

BİTKİLERDE SU STRESİ VE DAYANIKLILIK MEKANİZMASI

H. ÖZER(*) T. KARADOĞAN(**) E. ORAL(*)

ÖZET : Kuraklık, şiddet ve süresine bağlı olarak bitkinin gelişmesini verim ve kalitesini olumsuz yönde etkileyen abiotik stres faktörlerinin başında gelmektedir.

Bitkilerin su stresine tepkileri genetik yapıları tarafından kontrol edilmekte olup, bitki cins, tür ve çeşidine göre değişmektedir.

Bitkiler stres şartlarına maruz kaldıklarında kuraklıktan kaçma, su kaybının önlenmesi, su kaybına tolerans gibi değişik uyum kabiliyetleri sayesinde canlılıklarını muhafaza edebilmektedirler.

GİRİŞ

Bitki gelişmesini olumsuz yönde etkileyen başlıca abiotik faktörler; yüksek sıcaklık, su noksanlığı, üşütme ve donma, hava kirliliği, oksijen noksanlığı ve tuz zararı olarak kabul edilmektedir. Bu abiotik faktörler içerisinde verimi belkide en fazla etkileyen ve en önemli olanı su noksanlığıdır. Çünkü yaprak büyümesi, stomaların açılıp kapanması ve fotosentez gibi bir çok önemli fizyolojik olaylar su potansiyelindeki değişimle doğrudan etkilenebilmektedirler.

Halihazırda Dünya topraklarının % 43'ünde, tarım alanlarının büyük bir kısmında yağışın az olması nedeni ile kuraklık problemi yaşanmaktadır. Kuraklık bu alanlarla sınırlı değildir. Yağışlı yerlerde dahi yağışın yıl içerisindeki dağılışının düzensizliğinden dolayı da bitki gelişmesi engellenebilmektedir. Sulama ve bitki bünyesinde meydana gelen fizyolojik, morfolojik ve kimyasal değişimlerle kuraklık problemi bir dereceye kadar azaltılabilmektedir.

Bu derlememizde su noksanlığının bitkinin büyümesi, verimi ve kalitesi üzerine etki şekli, bitkilerin bu stres faktörüne karşı tepkileri tartışılmıştır.

BİTKİ BÜYÜMESİ VE GELİŞMESİ ÜZERİNE SU STRESİNİN ETKİLERİ

Su stresi bitkilerin morfolojik, fizyolojik özellikleri, verim ve kalitesi üzerinde etkili olmaktadır. Bu etki bitkinin cins, tür hatta çeşidine, stresin derecesine, sürekliliğine ve bitkinin gelişme çağına göre değişmektedir.

(*) Atatürk Üniversitesi Ziraat Fakültesi Tarla Bitkileri Bölümü, Erzurum.

(**) Süleyman Demirel Üniversitesi Ziraat Fakültesi Tarla Bitkileri Bölümü, Çsparta.

Morfolojik ve Fizyolojik Etkileri

Bitki büyümesi ve gelişmesi esasen hücre bölünmesinin devamlılığına, hücrenin büyümesi ve farklılaşmasına bağlıdır. Bitkilerde meydana gelen metabolik olaylar ve hücre gelişmesi su stresinin derecesine göre farklı duyarlılık gösterir.

Su stresi bitki hücrelerinin büyümesi ve bölünmesini önemli ölçüde azaltmaktadır (Hsiao, 1873; Gandar ve Tanner, 1976; Farah, 1981). Bunun sonucu olarak bitkinin özellikle toprak üstü organlarının oransal olarak küçülmesine neden olmaktadır (Neuman ve ark., 1988; Sakurai ve Kuraishi, 1988).

Düşük negatif su potansiyelinde klorofil oluşumu engellenmekte ve böylelikle bitkinin fotosentez etkinliği düşmektedir. Yine nitrat redüktaz, fenilalanin amonyum liyaz (PAL) enzimleri gibi birçok enzimin aktivitesi su stresi ile azalmakta (Begg ve Turner, 1976; Salisbury ve Ross, 1992) ve sonuçta bitkilerdeki metabolik olaylar yavaşlamaktadır. Nitrat redüktaz enziminin düşmesi ile baklagillerin azot fiksasyon kabiliyetleri de düşmektedir.

Bitki çeşidine göre değişmekle beraber düşük su potansiyelinde (-0.3 ile -0.8 MPa) yapraktaki hücrelerin turgor basıncı düşmekte ve hücrede absisik asit birikimine yol açmaktadır (Davies ve ark., 1994). Buna bağlı olarak stomalar kapanmaktadır. Stomaların kapalı olmasına bağlı olarak ta bitkinin fotosentez etkinliği azalmaktadır.

Yüksek stres seviyelerinde ($\Psi = -1.0$ ile -2.0 MPa) solunum, asimilat taşınımı ve CO_2 asimilasyonu sıfıra yaklaşmaktadır. Taşınımın düşmesinden dolayı yapraklarda aşırı bir asimilat birikimi meydana gelmekte sonuçta fotosentetik depresyon ortaya çıkmaktadır (Sebanek, 1992).

Verim, Verim Unsurları ve Kaliteye Etkileri

Bitki veriminin su stresiyle sınırlanma derecesi, topraktaki mevcut su miktarına, toplam evaporasyona ve bitkinin su kullanım etkinliğine bağlıdır. Bitkilerin verim bakımından strese duyarlılığı elde edilecek ürüne, büyüme formuna ve bitki türüne göre değişebilmektedir. Su stresi koşullarında yaprak gelişmesi, fotosentez ve asimilatların taşınımına oranla daha fazla etkilenmektedir. Bu nedenle mer'a bitkileri, silaj bitkileri, tütün ve sebze bitkileri gibi yapraklarından faydalanılan bitkiler generatif organlarından yararlanılan bitkilere oranla su noksanlığına karşı daha duyarlıdır (Begg ve Turner, 1976). Yapraklarından faydalanılan bu bitkilerde vejetatif gelişme döneminde görülen su stresi verimi önemli ölçüde düşürmektedir.

Generatif organlarından faydalanılan bitkilerde generatif dönemde görülen kuraklık stresi vejetatif devreye göre verimi daha fazla etkilemektedir. Örneğin mısır, buğday gibi determinat bir yıllık bitkilerde çiçeklenme periyodunda görülen su stresi verimi önemli seviyede düşürmektedir (Begg ve Turner, 1976; Robertson ve Giunta, 1994).

Bitkilerin büyüme formuna göre de su stresinden etkilenme dereceleri farklı olabilmektedir. Indeterminat büyüme özelliğine sahip bitkiler kurak çevre şartlarından daha az etkilenmektedir (Taiz ve Zeiger, 1991). Bu bitkiler geniş bir periyot boyunca vejetatif büyümelerini ve çiçeklenme kapasitelerini koruyabilmektedirler. Büyüme ve çiçeklenmeleri geniş bir döneme yayılmasından dolayı belirli bir dönemde ortaya çıkan su stresinin verim üzerine etkisi daha sonra kapatılabilmektedir. Buna karşın determinat büyüme gösteren bitkiler sadece çok kısa bir dönem için çiçek açmaktadırlar. Dolayısıyla çiçeklenme döneminde görülecek su stresi verimi önemli ölçüde düşürmektedir.

Bitki türlerinin su stresine karşı gösterdikleri tepkiler de çok farklı olabilmektedir. Bazı türler hatta çeşitler su stresine karşı oldukça duyarlı oldukları halde, bazıları su stresine karşı toleranslıdır. Örneğin patates (Gosselin ve ark., 1988; Karadoğan, 1990; Nagarajan ve Bansal, 1991), yerfıstığı (Allen ve ark., 1976; Ketring ve ark., 1978), soya (Smiciklas ve ark., 1992) gibi bitkiler su stresine duyarlı olup, bu türlerin stres şartlarında verim, verim unsurları ve kalite özellikleri önemli seviyede azalmaktadır. Buna karşın adi ayırık gibi buğdaygiller su stresine karşı toleranslıdır (Tadmor ve ark., 1970).

BİTKİLERDE KURAĞA DAYANIKLILIK MEKANİZMALARI

Kurağa dayanıklılık, bir bitkinin su noksanlığının görüldüğü alanlarda yeterli bir büyüme gösterebilme kabiliyetini ifade etmektedir.

Bitkilerde kurağa dayanıklılık mekanizması Turner (1986) tarafından kuraklıktan kaçış, su kaybının önlenmesi, su kaybına tolerans olmak üzere 3 ana başlık altında ele alınmıştır.

1. Bitkinin Kuraklıktan Kaçması

Kuraklıktan kaçış, bir bitkinin toprakta ciddi boyutlarda su noksanlığı oluşmadan yaşamını tamamlayabilme kabiliyetini belirtmektedir. Kuraklıktan kaçan bitkiler yada efemerler (kısa ömürlü bitkiler) hızlı büyümeleri ve gelişmelerini düzenlemelerinden dolayı kurak çevrelerde canlı kalabilmektedirler. Örneğin çöl efemerleri kurak mevsimlerde dormant tohumlar halinde kalarak kuraklıktan kaçınan bir yıllık bitkilerdir. Toprağın belirli bir derinliğini ıslatacak kadar yağmur yağdığında tohumları çimlenir. Bu bitkiler toprak nemi tükenmeden önce olgunlaşarak en az bir tohum oluştururlar (Salisbury ve Ross, 1992).

Bazı bitkiler ise morfolojik ve fizyolojik olarak farklı özelliklere sahip tohumlar meydana getirirler. Bu tohumların çimlenme istekleri değişik olduğundan çimlenmeleri geniş bir çevre aralığına ve birkaç yıla yayılır (Salisbury ve Ross, 1992), böylece kuraklıktan kaçılmış olunur.

Kurak çevrede yaşayan bazı çöl bitkileri ise su stresi olduğunda yapraklarını dökmek suretiyle kuraklıktan kaçmaktadırlar. Bu bitkiler yağış sonrası yeniden yapraklarını oluştururlar. Bu döngü tek bir mevsimde iki defa yada daha fazla tekrarlanabilmektedir (Tietz ve Tietz, 1982).

Bitki gelişmesinin son dönemlerinde kuraklığın görüldüğü alanlarda erkenci çeşitlerin geliştirilmesi ile kuraklıktan kaçılmış olmaktadır. Böylelikle bitki yetiştiriciliği daha kurak alanlara doğru kaydırılabilmektedir (Turner, 1986). Buğday ve arpa gibi tahıllarda erken çiçek açan varyeteler kuraklıktan az etkilenmekle beraber (Bidinger ve Mahalakshmi, 1987), yeterli yağışın olduğu yıllarda bu varyetelerin diğerlerine göre daha az verim vermesi dezavantaj oluşturmaktadır. Ayrıca bitki çeşitlerine erkenciliğin kazandırılmasına yönelik çalışmalar çiçeklerin üşütmeye duyarlılıkları ve erken çiçeklenme ile verim arasındaki olumsuz ilişkiden dolayı kısıtlanmıştır.

2. Su Kaybının Önlenmesi

Kök Gelişmesinin Teşvik Edilmesi : Bitkiler su stresine maruz kaldıklarında ürettikleri asimilatları kök bölgesine taşımakta, bitki köklerinin suyun mevcut olduğu toprak katmanlarına kadar uzamasını sağlamaktadırlar. Böylece kökler vasıtasıyla derinlerde bulunan sudan faydalanılarak yaprak su potansiyeli korunmaktadır (Wright ve Smith, 1983; Morgan ve Condon, 1986). Yine kaktüs gibi bitkilerin yoğun yüzeysel kök sistemlerine sahip olmaları sayesinde yüzey nemini absorbe edebilmeleri, su stresinden korunmanın bir başka yoludur (Salisbury ve Ross, 1992).

Su Kaybının Azaltılması : Su kaybının azaltılmasında bazı mekanizmalar mevcuttur. Bu mekanizmalardan birisi yaprak alanının küçülmesidir (Turner, 1986). Su kaybının azaltılmasında ikinci mekanizma, stomaların kapanmasıdır. Stomaların kapanması yaprak su potansiyeli, stoma iletkenliği ve bitki köklerinin su alımı ve suyun taşınmasına bağlı olarak değişmektedir (Turner, 1986; Harris, 1992). Su stresinden dolayı stomaların kapanması bitki türlerine göre farklılık göstermektedir. Örneğin çöl bitkileri ve ağaç türlerinin stomaları su noksanlığında daha çabuk kapanır (Camacho-B ve ark., 1974). Yine CAM bitkilerinde stomaların gece açık, gündüz saatlerinde kapalı olması da su stresine karşı bu bitkilerin başka uyum şekli olarak görülmektedir. Stomaların kutikula tabakasının içerisine gömülü olması da su kaybının az olmasına neden olmaktadır.

Su kaybının azaltılmasında önemli bir uyum şekli de geçirimsiz bir kutikula katının oluşmasıdır (Taiz ve Zeiger, 1991). Bu kutikula katı epidermisten su kaybını azaltmaktadır (Jordan ve ark., 1984).

Su kaybının azaltılmasında bir başka yol ise yaprak kıvrılması, yaprak hareketi veya artan yansıma ile radyasyon etkisinin azaltılmasıdır (Innes ve Blackwell, 1987). Buna yapraklarını güneşten uzak tutan paraheliotropik bitkiler örnek olarak gösterilebilir. Soya bitkisi gibi bazı bitkilerde su stresi derecesine göre yaprak pozisyonlarında değişiklik meydana gelmektedir (Stevenson ve Shaw, 1971).

Su kaybının azaltılmasında diğer bir etken de yaprak tüyleridir. Yaprak üzerinin yoğun tüylerle kaplı olması durumunda tüyler, ışığı yansıtmakta, yaprağın serin tutulmasını sağlamaktadırlar (Baldocchi ve ark., 1983). Böylece ısınmanın az oluşuna bağlı olarak transpirasyonla su kaybı azalmaktadır.

Su Kullanım Etkinliğinin Yüksek Olması : Bazı bitkiler aldıkları suyu dokularında depolamaktadırlar. Bu bitkilerde morfolojik değişikliklerden dolayı su kaybı az olduğundan mevcut suyu etkin bir şekilde kullanırlar (Hanscom ve Ting, 1978; El-Sharkawy ve ark., 1984).

Mevcut Nemden En İyi Şekilde Faydalanma

Çöl ortamında yetişen bazı bitkiler çığden istifade etmektedirler. Bu bitkiler yapraklarından tuz salgırlar. Tuz, havadaki nemi absorbe etmekte, bu su ise daha sonra yaprak içerisine alınmaktadır.

Bunun yanında çöl bitkilerinde sıkça rekabet görülmektedir. Bitki su için rakip bitkinin çimlenmesini ve büyümesini salgıladığı maddelerle engellenmekte, mevcut suyu yalnız kendisi kullanmaktadır.

Ozmotik Basıncın Ayarlanması : Ozmotik ayarlama yada osmoregülasyon, su ve diğer streslere maruz kalan birçok organizmada görülen önemli bir adaptasyon şeklidir (Morgan, 1984). Ozmotik ayarlama hücrede eriyiklerin artması ile turgorda herhangi bir azalma olmaz (Turner, 1986). Bu ayarlama şeklinde şekerler, organik asitler (özellikle prolin) ve K⁺ gibi iyonların hücrede konsantrasyonlarının artmasından kaynaklanmaktadır (Wright ve ark., 1977; Munns ve ark., 1979; Hanson ve Hitz, 1982). Ozmotik ayarlama ile bitkiler topraktaki küçük gözeneklerde sıkıca tutulan sudan da yararlanırlar.

Dokuların Elastiki Olması : Bilindiği gibi su stresi ortaya çıktığında hücreler büzölmeye başlamaktadır. Hücrelerin elastiki olmaları halinde büzölme esnasında hücre yapısı bozulmamakta, su alımı eşliğinde eski haline dönebilmektedir. Bu sayede bitki kuraklıktan fazla zarar görmemektedir (Turner, 1986).

3. Su Kaybına Tolerans

Bazı bitkilerin su kaybına karşı toleranslı olmaları membran yapısı ve enzim aktivitesine bağlıdır (Turner, 1986). Örneğin Amerika kıtasında çalı formunda yetişen creosote (*Larrea divaricata*) bitkisinin su içeriği yaprakları ölmeden önceki nihai yaş ağırlığının % 30'unun altına düşmektedir. Oysa birçok bitkide % 50-75 seviyesinin altındaki değerler öldürücü olmaktadır. Bunların kuruyup, dehidrasyon sonrası hemen metabolik olarak aktif hale gelebilme yetenekleri diğer bitkilerde olmayan özel karakterlerine bağlıdır. Bu durum yeterince anlaşılammakla beraber hücrelerin mekanik zararlanmalar, membran yapısının bozulmasına ve stoplazmadaki proteinlerin denaturasyonuna dayanma kabiliyetlerine bağlanmaktadır (Gaff, 1980).

SONUÇ

Genel olarak bitkilerde, büyüme ve gelişmenin devamı, hücrenin su içeriğinin korunmasına bağlıdır. Aksi halde, fotosentez hızındaki azalmaya bağlı olarak bitkinin gelişmesi yavaşlamakta, verim ve kalitede düşme meydana gelmektedir. Geçmiş yıllarda kuraklığa toleranslı ve dayanıklı çeşitlerin elde edilmesi için verim yönünden doğrudan yapılan seleksiyonlar ile işe başlanılmıştır. Ancak kurağa mukavemetin artırılmasında, kurağa mukavemet mekanizmalarının iyice araştırılıp, bitki türlerine göre en uygun mekanizmalar dikkate alınarak harekete geçmenin daha doğru olacağı kanısına varılmıştır. Araştırma ve değerlendirme tekniklerinin de doğru bir şekilde belirlenip uygulanması ikinci önemli adımı oluşturmaktadır.

Marjinal üretken bölgelerde çevresel streslere daha iyi adapte olabilen gen kaynaklarından yararlanmak da bir diğer yol olarak gözükmektedir. Strese adapte olmuş yabancı türlerden dayanıklılık genlerinin kültür bitkilerine aktarılması önemli bir konudur. Bunun yanında günümüzde bilim adamlarının bir bölümü kurak bölgeler için yeni bitkilerin geliştirilmesi üzerinde durmaktadırlar. Buradaki yeni bitkiler kavramı ekonomik potansiyele sahip yabancı olarak yetişen türleri ifade etmekte olup, bunların kültüre alınmasıyla büyük bir gelişme sağlanacağı sanılmaktadır.

KAYNAKLAR

- Allen, L.H., K.J. Boote, L.C. Hammond, 1976. Peanut stomatal diffusive resistance affected by soil water and solar radiation. Proc. Soil Crop Sci. Soc. Fla. 35: 42-46.
- Baldocchi, D.D., S.B. Verma, N.J. Rosenberg, B.L. Bled, A.V. Garey, J.E. Specht, 1983. Leaf pubescence effects on the mass and energy exchange between soybean canopies and the atmosphere. Agron. J. 75: 537-543.

- Begg, J.E., N.C. Turner, 1976. Crop water deficits. *Adv. Agron.* 28: 161-217.
- Biddinger, F.R., V. Mahalakshmi, 1987. Assessment of drought resistance in pearl millet (*Pennisetum americanum* L.). J. Factors affecting yields under stress. *Aust. J. of Agric. Res.* 38: 37-48.
- Camacho-B, S.E., A.E. Hall, M.R. Kaufman, 1974. Efficiency and regulation of water transport in some woody and herbaceous species. *Plant Physiol.* 54, 169-172.
- Davies, W.J., F. Tadieu, C.L. Trejo, 1994. How do chemical signals work in plants that grow in drying soil. *Plant Physiol.* 104: 309-314.
- El-Sharkawy, M.A., J.H. Cock, A.A. Held, 1984. Water use efficiency of Cassava. II. Differing sensitivity of stoma to air humidity in Cassava and other warm climate species. *Crop. Sci.* 24: 503-507.
- Farah, S.M., 1981. An examination of the effects of water stress on leaf growth of crops of field beans (*Vicia faba* L.) 1. Crop growth and yield. *J. Agric. Sci. Camb.* 96, 327-336.
- Gaff, D.F., 1980. Protoplasmic tolerance of extreme water stress. In: Turner, N.C. and Kramer, P.J. (Eds). Wiley Interscience, New York. p. 207-230.
- Gandar, P.W., C.B. Tanner, 1976. Leaf growth, tuber growth and water potential in potatoes. *Crop Sci.* 16: 344-338.
- Gosselin, B., N.I. Mondy, W.D. Ewans, 1988. Effect of method of Irrigation on the total glycoalkaloid and nitrate-nitrogen content of Rosa potatoes. *Amer. Potato J.* 65: 99-103.
- Hanscom, Z., L.P. Ting, 1978. Responses of succulents to plant water stress, *Plant physiol.* 61: 327-330.
- Hanson, A.D., W.D. Hitz, 1982. Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. *Annual Review of Plant Physiology*, 33: 163-203.
- Harris, P.M., 1992. The potato crop. The scientific basis for improvement. Chapman and Hall. p. 909.
- Hsiao, T.C., 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 24: 519-570.
- Innes, P., R.D. Blackwell, 1983. Some effects of leaf posture on the yield and water economy of winter wheat. *J. of Agric. Sci., Camb.* 101: 367-376.
- Jordan, W.R., P.J. Shouse, A. Blum, F.R. Miller, R.L. Monk, 1984. Environmental Physiology of Sorghum, 2. Epicuticular wax load cuticular transpiration, *Crop Sci.*, 24: 1168-1173.
- Karadoğan, T., 1990. Farklı Gelişme Dönemlerinde Değişik Seviyelerde Sulama ve Su Kesme Zamanlarının Patatesin Verim ve Verim Unsurlarına Etkileri Üzerine Bir Araştırma. Atatürk Üniv. Fen Bilimleri Enst. (Doktora Tezi), Erzurum.
- Ketring, D.L., C.E. Simpson, O.D. Smith, 1978. Physiology of oilseeds: VII. Growing season and location effects on seedling vigor and ethylene production by seeds of three peanut cultivars. *Crop Sci.* 17: 409-413.
- Morgan, J.M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 35: 299-348.
- Morgan, J.M., A.G. Condon, 1986. Water use, grain yield, and osmoregulation in wheat, *Aust. J. of Plant Physiol.* 13: 523-532.

- Munns, R., C.R.J. Brady, E.W.R. Barlow, 1979. Solute accumulation in the apex and leaves of wheat during water stress. *Aust. J. Plant Physiol.* 6: 379-389.
- Nagarajan, S., K.C. Bansal, 1991. Growth and distribution of dry matter in a drought tolerant and susceptible potato cultivar under normal and water deficit condition. *J. Agron. and Crop Sci.* 167: 112-118.
- Neumann, P.M., E.V. Volkenburg, R.E. Cleland, 1988. Salinity stress inhibits bean leaf expansion by reducing turgor, not wall extensibility. *Plant Physiol.* 88: 233-237.
- Robertson, M.J., F.Giunta, 1994. Responses of spring wheat exposed to pre-anthesis water stress. *Aust. J. Agric., Res.*, 45, 19-35.
- Salisbury, F.B., C.W. Ross, 1992. *Plant Physiology*. Fourth edition. Wadsworth Publishing Company Belmont, California. 682 p.
- Sakuri, N., S. Kuraishi, 1988. Water potential and mechanical properties of the cell wall of hypocotyls of dark grown squash (*cucurbita maxima* Duch.) under water stress conditions. *Plant Cell Physiol.* 29: 1337-1343.
- Sabanek, J. 1992. *Plant Physiology*. Elsevier, Tokyo, 453 p.
- Smiciklas, K.D., R.E. Mullen, R.E. Carlson, A.D. Knapp. 1992. Soybean seed quality response to drought stress and pod position. *Agron. J.* 84: 166-170.
- Stevenson, K.R., R.H. Shaw, 1971. Effects of leaf orientation and leaf resistance to water vapour diffusion in soybean (*Glycine max.* L. Merr.) leaves. *Agron. J.*, 63: 327-329.
- Tadmor, N.H., M. Evenari, L. Shahan, 1970. Runnoff farming in the desert. IV. Survival and yields of perennial range plots. *Agron. J.* 62: 695-699.
- Taiz, L., E. Zeiger, 1991. *Plant Physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. California. p. 346-370.
- Tietz, D., A. Tietz, 1982. Strep im pflanzenreich. *Biologie in unserer zeith*, 12: 113-119.
- Turner, N.C., 1986. Crop water deficits : A decade of progress. *Advan. in Agron.*, 39: 1-51.
- Wright, L.P. Wrench, R.W. Hinde, C.J.Brady, 1977. Proline accumulation in tubers of jerusalem artichoke. *Aust. J. Plant Physiol.* 4: 51-60.
- Wright, G.C., R.C.G. Smith, 1983. Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to drought stress. 2. Root uptake and water. *Aust. J. of Agric. Res.* 34: 627-636.