına yönelik çalışmaların sadece tek bir abiyotik strese tepkisi değil, çoklu stres etkilerinin anlaşılmasına yönelik gerçekleştirilmesi, olumlu gelişmeler elde edilebilmesi açısından önem teşkil etmektedir.

Kaynaklar

- Ahmed IM, Dai H, Zheng W, Cao F, Zhang G, Sun D, Wu F. 2013. Genotypic differences in physiological characteristics in the tolerance to drought and salinity combined stress between Tibetan wild and cultivated barley. *Plant Physiol. Biochem.*, 63: 49-60.
- Akimoto K, Katakami H, Kim H, Ogawa E, Sano CM, Wada Y, Sano H. 2007. Epigenetic inheritance in rice plants. *Annals of Bot.*, 110: 1-13.
- 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.
- Anonim, 2014a. T.C. Orman ve Su İşleri Bakanlığı, Meteoroloji Genel Müdürlüğü (<http://www.mgm.gov.tr>)
- Anonim, 2014b. T.C. Orman ve Su İşleri Bakanlığı, Devlet Su İşleri Genel Müdürlüğü (<http://www.dsi.gov.tr>)
- Aprile A, Havlicova L, Panna R, Mare C, Borrelli GM, Marone D, Perrotta C, Rampino P, De Bellis L, Curn V, Mastrangelo AM, Rizza F, Cattivelli L. 2013. Different stress response strategies to drought and heat in two durum wheat cultivars with contrasting water use efficiency. *BMC Genom.*, 14: 821.
- Bartels D, Sunkar R. 2005. Drought and salt tolerance in plants. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 24: 23-58.

- Bhargava S, Sawant K. 2013. Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. *Plant Breed.*, 132: 21-32.
- Boyko A, Blevins T, Yao Y, Golubov A, Bilichak A, Ilnytskyy Y, Hollander J, Meins FJ, Kovalchuk I. 2010. Transgenerational adaptation of *Arabidopsis* to stress requires DNA methylation and the function of Dicer-like proteins. *PLOS One*, 5: e9514.
- Boyko A, Kovalchuk I. 2011. Genome instability and epigenetic modification – heritable responses to environmental stress? *Curr. Opin. in Plant Biol.*, 14: 260-266.
- Cabello JV, Lodeyro AF, Zurbriggen M. 2014. Novel perspectives for the engineering of abiotic stress tolerance in plants. *Curr. Opin. Biotech.*, 26: 62-70.
- Chinnusamy V, Gong Z, Zhu J-K. 2008. Abscisic acid-mediated epigenetic processes in plant development and stress responses. *J Integ Plant Biol.*, 50: 1187-1195.
- Cominelli E, Conti L, Tonelli C, Galbiati M. 2013. Challenges and perspectives to improve crop drought and salinity tolerance. *New Biotech.*, 30: 355-361.
- Cramer GR, Urano K, Delrot S, Pezzotti M, Shinozaki K. 2011. Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective. *BMC Plant Biol.*, 11: 163.
- De Block M, van Lijsebettens M. 2011. Energy efficiency and energy homeostasis as genetic and epigenetic components of plant performance and crop productivity. *Curr. Opin. in Plant Biol.*, 14: 275-282.
- Deikman J, Petracek M, Heard JE. 2012. Drought tolerance through biotechnology: improving translation from the laboratory to farmers' fields. *Curr. Opin. Biotech.*, 23: 243-250.
- Demir Ö, Atay H, Eskiöglü O, Tuvan A, Demircan M, Akçakaya A. 2013. RCP 4.5 senaryosuna göre Türkiye'de sıcaklık ve yağış projeksiyonları. III. Türkiye İklim Değişikliği Kongresi, İstanbul, 3-5 Haziran, Türkiye.
- Dolferus R. 2014. To grow or not to grow: A stressful decision for plants. *Plant Sci.*, 2229: 247-261.
- Ergen NZ, Budak H. 2009. Sequencing over 13 000 expressed sequence tags from six subtractive cDNA libraries of wild and modern wheats following slow drought stress. *Plant Cell Environ.*, 32: 220-236.
- 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.
- Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra SMA. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron. Sustain. Dev.*, 29: 185-212.
- Furner IJ, Matzke M. 2011. Methylation and demethylation of the *Arabidopsis* genome. *Curr. Opin. in Plant Biol.*, 14:137-141.
- Grant-Downton RT, Dickinson HG. 2005. Epigenetics and its implications for plant biology. I. The epigenetic networks in plants. *Ann. Bot.*, 96: 1143-1164.
- Herman JJ, Sultan SE. 2011. Adaptive transgenerational plasticity in plants: case studies, mechanisms, and implications for natural populations. *Front. Plant Sci.*, 2: Article 102.
- Hu H, Xiong L. 2014. Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 65: 715-741.
- Kapluhan, E. 2013. Türkiye'de kuraklık ve kuraklığın tarıma etkisi. *Marmara Coğrafya Dergisi*, 27: 487-510.
- 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.
- Kim J, To TK, Nishioka T, Seki M. 2010. Chromatin regulation functions in plant abiotic stress responses. *Plant Cell Environ.*, 33: 604-611.
- 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.
- Liang X, Zhang L, Natarajan SK, Becker DF. 2013. Proline mechanism of stress survival. *Antioxid.Redox Signal.*, 19: 998-1011.
- Lopes MS, Rebetzke GJ, Reynolds M. 2014. Integration of phenotyping and genetic platforms for a better understanding of wheat performance under drought. *J Exp. Bot.*, 65: 6167-6177.
- Mitouze M, Paszkowski J. 2011. Epigenetic contribution to stress adaptation in plants. *Curr. Opin. in Plant Biol.*, 14: 267-274.
- Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. 2014. The transcriptional regulatory network in the drought response and its crosstalk in abiotic stress responses including drought, cold, and heat. *Front. Plant Sci.*, 5: Article 170.
- Nevo E, Chen G. 2010. Drought and salt tolerances in wild relatives for wheat and barley improvement. *Plant Cell Environ.* 33: 670-685.
- Osakabe Y, Osakabe K, Shinozaki K, Tran LP. 2014. Response of plants to water stress. *Front. Plant Sci.*, 5: Article 86.
- Paszkowski J, Grossniklaus U. 2011. Selected aspects of transgenerational epigenetic inheritance and resetting in plants. *Curr. Opin. in Plant Biol.*, 14: 195-203.
- Rahavi MR, Migicovsky Z, Titov V, Kovalchuk I. 2011. Transgenerational adaptation to heavy metal salts in *Arabidopsis*. *Front. Plant Sci.*, 2: Article 101.
- 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.
- Schmitz RJ, Zhang X. 2011. High-throughput approaches for plant epigenomic studies. *Curr. Opin. in Plant Biol.*, 14: 130-136.
- 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.
- Suzuki N, Rivero RM, Shulaev V, Blumward E, Mittler R. 2014. Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytol.*, 203: 32-43.
- 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.
- Tuberosa R. 2012. Phenotyping for drought tolerance of crops in the genomics era. *Front. Physiol.*, 3: Article 347.
- 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.
- Vaughn MW, Tanurdzic M, Lippman Z, Jiang H, Carasquillo R, Rabinowicz PD, Dedhia N, McCombie RW, Agier N, Bulski A, Colot V, Doerge RW, Martienssen RA. 2007. Epigenetic natural variation in *Arabidopsis thaliana*. *PLOS Biol.*, 5: e174.
- Verhoeven KJF, Jansen JJ, van Dijk PJ, Biere A. 2010. Stress-induced DNA methylation changes and their heritability in asexual dandelions. *New Phytol.*, 185: 1108-1118.
- Yuan L, Liu X, Luo M, Yang S, Wu K. 2013. Involvement of histone modifications in plant abiotic stress responses. *J Integ. Plant Biol.*, 55: 892-901.