

KURAKLIK STRESİ

Prof. Dr. Halit YETİŞİR



Kuraklık stresi

- Yağışların eksik olduğu kuru hava koşulları kuraklık olarak adlandırılır.
- Ürün kaybında en önemli faktör olarak değerlendirilir.
- Dünya tarım alanlarının **%26'sı** kuraklıktan etkilenmektedir.
- **Global ısınma** ile birlikte kurak bölgelerin alanı artmaktadır
- Kuraklık farklı faktörler tarafından etkilenmektedir.
 - Yüksek sıcaklık
 - Aşırı ışıklandırma
 - Su eksikliği



Kuraklık

- ✓ Kuraklığın karakteristik özelliği düşük su potansiyelinden dolayı yüksek çözünmüş konsantrasyonudur.
- ✓ Düşük su potansiyeli mineral toksisitesine sebep olur ve bitkiler yüksek ışıktan zararlanmaya duyarlı hale gelir.
- ✓ Su kıtlığı, **bitkinin en yüksek su içeriğinin altındaki** herhangi bir seviyeyi ifade etmektedir.
- ✓ Bitkilerde suyun sınırladığı verimlilik, **uygun durumdaki suyun toplam miktarına ve bitkinin su kullanma yeteneğine** bağlıdır.
- ✓ **Su kazanma ve kullanma** yeteneğinde olan bir bitki daha dayanıklıdır.



Major reasons of drought

Atmospheric factors:

- ✓ High temp
- ✓ High wind
- ✓ Air pollution

Soil factors:

- Low temp
- Excessive soil salinity
- Receding water content



Kuraklık Tipleri



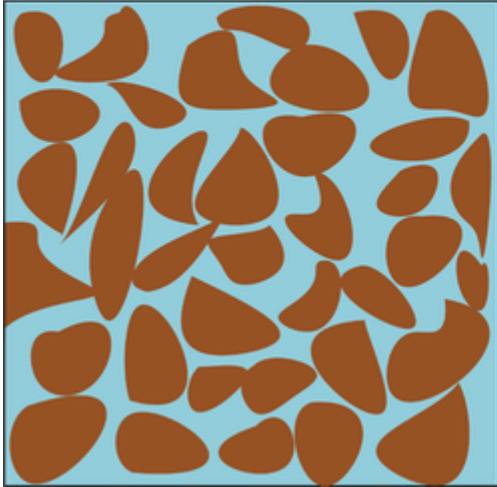
- **Meteorolojik Kuraklık (Meteorological Drought)** : Bir bölgenin uzun yıllar ortalamasından daha az yağış alması durumudur.
- **Hidrolojik Kuraklık (Hydrological Drought)**: Meteorolojik kuraklıktan sonra oluşan ve nehir, göl ve yeraltı suları gibi kaynaklardaki suyun azalmasıdır.
- **Tarımsal Kuraklık (Agricultural Drought)**: Tarımsal kuraklık, su kıtlığının bitkisel üretime önemli ölçüde zarar verdiği veya yok ettiği zaman meydana gelir.
- **Fizyolojik Kuraklık (Physiological Drought)**: Tuz, düşük sıcaklık ve düşük su kalitesi gibi olumsuzluklardan dolayı suyun alınamamasıdır.

Su Kıtlığı ve Kuraklığa Direnç

- Buharlaştan suyun alınan sudan fazla olduğu durum (*kuraklık, su stresi*).
 - *Hidrofitler: Sucul, bitkiler*
 - *Mezofitler: orta derece yarıyıllı su,*
 - *Kserofitler: Kurak, çöl bitkileri,*
 - *Halofitler: Tuzlu koşullarda yaşayan bitkiler)*
- Kurumanın ertelenmesi (*dokudaki suyu koruyabilme yeteneği*)
- Kurumaya karşı tolerans (*su kaybı sırasında işlevlerin yerine getirilebilmesi*).

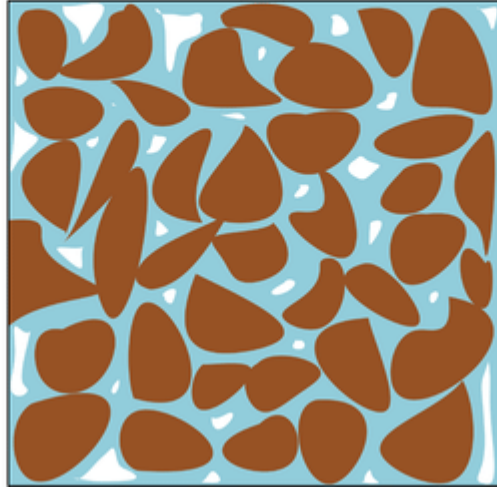
Saturation

All pores are filled with water



Field Capacity

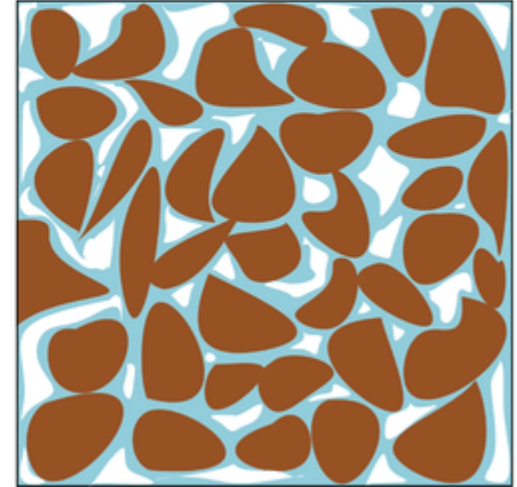
Water in larger pores has drained



Tarla kapasitesi: -0.03 Mpa

Permanent Wilting Point

Plants can no longer extract water



Su potansiyeli -1.5 Mpa,

Su Kıtlığı Sıvı Haldeki Su Akışına Karşı Direnci Arttırır

- Toprakta sürekli solma noktasında su akışına karşı direnç artar.
- Sürekli solma noktasında bitkiler turgorlarını yeniden kazanamazlar
- Bitkinin içinde oluşan direnç kaybedilen suyun tekrar kazanılmasını engeller.
 - Su kaybeden hücreler büzülür.
 - Su kaybeden kökler büzülme anında topraktan ayrılarak kopar.
- Kuraklık anında köklerin dışı suberinle kaplanır.
- Ksilemde gerilim altında bulunan su sütunu kopar (kavitasyon)
 - Kavitasyon geniş trakelerde başlar.
 - Normal koşullar altında oluşan geniş çaplı trakeler stres anında işlevlerini durdurur. Dar çaplı trakeler çalışır. Şartlar normale dönse bile geniş çaplı trakeler işlevini yitirir.

Kuraklığın Bitki Üzerindeki Etkileri



- Bitki gelişimi ve verim

- Çimlenme ve çıkış olumsuz etkilenmektedir.
- Büyümede azalma
 - Su stresinin ilk anlarında büyüme kısıtlandığı için yaprak büyümesi kısıtlanır ve küçük yapraklar oluşturularak su kaybı aza indirilmeye çalışılır.
 - Su kıtlığı dallanmayı da etkiler (yaprak alanı x yaprak sayısı).
 - Azalan hücre bölünmesi ve büyümesi (su potansiyeli düşüklüğü ve düşük turgor)
 - Bitkiler hücre çeperi ve membran biyosentezi, hücre bölünmesi ve protein biyosentezi pek çok işlemi aynı anda değiştirebilir.

- Verim düşüklüğü

- Vegetatif organları tüketilenlerde azalan biyomas
- Kök oranının artması
- Erken çiçeklenme, meyve tutumunda azalma ve kısa sürede küçük ve az tane (tohum) tutumu (asimilat paylaşımında değişim, sukroz ve nişasta sentezinde azalma)

**Kuraklık stresi
(su varlığının azalması)**

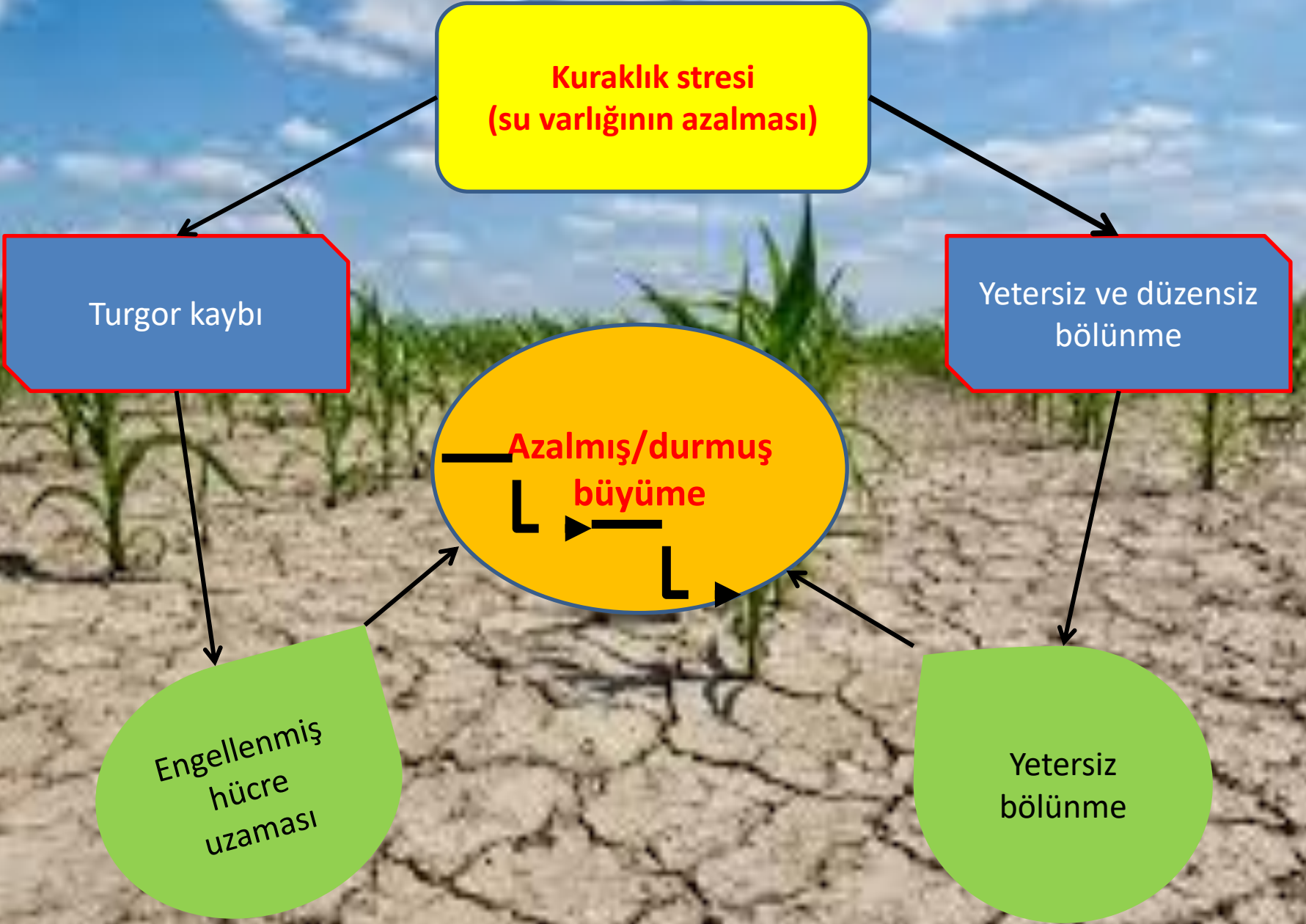
Turgor kaybı

**Yetersiz ve düzensiz
bölünme**

**Azalmış/durmuş
büyüme**

**Engellenmiş
hücre
uzaması**

**Yetersiz
bölünme**



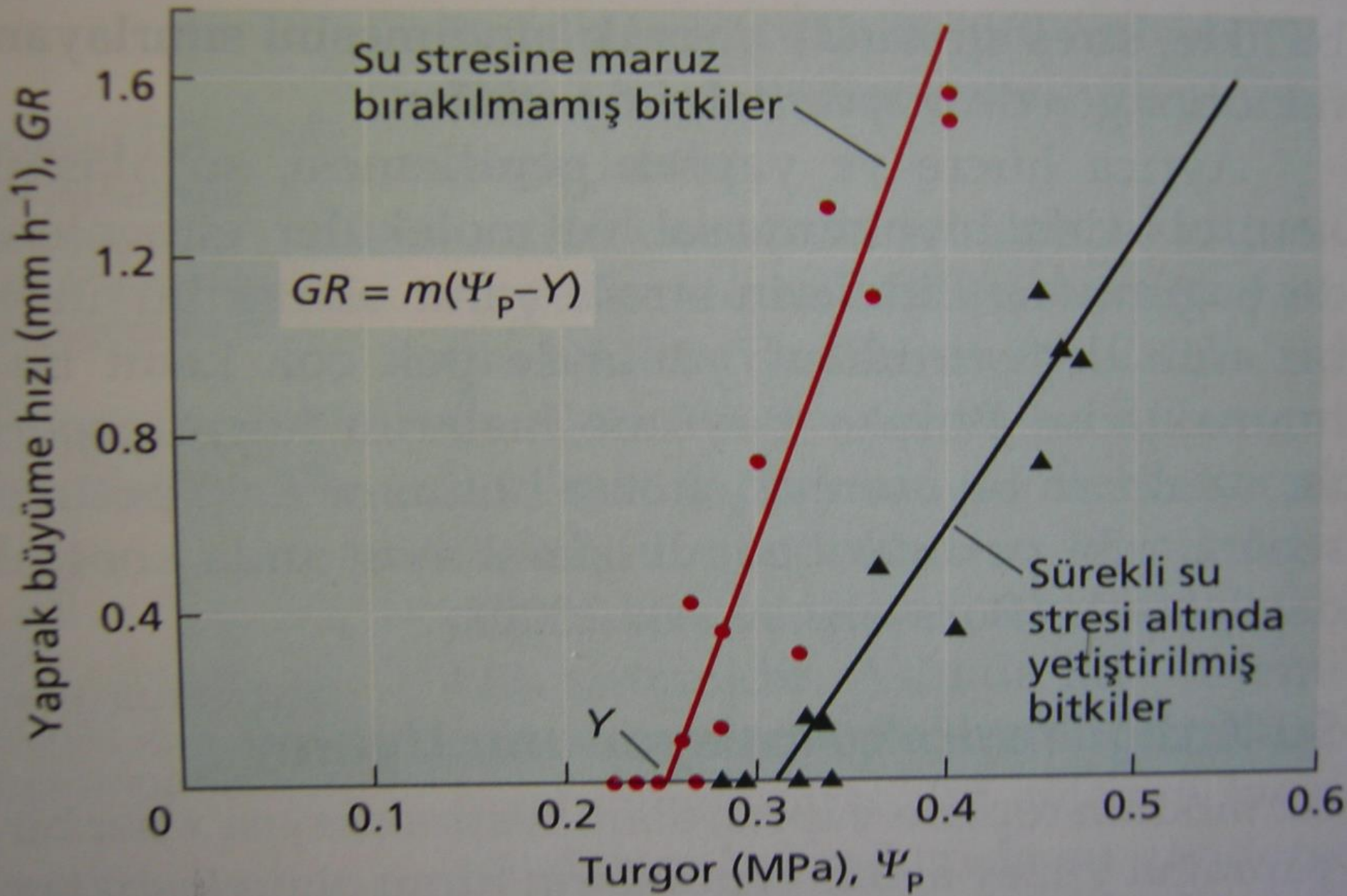
Kuraklığın Bitki Üzerindeki Etkileri

2. Su ilişkisi

- Bitki su ilişkisi yaprak su potansiyeli, stoma direnci, transpirasyon oranı, yaprak sıcaklığı ve kanopi sıcaklığından etkilenir. Yaprak su potansiyeli, oransal su içeriği ve transpirasyon oranı düşerken, stoma direnci ve yaprak sıcaklığı artar.
- Bitki su içeriği düştükçe turgor düşer ve büzüşmeler olur.
- Turgora bağımlı yaprak genişlemesi ve kök uzaması su kıtlığının en duyarlı olaylardır. Hücre genişlemesinin turgora duyarlılığı daha azdır.
- $GR = m (\Psi_p - Y)$: **GR**: Büyüme hızı; **m**: çeperin esneyebilirliği; **Ψ_p** : Turgor; **Y**: Ürün eşik değeri (basınç değeri; bunun altında hücre çeperi geriye dönüşümlü bozulmalara karşı koyar) ; **$Y = \Psi_p$ olduğunda büyüme durur.**
- Normal koşullarda Y turgordan 0.1-0.2 MPa daha azdır.
- Turgordaki küçük bir azalma büyümenin azalmasına ve durmasına sebep olur.
- Su stresi, çeper esnekliğini azaltırken, ürün eşik değerini yükseltir.
- Stres anında çeper pH'sı artar ve esnekliği azalır (normal koşullarda asidiktir).
- Stresten sonra normal koşullara dönen bitkilerde stresin etkisi görülebilir (m ve Y'deki değişimler).
- Birçok türde kuraklık su kullanım etkinliğini yükseltmiştir (yüksek stoma direnci, az yaprak alanı ve düşük transpirasyon). !!!

3. Bitki besin elementi ilişkisi

- Besin elementi alımında azalma ve dokulardaki konsantrasyon düşüklüğü (*çözünürlük, düşük su alımı ve düşük ksilem akışı*).
- Kurak koşullarda enerji kısıtı da bazı elementlerin alımını kısıtlar



Normal koşullarda ve su stresi altında büyütülmüş bitkilerde turgor ve yaprak gelişmesi arasındaki ilişki (stresten sonra)

Kuraklığın Bitki Üzerindeki Etkileri

4. Fotosentez (stoma direncinin artması, *yaprak alnında azalma, bozulmuş fotosentetik mekanizma ve erken yaprak dökümü*)

- Azalan CO₂ temini,
- ROS miktarında artış ve Anti oksidatif metabolitlerde azalma
- Düşük CO₂ koşullarında fotosentetik sistemde zararlanma (Kalvin döngüsü vs)

4.1. Stoma hareketliliği

- Düşük stoma açıklığı ▶ ▶ azalan CO₂ girişi ▶ ▶ artan ROS üretimi
- Yüksek stoma direnci ▶ ▶ düşük transpirasyon ▶ ▶ yüksek yaprak sıcaklığı
- Kök bölgesindeki su azalması ve artan transpirasyon (ksilem özsuyunda yüksek pH) ▶ ▶ ABA artış

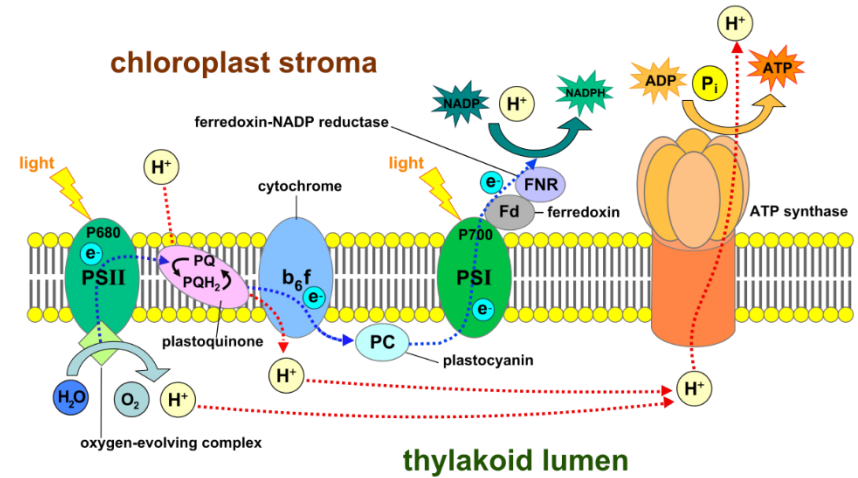
4.2. Fotosentetik enzimler

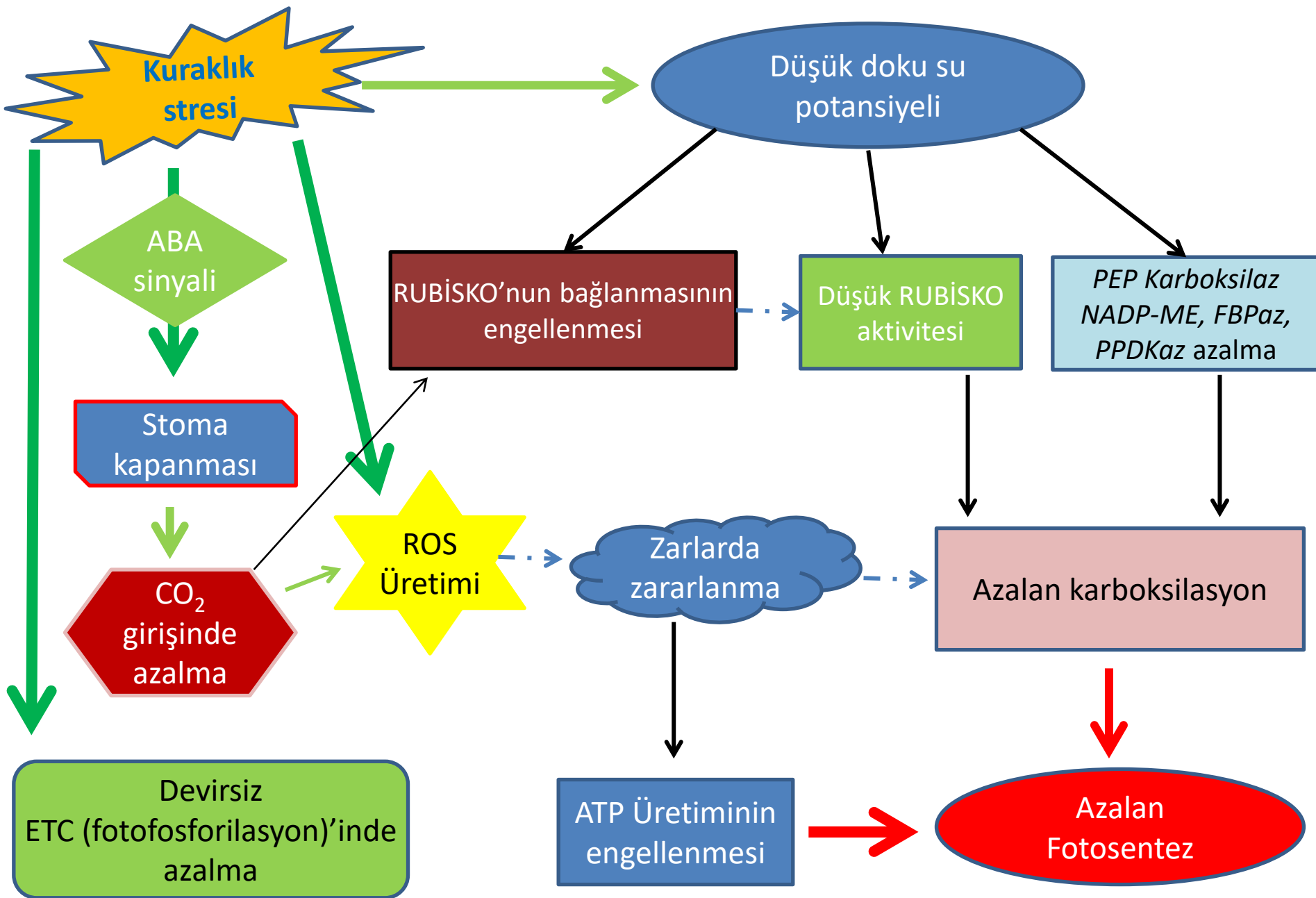
- Düşük CO₂ koşullarında **Rubisko** enziminin kinetiğinde azalma
- Elektron transfer zincirinde aksamalar (FSII de olan değişimler)
- Su kaybıyla birlikte sitoplazmanın viskozitesinde artış ve bazı enzim ve proteinlerde denaturasyon
- PEP karboksilaz, NADP malik enzim, Rubisko, Fruktaz-1-6 fosfotaz ve piruvat ortofosfat dikinaz aktiviteleri kuraklıkla birlikte azalır

Kuraklığın Bitki Üzerindeki Etkileri

4.3. ATP üretimi

- Bozulmuş fotofosforilasyon
azalmış fotosentez
- Kurak koşullarda devirli ETZ (fotofosforilasyon) artış gösterir
- Fotorespirasyon oranında artış ve CO_2 fiksasyonunda (bağlamada) azalma

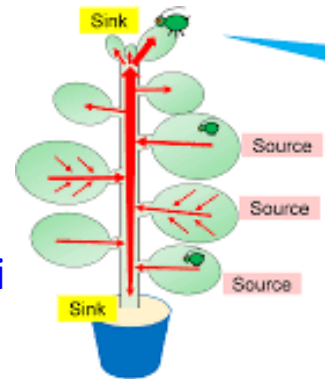




Kuraklığın Bitki Üzerindeki Etkileri

2.5. Fotosentetik asimilat paylaşımı (kaynak ve havuzun gücü, floem yüklemesi, boşaltması ve paylaşım etkilenmektedir)

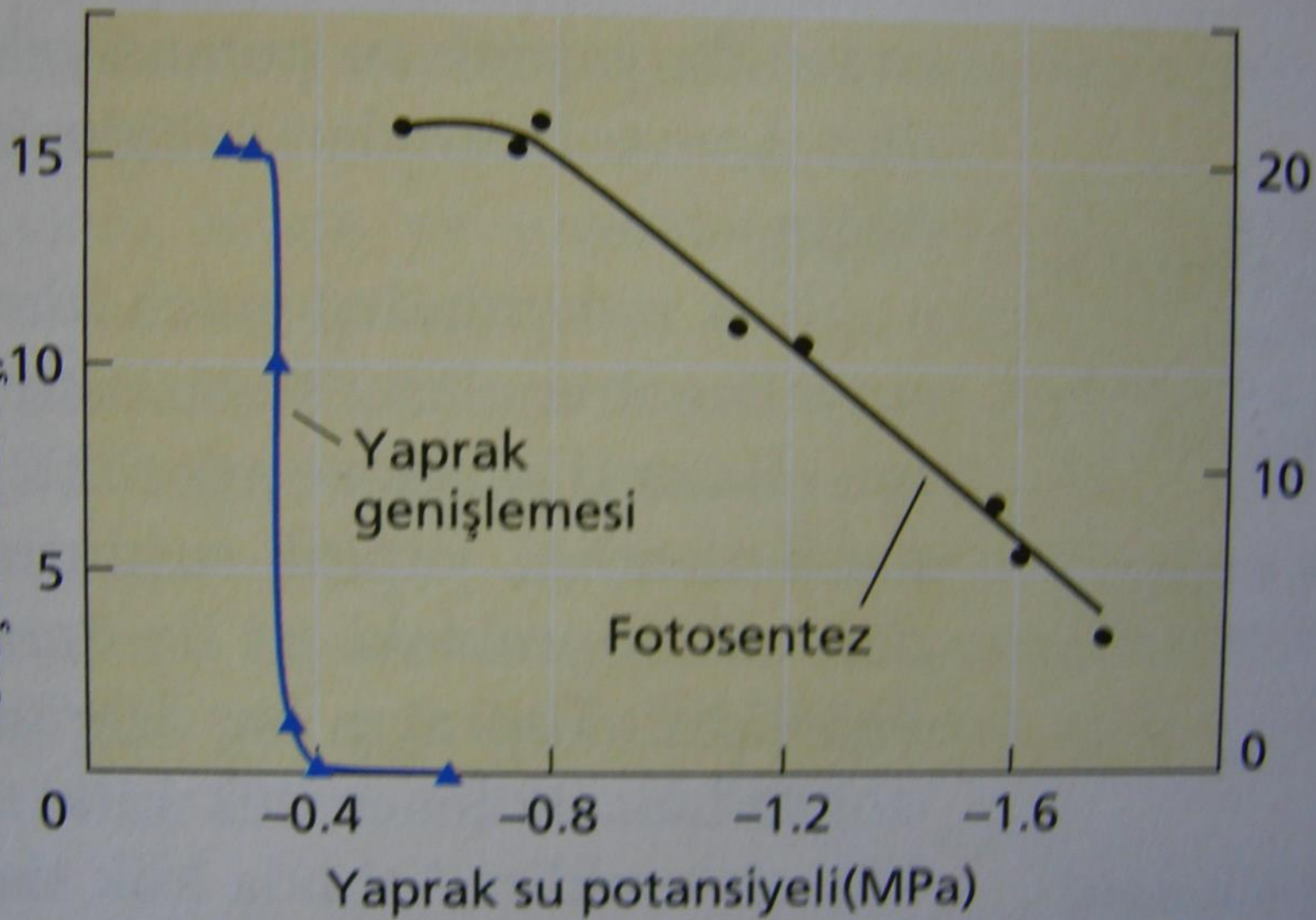
- Aasimilat paylaşımı hem kaynak hem de havuz tarafından etkilenebilir
- Kurak koşullarda kök biyokütlesini arttırmak için asimilatlar köke yönlendirilebilir.
- Kaynakta azalan fotosentetik aktivite havuzlara gönderilen asimilatları etkiler
- Havuzların (tohum vs) asimilatları çekme ve metabolize etme aktivitesi de asimilat paylaşımını etkiler.
- Havuzlarda karbonhidrat azlığı içsel ABA miktarının artmasına ve tohum aborsiyonlarına sebep olur.
- Havuzlarda azalan **asit invertaz** aktivitesi de bozulmuş floem boşaltma aktivitesinden dolayı tohum aborsiyonuna sebep olur.
- **Vakuolar invertaz** aktivitesinin düşmesi sukrozun metabolize edilmesini azalttığı için meyve aborsiyonlarına sebep olur.



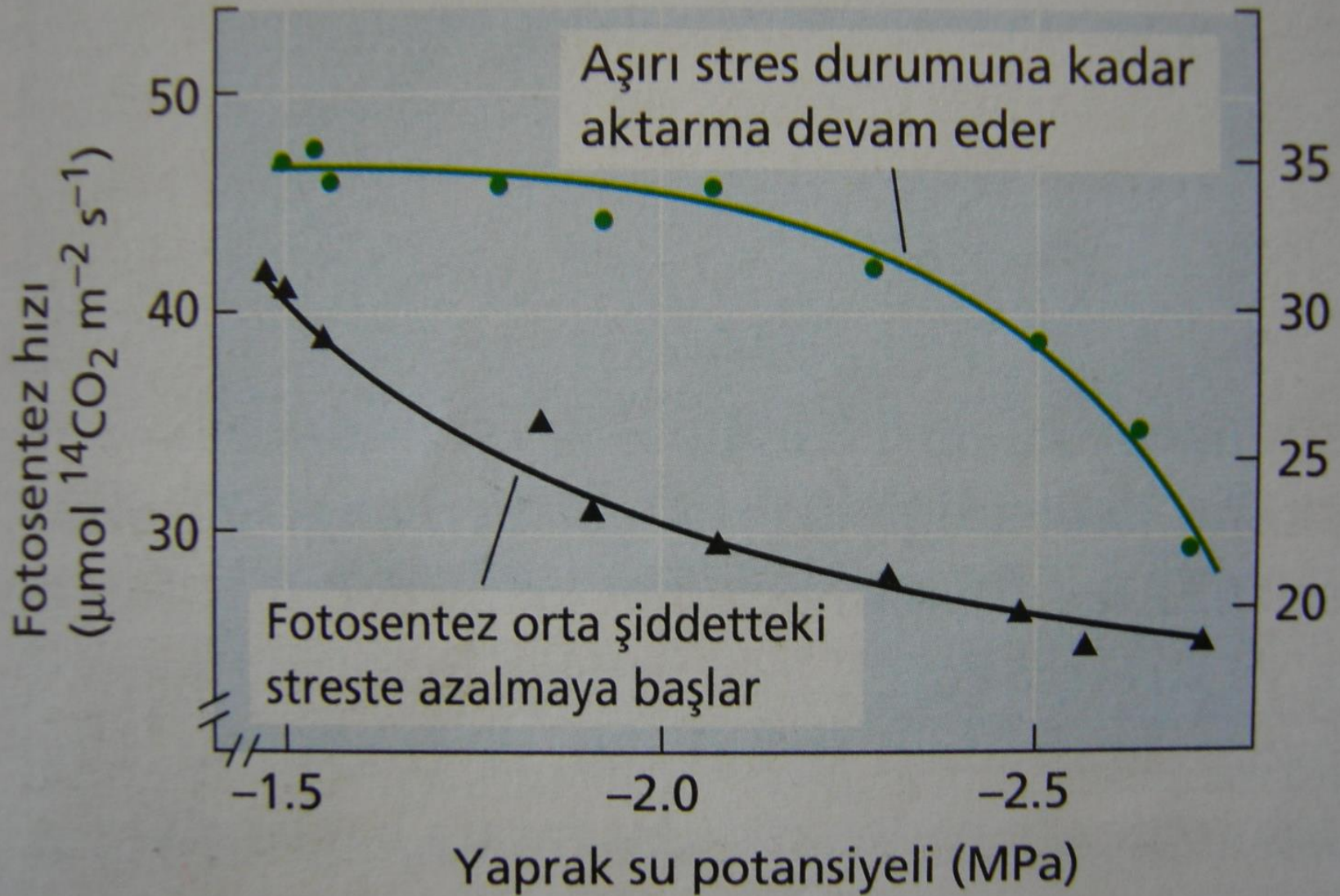
Su Kıtlığı Fotosentezi Sınırlandırır

- Fotosentez, orta şiddete bir su stresine yaprak genişlemesi kadar yanıt vermez.
- Orta şiddete su stresini hem stomata iletkenliğini hem de fotosentezi etkiler.
- Stresin erken evrelerinde stomatanın kapanması su kullanma etkinliğini olumlu etkileyebilir.
- Su stresini altında yaprakta diğer organlara gönderilen madde miktarı azalır.
- Floemdeki taşıma engellenebilir.
- Taşıma stres periyodunun sonuna doğru engellenir.
- Fotosentez ürünlerinin taşımasını gerek duyulan yerlerde (tohum ve kök gibi) kullanılır.
- Fotosentez ürünlerinin taşımasının sürdürülebilmesi dayanım mekanizmasında anahtar bir faktördür.

Yaprak genişleme hızı
(24 saatte yaprak alanında
oluşan % artış)



Fotosentez hızı ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)



Aktarma hızı (saat başına uzaklaştırılan % ^{14}C miktarı)

Kuraklığın Bitki Üzerindeki Etkileri

2.6. Solunum

- Kuraklık stresi ile baş etmede yüksek miktarda enerji harcanır.
- Solunumda kullanılan enerji metabolizma üzerinde önemli etkisi vardır.
- Kökler asimilatların ana tüketicisidir.
- Azalan fotosentezle birlikte artan solunum karbon metbaolizmasını olumsuz etkiler
- Kuraklığa hassas olan buğdaylarda köklerdeki solunum da düşmüştür.
- Kuraklık stresi altında mitokondrilerde ATP üretimi azalır ve ROS üretimi artar.

Kuraklığın Bitki Üzerindeki Etkileri

2.7. Oksidatif zararlanma

- Stres faktörleri bitkilerde **ROS** üretilmesine sebep olur.
- Superoxide radikal (O_2^-), hydroxyl radikal (**OH**), hydrogen peroxide (H_2O_2), alkoxy radikal (**RO**) ve singlet oxygen (O_2^1)
- Ana **ROS** üretim yerleri kloroplast ve mitokondridir.
- **ROS**'lar birçok metabolitlerle reaksiyona girerek hücre metabolizmasını bozar (yağlar, proteinler, enzimler, nükleik asitler vs.).
- Stresin şiddeti (dozu ve süresi) **ROS** oluşumunu ve zararı arttırır.

Kuraklığa Dayanıklılık Mekanizmaları

3.1. Morfolojik mekanizmalar

3.1.1. Kaçma

- Kurak dönemden kaçarak kuraklık oluşmadan tohumlar/depo organları oluşturup dormant aşamaya geçmek.
- Toprakta suyun olduğu dönemle bitkinin gelişme dönemleri örtüştürmek önemlidir.
- Çiçeklenme ve tohum üretim dönemi kritik özelliklerdendir.
- Kısa vegetasyon süresine sahip olan genotipler avantajlı olabilir. Ancak verim uzun vegetasyon dönemi ile korelatiftir.

Kuraklığa Dayanıklılık Mekanizmaları

3.1.2. Kaçınma

- Su kaybını azaltan ve su teminini çoğaltan mekanizmalar (stomatal düzenlemeler, derin ve yoğun kök oluşumu).
- Bazı bitkiler suyun bir kısmını toprakta sonra kullanmak üzere korurlar.
- Suyu harcayanlar ise sürekli su temin etmeye çalışırlar (köklerini derinlere gönderirler...)
- Bitki dokularının yüzeyinde bulunan mumsu yapılar su kabını azaltır.
- Mumsu ve yansıtıcı yapılar yaprak sıcaklığını düşürür.
- Bu tür adaptasyon mekanizmalarının verimin üzerinde büyük etkisi görülmemiştir.

Mechanisms of resistance to drought

Morphological response to drought:

- Increase in water absorption and transportation, declination of transpiration.
- Developed root system and higher ratio of root to shoot.
- Thick leaf
- Small leaf area
- Thick cuticle
- Developed veins and bundle
- Smaller and more stomata

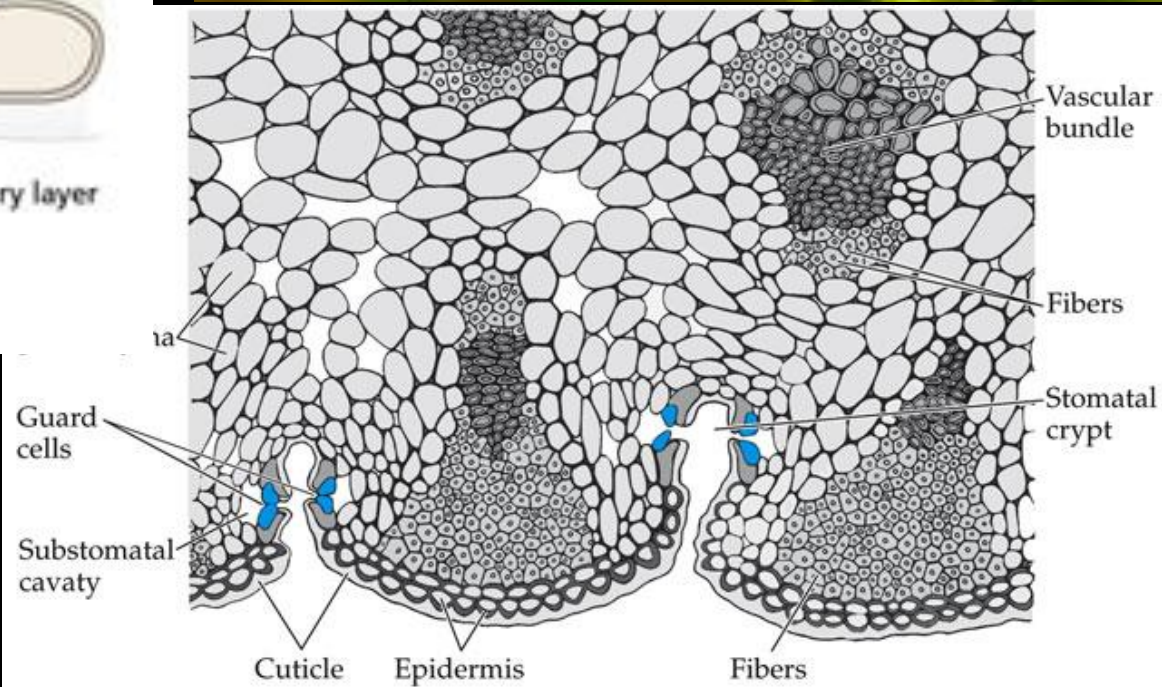
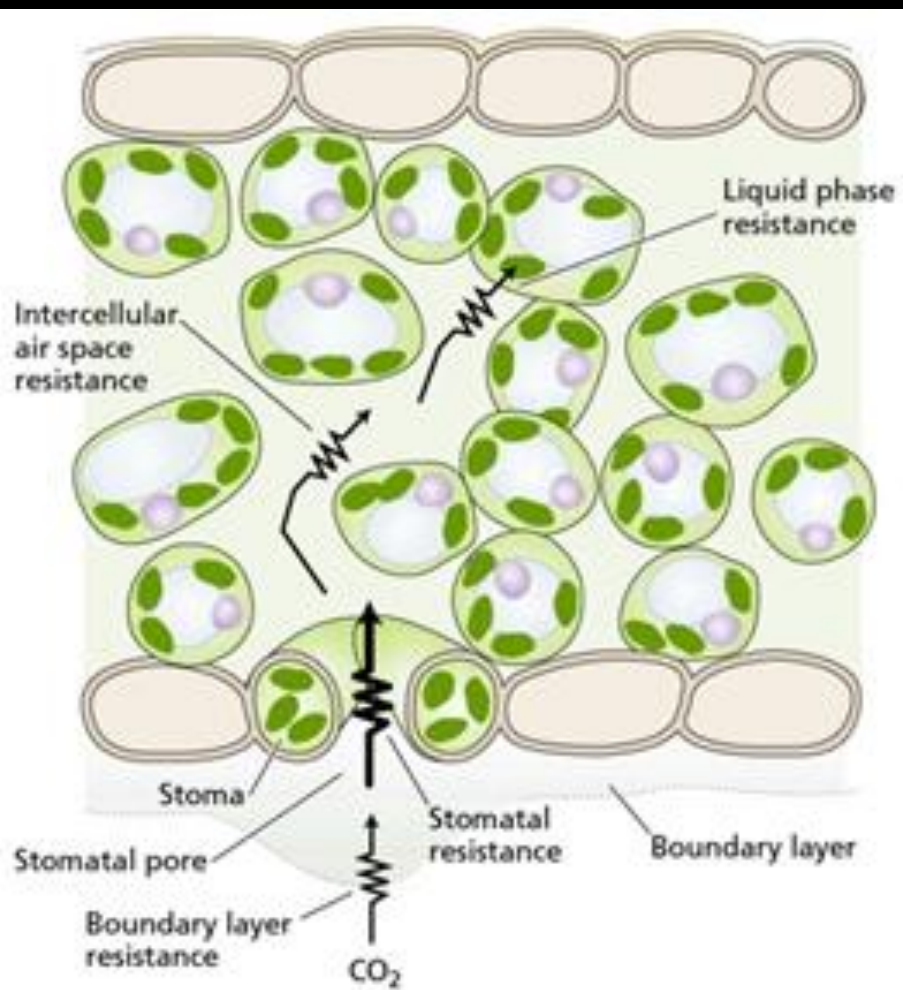
Su Kıtlığında Kökler Toprağın Nemli Derin Bölgelerine Doğru Uzar

- Sürgünlerdeki büyüme köklerden su alınınının **izin verdiği** sınıra kadar
- Köklerdeki büyüme ise yapraklardan **asimilat akımının** sınırlanmasına kadar devam eder.
- Yaprak genişlemesi fotosenteze göre kuraklıktan daha fazla etkilenir.
- Yaprakta üretilen asimilatların çoğu köklere gönderilir.
- Su kıtlığı ilerledikçe toprağın üst katmanları kurur ve kökler derinlere doğru yönelir.
- Su kıtlığında vegetatif büyüyen bitkilerde köklere daha fazla asimilat giderken, generatif büyüyen bitkilerde daha az gitmektedir.
- Bitkiler üreme (çiçek-tohum) aşamasında su kıtlığına daha duyarlıdırlar.

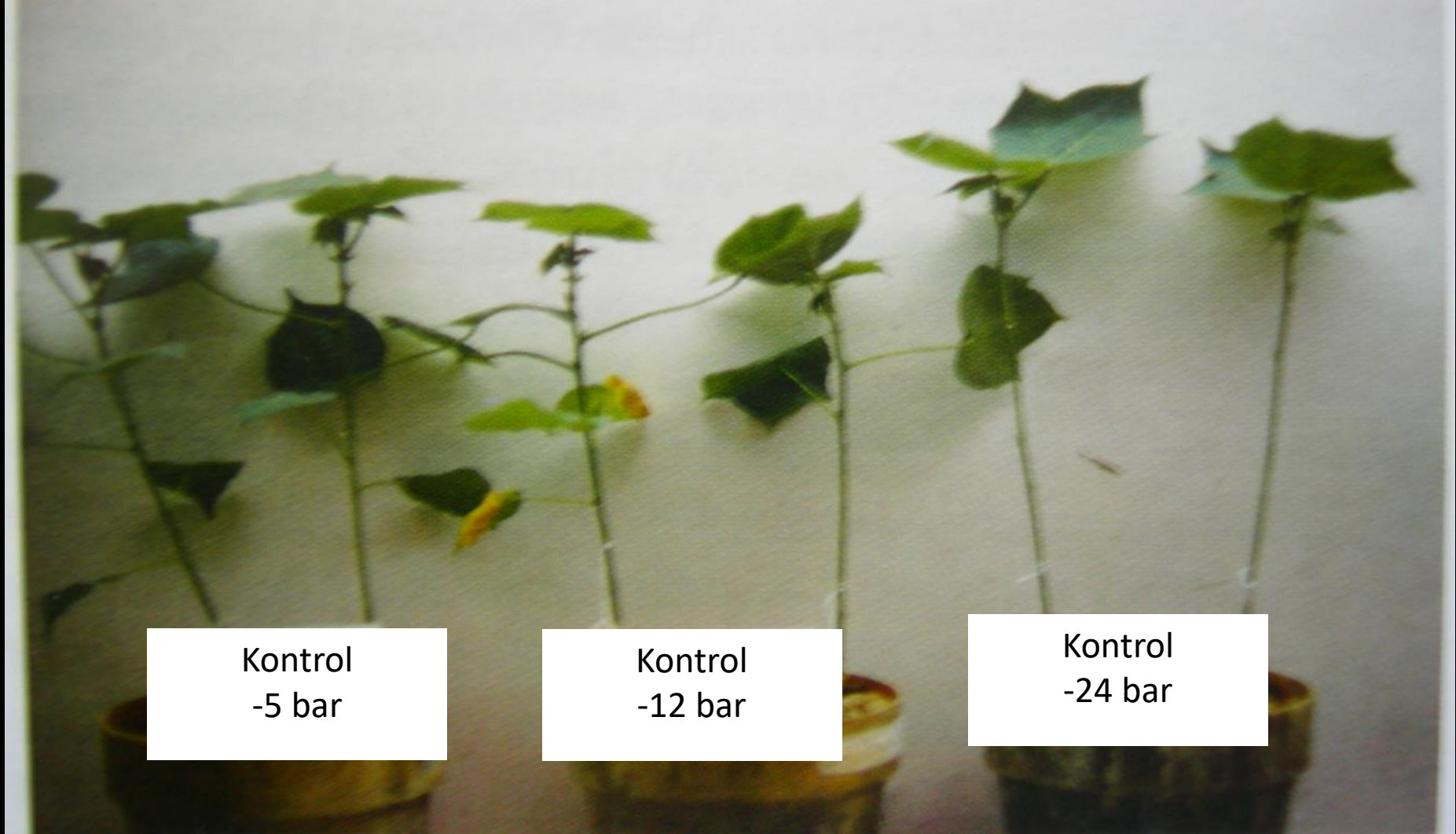
Kuraklığa Dayanıklılık Mekanizmaları

3.1.3. Fenotipik elastikiyet

- Yaprak alanın azaltılması bir adaptasyon mekanizmasıdır (küçük ve az yaprak) Küçük yapraklı bitkilerde yaprak sıcaklığı havaya daha kolay geçirilir.
- Kutikulanın kalınlaşması su stresine karşı verilen yaygın yanıtlardan birisidir.
- Mumlar hem kutikulanın üzerinde hem de içeride birikebilir.
- Kutikulanın kalınlığı fotosentezi engellemez.
- Kutikuladan kaybedilen su sadece %5-%10 arasındadır.
- Hızlı yaprak gelişimi suyun kullanılabilirliğini olumsuz etkiler.
- Çöl bitkilerinden bazıları kurak dönemde yaprağını döker ve yağmurdan sonra yeniden yaprak oluşturur.
- Yaprak dökümünde etilenin sebep olduğu düşünülmektedir.
- Tüylü yaprakların oluşması (ısıyı yansıtma, yaprak kenarı direncini arttırma). Yoğun tüylülük fotosentezi azaltır.
- Su stresi sırasında, büyük yapraklı bitkilerde yaprak hareketleri ile yaprağın açısı değiştirilir. (*paraheliotropik*: güneşe yönelmeyen, *diaheliotropik*: güneşe yönelen).
- Bazı bitkilerde yaprak kıvrılması da ışık alımını etkiler.
- Küçük ve gömülü stomalar.
- Su teminini çoğaltacak kök mimarisi (derin ve yoğun) oluşturmak.



Su kıtlığı yaprak absisyonunu (dökülmesini) uyarır



Bazı bitkiler sıcaklığa baęlı olarak
gün içinde yaprak açısını
deęiřtirebilir







Rice cultivars

Nip



sl 13



sl 34



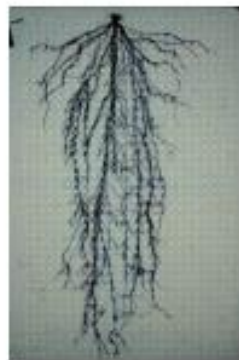
sl 45



sl 50



Well-watered



Drought stress

Figure 5. Root growth and proliferation under well-watered and drought stress conditions in various rice genotypes. Different rice genotypes (Nip, sl 13, sl 34, sl 45, sl 50) were grown under continuous flooded conditions (well-watered) and 15% soil moisture contents (drought stress). The study was conducted in root boxes. The figure shows root proliferation 38 days after seeding. (courtesy Ms. Mana Kano).

Kuraklığa Dayanıklılık Mekanizmaları

3.2. Fizyolojik mekanizmalar

3.2.1. Hücre ve dokuda su muhafazası

- Hücre ve doku su potansiyelini korumak kuraklık toleransı açısından önemlidir.
- Osmotik düzenleme sonucunda hücre osmotik basıncı düşürülerek hücreye su girişi ve su korunması sağlanır. Turgor sağlanabilmektedir.
- Osmotik düzenleme uzun kuraklık koşullarında fizyolojik olayların devamı için gereklidir.
- Osmotik düzenleme, ABA ve dihidrin uyartımı dokunun su potansiyelini korumada etkili bulunmuştur.
- Yüksek turgor hem asimilat paylaşımını hem de fotosentetik aktivitenin devamına katkı sağlamaktadır.
- Bazı bitkiler C4 ve CAM fotosentez yolları gibi adaptasyonlara sahiptirler.

Kuraklığa Dayanıklılık Mekanizmaları

3.2. Fizyolojik mekanizmalar

3.2.2. Anti oksidatif savunma

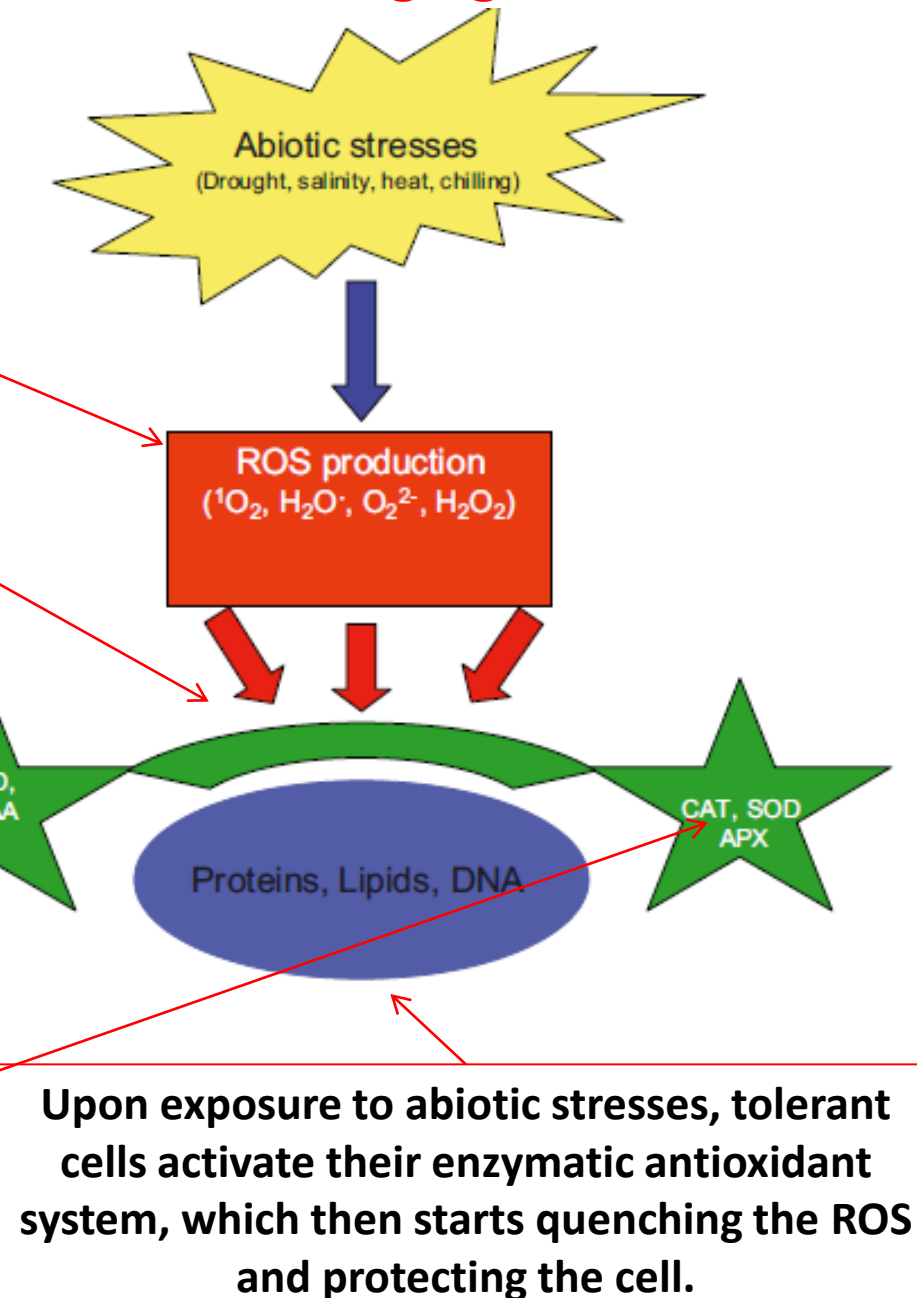
- Antioksidatif savunma sistemi enzimatik ve enzimatik olmayan bileşenlerden oluşur.
- Enzimatik savunma siteminde superoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), peroksidaz (POX), askorbat peroksidaz (APX) ve glutathione redüktaz (GR) bulunur.
- Enzimatik olmayan savunma siteminde β -karotenler, cistein, indirgenmiş glutathione α - tokoferol ve askorbik asit bulunur.
- Stres koşulları altında bu bileşenlerin aktivitesi ve miktarları önemlidir.
- Stres koşullarında oluşan ROS'ların bertaraf edilmesinde (ascorbate-glutathione cycle) antioksidatif enzimler önemli rol alır.
- Askorbat- glutathion döngüsü enzimleri: *peroxidase (POD)*, *dehydroascorbate reductase (DHAR)*, *monodehydroascorbate reductase (MDHAR)* ve *glutathione reductase (GR)*.
- Askorbat-glutathion döngüsü enzimlerinin çoğu sitoplazma, stroma, martiks ve peroksizomlarda bulunur.
- Enzimatik savunma isteminde önemli olan APX'in sitoplazmik ve kloroplast-mitokondri formu (mRNA) belirlenmiştir.
- SOD iki molekül süperoksidi O_2 ve H_2O_2 dönüştürür (ROS'un süpürülmesinin ilk aşaması).
- GR indirgenmiş glutatyon havuzunun devamını sağlar.
- β -karotenler stres koşulları altında fotosentetik makineyi oksidatif strese karşı korur.

Role of antioxidant enzymes in the ROS scavenging mechanism.

Exposure to abiotic stresses leads to the generation of ROS, including singlet oxygen ($^1\text{O}_2$), perhydroxyl radical ($\text{H}_2\text{O}^\cdot$), hydroxyl radicals ($\text{O}_2^{2\cdot-}$), hydrogen peroxide (H_2O_2) and alkoxy radical ($\text{RO}^\cdot$).

The ROS may react with proteins, lipids and DNA, causing oxidative damage and impairing the normal functions of cells

The antioxidant defense system in the plant cell includes both enzymatic and non-enzymatic constituents. Amongst the enzymatic components are superoxide dismutase, catalase, peroxidase, ascorbate peroxidase and glutathione reductase.



Kuraklığa Dayanıklılık Mekanizmaları

3.2. Fizyolojik mekanizmalar

3.2.3. Hücre zarı stabilitesi

- Biyolojik zarlar stres koşulları altında ilk hedef olmaktadır.
- Kuraklık stresi altında zarların **fiziksel ve fizyolojik bütünlüğünün** devam ettirilmesi stres toleransı açısından önemlidir.
- Kuraklık stresinde zar stabilitesi seleksiyon kriteri olarak kullanılmaktadır.
- Hücre zarındaki zararlanma ile osmotik düzenleme arasında negatif korelasyon bulunmuştur.
- Zar yapısının bozulması ve sıvı kaybı sitoplazma hacminin küçülmesine ve viskositenin artmasına sebep olmaktadır.
- Stres koşulları altında zar stabilitesine katkı sağlayan bazı moleküller: proline, glutamat, glisinbetain, karnitin, mannitol, sorbitol, fruktanlar, polioller, trehaloz, sukroz ve oligosakkaridler.
- Stres altında hücre zararından **oransal iyon sızıntısının** ölçülmesi önemli bir parametredir.

Kuraklığa Dayanıklılık Mekanizmaları

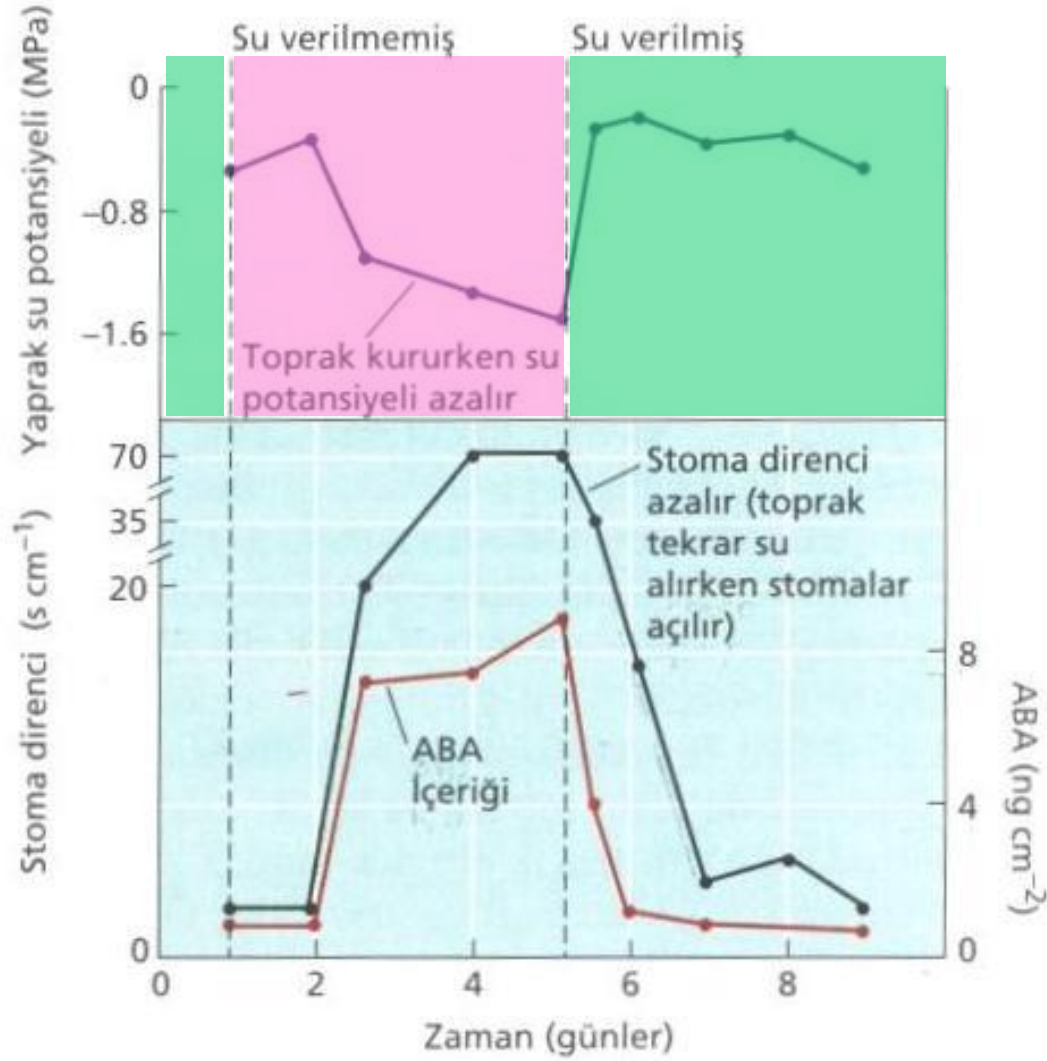
3.2. Fizyolojik mekanizmalar

3.2.4. Bitki Büyümeyi düzenleyiciler (hormonlar)

- Bitki hormonları kuraklık stresinde hayati bir rol oynar.
- Kuraklık stresinde içsel oksin, GA ve sitokinin miktarı azalırken, ABA ve Etilen miktarı artmaktadır.
- Oksinler, kuraklık stresi altında kök oluşumu açısından önemlidir. Mısır ve Arabidopsiste kuraklık stresinin IBA sentezini uyarttığı belirlenmiştir.
- Oksinlerin ve Ca'un kuraklık stresinde prolin artışını uyarttığı belirlenmiştir.
- Kuraklık stresi altına kök oluşumu (rizogenesis) önemli tolerans mekanizmalarından birisidir. Kök oluşumuna GA'lar katkıda bulunduğu belirlenmiştir.
- Birçok stres koşulları altında ABA miktarı artmaktadır.
- Artan ABA yaprak alanının azalmasına (küçük yaprak/yaşlı yaprakların dökülmesi) ve stomaların kapanması suyun korunmasına sebep olur.
- ABA artması **KÖK/TOPRAK ÜSTÜ ORGAN** oranında değişmeye sebep olur. Kök oranı artar.
- Etilen, kuraklık stresinde kontrollü yaprak sensensini düzenleyerek ve büyümeyi kontrol altına alarak kuraklığa tolerans sağlamaktadır.
- Poliaminler zar bütünlüğünün korunmasına önemli roller almaktadır.
- Kuarklık stresi altında tolerant genotiplerde **spermidin, spermine ve putresin** gibi **poliaminlerin** arttığı belirlenmiştir.

Su stresinde mısırd

- Su potansiyeli
- Stoma drenci
- ABA içeriđi

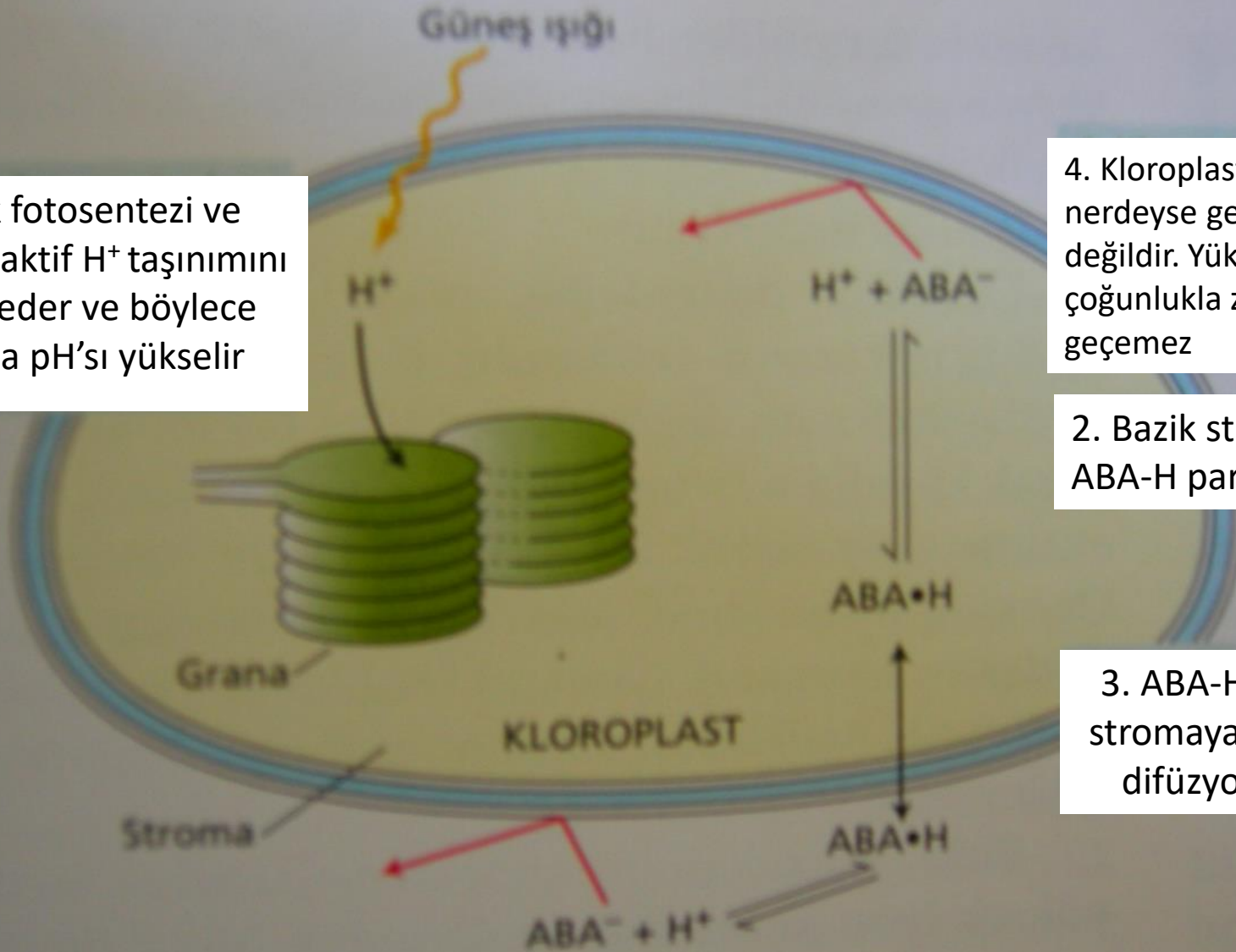


Toprak kururken, yaprak su potansiyeli azalır, ABA içeriđi ve stoma drenci artar.
Sulama ile işlem tersine döner.
(stoma drenci: stoma iletkenliğinin tersi)

Osmotik Stres, Genlerin İfade Olmasını Değiştirir

- Stres koşullarında aşağıdaki osmotik düzenleyicilerin sentezinden sorumlu genler aktive olur.
 - Prolin sentezinden sorumlu olan *pirolin-5 karboksilat sentaz*
 - Glisin beatin birikiminden sorumlu olan *glisinbetain aldehit dihidrogenaz*.
 - Halka yapılı bir şeker olan Pinitolün birikiminde hız sınırlayıcı bir enzim olan *myo-inositol-6-O-metiltransferaz*'dır.
- Gliseraldehit-3-fosfat dehidrogenaz daha fazla ifade olunur. (Çözünmüş maddelere karbon akışını sağlamak?)
- Lignin biyosentezinde yer alan enzimlerde OS ile denetlenir.
- Bazı genlerin ifade olunması da azalır (*sakkaroz ve mannitol parçalanmasından sorumlu genler ifade olunmaz ve mannitol artar*).
- OS altında düzenlenen diğer genler membran üzerinde taşınım ile ilgilidirler.
- Proteaz genleri de uyarılır (yapısı bozulan genlerin parçalanması).
- Osmotik olarak uyarılan bazı ısı şoku proteinleri kurumanın etkisizleştirdiği bazı proteinleri korur ya da renature eder.
- Tohum olgunlaşmasının son döneminde sentezlenen **LEA** proteinleri (late embriyogenesis abundant) OS tarafından düzenlenir (hücre zarının korunmasında yaşamsal bir rolü vardır. Su kaybının ve bazı proteinlerin kristalleşmesini önlerler).
- OS anında ABA yanıt veren gen ürünleri birikir.

1. Işık fotosentezi ve granaya aktif H^+ taşınımını teşvik eder ve böylece stroma pH'sı yükselir



4. Kloroplast zarı ABA^- 'ya nerdeyse geçirgen değildir. Yüklü ABA^- çoğunlukla zarlardan geçemez

2. Bazik stromada $ABA \cdot H$ parçalanır

3. $ABA \cdot H$ sitozolden stromaya doğru pasif difüzyonla taşınır

Kuraklık koşullarında ksilem öz suyunun pH'sı yükselir ve yüksek pH $ABA \cdot H$ yi ABA^- 'ye dönüştürür.

Kuraklığa Dayanıklılık Mekanizmaları

3.2. Fizyolojik mekanizmalar

3.2.5. Uyumlu çözünenler (compatible solutes) ve osmotik düzenleme

- ✓ Stres koşullarına en bilindik savunma mekanizması uyumlu çözünenlerin sentezinin artmasıdır. **Uyumlu çözünenler:** Düşük moleküler ağırlıklı yüksek çözünürlükte ve sitoplazma için toksik olmayan organik moleküllerdir.
- ✓ OD'ler; osmotik düzenlemede, ROS'ların in aktivasyonunda, zar, enzim ve proteinlerin yapısının korunmasında rol alırlar.
- ✓ Osmotik düzenleme, osmotik olarak aktif olan şekerler, şeker alkolleri, organik asitler, prolin, glisin betain gibi organikler ve Ca, K, ve Cl gibi iyonların sitoplazmada biriktirilmesi ile yapılır.
- ✓ OD ile hücrenin su potansiyeli korunmaya çalışılır. Su potansiyeli korunan hücrelerin aktivitesi düzenli ve daha yüksek olur.
- ✓ GB ve prolin birikimi abiyotik stres koşullarına dayanımı arttırmaktadır.
- ✓ Citrulline, yabani karpuzda belirlenen bir amino asit, kuraklık koşullarına yüksek miktarda sentezlenmekte ve yabani karpuzun çöl koşullarına adapte olmasına katkı sağlamaktadır.
- ✓ Citrullin OH⁻ radikalini bertaraf etmekte, DNA ve enzimleri oksidatif stresten korumaktadır.
- ✓ Kuraklık stresi altında miktarı artan proteinik olmayan amino asitlerden birisi de γ -aminobutric asittir (detoksifikasyon, osmotik düzenleme , prolin üretimi ve sinyal yolu).

Kuraklığa Dayanıklılık Mekanizmaları

3.2. Fizyolojik mekanizmalar

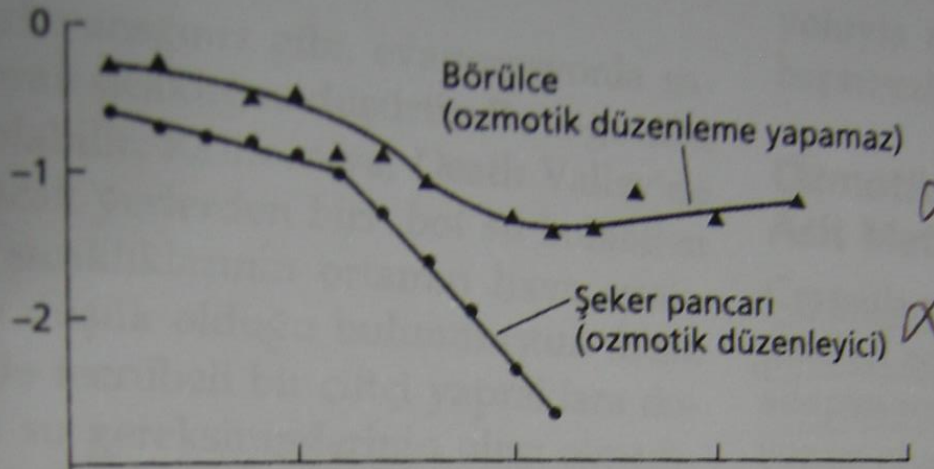
3.2.5. Uyumlu çözünenler (compatible solutes) ve osmotik düzenleme

- ✓ Kuraklık stresi altında sitoplazmik Ca miktarının artışı önemli olaylardan birisidir.
- ✓ Ca birikmesi , γ -aminobutric asit (GABA) sentezine sebep olan Ca /calmodulin bağımlı glutamate dekarboksilaz aktivitesini arttırır.
- ✓ Sitoplazmada H^+ birikimi GABA sentezini arttırır.
- ✓ Trehaloz, indirgen olamayan osmotik düzenlemeye ve biyolojik homestazın sağlanmasında önemli bir şekerdir.
- ✓ Trehaloz birçok stres faktörüne karşı sentezlenir.
- ✓ Dışsal Threhaloz uygulamsı ABA –insensitive 4 genin uyartılmasına ve sukroz sentezinin azalmasına sebep olmuştur.

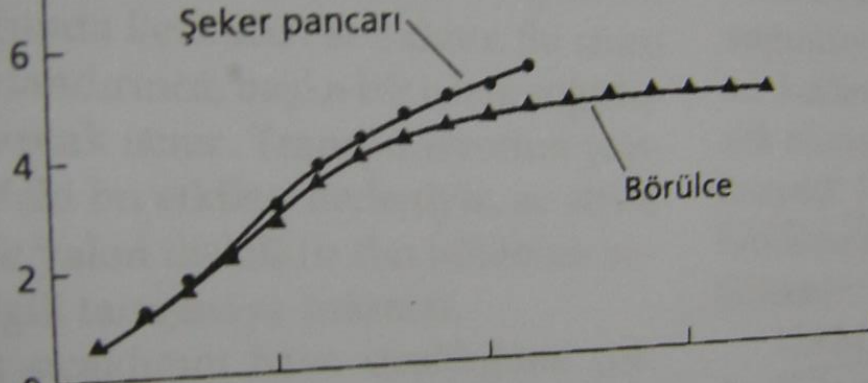
Su Dengesi Ozmotik Düzenleme İle Korunur

- Bitkiler daha düşük Ψ_w sahip olduğu sürece su alabilirler. ($\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s$)
- Ozmotik düzenleme; hücre içindeki çözünmüş maddelerin miktarının arttırılmasıdır. (kurak koşullara adapte olmuş bitkiler hariç Ψ_s 0.2-0.8 MPa arasında değişir) OD, şekerler organik asitler, AA, inorganik iyonlar gibi çözünmüş maddeler ile yapılır.
- Ozmotik düzenleme esnasında iyonlar vakuolde biriktirilir.
- Biriktirilen organik bileşikler enzimlerin fonksiyonlarını etkilemez (Prolin, sorbitol, mannitol, glisinbeatin). Toksik değildir.
- Bitkiler düzenlemede kullanılan maddeleri biriktirerek artan tuzluluğa karşı düzenleme yapar.
- Turgorun korunması, su potansiyeli düşük olduğunda hücre uzamasının devamını sağlar.
- OD toprakta sıkıca tutulan suyun büyük bir bölümünün alınmasını sağlar. Ancak, kullanılabilir sudaki artış küçüktür.
- OD kurumaya karşı direnci arttırır **ancak verimlilik üzerine etkisi yoktur.**
- OD köklerde de yapılır ve turgorun devamı sağlanmaya çalışılır.
- OD'ler mesajcı ve antioksidatif özellikte gösterebilirler.

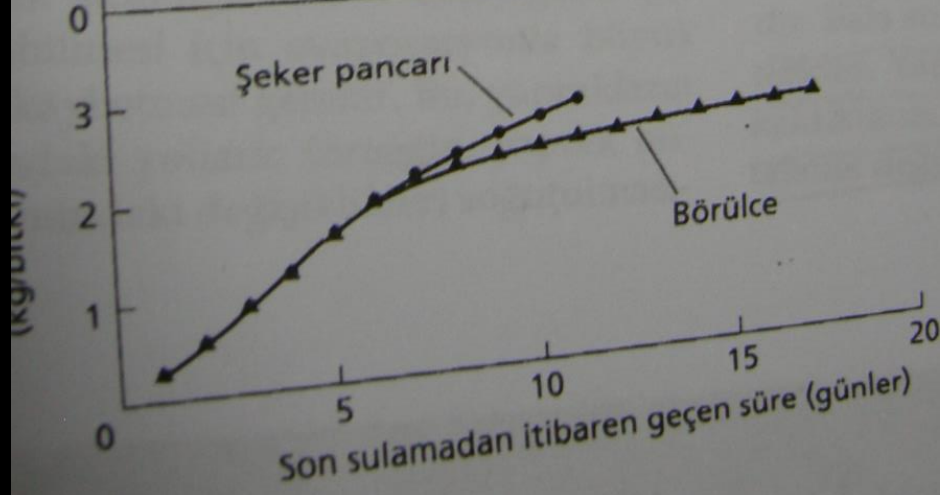
Yaprak su
potansiyeli
(Mpa)



Kazanılan C
(g/bitki)



Su kaybı
(kg/bitki)

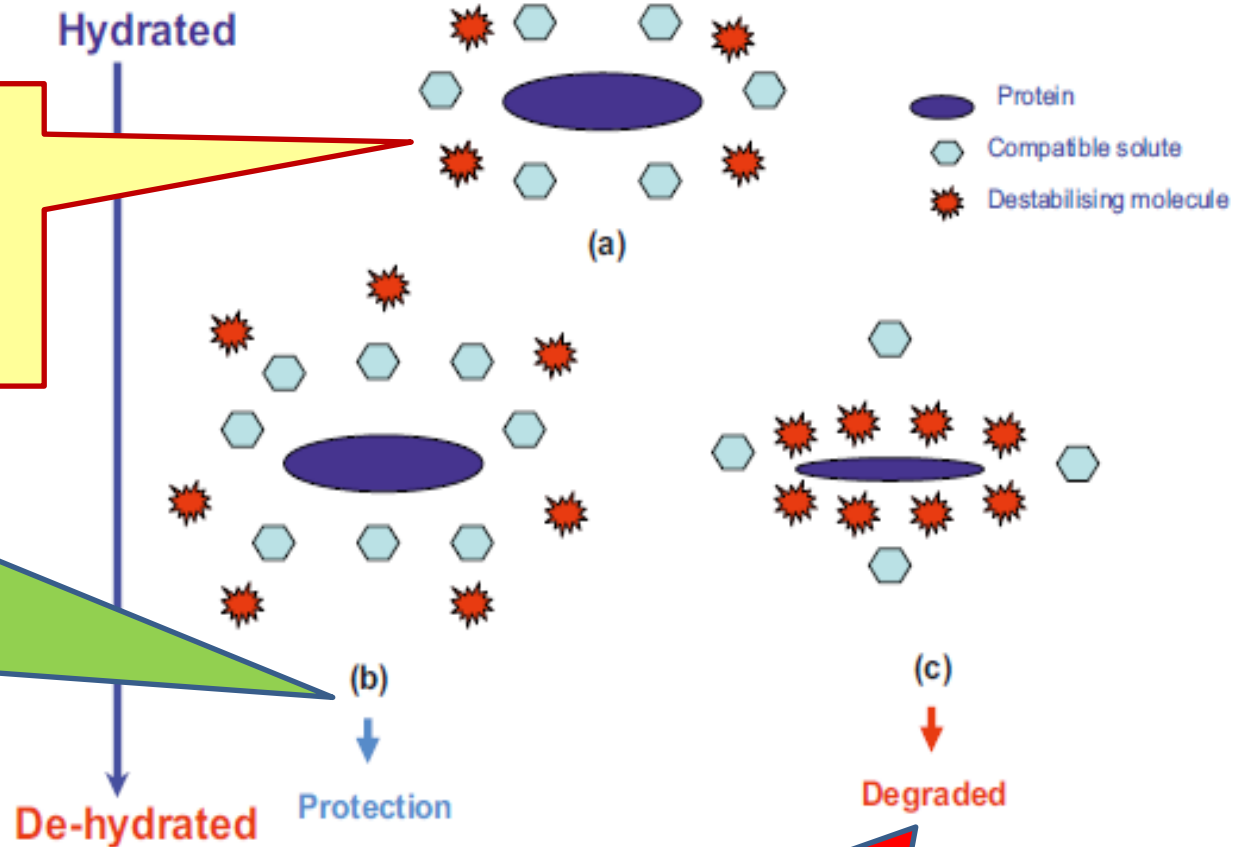


Osmotik düzenleme yapabilen
şeker pancarı ve Osmotik
Düzenleme yapamayan bőrölce
(suyu koruyan) bitkilerinde su
kaybı, karbon kazancı ve su
potansiyeli

Role Of Compatible Solutes In Drought Tolerance

a: In the hydrated state, the presence of water reduces the interaction of destabilizing molecules

b: In tolerant cells the synthesis of compatible solutes preferentially excludes the binding of destabilizing molecules and stabilizes native protein conformation



c: In sensitive cells the lack of compatible solutes results in the preferential binding of destabilizing molecules to the protein surface, leading to degradation

Osmotik Stres Bazı Bitkilerde Crassulacean Asit Metabolizmasını Teşvik Eder

- Crassulacean asit metabolizması (CAM) stomaların gece açık gündüzleri kapalı tutulduğu bir adaptasyon mekanizmasıdır.
- CAM bitkilerinde su kullanma etkinliği en yüksektir (C3 bitkilerine göre 3-5 kat).
- Cam bitkileri sukkulent bitkilerde yaygındır. Fakültatif CAM bitkileri de vardır (stres anında CAM gibi davranırlar).
- Bu metabolik değişiklik *PEP karboksilaz*, *Pirüvatortofosfat dikinaz* ve *NADP malik enzim* gibi enzimlerin birikimi ile sağlanan bir adaptasyondur.

Tuz stresinden sonra geçen günler

1

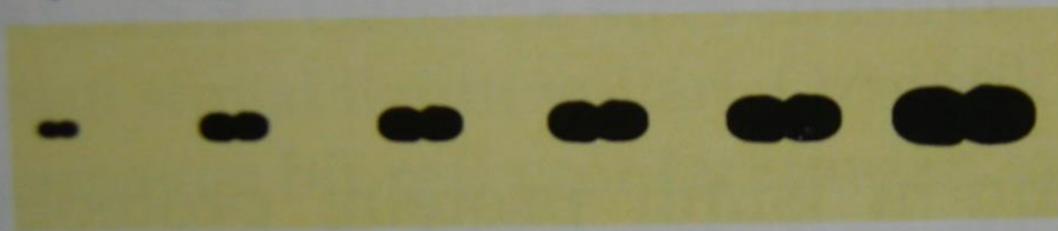
2

3

4

5

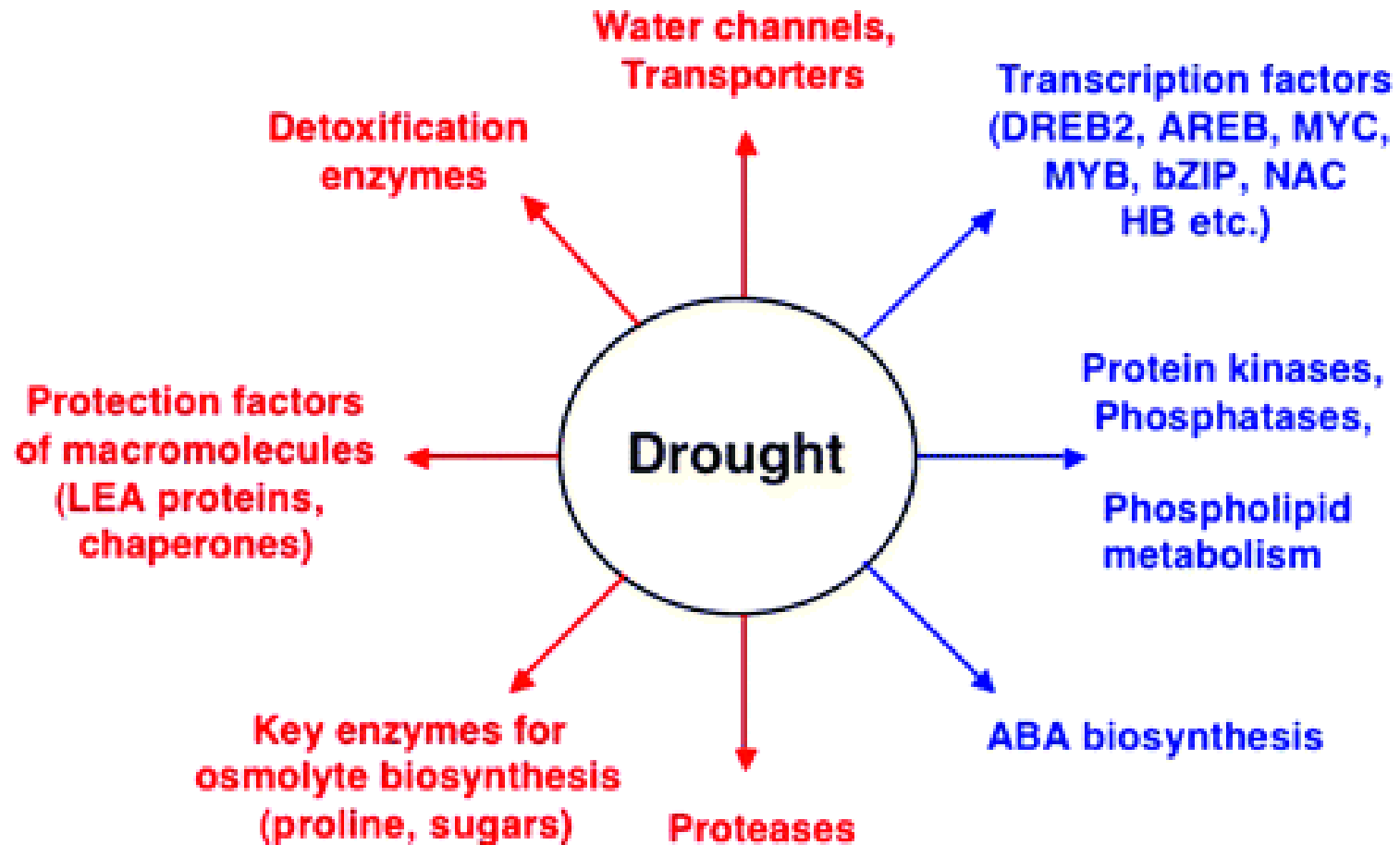
6



PEP karboksilaz
proteinindeki
artış ←

Functional proteins

Regulatory proteins

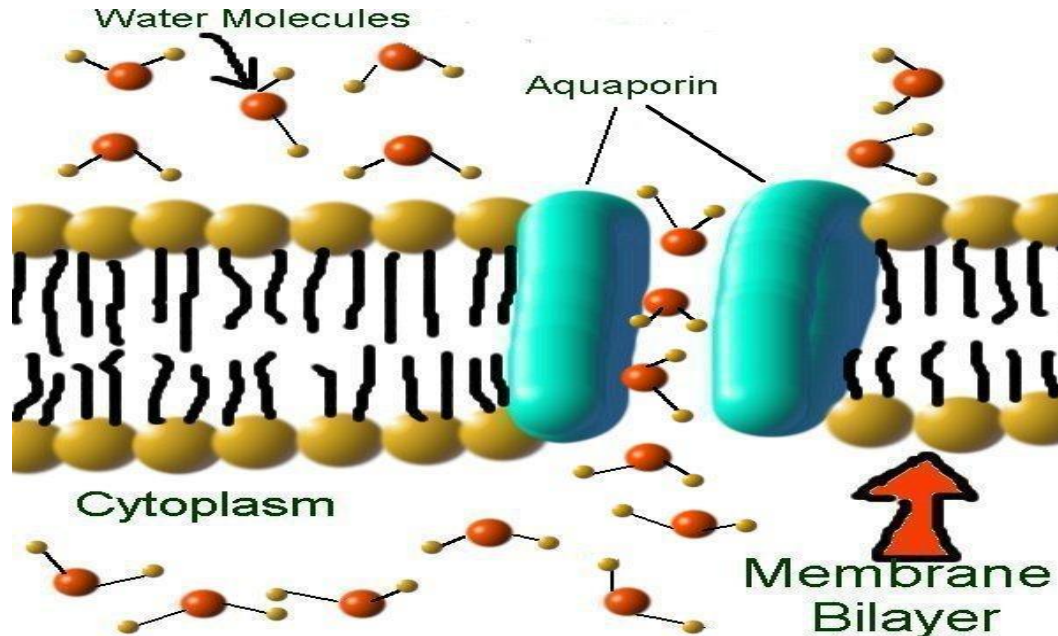


Kuraklığa Dayanıklılık Mekanizmaları

3.3. Moleküler mekanizmalar

3.3.1. Aquaporinler

- Aquaporinler hücre ve vakuol zarı üzerinde bulunan ve suyun pasif geçişini kolaylaştıran (10-20 kat) protein kanallardır.
- Aquaporinler ve kuraklık stresi arasındaki ilişki henüz aydınlatılmış değildir. Ancak, hücrenin su düzeni üzerinde aquaporinlerin önemli etkilerinin olduğu bilinmektedir.



Kuraklığa Dayanıklılık Mekanizmaları

3.3. Moleküler mekanizmalar

3.3.2. Stres proteinleri

- Diğer stres koşullarında olduğu gibi kuraklık stresine karşı da sentezlenen proteinler bulunmaktadır.
- Proteinlerin çoğunluğu suda çözünen proteinlerdir ve hücrenin su potansiyelini yüksek tutmaya katkı sağlamaktadırlar.
- Dehydration-responsive element-binding gen (**DREB**) **1 ve 2** hem kuraklık hem de soğuk stresi tarafından uyartılmaktadır.
- Dehydration-responsive element-binding gene kuraklık sinyal yolunda etkilidir.
- Dehydration-responsive element-binding geni transfer edilmiş bitkiler kuraklık stresine tolerans göstermiş ve yüksek miktarda prolin sentezlemiştir.
- Hücredeki proteinleri denaturasyondan koruyan **LEA/dehydrin-type** genleri ve şaperonlar kuraklık stresinde yüksek oranda ifade olunmaktadır.
- Stres koşulları altında proteinlerin yapısının korunmasına yardım eden **Heat-shock** proteinleri kuraklık stresine karşı da sentezlenmektedir.
- Zar stabilitesine katkı yapan ve **LEA proteinleri** kuraklık koşullarında yüksek oranda sentezlenmektedir.

Kuraklığa Dayanıklılık Mekanizmaları

3.3. Moleküler mekanizmalar

3.3.3. Kuraklık stres toleransı ve sinyal yolu

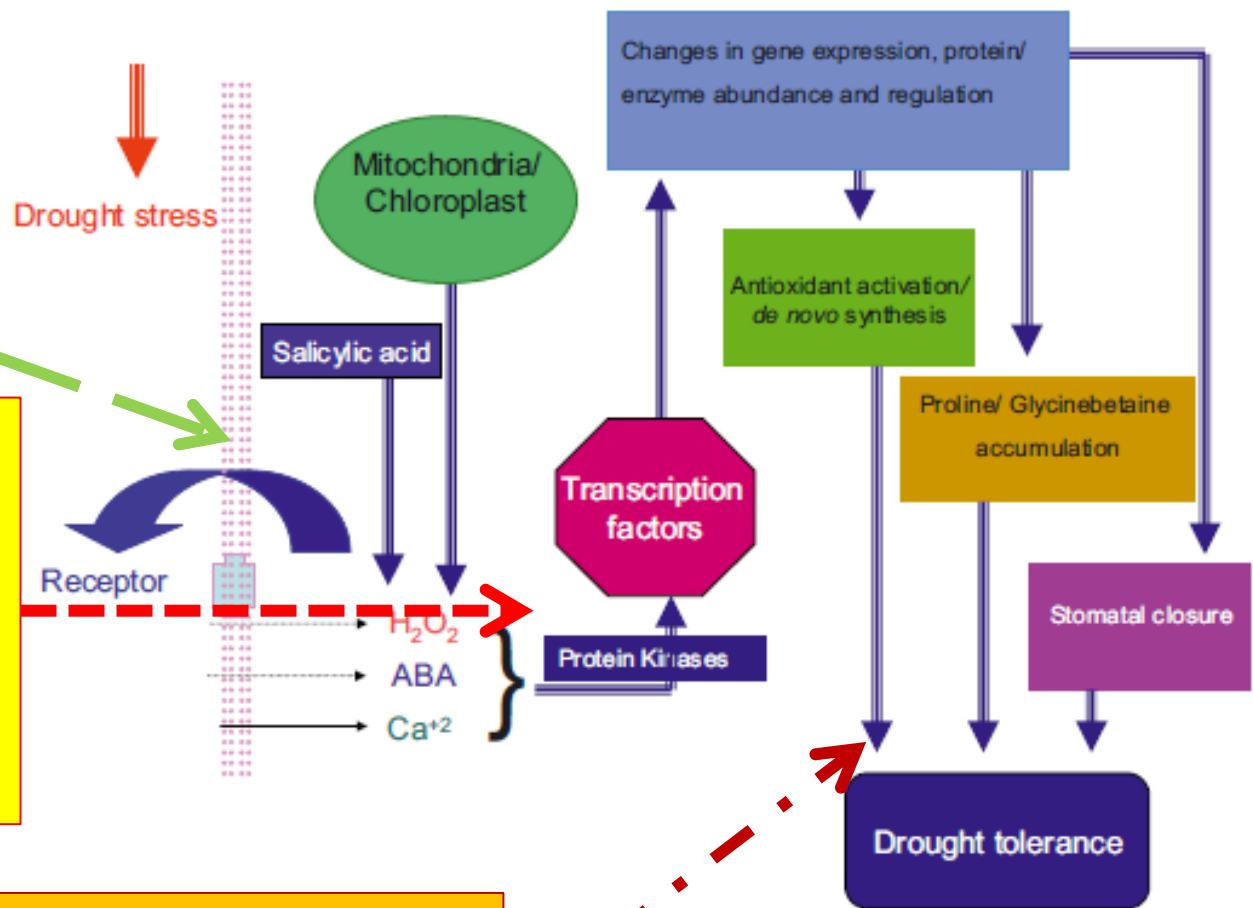
- Kuraklık stresine tepki yolunda ROS, Ca, Ca-bağımlı, mitojen aktive eden protein (MAP) kinazlar ve transkripsiyon faktörlerinin karşılıklı etkileşimi yer almaktadır.
- ROS, Ca ve bitki hormonları çekirdekteki strese karşı yeniden programlamaları uyartmaktadır.
- Mitojen aktive eden proteinler kuraklığa karşı sinyal yolunu uyartmaktadır.
- Kuraklık stresine karşı Ca bağımlı yol sekonder sinyalci olan Ca tarafından uyartılmaktadır.
- Kuraklık stresi altında Ca miktarının artması **γ-glutamil kinaz** miktarını artırırken **proline oxidase** miktarını azaltmıştır.
- ABA sentezi birçok aşamada kuraklık tarafından uyartılmaktadır.
- Hem ABA-bağımlı hem de ABA-bağımsız sinyal yolunun aktive edilmesi kuraklık stresine karşı tolerans genlerini aktive eden transkripsiyon faktörlerinin ifade edilmesini uyartmaktadır.

Proposed Cellular Events And Signaling Cascades In A Plant Cell Responding To Drought Stress.

Drought stress is perceived by an unknown mechanism, which then activates the signaling cascades, plausibly by ABA, H_2O_2 and Ca^{++}

These cascades then activate the synthesis of specific protein kinases which activate more downstream responses such as changes in gene expression.

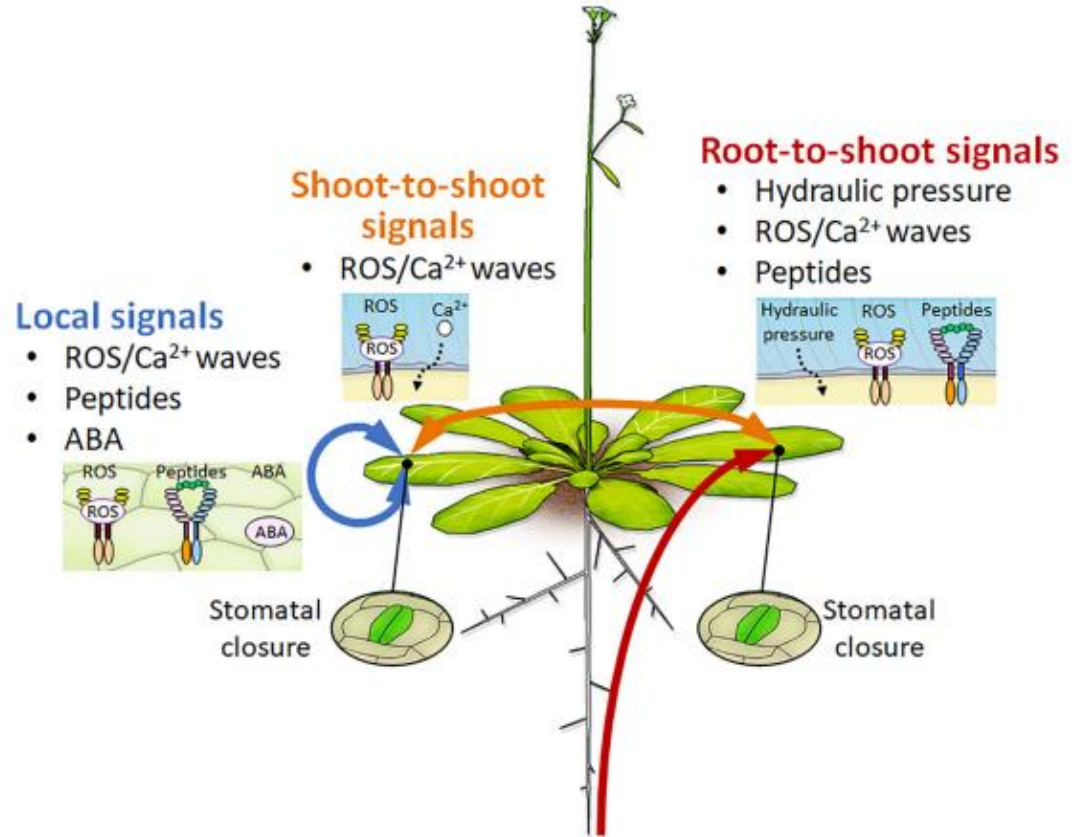
Changes in plant metabolism including activation and synthesis of antioxidants, synthesis and accumulation of osmoprotectants and solutes, and stomatal closure under acute drought stress.



Stres Koşulları Altında Sinyal İletim Ve Tepki Mekanizması

Hidrolik sinyaller,

- § elektrik akımı,
- § kalsiyum akışı,
- § reaktif oksijen türevleri (ROS),
- § mRNA'lar,
- § bitki hormonları
- § ve protein benzeri metabolitler mesajcı olabilmektedir



Stres Koşulları Altında Sinyal İletim Ve Tepki Mekanizması

- Ksilemdeki su durumu ve hücrede turgor kaybı fiziksel mesajcı olarak çalışmakta ve hızı 1m/s dir.
- İlkel bitkilerde ve eğreltilerde stoma düzenlemesi ABA'dan bağımsızdır.
- Susuz kalan bitkilerde ABA oranı artmaktadır.
- ABA'nın yaprakta birikmesi kökte birikmesinden daha önemlidir (Aşılama çalışmaları).
- ABA sentezinden sorumlu **NINE CIS EPOXYCAROTENOID DIOXYGENASE3 (NCED3)** geni yüksek oranda ifade olmaktadır.
- Son zamanlarda, **CLAVATA3/EMBRYO-SURROUNDING REGION-RELATED25 (CLE25)** proteininin yaprakta **ABA** sentezini uyartan kök kaynaklı bir mesajcı olduğu gösterilmiştir.
- **CLE** peptidleri kökte sentezlenmekte ve kök büyümesini düzenlemektedir. Dışarıdan uygulanan **CLE25** proteini kök büyümesini azaltmıştır.
- **BARELY ANY MERISTEM1 (BAM1)** ve **BAM3** Alıcı-benzeri Protein kinaz (RLKs) yaprakta **CLE25'i** algılar.
- **CLE25–BAM1 ve BAM3** sistemi **ABA birikimi**, stoma düzenlenmesi ve stresle ilgili genlerin ifade olmasını düzenlemektedir.
- **NGATHA1 (NGA1)** transkripsiyon faktörü **NCED3** geninin ifade olunmasına aracılık etmektedir.
- **NCED'in** ifade olunmasında **CLE25–BAM1/ BAM3** sinyal sistemi **NGA1** ile ilişkilidir.
- **Sistein AA'i** birikimi de **ABA ve ROS** birikimine sebep olarak stomayı kapatmaktadır.

Stres Koşulları Altında Sinyal İletim Ve Tepki Mekanizması

- Kuraklık stresi altında, **ABA** H_2O_2 miktarını arttırarak Ca^{++} akışını tetiklemektedir.
- Son zamanlarda, bekçi hücrelerinde, H_2O_2 sensörü **HYDROGEN-PEROXIDE-INDUCED Ca^{++} INCREASE (HPCA)** rapor dirmiştir.
- **HPCA1** plazma zarında bulunmakta ve H_2O_2 'nin algılanmasında anahtar rol oynamaktadır.
- Aşırı ışıklanma, **RESPIRATORY BURST OXIDASE HOMOLOG D (RBOHD)** aracılığı ile **ABA** birikmesi ve **ROS/ Ca^{++}** akımına sebep olarak stomanın kapanmasını sağlamaktadır.
- **ROS/ Ca^{++}** dalgası **ABA** ve **jasmonik asit** biyosentezini tetikleyerek **GUARD CELL HYDROGEN PEROXIDE RESISTANT1 (GHR1)** ve **S-tipi anyon kanalı SLAC1** düzenleyerek stoma regülasyonuna sebep olmaktadır.
- Bu mesajlar **100 $\mu\text{m/s}$** hızla diğer yapraklara da iletilerek sistemik tepkinin oluşmasını sağlamaktadır. **ROS/ Ca^{++}** dalgası uzun mesafeli masajlardandır.

SU EKSİKLİĞİ DURUMLARINDA ALGILAMA SİSTEMLERİ

- Su eksikliği hücre zarı üzerinde bulunan sensörler (ATHK/ATHK1) tarafından algılanmaktadır
- **Mechanosensitive canal (MCA 1) ve (MAC2)**, Ca^{++} kanalları kuraklık stresi altındaki değişen hidrolik basıncın algılanmasında önemli rol oynaktadırlar.

Su Kıtlığında Stomalar Aba'ya Yanıt Vererek Kapanır

- ABA kısa vadede stomaların kapanması uzun vadede bitki savunma sisteminin uyarılması açısından önemlidir. Kök bölgesinde kuraklık algılanır ve ABA (mesaj) yapraklara iletilir.
- Bu durumlarda stomalar kapatılarak yaprak alanından su kaybı azaltılır.
- Bekçi hücrelerde hidropasif su kaybı, yardımcı hücrelerden telafi edilemediği zaman stomalar turgoru kaybeder ve kapanır.
- Hidroaktif kapanama; bütün kökler ve yapraklar su kaybedince olur. Bu kapanma bekçi hücrelerdeki metabolik işlemlere bağlıdır.
 - Çözünmüş madde miktarında azalma
 - Su kaybı
 - Turgurun düşmesi
 - Stomanın kapanması
- BH'lerin çözünmüş madde kaybetmesinde ABA önemli bir rol oynar.
- Mezofil hücreleri orta şiddette su stresine maruz kalınca
 - Mezofil hücrelerdeki sentezlenen ABA, eşit olmayan dağılım, pH eğimi gibi sebeplerden BH'lerine taşınır.
 - ABA sentezi hızlanır ve ABA miktarının artması stomayı kapatır ve kapanma süresini uzatır.
- Stoma iletkenliği, yaprak su durumundan daha çok, kök su durumundan etkilenmektedir.
- Stoma iletkenliği yaprak su durumundan daha çok topraktaki su ile daha sıkı ilişkilidir. Kökün bir kısmının strese maruz kalması stomaları kısmen kapatabilir!!!
- ABA'nın yanında pH ve inorganik iyonlar gibi sinyaller kökler ve toprak üstü organlar arasında uzun mesafeli sinyaller olabilir.

1. ABA, reseptörlerine bağlanır.

2. ABA bağlanması, plazma zarı Ca^{2+} kanallarını aktifleştiren reaktif oksijen türlerinin oluşumunu teşvik eder.

3. ABA, tonoplasttaki diğer kalsiyum kanallarını aktifleştiren siklik ADP-riboz ve IP_3 düzeylerini artırır.

4. Kalsiyumun hücre içine girişi, hücre içi kalsiyum salınımlarını başlatır ve vakuollerden kalsiyumun serbest bırakılmasını teşvik eder.

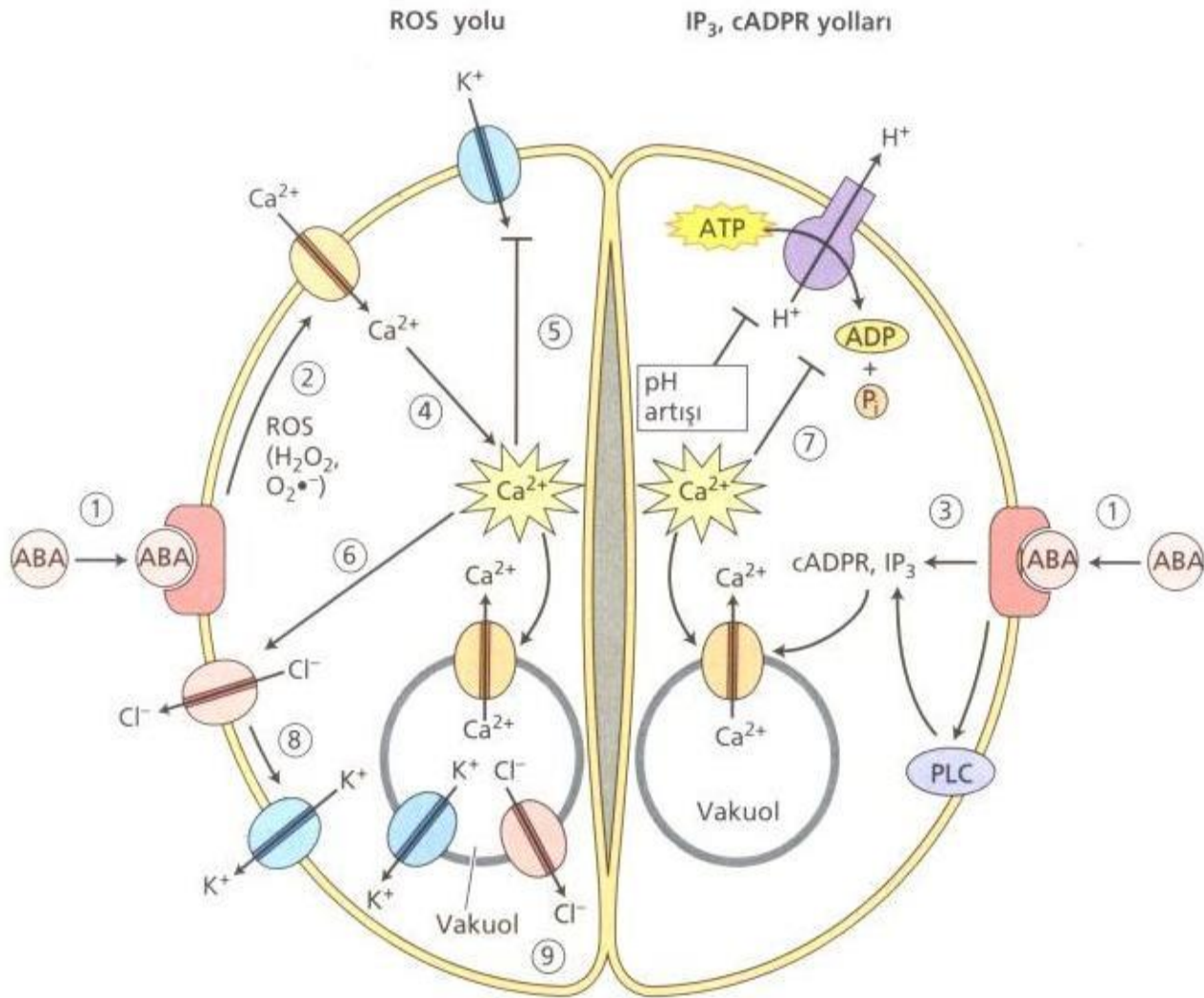
5. Hücre içi kalsiyumdaki artış, hücre içine K^+ girişini sağlayan kanalları durdurur.

6. Eğer, plazma zarındaki anyon kanallarından Cl^- 'un dışarı çıkışı zar depolarizasyonuna neden olursa hücre içi kalsiyumdaki artış açılmayı teşvik eder.

7. Plazma zarının proton pompalaması, ABA'nın teşvik ettiği sitozolik kalsiyumdaki ve hücre içi pH'daki bir artış ile engellenir, ayrıca bunlar zarı depolarize eder.

8. Zar depolarizasyonu, hücre dışına K^+ çıkışını sağlayan kanalları aktifleştirir.

9. Plazma zarından serbest bırakılan K^+ ve anyonlar ilk önce vakuollerden sitosol içine serbest bırakılırlar.



Stoma bekçi hücreesindeki ABA sinyal iletiminin basitleştirilmiş modeli.

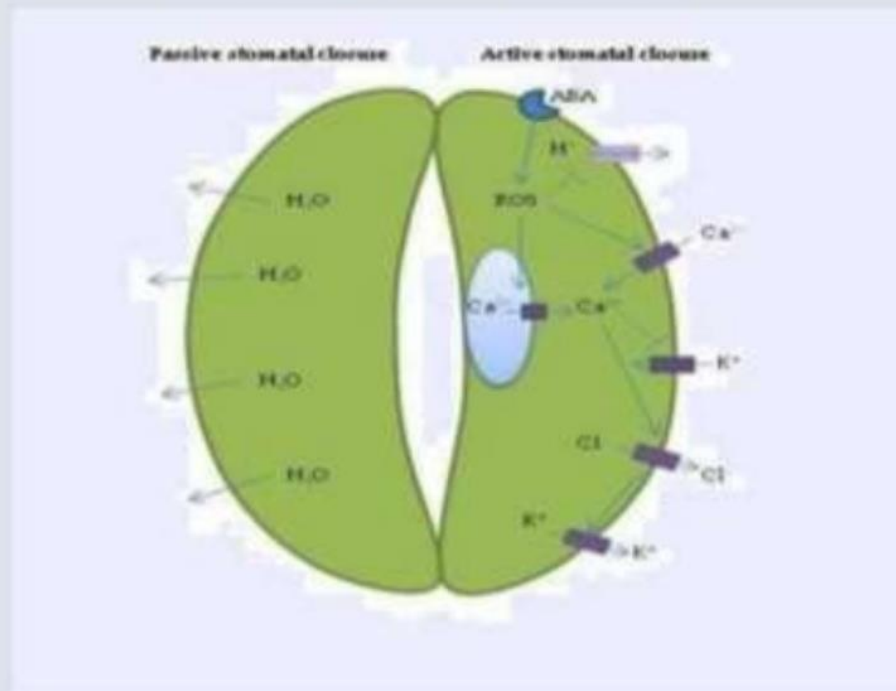
Net etki, hücreden K ve anyonların (Cl veya malat) kaybıdır.

R: reseptör; **ROS:** Reaktif Oksijen türleri; **cADPR:** siklik ADP-riboz;

G-protein: GTP bağlayıcı protein; **PLC:** Fosfolipaz C; **IP3:** inositol trifosfat

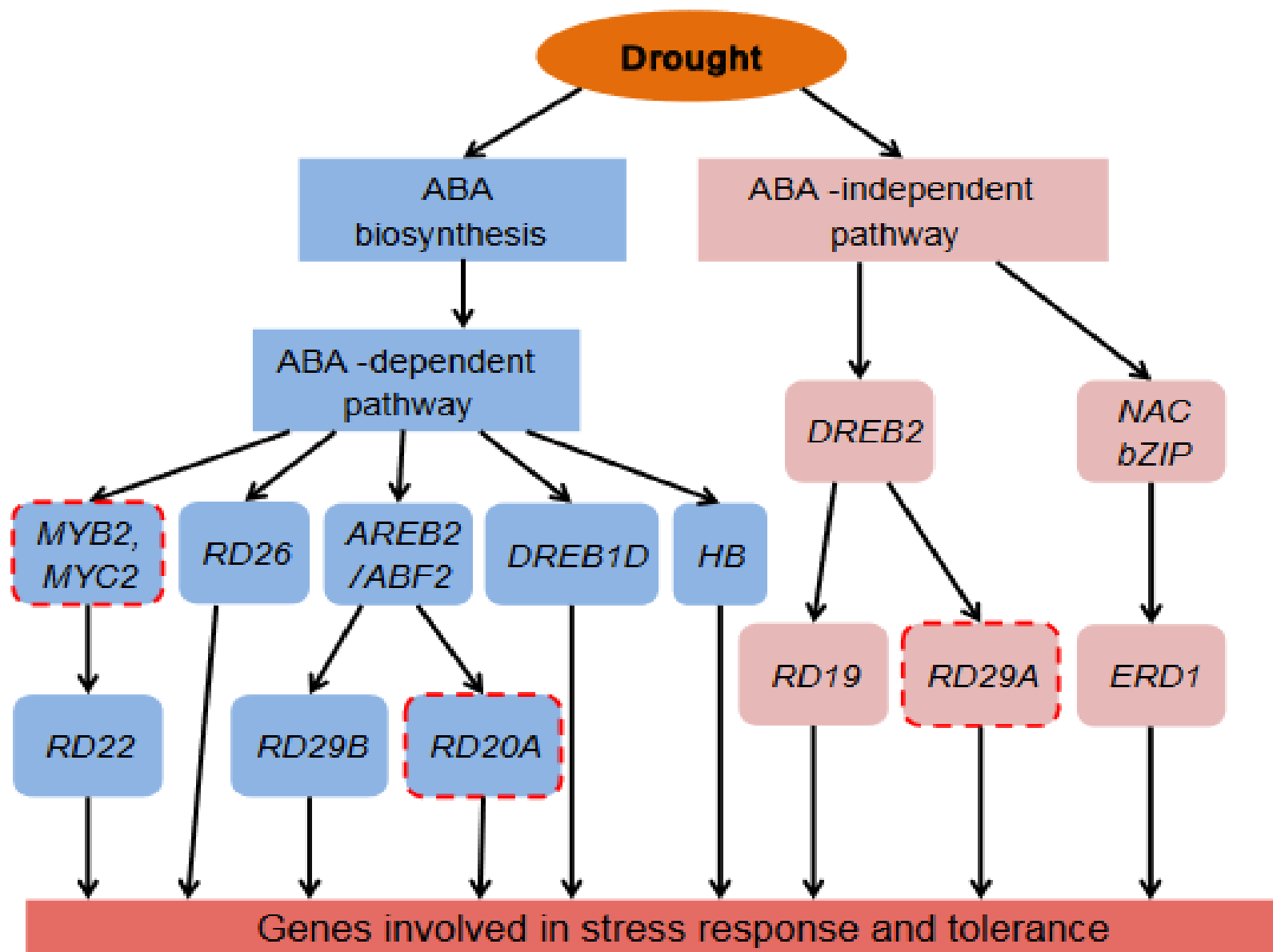
In the signaling pathway towards **stomatal closure** there are several **secondary messengers**, such as **Ca^{2+} , H_2O_2 and NO** (Garcia-Mata and Lamattina, 2009) that contribute to the stomatal closure.

Passive loss of turgor pressure also results in stomatal closure.



Strese Yanıt Veren Genler, ABA'e Bağımlı ve ABA'ten Bağımsız İşlemler ile Düzenlenir.

- Transkripsiyonlar, transkripsiyon faktörleri (TF) tarafından düzenlenir.
- Stres faktörleri özel transkripsiyon faktörlerini uyarır.
- Genlerin promotorlerinde özel regülatör dizileri tanımlanmıştır.
- ABA tarafından düzenlenen genlerin promotörleri 6 nükleotid dizisi içerir. (ABA'e yanıt veren element ABRE)
- ABRE olasılıkla ABA'e bağlı gen aktifleşmesinde yer alan TF'ne bağlanır.
- ABA'e bağımlı olarak OS tarafından düzenlenen bu genlerin promotörleri , 9 nükleotidli alternatif bir düzenleyici dizi elementi içerir. Dehidrasyon yanıt elementi (DRE). Bu element alternatif bir protein dizisi tarafından tanımlanır.
- OS stres tarafından düzenlenen genler ya ABA'e bağımlı ya da ABA'ten bağımsız sinyal geçirim yolları tarafından yönlendirilir.
- Gen ifadesindeki diğer ABA'ten bağımsız yolla düzenlemede en az iki sinyal yolu bilinmektedir. TF'leri DREB1 ve DREB2 ABA'ten bağımsız bir sinyal dizisi ile aktifleştirilir.
- Gen ifadesindeki diğer değişimler DREB'lerin yer almadığı başka bir mekanizma ile yönlendirilir.



Transcriptional regulatory network in ABA-dependent and ABA-independent pathways under drought stress

ABA Bağımlı Yol

- Kuraklık stresi altında ABA, şeker ve AA'lerin sentezlenmesini uyartmaktadır.
- Özellikle dallanmış-AA'ler, sakkaropin, prolin, glisin betain, agmatin, isoleusin, leusine ve valine
- ABA'ye bağımlı **ABA -RESPONSIVE ELEMENT BINDING PROTEIN/ABA-RESPONSIVE ELEMENT BINDING FACTOR (AREB/ABF)-III SnRK2** yolu *α -AMYLAZ3* ve *β -AMYLAZ1* enzimlerinin sentezlenmesini uyartarak nişastadan farklı şekerleri sentezlenmesini sağlamaktadır.
- Normal koşullar altında, **III SnRK2** alt sınıf sinyal yolağı organik asitlerin ve aminoasitlerin sentezinin düzenlenmesinden ve yaprak büyümesinden sorumludur.

ABA Bağımsız Yol

- ✓ Kuraklık stresi altında, AtDREB1A/CBF3 sinyal yolu **monosakkaridlerin, disakkaridlerin, oligosakkaridlerin ve şeker alkollerinin** sentezlenmesini ABA bağımsız arttırmaktadır.
- ✓ Bu şekerlerin sentezini idare eden gen ***galactinol synthase 3 (AtGols3)*** geni **AtDREB1A/CBF3** transkripsiyon faktörünün kontrolü altındadır.
- ✓ **AtDREB1A/CBF3** sinyal yolu düşük sıcaklık stresine toleransta da etkilidir.
- ✓ **AtDREB2A** yüksek oranda sentezlenmesi kuraklığa toleransı arttırmıştır. Fakat düşük sıcaklıkta etkili olamamıştır.

Kuraklık Stresine Toleransın Uyartımı

Tohumları osmotik koşullandırılması (priming)

- Primin uygulanan tohumlar kuraklık koşullarına belli oranda tolerans göstermektedir.
- KCl ve CaHPO_4 ile priming uygulanan pirinç tohumlarında çıkış, genç fide ve verimde daha iyi sonuçlar alınmıştır.
- Primin uygulanmış tohumlar çimlenme ve çıkışta hızlı ve homojen çıkış göstermektedir.
- Ayçiçeğinde KNO_3 ile primin uygulaması kuraklık stresi altında çıkışı ve fide oluşumunu iyileştirmiştir.

Kuraklık Stresine Toleransın Uyartımı

Bitki hormonlarının kullanımı

- Sentetik veya doğal hormonların haricen kuraklık stresine toleransı arttırmaktadır.
- Kurak koşullarda, dıştan GA uygulaması fotosentetik aktiviteyi, stoma iletkenliğini, solunum oranını ve polen ve tohum üretimini arttırmıştır.
- Kurak koşullarda soya fasulyesinde dışarıdan uygulanan uniconazol, brassinolid ve ABA verimi arttırmıştır.
- Dışarıdan uygulanan jasmonik asit, betain seviyesini arttırarak kuraklık toleransını arttırmıştır.
- Mısırdaki uygulanan brassinolid, uniconazol ve metil jasmonate oksidatif enzimleri, karotenleri ve ABA miktarını arttırarak toleransı arttırmıştır.
- Dışsal salisilik asit uygulaması buğday, mısır ve kavunda kuraklık toleransını arttırmıştır.

Kuraklık Stresine Toleransın Uyartımı

Osmoregulatorlerin kullanımı

- Bitkilerde osmoregulatorler prolin, trehaloz, fruktan, mannitol, glycinebetain ve diğerleridir.
- OR osmotik düzenlemeyi yaparak veya önemli metabolitlerin yapısının korunmasına katkı yaparak stres toleransı sağlamaktadırlar.
- Dışsal GB uygulaması birçok bitkide stres toleransı sağlamıştır.
- Dışsal GB uygulaması fotosentetik aktiviteyi, stoma akışkanlığını ve Rubisco'nun etkinliğini arttırmıştır.
- GB'in tohum yerine vegetatif organlara uygulanması daha etkili bulunmuştur.
- Petunyada, dışsal prolin uygulaması içsel serbest prolin miktarını ve kuraklık toleransını arttırmıştır.
- Dışsal poliaminlerin uygulanması bitkilerde farklı sonuçlar vermiştir.
- Kuraklık stresini arttırıcı metabolitlerin genetik mühendisliği aracılığı ile bitki bünyesinde düzenlenmesi ile kuraklık toleransı arttırılabilir.

Kaynaklar

1. Taiz L. and Zaiger E. 2008. Bitki fizyolojisi Palme yayıncılık Ankara.
2. Kılınç M. ve Kutbay G., 2008. Bitki ekolojisi Palme yayıncılık Ankara.
3. Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D. Basra S.M.A. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. Agron. Sustain. Dev. 185–212.
4. Cheruth Abdul Jaleel, Paramasivam Manivannan, Abdul Wahid, Muhammad Farooq, Hameed Jasim Al-juburi, Ramamurthy Somasundaram And Rajaram Panneerselvam 2009. Drought Stress in Plants: A Review on Morphological Characteristics and Pigments Composition. International Journal of Agriculture & Biology 11(1)100-105.