

PAPER DETAILS

TITLE: THE EFFECTS OF DROUGHT ON PLANTS AND TOLERANCE MECHANISMS

AUTHORS: Tuğçe KALEFETOĞLU, Yasemin EKMEKÇİ

PAGES: 723-740

ORIGINAL PDF URL: <https://dergipark.org.tr/tr/download/article-file/83268>

THE EFFECTS OF DROUGHT ON PLANTS AND TOLERANCE MECHANISMS (Review)

Tuğçe KALEFETOĞLU, Yasemin EKMEKÇİ*
Hacettepe Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü, 06532, Ankara,
TÜRKİYE, e-mail: yase@hacettepe.edu.tr

ABSTRACT

Drought stress, one of the most common environmental limitations affecting growth and productivity of plants, causes many metabolic, mechanic and oxidative changes in plants. Drought induces a diverse set of physiological, biochemical and molecular responses in plants, which provide the ability of adaptation to limited environmental conditions, depending on intensity and periods of stress, interactive effects of the other stress types, development stage and genotype of plants.

Key Words: Drought stress, metabolic, mechanic and oxidative changes, tolerance mechanisms

BİTKİLERDE KURAKLIK STRESİNİN ETKİLERİ VE DAYANIKLILIK MEKANİZMALARI

(Derleme)

ÖZET

Bitkilerde, büyümeyi ve verimi etkileyen en yaygın çevresel streslerden biri olan kuraklık stresi, metabolik, mekanik ve oksidatif birçok değişikliğe neden olmaktadır. Kuraklık; stresin şiddetine, süresine, diğer stres türleri ile etkileşimlerine, strese maruz kalan bitkinin genotipine ve gelişim basamağına bağlı olarak, bitkilerde sınırlı çevresel koşullara adapte olmayı sağlayacak birçok fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler cevabı indüklemektedir.

Anahtar Kelimeler: Kuraklık stresi, metabolik, mekanik ve oksidatif değişiklikler, dayanıklılık mekanizmaları

1. GİRİŞ

Bitkiler yaşamları sürecinde birçok stres faktörü ile karşılaşmaktadırlar. Bitki üzerinde ender olarak tek başlarına etki yapabilen bu stres faktörleri, genellikle etkilerini eş zamanlı olarak gerçekleştirmektedirler. Biyotik (patojen, diğer organizmalarla rekabet vb.) ve abiyotik (kuraklık, tuzluluk, radyasyon, yüksek sıcaklık veya don vb.) stresler ekonomik önemi olan tahıllar dahil, tüm bitkilerin normal fizyolojik işlevlerinde değişikliklere yol açmaktadır. Tüm bu stresler bitkilerin biyosentetik kapasitelerini azaltır, normal fonksiyonlarını değiştirir ve bitkinin ölümüne yol açabilecek zararlara neden olabilir (1).

Dünya üzerindeki kullanılabilir alanlar stres faktörlerine göre sınıflandırıldığında doğal bir stres faktörü olan kuraklık stresi % 26'lık payıyla en büyük dilimi içermektedir. Bunu % 20 ile mineral stresi ve % 15 ile soğuk ve don stresi takip etmektedir. Bunların dışında kalan diğer tüm stresler % 29'luk bir pay alırken, yalnızca % 10'luk bir alan herhangi bir stres faktörüne maruz kalmamaktadır (2). Bu durumda, kuraklık stresi büyümeyi ve verimi etkileyen en yaygın çevresel streslerden biri olup bitkilerde birçok fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler cevabı indüklemekte ve buna bağlı olarak bitkiler, sınırlı çevresel koşullara adapte olmayı sağlayacak tolerans mekanizmaları geliştirebilmektedirler

1. INTRODUCTION

Plants exposed to numerous stress factors during their life. These stress factors, which are rarely able to have an effect apart on plants, usually affect plants synchronously. Biotic (pathogen, competition with other organisms) and abiotic (drought, salinity, radiation, high temperature or freezing etc.) stresses cause changes in normal physiological functions of all plants, including economically important cereals as well. All these stresses reduce biosynthetic capacity of plants and might cause damages that would be able to destroy plants (1).

Drought stress, which is a natural stress factor, has the highest percentage with 26% part when the usable areas on the earth are classified in view of stress factors. It is followed by mineral stress with 20% part, cold and freezing stress with 15% part. Whole the other stress get 29% part whereas only 10% area is not exposed ant stress factors (2). Therefore drought stress is one of the most widespread environmental stresses, which affects growing and productivity; it induces many physiological, biochemical and molecular response on plants, so that plants able to develop tolerance mechanisms which will provide to be adapted to limited environmental conditions (3).

The main aims of this review were to discuss the recent studies performed on investigating the effects of drought

(3).

Bu derlemede son yıllarda yapılmış olan ve kuraklığın bitkiler üzerindeki etkileri ile bitkilerin kuraklığa karşı gösterdikleri cevap ve adaptasyon mekanizmalarını aydınlatarak önemli çalışmalar referans olarak alınmış ve bu konudaki literatürün güncelleştirilmesi amaçlanmıştır.

2. KURAKLIK NEDİR?

Kuraklık, genel anlamda meteorolojik bir olgu olup toprağın su içeriği ile bitki gelişiminde gözle görülür azalmaya neden olacak kadar uzun süren yağışsız dönemdir. Yağışsız dönemin kuraklık oluşturması; toprağın su tutma kapasitesi ve bitkiler tarafından gerçekleştirilen evapo-transpirasyon hızına bağlı olarak gerçekleşmektedir (4, 5).

Kuraklık genel olarak su noksanlığı ve kuruma olarak iki tipe ayrılabilir (6). Buna göre:

1. Su noksanlığı, stomalarda kapanmaya ve gaz değişiminde kısıtlamaya neden olan orta düzeydeki su kaybıdır. Oransal su kapsamının yaklaşık %70'te kaldığı hafif su noksanlığına maruz kalan bitkilerde stomaların kapanmasına bağlı olarak karbondioksit alımı kısıtlanmaktadır.
2. Kuruma, metabolizma ve hücre yapısının tamamen bozulmasına ve sonunda enzimle katalizlenen reaksiyonların durmasına neden olabilecek potansiyele sahip olan aşırı miktardaki su kaybı olarak tanımlanabilir. Genel bir kural olarak, kurumaya duyarlı vasküler bitkilerin çoğunda vejetatif doku, %30'un altındaki oransal su kapsamında iyileşme sürecine giremez (6).

3. BİTKİLERDE KURAKLIK STRESİNİN ETKİLERİ:

3.1. Mekanik Etki

Bitki hücrelerinden belirgin su yitimi gerçekleştiği zaman bitkide turgor kaybıyla kendini gösteren birincil strestir (7). Plazma membranının yapısı hücredeki sulu ortamın bir sonucudur; bu yapı membrandaki hidrofobik fosfolipid kuyrukların su tarafından itilmesi ile oluşur (Sıvı-katı faz). Hücreden su kaybıyla beraber, membran yapısı değişikliğe uğrar; fosfolipidlerin hidrofilik baş kısımları birbirine yaklaşır ve membranlar kompakt bir görünüm alır (Jel fazı). Bu yeni yapıda membran lipidleri sıvı-katı fazında olduğundan daha az kinetik enerji ile lateral ve rotasyonel harekete sahiptir. Su kaybına bağlı olarak hücrede hacim de azalır ve plazma membranı hücre duvarından ayrılarak yalnız plazmodezmler aracılığıyla ilişkisini sürdürür (plazmoliz). Gerilim altındaki plazma membranı ve tonoplastta gerçekleşen çökme, yırtılmalara yol açabilir (8) ve bu durum, zarlar üzerinde yerleşmiş olan hidrolitik enzimlerin serbest kalması ve dolayısıyla sitoplazmanın otoliziyle sonuçlanabilir (9). Bu zarar, normal hücresel metabolizmayı genelde kalıcı olarak bozar.

on plants and the response and adaptation mechanisms of plants against drought stress and the to update the literature on this topic.

2. WHAT IS DROUGHT?

In the most general sense, drought can be defined as a meteorological phenomenon: a period without rain long enough to cause significant reduction in soil moisture content and plant growth. The period of time without rainfall actually needed to produce a drought depends mainly on the water holding capacity of the soil and rate of evapotranspiration by plants (4, 5).

Drought could be considered as water deficit and desiccation separately (6).

1. Water deficit can be defined to be a moderate loss of water which leads to stomatal closure and limitation of gas exchange. In plants which are exposed to mild water deficits that relative water content (RWC) remains approximately 70%, carbon dioxide uptake is limited because of stomatal closure.
2. Desiccation can be defined to be as an excessive loss of water which can potentially lead to entirely disruption of metabolism and cell structure and eventually to the cessation of enzyme-catalyzed reactions. As a general rule, most vegetative tissues of desiccation-sensitive vascular plants, can not recover if dried to a RWC below 30% (6).

3. EFFECTS OF DROUGHT STRESS ON PLANTS

3.1. Mechanical Effect

When water is lost in significant quantities from plant cells, the immediate stress experienced as turgor is lost by the plant, is mechanical (7). The structure of the plasma membrane is consequence of the aqueous environment of the cell; the hydrophobic phospholipids tails in the membrane are repelled by water forming the bilayer (Liquid-crystalline phase). As water leaves the cell, the structure of the membrane alters; the hydrophilic head groups of the phospholipids approach to each other and membranes become compact (Gel phase). In this phase, the membrane lipids have less kinetic energy and lateral and rotational motion compare with the liquid-crystalline phase. As water leaves the cell, cell volume begins to decrease, resulting in plasmolysis, where the plasma membrane withdraws from the cell wall, remaining attached only at the plasmodesmata. The collapse places the plasma membrane and tonoplast under tension, can cause tearing (8) and tearing of either the plasma membrane or the tonoplast causes a release of hydrolytic enzymes, which, upon loss of their compartmentalization, can autolysis cytoplasm(9). This damage inevitably disrupts, often permanently the normal cellular metabolism.

3.2. Metabolik Etki

Hücre içeriğinin büyük bir kısmını oluşturmaları, taşıyıcı olması, hücresel reaksiyonlar ve işlevler için çözücü rolü oynaması gibi fonksiyonel özelliklerinden dolayı suyun, hücreden kaybı durumunda, normal regülasyon devam edemez ve metabolizma bozulur. Su kaybına bağlı olarak gerçekleşen iyon-birikimi, membran bütünlüğünün ve proteinlerin yapısının bozulmasına yol açarak hücreye zarar verebilir. Su kaybı sonucunda; proteinlerin yapısında bulunan hidrofobik ve hidrofilik amino asitlerin su ile etkileşimleri bozulur (10) ve bu durum da protein denatürasyonlarına ve enzim inhibisyonlarına neden olur (11). Kuraklık stresi sırasındaki hasarda bir başka faktör, DNA ve RNA gibi nükleik asitlerin degradasyonudur. Kessler'e göre (12), kuraklık stresine maruz kalmış olan yapraklarda RNAaz aktivitesi artmakta ve bu da enzimin bağlı durumdan serbest duruma geçmesinden kaynaklanmaktadır. Nükleik asitlerin yıkımından sorumlu diğer moleküller ise serbest radikaller olabilir.

3.3. Oksidatif Etki

Serbest radikallerin, özellikle aktif oksijen türlerinin [süperoksit molekülü (O_2^-), singlet oksijen (1O), hidrojen peroksit (H_2O_2) ve hidroksil radikallerini ($OH^\cdot$)] oluşumunu içerir. Serbest radikaller, eşleşmemiş elektron içeren moleküller olup oldukça reaktiftirler. Bu radikaller; plazma membranı, mitokondri, ER membranlarında da oluşabilir (8). Bununla beraber, suyun kısıtlı olduğu periyotlarda, vejetatif bitki dokularında oksidatif stresin en yaygın nedeni kloroplastta gerçekleşen ışık-klorofil etkileşimleri diye düşünülmektedir (13). Su kısıtlı hale gelirken, bitki daha fazla su kaybetmemek için, genelde, stomalarını kapatır; bu da fotosentezle fiksasyon için gerekli CO_2 'nin alınımını kısıtlanmasına neden olur. Bu durum; kuantum verimini azaltır ve fotosentetik aparatın reaksiyon merkezlerindeki eksitasyon enerjisinin aşırılığına neden olur (14). Bu durumda; $NADP^+$ (fotosentezdeki e^- akseptörü) kısıtlı hale gelir ve ferrodoksin $NADP^+$ yerine oksijeni redükler; böylece, fotosistem I (PSI)'in elektronları O_2 'ye transferi sonucunda reaktif O_2^- radikali üretilir (Mehler reaksiyonu) (15). Birçok türde kuraklık stresi altında artan O_2^- oluşum hızı; lipid peroksidasyonuna, yağ asidi doymunluğuna ve sonuçta membranların bütünüyle zarar görmesine neden olur (16). Süperoksitin kendisi fazla reaktif değildir ve daha çok H_2O_2 ve daha sonra $OH^\cdot$ oluşturmak suretiyle etkili olur (17). Hidrojen peroksit Calvin döngüsünün birçok enziminin inaktivasyonuna yol açmaktadır (18, 19). Süperoksit ve hidrojen peroksitin $OH^\cdot$ radikalini oluşturmak üzere tepkimesi sırasında (Haber-Weiss reaksiyonu), artan demir ya da bakır gibi diğer geçiş metalleri, bu reaksiyonları hızlandırmak suretiyle oksidatif hasarı daha da artırabilir (Fenton reaksiyonu) (6). Bunların yanı sıra, fotosistem II (PS II)'deki suyu parçalayan bölgede de serbest radikal oluşabilir. Bitkilerde, oksidatif zararın yol açtığı yıkıcı etkilerle mücadele etmek için; yağda çözünen ve membrana bağlı antioksidantlar [doğrudan lipid peroksidasyonunun serbest radikallerini (triplet klorofil ve 1O_2) gideren α -tokoferol, β -karoten], suda çözünen antioksidantlar [O_2^- ve H_2O_2 'nin detoksifikasyonunda rol oynayan glutatyon ve askorbat] ve enzimatik antioksidantlar [süperoksit dismutaz (SOD),

3.2. Metabolic Effect

When water is lost from cells, because of its functional characteristics of filling the most part of the cell volume, being a transport medium, playing the role as a solvent for the cellular reactions and processes, regulation is no longer present normally and metabolism disrupts. Ion-accumulation which is originating from the water loss of the cell, can damage the cell, disrupting membranes and causing protein denaturation. As the results of the water limitation, hydrophobic and hydrophilic amino acids which proteins can not interact water anymore (10) and without these interactions, the proteins are denatured and enzymes are inhibited (11). Another factor in metabolic damage during drought stress is the degradation of nucleic acids such as RNA and DNA. According to Kessler (12), in water stressed leaves RNAase activity increases and it is due to the enzymes release from the bound state. Other molecules responsible for the nucleic acid degradation can be free radicals.

3.3. Oxidative Effect

Oxidative effect involves particularly the formation of active oxygen species [superoxide (O_2^-) molecule, singlet oxygen (1O), hydrogen peroxide (H_2O_2) and hydroxyl radicals ($OH^\cdot$)]. Free radicals are rather reactive molecules that include unpaired electrons. These radicals may be formed in a number of sites as plasma membrane, mitochondrion and endoplasmic reticulum membranes (8), however, in vegetative tissues of plants; it is thought that the most prevalent cause of oxidative stress during periods of water limitation is the light-chlorophyll interactions which occur in the chloroplast (13). As water becomes limited, the plant generally experiences stomatal closure in an effect to prevent further water loss, limiting the carbon dioxide available for fixation by photosynthesis. This results in a decrease in quantum efficiency and an excess of excitation energy at the reaction centers of the photosynthetic machinery (14). In this situation $NADP^+$ (electron acceptor in photosynthesis) becomes limited and ferredoxin selectively reduces oxygen instead, so reactive O_2^- radical is produced owing to the electron transport by photosystem I (PSI) to O_2 (Mehler reaction) (15). In many plant species, increasing O_2^- formation rate due to the drought leads to lipid peroxidation, fatty acid saturation and at last the membrane damage entirely (16). Superoxide itself is not highly reactive and damage is more likely to arise from subsequent formation of hydrogen peroxide and even more so, from hydroxyl radicals (17). Hydrogen peroxide can inactivate a number of Calvin cycle enzymes (18, 19). As superoxide and hydrogen peroxide reacts to form $OH^\cdot$ radical (Haber-Weiss reaction), elevated levels of iron or other transition metals such as copper, can increase the oxidative damage leading to accelerate these reactions (Fenton reaction) (6). The site of water splitting in photosystem II (PSII) may, too, give rise to the formation free radicals. Plants have a complex protective system which consists of lipid-soluble and membrane associated antioxidants [α -tocopherol, β -carotene which directly quench free radicals (triplet chlorophyll and 1O_2) of lipid peroxidation], water soluble antioxidants [glutathione and ascorbate taking part in the detoxification of O_2^- and H_2O_2] and enzymatic

katalaz (CAT), peroksidaz (POD), askorbat peroksidaz (APX) ve glutatyon redüktaz (GR)]'dan oluşan karmaşık bir antioksidant koruyucu sistemine sahiplerdir. Kuraklık stresine maruz kalan bitkiler antioksidant savunma sistemlerinin bazılarının ya da tamamının aktivasyonu ile oksidatif stresin üstesinden gelebilirler (20,21,22,23). Bununla beraber, uzun süreli ve akut; hatta bazen kısa süreli stres durumunda bile, savunma mekanizmalarının kapasiteleri aşılır ve bu durum, gözle görülür zararlarla ve hatta bitki ölümüne neden olabilir (24).

4. KURAKLIĞIN FOTOSENTEZ ÜZERİNE ETKİLERİ

Kuraklık sırasında fotosentezin gerilemesi büyük ölçüde iki nedene bağlı olarak gerçekleşmektedir; orta düzeydeki su noksanlığı koşulları altında stomaların kapanmasına bağlı olarak gerçekleşen stomatal sınırlamalar ve genellikle daha uzun süreli ve daha şiddetli streslerde ortaya çıkan stomatal olmayan sınırlamalar.

4.1. Stomatal Sınırlamalar

Kuraklığa karşı oluşturulan en erken tepkilerden biri, kloroplastlara CO₂ difüzyonunu kısıtlayan stoma kapanması olayıdır (25, 26). Kuraklık sırasında bitkilerin stomalarını kapatmalarına neden olan iki temel etken, hidrolik sinyaller (yaprak su potansiyeli, hücre turgoru) ve kimyasal sinyaller (absisik asit)'dir. Köklerde sentezlenen ve transpirasyon akıntısıyla bekçi hücrelerine taşınan absisik asit (ABA), bekçi hücrelerindeki hipotetik ABA reseptörüne bağlanarak, kuraklık stresi koşulları altında stomaların kapanmasını sağlar (27). Önceleri stomaların kapanmasında, yapraktaki su potansiyelinin ve hücre turgorunun azalmasının etkili olduğu düşünülürken; yaprak su potansiyelinde bir düşme olmaksızın stomatal iletkenliğin azaldığı örneklerin görülmesi üzerine; stoma kapanmasının yapraktaki su potansiyelinden çok, toprağın su potansiyeline bağlı olduğu görülmüştür. Son zamanlarda birçok araştırmacı tarafından; aynı anda ya da farklı zamanlarda gerçekleşen hidrolik ve kimyasal sinyal tipleri arasında bir kombinasyon olduğuna dair kanıtlar öne sürülmektedir (28, 29).

4.2. Stomatal Olmayan Sınırlamalar

Şiddetli su noksanlığına maruz bırakılan bitkilerden izole edilen kloroplastlarda fotosentetik elektron transportu ve fotofosforilasyon kapasitelerinin azaldığı gösterilmiştir (6). Fotosentetik elektron zincir reaksiyonlarının inhibisyonu, fotoindirgeyici ya da fotooksidatif hasara neden olabilecek aktif oksijen türlerinin oluşumuna neden olabilir (30). İzole edilen kloroplastlardaki çalışmalar iki fotosistemin ve özellikle de PSII' nin kuraklık stresi ile etkilendiğini göstermiştir (31). PSII'nin reaksiyon merkezinde yer alan D1 ve D2 proteinleri fotoinhibisyonun en etkili olduğu bölgelerdir (32). Bitkiler stres durumunda D1 proteininin içeriğini sabit tutacak bir onarım sistemine sahiptir ve yapım hızının yıkım hızına yakın olması nedeniyle hafif şiddetli stres koşullarında PSII'nin D1 içeriğinde büyük bir değişiklik meydana gelmez. Stresin yeterince güçlü olması durumunda D1 proteininin sentezi sınırlı hale gelir ve PSII'nin reaksiyon merkezinde D1'in degradasyonu kaçınılmaz olur. Bunun sonucunda ikinci reaksiyon merkezi polipeptidi olan D2 proteini ve son olarak da tüm

antioxidants [superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POD), ascorbate peroxidase (APX) and glutathione reductase (GR)]. Plants which are exposed to drought stress are capable of overcoming the oxidative stress by activation of some or all of these systems (20, 21, 22, 23). However, in the case of prolonged or acute, even short stress, the capacity of the defense systems becomes exhausted or overloaded and this leads to considerable damages and even to plant death (24).

4. EFFECT OF DROUGHT ON PHOTOSYNTHESIS

During drought, photosynthesis decreases due mainly to two reasons; stomatal limitations that occur due to stomatal closure upon moderate water deficit conditions and non-stomatal limitations that generally occurs upon longer and more severe water stresses.

4.1. Stomatal Limitations

One of the earliest responses against drought is stomatal closure that limits CO₂ diffusion towards chloroplasts (25, 26). During drought two main reasons to cause plants to close their stomata are hydrolic signals (leaf water potential, cell turgor) and chemical signals (Absciscic acid; ABA). ABA, synthesized in the roots can also be transport to the guard cells via transpiration stream, induces stomatal closure under drought stress conditions by binding to hypothetical ABA receptor (27). The earliest idea for control of stomata in response to soil dryness was that as water supply decreased, leaf water potential and cell turgor declined, and stomatal closure was promoted. However, examples began emerging in which stomatal conductance was reduced, but no reduction in leaf water potential observed. In this case, the response of stomata seemed to follow soil water potentials more closely than leaf water potentials. Currently most researchers seem to find evidence for a combination of both hydrolytic and chemical types of signaling occurring together or at different times (28, 29).

4.2. Non-Stomatal Limitations

It is shown that photosynthetic electron transport and phosphorylation capacities in the chloroplasts isolated from plants which are exposed to severe water deficit reduce (6). Inhibition of photosynthetic electron chain reactions can cause forming active oxygen species which can lead to photooxidative damage or photoinhibition (30). Studies on isolated chloroplasts show that two photosystem, particularly PSII, are affected by drought stress (31). Photoinhibition affects mostly D1 and D2 proteins which take place in the reaction centre of PSII (32). Plants have repair systems that have capacity of stabilising D1 protein content under stress condition and upon mild stress conditions. D1 content of PSII does not change significantly because of the rate of the synthesis is almost equal the rate of the destruction. If the stress is strong enough to limit the synthesis of D1 protein, degradation of D1 in the reaction centre of PSII occurs inevitably. Thereafter, second reaction centre polypeptide, D2, and lastly whole PSII degrade (31). In leaves, most of the chlorophylls are bound to the Light Harvesting

PSII parçalanır (31). Yapraklardaki klorofilin büyük bir kısmı, tilakoid membranlarda en çok bulunan protein olan ışık tutucu kompleks (ITK) II'ye bağlıdır ve bu nedenle stres koşulları altında bu klorofil-protein kompleksinde büyük miktarlarda singlet oksijen üretilebileceği düşünülmüştür. Bununla beraber, ITK II'deki pigment molekülleri O₂ geçirmez bir bariyer ile O₂'den ayrılmış gibi görünmektedir ve böylece ITK II tarafından reaktif oksijen türlerinin üretimi sınırlanmıştır (33). Bu bariyer, ITK II'yi tilakoid membranın diğer kısımlarında oluşan reaktif oksijen türlerinden de koruyabilir (15). ITK II'nin etrafında yer alan lipid özelliğindeki yapı da oksijen ve oksijen radikallerinin bu klorofil-protein kompleksine girişini sınırlıyor olabilir (33). Her durumda ITK II oksidatif hasara oldukça dirençli gibi görünmektedir. Fotosentezin stomatal olmayan sınırlanması; kloroplast lipidlerinin, pigmentlerinin ya da proteinlerinin oksidatif olarak hasar görmesiyle ilişkili olabilir (15). Bitkilerde fotosentetik kapasite, ortamın ışık yoğunluğu ve oransal su kapsamının (OSK) değişimine bağlı olarak da etkilenmektedir (Çizelge 1).

Complex (LHCII) which is the most abundant protein in thylakoid membranes and so this chlorophyll protein complex is considered to produce high amounts of singlet oxygen under stress conditions. However, pigment molecules in LHC II are seemed to be surrounded with an O₂ impermeable barrier so as to prevent LHC II from generation of reactive oxygen species (33). This barrier may protect LHC II from reactive oxygen species originating from the other parts of thylakoid membrane (15). Lipid surrounding of LHC II can limit the entrance of oxygen and oxygen radicals into the chlorophyll-protein complex (33). In all conditions, LHC II is seemed to be rather resistant to oxidative damage. Non-stomatal limitation of photosynthesis may be related to the oxidative damage to chloroplast lipids, pigments or proteins (15). Also photosynthetic capacity of the plants is affected with the change of the light intensity of the environment and relative water content (RWC) (Table 1).

Table 1. Effect of dehydration on photosynthesis, and hypothetical mechanisms mediating these effects (34)
Çizelge 1. Su kaybının fotosentez üzerindeki etkileri ve bu etkilere yol açan hipotetik mekanizmalar (34)

Light Intensity Işık Şiddeti	
RWC (%) OSK(%)	Low Düşük
70-100	Effect: rapidly reversible decrease of photosynthesis at ambient [CO ₂]; little or no decrease at very high external [CO ₂] Etki: çok yüksek dışsal [CO ₂] yoğunluğunda azalma yokken ya da çok azken; ortamdaki [CO ₂] yoğunluğunda fotosentezin hızlı ve geri-dönüşümlü azalması
	Cause: decreased stomatal conductivity Neden: stomatal iletkenliğin azalması
30-70	Effect: rapidly reversible decrease of photosynthetic capacity Etki: fotosentetik kapasitenin hızlı ve geri-dönüşümlü azalması
	Cause: dark reactions (including ferredoxin-dependent reduction and ATP formation) are inhibited because of: a) increased anion concentrations which are inhibitory for enzymes in the water phase and at the membrane-water interphase b) perturbations of metabolism by changed substrate/product ratios c) protein crystallisation Neden: a) artan anyon konsantrasyonlarının su fazındaki ve membran-su interfazındaki enzimlerin inhibisyonuna yol açması b) değişen substrat/ürün oranları nedeniyle metabolizmanın bozulması c) protein kristalizasyonu nedeniyle karanlık reaksiyonlar (ferredoksin-bağımlı indirgenme ve ATP oluşumu dahil) inhibe olur.
<30	Effect: irreversible further decrease in photosynthetic capacity Etki: fotosentetik kapasitede daha şiddetli ve geri-dönüşümsüz azalma
	Cause: membranes are damaged by strong dehydration because of: a) excessive increases in internal salt concentration b) decreases in membrane surface areas and membrane deletion during excessive cell shrinkage. Neden: a) içsel tuz konsantrasyonlarındaki aşırı artışlar b) aşırı hücre büzüşmesi sırasında membran bozulması ve membranların yüzey alanlarındaki azalmalar nedeniyle şiddetli su kaybı sonucunda membranlar hasar görür.

5. KURAKLIK STRESİNE KARŞI GELİŞTİRİLEN DAYANIKLILIK MEKANİZMALARI

Kuraklık stresi bitkilerde sınırlı çevresel koşullara adapte olmayı sağlayacak birçok fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler cevabı indüklemektedir (3). Vejetatif dokularda kuraklık stresine karşı geliştirilen iki ana savunma mekanizması stresten kaçınma ve stres toleransıdır (Şekil 1). Stresten kaçınma mekanizmalarından ilki efemerlerde görülen kaçıştır. Çöl efemeri kurak mevsim sırasında yalnızca dormant tohumlar olarak varlık göstermek suretiyle kuraklıktan kaçınarak yıllık bitkilerdir. Protoplazmaları hiçbir zaman şiddetli negatif su potansiyellerine maruz kalmaz (9). Diğer bir kaçınma mekanizması ise sukkulent bitkilerde görülür. Bu bitkiler, kuraklığa karşı, sukkulent dokularında su depolayarak direnir ve su kaybı oranlarının son derece düşük olmasından dolayı nem almaksızın uzun periyotlarda canlılıklarını sürdürebilirler (9). Protoplazmaları aşırı derecede negatif su potansiyellerine maruz kalmadığından gerçek anlamda kuraklığa-toleranslı değildirler. Çöl herdem yeşil bitkileri ise su noksanlığı boyunca dokularındaki turgoru sürdürmek için osmotik koruyucular sentezleyerek kuraklıktan kaçınırlar (35).

Stresten kaçınan bitkiler yalnızca orta şiddetteki kuraklık stresi durumunda hayatta kalırken strese toleranslı bitki grupları ise koruyucu mekanizmalarını çalıştırmak suretiyle çok daha şiddetli kuraklık stresi durumunda hayatta kalabilirler. Kurumaya-toleranslı olan bitki grupları içerisinde yer alan dirilen (resurrection) bitkilerde, suyun kısıtlı olduğu periyotlarda vejetatif dokulardaki bağıl su içeriğinin %5'ine kadar kaybedilebildiği ve suyun yeniden alınabilir olması durumunda rehidrasyonun gerçekleşebildiği oldukça farklı bir strateji izlenir (35). Bu bitkilerin vejetatif dokuları ışık varlığında gerçekleşen aşırı kuraklıkla ilişkili streslerle mücadele edebilme yeteneğine sahiptir (36). Fotooksidatif stresten kaçınmak için geliştirdikleri stratejiye göre 2 gruba ayrılırlar:

1. Klorofil Alıkoyucu Dirilen Bitkiler (Homiochlorophyllous Resurrection Bitkiler): Kuruma sırasında klorofillerini alıkoyarlar. Klorofil-ışık etkileşimlerinin tehlikeleri ise klorofilin saklanması ile önlenir. Yaprakların kıvrılma ve katlanması ışık stresinden kaçınmada önemli bir mekanizmadır (36).
2. Klorofil Kaybeden Dirilen Bitkiler (Poikilochlorophyllous Resurrection Bitkiler): Tüm klorofilleri yıkarlar ve kloroplastların tilakoit membranlarını parçalarlar (36). Böylece, kloroplastta serbest radikal oluşturan reaksiyonlar gerçekleşemezler. Suyun tekrar alınmasıyla beraber, fotosentetik aparat tekrar oluşur ve fotosentez yeniden başlar. Bunu başarmak için; bitki tarafından rehidrasyon sırasında onarım proteinleri sentezlenir.

Kurumaya karşı duyarlı olan bitkilerde turgor kaybıyla beraber, hücre membranlarına ve hücre çeperine uygulanan mekanik basınç ortadan kalkar ve bunun sonucunda genellikle hücre çeperi çöküşü ve membran zararı gerçekleşir; bu zararlar onarılamaz (37). Bununla

5. TOLERANCE MECHANISMS DEVELOPED AGAINST DROUGHT STRESS

Drought stress induces several physiological, biochemical and molecular responses which provide plants to plants to adapt limited environment conditions (3). Avoidance and tolerance are the two main defense mechanisms induced against drought stress in vegetative tissues (Fig 1). First of the avoidance mechanisms are escaping that can be seen in ephemerals. Desert Ephemerals are annual plants that escape the drought by existing only as dormant seeds during the dry season. Their protoplasm is never subjected to the severe negative water potentials (9). Another avoidance mechanism is characteristic for succulents. These plants resist the drought by storing water in their succulent tissues and because water rate of loss is so extremely low that they can exist for long periods without added moisture (9). Because their protoplasm is not subjected to extremely negative water potentials, succulents are drought avoiders and are not truly drought tolerant. Desert evergreens avoid drought by synthesizing osmoprotectants for turgor maintenance in their tissues during water deficit (35). Stress avoiders are just able to survive during water deficit whereas stress tolerant plants are able to survive during more severe drought stress relying on their protective mechanisms. Resurrection plants, involved in desiccation tolerant plant groups, use an uncommon strategy that they can lose bound-water in their vegetative tissues about to 5% during water limited conditions and can rehydrate when water becomes available (35). Vegetative tissues of these plants are able to cope with the stresses related to extremely drought conditions that occur because of light existence (36). Resurrection plants are two types according to their strategies of avoiding photooxidative stress:

1. Homiochlorophyllous Resurrection Plants: They disassemble their chlorophylls on drying. Chlorophyll-light interactions are progressively prevented by shading chlorophylls. Leaf folding and curling are important mechanisms to avoid light stress (36).
2. Poikilochlorophyllous Resurrection Plants: They lose all their chlorophylls and dismantle thylakoid membranes of chloroplasts (36). Thus, reactions that produce free radicals can not occur in chloroplast. When rehydration begins, photosynthetic machinery constitutes and photosynthesis starts again. Repair proteins are synthesized by the plant in order to accomplish it.

In desiccation-sensitive plants, once turgor is lost, the mechanical strain on the cellular membranes and cell walls usually results in cytorhysis and membrane damage, which is irreparable (37). However, in resurrection plants, the mechanical stress associated with cell volume reduction is counteracted by number of different protection mechanisms. In some species such as *Myrothamnus flabellifolius*, *Craterostigma wilmsii* (13, 38) and *Eragrostis nindensis* (39), mesophyll cells show significant cell volume reduction associated with a regulated phenomenon of cell wall folding. In other resurrection plants like *Xerophyta humilis*, *Xerophyta*

beraber, dirilen bitkilerde, hücre hacmindeki azalmayla ilişkili olan mekanik stres çeşitli koruma mekanizmaları aracılığıyla engellenir. *Myrothamnus flabellifolius*, *Craterostigma wilmsii* (13, 38) ve *Eragrostis nindensis* (39) gibi bazı türlerde mezofil hücreleri, hücre duvarlarındaki katlanmayla ilişkili olarak hücre hacminde belirgin bir azalma gösterir. *Xerophyta humilis*, *Xerophyta viscosa* (13, 40) ve *Eragrostis nindensis* (35) gibi diğer bir grup dirilen bitkilerde ise demet kını hücreleri, çok sayıda (küçük) vakuol oluşturmak suretiyle hücre hacminin değişmeden kalmasını sağlar. Bu vakuollerde su, prolin gibi osmotik düzenleyiciler aracılığıyla yeniden kazanılır (37).

6. KURAKLIK STRESİNE KARŞI OLUŞTURULAN CEVAPLAR

Su noksanlığına karşı oluşturulan cevaplar; türe, genotipe, su kaybı şiddetine ve uzunluğuna, bitkinin gelişme durumuna, yaşına, organ ile hücre tipine ve hücrel kompartmanlaşmaya (hücre çeperi ve hücre zarı gibi)'a bağlı olarak değişmektedir (11). Oluşturulan bu cevaplar birkaç saniye içinde gerçekleşebilir (Bir proteinin fosforilasyon derecesinde meydana gelen bir değişiklik gibi) ya da dakikalar veya saatler sürebilir (Gen ifadesinde meydana gelen bir değişiklik gibi) (11). Strese karşı oluşturulan cevapta yer alan genler iki tiptir:

1. Erken Cevap Genleri: Çok hızlı (dakikalar içinde) ve geçici olarak indüklenir. İndüklenmeleri yeni protein sentezine gereksinim duymaz; çünkü tüm sinyal bileşenleri önceden mevcuttur.
2. Geç Cevap Genleri: Strese karşı daha yavaş (saatler içinde) indüklenir ve ifadeleri çoğunlukla devamlıdır. Strese cevapta yer alan genlerin büyük bir kısmını oluştururlar.

Erken cevap genleri tipik olarak geç cevap genlerini aktive edecek transkripsiyon faktörlerini kodlamaktadır (41).

viscosa (13, 40) ve *Eragrostis nindensis* (35), bundle sheat cells maintain cell volume by multiple (small) vacuole formation. Water is replaced within these vacuoles by compatible solutes such as proline (37).

6. RESPONSES TO DROUGHT STRESS

Plant responses to water deficit are changed depending on the species and genotypes, the length of and intensity of water loss, the age and stage of development, the organ and cell type and the cellular compartment (eg. cell wall and cell membrane) (11). Responses to drought stress may occur within a few seconds (such as a change in the phosphorylation status of a protein) or within minutes and hours (such as a change in gene expression) (11). Stress responsive genes can be considered as 'early-response genes' and 'delayed-response genes':

1. Early-Response Genes: They are induced very quickly (within minutes) and often transiently. Their induction does not require new protein synthesis because all signaling components are already in place.
2. Delayed-Response Genes: They are activated by stress more slowly (within hours), and their expression is often sustained. They constitute the vast majority of the stress-responsive genes.

The early-response genes typically encode transcription factors that activate downstream delayed-response genes (41).

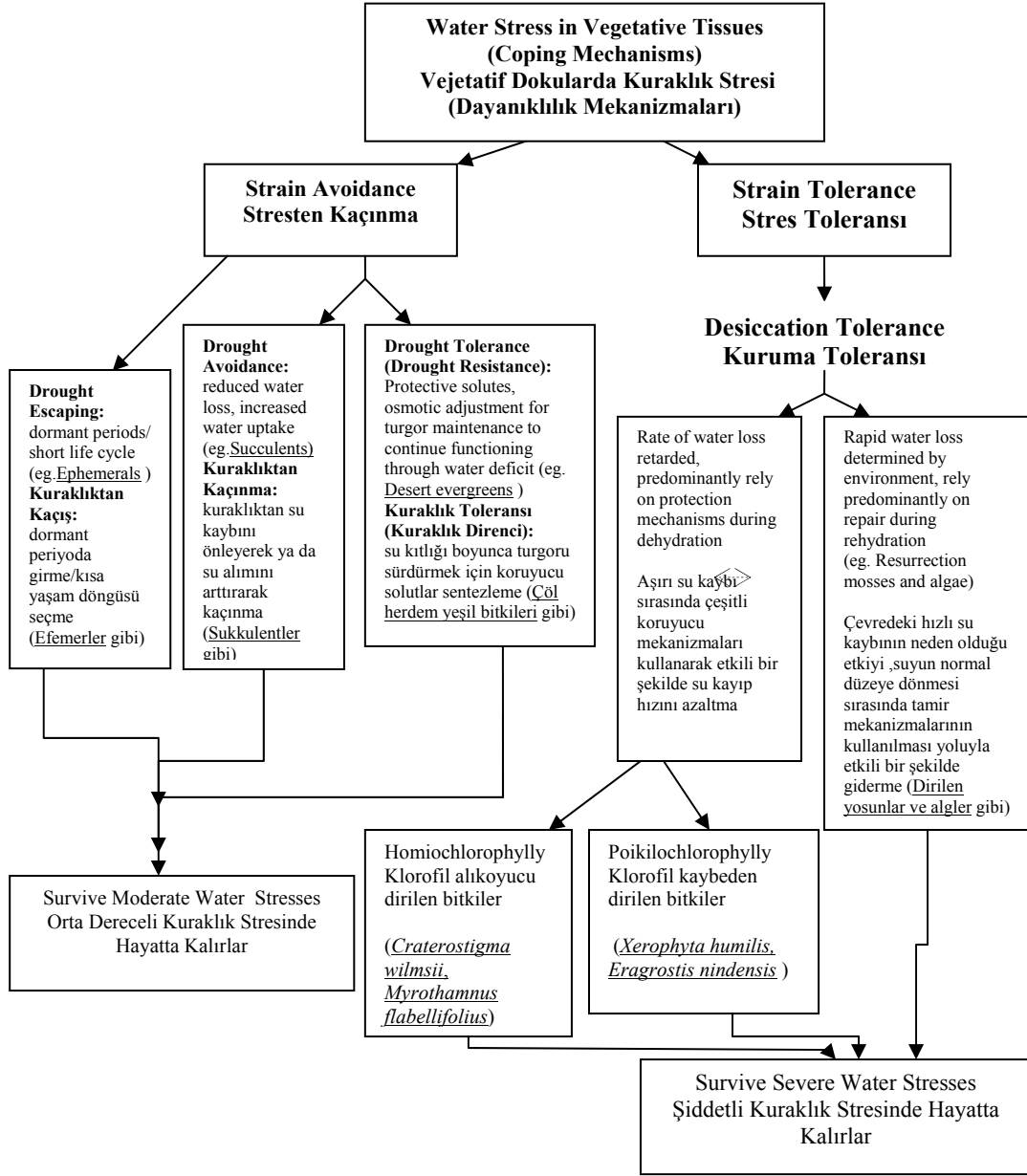


Figure 1. Classification of mechanisms utilized by plants in coping with water stress (35)

Şekil 1. Kuraklık stresi ile mücadelede bitkiler tarafından kullanılan mekanizmaların sınıflandırılması (35)

7. STRESİN HÜCRESEL ALGILANMASI

Kuraklık stresine karşı oluşturulacak cevabın regülasyonundaki ilk basamak stresin algılanmasıdır. Hücreden suyun kaybı, hücrel bir sinyal iletim yolunu tetiklemektedir. Bu durumda su kaybının hücrel algılanmasını takiben, bir sinyal mekanizması ile spesifik genler aktive edilmektedir (11). Bazı genler kuraklık stresine oldukça hızlı cevap verirken; diğerleri ABA birikiminden sonra, yavaş olarak indüklenmektedir. Su kaybı ABA üretimini tetikler ve sentezlenen ABA çeşitli genlerin indüklenmesini uyarır. Su stresi ile indüklenen birçok gen dışarıdan uygulanan ABA'ya cevap vermez. Bu bulgular; kuraklık stresinin başlangıç sinyali ile spesifik genlerin ifadesi arasında ABA-bağımlı ve ABA-bağımsız olmak üzere iki sinyal iletim yolunun varlığını

7. CELLULAR PERCEPTION OF THE STRESS

The first step in the regulation of the water deficit response is the recognition of the stress. Loss of water from cell triggers a cellular signal transduction pathway. Following cellular perception of water loss, signaling mechanisms must be activated to induce specific genes (11). Some genes induce rapidly against drought stress while the others induced slowly following the accumulation of ABA. Water loss triggers ABA synthesis and ABA induced the induction of various genes. Many drought-inducible genes do not response exogenous ABA. These findings suggest the existence of both ABA-independent and ABA-dependent signal transduction cascades between the initial signal of drought stress and

göstermektedir (42).

8. KURAKLIK STRESİ İLE İNDÜKLENEN GENLERİN FONKSİYONLARI

Kuraklık stresi koşulları altında indüklenen genler; hücreleri, su noksanlığından yalnızca önemli metabolik proteinlerin üretimi yoluyla korumak üzere fonksiyon göstermez, aynı zamanda kuraklık stresi cevabında sinyal iletim genlerinin regülasyonunda görev alır. Bu genlerin ürünleri iki gruba ayrılır (Şekil 2). İlk grup muhtemelen stres toleransında fonksiyon gösteren proteinleri içermektedir: su kanal proteinleri, osmotik koruyucuların (şekerler, prolin, glisin-betain) biyosentezinde görev alan enzimler, LEA (geç embriyogenez) proteinleri, şaperonlar, mRNA'ya bağlanan proteinler gibi makromolekülleri ve membranları koruyan proteinler, proteazlar, detoksifikasyon enzimleri gibi. İkinci grup ise strese karşı cevapta rol oynayan genlerin ifadesinin ve sinyal iletiminin ileriki regülasyonunda yer alan proteinleri içermektedir: protein kinazlar, transkripsiyon faktörleri ve fosfolipaz C gibi (43).

8.1. Kuraklık Stresine Cevapta Rol Oynayan Fonksiyonel Proteinler

Su kanal proteinleri

Bitki hücrelerinde plazma ve vakuol membranında bulunan integral su-seçici proteinlerdir (44, 45). Bir membrandaki proteinlerin ortalama %5-10'unu oluştururlar. Major integral proteinleri (MIP) süperailisi içinde yer alırlar (44). Bir membranda su kanallarının varlığı, membranın osmotik hidrolik iletkenliğini ($m. sn^{-1}. MPa^{-1}$) 10-20 kata kadar arttırmaktadır (46). Dizilim homolojisine dayanarak bitki su kanal proteinleri üç alt gruba ayrılır: tonoplast integral proteinleri (TIPler), plazma membranı integral proteinleri (PIPler) ve legümenlerde azot-fiksasyonunda rol oynayan nodüllerin peribakteroid membranlarında yer alan nodulin 26-benzeri MIPler (47). Kuraklık durumunda MIP genlerinin ifadelerindeki artış membranlardan su geçişini arttırmaktadır. Su kanalları doğrudan da regüle edilebilir. Fosforilasyon, hücrelerde protein aktivitesini düzenleyen son derece önemli bir mekanizmadır. Protein fosforilasyonundan sorumlu olan kinazlar kuraklık ve kuraklık stresini de içeren birçok stres durumunda sinyallere cevap olarak indüklenmektedir (48).

Şaperonlar

Isı şoku protein (İSP) ailesi içinde yer alırlar. Bitkilerde ısı-şoku proteinlerinin moleküler ağırlıkları 15-28 kD olan küçük İSP leri, İSP 60, İSP 70, İSP 90, İSP 100 gibi birçok sınıfı mevcut olup (49) bu moleküller hem sitoplazmada hem de nükleus, mitokondri, kloroplast ve endoplazmik retikulum gibi organellerde yer almaktadırlar (50). Isı şoku proteinlerinin birçok farklı sınıfı protein metabolizmasında moleküler şaperonlar olarak fonksiyon gösterir (51). Moleküler şaperonlar olarak; translasyonun hemen ardından proteinlerin katlanmalarındaki ve membran transportuna uygun bir yapıya dönüşmelerindeki fonksiyonlarına ek olarak; kuraklığa, sıcaklığa ve diğer streslere bağlı olarak denatüre olmuş proteinlerin kümeleşmesini önlerler ve küme olmuş protein moleküllerinin renatürasyonunu sağlarlar (50).

the expression of specific genes (42)

8. FUNCTION OF DROUGHT STRESS INDUCIBLE GENES

Genes induced during water-stress conditions are thought to function not only in protection cells from water deficit by the production of important metabolic proteins but also in the regulation of genes for signal transduction in the water stress response. Thus, these gene products are classified into two groups (Fig 2). The first group includes proteins that probably function in stress tolerance: water channel proteins, the enzymes required for the biosynthesis of various osmoprotectants (sugars, proline, glycine-betaine), proteins that may protect macromolecules and membranes, late embryogenesis abundant (LEA) proteins, chaperons, mRNA binding proteins, proteases, detoxification enzymes. The second group contains protein factors involved in further regulation of signal transduction and gene expression that probably function in stress response: protein kinases, transcription factors and phospholipase C (PLC) (43).

8.1. The Role of Functional Proteins in Drought Stress Response

Water Channel Proteins (Aquaporins)

They are water selective intrinsic proteins placed in both plasma membrane and vacuolar membrane in plant cell (44, 45). Water channel proteins are abundant proteins that may account for 5% to 10%. They are members of the major intrinsic protein (MIP) family (44). The presence of aquaporins in a membrane can increase the osmotic hydraulic conductivity of the membrane ($m. sn^{-1}. MPa^{-1}$) by 10 to 20 folds (46). Based on sequence homology, plant water channel proteins can be classified into three subfamilies: tonoplast intrinsic proteins (TIPs), plasma membrane intrinsic proteins (PIPs) and nodulin 26-like MIPs which occur in the peribacteroid membranes of nitrogen-fixing nodules in Legumes (47). In drought conditions, induction of the MIP gene expression increases the movement of water from membrane. Water channels may also be directly regulated. Phosphorylation is a major mechanism which regulates protein activity in the cells. The kinases responsible for protein phosphorylation are induced in response to a number of signals, including drought or water stress (48).

Chaperones

They are involved in the heat shock protein (HSP) family. Most major classes of HSPs are present in plants and include the small HSPs (ranging in molecular weight from 15 to 28kD), HSP 60, HSP 70, HSP 90 and HSP 100 (49). These molecules are located in both cytoplasm and organelles such as the nucleus, mitochondria, chloroplast and endoplasmic reticulum (ER) (50). Several different classes of heat shock proteins play role as molecular chaperones in protein metabolism (51). As molecular chaperones in addition to their function in folding and transformation of protein to suitable for membrane transport following to translation; they prevent the aggregation of denaturated proteins caused by drought, heat and other stresses and ensure the renaturation of aggregated proteins (50). Their functions are not only

Fonksiyonları yalnız sıcaklık durumunda değil diğer stres çeşitlerine karşı dirençte de önemlidir (52).

Proteazlar

Kuraklık sırasında yeni proteinlerin ve enzimlerin sentezlenebilmesi için eskilerinin yıkımını ve böylece de protein dönüşümünü sağlarlar (43).

Geç embriyogenez (LEA) proteinleri

Tohum gelişiminin kurumadan önceki geç evrelerinde, bitki embriyolarında (53) yüksek konsantrasyonlarda ve aynı zamanda dışarıdan absisik asit uygulamasına ve dehidrasyon, osmotik stres ve düşük sıcaklık streslerinin etkisinde kalmış vejetatif dokularda birikirler (54). LEA proteinlerinin büyük bir kısmı oldukça hidrofiliktir ve belli amino asitler bakımından (örneğin Alanin, Glisin, Glutamik asit ve Treonin) zengin ve belli amino asitler bakımından (örneğin Triptofan ve Sistein) ise yoksuldukları (55). Bu nedenle LEA proteinleri, hidrofilinler olarak adlandırılan ve hiperosmotik koşullara karşı cevapta yer alan evrimsel olarak korunmuş geniş bir hidrofilik protein grubunun üyeleridirler (56). Farklı LEA protein grupları, su kaybını en aza indirmek üzere suyun bağlanmasından, protein ve membranların kararlılığının devamlılığının sağlanması, kademeli iyon geçişinin korunması ve aktif oksijen türlerinin yok edilmesine kadar birçok fonksiyona sahiptirler (57). Ayrıca LEA proteinleri farklı grupların ya da farklı üyelerin özgül fonksiyonel roller üstlendiklerini düşündürecek şekilde çeşitli hücre (subselüler) ve dokuya has yerleşim özellikleri sergilemektedirler (54). LEA protein ifadesi genellikle genç fidelerde kurumaya (58), tuza (59) ve dona (60) karşı dayanıklılık ile de yakından ilişkilidir.

important in the response to heat but also to the other kinds of stress (52).

Proteases

They destroy previously synthesized proteins and enzymes to synthesize new ones and hence, ensure protein turnover during drought (43).

Late Embryogenesis Abundant (LEA) Proteins

They accumulate to high concentration in plant embryos during the latter stages of seed development before desiccation (53). That also accumulate in vegetative tissues exposed to exogenous abscisic acid as well as dehydration, osmotic and low temperature stress (54). The majority of LEA proteins are highly hydrophilic and display preponderance (eg. Ala, Gly, Glu, and Thr) or lack (eg. Trp and Cys) of certain amino acid residues (55). Thus, LEA proteins are part of a larger, evolutionarily conserved group of hydrophilic proteins termed 'hydrophilins' involved in various responses to hyperosmotic conditions (56). Various functions have been proposed for different groups of LEA proteins ranging from water binding to minimize water loss and protein and membrane stabilization or protection to ion sequestration and scavenging of active oxygen species (57). LEA proteins also display diverse subcellular and tissue-specific localization patterns, suggesting that different groups or group member fulfill specific functional roles (54). Expression of LEA proteins closely related to desiccation (58), salt (59) and freezing (60) in young seedling.

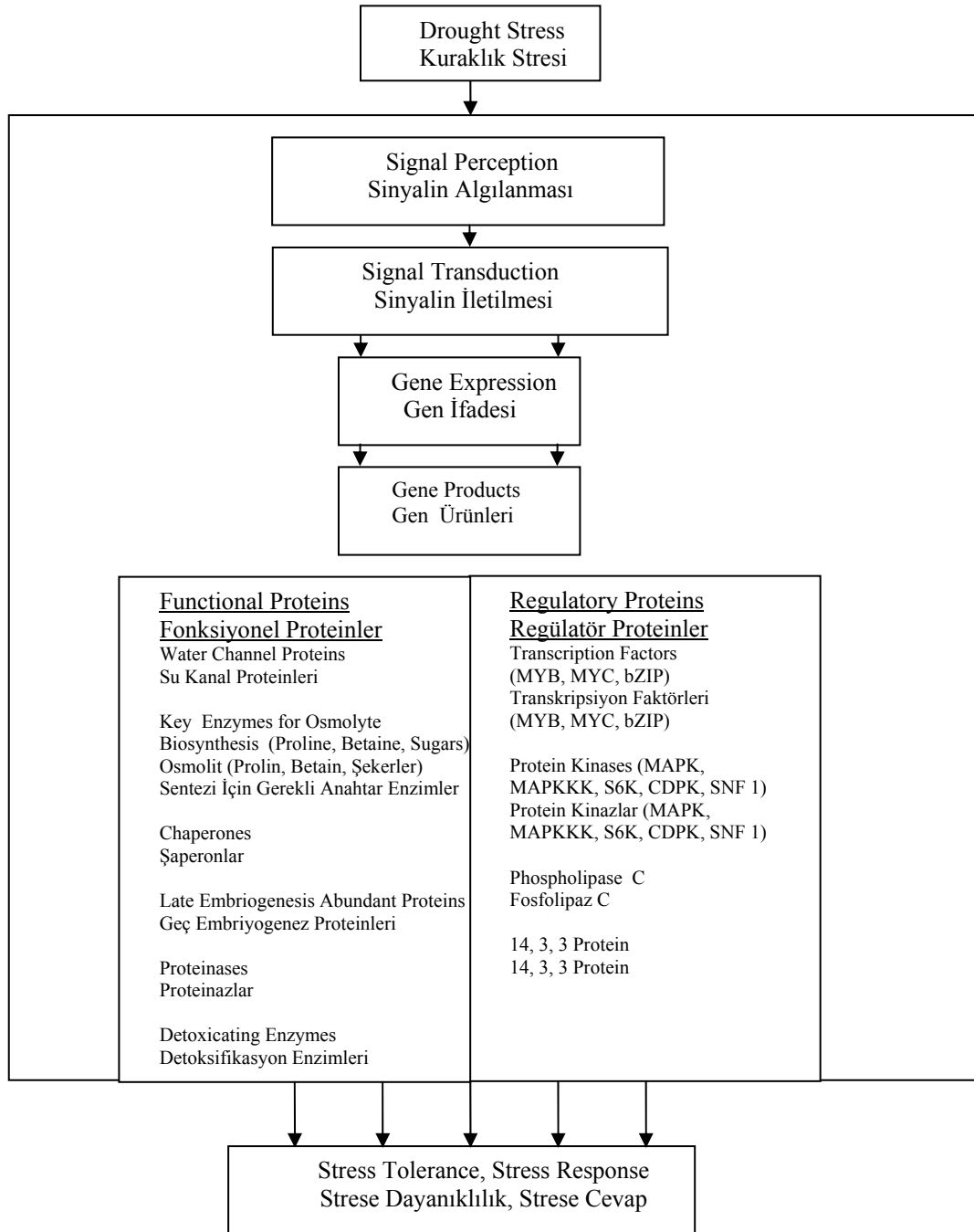


Figure 2. Kuraklık stresine karşı cevap ve toleransta indüklenen gen ürünleri: Fonksiyonel proteinler ve regülatör proteinler (43)

Şekil 2. Inducible gene products in drought tolerance and response: Function proteins and regulatory proteins (43)

Kuraklık Stresine Cevapta Osmolit Sentezi İçin Gerekli Enzimler

Kuraklığın bir sonucu olarak osmotik strese maruz kalan bitkiler, osmolitler olarak bilinen ve turgorun devamını sağlayan katıları biriktirirler. Osmotik koruyucular büyük ölçüde organeller de dahil olmak üzere

The Enzymes Required for the Biosynthesis of Various Osmolytes in Response to Drought Stress

Plants which exposed to osmotic stress as a result of drought accumulate solutes known as osmolytes and ensure the maintenance of turgor. Osmoprotectants are largely confined to the cytoplasm (including the

sitoplazmada birikmekte ve vakuolde neredeyse hiç bulunmamaktadır (61). Osmotik düzenleme, hücrel çevrenin su potansiyelindeki düşüşe cevap olarak, hücrede organik ve inorganik katıların aktif birikimini içermektedir (62). Biriken organik bileşikler hücre içinde kararlı durumda bulunmakta, kolaylıkla metabolize edilememekte ve yüksek konsantrasyonlarda birikimleri durumunda bile hücrel fonksiyonlara karşı herhangi bir etki yapmamaktadırlar (50). Osmotik düzenleme, su noksanlığına cevapta, katıların net birikimlerine bağlı olarak, osmotik potansiyelin düşürülmesini ifade etmekte ve büyüme, fotosentez ve stomaların açılması gibi fizyolojik fonksiyonlar üzerinde stresin etkilerinin sınırlandırmasını sağlayan yüksek bir turgor potansiyeli devamıyla sonuçlanmaktadır (63). Prolin, betainler, dimetilsülfoniopropionat (DMSP), polyoller (mannitol, sorbitol, pinitol), trehaloz ve fruktanlar osmotik koruyuculara örnektir (64). Bunlardan prolin, osmotik bir koruyucu olup subelular yapıların korunması ile serbest radikallerin uzaklaştırılmasında rol oynarken (65); glisin betain (GB), yüksek tuz konsantrasyonlarında ve aşırı sıcaklıklarda, kompleks protein ve enzimlerin dördüncül yapılarının ve membranların korunmasında diğer osmotik koruyuculara göre çok daha etkilidir (66). Sukroz, su noksanlığı (67), tuzluluk (68) ve düşük sıcaklık (69) gibi çevresel streslere karşı cevapta birçok bitki dokusunda birikmekte ve osmotik düzenleme ile koruyucu rol oynamaktadır (70). Ayrıca sukroz, membran sistemlerinde su uzaklaştığı zaman, fosfolipidlerin devamlılığını sağlayarak, membran çift tabakasını sıvı-katı fazda devam ettirmekte ve çözünür proteinlerdeki yapısal değişiklikleri önlemektedir. İndirgeyici şekerlerin (glukoz ve fruktoz) adaptasyon mekanizmasındaki rolü daha tartışmalıdır ve hatta bunların birikimi birçok yönden zararlı olabilmektedir (71). Sukroz sentezi indirgeyici şekerlerin miktarlarını azaltır. Transgenik bitkilerde, hücrel mannitol konsantrasyonlarının belirgin bir osmotik düzenleme sağlamak için çok az olmasından dolayı mannitolün koruyucu etkisini, artan oksidatif stres direncinde radikal (özellikle hidroksil radikali) uzaklaştırma mekanizmalarında kullanıyor olabileceği düşünülür (72). Kuraklık stresine cevapta oluşturulan osmotik düzenleme yukarıda belirtilen osmolitlerin sentezinde görev alan spesifik enzimler (prolin-5-karboksilat sentetaz, prolin-5-karboksilat redüktaz, betain aldehid dehidrogenaz, kolin monooksidaz gibi) ile sağlanmaktadır (11, 61).

8.2. Kuraklık Stresine Cevapta Rol Oynayan Regülatör Proteinler

Bitkilerde sinyal iletiminde MAP kinazların rolü

MAP kinazlar (Mitogen-activated protein kinases) tüm ökaryotlarda bulunan serin/teonin protein kinazların oldukça geniş bir ailesi tarafından kodlanmakta (73) ve MAP kinaz yolları hücre dışı sinyallerin hücre içi hedeflere iletiminde yer alan modüller olarak görev yapmaktadır. MAP kinaz yollarının çoğunlukla birçok farklı reseptör aracılığıyla algılanan sinyalleri bütünlüdeği bulunmuştur. MAP kinazların aktivasyonu teonin ve tirozin sıralarının fosforilasyonu yoluyla diğer MAP kinazlar aracılığıyla sağlanır. Her MAP kinaz kinaz (MAPKK) ancak spesifik bir MAP kinazı aktive edebilir.

organelles) and are almost absent in vacuole (61). Osmotic adjustment, as a response of cell to low water potential of the environment, involves active accumulation of organic and inorganic solvents (62). These organic compounds exist in stable form inside cells and are not easily metabolized, but neither do they have any effect on cell functions, even when they have accumulated in high concentrations (50). Osmotic adjustment refers to the lowering of osmotic potential due to net accumulation of solutes in response to water deficits, and results in the maintenance of a higher turgor potential that may contribute to limiting the effects of stress on physiological functions such as stomatal opening, photosynthesis and growth (63). Proline, betaines, dimethyl sulfoniopropionate (DMSP), polyols (mannitol, sorbitol, pinitol), trehalose and fructans are the examples for osmoprotectants (64). Proline, an osmoprotectant, plays role the protection of subcellular structures and scavenging free radicals (65), whereas glisine betaine (GB) is much more effective in the protection of membranes and the quaternary structures of complex proteins and enzymes against to high salt concentrations and extremely temperature compared to the other osmoprotectants (66). Sucrose is accumulated in many plant tissues in response to environmental stress, including water deficit (67), salinity (68) and low temperature (69) for playing a role in osmoregulation and cryoprotection (70). Furthermore, sucrose acts in water replacement to maintain membrane phospholipids in liquid-crystalline phase and to prevent structural changes in soluble proteins. The role of reducing sugars (glucose and fructose) in the adaptive mechanism is more controversial; and even their accumulation can be detrimental from several points of view (71). Synthesis of sucrose reduces the amounts of reducing sugars. In transgenic plants, because of low concentration of cellular mannitol to ensure a significant osmoregulation, it is considered that mannitol may use its protective effect in scavenging radicals (especially hydroxyl radical) in response to increasing oxidative stress resistance (72). Osmoregulation involved in drought stress, is obtained by the specific enzymes [Δ^1 -proline-5-carboxylate synthetase(P5CR), Δ^1 -proline-5- carboxylate reductase, betaine aldehyde dehydrogenase, colin monooxidase etc.] which are play role in the synthesis of the osmolytes mentioned above (11, 61).

8.2. Regulatory Proteins Played Role in the Response to Drought Stress

Roles of MAP kinase in signal transduction in plants

Mitogen-activated protein kinase (MAPKs) are encoded by a large family of serine/threonine protein kinases that carboxylate are found in all eukaryotes (73) and MAP kinase pathways are modules involved in the transduction of extracellular signals to intracellular targets. MAPK pathways are often found to integrate signals generated from a number of different receptors. Activation of MAPKs is brought about by upstream MAP kinases through phosphorylation of the conserved threonine and tyrosine residues. A given dual specificity can only activate a specific MAPK. Activation of a MAPK module results in the sequential phosphorylation and activation of

Bir MAPK modülünün aktivasyonu komplekste yer alan protein kinazların sırasıyla fosforilasyonu ve aktivasyonu sonulanır. oğunlukla, MAP kinazın fosforilasyonu, kinazın modülden ayrılıp nükleusa translokasyonu ile sonulanır. Burada MAPK, transkripsiyon faktörlerinin fosforilasyonu ve aktivasyonu aracılığıyla kuraklık stresinde rol oynayacak belirli genlerin ifadelerini aktive eder (74).

Bitki AP2/EREBP ve bZIP transkripsiyon faktörleri

Gen ifadesinin transkripsiyon faktörleri aracılığıyla düzenlenmesi organizmalar arasında oldukça yaygın bir mekanizma olup sekans (dizi)-spesifik olarak DNA'ya bağlanan proteinler ile ilgili genlerin promotor ve etki artırıcı (enhansır) bölgelerinde yerleşmiş sis-elementler (aynı etkili elementler) arasındaki etkileşimlere dayanmaktadır. Bitkiler; düşük sıcaklık, yüksek tuz konsantrasyonları ve kuraklık gibi olumsuz çevresel koşullara, strese adaptasyonda rol oynayan çeşitli genlerin indüklenmesi de dahil olmak üzere birçok biyokimyasal ve fizyolojik değişiklikler yoluyla tepki vermektedirler (75). Birçok gen, daha sonra strese cevapta yer alan genlerin ifadesini düzenleyecek olan bZIP ve AP2/EREBP regülatör faktör üyelerini kodlamaktadır. Bitkilerdeki birçok transkripsiyon faktör ailesi içinde AP2/EREBP ailesi oldukça yeni ve yalnızca bitkilere özgüdür. Bu proteinlerin yaygın özelliği, DNA'ya bağlanan bölge olarak fonksiyon yapan ve AP2 bölgesi olarak adlandırılan yaklaşık 70 amino asitten oluşmuş korunmuş bölgelerdir (76). bZIP (basic leucine zipper) ailesi ise yedi sıralı bir lōsin tekrarı ile takip edilen, temel amino asitler bakımından zengin bir bölge ile karakterize edilir. Lōsin tekrarları bZIP faktörlerinin dimerizasyonunu ve DNA ile etkileşimlerini sağlarken, temel bölge sekans-spesifik olarak DNA'ya bağlanır (77).

Osmotik strese aktive olan fosfolipid sinyali

Membran fosfolipidleri strese karşı oluşturulan cevaplar sırasında önemli yapısal roller yapmalarının yanı sıra inositol 1,4,5-trifosfat (IP₃), diacylglycerol gibi çok sayıda sinyal moleküllerini üreten dinamik bir sistem oluşturmaktadır. Bitkilerde fosfolipidlere dayalı sinyal hala tam olarak açıklanamamıştır (78). Çeşitli bitki sistemlerinde hiperosmotik strese cevapta IP₃ seviyelerinin hızla arttığı gösterilmiştir (79, 80, 81, 82). IP₃ seviyeleri *Vicia faba* bekçi hücrelerinin protoplastlarında (83) ve *Arabidopsis* fidelerinde (84) dışarıdan ABA uygulanması ile de artmaktadır. Bekçi hücrelerinde tutulmuş olan IP₃, sitoplazmada Ca²⁺ artışı teşvik eder ve stomaların kapanmasını tetikler (85). Ekzojen IP₃ izole edilmiş vakuollerden ve tonoplast veziküllerinden Ca²⁺ı serbest bırakmaktadır (86). Sitoplazmik Ca²⁺ın artışı osmotik strese indüklenen genlerin ifadelerini tetikleyebilir (87).

9. SONUÇ

Genel olarak yağışın, yeraltı veya yüzey sularının ortalama değerlerinin altında olması olarak tanımlanan kuraklık, dünyadaki doğal afetler arasında önem bakımından ilk sırada yer almaktadır. Fosil yakıtların yanması, ormanların yok edilmesi, endüstriyel etkinlikler gibi insan aktiviteleri beraberinde “sera gazları” denilen karbondioksit, metan,ozon ve diazot monoksit gibi gazların atmosferde artmasına yol açmakta ve bu gazların

the protein kinases in the complex. The phosphorylation of the MAPK often induces the dissociation of the kinase from the module followed by translocation into the nucleus where the MAPK activities expression of certain sets of genes that will act in drought stress through phosphorylation and activation of transcription factors (74).

Plant AP2/EREBP and bZIP transcription factors

Regulation of gene expression by transcription factors is central mechanisms utilized among organisms and relies on interactions between sequence-specific DNA-binding protein with cis-elements located in the promoter and enhancer regions of the corresponding genes. Plants respond to adverse environmental conditions, such as low temperature, high salt concentrations and drought, through a number of biochemical and physiological changes, including the induction of a variety of genes (75). Many such genes encode number of the bZIP and AP2/EREBP regulatory factors, which in turn regulate the expression of downstream genes involved in the stress response. Among the several families of plant transcription factors, the AP2/EREBP family is relatively new and unique to plants. The common feature of these proteins is a conserved stretches of about seventy amino acids that functions as a new type of DNA-binding domain, the so-called AP2 domain (76). The bZIP (basic leucine zipper) family of transcription factors is characterized by a region rich in basic amino acids following by a heptads leucine repeat. The basic region binds sequence-specifically to DNA, whereas the leucine repeats mediate dimerization of bZIP factors and contribute to the interaction with DNA (77).

Phospholipid signal activated by osmotic stress

Membrane phospholipids constitute a dynamic system that generates a multitude of signal molecules such as inositol 1,4,5-threephosphate (IP₃), diacylglycerol in addition to serving important structural roles during stress responses. The potential of phospholipid-based signaling in plants is still underexplored (78). Several studies have shown that in various plant system IP₃ levels rapidly increase in response to hyperosmotic stress ((79, 80, 81, 82). IP₃ levels also increased upon treatment with exogenous ABA in *Vicia faba* guard cell protoplasts (83) and in *Arabidopsis* seedlings (84). In guard cells, caged IP₃, induced Ca²⁺ increase in the cytoplasm and triggered stomatal closure (85). Exogenous IP₃ releases Ca²⁺ from isolated vacuoles or tonoplast vesicles (86). Increases in cytoplasmic Ca²⁺ could lead to the expression of osmotic stress-responsive genes (87).

9. CONCLUSIONS

Drought, which is generally defined as the rainfall values below the average of underground and surface water values, is in the first place of the natural disasters in the world. Human activities like burning of fossil fuel, destroying forests, industrial activities cause increasing the “greenhouse gases” such as carbon dioxide, methane, ozone and dinitrogen and as a result of that the climatic changes increases in the world. This phenomenon is called

yarattığı sera etkisi sonucunda dünya yüzeyinde sıcaklık artmaktadır. Küresel ısınma olarak tanımlanan bu olay iklim değişikliklerine neden olmakta ve araştırmalara göre 2030 yılında Türkiye dahil Güney Avrupa'yı içine alan bölgenin oldukça kuru ve sıcak bir iklimin etkisine gireceği bildirilmektedir. Dünyadaki doğal kaynakların nüfusu besleme kapasitelerinin azalmasına ve bunun sonucunda milyonlarca insanın açlıktan ölmesine neden olabileceği göz önüne alındığında, kuraklık, dünya üzerindeki tüm canlı yaşamı için tehlike oluşturmaktadır. Bu nedenle, kuraklık stresine dayanıklı bitki türlerinin belirlenmesi, tolerans mekanizmalarının açıklanması, kurumaya dayanıklı bitkisel gen kaynaklarının korunması ve aktarımı çalışmaları yönündeki araştırmalar, özellikle insanların neden olduğu küresel ısınma sonucunda etkisini giderek artıran kuraklığın, ilerde tüm canlılar için büyük bir sorun haline gelmesini önlemede rol oynayacaktır.

global warming resulted in changes in the climate and according to the research results in South Europe including Turkey will be under the influence of dry and hot climate in 2030. Drought, which may cause reduction in feeding capacity of the natural resources and as a result of that millions of people may die due to starvation, is the major threat for all biologic life. For this reason, research works on determination the plant species tolerant to drought, determining the tolerance mechanisms, conservation and transformation of the gene resources of the plants resistant to drought will play an important role in preventing the drought particularly caused by global warming, to become a major problem for all organisms in the future.

KAYNAKLAR/ REFERENCES

1. Lichtenhaler, H.K., "Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants", *J.Plant Physiol.*, 148:4-14 (1996).
2. Blum, A., "Breeding Crop Varieties for Stress Environments", *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2: 199-237 (1986).
3. Arora, A., Sairam, R.K. and Srivastava, G.C., "Oxidative stress and antioxidative systems in plants", *Curr. Sci.*, 82: 1227-1238 (2002).
4. Jones, H.G., *Plants and Microclimate*, **Cambridge University Press**, Cambridge, (1992).
5. Kozłowski, T.T. and Pallardy, S.G., *Physiology of Woody Plants*, **Academic Press**, San Diego, (1997).
6. Smirnoff, N., "The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation", *New Phytol.*, 125: 27-58 (1993).
7. Levitt J., *Responses of Plants to Environmental Stresses*, Vol 1, **Academic Press**, New York, (1980).
8. McKersie, B.D. and Leshem, Y., *Stress and Stress Coping in Cultivated Plants*, **Kluwer Academic Publishers**, Netherlands, (1994).
9. Salisbury, F.B. and Ross, C.W., *Plant Physiology*, **Wadsworth Publishing Co.**, California, (1992).
10. Campbell, M.K., *Biochemistry*, **Harcourt Brace Jovanovich College Publishers**, Fort Worth, USA, (1991).
11. Bray, E.A., "Plant Responses to Water Deficit", *Trends Plant Sci.*, 2: 48-54 (1997).
12. Kessler, B., "Nucleic acids as factors in drought resistance of higher plants", *Recent Advan. Bot.*, 1153-1159, (1961).
13. Farrant J.M., "A comparison of mechanisms of desiccation tolerance among three angiosperm resurrection plant species", *Plant Ecol.*, 151: 29-39 (2000).
14. Stuhlfauth, T., Scheuermann, R. and Fock, H.P., "Light energy dissipation under water stress conditions", *Plant Physiol.*, 92: 1053-1061, (1990).
15. Tambussi, E.A., Bartoli, C.G., Beltrano, J., Guamet, J.J. and Araus, J.L., "Oxidative damage to thylakoid proteins in water-stressed leaves of wheat (*Triticum aestivum*)", *Physiol. Plant.*, 108: 398-404 (2000).
16. Sgherry, C.L.M., Pinzino C. and Navari-Izzo, F., "Sunflower seedlings subjected to increasing water stress by water deficit: changes in O₂ production related to the composition of thylakoid membranes", *Physiol Plant*, 96: 446-452 (1996).
17. Halliwell B. and Gutteridge J.M.C., *Free Radicals in Biology and Medicine*, **Oxford: Clarendon Press**. (1989).

18. Charles, S.A. and Halliwell B., "Effect of hydrogen peroxide on spinach (*Spinacia oleraceae*) chloroplast fructose biphosphatase", **Biochem. J.**, 189: 373-376 (1980).
19. Kaiser, W.M., "Reversible inhibition of the Calvin cycle and activation of the oxidative pentose phosphate cycle in isolated intact chloroplasts by hydrogen peroxide", **Planta**, 145: 377-382 (1979).
20. Jung, S., "Variation in antioxidant metabolism of young and mature leaves of *Arabidopsis thaliana* subjected to drought", **Plant Sci.**, 166: 459-466 (2004).
21. Srivalli, B., Sharma, G. and Khanna-Chopra, R., "Antioxidative defence system in upland rice cultivar subjected to increasing intensity of water stress followed by recovery", **Physiol. Plant.**, 119: 503-512 (2003).
22. Ramachandra Reddy, A., Chaitanya, K.V., Jutur, P.P. and Sumithra, K., "Differential antioxidative responses to water stress among five mulberry (*Morus alba* L.) cultivars", **Environ. Exp. Bot.**, 52: 33-42 (2004).
23. Pinheiro, H.A., DaMatta, F.M., Chaves, A.R.M., Fontes, E.P.B. and Loureiro, M.E., "Drought tolerance in relation to protection against oxidative stress in clones of *Coffea canephora* subjected to long-term drought", **Plant Sci**, 167, 1307-1314 (2004).
24. Alexieva, V., Ivanov, S., Sergiev, I. and Karanov, E., "Interaction between stresses", **Bulg. J. Plant Physiol.**, Special Issue, 1-17 (2003).
25. Lima, A.L.S., DaMatta, F.M., Pinheiro, H.A., Totola, M.R. and Loureiro, M.E., "Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions", **Environ. Exp. Bot.**, 47: 239-247 (2002).
26. Muller, J.E. and Whitshitt, M.S., "Plant cellular responses to water deficit", **Plant Growth Regul.**, 20: 41-46 (1996).
27. Teiz, L. and Zeiger, S.C.E., *Plant Physiology*, University of California, Los Angeles Sinauer Associates, Inc., Publisher, 726-735 (1998).
28. Asamaa, K., Sober, A., Hartung, W. and Niinemets, U., "Rate of stomatal opening, shoot hydraulic conductance and photosynthetic characteristics in relation to leaf abscisic acid concentration in six temperate deciduous trees", **Tree Physiol.**, 22: 267-276 (2002).
29. Comstock, J.P., "Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration", **J. Exp. Bot.**, 53: 195-200 (2002).
30. Asada, K., "The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons", *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **Plant Mol. Biol.**, 50: 601-639 (1999).
31. He, J.X., Wang, J. and Liang H.G., "Effects of water stress on photochemical function and protein metabolism of photosystem II in wheat leaves", **Physiol. Plant.**, 93: 771-777 (1995).
32. Baker, N.R., "A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis", **Physiol. Plant.**, 81: 563-570 (1991).
33. Siefermann-Harms, D. and Angerhofer, "A. evidence for an O₂-barrier in the light-harvesting chlorophyll-*a/b*-protein complex LHC II", **Photosynth Res.**, 55: 83-94 (1998).
34. Kaiser, W.M., "Effects of water deficit on photosynthetic capacity", **Physiol. Plant.**, 71: 142-149 (1987).
35. Mundree, S.G., Baker, B., Mowla, S., Peters, S., Marais, S., Willigen, C.V., Govender, K., Maredza, A., Muyanga, S., Farrant, J.M. and Thomson J.A., "Physiological and molecular insights into drought tolerance", **Afr. J. Biotechnol.**, 1: 23-38 (2002).
36. Sherwin, H.W. and Farrant J.M., "Protection mechanisms against excess light in the resurrection plants *Craterostigma wilmsii* and *Xerophyta viscosa*", **Plant Growth Regul.**, 24: 202-210 (1998).
37. Vander Willigen, C., Mundree S.G. and Farrant J.M., "Tonoplast intrinsic proteins in the resurrection grass, *Eragrostis nindensis*", Gordon Conference, Oxford, UK (2002).

38. Vitré, M., Sherwin, H.W., Driouich, A., Jaffer, M., Jauneau, A. and Farrant J.M., "Cell wall properties of hydrated and dry leaves of the resurrection plant *Craterostigma wilmsii*", **J. Plant Physiol.**, 155: 719-726 (1999).
39. Vander Willigen, C., Pammenter, N.W., Mundree S.G. and Farrant J.M., "Some physiological comparisons between the resurrection grass, *Eragrostis nindensis*, and the related desiccation-sensitive species, *Eragrostis curvula*", **Plant Growth Regul.**, 35: 121-129 (2001).
40. Mundree, S.G. and Farrant, J.M., "Some physiological and molecular insights into the mechanisms of desiccation tolerance in the resurrection plant *Xerophyta viscosa* Baker. In Cherry, J.H., Ryther, A. and Locy, R.D (eds), *Plant Tolerance to Abiotic Stresses in Agriculture: Role of Genetic Engineering*, **Kluwer Academic Publishers**, Dordrecht, Netherlands, pp 201-222 (2000).
41. Zhu, J.K., "Salt and drought stress signal transduction in plants", **Annu. Rev.Plant Biol.**, 53: 247-273 (2002).
42. Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki K., "Molecular responses to drought and cold stress", **Curr Opin Biotechnol**, 7: 161-167 (1996).
43. Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki K., "Gene expression and signal transduction in water-stress response", **Plant Physiol.**, 115: 327-334 (1997).
44. Chrispeels, M.J., Crawford, N.M. and Schroeder, J.L., "Proteins for transport of water and mineral nutrients across the membranes of plant cells", **Plant Cell**, 11: 661-676 (1999).
45. Schäffner, A.R., "Aquaporin function, structure, and expression: are there more surprises to surface in water relations?", **Planta**, 204: 131-139 (1998).
46. Martre, P., Morillon, R., Barrieu, F., North, G.B., Nobel, P.S. and Chrispeels, M.J., "Plasma membrane aquaporins play a significant role during recovery from water deficit", **Plant Physiol**, 130: 2101-2110 (2002).
47. Maurel, C. and Chrispeels, M.J., "Aquaporins: a molecular entry into plant water relations", **Plant Physiol**, 125: 135-138 (2001).
48. Conley, T.R., R.E. Sharp, and J.C. Walker, "Water deficit rapidly stimulates the activity of a protein kinase in the elongation zone of the maize primary root", **Plant Physiol.**, 113: 219-226 (1997).
49. Gurley, W.B., "HSP101: a key component for the acquisition of thermotolerance in plants", **Plant Cell**, 12: 457-460 (2000).
50. Iba, K., "Acclimative responses to temperature stress in higher plants: approaches of gene engineering for temperature tolerance", **Annu. Rev. Plant Biol.**, 53: 225-245 (2002).
51. Guy, C. L. and Li, Q.B., "The organization and evolution of the spinach stress 70 molecular chaperone gene family", **Plant Cell**, 10: 539-556 (1998).
52. Boston, R.S., Viitanen P.V. and Vierling, E., "Molecular chaperones and protein folding in plants", **Plant Mol. Biol.**, 32: 191-222 (1996).
53. Soulages, J.L., Kim, K., Walters, C. and Cushman, J.C., "Temperature-induced extended helix/random coil transitions in a group 1 late embryogenesis-abundant protein from soybean", **Plant Physiol**, 128: 822-832 (2002).
54. Nylander, M., Svensson, J., Palva, E.T. and Welin, B.V., "Stress-induced accumulation and tissue-specific localization of dehydrins in *Arabidopsis thaliana*", **Plant Mol Biol.**, 45: 263-279 (2001).
55. Dure, L. III, "LEA proteins and the desiccation tolerance of seeds", **Cell Mol. Biol. Plant Seed Dev.**, 4: 525-543 (1997).
56. Garay-Arroyo, A., Colmenero-Flores, J.M., Garcarrubio, A. and Covarrubias, A.A., "Highly hydrophilic proteins in prokaryotes and eukaryotes are common during conditions of water deficit", **J Biol Chem**, 275: 5668-5674 (2000).
57. Close, T.J., "Dehydrins: a commonality in the response of plants to dehydration and low temperature", **Physiol Plant**, 100: 291-296 (1997).

58. Whitsitt, M.S., Collins, R.G. and Mullet, J.E., "Modulation of dehydration tolerance in soybean seedlings", *Plant Physiol*, 114: 917-925 (1997).
59. Moons, A., Bauw, G., Prinsen, E., Van Montagu, M. and Straeten, D.V.D., "Molecular and physiological responses to abscisic acid and salts in roots of salt-sensitive and salt-tolerant Indica rice varieties", *Plant Physiol*, 107: 177-186 (1995).
60. Danyluk, J., Peron, A., Houde, M., Limin, A., Fowler, B., Benhamou, N. and Sahran, F., "Accumulation of an acidic dehydrin in the vicinity of the plasma membrane during cold acclimation of wheat", *Plant Cell*, 10: 623-638 (1998).
61. Moghaieb, R.E.A., Saneoka, H. and Fujita, K., "Effect of salinity on osmotic adjustment, glycinebetaine accumulation and the betain aldehyde dehydrogenase gene expression in two halophytic plants, *Salicornia europaea* and *Suaeda maritima*", *Plant Sci.*, 166: 1345-1349 (2004).
62. Sánchez, F.J., de Andrés, E.F., Tenorio, J.L. and Ayerbe, L., "Growth of epicotyls, turgor maintenance and osmotic adjustment in pea plants (*Pisum sativum* L.) subjected to water stress", *Field Crops Res.*, 86: 81-90 (2004).
63. Chimenti, C.A., Pearson, J. and Hall, A.J., "Osmotic adjustment and yield maintenance under drought in sunflower", *Field Crops Res.*, 75: 235-246 (2002).
64. Smirnov, N., "Plant resistance to environmental stresses", *Curr. Opin. Biotechnol.*, 9: 214-219 (1998).
65. Mani, S., Van de Cotte, B., Montagu, M.V. and Verbruggen, N., "Altered levels of proline dehydrogenase cause hypersensitivity to proline and its analogs in Arabidopsis", *Plant Physiol*, 128: 73-83 (2002).
66. Gorham, J., "Betaines in higher plants: biosynthesis and role in stress metabolism. In Wallsgrave, R.M. ed, *Amino Acids and Their Derivatives in Higher Plants*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 171-203 (1995).
67. Ramos, M.L.G., Gordon, A.J., Minchin, F.R., Sprent, J.I. and Parsons, R., "Effect of water stress on nodule physiology and biochemistry of a drought tolerant cultivar of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.)", *Ann. Bot.*, 83: 57-63 (1999).
68. Balibrea, M.E., Rus-Alvarez, A.M., Bolarín, M.C. and Pérez-Alfocea, F., "Fast changes in soluble carbohydrates and proline contents in tomato seedlings in response to ionic and non-ionic iso-osmotic stresses", *J. Plant Physiol.*, 151: 221-226 (1997).
69. Guy, C.L., "Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism", *Annu. Rev. Plant Physiol. and Plant Mol. Biol.*, 41: 187-223 (1990).
70. Wang, H.L., Lee, P.D., Chen, W.L., Huang, D.J. and Su, J.C., "Osmotic stress-induced changes of sucrose metabolism in cultured sweet potato cells", *J. Exp. Bot.*, 51: 1991-1999 (2000).
71. Kerepesi, I. and Galiba, G., "Osmotic and salt stress-induced alteration in soluble carbohydrate content in wheat seedlings", *Crop Sci.*, 40:482-487 (2000).
72. Shen, B., Jensen, R.G. and Bohnert, H.J., "Mannitol protects against oxidation by hydroxyl radicals", *Plant Physiol.*, 115: 527-532 (1997).
73. Jonak, C., Ligterink, W. and Hirt, H., "MAP kinases in plant signal transduction", *Cell Mol. Life Sci.*, 55: 204-213 (1999).
74. Jonak, C., Kiegl, S., Ligterink, W., Siligan, C., Baudouin, E., Beyerly, J., Cardinale, F., Hausl, C., Zwerger, K., Meskiene, I. and Hirt, H., "MAP kinases in plant signal transduction: versatile tools for signaling stress, cell cycle and more", In Cherry, J.H., Ryther, A. and Locy, R.D (eds.), *Plant Tolerance to Abiotic Stresses in Agriculture: Role of Genetic Engineering*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, 67-76 (2000).
75. Busk, P. and Pagés, M., "Regulation of abscisic acid-induced transcription", *Plant Mol. Biol.*, 37: 425-435 (1998).
76. Okamura, J., Szeto, W., Lotys-Prass C. and Jofuku D., "Photo and hormonal control of meristem identity in the Arabidopsis flower mutants *apetala2* and *apetala1*", *Plant Cell*, 9: 37-47 (1997).
77. Vinson, C.R., Sigler, P.B. and MacKnight, S.L., "Scissors-grip model for DNA recognition by a family of leucine zipper proteins", *Science*, 246: 911-916 (1989).

78. Munnik T. and Meijer H.J.G., "Osmotic stress activates distinct lipid and MAPK signaling pathways in plants", **FEBS Lett.** 498:172–78 (2001).
79. DeWald D.B., Torabinejad J., Jones C.A., Shope J.C. and Cangelosi A.R., "Rapid accumulation of phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate and inositol 1,4, 5-trisphosphate correlates with calcium mobilization in salt-stressed *Arabidopsis*", **Plant Physiol.** 126:759–69 (2001).
80. Drobak B.K. and Watkins P.A., "Inositol (1,4,5) trisphosphate production in plant cells: an early response to salinity and hyperosmotic stress", **FEBS Lett.** 481:240–44 (2000).
81. Heilmann I., Perera I.Y., Gross W. and Boss W.F., "Changes in phosphoinositide metabolism with days in culture affect signal transduction pathways in *Galdieria sulphuraria*", **Plant Physiol.** 119:1331–39 (1999).
82. Takahashi S., Katagiri T., Hirayama T., Yamaguchi-Shinozaki K. and Shinozaki K., "Hyperosmotic stress induced a rapid and transient increase in inositol 1,4,5-trisphosphate independent of abscisic acid in *Arabidopsis* cell culture", **Plant Cell Physiol.** 42:214–22 (2001).
83. Lee Y., Choi Y.B., Suh J., Lee J. and Assmann S.M., "Abscisic acid-induced phosphoinositide turnover in guard cell protoplasts of *Vicia faba*", **Plant Physiol.** 110:987–96 (1996).
84. Xiong L., Lee B.H., Ishitani M., Lee H., Zhang C. and Zhu J.K., "FIERY1 encoding an inositol polyphosphate 1-phosphatase is a negative regulator of abscisic acid and stress signaling in *Arabidopsis*", **Genes Dev.** 15:1971–84 (2001).
85. Sanders D., Brownlee C. and Harper J.F., "Communicating with calcium", **Plant Cell**, 11:691–706 (1999).
86. Schumaker K.S. and Sze H., "Inositol 1,4,5-trisphosphate releases Ca^{2+} from vacuolar membrane vesicles of oat roots", **J. Biol. Chem.** 262:3944–46 (1987).
87. Wu Y., Kuzma J., Marechal E., Graeff R. and Lee H.C., "Abscisic acid signaling through cyclic ADP-ribose in plants", **Science**, 278:2126–30 (1997).

Received/ Geliş Tarihi: 05.10.2004 Accepted/Kabul Tarihi: 23.05.2005