

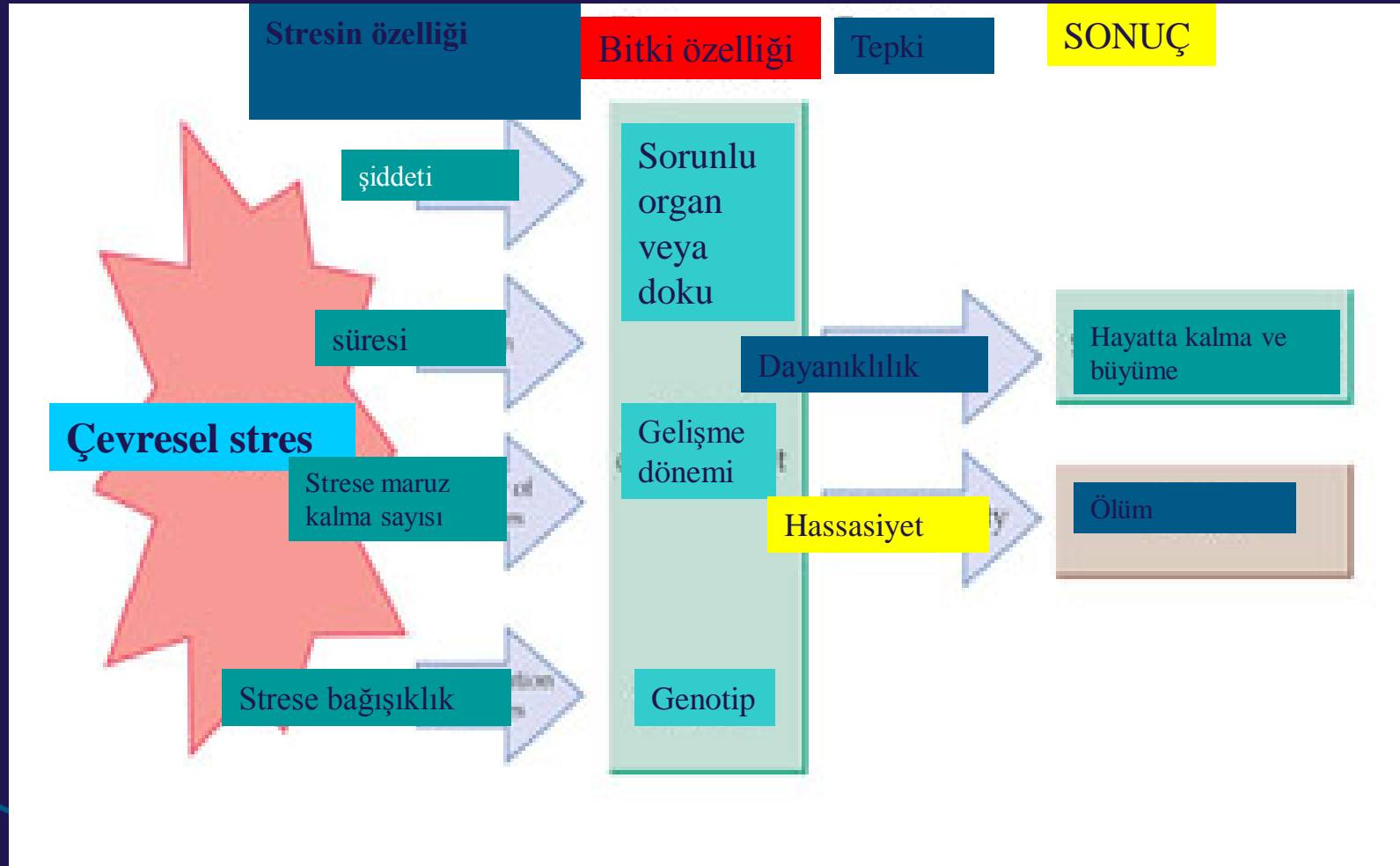
STRES FİZYOLOJİSİ

A. Güneş

Bitkisel Stres nedir?

- Bitkiler olumsuz çevre koşullarına (besin maddesi eksikliği, su eksikliği, düşük veya yüksek sıcaklık, UV, tuzluluk, hastalık ve zararlılar) maruz kaldıklarında gelişmeleri olumsuz etkilenir. Bu duruma bitkisel stres denir. Stres uzun süre devam edebilir veya gelip geçicidir.

Bitkilerin çevresel strese tepkileri





Biotik ve abiotik stres sonucunda bitkililerde ortalama **verim kaybı % 65-90 ı bulabilir.**

Bazı bitkilerde strese baęlı verim kayıpları

Bitki	Rekor Verim	Ort. Verim	Strese baęlı ortalama verim kayıpları		Abiyotik kayıp (% of rekor verim)
			Biyotik	Abiyotik	
Mısır	19300	4600	1952	12700	65.8
Buęday	14500	1880	726	11900	82.1
Soya	7390	1610	666	5120	69.3
Sorghum	20100	2830	1051	16200	80.6
Yulaf	10600	1720	924	7960	75.1
Arpa	11400	2050	765	8590	75.4
Patates	94100	28300	17775	50900	54.1
Ş. pancarı	121000	42600	17100	61300	50.7

Stress toleransı: bitkilerin uygunsuz ortam koşulları ile başa çıkma potansiyelidir.

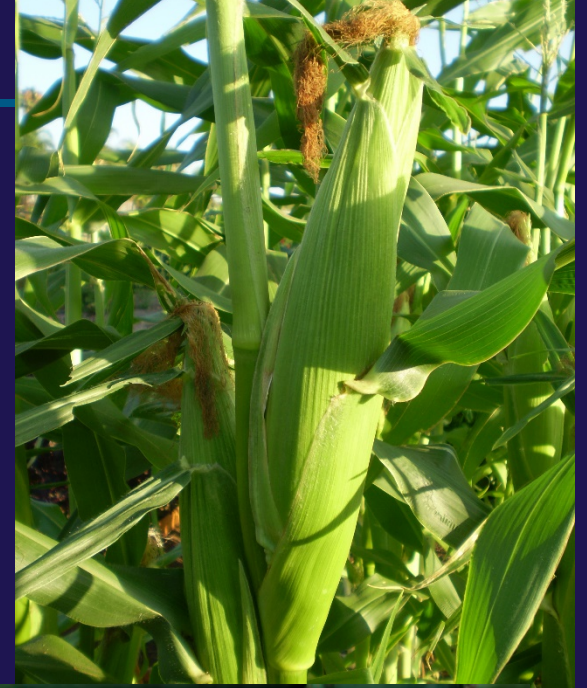
- Bir bitkinin strese önceden maruz kalması sonucu toleransı artmış ise, bitkinin alışmış olduğu ifade edilir ve bu adaptasyonda farklıdır. (Aklımasyon)
- Adaptasyon pek çok nesil boyunca seçim sonucu kazanılan genetiksel olarak belirlenmiş direncin düzeyidir.

Su kıtlığı ve kuraklığa direnç mekanizmaları

1. **Kurumanın ertelenmesi:** dokuda suyu koruyabilme yeteneđi
2. **Kurumaya karşı tolerans:** su kaybı sırasında işlevin yerine getirilebilmesi yeteneđi
3. **Kuraklıktan kaçış:** kuraklık oluşmadan önce, yağmurlu mevsim sırasında yaşam döngüsünü tamamlama

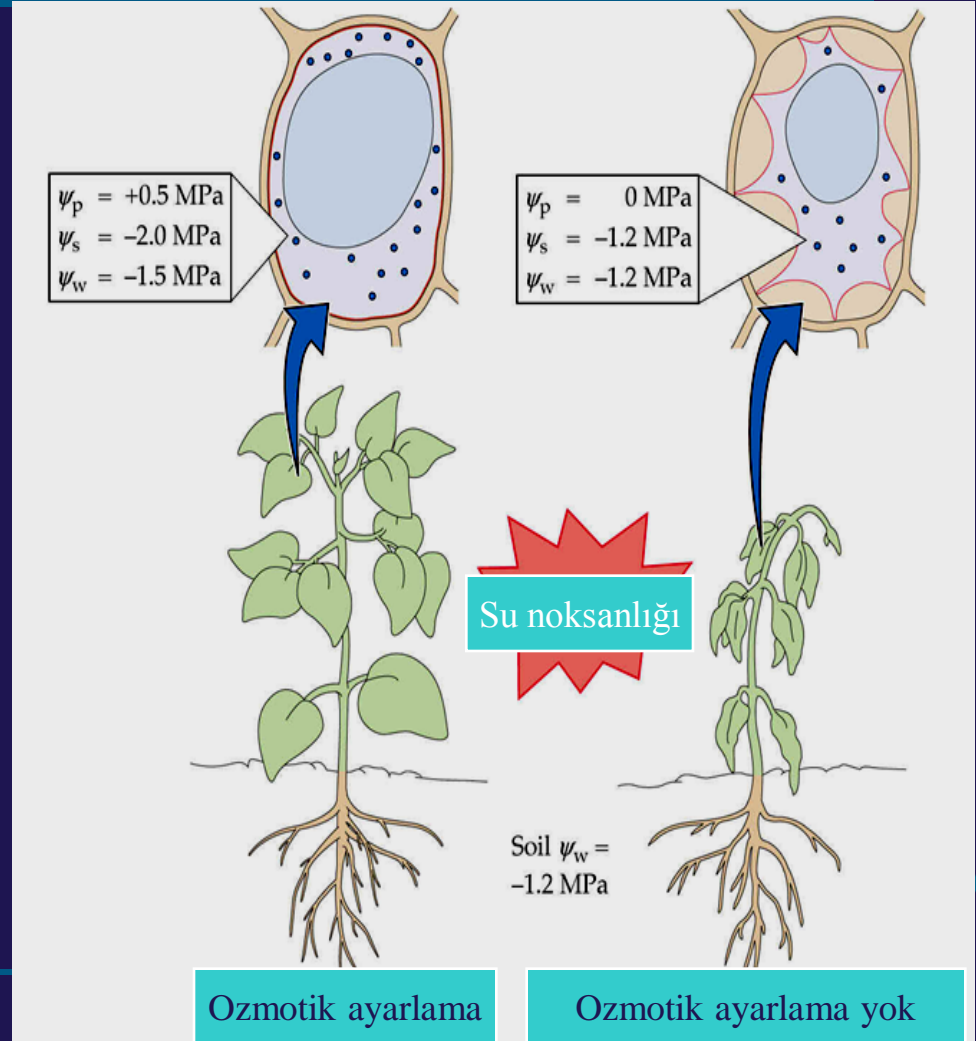
KURAĞA DAYANIKLILIK STRATEJİLERİ İKLİM YADA TOPRAK KOŞULLARINA GÖRE DEĞİŞİKLİK GÖSTERİR

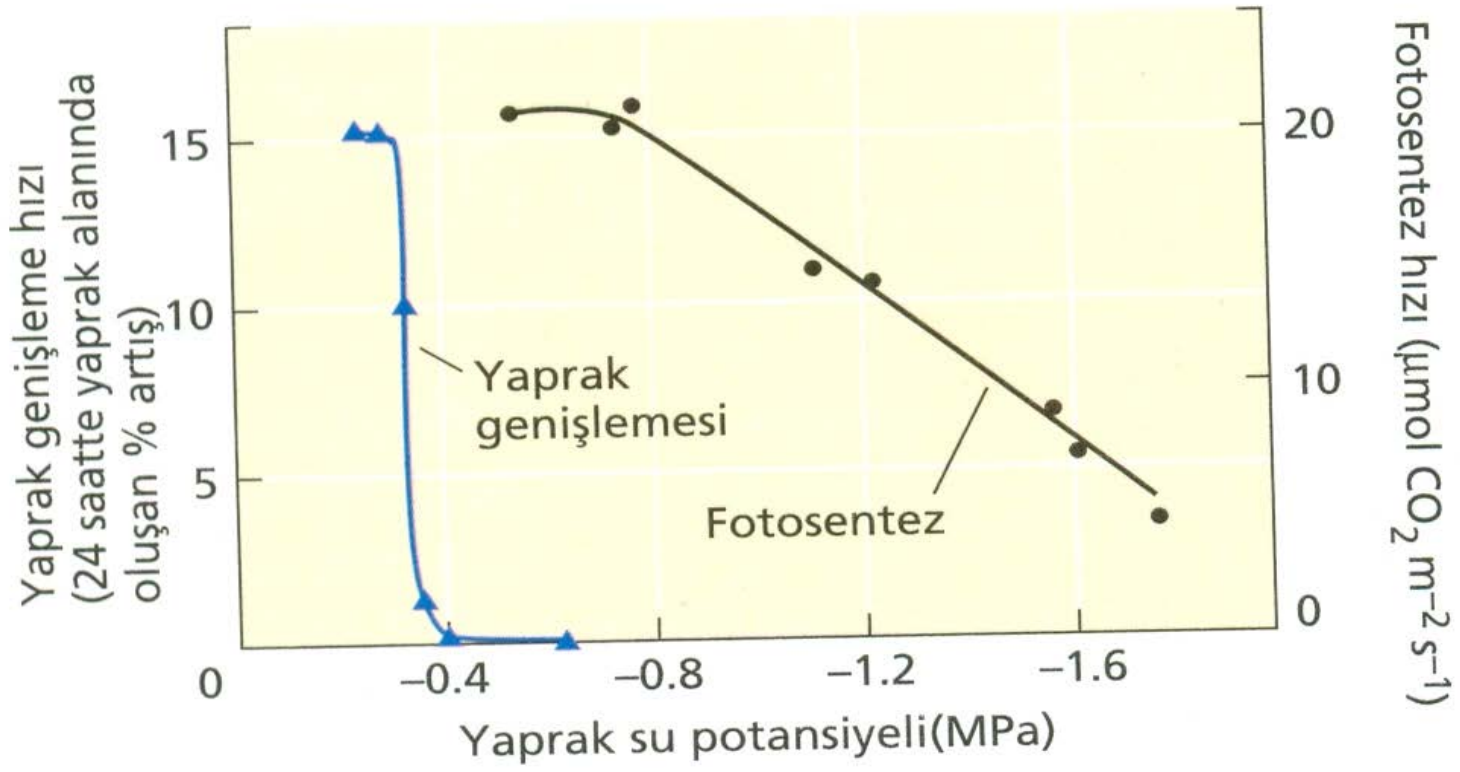
- Su kazanma ve kullanma yeteneđi yüksek olan bitkiler kuraklıđa daha fazla direnç gösterirler. Bazı bitkiler C4 ve KAM gibi fotosentez yolları gibi adaptasyonlara sahiptir.



Yaprak genişlemesinin sınırlandırılması su kıtlığı altında gelişen bir mekanizmadır.

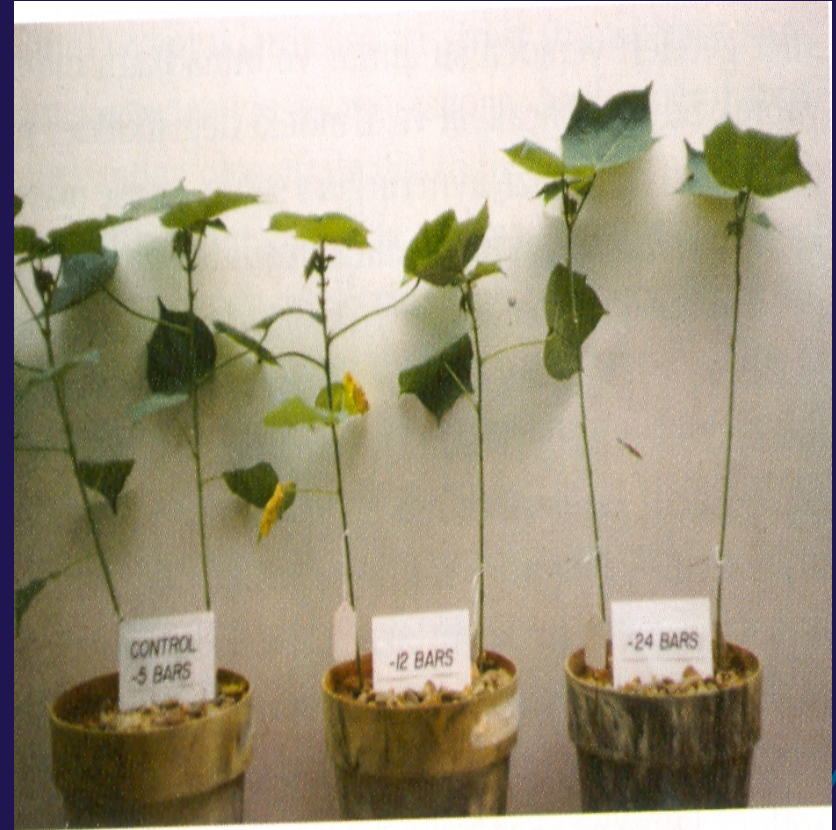
- Bitkilerin su içeriği düştükçe hücreler büzülür ve hücre çeperleri gevşer. Hücre hacmindeki bu azalma hücrelerde turgor basıncının ve daha sonra çözünmüş madde konsantrasyonunun düşmesine yol açar. Kapladığı alan azaldığından plazma zarı kalınlaşır.





Su kıtlığı yaprak absisyonunu uyarır

- Bir bitkinin toplam yaprak alanı sabit kalmaz. Bitki su stresine maruz kalırsa yapraklar sararır ve dökülür.



- Su kıtlığında kökler toprağın derinliklerindeki nemli bölgelere doğru uzar
- Stomalar su kıtlığı sırasında absisik asite yanıt vererek kapanır
- Su kıtlığı fotosentezi sınırlandırır.
- Bitkideki su dengesi hücrelerdeki ozmotik düzenleme ile korunur. (prolin birikimi)
- Su kıtlığında yaprak yüzeyindeki mum birikimini artırır

(A) Stresiz su



(B) Orta şiddetteki su stresi



(C) Şiddetli su stresi



Isı stresi ve ısı şoku

- Yüksek bitkiler 45°C in üzerindeki sıcaklıklarda yaşayamaz
- Bitkilere kısa süreli öldürücü olmayan ısı stresinin uygulanması öldürücü sıcaklıklara olan toleransı uyarır=uyarılmış termotolerans

Bitkiler için öldürücü sıcaklıklar

Bitki	Öldürücü sıcaklık (°C)	Maruz kalma süresi
<i>Nicotiana rustica</i> (yabani tütün)	49-51	10 dak.
<i>Cucurbita pepo</i> (su kabağı)	49-51	10 dak
<i>Zea mays</i> (mısır)	49-51	10 dak
<i>Brassica napus</i> (kolza)	49-51	10 dak
<i>Citrus aurantium</i> (limon)	50.5	15-30 dak
<i>Opuntia</i> (kaktüs)	>65	—
<i>Sempervivum arachnoideum</i> (sukkulent)	57-61	—
Patates yaprakları	42.5	1 saat
Çam ve ladin fidanları	54-55	5 dak
<i>Medicago</i> (yonca) tohumları	120	30 dak
Üzüm (olgun meyve)	63	—
Domates meyvesi	45	—
Kızıl çam poleni	70	1 saat
Çeşitli karayosunları		
Su kaybetmemiş	42-51	—
Su kaybetmiş	85-110	—

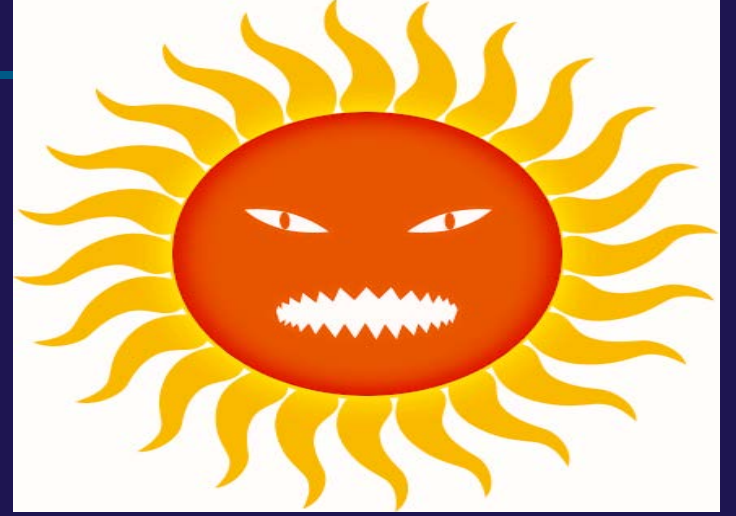
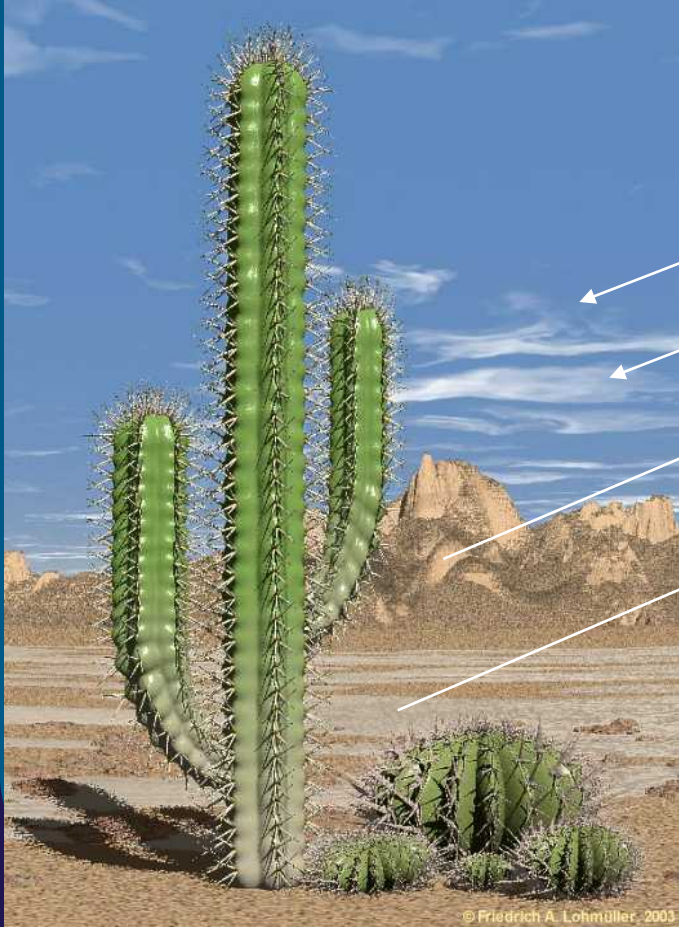


Yüksek yaprak sıcaklığı ve su kıtlığı ısı stresine yol açar

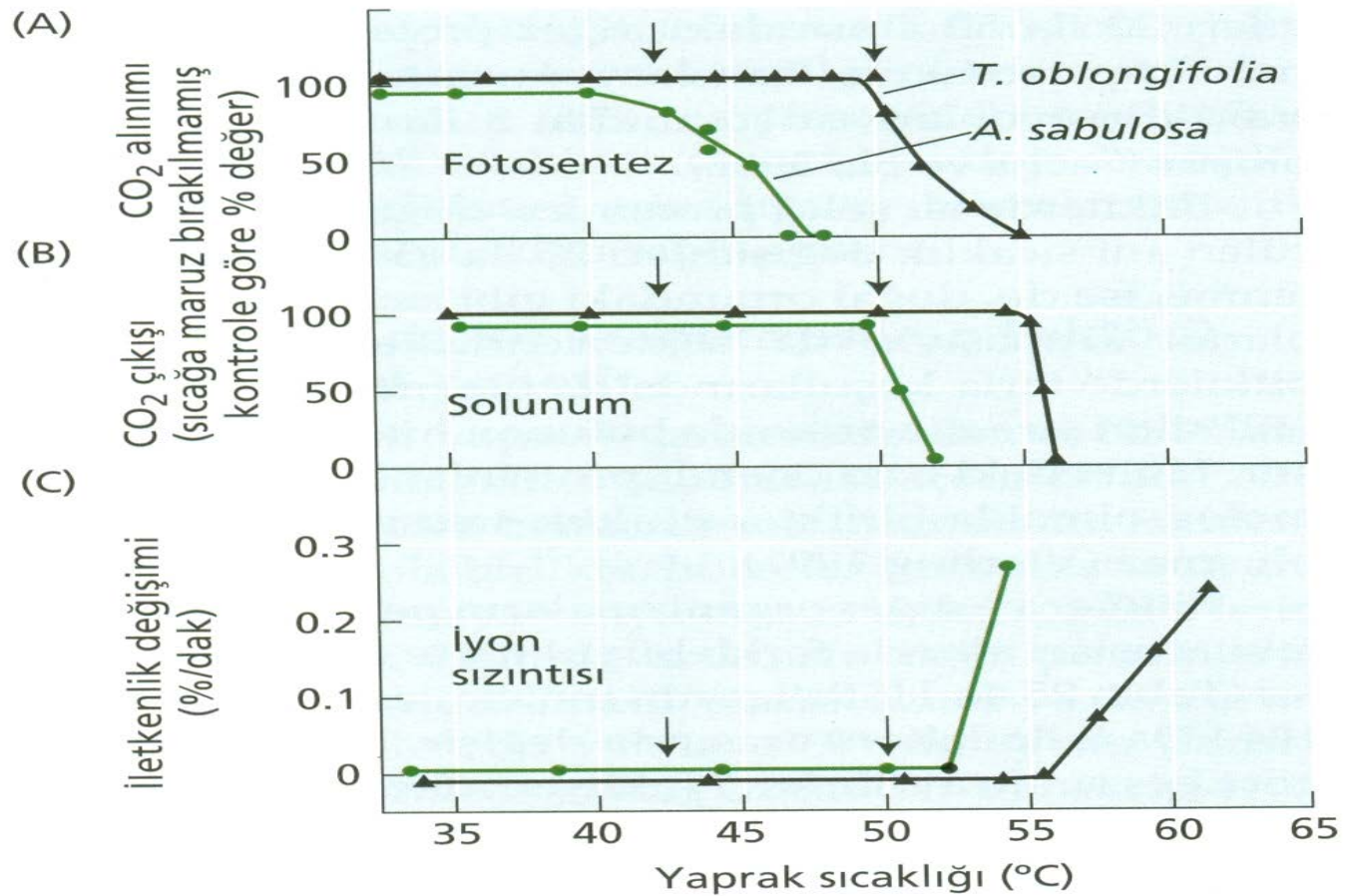
- **KAM ve skulent bitkiler 60-65 °C ısıya dayanırlar.**



Kam bitkileri gündüz stomalarını kapattıkları için transpirasyonla soğuyamazlar bunun yerine uzun dalga boylu kızıl ötesi ışınları yansıtarak sıcaklıktan korunurlar .

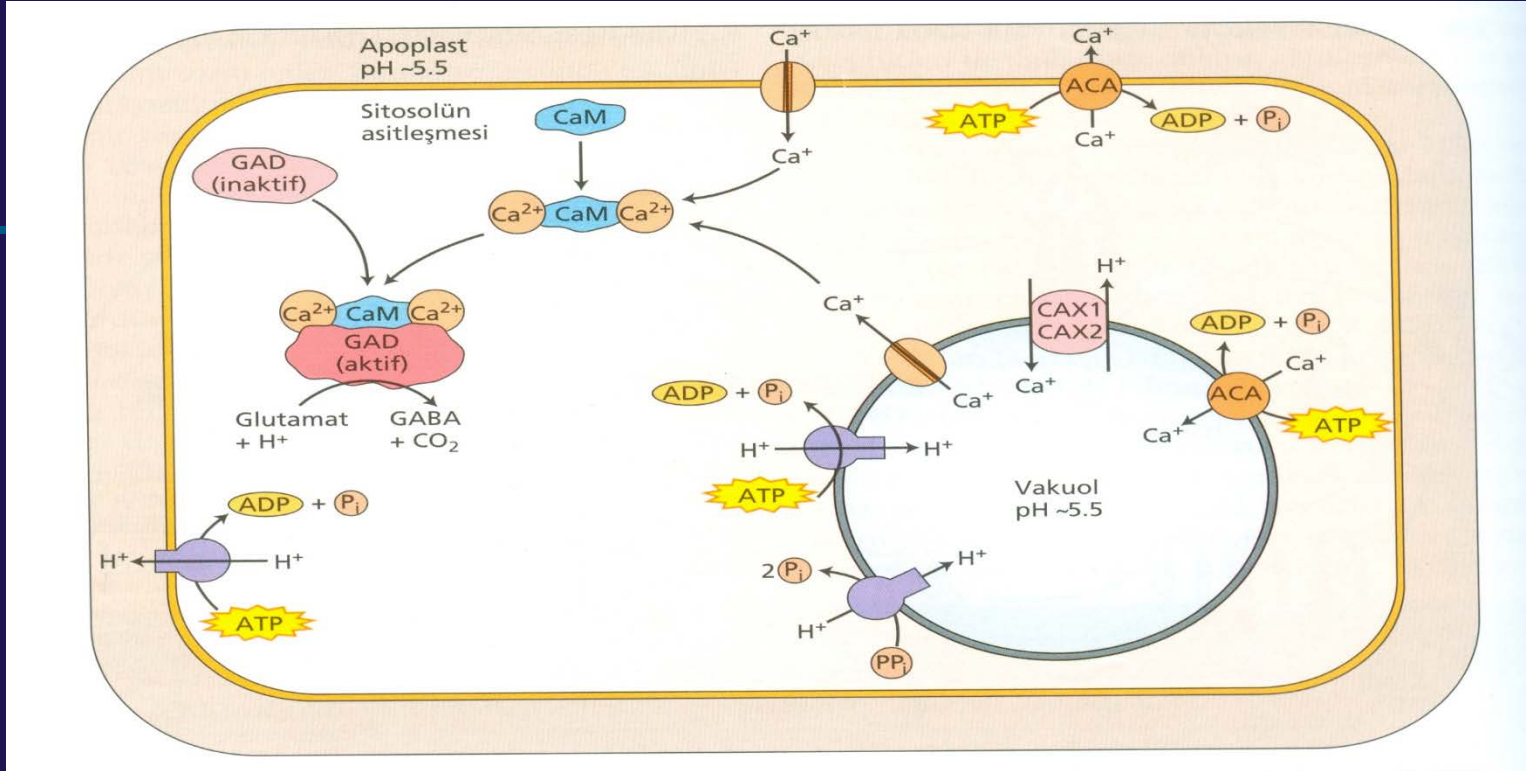


Yüksek sıcaklıkta fotosentez ve solunum olumsuz etkilenir ve bitkilerin karbonhidrat rezervleri azalır.



Bitkiler yüksek sıcaklıkta ısı şoku proteinlerini (HSPs) oluştururlar

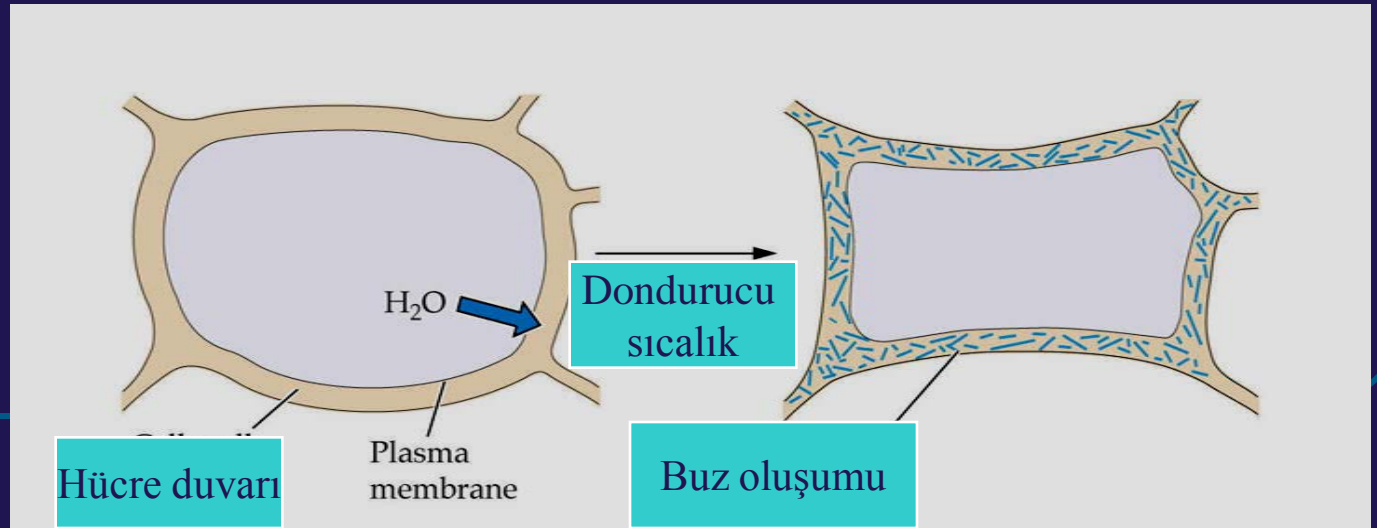
Stoplazmik kalsiyum ısı stresine adaptasyona aracılık eder.



- Yüksek sıcaklık protonları plazma zarının bir yanından diğer yanına geçişini veya vakuola proton pompalayan ATPazları ve pirofosfatazları engeller. Bunun sonucunda sitozol asitleşir.
- Y. Sıcaklık kalsiyumun plazma zarı ve vakuoldeki Ca kanalından sitosole girişi veya ATPazların çıkışını etkileyerek Ca dengesini bozar.
- Sitosolde artan Ca kalmodulin glutamat debarkosilaza (GAD) bağlanarak onu aktifleştirir. CaM (Aktif kalmodulin) daha sonra glutamatın amino butirik asite (GABA) dönüşümünü sağlar. GABA ısı stresine direnç sağlar?: araştırılıyor.

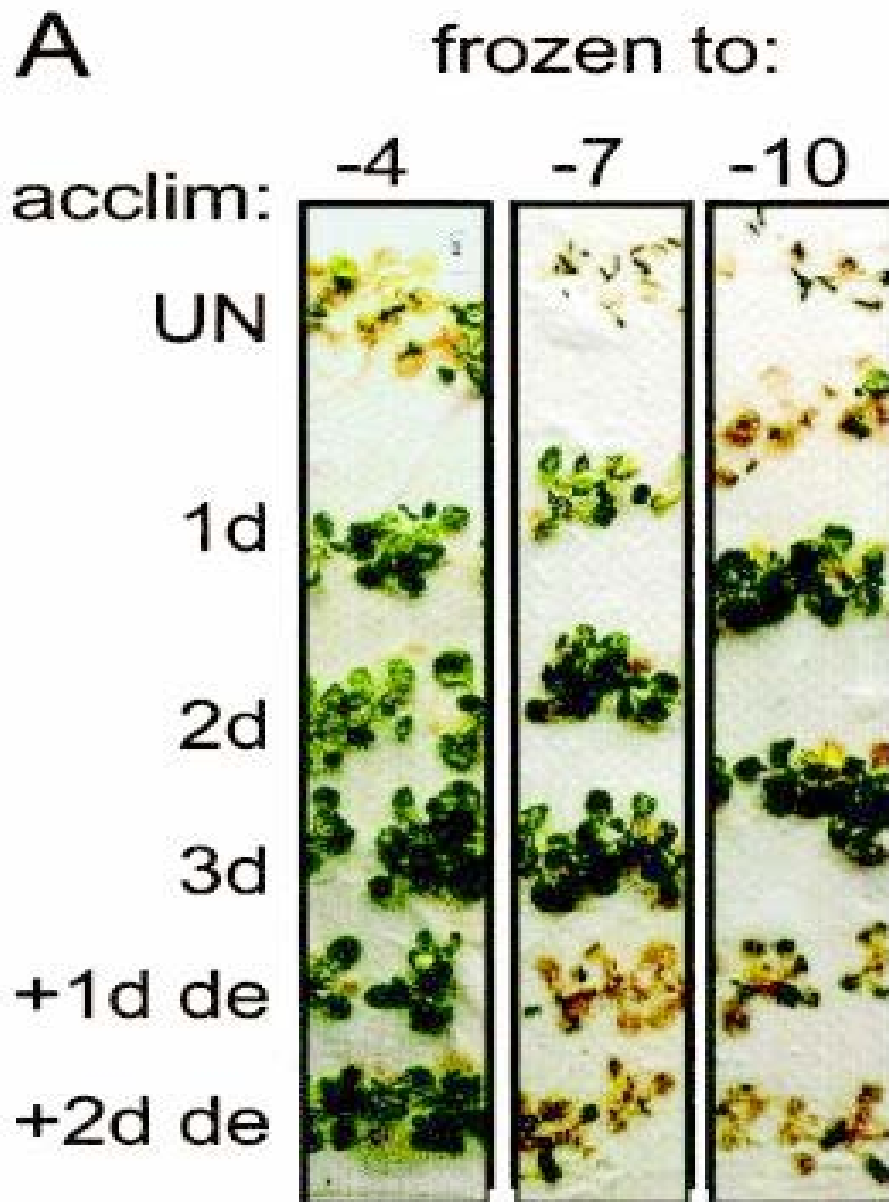
Üşütücü ve dondurucu sıcaklıklar

- Üşüme yüksek sıcaklıklarda (25-35 °C yetişen bitkilerin 10-15 °C ye maruz kalmalarıdır.– Üşüme zararı
- Donma zararı suyun donma noktasının altındaki sıcaklıklarda oluşur.



-
- Üşüyen bitkilerde plazma zarı özellikleri bozular, fotosentez azalır, solunum hızı azalır, karbonhidrat taşınımı yavaşlar, protein sentezi engellenir veya mevcut proteinler parçalanır.

Soğuk *Stresine* *Uyum*



Soğuk stresinde fizyolojik değişiklikler

- Antifreeze proteinleri- suyun kristalizasyonunu yavaşlatır.
- Chaperones– proteinlerin stabilize ederek soğuk koşullarda dehidrasyona uyumu sağlar
- Membranları stabilize eden proteinler- membran stabilitesini sağlar
- Dehidrasyona dayanıklı proteinler – dehidrasyona karşı osmotik regülasyonu düzenler (osmotik basıncı düşürerek dokuların su almasını sağlar).
- Antioxidant enzimler – oksidatif stres sonucu oluşan serbest radikallerini yok eder

Soğuk stresinde karbonhidrat profilindeki deęişimler

Soğuęa uyum için dokularda çözünebilir şeker içeriğinde artış olur.

- Genellikle sakkaroz, ve rafinoz (glu-glu-fru) ve staşhioz (gal-glu-glu-fru)
- Bu karbonhidratlar hücre duvarlarında akümüle olur
- Buz kristali oluşumunu yavaşlatırlar. Sitosolde ozmolit olarak görev yapar.

Soğuk stresinde membran lipid bileşiminde değişimler

- **Düşük sıcaklık membranların akıcılık özelliklerini kaybetmesine neden olur, ve katılaşır.**
- **Sature olmamış (doymamış) yağ asitleri artar. Bu nedenle membranlar katılaşır.**

Soğuđa hazırlık ve dormansi arasındaki ilişki

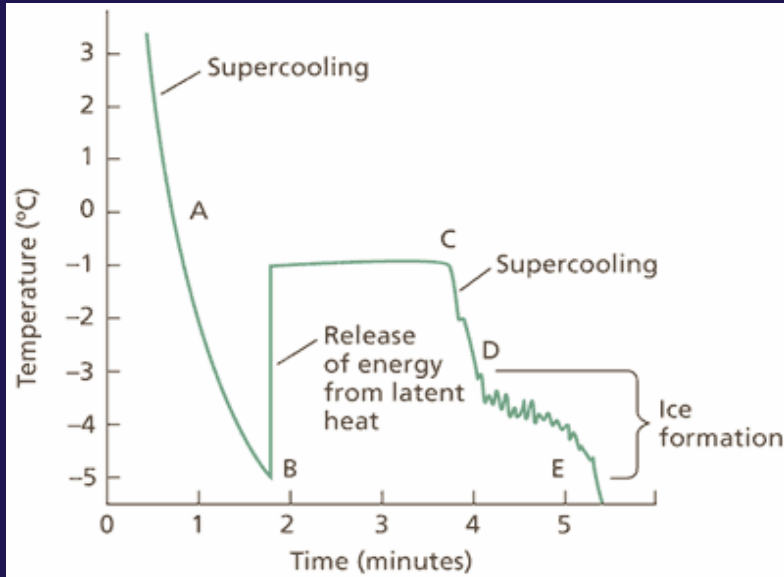
- Endodormansi meyve ağaçlarında soğuđa dayanıklılıđın bir ön aşamasıdır.
- Soğuđa hazırlanma ve dormansi bitkilerin düşük sıcaklıklara dayanımını sağlar.
- Soğuk stresinin hemen ardından çiçek tomurcukları dormansiye girmez ise çiçekler erken donlardan zarar görürler.
- Bununla birlikte eđer çiçekler dormansiye erken girer ise gelişme periyodu kısılır

Don Zararının Hücresel Temelleri

- **Çözünmüş maddelerin apoplasttaki konsantrasyonu düşüktür, dolayısıyla öncelikle bu kısımlar dona maruz kalır ve don önce buralarda başlar.**
- **Buz apoplastta osmotik basıncı düşürür.**
- **dona hazırlıklı bitkilerde budurumda don zararı görülmez. Ancak uzun süreli don etkisinde ise zararlanma meydana gelir.**

Buz oluşumu

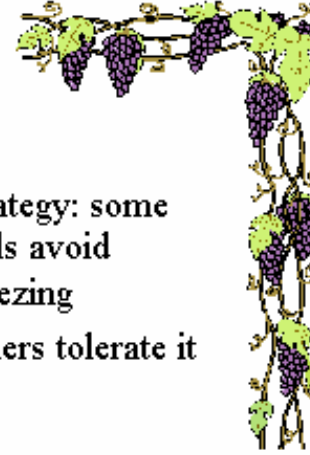
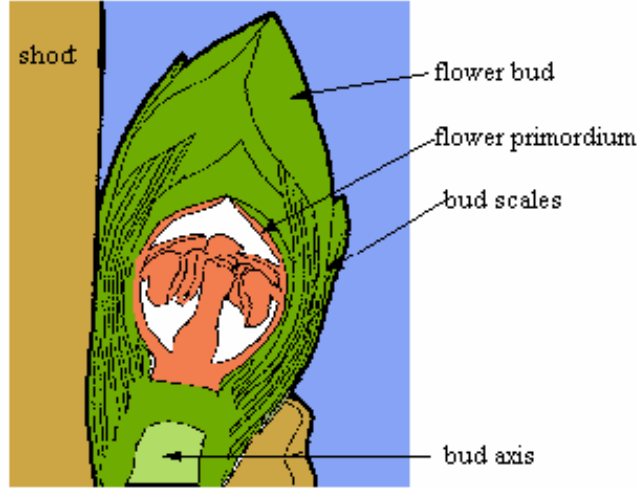
Apoplastta buzlanma oluşana kadar sitoplazma ve vakuolde ısı düşer, sonra ısı füzyonu nedeniyle tekrar artar (B)



Sürekli soğuk sitoplazma ve vakuolde buz oluşumuna neden olur.

supercooling = 0' ın altı,

Freezing process in flower buds



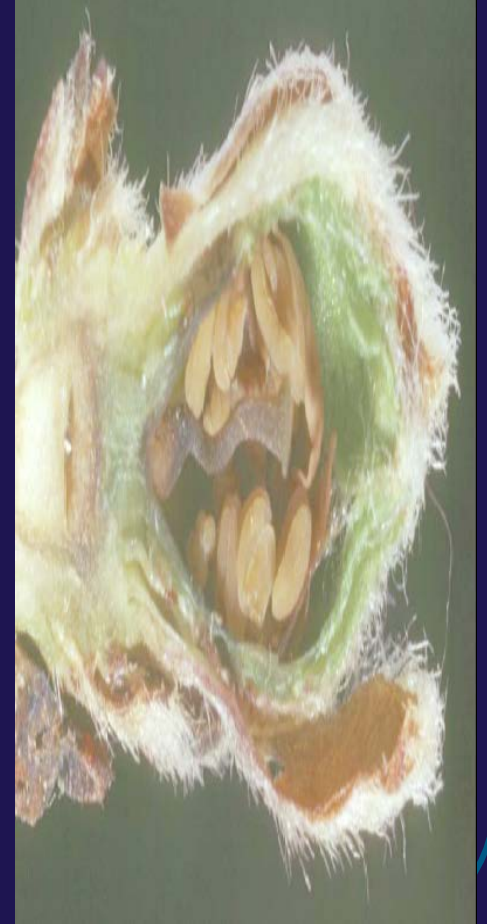
- strategy: some cells avoid freezing
- others tolerate it

Şeftalide ilk buz oluşumu tomurcuğu saran dokularda meydana gelir. Daha sonra çiçek tomurcuğunda donar.

Meristematik dokular mumsu bir tabaka ile kaplıdır. Bu nedenle meristem dokuları buzlanma (nucleation potential) potansiyeli düşüktür..

Şeftali tomurcuklarında don zararı

Don zararı

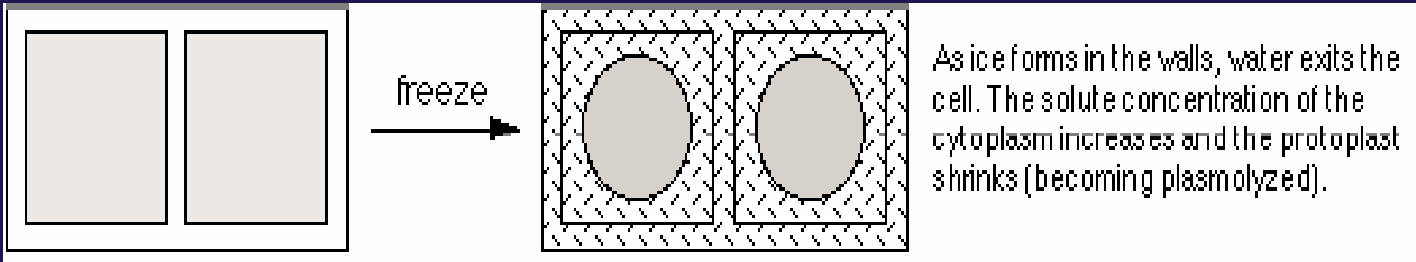




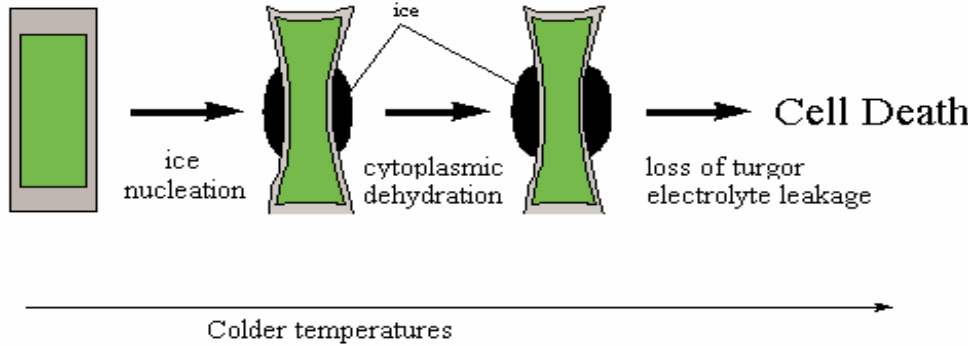


Uzun süreli düşük sıcaklıkta apoplastta osmotik basınç düşer.
Bu durumda su hücrelerden ayrılır ve plazmoliz oluşur.
Don esnasında hücre pH sında değişimler görülür.
Bu aşamada don kaynaklı dehidrasyon zararlanmaları görülür.
Don devam ederse buz kristalleri meydana gelir.

Buz kristallerinin protoplazmaya hareketi



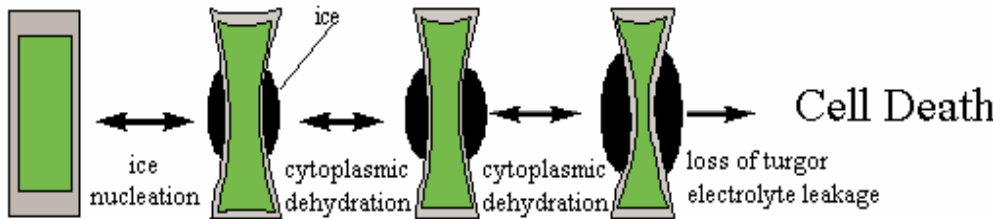
Donma prosesi, hazırlıksız bitkilerde



Buzlanma sonucu stoplazma suyunu kaybeder, hücreler ölmeye başlar. Dona hazırlıklı bitkilerde bir noktaya kadar bu olumsuzluklar geri dönüşümlüdür.

Donma prosesi, hazırlıklı bitkilerde

Strateji: hücreler donmaya ve dehidrasyona dayanıklıdır.



Dona dayanıklılık ve hayatta kalma

- Antifiriz bileşikler sitoplazmanın donma noktasını düşürür. Proline ve diğer küçük müküller birikir.
- Supercooling– protoplazmik su -35-40°C. de sıvıdır. Bu durum buz kristallerinin oluşumunu engeller.
- Saf su -40°C de kristalleşir..



Tuz stresi

- Toprakta tuz birikimi bitkilerin işlevini ve toprakların yapısını bozar.
- Tuzluluk X sodiklik farklı
- Sodik pH >8.5 EC > 4 mS Cm⁻¹ değişebilir Na % >15 %
- Tuzlu toprak pH <8.5 EC >4 mS cm⁻¹, ESP $< 15\%$



Tuzlu topraklar kurak ve yarı kurak bölgelerde yaygındır. Tuzluluk problemi sulanmayan alanlarda tuzlu taban sularının evaporasyon veya transpirasyon ile veya tuzlu sulama sularının kullanılmasıyla ortaya çıkmaktadır.

Dünya çapında sulanan alanların yaklaşık % 33' ünde tuzluluk problemi mevcuttur. İyi kalitedeki sulama suları bile 100-1000 g m⁻³ düzeyinde tuz içermektedir. Bu miktarlarda tuz içeren sulama sularının yılda 10 000 m³ kullanıldığı düşünülürse toprağa 1-10 ton tuz verilmiş olmaktadır.

Suyun evaporasyonu veya transpirasyonu sonucu çözünebilir tuzlar topraklarda akümüle olmaktadır. Akümüle olan bu tuzların periyodik olarak yıkanması veya drenaj ile uzaklaştırılması gereklidir.

Çizelge 24.5. Tuzluluğa toleransları bakımından bitkiler

Bitkilerin Tuzluluk Toleransları			
Yüksek	İyi	Orta	Zayıf
Hayvan pancarı	Çok yıllık çim	Sarı taşyoncası	Tilki kuyruğu
Şekerpancarı	Domuz ayrığı	Fiğ	Aleksandra üçgülü
Kolza	Pırasa	Havuç	Fasulye
Buğday	Kırmızı lahana	Bezelye	Çilek
Arpa	Karnabahar	Turp	Kırmızı üçgül
Kamışsı yumak	Domates	Kabak	Marul
İtalyan çimi	Kereviz	Patates	
	Ispanak	Tütün	
	Yonca		
	Soğan		
	Çavdar		

Bitkiler tuzluluğa tolerans açısından ikiye ayrılır

a. Halofitler, tuza dayanıklı

b. Glikofitler tuza hassas bitkiler

- Tuzluluk bitki gelişimini üç şekilde olumsuz etkilemektedir. Bunlar: (1) köklenme ortamında oluşan düşük (negatif) su potansiyeli nedeniyle su noksanlığı; (2) aşırı Na^+ ve Cl^- alımına bağlı olarak iyon toksisitesi, ve (3) iyon alımının ve gövdede taşınımının engellenmesi nedeniyle, bitkide besin maddeleri arasındaki dengenin bozulmasıdır.
Tuzluluğun bu olumsuz etkileri, tuzluluğa maruz kalma süresi, bitki çeşidi, bitkinin gelişme dönemi, ortamdaki iyon konsantrasyonu gibi faktörlere bağlı olarak değişiklik gösterebilmektedir.
- **Tuz zararı ozmotik veya spesifik iyon etkisine bağlı oluşur.**
- **Bitkiler tuz zararını savuşturmak için bazı stratejileri kullanırlar**

Çizelge 24.8. Sodyum klorür uygulamasının buğday çeşitlerinin kuru ağırlık, stoma direnci ile K ve prolin konsantrasyonuna etkisi (Güneş vd., 1997)

Çeşitler	NaCl uygulaması	Kuru ağırlık (g saksı⁻¹)	K (%)	Stoma direnci (S cm⁻¹)	Prolin (μmol g⁻¹)
Gerek	-	3.89	4.29	1.58	1.66
	+	1.98	3.09	10.44	3.28
Bolal	-	3.40	4.63	4.41	2.29
	+	1.98	3.48	9.91	4.56
Kıraç	-	3.32	4.90	3.40	0.90
	+	1.57	3.41	10.43	0.58
Çakmak	-	3.29	4.50	2.27	0.69
	+	1.42	2.33	11.09	0.96
Bezostaya	-	3.81	5.18	1.29	1.41
	+	2.32	4.26	11.73	4.46
Kızıltan	-	2.56	3.83	1.94	1.09
	+	1.57	2.61	8.54	1.31

İyonların dışarı atılması, tuzluluk stresine alışma ve adaptasyon için kritiktir.

● Na alımı ve taşınımı açısından üç gruba ayırmıştır.

1. Na alımı hızlı olmasına rağmen, taşınımı düşük olan bitkiler (mısır, fasulye, paprika)
2. Toprak üstü aksamına yüksek miktarlarda sodyum taşıyan bitkiler (kışlık buğday, yulaf, çavdar, keten, havuç, domates, tütün)
3. Toprak üstü aksamına oldukça yüksek miktarlarda Na taşıyan ve yaprak mezofil hücrelerini sodyumca zenginleştiren bitkiler (Şekerpancarı, pamuk, ıspanak)

Bitkilerin Tuzluluğa Responsları

Tuzu dışlayan bitkiler

Tuzun olumsuz etkileri

Su noksanlığı

- Hücre genişlemesinin azalması
- Protein sentezinde azalma
- CO₂ fiksasyonunda azalma

Adaptasyon

İçsel su noksanlığından kaçınma

- Organik bileşiklerin sentezlenmesi
- Yüzey alanını küçültme

Tuzu içleyen bitkiler

Adaptasyon

- Doku toleransı**
 - Tuzların belirli kısımlarda yoğunlaşması
 - Uyumlu ozmotik bileşiklerin sentezlenmesi
 - Na' un K' un işlevini yürütmesi
- Yüksek iyon konsantrasyonundan kaçınma (dışlama)**
 - İyonların floeme yüklenmesi
 - Dokuların su içeriğinin artırılması
 - Tuz salgılama
 - Yaprak dökme

Tuzun olumsuz etkileri

İyon dengesizliği
Cl, Na toksisitesi

K, Ca noksanlığı

I. Stresin bitkilerde sebep **olduđu hasarlar**

stres

Primer hasar

Sekonder hasar

Plazma
membranının
zararlanması

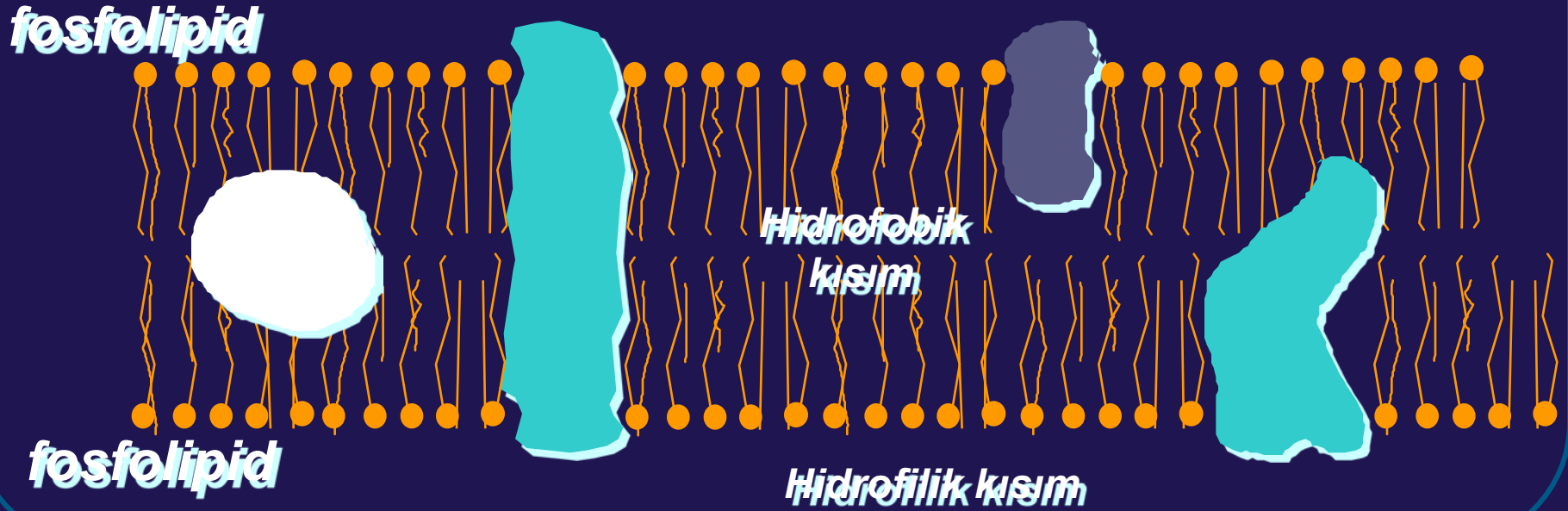
Metabolizmanın
fonksiyonunu
kaybetmesi

Örneđi tuzlu
koşullarda su
stresi

I. **Strese bađlı zararlanmalar**

- **Biyomembrane**
- **Membranların yapısı ve geçirgenliđi bozular.**

Biyolojik membranlar stresin hedefidir.



- Fotosentez

- Fotosentez azalır
- Stomalar kapanır

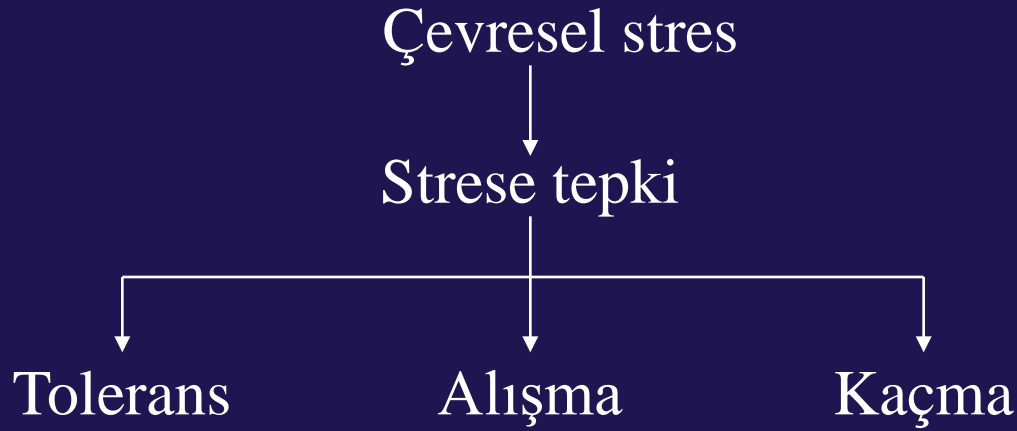
- Solunum
Strese bağlı azalır

- **Fitohormonlarda deęişim**
 - IAA, SİT, GA Azalır
 - ABA artar
 - Eth suyla doygun koşullarda artar

- ROS tarafından uyarılan Oksidatif stress

 - Reaktif oksijen türevler (ROS) $O_2^{\cdot-}$, $\cdot OH$, H_2O_2 and oluşur
 - ROS kloroplast mitokondri ve diğer organellere hasar verir.
 - ROS membranlarda peroksidasyona yol açar.

II. Bitkiler strese deęişik şekillerde tepki gösterirler



- Stresten kaçma: olgunlaşmayı topraktaki nem düzeyine göre düzenleme, yaşam periyodunu düzenleme
- Strese alışma: Su stresinde daha derin bir kök sistemi.
 - Halofitlerin yapraklarından tuzu dışarı atması

- **Strese tolerans:** Bitkiler strese karşı metabolizmalarını düzenler ve böylece stresin etkilerini tamir ederler.
- Ör.: Yüksek ROS süpürme yeteneği, yüksek ozmotik düzenleme yeteneği, gibi

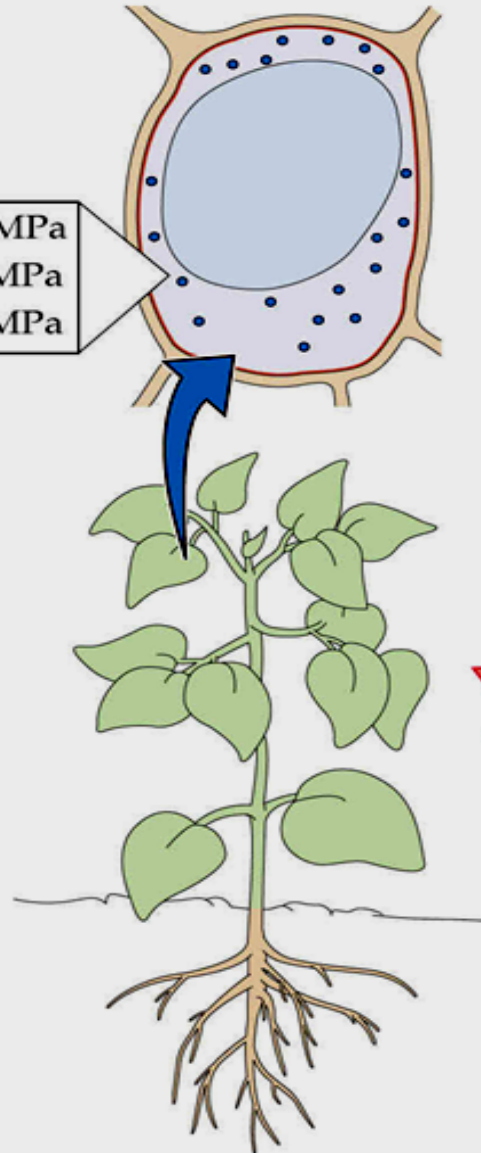
Bitkiler strese nasıl adapte olur?

1. Ozmotik düzenleme
2. Stres proteinleri
3. ROS yoketme
4. ABA sentezi

1. Ozmotik dzenleme

- ① Pek ok evresel stress su noksanlıđına yol aar
 - kuraklık
 - tuzluluk
 - dşk sıcaklık
- ② Ozmotik dzenleme bitkilerin kuraklık, tuzluluk gibi etmenlerle savařabilmesi iin geliřtirilmiř biyokimyasal mekanizmadır.
- ③ Ozmotik dzenleme bitkide znebilir maddelerin miktarının artırılarak osmotik yani su potansiyelinin azaltılarak kurak veya tuzlu ortamdan suyu almaya yarayan aktif bir metaolizmadır.

$\psi_p = +0.5 \text{ MPa}$
 $\psi_s = -2.0 \text{ MPa}$
 $\psi_w = -1.5 \text{ MPa}$

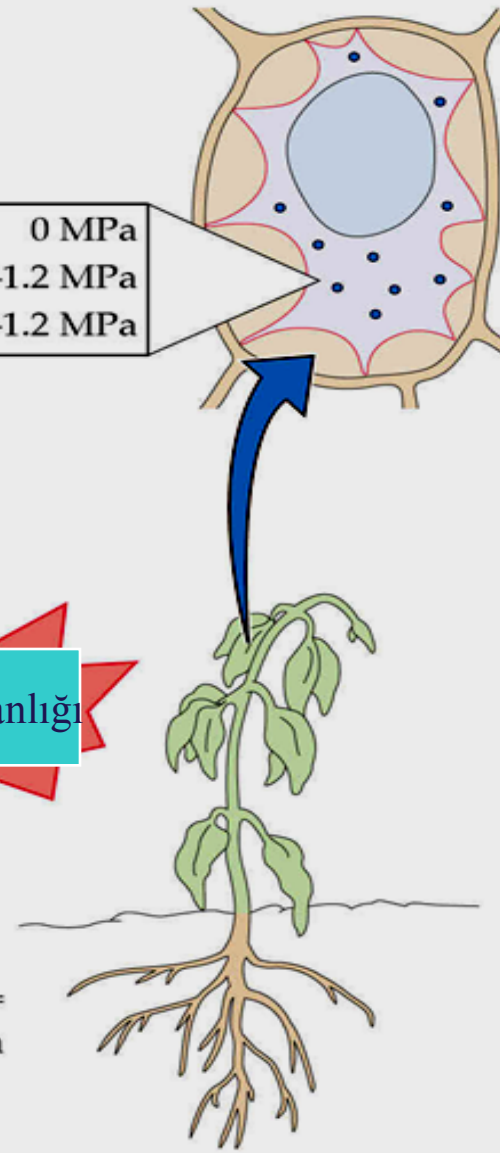


Osmotic adjustment

$\psi_p = 0 \text{ MPa}$
 $\psi_s = -1.2 \text{ MPa}$
 $\psi_w = -1.2 \text{ MPa}$

Su noksanlığı

Soil $\psi_w = -1.2 \text{ MPa}$



No osmotic adjustment

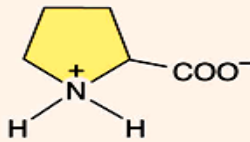
④ Stres altında bitki dokularında bazı bileşikler akümüle olarak bitkinin korunmasına yardımcı olurlar. Bunlar;

- Çözünürlüğü yüksek
- Düşük molekül ağırlıklı
- Hücre metabolizması ile etkileşime girmeyen
- Nötral pH a sahip
- Genellikle sitoplazmada bulunur (vakuolde değil)

Osmolitlere örnekler:

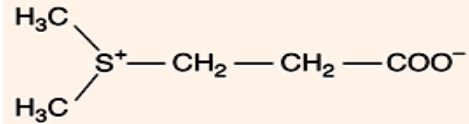
Compatible osmolytes

Amino acid:



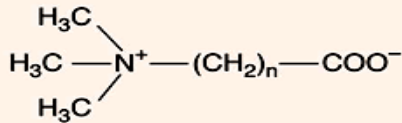
Proline

Tertiary sulfonium compound:

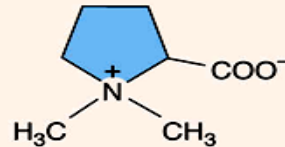


Dimethylsulfoniopropionate

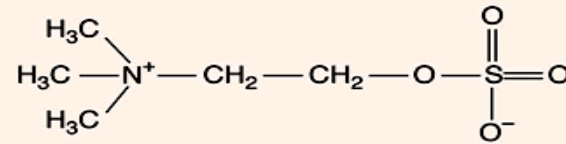
Quaternary ammonium compounds:



$n = 1$, Glycine betaine
 $n = 2$, β -Alanine betaine

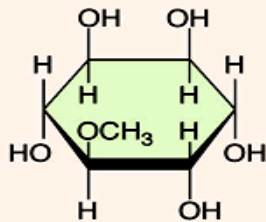


Proline betaine

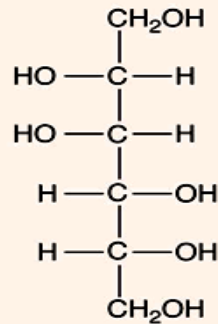


Choline-O-sulfate

Polyhydric alcohols:



Pinitol



Mannitol

⑤ Bazı bileşikler ise ozmotik düzenlemenin yanı sıra koruyucu olarakta görev yaparlar. Bunlar

- İyonların zarar verici etkisini azaltır
- Enzimleri korur
- ROS u uzaklaştırır(mannitol, sorbitol)

2. Stres proteinleri

- HSPs(Heat shock proteins)
- CRP(Cold regulated proteins)
- anaerobik peptitler
- Osmotin
- Pathogenesis-related proteins

3. ROS un uzaklaştırılması

- Enzimler:
 - 1) SOD (superoksit dismutaz)
 - 2) CAT (katalaz)
 - 3) POD (Ascorbik asid Peroxidaz)
- Oksidanlar:
 - 1) karoten
 - 2) Vit E
 - 3) Vit C
 - 4) GSH

