Muhammed TOPTAŞ

Ankara Üniversitesi
Ziraat Fakültesi Yayınları: 1153
Ders Kitabı: 323

Mustafa Demirkaya
KAYA

BİTKİ FİZYOLOJİSİ

3. Baskı
(Değiştirilmiş ve Genişletilmiş)

//Muhammed TOPTAŞ//

Yazan:
Prof. Dr. Burhan KACAR
A. Ü. Ziraat Fakültesi Toprak Bölümü Öğretim Üyesi
ve
Ankara Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Müdürü

açıklanmıştır. Bitkilerde besin maddeleri alınımı 3. bölümde sunulmuştur. En son araştırma sonuçlarına dayanılarak bitkilerin besin maddelerini nasıl ve ne şekilde aldıkları açıklanmış ve besin maddeleri alımını etkileyen etmenler teker teker ele alınarak incelenmiştir. Dördüncü bölümde suyun, mineral tuzların ve organik bileşiklerin bitkide taşınmaları açıklanmış, beşinci böiümde ise bitkilerde suyun yitirilmesi sunulmuştur. Bitkilerde organik madde yapımı (Fotosentez) 6. böl[illegible]erilmiştir. Fotosentezin tanımı, önemi ve tarihi gelişimi kısaca [illegible]dıktan sonra çok karmaşık olan bu ol[illegible] da yer alan ve olayı olu[illegible]an etmenler bu günkü bilgilerin ışığı altında incelenmiştir. Bitkilerde solunum 7. bölümde sunulmuştur. Aerobik ve anaerobik solunumun mekanizması, oluş şekli ayrıntılarıyla açıklanmış, sonra solunum ile fotosentez karşılaştırılmış ve solunuma etki yapan etmenler açıklanmıştır.

Yerli ve yabancı çok sayıda kaynaktan yararlanılarak hazırlanan bu kitaptan, Bitki Fizyolojisi ile Bitki Biyokimyası derslerini okuyan Fakülte ve Diploma Sonrası Yüksek Okul öğrencileri ile Bitki Besleme, Bitki Fizyolojisi, Toprak ilmi, Tarla ve Bağ–Bahçe bitkileri yetiştiriciliğiyle ilgili alanlarda çalışan araştırmacılar büyük ölçüde yararlanabilir. Değişik bölümlerin hazırlanmasında yararlanılan yapıtlar "Literatür" başlığı altında ve bölüm sonlarında toplu olarak verilmiştir. Okurlara kolaylık sağlaması yönünden Yazar ve Konu Dizinleri kitabın sonunda ayrı başlıklar halinde sunulmuştur.

Bu kitabın, Fakülte öğrencileri ile Diploma Sonrası Yüksek Okul öğrencilerine, meslektaşlara ve konuya ilgi duyanlara yararlı olması en büyük dileğimdir. Bu kitapla ilgili eleştiri ve uyarılar şükranla karşılanacak ve ilerdeki çalışmalarımda önemle dikkate alınacaktır.

Burhan KACAR

İÇİNDEKİLER

ÖNSÖZ V

1. BİTKİ TOHUMLARI ve ÇİMLENME 1

1.1. Tohumların Yapısı 1
1.2. Tohumların Çimlenmesi 7
1.3. Çimlenmede Kimyasal Değişiklikler 11
1.4. Çimlenme İçin Gerekli Çevre Koşulları 20
1.4.1. Su 22
1.4.2. Sıcaklık 23
1.4.3. Oksijen 24
1.4.4. Işık 25
1.5. Tohumların Yaşam Süreleri 27
1.6. Çimlenme Durgunluğu (Dormansi) 30
1.6.1. Tohum Kabuğunun Suyu Geçirmemesi 31
1.6.2. Tohum Kabuğunun Oksijeni Geçirmemesi 31
1.6.3. Embriyonun Gelişmesini Tohum Kabuğunun Mekanik Olarak Önlemesi 32
1.6.4. Embriyonun Tam Gelişmemiş Olması 34
1.6.5. Embriyonun Durgun (Dormant) Olması 34
1.6.6. Çimlenme Önleyicileri (İnhibitörleri) 35
1.7. İkincil Çimlenme Durgunluğu 36
1.8. Tohumlarda Çimlenme Durgunluğunu Giderme Yöntemleri 37
1.8.1. Tohum Kabuğunun Etkilenmesi 37
1.8.2. Düşük Sıcaklık 38
1.8.3. Sıcaklıktaki Değişmeler 38
1.8.4. Işık 39
1.8.5. Basınç 39
1.8.6. Büyüme Düzenleyicileri 39
Kaynakça 40

2. ENZİMLER ve İŞLEVLERİ 43

2.1. Enzimler ve Katalizörler 43
2.2. Enzimlerin İsimlendirilmesi 44

2.3. Enzimlerin Sınıflandırılması 45
2.4. Enzimlerin Etki Mekanizması 52
2.5. Enzimlerin Yapısı 53
2.6. Enzimlerin Bitkide Bulundukları Yerler ve Dağılışları 67
2.7. Enzimlerin Etkinliği Üzerine Etki Yapan Etmenler 68
2.7.1. Madde Miktarı 68
2.7.1. Tepkime Ürünleri Miktarı 68
2.7.3. Enzim Miktarı 68
2.7.4. Hidratasyon 68
2.7.5. Sıcaklık 60
2.7.6. Hidrojen İyonu Konsantrasyonu (pH) 70
2.7.7. Aktivatörler 70
2.7.8. Önleyiciler (İnhibitörler) 72
Kaynakça 73

3. BİTKİ KÖKLERİ ve KÖK SİSTEMLERİ 75
3.1. Köklerin Yapısı 76
3.2. Köklerin Absorpsiyon Yöreleri 80
3.3. Kök Tüyleri 81
3.4. Kök Sistemlerinin Toprakta Dağılışı 84
3.5. Kök Salgıları 89
3.6. Birarada Yetiştirilen Bitkilerde Köklerin Karşılıklı Yararlı ve Zararlı Etkileri 92
3.6.1. Yararlı Etkiler 93
3.6.2. Zararlı Etkiler 95
3.7. Köklerin Katyon Değişim Özellikleri 98
3.8. Kök Gelişmesi Üzerine Etki Yapan Etmenler 103
3.8.1. Toprak Nemi 103
3.8.2. Toprak Havası 106
3.8.3. Toprak Sıcaklığı 107
3.8.4. Toprak Tekstürü 108
3.8.5. Karbonhidratların Kök Sistemine Taşınması 109
3.8.6. Bitki Besin Maddeleri 109
Kaynakça 116

4. BİTKİLERİN SU ALIMI 121
4.1. Suyun Özellikleri 123
4.2. Bitkilerde Su ve Mineral Maddelerin Alınma ve Taşınmalarında Cereyan Eden Asal Olaylar 129
4.2.1. Difüzyon 129
4.2.1.1. Gazların Difüzyonu 130
4.2.1.2. Difüzyon Basıncı 131

4.2.1.3. Gazların Difüzyon Hızına Etki Yapan Etmenler 133
4.2.1.4. Sıvılardaki Maddelerin Difüzyonu 134
4.2.2. Osmozis 135
4.2.2.1. Osmotik Basınç 137
4.2.2.2. Turgor Basıncı 138
4.2.2.3. Difüzyon Basıncı Farkı 139
4.2.2.4. Osmotik Basıncın Belirlenmesi 143
4.2.2.5. Elektro - osmozis 144
4.2.2.6. Plazmolizis 145
4.2.3. Şişme 146
4.2.3.1. Şişme İçin Gerekli Koşullar 147
4.2.3.2. Şişme Basıncı 148
4.2.3.3. Şişme Üzerine Etki Yapan Etmenler 149
4.2.3.4. Şişmede Hacim ve Enerji Değişiklikleri 151
4.3. Bitkilerde Su Absorpsiyonu 151
4.3.1. Pasif Absorpsiyon 152
4.3.2. Aktif Absorpsiyon 153
4.4. Bitkilerde Su Alımını Etkileyen Etmenler 154
4.4.1. Çevresel Etmenler 154
4.4.1.1. Toprak Suyunun Yarayışlılığı 154
4.4.1.2. Toprak Çözeltisinin Konsantrasyonu 156
4.4.1.3. Toprak-Sıcaklığı 156
4.4.1.4. Toprak Havalanması 157
4.4.2. Bitkisel Etmenler 158
4.5. Bitkilerin Kök Üstü Organları Tarafından Suyun Absorpsiyonu 159
4.6. Su Stresinin Bitkilerde Fizyolojik Sonuçları 159
Kaynakça 161

5. BİTKİLERİN BESİN MADDELERİ ALIMI 165
5.1. Toprak Çözeltisi 165
5.2. Toprakta Katyon ve Anyonların Adsorpsiyonları ve Değişimleri 168
5.2.1. Katyon Adsorpsiyonu ve Değişimi 168
5.2.2. Anyon Adsorpsiyonu ve Değişimi 173
5.3. Toprakta İyonların Kök Etki Alanına Taşınmaları 175
5.4. Toprakta Adsorbe Edilmiş Halde Bulunan Bitki Besin Maddelerinin Alınması 177
5.4.1. Karbonik Asit Kuramı 177
5.4.2. Kontrak Değişim Kuramı 179
5.5. İyonların Alınma Mekanizmaları 181
5.5.1. Pasif Absorpsiyon 182

5.5.1.1. İyon Değişimi ... 184
5.5.1.2. Donnan Dengesi ... 185
5.5.2. Aktif Absorpsiyon ... 187
5.5.3. Taşıyıcı Kuramı ... 188
5.6. Bitkilerde Besin Maddeleri Alımını Etkileyen Etmenler ... 200
5.6.1. Havalanma ... 200
5.6.2. Sıcaklık ... 201
5.6.3. Işık ... 202
5.6.4. pH ... 204
5.6.5. Bitkinin Mineral Madde Kapsamı ... 206
5.6.6. İyonların Karşılıklı Etkileri ... 207
5.6.7. Bitki Çeşidi ... 208
5.6.8. Bitkinin Büyüme Durumu ... 210
5.7. Yapraklarla İyon Alımı ... 210
Kaynakça ... 214

6. BİTKİLERDE SUYUN, MİNERAL TUZLARIN ve ORGANİK BİLEŞİKLERİN TAŞINMASI ... 219
6.1. Suyun Taşınması ... 219
6.1.1. Ksilem Dokusunun Yapısı ... 221
6.1.1.1. Trakeri Elementler ... 221
6.1.1.2. Ksilem Fiberleri ... 224
6.1.1.3. Ksilem Parankiması ... 224
6.1.2. Suyun Ksilem İletim Borularına Taşınması ... 224
6.1.3. Suyun İletim Borularında Taşınma Mekanizması ile İlgili Kuramlar 226
6.1.3.1. Kök Basıncı Kuramı ... 228
6.1.3.2. Vital Kuram ... 230
6.1.3.3. Kohezyon - Basınç Eksikliği Kuramı ... 231
6.1.4. Bitkilerde Suyun Yukarı Doğru Taşınma Hızı ... 235
6.1.5. Bitkilerde Suyun Yukardan Aşağı Doğru Taşınması ... 235
6.2. Mineral Tuzların Taşınması ... 235
6.2.1. Mineral Tuzların İletim Dokusuna Gelişi ... 235
6.2.2. Floem Dokusunun Yapısı ... 238
6.2.2.1. Kalburlu Elementler ... 239
6.2.2.2. Arkadaş Hücreleri ... 240
6.2.2.3. Floem Lifleri ... 240
6.2.2.4. Floem Parankiması ... 241
6.2.2.5. Floem - İşın Hücreleri ... 241
6.2.3. Mineral Tuzların Ksilemde Taşınmaları ... 241
6.2.4. Mineral Tuzların Yatay Taşınması ... 242

6.2.5. Mineral Tuzların Floemde Taşınması ... 243
6.2.6. Mineral Tuzların Bitkilerde Yaprak Dışına Taşınması ... 244
6.3. Organik Bileşiklerin Taşınması ... 245
6.3.1. Floemde Taşınan Organik Bileşikler ... 245
6.3.1.1. Karbonhidratlar ... 245
6.3.1.2. Azotlu Bileşikler ... 245
6.3.2. Fotosentez Ürünlerinin Kloroplast Dışına Taşınması ve Floeme Yüklemesi ... 247
6.3.3. Organik Bileşiklerin Floemde Taşınma Yönü ... 247
6.3.3.1. Yukardan Aşağı ve Aşağıdan Yukarı Taşınma ... 250
6.3.3.2. Tanjansiyel Yönde Yanal Taşınma ... 250
6.3.3.3. Radyal Yönde Yanal Taşınma ... 251
6.3.4. Organik Bileşiklerin Taşınma Hızı ... 254
6.3.5. Organik Bileşiklerin Floemde Taşınma Mekanizması ... 254
6.3.5.1. Kitle Akımı Kuramı ... 255
6.3.5.2. Protoplazmik Akım Kuramı ... 255
6.3.6. Bitkilerde Organik Bileşiklerin Taşınmalarını Etkileyen Etmenler 261
6.3.6.1. Sıcaklık ... 262
6.3.6.2. Işık ... 262
6.3.6.3. Metabolik Önleyiciler (İnhibitörler) ... 264
6.3.6.4. Konsantrasyon Gradientleri ... 266
6.3.6.5. Mineral Madde Noksanlıkları ... 266
6.3.6.6. Hormonlar ... 266
Kaynakça ... 267

7. BİTKİLERDE SU YİTMESİ ... 268
7.1. Buhar Halinde Su Yitmesi (Transpirasyon) ... 273
7.1.1. Transpirasyon Birimi ve Hızı ... 273
7.1.2. Transpirasyonun Ölçülmesi ... 275
7.1.2.1. Tartı Yöntemleri ... 277
7.1.2.2. Yitirilen Su Buharının Tutulduğu ve Belirlendiği Yöntem ... 277
7.1.2.3. Potometre Yöntemi ... 279
7.1.2.4. Kobalt Klorür Yöntemi ... 280
7.1.3. Bitki Gelişmesinde Transpirasyonun İşlevleri ... 280
7.1.3.1. Bitkilerde Suyun Taşınmasında Transpirasyonun İşlevi 281
7.1.3.2. Bitkilerde Mineral Tuzların Taşınmalarında Transpirasyonun İşlevi ... 282
7.1.3.3. Işık Enerjisinin Etkisinin Azaltılmasında Transpirasyonun İşlevi ... 282
7.1.4. Transpirasyona Etki Yapan Etmenler ... 283
... 284

7.1.4.1. Bitkisel Etmenler 285
7.1.4.2. Çevresel Etmenler 299
7.2. Sıvı Halde Su Yitmesi (Gutasyon) 304
Kaynakça 306

8. BİTKİLERDE ORGANİK MADDE YAPIMI (FOTOSENTEZ) 309
8.1. Fotosentezin Tanımı, Önemi ve Tarihi Gelişimi 309
8.2. Işık Enerjisi 313
8.3. Fotosentezde Görev Yapan Pigmentlerin Özellikleri, Kimyası ve Sentezi 315
8.3.1. Klorofil Pigmentleri 316
8.3.1.1. Genetik Etmenler 319
8.3.1.2. Işık 319
8.3.1.3. Oksijen 320
8.3.1.4. Karbonhidratlar 320
8.3.1.5. Azot 320
8.3.1.6. Magnezyum 320
8.3.1.7. Öteki Mineral Maddeler 321
8.3.1.8. Sıcaklık 321
8.3.1.9. Su 321
8.3.2. Karotinoid Pigmentler 321
8.3.3. Fikobilinler 322
8.4. Kloroplastlar 323
8.5. Fotosentezde Görev Yapan Başka Bileşikler 325
8.5.1. Sitokromlar 325
8.5.2. Plastokinonlar 325
8.5.3. Ferredoksin 327
8.5.4. Plastosiyanin 328
8.6. Fotosentezde Cereyan Eden Asal Tepkimeler 328
8.6.1. Işık Tepkimeleri ve Elektron Aktarımı 329
8.6.2. Karanlık Tepkimeleri (CO_2 Özümlemesi) 337
8.6.2.1. C-3 Bitkilerinde Karbondioksit Özümlemesi (Calvin-Benson Mekanizması) 339
8.6.2.2. C-4 Bitkilerinde Karbondioksit Özümlemesi (Hatch-Slack Mekanizması) 342
8.6.2.3. Kam Bitkilerinde Karbondioksit Özümlemesi (Krassulasean Asit Mekanizması) 347
8.7. Fotosentezin Ölçülmesi 350
8.7.1. Yarım Yaprak ya da Disk Yöntemi 350
8.7.2. Oksijen (O_2) Verilişini Ölçme Yöntemi 351
8.7.3. Manometrik Yöntem 352
8.7.4. Karbondioksit (CO_2) Alınışını Ölçme Yöntemi 353
8.7.5. Radyoaktiviteyi Ölçme Yöntemi 353

8.8. Fotosentezi Etkileyen Etmenler 353
8.8.1. Fotosentez Üzerine Etki Yapan Çevresel Etmenler 355
8.8.1.1. Karbondioksit Konsantrasyonu 355
8.8.1.2. Işık İntensitesi ve Niteliği 360
8.8.1.3. Sıcaklık 364
8.8.1.4. Oksijen 367
8.8.1.5. Su 371
8.8.1.6. Kimyasal Maddeler 372
8.8.2. Fotosentez Üzerine Etki Yapan Bitkisel Etmenler 372
8.8.2.1. Klorofil Kapsamı 372
8.8.2.2. Protoplazmanın Hidratasyonu 373
8.8.2.3. Bitki Yaprağının Yapısı 373
8.8.2.4. Protoplazmik Etmenler 373
8.8.2.5. Fotosentez Son Ürünlerinin Birikimi 373
Kaynakça 374

9. BİTKİLERDE SOLUNUM 377
9.1. Bitkilerde Solunumun, Tanımı, Önemi ve Tarihçesi 377
9.2. Aerobik Solunum 380
9.2.1. Glikolizis 380
9.2.2. Pirüvik Asidin Aerobik Yükseltgenmesi (Krebs Döngüsü) 384
9.2.3. Elektronların Taşınması ve Bağımsız Şekle Geçen Enerjinin Tutulması 388
9.3. Anaerobik Solunum (Fermentasyon) 392
9.4. Solunum ile Fotosentezin Karşılaştırılması 394
9.5. Solunum Katsayısı 395
9.6. Solunumun Ölçülmesi 398
9.7. Solunuma Etki Yapan Etmenler 399
9.7.1. Bitkisel Etmenler 399
9.7.1.1. Bitkinin Çeşidi ve Yaşı 399
9.7.1.2. Hücre Protoplazmasının Durumu 399
9.7.1.3. Karbonhidrat Kapsamı 400
9.7.1.4. Dokuların Su Kapsamı 400
9.7.2. Çevresel Etmenler 401
9.7.2.1. Sıcaklık 401
9.7.2.2. Atmosferdeki Oksijen Konsantrasyonu 402
9.7.2.3. Atmosferdeki Karbondioksit Konsantrasyonu 404
9.7.2.4. Işık 406
9.7.2.5. Yaralanma Etkisi 406
9.7.2.6. Mekanik Etki 407
9.7.2.7. Kimyasal Bileşiklerin Etkisi 407
9.7.2.8. Mineral Maddelerin Etkisi 407
Kaynakça 408
YAZAR DİZİNİ 411
KONU DİZİNİ 417

1

BİTKİ TOHUMLARI ve ÇİMLENME

1.1. TOHUMLARIN YAPISI

Ele alınan bir bitki tohumunun, ilk bakışta cansız olduğu sanılır. Oysa tohumun içinde yaşam sürmektedir. Tohumda hiçbir noksanı olmayan her yönü ile olağanüstü bir düzen sözkonusudur. Tohumdaki iç düzenin tam olarak açıklanmasında bugünkü bilgiler yetersiz kalmaktadır.

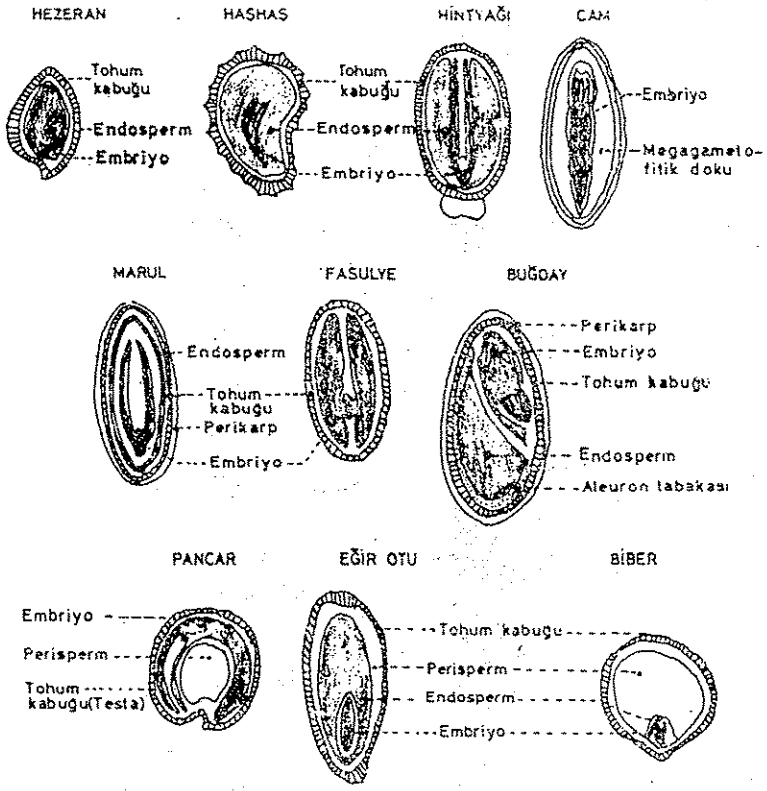
Tohum, "Çiçekteki dişi organın döllenmesiyle oluşan embriyosu ve yedek besinleri bulunan generatif üreme organı" olarak tanımlanabilir. Tohumluk ise bitkilerin üretilmesinde kullanılan generatif ya da vejetatif öğelerin (tohum ya da çelik, yumru, soğan) tümünü kapsayan bir sözcüktür.

Çiçekteki dişi organın döllenmesiyle oluşan tohumda genelde üç değişik kısım bulunur. Bunlar: 1. Kabuk 2. Besidoku (Endosperm) ve 3. Embriyodur. Bunların bitki tohumlarındaki durumu, konumu ve miktarları büyük ayrımlılık gösterir (Şekil 1–1).

Bitki tohumları genellikle sert bir kabukla çepeçevre sarılmıştır. Bitkiden bitkiye büyük farklılık gösteren tohum kabuğunun fizyolojik yönden önemi çoğu kez yağ ve mum tabakasıyla kaplanmış, bir kaç sıra koruyucu hücre tabakaları ile birlikte dış ve iç kütikül tabakalarını içermelerinden kaynaklanır (Şekil 1–2).

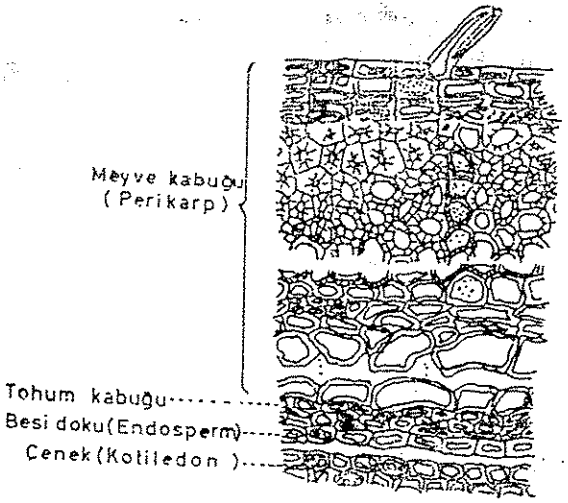
Böyle bir yapı tohum kabuğunun su ve oksijen dahil gazlara karşı geçirgen olmamasına yol açar. Tohumun içinde cereyen eden metabolik olaylarda da düzenleyici rol oynar.

Tahıl danesinde kabuk; meyve kabuğu *(perikarp)*, tohum kabuğu *(testa)* ve nusellar *(hialin)* katlarından oluşur. Daneyi besidoku *(endosperm)* ve embriyosuyla birlikte dıştan çepe çevre saran bu katlar, hücrelerinin yapı ve işlevlerine göre de kendi içlerinde ayrıca katlara ayrılabilirler.

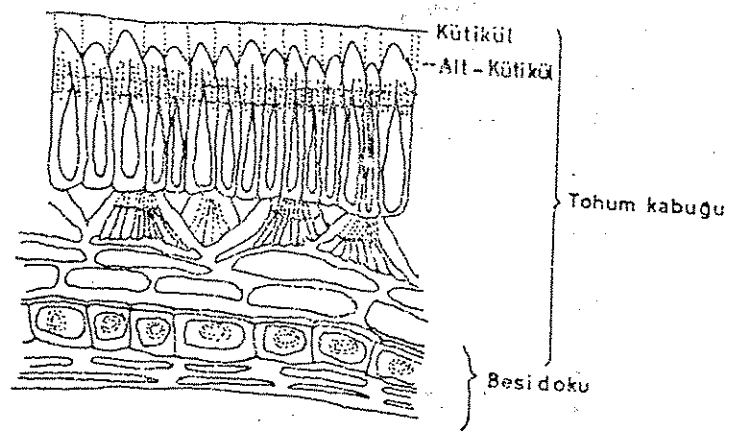


Şekil 1-1. Değişik bitki cinslerinde tohum yapısı

Dişi organın karpelinden oluşan meyve kabuğu *(perikarp)* üst epidermis *(eksokarp)*, orta epidermis *(mezokarp)* ve iç epidermis *(endokarp)* katlarını kapsar. Tahıllarda tohum kabuğu *(testa)*, genellikle 100–150 mikron uzunluk ve 10–15 mikron genişlikteki iki sıra halinde dizilmiş hücrelerden oluşur. Üst sırayı basık ve renksiz hücreler, alt sırayı ise daneye sarı, kehribar ve kırmızı renklerini veren renkli hücreler oluşturur. Nuseller *(hialin)* katı, kabuğun en içteki katını oluşturan bir sıra ince ve basık hücreleri kapsar. Bazı bitki tohumlarında kabuk *(testa)* tüylere, kanatlara ve çok çeşitli şekillere sahiptir (Şekil 1–3).



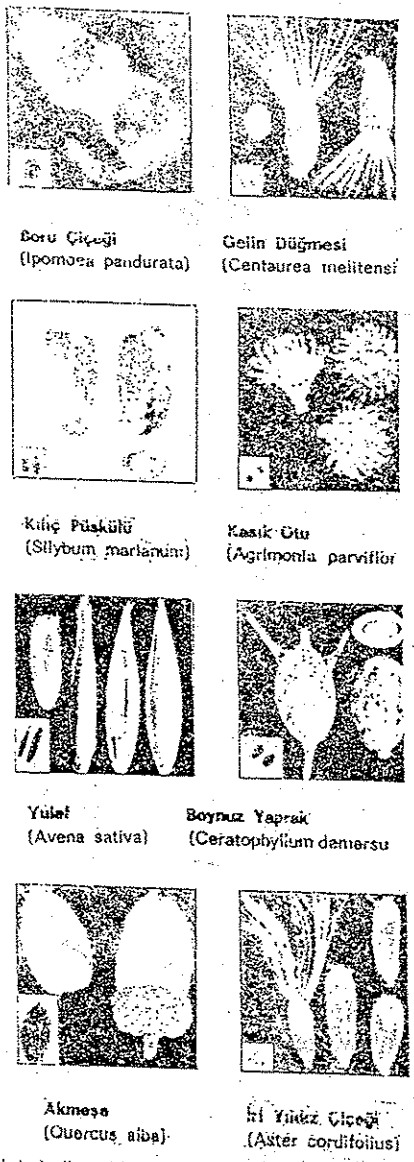
AYÇİÇEĞİ



BEYAZ ÇİÇEKLİ TASYONCASI

Şekil 1-2. Tohum kabuğunun boyuna kesiti

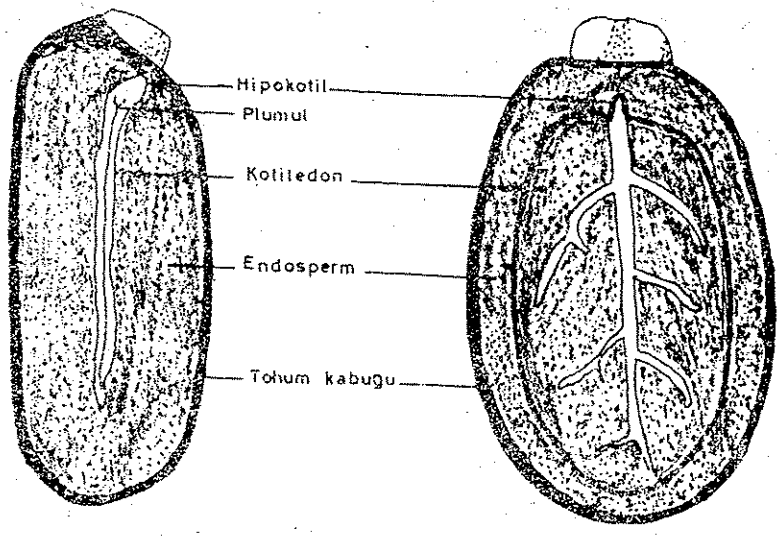
Bazı bitki tohumlarında besin maddelerinin depo edildiği endosperm tohumun ağırlıkça ve hacimce en büyük bölümünü oluşturur (Şekil 1–1). Bu durumdaki tohumlarda kotiledonların küçük kal-



Şekil 1–3. Bazı bitki tohumlarında kabuğun görünümü

dıkları görülür. Baklagil tohumlarında olduğu gibi endosperm içermeyen kimi bitki tohumlarında kotiledon büyümekte ve besin maddelerinin depo edilmesi görevini yüklenmektedir. Tahıl danelerinin % 80–85'i endospermdir. Endospermin çok köşeli olan hücrelerinin dıştan içe doğru giderek büyüdükleri görülür. Döllenmeden sonra hızla çoğalan bu hücreler danede karbonhidratları, proteinleri ve mineral maddeleri depo ederler.

Embriyo, uygun koşullar altında tohumda yeni bir bitki oluşturan ve soyun sürekliliğini sağlayan kısımdır. Bitki tohumları içerisinde bulunan embriyonun büyüklüğü ve görünümü bitkiden bitkiye önemli ayrımlık gösterir (Şekil 1–1). Bazı bitki tohumlarında embriyonun gelişmediği ve çok küçük kaldığı görülür. Gelişmesini tamamlamış tüm embriyolarda bir ya da daha fazla çenek yaprağı *(kotiledon)* ile bir tomurcuk *(plumul)* ve bir de sapçık *(hipokotil)* bulunur (Şekil 1–4).



Şekil 1–4. Kastor fasulyesinin yandan normal şekilde uzunlamasına kesiti

Kotiledonlar çenek yaprakları olup sayıları değişiktir. Bu sayı tekçeneklilerde (monokotiledonlarda) bir olup kimi çamların embriyolarında 15'e değin ulaşır. Bilindiği gibi dikotiledonların embriyolarında iki kotiledon bulunmaktadır. Yapısal olarak *çenek yap-*

rakları bitki yapraklarından büyük farklılık gösterir. Embriyo içerisinde tomurcuk *(plumul)*, kotiledon ya da kotiledonların sapçığa *(hipokotile)* birleştiği noktanın tam üzerinde yer alır. Bitkilerde birincil *(primer)* kökler hipokotilin alt kısmından oluşur.

Tohumlarda çimlenme ile oluşan fideciklerin büyüyüp gelişerek kendilerine yeterli duruma gelebilmeleri için gerekli olabilecek miktarlarda besin maddeleri depo edilmiştir. Çoğunluk bitki tohumlarının kimyasal bileşimleri iyi bilinmektedir. Kimi zaman bitki tohumları, içerdikleri besin maddelerine göre nişastalı, proteinli ve yağlı tohumlar şeklinde sınıflandırılır. Bu sınıflandırma yüzeyseldir. Tohumlarda bulunan besin maddeleri çeşitli karbonhidrat, protein, yağ ve minerallerin değişik oran ve miktarlarda karışımlarından oluşmuştur. Bu da tohumların özellik kazanmasına ve bu özelliklere göre işlem görmelerine neden olur. En büyük tohumların en küçüklerine oranla milyon kez daha fazla besin maddesi içerdikleri saptanmıştır.

Dünyada insan besini olarak buğday başta gelir ve çeltik bitkisinin tohumundan elde edilen pirinç ise ikinci sırayı alır. Dünyanın çeşitli ülkelerinde çavdar, arpa, mısır, sorgum, darı ve yulaf tohumları insan besini olarak önemli yer tutar. Mısır ve çavdar Amerika ve Avrupa ülkelerinde önceliği alırken, Uzakdoğu ülkelerinde prinç, Afrika ülkelerinde darı öncelik alır.

Endüstrinin çeşitli ve önemli ürünleri yanında, ilaç ve kozmetik maddelerle, alkollü içkilerin üretimlerinde de bitki tohumlarından geniş ölçüde yararlanılır. Örneğin hammadde olarak yağlı tohumlar, endüstriyel üretimde öncelikle ve büyük miktarlarda kullanılır.

Bitkiler arasında tohum iriliği yönünden olduğu kadar, oluşan tohum sayısı yönünden de olağanüstü ayrımlılıklar görülür (Şekil 1–2). Örneğin bir hindistancevizi ağacı yılda yalnızca birkaç tohum oluştururken bir horozibiği türü olan *Amaranthus graecizans* bitkisi 6 milyon, bir kazayağı *(Chenopodium)* bitkisi 10 milyon, bir tütün bitkisi de 1 milyon dolayında tohum oluşturur. Buna bağlı olarak, kimi bitkilerin çevreye tohumla yayılımı çok geniş düzeyde iken kimilerinde yayılım alanı çok sınırlıdır.

Kimi bitki tohumları yapıları gereği rüzgarla kilometrelerce uzağa taşınırlar. *Salsola kali* bitkisinin tohumu buna bir örnektir. Yağışlarla ıslandığı zaman jelatinimsi bir özellik kazanan keten tohumları da dokundukları her türlü maddeye yapışarak uzaklara taşınır. Çoğu tohumların kabukları ise hem ve hayvanların sindirim sıvılarına dayanıklıdır. Böyle tohumlar kuşların ve hayvanların sindirim sistemlerinde bozulmadıkları için dışkı yoluyla çok uzaklara taşınabilir.

Depo edilen besin maddeleri yönünden bitki tohumları arasında büyük farklılıklar vardır (Çizelge 1-1). Örneğin tahıl bitkilerinin tohumlarında, başta nişasta olmak üzere karbonhidratlar çoğunluğu oluştururken, diğerlerinde protein ve lipid oranları tahıllarınkinden yüksektir. Fasulye ve bezelye gibi pek çok baklagil bitki tohumları fazla miktarda proteinle birlikte nişasta ve az miktarda da yağ içerirler.

Çizelge 1-1. Çeşitli bitki tohumlarında temel depo maddeleri miktarı (Crocker ve Barton 1957)

Bitki	Protein % (Kuru madde)	Yağ % (Kuru madde)	Karbonhidratlar % (Kuru madde)	Depo edildiği organ
Mısır *(Zea mays)*	11	5	75	Endosperm
Şeker mısırı *(Zea mays)*	12	9	70	Endosperm
Yulaf *(Avena sativa)*	13	8	66	Endosperm
Buğday *(Triticum aestivum)*	12	2	75	Endosperm
Çavdar *(Secale cereale)*	12	2	76	Endosperm
Arpa *(Hordeum vulgare)*	12	3	76	Endosperm
Bakla *(Vicia faba)*	23	1	56	Kotiledon
Keten *(Linum usitatissimum)*	24	36	24	Kotiledon
Yem Bezelyesi *(Pisum arvense)*	24	6	56	Kotiledon
Bezelye *(Pisum sativum)*	25	6	52	Kotiledon
Yer Fıstığı *(Arachis hypogaea)*	31	48	12	Kotiledon
Soyafasulyesi *(Glycine max)*	37	17	26	Kotiledon
Pamuk *(Gossypium spp)*	39	33	15*	Kotiledon
Kolza *(Brassica napus)*	21	48	19	Kotiledon
Karpuz *(Citrullis vulgoris)*	38	48	5*	Kotiledon
Afrika yağ palmiyesi *(Elaeis quineensis)*	9	49	28*	Endosperm
Hint yağı *(Ricinus communis)*	18	64	eseri	Endosperm
Çam *(Pinus pinea)*	35	48	6*	Megagametofit

* Nişasta yerine serbest şekerler ve dekstrinler çoğunluğu oluşturur.

1.2. TOHUMLARIN ÇİMLENMESİ

Toprağa düşen ve cansız görünümde olan tohumdan bir bitki nasıl gelişip oluşmaktadır. Bu büyük ve olağanüstü olguda bilinmesi ve üzerinde durulması gerekli ilk aşama "*Çimlenmedir*". Biyolojik

olarak çimlenme: "Uygun koşulların bulunması halinde tohum embriyosundan, normal bir bitki oluşturma yeteneğine sahip bir yapının, tohum kabuğunu aşarak dışarı çıkması" şeklinde tanımlanabilir. Çoğu bitkilerin tohumları, çevre koşullarının uygun olması karşısında, hasat olumlarının hemen ertesinde çimlenebilir. Örneğin bezelye tohumları henüz meyve içerisinde kimi zaman çimlenme gösterirken, kimi turunçgillerde tohumlar çoğu kez meyve içrisinde iken bile çimlenme gösterirler. Buna karşın çoğu bitkilerde tohumlar, çevre koşulları çimlenmeye uygun olsa bile haftalar, aylar, hatta yıllar geçmeden çimlenmezler. Tohumlarda çimlenme durgunluğu *(Dormansi, uyku* ya da *Dinlenme)* dönemi olarak nitelendirilen bu özellik üzerinde daha sonra bilgi verilecektir.

Doğada bitki tohumları toprağın yüzeyinde ya da toprak yüzeyine çok yakın yerde çimlenirler. Toprak yüzeyine çok yakın yerde çimlenme özellikle orman alanlarında görülür. Orman alanlarında çürümüş yaprak ve bitki materyallerinden oluşmuş toprak yüzeyine düşen tohumlar, dökülen yapraklarla kısa sürede örtülür. Laboratuvara getirilen ve çimlenme durgunluğu döneminde olmayan bitki tohumları ise öteki koşulların da uygun olması karşısında, su ile değinim halinde ya da nemli havada bırakıldıklarında hemen çimlenirler.

Çimlenmede ilk aşama, tohumun çeşitli dokuları tarafından suyun absorpsiyonudur. Bunun sonucu olarak genellikle tohum hacminde büyüme görülür. Su içeriğinin yükselmesi tohum kabuğunda oksijen ve karbondioksit geçirgenliğinin olağanüstü artmasına neden olur. Kuru tohumlarda bu özellik son derece sınırlıdır. Su alarak tohumun şişmesi çoğu kez tohum kabuğunun çatlamasına yol açar. Ancak kimi bitkilerde bu çatlama birincil kök oluşuncaya değin görülmez.

Tohum hücrelerine suyun girmesi enzim aktivitesinin giderek çoğalmasına, solunumun fazlalaşmasına yol açar. Su alarak şişmelerinden 2–4 saat sonra bezelye tohumlarında solunumun çok belirgin şekilde arttığı görülür. Aynı şekilde aerobik solunum krebs çemberinde iş gören ve mitakondriumlarda yerleşmiş enzimler, kuru tohumlarda aktif olmadıkları halde, çimlenme anında olağanüstü etkinlik kazanır. Çimlenmede solunumun hızlanması sonucu alınan oksijen ile havaya verilen CO_2 miktarının ve buna bağlı olarak solunum katsayısı tohumdan tohuma çok geniş sınırlar arasında değişiklik gösterir. Birçok bitki cinslerinde embriyo kökcüğü tohum kabuğunu yırtmakta ve

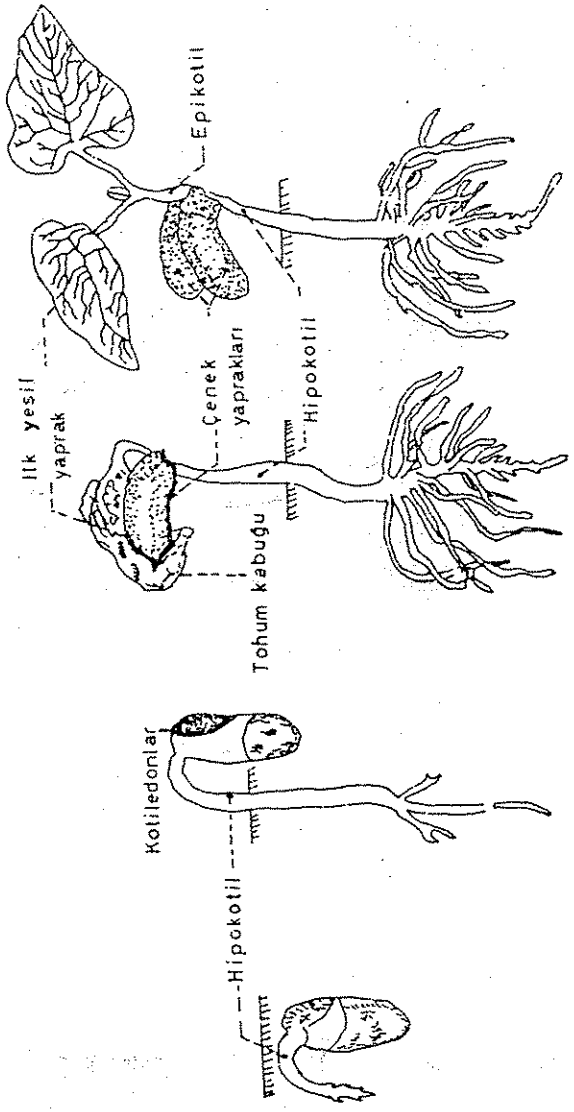
kökcük dışa uzanarak çimlenmenin gözle görünen ilk belirtisi ortaya çıkmaktadır.

Çimlenme mekanizması yönünden bitki tohumları iki grupta toplanabilir. Bunlar: 1. Çimlenmede kotiledonları tohumdan dışarı çıkanlar *(Epigeal)* ve 2. Kotiledonları sürekli olarak tohum içinde kalanlar *(Hipogeal)*. Çiftçenekli bitkilerin çoğu ve soğan gibi tekçenekli bitki tohumlarının bir bölümü birinci gruba girmektedir. Çayır bitkisi tohumları ile bezelye ve meşe gibi bazı çiftçenekli bitki tohumları ikinci gruba girerler (Çizelge 1–2).

Çizelge 1–2. Çimlenmede çenekleri tohumlarından dışarı çıkan *(epigeal)* ve çıkmayan *(hipogeal)* bazı bitkiler

Çimlenme Düzeni	Bitkiler
1. Çimlenmede çenekleri tohumdan dışarı çıkan *(epigeal)* bitkiler	Adi hintyağı bitkisi *(Ricinis communis)*
	Karabuğday *(Fagopyrum esculentum)*
	Kuzu kulağı *(Rumex L.)*
	Soğan *(Allium cepa)*
	Lima fasulyesi *(Phaseolus lunatus)*
	Adi fasulye *(Phaseolus vulgaris*
	Hıyar *(Cucumis sativus)*
	Adi kabak *(Cucumbita pepo)*
	Ak hardal *(Sinapis alba)*
2. Çimlenmede çenekleri tohum içinde kalan *(hipogeal)* bitkiler	Ekmeklik buğday *(Triticum aestivum)*
	Mısır *(Zea mays)*
	Arpa *(Hordeum vulgare)*
	Telgraf Çiçeği *(Tradescantia L.)*
	Kauçuk ağacı türleri *(Hevea spp)*
	Bezelye *(Pisum sativum)*
	Bakla *(Vicia faba)*
	Çok çiçekli fasulye *(Phaseolus multiflorus)*
	Su başağı türleri *(Aponogeton spp)*
	Latin Çiçeği *(Tropaeolum L.)*

1– *Çenekleri tohumdan dışarı çıkan (Epigeal) tohumlarda çimlenme:* Fasulye *(Phaseolus vulgaris)* bitkisi tohumu buna iyi bir örnek olup çimlenme evreleri Şekil 1–5 de gösterilmiştir. Şeklin incelenmesinden anlaşılacağı gibi çimlenme, tohumun şişmesi ve tohum gömleğinin çatlaması ile başlamaktadır. Bunu sapçığın alt ucundan embriyonun çevreyle temasını sağlıyacak olan birincil kökün oluşumu izler. Birincil kök toprakta aşağı doğru büyürken yan köklerle kök tüyleri oluşur. Sapçık kısa sürede uzayarak çeneklerin toprak yüzüne çıkmasını sağlar. Burada çenekler tomurcuğun bir yanında yataya yakın gelişir.



Şekil 1–5. Fasulye (*Phaseolus vulgaris*) tohumunda çimlenme evreleri

Daha sonra tomurcuk hızlı büyümeyi başlatarak gövde ve yaprakların oluşumuna yol açar. Fasulye tohumunda çeneklerde depo edilmiş bulunan besin maddeleri çimlenme anında kullanılır.

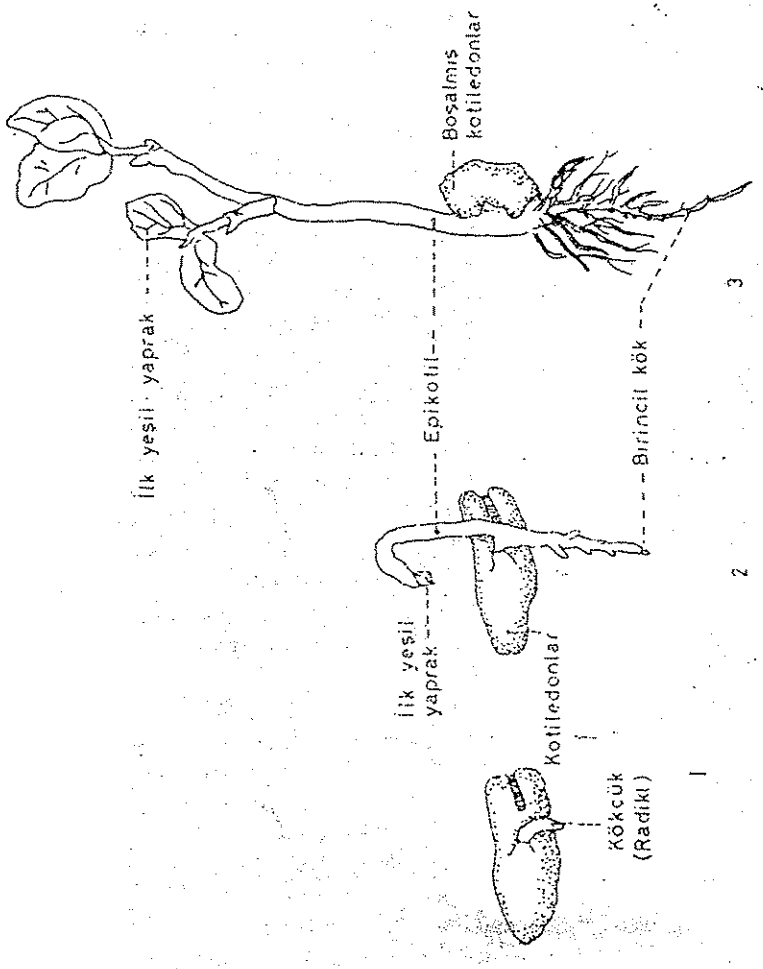
2– *Çenekleri tohumdan dışarı çıkmayan (Hipogeal) tohumlarda çimlenme:* Yapısal yönden fasulye tohumuna benzeyen bakla *(Vicia faba)* tohumlarının çimlenmedeki durumları fasulyeden tümüyle ayrımlıdır (Şekil 1–6). Hipokotilde uzama olmaz ve çenekler tohumun içinde kalır. Çimlenmenin ilk evresinde fasulye tohumunda olduğu gibi birincil kök uzar. Epikotil, çeneklerle ilk gerçek yapraklar arasında gövde yöresi olup bir başka deyişle ilk boğum arasıdır.

Tek çenekli bitkilerin çoğunda çimlenme yukarda anlatıldığı şekilde oluşur. Örneğin mısır *(Zea mays)* tohumunda birincil kök embriyonun alt ucunda oluşarak kökçük kınına *(coleorhiza)*'ya) ve meyve kabuğuna *(perikarp'a)* doğru gelişir (Şekil 1–7). Birincil kök uzayıp geliştikçe yan kökler ve daha sonra da kök tüyleri oluşur. Tek olan çenek ise tohum içerisinde kalarak endospermde bulunan ve çözünmüş şekle dönüşen besin maddelerini absorbe eder ve bunların yeni oluşan organlara taşınmasında yardımcı olur. Birincil kök oluşur oluşmaz çimkını *(koleoptil)* tohum kabuğundan dışarı çıkarak yukarı doğru uzar. Toprak yüzüne çıkan çimkınının ucundan yapraklar oluşur böylece hava ve ışık ile değinim sağlanır.

1.3. ÇİMLENMEDE KİMYASAL DEĞİŞİKLİKLER

Bitki tohumları morfolojik yönden önemli farklılık gösterir. Buna koşut olarak tohumların çimlenmelerinde oluşan kimyasal tepkimeler ve değişiklikler de birbirinden önemli düzeyde ayrımlıdır. Çimlenmede ilk kimyasal değişiklik su absorpsiyonu ile başlar. Su olmadan tohumun endosperminde, perisperminde ve embriyosunda depo edilmiş besin maddeleri mobil şekle dönüşemez. Bu arada su absorpsiyonu ile tohumda oluşan değişiklikler, temel olarak depo edilmiş besin maddelerinin kimyasal yapılarına bağlıdır.

Çiçekli bitkilerin tohumlarında depo edilmiş besin maddelerinin yaklaşık % 80'inin yağ ve yağ benzeri, % 10'unun da nişastalı maddelerden oluştukları saptanmıştır. Belli bitki tohumlarında ise proteinlerin miktarı yüksektir. Hurma ağacı ve latin çiçeği gibi bitkilerin tohumlarında depo edilmiş besin maddeleri temelde nişastadan çok selüloz ya da hemiselüloz gibi karbonhidratlardır. Ancak burada şunu belirtmek gerekir ki çeşitli bitki tohumlarında temel depo mad-



Şekil 1-6. Bakla. *(Vicia faba)* tohumunda çimlenme evreleri

(Pisum sativum) tohumunun kuru maddesi ile çimlenmeden 114 ve 184 saat sonra oluşan fidecikte saptanan madde miktarları gösterilmiştir.

Çizelge 1–4'ün incelenmesinden alaşıldığı gibi çimlenmenin ilk aşamasında kuru madde de gerçek yitme 3.5 g iken nişasta ile dekstrin miktarlarında toplam yitme yaklaşık 6 gramdır. Oluşan yeni hücre duvarlarında kullanılması nedeniyle de selüloz miktarında ve kompleks protoplazmik materyallerde kullanılması nedeniyle de belirlenemiyen madde miktarlarında artış kaydedilmiştir. Çimlenme anında tohum kapsamındaki değişiklikler mısır tohumunda çok daha açık bir şekilde görülmektedir. Yirmi iki mısır tohumu kimyasal analize tabi tutulurken yine aynı sayıdaki mısır tohumu da 20 gün süre ile çimlenmeye bırakılmıştır. Tohum ve çimlenme sonucu oluşan filizciğin kapsamı Çizelge 1–5'de sunulmuştur. Çizelge 1–5'te görül-

Çizelge 1–5. Çimlenme anında mısır tohumu kapsamında oluşan değişiklikler (Stiles and Cookings 1969)

	Tohumda, g	Fidecikte, g
Toplam kuru madde	8.636	4.529
Nişasta ve dekstrin	6.386	0.777
Glikoz ve sakkaroz	0.000	0.953
Selüloz	0.516	1.316
Yağlar	0.463	0.153

düğü gibi, toplam kurumaddede gerçek azalma 4.1 g iken, nişasta ve dekstrin miktarlarındaki azalma 4.6 g'dır. Bu farklılık, temelde selülozca zengin yeni hücre duvarlarının oluşturulmasından ileri gelmektedir. Öte yandan mobil haldeki karbonhidrat miktarları sıfırdan 0.953 g'a yükselmiştir. Yağların miktarında da göreceli bir azalma görülmüştür.

Genellikle yağlarca zengin bitki tohumlarındaki değişimler nişastaca zengin tohumlardaki değişmelere göre daha farklıdır. Bu konuda kenevir *(Cannabis sativa)* tohumunda çimlenme sırasında görülen değişiklikler iyi bir örnektir. Çizelge 1–6 da 100 gram kenevir tohumu ile aynı miktar tohumdan karanlıkta çimlenme sonucu 7 ve 10 gün sonra oluşan fideciklerin kapsamları gösterilmiştir. Çizelge 1–6 dan anlaşılacağı gibi çimlenme anında yağlar önemli düzeyde azalmıştır. Buna karşın tohumda şeker ve nişasta bulunmamaktadır. Yağlı tohumlarda solunumda kullanılan temel madde

Çizelge 1–6. Çimlenme anında kenevir bitkisi tohumunun kapsamındaki değişiklikler (Stiles and Cookings 1969)

	Tohumda, g	Fidecikte, g	
		7 günlük	10 günlük
Toplam kuru madde	100	96.91	94.03
Yağ	36.65	17.09	15.20
Seker	0.00	0.00	0.00
Dekstrin	0.00	0.00	0.00
Nişasta	0.00	8.64	4.59
Protein	25.06	23.99	24.50
Belirlenmemiş maddeler	21.28	26.13	26.95
Selüloz	16.51	10.54	18.29
Kül	4.50	4.50	4.50

yağlardır. Çizelgeden görüldüğü gibi çimlenmenin başında selüloz miktarı azalmaktadır. Bu durum, karmaşık karbonhidratların depo besin maddelerini oluşturduğunu göstermektedir. Bu karmaşık karbonhidratlar çimlenmede cereyan eden metabolik olaylarda yer almaktadır. Ancak, hücre dokuları gelişip çoğaldıkça selüloz miktarı da zamanla artmaktadır.

Proteinlerce zengin tohumlardan sarı lüpen tohumunun kapsamında da çimlenme sırasında ilginç değişiklikler olmaktadır. Yapılan bir denemede 1000 sarı lüpen tohumu ile aynı ağırlıktaki 1000 sarı lüpen tohumu çimlendirildikten sonra fidecikler 2.5–4 cm ve 5–7.5 cm boyuna geldikleri zaman analiz edilmişlerdir. Analiz sonuçları Çizelge 1–7 de sunulmuştur. Sarı lüpen tohumunda çimlenme anında azalan temel depo

Çizelge 1–7. Sarı Lüpen tohumunun çimlenme anında kapsamında oluşan değişiklikler (Stiles and Cookings 1969)

Bileşik	Tohumda, g	Fidecikte, g	
		2.5–4 cm boyunda	5–7.5 cm boyunda
Yağ	4.832	4.603	3.439
Protein	49.075	46.281	43.097
Asparagin	0.000	0.745	2.612
Şeker ve alkaloidler	8.498	—	—
Mum	5.542	17.091	15.698
Selüloz, Nişasta, Pektan	8.869	7.715	9.253
Kül	3.384	3.498	3.633

maddesi proteindir. Her ne kadar çimlenmenin başlangıcında polisakkaritlerde ve yağda azalma olmuşsa da göreceli olarak bu azalma önemsizdir. Şeker miktarında çimlenmenin başında bir artış olurken karbonhidratlarda azalma olmuş ve çimlenmenin ileri aşamasında ise karbonhidratların miktarında gerçek artış görülmüştür.

Yapılan araştırmalara göre çimlenme anında depo edilmiş yağlar doğrudan karbondioksit ve suya dönüşmekte fakat öncelikle çenek ya da endosperm içerisinde karbonhidratlara dönüşmektedir. Daha sonra çeneklerde ya da endospermdeki karbonhidratlar embriyonun gelişimi süresinde solunumda kullanılmaktadır. Desveaux ve Kogane - Charles (1952) hint yağı bitkisinin tohumunda her bir gram sakkaroz birikiminin her bir gram yağın parçalanması sonucu gerçekleştiğini saptamışlardır. Bu dönüşümün ilk aşamasında yağlar, lipas enzimi ile hidrolize olmaktadır. Genellikle lipas enzimi yardımıyla yağların hidrolize olmaları sonucu ne serbest yağ asitleri ve ne de gliserol birikir. Ancak hint yağı ve keten gibi kimi bitkilerin tohumunda çimlenmenin ilk aşamasında önemli miktarda gliserol oluşur. Çimlenme evresinde tohumda yağ asitlerinin sakkoroza dönüşümleri Şekil 1–8 de gösterilmiştir. Yağ asitlerinin sakkaroza dönüşümü çimlenmede ilk aşamalardan biridir. Bu olay, tohumda depo edilmiş besin maddelerinin mobil hale dönüşerek çimlenmede aktif şekilde gelişen embriyoya doğru hareketini simgelemektedir. Çimlenmenin ilk evresinde yalnızca lipas enzimi değil endospermdeki amilas ve proteinas enzimleri de miktar ve aktivite yönünden artış gösterirler. Paleg (1961) giberallik asidin çimlenme evresinde α–amilas gibi nişastayı hidrolize yapan enzimlerin daha fazla aktif hale gelmelerini sağladığını saptamıştır. Arpa tohumunda çimlenme evresinde endospermin amilas, proteinas ve lipas enzimlerini oluşturduğu, giberallik asidin ise bu enzimlerin daha fazla aktif hale gelmelerini sağladığı görülmüştür.

Çimlenmeden sonra oluşan fideciklerin gelişmesinde önemli rol oynayan sakkarozun sentezinde Glikoz–1–fosfat (G–1–P) doğrudan kullanılır. Bunun için bağımsız şekildeki glikozlar, önce glikoz–6–fosfat (G–6–P) aracılığıyla fosforilize ve sonra da izomerize olur. Daha sonra G–1–P üridin nükleotid (UTP) ile birleşerek, nükleotid şekeri ve üridin difosfoglikozu (UDPG) oluşturur. Böylece glikoz, bağımsız fruktoza ya da fruktoz–6–fosfata dönüşür.

G-1-P+UTP —(UDPG Pirofosforilas)→ UDPG+ PP_i

UDPG+ Fruktoz —(Sakkoroz sentetas)⇌ Sakkoroz + UDP

ya da

UDPG+ Fruktoz-6-Fosfat —(Sakkoroz -6 - fosfat sentetas)⇌ Sakkoroz-6-fosfat + UDP

Fosfat grubu, sakkaroz fosfatas enzimi aracılığıyla sakkaroz-6-fosfattan ayrılır. Gereksinme duyulduğu zaman sakkaroz, bir β - fruktofuranosidas enzimi yardımıyla bağımsız glikoz ve fruktoza hidrolize olur.

Değişikliğe uğramadan endosperme taşınmış ya da orada monosakkaridlerden yeniden sentezlenmiş olsun nişastanın oluşumunda temel madde sakkarozdur. Sakkaroz, sakkaroz sentatas enzimi aracılığıyla fruktoza ve üridin difosfoglikoza (UDPG) dönüşür.

$$\text{Sakkaroz} + \text{UDP} \rightleftharpoons \text{Fruktoz} + \text{UDPG}$$

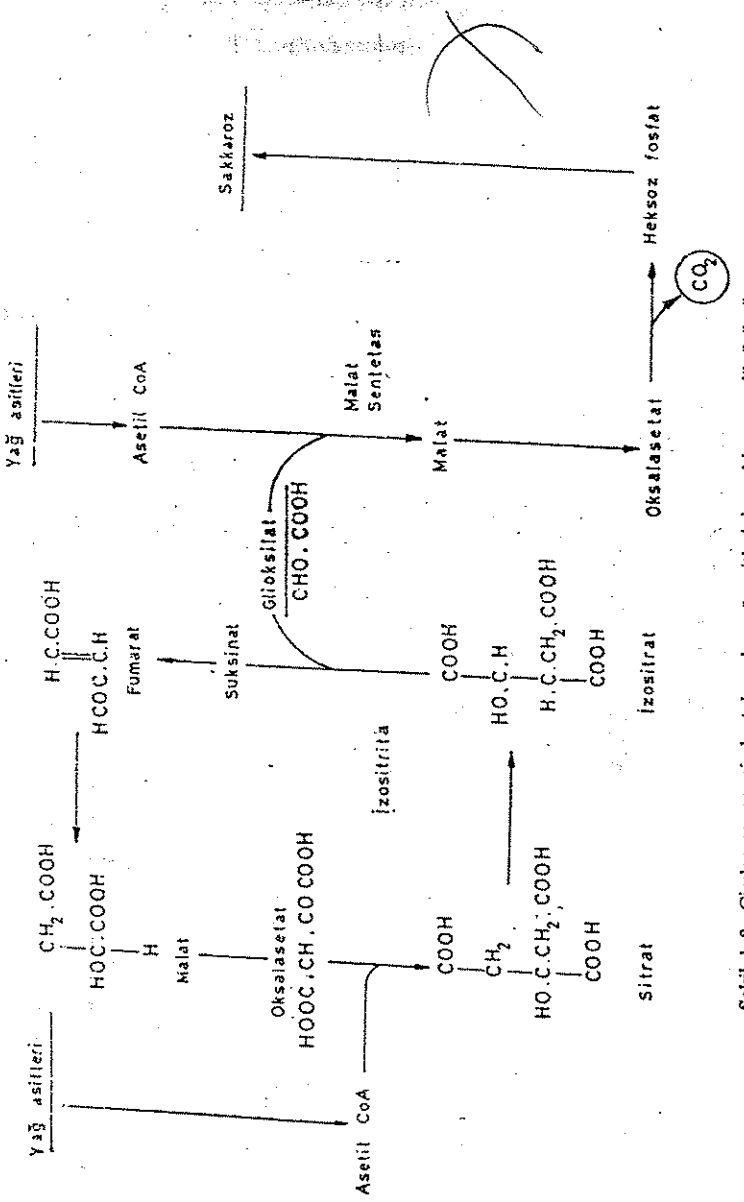
Daha sonra fruktoz, aşağıdaki formülde gösterildiği gibi, ADPG pirofosforilas enzimi aracılığıyla glikoz -1-fosfata (G-1-P) dönüşür.

$$\text{UDPG} + PP_i \rightleftharpoons \text{G-1-P} + \text{UTP}$$

Tepkime sonucu oluşan glikoz-1-fosfat, aşağıda formüle edildiği şekilde ATP ile ADPG pirofosforilas enzimi aracılığıyla bir başka şeker nükleotidi, ADPG'yi, oluşturur.

$$\text{G-1-P} + \text{ATP} \rightleftharpoons \text{ADPG} + PP_i$$

ADPG den glikoz, bir glikoz birimi ile zincir uzunluğunu artırmak için küçük bir glikan primere eklenir. Bu işlem, nişasta molekülü ta-



Şekil 1-8. Çimlenme evresinde tohumda yağ asitlerinin sakkaroza dönüşümü

mamlanıncaya değin sürer. Anılan tepkimede ADPG-nişasta sentetas (ADPG nişasta glikosiltransteras; ADP glikoz α-glikan 4 α-glikosiltransteras) enzimi görev yapar.

$$ADPG + Primer\ (G_n) \longrightarrow Glikosil\ Primer\ (G_{n+1}) + ADP$$

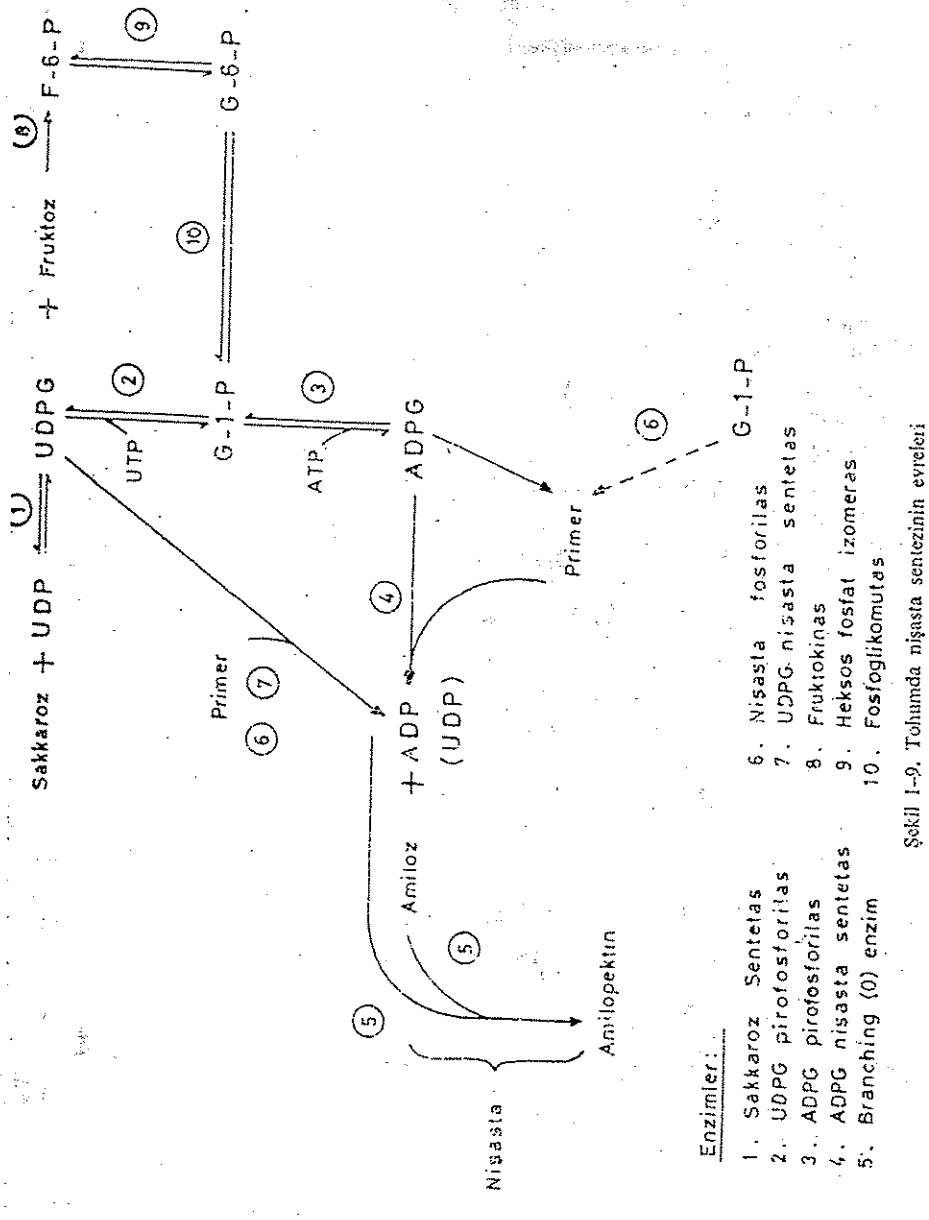
Tohumda nişasta sentezinin evreleri şematik olarak Şekil 1-9' da gösterilmiştir.

Folkes ve ark (1952), genç arpa filizciklerinde azot metabolizması ve solunum üzerinde yaptıkları araştırmada, endospermden embriyo'ya şekerlerin, amino asitlerinin ve öteki azotlu bileşiklerin mobilizasyonu ile taşınmalarının birlikte cereyan ettiğini saptamışlardır. Endospermdeki temel depo proteinlerinin amid gruplarınca, glutamik asit ve prolince varsıl olması çimlenme anında amino asitleri arasında önemli düzeylere varan değişmelerin varlığına bir işaret olarak kabul edilmektedir. Yapılan araştırmaların proteince varsıl baklagil tohumlarının, karbonhidratlarca varsıl tahıl tohumlarından yaklaşık 10 kat fazla şitrik asit içerdiklerini göstermiştir.

Oota (1964) çenekleri, hipokotili, epikotili, kökü ve plumulu kolaylıkla ayırt edilebilen genç börülce *(Vigna sesquipedalis)* fideciklerinin bu değişik organları arasında Ribonükleik asidin (RNA) değişimini incelemişlerdir. Nükleik asit sentezi ile protein sentezi arasında yakın bir ilişkinin bulunması nedeniyle embriyonun gelişmesine paralel olarak hızlı bir şekilde oluşan protein sentezinin; RNA sentezi ile yakın bir ilişki içinde gerçekleştiği saptanmıştır. Olgun tohumların çeneklerinde fazla miktarda bulunan RNA'nın çimlenme ile birlikte kısa sürede azaldığı, buna karşın genç fideciklerde RNA'nın hızla artarak dengenin sağlandığı belirlenmiştir. Gelişme ilerledikçe genç fideciğin RNA kapsamının arttığı ve bu artışın çeneklerde azalan RNA miktarının çok üzerine çıktığı saptanmıştır. Barker ve Douglas (1960) çeneklerdeki RNA'nın parçalanmasının embriyo sayesinde kontrol altında bulundurulduğunu, embriyonun ayrılması halinde, çeneklerdeki RNA'nın parçalanmadığını belirlemişlerdir.

1.4. ÇİMLENME İÇİN GEREKLİ ÇEVRE KOŞULLARI

Bitki tohumlarının çimlendirilmesi için genelde şu üç çevre koşulunun uygun olması gerekir. Bunlar: 1. Su, 2. Sıcaklık ve 3. Ok-



Şekil 1-9. Tohumda nişasta sentezinin evreleri

sijendir. Kimi bitki tohumlarında çimlenme üzerine önemli etki yapması nedeniyle ışık da ayrı bir etmen olarak ele alınmaktadır.

1.4.1. Su

Yaşayan hücrelerde fizyolojik olayların suyun varlığına bağlı olduğu bilinen bir gerçektir. Çevreden su absorbe edilmedikçe çimlenme olanaklı değildir. Suyun absorpsiyonu tohumda fiziksel ve kimyasal bir dizi olayın başlamasına ve dolayısıyla çimlenmenin oluşmasına neden olur. Topraklarda tarla kapasitesinde ya da buna yakın düzeyde suyun bulunması çimlenmenin hızlanmasına neden olur. Ancak, kimi bitki tohumlarında çimlenme ve genç fideciklerde gelişme, toprağın sürekli solma noktasında ya da altında su içermesi durumunda da gerçekleşir (Doneen ve MacGillivray 1943).

Tohumların içerdiği su ile aynı tohumlardan oluşan bitkiciklerin içerdiği su miktarları arasında önemli ayrımlılık vardır. Örneğin adi hint yağı *(Ricinus communis)* bitkisinin tohumunda % 6.45 su bulunmasına karşın; çimlenmeden sonra oluşan fidecikte % 92.7 su bulunmaktadır. Genellikle bitki tohumları kuru olarak saklandıkları sürece çimlenmezler. Tohumun embriyo ya da endospermi içerisinde depo edilmiş şekildeki besin maddeleri su bulunduğu zaman hareket kazanırlar. Besin maddelerinin hareketinde görev yapan enzimler ise suyun bulunması durumunda etkin duruma geçebilir.

Su içeriğinin belli bir düzeyin altına düşmesi, kimi bitki tohumlarında çimlenme kapasitesinin azalmasına neden olur. Bu arada çimlenme durgunluğu gösteren birçok bitkinin tohumlarındaki düşük su içeriği, tohumun önemli bir özeliğidir.

Su ile değinim halindeki tohuma şişme ve osmozis yolu ile önemli ölçüde su girer. Çünkü tohumda osmotik basınç veya şişme basıncı olağanüstü yüksektir. O nedenle, tohumun su absorbe edebilmesi için su ile çoğu kez doğrudan değinim halinde olmasına da gerek yoktur. Çimlenebilmek için tohum havanın neminden de gereksinme duyduğu suyu absorbe edebilir.

Çimlenme anında absorbe edilen su miktarı yönünden bitkiler arasında önemli ayrımlılık vardır. Çizelge 1-8'de havada kuru çeşitli bitki tohumları tarafından çimlenme anında absorbe edilen su miktarları gösterilmiştir. Çizelgenin incelenmesinden çimlenme anında absorbe edilen su miktarları yönünden bitki tohumları arasında önemli düzeyde ayrımlılığın bulunduğu anlaşılmaktadır. Kuşkusuz

absorbe edilen su miktarı üzerine hava kuru tohumun su içeriği ile sıcaklık gibi çevre koşulları da etkilidir.

Çizelge 1-8. Değişik bitki tohumlarının* çimlenme anında absorbe ettikleri su miktarı (Stiles and Cocking 1969)

Bitkiler	Absorbe edilen su, % (Tohum ağırlığın % si olarak)
Buğday	60.0
Arpa	46.0
Yulaf	59.8
Mısır	39.8
Çavdar	57.7
Karabuğday	46.9
Adi hint yağı	42.0
Haşhaş	91.0
Kolza	48.3
Ayçiçeği	56.5
Bakla	157.0
Bezelye	186.0
Lathyrus maritimus	230.0
Xanthium pennsyluaticuim	50.0
Pinus austriaca	35.8

* Tohumlar hava kuru durumundadır

Genellikle baklagil tohumları çimlenme anında göreceli olarak çok fazla, tahıl tohumları ile yağ içerikleri yüksek tohumlar çok daha az su absorbe ederler. Haşhaş bitkisi tohumu bu genellemenin dışındadır.

1.4.2. Sıcaklık

Bitki tohumları belli sıcaklık derecelerinde daha iyi çimlenirler. Öteki koşullar uygun olsa bile sıcaklığın çok düşük ya da çok yüksek olması karşısında çimlenme gerçekleşmez ya da çok az gerçekleşir. Bununla birlikte çeşitli bitkilerde tohumun çimlenmesi için en düşük ve en yüksek sıcaklıklar kesin olarak belirlenebilmiş değildir. Çoğu kez çimlenmede en alt sıcaklık düzeyinin 0 °C dolayında olduğu kabul edilmektedir. Çimlenme için yüksek sıcaklık sınırı da bitkiden bitkiye oldukça değişiklik göstermektedir.

Belli sınırlar içerisinde çimlenme hızı üzerine sıcaklığın önemli etki yaptığı saptanmıştır. Çeşitli bitki tohumlarında en az, en yüksek ve optimum çimlenme sıcaklıkları Çizelge 1-9 da gösterilmiştir. Sı-

caklık; su absorsiyonunu, enzim etkinliğini ve mobil durumdaki maddelerin difüzyonunu etkileyerek çimlenmeyi de dolaylı biçimde etkiler.

Çizelge 1-9. Çeşitli bitki tohumlarında çimlenme için gereksinim duyulan sıcaklıklar (Stiles and Cocking 1969)

Bitkiler	Sıcaklık °C		
	En az	Optimum	En yüksek
Buğday	0–4.8	25–31	31–37
Çavdar	0–4.8	25–31	31–37
Arpa	0–4.8	25–31	31–37
Yulaf	0–4.7	35–31	31–37
Mısır	4.8–10.5	27–44	44–50
Darı	4.8–10.5	37–44	44–50
Kenevir	0–4.8	37–44	44–50
Karabuğday	0–4.8	25–31	37–44
Ayçiçeği	4.8–10.5	31–37	37–44
Keten	0–4.8	25–31	31–37
Çayır üçgülü	0–4.8	31–37	37–44
Bezelye	0–4.8	25–31	31–37
Yonca	0–4.8	31–37	37–44
Kavun	15.6–18.5	31–37	44–50
Kabak	10.5–15.6	37–44	44–50
Salatalık	15.6–18.5	31–37	44–50

Çimlenme için sıcaklık isteğinin bilinmesi, özellikle koşullara uygun tarla bitkilerinin seçiminde büyük önem taşır. Çünkü toprak nemi yeterli durumda olan kimi yörelerde, toprak sıcaklığına uygun bitki çeşitlerinin seçilmiş olması büyük önem taşır. Sıcaklığın çimlenmeyi nasıl etkilediği henüz tam olarak açıklığa kavuşturulmuş değildir. Değişik bitki türleri arasında ve hatta bir türün kendi çeşitleri arasında bile görülen büyük sıcaklık değişikliklerinin tohumun yaşına, depolama koşullarına ve öteki etmenlere bağlı olduğu saptanmıştır.

1.4.3. Oksijen

Çimlenme için oksijen mutlak gerekldir. Kural olarak, bir bitki tohumu oksijenden yoksun ortamda bırakılırsa çimlenemez. Çoğu su bitkilerinin tohumları da oksijenden yoksun suda çimlenemez. Kuşkusuz kimi bitki tohumları vardır ki bunlar az oksijen bulunan ya da hiç bulunmayan ortamlarda çimlenebilir. Buna en çarpıcı örnek çeltik tohumları ile kimi su bitkilerinin tohumlarıdır. Ancak çeltik tohumlarının çimlenmelerinde plumuldan uzama görüldükten sonra ortamda hiç oksijen yoksa çimlenmede gelişme olmaz.

Çimlenmede oksijene çok az gereksinme gösteren su bitkilerinden geniş yapraklı kofa bitkisi *(Typha latifolia)* tohumlarının, atmosfer havasının % 40'ı ya da % 80'i hidrojen ya da azot ile değiştirildiği zaman 4 gün içinde yaklaşık % 96'sı çimlenirken, normal havada ve aynı süre içerisinde hiç çimlenme görülmemiştir. Normal havada anılan bitkinin tohumlarında 10 gün içinde yaklaşık % 3.8 oranında çimlenme görülmüştür. Buna karşın oksijenin hiç bulunmaması karşısında ise çimlenme tümüyle durmuştur.

Çoğu yabani ot tohumları toprak altında yıllarca çimlenmeden kalabilmektedir. Her hangi bir nedenle bu tohumlar toprak yüzeyine çıkarıldıklarında çimlenme hemen görülür. Bu duruma, toprağın oksijen içeriğinin düşük, karbondioksit içeriğinin yüksek olması da etkili olabilir. Yabani ot tohumları, toprağın sürülmesiyle ya da başka bir yolla toprak yüzeyine çıkarıldıklarında oksijenle değinim sonucu, öteki koşullar engelleyici durumda değilse birkaç gün içinde çimlenirler (Bibbey 1948).

Bezelye ve kimi bitkilerin tohumlarında, çimlenmenin başlangıç evrelerinde solunum büyük ölçüde ya da tümüyle aneorobik karakterdedir. Bu durum tohum kabuklarının, su almış olsalar dahi, geçirgen olmamalarından ileri gelmektedir. Tohum gömlekleri çatlar çatlamaz, aneorobik solunum aerobik solunuma dönüşür.

1.4.4. Işık

Tohumların çimlenmeleri üzerine ışığın etkisi değişiktir. Çoğu tarımsal öneme sahip bitki tohumlarında çimlenme üzerine ışığın etkisi yoktur. Bir zamanlar tüm bitki tohumlarında ışığın etkisinin olmadığı sanılmıştır. Bu kanının yanlış olduğu sonraları anlaşılmış, ışığın kimi bitki tohumlarında çimlenme üzerine olumlu, kimilerinde olumsuz etki yaptıkları saptanmıştır. Örneğin kısa tüylü yakı otu, adi yağ otu *(Pinguicula vulgaris)*, incir *(Ficus aurea)*, ve adi litrum *(Lythrum salicaria)* tohumları çimlenme yönünden ışığa duyarlıdır ve en yüksek düzeyde çimlenebilmek için ışığa gereksinme gösterirler. Bunun gibi çim bitkisi, eşek çiçeği *(Oenethera biensis)* ve sığır kuyruğu *(Verbascum thapsus)* tohumları, yeterli düzeyde ışığın bulunması karşısında daha iyi çimlenirler. Buna karşın kimi bitkilerde ışık çimlenmeyi olumsuz yönde etkiler. Örneğin liyakatli koru çiçeği *(Ne-*

mophila insignis) tohumlarının karanlıkta ve 21 °C'de yaklaşık % 75'nin 8 gün içerisinde çimlenmelerine karşın, aydınlıkta yaklaşık % 1–2 sinin çimlendiği saptanmıştır. Soğan ve benzeri bitki tohumları da ışıksız ortamda daha iyi çimlenirler.

Işığa duyarlı olan ve ışığa gereksinme gösteren bazı bitki tohumlarının gereksindikleri ışık miktarı çok azdır. Örneğin çimlenme için ışığa gereksinme gösteren tütün tohumları, su alıp şiştikten sonraki 1 saat içerisinde çimlenme için gereksinme duydukları ışığın tümünü almış olurlar.

Yapılan araştırmalar çimlenme üzerine ışığın etkisinin öteki etmenlerle birlikte değerlendirilmesinin daha yerinde olacağını göstermiştir. Öteki etmenler olarak tohumun yaşı, sıcaklık, tohum kabuğunun durumu, ortamın oksijen ve karbondioksit kapsamları dikkate alınmalıdır.

Çimlenme yönünden ışığa duyarlı (ışık isteyen) ve ışığa duyarsız (ışık istemeyen) bitki tohumları üzerinde değişik sıcaklıklarda yapılan çimlenme araştırmaları buna iyi bir örnek olup sonuçlar Çizelge 1–10 da sunulmuştur. Çizelgedeki verilerin incelenmesinden ışığa duyarsız bitki tohumunda düşük sıcaklıkta ışığın çimlenme üzerine etkisinin olumlu olduğu, sıcaklık yükseldikçe bu etkinin ortadan kalktığı görülmektedir. Buna karşın karanlıkta sıcaklık artışına paralel olarak çimlenme azalmıştır.

Çizelge 1–10. Işığa duyarlı ve duyarsız bitki tohumlarında ışık ve sıcaklığın çimlenme üzerine etkileri (Stiles and Cocking 1969)

Bitkiler	Sıcaklık °C	Denemede kullanılan ışığın şiddeti (metre / mum)	Çimlenme Yüzdesi	
			Işıkta	Karanlıkta
Liyakatli koru çiçeği *(Nemophila insignis)* (Işığa duyarsız)	10–11	—	81	91.5
	10–11	—	87	87.5
	21	145–155	1.5	74.5
	22–24	160	0	34.5
	31	160	0	0
Kısa tüylü yakı otu *(Epilobium hirsutum)* (Işığa duyarlı)	20	145–155	78	7.5
	22–24	145	60.5	3
	22–24	175	58	—
	31	145	67.5	53.5
	31	175	61.5	—

Işığa duyarlı ve ışığa duyarsız tohumların çimlenmeleri üzerine çeşitli maddelerin etkileri ayrımlıdır. Işığa duyarlı tohumlar kimi enzimlerle, zayıf asitlerle, besin çözeltileriyle ve özellikle azot içeren bileşiklerle işleme alındıkları zaman, karanlıkta da iyi şekilde çimlenirler.

Besin çözeltisi ve arı su ortamında düğün çiçeği *(Ranunculus sceleratus)* bitkisi tohumlarının ışık ve karanlıkta çimlenme durumları Çizelge 1–11'de gösterilmiştir.

Çizelge 1–11. Değişik ortamlarda düğün çiçeği *(Ranunculus sceleratus)* bitkisi tohumlarının çimlenme durumları

Ortam	Işık Durumu	Çimlenme Oranı, %
Arı su	Karanlıkta	0.7
	Işıkta	28
Knop's besin çözeltisi	Karanlıkta	55
	Işıkta	86

Yapılan araştırmalar 0.001 N ve 0.005 N sulu asit çözeltileri ile işleme tabi tutulmuş ışığa duyarlı bitki tohumlarının karanlıkta çimlenme oranlarının arttığını göstermiştir. Öte yandan nitratların, bitki büyüme düzenleyicilerinden giberellin, sitokinin gibi maddelerin çimlenme üzerine etkili oldukları saptanmıştır. Nitratların, özellikle ışık istekleri fazla tohumlarda ışık isteğini azaltarak tohumların çimlenme hızını artırdığı saptanmıştır. Giberellin ve benzeri büyüme düzenleyicilerinin ışığa duyarlı ve ışığa duyarsız tohumlarda çimlenmeyi olumlu yönde etkiledikleri saptanmıştır.

1.5. TOHUMLARIN YAŞAM SÜRELERİ

Tohumlarda yaşam süresi, bitki türüne ve içinde bulunduğu çevre koşullarına da bağlı olarak, birkaç hafta ile pek çok yıl olarak değişiklik gösterir. Ömrü kısa olan tohumlara örnek olarak şekerli akçaağaç *(Acer saccharum)* bitkisinin tohumu gösterilebilir. Bu bitkinin tohumları Haziran ayında gölgede yaklaşık % 58 su içerir. Su içerikleri % 30–34'e düştüğü zaman bu tohumlar yaşamlarını yitirirler (Jones 1920). Doğada bu durum 1–2 hafta içinde oluşabilmektedir. Olağan depo koşulları altında bir ile üç yıl içinde çoğu bitki tohumlarının yaşamları sona erer ki, bunlara kısa ömürlü tohumlar denir. Kuşkusuz böyle tohumlar optimum koşullar altında özenle saklandıklarında ömürleri de belli bir süre uzatılabilir.

Yaşam süreleri yönünden tohumlar: a) Mikrobiyotik tohumlar (yaşam süreleri 3 yıldan az), b) Mezobiyotik tohumlar (yaşam süreleri 3-15 yıl arasında), ve c) Makrobiyotik tohumlar (yaşam süreleri 15 yıldan uzun) olarak üç grup altında toplanabilir.

Eski Mısır mezarlarında bulunan tohumların 2-3 bin yıl canlı kalmış olduğuna ilişkin öyküler, tohum fizyologları tarafından inanılmaz ve gerçek dışı bulunmuştur. Ancak, sayıları az da olsa yüz yıldan daha uzun süre yaşayabilen tohumlar da bulunmaktadır. Bequerel (1934), 1819 yılında elde olunan sinemaki *(Cassia bicapsularis)* ve 1776 yılında elde olunan *(Cassia multijuga)* bitkilerinin tohumlarını 1934 yılında çimlendirmiştir. Bu bitkiler baklagillerin Güney Amerika'da yetişen türleridir.

Çok sayıda yabani bitki tohumlarının en az 50 yıl ya da daha fazla süre yaşadıkları saptanmıştır. Bu olgu özellikle sert kabuklu bitki tohumları için doğrudur. Genel bir kural olarak doğada çimlenme durgunluk süresi uzun olan bitki tohumları uzun süre canlı kalabilmektedir. Öte yandan çoğu yabani bitki tohumları, birçok kültür bitkilerinin tohumlarından daha uzun ömürlüdür.

Bu konuda yapılmış bir çalışmanın sonuçları ilgi çekecek niteliktedir. Değişik yirmi otsu bitki tohumu kumla karıştırılarak yarım litrelik şişeler içerisinde saklanmıştır. Böylece hazırlanan toplam 20 şişeden biri her 5 ya da 10 yıl sonra toprak altından çıkarılarak tohumların çimlenme güçleri (yüzde olarak) saptanmıştır. Denemeye başladıktan 50 yıl sonra canlılığını koruyan 5 bitki türünün tohumunda çimlenme yüzdesi şu şekilde bulunmuştur: Kıvırcık kuzukulağı *(Rumex crispus)* % 52; Eşek çiçeği *(Oenethera biennis)* % 38; Sığır kuyruğu *(Verbascum blattaria)* % 62, Kara lahana *(Brassica nigra)* % 8, ve su biberi *(Polygonum hydropiper)* % 4 (Darlington 1931). Denemenin başlamasından yetmiş yıl sonra sığır kuyruğu, kıvırcık kuzulağı ve eşek çiçeği bitki tohumlarında çimlenme oranı sırasıyla % 72, % 8 ve % 14 olarak saptanmıştır (Darlington 1951).

Yapılan araştırmalar depolama koşullarının, tohumların yaşam süreleri üzerine önemli düzeyde etki yaptığını göstermiştir. Depolamada nem düzeyi olağanüstü önem taşımaktadır. Nem miktarının artması genellikle yaşam süresi üzerine olumsuz etki yapmaktadır. Ancak, kimi bitki tohumları suya bırakılmaları durumunda daha uzun yaşam göstermektedir. Bu arada yüksek sıcaklık da yaşam süresini kısaltıcı yönde etki yapmaktadır. Öte yandan kimi tohumların

toprağa gömülü bırakıldıkları zaman, kavonozda ya da laboratuvar rafında bırakılmalarına göre daha uzun yaşam gösterdikleri saptanmıştır.

Çizelge 1-12 de toprağa gömülü olarak saklanan çeşitli bitki tohumlarının başlangıçta ve belli süre sonunda gösterdikleri canlılık oranları yüzdesi verilmiştir. Çizelgenin incelenmesinden anlaşılacağı gibi geçen zamana bağlı olarak bitki tohumlarındaki canlılık durumu önemli düzeyde değişiklik göstermektedir.

Çizelge 1-12. Toprağa gömülü olarak saklanan çeşitli bitki tohumlarının başlangıçta ve belli bir süre sonunda gösterdikleri canlılık oranları
(Salisbury and Ross 1969)

Bitki Türleri	Deneme anında tohumun yaşı (Yıl)	Canlılık oranı, %		Saklama şekli
		Başlangıçta	Deneme sonunda	
Yabani yulaf *(Avena fatua)*	1	70	9	Toprağa gömülü 15 cm olarak
Salkım bromu *(Bromus racemosus)*	6	100	12	
Yonca *(Medicago sativa)*	6	85	1	
Sarı cındarı *(Seturia lutescens)*	10	56	4	
Melez üçgül *(Trifolium hybridum)*	21	90	1	"
Çayır salkımotu *(Poa pratensis)*	30	91	1	"
Çayır üçgülü *(Trifolium pratense)*	30	90	1	"
Ak üçgül *(Trifolium repens)*	30	85	1	"
Tütün *(Nicotiana tabacum)*	30	89	13	"
Krizantem *(Chyrsanthemum lucanthemum)*	30	96	4	"
Çizgili üçgül *(Trifolium striatum)*	90	—	—	"
Aktaş yoncası *(Melilotus alba)*	100	—	—	"
Geven *(Astragalus massiliensis)*	100-150	—	—	"

Tohumların yaşam sürelerini belirleyen etmenlerin başında nem ve sıcaklık gelir. Bu noktada çevredeki atmosferin oksijen ve karbondioksit içeriği de önemlidir. Genellikle 5 C° gibi düşük sıcaklıklarda saklanan tohumların yaşam süreleri oda sıcaklığında bırakılan tohumlara göre daha uzundur. Bunun gibi düşük nem, yüksek nem düzeyine oranla yaşam süresi üzerine daha olumlu etki yapar. Ancak anılan bu etmenlerin yaşam süresi üzerine etkileri ayrı ayrı değil birlikte ele alınarak değerlendirilmelidir (Barton 1949). Depoda nem ve sıcaklığın sık sık değişiklik göstermesi, tohumun yaşam süresi üzerine olumsuz yönde etki yapar. O nedenle kağıt torbalar içerisinde satışa sunulan sebze ve çiçek tohumları sık sık sıcaklık ve nem değişiklikleri ile karşı karşıya kalmaları nedeniyle çimlenme güçlerini önemli ölçüde yitirirler.

Tohumların yaşam sürelerinin uzunluğu embriyonun solunumu ile yakından ilgilidir. Düşük sıcaklık ve nem düzeylerinde solunumun az olması nedeniyle, tohumun yaşam süresi daha uzun olur. Ancak bu kurala uymayan tohumlar da bulunmaktadır. Örneğin turunçgil tohumları ile kahve tohumları nemli koşullarda daha uzun süre canlı kalabilmektedir (Porter 1949). Bununla birlikte, genel kural olarak, solunum oranını düşüren koşullar tohumların depolanması için uygun koşullar olarak kabul edilmektedir.

Yukarda açıklanan çeşitli dış etmenler yanında değişik iç etmenler de tohumlarda yaşam süresi üzerine etkili olmaktadır. Örneğin tohumun hasattaki olgunluk düzeyi, depoya konulduğunda su içeriği, tohuma özgü genetik özellikler yaşam süresi üzerine etki yapmaktadır. Yaşam süresine etkili etmenlerin ayrı ayrı etkenlik dereceleri üzerinde fazla bir şey söylemek bugün için olanaklı değildir. Anılan tüm etmenler ayrı ayrı ve birlikte etkili olmaktadır.

Tohumların yaşam sürelerine ilişkin bir genelleştirmenin yapılabilmesi; bitki ve tohumun biyokimyası, fizyolojisi, morfolojisi, taksonomisi ve ekolojisi göz önünde bulundurularak gerçekleştirilecek geniş araştırma ve çözümlemelere bağlıdır.

Tohumla ilgili çok şeyin bilinmesine karşın, yine de çoğu sorular yanıtsız kalmaktadır. O nedenle günümüzde olduğu gibi gelecekte de tohum, insanların ilgi ve araştırma kaynağını oluşturacaktır.

1.6. ÇİMLENME DURGUNLUĞU (DORMANSİ)

Sıcaklık, su, oksijen gibi çimlenme etmenleri yeterli düzeyde bulunsalar bile, kimi bitki tohumlarının çimlenmedikleri görülür. Olgunluğa yeni erişmiş tohumların çimlenebilmeleri için genellikle belli bir sürenin geçmesi gerekir. Böyle tohumlarda embriyo ve endosperm bulunmasına karşın çimlenme gerçekleşemez. İşte içsel nedenlerle tohumda ya da bitkinin öteki organlarında gelişme görülmemesi *Çimlenme durgunluğu (Dormansi)* olarak adlandırılır.

Bitki tohumunda çimlenmenin görülmemesi her zaman tohumun çimlenme durgunluk döneminde bulunduğunu göstermez. Çimlenme için dış koşullar uygun olmayabilir. Örneğin yeterli düzeyde su ve sıcaklık bulunmayabilir. Tohum toprakta derin gömülmüş olabilir ve yeterli oksijen bulunmayabilir ya da ışık düzeni istenilenin dışında olabilir. Böyle koşullarda çimlenmede görülen gerileme, çimlenme durgunluğu olarak nitelendirilmez. Çimlenme durgunluğu sözcüğü yalnızca içsel etmenlerin etkisi sonucu tohumda çimlenmenin gecikmesi olgusu için kullanılır. Çevre koşullarının etkisi altında bir bitki organının gelişmesindeki gecikmeyi, kolaylık olması nedeniyle çoğunlukla "*Dinlenme hali*" sözcüğüyle ifade ederiz. Pratikte tohumların ya da öteki bitki organlarının gerçekten durgunluk döneminde mi oldukları yoksa basit sıradan bir dinlenme durumunda mı bulundukları konusunda kesin yargıya varma olanağı oldukça sınırlıdır.

Tohumlarda çimlenme durgunluğu, çeşitli etmenlerden birinin ya da birkaçının birlikte etkisi sonucu ortaya çıkar. Bu etmenler üzerinde aşağıda kısaca açıklayıcı bilgi verilmiştir.

1.6.1. Tohum Kabuğunun Suyu Geçirmemesi

Pekçok bitkide tohum kabuğu, tohumun oluma ulaştığı dönemde suyu (ve oksijeni) hiç geçirmez. Bu durum pekçok baklagil bitkilerinde (örneğin yonca, üçgül vb) ve kimi öteki bitki tohumlarında görülen bir olgudur. Öte yandan kimi baklagil tohumları, geçirgenliği önleyici mumlu bir tabaka ile de kaplanmış bulunmaktadır (Mayer ve Poljakoff-Mayber 1963). Kuşkusuz, tohum kabuğundan tohuma su girmediği sürece çimlenme olmaz. Çoğu tohumlarda olumdan sonra kurumaya doğru geçen sürede, tohum kabuğunun su geçirgenliği giderek artar. Bu artış nem ve sıcaklığın sürekli değişiklik gösterdiği doğa koşullarında daha da hızlı olur. Bunun gibi, bakteri ve mantarlar da tohum kabuğunun su geçirgenliğine olumlu yönde etki yapar.

Tohum kabuğunun suyu geçirmemesinin, kabuğunun yapısından ya da tohum kabuğundaki hücre duvarlarının kimyasal bileşimlerinden kaynaklanma olasılığı güçlüdür. Ancak, bu konuda yapılan çalışmalar kesin bir yargı için henüz yeterli değildir (Watson 1948).

1.6.2. Tohum Kabuğunun Oksijeni Geçirmemesi

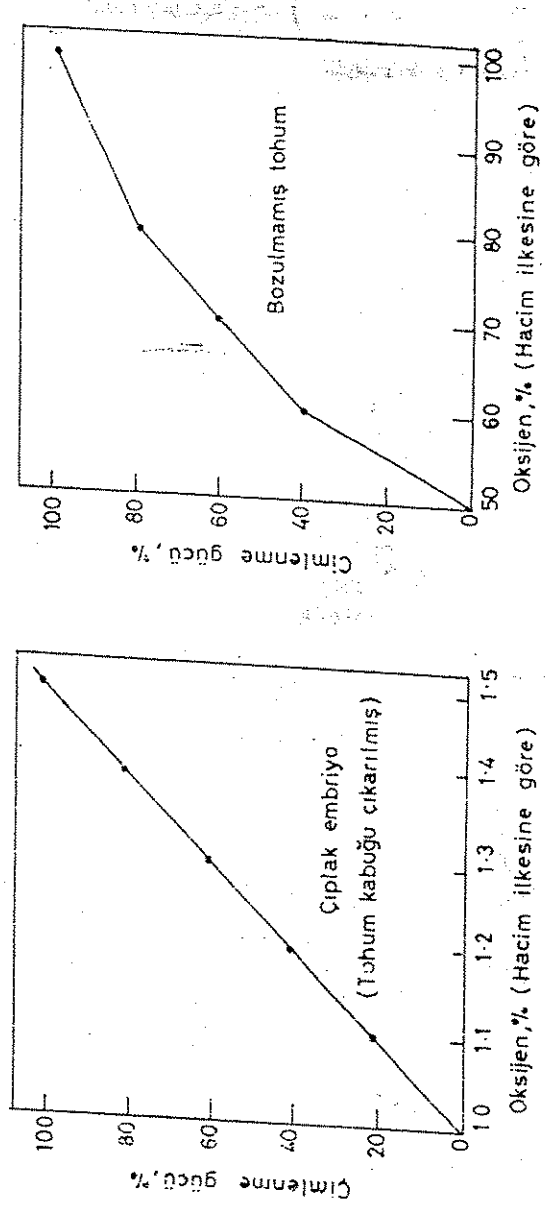
Kimi bitki tohumlarının suyu geçirmelerine karşın, gazları ve oksijeni geçirmedikleri saptanmıştır (Mayer ve Poljakoff-Mayber, 1963). Bu durum, kazık otu bitki tohumlarında saptanmıştır. Kazık otu bitkisinin dikenli tohum kapsülü içerisinde üst üste iki tohum bulunmaktadır. Bunlardan üstte bulunana "Üstteki tohum" altta bulunana da "Alttaki tohum" adı verilir. Yapılan araştırmalar her iki tohum kabuğunun suya karşı geçirgen olduğunu, normal sıcaklık ve nem koşullarında alttaki tohumun kolayca çimlenebildiğini gös-

termiştir. Buna karşın tohum kabuğu çatlamadığı ya da parçalanmadığı sürece bu koşullar altında üstteki tohum çimlenmez. Ancak bol miktarda oksijen bulunan koşullarda bırakılması durumunda üstteki tohumun da kolaylıkla çimlendiği görülür. Bu durumun, üstteki tohumda tohum kabuğunun oksijeni hiç geçirmemesinden ve dolayısıyla embriyonun gereksinme duyduğu oksijeni bulamamasından ileri geldiği saptanmıştır. Daha sonra çeşitli araştırıcılar tarafından yapılan çalışmalar bu bulguyu doğrular nitelikte sonuç vermiştir. Öte yandan Thornton (1935) tarafından yapılan araştırmalar, alt ve üst tohumlardaki embriyoların; oksijen gereksinimlerinin bozulmamış normal tohuma oranla çok az olduğunu ve sıcaklık arttıkça oksijen gereksiniminin daha da azaldığını göstermiştir. Örneğin yüzde yüz düzeyinde çimlenmenin gerçekleştirilebilmesi için üstteki tohumun çıplak embriyosunun 21 °C de Oksijen (O_2) gereksinmesi % 1.5 iken, 30 °C de % 0.9 olmuştur. Bozulmamış normal durumdaki üst tohumun çimlenebilmesi için oksijen gereksinimi olağanüstü yüksek bulunmuştur. Örneğin yüzde yüz düzeyinde çimlenme için üstteki tohum 21 °C de arı oksijene gereksinim göstermiş ve 30 °C de bu gereksinim % 80 düzeyine inmiştir (Şekil 1–10). Ancak, tohum kabuğunun oksijeni geçirmeyerek metabolik etkinliği geriletmek suretiyle mi çimlenmeyi önlediği yoksa yüksek oksijen konsantrasyonunun başka nedenlerle mi çimlenmeyi artırdığı konusunda henüz kesin bir bilgimiz yoktur. Wareing ve Foda'ya (1957) göre yüksek oksijen konsantrasyonu nedeniyle üstteki tohumda bulunan önleyiciler (inhibitörler) yükseltgenmekte ve böylece çimlenme oranı artmaktadır.

Bitki tohumlarının kuru olarak depo edilmeleri ya da doğal koşullar altında bulundurulmaları süresinde tohum gömleğinin oksijen geçirgenliği giderek artmakta ve embriyonun oksijen gereksinimi ise azalmaktadır. O nedenle de çimlenme durgunluk süresi kısalmaktadır. Öte yandan pek çok çayır bitkisi tohumunda durgunluk sürelerinin tohum kabuğunun oksijeni geçirip geçirmemesine bağlı olduğu yönünde görüş birliği bulunmaktadır.

1.6.3. Embriyonun Gelişmesini Tohum Kabuğunun Mekanik Olarak Önlemesi

Tohum kabuğunun oksijeni ve suyu kolayca geçirmesine karşın tohumun yine de çimlenme durgunluğunda bulunduğu görülebilmektedir. Örneğin kazayağı (*Amaranthus retroflexus*) bitkisinin tohu-



Şekil 1-10. Kazak otu bitkisinde üstteki tohumun 21°C de çimlenme gücü üzerine oksijenin etkisi

munda oksijen ve suyu kolayca geçirmesine karşın tohum kabuğu, embriyonun gelişmesine engel olmaktadır. Böyle tohumlarda çimlenme durgunluk süresi 30 yıl ya da daha uzun olabilmektedir. Bu arada hardal *(Brassica)*, çoban çantası *(Capsella)*, tere *(Lepidium)* gibi bitki tohumlarında da embriyonun gelişmesi tohum kabuğunca önlendiğinden durgunluk süresi oldukça uzundur.

Tohum kabuğunun çeşitli işlemlere tutulması yoluyla embriyonun gelişmesi üzerindeki mekanik etki bir ölçüde giderilebilmekte ve çimlenme sağlanabilmektedir. Tohum kabuğuna mekaniksel ve kimyasal işlem uygulanabilmektedir. Mekaniksel olarak tohum kabuğu çatlatılır, kesilir ya da kırılır. Örneğin tohum kum ile çalkalanır. Gerekirse tohum kabuğu bıçakla kesilir. Tohum kabuğunun çatlatılması, kesilmesi ve kırılması sonucu su ve oksijen geçirgenliği hızlanmakta ve embriyonun gelişmesi üzerindeki olumsuz etki giderilebilmektedir. Böylece çimlenme durgunluğu giderilmekte ve çimlenme kısa sürede gerçekleştirilmektedir.

Tohum kabuğundan dolayı ortaya çıkan durgunluk kimyasal yolla da giderilebilmektedir. Tohumların sülfürik asit gibi güçlü asit çözeltilerine, aseton ya da alkol gibi organik çözücülere batırılması, tohumun durgunluk süresinin sona ermesine neden olur. Kaynar su da benzer etki yapar. Gerek mekaniksel olarak gerekse kimyasal işlemlerle tohum kabuğu etkilenerek çimlenme durgunluğu ortadan kaldırılabilmektedir.

1.6.4. Embriyonun Tam Gelişmemiş Olması

Bir bitki tohumunun çimlenememesi embriyonun tam gelişememiş olmasından da ileri gelebilir. Embriyo tam olarak gelişinceye değin çimlenme görülmez. Bu da çimlenmeden önce ya da çimlenmenin başında gerçekleşmelidir (Mayer ve Poljakoff-Mayber 1963). Embriyonun tam gelişmemiş olmasından kaynaklanan çimlenme durgunluğu; ginkgo *(Ginkgo biloba)*, dışbudak *(Fraxinus excelsior)*, çoban püskülü *(Ilex opaca)* ve orkide bitkilerinde görülebilir. Embriyonun tam olarak gelişmemesinden ileri gelen durgunluğun giderilmesi, yalnızca koşullar uygun kılınarak embriyonun gelişmesinin sağlanması ile olanaklıdır.

1.6.5. Embriyonun Durgun (Dormant) Olması

Pekçok bitki tohumlarında tohum olgunluğa eriştiği, embriyo tam olarak geliştiği ve çevre koşulları da uygun olduğu halde embriyonun fizyolojik etkisi nedeniyle tohumun çimlenemediği görülür. Böyle tohumlarda tohum kabukları çıkarılsa bile olum döneminin başında embriyo büyümez ve çimlenme gerçekleşmez. Elma, şeftali, alıç, ıhlamur, dışbudak, lâle, kızılcık, ağıotu ve çam bitkilerinin tohumları embriyonun durgun olması nedeniyle çimlenme durgunluğu gösterirler. Böyle bitki tohumlarında çimlenme, olgunluktan sonra geçecek belli bir süre sonunda gerçekleşebilir.

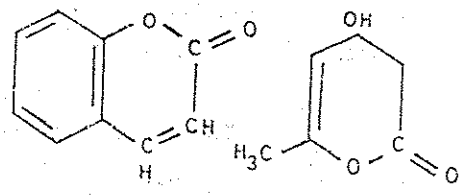
Sonbaharda tohumun toprağa düşmesinden ilkbahara değin geçirilen süre, tohumun olgunluktan sonra çimlenme öncesi geçen süre olarak kabul edilmektedir. Bu süre içinde tohum, bitki yaprakları ile ya da karla örtülmüş olarak bulunur. Böyle tohumlarda olgunluktan sonra çimlenmeye değin geçen sürede tohum embriyosunda bir dizi fizyolojik değişiklikler olur. Bu değişiklikler sonucu embriyo giderek durgunluk durumundan kurtulur ve tohum çimlenir. Tohum embriyosunda cereyan eden fizyolojik değişiklikler üzerindeki bugünkü bilgilerimiz yeterli değildir. Kimi bitkilerde olgunluk sonrası geçen sürede değişiklikler özellikle tohum kabuğunda cereyan eder. Olgunluktan sonra çimlenmeye değin geçen değişikliklerin süresi çevre koşullarına bağlı olarak değişmektedir.

1.6.6. Çimlenme Önleyicileri (İnhibitörleri)

Bitki tohumlarının çimlenmeleri kimi durumlarda önleyici (inhibitör) denilen maddelerin etkisiyle önlenir. Bu maddeler çoğu kez bir ya da birden fazla bitki organları tarafından üretilir. Örneğin domatesin suyu, tohumunu olduğu kadar öteki pek çok bitki tohumunun da çimlenmesini önler. Domates suyu 1:25 oranında sulandırılmış olsa bile tere *(Lepidium sativum)* tohumunun çimlenmesini önler (Evenari 1949).

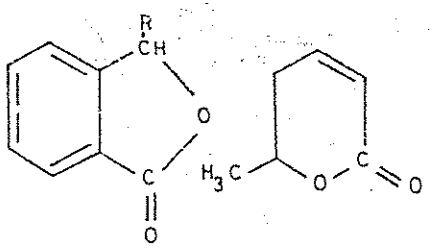
Çimlenme önleyicileri lâle gibi kimi bitki tohumları (Randolph ve Cox 1943) ile özellikle lahana tohumları içerisinde (Cox ve ark 1945) bulunmaktadır. Kuşkusuz yaygın çimlenme durgunluğu görülen pek çok bitkinin tohumu içerisinde de önleyici maddeler bulunmaktadır. Kumarin, amonyak, fitalid, parasorbik asit, ferülik asit, dehidroasetik asit ve absisin II doğal olarak tohumlarda bulunan önleyici maddelerdir. Bunlardan beşinin moleküler yapısı Şekil 1–11 de gösterilmiştir. Bu maddeler tohum içeren meyvelerin suyunda, tohum kabuğunda, endospermde, embriyoda vb bitki organlarında bulunurlar. Bir başka deyişle çimlenme önleyicileri, değişik bitkilerde ve bitki organlarında yaygın biçimde bulunmaktadır

Abscisin II çok düşük konsantrasyonlarda, örneğin 5–10 ppm arasında, marul tohumlarının çimlenmesini tümüyle önler (Sankla ve Sankla 1968). Aynı araştırıcılar absisin II nin marul tohumlarının çimlenmesi üzerine bu olumsuz etkisinin, 1 ppm konsantrasyonundaki kinetin tarafından tümüyle ortadan kaldırıldığını saptamışlardır. Daha sonra yapılan çeşitli araştırmalar sonunda, kinetin ve giberallik asidin (GA) marul tohumunun çimlenmesi üzerine olumlu etki yaptığı saptanmıştır.



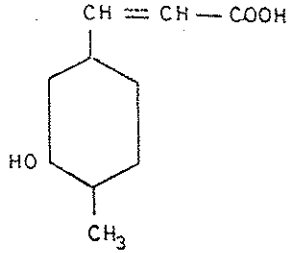
Kumarin

Dehidrosetik asit



Fitalid

Parasorbik asit



Ferulik asit

Şekil 1-11. Çeşitli çimlenme inhibitörlerinin molekül yapıları

1.7. İKİNCİL ÇİMLENME DURGUNLUĞU

Hasattan hemen sonra çimlenebilen kimi bitki tohumlarının, uygun olmayan koşullarda bırakılmaları ile bu yeteneklerini yitirdikleri saptanmıştır. Bu ve benzeri biçimde ortaya çıkan durgunluğa *"İkincil durgunluk"* adı verilir. Genellikle ikincil durgunluk, çimlenme için temel olan koşullardan en az birinin uygun olmaması durumunda

görülür. Örneğin yüksek düzeyde karbondioksit konsantrasyonunun etkisinde bırakılan beyaz hardal *(Brassica alba)* tohumunda çimlenme büyük ölçüde azalır. Böyle bir işlemden sonra tohumun uygun koşullar altında uzun süre bırakılması da bu etkilenmeyi gidermektedir. Işık isteği yüksek tohumlar karanlıkta, karanlık isteği yüksek tohumlar da ışıkta bırakılırsa ikincil durgunluk ortaya çıkar. Bunun gibi, kimi tohumların düşük, kimilerinin de yüksek sıcaklıkta tutulmaları ikincil durgunluğun ortaya çıkmasına neden olur.

İkincil durgunluk çoğu kez tohum kabuğunda oluşturulan değişiklikler sonucu ortaya çıkar. Böyle durumlarda bitki tohumlarında tohum kabuğu giderilir giderilmez, öteki koşullarda uygunsa, embriyo hemen büyümeye başlar. Kimi bitki tohumlarında ise embriyonun içerisinde oluşan fizyolojik değişikliklerle ikincil durgunluk ortaya çıkar. İkincil durgunluk da çeşitli işlemlerle giderilebilir.

1.8. TOHUMLARDA ÇİMLENME DURGUNLUĞUNU GİDERME YÖNTEMLERİ

Tohumlarda çimlenme durgunluğu ekonomik önemi olan sorunların ortaya çıkmasına neden olur. Hasadın bazı bitkilerde yağışlı dönemlere geldiği kuzey ülkelerde, tohumların hemen çimlenme gücüne ulaşması, hatta tohumların daha başakta iken çimlenmesi ya da ekilmelerinden çok önce depoda çimlenmesi gibi istenmeyen durumlar ortaya çıkabilir. Bu gibi koşullarda, belli süreli bir çimlenme durgunluğu istenen bir durumdur. Bununla birlikte, çoğu üreticiler, hasat edilir edilmez tohumlarında yüksek çimlenme gücü bulunmasını isterler. Ancak, bir bitki için başarıyla uygulanan bir yöntemin başka bir bitki için olumsuz yönde etki yaptığı da akıldan çıkarılmamalıdır. Aşağıda bitki tohumlarında durgunluk giderme yöntemleri üzerinde özet bilgi sunulmuştur.

1.8.1. Tohum Kabuğunun Etkilenmesi

Tohum kabuğunun yapısal bir özelliği nedeniyle ortaya çıkmış durgunluk, tohum kabuğunun etkilenmesiyle giderilebilir. Anılan etkileme mekaniksel ya da başka bir yolla olabilir ve tohum kabuğunun olumsuz yöndeki direnci giderilerek çimlenme gerçekleştirilebilir. Daha önce de değinildiği gibi, tohumların çatlatılıp kırılmaları ya da

tohumların mineral asitlerle işleme tutulmaları tohum kabuğunun etkilenerek çimlenmenin normal oluşmasına yol açmakta ve durgunluk giderilmektedir. Burada akıldan çıkarılmaması gereken nokta, etkileme işleminden embriyonun zarar görmemesidir. Doğada peşpeşe donma ve çözülme ya da tohum kabuğunun yavaş yavaş çürümesi ile anılan etkilenme gerçekleştirilerek durgunluk ortadan kaldırılabilmektedir.

1.8.2. Düşük Sıcaklık

Çoğu bitki tohumlarında bir süre düşük sıcaklıkta nemli turba içerisinde bırakıldıktan sonra yüksek sıcaklıkta depo edilmeleri durumunda, çimlenme için olum sonrası bekleme süresi kısaltılabilir. Çam tohumları için 5–10 °C de 2–3 aylık süre, çimlenme oranının önemli ölçüde artması için yeterli bulunmuştur (Barton 1930). Nem ile birlikte düşük sıcaklığın üvez *(Sorbus americana)*, ıhlamur, mürvet ağacı *(Sambucus nigra)*, defne ve pek çok öteki bitki tohumlarında çimlenme için olum ertesi süreyi kısalttığı, bir başka deyişle durgunluk dönemini kısalttığı saptanmıştır. Çoğu bitki tohumlarında düşük sıcaklığın durgunluğu kırması, solunum hızı ile karbondioksit ve oksijenin açığa çıkarılmasıyla yakından ilgili bulunmuştur. Bu arada tohum kabuğunun geçirgenliğindeki değişiklikler de durgunluğun kırılmasında önemli bir etmendir.

1.8.3. Sıcaklıktaki Değişmeler

Kimi bitki tohumlarının peş peşe düşük ve yüksek sıcaklıklarda bulundurulmaları durgunluğun giderilmesine etkili olmaktadır. Böyle bir işlem, kimi bitki tohumlarında çimlenmenin önemli düzeyde artmasına neden olur. Örneğin çayır salkımotu *(Poa pratensis)* bitki tohumunun peş peşe 20 °C de 16–18 saat ve 30 °C de 18–22 saat ve 45 °C de 2–8 saat tutulmaları çimlenmeyi önemli ölçüde artırmıştır (Harrington 1923).

Kimi bitki tohumlarında donma ve çözülme ile de durgunluğun giderildiği bilinmektedir. Ancak bu işlemin tüm bitki tohumlarında değil kimilerinde olumlu, kimilerinde ise tümüyle olumsuz etki yaptığı saptanmıştır. Örneğin havuç ve kelp kuyruğu bitki tohumları, değişmeyen sıcaklıklarda olduğu gibi, değişen sıcaklıklarda da yeterince çimlenebilmektedir. Genellikle sıcaklıktaki değişmeler, durgunluğun embriyodan kaynaklandığı bitki tohumlarında etkili olmaktadır.

Kimi bitki tohumlarında düşük sıcaklık çimlenmeyi artırırken, kimilerinde yüksek sıcaklık çimlenmeyi azaltmaktadır. Düşük sıcaklığın çimlenmeyi olumlu, yüksek sıcaklığın ise olumsuz yönde etkilemesinin gerçek mekanizması bugün tam olarak bilinmemektedir.

1.8.4. Işık

Daha önce de açıklandığı gibi ışık, kimi bitki tohumlarının çimlenmelerinde temel etkenlerden biridir. O nedenle, bu durumdaki bitkilerde ışığın durgunluğu giderici yönde etkilediği söylenebilir. Kimi bitki tohumlarında ise başka dış etmenler ışığın yerini almaktadır. Örneğin veronika *(Veronica longifolia)* tohumunda ışık, düşük sıcaklıklarda çimlenmeyi artırırken, tohumlar tam karanlık koşullarda ve yüksek sıcaklıkta eşit düzeyde çimlenme gösterebilmektedir. Buna karşılık, çayır salkımotu tohumlarında, değişmeyen ve değişen sıcaklıklarda, ışığın etkisi olumlu yönde görülmektedir.

1.8.5. Basınç

Taşyoncası *(Melilotus alba)* ve yonca *(Medicago sativa)* bitkilerinin tohumları 10 °C de 2000 atm basınç altında bulundurulduklarında daha iyi çimlenmişlerdir (Davies 1928). Basınç süresi 5–20 dakika olduğu zaman tohumlarda çimlenme oranının % 50–200 oranında arttığı görülmüştür. Basıncın etkisi tohumların kurutulması ve depo edilmesinden sonra da sürmekte ve büyük olasılıkla tohum kabuğunun su geçirgenliği de olumlu yönde değişmektedir.

1.8.6. Büyüme Düzenleyicileri

Büyüme düzeyicileri adı verilen maddeler fidanların köklendirilmesinde ve kök gelişmesinde yaygın biçimde kullanıldığı gibi, tohumda durgunluğun giderilmesi ile çimlenmenin iyileştirilmesinde de başarıyla kullanılabilmektedir.

Tohumlarda çimlenmeyi artırmak için uygulanan çeşitli maddeler arasında potasyum nitrat (KNO_3), thioüre (NH_2–C–NH_2), etilen (C_2H_4), giberallin ve kinetin yaygın biçimde kullanılır. Özellikle çimlenme için ışığa gereksinme gösteren tohumlarda ışığın yerini thioüre, giberallin ve kinetin maddeleri başarıyla alabilmektedir. Ancak bu konuda tartışmalar sürmektedir. Bununla birlikte, belirtilen maddelerin, çimlenme için ışık isteyen tohumların karanlıkta da iyi çimlenmelerine neden oldukları saptanmıştır (Bortwick ve ark 1954, Shankla ve Shankla 1968).

KAYNAKÇA

Barker, G.R. and T. Douglas (1960). *Function of ribonuclease in germinating pease.* Nature, (Lond.) 188: 943–944.

Barton, L. V. (1930). *Hastening the germination of some coniferous seeds.* Contr. Boyce Thompson Inst. 2: 315–342.

Barton, L. V. (1949). *Seed packets and onion seed viability.* Contr. Boyce Thompson Inst. 15: 341–352.

Bequerel, P. (1934). *La longévité des graines macrobiotiques.* Compt. Rend. Acad. Sci (Paris) 199: 1662–1664.

Bewley, J.D. and M. Black (1983). *Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination.* Vol. 1. pp. 1–306. Springer–Verlag, New York.

Bibbey, R.O. (1948). *Physiological studies of weed germination.* Plant Physiol. 23: 467–484.

Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, E.H. Toole, and V.K. Toole (1954). *Action of light on lettuce seed germination.* Botan. Gaz. 115: 205.

Cox, L.G., H.M. Munger, and E.A. Smith (1943). *A germination inhibitor in the seed coats of certain varieties of cabbage.* Plant Physiol 20: 289–294.

Crocker, W. and L.V. Barton (1957). *Physiology of seeds.* Waltham, Mass: Chronica Botanica.

Darlington, H.T. (1931). *The 50– year period for Dr. Beal's seed viability experiment.* Amer. Jour. Bot. 18: 262–265.

Darlington, H.T. (1951). *The seventy–year period for Dr. Beal's seed viability experiment.* Amer. Jour. Bot. 38: 379–381.

Davies, P.A. (1928). *High pressure and seed germination.* Amer. Jour. Bot. 15: 149–156.

Desveaux, R. and M. Kogane-Charles (1952). *Étude sur la germination de quelques granes oléagineuses.* Annales Agronomiques, 3: 385–416.

Doneen, L.D., and J.H. MacGillivray (1943). *Germination of vegetable seed as affected by different soil moisture conditions.* Plant Physiol. 18: 524–529.

Enenari, M. (1949). *Germination inhibitors.* Botan. Rev. 15: 153.

Folkes, B.F., A.J. Willis and E.W. Yemm (1952). *The respiration of barley plants. VII. The metabolism of nitrogen and respiration in seedlings.* New Phytol., 51: 317–351.

Harrington, G.T. (1923). *Use of alternating temperatures in the germination of seeds.* Jour. Agric. Res. 23: 295–332.

Jones, H.A. (1920). *Physiological study of maple seeds.* Bot. Gaz. 69: 127–152.

Mayer, A.M., and A. Poljakoff-Mayber (1963). *The germination of seeds.* The Macmillan Co., New York.

Oota, Y. (1964). *RNA in developing plant cells.* Ann. Rev. Plant Physiol., 15: 17–36.

Paleg, L.G. (1961). *Physiological effects of gibberellic acid. III. Observations on its mode of action on barley endosperm.* Plant Physiol., 36: 829–837.

Porter, R.H. (1949). *Recent developments in seed technology.* Bot. Rev. 15: 221–344.

Randolph, L.F., and L.G. Cox (1943). *Factors influencing the germination of iris seed and the relation of inhibiting substances to embryo dormancy.* Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 43: 284–300.

Salisbury, F.B., and C. Ross (1969). *Plant physiology. pp* 1–747. Wadsworth Publishing Company, Inc., Belmont, California.

Sankla, S., and D. Sankla (1968). *Reversal of (±)–abscisin II incuded inhibitior of lettuce seed germination and seedling growth by kinetin.* Physiol. Plant. 21: 190.

Stiles, W., and E.C. Cocking (1969). *An introduction to the principles of plant physiology.* p. 1–633. Methuen and Co. Ltd. London.

Thornton, N.C. (1935). *Factors influencing germination and development of dormancy in cocklebur seeds.* Contri. Boyce Thompson Inst. 7: 477.

Warsing, P.F., and H.A. Foda (1957). *Growth inhibitors and dormancy in Xanthium seed.* Physiol. Plant. 10: 266.

Watson, D.P. (1948). *Structure of testa and its relation to germination in the Papillionaceae tribes Trifoliae and Lotanee.* Ann. Bot. 12: 386-409.

2

ENZİMLER ve İŞLEVLERİ

Yaşayan organizmaların en önemli karakteristiği, hücrelerde cereyan eden kimyasal tepkimelerin olağanüstü bir düzen içerisinde sürmesi ve bunların kontrol edilmesidir. Herhangi bir hücrede belli bir zamanda pek çok tepkime cereyan etmekte ve bir karışıklık görülmemektedir. Söz konusu tepkimelerin yönü ve hızı hücrede sürekli kontrol altındadır. Tepkimeler hiç bir duraklama göstermeksizin birbirlerini izler. Her tepkime yeni bir tepkimeye başlangıçtır. Hücrede cereyan eden tepkimelerin düzenli bir şekilde sürmesi hücrede bulunan ve *enzim* adı verilen bileşiklerin yardımıyla olur. Enzimlerden yoksun hücrelerde hemen hemen hiç bir kimyasal tepkime cereyan etmez. Enzimler hangi tepkimelerin hangi sıra içerisinde, nasıl ve ne şekilde cereyan edeceklerini sürekli kontrol altında bulundururlar. Örneğin bitki köklerinde klorofil bulunmaz. Bu olgunun temel nedeni kökte klorofil sentezi için gerekli olan enzimin bulunmamasıdır. Bunun gibi morfolojik yönden büyük farklılık gösteren bitkiler aleminde ki bitkiler arasında enzimlerin çeşidi, miktarı ve aktivitesi yönünden büyük farklılık vardır.

Günümüzde enzimler için tüm araştırmacılar tarafından kabul görmüş bir tanıma sahip değiliz. *Haldane* isimli araştırıcı enzimi "*Yaşayan organizmalarda oluşan çözünebilir, kolloidal organik katalizör*" olarak tanımlamış ve bu tanım oldukça fazla ilgi toplamıştır. Enzimlerin tanımlanmalarından çok onların fiziksel ve kimyasal özellikleri, sınıflandırılmaları, aktiviteleri vb hususlar üzerinde bilgi edinilmesi çok daha önemlidir ve bu şekilde enzimler daha iyi anlaşılabilir.

2.1. ENZİMLER ve KATALİZÖRLER

Katalizörler "*Yapılarında bir değişme veya parçalanma göstermeksizin kimyasal tepkimelerin hızı üzerine etki yapan*" bileşiklerdir. Kimyasal tepkimelerin hızını olumlu yönde etkileyen katali-

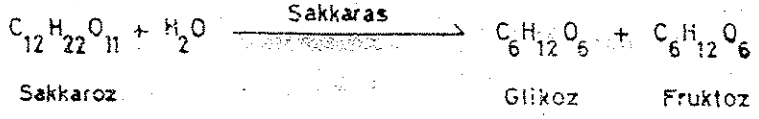
zörler yanında olumsuz yönde etkileyen katalizörler de vardır. Tepkimenin hızı üzerine katalizörün çok az miktarı etki yapabilmekte ise de katalizör miktarı ile tepkime hızı arasında olumlu yönde yakın bir ilişki vardır. Katalizörler yalnızca belirli ve tek bir kimyasal tepkime üzerine etki yaparlar ve tepkimenin sonunda tepkimenin başlangıcındaki miktarlar kadar ortamda bulunurlar.

Enzimler tamamen değilse bile büyük ölçüde katalizörlerin özelliklerini gösterirler. Enzimlerin "*Yaşayan hücrelerde oluşan organik katalizörler*" şeklindeki tanımı yaygın bir şekilde kabul görmüştür. Olağanüstü az miktarları kimyasal tepkimelerin hızını olağanüstü bir düzeyde arttırmaktadır. Her enzim belli ve özel kimyasal tepkimeler üzerine etkilidir.

Enzimlerle katalizörler arasındaki başlıca ayrım şu şekilde özetlenebilir: (a) Tepkime anında enzim moleküllerunin bir bölümü etkin olmayan bir duruma geçer veya parçalanır. Katalizörler tepkimenin sonunda tepkimenin başındaki miktarlar kadar ortamda kalır. (b) Tepkimenin hızı her zaman ortamda bulunan enzim miktarı ile ilgili değildir. Katalizörlerde ise miktar ile tepkimenin hızı yakından ilgilidir.

2.2. ENZİMLERİN İSİMLENDİRİLMESİ

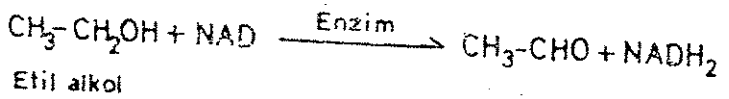
Enzimler etki yaptıkları maddelerin *(substratların)* sonlarına (as) eki getirilmek suretiyle isimlendirilirler. Örneğin selülozu parçalayan enzime selülas, lipoidleri parçalayan enzimlere lipas enzimi denmektedir. Kimi hallerde enzimlere verilen isimler enzimlerin yaptıkları işi gösterir. Örneğin bir maddeden ötekine hidrojen atomlarının taşınmasına yardım eden enzimlere de dehidrogenas enzimleri denir. Her hangi bir madde üzerinde enzimlerin etkileri sonunda ortaya çıkan ürünlere "*Tepkime ürünleri*" adı verilir. Sakkaras enziminin (şeker kamışı şekeri de denilen) sakkaroz üzerine etkisi sonunda eşit sayıda ortaya çıkan glikoz ve fruktoz moleküllerine tepkime ürünleri denir.



2.3. ENZİMLERİN SINIFLANDIRILMASI

Enzimlerin sayısını tahmin etmek bile güçtür. Yer yüzünde 10^6 kadar bitki ve hayvan türünün bulunduğu kabul edilmektedir. Her bir türde 1000 kadar protein bulunduğu varsayılırsa yeryüzünde toplam 10^9 dolayında protein var demektir. Proteinlerin çoğunluğu ise enzimleri oluşturmaktadır. Delbrück'e (1963) göre bir bitki hücresinde 1000 kadar değişik enzim bulunmaktadır. Sayıları bu kadar fazla olan enzimler üzerinde doğru bilgi sahibi olabilmek için bunların sistematik şekilde sınıflandırılmalarına gereksinme vardır. *Uluslararası Biyokimya Birliği* 1961 yılında enzimlerin sınıflandırılması için çoğunlukla kabul görmüş bulunan bir düzeneleme önermiştir. Buna göre enzimler temelde 6 sınıf altında toplanmaktadır. Bu sınıflara bağlı gruplar ve alt gruplar bulunmaktadır. Alt gruplarda ise tek tek enzimler yer almaktadır.

Enzimlerin sınıflandırılmasında ana sınıfın karakteristiğini enzim tarafından katalize edilen kimyasal tepkime oluşturmaktadır. Örneğin oksidoredüktas, hidrolas, transferas, izomeras vb gibi ana sınıfların karakteristiğini enzimin etkilediği maddenin (substratın) yapısı oluşturur. Grup ve alt gruplar ise tepkimelerin oluşması için gereksinme duyulan özel kimyasal maddelere göre saptanır. Örneğin aşağıdaki formülde görüldüğü gibi enzimatik olarak etil alkol asetaldehide yükselgenir. NAD *(Nikotinamid Adenin Dinükleotid)*



daha sonra açıklandığı (Bkz. s. 56) gibi bir koenzimdir. Formülde gösterilen enzimatik tepkimede NAD hidrojen alırken etil alkol hidrojen yitirir. Bir başka deyişle anılan tepkimede yükseltgenme-indirgenme söz konusudur. Etil alkol hidrojen yitirip yükseltgenirken, NAD hidrojeni alarak indirgenir. Şu halde tepkimede rol oynayan enzim bir yükseltgenme-indirgenme enzimidir ve bu enzimin ana sınıfı "*Oksidoredüktasdır*". Tepkimede enzimin etki yaptığı madde ya da etkilenen maddenin kimyasal grubu bir alkol grubudur. Bu grup "*H verici*" olarak görev yapar. O nedenle enzimin grubunu hidrojen vericisi "*Alkol*" oluşturur. Hidrojen alıcı olarak görev yaptığı için enzimin alt grubunu da NAD oluşturur.

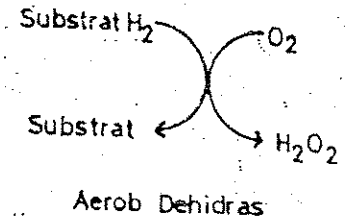
Bir enzimi tam olarak karakterize edebilmek için önce etki yapılan madde söylenir. Daha sonra alıcı durumundaki molekülün adı ve son olarak da tepkimenin tipi söylenir. Örneğin glutamin asidinden bir amino grubunu pirüvik aside aktaran enzim "*Glutamin asidi pirüvik asit aminotransferas*" şeklinde adlandırılır. Hidrolaslarda önce madde adı söylenir ve buna "*hidrolas*" sözcüğü eklenir. Örneğin "*Sakkaroz-hidrolas*" *(Sakkaras)* enzimi şeklinde ifade edilir.

Uluslararası Biyokimya Birliği tarafından önerilen ve genel kabul gören enzimlerin sınıflandırılması Çizelge 2-1 de sunulmuştur. Çizelgeden anlaşılacağı gibi enzimler 6 ana sınıfa ayrılmış ve bunların grup ve alt gruplarından bazı önemlileri gösterilmiştir.

Çizelge 2-1. Enzimlerin sınıflandırılması

Ana Sınıf	Grup	Alt Grup
Oksidoredüktas	Alkol	NAD Sitokrom O_2
	Aldehid Amino bileşiği	
Transferas	Fosforil bileşiği	Alkol (şeker) Amino bileşiği Karboksil bileşiği
	Alkil bileşiği Glikozil bileşiği	
Hidrolas	Ester bağı	Karboksilester Fosfatester
	Glikozit bağı Peptid bağı	
Liyas	C–C bağı	Karboksil grubu Aldehid grubu
	C–O bağı C–N bağı	
İzomeras	İntramoleküler Oksidoredüksiyon	Aldoz → Ketoz Enol bileşiği → Keto bileşiği
	İntramoleküler grup aktarılması cis–trans izomerasyonu	
Ligas	C–N bağı	Asit + NH_3 Asit + Amino asidi
	C–S bağı C–O bağı C–C bağı	

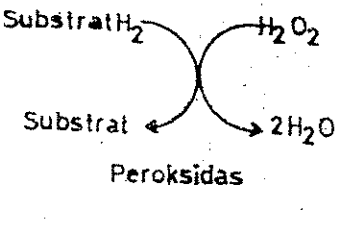
Oksidoredüktas ana sınıfına; etki yapılan maddeden hidrojen, oksijen veya elektronların alınmasını ya da verilmesini sağlayan tüm enzimler girer. Bu enzimler hücre metabolizmasında temel işlevleri yaparlar. Enzimatik faaliyet sonucu maddeden hidrojenin ayrılmasına "*dehidrasyon*" denir. Bu işi yapan enzimlere "*dehidraslar*" ya da "*dehidrogenaslar*" denir.



Aerob Dehidras

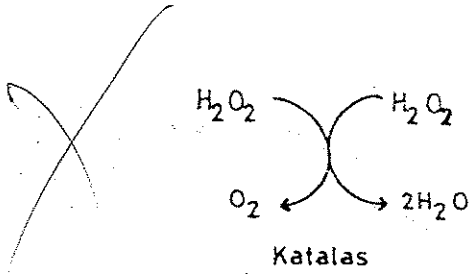
Aerob dehidraslar etki yaptıkları maddeden ayırdıkları hidrojeni oksijene bağlarlar ve H_2O_2 oluşmasına neden olurlar. Ancak hidrojeni, oksijen gibi başka moleküller de alabilir. Bir başka deyişle oksijen, aerob dehidraslar için *özel H alıcısı* değildir. Bununla beraber bitkisel metabolizmada H_2O_2, dehidrasların önemli bir hidrojen alıcısıdır.

Burada örnek olarak *Katalas ve Peroksidas* enzimleri ele alınabilir. Peroksidas enzimi herhangi bir maddeden hidrojeni hidrojen perokside (H_2O_2) ya da başka bir peroksid bileşiğine aktarabilir.



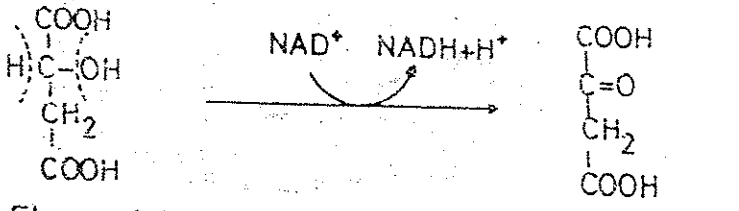
Peroksidas

Buna karşılık bir hidrojen peroksit (H_2O_2) molekülü, *Katalas* enzimi için etki yapılan bir madde ve aynı zamanda hidrojen alıcı bir madde olarak görev yapar. Katalas ise anılan tepkimeye özgü bir enzimdir. Bu açıklamalardan da görüldüğü gibi gerek *Peroksidas* ve gerekse *Katalas* enzimleri bitkisel metabolizmada hidrojen peroksidi (H_2O_2) suya parçalamaktadır.



Katalas

Anaerob dehidrogenas enzimleri ise etki yaptıkları maddedeki H atomlarını bir koenzime ya da prostatik gruba aktarırlar. Buna örnek olarak elma asidinin oksalasetik aside dehidrasyonu (yükseltgenmesi) gösterilebilir. Formülden görüldüğü gibi koenzim NAD^+ elma asidinden 2 hidrojen alarak oksalasetik asidin oluşmasını sağlar.

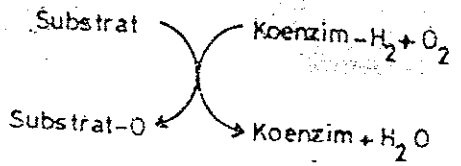


Elma asidi

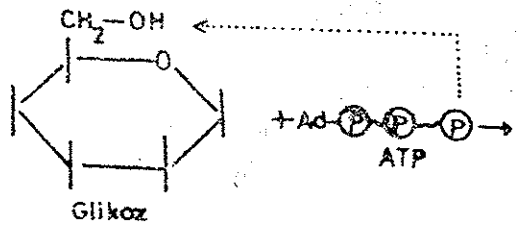
Oksalasetik asit

Oksidaslar da aynen aerob dehidraslar gibi H atomlarını oksijen molekülüne aktarırlar. Oksijenler, oksidasların tek hidrojen tutucusudur. Oksidaslar çoğu kez bir enzim zincirinin sonunda bulunurlar ve burada *terminal yükseltgenme* denen olayı, yani solunum metabolizmasından gelen hidrojenin oksijene bağlanarak suyun oluşmasını sağlar. Bitkilerde yaygın şekilde bulunan *polifenoloksidaslar*, *askorbik asit–oksidas* ve *sitokromoksidas* oksidaslara giren enzimlerdir. Anlan bu enzimler ağır metal içerirler.

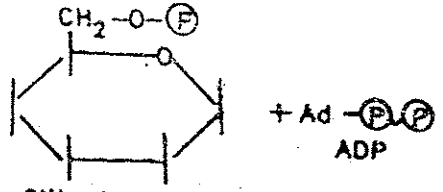
Oksigenaslar, oksijeni hidrojene değil başka bir maddeye bağlayan enzimlerdir. Çoğunlukla tepkime içerisinde indirgenmiş bir koenzim de yer alır. Anılan enzimler sayesinde oksijen molekülünden (O_2) bir atom 0 maddeye bağlanır ve diğer atom 0 ise koenzimin hidrojeni ile tepkimeye girerek suyu oluşturur (Hayaishi 1962).



Enzimler içerisinde ikinci ana sınıfı oluşturan *transferas* enzimleri (fosforil, amino, açil, alkil, glikozil vb) atom gruplarını bir molekülden diğerine aktarırlar. Örneğin bir koenzim olan ATP'nin *(Adenozin trifosfat'ın)* bir fosforil grubu, aşağıda görüldüğü gibi, glikoza aktarılmaktadır. Söz konusu fosforil grubu, P, glikozun bir alkolik hidroksil grubu ile tepkimeye girer. Bu tepkimenin oluşması *ATP–glikofosfo–transferas* adı verilen enzim sayesinde oluşur. ATP'deki fosforil grubunun şekere aktarılması çok sık görülen bir olgudur. Bu işlevi yapan enzimler genelde "*kinas*" olarak isimlendirilir. Bu nedenle yukarıda verilen örnekte enzim "*glikokinas*" olarak da adlandırılır.



Glikoz



Glikozfosfat

Enzimlerin bir başka ana sınıfını oluşturan *hidrolaslar*; ester bağlarını, glikozid bağlarını ve peptid bağlarını hidrolitik olarak parçalarlar. Serbest kalan her iki bağlantı yerine su molekülünün H ve OH radikalleri bağlanır. Hidrolaslar sayesinde nişasta ve selülozun

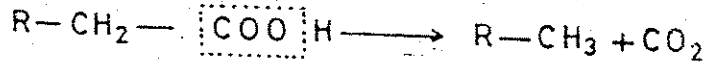
uzun zincirleri parçalanır. Aynı şekilde yumurta akı maddelerinin peptid bağları ve lipidlerin ester bağları hidrolaslar ile hidrolitik parçalanmaya uğrarlar. Aşağıdaki formülde bir karboksilesterin hidrolitik parçalanması gösterilmiştir. Bu tepkimede rol oynayan enzim



bir *karboksilester–hidrolastır.*

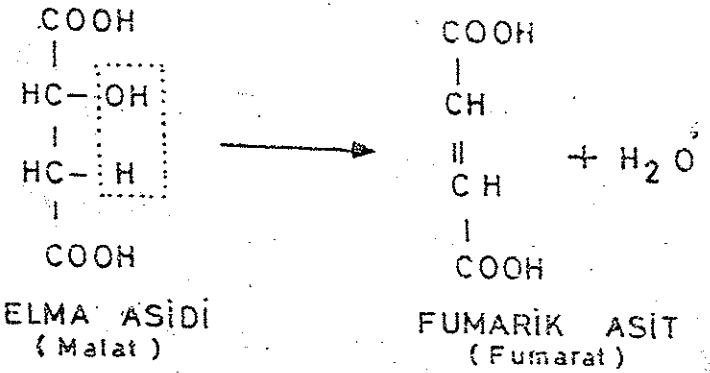
Hidrolaslara; esteraslar, lipaslar, peptidaslar, glikozidaslar, ribonükleaslar ve amilaslar dahildir.

Liyaslar, kimyasal bağları parçalayan enzimlerdir. Aşağıdaki formülde gösterildiği gibi maddedeki C–C bağı koparılır ve kar-



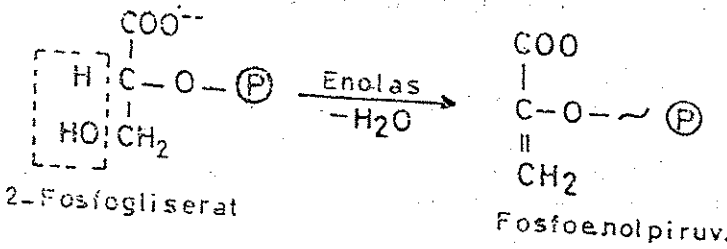
boksil grubu parçalanır. Tepkime de *dekarboksilas* enzimi görev yapar. O nedenle cereyan eden bu tepkimeye *dekarboksilasyon* adı verilir.

C–O–Liyaslara; suyu maddeden ayıran enzimler *(hidrataslar)* girer. Aşağıdaki formülde gösterildiği şekilde elma asidinden *(malat)* bir molekül su çıkarıldığı zaman fumarik asit *(fumarat)* oluşmaktadır. Tepkimede görev yapan enzime *fumaras* enzimi denir. Maddeye ve

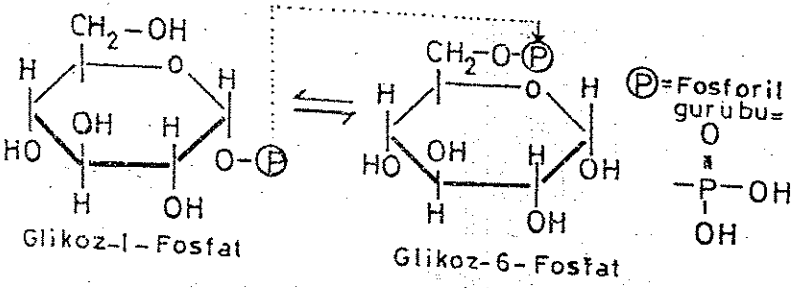


oluşan tepkimeye göre isimlendirilmesi durumunda söz konusu enzim *malat–hidro–liyas* şeklinde isimlendirilebilir.

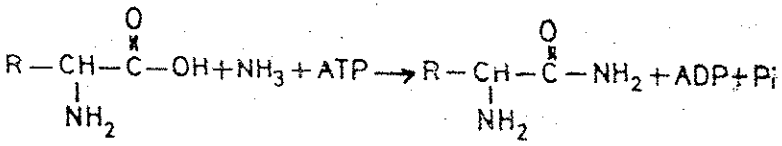
Enolas enzimi; suyu parçalamak suretiyle bir enol formunun oluşmasını sağlayan bir *hidro–liyas* enzimidir. Aşağıdaki formülden de görüldüğü gibi 2–*fosfogliserat*'ta bir molekül su *enolas* enzimi sayesinde parçalandığında *fosfoenolpiruvat* oluşur.



Enzimlerin bir başka ana sınıfı olan *İzomeraslar*; madde molekülü içerisinde atomların yerlerini değiştirmek suretiyle etki yaparlar. Bu yerdeğişimi bir yükseltgenme–indirgenme tepkimesini de içerebilir. Fruktozun bir glikoza dönüşmesi buna iyi bir örnek oluşturur. Aşağıdaki formülde de gösterildiği gibi bir molekülün izomerizasyonu, bir molekül grup değişimi şeklinde de cereyan edebilir.



Enzimlerin bir başka ve sonuncu ana sınıfını oluşturan *Ligaslar*; iki molekül arasındaki bağlantıyı sağlarlar. Bu bağlantı için enerjiye gereksinme duyulur. Örneğin bu enerji, bir koenzim olan ATP'nin parçalanmasından elde edilir. ATP parçalandığı zaman çıkan enerjiden yararlanarak iki molekül birleşmesi gerçekleştirilir. Bu özelliği nedeniyle *ligaslara sentetaslar* da denir. Gerçekleştirilen bağlantının çeşidine göre (Bkz: Çizelge 2–1) *Ligaslar* değişik gruplara ayrılır.



Formülde NH_3'ın bir amino asidine bağlanması ve bir asitamidin oluşması gösterilmiştir. Bu şekilde işlev yapan enzimlerden birisi de *glutaminsentetas* enzimidir. Anılan enzim NH_3 ile glutamin asidini birleştirerek glutaminin oluşmasını sağlar.

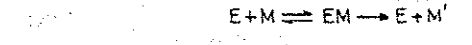
Karboksilaslar da *ligaslara* dahildir. Karboksilaslar CO_2'nin maddeye bağlanmasını sağlarlar. Bitkilerde CO_2'in asimlasyonunda görev yapan *ribulozdifosfatkarboksilas* ve *fosfoenolpiruvatkarboksilas* karboksilaslara dahil enzimlerdir.

Yukarıda verilen bilgilerden de anlaşılacağı gibi enzimlerin isimlendirilmesi yöntemi açık olmakla beraber sonuçta alışılmamış biçimde uzun isimler karşımıza çıkmaktadır. Geçmişte yaygın şekilde kullanılmış bulunan ve hatta günümüzde de kullanılan enzim adları hatalıdır. Örneğin bitki fizyolojisi alanında çok kullanılan *fosfatas*, *fosforilas*, *katalas* ve *enolas* ile hayvan fizyolojisi alanında tanınmış enzimlerden *pepsin*, *tripsin* ve *kimotripsin* adlı enzimler. *Fosfatas* enzimi anorganik fosfatı parçalayan bir hidrolastır. Bu enzimde ana sınıf; *hidrolas*, grup; *ester* ve alt grup ise *fosfomonoesterdir*. Fosforilas enzimi, inorganik fosfatı bir glikoz zinciri üzerine naklederek glikoz fosfatı parçalar. Aslında bu enzimin 1,4-*glikanortofosfat-glikoziltransferas* şeklinde adlandırılması gerekir.

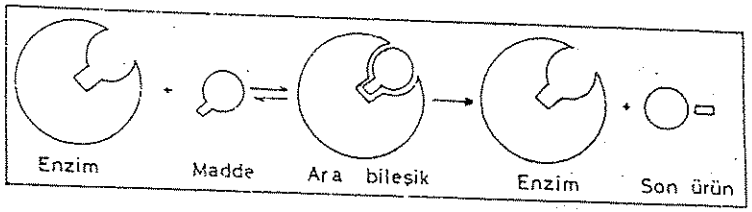
Özet olarak enzimlerin sınıflandırılması ve adlandırılması, enzim molekülünün yapısına göre değil, enzimin oluşturduğu kimyasal tepkimenin çeşidine göre yapılır. Enzimlerin yapı olarak farklılık göstermesi değil oluşan tepkime önem taşır.

2.4. ENZİMLERİN ETKİ MEKANİZMASI

Enzimlerin etki mekanizması henüz açık olarak bilinmemektedir. Ancak yaygın bir şekilde kabul edildiğine göre enzim etkinliği sonucu madde parçalanıp son ürünler oluşmadan önce enzim ile madde aşağıda formüle edildiği şekilde bir ara bileşiği oluşturmaktadır.

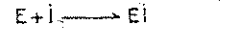


Enzimler üzerinde etkin yörelerin bulunduğu kabul edilmektedir. Madde parçalanmadan önce madde kendi büyüklüğüne uyan enzimin etkin yöresine girerek yerleşmekte ve bir ara bileşiği oluşturmatadır (Şekil 2-1). Daha sonra şekilde de gösterildiği gibi madde parçalanmaktadır.



Şekil 2-1. Enzim ile madde arasındaki tepkimenin şematik görünümü

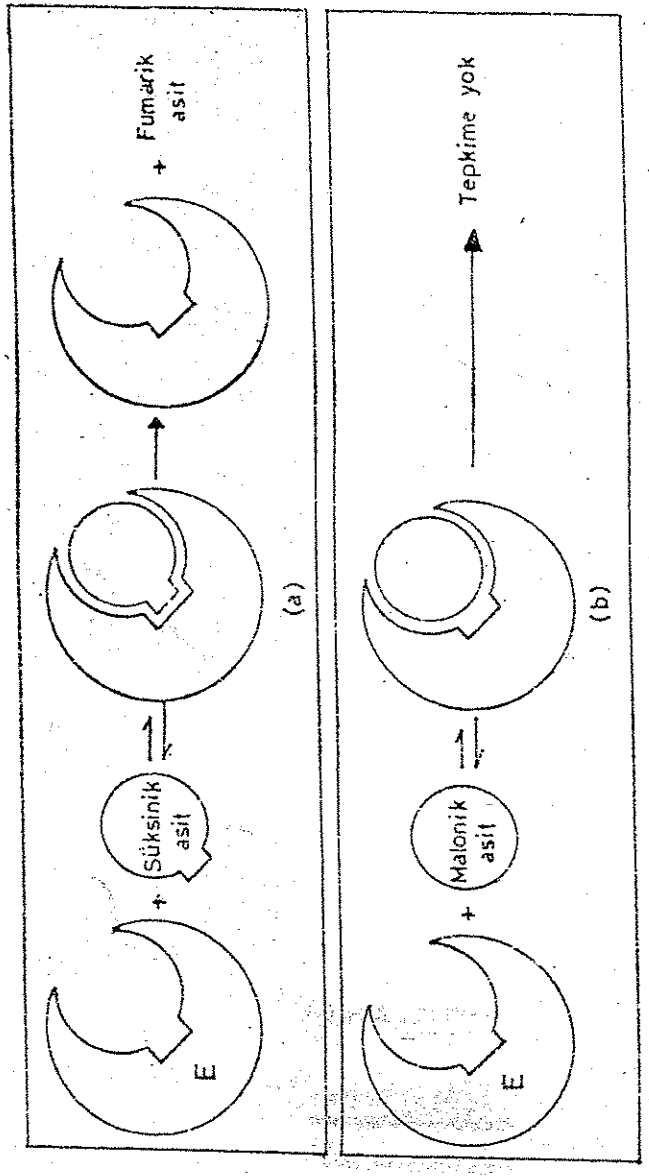
Enzim ile maddenin yukarda açıklandığı şekilde birleşmesi önleyicilerin enzim üzerindeki etkileriyle dolaylı olarak da kanıtlanmıştır. Enzimin etkinlik göstereceği maddeye özdeş yapı gösteren önleyiciler, enzimin etkin yöresine madde gibi girerek yukarda açıklandığı gibi bir ara bileşiği oluşturmaktadır. Ancak böyle geriye dönüşü olmayan tepkime sonucu enzim etkinliğini yitirmekte ve aşağıda formüle edildiği gibi tepkimenin son ürünleri oluşamamaktadır.



Örneğin suksunik dehidrogenas enziminin katalizör olarak görev yapması sonucu suksinik asit fumarik aside dönüşmektedir. Malonik asit de kimyasal yapı bakımından suksinik aside büyük benzerlik gösteren bir önleyicidir. Malonik asidin ortamda bulunması halinde (Şekil 3-2) suksunik dehidrogenas enziminin etkin yöresine suksinik asit yerine önleyici malonik asit girmekte, enzim etkinkiği durmakta ve tepkime ürünleri oluşmamaktadır. Ancak ortamda suksinik asidin çok fazla bulunması halinde malonik asidin önleyici etkisi büyük ölçüde giderilmektedir.

2.5. ENZİMLERİN YAPISI

1926 yılında Sumner isimli araştırmacının üreas enzimini sentetik olarak elde etmesinden sonra enzimlerin yapıları daha açıklıkla anlaşılabilmiştir. Bugün genellikle kabul edildiği gibi enzimlerin tümü asal olarak proteindir. Bu arada kimi enzimler protein moleküllerine



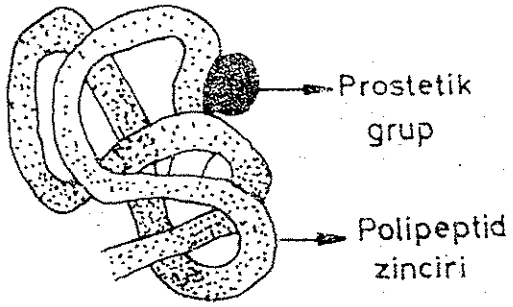
Şekil 2-2. Malonik asidin önleyici (inhibitör) etkisinin şematik görünümü

bağlı protein olmayan maddelere de sahiptir. Bu durumda yapıları yönünden enzimler iki grup altında toplanabilir. Bunlar: a) Yapıları basit protein olan enzimler ve b) Protein molekülüne bağlı protein olmayan maddeleri de kapsayan enzimlerdir.

Yapıları bakımından basit protein olan enzimler üreas, amilas ve papain gibi hidrolitik enzimlerdir. Yükseltgenme ve indirgenme enzimleri ikinci gruba girer. İkinci gruba giren enzimlerde protein özelliğinde olan ve yalnızca amino asitlerden oluşan taşıyıcı kısma *apoenzim*, buna bağlı ve fakat protein özelliğinde olmayan yani amino asitlerini kapsamayan kısma *prostatik grup* adı verilir (Şekil 2-3). Protein özelliğinde olan taşıyıcı kısma, apoenzime, bağlı olan prostatik grubu kimi enzimlerde minerai maddeler oluşturmaktadır. Yapılan araştırmalar prostatik grubu oluşturan mineral maddelerin enzimden ayrılmasıyla enzimin aktivitesini yitirdiğini ortaya koymuştur. Böyle enzimlerde prostatik grubu oluşturan mineral maddelere *aktivatör* adı verilmektedir. Bakır, demir, mangan, çinko, kalsiyum, potasyum ve kobalt aktivatör olarak görev yapar. Anılan elementlerin, enzimi maddelere bağladığına inanılmıştır (Calvin 1954, Klotz 1954).

Kimi enzimlerde apoenzime bağlı prostatik grubu organik özellikteki maddeler oluşturmuştur. Organik özellikteki prostatik gruba *kofaktör* veya *koenzim* adı verilmiştir. Genel olarak kofaktör veya koenzim maddeye verilen veya maddeden alınan atom gruplarının taşıyıcısı olarak görev yaparlar. Protein özelliğindeki apoenzimin uzaklaştırılması halinde enzim aktivitesini büyük ölçüde yitirir. Koenzimler proteinlere çok gevşek bir şekilde bağlanırlar. Bu şekilde değişik proteinlere koenzimlerin bağlanmaları sonucunda çeşitli enzimler oluşur. Burada işaret edilmesi gerekli önemli bir nokta da kimi organik özellikteki prostatik grupların yani koenzimlerin vitamin olmalarıdır. Koenzimleri oluşturan vitaminler bitkilerde sentezlenmelerine karşın memeli hayvanlarda sentezlenmemektedir.

Enzimlerin sınıflandırılmasına benzer şekilde (Çizelge 2-1) koenzimler ve prostatik gruplar da kendi tepkime tiplerine göre sınıflandırılırlar. Yükseltgenme-indirgenme tepkimeleri ile transfer tepkimelerine ve son olarak liyas ve ligas tepkimelerine katılan koenzimler ve prostatik gruplar bilinmektedir Apoenzimlerin çok çeşitli ve fazla sayıda olmalarına karşın koenzimler ve prostatik grupların sayısı azdır. Bir başka deyişle koenzimler ve prostatik gruplar çok



Şekil 2–3. Protein molekülüne bağlı protein olmayan maddeleri de kapsayan bir enzimin yapısı

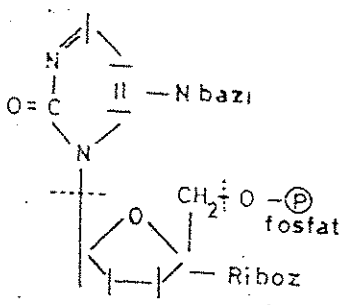
sayıda çeşitli apoenzimlerle birleşmişler ve tepkimeleri bu şekilde sürdürmüşlerdir.

Oksidoredüktas enzimlerinin en önemli koenzimi *Nikotinamid–adenin–dinükleotidler* (NAD) ve *Nikotinamid–adenin–dinükleotid–fosfat (NADP)* dır. Buna karşın en önemli prostatik grupları *Flavinnükleotidler* ile *Sitokromlar*dır.

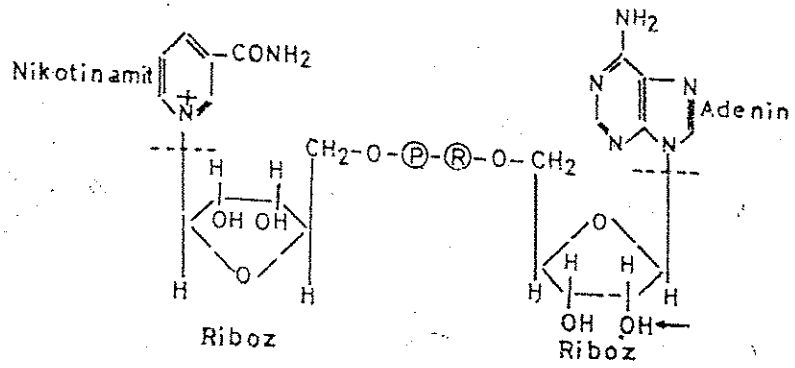
Nikotinamid–adenin–dinükleotid (NAD) ve *Nikotinamid–adenin dinükleotid–fosfat (NADP)* adlı koenzimler *difosfopiridin–nükleotid (DPN)* veya *trifosfopiridin–nükleotid (TPN)* olarak da adlandırılırlar. Eski literatürlerde anılan bu koenzimler *Koenzim I* (NAD) ve *koenzim II* (NADP) şeklinde gösterilmiştir. Kimyasal yapılarına uygun olması nedeniyle anılan koenzimlerin nikotinamid–adenin-dinükleotid (NAD) ve nikotinamid–adenin–dinükleotid–fosfat (NADP) şeklinde adlandırımaları yeğlenmiştir.

Nükleotid dendiği zaman bir azot bazı ile bir pentoz ve bir fosfat içeren bir bileşik anlaşılır. Aşağıda gösterilen nükleotid, (Şekil 2–4), pirimidin tipinde bir azot (N) bazına sahiptir. Nükleotidlerde başka N bazları da bulunur.

Nükleotidler ve türevleri fizyolojik yönden çok önemli bileşiklerdir. NAD iki nükleotidden yapılmıştır. Nikotin asidi amidi (= nikotinamid) ve adenin, nükleotidlerin N bazlarını oluştururlar. Ni-



Bir nükleotidin genel yapısı

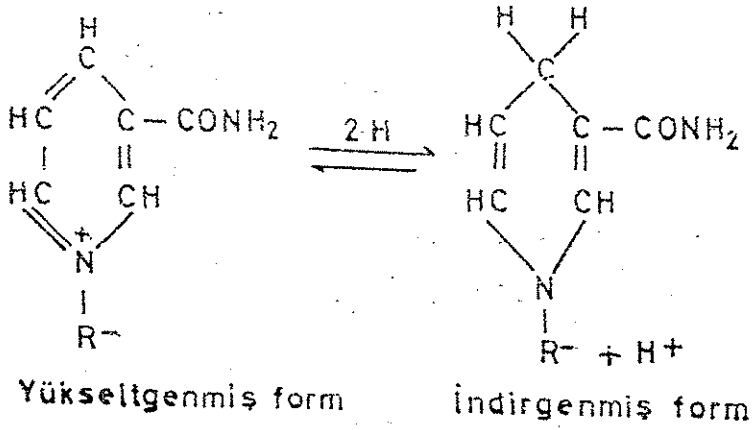


Şekil 2–4. Nikotinamidadenin dinükleotid (NAD^+)'in yapısı

kotinamid–adenin–dinükleotid fosfat ($NADP^+$)'ın formülü NAD^+'ın formülüne uyar. Aradaki tek fark yukardaki formülde ribozun hidroksil grubundaki okla işaretlenmiş H atomu bir fosforil grubu ile yer değiştirmiştir.

NAD'lerin etki biçimi, H atomlarını alıp verme işleminden ibarettir. Bir başka deyişle bunlar H atomlarını bir bağlanma yerinden ötekine aktarırlar. Bu iş aşağıdaki formülde gösterildiği gibi nikotin asidi amidi üzerinde gerçekleştirilir (Şekil 2–5).

İndirgenme işleminde bir H atomu doğrudan bağlanır ve diğer H atomu ise H iyonuna (H^+) ve bir elektrona ayrılır. H iyonu negatif yüklü kökün (R) karşı iyonunu oluştururken elektron çekirdekte



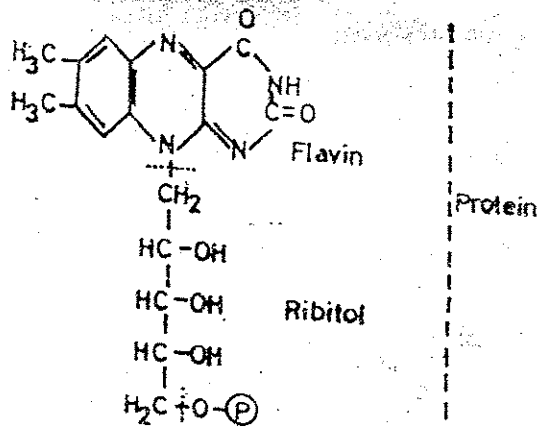
Şekil 2–5. Nikotin asidi amidi üzerinde cereyan eden yükseltgenme - indirgenmenin şematik görünümü

bulunan pozitif yüklü N atomunu indirger. Nikotinamid–adenin dinükleotidlerin indirgenmiş formu NADH veya NADPH şeklinde gösterilir. Buna karşın yükseltgenmiş şekilleri NAD^+ ya da $NADP^+$ şeklinde gösterilir.

Etki mekanizmaları yönünden NAD^+ ve $NADP^+$ arasında hemen hemen hiç bir fark yoktur. Ancak her ikisinin de etki yaptıkları maddeler farklıdır. NADP molekülündeki fosfat grubu, bu koenzimin etki yapacağı maddeye bağlanabilmesi için büyük önem taşır.

NAD^+ ve $NADP^+$ bitkisel ve hayvansal hücrelerde yaygın şekilde bulunurlar. Solunum, glikoz ve fotosentez gibi önemli işlevlerde çeşitli enzimlerle birlikte H aktarıcı olarak görev yaparlar. Bu arada çeşitli karbonhidrat metabolizması ürünlerinden H atomlarını ayıran *dehidras*'lar, bu H atomlarını NAD^+ ve $NADP^+$ a iletirler. Bu koenzimler de H atomlarını tekrar başka enzimlere aktarırlar.

Flavinmononükleotid (FMN) ve *Flavin–adenindinükleotid* (FAD) etki mekanizmaları yönünden Nikotinamid Adenin Dinükleotidlere (NAD) çok benzerler. Bunlar da hidrojen aktarıcıdırlar. Nikotinamid Adenin Dinükleotidlerden farklı olarak hidrojen atomlarını oksijene de bağlama yeteneğindedirler. Flavinmononükleotid (FMN); flavin, ribitol ve fosfattan oluşmuştur (Şekil 2–6).



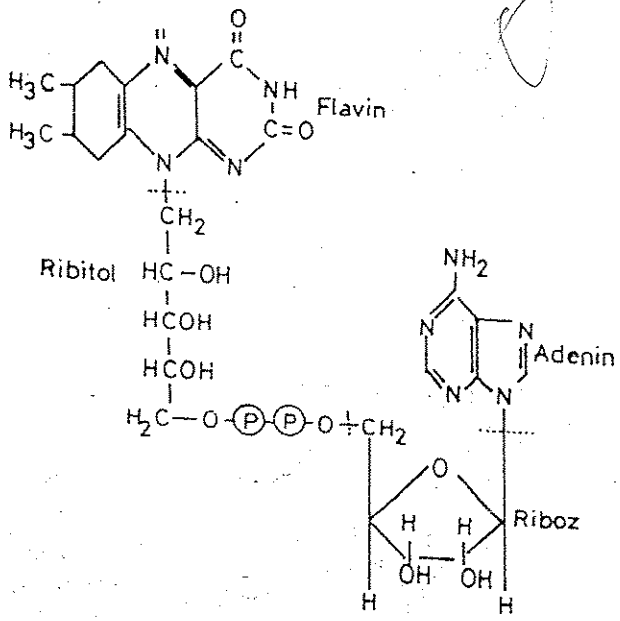
Şekil 2–6. Flavinmononükleotid (FMN)'in açık formülü

Flavinadenindinükleotid (FAD) ise flavin, ribitol–P ve P–riboz–adenin'den oluşmuştur (Şekil 2–7). Açık formülün incelenmesinden anlaşılacağı gibi flavinadenindinükleotid molekülü, bir flavinmononükleotid ve bir adeninnükleotidden oluşmuştur. Her iki komponent kendi fosfatlarıyla pirofosfat şeklinde bağlanmıştır.

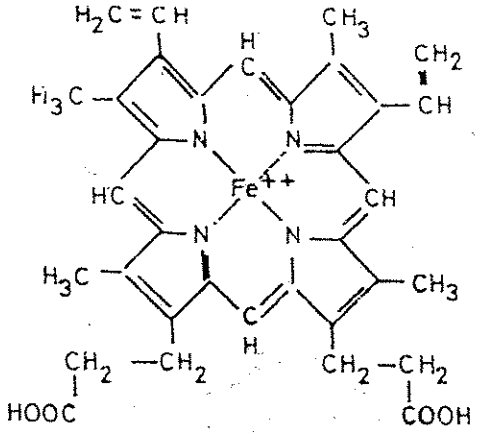
NAD^+ ve $NADP^+$'den farklı olarak FMN ve FAD enzim proteinine daha sıkı bağlanmışlardır. Bunlar flavoprotein diye adlandırılan çok sayıdaki çeşitli enzimlerde görev yapan prostatik gruplardır. Bunların adlandırılması karakteristik sarı renklerine dayandırılmıştır. Sütün laktoflavini, yumurtanın ovaflavini flavopreinlere dahildir ve flavoproteinler doğada yaygın şekilde bulunurlar.

Hem ya da *Hemin* oksidoredüktas enzimlerin bir diğer önemli prostatik grubunu oluştururlar. *Hem* indirgenmiş ve *hemin* de yükseltgenmiş formu temsil eder.

Hem, taşıyıcı proteini globin olan hemoglobinde bulunur. Şekil 2–8 da görüldüğü gibi hem'in iç kısmında Fe'in merkez atomu olarak yer aldığı bir porfin halkası bulunmaktadır. Fe, porfin halkası aracılığıyla iki elektron çifti bağıyla ve iki koordinatif bağla 4 piroi halkasının N atomlarına bağlanmıştır.



Şekil 2–7. Flavinadenindinükleotid (FAD)'ın yükseltgenmiş formu



Şekil 2–8. *Hem*'in yapısı

Hem ya da *Hemin*, prostatik grup olarak pek çok enzimde bulunur. Örneğin Sitokromların sitokromoksidas'ın, katalas'ın ve peroksidas'ın prostatik grubunu oluştururlar. Söz konusu enzimler redoks tepkimelerde de rol oynarlar. Redoks tepkimelerde Fe'in değerlik değiştirmesi ($Fe^{2+} \rightleftharpoons Fe^{3+}$) tepkimenin temelini oluşturur. Burada H atomları değil elektronlar taşınırlar. H atomları *hemin* içeren enzimlerin üzerine aktarılırken elektron ve H iyonuna ayrılırlar.

$$H \longrightarrow H^+ + e^-$$

Örneğin H bir nikotinamidadenindinükleotid (NAD) tarafından Fe içeren bir enzime verilirse yükseltgenmiş durumda bulunan bu enzim H'nin yalnızca elektronunu alma yeteneğini gösterir.

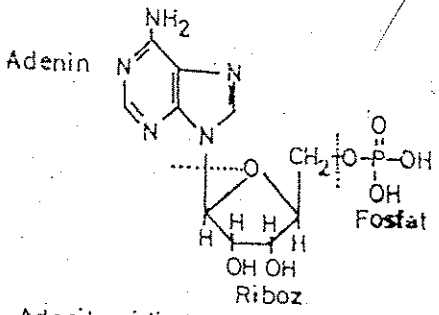
Hem içeren enzimlerden *sitokromlar* doğada yaygın şekilde bulunurlar. Söz konusu enzimler solunumda ve fotosentezde elektron aktarıcı olarak önemli görev yaparlar.

Sitokromoksidas da *hemin* içeren bir enzimdir. Sitokromoksidas yaygın şekilde bulunur ve oksijenin suya değin indirgenmesini sağladığı için önem taşır. Moleküler oksijeni suya indirgeyen enzimler arasında en önemlisi sitokromoksidas enzimidir.

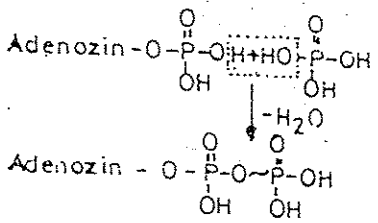
Transferas enzimlerin önemli koenzimleri arasında *Adenozintrifosfat (ATP)*, *Üridintrifosfat (UTP)*, *Stidintrifosfat (CTP)*, *Koenzim A (CoA–SH)* ve *tetrahidrofol asidi* yer alır. *Biyotin* ve *Pridoksalfosfat* ise transferas enzimlerinin başlıca prostatik grubunu oluştururlar. Bunlar bir atom grubunun bir molekülünden diğer bir moleküle aktarılmasını gerçekleştirirler. Bir ölçüde de *liyas*, *izomeras* ve *ligas* enzimlerinin tepkimelerini gerçekleştirirler.

Adenozintrifosfat (ATP), adenil asitten (adenozinmonofosforik asitten) türer. Bir nükleotidin içermek zorunda olduğu her üç yapı taşına sahip olduğundan adenil asidi tipik bir nükleotiddir. Bu üç yapı taşı N bazı olarak adenin, pentoz ve fosfattır.

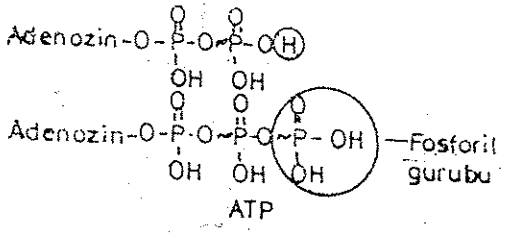
Adenozinmonofosfat (AMP)'ın fosfat köküne bir veya iki fosfatın daha bağlanmasıyla Adenozindifosfat (ADP) veya Adenozintrifosfat (ATP) oluşur (Şekil 2–9). İki fosfat arasındaki bağ bir pirofosfat bağıdır. ATP'nın glikoz ile tepkimesi sonucu glikoz–6–fosfat oluşumu Şekil 2–10 de gösterilmiştir. Tepkime sonunda bir yanda ADP oluşurken diğer yanda glikozun 6 numaralı karbona bağlı hidroksil grubundaki hidrojen atomunun yerine fosforil grubu geçer. Fosforil grubu çoğunlukla P şeklinde gösterilir. Fosforil ya da fosforil grubu bir ra-



Adenil asidi=Adenozinmonofosforik asit=(AMP)



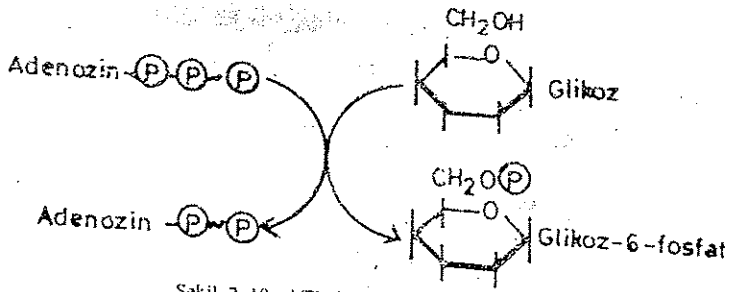
Adenozindifosforik asit (=ADP)



Şekil 2–9. AMP, ADP ve ATP'in yapısı

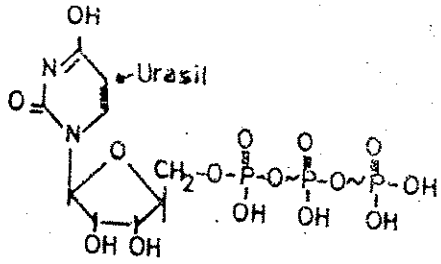
dikaldir ve bir H atomu ile yer değiştirir. Formülden görüldüğü gibi ADP'da 2, ATP'da ise 3 tane fosfat ester şeklinde birbirine bağlanmıştır (Şekil 2–10). İki fosfat arasındaki bu tür bağ enerji yönünden varsıl bir bağı simgeler. ATP'ın hidrolizi sırasında (ATP + H_2O ⟶ ADP + Fosfat) standart koşullar altında her bir mol için 7300 cal enerji açığa çıkar. Bu enerjiye moleküllerin aktifleştirilmesinde yani biyokimyasal bir tepkimenin oluşturabilmesi için gereksinme duyulur. Şekil 2–10 da gösterilen tepkimede glikoz molekülü ATP sayesinde

önce enerji ile yüklenir ve sonra glikoz–6–fosfat oluşur. Molekülün enerji ile yüklendiği bu tür tepkimelere *yükleme tepkimeleri* (priming reaction) adı verilir.



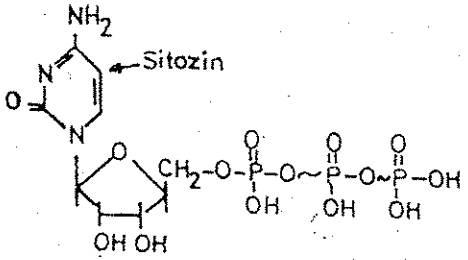
Şekil 2–10. ATP ile Glikozun tepkimesi

Üridintrifosfat (UTP)'ın yapısı ATP ye benzer. ATP'deki Adenin yerine N bazı olarak UTP'de urasil vardır (Şekil 2–11). UTP'da uçta bulunan fosforil grubunun yerine bir şeker (monosakkarid) kökü geçebilir. Şeker kökü, örneğin bir glikoz kökü (glikozil) bu durumda aktifleşmiş olur ve böylece başka bir tepkimeye aktarılabilir. Sakkaroz ve polisakkaridlerin oluşum temelini de bu anlatılan durum oluşturur.



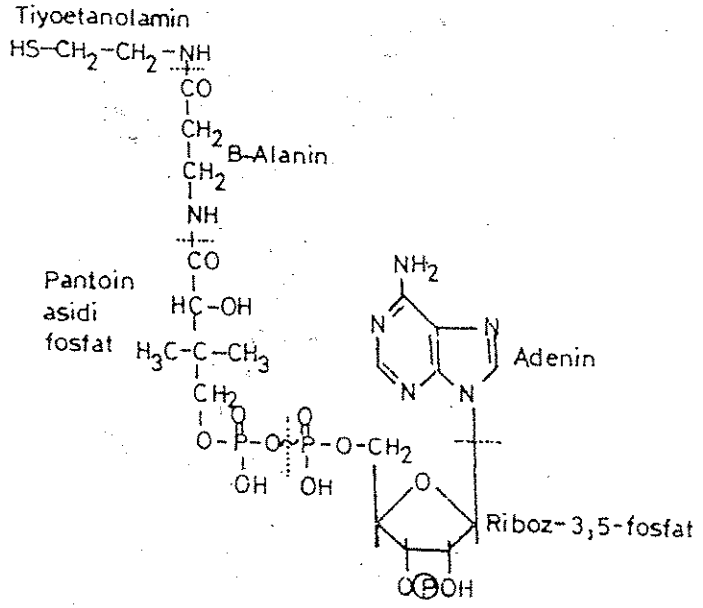
Şekil 2–11. Üridintrifosfat (UTP)'in yapısı

Sitidintrifosfat (CTP)'ın kimyasal yapısı ATP veya UTP'ye benzer (Şekil 2–12). N bazı olarak sitozin bulunur. CTP, pirofosfatı ayırmak suretiyle fosforilkolini bağlayabilir ve sonra başka bir molekül, örneğin bir digliserid, üzerine aktarılabilir. Böylelikle bir fosfatid oluşur. Bir başka deyişle CTP fosfatid sentezinde rol oynar.



Şekil 2–12. Sitidintrifosfat (CTP)'in yapısı

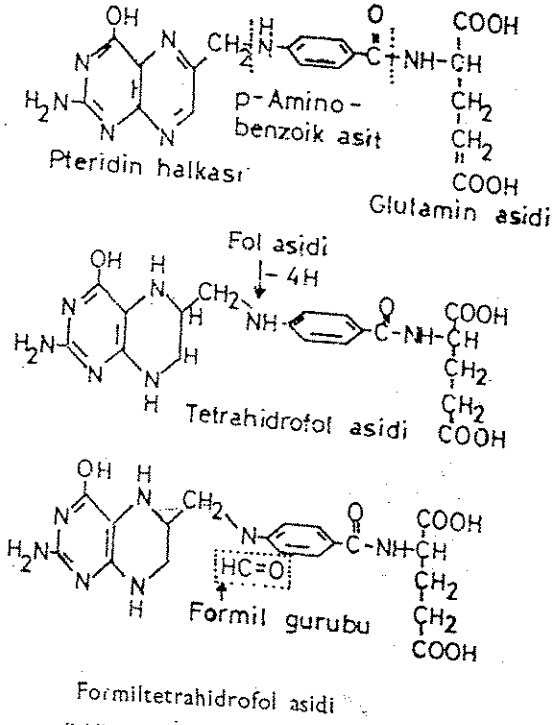
Koenzim A (CoA–SH); tiyoetanolamin, β–alanin, pantoin asidi fosfat, riboz–3,5 fosfat ve adeninden oluşur (Şekil 2–13). Pantoin asidi ve β–alanin çeşitli organizmalar için vitamin oluşturan pantoten asidini oluştururlar.



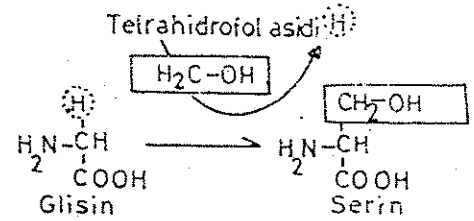
Şekil 2–13. Koenzim-A (CoA–SH)'nın yapısı

Koenzim A, yağ asidi metabolizmasının başlıca koenzimidir. Etkili grubu sülfihidril grubudur.

Tetrahidrofol asidi, yüksek bitkilerin yapraklarında fazlaca bulunan fol asidinden türeyen bir koenzimdir. Fol asidi bir protein halkası ve peptid tabiatında glutamin asidine bağlanan bir γ–aminobenzoik asitten oluşmaktadır. Hidrasyonla (H atomlarının bağlanmasıyla) tetrahidrofol asidi elde edilir. Tetrahidrofol asidi metil ($-CH_3$), formil ($HC=O$) ve hidroksimetil ($-CH_2-OH$) gibi C–1 yapılarını bağlama ve tepkimedeki eşleri üzerine aktarma yeteneğindedir. Şekil 2–14 de formil grubunun tetrahidrofol asidine bağlanmasını göstermektedir. Burada formil grubu γ–aminobenzoik asidin N atomuna bağlı hidrojenin yerine geçer. Tetrahidrofol asidinin grup vericisi olarak katıldığı tipik bir tepkime, glisinden serin'in sentezidir (Şekil 2–15).

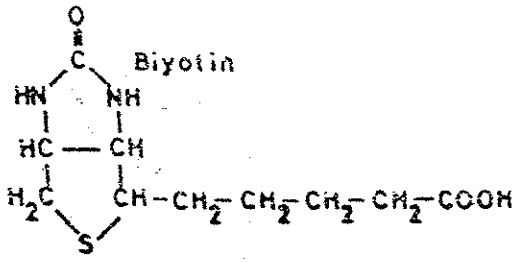


Şekil 2–14. Fol asidi ve türevlerinin yapısı



Şekil 2–15. Tetrahidrofol asidi tarafından bir hidroksimetil grubunun glisin üzerine aktarılması suretiyle serinin oluşması

Biyotin, transferas enzimlerinin bir prostetik grubudur (Şekil 2–16). CO_2'in aktarılması görevini yapar. Bu yüzden transferas enzimlerinin olduğu gibi liyas ve ligas enzimlerinin de prostetik gruplarından sayılabilir.



Şekil 2–16. Biyotin'in yapısı

Biyotin CO_2 ya da bikarbonatı başka bir molekül üzerine, örneğin asetil–CoA üzerine aktarma yeteneğindedir. Bu aktarma sırasında malonil–CoA oluşur. Bir başka deyişle asetil–CoA karboksillenmiş olur. Bu tepkime yağ asidi sentezinin temelidir.

Transferas enzimlerinin bir başka prostatik grubu da *Pridoksalfosfat*'tır. Pridoksalfosfat, NH_2 aktarılmalarına ve dekarboksilasyonlara katılan bir prostatik gruptur.

Liyas enzimlerinin önemli bir prostatik grubu *Tiaminpirofosfat*'dır. Tiaminpirofosfat, tiamin'e (B_1 vitamini veya aneurin) çok benzer ve bir primidin halkası ile bir tiazol halkasından oluşmuştur.

Tiaminpirofosfatın enzimatik etkinliği, bir aldehidi ekliyebilme yeteneğinden kaynaklanır. Bu şekilde bağlanmış aldehide "*aktifleştirilmiş aldehid*" denir ve aldehid, tiazol halkasına bağlanır. Tiaminpirofosfatın katıldığı en önemli tepkime dizisi *oksidatif dekarboksilasyon*'dur.

2.6. ENZİMLERİN BİTKİDE BULUNDUKLARI YERLER VE DAĞILIŞLARI

Yaşayan hücrelerde metabolik olaylar sonucu oluşan enzimlerin kökenleri hakkında bilgiler yeterli düzeyde değildir. Yapılan çalışmalar (Beadle 1946 ve Horowitz 1947) enzimlerin birleşmelerinin hücrelerde bulunan kromozomlardaki genler tarafından kontrol edildiğini kesin bir şekilde göstermiştir. Pek çok enzimlerin, hücrelerde sitoplazmik parçacıkları ile ilişkili olduğu, kloroplastlarda enzim konsantrasyonunun yüksek bulunduğu saptanmıştır. Hücre çekirdeğinde enzimlerin durumu üzerindeki bilgiler yeterli değildir. Ancak hücre çekirdeğinde deoksiribonükleas enziminin bulunduğu saptanmıştır. Bu enzim deoksiriboz nükleik asidin (DNA) parçalanması anında katalizör görevi yapmaktadır.

Enzimler yaşayan hücre içerisinde düzenli (üniform) bir şekilde dağılmamışlardır. Kimi enzimler, örneğin solunum ile ilgili olanlar, yalnız yaşayan hücrelerde bulunur. Başka kimi enzimler bitkinin belli organ ve dokularında dağılmış olarak bulunabilir. Pancar yapraklarında sakkaras, maltas ve amilas enzimleri; pancar sapında sakkaras, emülas, inülas ve emülsin enzimleri; kökte ise amilas, inülas ve emülsin enzimlerinin bulundukları saptanmıştır. Enzimlerin miktarı bakımından çimlenen bir tohum, bitkinin öteki organlarına oranla en varsıldır. Bu yüzden enzimler üzerindeki araştırmalarda çoğunlukla çimlenen tohumlar kullanılır.

Bakteri ve mantar hücreleri de enzimlerce varsıldır. Bu yüzdendir ki bakteri ve mantarlar sahip oldukları enzimlerle üzerinde bulundukları maddeleri hidrolize ederek parçalarlar. Gereği halinde bakteri ve mantarların hücreleri içerisinde bulunan enzimler hücre zarından dışarıya çıkarak maddelerin parçalanmasını sağlar. Bakteri ve mantarların hücreleri sürekli olarak hidrolize yapabilen enzimleri oluştururlar.

2.7. ENZİMLERİN ETKİNLİĞİ ÜZERİNE ETKİ YAPAN ETMENLER

Yüksek bitkilerde bulunan enzimlerin etkinlikleri üzerine etki yapan etmenler geniş bir şekilde araştırılmıştır. Bu amaçla önce arı durumda enzim elde edilmiş ve denetlenen koşullar altında değişik etmenlerin enzimin madde üzerindeki etkinlikleri üzerine olan etkileri araştırılmıştır. Her ne kadar yapay koşullar altında yürütülen bu araştırmalar doğal haldeki duruma tam olarak uymamakta ise de enzimlerin etkinliklerine etki yapan etmenler üzerinde gerçeğe en yakın bilgi verebilmesi yönünden değerlidir.

Protein yapıya sahip olmaları yüzünden enzimlerin etkinliğini çevre koşullarının önemle etkileyeceği doğaldır. Aşağıda bu etmenler üzerinde kısaca bilgi verilmiştir.

2.7.1. Madde Miktarı

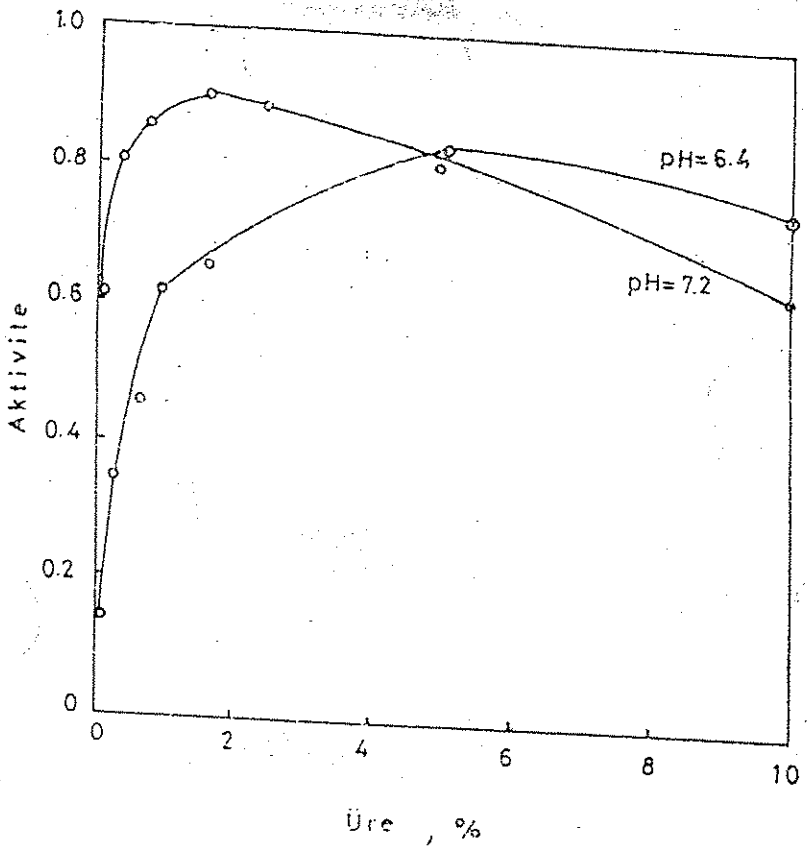
Ortamda bulunan maddelerin miktarı belirli bir düzeye kadar enzimlerin etkinlikleri üzerine olumlu yönde etki yapmakta ve daha sonra madde miktarının etkisi ya hiç olmamakta ya da olumsuz yönde gelişmektedir. Üreas enziminin etkinliği üzerine ortamda bulunan ürenin etkisi Şekil 2–17 de gösterilmiştir. Belli bir düzeyden sonra ortamdaki madde miktarının enzimlerin etkinlikleri üzerine olumsuz etkileri ortamda biriken tepkime ürünlerinin miktarlarının artmasıyle ilgili olarak açıklanmıştır. Bu arada ortamda madde miktarının artmasiyle su konsantrasyonunun azaldığı böylece enzimlerin etkinliklerinin etkilendiği de ileri sürülmüştür.

2.7.2. Tepkime Ürünleri Miktarı

Enzimatik tepkimeler de kimyasal tepkimeler gibi kimya yasalarına bağlıdır. Tepkime ürünlerinin ortamda toplanması oranında enzimatik tepkimelerin miktarı azalır. Özdeş şekilde başlangıçta tepkime ürünlerinin konsantrasyonu fazla ise, enzimatik tepkimelerin miktarı az olmaktadır.

2.7.3. Enzim Miktarı

Bir kaç ayrıcalıkla beraber enzimlerin etkinlikleri ortamda bulunan enzim miktarı ile doğrudan ilişkili olarak doğrusal bir şekilde artar. Kuşkusuz bunun için öteki koşulların uygun düzeyde olması gerekir. Enzim miktarının fazlalaşması halinde daha fazla madde



Şekil 2–17. Ortamda bulunan üre miktarı ile üreas enziminin etkinliği arasındaki ilişki (Howell ve Sumner 1934)

ile birleşmeye olanak verecek etkin yöre miktarı da artar. Böylece enzimlerin etkinlikleri de artmış olur.

2.7.4. Hidratasyon

Özellikle tohumların çimlenmeleri anında hidratasyonun etkisi çok açık bir şekilde görülebilir. Kuru durumdaki tohumlarda enzim etkinliği çok düşüktür. Çimlenme anında su alındıkça tohumda enzim etkinliği sürekli bir şekilde artar. Özdeş durum bitkilerin öteki organlarında da görülmektedir.

2.7.5. Sıcaklık

Kimyasal tepkimelere özdeş şekilde enzimatik tepkimeler de sıcaklığın etkisi altındadır. Protein tabiatında olmaları nedeniyle enzimler özellikle sıcaklığa karşı duyarlıdır. Enzim aktivitesi üzerine sıcaklığın en yüksek düzeyde etkili olduğu alan kimyasal tepkimelere göre çok dardır.

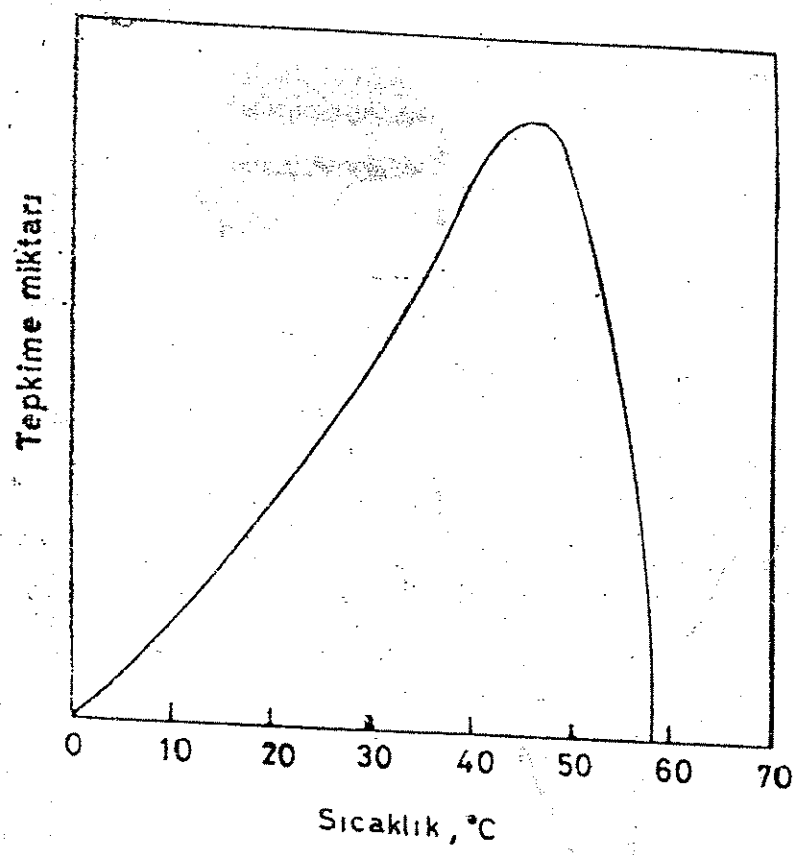
Enzim aktivitesi 0 °C da pratik olarak yoktur. Sıcaklık arttıkça enzim aktivitesi de doğrusal şekilde artar. Genel olarak 25 °C'a değin sıcaklığın her 10 °C'lık artışlarında tepkime miktarı 2.5 kat artar. Bu olgu iki nedene dayandırılarak açıklanabilir: (a) Sıcaklık artışına bağlı olarak madde moleküllerinin olduğu gibi enzim moleküllerinin de kinetik enerjileri artar ve (b) sıcaklık artışı ile hareketleri fazlalaşan enzim ve madde moleküllerinin birleşme olasılığı yükselir.

Ortam sıcaklığı 30 °C'a yaklaştıkça enzimlerin doğal özelliklerinin yitmesine *(denature olmalarına)* neden olan etmenlerin etkinliği güç kazanır. Bilindiği gibi enzimler karmaşık bir yapıya sahiptir ve tepkimeler de bu yapının bir yansımasıdır. Enzimlerin yapısal bütünlüğü, sahip oldukları fazla sayıdaki hidrojen bağlarıyla sağlanmaktadır. Sıcaklık artışına paralel olarak kazanılan termal aktivite sonucu hidrojen bağları gerilir ve kırılır. Bir hidrojen bağının kırılması diğerlerinin de peş peşe kırılmalarına yol açarak enzim yapısının temelden bozulmasına ve katalitik özelliğin de yitmesine yol açar. Şekil 2–18 den de görüldüğü gibi 45 °C'da en yüksek düzeye ulaşan tepkime miktarı 60 °C civarında enzimin doğal özelliğini tamamıyla yitirmesi nedeniyle sıfıra inmektedir.

Belirli bir sıcaklıkta kalma zamanı da enzimlerde tepkime miktarı üzerine etki yapmaktadır. Başka bir deyişle sıcaklığın etkisi belirtilirken zaman etmeninin de dikkate alınması zorunludur.

2.7.6. Hidrojen İyonu Konsantrasyonu (pH)

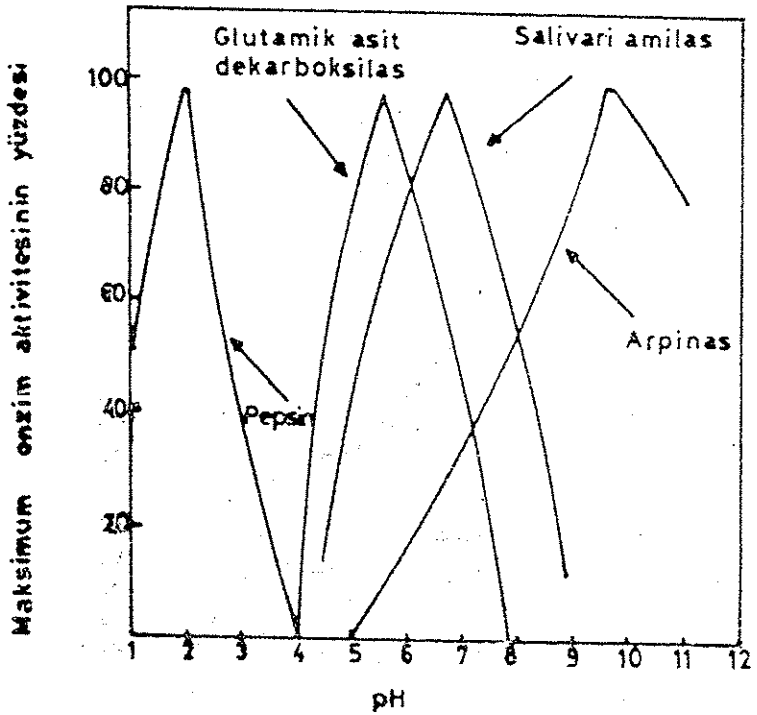
Ortamın pH'sı enzimlerin etkinlikleri üzerine önemli etki göstermektedir. Genel olarak enzimlerin belirli bir pH'da etkinlikleri en yüksek düzeyde olmakta ve pH'nın bu noktadan sonra azalıp çoğalması enzim etkinliğini büyük ölçüde azaltmaktadır. Optimum pH'dan fazlaca uzaklaşılması durumunda enzimler etkinliklerini tamamen yitirerek bir daha etkin duruma geçememektedir. Enzimlerin etkinlikleri için optimum ve zararlı pH değerleri enzimden enzime ayrımlı olmaktadır. Değişik enzimler için optimum pH 1.5 ile 10



Şekil 2–18. Sıcaklığın enzimlerde tepkime miktarı üzerine etkisi

arasında değişmektedir (Şekil 2–19). Belirli bir enzim için optimum pH enzimin cinsine, enzimin etki yapacağı maddeye, ortamda bulunan öteki maddelerin özelliğine, sıcaklığa vb bağlı olarak değişmektedir.

Ortam pH'sındaki değişiklikler temelde enzim molekülünün doğal özelliklerinin yitirilmesine yol açarak etkili olmaktadır. Protein yapısında olan enzimler pek çok iyonik gruplara sahiptir. Enzimlerin etki alanları içindeki hidrojen iyonu konsantrasyonuna bağlı olarak anılan iyonik grupların bir bölümü elektriki yüke sahiptir. İyonik grupların enzimlerin aktif yörelerinde bulunmaları ve madde



Şekil 2–19. Çeşitli enzimlerin etkinlikleri üzerine ortamın pH'sının etkisi (Fruton ve Simmonds 1959)

ile tepkimede rol oynamaları nedeniyle bunlar pH değişikliklerinden kolaylıkla etkilenir. Örneğin çoğu zaman görüldüğü gibi etki yapılan maddenin elektrolit olması nedeniyle pH değişikliklerine bağlı olarak iyonik durum değişir. Maddenin iyonik durumunun da etkili olduğu enzimatik tepkimelerde, ortam pH'sına bağlı olarak etkilenen maddenin iyonik yapısındaki değişme de enzimlerin tepkime miktarına önemli etki yapar. Diğer koşulların eşit olması halinde, iyonik durumları uygun moleküllerin en fazla miktarda bulunmasına yol açan ortam pH'larında, enzim tepkimeleri de en yüksek düzeyde gerçekleşir.

2.7.7. Aktivatörler

Aktivatör enzimatik tepkimelerin hızını artıran belirli kimyasal bileşiklerdir. Aktivatörlerin çalışmaları ile ilgili gerçek mekanizma

tam olarak bilinmemektedir. Kimi aktivatörler enzimlerin hepsinin veya bir bölümünün tepkime hızları üzerine etki yaparken, kimi aktivatörlerin etkileri belli enzimlerin etkinlikleri ile ilgilidir. % 2–5 konsantrasyonundaki toprak alkali ve alkalin metal tuz çözeltileri enzimlerin hepsine etki yapar. Kobalt, mangan, nikel, magnezyum ve klor iyonları bir bölüm enzimlerin tepkimeleri üzerine etkilidir.

2.7.8. Önleyiciler (İnhibitörler)

Önleyiciler enzimatik tepkimelerin hızını azaltırlar. Çoğunlukla iki grup altında toplanmaktadır. Bunlar: (a) Kompatativ önleyiciler ve (b) Kompatativ olmayan önleyicilerdir.

a) *Kompatativ önleyiciler:* Kimi enzimlerin etkinlik gösterdikleri maddelerin moleküllerine çok benzer bir molekül yapısı gösterirler. Bunun bir sonucu olarak enzim ile kompatativ önleyici birleşir. Böylece enzimin etkinliği bloke edilerek enzim etkisiz duruma gelir (Şekil 2–2).

Kimi kompatativ önleyiciler de daha başka şekilde çalışırlar. Bu önleyiciler enzimlerin etkin grupları ile özdeş yapı gösterirler. Bu tip önleyiciler enzimin protein kısmı ile birleşerek enzimi etkisiz hale sokar.

b) *Kompatativ olmayan önleyiciler:* Bunlar daha ayrımlı bir şekilde çalışırlar. Bunlar enzimlerle birleşmek suretiyle enzimlerin parçalanmalarına yol açarlar. Öte yandan kompatativ olmayan önleyiciler biyolojik olaylar için asal olan tepkimenin sırasını değiştirme yoluyla da enzimin etkinliğini önlerler. Bu ise tepkimenin ilerlemesi için asal olan bir bileşik ile önleyicinin bağlantı oluşturması yoluyla gerçekleşir. En iyi bilinen enzim önleyicisi iodaasetatlar, floridler, siyanidler ile karbon monoksittir.

KAYNAKÇA

Beadle, G.W. (1946). *The gene and biochemistry.* In: Currents in Biochemical Research. D.E. Green Ed. 1–12. Interscience Publishers. Inc. New York.

Calvin, M. (1954). *Chelation and catalysis. Symposium on mechanism of enzym action.* p. 257–285. The Johns Hopkins Press, Baltimore.

Delbrück, M. (1963). *Die Vererbungschemie.* Naturw. Rundschau 16: 85–89.

Fruton, J.S., and S. Simmonds (1959). *General biochemistry.* John Wiley and Sons., New York.

Hayaishi, O. (1962). *Biological oxidations.* Ann. Rev. Biochem. 31: 25–46.

Horowitz, N.H. (1947). *Methionine synthesis in Neurospora. The isdation of cystathionine.* Jour. Biol. Chem. 171: 255–264.

Howell, S.F. and J.B. *Sumner* (1934). *The specific effects of buffer upon urease activity.* Jour Biol. Chem: 104: 619–624.

Klotz, I.M. (1954). *Thermodynamic and molecular properties of some metal-protein complexes.* In: W.D. McElroy and H.B. Glass (eds.) Mechanism of enzyme action. Johns Hopkins Press, Baltimore Md. 257.

3

BİTKİ KÖKLERİ ve KÖK SİSTEMLERİ

Bitkilerde köklerin dört önemli işlevi vardır. Bunlar: (1). Bitkileri toprağa bağlamak, (2). Topraktan su ve mineral maddeleri almak, (3). Su ve mineral maddelerin alındıkları yerden gövde ve yapraklara değin taşınmasını sağlamak ve (4). Bitki hormonları ile diğer organik bileşikleri sentezlemek. Bu çeşitli işlevlerin göreceli olarak önemlilik durumları bitkinin türü ve yetiştirildiği ortamın özellikleri ile yakından ilgilidir. Çeşitli yaşamsal olaylarda ve bitkilerin gelişmelerinde kök sistemlerinin önemi büyüktür. O nedenle bitkilerde kök sistemlerini, gelişme durumlarını ve bunu etkileyen etmenleri yakından tanıyıp öğrenmekte sayılamayacak kadar yarar vardır.

Bir bitkide kök sistemi denildiği zaman köklerin tümü akla gelmektedir. Bitkiler kendilerine özgü kök sistemlerine sahiptir. Bir bitkinin kök sistemi başka bir bitkinin kök sisteminden genel görünüşüyle kolaylıkla ayırt edilebilir. Her ne kadar çevre koşullarının önemli etkileri söz konusu ise de tepe organları gibi kök sistemleri de bitki türleri arasında açık ve belli ayrılıklar göstermektedir. Belli bir bitkinin kök sistemi, yetiştiği ortam koşullarının etkisi altında yapı, ağırlık, gelişme ve yayılma yönünden ayrımlılık gösterir. İyi drene olan toprakta derine inen iyi gelişmiş kök sistemi oluşturan bir bitki, drenajı kötü ya da su ile kaplı toprakta ayrımlı yapıya sahip yüzeysel bir kök sistemi oluşturur.

Genel hatları ile bitkilerin kök ve gövdeleri silindirik bir yapı gösterirlerse de bu organlar arasında açık ayrımlılıklar vardır. Gövdeye göre kökler çok daha düzensiz bir şekle sahiptir. Boğumlar ve boğum araları köklerde açıkça farklılaşmamış olup, tepe organlarına göre köklerin dallanması daha düzensizdir. Bir kaç ayrıcalığıyla bütün köklerde büyüme uçları *kök başlığı* adı verilen ve açıkça görülen hücreler topluluğu ile kaplanmıştır. Yani köklerin kökeni gövdedeki yan dalların kökeninden tümüyle ayrımlıdır. Yan köklerin içsel

(deepseated) meristem dokularından oluşmalarına karşın, gövdede yan dallar yüzeysel (peripheral) meristem dokularından oluşmuşlardır. Köklerde primer dokuların yerleşimi gövdedeki primer dokuların yerleşiminden de tümüyle ayrımlıdır. Köklerde, yaprak ya da çiçeğe karşıt bir organ bulunmadığı gibi pek çok bitkinin gövdesinde görülen stomatlar da bulunmamaktadır.

Bir tohum çimlendiği zaman oluşan ilk köke *birincil kök* adı verilir. Bu, embriyo içerisindeki apikal büyüme yöresinden oluşur. Birincil kök yer çekimi doğrultusunda yavaş yavaş gelişir, kalınlaşır ve yan kökler oluşur. Birincil kökten oluşan yan köklere *ikincil kökler* denir. Birincil kök herhangi bir nedenle berelenip görev yapamaz hale geldiği zaman buna en yakın ikincil köklerden biri birincil kök doğrultusunda gelişmesini sürdürür.

Birincil kök ile bundan oluşan yan köklere topluca *birincil kök sistemi* adı verilir. Tohumdan yetişen bitkilerde birincil kök sistemleri yanlızca embriyodan oluşmaktadır. Pek çok bitki türlerinde birincil kök sistemi bitkinin yaşamı boyunca asal kök olarak kalır. Çok yıllık bitkilerde, özellikle belli ağaç türlerinde anılan birincil kök sistemleri dikkat çekecek derecede büyümektedir.

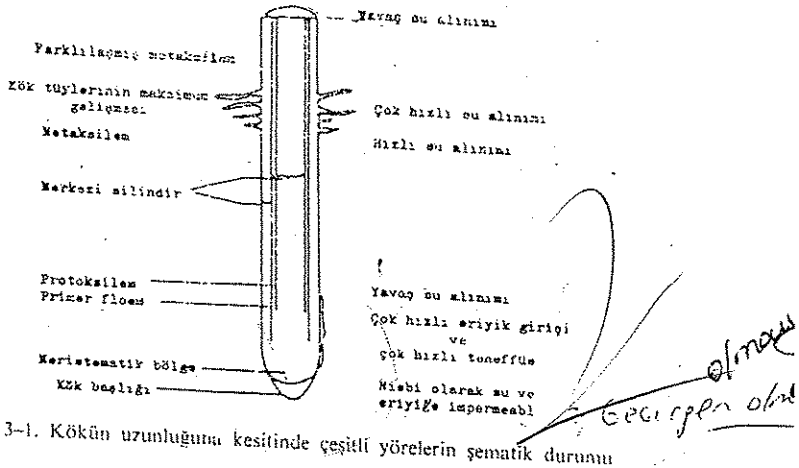
Bitkilerin ayrım yapılmaksızın çeşitli organları üzerinde oluşan öteki tüm köklere de *ek kökler* adı verilir. Soğan, yumru, rizom, korm ve çeliklerden oluşan kökler bu sınıfa girer. Ek kökler Begonia, Bryophyllum ve Walking fern gibi kimi bitkilerin yapraklarından da oluşabilmektedir. Yine anılan kökler özellikle tek çenekli pek çok bitkide gövdenin alt boğumlarından da oluşmaktadır.

Genel olarak bitki kökleri: (1). *Kazık kök* ve (2). *Saçak kök* olmak üzere iki ayrı kök sistemi altında toplanmaktadır. Pratik olarak saçak köklü bitkiler daha avantajlıdır. Kazık kök sistemine sahip bitkilerde birincil kök, asal olarak bitkinin gelişme süresince etkili kalmaktadır.

3.1. KÖKLERİN YAPISI

Bir bitki kökünün uca doğru uzunluğuna kesiti mikroskop altında incelenirse biribirinden ayrı çeşitli yöreler görülür (Şekil 3–1). Kökün ucunda bulunan konik şekilli kök başlığı, meristematik yöreyi örten bir hücreler topluluğudur. Kök başlığı, toprak içerisinde büyürken kök ucunun mekaniksel yıpranmasını en az düzeye indirir. Yıpranmanın sonucu kök başlığının dış ucunda bulunan ve zamanla

yıpranıp parçalanan hücreler, meristematik yöredeki en yakın hücrelerin bölünmesiyle oluşan hücrelerle yenilenir.

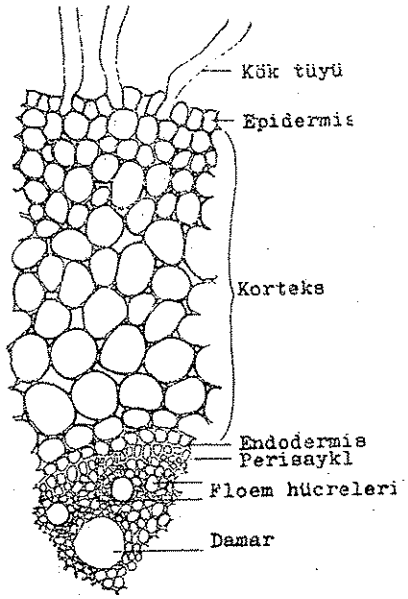


Şekil 3–1. Kökün uzunluğuna kesitinde çeşitli yörelerin şematik durumu

Kök başlığının hemen arkasındaki meristematik yörede göreli olarak küçük, ince duvarlı ve büyük çekirdekli hücreler yer almıştır. Meristematik yöre kök ve gövdede asal büyümenin gerçekleştirildiği yerdir. Meristematik yörede bölünmek suretiyle yeni hücreler oluştukça kök ucuna doğru büyüme gerçekleşir.

Kök tüyü yöresinden alınan kökün yatay kesiti Şekil 3–2 de gösterilmiştir. Şekilden genç bir bitki kökünde bulunan değişik yöreler açık bir şekilde görülmektedir. Kökte bulunan korteks, gövdedeki korteksten göreli olarak daha kalındır. Özellikle iyi gelişmiş köklerde korteksin kalınlığı stele'nin *(orta silindirin)* çapından bir kaç kat daha fazladır. Kök korteksinde hücreler arası boşluk, gövde korteksindeki hücreler arası boşluktan çok daha büyüktür. Gövde korteksinde hücreler göreli olarak daha az boşluk oluşturacak şekilde sıralanmışlardır.

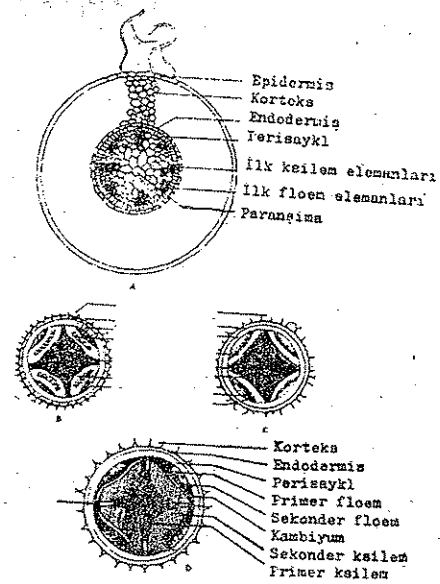
Kök merkezine doğru korteksin en uç bölümünde endodermis bulunur. Endodermis bütün bitki köklerinde her zaman görülmez. Buna karşın gövdede endodermise her zaman rastlanmaktadır. Endodermise bitişik dar bir parankimatik perisaykıl doku yöresi bulunur. Parankimatik perisaykıl doku yöresi kimi bitki köklerinde süreklilik göstermez. Yatay (lateral) köklerin kökeni ise çoğunlukla perisaykıldır.



Şekil 3–2. Genç bir mısır bitkisi kökünün kök tüyü yöresinden alınan yatay kesitin görünümü (Her bir kök tüyünün yalnız bir bölümü gösterilmiştir)

Primer ksilem ve primer floem, köklerde merkezden çevreye doğru yarım daire (radyal) şeklinde yer almıştır (Şekil 3–3). Yatay kesitten de görüldüğü gibi primer ksilem çoğunlukla 2–5 ve bazen 20 yi bulan radyal şekilde yerleşmiş ipliklerden (stands) oluşmuştur. Pek çok köklerde orta silindirin (stele) merkezi, ksilemden oluşmuştur. Özellikle tek çenekli bitkilerde orta silindirin merkezini bitki özü (pith) oluşturmuştur Radyal bir diziliş gösteren ksilem iplikleri genellikle perisaykıl ile değinim halindedir. Fakat kimi bitki köklerinde değinim perisaykıl geçilmek suretiyle doğrudan endodermisledir (Şekil 3–3).

Bir kaç ayrıcalığı ile tüm tek yıllık ve çok yıllık bitkilerin kökleri zamanla kambiyum tabakalarının oluşması sonucu gövdede olduğu gibi enine büyüme gösterirler. Genç köklerde kambiyum tabakası floem doku ipliklerinin iç tarafında ve ksilem ipliklerinin dış tarafında oluşmaya başlar. Enine kesitten de görüleceği gibi kambiyum tabakası her bir floem ipliğinin iç tarafında ve ksilem ipliğinin dış tarafında



Şekil 3–3. Çift çenekli bir bitki kökünde sekonder floem ve ksilemin şematik olarak oluşumu. (A) ilk ksilem ve floem elemanlarını gösteren yatay kesit, (B) kökün merkezi yöresi primer ksilemin (siyah), primer floemin (noktalı) ve ilk kambiyal elemanlarının oluşmasını göstermektedir. (C) Sekonder ksilem ve floemin son gelişme aşamasını gösteriyor. (D) Daha geç aşamada ksilemi tümüyle saran kambiyumla birlikte iyice oluşmuş sekonder floem ve ksilemi göstermektedir.

dalgalı bir şekilde yer almaktadır (Şekil 3–3). Bu kambiyum tabakası farklılaştıkça kambiyum iplikleri yanında iç yüzeylerinde sekonder ksilemi ve dış yüzeylerinde de sekonder floemi oluşturur. Kök kambiyumu tarafından sekonder dokularının oluşturulması, primer floem iplikleri arasındaki kambiyum parçalarında çok hızlıdır. Sekonder floem ve sekonder ksilemin ileri derecedeki farklılaşması asal olarak gövdedekine benzer bir şekilde gelişme gösterir.

Çok yıllık bitkilerin köklerini kısa ya da uzun zaman sonra mantar hücreleri kaplar. Mantar kambiyumu başlangıçta perisaykıldan oluşur. Mantar kambiyumu tarafından tabakalar halinde mantar hücreleri oluşturuldukça, kökün endodermisi dahil korteksi çatlar ve bu dokuların hücreleri görevlerini yapamayarak ölürler. Bu nedenle yaşlı kökler mantarla kaplanmış halde düz, kahverengimsi gözükür. Zaman geçikçe oluşan sekonder mantar kambiyumları yavaş yavaş floem dokularının içerisine doğru ilerleyerek perisaykıl ile yaşlı

floem dokularının yitmesine yol açar. O nedenle yaşlı köklerin kabukları ağaçların geniş dallarının kabuklarına benzetilebilir. Ancak yaşlı kökler üzerinde kabuklar ağaçlarda görüldüğü gibi uzun zaman kalamaz. Çürüyerek toprağa karışır.

Tek çeneklilerde olduğu gibi sekonder kalınlaşmanın görülmediği bitki türlerinin köklerinde epidermal hücre tabakası mantarlaşarak (suberize olarak) yaşamını sürdürür. Kimi bitki türlerinin köklerinde epidermis görevini yapamayarak ölebilir. Böyle hallerde korteksin alt sırasındaki hücreler mantarlaşır.

Birincil kök sistemindeki yatay (lateral) kökler yukarda da işaret edildiği gibi çoğunlukla perisaykıldan oluşur. Yatay köklerin çoğu kök tüyü yöresinin hemen üzerinde görülür.

3.2. KÖKLERİN ABSORPSİYON YÖRELERİ

Su ve mineral maddelerin çok büyük bir bölümü kök uçlarından absorbe edilir. Yetişkin bir bitkinin kök sisteminde, dallanma nedeniyle çoğunlukla milyonlarca kök ucu vardır. Fizyolojik nedenlerle bir kök sistemi tarafından suyun ve mineral maddelerin absorpsiyonlarındaki etkinlik, kök sisteminde bulunan kök uçlarının sayılarıyla yakından ilgilidir.

Bir kök ucunun dış yapısındaki ayrıcalıklar nemli havada gelişmeye bırakılan bir kök ucunun incelenmesiyle de kolaylıkla görülebilir. Adi bir büyüteç veya çıplak gözle kök ucunun incelenmesi sonucu, kök ucunda biribirini izleyen dört ayrımlı bölümün bulunduğu kolaylıkla anlaşılabilir. Kökün en uç kısmında (apeksinde) bulunan beyaz renkli ve olağan üstü kısa bir yöre *kök başlığı* olarak isimlendirilmiştir (Şekil 3–1). Kök başlığının hemen üzerindeki yöre *meristematik yöre*'dir. Sarımsı rengi ile kolaylıkla ayrılan meristematik yöre pek seyrek olarak bir kaç milimetreden daha uzundur. Burada en yüksek düzeyde hücre bölünmesi olur. Meristematik yöreyi *hücre genişlemesi yöresi* izler. Çoğunlukla bir kaç milimetre uzunluktadır. Kökün uzunluğuna büyümesi özellikle bu yörede olur. Hücre genişleme yöresinin üzerinde ise *kök tüyü yöresi* yer alır. Bu yörede epidermal hücrelerin dışa doğru uzamaları sonucu oluşmuş kök tüyleri bulunur. Kök yöresinin uzunluğu, bitki çeşidine ve gelişmesi anında kökün içinde bulunduğu koşullara bağlı olarak değişir.

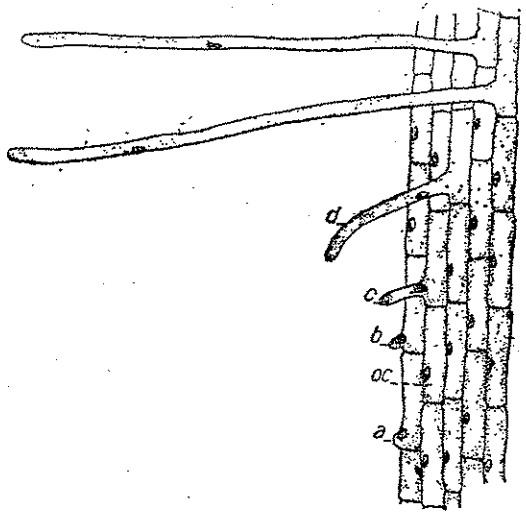
Yapılan araştırmalar göreli olarak en fazla su absorpsiyonunun kök ucunun kök tüyü yöresinde olduğunu göstermiştir. Aynı şekilde

su absorpsiyonu hücre genişleme yöresinde de fazladır. Buna karşın kök başlığı ile meristematik yörelerde göreli olarak en az su absorpsiyonu olmaktadır. Mineral madde absorpsiyonu ise su absorpsiyonunun tersine kök ucunun meristemarik yöresinde en fazla olur.

Kök ucunda sırasıyla yer alan çeşitli absorpsiyon yörelerinin uzunlukları bitki çeşidine, kökün yaşına içinde geliştiği koşullara bağlı olarak değişiklik gösterir. Kök tüyü yöresinin üzerindeki bölümde kökün bir ya da bir kaç hücre tabakası mantarlaşır ya da ligninleşir veya her ikisi bir arada gerçekleşir. Yaşlı köklerde ise mantar kambiyumları gelişir. Genellikle bu durumdaki kök yörelerinde olağanüstü az miktarda su absorbe edilir.

3.3. KÖK TÜYLERİ

Kök tüyü asal olarak bir epidermal hücrenin dış duvarının tüy şeklinde dışa doğru uzamasıyla oluşmuştur (Şekil 3–4). Kök tüyleri belli epidermal hücrelerden oluşur. Kimi araştırmacılara göre köklerin epidermisinde boyları uzun ve kısa olan hücreler sıralanmıştır. Bu hücrelerden kısa boylu olanların kök tüyünü oluşturduğu ileri



Şekil 3–4. Lupen bitkisi kökünde epidermis hücrelerinin kimilerinin dışa doğru genişlemesiyle kök tüylerinin oluşması. Geriye doğru bir sıra içerisinde *a, b, c, d, e,* epidermis hücrelerinin genişlemesiyle kök tüylerinin oluşması. (OC) olağan bir epidermis hücresidir.

sürülmüştür. Bu kısa hücreler kalın duvarları, büyük çekirdekleri ve daha fazla stoplazma kapsamış olmaları ile öteki epidermal hücrelerden ayrılmaktadır.

Kök tüylerinin hücre duvarları asal olarak selüloz ve pektik bileşiklerden yapılmıştır. Hücre duvarlarının dış lamelleri ise pektik bileşiklerden özellikle kalsiyum pektattan oluşmuştur. Toprak parçacıklarının kök tüyü üzerine sıkıca yapışmasının nedeni de kök tüyü hücrelerinin pektik bileşiklerle kaplı olmasıdır. Kök sistemine zarar vermeden yıkamak suretiyle toprağı kökten ayırmak ve temizlemek olağanüstü güçtür. Ne kadar dikkat edilirse edilsin yıkama anında kök tüylerinin tümüne yakın bölümü zarar görür ya da yitir.

Kök ucunun kök tüyü yöresinde oluşan kök tüylerinin uzunlukları, bitki çeşidine ve gelişme ortamına bağlı olarak bir kaç milimetre ile beş altı santimetre arasında değişir. Kalınlıkları ise aşağı yukarı 10 mikrondur. Mineral madde ve özellikle su absorpsiyonunda büyük rol oynayan kök tüylerinin yenileri sürekli olarak oluşmakta ve böylece toprağın değişik kesimleri ile kökün değinmesi sağlanmaktadır. Su kültüründe ya da nemli havada bitkilerin yetiştirilmeleri halinde oluşan kök tüyleri genellikle düzdür. Buna karşın toprakta yetiştirilen bitkilerin köklerinde oluşan kök tüyleri toprak parçacıklarının diziliş ve şekillerine bağlı olarak düzlüklerini yitirerek yan kollar oluştururlar. Büyümeleri de zaman zaman olumsuz yönde önemli derecede etkilenir.

Pek çok bitkilerde kök tüyleri çok kısa ömürlü olup, oluşmalarından bir kaç hafta sonra ve hatta çok daha önce görev yapamaz hale gelerek ölürler. Buna karşın belli kimi bitkilerde kök tüyleri mevsimi boyunca canlı kalabilmekte ve hatta bir kaç bitkide kök tüyleri mantarlaşarak ya da ligninleşerek uzun yıllar canlı kalabilmektedir. Kuşkusuz böyle uzun zaman canlılığını koruyan kök tüylerinin absorpsiyon özellikleri olağanüstü azalmakta ya da ortadan kalkmaktadır.

Gelişmiş bitkilerin kök sistemlerinde kök tüylerinin dağılış ve bolluğu ile ilgili elde çok az bilgi bulunmaktadır. Yapılan araştırmalar dört aylık çavdar bitkisi köklerinin kök tüyleri ile tamamen kaplanmış olduğunu göstermiştir. Yine aynı bitkinin kökünde 14 milyar civarında kök tüyünün bulunduğu hesaplanmıştır. Öte yandan kimi ağaçlarda özellikle belli kozalaklıların (*coniferea*'ların) köklerinde çok az ya da hiç kök tüyü bulunmaz.

Kök tüylerinin sıklığı birim alanda bulunan kök tüyü sayısı olarak ifade edilmektedir. Wilson (1936) kök tüylerinin sıklık derecesini kök tüyünü oluşturan hücrelerin toplam kök epidermal hücrelerine oranı şeklinde ifade etmiştir. Kök tüyü indeksi olarak tanımlanan sıklık derecesi şu şekilde bulunmaktadır:

$$\textit{Kök tüyü indeksi} = \frac{\text{Kök tüyünü oluşturan epidermal hücre sayısı}}{\text{Tüm epidermal hücre sayısı}} \times 100$$

Bu ilkeye göre nemli havada yetiştirilen mısır bitkisi kökünün her bir milimetre karesinde 425 ve bezelye bitkisi kökünün her bir milimetre karesinde 232 kök tüyünün bulunduğu hesaplanmıştır.

Kök tüylerinin sayısı asal olarak çevre koşullarıyla yakından ilgilidir. Bu etmenler: (1). Toprağın yarayışlı su kapasamı, (2). Sıcaklık, (3). pH (ortamın hidrojen iyonları konsantrasyonu), (4). Toksik maddelerin bulunup bulunmaması ve (5). Kimi elementlerin az ya da fazla bulunuşudur. Kök tüylerinin büyümesi ile bitki kökünün büyümesi arasında da yakın bir ilişkinin bulunduğu saptanmıştır. Öte yandan ışık gücü ile kök tüylerinin büyümesi arasında önemli bir ilişki yoktur. Gelişme ortamının sıcaklığı ile mineral maddelerin cins ve miktarlarının kök tüyü büyümesinde tipik etkileri saptanmıştır. Genellikle pH 5.8–7.2 arasında kök tüyleri optimum gelişme göstermektedir.

Kökün epidermal hücrelerinin absorpsiyon yüzeyleri kök tüylerinin varlığı ile daha da artmaktadır. Yapılan hesaplara göre nemli havada yetiştirilen mısır bitkisinde kök tüyleri, kökün absorpsiyon yüzeyinin 6 kat ve bezelye kökünün absorpsiyon yüzeyinin de 12 kat daha fazlalaşmasına neden olmuştur.

Su ile doymuş topraklarda yetişen bitkilerde kök tüyü gelişmesi durmaktadır. Nem durumu iyi, normal bahçe toprağında yetişen mısır ve buğday köklerinin 7 gün sonra kök tüyleri ile tamamen kaplanmasına karşın, su ile kaplı topraklarda yetiştirilen aynı bitkilerin köklerinde olağanüstü az kök tüyü görülmüş ya da hiç görülmemiştir. Özdeş şekilde bitkilerin su kültürlerinde yetiştirilmeleri halinde de kök tüyü ya çok az görülmüş ya da hiç görülmemiştir. Buna karşın su kültüründe yetiştirildikleri zaman fazla miktarda kök tüyü oluşturan bitkiler de vardır. Su ile kaplı topraklarda suyun normal düzeye inmesi halinde kök tüyleri yeniden hızla gelişmiştir. Genellikle toprağın su kapsamı tarla sığası ile sürekli solma noktası arasında bu-

lunduğu zaman bitkilerde en yüksek düzeyde kök tüyünün oluştuğu görülmektedir.

3.4. KÖK SİSTEMLERİNİN TOPRAKTA DAĞILIŞI

Bitkilerde kök sistemlerinin toprakda dağılışları üzerine çok çeşitli etmenler etki yapar. Bu etmenler: (1). Bitkisel ve (2). Çevresel olmak üzere iki grup altında toplanabilir. Bitki özelliklerine bağlı olarak kök sistemleri toprakda değişik dağılma göstermektedir. Kimi bitkilerde kök sistemleri daha derine ve yana yayılma göstermektedir. Çevresel etmenler içerisinde en önemlisi bitkinin geliştiği toprak ve toprağın sahip olduğu çeşitli özelliklerdir. Toprak yüzeyine, kaya tabakasının yakın ya da uzak olması kökün derine inmesini önemli derecede etkiler. Bunun gibi kil tabakasının ya da sertleşmiş bir tabakanın bulunuşu da köklerin derine inmesini sınırlamaktadır. Taban suyu düzeyinin de yüksek oluşu benzer işi yapar. Su ile doymuş topraklarda oksijen noksanlığı nedeniyle kök gelişmesi büyük ölçüde sınırlanır. Buna karşın su seven (hydrophyte) bitkilerin kökleri su ile kaplı topraklarda iyi bir gelişme göstermektedir.

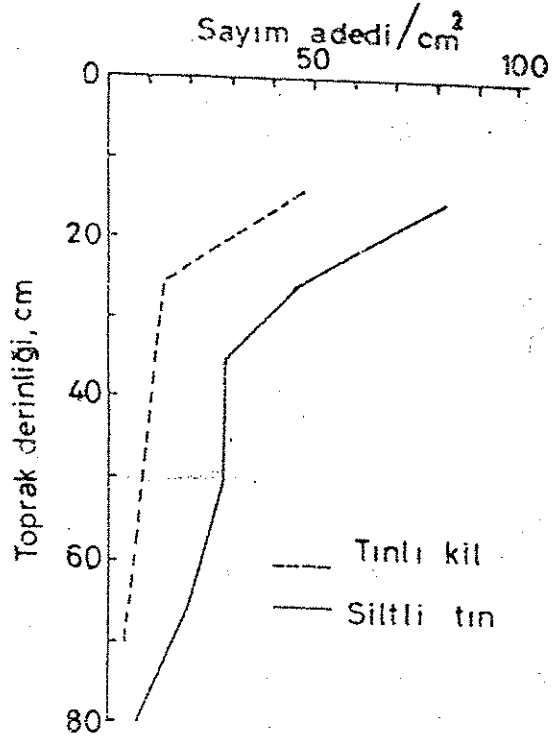
Genel olarak kuru, nemsiz topraklarda kök gelişmesi son derece sınırlıdır. Kökün toprakta dağılışı ile toprağın nem kapsamı arasında yakın bir ilişki vardır. Bitkilerin kök sistemleri yağışların ulaştığı toprak derinliğinde çoğunlukla daha fazla gelişme ve etkinlik gösterir. Örneğin Orta Anadolu yöresinde kökün derine inmesi yağışların infiltrasyon düzeyi ile yakından ilgilidir. Derin, nemli, iyi drene olan topraklarda kökler derine inmiyorsa, bu durumu toprağın dışında öteki etmenlerin ve özellikle bitkisel etmenlerin oluşdurduğu düşünülmelidir.

Önceleri bitki köklerinin, toprağın işlendiği pulluk derinliğinden daha derine inmediği sanılmıştır. Ancak yapılan çeşitli araştırmalarla iyi derene olan topraklarda kökün büyük bir bölümünün 90–150 cm derinliğe değin indiği saptanmıştır. Kuşkusuz kimi kökler çok daha derine inebilmektedir. Bitkinin özelliğine göre köklerden az da olsa bir bölümü 180–240 cm derinliğe dek iner.

Tek yıllık bitkilerde kökün büyük bir bölümü genellikle toprağın üst tabakasında (0–20 cm) bulunur. Kök yoğunluğu derine inildikçe azalır. Mohr (1978) tarafından izotop tekniğinden yararlanılarak iki değişik toprakta ve mısır bitkisi üzerinde yapılan araştırmada bu durum açık alarak belirlenmiştir (Şekil 3–5). Şekilden görüldüğü

gibi toplam kök ağırlığı podzolik siltli tın toprakta pelosol tınlı kil toprağa göre çok daha fazla bulunmuştur. Toprağın üst tabakasında kök yoğunluğunun fazla olması hava boşlukları hacminin fazlalığı ile yakından ilgilidir. Araştırmada Podzolik siltli tın toprağın üst tabakasında hava boşlukları hacminin % 13 olduğu ve bunun pelosol tınlı kil toprağa göre iki kat fazlalık gösterdiği rapor edilmiştir.

Ağaçlarda kökün derine indiği sanılır ise de gerçekte durum böyle değildir. Kural olarak çoğunluk ağaçlarda köklerin çoğunluğu 100 cm den daha derine inmez. Ağaç köklerinden çok az bir bölümü daha derine gidebilirse de genellikle 3 m den daha derinde ağaç kökü çok seyrek hallerde görülür. Bu arada derin, iyi drene olan, özellikle kumlu ya da çakıllı topraklarda yetiştirilen ağaçların kökleri göreceli



Şekil 3–5. Hava boşlukları hacmi ayrımlı iki değişik toprakta yetiştirilen mısır bitkisinde kök gelişmesi (Mohr 1978)

olarak daha derine inebilmektedir. Böyle koşullar altında yetiştirilen *Cottonwood* gibi ağaçlarda köklerin bir bölümü 6 m ya da daha derine inmektedir.

Bitki besin maddelerinin ve suyun alınması yönünden bitkilerde kök sistemlerinin karşılaştırılmasında "*kök ağırlığı*", "*kök uzunluğu*", "*kök yüzeyi*" ve "*kök yoğunluğu*" gibi değişik ölçütler uygulanmaktadır. Bitki besin maddeleri ve suyun alınında çok az rolü olan yaşlı ve kalın köklerin çoğunluğu oluşturması nedeniyle "*kök ağırlığı*" göreceli olarak en az uygulanan ölçüttür. "*Kök yoğunluğu*" en önemli ölçüt olarak kabul edilmektedir. Kök yoğunluğu denildiğinde birim toprak hacmi (cm^3) içerisindeki kökün uzunluğu (cm) akla gelmekte ve şu şekilde formüle edilmektedir.

$$L_v = 2\,\overline{m}$$

Burada:

L_v = Kök yoğunluğu

$\overline{m}$ = Birim toprak hacmi içerisindeki üç asal düzlemin birim yüzeyini kesen kök sayısının aritmetik ortalaması

Eğer birim toprak hacmindeki (cm^3) üç asal düzlemin birim yüzeyini kesen kök sayıları 6, 8 ve 4 olarak belirlenmişse kök yoğunluğu

$$\left(L_v = 2x\,\frac{6+8+4}{3}\right) = 12 \text{ dir.}$$

Diğer önemli bir ölçüt de "*kök uzunluğudur* (L_A)" Kök uzunluğu denildiğinde birim toprak alanında (cm^2) topram kök uzunluğu (cm) akla gelir.

$$L_A = \frac{\text{Toplam kök uzunluğu (cm)}}{\text{Toprak yüzeyi } (cm^2)}$$

Eğer ortalama kök çapı biliniyorsa kök uzunluğu değeri kullanılarak "*kök yüzeyi alanı*" da hesaplanabilmektedir.

Kök uzunluğu ve kök yoğunluğuna koşut olarak bitki besin maddeleri ve suyun alınmasında kök ucu ve kök tüyleri de önemle ele alınmakta ve değerlendirmelerde yararlanılmaktadır.

Herhangi bir bitkide kök sisteminin toprağın derinliğine olduğu kadar yana doğru gelişmesi de önemli bir büyüme özelliğidir. Genel olarak toprak yüzeyine yakın lateral kökler yatay gelişme gösterir. Bu durum çevre koşullarıyla da yakından ilgilidir. Örneğin az yağış alan kurak yörelerde, yağmur suyunun toprak yüzeyine yakın yerlere inebilmesi nedeniyle pek çok bitki çeşitlerinde kök sistemleri yana doğru gelişme gösterir. Böyle koşullar altında köklerin yana doğru gelişmesi toprağın derinliğine doğru gelişmesine oranla çok daha fazladır. Bu arada bitkilerin sık yetiştirilmiş olup olmamaları da kökün yana doğru gelişmesini önemli derecede sınırlamaktadır. Gerek tarla ve gerekse bahçe bitkilerinde, sıklık derecesi ile ilgili olarak köklerin yana doğru gelişmesi sınırlanmaktadır. Çok sık ekilmiş bir buğday bitkisinde kökün yana doğru gelişmesi seyrek ekilmiş bir buğday bitkisinde kökün yana doğru gelişmesinden çok daha azdır. Özdeş durum ağaçlarda da görülmektedir.

Çizelge 3–1 de çeşitli kültür bitkilerinde kök sistemlerinin toprakta yatay ve dikey uzunlukları gösterilmiştir. Kök ile ilgili dikkate değer çalışmaları ile ün yapmış olan Weaver'in buluşlarından bir bölümü çizelgede özet olarak verilmiştir. Çizelgenin incelenmesinden anlaşılacağı gibi değişik koşullar altında yetiştirilen çavdar, yulaf ve buğday bitkilerinde kök sistemlerinin yatay ve dikey olarak gelişmeleri önemli derecede ayrımlıdır. Örneğin gerçek prairie topraklarında kök sistemlerinin dikey olarak gelişmeleri göreli olarak karışık prairie ve kısa çayır ovalarındaki kök sistemlerinin gelişmelerine göre daha fazladır. Gerçek prairie topraklarında toprak, su ve hava koşulları göreli olarak daha uygundur. Anılan yörede ortalama yıllık yağış miktarı 710 mm'nin üzerinde olup, bunun 500 mm'si büyüme mevsiminde sağlanmaktadır. Kısa çayır ovalarında ortalama yıllık yağış miktarı 500 mm'den daha az olup, buharlaşma oranı göreli olarak daha fazladır. Karışık prairie'lerin bulunduğu yörede yıllık ortalama yağış ile ötekı koşullar kısa çayır ovalarına oranla biraz daha iyidir. Gerçek prairie, karışık prairie ve kısa çayır ovalarında yetiştirilen buğday bitkisinde kökün derine doğru uzunluğu sıra ile 165, 135 ve 81 cm olarak değişmiş iken kökün yana doğru uzamasında önemli bir ayrım görülmemiş ve bu 10–20 cm arasında değişiklik göstermiştir. Belli bir düzeyin üzerinde yağışın etkisi özellikle bitkilerde kökün yana doğru gelişmesine göre derine gitmesi üzerinde göreli olarak daha fazla görülmektedir.

Çizelge 3–1. Çeşitli kültür bitkilerinde kök sistemlerinin toprakta yatay ve dikey uzunlukları, cm.

Bitkiler	Kök uzunluğu, cm		Kısa bilgiler ve literatür
	Dikey	Yatay	
Çavdar	104	31	Kısa çayır ovaları
Yulaf	104	23	(Weaver 1920)
Buğday	81	10–20	
Çavdar	147	31	Karışık prairie (Weaver 1920)
Yulaf	127	23	
Buğday	135	10–20	
Çavdar	163	31	Gerçek prairie (Weaver 1920)
Yulaf	135	23	
Buğday	165	10–20	
Yonca	152	31–46	Doğu Nebraska'da taban arazisi
Çayır üçgülü	132	31	Bitkiler 116 günlüktür
Taş yoncası	163	31	(Weaver 1920)
Buğday, Durum	224	36	Doğu Nebraska'da yüzeyi siltli tın
Buğday, Markuis	193	38	tekstürlü, altı lös
Arpa	191	38	Yamaç toprağı (Weaver 1920)
Mısır	249	122	
Patates	117	66	
Meşe ağacı	174	Tepe çapından fazla	Bir yıllık fidanlar (Holch 1931)
Hickory (Amerikan cevizi)	76		
Ihlamur ağacı	37		
Ceviz	137		
Meşe ağacı	427	610–1830	50–60 yıllık olgun ağaç 11–16 m yükseklikte (Weaver ve Kramer 1932)

Yine Çizelge 3–1'in incelenmesinden anlaşılacağı gibi 50–60 yıllık bir meşe ağacında kök 4.27 m derinliğe inmiştir. Aynı ağaçta kökün yana doğru uzaması ise 6.10–18.30 m arasında bulunmuştur.

Topraklarda köklerin yayılış durumlarının araştırılması başlıca şu iki nedenle önemlidir. Bunlar: 1. Toprak işlemesinin kökler üzerine etkisini belirlemek ve 2. Su ve mineral madde alımı yönünden kök ve toprak arasındaki ilişkileri ayrıntılarıyla saptamaktır. Kök üzerinde bu güne değin yapılmış araştırmaların pek çoğu ikinci hususu aydınlatmak amacını taşımış olup, özellikle araştırmalar yağışın gelişmeyi önemli derecede sınırladığı kurak ve yarı kurak yörelerde yapılmıştır.

Geçmişte kök üzerinde yapılan ve büyük emek isteyen araştırmalar doğrudan kökün incelenmesi amacını taşımıştır. Bunun için

önce insanın çalışabileceği kadar, istenilen derinlikte, bir çukur açılmakta ve sonra bitki kökü dikkatli bir şekilde özel olarak hazırlanmış kalıplar içerisine alınmaktadır. Sonra bu kalıplar laboratuvara taşınmakta, kökler dikkatle yıkanarak topraktan ayrılmaktadır. Bu usulle köklerin incelenmesinin her aşaması olağanüstü güçlüklerle dolu olup, büyük emek, para ve zamana gereksinme göstermektedir. Öte yandan çeşitli güçlükleri nedeniyle az sayıda alınabilen kök örneklerinin çalışma alanını ve yöreyi ne derece temsil edebileceği de ayrıca tartışma konusudur.

Radyoaktif maddelerin tarımda kullanılmaları ile bu güçlüklerin pek çoğu giderilmiş ve elde olunan sonuçlara dayanılarak doğal koşullar altında kök dağılımı ve kök etkinliği daha doğru bir şekilde açıklanabilmiştir. Bu iş için radyoizotoplar tekrarlamalı olarak çeşitli toprak derinlikleri ile yana doğru çeşitli uzaklıklara verilmektedir. Deneme bitkisinin toprağa verilen radyoizotoplardan ne zaman ve ne derece yararlanabildikleri mevsim boyunca alınan bitki örneklerinde aktivitenin belirlenmesi ile saptanmaktadır (Sayre ve Morris 1940, Hall ve ark 1953). Bu arada değişik toprak derinliklerine verilen radyoaktif madde miktarlarının kök gelişmesi üzerine iyi ya da kötü yönde bir etki göstermeyecek şekilde ayarlanmasına ve araştırmada kullanılacak radyoaktif maddenin yarı ömrünün araştırma sonucunun alınmasına yetecek uzunlukta olmasına dikkat edilmelidir.

3.5. KÖK SALGILARI

Bitki köklerinin, geliştikleri ortamda bulunan kireç taşları üzerinde iz bıraktıkları ilk önce Liebig tarafından saptanmıştır. Aynı gözlemleri 1860 yılında yapan Sachs isimli araştırıcı, bu işin bitki kökleri tarafından salgılanan karbondioksit ya da kök hücre duvarlarının parçalanması sonucu oluşan asit ile gerçekleştirilebileceğini ileri sürmüştür. Bundan sonra bitki kökleri tarafından hangi asitlerin salgılandığı araştırılmıştır. Bu hususta Czapek (1896) dikkate değer bir araştırma yapmıştır. Araştırmacı hidroklorik asit, nitrik asit, sülfürik asit, ortofosforik asit ile formik, oksalik, süksinik, laktik, sitrik ve tartarik asitlerde çözünen fakat karbonik, asetik, propionik ve bütirik asitlerde çözünmeyen alüminyum fosfat ve alçı karışımından bir plaket yapmıştır. Çeşitli bitkilerin kökleri ile değindirilen plakette bitki köklerinin hiç bir iz bırakmadıkları görülmüştür. Böylece çeşitli bitkilerin kökleri tarafından anılan plaketi çözebilen asitlerin hiç birinin salgılanmadığı sonucuna varılmıştır. Bunu izleyen bir başka araş-

tırmada ise Czapek çeşitli bitkileri kongo kırmızısı içerisinde gelişmeye bırakmıştır. Kongo kırmızısı çözeltisi, karbondioksit karşısında kahverengimsi kırmızı bir renk almakta buna karşın asetik, propionik ve bütirik asitlerin karşısında açık mavi renk göstermektedir. Bu araştırmalarla bitki köklerinin yanlızca karbondioksidi salgıladığı sonucuna varılmıştır.

Karbondioksit solunumun bir son ürünü olup, her yaşayan hücre tarafından sürekli olarak oluşturulmaktadır. Bitki kökleri tarafından salgılanan karbondioksidin miktarı ise çevre koşulları ile olduğu kadar bitkinin sahip olduğu özelliklerle de yakından ilgilidir. Solunum intensitesinin metabolik etkinlik ile de doğrudan ilgili olması nedeniyle bitki kökleri tarafından salgılanan karbondioksit miktarının bitkinin gelişme mevsimi içerisinde önemli derecede değişeceği doğal bir sonuçtur.

Kültür bitkilerinde kök salgıları üzerinde değişik araştırmacıların çalışmaları birbirini izlemiştir. Bu alanda yapılmış çok çeşitli araştırmalar özetlenecek olursa normal koşullar altında karbonik asidin kültür bitkileri köklerindeki canlı hücreler tarafından salgılanan tek asit olduğu sonucuna varılır. Karbonik asidin ise, özellikle kök tüyleri ile kök başlığı yöreleri arasında yer alan yüzeysel hücrelerle kök tüylerinin gelişme göstermedikleri yerlerdeki hücreler tarafından salgılandığı ileri sürülmüştür.

Gelişmenin başlangıcında bitki kökleri tarafından salgılanan karbondioksit miktarı göreli olarak en azdır. Zaman ilerledikçe kökler tarafından salgılanan karbondioksit miktarı da artar. Genellikle çiçeklenme ya da buna yakın dönemlerde kökler tarafından en yüksek düzeyde karbondioksit salgılanır. Olgunlaşma döneminde salgılanan karbondioksit miktarı tekrar en düşük düzeye iner. Bu durum kök civarındaki toprak havasının karbondioksit kapsamının izlenmesi suretiyle de kolaylıkla anlaşılabilir. Yapılan araştırmalar lüpen ve patates bitkilerinde çiçeklenme döneminde, yulafta çiçeklenme döneminden aşağı yukarı iki hafta önce ve şeker pancarında da çiçeklenme döneminden hemen sonra kökler tarafından salgılanan karbondioksidin en yüksek düzeye ulaştığını göstermiştir.

Salgılanan karbondioksit miktarı yönünden kültür bitkileri aralarında dikkate değer ayrımlılık gösterirler. Genellikle baklagil bitkilerinin kökleriyle göreli olarak daha fazla karbondioksit salgıladıkları saptanmıştır.

Kültür bitkilerinin kökleri tarafından salgılanan karbondioksit toprak nemi ile formülde gösterildiği şekilde birleşerek karbonik asidi oluşturur. Karbonik asidin iyonize olması sonucu H^+ açığa

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3$$

$$H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-$$

çıkar. Bağımsız hale geçen hidrojenler ile toprak kompleksleri üzerindeki katyonlar yer değiştirerek bitki besin maddelerinin toprak çözeltisine geçmesi sağlanmış olur. Toprak çözeltisine geçen bitki besin maddelerini ise bitkiler kökleri aracılığıyla kolaylıkla alabilirler. Stocklasa (1934) ortama yeteri kadar asit vermek suretiyle yetiştirdiği çeşitli bitkilerin fosfor ve potasyum alımları yönünden Yulaf > Çavdar > Buğday > Arpa şeklinde bir sıra gösterdiklerini saptamıştır. Araştırmacı deneme bitkilerinin fosfor ve potasyum alımları ile kökleri tarafından salgılanan karbondioksit miktarları arasında da yakın bir ilişki bulmuştur.

Kimi bitki köklerinin salgıları, birlikte yetiştirildikleri bitkilerin gelişmeleri üzerine önemli etki yapmaktadır. Bu etki özellikle çimlenme döneminde açık olarak görülmektedir. Timonin (1941) tarafından rapor edildiğine göre kimi keten bitkisi varyeteleri kökleri ile prüssik asidi salgılamaktadır. Bu asit, patojenik mantarların kök üzerindeki zararlı etkilerini önlemektedir.

Bitki besin maddelerinin yarayışlılığında ve alınmasında kök çevre alanının önemi büyüktür. Köklerden 1–2 mm uzaklıkta olan ve köklerin doğrudan etkisi altında bulunan alan "*rizosfer*" olarak adlandırılmıştır. Bitki kökleri tarafından rizosfere sürekli organik ve inorganik özelliğe sahip materyaller verilir. Organik materyaller bitki köklerinden doğrudan salgılanabildiği gibi ölmüş kök dokularının dağılıp parçalanmalarından da oluşabilir (Hale ve Moore 1979). Bitki kökleriyle rizosfere verilen ve miktarca fazla olan organik C ve organik madde rizosferdeki mikroorganizmalar tarafından parçalanır.

Bitki kökleri tarafından rizosfere, polisakkaritler yanında çeşitli amino asitler, şekerler ve organik asitler salgılanmaktadır. Rizosferdeki mikroorganizmaların gelişip güçlenmeleri yönünden salgılanan organik karbon bileşiklerinin önemi büyüktür. Bu nedenle fotosentez

ürünleri köklere sürekli taşınır ve köklerde metabolik aktivite çok yüksektir.

Rizosferin şekerler, amino asitleri vb organik bileşiklerle varsıl hale getirilmesi mikroorganizmaların çoğalmalarına, güçlenmelerine ve aktivitelerinin artmasına yol açar. Bakteriler, mantarlar ve aktinomisetler rizosferin mikroorganizmalarını oluşturur. Rizosferin mikrobiyal yoğunluğu rizosfer dışındaki toprağın mikrobiyal yoğunluğuna göre yaklaşık 100 kat daha fazladır (Katznelson 1946). Çizelge 3-2 de çeşitli bitkilerin kök rizosferindeki bakteri sayısı (R) ile rizosfer dışındaki toprağın bakteri sayısı (T) ve bunların oranı (R / T) verilmiştir.

Çizelge 3-2. Çeşitli bitki köklerinin rizosferinde ve rizosfer dışı toprakta bulunan bakteri sayısı (10^6 g^{-1}) (Rovira ve Davey 1974)

Bitki	Rizosferde (R)	Rizosferin dışındaki toprakta (T)	R / T oranı
Çayır üçgülü	3255	134	24
Yulaf	1090	184	6
Keten	1015	184	6
Buğday	715	120	6
Mısır	614	184	3
Arpa	505	140	3

Bitki kökleri tarafından organik asitler de salgılanır. Rivière (1960) çeşitli organik asitlerin, örneğin asetik, propionik, butirik ve valerik asitlerin salgılandığını saptamıştır. Moghimi ve ark (1978) buğday bitkisi kök rizosferindeki hidroksiapatitten fosforun çözünür hale dönüştürülmesinde önemli rol oynayan α-ketoglikonik asidi izole etmişlerdir. NO_3-N ile beslenen bitkilerde rizosfer pH'sı rizosfer dışı toprağın pH'sından bir birim yüksektir. Buna karşın NH_4-N ile beslenen bitkilerde rizosfer pH'sı rizosfer dışı toprağın pH'sından bir birim daha düşüktür. Steffens (1981) havanın serbest azotunu tesbit eden baklagil bitkilerinde rizosfer pH'sının rizosfer dışı toprak pH'sından bir birim daha yüksek olduğunu belirlemiştir. Rizosfer pH'sındaki değişmeler bitki besin maddelerinin ve özellikle fosforun yarayışlı şekle dönüştürülmesinde büyük önem taşır.

3.6. BİRARADA YETİŞTİRİLEN BİTKİLERDE KÖKLERİN KARŞILIKLI YARARLI ve ZARARLI ETKİLERİ

Doğada bitkiler her zaman değişik bitki çeşitleriyle birlikte gelişirler. Bu arada tarla ve bahçe tarımında kültür bitkilerinin tek

olarak yetiştirilmeleri genellikle uygulanan bir usuldür. Ormanlıklarda, çayır ve mer'alarda ise sürekli olarak bir kaç bitki birlikte ve bir arada gelişme gösterir. Hatta tropik ve subtropik ülkelerde aynı tarlalarda çeşitli kültür bitkilerinin tarımı birlikte yapılmaktadır.

Aynı ya da ayrımlı çeşitlerden olsun birlikte yetiştirilen bitkiler, toprak üstünde gövde ve yapraklarının kaplayacağı yer, toprak altında ise köklerinin yayılma alanları yönünden sürekli olarak birbirleriyle yarışma halinde bulunurlar. Pek çok bitki kökleri orta derecede gölgede bile karbonhidrat sentezini yapabilmeleri nedeniyle, güneş ışığı yönünden bitkilerin toprak üstü organları arasındaki yarışma pek önemli değildir. Toprakta yayılmaları yönünden bitkiler arasındaki yarışmanın derecesi üzerinde ise çalışmalar fazla değildir. Özellikle bitki besin maddeleri ile kurak dönemlerde su yönünden bitki kökleri arasındaki yarışma olağan üstü önem taşır. Bu arada kimi bitki kökleri salgıladıkları özel maddelerle yakınlarında yetişen bitkilerin gelişmeleri üzerinde önemli etki yaparlar. Kısaca aynı ya da ayrımlı çeşitlerden olsun bitkilerin birlikte yetiştirilmelerinin yararlı ve zararlı etkileri söz konusudur.

3.6.1. Yararlı Etkiler

Asma ve karaağacın birlikte yetiştirilmeleri ile belli tahıl bitkilerinin yalnız yetiştirilmelerine göre birlikte yetiştirilmelerinin sağladığı yararlar yüzyıllardan beri bilinmektedir. Ancak kültür bitkilerinin karışık bir şekilde yetiştirilmesi daha çok ilkel tarım sistemlerinde yer almaktadır.

Genel olarak birlikte yetiştirilmeleri halinde çok yıllık bitkilerin tersine tek yıllık bitkilerin hektara toplam ürün miktarlarında önemli artışlar görülür. Bu durum topraktan alınan toplam bitki besin maddeleri için de doğrudur. Buna karşın birlikte yetiştirilen bitkilerin ürün miktarları tek tek yetiştirilmeleri ile elde olunan ürün miktarlarına oranla daha azdır. İngiltere'de Rothamsted Araştırma İstasyonunda yapılmış deneme sonuçlarından da bu durum açık bir şekilde görülmektedir (Çizelge 3-3). Çizelgenin incelenmesinden anlaşılacağı gibi yulaf ve fiğ bitkilerinin birlikte yetiştirilmeleri ile elde olunan toplam ürün miktarları bitkilerin tek tek yetiştirilmeleriyle elde olunan ürün miktarlarından daha fazladır. Özdeş durum topraktan alınan toplam azot miktarında da görülmektedir. Birlikte yetiştirilmeleriyle yulafın yüzde azot kapsamı artarken fiğ bitkisinin yüzde azot kapsamı azalmıştır.

Çizelge 3-3. Değişik oranlarda karıştırılmak suretiyle yetiştirilen yulaf ve fiğ bitkileri karışımında ürün miktarı ile yüzde azot kapsamı ve topraktan alınan toplam azot miktarı (Russell 1961, s. 349)

Ekilen tohum miktarı, Kg / ha		Ürün miktarı Kg / ha			Azot kapsamı (kuru madde ilkesine göre) %		Topraktan alınan toplam azot miktarı Kg / ha		
Yulaf	Fiğ	Yulaf	Fiğ	Toplam	Yulaf	Fiğ	Yulaf	Fiğ	Toplam
224	—	5376	—	5376	1.14	—	62	—	62
168	56	4592	1378	5970	1.33	2.70	61	37	98
112	112	3830	2307	6137	1.29	2.72	49	63	112
56	168	2722	3002	5724	1.40	2.86	38	86	124
—	224	—	3584	3584	—	3.06	—	110	110

Meyve bahçelerinde alt bitki olarak ikinci bir bitkinin yetiştirilmesi, zamanımızda da yaygın bir şekilde uygulanmaktadır. Böyle yetiştirilen bitkilerde kök sistemlerinin ayrımlı toprak katlarında yayılma göstermeleri nedeniyle bitkiler arasında belli bir zarar ortaya çıkmamakta, tersine bu şekil yetiştirilmeden pek çok yarar sağlanmaktadır. Örneğin alt bitki olarak yetiştirilen bir baklagil bitkisi meyve ağacının azot gereksinmesinin karşılanmasında önemli derecede yardımcı olur. Alt bitkiler, meyve ağaçlarının köklerine oranla kendi kökleriyle daha geniş toprak kesimleriyle değinmek suretiyle çeşitli mikroelementlerin toprağın altından toprak yüzeyine taşınmasına ve toprak yüzeyinin mikroelementler yönünden varsıllaşmasına yardımcı olurlar. Chandler (1947) tarafından rapor edildiğine göre alt bitki olarak yonca yetiştirildiği zaman elma ağaçlarında çinko noksanlığı göreli olarak daha az görülmekte ya da noksanlık belirtileri hiç görülmemektedir Bu durum yonca bitkisinin elma ağaçları için ek çinkoyu yararlı hale getirdiği şeklinde açıklanmıştır. Alt bitkiler toprakların karbondioksit kapsamlarının artmasına da yol açar. Kireçce varsıl topraklarda yetiştirilen meyve ağaçlarında sarılık (kloroz) belirtisinin görülmemesi, alt bitkilerin toprağın karbondioksit kapsamını yükseltmesinin bir sonucu olarak bitki besin maddelerinin yarayışlı hale gelmeleriyle açıklanmıştır.

Alt bitkiler, toprak yüzeyini çeşitli etkenlere ve özellikle erozyona karşı da korurlar. Aynı zamanda azotun nitrat halinde topraktan yıkanıp gitmesini de büyük ölçüde önlerler. Meyve bahçelerinde alt bitkilerin bütün bu sayılan yararlarına karşın bahçe toprağında bitki besin maddeleri ve su noksanlığı söz konusu olduğu zaman alt bitkiler

ile meyve ağaçları arasında meyve ağaçlarının zararına dikkate değer bir yarışın ortaya çıkacağıda sürekli akılda tutulmalıdır.

3.6.2. Zararlı Etkiler

Birlikte yetiştirilen bitkilerin karşılıklı zararlı etkileri genelde iki noktada toplanabilir. Bunlar: (1). Bitki besin maddelerinden bir ya da bir kaçının birlikte yetiştirilen bitkilerin yalnız biri tarafından tek yönlü olarak alınması ve (2). Kök, gövde ve yaprak ile kök hücrelerinin parçalanmaları sonucu öteki bitkilerin köklerine zararlı olabilecek bileşiklerin toprakta oluşmasıdır.

Kültür bitkilerinin gerek çeşitli bitki besin maddelerine karşı gereksinmeleri ve gerekse topraktan aldıkları bitki besin maddeleri miktarları ayrımlıdır. Bir bitki belli bir bitki besin maddesine karşı daha fazla gereksinme duyup topraktan daha fazla alırken, başka bir bitki başka bir bitki besin maddesine daha fazla gereksinme göstterip ve topraktan alır. Bunun bir sonucu olarak birlikte yetiştirilen bitkilerin besin maddelerine karşı gereksinmeleri ve topraktan aldıkları besin maddeleri miktarları arasında önemli uyumsuzluklar ortaya çıkabilir. Örneğin baklagil bitkileri topraktan potasyuma oranla daha fazla kalsiyumu alır. Baklagil olmayan bitkiler ise topraktan kalsiyuma oranla potasyumu daha fazla alır (Çizelge 3-4). Baklagil bitkileri ile baklagil olmayan bitkilerin birlikte yetiştirilmeleri halinde

Çizelge 3-4. Sera koşullarında 4 ay süre ile yetiştirilen çeşitli bitkiler tarafından topraktan alınan kalsiyum ve potasyum miktarları (m.e. / saksı) (Fox ve Kacar 1965)

Bitkiler	Gübreleme İşlemleri					
	— P			+ P		
	Ca	K	Ca / K	Ca	K	Ca / K
Korunga	13.5	9.7	1.39	17.6	15.0	1.17
Yonca	15.7	12.4	1.27	33.8	27.0	1.25
Tüylü fiğ	11.9	9.3	1.28	22.2	17.6	1.26
Gazal boynuzu	8.2	7.6	1.08	13.6	13.4	1.01
Baklagiller ortalaması	12.3	9.8	1.26	21.8	18.2	1.20
Yüksek çayır yumağı	7.8	16.6	0.47	16.8	35.8	0.47
Yulaf	11.4	19.8	0.58	18.8	31.0	0.61
Buğday	5.6	16.3	0.34	17.4	32.4	0.54
Baklagil olmayan bitkiler ortalaması	8.3	17.6	0.47	17.7	33.1	0.54

bir süre sonra baklagil bitkilerinde potasyum noksanlığı belirtileri görülmekte ve bu bitkilerde gelişme önemli derecede etkilenmektedir. Buna neden baklagil olmayan bitkilerin bitkiye yarayışlı potasyumu topraktan kolaylıkla almaları ve baklagil bitkilerinin yeterli potasyumu bulamamalarıdır.

Kültür bitkileriyle aynı tarlada gelişme gösteren yabani otlar ülkemizde de önemli bir sorundur. Zaman zaman yabani otların kültür bitkilerinden daha iyi gelişme gösterdiğine tanık olunur. Etkili bir koruma uygulanmadığı sürece yabani otlar öteki ülkelerde olduğu gibi ülkemizde de önemli ürün yitmesine yol açacaktır. Yabani otlar birlikte yetiştikleri kültür bitkileriyle ışık, su ve bitki besin maddeleri yönünden yarışa girdikleri gibi, salgıladıkları maddelerle de kültür bitkilerinin kök gelişmelerini dikkate değer bir şekilde geriletirler. Yarı kurak yörelerde yabani otların kötü etkileri özellikle toprakta bulunan yarayışlı suyu kültür bitkilerine oranla daha fazla kullanmalarıyla ortaya çıkmaktadır. İngiltere gibi güneş ışığının bir sorun olduğu ülkelerde yabani otlar kültür bitkileri kadar ve hatta daha uzun boya sahip olarak kültür bitkilerinin güneş ışığından yeterince yararlanmalarını da önlemektedir (Mann ve Barnes 1945). Kimi hallerde gübreleme yapılmak suretiyle yabani otların kültür bitkileri ile yarışma hızı ve oluşturdukları zarar en küçük düzeye indirilmektedir. Keen ve Mann (1942) tarafından rapor edildiğine göre amonyum sülfat gübresi kullanılmak suretiyle yabani otların toprak nitratını fazlaca kullanmalarından dolayı şeker pancarında ürün miktarı üzerinde meydana gelen kötü etki giderilebilmiştir. Ancak bu tip sonuçlar olağan dışı hallerdir. Çoğunlukla gübreleme yapıldığı zaman yabani otlar kültür bitkilerine göre daha iyi gelişme göstermekte ve gübrelerden daha fazla yararlanmaktadır. Eden ve Bond (1945) tarafından verilen bir araştırma sonucu buna güzel bir örnektir. Sri Lanka'da fosfor noksanlığı gösteren topraklarda yetiştirilen çay fidelerinin fosforlu gübrelerle gübrelenmeleri yabani otların daha fazla gelişmelerine ve dolayısıyla beklenilen yararın sağlanmamasına neden olmuştur. Böyle durumlarda ancak kültür bitkilerine yetecek düzeyde bitki besin maddelerinin toprağa verilmesi kuşkusuz daha yararlı olacaktır.

Kimi araştırmacılara göre toprakların verim gücü toprakta oluşan karmaşık organik bileşiklerle yakından ilgilidir. Livingston (1909) verim gücü düşük topraklarda tahıllara toksik etki yapan çözünebilir organik bileşiklerin bulunduğunu saptamıştır. Toksik etki yapan bileşiklerin etkisiz hale getirilmeleriyle toprakların verim güçlerinin önemli derecede arttığı görülmüştür. Bu arada ahır gübresinin kültür topraklarına verilmesiyle sağlanan yararın, topraklarda toksik etki gösteren bileşiklerin etkisiz hale sokulmalarıyla ilgili olduğu ileri sürülmüştür.

Kimi toprak ekstraktlarının karıştırıldıkları besin çözeltilerinde yetiştirilen tahıl bitkilerinin iyi gelişmedikleri saptanmıştır. Toprak ekstraktının hayvan kömürü, (karbon black) kalsiyum karbonat, demir (III) hidroksit gibi maddelerle işleme tabi tutulması ile zararın bir derece önlenebildiği görülmüştür. Anılan zararlı etkilerin toprakta bulunan kimi çözünebilir organik bileşiklerden oluştuğu ileri sürülmüştür.

Bitki gelişmesi üzerine zararlı etki yapan çözünebilir organik karmaşık bileşikler, toprakta hayvansal ve bitkisel artıkların parçalanmaları sonucu oluşmaktadır. Topraklardan izole edilen ve bitki gelişmesi için zararlı organik bileşiklerden kimileri kumarin, vanilin, dihidroksistearik asit, alanin, glikokol, nörin, kionin, pridin bileşikleri ve tirosindir. Topraklardan ekstrakte edilen ve tanılanan zararlı bileşiklerin cins ve miktarları ise toprak organik maddesini oluşturan materyale, toprak nemine, havalanmasına, mikroorganizmaların miktar ve çeşidine, toprağın mineral madde kapsamına ve öteki özeliklerine bağlıdır. Anılan elementlerin topraklarda zararlı organik bileşiklerin oluşmasında olumlu ya da olumsuz etkileri gübreleme, sulama ve inokülasyon gibi çeşitli kültürel önlemlerle de yakından ilgilidir. Belli koşullar altında herhangi bir bitki materyalinin parçalanmasından oluşan organik bileşikler bitki gelişmesi üzerine dikkate değer toksik etki yaparken, başka koşullarda bu etki önemsiz olmaktadır. Toprak havalanması pek çok organik bileşiklerin toksik etkilerinin çok güçlü ya da çok az olmasına önemli etki yapmaktadır. Bu durum bitki gelişmesi üzerine toksik etki yapan toprak ekstraktının 24 saat havada bırakıldıktan sonra zararlı etkisinin yitmesiyle saptanmıştır.

Bitkilerin bir arada yetiştirilmeleriyle ortaya çıkan karşılıklı zararlı ve yararlı etkilerin açıklanmasında henüz karanlık kalmış pek çok nokta bulunmaktadır. Bu hususta çok zaman değişik koşullarda ayrımlı sonuçlar elde edilmiş ve araştırmacıların görüşleri karşıt olmuştur. Konu ile ilgili tartışmalar daha uzun süre sürecektir.

3.7. KÖKLERİN KATYON DEĞİŞİM ÖZELLİKLERİ

Bitki kökleri de topraklar gibi katyon değişim özelliklerine sahiptirler. Arı su ile işleme tabi tutuldukları zaman kök üzerinde değişebilir halde tutulmuş katyonların suya geçmemesine karşın, katyonları kapsayan bir çözeltiyle işleme tabi tutuldukları zaman kök üzerindeki değişebilir katyonlarla çözeltideki katyonlar yer değiştirebilmektedir.

Bitki köklerinin katyon değişim özellikleri ilk önce 1916 yılında Fransız kimyageri Devaux tarafından saptanmıştır (Mehlich ve Drake 1955). Araştırmacı katyon değişim özelliğinin kök tüylerinin hücre duvarlarında bulunan pektozlardan ileri geldiğini öne sürmüştür. Daha sonraki çalışmalar, köklerde katyon değişiminin asal olarak pektin maddeleri içerisinde bulunan karboksil grupları ile ilgili olduğunu göstermiştir. Örneğin Keller ve Deuel (1957) kimi bitkilerde katyon değişim sığalarının % 70–90'ının pektin maddeleri içerisindeki karboksil gruplarından ileri geldiğini saptamıştır. Genellikle bitki köklerinde katyon değişiminin yapıldığı yerler hücre stoplazmasının dış kısımında bulunmaktadır. Ölü ve canlı köklerin katyon değişim sığaları aşağı yukarı biribirlerine eşittir (Heintze 1961). Amfoterik kolloidler gibi tepkime gösteren kök yüzeylerinde çevrede bulunan iyonlar adsorbe edilmektedir (Johnson ve ark 1957).

Kil kolloidlerinde olduğu gibi çeşitli bitki köklerinin katyon değişim sığaları da ayrımlıdır. Genellikle çift çenekli bitkilerin kök katyon değişim sığaları tek çenekli bitkilerin kök katyon değişim sığalarından daha yüksektir (Çizelge 3–5). Bitkilerin mineral madde kapsamları ile kök katyon değişim sığaları arasında dikkate değer ilişki bulunmuştur. Crooke ve Knight (1962) bitkilerin toplam katyon, kül, toplam mikroelement ve protein kapsamları ile kök katyon değişim sığaları arasında olumlu korelasyon bulunduğunu rapor etmişlerdir.

Yonca, soya fasulyesi vb gibi göreceli olarak katyon değişim sığaları yüksek köklere sahip bitkilerin kalsiyumu bağlama enerjileri potasyumu bağlama enerjilerinden iki kez daha fazladır. Örneğin katyon değişim sığası düşük olan aktavus otu (17.3 m.e / 100 g kuru madde) bitkisi köklerinin kalsiyumu bağlama enerjisi baklagil bitkileri köklerinin kalsiyumu bağlama enerjilerinden % 50 daha düşüktür. Aynı bitki kökünde potasyumun bağlanma enerjisi baklagil bitkileri köklerinde potasyumun bağlanma enerjisinden ise % 80 daha yüksektir. Kara buğday bitkisi kökleri potasyuma göre kalsiyumu aşağı yukarı üç kez daha fazla bir enerji ile bağlarlar. Toprak killerinin katyon bağlama enerjisi de saturasyon yüzdesi azaldıkça genel olarak yükselir.

Çizelge 3–5. Çeşitli bitkilerde kök katyon değişim sığaları (Mehlich ve Drake 1955)

Bitkiler	Kök katyon değişim sığası (m.e./ 100 g kuru madde)
Çift Çenekliler	
Bahçe hezeranı, *Delphinium ajacis*	94.0
Marul, *Lactuca sativa*	65.0
Soya fasulyesi, *Glycine soja*	65.1
Mavi lüpen, *Lupinus angustifolius*	53.3
Havuç, *Daucus catora var sativa*	51.7
Yonca, *Medicago sativa*	48.0
Kırmızı üçgül, *Trifolium pratense*	47.5
Tüylü fiğ, *Vicia villosa*	44.1
Beyaz lüpen, *Lupinus albus*	41.3
Kara buğday, *Fagopyrum esculentum*	39.6
Irlanda patatesi, *Solanum tuberosum*	38.1
Yer fıstığı, *Arachis hypogaea*	36.5
Pamuk, *Gossypium herbaceum*	36.1
Domates, *Lycopersicum esculentum*	34.6
Sarı çiçekli gazal boynuzu, *Lotus corniculatus*	23.9
Üzüm otu, *Ambrosia artemisiifolia*	58.9
Serçedili, *Stellarie media*	44.7
Kaba tüylü amaranut, *Amaranthus ratroflexus*	42.3
Pensilvanya su biberi, *Polygonum pensylvanicum*	41.1
ORTALAMA	47.7
Tek Çenekliler	
Kamışsı yumak, *Festuca elatier arundinacea*	30.4
Domuz ayrığı, *Dactylis glomerata*	24.9
Kılçıksız brom, *Bromus inermis*	24.6
Çayır kelp kuruğu, *Phleum pratense*	22.6
İngiliz çimi, *Lolium perenne*	22.5
Yulaf (yazlık), *Avena sativa*	22.8
Aktavus otu, *Agrostis alba*	17.3
Köpek dişi, *Cynodon dactylon*	10.5
At dişi mısır, *Zea mays indentata*	17.0
Sudan otu, *Sorghum vulgare*	13.5
Arpa, *Hordeum vulgare*	12.3
Darı, *Panicum miliaceum*	12.2
Buğfay (kışlık), *Triticum vulgare*	9.0
Şehvet otu, *Cyperus esculentus*	28.7
Tarla ayrığı, *Agropyron repens*	19.8
Sarı tüylü darı, *Setaria glauca*	11.4
ORTALAMA	18.7

Köklerin katyon bağlama enerjileri K, Ca ya da Na'dan biri ile satüre edilmek suretiyle belirlenmektedir. Düşük saturasyon değerlerinde çayır bitkilerinin potasyumu bağlama enerjileri kalsiyumu bağlama enerjilerinden normal olarak daha büyüktür. Oksalat gibi maddelere sahip olmaları halinde çayır bitkileri köklerinde kalsiyumun bağlanması oksalatın kalsiyumla göreli olarak çözünemez bileşik oluşturması nedeniyle olağanüstü yüksektir. Bu yüzden köklerinde oksalat ve sitrata sahip bitkiler, kireç taşı ve ham fosfat gibi minerallerden kalsiyumu bağımsız hale geçirmekte olağanüstü etkilidirler.

Yukarda da işaret edildiği gibi katyon değişim sığaları yüksek bitki kökleri bir değerli katyonlara göre iki değerli katyonları göreli olarak daha büyük güçle tutarlar. Mattson (1948) bu durumu Donnan tarafından ortaya konulan ilkeleri uygulamak suretiyle açıklamıştır. Donnan ilkesine göre birleşme değerleri ayrımlı katyonların bitki kökünün içindeki ve kökün dışarısındaki çözeltilerde dağılışlarını katyonların bu yerlerdeki göreli etkinlikleri belirlemektedir. Bitki kökünün içindeki ve kökün dışarısındaki çözeltilerde bir ve iki değerli katyonların dağılışı şu genel formülle gösterilebilir:

$$\frac{(M^{+})_i}{(M^{+})_d} = \frac{(M^{2+})_i}{(M^{2+})_d}$$

Burada $(M^{+})_i$ ve $(M^{+})_d$, M^{+} katyonunun sırasıyla kökün içerisindeki ve dışarısındaki çözeltilerdeki etkinliklerini göstermektedir.

Donnan tarafından ortaya konulan ilkeye göre, bitki kökünün dışarısındaki toprak çözeltisinin hacminin artırılması ya da başka bir deyişle sulandırılması iki değerli katyonların bir değerli katyonlara göre daha fazla adsorbe edilmesine yol açmaktadır. Bu durum "*Birleşme değerinin etkisi*" olarak tanımlanmaktadır. Dışardaki çözeltinin sulandırılması ile iki değerli katyonların adsorpsiyonunun artışı nasıl oluşmaktadır? Bunu bir örnekle açıklayalım. Etkinlikleri 1×10^{-4} olan bir veya iki değerli katyonlara sahip çözelti düşünelim. Bu çözeltiye belli bir katyon değişim sığasına sahip kolloidal bir madde karıştıralım. Bir ya da iki değerli katyonların kolloidal madde tarafından adsorpsiyonları sonucu çözeltinin katyon konsantrasyonu azalacak yani başka bir deyişle çözelti katyonlar yönünden seyreltik hale geçecektir. Donnan formülüne göre eğer dıştaki çözeltide K_d^{+} ve Ca_d^{2+} nin

$$\frac{K_i^{+}}{K_d^{+}} = \frac{Ca_i^{2+}}{Ca_d^{2+}}$$

etkinlikleri 0.01 ve içerde K_i^{+} etkinliği 0.1 ise içerde Ca_i^{2+} nin etkinliği 1 dir. Başka bir deyişle kolloidal madde tarafından adsorbe edilen Ca / K oranı 10 / 1 şeklindedir. Sulandırılma sonucu dıştaki çözeltinin K_d^{+} ve Ca_d^{2+} etkinlikleri 0.0001 ve içerde K_i^{+} etkinliği 0.01 olursa, içerde kolloidal madde tarafından adsorbe edilen Ca / K oranı da 100 / 1 şeklinde artmış olur.

Donnan dengesi ilkesine göre aşağıdaki formülde gösterildiği gibi içerdeki ve dışardaki iki değerli iyonlar karekök ile gösterilmektedir. O nedenle iki değerli katyonlar bir değerli katyonlara göre daha yüksek etkinlik göstermelerine de bağlı olarak içerde daha fazla birikirler. Katyon değişim sığası yüksek kolloidlerde adsorpsiyonun

$$\frac{K_i^{+}}{K_d^{+}} = \frac{H_i^{+}}{H_d^{+}} = \frac{Cl_i^{-}}{Cl_d^{-}} = \frac{NH_{4i}^{+}}{NH_{4_d}^{+}} = \frac{\sqrt{Ca_i^{2+}}}{\sqrt{Ca_d^{2+}}} = \frac{\sqrt{SO_{4_i}^{2-}}}{\sqrt{SO_{4_d}^{2-}}}$$

daha fazla olması yanında içteki çözeltilerde katyonların etkinlikleri de yüksektir. Böylece kolloidin katyon değişim sığası yükseldikçe etkinlikleri eşit bir ve iki değerli katyonlara sahip dıştaki çözeltiden adsorbe edilen iki değeli katyonların bir değerli katyonlara oranı da büyüyecektir. Öte yandan bir ve iki değerli katyonları ekivalan miktarlarda ve aynı oranlarda adsorbe eden katyon değişim sığaları ayrımlı değiştiriciler içerisinde yüksek katyon değişim sığasına sahip değiştiriciler adsorbe ettikleri bir değerli katyonları iki değerli katyonlara göre daha kolaylıkla bağımsız halde bırakırlar. Katyon değişim sığası düşük olan değiştiriciler ise ekivalan miktarda ve aynı oranda adsorbe ettikleri katyonlardan bir değerli katyonlara göre iki değerli katyonları daha kolaylıkla bağımsız halde bırakırlar. Örneğin katyon değişim sığası yüksek olan montmorillonit, K'a göre Ca'mu daha büyük bir enerji ile ve katyon değişim sığası küçük olan kaolenit ise Ca'a göre K'yı göreli olarak daha büyük bir enerji ile tutmaktadır. Bunun bir sonucu olarak eşit miktarlarda Ca ve K adsorbe etmiş olan montmorillenitte K ve kaolenitte ise Ca göreli olarak daha kolay bağımsız hale geçer.

Bitki kökleri ile toprak kolloidleri arasında katyonların adsorpsiyonları yönünden sürekli bir yarışma vardır. Bitkilerin katyon alımları bitki kökünün ve toprağın katyon değişim sığaları ile yakından ilgilidir (Elgabaly ve Wiklander 1949). Bu durum aynı bitkinin değişik killerden ve değişik bitkilerin aynı kilden adsorbe ettikleri bir ve iki

değerli katyon miktarları belirlenmek suretiyle açıkça ortaya konulmuştur. Örneğin kök katyon değişim sığası 71 m.e. / 100 g kuru madde olan bezelye bitkisi kökü ile katyon değişim sığası 22.7 m.e / 100 g olan arpa bitkisi kökü 10 saat süreyle Na–Ca bentonit sisteminde bırakılmıştır. Bu süre sonunda bezelye bitkisinin arpa bitkisine göre kökleriyle 2–3 kat daha fazla kalsiyum adsorbe ettiği ve arpa bitkisinin de bezelye bitkisine göre 4–5 kat daha fazla sodyum adsorbe ettiği saptanmıştır. Koaolen içerisinde büyütüldükleri zaman montmorillonit içerisinde büyütülmelerine göre bezelye ve arpa bitkilerinin her ikisinin tepe organlarında fazla miktarda Ca'un bulunduğu görülmüştür.

Kök katyon değişim sığaları ayrımlı fakat benzer fiziksel büyüme özelliklerine sahip olan üç tahıl bitkisinin, artan miktarlarda potasyum verilmiş topraktan potasyum alımı Çizelge 3–6'da gösterilmiştir. Toprağa verilen 0.095, 0.210 ve 0.307 m.e / 100 g, düşük üç potasyum düzeyinde buğday (9.0 m.e. / 100 g kuru madde)*, arpa (12.3 m.e.)* ve yulaf (22.8 m.e.)* bitkilerinin potasyum alımları ile kök katyon değişim sığalar arasında yakın bir ilişki bulunmaktadır. Toprağa verilen en düşük değişebilir potasyum düzeyinde buğday bitkisinde değişebilir potasyumun (0.095 m.e. / 100 g) % 155'i, arpada % 90'ı ve yulafta ise % 55'i saptanmıştır. Çizelgenin incelenmesinden anlaşılacağı gibi toprağa fazla miktarda potasyumun verilmesi ile kök katyon değişim sığaları ile bitkilerin potasyum alımları arasındaki ilişki yitmiştir. Buna göre bitki kökünün dışındaki çözeltide katyon konsantrasyonu artırılınca bir ve iki değerli katyonların alın-

Çizelge 3–6. Toprağa artan miktarlarda potasyum verilmek suretiyle saksılarda yetiştirilen üç tahıl bitkisinin potasyum alımı (Drake ve Scarseth 1940)

Toprağın K_2O kapsamı		Bitkilerin K_2O kapsamları (kök hariç)		
g / saksı	m.e. / 100 g	Yulaf[1] (g / saksı)	Arpa[2] (g / saksı)	Buğday[3] (g / saksı)
0.267	0.095	0.15	0.24	0.42
0.567	0.210	0.33	0.36	0.50
0.867	0.307	0.50	0.56	0.77
1.167	0.414	0.81	0.81	1.09
1.467	0.520	1.12	0.96	1.02
1.767	0.627	1.35	1.24	1.37
2.517	0.893	1.70	1.56	1.83
3.267	1.158	2.04	2.05	1.88

1 Yulaf bitkisinde kök katyon değişim sığası 22.8 m.e. / 100 g
2 Arpa bitkisinde kök katyon değişim sığası 12.3 m.e. / 100 g
3 Buğday bitkisinde kök katyon değişim sığası 9.0 m.e. / 100 g

* Parantez içersindeki rakamlar kök katyon değişim sığalarını göstermektedir

maları arasında ayrımlılık başka bir deyişle katyonların birleşme değerlerinin katyon alımı üzerine etkileri ortadan kalkmaktadır. Aynı şekilde potasyum yönünden yoksul olan toprağa potasyumlu gübre verildiği zaman kök çevresindeki toprak çözeltisinin potasyum konsantrasyonu artmakta ve katyon alımında katyonların birleşme değerlerinin etkisi ortadan kalkmaktadır. Bunun bir sonucu olarak potasyumlu gübre verilmiş toprakta yetiştirilen ve kök katyon değişim sığaları yüksek olan yonca, iri aküçgül ve marul gibi bitkiler yeterince potasyum adsorbe edebilmektedirler. Besin çözeltilerinde yetiştirilen bitkilerin katyon alımlarında bitki kökü ile toprak kolloidleri arasındaki yukarda açıklanan yarışmaya benzer bir yarışma söz konusu değildir. Newton'un (1923) araştırmalarına göre besin çözeltisinde yetiştirilen bezelye ve arpa bitkilerinin Ca ve K kapsamlarında çok az bir ayrım bulunmasına karşın, yukarda açıklandığı gibi toprak kültüründe yetiştirildikleri zaman bezelye bitkisinin Ca kapsamı arpa bitkisinin Ca kapsamından bir kaç kez daha fazladır.

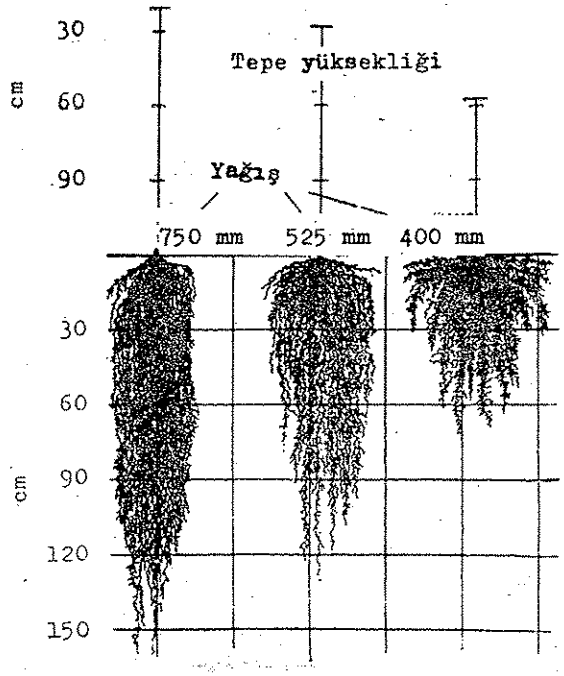
3.8. KÖK GELİŞMESİ ÜZERİNE ETKİ YAPAN ETMENLER

Bitkilerde kök gelişmesi üzerine çevre koşulları önemli etki yapar. En yüksek düzeyde kök gelişmesi optimum çevre koşullarında sağlanabilir Çevre koşullarının bir ya da birkaçının istenilmeyen şekilde ortaya çıkması başka koşullar uygun olsa bile kök gelişmesini önemli ölçüde etkiler. Çevre koşulları adı altında toprak nemi, toprak havası, toprak sıcaklığı, toprak tekstürü ve karbonhidratların bikilerin toprak üstü organlarından kök sistemlerine taşınmaları ile ortamda bulunan bitki besin maddelerinin cins ve miktarları incelenecektir.

3.8.1. Toprak Nemi

Bitki kökleri nemli topraklarda dikkat çekici gelişme gösterirler. Köklerin normal gelişmelerine olanak veren suyun toprakta en yüksek düzeyde bağlanma gücü üzerinde bilinenler sınırlıdır. Gene de sürekli solma noktasının altında bulunan kuru topraklarda kök sistemleri gelişemez. Kök sistemlerinin büyük bir bölümü kuru toprakta ve az bir bölümü de nemli toprakta bulunan kimi bitkilerin belli koşullar altında gelişmelerini sürdürdükleri saptanmıştır (Breazeale 1930). Böyle durumlarda nemli toprak içerisinde bulunan bitki kökleri tarafından alınan su kuru toprak kesimindeki köklere taşınmaktadır.

Amerikalı araştırmacı Weaver ve Albertson (1943) yağış miktarındaki değişmelerle ilgili olarak buğday bitkisinde kök gelişmesinin dikkate değer bir şekilde etkilendiğini saptamışlardır. Şekil 3–6 dan anlaşılacağı gibi yağış miktarı 750 mm den 400 mm ye düştüğü zaman buğday bitkisinde kök derinliği 150 cm den 60 cm ye ve tepe yüksekliği aşağı yukarı 100 cm den 64 cm ye düşmüştür. Öte yandan yağışların daha fazla olması halinde mevsim boyunca yeterli suyun kolayca toprağın üst kısımlarında bulunabilmesi nedeniyle bitki sistemleri yüzeysel olmaktadır. Ilıman iklim yörelerinde bitki köklerinin tınlı topraklara göre kumlu topraklarda daha derine inmesinin asal nedeni yukarda açıklanan hususlarla yakından ilgilidir. Bu arada kumlu topraklar, killi ve tınlı topraklara göre bitkiye yarayışlı halde göreli olarak daha az su kapsarlar. Killi ve tınlı toprakların alt tabakalarındaki toprak havasının karbondioksit kapsamı da göreli olarak daha yüksektir.



Şekil 3–6. Kışlık buğdayda kök gelişmesi üzerine yağış miktarının etkisi (Weaver ve Albertson 1943)

Bitkilerde kök sistemlerinin derine inmesi bitkinin özelliği ile de yakından ilgilidir. Öteki koşullara ek olarak nem durumu optimumda bulunan topraklarda, derin köklü bitkiler yüzeysel kök sistemini oluştururlar. Koşullar değişince derin köklü bitkilerde kök sistemine dahip bitkilerin kökleri yine yüzeye yakın yerde kalır.

Yeterli nem kapsamayan topraklara verilen su, bitkilerde genellikle tepe ve kök ürün miktarlarının artmasına yol açar. Toprağa verilen su ile ilgili olarak bitkinin tepe / kök ürün oranında bir artma görülür. Bu durum Çizelge 3–7 den de açıkça anlaşılmaktadır. Toprakta suyun en az olması halinde şehvet otu bitkisinde tepe / kök ürün oranının göreli olarak en düşük miktarda bulunması genelde inanıldığı gibi su noksanlığında kök gelişmesinin hızlanması ile açıklanabilir.

Çizelge 3–7. Su kapsamları ayrımlı olan toprakta yetiştirilen şehvet otu bitkisinin tepe ve kök ürün miktarları (Davis 1942)

Sulamadan önce toprağın en düşük düzeyde su kapsamı*	Taze ağırlık, g		Tepe / kök ürün oranı
	Tepe	Kök	
6	4	26	0.15
9	9	50	0.18
12	16	80	0.20
15	25	116	0.22
18	34	130	0.26

* Deneme toprağı nem ekivalanında % 16.9 ve sürekli solma noktasında ise % 8.2 su kapsamaktadır

Toprağa verilen su miktarının artmasıyla ilgili olarak bitkilerde tepe / kök ürün oranının değişmesi suyun hücre gelişmesi üzerine doğrudan ve bitki bünyesinde de karbonhidratların dağılışı üzerine dolaylı etkisiyle açıklanmaktadır. Normal olarak bitkilerin toprak üstü (tepe) organlarından suyun bağımsız bırakılma gücü suyun köklerden bağımsız bırakılma gücünden daha yüksektir. Bu arada hücre gelişmesi için köklerde suyun yarayışlılığı ise bitkinin tepe organına göre daha fazladır. Bu söylenen hususlar toprakta yeterli su bulunsun ya da bulunmasın doğrudur. Bitki tarafından kullanılmayan ve bitkinin tepe organında toplanan karbonhidratların çok büyük bir bölümü toprakta suyun noksan olması halinde bitki köküne taşınmakta ve kök gelişmesi için kullanılmaktadır. Eaton ve Ergle (1948) su noksanlığının ortaya çıkmasıyla pamuk bitkisi köklerinde, yaprakların tersine olarak nişasta ve şeker miktarının arttığını saptanmışlardır. Su noksanlığında bitkilerde kök gelişmesinin artmasıyla, bitkinin tepe

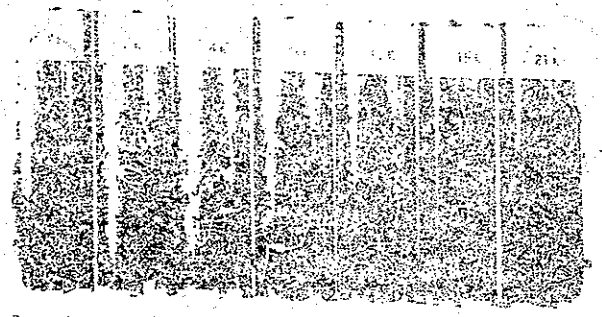
organından köklere karbonhidratların taşınması ve bulunan sudan köklerin öncelikle ve daha fazla yararlanması ile açıklanmaktadır. Bitki, toprak üstü organında yeni gelişmeleri tamamıyla durdurmak ve gövdede su ve karbonhisratların kullanılmalarını en az düzeye indirmek suretiyle su noksanlığında kökün gelişmesine yardımcı olmaktadır.

3.8.2. Toprak Havası

Çoğunluk bitkilerin kök sistemleri iyi havalanan topraklarda tam olarak gelişebilir. Kök sistemlerinin gelişmesi üzerine toprak havası başlıca üç yönden etkili olmaktadır. Bunlar: 1. Toprak havasının oksijen kapsamı, 2. Toprak havasının karbondioksit kapsamı ve 3. Toprak havasında bulunan aneorobik parçalanma sonucu oluşmuş hidrojen sülfür, metan ve hidrojen miktarlarıdır.

Toprak havasında karbondioksit konsantrasyonunun yüksek olması halinde tüm bitkilerde kök sistemleri ölür. Fakat kimi bitkilerde kök sistemlerinin % 9–10 karbondioksite kısa süre dayandıkları saptanmıştır. Optimum kök gelişmesi için toprak havasında karbondioksit miktarının % 1'in altında olması gerekmektedir (Lundegärdh 1927).

Kök gelişmesi, toprak havasında oksijen kapsamı % 8 den aşağıya düştükçe gerilemekte ve % 2 den az olduğu zaman hemen hemen gelişme durmaktadır (Şekil 3–7). Ancak bu durum bitki özelliği yanında bitkinin geliştiği çevrenin etkisi altında bir ölçüde değişmektedir. Bitki köklerinin oksijen istekleri ve karbondiokside karşı duyarlılıkları çoğunlukla ortamın sıcaklığı ile ilgili olarak artmaktadır.



Şekil 3–7. Toprak havasının oksijen kapsamı ile ilgili olarak siltli un tekstürlü bir toprakta snapdragon bitkisi köklerinin gelişimi (Stolzy ve ark 1961)

Kök gelişmesinde ve metabolizmasında O_2'nin önemine işaret eden Drew ve Gross (1973) kök gelişmesi için 0.05 atm civarındaki O_2 basıncının genelde yeterli olduğunu saptamışlardır. Gereksinme duyulan O_2'nin bir bölümü yapraklar aracılığıyla atmosferden alınmakta ve köklere taşınmaktadır (Greenwood 1971). Anaerobik toprak koşulları bitki köklerine yalnızca O_2 sağlanmasını etkilemekle kalmaz, fakat oluşan toksik maddelerle kök gelişmesini geriletir ve kökte ciddi hasarlara yol açar.

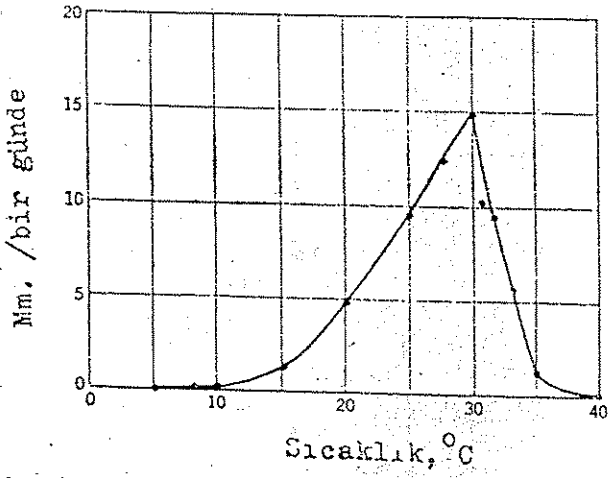
Bitkilerin toprak havalanmasına ve toprak havasının kapsamına karşı tepkimeleri ayrımlıdır. Örneğin çeltik, karabuğday ve kimi söğüt çeşitleri toprak havasının sınırlı olması halinde bile kök gelişmesini sağlayabilmektedir. Buna karşın domates, bezelye ve mısır gibi bitkiler kök gelişme yörelerinde uygun toprak havalanmasına gereksinme gösterirler. Yapay ya da doğal yollarla uygun hale getirilen toprak havası anılan bitkilerde kök gelişmesi üzerine dikkate değer etki yapmaktadır. Tahıl bitkileri ile soya fasulyesi ise toprak havalanması istekleri yönünden orta durumda olan bitkilerdir.

Aneorobik parçalanma sonucu toprak havasına karışan hidrojen sülfür (H_2S) düşük konsantrasyonlarda bile çoğunlukla bitki kökleri üzerine zehir etkisi gösterir. Metan, arpa bitkisinin kök gelişmesi üzerine çok az etki yaparken çeltik bitkisinde kök gelişmesi üzerine olumlu yönde etki yapmaktadır. Toprak havasında düşük konsantrasyonda bulunması halinde hidrojenin, bitkilerde kök gelişmesi üzerine kötü etkileri görülmemektedir. Ancak hidrojen, baklagil bitkilerinin köklerinde bulunan ve havanın bağımsız azotunu tesbit eden bakteriler üzerine kötü etki yapmaktadır.

3.8.3. Toprak Sıcaklığı

Bitkiler arasında dikkate değer bir ayrım olmamakla beraber toprak sıcaklığı kök gelişmesi üzerine önemli etki yapar. Alt toprağın sıcaklığı özellikle ilkbaharda erken kök gelişmesi üzerine etkilidir. İyi drene olan bir alt toprak, su kapsamı yüksek olan toprağa göre daha çabuk ısınır. Bir gram suyun sıcaklığını 1 °C yükseltebilmek için istenilen ısı, topraklarda bir gram mineral maddenin sıcaklığını 1 °C yükseltmek için istenilen ısıdan aşağı yukarı beş kat daha fazladır. Öte yandan özdeş miktarlarda su kapsayan killi toprakların ısı sığaları da kumlu toprakların ısı sığalarından oldukça yüksektir. İlkbaharda alt topraklar yüzey topraklara göre daha geç ısınır. Sonbaharda soğuma işi ise tamamen karşıt yönde cereyan eder.

Kök gelişmesi üzerine genellikle belli bir düzeye dek toprak sıcaklığı olumlu etki yapmakta ve optimum düzey aşıldıktan sonra toprak sıcaklığının etkisi olumsuz yönde olmaktadır. Bu durum domates bitkisi üzerinde yapılmış bir araştırma ile de açık bir şekilde ortaya konmuştur (Şekil 3–8).



Şekil 3–8. Besin çözeltisinde yetiştirilen domates bitkisinin kök gelişmesi üzerine ortam sıcaklığının etkisi (White 1937)

Bitkilerde kök gelişmesi üzerine en uygun toprak sıcaklığı genellikle 15–20 °C arasında değişmektedir. Kimi bitkilerde, örneğin ayrıkta, kök gelişmesi için en uygun toprak sıcaklığı 32 °C, narenciyelerde 35 °C ve buğday bitkisinde ise 16 °C dır.

3.8.4. Toprak Tekstürü

Bitki kökleri, uygun yapıya sahip topraklarda daha iyi gelişir. Herhangi bir nedenle sıkışmış, boşlukları yitmiş bir toprakta kök gelişmesi önemli derecede sınırlanır. Bu arada toprağın herhangi bir kesiminde bulunacak kil katı, kaya vb yanında taban suyu düzeyinin yüksekliği de kök gelişmesini önemli derecede sınırlar. Bitkiler kumlu topraklarda killi topraklara göre genelde daha ince, daha çok yan dallı ve derine inen kök oluştururlar (Lugo–Lopez 1960).

Alt toprak yoğunluğu yüksek üst toprak yoğunluğu düşük olan topraklarda bitki köklerinin ait toprakta yayılmaları sınırlıdır. Alt

ve üst kesimlerde düzenli bir şekilde yüksek yoğunluğa sahip topraklarda bitki kökleri göreli olarak daha derine inebilmektedir (Wiersum 1958). Sıkıştırılmış topraklarda bitki kökleri sıkışmış toprak agregatlarından değil, yarık ve çatlaklardan geçerek derine doğru gelişme gösterir (Weaver 1958, Kuntze ve Neuhaus 1960).

3.8.5. Karbonhidratların Kök Sistemine Taşınması

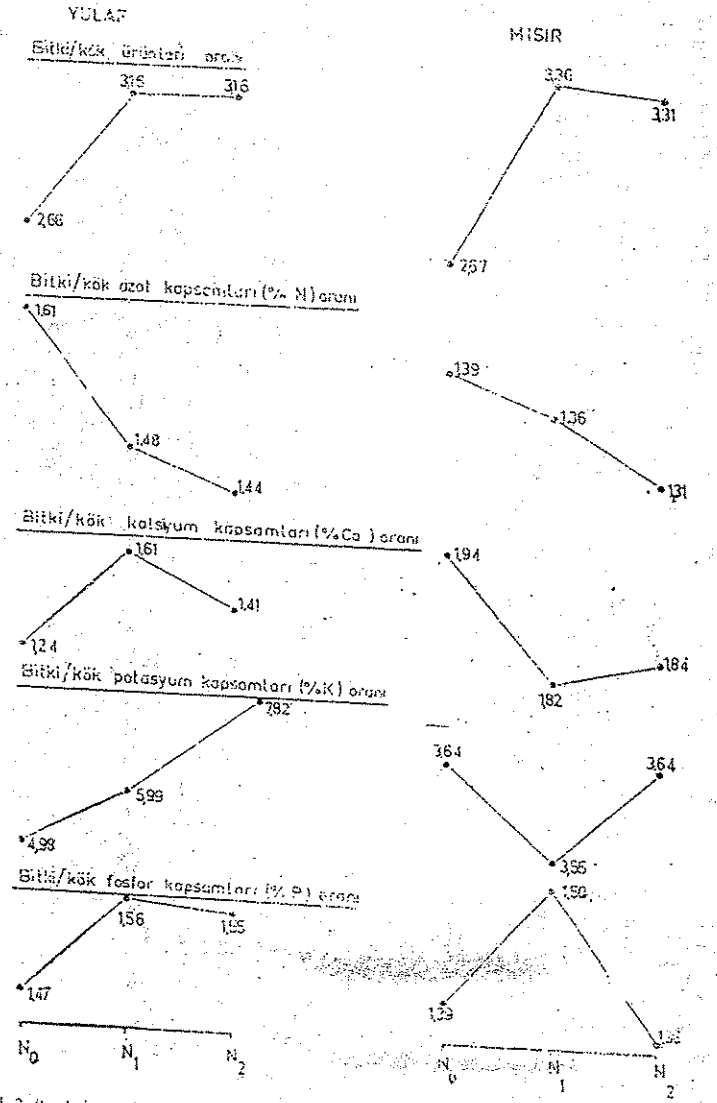
Bitkinin toprak üstü organlarında herhangi bir nedenle kullanılmayan ve köke taşınan karbonhidratlar etkin kök gelişmesinin hızlanmasına yol açar. Bitkide oluşan karbonhidratların toprak üstü organlarında kullanılması ve köklere göreli olarak az miktarda karbonhidratların taşınması kök gelişmesini engelleyen örnemli bir etmendir. Çoğunluk bitkilerde meyvelerin oluşması anında kök gelişmesi göreli olarak en azdır. Örneğin mısır bitkisinde dane olgunluğu dönemlerinde, pamuk bitkisinde pamuğun oluşması ve meyve ağaçlarında meyvelerin oluşması anında kök gelişmesi tümüyle durmaktadır. Bunun nedeni oluşan karbonhidratların tümünün bitkinin toprak üstü organlarında kullanılmasıdır. Ağaçlarda köklenmenin güçlü olmasını sağlamak için çoğunlukla üreticiler çiçek başlıklarını koparmak suretiyle ağacın meyve vermesini önlemektedir.

3.8.6. Bitki Besin Maddeleri

Toprağa verilen gübrelerin bitkilerde kök gelişmesi üzerine etkileri çoğunlukla dolaylı yönden olur. Bu arada gübrelerin doğrudan etkileri yaprakların gelişmeleri ile bitkilerde karbonhidratların oluşması üzerinedir. Kök gelişmesi için uygun koşullara sahip orta derecede verimli ve nemli bir toprağa verilen gübreler, bitki besin maddeleri noksanlıklarını gidermeleri yanında kök gelişmesi üzerine büyük bir etki yapmadan yalnızca bitkinin toprak üstü organlarının daha iyi gelişmesini sağlar. Kuşkusuz bu durum normal, yeterince verimli kültür topraklarında gübrelerin çok sık görülen etkilerindendir.

Azotlu gübreler bitkilerin köklerine oranla toprak üstü organlarının daha fazla gelişmesini sağlar. Bu durum Kacar ve arkadaşlarının (1973) değişik azotlu gübrelerle yulaf ve mısır bitkileri üzerinde yaptıkları araştırmalarla da saptanmıştır. Toprağa belli bir düzeye dek verilen azot, yulaf ve mısır bitkilerinde tepe / kök ürün oranını artırmıştır. Araştırmada değişik azotlu gübreler halinde toprağa verilen 30 ppm N yulaf ve mısır bitkilerinin tepe / kök ürün oranını azot verilmeyene göre önemli derecede artırmıştır. Toprağa 60 ppm N'un veril-

mesi halinde tepe / kök ürün oranı N_1 işlemine göre yulaf bitkisinde de aynı kalmış ve mısır bitkisinde ise biraz daha az bulunmuştur (Şekil 3-9).



Şekil 3-9. Asit tepkimeli toprakta yetiştirilen yulaf ve mısır bitkilerinin tepe ve köklerinde ürün miktarı ile yüzde N, Ca, K ve P kapsamları oranı üzerine toprağa artan miktarlarda verilen azotun etkileri (Kacar ve ark 1973)

Kültür bitkilerinin toprak üstü ve kök gelişmeleri üzerine azotlu gübrelerin etkileri, çok sayıda literatür bildirişleri de dikkate alınarak kısaca şu şekilde özetlenebilir. Genelde yarayışlı azot yönünden yoksul olan ortamda yetiştirilen bitkilerde kök sistemi göreli olarak daha iyi gelişmekte ve toprak üstü organlarında gelişme ise az olmaktadır. Yarayışlı azotun fazlaca bulunduğu ortamlarda ise kökün göreli olarak daha az gelişmesine karşın bitkinin toprak üstü organları daha fazla gelişmektedir. Bunun bir sonucu olarak azot yönünden yoksul ortamlarda yetiştirilen bitkilerde tepe / kök ürün oranı küçük ve azotca varsıl ortamlarda yetiştirilen bitkilerde ise tepe / kök ürün oranı büyük olmaktadır. Azot yönünden yoksul olan ortama azotun gübre olarak verilmesi sonucu bitkinin toprak üstü organları ile kök ürünü aynı şekilde artmakta fakat total bitki ağırlığı içerisinde kök ağırlığı göreli olarak daha az yer tutmaktadır. Başka bir deyişle azotun verilmesi sonucu köke göre bitkinin toprak üstü organları daha fazla gelişmektedir. Ortama verilen azotun miktarı artırıldıkça bitkinin kök gelişmesi de bununla ilgili olarak azalmakta ve dolayısıyla tepe / kök ürün oranı artmaktadır. Fakat belli bir düzeyden sonra azot bitkinin toprak üstü organları ile kök gelişmesi üzerine olumsuz yönde etki yapmakta ve gelişme tümüyle gerilemektedir.

Brouwer (1962), Hoagland'ın besin çözeltisini kullanmak suretiyle yaptığı bir seri araştırmalarla mısır bitkisinde tepe ve kök gelişmesi üzerine azotun etkilerini saptamıştır. Yeterince bitki besin maddelerini içeren besin çözeltisinde yetiştirilen mısır bitkisinde üç hafta süre ile tepe / kök ürün oranı değişmeden kalmıştır. Azotsuz Hoagland besin çözeltisi kullanıldığı zaman kök gelişmesi tepe gelişmesine oranla büyük artış göstermiş ve bunun bir sonucu olarak tepe / kök ürün oranı hızla küçülmüştür. Azotu kapsamayan besin çözeltisine azot verildiği zaman tepe / kök ürün oranı aşağı yukarı 3 oluncaya dek tepe gelişmesi hızlanmıştır. Araştırmacı göreli ve mutlak kök gelişmesi üzerine azotun etkilerini tepe ve kökün azota (öteki tüm elementlere) ve karbonhidratlara karşı yarışmalarıyla açıklamıştır. Bu yarışmaya karbonhidratların sentezini artırması nedeniyle ışığın miktarı, yoğunluğu ve sürekliliği de önemli etki yapmaktadır. Aşırı azot noksanlığı gösteren bitkilerde protein sentezinin ve büyümenin gerilemesi nedeniyle bitkinin toprak üstü organlarında karbonhidrat birikmesi görülür ve bu köke taşınır. Azot noksanlığı gösteren bitkilerin geliştikleri ortama N verildiği zaman önce bitki kökünün gelişmesi ortama verilen N'a yakınlığı nedeniyle hız kazanmaktadır. Yeterince azotun

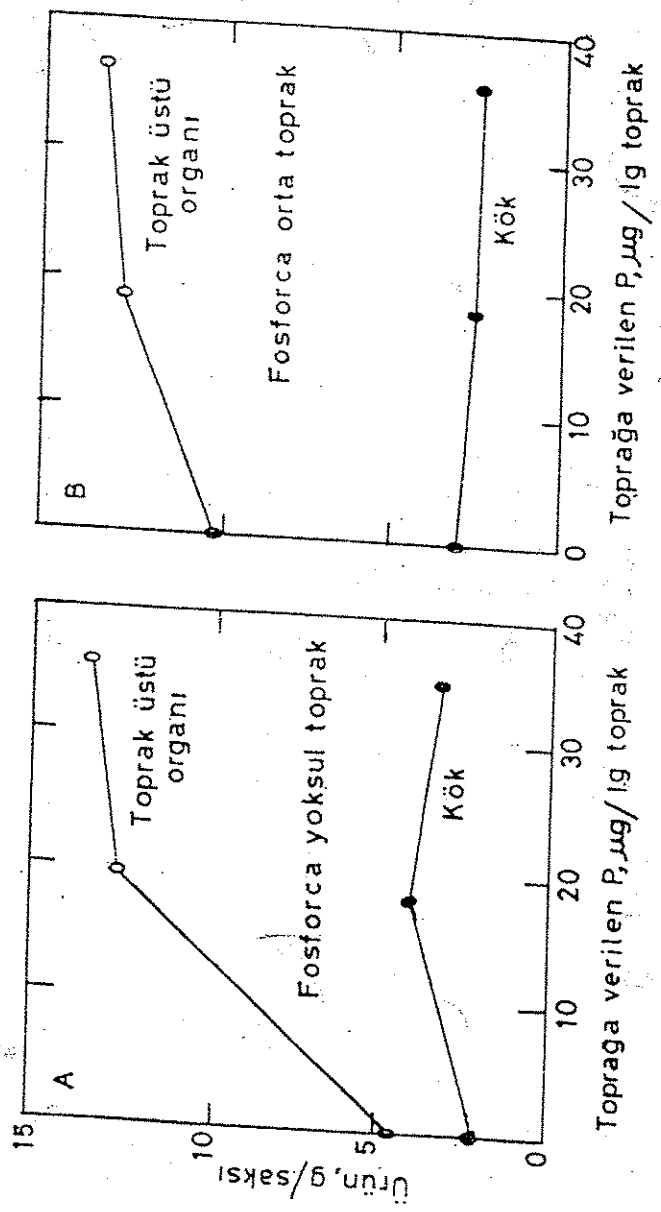
ortama verilmesi halinde ise bitkinin tepe organları gelişmekte ve sentezlenen karbonhidratlara yakın olunması nedeniyle de tepe gelişmesi kök gelişmesine oranla hızla artmaktadır. Azotun bitki gereksinmesinin çok üzerinde bulunması halinde oluşan karbonhidratların tümüne yakın bölümünü bitki tepe gelişmesi için kullanmaktadır. Bunun bir sonucu olarak köke olağanüstü az miktarda karbonhidrat taşınır. Yeterince karbonhidrata sahip olmayan bitki kökünde ise gelişme büyük ölçüde geriler.

Fosforlu gübrelerin pancar, patates vb kökleri yenilen yumru kök sistemine sahip bitkilerde kök gelişmesi üzerine etkileri öteki kök sistemlerine sahip bitkilerdeki etkilerinden ayrımlı olmaktadır. Fosfor noksanlığı gösteren topraklarda yetiştirilen pancar, patates vb bitkilerde fosforlu gübreler genellikle kök miktarını bitkinin toprak üstü organlarına göre daha fazla artırmaktadır (Çizelge 3–8). Bu durum yukarda ayrıntıları verilen azot–karbonhidrat kuramına dayanılarak açıklanabilir. Bitkilerde yaprak gelişmesi sürdüğü sürece köke gönderilen karbonhidrat miktarı çok az olmaktadır. Fosforlu gübre verilmiş bitkilere göre fosfor noksanlığı görülen bitkilerde en yüksek düzeydeki yaprak gelişmesi daha uzun bir zaman süreci içerisinde tamamlanabilmektedir. Bunun sonucu olarak en yüksek düzeydeki yaprak gelişmesini kısa sürede tamamlayan fosforlu gübre verilmiş bitkilerde köke göreli olarak daha uzun süre karbonhidratlar taşınmakta ve kök daha iyi gelişmektedir.

Çizelge 3–8. Rothamsted deneme istasyonunda 1904 yılından 1940 yılına değin fosforlu gübre verilen ve verilmeyen parsellerden alınan Mangold bitkisinde ortalama yaprak ve kök ürün miktarları (Watson ve Russell 1943)

Bitki Organı	Ürün miktarı, (metrik ton / Hektara)	
	− P	+ P
Yaprak	5.8	5.8
Yumru kök	16.3	20.4

Kök sistemleri ayrımlı olan başka bitkilerde fosforlu gübreler bitkilerin toprak üstü organları üzerine köklerine göre daha fazla etkili olmaktadır. İki ince kumlu tın torağına artan miktarlarda fosforlu gübre verilmek suretiyle arpa bitkisi üzerinde yapılan deneme sonuçları (Şekil 3-10) bu durumu açık olarak göstermektedir. Şeklin incelenmesinden: (1). Arpa bitkisinin toprak üstü organlarında fosforlu gübre ile köke göre daha fazla artış kaydedildiği, (2). Artan mik-



Şekil 3–10. Fosfor kapsamları ayrımlı iki ince kumlu tın toprağında yetiştirilen arpa bitkisinin toprak üstü ve toprak altı organları üzerine toprağa artan miktarlarda verilen fosforun etkisi (Power ve ark 1963)

tarlardaki fosforlu gübre ile ilgili olarak arpa bitkisinin toprak üstü organının arttığı, (3). Fosforca orta durumda olan toprakta kök miktarının fosforlu gübre ile ilgili olarak artmadığı ve (4). Fosforca yoksul toprakta belli bir fosforlu gübre düzeyinden sonra kök ürün miktarının azaldığı anlaşılmaktadır. Yukarda azotla ilgili olarak yapılan açıklamalar burada da geçerlidir. Ortamda yeterinden fazla fosfor bulunduğu zaman bitkide oluşan karbonhidratların tümüne yakın bölümü bitkinin toprak üstü organlarında kullanılmakta ve köke taşınan karbonhidratların miktarı çok az olduğu için kök gelişmesi hemen hemen durmaktadır.

Kültür bitkilerinde kök gelişmesi üzerine potasyumun da dikkate değer etkileri saptanmıştır. Potasyum noksanlığı görülen bitkilerde, (çoğunlukla bu bitkilerin azot kapsamları yüksek, karbonhidrat kapsamları düşüktür) kök gelişmesi büyük ölçüde sınırlanmıştır. Pek çok araştırmacı potasyum noksanlığı gösteren azot kapsamları yüksek mısır bitkilerinde, köklerin yüzeysel olması ve iyi gelişmemesi sonucu, gövdenin kırıldığını saptamışlardır. Potasyum patates, pancar vb yumru köklü bitkiler için göreli olarak daha önemlidir. Örneğin potasyum noksanlığında patates bitkisinde yumru gelişmesi önemli derecede gerilediği gibi yumrunun nişasta kapsamı da azalmaktadır. Öte yandan böyle bitkilerde yumruların potasyum kapsamı bitkinin toprak üstü organlarının potasyum kapsamlarından iki kat daha fazladır. Tahıl bitkilerinin danelerinde ise potasyum çok az miktarda bulunurken potasyumun büyük bölümü sap içerisinde toplanmakta ve dolayısıyla tarlada kalmaktadır. Bu durum yumru köklü bitkilerin yetiştirildiği tarlaların tahıl bitkilerinin yetiştirildiği tarlalara göre neden potasyumlu gübrelerle daha sık gübrelenmesi gerektiğini gösteren önemli bir husustur.

Kalsiyum noksanlığı, kültür bitkilerinin kök gelişmeleri üzerine önemli etki yapmakta ve kalsiyumca yoksul bitkilerde tepe / kök ürün oranı artmaktadır (Millikan 1953). Özellikle arpa, buğday, yulaf vb bitkilerin kök sistemleri kalsiyum noksanlığına karşı duyarlıdır. Kalsiyum noksanlığında bitkilerin kökü gelişemez bodur kalır ya da kök ucundan başlayarak canlılığını yitirir. İlk boğumdan çıkan ek kökler ise 2.5–5 mm uzunlukta iken ölür. Elma ve şeftali ağaçları ile domates bitkisinde kalsiyum noksanlığında kök sistemlerinde şişkinlikler oluşur ve kök ucunun hemen üzerinden kısa zaman içerisinde ölen yan köklerin geliştiği görülür. Çoğunluk kültür bitki-

lerinde kök sistemleri, toprak üstü organlarına göre kalsiyum noksanlığına karşı daha duyarlıdır.

Birim kök sistemi ve özellikle birim kök uzunluğu esas alınmak suretiyle besin maddeleri isteklerine göre yapılan karşılaştırmada, genç bitkilerin yaşlılara oranla geliştikleri ortamdan daha fazla besin maddeleri aldıkları saptanmıştır (Çizelge 3–9). Çizelgeden görüldüğü gibi kök uzunluğu, m / gün esasına göre mısır bitkisi gelişmesinin ilk gençlik döneminde daha fazla miktarda besin maddesi almıştır. Yaş ilerledikçe mısır bitkisinin besin maddeleri gereksinimi azalmış ve dolayısıyla topraktan alınan besin maddeleri miktarlarında da hızlı bir düşüş görülmüştür. Benzer sonuçlar Adepetu ve Akapa

Çizelge 3–9. Tarla koşullarında yetiştirilen mısır bitkisinin yaşı ile ilgili olarak birim kök uzunluğuna topraktan aldığı besin maddeleri miktarı (Mengel ve Barber 1974)

Bitki yaşı gün	μ mol / kök uzunluğu, m / gün				
	N	P	K	Ca	Mg
20	227	11.3	53	14.4	13.8
30	32	0.90	12.4	5.2	1.6
40	19	0.86	8.0	0.56	0.90
50	11	0.66	4.8	0.37	0.78
60	5.7	0.37	1.6	0.20	0.56
100	4.2	0.23	0.2	0.08	0.29

(1977) tarafından da rapor edilmiştir. Araştırıcılar 5 günlük yem börülcesi *(Vigna unguiculata)* bitkisinin P ve K alımının (kök uzunluğu, m esasına göre) 30 günlük bitkiye oranla dört beş kat daha fazla olduğunu belirlemişlerdir. Vincent ve ark (1979)'da, soya fasulyesi bitkisinin vejetatif gelişme döneminde kök ucundan alınan K^+ un olgunluk dönemine oranla çok daha yüksek olduğunu saptamışlardır. Araştırma sonuçlarıyla da açık olarak ortaya konulduğu gibi bitkiler gençlik dönemlerinde birim kök uzunluğu esasına göre daha fazla besin maddelerine gereksinme göstermektedir. Bu nedenle özellikle bitkilerin gençlik dönemlerinde besin maddelerinin toprakta yeterli miktarlarda ve yarayışlı şekilde bulunması büyük önem taşımaktadır.



4

BİTKİLERİN SU ALIMI

Doğada cereyan eden tüm olaylar suya ve suyun dikkate değer özelliklerine bağlıdır. Yaşayan organizmaların çok büyük bir bölümü sudur. Örneğin taze bir bitki materyalinin aşağı yukarı % 80–95'i sudan oluşmuştur.

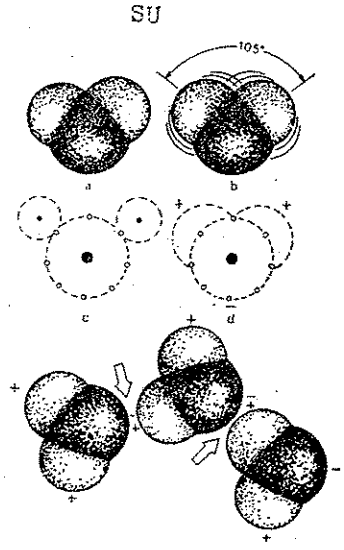
Yaşamın temeli, hücre protoplazmasının enzimatik olarak kontrol edilen biyokimyasal tepkimeleri içerisinde bulunmuştur. Protoplazmada görülen metabolik olaylar, kimyasal tepkimeler, su içerisinde cereyan ederler ve bunlar suyun varlığına bağlıdırlar. Çoğunlukla su, yaşam sıvısı olarak tanımlanır ve canlıların yaşaması suyun bulunmasına bağlıdır.

Milyonlarca yıldan bu yana su, yeryüzünün sürekli şekil değiştirmesine yol açmıştır. Yağışlarla yeryüzüne düşen, akarsularla akıp giden su, heybetli dağların yok olmasına, geniş vadilerin açılmasına, dik yarların oluşmasına, buz haline dönüşerek görkemli kayaların parçalanıp ufalanmasına neden olmuştur. İklimi etkileyen su, toprağın oluşup özellik kazanmasından başlıyarak, hangi bitkilerin nerede daha iyi yetiştirilebileceğinin belirlenmesine değin çeşitli olaylarda önemli bir ölçüttür. Hidrolik barajlarda toplanan su elektriğe dönüşerek modern teknolojinin geliştirdiği makinaların, insanlığın hizmetine sunulmasına yol açmış; ekmeğin pişirilmesinden, transistörlü radyonun üretilmesine değin tüm üretim evrelerinde yerini almıştır.

Yeryüzünde su dağılımı düzenli değildir. Toplam suyun yalnızca % 0.027 si içilebilir şekilde ve hemen yararlanılabilir durumdadır. Yer yüzünde suyun % 97 si okyanuslarda bulunmaktadır. Okyanuslar ise 3.6×10^8 km^2 alan kaplamakta ve 13×10^8 km^3 su içermektedir. Doğada durmaksızın süren bir su döngüsü oluşur. Her yıl okyanuslardan 3.8×10^{14} ton su buharlaşarak atmosfere karışır. Aynı sürede göllerde ve ırmaklarda yaklaşık 0.63×10^{14} ton su buharlaşır. Yağışlarla yeryüzüne yılda 3.5×10^{14} ton (3.5×10^5 km^3) su ulaşır. Kutuplardaki buzullar kapladıkları 1.5×10^7 km^2 lik alanla yeryüzünde en büyük tatlı su deposunu oluştururlar. Buzulların erimesi durumunda oluşa-

cak suyun, yer yüzündeki akarsuların 830 yıl süre ile su gereksinimlerini karşılayabileceği hesaplanmıştır.

Suyun yaşam için önemli fiziksel ve kimyasal özellikleri asal olarak hidrojen bağına sahip su moleküllerinin yapısıyla yakından ilgilidir. Bir su molekülü, bir oksijen atomunun iki yanına 105° lik açı oluşturacak şekilde bağlanmış iki hidrojen atomundan oluşmuştur (Şekil 4–1). Şekilden anlaşılacağı gibi su molekülleri polar moleküllerdir. Başka bir deyişle molekülün bir yönü (hidrojen yönü) pozitif ve bir yönü de (oksijen yönü) negatifdir. Elektriksel yüklerin asimetrik olarak dağılmaları nedeniyle su molekülleri Şekil 4–1 de gösterildiği gibi biribirlerine bağlanırlar (kohezyon). Bir su molekülündeki artı yüklü hidrojen atomunun başka su molekülündeki eksi yüklü oksijen atomuna bağlanması ile *hidrojen bağı* ya da *hidrojen köprüsü* oluşur. Her ne kadar molekülleri bir arada tutan "*Van der Waals*" gücünden hidrojen bağı daha güçlü ise de, hidrojen bağı kovalan ya da elektrovalan tipi bağdan daha güçsüzdür. Hidrojen bağı ile biribirlerine bağlanan su moleküllerinin sayılarında ise bir sınır yoktur.



Şekil 4–1. Su moleküllerinin yapısı. (a ve b) oksijen atomunun iki yanında hidrojen atomlarının yerini şematik olarak göstermektedir. Her ne kadar hidrojen atomları arasındaki açı durağan değilse de, (c) ve (d) ortalama olarak elektronların ve elektriksel yükün atomlar arasında dağılışını göstermektedir. (e) Üç su molekülünün hidrojen bağı ile birleşmesini göstermektedir.

4.1. SUYUN ÖZELLİKLERİ

Su sahip olduğu tüm özelliklerini molekül yapısına borçludur. Su molekülündeki hidrojen ve oksijen, biribirine büyük sevgi, istek ve bağlılığı olan iki atom olup, birleşerek suyu oluştururlar. Bu olgu ortamda önemli miktarda enerjinin serbest hale geçmesine neden olur. Hidrojen ve oksijenin birleşerek yaklaşık 4 litre suyun oluşturulması durumunda serbest hale geçen enerjinin, 60 wattlik bir ampulün 270 saat yanmasına eşdeğer olduğu hesaplanmıştır. Bu enerjinin gücü su molekülü içinde iki hidrojen atomunu bir oksijen atomuna birleştiren bağın gücünden kaynaklanmaktadır. Hidrojen ve oksijen atomlarının en dış kabuğunda bulunan elektronların işlevleri sonucu oluşan güçlü bağ, *Hidrojen bağı* olarak adlandırılır. Hidrojen bağı, suda görülen tüm özelliklerin temelidir.

Hidrojen atomu, yalnız bir elektronu bulunan ve ayrıca iki elektron için yeri olan tek bir kabuğa sahiptir. Oksijen atomunun en dış kabuğunda ise 8 elektrona yer olmasına karşın yalnızca 6 elektron bulunmaktadır. Oksijen atomu dış kabuğundaki boş olan iki elektronun yerini iki ayrı hidrojen atomunun kabuklarındaki elektronlarla doldurur. Aynı anda oksijen atomunun dış kabuğundan iki elektron iki hidrojen atomunun kabuklarında boş olan birer elektronun yerini doldurur. Böylece elektronlarını kullanarak 1 oksijen ve 2 hidrojen atomu oldukça durağan bir su molekülünü oluşturur.

Yaşam için olağanüstü önem taşıyan suyun kimi özellikleri aşağıda kısaca gözden geçirilmiştir:

1. *Su oda sıcaklığında sıvıdır:* Genel kural olarak molekül ağırlığı arttıkça bir element ya da bileşiğin oda sıcaklığında büyük olasılıkla sıvı ya da katı halde bulunmasına karşın molekül ağırlığı azaldıkça element ya da bileşik sıvı veya gaz halinde bulunur. Madde molekülleri arasındaki bağlanma gücünü parçalamak için molekül ağırlığı arttıkça daha fazla enerjiye (sıcaklığa) gereksinme vardır. Molekül ağırlıkları düşük olan hidrokarbonların gaz ya da sıvı halde bulunmalarına karşın molekül ağırlıkları yüksek olan hidrokarbonlar sıvı ya da katı halde bulunurlar. Oda sıcaklığında molekül ağırlığı 18 olan suyun sıvı halde bulunmasına karşın molekül ağırlığı 17 olan amonyak ve molekül ağırlığı 16 olan metan gaz halinde bulunur. Amonyak ve metan gazlarını sıvı veya katı yapmak için sıfırın altında çok düşük sıcaklıkların uygulanması gerekir. Molekül ağırlığı düşük olan suyun oda sıcaklığında sıvı olması ise moleküller arasında kuv-

vetli hidrojen bağlarının bulunmasından ileri gelmektedir. Bu arada molekül ağırlıkları düşük olan metil alkol (CH_3OH), formik asit (CHOOH) ve asetik asit (CH_3COOH) gibi bileşiklerin de oda sıcaklığında sıvı olmaları moleküllerinin hidrojen bağı ile bağlanmalarından ileri gelmektedir. Bu bileşiklerde oksijenin bulunması hidrojen bağının oluşmasına yol açmaktadır.

2. *Suyun görünmez buharlaşma sıcaklığı yüksektir:* Bir gram suyun 100 °C de bir gram su buharına dönüştürülebilmesi için 539 kaloriye gereksinme vardır. Buharlaşma sıcaklığının çok yüksek olması su molekülleri arasında bulunan hidrojen bağından ileri gelmektedir. Bu durum bitkilerin ve öteki organizmaların transpirasyon ile serinlemelerinde olağanüstü önemlidir.

3. *Donan suyun hacmi artar ve buzun çözülme sıcaklığı yüksektir:* Doğadaki hemen hemen tüm maddelerin, ister katı–sıvı–gaz olsunlar, soğuyunca büzülerek hacimleri küçülür ve yoğunlukları azalır. O nedenle katı sıvıdan, sıvı da gazdan ağırdır. Bu kural yalnızca suyun gaz ve sıvı şekli için geçerlidir. Donma noktasına yaklaşıldıkça suda hacim artar ve ağırlık azalır. Su 0 °C'de donarak buza dönüştüğünde % 9 daha fazla hacim kazanır.

Bu olgu, doğanın üzerinde durup düşünülmesi gereken bir harikasıdır. Örneğin kışın göllerin, akar suların yüzeyinde oluşan buz tabakası, alttaki suya ve içindeki canlılara bir nevi örtü sağlayarak alt kısmın donmasını, sıcaklığın dipte azalmasını önler. Eğer buz sudan ağır olsaydı donma aşağıdan yukarı doğru gelişecek ve sudaki canlılar yaşamlarını yitirdikleri gibi doğada önemli şekilde su sıkıntısı oluşabilecekti. Giderek su altındaki buzlar büyüyerek buz dağları şeklinde suyun yüzüne çıkacak, bunun sonucu olarak yer yüzündeki okyanuslar, denizler, göller akarsular donmuş buz dağlarına dönüşecekti.

Buzun sudan hafif olmasının temel nedeni yine suyun molekül yapısıyla ilgilidir. Suyun sıcaklığı donma derecesine (0 °C) yaklaştıkça hidrojen bağları daha büyük güç kazanır. Hareketleri giderek yavaşlayan su molekülleri tetrahedral bir dizilişle buzu oluşturur. Su buza dönüştüğünde hidrojen bağları su moleküllerini hareket edemiyecek şekilde sıkıca bağlar. Sıvı durumunda ise su molekülleri dans eder gibi sürekli hareket halindedir. Molekül grupları biri birleri çevresinde dönerek harekete derler. Kopan hidrojen bağları yeniden oluşur. Yeni bağlar yeni çiftlerin oluşmasına yol açar. Su ısıtıldığı zaman molekül

hareketi o denli hızlanır ve fazlalaşır ki moleküller ne bağlı oldukları arkadaşlarını ne de yenilerini bulabilirler. Bu durumda su molekülleri gaz şeklinde atmosfere karışır.

Donma anında su hacminin genişlemesi nedeniyle artan basınç buzun daha düşük sıcaklıkta çözülmesine (basınç çözülme noktasını düşürür) yol açar. Başka maddelerde ise artan basınç genellikle çözülme noktasının yükselmesine neden olur. Bir gram buzun 0 °C'da çözülmesi için 80 kalorinin bulunması gerekir. Çözülme sıcaklığının yüksek olması yine buzdaki su molekülleri arasında göreli olarak az da olsa bulunan hidrojen bağı ile yakından ilgilidir. Buz içerisinde her bir su molekülü çevresinde bulunan dört su molekülü ile dörtgen bir yapı gösterir (her bir oksijen fazladan iki hidrojen atomuna bağlanır). Katı halden sıvı hale geçerken buzun çözülmesi anında, su molekülleri biribirlerinden uzaklaşırlar (moleküller arasında ortalama uzaklık 2.72 Å–2.90 Å dır). Çözülme tamamlandığı zaman su hacmi dikkate değer bir şekilde azalır. Bunun nedeni şu moleküllerinin sıvı içerisinde dizilişlerinin, buz içerisindeki dizilişlerine göre çok daha düzgün olmasıdır. Örneğin sıvı halde iken bir su molekülünün çevresinde beş ya da daha fazla sayıda su molekülü vardır (her bir oksijen atomu fazladan üç ya da daha çok sayıda hidrojen atomuna bağlanmaktadır).

Buzun çözülerek tamamen suya dönüşmesinde çevre sıcaklığının değişmediği görülür. Çünkü buz oluşurken çevreye verilen ısı buzun çözülmesi anında absorbe edilir. Su molekülleri arasındaki hidrojen bağı kırılınca buz çözülür. Buzun çözülmesi anında her bir gram için çevreden 86 kalori ısı alınır. Donma anında ise bu ısı çevreye geri verilir. Örneğin donma derecesinde bulunan bir seraya geceden büyük bir leğen içinde su bırakıldığını varsayalım. Sabah leğendeki suyun donmuş olmasına karşın sera içi sıcaklığının dışardakinden daha yüksek olduğuna tanık olunur.

4. *Suyun spesifik sıcaklığı yüksektir:* Bir gram suyun sıcaklığını bir santigrat yükseltebilmek için aşağı yukarı bir kaloriye gereksinme vardır. Suyun ısı kapasitesi ve ısıyı absorbe etme kapasitesi yüksektir. Isı kapasitesi, belli bir maddenin sıcaklığını belli bir dereceye yükseltebilmek için istenen ısı olarak tanımlanmaktadır. Suyu ısıtabilmek için yüksek sıcaklığa gereksinme vardır. Çoğu kez ocakta su ısıtan hanımlar su kabına dokununca ellerini yakarlarken, kabın içideki suyun ılık olduğu görülür. Suyun ısıtıldığı metal kap, sudan yaklaşık 10 kat daha hızlı ısınır ve belli bir dereceye gelebilmek için daha az sıcaklığa gereksinme gösterir.

Sulu amonyak hariç bir gram suyun sıcaklığını bir derece yükseltebilmek için istenilen spesifik sıcaklık başka çözeltiler için istenilen spesifik sıcaklıktan daha yüksektir. Bu durum su içerisinde moleküllerin yerleşmeleri ile yakından ilgilidir. Su molekülleri o şekilde yerleşmişlerdir ki hidrojen ve oksijen atomları bağımsız iyonlarmış gibi hareket edebilirler. Bunun sonucu olarak su molekülleri aşırı sıcaklık artışına neden olmadan fazla miktarda enerji absorbe edebilir. Böylece bitkilerde ve yaşayan organizmalarda sıcaklığın durağan kalması sağlanır.

5. *Suyun viskositesi:* Suyun akabilmesi için molekülleri arasında bulunan hidrojen bağlarının kırılmış olması gerekeceğinden suyun gerçekte sahip olduğundan çok daha yüksek viskositeye sahip olacağı tahmin edilebilir. Ancak sıvı haldeki suda her bir hidrojen bağını ortalama olarak iki başka su molekülünün daha paylaşması nedeniyle bağ bir ölçüde zayıflamakta ve oldukça kolay kırılabilmektedir. Buz içerisinde ise her bir oksijen atomunda daha az hidrojen bağlantısı bulunması nedeniyle aradaki bağ güçlü olmaktadır.

6. *Suyun adezyon gücü:* Moleküllerin polar olması nedeniyle su pek çok öteki maddelere yapışır. Suyun ıslatma özelliği de bundan ileri gelir. Canlı dokularda bulunan selüloz, nişasta ve protein bu duruma iyi bir örnektir. Biribirlerinden ayrı olan moleküllerin yapışması, adhezyonu, bitkide suyun hareketinde olağanüstü önemlidir (Bkz. Bitkilerde Su ve Mineral Maddelerin Taşınması).

7. *Suyun kohezyon gücü:* Hidrojen bağı nedeniyle su molekülleri biribirlerini güçle çekerler. Su molekülleri arasındaki kohezyon gücü yüksektir. Bitki gövdesinde bulunan ksilem elementleri içerisinde örneğin yüksek bir ağacın tepesine dek suyun çıkabilmesi su molekülleri arasında kohezyon gücünün büyüklüğü ile yakından ilgilidir.

8. *Suyun iyonizasyonu:* Su içerisinde moleküllerden kimileri hidrojen ve hidroksil iyonlarına ayrılır. Kitlelerin etkisi yasasına göre hidrojen iyonları konsantrasyonunun hidroksil iyonları konsantrasyonu ile çarpımı durağandır.

$$[H^+] \times [OH^-] = K$$

Oda sıcaklığında $K = 10^{-14}$ dir. Gerçek anlamdaki arı suda $[H^+] = 10^{-7}$ M, ve $[OH^-] = 10^{-7}$ M dür. Ancak pratikte eşit hidrojen ve hidroksil iyonları konsantrasyonuna sahip arı suyun bulunması çok

güçtür. Bir miktar karbondioksidin su içerisinde çözülmüş olması sonucu hidrojen iyonu konsantrasyonu 10^{-4} M'a yükselebilir. Bu durumda çarpım durağan olacağı için hidroksil iyonu konsantrasyonu 10^{-10} M olur.

* Hidrojen iyonu konsantrasyonunun negatif logaritması pH olarak tanımlanmaktadır ($pH = -\log [H^+]$). Ortamda $[H^+] = 10^{-4}$ olduğu zaman ortamın pH'sı 4 olarak belirlenir. Nötr noktada pH 7 dir. Logaritmik değerler olması nedeniyle pH değerlerinin toplanamaz ve ortalamalarının alınamaz olduğu akıldan çıkarılmamalıdır.

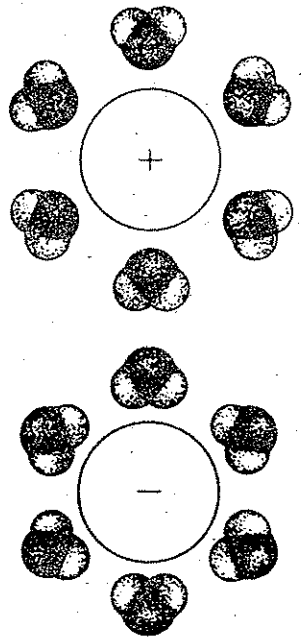
9. *Suyun ışık absorpsiyonu:* Su asal olarak görülebilir ışığı geçirir. Yalnız kırmızı ışığın kısmen absorbe edilmesi nedeniyle mavimsi yeşil bir görüntü verir. Hidrojen bağının aşağı yukarı 3 mikron dalga boyundaki infrared ışınları etkili bir şekilde absorbe ettiği bilinmektedir. İşte su tarafından 3 mikron dalga boyundaki ışınların güçlü bir şekilde absorpsiyonu, su molekülleri arasında hidrojen bağının bulunduğunu kesin olarak kanıtlamaktadır. Su molekülleri tarafından uzun dalga boyuna sahip (10–30 mikron) termal ışınlar da güçlü bir şekilde absorbe edilmektedir. Bu durum, atmosferde bulunan su buharı ya da bitkilerde bulunan su tarafından radiant ısı enerjisinin absorpsiyonunda olağanüstü önem taşımaktadır.

10. *Suyun çözücü özelliği:* Yaşamsal olaylarda suyun çözücü özelliği olağanüstü önem taşımaktadır. Pek çok bileşiklerin çözülmesine olanak verdiği için suya "*Üniversal çözücü*" de denmektedir.

Yer yüzünde yüzde yüz arı su bulmak ve arı olarak suyu korumak olanaksızdır. Çünkü su, doğal olarak oluşmuş tüm maddeler için üniversal bir çözücüdür. Yabancı maddelerle değinim halindeki su molekülleri kızgın boğalar gibi hareket eder. Su molekülleri maddeyi parçalayıp, aralarına girerek parçacıkların birleşmesini önler. Yağışlarla yer yüzüne dönen suyun içinde atmosferdeki gazlar çözünmüş şekilde bulunur. Yer yüzünde de su çözücülüğünü sürdürür. Tüm kimyasal elementlerin yaklaşık yarısı az ya da çok suda çözünür. O nedenle denizde, gölette vb yerlerde bulunan sular, sulu bir çözelti niteliğindedir. Bunlar içinde deniz suyu, çözünmüş maddelerce en zengin olanıdır.

Suyun çözme gücü hidrojen bağlarını oluşturabilme özelliğine bağlıdır. Bu da su molekülleri üzerinde elektriki yüklerin asimetrik dağılışları ile yakından ilgilidir. Örneğin oksijen atomlarına, hidroksil gruplarına (–OH) ya da amino gruplarına ($-NH_2$) sahip olan şeker, alkol,

amino asitleri vb bileşikler hidrojen bağı sayesinde su molekülleri arasında tutulurlar. Öte yandan polar özellikli su molekülleri elektriki yük interaksiyonu nedeniyle çeşitli tuzların suda çözülüp kalmalarına neden olur (Şekil 4–2). Şekilden de görüldüğü gibi eksi yüklü iyona artı yönleri ile artı yüklü iyona da eksi yönleri ile su molekülleri çepe çevre bağlanarak iyonların biribirleriyle birleşmelerine engel olmak suretiyle su, yüksek çözücü gücünü ortaya koyar.



Şekil 4–2. Çözeltide bulunan artı ve eksi yüklü iyonların çevresinde su moleküllerinin dizilişlerinin şematik görünümü

Bitkiler için suyun çözücü özelliğinin ayrı bir önemi vardır. Bitki gelişmesi için asal olan çeşitli elementlerle enerji taşınması ve depolanması için gerekli bileşikler suda çözülmüş halde bitkiler tarafından alınırlar ve bitkide çeşitli yerlere taşınırlar. Suyun ve suda çözülmüş maddelerin alınmalarında ve bitkide gereksinen yerlere taşınmalarında difüzyon, osmozis ve şişme (imbibition) gibi olaylar önemli rol oynarlar.

4.2. BİTKİLERDE SU ve MİNERAL MADDELERİN ALINMA ve TAŞINMALARINDA CEREYAN EDEN ASAL OLAYLAR

Bitkilerde suyun alınma mekanizmasını iyi anlayabilmek için su ve mineral maddelerin alınma ve taşınmalarında cereyan eden asal olayların ana hatlarıyla bilinmelerinde yarar vardır. Anılan olaylar: (1). Difüzyon, (2). Osmozis ve (3). Şişmedir.

4.2.1. Difüzyon

Bir bitkiye çevresinde bulunan maddelerin girişi çoğunlukla *difüzyon* olarak bilinen olayla gerçekleşmektedir. Çevredeki maddeler bitkiye kısmen toprak üstü organları ve kısmen de kökleri aracılığıyla girer. Örneğin atmosferde bulunan karbondioksit ve oksijen gazları asal olarak gözeneklerden (stomalardan) difüzyon ile bitkiye girmektedir. Toprakta bulunan su ile inorganik tuzların katyon ve anyonları ilerde göreceğimiz çok karışık mekanizmalardan ayrı olarak kısmen difüzyon ile kök sistemlerinden bitkiye girmektedir.

Çeşitli maddelerin bitkiler tarafından çevreye verilmeleri de asal olarak difüzyon ile cereyan etmektedir. Bu yolla fazla miktarda su buharı bitkilerin yaprak ve toprak üstü organlarından atmosfere verilmektedir. Aynı şekilde bitkilerden oksijen, karbondioksit gazları ile uçucu ve koku giderici tuzlar da difüzyon ile atmosfere verilir. Bitki köklerinden aynı usulle toprağa karbondioksit ve öteki bileşikler de verilmektedir.

Bitkilerde bir organdan ötekine maddelerin taşınmaları çok karışık mekanizmalar yanında difüzyon ile de olmaktadır. Hücreler arası boşluklara gazların geçişi ve hücreler içinde su ve mineral maddelerin hareketi aynı şekilde difüzyon ile olabilmektedir. Yaşayan bir bitki hücresi içerisinde maddeler bir yandan ötekine sürekli olarak taşınmaktadır. Kısaca bitkilerde cereyan eden fizyolojik olayların hemen hemen tümü difüzyon ile doğrudan ya da dolaylı olarak ilişkilidir.

Basit olarak difüzyon "*Belli bir maddenin (gaz, sıvı ve katı) büyük konsantrasyona sahip bir alandan daha küçük konsantrasyona sahip bir alana, madde parçacıklarının (molekül, atom, iyon vb) gelişi güzel hareketleri sonucu net geçişi*" olarak tanımlanabilir. Bu tanımlamadan da anlaşılacağı gibi difüzyonun temeli madde parçacıklarının kinetik hareketleridir. Zamanımızda modern bilim

büyük ölçüde *Kinetik kuruma* dayanmaktadır. Bu kurama göre maddeleri oluşturan atom ya da molekül büyüklüğündeki tüm parçacıklar mutlak sıfır noktası (0°K ya da –273 °C) üzerinde sürekli hareket halinde olup belli miktarda kinetik enerjiye sahiptirler.

Çevrilebilir kinetik enerjiye sahip gaz molekülleri başka bir moleküle çarpıncaya dek düz olarak hareket ederler. Sıvılarda asal olarak çevrilebilir titreşim şeklinde hareket görülür. Katılarda ise denge durumlarında moleküllerin titreşimlerinden ileri gelen yalnız bir tip hareket görülmektedir. Enerji ilişkileri yönünden difüzyon "*Sistemin her yanında bağımsız enerji dengesi kuruluncaya dek yüksek bağımsız enerjiye sahip noktalardan düşük bağımsız enerjiye sahip noktalara maddenin geçişi*" şeklinde tanımlanabilir. Bağımsız enerji ise çoğunlukla Cal mol^{-1} ya da Cal g^{-1} madde şeklinde ifade edilir. Herhangi bir kimyasal maddenin bir molüne isabet eden bağımsız enerji o maddenin *Kimyasal potasiyeli* olarak tanımlanmaktadır. Kimyasal potansiyeli yüksek olan bir madde kimyasal tepkimelere daha fazla gireceği gibi daha fazla da difüzyona uğrar.

4.2.1.1. *Gazların Difüzyonu*

Katı, sıvı ve gaz olmak üzere üç halde bulunan maddelerden gazlar, moleküllerin difüzyonunda en az dirence sahiptirler. Normal basınç ve sıcaklık altında gaz molekülleri geniş oranda ve kolayca difüzyona uğrarlar.

Gazların difüzyonuna günlük yaşantımızda sık sık karşılaştığımız pek çok örnek verebiliriz. Herhangi bir esans şişesinin kapağı açıldığı zaman esans molekülleri, sıvı yüzeyden buharlaşarak hızla hava molekülleri arasına karışır. Başlangıçta şişenin içerisindeki esans moleküllerinin konsantrasyonu dışardaki esans molekülleri konsantrasyonundan çok yüksek olduğu için esans moleküllerinin birim zamanda havaya geçişi çok hızlı olur. Yavaş yavaş esans molekülleri hava içerisinde düzenli bir şekilde dağılıp şişenin dışarısındaki konsantrasyon arttıkça, esans moleküllerinin yeniden esans şişesine giriş hızı da artar. Hava içerisinde esans moleküllerinin dağılması gaz molekülleri gibi esans moleküllerinin sürekli hareketleri sonucu gerçekleşir.

Şişenin içindeki esans moleküllerinin konsantrasyonu şişenin dışındaki havada bulunan esans moleküllerinin konsantrasyonuna eşit olduğu zaman, şişenin dışına çıkan ve şişeye giren esans moleküllerinin birim zaman içindeki miktarları biribirlerine eşit olacaktır.

Bu zamanda ortamda *Dinamik denge* oluşmuştur. Dinamik dengenin oluşmasından sonra kimi esans moleküllerinin şişenin dışına ve içine hareketleri sürse de bu olay aradaki konsantrasyon ayrımı kalmadığı için çoğunluk difüzyon olarak tanımlanmaz.

Gaz molekülleri arasında olduğu gibi sıvı ve katı madde molekülleri arasında da difüzyon olabilir. İyonlar ve çok yavaş olmak üzere kolloidal parçacıklar da difüzyona uğrarlar.

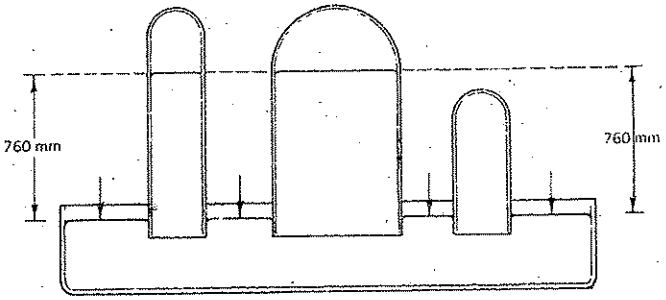
Difüzyon olayı, kitle hareketinden (mass movements) tümüyle ayrılır. Kitle hareketinde hareket eden birimler tek tek moleküller değil az ya da çok sayıda moleküllerin oluşturduğu kitlelerdir. Gazlarda kitle hareketine, rüzgar ve hava akımları genellikle iyi birer örnektir. Bacadan sıcak havanın çıkması ise buna başka bir örnektir. Bütün bunlar ve ötekiler bir sistemin çeşitli kesimlerinde yer alan gazların asal olarak ayrımlı yoğunluğa sahip olmalarından ileri gelmektedir. Hafif gazlara göre ağır gazlar yer çekimi ile aşağı doğru daha büyük güçle çekilirler. Örneğin bir baca içerisinde göreli olarak daha ağır olan soğuk hava, daha hafif olan sıcak havanın yerini alarak sıcak havanın yukarı doğru çıkmasına yol açar. Özdeş ilke çok daha geniş bir alan içerisinde rüzgar ve hava akımlarında da görülür. Özdeş olay sıvılarda da cereyan eder. Gazların ve sıvıların kitle hareketleri başka pek çok şekillerde de ortaya çıkabilmektedir.

4.2.1.2. *Difüzyon Basıncı*

Gazların basınçları ile ilgili olayların pek çok yönleri hava basıncını ölçmeye yarayan barometrelerin çalışmasındaki ilkeler ele alınarak açıklanabilir. Şekil 4–3 de görüldüğü gibi civa ile doldurulmuş bir cam boru açık ucundan civa ile dolu geniş yüzeyli bir kaba batırılırsa cam borudaki civa belli bir yüksekliğe dek düşer. Deniz düzeyinde cam borudaki civanın yüksekliği 760 mm'dir. Civa dolu kabın üzerindeki havanın basıncı ise cam boru içerisindeki civanın 760'mm yükseklik göstermesine yeterlidir. Standart olarak deniz düzeyindeki basınç, 760'mm civa yüksekliği ya da 1 atm olarak ifade edilmektedir.

Gaz basıncı başka basit bir örnekle de açık bir şekilde gösterilebilir. İçinde az miktarda hava bulunan arı kauçuk bir balon karbondioksit gazı ile dolu kapalı bir kabın içerisine bırakılırsa, balonun yavaş yavaş şiştiği görülür. Bu durum kauçuk balonun içerisine karbondioksit moleküllerinin girmesinden ileri gelir. Gerçekten kauçuk balon, karbondioksit moleküllerine karşı tümüyle geçirgen olmasına

karşın havada bulunan oksijen, vb gazlar için geçirgen değildir. Burada sıcaklık değişmediğine göre sistemin iki kesiminde yer alan gazların basınçları doğrudan gazların kendi konsantrasyonları (birim hacimdeki moleküllerinin adedi) ile ilgili olarak gelişir. Başlangıçta balon içerisindeki havada karbondioksidin basıncı aşağı yukarı sıfırdır. Balonun dışında bulunan karbondioksit gazının basıncı ise yüksektir. Kauçuk balonun içindeki ve dışındaki karbondioksit gazlarının basınçlarındaki ayrımdan dolayı karbondioksit gazı balonun içerisine girerek balonun yavaş yavaş şişmesine yol açar. Karbondioksidin balona difüzyonu balonun içindeki ve dışındaki karbondioksit gazlarının basınçları eşit oluncaya dek sürer.



Şekil 4–3. Deniz düzeyinde bir barometrenin civa sütununun ortalama yüksekliği 760 mm dir. Civa sütununun yüksekliği cam borunun çapı ile ilgili değildir. Sağ yandaki cam borunun boyu kısa olduğu için kaba civa akmamıştır. Kap üzerindeki oklar civa yüzeyine atmosferde hava basıncını göstermektedir.

Sıvı ve katılar da gazlar gibi difüzyon basıncına sahiptirler. Ancak fiziksel yapıları nedeniyle sıvı ve katı sistemlerde difüzyon basıncı gazlara göre daha az açıklıkla gözlenebilir. Bu açıklamaların ışığı altında difüzyon "*Herhangi bir maddenin moleküllerinin yüksek difüzyon basıncına sahip yerden düşük difüzyon basıncına sahip yere geçişi*" şeklinde de tanımlanabilir. Ortamdaki basınç ayrımına dayanılarak yapılan difüzyonun tanımı ortamdaki konsantrasyon ayrımına dayanılarak yapılan difüzyonun tanımından çok daha geniş kapsamlıdır.

Madde molekülleri bağımsız bir şekilde difüzyona uğrarlar (Independent diffusion). Yukardaki balon örneğini tekrar ele alacak olursak balonun içindeki havada bulunan oksijen, azot, vb gazların difüzyon basınçlarına bağlı olmaksızın karbondioksit molekülleri

balonun içindeki ve dışındaki kendi basınç ayrımları nedeniyle balona girmektedir. Başka bir deyişle karbondioksit moleküllerinin balona girişini balon içindeki havada bulunan oksijen, azot vb gazların difüzyon basınçları etkilememekte ve sistemde bulunan her madde molekülünün difüzyonu bağımsız bir şekilde oluşmaktadır.

Bir sistem içerisinde difüzyonun bağımsız bir şekilde oluşması bitkilerde büyük öneme sahiptir. Örneğin bitki hücrelerinde aynı anda çeşitli madde molekülleri kendi difüzyon basınçları ayrımı nedeniyle hücre içine girerken öteki madde molekülleri yine kendi difüzyon basınçları ayrımı nedeniyle hücre dışına çıkabilmektedir.

4.2.1.3. *Gazların Difüzyon Hızına Etki Yapan Etmenler*

Çeşitli etmenler difüzyon hızını etkilemektedir. Bu etmenlerden en önemlileri aşağıda kısaca açıklanmıştır.

1. *Gazların yoğunluğu:* Aynı koşullar altında çeşitli gazların difüzyon hızları ayrımlıdır. Örneğin hidrojenin difüzyon hızı başka gazlara göre çok daha fazladır. Bu gazların yoğunlukları ile yakından ilgilidir. Graham yasasına göre "*gazların difüzyon hızları, yoğunluklarının kare kökleri ile ters orantılıdır*". Difüzyon hızları r_1 ve r_2 yoğunlukları d_1 ve d_2 olan iki gazın difüzyon hızları ile yoğunlukları arasındaki ilişki şu şekilde formüle edilebilir:

$$\frac{r_1}{r_2} = \frac{\sqrt{d_2}}{\sqrt{d_1}}$$

Yukarıdaki formül yoğunluğu 1 olan hidrojen ve yoğunluğu 16 olan oksijen gazları için uygulanırsa:

$$\frac{r_H}{r_O} = \frac{\sqrt{d_O}}{\sqrt{d_H}} = \frac{\sqrt{16}}{\sqrt{1}} = \frac{4}{1}$$

Bu sonuç, aynı koşullar altında oksijene göre 16 kat daha az yoğunluğa sahip olan hidrojenin, oksijenden 4 kat daha fazla difüzyon

hızına sahip olduğunu göstermektedir. Yoğunluğu 22 olan CO_2 gazı ile karşılaştırılırsa hidrojenin aşağı yukarı 5 kat daha fazla difüzyon hızına sahip olduğu anlaşılır.

2. *Sıcaklık:* Sıcaklık arttıkça difüzyon hızı da artar. Ortamın sıcaklığı ile ilgili olarak gaz moleküllerinin kinetik enerjileri artmakta dolayısıyla difüzyon daha fazla olmaktadır.

3. *Difüzyonun oluştuğu ortam:* Bir ortamın yoğunluğu arttıkça moleküllerin difüzyon hızları azalır. Örneğin havası tümüyle boşaltılmış ve havası boşaltılmamış iki fanus altında bulunan ve bromür kapsayan şişelerin kapakları açıklacak olursa havası boşaltılmış fanusu kırmızı–kahverengi bromür buharlarının kısa sürede doldurmasına karşın havası boşaltılmamış fanusta bu daha uzun süre içerisinde olacaktır.

4. *Difüzyon basıncı gradienti:* Gazların difüzyon basınçları yüksek olan ortamlardan difüzyon basınçları düşük olan ortamlara doğru difüzyon ettikleri bilinmektedir. Ancak difüzyon hızı, iki ortam arasındaki difüzyon basınçları farkının büyük ve küçük olması ile de yakından ilgilidir. Difüzyon basınçları farkı büyüdükçe difüzyon hızı da artmakta, aksi halde azalmaktadır. Öte yandan iki ortam atasındaki gaz moleküllerinin gidecekleri yolun uzunluğu ya da kısalığı da difüzyon hızını etkilemekte, yol kısaldıkça difüzyon hızı artmaktadır. İşte difüzyonun oluştuğu iki ortam arasındaki difüzyon basınçları farkı ile iki ortamın birbirlerinden uzaklıkları "*Difüzyon basıncı gradienti*"nin ya da "*Konsantrasyon gradienti*"nin tanımlanmasında asal olarak ele alınmaktadır. Difüzyon basıncı (ya da konsantrasyon) gradienti, difüzyonun oluştuğu iki ortamın difüzyon basınçları farkının bu iki ortam arasındaki uzaklığa bölünmesi ile bulunmaktadır. Difüzyon basıncı gradienti büyüdükçe difüzyon hızı artmakta, ters şekilde ise azalmaktadır.

4.2.1.4. *Sıvılardaki Maddelerin Difüzyonu*

Bir çözelti içerisindeki madde molekülü ve iyonları sahip oldukları kinetik enerji nedeniyle bir yerden ötekine sürekli hareket halindedir. Örneğin içerisinde arı su bulunan bir silindire bir parça bakır sülfat kristali atılırsa, rengin değişmesinden madde moleküllerinin ya da iyonlarının suya difüzyonu izlenebilir. Ancak burada önemli olan nokta suya atılan maddenin suya difüzyonunun çok yavaş olmasıdır. Bu durum deneme koşullarında kısmen difüzyon gradientinin zaman geçtikçe azalmasından ve daha çok da suya atılan maddelerin

molekül veya iyonlarının çevrelerinde yoğun bir şekilde bulunan su moleküllerinin etkisiyle hareketlerinin önemli ölçüde azaltılmış olmasındandır. Çözeltideki herhangi bir maddenin difüzyon yönü ve hızı sistemdeki öteki maddelerin difüzyon yön ve hızlarına değil kendi difüzyon basınçları arasındaki farka bağlıdır.

Gazların difüzyon hızlarını etkileyen etmenlere temelde benzerlik gösteren etmenler çözeltideki madde molekül ve iyonlarının difüzyon hızlarını da etkilemektedir. Bu etmenler aşağıda kısaca açıklanmıştır.

1. *Sıcaklık:* Sıcaklıkla madde moleküllerinin kinetik etkinlikleri ve dolayısıyla difüzyonları artar.

2. *Difüzyon gradienti:* Difüzyon gradienti büyüdükçe madde molekül ve iyonlarının difüzyonu artar.

3. *Çözünürlük:* Genel olarak sıvılarda kolay çözünen maddelerin sıvı içerisindeki difüzyon hızları fazladır. Kolay çözünen maddelerin güç çözünen maddelere göre difüzyon gradientleri daha büyüktür.

4. *Difüzyona uğrayan parçacıkların büyüklük ve ağırlıkları:* Küçük molekül ya da iyonların büyük olanlarına göre difüzyonları daha hızlıdır. Örneğin bir glikoz molekülüne göre bir hidrojen iyonunun difüzyonu kat kat daha hızlıdır. Aynı şekilde hidratasyon suyu az olan iyonların difüzyonları da hidratasyon suyu fazla olan iyonlara göre daha fazladır. Parçacığın ağırlığı da difüzyon hızı üzerine etkilidir. Büyüklükleri aynı, ağırlıkları ayrımlı olan iki parçacıktan hafif olanının difüzyonu ağır olanına göre çok daha hızlıdır.

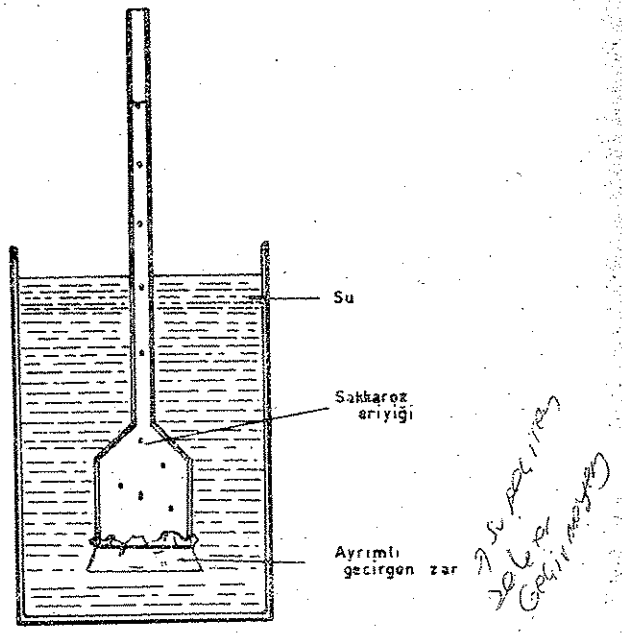
Gazlar ve çözeltideki maddeler gibi sıvılar da kendi aralarında difüzyon gösterirler. Örneğin karıştırılamadan su ile eter biribirlerine değindirilecek olursa bir süre sonra eterin suya ve suyun etere difüzyonu sonucu yeknesek bir eter su karışımı elde edilir. Başka bir deyişle fazlar eşit derecede doygunluğa erişinceye dek difüzyon sürer.

4.2.2. Osmozis

Ayrımlı geçirgen (eski deyişle yarı geçirgen) bir zarla ayrılmış ortamda suyun, su konsantrasyonunun fazla olduğu yönden su konsantrasyonunun daha az olduğu yöne geçişi osmozis olarak bilinmektedir. Bu tanımlamadan da anlaşılacağı gibi osmozis, difüzyonun özel bir halidir. Osmozisle ilgili olayların açıklanmasında su yerine her hangi bir çözücü ele alınabilir ise de, yaşayan organizmalarda

suyun tek çözücü olması ve ana konumuzun da bitkilerde suyun osmozisi olması nedeniyle burada sıvı olarak su ele alınmıştır.

Osmozis olayı Şekil 4–4 de gösterildiği gibi basit bir deneyle açıklanabilir. Geniş alt kısmı ayrımlı geçirgen bir zar (örneğin hayvan sidikliği) ile kaplı ve içerisinde şeker çözeltisi bulunan osmometre hunisini arı su ile dolu bir behere batıralım. Ayrımlı geçirgen zar şeker çözeltisindeki ve beherdeki suyun geçmesine izin verdiği halde, çözeltideki maddelerin, buradaki şeker moleküllerinin, geçmesine izin vermemektedir. Arı su dolu behere batırılır batırılmaz osmometre hunisi içerisinde bulunan şeker çözeltisindeki suyun çok az bir bölümü zardan geçerek dışarı çıkarken, beherdeki arı su ise zardan içeri fazlaca girecektir. İlk anda osmometre hunisinden dışarı çıkan suya göre çok daha fazla miktarda arı su hızla zarı geçerek osmometre hunisine girer. Çünkü beherdeki arı suyun konsantrasyonu osmometre hunisinin içerisinde bulunan çözeltideki suyun konsantrasyonundan daha yüksektir. Beherden osmometre hunisine su girdikçe şeker çözeltisinin konsantrasyonu azalarak seyreltik hal alır. Giderek beher-



Şekil 4–4. Osmozis'in şematik olarak gösterilmesi. Konsantrasyon ayrımı nedeniyle su ayrımlı geçirgen zardan geçerek osmometre hunisine girer.

deki ve osmometre hunisindeki suların konsantrasyonları arasındaki ayrım azalır. Kuşkusuz başka etkenler etkili olmadığı sürece osmometre hunisi içerisine giren su miktarı çıkan su miktarından her zaman daha fazladır. Ancak osmometre hunisine su girdikçe huninin boyun kısmında su düzeyi sürekli olarak yükselecektir. Su sütununun, osmometre hunisi içerisinde oluşturduğu güç ise gittikçe artan miktarda suyun osmometre hunisinden dışarı çıkmasına yol açar. En sonunda osmometre hunisine suyun girmesini ve çıkmasını etkileyen güçler dengeye ulaşır.

Bu açıklamalardan da anlaşılacağı gibi aralarında büyük bir özdeşlik gösteren osmozis ile difüzyonu biribirlerinden ayıran tek etkenin osmoziste ayrımlı geçirgen bir zarın bulunmasıdır. Bitkilerde osmozis sürekli cereyan eden bir olaydır. Hücre membranları, vakuol membranları, çekirdek membranları, plastidlerin çevresindeki membranlar ve hatta mitokondria çevresindeki membranlar ayrımlı geçirgen zarlardır. Bu zarlardan su molekülleri kolayca geçebildiği halde çözeltilerdeki madde parçacıkları geçememektedir.

Hücrenin dışında, çoğunlukla olduğu gibi, arı su yerine bir çözelti bulunur ve bu durumda da osmozis olayı cereyan eder. Konsantrasyonu düşük olan (seyreltik) çözeltideki suyun su potansiyeli, konsantrasyonu yüksek olan (koyu) çözeltideki suyun su potansiyelinden daha büyüktür. Su potansiyeli göreli olarak daha büyük olan çözeltideki su, su potansiyeli küçük olan yöne doğru geçer ve bu geçiş her iki yöndeki çözeltilerin su potansiyelleri eşit oluncaya dek sürer. Normal basınç altında tüm çözeltilerdeki suların su potansiyelleri arı suyun su potansiyelinden daha düşük değer göstermektedir. Buradan da anlaşılacağı gibi arı su içerisinde çözülen madde miktarı arttıkça (madde konsantrasyonu yükseldikçe) elde olunan çözeltilerin su potansiyelleri (difüzyon basınçları) küçülmektedir.

4.2.2.1. *Osmotik Basınç*

Osmotik basınç bitkilerde su ilişkilerinin açıklanmasında çok sık kullanılan bir sözcüktür. Dolaylı olarak ölçülmesi ve çok güç gösterilebilmesi nedeniyle ostmotik basıncın anlaşılması genellikle güç olmaktadır. Daha önce verilmiş olan örnek (Şekil 4–4) ele alınmak suretiyle osmotik basıncı "*Beherdeki arı suyun ayrımlı geçirgen zardan geçerek osmometre hunisinin içine girmesini, dolayısıyla osmometre hunisindeki çözelti hacminin artmasını önleyen güç*" olarak tanımyabiliriz. Bu tanımın geçerliliği ayrımlı geçirgen (örneğin suyu geçiren

ve fakat çözeltideki madde parçacıklarını geçirmeyen) bir zarla iki çözeltinin ayrılmış olması halindedir. Ancak herhangi bir çözeltide de osmotik basınç söz konusudur. Osmotik basınç bir çözeltinin önemli özelliklerinden birini göstermekte olup, belli bir miktar çözücü içerisinde bulunan madde moleküllerinin sayısına doğrudan bağlantılı olarak değişmektedir. Örneğin dissosiye olmayan bir maddenin, 1 mol'lük çözeltisinin 0 °C de osmotik basıncı kuramsal olarak 22.4 atmosferdir. Bu arada osmotik basıncın, birim çözücü (su) miktarına düşen katı madde moleküllerinin sayısı ile de doğrudan orantılı olması nedeniyle 0.5 mol çözeltinin osmotik basıncı da kuramsal olarak 11.2 atmosferdir.

Bu kısa açıklamadan da anlaşılacağı gibi osmotik basınç gerçek anlamda bir basınç olmayıp çözeltideki çözülmüş madde miktarını gösteren sözcüktür. Doğada osmotik basıncı en yüksek olan çözelti arı sudur. Arı suyun osmotik basıncı sıfır (0) atm'dir Arı suyun osmotik basıncının doğadaki tüm çözeltilerin osmotik basınçlarından yüksek olması arı suyun içinde çözülmüş hiç bir maddenin bulunmamasındandır. Örneğin dissosiye olmayan bir maddenin 0 °C da 0.25 mol'lük çözeltisinin osmotik basıncı (–) 5.6 atm iken, 0.5 mol'ünün (–) 11.2 atm ve 1 mol'ünün de (–) 22.4 atm dir. Görüldüğü gibi çözülen madde miktarı arttıkca çözeltinin osmotik basıncı arı suyun osmotik basıncı olan (0)'dan giderek küçülmektedir. Bitki fizyologları osmotik basıncı gösteren rakamların önündeki (–) işaretlerin yazım kolaylığı nedeniyle kullanılmaması hususunda anlaşmışlardır. Bu nedenle osmotik basıncı gösteren rakamların önündeki (–) işaretler yazılmamaktadır.

Ayrımlı geçirgen zarların içerisinde bulunan çözeltilerde osmotik basınç sözcüğünün kullanılması, herhangi bir zar içerisinde bulunmayan çözeltilerde kullanılmasına göre çok daha anlamlı ve etkili olmaktadır. Bu nedenle kimi fizyologlar ayrımlı geçirgen bir zar içerisinde bulunmayan çözeltiler için osmotik basınç yerine eş anlamlı olarak "*Osmotik potansiyel*" ya da "*Osmotik konsantrasyon*" sözcüklerini kullanmışlardır.

4.2.2.2. *Turgor Basıncı*

Turgor basıncı, osmozis ya da şişme sonucu bitki hücrelerinde veya kapalı bir osmometrede oluşan gerçek bir basınçtır. Bu nedenle turgor basıncı yerine yanlış anlaşılmaya yol açacağı için osmotik basınç sözcüğü kullanılmaz. Herhangi bir çözeltinin, belli bir sıcaklıkta belli bir osmotik basınca sahip olmasına karşın turgor basıncı değişiktir. Normal olarak bir çözeltinin turgor basıncı, çoğunlukla sıfır ile osmotik basınç arasında bir değer göstermekle beraber kimi özel koşullarda turgor basıncı osmotik basınçtan fazla olduğu gibi ara sıra negatif de olabilmektedir.

Anımsanacağı gibi bir bitki hücresinde stoplazma ve organellalar ayrımlı geçirgen bir zar olan plazmalemma ya da basit olarak hücre membranı adı verilen bir zar içerisinde bulunmaktadır. Hayvansal hücrelerden ayrımlı olarak bitki hücresi ve hücrenin membranı sert ve kısmen elastik olmayan bir yapıya sahip hücre duvarı ile çevrilidir. Bu özelliklerinden dolayı bitki hücrelerinde oldukça geniş sınırlar içerisinde değişen osmotik basınç görülmektedir.

Bitki hücresi arı su içerisine konulduğu zaman belli bir sınıra dek şişmekte ve hiç bir zaman hücrede çatlama görülmemektedir. Hücre içerisindeki sıvının osmotik basıncı yüksek olduğu için arı su hücre içine girmekte ve hücre duvarına doğru hücre membranı itilmektedir. İşte hücre içerisinde oluşan ve hücre membranını hücre duvarına doğru iten gerçek anlamdaki bu basınca "*Turgor basıncı*" denir. Sert olması nedeniyle hücre duvarı turgor basıncına karşı ve eşit güçte bir basınç oluşturur ki buna da "*Hücre duvarı basıncı*" adı verilir.

Turgor basıncı özellikle otsu bitkilere direnç ve diklik kazandıran bir güçtür. Solmuş bir bitkinin nemli ortamda yeniden eski canlı görüntüsünü alması turgor basıncı sayesinde olur. Solma gösteren bir bitkide ise hücrelerde turgor basıncı önemli derecede azalmıştır.

4.2.2.3. *Difüzyon Basıncı Farkı*

Arı suyun difüzyon basıncı (su potansiyeli) üzerine basınç ve sıcaklık olmak üzere başlıca iki etmen etki yapar. Kapalı bir sistem içerisinde bulunan suya veya osmometre hunisine ya da bir bitki hücresine, osmozis ile suyun girmesi ve hacmin genişlemesi sonucu belli miktar bir basınç uygulandığı zaman, uygulanan bu basıncın miktarı kadar kapalı sistemdeki, osmometre hunisindeki ya da bitki hücresindeki suyun difüzyon basıncı artar. Örneğin 10 atmosferlik bir basınç uygulanmış ise sistemdeki suyun difüzyon basıncı da 10 atmosfer artar. Öte yandan negatif bir basınç (tension) uygulanmış ise suyun difüzyon basıncı, uygulanan negatif basınç kadar azalır.

Uygulanan basıncın bu etkisi kapalı sistemdeki arı su üzerinde olduğu kadar öteki tüm çözeltilerde de aynı şekilde kendini gösterir.

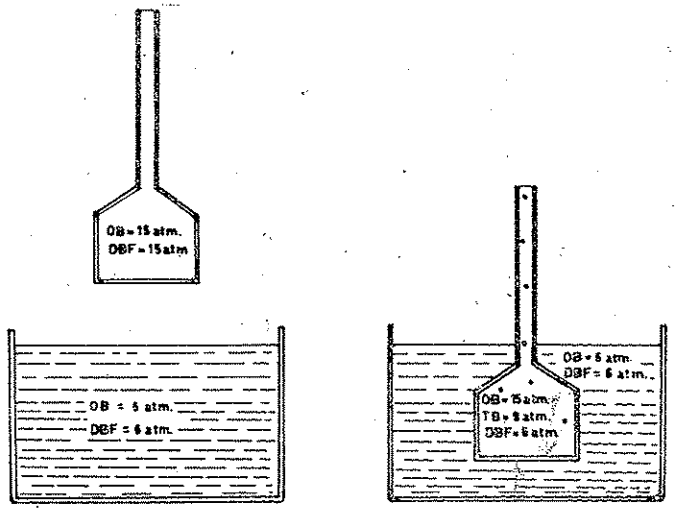
Sulu çözeltilerde suyun difüzyonu üzerine madde parçacıklarının (iyon ve moleküllerin) çözücü moleküllere oranı da ayrıca etkili olmaktadır. Anılan oran büyüdükçe daha önce de açıklandığı gibi, çözeltideki suyun difüzyon basıncı azalmaktadır.

Gerçekten osmozis dahil tüm difüzyon olayları difüzyon basınçları farkı ilkesine göre daha anlamlı bir şekilde açıklanabilmektedir. Aynı miktarlardaki arı su ile herhangi bir çözelti aynı sıcaklık ve basınç altında bırakılacak olursa belirtilen kapalı olmayan sistemlerin difüzyon basıncı farkları osmotik basınçlarına eşit (DBF = OB) olacaktır. Örneğin çözeltinin osmotik basıncı 6 atmosfer ise bu çözeltinin difüzyon basıncı farkı da 6 atmosferdir. Kural olarak herhangi bir çözeltideki suyun difüzyon basıncı aynı sıcaklık ve basınç altında bırakılan arı suyun difüzyon basıncından her zaman daha az olacağına göre yukarda verdiğimiz çözeltinin 6 atmosfer olan difüzyon basıncı farkı, belirtilen çözeltinin difüzyon basıncının arı suyun difüzyon basıncından olan farkını göstermektedir. Bu açıklamaların ışığı altında difüzyon basıncı farkını "*Aynı sıcaklık ve atmosfer basıncı altında bırakılan arı su ile çözeltideki suyun difüzyon basınçları arasındaki fark*" olarak tanımlayabiliriz.

Osmotik basıncı 15 atmosfer olan ve ayrımlı geçirgen (su moleküllerini geçirdiği halde çözeltideki madde parçacıklarını geçirmeyen) az elastik bir zara sahip kap (kapalı bir sistem) içerisinde bulunan bir çözeltiyi Şekil 4–5 de olduğu gibi arı su içine bırakalım. Arı suyun osmotik basıncı sıfırdır. Sıcaklık ve çevre basıncı her iki sistem için aynı olsun. Bu durumda ayrımlı geçirgen zar içinde bulunan çözelti suyunun difüzyon basıncı farkı (DBF) arı suya batırıldığı anda önceki açıklamalara göre 15 atmosferdir. Arı suyun difüzyon basıncı farkı ise sıfırdır. Bu nedenle arı su ayrımlı geçirgen zardan girerek çözeltiye karışacaktır. Arı suyun kaba girişi ile çözeltinin turgor basıncı yükselmeye başlar. Turgor basıncının (TB) etkisiyle çözeltinin difüzyon basıncı da yükselirken difüzyon basıncı farkı (DBF) azalır. İki sistem arasında dinamik denge oluştuğu zaman kaptaki çözeltinin turgor basıncı (TB) 15 atmosferdir. Bu durumda çözeltinin difüzyon basıncı farkı (DBF) sıfıra yani arı suyun difüzyon basıncı farkına eşit olur. Buna göre çözeltinin difüzyon basıncı farkı (DBF), çözeltinin osmotik basıncından (OB) turgor basıncının (TB) çıkarılmasıyla bulunan (DBF = OB – TB) değere eşittir. Sistemin

her iki yanındaki difüzyon basıncı farkları eşit olduğu an birim zamanda ayrımlı geçirgen zardan kaba giren ve kaptan çıkan su moleküllerinin sayısı aynı olacaktır. Gerçekten ayrımlı geçirgen zardan kaba giren çok az miktardaki su, çözeltinin turgor basıncını 15 atmosfere yükseltmeye yeterlidir. Çözeltide önemli derecede fazla bir sulanma olmayacağı için çözeltinin başlangıçta gösterdiği osmotik basıncı değişmeyecek yalnızca sistemlerin DBF'ları birbirlerine eşit olacaktır.

Yaşayan organizmalarda arı suyun ayrımlı geçirgen bir zardan geçerek çözeltiye karışması yerine çoğunlukla iki ayrı çözeltideki suyun geçişi önemlidir. Yine yukardaki örneği ele alalım ve içerisinde osmotik basıncı 15 atm olan çözelti bulunan ayrımlı geçirgen bir zara sahip kabı osmotik basıncı 6 atm olan beherdeki bir çözeltinin içine batıralım (Şekil 4–5). Behere batırılmadan önce kaptaki çözeltinin turgor basıncı (TB) sıfır, osmotik basıncı (OB) 15 atm ve difüzyon basıncı farkı (DBF) ise (15–0 = 0) 15 atm dir.

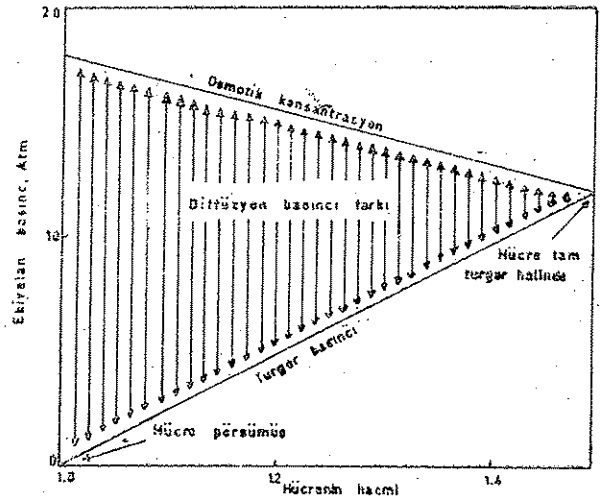


Şekil 4–5. Diffüzyon basıncı farkı ile osmotik basınç ve turgor basıncı arasındaki ilişkinin bir örnekle açıklanması.

Beherdeki çözeltinin ise osmotik basıncı 6 atm, difüzyon basıncı farkı (DBF) da (6–0 =) 6 atm dir. Ayrımlı geçirgen zara sahip kap beherdeki çözeltiye batırıldığı zaman beherdeki çözeltinin suyu, zardan geçerek kaba girer ve kaptaki çözeltiye karışır. Bunun sonucu

olarak kaptaki çözeltinin turgor basıncı (TB) artarken bu çözeltideki suyun difüzyon basıncı farkı (DBF) azalır. Kaptaki çözeltinin turgor basıncı 9 atm olduğu zaman bu çözeltideki suyun difüzyon basıncı farkı (DBF) ise (15–9 =) 6 atmosfere yani beherde bulunan çözeltiyi oluşturan suyun difüzyon basıncı farkına eşit olur. Ancak her iki sistemdeki çözeltilerin osmotik basınçları değişmez. Böylece ayrımlı geçirgen zara sahip kaptaki çözeltinin turgor basıncı 9 olduğu zaman sistemde "*Dinamik denge*" oluşur.

Yukardaki açıklamalarda örnekler kuramsal olarak ele alınmış ve ayrımlı geçirgen zarın çok az elestik olduğu ya da hiç elastik olmadığı varsayılmıştır. Buna karşın bitkilerde hücre duvarları bir ölçüde elastiktir. Bu durum pörsümüş bir hücrenin tam turgor halini alması durumunda açıklıkla görülebilir. Hücreye suyun girişi ve hacmin artması ile hücre suyu seyreltikleşecek dolayısıyla hücre suyunun osmotik basıncı az da olsa küçülecektir. Bu durumda bile DBF = OB – TB ilişkisi doğruluğundan bir şey yitirmemektedir. Bir bitki hücresinin arı su içerisine bırakılması ile ortaya çıkan durum Şekil 4–6 da gösterilmiştir. Pörsümüş bir bitki hücresinde (TB = O), hücre suyunun osmotik basıncı difüzyon basıncı farkına eşittir. Bu pörsümüş bitki hücresi arı su içerisine bırakılırsa arı su hücre içerisine girerek hücrede turgor basıncının artmasına ve elastik hücre duvarının gergin



Şekil 4–6. Bir bitki hücresinde diffüzyon basıncı farkı ile osmotik konsantrasyon ve turgor basıncı arkasındaki ilişkinin şematik görünümü

hal almasına neden olur. Hücre duvarının gerginleşmesiyle de anlaşılabilen hücre suyu hacminin artması sonucu hücre suyu seyreltikleşir. Hücre suyu osmotik basıncının turgor basıncına eşit olduğu bu durumda difüzyon basıncı farkı (DBF) sıfırdır ve hücre tam turgor halindedir. Tam turgor halinde bulunan hücrenin hacminde ise daha fazla bir artış görülmez.

4.2.2.4. *Osmotik Basıncın Belirlenmesi*

Sulu çözeltilerin kaynama noktaları arı suyun kaynama noktasından daha yüksektir. Bir çözeltideki suyun buhar basıncı, arı suyun buhar basıncından daha düşüktür ve çözeltiler arı suya göre daha düşük sıcaklıkta donarlar *(donma noktası azalması)*. Bu özelliklere, çözeltilerin "*Kolligatiy özellikleri*" adı verilir. Bu özelliklerin hepsi çözücüde çözünen parçacıkların (moleküller ya da iyonlar) miktarları ile doğrudan ilgilidir. Belirtilen bu özelliklerden herhangi birinin ölçülmesi osmotik basıncın dolaylı olarak belirlenmesine olanak verir. Daha önce de belirttiğimiz gibi osmotik basınç da çözeltilerin kolligativ özelliklerinden birisidir. Hücre suyunun osmotik basıncının belirlenmesinde su buharı basıncı ya da kaynama noktasındaki değişmeler genellikle kullanılmamaktadır. Fakat bitki öz sularında donma noktasının azalması yeterli bir doğrulukla ölçülebilmektedir. İyonize olmayan bir maddenin 1 mol'lük çözeltisinde kuramsal donma noktası azalması arı su ile karşılaştırılırsa 1.86 °C dir. Bir mol çözeltinin kuramsal osmotik basıncı ise 22.4 atm'dir. Verilen değişkenler kullanılmak suretiyle aşağıdaki formüle göre herhangi bir çözeltinin osmotik basıncı belirlenebilir:

$$OB = \frac{22.4}{1.86} \times DA$$

Formülde DA, ele alınan çözeltide arı suya göre donma noktası azalmasını temsil etmektdir. Örneğin bitki öz suyunda donma noktası azalması (DA) 0.865 ise bu bitki öz suyunun osmotik basıncı:

$$OB = \frac{22.4}{1.86} \times 0.865 = 10.4 \text{ atm'dir.}$$

Çözeltilerde donma noktası azalmasının belirlenmesine "*Kriyoskopi*" ve bu iş için uygulanan yönteme de "*Kriyoskopik yöntem*" adı verilir.

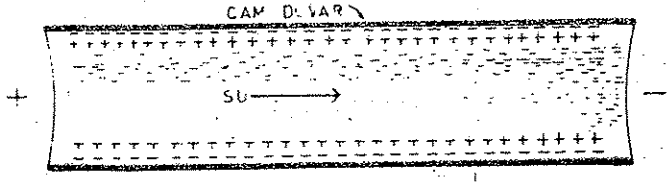
Hücre suyunun osmotik basıncı, hücrenin plazmolitik durumu dikkate alınmak suretiyle uygulanması kolay başka bir yöntemle de belirlenebilmektedir. Bu yöntemle hücre suyunun osmotik basıncına ait değeri kapsayacak şekilde osmotik basınçları ayrımlı değişik şeker çözeltileri hazırlanır. Şeritler halinde kesilen bitki dokusu, şeker çözeltilerinin içinde bir süre bırakıldıktan sonra mikroskop altında kontrol edilir. Bu kontrol sonucu bitki dokusunda hücrelerin tam turgor haline geldiği, tam plazmoliz olduğu ve yaklaşık % 50 plazmoliz (incipient plasmolysis) gösterdiği çözeltiler saptanır. İncipient plazmolizde hücrenin turgor basıncı sıfırdır ve bu durumda hücre suyunun osmotik basıncı bitki dokusunun içinde bulunduğu çözeltinin osmotik basıncına da eşittir.

Ayrımlı yöntemler uygulanmak suretiyle yapılan belirlemeler osmotik basıncın bitkiden bitkiye, dokudan dokuya ve hücreden hücreye önemli derecede değiştiğini ortaya koymuştur. Kurak ve sulak yöre bitkilerinde osmotik basıncın 5 ile 11 atmosfer arasında değiştiği rapor edilmiştir. Araştırmalar bir bitkinin organ, doku ve hücrelerinde ayrımlı miktarlarda bulunan tuzlar ile ışık şiddetine bağlı olarak osmotik basıncın değiştiğini ortaya koymuştur. Buna koşut olarak bitkilerin yaşantısında etkinlik gösteren difüzyon basıncı farklarında da önemli ayrımlılıklar saptanmıştır.

4.2.2.5. *Elektro–Osmozis*

Belli koşullar altında elektriksel potansiyel ayrımının etkisiyle arı suyun bir membrandan geçişine "*elektro-ozmozis*" denir. Yaşayan organizmalarda elektriksel potansiyel ayrımının çok sık görülmesi nedeniyle suyun canlı dokulara elektro-osmotik olarak girişi tamamiyle olanaklıdır.

Elektro–osmozis basit bir deney ile şu şekilde açıklanabilir. İçerisinde su bulunan bir cam borunun iç duvarları, OH^- (ya da HCO_3^-) iyonlarının adsorbe edilmiş olması nedeniyle eksi elektriki yük gösterirler. Şekil 4–7 de görüldüğü gibi eksi yüklere,



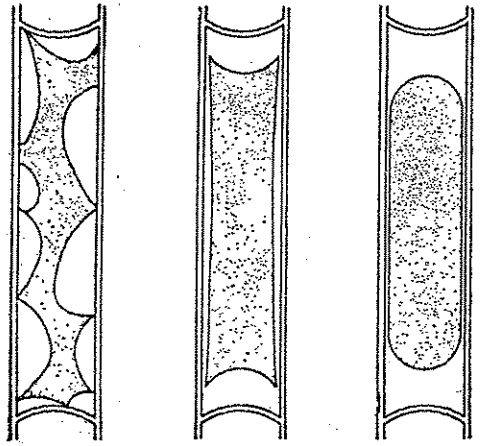
Şekil 4–7. Şematik olarak elektro-osmozis.

özdeş sayıda H^+ iyonları bağlanarak kolloidal parçacıklarda görüldüğü gibi elektriki bir çift tabaka oluşur. Bu kapilar cam borunun her iki ucunda elektriki potansiyel ayrımı oluşturulduğu zaman, kapilar boru içindeki su eksi yüklü elektroda doğru hareket eder. Anyonlar cam boruya sıkı bir şekilde adsorbe edildikleri için hareket edemezler. Buna karşın bağımsız bir şekilde hareket eden hidrojen iyonları, suyu da katoda doğru birlikte sürükler. Çoğu kez membranların gözenekli yapıya sahip olmaları ve kılcal boşluklar içerisinde yukarda açıklanan koşulların ortaya çıkması nedeniyle elektro–osmozis ile su membrandan geçebilmektedir.

4.2.2.6. *Plazmolizis*

Canlı bir bitki hücresi, osmotik basıncı hücre suyunun osmotik basıncına eşit bir çözelti *(izotonik çözelti)* içerisine bırakılırsa, çeşitli yönlerden hücrede bir değişiklik görülmez. Buna karşın bitki hücresi, osmotik basıncı hücre suyunun osmotik basıncından düşük *(hipotonik çözelti)* ya da yüksek *(hipertonik çözelti)* bir çözelti içerisine bırakılacak olursa hücrede kolaylıkla görülebilen çeşitli değişiklikler ortaya çıkar (Şekil 4–8). Bu değişikliklerin neler olduğunu ve nasıl oluştuğunu örneklerle görelim.

Canlı bir bitki hücresini hipertonik bir şeker çözeltisi, yani su konsantrasyonu hücre suyunun su konsantrasyonundan düşük olan



Şekil 4–8. Bitki hücrelerinde değişik plazmoliz durumları

bir şeker çözeltisi içerisine bırakalım. Hücre membranı ile vakuolar membran şeker parçacıklarını geçirmediği halde suyu kolaylıkla geçirir. Buna karşın hücre duvarından şeker ve su kolaylıkla geçebilmektedir. Bu koşullar altında hücre vakuolundaki su, suyun konsantrasyon ayrımı nedeniyle, şeker çözeltisine geçecektir. Böylece hücre turgorunu yitirecek, vakuol büzülerek ve hücre membranı hücre duvarından uzaklaşacaktır. Böyle bir hücreye *plazmoliz* olmuş hücre denir.

Başka bir şekilde ise canlı bitki hücresi hipotonik bir şeker çözeltisi, yani su konsantrasyonu hücre suyu su konsantrasyonundan yüksek bir şeker çözeltisi içerisine bırakılırsa çözeltiden su hücreye konsantrasyon ayrımı nedeniyle girerek hücrenin turgorunu artırır. Hücre duvarının bir dereceye kadar elastik olması nedeniyle hücrenin hacminde az da olsa bir büyüme görülür. Kuşkusuz hücrenin turgor basıncı da artar. Gerçekten hipotonik ve hipertonik bir çözelti içerisine bırakılan canlı bir bitki hücresinin hacminde ortaya çıkan değişikliği, azlığı nedeniyle, araçsız gözle görmek çok güçtür.

Plazmoliz olmuş hücreler çoğunlukla deplazmoliz de olabilirler. Örneğin plazmoliz olmuş bir hücre hipotonik bir çözelti içerisine bırakılırsa hücre tekrar eski turgorunu kazanabilir.

4.2.3. Şişme

Bitkilerin su alımında etkili olan ve bilinmesi gereken başka bir olay da şişmedir. Osmozis gibi şişme de difüzyonun özel bir şekli olarak düşünülebilir. Bu arada şişen cismin kapilar boşluklarının miktar ve durumu da şişmede rol oynamaktadır. Ancak suyun ne kadarının difüzyon ile ve ne kadarının da kapilar boşluklar aracılığıyla girdiği bilinmediği gibi bunun belirlenmesi de olanaksızdır. Şişme asal olarak şişen maddenin ve şişirici çözeltinin difüzyon basınçları arasındaki fark ile ilgili olarak ortaya çıkmaktadır. Şişen maddenin difüzyon basıncı düşük olduğu sürece suyun maddeye girmesi sürecektir.

Şişme günlük yaşantımızda sık sık karşılaştığımız bir olaydır. Örneğin kuru bir bitki materyalinin, suya konulması halinde önemli ölçüde genişlediği ve şiştiği görülür. Uzun süren yağışlı günlerden sonra kapı ve pencerelerin açılmalarındaki güçlük şişmenin doğal bir sonucudur. Özellikle kuru ağaçlar iyi şişen maddelerdir.

Şişme anında olağanüstü büyük basınç oluşur. Bir kayanın yarıklarına kuru odun parçaları sokulur ve ıslatılırsa kısa süre içerisinde kayanın parçalandığı görülür. Şişmenin sağladığı bu üstünlükten pratikte çeşitli şekillerde yararlanılmaktadır.

4.2.3.1. *Şişme İçin Gerekli Koşullar*

Şişme olayının cereyan edebilmesi için başlıca şu iki koşulun bulunması gerekir:

1. Şişen maddenin içerdiği sıvının difüzyon basıncı ile şişirici sıvının difüzyon basıncı arasında bir fark bulunmalıdır.

2. Şişen maddenin şişirici sıvıya karşı belli bir ilgisi (afinitesi) bulunmalıdır.

Şişme olayında kullanılacak kuru bitki materyalinin içerdiği suyun difüzyon basıncı aşağı yukarı sıfırdır. Bu yüzden kuru bitki materyali arı suya konulduğu zaman yüksek difüzyon basıncı gradienti nedeniyle su hızla bitki materyaline girer. Suyun bitki materyaline girmesiyle birlikte bitki materyalinin içindeki suyun difüzyon basıncı yükselmeye başlar. Bu yükselme bitki materyalinin içerdiği suyun difüzyon basıncı dıştaki arı suyun difüzyon basıncına eşit oluncaya dek sürer. Difüzyon basınçlarının eşit olması ile denge oluşur ve şişme durur. Bu noktada şişen maddenin içine giren suyun miktarı, dışına çıkan suyun miktarına eşittir.

Herhangi bir madde her türlü sıvı içerisinde şişme göstermez. Örneğin kuru bitki materyali suda önemli derecede şiştiği halde eterde çok az şişer. Buna karşın kauçuk suda şişmediği halde eterde önemli ölçüde şişmektedir. Bu örnekler de göstermektedir ki şişme deneyinde kullanılan maddeler kimi sıvılara karşı ilgi gösterdikleri halde kimi sıvılara karşı ilgisizdirler.

Bitki materyalinin suya karşı ilgisi şu şekilde açıklanabilir: Canlı ve cansız tüm bitki hücrelerinde önemli miktarlarda kolloidal materyal bulunmaktadır. Bunlardan proteinler ve polipeptidler su seven *(hidrofilik)* kolloidler olup, önemli miktarda su tutarlar. Öte yandan bitkisel hücrelerde selüloz ve nişasta halinde dikkate değer miktarlarda bulunan karbonhidratlar da suyu kuvvetle tutarlar. İşte şişme olayı bu hidrofilik kolloidlerin yüzeylerinde suyun fazla miktarda adsorbe edilmesinin bir sonucu olarak ortaya çıkmaktadır. Özellikle kolloidal materyaller yönünden varsıl olan bitki tohumları da iyi şişen

maddelerdir. Tohumların çimlenmelerinde gereksinme duyulan su ise asal olarak şişme olayı ile sağlanmaktadır.

4.2.3.2. *Şişme Basıncı*

Osmotik basınca özdeş şekilde şişme basıncı, şişen maddenin kimi özelliklerini ortaya koyması yönünden önemlidir. Şişme basıncı maddenin şişmesi anında oluşan gerçek basıncı göstermez. Bu açıklamaların ışığı altında şişme basıncı: (a) Şişme sonucu şişen maddelede oluşan potansiyel en yüksek basıncı ve (b) Şişen maddenin özgürce şişmesi önlenmediği sürece şişen maddenin içerdiği suyun difüzyon basıncı farkını göstermektedir. Anımsanacağı gibi bir çözeltide su miktarının çözünen katı madde miktarına oranı büyüdükçe osmotik basınç küçülmekteydi. Özdeş şekilde şişen madde içerisinde birim maddeye karşı su miktarı arttıkça şişme basıncı da azalmaktadır. Örneğin kuru haldeki fasulye tohumları su ile yarı şişmiş haldeki fasulye tohumlarına göre daha fazla şişme basıncı gösterir. En yüksek düzeyde şişmiş fasulye tohumlarında işe şişme basıncı sıfırdır.

Osmozisde açıklandığı gibi kapalı sistemin bir sonucu olarak oluşan gerçek basınç "*turgor basıncı*" olarak düşünülebilir. Elastik olmayan bir zarla şişen maddenin çevrilmiş olması ile şişmenin tam olarak gerçekleşmediği hallerde şişen madde içerisinde turgor basıncı oluşabilmektedir.

Şişen bir maddenin içerdiği suyun difüzyon basıncı farkı (DBF) aşağıdaki formülde de gösterildiği gibi şişme basıncından (ŞB) turgor basıncının (TB) çıkarılması ile elde olunan değere eşittir.

$$DBF = ŞB - TB$$

Bu eşitlik osmotik sistemlerde kullanılan formüle büyük bir özdeşlik göstermektedir. Anımsanacağı gibi ayrımlı geçirgen bir zarla çevrilmiş herhangi bir çözeltinin difüzyon basıncı farkı, çözeltinin osmotik basıncından turgor basıncının çıkarılmasıyla elde olunan değere eşittir (Bkz: Osmozis). Herhangi bir zarla çevrili bulunmayan şişen maddelerde turgor basıncının (TB) oluşmaması nedeniyle yukardaki eşitlik şu şekilde formüle edilebilir:

$$DBF = ŞB$$

Havada kurutulmuş halde bulunan kazık otu (*Xanthium pennsylvanicum*) tohumlarının şişme basıncı 1000 atm dir (Shull 1916). Yukarda verilen formülden de anlaşılacağı gibi havada kuru kazık

otu tohumlarının içerdiği suyun difüzyon basıncı farkı da 1000 atm dir. Böyle bir tohum arı suyun içerisine (DBF = O) atılacak olursa şişme durduğu yani denge oluştuğu zaman tohum içerisindeki suyun difüzyon basıncı farkı ile şişme basıncı sıfır olur. Öte yandan içerisine bir miktar su girmiş ve difüzyon basıncı farkı 3000 atm olan bir tohum, difüzyon basıncı farkı 100 atm olan bir NaCl çözeltisine batırılacak olursa şişme durup denge oluştuğu zaman tohumun içerisindeki suyun difüzyon basıncı farkının 100 atm'e eşit olduğu görülür.

Şişme basıncı 100 atm olan ve elastik olmayan ayrımlı geçirgen bir zarla çevrili bir madde. arı su içerisinde (DBF = O) bırakılırsa, şişmede dengeye ulaşıldığı zaman madde içerisindeki suyun difüzyon basıncı farkı sıfıra eşit olur. Bu durum maddenin şişme basıncının sıfıra eşit olması ile değil turgor basıncının 100 atm'e ulaşması ile aşağıda gösterildiği şekilde sağlanmaktadır.

$$DBF = ŞB - TB$$
$$O = 100 - 100$$

Aynı madde arı su yerine osmotik basıncı 40 atm olan bir çözelti içerisine batırılsaydı, denge halinde şişen maddenin içerisindeki suyun difüzyon basıncı farkı aşağıda gösterildiği şekilde turgor basıncının 60 atm'e yükselmesi nedeniyle 40 atm'e eşit olurdu.

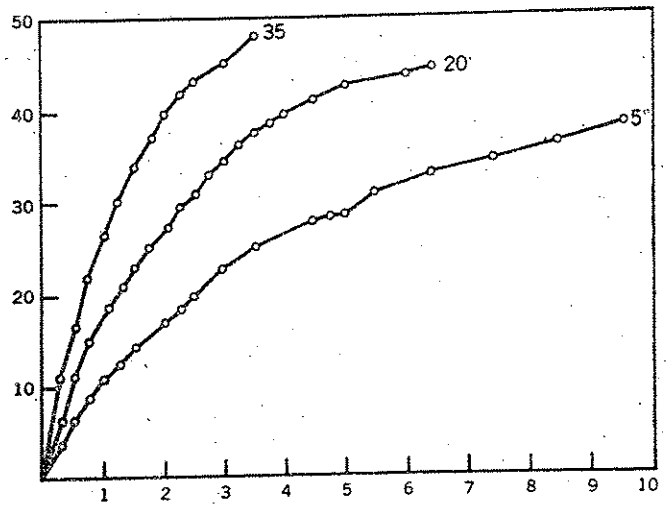
$$DBF = ŞB - TB$$
$$40 = 100 - 60$$

4.2.3.3. *Şişme Üzerine Etki Yapan Etmenler*

Şişme üzerine çözeltinin sıcaklığı ile osmotik basıncı en başta etkili olmaktadır. Şekil 4–9 da gösterildiği gibi sıcaklık ile ilgili olarak şişme oranı önemli ölçüde artmaktadır.

Çözeltinin osmotik basıncı da şişen maddenin içine aldığı su miktarı ile şişme oranı üzerine önemli ölçüde etki yapmaktadır. Arı suda çözünen madde miktarı ile ilgili olarak arı suyun difüzyon basıncı azalmaktadır. Bu şekilde elde edilen çözeltiler ile şişen madde arasındaki difüzyon basıncı gradienti gittikçe azalır. Bu nedenle artan miktarlarda madde içeren çözeltilerin şişen maddeye giren miktarları arı suya oranla giderek azalır. Çizelge 4–1 de verilen araştırma sonuçlarının incelenmesinden de anlaşılacağı gibi çözeltinin osmotik basıncı, başka bir deyişle suda çözünmüş madde miktarı arttıkça kazık otu tohumlarına giren su miktarı daha az olmaktadır. 0.1 M NaCl çözeltisi kullanıldığı zaman arı suya göre kazık otu tohumlarına kuru ağırlığın

yüzdesi olarak % 10.1 daha az su girerken, 4 M NaCl çözeltisinin kullanılması halinde % 27.2 daha az su girmektedir.



Şekil 4-9. Ayrımlı sıcaklıklarda kazık otu *(Xanthium pennsylvanicum)* tohumlarında şişme oranı (Shull 1920)

Çizelge 4-1. Ayrımlı osmotik basınca sahip çözeltilerin kazık otu *(Xanthium pennsylvanicum)* tohumlarının şişmeleri üzerine etkileri (Shull 1916)

Çözeltilerin molar konsantrasyonları	Çözeltilerin osmotik basınçları, atm.	48 saatlik bir denge sonunda tohumlar tarafından alınan su miktarları (kuru ağırlığın yüzdesi olarak)
H_2O	0.0	51.58
0.1 M NaCl	3.8	46.33
0.2 M NaCl	7.6	45.52
0.3 M NaCl	11.4	42.05
0.4 M NaCl	15.2	40.27
0.5 M NaCl	19.0	38.98
0.6 M NaCl	22.8	35.18
0.7 M NaCl	26.6	32.85
0.8 M NaCl	30.4	31.12
0.9 M NaCl	34.2	29.79
1.0 M NaCl	38.0	26.73
2.0 M NaCl	72.0	18.55
4.0 M NaCl	130.0	11.76
Sature NaCl	375.0	6.35
Sature LiCl	965.0	–0.29

4.2.3.4. *Şişmede Hacim ve Enerji Değişiklikleri*

Daha önce de açıklandığı gibi şişme sonucu şişen maddenin hacmi önemli derecede artar. Ancak burada dikkat edilmesi gereken önemli bir nokta vardır. Başlangıç anındaki sistemin toplam hacminden (suyun hacmi + şişen maddenin hacmi), şişme tamamlanıp dengeye erişildiği andaki sistemin toplam hacmi her zaman daha azdır. Bu durum, belli miktar su içeren bir ölçü silindirine belli sayıda bitki tohumu konulduktan sonra ve şişme tamamlanıp dengeye ulaşıldıktan sonra sistemin toplam hacmi belirlenmek suretiyle de kolayca saptanabilir. Bunun başlıca nedeni şişen maddenin yüzeyinde adsorbe edilen su moleküllerinin güçlü ve sıkışık bir şekilde tutulmalarıdır. Su moleküllerinin sıkışık bir şekilde tutulmalarının bir sonucu olarak toplam hacimde azalma görülmektedir.

Şişen madde tarafından su moleküllerinin güçlü bir şekilde adsorbe edilmelerinin bir başka sonucu olarak da su molekülleri sahip oldukları kinetik enerjilerinin bir bölümünü yitirirler. Bu enerji yitmesi sistemde görülen sıcaklık artışıyla anlaşılabilir. Çizelge 4–2 de kuru nişastanın şişmesi anında ortaya çıkan ısı gösterilmiştir. Çizelgenin incelenmesinden anlaşılacağı gibi en fazla ısı, şişmenin başlangıcında ortaya çıkmaktadır. Çünkü başlangıçta su molekülleri göreli olarak çok daha güçlü bir şekilde adsorbe edilmektedir. Su miktarı çoğaldıkça su molekülleri daha az güçle adsorbe edilmekte ve dolayısıyla daha az ısı açığa çıkmaktadır.

Çizelge 4–2. Kuru nişastanın şişmesi sonucu ortaya çıkan ısı (Rodewald 1897)

Şişme için alınan su miktarı, %	Açığa çıkan ısı g. cal / 1 g nişastaya
0.23	28.11
2.39	22.60
6.27	15.17
11.65	8.43
15.68	5.21
19.52	2.91

4.3. BİTKİLERDE SU ABSORPSİYONU

Doğal koşullar altında bitkiler gereksindikleri suyun tümüne yakın bir bölümünü kökleri aracılığıyla alırlar. Bitki köklerinde en fazla su absorpsiyonu kök tüyü yöresinde olmaktadır (Bkz: Köklerin Absorpsiyon Yöreleri). Aynı şekilde hücre genişleme yöresinde de su absorpsiyonu fazla olmaktadır. Buna karşın göreli olarak en az su,

kök başlığı ile meristematik yörelerde absorbe edilir. Bitkilerde su absorpsiyonu başlıca iki şekilde olmaktadır. Bunlar: (a) Pasif absorpsiyon ve (b) Aktif absorpsiyondur.

4.3.1. Pasif Absorpsiyon

Metabolik enerjiye gereksinme duyulmaksızın yalnız osmotik kurallara bağlı olarak suyun alınmasına "*Pasif absorpsiyon*" ya da "*Osmotik absorpsiyon*" denir. Bu şekilde su alımında kökün canlı ya da ölü olması önemli olmadığı gibi metabolik enerji de önemli değildir. Bitkinin çeşitli organları tarafından su, yukardan beri açıklamaya çalıştığımız osmotik kurallara ve şişme özelliklerine bağlı olarak alınmaktadır.

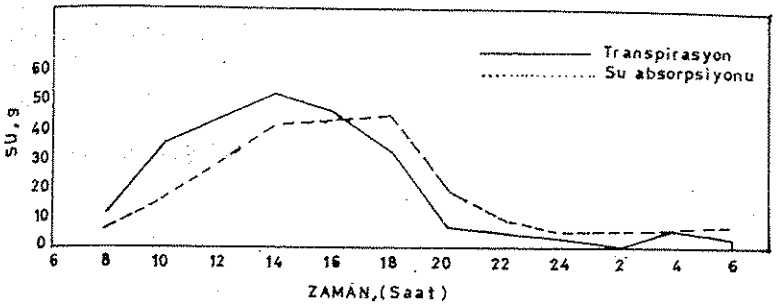
Bitki ve kök hücrelerine su, difüzyon basıncı farkı gradienti ilkesine göre girer. Kök hücrelerindeki hücre sularının difüzyon basıncı farkları (DBF) toprak çözeltisinin difüzyon basıncı farkından büyük olduğu sürece hücreye giren su hücreden çıkan sudan daha fazla olacaktır. Hücre suyunda çözülmüş katı madde kapsamı arttıkça, başka bir deyişle turgor basıncı azaldıkça, hücre suyunun difüzyon basıncı farkı artar ve bunun sonucu olarak da su alımı fazlalaşır.

Hızlı transpirasyon gösteren (buhar halinde fazlaca su yitiren) bitkilerin iletim elementleri içerisinde genellikle *negatif basınç* ya da *basınç azalması* oluşur. Gövdedeki iletim elementleri içerisinde suyun hızla yukarı çekilmesi ile oluşan *emme gücünün* etkisi kökte görülür. Bunun bir sonucu olarak su topraktan kökün içerisine doğru çekilir. Hücre suyunun difüzyon basıncı farkı anılan negatif basınç kadar artış gösterir. Bu durum şu şekilde formüle edilebilir:

$$DBF = OB - (-TB)$$

Anımsanacağı gibi hücre suyunun difüzyon basıncı farkı arttıkça su alımı da bununla ilgili olarak artmaktadır. Bitkilerde transpirasyon miktarı ile su alımı arasında yakın bir ilişki vardır. Genellikle transpirasyon miktarı arttıkça bitkinin aldığı su miktarı da artar. Şekil 4–10 un incelenmesinden anlaşılacağı gibi ayçiçeği bitkisinde günün değişik saatlerinde transpirasyon ile yakın ilişkili olarak su alımı da artmış ve azalmıştır.

Bu açıklamalardan da anlaşılacağı gibi pasif su absorpsiyonu bitkinin kök üstü organlarındaki etkinliğin (transpirasyonun) fazla ya da azlığı ile yakından ilgilidir. Suyun absorpsiyonunda bitki kökleri absorpsiyon aracı olarak görev yaparlar. Kök üstü organlarında



Şekil 4–10. Ayçiçeği bitkisinde transpirasyon ile su absorpsiyonu (gram / bitki) arasındaki ilişki (Kramer 1937)

etkinlik görüldüğü sürece kökler ölü dahi olsa su absorpsiyonu sürdürülmektedir. Kramer (1959) tarafından rapor edildiğine göre canlı köklere göre ölü kökler aracılığı ile göreli olarak daha fazla su absorbe edilebilmektedir. Bu durum canlı köklerdeki hücrelerin su absorpsiyonunda gösterdikleri karşı tepkime ile açıklanmıştır.

4.3.2. Aktif Absorpsiyon

Uzun yıllar bitkilerde su alımının pasif absorpsiyon ile olduğu kabul edilmiştir. Ancak kimi araştırmacılar (Bennet–Clark ve ark 1936, Thimann 1951, Bogen ve Prell 1953) suyun yalnızca osmotik kurallara bağlı olarak alınmadığını, belli ilke ve koşullar altında metabolik olaylarla ilgili olarak da alındığını saptamışlardır. Aktif absorpsiyon, bitkiler tarafından alınan suyun miktarı yönünden pek önemli olmamakla beraber bilimsel araştırmalar yönünden bitki fizyologlarınca üzerinde durulan bir mekanizmadır.

Kök etkinliği ve metabolik enerji harcanması ile suyun bitkiler tarafından alınmasına "*Aktif absorpsiyon*" denir. Pasif absorpsiyondan tümüyle ayrı olarak aktif absorpsiyonda metabolik enerjiye ve kök etkinliğine gereksinme vardır. Aktif absorpsiyonda da kök üstü organlarındaki etkinlik su alımında görev yapmaktadır. Bu kısa açıklamalardan da anlaşılacağı gibi aktif su absorpsiyonu asal olarak metabolik enerji yardımı ile gerçekleşmektedir. Aktif absorpsiyonda enerjinin rolü üzerinde değişik görüşler ileri sürülmüştür. Kimi araştırmacılar aktif su alımında enerjinin rolünün osmotik yoldan dolaylı olabileceğini *(osmotik mekanizma)* ve kimi araştırmacılar ise osmotik olmayan yoldan doğrudan olabileceğini savunmuşlardır.

Osmotik mekanizma ile suyun aktif absorpsiyonunu savunanlar asal olarak doğrudan enerji harcanmasını gerektirmeksizin enerjinin dolaylı etkisi ile kökte oluşturulan difüzyon basıncı farkına bağlı olarak suyun alındığını ileri sürmüşlerdir. Kökün dış hücrelerinden iç hücrelerine doğru artan mineral madde konsantrasyonunun etkisinin bir sonucu olarak ortaya çıkan difüzyon basıncı farkı ile su, kök epidermisini ve korteksi geçerek ksilem iletim borularına ulaşmaktadır. Kökün iç hücrelerinde mineral maddelerin birikimi ise metabolik enerjinin harcanması ile gerçekleştirilmektedir. Metabolik enerji harcanarak mineral maddelerin alınmasının ve kökün iç hücrelerinde bunların biriktirilmesinin bir sonucu olarak ortaya çıkan difüzyon basıncı farkı ile su aktif olarak alınmaktadır. Burada metabolik enerjinin aktif su absorpsiyonunda rolü, mineral maddelerin kökün iç hücrelerinde birikimini sağlamak suretiyle ortaya çıkmaktadır.

Doğrudan metabolik enerji harcanarak osmotik olmayan yoldan aktif su alımını savunanlar, osmotik kurallara (difüzyon basıncı farkı gradientine) karşıt yönde suyun alındığını açıklamışlardır (Kramer 1959). Bu şekildeki su alımında doğrudan metabolik enerji harcanmasına gereksinme vardır. Ancak bu hususta araştırmalar yapan pek çok araştırmacı harcanan metabolik enerjinin su alımı ile ilişkisini açık olarak ortaya koyamamışlardır.

4.4. BİTKİLERDE SU ALIMINI ETKİLEYEN ETMENLER

Yapılan çalışmalar bitkilerin su alımını çeşitli etmenlerin etkilediğini göstermiştir. Genel olarak bitkilerin genç köklerinde bulunan hücrelerin difüzyon basıncı farklarını ya da toprak suyunun difüzyon basıncı farkını etkileyen etmenler bitkilerin su alımını da etkilemektedir. Su alımında etkili etmenler iki asal grup altında toplanabilir. Bunlar: (1). Çevresel ve (2). Bitkisel etmenlerdir. Çevresel etmenler bitkinin yetiştirildiği çevre ile bitkisel etmenler ise bitkinin yapısal özellikleri ile ilgilidir.

4.4.1. Çevresel Etmenler

4.4.1.1. *Toprak Suyunun Yarayışlılığı*

Toprakta bulunan suyun tümünden bitkiler yararlanamazlar. Genel olarak suyun toprakta tutulmasını sağlayan fiziksel güçler, bitkiler tarafından suyun alınmasında kullanılan fiziksel güçlerden daha fazla olduğu sürece bitkinin topraktan su alması güçleşir.

Toprak suyu ve bitki ilişkilerinin iyi bir şekilde anlaşılabilmesi için toprak suyunun tanımlanmasında kullanılan sözcüklerin anlamlarının iyi bir şekilde bilinmesi gerekir. Toprak suyunun tanımlanmasında en çok *"Tarla sığası (TS)"*, *"Sürekli solma noktası (SSN)"* ve *Toplam toprak nemi gücü (TTNG)"* sözcükleri kullanılmaktadır. Tarla sığası denildiği zaman, iyice ıslanan toprağın kapilar su hareketi duruncaya dek drene olduktan sonra kapsadığı su miktarı anlaşılmaktadır (Kramer 1959). Sürekli solma noktası denildiği zaman, bitki yaprağının sürekli solma gösterdiği anda toprağın yüzde su kapsamı anlaşılmaktadır. Sürekli solma gösteren bitki yaprakları nemli ortama konulsa bile tekrar turgor gösteremezler. Toplam toprak nemi gücü (TTNG) sözcüğü ilk önce Wadleigh ve Ayers (1945) tarafından kullanılmıştır. Araştırmacılara göre "Toplam toprak nemi gücü" denildiği zaman, toprak çözeltisinin "osmotik basıncı" ile "Toprak nemi tansiyonun" toplamı akla gelmektedir. Toprak nemi tansiyonu denildiği zaman, toprakta suyun tutulmasına yarayan yer çekimi ile adsorpsiyon ve hidrostatik güçler ifade edilmektedir.

Bitkiler tarla sığasında ve ona yakın su düzeylerinde göreceli olarak topraktan en fazla su alırlar. Tarla sığasından sürekli solma noktasına doğru gidildikçe bitkilerin toprak suyundan yararlanmaları da azalır (Veihmeyer ve ark 1943, Martin 1940, Haise ve ark 1955). Toprağın su kapsamı azaldıkça bununla ilgili olarak bitki yapraklarının osmotik basınçları artar. Başka bir deyişle toprak suyunun difüzyon basıncı farkı da artar. Bu durumda suyun pasif absorpsiyonu daha çok önem kazanır.

Topraktan toprağa tarla sığası (TS) ve sürekli solma noktası (SSN) önemli ayrımlılık gösterir. Örneğin killi toprakların TS ve SSN'leri kumlu topraklara göre önemli derecede yüksektir. Çok zaman belli tip topraklar için TS ve SSN'nin aşağı yukarı durağan oldukları düşünülürse de bu, TS için doğru olabilir. Fakat bir toprağın SSN'sı kullanılan test bitkisine bağlı olarak da değişiklik göstermektedir. Nitekim Slatyer (1957) bir toprağın SSN'na torağın özelliklerinden başka kullanılan bitkinin osmotik özelliklerinin de etkili olduğunu rapor etmiştir. Kozlowski'ye (1964) göre su seven bitki yapraklarında osmotik basıncın 20 atm'den az olmasına karşın kimi tuz seven bitki yapraklarında osmotik basınç 200 atm'in üzerindedir. Bitkilerde saptanan osmotik basınçlar arasındaki bu büyük ayrım bitkilerin topraktan su alma özelliklerinin ayrımlı olmasını ortaya çıkarmaktadır. İşte bu yüzden de toprakların SSN'ları, kullanılan bitkilerin özellikleri ile yakından ilgili olarak değişmektedir.

4.4.1.2. *Toprak Çözeltisinin Konsantrasyonu*

Buraya değin açıklamalarımızdan da anlaşıldığı gibi bjtki tarafından suyun absorpsiyonu, kök hücre sularının ve toprak çözeltisinin difüzyon basınçları farkı gradientlerine bağlı olarak gerçekleşmektedir. Difüzyon basıncı farkını büyük ölçüde etkilemesi nedeniyle toprak çözeltisindeki tuz konsantrasyonunun bilinmesi önemlidir. Tuz konsantrasyonunun artmasıyla toprak çözeltisinin osmotik basıncı da artar. Toprak çözeltisinin osmotik basıncı kök hücre suyunun osmotik basıncından büyük olduğu sürece suyun bitkiler tarafından absorbe edilmesi yerine, su bitkinin dışına çıkar (Rosene 1941 ve Long 1943). Genelde tuz seven bitkiler (*halofitler*) tuz konsantrasyonu yüksek olan toprak çözeltilerine bağışıklık gösterirler. Anılan bitki kök hücre sularının osmotik basınçları da göreli olarak yüksektir.

Yağışlı yörelerin çoğunluk topraklarında toprak çözeltisinin tuz konsantrasyonu, toprak suyunun difüzyon basıncı üzerine önemli etki yapamayacak kadar düşüktür. Buna karşın alkali ve tuzlu topraklarda çözünmüş haldeki tuz konsantrasyonu, toprak suyunun osmotik basıncını 100 atm'e ya da daha yüksek değere çıkaracak kadar önemli güce sahiptir. Serada ya da tarlada özellikle kumlu topraklara yüksek düzeylerde gübrelerin verilmeleri ya da içerisinde fazla miktarda çözünmüş halde tuz kapsayan suların sulamada kullanılmarı sonucu toprak çözeltisinin osmotik basıncı 7–8 atm'e ya da daha yüksek bir düzeye ulaşabilir. Toprağın su kapsamı tarla sığasından daha az düzeyde olmadıkça toprak suyunun difüzyon basıncı farkı toprak suyunun osmotik basıncına eşittir.

4.4.1.3. *Toprak Sıcaklığı*

Bitkilerin su absorpsiyonları üzerine toprak sıcaklığının önemli etkisi vardır. Bitkiden bitkiye ayrımlı olan ve iki yüzyıldan fazla bir süreden beri bilinen bu etkinin nasıl ortaya çıktığı ancak yakın zamanlarda açıklanabilmiştir. Genel olarak toprağın soğuması sıcak iklim bitkilerinin su absorpsiyonlarını serin iklim bitkilerinin su absorpsiyonlarına göre daha fazla etkilemektedir. Kramer (1942) toprak sıcaklığı 25 °C'dan 10 °C'a düştüğü zaman sıcak iklim bitkilerinden olan karpuz ve pamuk bitkilerinde su absorpsiyonunun % 20 azaldığını, buna karşın serin iklim bitkisi olan collard birkisinde (lahana benzeri bir bitki) su absorpsiyonunun % 75 arttığını saptamıştır.

Toprak sıcaklığının azalması ile ilgili olarak bitkilerde su absorpsiyonunun da azalması çeşitli etmenler dikkate alınarak açıklanmaktadır. Kramer (1949) tarafından rapor edildiğine göre düşük toprak sıcaklığında: 1. Kök gelişmesi geriler, 2. Topraktan köke suyun hareketi azalır. 3. Kök hücre zarlarının geçirgenlikleri azalır. 4. Hücre protoplazmasının geçirgenliği azalir, 5. Suyun viskozitesi (akışkanlığı) artar, 6. Suyun su buharı basıncı azalır ve 7. Kök hücrelerinin metabolik işlevleri azalır. Bu 7 madde içinde özetlenen etmenler toprak sıcaklığının azalması ile bitkinin su absorpsiyonlarına olumsuz yönde etki yaparlar.

Öte yandan toprak sıcaklığının belli bir sınırın üzerine çıkması ile bitkilerde su absorpsoyonunun azaldığı da saptanmıştır. Yapılan çalışmalar toprak sıcaklığı 30–35 °C'ı geçtiği zaman limon, portakal ve grapefruit'de su absorpsiyonunun azaldığını göstermiştir.

4.4.1.4. *Toprak Havalanması*

Toprakların iyi havalanıp havalanmamaları bitkilerde su absorpsiyonunu önemli derecede etkilemektedir. Toprak havalanması dendiği zaman: (1). Toprakta oksijenin azlığı ve (2). Toprakta karbondioksidin fazlalığı akla gelmektedir. Yoğun şekildeki yağmurdan sonra toprağın su ile sature olması ya da buna yakın bir hal alması toprak havasının büyük ölçüde azalmasına yol açar. Böyle koşullar altında pek çok bitkilerde su absorpsiyonunun azalması toprakta karbondioksidin birikmesinden değil, yoğun oksijen noksanlığından ileri gelmektedir. Toprakta bu şekilde ortaya çıkan yoğun oksijen noksanlığı kök hücrelerinde solunumun büyük ölçüde azalmasına yol açar. Özdeş şekilde kök gelişmesi ile metabolizması da açık olarak etkilenir. Özellikle açıklanan yolla ortaya çıkan oksijen noksanlığının toprakta uzun süre sürmesi kök gelişmesini etkileyerek su absorpsiyonunu önemli ölçüde azaltırken toprakta kısa süren oksijen noksanlığının etkisi önemli değildir. Oksijen noksanlığından dolayı kökte metabolizma işlevlerinin azalması bitkinin mineral madde absorpsiyonunu da önemli derecede etkilemektedir.

Toprakta oksijen azlığına göre karbondioksidin birikmesi, bitkide su absorpsiyonunun daha fazla azalmasına yol açar. Seifriz'e (1942) göre toprakta CO_2'in çoğalması sonucu kök hücre protoplazmasının viskositesi (akışkanlığı) artarken, geçirgenliği azalır. Buna bağlı olarak da bitkide su absorpsiyonu geriler. Kramer ve Jackson (1954) ise yaptıkları araştırmalar sonucu toprak havasının azot gazı

yerine karbondioksit gazı ile değiştirilmesi halinde ayçiçeği ve domates bitkilerinin çok daha hızlı bir şekilde solduklarını saptamışlardır. Tarla koşullarında karbondioksit konsantrasyonu ise, bitkilerin su absorpsiyonlarını gerietecek düzeye olağandışı hallerde ulaşabilmekte ve pratikte bu duruma hemen hemen hiç rastlanmamaktadır.

Su ile sature topraklarda bile su absorbe edebilen ve *hidrofit* adı verilen bitkiler de vardır. Hidrofitlerin kimi türlerinde hücrelerde hücreler arası hava boşlukları iyi bir şekilde gelişmiştir. Bu bitkilerde iyi gelişmiş olan bu hava boşlukları yardımıyla hava yapraklardan köke kadar aktarılabilmektedir.

4.4.2. Bitkisel Etmenler

Çevresel etmenler yanında bitkilerin su absorpsiyonları üzerine bitkisel etmenler de önemli etki yapmaktadır. Çoğunluk bitkiler, suyu kökleri ile aldıklarına göre bitkisel etmenler kök gelişmesi ile yakından ilgilidir. Kökün büyüme hızı, gelişme durumu, mevsimsel işlevleri, kök emici tüylerinin sayıları ve gelişme özellikleri ve kökün anatomik özellikleri bitkilerin su alımında rol oynayan önemli etmenlerdir. Bitki kökü ile ilgili geniş ve ayrıntılı bilgi 1. Bölümde verilmiştir (Bkz: Bitki Kökleri ve Kök Sistemleri). Öte yandan bitkinin su yitirime hızı, metabolik işlevleri vb fizyolojik özellikleri de bitkide su alımına etkilidir.

Çeşitli bitkilerde kök sistemlerinin gerek görünüş ve gerekse toprakta yayılış durumlarının önemli derecede ayrımlı olması nedeniyle su absorpsiyonu da bitkiden bitkiye büyüme ayrımlılık gösterir. Kimi bitki kök sistemleri göreceli olarak toprakta daha derine giderken, kimi bitki kökleri toprak yüzeyine yakın bir alanda yayılma gösterir.

En yüksek düzeyde su absorpsiyonu kök ucunun biraz gerisindeki bir yerde olur (Bkz: Köklerin Absorpsiyon Yöreleri). Kök ucunun arkasındaki meristematik yörede su absorpsiyonuna karşı yüksek bir direnme görülür. Kramer'e (1959) göre bu durum meristematik yöredeki hücrelerde protoplazma yoğunluğunun yüksekliği ile ksilem elementlerinin anılan yörede yeterince bulunmamasından ileri gelmektedir. Rosene (1942), Brouwer (1953 ve 1954) gibi araştırmacılar bitkilerde en fazla su absorpsiyonunun kök ucunun 1–10 cm gerisinde olduğunu rapor etmişlerdir. Öte yandan traspirasyon arttıkça bitkilerin su absorpsiyonları da yakından ilgili olarak artmaktadır (Brou-

wer 1953 ve 1954). Kramer (1956) bitkilerde en fazla su absorpsiyonunun ksilemin tam olarak olgunlaşmadığı epidermis ile endodermisin geçirgenliklerini (permeabilitelerini) koruduklarını sürece görüldüğünü saptamıştır. Kökün mantarlaşması (süberizasyonu) ise su alımını büyük ölçüde engellemektedir. Daha önce de açıklandığı gibi kökte en fazla su absorpsiyonu kök tüyü yöresinde olmaktadır (Kramer 1959).

Bitkilerin kök tüyünü oluşturma sığaları su absorpsiyonunda ve su ekonomisinde önemli bir etmendir. Kök tüyünü oluşturma yönünden ise bitkiler arasında büyük ayrımlılık vardır (Bkz: Kök Tüyleri). Bitkiler arasında görülen bu ayrımlı durum ise çevre koşulları ile olduğu kadar bitkinin kendi özellikleriyle de yakından ilgilidir.

4.5. BİTKİLERİN KÖK ÜSTÜ ORGANLARI TARAFINDAN SUYUN ABSORPSİYONU

Az ve sınırlı da olsa bitkilerin yaprak vb kök üstü organları tarafından su absorbe edilmektedir. Çeşitli bitkiler üzerinde çalışan Wetzel (1924) hemen hemen tüm bitkilerin ayrımlı olmakla beraber yaprakları aracılığıyla su absorbe edebildiklerini saptamıştır. Nemli ortam içerisinde bir süre bırakılan bitkilerin eski durumlarını almaları bitkilerin kök üstü organları ile su absorbe edebildiklerinin açık bir kanıtıdır. Yapraklarda su absorpsiyonu, gözeneklere göre doğrudan epidermal hücreler aracılığıyla gerçekleşir. Gessner'e (1956) göre yapraklarda su absorpsiyonunun miktarı yaprak hücrelerinin difüzyon basıncı farkları (DBF) ve kütin tabakasının geçirgenliği ile yakından ilgilidir.

Kimi araştırmacılar yapraklar aracılığıyla absorbe edilen suyun gövdeyi geçerek köke ulaştığına ve kökten de suyun difüzyon ile toprağa geçtiğine inanmışlardır. Örneğin Breazeale ve ark (1951), Breazeale ve McGeorge (1953) yaptıkları araştırmalar sonunda domates ve mısır bitkilerinin yaprakları ile aldıkları suyu kökleri aracılığıyla toprağa verebildiklerini saptamışlardır. Kuşkusuz burada suyun kökten toprağa geçişi difüzyon basıncı farkı gradientine göre olabilmektedir.

4.6. SU STRESİNİN BİTKİLERDE FİZYOLOJİK SONUÇLARI

Bitkisel üretimi sınırlandıran etmenlerin başında su noksanlığı gelir. Bu nedenle su stresi ile ilgili fizyolojik sonuçlar oldukça geniş

bir şekilde araturılmıştır (Hsiao 1973). Bitkilerde dokular aracılığıyla yiten su nedeniyle ortaya çıkan su stresinin etkileri çeşitlidir. Su stresi bitki hücrelerinde hidrostatik basıncın azalmasına neden olur. Bunun sonucu olarak düşük molekül ağırlığına sahip makro-elementlerin yoğunluğu artar. Hücrede cereyan eden kimyasal tepkimeler olumsuz şekilde etkilenirken, hücre membranı işlevlerini tam olarak yapamaz. Kısaca su stresinde bitkilerde metabolik olaylar olumsuz şekilde ve önemli derecede etkilenir.

Su stresi hücre büyümesini olduğu kadar bölünmesini de etkiler. Su stresinin bir sonucu olarak bitki hücrelerinde turgor basıncının düşmesi, hücrelerde büyümenin azalmasına neden olur. Hücre büyüklüğü ile su miktarı arasında yakın bir ilişki vardır. Boyer (1968) turgor basıncının yüksek olması nedeniyle geceleri hücre büyümesinin gündüze göre daha fazla olduğunu saptamıştır. Mərc ve Palmer (1976) toprağın yarayışlı su kapsamı ile ilgili olarak bitki yapraklarında su potansiyelinin arttığını dolayısıyla yaprak büyümesinin daha fazla olduğunu belirtmiştir.

Hücre büyümesi üzerine olduğu gibi hücre bölünmesi üzerine de su stresi etkilidir. Bu konuda yapılmış çeşitli araştırmaları derleyen Hsiao (1973) su stresinin uzaması halinde hücre bölünmesinin gerilediğini rapor etmiştir. Ancak hücre bölünmesi üzerine su stresinin etki mekanizması henüz tam olarak bilinmemektedir.

Su stresinde hücre duvarı sentezinin gerilediği (Cleland 1967) ve bitki dokularında protein kapsamının azaldığı (Mizrahı ve ark 1970) saptanmıştır. Su stresinin protein sentezini nasıl etkilediği hususunda ise bilinenler sınırlıdır.

Aşırı derecedeki su noksanlıklarında bitkilerde enzim miktarlarının doğrudan etkilendiği saptanmıştır. Örneğin orta derecedeki su stresinde hidrolas ve dehidrogenas gibi enzimlerin miktarlarında artış görülmüştür. Buna karşın genelde su stresi enzim miktarının azalmasına yol açmıştır. Özellikle protein sentezinin gerilemesinde başlıca rolü olan nitrat redüktas enzimi önemli miktarda azalmıştır. (Bardzik ve ark 1971).

Su stresi ile bitki hormonları arasındaki ilişki karmaşık olmakla beraber genel bazı noktalar açıklığa kavuşturulmuştur. Örneğin orta düzeydeki su stresinde absisik asidin (ABA) bitkide hızlı ve fazla miktarda biriktiği kesin olarak saptanmıştır (Mizrahi ve ark 1970). Bitkilerde absisik asit birikmesinin stomaların kapanmasına neden olduğu saptanmıştır (Beardsell ve Cohen 1975).

Su stresinde stomaların daha az açılmalarına paralel olarak fotosentezin de gerilediği saptanmıştır. Su stresi arttıkça bitkilerde CO_2 alımının ve fotosentezin azaldığı, fotosentez ürünlerinin taşınmasında gerileme olduğu (Brevedan ve Hodges 1973), bitkilerde şekerlerin, amino asitlerinin ve özellikle prolinin biriktiği (Singh ve ark 1973) belirlenmiştir.

KAYNAKÇA

Bardzik, J.M., H.V. Marsh, and J.R. Havis (1971). *Effects of water stress on the activities of three enzymes in maize seedlings.* Plant Physiol. 47: 828–831.

Beardsell, M.F. and D. Cohen (1975). *Relationship between leaf water status, abcisic acid levels, stomatal resistance in maize and sorghum.* Plant Physio. 56: 207–212.

Bennet-Clark, T.A., A.D. Greenwood, and J.W. Barker (1936). *Water relations of osmotic pressures of plant cells.* New Phytologist, 35: 227.

Bogen, H.J., and H. Prell (1953). *Messung Nichosmorischer Wasseraufnahme an Plasmolysierten Protoplasten.* Planta, 41: 459.

Boyer, J.S. (1968). *Relationship of water potential to growth of leaves.* Plant Physiol. 43: 1056–1062.

Breazeale, E.L., and W.T. McGeorge (1953). *Exudation pressure in roots of tomato plants under humid conditions.* Soil Sci. 75: 293.

Breazeale, E.L., W.T. McGeorge and J.F. Breazeale (1951). *Movement of water vapor in soils.* Soil Sci. 71: 181.

Brevedan, E.R., and H.F. Hodges (1973). *Effects of moisture deficits on* C–14 *translocation in corn.* Plant Physiol. 52: 436–439.

Brouwer, R. (1953). *Proc.* Kod. Ned. Akad. Wet. C. 56: 106.

Brouwer, R. (1954). *Proc.* Kod. Ned. Akad. Wet. C. 57: 68.

Cleland, R.E. (1967). *A dual role of turgor pressure in auxin–induced cell elongation in* Avena coleptiles. Planta, 77: 182–191.

Gessner, F. (1956). *Die Wasseraufnahme durch Batter und Samen.* In: W. Ruhland (Ed), Encyclopedia of Plant Phsiology. 3: 215.

Hsiao, T.C. (1973). *Plant responses to water stress.* Ann. Rev. Plant Physiol. 24: 519–570.

Haise, H.R., H.J. Hass, and L.R. Jensen (1955). *Soil moisture studies of some Great Plains soil. Field capacity as related to* 1 / 3 *atmosphere percentage and "Minimum Point" as related to* 15 *and* 26 *atmosphere percegtages.* Proc. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 10:20.

Kozlowski, T.T. (1964). *Water metabolism in plants.* Harper and Row, New York.

Kramer, P.J. (1937). *The relation between rate of transpiration and rate of absorpstion of water in plants.* Amer. Jour. Botany, 24: 10.

Kramer, P.J. (1942). *Species differences with respect to water absorption at low soil temperatures.* Amer. Jour. Bot. 29: 828–832.

Kramer, P.J. (1949). *Plant and soil water relationships.* McGraw–Hill Book Company, New York.

Kramer, P.J. (1956). *Roots as absorbing organs:* In W. Ruhland (Ed), Encyclopedia of Plant Physiology, 3: 188.

Kramer, P.J. (1959). *Transpiration and the water economy of plants.* In: F.C. Steward (Ed) Plant Physiology, 2: 607. Academic Press, New York.

Kramer, P.J., and W.T. Jackson (1954). *Caurses of injury to flooded tobacco plants.* Plant Physiol. 29: 214.

Long, E.M. (1943). *The effect of salt additions to the substrate on intake of water and nutrients by roots of approach–graffed tomato plants.* Amer. Jour Bot. 30: 594–601.

Marc, J. and J.H. Palmer (1976). *Relationship between water potential and leaf inflorescence initiation in* Helianthus annuus. Plant 36: 101–104.

Martin, E.V. (1940). *Effect of soil moisture on growth and transpiration in* Helianthus annus. Plant Physiol. 15: 449–466.

Mızrahi, Y.A., A. Blumenfeld and A.E. Richmond (1970). *Abscisic acid and transpiration in leaves in relation to osmotic root stress.* Plant Physiol. 46: 169–171.

Rodewald, H. (1897). *Thermodynamik der Queliung mit spezielier Anwendung auf die Starke und deren Molekurargewichtsbestimmung.* Zeitschr. Phys. Chem. 24: 193–218.

Rosene, H.F. (1941). *Plant Physiology,* 16: 19.

Rosene, H.F. (1942). *Control of water transport in local root regions of attached and isolated roots by means of the osmotic pressure of the external solution.* Amer. Jour. Bot. 28: 402–410.

Seifriz, W. (1942). *Some phsical properties of protoplasm and their bearing of structure. The structure of protoplasm.* Iowa State College Press, Ames, Iowa, 245.

Shull, C.A. (1916). *Measurement of the surface forces in soils.* Botan. Gaz. 62: 1.

Shull, C.A. (1920). *Temperature and rate of moisture intake in seeds.* Botan. Gaz. 69: 361.

Singh, T.N., L.G. Paleg and D. Aspinall (1973). *Stress metabolism III. Variations in response to water deficit in barley plant.* Aust. J. Biol. Sci. 26: 65–76.

Slatyer, R.O. (1957). *The influence of progressive increases in total soil moistures stress on transpiration, growth and internal water relationships of plants.* Australian Jour. Biol. Sci. 10: 320.

Thimann, K.V. (1951). *Studies on the physiology of cell enlargement.* Growth Symposium, 10:5.

Veihmeyer, F.J., N.E. Edlefsen and A. Hendrickson (1943). *Use of tensiometers in measuring availability of water to plant.* Plant Physiol. 18: 66–78.

Wadleigh, C.H., and A.D. Ayers (1945). *Growth and biochemical composition of bean plants as conditioned by soil moisture tension and salt concentration.* Plant Physiol. 20: 106.

Wetzel, K. (1924). *Die Wasseraufnahme der höheren Pflanzen gemassifter Klimate durch Oberirdische Organe.* Flora, 117: 221–269.

Mustafa Demirkaya
Ziraat Fakültesi
Bahçe Bitkileri-4

Volkan

BİTKİLERDE SU YİTMESİ

Doğadaki bitkiler yaşamları boyunca geliştikleri ortamdan aldıkları suyun olağanüstü büyük bir bölümünü yitirirler. Bitkiler fazla miktarda suyun yitmesine olanak verecek bir yapı düzenine sahiptirler. Sanki bitkiler topraktaki suyu organlarından geçirerek atmosfere ulaştıran bir araçtırlar.

Bitkilerde su başlıca iki şekilde yiter. Bunlar: (1) Buhar halinde su yitmesi (transpirasyon) ve (2). Sıvı halde su yitmesidir. Asal olarak bitkilerde su buhar halinde yitmekte ve bu, göreli olarak çok yüksek düzeylere erişmektedir. Belirtilen yollarla bitkilerde görülen su yitmesi aşağıda ana hatlarıyla açıklanmıştır.

7.1. BUHAR HALİNDE SU YİTMESİ (TRANSPİRASYON)

Bitkilerden buharlaşma (*evaporasyon*) yoluyla suyun yitmesine "*Transpirasyon*" denir. Ancak transpirasyon, bağımsız yüzeylerden yalın olarak suyun buharlaşması (evaporasyonu) şeklinde düşünülmemelidir. Transpirasyonda suyun gözneklerden (stomalardan) ve yaprağın kütiküla ile kaplı epidermisinden geçerek buhar halinde yitmesi söz konusudur. Kısaca transpirasyon yalın, basit fiziksel bir buharlaşma değil, fizyolojik ve yaşamsal etmenlerin etkilediği karmaşık bir olaydır.

Bilindiği gibi bitki kökleri aracılığıyla topraktan alınan su, ksilem iletim dokusu ile yaprakların mezofil hücrelerine taşınmaktadır. İnce duvarlı olan mezofil hücreleri, aralarındaki geniş boşluklar aracılığıyla hücre yüzeylerinden suyun buhar şeklinde yitmesi için çok uygun bir yapıya sahiptirler. Bu arada bitki yapraklarının epidermal yüzlerinin bir bölümünü de gözenek *(stoma veya stomat)* adı verilen olağanüstü çok sayıda mikroskobik delikler kaplamıştır. Yaprakların hücreler arası boşluklarına açılmak suretiyle mikroskobik delikler

yaprağın içi ile çevre arasında kesintisiz bir bağlantı sağlarlar. Böylece transpirasyon, köklerle topraktan alınan, ksilem dokusu ile yapraklara taşınan ve mezofil hücrelerden gözenekler aracılığıyla buhar halinde yiten kesintisiz bir su akımıdır.

Buhar halinde su yitmesi (transpirasyon) hava ile değinen bitkinin herhangi bir organında görülebilir. O kadar ki toprak havası ile değinen bitki köklerinde bile transpirasyon cerayan eder. Geniş kapsamlı konuşulmak gerekirse bitki yaprakları transpirasyonun oluştuğu asal organdır. Yukarda da işaret edildiği gibi yapraklarda transpirasyon gözenekler *(stomalar)* aracılığıyla olmaktadır. Buna *"Gözeneksel transpirasyon* denir. Genel olarak bitkilerde suyun % 90 ından fazlası gözeneksel transpirasyon ile yiter.

Bitki yapraklarının havaya değinen tüm yüzleri *"kütin"* ismi verilen ve muma benzeyen bir madde tabakası ile kaplanmıştır. Bu tabaka suyu kolay geçirmediği gibi epidermal hücrelerden doğrudan transpirasyonu da önler. Kütin tabakasının kalınlığı bitkiden bitkiye değiştiği gibi çevre koşullarına bağlı olarak da değişir. Genel olarak bir bitkinın doğrudan ışığa değinen yapraklarında kütin tabakası gölgedeki yapraklarına göre daha kalındır. Bitki yaprakları kalın kütin tabakaları ile kaplanmış olsa da kütin tabakalarında bulunan küçük geçitler aracılığıyla epidermal hücrelerde buhar şeklinde az da olsa bir miktar su yitirilir. Buna *"Kütikülar transpirasyon"* denir. Kimi otsu bitkilerin gövde, çiçek ve meyvelerinde de kütikülar transpirasyon cereyan eder. Çoğunluk bitkilerde suyun % 10'undan azı kütikülar transpirasyon ile yiter. Öte yandan çok az da olsa su, bitkilerin gövde, meyve ve dallarını kaplayan mantarımsı dokularda bulunan küçük aralıklardan da *(lentisellerden)* buhar halinde yiter. Buna *"Lentiküler transpirasyon"* denir. Bitkilerde buhar halinde yitirilen toplam suyun ancak % 0.1 lentiküler transpirasyon ile olur.

Yukardaki açıklamalardan da anlaşılacağı gibi gözeneksel transpirasyon ile yitirilen suya oranla kütikülar ve lentiküler transpirasyonla yitirilen su önemsiz denilebilecek kadar azdır. Ancak gözeneklerin kapalı olduğu sıcak ve kurak koşullar altında kütikülar ve lentiküler transpirasyonla yitirilen su öremli olabilir. Özellikle kışın yaprağını döken ağaçlarda lentiküler transpirasyonla yitirilen su miktarı dikkate değer düzeylere ulaşmaktadır. Kökler aracılığıyla topraktan alınan suyun en düşük düzeyde olduğu soğuk kış günlerinde suyun yitirilmesinin önemi daha da belirgin olur.

7.1.1. Transpirasyon Birimi ve Hızı

Transpirasyon ile yiritilen su miktarı çeşitli araştırmacılar tarafından ayrımlı şekillerde ifade edilmiştir. Transpirasyon ile yitirilen su miktarı birim yaprak alanı, birim kuru ya da yaş bitki ağırlığı, tek olarak bitki ya da tarla veya orman alanı ilkesine göre ifade edilmektedir. Belli zamanda ölçülen ve belli ilkeye göre ifade edilen transpirasyon *"Transpirasyon hızı"* olarak söylenir. Transpirasyon hızı saat, gün, mevsim ya da yıl gibi zaman aşamaları ilkesine göre belirlenir. Transpirasyon hızı ve miktarı bitkiden bitkiye olduğu kadar değişik koşullar altında yetiştirilen aynı bitkiler arasında bile önemli ayrımlılıklar gösterir.

Ilıman iklim yörelerinde yetiştirilen geniş yapraklı bitkilerde transpirasyon ile bir saatte yitirilen su miktarı her bir dm^2 yaprak alanında aşağı yukarı 5 g dır. Gözeneksel transpirasyon için uygun koşullar altında bir saatte yitirilen su miktarı her bir dm^2 yaprak alanında 0.5 g ile 2.5 g arasında değişmektedir. Geceleri ya da toprağın kuru olduğu zamanlarda, düşük sıcaklıkta yahut gözeneksel transpirasyon için uygun olmayan başka koşullar altında, bir saatte transpirasyonla yitirilen su miktarı her bir dm^2 yaprak alanında 0.1 g veya daha azdır. Öte yandan pek çok otsu bitkiler kapsadıkları toplam suyun bir kaç kat fazlasını transpirasyonla bir günde yitirirler. Bitki organlarında transpirasyonla yitirilen su miktarları Çizelge 7-1 de gösterilmiştir.

Transpirasyon ile yitirilen su miktarı üzerine etki yapan etmenler aşağıda ayrıntılı bir şekilde açıklanmıştır. Ancak transpirasyon üzerindeki etkiler suyun buharlaşması ile gözeneksel işlevler üzerine olmak üzere başlıca iki yönlüdür. Örneğin yaprak sıcaklığının yükselmesi bir yandan buharlaşmayı (evaporasyonu) artırırken öte yandan gözeneklerin kapanmalarına yol açmaktadır. Nem miktarı artarken transpirasyon azalır. Ancak atmosferde göreli nem miktarı, sıcaklık ile ilgili olup kuşusuz söylenenler güneşlenme durumunun doğrudan etkisi altındadır. Rüzgar suyun buhar halinde yitmesini artırır, ancak güneşin etkisiyle yaprak sıcaklığı artmış ise rüzgar yaprak sıcaklığının azalmasına ve dolayısıyla taranspirasyonun azalmasına yol açar. Öte yandan toprakta yeteri düzeyde yarayışlı su bulunmuyorsa transpirasyon ile yitirilen su miktarı da azalmaktadır. Bu kısa açıklamadan da görüldüğü gibi transpirasyon asal olarak basit bir işlem olmakla beraber biribirleri üzerine olumlu ve olumsuz etkileşimleri görülen çeşitli etmenlerin etkisi altında oluşan karmaşık bir olaydır.

Çizelge 7-1. Ayrımlı koşullarda yetiştirilen çeşitli bitkilerde ve bitki organlarında transpirasyon ile yitirilen su miktarları (Salisburry ve Ross 1969)

Bitki ve bitki organları	Sıcaklık °C	Bağıl Nem %	Transpirasyon ile yitirilen su g/dm²-saat
Tütün *(Nicotiana tabaccum)*	37–38	68	3.6
Tütün *(Nicotiana tabaccum)*	23–26	68	1.5
Ayçiçeği *(Helianthus annuus)*	38	22	1.2
Meşe *(Qeuercus rubra)*	38	32	0.8
Sycamore *(Platanus occidentalis)*	38	32	0.8
Buckeye *(Aesculus glabra)*	38	32	0.7
Şeftali *(Prunus persica)*	21–38	40–98	0.7
Box elder *(Acer negundo)*	38	32	0.6
Portakal *(Citrus sinensis)*	21–38	40–98	0.2
Germander *(Teucrium scorodonia)*			
Güneşli günlerde:	26–30	38–46	0.7
Gölgedeki yapraklar	26–30	38–46	0.4
Güneşsiz günlerde:			
Güneş gören yapraklar	19–19	75–76	0.3
Gölgedeki yapraklar	18–19	75–76	0.1

Bir gelişme mevsimi içerisinde transpirasyonla yitirilen su miktarı bitkiden bitkiye büyük ayrımlılık gösterir. Moller (1974) tarafından rapor edildiğine göre Güney Amerika'da bir dönüm alandaki orman ağaçları ile bir günde transpirasyon sonucu aşağı yukarı 7570 litre su yitirilmektedir. Avrupa'da bu miktar göreli olarak daha fazladır. Bir gelişme mevsimi içerisinde çeşitli kültür bitkilerinden biri ile traspirasyon sonucu yitirilen su miktarları Çizelge 7-2 de gösterilmiştir. Kültür bitkilerinin aldıkları ve yitirdikleri su miktarlarının biribirine eşit veya aradaki ayrımın çok küçük olması istenir. Bir gelişme dönemi içerisinde bitkinin aldığı toplam su miktarı ile gelişme dönemi sonunda bitkinin kazandığı kuru madde miktarı

Çizelge 7-2. Gelişme mevsimi içerisinde çeşitli kültür bitkilerinden biri ile transpirasyon sonucu yitirilen su miktarı (Ferry ve Ward 1957)

Bitkiler	Transpirasyon ile yitirilen su miktarları, litre / tek bir bitkide
Börülce	49.2
Irlanda patatesi	94.6
Kışlık buğday	94.6
Domates	128.7
Mısır	204.7

arasındaki oran "*Transpirasyon oranı*" olarak tanımlanır. Örneğin transpirasyon oranı 450 denildiği zaman bir gram kuru maddeyi oluşturmak için bitkinin 450 g suyu kullanmış (almış ve yitirmiş) olduğu anlaşılır.

7.1.2. Transpirasyonun Ölçülmesi

Bitkilerde buhar şeklinde yiten su miktarlarının (*transpirasyonun*) ölçülmesi için çeşitli yöntemler uygulanmaktadır. Çoğunluk bu yöntemlerde bitki tarafından absorbe edilen ya da bitki tarafından buhar şeklinde yitirilen su miktarları belirlenmektedir. Transpirasyonun ölçülmesinde uygulanan yöntemler başlıca üç grup altında toplanabilir. Bunlar: (1). Bitki ya da bitki organlarında ağırlık azalmasını belirlendiği (tartı) yöntemleri, (2). Bitkiler tarafından yitirilen su buharının belirlendiği yöntemler ve (3). Bitkiler tarafından absorbe edilen su miktarının belirlendiği (Potometre) yöntemleridir.

Aşağıda transpirasyonun ölçülmesinde en çok uygulanan yöntemler kısaca açıklanmıştır:

7.1.2.1. *Tartı Yöntemleri*

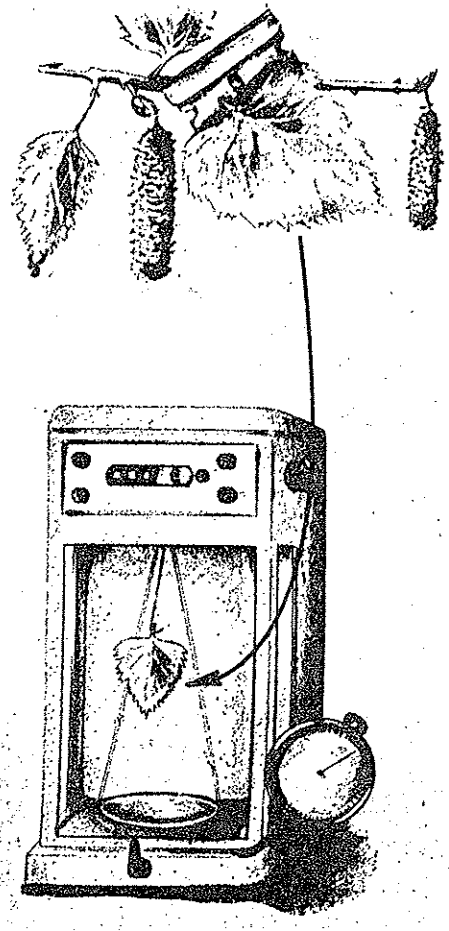
Bu yöntemler, bitkinin tamamında ya da belli organlarında yitirilen su nedeniyle ağırlık azalmasının belli süreler sonunda belirlenmesi ilkesine dayanmaktadır.

1. Saksıda Yetiştirilen Bitkide Transpirasyonun Ölçülmesi

Bitki, yetiştirildiği saksı ile birlikte ele alınır. Saksıda toprağın üstü veya saksının tamamı buharlaşmayı önleyici bir örtü ile kaplanır. Bunun için ince naylon, alüminyum tabakalar ya da benzeri maddeler örtü olarak kullanılabilir. Saksının tamamı örtü ile kaplandığı zaman bitkinin toprağa yakın gövde kısmında örtü maddesi, saksı ve topraktan oluşacak buharlaşmayı önleyecek şekilde dikkatle bağlanır. Böylece deneme koşullarında buharlaşma ile su yitirme olanağı yalnızca bitkiye sağlanmış olur. Bu şekilde hazırlanan saksıdaki bitkinin ilk ağırlığı ile belli süreler sonundaki ağırlıkları arasındaki ayrım bitkinin buhar şeklinde yitirdiği su miktarlarını gösterir. Araştırma süresince saksıdaki bitkinin fotosentez veya solunum nedeniyle ağırlığında olabilecek olumlu ya da olumsuz yöndeki değişmeler önemsiz ölçüde küçük olacağı için dikkate alınmaz.

2. Bitki Organlarında Transpirasyonun Ölçülmesi

Bu yöntem, bitkiden koparılmalarından sonra geçen çok kısa süre içerisinde yaprak, meyve, dal vb bitki organlarında ölçülen transpirasyonun, koparılmadan önceki transpirasyona özdeş olduğu ilkesine dayanmaktadır. Bitkilerin herhangi bir organı, örneğin bir bitki yaprağı bitkiden koparılır koparılmaz Şekil 7–1 de gösterildiği gibi, duyarlı terazide tartılır. Kısa zaman içerisinde belirlenen yapraktaki ağırlık azalmalarına bakılarak transpirasyonla yitirilen su miktarları belirlenir.

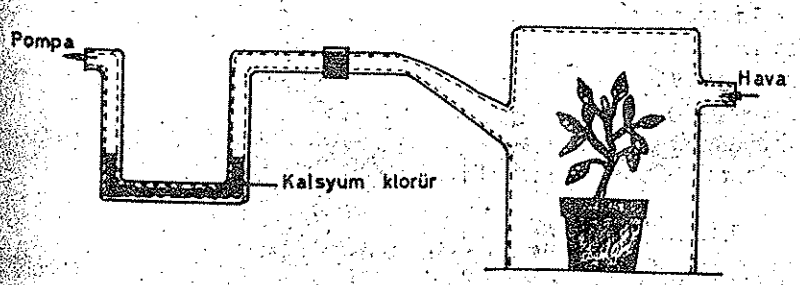


Şekil 7–1. Bitki organlarında transpirasyonun ölçülmesi

Açıklanan yöntemin dayandığı ilke her zaman ve her koşul altında geçerli değildir. Çoğunlukla çok kısa süre içerisinde de olsa bitkiden koparılan herhangi bir bitki organındaki transpirasyon hızı, bitkiden koparılmadan önceki transpirasyon hızından, ksilem iletim dokularının içendeki emme gücünün (tension) etkisinden kurtulunması nedeniyle daha fazladır. Öte yandan koparılmalarından kısa süre sonra bitki organlarında su miktarının azalması, gözeneklerin kapanması, geçirgenlikteki değişiklikler vb nedenlerle transpirasyon hızı da önemli ölçüde azalmaktadır.

7.1.2.2. *Yitirilen Su Buharının Tutulduğu ve Belirlendiği Yöntem*

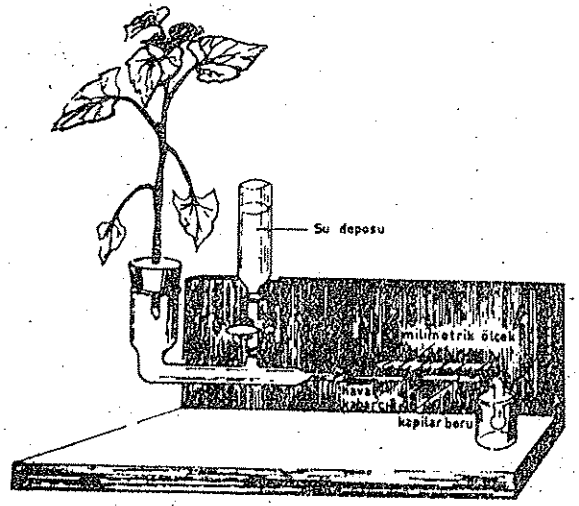
Bu yöntem, kapalı bir sistem içerisine alınan bitkinin transpirasyonla yitirdiği su buharını, ağırlığı belli kimyasal bir tutucu içerisinde tutmak ve tutulan su buharının ağırlığını belirlemek ilkesine dayanır. Yöntemin uygulanması için bitki Şekil 7–2 de görüldüğü gibi kapalı bir sistem içerisine yerleştirilir. Bir pompa yardımıyla emilmek suretiyle bitkinin üzerinden ve U tüpünden nem kapsamı belli olan havaya geçirilir. Denemenin başında ağırlığı belirlenmiş olan U tüpünde ise $CaCl_2$, P_2O_5 vb su absorbe edici maddelerden biri bulunmaktadır. Deneme süresince bitkinin üzerinden emilerek havanın geçirilmesi kapalı sistemdeki havanın nem kapsamını dışardaki havanın nem kapsamı ile özdeş kılmak içindir. Havanın kapsadığı nem miktarı bitki konulmamış benzer kapalı bir sistemde çalışılarak belirlenir. Denemenin başında ve sonunda U tüpünün ağırlığındaki ayrım havanın kapsadığı nem miktarını verir. Bitki konulmak suretiyle ve bitki konulmadan hazırlanan kapalı iki özdeş sistemde belli bir süre sonunda U tüplerinin ağırlıkları arasındaki ayrımdan bitkinin transpirasyonla yitirdiği su buharı miktarı belirlenir.



Şekil 7–2. Yitirilen su buharının tutulması ve belirlenmesi ile transpirasyonun ölçülmesi

7.1.2.3. *Potometre Yöntemi*

Bu yöntem, bitkinin absorbe ettiği su miktarının transpirasyonla yitirdiği su miktarına aşağı yukarı eşit olduğu ilkesine dayanmaktadır. Yöntemin uygulanmasında bir bitkinin tamamı ya da bir bölümü Şekil 7–3 de gösterildiği gibi potometreye yerleştirilir. Şekilden anlaşılacağı gibi potometre, biri musluklu olmak üzere iki depoya sahiptir. Musluklu depo ile açık depo arasında kılcal bir cam boru yerleştirilmiş ve sistem su ile doldurulmuştur. Musluk açılmak suretiyle kılcal boruda bir hava kabarcığı bırakılır. Transpirasyonla bitki su yitirdikçe kılcal borudaki hava kabarcığının aldığı yol bitişik milimetrik ölçekten ölçülerek transpirasyon hızı belirlenir.



Şekil 7–3. Potometre ile transpirasyonun ölçülmesi

Potometre yöntemi sıcaklık, ışık, hava hareketi vb gibi çeşitli çevre etmenlerinin transpirasyon hızı üzerine etkilerinin belirlenmesinde uygun bir yöntemdir. Ancak yöntemin en zayıf yönü transpirasyon yerine absorbe edilen suyun ölçülmüş olmasıdır. Yukarda da açıklandığı gibi absorbe edilen su miktarı transpirasyonla yitirilen su miktarına çoğu kez eşit olmamaktadır.

7.1.2.4. *Kobalt Klorür Yöntemi*

Kobalt klorür yöntemi, renk değişmesi ilkesine dayanmaktadır. Yöntemin uygulanmasında % 3 lük $CoCl_2$ çözeltisine batırılmış

ve kurutulmuş filitre kağıdından yararlanılır. Kuru halde iken rengi mavi olan böyle bir filitre kağıdı transpirasyonu ölçülecek yaprak yüzeyine yerleştirilir. Transpirasyon sonucu yitirilen suyun etkisiyle filitre kağıdının rengi giderek maviden pembeye dönüşür. Rengin dönüşme hızı transpirasyonun bir ölçüsü olarak değerlendirilir.

Yukarıdaki açıklamadan da anlaşılacağı gibi kobalt klorür yöntemi ile transpirasyona ait rakamsal bir değer elde edilemez. Anılan yöntem ile aynı koşullar altında çeşitli bitkiler üzerinde yapılacak çalışma sonunda transpirasyon üzerinde oransal bir fikir sahibi olunabilir. Öte yandan bitki yaprağının filitre kağıdı ile örtülmesinin hava hareketi, ışıklanma, vb gibi çevre koşullarından ayrıcalık yaratacağı için araştırmadan güvenilir sonuç alınmasını önleyeceği akıldan çıkarılmamalıdır.

7.1.3. Bitki Gelişmesinde Transpirasyonun İşlevleri

Transpirasyonun bitki gelişmesindeki işlevlerinin önemli olup olmadığı bugüne değin tartışılmıştır. Kimi araştırmacılar doğadaki tüm bitkilerde cerayan ettiğine göre transpirasyonun yararının tartışılmayacak kadar kesinkes olduğunu savunmuşlardır. Kimi araştırmacılar da bu filozofca yargıyı kabul etmemişler, transpirasyonun yararlı etkileri yanında zararlı etkilerinin de bulunabileceği görüşünü öne sürmüşlerdir. Yapılan çeşitli araştırmalar sonucu konu günümüzde oldukça aydınlığa kavuşmuş bulunmaktadır.

Kimi bitkilerde gelişme için transpirasyonun mutlak gerekli olmadığı görülmüştür. Çünkü bu bitkiler transpirasyonun olağanüstü az cereyan ettiği bağıl hava neminin % 100 olduğu koşullarda da normal gelişmelerini sürdürebilmektedir. Ancak Winneberger (1958) yüksek nem koşullarında artmut ağacında tomurcuklanmanın durduğunu ve aynı koşullarda yetiştirilen ayçiçeği bitkisinde de gelişmenin normale göre yarı yarıya azaldığını saptamıştır. Araştırmacı belirtilen bitkiler için transpirasyonun mutlak önemli olduğunu ileri sürmüştür.

Daha önce de açıklandığı gibi absorbe edilen su miktarından transpirasyonla yitirilen su miktarı fazla olduğu zaman bitkilerde su noksanlığı belirtileri ve solma görülür. Bu durumun uzun sürmesi bitki yaşamının da sonu olabilir. Özellikle ılıman iklim yörelerinde ve kışın yaprağını dökmeyen ağaçlarda işaret edilen durum çok daha önemlidir. Kimi kış ayları ile ilkbaharın ilk aylarında toprağın don olması nedeniyle su absorbpsiyonunun en düşük düzeyde bulunması

ve hava sıcaklığının yüksekliği ile transpirasyonun da yüksek olması bitkilerde zararlanmalara yol açar. Bunların etkisi özellikle çam ağaçlarında daha belirgin olmaktadır.

Transpirasyonla su yitmesinin fazla ya da azlığı bitkilerde amino asitlerin ve proteinlerin metabolizmalarını da önemli ölçüde etkilemektedir. Buhar halinde yiten su miktarı arttıkça bitkilerde protein sentezi olumsuz yönde etkilenirken proteinlerin parçalanmaları da hızlanmaktadır. Örneğin Barnett ve Naylor (1966) adi ayrık bitkisinde buhar halinde yiten su miktarının yüksek düzeyde olması durumunda çözülebilir protein miktarının azaldığını saptamışlardır. Aynı koşullarda proteinlerin sentezi gerilerken bağımsız haldeki arganin ve prolin gibi amino asitlerinin miktarı artmıştır. Normal koşullara dönülmesi halinde ise protein sentezi artmış ve bağımsız amino asitlerinin miktarı ise hızla azalmıştır.

Transpirasyonun bitkilerdeki başka işlevleri üzerinde de aşağıda kısaca bilgi verilmiştir:

7.1.3.1. *Bitkilerde Suyun Taşınmasında Transpirasyonun İşlevi*

Bitkilerde suyun yukarı doğru taşınmasının transpirasyonla ilişkili olduğu çoğu kez ileri sürülmüştür. Suyun taşınması ile ilgili olarak daha önce verilen bilgilerden de (Bkz: 4. Bölüm) anlaşılacağı gibi bu görüş kuramsal olarak doğru değildir. Her ne kadar transpirasyonun fazla olduğu koşullarda az olduğu koşullara oranla bitkide suyun taşınması daha hızlı ise de bitkilerde suyun yukarı doğru taşınması asal olarak yapraklardaki mezofil hücrelerinde difüzyon basıncı farkının yükselmesi ile ilgilidir. Mezofil hücrelerinde difüzon basıncı farkını yükselten etkenler bitkilerde suyun yukarı doğru taşınmasının hızlanmasına da etkili olmaktadır. Ancak kimi zaman görülmemekle beraber transpirasyon hızının fazla olması, mezofil hücrelerinde difüzyon basıncı farkının da artmasına yol açmakta dolayısıyla suyun bu hücrelere doğru hızla taşınması sağlanmaktadır. Bu arada bitkilerde transpirasyon hızının en az düzeyde bulunduğu dönemlerde bitkilerde suyun taşınmasının normal şekilde sürdürülebildiği de, örneğin hücre turgorunun ve fotosentezin sağlanması akıldan çıkarılmamalıdır.

7.1.3.2. *Bitkilerde Mineral Tuzların Taşınmalarında Transpirasyonun İşlevi*

Toprakta mineral tuzların suda çözülmüş halde bulunması nedeniyle ilk fizyologlar su absorpsiyonu ile ilgili olarak mineral maddelerin absorpsiyonunun da arttığını ileri sürmüşlerdir. Ancak burada önemli olan nokta kökten bitkiye fazla miktarda mineral tuzların girmiş olup olmadığıdır. Eğer bitkiye yeterince mineral tuzlar girememiş ise yalnızca suyun bitkide taşınmasının fazla olması mineral maddelerin daha fazla taşınmasını sağlamaya kuşkusuz yetmeyecektir.

Bitkilerin besin maddeleri alımı başlığı altında (Bkz: 5. Bölüm) ayrıntılarıyla açıklandığı gibi bitki besin maddeleri asal olarak metabolik enerjiye gereksinme duyulan aktif absorpsiyon ile alınmaktadır. Kuşkusuz mineral tuzların bir bölümü osmotik kurallara göre pasif absorpsiyon sonucu su ile birlikte alınmaktadır. Kökler aracılığıyla alınan ve ksilem iletim dokusuna giren su içerisinde çözülmüş haldeki mineral tuzlar transpirasyonun da etkisiyle gereksinme duyulan yerlere taşınmaktadır. Bu kısa açıklamadan da anlaşılacağı gibi transpirasyon metabolik enerjiye gereksinme duyulmadan pasif absorpsiyon ile bitkiye giren mineral tuzların taşınmalarında etkili olmaktadır. Kimi araştırmacılar pasif absorpsiyon ile bitkilerin dikkate değer miktarlara mineral tuz absorbe ettiklerini ileri sürmüşlerdir. Bu arada Petterson (1960) ve Lopubhinsky (1964) gibi araştırmacılar transpirasyon hızı ile bitkiler tarafından absorbe edilen iyon miktarları arasında önemli ve olumlu korelasyonun bulunduğunu saptamışlardır.

7.1.3.3. *Işık Enerjisinin Etkisinin Azaltılmasında Transpirasyonun İşlevi*

Transpirasyon sonucu buharlaşan her bir gram su ile bitki yapraklarından yaklaşık 600 kalorilik bir ısı uzaklaşmış olur. Bunun bir sonucu olarak bitkiler yüksek sıcaklıktan korundukları gibi bir ölçüde de serinlemiş olurlar.

Güneş ışığının doğrudan etkisi altında kalan bitki yaprakları ile fazla miktarda ışık enerjisi absorbe edilir. Herhangi bir yolla yitirilmedikçe ışık enerjisi ısı enerjisine dönüşerek bitkide sıcaklığın yükselmesine neden olur. Basit bir örnekle bu durum şu şekilde açıklanabilir: Normal olarak yazın güneşli bir günde ve doğrudan güneş ışığı altında bir santimetre kare yaprak alanına yaklaşık dakikada 1,3 g-cal bir ışık enerjisi düşer. Çeşitli etmenlerin etkisi altında değişmekle beraber belirtilen enerjinin aşağı yukarı % 50 si bitki yaprağı tarafından absorbe edilir ve kalanı yansıtılır. Fotosentez için kullanılan çok küçük miktardaki güneş enerjisi dikkate alınmazsa dakikada her bir santimetre kare yaprak alanında absorbe edilen enerji yaklaşık 0,65 g-cal dir. Bir santimetre kare yaprak alanının 0.020 g olduğu ve araştırma sonucu bulunmuş spesifik sıcaklığın da 0.879 g-cal ol-

duğu varsayılırsa bir dakikada yaprak sıcaklığı $\frac{0.65}{0.020 \times 0.879} =$ 36.97 °C olacaktır. Çoğunluk bitki protoplazmalarının 50 – 60 °C da yaşamlarını yitirdikleri anımsanırsa, yüksek sıcaklıkta hücre protoplazmasının yaşamını yitirmesine iki dakikalık bir süre yeterli olur. Ancak bitki sıcaklığı, olağanüstü durumlar dışında hiç bir zaman protoplazmanın yaşamını yitireceği düzeye çıkmaz. Çoğunlukla bitki sıcaklığı çevre sıcaklığına yakın bir sıcaklık gösterir. Bu kısa açıklamadan da anlaşılacağı gibi bitkide sıcaklığın yükselmesini önleyen etkin bir mekanizma vardır ve bu da transpirasyondur.

Yukarda da değinildiği gibi 20 °C'da 1 g suyun buhar haline getirilmesi için 584 g-cal'ye gereksinme vardır. Yaprak yüzeyinde absorbe edilen 0.65 g-cal lik güneş enerjisinin etkisini gidermek için 1 cm² yaprak yüzeyinde dakikada $\frac{0.65}{584} = 0.0011$ g suyun transpirasyon sonucu yitirilmesi gerekir. Bu miktar bir saatte 1 dm² yaprak yüzeyinde 0.0011 x 100 x 60 = 6.6g suyun transpirasyon sonucu yitirilmesine özdeştir. Kuşkusuz bu çok yüksek bir değerdir ve doğal koşullar altında olağan dışı hallerde bu miktar suyu bitkiler transpitasyonla yitirirler. Örnek olarak, verilen durum ile doğada çok az karşılaşılacağı akıldan çıkarılmamalıdır. Doğrudan yüksek güneş ışığının etkisi altında kalan bitkiler olanaklar elverdiği ölçüde transpirasyonla daha az su yitirme çabası ve düzeni içerisine girerler. Bu çabada başarılı olamayan bitkilerde, topraktan alınan suya oranla daha fazla suyun yitirilmesinden dolayı solma görülür ve daha ileri durumlarda bitkiler yaşamlarını yitirirler.

Yukardaki açıklamalardan da anlaşılacağı gibi transpirasyon çeşitli yönlerden bitkilere yarar sağlamakta ancak topraktan alınan su miktarından daha fazlası transpirasyonla yitirildiği zaman bitki yaşamını yitirme gibi büyük bir riskle karşılaşmaktadır.

7.1.4. Transpirasyona Etki Yapan Etmenler

Doğadaki bitkilerin buhar halinde su yitirmeleri (transpirasyonları) üzerine çeşitli etmenler etki yapmaktadır. Bu etmenler: (1). Bitkisel etmenler ve (2). Çevresel etmenler olmak üzere başlıca iki ana grup altında toplanabilir. Bitkisel etmenler adı altında bitki çeşidinin, yaprakların yüzey genişliklerinin ve yaprağın yapısının transpirasyon

üzerine etkileri incelenmiştir. Çevresel etmenler adı altında ise ışık, hava nemi, sıcaklık, rüzgar ve toprak suyunun yarayışlılığı incelenmiştir.

7.1.4.1. *Bitkisel Etmenler*

1. Bitki Çeşidi

Daha önce de değinildiği gibi özdeş koşullar altında yetiştirilen çeşitli bitkilerde transpirasyon çok önemli ayrımlılık göstermektedir. Üstüne üstlük bir bitkinin değişik organlarında da transpirasyon dikkati çekecek düzeyde ayrımlıdır (Çizelge 7–1 ve 7–2). Transpirasyonda görülen ayrımlılığa bitkiler arasındaki içsel fizyolojik ayrımlılıklar neden olduğu gibi yaprak hücrelerinin osmotik basınçlarında, hücre duvarları ile protoplazmanın şişme sığalarında (kapasitelerinde) ve gözeneklerin işlevlerinde ortaya çıkan ayrıcalıklar da neden olmaktadır. Çeşitli bitkilerin, özellikle yapraklarında görülen ve aşağıda daha geniş şekilde açıklanacak olan, yapısal ayrımlılıkları da özdeş koşullar altında yetiştirilen bitkilerden buhar halinde yiten su miktarının ayrımlı olmasına yol açmaktadır. Çeşitli bitkilerin anatomik yapılarındaki ayrımlılığın transpirasyonla olan ilişkisi henüz kesinkes belirlenememiştir. Bu arada yapısal önemli ayrımlılıklar gösteren ve transpirasyon oranları düşük olan kimi bitkilerin uygun koşullar altında transpirasyon oranlarının hızla arttığı saptanmıştır. Çeşitli tarla bitkileri üzerinde araştırmalar yapan Shantz ve Piemeisel (1927) özdeş koşullar altında yetiştirilen darı, sorgum ve mısır bitkilerinde buhar halinde yitirilen suyun en az olduğunu, belirtilen bitkilere oranla arpa, buğday, yulaf ve çavdarda yitirilen suyun iki kat ve baklagil bitkilerinde ise üç kat daha fazla olduğunu rapor etmişlerdir.

Bitkilerin çeşitli özellikleri arasında kök sistemlerindeki ayrımlılıklar da transpirasyonun ayrımlı olmasına önemli etki yapmaktadır. Özdeş koşullar altında yan yana yetiştirilen iki bitkiden derin kök sistemine sahip olanı, özellikle kurak dönemlerde, yüzeysel kök sistemine sahip olan bitkiye oranla buhar halinde daha fazla su yitirir. Bu durum derin köklü bitkinin toprağın derin katlarındaki sudan yararlanma olanağına sahip olması ile açıklanabilir.

Uygun koşullar altında yetiştirilen bitkilerde buhar halinde yitirilen su miktarını, su absorpsiyonu için etkili yüzeyinin büyüklük ve küçüklüğü asal olarak etkilemektedir. Parker (1949) yaptığı araştırmada kök / tepe yüzey genişliği oranı arttıkça buhar halinde yitirilen su miktarının da arttığını saptamıştır. Birim yaprak alanında

yitirilen su sorgum bitkisinde mısır bitkisine oranla daha fazla bulunmuştur. Bu durum Miller (1938) tarafından mısır bitkisine oranla sorgum bitkisinde sekonder kök gelişmesinin daha fazla olması ve dolayısıyla sorgum bitkisinin kökleri ile göreli olarak daha fazla suyu tepe organlarına göndermesiyle açıklanmıştır.

2. Yaprak Yüzey Genişliği

Kuramsal olarak yaprak yüzey genişliği arttıkça bitkilerde buhar şeklinde daha fazla su yitirilmektedir. Varsayım doğru olmakla beraber yaprak yüzey genişliği ile bitkilerin buhar şeklinde yitiridikleri su miktarları arasındaki ilişki her zaman beklenildiği şekilde olumlu bulunmamaktadır. O nedenle kimi küçük bitkilerde birim yaprak alanında buhar şeklinde yitirilen su miktarı büyük bitkilere oranla daha fazla olmaktadır. Çizelge 7–3 de görüldüğü gibi daha büyük olan olan mısır bitkisiyle buhar şeklinde yitirilen su miktarının daha fazla olmasına karşın, birim alanda yitirilen su miktarı küçük olan bitkide göreli olarak daha fazla bulunmuştur.

Çizelge 7–3. İki ayrımlı mısır bitkisinde yaprak yüzey genişliği ile ilgili olarak buhar şeklinde yitirilen su miktarları (Miller 1938)

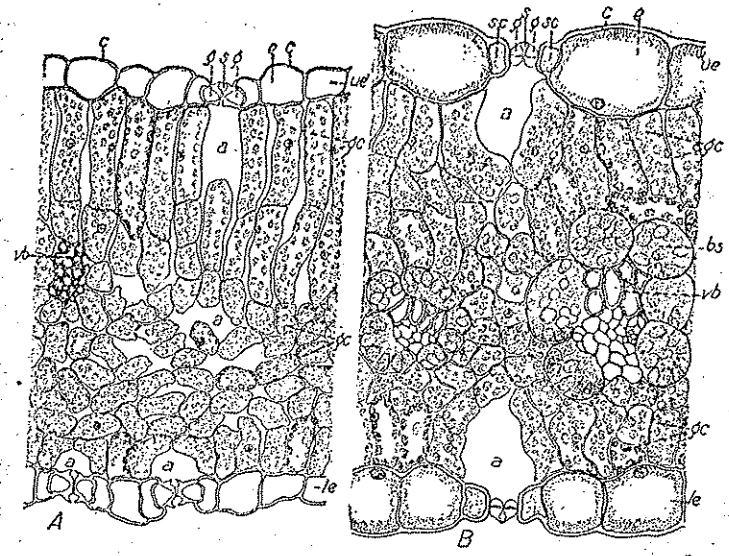
Bitki	Yaprak genişliği; cm²	6 saatte yitirilen su, g	Transpirasyon hızı, g / m²-saat
Mısır (Pride of saline)	14568	918	629
Mısır (Sherrod whide dent)	12989	784	723

Yaprakları koparılmak suretiyle yaprak yüzey genişliği azaltılan bitkilerde birim yaprak alanında buhar şeklinde yitirilen su miktarı artmaktadır. Nitekim Kelley (1932) budanmış çeşitli meyve ağaçlarında buhar şeklinde yitirilen toplam su miktarının budanmamış meyve ağaçlarına oranla daha az olmasına karşın budanmış ağaçlarda birim yaprak alanında yitirilen suyun daha fazla olduğunu saptamıştır. Bu durum budanmış meyve ağaçlarında kökler aracılığıyla sağlanan suyun daha az sayıdaki yapraklar tarafından kullanılması ve dolayısıyla birim yaprak alanında daha fazla suyun yitirilmesi ile açıklanabilir.

3. Yaprağın Yapısı

Bitkilerde suyun tamamına yakın bölümü yapraklardan buhar şeklinde yitirilir. O nedenle transpirasyonda işlevi olan en önemli bitki organı kuşkusuz yapraklardır. Kimi araştırmacıların "*Foliar transpirasyon*" olarak isimlendirdikleri yapraklardan buhar şeklinde suyun yitmesi çeşitli özellikleri yanında yaprağın dışsal ve içsel yapısı ile de yakından ilgilidir. Tüylerle ve mumlu maddelerle kaplanmış yapraklara sahip bitkilerde transpirasyon, göreli olarak daha az bulunmuştur. Yapraklarından tüyleri kazınan bitkilerde, gerek gölgede ve gerekse güneş altında, buhar şeklinde yitirilen su miktarının arttığına tanık olunmuştur.

Bitki yaprakları gereksinme duyulan gazların absorbe edilebilmesi ve suyun buhar şeklinde atmosfere verilebilmesine uygun düzende anatomik yapıya sahiptirler. Çeşitli bitkilerin yapraklarında dikkate değer yapısal ayrıcalıklar bulunmakla beraber (Şekil 7–4) buhar şeklinde su yitirilmesi ile ilgili belli öğeler genellikle çoğu bitkilerde bulunmaktadır.



Şekil 7–4. Yonca (A) ve Mısır (B) yapraklarının dikey kesiti. (a) Hava boşluğu, (ue) Üst epidermis, (le) Alt epidermis, (gc) Yeşil hücreler, (e) Epidermal hücre, (c) Kütin, (sc) Yardımcı hücreler, (g) Kapatma hücreleri ve (s) Gözenekler

Bir bitki yaprağı "*Epidermis*" adı verilen genellikle bir hücrenin kalınlığına özdeş bir tabaka ile kaplanmıştır. Epidermisin dış yüzü kısmen kalınlaşmış ve kütinleşmiş olup, bir ölçüde su buharı ve gazlara karşı daha az geçirgen bir durum almıştır. Yaprak epi-

dermisi gözenek *(sotoma ya da stomat)* adı verilen çok sayıda küçük delikçiklerle atmosfere açılmaktadır. Yaprağın mezofil ya da parankima dokusunda hücreler, aralarında geniş hava boşlukları oluşacak düzende ve gevşek bir şekilde dizilmişlerdir. Hemen hemen tüm mezofil hücreleri yaprakta hava boşluğu ile değinir durumdadır. Şekil 7–4 A da açık olarak görüldüğü gibi yaprağın alt yüzeyine doğru hücreler arası hava boşluğu çok daha fazla ve geniştir. Yaprakta hücreler arası boşlukları birbirleriyle ve en sonunda gözenek altındaki daha geniş boşlukla da birleşmek suretiyle her bir gözenek altında daha geniş bir boşluğu oluştururlar. Belirtilen bu hücreler arası boşluklar ise toplam yaprak hacminin %3–70'ni kaplamaktadır.

Bitkiler yaşamlarını sürdürdükleri koşullarda, bu koşullara uygun olarak, kimi yapısal değişiklikler gösterirler. Bu değişiklikler özellikle yapraklarda oluşur. Örneğin kserofit bitkilerde yaprakların kalın bir kütin tabakası ile kaplanmış olması yanında hücre duvarları kalın, palisad parankiması iyice gelişmiş, gözenekler olanaklar elverdiğince derine yerleşmiş ve yaprak tüylerle kaplanmış haldedir. Tüm bu özellikler bitkiden buharlaşarak suyun yitmesini büyük ölçüde önler. Bu durum özdeş koşullarda kurumağa bırakılan bir kserofit ve bir de mezofit bitki yaprağının kuruma aşaması izlendiğinde de açıkça görülebilir. Kuşkusuz mezofit bitki yaprağı kserofit bitki yaprağına oranla çok daha önce solma gösterecektir. Kserofit bitki yaprağını kaplayan kalın kütin tabakası etkili bir şekilde suyun yitmesini ve dolayısıyla solmayı önlemektedir. Kurak koşullar altında gözenekler kapanır ve bu durumda su yitmesi yalnızca kütikülar transpirasyon ile olur. Yeterli suyun sağlanması ile kserofit bitkilerde transpirasyon miktarının mezofit bitkilerdeki transpirasyon miktarından fazla olduğunu pek çok araştırma sonuçları göstermiştir. Bu durum mezofitik bitkilere göre kserofitik bitkilerin yapraklarında birim alanda fazla miktarda gözeneklerin bulunması ve gözeneklerin çok sık bir şekilde yerleşmiş olması ile açıklanabilir. Özdeş durum kuru ve nemli koşullarda yetiştirilen aynı bitkide de açıkca görülebilir. Kserofitik bitkilerde transpirasyon miktarının yüksek olmasına yol açan öteki etmen ise yaprak içinde hücreler arası buharlaşma yüzeyinin yüksek olmasıdır (Turrel 1944). Başka bir deyişle mezofitik bitkilere göre kserofitik bitkilerde yaprak içi atmosferine değinen hücrelerin dış yüzey genişliği göreli olarak daha fazladır. Burada unutulmaması gereken en önemli husus, gözenekler açık olduğu zaman kserofitik bitkilerde transpirasyon miktarının mezofitik bitkilere oranla karşılaştırılabilir derecede yüksek olduğudur. Kısaca kserofitik

bitkilerde gözeneklerden buhar şeklinde suyun yitmesi mezofitik bitkilere oranla çok daha fazladır.

Buraya değin verilen bilgilerden anlaşılacağı gibi bitkilerin yapraklarında bulunan gözeneklerin miktar ve durumları transpirasyonu önemli ölçüde etkilemektedir. Yaprak yapısında önemli yeri olan gözenekler ve işlevleri üzerinde aşağıda bilgi verilmiştir.

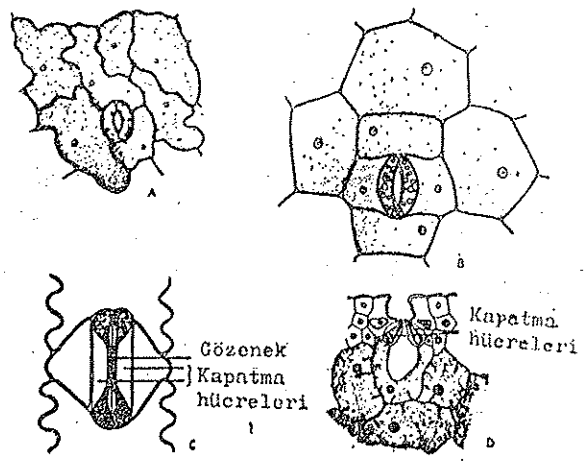
a) *Gözenekler (Stomalar) ve Yapıları*

Gözeneklerin gerektiğinde açılıp gerektiğinde kapanmaları olağanüstü değerde fizyolojik bir olaydır. Gözenekler açıldığında yaprağın hücreler arası boşluğunda bulunan oksijen, karbondioksit ve su buharı ile az da olsa öteki gazlar atmosferde bulunan gazlarla yer değiştirerek karşılıklı bir geçişme cereyan eder. Gözenekler kapandığı zaman çevreden yaprağa yapraktan çevreye gazın giriş ve çıkışı büyük ölçüde önlenir. Her ne kadar gözenekler bitkilerde gazların giriş ve çıkışlarını ayarlayan ana araç iseler de, yaprak epidermisi ile bunun üzerinde yer alan kütikül tabakası az da olsa bir miktar gazın bitkiye girip çıkmasına olanak sağlar.

Gözenekler bitkilerin epidermisinde bulunan olağanüstü küçük delikçiklerdir. Özel bir yapıya sahip olan gözenekler *"Kapatma hücresi"* (Guard cell) adı verilen iki özel epidermal hücreden oluşmuşlardır. Gözenekler, kök dışında bitkinin tüm organlarında bulunurlarsa da asal olarak yaprak epidermisinde yoğun bir şekilde yer almışlardır.

Bitkiden bitkiye gözeneklerin yapısında ayrıntıda önemli ayrımlılıklar görülürse de asal olarak gözenekler iki kapatma hücresi arasında olağan üstü küçük delikçiklerdir (Şekil 7–5). Kimi bitkilerde kapatma hücreleri aşağı yukarı böbrek ya da fasulye şeklindedir (Şekil 7–5 A). Yine bitkilerde kapatma hücreleri ile değinim halinde bulunan epidermis hücreleri öteki edidermis hücrelerinden ayrımlı bir şekil gösterirler ki bu hücrelere *"Yardımcı hücreler"* (Subsidiary cells) adı verilir (Şekil 7–5 B). Buğdaygillerde ve tek çenekli bitkilerde kapatma hücreleri dikkati çekecek derecede uzundur (Şekil 7–5 C). Buna karşın çamgillerde ve kimi öteki bitkilerde gözenekler epidermis içerisine gömülmüş durumdadır (Şekil 7–5 D). Öteki epidermal hücrelerden ayrımlı olarak kapatma hücreleri kloroplastları içerirler (Shaw 1954). Kapatma hücrelerinin stoplazma kapsamları epidermal hücrelerden çok fazladır. Shaw ve Maclachlan (1954)

az miktarlarda da olsa kapatma hücrelerinde fotosentezin cereyan ettiğini saptamışlardır.



Şekil 7–5. Gözeneklerin yapısı. (A) Ayçiçeği bitkisinde gözeneğin üstten gönüşü. (B) *Zebrina* bitkisinde gözeneğin üstten görünüşü. Kapatma hücrelerinin çevresinde dört arkadaş hücresi bulunuyor. (D) Avusturya çay yaprağındaki bir gözeneğin enine kesiti (Meyer ve Anderson 1968, s. 141)

Böbrek ya da fasulye şeklindeki kapatma hücrelerinin gözenek delikçiğine bakan çeperleri, epidermal hücrelere bakan çeperlerine oranla daha kalındır. Buğdaygillerde ise uzun olan kapatma hücrelerinin orta çeperleri kalın ve uçtaki çeperleri incedir (Şekil 7–5 C). Kapatma hücreleri çeperlerinin ayrımlı bir şekilde kalınlaşmış olması turgor durumuna geldikleri zaman gözenek delikçiklerinin açılmasına ve turgor durumu ortadan kalkınca da kapanmasına yarar. Turgor durumuna geçince kapatma hücrelerinin çeperleri gerilir. Bu gerilme ince çeperlerde daha fazla, kalın çeperlerde daha az olur. Böbrek ya da fasulye şeklindeki kapatma hücrelerinin iç çeperleri kalın olduğundan az gerilir, dıştaki ince çeperler fazlaca gerildiği için kalın çeperleri hücrenin içinde doğru çekerek konkav durumuna getirirler. Karşılıklı bulunan iki kapatma hücresinde cereyan eden bu olay sonunda gözeneğin ortasında elips şeklinde bir delikçik oluşur. Buğdaygillerde ise kapatma hücrelerinin uçlarındaki çeperler ince olduğu için şişerek karşılıklı iki hücre biribirinden ayrılır ve böylece ortada uzun, ince bir gözenek delikçiği oluşur (Şekil 7–5 C).

b) *Gözeneklerin Büyüklük ve Dağılışları*

Kapatma hücreleri arasında oluşan gözenek delikçikleri büyüklük yönünden bitkiden bitkiye ve hatta bitkinin bir organından ötekine büyük ayrımlılık gösterir. Gözenek delikçikleri mikronla ölçülecek kadar küçüktürler (Çizelge 7–4). Çizelgenin incelenmesinden de anlaşılacağı gibi her bir santimetre kare alanda bulunan gözenek sayıları da bitkiden bitkiye büyük ayrımlılık göstermektedir. Gözenekler yaprakların yukarı epidermislerine oranla alt epidermislerinde daha yoğun bulunmaktadır.

Çizelge 7–4. Kimi bitkilerde gözeneklerin büyüklük ve dağılışları

Bitkiler	1 cm² de ortalama gözenek sayısı		Tam açılmış epidermis gözeneklerinin büyüklüğü, (uzunluk x genişlik)
	Üst epidermis	Alt epidermis	
Ayçiçeği *(Hallanthus annuus)*	8500	15600	22 x 8 μ
Buğday *(Triticum sativum)*	3300	1400	38 x 7 μ
Bezelye *(Pisum sativum)*	10100	21600	
Domates *(Lycopersicon esculentum)*	1200	13000	13 x 5 μ
Fasulye *(Phaseolus vulgaris)*	4000	28100	7 x 3 μ
Lahana *(Brassica oleracea)*	14100	22600	
Mısır *(Zea mais)*	5200	6800	19 x 5 μ
Patates *(Solanum tuberosum)*	5100	16100	
Yonca *(Medicago sativa)*	16900	13800	
Yulaf *(Avena sativa)*	2500	2300	38 x 8 μ
Ceviz *(Juglans nigra)*	0	46100	
Dut *(Morus alba)*	0	48000	
Elma *(Pyrus molus var.)*	0	29400	
Kara kavak *(Populus nigra)*	2000	11500	
Şeftali *(Prunus persica var.)*	0	22500	

Gözenek delikçikleri gaz moleküllerine göre olağanüstü büyüklüktedirler. O nedenle gaz molekülleri gözeneklerden kolaylıkla difüzyon eder. Gözenek delikçikleri aşağı yukarı 1 μ büyüklüktedir. Bir su molekülünün belirlenen büyüklüğü ise 0.000454μ kadardır. Şu duruma göre 2000 su molekülü yan yana geldiği zaman ancak bir gözenek delikçiği kadar büyüklük gösterir. Karbondioksit ve oksijen gazlarının molekül büyüklükleri de su moleküllerinden biraz daha büyüktür.

Genel olarak bitkilerin her bir santimetre kare yaprak epidermislerinde bir kaç binden başlayarak yüzbinlere ulaşan sayıda göze-

nek bulunur. Gözenek sayısı üzerine bitki türü ile bitkinin içinde bulunduğu çevre koşulları önemli etki yapar. Orta boy bir mısır bitkisinde 140–240 milyon gözenek bulunduğu hesap edilmiştir.

Transpirasyon miktarı ile gerek gözenek delikçiklerinin büyüklükleri ve gerekse bitkilerde gözeneklerin dağılışları arasında dikkate değer bir korelasyon bulunamamıştır. O nedenle bitkilerden buhar şeklinde yiten su miktarı üzerine başka etmenlerin daha fazla etkili olduğu sonucuna varılmıştır.

c) *Gözeneklerden Gazların Difüzyon İlkeleri*

Bitkilerde hücreler arası boşluklarla atmosfer arasındaki gaz alış verişi temelde gözenekler aracılığıyla olduğu için gözeneklerin difüzyon sığaları üzerinde durulması gerekli önemli bir husustur. Su buharının gözeneklerden difüzyonunu etkileyen fiziksel etmenler ise transpirasyonun cerayanında olağanüstü öneme sahiptir.

Bitkilerde su buharının asal olarak difüzyon ettiği gözenekler toplam yaprak alanının yalnızca % 1–3 ünü oluşturmaktadır. Kramer'e (1959) göre açıkta bulunan birim su yüzeyinden buhar halinde yiten su miktarına göre gözeneklere sahip aynı yüzeyden difüzyon yolu ile buhar halinde yiten su miktarı % 50 daha fazladır. Bu duruma göre aynı alana sahip açık yüzeylere oranla gözeneklerden buhar halinde yiten su miktarı çok daha fazladır. Nitekim 1900 yıllarında yapılan araştırmalarda küçük dairesel delikçiklerden difüzyon eden gaz miktarının asal olarak delikçiğin kapladığı alana değil delikçiğin çapına bağlı olduğu saptanmıştır.

Buhar halinde yiten su miktarı ile delikçiğin çapı arasındaki ilişkiyi araştıran Sayre'nin (1926) araştırma sonuçları Çizelge 7–5 de verilmiştir. Çizelgenin incelenmesinden anlaşılacağı gibi en küçük delikçiğin kapladığı alan (0.01) en büyük delikçiğin kapladığı alanın (1.00) % 1'i kadar iken en küçük delikçiğin çapı (0.13) en büyük delikçiğin çapının (1.00) % 13'ü kadardır. En küçük delikten buhar halinde yiten su miktarı ise en büyük delikten yiten su miktarının % 14'ü kadardır. Buradan da açıkça anlaşılacağı gibi delikçiklerden buhar halinde yiten su miktarı delikçikerin kapladığı alan ile değil çapları ile ilişkilidir.

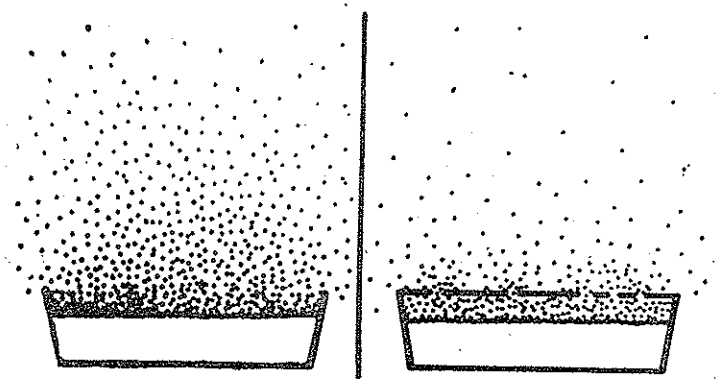
Yukarda ana hatlarıyla açıklanan deneme sonuçlarından iki husus açıklıkla ortaya çıkmaktadır. Bunlar: (1). Belirli bir zaman içerisinde küçük delikçiklerden su buharı difüzyonu delikçiklerin alanı

Çizelge 7–5. Özdeş koşullarda delikçik çapı ile buhar halinde yiten su miktarı arasındaki ilişki

Delikçik	Delikçiğin çapı, mm	Buhar halinde yiten su miktarı, g	Yiten göreli su miktarı	Delikçiklerin göreli alanları	Delikçiklerin göreli çapları
1	2.64	2.655	1.00	1.00	1.00
2	1.60	1.583	0.59	0.37	0.61
3	0.95	0.928	0.35	0.13	0.36
4	0.81	0.762	0.29	0.09	0.31
5	0.48	0.455	0.17	0.03	0.18
6	0.35	0.364	0.14	0.01	0.13

ile değil çapları ile orantılıdır (Çizelge 7–5 in son iki sütunu) ve (2). Delikçiklerin çapaları küçüldükçe, birim alandan difüzyon ile yiten su buharı daha fazla olmaktadır. Çünkü delikçik çapının küçülmesiyle, alan büyük ölçüde azalırken, delikçik çevresindeki azalma göreli olarak daha küçük düzeyde kalmaktadır. Örneğin 2 numaralı delikçiğin 1 numaralı delikçiğin % 37'si olduğu halde bunun çevresi 1 numaralı delikçiğin çevresinin % 61'i kadardır. Yiten su miktarı ise 1 numaralı delikçiğin % 37'si kadar değil % 59'u kadardır (Çizelge 7–5).

Açıkta bulunan birim su yüzeyinden buhar halinde yiten su miktarının gözeneklere sahip aynı yüzeyden buhar halinde yiten su miktarından daha az bulunması, buharlaşmanın su yüzeyinden atmosfere doğru yalın bir difüzyon olayı olması nedeniyle daha iyi anlaşılabilir. Öteki tüm etkenler aynı olmak koşuluyla difüzyon miktarı su potansiyeli gradientinin büyük ya da küçüklüğüyle yakından ilgilidir, Açıkta bulunan su yüzeyinden buharlaşan su molekülleri, su yüzeyinin hemen üzerinde göreli olarak yoğun şekilde bulunan su molekülleri örtüsünün bir parçası durumundadır. O nedenle açıkta bulunan su yüzeyinden atmosfere doğru konsantrasyon gradienti büyük değildir. Buna karşın küçük delikçiklerden su molekülleri delikçiğin çevresinde daha fazla olmak üzere kolaylıkla difüzyon ederek atmosferde istenilen yöne doğru daha kolaylıkla hareket ederler (Şekil 7–6). Çünkü delikçikten atmosfere doğru konsantrasyon gradienti açıkta bulunan su yüzeyinden atmosfere doğru olan konsantrasyon gradientine göre çok daha büyüktür. Ancak küçük delikçikler birbirine çok yakın bulunacak olursa birinin sahip olduğu "*Difüzyon sınırı*" ötekininki ile çakışacağı için buhar halinde yiten su miktarı üzerine delikçiklerin yukarda açıklanan olumlu etkileri bir ölçüde azalacak ya da ortadan kalkacaktır.



Şekil 7-6. Açık su yüzeyinden ve küçük delikçiklerden buharlaşmanın şematik görünümü

Önceleri oldukça büyük delikçiklerin tek tek ele alınması suretiyle yapılan araştırmalar, yukarda da açıklandığı gibi, delikçiklerden difüzyon eden su miktarının delikçiğin alanına göre delikçik çevresi ile daha yakından ilişkili olduğunu göstermiştir. Ancak gerçek bitki yaprağı kullanılmak suretiyle son yapılan araştırmalar biribirlerine çok yakın bir yerleşim içerisinde olan gözeneklerin difüzyon sınırlarının biribirleri üzerine çakışmaları nedeniyle buhar halinde yiten su miktarının yaprakta gözeneklerin sahip olduğu toplam alan ile çok yakın uyum içerisinde olduğunu göstermiştir. Gözenekler açık olduğu sürece buhar şeklinde yiten su miktarı gözeneklerin kapladığı toplam alan ile ilişkili olarak artmıştır. Gözeneklerden atmosfere doğru difüzyon gradientinin olağanüstü büyük olması nedeniyle gözeneklerden buhar şeklinde suyun yitmesi de çok hızlı olmaktadır.

d) *Gözeneklerin Açılıp Kapanmaları ve Bunu Etkileyen Etmenler*

Yapılan çeşitli araştırmalar gözeneklerin açılıp kapanmalarının, kapatma hücrelerinde osmotik basıncın azalıp çoğalmasıyla doğrudan ilişkili olduğunu göstermiştir. Osmotik basınçtaki değişiklikler difüzyon basıncında da değişikliklere yol açarak suyun kapatma hücrelerinden içeri ve dışarı doğru hareketine neden olur. Kapatma hücreleri su aldıkça turgor durumuna geçer ve suyu yitirdikçe de pörsürler. Kapatma hücreleri su alıp turgora geçince gözenekler açılır, kapatma hücreleri su yitirip pörsüdükçe gözenekler kapanırlar.

Kapatma hücreleriyle çevrelerindeki mezofil ve epidermal hücreleri arasında görülen su hareketi sonucu gözenekler duruma göre açılıp kapanırlar. Kapatma hücrelerinde osmotik basıncın artması komşu hücrelerinden kapatma hücrelerine doğru difüzyon basıncı gradientinde bir azalmaya ve dolayısıyla komşu hücrelerden kapatma hücrelerine doğru suyun hareketine yol açar. Böylece kapatma hücreleri turgor haline geçerek gözenekler açılır. Öte yandan kapatma hücrelerinde osmotik basıncın düşmesi sonucu kapatma hücrelerinden komşu hücrelere doğru difüzyon basıncı gradientinde bir azalma görülür ve bunun sonucu olarak su, kapatma hücrelerinden komşu hücrelerine doğru hareket eder. Su yitiren kapatma hücreleri ise büzülür ve gözenekler kapanır.

Gözeneklerin açılıp kapanmalarına asal olarak üç etken etki yapar. Bunlar: ışık, yaprağın su kapsamı ve sıcaklıktır.

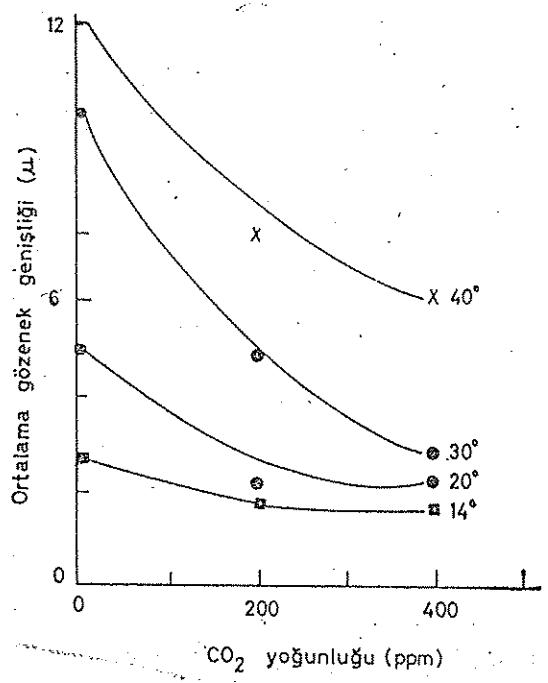
Işık: Genel olarak ışık altında bir bitki yaprağının gözenekleri açık durumdadır. Öteki koşullar uygun olduğu sürece ışık altında gözenekler açık durumlarını sürdürürler. Karanlıkta ise gözenekler kapanırlar. En yüksek düzeyde gözenek açılmasını sağlayan ışık miktarı bitkiden bitkiye değişirse de bu miktar fotosentez için gereksinme duyulan ışık miktarının çok altındadır. Zelitch'e (1961) göre tütün bitkisi yapraklarındaki gözenekler 250 mumluk ışık altında en yüksek düzeyde açılma göstèrdikleri halde fotosentez için çok daha fazla miktarda ışığa gereksinme bulunmaktadır. Buğday bitkisinde stoma açıklığına ışığın etkisini araştıran Katkat (1983) 500 $W.m^{-2}$ ışık yoğunluğu altında normal hava koşullarındaki stoma açıklığı yüz kabul edildiğinde 250 $W.m^{-2}$ de % 49.6; 100 $W.m^{-2}$ de % 36.8; 50 $W.m^{-2}$ de % 29.9 ve 10 $W.m^{-2}$ de % 17.1 oranında açılma olduğunu saptamıştır. Buradan da görüldüğü gibi ışık yoğunluğu 250 $W.m^{-2}$ den 500 $W.m^{-2}$ ye artırıldığında stoma açıklığı da iki kat artmıştır.

Gözeneklerin açılıp kapanmaları üzerine ışık dalga boylarının etkileri de bir ölçüde ayrımlıdır. Örneğin kırmızı ya da mor ötesi ışık spektrumunda gözenekler açılma göstermedikleri halde kırmızı ve mavi ışık spektrumunda gözenekler en yüksek düzeyde açılma gösterirler. Genel olarak bitkilerde gözenekler, görülebilen ışık spektrumunda açılmaktadır. Gözenekler ışıklandırmanın ortadan kalkması sonucu giderek kapanırlar.

Gözeneklerin kapanıp açılmalarına ışığın nasıl etki yaptığı üzerindeki tartışmalar zamanımızda da sürmektedir. Bu konuda çeşitli

kuramlar ileri sürülmüş ise de "*Karbondioksit ve pH kuramı ile Osmotik kuram*" göreli olarak en fazla kabul görmüştür. Kuşkusuz bu olgu öteki kuramların geçerliliğini tümü ile ortadan kaldırmamaktadır. Anılan kuramlar asal olarak kapatma hücrelerindeki nişastanın suda çözülebilir şekere, şekerin de nişastaya dönüşmesi ilkesine dayanır.

Gündüz güneş ışığı altında kapatma hücrelerine giren CO_2, bu hücrelerde bulunan kloroplastlarda fotosentezde kullanıldığı için birikmez. Akşam güneş batınca kapatma hücrelerine giren CO_2 ışıksızlık nedeniyle fotosentezde kullanılamadığı için giderek birikir. Artan CO_2 konsantrasyonu da gözeneklerin bir ölçüde kapanmalarına doğrudan neden olmaktadır (Şekil 7–7).



Şekil 7–7. Değişik sıcaklıklarda karbondioksit yoğunluğunun mısır yaprağında gözeneklerin kapsanmaları üzerine etkileri (Zelitch 1963)

Güneş battıktan sonra kapatma hücrelerinde CO_2 yoğunluğu bir yandan artarken, öte yandan suda çözünen karbondioksit karbonik asidi (H_2CO_3) oluşturur. Az da olsa iyonize olan karbonik asit ($H_2CO_3 \rightleftarrows 2H^+ + CO_3^{2-}$) kapatma hücrelerindeki pH'nın 5 e değin

düşmesine yol açar. Kapatma hücrelerinde pH'nın asit yöne dönüşümünü hücrede bulunan fosforilas enzimini etkiler. Bu enzim asit ortamda suda çözülür haldeki şekerleri suda çözülmeyen nişastaya, formülde gösterildiği gibi dönüştürür.

$$\text{Glikoz-1-fosfat} \xrightarrow[pH = 5]{\text{Fosforilas}} \text{Nişasta} + \text{Fosfat}$$

Suda çözülmez haldeki nişastanın kapatma hücrelerinde birikmesi osmotik basıncın giderek düşmesine neden olur. Osmotik basıncı düşen kapatma hücreleri osmotik basıncı yüksek olan arkadaş ve epidermis hücrelerine su vererek plazmoliz durumuna geçer ve gözenekler kapanır. Fosforilas enzimi kapatma hücrelerinin kloroplastlarında bulunur. Arkadaş ve epidermis hücreleri kloroplastlara sahip olmadıkları için fosforilas enzimini de içermezler. O nedenle arkadaş ve epidermis hücrelerinde gündüz fotosentez sonucu yapılan ve mezofil hücrelerinden epidermis ve arkadaş hücrelerine geçen glikoz nişastaya dönüşmez. Şekerler de suda çözüldükleri için bu hücrelerin osmotik basınçlarında CO_2 ve pH'dan dolayı bir değişme görülmez. Dolayısıyla arkadaş hücrelerinin ve epidermis hücrelerinin osmotik basınçları kapatma hücrelerinin osmotik basınçlarına göre yüksek kalır. Bu nedenle karanlık koşullarda su, osmos yoluyla kapatma hücrelerinden çevredeki hücrelere geçerek gözenekler kapanır ve bütün gece gözenekler kapalı kalır.

Sabah güneşin doğmasıyla, bir gün önce kapatma hücrelerine girmiş olan CO_2, bu hücrelerdeki klorofil sayesinde hemen fotosentezde kullanılır. Kapatma hücrelerinin pH'ları giderek 7 ye yükselir. Kapatma hücrelerinde bulunan fosforilas enzimi nötr ortamda nişastayı aşağıda formüle edildiği gibi suda çözülebilir şekere dönüştürür.

$$\text{Nişasta} + \text{İnorganik fosfat} \xrightarrow[pH = 7]{\text{Fosforilas}} \text{Glikoz-1-Fosfat}$$

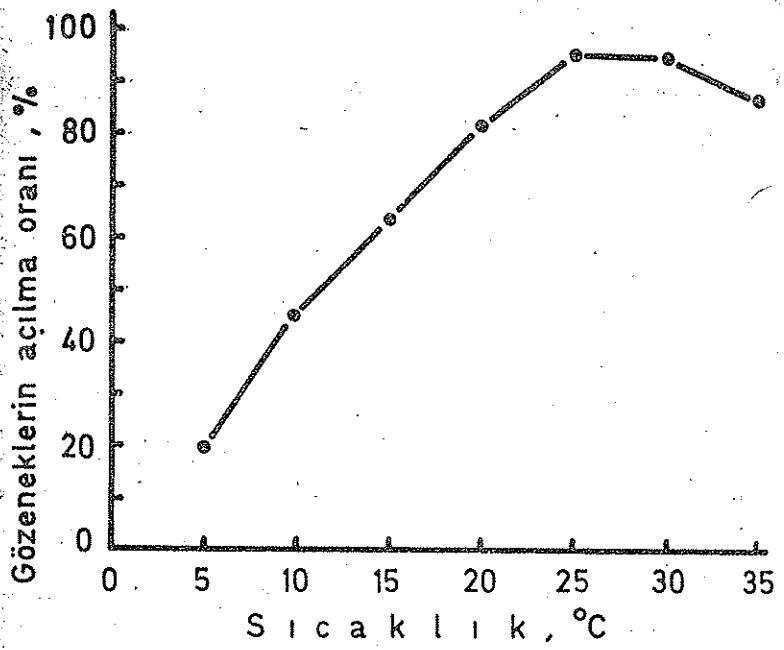
Steward'a (1964) göre kapatma hücrelerinin osmotik basınçlarındaki değişiklik glikoz-1-fosfatın glikoz ve inorganik fosfata dönüşmesine bağlıdır. Şekerler de suda kolay çözüldükleri için kapatma hücrelerinin osmotik basınçları sürekli artarak arkadaş ve epidermis hücrelerinin osmotik basınçları düzeyine ulaşır. Kapatma hücrelerine

önceki geceden giren CO_2'de fotosentezde kullanılarak şekere dönüşür. Bu şeker, fosforilas enzimi ile nişastadan dönüşen şekere eklenince kapatma hücrelerinin osmotik basınçları daha da artar. Çevredeki hücrelerden su alarak turgora uğrayan kapatma hücreleri ise gözeneklerin açılmalarını sağlarlar. Bu açılış, kapatma hücreleri ile arkadaş hücreleri arasındaki osmotik basınç farkı yüksek olmadığı için fazla değildir. Güneşin yükselmesiyle ve gözeneklerin az da olsa açılmasıyla kapatma hücrelerine yeniden giren CO_2 ile fotosentez artarken suda çözülebilir daha fazla şeker oluşur. Kapatma hücrelerinde şekerin artması, osmotik basıncın artmasına ve bu hücrelerin daha fazla su almasına, dolayısıyla gözeneklerin daha fazla açılmasına neden olur.

Yaprağın su kapsamı: Güneşli, açık ve sıcak günlerde bitkilerde içsel su noksanlığı çok sık oluşur. Bu durum eşit düzeyde olmamakla beraber hücrelerde su miktarının azalmasına yol açar. Yaprak hücrelerinde su miktarının azalması çoğu kez gözle görülmemesine karşın "*Incipient wilting*" adı verilen solmaya yol açar. Böyle hallerde osmos yoluyla sularını bitişik hücrelere veren kapatma hücreleri, turgor durumlarını yitirirler. Su kapsamları azalan ve turgor basınçları düşen kapatma hücreleri gözeneklerin giderek kapanmasına neden olurlar. Öte yandan kapatma hücrelerinde su kapsamının azalması, hücre suyu pH'sının düşmesine de neden olmakta, dolayısıyla suda çözülebilir şekerlerin nişastaya dönüşmelerine yol açmaktadır. Yukarda da açıklandığı gibi düşük pH'da nişastanın oluşması kapatma hücrelerinde osmotik basıncın azalmasına dolayısıyla bitişik epidermal hücrelere doğru suyun hareketine yol açılır. Bunun sonucu olarak uygun ışık ve sıcaklık koşullarında bile bulunulsa yapraklarda su noksanlığı nedeniyle gözenekler kapanmaktadır.

Çeşitli araştırmacılar (Harrison ve Walton 1975, Harrison ve Saunders 1975, Wright ve Hiron 1972) su stresine giren bitkilerin yapraklarında absisik asidin (ABA) biriktiğini saptamışlardır. Bitki yapraklarına uygulanan ABA'nın stomaların kapanmasına yol açtığı görülmüştür. Su stresi gösteren bitkilerde stomaların kapanıp açılmalarında bir fitohormon olan ABA'nın önemli görev yaptığına inanılmaktadır. Ancak ABA'nın stomaların açılıp kapanmaları üzerindeki ayarlayıcı işlevini nasıl ve ne şekilde yaptığı henüz açıklığa kavuşturulamamıştır.

Sıcaklık: Öteki etkenler aynı kalmak koşuluyla belli düzeyedek sıcaklık arttıkça bitkilerde gözenekler açılmaktadır. Değişik bitkiler üzerinde araştırmalar yapan Wilson (1948) 0°C'dan aşağı sıcaklıkta gözeneklerin sürekli ışık altında bile kapalı kaldığını saptamıştır. Sıcaklık arttıkça deneme bitkilerinde gözeneklerin açıldıkları saptanmıştır. Fakat gözeneklerde açılma belli sıcaklıktan sonra tekrar azalmıştır. Şekil 7–8 den görüldüğü gibi pamuk bitkisinde gözeneklerdeki açılma oranı 30°C'dan sonra azalmaktadır.



Şekil 7–8. Değişmeyen ışık altında pamuk bitkisi yaprağında gözeneklerin açılmaları üzerine sıcaklığın etkisi (Wilson 1948)

7.1.4.2. *Çevresel Etmenler*

Bitkilerden ya da bir bitkinin herhangi bir yaprağından buhar şeklinde yiten su miktarı günden güne, saatten saate ve hatta dakikadan dakikaya çevresel etmenlerin etkisi altında değişiklik gösterir. Buhar şeklinde yitirilen su miktarı (transpirasyon) üzerine etki yapan çevresel etmenler üzerinde aşağıda kısaca bilgi verilmiştir.

1. Işık:

Çevresel etmenler içerisinde ışık, asal olarak gözeneklerin açılıp kapanmalarını etkilemek suretiyle, bitkiler tarafından suyun buhar halinde yitirilmesinde önemli yere sahiptir. Işıkta bırakılan

bitkilerde, daha önce de ayrıntılarıyla açıklandığı gibi, gözenekler açılacağı için buhar şeklinde yiten su miktarı artar. Karanlıkta da gözenekler kapandığı için buhar şeklinde yitirilen su miktarı önemli oranda azalır. Kuşkusuz öteki çevresel etmenlerin etkileri ışığın varlığı ile yakından ilgilidir.

2. Hava nemi:

Hava neminin buhar şeklinde yitirilen su miktarı üzerine etkisini açıklamadan önce havanın nem kapsamını anlatmak için kullanılan kimi sözcükleri gözden geçirmekte yarar vardır. Atmosferin nem durumunu açıklamak amacıyla çeşitli sözcükler kullanılmaktadır. Bunlardan biri *gerçek buhar basıncı* ve öteki *saturasyon buhar basıncı* sözcükleridir. Bilindiği gibi su buharı molekülleri, içerisinde de bulundukları kabın kenarlarına ve su tabakasının üzerine belli bir basınç oluştururlar. Buna *buhar basıncı* denmektedir. Buhar basıncı genellikle civa sütununun yüksekliği ile anlatılır. Örneğin 20 °C'da suyun saturasyon buhar basıncı 17.54 mm Hg şeklinde söylenir. Bunun anlamı 20 °C'da suyun saturasyon buhar basıncı 17.54 mm yükseklikteki civa sütununun basıncına eşdeğerdir. Bir sıvının saturasyon buhar basıncının buharlaşma yüzeyine bağlı olmadığı halde sıcaklık ile ilgili olarak arttığı anımsanmalıdır. Bu arada difüzyon ve buharlaşma oranları atmosferin buhar basıncı ile doğrudan ilgilidir.

Atmosfer nemini belirtmede en çok kullanılan sözcük ise *bağıl nem* sözcüğüdür. Bağıl nem atmosferin yüzde saturasyon derecesini göstermekte olup, atmosferin gerçek buhar basıncının aynı sıcaklıkta sature hale getirilen atmosferin buhar basıncına oranı ile bulunur. Örneğin 30 °C'da sature halde atmosferin buhar basıncı 31.82 mm Hg iken, bağıl nem miktarı % 100 dür. Eğer aynı sıcaklıkta bağıl nem miktarı % 50 ise, atmosferin buhar basıncı 15.91 mm Hg ve % 10 bağıl nem de ise buhar basıncı 3.18 mm Hg'dir.

Hava neminin transpirasyon üzerine etkisini açıklarken uygunluğu nedeniyle bağıl nem sözcüğü yerine *buhar basıncı* sözcüğünün kullanılması daha yerindedir. Çizelge 7–6 dan da görüldüğü gibi % 50 bağıl nem düzeyinde atmosferin buhar basıncı, sıcaklığa bağlı olarak civa sütunu yüksekliği yönünden çok değişik değerler göstermektedir. Örneğin % 50 bağıl nemde buhar basıncı 40 °C'da 27.66 mm iken 0 °C da 2.29 mm Hg dir. Belirtilen 0 °C ve 40 °C arasında buhar basıncı (27.66–2.29 =) 23.37 mm Hg'dir. Buna göre % 50 bağıl neme sahip atmosfer koşullarında suyun buharlaşması 0 °C'ya oranla 40 °C'da çok daha fazla olacaktır. Çünkü 40 °C'da *buhar basıncı gradienti*

(55.32–27.66 mm Hg) 20 °C dakika göre (4.58–2.29 mm Hg) çok daha fazladır.

Çizelge 7–6. Atmosferin değişik sıcaklık ve bağıl nem düzeylerinde buhar basınçları, mm Hg

Sıcaklık °C	Bağıl nem %									
	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100
0	0.46	0.92	1.37	1.83	2.29	2.75	3.21	3.66	3.66	4.58
10	0.92	1.84	2.76	3.68	4.60	5.53	6.45	7.37	8.29	9.21
20	1.75	3.51	5.26	7.02	8.77	10.52	12.28	14.03	15.79	17.54
30	3.18	6.36	9.55	12.73	15.91	19.09	22.27	25.46	28.64	31.82
40	5.53	11.06	16.60	22.13	27.66	33.19	38.72	44.25	49.79	55.32

Genellikle bir bitki yaprağının iç kesimindeki atmosferin tamamının ya da tamamına yakın kısmının sature halde olduğu düşünülür. Öte yandan dış çevredeki hava çoğunluk sature halde değildir. O nedenle bitkinin iç kesimindeki hava ile dışardaki hava arasında oldukça büyük bir buhar basıncı gradienti oluşur. Bunun sonucu olarak gözeneklerden su, yüksek buhar basınçına sahip bitkinin iç kısmından düşük buhar basıncına sahip atmosfere buhar şeklinde geçer. Buhar basıncı gradienti büyüdükçe buhar şeklinde yiten su miktarı da artar. Çizelgedeki atmosferin buhar basıncı durağan tutulursa, atmosfer sıcaklığını artırıp azaltmakla buhar basıncı gradienti de aynı şekilde artırılıp azaltılabilir. Yüksek sıcaklıkta çevredeki atmosferin su alma gücü artarken düşük sıcaklıkta su alma gücü azalmaktadır. Buna karşın bitki yaprağını hücreler arası havası yüksek ve düşük sıcaklıklarda değişmeden aşağı yukarı saturasyon noktasında kalmaktadır. Bu nedenle çevre atmosferinin nem kapsamı ya da buhar basıncı durağan tutulduğu zaman sıcaklık arttıkça buhar basıncı gradienti de artmaktadır.

Yukarda söylenenler bir örnek üzerinde daha iyi açıklanabilir. Çevre atmosferinin buhar basıncının 8.77 mm Hg olduğunu varsayalım. Bu, 20 °C sıcaklıkta % 50 bağıl neme özdeştir. Bitkinin sature halde olan hücreler arasındaki hava ise 20 °C'da 17.54 mm Hg buhar basıncına sahiptir. Çevre atmosferinin buhar basıncı 8.77 mm Hg'de tutulur ve hava sıcaklığı 10 °C'a düşürülür ya da 30 °C'a çıkarılırsa bitkinin içi ile dış atmosfer arasındaki buhar basıncı gradienti de aynı şekilde azalır ve artar (Çizelge 7–7). Çok az görülmekle beraber bitkinin hücreler arası havasının buhar basıncı çevre atmosferinin buhar basıncına eşit olursa, gözenekler açık dahi olsa buhar şeklinde su yitimi görülmez.

Çizelge 7–7. Buhar basıncı gradienti üzerine sıcaklığın etkisi

	Sıcaklık		
	10 °C	20 °C	30 °C
Bitkide hücreler arası havanın buhar basıncı mm Hg, (% 100 bağıl nem)	9.21	17.54	31.82
Çevre atmosferinde durağan tutulan buhar basıncı, mm Hg	8.77	8.77	8.77
Buhar basıncı farkı, mm Hg (Buhar basıncı gradienti)	0.44	8.77	23.05

3. Sıcaklık:

Öteki tüm etmenler aynı kalmak ve belli fizyolojik sınırlar içerisinde tutulmak koşuluyla sıcaklık arttıkça sürekli olarak buhar şeklinde yiten su miktarı artar. Bu durum sıcaklığın gözeneklerin açılıp kapanmaları ve buhar basıncı gradienti üzerine etkisiyle ortaya çıkmaktadır. Daha önce de açıklandığı gibi bitki gözenekleri genellikle sıcaklık 0 °C'a yaklaşırken kapanır ve 30 °C'a doğru tamamen açılır. Öte yandan sıcaklık artışı bitkide hücreler arası boşluklardaki hava ile çevre atmosferi arasındaki buhar basıncı gradientinin artmasına neden olmaktadır.

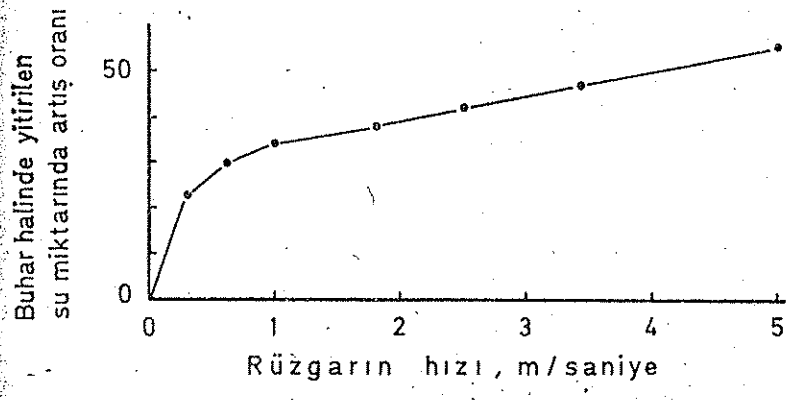
Çoğu kez atmosfer sıcaklığı ile yaprak sıcaklığı aynı kabul edilirse de bu gerçekten böyle değildir. Kramer (1959) yaptığı araştırmada meyve, gövde ve kalın yaprak gibi bitki organlarının kısa sürede hava sıcaklığından daha fazla sıcaklığa sahip olduklarını saptamıştır. Kuşkusuz bu durum su buharı basıncı gradientinin daha fazla olmasına ve dolayısıyla buhar şeklinde daha fazla suyun yitmesine neden olacaktır.

Sıcaklık, atmosferin su alma gücünü de artırır. Sıcaklık arttıkça aynı hacimdeki havayı doymuş hale getirebilmek için daha fazla suya gereksinme duyulur. Atmosfer sıcaklığının artması havanın su alma gücünü de artıracağı için yapraklardan buhar şeklinde su yitmesi de fazla olur.

4. Rüzgar:

Bitkiler tarafından yitirilen su miktarı üzerine rüzgarın önemli etkisi vardır ve bu etki bir ölçüde öteki çevre koşullarına bağlıdır. Genellikle belli bir sınıra kadar rüzgarın hızı artınca buhar şeklinde yitirilen su miktarı artmakta ve artış oranı giderek azalmaktadır

(Şekil 7–9). Rüzgarsız havalarda ve özellikle doğrudan güneşin etkisi altında bulunmayan bitki yapraklarının hemen üzerinde su buharı birikir. Bunun sonucu olarak gözeneklerden dışarı doğru buhar basıncı gradienti küçülür ve dolayısıyla buhar şeklinde yiten su miktarı azalır. Öte yandan rüzgar bitki yaprağının hemen üzerinden su buharı moleküllerini uzaklaştırarak, gözeneklerden dışarı doğru buhar basıncı gradientinin yükselmesine ve dolayısıyla buhar şeklinde yiten su miktarının artmasına neden olur. Esen rüzgar yalnızca yaprağın hemen üzerindeki nemli havayı sürükleyip yerine kuru havayı getirmekle de kalmaz, aynı zamanda yaprakları da hareket ettirdiği için buhar şeklinde yitirilen su miktarının fazla olmasına yol açar. Hafif fakat sürekli esen rüzgar ansızın çıkan ve güçlü esen rüzgara göre buhar şeklinde yiten su miktarını daha fazla artırmaktadır. Çünkü rüzgar ansızın çıktığı ve hızlı estiği zaman mezofil hücrelerinin odun borularından çekeceği su yeterli olmayacağı için gözenekler kapanır ve dolayısıyla buhar şeklinde yitirilen su miktarı azalır. Öte yandan rüzgar, yapraklarda önemli ölçüde serinletici etki yaparak gözeneklerden dışa doğru buhar basıncı gradientini düşürmek suretiyle, buhar şeklinde yitirilen su miktarının da az olmasına yol açar.



Şekil 7–9. *Chamaecyparis obusta* bitkisinde buhar şeklinde yitirilen su miktarı üzerine rüzgarın etkisi (Satoo 1962)

5. Toprak suyunun yarayışlılığı:

Toprakta yarayışlı şekilde yeterince suyun bulunması halinde yapraklara su kolayca geleceği için gözenekler açık kalır ve dolayısıyla buhar şeklinde yitirilen su miktarı artar. Öte yandan değişik nedenlerle bitki yeterince su alamazsa buhar şeklinde yitirilen su

miktarı da azalır. Bitkilerin su alımı üzerine etki yapan toprak etmenleri: (a) Toprakta yarayışlı su miktarı, (b) Toprak sıcaklığı, (c) Toprak havalanması ve (d) Toprak çözeltisinin mineral madde konsantrasyonudur.

Tüm bu etmenler bitkiler tarafından yitirilen su miktarı üzerine dolaylı etki yaparlar.

7.2. SIVI HALDE SU YİTMESİ (GUTASYON)

Domates bitkisinin yetiştirildiği saksı toprağına yeterince su verildikten sonra saksı cam fanusla kapatılacak olursa kısa süre sonra yaprak uçlarında su damlacıklarının biriktiği görülür (Şekil 7–10). Büyüyerek yere düşen su damlaları yerine yenileri gelir. İşte bitkilerin yapraklarından sıvı halde su yitirmeleri, "*Damlama*" (Gutasyon) olarak tanımlanmaktadır. Bu olay pek çok bitkilerde görülmekle beraber az da olsa kimi bitkilerde görülmez.



Şekil 7–10. Domates yapraklarında sıvı halde su yitmesi (Gutasyon)

Damlama olayı çoğunlukla su alımının hızlı ve buhar şeklinde yitirilen suyun az olduğu koşullarda ortaya çıkar. Damlama olayı yağışlı günlerde gecelerin ve sabahın erken saatlerinde olur. Yaprak kenarında ve ucunda damlama sonucu ortaya çıkan suya yanlış olarak çiğ denilmektedir. Çiğ yaprağın kenar ve ucunda değil üst yüzeyinde olur.

Yapraklarda damlama *hidatod* adı verilen delikçiklerden olmaktadır. Hidatod epidermis hücreleri arasındaki bir delikle bu deliğin altında genişçe bir odacıktan oluşmuştur. Odacığın çevresi ince çeperli ve gevşek yapılı epitel hücreleri ile kaplıdır. Gevşek yapılı epitel hücreleri arasında ksilem iletim borularının uçları bulunur. Hidatodlardan suyun damlalar şeklinde dışarıya çıkmasının nedeni ksilem iletim boruları içerisindeki suyun kohezyon ve adezyon güçlerinin etkisi ile ortaya çıkan ve kök basıncı denilen basınçtır. Toprakta yeterince su bulunduğu ve atmosferde nem düzeyi yüksek olduğu zaman ksilem iletim borularındaki su, hidatodun gevşek yapılı hücrelerinin arasından geçerek delikçiğin altındaki odacıkta toplanır ve sonra damlacıklar şeklinde dışarı çıkar.

Hidatodlardan damlalar şeklinde dışarı çıkan su arı su değildir. Bu suda çözülmüş halde fazla miktarda organik ve inorganik maddeler bulunur (Çizelge 7–8). Su damlacıkları kısa sürede buharlaşacak olursa içerisindeki çözülmüş maddeler yaprak yüzeyinde birikir. Biriken tuzlar çözülerek bitkiler tarafından yeniden alınırlar. Ancak konsantre olan bu tuzların kimi hallerde yapraklara zarar verdikleri de görülür.

Çizelge 7–8. Çavdar, arpa ve buğday bitkilerinde sıvı şekilde çıkarılan suyun kimyasal bileşimi, ppm (Goatley ve Lewis 1966)

Maddeler	Çavdar	Buğday	Arpa
P	1.1	0.7	2.3
K	18.0	27.0	30.0
Na	0.5	0.8	1.1
Ca	1.5	3.0	4.8
Mg	1.5	1.5	2.4
Mn	0.02	0.02	0.05
Fe	0.4	0.15	0.07
Cu	0.04	0.03	0.03
B	0.04	0.05	0.08
Zn	0.02	0.05	0.05
Mo	0.001	0.002	0.003
Al	0.06	0.08	0.09
PO_4	2.0	0.9	1.0
NO_3	1.0	1.0	1.0
NH_4	5.6	5.0	8.9
Arabinoz	2.5	5.6	4.1
Fruktoz	10.3	4.4	1.8
Galaktoz	10.3	7.6	4.0
Glikoz	18.7	2.6	38.7
Sakkaroz	3.8	4.9	0.0
pH	5.0	5.5	6.7

KAYNAKÇA

Barnett, N.M., and A.W. Naylor (1966). *Amino acid and protein metabolism in Bermuda grass during water streess.* Plant Physiol. 41: 1222.

Ferry, J.F., and H.S. Ward (1957). *Fundamentals of plant physiology.* The MacMillan Company, New York.

Goatley, J.L., and R.W. Lewis (1966). *Composition of guttation fluid from rye, wheat and barley seedling.* Plant Physiol. 41–373.

Harrison, M.A. and P.F. Saunders (1975). *The abscisic content of dormant birch buds.* Planta 123: 291–293.

Harrison, M.A. and D.C. Walton (1975). *Abscisic acid metabolism in water–stressed bean leaves.* Plant Physiol. 56: 250–253.

Katkat, A.V. (1983). *Buğday bitkisininde stoma açıklığının ayrımlı ışık yoğunluklarında porometre tekniği ile ölçülmesi.* Uludağ Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi 2 (1): 33–41.

Kelley, V.W. (1932). *The effect of prunning of excised shoods on the transpiration rate of some deciduous fruit species.* Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 29: 71.

Kramer, P.J. (1959). *Transpiration and the water economy of plants. in:* F.C. Stevard (Ed.), Plant Physiology. Academic Press, New York. 2–507.

Lopubhinsky, W. (1964). *Effect of water movement on ion movement into the xylem of tomato roots.* Plant Physiol. 38: 494.

Meyer, B.S. (1956). *The hydrodynamic system.* In: W. Ruhland (Ed). Encyclopedia of Plant Physiology. 3: 596.

Meyer, B.S. and D.B. Anderson (1968). *Plant Physiology.* 2 nd Ed. D. Van Nostrand Company, Inc. London.

Miller, L.C. (1938). *Plant Physiology.* Mc–Graw–Hill Book Co., New York.

Moller, C.M. (1947). *The effect of thinning age, and site of foliage, increment, and loss of dry matter.* Jour. Forestry, 45: 383.

Parker, J. (1949). *Effects of variations in the root–leaf ration on transpiration rate.* Plant Physiology. 24: 739.

Petterson, S. (1960). *Ion absorption in young sunflower plants. I. Uptake and transport mechanisms for sulphate.* Physiol. Plant. 13: 133.

Salisbury, F.B., and C. Ross (1969). *Plant Physiology.* Wadsworth Publishing Company, Inc., Belmont, California.

Satoo, T. (1962). *Wind, transpiration, and tree growth.* In: T.T. Kozlowski (Ed.). pp. 299. Ronald Press. New York.

Sayre, J.D. (1926). *Physiology of the stomata of Rumex petientia.* Ohio Jour. Sci. 26: 233.

Shaw, M. (1954). *Chloroplasts in the stomata of Allium cepa L.* New Physiologist. 53: 544.

Shaw, M., and G.A. Maclachlan (1954). *The physiology of stomata. I. Carbon dioxide fixation in guard cells.* Can. Jour. Botany 32: 784.

Shantz, H.L., and L.N. Piemeisel (1927). *The water requirement of plants at Akron.* Colorado Jour. Agr. Res., 34: 1093–1190.

Steward, F.C. (1964). *Plants at work.* Addison–Wesley Pubishing Co., Reading, Mass. U.S.A.

Turrel, F.M. (1944). *Correlation between internal surface and transpiration rate in mesomorphic and xeromorphic leaves grown under artifical light.* Botan. Gaz. 105: 413.

Wilson, C.C. (1948). *The effect of some environmental factors on the movements of guard cells.* Plant Physiol. 23: 5.

Winneberger, J.H. (1958). *Transpiration as a requirement for growth of land plants.* Physiol. Plant. 11: 56.

Wright, S.T.C., and R.W.P. Hiron (1972). *The accumulation of abscisic acid in plants during wilting and under other stress conditions.* In: D.J. Can, ed., Plant Growth Substances. New York, Springer –Verlag.

Zelitch, I. (1961). *Biochemical control of stomatal opening in leaves.* Proc. Natl. Acad. Sci. U.S. 47: 1423.

Zelitch, I. (1963). *The control and mechanisms of stomatal movement.* In: Stomata and water relations in plants (I. Zelitch Ed). Conneticut Agr. Exp. Sta., 664. New Haven. U.S.A.

8

BİTKİLERDE ORGANİK MADDE YAPIMI (FOTOSENTEZ)

8.1. FOTOSENTEZİN TANIMI, ÖNEMİ ve TARİHİ GELİŞİMİ

Öteki tüm canlılar gibi bitkiler de yaşamlarını sürdürebilmek için enerjiye gereksinme duyarlar. Gereksinme duyulan bu enerji bitkilerin kendi organlarında yaptıkları ya da dışardan aldıkları organik maddelerde depo edilmiş kimyasal gıda enerjisinden sağlanır. Organik maddelerde depo edilmiş kimyasal enerjinin asal kaynağı ise güneştir. Yeryüzüne güneşten olağanüstü fazla miktarda enerji gelir. Örneğin dünyanın 2–3 km² lik bir alanına her gün güneşten gelen enerji Hiroşima'da patlatılan atom bombasının enerjisine denktir. Tüm dünya yüzeyi dikkate alındığında dünyaya güneşten gelen enerji miktarının ne denli büyük olduğu kolayca anlaşılabilir.

Güneşten bir yılda yeryüzüne ulaşan enerji miktarının 5.5×10^{23} kilogram kalori olduğu tahmin edilmiştir. Buna göre her bir santimetre kare yüzeye yılda ulaşan enerji 100 bin kilokaloridir. Bunun aşağı yukarı 1 / 3 ü buharlaşma sonucu yiter ve geriye kalan 67 bin kilokalori fotosentezde kullanılır. Bu duruma göre yeryüzüne ulaşan güneş enerjisinin yaklaşık 1 / 2000'ni fotosentezde kullanılır.

Güneşin fiziksel enerjisi organik maddeler içerisinde kimyasal gıda enerjisine dönüştürülür. Bu iş, özel bir sentez ile olanaklıdır ve yalnızca yeşil bitkiler tarafından yapılır. Öteki canlılar yalnızca ısı enerjisine dönüşen bir bölüm güneş enerjisinden yararlanırlar. Yeşil bitkiler güneş enerjisi sayesinde havanın karbondioksidini indirgeyerek organik madde yaparlar ve fiziksel güneş enerjisini kimyasal gıda enerjisi haline dönüştürürler.

Canlıların dış ortamdan aldıkları inorganik maddelerden gelişmeleri için zorunlu olan organik maddeleri yapmalarına *Özümleme* (*Asimilasyon*) denir. Bu işi kendileri yapan ve başka bir canlıdan organik maddeye gereksinmesi olmayan canlılar "*Ototrof*" olarak tanımlanır. Tüm yeşil bitkiler bu yeteneğe sahiptir. Buna karşın inorganik maddelerden yararlanamayan ve yaşamları için gerekli tüm organik besin maddelerini dışardan almak zorunda olan canlılar "*Heterotrof*" olarak tanımlanır. Hemen hemen tüm hayvanların heterotrof olmalarına karşın bitkiler aleminde ototrofiye göre heterotrofiye daha az rastlanır. Bitkiler aleminde heterotrof olanlar yeşil olmayan yani klorofilsiz bitkilerdir. Ototrof canlılar belli bir enerjiden yararlanarak havadan aldıkları karbondioksidi indirgeyerek, kendileri için gerekli olan organik maddeleri yaparlar. Çok önemli olan bu olaya "*Karbondioksit özümlemesi*" adı verilir. Bu iş için gerekli olan enerji güneşten sağlanıyorsa olaya "*Fotosensez*" denir. Yeşil olan tüm bitkiler fotosentez yaparak yaşamlarını bağımsız şekilde sürdürürler.

Miktarları çok az olmakla beraber kimi canlılar yeşil renk maddesi içermelerine karşın sudan sağladıkları enerji ile karbondioksitten organik bileşikleri yapabilirler. Bu olaya "*Kemosentez*" adı verilir.

Klorofile sahip hücreler fotosentez sonucu ışık enerjisi karşısında karbondioksit ile suyu özümleyerek oksijeni bağımsız hale geçirmek suretiyle kimi karbonhidratları oluştururlar. Fotosentezde cereyan eden tepkime özet olarak şu şekilde formüle edilebilir:

$$6CO_2 + 12\,H_2O \xrightarrow[\text{Klorofilli hücre}]{\text{673 Kilokalori, Güneş enerjisi}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6\,H_2O$$

Her ne kadar fotosentez bu basit şekilde formüle edilebilirse de cereyan eden olaylar ve olayların cereyanında geçirilen aşamalar son derece karmaşıktır. Aynı zamanda fotosentez olayı formüle edilirken bir heksoz şeker olan karbonhidratların oluştuğu genellikle gösterilirse de bu fotosentezde oluşan ilk tepkime ürünü değildir. Aşağıda fotosentez anında oluşan ilk ürünler üzerinde ayrıntılı bilgi verilecektir.

Fotosentezde cereyan eden tepkimeler kimyasal yönden dikkate alınacak olursa fotosentez karbondioksit ile su arasında bir yükseltgenme-indirgenme tepkimesidir. Suda bulunan hidrojen atomlarının

karbondiokside taşınması nedeniyle fotosentezde kimyasal olarak karbondioksit indirgenir ve su yükseltgenir. Bu tepkime ancak enerji karşısında olacağı için enerjinin dışardan sağlanması zorunludur. Dışardan sağlanan bu enerji ışık enerjisidir.

Bitkilerin gereksinme duydukları tüm elementleri topraktan aldıklarına 18. yüzyılın başlarında genellikle inanılmıştı. Ancak 1827 yılında Hales bitkilerin kimi elementleri atmosferden aldıklarını ve bu işe bir ölçüde ışığın da yardımcı olduğunu öne sürmüştür. Bu zamanda havanın gaz halindeki çeşitli elementleri içerdiği henüz bilinmiyordu. Hayvanların nefes alıp vermeleri sonucu kirlenen havanın bitkiler tarafından temizlendiğini gören Joseph Priestley 1771 yılında oksijeni buldu. İngiltere'de çalışmalarını sürdürdüğü sırada Hollanda'lı fizikçi Jan Ingenhousz ise 1779 yılında havanın temizlenmesi için ışığın gerekli olduğunu saptadı. Aynı bilim adamı karanlıkta hayvanlar gibi bitkilerin de havayı kirlettiklerini ortaya koydu. Bu gözlem zehirlenmeyi önlemek amacıyla yatak odalarından geceleri çiçeklerin dışarı çıkarılması şeklindeki gereksiz bir öneriye de neden olmuştur.

1782 yılında Jean Senebier karanlıkta bitkiler ve hayvanlar tarafından oluşturulan zararlı gazın (karbondioksidin) ışık altında bitkiler tarafından oksijenin oluşturulmasını özendirdiğini saptadı. Böylece bu zamanda oksijen ile karbondioksidin her ikisinin de fotosentez işlevinde görev yaptığı belirlendi. Fotosentezin niceliğini ilk belirleyen Nicholas deSaussure fotosentezde suyun rol oynadığını 1804 yılında saptadı. Fotosentez yapan bitkilerde ağırlığın arttığını bulan araştırmacı, bu durumu bitkiler tarafından absorbe edilen karbondioksidin ağırlığının dışarıya verilen oksijenin ağırlığından daha fazla olduğuna ve bitkiler tarafından suyun alınmasına dayanarak açıkladı. Öte yanda deSaussure ışık altında fotosentez yapan bitkilerin karbondioksidi alıp oksijeni dışarı verdiklerini ve fotosentezde az da olsa suyun rolü bulunduğunu öne sürdü.

Fotosentez anında güneş enerjisinin kimyasal gıda enerjisine dönüşümü ile ilgili olarak 1842 de Robert Mayer tarafından ortaya atılan "*Enerjinin saklanması*" yasası bu konuda büyük bir adım olmuştur. Mayer biyolojik bir sistemde iş ve enerji ilişkilerini incelemiş gerek bitkiler ve gerekse hayvanlar tarafından kullanılan enerji kaynağının güneş enerjisi olduğunu ve ışık enerjisinin bitkiler tarafından absorbe edilerek fotosentez anında oluşan çeşitli tepkimelerde kimyasal enerjiye dönüştürüldüğünü ilk kez rapor etmiştir.

Mayer'in olağanüstü değer taşıyan görüş ve buluşlarına karşın 1905 yılına dek fotosentezin mekanizması ile ilgili pek çok nokta karanlıkta kalmıştır. Ancak bu zamanda Blackman isimli İngiliz bitki fizyologu, fotosentezin yalnızca fotokimyasal değil aynı zamanda biyokimyasal bir tepkime olduğunu ortaya koyarak, fotosentezin mekanizmasının anlaşılmasında büyük ölçüde yardımcı olmuştur. Bu gün bilindiği gibi fotokimyasal tepkime, yahut ışık tepkimesi, olağanüstü hızlı olup ışık enerjisine gereksinme göstermektedir. Buna karşın biyokimyasal tepkime, yahut karanlık tepkimesi, ışık enerjisine bağımlı olmayıp göreli olarak yavaş bir şekilde cereyan etmektedir. Bu nedenle Blackman'a göre fotosentezin miktarı karanlık tepkime miktarı ile sınırlandırılmışır. Fotosentezde oluşan ışık ve karanlık tepkimeleri aşağıda ayrıntılı bir şekilde açıklanmıştır.

Fotosentezin açıklanmasında Blackman'in katkısı büyük olmakla beraber fotosentezin ışık ve karanlık tepkimelerinin özellikleriyle ilgili olarak bilinenler yine de çok sınırlı kalmıştır. Ancak Blackmandan 32 yıl sonra bu konu aydınlığa kavuşturulabilmiştir.

1937 yılında Hill isimli İngiliz biyokimyacısı, izole edilmiş kloroplastların ışık, su ve uygun bir hidrojen akseptörü bulunması halinde ve karbondioksidin yokluğunda oksijen çıkardıklarını bulmuştur. Araştırmada potasyum ferr'oksalat gibi yapay bir hidrojen akseptörü kullanılmıştır. Öte yandan Hill bitki yapraklarının doğal olarak bir hidrojen akseptörüne de sahip olduklarını öne sürmüştür. Bu günkü bilgilerimize göre bu doğal hidrojen akseptörü *ferrodoksin*'dir. Hill'in araştırmalarının en önemli yanı, aşağıda formüle edildiği gibi, açığa çıkan oksijenin ışık tepkimesi ile ilgili olduğunun ve fotosentezde bu oksijenin karbondioksitten değil sudan oluştuğunun açıklıkla ortaya konulmuş olmasına olanak vermesidir.

$$2H_2O \longrightarrow O_2 + 4H^+ + 4e^-$$

Özet olarak denilebilir ki fotosentez ile ilgili olayların aydınlığa kavuşturulması üzerindeki çalışmalar çok uzun bir zamandan beri sürdürülmektedir. Ancak fotosentezin nasıl cereyan ettiği üzerinde sayısız araştırmalar yapılmış olmasına karşın bugün tam olarak aydınlatılmamış sorunlar bulunmaktadır. Fotosentez son derece karmaşık bir olaydır. Bu olayın iyi bir şekilde anlaşılabilmesi, sırasıyla olayda yer alan ve olayı oluşturan etmenlerle cereyan mekanizmanın bugünkü bilgilerin ışığı altında incelemenmesinde yarar vardır.

8.2. IŞIK ENERJİSİ

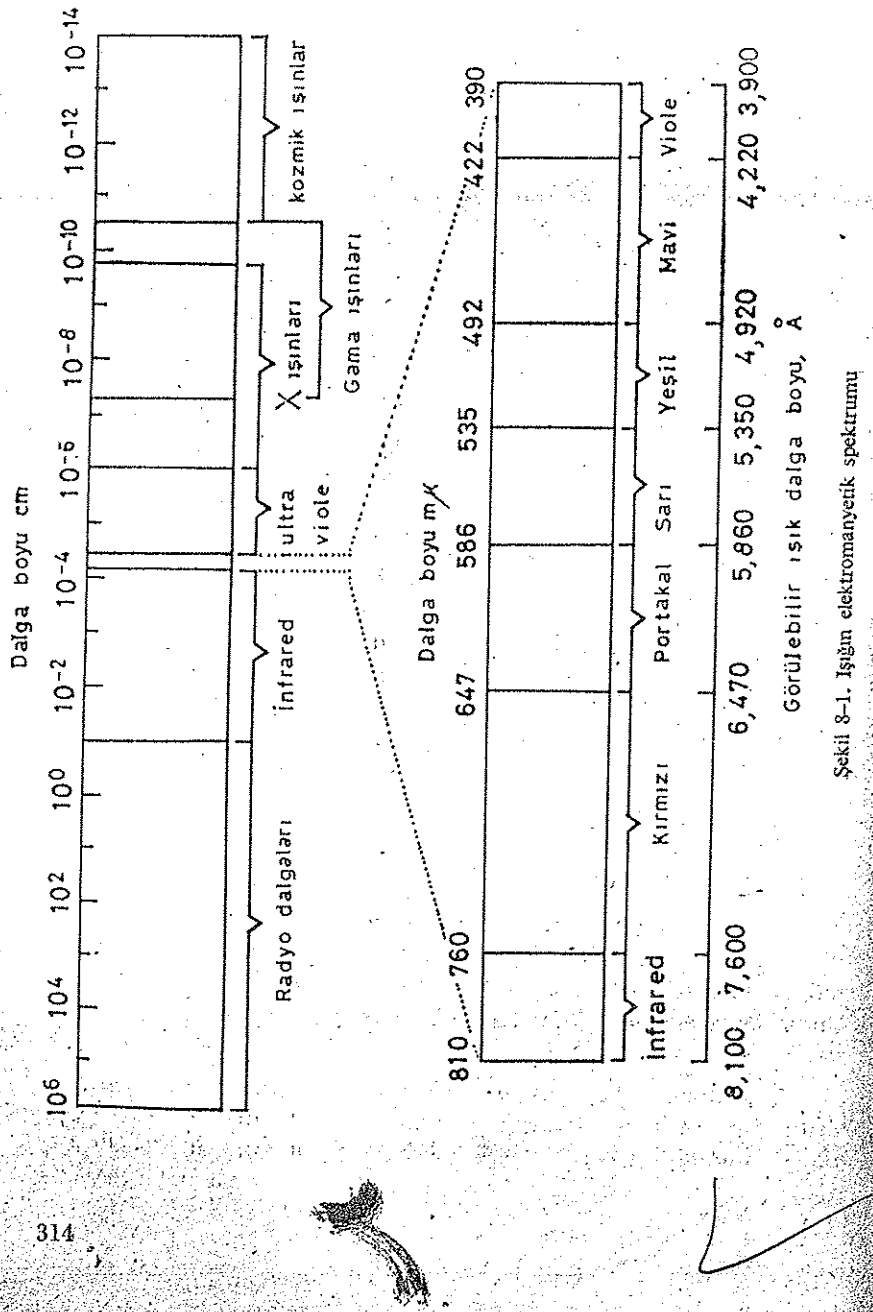
Daha önce de belirtildiği gibi fotosentez ışık enerjisi kullanılarak organik bileşiklerin yapılması işlevi olup, *foto* = ışık ve *sentez* = birleşim demektir. Buna göre Fotosentezin iyi bir şekilde anlaşılabilmesi için önce ışığın, güneş ışığının, fiziksel özelliklerinin yeterince bilinmesine gereksinme vardır.

Işık, ışıyan enerji (*radiant energy*) denilen enerji şeklinin görebildiğimiz küçük bir bölümüdür. Işık, güneşten dalgalar halinde yayılarak yeryüzüne gelir. Homojen olarak gördüğümüz güneş ışığı ya da herhangi bir kaynaktan oluşan beyaz ışık bir prizmadan geçirildiği zaman çeşitli renklere ayrılır. Güneş ışığının çeşitli renklerden oluştuğu ilk kez 1667 yılında Newton tarafından açıklanmıştır. Prizmadan geçen güneş ışığı görülebilir kırmızı, turuncu, sarı, yeşil, mavi–yeşil, mavi ve mor renklere ayrılır. Buna ışığın "*Elektromanyetik spektrumu*" denir. Prizmadan geçtikten sonra değişik renklerde görülen ışıklar ise çeşitli dalga boyuna sahiptirler. Dalga boyu biribiri ardınca gelen iki dalganın tepe noktaları arasındaki uzaklıktır. Dalga boyu bu dalganın taşıdığı enerji ile ters orantılıdır.

İnsanlar dalga boyları 390 mμ ile 760 mμ arasında değişen ışıkları görebilirler (Şekil 8–1). İnsan gözünün görebildiği ışık güneş ışığının çok küçük bir bölümünü oluşturur. Görülebilir ışığın dışında bulunan kırmızı ötesi ışınların dalga boyları 760 mμ ile 100000 mμ arasında değişir. Bundan sonra gelen radyo dalgalarının boyları 500 m yi geçer. Gözle görülen mor ışınlardan daha kısa dalga boylu ışınlar da gözle görülmezler. Bunlardan mor ötesi (ultraviyole) ışınların dalga boyu 10 mμ a dek düşer. X ışınlarının dalga boyu 0.01–10 mμ ve gama ışınlarınnki ise 0.0001–0.01 mμ arasında değişirken kozmik ışınların dalga boyu 0.0001 mμ dan daha azdır.

Işığın dalgalar halinde yayıldığı kuramı yanında, ışığın çok küçük parçacıklardan oluştuğu kuramı da kabul edilmektedir. Işığı oluşturan bu küçük parçacıklara "*foton*" (photon) denir. Hareket halinde olan fotonlar, uygun bir maddeye çarpınca, taşıdıkları enerjiyi çarptıkları elektrona aktarırlar ve böylece fotokimyasal bir tepkimeyi başlatırlar.

Bir fotonun oluşturduğu enerji birimine "*Kuantum*" (quantum) denir. Bu enerjinin miktarı ışığın dalga boyuna göre değişir. Dalga boyu kısaldıkça ışığın taşıdığı enerji de artar. Örneğin dalga boyu 100 mμ olan ultraviyole ışığının taşıdığı enerji, dalga boyu 400 mμ



Şekil 8-1. Işığın elektromanyetik spektrumu

olan mor ışığa göre 4 kuantum, dalga boyu 200 mμ olan kırmızı ötesi ışığa göre 8 kuantum daha fazladır.

Yukardaki kısa açıklamadan anlaşıldığı gibi ışık, biri dalgalar halinde yayılma ve öteki de zerreler halinde olmak üzere başlıca iki özelliğe sahip görülmektedir. Ancak belirlenen kimi olaylar ışığın dalgalar halinde yayıldığını ve kimi olaylar da ışığın küçük parçacıklar halinde bulunduğunu göstermektedir.

Işık ve öteki tüm ışıyan enerjiç eşitleri: (1). İntensite, (2). Nitelik, ve (3). Süre yönünden ayrılık gösterirler. İntensite birim zaman içerisinde birim alana gelen enerji miktarıdır. Enerji erg / cm² saniye, mikrowat / cm²– dakika ya da g-cal / cm²-dakika olarak ifade edilmektedir. Ilıman yörelerde yazın açık bir havada öğleyin güneş ışığı enerjisi 1.2–1.5 g cal / cm²–dakikadır. Işığın intensitesi ile parlaklığı aynı şey değildir. Parlaklık gözümüzde görebildiğimiz kadarıyla ışığın parlaklık sığasıdır. O nedenle bunların ölçü birimleri de ayrımlıdır.

Işığın niteliği ışığın dalga boyu ile ilgilidir. Örneğin tungsten lamba ışığının niteliği güneş ışığının niteliğinden tümüyle ayrımlıdır. Güneş ışığı tungsten lamba ışığından göreceli olarak mavi ışıkça varsıl infrared ışıkça yoksuldur. Süre, bitkilerin ışıkta kalma zamanını (saat, gün vb gibi) göstermekte olup, bitki gelişmesi ile ışık ilişkilerinde son derece önemlidir.

Güneşten yeryüzüne ulaşan ışınlar dalga boyları 300 milimikron ile 2600 milimikron (3000 Å– 26000 Å) arasında değişen ışınlardır. Yukarda da belirtildiği gibi dalga boyları 390 mμ ile 760 mμ arasında değişen gözle görülebilen ışınlar fotosentezi en fazla etkileyen ışınlardır. Işık bir cisme çarptığı zaman ışık ya cisimden geçer (adi cam) veya cisim tarafından yansıtılır (ayna) ya da cisim tarafından emilir (siyah kumaş). Her üç olay aynı anda olabilir. Işık bir cisim tarafından emildiği zaman o artık ışık enerjisi değildir. Ancak enerji olarak da yitmemiş, başka bir enerji şekline yani kimyasal enerjiye dönüşmüştür. Bu da fotosentez için kullanılan enerjidir.

8.3. FOTOSENTEZDE GÖREV YAPAN PİGMENTLERİN ÖZELLİKLERİ, KİMYASI ve SENTEZİ

Fotosentezin oluşumu için pigmentlere mutlak gereksinme duyulur. Bunlara "*fotosentetik pigmentler*" de denir. Fotosentetik pigmentler ışık enerjisini kimyasal enerjiye dönüştüren asal organlardır. Ancak pigmentler sayesinde ışık, fotosentezdeki işlevini yapabilmektedir.

8.3.1. Klorofil Pigmentleri

Fotosentez olayında görev yapan en aktif pigmentler bitkilerin yeşil pigmentleri olan klorofillerdir. Yeşil pigmentler, klorofiller, bitkilerin yapraklarındaki mezofil hücrelerinde en fazla bulunurlar. O nedenle fotosentez bitkilerde en fazla yaprakta oluşur. Bununla beraber bitkilerin gövdelerinde, çiçeklerin çanak yapraklarında da klorofil vardır ve bu yerlerde az da olsa fotosentez cereyan eder.

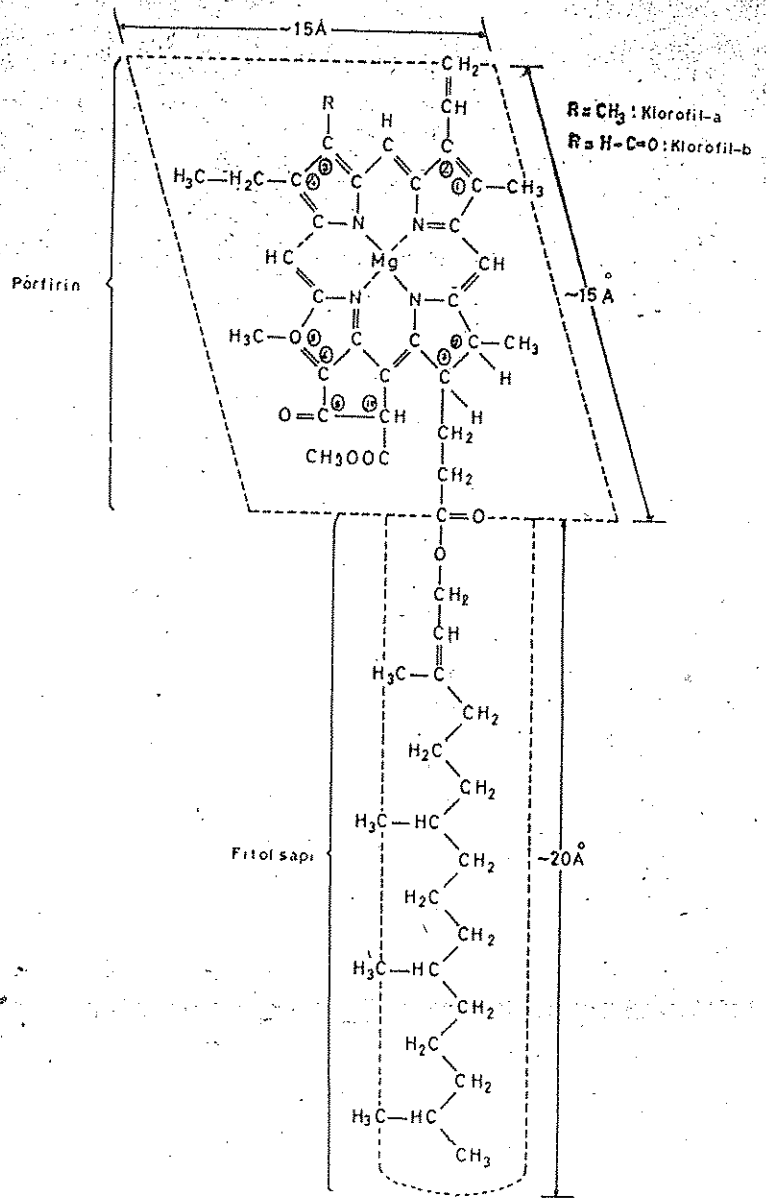
Bugünkü bilgilerimize göre en az 8 değişik klorofil bulunmaktadır. Bunlar: klorofil–a, b, c, d ve e ile bakteriyoklorifil–a, bakteriyoklorifil–b ve klorobiyum klorofil (bakteriovirdin) dir. Klorofil–a ve b, pigmente sahip bakterilerin dışında, tüm ototrofik organizmalarda bol miktarda bulunan ve en iyi bilinen klorofillerdir. Klorifil–b, mavi–yeşil, kahverengi ve kırmızı alglerde bulunmaz. Çözeltide klorofil–a mavi–siyah, klorofil–b ise yeşilimsi–siyah renkte gözükür. Öteki klorofiller (c, d, e) klorofil–a ile birlikte yalnızca alglerde bulunurlar. Öte yandan bakteriyoklorifil–a ve b ile klorobiyum klorofil fotosentetik bakterilerde bulunan pigmentlerdir.

Kapalı formülü kuramsal olarak $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ olan klorofil–a'nın açık formülü Şekil 8–2 de görüldüğü gibi kabaca bir tenis raketine benzetilebilir. Geniş baş bölümü "*porfirin'den*" (porphyrin) ve uzun sap bölümü ise "*fitol*'dan (phytol) oluşmuştur. Porfirinin merkezinde bir Mg atomu yer almıştır. Fitol grubu ise çifte bağlar içeren uzun zincirli bir alkoldür ve porfirin, halkanın 7 numaralı C'nuna bağlıdır. Yüksek bitkilerde genellikle ve bol miktarlarda bulunduğu yukarda da açıklanan klorofil–a ve b arasındaki ayrım tüm yapının 3 numaralı C atomunda görülür. Aşağıda gösterildiği gibi klorofil–a'da 3 numaralı C atomuna bir metil grubu bağlanmışken klorofil–b'de bir aldehit grubu bağlanmıştır.

Arı klorofil kül haline getirildiği zaman magnezyum oksitten oluşan bir artık kalır. Her ne kadar yaşayan hücrelerde klorofilin oluşumunda demir ve öteki mineral maddeler mutlak gerekli iseler de magnezyum, klorofil molekülünün tek metalik elementidir.



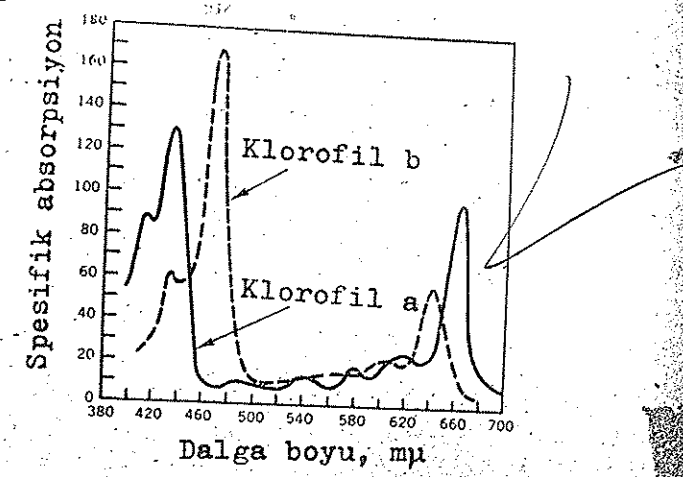
Klorofil–a'da Klorofil–b'de



Şekil 8–2. Klorofil-a molekülünün açık formülü

Klorofil–a ve b'nin moleküler yapısındaki açıklanan bu küçük ayrıma karşın absorbsiyon spektrumları ve çözülme durumları önemli derecede ayrımlıdır. Örneğin klorofil–a mutlak arı etil alkolde, etil eterde, asetonda, kloroform ve karbon bisülfidde kolayca çözüldüğü halde klorofil–b belirtilen çözücülerde göreli olarak daha güç çözülür. Bu arada klorofil–a için en iyi çözücü petrol eteri ve klorofil–b için ise metil alkoldür.

Çözelti halinde bulundukları zaman klorofil–a ve b belli ve karakteristik ışık absorpsiyonu gösterirler. Klorofil–a ve b'nin her ikisi de en yüksek ışık absorpsiyonunu mavi–mor yörede (sırasiyle 410 mμ–430mμ) ile ikinci en yüksek ışık absorpsiyonunu kırmızı yörede sırasiyle (642 mμ–660 mμ) gösteriler (Şekil 8–3). Kuşkusuz fotosentezde önemli rol oynayan bu pigmentlerin absorpsiyon yöreleri fotosentez için en etkin ışık dalga boylarını göstermesi yönünden değer taşımaktadır. Absorbe edilen ışığın miktarı klorofilin çözüldüğü çözücünün cinsine ve ışık absorpsiyonunun belirlenmesi için kullanılan çözeltinin kalınlığına bağlı olarak değişir. Bu değişikliğin bitkilerde bulunan klorofildeki kimyasal ayrımdan mı yoksa uygulanan yöntemlerdeki ayrımlılıktan mı ileri geldiği kesinkes bilinmemektedir.



Şekil 8–3. Klorofil-a ve b'nin eter ekstraktlarındaki ışık absorpsiyon spektrumları

Klorofillerin tümü fotosentezde asal olarak özdeş şekilde işlev yaparlar. Bunların işlevleri iki grupta toplanabilir: (1). Klorofiller belli dalga boyundaki ışık enerjisini absorbe ederek bu enerjiyi ya

fotosentezde kullanılan dalga boyu başka olan bir enerjiye dönüştürürler ya da fotosentez için gerekli bileşiklere doğrudan aktarırlar. (2). Fotosentezin değişik aşamalarında bir katalizör gibi görev yaparlar. Klorofillerin ışık absorpsiyon özellikleri katalitik özelliklerine göre daha belirgindir. Çünkü görünebilir ışık ne karbondioksit ve ne de su tarafından absorbe edilir.

Fotosentez sürerken bitkilerin klorofil kapsamlarında bir değişiklik olmaz. Örneğin fotosentezin başında bitki yapraklarında klorofil–a'nın klorofil–b'ye oranı ne ise fotosentez sonunda da değişmeden kalır. Fotosentez anında klorofilde parçalanma ve dönüşüm olmadığını ortaya koyan bu durum dolaylı bir şekilde de olsa klorofilin fotosentezde katalitik işlevinin varlığını göstermektedir.

Yaşayan hücrelerde klorofillerin nasıl sentezlendikleri ve mekanizmanın ne olduğu henüz tam olarak bilinmemektedir. Bu konuda yapılmış çok sayıdaki araştırmalardan edinilen genel kanıya göre Krebs çemberinin ara aşamalarında oluşan süksinil koenzim–A ile bir amino asit olan glisin birleşerek klorofil oluşturulmaktadır. Bitkilerde klorofilin sentezi üzerine pek çok etmenlerin etki yaptığı saptanmıştır. Bu etmenlerden birinin bulunmaması halinde klorofil oluşamamakta kloroz (sarılık) kendisini göstermektedir. Aşağıda yüksek bitkilerde klorofil–a ve b'nin oluşumunu etkileyen etmenler kısaca açıklanmıştır.

8.3.1.1. *Genetik Etmenler*

Kimi mısır ve ayçiçeği çeşitlerinde belli genetik etmenlerin klorofil sentezi üzerine etkili olduğu görülmüştür. Bu çalışmalarda çimlenen genç bitkilerde, gerekli tüm koşullar bulunduğu halde arasıra klorofilin sentezlenemediği görülmüştür. Tohumda bulunan gıda maddeleri tükenir tükenmez bitkiciğin öldüğüne tanık olunmuştur. Bu durum bitkilere özgü genetik durumla ilgili olarak açıklanmıştır. Mısır ve ayçiçeğinde olduğu gibi genetik etmenlerin klorofil sentezi üzerine etkileri öteki bitki çeşitleri üzerinde de aşağı yukarı aynı şekilde saptanmıştır.

8.3.1.2. *Işık*

Klorofilin oluşumu için ışığın bulunması zorunludur. Yosun, eğrelti otu ve çamlarda ışıksız yerlerde de ışıktaki gibi klorofil sentezlenebilmektedir. Bu bitkilerde karanlıkta oluşan klorofil miktarı ışıkta bulunulduğu zamana oranla çok azdır.

Klorfil sentezi için en uygun ışık 445 milimikron dalga boyundaki ışıktır. Dalga boyu 680 milimikrondan fazla olan ışık etkisizdir. Karanlıkta yetiştirilen yüksek bitkilerin fidecikleri genel olarak sarı renklidir. Fakat bu bitkicikler eseri miktarda da olsa *protoklorofil* denilen yeşil pigmente sahiptir. Kimyasal olarak protoklofil öteki klorofillere benzemektedir. Protoklorofil klorofil-a'dan molekül içerisinde iki noksan hidrojen atomu ile ayrılmaktadır. Protoklorofilin, klorofil-a sentezinde orta ürün olduğu üzerinde görüşler birleşmektedir. Güçlü ışığa bırakılan bitki yapraklarında klorofilin sentezi ve parçalanması biribirini izlemektedir. Bununla ilgili olarak yapılan bir araştırmada pek çok bitki çeşitlerinde ışığın intensitesi azaldıkça birim yaprak ağırlığına ya da birim yaprak yüzeyine düşen klorofil miktarının arttığı saptanmıştır. Klorofil miktarındaki bu artış göreli olarak düşük ışık intensitesine dek sürmüştür. Işık intensitesinin belli bir düzeyden daha aşağı düşmesi halinde ise klorofilin oluşumu azalmıştır.

8.3.1.3. *Oksijen*

Oksijenin bulunmaması halinde genç bitkicikler ışıkla birlikte öteki etmenler optimum düzeyde bulunsa bile klorofil sentezi yapamamaktadır. O nedenle klorofil sentezinin kimi aşamalarında oksijen mutlak gereklidir.

8.3.1.4. *Karbonhidratlar*

Klorofil sentezi için tüm öteki etmenler var olsa bile çözünebilir karbonhidratları tükenmiş bir bitkinin yaprağı yeşil renk gösteremez. Böyle bir bitkinin yaprakları şeker çözeltilerine daldırılacak olursa şeker absorbe edilmekte ve kısa sürede klorofil oluşmaktadır. Bu basit deneme klorofil sentezi için karbonhidratlara gereksinme olduğuna açık bir kanıttır.

8.3.1.5. *Azot*

Klorofil molekülünün bir parçası olması nedeniyle azot noksanlığında bitkide klorofil sentezinin gerileyeceği doğaldır. Bitkilerde azot noksanlığı belirtileri klorofilin oluşamaması nedeniyle kolayca görülebilir.

8.3.1.6. *Magnezyum*

Azot gibi magneyzum da klorofil molekülünün bir parçasıdır. Magnezyum noksanlığında klorofilin oluşmaması nedeniyle yaşlı yapraklarda kloroz belirtisi kendisini gösterir.

8.3.1.7. *Öteki Mineral Maddeler*

Mangan, bakır ve çinkonun noksanlığı halinde bitkilerde az ya da çok kloroz belirtisi kendisini göstermektedir. Klorofil molekülünde bulunmamakla beraber demir de klorofil sentezi için asal elementlerden biridir.

8.3.1.8. *Sıcaklık*

Genel olarak geniş sıcaklık dereceleri arasında klorofil sentezi yapılabilmektedir. Buğdaygil bitkilerinde 3–48 °C dereceleri arasında klorofil sentezi yapılabilmekte ise de en uygun sıcaklık 26–30 °C'dır. Özdeş durum domates bitkisinde de saptanmış ve klorofil en fazla 11–30 °C arasında oluşmuştur. Kuşkusuz klorofil sentezi üzerine sıcaklığın etkisi bitkiden bitkiye büyük değişiklikler göstermektedir.

8.3.1.9. *Su*

Bitki yapraklarında su miktarının azalması yalnız klorofil sentezini geriletmekle kalmaz, aynı zamanda yaprakta bulunan klorofilin parçalanmasına da neden olur. Bu duruma en iyi örnek kuraklık anında çayır bitkileri yapraklarının kahverengimsi renk almalarıdır.

Bitkilerde klorofil sentezinin mekanizması bitki içerisinde her hangi bir şekilde oluşabilecek fizyolojik değişiklikle çok yakından ilgilidir. Yukarda söz konusu edilenlere koşut olarak pek çok hususlar klorofil sentezi üzerine etki yapmaktadır. Örneğin mineral maddelerin noksanlıklarında, ya da bitki köklerinin yeterince havalanmaması halinde, böceklerin verdikleri zararlar sonunda ya da bakteriyal yahut mantari hastalıklarla yapraklarda kısmi veya tam kloroz (sarılık) ortaya çıkabilemektedir. Her hangi bir bitkide klorofil sentezinin cereyan etmemesi kolayca gözlenebilir. Bu durum bitki bünyesinde metabolik bir aksaklığın bulunduğuna ait ilk işareti verir.

8.3.2. Karotinoid Pigmentler

Karotinoidler bitki ve hayvanlarda yaygın şekilde bulunan kırmızı, sarı, kahverengi ya da portakal renginde lipid bileşiklerdir. Karotinoidler yaklaşık tüm yüksek bitkilerde, pek çok mikroorganizmalarda (örneğin kırmızı ve yeşil algler, fotosentetik bakteriler ve mantarlarda) değişik miktarlarda bulunur.

Karotinoidler kırmızı biber, domates, gül ve benzeri bitkilerin kırmızı pigmenti olarak bilinen *likopen*'in türev maddeleri olarak

kabul edilebilir. Bir hidrokarbon olan likopen'in kapalı formülü $C_{40}H_{51}$ dir. Bitkilerde en çok bulunan karotinoid portakal-sarı renkli β-karotindir. Çoğunlukla β-karotin değişik miktarlardaki α-karotin ile birlikte bulunur. Yapılarında yalnızca karbon ve hidrojen bulunan karotinoidler hidrojen karotinoidleri diye adlandırılırlar. Bunlardan oksijen içerenlere *Ksantofil* adı verilmiştir. Ksantofiller doğada daha boldur. Gelişmekte olan kimi bitki yapraklarında ksantofil karotin oranı 2:1 şeklindedir.

Klorofil gibi karotinoidler de kloroplast içerisinde suda çözülmez protein bileşikleri halinde bulunur. Goodwin'e (1960) göe klorofiller ve karotinoidler kloroplastlarda aynı proteine bağlanıp "*Fotosintin*" adı verilen bir bileşiği oluştururlar.

Fotosentezde karotinoidler asal olarak iki yönden önemlidir. İlk olarak karotinoidler ışık ve oksijen karşısında klorofillerin parçalanmasını önlerler. Işık ve oksijen karşısında klorofillerin parçalanması "*Fotooksidasyon*" olarak bilinmektedir. Klorofillerin parçalanmasına karotinoidlerin nasıl engel olduğu kesinkes bilinmemektedir. Kimi araştırmacılara göre karotinoidler fotooksidasyona kendileri uğrayarak klorofillerin parçalanmalarını önlemektedir.

Karotinoidlerin fotosentez için ikinci önemi ışık absorpsiyonunda üstlendikleri görevle ilgilidir. Bugünkü bilgilere göre karotinoidler de fotosentetik sistem içerisinde belli dalga boylarında ışık enerjisini absorbe edip klorofile aktarmak suretiyle fotosentez olayına katkıda bulunurlar (Seely 1966).

8.3.3. Fikobilinler

Fotosentezde görev yapan pigmentlerin sonuncu grubunu oluştururlar. Fikobilinler mavi-yeşil ve kırmızı alglerde bulunurlar. Kırmızı *Fikoeritrin* ve mavi *Fikosiyanin* olmak üzere iki gruba ayrılmışlardır. Fikobilinler açık pirollere sahip olup ne magnezyumu ve ne de fitol halkasını içerirler. Yaşayan hücrelerde proteinlere bağlanmış olup suda çözülür haldedirler.

Fikobilinler fotosentezde kullanılmak üzere ışık enerjisini absorbe ederek klorofil-a'ya aktarırlar. Fikobilinler 495 mμ ile 615 mμ arasında en-yüksek düzeyde ışık absorbe ederler. Karotinoidlere benzer şekilde fikobilinler de absorbe ettikleri ışık enerjisini klorofil-a'ya aktarmak suretiyle fotosenteze dolaylı şekilde katkıda bulunurlar. Çoğunlukla klorofil-b, c ve d'nin de fikobilin ve karotinlere özdeş

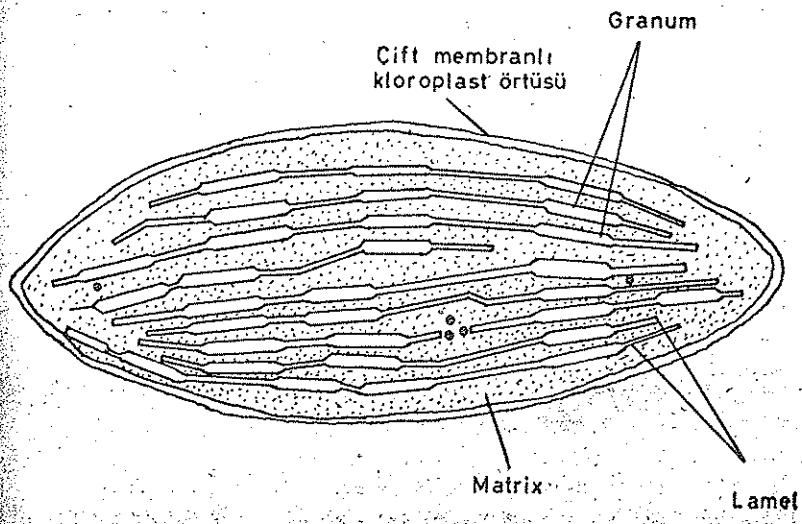
görev yaparak absorbe ettikleri ışık enerjisini klorofil-a'ya aktardıkları kabul edilmiştir.

8.4. KLOROPLASTLAR

Başından sonuna dek fotosentez kloroplastlarda cereyan eder. Işık enerjisi ve karbondioksit absorbe edildikten sonra oksijen çıkarılmak suretiyle karbonhidratlar tümüyle kloroplastlar içerisinde oluşturulur. Kloroplastlar stoplazmik parçacıklar olup olağanüstü karmaşık yapı gösterirler. Kloroplastlar özellikle fotosentetik dokularda bulunurlar ve yeşil renklidirler. Yaprağın mezofil hücrelerinde çok bol bulunmaları yanında bitkinin yeşil olan öteki organlarında az da olsa bulunurlar.

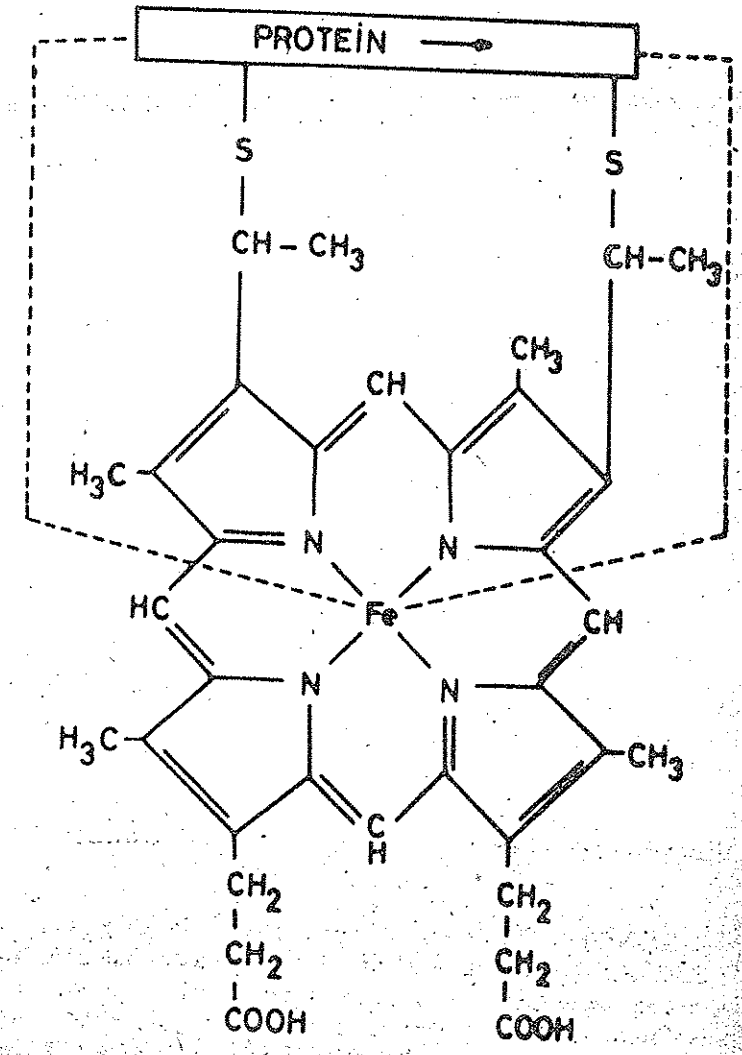
Kloroplastlar değişik şekildedir. Yüksek bitkilerde genellikle disk şeklinde bulunurlar. Tipik bir kloroplast 5 mikron uzunlukta, 2 mikron genişlikte ve 1-2 mikron kalınlıktadır. Kloroplastların büyüklük ve şekilleri ışık ve karanlıktaki etkinliklerine bağlı olarak bir ölçüde değişir. Kimyasal bileşiminde % 30 lipid, % 50 protein ve % 5-10 pigment içerirler.

Kloroplastlar çift membran ile çevrilmiştir (Şekil 8-4). İç membran plastidlere doğru çeşitli uzantılarla lamelli sistemi oluşturur.

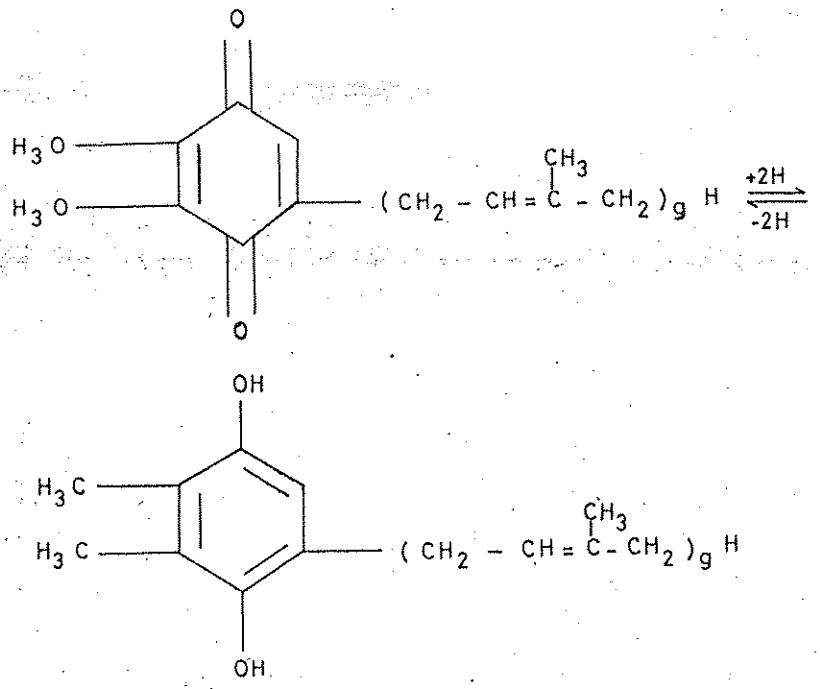


Şekil 8-4. Olgun bir kloroplatın şematik görünümü

maktadır. Kesin olmamakla beraber kloroplastlarda plastokinonlar klorofilin onda biri oranında bulunmaktadır. Bunların yüzde ne kadarının fotosentezde etkin rol oynadığı ise bilinmemektedir.



Şekil 8–6. Sitokrom-c'nin yapısı



Şekil 8–7. Plastokinonlarda redoks değişimi

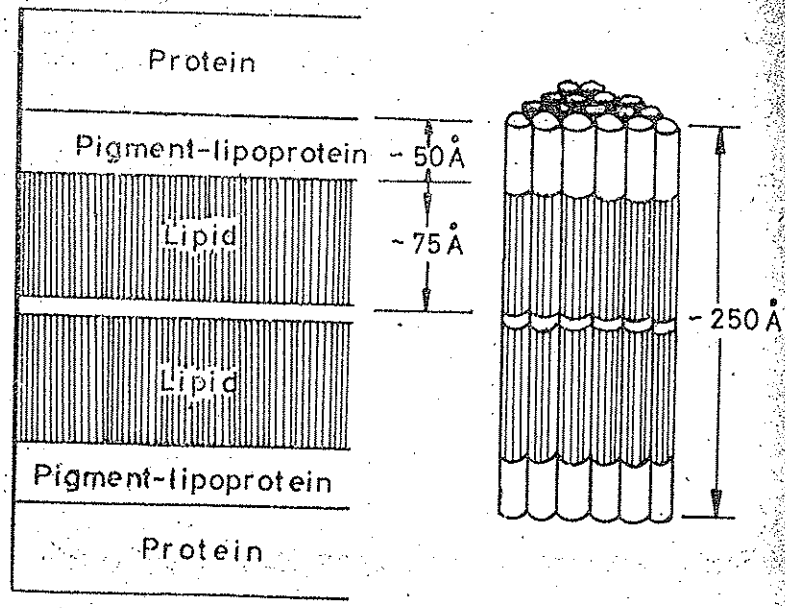
8.5.3. Ferredoksin

Ferredoksin fotosentez için asal olan bir başka demir içeren proteindir. İçerdikleri iki demir atomu ile yükseltgenip indirgenirler. İndirgenmede gereksinme duyulan elektronlar ise sürekli olarak sudan sağlanır.

$$\text{Ferredoksin } (Fe^{3+}) \underset{-1\,e^-}{\overset{-1\,e^-}{\rightleftharpoons}} \text{Ferredoksin } (Fe^{2+})$$

Sitokromun yapısından ayrımlı olarak ferredoksin de demir, kükürt atomlarına bağlanmıştır. Kloroplastlarda bulunan bileşikler içerisinde ferredoksin en güç indirgenen başka bir deyişle en kolay yükseltgenen bileşiklerdendir. Kolaylıkla elektronları NADP'ye aktarıp NADPH'yı oluşturarak yükseltgenirler. NADP'nin iki elektron alması ve ferredoksinin ise yalnızca bir elektron vermesi nedeniyle

Lamellerin çeşitli yerlerinde kloroplastların çift membranlarını anımsatan ve *granum* adı verilen küçük oluşumlar görülür. Çoğunlukla olgun bir kloroplastta 40-60 granum bulunur. Aynı şekilde her bir fotosentetik yaprak hücresinde 20-100 kloroplast bulunur. Karotinoidlerden klorofil-a'ya ışık enerjisinin uygun bir şekilde aktarılmasına olanak sağlamak amacıyla klorifil ve karotinoidler granum membranlarıyla yakından ilişkilidir. Klorofilin proteinlerle karotinoidlerin ya da galoktolipidlerin oluşturduğu iki tabaka arasında tek molekül kalınlığındaki bir tabaka halinde bulunduğu Calvin (1959) tarafından öne sürülmüştür (Şekil 8-5). Klorofillerin ve karotinoidlerin yalnızca granum membranları içerisinde bulunduğu sanılmaktadır. Çünkü granum membranları arasında klorofillerin yeşil rengi kolaylıkla belirlenebilmektedir. Bu arada elektromiktoskopla yapılan son araştırmalar granum membranlarının dışında klorofilin bulunabileceğini göstermiştir.



Şekil 8-5. Kloroplastın molekül yapısı

Kloroplastların geride kalan büyük bölümü karbondioksidin fiksasyonunda ve bunun sakkaroz, nişasta, yağ ve proteinler gibi organik bileşiklere dönüştürülmesinde görev yapan enzimlerden oluş-

maktadır. Kloroplastların bu önemli bölümüne "*Stroma*" adı verilmektedir. Enzimlere koşut olarak stroma'da "*Ribozom*" denilen parçacıklar yanında DNA'da *(Dioksiribonükleik asit)* bulunur. DNA'nın görevi kimi kloroplastların çekirdeğe bağımlı olmadan kendi kendilerine çoğalmalarını ve ribozomların görevi ise kloroplast proteinlerinin sentezini sağlamaktır.

8.5. FOTOSENTEZDE GÖREV YAPAN BAŞKA BİLEŞİKLER

Fotosentez işinde yalnızca klorfil ve karotinoidler değil kloroplastlar içerisinde bulunan başka bileşikler de görev yaparlar. Anılan bileşikler asal olarak yükseltgenme tepkimelerinde rol oynarlar. Her ne kadar bu bileşiklerden çoğu renkli ise de fotosentetik yönden etkin olan ışığı absorbe etmezler. Gerçekten bunlar elektronların aktarılmasında ve özellikle CO_2'in karbonhidratlara dönüştürülmesi gibi çeşitli indirgenme işlevlerinde kullanılan *nikotinamid adenin dinükleotid fosfata (NADP)*, sudan elektronların aktarılmasında görev yaparlar.

8.5.1. Sitokromlar

Bu bileşiklerin bir bölümü sitokrom pigmentlerini içerir. Şekil 8-6 da sitokrom-c'nin açık formülü gösterilmiştir. Her ne kadar kloroplastlar içerisinde sitokrom-c bulunmazsa da buna özdeş olan sitokrom-f bulunur. Sitokrom-f'nin bulunma oranı P-700'e özdeş şekilde 400 klorofil molekülüne karşın birdir. Aynı şekilde kloroplastlarda sitokrom-f'den 4 kat daha fazla sitokrom-b_6 bulunur. Her ne kadar sitokromların yapıları kesinkes bilinmiyorsa da bunlar aşağıda gösterildiği gibi ferri demirin ferro demire karşılıklı dönüşümü ile yükseltgenip indirgenirler.

$$\text{Sitokrom } (Fe^{3+}) \underset{-1\ e^-}{\overset{+1\ e^-}{\rightleftharpoons}} \text{Sitokrom } (Fe^{2+})$$

8.5.2. Plastokinonlar

Plastokinon adı verilen bileşikler de, Şekil 8-7 de gösterildiği gibi, fotosentez anında redoks değişimleri yaparlar. Sitokromların tersine kloroplast içerisinde plastokinonların hiç biri proteine bağlı değildir. Özdeş yapıyı gösteren çeşitli plastokinonlar vardır. Örneğin ıspanak bitkisindeki kloroplastlarda en az dört plastokinon bulun-

her bir molekül NADP'nin indirgenebilmesi için iki molekül ferredoksine gereksinme vardır.

$$2\,\text{Ferredoksin}\,(Fe^{2+}) + NADP + H^+ \rightleftharpoons 2\,\text{Ferrodoksin}\,(Fe^{3+}) + NADPH$$

8.5.4. Plastosiyanin

Demir içeren sitokrom ve ferrodoksine karşın plastosiyanin iki atom bakır içeren mavi bir proteindir. Bu da fotosentezde elektron aktarma görevini üstlenmiştir. Gerek demir ve gerekse bakır, fotosentezde belli temel göreve sahiptirler. Plastosiyanin yalnızca kloroplastlarda bulunur ve aşağı yukarı 600 klorofil molekülüne karşın bir plastosiyanin vardır.

Fotosentez anında asal olarak klorofil-a tarafından absorbe edilen uzun dalga boyuna (yaklaşık 690 mμ) sahip kırmızı ışık, plastosiyaninin yükseltgenmesine neden olurken klorofil-a ve -b tarafından absorbe edilen daha kısa dalga boyundaki ışık plastosiyaninin indirgenmesine neden olur. Redoks değişimler ise plastosiyaninde bulunan iki bakır-atomu ile geçekleştirilir.

$$\text{Plastosiyanin}\,(Cu^{2+}) \underset{-\,1\,e^-}{\overset{+\,1\,e^-}{\rightleftharpoons}} \text{Plastosiyanin}\,(Cu^{+})$$

8.6. FOTOSENTEZDE CEREYAN EDEN ASAL TEPKİMELER

Yüzyılımızın başından günümüze değin araştırmaların yoğunlaştırılarak sürdürüldüğü fotosentezde cereyan eden tepkimeler ışık tepkimeleri ve karanlık tepkimeleri olmak üzere iki ana bölüm altında toplanabilir. Fotosentezin ışık tepkimelerinde su ve ışığa gereksinim bulunmaktadır. Karanlık tepkimelerinde ise karbondiokside gereksinim vardır. Karanlık tepkimelerinde ışığın olması ya da olmaması önemli değildir. Bir başka deyişle karanlık tepkimeleri ışık bulunan ortamlarda da oluşabilir.

Işık tepkimelerinde su molekülleri ışık enerjisi ile parçalanır, bir başka deyişle *fotolize* olur. Tepkime sonunda hidrojen iyonları (H^+), elektronlar (e^-) ve oksijen açığa çıkar. Hidrojen iyonları ve elektronlar izleyen fotosentetik tepkimelerde elektron taşıyıcılarına ya da elektron taşıyıcı moleküllerine aktarılarak kullanılır. Elektron

taşıyıcıları H^+ iyonlarını ve elektronları aldıkları zaman kimyasal olarak indirgenmiş, verdikleri zaman da yükseltgenmiş olurlar.

Yukarıda açıklandığı şekilde hidrojen iyonlarının ve elektronların oluşumuna ek olarak tepkimelerde enerji kaynağı şeklinde önemli görev yapan ATP (*adenozin trifosfat*)'da oluşur. Bunun için Pi (*inorganik fosfor*) ADP (*adenozin difosfat*) ile birleşir. Bu birleşmeye *fosforilasyon* ve tepkimenin ışık karşısında oluşması halinde de *fotofosforilasyon* adı verilir.

Fotosentezde birbirlerine girmiş olan ışık ve karanlık tepkimeleri şematik olarak Şekil 8-8 de gösterilmiştir. Işık tepkimelerinde, aşağıda formüle edildiği gibi, ışık karşısında su, ADP ve Pi tepkimeye girmekte, tepkime ürünü olarak elektronlar, H^+ iyonları ve ATP oluşmaktadır. Yan ürün olarak oksijen oluşmaktadır.

Işık Tepkimeri

$$2\,H_2O + ADP + Pi + \text{Işık enerjisi} \longrightarrow O_2 + 4H^+ + 4e^- + ATP$$

Karanlık tepkimelerinde, aşağıda formüle edildiği gibi, ışık tepkime ürünleri ($4H^+ + 4e^- + ATP$) kullanılarak karbondioksidin fiksasyonu ya da kimyasal indirgenmesi ile şeker (CH_2O) oluşmaktadır.

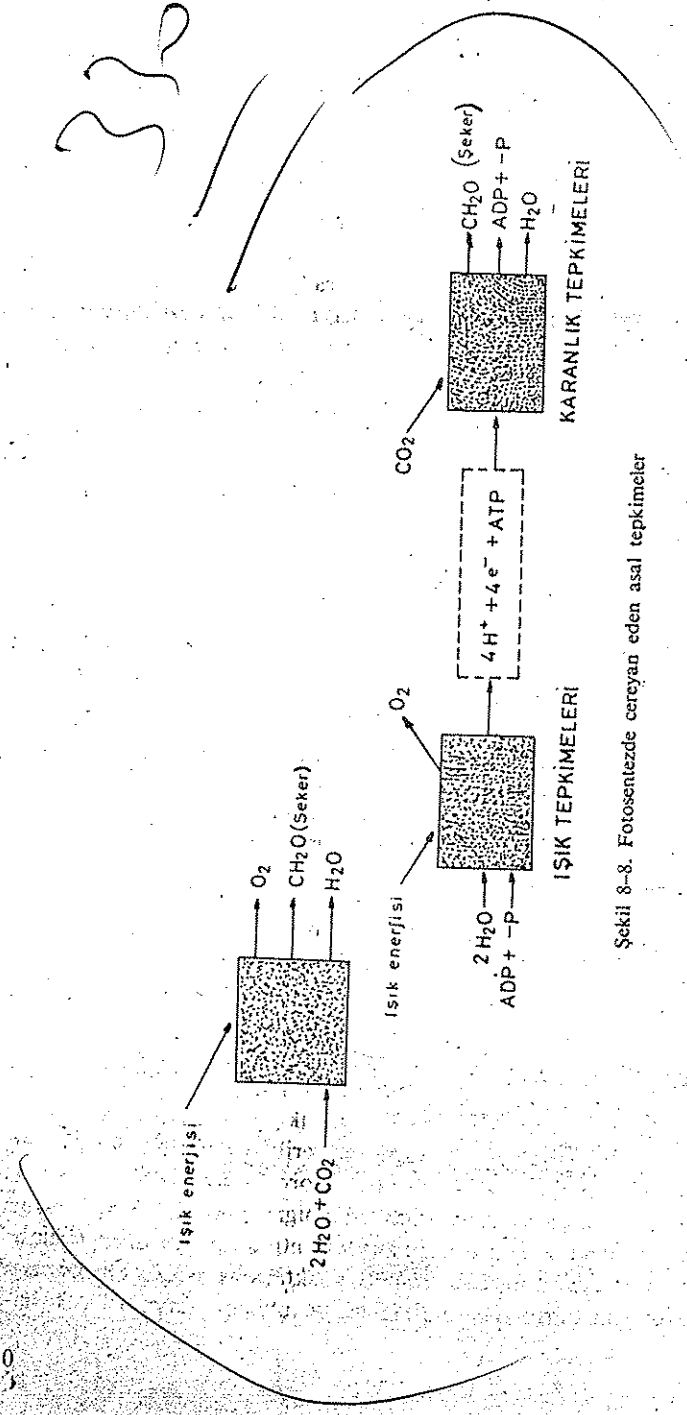
Karanlık Tepkimeleri

$$4H^+ + 4e^- + ATP + CO_2 \longrightarrow CH_2O + ADP + Pi + H_2O$$

Işık tepkimelerinde ana tepkime maddesi olan su, karanlık tepkimelerinin bir yan ürünü şeklinde oluşur. Işık tepkimelerinde oksijen oluşturan su, karanlık tepkimelerinde karbondioksit ile tepkimeye giren hidrojen iyonlarının ve elektronların kaynağıdır. Karbondioksidin oksijenlerinden biri, H^+ iyonları ile birleşmekte ve yan ürün olarak su haline dönüşmektedir. Bu nedenle fotosentez anında cereyan eden tepkimeleri gösteren formüllerin en başında ve en sonunda H_2O yer almıştır. Bir seri karanlık tepkimeleri sonunda karbondioksit, elektronlarla ve H^+ iyonlarıyla kimyasal olarak indirgenmekte ve şeker oluşmaktadır.

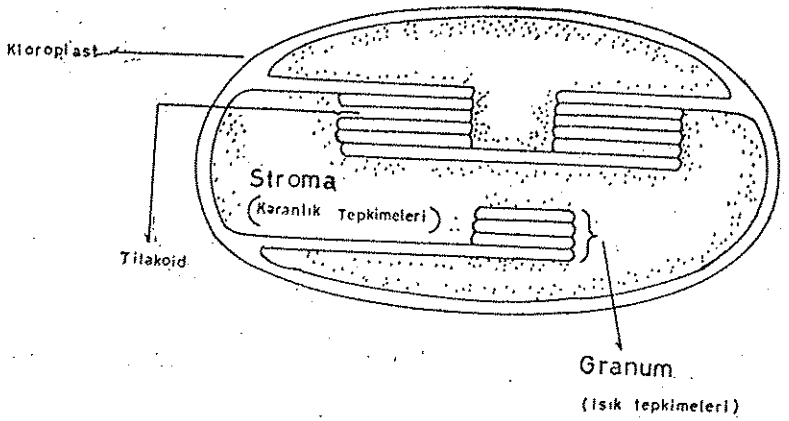
8.6.1. Işık Tepkimleri ve Elektron Aktarımı

Bitkilerde kloroplastlar tarafından absorbe edilen ışık enerjisi fotosentez sonucu gıda enerjisine (*kimyasal enerjiye*) dönüşmektedir. Fotosentezde cereyan eden temel yükseltgenme-indirgenme tepkimeleri kloroplastların ayrı bölmelerinde oluşur. Örneğin ışık tepki-



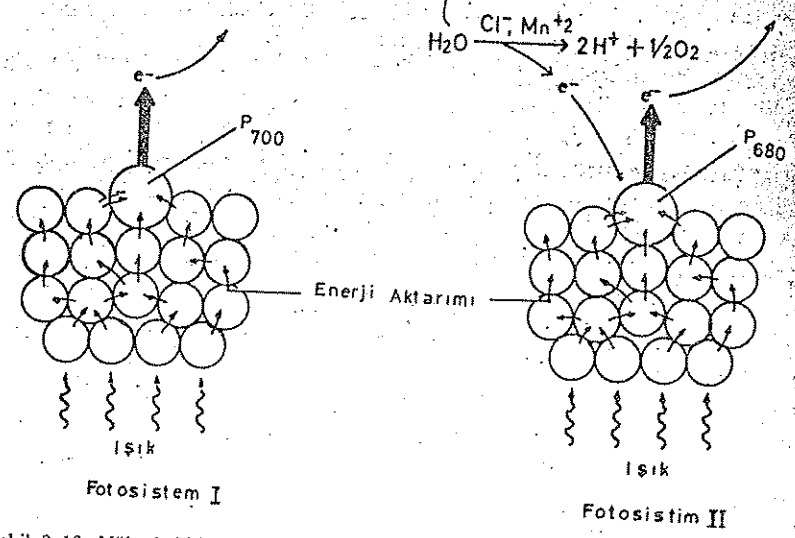
Şekil 8–8. Fotosentezde cereyan eden asal tepkimeler

melerinin kloroplastların *granum* adı verilen bölümlerinde gerçekleşmesine karşın karanlık tepkimeleri *stroma* adı verilen granumların dışındaki çözeltide gerçekleşir (Şekil 8–9). Klorofil molekülleri ise granumların *tilakoid* tabakaları arasında yer alır. Anımsanacağı gibi yüksek bitkilerde ışık klorofiller, karotin ve karotinoidler tarafından absorbe edilmektedir. Bu pigmenlerin en önemli özellikleri ışığı absorbe etmek ve absorbe edilen ışığı kimyasal enerjiye dönüştürmektir. Başka renkli pigmentler tarafından da ışık absorbe edilir. Ancak bu ışık, sıcaklık olarak ya da *fosforesans* ve *fotofosforesans* şeklinde ışık olarak yiter.



Şekil 8–9. Fotosentezde ışık ve karanlık tepkimelerinin cereyan ettiği bir kloroplast

Fotosentezde temel işlem, pigmentler aracılığıyla ışığın absorbe edilmesi, elektron aktarımının sağlanması ve absorbe edilen ışığın kimyasal enerjiye dönüştürülmesidir. Bu işlemler sonucu kimyasal enerji ATP ve NADPH şeklinde ortaya çıkar. Yüksek bitkilerde ışık absorpsiyonunda ve enerji değişiminde *Fotosistem I* ve *Fotosistem II* olmak üzere başlıca iki fotosistem görevlidir. Granumların tilakoid tabakaları arasında yer alan her iki fotosistemde pigment moleküllerinin dizilişleri bir huniye benzerilebilir (Şekil 8–10). Her iki fotosentetik birimde yaklaşık 400 klorofil molekülleri ile buna ek olarak karotin ve karotinoidler gibi pigmentler de bulunur. Tüm bu pigmentlerin temel görevi ışığı absorbe etmek ve ışık enerjisini pigment moleküllerinden birinden diğerine aktararak her iki fotosistemde bulunan özel klorofil-a moleküllerine ulaştırmaktır.



Şekil 8–10. Yüksek bitkilerde ışık absorpsiyonunda ve enerji değişiminde görev yapan fotosistem I ve fotosistem II

Fotosistem I de özel klorofil-a molekülü pigment 700 (P700) olarak tanımlanmakta olup en yüksek ışık absorpsiyonu 700 mμ da gerçekleşir. Öteki klorofil moleküllerinden P700 un farkı daha uzun dalga-boyundaki ışığı absorbe edebilmesidir. Fotosistem I de karotin, karotinoid, klorofil-b ve normal klorofil-a molekülleri tarafından absorbe edilen ışık enerjisi molekülden moleküle aktarılarak en sonunda P700 molekülüne ulaştırılır. Bir verici olarak görev yapan P700 molekülü de, formülde gösterildiği gibi, elektron vererek yükseltgenir. Bu işlem elektron aktarımında temel işlemdir.

$$\text{Enerji} + \text{P700} \longrightarrow (\text{P700})^{+} + e^{-}$$

Trebest'e (1974) göre fotosistem I'in elektron alıcısı *bağlı ferrodoksindir*. Bunun bileşimi günümüzde tam olarak bilinmemektedir. P700'ün redoks potansiyeli +0.46 volt iken elektron alıcı olarak görev yapan bağlı ferrodoksinin redokspotansiyeli —0.44 volttur. P700'den çıkan elektron elektriki gradiente karşıt yönde hareket ederek formülde gösterildiği gibi bağlı ferrodoksine ulaşır. Bu, *yukarı doğru taşınma*

$$(\text{P700}) \xrightarrow{e^{-}} (\text{Bağlı ferrodoksin})$$

Redokspotansiyel	Redokspotansiyel
+ 0.46 V	— 0.44 V

için gereksinme duyulan enerji ise fotosistem I'in pigmentleri tarafından absorbe edilen ışık enerjisinden sağlanır.

Fotosistem II deki işlemler de fotosistem I'e özdeştir. Fotosistem II'nin elektron vericisi ışık absorpsiyonunu maksimum 682 mμ da gerçekleştiren ve P682 olarak tanımlanan özel bir klorofil-a molekülüdür. P682 tarafından verilen elektron, Q ile gösterilen ve görevi fotosistem II'nin fluoresansını gidermek olan madde tarafından alınır (Şekil 8-11). Fotosistem II'nin birincil elektron alıcısı olan, bu madde Amesz'e (1977) göre bir plastokinondur. Fotosistem II de de birincil elektron alıcısına elektron aktarımı aşağıda formüle edildiği gibi *yukarı doğru taşınma* ile gerçekleştirilir. Bunun için gerekli enerji absorbe edilen ışık enerjisinden sağlanır.

$$(\text{P682}) \xrightarrow{e^{-}} (\text{Q})$$

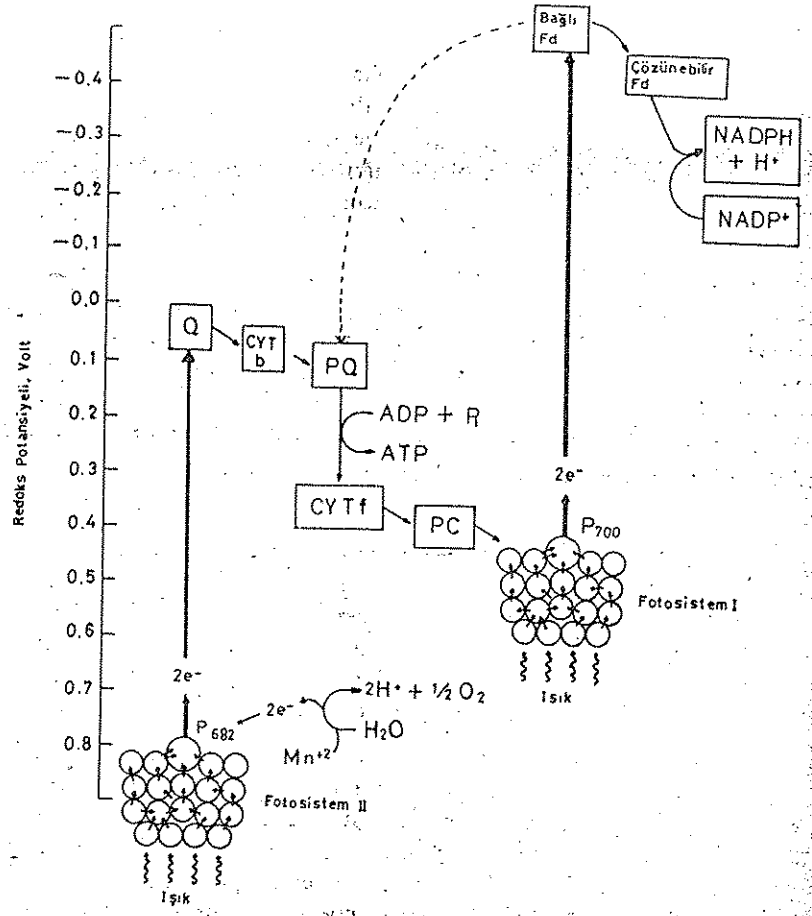
Redokspotansiyel	Redokspotansiyel
+ 0.8 V	— 0.1 V

Yüksek bitkilerde anılan fotosistemler birlikte görev yaparlar ve elektronların sudan başlayarak $NADP^{+}$'ye değin aktarılmasını gerçekleştirirler. Tümüyle dikkate alındığında ışık tepkimelerinde su, elektron veren ve $NADP^{+}$ ise elektron alan maddelerdir. Fotosentezde elektron aktarım zinciri ve standart redoks potansiyeli Şekil 8–11 de şematik olarak verilmiştir. Şekilden izlenebileceği gibi fotosistem II, elektron verici olarak görev yapan suyu formülde gösterildiği gibi oksijen (O_2), hidrojen (H^{+}) ve elektronlara parçalar (*fotolize eder*).

$$2\ H_2O \longrightarrow 4\ H^{+} + O_2 + 4\ e^{-}$$

Fotosentezde bu tepkime 0_2 oluşumunun kökenidir. Gerçekte P682 doğrudan su ile tepkimeye girmez. Suyun fotolize edilmesinde Mn^{2+} ve Cl^{-} un da yardımcı olduğu ve gerçek yapısı henüz bilinmeyen bir redoks sistemi görev yapar (Radmer ve Kok 1975).

Suyun fotolize edilmesiyle oluşan elektronlar P682 ye ve oradan da daha önce açıklandığı gibi redoks potansiyeli düşük olan ve negatif değer gösteren Q bileşiğine aktarılır.



Şekil 8–11. Fotosentezde e^- aktarım zinciri
($CYT_{b_{1}}$ = Sitokrom b, PQ = Plastokinon,
CYT_f = Sitokrom f, PC = Plastosiyanin)

Şekil 8-11 de görüldüğü gibi elektronlar Q bileşiğinden sonra redoks potansiyelinin artışı yönünde ve *aşağı doğru taşınma* ile sitokrom-b den geçerek plastokinona aktarılır (Cramer 1977). Aşağıda

açıklanacağı gibi plastokinona elektronlar ayrıca bağlı ferrodoksinden de aktarılmaktadır. Plastokinondan elektronlar sitokrom f'ye ve oradan da plastosiyanine aktarılır. Her bir molekülü 2 Cu atomu içeren plastosiyanin ise kendisine gelen elektronları yükseltgenmiş durumda bulunan P700 e doğrudan aktarır.

Daha önce de açıklandığı gibi P700'den elektronlar *yukarı doğru taşınma* ile fotosistem II nin elektron alıcısı olan bağlı ferrodoksin ve oradan da çözülebilir ferrodoksine aktarılır. Ferrodoksinler durağan Fe-S proteinlerdir. Molekül ağırlığı 12000 olan çözülebilir ferrodoksinin her bir molekülünde 2 atom Fe ve 2 atom inorganik S bulunur.

Fotosentezin elektron aktarım zincirinde durağan ilk redoks bileşik olan ferrodoksin yüksek negatif redoks potansiyeli sayesinde büyük bir indirgeme gücü kazanmıştır. Ferrodoksin elektron aktararak başta $NADP^+$ olmak üzere nitrit (NO_2), O_2 ve sülfatı indirger. Kloroplastların içerisinde indirgenme yönünden $NADP^+$ ile nitrit ve sülfat arasında bir yarışma vardır. Özellikle ışığın bol olduğu güneşli günlerde bitki yapraklarında nitrit ve sülfatın indirgenmesi göreceli olarak daha fazladır.

Fotosentezde cereyan eden elektron aktarımında elektron vererek indirgenen ve *ferrodoksin -NADP redüktaz* enzimi yardımıyla yükseltgenen ferrodoksin, $NADP^+$ yi indirger ve en sonunda NADPH oluşur. Böylece elektron taşınımı da sona erer. İndirgenmiş haldeki koenzim nikotinamid adenin dinükleotid (= $NADP^+$ yükseltgenmiş şekilde ve NADPH indirgenmiş şekilde) yüksek enerji potansiyeli kazanmış olur.

Elektron akım zincirinden de izlendiği gibi (Şekil 8–11) kökeni H_2O olan elektronların yardımıyla $NADP^+$ aşağıda özet olarak formüle edildiği gibi NADPH'a indirgenir.

$$NADP^+ + H_2O \dashrightarrow NADPH + H^+ + 1/2\ O_2$$

NADPH'nın oluşabilmesi için yaklaşık 220 kj / mol enerjiye gereksinim vardır. Bu enerji fotosistem I ve II tarafından absorbe edilen ışık enerjisinden sağlanır. P700 ve P682 pigmentlerinden çıkan her bir elektron için bir fotona gereksinme olduğu varsayılmıştır. $NADP^+$ nin indirgenmesi için P700 ve P682 den 2 şer elektron olmak üzere toplam 4 elektrona gereksinim bulunmaktadır. Adsorpsiyon

maksimumu 680 mμ olan kırmızı ışık fotonlarının her bir molü ise yaklaşık 176 kj enerji içermektedir. Buna göre 4 elektron için absorbe edilmesi gerekli 4 ışık fotonu ile sağlanan enerji (4 x 176 =) 704 kj dur. Ancak ışık tepkimelerinde NADPH için 220 kj ve ATP sentezi için de 32 kj olmak üzere toplam 252 kj enerjiye gereksinme vardır. Görüldüğü gibi gereksinme duyulanın üzerinde enerjiye sahip olunmaktadır. Ancak gereksinmenin üzerindeki enerji, pigment moleküllerinden ışık enerjisi şeklinde yiter.

Şekil 8-11 de verilen elektron akım zincirinden de izlendiği gibi P682 den çıkan elektron Q dan P700 aktarılırken ATP sentezlenmektedir. Bunun için aşağıda formüle edildiği gibi *ATPaz* enzimi aracılığıyla ADP ye bir inorganik fosfat eklenmekte ve ATP sentezlenmektedir.

$$ADP + P_i \xrightarrow{ATP'as} ATP + H_2O + 8000\ cal/mol$$

Son yıllarda Mitchell (1978) tarafından geliştirilen kurama göre fotosentetik elektron aktarımıyla ADP ile inorganik fosfattan ATP sentezini sağlayan bir proton gradienti oluşmaktadır. Her iki elektronunun aktarılması sırasında bir molekül suyun fotolize edilmesiyle 2 proton ($2H^+$) ve plastokinonun (PQ) indirgenerek 2 elektronun aktarılması sırasında da 2 proton ($2H^+$) olmak üzere toplam 4 proton oluşmaktadır. Kuramsal olarak da 1 ATP molekülünün sentezlenebilmesi için 3 protonun kullanıldığı varsayılmaktadır.

P682 den çıkan elektronun Şekil 8-11 de gösterildiği şekilde $NADP^+$ ye aktarılması aşamasında ADP nın fotolize edilerek ATP nın sentezlenmesi olgusu *döngüsel olmayan fosforilizasyon* olarak tanımlanmaktadır. Buna karşın P700 den çıkan ve bağlı ferrodoksin tarafından alınan elektronların bir bölümü $NADP^+$ yerine plastokinona (PQ) aktarılır. Plastokinon bağlı ferrodoksinin elektron alıcısı görevini yapar. Böylece döngüsel bir e^- akımı oluşur. Bu tür e^- akımının neden olduğu fosforilizasyon *döngüsel fosforilizasyon* olarak tanımlanmaktadır. Arnon'a (1977) göre her iki fosforilizasyon türü fizyolojik olarak bitkinin ATP ve NADPH gereksinimini karşılayabilecek bir şekilde ve uyum içerisinde gerçekleşir. Fotosentezde cereyan eden tepkimelerde gereksinme duyulan fazla miktardaki ATP'yi karşılayabilmek için döngüsel fosforilizasyon devreye girer. Döngüsel fosforilizasyon aşamasında NADPH oluşmaz. Raghavendra ve Das (1978) ışık intensitesi arttıkça döngüsel fosforilizasyonun

döngüsel olmayan fosforilizasyona oranının arttığını saptamışlardır. Araştırıcılar ışık intensitesinin yüksek olduğu koşullarda yeterli düzeyde CO_2'e sahip olunmaması nedeniyle NADPH tüketiminin azaldığını ve ATP gereksiniminin de göreceli olarak arttığını saptamışlardır.

Fotosentezde cereyan eden ve yukarıda ayrıntılı şekilde açıklanan ışık tepkimeleri özet olarak şu şekilde formüle edilebilir.

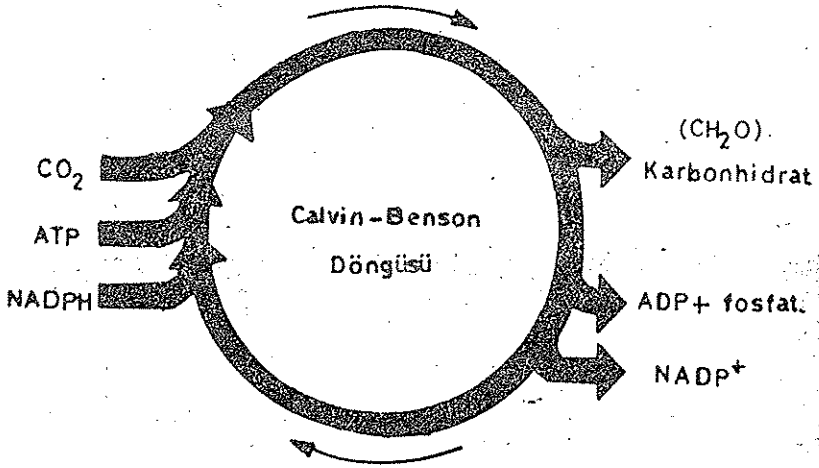
$$2H_2O + 2\ NADP^+ + (ADP)_n + (P_i)_n \xrightarrow[(Işık\ enerjisi)_n]{Kloroplast} ATP_n + 2\ NADPH + 2H^+ + O_2$$

Işık tepkimeleri sonunda oluşan ATP miktarı ve özellikle açığa çıkan her bir oksijen molekülüne karşılık oluşan ATP miktarı tam olarak bilinmemektedir. Kimi araştırmacılara göre açığa çıkan her bir oksijen molekülüne karşılık 2 molekül ve kimilerine göre de 4 molekül ATP oluşmaktadır. Fotosentezin karanlık tepkimelerinde ayrıntılı şekilde açıklanacağı gibi 1 molekül CO_2 in şeker fosfat içerisinde fikse edilebilmesi için 2 molekül NADPH ya ve 3 molekül de ATP ye gereksinim vardır.

8.6.2. Karanlık Tepkimeleri (CO_2 Özümlemesi)

Fotosentezin karanlık tepkimelerinde ışık tepkimeleri sonucu NADPH ve ATP şeklinde depo edilen enerji kullanılarak CO_2 karbonhidratlara ve çok çeşitli organik bileşiklere dönüştürülür (Şekil 8-12). Daha önce de işaret edildiği gibi karanlık tepkimeleri olarak adlandırılan tepkimeler doğrudan ışığa bağlı değildir ve çoğunlukla gündüz gerçekleşir.

Radyoaktif izleme tekniğinin ilk kez uygulandığı 1940'lı yılların başından günümüze değin fotosentezin karanlık tepkimeleri ile ilgili bilgilerde temelde önemli bir değişiklik olmamıştır. California Üniversitesi Öğretim Üyelerinden M. Calvin, A.A. Benson ve arkadaşları (Calvin ve Benson 1948, Benson ve Calvin 1950, Calvin ve ark. 1961, Basham ve Calvin 1957) radyoaktif karbon (C-14) içeren CO_2'i kullanmak suretiyle karanlık tepkime aşamalarını incelemişlerdir. Denemelerde *chlorella* ve *Scenedesmus* adındaki tek hücreli yeşil algler kullanılmıştır. Anılan yeşil algler tüp içerisindeki çözeltilerde başarı ile yetiştirilebildikleri gibi ışıktan ve CO_2 den de üniform bir şekilde yararlanma özelliğine sahiptirler. Karbondioksit ile belli bir süre işleme tabi tutulan yeşil algler güçlü kimyasal maddelerle öldürülerek karanlık tepkime durdurulmuş ve oluşan bileşikler ortamdan ayrılarak tanıları yapılmıştır.



Şekil 8–12. Fotosentezin karanlık tepkimeleriyle CO_2 özümlemesi. Tepkimeleri oluşturan maddeler ve tepkime ürünleri

Yeşil alglerin C^*O_2 ile ilk 5 saniyelik işlemleri sonunda radyoaktif karbonun (C^*) büyük bölümünün üç karbonlu bir bileşik olan *3–fosfogliserik asit (3–PGA)* içerisinde ve karboksil grubunda toplandığı saptanmıştır. C^*O_2 ile işlem süresi 30–90 saniyeye değin uzatıldığında radyoaktif karbonun büyük bölümünün altı karbonlu şekerlerin, sakkarozun ve nişastanın değişik çeşitleri dahil karmaşık bileşikler içerisinde yer aldığı belirlenmiştir.

Bir başka denemede Calvin ve çalışma arkadaşları yeteri kadar ışık sağlamak ve CO_2 miktarını da minimumda tutmak suretiyle fotosentezin çok yavaş oluşmasını sağlamışlardır. Denemenin sonunda kloroplastlarda fazla miktarda beş karbon atomlu bir şeker olan *ribuloz 1,5-difosfatın (RiDP)* biriktiği belirlenmiştir. Buna dayanarak araştırıcılar fotosentezin karanlık tepkimelerinde CO_2 ile tepkimeye giren ilk maddenin RiDP olduğu kanısına varmışlardır. Daha sonra sürdürülen çalışmalarla karbondioksit özümlemesinde oluşan bileşikler belirlenmiştir.

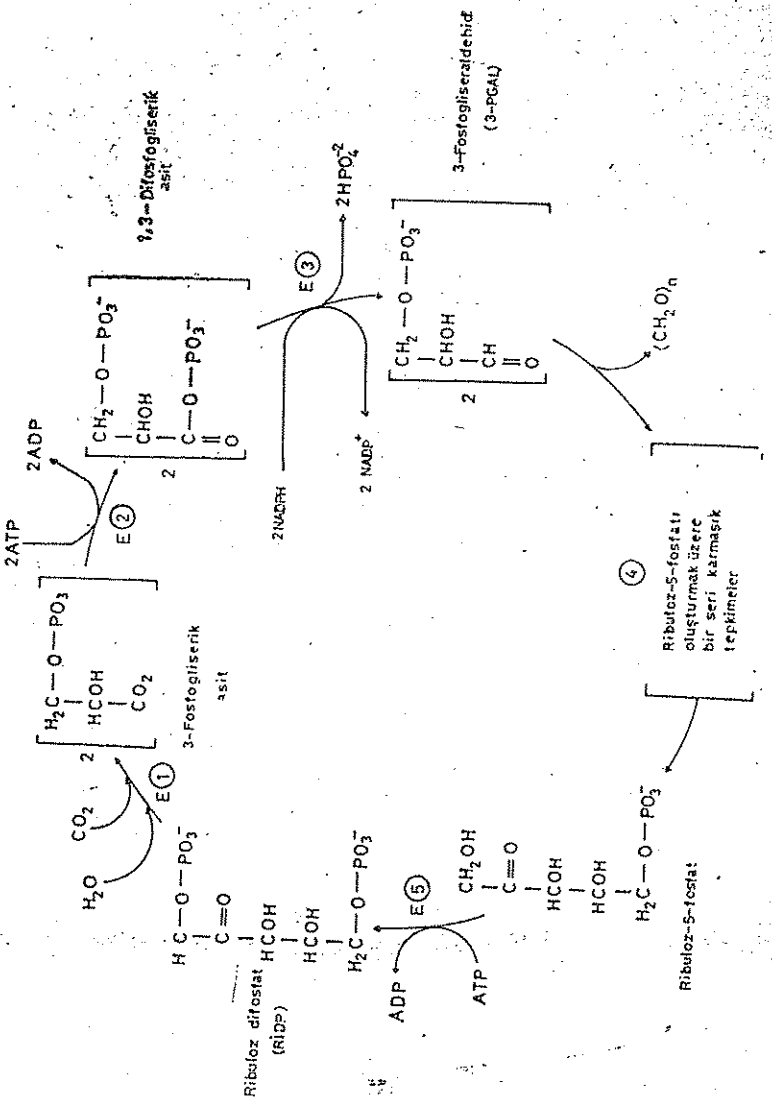
Fotosentezin karanlık tepkimelerinde karbondioksit özümlemesi: (1). C–3 bitkilerinde karbondioksit özümlemesi (Calvin–Benson mekanizması), (2). C–4 bitkilerinde karbondioksit özümlemesi (Hatch–Slack mekanizması) ve (3). Kaın bitkilerinde karbondioksit özümlemesi (Krassulasean Asit Metabolizması) şeklindeki başlıklar altında açıklanmaya çalışılmıştır.

8.6.2.1. *C–3 Bitkilerinde Karbondioksit Özümlemesi (Calvin–Benson Mekanizması)*

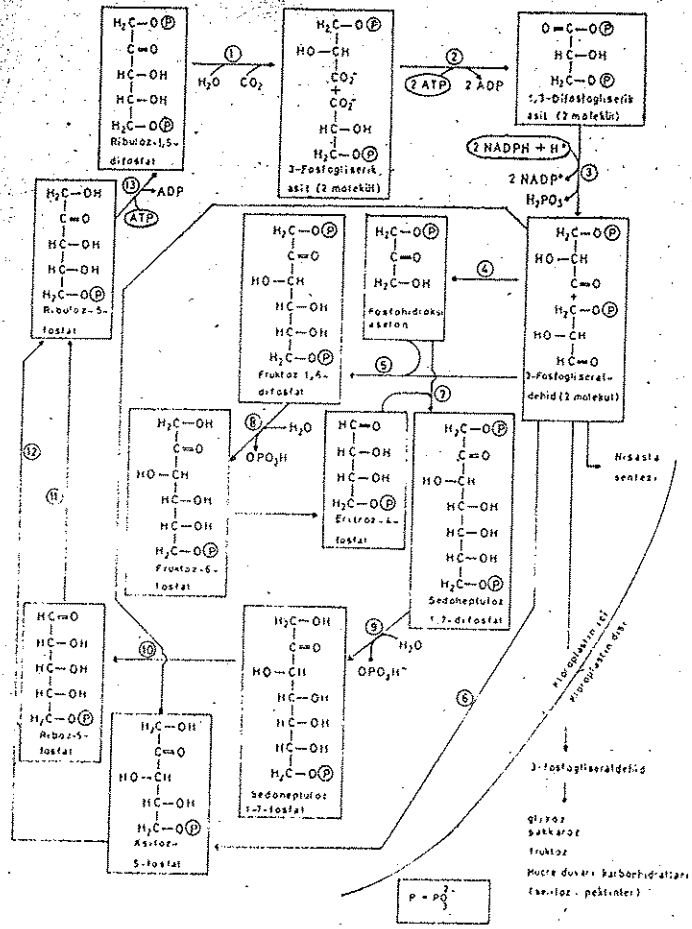
Karbon dioksit özümlemesinde ilk şeker ürünü olarak trios şekerleri ya da üç karbonlu şekerleri oluşturan bitkilere, *C–3 bitkileri* denilmektedir. Calvin–Benson tarafından yapılan araştırmalar sonunda C–3 bitkilerinde karbondioksidin *Calvin–Benson döngüsü* şeklinde adlandırılan bir seri tepkimeler sonunda özümlendiği saptanmıştır (Şekil 8–13). Araştırıcılara göre CO_2 ilk önce 5 karbonlu bir bileşik olan ve iki fosfat içeren RiDP tarafından alınmaktadır. Anılan tepkimede *ribuloz–1,5–difosfat karboksilas (RiDP karboksilas)* enzimi aracılığıyla birer molekül CO_2 ve H_2O alınarak üç karbonlu iki molekül *3–fosfogliserik asit* oluşur. Bu iki molekülde bulunan CO_2 tepkimeye yeni giren karbon dioksittir. Bu tepkimenin oluşması için enerjiye gereksinme yoktur. Çünkü iki molekül 3 karbonlu bileşik, yüksek enerjiye sahip bulunan RiDP'a göre çok daha düşük enerjide oluşmaktadır. Daha sonra iki molekül 3-fosfogliserik asit, ışık tepkimelerinde oluşmuş 2 molekül ATP ve *3–difosfogliserik asit kinas* enzimi ile fosforilize edilerek iki molekül 1,3–*difosfogliserik asit* oluşur. Bir fosforunu veren ATP ise ADP'a dönüşür. Aktif haldeki 1,3-difosfogliserik asit molekülü bir H^+ iyonu ile ışık tepkimelerinde oluşmuş 2 molekül NADPH dan iki elektron alarak indirgenir. Bu tepkime sırasında maddeden bir fosfat ayrılarak iki molekül 3–fosfogliseraldehid (3–PGAL) oluşur. Görüldüğü gibi bir molekül CO_2'in RiDP'a bağlanarak fikse edilebilmesi ve indirgenebilmesi için ışık tepkimeleriyle oluşmuş üç molekül ATP ve iki molekül de NADPH kullanılmaktadır. Oluşan tepkimeler şu şekilde firmüle edilebilir.

$$CO_2 + RIDP + 2\,ATP + 2\,NADPH \longrightarrow 2(3\text{-}PGAL) + 2\,NADP^+ + 2\,ADP + 2HPO_4^{2-}$$

Calvin–Benson döngüsünde 3–fosfogliseraldehid (3–PGA) anahtar görevini yapan bir bileşiktir. Bir seri karmaşık tepkimeleri başlatarak (Şekil 8–14) beş karbonlu bir bileşik olan ve bir fosfat içeren *ribuloz–5–fosfat*'ın oluşmasını sağlar. Ribuloz–5–fosfattan ise ribuloz–5–fosfat kinas enzimi aracılığıyla ışık tepkimelerinde oluşan ATP'den 1 fosfor alınarak döngünün başlangıç maddesi olan ribuloz–1,5–difosfat (RiDP) yeniden oluşur.



Şekil 8-13. Calvin-Benson döngü tepkimeleri
E ① = RiDP karboksilas E ③ = 1,3-difosfogliserik asit dehidrogenas
E ② = 3-fosfogliserik asit kinas E ④ = Ribuloz 5-fosfat kinas



Şekil 8-14. Calvin-Benson döngüsü ve oluşan bileşikler
① ribuloz difosfat karboksilas, ② 3-fosfogliserik asit kinas, ③ 3-fosfogliseraldehid dehidrogenas, ④ trios fosfat izomeras, ⑤ aldolas, ⑥ transketolas, ⑦ aldolas, ⑧ fruktos-1,6- difosfatas, ⑨ sedoheptalos-1,7-difosfatas, ⑩ transketolas, ⑪ riboz fosfat izomeras, ⑫ ribuloz fosfat epimeras, ⑬ ribuloz fosfat kinas

Anahtar bileşik görevi yapan 3-fosfogliseraldehidin (3-PGAL) fazlası ise kloroplastlardan dışarı aktarılır ve glikoz, sakkaroz, fruktozonlar ve hücre duvarı karbonhidratları gibi çeşitli heksozların oluşması sağlanır. Yahut 3-PGAL plastidler içerisinde nişasta sentezini

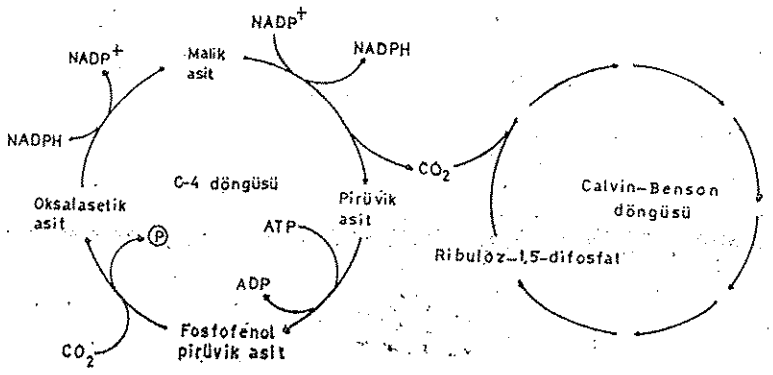
oluşturur veya çeşitli metabolik işlevlerde kullanılır. Karmaşık karbonhidrat bileşiklerinin sentezinde kullanılmak üzere fazladan 1 molekül 3-PGAL'ın oluşabilmesi için Calvin-Benson döngüsünün üç kez tamamlanması gerekir. Döngünün 3 kez tamamlanması halinde 6 molekül 3-PGAL (toplam 18 karbon) oluşur. Bu moleküllerden toplam 15 karbon içeren 5 tanesi üç döngü sonunda 3 molekül RiDP'ın oluşmasını sağlar. Geride fazladan kalan bir molekül 3-PGAL ise yukarıda açıklanan çeşitli heksozların oluşmasında kullanılır. Calvin-Benson döngüsünün tamamlanması için gerekli maddeler ile oluşan tepkime ürünleri şu şekilde formüle edilebilir.

$$CO_2 + 3\,ATP + 2\,NADPH \longrightarrow (CH_2O) + 2\,NADP^+ + 3\,ADP + 3\,HPO_4^{2-}$$

8.6.2.2. C-4 *Bitkilerinde Karbondioksit Özümlemesi (Hatch-Slack Mekanizması)*

Karbondioksit özümlemesinde ilk ürün olarak 4 karbonlu bileşikleri oluşturan bitkiler, *C-4 bitkileri* şeklinde adlandırılmaktadır. Bu bitkilerde karbon dioksidi tutan ve tepkime sonucu ilk oluşan bileşik C-3 bitkilerindekinden tamamıyla farklıdır. Çeşitli bitkiler üzerinde fotosentezle ilgili çalışmalarını sürdüren araştırıcılar özellikle bazı sıcak iklim bitkilerinde Calvin-Benson döngüsüne ek olarak daha değişik mekanizma ile ve daha fazla miktarda fotosentezin oluştuğunu saptamışlardır. Radyoaktif karbon içeren C^*O_2 ile işleme tabi tutulan bazı sıcak iklim bitkilerinde radyoaktif karbonun 3-PGA ya göre çok daha fazla miktarlarda *oksalasetik asit, malik asit ve aspartik asit* gibi 4 karbonlu bileşiklerde toplandığı belirlenmiştir. Ayrıca deneme bitkisi olarak ele alınan mısır, sorgum, şeker kamışı, tropik çayır bitkileri gibi benzeri sıcak iklim bitkilerinden karbondioksidin RiDP tarafından değil *fenolpirüvik asit* veya onun bir tuzu olan *fosfoenolpirüvat (PEP)* tarafından fikse edildiği saptanmıştır. C-4 bitkilerinde Calvin-Benson ile C-4 döngüsünü içeren fotosentezin oluşum mekanizması şematik olarak Şekil 8-15 de gösterilmiştir.

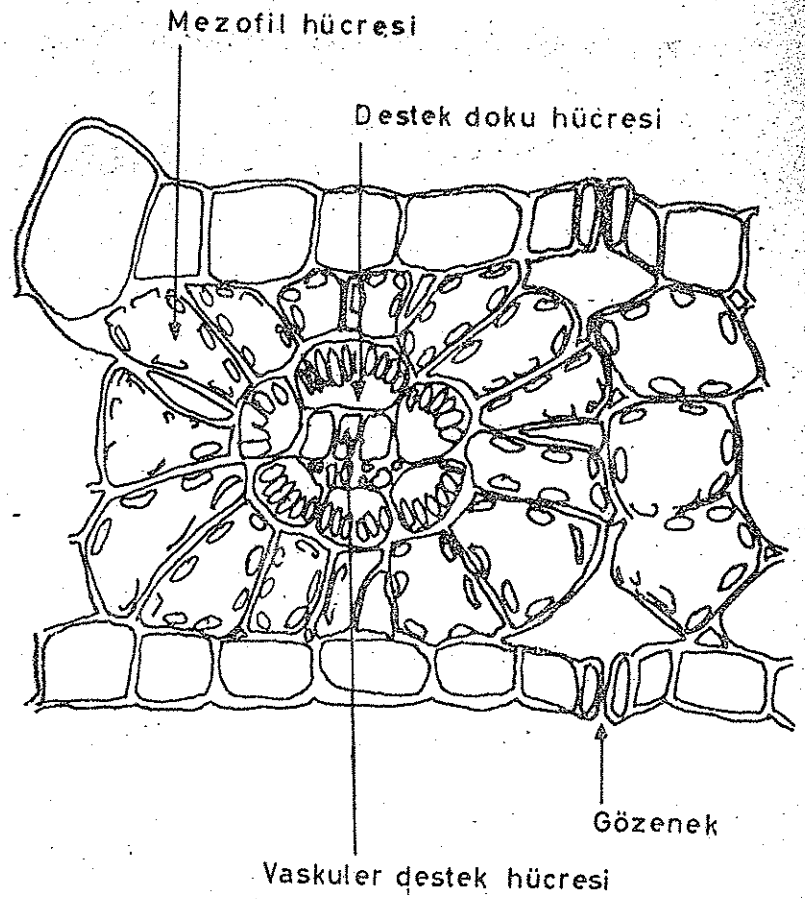
Genel kabul gören Avusturalyalı araştırmacıların (Slack ve Hatch 1967, Andrews ve Hatch 1971) bulgularına göre mısır, sorgum, şeker kamışı ve tropik çayır bitkileri gibi sıcak iklim bitkilerinde fotosentez oluşumunda CO_2 fosfoenolpirüvat (PEP) tarafından tutulmaktadır. Anılan bitkilerde karbondioksit özümlemesi *(karboksilasyon)* ve CO_2 in açığa çıkarılması *(dekarboksilasyon)* yaprağın değişik



Şekil 8-15. C-4 bitkilerinde Calvin-Benson ve C-4 döngüsünü içeren karbon dioksit özümlemesinin oluşum mekanizması

hücrelerinde oluşmaktadır. Karboksilasyon yaprakların mezofil hücrelerinde oluşurken dekarboksilasyon destek doku hücrelerinde gerçekleşir (Şekil 8-16). Şekilden görüldüğü gibi destek doku hücreleri floem ve ksilem iletim dokularının çevresinde yoğunlaşmıştır. Mezofil hücreleri de iki tabaka halinde destek doku hücrelerinin çevresinde yer almıştır. Destek doku hücrelerinin kloroplastlarında grana bulunmazken mezofil hücrelerinin kloroplastları granaya sahiptir.

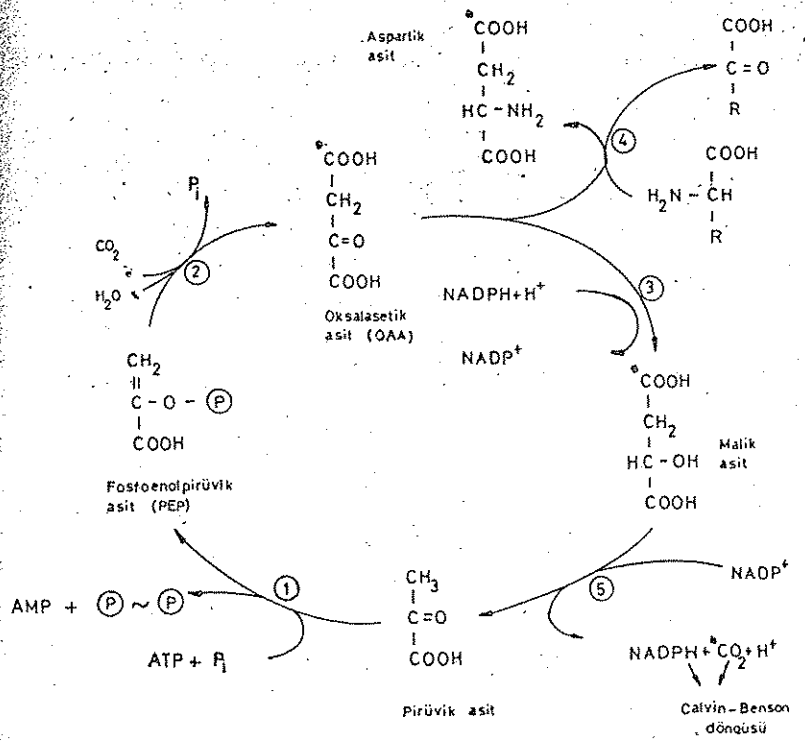
C-4 bitkilerinde yaprakların yüzeyine yakın konumda bulunan mezofil hücrelerinin kloroplastları içerisinde C-4 döngüsü oluşur. Bunun temel nedeni bitki yapraklarında yüzeye yakın hücrelerin oksijeni göreceli olarak daha fazla miktarda içermiş olmalarıdır. Aynı zamanda bu hücrelerde yeteri kadar *RiDP karboksilas* enziminin bulunmaması da Calvin-Benson döngüsünün oluşmamasının önemli bir nedeni olarak kabul edilmektedir. Söz konusu mezofil hücrelerinde oluşan C-4 döngüsü sonucu absorbe edilen karbondioksit, 4 karbonlu organik asitlerde toplanır. C-4 döngüsü ile mezofil hücrelerde oluşan organik asitler, örneğin malik asit, derindeki destek doku hücrelerine difüzyon eder. Yükseltgenen bu asitten yeteri kadar CO_2 oluşur. Destek doku hücrelerinin kloroplastları RiDP karboksilas enzimini içermektedir. Aynı zamanda bu hücrelerde indirgenmiş halde oksijen de bulunmaktadır. RiDP karboksilas enzimi absorbe edilen CO_2 in Calvin-Benson döngüsünde kullanılarak karbondioksit özümlemesinin oluşmasını sağlar.



Şekil 8–16. Genç bir mısır bitkisi yaprağında mezofil ve destek doku hücrelerinin konumu

C–4 bitkilerinde karbondioksit özümleme mekanizması (Şekil 8–17) sıra ile şu şekilde özetlenebilir:

1. Pirüvik asit (tuzu pirüvat) ATP ve Pi ile fosforilize olarak fosfoenolpirüvik asit (PEP) oluşur. Bu tepkime için ATP ile tüm C-4 bitkilerinde bulunan *Fosfoenolpirüvik asit karboksilas* enzimine gereksinme vardır. Tepkime sırasında ATP *(Adenozin trifosfat)* parçalanır ve AMP *(Adenozin monofosfat)* ile P~P seklinde gösterilen *pirofosfat* oluşur.



Şekil 8–17. C–4 bitkilerinde CO_2 özümlemesi

2. PEP, CO_2 ve H_2O ile tepkimeye girer Pi *(inorganik fosfot)* açığa çıkar ve oksalasetik asit (OAA) oluşur. Absorbe edilen CO_2 oluşan oksalasetik asidin (*) işaretli karboksil grubunda yer alir.

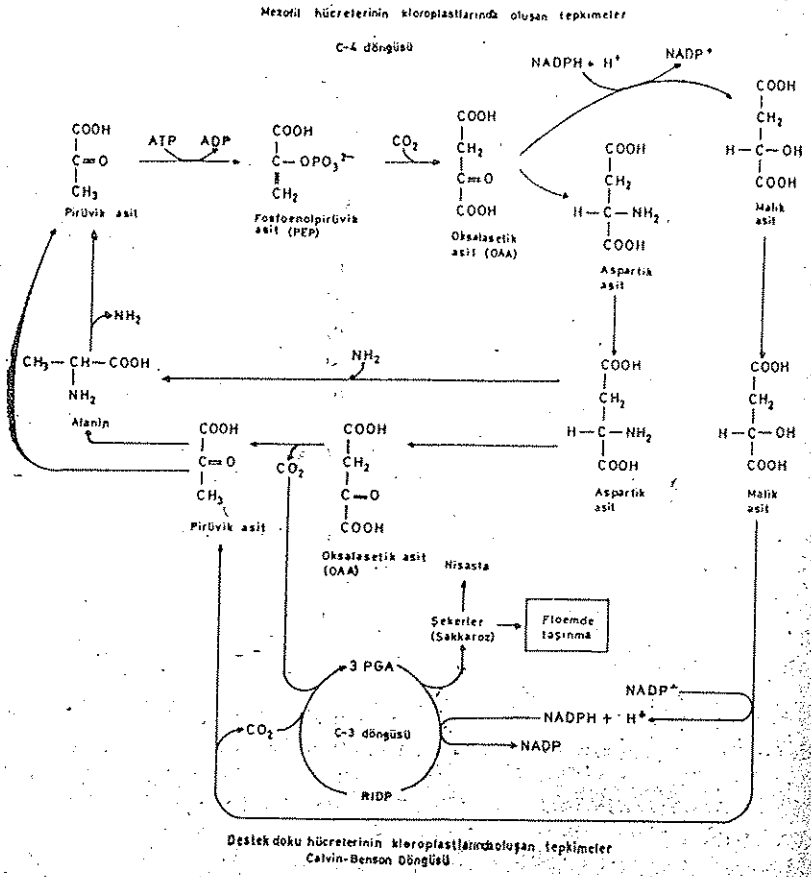
3. Oksalasetik asit özel *malat dehidrogenas* enzimi yardımıyla NADPH tarafından malik aside indirgenebilir. Ya da

4. Oksalasetik asit aspartat *aminotransferas* enzimi yardımıyla transaminasyona uğrayarak aspartik asit oluşabilir. Bu durumda absorbe edilen CO_2 amino asit metabolizmasında kullanılır.

5. Tepkime 3 de açıklandığı şekilde oluşan malik asit, özel *malik enzimi* yardımıyla NADPH tarafından dekarboksilize edilerek CO_2

ve pirüvik asit (tuzu pirüvat) oluşur. Karbon dioksit RiDP tarafından absorbe edilerek Calvin–Benson döngüsüne göre özümlenir (Bkz. **8.6.2.1.**). Pirüvik asit tepkime 1 de anlatıldığı şekilde tepkimeye girer ve döngü sürer.

C–4 bitkilerinde karbondioksit özümlemesinin mezofil hücreleri ile destek doku hücrelerinde gerçekleştirildiğine yukarıda değinilmişti. Anılan hücrelerde CO_2 özümleme mekanizması ile oluşan ürünler ayrıntılı olarak Şekil 8–18 de gösterilmiştir.



Şekil 8–18. C–4 döngüsü ile Calvin–Benson döngüsüne göre CO_2 özümleme mekanizması

Optimum koşullar altında C–4 bitkilerinde fotosentez oranı öteki bitkilere göre yaklaşık iki kat daha fazladır. *PEP karboksilas* enzimi *RiDP–karboksilas* enzimine göre daha düşük CO_2 konsantrasyonlarını değerlendirebilir. Bu durum C–4 bitkileri için önemli bir avantajdır. C–4 bitkileri çoğunlukla yüksek ışık intensiteli yörelerde yetiştirildiklerinden fosforilizasyon sonucu fazla miktarda ATP sentezlenebilmektedir. Bu koşullarda ışık intensitesinden çok CO_2 konsantrasyonu, karbondioksit özümlemesini sınırlayıcı bir etmen olmakta ve bunda da C–4 bitkileri daha avantajlı durumda bulunmaktadır.

C–4 bitkileri su noksanlığına karşı daha dayanıklıdır. Bu bitkiler düşük CO_2 konsantrasyonlarını daha iyi değerlendirebildikleri için stomalarını çoğu zaman kapalıya yakın durumda tutarlar. Bu nedenle de C–4 bitkilerinde su yitmesi en az düzeyde kalır. Ekonomik su kullanımı yönünden C–4 bitkileri diğer bitkilere göre yaklaşık 2 kat daha avantajlı durumdadır.

C–4 bitkilerinde PEP–karboksilas enzimi düşük sıcaklığa karşı duyarlıdır. Bu nedenle C–4 döngüsü sıcak iklim yöresi bitkilerinde oluşur. Nitekim düşük sıcaklığa sahip yörelerde mısır bitkisinde görülen gelişme bozuklukları ve yaprak sararmaları PEP–karboksilas enziminin işlevlerini tam olarak yerine getirememesiyle yakından ilgilidir. C–4 bitkilerinde PEP–karboksilas aktivitesi, C–3 bitkilerine göre çok daha yüksektir. Buna karşın RiDP–karboksilas aktivitesi yönünden her iki bitki grubu arasında önemli bir fark bulunmadığı saptanmıştır (Andrews ve Hatch 1971).

8.6.2.3. *Kam Bitkilerinde Karbondioksit Özümlemesi (Krassulasean Asit Mekanizması)*

Krassulasean Asit Mekanizması ile karbondioksit özümlemesi yapan bitkiler, *Kam bitkileri* olarak adlandırılmıştır. Bu bitkiler tipik olarak arid yöre bitkileridir. Kimileri çölde, su kapsamı düşük sığ topraklarda ve tuz stresi gösteren koşullarda yetişirler. Bunları *Crassulaceae*, *Cactaceae*, ve *Euphorbiaceae* familyalarına bağlı bitkiler oluşturur. *Crassula*, *Sedum*, *Kalanchoe* ve *Bryophyllum* bitkileri, *Crassulaseae familyasına* bağlı tipik Kam bitkileridir.

Stomaları gece açıldığı için Kam bitkilerinde buhar halinde su yitmesi, absorbe edilen CO_2 e oranla çok azdır. Stomaları tamamen kapandığı için gündüz su kaybı en az düzeye inen Kam bitkilerinde malik asidin karboksilasyonu sonucu oluşan CO_2 özümlenerek foto-

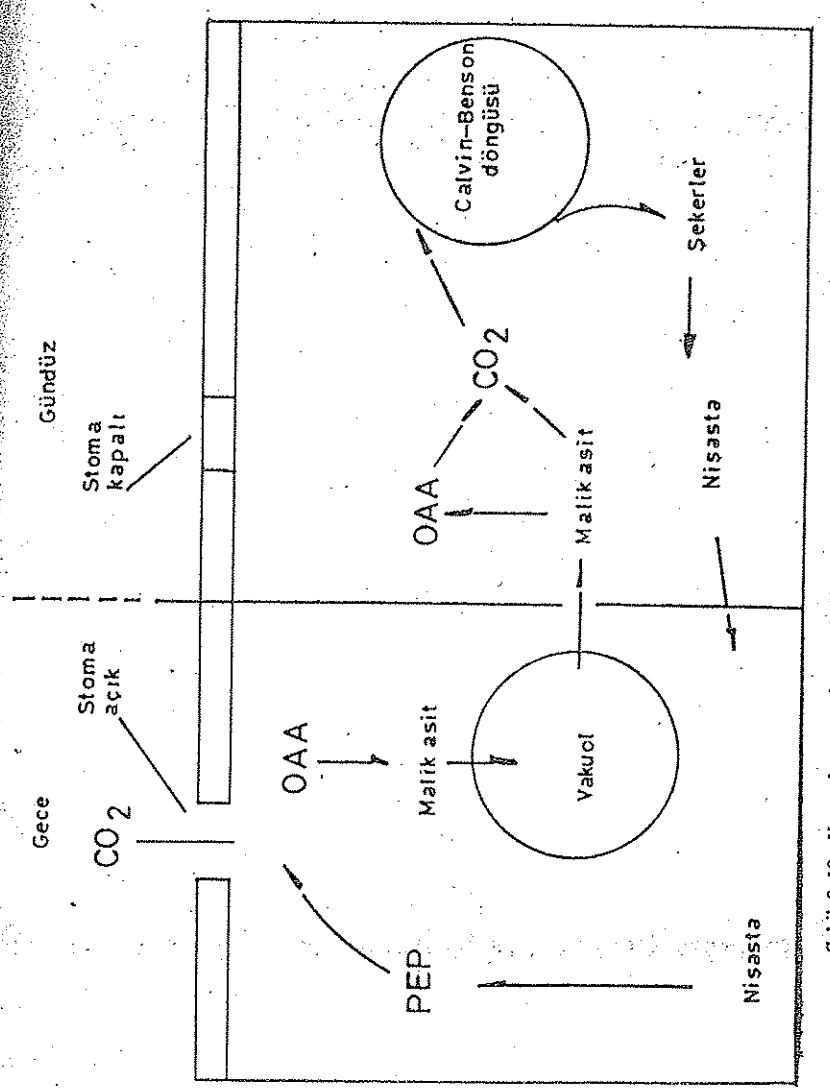
sentez sürdürülür. Yapılan araştırmalar kazanılan her bir gram CO_2 için Kam bitkilerinde 50–100 g buhar halinde su yitmesine karşın C–3 bitkilerinde 1000 g ve C–4 bitkilerinde ise 500 g su yiter.

Krassulasean asit metabolizmasına göre Kam bitkilerinde CO_2 özümlemesi şematik olarak Şekil 8–19 da gösterilmiştir. Şekilden izlendiği gibi gece açılan stomalardan giren CO_2, stoplazma içerisinde bulunan *PEP karboksilas* enzimi yardımıyla PEP tarafından tutulur ve oksalasetik asit (OAA) oluşur. PEP ise geceleri nişastanın glikolitik parçalanmasının bir ürünüdür. Geceleri nişasta miktarının önemli derecede düşmesi bunun önemli bir kanıtı olarak kabul edilmektedir. *Malat dehidrogenas* enzimi aracılığıyla oksalasetik asit (OAA) malik aside dönüşür. Malik asit ise gece boyunca hücre vakuolleri içerisinde birikir. Kimi zaman malik asit konsantrasyonu 200 mM'a değin ulaşır.

Gündüz stomalar kapanırken *NADH malik enzimi* aracılığıyla malik asit dekarboksilasyona uğrar ve CO_2 oluşur. Kimi bitkilerde malik asidin dekarboksilasyonunda *karboksilas* enzimi rol oynar. Osmond'a (1978) göre malik asit oksalasetik aside dönüşmekte ve oksalasetik asidin dekarboksilasyonu sonucu CO_2 oluşmaktadır. Bu şekilde oluşan CO_2 Calvin–Benson döngüsüne girerek karbonhidratların sentezi gerçekleştirilmektedir.

Kam bitkilerinin özellikleri şu şekilde özetlenebilir: (1). Kam bitkilerinde gece stomalar açılır, (2). Transpirasyon gece oluşur, (3). CO_2 alımı gece olur, (4). Gece asit içeriği yükselir, (5). Gece nişasta miktarı azalır, (6). Gündüz asit miktarı azalır, (7). Gündüz nişasta miktarı artar, ve (8). Gündüz stomalar kapandığı için gaz halinde su yitmesi yok denecek düzeye iner.

Kam bitkileri çeşitli yönlerden C–4 bitkilerinden farklılık gösterir. Örneğin Kam bitkilerinde malik asit CO_2 in biriktirildiği bir madde olarak görev yapmasına karşın C–4 bitkilerinde malik asit CO_2 vericisi olarak görev yapan aktif bir ara maddedir. Kam bitkilerinde karboksilasyon, gece ve gündüz farklılık gösterir. Örneğin *fosfoenolpirüvat karboksilas* enziminin gece işlev yapmasına karşın *ribuloz difosfat karboksilas* enzimi işlevlerini gündüz ışıkta yapar. C-4 bitkilerinde karboksilas enziminin ışıkta, ancak değişik hücrelerde, farklı şekilde işlev yaptığı saptanmıştır.



Şekil 8–19. Krassulasean asit metabolizmasına göre Kam bitkilerinde karbondioksit özümlemesi

8.7. FOTOSENTEZİN ÖLÇÜLMESİ

Fotosentez miktarının ölçülmesi için çeşitli yöntemler geliştirilmiştir. Bu yöntemler çoğunlukla gaz alış verişinin, absorbe edilen karbondioksidin, havaya verilen oksijenin ya da fotosentez anında oluşturulan karbondhidratlardan ileri gelen ağırlık artışının ölçülmesi ilkesine dayanmaktadır. Tüm bu yöntemler solunumdan ileri gelen yanlışlığa sahiptirler. Solunum sonucu gaz alış verişinin durumu fotosentezi, dolayısıyla oluşan karbonhidrat ve kuru madde miktarını önemli ölçüde etkilemektedir. Solunuma bağlı olarak ortaya çıkan yanlışlık karanlıkta solunum miktarını ölçmek suretiyle bir ölçüde giderilebilmektedir. Bu yanlışlığın düzeltilmesi ışık, sıcaklık, vb etmenlerin solunumu ve fotosentezi önemli derecede etkilemesi nedeniyle beklenildiği kadar tam olamamaktadır.

Eğer değişik koşullar altında fotosentez miktarı ölçülmek isteniyor ve bu koşulların fotosentez üzerine etkileri üzerinde durulmuyorsa solunum nedeniyle bir düzeltme yapmağa gereksinme yoktur. Düzeltme yapılmaksızın bulunan fotosentez miktarına "*Görünürdeki fotosentez*" adı verilir. Öte yandan solunum dikkate alınarak yapılan düzeltmeler sonucu bulunan fotosentez miktarına da "*Gerçek fotosentez*" denir.

Fotosentezin ölçülmesinde kullanılan yöntemler, teknik ilerlemelere koşut olarak geliştirilmiştir. Bu hususta ilk geliştirilen yöntem fotosentezde organik madde yapımını esas alan ve buna göre ağırlık değişimleri ile karbonhidrat belirlenmesini öngören klasik "*Yarım yaprak ya da Disk*" yöntemidir. Daha sonra fotosentezde oksijenin havaya gaz halinde verilişini ölçmeyi esas alan yöntem geliştirilmiştir. Son zamanlarda çok daha duyarlı sonuçların elde edilmesine olanak veren "*Manometrik*" yöntem, "*karbondioksit $(CO)_2$ alınışını ölçme yöntemi*" ve "*Radyoaktiviteyi ölçme yöntemi*" geliştirilmiştir. Aşağıda bu yöntemler hakkında kısaca bilgi verilmiştir.

8.7.1. Yarım Yaprak ya da Disk Yöntemi

Oldukça basit ve uygulanması kolay olan bu yöntemde bir bitki yaprağının yarısı, orta damar boyunca, sabahleyin kesilir ve kurutularak tartılır. Öteki yarısı ise akşama değin fotosentez yapmaya bırakılarak akşam kesilir, kurutulur ve tartılır. İki yarım yaprak arasındaki ağırlık farkı gün boyu fotosentez yoluyla yapılan organik madde miktarını verir. Bu yöntemde en önemli sorun yaprağın her

iki yarısının başlangıçta ağırlık ve büyüklük yönünden aynı olmasını sağlamaktır. Pratikte iki yarısı aynı olan yaprağı bulmak gerçekten güçtür. Bu yönden disk yöntemi geliştirilmiştir.

Disk yönteminde, sabahleyin yaprağın yarısı üzerinde belli alanda bir disk kesilir, kurutulur ve tartılır. Akşama değin fotosentez yapan yaprağın öteki yarısından özdeş şekilde belli alanda bir disk daha kesilir, kurutulur ve tartılır. Sabah ve akşam alınan diskler arasındaki ağırlık farkı yaprakta akşama değin fotosentez yoluyla oluşturulan organik madde miktarını verir.

Yukarda ana hatları ile açıklanan yarım yaprak ya da disk yöntemlerinde fotosentez ürünlerinin yaprakta kaldığı kabul edilmiştir. Oysa fotosentez sonucu oluşan fotosentez ürünleri bitkide gereksinme duyulan yerlere çabucak taşınmaktadır. O nedenle belirtilen yöntemler yalnızca fotosentezin cereyan etmekte olduğunu gösterme yönünden önemlidir. Fotosentezle yapılan organik madde miktarı bu yöntemlerle kesinkes belirlenememektedir.

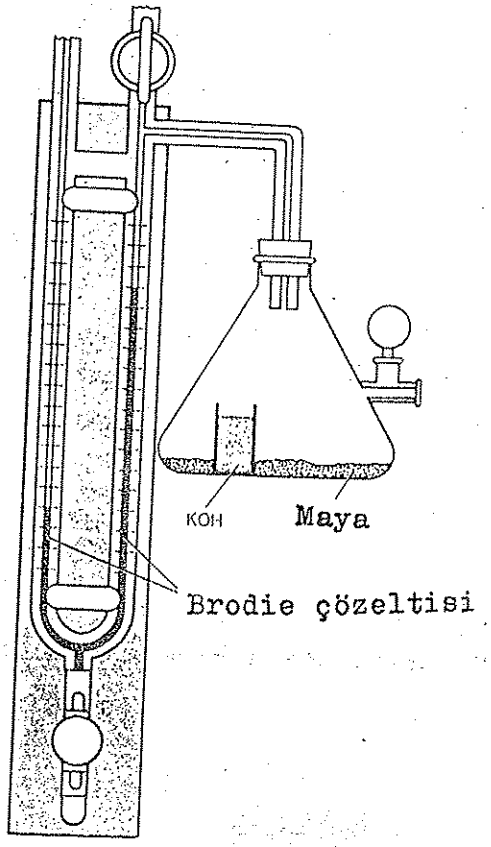
8.7.2. Oksijen (O_2) Verilişini Ölçme Yöntemi

Uygulanması oldukça kolay ve basit olan bu yöntem, özellikle su bitkilerinde belli koşullarda ve belli zaman süresi içerisindeki fotosentez hızını belirlemek için kullanılır. Yöntemin isminden de anlaşılacağı gibi belirlemede, fotosentez sonucu ortaya çıkan oksijen gazı miktarından yararlanılmaktadır. Bunun için Elodea *(Anacharis canadensis)* gibi su içinde yaşayan bir bitki ya da bitkinin bir bölümü su dolu bir kap içerisine konulur. Bitkiden çıkan oksijenin toplanması için bir huni ve bir de huniye geçirilmiş ölçü silindiri kullanılır. Işık altına konan böyle bir bitkiden fotosentez sonucu çıkan oksijen gazı suyun içinde kabarcıklar halinde yükselir ve ölçü balonu içerisinde toplanır. Çeşitli sıcaklık ve ışık intensitelerine konan bitkiden belirli zaman süreci içerisinde çıkan oksijen miktarından fotosentezin hızı belirlenir. Görüldüğü gibi bu yöntemle de fotosentez yoluyla oluşan organik madde miktarının tam olarak ölçülmesi oldukça güçtür. Gerçi çıkan oksijen miktarından fotosentez ürünü olan organik madde miktarını hesaplamak bir ölçüde olanaklıdır. Ancak bu yöntemde ölçü balonu içerisindeki oksijen miktarını kapladığı hacimden tam olarak hesaplayabilmek için bu gazın basıncını da bilmek gerekir. Yöntemin uygulandığı koşullarda oksijen gazının basıncını ölçme olanaklı değildir. Onun içindir ki fotosentezin ölçülmesinde daha duyarlı yöntemler aranmış ve geliştirilmiştir.

8.7.3. Manometrik Yöntem

Fotosentez ile ilgili araştırmalarda bu yöntemden geniş ölçüde yararlanılmaktadır. Her ne kadar yöntemin uygulanması için gerekli cihaz biraz pahalı ise de uygulanması kolay olan bu yöntemle doğru sonuç alma olanağı yüksektir.

Manometrik yöntemde esas, fotosentez anında cereyan eden gaz alışverişinde ortaya çıkan basınç farklarını kapalı bir sistemde özel bir manometre ile ölçülmektir (Şekil 8-20). Bu ölçmeler için özel olarak geliştirilmiş "*Warburg manometresi*" kullanılır. Eğer manometredeki gaz hacmi belli sıcaklıkta aynı tutulursa bitkideki gaz alışverişi nedeniyle gaz basıncında ortaya çıkan ayrımlılık manometrenin ölçü tüpündeki çözeltinin (*Brodie çözeltisi*) yükselip alçalmasından anlaşılır. Böylece belli bir zamanda kullanılıp CO_2 ya da dışarıya verilen O_2'den fotosentezin hızı ve miktarı bellrlenir.



Şekil 8-20. Warburg manometresi ile fotosentezin ölçülmesi

8.7.4. Karbondioksit (CO_2) Alınışını Ölçme Yöntemi

Bu yöntemde esas, kapalı bir sistem içerisindeki fotosentez yapan bitki ya da bitki organına verilen ve sistemden geçen havadaki CO_2'in titrasyon yoluyla ölçülmesidir. Sistemden geçen hava alkalin bir çözeltiden de geçirilir ve sonra da bu çözelti titre edilmek suretiyle alkalin çözeltide çözülen CO_2 miktarı belirlenir. Aynı şekilde, sisteme giren havanın CO_2 kapsami da belirlenir. Böylece sisteme giren havadaki CO_2 miktarı ile sistemden çıkan havadaki CO_2 miktarı farkı bulunur. Buradan bitkinin belli zaman içerisinde aldığı CO_2 miktarı belirlenir ve bitkinin yaptığı fotosentez miktarı hesaplanır.

8.7.5. Radyoaktiviteyi Ölçme Yöntemi

Son yıllarda fotosentez miktarını ölçmede çok fazla kullanılan en duyarlı yöntemdir. Bu yöntemde, belirli koşullarda bulundurulan bitkilere radyoaktif karbon içeren $C^{14}O_2$ verilir. Belli bir süre sonunda bitkide radyoaktif karbon ($C^{14}O_2$) miktarı özel cihazlarla belirlenir. Bitkide belirlenen radyoaktif karbon (C^{14}) miktarından fotosentez miktarı hesaplanır.

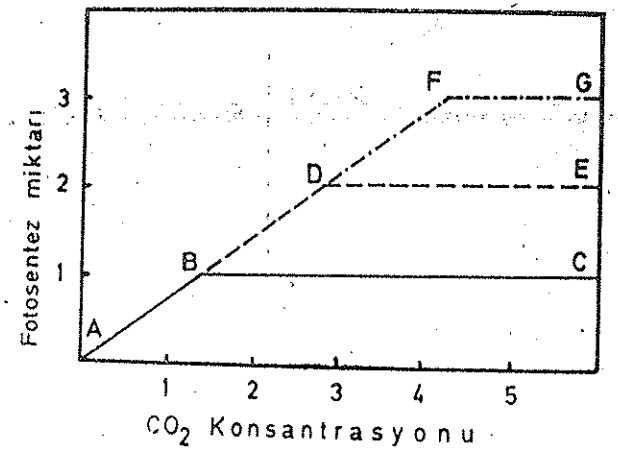
8.8. FOTOSENTEZİ ETKİLEYEN ETMENLER

Fotosentezi etkileyen etmenler üzerinde çalışan ilk araştırmacılar, çeşitli etmenleri tek tek ele alarak araştırmalarını yürütmüşlerdir. Araştırmacılar fotosentez üzerine etkili etmenlerin etki derecelerini "*Minimum*", "*Optimum*" ve "*Maksimum*" olmak üzere üç grup altında açıklamağa çalışmışlardır. Örneğin her hangi bir bitkide belirlenen minimum sıcaklığın altında fotosentezin cereyan etmediği, optimum sıcaklıkta fotosentezin en yüksek düzeyde oluştuğu buna karşın maksimum sıcaklığın üzerinde ise fotosentezin yine cereyan etmediği ileri sürülmüştür. Ancak bu görüşü savunan bilim adamları etmenlerin "*Optimum*" etkenlik durumlarındaki dikkat çekici değişmeleri açıklamakta güçlükle karşılaşmışlardır. Şöyleki fotosentez üzerine karbondioksit konsantrasyonunun "*Optimum*" etkisinin yüksek ışık intensitesinde düşük ışık intensitesine göre daha fazla olduğu, "*Optimum sıcaklığın*" yine ışık intensitesine bağlı olarak değiştiği ve

"Optimum ışık intensitesinin" ise yeteri düzeyde suya sahip olan ve olmayan bitkilerde önemli derecede ayrımlı olduğu görülmüştür.

Fotosentez üzerine aynı anda çeşitli etmenlerin etki göstermeleri ile ilgili dikkate değer ilk açıklama yirminci yüzyılın başında F.F. Blackman tarafından yapılmıştır. Liebig'in minimum yasasından esinlenen Blackman, *"Bir olayı değişik bir çok etmen etkiliyorsa olayın hızı, en az derecede etken olan etmenle sınırlıdır"* şeklinde ifade edilen kuramını geliştirmiştir. Blackman fotosentez üzerine bir etmenin etkisi belirlenirken öteki etmenlerin etkilerinin de aynı anda dikkate alınmasının zorunlu olduğunu ortaya koymuştur. Fotosentez üzerine atmosferdeki karbondioksidin etkisi araştırılırken basit olarak atmosferde karbondioksit konsantrasyonu arttıkça fotosentez miktarının da arttığı düşünülür. Ancak birkilerde karbonhidrat üretimi için ışık enerjisinin yeterince absorbe edilmesine gereksinme vardır. Belli bir ışık düzeyinde bitkiler ancak belli miktarda karbondioksitten yararlanabilirler. Absorbe edilen ışık miktarı aynı kaldığı sürece ortamda giderek artan karbondioksitten belli bir düzeyden sonra bitki yeterince yararlanamaz ve dolayısıyle karbondioksidin artışı ile fotosentezde beklenen artış sağlanamaz. Bu duruma göre öteki koşullar optimum düzeyde olsalar bile fotosentez miktarı absorbe edilen ışık miktarı ile sınırlıdır.

Fotosentez üzerinde karbondioksit miktarı ile absorbe edilen ışığın karşılıklı etkileri (*interaksiyonu*) Şekil 8–21 de şematik olarak gösterilmiştir. Şekilde gösterilen ABC kurvesi birim ışık intensitesinde karbondioksit konsantrasyonu ile fotosentez arasındaki ilişkiyi göstermektedir. Belirtilen kurvenin AB bölümünde karbondioksit konsantrasyonu fotosentezi sınırlarken BC bölümünde de ışık intensitesi fotosentezi sınırlamaktadır. Işık intensitesi iki kat arttığı zaman, fotosentez miktarı da birim ışık intensitesine göre aşağı yukarı iki kat artarak kurve ADE şeklini ve ışık intensitesi üç kat arttığı zaman fotosentez miktarı aşağı yukarı üç kat artarak kurve AFG şeklini almaktadır. Görüldüğü gibi ışık miktarı ile ilişkili olarak fotosentez miktarı üzerine karbondioksit konsantrasyonunun etkisi belli bir sınıra dek olumlu olmaktadır. O nedenle fotosentez üzerine her hangi bir etmenin etkisi araştırılırken yalnızca öteki etmenlerin değişmez halde tutulması yetmemekte, öteki etmenlerin yeterince sağlanmalarına gereksinme duyulmaktadır. Aksi halde fotosentez miktarı, etkinliği en az olan etmen ile sınırlandırılmaktadır. Pratikte ise ışık intensitesi, karbondioksit konsantrasyonu ve sıcaklık gibi dış etmenlerin olanaklar elverdiğince kontrol altında bulundurulabilmelerine karşın, bitkilerin klorofil kapsamları ve protoplazmatik işlevler gibi çeşitli iç etmenlerin kontrol altında bulundurulmaları olanak dışıdır.



Şekil 8–21. Blackman kuramına göre karbondioksit ile absorbe edilen ışığın fotosentez üzerine karşılıklı etkileri

Blackman tarafından geliştirilen kuram fotosentez üzerine ayni anda çeşitli etmenlerin birlikte etki yaptıklarını göstermesi yönünden önemlidir. Ancak çeşitli etmenlerin etkinliklerinin belirlenmesi de açıklandığı kadar basit değildir. Bu arada yapılan araştırmalar fotosentez üzerine çeşitli etmenlerin etki derecelerine ait grafiklerin eğrisel bir şekilde olduğunu ortaya koymuştur.

Buraya değin yapılan açıklamalar göz önünde bulundurularak fotosentez üzerine etki yapan etmenler: (1). Çevresel etmenler, ve (2). Bitkisel etmenler olmak üzere iki ana grup altında toplanabilir.

8.8.1. Fotosentez Üzerine Etki Yapan Çevresel Etmenler

8.8.1.1. *Karbondioksit Konsantrasyonu*

Yeşil bitkiler tarafından kullanılan karbondioksidin tamamı çözülmüş karbondioksit, karbonik asit ya da bu asidin bir tuzu halinde alınarak kloroplastlara ulaşır. Karada yetişen bitkilerin karbondioksit kaynağı asal olarak atmosferdir. Su altı bitkileri ise

fotosentez işlevinde çözülmüş haldeki karbondioksit ve karbonik asidi olduğu kadar karbonat ve bikarbonatları da kullanırlar.

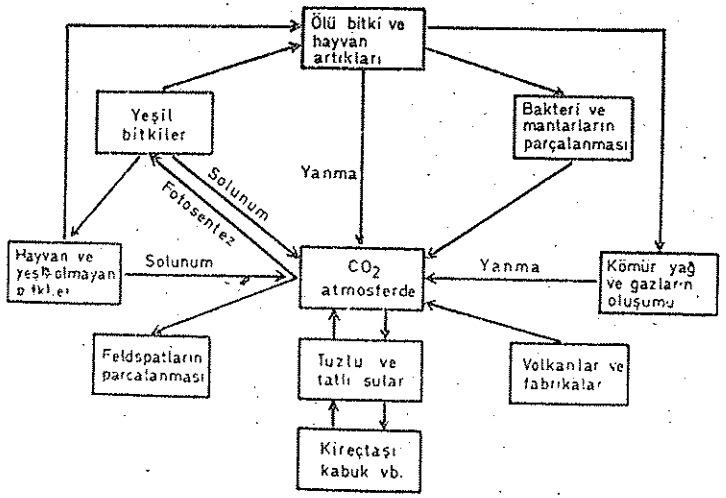
Atmosferin karbondioksit konsantrasyonu göreceli olarak az olup, hacim ilkesine göre % 0,03 kadardır. Az olmakla beraber karbondioksit konsantrasyonu bulunduğu düzeyi sürekli olarak korur ve bu miktar dünyamızdaki bitkilerin karbondioksit gereksinmelerini karşılamağa genellikle yeterlidir. Yapılan hesaplar atmosferde aşağı yukarı toplam 2×10^{15} kg karbondioksidin bulunduğunu ve karasal bitkilerin yıllık karbondioksit kullanımlarının da 6×10^{13} olduğunu ortaya koymuştur. Buna göre karada yetiştirilen bitkiler atmosferde bulunan toplam karbondioksidin bir yılda aşağı yukarı otuzda birini kullanmaktadırlar.

1. *Atmosferdeki karbondioksidin kaynağı:* Bir yandan yeşil bitkiler tarafından sürekli kullanma sonucu atmosferde karbondioksit konsantrasyonu azalırken öte yandan çeşitli kaynaklardan sürekli olarak atmosfere karbondioksit verilmektedir. Bitki ve hayvanların solunumları sonucu sürekli olarak karbondioksit atmosfere verilir. Çoğu kez sanıldığının tersine bitkiler hayvanlara oranla atmosfere daha fazla karbondioksit verirler. Yeşil bitkilerle yeşil olmayan bitkiler solunum sonucu atmosfere karbondioksit verirler. Organik maddelerin mikroorganizmalar tarafından parçalanmaları sonunda da atmosfere bol miktarda karbondioksit verilmektedir. Volkanlardan, maden ocaklarından, yanan kömür, gaz, odun ve öteki yanıcı maddelerden sürekli olarak karbondioksit oluşmaktadır.

Karbondioksit kaynağı olma yönünden atmosfere oranla okyanuslar çok daha önemlidir. Yer yüzünün yaklaşık 3/4 ünü kaplayan okyanuslarda bitkilere yarayışlı halde atmosfere oranla 80 kat daha fazla karbondioksit bulunmaktadır. Okyanus bitkileri karbondioksidi fotosentezde kullanırlar. Okyanuslarda yaşayan bitki ve hayvanlar solunum sonucu karbondioksidi suya verirler. Bu arada okyanuslardaki ölmüş bitki ve hayvanların mikroorganizmalar tarafından parçalanmaları sonucu karbondioksit sulara geçer. Öte yandan suda çözünmüş haldeki karbondioksit ile karbonatlar ve bikarbonatlar arasında karmaşık bir denge oluşur. Belli okyanus hayvanları tarafından kabuk oluşumunda fazla miktarda karbonatlar kullanılır. Başka bir grup okyanus hayvanları da fazla miktarda karbondioksidi, kireçli kayaların kalsiyum karbonatları gibi, kimyasal bileşiklere dönüştürürler. Bikarbonatların karbonatlara dönüştürülmesi karbonik

asidin açığa çıkmasına ve dolayısıyla sularda yarayışlı halde karbondioksit konsantrasyonunun artmasına yol açar.

Atmosfer ile okyanuslar arasında karbondioksit kapsamları yönünden sürekli dinamik bir denge bulunmaktadır. Atmosferde karbondioksit konsantrasyonu belli bir düzeyin altına düştüğü zaman okyanuslardan atmosfere karbondioksit geçer. Öte yandan atmosferde karbondioksit konsantrasyonu yükseldiği zaman okyanus suyunda çözülme sonucu karbondioksit konsantrasyonu dengelenir. Doğada karbon döngüsü Şekil 8–22 de gösterilmiştir.



Şekil 8–22. Doğada karbon döngüsü

2. *Karbondioksit absorpsiyonu:* Kara bitkileri karbondioksidin çok büyük bir bölümünü gözenekleri aracığıyla alırlar. Kimi bitki türlerinde az da olsa bir bölüm karbondioksit epidermal hücreler aracılığıyla alınmaktadır. Öte yandan yaşamlarını su içerisinde sürdüren *hidrofitlerde* karbondioksidin, bikarbonatların ya da karbonatların tümü doğrudan epidermis aracılığıyla absorbe edilmektedir.

Yapılan araştırmalar öteki etkenler uygun düzeyde olmak koşuluyla ortamın karbondioksit konsantrasyonu belli bir düzeye kadar arttıkça çoğunluk bitkilerde fotosentez miktarının arttığını göstermiştir. Atmosferin karbondioksit konsantrasyonu 10–15 kat arttığı zaman kimi bitkilerde bir süre fotosentez artmaktadır. Ancak yüksek

karbondioksit konsantrasyonu genellikle fotosentez üzerine olumsuz etki yapmaktadır. Yüksek düzeydeki karbondioksit konsantrasyonunun olumsuz etkisi bitkinin cinsi, fotosentezin cereyan ettiği bitki organlarının gelişme durumu, karbondioksidin etkisi altında bulunma süresi ve öteki dış etkenlere bağlı olarak değişmektedir.

Çevresel etmenlerinin fotosentez üzerine etkileri temelde CO_2 değişimi ele alınarak incelenmektedir. Karbondioksidin C–3 ve C–4 bitkilerinde fotosentez üzerine, bir başka deyişle CO_2 alımına (+) ve CO_2'ın atmosfere verilmesine (–) etkileri Şekil 8–23 de gösterilmiştir. Şekilden de görüldüğü gibi her iki tip bitkide de ortamın karbondioksit konsantrasyonuna bağlı olarak CO_2 alımı doğrusal olarak artmıştır. Ancak C–4 bitkileri üzerine CO_2'in etkisi C–3 bitkilerinden daha fazla olmuştur. Bitkilerde CO_2 alımını gösteren grafiğin X eksenini kestiği nokta (γ) *CO_2 denge noktası* olarak adlandırılmaktadır. Bu noktada bitkilerin ortamdan aldıkları ve ortama verdikleri CO_2 miktarı birbirine eşittir. CO_2 denge noktası şu şekilde formüle edilebilir.

$$F_n = F_t - S = O$$

$$F_n = S$$

Burada:

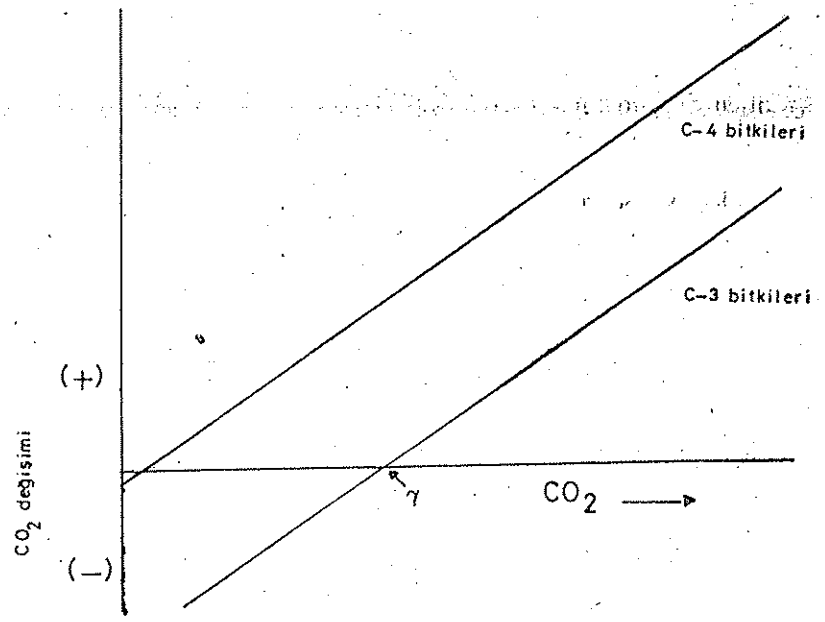
F_t = Toplam Fotosentez

F_n = Net Fotosentez

S = Solunum

Formülde görüldüğü gibi net fotosentez toplam fotosentezden (alınan toplam CO_2 miktarı) fotorepirasyon ya da karanlık solunumu dahil solunum (S) sonucu yitirilen CO_2 miktarının çıkarılmasıyla bulunan miktardır. Şekilden görüldüğü gibi CO_2 denge noktasında (γ) net fotosentez (F_n) solunuma (S) eşittir. C–3 bitkilerinde γ değeri 50–100 ppm CO_2 civarında iken C–4 bitkilerinde bu miktar 0–5 ppm arasında değişmektedir. C–3 bitkilerinde γ değeri toplam CO_2 alımının yaklaşık üçte birine eşdeğerdir. Daha önce de açıklandığı gibi C–4 bitkilerinde fotosentez oranı bir başka deyişle CO_2 gereksinimi C–3 bitkilerine göre daha fazladır. Absorbe edilen karbondioksit C–4 bitkilerinde mezofil hücrelerinde olduğu kadar destek doku hücrelerinde de özümlenebilmektedir. Bu arada yüksek düzeydeki karbondioksit C–4 bitkilerinde fotorespirasyonu geriletir. Çünkü CO_2'ın yüksek olması

durumunda *RiDP karboksilas enziminin* etkin yöresi için rekabette O_2 ye göre CO_2 daha fazla avantaj kazanır ve bunun sonucu olarak da O_2 ye göre CO_2 alımı daha fazla gerçekleşir.



Şekil 8–23. Ortamın CO_2 konsantrasyonuna bağlı olarak C–3 ve C–4 bitkilerinde net CO_2 değişimi

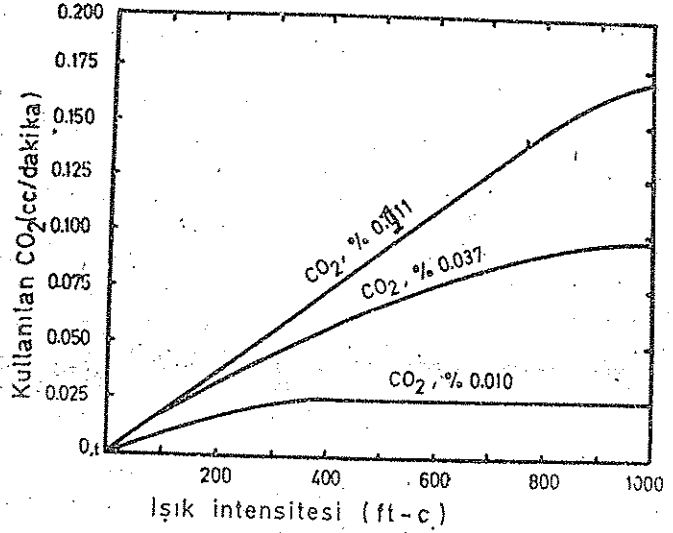
Gündüz fotosentezin en yüksek düzeyde cereyan ettiği anlarda atmosferin karbondioksit konsantrasyonu önemli ölçüde azalmaktadır. Bu durum yoğun bitki örtüsü bulunan tarla ve orman alanlarında atmosferde yapılmış ölçümlerle saptanmıştır. Bu arada Verdium ve Loomis (1944) isimli araştırmacılar mısır tarlasında topraktan 100 cm yükseklikteki atmosferde karbondioksit konsantrasyonunun gece % 0.0675 iken gündüz % 0.045'e düştüğünü saptamışlardır. Belirtilen araştırma, fotosentezin yoğun bir şekilde cereyan ettiği zamanlarda atmosferde karbondioksit konsantrasyonunun hızla düştüğünü ve fotosentezin çok az ya da hiç cereyan etmediği geceleri ise atmosferde karbondioksit konsantrasyonunun hızla arttığını açıkça ortaya koymaktadır.

8.8.1.2. *Işık İntensitesi ve Niteliği*

Yeşil bitkiler tarafından fotosentez anında karbonhidrat moleküllerinde depo edilen enerji yalnızca ışıktan sağlanmaktadır. Gözle görülebilen sınırlar içerisindeki dalga boyuna sahip ışık fotosentezde rol oynar. Doğal koşullarda güneş ışığı fotosentezin tek kaynağıdır. Ancak fotosentez yeterli intensitede olmak koşuluyla elektrik ışığında ya da öteki yapay ışık altında da cereyan edebilmektedir. Çoğunlukla fotosentez ile ilgili denemeler elektrik ışığında yapılmakta ve serada elektrik ışığından ek olarak da yararlanılmaktadır.

Yapılan araştırmalar fotosentez üzerine: (1). Işık intensitesinin, (2). Işık niteliğinin ve (3). Işıkta bırakılma süresinin etkili olduğunu göstermiştir. Aşağıda ışıkla ilgili olarak bu üç etmen üzerinde kısaca bilgi verilmiştir.

1. *Işık intensitesinin fotosentez üzerine etkisi:* Genel olarak ışık intensitesi arttıkça öteki koşulların uygun olması halinde fotosentez de artmaktadır. Şekil 8-24 de değişik ışık intensiteleri ile buğday bitkisinde ayrımlı üç karbondioksit konsantrasyonunda cereyan eden fotosentez miktarı arasındaki ilişki gösterilmiştir. Göreceli



Şekil 8-24. Buğday bitkisinde cereyan eden fotosentez miktarı ile değişik ışık intensiteleri arasındaki ilişki (Hoover ve ark 1933)

olarak düşük ışık intensitelerinde, karbondioksit konsantrasyonu en az düzeyde bulunmadığı sürece, fotosentez miktarı ışık intensitesine bağlı olarak doğrusal bir şekilde artmaktadır. Şekilden izleneceği gibi en yüksek karbondioksit konsantrasyonunda (% 0.111), araştırmada kullanılan en yüksek düzeydeki ışıkta (1000 ft-c*) bile karbondioksit konsantrasyonu fotosentezi sınırlayıcı bir etken olamamıştır. Bulutsuz yaz günlerinde öğle üzeri güneş ışığının intensitesi ise 8000-10000 ft-c civarındadır.

Atmosferin normal karbondioksit konsantrasyonu altında bitkilerin yapraklarında en yüksek düzeydeki fotosentez, en yüksek düzeydeki ışık intensitesinin çok altında sağlanabilmektedir. Örneğin pamuk, ayçiçeği, domates ve öteki benzeri bitkilerin yapraklarında en yüksek düzeydeki fotosentez 1 / 4 ya da 1 / 3 güneş ışığı intensitesinde sağlanabilmektedir. Kuşkusuz gölge bitkilerinin yapraklarında çok daha düşük ışık intensitesinde en yüksek düzeyde fotosentez yapılabilmektedir. Tüm bitki ya da ağaç ele alındığında durum, tek bir yaprağın ele alınmasına göre ayrımlı olmaktadır. Örneğin, ışık intensitesi güneş ışığının en yüksek ışık intensitesi düzeyine yaklaşıldıkça tüm elma ağaçlarında cereyan eden fotosentez sürekli bir şekilde artmaktadır (Heincke ve Childers 1937). C-3 bitkilerinde ışık intensitesi ile *RiDP karboksilas* enzim aktivitesi arasında Katkat ve ark (1986) önemli ve olumlu ilişki bulunduğunu saptamışlardır.

Yeryüzünde güneş ışığının intensitesi meteorolojik koşullara bağlı olarak mevsimden mevsime ve hatta saatten saate değişir. Bulut, sis, toz ve nem gibi etmenler güneş ışığının yer yüzündeki intensitesi üzerine etkili olmaktadır. Öteki koşullar aynı kalmak üzere yükseklere çıkıldıkça güneş ışığının intensitesi arar. Örneğin yaz başlarında öğle üzeri deniz düzeyinde güneş ışığının intensitesi aşağıda yukarı 8000 ft-c iken 1500 m yükseklikte 11000 ft-c dır. Işık intensitesinin fotosentez üzerine etkisi yönünden bitkiler arasında önemli ayrım bulunmaktadır. Kimi bitkiler gölgede yaşamlarını normale yakın bir şekilde sürdürürken, kimi bitkilerde gelişme gölgede yeterince fotosentez yapamadıkları için önemli ölçüde gerilemektedir.

Işık intensitesinin bitki gereksinmesinin üzerinde yüksek olması halinde klorofil dahil pek çok hücre komponentlerinin oksitlenip parçalandığı normal olmayan fotokimyasal tepkimeler oluşmaktadır.

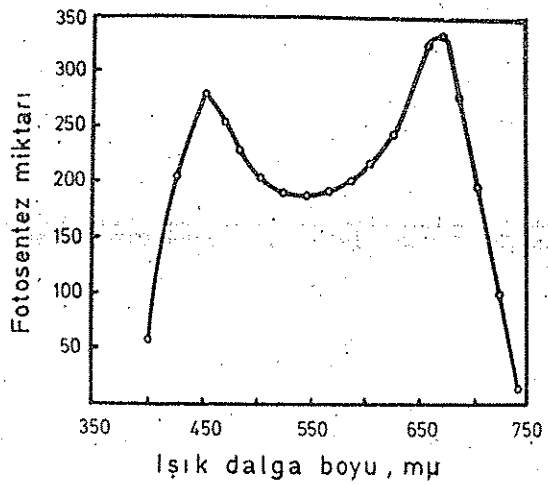
* 100 Watlık bir ampul bir metre uzaklıktaki yüzeye yaklaşık 19 ft-c ışık verir

Bu parçalanma oksijenin bulunması halinde çok daha yeğindir ve fotosentez olumsuz yönde önemli derecede etkilenir (Kandler ve Schötz 1956). *Foto-oksidasyon* ve kimi araştırmacılar tarafından *Solarizasyon* adı verilen bu olayda, bitki yaprakları tarafından alınan oksijen hücrenin belli yapı maddelerinin parçalanmasında kullanılır ve karbondioksit açığa çıkar. Her yönden ayrı olan solunum ile foto-oksidasyon biribiriyle karıştırılmamalıdır. Fotosentetik mekanizmanın bir parçası olarak oluşan foto-oksidasyon solunuma oranla üç dört kez daha güçlüdür. Öte yandan kısa süre içerisinde oluşan foto-oksidasyon bitki yapraklarına veya öteki fotosentetik organlara önemli ölçüde zarar vermez. Fakat foto-oksidasyonun bir kaç saat sürmesi klorofillerin renksizleşmesine ve klorofillerin oluştuğu hücrelerin ölmesine yol açar.

Fotosentez üzerine ışığın doğrudan olduğu kadar dolaylı etkisi de vardır. Düşük ışık intensitesi bir yandan gözeneklerin kapanmalarına yol açarken, öte yandan yeterli kabondioksidin bitkiye girişini önleyerek fotosentez üzerine olumsuz etki yapar. Aynı şekilde yüksek ışık intensitesi çoğu kez bitkilerde transpirasyonun artmasına neden olur. Bu da yaprak hücrelerinde su miktarının ve dolayısiyle fotosentezin azalmasına yol açar.

2. *Işık niteliğinin fotosentez üzeine etkisi:* Dalga boyları değişik ışığın fotosentez üzerine etkisi ayrımlı olmaktadır. Şekil 8–25 de buğday kullanılarak yapılmış bir denemede aynı intensitedeki dalga boyları değişik olan ışığın fotosentez üzerine etkisi gösterilmiştir. Şeklin incelenmesinden anlaşılacağı gibi en yüksek düzeyde fotosentez 655 mμ (kırmızı) ve 440 mμ (mavi) ışıkta olmuştur. Kuşkusuz bu denemenin sonucunu tüm bitkiler üzerinde genelleştirmeğe olanak yoktur. Çeşitli bitkilerin dalga boyları değişik ışığa karşı gösterecekleri tepkime ayrımlı olabilir. Nitekim Gabrielsen (1948) buğday dahil çeşitli bitkiler üzerinde yaptığı araştırmaları sonunda en yüksek düzeyde fotosentezin portakal–kırmızı ışıkta olduğunu bunu yeşil-sarı ışığın izlediğini ve en az fotosentezin ise viole–mavi ışıkta olduğunu saptamıştır. Her ne kadar yapılan araştırmalar çeşitli bitkilerde fotosentez üzerine ışık niteliğinin etkili olduğunu göstermiş ise de bu konuda kuşkular sürmekte ve aydınlatılmasına gereksinme duyulan pek çok nokta bulunmaktadır.

Yüksek yerlerde yetişen kara bitkileri deniz düzeyine yakın yerlerde yetişen kara bitkilerine oranla mavi ve ultraviole ışığın daha çok etkisi altında bulunurlar. Çünkü atmosfer tabakası kalınlaştıkça



Şekil 8–25. Dalga boyları değişik özdeş intensitedeki ışığın buğday bitkisinde fotosentez üzerine etkisi (Hoover 1937)

başka bir deyişle deniz yüzeyine yaklaşıldıkça belirtilen ışık daha fazla filitre edilmektedir. Ancak ışığın bu özelliğinin doğada bitkilerin dağılışı üzerine nasıl etki yaptığı kesinkes bilinmemektedir. Öte yandan sık ve uzun ağaçlarla kaplı ormanlıklarda alt bitkilere yeşil ışık göreli olarak daha fazla etkilidir. Çünkü mavi ve kırmızı ışık uzun ve büyük ağaçlar tarafından absorbe edilmiştir. Kuşkusuz bu durum alt bitkilerin yüksek düzeyde fotosentez yapma olanağını ortadan kaldırmaktadır.

3. *Işıkta bırakılma süresinin fotosentez üzerine etkisi:* Bitkilerin ışıkta kalma süresinin de fotosentez üzerine etkisi büyüktür. Işık altında daha uzun süre kalan bitkilerde daha fazla fotosentez cereyan etmektedir. Kuşkusuz uygun ışık intensitesi altında 8–10 saat kalan bir bitkide 1–2 saat kalmasına göre daha fazla fotosentez oluşur. Yüksek bitkilerde uzun süre ışık altında bırakılmanın fotosentez üzerine etkilerini araştıran Böhning (1949), bitki üzerine olumsuz bir etki görülmeden fotosentezin uzun süre cereyan edebildiğini saptamıştır.

Işığın bitkilerde CO_2 değişimi üzerine etkileri kuramsal olarak Şekil 8–23 de gösterilmiştir. *Işık doyum noktasına* (I_s) gelindikten sonra CO_2 alımı üzerine ışığın etkisi olmamaktadır. *Işık denge nok-*

tasında (I_d) bitkinin aldığı ve atmosfere verdiği CO_2 miktarları birbirine eşittir.

C–4 bitkilerinde ışık denge noktası sıfıra çok yakınır. Bunun temel nedeni C–4 bitkilerinde *fotorespirasyonun* çok az olması ve solunum aşamalarında oluşan CO_2 in yeniden absorbe edilip değerlendirilebilmesidir.

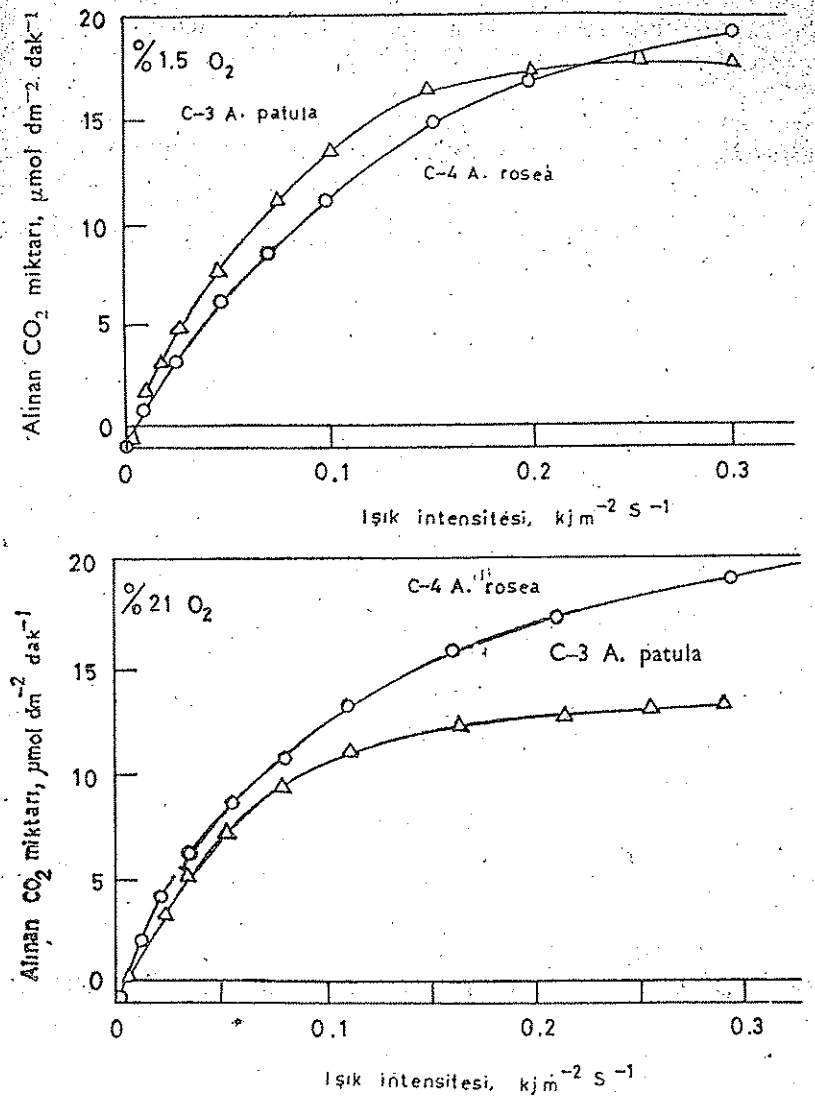
C–3 ve C–4 bitkilerinde düşük ve yüksek O_2 karşısında ışık doyum noktaları araştırılmış ve elde olunan sonuçlar Şekil 8–26 da gösterilmiştir. C–4 bitkisi olarak *Atriplex rosea* ile C–3 bitkisi olarak *A. patula*'nın ele aldığı denemede % 1,5 ve % 21 O_2 konsantrasyonları kullanılmıştır. Şekilden de görüldüğü gibi % 1,5 O_2 konsantrasyonunda her iki bitkide de ışık intensitesine bağlı olarak net fotosentez miktarı, bir başka deyişle CO_2 alımı artmıştır. Buna karşın % 21 lik normal O_2 konsantrasyonunda C–3 bitkisi A. patula ışık doyum noktasına (0.1 kj m^{-2} s^{-1}) C–4 bitkisi A. Rosea'ya göre çok daha önce ulaşmıştır. Buna karşın C–4 bitkisinin düşük ve normal O_2 konsantrasyonunda ışık doyum noktaları arasındaki fark yok denecek kadar az olmuştur. Bu durum daha önce de değinildiği gibi C–4 bitkilerinde fotorespirasyonun düşük olmasıyla yakından ilgilidir.

Işık doyum noktası (I_s) fotorespirasyon ile fotosentez sonucu CO_2 alımının eşit olduğu nokta şeklinde de tanımlanabilir. Işık denge noktası (I_d) ise düşük ışık intensitelerinde fotorespirasyonun düşük olması nedeniyle daha çok karanlık solunuma bağımlı bulunmaktadır.

8.8.1.3. *Sıcaklık*

Işık, karbondioksit ve öteki etmenler sınırlayıcı olmamak koşuluyla belli bir düzeye dek sıcaklık arttıkça bitkilerde fotosentez de artmaktadır. Sıcaklığın fotosentez üzerine etkileri bitkiden bitkiye önemli derecede ayrımlıdır. Örneğin çam ağaçlarında –6 °C'da fotosentezin cereyan edebilmesine karşın çoğunluk tropikal bitkilerde aşağı yukarı 5 °C altındaki sıcaklıkta fotosentez cereyan etmemektedir. Öte yandan ılıman iklim yörelerinde yetişen çoğunluk bitkilerde fotosentez için en uygun sıcaklık 20–30 °C'dır. Fotosentezin fotokimyasal bölümü sıcaklığa bağımlı olmadığı halde enzim aktivitesi ile kontrolu altında olan biyokimyasal bölüm tamamiyle sıcaklığa bağımlı bulunmaktadır.

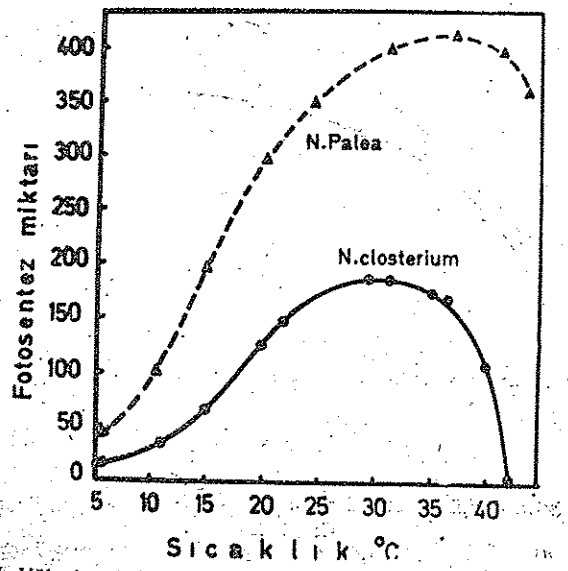
Fotosentez üzerine soğuğun etkisi doğrudan ve dolaylı olmak üzere iki yönlüdür. Soğuğun doğrudan etkisi fotosentezin karanlık



Şekil 8–26. Işığın değişik O_2 ortamlarında C–3 ve C–4 bitkilerinin net CO_2 alımı (Ting 1982)

tepkimelerinde görev yapan enzimlerin işlevlerini geriletmek suretiyle ortaya çıkar. Soğuğun dolayılı etkisi ise hücrenin içinde ve dışında buzun oluşması sonucu fotosentezi geriletmek suretiyle görülür. Hücre duvarlarının dışında buzun oluşması hücre içerisinden suyun dışarıya çekilmesine ve dolayısiyle su noksanlığına yol açar. Hücre içerisinde buzun oluşması bağımsız suyun ortadan kalkmasına yol açtığı gibi hücre içi düzenini de bozmak suretiyle mekaniksel zarara yol açar. Mekaniksel zarar sonucu kloroplast membranları dahil hücre membranlarının geçirgenlikleri bozulduğu gibi, sitoplazmanın ve kloroplastların kolloidal yapıları da olumsuz yönde önemli değişikliklere uğramaktadır.

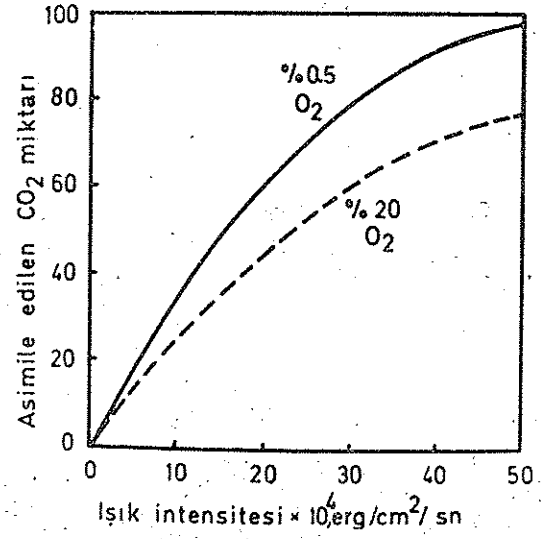
Yüksek sıcaklık ise fotosentez dahil hücrenin tüm yaşamsal işlevlerini etkiler. Kuşkusuz normalin üzerindeki yüksek sıcaklıklarda "*Sıcaklık ölümü*" kısa sürede ortaya çıkar. Ancak yüksek sıcaklığın olumsuz etkisi önceleri düzeltilebilir iken bir süre geçtikten sonra olumsuz etkiyi düzeltme olanağı kesinlikle ortadan kalkar. Daha önce de açıklandığı gibi sıcaklık arttıkça bitkilerde fotosentez doğrusal bir şekilde artmakta, ancak bitkinin türüne ve zamana bağlı olarak belli bir sıcaklıktan sonra fotosentez miktarı hızla azalmaktadır (Şekil 8–27).



Şekil 8–27. Yüksek ışık intensitesi altında sıcaklık ile fotosentez arasındaki ilişki

8.8.1.4. *Oksijen ve Fotorespirasyon*

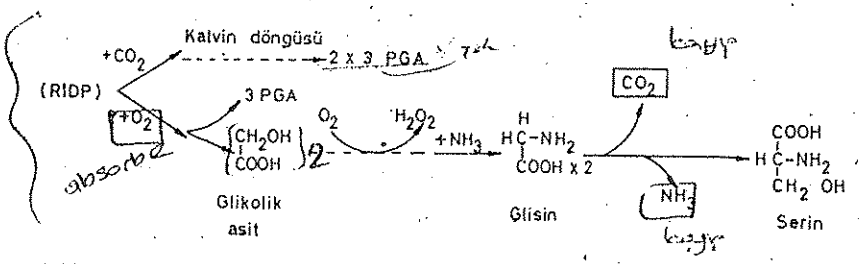
İlk kez 1920'li yıllarda Alman biyokimyacısı Warburg, ortamda bulunan fazla oksijenin (O_2) bitkilerde fotosentezi gerilettiğini saptamıştır. Bu bulgu daha sonraki çalışmalarda da kanıtlanmış ve oksijen fazlasının fotosentez üzerindeki olumsuz etkisi *Warburg Etkisi* şeklinde tanımlanmıştır. Gerçekten atmosferde % 21 civarında bulunan oksijen bitkilerde fotosentezi yavaşlatma sınırındadır. Daha düşük oksijen konsantrasyonunda bitkilerde fotosentez daha fazla olmaktadır. Örneğin McAlister ve Meyers (1940) tarafından yapılan araştırmaya göre yüksek ışık intensitesi altında ve karbondioksit konsantrasyonunun atmosferdeki düzeyde bulunması halinde genç buğday bitkilerinde fotosentez, % 0.5 düzeyindeki oksijende % 20 düzeyindeki oksijene göre % 30–50 cranında daha fazla olmuştur (Şekil 8–28).



Şekil 8–28. Değişik ışık intensitelerinde oksijen konsantrasyonunun fotosentez üzerine etkisi

Işık altında karanlıktakine göre solunumun bazı bitkilerde daha yüksek olması 1950'li yıllarda açıklanamamıştır. Ancak 1960'lı yılların sonunda ve 1970'li yıllarda C–3 bitkilerinin yaprakları aracılığıyla ışıklı ortamda karanlığa göre çoğu kez iki kat daha fazla O_2

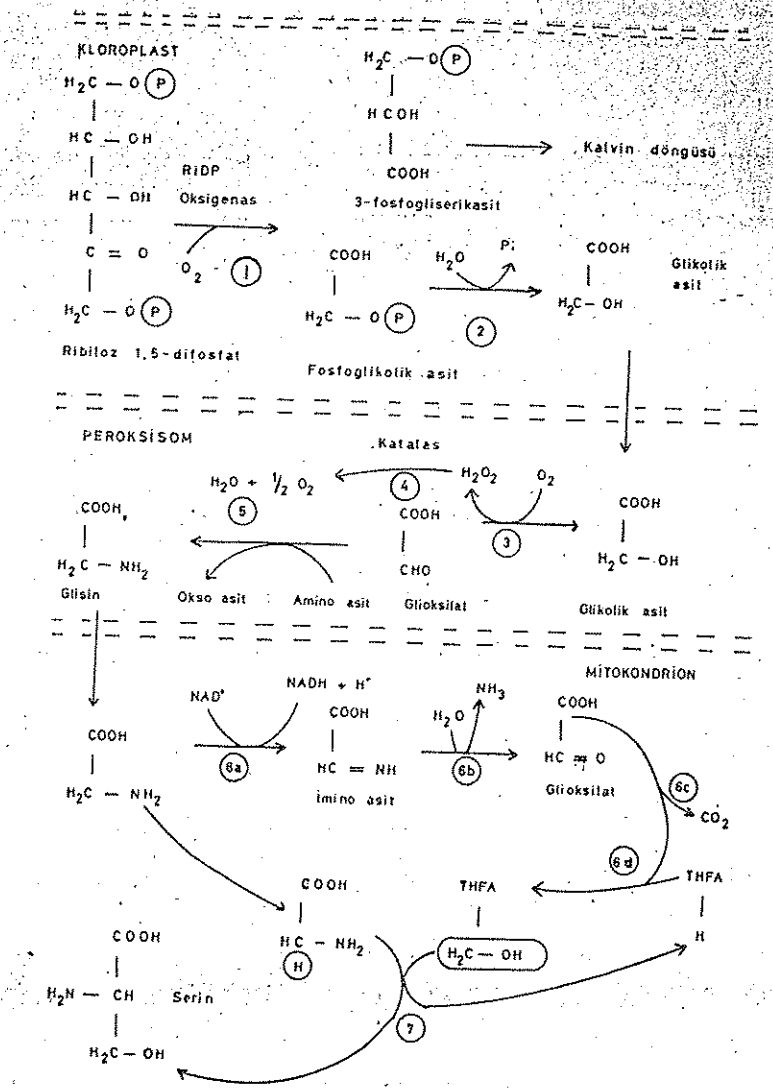
nin alındığı ve CO_2'in dışarı verildiği yani solunumun gerçekleştirildiği belirlenmiştir. Bu konuda yoğunlaştırılan çalışmalar *Işık Solunumunun* pek çok bitki ve hayvanlarda oluşan, CO_2'nin alımı ve CO_2'in dışarı verilmesi şeklindeki aerobik solunumun bir benzeri olduğunu ortaya koymuştur. Ancak ışık solunumunda enerjinin açığa çıkması söz konusu değildir. Çünkü ışık solunumunda fosforilize edilen şekerlerden ATP açığa çıkmamaktadır. İşte bu şekilde oluşan ve gaz alış verişi nedeniyle gerçek solunuma benzeyen solunuma *Fotorespirasyon* adı verilmiştir. C–3 bitkilerinde ışık CO_2'in alınımını ve özümlenmesini hızlandırırken CO_2'in dışarı verilmesini de hızlandırır. Bu tepkime O_2'nin bulunması halinde fazlalaşır. Işıkta CO_2'in dışarı verilişi net CO_2 kazancı ile birlikte sürer. Özellikle yüksek sıcaklıkta dışarı verilen CO_2 miktarı alınan CO_2 miktarına göre daha fazladır. Bu da net fotosentez miktarının azalmasına neden olur. Fotorespirasyonda cereyan eden temel tepkimeler Şekil 8–29 da gösterilmiştir.



Şekil 8–29. Fotorespirasyon (Glikolik asit oluşumu, glisin ve serin amino asitlerinin sentezi)

Bowes ve Ogren'in (1972) RiDP'ın O_2 ile tepkimeye girdiğini karboksilas enziminin de bir yükseltgenme enzimi gibi *(RiDP oksigenas* şeklinde) işlev yaptığını saptaması fotorespirasyonda cereyan eden tepkimelerin açıklığa kavuşturulmasında etkili olmuştur. Şekil 8–29 dan da görüldüğü gibi RiDP'ın CO_2 ya da O_2 ile tepkimesi bu maddelerin ortamdaki miktarları ile ilgili olarak gerçekleşmektedir. Bir başka deyişle RiDP ile tepkime için CO_2 ve O_2 arasında yarışma bulunmaktadır. Karbondioksit miktarı azaldıkça enzim, bir yükseltgenme enzimi gibi (RiDP oksigenas şeklinde) hareket etmekte ve RiDP'ın O_2 ile birleşmesi sonunda glikolik asit oluşmakta ve izleyen tepkimelerle glisin ve serin amino asitleri sentezlenmektedir.

Fotorespirasyonda cereyan eden tepkimelerin tümü (Şekil 8–30) *Kloroplastlarda, peroksisomlarda ve mitokondria*'da gerçekleşmektedir



Şekil 8–30. Fotorespirasyonun kloroplastlarda, peroksisomlarda ve mitokondria'da cereyan eden tepkimeleri

(Tolbert 1979). Calvin–Benson enzimlerini içeren kloroplastlarda daha önce açıklandığı gibi CO_2 ile RiDP, *RiDP karboksilas* enzimi aracılığıyla, normal olarak birleşir ve bundan iki molekül 3-fosfogliserik sait (3-PGA) oluşur. Işık intensitesi ve sıcaklık arttıkça bununla ilgili olarak CO_2 fiksasyonu da artar. Ancak ortamda O_2 konsantrasyonu CO_2 in aleyhine artınca bir molekül RiDP molekülü O_2 ile birleşir ve sonuç olarak bir molekül fosfoglikolik asit ile bir molekül 3-PGA oluşur (Tepkime 1). Şekil 8-30 dan da izlendiği gibi 3-fosfogliserik asit Calvin döngüsünde yer alır. Buna karşın fosfoglikolik asit, *fosfatas* enzimi aracılığıyla inorganik fosfatı yitirir ve glikolik asit oluşur (Tepkime 2).

Glikolik asit kloroplasttan bir *peroksisoma* aktarılır. Peroksisomlar çoğu kez kloroplastlarla birlikte bulunan ve bir membran aracılığıyla sitoplazmadan ayrılmış olan mikro yapıda organlardır. Peroksisoma aktarılan glikolik asit, *glikolik asit oksidas* enzimi aracılığıyla yükseltgenir ve glioksilik asit ile hidrojen peroksit (H_2O_2) oluşur (Tepkime 3). Her bir glikolik asit molekülünün bir molekül O_2 ile yükseltgenmesiyle bir molekül H_2O_2 oluşur. Oluşan bu H_2O_2 *katalas* enzimi aracılığıyla 1/2 O_2 ve H_2O ya parçalanır (Tepkime 4). Daha sonra glioksilat, bir *aminotransferas* enzimi aracılığıyla aminize olur ve glisine dönüşür (Tepkime 5). Bu şekilde oluşan glisin bir *mitokondriona* aktarılarak bir seri tepkimelere uğrar.

Mitokondrionda glisin, öncelikle bir *glisin dehidrogenas* enzimi aracılığıyla yükseltgenir ve bir imino asit oluşur (Tepkime 6a). Daha sonra imino asit deaminize olarak amonyak açığa çıkar ve bir molekül glioksilat oluşur (Tepkime 6b). Daha sonra bu C-2 bileşiği dekarboksilize olarak CO_2 ve =CH-OH şeklinde C-1 bileşiğine parçalanır (Tepkime 6c). Oluşan =CH-OH kökü, C-1 gruplarının aktarılmasında görev üstlenmiş bulunan tetrahidrofolik aside (THFA) aktarılır (Tepkime 6b). Bu C-1 grubu (hidroksimetil) THFA tarafından glisin molekülüne aktarılır ve bunun sonunda serin oluşur (Tepkime 7). Serin de proteinlerin sentezinde kullanılabildiği gibi bir seri tepkimelerle 3-fosfogliserik aside aktarılıp Calvin döngüsüne girer ve karbonhidratlara dönüştürülür.

Fotorespirasyonda cereyan eden tepkimelerden de (Şekil 8-30) açıkça anlaşılacağı gibi O_2 absorbe edilirken CO_2, H_2O ve NH_3 açığa çıkmaktadır. Genelde bu sonuç, organik C'un ve organik bağlı N'un yittiğini gösterir. Bu nedenle fotorespirasyon yitmenin gerçekleştiği bir tepkime şeklinde değerlendirilebilir. Gerçekte de fotorespirasyon sonucu asimile edilen karbonun yaklaşık % 50 si yiter. Bu nedenle fotorespirasyonun fizyolojik öneminin ne olduğu henüz tam olarak bilinmemektedir.

Fotorespirasyon üzerine daha önce de işaret edildiği gibi çeşitli dış etmenler etkilidir. Genellikle yüksek ışık intensitesi ve yüksek sıcaklık fotorespirasyon için uygun koşullardır. Örneğin yüksek sıcaklıkla birlikte yüksek ışık intensitesinde RiDP daha fazla oluşur. Bu da fotoliz ile fazla miktarda O_2'in oluşumuna yol açar. Bunun sonucu olarak fotoraspirasyon daha fazla cereyan eder.

Fotorespirasyonun en önemli "*doğal önleyicisi*" CO_2 dir. C-4 bitkilerinde hemen hemen hiç fotorespirasyon cereyan etmez. Çünkü C-4 bitkilerinin kloroplastlarında Calvin döngüsü için CO_2 konsantrasyonu yüksektir. Bu durum özel bir mekanizma ile sağlanmaktadır.

Bitkilerde fotorespirasyonun gerçek fonksiyonunun ne olduğu günümüzde tam olarak açıklığa kavuşturulamamıştır. Fotorespirasyon moleküller arası madde taşınımında olduğu gibi karbonhidratların ve azotlu bitleşiklerin aktarılmasında da (Glikolat ⟶ Glisin ⟶ Serin ⟶ PGA) dikkate değer görev yaptığı üzerinde görüş birliği bulunmaktadır.

8.8.1.5. *Su*

Fotosentez üzerine su noksanlığının doğrudan geriletici etkisini belirlemek güçtür. Yaşayan bitkinin su gereksinimi ile karşılaştırıldığında fotosentetik işlevler için kullanılan su miktarı gerçekten çok azdır. Bitkiler tarafından absorbe edilen suyun aşağı yukarı % 1'inden daha azının fotosentezde kullanıldığı varsayılmıştır. Yapılan araştırmalar su noksanlığı gösteren topraklarda yetiştirilen bitkilerde fotosentez miktarının azaldığını ortaya koymuşfur. Örneğin Schneider ve Childers (1941) tarla sığasında su içeren ve giderek kurumağa bırakılan topraktaki elma ağaçlarında fotosentez miktarının % 50 azaldığını saptamışlardır. Toprağın su kapsamı sürekli solma noktası düzeyine eriştiği ve yapraklarda açık bir şekilde solma görüldüğü zaman fotosentez miktarında normaline oranla % 87 kadar azalma görülmüştür.

Su noksanlığının fotosentez üzerine olumsuz etkisi protoplazma suyunun azalması ve gözeneklerin kapanması gibi nedenlere dayanmaktadır. Protoplazma suyunun azalması kolloidal yapısını etkileyeceği gibi fotosentez, solunum gibi bitkinin metabolik işlevlerine de

olumsuz yönde etki yapar. Öte yandan protoplazma suyunun azalması (dehidratasyonu) enzimatik etkinliği de geriletterek bitkinin tüm yaşamını etkiler. Rabinowitch'e (1945) göre öteki tüm metabolik işlevlere (solunum vb) oranla fotosentez, protoplazma dehidratasyonundan daha fazla etkilenmektedir. Bu durum fotosentetik sistemle mikromoleküler yapı üzerine dehidratasyonun fiziksel zararlanma oluşturmasıyla açıklanmıştır. Öte yandan su noksanlığında gözeneklerin kapanması sonucu bitkiler fotosentez için gereksinme duydukları düzeyde karbondioksidi alamazlar. Yeteri düzeyde karbondioksidin alınmaması ise fotosentez miktarında azalmağa yol açar.

8.8.1.6. *Kimyasal Maddeler*

Bitki hücreleri tarafından absorbe edilmeleri halinde pek çok kimyasal madde doğrudan ya da dolaylı olarak fotosentez miktarı üzerine etki yapmaktadır. Bu arada çok az miktarlarda dahi bulunsa kimi kimyasal maddelerin fotosentez üzerine önemli olumsuz etkileri saptanmıştır. Örneğin hidrosiyanik asit, hidroksilamin, hidrojen sülfit ve iodasetil kökünü içeren kimi bileşiklerin fotosentez üzerine önemli olumsuz etkileri görülmüştür. Belirtilen kimyasal maddeler fotosentetik işlevlerde önemli rol oynayan çeşitli enzimler üzerine önleyici etkisi göstererek fotosentez miktarı üzerine olumsuz etki yapmaktadır.

8.8.2. Fotosentez Üzerine Etki Yapan Bitkisel Etmenler

Çevresel etmenlerden ayrı olarak bitkinin içinde saklı kimi etmenler de fotosentez üzerine önemli etki yapar. Genellikle deneme güçlükleri nedeniyle fotosentez üzerine etki yapan bitkisel etmenler çevresel etmenlere göre daha az anlaşılabilmektedir. Bitkisel etmenlerle ilgili pek çok karanlık nokta halen bulunmaktadır. Fotosenteze etki yapan bitkisel etmenler üzerinde aşağıda kısaca bilgi verilmiştir.

8.8.2.1. *Klorofil Kapsamı*

Yapılan pek çok araştırma sonuçları bitkilerde yaprakların klorofil kapsamları ile fotosentez arasında belli bir oran içerisinde değişen bir ilişkinin bulunmadığını göstermiştir. Başka bir deyişle bitkilerde yaprakların klorofil kapsamları öteki etmenler uygun olmak koşuluyla nadir hallerde fotosentez miktarı üzerine etkilidir.

8.8.2.2. *Protoplazmanın Hidratasyonu*

Protoplazmanın hidratasyonu fotosentez üzerine etki yapan önemli bitkisel etmenlerden biridir. Suyun fotosentez üzerine etkisi daha önce açıkanmış olduğu için aynı hususlar burada tekrar anlatılmamıştır.

8.8.2.3. *Bitki Yaprağının Yapısı*

Herhangi bir bitki yaprağında cereyan eden fotosentezin miktarı yaprağın yapısıyla da ilgilidir. Hücreler arası boşlukların dağılış ve büyüklükleri, gözeneklerin yapı, yer ve büyüklükleri, kütin ve epidermis tabakalarının kalınlıkları, yeşil olmayan mezofil dokularının miktar ve dağılışları, vaskular sisteminin büyüklük, dağılış ve etkinlikleri yanında yaprak özelliği ile ilgili tüm öteki etmenler fotosentez miktarı üzerine etki yapar. Yaprağın yapısının fotosentez üzerine etkisi özellikle yaprağa karbondioksidin girme derecesine, ışığın klorenkima hücrelerine geçişme özelliğine, yaprak hücrelerinin turgid halde kalma durumlarına ve fotosentez hücrelerinden çözülebilir karbonhidratların dışarı taşınmaları üzerine etkileriyle bulunmaktadır.

8.8.2.4. *Protoplazmik Etmenler*

Yapılan çeşitli araştırmalar protoplazmada bulunan enzim sistemlerinin de fotosentez üzerine önemli etki yaptığını ortaya koymuştur. Fotosentezde çok sayıda enzimin görev yaptığı bilinmektedir. Fotosentezin oluştuğu hücrelerde bulunan enzimlerin cins ve miktarları önemli derecede ayrımlıdır. Öte yandan ayrımlı koşullarda bırakılan aynı hücrelerde enzimlerin cins ve miktarları yine ayrımlı bulunmuştur. Ancak fotosentez üzerine enzimlerin fizikokimyasal etkileri kesinkes açıklanmış değildir.

8.8.2.5. *Fotosentez Son Ürünlerinin Birikimi*

Fotosentez sonunda oluşan karbonhidrat ve öteki yan ürünlerin fotosentez hücrelerinden taşınıncaya dek birikimi fotosentez üzerine geriletici etki yapmaktadır. Bu etkinin nedeni henüz tam olarak açıklanmış değildir. Belli olan nokta fazla miktarda karbonhidratların fotosentez hücrelerinde biriktiği zaman fotosentezin gerilediğidir.

KAYNAKÇA

Amesz, J. (1977). *Plastoquinone.* In: Photosynthesis I, Encycl. Plant physiol., New Series Vol. 5 (A. Trebst and M.Arnon eds.) p. 238–246. Springer–Verlag Berlin, Heidelberg, New York.

Andrews, T.J. and M.D. Hatch (1971). *Activities and properties of ribulose diphosphate carboxylase from plants with the* C–4 *dicarboxylic pathway of photosynthesis.* Phytochemistry 10: 9–15.

Arnon, D.I. (1977). *Photosynthesis* 1950–1975. *Changing concepts and perspectives.* In: Photosynthesis I, Encycl. Plant physiol. New Series Vol 5. (A. Trebst and M. Arnon, eds.) p. 7–56. Springer–Verlag Berlin, Heidelberg, New York.

Bassham, J., and M. Calvin (1957). *The path of carbon in photosynthesis.* Prentice–Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J.,

Benson, A.A., and M. Calvin (1950). *Carbon dioxide fixation by green plants.* Ann. Rev. Plant Physiol. 1: 25–42.

Bowes, G. and W.L. Orgen (1972). *Oxygen inhibition and other poperties of soybean ribulose* 1,5–*diphosphate carboxylase.* J. Biol. Chem. 247: 2171–2176.

Böhning, R.H. (1949). *Time course of photosynthesis in apple leaves exposed to continuous illumination.* Plant Physiol. 24: 222–240.

Butler, W.L. (1966). *Spectral characteristics of chlorophyll in green plants.* In: L. Vernon and G.P. Seely (ed.) The Chlorophylls, Academic Press, New York.

Calvin, M. (1956). *The photosynthetic carbon cycle. Jour.* Amer. Chem. Soc. 78: 1895.

Calvin, M. (1959). *Form microstructure to macrostructure and function in the photochemical apparatus.* In: The photochemical apparatus its structure and function. Brookhaven Sym. Biol 11:160.

Calvin, M., J.A. Bassham, A.A. Benson, V. Lynch, C. Ouellet, L. Schou, W. Stepka, and N.E. Tolbert (1951). *Carbon dioxide assimilation in plants.* Symp. Soc. Exp. Biol. 5: 284–305.

Calvin, M., and A.A. Benson (1948). *The path of carbon in photosynthesis.* Science 107: 476–480.

Cramer, W.A. (1977). *Cytochromes.* In: Photosynthesis I. Encycl. Plant Physiol. New Series Vol. 5 (A. Trebst and M. Arnon, eds.) p. 227–237. Springer–Verlag Berlin, Heidelberg, New York.

Gabrielsen, E.K. (1948). *Influence of light of different wave–lengths on photosynthesis in foliage leaves.* Physiol Plantarum 1:113–123.

Goodwin, T. (1960). *Chemistry, biogenesis and physiology of the carotenoids.* In: W.R. Ruhland (Ed). Encylopedia of Plant Physiology. Springer; Berlin. 5: Part I, 394.

Heincke, A.J., and N.F. Childers (1937). *The daily rate of photosynthesis of a young apple tree of bearing age.* Cornell Univ. Agric. Expt. Sta. Mem. 201.

Hoover, W.H. (1937). *The dependence of carbon dioxide assimilation in a higher plant on wavelength of radiation.* Smithsonian Misc Coll. 95: No. 21.

Hoover, W.H., E.S. Johnston, and F.S. Brackett (1933). *Carbon dioxide assimilation in a higher plant.* Smithosonian Misc. Coll. 87. No: 16.

Kandler, O., und F. Schötz (1956). *Untersuchungen über die photoxydative Farbstoffzerstorung und Stoffwechselhemmung bei Chlorella mutanten und panaschierten Oenotheren.* Z. Naturfosch 11 b: 708.

Katkat, A.V., F. Ferron, A. Coudret et C. Costes (1986). *Action d'energies lumineuses elevées sur la photosynthese et la photorespiration chez le blé.* Agronomie, 6 (4): 337–344.

McAlister, E., and J. Meyers (1940). *The time course of photosynthesis and fluorence observed simultaneously.* Smithsonian Inst. Misc. Collections 99. No. 6.

Michaelis, L. (1946). *Fundamentals of oxidation and reduction.* In: D. Green (ed.,) Currents in Biochemical Research. Intersicience Publishers, New York.

Mitchell, P. (1978). *Promotive chemiosmotic mechanisms in oxidative and photosynthetic phosphorylation.* Trends in Biochemical Sciences 3, N58–N61.

Osmond, C.B. (1978). *Crassulacean acid metabolism:* A curiosity in context. Ann. Rev. Plant physiol. 29: 379–414.

Rabinowitch, E. (1945). *Photosycthesis and related process.* Vol. I. Interscience Publichers, New York.

Raghavendra, A.S. and V.S.R. Das (1978). *Photochemical activities of chloroplasts isolated from plants with the C-4 pathway of photosynthesis and from plants with the Calvin cycle.* Z. Pflanzenphysiol. 88: 1–11.

Radmer, R. and B. Kok (1975). *Energy capture in photosynthesis: Photosystem II.* Ann. Rev. Brochem. 44: 409–433.

Schneider, G.W., and N.F. Childers (1941). *Influence of soil moisture on photosynthesis, respiration and transpiration of apple leaves.* Plant Physiol. 16: 565–583.

Seely, G.R. (1966). *Photochemistry of chlorophylls in vitro.* In: L. P. Vernon and G.R. Selly (eds.), The chlorophylls, Academic Press, New York.

Slack, C.R. and M.D. Hatch (1967). *Comparative Studies on the activity of carboxylases and other enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxid fixation in tropical grasses.* Biochem. J. 103: 660–665.

Ting, I.P. (1982). *Plant physiology.* p. 448. Addison-Wesley Publishing Company. Inc. U.S.A.

Tolbert, N.E. (1979). *Glycolate metabolism by higher plants and algae.* In: Photosznthesis II, Encycl. Plant Physiol. New Series, Vol. 6 (M. Gibbs and E. Latzko, eds.) p. 338–352. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.

Trbest, A. (1974). *Energy conservation in photosynthetic electron transport of chloroplast.* Ann. Rev. Plant Physiol. 25: 423–458.

Verdium, J. and W.E. Loomis (1944). *Absorption of carbon dioxide by maize.* Plant Physiol. 19: 278.

9

BİTKİLERDE SOLUNUM

9.1. BİTKİLERDE SOLUNUMUN TANIMI, ÖNEMİ ve TARİHÇESİ

Karanlık bir odada tohumlar çimlendirildiği zaman, bir süre sonra ekilen tohumlara göre fideciklerin toplam ağırlığının arttığı görülür. Bu durum absorbe edilen sudan ileri gelmiştir. Ancak fideciklerin toplam "kuru ağırlığı", ekilen tohumların toplam "kuru ağırlığına" göre azalmıştır. Örneğin yıllar önce Boussingault karanlıkta çimlendirilen ve kuru ağırlığı 2.237 g olan on bezelye tohumundan oluşan fideciklerin toplam kuru ağırlığının 1.076 g. olduğunu saptamıştır. Buna göre ekilen tohumların toplam kuru ağırlığına göre deneme sonunda fideciklerin toplam kuru ağırlığında % 52 bir azalma olmuştur.

Çimlendirmenin yapıldığı karanlık odadan yavaş yavaş geçirilen havada zaman zaman yapılan çözümlemeler havada oksijen konsantrasyonunun azalmasına karşın karbondioksit konsantrasyonunun arttığını göstermiştir. Yine aynı çimlendirme odasında yapılan kalorimetrik belirlemeler çimlenme süresince ısının (enerjinin) açığa çıktığını ortaya koymuştur. İşte tohumdaki besin maddelerinin harcanması sonucu kuru ağırlığın azalması, oksijenin absorbe edilerek karbondioksidin dışarıya verilmesi ve enerjinin açığa çıkması "*solunum*" adı verilen bir seri tepkimeler sonucu oluşur.

Hayvanlardaki solunum ile bitkilerdeki solunum sözcük olarak özdeş olmasına karşın temelde anlam yönünden ayrıdır. Hayvanlarda solunumun oksijen gazının alınıp karbondioksit gazının çevreye verilmesinden oluşan bir nefes alıp vermedir. Daha sonraki açıklamalarda daha belirgin hale geleceği gibi, bitkilerde solunuma yalın oksijen alıp karbondioksit verme şeklinde bakılamaz. Bitkilerde çevreye karbondioksit verilmeden ve oksijen alınmadan da solunum cereyan edebilmektedir. O nedenle bitki fizyologları bitkilerde solunumu,

yaşayan hücrelerde besin maddelerinin yükseltgenmeleri (oksidasyonları) sonucu enerjinin açığa çıkması şeklinde düşünmektedirler. Solunum sonucu açığa çıkan enerjinin bir bölümü yükseltgenen maddelerden başkalarına aktarılmakta ve bir bölümü de hücredeki belli işlevlerin gerçekleştirilmesinde kullanılmaktadır.

Bu kısa açılmadan anlaşılacağı gibi bitkilerdeki solunumun en önemli yanı kullanılabilir enerjinin açığa çıkmasıdır. Solunum sonucu kullanılabilir enerjinin bir seri yükseltgeme *(oksidasyon)* ve indirgeme *(redüksiyon)* tepkimeleri sonucu açığa çıkar. Yükseltgeme *(oksidasyon)*, bileşiklerden elektronların uzaklaştırılmasıdır ki genellikle hücrelerde hidrojenin bileşiklerden uzaklaştırılmasiyle oluşur. İndirgeme *(redüksiyon)* ise bileşiklere elektronların eklenmesi olup genellikle hücrelerde bileşiklere hidrojenin eklenmesiyle oluşur.

Fotosentez anında ışık enerjisi kimyasal enerjiye dönüştürülmekte ve karmaşık organik moleküllerde depolanmaktadır. Bitkilerde ışık enerjisinin büyük bölümü nişasta ve glikoz gibi karbonhidratlarda depo edilmektedir. Karbonhidratların C–C bağlarının gevşetilmesi ya da kırılmaları sonucu bitki tarafından kullanılabilecek halde ve önemli miktarda enerji bağımsız hale geçmektedir. Belirtilen şekilde karbonhidratlardan kullanılabilir haldeki enerjinin bağımsız hale geçmesi enzimler tarafından da kontrol edilen bir seri tepkimeler (solunum) sonucu olmaktadır. Solunum ile bir heksozun parçalanmasına ait kimyasal tepkimeler aşağıdaki formülde özetlenmiştir. Solunum sonucu her bir glikoz molekülünün, oksijen alarak suya ve karbondiokside tamamen parçalanması halinde ATP şeklinde yaklaşık 2900 kilojül (kj) enerji oluşur. ATP şeklindeki bu enerji

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 38\,ADP + 38\,P_i \longrightarrow 6\,CO_2 + 6H_2O + 38\,ATP$$

tepkime ürünü olup CO_2 ve H_2O ise tepkimenin yan ürünleridir. Formülden görüldüğü gibi 1 molekül glikozun CO_2 ve suya tamamen parçalanması için 38 ADP ile 38 Pi (inorganik fosfata) gereksinme vardır.

Solunum olayı tümüyle bir yükseltgeme–indirgeme olayı olup, organik madde CO_2'e yükseltgenmekte ve absorbe edilen O_2 ise indirgenerek H_2O'yu oluşturmaktadır. Solunum sonucu nişasta, sakkaroz ya da öteki şekerler, yağlar, organik asitler ve proteinler de belli koşullar altında parçalanmaktadır.

Bitkilerde solunum: (1). Aerobik, ve (2). Anaerobik olmak üzere ikiye ayrılır. Atmosferdeki oksijen kullanılmak suretiyle yapılan solunuma "*Aerobik solunum*" denir. Kimi hallerde, kimi mantar ve bakteriler dokulardaki bağlı oksijeni kullanarak solunum yaparlar ki buna "*Anaerobik solunum*" denir. Kimi hallerde anaerobik solunum "*İntramoleküler solunum*" ya da "*Fermantasyon*" olarak da isimlendirilir.

Yüksek bitkilerdeki solunum genellikle aerobik solunumdur. Ancak bağımsız oksijenin sağlanamadığı durumlarda, yüksek bitkilerde kısa süren intramoleküler solunum oluşur. Bu durum bitkiler için bir çeşit yaşam güvencesidir. Bu arada kimi bitki dokularında havalı ortamda dahi intramoleküler solunum oluşur. Örneğin çimlenen pirinç tanelerinde ortamda % 8 civarında oksijen varken bile intramoleküler solunum normal aerobik solunuma özdeş şekilde oluşur.

Yüksek bitkilerdeki aerobik solunumda organik maddeler su ve CO_2'e değin parçalandıkları halde, intramoleküler solunumda son ürün olarak oksalik asit, tartarik asit, malik asit ve sitrik asit gibi organik asitler oluşur. Mantar ve bakteriler tarafından yapılan fermantasyonda ise şekerler alkol, laktik asit ve asetik asit gibi bileşiklere değin parçalanırlar.

Solunumun insan ve hayvanların yaşamları için zorunlu olduğu çok eskilerden bilinmekteydi. Ancak bitkilerin de yaşamları için solunum yaptıkları yani onların da yaşamlarını sürdürmek için oksijen almak zorunda oldukları daha sonraları öğrenilmiştir. İlk kez 1679 yılında Malpighi bitki tohumlarının havalı ortamda daha iyi çimlendiklerini görmüştür. Daha sonra 1777 yılında Scheele çimlenen tohumların aynen insan ve hayvanlarda olduğu gibi, oksijen aldıklarını ve CO_2 verdiklerini saptamıştır. Kimi yeşil bitkiler üzerinde araştırmalar yapan Ingenhauz ve DeSaussure bitkilerin karanlıkta CO_2, aydınlıkta oksijen çıkardıklarını 1779 yılında rapor etmişlerdir. Ancak bu konuda ilk değersel sonuçlar veren DeSaussure bitkilerin hayvanlar gibi havadan oksijen alıp, havaya CO_2 verdiklerini ve alınan oksijenle verilen CO_2'in çimlenen tohumlarda özdeş miktarda olduğunu ileri sürmüştür. Daha sonraki çalışmalarıyla DeSaussure farklı solunum hızlarında havaya verilen CO_2'in alınan oksijene oranla az olduğunu saptamış ve solunum olayı anında bitki organlarında ısının da oluştuğunu rapor etmiştir. Alman botanikçi Sachs, 1865 yılında, bitkilerin durmaksızın gece gündüz solunum yaptıklarını gündüz solunumla çıkarılan CO_2'in fotosentezde kullanıldığını açıklamıştır.

Bitkilerde solunum olayının değişik aşamaları üzerindeki çalışmalar ondokuzuncu yüzyılda yoğunluk kazanmış ve içinde bulunduğumuz yüzyılda da çalışmalar hızla sürdürülmüşür.

9.2. AEROBİK SOLUNUM

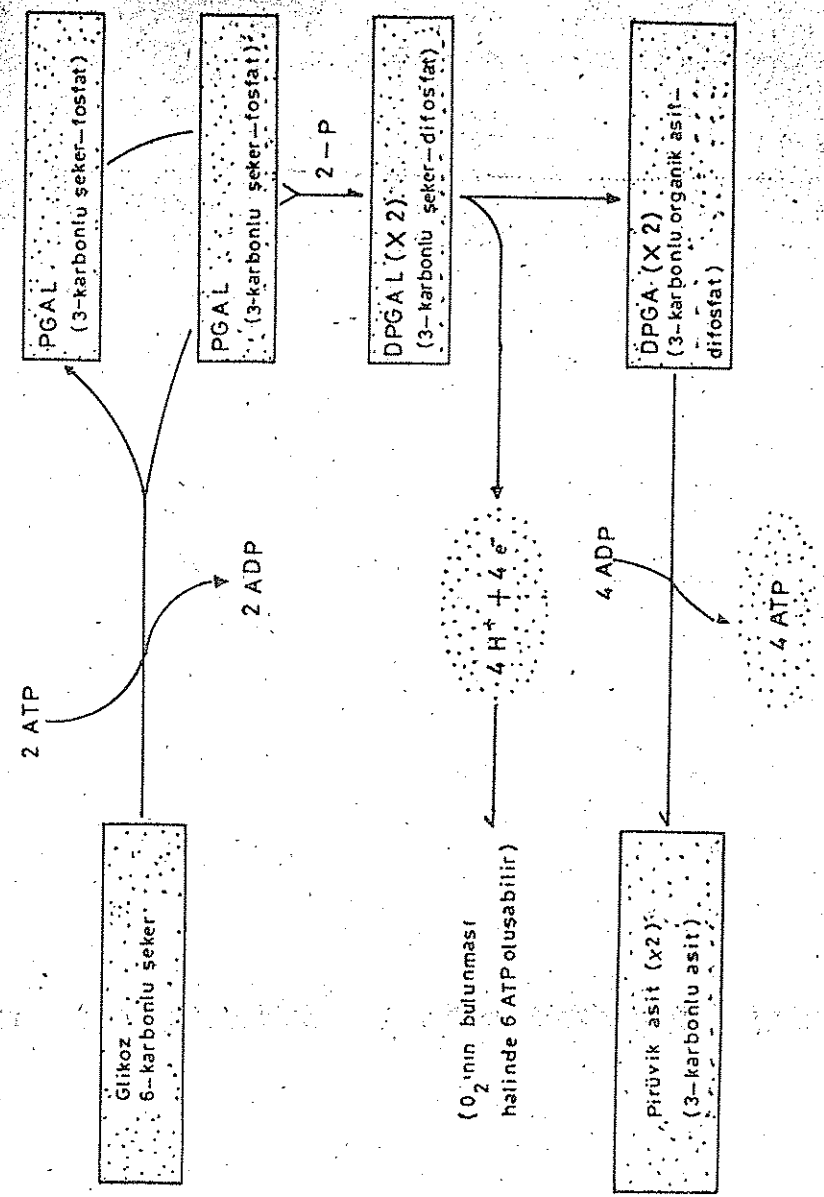
Havanın bağımsız oksijeni kullanılmak suretiyle tüm bitkilerde ve bitki hücrelerinde şekerlerin, yağların, ya da kimi hallerde öteki organik bileşiklerin yükseltgenmeleri asal olarak aerobik solunum olarak bilinir. Solunum sonunda enerjinin sağlanması, organik bileşiklerin dehidrogenasyona uğraması ile başka bir deyişle bileşiklerin hidrojen yitirmeleriyle olur. Bu olayda açığa çıkan hidrojen, atmosferden alınan oksijenle birleşerek su oluşur. Su, karbondioksit ve enerji ise aerobik solunumun son ürünleridir.

Aerobik solunumda gilikozun yükseltgenerek su ve CO_2'de parçalanması ile ilgili metabolik işlevler tek bir aşamada olmaz. Solunum bir çok ara tepkime ve bileşiklerden geçilerek tamamlanır. Son otuz yıl içerisinde yapılan araştırmalarla solunum ara tepkimeleri oldukça iyi bir şekilde aydınlatılmıştır. Bu çalışmalarla aerobik solunumun asal olarak üç aşamadan geçildikten sonra tamamlandığı saptanmıştır. Bunlar: (1). Glikolizis, (2). Pirüvik asidin aerobik yükseltgenmesi (Krebs döngüsü), ve (3). Elektronların aktarılması ve serbest hale geçen enerjinin tutulmasıdır.

9.2.1. Glikolizis

Glikozun parçalanması anlamında kullanılan glikolizis, glikozun pirüvik aside değin parçalanması ile ilgili bir seri tepkimeleri içerir. Glikolizisteki tepkimeler özet olarak Şekil 9-1 de gösterilmiştir. Tepkime sonunda ürün olarak ATP ve pirüvik asit oluşur. Pirüvik asit, aerobik solunumun ikinci aşamasında, bir başka deyişle Krebs döngüsünde cereyan eden tepkimelerin temel maddesidir. Anaerobik solunumda ise pirüvik asit, aşağıda ayrıntılı şekilde açıklanacağı gibi, alkole ya da fermentasyonun bazı öteki ürünlerine dönüşür.

Glikoliziste cereyan eden temel tepkimeler özetlenecek olursa (Şekil 9-1) bir molekül glikoz, ATP den çıkan bir molekül fosfat ile birleşir ve iki molekül 3-karbonlu bir şeker olan *fosfogliseraldehid* (PGAL) oluşur. Fosforik asitten kaynaklanan iki fosfat, PGAL'ın her iki molekülüne eklenerek iki molekül *difosfogliseraldehid (DPGAL)* oluşur. Daha sonra her bir molekülünden iki H^+ iyonu ile iki elektron



Şekil 9-1. Glikoliziste özet olarak cereyan eden temel tepkimeler

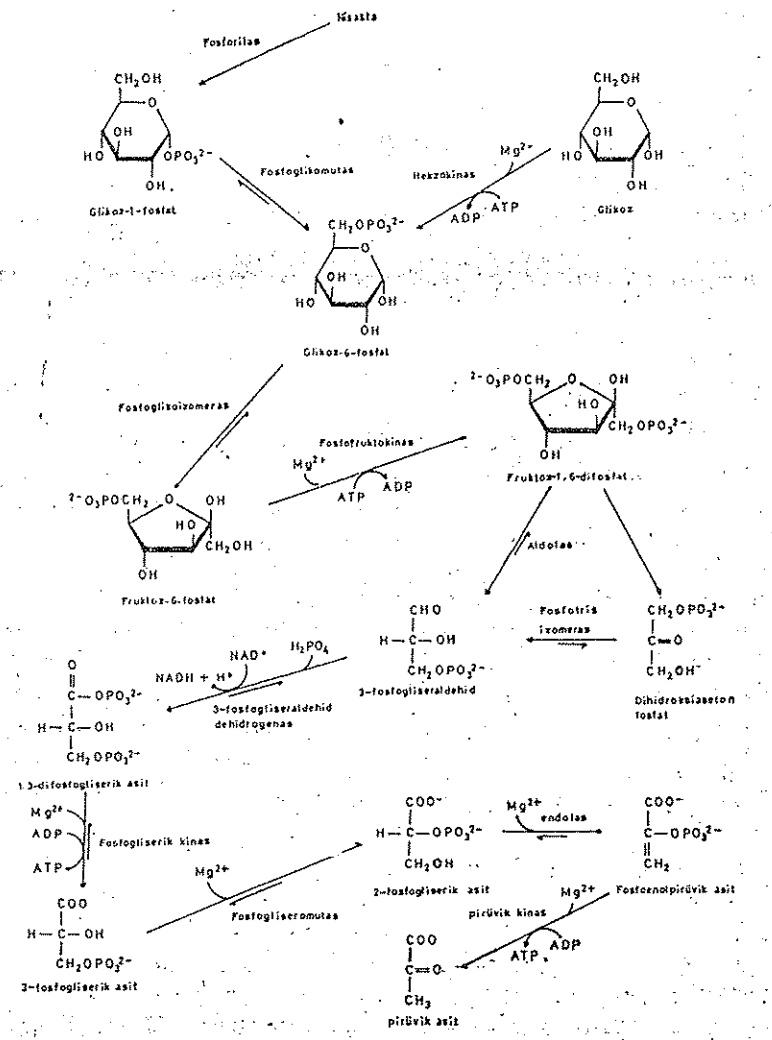
ayrılmasıyla yükseltgenen DPGAL molekülleri iki molekül difosfogliserik asidi (DPGA) oluşturur. Anılan yükseltgenmede enerjinin bir bölümü, tepkimeye girmiş olan fosfatlardaki P bağlarının (~P) enerjice varsıl hale geçmesinde rol oynar. Enerjice varsıl hale geçen fosfatlar ise fosforilizasyonun gerçekleşmesini, bir başka deyişle ADP den 4 molekül ATP'nin oluşmasını sağlarken sonuç olarak iki molekül 3 karbonlu pirüvik asit oluşur. Birbirini izleyen 12 değişik tepkimeyi içeren glikoliziste cereyan eden tepkimeler ve tepkimelerde rol oynayan enzimler aşağıda ayrıntılı şekilde açıklanmıştır (Şekil 9–2).

Glikolizis, Şekil 9–2 den de izlendiği gibi, temelde iki aşamada gerçekleşir. İlk aşamada glikoz, fruktoz–1,6 difosfata dönüşmekte ve ikinci aşamada ise bu iki adet üç karbonlu bileşiklere dönüşerek en sonunda pirüvik asit oluşmaktadır.

Glikolizisin ilk aşamasında glikoz birbirini izleyen üç tepkime sonucu fruktoz–1,6–difosfata dönüşür. Önce ATP ve hekzokinas enzimi ile glikoz fosforilize olarak glikoz–6–fosfat ile ADP oluşur. Sonra bu aldoz şeker, bir ketoz şekere çevrilir. Bir başka deyişle glikoz–6– fosfat, fosfoglikoizomeras enzimi aracılığıyla fruktoz–6–fosfat'a dönüşür. Daha sonra da fruktoz–6–fosfatın birinci karbon atomu, ATP enerjisi ve fosfofruktokinas enziminin yardımıyla fosforlize olarak fruktoz–1,6–difosfat ve ADP oluşur.

Glikolizisin ikinci aşamasında fruktoz–1,6–difosfat, iki adet üç karbonlu bileşiğe (3–fosfogliseraldehid ile dihidroksiasetonfosfata) dönüşür (Şekil 9–2). Bu dönüşüm Aldolas enziminin yardımıyla gerçekleşir. Belirtilen tepkime sonucu oluşan iki adet 3–karbonlu bileşik fosfotriosizomeras enziminin yardımıyla birbirlerine dönüşerek aralarında sürekli bir denge oluşturur. Sonra 3–fosfogliseraldehidin birinci karbon atomuna inorganik fosforun bağlanması ve NAD^+ nin indirgenmesiyle 1,3–difosfogliserik asit oluşur. Bu tepkime fosfogliseraldehid dehidrogenas enzimi ile gerçekleşir.

ADP ve fosfogliserik kinas enziminin yardımıyla 1,3–difosfogliserik asit 3–fosfogliserik aside dönüşür ve ATP oluşur. Daha sonra fosfogliseromutas enziminin yardımıyla 3–fosfogliserik asit 2–fosfogliserik aside dönüşür. Enolas enzimi ile 2–fosfogliserik asitten bir molekül su çıkar ve fosfoenolpirüvik asit oluşur. Daha sonra ADP ve pirüvik kinas enzimi yardımıyla fosfoenolpirüvik asit pirüvik aside dönüşür. Bu son tepkimede fosfoenolpirüvik asitteki fosfor ADP'ye aktarılmak suretiyle ATP oluşur.



Şekil 9–2. Glikoliziste cereyan eden tepkimeler ve pirüvik asidin oluşumu (pirvük asit COOH, ve tuzu olan pirüvat ise COO^- içerir)

Yukarıda ayrıntılı şekilde açıklanan glikolizisin ilk aşamasında glikoz, fruktoz–1–6–fosfata dönüşmektedir. Bu aşamada enerji kazancı olmamakta ve aşağıdaki formülde gösterildiği gibi her bir glikoz molekülü için iki ATP molekülü kullanılmaktadır.

Glikoz + 2 ATP ⟶ Fruktoz-1,6-difosfat + 2 ADP

Glikolizisin ikinci aşamasında ise önce fruktoz-1,6-difosfattan iki tiroz ve bu triozların her birinden de birer pirüvik asit molekülü ile ikişer ATP molekülü oluşmaktadır. Böylece fruktoz-1,6-difosfat toplam iki molekül pirüvik aside dönüşürken 4 molekül de ATP oluşmaktadır. Aşağıda formülde ATP'nin sentezi gösterilmiştir.

1,3-difosfogliserik asit + ADP ⟷ 3 Fosfogliserik asit + ATP

Fosfoenolpirüvük asit + ADP ⟷ pirüvik asit + ATP

Glikolizis tepkimeleri tümü ile ele alındığında bir molekül glikozdan iki molekül asit oluşurken net iki molekül ATP kazanılmakta ve toplam 4 H^+ ile 4 elektron da iki molekül 3 karbonlu şeker fosfattan (2 DPGAL) açığa çıkmaktadır. Açığa çıkan H^+ ve elektronlar fotosentezde ayrıntılı şekilde açıklandığı gibi *nikotinamid adenin dinükleotid* (NAD) tarafından tutulmaktadır. Bilindiği gibi NAD yapı ve işlevleri yönünden NADP'ye eşdeğerdir (Bkz. 2. Bölüm). İki molekül NAD hidrojen alıp indirgendiği zaman ($2\ NAD + 4H^+ + 4\ e^- \longrightarrow 2NADH_2$) dört molekül ATP ile birlikte önemli düzeyde potansiyel enerjiye sahip olunur. Yeteri kadar oksijenin bulunması halinde her bir glikoz molekülünün glikolizis sonucu parçalanmasıyla 6-8 molekül ATP oluşabilir. Glikoliziste cereyan eden tüm tepkimeler özet şekilde aşağıda formüle edilmiştir.

1 glikoz + 4 ADP + 2 ATP + $2P_i$ + 2 NAD ⟶ 2 Pirüvik asit + 2 ADP + 2 ATP + 2 NADH

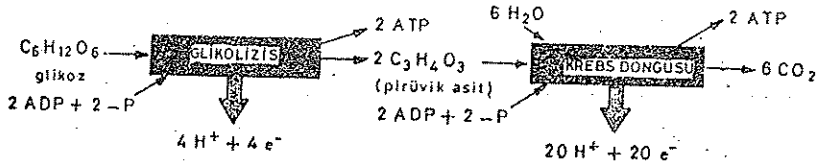
Glikolizisde O_2 kullanılmamıştır. Ve sonunda enerji kazanılmıştır.

9.2.2. Pürivik Asid'in Aerobik Yükseltgenmesi (Krebs Döngüsü)

Pirüvik asidin aerobik yükseltgenmesi birbirini izleyen tepkimeler sonucu gerçekleşir. Bu tepkimeler ilk önce 1937 yılında İngiliz biyokimyageri H.A. Krebs tarafından belirlenmiştir. Araştırmacı oluşan bir seri tepkimeyi sitrik asidin önemli bir ara ürün olması nedeniyle "*Sitrik Asit Döngüsü*" olarak tanımlanmıştır. Anılan döngüsel tepkimeler, bilim dünyasında ilk araştırmacının ismine bağlı kalınarak "*Krebs Döngüsü*" şeklinde adlandırılmıştır. Yine belirtilen

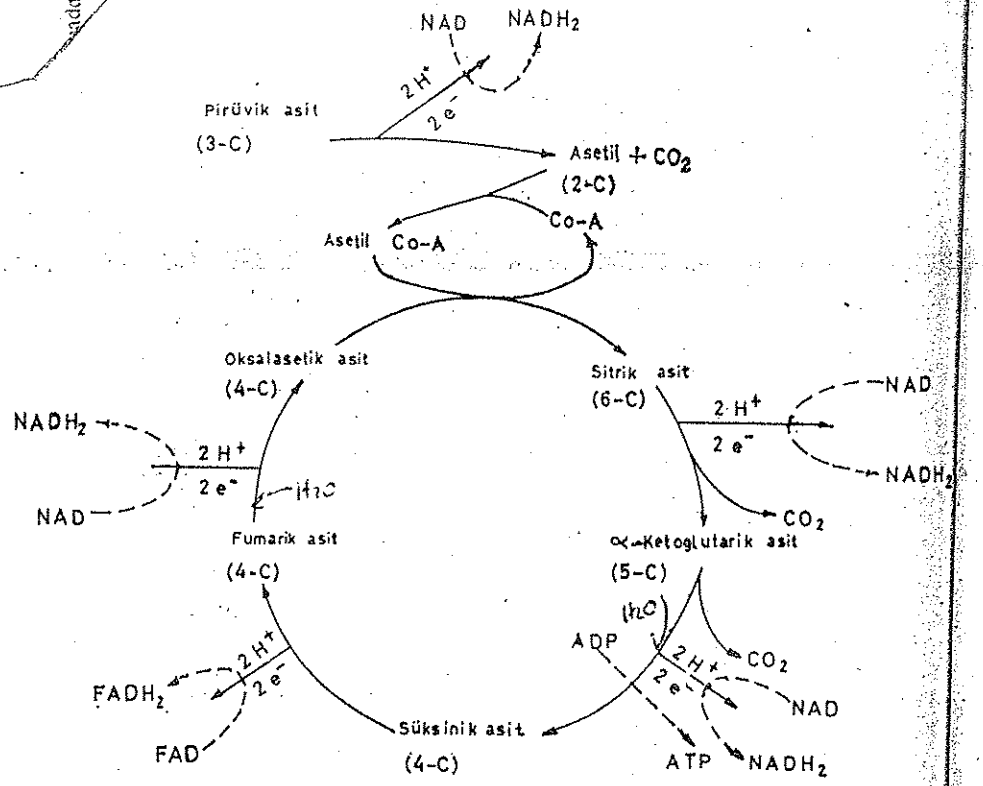
döngüsel tepkimeler, 3 karbonlu organik asitlerin değişimleri de söz konusu olduğu için kimi araştırmacılar tarafından "*Trikarboksilik Asit Döngüsü*" olarak da adlandırılmıştır. Değişik şekillerde adlandırılan döngüsel tepkimlelerde pirüvik asit çeşitli koenzimler, hidrojen taşıyıcıları ve fosforilize maddelerin yardımıyla dehidrogenasyona (hidrojenin verilmesi) ve dekarboksilasyona (karboksil grubunun –COOH verilmesi) uğrayarak parçalanmakta ve böylece sisteme karboksil grubu ile su verilmektedir.

Şekil 9-3 de görüldüğü gibi glikolizisin ana ürünü olan pirüvik asit Krebs döngüsünde temel tepkime maddesidir. Tepkime maddesi olarak su da görev yapmaktadır. Şekilden izlendiği gibi Krebs döngüsünde ana ürün olarak H^+ iyonları ile elektronlar ve yan ürün olarak da karbondioksit oluşmaktadır. Enerji yönünden karşılaştırıldığında glikolizise göre Krebs döngüsünde 4 kat daha fazla H^+ iyonu ve elektron açığa çıkmaktadır. Oksijenin bulunması hâlinde H^+ iyonları ile elektronlardaki enerji sitoplazmada cereyan eden glikolizis ve Krebs döngüsünün oluşmasında kullanılır. Bunun sonucu olarak 8 tanesi glikoliziste olmak üzere toplam 38 ATP molekülü oluşur.



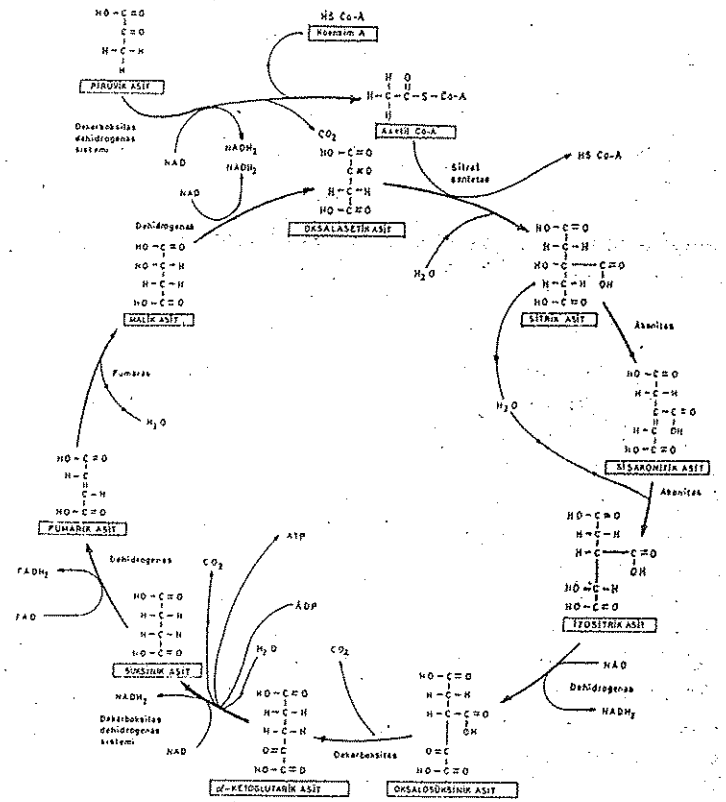
Şekil 9-3. Glikolizis ve Krebs döngüsünde tepkime maddeleri, tepkime ürün ve yan ürünleri

Krebs döngüsünde cereyan eden bir seri birbirine bağlı tepkimeler özetlenecek olursa (Şekil 9-4) döngü pirüvik asidin dekarboksilasyonu ile başlar. Bir yükseltgenme ve indirgenme tepkimesi olan dekarboksilasyon sonunda H^+ iyonları ile elektronlar ve Asetil Co-A oluşur. Daha sonra Asetil Co-A, 4-karbonlu organik asit olan *oksalasetik asit* ile birleşir. Bu tepkime sonunda Co-A açığa çıkar ve 6 karbonlu bir bileşik olan *Sitrik asit* oluşur. Dekarboksilasyona uğrayarak yükseltgenen sitrik asitten H^+ iyonu ile elektronlar ayrılır. Şekil 9-4 de gösterildiği şekilde süren döngü sonunda bir molekül 4 karbonlu *oksalasetik asit* oluşur. Aseril Co-A'nın tepkimeye girmesiyle döngü yeniden başlar.



Şekil 9–4. Krebs döngüsünde oluşan temel tepkimeler

Krebs döngüsünde cereyan eden tepkimeler ayrıntılı olarak Şekil 9–5 de gösterilmiştir. Yapılan çeşitli araştırmalar pirüvik asidin Krebs döngüsüne bir seri ara tepkimelerle girdiğini göstermiştir. Ortamda yeterince oksijen olduğu zaman pirüvik asitten CO_2 çıkmakta ve kükürt içeren koenzim–A'nın etkilemesiyle *asetil koenzim-A* oluşmaktadır. Asetil koenzim-A'nın oluşumu ise çok karmaşık tepkimelerle gerçekleşir. Asetil koenzim-A'nın Krebs döngüsüne girişi, bu döngünün son halkasını oluşturan *oksalasetik asit* ile birleşmesi ve döngünün ilk halkası olan *sitrik asidi* oluşturmasıyla gerçekleşir. İki karbonlu asetil koenzim-A ile dört karbonlu oksalasetik asit, *Sitrat sentetas* enziminin yardımıyla su olarak birleşmekte ve



Şekil 9–5. Krebs döngüsünde cereyan eden tepkimeler

altı karbonlu *Sitrik asit* oluşurken *koenzim-A SH* açığa çıkmaktadır. Sitrik asit *Akonitas* enziminin etkinliğiyle *izositrik aside* dönüşür. İzositrik asitten de *dehidrogenas* enzimiyle oluşan *oksalsüksinik asitten dekarboksilas* enziminin etkinliğiyle CO_2 yitirilerek beş karbonlu *α–ketoglutarik asit* oluşur. İzositrik asitten oluşan hidrojenler NAD (nikotinamid adenin dinükleotid) tarafından tutulmakta, CO_2 ise hücreden ve bitkiden çıkarak atmosfere karışmaktadır.

Daha sonra α–ketoglutarik asit *Dekarboksilas–dehidrogenas sistemi* ile *süksinik aside* dönüşür. Bunun için sisteme H_2O ve ADP girerken CO_2 ve ATP sistemden çıkar. Ayrıca açığa çıkan hidrojenler NAD tarafından tutulur $NADH_2$ oluşur.

Süksinik asitten dehidrogenas enzimi yardımı ile *fumarik asit* oluşur. Açığa çıkan hidrojenler FAD *(flavin adenin dinükleotid)* tarafından alınır ve $FADH_2$ oluşur.

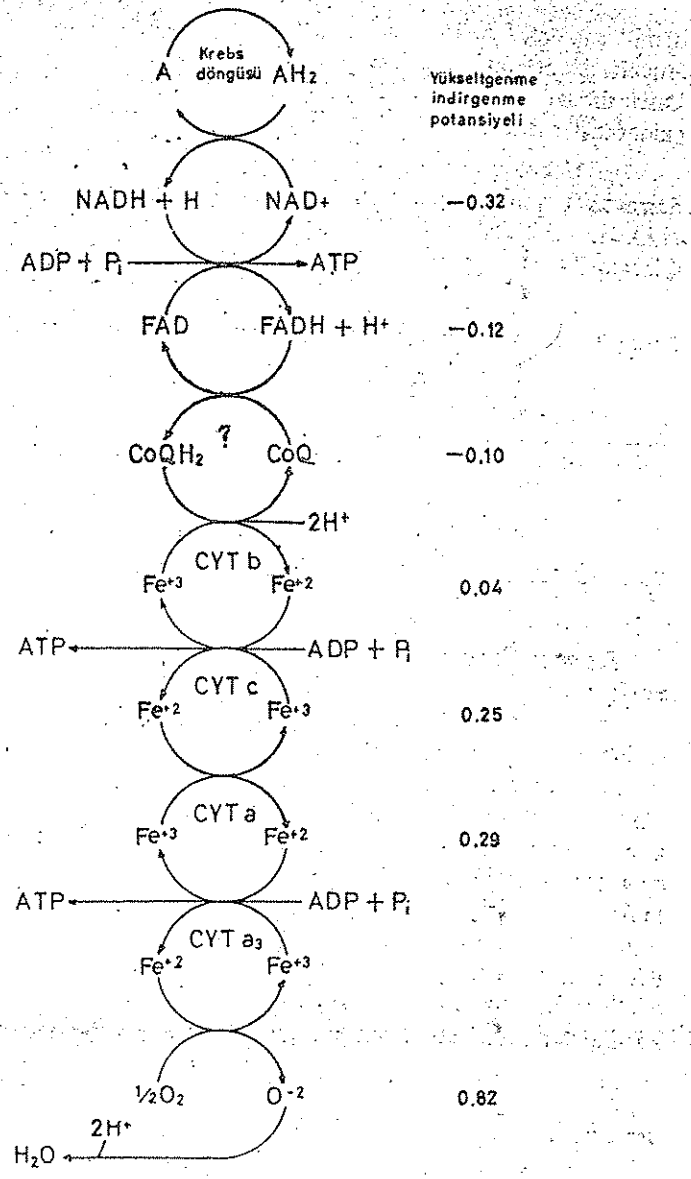
Fumaras enzimi yardımıyla bir molekül su fumarik aside katılarak *malik asit* oluşur. Sonra malik asit *dehidrogenas* enzimi aracılığıyla dehidrogenasyona uğrar ve *oksalasetik asit* oluşur. Açığa çıkan hidrojenler NAD tarafından $NADH_2$ şeklinde tutulur. Böylece Krebs döngüsü tamamlanmış olur. Son olarak oluşan oksalasetik asit yeni bir *asetil Co-A* ile birleşerek döngü sürdürülür.

9.2.3. Elektronların Taşınması ve Bağımsız Şekle Geçen Enerjinin Tutulması

Bir molekül glikozdan glikolizis tepkimeleri sonunda 2 molekül pirüvik asit oluşurken 4 H^+ iyonu ile 4 elektron açığa çıkar. Oluşan iki molekül pirüvik asitten ise Krebs döngüsü tepkimeleri sonunda da 20 H^+ ve 20 elektron açığa çıkar. Böylece aerobik solunumun glikolizis ve Krebs döngüsü tepkimeleri sonunda toplam 24 H^+ iyonu ile 24 elektron açığa çıkmış olur. ATP'nin oluşturulabilmesi için H^+ iyonları ve elektronlar doğrudan oksijen ile tepkimeye giremezler. Hidrojen iyonları ve elektronlar pridin dinükleotidler (NAD = *Nikotinamid adenin dinükleotid* ve NADP = *Nikotinamid adenin dinükleotid fosfat*) ile FAD (*Flavin adenin dinükleotid*) tarafından tutulur. Hidrojen iyonları ile elektronları tutan bu moleküller indirgenmiye uğrarlar. Daha sonra moleküller tuttukları H^+ iyonları ile elektronları hücrenin *Elektron Taşıyıcı Sistemi (ETS)* olarak bilinen elektron taşıyıcılarına aktarırlar (Şekil 9–6). Elektronlar enerji üreten tepkimelerle aşağı doğru hareket ederler. Elektron Taşıma Sisteminin bazı halkalarında yeteri kadar enerji sağlanarak ATP oluşumu gerçekleştirilir. Elektron taşıyıcılarının en son halkasında elektronlar ve onlara eşlik eden H^+ iyonları oksijen ile birleşerek suyu oluştururlar. Görüldüğü gibi oksijen Elektron Taşıma Sisteminde (ETS) asal elektron alıcısı olarak görev yapmaktadır.

Her bir NADH molekülünün 3 molekül ATP oluşturma gücünde olmasına karşın elektronları ETS'de koenzim-Q (Co–Q)'ya aktaran FADH ise yalnızca 2 ATP molekülü oluşturma gücüne sahiptir.

Bir molekül glikozdan glikolizis ve Krebs döngüsü tepkimeleri aşamasında gerçekleşen fosforilizasyondan 4 molekül ATP oluşur. PGAL, pirüvik asit oluşumu ile Krebs döngüsü tepkimelerinde 10 molekül NADH'dan toplam 30 ATP molekülü ile 2 molekül $FADH_2$'-



Şekil 9–6. Elektron Taşıma Sistemi (ETS)
(NADH dan başlayarak oksijen molekülüne değin Taşınma Sistemindeki her bir halkanın indirgeme gücünü gösteren yükseltgenme–indirgenme potansiyelleri de verilmiştir)

den 4 molekül ATP olmak üzere toplam 38 molekül ATP oluşur. Ancak 2 molekül ATP, $NADH_2$'nin mitokondriona taşınmasında kullanılması nedeniyle her bir glikoz molekülünün tamamen parçalanması sonunda net 36 ATP molekülü oluşur.

Bir glikoz molekülünün oksijen karşısında glikolizis ve Krebs döngüsü tepkimeleriyle tam olarak yükseltgenmesi sonunda oluşan NADH, $FADH_2$ ve ATP miktarları ile toplam net ATP miktarları Çizelge 9–1 de gösterilmiştir.

Çizelge 9–1. Bir glikoz molekülünün tam olarak yükseltgenmesi sonunda oluşan net ATP miktarı

Aşamalar	NADH (x 3 ATP)	$FADH_2$ (x 2 ATP)	ATP	net ATP
Glikolizis	2 (6)	0	2	8
Pirüvik asitten Co-A oluşumuna değin	2 (6)	0	0	6
Krebs döngüsü	6 (18)	2 (4)	2	24
TOPLAM ATP	10 (10x3=30)	2 (2x2=4)	4	38

Elektron Taşıma Sisteminin (ETS) bir halka ından ötekine geçerek sonuna gelen hidrojenler oksijenle birleşip solunumun son ürünü olan suyu (H_2O) oluşturdukları yukarıda açıklanmıştı. Bir molekül glikozun aerobik solunum sonucu tam olarak parçalanmasıyla açığa çıkan 24 adet hidrojen ise 6 molekül oksijenle (6 O_2) birleşmek suretiyle 12 molekül suyu ($12H_2O$) oluşturur. Anımsanacağı gibi Krebs döngüsünde 4 molekül su tepkimelere katılırken 1 molekül su dışarı çıkmaktadır. Bu duruma göre Krebs döngüsünün her bir tepkimesinde kazanılan net su molekülü üçtür. İki pirüvik asit için Krebs döngüsüne net altı molekül su girmiş olur. Yukarıda işaret edilen 12 molekül suyun açığa çıktığı ve Krebs döngüsüne de 6 molekül suyun girdiği anımsanırsa aerobik solunum sonucu dışarı çıkarılan su molekülü sayısının altı olduğu görülür. Böylece aerobik solunum sonunda atmosferden 6 molekül oksijen ($6O_2$) alınmış ve dışarıya da 6 molekül karbondioksit (6 CO_2) ile 6 molekül su (6 H_2O) verilmiştir.

Elektronların aktarılmalarıyla ortaya çıkan enerji oksidatif enerji olup durağan değildir. Bu enerjinin daha sonra kullanılabilmesi için durağan hale getirilmesi gerekir. Bu tipik enerjiyi canlı sistemlerde durağan hale getirip tutan bileşik ise ATP'dir. Enerji ATP deki fosfor

bağlarında durağan halde tutulur. Aerobik solunum sonucu bir molekül glikozun CO_2 ve H_2O ya tam olarak yükseltgenmesiyle net ATP kazancı ise 38 dir (Çizelge 9–1).

Daha önce de açıklandığı gibi solunum sonucu glikoz atmosferden oksijen alarak CO_2 ve H_2O ya parçalanmaktadır. Bu arada fotosentez anında organik bileşiklerde depo edilen güneş enerjisi de kimyasal enerji halinde açığa çıkar. Buna *"oksidatif enerji"* denir. Solunum sonucu açığa çıkan bu enerji ya canlı sistemin çeşitli tepkimelerinde kullanılır, ya da öteki enerji şekillerine dönüştürülerek tutulur.

Solunum anında ortaya çıkan enerji asal olarak *"oksidatif enerji"* ve *"Fosforilatif enerji"* olmak üzere iki çeşittir. Oksidatif enerji durağan olmayan bir enerjidir. O nedenle solunumda oluşan oksidatif enerjinin büyük bir bölümü daha durağan olan fosforilatif enerji şekline dönüştürülerek gereksinme duyulan yerlere taşınır. Enerjinin fosfor bağı şeklinde bir bileşiğe bağlanmasına *fosforilizasyon* adı verildiği daha önce açıklanmıştı (Bkz: Fotosentez). Ayrıca fotosentez anında da güneş enerjisinin kimyasal enerji halinde tutulmasında fosforilizasyon olayının önemi belirtilmişti. Bu yönden fosforilizasyon, gerek fotosentezde gerekse solunumda enerji dönüşümünde ve tutulmasında olağan üstü öneme sahiptir. Zehirlenmelerde beklenmedik ölümün, fosforilizasyonun zehirleyici maddelerle bloke edilmesinden ileri geldiği de öne sürülmüştür.

Enerjinin, fosfor bağlarıyla bir moleküle birleşmesi o molekülün enerji kazanmasına neden olur. Moleküldeki enerji miktarı ise fosfor bağı sayısına bağlıdır. Fosfor bağı sayısı arttıkça enerji miktarı da artar. Örneğin bir fosfor bağına sahip glikoz monofosfatın tuttuğu enerji miktarı molekül başına 2000–3000 kaloridir. Buna karşın yüksek enerjili ATP'nin her bir molekülünde 12000 kalorilik enerji vardır. Bilindiği gibi bir fosfor bağına sahip olan adenozin monofosfat (AMP) molekülü en az enerji taşır. Ancak buna bir fosfor eklenmesiyle adenozin difosfat (ADP), iki fosfor eklenmesiyle de yüksek enerjili bir adenozin trifosfat (ATP) molekülü oluşur.

Solunumda açığa çıkan oksidatif enerji ADP'ye eklenerek ATP oluşur. ATP'deki enerji ise glikoza verilmek suretiyle glikoz-1-fosfat oluşur. Daha sonra glikoz-1-fosfattan fosforilas enziminin yardımıyla fosfor ayrılarak nişasta oluşur.

Bir molekül glikozun solunumda CO_2 ve H_2O'ya tam olarak yükseltgenmesiyle açığa çıkan 673 kilokalorilik enerjinin yaklaşık 300

kilokalorisinin enerji yönünden varsıl fosfat bağı halinde tutulduğu hesaplanmıştır. Bu enerjiye sahip ATP'ler hücre proplazmasında cereyan eden tüm yaşamsal olayların gerektirdiği enerjiyi sağlar. Solunumda açığa çıkan enerjinin geriye kalan bölümü ise ısı haline dönüşür. Bu da hücrenin madde alımı, madde taşınması, depo edilmesi vb işlerinde kullanılır.

9.3. ANAEROBİK SOLUNUM (FERMANTASYON)

Daha önce de belirtildiği gibi yeşil bitkilerde asal olarak aerobik solunum cereyan eder. Ancak bitki hücrelerine yeteri kadar oksijenin giremediği ya da yarayışlı oksijenin bulunmadığı kimi koşullarda bitkiler kısa süre için anaerobik solunum yaparlar. Örneğin bezelye, mısır ve benzeri bitki tohumlarının çimlendirilmelerinin ilk aşamalarında tohum kabuğu nedeniyle yeterince oksijen sağlanamayabilir. Aynı şekilde su ile kaplanmış alanlarda bitki kökleri yeterince oksijen bulamazlar. Böyle hallerde anaerobik solunum cereyan eder.

Anaerobik solunum ya da fermantasyonda cereyan eden tepkimeler özet olarak şu şekilde formüle edilebilir:

$$\underset{\text{Glikoz}}{C_6H_{12}O_6} \longrightarrow 2\ \underset{\text{Etil Alkol}}{CH_3\text{–}CH_2OH} + 2\ CO_2 + 21 \text{ Kilokalori}$$

Anımsanacağı gibi aerobik solunumun ilk aşamasında cereyan eden glikolizis de anaerobik solunum *(fermantasyon)* gibi oksijensiz ortamda cereyan etmektedir. Glikolizis ve fermantasyon arasında çok az ayrım bulunmasına karşın cereyan eden ara tepkimelerin büyük bölümü aynı yöndedir.

Anaerobik solunumda (fermantasyonda) da, glikoliziste olduğu gibi, glikoz pirüvik aside dönüştürülür. Ancak fermantasyonda bir aşama daha ileri gidilerek pirüvik asit ethanol ve CO_2'e dönüştürülür. Fermantasyon "*Karboksilas*" ile "*Alkol dehidrogenas*" enzimlerinin katalitik etkileri sonucu gerçekleşir. Fermantasyonda da glikolizise özdeş şekilde net 2 ATP molekülü kazanılır.

Fermantasyon bir çeşit mikroorganizmalar için asal enerji kaynağıdır. Oksijen yokluğunda organik bileşikleri parçalama yeteneğine sahip mikroorganizmalara "*Anaerobik mikroorganizmalar*" denir.

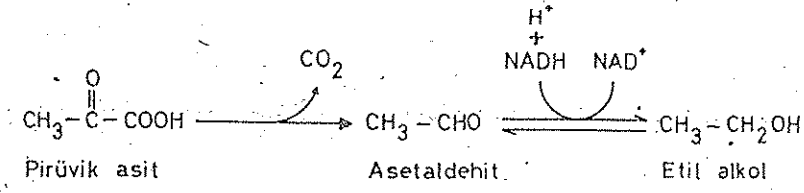
Kimi anaerobik mikroorganizmalar oksijen bulunan ortamda yaşamlarını yitirirler. Böyle mikroorganizmalara "*Obligat mikroorganizmalar*" denir.

Fermantasyon yapan organizmaların başında mayalar gelir. Fermantasyon yapan organizmaların sanayideki önemleri ise çok büyüktür. Alkol, sirke, laktik asidin elde edilmesi, hamurun, turşunun ekşimesi ve yoğurdun yapılması hep bu basit organizmaların aneorobik solunumları ile gerçekleşir.

Anaerobik solunuma örnek olarak alkol fermantasyonu ile laktik asit fermantasyonu üzerinde durulacaktır. Öteki fermantasyonlar da, kimi ara ürünleri dışında, bunlara benzer.

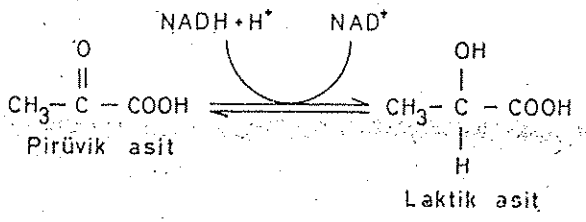
Alkol fermantasyonunu sağlayan torbalı mantarlar, bir hücreli olup tomurcuklanma ile üreler. Alkol fermantasyonunu asal olarak sağlayan bu canlıların kendisi değil, bunların çıkardıkları "*Zimas*" enzimidir. Bu enzim sayesinde glikoz yukarda verilen formülde gösterildiği şekilde parçalanarak 2 şer molekül alkol ve CO_2 ile 21 kilokalori enerji açığa çıkar. Fermantasyonda açığa çıkan enerjinin az olması ise glikozun tam parçalanmasıyla ilgilidir.

Daha önce de belirtildiği gibi fermantasyonun ilk aşaması aerobik solunumun glikolizis aşaması gibidir. Bu aşamada bir molekül glikozdan iki molekül pirüvik asit oluşur. İkinci aşama ise fermantasyonun çeşidine göre değişmektedir. Alkol fermantasyonunda aşağıdaki formülden görüldüğü gibi ilk aşamada oluşan pirüvik asitten bir molekül CO_2 çıkarak asetaldehid oluşur. Glikolizis aşamasında açığa çıkan ve NAD akseptörü tarafından alınan hidrojenlerin asetaldehide eklenmesiyle etil alkol oluşur.



Laktik asit bakterileri tarafından glikozun fermantasyonu sonucu laktik asit oluşur. Süt bu yolla ekşir. Aşağıdaki formülde görüldüğü gibi laktik asit fermantasyonunda pirüvik aside, glikolizis aşamasında açığa çıkan ve NAD tarafından tutulan iki hidrojen verilmek sure-

tiyle etil alkol yerine laktik asit oluşmaktadır. Laktik asit fermantasyonu ise "*Laktik asit dehidrogenas*" enziminin yardımıyla gerçekleşir.



Alkol ve laktik asit fermantasyonu sonucu oluşan etil alkol ve laktik asit yapılarında bağlı halde önemli derecede enerji içerirler. Bu bağlı enerjiden bitkiler yararlanamazlar. O nedenle anaerobik solunum kimi hallerde bitkiler için etkisi olmayan işlev olarak kabul edilir.

9.4. SOLUNUM ile FOTOSENTEZİN KARŞILAŞTIRILMASI

Solunum ile fotosentez biribirlerine karşıt yönde cereyan eden metabolik olaylardır. Her iki metabolik olayda da önemli olan asal nokta enerji dönüşümüdür. Başka bir deyişle güneş enerjisinin bitkilerin metabolik işlevlerinde kullanılmasıdır. Fotosentez yoluyla güneş enerjisi organik maddelerin karbon bağlarına kimyasal enerji halinde depo edilir. Bu enerji, solunum olayı sonunda karbon bağlarının parçalanması ile açığa çıkar ve metabolik enerji halinde kullanılır.

Aşağıda çeşitli yönleriyle solunum ve fotosentez ayrıntılı bir şekilde karşılaştırılmıştır.

1. Fotosentez bitkilerin yalnızca klorofil içeren hücrelerinde oluşur.

   Solunum klorofil içersin ya da içermesin tüm bitki hücreleride oluşur.

2. Fotosentez yalnizca güneş ışığı altında ya da yapay ışık altında oluşur.

   Solunum ışıkta ya da karanlıkta her zaman oluşur.

3. Fotosentez anında su ve karbondioksit kullanılır.

   Solunumda ise su ve karbondioksit son üründür.

4. Fotosentez sonunda oksijen bağımsız halde açığa çıkar.

   Solunum olayında ise oksijen kullanılır.

5. Fotosentez ile organik maddeler yapılır.

   Solunumda ise organik maddeler parçalanır.

6. Fotosentez bitkilerde ağırlık artışına neden olur.

   Solunum bitkilerde ağırlık azalışına neden olur.

7. Fotosentez anında güneş enerjisi depo edilir.

   Solunumda enerji bağımsız halde açığa çıkar.

8. Fotosentez ve solunumda cereyan eden tepkimeler özet olarak şu şekilde formüle edilebilir.

$$6\,CO_2 + 6H_2O \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 \text{ (Fotosentezde)}$$

$$C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 \longrightarrow 6\,CO_2 + 6\,H_2O \text{ (Solunumda)}$$

9.5. SOLUNUM KATSAYISI

Solunum anında dışarıya verilen CO_2'in dışardan alınan O_2'ne oranına (CO_2 / O_2) "*Solunum katsayısı*" denir. Bir heksoz şekerin solunum sonucu tamamiyle parçalanmasında solunum katsayısı $CO_2 / O_2 = 1$ dir. Her hangi bir bitkide ya da bitki organında solunum katsayısı aynı anda dışardan alınan O_2 ile dışarı verilen CO_2'nin belirlenmesi ile saptanabilir.

Karbonhidratlarca varsıl çoğunluk olgun bitki yapraklarında belirlenen solunum katsayıları arasındaki ayrım küçük olup, solunum katsayıları 0.97 ile 1.17 arasında değişmektedir (James 1953). Öte yandan organik maddelerce yoksul bitkilerde solunum katsayısı da düşük olmaktadır. Çeşitli bitki yapraklarında belirlenen solunum katsayıları Çizelge 9-2'de gösterilmiştir. Buğday, mısır, yulaf ve benzeri bitki tohumlarında asal olarak karbonhidratlar bulunduğu için bu tohumların çimlenmesi anında solunum katsayısı bire çok yakınır.

Solunum anında dışardan alınan CO_2'in ve dışarı verilen O_2'nin hacim olarak miktarları üzerine, bir başka deyişle solunum katsayısı üzerine, solunumda kullanılan materyal önemli etki yapar. Solunumda oksijen yönünden yoksul olan yağlar kullanıldığında

dışardan fazla miktarda oksijen alındığı için solunum katsayısı birden küçüktür. Örneğin tri-palmitin yağının solunumda kullanılarak tamamiyle parçalanması şu şekilde formüle edilebilir.

$$C_{51}H_{98}O_6 + 72.5\,O_2 \longrightarrow 51\,CO_2 + 49\,H_2O + 7490 \text{ Kilokalori}$$

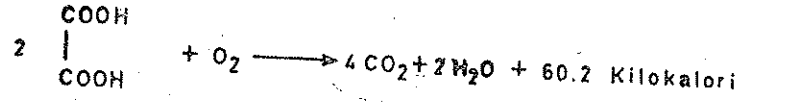
Formüle göre solunum katsayısı $(CO_2 / O_2 = 51 / 72.5) = 0.7$ dir.

Proteinlerde de oksijenin az olması nedeniyle, bunların solunumda kullanılmasiyle solunum katsayısı 0.8-0.9 civarında olur.

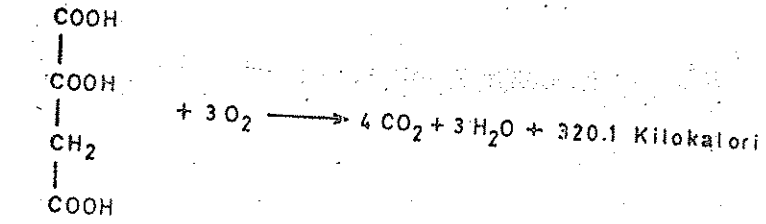
Solunumda oksijen yönünden varsıl olan organik asitler kullanıldığında solunum katsayısı birden fazla olur. Bitkilerde yaygın bir şekilde bulunan oksalik asit ile malik asidin solunumda kullanılması sonucu yükseltgenmeleri aşağıdaki formüllerde gösterilmiştir. Formüllerin incelenmesinden anlaşılacağı gibi solunum katsayısı oksalik asitte $(4 / 1) = 4$ ve malik asitte ise $(4 / 3) = 1.33$ dür. Benzeri tüm bileşiklerde solunum katsayısı birden büyüktür.

Çizelge 9-2. Çeşitli bitki yapraklarındaki solunum katsayısı (Meyer ve Anderson 1968, s. 403)

Bitki	Solunum katsayısı	Bitki	Solunum katsayısı
Begonya	1.11	Bezelye	1.07
Hint yağı bitkisi	1.03	Armut	1.10
Krizantem	1.02	Gül	1.02
Mısır	1.07	Tütün	1.03
Asma	1.01	Buğday	1.03
Leylak	1.07		



Oksalik asit



Malik asit

Sıcaklık da solunum katsayısı üzerine etki yapmaktadır. Araştırmalar sıcaklık ile ilgili olarak absorbe edilen oksijenin ve çevreye verilen karbondioksidin miktarlarının değiştiğini göstermiştir. Harrington (1923) elma tohumları üzerinde yaptığı araştırmalarda sıcaklık ile ilgili olarak solunum katsayısının arttığını ve azaldığını saptamıştır.

Bitki organ ve dokularından belli zaman birimi içerisinde dışarı verilen CO_2'in ve absorbe edilen O_2'nin miktarı "*Solunum oranı*" olarak tanımlanır. Solunum oranı çevre koşullarına da bağlı olmak üzere bitkiden bitkiye ve bitki organından bitki organına ayrımlılık gösterir. Genel olarak kök ve gövdenin büyüme uçlarındaki meristematik dokularla çimlenen tohumların embriyolarında solunum oranı yüksektir. Çünkü böyle dokularda protoplazmanın toplam kuru doku ağırlığına oranı yüksektir. Değişik bitkilerin çeşitli organlarında belirlenmiş solunum oranları Çizelde 9-3 de gösterilmiştir.

Çizelge 9-3. Değişik bitkilerin çeşitli organlarındaki solunum oranları (Meyer ve Anderson 1968, s. 401)

Bitkiler	Bitki Organları	Sıcaklık	Solunum oranı, O_2 veya CO_2, cc / g kuru madde / 24 saatte
			Absorbe edilen O_2, cc
Buğday *(Triticum sativum)*	Genç kökler	15-18°C	67.9
Çayır üçgülü *(Trifolium pratense)*	Yapraklar	20-21°C	27.2
Çeltik *(Oryza sativa)*	Genç kökler	14-17°C	44.4
Mint *(Mentha aquatica)*	Kökler	18-19°C	37.2
			Dışarı verilen CO_2, cc
Leylak *(Syringa vulgaris)*	Yaprak tomurcukları	15 °C	35.0
Linden *(Tilia europea)*	Yaprak tomurcukları	—	66.0
Marul *(Lactuca sativa)*	Çimlenen tohumlar	16 °C	82.5
Poppy *(Papaver somniferum)*	Çimlenen tohumlar	16 °C	122.0
Mantar *(Aspergillus niger)*	Misel	—	180.0

9.6. SOLUNUMUN ÖLÇÜLMESİ

Solunum oranının ölçülmesinde kullanılan yöntemlerin çoğu açığa çıkarılan CO_2'in ya da absorbe edilen O_2'nin miktarının belirlenmesi ilkesine dayanır. Ancak kimyasal ve fizikokimyasal yöntemlerle oksijene oranla daha kolay belirlenmesi nedeniyle açığa çıkarılan CO_2 miktarı belirlenmektedir.

Basit olarak solunum oranının belirlenmesi için içerisinden sürekli belli oranda hava geçirilen kapalı bir sisteme bitki ya da bitki organı konulmaktadır. Sistemden geçen hava $Ba(OH)_2$ çözeltisinden hava kabarcıkları şeklinde geçirilmek suretiyle havaya karışmış CO_2, $BaCO_3$ halinde çöktürülmektedir. Sonra titrasyon yoluyla çökelen $BaCO_3$ miktarını gravimetrik olarak saptamak suretiyle ya da $Ba(OH)_2$ çözeltisinin elektriksel iletkenliğini saptamak suretiyle belli sürede bitki ya da bitki organı tarafından açığa çıkarılmış olan CO_2 miktarı belirlenmektedir.

Kimi yöntemlerde $Ba(OH)_2$ çözeltisi yerine 0.2 N NaOH çözeltisi kullanılır. Benzer deneme sonunda titrasyon sonucu çözeltide oluşan Na_2CO_3 miktarından bitki veya bitki organı tarafından açığa çıkarılan CO_2 miktarı hesaplanır. Kuşkusuz yukarda ilkeleri açıklanan tüm yöntemlerde sisteme girmeden önce benzer çözeltilerden geçirilmek suretiyle hava CO_2'den arındırılmaktadır.

Solunum oranının ölçülmesinde manometrik yöntem son yıllarda yaygın bir şekilde kullanılmaktadır. Manometrik yöntem, kapalı bir sistem içerisinde gaz basıncı değişikliklerinin ölçülmesi ilkesine dayanmaktadır. Bu hususta çoğunlukla Warburg manometresi (Şekil 8–20) kullanılmaktadır. Canlı bitki ve bitki organlarının (örneğin tohum, doku vb) solunumları sonucu gaz basıncında ortaya çıkan değişiklik, dereceli manometre tüpündeki çözeltinin (Brodie çözeltisi) alçalıp yükselmesine bakılarak belirlenir. Manometrik belirlemelerde kapalı bir sistem kullanıldığı için test bitkisinin veya organının solunumu sonucu gaz değişimi ile ortaya çıkan basınç ayrımı çözeltinin düzeyine etkili olmaktadır.

Warburg manometresi duyarlı ve kullanılması göreli olarak kolay olduğu için yaygın bir şekilde uygulanmaktadır. Bu cihazla çok sayıda değişik bitki dokusu üzerinde araştırma yapma olanağı bulunmaktadır. Çevre koşullarının solunum üzerine etkileri kontrol edilebildiği gibi, etki dereceleri de ayrıca belirlenebilmektedir.

Oksijen ve karbondioksit miktarı ile solunum oranının belirlenmesi yalnızca aerobik solunum için olanaklıdır. Çünkü anaerobik solunumda açığa çıkan CO_2 miktarı gerçek solunum miktarını vermez. O nedenle solunumda açığa çıkan ısı enerjisini ölçmek suretiyle solunum oranının belirlenmesi yolu yeğlenmektedir. Ancak bu iş oldukça güç olup özel alet ve cihaza gereksinme gösterir.

9.7. SOLUNUMA ETKİ YAPAN ETMENLER

Bitkilerde solunum üzerine çeşitli bitkisel ve çevresel etmenler olumlu ya da olumsuz yönde etki yapar. Solunumu etkileyen çeşitli etmenler aşağıda teker teker ele alınarak ana hatlarıyla bilgi verilmiştir.

9.7.1. Bitkisel Etmenler

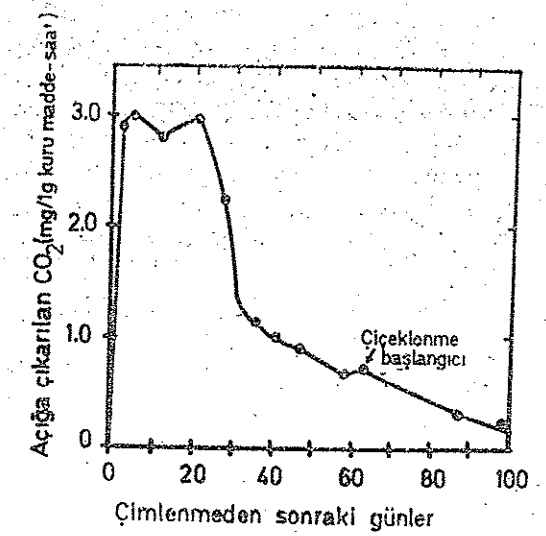
9.7.1.1. *Bitkinin Çeşidi ve Yaşı*

Bitkiler arasındaki morfolojik, fizyolojik ve metabolik ayrımlılıklar solunumu da önemli derecede etkilemektedir. Daha önce de işaret edildiği gibi solunum yönünden bitkiler arasında olduğu gibi bitkilerin değişik organları arasında da önemli ayrımlılık bulunmaktadır (Çizelge 9–3). Genel olarak bakteri ve mantarlar yüksek bitkilere göre daha çabuk solunum yaparlar. Kuru madde ilkesine göre bakteri ve mantarların yüksek bitkilerdekinden daha fazla solunum katsayısına sahip olmaları ise, az miktarda depo edilmiş besin maddeleri içermeleri yanında hücrelerinin yüksek düzeyde etkin olmalarından da ileri gelmektedir.

Bitkiler yaşlandıkça solunum da bununla ilgili olarak azalmaktadır. Şekil 9–7'de ayçiçeği bitkisinde çimlenmeden başlayarak çiçeklenmeye değin solunum durumu gösterilmiştir. Şekilden anlaşılacağı gibi çimlenme ile birlikte solunum hızla artmış ve en yüksek düzeye ulaşmıştır. Daha sonra solunumda zamanla ilgili olarak hızlı bir azalma görülmüştür.

9.7.1.2. *Hücre Protoplazmasının Durumu*

Protoplazma yönünden varsıl genç meristematik dokular, kalın hücre duvarına sahip daha yaşlı dokulara oranla genellikle daha fazla solunum gösterirler. Bu durumu yalnızca protoplazma miktarı ile ilişkili bir şekilde açıklamak kuşkusuz yetersizdir. Protoplazmanın çeşitli içsel özellikleri de buna etki yapmaktadır. Protoplazmanın



Şekil 9-7. Çimlenmeden başlayarak ayçiçeği bitkisinde zamanın solunuma etkisi (Salisburry ve Ross 1969, s. 328)

fizikokimyasal yapısı ve dinamiği üzerindeki bilgilerimiz ise sınırlıdır. Bu arada protoplazmada bulunan solunum enzimlerinin miktarı ile protoplazmanın hidratasyonu da solunumu etkilemektedir. Genç hücreler solunum enzimlerince varsıl olup, bol su içerdiklerinden hızlı bir şekilde solunum yaparlar.

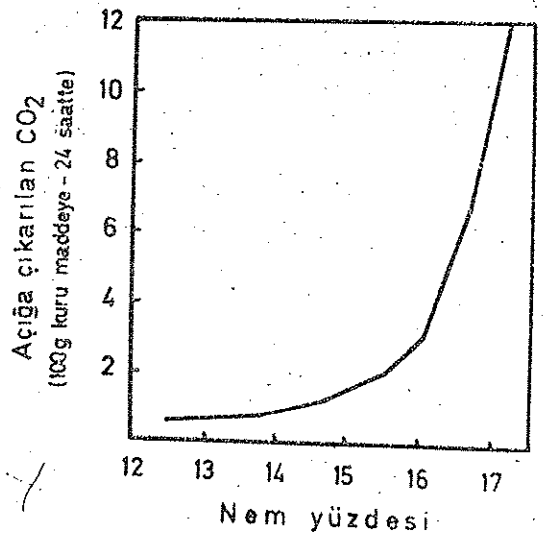
9.7.1.3. *Karbonhidrat Kapsamı*

Genel olarak karbonhidratlarca yoksul bitkiler varsıl olanlara göre daha az solunum yaparlar. Şeker kapsamı az olan bitkilere şeker verildiğinde solunumun önemli derecede hızlandığı saptanmıştır. Örneğin oda sıcaklığında bitkiden kesilen ve karbonhidratlarca yoksul olan 100 g yapraktan saatte ortalama 89. 6 mg CO_2'in açığa çıkmasına karşın, bu yaprakların iki gün süre ile sakkaroz çözeltisinde bulundurulmasıyla açığa çıkan CO_2 miktarı saatte 148.8 mg'a yükselmiştir.

9.7.1.4. *Dokuların Su Kapsamı*

Dokularda bulunan su miktarının solunuma etkisi özellikle bitki tohumlarının çimlenmelerinde çok açık bir şekilde görülür. Buğday

tohumları üzerinde yapılmış bir denemede (Şekil 9-8) tohumun su kapsamı % 16'dan % 17'ye yükseldiği zaman solunumda çok hızlı bir artışın olduğu saptanmıştır. Buğday tohumunda su kapsamının % 16 ya değin artmasıyla solunumda önemli bir artışın olmaması tohumda suyun bağlı durumda bulunmasıyla açıklanmıştır. Bu araştırma depolanan buğday danelerinde su kapsamının ne derece önemli olduğunu açıklıkla ortaya koymaktadır.



Şekil 9-8. Buğday tohumlarının su kapsamı ile solunum arasındaki ilişki (Meyer ve Anderson 1968, s. 412)

Su kapsamı yüksek dokularda suyun az miktarda değişmesinin solunuma etkisi fazla değildir. Ancak yaprak dokuları ya da öteki bitki organları solma durumuna yaklaşınca, dokulardaki nişasta şekere dönüştüğü için solunumda da bir artış olmaktadır. Bu artış nişastanın suda çözünebilir şekerlere dönüşmesinden ileri gelmektedir.

9.7.2. Çevresel Etmenler

9.7.2.1. *Sıcaklık*

Tüm öteki kimyasal tepkimeler gibi solunumun kimyasal tepkimeleri de sıcaklık değişikliklerinin etkisi altındadır. Genel olarak belli sınırlar içerisinde sıcaklığın artışı solunumu artırmaktadır.

Bezelye *(Pisum sativum)* fideleri üzerinde yapılan bir çalışmada sıcaklığın solunum üzerine etkileri belirlenmiştir (Meyer ve Anderson 1968). Normal koşullar altında yetiştirilen fideler 0–20 °C derecelerinde bırakılınca solunum hızı azalmış, 25-35 °C derecelerinde artmıştır. Ancak 30 °C'ın üzerindeki sıcaklıklarda başlangıçta artmış olan solunum zaman ilerledikçe azalma göstermiştir. Solunumda en fazla azalış ise 45 °C'de olmuştur. Araştırma sonuçları bezelye fideleri için optimum sıcaklığın 30–35 °C olduğunu göstermiştir. Çünkü bu sıcaklıklarda fidelerin solunumu azalmaksızın sürdürülmüştür. Solunum için optimum sıcaklık bitkiler için ve tüm bitki dokuları için aynı değildir. Bu arada solunum üzerinde sıcaklığın etkisi araştırılırken sıcaklıkta kalma süresi de dikkatle göz önünde bulundurulmalıdır.

Yüksek sıcaklıkta zaman geçtikçe solunumun azalmasının çeşitli nedenleri vardır. Bunlar: (1). Solunumu sağlayan enzimlerin yüksek sıcaklıkta etkinliklerini yitirmeleri, (2). Yüksek sıcaklıkta oksijenin yeterince hızlı girememesi, (3). Hücrelerde karbondioksit konsantrasyonunun solunumu olumsuz yönde etkileyecek şekilde birikmesi, ve (4). Hücrelerde hızlı solunumu karşılayacak kadar besin maddelerinin bulunmayışıdır.

Sıcaklık 0 °C'e doğru yaklaştıkça solunum çok azalmakta ve durmaktadır. Bu arada kimi bitki dokularının –20 °C'da ölçülebilecek miktarda solunum yaptıkları da saptanmıştır.

Bitki dokularında 10°–30 °C arasında solunum katsayısının 2.0–2.5 olduğu saptanmıştır. Kimi bitki dokularında 10 °C'un altında solunum katsayısının daha yüksek bulunduğu rapor edilmiştir (Platenius 1942). Örneğin sıcaklık sıfırın üzerinde bir kaç dereceye düşürüldüğü zaman patateste solunumun hızlandığı görülmüştür. Bu durum patateste sıfıra yakın sıcaklık derecelerinde nişastanın suda çözünebilir şekerlere dönüşmesiyle açıklanmıştır. Dokularda suda çözünebilir şeker arttıkça solunum da artmaktadır. Bu durum sıcaklığın solunum üzerindeki dolaylı etkisidir.

9.7.2.2. *Atmosferdeki Oksijen Konsantrasyonu*

Atmosferdeki oksijen konsantrasyonunun solunum üzerine etkisi bitki çeşidine, oksijen konsantrasyonuna, süreye ve öteki çevre koşullarına da bağlı olarak değişir. Daha önce de açıklandığı gibi oksijen özellikle solunumun Krebs çemberi tepkimelerinde gereklidir. Bu arada oksijen elektron aktarma sisteminde elektronların terminal

akseptörüdür. O nedenle oksijen konsantrasyonunun solunumdaki etkisi önemlidir.

Genel olarak düşük oksijen konsantrasyonunda bitkide aerobik ve anaerobik solunumun cereyanı beklenir. Böyle hallerde solunum katsayısı birden büyüktür. Oksijen konsantrasyonu sıfıra doğru azaldıkça solunum katsayısı sonsuza doğru büyür ve oksijen konsantrasyonu sıfır olduğu zaman solunum katsayısı sonsuz olur. Bu durumda yalnızca anaerobik solunum (fermantasyon) cereyan eder ve solunum ürünü olarak CO_2 çıkarılır. Oksijen konsantrasyonu yeniden artmaya başladığı zaman anaerobik solunum sonucu çıkan CO_2 miktarı hızla düşerken aerobik solunum artar ve solunum katsayısı durağan değer kazanır. Belli oksijen konsantrasyonunda solunum katsayısı durağan olduğu zaman bu noktaya "*Ekstinksiyon noktası*" denir (Stiles 1960).

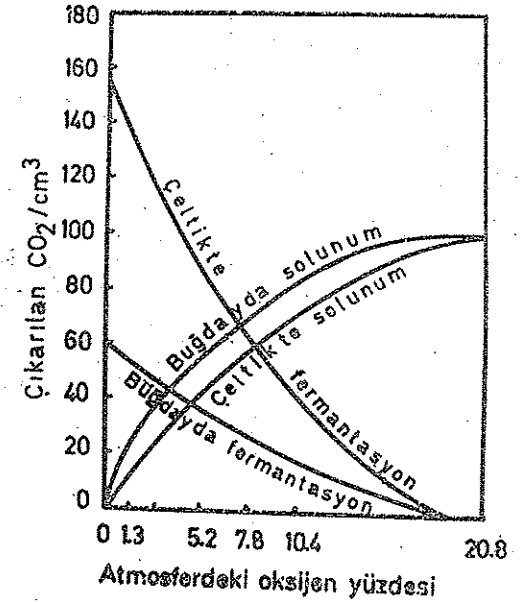
Atmosferdeki normal oksijen konsantrasyonu ancak % 5 düzeyinde azalır ya da çoğalır. Bu değişmenin solunum hızına etkisi ise çok azdır. Ancak toprak havasındaki ve bitki tohumlarının ya da yumrularının saklandığı depolardaki oksijen konsantrasyonu faziaca değişiklik gösterebilir.

Choudhury (1939) yaptığı araştırmada % 6.2 ile % 98.6 arasında değişen oksijen içeren ortamda patates yumrularında solunum hızının aynı olduğunu saptamıştır. Buna karşın yer elması *(Helianthus tubeosus)* yumrularında yüksek oksijen konsantrasyonu solunuma etkili olmadığı halde, normal oksijen miktarından daha az oksijen konsantrasyonları solunum hızını azaltmıştır. Düşük oksijen konsantrasyonlarının solunumu azalttığı havuç köklerinde, asparagus saplarında, fasulye tanelerinde, ıspanak yapraklarında ve bezelye tanelerinde de saptanmıştır.

Oksijen konsantrasyonunun solunuma etkisi ile havanın doku hücrelerine girme ve çıkma hızı arasında önemli bir ilişki vardır. Patates yumrularının dışında mantar tabakasının bulunması nedeniyle havanın giriş ve çıkışı engellenmekte, dolayısıyle oksijenin solunum üzerine etkisi en az düzeye inmektedir. Buna karşın havanın kolaylıkla girip çıktığı dokularda oksijenin solunum üzerine etkisi çok fazla olmaktadır.

Oksijen konsantrasyonunun aerobik ve anaerobik solunum üzerine etkisinin bitki çeşidine göre değiştiği yukarda açıklanmıştır. Buna en güzel örnek buğday ve çeltik bitkileridir. Bilindiği gibi çeltik oksijensiz ortamda solunum yapabilen bir bitkidir. Değişik oksijen

konsantrasyonlarında buğday ve çeltik bitkiciklerinde saptanan fermantasyon (anaerobik solunum) ile aerobik solunum Şekil 9-9 da gösterilmiştir. Atmosferdeki oksijen konsantrasyonu az olduğu zaman her iki bitkide de fermantasyon cereyan etmiş ve atmosferde oksijen konsantrasyonunun artması ile fermantasyon azalmıştır. Ancak oksijen konsantrasyonu % 1.3 olduğu zaman çeltikteki fermantasyon buğdaydakine göre çok fazla olmuştur. Ortamda oksijenin artması ile her iki bitkide de cereyan eden fermantasyon azalmış ve oksijen konsantrasyonu % 20.8'e yükselince fermantasyon sıfıra inmiştir. Aerobik solunum oksijen yok iken sıfır olmuş ve oksijen konsantrasyonu arttıkça aerobik solunum artmıştır.



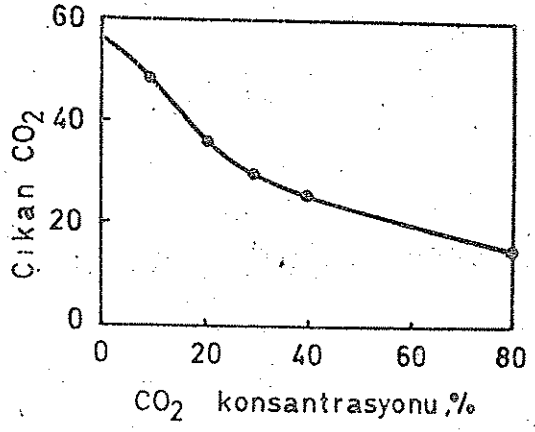
Şekil 9-9. Atmosferdeki oksijen konsantrasyonunun buğday ve çeltik bitkilerinde fermantasyon ile aerobik solunuma etkileri (Taylor 1952)

9.7.2.3. *Atmosferdeki Karbondioksit Konsantrasyonu*

Oksijene özdeş şekilde atmosferdeki karbondioksit konsantrasyonun da solunuma etkisi bitki ve doku çeşidine, süreye ve öteki çevre koşullarına bağlı olarak değişir. Atmosferdeki CO_2 konsantrasyonundaki normal değişmeler de yine çok az olup solunuma etkisi yeterli düzeyde değildir. Genel olarak havada CO_2 fazlalığı oksijenin azalmasına neden olmak suretiyle solunuma dolaylı olarak kısıtlayıcı etki yapmaktadır. Örneğin kimi koşullarda toprak havasındaki CO_2 miktarı % 10'a ve oksijen miktarı da sıfıra düşebilir. Böyle bir ortamda kök hücrelerinin solunumu çok azalır. Solunum azlığı ise enerjiye gereksinme gösteren su ve mineral maddelerin alınmasını, kök gelişmesini ve tohumların çimlenmesini kısıtlar ya da tamamen durdurabilir.

Çimlenmekte olan beyaz hardal bitkisi tohumlarında solunum üzerine karbondioksit konsantrasyonunun etkisi Şekil 9-10 da gösterilmiştir. Beyaz hardal bitkisi tohumları % 20 oksijene ek olarak % 0, 10, 20, 30, 40 ve 80 CO_2 içeren ortamlarda çimlendirilmiş ve 14 gün içinde solunum sonucu tohumların aldığı oksijen ve verdiği CO_2 miktarları belirlenmiştir. Şekilden izlendiği gibi ortamdaki CO_2 konsantrasyonu arttıkça solunum için alınan oksijen ve dolayısiyle CO_2 miktarı önemli derecede azalmıştır. Aynı şekilde solunum katsayısı da ortamın artan karbondioksit konsantrasyonuna bağlı olarak azalmıştır.

Yapılan çeşitli araştırmalar sonucu ortamın artan karbondioksit konsantrasyonunun solunumu olumsuz yönde etkilediği saptanmıştır. Karbondioksit konsantrasyonunun solunum üzerindeki etkisinin de doğrudan değil daha çok dolaylı olabileceği üzerinde durulmuştur. Nitekim Heath (1950) CO_2'in gözeneklerin kapanmasına ve dolayısiyle gaz alış verişine engel olduğunu saptamıştır. Bu durum gözenek-



Şekil 9-10. Çimlenmekte olan beyaz hardal bitkisi tohumlarında solunum üzerine karbondioksit konsantrasyonunun etkisi (Stiles ve Leach 1960)

lerin kapanmasıyle bitkide artan karbondioksit konsantrasyonunun solunumu olumsuz yönde etkilemesi şeklinde açıklanmıştır.

Thornton (1933) patates yumruları üzerinde yaptığı bir araştırmada ise göreli olarak yüksek CO_2 konsantrasyonunun solunum üzerine olumlu etki yaptığını saptamıştır. Pek çok çalışmada elde olunan sonuçların tersine olarak patates yumrularında başlangıçta % 20 oranında oksijen bulunan bir ortamda CO_2 miktarı artınca ilk anda solunumun azaldığı ancak süre uzayınca arttığı saptanmıştır. Bunun nedeni yüksek CO_2 konsantrasyonunda patates yumrularındaki nişastanın fosforilas enzimi yardımı ile suda çözülebilir şekerlere dönüşmesidir. Suda çözülebilir şekerlerin çekluğu solunumun daha hızlı olmasına neden olmaktadır. Karbondioksit konsantrasyonunun artması ile solunumun hızlandığı soğan ile lale soğanlarında da görülmüştür. Buna karşın ortamda CO_2 konsantrasyonunun artması asparagus gövdelerinde ve lima fasulyesi tanelerinde solunumun azalmasına neden olmuştur. Bu durum belirtilen bitkilerde şekere dönüşecek nişasta miktarının az olmasıyla açıklanmıştır.

9.7.2.4. *Işık*

Yapılan çeşitli araştırmalardan bir bölümünde ışığın solunuma olumlu etki yaptığı öteki bölümünde ise olumsuz etki yaptığı saptanmıştır. Genel kanıya göre ışığın solunum üzerine etkisi dolaylıdır.

Klorofil içeren dokularda ışık fotosentez yoluyla suda çözülebilir şeker miktarını artırdığı için solunumu da artırmaktadır. Işığın solunuma olan başka dolaylı etkisi de ışıkta kalan dokularda sıcaklığın artmasıdır. Sıcaklık artınca dolaylı olarak solunum da artmaktadır.

Işığın solunum üzerindeki olumsuz etkisi kimi araştırmacılar tarafından Krebs çemberi tepkimeleri üzerinde ışığın olumsuz etki yapmış olmasıyla açıklanmıştır. Ancak bu görüşe bir bölüm araştırmacı katılmamaktadır. Bugünkü bilgilerimize göre solunum üzerine ışığın etki mekanizması henüz kesinkes açıklanamamıştır.

9.7.2.5. *Yaralanma Etkisi*

Yaralanan bitkilerde solunum genellikle daha fazladır. Bunun nedeni ise kesinkes bilinmemektedir. İkiye ayrılan bir patates yumrusundaki solunum tüm yumrudaki solunumdan daha fazladır. Bu durum kesilen yerdeki hücrelerin açılan yarayı kapatmak için enzim çıkarmaları ve bu enzimlerle de hücrelerdeki suda çözülebilir hal-

deki şekerlerin çoğaldığı şeklinde açıklanmıştır. Suda çözülebilir şekerlerin çoğalması ise solunumu artırmaktadır. Bir kaç gün içerisinde yaranın kapanması ile de solunum normal durumuna dönmektedir.

Solan bitkilerde de solunumun fazlalaştığı saptanmış ancak nedenleri açıklanamamıştır. Yine solunumun fazlalaştığı çeşitli bitkilerde ATP miktarının da arttığı saptanmıştır. Özet olarak konu pek çok yönleriyle açıklanmağa gereksinme göstermektedir.

9.7.2.6. *Mekanik Etki*

Çoğunluk bitkilerde yaprakların oğuşturulup, bükülmeleri solunumun % 20 ile % 180 civarında artmasına neden olmuştur. Bir kaç saat sonra solunum tekrar normal durumuna gelmiştir. Oğuşturulan ya da bükülen yapraklar azot gazı dolu ortamda bulundurulduğu zaman solunumda herhangi bir artış olmamıştır. Bu durum oğuşturmanın ya da bükmenin aerobik solunuma etkili olduğunu göstermektedir. Ancak oğuşturma ya da bükmenin solunumu artırma mekanizmasının nasıl olduğu da kesinkes bilinmemektedir.

9.7.2.7. *Kimyasal Bileşiklerin Etkisi*

Enzimatik önleyici olarak bilinen siyanid, azid, karbonmonoksit, fluorid, malonat ve iodaasetat gibi bileşiklerin düşük konsantrasyonları bile solunumu azaltıcı ve durdurucu yönde etki yaparlar. Bu bileşiklerin solunum üzerindeki etkileri dolaylıdır. Çünkü bunlar solunumda işlev yapan enzimlerin etkinliklerini azaltır ya da durdururlar.

Kloroform ve eter gibi narkotik maddeler çok düşük konsantrasyonda bulunmaları halinde solunumu artırıcı, fazla miktarlarda bulunmaları halinde ise solunumu azaltıcı yönde etki yaparlar.

9.7.2.8. *Mineral Maddelerin Etkisi*

Çoğunluk inorganik iyonların ya da elementlerin solunuma etkili oldukları saptanmıştır. Kimi iyonlar, normal konsantrasyonlarında solunumu artırırken kimilerinin azalttığı görülmüştür. Belli koşullar altında kimi iyonların belli bir konsantrasyonunda solunumu olumlu yönde etkilerken, başka koşullar altında aynı iyonların yüksek konsantrasyonları solunumu olumsuz yönde etkilemektedir. Kimi elementler solunuma etkili enzimlerin etkinliklerini etkilemek

suretiyle solunum üzerine dolaylı etki yaparlar. Buna azot, demir, mangan, bakır, çinko, magnezyum ve fosfor örnek olarak gösterilebilir. Kimi elementler de bitki metabolizmasına ve bitki gelişmesine etki yaparak dolaylı bir şekilde solunumu etkiler.

Yapılan araştırmalar bitkilerde azot miktarı arttıkça solunumun da arttığını göstermiştir (Hamner 1936, Steward ve Pretson 1941). Azot miktarı arttıkça büyüme hızlanmakta, organik maddelerin parçalanmaları (yükseltgenmeleri) artmakta ve böylece solunum da artmaktadır.

Fosforun solunum üzerine etkisi azota oranla daha az belirgindir. Fosfor noksanlığında bitki gelişmesi yanında solunum da önemli derecede azalır. Fosfor noksanlığında bitkilerin karbonhidrat kapsamaları da azalmakta ve bu durum fotosentezdeki azalma ile ilgili olarak açıklanmaktadır. Öte yandan potasyumca noksan bitkilerde solunumun, yüksek düzeyde potasyuma sahip bitkilere oranla daha fazla olduğu saptanmıştır. Potasyumca yoksul bitkilerde karbonhidrat birikimi potasyumca varsıl bitkilere göre daha fazladır (Richards 1938, Gregory ve Baptiste 1936). Bu durum potasyum noksanlığında solunumun daha fazla olmasıyla açıklanmıştır. Azot ve potasyumun solunum ve karbonhidrat birikimi üzerine karşıt etkileri, kışın veya bulutlu havalarda bitki gelişmesi üzerine potasyumun azota oranla daha fazla etkili olmasına ve ışıklı günlerde ise potasyuma oranla azotun daha fazla etkili olmasına yol açmaktadır.

KAYNAKÇA

Choudhury, J.K. (1939). *Researches on plant respiration. V. On the respiration of some storage organs in different oxygen concentrations.* Proc. Roy. Soc. 127: 238–257.

Gregory, F.G., and E.C.D. Baptiste (1936). *Physiological studies in plant nutrition. V. Carbohydrate metabolism in relation to nutrient deficiency and to age in leaves of barley.* Ann. Bot. 50: 579–620.

Hamner, K.C. (1936). *Effects of nitrogen supply on rates of photosynthesis and respiration in plants.* Bot. Gaz: 97. 744–764.

Harrington, G.T. (1923). *Respiration of apple seeds.* Jour. Agr. Res. 23: 117–130.

Heath, O.V.S. (1950). *Studies in stomatal behaviour. V. The role of carbon dioxide in the light response of stomata.* Jour. Exptl. Bot. 1: 29.

James, W. (1953). *Plant respiration.* Clarendon Press. Oxford.

Lehninger, A.L. (1965). *Bioenergetics.* W.A. Benjamin, New York.

Meyer, B.S., and D.B. Anderson (1968). *Plant physiology.* 2. nd Ed. D. Van Nostand Company. Inc.

Plantenius, H. (1942). *Effect of temperature on the respiration rate and respiratory quotient of some vegetables.* Plant Physiol. 17: 179–197.

Richards, F.J. (1938). *Physiological studies in plant nutrition. VIII. The relation of respiration rate to the carbohydrate and nitrogen metabolism of the barley leaf as determined by phosphorus and potassium supply.* Ann. Bot. 2: 491–543.

Salisbury, F.B., and C. Ross (1969). *Plant physiology.* Wadsworth Publishing Company, Inc., Belmont, California.

Steward, F.C., and C. Pretson (1941). *The effect of salt concentration upon the metabolism of potato discs and the contrasted effect of potassium and calcium salts, which have a common ion.* Plant Physiol. 16: 85–116.

Stiles, W. (1960). *The composition of the atmosphere (oxygen content of air, water, soil, intercellular spaces, diffusion, carbon dioxide oxygen tensions).* In: Ruhland (ed.), Encyclopedia of Plant Physiology. 12: 114.

Stiles, W., and W. Leach (1960). *Respiration in plants.* Wiley, New York.

Taylor, D.L. (1942). *Influence of oxygen tension on respiration fermentation and growth in wheat and rise.* Amer. Jour. Botany 29:271.

Thornton N.C. (1933). *Carbon dioxide storage, III. The influence of carbon dioxide on the oxygen uptake by fruits and vegetables.* Cont. Boyle Thompson Inst. 5: 371–402.