

Kuraklığın Bitki Morfolojisi ve Fizyolojisi Üzerine Etkileri

Abdurrahim T. GÖKSOY*
Z. Metin TURAN**

ÖZET

Su stresi bitkilerin büyüme ve gelişmelerini etkileyen çevresel faktörler arasında en önemlisidir. Su stresine karşı bitkilerin gösterdiği morfolojik ve fizyolojik tepkiler: (1) Yaprak dökme, (2) Kök gelişmesi, (3) Yaprak büyümesi, (4) Yaprak kutikuler hacmi, (5) Stomatal hareket, (6) Osmotik düzenleme, (7) Nitrat indirgenme aktivitesi, (8) Protein parçalanması, (9) Fotosentez ve solunumun azalması olarak sayılabilir.

Su kaybının azalması için yaprak dökme veya üretilen yaprak alanlarının azalması yaygın bir yoldur. Su stresine karşı diğer bir morfolojik respons kök/sürgün oranı büyüklüğüdür. Söz konusu oran sürgün gelişmesindeki bir azalış veya kök gelişmesindeki bir artış ya da her iki şekilde ortaya çıkabilir. Kalın veya mumsu kutikula su kaybının azalmasını sağlar. Rutubetin azaldığı ve ışık enerjisinin arttığı koşullar, mum üretimini artırır. Turgorun korunması gelişmenin devamı için esastır. Turgor, osmotik konsantrasyonun artmasıyla korunabilir. Su stresi ile stomalar kapanır. Stomatal kapanma su kaybında azalmayı sağlar fakat aynı zamanda fotosentez ve solunumun azalmasına da neden olur.

* Araş. Gör.; U.Ü. Ziraat Fakültesi Tarla Bitkileri Bölümü, Bursa.

** Prof. Dr.; U.Ü. Ziraat Fakültesi Tarla Bitkileri Bölümü, Bursa.

SUMMARY

The Effects of Drought on Morphological and Physiological Characteristics of The Plant

Among the several environmental factors affecting plants growth and development, water stress is the most important one. Plant responses to water stress or drought are mainly as follows: 1- Leaf shedding, 2- Root development, 3- Leaf enlargement, 4- Leaf cuticular wax, 5- Stomatal behavior, 6- Osmotic adjustment, 7- Nitrat reduction activity, 8- Protein breakdown and 9- Decrease in photosynthesis and respiration.

Leaf shedding or the production of less leaf area is a common way of reducing water loss. An other morphological change in response to water stress includes any greater root/shoot ratio. This can be due to a decline in shoot growth or an increase in root growth or both. A thick or waxy cuticle would be advantageous in reducing water loss. Conditions that favor wax production are low humidity and high radiant energy. To maintain the plant growth it is essential to keep higher turgor levels, Turgor, can be maintained by increasing osmotic concentration. Stomatal closure occurs with the water stress and results in reduced both water loss and photosynthe and respiration.

GİRİŞ

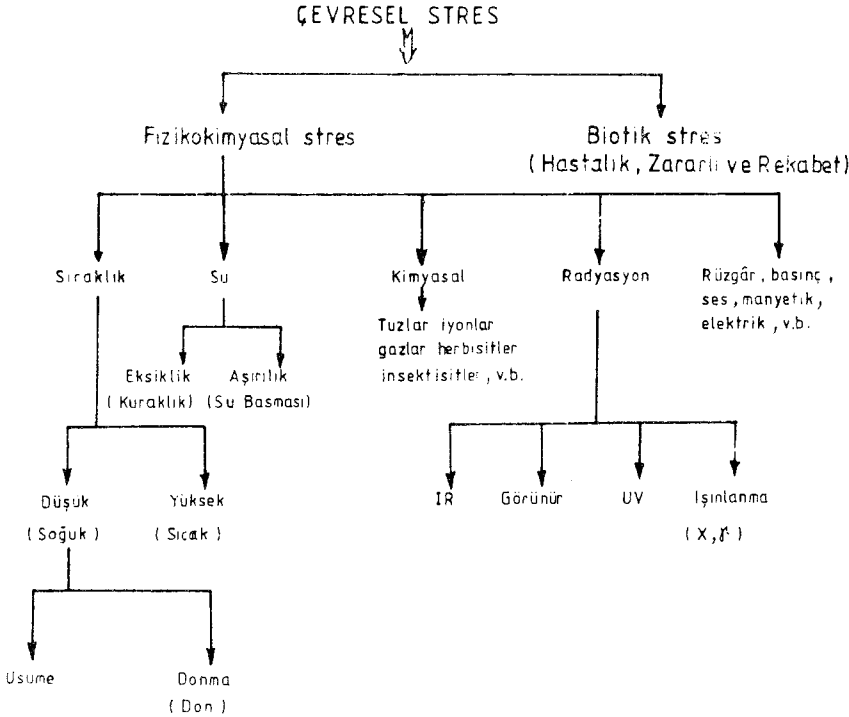
Bütün canlılarda olduğu gibi bitkilerde toprak, iklim ve diğer biyotik faktörlerin etkisi altında yetişerek verimli olmaya çalışırlar. Bitkinin yetiştiği ortamdaki bütün faktörler "ÇEVRE"yi oluştururlar. Maksimum ürünü elde edebilmek için her bitki türünün veya çeşidinin optimum çevre isteklilerinin karşılanması gerekir. Optimum isteklerden olan her türlü sapmalar bitki için stresi meydana getirir. Pratik olarak % 100 stressiz bir ortam yaratmak mümkün olmadığından, bunun minimuma indirilmesi ıslahçıların ve agronomistlerin temel amaçlarından biri olmuştur.

Stres yapan etmenler Levitt (1980) tarafından aşağıda olduğu gibi özetlenmiştir (Şekil: 1).

Bitkisel üretimde varyasyonun % 60-80'ini şekilde gösterilen iklim faktörleri meydana getirmektedir (Levitt, 1980). Özellikle, varyasyon üzerine suyun ve sıcaklığın etkisi en fazladır. Sıcaklık, bitkisel üretimi sınırlayan en önemli iklim faktörüdür. Gerek yüksek ve gerekse düşük sıcaklıklar hem verimliliği azaltmakta, hem de bitkilerin adaptasyon alanlarını daraltmaktadır. İkinci önemli iklim faktörü ise su veya yağıştır. Dünya su arzının çok az bir bölümü bitkiler tarafın-

can kullanılmaktadır. İstatistiklere göre dünya su arzının % 2.5'u tatlı sudur ve total suyun % 0.007'si bitkiler tarafından kullanılmaktadır. Görülüyor ki, bitkisel üretimde suyun azlığı büyük problemdir.

Herhangi bir organizmaya yönelen stres, organizmada bir gerilimin doğmasına neden olur. Söz konusu gerilim organizmada önce geriye dönüşlü (reversible) fiziksel ve kimyasal değişmelere neden olur ki buna elastik gerilim denir. Tarımsal açıdan bu tip gerilimin pek olumsuz etkisi yoktur. Çünkü, stres ortadan kalktığında gerilim de 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. Su stresine karşı bitkiler tarafından iki tip dayanıklılık geliştirilmiştir. 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.



Şekil: 1
Stres yapan etmenler

STRES

Elastik Gerilim

(Reversible Fiziksel ve
Kimyasal Değişmeler)

Plastik Gerilim

(İrreversible Fiziksel ve
Kimyasal Değişmeler)

ÖLÜM

Şekil: 2

Çevresel stresin

canlılar üzerindeki genel etkileri

Genel olarak, özel sulama olanakları bir yana bırakılacak olursa su eksikliği, yağış eksikliği ile ortaya çıkmaktadır. Öte yandan, bir meteorolojik terim olan "kuraklık" ise yağışın olmadığı veya yetersiz olduğu peryod olarak tanımlanır. O nedenle su eksikliğinin yarattığı strese "kuraklık stresi" de denebilir. Genel olarak kuraklık ortamda bir su eksikliği yanında yüksek sıcaklık ile birlikte meydana gelir.

Bitkiler kuraklığa veya su stresine karşı repsons olarak morfolojik ve fizyolojik yapılarında bir takım değişikliklere uğrarlar. Söz konusu değişiklikler aşağıda detaylı olarak ele alınmıştır.

1. Kuraklığın Bitkilerin Morfolojik Yapılarına Etkileri

1.1. Kök gelişmesi hızlanır ve kökün gövdeye oranı artar:

Kurak koşullarda bitkide fotosentez yavaşlar, bunun sonucu olarak sürgün gelişimi azalır. Oluşan fotosentez ürünlerinin büyük bölümü kök gelişimi için köklere taşınır. Böylece kök gelişimi hızlanır ve kökün gövdeye oranı artar.

1.2. Köklerin osmotik basıncı artarak, emme güçleri yükselir:

Su stresi durumunda toprak üstü organlarından köklere çözünür karbonhidratlar taşınır, böylece köklerin osmotik basınçları artarak su emme güçleri yükselir.

1.3. Yapraklar dökülerek total yaprak alanı azalır:

Bitkilerde yaprak yüzey genişliği arttıkça su kaybı da artar. Bitkiler su kaybını azaltabilmek için yapraklarını dökmek suretiyle total yaprak alanlarını daraltmaya çalışırlar. Bu durum özellikle çöl bitkilerinde çok sık görülmektedir.

1.4. Yaprak büyümesi (gelişmesi) yavaşlar, yaprak ayası küçülür:

Yaprak büyümesi su stresine karşı oldukça hassastır. Kısa süreli kurak peryodlar dahi yaprak büyümesini yavaşlatır. Bu durum fotosentezin azalması ile ilişkilidir.

1.5. Yaprakların üzeri sık tüylerle kaplanır:

Kurak koşullara respons olarak bitkide yaprakların üzeri sık tüylerle kaplanır. Yaprak tüyleri alttaki hücrelerin sıcaklığını 1-2°C düşürerek, transpirasyonun hızını azaltır.

1.6. Yaprakların üzerinde kalıntı kutikula (mum) tabakası oluşur:

Sıcaklığın yükseldiği ve nemin azaldığı iklim koşullarında bitki yaprakları üzerinde mum üretimi artar. Kutikula tabakası güneş ışınlarını yansıtarak sıcaklığın etkisini azaltır ve böylece transpirasyonun hızını keser.

1.7. Hücreler küçülür, hücre duvarı kalınlaşır, hücreler arası boşluklar azalır.

2. Kuraklığın Bitki Fizyolojisi Üzerine Etkisi

2.1. 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 malate birikir. Bunların dışında, potasyum, şeker alkolleri ve bazı organik asitlerde osmotik düzenleyici vasıtalar olarak birikir. Çözelti birikimi "osmotik düzenleme" olarak adlandırılmaktadır.

İlk kez, Turner (1979), adlı araştırmacı kurağa 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) çözeltilerin birikimi. Turner, bunlardan ikincisini (çözelti birikimi) "osmotik düzenleme" olarak tanımlamıştır. Araştırmacıya göre osmotik düzenlemelerin bitki bünyesindeki fayda ve zararları da şu şekilde özetlenebilir: (1) hücre turgorunun devamı, (2) hücre büyümesinin sürmesi, (3) stomaların açılması ve fotosentezin korunması, (4) su kaybının devam etmesi, (5) köklerin daha büyük bir toprak katmanındaki sudan faydalanması.

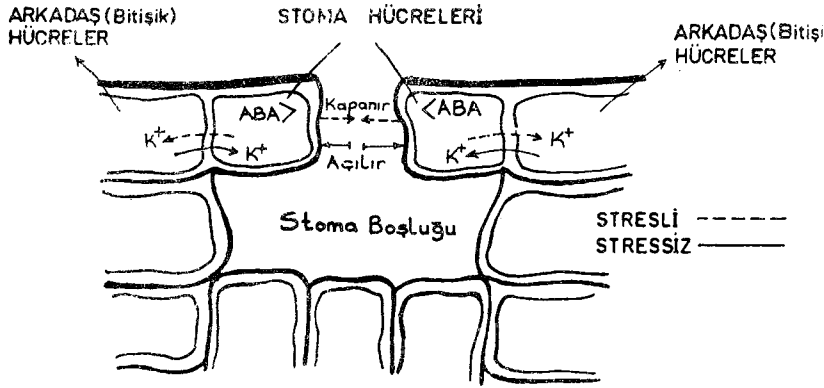
Osmotik düzenlemelerin derecesi üzerine bitkilerin yaşı özellikle generatif gelişme dönemi etkili olmaktadır. Çiçeklenme öncesine kadar bitkide osmotik düzenleme yavaş seyretmekte, çiçeklenmeden sonra ise osmotik düzenlemeler hızlanmaktadır.

2.2. Stomatal Hareket:

Su stresi bitkide stoma hareketleri üzerine de etkide bulunmaktadır. Stomaların bitki fizyolojisindeki önemi yaprağın hücreler arası boşluğu ile atmosfer arasındaki gaz alış-verişini sağlamasından ve su buharı çıkışına izin vermesinden ileri gelir. Stomalar açıldığı zaman yapraklardan su buhar halinde çıkar, ayrıca atmosfer CO_2 'si de stomalardan fotosentetik dokulara girer. Yine solunum sırasında oluşan gazlar stomalar aracılığı ile dışarı çıkar. Stomalar kapandığı zaman ise bu fonksiyonlar durur. Böylece su kaybı azalır ancak bitkide hayati fonksiyonları sağlayan fotosentez ve solunum da yapılamaz.

Su stresi durumunda bitkilerde stomaların kapanmasını kontrol eden 2 mekanizma gelişmiştir.

- (1) Hormonal Kontrol,
- (2) İyon Kontrolü.



Şekil: 5

Su stresi durumunda stomaların kapanmasını kontrol eden mekanizmalar

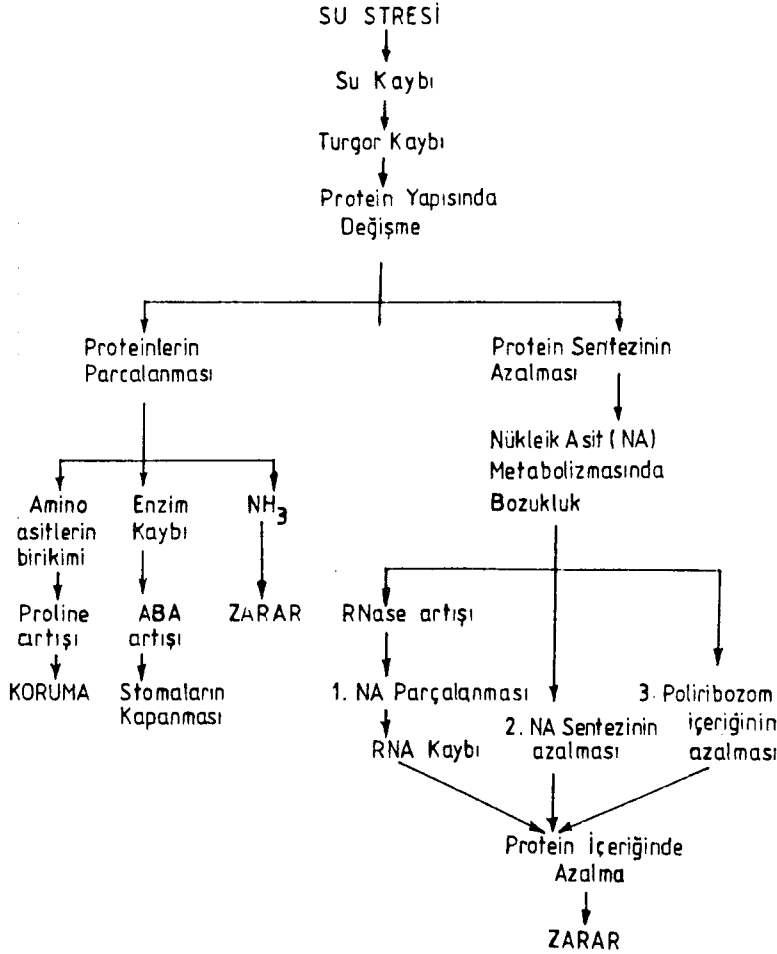
(1) **Hormonal Kontrol:** Kurağa maruz kalan bitkilerin stoma hücrelerinde absizik asit (ABA) miktarının arttığı bildirilmektedir (Hoad, 1975). ABA, kurak koşullarda stomaların kapanmasını sağlayan bir hormondur. Su stresine uğrayan bitkilerin stoma hücrelerinde ABA miktarı artmakta, bunun sonucu olarak, suda çözünmeyen nişasta oluşmakta ve K^+ iyonu azalmaktadır. Böylece osmotik basıncı azalan stoma hücreleri turgorunu kaybederek kapanmaktadır.

(2) **İyon Kontrolü:** Stoma hücrelerindeki K^+ iyonu miktarı da stoma hareketleri üzerine etkide bulunmaktadır. Bitki turgor durumunda iken stoma hücrelerine bitişik hücrelerden K^+ iyonları gelir, böylece osmotik basıncı artan sto-

malar açılır. Bitkide turgor sona erdiğinde ise stoma hücrelerindeki K^+ iyonları tekrar bitişik hücrelere geçer ve bu şekilde osmotik basıncı azalan stoma hücreleri turgorunu kaybederek kapanır.

2.3. Protein Metabolizmasında Bozukluk:

Kuraklık zararı sadece su kaybından değil, aynı zamanda protein kaybından dolayı da ortaya çıkmaktadır (Levitt, 1980). Su stresi ile bitkide protein metabolizmasında bir bozukluk meydana gelmektedir. Su stresinin protein metabolizmasına etkisi Şekil 4'de gösterilmiştir.



Şekil: 4

Su stresinin protein metabolizmasına etkisi

Su stresiyle ortaya çıkan protein metabolizmasındaki bozukluk proteinlerin parçalanması ve protein sentezinin azalması şeklinde görülür. Proteinlerin parçalanmasıyla dokularda amino asitler birikir, enzim kaybı ortaya çıkar, absizik 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 NA metabolizmasındaki bozukluğa bağlıdır. Su stresi ile artan RNase enzim aktivitesi NA parçalanmasına neden olduğu gibi ribozomları tutan messenger RNA'yı da tahrip ederek, poliribozom içeriğini azaltır. Ayrıca, su stresi ile pekçok bitkide NA sentezinin azaldığı da belirlenmiştir. İşte nükleik asit metabolizmasındaki bu gibi bozukluklar sonucu protein sentezi azalmaktadır.

Su stresi ile protein kayıplarının ilki ribuloz bifosfat karboksilaz (RuBP-Case) enziminin parçalanmasıyla ortaya çıkar. Bu enzim yaprakların başlıca çözünen proteini olup CO_2 fiksasyonunda anahtar bir enzimdir.

2.4. Nitrat İndirgenme Aktivitesi:

Su stresine uğrayan 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, amino asitlerde birleşerek proteinler oluşur. Su stresi ile NO_3^- halindeki azotun bitkiler için yararlı forma dönüştürülmesi engellenir. Nitrat indirgenme aktivitesinin azalması nitratı indirgeyen enzim aktivitesinin azalmasıyla olur.

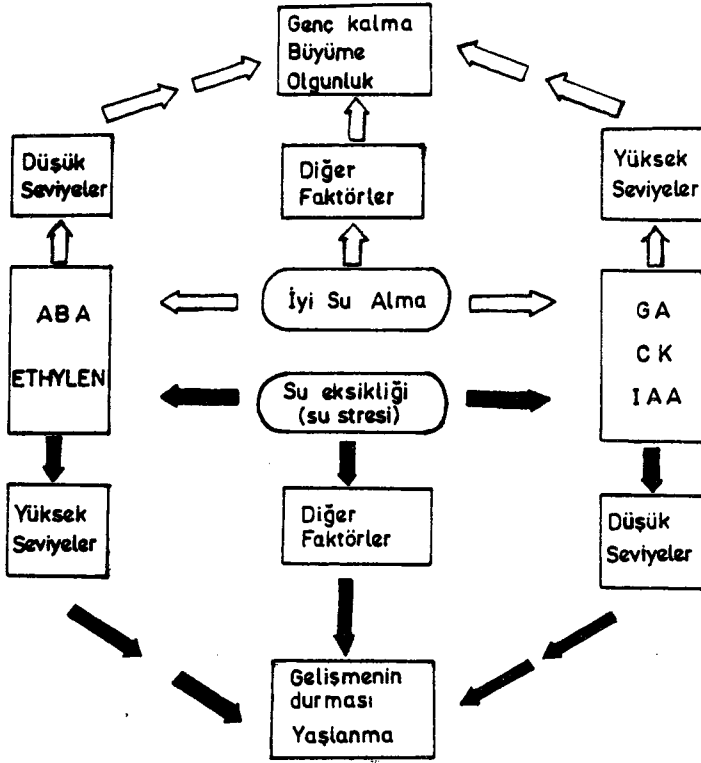
Ayrıca, su stresi soyanın kök nodüllerinde N_2 fiksasyonunun azalmasına da neden olur. Azot fiksasyonunun azalması fotosentez ve transpirasyonun azalmasıyla birlikte olmaktadır.

2.5. Hormonal Dengenin Değişmesi:

Su stresine uğrayan bitkilerde hormonal dengede bazı değişiklikler meydana gelir. Su stresinin bitkide hormonal dengeyi nasıl etkilediği Şekil 5'de açıkça görülmektedir.

Hormonların işlevleri şöyledir: ABA stomaların kapanmasını sağlayan bir hormondur. Bu hormonlar gelişmeyi önledikleri gibi yaprakların yaşlanmasına da neden olur. Ayrıca, ABA protein, RNA ve DNA'nın çeşitli aşamalarda sentezlenmesini önler. Ethylen olgunlaşma üzerine etkili olan bir hormondur. Su stresi durumunda bu iki hormonun seviyesi yükselir ve bitkide yaşlanma başlar. Cytokininler yaprakların yaşlanmasını önleyen hormonlardır. Gibberellin asit (GA) büyüme ve olgunlaşma üzerine etkili olup stomaların geç kapanmasında da rol oynar. İndol Asetik Asit (IAA)'ın kesin olarak hücre uzamasında etkili ol-

duđu belirlenmiřtir. Ayrıca, IAA yeni RNA ve protein sentezini de sađlamaktadır. Su stresi ile Cytokininler, GA ve IAA hormonlarının seviyesi azalmaktadır.



řekil: 5

Bitki geliřmesini dűzenleyen hormonların stresli ve stressiz kořullarda karřılıklı iliřkileri (Hsiao ve Bradford, 1983)

2.6. Fotosentezin Azalması:

Kurak kořullarda bitkide fotosentez büyük oranda azalmaktadır. Bir bitkinin fotosentez kabiliyeti o bitkideki total yaprak alanı ve her yaprağın fotosentez aktivitesi ile belirlenir. Su stresiyle bitkide total yaprak alanı azalmakta, dolayısıyla fotosentez yavaşlamaktadır. Su stresi ile fotosentez iki řekilde önlenir: (1) fotosentezin stomalar tarafından kontrolű, (2) fotosentezin stomalar dıřındaki faktörlerle kontrolű.

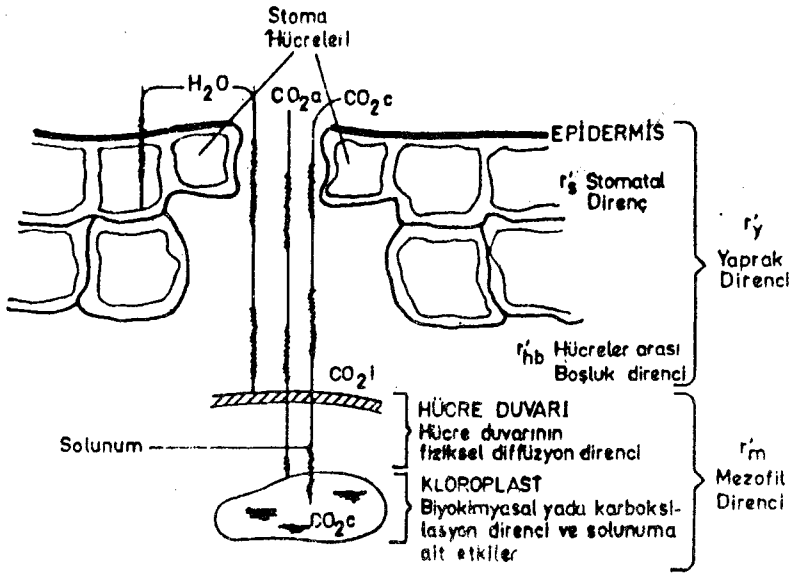
Arařtırıcılar, fotosentezdeki ilk azalmanın stomaların kapanması ve CO₂ absorbsiyonunun azalmasıyla ortaya çıktıđını bildirmektedirler (Begg ve Turner, 1976).

Fotosentez stomalar dışındaki bazı faktörler tarafından da azalmaktadır. Bu çoğunlukla kloroplastik faktörleri (ışık reaksiyonu, fotofosforilasyon, elektron taşınımı, Hill tepkimesi gibi) kapsar ki bunlar mesofil dayanıklılığı olarak adlandırılır. Başlıca, metabolik bozukluklar sonucu ortaya çıkar.

Fotosentez başından sonuna kadar kloroplastlarda cereyan eder.

Kloroplastların özellikle stroma adı verilen bölgesinde CO_2 'yi fikse eden ve indirgeyerek organik bileşiklere dönüşmesini sağlayan rübuloz bifosfat karboksilaz (RuBPCase) gibi enzimler bulunmaktadır. Su kaybı ile biyokimyasal reaksiyonlar sonucu RuBPCase enzimi azalmakta dolayısıyla CO_2 fiksasyonu yavaşlamaktadır. Pekçok araştırmacı, fotosentezin başlangıçta stomaların kapanmasından dolayı azaldığını ancak su stresinin devam etmesi veya şiddetinin artmasıyla kloroplast ve enzim aktivitesinin depresyona uğradığını, bundan dolayı kuraklığın ileri aşamalarında fotosentezin stomalar dışındaki faktörlerle azaldığını bildirmişlerdir (Begg ve Turner, 1976).

Su stresinin fotosentez üzerine etkisi Şekil 6'da gösterilmiştir. Şekilden de görüldüğü gibi, stomalar açıldığı zaman yapraktan buhar halinde su kaybolmakta aynı zamanda atmosfer CO_2 'si de fotosentetik dokulara girmektedir. Su stresi durumunda stomalar derhal kapanır ve böylece bitkiden su kaybı durur. Aynı za-



Şekil: 6

Su eksikliğinde bir yapraktaki CO_2 alımını sınırlandıran direnç modeli.

Burada CO_2 a; atmosferdeki CO_2 konsantrasyonu, CO_2 c; solunumla verilen CO_2 ve CO_2 i ise; hücreler arası boşluklardaki CO_2 konsantrasyon (Pearcy, 1983).

manda atmosfer CO₂'sinin absorpsiyonu da önlenir. Böylece, fotosentez önlenmiş olur. Bu durum, stomatal dayanıklılık olarak adlandırılır. Su stresi durumunda hücreler arası boşluk direnci de artarak, buralarda CO₂ birikimi engellenir. Bu ikisi birlikte fotosenteze karşı yaprak direnci olarak adlandırılır. Su stresi ile mesofil hücrelerinde hücre duvarının diffüzyon direnci artmaktadır. Böylece mesofil hücrelerine CO₂ girişi önlenir. Yine kloroplastlardaki birtakım metabolik bozukluklar sonucu (örneğin RuBPCase'nin azalması gibi) fotosenteze karşı direnç oluşur. Bu ikisi mesofil direnci olarak adlandırılır.

Stres koşullarında fotosentezin kontrol mekanizması Şekil 6'da görülmektedir.

KAYNAKLAR

- BEGG, J.E. and N.C. TURNER, 1976. Adv. Agron. 28: 161-217.
- HOAD, G.V., 1975. Effect of osmotic stress on abscisic acid levels in Kylem sap of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Planta* 124, 25-30.
- HSIAO, T.C. and K.J. BRADFORD, 1983. Physiological Consequences of Cellular Water Deficits. Limitations to Efficient Water Use in Crop Production, edited by Taylor, H.M., W.R., Jordan and T.R., Sinclair, p. 227-258, American Society of Agronomy, Inc. Wiskonsin, USA.
- KACAR, B., 1983. Genel Bitki Fizyolojisi. A.Ü. Ziraat Fakültesi Yayınları 881, Ders Kitabı 246, s. 288, Ank. Üniv. Basımevi, Ankara.
- LEVIT, J., 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. Academic Press, Inc. (London) LTD., pp. 607.
- PEARCY, R.W., 1983. Physiological Consequences of Cellular Water Deficits. Limitations to Efficient Water Use in Crop Production, edited by Taylor H. M., W.R., Jordan and T.R. Sinclair, p. 277-286, American Society of Agronomy, Inc. Wisconsin, USA.
- TURNER, N.C., 1979. Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. In Stress Physiology in Crop Plants, H. Mussell and R.C. Staples. Eds. Wiley-Interscience, New York, p. 343-372.

