

BİTKİLERDE ÇİÇEKLENMENİN TERMAL VE FOTO-TERMAL MODÜLASYONU

Hasan BAYDAR¹

Özet: Bitkilerin büyüme ve gelişme safhaları genetik faktörler kadar ışık, fotoperiyot ve sıcaklık gibi çevresel faktörlerin de etkisi altındadır. Çevresel faktörler ayrıca değişik iklim ve tarım sistemlerinde verimle doğrudan ilişkili olan çiçeklenme ve hasat tarihinin de önemli birer belirleyicisidirler. Bu nedenle, sıcaklık ve fotoperiyodun geniş bir değişim gösterdiği koşullarda ürün verimini stabilize etmek için bitkinin fenolojik gelişimi doğru olarak tahminlenebilmelidir. Bu derlemede, bu konuda daha önce yapılmış olan çalışmaların değerlendirmesinde,, tahminlemeyi sağlayan termal ve foto-termal modülasyona dayalı kantitatif modeller tartışılmıştır.

Anahtar Kelimeler: Çiçeklenme, sıcaklık, fotoperiyot, foto-termal, vernalizasyon

The Termal and Photo-Termal Modulaton of Flowering in Plants

Abstract: The growth and development stages of plants are mainly affected by environmental factors such as light, photoperiods and temperatures as much as genetic factors. The environmental factors are also a strong determinant of the dates of flowering and harvest which are often crucial to yield in the diverse climates and agricultural systems. Therefore, genetic and environmental control of the plant phenological development should be predicted accurately in order to stabilize crop yields in a wide range of temperature and photoperiods. In this review, quantitative models based on termal and photo-termal modulation providing this prediction are discussed by reviewing the previous studies carried out on this field.

Key Words: Flowering, temperature, photoperiod, photo-termal, vernalization

1) Süleyman Demirel Üniversitesi Ziraat Fakültesi Tarla Bitkileri Bölümü /Isparta

1. GİRİŞ

Genel bir ifade olarak ürün verimlerini geliştirme ve stabilize etme çabaları, başlıca genetik potansiyeli maksimal kılmak ve çevresel sınırlayıcıları minimal kılmak şeklindedir. Genotip ve çevre gibi iki önemli verim belirleyicisi birbirlerinin tamamlayıcısı olmak yanında aralarında karşılıklı etkileşimler söz konusudur. Bitki gelişiminin genetik ve çevresel kontrol mekanizmasının anlaşılması ve bitki fenolojisinin ön tahminlerinin yapılabilme kabiliyeti başarılı bir bitkisel üretimin vazgeçilmez koşullarıdır. İstenen verim potansiyeline ulaşmada yetiştirme çevresine fenolojik olarak çok iyi adepte olabilen varyetelerin seçimi oldukça önemli olmaktadır (15). Özellikle belirli çevreler için ıslah çalışmalarında kullanılacak germplazmların seleksiyonunda ön tahmin modellerinin geliştirilmesi büyük faydalar sağlamaktadır (12).

2. ÇİÇEKLENME FİZYOLOJİSİ VE FOTOPERYODİZM

Çiçekli bitkiler, hem kalıtsal hem çevresel bir çok faktörün ayrı ayrı veya birlikte etkileri sonucu büyüme ve gelişmelerinin belirli bir döneminde epikal meristem dokusunun

başkalaşmasıyla çiçeklenmelerini başlatmaktadırlar (1). Fotoperyodizmin keşfinden hemen sonra, araştırmacılar bitkilerin çeşitli organlarının gün uzunluğuna tepkilerini belirlemeye yönelik araştırmalara ağırlık vermişlerdir. Bir kısa gün ve bir uzun gün bitkisinin yapraklarını 16 saat karanlıkta bırakacak şekilde siyah zarflarla örtmüşler, geri kalan tüm bitki organlarını ise sürekli ışık altında tutmuşlardır. Kısa bir süre sonra kısa gün bitkisinin (KGB) çiçeklenirken, uzun gün bitkisinin (UGB) çiçeklenmediği gözlenmiştir. Bitkilerin çiçek tomurcukları kapatılıp sadece yaprakları belirli zaman dilimlerinde ışığa maruz bırakıldığında ise, KGB'nin çiçeklenmezken UGB'nin çiçeklendiği saptamışlardır. Bu deneylerden; fotoperyot ile uyarılan yapraklardan çiçeklenmeyi uyarıcı bir takım maddelerin tomurcuklara taşınmaya başladığı ve sonunda çiçeklenmenin gerçekleştiği sonucuna varılmıştır. Çiçeklenmeyi uyarıcı bu maddeler, 1968 yılından itibaren ünlü bir Rus fizyoloğu olan Michail Chailakhyan tarafından "florigen" olarak tanımlanmıştır (1,7). 1900'lü yılların başında çiçeklenmenin kontrolü *Klebs* teorisi olarak da bilinen

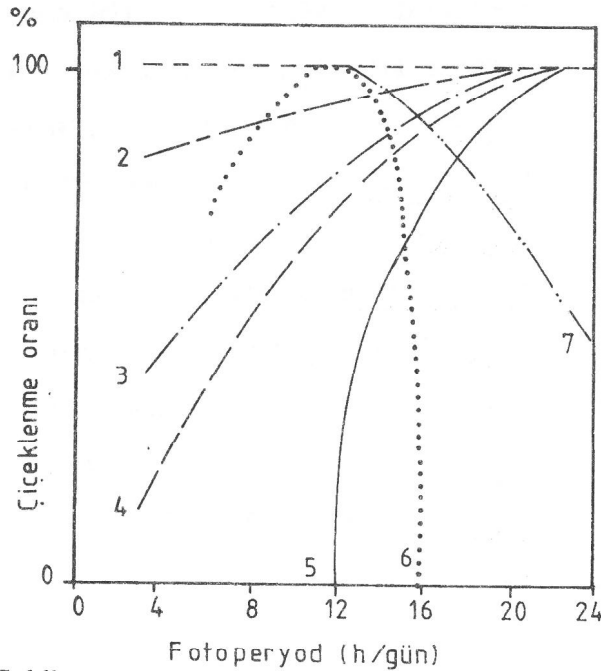
bitkideki karbonhidrat/azot dengesi ile açıklanmaya çalışılmıştır. Bu teoriye göre çiçeklenmenin olabilmesi için yüksek içsel C/N oranının gerekli olduğu vurgulanmıştır (7). Bu yıllarda fizyologların ana çalışma konuları bitki besin maddeleri olduğu için böyle bir açıklamayı doğal karşılamak gereklidir. Daha sonraki yıllarda (1950'li) oksininin keşifinden sonra bütün fizyolojik olayların açıklanmasında olduğu gibi çiçeklenmeden de oksinler sorumlu tutulmuştur. Gibberellinlerin bitkilerde doğal büyüme hormonu olarak önem kazandığı yıllarda ise daha çok bu hormonun çiçeklenme ile olan ilişkileri ağırlık kazanmıştır. Bunu çiçeklenme-nükleik asit ilişkilerinin tartışılmaya başladığı 1960'lı yıllar izlemiştir (8). Günümüzde, çiçeklenme üzerine etkili olduğu bilinen oksinler, gibberellinler, sitokiniler, etilen ve absisik asidin fotoperyot ve vernalizasyon gibi dışsal bir takım etmenlerinde etkisiyle çiçeklenme üzerinde dengeler oluştuğu düşünülmektedir (9). Ancak 40 yıldan fazladır yapılan yoğun çalışmalara rağmen çiçeklenmeye uyarıcı etkide bulunan ve hipotetik olarak florigen adı verilen hormon benzeri maddelerin gerçekte ne veya neler olduğu tam

olarak gerçeğe kavuşturulamamıştır. Bundaki başarısızlık sadece florigene özgü bir biyoanaliz yönteminin olmayışından değil, aynı zamanda etkin bir ekstraksiyon tekniğinin geliştirilememiş olmasına bağlanmıştır (1). Bununla birlikte özellikle aşılama çalışmaları sonucunda elde edilen bazı temel bilgiler çiçeklenme konusunda önemli bilgiler sağlamıştır. Aşılama çalışmaları sonucunda florigenin floem yoluyla asimilasyon ürünleriyle birlikte taşındığı saptanmıştır. Örneğin; bir KGB üzerine bir UGB aşılansın ve böylece sürekli kısa gün koşullarında yetiştirilmiştir. Ve sonuçta UGB'nin çiçeklenebildiği gözlenmiştir. Aynı araştırmada, KGB ve UGB'lerine sırasıyla kısa ve uzun gün koşulları uygulandıktan hemen sonra yapraklar kesildiğinde çiçeklenmenin gerçekleşmediği saptanmıştır. Neden olarak; fotoperyot etkisi ile florigenin uyarıldığı, ancak yaprak kesimi nedeniyle çiçek tomurcuklarına taşınmadığı şeklinde açıklanmıştır (6). Bu ve buna benzer deneyler göstermiştir ki (i) florigeni uyarmada fotoperyot gibi bir takım dışsal uyarıcılara ihtiyaç duyulmaktadır. Ancak nötr gün bitkilerinde (NGB) olduğu gibi

florigenin uyarılması için her zaman bir dışsal uyarıcıya ihtiyaç yoktur (ii) florigenin bitkinin yapraklarında sentezlenmekte ve uyarılmayla birlikte floem yoluyla çiçek tomurcuklarına taşınmaktadır (iii) çiçeklenmenin kontrolünde uygun koşullarda promötörler, uygun olmayan koşullarda inhibitörler aktif duruma geçmektedir (7).

Dünya ekseninin güneş etrafındaki dünya yörüngesi düzlemine doğru 23.5° eğik olması nedeniyle dünyanın her bir bölgesinde gün uzunluğu bakımından düzenli bir varyasyon ortaya çıkmaktadır. Yeryüzündeki gün uzunluğu

varyasyonları canlılar alemindeki tür zenginliğinin başlıca nedenlerinden birisi olmuştur. Fotoperiyodik etkilere bağlı olarak örneğin kuşlarda göç, memelilerde kış uykusu, böcekelerde diapoz, ağaçlarda tomurcuk dormansisinin başlatılması yada kırılması, hem bitki hem de hayvanlarda seksüel periyotlar gibi bir çok aktiviteler ortaya çıkmaktadır (12). Çiçekli bitkiler fotoperiyoda gösterdikleri tepkilere göre kısa gün, uzun gün ve nötr gün bitkileri (KGB, UGB ve NGB) şeklindeki sınıflandırılmaları oldukça basit olup, gerçekte oldukça karmaşık olan bir prosesi ihtiva eder.



1. Gerçek bir nötr gün bitkisi
- 2,3,4. Artan gün uzunlukları ile birlikte çiçeklenme oranlarını artıran (kantitatif) bitkiler
5. Kalitatif veya obligat uzun gün bitkisi
6. Kalitatif bir kısa gün bitkisi
7. Kantitatif kısa gün bitkisi

Şekil 1. Bazı bitki türlerinin günlük ışıklenme sürelerine göre fotoperiyodik davranışları (Salisbury ve Ross 1985'dan alınmıştır)

Şekil 1'de bazı bitki türlerinin güblük ışıklanma sürelerine göre fotoperiyodik davranışları gösterilmiştir. NGB'leri gün uzunluğundan bağımsız olarak çiçeklendiklerinden, bu tip bitkiler şekilde düz bir hat ile gösterilmiştir. UGB'leri uzun gün koşullarında, KGB'leri ise kısa daha yüksek çiçeklenme oranı verdiklerinden, ilkinin eğimi sağa doğru hızla artarken, sonrakinin eğimi sağa doğru hızla düşmüştür (Şekil 1). Çiçeklenme için bazı bitki türleri geç yaz veya geç sonbahar aylarında uzun günlerin arkasından kısa gün koşullarına ihtiyaç göstermektedir. Bu türler sürekli kısa gün veya sürekli uzun gün koşullarında yetiştirildiğinde vejetatif olarak kalmaktadır. Bu tip bitkiler uzun-kısa gün bitkileri (UKGB) olarak da tanımlanmaktadır. Kısa-uzun gün bitkileri (KUGB) ise kısa günlerin arkasından uzun günler ister ve bu nedenle çiçeklenmelerini daha çok erken bahar aylarında başlatmaktadırlar (13). Yaygın olarak bilinenlerin tersine, bir çok UGB'si kısa gün koşullarında, bir çok KGB'si de uzun gün koşullarında çiçeklenebilir. Uzun gün ve kısa gün bitkisi olarak yapılacak

sınıflandırmalarda esas olan kritik fotoperiyot (P_c) ve tavan fotoperiyot (P_{ce}) uzunluklarının bilinmesidir. Örneğin bir KGB'nin P_c değeri 14 h/gün ise, bu bitki bu değere kadar olan gün uzunluklarında çiçeklenebilir. Bu sınırın üzerindeki gün uzunluklarında kantitatif veya obligatif olmasına göre ya gittikçe çiçeklenmesini geciktirir veya hiç çiçeklenmez. Çiçeklenmede maksimum gecikmenin olduğu gün uzunluğu P_{ce} değerini gösterir. Benzer şekilde P_c değeri 10 h/gün olan bir UGB, bu değer üzerinde gün uzunluklarında çiçeklenebilirken, altındaki değerlerde aynen KGB'de olduğu gibi kantitatif veya obligatif bir respons göstererek, çiçeklenmesini geciktirir veya hiç çiçeklenmez. Ancak, her bir türün kritik gün uzunluğu isteğini tam olarak belirlemek oldukça güçtür. Örneğin sıcaklık, ışıklanma süresi, vernalizasyon, bitki besin maddeleri gibi dış etmenler kritik ve tavan gün uzunluğu değerleri üzerinde önemli etkilerde bulunabilmektedir. Örneğin, bir UGB olan banotu (*Hyascyamus niger*) gece sıcaklığı 15.5 °C'den 28.5 °C'ye yükseldiğinde bir KGB gibi davranmaktadır (13).

3. FOTOPERYOT, SICAKLIK VE VERNALİZASYON İLİŞKİLERİ

Bir çok bitki türü kendi yetişme bölgesindeki iklim değişimlerine uyum sağlayacak şekilde bir evolasyondan geçmişlerdir. Örneğin Akdeniz iklimi orijinli bitkiler neden daha çok uzun gün bitkisi olmak durumundadırlar? Bu bölgelerde yayılış gösteren bitki türleri yağmur mevsiminden önce tohumlarını toprağa serpmiş, yağmurlu dönemlerde çiçeklenmiş ve meyve oluşturmuş, kurak döneme geçişle birlikte olgunlaşmış olması gereklidir. Böylece bu iklim kuşağında yetişen bitkiler evalasyonun bir sonucu olarak ana yağış dönemlerinde yaşanan fotoperyoda duyarlı olarak gelişimlerini tamamlamışlardır (12). Düşük sıcaklığın ve düşük yağışın olumsuz etkilerinden kaçmak için bir çok bitki ve hayvan türü mevsimsel değişimlere cevap verebilecek mekanizmalar geliştirmişlerdir. Bu mekanizmaların işleminde dışsal bir takım sinyallere ihtiyaç duymaktadırlar. Bu sinyallerin yıl boyunca düzenli olarak algılanabilmesi çok önemlidir. Ancak sıcaklık ve yağış gibi çevre faktörleri günlük ve mevsimsel değişimlerden fazlaca etkilendiği için bu gibi faktörlerin sinyalleri her zaman gerçekçi olmaz.

Bunun yanında düşük sıcaklıklar ve mevsimsel kurak dönemler gibi önceden tahminlenmesi mümkün olan çevresel faktörler, bitkilerin koruma mekanizmalarını çalıştırmada daha etkin sinyallerdir. Bazı bitkilerde fotoperyoda duyarlılık bir düşük sıcaklık sinyaline ihtiyaç gösterebilir. Bu olay vernalizasyon olarak bilinmektedir. Vernalizasyon aslında fotoperyot ile sıcaklığın bir çeşit interaksyonu olarak tanımlanmaktadır. Vernalizasyon durumunda fotoperyodun hem *fakültatif* hem de *obligat* reaksiyonları mevcuttur. Obligat durumunda bir kritik gün ve bir kritik geceden bahsedilir. Bitkilerin tamamına yakınında, fotoperyodik tepkileri genel bir sıcaklık tepkisi ile denge halindedir. Vernalizasyon isteği duyan bazı türler belirgin bir sıcaklıkta özel bir tepki gösterirken, başka bir belirgin sıcaklıkta aynı tepkiyi göstermeyebilir (13). Vernalizasyona duyarlılık, gerçekte olumsuz çevre koşullarına karşı bir tür savunma mekanizmasıdır. Örneğin Kuzey enlemlerine doğru çıkıldıkça kışlık tahıllar Eylül gibi çok erken sonbahar aylarında ekilir. Yılın bu dönemlerinde gün uzunlukları çiçeklenmenin uyarılması için yeterlidir. Ancak daha

sonra gelecek soğuk kış ayları bitkiler üzerinde öldürücü etkide bulunabilir. Bunu önlemek için bitkiler; vejetatif sap apeksini teloskopik olarak iç içe geçmiş saplar içinde bırakmak, yaprak gibi sadece vejetatif organların üretimini gerçekleştirmek ve en önemlisi bir kaç haftalık düşük sıcaklığa, bir başka deyişle vernalizasyona, maruz kalmadan çiçeklenmeye geçememek gibi yetenekler geliştirmiştir. Soğuk tehlikesinin ortadan kalkmasıyla, daha önceden vernalize olmuş olan apeks uzun gün fotoperiyoduna duyarlı generatif organları üretmeye başlar duruma gelerek hızla aktif büyümeye geçer (12).

4. ÇİÇEKLENME ZAMANINI

TAHMİNLEME METOTLARI

Son yıllarda bitki gelişim fenolojisini kantitatif olarak açıklamada geliştirilmiş çeşitli matematiksel modellerden faydalanılmaktadır. Ekimden ilk çiçeklenmeye ve çiçeklenmeden olgunlaşmaya kadar olan ilerleme oranını ifade eden bitki gelişimi üzerine bitki tür ve çeşitlerine bağlı olarak sadece sıcaklık (termal) etkisi (2,16), sıcaklık ile birlikte fotoperiyodu da içine alan foto-termal etkisi (4,5,10,14,15) ile vernalizasyon etkisi (3,11) üzerinde önemle

durulmaktadır. Bu çalışmalarda verilen modeller fotoperiyoda duyarlı ve duyarsız bitkilerde ayrı ayrı olmak üzere aşağıda sunulmuştur.

4.1. Fotoperiyoda Duyarsız Bitkilerde:

Fotoperiyoda duyarsız bitkilerde çiçeklenme; bir temel sıcaklıktan (T_b) bir optimal sıcaklığa (T_o) kadar olan sıcaklıkların positif doğrusal bir fonksiyonu olarak ortaya çıkmaktadır. Diğer bir deyişle, eğer genotip fotoperiyoda duyarsız ise, o genotipin çiçeklenme zamanı tahmininde termal zaman önem kazanmaktadır. Bu durumda çiçeklenme bitkinin termal zaman ihtiyacı karşılandığı durumlarda gerçekleşmektedir. Çiçeklenme için termal zaman (θ) bir temel sıcaklığın üzerindeki ortalama sıcaklıkların gün dereceleri ($^{\circ}C_d$) olarak ölçülür. Yani, ekim ile ilk çiçeklenme tarihi arasındaki günlerde gerçekleşen günlük ortalama sıcaklıklardan temel sıcaklık farkları alındıktan sonra kalanların toplamından ibarettir. Her hangi bir genotipin taban sıcaklık (T_b), optimal sıcaklık (T_o) ve tavan sıcaklık (T_{ce}) değerlerinin bilinmesi, kontrollü koşullarda çalışmayı gerektirir. Elde edilen değerler tarla çalışmalarına uyarlanır.

$$\theta = \sum_{i=1}^f (T_i - T_b) \text{ şeklinde ifade edilir.}$$

i: ekimden sonraki i. gün, T_i : i. gündeki ortalama sıcaklık, f: Ekimden ilk çiçeklenmeye kadar geçen gün sayısıdır. Termal toplam ayrıca şu şekilde ifade edilebilir:

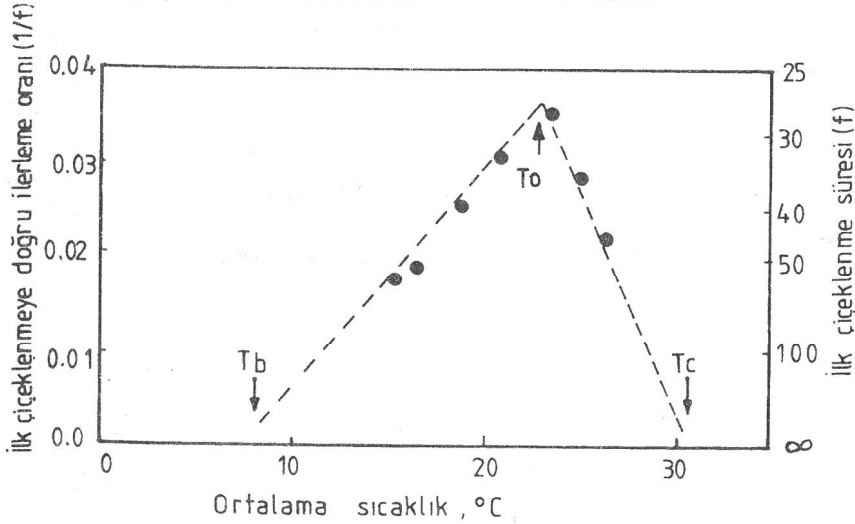
$$\theta = f(T - T_b) \quad (T_i > T_b \text{ ise})$$

$$T_i = (\text{günlük max.} + \text{günlük min.})/2$$

Belirli bir çeşidin T_b değeri 5°C ve çiçeklenme için 300°C_d termal toplama ihtiyaç duyuyor ise, çiçeklenmenin olabilmesi için günlük ortalama sıcaklıklardan 5°C 'nin çıkartılması ve geri kalanların toplama eklenmesi gerekmektedir. İlk günkü ortalama sıcaklık 15°C ve ikinci günkü 20°C ise; ikinci gün sonunda 25°C_d 'lik bir birikim yapılmış demektir.

Çiçeklenmenin olabilmesi için daha 275°C_d birikim yapılması gerekmektedir.

Şekil 2'de fotoperyoda duyarsız Negro patrizia fasülye varyetesinde ortalama sıcaklıkların ilk çiçeklenme zamanı (f) ile çiçeklenmeye doğru ilerleme oranı (1/f) üzerine etkileri gösterilmiştir. Biyolojik doğrusal olmayan değişimler nedeniyle bir çok proses direkt olarak ölçülemez. Bu nedenle fotoperyot veya sıcaklık yanıtları, çiçeklenmeye kadar geçen süre (f)'den çok, çiçeklenmeye kadar ilerleme oranı (1/f) ile ifade edilmeye çalışılmaktadır (15). Eğer veriler çiçeklenme süresi (f) olarak kullanılırsa fotoperyot ile sıcaklık arasında doğrusal olmayan eğriler ortaya çıkmakta, bu da açıklaması güç interaksiyonlara neden olmaktadır.



Şekil 2. Fotoperyoda duyarsız olan bitkilerde çiçeklenmeye doğru ilerleme oranı (1/f) ile ortalama sıcaklıklar arasındaki ilişkiler (Roberts 1991'den alınmıştır)

Halbuki, veriler oran olarak ($1/f$ gibi) kullanıldığında doğrusal eğriler elde edilmekte, böylece interaksiyonlar çoğunlukla kaybolmaktadır. Şekil 2'den görüldüğü gibi, T_0 noktasında (~ 25 °C) en kısa sürede (~ 27 gün) en yüksek oranda çiçeklenme olurken, 10 °C'nin altındaki T_b ve 30 °C'nin üzerindeki T_{ce} değerlerinde çiçeklenmede gecikmeler ve $1/f$ oranında sifıra kadar düşüşler olmaktadır. $1/f$ oranı T_b ile T_0 arasında olumlu doğrusal, T_0 ile T_{ce} arasında negatif doğrusal olarak değişmektedir. Şekil 2'de görülen ilişkiler normal tarla koşullarında sürekli akış halindeki sıcaklıklar nedeniyle direkt olarak gözlenmeyebilir. Bununla birlikte, T_b ve T_{ce} değerlerinin altında ve üstünde sürekli sıcaklık değişimlerinin yaşandığı bölgeler hariç, bir genotipin çiçeklenmeye başlaması için gerekli olan süre termal zaman hesabı kolaylıkla tahminlenebilir.

Çiçeklenmeye kadar geçen zamanı gün olarak f ile, çiçeklenmeye doğru ilerleme oranı $1/f$ ile ifade edilmişti. Bu oran, taban ve optimal sıcaklıklar (sırasıyla T_b ve T_0) arasında doğrusal bir değişim gösterdiğine göre;

$$1/f = a + bT \quad [1]$$

Burada T : ortalama günlük sıcaklık, a ve b genotipe özel sabiteler olup a : doğrunun Y eksenini kestiği noktadaki değeri, b ise doğrunun eğimini tanımlamaktadır. İlişki teorik olarak düz bir doğru ile tanımlanmış olduğundan eşitliği çözmek için a ve b sabitelerini hesaplamak gerekmektedir. Bunun için en az iki sıcaklık değerinde çiçeklenmeye kadar geçen sürenin belirlenmesi yeterli olmaktadır. Bu iki değerden gidilerek taban sıcaklığı (T_b) ve termal toplamı (θ) hesaplamak mümkün olmaktadır:

$$T_b = -a/b \quad [2]$$

$T = T_b$ olduğunda $1/f=0$ ve böylece eşitlik [1]'den; $a + bT_b = 0$

$$\theta = 1/b \quad [3]$$

Eşitlik [1] $1/f = b(T + a/b)$ şeklinde yazıldığında;

$1/f = b(T - T_b)$ elde edilir.

Böylece; $1/b = \theta = f(T - T_b)$ dir.

Doğal çevrelerde günlük ortalama sıcaklık ve taban sıcaklık arasındaki fark ($T - T_b$) günden güne farklılık gösterir. Eğer, bu farklılıklar ilk çiçeklenmeye kadar (f 'e kadar) birbirine eklenirse sonuçta termal toplam (θ) veya $1/b$ değeri saptanmış olur (2,16).

Termal model tekniği özellikle dondurulmuş bezelye endüstrisinde pratik olarak başarıyla uygulanmaktadır. Bu teknikle bitkilerin olgunlaşma zamanları tahminlenerek bezelye üreticilerinin hangi zamanda ekim yapmaları gerektiği belirlenir. Böylece kısıtlı sayıdaki son derece modern ve pahalı olan hasat makinalarının sözleşmeli çiftçiler arasında önceden belirlenmiş olan sıralamaya göre dağıtımı planlanmış olmaktadır. Bu şekilde hem çiftçilerin kritik olgunlaşma zamanlarını kaçırmamaları hem de fabrikaya istenen kalitedeki ürünün belirli bir düzende akışı sağlanmış olmaktadır (12).

4.2. Fotoperyoda duyarlı Bitkilerde:

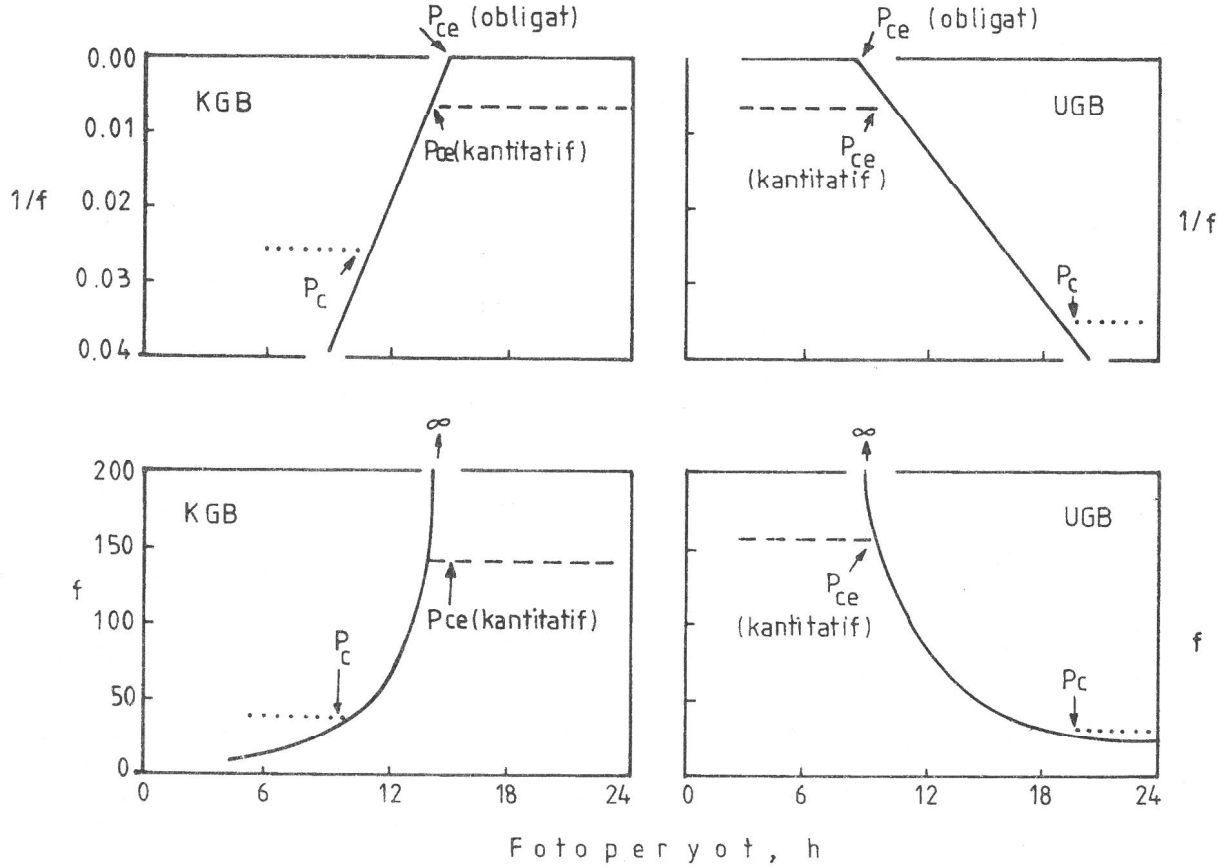
Son yıllarda, sıcaklığa olduğu gibi fotoperyoda responsun da kantitatif olarak tahminlenebileceği keşfedilmiştir. Fotoperyoda duyarlı olan genotiplerde genel olarak çiçeklenme öncesi vejetatif gelişme süresince birbirini izleyen 3 farklı fotoperyodik uyarılma fazı bulunmaktadır. Bunlar *pre-induktive* ve *induktive* ve *post-induktive* şeklinde tanımlanmaktadır. Gerçek uyarılma *induktive* fazda gerçekleşmekte, diğer fazlar ise uyarılma öncesi ve sonrası fotoperyotdan bağımsız olarak çalışmaktadır. Çiçeklenmenin

başlatılması *induktive* fazda uyarılmanın tamamlanmış olmasına bağlıdır. Ekimden ilk çiçeklenmeye kadar geçen sürede gerçekte sıcaklıklar en fazla *induktive* fazın süresi üzerinde etkili olmakta, *post-induktive* faz süresince gerçekleşen fotoperyot ilk çiçeklenme zamanı üzerinde önemli etkide bulunmamaktadır. Nohut genotipi bir KGB olmakla birlikte, 8 ve 14 saatlik gün uzunlukları arasında (sırasıyla P_c ve P_{ce} arasında) çiçeklenebilmiştir. Ancak P_c değerinde 50 gün gibi kısa, P_{ce} değerinde 150 gibi uzun bir sürede çiçeklenmeyi başlatmıştır (Şekil 3). Bu, KGB'lerinin uzun gün koşullarında yetiştirildiğinde P_{ce} değerine kadar çiçeklenebileceklerini, ancak çiçeklenme sürelerinin oldukça gecikebileceğini göstermektedir.

Şekil 3'de KGB olarak bir soya genotipi (TG*46-3C) ile UGB olarak ve UGB olarak bir nohut genotipinin (JG62) sırasıyla 22.5 ve 15 °C sabit sıcaklıklarda değişik fotoperyodik koşullardaki çiçeklenme reaksiyonları gösterilmiştir. Kesiksiz çizgiler asıl reaksiyonu, noktalı çizgiler minimum çiçeklenme süresini ve kırık çizgiler maksimum çiçeklenme süresini göstermektedir. KGB ve UGB'lerinde kritik fotoperyot (P_c) aşıldığında

çiçeklenme zamanı kademeli olarak gecikmeye başlamakta ve nihayet bu gecikme tavan fotoperyot (P_{ce}) değerinde maksimuma ulaşmaktadır. Bu gecikme sonsuz ise obligatif bir respons, sınırlı ise kantitatif bir respons durumu

söz konusu olmaktadır. Taban fotoperyot (T_b) ve tavan fotoperyot (T_{ce}) arasında, fotoperyot ve $1/f$ arasındaki ilişki P_c ve P_{ce} değerleri arasında doğrusal olmaktadır.



Şekil 3. Kısa ve uzun gün bitkilerinin sabit bir fotoperyot altında gösterdikleri tepkiler (Summerfield ve ark. 1988'den alınmıştır)

Soya genotipi bir UGB olmakla birlikte, 10 ve 18 saatlik gün uzunlukları arasında (sırasıyla P_{ce} ve P_c arasında) çiçeklenebilmiştir. Ancak P_c değerinin üzerinde çiçeklenme süresi 50 günün altında, P_{ce} değerinin altında ise 150 günün üzerinde çiçeklenebilmiştir (Şekil

3). Bu, UGB'lerinin P_{ce} değerini aşmamak kaydıyla kısa gün koşulları altında da çiçeklenebileceğini, ancak çiçeklenme sürelerinin oldukça gecikebileceğini göstermektedir. Sonuç olarak, KGB'lerinde P_c 'den yüksek olan gün uzunluklarında ve UGB'lerinde

P_c 'den düşük olan gün uzunluklarında çiçeklenme gecikmektedir. Maksimum gecikmeye P_{ce} değerinde ulaşılmakta, bu değerden sonra teorik olarak çiçeklenmenin olmayacağı kabul edilmektedir. P_c ve P_{ce} arasındaki gün uzunluklarında, fotoperyoda duyarlı olan bitkilerin çiçeklenme tahminleri fotothermal zaman tertibi uygulanarak yapılabilir (4,5,10,14,15).

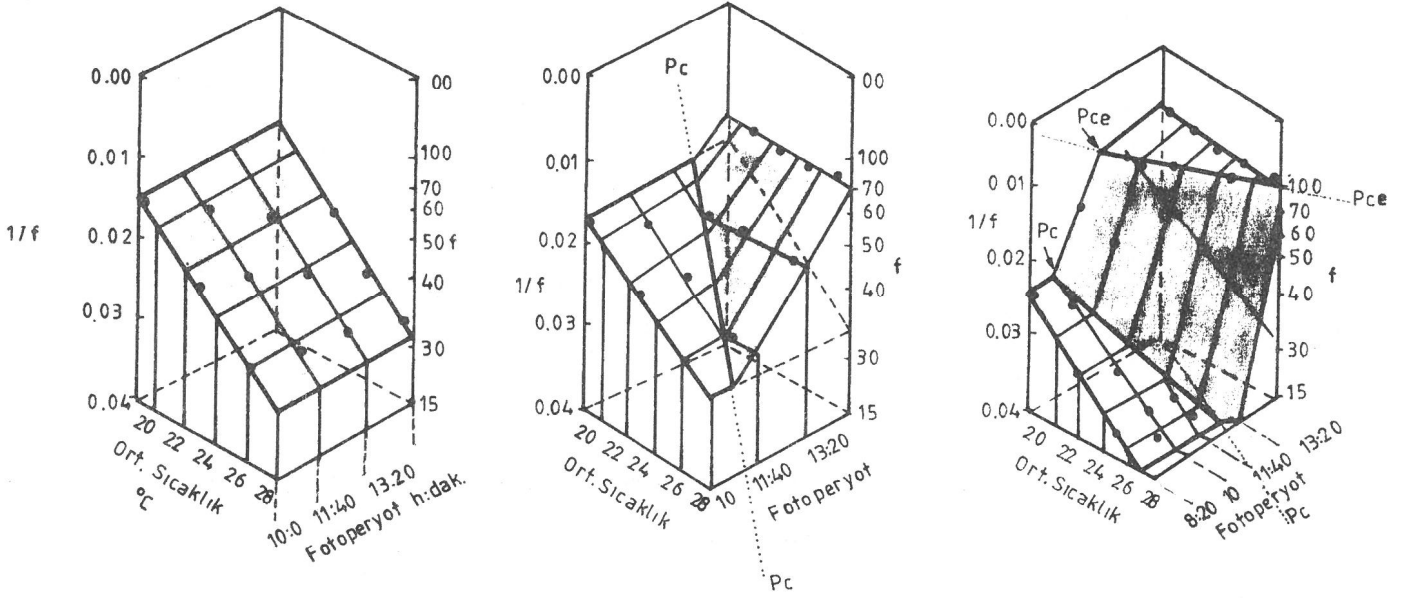
$$1/f = a' + c'P \quad [4]$$

P : gün uzunluğu (saat/gün), a' ve b' : genotipik sabiteler, c' : genotipin

fotoperyoda duyarlılık katsayısı olup, uzun gün bitkilerinde pozitif, kısa gün bitkilerinde negatif değerlidir. Nötr gün bitkilerinde ise bu katsayı sıfırdır. $1/f$ dikkate alındığında sıcaklık ve fotoperyot interaksyonu oluşmaz.

$$1/f = a' + b'T + c'P \quad [5]$$

KGB'lerinde P_{ce} üzerindeki gün uzunluklarında f değeri maksimuma ulaşmaktadır. Bu koşullarda sıcaklığın çiçeklenme üzerine olan etkisi minimum düzeyde kalır. Sıcaklık ve fotoperyodun birlikte etkileri Şekil 4'de gösterilmiştir.



Şekil 4. Sıcaklığın ve fotoperyodun birlikte çiçeklenme zamanına üzerine etkisi

(Hadley ve ark. 1983'den alınmıştır)

Şekil 4'deki ilk grafik bürülçenin fotoperyoda duyarsız bir genotipine (TVu 1009) aittir. Bu genotipin tepkisi [1] nolu eşitlikle kolaylıkla tarif

edilebilir. Burada $1/f$ oranı sıcaklığın bir fonksiyonu olarak ortaya çıkmaktadır (yani fotoperyot etkisi yoktur). Şekil 4'deki ikinci grafik bürülçenin

fotoperyoda duyarlı bir genotipine (TVu 1188) aittir. Bu grafik, kritik fotoperyottan daha kısa gün uzunluklarında sıcaklık etkilerini de göstermektedir. Eşitlik [5]'e göre bürülceye özgü olarak b' sabitesi sıfır olarak alındığının bilinmesinde fayda vardır. Bu genotipin obligat mı yoksa kantitatif mi fotoperyodik responsa sahip olduğunu kesin olarak söylemek mümkün değildir. Bunun için 15 saatten daha fazla gün uzunluklarında çalışmak gerekliliği vardır. Eğer f değerlerini gösteren skala üzerinde sınırsız bir P_{ce} değeri elde edilirse obligat respons, eğer tepe fotoperyot bazı sınırlı değerlerde kalırsa kantitatif respons olduğu anlaşılır. Şekil 4'deki üçüncü grafikte ise fotoperyoda duyarlı TGm 39 soya genotipi tipik bir kantitatif KGB özelliğini taşımaktadır. Tavan ve optimal sıcaklık limitleri arasındaki tüm çiçeklenme responsları için genel bir gösterim sunmaktadır. Fotoperyoda hassasiyetlik sağlayan genlerin yokluğunda (Bürülcenin TVu 1009 genotipinde olduğu gibi) termal düzlemi oluşmaktadır. Fotoperyoda duyarlı bürülcenin TVu 1188 ve soyanın TGm 39 genotiplerinde düzlem pozisyonu fotoperyodik geçikmeler tarafından

saklanmış durumdadır. Bu nedenle Şekil 4'den de görüldüğü gibi parçalı çizgilerle arka planda yer almaktadır. Termal düzlem, sadece KGB'lerinde kritik fotoperyottan daha düşük fotoperyotlarda açıkça görülmektedir. KGB'leri için kritik fotoperyot (P_c) çok daha düşüktür. Eğer fotoperyot (P), P_c 'u aşıyorsa çiçeklenme gecikmektedir. Eşitlik [1] ve eşitlik [5]'in sağ tarafları eşitlenirse Şekil 4'deki her iki düzlemin birleşme yerleri tanımlanmış olur. Bu;

$$a + bT = a' + b'T + c'P \quad \text{veya;}$$

$$(a + bT) - a' + b'T + c'P = 0 \quad \text{ve} \quad P = P_c \quad \text{olduğunda;}$$

$$P_c = [a - a' + T(b-b')] / c' \quad [6]$$

P_c değeri sıcaklık ile değişebildiğine dikkat edilmelidir. Sıcaklığın kritik fotoperyot üzerinde yarattığı değişim bürülcede daha geniş, soyada daha dar olma eğilimindedir (Şekil 4). Tarla koşullarında bitkilerin çiçeklenmeleri çoğunlukla foto-termal respons düzlemi üzerinde yer alır ve bu nedenle kritik fotoperyot değeri önmesenmez. Halbuki gerçekçi bir çiçeklenme zamanı tahmini için; eşitlik [5] kullanılarak bir foto-termal zaman tertibi uygulanmalıdır. Ancak bu durum daha çok fotoperyoda duyarlı bitkiler için uygun düşmektedir. Fotoperyoda

duyarlı bitkilerde çiçeklenme için gerekli fototermal zaman, termal zamanda (θ) olduğu gibi temel bir sıcaklığın üzerindeki gün-derece'lerden ($^{\circ}C_d$) gidilerek ölçülür. Yine fototermal zaman $1/b'$ 'dir. Ancak termal zamandan farklı olarak burada temel sıcaklık (T_b) değeri; $T_b = -a(a' + c'P)/b'$ [7] dir.

Sonuç olarak, sıcaklık ve fotoperiyodun geniş bir değişim gösterdiği koşullarda bile, ürün verimini doğrudan ilgilendiren bitki gelişim fenolojisi, bitkinin fotoperiyodik duyarlılığına bağlı olarak termal veya foto-termal model tertibleri ile doğru olarak tahminlenebilmektedir.

KAYNAKLAR

- 1- BARNIER, G., KINET, J., SACHS, R.M., The Physiology of Flowering. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, USA, 1991.
- 2- ELLIS, R.H., ROBERTS, E.H., SUMMERFIELD, R.J., Effect of Temperature, Photoperiod and Seed Vernalization on Flowering in Fababean (*Vicia faba* L.). Annals of Botany 61: 17-27, 1988.
- 3- ELLIS R.H., SUMMERFIELD, R.J., ROBERTS, E.H., COOPER, J.P., Environmental Control of Flowering in Barley (*Hordeum vulgare* L.). III. Analysis of Potential Vernalization Responses, and methods of Screening Germplasm for Sensitivity to Photoperiod and Temperature. Annals of Botany 63, 687-704, 1989.
- 4- HADLEY, P., ROBERTS, E.H., SUMMERFIELD, R.J., MINCHIN, F.R., A Quantitative Model of Reproductive Development in Cowpea (*Vigna unguiculata* L.) in Relation to Photoperiod and Temperature and Implications for Screening. Annals of Botany 51: 531-543, 1983.
- 5- HADLEY, P., ROBERTS, E.H., SUMMERFIELD, R.J., MINCHIN, F.R., Effects of Temperature and Photoperiod on Flowering in Soyabean (*Glycine max* (L.) Merril): A Quantitative Model. Annals of Botany 53: 669-681, 1984.
- 6- KAUFMANN, P.B., Plants: their Biology and Importance. Harper&Row Pub., New York, USA, 1989.
- 7- KINET, J.M., SACHS, R.M., BERNIER, G., The Physiology of Flowering. 203-229s, CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, USA, 1985.
- 8- LANG, A., Gibberellin-like Sustances in Photoindicud and Vegetable *Hyascyamus* Plants. Planta, 54: 498-504, 1960.
- 9- LEAPOLD, A.C., KRIEDAMAN, P.E., Plant Growth and Development. Mc Graw Hill Book Comp., New York, USA, 1975.
- 10- ROBERTS, E.H., HADLEY, P., SUMMERFIELD, R.S., Effects of Temperature and Photoperiod on Flowering in Chickpeas (*Cicer arietinum* L.). Annals of Botany 55: 881-892, 1985.
- 11- ROBERTS, E.H. SUMMERFIELD, R.J., COOPER, J.P., ELLIS, R.H., Environmental Control of Flowering in Barley (*Hordeum vulgare* L.). I. Photoperiod Limits to Long-day Responses... Annals of Botany 62: 127-144, 1988.

- 12- ROBERTS, E.H., How Do Crop Know When To Flower? The Importance of Daylength and Temperature. *Biol. Sci. Reviews* 3:1-8, 1991.
- 13- SALISBURY, F.B., ROSS, C.W., *Plant Physiology*. Wads. Pub. Comp., USA., 1985.
- 14- SUMMERFIELD, R.J., ROBERTS, E.H., HADLEY, P., Photothermal Effects on Flowering in Chickpea and Other Legumes. *Proc. of the Con. Workshop*, 19-21 Dec. 1984, India, 1984.
- 15- SUMMERFIELD, R.J., ROBERTS, E.H., LAWN, R.J., Photo-thermal Modulation of Flowering in Grain Legume Crops. *Proceedings of the International Congress of Plant Physiology*, New Delhi, India, February 15-20, 1988.
16. WALLENCEN, D.H., *Physiological Genetics of Plant Maturity, Adaptation and Yield*. *Plant Breeding Reviews* 3: 21-166.,1985.