

# ***BİTKİ FİZYOLOJİSİ***

**PROF. DR. YASEMİN ÖZDENER KÖMPE**

**Ondokuz Mayıs Üniversitesi**

**Fen Edebiyat Fakültesi**

**Biyoloji Bölümü**

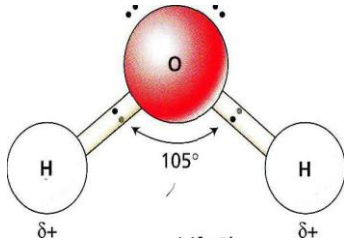
## BİTKİ FİZYOLOJİSİ

Bitki fizyolojisi bir bitkinin tohum olarak başlayıp tekrar tohum üretme aşamasına kadar olan hayat süreci içinde meydana gelen biyolojik olayları inceler. Bitki fonksiyonları temelde fizik, kimya prensiplerine dayanmaktadır. Bitki fizyolojisi üzerinde çalışılan bitkilere modern fizik ve kimya tekniklerinin uygulanmasıyla incelenmekte dolayısıyla bu bilim dallarındaki ilerlemelerle bitki fizyolojisindeki araştırmalar da derinleşmektedir.

Bitkilerdeki dokuların gelişmesi, bitkinin içinde bulunduğu çevre ve buna bağlı olarak meydana gelen fizyolojik olaylarla yakından ilişkilidir. Işık, nem, sıcaklık, su, yerçekimi bitki gelişimini etkileyen önemli çevresel faktörlerdir. Yapı ve fonksiyon birbiriyle yakından ilişkilidir, yani genlerin enzimlerin diğer moleküllerin, organellerin, hücrelerin, doku ve organların birlikte bulunmalarıyla canlılık söz konusu olur. Bu nedenle de bitki fizyolojisinde yapılan çalışmalar bitki anatomisi, hücre biyolojisi, yapısal ve fonksiyonel kimya ile yakın ilişkilidir.

## BİTKİLER VE SU

Bitkilerin birçok aktiviteleri su ve suda çözülmüş maddelerin özelliklerine bağlıdır. Bu nedenle öncelikle suyun bazı özelliklerin bilinmesi gerekir. Bir su molekülü bir oksijen atomunun iki yanına yaklaşık  $105^\circ$  lik açıyla bağlanmış iki hidrojen atomundan oluşmuştur. Bu açı buzda sabittir fakat su formunda yaklaşık  $105^\circ$  olarak değerlendirilir. Su, polar bir moleküldür yani molekülün bir yönü (hidrojen yönü) pozitif, diğer yönü (oksijen yönü) negatiftir. Her bir su molekülünün oksijeni diğer su molekülünün hidrojeninin hafifçe çekmektedir. Böylece bir su molekülünün hidrojeni ile diğer su molekülünün oksijeni arasında bir hidrojen bağı oluşmaktadır. İşte bu hidrojen bağı suya muhteşem özellik ve fonksiyon kazandırmaktadır.



Oksijen atomuna tutunan hidrojen atomları arasındaki açı yaklaşık  $105^\circ$ 'dir. Bu açı çok sabit değildir.

## Suyun Özellikleri

Su, sahip olduğu tüm özelliklerini molekül yapısına borçludur. Canlılık için olağanüstü önem taşıyan suyun bazı özellikleri şöyle özetlenebilir.

### 1. Spesifik Sıcaklık:

1 gr. Suyun sıcaklığını  $1^\circ\text{C}$  yükseltmek için gerekli enerji 1 cal'dir. Suyun spesifik sıcaklığı diğer maddelerinkinden hafifçe yüksektir. Sıcaklık artışına neden olmadan fazla miktarda enerji absorbe edebilirler. Bitkiler ve hayvanlar büyük ölçüde su içermekte ve böylece ısı enerjisi kazancı ya da kaybı olsa bile iç sıcaklıkları durağan kalır.

### 2. Suyun buharlaşma sıcaklığı yüksektir:

$20^\circ\text{C}$  de 1 gr. Suyun su buharına dönüşmesi için gerekli enerji 586 cal'dir. Buharlaşma sıcaklığının yüksek olması da yine hidrojen bağlarından kaynaklanmaktadır. Bu durum bitkilerin transpirasyonla su kaybetmelerinde yani terlemede dolayısıyla serinlemelerinde son derece önemlidir. Transpirasyon, bitkilerde önemli bir sıcaklık düzenleyicisidir. Güneş ışınları bitkileri fazla ısıtınca, su, yüksek latent buharlaşma ısısı nedeniyle, yaprak yüzeyinden evaporasyonla yitirilir. Böylece bitkilerin soğuması sağlanır.

### **3. Viskozite:**

Suyun akabilmesi için molekülleri arasında bulunan hidrojen bağlarının kırılması gerekir. Sıvı suda her hidrojen bağı ortalama olarak iki su molekülünün daha paylaşıyor olması bağı zayıflatmakta ve oldukça kolay kırılmaktadır. Suyun viskozitesi sıcaklık artışıyla belirgin olarak azalmaktadır. Fakat fizyolojik olarak bu çok önemli değildir çünkü düşük sıcaklıklarda da suyun viskozitesi düşüktür.

### **4. Suyun adhezyon ve kohezyon gücü:**

Su polar yapısı nedeniyle diğer birçok materyale, madde ve moleküle tutunur. Bu özelliğiyle materyalleri ıslatır. Hücre duvarı polisakkaritleri ve protein molekülleri de polardır. Birbirinden farklı moleküller arasındaki bu tutunmaya "adhezyon" denir. Birbirine benzer moleküller arasındaki tutunmaya da "kohezyon" adı verilir. Su moleküllerinin hidrojen bağları nedeniyle birbirini çekmesi kohezyondur. Kohezyon bir gerilme direnci verir. Bu sayede bitki gövdesinde su molekülleri kırılmadan sürekli bir su sütunu oluşturur. Bir sıvının yüzeyindeki moleküller sürekli kohezyon güçleri (Hidrojen bağları) tarafından sıvıya çekilir. Yüzey gerilimi bitkilerde fizyolojik olarak önemli rol oynar. Örneğin normal basınç altında yüzey gerilimi hücre duvarlarındaki gözenekler ve küçük porlar yoluyla hava kabarcıklarının geçişini önler.

### **5. Suyun Çözücü Özelliği:**

Su pek çok bileşiğin çözünmesine olanak verdiği için "üniversal çözücü" denmektedir. Suyun çözücü özelliği iki kutba yani polar yapıya sahip olmasından kaynaklanmaktadır. Su molekülünün (+) tarafı polar molekülün (-) iyon ya da molekül yüzeyine, (-) tarafı da (+) iyon ya da yüzeye tutunur. Böylece su molekülleri polar moleküllerin etrafında bir kafes oluşturur ve tekrar bir araya gelip birim oluşturmasını engeller.

### **6. Sıkıştırılmaz bir sıvıdır.**

Bu, organizmalara hidrolik kanunlarının uygulandığının bir ifadesidir. Çünkü organizmaların büyük bölümü sudur. Büyüyen genç bitkilerde hidrolik sistemin varlığı bitki solduğu zaman ortaya çıkmaktadır. Bitkinin normal yapısı su basıncı tarafından korunur. Bu basınç protoplasttaki suyun hücre çeperine uyguladığı basınçtır.

### **Difüzyon:**

Difüzyon bir konsantrasyon gradientine karşı meydana gelir. Konsantrasyon, birim hacimdeki partikül sayısı ya da madde miktarıdır. Gradient, boşluğun bir hacminden diğerine konsantrasyon (ya da sıcaklık vs) gibi bir parametre dereceli olarak değiştiği zaman meydana gelir. Konsantrasyon farkı özellikle canlı hücrelerde çok belirgindir. Örneğin bazı organik bileşikler sitozole alınıp mitokondride metabolize edilir. Bu maddenin mitokondrideki konsantrasyonu, fotosentezin meydana geldiği kloroplasttakinden daha düşüktür. Hücrelerde mikro seviyede birçok madde veya molekülün difüzyonu hemen hemen her yerde ve daimi olarak meydana gelmektedir.

**Suyun difüzyonu:** Su, topraktan bitkiye, bitkiden atmosfere geçerken çok çeşitli ortamlarda hareket eder. Bu yolculukta suyun taşınma mekanizması da ortamın durumuna göre değişir. Su moleküllerinin zardan nasıl geçtiği uzun zaman tam anlaşılamamıştır. Özellikle suyun bitki hücrelerine difüzyonunun, yalnızca lipit tabakadan mı yoksa protein kanallardan mı olduğu uzun süre tartışılmıştır. Yapılan çalışmalar zarda özel aquaporin adı verilen ve su için seçici olan integral proteinlerin oluşturduğu özel kanalların bulunması bu tartışmaları bitirmiştir. Böylece su, hem lipit tabakadan geçmekte hem de bu aquaporin kanalları kullanmaktadır. Su aquaporinlerden lipit tabakaya göre daha hızlı geçerek suyun zardan difüzyonunu hızlandırmaktadır.

### **Kitle Akımı:**

Eğer hücre çeperi ve hücre zarı içinden bir delik açılırsa hücre içeriği bu delikten hızla dışarı akar, bu akıntı hücre içindeki ve dışındaki basınç eşit oluncaya kadar devam eder. Akan içerik sıvı gazlardır. Basınç farklılığına tepki olarak bir akıntı meydana geldiği zaman bu akıntı

içindeki atom ve molekül grupları da birlikte taşınır. Buna “Kitle akımı” denir. Bazen basınçtaki farklılıklar yerçekimi tarafından oluşturulur.

### **Kimyasal Potansiyel ve Su Potansiyeli**

Bir birim miktar maddenin ilave edilmesiyle değişen serbest enerji o maddenin kimyasal potansiyelidir. Suyun kimyasal potansiyeli bitki fizyolojisinde çok önemli bir görüştür. Bu konuda farklı araştırmacılar farklı terimler kullanmışlardır. Genel olarak toprak-bitki-hava sistemlerinde suyun önemli bir özelliği olarak suyun kimyasal potansiyeli ya da su potansiyeli terimi kullanılmaktadır. Bir sistemde ya da sistemin bir bölümündeki suyun kimyasal potansiyeli, atmosfer basıncında aynı sıcaklıktaki saf suyun kimyasal potansiyeli ile karşılaştırılmıştır. Saf suyun su potansiyelinin sıfır olduğu kabul edilmektedir. Eğer belirtilen şartlarda sistemdeki suyun kimyasal potansiyeli daha düşük ise (-), yüksek ise (+) dir.

$$\Psi = (\mu_w - \mu_w^+) / V_w$$

$$\Psi = \text{Su Potansiyeli}$$

$$\mu_w = \text{Sistemdeki suyun kimyasal potansiyeli}$$

$$\mu_w^+ = \text{Sistemde sabit sıcaklıkta, atmosfer basıncında saf suyun kimyasal potansiyeli}$$

$$V_w = \text{Suyun kısmi molar hacmi}(18 \text{ cm}^3 \text{ mol}^{-1})$$

Bu eşitliğe göre saf suyun su potansiyeli “0” olacaktır. Çünkü saf suyun kimyasal potansiyeli yine kendisiyle karşılaştırılacaktır. Çözünmüş maddeler kimyasal potansiyellerindeki farklılıklara tepki olarak, su da su potansiyelindeki farklılıklara karşı difüzyona uğrar. Su potansiyeli sistemin bir bölümünde, diğer bölümünden daha yüksek olduğu zaman suyun difüzyonunu önleyen bir engel yoksa su, su potansiyelinin yüksek olduğu taraftan düşük olduğu tarafa doğru difüzyona uğrar.

### **Su Potansiyeli Bileşenleri**

Su potansiyelinin temel olarak iki bileşeni vardır. Biri basınç potansiyeli, diğeri de osmotik potansiyeldir. Basınç potansiyeli, sistemde varolan basınca eşdeğer gerçek bir basınçtır. Osmotik potansiyel ise çözünen madde partiküllerinin varlığında ortaya çıkan potansiyeldir. Canlı hücrelerde basınç genellikle pozitifdir fakat ksilemin ölü hücrelerinde negatiftir. Osmotik potansiyel ise daima negatiftir (saf suda sıfır). Su potansiyeli toprak-bitki-hava sisteminde düşünülürse toprakta en yüksek, havada en düşük, bitkinin çeşitli kısımlarında ara değerlerde olur. Yani topraktan bitkiye ve oradan da atmosfere doğru bir gradient vardır.

Su potansiyelinin bileşenleri:

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_s$$

$$\Psi = \text{Su Potansiyeli}$$

$$\Psi_p = \text{Basınç Potansiyeli}$$

$$\Psi_s = \text{Osmotik Potansiyel}$$

Osmotik basınç genellikle seyreltik çözeltideki çözünen maddenin konsantrasyonuna bağlı olarak değişir. Bir çözelti osmotik basınca sahip olamaz ancak bir osmometreye konulduğunda bu çözeltinin basıncını ifade etmek için “potansiyel” ifadesi kullanılır. Bu nedenle osmotik potansiyel ifadesi daha doğrudur. Basınç potansiyeli ise hidrostatik basınç ile özdeş olup yüksek çevresel atmosferik basınç altındaki hidrostatik basıncı ifade eder. Su potansiyelinin osmotik, basınç ve yerçekimi potansiyellerinden başka bir de matrik potansiyeli olarak adlandırılan dördüncü bileşeni vardır. Matrik potansiyel, suyun katı yüzeylerce tutulmasıyla (adsorbsiyon) oluşur. Matrik potansiyel toprakta tutulan suyun kuru tohumlar tarafından ilk alımın (imbibisyon) aşamasında önemlidir. Diğer bileşenlerle karşılaştırıldığında su potansiyeline etkisi çok azdır. Bu nedenle hücre içi su potansiyelini hesaplamada ihmal edilebilir.

Suyu bir yerden başka bir yere iten metabolik 'pompalar' (ATP'nin hidrolizi ile gerçekleşen reaksiyonlar) yoktur. Bu kural, taşınan maddenin yalnızca su olması durumunda geçerlidir.

## Kimyasal ve Su Potansiyeli Gradientlerine Etki Eden faktörler

a.Çözünen madde

b.Matrik

c.Sıcaklık

d.Basınç

e. Yer Çekimi

### Çözünen madde etkisi

Çözünmüş madde partiküllerinin çözücü moleküllerin kimyasal potansiyelini azalttığı gözlenmiştir. Bir başka deyişle çözünen maddeler suyu seyrelterek suyun serbest enerjisini azaltırlar. Bu entropi etkisidir; yani, çözünen maddelerin ve suyun birbirine karışması sistemde bir bozulmaya sebep olur ve serbest enerjisi azalır.

**Osmos:** Eğer membranın bir yanında saf su, diğer tarafında bir solusyon varsa bir su potansiyeli gradienti doğacak ve solusyon tarafında su potansiyeli daha düşük olacaktır. Su, saf su tarafından solusyon tarafına geçecektir. Bu difüzyonun özel bir şekli olan **osmos** dur. Bu olay çoğunlukla topraktan bitkiye, bir canlı hücreden diğerine membran varlığında su hareketidir. Eğer çözünen madde partikülleri bir tarafta aşırı kimyasal potansiyel gradienti oluşturmuşsa ve zarı geçebiliyorsa o zaman kimyasal potansiyelin yüksek olduğu taraftan düşük olduğu tarafa doğru hareket edeceklerdir. Her iki tarafta konsantrasyon eşit olduğu zaman net hareket olmayacaktır. Hücre zarlarının her iki tarafında çözünen maddenin kimyasal potansiyelindeki farklılıklar iyonların topraktan bitkiye, noniyonize maddelerin bitki hücrelerinin içine ya da dışına taşınmasında temel faktördür. Ancak iyon ve moleküllerin taşınmasında bazı durumlarda metabolik enerji kullanıldığı da unutulmamalıdır.

### Matriks ve Matriks Potansiyeli

Kil partikülleri, proteinler ya da hücre duvarı partikülleri gibi birçok yüklü yüzeyler, su molekülleri için büyük bir affiniteye (çekim) sahiptir. Bu yüzeyler genellikle negatif yüke sahiptir ve polar su moleküllerinin (+) yönlerine hafifçe tutunurlar. Bununla beraber hidrojen bağlarından dolayı nişasta gibi yükü olmayan yüzeyler de suya bağlanır. Suya bağlanma yüzeyi olan materyallere matriks denmektedir. Hidrofilik yüzeyler (protein, nişasta, kil gibi kolloidler) suyu adsorbe ederler ve bu yapışkanlık sadece yüzeylerin yapısal fonksiyonuna bağlı değil aynı zamanda yüzeyler ve su molekülleri arasındaki uzaklığa da bağlıdır. Adsorbe yüzeylere doğrudan doğruya tutunan su molekülleri buraya kuvvetle tutunmuştur, yüzeyden bir derece uzak olanlar daha az kuvvetle tutunur. Hidrofilik yüzeyler tarafından suyun adsorbsiyonu "hidrasyon" ya da "imbibisyon" olarak bilinir. Filtre kağıdı, odun, toprak, jelatin ya da bir kahverengi alg parçası gibi kolloid ya da hidrofilik yüzey çoğunlukla aşırı negatif matriks potansiyele sahiptir. Matriks güçleri çözünmüş madde gibi davranır ve adsorbe yüzeylere yakın kısımda çok fazla negatif su potansiyeli meydana getirirler. Kuru tohumlarda ve toprakta matriks etkileri özellikle önemlidir. Tohumlara su alımı başlangıçta büyük ölçüde matriks potansiyele bağlıdır. Tohumlar çimlenmeye başlamadan önce hücre duvarı polisakaritleri ve proteinlerin yüzeyleri hidratlı olmalıdır, yani tohum şişmiş olmalıdır. Dolayısıyla çimlenmenin başlangıcı şişmedir.

**Basınç:** Çözeltinin hidrostatik basıncıdır. Pozitif basınç su potansiyelini artırır, negatif basınç ise azaltır. Hidrostatik basınca basınç potansiyeli de denir. Hücre içindeki pozitif hidrostatik basınç, turgor basıncı olarak ifade edilir.  $\Psi_p$  değeri de gerilim ya da negatif hidrostatik basıncın olduğu ksilemde ya da hücreler arasındaki çeperlerde olduğu gibi negatif olabilir. Hücrelerin dışındaki negatif basınç, suyun uzun mesafelere taşınmasında çok önemlidir. Hidrostatik basınç, o ortamdaki normal basınçtan sapma olarak ifade edilebilir. Çünkü normal şartlarda  $\Psi_p = 0$  MPa'dır.

**Yer Çekimi:** Yer çekimi, ona eşit ya da zıt yönde etki eden bir kuvvet olmaksızın suyun aşağı yönde hareketine neden olur. Ancak hücre düzeyinde suyun taşınması söz konusu olduğunda

yerçekimi genellikle dikkate alınmaz, çünkü ozmotik potansiyel ve hidrostatik basınca göre bu değer ihmal edilebilir.

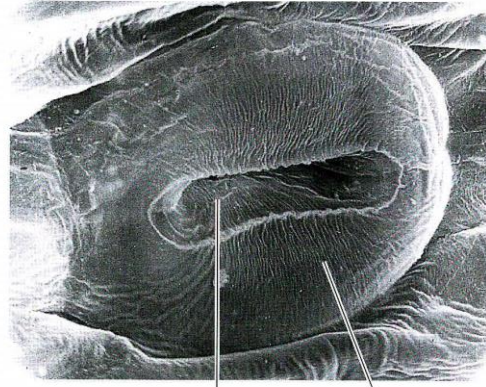
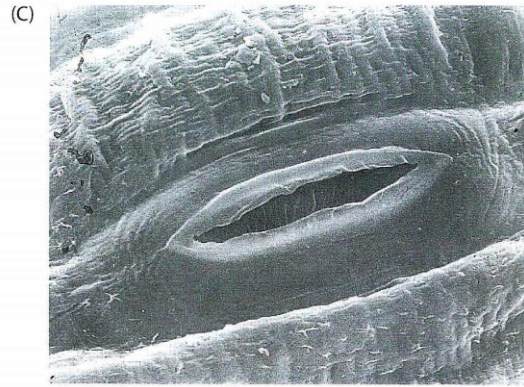
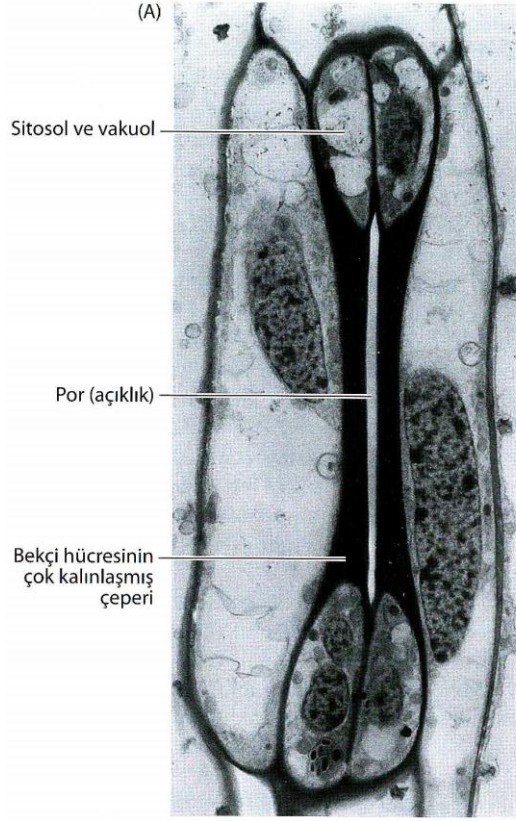
### **Toprak bitki atmosfer sisteminde suyun hareketi**

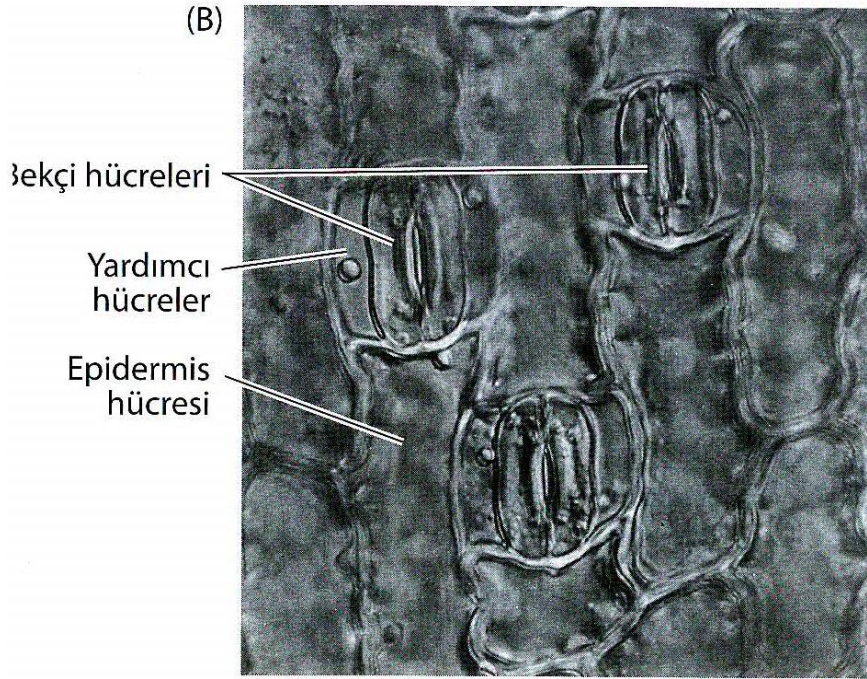
Nemli toprakta su seviyesi üstte ,  $\Psi_p$ (basınç potansiyeli)= 0 ve  $\Psi_s$  (osmotik basınç) hafif negatiftir. Çünkü toprak solusyonu suludur ve bu yüzden su potansiyeli de hafifçe negatiftir. Ksilem özsuğu ise çok suludur bu yüzden de osmotik potansiyel hafif negatiftir. Fakat su daima negatif basınç altındadır. Bu yüzden de su potansiyeli ksilemde topraktakinden daha negatiftir. Yaprak hücrelerinde ise daha konsantre solusyon vardır. Osmotik potansiyel tamamen negatiftir, su buradaki hücrelerin içine taşınır ve pozitif basınç oluşur. Fakat su yapraklardan stomalar vasıtasıyla sürekli buharlaştığı için basınç potansiyeli hiç artmaz yani dengeye ulaşamaz. Bu nedenle yaprak hücrelerinde su potansiyeli ksilemdekenden daha negatiftir. Kurak bölge bitkilerinde su potansiyeli daima negatiftir, çünkü osmotik potansiyel de negatiftir ve matriks güçleri de su potansiyelini negatif yapar.

### **Bitkilerde Su kaybı olayları**

#### **1. Transpirasyon**

Pek çok bitkide kökler vasıtasıyla alınan suyun büyük bir kısmı hiçbir metabolik olayda kullanılmaksızın doğrudan doğruya atmosfere verilir. Buhar halindeki bu su kaybına transpirasyon denir. Başlıca transpirasyon organları yapraklardır. Yapraklar vasıtasıyla yapılan transpirasyonun büyük bir kısmı stomalarla gerçekleşir. Çok az bir kısmı da epidermisin üzerini örten kutikula yoluyla meydana gelir. Ayrıca lentisel yoluyla da transpirasyon meydana gelir. Bu tip transpirasyona çoğunlukla odunlu gövdelerde ve bazı meyvelerde rastlanır. Normal şartlarda lentisel ve kutikula yoluyla meydana gelen transpirasyon önemsizdir. Ancak çok kurak havada stomalar kapalı olduğunda gerek kutikul gerekse lentisellerle olan su kaybı bitki canlılığı için büyük önem kazanmaktadır. Stomalar yoluyla su kaybı olurken aynı zamanda da CO<sub>2</sub> girişı gerçekleşmektedir.





1 kg kuru mısır tanesi meydana gelebilmesi için 600 kg. suyun transpirasyonla atmosfere verildiği belirlenmiştir.

Bir ürünün büyüebilmesi için neden bu kadar çok suyun buharlaşması gerekir?

Çünkü bitkilerdeki bütün organik materyalin moleküler iskeleti karbon atomlarından ibarettir ve karbon atomları da atmosferden CO<sub>2</sub> halinde bitkiye girmelidir. Ayrıca organik ve inorganik bütün moleküllerin bitkinin her yanına taşınabilmesi için sürekli bir su kaybı dolayısıyla ksilem su iletim borularında daimi negatif basınç olmalıdır. Bu da terleme ile sağlanmaktadır.

Stomalar vasıtasıyla H<sub>2</sub>O çıkışının CO<sub>2</sub> girişine göre daha büyük olmasına üç faktör neden olur:

1. Su kaybına neden olan konsantrasyon gradiyenti, CO<sub>2</sub> girişini sağlayan konsantrasyon gradiyentinden 50 kat daha fazladır. Bu farkın nedeni, havadaki CO<sub>2</sub> konsantrasyonunun düşük (yaklaşık %0.03) ve yaprağın içindeki su buharı konsantrasyonunun nispeten yüksek olmasıdır.
2. CO<sub>2</sub> havada sudan 1.6 kat daha yavaş difüzyon yapar (CO<sub>2</sub> molekülü H<sub>2</sub>O'dan daha büyük, difüzyon katsayısı ise daha küçüktür).

CO<sub>2</sub>'in, kloroplastlarda özümlemmeden önce plazma zarı, sitoplazma ve kloroplast zarını geçmesi gerekir. Bu zarlar CO<sub>2</sub> difüzyon yolundaki direnci artırır.

Ayrıca transpirasyon oranını daha iyi anlaşılması için çevre faktörlerinin ve bu faktörlerin yaprakta transpirasyonu ve yaprağa CO<sub>2</sub> absorpsiyonunu nasıl etkilediğinin anlaşılması gerekir. Çevresel faktörler hem buharlaşma ve difüzyonun fiziksel temelini etkiler hem de yaprak yüzeyleri üzerindeki stomaların açılıp kapanma durumu da etkiler.

### **Stoma Mekanığı**

Bekçi hücrelerinin açılıp kapanma hareketi üzerine ventral çeper liflerinin ışımsal düzenlenişinin etkili olabileceği bir modelle açıklanmaya çalışılmıştır. Liflerin ışımsal düzenlenişi silindirlerin uçlarına kadar uzanır.

Modelden de anlaşılacağı gibi stomaların açılıp kapanması bekçi hücrelerindeki turgor değişikliklerine bağlıdır. Turgorun artması stomaların açılmasını, azalması da kapanmasını sağlar. Stomaların açılıp kapanmasını sağlayan turgor değişikliklerini etkileyen faktör nedir?



### **Stomaların Açılıp Kapanma Mekanizması**

Gündüz ışık (özellikle mavi ışık) bekçi hücrelerindeki proton pompasını (H-ATPaz) aktive eder. Stoma bekçi hücrelerinden çıkan  $H^+$  sayısı kadar  $K^+$  içeri alınır ve bekçi hücrelerinde PH yükselir. Bu PH değişimi çözünen organik madde sentezini arttırarak stoma hücresinde osmotik düzenleme yapar. Bu düzenlemeye katkı yapan en önemli bileşik malattır. Malat nişastanın hidroliziyle sentezlenir. Stomaların açılması sırasında nişastanın azaldığı belirlenmiştir. Sentezlenen malat vakuollerde birikir, vakuoldeki su potansiyelini azalttığı için vakuole su alınır. Bu durumda bekçi hücrelerinin turgoru artar ve stoma açılır. Bunun yanı sıra bekçi hücrelerine K ve Cl iyonları da alınmaktadır. Bekçi hücrelerinin zarında dışarı H pompalayan bir proton pompası içerir. Pompa dışarı H pomlarken K içeri difüzyonla girebilmektedir. Bu alımın sekonder aktif taşınmayla oluşturulan elektrokimyasal gradientle başarılıdır. Kapalı stomada 100mM olan K konsantrasyonunun açık olan stomalarda 300-400mM'a yükseldiği fakat şekerlerin birikmediği belirlenmiştir. Bunun yanı sıra hücreye alınan  $Cl^-$  iyonları malat iyonları ile dengelenir.

Stomaların kapanması sırasında bekçi hücrelerine  $Ca^{+2}$  iyonlarının geçer. Ca, K ve anyon kanallarını açarak Cl ve malatın dışarı çıkmasına neden olur. Böylece turgor azalır ve stomalar kapanır. Ayrıca absisik asitin proton pompasını bloke ederek olayların seyrini tersine çevirdiği belirlenmiştir.

### **2. Gutasyon**

Havanın su buharına doymuş olduğu günlerde, bitki yapraklarındaki hidatodlardan damlalar halinde meydana gelen su kaybına gutasyon denir. Hidatodlar genellikle damar sonlarında bulunur. Gutasyon kök basıncı arttığı zaman meydana gelir. Gutasyon özellikle ilkbaharda sabah erken saatlerde görülür. Çünkü bu mevsimde gündüz köklerle bol miktarda alınan suyun bir bölümü gece transpirasyon azaldığı için kök basıncı etkisiyle ksilemde meydana gelen hidrostatik basınç sonucu ya pasif ya da aktif hidatodlardan dışarı atılır. Özellikle Graminea familyasında çok görülen bu olay sonucu hem bitkide kesintisiz su akımı sağlanmış olur hem de bitkide ısı ve turgor düzenlenmesi hem de bazı toksik maddelerin dışarı atılması gerçekleştirilir.

### **3. Yaşarma (Eksüdasyon)**

Bitkide herhangi bir sebeple meydana gelen yaralanma sonucu açılan yaradan dışarı su sızması olayına eksüdasyon denir. Kök basıncı yardımıyla suyun bitkide yukarı doğru itilmesi sonucu yara yüzeyinden suyun dışarı çıkması olayıdır.

### **Bitki Özsuyunun Taşınması**

Uzun ağsi açlarda bitki özsuyunun yükselişini açıklayan kohezyon teorisinin üç temel elementi vardır:

- 1.Sürücü Güç (Sürükleyici Kuvvet)
- 2.Hidrasyon (Adhezyon)
3. Suyun kohezyonu

Sürücü güç topraktan bitkiye, oradan da atmosfere doğru azalan yani daha negatif olan gradienttir. Su topraktan bitkiye atmosfer yoluyla girip korteks ve endodermise ulaşır, kökün vasküler dokusuna geçer, ksilem elemanları yoluyla yaprağa ulaşır ve son olarak da stomalardan atmosfere verilir. Bu yolun özel bir yapısı vardır:

Canlı yaprak ve gövde hücrelerinin düşük osmotik potansiyeli, hücre duvarlarının hidrasyon özellikleri bu sistemin fonksiyonunu özel yapar. Su molekülleri ve hücre duvarları arasındaki hidrasyon gücüne hidrojen bağları sebep olur ve adhezyon denir. Kohezyon ise benzer moleküller arasındaki çekim kuvvetidir. Kohezyona sebep olan faktörler özel ortamlarında o kadar büyüktür ki (su da yüksek negatif basınca sahiptir) su gövde ve kök yoluyla toprağa kadar kesintisiz bir sütun oluşturur. Bu bitki öz suyu sütununda bitkilerin özelleşmiş anatomisi sebebiyle boşluk meydana gelmez.

### **Vasküler Dokular**

### **Gövde Anatomisi:**

Gövde enine kesitinde vasküler doku üç kısımdan meydana gelir. Ksilem, floem, ve kambiyum. Vasküler doku otsu bitkilerde ve monokotiledonlarda demetler halindedir. Dikotiledonlarda açık, monokotiledonlarda kapalıdır. Odunlu bitkilerde ksilem odunu teşkil eder. Kambiyum tabakasıyla kabuktan ayrılır. Kabuk floem, korteks ve mantar gibi dokuları içerir.

Ksilem 4 hücre çeşidinden ibarettir.

Trake, trakeid, ksilem parankiması ve ksilem sklerankiması.

Trake ve trakeidler meristematik hücrelerin farklılaşmasıyla meydana gelmiş olup daha sonra ölmüştür. Ancak ölmeden önce suyun akışını sağlamak üzere hücre duvarlarında önemli değişiklikler meydana gelmiştir.

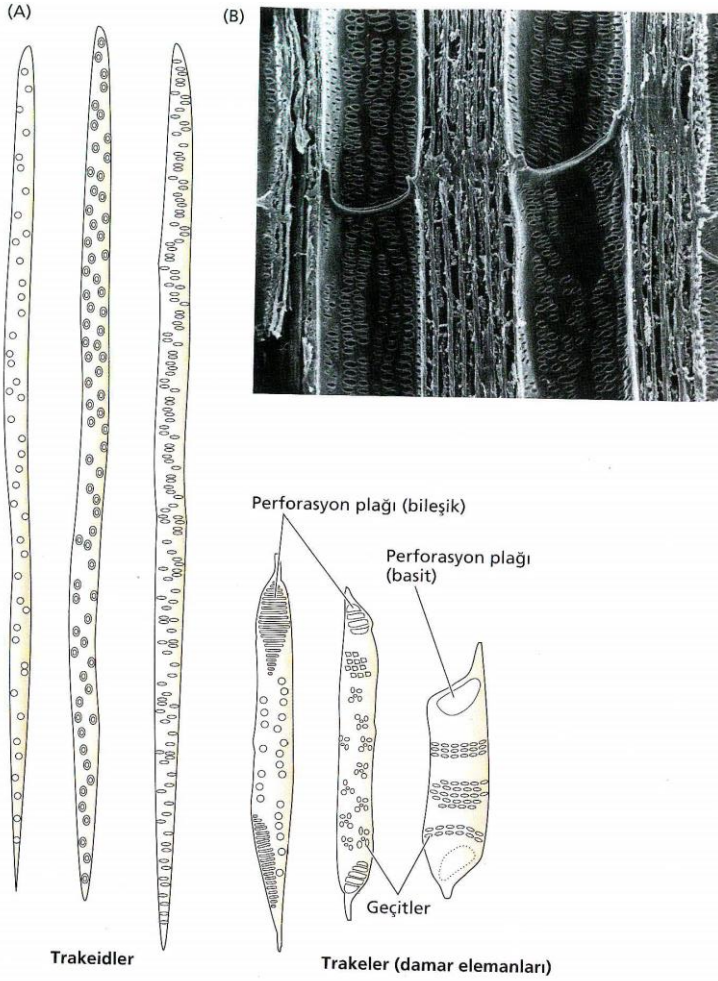
**1.** Büyük ölçüde selüloz, lignin ve hemiselulozdan ibaret olan ve primer hücre duvarını çeviren sekonder hücre duvarının oluşumudur. Bu duvar hücreler üzerindeki basınca karşı ve aşırı negatif basınçta çökmeye karşı korur. Ligninleşmiş sekonder çeper primer çeper gibi suya geçirgen değildir. Bunlarda geçitler vardır. Geçitler çoğunlukla basittir ancak trake ve trakeidlerde çoğunlukla daha kompleks kenarlı geçitler bulunur. Kenarlı geçitlerin merkezinde primer hücre duvarının şişmesiyle oluşan "Torus" bulunur. Torus geçitte bir vana gibi rol oynar. Bir taraftaki basınç diğer taraftan çok fazla olduğunda geçidi kapatır.

**2.** Trakelerin uç kısımlarındaki perforasyon levhası en önemli özelliklerindedir. Bu levhalarda delikler vardır. Bunlar suyun çok daha hızlı hareket etmesini sağlar.

**3.** Ksilem parankimasının önemli bir özelliği su borularına hava girişini dolayısıyla su sütununun

kopmasını önlemesidir.

**4.** Trakeidler 10-25 µm çapındadır, oysa trake elementleri 40-80 µm çapındadırlar.



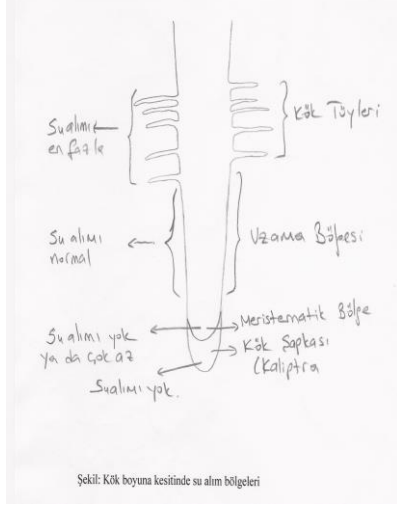
Şekil: Trake ve Trakeidler

### Kök Anatomisi

Su bitkiye kökleri vasıtasıyla girer. Kök merkezindeki ksilem gövde ksilemiyle bağlantılıdır ve devamlıdır. Floem ile yakın ilişki içindedir. Ksilem ve floem elemanları periskl tarafından çevrilmiştir. Vasküler doku ve periskl merkezi silindiri oluşturur. Merkezi silindirin dışında ise bir tabaka halinde endodermis vardır. Endodermal hücreler, bitkide suyun ve iyonların hareketi bakımından ilginç ve önemlidir. Çünkü radyal ve enine çeperlerinde kasparyan şeridi denilen süberinden oluşan çeper kalınlaşmaları vardır. Teğetsel çeperlerde bu kalınlaşmalar yoktur. Bu çeper kalınlaşması suya geçirgen değildir. Bazen kasparyan şeritler lignin de içerebilir.

Su ve suda çözülmüş maddelerin epidermis yoluyla girdiği ve sonra korteks hücreleri yoluyla serbestçe hem protoplastta (Simplast) hem de hücre duvarında (Apoplast) taşındığı fakat endodermise gelindiğinde kasparyan şeridini geçemedikleri belirlenmiştir. Onun yerine su doğrudan simplasta geçer ve suberin bir lamel olduğu durumda ise plazmodesmata yoluyla taşınır. Eğer epidermisin altında bir ekzodermis tabakası varsa bunların çeperlerinde de suberin kalınlaşma olabilir, bu durumda da su geçemez. Korteks yoluyla iyonların hareketi protoplasttan protoplasta (simplast) ya da çeperde, suyun hareketi de hem protoplast hem de çeperde (apoplast) gerçekleşir. Kök uçları toprak içinde nemli bölgeye ulaşabilmek için sürekli büyür. Kök şapkası bölünen meristematik doku hücrelerini toprağın tahribinden korur ve ön tarafta sürekli yeni kaliptra hücreleri meydana getirilir. Yapılan çeşitli boyama deneyleriyle suyun meristematik bölgeden alınımının çok önemsiz olduğu sonucu ortaya çıkmıştır. Çünkü meristematik bölgedeki hücreler o kadar küçük, sık ve çeperleri o kadar incedir ki su hareketine

dirençleri de çok güçlüdür. Su büyük ölçüde kök tüyleri vasıtasıyla alınır, tüylerin bulunduğu yerde ksilem elemanları olgunlaşmıştır ve direnci düşüktür.



Şekil: Kök boyuna kesitinde su alım bölgeleri

### Apoplast- Simplast Görüş

Yapılan çalışmalar sonucunda birbiriyle bağlantılı hücre duvarları, suyla dolu ksilem elemanları bir tek sistem olarak düşünülüp apoplast denmiştir. Yani bitkinin tüm ölü kısımlarını ifade eder. Kök ve bitkinin diğer bütün organlarındaki hücre duvarlarının tamamı apoplastın kısmıdır. Bitkinin geri kalan tüm canlı kısmı ise simplastı ifade eder. Bitkideki bütün hücrelerin sitoplazması simplasta dahildir. Simplast bir birimdir, çünkü bitişik hücrelerin protoplastları plazmodezmata vasıtasıyla birbiriyle bağlantılıdır.

Su, toprakta çoğunlukla kitle akışıyla taşınır. Ancak su kök yüzeyi ile temas edince, suyun taşınma biçimi oldukça karmaşıklaşır. Su kök epidermisinden endodermise üç yolla akabilir Bunlar; apoplast, transmembran, simplastik yollardır.

1. Apoplast yolunda, su herhangi bir zardan geçmeksizin yalnızca hücre çepeleri boyunca hareket eder. Apoplast, hücre çepeleri ve hücreler arası hava boşluklarının oluşturduğu süreklilik oluşturan bir sistemdir.
2. Transmembran yolunda, su bir hücrenin bir tarafından girip diğer tarafından çıkar ve daha sonra sıradaki hücreye girer. Bu yolda su, yolu üzerindeki (giriş ve çıkış sırasında plazma zarını geçer) her bir hücreden geçerken en az iki zardan geçer. Tonoplastın bir yanından diğer yanına geçmek gerekebilir.
3. Simplast yolunda su, plazmodezmler aracılığıyla bir hücreden diğerine taşınır. Simplast, plazmodezmlerle birbirine bağlanan hücre sitoplazma ağından oluşmuştur.

Endodermiste, apoplasttan ilerleyen su iletimi Kasparian şeridi tarafından durdurulur. Kasparian şeridi endodermisin ışınal hücre çepelerinde oluşur. Kasparian şeridi apoplast yolun sürekliliğini bozarak su ve çözülmüş maddeleri plazma zarından geçerek endodermise geçmeye zorlar. Dolayısıyla, kök korteksi ve stele de apoplast yolun önemli olmasına karşın, endodermisten simplast yolu ile taşınır.

### Kohezyon-Gerilim Teorisi:

Kuramsal olarak ksilemden suyun taşınması için gerekli basınç gradientleri, bitkinin kaidesinde oluşan pozitif basınçlar ya da bitkinin tepe kısmında oluşan negatif basınçtan kaynaklanır. Köklerin ksilem kök basıncı adı verilen pozitif basınç, hızlı transpirasyon varlığında

ortadan kalktığı için suyu uzun boylu bir ağacın tepesine göndermek için yetersizdir. Bunun yerine ağaçların tepesindeki su büyük bir gerilim (negatif hidrostatik basınç) yaratır ve bu gerilim suyu ksileme doğru çeker. İlk olarak ondokuzuncu yüzyılın sonlarına doğru öne sürülen bu mekanizma kohezyon-gerilim teorisi olarak isimlendirilmiştir. Çünkü ksilemde su sütunundaki gerilimin sürdürülebilmesi için suyun kohezyon özelliklerine ihtiyaç duyulur.

Ksilemde ortaya çıkan bu büyük gerilim bitkilerde bazı sorunlar çıkarır. Birinci sorun, gerilim altındaki suyun ksilem iç duvarlarına basınç yapmasıdır. Bu basınç, ince çeperli hücrelerde ciddi oranda çökmelere sebep olabilir. Ancak trake ve trakeidlerin ligninleşmiş sekonder çeperlere sahip olması bu çökmeyi önler. Sudaki gerilim arttıkça, hava ksilemin hücre çeperlerindeki mikroskobik porlara doğru çekilir. Bu olaya air seeding denir. Ksilemde kabarcık oluşumunun ikinci biçimi donma sırasında oluşur. Ksilem borularının donması kabarcık oluşumuna yol açabilir. Gerilim altındaki su sütununda bir hava kabarcığı oluşunca bu kabarcık genişler. Çünkü gazlar gerilim direncine dayanamaz. Bu kabarcık oluşumu, kavitasyon ya da embolizm olarak bilinir. Kavitasyon su sütununun devamlılığını bozar ve su taşınımını engeller.

Ksilemdeki damar elemanları birbirleriyle bağlantılı olduklarından ilke olarak bir gaz kabarcığı taşınım ağının tamamını dolduracak şekilde genişleyebilir. Pratikte ise, genişlemiş gaz kabarcıkları geçit zarlarındaki küçük porlardan kolayca geçemeyeceğinden, fazla yayılamazlar. Ksilemdeki kılcallar, borular birbirleri ile bağlantılı olduklarından, bir gaz kabarcığı su akışını tamamen durdurmaz. Bunun yerine, komşu iletim elemanlarına geçerek kesintiye uğramış noktanın çevresinden dolaşır. Dolayısıyla, ksilemdeki trakeler ve trakeidlerin sınırlı uzunlukta olması, su akışma karşı direnci arttırırken, kavitasyonun engellenmesi için bir yol oluşturur.

Ayrıca hava kabarcıkları ksilemden yok edilebilir. Şöyleki, geceleri transpirasyon düşük olduğundan ksilemin basınç potansiyeli artar ve su buharı ile gazlar basit bir biçimde ksilem çözeltisinde çözünür. Ayrıca bazı bitkiler ksilemde pozitif basınç (kök basıncı) geliştirir, bu tür basınç da hava kabarcığını küçültür ve gazın çözünmesine neden olur.

Şekil: Trake ve Trakeiddeki kavitasyon

Ksileme suyun çekilmesi için gerekli gerilim yapraklardan suyun buharlaşmasıyla sağlanır. Bütünlüğü bozulmamış bir bitkide su yaprak iletim demetlerindeki ksilemlerin yardımıyla yapraklara getirilir. Yaprak iletim demetleri çok ince dallanır; bazen de tüm yaprak boyunca karmaşık ağ oluşturur. Bu damarlanma biçiminde, damarlar çok küçük damarları oluşturmak üzere çatallanmıştır. Dolayısıyla yapraktaki hücrelerin çoğu küçük bir damarın 0.5 mm yakınında yer alır. Su ksilemden yaprak hücrelerinin içine ve hücre çeperleri boyunca çekilir.

Ksilemde suyun yükselmesine neden olan negatif basınç yaprağın hücre çeperlerinin yüzeyinde gelişir. Bu durum topraktakiyle aynıdır.

Hücre çeperi içi suyla dolu, çok ince, kılcal bir fitil gibi iş görür. Su, çeperdeki selüloz mikrofibrillerine ve diğer hidrofilik elemanlara tutunur. Yapraktaki mezofil hücreleri, geniş bir hücreler arası hava boşluğu sistemi sayesinde, atmosferle doğrudan temas halindedir.

Başlangıçta su, bu hava boşluklarını örten ince bir film halindeki tabakadan buharlaşır. Su havaya verildikçe, kalan suyun yüzeyi, hücre çeperindeki açıklıklara doğru çekilir. Burada kavisli hava-su yüzeyleri oluşturur. Suyun yüzey geriliminin yüksek olması nedeniyle ortak yüzeyde oluşan bu kavis, suda negatif bir basınç ya da gerilim yaratır. Hücre çeperinden uzaklaşan su miktarı arttıkça, kavis oluşturan hava-su ortak yüzeyinin yarıçapı azalır ve su basıncı daha negatif hale gelir. Dolayısıyla, ksilem taşınımı için gerekli itici güç yaprak içindeki hava-su ortak yüzeyinde yaratılır.

## Mineral Beslenme

Otsu bitkilerin yaklaşık % 15-20 si bitki büyümesi için ihtiyaç duyulan elementler topluluğu olup geri kalanı sudur. Taze olarak toplanan bitkiler 80-90 °C de birkaç gün kurutulduğu zaman suyun tamamı uzaklaşır, kalan materyal “kuru kütle” ya da “kuru ağırlık” olarak adlandırılır. Kuru kütleinin temel bileşenleri hücre duvarı polisakkaritleri, lignin olup buna ilaveten protoplazmik bileşenler ve K<sup>+</sup> gibi iyonik bazı elementlerdir.

### Esasi Elementler

Bütün Gymnospermler ve Angiospermler için esasi olduğuna inanılan elementler şunlardır:

Molibden	Mo
Nikel	Ni
Bakır	Cu
Çinko	Zn
Mangan	Mn
Bor	B
Demir	Fe
Klor	Cl
Kükürt	S
Fosfor	P
Magnezyum	Mg
Kalsiyum	Ca
Potasyum	K
Sodyum	Na
Azot	N
Oksijen	O
Karbon	C
Hidrojen	H

Bir elementin esasi olup olmamasında üç temel kriter vardır:

1. Eğer bitki o element olmadan hayat döngüsünü tamamlayamıyorsa o element esastir.
2. Bir bitkinin herhangi bir molekülünün bir bileşeni ise o element esastir. Örneğin azot proteinlerde, magnezyum klorofilde.
3. Eğer element esasi ise bitkide direkt rol oynuyor olmalıdır, bir başka elementin etkisine antagonist etki yapmamalıdır.

Bitkiler çoğunlukla ototroftur ve ihtiyaç duydukları bütün organik molekülleri kendileri yapar. Bazı bitkiler çeşitli moleküllerin sentezi için bazı yararlı mikroorganizmalara ihtiyaç duyarlar. Çoğunlukla bu mikroorganizmalar doğada bitkiler için esastir.

### Esasi Elementlerin Fonksiyonları

Esasi elementler fonksiyonel olarak iki gruba ayrılır:

- a) Önemli bir bileşimin yapısında rolü olanlar
- b) Enzim aktive edici role sahip olanlar

Bu fonksiyonlar arasında kesin bir ayırım yoktur çünkü birkaç element kimyasal reaksiyonları katalizleyen esasi enzimlerin yapısal kısmını oluşturur. Karbon, hidrojen ve oksijen her iki fonksiyonu da yerine getirir. Azot ve kükürt de aynı durumdadır.

Çözünür formdaki bütün elementler esasi olup olmadıklarına bakılmaksızın osmotik potansiyellere katkıda bulunurlar.

### Besin Eksikliği

Bitkiler esasi bir elementin yetersizliğine karakteristik eksiklik belirtileri göstererek tepkide bulunurlar. Bu belirtiler kök, gövde ve yaprakların büyümesinde yavaşlama veya durma, çeşitli organlarda klorozis ve negrozistir.

Herhangi bir element için eksiklik belirtileri iki temel faktöre bağlıdır.

- 1) Elementin fonksiyonu ya da fonksiyonları

## 2) Elementin yaşlı yapraklardan genç yapraklara hemen taşınıp taşınmayacağı

Magnezyum eksikliğinin sebep olduğu klorozis her iki faktörü de temsil eden iyi bir örnektir. Çünkü Mg klorofilin esasi kısmıdır. Yokluğunda klorofil oluşmaz. Ayrıca yaşlı yapraklarda klorozis daha şiddetli olur. Bu farklılık, önemli bir prensibi işaret etmektedir: Bitkinin genç kısımları, daha yaşlı kısımlardan besinleri geri alma yeteneğine sahip olup üreme organları, çiçek ve tohumlar da besinleri geri alma yeteneği bakımından iyidir.

Bir elementin, magnezyumda olduğu gibi, geri alınmasının başarılı olup olmaması o elementin floemdeki hareketine bağlıdır. Bu hareket kısmen dokuda o elementin çözünürlüğü ile kısmen de floemin kalburlu borularına nasıl girebildiği ile belirlenir. Bazı elementler yaşlı yapraklardan genç yapraklara sonra da depo organlarına floem yoluyla hareket eder. Bu elementler azot, fosfor, potasyum, magnezyum ve klordur. Bor, demir ve kalsiyum gibi diğer elementler daha az hareketlidir. Kükürt, çinko, mangan, bakır ve molibden ise ara formdadır. Eğer element çözünür ise taşıyıcı floem hücrelerine yüklenir, eksiklik belirtileri ilk önce en belirgin olarak yaşlı yapraklarda gözlenir. Oysa hareketi nispeten az olan kalsiyum ya da demir gibi elementlerin kaybından kaynaklanan eksiklik belirtileri ilk olarak genç yapraklarda gözlenir.

**Azot:** Azot eksikliği, diğer elementlerden daha yaygın olarak toprakta olur. Bununla beraber fosfor eksikliği de çok yaygındır. Azotun iki ana iyonik formu topraktan absorbe edilir: Nitrat ( $\text{NO}_3^-$ ) ve Amonyum ( $\text{NH}_4^+$ ). Azot birçok bileşiğin yapısında olduğu için azot ilave edilmeden büyümenin yavaş olması şaşırtıcı değildir. Sınırlı bir büyümeye yetecek kadar azot içeren bitkiler özellikle yaşlı yapraklarda klorozis olarak eksiklik belirtisi gösterirler. Daha şiddetli eksiklik durumlarında bu yapraklar sararır, bunu takiben kahverengileşip ölürler. Genç yapraklar ise daha uzun süre yeşil kalır, çünkü yaşlı yapraklardan çözünür azot formları genç yapraklara taşınmıştır. Domates ve bazı mısır varyetelerinde gövde, petiol ve yaprakların alt yüzlerinde antosiyanin pigmentinin birikmesi sonucu pembe renk oluşur. Aşırı azotlu ortamda büyüyen bitkiler genellikle koyu yeşil yapraklı ve yapraklar çok sayıda, minimal hacimde kök sistemli ve yüksek bir sürgün/kök oranı sergiler. Patates bitkileri aşırı azotlu ortamda büyütüldüğü zaman toprakaltı yumruları küçük olurken sürgünler aşırı büyümüştür. Sürgünlerin böyle aşırı büyümesinin sebebi bilinmemekle birlikte şüphesiz şekerin köklere ya da yumrulara taşınmasının bir şekilde etkilendiği açıktır. Belki de bu bir hormon dengesizliğinden kaynaklanmaktadır. Aşırı azot, domates meyvelerinin olgunlaştığı zaman yarılmasına sebep olur. Birçok zirai ürünün çiçeklenmesi ve tohum oluşumu da aşırı azot varlığında olumsuz etkilenmektedir.

**Fosfor:** Fosfor da toprakta çoğunlukla sınırlayıcı bir elementtir. Fosfat birincil olarak monovalent fosfat anyonu ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ) halinde, daha az sıklıkla divalent anyon halinde ( $\text{HPO}_4^{2-}$ ) absorbe edilir. Toprak  $\text{P}^{\text{H}}$  s1 bu iki formun nispi bolluğunu kontrol eder.  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$   $\text{P}^{\text{H}}$  7 nin altında,  $\text{HPO}_4^{2-}$  ise  $\text{P}^{\text{H}}$  7 nin üstünde tercih edilir. Fazla fosfat köklere girmek üzere organik formlara dönüştürülür. Azot ve kükürdün aksine, fosfor bitkilerde redüksiyona uğramaz ve fosfat olarak kalır ya da esterler olarak organik formlara bağlanır ya da serbest olur. Fosfor eksikliği olan bitkiler büyümmez ve azot eksikliğinin tersine çoğunlukla koyu yeşil olur. Bazen antosiyanin pigmenti birikir. En yaşlı yapraklar kahverengileşip ölür. Olgunlaşma, bol fosfat içeren bitkilere göre çok yetersizdir. Birçok türde fosfat ve azot olgunlaşma üzerinde karşılıklı etkileşim yapar, aşırı azot olgunlaşmayı sebep olur. Fosfat çoğu bitkide bir organdan diğerine kolaylıkla yeniden taşınabilir, çiçek ve tohumların gelişiminde kullanılır, daha genç yapraklarda birikir ve sonuç olarak eksiklik semptomları ilk olarak daha olgun yapraklarda görülür.

Fosfor, fotosentez, solunum ve diğer metabolik proseslerdeki birçok şeker-fosfatların esasi kısmı olup ayrıca nükleotitlerin ve fosfolipit membranların da önemli yapı taşıdır. ATP, ADP, AMP ve pirofosfatdaki varlığından dolayı enerji metabolizmasında da esasi bir rol oynar.

**Potasyum:** Azot ve fosfordan sonra toprak en çok potasyum bakımından eksiklik gösterir. Azot ve fosforda olduğu gibi K da doğadan alınıp genç organlara kadar taşınır. Bu nedenle eksiklik belirtileri ilk olarak daha yaşlı yapraklarda gözlenir. Dikotiledonlarda bu yapraklar başlangıçta hafifçe sararır, hemen ardından koyu negrotik lezyonlar gelişir. Birçok monokotiledonda yaprakların kenarlarında ve uçlardaki hücreler ölür ve negrozis yaprağın daha genç ve daha alt

kısımlarına doğru ilerler. Potasyum eksikliği olan mısır, dayanıksız ve zayıf sap geliştirir ve kökler, kök çürüten mikroorganizmalarla kolayca enfekte olur. Bu iki faktör, bitkilerin rüzgar, yağmur veya kar fırtınası sonucu daha kolay eğilip bükülmesine sebep olur. K, fotosentez ve solunum için esasi olan birçok enzimin aktivatörü olup nişasta ve proteinleri oluşturmak üzere gerekli enzimleri de aktive eder. Bu element, hücrelerin osmotik potansiyellerinde temel faktördür ve turgora sebep olur.

**Kükürt:** Kükürt topraktan divalent sülfat ( $SO_4^{2-}$ ) anyonları halinde absorbe edilir. İhtiyaç duyulduğu oranda sadece kökler tarafından metabolize edildiği gözlenir ve fazla sülfat ksilemde sürgünlere değişmeden taşınır. Çünkü birçok toprakta yeterince sülfat vardır ve kükürt eksikliği bitkilerde yaygın değildir. Eksiklik belirtileri, yaprağın tamamını ve vasküler demetleri de içine alan genel bir klorozisten ibarettir. Kükürdün bazı türlerde olgun dokulardan dağılımı zordur. Bu yüzden eksiklikler ilk olarak genç yapraklarda görülür. Bununla beraber diğer türlerde birçok yaprak yaklaşık aynı zamanda klorozise uğrar.

Bitkilerde kükürdün büyük bir kısmı proteinlerde, özellikle sistein ve methionin aminoasitlerinde vardır. Kükürt içeren diğer esasi bileşikler thiamin, biotin ve CoA dır.

Kükürt,  $SO_2$  gazı halinde stomalar yoluyla bitkiye alınabilir.  $SO_2$  hücrelerdeki suyla reaksiyona girerek bisülfite dönüştürülür. Bu form fotosentezi inhibe eder ve klorofilin zarar görmesine sebep olur. Bisülfit,  $H_2SO_4$  e okside olur ve bu asit form, toksik etkili asit yağmurlarına sebep olur.

**Magnezyum:** Bivalent  $Mg^{2+}$  iyonları olarak absorbe edilir. Yokluğunda yaşlı yapraklarda klorozis ilk belirtidir. Bu klorozis bilinmeyen bir sebeple damarlar arasında olur, vasküler demetlere yakın mezofil hücreleri damarlar arasındaki parankima hücrelerinden daha uzun süre klorofili korur. Magnezyum, topraklarda bitki büyümesini hemen hemen hiç sınırlandırmaz. Üstelik klorofildeki varlığı esastir, çünkü ATP ile birleşir ve fotosentez, solunum, DNA ve RNA oluşumunda ihtiyaç duyulan enzimleri aktive eder.

**Kalsiyum:** Bivalent  $Ca^{2+}$  olarak absorbe edilir. Birçok toprak yeterli bitki büyümesi için gereken  $Ca$ 'u içermektedir. Fakat asidik topraklar  $P^H$  değerini arttırmak için kireçlenir ( $CaO$  ve  $CaCO_3$  karışımı). Hücre bölünmelerinin meydana geldiği kök, gövde ve yaprakların meristematik zonları en çok etkilenen bölgedir, çünkü muhtemelen kalsiyum, kardeş hücreler arasında meydana gelen hücre plağında yeni bir orta lamel oluşturmak için gereklidir. Bükülme ve doku bozulmasına kalsiyum eksikliği sebep olur ve meristematik zon ölür. Domateste çiçeklere yakın genç meyvelerin dejenerasyonu da kalsiyum eksikliğinden kaynaklanır. Kalsiyum, bütün hücrelerde normal membran faaliyetleri için esastir, muhtemelen fosfolipitleri birbirlerine ya da proteinlerine bağlayıcı olarak gereklidir.

Bitkilerde kalsiyumun çoğu merkezi vakuollerde ve hücre duvarlarında, pektat polisakkaritlere bağlıdır. Vakuollerde kalsiyum sıklıkla çözünmeyen oksalat kristalleri halinde çöktürülür ve bazı türlerde de çözünmeyen karbonat, fosfat ya da sülfat halinde çöker. Kalsiyumun sitosolde mikromolar konsantrasyonda korunması gerekir, çünkü ATP'nin ve diğer organik fosfatların çözünmez kalsiyum tuzlarına dönüşümü önlenmelidir.

Kalsiyum konsantrasyonu mikromolar seviyenin üstüne çıktığında sitoplazmik akım da engellenir. Bununla beraber birkaç enzim  $Ca^{2+}$  tarafından aktive edilirken birçoğu da inhibe edilir. Bu inhibisyon birçok enzimin bulunduğu sitozolde hücrelerin ihtiyacı için düşük  $Ca^{2+}$  konsantrasyonunun korunmasını sağlar. Aşırı kalsiyum sitozolde geri dönüşümlü olarak calmodulin olarak adlandırılan küçük bir proteine bağlanır. Bu bağlanma calmodulinin yapısını değiştirir, daha sonra bu yapı birçok enzimin aktive olmasını sağlar.

**Demir:** Demir eksikliği olan bitkiler, magnezyum eksikliğinin sebep olduğu belirtilere benzer olarak damarlar arasında klorozis gösterir. Damarlar arası klorozisi bazen damar klorozisi takip eder. Hemen ardından bütün yaprak sararır. Çok şiddetli durumlarda genç yapraklar negrotik lezyonlarla birlikte beyazlaşır. Klorofil oluşumunun hızlı bir şekilde inhibisyonuna sebep olan demir eksikliğinin sebebi tam olarak bilinmemektedir fakat, klorofil sentezinin reaksiyonlarını katalizleyen iki ya da üç enzim  $Fe^{2+}$  e ihtiyaç duymaktadır. Yaşlı yapraklarda biriken demir



nispeten hareketsizdir, toprakta da bu durumdadır. Muhtemelen yaprak hücrelerinde çözünmez bir oksit ya da organik-inorganik ferrik fosfat bileşikleri olarak oluşur. Yapraklarda demirin bol bulunan stabil formu fitoferritin denilen demir-protein kompleksi kloroplastlarda depolanmaktadır. Demir eksikliği, Rosaceae familyasındaki hassas türlerde, mısır ve Sorghum'da görülür. Yüksek PH ve bikarbonatların varlığı demir eksikliğini teşvik eder, oysa asidik topraklarda çözünebilir alüminyum daha boldur ve bu da demir absorpsiyonunu sınırlar. Demir esasi bir elementtir, çünkü fotosentez ve solunum sırasında elektron taşıyan bazı enzimlerin ve çok sayıda proteinin yapısal elemanıdır.

**Klor:** Toprakta klor iyonu halinde absorbe edilir, çoğu bu formda kalır fakat 130 dan fazla organik bileşik bitkilerde iz halinde belirlenmiştir. En ilgi çekenlerden biri 4-kloro indol asetik asit olup bu doğal bir oksin hormonudur. Birçok tür klorun 10-100 katını absorbe eder. Bu bir çeşit lüks tüketim örneğidir. Klor fotosentez sırasında suyun oksidasyonunu teşvik eder. Klor sadece kökler için, yapraklarda hücre bölünmesi için esasi olmakla kalmaz aynı zamanda osmotik olarak da aktif bir çözünenidir. Klor eksikliği belirtileri, yapraklarda büyümenin azalması, güçsüzleşme klorotik ve negrotik lezyonların gelişiminden ibarettir. Yapraklar kahverengileşir, kök büyümesi engellenir fakat kalınlaşması artar. Klor, topraklardaki bolluğundan ve yüksek çözünürlük oranından dolayı eksikliği çok az hissedilen bir elementtir.

**Mangan:** Üç oksidasyon formunda ( $Mn^{+2}$ ,  $Mn^{+3}$ ,  $Mn^{+4}$ ), topraklarda çözünmez oksitler olarak bulunur, şelatlanmış formlarda da bulunur. Büyük ölçüde bivalent  $Mn^{+2}$  kasyonu olarak absorbe edilip sonra ya şelatlıdan salınır ya da kök yüzeylerinde daha yüksek değerlikli oksitlere indirgenir. Mn eksikliği çok yaygın değildir, bununla beraber yulafta gri benekler, bezelyede çürük noktalar ve şeker pancarında sarı noktalar gibi anormallikler Mn eksikliğinin tipik belirtileridir. Başlangıç semptomları, yaşlı ve genç yapraklarda damarlar arası klorozistir, bu bitki türüne bağlı olup bunu negrotik lezyonların oluşması takip eder. Ispanak yapraklarından elektron mikroskop görüntüleri alınmış, burada Mn eksikliğinde tilakoid membranlarda düzensizlikler olduğu, çekirdek ve mitokondrilerin yapılarında ise çok daha az etki gösterdiği belirlenmiştir. Bu ve daha birçok biyokimyasal çalışma, bu elementin kloroplast membran sisteminde yapısal bir rol oynadığını, en önemli rolünün ise klorda olduğu gibi suyun fotosentetik oksidasyonunda olduğunu ortaya koymuştur. Ayrıca  $Mn^{+2}$  iyonu birçok enzimin aktivasyonundan sorumludur.

**Bor:** Hemen hemen tamamı topraklardan çözünmez borik asit formu olarak absorbe edilir. Birçok türün floeminde, organların dışında taşınır. Eksikliği çok yaygın değildir. Sadece iç dokularda birkaç düzensizlikler görülür. Bor eksikliği gösteren bitkiler çok geniş sınırları olan semptomlar gösterir. Bu semptomlar türe ve bitkinin yaşına bağlı olarak değişir. Bununla beraber ilk semptomlar kök ucu kaybıdır. Bu, DNA ve RNA sentezinin inhibe olmasıyla beraber devam eder. Sürgün uçlarında da hücre bölünmesi inhibe edilir. Bor elementinin oynadığı rol tam olarak bilinmemektedir fakat polen tüpünün uzamasında esasi rol oynadığı belirlenmiştir.

**Çinko:** Bivalent  $Zn^{+2}$  olarak absorbe edilir. Çinko eksikliği bazı düzensizliklere sebep olur. Genç yapraklar ve gövde internodlarında büyüme azalır. Yaprak kenarları buruşur, bozulur. Bazı bitkilerde damarlar arası klorozis görülebilir. Çinko yokluğunda gövde büyümesinde gerileme görülür. Bir büyüme hormonunun üretilebilmesi için gerekli olduğu açıkça ortaya çıkmıştır. Bu hormon IAA'dir. Birçok enzim, fonksiyonları için esasi olan Zn'ya ihtiyaç duymaktadır.

**Bakır:** Bitkiler nadiren bakır eksikliği gösterir, çünkü çok az miktarda ihtiyaç duyarlar. Yine de bazı topraklarda aşırı bakır eksikliği olabilir. Bakır yokluğunda genç yapraklar koyu yeşil olur, bükülür, bunun dışında şekilsizleşir.  $Cu^{+2}$  ve  $Cu^{+}$  iyonları halinde absorbe edilir. Bivalent  $Cu^{+2}$  çeşitli toprak bileşiklerinde şelatlanır ve bunlar kök yüzeylerine çok miktarda bakır sağlar. Bakır oksidasyon ve redüksiyonu içine alan birçok enzim ya da proteinlerde vardır. İki dikkat çeken örnek, sitokrom oksidaz (mitokondrilerde solunum enzimidir), plastosiyanin ise bir kloroplast proteindir.

**Molibden:** Topraklarda çok miktarda molibdat tuzları ve MoS<sub>2</sub> olarak bulunur. Çoğunlukla bitkiler tarafından sadece iz miktarda ihtiyaç duyulur. Absorbe edilmiş formu ve bitkilerde değişme şekli hakkında bilinen bir şey yoktur.

Birçok bitki, molibdene bilinen diğer elementlerden çok daha az miktarda ihtiyaç duyar. Bu yüzden molibden eksikliği de çok nadir görülür. Bazı bitkilerde eksikliğinde bazı düzensizlikler görülebilir. Damarlar arası klorozis ilk olarak yaşlı ya da gövdenin orta kısmındaki yapraklarda görülür, daha sonra genç yapraklarda ortaya çıkar. Bazen klorozis görülmez, genç yapraklar şiddetle kıvrılır, sonra ölür. Asidik topraklarda kireç ilavesi molibdenin varlığını arttırır, eksikliğin şiddetini azaltır. Bitkilerde molibdenin en iyi bilinen fonksiyonu, nitrat redüktaz enziminin bir bileşeni olmasından kaynaklanır. Nitrat iyonlarını nitrit iyonlarına dönüştürür. Fakat adenin ve guanin gibi purinlerin parçalanmasında rol oynayabilir. Bu elementin esaslığı, Xanthin dehidrogenaz enziminin bir parçası olmasından dolayıdır. Molibdenin üçüncü muhtemel fonksiyonu ise absisik asit aldehidi absisik asit hormonuna dönüştüren bir oksidazın esasi bir bileşeni olmasındandır.

**Nikel:** Üreaz enziminin esasi bir bileşeni olması dolayısıyla nikel esasi element olarak kabul edilir. Üreaz, ürenin CO<sub>2</sub> ve NH<sub>4</sub><sup>+</sup>'a hidrolizini katalizler. Eğer üreaz bitkiler için esasi ise nikelin de esasi olması gerekir. Fakat üreazın bitkiler için esasi olup olmadığı kesin değildir. Çünkü bitkilerin üreyi oluşturup oluşturmadığı açık değildir.

Tropik orjinli legümler (*Vigna urgiuculata*, *Glycine max*) azot fiksasyonu sırasında kök nodüllerinde üreid oluştururlar. Üreid daha sonra ksilem yoluyla yapraklara taşınır. Daha yaşlı yapraklardan gelişen tohumlara ve daha genç yapraklara floemde taşınır. Bu legümlerde üreidlerdeki azotun kullanılması ürenin parçalanmasını ve hidrolizini içine alır. Nikel olmazsa bitkinin çiçeklenme döneminde üre toksik seviyede yaprak uçlarında birikir. Nikel besin solusyonlarından uzaklaştırıldığı zaman bitkiler yaprak uçlarına kadar o kadar çok üre biriktirir ki negrotik noktalar ortaya çıkar. Purin bazlarının parçalanması bütün bitkilerde üreidler yoluyla meydana gelir, bu yüzden bitkilerin üreaz ve dolayısıyla nikle ihtiyaç duyduğu açıkça görülür. Nikelin arpa için de esasi olduğu belirlenmiştir. Bazı bilim adamları üç nesil boyunca nikelin şelatlayıcı bir ajanla uzaklaştırıldığı bir besin ortamında büyütülen arpa bitkisinde üçüncü nesil tohumların çimlenme kapasitesine sahip olmadığı ve çeşitli anatomik anormallikler gösterdiği belirlenmiştir.

### **Mineral Tuzların Emilimi**

Osmos ile hücre içine su hareket ederken hücredeki çözünmüş madde de hareket halindedir. Çözünmüş maddelerin hücreden hücreye ve bir organelden diğerine hareketi canlılığın devamlılığı için gereklidir. C, H, O, Su ve atmosferik CO<sub>2</sub> ve O<sub>2</sub> tarafından sağlanır. Ancak geri kalan 14 element iyonlar halinde topraktan emilir.

### **Emilimde Köklerin Yapısının Önemi**

Bitkiler, toprakta az miktarda bulunan suyun ve mineral elementlerin Emilimi problemini, geliştirdikleri büyük kök sistemleri vasıtasıyla çözerler.

Kök sistemlerinin genel şekli ve yapısı çevresel şartlardan çok, genetik mekanizmaları tarafından belirlenir. Buna rağmen çevre şartlarının da etkisi vardır. Örneğin toprağın kuruması durumunda daha çok kök meydana getirirler. Su toprağın derinliklerinde ise kökler de daha derine doğru gelişirler. Bazı çalimsız çöl bitkileri her yıl köklerinin 1 / 4'ünü yeniler ve böylece mineral tuzları daha rahat alabilirler. Ağaç köklerinin ölümü ve yenilenmesi hakkında yeterli bilgi yoktur. Ancak 100 yaşındaki bir *Pinus sylvestris* 'in bir milyon, *Quercus rubrum*'un ise 5 milyon kök ucuna sahip olduğu belirlenmiştir.

Köklerin silindirik (kazık kök) ve filamentli (Saçak kök) formları topraktan su ve mineral elementlerin Emiliminde son derece önemlidir. Silindirik kök diğer kök sistemlerinden daha dayanıklıdır ve kökün ucundaki koruyucu tabakanın da (kaliptra) yardımıyla toprağı yanlara iterek köklerin büyümesini ve ilerlemesini sağlar. Filament köklerin yanı sıra kök tüyleri de iyon ve su Emilimine önemli katkıda bulunur. Kök tüyleri, kökün uca yakın uzama bölgesinin biraz

gerisinde gelişir ve 1 cm den daha kısadır. Uygun nem ve havalandırma şartlarında bazı bitkiler olağanüstü tüy sistemi geliştirirler. Yine de tüy oluşumu bitki türüne bağlıdır.

### **Mikorhiza**

Patojenik olmayan ya da zayıf patojen olan mantarlarla canlı kök hücreleri ( genellikle epidermis ve korteks hücreleri ) arasındaki simbiyotik ve mutualistik ilişkidir. Funguslar genellikle bitkiden organik besinleri alır, köklerin mineral ve su emme özelliklerini iyileştirir. Çoğunlukla genç köklerle ilişki kurulur. Kök tüyü oluşumu da bu ilişki ile birlikte azalır. Bir başka deyişle mikorhizal bitkiler çok az kök tüyüne sahip olurlar. Bu, emme yüzeyini azaltırken mantar hifleri tüylerin emme fonksiyonunu devralmıştır. İki tip mikorhiza vardır:

1. Ektomikorhiza
2. Endomikorhiza

Ektomikorhizalarda mantar hifleri kökün dışında ve kökün içinde epidermis ve korteks hücrelerinin hücrelerarası boşluklarında yoğun yumak oluştururlar. Ancak hücre içine girmezler. Oluşturdukları bu ağa “Hartig Ağı” denir. Ektomikorhiza Pinaceae, Fagaceae, Betulaceae, Salicaceae ve diğer bazı gruplara ait ağaç türlerinde yaygındır.

### **Şekil: Ektomikorhiza**

Endomikorhiza farklı gruplar oluşturur, bunlar içinde en yaygın olan grup Vezikular-Arbuskular Mikorhizadır(V.A.M). Bu gruba katılan funguslar Endogonaceae familyasına ait olup korteks hücreleri arasında bir integral ağ oluştururlar. Bu ağ toprak içine kadar uzanır. VAM otsu angiospermelerin çoğunda, yıllık ve iki yıllık tarım bitkilerinde, bazı Gymnosperm cinslerinde (*Cupressus, Juniperus, Sequoia, Thuja, Taxodium* ), eğreltilerde, Bryophyta larda mevcuttur.

### **Şekil: Endomikorhiza**

Her iki tip mikorhizada da fungal partner konak bitkiden şekerleri alır. Gölgede büyüyen ya da şeker eksikliği olan bitkilerde mikorhizal gelişim zayıftır. Mikorhizanın bitkiler için en büyük avantajı fosfat emilimidir. Bununla beraber diğer minerallerin ve suyun emiliminde de artış sağlar. Kök içine doğru çok zayıf olan iyon difüzyonunu ve köklerin iyon absorpsiyonunu çok arttırırlar ( özellikle fosfat, amonyak, K ve nitrat ). Birçok ağaç birliğinin, mikorhizanın besin emme özelliği olmadan varlığını sürdüremediği belirlenmiştir. Örneğin bazı Avrupa çamları Amerika’da yetiştirilmeye çalışıldığında bitkiler kendi doğal ortamlarındaki funguslar olmadan verimli bir şekilde gelişememiştir.

### **İyon Emilimi**

Mineral tuzlar büyük oranda kök tüylerinin bulunduğu 1 cm lik bölgede daha az oranda da yaşlı kısımlardan emilir. Apoplast ve simplast yolla su taşınması esnasında mineraller de taşınır.

Köke giren bir iyon ya bir epiderm hücresinin plazma zarını geçerek hemen simplasta ya da apoplasta girer. Apoplasta girdikten sonra hücre çeperlerinden epidermis hücrelerinin arasında difüzyonla geçer. Bir iyon korteksin apoplastından, ya bir korteks hücresinin plazma zarını geçerek simplasta girer ya da endodermise kadar ışınal olarak apoplasttan ilerler. Tüm durumlarda, Kaspasian şeridinin varlığından dolayı, iyonlar merkezi silindire girmeden önce simplasta girmek zorundadır.

Apoplast kök yüzeyinden kortekse kadar sürekli bir faz oluşturur. Özelleşmiş bir hücre tabakası olan endodermis, merkezi silindir ve korteks arasında bir sınır oluşturur. Kaspasian şeridi olarak bilinen süberinleşmiş hücre tabakası su ve mineral iyonların apoplast yoluyla merkezi silindire girişini etkin bir biçimde engeller.

Endodermis ve kaspasian şeridi bu taşınma esnasında bir bakıma son kontrol noktasıdır. Bir iyon endodermisteki simplastik bağlantılar yoluyla merkezi silindire bir kez girince, hücreden hücreye ksileme kadar ulaşır. Son olarak, iyon, ksilemin trake ve trakeidine girerken yeniden apoplasta girmiş olur. Kaspasian şeridinin iyonun apoplast yoluyla kökten geri, dışarı çıkmasını

öner. Kasparyan şeridinin varlığı, ksilemdeki iyon konsantrasyonunun kökü çevreleyen toprak suyundaki iyon konsantrasyonundan daha yüksek olmasını sağlar.

### **Biyolojik Zarların Yapısı**

Biyolojik zarlarda üç tip molekül ayırt edilir: Lipitler, Proteinler, Karbonhidratlar. Ancak protein ve lipit içerikleri bakımından biyolojik zarlar arasında bir takım farklılıklar vardır. Bütün zarlardaki lipitler, fosfolipitler, glikolipitler ve sterollerdir. Lipitler hidrofilik ve hidrofobik yüzeylere sahip oldukları için çift tabakalıdır.

Zarlarda üç tip protein olduğu bilinmektedir.

1. Katalitik Proteinler
2. İyon Kanallarını Yapan proteinler
3. Taşıyıcı Proteinler

**1. Katalitik proteinler** zar boyunca proton pompalamak için enerji kullanırlar. En yaygın katalitik proteinler ATP nin ADP ve inorganik fosfata parçalanmasını katalizleyen ATPazlardır. Bu enzimler bir serbest enerji gradientinin tersi yönde zar boyunca iyon taşınması işini yaparlar. Bunlara İyon Pompası da denir.

**2. Zardaki birçok protein** iyon kanallarını oluştururlar. Her kanal, protein molekülleri arasında iyonların zar boyunca hareket edebildiği kanallardır. Bu kanallar spesifik olup sadece bir iyonun geçişine izin verir. Ayrıca iyon kanalları kapalıdır, böylece her kapak hücrenin içinde bulunduğu şartlara göre açılıp kapanabilir.

**3. Taşıyıcı proteinler** zarın bir tarafında bir iyonla birleşip iyonu zarın diğer tarafına bırakır.

Kanalların aksine, taşıyıcı proteinler zarı boydan boya geçen porlara sahip değildir. Taşımaya bir taşıyıcı aracılık eder. Taşınacak madde ilk olarak taşıyıcı protein üzerinde özgül bölgeye bağlanır. Bu bağlanma, taşınan belirli bir madde için taşıyıcıya oldukça seçicilik sağlar. Bu nedenle, taşıyıcılar spesifik organik metabolitlerin taşınmasında özelleşmiştir. Bağlanma taşıyıcı proteinde yapısal değişikliğe neden olur. Bu yapısal değişiklik maddenin zarın diğer tarafındaki çözeltiye bırakılmasını sağlar. Maddenin taşıyıcını bağlanma bölgesinden ayrılmasıyla taşıma tamamlanır.

Her bir molekül veya iyonun taşınması proteinin yapısında yapısal değişiklik gerektirdiğinden, taşıyıcı ile taşıma hızı bir kanal ile taşınmadan çok daha yavaştır. Tipik olarak, taşıyıcılar saniyede 100-1000 iyon veya molekül taşıyabilir. Bu hız bir kanal ile taşınımından  $10^6$  defa daha yavaştır. Taşıyıcının aracılık ettiği taşımada, bir molekülün proteinin özgül bölgesine bağlanma ve ayrılması, enzimatik reaksiyonlardaki moleküllerin enzime bağlanma ve ayrılmasına benzer. Bu taşınma modeline kolaylaştırılmış difüzyon da denir.

Bitkilerde hücre zarında sadece sukroz taşıyıcı protein belirlenmiş olup fonksiyonları hakkında çok az şey bilinmektedir.

Önemli bir başka zar bileşeni de kalsiyumdur. Fonksiyonu hakkında fazla bilgi olmamasına rağmen muhtemelen fosfolipitlerin hidrofilik ve proteinlerin negatif yüklü kısımlarına bağlanır.

### **Kalsiyum Pompaları, Antiportlar ve Kanallar Hücreiçi Kalsiyumu Düzenler**

Kalsiyum; konsantrasyonu güçlü bir şekilde düzenlenen diğer önemli bir iyondur. Hücre çeperi ve apoplastik (ekstraselüler) alanlardaki kalsiyum konsantrasyonları genellikle milimolar düzeyindedir. Serbest sitosolik kalsiyum konsantrasyonları, mikromolar ( $10^{-6}$  molar) düzeyde tutulur. Bu düzey hücreye kalsiyum difüzyonunu sağlayan büyük elektrokimyasal-potansiyele karşı oluşur.

Sitosolik  $Ca^{+2}$  konsantrasyonundaki küçük dalgalanmalar pek çok enzimin aktivitesini önemli bir şekilde değiştirir. Bu onu sinyal iletiminde önemli bir ikincil haberci yapar.  $Ca^{+2}$ - $H^{+}$  antiport taşıyıcıları ile hücreye alınan  $Ca^{+2}$ 'un büyük bir bölümü merkezi vakuolde depolanır. Sözü edilen taşıyıcı kalsiyumun vakuolde birikimine enerji veren proton elektrokimyasal gradiyentinden oluşan potansiyeli kullanır. Mitokondri ve endoplazmik retikulum da hücre içinde kalsiyumu depolar.

Kalsiyum ATPaz'lar plazma zarlarında ve bitki hücrelerinin bazı iç zar sistemlerinde bulunmuştur. Bitki hücreleri sitosoldeki Ca<sup>+2</sup> konsantrasyonları, kalsiyumun sitoplazmadan hücre dışı alanlara geçmesini sağlayan pompaların aktivitesini düzenleyerek ve kalsiyumun difüzyonuna olanak sağlayan Ca<sup>+2</sup> kanallarının açılmasını kontrol ederek düzenler.

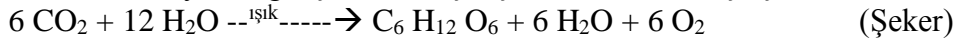
### **Pasif ve Aktif Taşınma:**

Eğer membranın her iki tarafında elektrokimyasal gradient "0" ya da daha düşükse pasif taşınmaya izin verilir. Fakat eğer pozitif ise o zaman iyonlar aktif transportla enerji kullanılarak alınır. Elektrokimyasal gradiente zıt yönde zarın bir yanından diğer yanına protonların taşınmasında kullanılan enerjinin çoğu zarlardaki ATP az tarafından sağlanır. Simport taşınmada (kotransport) şeker ve bazı aminoasitler H<sup>+</sup> iyonu ile beraber hücre içine alınmaktadır, daha sonra H<sup>+</sup> iyonları enerji harcanarak tekrar dışarı pompalanır.

**Antiport** (*antiporter*) olarak adlandırılan bir protein tarafından kolaylaştırılmış protonların konsantrasyon gradiyentleri yönündeki taşınımına zıt yönde başka bir çözünen maddenin aktif olarak taşındığı, birlikte gerçekleşen taşımayı ifade eder

### **FOTOSENTEZ**

Fotosentez, canlılar dünyasına sürekli enerji sağlayan temel mekanizmadır. Kemosentez yapan bakteriler buna istisna teşkil etse de temel mekanizma fotosentezdir. Çevreye sürekli oksijen sağlayan, besinlerin doğrudan ve dolaylı olarak kaynağını teşkil eden çok önemli bir mekanizmadır. Fotosentez terimi, yeşil bitkilerin ışık enerjisini kullanarak CO<sub>2</sub> ve H<sub>2</sub>O'dan karbondioksitlerin meydana gelişini ve O<sub>2</sub> çıkışını ifade eder ve şu şekilde formüle edilir.



Yüksek bitkilerde fotosentezde en aktif doku yaprakların mezofilidir. Mezofil hücreleri bol miktarda kloroplasta sahiptir. Kloroplastlar ışık soğuran yeşil pigmentleri, yani **klorofilleri** içerir. Fotosentezde bitkiler suyu oksitlemek için güneş enerjisini kullanarak oksijen açığa çıkarır ve karbondioksiti indirgeyerek şekerler başta şekerler olmak üzere çeşitli karbon bileşiklerini oluştururlar. Tilakoid reaksiyonları ve karbon fiksasyon reaksiyonlarını içeren karmaşık reaksiyonlar dizisi CO<sub>2</sub> 'in indirgenmesi ile sonuçlanır.

Fotosentezin **tilakoid reaksiyonları** kloroplastın tilakoidler adı verilen özelleşmiş iç zarlarında gerçekleşir. Bu tilakoid reaksiyonlarının son ürünleri yüksek enerjili ATP ve NADPH bileşikleridir. **Bu ikisi, karbon indirgeme reaksiyonlarında** şekerlerin sentezinde kullanılırlar. **Karbon indirgeme reaksiyonları** olarak isimlendirilen sentez işlemleri kloroplastların stromasında gerçekleşir. Stroma tilakoidleri kuşatan sulu ortamdır.

Işık enerjisi, kloroplastlarda *fotosistemler* adı verilen iki farklı işlevsel birim tarafından kimyasal enerjiye dönüştürülür. Soğurulan ışık enerjisi, elektron alıcı ve elektron vericileri olarak iş gören bir dizi bileşikten elektronların taşınması için gerekli gücü sağlamak için kullanılır. Elektronların çoğu son olarak NADP<sup>+</sup> 'ı NADPH 'e indirger ve H<sub>2</sub>O 'yu O<sub>2</sub> 'e yükseltir. Ayrıca ışık enerjisi, tilakoid zarında bir proton itici güç oluşturmak için de kullanılır. Bu itici güç ATP sentezinde kullanılır.

### **Işık ve Klorofil**

Güneş ışığının enerjisi önce bitkinin pigmentleri tarafından soğurular. Fotosentezde aktif olan pigmentlerin tümü kloroplastlarda bulunur. Klorofiller ve **bakteriyoklorofiller** (bazı

bakterilerde bulunan pigmentler) fotosentetik organizmalardaki tipik pigmentlerdir; ancak tüm organizmalar, her birinin özel işlevi olan birden fazla pigmentin bir karışımına sahiptir. Klorofil *a* ve *b* yeşil bitkilerde, *c* ve *d* ise bazı protistlerde ve siyanobakterilerde bulunmaktadır. Bakteriyoklorofillerin birçok farklı türü bulunmuştur. Bunlardan en yaygın olanı *a* tipidir.

Tüm klorofiller kimyasal olarak hemoglobin ve sitokromlarda bulunan porfirin grupları ile ilişkili karmaşık bir halka yapısına sahiptir. Ayrıca daima bu halkaya tutunmuş uzun bir hidrokarbon kuyruk bulunur. Bu kuyruk, klorofilin içinde bulunduğu ortamm hidrofobik kısmına tutunmasını sağlar. Halka yapısı, zayıf bağlı bazı elektronlar içerir. Bu kısım molekülün elektron geçişleri ve redoks reaksiyonlarında yer alan bölümdür. Fotosentez yapan organizmalarda bulunan farklı tipteki **karotenoidler** birbiriyle birleşmiş çok sayıda çift bağa sahip tamamen düz moleküllerdir. Soğurma spektrumları 400-500nm olduğundan karotenoidler karakteristik olarak turuncu renktedirler. Örneğin havuca rengini içerdiği  $\beta$ -karoten verir.

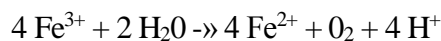
Karotenoidler laboratuvar dışında yaşamayan mutantlar hariç, fotosentez yapan tüm organizmalarda mevcuttur. Karotenoidler tilakoid zarlarla bütünleşmişlerdir. Genel olarak hem anten hem de reaksiyon merkezinin pigment proteinleri ile yakın ilişkilidirler. Karotenoidler tarafından soğurulan ışık fotosentez için klorofile aktarılır. Bu nedenle karotenoidler **aksesuar (yardımcı) pigmentler** olarak isimlendirilirler.

Işığın klorofiller ve karotenoidler tarafından soğurulması kimyasal bağların oluşması ile sonuçlanır ve kimyasal enerji olarak depolanır. Dolayısıyla, enerjinin bu şekilde bir formdan başka bir forma dönüşümü, çok sayıda pigment molekülü ile bir grup elektron taşıyıcı protein arasında yardımlaşmayı gerektiren karmaşık bir işlemdir.

Pigmentlerin çoğu **anten kompleksleri** olarak iş görürler. Bu kompleksler ışık toplar ve enerjiyi **reaksiyon merkezi kompleksine** aktarırlar. Reaksiyon merkezi kompleksinde enerjinin uzun süre depolanmasını sağlayan kimyasal indirgenme ve yükseltgenme reaksiyonları gerçekleşir.

Parlak güneş ışığı altında bir klorofil molekülü saniyede yalnızca birkaç foton soğurabilir. Reaksiyon merkezleri ve anten komplekslerinin çoğu fotosentetik zarlarla bütünleşmiş yapılardır. Ökaryotik fotosentetik organizmalarda bu zarlar kloroplastlarda bulunurken, fotosentetik prokaryotlarda fotosentez plazma zarı veya bu zarlardan oluşmuş yapılarda gerçekleşmektedir.

Fotosentez süreci baştan sona bir redoks reaksiyonudur. Bu reaksiyonlarda elektronlar bir kimyasal maddeden ayrılarak onun yükseltgenmesine, daha sonra aynı elektronlar başka bir kimyasal maddeye katılarak onun indirgenmesine neden olurlar. Robert Hill 1937 'de demir tuzları gibi bazı bileşiklerin izole kloroplast tilakoidlerinde ışık altında indirgenliğini bulmuştur. Bu bileşikler, aşağıdaki denklemde olduğu gibi,  $\text{CO}_2$ 'in yerine yükseltgeyici olarak görev yaparlar.



O zamandan beri Hill reaksiyonu olarak bilinen bu reaksiyonda pek çok bileşiğin sentetik elektron alıcısı olarak iş gördüğü gösterilmiştir. Bunların kullanımı karbon indirgenmesinden önceki reaksiyonların aydınlatılmasında çok yararlı olmuştur.

Şu an fotosentez sistemlerinin normal işleme sırasında ışığın nikotinamid adenin dinükleotid fosfat (NADP) 'ı indirgediğini bilmekteyiz. Bu bileşik ise Calvin döngüsünde karbon fiksasyonu için indirgeyici ajan olarak kullanılır. Elektronların sudan NADP 'a akışı sırasında ATP de üretilir. Üretilen ATP karbon indirgemesinde kullanılır.

Suyu oksijene yükseltgeyen, NADP 'ı indirgeyen ve ATP'ı oluşturan kimyasal reaksiyonlar, daima tilakoid zarlarda gerçekleştiğinden *tilakoid reaksiyonları* olarak adlandırılır. Karbon

fiksasyonu ve indirgenmesi reaksiyonları ise kloroplastın stroma olarak adlandırılan sulu ortamında gerçekleşir. Bu nedenle *stroma reaksiyonları* adını alır. Her ne kadar bu ayırım biraz keyfi olsa da kavramsal olarak yararlıdır.

**Fotosistem I ve II (PSI ve PSII)** olarak adlandırılan ve seri halde çalışan kompleksler fotosentezde enerjinin depolanmasını sağlayan başlangıç reaksiyonlarını gerçekleştirirler.

Fotosistem I, 680 nm den uzun dalgaboylu kırmızı-ötesi ışığı, fotosistem II ise tercihen 680 nm'deki kırmızı ışığı soğurur ve kırmızı ötesi ışıpta çok az etkindir.

Fotosentez şeması *Z* (zigzag yaptığından) *şeması* olarak adlandırılır. Bu şema, O<sub>2</sub> üreten (oksijenik) fotosentetik organizmaların anlaşılmasına temel oluşturmuştur. Bu şemaya göre, her biri kendine ait anten pigmentleri ve fotokimyasal reaksiyon merkezi olan, fiziksel ve kimyasal olarak birbirinden farklı fotosistemler (I ve II) iş görmektedir. İki fotosistem, bir elektron taşınım zinciri ile birbirine bağlanmıştır.

Kloroplastın en belirgin özelliği yapısında yaygın bir iç zar sisteminin bulunmasıdır. Bu zar sistemi tilakoidler olarak isimlendirilir. Klorofilin tümü fotosentezin ışık reaksiyonlarının gerçekleştiği bu zar sisteminin içinde bulunur.

Suda çözünen enzimler tarafından katalizlenen, karbon indirgeme reaksiyonları stromada (çoğul *stromata*) gerçekleşir. Stroma, tilakoidlerin dışındaki bölgedir. Tilakoidlerin büyük bir kısmı birbiri ile yakından bağlantılıdır. Üst üste gelerek yığın oluşturmuş bu zarlar grana lamelleri (tekili *lamella*, her bir yığın bir *granum*) olarak bilinir. Tilakoidlerin yığın oluşturmadığı ve zarların stromayla doğrudan temas ettiği bölgeler ise stroma lamelleri olarak adlandırılır.

Fotosentez için gerekli olan çok sayıda protein tilakoid zarlara gömülmüştür. Bu proteinlerin bazı kısımları tilakoidlerin her iki yanındaki sulu bölgelerin içerisine uzanır. **İntegral zar proteinleri** çok sayıda hidrofobik aminoasit içerir. Bu nedenle zarın hidrokarbon kısmı gibi su içermeyen bir ortamda çok daha kararlıdır.

Reaksiyon merkezleri, anten pigment-protein kompleksleri ve elektron taşıyıcı enzimlerin çoğu integral zar proteinleridir. Bilinen her durumda, kloroplasttaki integral zar proteinleri zar içinde eşsiz bir yönelime sahiptir. Tilakoid zarda gömülü proteinlerin bir bölgesi stromaya, diğeri ise *lümen* olarak bilinen, tilakoidin iç kısmına yönelmiştir

### **Anten Sistemleri**

Fotosentez yapan çeşitli organizmaların anten sistemleri önemli değişiklikler gösterir. Anten komplekslerinin bu denli çeşitli oluşu, bazı organizmalarda iki fotosisteme enerjinin dengeli girmesine duyulan gereksinimin yanında, farklı organizmaların çeşitli yaşama ortamlarına adaptasyonlarının bir sonucudur. Anten sistemleri, ilişkide oldukları reaksiyon merkezlerine etkin bir biçimde enerji aktarma görevini üstlenmişlerdir. Yüksek bitkilerde 200-300 klorofil ve bazı alg ile bakterilerde ise bir kaç bin pigment bulunabilmektedir. Her ne kadar tümü fotosentetik zarlarla bir biçimde birleşmiş olsa da, anten pigmentlerinin moleküler özelliği çok çeşitlilik gösterir.

Enerji anten komplekslerinde çok etkili aktarılır. Anten pigmentleri tarafından soğurulan fotonların enerjisinin yaklaşık %95-99 'u fotokimyasal işlemlerde kullanılmak üzere reaksiyon merkezine aktarılır. Antendeki pigmentlerin arasındaki reaksiyon merkezinde oluşan elektron transferi arasında önemli farklılıklar vardır: enerji transferi tamamen fiziksel bir olaydır, oysa elektron transferi moleküllerde kimyasal değişimleri kapsar.

Hem klorofil *a* hem de klorofil *b*'ye sahip fotosentez yapan tüm ökaryot organizmalarda en bol bulunan anten proteinleri, yapısal benzerlik gösteren büyük bir protein ailesinin üyeleridir. Bu proteinlerin bazıları, birinci derecede fotosistem II ile bütünleşmiş olup **ışık toplama**

**kompleksi II (LHC II)** proteinleri olarak isimlendirilir. Diğerleri ise fotosistem I ile bütünleşmiş olup LHCI proteinleri olarak adlandırılırlar.

Ayrıca bu anten kompleksleri **klorofil alb anten proteinleri** olarak da bilinmektedir.

## ELEKTRON TAŞINIM MEKANİZMASI

Fotonlar, reaksiyon merkezlerinin (PS II için P680 ve PSI için P700) özelleşmiş klorofillerini uyarır ve bir elektron dışa çıkar. Bir dizi elektron taşıyıcıdan geçen elektron sonuçta P 700'ü (PS II den elektronları alır) veya  $NADP^{+}$ 'ı (PS I'den elektronları alır) indirger.

Fotosentezin ışık reaksiyonlarını oluşturan kimyasal işlemlerin yaklaşık tümü dört büyük protein kompleksinde gerçekleşir. Bunlar fotosistem II, sitokrom *b<sub>6</sub>f* kompleksi, fotosistem I ve ATP sentazdır. Zira gömülü (integral) bu dört kompleks aşağıdaki görevler için tilakoid zarların içinde belli bir doğrultuda yerleşmiştir. Fotosistem II, tilakoidin lümeninde suyu  $O_2$ 'e oksitler ve protonların lümenine bırakılmasını sağlar.

- Sitokrom *b<sub>6</sub>f*, PSII 'den elektronları alarak PS I'e verir, ayrıca stromadan lümenine ilave protonları taşır.
- Fotosistem I, ferredoksin (Fd) ve flavoprotein ferredoksin-NADP redüktaz (FNR) 'ın iş görmesi ile stromada  $NADP^{+}$  'ı  $NADPH$  'e indirger.
- ATP sentaz, protonları lümeninden stromaya geçirerek ATP üretir.

Bir ışık fotonunun klorofilin anten molekülüne çarparak bir elektronunun  $P_{700}$  reaksiyon merkezi tarafından yakalanabilecek durumda uyarılmasıyla bu döngü başlar. Enerji kazanmış elektron "FeS" tarafından alınır, daha sonra Fd (ferrodoksin)'e aktarılır. Böylece  $P_{700}$  kompleksinden uzaklaştırılır. Fd'de FNR ye buradan da NADP denilen çok önemli bileşiğe aktarır. NADP bu elektronu aktarmaz kendi bünyesinde tutar. Enerji kazanmış bir formda kalıp karbon fiksasyonunun gerçekleştirildiği  $CO_2$  fiksasyon reaksiyonlarında kullanır. Böylece elektronlar, bir elektron taşınım zincirinde klorofilden NADP ye oradan da karbondihidrata gider. Ayrıca FNR ve NADP arasında serbest kalan enerji ATP sentezinde kullanılır. Bu döngüde FeS'den Fd ye oradan FNR ye kadar olan elektron taşınım zinciri ile anten molekülleri ve  $P_{700}$  reaksiyon merkezi fotosistem I (PS-I)'i teşkil eder.  $P_{700}$  den enerji kazanan elektronlar NADP tarafından tutularak sonuçta karbondihidratlara dönüştürüldüğünde  $P_{700}$  'de elektron boşluğu kalır. Bu boşluk dolaylı olarak sudan gelen elektronlar tarafından doldurulur. Sudan gelen elektronlar, ikinci bir fotosistemi kullanarak  $P_{700}$ 'e ulaşmaktadır. Uygun dalga boylu ışık, fotosistem II nin bir pigment molekülüne çarptığı zaman yüksek enerji kazanan elektron feofitine, oradan QA ve QB olarak adlandırılan plastokinona, sitokrom *b<sub>6</sub>f* kompleksine, buradan da plastosiyanin e aktarılır. En sonunda  $P_{700}$  e ulaşarak buradaki elektron açığı kapatılır. ETZ boyunca elektron taşınırken açığa çıkan enerji ATP sentezinde kullanılır. Fotosistem I deki elektron boşluğu bu şekilde kapatılırken bu kez fotosistem II de ( $P_{680}$ ) elektron açığı meydana gelir. Buradaki açık da suyun hidrolizi ile açığa çıkan elektronlar tarafından kapatılır.



## **Devirli Elektron Akışında NADPH Üretilmeyip Yalnızca ATP Üretilir.**

Sitokrom  $b_6f$  komplekslerinin bazıları fotosistem I 'in yerleştiği zarın stroma bölgesinde bulunmaktadır. Belirli koşullar altında, fotosistem I 'in indirgeyici tarafından sitokrom  $b_6f$  kompleksine ve oradan tekrar P700 'e bir devirli elektron akışı söz konusudur. Bu devirli elektron akışı sırasında lümen içerisine proton pompalanır. Bu proton pompalanması ATP sentezinde kullanılır. Ancak bu sırada su yükseltgenmediği gibi  $NADP^+$  da indirgenmez. Devirli elektron akışı,  $C_4$  yoluyla karbon fiksasyonu yapan bazı bitkilerin demet kını kloroplastlarında ATP kaynağı olarak özellikle önemlidir.

### **Fotofosforilasyonun Anatomisi**

Mitokondriyer gibi kloroplast da kendi genleri olan zarla çevrili bir organeldir. Kloroplast mitokondriye göre nispeten daha düz ve daha geniş bir iç zarı sahip olup iç zar dış zarın hatlarını takip eder. Kloroplastlardaki anten pigmentleri, reaksiyon merkezleri ve elektron taşınım zinciri molekülleri, tilakoid denilen ve stromanın içinde yassılaştırmış bölmeler halinde düzenlenmiş üçüncü bir zar sistemi içine gömülüdür. Tilakoidlerin klorofil içeren zarlarını oluşturan grana adı verilen yapılar proton yakalamada son derece etkindir. Aslında, kloroplast, mitokondri ve mor bakterilerde elektron akışı önemli benzerlikler gösterir. Bunların tümünde elektron akışına proton taşınımı eşlik eder. ATP sentez mekanizmasının bir diğer önemli özelliği, enzimin içteki sap kısmı ve olasılıkla  $CF_0$  kısmının büyük bir bölümünün kataliz sırasında dönmesidir (Enzim esasen ufak bir moleküler motordur).

### **Fotosentetik Elektron Taşınması Sonucu ATP Oluşumu**

Kloroplastlardaki tilakoid zar üzerinde ATP az yer alır. Bu enzim raket şeklinde olup şişkin tarafı ( $CF_1$ ) stroma tarafında, sap kısmı ise ( $CF_0$ ) membrana gömülü durumdadır. Tilakoid zar kapalı bir sistemden oluşmakta iç kısmını lümen, dış kısmını ise stroma çevrelemektedir.

Sudan  $NADP^+$  kadar elektron taşınması sonucu bir suyun parçalanmasıyla  $2 H^+$ , yine plastokinondan sitokrom f ye elektron taşınırken  $2 H^+$  lümeneye bırakılır. Böylece fotosentetik elektron taşınımı arttıkça lümen ile stroma arasında büyük bir elektrokimyasal gradient oluşacaktır. Bu protonlar ATP az ( $ATP$  fosfotaz) yardımıyla stromaya taşınacak ve bu gradient farklılığı ortadan kalkarken  $3 H^+$ 'e karşılık bir ATP sentezlenecektir. Yani plastokinondan geçen her bir elektron çifti için 2 ATP sentezlenecektir. Yapılan araştırmalar oluşan bir NADPH molekülüne karşılık 2 ATP oluştuğu belirlenmiştir.

Devirsel olmayan fotofosforilasyonda 2:1 oranında ATP: NADPH oluşmakta devirsel fotofosforilasyonda ise NADPH üretilmemekte ve ekstra ATP sentezi gerçekleşmektedir.

### **Karbon Fiksasyonu Reaksiyonları**

Fotofosforilasyon aşamasında fotonların enerjisi yakalanarak ATP ve NADPH yapımında kullanılmıştır. Bu safha "ışık reaksiyonları" safhasıdır.  $CO_2$ 'in glukoz gibi yüksek enerjili bileşiklere dönüştürüldüğü safhaya da  $CO_2$  asimilasyonu denir. Ancak bir pil gibi işlev yapan tilakoidlerin biriktirdiği enerji ışığa bağlı olmaksızın ATP yapımında kullanılabildiğinden bu ayırım çok kesin değildir.

$CO_2$  asimilasyonu ilk kez Melvin Calvin adlı araştırmacı tarafından belirlendiği için Calvin Döngüsü adı verilmiştir.

$CO_2$ 'in kimyasal enerjisi çok az olmasına rağmen, karbonhidratlar çok fazla enerji içerirler.  $CO_2$ 'in glukozla indirgenmesi, her biri özgün bir enzim tarafından katalizlenen birçok basamakta gerçekleşir. Sentezlenme için gerekli enerji ATP ve NADPH aracılığıyla ışıktan gelir.

$CO_2$ 'in karbonhidratlara indirgenmesinde ardışık pek çok basamak vardır ve bazı ara bileşikler başka reaksiyonlarda da kullanılmaktadır. Bu nedenle basamakların gerçek sırasının belirlenmesinde radyoaktif karbon izotopu kullanılmıştır.

- (1) karboksilasyon, CO<sub>2</sub>'in bir karbon iskeletine kovalent olarak bağlanma süreci,
- (2) indirgenme, fotokimyasal olarak üretilen ATP ve indirgeyici eşdeğerleri taşıyan NADPH'ın harcanması ile karbonhidratların oluşturulması,
- (3) yenilenme, CO<sub>2</sub> alıcısı olan ribuloz-1,5-bisfosfatın yeniden oluşturulması

1940'lı yıllarda Melvin Calvin ve arkadaşları <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> fiksasyonu ile ilgili uzun süren araştırmalara başlamışlardır. Bu araştırmacılar alg hücrelerini birkaç saniye <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>'li bir atmosferde ışığa maruz bırakıldıktan sonra hücreleri alkolde öldürmüşlerdir. Alkol sadece hücreleri öldürmekle kalmayıp fotosentezdeki tepkimeleri katalizleyen enzimleri de etkisizleştirip fikse etmiştir. Böylece fikse edilen her enzim ve her ara bileşik yakalanmıştır. Bu çalışmalardan alınan sonuçlara göre: CO<sub>2</sub> ilk olarak ribuloz bifosfat ya da RuDP olarak adlandırılan 5 C'lu şekerle birleşerek 6 C'lu, çok kararlı bir bileşik oluşturur. Bu kararlı bileşik hızla fosfoglisirik asit (PGA) olarak adlandırılan 3 C'lu moleküle parçalanır, iki PGA oluşur. Daha sonra her PGA molekülü ATP'den fosfor kazanır. NADPH gelen hidrojenle indirgenip enerjice zengin 3 C'lu 3 fosfogliseraldehit (G<sub>3</sub>P) oluşur. Bu bileşik glikoliziste de karşılaşılan gerçek bir şeker olup bir anlamda fotosentezin kararlı son ürünüdür. G<sub>3</sub>P, onun oluşumunu sağlayan ara bileşikler gibi 3 C'lu bir bileşik olduğu için Calvin Döngüsüne "C<sub>3</sub> Döngüsü" de denir.

Calvin döngüsündeki anahtar reaksiyon CO<sub>2</sub> in yakalandığı reaksiyondur. Bu reaksiyonda CO<sub>2</sub> ribuloz 1,5 difosfat karboksilaz enziminin katalitik etkisiyle RuDP (ribuloz 1,5 difosfat) ile reaksiyona girerek önce 6 C'lu kararsız, sonra kararlı 2 molekül 3.fosfoglisirikasiti(3PG) oluşturur.

Sonra bu bileşik 1,3 difosfoglisirik asiti oluşturup 3 fosfogliseraldehite (Gliseraldehit 3- fosfat—G<sub>3</sub>P )indirgenir. Oluşan G<sub>3</sub>P 4 farklı yolla kullanılır.

**1.Yol :** Trioz fosfaz izomeraz enzimi etkisiyle dihidroksi aseton fosfata (DHAP) dönüşür.

**2.Yol:** DHAP ile birleşip fruktoz 1,6 difosfatı( FDP) oluşturur. Bu reaksiyon Aldolaz enzimi tarafından katalizlenir. Daha sonra FDP, fruktoz difosfataz tarafından fruktoz-6 fosfatı (F<sub>6</sub>P) oluşturur.

**3.Yol:** F<sub>6</sub>P ile birleşerek ksiloz-5 fosfat (X<sub>5</sub>P)ve eritroz-4 fosfatı (E 4 P) oluşturur. Bu reaksiyon transferaz enzimi tarafından katalizlenir. Burada oluşan E<sub>4</sub>P, DHAP ile birleşip Sedoheptuloz 1,7 difosfatı (SDP) oluşturur. SDP, sedoheptuloz bifosfataz tarafından sedoheptuloz 7 fosfata (S<sub>7</sub>P) dönüştürülür.

**4.Yol:** S<sub>7</sub>P ile reaksiyona girerek ksiloz 5 fosfat (X<sub>5</sub>P) ve riboz 5 fosfatı oluşturur. Bu reaksiyonlarda X<sub>5</sub>P, epimeraz enziminin yardımıyla R<sub>5</sub>P ise izomeraz enziminin yardımıyla ribuloz 5 fosfata (Ru<sub>5</sub>P) dönüşür. Ru<sub>5</sub>P, yine ATP ile fosforile edilerek fosforibulokinaz enziminin yardımıyla ribuloz 1,5 difosfata (RuDP) dönüşür. Böylece döngü yeniden başlamaya hazırlanır.

Bu arada 1. yolda meydana gelen fruktoz 6 fosfat, fosfoglikoizomeraz enziminin yardımıyla glukoz 6 fosfata (G<sub>6</sub>P) dönüştürülür. G<sub>6</sub>P, glukoz 6 fosfataz enziminin katalizörlüğünde de glukoz sentezlenir.

Her ne kadar glukoz fotosentezin son ürünü olarak düşünülmüşse de yüksek bitkilerin çoğunda önemli miktarlarda serbest glukoz bulunmaz. Calvin döngüsüyle üretilen Gliseraldehit3 fosfatın bir bölümü lipitlerin, aminoasitlerin ve nükleotitlerin yapımında kullanılır. Glukoz sentezlendiğinde bile normalde hızlı bir şekilde bileşik şekerlerin, nişastanın, selulozun ya da diğer polisakkaritlerin yapıtaşı olarak kullanılır. Karbonhidratları bu şekilde biriktirmenin en önemli

avantajlarından biri, suda çözünmeyen nişastanın osmotik etkinliğinin glukozunkinden daha az olmasıdır.

## **Fotorespirasyon**

Calvin döngüsünün, biyolojik işlevi iyi anlaşılamamış bir yönü Fotorespirasyon (fotosolunum) olayıdır. Döngünün başlangıcında ribuloz bifosfatın karboksilasyonunu kataliz eden enzim aynı zamanda ribuloz 5 fosfatın oksijenle birleşmesini de katalizler. Bir başka deyişle CO<sub>2</sub> ve O<sub>2</sub> bu enzim üzerinde aynı bağlanma bölgesi için rekabet edebilir. Bu enzim Ribuloz 1,5 bifosfat karboksilaz/ oksijenaz enzimidir. CO<sub>2</sub> konsantrasyonu yüksek, O<sub>2</sub> düşük olduğu zaman karboksilasyon gerçekleşir ve Calvin döngüsüyle karbonhidrat sentezlenir. Ters koşullar olduğunda ise oksidasyon kolaylaşır. RuDP'nin oksidasyonu sonucunda fosfoglikolat denilen 2 karbonlu bileşik oluşur. Bu madde daha sonra CO<sub>2</sub> e parçalanabilir. Öyleyse belirli koşullar altında kendisi fotosentez ile üretilmiş olan RuDP gibi yüksek enerjili moleküller daha uygun koşullarda fotosentezin oluşmasını sağlayan aynı enzimin başlattığı reaksiyonlarla parçalanır.

Asimilasyon tepkimelerinde CO<sub>2</sub> tüketilirken yaprakların hücre arası boşluklarında O<sub>2</sub> oranı artar ve rubisco'nun CO<sub>2</sub> ilgisi azalır ve enzim oksijenaz reaksiyonlarına girer. Glikolat yoluyla fosfoglikolattan akan karbonlar 2 mol. fosfoglikolattan 1 mol. Serin( 3 karbonlu) ve 1 mol.CO<sub>2</sub> oluşturur. Rubisco O<sub>2</sub> kullanıp CO<sub>2</sub> ürettiği için bu sürece fotorespirasyon denmiştir.

## **Karbon fiksasyon reaksiyonlarının düzenlenmesi**

Asimilasyon safhasında bu yolun çalışma hızını sağlayan basamak ribuloz 1,5 difosfat karboksilaz enzimi reaksiyonu ile CO<sub>2</sub> in fiksasyonu ve 3 fosfogliseraldehitin meydana gelmesidir. Bu enzim 16 alt ünitesi olan allosterik bir enzim olup kloroplastın ışığa maruz bırakılmasıyla

meydana gelen 3 değişiklikte uyarılmaktadır.

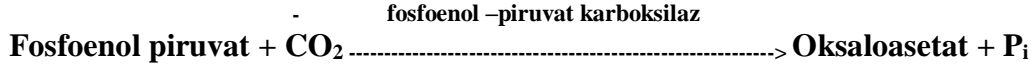
1. P<sup>H</sup> 'nın yükselmesiyle enzim stimüle edilmektedir. Kloroplast ışığa maruz kalınca H iyonları stromadan tilakoid veziküllere geçmekte ve stromada P<sup>H</sup> yükselmektedir. Bu durum ise tilakoid membranın dış yüzündeki karboksilaz enziminin aktivasyonunu sağlamaktadır.
2. Kloroplastlar ışığa maruz kaldığında Mg<sup>+</sup> iyonları stromaya geçer ve enzimi stimüle eder.
3. Fotosistem I e ışık tatbik edildiğinde üretilen NADPH da enzimi stimüle eder.

## **RUBİSCO (Ribuloz 1,5 difosfat Karboksilaz / Oksijenaz )**

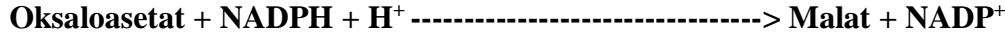
CO<sub>2</sub> bitkiler tarafından tutulmasını sağlayan ilk enzim rubisco'dur. Ayrıca düzenlenme mekanizmalarının da hedef enzimidir. 8 büyük, 8 küçük olmak üzere 16 alt birimden oluşur, molekül ağırlığı 520 kDa'dan daha fazladır. Kloroplastın stromasında yer alır. Büyük alt birim kloroplast genomu, küçük olan ise nukleus genomu tarafından kodlanır. Katalitik bölgesi büyük alt birim üzerinde yer alır. Katalitik aktivitenin olabilmesi için küçük alt birim mutlaka bulunmalıdır. Yeryüzünde en bol bulunan proteindir ve hayati önem taşır. Fakat çok yavaş çalışan bir enzimdir, saniyede sadece 3 CO<sub>2</sub> fikse eder. Hücre bu yavaşlığı, kloroplastlarını rubisco ile doldurarak telafi ederler.

## **C<sub>4</sub> ya da Hatch-Slack metabolik Yolu**

Pek çok tropik bitki, ılıman zondaki bazı tahıl bitkileri örneğin şeker kamışı, süpürge darısı CO<sub>2</sub>'i Hatch-Slack adı verilen bir yolla fikse etmektedirler. Ancak şu da gerçektir ki C<sub>3</sub> ve C<sub>4</sub> bitkileri aynı metabolik yolu kullanmaktadırlar. İkisi arasındaki en önemli fark C<sub>3</sub> bitkilerinde CO<sub>2</sub> doğrudan 3-fosfogliseraldehitin yapısına girdiği halde C<sub>4</sub> bitkilerinde CO<sub>2</sub> 3-fosfogliseraldehitten önce 4 karbonlu bir bileşik olan oksaloasetatın yapısına girmekte ve daha sonra Calvin döngüsüne aktarılıp 3-fosfogliseraldehitin yapısına katılmaktadır. Bu yolu kullanan bitkilerde CO<sub>2</sub>' ilk fiske eden bileşiğin 4 karbonlu oksaloasetat olduğu için C<sub>4</sub> yolu denmektedir. Bu reaksiyon yaprakların mezofil hücrelerinde bulunan fosfoenol piruvat karboksilaz enzimi tarafından katalizlenmektedir. Bu enzim hayvan hücrelerinde yoktur. Birinci reaksiyonda meydana gelen oksaloasetat, mezofil hücrelerinde bir NADPH + H<sup>+</sup> kullanılarak ve malat dehidrogenaz tarafından katalizlenen bir reaksiyonla malata dönüştürülür.

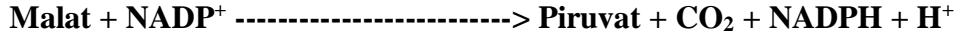


Malat dehidrogenaz



Mezofil hücrelerinde fiske edilen CO<sub>2</sub>'i ihtiva eden malat, komşu demet kını hücrelerine aktarılır. Burada Malat enzimi yardımıyla dekarboksile edilir ve piruvat meydana gelir, CO<sub>2</sub> açığa çıkar.

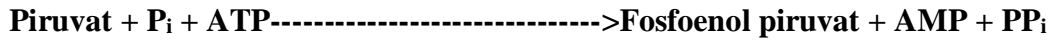
Malat Enzimi



Demet kını hücrelerinde serbest kalan CO<sub>2</sub> mezofil hücrelerinde oksaloasetata fiske edilen CO<sub>2</sub>dir.

Demet kını hücrelerinde serbest kalan CO<sub>2</sub> bu defa C<sub>3</sub> bitkilerinde olduğu gibi Ribuloz difosfat karboksilaz/ oksijenaz enzimi yardımıyla 3 Fosfogliseraldehitin yapısına katılır. Demet kını hücrelerinde meydana gelen piruvat tekrar mezofil hücrelerine aktarılır. Mezofil hücrelerine gelen piruvat Piruvat fosfat dikinaz adlı bir enzim ve çok nadir gerçekleşen bir kimyasal reaksiyon ile fosfoenol piruvata dönüştürülmektedir.

Piruvat-fosfat dikinaz



Bu enzime dikinaz denir. Çünkü bir ATP molekülü ile aynı zamanda iki farklı molekül fosforile edilmektedir. Fosfoenol piruvata mezofil hücrelerinde tekrar bir CO<sub>2</sub> fiksasyonu yapılır ve oksaloasetat meydana gelir, C<sub>4</sub> yolu tekrar başlar.

Mezofil hücrelerindeki PEP karboksilazın HCO<sup>-3</sup>'e ilgisi büyüktür. Bu nedenle CO<sub>2</sub>'i rubisco ya göre daha yüksek verimle fiske eder. Ayrıca rubisco'nun tersine O<sub>2</sub>'i alternatif bir substrat olarak kullanmaz, bu enzim için CO<sub>2</sub> ve O<sub>2</sub> arasında rekabet yoktur. PEP karboksilaz tepkimesi CO<sub>2</sub> i fiske edip malat halinde mezofil hücrelerinde toplar. Demet kını hücrelerinde malattan CO<sub>2</sub>'in serbest kalması,CO<sub>2</sub>'in burada yüksek derişime ulaşmasını sağlar. Bu da rubisco'nun en yüksek kapasite ile çalışmasını sağlar. Bu hücrelerde O<sub>2</sub> derişimi de düşüktür. Bu faktörler C 4 hücrelerinde rubisco'nun oksijenaz aktivitesini en aza indirir.

C4 bitkileri CO<sub>2</sub> fiksasyonu için daha fazla enerji harcar. C4 bitkilerinde her bir CO<sub>2</sub> in asimilasyonu için ATP'nin iki yüksek enerjili fosfat grubuna malolan PEP yenilenmesi yapılmalıdır. Böylece C4 bitkileri bir mol. CO<sub>2</sub> asimilasyonu için 5 ATP harcarken C3 bitkileri 3 ATP gereklidir.

Fotosentezin bu CO<sub>2</sub> fiksasyon şekli ilk kez bazı tropikal bitkilerde (mısır, şeker kamışı, gibi) bulunmasına rağmen son zamanlarda Gramineae'nın bazı türlerinde, Cyperaceae, Chenopodiaceae, Compositae, Euphorbiaceae, Portulaceae ve Zygophyllaceae gibi familyalarda da meydana geldiği saptanmıştır.

Anatomik olarak C<sub>3</sub> ve C<sub>4</sub> bitkileri arasında önemli farklılıklar bulunmaktadır. C<sub>4</sub> bitkilerinin yapraklarında fotosentez yapan hücrelere kadar uzanan hava boşlukları mevcuttur. Bu nedenle etkili bir CO<sub>2</sub> alımı sağlar. İletim demetlerinin etrafında sıkıca toplanmış bir çift sıra halinde demet kını hücreleri yeralır. Demet kını hücrelerine yakın bir konumda halka şeklinde düzenlenmiş mezofil hücreleri bulunur. Burada mezofil ve demet kını hücreleri arasında çok sayıda plazmodesmata bulunur. Ayrıca bu hücrelerdeki kloroplastlar şekil, görünüm ve büyüklük bakımından birbirinden farklıdır. Demet kını kloroplastları büyük, grana eksik, nişasta taneleri gelişmiştir. Mezofil kloroplastları ise küçük, nişastasız ve gelişmiş granaya sahiptir.

#### **Tropik bitkiler neden C<sub>4</sub> metabolik yolunu kullanırlar?**

Tropik bitkiler buharlaşma ile fazla su kaybından kaçınırlar. Bunun için de stomalarını çoğunlukla kapalı tutarlar. Fakat bu kapatma demet kını hücrelerine yeteri kadar atmosferik CO<sub>2</sub> gelişini de engeller. Ribuloz difosfat karboksilaz enziminin çalışma hızının maksimumunda

tutulması lazımdır. Halbuki demet kını hücrelerine çok az CO<sub>2</sub> gelmektedir. Buna karşılık mezofil hücrelerindeki fosfoenol piruvat karboksilaz enzimi CO<sub>2</sub>'e ilgi duymakta ve daha etkili bir şekilde CO<sub>2</sub>'i fiske etmektedir. Bu reaksiyon CO<sub>2</sub>'in önce oksaloasetat daha sonra da malata fiksasyonunu sağlamaktadır. Tropik bitkiler CO<sub>2</sub> ihtiyacını bu yolla daha etkin bir şekilde karşıladığı için bu metabolik yolu tercih etmektedirler.

### **Sukkulent Bitkilerde CO<sub>2</sub> Fiksasyonu (Crassulacean Asit Metabolizması=CAM)**

Kurak iklimlerde yaşayan çok sayıda tür, kalın kutikula tabakalı, yüzey/hacim oranı nispeten düşük, kalın yapraklıdır ve "sukkulent bitkiler" olarak tanımlanır. Bu bitkilerde palizat parankiması iyi gelişmemiştir, yapraklarında ve gövdelerindeki fotosentetik hücreler sünger parankimasıdır. Sukkulent bitkilerdeki CO<sub>2</sub> metabolizması genel olarak bilinen şekilde değildir. Bu metabolizma şekli ilk olarak Crassulaceae familyasının üyelerinde belirlendiği için "Crassulacean Asit Metabolizması" denmiştir. CAM 26 Angiosperm familyasının yüzlerce türünde tespit edilmiştir. (Cactaceae, Euphorbiaceae, Orchidaceae, Bromeliaceae, Liliaceae vb.) Kurak bölgelerde yetişen CAM bitkileri, diğer bütün bitkiler gibi su ve CO<sub>2</sub> elde etmek zorundadır. Fakat bütün gün boyunca stomalarını tamamen açık tutarlarsa, transpirasyon yoluyla çok miktarda su kaybederler. Bu nedenle stomalarını gece açık tutarak CO<sub>2</sub>'i öncelikle malik asite fiske ederler. Gündüz ise stomaları kapalıdır.

CAM bitkilerinin en belirgin özelliği, gece malik asitin oluşumu fakat gündüz görülmemesidir. CAM bitkilerinde en bol bulunan asit, malik asittir. Gece CO<sub>2</sub> fiksasyonu ile oluşan malik asit vakuollerde depolanır ve gündüz üç farklı şekilde CO<sub>2</sub>'i serbest bırakır ve CO<sub>2</sub> Calvin döngüsüne girer.

### **NİŞASTA VE SAKKAROZ SENTEZİ**

Sakkaroz, çoğu bitki türünde floem ile bitkinin her yanına taşınan başlıca karbonhidrattır. Nişasta neredeyse tüm bitkilerde bulunan çözünmeyen, kararlı bir depo karbonhidrattır. Hem nişasta hem de sakkaroz, Calvin döngüsünde oluşan trioz fosfatlardan sentezlenir Sakkarozun hücre içinde sentezlendiği yeri belirlemek için hücre fraksiyonlama yöntemi kullanılmıştır. Bu yöntemde, organeller izole edilir ve birbirinden ayrılırlar. Enzim analizleri, sakkarozun sitosolde fruktoz fosfatlardan sentezlendiğini göstermiştir. İzlenen yol, nişasta sentezinki ile benzerlik göstermektedir. Yani sakkaroz fruktoz-1,6-bisfosfat ve glukoz-1-fosfat yollarıyla sentezlenir.

**NİŞASTA** Nişasta, fruktoz-1,6-bisfosfataz yardımı ile trioz fosfattan sentezlenir. Bir ara madde olan glukoz-1-fosfat, ADP-glukoz pirofosforilaz yardımıyla ADP-glukoza dönüştürülür. Pirofosfatın (PPi veya H<sub>2</sub>P<sub>2</sub>O<sub>7</sub><sup>2-</sup>) oluşumu ile sonuçlanan bu reaksiyonda ATP 'a gereksinim duyulur.

Diğer pek çok biyosentez reaksiyonunda olduğu gibi, pirofosfat özel bir inorganik fosfataz yardımı ile iki ortofosfat (Pi) molekülüne hidrolizlenir. Böylece 5. reaksiyon, ADP-glukoz sentezi yönünde ilerler. Sonuçta ADP-glukozun glukoz kısmı, uzayan bir nişasta zincirinin terminal glukozunun in-dirgeyici olmayan ucuna (4. karbon) aktarılarak, böylece reaksiyon dizisi tamamlanır.

Yapraklarda kloroplastlarda, depo organlarında ise amiloplastlarda biriktirilir. Nişastanın iki farklı molekülü vardır. Amiloz ve amilopektin. Her ikisinde de D-glukoz molekülleri α 1,4 bağlarıyla bağlanmıştır. Amilopektin çok dallanmış moleküllerden oluşmuştur. Dallanma, ana zincirdeki glukozun 6. karbonu ile yan daldakinin 1. karbonu arasında meydana gelir (α 1,6 bağları). Amiloz ise daha küçüktür, birkaç yüz ile birkaç bin şeker ünitesi içerir. Amiloz dallanmamıştır, nadir de olsa dallanmalar olabilir. Patates yumrusunda nişastanın % 78'i amilopektin, %22'si amilozdur.

### **Fotosentezi Etkileyen Faktörler**

#### **A. Çevresel Faktörler**

#### **CO<sub>2</sub> Konsantrasyonu:**

Yapılan arařtırmalar diđer etkenler aynı kalmak řartıyla ortamdaki CO<sub>2</sub> konsantrasyonu belli bir düzeye kadar arttıķca fotosentez oranının da arttıđını göstermiřtir.

Havadaki CO<sub>2</sub> konsantrasyonu yaklaşık olarak 350 ppm dir. Yapraktaki CO<sub>2</sub> konsantrasyonu hızlı fotosentez sırasında bu deđerden ařađı düşebilir. Bu bile CO<sub>2</sub> konsantrasyonunun fotosentez hızını belirlemede önemli bir deđişken olduđunu gösterir. Buđday (C3) ve mısır (C4) yüksek ışık yoğunluđunda tutulursa fotosentez hızı CO<sub>2</sub> konsantrasyonu ile deđişim gösterir. Fotosentez hızı bütün CO<sub>2</sub> konsantrasyonlarında C4 bitkilerinde daha yüksektir. Konsantrasyon çok düşük olduđu zaman CO<sub>2</sub> net alım hızı sıfır olur. Yani solunumda CO<sub>2</sub> üretimi, fotosentetik CO<sub>2</sub> tüketimini dengeler. Denge durumundaki CO<sub>2</sub> konsantrasyonu, **CO<sub>2</sub> Kompensasyon Noktası** olarak bilinir. C4 bitkileri C3 bitkilerinden daha etkili bir CO<sub>2</sub> alma mekanizmasına sahip olduđu için C4 bitkilerinde CO<sub>2</sub> kompensasyon noktası C3 bitkilerinkinden daha düşüktür. Buna göre mısır (C4) CO<sub>2</sub> seviyesi 50 ppm'in altına düştüđünde fotosenteze devam edebilir, fakat buđday devam edemez.

### **Iřık Yođunluđu ve Iřıđın Niteliđi**

Gözle görülebilen sınırlar içindeki dalga boyuna sahip ışık fotosentezde rol oynar. Iřık yođunluđu arttıķca fotosentez artmaktadır. Göreceli olarak düşük ışık yođunluklarında CO<sub>2</sub> konsantrasyonu en alt düzeyde olmadıđı sürece fotosentez miktarı ışık yođunluđuna bađlı olarak artmaktadır.

Sıfır ışık yođunluđunda fotosentez hızı da sıfırdır. Fakat solunumla CO<sub>2</sub>'in ortama verilmesi devam ettiđi için CO<sub>2</sub> alımının gerçek hızı negatif olur. Yani net bir CO<sub>2</sub> üretimi vardır. Net CO<sub>2</sub> alımında sıfır deđerini elde etmek için solunumla ađıđa çıkarılan CO<sub>2</sub> 'in fotosentezle tüketilmesini sađlayacak yeterli ışık ortama verilmelidir. Bu denge durumunu sađlayan ışık yođunluđuna **ışık yođunluđu kompensasyon noktası** denir. Kısaca fotosentetik CO<sub>2</sub> alımının, solunum ile CO<sub>2</sub> salınımına eřit olduđu ışık yođunluđudur. Iřık yođunluđu kompensasyon noktası güneř ve gölge bitkileri için çok farklıdır. Güneř bitkilerinde (örn, *Atriplex triangularis*) ışık yođunluđu kompensasyon noktası 10-20  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , oysa gölge bitkileri için bu deđer, 1-5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  dir. Gölge bitkilerinde bu deđerin çok düşük olması, düşük solunum hızından kaynaklanır. Bu durum, ışıđın sınırlı olduđı bir çevrede yařaması için bir adaptasyon mekanizması olduđu görülmektedir.

### **Sıcaklık**

Belli bir düzeye kadar sıcaklık arttıķca fotosentez de artmaktadır. Sıcaklıđın fotosentez üzerine etkileri bitkiden bitkiye önemli ölçüde deđişmektedir. Örneđin çam ađaçlarında -6 °C'de fotosentez gerçekteřtiđi halde tropik bitkilerde 5 °C'nin altında fotosentez olmaz. Fotosentezin fotokimyasal yönü sıcaklıđa bađımlı olmadıđı halde enzim aktivitesi ve biyokimyasal reaksiyonlar sıcaklıđa bađlıdır.

Fotorespirasyon, fotosentezden daha fazla sıcaklıđa bađlı bir olaydır. Yani sıcaklık arttıķca fotorespirasyon daha fazla uyarılır. Bu nedenle fotorespirasyona sahip C3 bitkileri yüksek sıcaklıkta yavaş büyür ve net CO<sub>2</sub> fiksasyon hızları düşüktür. Aksine C4 bitkileri ise yüksek sıcaklıklarda etkili bir fotosenteze sahiptir.

### **Oksijen**

Ortamda bulunan fazla oksijenin fotosentezi geriletteđi belirlenmiřtir. Bunu Alman biyokimyacı belirlediđi için "Warburg etkisi" olarak adlandırılmıřtır. Gerçekten atmosferde %21 civarında bulunan oksijen bitkilerde fotosentezi yavaşlatma sınırındadır. Daha düşük O<sub>2</sub> konsantrasyonunda bitkilerde fotosentez daha fazla olmaktadır.

### **Floemde Tařınma**

Floemin en temel elemanı kalburlu borulardır. Çekirdeksiz, uzun canlı hücreler olup fotosentez ürünlerinin ve diđer organik ürünlerin tařınmasından sorumludurlar. Angiospermelerde ucuca bađlı kalbur plakları arasında por bulunan yapılarıdır. Gymnospermelerde ve daha ilkel yapılı Angiospermelerde kalbur hücreleri vardır. Pek çok Angiospermde kalburlu boru elemanları P proteini olarak adlandırılan bir floem proteini bakımından zengindir. Bu protein balçık olarak

da adlandırılır. P proteini, dikotiledonların tümünde monokotiledonların çoğunda varken Gymnospermlerde bulunmaz. P proteini kalburlu borulardaki hasara karşı porları sıkıca kapatır. Kalburlu borulardaki daha ciddi ve daimi hasarlara karşı kalloz üretimi daha kesin ve uzun vadeli çözümdür. Kalloz plazma membranındaki bir enzim tarafından sentezlenir. Plazma zarı ve hücre çeperi arasında birikir. Hasar giderildikten sonra kalloz ortadan kalkar.

Angiospermlerde arkadaş hücreleri, Gymnospermlerde albüminli hücreler bulunur. Bunlar kalbur elementleri ya da kalbur hücreleriyle ilişkili, yoğun sitoplazmalı, çekirdekli hücrelerdir. Kalbur elementleri ve arkadaş hücrelerinin duvarları arasında birçok plazmademat vardır.

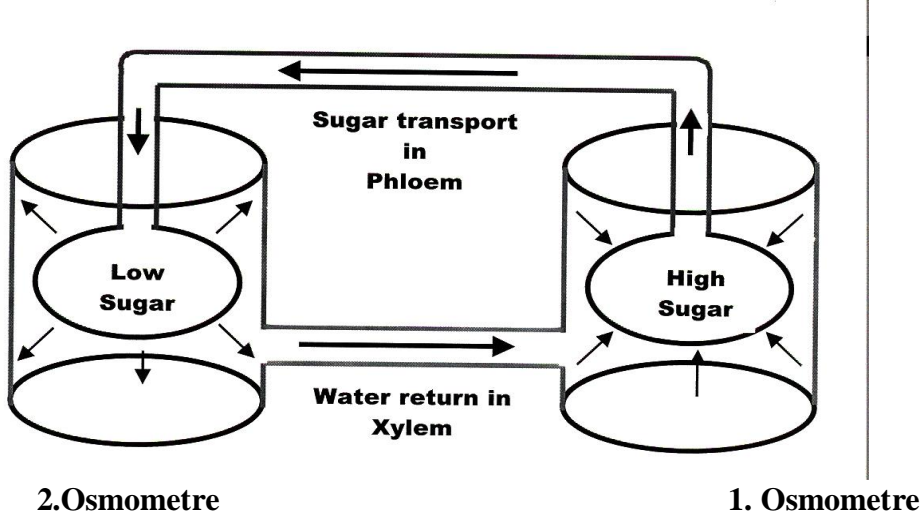
Gelişmesini tamamlamış yapraklarda genellikle üç tip arkadaş hücresi görülür;

1. Normal arkadaş hücreleri
2. Transfer hücreleri
3. Ara hücreler

Normal hücreler ve transfer hücreleri birbirine benzerler. Aralarında birkaç sitoplazmik bağlantı olabilir. Ara hücreler ise çevrelerindeki hücelere bağlantıyı sağlayan çok sayıda plazmodezmataya sahiptir. Bu bağlantılar özellikle demet kını hücrelerinde (C4 bitkilerinde) çok yaygındır. Bu ara hücrelerin en tipik özelliğidir. Genel olarak normal arkadaş hücreleri ve transfer hücreleri, şekerler mezofil hücrelerinden kalburlu elemanlara taşınırken apoplastın da yer aldığı bitkilerde bulunurlar. Bu hücreler şekerleri apoplasttan kalburlu elemanlar ve arkadaş hücrelerinin simplastına taşır. Apoplastik basamağın olmadığı bitkilerde ise ara hücreler şekerleri mezofilden kalburlu elemanlara simplastik yolla taşınmasında iş görürler.

### Basınç-Akım Mekanizması

Floemde taşınma hakkında bilinenlerin çoğu, Münch modelinin uygulanmasıyla öğrenilmiştir. Bu model gerçek sonuçları gösterebilen bir model olup laboratuvar düzeneğini esas almaktadır.



### Şekil: Münch Modeli

Bu modele göre iki osmometre bir tüple birbirine bağlanır. Osmometreler birbirine bağlı olan aynı ya da farklı solusyonlara daldırılır, fakat su potansiyelleri yaklaşık aynı olmalıdır. Birinci osmometre dış ortamdaki çözeltinin konsantrasyonundan daha konsantre bir çözelti içerir. İkinci osmometre birincidekinden daha seyreltik çözelti içerir. Su osmotik olarak I. osmometreye girer ve burada bir basınç oluşur. Osmometreler bağlı olduğu için basınç I. osmometreden II. osmometreye taşınır. II. osmometrede artan basınç hemen dış ortamdakinden daha fazla su potansiyeli yaratır. Bu yüzden su membranı geçip dışarı çıkar. Bu, sistemdeki

basıncın salıverilmesini sağlar, daha fazla su dış ortamdan I. osmometreye girer. Bu olay bağlantı tüpü yoluyla solusyonun kitle akımı olarak tanımlanır

Münch'ün deneyinde I. osmometreden II. osmometreye basınç potansiyellerini dengelemek üzere yeterince çözünmüş madde taşındığı zaman kitle akımı durur. Münch bu düzeneği bitkilere uyarlamış ve bitkilerin daha avantajlı bir sistem içerdiğini belirtmiştir. Kalburlu elementlere yakın hücreler (genellikle fotosentez yapan mezofil hücreleri) kaynak hücreler olup I. osmometreye analogtur. Kalburlu hücrelerde ise asimilat konsantrasyonu fotosentetik şekerden dolayı yüksektir. Floem sisteminin sonunda, havuz tarafında asimilat konsantrasyonu diğer hücrelere taşındığı için düşüktür. Burada asimilatlar ya büyüme için kullanılır ya da başlıca nişasta olmak üzere depo formlara dönüştürülür.

Burada kaynak ve havuz arasındaki kanal, floemin kalburlu boru sistemidir (simplast), çevredeki çözeltiler ise apoplasttır (hücre duvarı ve ksilem). Havuz ise fotosentetik ürünlerin kullanılmak üzere gittiği tüm hücrelerdir.

**Kaynaklar**, kendi gereksiniminden daha fazla fotosentez ürünü oluşturabilen ve diğer organlara madde gönderen herhangi bir organı içerir. Yapraklar tipik kaynaklardır. Bir başka tip kaynak ise gelişirken sırasında dışarıya madde veren depo organıdır. Örneğin, iki yıllık yabani şeker pancarının (*Beta maritima*) depo kökü ilk yılın büyüme mevsiminde bir havuz konumundadır. Bu sırada, bitki, kaynak konumundaki oluşturan yapraklardan gelen şekerleri köklerinde biriktirir. İkinci büyüme mevsiminde aynı kök bir kaynağa dönüşür; şekerler üremeyle ilgili bir yapıyı oluşturacak olan bir sürgün vermek için yeniden taşınır ve kullanılır.

**Havuzlar** bitkinin, fotosentez yapmayan ve büyüme ve depolama gereksinimlerini karşılamaya yetecek kadar fotosentez ürünü üretemeyen organlarıdır. Karbohidrat alması gereken yumrular, gelişmekte olan meyveler ve normal gelişebilmek için gelişimini tamamlamamış olan yapraklar havuz dokularıdır. Halka çıkarma ve izotoplarla yapılan çalışmalar floemin maddeleri kaynaktan havuza taşıdığını göstermiştir.

### **Kaynaktan Havuza Madde Taşınım Yolları Anatomik ve Gelişme Modellerini İzlerler**

Flöemde taşınım basitçe kaynaktan havuza gerçekleşirse de, bu işlemde yer alan özel yollar oldukça karmaşıktır. Bir bitkideki kaynakların tümü havuzların tümüne madde göndermez; bunun yerine, belirli kaynaklar tercihen özel havuzlara madde sağlar. Şeker pancarı ve soya fasulyesi gibi otsu bitkilerle ilgili olarak aşağıdaki genellemeler yapılabilir.

*Yakınlık.* Kaynağın havuza yakınlığı önemli bir faktördür. Bir bitkide üstte yer alan olgun yapraklar genellikle sentezledikleri fotosentez ürünlerini gelişmekte olan sürgün uçlarına, genç ve olgunlaşmamış yapraklara verirken; daha alttaki yapraklar çoğunlukla köke gönderirler. Ortadaki yapraklar ise arada kalan olgun yaprakları by pass ederek her iki yöne de madde gönderirler.

*Gelişme.* Bitkinin gelişmesi sırasında havuzların önemi değişebilir. Kök ve sürgün uçları çoğunlukla veje-tatif büyüme döneminde meyveler ise genellikle üreme döneminde, özellikle de bitişik ve yakındaki diğer yapraklar için başlıca havuzları oluşturular.

*İletim Demeti Bağlantıları.* Kaynak yapraklar doğrudan iletim demetleri ile bağlantılı oldukları havuzlara madde göndermeyi tercih ederler. Örneğin, sürgün üzerindeki, bir yaprak genel olarak, üstünde ve altındaki yapraklarla doğrudan ilişkilidir. Yaprakların bu dikey dizilimine **ortostik** adı verilir. Aynı dikey düz-lem üzerinde bulunan yapraklar arasındaki internod-yumların sayısı türlere göre değişir.

*Taşınım yollarının değişmesi.* Yaralanma ve budama sonucu bir taşınım yolunun bozulması, kaynak ve havuz arasındaki yakınlık ve iletim demeti bağlantılarına göre oluşan taşınım biçimini



değiştirebilir. Kaynak ve havuz arasında doğrudan bağlantılar bulunmadığında **anastomos** (tekil anastomosis) adı verilen iletim bağlantıları diğer bir yolu oluşturur. Örneğin şeker pancarında, kaynak oluşturan yapraklar bitkinin bir tarafından uzaklaştırılırsa, budanmış taraftaki genç yapraklara (havuz yapraklar) fotosentetik ürünler bitkinin karşı tarafından taşınır. Bir bitkinin gövdesinin alt kısımlarındaki kaynak konumundaki yaprakların uzaklaştırılması, üstteki yaprakları köklere madde taşımaya zorlar. Üst kısımlardaki kaynak yaprakların uzaklaştırılması ise, alt yaprakları bitkinin üst kısımlarındaki yapılara madde taşımaya zorlar.

Taşınım yolunun esnekliği iletim demetler arasındaki bağlantıların büyüklüğüne ve dolayısıyla çalışılan türlere ve organlara bağlıdır. Bazı türlerde meyvesiz bir dal üzerindeki yapraklar bitişikteki yapraksız bir dal üzerindeki meyvelere fotosentez ürünlerini gönderemez. Ancak soya fasulyesi gibi (*Glycine max*) bazı bitkilerde fotosentez ürünleri kısmen meyvesiz bir taraftan kısmen yapraksız bir tarafa kolayca aktarılır.

## TAŞINMA MEKANİZMASI

### Floem Yüklenmesi: Kloroplasttan Kalburlu Elemanlara

Fotosentez ürünlerinin mezofil kloroplastlarından olgun yaprakların kalburlu elemanlarına taşınımı birkaç basamakta gerçekleşir. Bu işlem **floem yüklenmesi** olarak isimlendirilir.

1. Gündüz fotosentezle oluşan trioz fosfat kloroplasttan sitosole taşınır ve orada sakkarozla dönüştürülür. Geceleri, depolanan nişastadaki karbon, kloroplasttan olasılıkla glukoz formunda çıkar ve sakkarozla dönüştürülür (bazı türlerde taşınan diğer şekerler sakkarozdan sentezlenir).
2. Sakkaroz mezofil hücrelerinden yaprağın en küçük damarlarındaki kalburlu elemanların yakınına taşınır. **Bu kısa mesafeli taşınım** genellikle iki ya da üç hücre uzunluğundadır.

Şekerler kalburlu elemanlara ve arkadaş hücrelerine taşınırlar. Bu işlem ise **kalburlu eleman yüklenmesi** olarak isimlendirilir. Şu ana kadar çalışılan türlerin çoğunda, şekerler kalburlu elemanlar ve arkadaş hücrelerinde mezofil hücrelerinden daha çok birikmiştir. Yüklenme ile ilgili olarak kalburlu elemanlar ve arkadaş hücreleri işlevsel bir birim oluşturur. Bu birime *kalburlu eleman-arkadaş hücre kompleksi* adı verilmektedir. Sakkaroz ve diğer çözülmüş maddeler kalburlu elemanlara girdikten sonra kaynaktan uzaklara taşınır. Bu işlem dışa madde verme olarak bilinmektedir. İletim sisteminden havuza yapılan taşınım uzun mesafeli taşınım olarak isimlendirilir. Kaynaktan yükleme ve havuzda boşaltım işlemi sürükleyici bir kuvvet yaratır. Bu kuvvet floem özsuyunu uzun mesafelere iter.

Birçok bitki mezofil hücreleri arasında çok sayıda plazmadezmataya sahiptir ve  $^{14}\text{CO}_2$ 'in mezofil hücrelerinde karbonhidratlara asimile edildiği buradan da simplastik yolla bir mezofil hücrelerinden diğerine taşındığı tespit edilmiştir. Ancak bazı noktalarda apoplasta aktarılabilir. Bu durumda daha sonra plazma zarındaki taşıyıcılarla apoplasttan kalburlu borulara ve arkadaş hücrelerine aktif olarak aktarılır. Burada kuvvetli bir negatif osmotik potansiyel yaratır, su da osmotik olarak buraya girer. Arkadaş hücreleri ve kalburlu borular arasındaki plazmadezmatalar vasıtasıyla gerçekleşen kitle akımında sukroz ihtiyaç bölgelerine taşınır. Kalburlu borularda sukroz hangi konsantrasyonda olursa olsun bu suyun osmotik olarak alınmasına sebep olacak dolayısıyla burada yüksek basınç ve kitle akımı meydana gelecektir.

Şekerlerin apoplasttan kalburlu eleman ve arkadaş hücrelerine aktif olarak aktarılmasında Sukroz-  $\text{H}^+$  birlikte taşınması (simport) söz konusudur. Bu işlemde proton pompası tarafından üretilen enerji kullanılmaktadır.

Küçük damarlarında normal arkadaş hücreleri ya da transfer hücreleri bulunan ve yalnızca sakkaroz taşıyan türlerde floemin apoplasttan yüklendiği gösterilmiştir. Diğer taraftan,

flöeminde sakkarozun yanında rafinoz ve stakiyozu taşıyan ve küçük damarlarında ara hücrelere sahip olan türlerde ise simplast yolu hakimdir. Koleus (*Coleus blumei*), kabak (*Cucurbita pepo*) ve kavun (*Cucumis melo*) gibi bitkiler bu türlere örnektir

### **Sukroz/Proton Kotransport Mekanizması**

Bakteriler, algler, maya, funguslar ve hayvan hücrelerini de içine alan birçok sistemde şekerler gibi organik moleküllerin ve aminoasitlerin transportu hidrojen ile ilişkilidir. Bu konuda yapılan çalışmalar şekerin floeme yüklenmesinin böyle bir kotransport mekanizmasıyla meydana geldiğini göstermiştir. Yani ATP 'den sağlanan enerji kullanılarak plazmalemma yoluyla protonlar dışarı pompalanır, böylece hücre dışında apoplastta P<sup>H</sup> hücre içinden daha asidik olur. Protonlar daha sonra hücreye geri difüzyonla alınır ve bu hareket sırasında sukroz ya da diğer şekerler hidrojen iyonlarıyla sukroz ya da diğer şekerler H iyonlarıyla beraber taşıyıcı proteine bağlanıp alınır.

### **Floemin Boşaltılması ve Havuzdan Kaynağa Geçiş**

Havuz konumundaki dokularda gerçekleşen olaylar kaynaklarda gerçekleşenlerin pek çok yönden tersidir. Gelişmekte olan kökler, yumrular ve üreme ile ilgili yapılar gibi havuz oluşturan organ-lara yapılan taşınım **dışardan madde alınımı** olarak isimlendirilir. Şekerlerin havuz oluşturan hücrelere alınmasında aşağıdaki basamaklar yer alır.

1. *Kalburlu elementin boşaltılması.* Bu, alınan şekerlerin havuz dokularının kalburlu elemanlarından ayrılmasıdır.
2. *Kısa-mesafeli taşınım.* Kalburlu eleman boşaltıldıktan sonra, şekerler kısa-mesafeli bir taşınım yoluyla havuzdaki hücrelere taşınır. Bu yol aynı zamanda *post-kalburlu eleman taşınımı* olarak isimlendirilir.
3. *Depolama ve metabolizma.* Son aşamada, şekerler depolanır ya da havuz hücrelerinde metabolize edilirler.

**Floem** bu üç taşınım basamağında boşaltılır. Floemin boşaltılması, fotosentez ürünlerinin kalburlu elemanlardan taşınımı ve onların depolandıkları ya da metabolize edildikleri havuz hücrelerine dağıtılmasını kapsar.

### **Bazı havuz organlarında floem kısmen apoplasttan boşaltılır**

Gelişmekte olan tohumlarda apoplastik bir basamak gereklidir. Çünkü ebeveyne ait dokular ile embriyonun dokuları arasında simplastik bağlantılar yoktur. Şekerler kalburlu elemanlardan simplastik yolla çıkar (kalburlu eleman boşaltılması). Daha sonra kalburlu eleman-arkadaş hücre kompleksinden uzakta bir noktada simplasttan apoplasta girer. Apoplastik basamak, zarın embriyoya giren maddeleri kontrol etmesini sağlar. Çünkü işlem sırasında taşınan maddelerin iki zardan geçmeleri gerekir.

### **Yağ depo eden tohumlarda çimlenme**

Çimlenme sonrası, yağ içeren tohumlar, lipidleri sakkarozla dönüştürmek suretiyle depolanmış triaçilgliserollerini metabolize ederler. Bitkiler, tohumlarının endospermünde bulunan yağları, çimlenen fidelerin kök ve gövde dokularına doğru taşıyamazlar. Öyle ki depolanmış lipidler daha hareketli bir karbon formuna (genellikle sakkaroz) dönüştürülmelidir. Bu işlem farklı hücresel bölümlerde (oleosomlar, glioksizomlar, mitokondriler ve sitosol) yer alan birkaç reaksiyonla gerçekleştirilir.

**Lipidlerin sakkarozla dönüşmesi.** Yağ içeren tohumlarda lipidlerin sakkarozla dönüşmesi, çimlenme ile başlar. Yağ cisimlerinde depolanan triaçilgliserollerin serbest yağ asitlerine hidrolizi ile başlayan işlemler zinciri, bu yağ asitlerinin, asetil-CoA'yı oluşturmak üzere oksidasyona uğramasıyla devam eder. Yağ asitleri glioksizom olarak adlandırılan bir peroksizom çeşitinde okside olurlar. Glioksizom, tohumların yağ bakımından zengin dokularında bulunan tek

tabakalı bir zarla çevrelenmiş bir organeldir. Asetil-CoA, süksinatı oluşturmak için glioksizomlarda metabolize edilmektedir.

Bu formda glioksizomlardan mitokondriye taşınmakta ve orada da ilk olarak okzaloasetata ve daha sonra da malata dönüşmektedir. Bu işlemler glukoneogenesis yoluyla malatın glukoza dönüşmesiyle sitoplazmada son bulur ve daha sonra glukozdan sakkaroz oluşur.

Bu işlemin en son ürünü ise sakkarozdur. Bu indirgenmiş primer karbon formu, kotiledonlardan büyüyen fide dokularına taşınır. Tüm tohumlar ise yağları şekerlere dönüştürebilme yeteneğinde değildirler.

Bazı yağ içeren dokularda yağ asitlerinden türevlenen karbonların bir kısmı çeşitli metabolik reaksiyonlarca paylaşılır. Ancak hint yağı bitkisinde (*Ricinus communis*) bu işlem öyle etkindir ki metabolize edilen her bir gram lipid, 1 g karbohidrat oluşumuyla sonuçlanır. Bu enerji, karbon bağlarının oluşumundaki serbest enerjinin % 40'lık bir geri dönüşümüne eşittir ( $[15,9 \text{ kJ}/40 \text{ kJ}] \times 100 = \%40$ ).

## **Sekonder Metabolitler ve Bitkisel Savunma**

Doğal yaşam ortamlarında bitkiler çok sayıda potansiyel düşmanla kuşatılmıştır. Büyük çeşitlilik gösteren bakteriler, viruslar, funguslar, nematodlar, akarlar, böcekler, memeliler ve diğer herbivor hayvanlar hemen tüm ekosistemlerde bulunurlar. Bitkilerin, doğaları gereği, herbivorlar ve patojenlerden uzaklaşma ya da kaçma şansı olmadığından, kendilerini başka yollarla korumaları gerekir.

Kütikula (mumsu dış tabaka) ve periderm (ikincil koruyucu doku), su kaybını azaltıcı rollerinin yanı sıra, bakteri ve fungus girişlerine engel olurlar. Ayrıca, sekonder metabolitler olarak bilinen bir grup bileşik bitkileri herbivorlar ve patojen mikroorganizmalara karşı korur. Bunun yanı sıra, bu bileşikler diğer önemli işlevler de görürler (ligninlerin yapısal destek sağlaması, antosiyaninlerin pigment oluşturması gibi).

### **Kütin, Mumlar ve Süberin**

Bitkilerin atmosferle temas halindeki tüm kısımları, su kaybını azaltan ve patojenik bakteri ve fungusların girişinin engellenmesine yardımcı olan lipid tabakaları ile kaplıdır. Kütin, süberin ve mumlar bu tabakaların ana maddeleridir. Kütin sıklıkla bitkinin toprak üstü kısımlarında bulunurken, süberin toprak altı kısımları, odunsu gövdeler ve iyileşmiş yaralarda görülür. Mumlar ise hem kütin hem de süberinle işbirliği halindedir. Kütin polimer yapısında olan bir makromoleküldür. Üç boyutlu ve sert bir ağ oluşturacak şekilde birbirlerine ester bağı ile bağlı uzun zincirli yağ asitleri içerir. Kütin kütikulanın esas bileşimidir. Kütikula, tüm otsu bitkilerin toprak üstü kısımlarında, epidermis hücre çeperlerinin dışını örten çok tabakalı, saklı bir yapıdır. Kütikula, üstte bir mum örtü, mum içine gömülü kütin taşıyan bir orta tabaka (devamlı kütikula), pektin, selüloz ve diğer karbohidrat-lar gibi hücre çeperi bileşikleri ile karışım halinde olan mum ve kütinin oluşturduğu bir alt tabakadan (kütikular tabakadan) ibarettir. Mumlar aşırı hidrofobik ve uzun zincirli açıl lipidlerin kompleks karışımlarıdır, ancak makromolekül değildirler. Kütikula mumları epidermal hücreler tarafından sentezlenirler. Henüz bilinmeyen bir mekanizmayla hücre çeperi gözeneklerinden geçerek, epidermis hücrelerini damlacıklar halinde terk ederler. Kütikuladaki mumsu üst tabaka çoğu kez çubuk, tüp veya levhalar halinde girintili çıkıntılı bir yapı oluşturacak şekilde kristalleşmiştir. Süberin, yapısı çok az bilinen bir polimerdir.

Süberin, bitkinin birçok kısmında bulunan bir hücre çeperi bileşenidir. Kök endodermisindeki kasparyan şeridinde süberinin varlığından bahsedilmiştir. Bu şerit korteks apoplastı ile stele arasında bir set oluşturur.

Kütün, süberin ve bunlarla birlikte mumlar, bitki ve çevresi arasında engeller oluşturarak suyu içerde, patojenlerin ise dışarıda tutulması işlevi görürler, hem kutikula hem de mantar doku fungus ve bakterilerin engellenmesinde önemlidir.

Çoğu fungus mekanik yollarla bitki yüzeyini delerek doğrudan içeri girerler. Diğerleri ise kütini parçalayan kütinaz enzimi üretir ve böylece bitki içerisine girişleri kolaylaşır.

### **Bitki Büyüme Düzenleyicileri**

Kompleks yapılar gösteren yüksek organizasyonlu canlılar düzenli olarak büyüyüp gelişebilmek için hücreler arası iletişime ihtiyaç duyarlar. Bitkilerde bu iletişimi sağlayan temel faktöre, bilgiyi kimyasal mesaj olarak hücreden hücreye taşıyan bitki büyüme düzenleyicileridir. Bu maddeler tohum çimlenmesi, çiçeklenme, senesens, absisyon gibi birçok olayda aktif olarak görev yaparlar.

Bitki büyüme düzenleyicilerinin bazı ortak özellikleri vardır:

1. Bitki tarafından sentezlenmesi
2. Taşınabilir olması ve taşındığı yerde metabolik değişikliklere neden olması
3. Az miktarda yüksek seviyede etki gösterir.

Bitki büyüme düzenleyicileri 5 grupta toplanır:

Auxin ( Oksin)

Gibberellinler

Cytokinin( Sitokininler)

Absisikasit

Etilen

### **Oksinler**

Keşfedilen ilk büyüme maddesi oksindir. Genel olarak bitkinin her yerinde bulunmalarına karşın özellikle gövde ve kök uçlarında sentezlenirler ve bitki eksenine içine transfer edilir. Hücrelerin uzaması, kök gelişimi, vasküler farklılaşma, çiçek ve meyve gelişimi gibi olaylarda görev yaparlar.

İndol 3 asetikasit (IAA)

İndol 3 butirikasit(IBA)

Fenilasetikasit (FAA) doğal oksinlerdir.

Naftalenasetikasit (NAA)

2,4 Diklorofenoksiasetikasit (2,4 D)

Bitkilerde en çok bulunan oksin IAA dir. Genel olarak IAA, bitkinin her yerinde bulunmakla beraber koleoptil uçları, kök uçları ve büyümekte olan organlarda daha yüksek oranlarda bulunur.

Genç ve hızlı büyüyen yapraklar, gelişen çiçek durumları, tozlaşmadan ve döllenmeden sonra embriyo önemli IAA sentez bölgeleridir. Parankima, öz, korteks ve iletim demeti hücrelerinde bulunur ve genellikle yavaş hareket ederler. IAA kök ve gövdede polar olarak taşınır. Bu taşınmada enerjiye ihtiyaç duyulur. Böylece ATP sentzi inhibitörleri, IAA hareketini de engellerler. IAA'ın taşınması gövdede aşağı doğru ( bazipetal) kökte yukarı doğru (akropetal) olur.

Yapraklarda sentezlenen IAA floemde polar olmayan bir şekilde de taşınabilir. Polar oksin taşınması tropizma hareketleri, apikal dominansi ve adventif kök oluşumu gibi polar gelişme olaylarında rol oynar.

### **Oksinlerin Fizyolojik Etkileri**

1. Hücre büyümesi
2. Hücre farklılaşması
3. Apikal dominansi
4. Absisyon
5. Kök uzaması ve gelişmesi
6. Çiçek ve meyve gelişmesi

Oksinin hücre büyümesi ve kök uzaması olaylarını düzenlediği belirlenmiştir. IAA, hücre duvarı plastisitesinin artmasında görev yapar.

Ayrıca:

Hücre zarındaki H<sup>+</sup> pompasını uyarır.

Pompa aktifleştğinde hücre duvarı bölgesine H<sup>+</sup> pompalanmaya başlar. Ve bu bölgede P<sup>H</sup> düşer. Hücre duvarının asit özellik kazanması seluloz mikrofibriller arasındaki polisakkarit köprüleri kırarak olan enzimlerin sentezini uyarır.

Bu bağlar kırıldığında duvar gevşer ve turgor basıncı hücrenin genişlemesini sağlar.

Oksinlerin farklılaşma üzerinde de etkisi vardır. Örneğin sürgünlerdeki iletim demetleri farklılaşması genç yapraklarda üretilen oksinin etkisi altındadır. Buradaki yüksek oksin/gibberellin oranı ksilem, düşük oksin/gibberellin oranı ise floem gelişmesini uyarır.

Apikal dominansi yani tepe tomurcuklarının yan tomurcuklardan fazla gelişmesi de yine IAA'ın kontrolü altındadır.

Absisyon, gelişme sürelerinin sonunda yaprak ve meyvelerin bitkiden ayrılmasıdır. IAA absisyonu geciktirici rol oynar.

Kök uzaması ve gelişmesi de oksine duyarlıdır. Düşük miktarlarda IAA kök büyümesini teşvik ederken yüksek konsantrasyonlar inhibe eder.

Oksinler çiçek gelişmesini içsel olarak engellemektedir. Bu engelleme genel olarak oksinin uyardığı etilen üretimi sonucudur.

### **Oksin ve Ca<sup>+</sup>**

Hücre içinde IAA tarafından oluşturulan cevaplar Ca<sup>++</sup> tarafından etkilenir. IAA'ın polar taşınması için Ca<sup>++</sup> gereklidir. Aynı zamanda Ca<sup>++</sup> noksanlığında yetişen bitkiler IAA'e cevap vermezler. Özellikle hücre duvarının esneklik kazanmasında, hücre duvarı airtliği IAA'den ziyade Ca<sup>++</sup> miktarından etkilenir.

### **Gibberellinler**

Pirinçlerde "deli fide hastalığı" denen bir hastalık araştırılırken sebebin, fidelerde parazit yaşayan *Gibberella fujikuroi* adlı bir fungusun ürettiği kimyasal bir madde olduğu bulunmuştur ve bu maddeye gibberellin denmiştir.

Gelişmekte olan tohum ve meyveler, genç yapraklar ve uzamakta olan sürgün ve kök uçlarında sentezlenen GA kimyasal olarak diterpenoid grubuna girer. Sentezi mevalonik asitten başlar ve üç basamakta gerçekleşir. 80'den fazla gibberellin türevidir. GA<sub>3</sub> ilk olarak izole edilen ve üzerinde en çok çalışılan gibberellindir. Bilinen gibberellinlerin çoğu çok az ya da hiç biyolojik aktivite göstermezler. Bunlar ya aktif formları sentezlemek için aracı ya da aktif olmayan metabolik ürün olarak görev yaparlar. GA'nın aktif olabilmesi için belirli yapısal özelliklere sahip olması gerekir. Yedinci karbonda karboksil grubunun bulunması biyolojik aktivite için gereklidir.

Gibberellinlerin taşınması oksinlerde olduğu gibi polar değildir. Radyoaktif GA ile yapılan çalışmalar hem floemde hem de ksilemde taşındığını belirlemiştir. Ayrıca bitkide her yönde taşınmaktadır.

### **GA'ın Etkileri**

1. Bitkilerin boyunun uzamasında etkili olduğu belirlenmiştir. Özellikle cüce bitkiler üzerinde yapılan çalışmalarda GA uygulaması bu bitkilere normal görünüm kazandırmıştır. Bitkilerdeki cücelik GA yokluğundan kaynaklanmamaktadır. Gerçekte cüce bitkilerde, normal bitkilerden daha fazla gibberellin bulunur fakat aktif gibberellin sentezleyemedikleri için büyümeleri engellenir. GA cüce bitkilerde hücre bölünme ve uzamasını arttırarak internod uzamasını sağlar. Birçok bitkide gövde büyümesi, GA sentezini biyosentezini engelleyen sentetik kimyasal maddelerle inhibe edilebilir. Bu inhibitörler belli basamaklarda GA sentezini bloke ederek cücelik genlerini taklit ederler. Böylece içsel GA seviyesi düşer ve internod uzaması engellenir.

2. Tohum çimlenmesi sırasında besin maddelerinin hareketinde gibberellinlerin rolü bilinmektedir. Çimlenen tohumlar α amilaz ve proteazları da içine alan bazı hidrolitik enzimler

salgırlar. Bu enzimler karbonhidrat ve proteinlerin parçalanmasında görev yaparlar. Tohum çimlenmesi imbibisyon yani su alıp şişme ile başlar. Su alımı, embriyodan GA salınmasını uyarır. Salgılanan GA, tohum kabuğunun altında yeralan alevron tabakasındaki hidrolitik enzimlerin sentezini uyarır. Bu enzimler endosperme ulaşır ve gereken faaliyetler gerçekleşir.

**3. Çiçeklenme,** lahana gibi iki yıllık bitkiler gelişimlerinin ilk yılında kısa internodlara sahiptir. Bu şekildeki bir bitki rozet bitki olarak adlandırılır. Takip eden kış aylarındaki soğuk bitkinin internodlarının uzaması ve çiçeklenmenin başlamasını sağlar. İki yıllık bitkilere ilk gelişme dönemlerinde GA uygulanırsa bitki aynı yıl çiçek açar ve tohum verir. Ayrıca GA çiçeklerin cinsiyeti üzerinde de etkilidir. Oksin ya da etilen tek eşeyli bitkilerde dişiliği teşvik ederken GA uygulaması erkek çiçek oluşumunu uyarmaktadır.

**4. Pek çok bitkide polen çimlenmesi ve polen tüpünün büyümesini uyardığı gösterilmiştir. Gibberellinler de oksinler gibi partenokarpik meyve gelişimine sebep olabilmektedir.**

### **Sitokininler**

Doğal ve sentetik olarak bilinen bütün sitokininler adenin türevidirler. Doğal olarak meydana gelen sitokininlerin DNA ve RNA'da bulunan purinle yakın ilişkili olduğu belirlenmiştir. Sitokininler köklerde yapıp sürgünlere ve yapraklara ksilem yoluyla taşınmaktadır. Sitokininlerin etkileri arasında kültüre alınmış dokularda organ oluşumu, hücre büyüme ve bölünmesi, senesensin önlenmesi ve belirli koşullarda çiçeklenmenin uyarılması vardır. Doğal sitokininler zeatin, izopentil adenin, sentetik sitokininler ise kinetin, adenin ve 6-benzilamino purin'dir.

Dormant tomurcuklar önemli miktarlarda sitokinin içermezler. Fakat ilkbaharda tomurcuk dormansisi kırılmaya başlayınca sitokinin seviyesi de en üst düzeye ulaşır. Sitokininler hem serbest hem de t RNA ya bağlı bir formda meydana gelirler. Vejetatif bitkilerde serbest sitokininlerin biyosentez yerinin kök uçları olduğu bilinir.

Sitokininler hücre bölünme ve farklılaşmasında, senesens olayının geciktirilmesinde de rol oynarlar. Sitokininlerin hücre bölünmesini başlatması ilk olarak doku kültürlerinde keşfedilmiştir. Muhtemelen mitoz bölünmeyi uyarıcı etki yaparlar.

Hücre farklılaşmasında ve doku kültürlerinde organogeneziste önemli rol oynarlar. Buradaki etkileri ortamdaki nispi IAA konsantrasyonuna bağlıdır. Ortamda sadece IAA varsa hücre genişlemesi ve hücre uzaması meydana gelir. Bu şekilde doku kültürü ortamlarında dev hücreler gelişmiştir. Sadece sitokinin etki göstermemiştir. Oksin yüksek, itokinin düşük olduğunda kallus dokusunda kök oluşumu artmış, oksin düşük, sitokinin yüksek olduğunda ise tomurcuk oluşmuştur. Oksin ve sitokinin eşit oranda olduğunda ise kallus farklılaşmamış hücreler üretmeye devam etmiştir.

**(Kallus: Doku kültürü ortamlarında bir bitki doku parçasından meydana gelen farklılaşmamış hücre topluluğudur.)**

Sitokininlerin en iyi anlaşılan etkisi, yapraklardaki senesens olayını geciktirmeleridir. Yaşlanmaya başlamış bir yaprağın bir kısmına kinetin uygulanmış, diğer kısmına ise uygulanmamıştır. Uygulama yapılmayan kısım sarı kaldığı halde kinetin uygulanan tarafın yeşillendiği görülmüştür. Genel olarak köklerde üretilen sitokininlerin ksilem yoluyla yapraklara ulaştığı, yapraklarda bazı metabolik olayları başlattığı böylece yaprakların yapısal ve fonksiyonel canlılığını devam ettirdiği belirlenmiştir. Sitokininlerin moleküler seviyedeki etkileri tam olarak bilinmemektedir. Serbest ve tRNA sitokininlerinin bulunması bu durumun anlaşılmasını güçleştirmektedir. Senesens boyunca yaprakların RNA ve protein içeriğinin azaldığı belirlenmiştir.

Senesens görülen tütün yapraklarından alınan diskler üzerinde yapılan çalışmada gözlenen en belirgin RNA azalması kloroplast RNA'sında olmuştur. Protein ve RNA içeriğindeki azalma proteaz ve RNAaz tarafından hızlandırılan yıkım nedeniyledir. Senesens boyunca RNAaz aktivitesinde ve proteaz seviyesinde artış devam eder. Sitokininlerin proteaz sentezini baskılayarak ve RNAaz aktivitesindeki artışı engelleyerek senesensi geciktirdiği belirlenmiştir.

### **Absisikasit ( ABA )**

ABA'nın sentez yeriyle ilgili olarak ayrıntılı bilgi olmamasına rağmen muhtemelen olgun yaprakların kloroplastlarında sentezlendiğine dair kanıtlar elde edilmiştir. Yapılan çalışmalar kloroplastların ABA içerdiğini göstermiştir.

Stres koşullarının ABA sentezini uyardığı ve kloroplastlarda sentezlenen ABA'nın hızlı bir şekilde diğer bölgelere taşındığı saptanmıştır. ABA'nın taşınma mekanizması hakkında kesin bilgi yoktur. Ancak taşınmanın polar olmadığı, ksilem ve floemde taşındığı belirlenmiştir. Yapraklarda, gövdede, tohum ve meyvede mevalonik asitten sentezlenmektedir. ABA, absisyonu başlatmakta ve tomurcuk dormansisini uyarmaktadır. Bundan başka tohum dormansisini uyarır, çimlenmeyi önler, senesens ve meyve olgunlaşmasını uyarır. Kurak şartlarda yaprak mezofil hücrelerinde sentezlenerek stomaların kapanmasını uyarır. Su stresi durumunda bitkinin su kaybetmesini önlemek için stomaya kapanma sinyali verir. ABA bu etkiyi bekçi hücre zarına bağlı olan proteine bağlanarak gösterir. Bu olayla K ve Cl gibi iyonlar bekçi hücreden komşu hücreye aktarılır. Bu iyonların çıkmasıyla su da osmotik olarak çıkar ve stomalar kapanır.

Tohum gelişimi üzerine farklı bitki büyüme düzenleyicilerinin etkisi vardır. Birçok tohumda embriyo gelişiminin ilk aşamasında sitokin oranı oldukça yüksektir. Tohum hızlı büyüme basamağına girdiğinde sitokin seviyesi düşer. GA ve IAA seviyeleri yükselir. Tohum hacmi ve kuru ağırlığının arttığı olgunlaşma fazında ABA seviyesi en yüksek noktaya ulaşır. Embriyonun olgunlaşması, tohum büyümesinin durması, besin maddelerinin depolanması ve kurumaya karşı direncin oluşmasıyla karakterize edilir.

### **ABA'nın diğer BBD ile olan etkileşimleri**

1. ABA, GA ile muamele edilen tohumlardaki  $\alpha$  amilaz oluşumunu inhibe eder.
2. Sitokininin inhibe ettiği klorozis olayını başlatır.
3. IAA tarafından oluşturulan hücre duvarı esnekliğini azaltır.

ABA bir antogonisttir ve  $Ca^{2+}$  metabolizmasını bozarak sitokin ve IAA'nın uyarıcı etkisini engeller. ABA, bitki büyümesini inhibe etmesine rağmen bitki için toksik değildir. Bazı genleri aktifleştirdiği bilinmektedir. Örneğin gelişmekte olan buğday tanelerinde depo proteinlerinin oluşturulması için mRNA sentezini uyarır.

### **Etilen**

Etilen temel olarak strese cevap olarak sentezlenir ve daha çok olgun ve senesense uğramış dokularda bulunur. Bitkilerin gelişme devrelerine bağlı olarak farklı organlarda sentezlenen etilen kök, gövde, yaprak, yumru, meyve ve tohum başta olmak üzere bitkinin tüm organlarında sentezlenir.

Yüksek bitkilerde metioninden türevlenir. Sentezlediği yerden kolayca difüzyona uğrayabilen ve basit uçucu bir hidrokarbon olan etilenin büyüme ve gelişmedeki rolünü belirlemek oldukça güçtür. Her ne kadar meyve olgunluğu ve strese cevap olarak birçok doku tarafından sentezlense de etilen bitki büyüme ve gelişmesini önemli ölçüde etkiler. Etilen sucul ve yarı sucul bitkilerin gövde, petiol, kök ve çiçek yapılarının uzamasını sağlar. Suyun içinde olmaları dolayısıyla gaz hareketi düşüktür ve içsel etilen miktarı yüksektir. Etilen meyve olgunlaşmasını uyarmaktadır. Meyve olgunlaşması sırasında klorofilin bozulması, diğer pigmentlerin oluşması, hücre duvarının parçalanmasıyla oluşan meyve yumuşaması, meyvenin kokusunu oluşturan uçucu bileşiklerin sentezlenmesi ve nişastanın organik şekerlere dönüşmesi gibi olaylar gerçekleşir.

### **Poliaminler ve Brassinosteroidler**

Brassinosteroidler polen, genç vegetatif dokular ve tohumda az miktarda bulunan doğal steroid hormon yapısındaki bitki büyüme düzenleyicileridir. Hücre büyüme ve bölünmesi, vasküler farklılaşma ve çiçek gelişimi gibi olaylarda rol oynarlar. İlk olarak brassica napus polenlerinden izole edildiği için bu isim verilmiştir. 40 civarında brassinosteroid belirlenmiştir. Özellikle iletim demetlerinin farklılaşmasında ve polen tüpü uzamasında etkin rol oynadıkları belirlenmiştir.

Poliaminler iki ya da daha fazla amino grubu içeren polivalent bileşiklerdir. Poliaminler yüksek miktarda, düşük aktivite gösterdikleri için bitki büyüme düzenleyicisi olarak değerlendirilmez. Ancak bazı gelişim olaylarında uyarıcı rol oynarlar.

Poliaminler arjinin, methionin ve lizin gibi aminoasitlerden köken alır. Bazı dormant dokularda (örn. Yer elması yumrusu) iz miktarda bulunurken dormansinin kalkıp aktif büyüme başlayınca miktarı 10-20 kat artar. Hücreler arası PH da çok miktarda pozitif yük taşırlar. Bu yüzden bu bileşikler plazma zarının fosfolipitlerine kolayca bağlanır ve zar geçirgenliğini etkilerler. Ayrıca bitkilerde mitotik aktivitenin başlamasıyla poliamin miktarı da artar. Hücre bölünmesini ve embriyogenezi etkileyip senesensi geciktirir.

### **Sekonder Metabolitler**

Bitkiler büyüme ve gelişmeleri sırasında işlevi olmayan, çok sayıda ve çeşitli organik bileşikler üretirler. Bu maddeler sekonder metabolitler, ikincil ürünler veya doğal ürünler olarak bilinir. Sekonder metabolitlerin önemli ekolojik işlevlere sahip olduğu öne sürülmektedir.

Bu işlevler şöyle sıralanabilir.

1. Bitkileri herbivorlara ve hastalık oluşturan mikrobiyal patojenlere karşı koruyucu,
2. Bitkiler arasında rekabet araçları olarak (allelopati) ve tozlaşma ya da tohum dağılımına katkıda bulunan hayvanları çekici olarak işlev görürler.

### **Sekonder Metabolitler Üç Ana Gruba Ayrılırlar**

Bitkisel kökenli sekonder metabolitler, terpenler, fenolik ve azotlu bileşikler olmak üzere üç ana gruba ayrılabilirler.

### **Terpenler**

Terpenler, ya da *terpenoidler*, sekonder (ikincil) ürünlerin en geniş sınıfını oluştururlar. Bu sınıfın çeşitli bileşikleri genellikle suda çözünmezler. Biyosentezleri asetil-CoA ya da glikolitik ara ürünler üzerinden gerçekleşir.

Terpenlerin primer metabolitlerden biyosentezinde en azından iki ayrı yol bulunur. Bu yollardan en iyi bilineni olan **mevalonik asit** metabolik yoludur. Bu yolda üç asetil-CoA molekülü adım adım birleşerek mevalonik asiti oluşturur. Bu altı karbonlu anahtar ara ürün daha sonra fosforile, dekarboksile ve dehidrate olarak **izopentenil difosfat'ı** (IPP<sup>22</sup>) meydana getirir.

IPP, terpenlerin aktifleşmiş beş karbonlu yapı taşıdır.

Belli başlı bazı terpenler bitki büyüme ve gelişmesinde iyi bilinen işlevlere sahiptirler ve bu nedenle sekonder metabolitlerden ziyade primer metabolitler olarak değerlendirilirler. Örneğin, bitkisel hormonların (büyüme düzenleyicilerinin) önemli bir grubu olan giberellinler diterpendir. Hücre zarlarının temel bileşenleri olan steroller triterpen türevleridir ve fosfolipitlerle etkileşime girerek zar bütünlüğünü sağlarlar. Fotosentezde yardımcı pigment işlevi gören ve fotosentetik dokuları fotooksidasyondan koruyan kırmızı, turuncu ve sarı renkli karotenoidler tetraterpendir. Diğer bir bitkisel hormon, absisik asit, bir karotenoid öncülün parçalanması sonucu oluşan seskiterpendir (C<sub>15</sub>)

Terpenler toksik olduklarından bitkiyle beslenen birçok memeli ve böcekler üzerinde caydırıcı etki yaparlar. Bu nedenle bitki savunmasında önemli roller üstlenirler. Çoğu bitki türü kendilerine özgü kokuları veren ve uçucu ya da eterik yağlar olarak bilinen, uçucu özellikteki mono ve seskiterpenler karışımı içerirler.

Saponinler, sabun benzeri özelliklerinden dolayı bu ismi almış steroid ve triterpen glikozitlerdir. Molekül, yapısında hem yağda çözünür (yani steroid veya triterpenik yapı) hem de suda çözünür (şeker) elemanların bulunması saponinlere deterjan özelliği verir ve suyla çalkalandıklarında sabun gibi köpürürler. Saponinlerde görülen toksisitenin sterollerle kompleksler oluşturma özelliklerinin bir sonucu olduğu düşünülmektedir.



## Fenolik Bileşikler

Bitkiler, yapısında fenol grubu (aromatik halkasında işlevsel bir hidroksil grup içeren kimyasallar) taşıyan çok çeşitli sekonder ürünler üretirler.

Bu kimyasallar fenolik bileşikler olarak sınıflandırılırlar. Bitkisel fenolik'ler yaklaşık 10.000 çeşit bileşiğin yer aldığı kimyasal olarak heterojen bir gruptur.

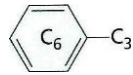
Bitkisel fenolikler farklı yollardan sentezlendiklerinden metabolik anlamda oldukça heterojen bir gruba oluştururlar. İki temel metabolik yol bulunur; şikimik asit ve malonik asit yolları Şikimik asit yolu pek çok bitkisel fenoliklerin biyosentezine katılır. Malonik asit yolu bakteri ve funguslarda fenolik ikincil ürünler için önemli bir kaynak oluşturmakla beraber, yüksek bitkilerde daha az önem taşır.

**Şikimik asit metabolik yolu** glikoliz ve pentoz fosfat yolunda oluşan basit karbonhidrat öncülleri aromatik amino asitlere dönüştürür Ara ürünlerden biri şikimik asittir ve tüm tepkimeler dizisine, yani metabolik yola ismi verilmiştir.

Hayvanlar üç aromatik amino asidi (fenilalanin, tirozin ve triptofan) sentezleyemezler ve bu nedenle hayvansal beslenmede esansiyel (temel) maddelerdir.

Bitkiler yaprakları, kökleri ve çürümüş kısımlarından çevreye çeşitli primer ve sekonder metabolitler salabilir. Bu bileşiklerin çevredeki diğer bitkileri üzerine etkileri allelopati olarak isimlendirilir.

Lignin bitkilerde selülozdan sonra en bol bulunan organik maddedir. Lignin, fenilpropanoit grupların oldukça dallanmış bir polimeridir. Hem primer hem de sekonder işlev görür.



Bitkilerin hücre çeperlerinde selüloz ve diğer polisakkaritlere kovalent olarak bağlandıklarından özütlenmesi zordur. Bu nedenle ligninin kesin yapısı bilinmemektedir.

Lignin, başta ksilem trakeitleri ve odunsu boru elemanları olmak üzere, çeşitli iletim ve destek doku hücrelerinin çeperlerinde bulunur. Başlıca sekonder çeperde birikmekle beraber, ortamda zaten mevcut olan selüloz ve hemiselülozla sıkı teması sonucu primer çeper ve orta lamelde de bulunabilir. Ligninin mekanik sertliği iletim dokusunu ve gövdeleri güçlendirir, yukarı doğru büyüme sağlar ve negatif basıncın dokuda oluşturacağı her hangi bir çökmeye yol açmaksızın, su ve minerallerin ksilem yoluyla iletilmesine izin verir.

Mekanik desteğin yanı sıra, lignin bitkilerde önemli koruyucu işlevlere sahiptir. Fiziksel katılığı hayvanların beslenmesinde caydırıcı rol oynarken, kimyasal dayanıklılığı herbivorlar için lignini sindirilmez hale getirir. Lignine bağlanan selüloz ve proteinin sindirimi de azalır. Odunlaşma patojenlerin büyümesini engeller ve enfeksiyon ya da yaralanmaya karşı sık verilen bir yanıttır.

### Başlıca Dört Flavonoit Grubu Bulunur

**Flavonoitler** bitkisel fenoliklerin en büyük sınıflarından biridir. Bir flavonoitin temel karbon iskeletinde toplam 15 karbon bulunur. Bunlardan 12' si altışarlı diziler halinde iki aromatik halkada yer alır. Geri kalan 3 karbonlu köprü bu halkaları birleştirir. Önemli dört ana flavonoid grubundan bahsedilecektir: antosiyaninler, flavonlar, flavonoller ve izoflavonlardır.

### Antosiyaninler

Avcı-av ilişkisinin yanı sıra, bitkiler ve hayvanlar arasında karşılıklı bağımlılığa dayalı (mutualistik) birliktelikler de vardır. Nektar veya meyve özü almanın karşılığında, hayvanlar, bitkilerin polen ve tohumlarının taşınmasında aracılık yaparak çok önemli hizmetlerde bulunurlar. Görsel ve kokusal sinyaller yayma yoluyla hayvanların çiçek ve meyvelere doğru yönlendirilme-sine yardım eden sekonder metabolitler böylelikle bitki- hayvan etkileşimlerinde rol oynarlar.

Bitkilerde renkli pigmentler iki ana grupta toplanır; karotenoitler ve flavonoitler. *Karotenoitler*, daha önce de değinildiği gibi, sarı, turuncu ve kırmızı rengi veren terpen yapıda bileşiklerdir ve aynı zamanda fotosentezde yardımcı pigmentler olarak iş görürler. *Flavonoitler* ise fenolik bileşiklerdir ve çok çeşitli, renk verici kimyasalları içerir.

Antosiyaninler, bitkilerin çeşitli kısımlarında görülen kırmızı, pembe, mor ve mavi renklerin pek çoğunun oluşumundan sorumludur. Pigment oluşturan flavonoitlerin en yaygın grubudur. Çiçek ve meyvelere renk vererek, hayvanların yönelmesini sağlarlar ve böylelikle tozlaşma ya da tohum dağılımında yaşamsal önem taşırlar.

Flavonlar ve flavonoller, çiçeklerde bulunan diğer iki ana flavonoid grubudur. Bu flavonoidler, genellikle ışığın daha kısa dalga boylu olan spektrumunu soğurdıklarından gözle görülmezler (oysa antosiyaninler ışığın daha uzun dalga boylarını soğururlar ve bu nedenle gözle görülürler). Ancak, arılar örneğinde olduğu gibi, insanlara göre daha kısa dalga UV ışınlarını algılayabilen böcekler çekici işaretler olarak flavon ve flavonollere yanıt verebilirler. Çiçekte yer alan flavonoller çoğu kez çizgiler, benekler veya iç içe daireler halinde simetrik desenler oluştururlar. Bu desenlere *nektar kılavuzları* adı verilmektedir. Bu desenler böcekler için dikkat çekici olabilir ve böylelikle polen veya nektarın yerini göstermede yardımcı oldukları düşünülmektedir.

Flavonoitlerin diğer bazı işlevleri de son yıllarda ortaya çıkarılmıştır. Örneğin, baklagil bitkilerin köklerinden toprağa salınan flavonlar ve flavonoitler azot fikse eden simbiyontlarla bitkiler arasında kurulan ilişkiye aracılık yaparlar.

### **Tanenler**

Ligninlerin yanı sıra, savunucu özellikteki ikinci bir bitkisel fenolik polimer sınıfını **tanenler** oluşturur. Tanenler ikiye ayrılır; kondanse ve hidrolizlenebilir tanenler. Kondanse tanenler flavonoit birimlerin polimerleşmesiyle oluşan bileşiklerdir. Odunsu bitkilerde sıkça bulunurlar. Pek çok tanenin savunma özelliği toksisitelerinden kaynaklanır. Bu toksisite, herhangi bir özgünlük aranmaksızın, proteinlere bağlanabilme yeteneklerine dayandırılmaktadır. Bitkisel tanenlerin herbivor canlıların sindirim sistemindeki proteinlerle kompleks oluşturduğu uzun zamandır düşünülen bir olgudur. Tanenlerin hidroksil grupları ile proteindeki elektronegatif bölge-ler arasında gerçekleşen hidrojen bağları ile bu kompleks oluşur.

## **AZOTLU BİLEŞİKLER**

Bitkisel sekonder metabolitlerin çoğunun yapımda azot bulunur. Bu grupta bulunan bileşikler arasında, insanlara toksisiteleri ve tıbbi özellikleri nedeniyle hayli ilgi çekici olan alkaloidler ve siyanojenik glikozitler ilk akla gelenlerdir. Bu bileşikler, aynı zamanda, herbivora karşı savunma elemanları olarak da bilinir. Azotlu sekonder metabolitlerin pek çoğunun biyosentezi genel amino asitlerden gerçekleşir.

Alkaloidlerin sentezinde alışlageldik bir kaç amino asidin herhangi biri öncül rol oynar. Özellikle lizin, tirozin ve triptofan ilk akla gelenlerdir. Bununla beraber, bazı alkaloidlerin karbon iskeletinde terpen yolundan kaynaklanan bir bileşen bulunur. Nikotin ve benzeri bazı alkaloidler ise arjinin biyosentezinin ara ürünü, ornitinden sentezlenir. B vitamini nikotik asit (niyasin) alkaloidin piridin halkası (6 üyeli), ornitin ise piroolidin halkasının (5 üyeli) öncülleridir. Nikotik asit, aynı zamanda, metabolizmada elektron taşıyıcıları olarak görev yapan NAD<sup>+</sup> ve NADP<sup>+</sup> nin de bileşenidir. Çiftlik hayvanlarında görülen ölümlerin çoğu alstriknin, atropin ve koniinin (baldıran zehri) klasik, alkaloidli zehirlerdir. Düşük dozlarda ise, çoğu farmakolojik açıdan yararlıdır. Morfin, kodein ve skopolamin tıpta kullanılan bitkisel kökenli alkaloidlerden sadece bir kaçıdır. Kokain, nikotin ve kafein gibi diğer alkaloidler ise uyarıcı ve yatıştırıcı özellikleriyle tıbbi amaç dışında yaygın olarak kullanılırlar.

## Siyanojenik Glikozitler

Bitkilerde alkaloidlerden başka, azot içeren çeşitli koruyucu bileşikler de bulunur. Bu bileşiklerin iki grubu siyanojenik glikozitler ve glukozinolatlar kendileri toksik olmadığı halde, buldukları bitki ezilir ezilmez, hemen parçalanarak toksik uçucu zehirler yayarlar. Siyanojenik glikozitler iyi bilinen bir zehir gaz olan hidrojen siyanit (HCN) yayar.

Siyanojenik glikozitlerin parçalanması iki basamaklı enzimatik işlemle gerçekleşir. Siyanojenik glikozitleri üreten türler aynı zamanda şekeri hidrolize ederek HCN' i serbest bırakan enzimleri de bulundurlar.

## Jasmonik Asit

Herbivorların verdiği çeşitli zararlara yanıt olarak jasmonik asit düzeyleri artar ve proteinaz inhibitörlerinin yanı sıra, alkaloidler ve terpenler de dahil, çok farklı yapılarda bitkisel savunma bileşiklerinin oluşumu tetiklenir. Jasmonik asit bitkilerde linolenik asit üzerinden sentezlenir. Linolenik asit zar lipidlerinden salınır

## Patojenlere Karşı Bitkisel Savunma

Bağışıklık sistemleri olmayan bitkilerin doğada her zaman bulunan bakteri, fungus, virus ve nematodların neden olduğu hastalıklara karşı direnç göstermeleri şaşırtıcıdır.

Çeşitli gruplara ait sekonder metabolitler, *in vitro* koşullarda denendiklerinde, güçlü antimikrobiyal aktivite gösterdiklerinden sağlam bitkide de patojenlere karşı savunma işlevini yükledikleri varsayılmaktadır. Bunlar arasında triterpenlerin bir grubu olan saponinlerin sterollere bağlanarak fungal zarların yapısını bozduğu düşünülmektedir.

Bazı savunma unsurları herbivor saldırısı veya mikrobiyal enfeksiyondan sonra uyarılır. Kuramsal olarak, ortamda her zaman bulunanlara göre, uyarılma sonucu, yani herbivor zararından hemen sonra üretilen savunma öğeleri daha az bitkisel kaynak kullanımını gerektirir. Ancak etkili olabilmeleri için çok çabuk aktifleştirilmeleri gerekir. Uyarılan diğer savunma unsurları da, proteinaz inhibitörlerinde olduğu gibi, karmaşık sinyal iletim ağları sayesinde harekete geçer. Bu mekanizmada çoğu kez jasmonik devreye girer

Patojen bulaşmasından sonra, bitkiler istilacı mikroorganizmalara karşı geniş spektrumlu savunucuları konuşlandırır. Hastalıklı bölgeyi kuşatan hücrelerin çabucak ölmesiyle, patojenin besinlerden mahrum edilir ve yayılması önlenir. **Aşırı duyarlı yanıt (hipersensitivite response)** olarak isimlendirilen bu yanıt bitkilerde görülen en yaygın savunma şeklidir. Başarılı bir aşırı duyarlı yanıtın ardından, saldırıya maruz kalan bölgedeki ölü dokunun küçük bir bölgesi izole olur ve böylece bitkinin geri kalan kısmı zarar görmez.

Bu yanıt çoğu kez **reaktif oksijen türlerinin** üretimiyle sürdürülür. Enfeksiyonlu bölgenin çevresindeki hücrelerde, süperoksit anyonu ( $O_2^-$ ), hidrojen peroksit ( $H_2O_2$ ) ve hidroksil radikali ( $\cdot OH$ ) gibi moleküler oksijenin indirgenmesiyle oluşan toksik bileşiklerde bir üretim patlaması yaşanır. Plazma zarında bulunan bir NADPH-bağımlı oksidazın, sonradan hidroksil radikali ( $\cdot OH$ ) ve hidrojen peroksit ( $H_2O_2$ ) dönüşen süperoksit anyonunu ( $O_2^-$ ) ürettiği düşünülmektedir.

Hidroksil radikali aktif oksijen türlerinin en güçlü oksidandır ve bir dizi organik molekülle radikal zincir tepkimeleri başlatabilir. Bu tepkimeler, lipid peroksidasyonu, enzim inaktivasyonu ve nükleik asit parçalanmasına neden olur.

**Fitoaleksinler**, Bakteriyal ya da fungal saldırılara karşı bitkilerin en çok araştırılan yanıtı belki de fitoaleksinlerin sentezidir. Fitoaleksinler enfeksiyon bölgesi etrafında biriken, güçlü antimikrobiyal aktiviteleri olan farklı bir sekonder metabolitler grubudur.

Fitoaleksin üretiminin, çoğu bitkide patojenik mikroorganizmalara karşı geliştirilen yaygın bir direnç mekanizmasıdır. Ancak, farklı bitki familyaları fitoaleksinler olarak farklı sekonder ürünlere yer verirler. Örneğin, baklagil bitkiler için izoflavonoidler genel fitoaleksinlerdir.

Patates, tütün ve domates gibi patlıcangillerde ise fitoaleksinler olarak çeşitli seskiterpenler üretilir.

Genel olarak, bitkilerde fitoaleksinler enfeksiyondan önce saptanamazlar. Yeni biyosentetik yolların etkin hale getirilmesinden dolayı, mikrobiyal saldırının ardından hızlı bir şekilde sentezlenirler. Kontrol noktası genelde gen transkripsiyonunun başlangıcıdır. Böylelikle, bitkilerin fitoaleksin sentezinde gereksinim duyulan herhangi bir enzimatik donanımı depolamadıkları görülmektedir. Bunun yerine, mikrobiyal saldırıdan hemen sonra yazılım (transkripsiyon), uygun mRNA'ya çeviri (translasyonu) ve enzimlerin *de novo* (yeniden) sentezi başlar.

### **Fotomorfogenez**

Işık, bitki büyüme ve gelişmesini kontrol eden önemli bir çevresel faktördür. Fotosentezin meydana gelmesini sağladığı gibi fototropizm denen gelişim olayını da etkilemektedir. Fotomorfogenez, morfogenetik olayların ışık tarafından kontrol edilmesine denir. Işığın bitki gelişimini kontrol edebilmesi için bitkinin ışığı absorbe etmesi gerekir. Bitkilerde fotomorfogenez etkilediği bilinen 4 çeşit fotoreseptör vardır.

**1. Fitokromlar:** Çoğunlukla kırmızı ve kırmızı ötesi ışığı aynı zamanda damavi ışığı absorbe eder.

Üzerinde en çok çalışılan ve hakkında en çok bilgi edinilen fotoreseptördür.

**2. Kriptokromlar:** Mavi ve uzun dalga boylu ultraviyole ışığı absorbe eder. Özellikle Kriptogramlarda (Tohumuz Bitkilerde) buldukları için bu ad verilmiştir.

**3. UV  $\beta$  Fotoreseptörleri:** 280-320 nm dalga boyundaki ışığı absorbe eden yapısı tam olarak açıklanamamış fotoreseptörlerdir.

**4. Protoklorofilid -a;** Kırmızı ve mavi ışığı absorbe ederek klorofil-a molekülüne dönüştüren bir pigmenttir.

Fitokromlar ve diğer fotoreseptörler tohum çimlenmesi, fide gelişimi, çiçek ve meyve oluşumu gibi bitkinin hayat döngüsü boyunca birçok morfogenetik olayı kontrol eder. Işık tek başına morfogenetik bilgi taşımaz. Özel bilgi ışığı absorbe eden fotoreseptörler tarafından meydana getirilir. Bu bilginin hücre tarafından algılanması en önemli basamaktır.

### **Fitokrom:**

Kromofor ve apoproteinden oluşan ve bir kromoprotein olan fitokrom kırmızı ve kırmızı ötesi ışığı birbirine dönüştürebilen iki farklı yapı gösterir.

1. Fitokromun kırmızı ışığı absorbe ettiği  $P_r$  yapısı

2. Kırmızı ötesi ışığı absorbe ettiği  $P_{fr}$  yapısı

$P_r$  formu 666nm dalga boyunda ışığı absorbe eder,  $P_{fr}$  ise yaklaşık 730nm dalga boyunda ışığı absorbe eder. Fitokrom, kırmızı ışık altında  $P_{fr}$  yapısına, kırmızı ötesi ışıktaki  $P_r$  yapısına dönüşür. Bu dönüşüm fitokromun kromofor ve apoprotein kısımlarının iki farklı ışık altında yapısal değişikliğe uğramasıyla gerçekleşir. Yapılan araştırmalar fitokromun aktif şeklinin  $P_{fr}$  olduğunu göstermiştir.

Fitokromun apoproteini yalnız başına kırmızı ve kırmızı ötesi ışığı absorplayamaz. Işık sadece, polipeptid holoprotein oluşturmak üzere fitokromobiline kovalent olarak bağlanınca soğurabilir. Fitokromobilin plastidlerde sentezlenir ve klorofil sentez yollarından biri olan 5-aminolevulinik asitten elde edilir. Fitokrom apoproteininin kromoforla birleşmesi otokatalitiktir; yani ilave protein ya da kofaktör olmaksızın saflaştırılmış fitokrom polipeptidi, bir deney tüpünde saflaştırılmış kromofor ile karıştırıldığında kendiliğinden oluşur.

Örneğin su alıp şişmiş marul tohumları kırmızı ışık uygulamasının hemen ardından kırmızı ışığa maruz bırakılmış bu durumda çimlenme oranı önemli ölçüde düşmüştür. Fakat kırmızı ışık, kırmızı ötesi ışıktan hemen sonra uygulanırsa çimlenme oranı artmıştır. Birbirini izleyen kırmızı ve kırmızı ötesi ışık uygulamalarında en son uygulanan ışığın aktivitenin ortaya çıkmasında etken olduğu belirlenmiştir.

Kırmızı ışıkla etkileşen fotosentetik bitkilerin çoğunda gövde uzaması durur. Öncelikle yapraklara gelen ışık aktif  $P_{fr}$  nin oluşmasını uyarır. Bu durumda yaprak faaliyetleri artar. Yaprakların gölgesinde kalan gövde kısmı kırmızı ışıkla daha az etkileştiğinden daha az aktif  $P_{fr}$  ye sahip olur ve boyuna uzama yavaşlar.

### **Fitokrom Yapraklarda Uyku Hareketlerini Düzenler**

**Niktinasti** olarak adlandırılan yaprakların uyku hareketleri, ışık ile düzenlenen bitki sirkadyan ritmlerinin bilinen en iyi örneğidir. Niktinastide yapraklar veya yaprakçıklar gün boyunca ışıktan yararlanmak için yatay (açık) konumdadırlar. Geceleri ise dikey olarak (kapalı) birbiri üzerine katlanırlar. Niktinastik yaprak hareketlerine *Mimosa*, *Albizia*, ve *Samanae* gibi baklagiller ve bazı *Oxalidaceae* familyası üyelerinde rastlanır. Yaprak veya yaprakçıklardaki açı değişimi, petiyol tabanında bulunan özelleşmiş bir yapı olan **pulvinus** (çoğulu pulvini) hücrelerinin ritmik turgor hareketleriyle oluşur.

Hem bütünlüğü bozulmamış bitkilerde hem de izole yaprakçıklarda açılma ve kapanma ritmi birkez başladıktan sonra, sürekli karanlıkta bile sürer. Bununla beraber, ritmin fazı, kırmızı veya mavi ışığı da içeren çeşitli dış sinyaller ile değişebilir.

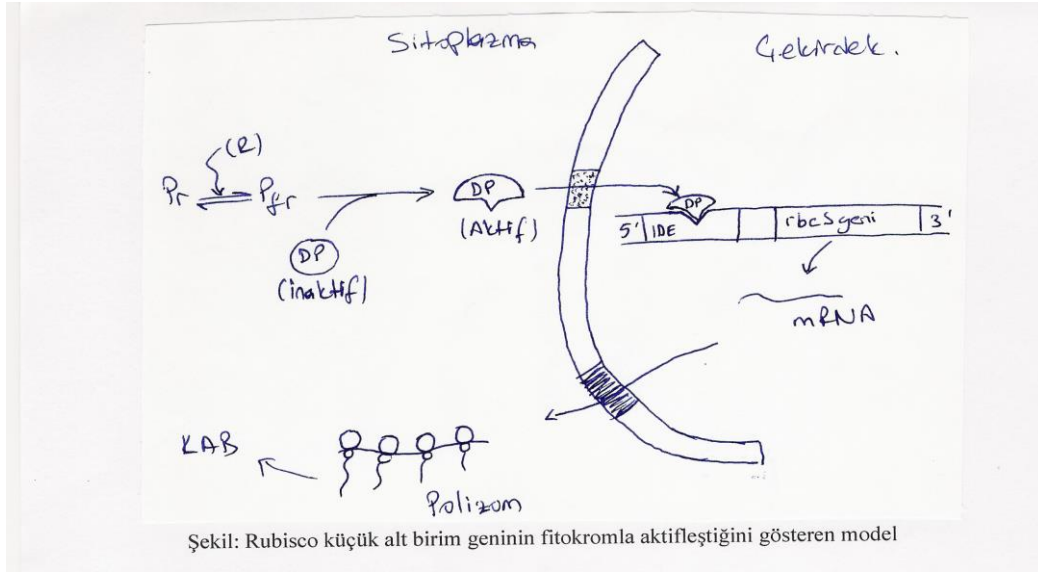
Işık, hareket üzerine de doğrudan etki eder: Mavi ışık kapalı yaprakçıkların açılmasını uyarır ve karanlıktan sonra kırmızı ışık uygulanırsa açık yaprakçıklar kapanır. Yaprakçıklar karanlığa taşındıktan 5 dakika sonra kapanmaya başlar ve kapanma 30 dakikada tamamlanır. Kırmızı ışığın etkisi kırmızı ötesi ışık ile iptal edildiği için, yaprakçık kapanması fitokrom tarafından düzenlenir.

Yaprak hareketinin fizyolojik mekanizması iyi bilinmektedir. Yaprak hareketleri **ventral motor hücreleri** ve **dorsal motor hücreleri** adı verilen ve pulvinusun zıt yanlarında bulunan hücrelerdeki turgor değişiklikleriyle oluşur. Turgor basıncındaki bu değişiklikler dorsal ve ventral motor hücrelerinin plazma zarları boyunca  $K^+$  ve  $Cl^-$  iyonlarının akışına bağlıdır. Ventral motor hücreleri  $K^+$  ve  $Cl^-$  iyonlarını dışarı verdiğinde bu hücrelerde hacim azalır,  $K^+$  ve  $Cl^-$  iyonları dorsal motor hücrelerinde biriktiğinden bu hücreler su alarak şişer ve yaprakçıklar kapanır. Bu işlemin ters yönde gerçekleşmesi yaprakçıkların açılmasına neden olur. Bu nedenle yaprakçık hareketi, zarın iki yanında iyon akışlarını içeren, fitokroma hızlı bir yanıt örneğidir.

### **Fitokrom ve Genler**

Tohum çimlenmesi, deetilasyon ve vegetatif apeksin generatif apekse (Çiçek) dönüşmesi gibi önemli birçok olayda fitokromlar görev yapar. Fitokromun protein düzeyini ayarlayıcı etkisi tespit edilmiştir. Örneğin fasulye fidelerinde “ 3-fosfogliseraldehit dehidrogenaz “ enziminin sentezinin kırmızı- kırmızı ötesi ışık tarafından dolayısıyla fitokrom tarafından kontrol edildiği belirlenmiştir. Ayrıca fitokrom tarafından sentezi kontrol edilen en önemli enzim rubisco dur.

Son çalışmalar, ekspresyonları ışıkla düzenlenen DNA parçasına  $P_{fr}$  tarafından aktifleştirilen bir proteinin bağlanmasıyla transkripsiyonun düzenlendiğini ortaya çıkarmıştır.



Şekil: Rubisco küçük alt birim geninin fitokromla aktifleştğini gösteren model

## FOTOPERYODİZM

Bitkilerin farklı ışık periyotlarına bağlı olarak gün uzunluğunu ölçme kapasitesine "fotoperiyodizm" denir. Bitkilerin mevsimsel değişime verdikleri en belirgin cevap çiçeklenmedir.

Fotoperiyodizme cevap vermeleri bakımından bitkiler 4 gruba ayrılır:

Kısa gün bitkileri

Uzun gün bitkileri

Nötr gün bitkileri

Ara gün bitkileri

### Kısa Gün Bitkileri

Gün uzunluğu belli kritik değer altına düştüğünde çiçeklenen bitkilerdir. Çiçeklenmek için nispeten daha az süreli ışığa ihtiyaç duyan kısa gün bitkileri genellikle yaz sonunda ve sonbaharda çiçek açarlar. Örneğin *Ambrassia* bitkisi, ışık periyodunun 14 saatten daha az olduğu günlerde çiçek açarlar.

### Uzun Gün Bitkileri

Genellikle ilkbahar veyaz başlarında ve gün uzunluğunun belli bir kritik değer üstünde olduğu günlerde çiçeklenirler. Örneğin buğday gün uzunluğunun 14 saati aştığı günlerde çiçeklenirler.

### Nötr Gün Bitkileri

Bu bitkilerin çiçeklenmesi gün uzunluğundan etkilenmez. Örneğin salatalık (*Cucumis sativus*), ayçiçeği (*Helianthus annuus*).

Bitkiler çiçek açabilmek için çiçek primordiumlarının (çiçek öncüsü) gelişmesi süresince uygun bir fotoperiyoda ihtiyaç duyarlar. Çiçeklenmek için belli bir fotoperiyoda maruz kalmış çiçek tomurcukları fizyolojik değişikliğe uğradıkları için daha sonra uygun olmayan fotoperiyoda bırakılsalar bile çiçeklenirler.

Yapılan araştırmalar 666nm dalga boylu kırmızı ışığın kısa gün bitkilerinde çiçeklenmeyi önlediği belirlenmiştir. Aynı zamanda bu ışık uzun gün bitkilerinde çiçeklenmeyi başlatmaktadır. Marul tohumlarında ise kırmızı ışığı çimlenmeyi uyardığı, uzun dalga boylu ışığın önlediği belirlenmiştir.

### **Fotoperiyodik Sinyalin Algılanması**

Kısa gün bitkilerinde uzun bir karanlık periyot vardır. Bu uzun karanlık periyot esnasında bir ışık flaşının çiçeklenmeyi önlediğinin keşfedilmesiyle bu ışığı absorbe eden ve gerekli reaksiyonları başlatan bir pigmentin varolduğu gerçeği ortaya çıkmıştır.

Bu pigment fitokromdur. Kısa gün bitkisinin çiçeklenmesi üzerinde ışığın rolü ile ilgili bir araştırma yapılmıştır. Bu çalışmada hem kısa gün hem de uzun gün bitkilerine aşağıdaki gibi kırmızı ve kırmızı ışık flaşları uygulanmıştır. Buna göre;

Bu sonuca göre kısa gün bitkilerinde kırmızı ışık çiçeklenmeyi önlemektedir. Burada rol oynayan fitokromun iki formunun birbirine dönüşümü olup uygun tepkinin ortaya çıkmasını sağlar. Daha önde açıklandığı gibi  $P_r$  formu inaktif,  $P_{fr}$  ise aktif formudur.

Güneş ışınları oransal olarak daha fazla kırmızı ışık içerir. Böylece gün boyunca  $P_r$ ,  $P_{fr}$  ye dönüşür. Güneş battıktan sonra artan kırmızı ötesi ışınların etkisiyle, oluşmuş  $P_{fr}$  ler,  $P_r$  ye dönüşür. Fitokromun  $P_r$  ye dönüşmesi, bitkinin ışık süresi ile karşılaştırmalı olarak karanlık periyot süresini ölçmesini sağlar. Karanlıkta  $P_{fr}$  nin  $P_r$ ye dönüşmesi çiçeklenmeyi uyarır. Karanlık periyodun bir kırmızı ışık flaşı ile  $P_r$  nin çiçeklenmeyi önleyen  $P_{fr}$  ye dönüşmesini sağlar. Eğer karanlık periyot kırmızı ışığın ardından kırmızı ötesi ışık ile kesilirse fitokromların çoğu  $P_r$  formunda kalacağı için çiçeklenme uyarılacaktır.

Uzun gün bitkilerinde ise tersi durum sözkonusudur.

*Hyosyamus niger* (Banotu) bir uzun gün bitkisi olup bu bitkisi olup bu bitkinin çiçeklenmesiyle ilgili bir çalışmada,  $P_{fr}$  nin çiçeklenmeyi başlattığı belirlenmiştir. 666nm dalga boyundaki kırmızı ışık kısa gün bitkilerinde çiçeklenmeyi önlerken uzun gün bitkilerinde uyarıştır. Bir başka ifade ile uzun gün bitkilerinde çiçeklenmenin meydana gelebilmesi için gün boyunca oluşan  $P_{fr}$  nin kısa gece boyunca tamamen inaktif  $P_r$  ye dönüşmemesi gerekir. Yani belirli bir miktar  $P_{fr}$  olmalıdır. Eğer tamamen inaktif edilirse bir uzun gün bitkisi çiçeklenmeyecektir. Ancak fitokromların birbirine dönüşümünde ve dolayısıyla çiçeklenmede hem  $P_{fr}$  nin miktarı hem de bitkinin sirkardien ritmi birlikte rol oynar. Etkinin meydana gelebilmesi için her ikisinin de uygun şartlarda olması gerekir.

### **Sıcaklığın Bitki Gelişimi Üzerine Etkileri**

Sıcaklığın bitki gelişimi üzerine etkileri son derece önemlidir. Sıcaklıktaki birkaç derecelik değişme büyüme oranı ve gelişme üzerinde önemli değişikliklere sebep olur. Her tür için hayat döngüsünde minimum, maksimum ve optimum sıcaklık seviyeleri vardır. Minimum sıcaklık, canlılığını ve büyümesini devam ettirebildiği en düşük sıcaklık olup bu değer altındaki sıcaklıklarda bitki ölür. Maksimum sıcaklık ise canlılığını devam ettirebildiği en üst sıcaklık değeridir. Bu değer üstünde de yine bitki ölür. Bitkilerin sıcaklığa karşı verdikleri tepki enzim seviyesinde de olabilir. Sıcaklıktaki artışla birlikte enzimatik reaksiyonların oranında da artış meydana gelir. Fakat belli bir seviyenin üstüne çıkan sıcaklık enzimlerin denatürasyonuna sebep olarak büyümenin de durmasına yol açar.

Sıcaklıktaki değişmeye karşı bitkilerin çeşitli aşamalarda geliştirdikleri bazı savunma mekanizmaları vardır. En önemli mekanizma dormansidir. Dormansi, tomurcuk ve tohumları olumsuz çevre koşullarına karşı koruyan, tüm canlılık faaliyetlerinin en az seviyede meydana geldiği bir uyku halidir.

Donma noktasına doğru düşen sıcaklık dereceleri bitki gelişimini olumsuz etkiliyorsa da “vernalizasyon” denen olayda düşük sıcaklık aynı zamanda çiçeklenmede uyarıcı rol oynamaktadır. Bu olay bitkinin morfogenetik programı içinde varolan ve bazı spesifik genlerin kontrolünde meydana gelen bir mekanizmadır.

### **Vernalizasyon**

Birçok bitki çiçeklenmeden önce gelişmeleri esnasında soğuk bir periyoda ihtiyaç duyarlar. Buğday buna iyi bir örnektir. Bahar buğdayı olarak bilinen buğday varyeteleri ilkbaharda ekilir ve aynı mevsimde çiçek açar. Kış buğdayı ise sonbaharda ekilir, bütün kışı filiz

halinde toprakta geçirir ve ertesi yıl çiçeklenir. Eğer soğuğa maruz bırakılmazlarsa çiçeklenemezler ya da çiçeklenme oranları çok düşük olur. Benzer olarak birçok iki yıllık bitki kışın soğuktan korunursa çiçeklenmez. Vernalizasyona ihtiyaç duyan çok yıllık bitkiler bir sonraki yıl çiçeklenmek için her yıl soğuk uygulamasına maruz bırakılmalıdır.

Yapılan araştırmalar vernalizasyona ihtiyaç duyan bitkilerin çoğunlukla uzun gün ya da nötr gün bitkileri olduğunu ortaya koymuştur.

Vernalizasyon çoğunlukla donma noktasının birkaç derece altında meydana gelir ve alt sınır doku içinde buz kristallerinin oluşumuyla çizilir. 0-10 °C aralığı optimum değerlerdir. Vernalizasyonun süresi de 4 gün ile 8 hafta arasında değişir bu aralık da bitki türlerine bağlı olarak değişmektedir.

Çiçeklenme tepkisi ve vernalizasyon ihtiyacı arasında karşılıklı etkileşim vardır. Örneğin Petkus çavdarında vernalizasyon ihtiyacı karşılandıktan sonra çiçeklenme uzun günlerde meydana gelir. Su alıp şişen Petkus çavdarının tohumları vernalize olur ancak bütün bitkilerin tohumları bu şekilde vernalize olmaz. Birçok bitkide çiçeklenme için vegetatif kısımların vernalize olması gerekir. Kışı vegetatif safhada geçiren iki yıllık bitkilerin vegetatif kısımlarının vernalize olması gerekir. Bununla beraber *Chrysanthemum*' da gövde ucu vernalizasyonu algılama bölgesidir. Eğer gövde ucu sıcakta saklanırken yapraklara soğuk uygulanırsa çiçeklenme meydana gelmez. Reseptör bölgenin yeri kesin olarak belli değildir, farklı bitkilerin farklı kısımlarında bulunabilmektedir.

### **Vernalin ve Gibberellinler**

Eğer apikal meristem düşük sıcaklığa maruz kalmışsa taşınabilir bir çiçeklenme uyarıcısından ya da bir hormondan söz etmek mümkün değildir. Çoğunlukla vernalizasyon etkisinin aynı bitkide ya da vernalize olmuş ve olmamış iki bitki birbirine aşılandığında bir meristemden diğerine taşınmadığı genel olarak ifade edilse de istisna durumlarla da karşılaşmaktadır. Örneğin iki yıllık *Hyosyamus niger* ( Banotu ) ile bir araştırma yapılmış;bu bitki önce vernalize edilmiş, daha sonra vernalize olmamış bitkilere aşılanmıştır. Sonuçta vernalize olmamış diğer bitkinin de vernalize uyarıtısı aldığı ve çiçeklendiği gözlenmiştir. Soğuk uyarıtısıyla birlikte uyarıtının algılandığı bölgede bir maddenin sentez edildiği( teorik olarak bu maddeye vernalin denmiştir), bu maddenin diğer bitkiye taşındığı ve sonuçta tepkinin meydana geldiği ileri sürülse de böyle bir madde henüz kesin olarak izole edilememiştir.

Gibberellin uygulamasının vernalizasyon ile aynı tepkiyi meydana getirdiği belirtilse de gibberellinin vernalin olmadığı belirlenmiştir. Çünkü bitkinin vernalizasyona ve gibberelline gösterdiği tepki birbirinden farklıdır. Gibberellik asit ile muamele edilen rozet bitkilerde önce gövde uzar, vegetatif sürgün, sonra çiçeklenme meydana gelir. Vernalizasyon sonucu ise önce çiçek tomurcukları görülür, ayrıca gibberellin her bitkide aynı tepkiyi meydana getirmemektedir.

### **Dormansi:**

Çok sert hava koşulları olan mevsimsel periyotlara maruz kalan birçok bitki nasıl oluyor da haftalarca hatta aylarca donma noktasının altındaki sıcaklıklarda canlılıklarını koruyabiliyorlar? En genel tanımıyla, böyle bitkiler bu olumsuz şartlar altında “dormansi” ya da “uyku” periyodunda geçirirler. Buna göre dormansi, “durdurulmuş büyüme ve metabolizma durumu”olarak tanımlanabilir. Herdem yeşil ağaçların yaprak ve sürgünleri kış boyunca büğtün aktivitelerini minimum seviyeye indirir. Yaprak döken ağaçlar is yapraklarını döker, tomurcukları inaktif bir yapı kazanır. Soğuk bölgelerdeki birçok bitkinin tohumları da kış boyunca dormant kalır. Böyle tohumların hücrelerinde dondurucu soğuktan korumak üzere bazı değişiklikler meydana gelir. Sıcaklık, soğuk bölgelerdeki bitkilerin canlılığında düzenleyici bir rol oynar. Dormant dokular, ideal koşullara konduğu zaman da çoğunlukla büyüyemezler. Bu durum dormansinin dokulardaki bazı fizyolojik mekanizmalar tarafından kontrol edildiğini ve içsel faktörler tarafından etkilendiğini gösterir.

Dormansinin özellikleri şöyle özetlenebilir:

- 1.Dormansi doğru zamanda meydana gelmelidir. Yani zıt koşulların öldürme derecesinden önce
- 2.Yeterli bir süre devam etmelidir.



3. Büyümenin yeniden başlaması için gerekli koşullar uygun olduğu zaman kırılabilir ya da uzaklaştırılabilir.

## **Dormansinin Sebepleri**

### **1. Çevresel Faktörler**

Dormansinin meydana gelmesinde en önemli faktör fotoperiyodizmdir. Kısa günler birçok odunsu bitkide dormansiye sebep olur. Fotoperiyot yapraklar tarafından algılanır fakat tepki sürgün ucunda meydana gelir. Yapraklar çiçeklenme ya da çiçeklenmenin engellenmesi için sürgünlere iletilmek üzere bir hormon ya da bir inhibitör sentezleyebilir. İnhibisyon gibberellik asit uygulayarak ya da uzun günlere maruz bırakarak giderilebilir. Soğuk da dormansinin kırılması için gerekli en önemli faktördür. Sıcaklık ise dormansinin zamanlamasında önemlidir.

Dormansi, inhibitörün kırılması ya da inhibitör oranının azalmasıyla kontrol edilen bir biyolojik saat ile yakın ilişkilidir. Nemlilik ya da nem eksikliği de dormansiye sebep olabilir. Özellikle azot eksikliği gibi besinsel eksiklikler de dormansiye sebep olabilir fakat genel bir kural değildir.

Dormanside en önemli olgu, dormansi besin eksikliğinin sebep olduğu bir metabolizma yavaşlaması değildir. Yavaşlayan metabolizma dormansinin sebebi değil, sonucudur.

**Absisikasit(ABA) Faktörü:** Bazı maddeler kısa günlerde yapraklarda meydana getirilerek büyüme ve metabolizmayı inhibe ettiği yerolan sürgünlere taşınarak dormansiye sebep olur. ABA bütün bitkilerin birçok kısmında çok miktarda sentezlenmektedir. Bu madde dormant dokularda çok miktarda vardır ve dormansinin kırıldığı dokularda konsantrasyonu azalmaktadır. ABA'nın dormansi ile ilişkisini belirlemek üzere bitkiye dışardan ABA uygulanarak yapılan bir çalışmada şu sonuçlar ortaya çıkmıştır.

1. Dormansinin uyarılması
2. Dormansinin devamlılığı
3. Çimlenmenin önlenmesi
4. Tohumlarda enzim sentezine sebep olan gibberellikasit sentezinin inhibisyonu
5. Çiçeklenmenin inhibisyonu
6. Sürgünlerin gelişmeden düşmesi
7. Meyvelerin gelişmeden düşmesi
8. Yaprak senesensi
9. Absisyonun hızlanması
10. Sürgünler üzerinde terminal tomurcukların oluşması
11. Tomurcuk pullarının oluşması

## **Tohum Dormansisi ve Çimlenme**

ABA tohum dormansisinde oldukça önemli rol oynamaktadır. Normal şartlar altında su alıp şişen tohumlarda çimlenme faaliyetleri başlar. Çimlenmenin belirtisi radikulanın (embriyonik kök) görünür bir miktarda uzamasıdır. Tohumlarda meydana gelen dormansi ise tohum canlı olup çimlenme için uygun koşullar olsa bile çimlenmenin meydana gelmemesidir.

Tohum ana bitkiden düştüğü andan itibaren erken çimlenmenin getireceği olumsuz şartlardan korunmak için bir takım mekanizmalar geliştirmiştir. Buna primer dormansi denir. Bu bitki neslinin devamı için çok önemlidir. Çünkü tohum ana bitkide henüz meyve içinde iken çimlenme için çok elverişli şartlar içindedir, bu şartlarda ana bitki üzerinde çimlendikten sonra gelişme devam edemeyecek ve ölüm meydana gelecektir.

Aynı şekilde ana bitkiden ayrılır ayrılmaz uygun koşullarda çimlenirse bunu takip eden mevsimler fidenin gelişmesi için uygun olmayacağı için bu fide gelişip yeni nesil tohum üretmeden ölecektir. İşte bu sebeplerle tohum ana bitki üzerinde iken erken çimlenmeyi önlemek üzere dormansiye girer.

Tohumlarda meydana gelen primer dormansi birkaç çeşit olabilmektedir.

### **1. Kabuktan kaynaklanan dormansi:**

**Kalın tohum kabuğu:**

Birçok bitkinin tohumları çok kalın tohum kabuğuna sahiptir. Bu, tohumu bir başka deyişle embriyoyu korurken embriyonun çimlenmek üzere metabolizmasını aktifleştirmek için gereken suyu alamamasına sebep olur ve çimlenme başlayamaz. Bu özellikteki tohum kabuğu suya geçirgen olmadığı gibi çimlenmeyi önleyici bazı metabolik maddeleri bünyesinde depolamış da olabilir. Böyle kabuğa sahip tohumlarda tohum kabuğu uzaklaştırıldığı, tohum kabuğunu yapısı bozulduğu ya da tohum soğuğa maruz bırakıldığında çimlenme başlar. Tohum kabuğundan kaynaklanan dormansinin kırılması için tohum kabuğu yapısının yapay olarak tahrip edilmesine Skarifikasyon denir. Bu, tohum kabuğu embriyoya zarar vermeden iğne ile çizilerek, zımpara ya da deniz kumuna sürtülerek ya da asit ile muamele edilerek yapılabilir.

Soğuğa maruz bırakılarak kabukta biriken inhibitörlerin parçalanması işlemine ise stratifikasyon (ya da prechilling=ön üşütme) denir. Bu uygulama ise nemlendirilen tohumların belli sürelerde 0-4 °C sıcaklıkta inkübe edilmesidir. İnkübasyon süresi bitki türüne bağlı olarak değişir. Bazı tohumlar birkaç gün, bazıları ise birkaç ay soğukta inkübasyona ihtiyaç duyar. Stratifikasyonda özellikle tohum kabuğunda birikmiş olan ABA inhibe edilmekte ve böylece dormansi kırılmaktadır.

**2. Işık:** Birçok tohumda ışık çimlenmeyi kontrol eden önemli bir faktördür. Bazı tohumlar çimlenmek için ışığa ihtiyaç duyarken bazı tohumlarda da ışık çimlenmeyi önleyici etki yapar. Burada etken faktör tohum kabuğunda bulunan fitokromlardır. Çimlenmek için ışığa ihtiyaç duyan tohumlara fotodormant da denir. Bu tohumlarda uygun dalga boyunda ve yeterli süre ışıklanma olmazsa çimlenme meydana gelmez.

**3.Gelişmemiş Embriyo:** Bazı tohumlarda embriyonun olgunlaşmamış olması da dormansi sebebidir. Özellikle meyvenin olgunlaşma döneminde tohum tam olarak gelişmemiştir. Meyvelerin

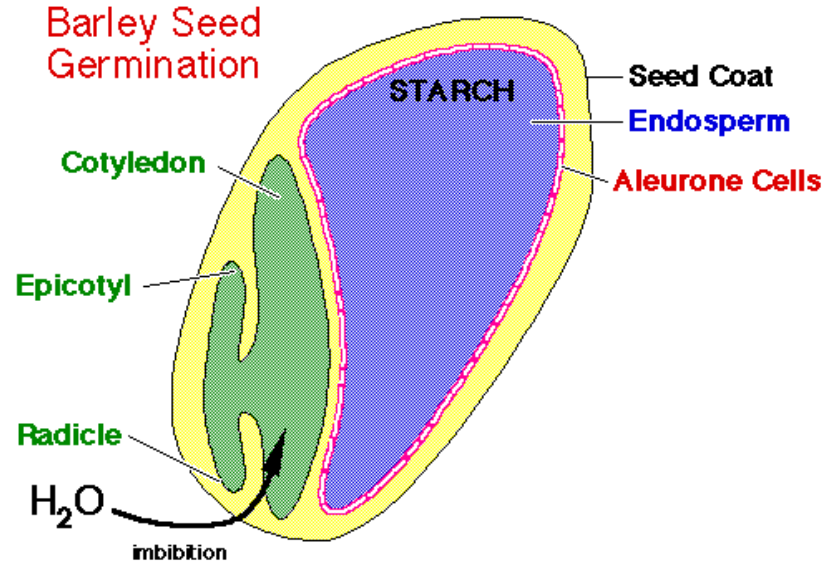
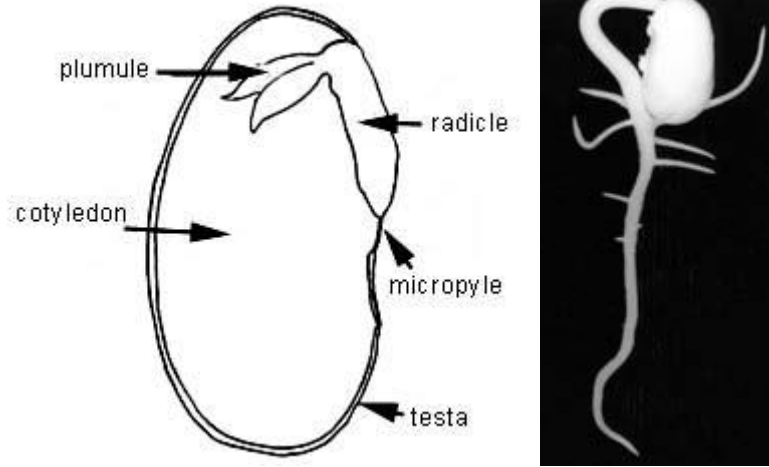
hasadından sonra belli bir süre içinde optimum koşullarda embriyo olgunlaşmaktadır.

**İçsel Faktörlerden kaynaklanan dormansi:** Özellikle embriyonik dokularda çimlenmeyi önleyici inhibitör maddelerin sentezlenmesi ve biriktirilmesi sonucu meydana gelir. Bu tip dormansinin kırılmasında da stratifikasyon (soğuklama) , gibberellikasit uygulaması gibi bazı özel işlemler gerekli olabilmektedir.

**Sekonder Dormansi:** Tohum su alıp şiştikten sonra meydana gelir. Çimlenmenin aktivasyon safhası başlar fakat bu süreç devam etmez. Sekonder dormansinin sebepleri,

- 1 Ani ve aşırı sıcaklık yükselmesi,
- 2.uzun süren karanlık periyot,
- 3.uzun süren ışıklanma periyodu,
- 4.su stresi,
- 5.kuraklık stresi,
- 6.tuz stresi,
- 7.oksijen azlığı (hipoksia) ya da oksijen fazlalığı (anoksia) olarak sıralanabilir.

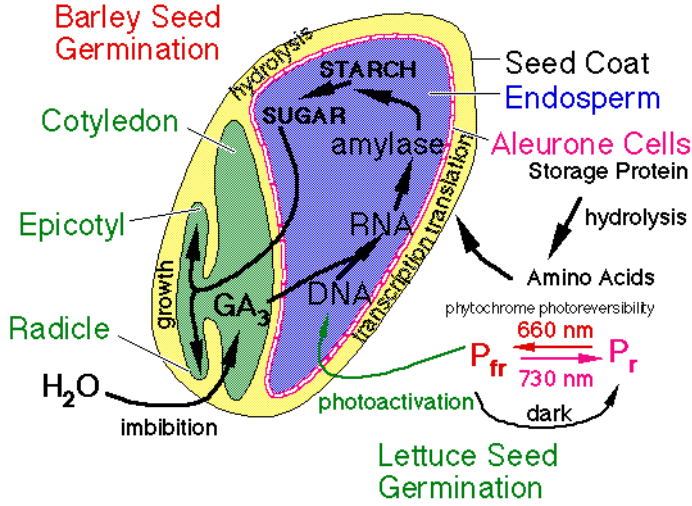
## TOHUM ÇİMLENMESİ



### Arpa Tohumunda çimlenme:

Tohum çimlenmesinde ilk basamak imbibisyon yani su Emilimi ve şişmedir. Su Emilimi matrik potansiyelden dolayı başlangıçta çok hızlıdır ve bir süre sonra plato evresine ulaşılır. Su Emilimi metabolik aktiviteye sebep olur ve embriyodan GA sentezlenip salınır. GA endospermin alevron tabakasına geçer ve burada amilaz enzimi için genleri aktive eder. Alevron hücre çekirdeklerinde transkripsiyon ve sitoplazmada ribozomlar tarafından translasyondan sonra amilaz üretimi gerçekleşir. Amilaz golgi tarafından paketlenerek endosperme gönderilir. Burada nişastanın şekere hidrolizini katalizler. Oluşan şeker genellikle maltoz olup embriyoya gönderilir. Şekerler embriyonun büyümesi için enerji kaynağı olarak kullanılır.

**Marul Tohumunda Çimlenme:** Marul tohumu arpa tohumundan daha farklıdır çünkü öncelikle dikotiledondur ve alevron tabakası bulunmaz. Nişasta embriyoda endospermdekinden daha fazla bulunur. Marul tohumunda gen aktivasyonunu sağlayan sinyal GA değil fitokromlardır. Uygun ışık koşullarında yeterince P<sub>fr</sub> formu bulunduğu anda amilaz genleri aktive olur ve arpadakine benzer şekilde çimlenme süreci başlar.



**Şekil: Arpa ve Marul Tohumlarında Çimlenme**

**Senesens (Yaşlanma):** Yaşlanma bitkinin hayat döngüsünde karakteristik bir davranıştır. Senesens dokuların ya da hücrelerin kötüleşmesi olmayıp gelişmenin programlanmış bir bölümüdür. Yaşlanan hücrelerin yapıları indirgenir, subselüler zar yapıları bozulur, vakuol bir lizozom gibi görev yapar ve hücrel materyali sindirir. DNA, RNA, proteinler, inorganik iyonlar ve çeşitli organik besinlerde azalma görülür ve tohumların ya da büyümekte olan uç kısımlarının bitkiden uzaklaştırılması yaşlanmayı önemli ölçüde geciktirici rol oynar. Etilen de yaşlanmayla yakından ilişkilidir. Etilen yaşlanmayı şiddetle uyarıp hızlandırmaktadır.

**Absisyon:** Yaprakların ve meyvelerin absisyonu(dökülmesi) senesensin en açık karakteristik özelliği ve devamıdır. Absisyonla ilgili iki temel olay vardır:

1. Hücre bölünmesi
2. Hidrolazların uyarılması

Absisyonun başlangıcında yapraklarda aktif metabolizma ve büyüme durur. Bununla birlikte absisyon zonu hemen oluşmaz. Etilen absisyonda da önemli rol oynar. Kısmen kısa günler sebebiyle ABA üretimi, kısmen de IAA üretiminin azalması nedeniyle beslenme faktörleri ve sitokin azalır, absisyon tabakası oluşmaya başlar. Etilen etkisiyle absisyon tabakasında hücre duvarlarını parçalayan enzimlerin sentezi uyarılır, hücreler arasındaki bağ kopar ve ufak bir harekette yaprak ya da yaşlanmış bir organ gövdeden ayrılır yani düşer.

## Stres Fizyolojisi

Hem doğal hem de tarımsal koşullar altında, bitkiler sıklıkla çevresel streslere maruz kalır. Hava sıcaklığı gibi bazı çevresel etmenler yalnızca birkaç dakikalığına stres oluştururken; topraktaki su içeriği gibi diğer stresler günlerce sürebilir. Topraktaki mineral eksikliği ise aylarca stres oluşturabilir. Stres, toprak ve iklimin bitki türlerinin dağılışını nasıl smırlandırdığının anlaşılmasını sağlar. Bu nedenle, stresin oluşturduğu zarar bitkilerin çevresel streslere adaptasyonu ve alışma mekanizmalarının altında yatan fizyolojik işlemlerin anlaşılması hem tarım hem de çevre açısından büyük önem taşır.

**Stres** çoğunlukla, bitkinin üzerinde olumsuz etki oluşturan dışsal bir etmen olarak tanımlanmaktadır. Stres kavramı strese tolerans ile yakından ilişkilidir. **Stres toleransı** bitkinin uygunsuz ortam koşulları ile başa çıkma potansiyelidir. Bir bitki üzerinde stres oluşturan bir ortam diğeri için stres oluşturamayabilir. Örneğin, bezelye (*Pisum sativum*) ve soya fasulyesi (*Glycine max*) en iyi büyümeyi sırasıyla 20°C ve 30°C'lik sıcaklıklarda gösterirler. Sıcaklık arttıkça, ısı stresinin etkileri bezelyede soya fasulyesinden önce ortaya çıkar. Yani, soya fasulyesinin ısı stresine toleransı daha yüksektir.

## SU KITLIĞI VE KURAKLIĞA DİRENÇ

Kuraklığa direnç mekanizmaları birkaç tipe ayrılmaktadır. İlk olarak **kurumanın ertelenmesi** (dokudaki suyu koruyabilme yeteneği) ve **kurumaya karşı tolerans**. Bu ikisi bazen sırasıyla, yüksek ve düşük su potansiyellerinde kuraklık toleransı olarak ifade edilmektedir. Üçüncü bir mekanizma **kuraklıktan kaçıştır**. Bu mekanizma kuraklık oluşmadan önce, yağmurlu mevsim sırasında yaşam döngüsünün tamamlanmasını kapsar.

Kurumayı erteleyenler; suyu harcamayanlar ve suyu harcayanlar olmak üzere ikiye ayrılır. *Suyu harcamayanlar* onu koruyarak kullanır. Bu bitkiler yaşamlarının sonraki dönemlerinde kullanmak üzere suyun bir bölümünü toprakta korurlar. Suyu harcayanlar ise aşırı miktarda su kullanırlar. Meskit ağacı (*Prosopis sp*) su harcayanlara bir örnek oluşturur. Kökü çok derinlere ulaşabilen bu bitki Amerika Birleşik Devletleri'nin güney batısındaki yarı kurak otlakları tahrip etmiştir. Aşırı su kullandığından, tarımsal değeri olan çimenlerin o alana yerleşmesini önlemiştir.

Su kazanma ve kullanma yeteneği yüksek olan bir bitki, kuraklığa daha fazla direnç gösterecektir. Bazı bitkiler, C4 ve CAM fotosentez yolları gibi adaptasyonlara sahiptir. Bu adaptasyonlar bitkilerin daha fazla su kullanmalarını sağlar. Ayrıca, bitkilerde su stresine yanıt vermek için aktifleşen alışma mekanizmaları bulunmaktadır.

**Su kıtlığı**, bitkide su içeriğinin en yüksek olduğu durumda, en yüksek su miktarının altındaki doku ya da hücrenin herhangi bir su içeriği olarak ifade edilir. Su stresinin büyüme üzerinde bazı etkileri görülür.

### Bunlar:

#### 1. Yaprak genişlemesinin sınırlandırılmasıdır.

Bitkinin su içeriği düştükçe hücreler büzülür ve hücre çeperleri gevşer. Hücre hacmindeki bu azalma, hücrelerde turgor basıncının ve daha sonra çözünmüş madde konsantrasyonunun düşmesine neden olur. Kapladığı alan azaldığından plazma zarı kalınlaşır ve üzerindeki baskı artar. Turgorun azalması, su stresinin ilk ve önemli bir biyofiziksel etkisidir. Su kıtlığının erken evrelerinde hücre genişlemesinin engellenmesi yaprak genişlemesini yavaşlatır. Yaprak alanı küçüldüğünden transpirasyonla su kaybı azalır. Böylece, topraktaki kısıtlı miktardaki suyun uzun bir süre etkili bir şekilde korunması sağlanır. Dolayısıyla, yaprak alanındaki azalma, kuraklığa karşı oluşturulan ilk savunma hattı olarak düşünülebilir.

#### 2. Su Kıtlığı Yaprak Absisyonunu Uyarır

Bir bitkinin toplam yaprak alanı (yaprak sayısı x her bir yaprağın yüzey alanı) yaprakların tümü olgunlaştıktan sonra sabit kalmaz. Yaprak alanı oluştuktan sonra bitkiler strese maruz bırakılırsa, yapraklar sararır ve sonuçta dökülür.

#### 3. Su Kıtlığı Sırasında Kökler Toprağın Derinliklerindeki Nemli Bölgelere Doğru Uzar

Orta şiddetteki su kıtlığı kök sisteminin de gelişimini etkiler. Kökün kütlelerinin gövdeninkine oranı; köklerden suyun alımı ve toprak üstü kısımların yaptığı fotosentez arasındaki işlevsel denge ile belirlenir.

#### 4. Stomalar Su Kıtlığı Sırasında Absisik Asite Yanıt Vererek Kapanır

stomaların kapanması kuraklığa karşı bir başka savunma hattını oluşturur. Bekçi hücrelerine suyun alınımı ve kaybı bu hücrelerin turgorlarını değiştirerek stomaların açılıp kapanmasını sağlar. Bekçi hücreleri epidermiste yer aldığından, evaporasyonla atmosfere doğrudan su kaybederek turgorlarını yitirirler. Turgorun azalması **hidropasif** olarak stomaların kapanmasına neden olur. **Hidroaktif kapanma** olarak isimlendirilen ikinci bir mekanizma, tüm yaprak ve kökler su kaybedince stomaların kapanmasını sağlar. Hidroaktif kapanma bekçi hücrelerindeki metabolik işlemlere bağlıdır. Bekçi hücrelerinde çözünmüş madde miktarındaki azalma, su

kaybına ve turgorun düşmesine neden olur ve de stomaların kapanmasını sağlar. Dolayısıyla hidroaktif kapanmanın hidrolik mekanizması stoma açılması mekanizmasının tersidir. Bununla birlikte, hidroaktif kapanma, stoma açılmasından daha farklı denetlenir. Yaprığın su içeriğinin azalması bekçi hücrelerinden çözünmüş madde kaybını başlatır. Bu işlemde absisik asit (ABA) büyük bir rol oynar. Mezofil hücrelerinde düşük bir hızda ve sürekli olarak sentezlenen ABA, kloroplastlarda birikme eğilimindedir. Mezofil hücreleri orta şiddette su kaybedince iki olgu gerçekleşir:

1. Kloroplastlarda birikmiş ABA'nın bir bölümü mezofil hücresinin apoplastına (hücre çeperi boşluğuna) bırakılır. ABA'nın eşit olmayan dağılımı, yaprak içindeki pH gradientlerine, ABA molekülünün zayıf asidik özellikte oluşuna ve hücre zarlarının geçirgenliğine bağlıdır. ABA'nın eşit olmayan dağılımı, ABA'nın bir bölümünün transpirasyon akışıyla bekçi hücrelerine taşınmasını sağlar.

2. ABA daha yüksek bir hızda sentezlenir ve yaprak apoplastında daha fazla ABA birikir. Hızlı sentez sonucu ABA konsantrasyonunun artması, birikmiş ABA'nın önceden oluşan kapatıcı etkisini artırır ya da süresini uzatır.

### **5. Su Kıtlığı Fotosentezi Sınırlandırır**

Fotosentez, turgor değişimine karşı yaprak genişlemesinden çok daha az duyarlıdır. Bu nedenle yapraktaki fotosentez hızı (birim yaprak alanı başına ifade edilen) orta şiddetteki su stresine yaprak genişlemesi kadar yanıt vermez. Yine de, orta şiddetteki su stresi genellikle hem fotosentezi hem de stoma iletkenliğini etkiler. Su stresinin erken evrelerinde stomalar kapanırken su kullanma etkinliği artabilir (yani, transpirasyonla kaybedilen birim miktardaki su başına daha fazla CO<sub>2</sub> alınabilir); çünkü stomaların kapanması transpirasyonu hücreler arası CO<sub>2</sub> konsantrasyonundan daha fazla engeller.

### **Ozmotik düzenleme**

Hücre başına çözünmüş madde miktarının artmasıdır. Bu artış, su kaybı sonucu oluşan hacim değişikliklerinden bağımsızdır. Aşırı kurak koşullara uyum sağlamış bitkiler hariç,  $\Psi_s$ 'deki azalma tipik olarak 0.2 ila 0.8 MPa ile sınırlanmıştır. Ozmotik düzenleme, şekerler, organik asitler, amino asitler ve inorganik iyonlar (özellikle K<sup>+</sup>) gibi, bir dizi çözünmüş maddenin konsantrasyonu artırılarak gerçekleştirilir.

**Denge oluşturan bu çözünmüş maddeler** (ya da denge oluşturan ozmolitler) enzimlerin işlevlerini etkilemeyen organik bileşiklerdir. Bir amino asit olan prolin, şeker alkollerini (örneğin, sorbitol ve mannitol) ve glisinbetain olarak isimlendirilen bir kuaterner amin denge oluşturan çözünmüş maddelerdendir. Bu maddeler hücrelerde yaygın olarak birikirler. Bitkiler denge oluşturan çözünmüş maddeleri sentezleyerek kök zonunda giderek artan tuzluluğa karşı düzenleme yaparlar. Su stresi taşınımı doğrudan etkiler mi? Su stresi hem fotosentezi hem de büyümekte olan yapraklarda fotosentez ürünlerinin tüketimini azaltır. Böylece, su stresi altında yapraklardan diğer kısımlara gönderilen madde miktarı azalır. Floemde, maddeler turgora bağlı taşındığından, stres sırasında floemde su potansiyelinin azalması, fotosentez ürünlerinin taşınımını engelleyebilir. Fotosentez ürünlerinin taşınımının sürdürülebilmesi, bitkinin kuraklığa dayanıklılığında anahtar bir etmendir.

### **6. Su Kıtlığı Yaprak Yüzeyindeki Mum Birikimini Artırır**

Kutikulanın kalınlaştırılması gelişimle ilgili olarak su stresine karşı verilen yaygın yanıtlardan biridir. Kutikulanın varlığı, epidermisten su kaybını azaltır (kutikular transpirasyon).

Kutikulanın kalınlığının artması CO<sub>2</sub>'e geçirgenliği de azaltır; ancak kutikulanın altındaki epidermis hücreleri fotosentez yapmadığından yapraktaki fotosentez bundan etkilenmez. Bununla birlikte, kutikuladan yapılan transpirasyon toplam yaprak transpirasyonunun yalnızca

%5 ila %10'u kadardır. Bu nedenle, kutikular transpirasyon yalnızca stres çok şiddetli olduğunda ya da kutikula zarar gördüğünde (örneğin, rüzgarın sürüklediği tozlardan) önemlidir.

#### 7. Yaprak kıvrılması stresten sakınma mekanizmasıdır.

Yaprak kıvrılması, çeltik, mısır, arpa ve buğday gibi ekonomik olarak önemli bitkilerde bulunan bir sakınma mekanizmasıdır. Kurak ortamdaki bir bitki, yaprağını kıvrırmak suretiyle kendisine iki şekilde yarar sağlar:

**Birincisi**, yaprak yüzeyine düşen yüksek dozda güneş ışığından kaynaklanan yaprak sıcaklığındaki artışın sebep olacağı hasardan korunur (yaprak yüzeyini küçülterek),

**İkincisi**, hem transpirasyon azaltılır, hem de yaprağın iç yüzeyinde kalan bölgede serinlik sağlanır ve böylece strese direnç oluşur.

**Bitkilerde yaprak kıvrılmasıyla ilgili iki tip hücre bulunur:**

**a. Bulliform hücreleri**, bazı Graminea türlerinin yaprak üst epidermisinde orta damar boyunca yer alırlar ve kuraklık stresinde bu hücreler büzülür ve yapraklar kıvrılmaya başlar. Bu kıvrılma ile yaprak alanının %68'i güneş ışığını alabilir, transpirasyon %46-83 oranında azalır.

**b. Hipodermis**, *Ctenanthe setosa*'da yaprağın yüzeyi boyunca yer alır ve yaprakların rulo şeklinde kıvrılmasına sebep olur.

#### 8. Ozmotik Stres Bazı Bitkilerde Crassulacean Asit Metabolizmasını Teşvik Eder

Crassulacean asit metabolizması (CAM), stomaların geceleri açık, gündüzleri ise kapalı tutulduğu bir bitki adaptasyonudur. Transpirasyonun oluşmasını sağlayan, yaprak ve havanın buhar basıncı arasındaki farklılık, hem yaprak hem de hava soğuyunca çok azalır. Bu nedenle, CAM bitkilerinin su kullanma yetenekleri, ölçülenlerin içinde en yüksek olanıdır. Bir CAM bitkisi kullandığı her 125 g suya karşılık 1 g kuru madde kazanır. Bu oran, tipik bir C<sub>3</sub> bitkisinden üç ila beş kat daha büyüktür.

CAM, kaktüs gibi sukkulent bitkilerde çok yaygındır. Bazı sukkulent türler fakültatif CAM özelliği gösterirler. Yani, su kıtlığı ya da tuzcul koşullara maruz kaldıklarında CAM'a dönerler.

#### 9. Ozmotik Stres Genin İfadesi Olmasını Değiştirir

Daha önce belirtildiği gibi, ozmotik strese yanıt vermek için uyumlu çözülmüş maddelerin birikimi, böyle maddelerin sentezlenmesini sağlayan metabolik yolların aktifleştirilmesini gerektirir. Ozmotik düzenlemeden sorumlu enzimleri kodlayan bazı genler ozmotik stres ve/veya tuzluluk ve soğuk stresinin etkisiyle açılırlar. Bu genler aşağıdaki enzimleri kodlarlar:

- Prolin biyosentez yolundaki anahtar bir enzim olan  $\Delta^1$ -Prolin-5-karboksilat sentaz
- Glisin betain birikiminde rol alan betain aldehit dehidrogenaz enzimi
- Halka yapıları bir şeker alkolü olan Pinitolün birikiminde hız sınırlayıcı bir enzim olan myo-Inositol 6-O-metiltransferaz'dır.
- Ozmotik stres sırasında Gliseraldehit-3-fosfat dehidrogenaz daha fazla ifade olur.

Ozmotik stres ile düzenlenen diğer genler, zardan taşınım ile ilgili proteinleri kodlar (Maggio ve Joly 1995). ATPaz'lar (Niu ve ark. 1995) ve suyun geçişini sağlayan kanal proteinleri, *aquaporinler* bunlardandır. Ayrıca stres, bazı proteaz genlerini de uyarır. Bu enzimler, stres sırasında yapısı bozulan diğer proteinleri parçalayabilir (uzaklaştırır ve yeniden çevrime sokar). Ubiquitin isimli protein, proteolitik parçalanma için hedef seçilen proteinleri etiketler. *Arabidopsis*'te ubiquitin'den sorumlu mRNA sentezi kuraklık stresinden sonra artar. Ayrıca, ozmotik olarak uyarılan bazı ısı şoku proteinleri kurumanın etkisizleştirdiği proteinleri korur ya da renatüre eder.

## ISI STRESİ VE ISI ŞOKU

Yüksek bitkilerin dokularının büyük bir kısmı 45°C'nin üzerinde, uzun süren sıcaklıklarda yaşayamaz. Büyümesi durmuş hücreler ve su kaybetmiş dokular (örneğin, tohumlar ve polenler), su içeren ve büyümekte olan vejetatif hücrelere göre çok daha yüksek sıcaklıklarda yaşayabilirler. Aktif olarak büyüyen dokular 45°C'nin üzerindeki sıcaklıklarda pek yaşamazken, kuru tohumlar 120°C, bazı türlerin polenleri ise 70°C'ye karşı koyabilir. Genelde, yalnızca tek hücreli ökaryotlar 50°C'nin üzerindeki sıcaklıklarda yaşam döngülerini tamamlayabilir ve yalnızca prokaryotlar 60°C'nin üstündeki sıcaklıklarda bölünebilir ve büyüebilirler. Periyodik olarak kısa süreli öldürücü olmayan ısı stresinin uygulanması, çoğunlukla öldürücü sıcaklıklara karşı toleransı uyarır. Bu olay **uyarılmış termotolerans** olarak isimlendirilir.

### Yüksek Yaprak Sıcaklığı ve Su Kıtlığı Isı Stresine Yol Açar

*Opuntia* ve *Sempervivum* gibi, pek çok CAM ve sukkulent özellik taşıyan yüksek bitki, yüksek sıcaklıklara uyum sağlamıştır. Bu bitkiler yazın şiddetli güneş ışığı altında 60-65°C'lik doku sıcaklıklarına dayanabilir. CAM bitkileri gündüzleri stomalarını kapattıklarından, transpirasyonla soğuyamazlar. Bunu yerine, uzun dalga boylu (kızıl ötesi) ışınları geri yansıtarak güneş ışığından gelen ısıyı yayar ve ayrıca konveksiyon ve konveksiyonla ısı kaybederler. Gündüzleri yaprak sıcaklığının artması, kuraklık ve güneş ışığının şiddetli olduğu kurak ve yarı kurak iklimli bölgelerin bitkilerinde çarpıcıdır. Isı stresi seralarda da potansiyel bir tehlikedir. Çünkü seralarda hava hareketi yavaş ve nemi yüksek olduğundan yaprak soğuması azalır. Orta düzeydeki bir ısı stresi tüm bitkinin büyümesini yavaşlatır.

### Yüksek Sıcaklıklarda, Fotosentez Solunumdan Önce Engellenir

Hem fotosentez hem de solunum yüksek sıcaklıklarda engellenir; ancak sıcaklık arttıkça fotosentez hızları solunum hızlarından önce azalır. Belli bir zaman aralığında, fotosentez ile fikse edilen CO<sub>2</sub> miktarının solunumda serbest bırakılan CO<sub>2</sub> miktarına eşit olduğu sıcaklık, **sıcaklık kompensasyon noktası** olarak isimlendirilir.

### Yüksek Sıcaklık Zarın Yapısının Kararlılığını Azaltır

Çeşitli hücresel zarların yapısının kararlılığını koruması üşüme ve donma sırasında önemli olduğu kadar yüksek sıcaklık sırasında da önemlidir. Yüksek sıcaklıklarda zar lipitlerinin aşırı akışkan oluşu, zarın fizyolojik işlevinin kaybını gösterir. Zakkum (*Nerium oleander*)'un yüksek sıcaklıkta yaşayabilmesi, zar lipitlerindeki doymuş yağ asitlerinin miktarının fazla olmasının bir sonucudur. Doymuş yağ asitleri zarlardaki akışkanlığı azaltır. Yüksek sıcaklıklarda, zarın akışkan fazının için-deki proteinlerin polar grupları arasındaki hidrojen bağları ve elektrostatik etkileşimleri azalır. Bu nedenle yüksek sıcaklıklar zarın bileşim ve yapısını değiştirir ve iyonların sızmasına neden olabilir.

Fotosentez yüksek sıcaklığa özellikle duyarlıdır, enzimlerin denatüre olduğu ve aktivitelerini kayb ettikleri sıcaklıklar, fotosentezin azalmaya başladığı sıcaklıklardan belirgin olarak daha yüksektir. Bu sonuçlar, fotosentezde ısı zararının başlangıç evrelerinin zarın yapısındaki değişiklikler ve proteinlerdeki genel bir bozulmadan çok, kloroplastlardaki enerji transfer mekanizmalarının eşleşmesi ile ilişkili olduğunu göstermektedir.

### Bitkiler Yüksek Sıcaklıklarda Isı Şoku Proteinleri Üretir

Sıcaklıkta aniden ortaya çıkan 5-10°C'lik artışlara yanıt olarak bitkiler **ısı şoku (HSPs)** olarak isimlendirilen özgün, bir dizi protein üretirler. HSPs'lerinin çoğu moleküler şaperonlar olarak etki gösterirler. Isı stresi hücrede enzimler ya da yapısal bileşenler olarak iş gören pek çok proteinin yanlış katlanmasına neden olur ya da katlanmasını önler. Bunun sonucunda enzimlerin yapısı bozulur ve aktiviteleri kaybolur.



Bu tür yanlış katlanmış proteinler çoğunlukla kümeleşip çökerek hücrede önemli sorunlar yaratır. HSPs'ler moleküler şaperonlar olarak iş görür. Ayrıca yanlış katlanmış ve kümelenmiş proteinlerin uygun bir şekilde katlanmasını sağlar ve yanlış katlanmasını önler. Dolayısıyla, stresli ortamlarda hücrelerin işlevlerini sürdürmeleri sağlar.

Bitkilerde ısı şoku proteinleri doğada nadiren görülen ani sıcaklık değişimleri 25 ila 45°C altında belirlenmiş ise de, doğal ortamdaki gibi sıcaklığın göreceli olarak artmasıyla da sentezlenmektedirler. Ayrıca bitkilerde tarla koşullarında da oluşmaktadır. Bazı HSPs'leri stressiz ortamda bulunan hücrelerde de oluşur. Hücredeki bazı önemli proteinler HSPs'lerine homolog olmakla birlikte, sıcaklık stresine yanıt olarak oluşmaz.

### **Düşük Sıcaklık Stresi**

Düşük sıcaklıklar normal büyüme için yetersiz olduğu gibi dokularda buz oluşturmak için de yeterli değildir. Tropik ve subtropik türler düşük sıcaklıklara çok hassas olabilirler. Kültür bitkileri arasında mısır, fasulye, pirinç, domates, salatalık, tatlı patates ve pamuk, süs bitkilerinden ise *Passiflora*, *Coleus* ve *Gloxinia* ise düşük sıcaklıklara hassastırlar.

Nispeten yüksek sıcaklıklarda (25 ila 35°C) yetişen bitkiler 10 ila 15°C'ye getirildiklerinde **üşüme zararı** oluşur: Büyüme yavaşlar, yapraklarda renk kaybı ya da çürüme oluşur. Kökler düşük sıcaklığa maruz kalınca bitki solabilir.

Üşütücü sıcaklıklara duyarlı bitkilerin düşük sıcaklıklara verdikleri yanıtlar değişiklik gösterir.

Diğer yandan **donma zararı**, suyun donma noktasının altındaki sıcaklıklarda oluşur. Üşütücü sıcaklıkta olduğu gibi, donmaya karşı toleransın uyarılması için belli bir süre düşük sıcaklıklara alışmak gerekir.

Üşütücü sıcaklığa dirençli bitkilerin zar lipidlerindeki doymamış yağ asitlerinin oranı, üşütücü sıcaklıklara duyarlı bitkilerinkinden fazladır. Düşük sıcaklıklara alışma sırasında desatüre sağlayan enzimler ve doymamış lipidlerin oranı artar. Bu değişiklik, zar lipidlerinin yarı akışkan bir halden yarı kristal hale geçtiği sıcaklığı düşürür. Böylece, zarların düşük sıcaklıklarda akışkan kalması sağlanır. Dolayısıyla yağ asitlerinin desaturasyonu düşük sıcaklık zararına karşı bir ölçüde koruma sağlar.

## **DONMA STRESİ**

Düşük sıcaklık bitkilerde nekrozis, solma, doku yıkımı, esmerleşme, büyümede azalma ve çimlenme düşüşü gibi etkiler meydana getirir.

Üşütücü sıcaklığa dirençli bitkilerin zar lipidlerindeki doymamış yağ asitlerinin oranı, üşütücü sıcaklıklara duyarlı bitkilerinkinden fazladır. Düşük sıcaklıklara alışma sırasında desatüre sağlayan enzimler ve doymamış lipidlerin oranı artar. Bu değişiklik, zar lipidlerinin yarı akışkan bir halden yarı kristal hale geçtiği sıcaklığı düşürür. Böylece, zarların düşük sıcaklıklarda akışkan kalması sağlanır. Dolayısıyla yağ asitlerinin desaturasyonu düşük sıcaklık zararına karşı bir ölçüde koruma sağlar.

### **1. Buz kristallerinin oluşması ve su kaybı hücre ölümlerine neden olur.**

Doğal koşullarda dondurucu sıcaklıklara tolerans gösterme yeteneği bitki türleri ve dokular arasında önemli değişiklikler gösterir. Tohumlar, su kaybetmiş diğer dokular ve mantar porları mutlak sıfır yakınındaki sıcaklıklarda sınırsız korunabilirler. Bu durum, aslında çok düşük sıcaklıkların zararlı olmadığını gösterir.

Hiç su kaybetmemiş vejetatif hücreler, hücre içi organelleri parçalayabilen, büyük ve yavaş büyüyen buz kristallerinin oluşumunu engelleyecek çabuklukta soğutulunca canlılıklarını koruyabilmektedirler. Hızlı donma sırasında oluşan buz kristalleri mekaniksel zarar oluşturmayacak kadar küçüktür. Bunun aksine, küçük buz kristallerinin zarar verecek boyuta ulaşmasını ya da süblimleşme ile su buharı kaybını önlemek için, donmuş dokunun hızla

ısıtılması gerekir. Bunların her ikisi de orta derecedeki sıcaklıklarda (-10 ila 100°C) gerçekleşir.

Hızlı donma sırasında, vakuol dahil, protoplast aşırı soğur; yani, hücre içindeki su teorik donma noktasının birkaç derece altındaki sıcaklıklarda sıvı halde kalır. Bir buz kristalinin oluşması için birkaç yüz molekül gerekir. Yüzlerce su molekülünün kalıcı bir buz kristali oluşturmak için başlattığı bu işlem buz çekirdeklenmesi olarak isimlendirilir. Buz çekirdeklenmesi bu işlemde yer alan yüzeylerin özelliklerine çok bağlıdır. Buzlanmayı kolaylaştıran bazı büyük polisakaritler ve proteinler buz çekirdeği oluşturucularıdır.

Bakteriler tarafından üretilen bazı buz çekirdeği oluşturucuları, proteinin içindeki amino asit dizileri boyunca su moleküllerinin bir araya toplanmasını sağlayarak buz çekirdeklenmesini kolaylaştırır. Bitki hücrelerinde, buz kristalleri, içsel buz çekirdeği oluşturucularından gelişmeye başlar. Daha sonra, hücre içindeki nispeten büyük buz kristalleri hücreye büyük zarar verir. Büyük buz kristalleri çoğunlukla öldürücüdür.

## 2. Buz Oluşumunun Sınırlandırılması Donmaya Karşı Toleransı Arttırır

Özelleşmiş bazı bitki proteinleri, oluşumunu engelleyerek buz kristallerinin büyümesini önler. Bu etki, suyun donma noktasının düşürülmesinden bağımsız olup, çözülmüş maddelerin varlığına bağlı oluşur. Düşük sıcaklıklar altında oluşan bu *antifriz proteinleri*, buz kristallerinin yüzeylerine bağlanarak onların büyümesini engeller.Çavdar yapraklarında antifriz proteinler hücreler arası boşlukları kuşatan hücrelerde bulunur. Dolayısıyla epidermis hücrelerinde ve hücrenin dışında buz oluşumunu engellerler. Bitkiler ve hayvanlarda buz kristallerinin oluşumu benzer mekanizmalarla sınırlandırılabilir. *Arabidopsis'te* düşük sıcaklık ile uyarılan bir gen, kış dilbalığında bir antifriz proteini kodlayan bir genin eşdeğeri bir DNA'ya sahiptir.

Şekerlerin ve düşük sıcaklığın uyardığı bazı proteinlerin soğuğa karşı koruyucu (Kryoprotektif, cryo = 'soğuk') etkileri olduğu sanılmaktadır; bu proteinler düşük sıcaklığın uyardığı su kaybı sırasında proteinlerin ve zarların kararlılığını arttırmaktadır. Kışlık buğdayda sakkaroz konsantrasyonundaki artış, donmaya karşı toleransı arttırır. Sakkaroz donmaya karşı toleransın oluşmasında yer alan başlıca şekerdir. Sakkaroz bağlaşıklık (koligatif) olarak iş görür; ancak bazı türlerde rafinoz, fruktanlar, sorbitol ya da mannitol benzer işlevi görür.

Kışlık tahıllar soğuğa alışırken, hücre çeperlerinde çözünebilir şekerler birikerek buz büyümesini sınırladırlar. Soğuğa alıştırılmış lahanalar (*Brassica oleraceae*) yapraklarından soğuğa karşı koruyucu bir glikoprotein izole edilmiştir. Bu protein *in vitro'da*, soğuğa alışmamış ıspanak (*Spinacia oleracea*) yapraklarını donma zararına karşı korumuştur.

## 3. ABA ve Protein Sentezi Donmaya Karşı Alışmada Yer Alır

Önceden düşük sıcaklık uygulaması ya da düşük sıcaklık uygulanmaksızın dıştan ABA uygulaması adi yonca (*Medicago sativa* L.)'nın -10°C'de donmaya karşı toleransını büyük ölçüde arttırmıştır. Bu uygulamalar iki boyutlu jelde çözümlenebilen yeni sentezlenmiş proteinlerin özelliğinde değişikliğe neden olmaktadır. Bu değişikliklerden bazıları belli bir uygulamaya (soğuk ya da ABA) özgüdür, ancak soğuk tarafından uyarılan yeni sentezlenmiş bazı proteinlerin ABA ya da orta şiddetteki su kıtlığı ile uyarılanlarla aynı olduğu görülmektedir.

Donmaya karşı toleransın oluşması için protein sentezi gereklidir. Toleransın oluşması için, gen ifadesindeki değişimler sonucunda belli bazı proteinler birikir. Bu proteinlerle ilgili genlerin izole edilmesiyle düşük sıcaklığın uyardığı proteinlerden bazılarının RAB/LEA/DHN (sırasıyla, ABA'ya yanıt veren, embriyonun son döneminde bollaşan, dehidrin) protein ailesi ile benzerlik gösterdiğini ortaya koymuştur. Daha önce ozmotik stres tarafından gen düzenlenmesi ile ilgili bölümde açıklandığı gibi bu proteinler ozmotik stres gibi farklı streslere maruz kalan dokularda birikmektedir. Bu proteinlerin işlevleri araştırılmaktadır.

ABA'in donmaya karşı toleransı uyardığı sanılmaktadır. Kışlık buğday, çavdar, ıspanak ve *Arabidopsis thaliana* gibi tümü soğuğa toleranslı olan bitkiler su kıtlığına karşı direnç kazandıklarında donmaya karşı toleransları da artmaktadır. Donmaya tolerans orta şiddetteki su kıtlığı altında alışmanın mümkün olmadığı sıcaklıklarda ya da düşük sıcaklıklarda artmaktadır. Bu koşulların her ikisi de yapraklarda ABA konsantrasyonunu artırmaktadır.

Bitkilere ABA uygulandığında, alışılması mümkün olmayan sıcaklıklarda donmaya karşı tolerans gelişmektedir. Düşük sıcaklıklarda ya da su kıtlığı altında ifade olan pek çok gen ve protein, aynı zamanda alışılması mümkün olmayan sıcaklıklarda, ABA tarafından uyarılmaktadır. Bütün bunlar, donmaya karşı toleransta ABA'in rolünü desteklemektedir.

#### 4. Soğuğa Alışma Sırasında Çok Sayıda Gen İfade Olur

Belli genlerin ifade olması ve özel proteinlerin sentezlenmesi, hem ısı stresi hem de soğuk stresi için ortak olmakla birlikte, genlerin soğukta ifade olması bazı yönlerden ısı stresinin bu yöndeki etkisinden farklıdır. Soğuk dönemlerde 'housekeeping' proteinlerin (stres yokluğunda yapılan proteinler) sentezi ile ilgili genlerin ifadesi azalmazken, ısı stresi sırasında housekeeping protein sentezi önemli ölçüde durmaktadır.

Diğer taraftan, moleküler şaperonlar olarak iş gören bazı ısı şoku proteinleri ile ilgili genlerin ifadesi hem ısı stresi hem de düşük sıcaklık stresi altında artmaktadır. Bu durum, hem ısı hem de soğuk stresi sırasında proteinlerin yapısının bozulduğunu ve hem sıcaklık hem de soğuk dönemlerde proteinlerin kararlılığının sürmesini sağlayan mekanizmaların yaşamının devamı için önemli olduğunu göstermektedir.

Soğuk stresine bağlı olarak daha fazla ifade olan diğer önemli protein sınıfı **antifriz proteinleridir**. Antifriz proteinleri ilk kez kutuptaki buzullar altında yaşayan balıklarda keşfedilmiştir. Bu proteinler kristallerin bir araya gelmesini engelleyerek buz oluşumu önler. Böylece orta şiddetteki dondurucu sıcaklıklarda donma zararını engeller. Antifriz proteinleri akıcı çözeltiliye *termal histerezis* özelliği (katıdan sıvıya geçişe göre sıvıdan katıya geçiş, daha düşük bir sıcaklıkta artar) sağlamaları nedeniyle bazen **termal histerezis proteinleri (THP)** olarak isimlendirilir.

Soğuğa alıştırılmış, kış mevsimine dirençli bazı monokotillerde düşük sıcaklıkla uyarılan birkaç tip antifriz proteini keşfedilmiştir. Bu proteinleri kodlayan spesifik genler klonlanmış dizi analizi yapıldıktan sonra, tüm antifriz proteinlerin endokitinaz ve endonükleaz gibi proteinler sınıfına ait oldukları bulunmuştur. Endokitinaz ve Endonükleazlar çeşitli patojenlerin enfeksiyonu ile uyarılır. **Patojen ilişkili (PR) proteinler** olarak isimlendirilen bu proteinlerin bitkileri patojenlere karşı koruduğu düşünülmektedir. Bu nedenle, antifriz ve patojen ilişkili olmak üzere, bu proteinlerin iki farklı rollerinin bulunması, en azından monokotillerde, hem düşük sıcaklık stresine hem de patojen saldırılarına karşı bitki hücrelerini koruyabileceğini göstermektedir.

Ozmotik stresle ilişkili olan diğer bir protein grubu da soğuk stresi sırasında artmaktadır. Bu grupta, zarın kararlılığının sürdürülmesi için gerekli olan ve *ozmolitlerin* sentezinde yer alan proteinler ve de LEA proteinleri yer alır. Hücreler arası alanlardaki buz kristalleri hücrenin kısmı için önemli bir ozmotik stres oluşturduğundan, donma stresi ile baş etmek için ozmotik stres ile de başa çıkılması gerekir.

## TUZLULUK STRESİ

Karasal yüksek bitkiler, doğal koşullar altında, deniz suyunun ve tatlı suyun birbirine karıştığı ya da gelgitlerle yer değiştirdiği deniz kıyıları ve deltalarda yüksek tuz konsantrasyonları ile karşılaşılır. Daha iç kısımlarda ise jeolojik deniz birikimlerinden çıkan doğal tuz sızıntıları çevreye yayılarak o alanları tarım için uygunsuzlaştırır. Fakat en önemli tuzluluk faktörü aşırı gübrelemedir.

Evaporasyon ve transpirasyon saf suyu topraktan uzaklaşınca toprakta çözünmüş madde konsantrasyonunu artırır. Tarım alanlarında aşırı gübreleme ve sulama suyundaki çözünmüş madde konsantrasyonu arttıkça tuzluluk hızla tuza duyarlı türlere zarar veren düzeylere ulaşabilir.

Bitkiler tuz konsantrasyonlarına tepkileri açısından iki büyük gruba ayrılırlar. Bunlardan tuzlu topraklarda yaşayabilen **Halofitler** tüm yaşam döngülerini o ortamda tamamlarlar. Glikofitler (tatlı bitkiler) ise tuzlara halofitler kadar dirençli değildirler.

Mısır, soğan, limon, marul ve fasulye tuza hassas, pamuk ve mısır orta derecede toleranslı; şeker pancarı ve palmyeler çok toleranslıdır.

Bazı bitkiler özellikle sürgünlerden, meristemlerden ve yapraklardan fazla tuzu atarak zararı en aza indirirler. Tuza duyarlı bitkilerde topraktaki orta düzeylerdeki tuzluluğa direnç kısmen, zararlı iyonların kökten sürgünlere gönderilmesinin önlenmesiyle gerçekleşir.

## TUZLULUK STRESİ

Karasal yüksek bitkiler, doğal koşullar altında, deniz suyunun ve tatlı suyun birbirine karıştığı ya da gelgitlerle yer değiştirdiği deniz kıyıları ve deltalarda yüksek tuz konsantrasyonları ile karşılaşılır. Daha iç kısımlarda ise jeolojik deniz birikimlerinden çıkan doğal tuz sızıntıları çevreye yayılarak o alanları tarım için uygunsuzlaştırır. Ancak, sulama suyundaki tuzların birikimi tarımda daha yaygın bir sorundur.

Evaporasyon ve transpirasyon saf suyu topraktan uzaklaştırır (buhar olarak) ve bu kayıp toprakta çözünmüş madde konsantrasyonunu artırır. Sulama suyundaki çözünmüş madde konsantrasyonu yüksek ise ve biriken tuzlar bir drenaj sistemi ile yıkanmazsa, tuzluluk hızla tuza duyarlı türlere zarar veren düzeylere ulaşabilir. Dünya üzerindeki sulanan karaların yaklaşık üçte birinin tuzdan etkilendiği hesaplanmıştır.

### 1. Tuzluluk, Duyarlı Türlerde Büyüme ve Fotosentezi Baskı Altına Alır

Yüksek tuz konsantrasyonlarına yanıt verme yönünden bitkiler iki büyük gruba ayrılırlar. Bunlardan tuzlu topraklara özgü **Halofitler** tüm yaşam döngülerini o ortamda tamamlarlar. Glikofitler (tatlı bitkiler) ya da halofitler dışındaki bitkiler tuzlara halofitler kadar dirençli değildirler. Genellikle glikofitlerde büyümenin engellendiği, yapraklarda renk kaybının ve kuru ağırlıkta azalmanın oluşmaya başladığı tuz-eşik konsantrasyonları vardır.

Kültür bitkileri arasında, mısır, soğan, limon, marul ve fasulye tuza çok duyarlıdır; pamuk ve mısır orta derecede toleranslı; şeker pancarı ve palmyeler çok toleranslıdır.

### 2. Tuz Zararı, Ozmotik Ve Özgü (Spesifik) İyon Etkisine Bağlı Oluşur

Tuzluluğun neden olduğu düşük su potansiyelli ortamlar ve toprak kuruması arasındaki en büyük farklılık, toplam kullanılabilir su miktarıdır. Toprakta su kaybı sırasında bitki, topraktan çok az su alabilir. Böylece su potansiyeli daha da düşer. Tuzlu ortamların çoğunda büyük bir miktarda (aslında sınırsız) su bulunmakla birlikte, bu ortamlarda su potansiyeli düşüktür.

Düşük su potansiyelinin yanında, özellikle  $Na^+$ ,  $Cl^-$  ya da  $SO_4^{2-}$  olmak üzere, hücrede özellikle  $Na^+$ ,  $Cl^-$  ya da  $SO_4^{2-}$  gibi iyonlar zararlı konsantrasyonlarda birikince spesifik **iyon toksisitesi**

sorunu ortaya çıkar. Tuzlu olmayan koşullarda, yüksek bitkilerin sitosölü 100 ila 200 mM  $K^+$  ve 1 ila 10 mM  $Na^+$  içerir. Böyle bir iyonik ortamda pek çok enzim optimumunda çalışır.  $Na^+$ 'un  $K^+$ 'a oranının anormal ölçüde yüksek olması enzimleri etkisizleştirir ve protein sentezini engeller.

### 3. Bitkiler Tuz Zararını Savuşturmak İçin Farklı Stratejiler Kullanırlar

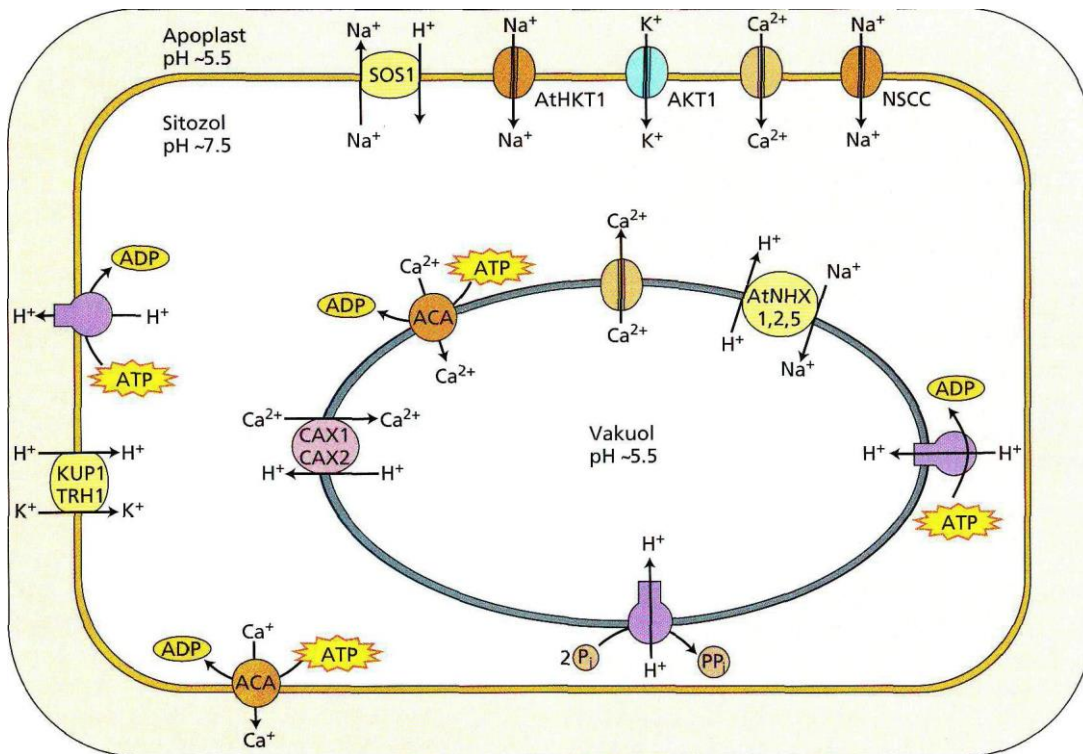
Bitkiler özellikle sürgünlerden, meristemlerden ve ak-tif olarak büyüyen ve de fotosentez yapan yapraklar-dan tuzu dışarı atarak tuzun zararını en aza indirirler. Tuza duyarlı bitkilerde topraktaki orta düzeylerdeki tuzluluğa direnç kısmen, zararlı iyonların kökten sürgünlere gönderilmesinin önlenmesiyle gerçekleşir.

### 4. İyonların Dışarı Atılması, Tuzluluk Stresine Alışma ve Adaptasyon İçin Kritik Bir Etmendir

Bitkilerin tuzluluk stresine yanıtı ile ilişkili olarak, fazla iyonların sekonder aktif taşınmaları için bu pompaların aktifleştirilmeleri gerekir. Bu  $H^+$  pompalarının aktivitesinin tuzluluk tarafından artırıldığı gösterilmiştir. Ayrıca ilgili genlerin uyarılması, bu artışın bir bölümünden sorumlu olabilir.

### 5. Sodyum, plazma zarından ve tonoplasttan taşınır

$Na^+$ 'un plazma zarı aracılığıyla, bitki hücrelerinin sitosölünden enerji harcanarak atılmasına, SOS1 (tuza aşırı duyarlı)geninin bir gen ürünü aracılık eder. Bu gen ürünü,  $Na^+-H^+$  antiportırı olarak iş görür. SOS1 antiportırı, SOS2 ve SOS3 olarak ifade edilen diğer iki gen ürünü tarafından düzenlenir. SOS2, SOS3'ün iş görmesiyle kalsiyum tarafından aktifleştirilen bir serin/threonin kinazdır. SOS3 kalsiyumca düzenlenen bir protein fosfotazdır.



Tuz stresi sırasında sodyum, potasyum ve kalsiyum taşınımını yönlendiren, zaradaki taşıma proteinleri.

SOS1, plazma zarındaki  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  'i karşılıklı olarak taşıyıcı (antiporter);

ACA, plazma/tonoplast zarı  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPazT;

KUPI/TRHI, ilgisi yüksek olan  $\text{K}^+/\text{H}^+$  birlikte taşıyıcısını (kotransporten);

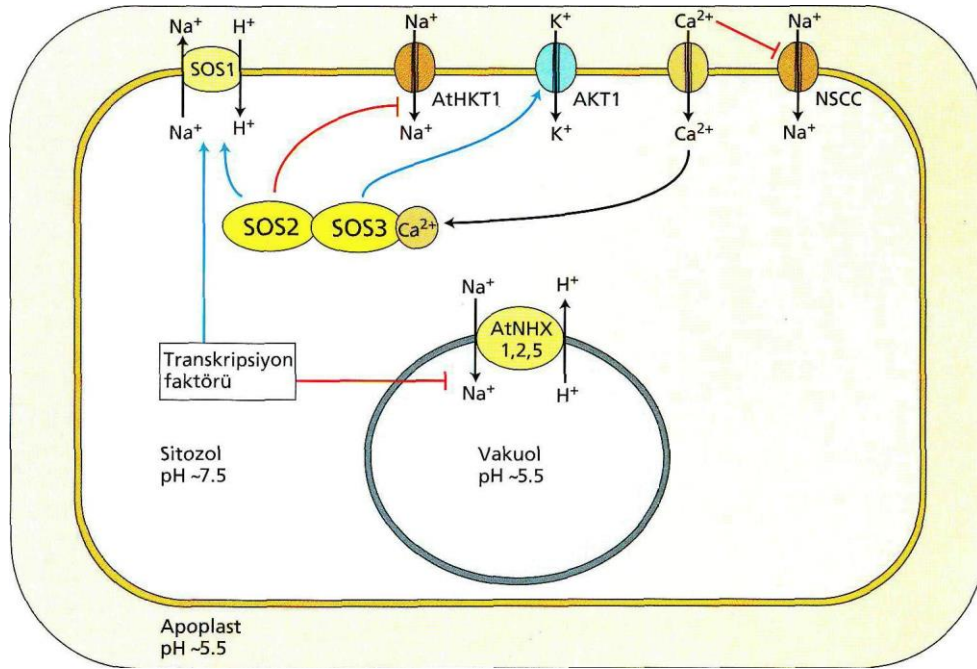
atHKT1, hücreye sodyum girişini sağlayan taşıyıcı;

AKT1,  $\text{K}^+$  girişi kanalı;

NSCC, seçici olmayan katyon kanalı;

CAX1 veya 2,  $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^+$  antiporterı;

atNHX1, 2 veya 5, hücre içi zar  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporteridir. Ayrıca şekilde gösterilenler iyon dengesinde rol alan proteinlerdir; ancak moleküler kimliği bilinmemekte veya bitkilerde henüz tanımlanmamıştır. Bunlar, plazma zarı ve tonoplast kalsiyum kanal proteinleri ile vakuolar proton pompalayan ATPazlar ve pirofosfatları içermektedir.



İyon dengesinin SOS sinyal iletim yolu, tuz stresi ve kalsiyum düzeyleri tarafından düzenlenmesi. Kırmızı oklar taşıyıcı proteinin pozitif yönde, mavi oklar ise negatif yönde düzenlenişini göstermektedir. Sarı ile gösterilen proteinler tuz stresince aktifleştirilir. SOS1, plazma zarı  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporterı; SOS2, serin/treonin kinaz; SOS3,  $\text{Ca}^{2+}$  bağlayan protein; HKT1, sodyum girişi taşıyıcısı; AKT1,  $\text{K}^+$  girişi kanalı; NSCC, seçici olmayan katyon kanalı; NHX1, 2 veya 5, hücre içi zar  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporter; turuncular ise, he-nüz kimliği saptanmamış olan

kalsiyum kanal proteindir. Tuz stresi bir kalsiyum kanalını aktifleştirir. Bunun sonucu sitosolde kalsiyum konsantrasyonu artar. Bu artış, SOS3 aracılığıyla, SOS2 metabolik basamaklarını uyarır. SOS metabolik basamaklarının, HKTI'yi negatif olarak düzenlemesi gerekir. HKTI de AKTI'yi sekonder olarak düzenler. SOS metabolik basamakları, aynı zamanda SOS1 ve AKTI aktivitelerini de arttırır. Henüz tam olarak tanımlanmamış bir transkripsiyon faktörü olarak rol oynayan SOS metabolik basamakları, NHX gen(ler)inin transkripsiyonunu azaltıp SOS1'inkini ise arttırır. Kalsiyum konsantrasyonu düşük olduğunda, NSCC alternatif bir sodyum giriş sistemi olarak rol oynayabilirse de, bu taşıyıcı yüksek kalsiyum düzeylerinde engellenir.

## **AĞIR METAL TOKSİSİTESİ**

Biyosferin insan aktiviteleri sonucu toksik metaller ile kirlenmesi hem insan sağlığı hem de ekosistem için büyük bir problem arz etmektedir. Toksik metaller çevremizde doğal olarak bulunabilmektedir fakat fosil yakıtların kullanılması, madencilik, pestisitlerin kullanımı gibi aktiviteler sonucunda tehlikeli seviyelere ulaşmaktadır (Leyval ve ark., 1997). İnsan aktiviteleri sonucu ortalama olarak bir yılda 7,6 ton Cd, 35 ton Cu, 38 ton Mn, 332 ton Pb, 19 ton As dünya üzerine salınmaktadır (Nriagu, 2010). Besin zinciri yoluyla organizmalara dağılıp olumsuz etkiler göstermektedir.

Ağır metaller bitkiler üzerinde de toksik etkiler göstermektedir. Bitkilerde büyümenin durmasına, tohum çimlenmesinin engellenmesine, yaprak kıvrılmalarına, klorozis, mineral alımının engellenmesi, enzimlerin yapısının bozulması gibi toksisite belirtilerinin ortaya çıkmasına neden olurlar. Bu metallerin bitkiler üzerindeki etkileri türlere göre değişmektedir; bazı türler toleranslı olup ağır metal birikimi gösterebilir. Ağır metallerden bazıları ise mikrobeselementi olup bitki gelişimi için mutlaka gereklidirler (Rascio ve Navari-Izzo, 2011). Mikrobeselementi eksikliğinde ya da bu elementlerin yüksek derişimlerine maruz kalınması durumunda bitkilerde toksik etkiler görülür. Cu, Fe, B, Cl, Ni, Zn, Mn, Mo mikrobeselementleridir. Mikrobeselementi eksikliğinde bazı morfolojik değişimler görülebilir. Örneğin Fe ve Mn eksikliğinde özellikle kökün epidermal hücrelerinde değişiklikler meydana gelir. Çinko eksikliğinde bitki büyümesi için yeterli oksin sentezlenemez, internod uzaması durur. Çinko bitkilerde dehidrogenaz, peroksidaz, oksidaz gibi bazı enzimlerin kofaktörüdür. Ayrıca bitkilerde azot metabolizmasının düzenlenmesinde, fotosentez ve oksin sentezinde görev yapmaktadır.

Elektrik santralleri, ısıtma sistemleri, şehir trafiği, maden işletmeleri, fosfatlı gübreler tüm yeryüzüne Cd'un salınmasına neden olur. Ayrıca kayaçların mineralizasyonu sonucunda doğal olarak çevreye salınabilir fakat insan kaynaklı Cd salınımına göre bu oran oldukça düşüktür. Yoğunluğu 8,6 g cm<sup>-3</sup> olan bu element neredeyse tüm organizmalar için toksiktir. Kadmiyum bitkilerde klorozis görülmesine, su dengesinin bozulmasına, bazı minerallerin alımı ile bazı enzimlerin aktivitelerinin engellenmesine buna bağlı olarak demir eksikliği görülmesine neden olur. Ayrıca Cd, stomaların açılmasını engeller ve plasma membranda H<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> değişim oranının azalmasına sebep olur.

Yeryüzünün birçok bölgesindeki topraklarda orta dereceli Cd kirliliği görülmektedir. Piriç gibi bazı yenilebilir bitkiler, çeşitli organlarında Cd birikimi göstermektedir. Bu bitkiler kökleri vasıtasıyla topraktan Cd'ü alırlar. Köklerde şelatlanan Cd ksileme yüklenerek gövdeye taşınır, daha sonra floem aracılığıyla bitkide tohumlara taşınır ya da yapraklarda yeniden dağılımı yapılarak bu organlarda depo edilir. Bitkiler üreme ve gelişimleri için Cd'a ihtiyaç duymazlar fakat Cd'un biyoakümülyasyon indeksi iz elementler kadar yüksektir. Kadmiyum fitotoksisiteye neden olmasa dahi bitki dokularındaki derişimleri insanlar ve hayvanlar için tehlike oluşturur. Bu nedenle besin zinciri göz önüne alındığında Cd, en tehlikeli metallerden birisidir.

## Ađır Metaller

Ađır metal terimi iin genellikle elementlerin yođunluđu, atom ađırlıkları, atom numarası gibi eřitli kimyasal zellikleri dikkate alınarak yapılmıř birok tanım mevcuttur. Bu tanımlara gre yapılmıř gruplandırma izelge 2.1.'de verilmiřtir (Duffus, 2002).

Bazı ađır metal tanımları

---

### a) Yođunluđa gre yapılan tanımlar

---

- 4'ten daha byk yođunluđuna sahip metaller,
- Yksek yođunluđa sahip metaller, zellikle yođunluđu 5 ve zerinde olan metaller,
- 5'ten daha byk yođunluđa sahip metaller,
- Yođunluđu 6 g/cm<sup>3</sup>'ten byk metaller,
- Yođunluđu 4,5 g/cm<sup>3</sup>'ten byk metaller,
- Yođunluđu 3,5-5 g/cm<sup>3</sup> 'n zerinde olan metaller,

### b) Atomik ađırlıklarına (nispi atomik ktle) gre yapılan tanımlar

---

- Yksek atomik ađırlıklı metaller,
- Atomik ađırlıđı sodyumdan yksek olan metaller,
- Dřk deriřimlerde yařayan organizmalara zarar verebilen yksek atomik ađırlıđa sahip metalik elementler,
- Kadmiyum, kurřun, cıva gibi nispeten yksek atom ađırlıđına sahip metallerdir. Bu tanımlamada kimyasal zellikler tam olarak belirli deđildir,

### c) Atom numarasına gre yapılan tanımlar

---

- Atom numarası 21 (scandium) ve 92 (uranyum) arasında olan metaller,
- Atom numarası kalsiyumun atom numarasından byk olan metaller,
- Toprak zeltisinde bulunan bazı toleranslı trler ve ekotipler dıřında bitki bymesini engelleyen, yksek atom ađırlıđına sahip metaller,

### d) Diđer kimyasal zelliklerine gre yapılan tanımlar

---



- 
- Nispeten yüksek moleküler ağırlığa sahip metaller,
  - Dithizone (C<sub>6</sub>H<sub>5</sub>N) ile kolayca reaksiyona girebilen metaller. Örneğin; çinko, bakır, kurşun,
  - Yağ asitleri ile reaksiyona girerek sabun oluşturan metaller,
- 

Bu tanımlara göre doğal olarak meydana gelen 90 elementten 53'ü ağır metaldir; fakat hepsi biyolojik olarak önemli değildir. Fizyolojik koşullar altında çözünürlüğü göz önüne alındığında, 17 ağır metal canlı hücreler, organizmalar ve ekosistemler için önemlidir. Bu metaller arasında yer alan; Fe, Mo ve Mn önemli mikro besin elementleridir. Zn, Ni, Cu, V, Co yüksek ya da düşük öneme sahip iz elementlerdir. As, Hg, Ag, Sb, Cd, Pb ve U'un ise besin elementi olarak fonksiyonları bilinmemektedir (Schützendübel ve Polle, 2002; Benavides ve ark., 2005).

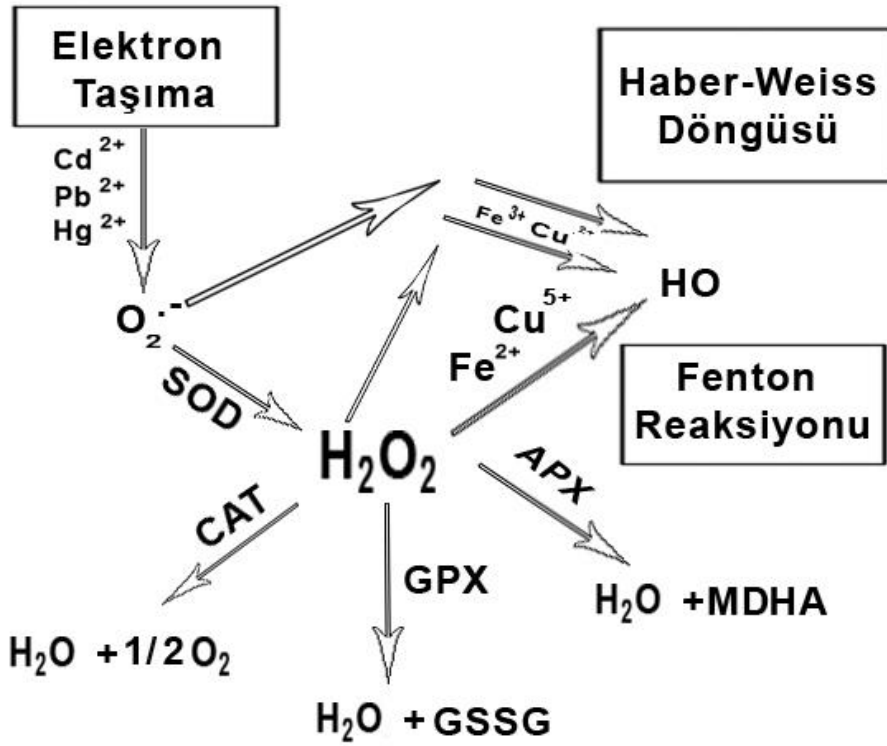
Karasal ekosistemlerde, ağır metallerin ana materyal ve atmosfer olmak üzere başlıca iki kaynağı vardır. Doğal kaynakları volkanlar ve kara parçalarıdır. Madencilik, fosil yakıtların tüketilmesi, metal endüstrisi, fosfatlı gübrelerin kullanılması gibi insan kaynaklı aktiviteler ağır metal yayılımını ve ekosistemde bu bileşiklerin birikimini artırır (Schützendübel ve Polle, 2002).

### **Ağır Metal Toksikitesi**

Yüksek derişimlerde ya da uzun süre düşük derişimlerde ağır metallere maruz kalan bitkilerin vejetatif organlarının morfolojik ve fizyolojik olarak etkilendiği bilinmektedir (Gür ve ark., 2004). Bakır, çinko gibi bazı ağır metaller birçok enzim ve proteinin bileşeni olup bitki büyüme ve gelişmesi için gereklidir. Ancak bu elementler de yüksek derişimlerinde birçok bitki türünde büyümeyi engeller ve toksisite semptomlarının görülmesine neden olur (Hall, 2002). Ağır metal toksisitesi üç ana nedene dayanır:

- i. Metallerin, -tiyol, -histidin ve -karboksil gruplarına bağlanma eğilimleri nedeniyle proteinlerle direkt olarak etkileşime girerek hücrenin yapısını, katalitik ve taşıma bölgesinin değişmesine neden olması.
- ii. Oksidatif strese yol açabilen serbest radikallerin ve reaktif oksijen türlerinin oluşumunu artırması (Şekil 2. 1).
- iii. Biyomoleküllerdeki esas katyonların yerini alarak fonksiyonlarının bozulmasına neden olması.

Metallerin farklı kimyasal özellikleri ve biyolojik sistemlerdeki farklı davranışları nedeniyle bu üç mekanizma, toksisite nedenlerinin açıklanmasına yetmeyebilir (Sharma ve Dietz, 2009).



**Şekil** Hata! Belgede belirtilen stilde metne rastlanmadı..1. Ağır metaller aracılığıyla ROT oluşumu. Pinto ve ark.dan değiştirilerek (2003)

### Ağır Metal Alımı ve Taşınması

Metaller toprakta kolloidlere tutunmuş olarak ya da organik maddelere bağlı halde bulunur. Bitkiler ancak toprak çözeltisi içindeki iyon halindeki metalleri alabilirler. Ağır metal alınımı, bitki türüne bağlı olarak değişiklik göstermektedir. Kök katyon değişim kapasitesi, kök yüzey alanı, toprak pH'sı, sıcaklık, metal derişimi gibi özellikler ağır metal alınımını etkilemektedir. Ayrıca bitkiler rizosfer pH'sını değiştirerek, yani rizosfere malat, sitrat, musilaj gibi maddeler (fitosiderfor) salgılayarak ağır metal emilimini artırmaktadır. Düşük pH'da hidrojen iyonları, metallerle kolloidlere tutunmak için rekabete girer. Böylece hidrojen iyonları kolloide tutunur, metaller toprak suyunda kalır ve bitkiler tarafından alınabilir.

Bitkiler tarafından metal alımı sırasında ortamdaki iyonların karşılıklı etkileşimleri bilinmektedir. Bitkilerin aşırı Mn'a maruz kalması, Mg alınımını %50 azaltır. Mangan ve Mg absorpsiyon sırasında kök hücre zarındaki bağlanma bölgeleri için rekabet ederler ve birbirlerinin alımlarını etkilerler. Aynı şekilde ortamda bulunan Zn ve Cu iyonları Mn alınımını azaltmaktadır. Ayrıca Se'un bitkilerde Fe, Mg alınımını azalttığı; Cd'un Fe, Mn, Cu, Zn, Ni gibi besin elementleri ile bağlanma bölgeleri için rekabete girdiği belirlenmiştir

EDTA, HEDTA gibi bazı sentetik şelatlayıcılar metallerin topraktaki çözünürlüğünü ve bitki tarafından alınımını artırır.

Metaller ilk olarak kökteki hücre duvarlarına bağlanır. Metal iyonları taşıyıcı proteinler ve/veya kanal proteinleri gibi sekonder taşıyıcılar tarafından hücre içine alınır. Moleküler teknikler kullanılarak *Saccharomyces cerevisiae*'de bazı katyon taşıyıcılar belirlenmiştir. Bunlar mikro besin elementi alınımından sorumlu ZIP (ZRT, IRT- benzeri protein) ve Nramp (doğal dirençli makrofaj protein) ailelerine aittir. Kök hücrelerine alınan metal iyonları burada

şelatlanarak ksileme yüklenir. Endodermal hücre tabakasının çeperleri, metal iyonlarının apoplastik yoldan ksileme hareketi sırasında bir engel oluşturur. Metal iyonları bu engeli aşmak için simplastik yolu kullanmak zorundadır. Katyonlar kök hücrelerinden ksileme taşıyıcı proteinler vasıtasıyla yüklenirler.

Ağır metallerin ksileme taşıması bitki türü ve metal çeşidine göre değişiklik göstermektedir. Örneğin Ni, bazı bitkilerin ksileminde Ni-peptit kompleksi şeklinde taşınırken, metal biriktirici bitkilerde histidin amino asiti ile kompleks oluşturarak taşınır.

Ağır metallerin bitki içerisinde dağılımı öncelikle ksilem ile gerçekleşiyor olmasına rağmen, bu elementlerin yaprak içinde ve bitkinin diğer kısımlarında dağılımı floem aracılığıyla gerçekleşmektedir.

### **Kadmiyum Toksisitesi**

Yüksek yapılı bitkiler tarafından Cd alımı; bu elementin toprak çözeltisindeki derişimi, pH, redoks potansiyeli, sıcaklık, organik madde miktarına bağlıdır. Kadmiyum, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Cu, Zn gibi besin elementleri ile membran geçirgenliği için rekabete girer. Hücre membranı, hücre içine metal girişini azaltarak ya da önleyerek metal dengesinin korunmasında rol oynar.

Kadmiyum, etkili bir şekilde taşınması ve düşük derişimlerde dahi bitkilerde etkilerini göstermeye başlaması ile en tehlikeli metallerden biridir.

Birçok çevresel şartta Cd ilk olarak köke girer ve ilk hasarı burada oluşturur. Kadmiyum köke girer girmez apoplastik ya da simplastik yoldan; organik asit ve/veya fitoşelatin gibi bazı ligant kompleksleri şeklinde ksileme ulaşır. Normal şartlarda Cd iyonları köklerde tutulur, çok az bir kısmı gövdeye ulaşır. Genellikle bitkilerde Cd içeriği tohum<meyve<yaprak<gövde<kök şeklindedir. Gelişen meyvelere Cd taşınması floem ile olur.

Kadmiyum toksisitesi kolayca ayırt edilebilir. Bitkilerde genellikle büyümeyi engeller ve klorozise neden olur. Klorozis Fe eksikliğine bağlı olarak meydana gelir. Kadmiyum kaynaklı klorozis ise bu elementin doğrudan ya da dolaylı olarak yapraktaki Fe ile etkileşime girmesinden kaynaklanır. Gelişen bitkilerde yüksek Cd içeriği Fe alınmasını engeller. Ayrıca Cd toksisitesi, P eksikliği ya da Mn taşınmasının engellenmesine neden olabilir. Cd toksisitesi tür ve cinse bağlı olmakla birlikte bitkilerdeki semptomları genellikle; bazı elementlerin (Ca, Mg, P ve K gibi) ve su alınmasının, taşınmasının ve kullanılmasının engellenmesidir. Kadmiyum toksisitesi su alınmasını engelleyerek bitkilerde kuraklık stresine benzer semptomların ortaya çıkmasına neden olur.

Kadmiyum, köklerde Fe(II) redüktaz enziminin inhibisyonuna neden olur ve demir eksikliğini görülmesine yol açar. Ayrıca nitrat redüktaz aktivitesini azaltarak nitrat absorpsiyonunu ve köklerde nitrat taşınmasını engeller. Metal toksisitesi plazma membranı geçirgenliğini etkileyerek su içeriğinin azalmasına neden olabilir. Cd'un su dengesi üzerindeki etkileri belirtilmiştir. Ayrıca Cd lipid peroksidasyonuna neden olarak membranın işlevselliğini bozar, CO<sub>2</sub> fikse eden enzimlerin aktivitesini azaltır ve klorofil sentezini engeller. Böylece kloroplast metabolizmasının bozulmasına neden olur.

Kadmiyum enzimatik ya da enzimatik olmayan antioksidanların aktivitesini azaltarak ya da serbest oksijen radikallerinin üretimini artırarak oksidatif strese yol açar .

Yaprak fotosentezi Cd stresine çok duyarlıdır. Kadmiyum, karboksilik enzimlerin, fosfoenol piruvat karboksilaz, ribulaz, 1,5- bifosfat karboksilaz aktivitesini azaltarak CO<sub>2</sub> asimilasyonunu azaltır.

Yüksek Cd seviyesi RNAaz aktivitesini azaltarak bitkilerde RNA içeriğinin artmasına neden olur. Ayrıca proteinler de kadmiyum hasarına uğrarlar. Sistein, aspartat, glutamat ve histidin de Cd'a çok duyarlıdır.

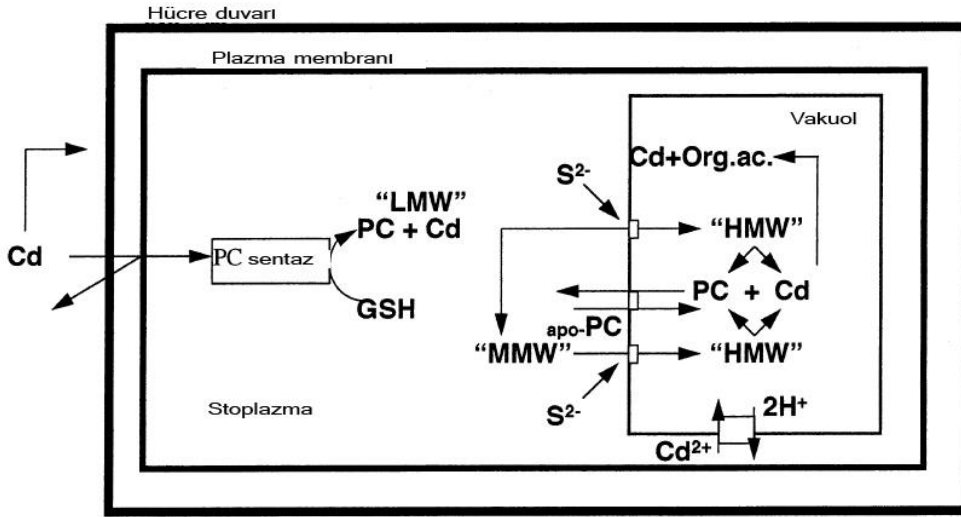
### Kadmiyum Toksisitesine Hücresel Düzeyde Tepkiler

Bitkiler, Cd stresine hücresel düzeyde şu mekanizmalar ile tepki gösterirler; immobilizasyon (hareketsizleştirme), hücre dışında tutma, fitoşelatin sentezi, belirli bölgelerde tutma, metalotiyonin sentezi, stres proteinleri sentezi, etilen sentezi.

Kadmiyum stresine karşı ilk tepki köklerde görülür; hücre duvarı ve kalloz, müsilaj gibi hücre dışı karbonhidratlar tarafından Cd hareketsiz hale getirilir. Kadmiyum iyonları, çalı fasulyesinin köklerinde ve yapraklarında hücre duvarının hisditil grupları ve pektik bölgeler tarafından bağlanır

Fitoşelatinler (PC); glutatyondan sentezlenen, ağır metalleri bağlayan  $\gamma$ -Glu-Cys polimerleridir. Fitoşelatinler, 2-11 adet tekrarlayan  $\gamma$ -Glu-Cys birimleri içerir ve metal şelatlayıcı fonksiyonu ile ağır metallerin vakuollerde depolanmasını kolaylaştırır. Genelde Cd, kükürt metabolizmasının farklı aşamalarına yüksek ilgi gösterir. İlk etkilerini ATP-sülfirilaz üzerinde yaparlar. Kadmiyum hücre içine girdiğinde hemen sülfür metabolizması ile ilişkili olan fitoşelatin sentezinde artış görülür. Fitoşelatinler Cd ile çeşitli kompleksler oluşturur.

Kadmiyumun detoksifikasyon yollarından biri de vakuolde hapsedilip Cd iyonlarının sitoplazmada serbest dolaşımının engellenmesidir. Kadmiyuma maruz kalma fitoşelatin sentezini uyarır ve hemen düşük moleküler ağırlıklı fitoşelatin-Cd kompleksi oluşur. Serbest  $Cd^{2+}$  iyonları,  $Cd^{2+}/2H^+$  antiport kanallarından vakuole girebilirler. Vakuol pH'sı asidik olduğu için yüksek molekül ağırlıklı kompleksler ayrışır. Kadmiyum sitrat, oksalat, malat gibi vakuol organik asitleriyle kompleks oluşturur.



**Şekil Hata!** Belgede belirtilen stilde metne rastlanmadı..2Kadmiyumun şelatlanması ve vakuolde tutulması. (PC fitoşelatini, GSH redükte glutasyonu, LMW düşük moleküler ağırlıklı bileşiği, MMW orta moleküler ağırlıklı bileşiği, YMW yüksek moleküler ağırlıklı bileşiği, Org. ac. organik asitleri ifade etmektedir.

Hayvanlarda, mavi-yeşil alglerde ve mantarlarda Cd ve ağır metaller sisteince zengin bileşikler olan metalotiyoninler tarafından detoksifiye edilir. Yüksek yapılı bitkilerde Cd uyarıtlı metalotiyoninler hakkında kesin kanıtlar yoktur. Bu nedenle metalotiyoninler Cd detoksifikasyonunda ikinci plandadır.

Tüm organizmalarda ağır metal, sıcaklık, tuzluluk gibi stres şartlarında, sıcaklık şok proteinleri (SŞP) ya da daha genel adıyla stres proteinlerinin sentezi görülür. Önemli stres proteinleri SŞP100, SŞP90, SŞP70, SŞP60 ve küçük SŞP (17-30 kDa) olmak üzere beş sınıfta toplanırlar. Bazı türlerde Cd'a maruz kalınması sonucu 10000-70000 Da moleküler ağırlığına sahip proteinlerin sentezi görülür. *Phaseolus vulgaris* köklerinde Cd stresi altında 42000 Da ağırlığa sahip proteinlerin sentezlendiği belirlenmiştir.

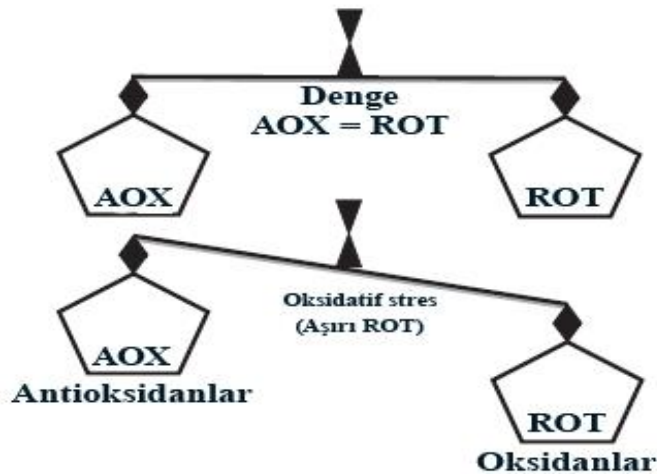
Kadmiyumun *Phaseolus vulgaris*'de etilen biyosentezini, çözünür ve çözünmez fenolik madde birikimini arttırdığı belirlenmiştir. Etilen üretimi guaiacol peroksidaz aktivitesini artırır. Kadmiyuma maruz kalmadan 10 - 15 saat sonra etilen sentezi doruk noktasına ulaşır ve daha sonra bir gün içinde yavaş yavaş eski seviyesine düşer. Kadmiyumun şelatlanması ve vakuollerde tutulmasına bağlı olarak serbest Cd derişiminin düşmesi ile birlikte etilen sentezi de azalır.

### Oksidatif Stres ve Reaktif Oksijen Türleri

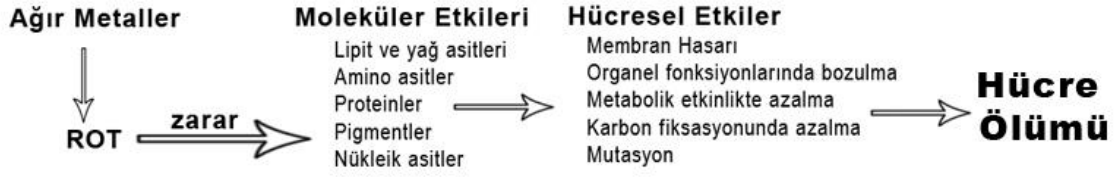
Oksidatif stres, canlı organizmalarda çeşitli ajanların faaliyeti sonucu prooksidatif ve antioksidatif reaksiyonlar arasındaki dengede meydana gelen kayma olarak tanımlanabilir. Sıcaklık, ağır metaller, patojen enfeksiyonu, kirlilik, ışık, aşırı tuzluluk, kuraklık, soğuk gibi bazı çevresel ve biyolojik faktörler oksidatif strese neden olabilir (Bartosz, 1997).

Bitkilerde, ROT aerobik metabolizmanın sekonder ürünleri olarak kloroplast, mitokondri ve peroksizomlarda sürekli üretilmektedir. Fakat ağır metaller ROT'nin oluşumunu artırır (Benavides ve ark., 2005). ROT üretimi ve yok edilmesi arasındaki denge kesinlikle kontrol altında tutulmalıdır. Abiotik stres faktörleri, ROT yakalayıcıları ve üretimi arasındaki dengeyi bozmaktadır.

ROT; lipit peroksidasyonuna, protein oksidasyonuna neden olarak ve nükleik asitlere zarar vererek birçok hücre fonksiyonu etkiler. ROT hücrelere zarar verebilmenin yanında yeni

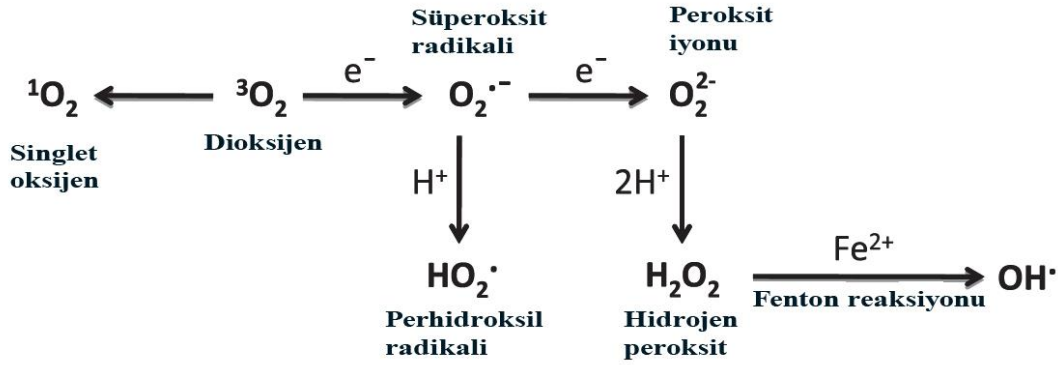


genlerin ekspresyonu gibi bazı tepkilere de yol açabilir.



ROT'nin sebep olduğu zararlar

Solunuma imkan veren ve enerji üretim sistemlerinde son elektron yakalayıcısı olarak kullanılan atmosferik O<sub>2</sub>, hücrelerde ROT'nin oluşmasına neden olur. Atmosferik O<sub>2</sub> nisbeten reaktif olmamasına rağmen O<sub>2</sub><sup>-</sup>, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, OH<sup>-</sup>, <sup>1</sup>O<sub>2</sub> gibi ROT'nin oluşumuna yol açar (Şekil 2. 5). Bakır, çinko gibi metallerin varlığında Haber-Weiss mekanizmasıyla ya da Fenton reaksiyonları ile OH<sup>-</sup> radikali oluşur. OH<sup>-</sup>, biyolojik dünyanın en reaktif ve en tehlikeli kimyasal türüdür (Gill ve Tuteja, 2010).



### Singlet Oksijen

Singlet oksijen, moleküler oksijenin elektronlarının yeniden düzenlenmesi yani enerji aktarımı ile meydana gelen formudur. Singlet oksijende spin kısıtlaması kalktığı için moleküler oksijene göre daha reaktiftir ve protein, DNA ve lipitleri doğrudan oksitleyebilir. Singlet oksijenin, sigma ve delta formu olmak üzere iki tipi vardır. Delta singlet oksijende iki adet çiftlenmemiş elektron bulunur ve bu uzun ömürlü esas formudur. Sigma singlet oksijende çiftlenmemiş elektron bulunmaz, enerjisi fazla, kısa ömürlüdür ve serbest radikal değildir.

Singlet oksijen fotosentez boyunca PSII'de sürekli üretilmektedir. Reaksiyon merkezi sitokrom b<sub>559</sub> ve D1, D2 proteinlerinin heterodimerleridir. Heterodimer, reaksiyon merkezinin klorofil P680, feofitin, elektron yakalayıcıları Q<sub>A</sub> ve Q<sub>B</sub> den oluşan fonksiyonel prostetik gruplarını bağlar.

### Hidrojen Peroksit

Hidrojen peroksit, oksijenin enzimatik olarak indirgenmesi ya da süperoksitlerin dismutasyonu sonucunda oluşur.

Demir, bakır gibi geçiş metallerinin varlığında; hidrojen peroksit Haber-Weiss Reaksiyonu ile hidroksil radikallerinin oluşmasına öncülük eder. Paylaşılmamış elektron

içermediği için kendisi reaktif olmayan hidrojen peroksit bu özelliğinden dolayı oksitleyici olarak kabul edilir.

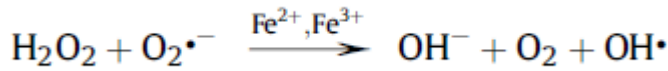
Haber-Weiss reaksiyonu;  $O_2^{\cdot-}$  ve  $H_2O_2$  etkileşimi ile yüksek reaktif özellik gösteren hidroksil radikallerinin olduğu reaksiyonlardır. Bu reaksiyon sonucunda enzimatik olarak, daha toksik radikaller oluşur.

### **Süper Oksit**

Süper oksit fotosentez sırasında kloroplastlarda  $O_2$ 'in kısmi indirgenmesi ya da elektron transferi ile oluşur. Başlıca üretim yeri PSI'in tilakoid membrana bağlı elektron yakalayıcılarıdır. Orta derecede reaktif olan süper oksitin yarılanma ömrü 2-4  $\mu s$ 'dir. Süper oksit oluşumu daha reaktif bir ROT olan hidroksil radikalinin oluşumunu tetikler. Süper oksit Fe (II) ile reaksiyona girerek sonuçta hidroksil radikalinin oluşmasını sağlayacak olan Haber-Weiss reaksiyonlarını başlatır.

### **Hidroksil Radikali**

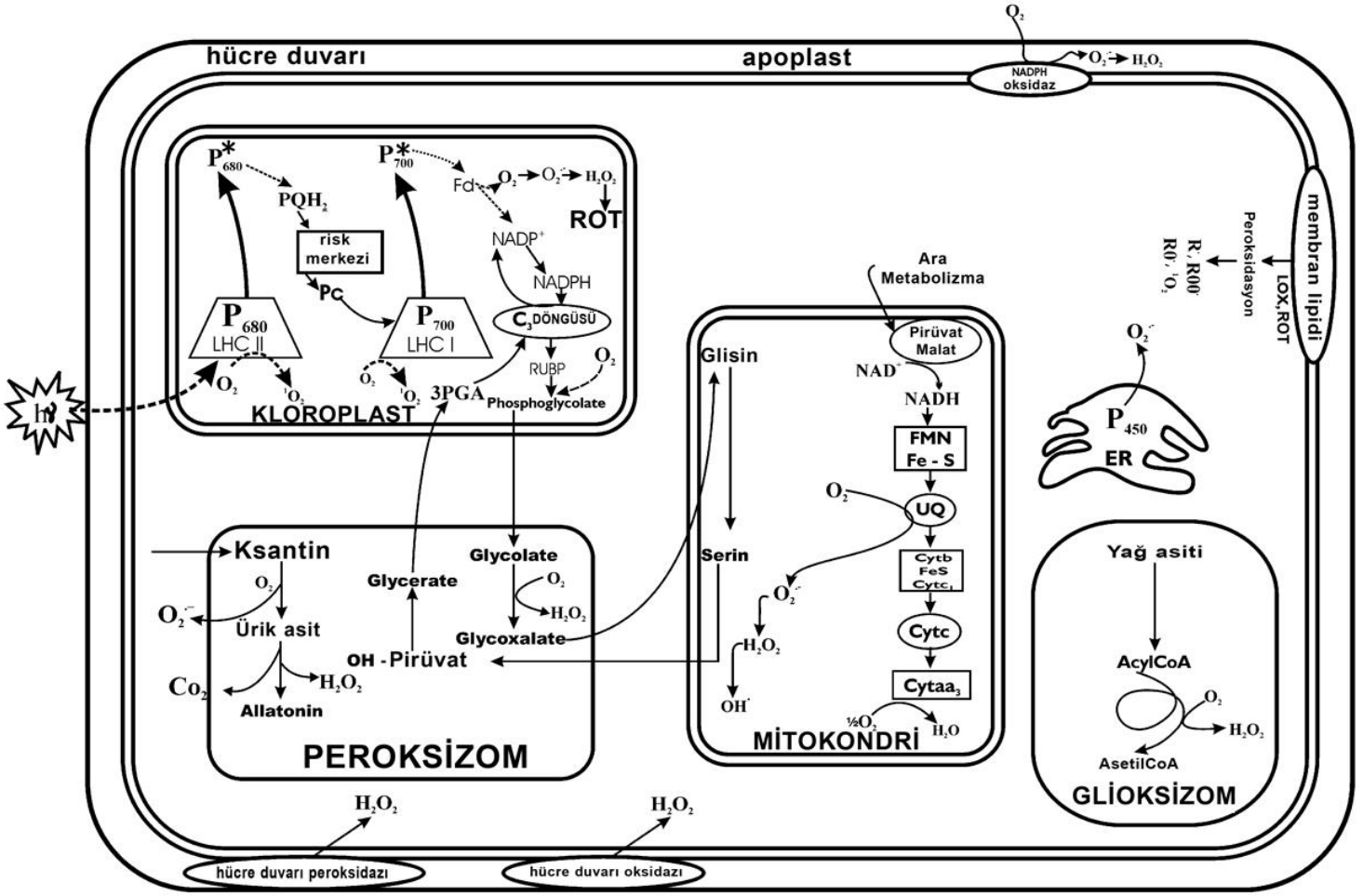
Hidroksil radikali biyolojik sistemlerde reaktif oksijen türleri içinde en aktif olanıdır ve genellikle geçiş metallerinin özellikle Fe(II) ve Fe(III)'un katalizörlüğünde gerçekleşen Fenton Reaksiyonları sonucu oluşur



Kısa yarılanma ömrüne sahip ve son derece reaktif olan hidroksil radikalleri karşılaştıkları ilk molekülle reaksiyona girerler (Genestra, 2007). Bu radikal için özel bir süpürücü yoktur ve DNA, RNA, proteinler dâhil olmak üzere tüm biyolojik moleküllerle tepkimeye girebilir

### **Reaktif Oksijen Türlerinin Üretimi**

Fotosentez yapan bitkiler diğer organizmalardan daha fazla oksidatif hasar riski taşır. Kloroplastlar ve peroksisomlar ve mitokondriler ROT'nin başlıca üretim bölgeleridir.



Şekil Hata! Belgede belirtilen stilde metne rastlanmadı..3. Bitki hücresinde ROT üretimi (Bhattacharjee, 2005)

### 1.1.1. Mitokondride Reaktif Oksijen Türlerinin Üretimi

Bitki mitokondrisi ROT hedefi olmanın yanında başlıca ROT üretim bölgelerindedir. Bitki mitokondrileri elektron taşıma sistemi (ETS) özel bileşenleri ve fotosespirasyon gibi süreçlerdeki fonksiyonları ile hayvan mitokondrilerinden önemli farklılıklar gösterir. Bitki mitokondrisinin çevresi fotosentez ürünleri olan  $O_2$  ve karbonhidratlar yönünden oldukça zengindir. Normal solunum şartları altında mitokondrilerde ROT üretimi gerçekleşir fakat çeşitli biyotik ve abiyotik stres şartları altında bu üretim oranı artış gösterir.

Solunum sırasında, kompleks I ve kompleks II başta olmak üzere mitokondriyal ETS'de elektron tutucu olarak  $O_2$  kullanılır. Böylece süper oksit iyonları oluşur. Mn-SOD süper oksiti hidrojen peroksit'e dönüştürür. Oluşan  $H_2O_2$  Fe ve Cu ile reaksiyona girerek fenton reaksiyonları sonucu  $OH^\cdot$  oluşturur.

### Kloroplastta Reaktif Oksijen Türlerinin Üretimi

Fotosentez ile kloroplastlarda üretilen  $O_2$ , fotosistemde rastgele elektron tutabilir; böylece  $O_2^\cdot$  oluşur. Çeşitli stres şartlarında kloroplastlarda ROT üretiminde artış meydana gelir. Normal olarak elektron akışı, fotosistem merkezinden  $NADP^{+}$ 'ya doğrudur.  $NADP^{+}$  elektron almasıyla



NADPH'a indirgenir ve Calvin döngüsüne girer ve son elektron alıcısı CO<sub>2</sub>'i indirger. ETS'nin aşırı yüklenmesi durumunda elektronların bir kısmı ferrodoksenden O<sub>2</sub>'ye sapar ve O<sub>2</sub>' oluşur .  
**Peroksizomda Reaktif Oksijen Türlerinin Üretimi**

Peroksizomlar çift katmanlı lipit zarla çevrili küresel mikrocisimciklerdir. Peroksizomlar hücrede ROT'nin üretildiği başlıca bölgelerden birisidir. Kloroplast ve mitokondri gibi peroksizomlarda da normal metabolizmanın ürünü olarak O<sub>2</sub>' radikali üretilir. Peroksizomlarda O<sub>2</sub>' iki bölgede üretilir . Bunlardan biri ksantin ve hipoksantinün ürik aside oksidasyonunu katalizleyen ksantin oksidazın bulunduğu organel matriksidir. Diğeri ise bir flavoprotein NADH ve sitokrom b'den oluşan küçük bir ETS barındıran peroksizom membranıdır.

Peroksizomlarda H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> ve O<sub>2</sub>' üretiminin artması hücre ölümüne neden olabilecek oksidatif hasara sebep olur. Fakat aynı zamanda peroksizomlarda üretilen H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> ve O<sub>2</sub>' düşük seviyelerinde, bitkilerde patojen uyarıtılı programlanmış hücre ölümleri için sinyal molekülü olarak rol oynar.

### **Lipit Peroksidasyonu**

Lipit peroksidasyonu (LPO) tüm canlılar için en zarar verici süreçtir. Çeşitli stres faktörleri altında, lipit yıkımını belirlemek için membran hasarı parametre olarak kullanılır. Lipit peroksidasyonu sırasında ketonlar, malondialdehit (MDA) ve küçük hidrokarbon parçaları oluşur. Bu bileşenlerden bazıları tiyobarbiturik asit ile reaksiyona girerek tiyobarbiturik asit reaktif maddeleri (TBARS) adı verilen renkli ürünler oluştururlar. Reaktif oksijen türü üretimi belirli bir seviyeyi aştığında hücre ve organel membranlarında LPO meydana gelir. Lipit peroksidasyonu oksidatif stres boyunca hücrenin normal fonksiyonlarını bozmakla kalmaz aynı zamanda lipit kaynaklı radikallerin üretimini de artırır. Lipit peroksidasyonu membran akışkanlığını azaltır ve sızdırmayı artırır. Ayrıca membran proteinlerinde hasara, iyon kanallarının, reseptörlerin ve enzimlerin inaktivasyonuna sebep olurlar. Lipit peroksidasyonu sonucunda 4-hidroksi -2-nonenal (HNE), MDA gibi aldehitler yanı sıra keto yağ asitleri de oluşur. Bitkiler abiyotik strese maruz kaldığında, ROT üretiminin artması nedeniyle LPO'nun ve farklı bitkilerde Cd stresi altında lipit peroksidaz birikiminin önemli ölçüde arttığı gözlenmiştir.

### **Protein Oksidasyonu**

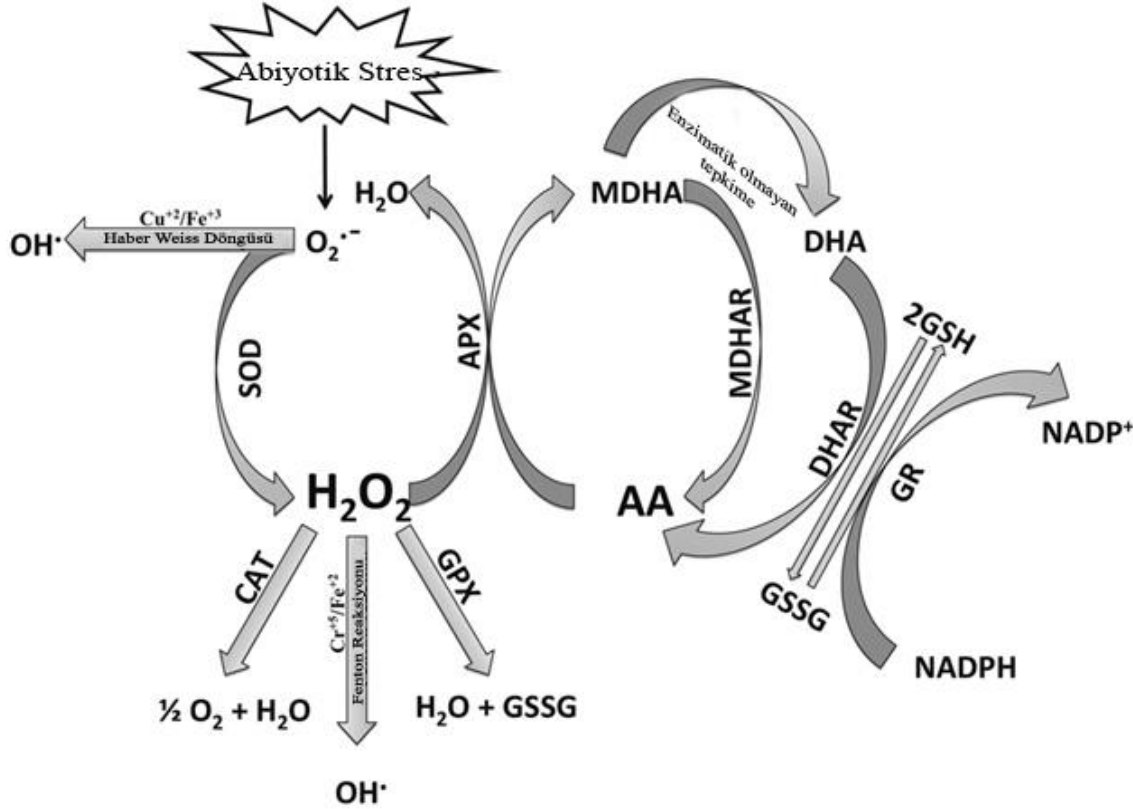
Protein oksidasyonu oksidatif stresin yan ürünleri ya da ROS tarafından indüklenen proteinin kovalent modifikasyonu olarak tanımlanmıştır. Pek çok protein oksidasyon tipi aslında geri dönüşümsüzdür. Ancak sülfürlü amino asit içeren birkaç tanesinin oksidasyonu geri dönüşümlüdür. Protein karbonilasyonu geniş çapta protein oksidasyon belirteci olarak kullanılır. Protein karbonilasyonu amino asitler arasındaki bağların doğrudan oksidasyonu yüzünden oluşabilir. ROS sentez ve etki yeri neresi olursa olsun , thiol grupları ve sülfürlü amino asit içeren proteinler muhtemel ROS hedefleridir. Cys ve Met özellikle <sup>1</sup>O<sub>2</sub> ve OH' ile oldukça reaktiftir.

### **DNA Oksidasyonu**

Bitki DNA'sı çok sağlamdır fakat abiyotik ya da biyotik stres sonucu hasar görebilir. Yüksek ROT seviyesi hücresel yapılara, nükleik asitlere, lipit ve proteinelere zarar verebilir. OH' , DNA'nın yapısında yer alan pürin, pirimidin bazıları, DNA'nın deoksiriboz omurgası gibi bütün moleküllerde hasara sebep olabilir. <sup>1</sup>O<sub>2</sub> öncelikli olarak guanin ile reaksiyona girer; H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> ve O<sub>2</sub>' ise hiçbir DNA bileşeni ile reaksiyona girmez. Reaktif oksijen türleri DNA'da baz silinmeleri, oksidasyon ve alkilasyon gibi baz modifikasyonlarına sebep olabilir. DNA'nın hasar görmesi organizmanın büyüme ve gelişmesini etkileyen fotosentetik proteinlerin hasar görmesine, hücre membranının yıkımına, protein sentezinin azalması gibi fizyolojik etkilere neden olur.

## Antioksidan Savunma Sistemi

Bitkilerin yüksek sıcaklıklar, ağır metaller, kuraklık, aşırı su, hava kirliliği, besin noksanlığı ya da tuz stresi gibi elverişsiz çevre şartlarına maruz kalması  $^1O_2$ ,  $O_2^-$ ,  $H_2O_2$  ve  $OH^\cdot$  gibi reaktif oksijen türlerinin üretimini artırabilir. Bitkiler kendilerini bu toksik oksijen ara ürünlerine karşı korumak için hücrelerinde ve kloroplast, mitokondri, peroksizom gibi organellerinde antioksidan savunma sistemlerini kullanırlar. Bir çok araştırma hücresel antioksidan mekanizmasının uyarılmasının çeşitli streslere karşı koruma için önemli olduğunu kanıtlamıştır. Antioksidant savunma sisteminin bileşenleri enzimatik ya da enzimatik olmayan antioksidanlardır.



ROT ve Antioksidan Savunma Mekanizması

### Süperoksit Dismutaz (SOD, E.C. 1.15.1.1)

SOD oksidatif stres görülebilen tüm hücre içi bölgelerde bulunur ve en etkili enzimatik antioksidandır. Çeşitli çevresel stresler ROT üretiminde artmaya neden olmaktadır. Artan ROT seviyesine karşı ilk savunma hattını SOD oluşturur. Bu nedenle bitki stres toleransında çok önemlidir. Süperoksit dismutaz,  $O_2^-$  dismutasyonunu katalizleyerek bir  $O_2^-$ 'nin  $H_2O_2$ 'ye indirgenmesini diğerinin ise  $O_2$ 'ye oksitlenmesini sağlar.  $O_2^-$ 'yi ortadan kaldırarak Haber-Weiss reaksiyonları ile  $OH^\cdot$  oluşumunu önler. Bu reaksiyon doğal dismutasyondan 10000 kat daha hızlıdır. Süperoksit dismutaz metal kofaktörlerine göre üç sınıf altında toplanır, bu tipler farklı hücresel bölgelerde bulunan Cu/Zn -SOD, Mn-SOD ve Fe-SOD'dur (Gill ve Tuteja, 2010). *Arabidopsis thaliana*'da üç Fe-SOD geni (FSD1), üç Cu/Zn-SOD geni (CSD1, CSD2, CSD3) ve bir Mn-SOD geni (MSD1) bulunur (Kliebenstein ve ark., 1999). Bazı SOD izoenzimleri KCN ve  $H_2O_2$ 'ye duyarlıdır ve buna dayalı ters boyama yöntemi ile SOD izoenzimlerinin aktivitesi belirlenebilir. Mn-SOD bu inhibitörlerin ikisine de dirençliken Fe-SOD KCN'ye dirençli,  $H_2O_2$ 'ye duyarlıdır. Cu/Zn-SOD ise her iki inhibitöre de duyarlıdır. Mn-SOD ökaryotik hücrelerin mitokondrilerinde ve peroksizomlarda, Cu/Zn-SOD sitosolde ve

yüksek yapılı bitkilerin kloroplastlarında bulunur. Bitkilerde Fe-SOD nadiren bulunur. Fe-SOD içeren bitkilerde bu enzim kloroplastlarda bulunur.

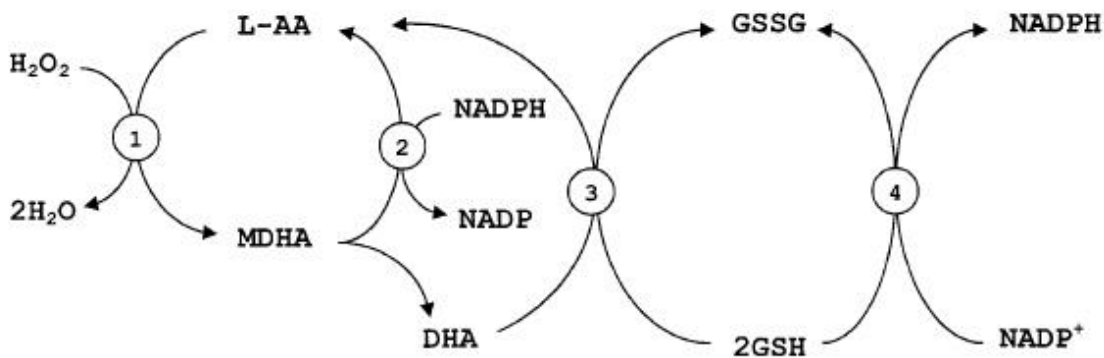
SOD izoenzimleri ve buldukları bölgeler

SOD izoenzimleri	Lokalizasyon	Direnç	Duyarlılık
Fe-SOD	Kloroplast	KCN	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>
Mn-SOD	Mitokondri ve peroksizomlar	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> ve KCN	
Cu/Zn-SOD	Kloroplast ve sitosol		H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> ve KCN

### Askorbat Peroksidaz (APX, E.C. 1.11.1.11)

Askorbat peroksidaz yüksek bitkilerde, alglerde ve diğer organizmalarda ROT'nin temizlenmesinde ve hücrenin korunmasında önemli rol oynar. Askorbat peroksidaz H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>'yi iki adet suya parçalar ve askorbat-glutatyon döngüsünde yer alır. Askorbat peroksidazın 5 farklı izoenzimi vardır. Bunlar, tilakoid (tAPX) ve gliksizom membran formları (gmAPX) yanı sıra kloroplast stromal çözümlü form (sAPX), sitololik form (cAPX)dir. Askorbat peroksidazın H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>'ye CAT, POD'dan daha yüksek ilgisi vardır. Stres sırasında ROT'nin temizlenmesinde kritik bir role sahiptir. Farklı stres koşulları altında APX ekspresyonu artar. Kadmiyum stresi altında *Ceratophyllum demersum*, *B. juncea*, *T.aestivum* ve *V. mungo* yapraklarında APX aktivitesinin arttığı saptanmıştır.

Askorbat peroksidaz H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>'yi suya indirgerken elektron vericisi olarak askorbatı (AA) kullanır ve ardında AA, monodehidroaskorbata (MDHA) oksitlenir. Monodehidroaskorbat kendiliğinde dehidroaskorbata (DHA) ya da AA'a indirgenebilir veya yükseltgenebilir. Ayrıca MDHA, MDHA redüktaz tarafından doğrudan AA'a indirgenebilir. Bu işlem sırasında MDHA, NADPH'ı elektron vericisi olarak kullanır. DHA redüktaz, DHA'ı indirgerken glutatyonu (GSH) kullanır ve oksitlenmesine sebep olur. Oksitlenen GSH, GSH redüktaz tarafından indirgenirken NADPH'da indirgenir. Böylece askorbat-glutatyon döngüsü ile toksik seviyelerde H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> birikimi engellenir.



- 1 Askorbat peroksidaz
- 2 Monodehidroaskorbat redüktaz
- 3 Dehidroaskorbat redüktaz
- 4 Glutatyon redüktaz

Askorbat-glutasyon döngüsü (Davey ve ark., 2000)

### **Katalaz (CAT, E.C. 1.11.1.6)**

CAT, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>'i doğrudan H<sub>2</sub>O ve O<sub>2</sub>'e parçalayabilir. Katalaz stres şartları altında ROT detoksifikasyonu için mutlaka gereklidir. Ayrıca CAT tüm enzimler arasında en yüksek turnover oranına sahip olanıdır, bir CAT molekülü bir dakikada 6 milyon H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> molekülünü H<sub>2</sub>O ve O<sub>2</sub>'e dönüştürebilir. Katalaz peroksizomlarda ortaya çıkan ROT'nin tutulması için önemlidir. Yüksek yapılı bitkilerdeki CAT izoenzimleri hakkında oldukça çok bilgi mevcuttur; örneğin *H. vulgare*'de 2, *Helianthus annuus* kotiledonlarında 4 izoformu mevcuttur.

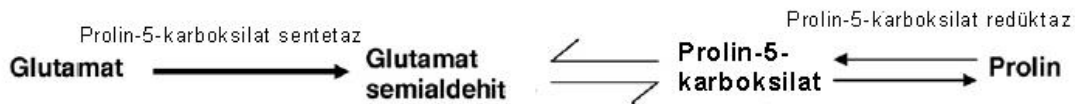
### **Guaiacol Peroksidaz (GPOX, E.C. 1.11.1.7)**

Guaiacol peroksidaz indol-3-asetik asite (IAA) parçalanır ve lignin biyosentezinde rol oynar. Ayrıca H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>'i parçalayarak biyotik strese karşı koruma görevi yapar. Guaiacol peroksidaz elektron vericisi olarak guaiacol gibi aromatik bileşikleri kullanır. Guaiacol peroksidaz aktivitesi stres şartları ve bitki türüne göre değişiklik gösterir

### **Prolin (Pro)**

Prolin güçlü bir antioksidan ve programlanmış hücre ölümü önleyicidir. Prolin mikroorganizmalarda, bitkilerde ve hayvanlarda ROT'nin olumsuz etkilerini azaltır. Prolin tuz, metal ve kuraklık stresi altındaki bitki ve alglerde ROT'ni süpürme yanında önemli bir redoks sinyal molekülüdür. Ayrıca patates gibi bazı bitkilerde önemli bir osmotik düzenleyicidir. Domates gibi diğer bitkilerde ise toplam osmotik düzenleyicilerin çok az bir kısmı prolindir.

Prolin sentezinin ilk adımı glutamatın fosforilasyonudur. Bitkilerde pirolin-5-karboksilat sentetaz glutamatın, glutamat- $\gamma$ -semialdehite dönüşmesini katalizler. GSA kendiliğinden pirolin-5-karboksilata (P5C) dönüşür. P5C, P5C redüktaz tarafından proline indirgenir

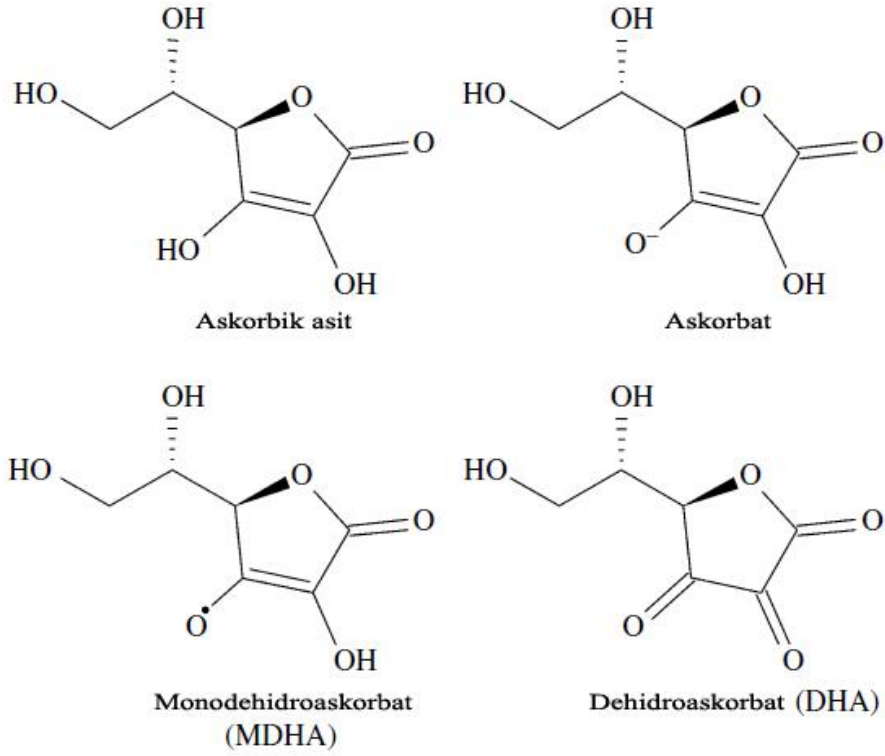


### **Prolin sentezi ve yıkılması**

Bitkilerde Pro sadece glutamattan sentezlenmez, arginine, ornithin yoluyla da sentezlenebilir

### **Askorbik Asit (Vitamin C)**

Askorbik asit (AA), kuru tohumlar hariç neredeyse bütün bitki dokularında meydana gelir. Askorbik asit derişimi yapraklarda ve meristemde köklerden daha yüksektir. Özellikle turuncgillerin meyveleri olmak üzere bazı bitkilerin meyvelerinde yüksek AA derişimi görülür. Ancak her bitkide AA derişimi meyvelerde yapraklardan daha yüksek değildir. Askorbik asit hücre duvarı dahil tüm hücre içi bölgelerde görülür fakat vakuollerde düşük derişimlerde bulunur. Askorbik asit hücrede çeşitli faaliyetleri gerçekleştirirken indirgenir veya yükseltgenir.



#### Askorbik asitin yapısı ve oksidasyon ürünleri

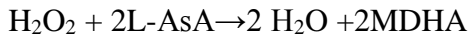
Askorbik asit (AA), ROT'nin sebep olduğu hasarı azaltıcı ya da önleyici rol oynayan, bol bulunan, suda çözünebilir ve güçlü bir antioksidandır.

Askorbik asit bitkilerde; enzim kofaktörü, antioksidan, oksalat ve tartarat sentezinde rol oynamasının yanında fotosentezde de görevlidir.

Askorbik asit önemli birçok enzimatik reaksiyonda enzim kofaktörü olarak yer alır. Bu enzimler, aktif bölgelerinde demir ya da bakır bulunan mono- veya dioksijenazlardır. Bu enzimler maksimum aktivite gösterebilmeleri için AA'ye ihtiyaç duyarlar.

Askorbik asit singlet oksijen, hidrojen peroksit, süperoksit, hidroksil radikali gibi ROT ile hızlıca reaksiyona girebilmektedir ve bunların detoksifiye edilmesinden sorumludur.

Askorbik asit plazma membranı ve kloroplastlarda elektron taşınmasında, elektron alıcı/vericisidir. Askorbik asit kloroplastlarda APX'ler için substrat teşkil eder. Tilakoidlerde meydana gelen peroksitlerin süpürülmesini sağlar.



## **BİTKİ BİYOTEKNOLOJİSİ**

### **Bitki Doku Kültürü Uygulamaları**

Bitki doku kültürü aseptik şartlarda, yapay bir besi ortamında, bütün bir bitki, hücre, doku veya organlardan yeni doku, bitki ya da bitkisel ürünlerin üretilmesidir.

Yeni çeşitler geliştirmek, varyete elde etmek ya da nesli tehdit altında olan ve doğal üreme yollarında sorun olan bitkilerin üretimini ve neslin devamını sağlayabilmek amacı ile doku kültürü uygulamalarından yararlanır.

Bitki doku kültürü uygulamalarında temel konu, rejenerasyondur.:

Meristematik hücrelerden rejenerasyon.

Meristematik olmayan somatik hücrelerden rejenerasyon

Mayoz bölünme geçirmiş gametlerden rejenerasyon

### **Bitki doku kültürü uygulamalarının bitki ıslahında kullanımı**

- a. Türler arası melezlemelerden sonra embriyo kültürü
- b. Haplois bitki üretimi için anter ve ovul kültürü
- c. Somaklonal varyasyon
- d. In vitro seleksiyon
- e. In vitro döllenme
- f. In vitro germplazm muhafazası
- g. Somatik hücre melezlemesi
- h. Gen transferi

### **Bitki doku kültürünün ticari ve ıslah dışı uygulamaları**

- a. Hastaliksız bitki elde edilmesinde meristem kültürü
- b. Mikroçoğaltım
- c. Sentetik tohum üretimi
- d. Sekonder metabolit üretimi
- e. Kimeralar ( bir bitkiyi oluşturan tüm genleri taşımaması durumu)

### **Bitki Doku kültürlerinin temel araştırmalardaki uygulamaları**

Doku kültürü, protoplast izolasyonu ve füzyonu, hücre, doku ve bitki beslenmesi, sitogenetik çalışmalar, morfogenez gibi temel araştırmalarda da kullanılmaktadır.

**Bitki doku kültürü uygulamalarında laboratuvar düzeni ve gerekli malzeme ve cihazlar**

## **Sterilizasyon**

### **YARARLANILAN KAYNAKLAR**

**Bitki Fizyolojisi**

**Prof. Dr. Asım Kadıođlu**

**Bitki Fizyolojisi**  
**(Üçüncü Baskıdan çeviri)**

**Lincoln Taiz, Eduardo Zeiger**  
**Çeviri Editörü Prof. Dr. İsmail Türkan**

**Plant Physiology**

**Frank B. Salisbury, Cleon W. Ross**

**Bitki Büyüme Ve Gelişme Fizyolojisi**

**Hasan Çetin Özen, Ahmet Onay**

**Plant Cell Culture**

**R.A. Dixon**

**Bitki Biyoteknolojisi 1.**

**Ekrem Gürel**