

TAHILLARDA SU STRESİNİN BİTKİ MORFOLOJİSİ VE FİZYOLOJİSİ ÜZERİNE ETKİLERİ

Asuman ÖZER¹ Bayram SADE²

1. Ziraat Yüksek Mühendisi, Selçuk Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarla Bitkileri Bölümü, Konya
2. Yrd.Doç.Dr. Selçuk Üniversitesi, Ziraat Fak. Tarla Bitkileri Bl., Konya

ÖZET : Su stresi, bitkilerin büyüme ve gelişmelerini etkileyen önemli çevre faktörlerinden birisidir. Bitkilerin su stresine karşı responsu, onların genetik potansiyeli, gelişme dönemi, morfolojisi ve verim potansiyeline bağlı olup, bitkilerin morfolojik ve fizyolojik yapılarında önemli değişimlere sebep olur.

Su stresinin etkisi ile tahıllarda kök gelişimi hızlanır, kökün gövdeye oranı artar. Su stresine karşı respons olarak bitkide yaprakların üzeri sık tüylerle kaplanır. Yaprakların üzerinde kalın kütikula tabakası oluşur. Transpirasyon ve fotosentez azalır. Bitki bünyesindeki hormonlardan absisik asit (ABA) ve etilen üretimi artar, protein metabolizması bozulur. Prolin birikimi artar, nitrat indirgenme aktivitesi ve solunum azalır. Stomaların kapanması ve yaprak alanında azalma, bitkiler tarafından su kaybının azaltılmasında önemli olan mekanizmalardır. Fakat, bu durum verimin azalmasına sebep olur. Osmotik düzenleme ise, artan su noksanlığına bağlı olarak, bitkilerde fotosentezin korunmasında bir potansiyel sağlar.

THE EFFECTS OF WATER STRESS ON MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE CEREALS

SUMMARY : *Water stress is the most important one of the several environmental factors affecting plants growth and development. The response of plants to water stress depends on their genetic potential, stage of growth, morphology and yield potential and it causes important changes on morphological and physiological characteristics of the plants.*

Root growth, root/shoot rate, the frequency of trichomes on leaf surfaces is increased, and a thick cuticle layer is formed by the effects of water stress on cereals. Transpiration, photosynthesis, protein synthesis, nitrate reduction activity and respiration decrease, abscisic acid (ABA) and ethylene production as a plant hormone, proline accumulation increase as a result of effect of water stress. Mechanisms such as stomatal closure or a reduction in leaf area, are effective in reducing water loss, but result in a loss in yield. Osmotic adjustment provides the potential for maintaining photosynthesis, as the water deficit increases.

GİRİŞ

Bütün canlı organizmaların yaşadığı yer ve onları etkileyen bütün faktörler çevreyi oluşturur. Çevreyi oluşturan faktörler, farklı kriterlere göre gruplandırılabilir. Örneğin; etki şekillerine göre düşünülecek olunursa, ısı, ışık, hava ve su hareketleri enerji halinde etkili faktörlerdir, diğer taraftan CO₂, H₂O, O₂, toksik gazlar, mineral besin elementleri gibi faktörler madde halinde etkili faktörlerdir (AKÇİN, 1990).

Bir organizmanın yaşamını ve hayatsal fonksiyonlarını devam ettirmesi, ortamda belli çevre faktörlerinin var olması kadar, bu faktörlerin organizmanın tolerans gösterebileceği sınırları içinde olmasına da bağlıdır. Bütün canlılarda olduğu gibi bitkilerde toprak, iklim ve diğer bitki faktörlerin etkisi altında yetişerek genetik vasfını ortaya koymaya çalışır. Maksimum

ürünü elde edebilmek için her bitki türünün veya çeşidinin optimum çevre isteklerinin mevcut olması gerekir. Optimum isteklerden olan her türlü sapmalar bitki için stresi meydana getirir.

Strese sebep olan faktörler şunlardır : (LEVITT, 1980).

I. Abiotik Stres (Fizikokimyasal Stres)

I.1. Sıcaklık

- Düşük sıcaklık (üşüme ve donma)
- Yüksek sıcaklık

I.2. Su

- Eksiklik (kuraklık)
- Aşırılık (su basması)

I.3. Kimyasal (tuzlar, iyonlar, gazlar, İnsektisitler, her bitkiler vb).

I.4. Radyasyon (IR, X, α , β ışınları)

1.5. Rüzgar, basınç, ses, manyetik etki vb.

II. Biotik Stres (Hastalık, Zararlı ve Rekabet)

Herhangi bir organizmaya yönelen stres; organizmada bir gerilimin doğmasına neden olur. Sözkonusu gerilim, organizmada önce geriye dönüşlü (reversible) fiziksel ve kimyasal değişmelere sebep olur ki buna elastik gerilim denir. Tarımsal açıdan bu tip gerilimin pek olumsuz etkisi yoktur. Çünkü stres ortadan kalktığında gerilimde kaybolur. Ancak, stresin daha uzun süre devam etmesi veya şiddetinin artması bu kez geriye dönüşsüz (irreversible) bir gerilim yaratır ki buna plastik gerilim denir. Tarımsal açıdan önemli olan plastik gerilimdir. Zira, bu gerilimin nihai etkisi ölümdür. O nedenle, strese dayanıklılık denildiği zaman, bitkiyi plastik gerilime sokmayan dayanıklılık ıslahçılar tarafından kabul edilir. Strese karşı bitkiler tarafından iki tip dayanıklılık geliştirilmiştir (GÜRSOY ve TURAN, 1991).

a) Stresin önlenmesi: bu tip dayanıklılıkta bitki, kendi dokularına stresin girmesini önler veya azaltır. Böylece gerilim de önlenir.

b) Strese tolerans: bu tip dayanıklılıkta ise stres bitki dokuları içine girdiği halde, bitkinin gerilimi ile stresin zararlı etkisi önlenir.

Bitkisel üretimde varyasyonun % 60-80'ini iklim faktörleri meydana getirmektedir (LEVITT, 1980). Özellikle varyasyon üzerine suyun ve sıcaklığın etkisi en fazladır. Bir strese karşı bitkinin responsu, genetik potansiyeline, strese maruz kalma süresine ve gelişme dönemine göre değişmektedir.

Su ve sıcaklık ekstremelerinin sebep olduğu çevre stresleri, bitkilerde sadece, verimin azalmasına neden olmaz, aynı zamanda bitkilerin adaptasyon alanlarını da daraltır. Su stresinin etkisiyle bitkilerde, transpirasyon ve fotosentez azalır, hormonal değişim meydana gelir, protein metabolizması bozulur, prolin birikimi artar, solunum azalır ve bitkiler osmotik düzenlemeye giderler.

Tahıllarda Su Stresinin Bitki Morfolojisi Üzerine Etkileri

Su stresi, her bir gelişme döneminde bitkilerin anatomisini, morfolojisini, fizyolojisini ve biokimyasını etkiler.

Su stresi ile kök gelişimi hızlanır ve kökün gövdeye oranı artar. Kurak şartlarda bitkide fotosentez yavaşlar, bunun sonucu olarak sürgün gelişimi azalır. Oluşan fotosentez ürünlerinin büyük bölümü, kök gelişimi için köklere taşınır. Böylece kök gelişimi hızlanarak, kökün gövdeye oranı artar. Toprak üstü organlarından köklere çözünür karbonhidratlar taşınır. Köklerin osmotik basınçları artarak, su emme güçleri yükselir.

BLUM ve ark. (1983) tarafından yapılan bir araştırma, normal su stresine maruz kalmış bir buğday bitkisinde kök büyümesi kontrolün % 69-129'u iken, toprak üstü büyümesi % 22-27'si oranında azalmıştır. Bitkiler şiddetli su stresine maruz kaldığında ise, kök büyümesi, kontrolle mukayese edildiğinde % 63-93 oranında, toprak üstü büyümesi ise % 66-93 oranında azalmıştır. Bu sonuçlar, su stresinin daima toprak üstü büyümesini azalttığı, fakat genotipe ve su stresinin derecesine bağlı olarak kök büyümesinin bazen azaldığı, bazen de teşvik edildiğini göstermektedir.

Yaprak büyümesinde su stresine karşı hassastır. Kısa süreli kurak peryotlar dahi yaprak bünyesini yavaşlatır. Vejetatif gelişme süresince stresin etkisi ile daha küçük yapraklar oluşur. Bu durumda yaprak alanı indeksi azalır ve bitkiler tarafından daha az ışık tutulur. Klorofil sentezinin engellenmesi sonucu fotosentez azalır. QUARRIE ve JONES (1977) buğday bitkisi ile yaptıkları bir araştırmada, su stresinin bitkinin gelişmesi ve morfolojisine etkilerini incelemişler, hücre büyümesinin azalması sebebiyle yaprak alanında önemli bir azalmanın olduğunu, yaprakların her iki yüzeyindeki tüylerinde önemli ölçüde arttığını tespit etmişlerdir.

Su stresine karşı respons olarak bitkide yaprakların üzeri sık tüylerle kaplanır. Yaprak tüyleri, alttaki hücrelerin sıcaklığını 1-2°C düşürerek, transpirasyon hızını azaltır. Yaprakların üzerinde kalın kütikula tabakası oluşur. Sıcaklığın yük-

seldiği ve nemin azaldığı iklim şartlarında bitki yaprakları üzerinde mum üretimi artar. Kütikula tabakası, güneş ışınlarını yansıtarak sıcaklığın etkisini azaltır ve böylece transpirasyon hızını keser.

Su stresinin etkisi ile bitki dokuları canlılığını kaybeder ve özellikle yapraklarda kurumaya sebep olur. Yapraklarda kuruma, turgor basıncının belirli bir kritik değerin altına düşmesi ile hücre duvarlarının elastik özelliğindeki değişim sonucu oluşur. Ayrıca yaprakların kurumasına etkili olan diğer bir faktör, destek dokularıdır. Daha fazla destek dokularına sahip olan yapraklar, su stresinin etkisi ile kurumayabilir.

BOYER (1970) tarafından yapılan bir araştırmada, mısır, soya ve ayçiçeğinin değişik su potansiyellerinde yaprak büyüme oranları tespit edilmiştir. Su potansiyeli -4 barın altına düştüğünde, ayçiçeğinde yaprak büyümesinin tamamen engellendiği, ayçiçeğinin aksine, mısır ve soya da yaprak büyümesinin -4 bar'da maksimum büyüme oranının % 20-25'i olduğu bulunmuştur. Su potansiyelinin -4 barın altına düştüğü zaman, mısır ve soyada yaprak büyümesinin azaldığı ve -15 barın altındaki su potansiyelinde yaprak büyümesi tamamen durmuştur.

Vejetatif faz boyunca kısa süreli solmalardan sonra, sulama ile solma belirtileri kaybolur. Bununla birlikte bu şartlarda yaşlı yapraklar ölebilir ve genç yapraklar daha küçük oluşur. Yaprakların tekrar fotosenteze başlaması ise belli bir zaman ister (BEGG and TURNER, 1976).

Bitkilerde su stresi, morfolojik özellikler kadar verim ve kaliteyi de etkiler. Dane veriminde stresin derecesi kadar, stresin zamanında önemlidir. Çiçeklenme başlangıcı, tozlaşma ve dane gelişimi süresince su stresi, dane sayısı ve ağırlığını etkiler. Özellikle tahıllarda verim ve kalite açısından önemli olan hassas büyüme devrelerinde herhangi bir uygun olmayan çevre şartı, özellikle de su stresi ve yüksek sıcaklık dane verimini azaltır. Sapa kalkma dönemi, sapa kalkmadan hemen önceki dönem (çift halka=double ridge) başak taslağının oluşmaya başladığı dönem olarak kabul edilir. Bu devrede başlayıp, toprak yüzeyinde 2. boğumun görülmesine kadar geçen sürede başak taslağı üzerindeki

potansiyel başakçık ve çiçek sayısı belirlenir. Başaklanma öncesindeki şartlar başaktaki fertil çiçek sayısını etkilemektedir. Önemli bir verim unsuru olan dane büyüklüğü fazlaşmadan sonraki şartlar tarafından belirlenir (SADE, 1992). Sapa kalkma dönemi, başaklanma dönemi ve dane dolum döneminde yüksek sıcaklık ve su stresi gibi uygun olmayan çevre şartları potansiyel ve fertil başakçık ve çiçek sayısını azaltır. Su stresinin etkisi ile aktif olan yaprak alanı ve dolayısıyla fotosentez hızı ve süresi azaldığından, dane verimi de azalır.

WARDLAW (1971), tozlaşmayı izleyen ilk 7 gün süresince geçici bir su noksanlığının buğday da başak başına nihai dane ağırlığını azalttığını tespit etmiştir. BINGHAM (1966) ise, su stresine karşı hassas periyodu, anterde mikrospor ana hücrelerinin mayoz bölünme safhası olduğunu bildirmiştir. Nitelikle, Saini ve ASPINAL (1981)'da çiçek gelişiminin değişik dönemlerinde, su stresine maruz kalan buğday bitkilerini incelemişler ve su stresine karşı en hassas dönemin mikrospor ana hücrelerinin mayoz bölünme devresi olduğunu belirtmişlerdir. Araştırmacılar, bu dönemdeki bir su noksanlığının hem başak başına dane sayısını ve hem de % dane oluşumunu azalttığını tespit etmişlerdir. Su stresinin başağın daha alt ve daha üst kısmındaki dane oluşumunu azalttığını, fakat orta kısımdaki dane oluşumunu fazla etkilemediğini bildirmişlerdir. Bilindiği üzere, toplam fotosentez hızı ve üretilen asimilant maddeler azaldığı için, nihai dane ağırlığı da azalır.

Soya'da yapılan bir araştırmada da, çiçeklenme dönemindeki bir su stresinin çiçeklerin olgunlaşmadan kurumasına sebep olduğu bildirilmektedir. Ayrıca, bakla gelişimi ve bakladaki danelerin dolum döneminde ortaya çıkan bir su noksanlığında, baklaların olgunlaşmadan döküldüğünü daha zayıf bakla ve daha az tohum oluştuğu tespit edilmiştir.

QUATTAR ve ark. (1987) tarafından yapılan bir araştırmada ise, mısırın dane oluşumu ve gelişimi süresince su stresinin etkileri incelenmiş, durgunluk periyodu (lag periyodu) ve dane dolum döneminde kısa süren bir su noksanlığının dane gelişimini

fazla etkilemediği, uzun süren bir su noksanlığının ise nihai dane ağırlığını azalttığını tespit etmişlerdir. Lag periyodunda, endospermdeki hücre bölünmesi ve buna bağlı olarak hücre sayısı hızlı olarak artar (SADE, 1992). Bu dönemdeki bir su stresi sebebiyle endospermde hücre bölünmesi ve hücre büyümesi, dolayısıyla dane gelişimi azalır. Nitekim, mısırdan tozlaşmadan 2 hafta önce başlayan ve 2 hafta sonrasına kadar devam eden periyot, su noksanlığına en hassas dönem olarak kabul edilir. Bu dönemde nem yetersizliğinden kaynaklanan 1-2 günlük bir solma % 22 oranında, bir haftalık bir solma ise % 50 oranında verimi düşürür.

Tüm bu sebeplerle bütün kültür bitkilerinde sulama imkanı olan yerlerde, tozlaşma döneminden önce toprakta yeterli nem bulundurulmasına dikkat edilmelidir. Yine ekim zamanı, tozlaşma dönemi, sıcak, kuru ve düşük toprak nemi olan periyodun dışına taşımak amacıyla düzenlemek gerekir. Generatif dönemde belli bir süre devam eden stresin bitki üzerindeki olumsuz etkilerini sulamayla gidirmek, çoğu zaman mümkün olmaz.

Tahıllarda Su Stresinin Bitki Fizyolojisine Etkisi

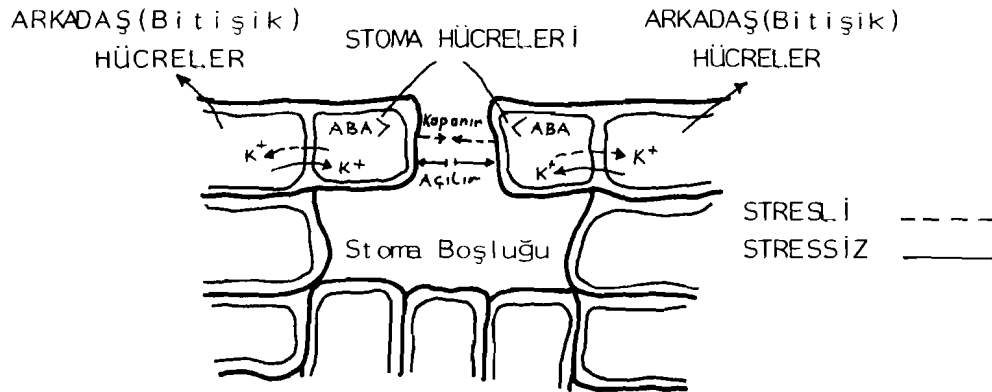
1. Transpirasyonun Azalması

Stomal açıklık birinci derecede genetik bir özellik olmakla beraber, ışık ve atmosfer nem seviyesi gibi çevre faktörleri de buna etkilidir. Özellikle su stresi ile stomalar kapanır ve bundan dolayı

transpirasyon azalır (HSIAO, 1973). Nitekim, bu konu ile ilgili araştırmalar yapan SHIMSHI ve ark. (1982) *T.aestivum*, *T.kotschy*, buğday çeşitlerinde su stresine karşı stomaların tepkisini incelemişler ve *T.aestivum*'da -11 bar yaprak su potansiyelinde, *T.kotschy*'de de -20 bar yaprak su potansiyelinde nisbi yaprak permeabilitesinin azaldığını ve stomaların kapandığını tespit etmişlerdir. ACKERSON ve KRIEG (1977)'de mısır ve sorgumda yaptıkları araştırmada, vejetatif gelişme döneminde düşük bir su potansiyelinin güneş ışığı altında stomaların kapanmasına sebep olduğunu bildirmişlerdir.

Su stresi durumunda, bitkilerde stomaların kapanmasını sağlayan mekanizmalar ABA hormonunun birikimi, K^+ iyonunun miktarı ve kapatma hücrelerinin turgor basınçları ile ilgilidir. Su stresine uğrayan bitkilerin stoma hücrelerinde ABA miktarı artmakta, bunun sonucu olarak, suda çözünemeyen nişasta oluşmakta ve K^+ iyonu azalmaktadır. Böylece osmotik basıncı azalan stoma hücreleri turgorunu kaybederek kapanmaktadır (Şekil 1).

Pekçok bitki stres şartlarında transpirasyonu azaltan yaprak özelliklerine sahiptir (kalın bir kütikula tabakası, gelişmiş palizat parakimaları gibi). Mısır ve sorgum gibi bazı buğdaygil türleri, su stresinin bulunduğu durumlarda yapraklarını dörmek suretiyle yaprak alanını azaltarak, su noksanlığına karşı kendilerini korurlar. Arid bölgelerde yetiştirilen bitkiler tarafından, suyun tasarruf edilmesi için, transpirasyonun oldukça düştüğü bir stoma aralığı elde edilmeye çalışılır.



Şekil 1. Su stresi durumunda stomaların kapanmasını kontrol eden mekanizmalar (Gürsoy ve Turan, 1991).

JOINSON ve ark. (1974) tarafından yapılan bir araştırmada, buğday yaprakları ve kılçıklı başaklarda transpirasyon oranının bayrak yapraktaki su miktarının azalmasıyla lineer olarak azaldığını bildirmişlerdir. Bayrak yaprak transpirasyonu sırası ile -28 bar ve -31 bar su potansiyelinde sıfıra ulaşmıştır. Aynı şekilde, FRANK ve ark. (1973) buğday bitkisinde yaptıkları bir araştırmada, -31 bar su potansiyelinde bayrak yapraktaki stomaların kapandığını tespit etmişlerdir.

2. Fotosentezin Azalması

Stres şartları bitkilerde fotosentez faaliyetini olumsuz yönde etkilemektedir. Su stresi ile bitkide fotosentez büyük oranda azalmaktadır. Bir bitkinin fotosentez kabiliyeti, o bitkideki toplam yaprak alanı ve her yaprağın fotosentez aktivitesi ile belirlenir. Su stresi ile bitkideki toplam yaprak alanı azalmakta, dolayısıyla fotosentez yavaşlamaktadır. Su stresi ile fotosentez'in önlenmesi, fotosentezin stomalar ve stomalar dışındaki faktörlerle kontrolü şeklinde olduğuna dair işaretler vardır (HSIAO, 1973).

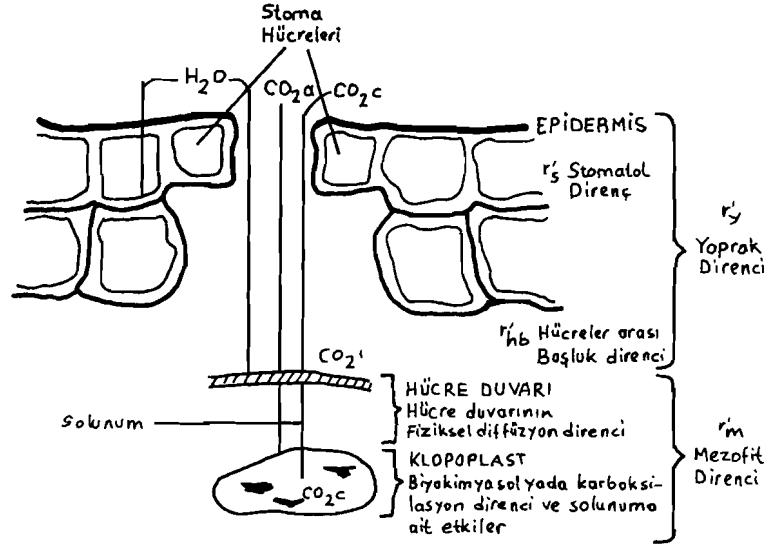
Araştırmacılar, fotosentezdeki ilk azalmanın stomaların kapanması ve CO₂ absorpsiyonunun azalması ile ortaya çıktığını bildirmişlerdir (BEGG, 1976). Nitekim WARDLAW (1971)'da yaptığı araştırmada, buğdayın bayrak yaprağında, en üst boğum arasında ve başakta su stresi ile net fotosentezin azaldığını ve CO₂ asimilasyonundaki bu azalmanın stomaların kapanması sebebiyle olduğunu belirtmiştir.

Fotosentez stomalar dışındaki bazı faktörler tarafından da azalmaktadır. Bu faktörler kloroplastik faktörler (ışık reaksiyonu, fotofosforilasyon, elektron taşınımı vb.) olup, bunlar mezofil dayanıklılığı olarak adlandırılır.

Kroloplastların özellikle stoma adı verilen bölgesinde CO₂'i fikseden ve indirgeyerek organik bileşiklere düşmesini sağlayan enzimler, C₃ bitkilerinde RuBb karboksilaz, C₄ bitkilerin ise PEP karboksilazdır. Su kaybı ile biyokimyasal reaksiyonlar sonucu bu enzimlerin aktivitesi azalmakta ve CO₂ fiksasyonu yavaş-

lamaktadır. Pekçok araştırmacı, fotosentezin başlangıçta stomaların kapanmasından dolayı azaldığını, ancak su stresinin devam etmesi veya şiddetinin artmasıyla kroloplast ve enzim aktivitesinin depresyona uğradığını ve bundan dolayı su stresinin daha ileri aşamalarında fotosentezin stomalar dışındaki faktörlerle azaldığını bildirmişlerdir (BEGG, 1976). Nitekim SUNG ve KRIEG (1979)'de pamuk ve sorgumda yaptıkları araştırmalarda, su potansiyelinin azalması ile net fotosentez oranının ve yapraklardan fotosentez ürünlerinin taşınma miktarının azaldığını tespit etmişlerdir.

Su stresinin fotosentez üzerine etkisi Şekil 2'de gösterilmiştir. Şekilden de görüldüğü gibi, stomalar açıldığı zaman, yapraktan buhar halinde su kaybolmakta ve aynı zamanda atmosfer CO₂'i de fotosentetik dokulara girmektedir. Su stresi durumunda, stomalar kapanır. Stomaların kapanmasına etkili olan mekanizma sadece K⁺ iyonu ve ABA miktarına bağlı olmayıp, kapatma hücrelerinin turgor basınçları ile de ilgilidir. Osmos yoluyla sularını, bitişik hücelere veren kapatma hücreleri turgor durumlarını yitirirler. Su miktarı azalan ve turgor basınçları düşen kapatma hücreleri gözeneklerin giderek kapanmasına neden olur. Öte yandan kapatma hücrelerinde su miktarının azalması, hücre suyu pH'nın düşmesine de neden olmakta, dolayısıyla suda çözünbilir şekerlerin nişastaya dönüşmelerine yol açmaktadır. Düşük pH'da nişastanın oluşması kapatma hücrelerinde osmotik basıncın azalmasına, dolayısıyla bitişik epidermal hücelere doğru suyun hareketine yol açar. Bunun sonucu olarak, uygun ışık ve sıcaklık şartlarında bile bulunulsa dahi yapraklarda su noksanlığı nedeniyle stomalar kapanır. Stomaların kapanmasıyla transpirasyon durur. Aynı zamanda karbondioksitin absorpsiyonu da önlenir. Böylece, fotosentez önlenmiş olur. Bu durum "stomatal dayanıklılık" olarak adlandırılır. Su stresi durumunda hücreler arası boşluk direnci artarak, buralarda CO₂ birikimi engellenir. Stomatal direnç ve hücrelerarası boşluk direnci "yaprak direnci" olarak adlandırılır. Su stresi ile mezofil hücrelerinde hücre duvarının



Şekil 2. Su eksikliğinde bir yapraktaki CO₂ alınımını sınırlandıran direnç modeli. Burada CO₂ a: atmosferdeki CO₂ konsantrasyonu. CO₂ c: solunumla verilen CO₂ ve CO₂ 'I ise; hücreler arası boşluklardaki CO₂ konsantrasyonu (Pearcy ve ark. 1977).

diffüzyon direnci artmaktadır. Böylece mezofit hücrelerine CO₂ girişi önlenir. Yine kloroplast birtakım metabolik bozukluklar sonucu (örneğin RuBb karboksilaz enziminin azalması gibi) fotosenteze karşı direnç oluşur. Bu iki dirence birden mezofit direnci denir. Aynı şekilde MAYORAL ve ark. (1981) tarafından yapılan bir araştırmada da, su stresinin etkisi ile CO₂ girişine karşı mezofit direncinin arttığı, RuBb ve PEP karboksilaz enzimlerinin aktivitelerinde, elektron taşınması ve fotofosforilasyonda bir azalma olduğu bildirilmiştir.

3. Osmotik Düzenleme

Su stresine maruz kalan bitkiler hücre turgorlarını koruyabilmek için hücreleri içinde bazı organik çözeltileri biriktirmek suretiyle osmotik potansiyellerini düzenlemeye çalışırlar. Su stresi altında çözelti artışının başlıca kaynağı olarak çözünür karbonhidratlar ortaya çıkar, özellikle glikoz gibi çözünür şekerler ve malat birikir. Bunların dışında, potasyum, şeker alkoller ve bazı organik asitler de osmotik düzenleyici maddeler olarak birikir. Çözelti birikimi "osmotik düzenleme" olarak adlandırılmaktadır.

TURNER (1979) adlı araştırmacı su stresine maruz kalan bitkilerde "osmotik adaptasyon" kavramından bahsetmiş ve bu terimi 2 şekilde tarif etmiştir: (a) çözelti konsantrasyonları veya dokulardan su yitmesi ile çözeltilerdeki pasif artış, (b) çözeltilerinin birikimi. TURNER, bunlardan ikincisini (çözelti birikimi) "osmotik düzenleme" olarak tanımlamıştır. Araştırmacıya göre osmotik düzenlemelerin bitki bünyesindeki fayda ve zararları da şunlardır: a) hücre turgorunun devamı, b) hücre büyümesinin sürmesi, c) stomaların açılması ve fotosentezin korunması, d) su kaybının devam etmesi, e) köklerin daha büyük bir toprak katmanındaki sudan faydalanması. Nitekim BLUM ve ark. (1983)'da yaptıkları araştırmada, osmotik düzenleme ile verim arasında pozitif bir ilişki olduğunu tespit etmişlerdir.

Stomaların kapanması ve yaprak alanında azalma, bitkiler tarafından su kaybının azaltılmasında önemli olan mekanizmalardır. Fakat bu durum bitkilerde verimin azalmasına sebep olur. İşte, osmotik düzenleme, artan su noksanlığına bağlı olarak, bitkilerde fotosentezin korunmasında bir potansiyel sağlar.

Osmotik düzenleme, bitkilerin yapraklarında, köklerinde, apexte ve üreme organlarında meydana gelir (MORGAN, 1980). MUNNS ve ark. (1979)'da geniş buğday yaprakları ve sap apexlerinin osmotik düzenleme yeteneğinde olduğunu bildirmişlerdir.

Osmotik düzenlemelerin derecesi su noksanlığı ve genotipe bağlı olarak değişmekle beraber, özellikle bitkilerin generatif gelişme dönemi etkili olmaktadır. Çiçeklenme öncesine kadar bitkide osmotik düzenleme yavaş seyretmekte, çiçeklenmeden sonra ise osmotik düzenlemeler hızlanmaktadır.

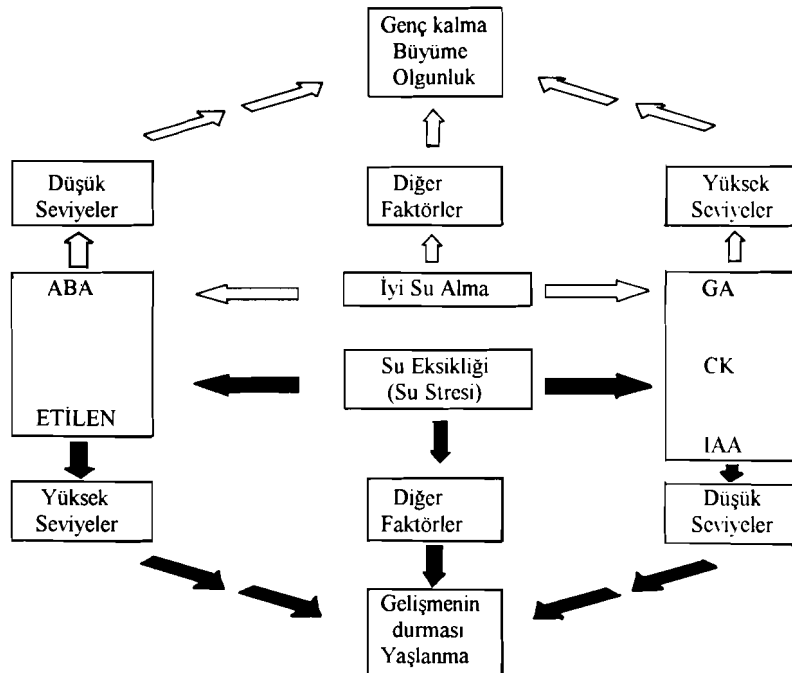
4. Hormonal Dengenin Değişmesi

Su stresinde bitkilerin endojen hormon seviyelerinde hızlı bir değişme olur (WALTON, 1980). WRIGHT (1977), su stresi ile birlikte hücre turgorundaki azalmanın bitkilerde hormonal değişikliklere sebep olduğunu bildirmektedir. Su stresinin etkisiyle bitkiler, su kaybını birtakım mekanizmalarla azaltırlar. Bu mekanizmalar: a) stomaların tamamının veya bir kısmının kapanması, b) kök membranlarının hidrolitik iletkenliğinde artış, c) osmotik düzenleme, d) kök

gelişmesinin artması. İşte bitkisel hormonlar, bu mekanizmaların kontrol edilmesinde önemli bir faktördür. Su stresinin bitkide hormonal dengeyi nasıl etkilediği Şekil 3'de açıkça görülmektedir.

Su stresinin etkisi ile bitki hormonlarının konsantrasyonları da değişir. Meyvelerde ve yapraklarda ABA birikimi artar. İAA ve GA'nin etkisi azalır. ABA stomaların kapanmasını sağlayan bir hormondur. ABA, gelişmeyi önlediği gibi yaprakların yaşlanmasına da neden olur. Ayrıca ABA protein, RNA ve DNA'nın çeşitli aşamalarda sentezlenmesini önler. Gibberellik asit (GA) büyüme ve olgunlaşma üzerinde etkili olup, stomaların geç kapanmasında rol oynar. İndol asetik asit (IAA)'ın hücre uzamasında etkili olduğu belirlenmiştir. Ayrıca IAA, yeni RNA ve protein sentezini de sağlamaktadır.

ABA normal olarak kroloplastlarda yer alır. Fakat çevreden gelen stress etkisiyle kroloplastlardan diğer organlara da taşınır (AKÇIN, 1994). ABA stomaların hareketine etki eder. Su stresine karşı respons'da ABA'nın etki ettiği mekanizmalar şunlardır: a) stomaların kapanması ile transprasyonla su kaybının azaltılması ve stomaların açılmasının engellenmesi, b) köke su akışını artırması, c) sap/kök



Şekil 3. Bitki gelişmesini düzenleyen hormonların stresli ve stressiz şartlarda karşılıklı ilişkileri (HSIAO ve BRADFORD, 1983).

gelişmesini engellemesi ve d) prolin ve betain birikiminin hızlanmasıdır. MILBORROW (1974)'da stress durumunda ABA birikimine etkili olan mekanizmaların: a) solma ile birlikte hızlı olarak ABA sentezinin başlaması, b) yeterli miktarda ABA oluştuğu zaman bir dur mesajının verilmesi, c) turgor tekrar oluştuğunda ABA sentezinin durması olduğunu bildirmiştir.

Su stresi ile ABA, kloroplastlardan ayrılarak epidermis hücrelerine yerleşir. ABA hücre seviyesindeki K⁺ alımını ve proton verilmesini sınırlar (Akçin, 1994).

QUARRIE ve JONES (1977), yazlık buğdayda yaprak morfolojisi ve çiçek gelişmesi üzerine su stresi ve ABA'nın etkilerini incelemişlerdir. Hem su stresinin etkisi, hem de dışardan ABA uygulaması ile buğday bitkilerinde daha düşük yaprakların ve başak başına daha az başakçığın oluştuğunu, ortalama hücre büyüklüğünün azaldığını, yaprak başına stoma sayılarının azaldığını ve yaprak yüzeyindeki tüylerin arttığını tespit etmişlerdir. Kuraklığa hassas "Ponca" ve kuraklığa dayanıklı "Konking" kışlık buğday çeşitlerinde yapılan bir araştırmada da, her iki çeşidin yapraklarına dışardan uygulanan ABA'nın stomaların kapanmasında etkili olduğu ve su stresi şartlarında ABA'nın etkisi ile kurağa hassas genotiplerin, kurağa dayanıklılığı genotipler gibi davrandığı tespit edilmiştir (GUSTA ve ark. 1975).

Tahıllarda erken gelişme dönemlerindeki bir su stresinin erkek organların strelitesini arttırdığından dolayı, başakçıkta oluşan dane sayısının azaldığı bildirilmektedir. MORGAN (1980)'da, su stresine maruz kalan buğday bitkilerinde, azalan dane oluşumunda ABA'nın rolünün olduğunu belirtmiştir. Su stresinin etkisi ile başakçıkta ABA, 35.2 ng/g (yaş ağırlıkta)'dan, 111.0 ng/g'a (yaş ağırlıkta) yükselirken, solan yapraklardaki ABA muhtevası 143 ng/g (yaş ağırlıkta) olmuştur. Mayoz bölünme devresinde, dışardan ABA uygulaması (10 mg/l ve 30 mg/l) dane oluşumunu % 27-% 43 oranında azaltmıştır. Diğer taraftan, QUARRIE (1980), su stresine maruz kalan 8 buğday çeşidi arasında, su potansiyeli ve

ABA konsantrasyonu bakımından farklılık olduğunu belirtmiş ve çeşitler arasında ABA konsantrasyonundaki varyasyonun % 73 ile % 98'inin, su noksanlığında ortaya çıkan değişimlerden kaynaklandığını bildirmiştir.

Bitki hormonlarından bir diğeri de etilendir. Etilen: meyve olgunlaşması, göz dormansisi, yaprak dökülmesi ve diğer büyüme işlemlerine etkisine ilaveten birçok türde düşük konsantrasyonları tohum çimlenmesini uyarır. Olgunlaşmamış tohumda olduğu gibi yaşlanmış tohumlarında çimlenme oranını artırır. Su stresine karşı responsta ve mekaniksel yaralanmada etilen üretiminde artış meydana gelir (AEPLBAUM ve YANG, 1981). MCMICHAEL ve ark. (1972) su stresine maruz kalan bitkilerde yaptıkları araştırmada; etilenin artmasından dolayı yaprakların yaşlandığını tespit etmişlerdir.

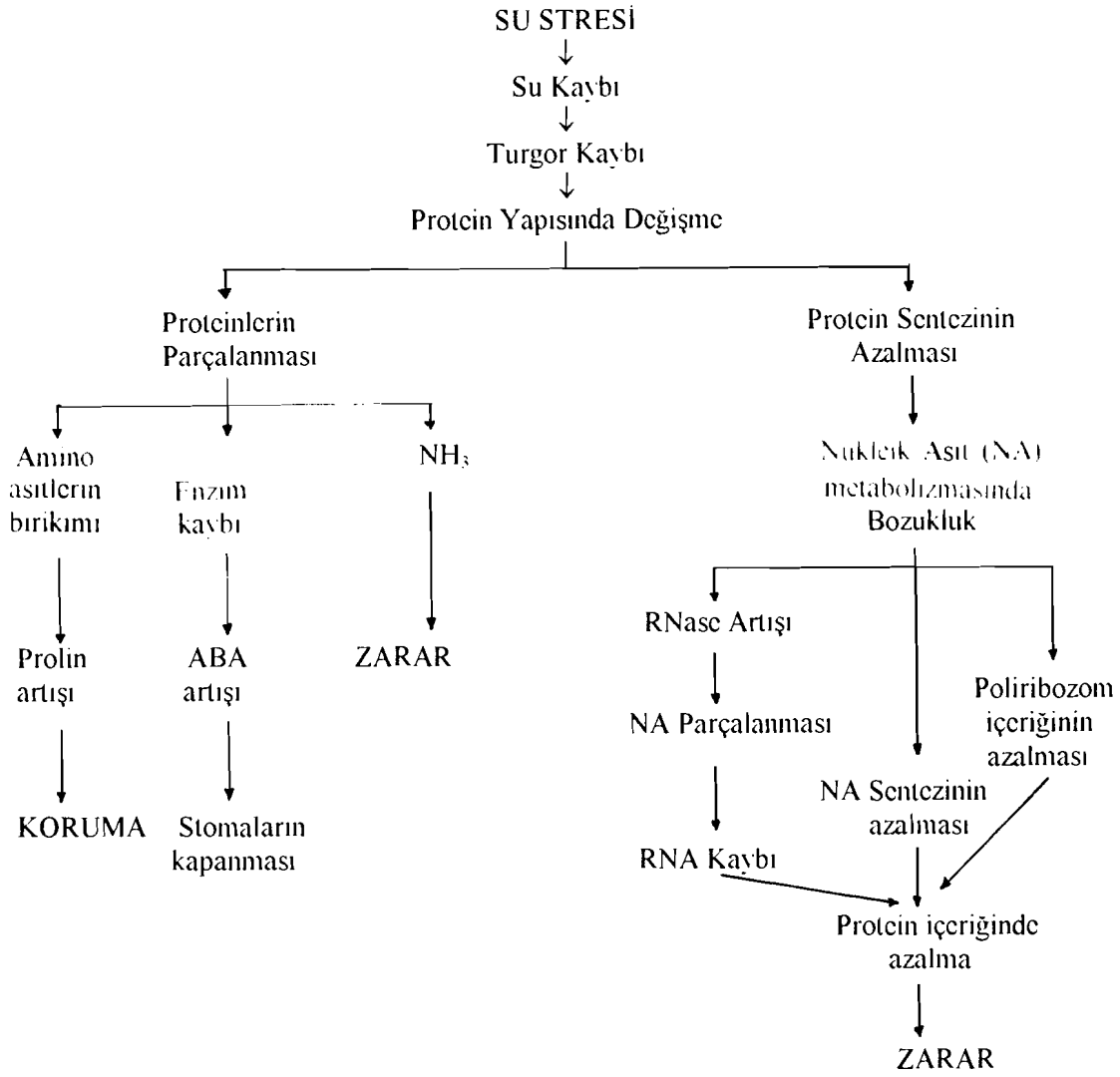
Su stresine maruz kalan buğday yapraklarında 4 ile 6 saat içinde etilen miktarında bir artış olduğu bildirilmiştir (WRIGHT, 1977; AEPLBAUM ve YANG, 1981). AEPLBAUM ve YANG (1981), buğday yapraklarında % 2'lik bir su kaybı ile etilen üretiminin arttığını, % 9'luk su kaybında maksimuma ulaştığını tespit etmişlerdir. Diğer taraftan yapılan bir araştırmada, bitkide ABA birikimi arttığı zaman, sitokin ve etilen konsantrasyonunun arttığı ve su stresi şartlarında bu durumda meyvenin olgunlaşmasını çabuklaştırdığı belirtilmiştir (TAL ve IMBER, 1974).

5. Protein Metabolizmasında Bozukluk

Proteinler genellikle biyolojik katalizörler olarak düşünülürse de, birçok bitkinin tohumunda besin deposu veya yedeği olarak görev yaparlar.

Su stresi ile bitkide protein metabolizmasında bir bozukluk meydana gelmektedir. Su stresinin protein metabolizmasına etkisi Şekil 4'de gösterilmiştir.

Su stresıyla ortaya çıkan protein metabolizmasındaki bozukluk, proteinlerin parçalanması ve protein sentezinin azalması şeklinde görülür. Proteinlerin parçalanmasıyla dokularda aminoasitler birikir,



Şekil 4. Su stresinin protein metabolizmasına etkisi

enzim kaybı ortaya çıkar. absisik asit artar ve en önemlisi NH_3 gibi toksik bir bileşik ortaya çıkar. Amonyak (NH_3), bitkide metabolik dengenin bozulmasına neden olduğu gibi, suyun yukarı doğru çekilmesine engel olarak iki yönlü zarar verir.

Protein metabolizmasındaki bozukluk, öncelikle nükleik asit metabolizmasındaki bozukluğa bağlıdır. Su stresi ile artan Rnase enzim aktivitesi nükleik asit parçalanmasına neden olduğu gibi, ribozomları tutan m-RNA'yı tahrip ederek, poliribozom içeriğini azaltır. Ayrıca, su stresi ile pek çok bitkide nükleik asit sentezinin azaldığı da belirlenmiştir. İşte nükleik asit metabolizmasındaki bu gibi bozukluklar sonucu protein sentezi azalmaktadır.

Su stresi ile protein kayıplarının ilki Ribulaz bi fosfat karboksilaz (RuBP-Case) enziminin parçalanmasıyla ortaya çıkar. Bu enzim, CO_2 fiksasyonunda anahtar bir enzimdir.

Hızlı büyüyen dokularda protein sentezi, su stresine karşı hassastır (SAINI ve ASPINAL, 1981). Örneğin: Avena koleoptillerinde su stresi, protein sentezinin miktarını azaltmış ve paternini değiştirmiştir (DHINDSA ve CLELAND, 1975). MAYORAL ve ark. (1981), yaprak su potansiyeli -8 bar değerine düştüğü zaman *T.aestivum* ve *T.longissimum* yapraklarında protein konsantrasyonunun azaldığını tespit etmişlerdir. Diğer taraftan, BARLOW ve ark. (1977)'de apexte su potansiyeli -12 bar'ın altına düştüğü

zaman, poliribozom miktarının % 50 kadar azaldığını bildirmişlerdir. Yine HSIAO (1973)'da, yaptığı araştırmada, mısır yapraklarında poliribozomların su stresi ile azaldığını tespit etmiştir.

6. Nitrat İndirgenme Aktivitesi

Su stresine maruz kalan bitkilerde nitrat indirgenme aktivitesinin azaldığı bildirilmektedir. Bilindiği gibi, bitkiler topraktan azotu NH_4^+ ve NO_3^- formlarında alırlar. Nitrat (NO_3^-) ve amonyum (NH_4^+) formundaki azot bitki bünyesinde indirgenerek $-\text{NH}_2$ formuna dönüştürülür. Daha sonra indirgenmiş azot, yağ asitleri ile birleşerek amino asitleri oluşturur, aminoasitlerde birleşerek proteinler oluşur. Su stresi ile (NO_3^-) halindeki azotun bitkiler için yararlı forma dönüştürülmesi engellenir. Nitrat indirgenme aktivitesinin azalması, nitrat redüktaz enziminin aktivitesinin azalmasıyla olur (GÜRSOY, 1991).

Ayrıca, su stresinin soyanın kök modüllerinde azot fiksasyonunun azalmasına neden olduğu tespit edilmiştir. Azot fiksasyonunun azalması fotosentez ve transpirasyonun azalmasıyla birlikte olmaktadır.

7. Prolin Birikiminin Artması

Yapılan araştırmalarda bakterilerden yüksek bitkilere kadar canlılık ve çeşitli stresslere karşı toleransda, prolin metabolizmasının arttığı tespit etmiştir. Örnek verilirse: $+4^\circ\text{C}$ mısır kallusunun canlılığı, dışardan prolin ilavesiyle uzamıştır (STEWART ve HANSON, 1980).

Su stresine maruz kalan yapraklarda prolin ile toplam serbest aminoasitler belirgin olarak artar (LEVITT, 1980; HSIAO, 1973). STEWART ve HANSON, (1980)'da prolin birikiminin, solmuş yapraklarda ışık tarafından teşvik edildiğini bildirmiştir.

Su stresinin etkisi ile bitkilerde gözlenen prolin birikiminin sebepleri şunlardır: a) beslemenin engellenmesi sebebiyle prolin sentezi teşvik edilir, b) oksidasyonun engellenmesi, c) protein sentezinin azalmasıdır (STEWART ve HANSON, 1980).

Kışlık tahıl çeşitleri, tuz ve soğuk stresine karşı respons'da da prolin biriktirirler. Bu durum özellikle de arpa ve kışlık buğday barizdir (PALEG ve ASPINALL, 1981).

8. Solunumun Azalması

Solunum, hafif bir su stresi ile artmasına rağmen, stresin şiddetine bağlı olarak solunum oranı düşer (GAFF, 1980). Buğday yapraklarında hem karanlık respirasyon ve hem de fotorespirasyonun, -4 bar ve -20 bar arasındaki su potansiyelinde etkilenmediği tespit edilmiştir (LAWLOR, 1979).

PHELOUNG ve BARLOW (1981) yaptıkları araştırmada, respirasyonun azalan apex su potansiyeli ile azaldığını tespit etmişlerdir. Apex respirasyonu, turgor potansiyeli ile ilişkili olmamıştır. Su stresine maruz kalan apexlerde, artan stres ile respirasyon için metabolik enerji ihtiyacı, büyüme ve protein sentezinin azalması sebebiyle azalır. Orta şiddetli bir su stresinde organik bileşiklerin birikimi artar. Bu nedenle, apexte su stresinin en büyük etkisi, solunumun büyümeyi durdurması ile ilişkili olmuştur.

GORDON ve ark. (1975), buğday köklerinin solunumunda dehidratasyonun etkisini araştırmışlar ve solunumun stressiz bitkilerdekinin % 40'ına kadar düştüğünü, NADH sitokrom b ünitesinde elektron taşınmasının azaldığını tespit etmişlerdir.

KAYNAKLAR

- ACKERSON, R.C. ve KRIEG, D.R., 1977. *Plant Physiology*, 60: 850-53.
- AEPLBAUM, A. and YANG, S.F., 1981. Biosynthesis of Stress Ethylene Induced by Water Deficit. *Plant Physiol.* 68: 594-596.
- AKÇİN, A., 1990. Tarımsal Ekoloji. Ders Notları (Basılmamış). S.Ü.Ziraat Fakültesi, Konya.

- AKÇİN, A., 1994. Bitki Büyüme ve Gelişmesine Etki Eden Hormonlar ve Etki Mekanizmaları. Yüksek Lisans Ders Notları (Basılmamış). S.Ü.Zir.Fak., Konya.
- BARLOW, E.W.R., MUNNS, N.S. and REISNER, A. H., 1977. Water Potential, Growth and Polyribosome Content of The Stressed Wheat Apex. *J.Exp.Bot.* 28: 909-916.
- BEGG, J.E. ve TURNER, N.C., 1976. *Adv. Agron.*, 28: 161-217.
- BINGHAM, J., 1966. Varietal Response in Wheat to Water Supply in the Field and Male Sterility Caused by A Period of Drought in a Glasshouse Experiment. *Ann. Appt. Biol.* 57: 365-377.
- BLUM, A., MAYER, J. ve GOZLAND, G., 1983. Association Between Plant Production and The Some Physiological Components of Drought Resistance in Wheat. *Plant Cell Environ.* 6:219- 225.
- BOYER, J.S., 1970. Leaf Enlargement and Metabolic Rates in Corn, Soybean and Sunflower at Various Leaf Water Potentials. *Plant Physiol.* 46:233-235.
- DHINDSA, D.R. and CLELAND, R.E., 1975. Water Stress and Protein Synthesis II. Interaction Between Water Stress, Hydrostatic Pressure and Abscisic Acid on The Pattern of Protein Synthesis in *Avena Colcoptiles*. *Plant Physiol.* 55: 1899-1905.
- DUNCAN, D.R. and WIDHOLM, J.M., 1987. Proline Accumulation and Its Implication in Cold Tolerance of Regenerable Maize Callus. *Plant Physiology.* 83: 703-708.
- FRANK, A.B., POWER, J.F. and WILLIS, W.O., 1973. Effect of Temperature and Plant Water Stress on Photosynthesis Diffusion Resistance and Leaf Water Potential in Spring Wheat. *Agron.J.* 65: 777-780.
- GAFF, D.F., 1980. Protoplasmic Tolerance of Extreme Water Stress. P. 207-230. In N.C. Turner and P.J. Kramer (ed.) *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. John Wiley and Sons, New York.
- GARDNER, P.C., PEARCE, R.B. ve MITCHELL, R. L., 1965. *Physiology of Crop Plants*. Iowa State University Press.
- GORDON, L.K., ALEKSEEVA, V.Y., BICHURINA, GOLUBEV, A.I., KASHAPOVA, L. A., CHERNYSH, O. O. and GERASIMOV, N.N., 1975. Changes of Respiratory Metabolism and Cell Ultrastructure in Roots of Wheat During Dehydration Soviet Plant Physiol. (Engl. Transl) 22:804-808.
- GÜRSOY, A.T. ve TURAN, Z.M., 1991. Kuraklığın Bitki Morfolojisi ve Fizyolojisi Üzerine Etkileri. *Uludağ Üniv. Zir. Fak. Derg.*, 8: 189-199, Bursa.
- GUSTA, L.V., BURKE, M.J. and KAPOOR, A. C., 1975. Determination of Unfrozen Water in Winter Cereals. *Plant Phy.* 56:707-709.
- HSIAO, T.C. and BRADFORD, K.J., 1983. Physiological Consequences of Cellular Water Deficits. Limitations to Efficient Water Use in Crop Production. P. 227-258. American Society of Agronomy, Inc. Wisconsin, U.S.A.

- HSIAO, T.C., 1973. Plant Responses to Water Stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24: 519-570.
- JOHNSON, R.R., FREY, N.M. ve MOSS, d.n., 1974. Effect of Water Stress on Photosynthesis And Transpiration of Flag Leaves And Spikes of Barley and Wheat. *Crop Sci.* 14: 728-731.
- LAWLOR, D.W., 1979. Effects of Water and Heat Stress on Carbon Metabolism of Plants With C₃ and C₄ Photosynthesis P.304-326. In. H. Mussel and R.C.Staples (ed.) *Stress Physiology in Crop Plants.* John Wiley and Sons, New York.
- LEVITT, J., 1980. Responses of Plants to Enviromental Stress es. Academic Press. Inc (London) LID, pp. 607.
- MAYORAL, M.L., ATSMON, D., SHIMSHI, D. and GROMET-ELHANON, Z., 1981. Effect of Water Stress on Enzyme Activities in Wheat and Related Wild Species. Carboxylase Activity, Electron Transport and Photophosohory in Isalated Chloroplasts. *Aust. J.Plant Physiol*8.385-393.
- McMICHAEL, B.L., JORDON, W.R. and POWELL, R.D., 1972. An Effect of Water Stress on EthyleneProduction by Intact Cotton Petioles *Plant Physiol.* 49: 658-660.
- MILBORROW, B.V., 1974. The Chemistry and Physiology of Abscisic Acid. *Annu.Rev.Plant Physiol.* 25: 259-307.
- MORGAN, J.M., 1980. Osmotic Adjustment in The Spikelets and Leaves of Wheat. *J.Exp.Bot.* 31: 655/665.
- MUNNS, R., BRADY, C.J. and BARLOW, E.W.R., 1979. Solute Accumulation in The Apex and Leaves of Wheat During Water Stress. *Aust.J.Plant Physiol.* 6: 379-389.
- PALEG, L.G. and ASPINALL, D., 1981. *Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants.* Academic Press, New York.
- PEARCY, R.W., BERRY, J.A. and FORK, D. C., 1977. The Effects of Growth Temperature on The Thermal Stability of The Photosynthetic Apparatus of *Atriplex Lentiformis* (Torr.). *Plant Physilo.* 59: 873-878.
- PHELOUNG, P. and BARLOW, E.W.R., 1981. Respiration and Carbonhydrate Accumulation in Water. Stressed Wheat Apex. *J.Exp.Bot.* 32:921-931.
- QUARRIE, S.A. ve JONES, H.G., 1977. Effect of Abscisic Acid and Water Stress on Development and Morfology of Wheat.*J.Exp.Bot.* 28; 192-203.
- QUARRIE, S.A., 1980. Genotypic Differences in Leaf Water Potential Abscisic Acid and Prolin Concentrations in Spring Wheat During Drought Stress. *Ann.Bot.* 46: 383-394.
- QUATTAR, S., JONES, R.J. ve CROOKSON, R.K., 1987. Effect of Water Deficit During Grain Filling on the Pattern of Maize Kernel Growth and Development, *Crop Science*, 27(4): 617-846.
- SADE, B., 1992. Tahıl Yetiřtirme Fizyolojisi. Yksek Lisans Ders Notları (Basılmamıř). S..Zir.Fak., Konya.
- SAINI, H.S. ve ASPINAL, D., 1981. Effect of Water Deficit on Sporogenesis in Wheat (*Triticum aestivum*) *Ann. Bot.* 48: 623-644.
- SHIMSHI, D., MAYORAL, M.L. ve ATSMON, D., 1982. Responses to Stress in Wheat and Related Wild Species *Crop Sci.* 22: 123-128.

- STEWART, C.R. and HANSON, A.D., 1980. Prolin Accumulation as a Metabolic Response to Water Stress, p. 173-189. INC C. Turner and P.J. Kramer (ed.) Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. John Wiley and Sons. New York.
- SUNG, F.J.M. and KRIEG, D.R., 1979. Relative Sensitivity of Photosynthetic Assimilation and Translocation of¹⁴ Carbon to Wtare Stress. Plant Physiol., 64: 852-56.
- TAL, M. and IMBER, D., 1974. Abnormal Stomatal Behaviour and Hormanal Imbalance in Flacca, a Wilty Mutant of Tomato: Effect of Absciscic Acid and Auxin on Stomatal Behaviour und Peroxidase Activity. J.Exp.Bot. 25: 51-60.
- TURNER, N.C., 1979. Drought Resistance and Adaption to Water Deficits in Crop Plants. In Stress Physiology in Crop Plants, p. 343-372.
- WALTON, D.C., 1980. Biochemistry and Physiology of Absciscic acid. Ann.Rev.Plant Physiol. 31: 453-489.
- WARDLAW, I.F.A., 1971. The Early Stages of Grain Development in Wheat: Response to Water Stress in a Single Variety. Aust.J.Biol.Sci. 24:1047-1055.
- WRIGHT, S.T.C., 1977. The Relationship Between Leaf Water Potential and The Levels of Absiscic Acid and Ethylene in Excised Wheat Leaves. Plantal. 134: 183-189.