

Bitkilerin Abiyotik Stres Faktörlerine Verdiği Cevaplar

Hasan KORKMAZ^{1*}, Alper DURMAZ²

¹Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji Anabilim Dalı, 55200, Atakum/Samsun

²Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, 55200, Atakum/Samsun

Geliş tarihi/Received 21.03.2017

Düzeltilerek geliş tarihi/Received in revised form 08.06.2017

Kabul tarihi/Accepted 16.06.2017

Öz

Bitkiler hayatta kalabilmek için, çevresel faktörlerin uygun değerler dışındaki etkilerini, stres olarak algılamakta ve metabolizmalarında uygun fizyolojik cevaplar oluşturmaktadır. Stresin geri dönüşümlü (elastik) ya da dönüşümsüz (plastik) etkileri türden türe değişirken, geliştirilen cevaplar da türlere göre değişmektedir. Bu çalışmada bitkiler için genel bir stres etkisi tanımlanması yapıldıktan sonra, birçok abiyotik stres faktörlerine karşı farklı bitki gruplarında geliştirilen stres cevaplarını açıklanmıştır.

Anahtar kelimeler: Bitki, Ekofizyoloji, Stres Cevapları

Responses of Plants to Abiotic Stress Factors

Abstract

In order to survive, plants perceive the effects of environmental factors outside of optimal values as stress, and create appropriate physiological responses in their metabolism against to stress. While reversible (elastic) or irreversible (plastic) effects of stress vary from species to species, the responses that generated also vary according to species. In this study, after describing a general stress effect for plants, stress responses developed in different plant groups against many abiotic stress factors are explained.

Keywords: Ecophysiology, Plant, Stress Responses

1. Giriş

Canlıların, en uygun sınırlar dışındaki çevresel faktörlere, nasıl cevap oluşturdularının açıklığa kavuşturulması, ekofizyolojinin bir alt bölümü olan stres ekolojisinin temel araştırma alanını oluşturur. Bitkilerin stres fizyolojilerinin araştırılması, biyocoğrafik bakımdan türlerin yayılış alan sınırlarını anlamamıza, kültür bitkilerinin verimliliğinin artırılması çalışmalarına ve bitki metabolizması hakkındaki bilgilere katkı sağlar. Nitekim kuraklık, tuzluluk, aşırı sıcaklıklar, kimyasal toksisite ve oksidatif stres gibi

abiyotik stresler tarımsal faaliyetlerin sekteye uğramasına ve çevrenin bozulmasına neden olan ciddi tehditlerdir. Örneğin, abiyotik stres, dünya çapında bitkisel verim kaybının birincil nedeni olup, en fazla ürün elde edilen kültür bitkilerindeki ortalama ürün verimini % 50'den fazla azaltmaktadır (Wang vd., 2004). Bitkilerin biyotik ve abiyotik strese nasıl tepki verdiği ve stresin bitki yaşam döngüsündeki gelişim süreçlerinde nasıl etkiler oluşturduğuna ilişkin birikmiş veriler, konu hakkında yeni yaklaşımların gelişmesini sağlamıştır

* Hasan KORKMAZ, hasank@omu.edu.tr, Tel: (0362) 312 19 19-5432

(Wasternack, 2007). Bu çalışmada daha çok doğal türler üzerine yapılmış araştırmalara yer verilerek, bitkilerin bazı abiyotik stres etkilerine karşı geliştirmiş oldukları metabolik cevaplar açıklanmıştır.

2. Stres Nedir?

Abiyotik çevresel faktörlerin hangi boyutlarda stres olarak kabul edileceği, türden türe değişmesi nedeniyle, kavramın tanımlanmasında bazı güçlükler söz konusudur. Levitt (1980) biyolojik anlamdaki stres kavramının, fizik biliminden türetilmiş bir tanımını önermiştir. Buna göre fiziksel stres, herhangi bir nesneye (söz gelimi çelik bir çubuğa) uygulanan kuvvettir. Gerilim ise nesnenin ebatlarında oluşan değişimdir (örneğin bükülme) ve bu değişim stres nedeniyle oluşmuştur. Buna göre ekolojik stresi; bitki doğal yaşam alanı içinde metabolik iç dengeyi değiştiren veya bozan, büyüme durumundaki herhangi bir değişiklik olarak tanımlamak mümkündür (Shulaeva vd., 2008).

Doğal olarak canlı birey üzerinde, stres sonucu oluşan biyolojik gerilimlerin de görülmesi beklenir. Burada biyolojik gerilim olarak ifade edilen, bitki metabolizması ve morfolojisinde görülen değişme ve büyümedeki azalmadır. Buna göre bitki yaşama ortamındaki faktörlere karşı maksimum düzeyde cevap verebiliyorsa, çevresel faktörler tarafından stres boyutunda etkilenmeye başlamamış demektir. Tersine faktörlerde en uygun değerlerin dışında oluşan değişmeler, gerilim sonucu bitkinin cevap verme düzeyinde değişimlere neden olursa, bu durum stres olarak nitelendirilir (Salisbury ve Ross, 1992). Abiyotik stres, kompleks çevresel şartların neden olduğu bir çok stresleri, örneğin kuvvetli ışık, ultraviyole, yüksek ve düşük sıcaklık, donma, kuraklık, tuzluluk, ağır metaller ve yetersiz oksijen gibi faktörleri kapsayan durumdur (Hirayama ve Shinoza, 2010).

Bitkilerin abiyotik strese karşı tepkilerini anlamak, bitki araştırmalarında önemli ve zorlayıcı bir konudur (Hirayama ve Shinoza, 2010). Çünkü bitkilerin strese olan cevabı

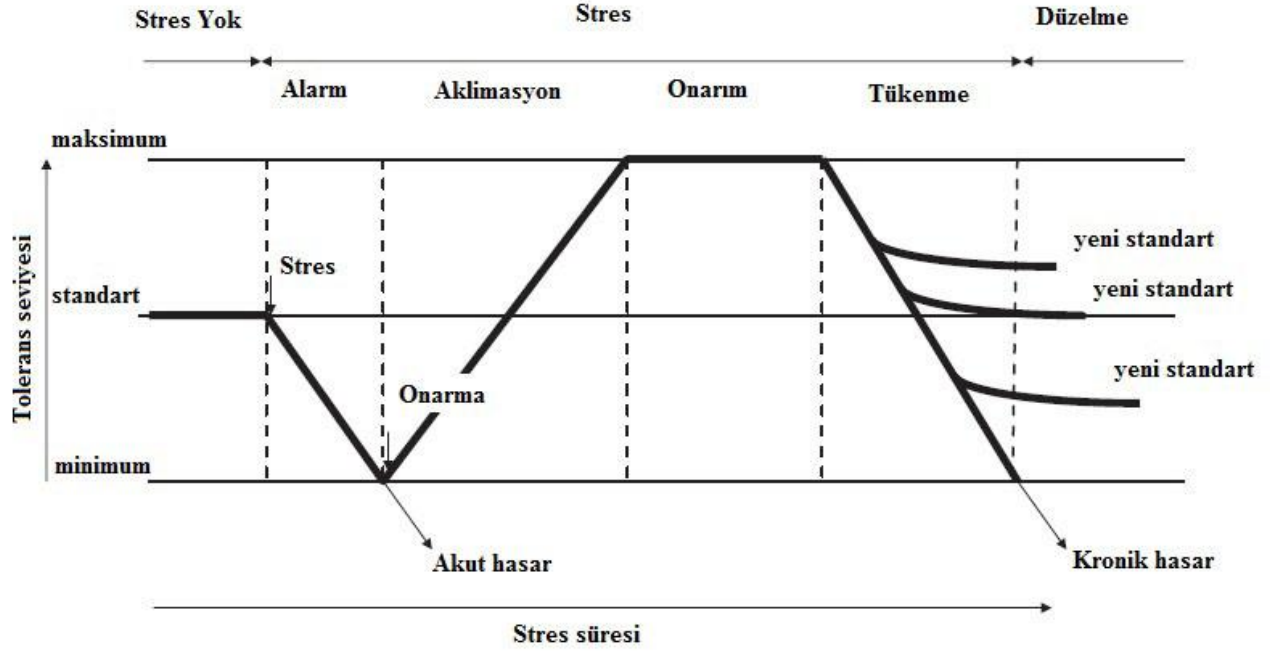
stresin yoğunluğuna ve süresine bağlı olarak değişen dinamik bir süreçtir (Kosová vd., 2011). Abiyotik streslere karşı tolerans oluşumu ise tüm organizma ve hücresele seviyelerde oldukça karmaşıktır (Ashraf ve Foolad, 2007). Çünkü bitkiler üzerindeki stres faktörlerinin derecesi ve bitkilerin bu etkenlere karşı geliştirdiği cevaplar, bitki yaşamında değişik boyutlarda, iç içe faktörler ve cevaplar olarak ortaya çıkar. Örneğin; soğuk stresi, mevsimlik olmasına rağmen, kuraklık stresiyle benzerlik taşır; çünkü su donduğunda içinde çözünmüş madde miktarının konsantrasyonu artar ve bu nedenle bitkilerde su kıtlığı oluşur (Ashraf ve Foolad, 2007). Bundan dolayı konunun daha iyi anlaşılması için, abiyotik stres faktörlerini ve bitkilerin geliştirdikleri cevapları, mümkün olduğunca kategorize ederek açıklamak gerekir. Buna göre bitkiler abiyotik stres etkisine karşı, genel olarak dört aşamalı bir cevap oluştururlar: 1- Başlangıç alarm evresi, 2- Aklimasyon evresi, 3- Onarım evresi ve 4- Tükenme evresi (Kosová vd., 2011) (Şekil 1).

3. Kuraklık Stresi

Bitkiler tarafından geri dönüşümlü (reversible=elastik) veya geri dönüşümsüz (irreversible=plastik) cevaplar oluşturan stres etkenleri, suyun yaşama ortamında kıt olması (fiziksel kuraklık) veya donma ve mineral eksikliği ya da fazlalığı nedeniyle (Greenway ve Munns, 1980) bitki tarafından yeteri kadar alınamamasından (fizyolojik kuraklık) kaynaklanabilir. Her iki kuraklık tipinin bitki fizyolojisi bakımından ortak özelliği, sitoplazmada “negatif su potansiyeli” görülmesidir.

3.1. Fiziksel Kuraklık (Su Kıtlığı)

Yaşama ortamında suyun kıtlaşmasına bağlı protoplazmada oluşan negatif su potansiyeli nedeniyle meydana gelen stres olup, su kıtlığı stres toleransı hemen hemen tüm bitki türlerinde görülmekle birlikte, miktarı türden türe çeşitlilik gösterir (Abdul Jaleel vd., 2007). Nitekim böylesi durumlara kserofitik ve mezofitik bitkiler, farklı stres cevaplarıyla adaptasyon sağlayarak başarılı olurlar.



Şekil 1. Abiyotik stres faktörlerine karşı bitki cevaplarının genel dinamikleri (Kosová vd., 2011).

3.1.1. Kserofitlerde Su Kıtılığı Stresi

Çöller ve stepler gibi su miktarının sürekli ya da dönemsel olarak çok düşük olduğu ortamlarda, stres cevapları (adaptasyonlar) geliştirmiş kserofit türler, yetersiz su stresine karşı **sakınma**, **kaçma**, **direnç** ve **katlanma** şeklinde, 4 farklı tip cevap geliştirmişlerdir (Levitt, 1980) (Tablo 1).

Çöllerde yaşayan ve su kıtlığı stresine “sakınma” tarzında cevap geliştirmiş

kserofitler, gerçekte geniş bir aralıktaki protoplazmik su potansiyeline sahiptirler. Sözelimi palmiyeler vahalarda yaşadıklarından, kökleri topraktaki su tabakasına rahatlıkla ulaşır. Nitekim *Prosopis glandulosa* Torr. (Fabaceae) ve *Medicago sativa* L. (Fabaceae) gibi, köklerini toprağın 7-10 m. derinliklerine kadar uzatabilen bitkiler, hiçbir zaman hücrelerinde “negatif su potansiyeli” yaşamazlar. Aksine bol miktarda su kullanabildikleri için “su harcamacıları” olarak da adlandırılırlar.

Tablo 1. Kserofit bitkilerin bazı yazarlar tarafından su kıtlığı stresine verdikleri cevaplara göre gruplandırılması (Salisbury ve Ross, 1992).

Bitki dokularının durumu				
Su stresi yok ya da çok az		Orta dereceli su stresi		Ekstrem su stresi
Kuraklıktan kaçınanlar Tek yıllık çöl bitkileri (efemeraller)	Su harcamacıları (derin kazık kök) <i>Medicago sativa</i> , Palmiyeler	Su biriktirenler (Sukkulentler; CAM metabolizmaları, yüzeysel kök sistemi, tuz salgılanması ve çiğ absorpsiyonu) Kaktüsler	Su koruyucuları (Suyu korumak için adaptasyonlar; küçük yapraklar, batık stomalar, tüylü oluş, yapraklarını dökme, protoplazmik çözeltiler: ozmoregülasyon) Bir çok kserofit bitki grubu.	Dehidrasyona toleranslı (Eukserofitler) tohumlar, bazı yosunlar, likenler, <i>Larrea divaricata</i>
Levitt'e göre;	Direnc Gösterenler			Tolerans Gösterenler
Shantz'a göre	Kaçınanlar	Sakınanlar	Direnenler	Katlanınanlar.
Daubenmair'e göre	Tek yıllıklar	Sukkulent olmayan çok yıllıklar	Sukkulent olanlar	

Yetersiz su durumunda ise, köklerini su tabakasına kadar uzatarak, “sakınma” tarzında bir cevap geliştirmişlerdir. Nitekim Terzi ve Kadioğlu (2006) *Ctenanthe setosa* (Rosc.) Eichler (Marantaceae) üzerinde yaptıkları bir araştırmada, kuraklık stresi boyunca bitkideki bağıl su içeriği azalırken, kök/sürgün oranında bir artışın olduğunu bildirmişlerdir.

Kserofit efemeraller ise, metabolizmaları oldukça farklı, tek yıllık, kısa ömürlü, geniş bir bitki grubu olup, kurak sezon boyunca tohum halinde kalarak, su kıtlığından “kaçan” bitkilerdir. Tohumları, yağmurlarla toprağın ıslandığı dönemlerde çimlenir ve topraktaki nem kaybolmadan çiçek, meyve ve tohumlarını oluşturarak, vejetasyon devrelerini kısa sürede tamamlarlar. Böylece çöllerde yaşamalarına rağmen, protoplazmalarında “negatif su potansiyeli” oluşmasına neden olabilecek, kurak dönemlerden “kaçarlar”(Salisbury ve Ross, 1992).

Kuraklığa “direnc” şeklinde cevap geliştiren bitkilere, kaktüsler gibi dokularında su depo edip, su kayıplarını ileri derecede azaltmış ve “krassulik asit metabolizmasına” (CAM) sahip, sukkulent bitkileri örnek verebiliriz. Örneğin *Agave americana* L. (Agavaceae) oldukça kalın kutikulasının yanında, stomalarını gündüz kapalı tutarak, sıcak ve kurak periyottaki su kaybını önler. Bir çöl sukkulenti olan *Ibervillea sonora* (S. Watson) Greene (Cucurbitaceae)’nin, herbaryumdaki bir örneğinin, 8 yılda ancak 7.5 kg’dan 3.5 kg’a düştüğü, bu süreçte bitki protoplazmasında aşırı negatif su potansiyelinin oluşmadığı ve dokularındaki su potansiyelinin -1.0 MPa (Mega Pascal: Bitki hücresinin su potansiyel= osmotik basınç değeri ve buna bağlı oluşan su çekim gücü) civarında seyrettiği belirlenmiştir (Salisbury ve Ross, 1992). Bazı kaktüsler ise “geniş yüzeyel kök sistemine” sahip olup, toprak yüzey nemini yağıştan hemen sonra toplayarak, sukkulent dokularında depolayabilir ve böylece kuraklık stresine karşı “direnirler”.

Periyodik olarak kuraklığa maruz kalan bazı türler ise, suyun yeterli potansiyele ulaştığı dönemlerde, gün boyu stomalarını açarak, krassulik asit metabolizmasından “C₃

fotosentezine” dönerler. Örneğin; *Clusia rosea* Jacq. (Clusiaceae) yağmur ormanlarında, yaşamına epifit olarak başlayan bir ağaçtır. Yağmurlu sezonlar arasındaki kurak dönemlerde, özellikle genç epifitler hava kökleri henüz yeterince gelişmediğinden su kıtlığı stresine maruz kalırlar. Bu dönemlerde bitkiler, hızla azalan nem oranına cevap olarak, C₃ yolundan CAM fotosentezine dönerler (Levitt, 1980).

Su kıtlığı stresine karşı “katlanma” tarzında cevap geliştirilmiş olan eukserofitler, protoplazmalarından aşırı su kaybetmelerine ve aşırı derecede negatif su potansiyeline maruz kalmalarına rağmen, dehidrasyon etkisine karşı tolerans gösterdikleri için ölmezler. Çünkü bazı kserofitik adaptasyonlara da sahip olmalarının yanında, diğerlerinden farklı olarak, aşırı negatif su potansiyeline düştüklerinde bile protoplazmaları canlılığını korur. Örneğin birçok kserofit tür için bile protoplazma su potansiyelinin %75-50’nin altına düşmesi öldürücü olurken, *Larrea divaricata* Cav. (Zygophyllaceae), protoplazmasındaki su potansiyeli %30 seviyesine kadar inmesine rağmen canlılığını koruyabilmektedir. Bunun yanında bir çok yosun ve eğrelti türü de eukserofit gruba dahil olup, su kıtlığı stresine “katlanma” şeklinde cevap geliştirmişlerdir (Örnek *Selaginella lepidophylla* (Hook. & Grev.) Spring) (Levitt, 1980).

3.1.2. Mezofitlerde Su Kıtlığı Stresi

Kserofitlere göre daha nemli habitatları tercih eden mezofitler de, su kıtlığı stresine karşı birçok cevap geliştirmişlerdir. Sözelimi; hücre büyümesindeki azalma, mezofitlerin su stresine karşı geliştirdikleri en duyarlı cevaptır. Dış su potansiyelinin -0.1 MPa veya daha az olması bile, mezofitlerin hücre büyümesini anlamlı oranda azaltmaktadır. Bu durumda geri dönüşümsüz hücre daralmaları ve buna bağlı sürgün ve kök büyümelerinde azalmalar görülür (Neumann vd., 1988; Sakurai vd., 1988). Hücre büyümesindeki azalmaya bağlı olarak, polisakkarit ve proteinlerin sentezindeki azalma nedeniyle, hücre duvarı sentezinde de bir azalma olur (Acevedo vd.,1971).

Yapılan laboratuvar çalışmalarında, negatif su potansiyelinin -0.3 ile -0.8 MPa (Mega Pascal) aralığında olduğu durumlar, ılımlı olarak kabul edilmiş ise de, -0.3 MPa dan itibaren, hücre metabolizmasında doğrudan veya dolaylı içsel cevapların oluşmaya başladığı görülmüştür. Sözgelimi bazı türlerde, negatif su potansiyelinin bu aralıktaki olduğu durumlarda, hücre bölünmesini teşvik eden ve bitki büyümesine katkı sağlayan sitokinin hormonunun, yapraklardaki miktarında azalmalar görülmektedir. Daha fazla negatif su potansiyellerinde ise, hücre protoplazmasında prolin amino asidinin ani bir artış gösterdiği, hatta bazı zamanlarda doku kuru ağırlığının %1'ini oluşturduğu belirlenmiştir (Salisbury ve Ross, 1992). Nitekim; Ayaz vd. (2000) *Ctenanthe setosa* üzerinde yaptıkları bir araştırmada, yapraklardaki fenolik asit artışının, su stresi ile uyarılan amino asit sentezinin artan seviyesine bağlı olabileceğini bildirilmişlerdir. Ayrıca türlere göre değişmekle birlikte, negatif su stresinin uzaması durumunda amino asit ve amidlerden özellikle betain'in, hücre protoplazmasında arttığı gözlenmiştir. Bu bileşiklerin ozmoregülatör gibi davranarak, hücre içi ozmotik basıncı artırıp su alınmasını kolaylaştırdıkları belirlenmiştir.

Mezofitlerin fazla negatif su potansiyeline maruz kalmaları, protoklorofil sentezlerinde inhibisyona neden olur. Nitekim Terzi ve Kadioğlu (2006) kuraklık stresinin erken döneminde, klorofil ve karotenoid içeriği ile klorofil stabilite indeksi azalırken, sonraki dönemlerde bu değerlerin arttığını bildirmişlerdir. Bunun yanında, su kıtlığı stresinin artmasına bağlı olarak özellikle fenilalanin, amino ligaz ve diğer bazı enzimlerin sentezi azalırken; alfa amilaz ve ribonükleaz enzimlerinin aktivitesinin arttığını da bildirmişlerdir. Bu durumda hidrolitik enzimlerin nişasta ve diğer bileşikler yıkarak, protoplazmadaki ozmotik potansiyeli, daha negatif hale getirdikleri ve bir çeşit ozmoregülasyonla su kıtlığına direndikleri düşünülmektedir. Mezofitlerde su kıtlığı etkisiyle nitrojen redüktaz enziminin etkinliğindeki düşüşe bağlı olarak, nitrojen fiksasyonu ve redüksiyonu da azalmakta, hatta enzim aktivitesindeki düşüşler sonucu,

hücre bölünmesinin bile inhibe edildiği bildirilmiştir (Salisbury ve Ross, 1992). Bunun yanında kuraklık stresine maruz kalan *Ctenanthe setosa*'nın fotosentetik pigment içeriğindeki değişim süreçlerinin tersine, lipid peroksidasyonunun önceleri artarken, kuraklığın sonraki dönemlerinde düştüğü bildirilmiştir (Terzi ve Kadioğlu, 2006).

Mezofitlerde, su kıtlığı stresine karşı geliştirilen yaygın bir cevap, stomaların kapanması ve böylece transpirasyon ve fotosentezin azaltılmasıdır. Fotosentezde görülen bu düşüşün, yalnızca su kıtlığına uyabilmek için stomaların kapanmasından dolayı mı, yoksa su kıtlığı stresine bir cevap olarak mı gerçekleştirildiği tartışmalıdır (Kaiser, 1987). Nitekim hafifletilmiş su stresine maruz kalmış mezofit bitkilerin, protoplazmalarındaki karbondioksit konsantrasyonunun yüksek düzeyde kaldığı gözlemlenmiştir. Bu durum CO₂ tüketiminin azalmasına bağlıdır ve fotosentezin kendisinin inhibe edildiğini gösterir. Genel olarak mezofitlerde, bir takım fotosentez enzimleri ve diğer metabolik aktiviteler, su kıtlığı stresinden direkt olarak etkilenmektedir (Vu ve Yelenosky, 1988) (Tablo 2). Nitekim, kuraklık stresine karşı geliştirilen cevapların, yaprak kıvrılması gibi anatomik ve morfolojik değişimlerin yanında, antioksidant enzim sistemi ile de yakından ilişkili olduğu bildirilmiştir (Terzi ve Kadioğlu, 2006).

Kserofitlerin genellikle geri dönüşümsüz adaptif cevaplar geliştirmiş olmalarına karşın mezofitler, su kıtlığı stresi karşısında hormonal geri dönüşümlü cevaplar geliştirmişlerdir. Yaygın görülen geri dönüşümlü cevaplardan birisi absisik asit (ABA) metabolizmasında gözlenmektedir. Nitekim, su kıtlığı stresine maruz kalmış mezofitlerin yaprak dokularında, ABA miktarının normalden 40 kat fazla olduğu ve bu değişimin kökler ve diğer dokularda daha az düzeyde olduğu belirlenmiştir. ABA'nın yapraklardaki artışı stomaların kapanarak transpirasyonun ve sürgün gelişiminin azalmasına neden olur. Bunun yanında absisik asidin düşük konsantrasyonları, köklerden alınan suyun artmasına ve böylece sürgünlerdeki su stresinin azalmasını

Tablo 2. Mezofit bitkilerin bazı metabolik özelliklerinin su stresine olan duyarlılık dereceleri (Hsiao, 1973)

Metabolizma tipi	Su stresine olan duyarlılık			Yorum
	Çok duyarlı		Az-çok duyarsız	
	Su stresi derecesi			
	0MPa	-1MPa	-2MPa	
Hücre büyümesi	_____	_____	_____	Doku gelişimi hızlı
Hücre duvar sentezi	_____	_____	_____	Doku gelişimi hızlı
Protein sentezi	_____	_____	_____	Etiole yapraklar
Protoklorofil sentezi	_____	_____	_____	
Nitrat redüktaz	_____	_____	_____	
ABA birikimi	_____	_____	_____	
Sitokinin seviyesi	_____	_____	_____	
Stoma açılması	_____	_____	_____	Türe göre değişir
CO ₂ asimilasyonu	_____	_____	_____	Türe göre değişir
Solunum	_____	_____	_____	
Prolin birikimi	_____	_____	_____	
Şeker birikimi	_____	_____	_____	

sağladığı da görülmüştür (Kriedemann ve Loveys, 1974).

Su kıtlığı stresine karşı oluşan ABA artışının, düşük turgor tarafından tetiklendiği düşünülmeyle birlikte, genel bir stres hormonu olan ABA'nın besin eksikliği veya toksitesi, tuzluluk, soğuk, su altında kalma gibi stres etkilerinde de yapraklarda arttığı gözlenmiştir. (Walton, 1980; Salisbury, ve Marinos, 1985). ABA tüm stres durumlarında, büyüme ve metabolizmayı azaltıcı etki yaparak, kaynakların korunmasını sağlamakta, böylece stres kalktığında oranı düşerek, metabolizmanın normale gelmesi sağlanmaktadır (geri dönüşümlü). Bunun yanında bitkilerde hava kirliliği, kök budanması, bitki patojenleri, transplantasyon ve kuraklık gibi stres faktörleri etkisiyle etilen üretiminin arttığı da gözlenmiştir (Jacksons, 1985).

Özellikle mezofitik bitkilerin negatif su stresleri -1.0 ila -2.0 MPa ya kadar olduğu dönemlerde sulanırsa, eski durumlarına döndükleri görülmüştür. Bu durum, su kıtlığı stresinin şiddetine rağmen, oluşturulan bazı cevapların geri dönüşümlü olduğunu gösterir.

3.2. Fizyolojik Kuraklık

Şiddetli soğuk bitki üzerinde doğrudan etkiyle fiziksel tahribat yaptığı gibi, topraktaki suyun

donmasına neden olarak bitki tarafından suyun alınamamasına da yol açar. Tuzlulukta ise çözünmeyle ayrılan moleküllerin iyonlarında su molekülleri tutularak, toprakta yüksek osmotik basınç oluşur ve su alınmadığı için, bitki her iki durumda da fizyolojik kuraklık stresine maruz kalır.

3.3. Ozmotik Düzenleme (Osmoregülasyon) ve Ozmotik Düzenleyiciler (Osmoregülatörler)

Bir çok farklı stres faktörlerine karşı bitkiler tarafında üretilen osmoregülatörlerin, hücre içindeki konsantrasyonu tuz oranı, su kıtlığının derecesi ve soğukun stres derecesine bağlıdır. Burada dikkati çeken halofit, kserofit ve mezofit bitkilerdeki osmoregülasyon mekanizmasının benzer olmasıdır (Flowers vd., 1977; Turner ve Madelaine, 1980; Jefferies, 1981) (Tablo 3). Sözgelimi prolin birikimi, sıcaklık, kuraklık ve açlık gibi streslere karşı tolerans parametresi olarak kullanılmaktadır (Abdul Jaleel vd., 2007). Bitkiler yüksek tuz konsantrasyonundan kaynaklanan, fizyolojik kuraklık stresine karşı, hücrelerinde prolin ve betain gibi proteinler ve çeşitli karbonhidrat kökenli osmoregülatörler üretilir, hücre içi ozmotik basıncını yükselterek cevap verirler (osmoregülasyon). Örneğin glisin betain maddelerinin birçok tarım bitkisinde tuzluluk stresine tepki olarak biriktirildiği

bilinmektedir (Ashraf ve Foolad, 2007; Abdul Jaleel vd., 2007). Çünkü hemen tüm ökaryotlarda NaCl_2 gibi tuzlar, enzimlerin yapısını bozduğundan, sitoplazma tolerans gösteremez. Buna karşın bitkiler, hücre içi ozmotik değerlerini yükseltmek için, yüksek oranda bulduklarında bile sitoplazmadaki enzimlerinin yapısını bozmayan, birçok ozmoregülatör organik madde üretirler.

3.4. Tuz Stresi

Toprak tuzluluğu, bitkisel tarımda dünya çapında görülen bir abiyotik stres kaynağıdır ve bu nedenle tarımsal bitkilerin verimini iyileştirmek amacıyla, onların tuz toleransı üzerine araştırmalar sürdürülmektedir (Zhu, 2001). Çöl, step ve diğer bölgelerdeki yaygın stres faktörlerinden birisi de, fizyolojik kuraklığa neden olarak büyümeyi sınırlayan, topraktaki yüksek tuz konsantrasyonudur. Çünkü bitki tuzlu topraklarda, negatif ozmotik potansiyel nedeniyle su elde etmenin zorluğu yanında, yüksek konsantrasyondaki sodyum, karbonat ve klorid iyonları ile temas etmek gibi, iki önemli stres etkisinde kalır.

“Euhalofit” bitkilerin yüksek konsantrasyondaki tuza “tolerans” ve “direnme” tarzında geliştirdikleri cevaplar oldukça ilginçtir. Ayrıca bu gruba dahil bitkilerin en iyi büyümelerini, tuz seviyesinin çok yüksek olduğu çöl veya deniz kıyısı ile tuzlu göllerde yaptıkları görülmüştür. Çünkü halofitler tuz stresine maruz kaldığında; tuzlanmanın zararlı

etkilerden korunmak için, bitki metabolizmasında bazı reaksiyonların gelişmesini başlatır. Örneğin sitoplazmadaki enzimlerin yapısını bozabilecek tuzlar, enerji harcanarak vakuole pompalandığından, bitki metabolizmasının “aktivasyonu” ve “verimliliği” artar. Ilımlı ortamlardaki halofitlerde böyle bir aktivasyon oluşmadığından, halofitlerin toplam verimlilikleri düşük olup, diğer türlerle rekabeti kaybederler (Flowers vd., 1977).

Atriplex triangularis Willd. (Chenopodiaceae) gibi “tuz biriktirici” (toplayıcılar) halofitler, tuz stresine karşı, hücre ozmotik potansiyelini negatif tutabilmek için, bünyelerinden ürettikleri tuzu, protoplazmalarında biriktirerek cevap verirler (Ungar, 1977). *Juncus acutus* L. subsp. *acutus* (Juncaceae) ise ortamda NaCl_2 konsantrasyonunun arttığı dönemlerde, hücre ozmotik potansiyelini negatif tutabilmek için, yapraklarında Mg^+ ve Ca^+ iyonları biriktirerek cevap oluşturabildiği için (Boscaiu vd., 2011) hem tuzcul hem de EC değeri düşük alanlarda yayılabilmektedir.

Mesembryanthemum crystallinum L. (Aizoaceae) gibi sukkulentler ise tuz stresine karşı, dokularına tuz alarak cevap verirler. Böylece hacim/yüzey oranları çok yüksek olduğundan, yapraklar ve diğer dokularına su alarak şişerler (Flowers vd., 1977). Tuzlu ortam stresine karşı geliştirilen bir diğer cevap; suyun tuzlu bataklıktan alındığı mangrov ormanlarındaki birçok bitki türü tarafından kullanılan “hızlı büyümedir”.

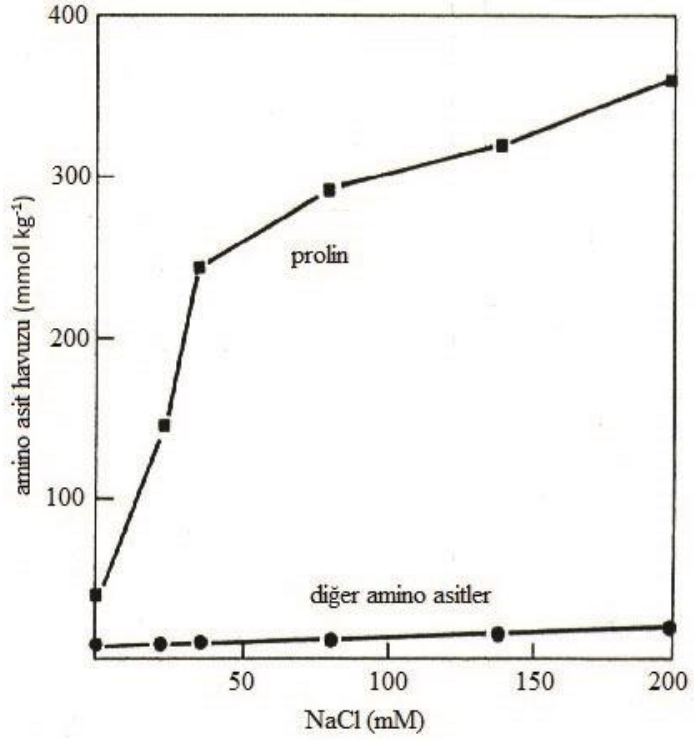
Tablo 3. Çeşitli canlı gruplarında görülen ozmoregülatörler (Flowers vd., 1977)

Canlı Grubu		Ozmoregülatörler
Bakteriler	Halofiller ve Halofil olmayanlar: <i>Klebsiella</i> , <i>Salmonella</i> , <i>Streptococcus</i>	Amino asit (prolin, glutamat, vs.)
	<i>Halobacterium salinarum</i> Harrison et Kenedy (ozmotik düzenlenme yok ve halofil bir Archaeobacterium)	NaCl_2
Fungi	<i>Chaetomium globosum</i> Kunze (karasal form)	Polihidrik alkoller (mannitol, arabitol, gliserol)
	<i>Saccharomyces rouxii</i> Boutroux (ozmofilik form)	Arabitol
Microalgler	<i>Chlorella pyrenoidosa</i> H.Chick (tatlı sularda)	Sukroz
	<i>Dunaliella</i> sp. (denizel halofilik)	Aminoasitler, gliserol
	<i>Scenedesmus obliquus</i> (Turpin) Kützing (tatlı sularda)	Karbonhidratlar: sukroz+rafinoz, glikoz, fruktoz)
Angiospermiler	Gilikofitler: <i>Chloris gayana</i> <u>Kunth</u> , <i>Hordeum vulgare</i> L.	Betain ve prolin
	Halofitler: <i>Aster tripolium</i> L., <i>Salicornia fruticosa</i> L., <i>Triglochin maritima</i> L., <i>Mesembryanthemum nodiflorum</i> L.	Prolin
	Halofitler : <i>Atriplex spongiosa</i> F. Muell, <i>Sueda monoica</i> , Forssk. <i>Spartina townsendii</i> H. et J. Groves	Betain

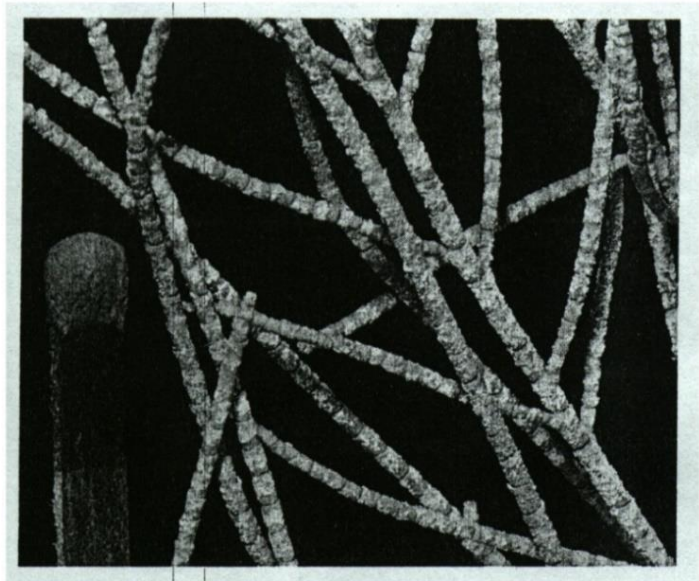
Bunlar oldukça tuzlu bataklık ortamlarındaki tuzu, toksik etkileri nedeniyle bünyelerine alamazlar. Bunun yerine hiç bir toksik etki oluşturmayan prolin, galaktosil, gliserol, glisin betain ve diğer bazı amino asitleri sentezleyip ozmoregulator olarak kullanır ve ozmotik potansiyellerini artırır (Stewart ve Lee, 1974; Chen ve Murata, 2008). Örneğin, tuz stresi altındaki bitki gelişimi performansıyla prolin birikimi arasında bir

korelasyon mevcuttur (Vinocur ve Altman, 2005) (Şekil 2). *Tamarix pentandra* Pall. (Tamaricaceae) gibi halofitler, hücre içi tuz konsantrasyonunu sabit tutmak için fazla tuzu, yaprak yüzeyinden sızdırarak dışarıya atarlar. (Şekil 3). *Atriplex spongiosa* F.Muell. (Chenopodiaceae) gibi halofitlerin ise yaprak yüzeylerindeki fazla tuz, bir veya iki hücreli tuz bezlerinde biriktirilir (Şekil 4).

Şekil 2. *Triglochin maritima* L. (Juncaginaceae)'da farklı tuzluluk şartlarında prolin ve diğer amino asitlerin birikimi (Stewart ve Lee, 1974).



Şekil 3. *Tamarix pentandra* yaprak yüzeyinde salgılama sonucu birikerek “kabuklaşmış” tuz birikimi (Salisbury ve Ross, 1992).

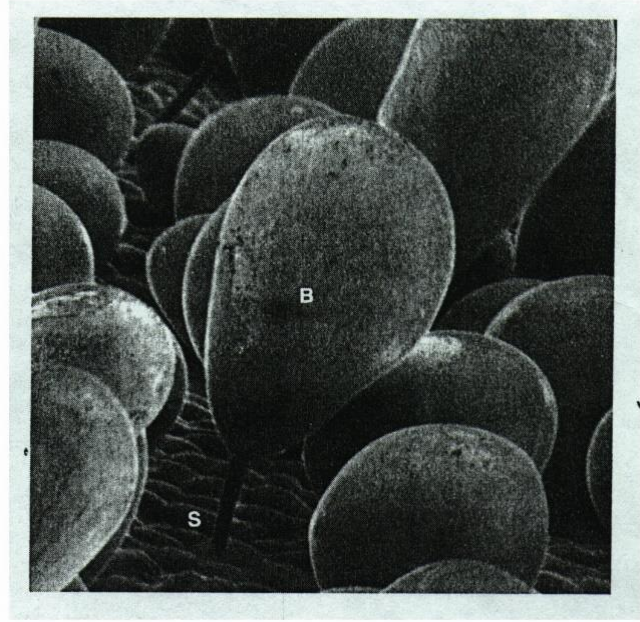


Tuz ister yaprak yüzeyinden dışarı atılsın, isterse bez hücreleri içinde biriktirilsin, her ikisinde de ortak mekanizma, Na^+ iyonlarının vakuollere veya ekstraselüler alana doğru hareket ederken, H^+ iyonlarının bunların yerine taşınmasıdır. (Salisbury ve Ross, 1992)

Yaprak yüzeyinden tuz bezleriyle tuz salgılayarak, stres cevabı oluşturmuş diğer bir örnek, Kuzey Şili'nin Atacama Çölü'ndeki

sukkulentimsi bir çalı olan *Nolana mollis* (Phil.) I.M.Johnst. (Solanaceae) tir. Bölgede yıllık yağış 25 mm'den az olmasına karşın, yoğun sis nedeniyle %80 oranında nisbi nem vardır ve bitkinin yaprakları her zaman ıslaktır. Bulgulara göre bünyeye geçen tuz, bitkinin yaprak yüzeyindeki tuz bezlerinden, sekresyonla salgılanmakta ve böylece atmosferik nemin higroskopik olarak emilmesi sağlanmaktadır (Mooney vd., 1980).

Şekil 4. *Atriplex spongiosa* yaprak yüzeyindeki tuz salgı hücreleri (S) ve tuz biriktirilen tuz keselerinin elektron mikroskop görüntüsü (B) (Troughton ve Donaldson, 1972).



Burada açıklığa kavuşturulması gereken sorun, tuz iyonlarına bağlanan suyun bitki bünyesine nasıl alındığıdır. Bunun için iki yöntem önerilmektedir: Biri su moleküllerinin yapraklar vasıtası ile direkt alınması, diğeri ise bu tuzlu çözeltinin zemine düşerek, kökler vasıtası ile bünyeye alınmasıdır. Diğer su alınma yönteminin ise *Arachnida*'da olduğu gibi, enerji harcanmasına ihtiyaç gösteren mekanizmalar olduğu düşünülmektedir (Mooney vd., 1980).

4. Isıya Bağlı Stres

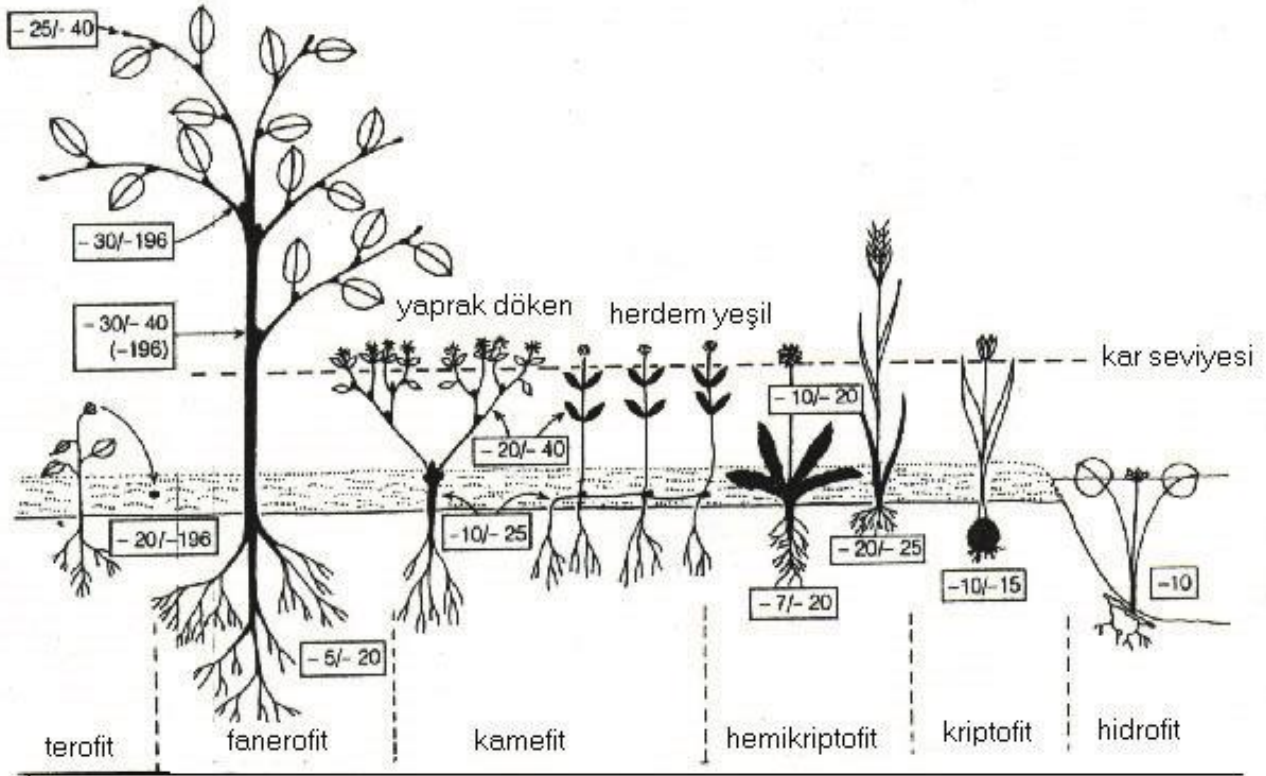
Her ne kadar ekosistemlerin verimliliği, tüm çevresel faktörlerin ortak etkisiyle belirlenmekte ise de sıcaklık, bitkilerin metabolizmasını etkileyen en önemli faktörlerdendir. Genel olarak her bitki türünün kendine özgü maksimum, minimum ve optimum sıcaklık değerleri mevcuttur.

Çünkü türün doğal ortamındaki varlığı, sıcaklık sınırına olan dayanıklılığına bağlıdır. Yalnız burada dikkat edilmesi gereken, aktif büyüme dönemindeki ısı istek limiti ile diğer dönemlerdeki ısı limitleri farklıdır. Genel olarak söylemek gerekirse bitki gelişimi için alt ve üst sıcaklık sınırı türden türe ve türün fenolojik dönemine göre değişmektedir (Şekil 5).

Burada, bitkilerin soğuk stresine karşı geliştirmiş olduğu cevaplara geçmeden önce, bitkisel donma ve aklımasyon (iklimsel alıştırma) kavramlarının açıklanması gerekir.

4.1. Bitkisel Donma

Bir bitkinin donması; hücre içindeki suyun soğuk stresi etkisiyle, genişlemesi ve donmaya bağlı olarak hücre duvarının parçalanması sonucu, bitkinin ölmesi demektir.



Şekil 5. Raunkiaer'in belirlediği bitkisel hayat formlarının, donma stersine dayanabildikleri sıcaklık aralıkları (kışın kalıcı kısımlar koyu gösterilmiştir) (Larcher, 1995)

Gözlemlere göre bitkisel dokularda, donma sonucu oluşan buz kristalleri, dehidrasyon nedeniyle ekstraselüler alanlarda oluştuğu için, bitki hücresi düşük sıcaklıklarda genişleyeceğine daralmaktadır. Nitekim, doğal olarak donmuş bir bitkinin canlı hücreleri içinde, hiç bir buz kristali gözlenmemiştir. Bununla birlikte ekstraselüler alandaki donmuş suyun erimesi sırasında membranlara zarar verdiği fakat, tamamen parçalanmasına ve hücre duvarının tahrip edilmesine yol açmadığı da belirlenmiştir (Salisbury ve Ross, 1992).

Sonuç olarak söylemek gerekirse, düşük sıcaklık stresinde buz kristalleri, ekstraselüler alanlarda oluşmaya başladığı için, hücre içerisindeki su ekstraselüler alanlara diffüze olur ve buz kütlelerinde toplanır. Suyun plazmalemmadan dışarı çıkmasıyla hücre dehidrasyona maruz kalır ve hücre içerisindeki ozmotik konsantrasyonun artmasıyla, sitoplazma ozmotik bir sistem olarak işlev görür. Donmaya dayanıklı türlerde, ekstraselüler alandaki buz kristalleri tekrar erimeye başladığında, su tekrar

hücrelere alınarak metabolizmaya geri dönmektedir. Soğuğa alıştırılmamış, yani kısa sürede hızlı sıcaklık düşmesine maruz kalmış bitkilerde ise, donmaya bağlı hücre membranı ve diğer organellerde hasarlar olduğundan su hücrelere geri alınamaz ve metabolizma tekrar başlayamaz (Steponkus, 1984).

4.2. Aklimasyon (Alıştırma)

Bitkiler çeşitli stres faktörlerine karşı farklı cevaplar geliştirerek hayatta kalabilirler ki "aklimasyon" (alıştırma) bunlardan biridir. Büyüme şartlarındaki değişimler, genellikle yeni bir iç denge evresi elde etmeyi amaçlayan metabolik yolların ayarlanmasını gerektirir ve fazladan enerjiye ihtiyaç gösteren bu süreç (Kosová vd., 2011) genellikle aklimasyon olarak adlandırılır (Mittler, 2006; Suzuki ve Mittler, 2006). Özellikle otsu türler, aktif büyüme döneminde -1 ila -5°C arasındaki soğuk stresinden zarar görmekte veya ölmekteyken, aklimasyon (alıştırma) sayesinde, -23°C ve altındaki soğuklarda bile canlılıklarını koruyabilir duruma gelirler. Çünkü aklimasyon sırasında

hücre zarı ve duvarı, ekstraselüler alandaki buz ile hücre içindeki süper soğutulmuş su arasında izolasyon sağlayarak, ekstraselüler alanda oluşan buz kristallerinin hücre içine geçmesini engeller. Aklimasyon, günler boyunca ve giderek düşen sıcaklık değerlerine maruz kalınması sonucu kazanılırken bazı türlerde, kısa gün uzunluğu da aklimasyonu teşvik eder.

Donmaya karşı dayanıklılık sağlayan aklimasyon, ışık ve fotosentezden sağlanan enerjiye ihtiyaç gösteren bir metabolik aktiviteyle kazanılır. Nitekim soğuğa alışma (aklimasyon) döneminde bazı özel proteinlerin üretildiği belirlenmiştir. *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae) türünün soğuğa aklime olmuş dayanıklı bireylerinde, yeni polipeptit örnekleri tespit edilmiştir. Başka bir çalışmada soğuk stresinde maruz kalmış tilakoid membranların, donma etkilerinden korunmasında proteinlerin, sukrozdan birkaç kat etkili olduğu bulunmuştur (Salisbury ve Ross, 1992).

4.3. Soğuk Stresi ve Geliştirilen Cevaplar

Şiddetli soğuk stresine karşı, bitki türleri tarafından geliştirilen fizyolojik cevaplar iki grupta toplanabilir. Bunlar 1- Ekstraselüler alanda buz oluşturarak hızlı su dehidrasyonunu sağlamak (tolerans). 2- Şok soğuma yönteminde olduğu gibi intraselular alanda küçük buz kristalleri oluşturmak (sakınma).

Hava sıcaklığının aşırı düştüğü bölgelerdeki birçok tür ekstrem soğuklardan, toprak veya kar altında kalarak korunan yeraltı meristemleri sayesinde canlı kalabilirler. Bu tip bitkiler soğuğa karşı “dayanmak” yerine soğuktan “sakınmakta” veya “kaçmaktadırlar”. Soğuğa karşı “tolerans” şeklinde cevap geliştiren türler ise, düşük sıcaklıklarda ekstraselüler alanlarda bir miktar buz oluşturarak cevap verirler (Levitt, 1980; Steponkus, 1984; Sakai ve Larcher, 1987). Bu durumda, bünyesinde daha fazla donmuş su bulundurabilenler, diğerlerine göre soğuğa daha dayanıklı türler olarak tanımlanır.

Büyüme döneminde hava sıcaklığı donma noktasına yakın değerlere düşerse, bitkinin soğuk stresine cevap geliştirmesi gereklidir. Nitekim orta kuşak bölgelerde, soğuk stresinden kaynaklanan tahribatlar, önemli kayıplara neden olurken, kutup bölgelerindeki bir çok tür ekstrem soğuklara tolerans gösterebilmektedir. Her ne kadar aşırı soğuk stresine duyarlı ve dayanıklı türlerin, hücre protoplazmaları arasında önemli farklılıklar yoksa da, dayanıklı olanların protoplazmalarında, soğuk stresine karşı bir takım ozmoregülatörler oluşturulmasının yanında, hücre membran sistemleri ve bu membran sistemiyle ilişkili proteinlerde de değişiklikler meydana gelmektedir. Bitkilerin soğuk stresine karşı membranlarında meydana gelen değişimler hakkında bir çok görüş öne sürülmüştür. Yapılan araştırmalara göre, soğuk stresi karşısında oluşan ozmoregülatör proteinler, diğer stres etkileri karşısında da oluşturulabilmektedir. Örneğin bitki plazmalemmasındaki düşük sterol/fosfolipid oranı, çift katlı lamelleri donma esnasında oluşan dehidrasyon sürecinde karalı halde tutabilir. Fakat konuya ilişkin kanıtlar çelişkilidir (Salisbury ve Ross, 1992).

4.3.1. Derin Süper Soğutma ve Buz Çekirdeklenmesi (Nükleasyonu)

Buz çekirdeği bitki hücresi ebatlarındaki küçük su hacimlerinde oluşmadığı için, yaprak döken birçok ağaç türünün ksilem dokularındaki su ve dormant tomurcukları, hava sıcaklığı -40°C'ye düşse bile donmaz. Bu olaya “derin süper soğutma” denir. Nitekim hava boşlukları, kuru hücre duvarları ve plazmalemmalarla birbirinden izole halde bulunan soğuğa alışmış ksilem hücreleri içindeki su, birçok çözünmüş madde içerir ve damlacıklar halinde bulunur. Bu nedenle, buz kristalleri hücreler arası boşluklarda oluşur ve bu sayede dokular zarar görmez. Nitekim, kuzey yarı kürenin boreal ormanlarının yaygın ağaçlarından olan *Alnus* sp. *Populus* sp ve *Salix* sp. türleri, şiddetli soğuk stresine karşı bu tip bir cevap geliştirmişlerdir. Çünkü aşırı soğuk stresine maruz kalınca, ekstraselular alanlardaki su donmasına karşın, hücre protoplazması donma ile oluşan dehidrasyona tolerans gösterir. Böylece buz

oluşumuna bağlı, hücreden ekstraselular alanlara doğru olan su kaybı, hücre içi sınırlı değerlere ulaşınca dek sürer. Sıvı nitrojenle yapılan soğutma testlerinde, bu yöntemi kullanan dormansi durumundaki kışa dayanıklı türlerin, -196°C'ye kadar canlılığını korudukları, fakat aynı türlerin, aktif büyüme döneminde -3°C'lik bir sıcaklıkta bile öldükleri görülmüştür. Bu bitkilerin aktif büyüme döneminde düşük sıcaklıklarda ölmelerinin nedenlerinden biri, iklimasyonun henüz olmayışıdır (Salisbury ve Ross, 1992). Bir diğer önemli neden ise organik madde sentezinin yoğun olduğu bu dönemde, suya olan ihtiyaç oldukça fazladır ve protoplazmanın dehidrasyonla su kaybına toleransı minimum seviyededir (Burke vd., 1976).

4.3.2. Hafif Soğuk Stresi (Üşüme)

Her bitki türünün kendine özgü üşüme derecesi, yani metabolik aktivitesinin durduğu bir sıcaklık değeri vardır. Özellikle soğuğa duyarlı bitkilerde, üşüme stresine karşı geliştirilmiş anahtar cevap, kritik sıcaklıkta hücre zarında bulunan doymuş ve doymamış yağ asidi oranlarında oluşan değişimlerdir (Graham ve Patterson, 1982). Bu nedenle soğuğa duyarlı bitkilerin, soğuk stresine karşı tolerans geliştirme yetenekleri, doymuş ve doymamış yağ oranlarını değiştirebilme yeteneği ile doğrudan ilgilidir. Nitekim hücre zarındaki lipidlerin katılarak kristalleşmeye başladığı kritik ısı değerinde üşüme başlar. Çünkü sıvı mozaik-lipid yapısındaki hücre zarı **likit-kristal** durumunda iken, enzimler optimal aktivitededir ve permeabilite kontrol altındadır. Kritik sıcaklığın altında ise membran lipidleri **kristal-likit** hale dönüşür ve bu değişim sonucu, membranın por ve kanallarındaki permeabilite artar. Bu durumda hücre içi çözelti dengesi bozulur ve üşümeden dolayı hasara uğramış hücre ve organellerin membranlarında, iyon ve diğer çözümlerin sızması ve ayrıca proton transport mekanizmasında da bozulmalar görülür (Yoshida vd., 1979). Bu nedenle doymamış yağ asidi oranındaki bir artış, hücre zarının daha düşük sıcaklıklarda fonksiyonel kalmasını sağlayabilir.

Üşümeyle ilişkili değişimler geri dönüşebilir olduğu için, sıcaklık kısa süre sonra artarsa, membran yeniden likit-kristal haline dönebilir. Fakat üşüme stresi uzun süreli ve ağır olursa, metabolit yapımına ilişkin negatif-geri besleme mekanizması işlemeceğinden, sitoplazmada metabolit birikimi artar. Ayrıca membran sistemlerinden madde transportu, kontrolsüz olarak ve yüksek miktarda olur ve bitki zarar görüp ölebilir. Bunun yanında, bazı kültür bitkilerinin yağ asidi oranları aynı olmasına rağmen, düşük sıcaklık stresinde, sitoplazmada biriken metabolitlere farklı duyarlılık göstermeleri nedeniyle, soğuğa duyarlılıkları da farklıdır.

4.4. Yüksek Sıcaklık Stresi

Bitkiler genel olarak 44-55°C sıcaklıklarda ölmesine karşın, bazı türler daha yüksek sıcaklıklara tolerans gösterebilmektedirler. Sözgelimi California Ölü Vadi'deki *Tidestromia oblongifolia* (S. Watson) Standl. (Amaranthaceae) türüne ait toprağın hemen üstündeki gövde dokularının, bu sıcaklık değerlerinin çok üstünde, optimal fotosentez yapabildiği belirlenmiştir. Bunun yanında ülkemiz florasında da yayılış gösteren *Carex humilis* Leyss. (Cyperaceae) ve *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng. (Poaceae) türlerinin, 65-75°C'de bile canlılığını koruduğu görülmüştür (Larcher vd., 1989).

Yüksek sıcaklık stresi, bitkilerin özellikle fotosentetik reaksiyonları üzerinde etkili olmaktadır. Fotosentetik sistemin yüksek sıcaklık stresine en duyarlı bölümü, fotosistem-2 bileşiklerinin üzerinde bulunduğu tilakoid membranlardır. O nedenle yüksek sıcaklık, öncelikle fotokimyasal reaksiyonlar, özellikle de karbon metabolizmasının enzimleri üzerinde olumsuz etki oluşturmaktadır. Bunun sonucunda enerji, fotorespirasyonla boşa harcanmakta ve karbondioksit asimilasyonu ile üretilenden çok harcanmaktadır. Bunun yanında bazı türler iklimasyon sayesinde, kısa zaman içinde oluşan yüksek sıcaklıklara karşı, hızlı bir adaptif düzenlenmeyi de gerçekleştirebilmektedir (Salisbury ve Ross, 1992).

Yüksek sıcaklık stresine dayanıklı bitkilerde tespit edilen önemli bir cevap, eukserofitlerde olduğu gibi, yüksek seviyede hidrasyon suyu ve yüksek protoplazmik viskozitedir. Bunun yanında yüksek sıcaklık stresine adapte olmuş bitkiler, yüksek oranda fotosentez yapabilme yeteneğinde olup, böylece sentez oranının yıkım oranına eşit olmasını sağlayarak, amonyak zehirlenmesinden kurtulurlar.

4.4.1. Sıcak Şok (Heat-Shock) Proteinleri

Birçok organizma yüksek sıcaklık stresine karşı, yeni proteinler sentezleyerek cevap geliştirmişler ki bunlara ısı şoku proteinleri (HSP =Heat-Shock Proteins) denir. Isı-şok proteinleri birçok hücrel faaliyetlerden, örneğin proteinlerin katlanmasından, toplanmasından, translokasyonundan ve parçalanmasından, proteinlerin ve membranların kararlı yapıya kavuşturulmasından sorumludurlar ve stres şartlarında proteinlerin yeniden düzenlenmesini sağlayabilirler. Sıcaklık stresi karşısında normal protein yapılımasını oluşturdukları ve bozulan hücrel iç dengeyi yeniden sağladıkları için, bitkileri strese karşı korumada çok önemli bir rol oynarlar (Wang vd., 2004). Fakat sıcak şoku proteinlerinin üretimi sırasında, diğer birçok proteinin üretimi de inhibe edilmektedir. Sıcak şoku proteinlerinin molekül ağırlıkları, 15-70 kilodalton arasında olup, bitkiler ve diğer canlı gruplarında farklılıklar gösterir. Yapılan araştırmalarda sıcak şoku proteinlerinin, bitki tarafından çok hızlı üretildiği; sözgelimi 20 dakika içerisinde, 28°C'den 41°C'ye ani sıcaklık artışında, hücre toplam proteinlerinin önemli bir kısmını, sıcak şoku proteinlerinin oluşturduğu, 3-4 saat boyunca sentezlerinin devam ettiği, fakat 8 saat sonra sıcaklığın ilk seviyesindeki oranda oldukları belirlenmiştir. Sıcak şoku proteinleri, doğrudan sıcaklık artışıyla orantılı olarak oluşturulur ve normal sıcaklığa döndükten 3-4 saat sonra, artık üretilmediği ve birçoğunun hala ortamda stabil kaldığı tespit edilmiştir.

Yapılan bir çalışmada sıcaklık stresi etkisiyle, sıcak şoku proteinlerinin üretimiyle ilgili olarak, mRNA metabolizmasında bir artış belirlenmiştir. Sıcak şoku proteinlerinin, enzimleri ve nükleik asitleri denaturasyondan

koruyarak, bitkinin yüksek sıcaklık stresine karşı toleransını oluşturduğu anlaşılmaktadır. Sıcak şoku proteinlerinin üretilmediği yüksek sıcaklıklarda ise, hücre membranının daha permabl duruma geçmesi nedeniyle, dışarıdan sitoplazma ve vakuole giren spesifik metal iyonlarının nükleik asit sarmalını açtıkları (bozdukları) tespit edilmiştir (Burke ve Orzech, 1988).

5. Diğer Stres Etkileri ve Cevap Proteinleri

Yapılan bir araştırmada soya fasulyesi fidelerinin, 50-75mM arsenik ile birkaç saat muameleden sonra, sıcak şoku proteinlerine benzer proteinler ürettiği gözlemlenmiştir (Key vd., 1985). Ayrıca fazla su (boğulma) stresine maruz kalan bitkilerin de protein ve mRNA metabolizmalarında artış olduğu fakat, üretilen proteinlerin sıcak şoku proteinlerinden farklı olduğu görülmüştür. Bir başka çalışmada ise nitrojen fikse eden Cyanobacteria'lardan *Anabaena*'nın sıcaklık şoku, tuzluluk ve ozmotik stres etkileriyle, 15 yeni polipeptit üretiminin indüklendiği belirlenmiştir. Bunlardan 4'ü sadece sıcaklık şoku esnasında, 4 tanesi ise bu üç stresin etkisi altında da üretilmiştir (Bhagwat ve Apte, 1989). Ayrıca değişik bitki gruplarının, ağır metaller ve ultraviyole ışın streslerine karşı da bazı özel proteinler ürettikleri belirlenmiştir (Ramagopal, 1987; Bray, 1988; Bensen vd., 1988; Raineri vd., 1989).

6. Sonuç

Bitkiler stres etkeni olarak algıladıkları abiyotik tüm çevresel faktörlere karşı geri dönüşümlü veya geri dönüşümsüz birçok cevaplar geliştirerek hayatta kalmaya çalışırlar. Geliştirilen cevaplar stres faktörünün boyutlarına ve bitkinin genetik ve ontojenik özelliklerine göre değişir. Böylece bitkiler geliştirdikleri stres cevapları sayesinde hayatta kalmak için yaşadıkları çevrenin faktörlerine karşı uyum sağlayabilmektedirler.

7. Kaynaklar

Abdul Jaleel, C., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Sankar, B., Gopi, R., Somasundaram, R. ve

- Panneerselvam, R., 2007. Alterations in osmoregulation, antioxidant enzymes and indole alkaloid levels in *Catharanthus roseus* exposed to water deficit, Colloids and Surfaces B: Biointerfaces, 59, 150-157.
- Acevedo, E., Hsiao, T. C. ve Henderson, D. W., 1971. Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes in water status, Plant Physiology, 48, 631-636.
- Ashraf, M. ve Foolad, M. R., 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance, Environmental and Experimental Botany, 59, 206-216.
- Ayaz, F. A. , Kadioğlu, A. ve Turgut, R., 2000. Water stress effects on the content of low molecular weight carbohydrates and phenolic acids in *Ctenanthe setosa* (Rosc.) Eichler (Marantaceae), Canadian Journal of Plant Science, 80, 373-378.
- Bensen, R. J., Boyer, J. S. ve Mullet J. E., 1988. Water deficit-induced changes in ABA, growth, polysomes, and tRNA in soybean hypocotyls, Plant Physiology, 88, 289-294.
- Bhagwat, A. A. ve Apte, S. K., 1989. Comparative analysis of proteins induced by heat shock salinity, and osmotic stress in the nitrogen fixing Cyanobacterium sp. strain L-31, Journal of Bacteriology 171 (9), 5187-5189.
- Boscaiu, M., Ballesteros, G., Naranjo, M. A., Vicente, O. ve Boira, H., 2011. Responses to salt stress in *Juncus acutus* and *J. maritimus* during seed germination and vegetative plant growth, Plant Biosystems, 145 (4), 770-777.
- Bray, E. A., 1988. Drought-and-ABA induced changes in polypeptide and mRNA accumulation in tomato leaves, Plant Physiology, 88, 1210-1214.
- Burke, M. J., Gusta, L. V., Quammer, H. A., Weiser, C. J. ve Li, P. H., 1976. Freezing and injury in plants, Annual Review of Plant Physiology, 27, 507-528.
- Burke, J. J. ve Orzech Usda-Ars, K. A., 1988. The heat-shock response in higher plants: A biochemical model, Plant, Cell and Environment, 11, 441-444.
- Chen, T. H. ve Murata, N., 2008. Glycinebetaine: an effective protectant against abiotic stress in plants, Trends in Plant Science, 13, 499-505.
- Flowers, T. S., Troke, P. F. ve Yeo, A. R., 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes, Annual Review of Plant Physiology, 28, 89-121.
- Graham, D. ve Patterson, B. D., 1982. Response of plants to low nonfreezing temperatures: Proteins, metabolism, and acclimation, Annual Review of Plant Physiology 33, 347-372.
- Greenway, H. ve Munns, R., 1980. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes, Annual Review of Plant Physiology, 31, 149-190.
- Hirayama, T ve Shinozaki, K., 2010. Research on plant abiotic stress responses in the post-genome era: past, present and future, The Plant Journal, 61, 1041-1052.
- Hsiao, T. C., 1973. Plant responses to water stress, Annual Review of Plant Physiology, 24, 519-570.
- Jacksons, M. B., 1985. Ethylene and responses of plants to soils waterlogging submergence, Annual Review of Plant Physiology, 36, 145-174.

- Jefferies, R. L., 1981. Osmotic adjustment and the response of halophytic plants to salinity, Bio Since, 31 (1), 42-46.
- Kaiser, W. M., 1987. Effects of water deficit on photosynthetic capacity, Physiologia Plantarum, 71, 142-149.
- Key, J. L., Kimpel, J., Vierling, E., Lin, C., Nagao, R. T., Czarnecka, E. ve Schöffl F., 1985. Physiological and molecular analysis of the heat-shock response in plants. Changes in Eukaryotic Gene Expression in Respons to Environmental Sress. Atkinson B. G. and Walden, D. B. (eds.), Academic Press, New York, pp. 237-348.
- Kosová, K., Vítámvása, P., Prášila, I. T. ve Renaut, J., 2011. Plant proteome changes under abiotic stress - Contribution of proteomics studies to understanding plant stress response, Journal of Proteomics, 74, 1301-1322.
- Kriedemann, P. E. ve Loveys B. R., 1974. Hormonal meditations of plant responses to environmental stress. Mechanism of Plant Growth. Bieleski. R. L., Ferguson, A. R. and Creswell, M. M. (eds.), The Royal Society of Regulation of New Zeland, Wellington, pp. 461-465.
- Larcher, W., Holzner, M. ve Pichler, J., 1989. Temperaturresistenz inneralpiner trockenrasen (Temperature resistance of Graminoid from a dry valley of the Central Alps), Flora, 183, 115-131.
- Larcher, W. 1995. Physiological Plant Ecology. Springer, Berlin, 506p.
- Levitt, J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses: Chilling, freezing, and high temperature stresses. Second Ed., Vols. I II. New York and London Academic Press, ISBN 10: 0124455018, 497p.
- Mittler, R. 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination, Trends Plant Science, 11, 15-19.
- Mooney, H. A., Gulmon, S. L., Ehleringer, J. ve Rundel, P. W., 1980. Atmospheric water uptake by an Atacamo desert shrub, Science, 209, 693-694.
- Neumann, P. M., Van Volkenburgh, E. ve Cleland, R. E., 1988. Salinity stress inhibits bean leaf expansion by reducing turgor, not wall extensibility, Plant Physiology, 88, 233-237.
- Raineri, A., Bernardi, P., Lanese, R. ve Soldatini, G. F., 1989. Change in free amino acid content and protein pattern of maize seedling under water stress, Environmental and Experimental Botany, 29(3), 351-357.
- Ramagopal, S., 1987. Messenger RNA changes during drought stress in maize leaves. Journal of Plant Physiology, 129, 311-317.
- Sakai, A. ve Larcher, W., 1987. Frost survival of plants. Responses and adaptations to freezing stress. Springer- Verlag, Berlin, Heidelberg, 321p.
- Sakurai, N. ve Kuraishi, S., 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 Physiology, 29(8), 1337-1344.
- Salisbury, F. B. ve Marinos, N. G., 1985. The ecological role of plant growth substances. Encyclopedia of Plant Physiology, Vol. 11, Hormonal regulatin of development, III: Role of Environmental Factors. Pharis, R.P. ve Reid, D.M. (eds.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 707-776.

- Salisbury, F. B. ve Ross, C. W. 1992. Plant Physiology. 4.ed. Wadsworth Publishing Company, Belmont, 682p.
- Shulaeva, V., Cortesa, D., Miller, G. ve Mittler, R. 2008. Metabolomics for plant stress response, Physiologia Plantarum, 132, 199-208.
- Steponkus, P. L., 1984. Role of the plasma membrane in freezing injury and cold acclimation, Annual Review of Plant Physiology, 35, 543-584.
- Stewart, G. R. ve Lee, J. A., 1974. The role of proline accumulation in halophytes, Planta, 120, 279-289.
- Suzuki, N. ve Mittler, R., 2006. Reactive oxygen species and temperature stresses: a delicate balance between signaling and destruction, Physiologia Plantarum, 126, 45-51.
- Terzi, R. ve Kadioğlu, A., 2006. Drought stress tolerance and the antioxidant enzyme system in *Ctenanthe setosa*, Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica, 48 (2), 89-96.
- Troughton, J. ve Donaldson, L. A., 1972. Probing plant structure: a scanning electron microscope study of some anatomical features in plants and the relationship of these structures to physiological processes. London, Chapman & Hall, 116 p.
- Turner, N. C. ve Madelaine, M. J., 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. Turner, N. C. and Kramer P. J. (eds.), Wiley-Interscience, New York, pp. 87-103.
- Ungar, I. A., 1977. The relationship between soil water and plant water potential in two inland halophytes under field conditions, Botanical Gazette, 138, 498-501.
- Vinocur, B. ve Altman, A., 2005. Recent advances in engineering plant tolerance to abiotic stress: achievements and limitations, Current Opinion in Biotechnology, 16, 123-132.
- Vu, J. C. V. ve Yelenosky, G., 1988. Water deficit and associated changes in some photosynthetic parameters in leaves of "valencia" orange (*Citrus sinensis* [L.] Obseck), Plant Physiology, 88, 375-378.
- Walton, D.C., 1980. Biochemistry and physiology of abscisic acid, Annual Review of Plant Physiology, 31, 453-489.
- Wang, W., Vinocur, B., Shoseyov, O. ve Altman, A., 2004. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response, Trends in Plant Science, 9(5), 244-252.
- Wasternack, C., 2007. Jasmonates: An update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development, Annals of Botany, 100, 681-697.
- Yoshida, S., Niki, T. ve Sakai, A., 1979. Possible involvement of the tonoplast lesion in chilling injury of cultured plant cells. Low Temperature in Crop Plants. J. M. Lyons, Graham, D. ve Raison, J. K. (eds.), Academic press, New York, pp. 275-290.
- Zhu, J.K., 2001. Plant salt tolerance, Trends in Plant Science, 6 (2), 66-71.