

STOMA KONTROLÜ

STOMATAL CONTROL

Ayser YÜREKLİ ()*

GİRİŞ

Türkiye'de, özellikle Ege bölgesinde vegetasyonu incelediğimizde karşımıza Makiler çıkar. Makiler bölgemizin önemli sorunlarından biri olan su sorununu yenmiş bitkilerdir. Makilerin bu sorunu yenmeleri yazın kurak periyodunda transpirasyonlarını ayarlayabilmelerinden ileri gelir. Ekonomik değeri olan bitkilerinde transpirasyonlarının kurak periyod'a ayarlayabilmelerinin mümkün olan yollarından biri de stomaların kontrolüdür.

Gerek stoma açıklığının kontrolü, gerekse stomanın transpirasyon ve fotosentezdeki önemi ve hatta stoma açıklığının bağıl olarak bazı biyokimyasal olayları kontrol yeteneği 1963 yılından beri araştırılmaktadır.

ZELITCH (1965)'e göre ışıkta stoma açılması için glikolik asit metabolizması uygun görülmüştür. HEATH ve ark. (1965) ise stoma hareketlerinin karmaşıklığını belirterek, bu fenomende glikolik asit metabolizmasının rolünü reddetmiştir. MEIDNER ve MANSFIELD (1965) yapraklarda bekçi hücrelerine yakın intersellüler alanlardaki CO₂ konsantrasyonunun stoma aktivitesini kontrol ettiğini belirtmişlerdir. PALLAS (1966) elde edilen gözlemlerin değerlendirilmesi için önemli olan genel mekanizmadan şüphe etmiştir. LEWITT (1967) ise önceden verilmiş olan yorumlara bağlı kalmak gerektiğini savunmuştur.

Stoma fizyolojisi bu gün çok iyi bilinen birçok olaydan daha basit olmasına rağmen hala bu konudaki bilgiler tartışılmaktadır. Buna neden araştırmacıların bir kısmının bekçi hücreleri ile yaptıkları deneylerde sınırlı kontroller kullanmaları ve bekçi hücrelerinin diğer hücrelerle olan ilişkilerini ihmal etmeleridir. ZELITLH (1969)'a göre en iyi deney materyali dokunulmamış yaprak dokusu ya da epidermal striplerdir.

(*) Namık Kemal Lisesi Biyoloji öğretmeni - İZMİR

STOMA AÇIKLIĞININ ÖLÇÜLMESİ

Son yıllarda stoma açıklığının ölçülmesi için pek çok metod geliştirilmiştir. Yine de bütün bitkiler için ideal olan tek bir metod yoktur. Farklı bitkiler için farklı metodlar kullanılmaktadır.

SAMPSON (1961) yaprağın sliikon kauçukla modelini çıkarıp bu modelin selüloz asetat filmi ile kopyasını hazırlayarak izleme tekniğini geliştirmiştir. Bu metodla yapılacak çalışmalarda yaprak disklerine, yaprakların buldukları yerlere dolayısı ile ortamın yaprak üzerine olan etkilerine dikkat etmek gerekmektedir. Baskı metodu ile kusursuz, kalıcı ve saydam bir örnek alınabilir. Hatta aynı yaprağın aynı yerinden birkaç örnek almak mümkündür. Metod'un hayli basit olmasına rağmen tek sakıncası stoma açıklığının 1 mikrondan küçük olması halinde açıklığın farkedilmemesidir. Bu metod kserofitik stomalar için kullanılamaz.

STODDART (1965) epidermis karakterini direkt olarak selüloz asetat filimlerine almıştır. GLOSER (1967) ise baskı için plastik filimler kullanmıştır. Bu metod filimlerin donmasının vakit alması ve dokulara zarar vermesi nedeni ile hatalı olabiliyordu.

Stoma açıklığını ölçmek amacı ile geliştirilmiş porometrelerde bilinmektedir. WALLIHAN (1964) yaprağın civarındaki nem farkına göre diffüzyon porometresi ile stoma açıklığını süratle ölçmüştür. TURNER ve WAGONNER (1968) *Pinus resinosa*'nın ibrelerinde aynı metod'un geliştirilmiş hali ile stoma açıklığının değişimlerini gözlemişlerdir.

MORESHET ve STANHILL (1965) solvent infiltrasyon indeksi ve porometre ölçümleri ile sera ve arazide yetişen pamuk bitkilerinin stoma açıklığının değişimini gözlemişlerdir. Araştırmacılar bu iki metod arasındaki linearityi de rapor etmişlerdir.

ALWIM (1962) yaprakta hava basıncının düşme süratini ölçen bir viskoz akım porometresi geliştirmiştir. WAGONNER (1965) sliikon - kauçuk tekniği ile bu metodu karşılaştırılmış ve porometrenin, stoma açıklığı 0,8 mikron 4,2 mikron arasında olduğu zaman iyi sonuçlar verdiğini gözlemiştir.

MEIDNER ve GLINKA (1968) baskı metoduna, diffüzyon mukavemetini ölçen porometre metodunun daha uygun olduğunu rapor etmiştir. SIMSI ise mısır yapraklarında Alwim porometresi ve sliikon kauçuk tekniği arasında iyi (1963) bir korelasyon bulmuştur ($r=0,938$).

SU İLİŞKİLERİNİN ETKİLERİ

Stoma açılışının temelde bekçi hücrelerinde su alınımına bağlı olduğu kabul edildiğinde; pek çok araştırmacı su eksikliği sorununu ortadan kaldırmak için

yüzen yaprak diskleri tekniğini kullanmışlardır. WALKER ve ZELITCH (1963)'e göre yüzen yaprak disklerinde stomalar ışıkta dokunulmamış bitkide olduğu gibi açılmışlar ve karanlığa kaldırıldıklarında açılış hızlarından daha büyük bir hızla kapanmışlardır. Bu stomaların ışıkta açılıp karanlıkta kapanması olayının basit ve reversibl bir olay olduğunun delilidir. STALFELT (1961) az su eksikliğinde *Vicia faba* yapraklarındaki stomaların CO₂ siz ortamda karanlıkta bile açıldıklarını göstermişlerdir. Kurak şartlarda; bitkilerdeki epidermal hücrelerin osmotik değeri ile ışıkta bile bekçi hücrelerinininkinden yüksek olabilir. Bu durumda stomalar hiç açılmaz STALFELT,(1966). Bazı türlerde topraktan sağlanan sudan fazlasının transpirasyonla kaybolması nedeni ile stomalar gün ortasında kapanır. MAC DOWEL (1963)'e göre yaşlı bütün yapraklarında stomaların gün ortasında kapanmaları hızlıdır. 2 haftalık kuraklık periyodunun etkisinde kalan mısır yapraklarındaki stomalar tamamen tahrip olurken; çavdar yapraklarındaki stomaların kuraklığa dayanabildiğini görmüştür. BANNISTER (1964)'e göre aşırı su eksikliğinden sonra stomaların tekrar iyileşebilmeleri kuraklık mukavemeti için önemli faktör olabilir.

IŞIK İLİŞKİLERİNİN ETKİLERİ

1 - Fotosentez yolu ile : Bu güne kadar kloroplastsız bekçi hücrelerinin ışıkta açıldığı görülmemiştir. POZKUTA ve TOMCZYK (1968) etiole soğan yapraklarında ancak 3 ile 4 günlük ışık periyodundan sonra stomaların iyice açıldığını ve bu arada klorofil miktarının normal yapraklardaki klorofil miktarının % 76'ine ulaştığını göstermişlerdir. KUIPER (1964) 432 ve 756 nm de ki ışıklar altında stoma açılmasının maksimum olduğunu göstermişlerdir. Bu da kloroplastların maksimum absorpsiyon noktalarıdır. Hatta fotosistem II ve devresel olmıyan fosforilasyon inhibitörü olan 10⁵ Molar DCMU (2 (3,4 Diklorofenil)-1,1-dimetil üre) solüsyonunda yaprak disklerindeki stomaların ışıkta kapandığıda bilinmektedir.

II - Stomanın üstte veya altta bulunuşu yolu ile : STALFELT (1964) kesin CO₂ alınımının, ışıkta stoma açılmasında önemli rol oynadığını belirtmiştir. Bunun için yaprak disklerini yüzdürürken stomalar suyla temas ediyorsa kesin fotosentez çok azdır. Bu arada intersellüler alanlardaki CO₂'in fotosentez için yeterli olabileceği düşünülebilir (ZELITCH, 1969). RASCHKE (1975) bu görüşü Zelitch'in yüzen yaprak diskleri kullanması nedeni ile benimsemez. Çünkü materyal CO₂'e hassasiyetini yüzme sırasında kaybeder.

III - Intersellüler alandaki CO₂ konsantrasyonunun karanlıkta CO₂ siz havada stoma açılmasına etkisi: STALFELT (1967)'e göre "Işııkta stomaların açılışları stoma altı boşluklardaki CO₂'in azalmasından, karanlıkta kapanmaları solunum yüzünden artan CO₂ konsantrasyonuna bağlıdır. LANGUET (1965) ise

Pelargonium da yaptığı denemelerde CO₂'in havada % 0,2 ten az iken, yahut %2 den çok iken stomaların açık olduğunu gösterip havadaki CO₂ miktarının kritikliğine işaret etmiştir.

IV - Işıқта yüksek CO₂ konsantrasyonunda stomaların kapanması:

Stomaların ışıқта normal sınırlar içinde açılması CO₂'in yüksek konsantrasyonu, dolayısı ile glikolik asit metabolizması ile ilgilidir (ZELITCH (1966). RASCHKE (1975)'e göre stomalar ışığa yalnız indirekt cevap verirler. Çünkü; yaprakta ışık CO₂ meydana getirir ve stomalar CO₂ değişimine cevap verirler. Maki bitkilerin de stomalarda nişasta'ya rastlanmaması da ışığın etkisinin fotosentez kanalı ile olmadığını düşündürür (Yürekli, yayınlanmamış sonuçlar).

V - **Karanlıkta stomaların açılması:** Karanlıkta stomaların çok açılması *Crassulacea* bitkilerinin özelliğidir. Bu bitkilerin metabolizmaları karanlıkta CO₂ fiksasyonuna göre ayarlıdır. Stomaların açılması daha önceki günde verilen ışık miktarlarında bağlıdır. Kesilmiş *Vicia faba* yapraklarında ise karanlıkta stomaların açılması yalnız CO₂ siz havada meydana geldi. Stomaların karanlıkta açılmaları en iyi su eksikliğinde görüldü. Kısacası karanlıkta ışığa göre farklı mekanizma iş görür.

VI - **Mavi ışığın etkileri:** MANSFIELD ve MEIDNER (1967)'e göre *Xhant hium* da kapalı sistemde, CO₂ kompensasyon noktasında ve düşük ısıda mavi ışık ile kırmızı ışık arasında çok az bir fark vardır. MEIDNER (1968) ise mavi ışıkta CO₂ siz havada *Allium cepa* da stoma açılışının etkilendiğini görmüştür. Mavi ışığın etkisinin karanlıkta stoma açılması ile ilgili olabileceği düşünülmektedir.

STOMA HAREKETİNİN İNHİBİTÖRLERİ

Stoma hareketini inhibe eden biyokimyasal inhibitörlerle yapılan deneyler, stoma açıklığının net fotosentez ve transpirasyon hızı ile ilişkili olduğunu ortaya koymuştur. İnhibitörlerle stomaların kontrolü için bu maddelerin yapraklara püskürtme ile veya yaprak dokularını solüsyonda yüzmeye bırakmakla elde edilir. Kök, gövde veya petiol aracılığı ile bekçi hücrelerine bu maddeleri ulaştırmak uygun değildir. Çünkü inhibitörler bu durumda hem mezofili hemde bekçi hücrelerini etkileyeceklerdir. Böylece komplikasyonlar meydana gelecektir. Ayrıca inhibitörlerle yapılan biyokimyasal analizlerde bileşik mümkün olan en düşük konsantrasyonda ve en kısa zaman için kullanılmalıdır. Stomaları kapatmak için kullandığımız maddenin bekçi hücreleri için spesifik olduğunu; diffüzyon teorisi ile, transpirasyon hızının, net fotosentezden daha fazla inhibe olduğunu göstererek kullanmalıyız.

Burada etkenliği çok iyi bilinen veya çok yakın zamanda özellikleri tesbit edilen inhibitörlerden bahsedeceğiz.

I. Fotosentez ve Fosforilizasyon İnhibitörleri: DCMU, CMU, ve treaz gibi herbisitler 5×10^{-5} Molar konsantrasyonda hem HILL reaksiyonunu inhibe ederler, hem de stomaları kapatırlar. Işıktaki stomaları kapatan Atrazin aynı zamanda fotosentezde O_2 meydana getiren reaksiyonları inhibe eder. Bu inhibitör amukta, fasulye ve mısır da transpirasyonu azalttı.

II. Büyüme Düzenleyicileri: 2,4,5, Triklorofenoksi asetik asit 10^{-3} Molar ile 10^{-6} Molar arasındaki konsantrasyonlarda püskürtülmelerinde stomaların az iki hafta kapalı kalmaktadır.

Kesilmiş arpa fideleri 10^{-5} M kinetin solüsyonunda bırakılınca net fotosentez %12 artarken, stoma açıklığı da artmıştır.

Bu gün için en iyi bilinen inhibitör ABA'dır. ABA stoma üzerine direkt etkilidir. Yani fotosentetik mekanizmayı etkileyerek stomanın hareketini değiştirir. LEOPOLD ve ark. (1972)'e göre etkili olan ABA trans ABA'dır. 10^{-5} M ABA'nın *Xanthium strumarium* yapraklarında fotosentezi %14 azaltırken transpirasyonu %44 azaltmıştır. ABA kuraklığın teşvik ettiği yaşlılığı da geciktirir. Transpirasyonu azaltıp, tuzlu şartlarda, fizyolojik ya da ortamsal kuraklıkta bitkinin canlı kalmasını sağlar. MERT (1974) ise ABA'nın konsantrasyonuna bağlı olarak stoma açıklığının linear bir şekilde kapandığı göstermiştir.

THOMAS (1974) ise yapraklardaki ABA miktarının bir misli artmasının stoma kapanmasına yettiğini göstermiştir. ABA'nın mezofildeki kloroplastlarda, hücredeki su potansiyelinin artması ya da ABA meydana getiren bazı maddelerin konsantrasyonlarının artması ile meydana gelmektedir. ABA ve yapısal ilişkili olduğu Xantoksin hidroaktif stomatal geri besleme sisteminde önemlice rol oynar (MILBORROW, 1974). RASCHE ve ark. (1973)'e göre düşük su potansiyelinde hidroaktif sistemi ABA değil, stomaların, kendi hidroaktif sistemleri düzenler. ABA koleoptillerde büyümeyi H^+ salgılanmasını inhibe eder. Aynı zamanda α -amilaz formasyonunu inhibe eder ve bu yolla stomayı kapatır (MILBORROW, 1974). Stomalardaki ABA ve CO_2 birbiri ile karşılıklı ilişkilidir, bitkideki su eksikliğine göre değişir. Su eksikliğinde ABA stomaları CO_2 'e hasas hale getirir. Böylece stomalar CO_2 'e ihtiyaç gösterirler. Stoma açıklığının modülasyonunda CO_2 ve ABA'ya aynı miktarda gerek duyulması ABA'nın etkenlik mekanizmasının ipucu olabilir.

III. Membranları direkt etkileyen inhibitörler: Alkenik süsünik asitler ve ürünleri yüzeysel aktivite ile stomaları kapatırlar. Triton 100-x benzeri deterjanlar membranları parçalayıp stoma kapanmasını sağlarlar. Fenil Civa Asetat (PMA) membranlardaki proteinlerin sülfidril (SH) grupları ile merkeplerini oluşturur. NADP'nin indirgenmesi ve fotofosforilizasyonu inhibe eder ve CO_2 konsantrasyonunu artırarak bekçi hücrelerini etkiler.

Yarı batık kültürde yetişen badem ve şeftalilerde ki *Fusicoccum amigdalı* mantarının salgıladığı Fusicoccin A bu ağaçlardaki su ilişkilerini etkiler (Ganiti, 1964). Bu madde 10^{-5} M konsantrasyonda kesilmiş domates yapraklarına tatbik edilirse transpirasyonun hızı iki misline çıkar ve stoma açılışı artar. Karanlıkta stomaları kapatma etkisi arizidir.

Tabii duman stoma açılışını geçici ve az olarak inhibe eder. Havadaki Ozon muhtemelen membranlardaki doymamış lipitlerle reaksiyona girip stomaların geçici olarak kapanışına neden olur.

Bu arada stomaların % 1,5 O_2 'e gerek duyduğunu fazlasının aneorobik koşulların oluşturduğu stoma kapanmasını ortadan kaldırdığını unutmamalıyız.

STOMA AÇILIŞINDA GLİKOLİK ASİT METABOLİZMASI

Glikolat oksidaz reaksiyonunun inhibitörleri olan a-hidroksi sülfonatlar ışıkta stoma açılışını inhibe ederler veya stomaları kapatırlar. Tütün yaprakları disklerinde a-hidroksi 2-piridin metano sülfonik asit stoma açılışını % 50 inhibe ederken glikolat sentezini de aynı miktarda inhibe eder. Azotlu ortam stoma açılışını ve aynı anda glikolat metabolizmasını teşvik eder. Bu deliller stoma açılışında glikolik asit metabolizmasının rolü olduğunu gösterir.

STOMA KAPANMASINDA ÖZEL SİSTEMLER

SHEIKH (1976) *Arbutus andrachne* de, YÜREKLİ (Yayınlanmamış sonuçlar) 'e göre *Ilex aquifolium* ve *Quercus coccifera* 'da stoma açıklığı öğle saatlerinde "tıpa" şeklinde yapıları olan kimyevi muhteviyatı bilinmeyen maddelerle kapalıdır. Bu da makilerdeki su ilişkilerinin çözümü hakkında bilgi verebilir.

GENETİK KONTROL

Gramineae lerin incelenen 69 türünden pekçoğunda stomaların inaktif olduğu bulunmuştur. WAGONNER ve SIMMONDS (1966) yaprakları solduğu halde stomaları hala açık kalan bir patates mutanti buldular. Tütünün bir sarı mutandındaki stomalar BURK ve MENSER (1964)'e göre yabancı tütün stomalarından 2 misli hızla açılmaktadır. Öyleyse bazı bitkilerde stoma açıklığı ve hızı genetiksel kontrol edilmektedir ve biyokimyasal izahı henüz bilinmemektedir.

İYONLARIN STOMA AÇILMASINDAKİ ROLÜ

Birçok mineral eksikliğinin stoma açılmasını inhibe ettiği bilinmektedir. Azot ve Demir eksikliği klorofil miktarını azaltıp stoma açılmasını da azaltır. Fosfor eksikliği de aynı etkiyi gösterir. Potasyum iyonu noksanlığı stoma açıklığı-

ğını 1 mikron'a kadar düşürmekte ve fotosentezi PMA püskürtülmüş yapraklardaki kadar azaltmaktadır. FUJINO (1967) açık stomalarda Potasyum iyonu konsantrasyonunun yüksek, kapalı stomalarda ise düşük olduğunu belirtmiştir. Ortama 10^{-2} M ATP ilave edilince Potasyum iyonunun birikiminin fazlaştığı ve stoma açıklığının 14 mikrona çıktığı gözlemlendi. Rubidyum'un da potasyum etkisine sahip olduğu rapor edilmiştir. Lityum, sodyum ve Kalsiyum için bu etkinin çok az olduğu bilinmektedir.

İyon metabolizmasında meydana gelen olayları RASCHKE (1975) şöyle sıralar.

1. Vakuole potasyum iyonunun alınması
2. Bekçi hücrelerinden Hidrojen iyonunun çıkarılması
3. Organik asitlerin (Özellikle malik asit) meydana gelişi
4. Nişastanın parçalanması
5. Vakuole klorür iyonlarının alınması

SONUÇ

Stoma açılmışken meydana gelen organik anyonlarla dışardan alınan K^+ ve Cl^- 'ün birlikte iş görmeleri sonunda osmotik basınç değişir ve turgor'u meydana getirir. Turgor için gerekli olan asiditeyi bu olay ayarlar. Yükleri organik anyonlarla dengelenen K^+ , H^+ ile mübadele edilerek alınır. Stoma hücrelerine tamamen yapışık deforme olmuş komşu mezofil hücreleri iyon deposu olarak iş görürler. Bu arada CO_2 sadece asidite ayarı için değil osmotik basınç için de gereklidir. ABA bekçi hücrelerindeki H^+ 'u çıkarıp pH'ı artırır. Malat ise stomanın hem açılışında hem de kapanışında gereklidir. Bu model bizim stoma hareketi hakkındaki bilgimizin azlığını gösterir. Bu tip model şüphesiz ki arazide ki bitkilerin fotosentez ve transpirasyonlarının kontrolünde kullanılamaz. Ancak kontrollü laboratuvar çalışmaları için geçerlidir.

Eğer stoma hareketi hakkında daha çok bilgi edinmek istersek aynı çalışmalarını arazideki bitkide yapmamız ve onlar için de bir model geliştirmemiz gerekmektedir. Arazide yapılacak çalışmaların aynı bitkideki stoma hareketinin değişimlerini farklı ortam koşullarında ve farklı zamanlarda yapmanın da bu konuya ışık tutacağını sanmaktayız.

BİBLİYOGRAFYA

- MERT, H. H. (1924) : Bazı Büyüme Maddelerinin Antitranspirant özelliklerinden faydalanılarak yapılabilecek bir biyolojik test. Ege Üniv. Fen Fak. İlimi Rap. Ser. No:203. BORNOVA.
- RASCHKE, K. (1925) : Stomatal Action. Ann. Rev. Plant Physiol. 26- 309-40.

- 3 - SHEIKH, K. H. (1976)- Variations in leaf Hydration and Stomatal openings of some maqis in response to cahanges in some environmental factors. Ed. Proceedings of the third MPP meeting IZMIR. October. 13-17. 1975.
- 4 - ZELITCH, I. (1969): Stomatal Control. Ann. Rev. Plant Physiol. 20 : 329-50.