

GİRİŞ

Bitki Fizyolojisi; bitkilerdeki hayat olaylarını fizik ve kimya prensiplerinin ışığı altında inceleyen bir bilim dalıdır. Bitkiler de diğer canlılar gibi doğar, beslenir, çoğalır ve ölürler. Bu canlılık olayları hayvanlardakinin aynısı değilse de mahiyet itibariyle benzerlik gösterir. Mesela; çimlenme bir doğum olayı, fotosentez ise bir beslenme şekli olduğu gibi, çiçek ve tohum teşekkülü de bir üreme olayıdır. Bir bitkinin hayatı boyunca meydana gelen çeşitli fizyolojik olayların sebeplerini ve mekanizmalarını deneylere dayalı olarak izaha çalışmak bitki fizyolojisinin konusunu teşkil eder.

Bitkiler yaşadıkları çevreden belirli maddeleri alırlar ve onları kendi yapılarına uygun daha büyük moleküllerin sentezinde kullanırlar. Öylece kendi yapılarına katarlar. Bu sentez olaylarına **anabolizma** adı verilir. Mesela; fotosentez, protein sentezi gibi. Anabolik olaylar sonucu sentezlenen karbonhidrat, protein ve yağ gibi organik maddelerin yıkılarak daha küçük moleküllere dönüştürülmesi ise **katabolizma** olarak adlandırılır. Bu iki olaya birden **metabolizma** olayı denir. Anabolizma ve katabolizma olayları bir bitkide aynı zamanda cereyan edebilir. Metabolik olayların konu edildiği fizyolojiye **metabolizma fizyolojisi** denir. Metabolik olayların bir ahenk içerisinde meydana gelmesiyle bitkilerin doku ve organları büyümesine devam eder. Bunda bitki hormonlarının da rolü vardır. Bunun sonucu olarak bitkide bazı morfolojik anatomik değişiklikler olur. Mesela; bir tohumun çimlenmesi, kök gövde büyümesi, ışığa yönelmesi, çiçek açma ve meyva vermesi gibi. Bu tür olayları konu edinen fizyolojiye de **büyüme, gelişme ve hareket fizyolojisi** adı verilir.

Bitki fizyolojisinin ilgili olduğu bilim dallarının başında bitki anatomisi ve morfolojisi gelir. Çünkü bitkilerin yapısını bilmeden onlarda meydana gelen fizyolojik olayları anlamak ve izah etmek mümkün değildir. Fizyolojik olaylar bitkilerin hem kendi genetik yapıları hem de yaşadıkları çevrenin etkisinde olduğu için genetik, moleküler biyoloji ve ekoloji ilimleriyle de yakından ilgilidir. Ayrıca metabolizma fizyolojisi büyük oranda biyokimya temeline dayanır. Bu sebeple bitki fizyolojisini iyi anlayabilmek için ilgili bilim dallarında belirli seviyede bilgi sahibi olmak gerekir.

Bitki fizyolojisi botaniğin diğ er dallarına g  re daha ge   ortaya   ıkmıř bir bilim dalı olmasına rağ men hızla geliřmekte ve yeni bilgilerin ilavesiyle devamlı ilerleme kaydetmektedir. Bilhassa 1930’lu yıllardan itibaren, bitki hormonlarının keř i bu sahadaki  alıřmaları kam ılamıř ve bir ok fizyolojik olayın izahına katkıda bulunmuřtur. Bitkilerdeki fizyolojik olayların daha iyi anlařılması, bitkilerden daha  ok istifade etmenin yollarını a tığ ı i in ekonomik  neme sahiptir. Mesela; bitkilerden azami verim alınması bir  l  de fotosentez olayının anlařılmasına ve bitki hormonlarının etki mekanizmalarının iyi bilinmesine baėlıdır. Diğ er taraftan tuzluluk, kuraklık,  evre kirliliėi gibi olumsuz řartların giderek artması bitki fizyolojisinin  nemini daha da arttırmıřtır.    nk  b yle stresli ortamlara uyumlu bitkiler  retmek bitkilerdeki uyum ve dayanıklılık mekanizmalarını bilmeye baėlıdır. Bu da **bitki stres fizyolojisinin** konularındandır.

METABOLİZMA FİZYOLOJİSİ

Bölüm 1

SU METABOLİZMASI

Bitkilerin yapısını analiz ettiğimizde en fazla bulunan maddenin su olduğunu görürüz. Ortalama olarak bir bitkinin yapısında % 75 su, % 25 kuru madde bulunur. Bu kuru maddenin de % 90 kadarı organik % 10'u ise inorganik maddedir. Bu oranlar ortalama değerler olup bitki türüne ve organına göre farklılık gösterebilir. Mesela, yapraklarda su miktarı % 90 olabileceği gibi tohumlarda bu oran % 5'lere düşebilir. Susuz hayat düşünülemez. Hücrelerde canlılık olayları sulu ortamda cereyan eder. Köklerden alınan mineral maddelerin yapraklara kadar taşınması, yapraklarda sentezlenen fotosentez ürünlerinin meyva, yumru ve kök gibi depo organlarına taşınması, Bir yerde sentezlenen hormon ve vitamin gibi organik maddelerin bitkide ihtiyaç olan başka dokulara taşınması hep su ile olur. Yine bitki hücrelerinde aynı anda milyonlarca kimyasal reaksiyon meydana gelmektedir. Bu reaksiyonları katalizleyen enzimler ancak sulu ortamda çalışırlar ki bütün fizyolojik olaylar temelde bu kimyasal reaksiyonlar vasıtasıyla yürütülmektedir. Burada sadece bir kaç rolüne değindiğimiz suyun daha birçok önemli görevi vardır. Su metabolizması denildiğinde; suyun topraktan alınımı, bitkideki taşınımı ve bitkideki rolünü oynadıktan sonra dışarıya atılması (transpirasyon) gibi olaylar akla gelir. Ancak suyun metabolizmasını iyi anlayabilmek için önce bazı temel kavramları bilmemiz gerekir. Bunlar; diffüzyon, osmoz, osmotik basınç, turgor basıncı, emme kuvveti, şişme, su potansiyeli olarak sayılabilir.

1.1. İLGİLİ KAVRAMLAR

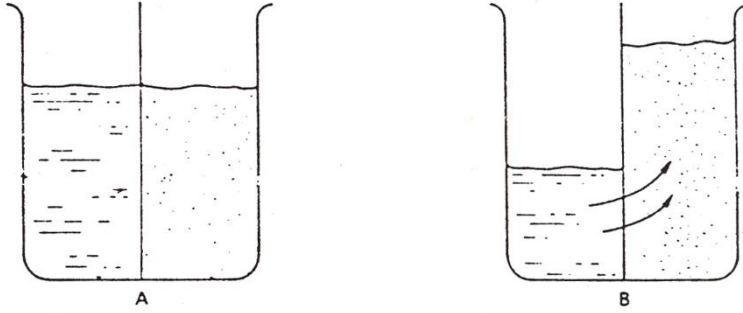
DİFFÜZYON: Kelime anlamı olarak yayılma demektir. Bir ortamda maddelerin molekül, iyon veya gaz şeklinde çok konsantre oldukları yerden az konsantre oldukları yere doğru homojen bir dağılım sağlanıncaya kadar hareket etmelerine **diffüzyon** denir. Diffüzyona uğrayan maddeler katı, sıvı veya gaz olabilirler. Bir kaşık şekeri veya tuzu

su dolu bir kaba atıp karıştırdığımızda şeker moleküllerinin ve tuz iyonlarının kabın her tarafında eşit miktarda olacak şekilde dağılması katıların diffüzyonuna, bir odada kolonya şişesinin kapağını açtığımızda esans moleküllerinin odanın her tarafına yayılması gazların diffüzyonuna, bir miktar asetik asiti suya döktüğümüzde homojen olarak karışması ise sıvıların diffüzyonuna örnektir. Aynı şekilde yapraklarda fotosentez sonucu sentezlenen şekerler önce kloroplastın stromasında sonra sitoplazmaya geçerek burada diffüzyona uğrar ve diffüzyonla hücreden hücreye taşınarak depo organlarına iletilir. Eğer şekere diffüzyon özelliği verilmemiş olsaydı bu taşınım mümkün olmayacaktı. Çünkü her maddenin diffüzyon özelliği yoktur. Mesela, nişasta diffüzyon özelliğine sahip olmadığından bitkide taşınmaz depolanır. Taşınacağına önce enzimlerle şekere dönüştürülür ve öylece taşınır. Yine oksijen ve karbondioksit gazları diffüzyonla stomalardan girerek mitokondri ve kloroplastlara kadar ulaşırlar. Gazların diffüzyon özelliği olmasaydı ne fotosentez ne de solunum olayından bahsedebilirdik. Kısacası hayat olmazdı. Bu örnekleri çoğaltmak mümkündür. İleride yeri geldiğinde bahsedilecektir.

Diffüzyon hızı, moleküllerin kinetik enerjileriyle doğru, büyüklükleri ve ortamın yoğunluğuyla ters orantılıdır. Yani küçük moleküllerin diffüzyon hızı daha fazladır. Sıcaklık, moleküllerin kinetik enerjilerini artıracığından diffüzyon hızını da artırır.

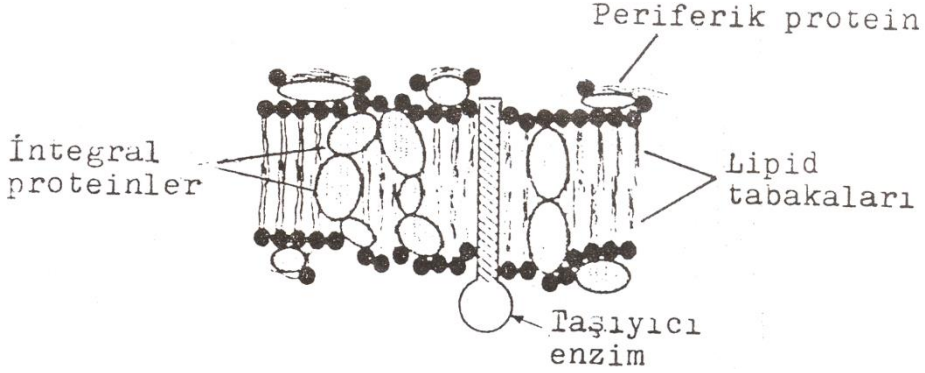
Diffüzyon ya bir ortamda veya bir ortamdan diğerine zarlardan geçerek meydana gelir. Yağda çözünen (apolar) maddelerin geçişi zarın lipid tabakasından olabilirken iyonlar veya başka polar maddelerin geçişi zordur. Bunlar porlardan su molekülleriyle bağlanarak, veya zardaki bazı integral proteinlerin konformasyonel değişimiyle oluşan kanaldan **kolaylaştırılmış diffüzyon** yoluyla geçerek difüzyona uğrarlar.

OSMOZ: Yarıgeçirgen bir zardan su moleküllerinin geçişi olarak tanımlanır. Osmozda suyun geçiş yönü osmotik basıncın düşük olduğu yerden osmotik basıncın yüksek olduğu yere doğrudur (**Şekil 1**).



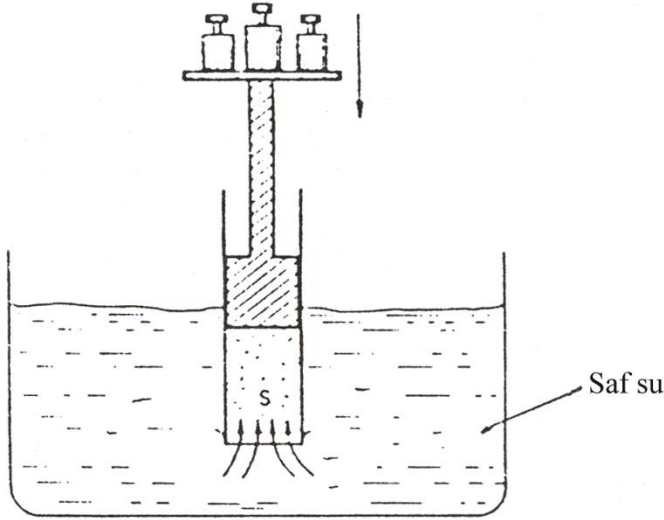
Şekil 1.1. Yarı geçirgen bir zarla ayrılmış iki bölmeli bir kabın sol bölümüne saf su, sağ bölümüne ise şeker çözeltisi konulduğunda, su molekülleri osmoz prensibince soldan sağ bölmeye doğru geçerler.

Hücre zarı (plazmalemma), koful zarı (tonoplast) ve nukleus, mitokondri, kloroplast gibi organel zarlarının tümü yarı geçirgen özelliktedirler. Bu zarların yarı geçirgen oluşları, yani su molekülleriyle suda çözünmüş bazı küçük molekülleri geçirip diğerlerini geçirmemeleri, canlılığın devamını sağlayan kontrollü madde alış verişinin bir gereğidir. Şüphesiz doku ve hücrelerin su ve mineral metabolizmasında, zarların geçirgenlikleri çok önemli rol oynar. Bu bakımdan bütün canlı zarlar yarı geçirgen olmakla birlikte aynı seçici geçirgenliğe sahip değildirler. Hatta ortama ve hücre içi muhtevasına göre zar geçirgenliği değişebilir. Canlı zarlar katıdan ziyade çeşitli maddeleri koloidal süspansiyonlar halinde ihtiva eden yarı katı bir özellik taşırlar. Bu yüzden elastikiyet ve yüzey gerilimi gibi özelliklere sahiptirler. Zarların kalınlıkları 7-10 nm arasında olup genellikle protein ve lipidlerden meydana gelirler. Bitki hücre zarlarında en çok bulunan lipidler fosfolipid, glikolipid ve sterollerdir. Proteinlerin ise bir kısmı yapısal bir kısmı da enzimatik proteinlerdir. Bu maddelerin oranı da bütün zarlarda aynı değildir. Plazmalemmada fosfatidil kolin ve fosfatidil etanolamin gibi fosfolipidler çoğunlukta iken kloroplast zarlarında glikolipidler çoğunluktadır. Ayrıca zarlarda Ca^{++} , K^+ gibi iyonlar da bulunmaktadır. Zarlarda lipid ve proteinlerin nasıl bir yerleşimle düzenlendiği hususunda en son kabul gören teori sıvı mozaik zar modelidir. Buna göre protein molekülleri lipidlerin arasında ve üzerinde mozaik şeklinde serpiştirilmiş olarak yer alırlar (**Şekil 1.2**).



Şekil 1.2. Sıvı mozaik modele göre zar yapısı. Küçük siyah yuvarlaklar lipidlerin polar hidrofilik uçlarını, buna bağlı kuyruk kısımları da lipidlerin apolar hidrofobik gruplarını temsil eder.

OSMOTİK BASINÇ (OB): Her çözeltinin su ile münasebete geçmesi halinde suyu emebilmesi bakımından aktif olan değerine osmotik değer denilmektedir. Osmotik değer genel olarak potansiyel bir değerdir. Ancak osmoz sırasında iş gören osmotik değere **OB** denir. Başka bir deyişle OB, osmoz söz konusu olduğunda çözeltinin konsantrasyonuyla doğru orantılı olarak değişen basınçtır. Hücrelerin ve organellerinin içindeki özsuynun belirli bir OB'ı vardır. Bu basınç sayesinde gerek hücre içi organeller arasında gerekse hücreler arasında veya bitki ile toprak arasında osmozla su geçişi meydana gelmektedir. OB birimi Atmosfer (Atm) olup konsantrasyonu bilinen bir çözeltinin OB'ı **$OB = m.R.T.i$** formülünden hesaplanabilir. Burada; m: çözeltinin molalitesi, R: gaz sabiti (0,082), T: mutlak sıcaklık ($273^{\circ}\text{K} + \dots^{\circ}\text{C}$ ortam sıcaklığı), i: iyonlaşma sabiti (1,83) olup bu sabit sadece tuz gibi iyon çözeltileri için kullanılır. İyonlaşmayan bir maddeden oluşan 1 mol çözeltinin 0°C 'deki OB'ı 22,4 Atm'dir. Bir çözeltinin OB'ı o çözeltinin konsantrasyonuyla doğru orantılıdır. Yani çözünen madde miktarı ne kadar fazlaysa o oranda OB yüksektir. Bitkilerde kışın su miktarı azaldığından madde konsantrasyonu yüksek olur dolayısıyla OB yüksektir. Böylece donma noktası düşer ve bitkiler kış soğuklarından korunmuş olurlar. Yine kışın göllerin ve bazı akarsuların donmasına karşın denizlerin kolayca donmaması denizdeki tuz oranının fazlalığındandır.

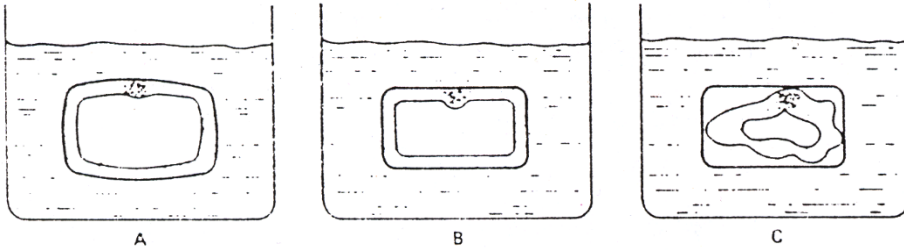


Şekil 1.3. OB'ı ölçmeye yarayan basit bir düzenek. OB'ı ölçülecek çözeltiyi içeren silindir (s), içerisinde saf su bulunan bir kaba batırılır. Silindirin ucu yarı geçirgen bir zarla kapatılmış olup, üst kısmında bir piston bulunmaktadır. Osmoz prensibince saf suyun silindirdeki çözeltiye geçmesiyle piston yukarı doğru itilecektir (üzerinde ağırlık yokken). Silindire su girişini önlemek için pistona uygulanacak kuvvet (ağırlık) çözeltinin OB'ına denktir. Bu değer kg f/cm^2 olarak ölçülür ve OB birimi olan Atm'e çevrilir (Bidwell, 1979).

Konsantrasyonu bilinmeyen bir çözeltinin OB'ını formülle hesaplamak imkansızdır. Bitki hücrelerinde bir değil birçok çözeltinin varlığı söz konusudur ve konsantrasyonu bilinemez. Bu durumda bir bitki dokusunun OB'ını nasıl bilebiliriz? Bunun için osmometre denilen cihazlar geliştirilmiştir. Bunların çalışma sistemi **Şekil 1.3'**deki gibidir. Bununla herhangi bir çözeltinin OB'ı ölçülebilir.

Hücrelerin bulundukları ortamlarla olan su ilişkilerine göre ortamlar değişik isimler alırlar. Hücredeki OB bulunduğu ortamından yüksekse bu ortama **hipotonik ortam**, eğer tersiyse **hipertonik ortam**, fakat hücre ile bulunduğu ortamın OB'ları eşitse bu ortama da **izotonik ortam** denir (**Şekil 1.4**). Buna göre bir hücrenin veya bitkinin osmozla su alabilmesi için hipotonik ortamda olmaları gerekir. Mesela kök emici tüylerinin su alabilmesi için toprağın, ve bir parankima dokusundaki hücrelerin su alabilmesi için de intersellüler alanın hipotonik olması gerekir. Hipotonik ortamdaki bir hücre su alıp turgor duruma geçer. Hipertonik ortamda ise

su kaybederek büzülür ve plazmolize uğrar. Bu hücre tekrar hipotonik ortamla karşılaştığında eski turgorlu durumuna döner ki buna **deplazmoliz** adı verilir. İzotonik ortamdaki bir hücrede ise osmozla su alışverişi olmaz. Bitki hücrelerinin hepsi aynı OB'a sahip olmadıklarından bulundukları ortam da farklı olabileceği için gerek topraktan su alınımı gerekse bitki içerisinde suyun dokular arasındaki taşınımı sırasında yukarıda adı geçen olaylar devamlı olarak meydana gelir.



Şekil 1.4. Hipotonik ortamda hücre turgor durumda (A); İzotonik ortamda hücrede bir değişiklik yok (B) ve hipertotonik ortamda hücre plazmolize uğrayarak büzülmüş (C) (Bidwell, 1979).

Araştırmalara göre, bir bitkinin organ, doku ve hücrelerinde farklı organik madde ve tuzların bulunmasına, ışığın şiddetine, fotosentez hızına, vs. bağlı olarak OB değişmektedir. Hatta bir bitkideki OB günlük ve mevsimlik bir peryodisite göstermektedir. Bitkilerde OB ortalama olarak 5-11 Atm arasında değişmektedir. Halofit ve kserofit bitkilerde OB mezofitlere göre çok daha yüksektir. Bataklık ve su bitkilerinde ise OB oldukça düşüktür. Diğer taraftan ökse otu gibi parazit bitkilerin OB'larının konukçununkinden daha yüksek olduğu görülmüştür. Bir bitkide fotosentezden dolayı OB'ın en yüksek olduğu yer yapraklardır. Köklerdeki OB ise genellikle toprağinkinden yüksektir. Bu OB gradiyentiyle su topraktan alınıp yapraklara doğru taşınmaktadır. Bitkilerde genellikle üst yaprakların OB'ları altta bulunanlarından daha yüksek olarak bulunmuştur (Tablo 1.1).

Tablo 1.1. Bazı bitkilerin yapraklarında ölçülen OB değerleri (Atm).

Bitki	Üst yaprak	Alt yaprak
<i>Betula lutea</i>	15,5	12,6
<i>Quercus prinus</i>	20,2	19,5

<i>Robinia pseudocacia</i>	12,4	10,6
----------------------------	------	------

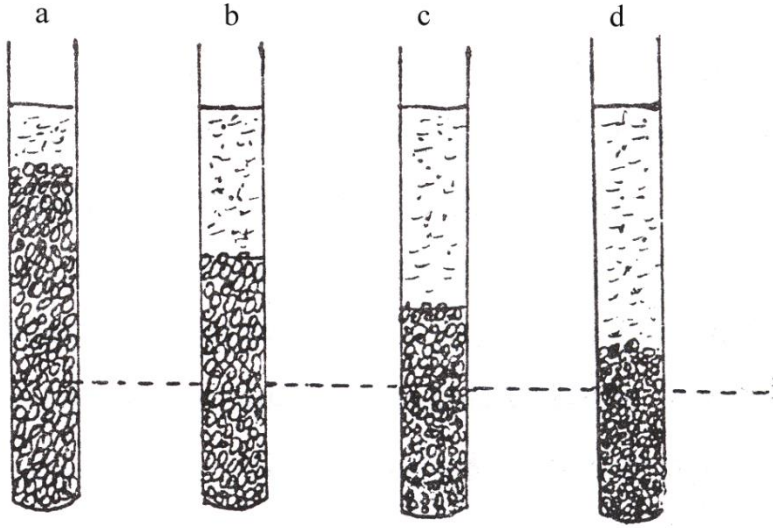
TURGOR BASINCI (TB): Osmozla hücreye giren su, hücrenin şişmesine sebep olur. Buna **turgor**, bu sırada su moleküllerinin hücre çeperine yaptığı basınca da **turgor basıncı (TB)** denir. Hücre sıvısının sahip olduğu osmotik değere göre hücre su alır. Hücreye giren su molekülleri TB'nın etkisiyle hücre zarını kolayca çepere doğru iter. Buna mukabil sert olan hücre çeperi TB'na eşit fakat zıt yönde bir kuvvetle buna karşı koyar ki buna çeper basıncı denir.

Turgor hali ve TB bütün canlı bitki hücrelerinde görülen bir olay olmakla birlikte bilhassa otsu bitkilerin hayatında önem arzeder. Çünkü otsu bitkilerde destek doku tam gelişmediğinden bu bitkilere sertlik ve direnç veren şey TB'dır. Saksıdaki çiçeklerin sulanmadığı zaman boyunlarını büküp yapraklarının solduğunu fakat sulanınca tekrar doğrularak canlandıklarını görmüşüzdür. İşte bu TB ile ilgili bir olaydır.

EMME KUVVETİ (EK): Hücrede, hücre özsuyunun osmotik değerine bağlı olarak, OB'ın TB'ına galip geldiği sürece su alınımını sağlayan kuvvete **emme kuvveti** denir. Emme kuvveti OB ile TB arasındaki farka eşit olup, $EK = OB - TB$ eşitliğiyle gösterilir. Buna göre, $TB = 0$ ise $EK = OB$ olur. $EK = 0$ ise $OB = TB$ olur. Bir hücreye su alınabilmesi için hücrede $OB > TB$ olması gerekir.

ŞİŞME: Bitkilerde koloidal yapıların intermiseller alanlarına su alarak hacim ve ağırlıkça artış göstermeleri olayına **şişme** adı verilir. Sellüloz ve nişasta gibi kolloidlerce zengin olan tohumlarda bu olay bariz olarak görülür. Su içerisine bırakılan tohumlar hızla su alarak şişerler. Bunun sonucunda meydana gelen hacim artışından doğan kuvvete şişme basıncı denir. Bu basınç, tamamen kurumuş tohumlarda 1000 Atm kadar yüksek olabilmektedir. Nitekim kayaların çatlaklarına düşen tohumların su alıp şişmeleriyle ortaya çıkan basınçla kayaların çatladıkları görülen olaylardandır ve kayaların torağa dönüşmesinde büyük katkısı vardır. Bitki yapılarında şişme; diffüzyon ve kapilarite (kılcallık) ile o yapılara suyun girmesi sonucu oluşur. Ancak şişme suyunun ne kadarının kapilarite ne kadarının da diffüzyonla girdiğini belirlemek zordur. Şişmenin olabilmesi için şişen yapı ile ortam sıvısı arasında bir diffüzyon basınç gradiyenti olması ve adhezyon gibi bazı çekici kuvvetlerin olması gerekir. Şişme ortamının OB'ı ve sıcaklığı ve kimyasal tabiatı şişmeyi etkileyen önemli emenlerdir. Şişme ortamındaki iyonların şişmeye etkileri farklıdır. İyonların atom ağırlıkları ile şişmeye olan katkıları doğru orantılıdır. Mesela aynı miktarda keten tohumu saf suya, KCl, NaCl ve LiCl çözeltilerine konulduğunda en fazla şişme saf sudan sonra KCl

çözeltisinde olur (**Şekil 1.5**). Çünkü K^+ un atom ağırlığı Na ve Li atomlarınıninkinden büyük olduğundan hidratasyon örtüsü azdır. Dolayısıyla ortamda serbest su molekülleri fazla olduğundan tohumlara su girişi kolay olmaktadır. Topraklardaki iyonların çeşitliliği ve miktarları farklı olduğu için tohumların şişme durumları ve buna bağlı olarak da çimlenmeleri farklı olacaktır.



Şekil 1.5. Keten tohumlarının; saf suda (A), KCl (B), NaCl (C), LiCl (D) çözeltilerinde şişme durumları. (i) İlk düzey (Hasman'dan).

SU POTANSİYELİ (ψ): Bitki-su ilişkilerinin izahında su potansiyeli terimi daha çok kullanılır hale gelmiştir. Su potansiyeli suyun kimyasal potansiyeli olarak bilinir ve suyun hareketi ve etkileşimi için gerekli olan enerjinin bir ölçüsüdür. Su potansiyeli psi (ψ) sembolüyle gösterilir. Bir çözeltideki çözünen madde miktarıyla su potansiyeli ters orantılıdır. Çözeltide çözünen madde miktarı ne kadar çok ise burada su moleküllerinin kinetik enerjileri ve dolayısıyla su potansiyeli o denli düşük olacaktır. Saf suyun su potansiyeli normal atmosfer basıncında sıfıra eşit olup en yüksek değerdir. Buna göre her çözeltinin su potansiyeli sıfırın altında negatif bir değere sahip olacaktır. Bitkilerde normal şartlarda su potansiyeli daima negatiftir. Ancak yağmur fırtınası sırasında bazı bitki türleri yapraklarından su alabilirler ve basıncın yükselmesi yüzünden bu bitkilerin ksileminde su potansiyelinin pozitif bir değere ulaştığı tesbit edilmiştir.

Yarı geçirgen bir zarla ayrılmış iki ortam arasında su geçişi, su potansiyelinin yüksek olduğu ortamdan düşük olduğu ortama doğru olur. Mesela, A ve B komşu hücreleri arasındaki su potansiyeli farkı ($\Delta\psi = \psi_A - \psi_B$) pozitif ise su A dan B ye, negatifse B den A ya geçer. Bitkide suyun hareketini bu prensibin ışığında düşünebiliriz. Hücreler arasındaki su potansiyeli farkına bağlı olarak, su molekülleri hücreden hücreye su potansiyeli gradientindeki azalma doğrultusunda hareket eder.

Su potansiyelinin birimi “**bar**”dır. Fakat gerek su potansiyeli gerekse OB kendi birimlerinden başka basınç birimlerine çevrilerek de ifade edilebilirler. Bunun için şu eşitlikten yararlanabiliriz:

$$1 \text{ Atm} = 0,1013 \text{ Megapaskal (MPa)} = 1,013 \text{ bar} = 1,033 \text{ kg f/cm}^2$$

Bir hücrenin su potansiyeli üç potansiyel kuvvetin etkisi altındadır. Buna dayanarak aşağıdaki formül geliştirilmiştir:

$$\psi (\text{hücre}) = \text{Osmotik pot. } (\psi\pi) + \text{Basınç pot. } (\psi p) + \text{Yapısal pot. } (\psi m)$$

Formüldeki **osmotik potansiyel**, esasında OB karşılığıdır fakat daima negatif değere sahiptir. **Basınç potansiyeli** TB karşılığı olup pozitif değere sahiptir. **Yapısal potansiyel** ise kolloidlerin ve hücre çeperi gibi yüzeylerin su moleküllerini tutucu kuvveti olup daima negatif değere sahiptir. **Matriks potansiyel** olarak da adlandırılır.

1.2. BİTKİLERDE SU ALINIMI

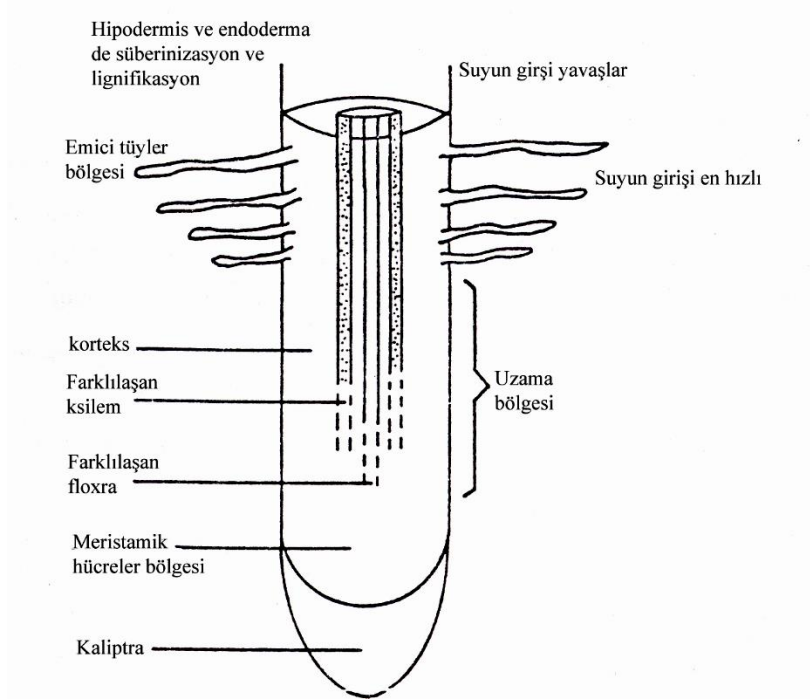
Su bitkileri suyu genellikle tüm yüzeylerinden osmozla alırken kara bitkileri kökleriyle alırlar. Bitkiler hayatları boyunca bol miktarda suyu yaşadığı ortamdan almak durumundadır. Kara bitkilerinde su alınımları daha kompleks olduğu için konumuzu kara bitkilerinde su alınımları teşkil edecektir. Karada yaşayan her bitki türü oldukça gelişmiş bir kök sistemine sahiptir. Kökler topraktaki suyun derinliğine ve yönüne göre uzama gösterirler. İpek kadar yumuşak olan kök uçlarının sert olan toprağı hatta bazen kayaları bile delip geçtiği görülür. Kaliptradaki hücrelerin asit salgılamasıyla bunun başarıldığı ileri sürülmektedir. Henüz izah edilemeyen bu mekanizma suya ulaşma arzusunun bir sonucudur ve **ihtiyaca cevap prensibini** göstermektedir. Bir kök sisteminde esas olarak suyun en çok alındığı bölge emici tüyler bölgesidir. Buradaki emici tüyler epiderma hücrelerinin farklılaşarak uzaması sonucu meydana gelmişlerdir. Emici tüy hücrelerinin çeperleri ince, sitoplazmaları boldur. Bir bitkinin su alma kapasitesi birim alandaki emici tüy sayısı ile ölçülür. Buna **kök tüyü indeksi** denir ve şu formülle gösterilir:

$$\text{Kök tüyü indeksi} = \frac{\text{Emici tüy hücresi sayısı}}{\text{Epiderma hücresi sayısı}} \times 100$$

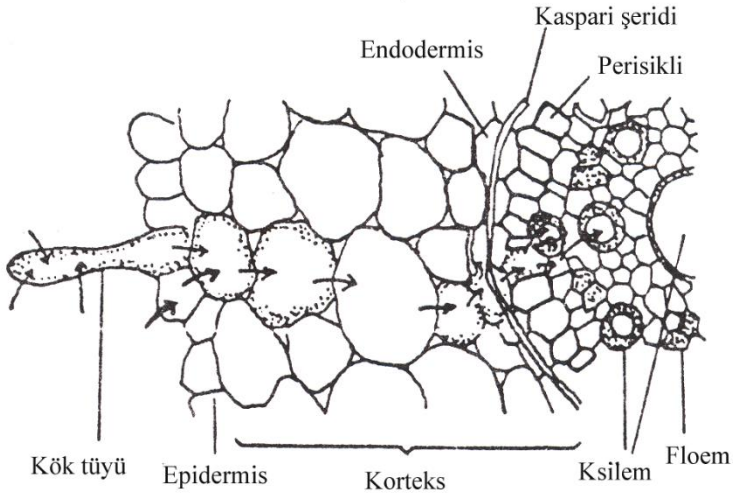
Emici tüy hücreleri sayesinde köklerin toprağa temas yüzeyi en az on kat artırılmış olur. Bir emici tüyün uzunluğu bir kaç mm, kalınlığı ise 0,01mm kadardır. Bir mısır bitkisinde mm² de 400, bezelyede ise 250 adet tüy hücresi sayılmıştır. Emici tüyler çok ince oldukları için en küçük toprak parçacıklarının arasına bile sokularak oradaki suyu emebilirler. Emici tüylerle birlikte köklerin toplam uzunluğu oldukça fazladır. Mesela, kabakta 25 km, buğdayda 67 km, yulafta 82 km bir çavdar bitkisinde 14 milyar kök emici tüyü sayılmıştır.

Bir bitki kökünün boyuna kesitini incelediğimizde en uçta kaliptra bölgesi bulunur. Burası kökü koruyucu görev yapar. Kaliptradan sonra meristem bölge gelir. Sonra uzama bölgesi sonra da emici tüyler bölgesi gelir. Suyun passif yolla en çok alındığı bölgedir. Bu bölgenin gerisi süberinleşmiş mantar dokuyla kaplı bölgedir ki buradan su alınımı tamamen engellenmiştir (**Şekil 1.6**).

Suyun topraktan alındıktan sonra kökte izlediği yola bakalım; emici tüy hücrelerinden veya epiderma hücrelerinden alınan su korteks tabakasına geçer. Buradaki parankima hücrelerinden veya hücre arası boşluklarından dolaşarak endoderma tabakasına gelir. Bu tabaka hücrelerinin çeperleri aşırı kalın ve lignifiye olduğundan tamamen geçirimsizdir. Ancak enteresan olarak bu tabakadaki bir kaç hücrenin çeperi ince kalmıştır ki bunlara geçit hücresi adı verilir ve genellikle kökteki ksilem kollarının karşısında bulunurlar. Geçit hücrelerinden geçen su, perisikl tabakasından da geçerek ksileme ulaşır. Buradaki trake ve trakeidler vasıtasıyla yukarı doğru çekilen su yapraklara kadar taşınır. Suyun topraktan ksileme kadar izlediği yol **Şekil 1.7**'de gösterilmiştir. Su eğer hücreden hücreye geçerek taşınıyorsa buna **simplastik yol**, hücre arası boşluklardan geçerek taşınıyorsa buna da **apoplastik yol** adı verilir.



Şekil 1.6. Kök boyuna kesitinde görülen farklı kısımlar.



Şekil 1.7. Toprakta kök tüyünden ksileme kadar suyun izlediği yol (oklarla gösterilmiştir).

1.3. SU ALINIM MEKANİZMALARI

1.3.1. Passif Su Alınımı

Osmoz olayına bağlı olarak ve enerji kullanılmaksızın yapılan su alınımına **passif su alınımı** denir. Kök hücreleri adeta bir osmometre gibi çalışarak topraktaki suyu emerler. Bunun için topraktaki su potansiyelinin köktekinden yüksek olması, veya tersi bir ifadeyle kök hücrelerinin OB'larının toprak çözeltisinininkinden yüksek olması gerekir. Bir hücrede OB artışı iki yolla olabilir:

1. Hücrede suyun azalması
2. Hücrede çözünen madde miktarının artması

Her iki yol birlikte cereyan ederse OB çok daha hızlı yükselecektir. Kök hücrelerinde passif mekanizmayla su alınımında en etkili yol 1. yoldur. Çünkü yapraklardan transpirasyonla su kaybetmenin doğurduğu emme kuvvetiyle devamlı olarak köklerden yukarıya doğru su emilir. Böylece kök hücrelerinin su miktarı azalırken OB artar ve bunun sonucu olarak bir taraftan da topraktan osmozla su alınır.

Bu mekanizma adeta bir emme basma tulumba gibi çalışır. Bu sırada herhangi bir enerji kullanılmadığı için buna passif su alınımı denilir. Bu tür su alınımı genellikle yaprakların transpirasyon etkinliğine bağlı olmakta ve kök sadece emici bir yüzey görevi yapmaktadır. Bitkilerde su alınımı büyük oranda passif yolla olmaktadır.

1.3.2. Aktif Su Alınımı

Suyun aktif alınımı demek, direkt veya dolaylı olarak enerji kullanılmasıyla ve bizzat kökün kendi etkinliğiyle su alınması demektir. Bitkiler genellikle passif yolla su alamadıkları durumlarda, (stomaların kapalı olması, toprakta su potansiyelinin düşük olması gibi), veya passif yolla su alınımının bitkiye yeterli gelmediği durumlarda aktif mekanizmayla su alma yoluna giderler. Aktif su alınımının iki şekli vardır:

a. Osmotik aktif su alınımı: Toprakta su potansiyeli düşük olduğunda OB yüksektir, dolayısıyla bu durumda osmotik mekanizma çalışmayacağından bitki passif yolla su alamaz. Böyle durumlarda bazı bitkiler, (özellikle halofit ve kserofitler), topraktan aktif yolla iyon alarak kök hücrelerinin OB'ını artırır. Böylece kısmen osmozla su almayı başarabilirler. Tabii ki iyon alınımı sırasında enerji kullanıldığı ve bu sayede osmoz yolu açıldığı için bu tarz su alınımına **osmotik aktif su**

alınımı adı verilmiştir. Buna **osmoregülasyon (osmotik düzenleme)** denir.

b. Osmotik olmayan aktif su alınımı: Kök hücreleriyle toprak çözeltisi arasındaki OB gradiente bağlı olmaksızın meydana gelen su alınımıdır. Kök hücrelerinin OB'ı toprağından düşük olsa dahi bu yolla su alınımına engel teşkil etmez. Su molekülleri topraktan köke meristem bölgedeki hücreler vasıtasıyla alınır. Hücre zarlarındaki taşıyıcı proteinler yardımıyla enerji kullanılarak su molekülleri içeriye aktarılır. Buna **aktif transport** da denir. Bu iş için gerekli enerji kök hücrelerinin solunumundan sağlanmaktadır. Gerçekten meristem bölgeye solunum zehirleri yani bazı solunum enzimlerinin inhibitörleri uygulandığında aktif su alınımının engellendiği tesbit edilmiştir.

Kökte aktif su alınımı; enerji üreten metabolik olayların artması veya passif su alınımının yavaşlaması durumlarında nisbeten hızlı olmaktadır. Yoksa normalde passif su alınımının yanında aktif su alınımı çok az miktardadır. Bazan da bitki passif yolla hiç su alamadığında aktif su alınımı devreye girer ki böylece bitkinin susuzluğunu bir süre gideren bir sigorta sistemi gibi iş görür. Haddizatında hücrelerde metabolik olaylar ya hiç enerji kullanılmadan veya en az enerji kullanılarak gerçekleştirilme eğilimindedir. Mecbur kalınmadıkça enerji gerektiren metabolik yollara başvurulmaz. Bu da hücrelerde maksimum iktisat prensiplerinin işlediğini gösterir.

1.4. SU ALINIMINDA ETKİLİ OLAN FAKTÖRLER

1. Toprağıın yapısı ve su tutma kapasitesi: Her toprak farklı özellikte ve büyüklükte partiküllerden (tanecik) meydana gelir. Dolayısıyla toprağıın su tutma kapasitesi de buna bağlı olarak değişir. Mesela, kum partikülleri 2-0,02 mm, silt partikülleri 0,02-0,002 mm ve kil partikülleri ise 0,002 mm çapından daha küçüktürler. Bu üçünün eşit oranda karışımından meydana gelen toprağıa balçık adı verilir. Kum partikülleri su ve minerallerle çok fazla etkileşmezler. Kil partikülleri ise koloidal özellikte olduklarından suyu çok iyi tutarlar. Silt partikülleri genellikle kil partikülleriyle kuşatılmış olduğundan özellik olarak kum ile kil arasında bir özelliğıe sahiptirler (**Tablo 1.2**).

Tablo 1.2. Farklı yapıdaki toprakların su tutma kapasiteleri.

Toprak yapısı	Su tutma kapasitesi (g /l)
Kum	40 – 100
Kumlu balçık	100 – 175

Balçık	150 – 200
Killi balçık	175 – 225
Kil	175 – 250
Funda toprağı	200 – 300

Toprakların organik madde muhtevaları da su tutma kapasitesini etkileyen bir diğer faktördür. Topraktaki küçük organizmalar (bakteriler, mantarlar, algler ve omurgasızlar) organik maddelerin bitki için daha elverişli hale gelmesini sağlarlar. Bitkilerin köklerinin bulunduğu toprak ortamına **rizosfer** denir. Burası organik madde bakımından çok zengindir. Organik maddeler önce humifikasyonla humusa sonra da mineralizasyonla en küçük parçalara ayrıştırılır. Humus kil gibi kolloidal özellikte olup negatif yüzeyiyle topraktaki katyonları adsorbe eder. Su molekülleri bu katyonlar tarafından bağlandığı için toprağın su tutma kapasitesi atmış olur.

Yağmur yağmasından sonra suyun topraktaki hareketinin durmasıyla toprakta kalan su miktarına **tarla kapasitesi** denir. Killi topraklar kumlu topraklara göre tarla kapasitesinde daha çok su tutarlar fakat su potansiyelleri düşüktür. Bitkinin bu topraktan su alabilmesi için daha yüksek EK ne sahip olması gerekir. Topraktaki su, bitkinin solmasına sebep olacak ve tekrar onu turgorlu duruma geçmesini sağlayamayacak düzeydeyse buna daimi solma noktası adı verilir. Daimi solma noktasında olan bir toprakta bitkinin su alması imkansız olur ve bir süre sonra bitki kuruyarak ölür.

2. Toprak çözeltisinin yoğunluğu: Toprak partikülleri arasında küçük boşluklar vardır. Bu boşluklarda su ve suda çözülmüş mineraller ve organik maddeler ile bir miktar hava bulunur. Dolayısıyla toprak bir çözelti ortamıdır. Bu çözeltinin yoğunluğunun düşük olması OB'nın düşük olmasını dolayısıyla bitkilerin osmozla su almasını netice verir. Bitki köklerinin suyu alabilmesi için toprak çözeltisinin OB'nın kökünkinden daha düşük olması gerekir. Bu yüzden tuzlu topraklarda glikofit bitkiler yaşayamazlar. Bu topraklarda yaşayan halofit bitkilerin OB'larının ise çok yüksek olduğu bilinmektedir. Halofitlerin kök OB'nın 20-25 Atm olmasına karşılık glikofitlerinki 4-10 Atm arasındadır. Çöl bitkilerinininkiyse 100 Atm kadar yüksek olabilmektedir. Bu şekilde osmotik olarak değişik ortamlara uyan bitkiler mevcuttur.

3. Toprağın havalanma durumu: Topraktaki tüm boşlukların tamamen su ile dolması durumunda bitkilerin su alması engellenmektedir. Çünkü köklerin solunumu için yeterli O₂ bulunmaz. Köklerin su alabilmesi

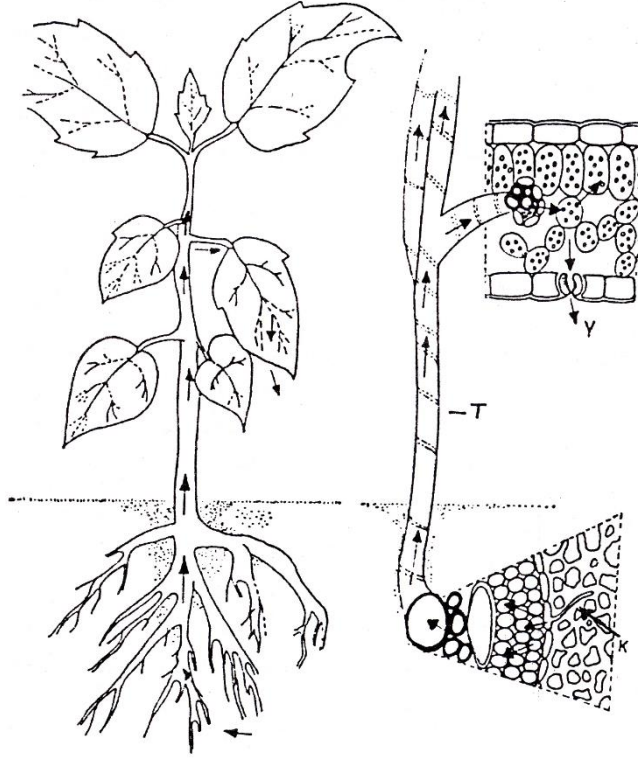
için toprakta bir miktar havanın bulunması her zaman lazımdır. Şiddetli yağışlardan sonra ve sel gelmesi durumunda toprak gözenekleri tamamen suyla dolar ve havasızlıktan dolayı kökler su alamaz ve çürür. Buna **fizyolojik kuraklık** adı verilir.

4. Toprak sıcaklığı: Düşük sıcaklıklarda suyun kinetik enerjisi ve hareket yeteneği azaldığı gibi, hücre zarlarının geçirgenliği de azaldığından topraktan su alınımı da kısıtlanmış olur. Sıcaklık arttıkça durum bilakis olur ve su alınımı da artar.

5. Bitkisel faktörler: Kökün yapısı, kök tüyü indeksi, transpirasyon kapasitesi, metabolik olaylar (fotosentez ve solunum) bitkinin su alımını etkilerler. Bu, bitki türüne göre değişir ve büyük oranda bitkinin genetik yapısına kısmen de çevrenin bitki üzerindeki etkisine bağlıdır.

1.5. BİTKİDE SUYUN TAŞINIMI

Köklerden alınan suyun bitkinin toprak üstü organlarına, bilhassa 100 m'den daha uzun ağaçların tepesine, nasıl ve hangi kuvvetlerin vasıtasıyla taşındığı konusunda birçok araştırma yapılmış ve bu hususta çeşitli görüşler ileri sürülmüştür. Bunlardan hiçbirisi tek başına bu taşınım mekanizmasını açıklayacak güçte değildir. Ancak bunlar bir araya gelerek bir bütünlük sağlamaktadır. Dolayısıyla bitkide suyun taşınımının tek bir kuvvetin değil çeşitli kuvvetlerin ortak etkisiyle meydana gelmesi muhtemeldir (**Şekil 1.8**).



Şekil 1.8. Toprakтан alınan suyun bitkide izlediği yol. (Y) Yaprak, (K) Kök, (T) Trake ve trakeid gibi su iletim boruları (Vardar'dan).

1. Vital teori: Bu husustaki en eski görüştür. Bilindiği gibi su ksilemin trake ve trakeidlerinde taşınır ve bunlar canlı değildirler. Ancak bunlarla yarı kenarlı geçitlerle irtibatlı olan parankima hücreleri canlıdır. Bu canlı hücreler bir çeşit vakum pompası görevi yaparak irtibatta oldukları trake ve trakeidlerden suyun yukarı doğru çekilmesini sağlarlar. Bu teorinin deneysel olarak ispatı hususundaki deliller tatmin edici bulunmamıştır. Çünkü canlı hücrelerin solunum zehirleriyle öldürülmesinden sonra da suyun ksilemde taşındığı görülmüştür. Çok yüksek bitkiler için değil fakat küçük otsu bitkilerde suyun taşınımı belki bu teoriyle izah edilebilir.

2. Kök basıncı teorisi: Bazı araştırmacılar bitkilerde suyun taşınmasını köklerde oluşan basıncın suyu yukarı doğru itmesiyle açıklamaya çalıştılar. Kök hücrelerindeki metabolik olayların sonucu olarak ksilemde oluşan basınca kök basıncı denilmektedir. Ancak kök

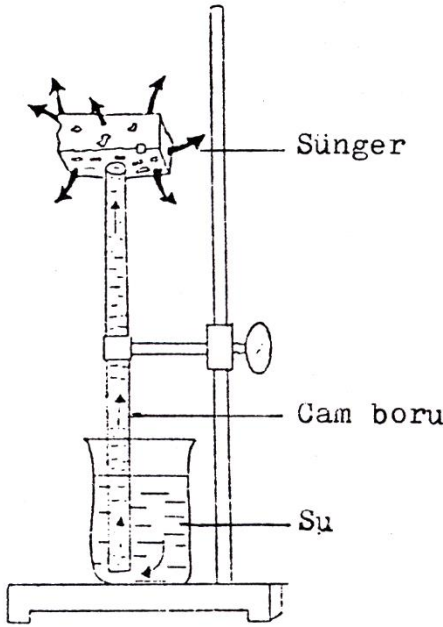
basıncının çok uzun gövdeli bitkilerde suyun yükselmesini temin edecek kadar güçlü olmadığı anlaşılmıştır. Ayrıca çam, göknar, ladin gibi ağaçlarda kök basıncı hemen hemen hiç bulunmamaktadır. Sadece bazı bitkilerde kök basıncı önemli bulunmuştur. Buna en tipik örnek asma bitkisi. Asmanın gövdesi veya dalı kesildiğinde bol miktarda bir **eksüdasyon** sıvısının çıktığı görülür. Bu çıkış kök basıncıyla izah edilmektedir. Bir görüşe göre de kök basıncı bitkide **transpirasyon** yapılmadığı zaman etkili olabilir. Geceleyin stomaların kapalı olmasından dolayı bazı bitkilerin yapraklarından **gutasyon** sıvısının çıkışı kök basıncıyla açıklanır.

3. Kohezyon-gerilim teorisi: En çok kabul gören ve suyun taşınımını en iyi izah eden görüştür. Bir kılcal cam borunun alt ucunu suya batırıp üst ucuna da bir sünger takalım. Sünger bir vantilatörle havalandırıldığında suyun cam boruda yükselerek süngerin gözeneklerinden buharlaştığı görülecektir (**Şekil 1.9**). Cam borunun kılcallık özelliği ile boruda oluşan **kohezyon** (su molekülleri arasındaki çekim) ve **adhezyon** (su molekülleriyle boru duvarı arasındaki çekim) kuvvetlerinin etkisi sonucu su yukarı doğru yükselir. Burada kohezyon kuvvetinin etkisi önemlidir. Çünkü su molekülleri arasında pozitif ve negatif yüklerin birbirini çekmesinden meydana gelen hidrojen bağları (**Şekil 1.10**), kılcal boruda suyun bir sütun teşkil etmesini sağlar. Kılcal borularda kohezyon adhezyona galip olduğundan suyun üst seviyesinde yüzey gerilimi daha fazla olur ve iç bükey bir görünüm arzeder. Bu durum suyun kılcal boruda yükselmesini kolaylaştırır. Zaten buharlaşmadan doğan bir emme kuvveti suyun yukarı doğru daha hızlı çekilmesinde önemli rol oynamaktadır.

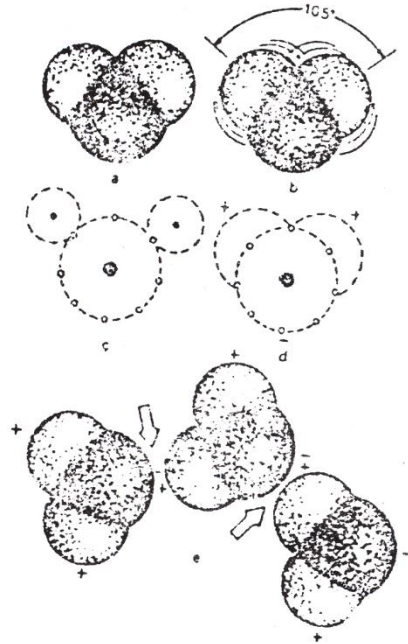
Bu düzeneğin bir benzerini bitkide görebiliriz. Bitkilerdeki su iletim boruları birer **ultra kılcal boru** özelliğindedir. Bu boruların çapları çok küçük (0,02-0,4 mm) olup henüz insanlar bu incelikte kılcal boru imal edememişlerdir. Düzenekteki sünger yerine yaprakları koyabiliriz. Stomalardan transpirasyonla suyun buharlaşması adeta bir vantilatör görevi yapmakta ve böylece yapraklarda oluşan emme kuvveti köklerden itibaren suyu yukarı doğru hızla çekmektedir.

Bu görüş çeşitli deneylerle desteklenmiştir. Mesela, bir bitkiden kesilen yapraklı bir dal manometreye bağlandığında manometre borusunda civanın yükseldiği görülür. Civa sütununu yukarı çeken kuvvet yapraklarda transpirasyonla meydana gelen emme kuvvetidir. Yine hızlı transpirasyon yapan bir bitki dalı kesildiğinde kesilen yüzeyden yapraklara doğru suyun hızla çekildiği görülür. Çeşitli ağaçların gövdelerinde, hızlı transpirasyon yaptıklarında, gerilim sebebiyle ksilem borularının

çaplarının biraz küçüldüğü de belirlenmiştir. Bu durum kılcallığı daha da artırmaktadır. Su iletim boruları olan trake ve trakeidlerde su beraberce taşınır. Yani trake ve trakeidler arasında bulunan kenarlı geçitlerden su devamlı olarak geçişme yaparak yukarı doğru taşınır. **Şekil 1.11'**de bitkideki bir su borusunun iç kısmı ile bir kenarlı geçidin çok büyütülmüş görüntüsü verilmiştir.



Şekil 1.9. Kohezyon-gerilim teorisini izah eden düzenek



Şekil 1.10. Su molekülleri arasındaki çekim (Oklar hidrojen bağlarını gösteriyor).

Suyun köklerden yapraklara doğru olan dikey taşınımı sırasında bitkinin gövde ve dallarında bulunan öz ışınları vasıtasıyla yanal olarak taşınması da söz konusudur. Su iletim boruları ile öz ışınlarının parankimatik hücreleri arasında bulunan yarı kenarlı geçitlerden geçen su molekülleri hücresinden hücreye su potansiyeli tedricindeki azalma doğrultusunda osmotik olarak taşınır. Ya da böyle bir tedric yoksa ve yan dokuların suya ihtiyacı varsa aktif transport yoluyla su hücresinden hücreye nakledilir.



Şekil 1.11. Üstte bir su iletim borusunun, altta bir kenarlı geçidin, elektron mikroskopunda çok büyütülerek çekilmiş fotoğrafları (Salisbury ve Ross'dan).

1.6. BİTKİLERDE SU KAYBI

1.6.1. Buhar Halinde Su Kaybı (Transpirasyon)

Bitkilerin aldıkları suyu buhar halinde havaya vermesi olayına **transpirasyon (terleme)** adı verilir. Bitkiler köklerden aldıkları suyun çok

az bir kısmını metabolik olaylarda kullanıp büyük bir kısmını havaya verirler. Transpirasyon büyük oranda stomalar vasıtasıyla yapılır. Stomalar ise yapraklarda ve genç bitkilerle otsu bitkilerin tüm toprak üstü kısımlarında bulunurlar. Yaprakların ve otsu bitkilerin yüzeyini örten kutikula tabakasındaki çatlaklardan da kısmen suyun buharlaşması mümkündür. Buna **kutikul transpirasyonu** denir. Odunlu bitkilerin gövdelerindeki mantar dokuda yer alan lentiseller vasıtasıyla da transpirasyon yapılır. Buna da **lentisel transpirasyonu** denir. Kutikula ve lentisel transpirasyonu bilhassa stomaların kapalı olduğu durumlarda önem kazanır. Ancak stoma transpirasyonuna göre bu yolla su kaybı çok azdır.

Bitkiler tarafından transpirasyonla havaya verilen su miktarı oldukça fazladır. Bir yulaf bitkisi günde yaklaşık 70 g, bir ağaç 500 kg ve bir hektar orman 30 ton suyu havaya vermektedir. Transpirasyon büyük oranda stomalarla yapıldığı için stoma sayısı önemli bir faktördür. Birim alandaki stoma sayısı bütün bitkilerde aynı olmayıp türe göre değişir (**Tablo 1.3**). Stomalar sayıca çok olmalarına rağmen ebatları küçük olduğundan yaprak yüzeyinin ancak % 1-2 kadarını işgal ederler. Stoma açıklığının (por) boyu 10-40 μ , eni ise 3-12 μ arasında değişir.

Transpirasyonun önemi: Bitkiye alınan suyun büyük bir kısmı (yaklaşık % 99) bitkide kullanılmadan dışarıya verildiği için ilk bakışta bu bir israf veya gereksiz bir olay gibi gözükebilir. Halbuki transpirasyon bitki için hayati öneme sahiptir. Sıcak günlerde diğer canlılar sığınacak yer ararken bitkiler güneşin altında dimdik ayakta dururlar. Transpirasyon sayesinde güneşin yakıcı tesirinden korunurlar. Su yaprak yüzeyinden buharlaşırken, bir miktar ısı enerjisini de beraberinde götürdüğü için, yaprağın serinlemesini sağlar. Yapılan ölçümler, yaprak sıcaklığının çevre sıcaklığından bir kaç derece daha düşük olduğunu göstermiştir. Transpirasyonun diğer bir faydası da bitkilerde passif su alımına olan katkısıdır. Yapraklarda transpirasyondan doğan emme kuvveti, suyun köklerden yapraklara kadar taşınmasında önemli bir çekici kuvvettir. Ayrıca köklerden alınan iyonlar ksilemde passif olarak su ile birlikte taşındığı için yine transpirasyonun doğurduğu emme kuvveti iyon taşınımında etkili olmaktadır.

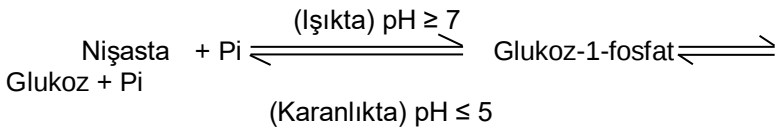
Stoma Hareketleri

Stomaların nasıl açılıp kapandıkları hususunda birçok araştırma yapılmış ve çeşitli görüşler ileri sürülmüştür. Bu görüşlerin ortak noktası, stoma hücrelerinin OB'larının artması durumunda su alarak turgor haline geçmeleri ve stoma porunun açılması (ışıkta), veya stoma hücrelerinin OB'larının azalması durumunda su kaybederek plazmolize uğramaları ve

stomanın kapanmasıdır (karanlıkta). Bu husustaki görüşler arasındaki farklılık ise stoma hücrelerinin OB'larını etkileyen faktörlerin neler olduğudur.

1. Fotosentez-osmotik teorisi: Bu husustaki en eski teoridir. Araştırmacılar stomaların açılıp kapanma mekanizmasını sadece fotosenteze dayandırdılar. Işıқта fotosentez yapıldığından sentezlenen şekerler stoma hücrelerinin OB'nı artırır ve bunun sonucu stoma hücreleri komşu hücrelerden su alarak şişerler. Böylece stoma açılır. Karanlıkta ise fotosentez yapılmadığından tam tersi olur ve stoma kapanır. Bu görüşün geçerli olabilmesi için bütün bitkilerde stoma hücrelerinin fotosentez kapasitesinin komşu hücrelerinininkinden fazla olması gerekir. Bu durum bütün bitkilerde görülmediği gibi sentezlenen şekerler her zaman stomanın açılmasını sağlayacak düzeyde olmayabilir veya sentezlendiği yerden başka dokulara taşınabilir. Bu sebeplerle stomaların açılıp kapanma mekanizmasını sadece fotosenteze bağlı olarak açıklamak tatminkar olmamıştır.

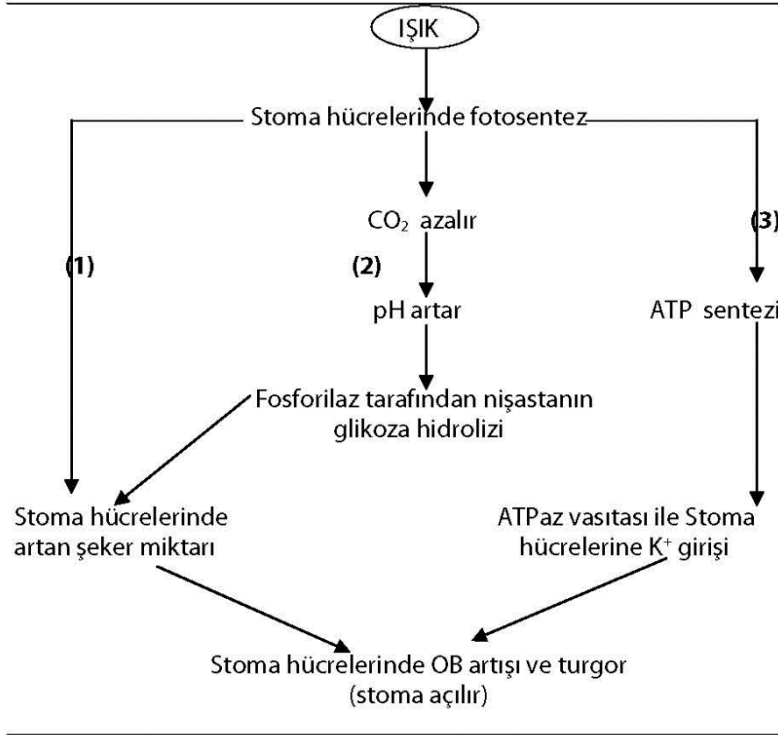
2. CO₂-pH teorisi: Bu teoriye klasik teori de denir. Işıқта CO₂ fotosentezde kullanıldığından birikim göstermez ve karbonik asit oluşmadığı için stoma hücrelerinin pH'ı yükselir. Bu durumda fosforilaz enzimi nişastayı şekere çevirir. Stoma hücrelerinin OB'ı artar ve komşu hücrelerden su alarak turgor hale geçerken stoma açılır. Karanlıkta ise CO₂ kullanılmadığından birikir ve su ile reaksiyona girerek karbonik asit oluşur. Bu durumda pH düşer. Düşük pH'da fosforilaz enzimi şekeri nişastaya çevirir. Nişasta suda erimediğinden stoma hücrelerinde OB düşer ve hücreler su kaybederek plazmolize uğrarken stoma kapanır. Fosforilaz enziminin ışıқта ve karanlıktaki rolünü şöyle formüle edebiliriz:



3. İyon teorisi: Birçok deneyle desteklenmiş bir teoridir. Deneylerde ışığın stoma hücrelerine K⁺ iyonu girişine yol açtığı, karanlıkta ise stoma hücrelerinden K⁺ çıkışı olduğu belirlenmiştir. Işıқта stoma hücrelerine giren iyonlar OB'ı artırır ve hücrelerin su alarak turgor duruma geçmesine ve böylece stomanın açılmasına sebep olurlar. Karanlıkta ise tersi olmaktadır. Stoma hücrelerine K⁺ girişinin aktif transportla yani ATP kullanılarak ve taşıyıcı enzim (muhtemelen ATPaz) vasıtasıyla gerçekleştirildiği ve ATP'lerin de fotosentezden sağlandığı tahmin edilmektedir. İyon değişimi prensibince içeriye giren K⁺ kadar dışarıya H⁺

çkar. Bu durum stoma hücrelerinde pH'ın yükselmesine de sebep olur. Bu açıdan iyon teorisi klasik teoriyi desteklemektedir.

Üç teoride de ortak olan noktalar ışık ve fotosentezin stomaların açılmasında başlıca rol oynamalarıdır. Ayrıldıkları hususlar ise stoma hücrelerini turgora geçiren faktörlerdir (**Şekil 1.12**).



Şekil 1.12. Işıқта stomaların açılışını izah eden teorilerin şematik olarak gösterilişi.

Stoma Hareketlerini Etkileyen Faktörler

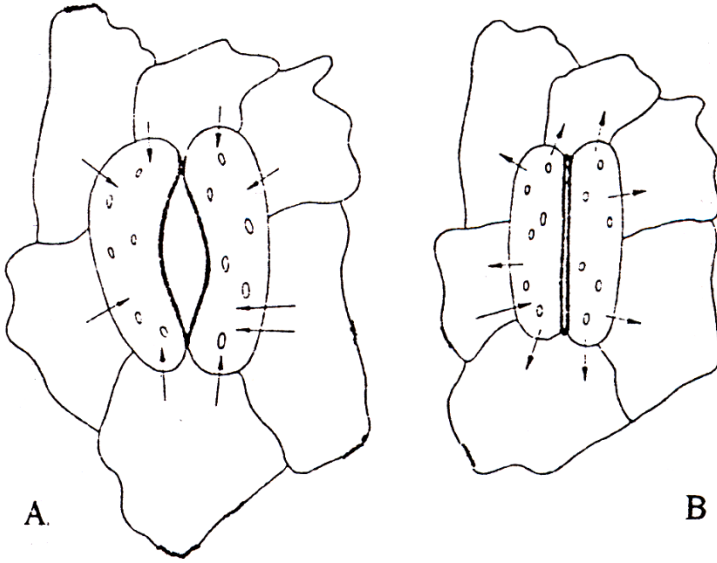
1. Işık: Genellikle stomalar başka bir etki söz konusu değilse ışıқта açılır karanlıkta kapanır. Bununla ilgili mekanizmalar yukarıda bahsedildi. Stomaların açılmasını sağlayacak ışık şiddetinin derecesi bitki türüne göre çok değişmektedir. Bazı bitkiler için çok kuvvetli ışık gerekirken bazıları ay ışığında bile stomalarını açabilirler. Stomaların açılmasında ışığın dalga boyunun etkileri de araştırılmış ve fotosentezde etkili olan görünür bölge ışınlarının etkili oldukları anlaşılmıştır.

İstisna olarak **Crassulasean Asit Metabolizmasına** sahip bitkilerde (CAM bitkileri) stomalar karanlıkta açılıp ışıkta kapanır. Bu durum CAM bitkilerinde geceleyin malik asit birikimiyle izah edilmektedir. Malik asitten ayrılan H^{+} ler iyon değişimi prensibince stoma hücrelerine K^{+} girişine sebep olmakta ve böylece stomalar açılmaktadır.

2. Su: Işıktan sonra stoma hareketini kontrol eden en önemli etmen yapraklardaki su miktarıdır. Bu kontrol **hidropassif** ve **hidroaktif** olmak üzere iki şekilde olur. Birincisi yapraktaki su miktarı belirli bir düzeyin altına düştüğünde meydana gelir ve oldukça hızlıdır. Mesela, fasülyede yaprak su potansiyeli $\psi = -11$ bar ve altına düştüğünde stomalar kapanır. Bu mekanizma bitkileri aşırı su kaybından korur. Genelde bitkilerde daimi solma noktasında yaprakların su potansiyeli $\psi = -15$ bar civarındadır. Bu noktaya gelmeden stomaların kapandığı görülür. İkinci şekilde yani hidroaktif kontrolde ise yapraklarda su miktarının azalması sonucu olarak absisik asit (ABA) hormonunun sentezinin artması ve fotosentezi inhibe emesiyle stomaların kapanması söz konusudur. Fakat yapraklarda su eksikliğinin ABA sentezini nasıl teşvik ettiği bilinmemektedir. Muhtemelen kuraklık stresi sebebiyle meydana gelmektedir.

3. Stomaların yapısı: Stoma hücrelerinin şekli bitki türüne göre değişmektedir. Esas olarak bitkilerde iki tip stoma görülür. Genellikle dikotillerde **amarillis tip**, monokotillerde ise **gramine tip** stoma vardır. Birincisinde stoma hücreleri karşılıklı duran fasülye tanelerine benzer. Ventral çeper kalın dorsal çeper incedir. Bu yüzden hücreler turgor duruma geçtiğinde dorsal çeper ince olduğundan turgor basıncından daha çok etkilenir ve kavis şeklinde bir gerilim sonucu hücreler arasının açılmasına sebep olur. Böylece **stoma poru** meydana gelir (**Şekil 1.13**). Stomanın açılmasında dorsal ve ventral çeperde sellüloz misellerin radyal olarak düzenlenmiş olmalarının da katkısı olduğu tahmin edilmektedir. Gramine tipte ise stoma hücreleri iki ucu şişkin kol kemiklerine bezer. Bu hücreler su aldıklarında uç kısımları şişer ve iki hücrenin arası açılarak por meydana gelir. **Şekil 1.14**'te ammarillis ve gramine tip stomaların büyütülerek çekilmiş fotoğrafları görülmektedir. Bazı tohumuz bitkilerde (ör. eğreltiler) amarillis tip stomaya benzeyen fakat dorsal çeperin kalın ventral çeperin ince olduğu ve **minium tip** adı verilen bir stoma çeşiti bulunur. Ancak bu tip stomada açılıp kapanma olmayıp dar bir por halinde devamlı açık vaziyet vardır. Mantarlarda ise stoma bulunmaz.

Bu üç faktörden başka havadaki nem, sıcaklık ve rüzgâr da stomaların açılıp kapanışını etkileyen faktörler arasındadır.



Şekil 1.13. Amarilis tip stomanın yüzeysel kesitte (A) açık, (B) kapalı şekli.



Şekil 1.14. Solda hıyar bitkisinin yaprak alt yüzeyinden bir amarillis tip stomanın çok büyütülerek çekilmiş fotoğraf sağda buğday yaprağının üst yüzeyinde gramine tip stomaların yan yana dizilmiş görüntüsü (Salisbury ve Ross, 1985).

Transpirasyon Hızını Etkileyen Faktörler

Transpirasyonu artıran en önemli ve başta gelen etken stomaların tam açık olmasıdır. Dolayısıyla stomaların açılmasını etkileyen her faktör aynı zamanda transpirasyonu da etkiler. Stomaların açık olduğunu farz ettiğimizde ise aşağıdaki faktörler transpirasyon hızını etkileyen önemli faktörlerdir.

1. Hava nemi: Havadaki nem miktarı buhar basıncı ile ifade edilir. Bu da nisbeten sıcaklığa bağlıdır. Sıcaklık, buhar basıncını ve nisbi nemi azaltıcı etkisiyle yaprak içinin buhar basıncı ile dış ortamın buhar basıncı arasındaki **buhar basıncı gradiyentini** artırır. Böylece transpirasyon artar. Çünkü iki ortam arasında buhar basıncı gradiyenti ne kadar fazla olursa transpirasyon da o kadar hızlı olur. Kuru havalarda nisbi nem ve buhar basıncı düşük, buna karşın transpirasyon hızlıdır.

2. Sıcaklık: Sıcakta yapraktaki su moleküllerinin kinetik enerjisi ve hareketlilikleri artacağından transpirasyon hızlanır. Sıcaklık düştükçe su moleküllerinin hareketliliği azaldığı gibi stomalar da kapanmaya meyleder. Böylece transpirasyon da azalır.

3. Rüzgâr: Normal olarak transpirasyon yapan bir yaprağın etrafında gittikçe artan buhar birikimiyle bir buhar tabakası oluşur. Bu yüzden iki ortam arasındaki buhar basıncı gradiyenti azalır ve transpirasyon da tedricen azalır. Bu durum rüzgârsız ve sakin havalarda söz konusudur. Halbuki rüzgâr, yaprak yüzeyinde biriken buhar tabakasını dağıttığı için iç ve dış ortam arasında devamlı bir buhar basıncı gradiyenti oluştuğundan transpirasyon hızlı olur. Ancak rüzgârın fırtına şeklinde olması stomaların kısmen kapanmasına sebep olduğundan transpirasyonu azaltabilir.

4. Yaprak alanı ve stoma sayısı: Küçük yapraklı bitkiler birim yaprak alanından daha çok transpirasyon yapabilirler. Bir bitkide yaprakların bir kısmının koparılmasıyla kalan yaprakların birim alandan daha fazla su kaybettikleri görülmüştür. Ancak toplam transpirasyon, yaprakları koparılmamış bitkide daha fazladır. Yaprak alanından da önemlisi birim alandaki stoma sayısıdır. Stoma sayısı bitki türüne göre çok değişir (**Tablo1.3**).

Tablo 1.3. Bazı bitki türlerinin stoma sayısı (yaprakta cm² başına).

Bitki	Üst epiderma	Alt epiderma
Elma	yok	38760
Meşe	yok	58140
Mısır	6047	9922
Ayçiçeği	8527	15504
Kabak	2791	27132

5. Yaprığın yapısı: Bitkilerin yaprakları bulundakları ortama göre az çok farklılık gösterirler. Kurak yerlerdeki bitkilerin yaprakları kalın bir kutikula ile kaplıdır. Hücre çeperleri kalındır, yoğun bir koruyucu tüy topluluğu yaprak yüzeyini kaplamıştır. Stomalar yaprak yüzeyinin daha altında, çukurluk içine yerleşmiştir. Bu sebeplerle bu bitkilerde su kaybı azaltılmış olur. Çok kurak durumlarda stomaları kapalı olup transpirasyon kutikula ile yapılır. Bu bitkilere **kserofit bitkiler** denir. Normal şartlarda ise stomalar yaprak yüzeyiyle aynı seviyede bulunur. Kutikula incedir veya yoktur. Bu bitkilere **mezofit bitkiler** denir. Su içinde veya çok sulak yerlerde yaşayan bitkilerde stomalar yaprak yüzeyinde kabartı halinde belirirler ki bu bitkilere **higrofit bitkiler** denir.

Yapılan araştırmalar bitkinin yeterli suyu temin edebildiği durumlarda kserofitlerin diğer bitkilerden daha hızlı transpirasyon yapabildiklerini göstermiştir. Bunun sebebi kserofitlerin yapraklarında birim alana düşen stoma sayısının daha fazla oluşudur. Ayrıca bunların yaprak damarları daha fazladır. Ancak stomaların açık olduğu durumlarda kserofitlerin fazla transpirasyon yapması söz konusudur.

1.6.2. Sıvı Halde Su Kaybı

1. Gutasyon (Damlama): Yapraklardaki hidatodlardan suyun sıvı olarak damlacıklar halinde salınması olayıdır. Bu olay aktif veya passif olarak meydana gelebilir. Buna göre de **hidatodlar aktif** ve **passif hidatodlar** olarak ikiye ayrılır. İlkbaharda sabahları nemli havalarda daha çok görülür. Yalnız aynı şartlarda meydana gelen çiğ olayıyla karıştırmamak gerekir. Çiğ, havadaki nemin sabah serinliğinde yaprak yüzeyinde yoğunlaşmasıyla meydana gelen harici bir olaydır. Güneşin doğmasıyla buharlaşarak kaybolur ve yaprak üzerinde bir iz bırakmaz. Gutasyonda salınan damlacıklar ise buharlaşmadan sonra yaprak yüzeyinde beyaz bir tortu bırakır. Bunun sebebi gutasyon sıvısının sadece saf su olmayıp beraberinde çeşitli tuzlar, şekerler ve toksik maddelerin

bulunmasıdır. Gutasyon aynı zamanda bitkilerde ısı ve turgor düzenlenmesinde, fazla ve zararlı maddelerin atılmasında rol oynar.

2. Eksüdasyon (Yaşarma): Herhangi bir dış etkiyle bitkilerin gövde ve dallarında açılan bir yaradan sıvı halinde su çıkışıdır. Eksüdasyon sıvısında çeşitli organik ve inorganik maddeler de bulunur. Yaşarmanın süresi bitki türüne göre değişir. otsu bitkilerde bir kaç gün, *Agave* bitkisinde birkaç ay sürebilmektedir. Bu durum toprak suyuna ve sıcaklığa da bağlıdır. Solunum zehirlerinin uygulanmasıyla eksüdasyonun durması ve oksijen miktarına bağlı olarak artması bu olayın aktif bir olay olduğunu göstermektedir. Olayda kök basıncının etkisi de söz konusudur. Bunun en bariz örneğini bağ budama sırasında asma dallarının kesildiği yerlerden bol miktarda sıvı halinde su çıkmasıyla görebiliriz.

3. Sekresyon (Salgılama): Bazı bitkilerin özel dokularından dışarıya belli zamanlarda sıvı salgılanması olayıdır. Bu sıvıda çoğunlukla şeker, vitamin ve hormon gibi maddeler bulunur. Mesela, çiçeklerdeki nektaryumlar buna en iyi örnektir. Bazı halofit bitkilerde yapraklardan tuz salgılayan keseler ise özel bir sekresyon dokusu olarak kabul edilebilir.

Gutasyon, eksüdasyon ve sekresyon olayları passif olarak meydana gelebilmekle birlikte bazı durumlarda aktif olarak da meydana gelmeleri mümkündür. Solunum zehirlerinin uygulanmasıyla bu olayların durması ve oksijen miktarına bağlı olarak değişimleri bunların aktif olarak cereyan eden olaylar olduğunu gösteren delillerdir.

Bölüm 2

MİNERAL (İYON) METABOLİZMASI

2.1. BİTKİLERİN KİMYASAL KOMPOZİSYONU

Bitkilerin ortalama değer olarak % 75'ini su ve % 25'ini kuru madde teşkil eder. Kuru maddenin de % 10'unu inorganik ve % 90'ını organik maddeler oluşturur. Organik maddeler başlıca karbonhidrat, yağ ve proteinlerdir. Karbonhidrat ve yağların yapısında esas olarak C, H, ve O bulunurken proteinlerde bunlara ilaveten N bulunur. Yani organik maddelerin temel yapısını bu dört element oluşturur. Bitkilerde en çok bulunan bu dört elementi sırasıyla P, S, K, Ca ve Mg elementleri izler.

Yapılan kimyasal analizler sonucunda bitkilerde en az 60 elementin varlığı belirlenmiştir. Ancak bunların hepsi de bitki için mutlak gerekli değildir. Bitkilerin büyüebilmesi için mutlak gerekli olan element sayısı 16 olarak tespit edilmiştir. Bunlara **esas elementler** denir. Esas elementlerin bir kısmı bitkilerde bol miktarda bulunur (C, H, O, N, P, S, K, Ca, Mg) ve bunlara **makroelementler** denir. Bir kısmı da çok az miktarda bulunur ki bunlara da **mikroelementler** denir (Fe, Cu, Zn, Mn, Mo, B, Cl). Esas elementler bütün bitkilerde bulunur. Mikroelementlerin bitkilerde çok az miktarda bulunması onların bitkiler için önemsiz olduğunu göstermez. Mikroelementler makroelementler kadar önemlidir. Ancak az miktarda bulunmaları gerekmektedir. Fazlası toksiktir (**Şekil 2.1**).

Esas elementler bitkide başlıca, **yapısal**, **elektrokimyasal** ve **katalitik** olmak üzere üç rolden en az birine sahiptirler. Yapısal olarak organik maddelerin yapısına katılırlar. Elektrokimyasal olarak; bitkide iyon dengesini, zar geçirgenliğini, tamponluğu, osmotik regülasyonu, ve makromoleküllerin stabilizasyonunu sağlamak gibi görevler yaparlar. Katalitik olarak da enzimlere bağlanarak kofaktör görevi yapmak gibi rollere sahiptirler (**Tablo 2.1**).

2.2. BİTKİLERDE MİNERAL MADDE EKSİKLİĞİ

Tablo 2.1'de görüldüğü gibi esas elementlerden C ile O gaz olarak (CO₂, O₂) havadan ve H ise suyun yapısında bulunmaktadır. Diğer elementler çeşitli iyonlar halinde (katyon veya anyon olarak) topraktan alınmakta olup bu elementlere mineraller diyoruz. Hangi mineral maddenin eksikliğinde ne gibi büyüme kusurları olduğu araştırılmış ve anahtar tablolar hazırlanmıştır (**Tablo 2.2**). Bu tablodaki belirtiyeye göre bitkide hangi elementin eksik olduğu tahmin edilebilir. Ancak bunun tayininde en emin yol kimyasal analiz yapılarak karar verilmesidir. Çünkü bu belirtiler başka sebeplerden de kaynaklanabilir. Mesela, bir hastalık belirtisi de olabilir.

Bitkilerde mineral eksikliğinde hangi büyüme kusurlarının meydana geldiğini belirlemek için **su kültürü** ve **kum kültürü** yöntemlerinden yararlanılmıştır. Bu kültürlerde kullanılmak üzere çeşitli besin reçeteleri hazırlanmıştır. Bunlardan birisi **Tablo 2.3**'de verilmiştir. Su kültüründe besin maddeleri saf su içersinde çözülerek cam bir kavanoza konur. Yeni çimlendirilmiş bitkicik bu kavanoza kökleri içerde yaprakları dışarıda olacak şekilde yerleştirilir.

Kapaktaki delikte gövdenin etrafı pamukla kapatılır. Kavanozun dışı ışık geçirmeyen kağıtla kaplanır. Besin çözeltisinin arada bir havalandırılması gerekir (**Şekil 2.1**). Kum kültüründe ise çay kumu iyice yıkandıktan sonra bir kap içersine konur ve besin çözeltisi ilave edilir. Bitkicik kum içersine dikilir. Kum kültüründe bitkinin kökleri daha tabii bir ortamda olması ve ayrıca havalandırmaya ihtiyaç göstermemesi bakımından

Tablo 2.1. Esas elementlerin bitkiye alınış şekilleri, bitkideki miktarı (*) ve bitkilerdeki genel rolleri (**).

Esas element	Bitkiye alınışı	Bitkideki miktarı	Bitkideki rolleri
Karbon	CO ₂	% 45	Yapısal
Oksijen	O ₂ , H ₂ O	% 43	"
Hidrojen	H ₂ O	% 6	"
Azot	NH ₄ ⁺ , NO ₃ ⁻	% 1-3	"
Potasyum	K ⁺	% 0.3-6	Elektrokimyasal
Kalsiyum	Ca ⁺⁺	% 0.1-3	Yapısal, elektrokimyasal
Kükürt	SO ₄ ⁻	% 0.5-1.5	Yapısal
Fosfor	H ₂ PO ₄ ⁻	% 0.5-1	Yapısal
Magnezyum	Mg ⁺⁺	% 0.05-0.7	Yapısal, elektrokimyasal
Demir	Fe ⁺⁺ , Fe ⁺⁺⁺	10-1500 ppm	Katalitik
Klor	Cl ⁻	100-300 ppm	Elektrokimyasal
Mangan	Mn ⁺⁺	5-1500 ppm	Elektrokimyasal
Çinko	Zn ⁺⁺	3-150 ppm	Katalitik
Bakır	Cu ⁺⁺	2-75 ppm	Katalitik
Bor	HBO ₃ ⁻	2-75 ppm	Elektrokimyasal
Molibden	MoO ₄ ⁻	0.5-50 ppm	Katalitik, elektrokimyasal

(*) Tablodaki miktarlar yaklaşık değerlerdir ve genelleme sonucudur. Bu miktarlar bitki organına ve bitki türüne göre az veya çok değişebilir. (**) Tablodaki roller genel olarak belirtilmiştir. İleride yeri geldikçe bu rollerin ayrıntısı görülecektir.

Tablo 2.2. Bazı minerallerin eksikliğinde bitkide meydana gelen belirtileri gösteren anahtar.

Belirtiler	Eksik element
A. Bitkilerde bariz sararma yok.	
B. Ölü bölgeler bariz değil.	
C. Genç yapraklar anormal olarak koyu yeşil gözükebilir. Fakat gövde ve yapraklar bilhassa uç kısımların yakınında çoğunlukla koyu morumsu kırmızı görünüştedir. Meyva verme ekseriya gecikmiştir. Vejetatif büyüme normalden azdır.	P
B. Ölü bölge vardır.	
C. Bitkiler özellikle kısalmıştır. Fakat bilhassa yaşlı yapraklar yanmış ve uç kısımlarından dış kenarlarında kurumuştur. Yaprak kenarları genellikle kıvrıktır.	K

C.	Meristematik dokular bariz bir şekilde etkilenmiş gövde, kök ve genç yapraklar kısalmış, renkleri bozulmuş, ölü etli dokular ekseri içten kahverengi görünümündedir. Ölüm vardır.	B
A.	Bitkilerde sararma bariz.	
B.	Etkilenmiş bölgeler az veya çok eşit şekilde sarımsı kıvrılma bariz değil.	
C.	Bitkiler kısalmış, odunumsu özellikte yaşlı yapraklar sarımsı ve kurumuş.	N
C.	Bitkiler özellikle kısalmış, yapraklar soluk yeşil, damarlar genellikle damarlar arası dokudan daha açık renkte.	S
B.	Etkilenmiş bölge farklı bir şekilde kıvrılmış.	
C.	Genç dokularda bariz sararma (Klorozis).	
D.	Genç yapraklar sarımsı veya beyaz, orta damar ve ana damarlar ekseriya yeşil, kıvrılmış görünüm arzietmekte, yaşlı yapraklar genellikle muntazam bir şekilde sararmış, ekseriya ölü bölge mevcut değil.	Fe
D.	Genç yapraklar bariz olarak kıvrılmış, damarlar arası doku sarımsı, bütün damarlar yeşil, ekseriya küçük nekrotik sahalar mevcut.	Mn
C.	Yaşlı dokularda klorozis çok bariz, yaşlı yapraklar bariz olarak kıvrılmış, damarlar arası doku soluk sarıdan beyaza doğru renklerde, orta damar ve damarlar yeşil.	Mg

Tablo 2.3. Arnon ve Hoagland besin reçetesi (1 litrelik besin çözeltisi için).

Makroelement bileşikleri	(g/l)	Mikroelement bileşikleri	(mg/l)
KNO ₃	1,0	H ₃ BO ₃	2,86
	2		
Ca(NO ₃) ₂	0,4	MnCl ₂ . 4H ₂ O	1,81
	9		
NH ₄ H ₂ PO ₄	0,2	CuSO ₄ . 5H ₂ O	0,08
	3		
MgSO ₄ . 7H ₂ O	0,4	ZnSO ₄ . 7H ₂ O	0,22
	9		
		H ₂ MoO ₄ . H ₂ O	0,09
		FeSO ₄ . 7H ₂ O (% 0.5)	0,6 ml
		Tartarik asit (% 0.4)	0,6 ml

avantajlıdır. Ancak su kültürü daha hassas sonuçlar verdiğinden mikroelement deneyleri için tercih edilir. Son yıllarda su ve kum kültürlerinin yerini **doku kültürleri** almıştır. Doku kültürleri esasen su ve kum kültürleri temeline dayanır. Fark olarak tamamen steril şartlarda çalışılması ve bitkiciklerin tüp, petri kutusu ve kavanoz gibi kapalı kaplar içerisinde büyütülmesidir. Bir de doku kültürlerinin uygulama alanlarının çok geniş olmasıdır (**Şekil 2.2**).

2.3. FAYDALI VE TOKSİK ELEMENTLER

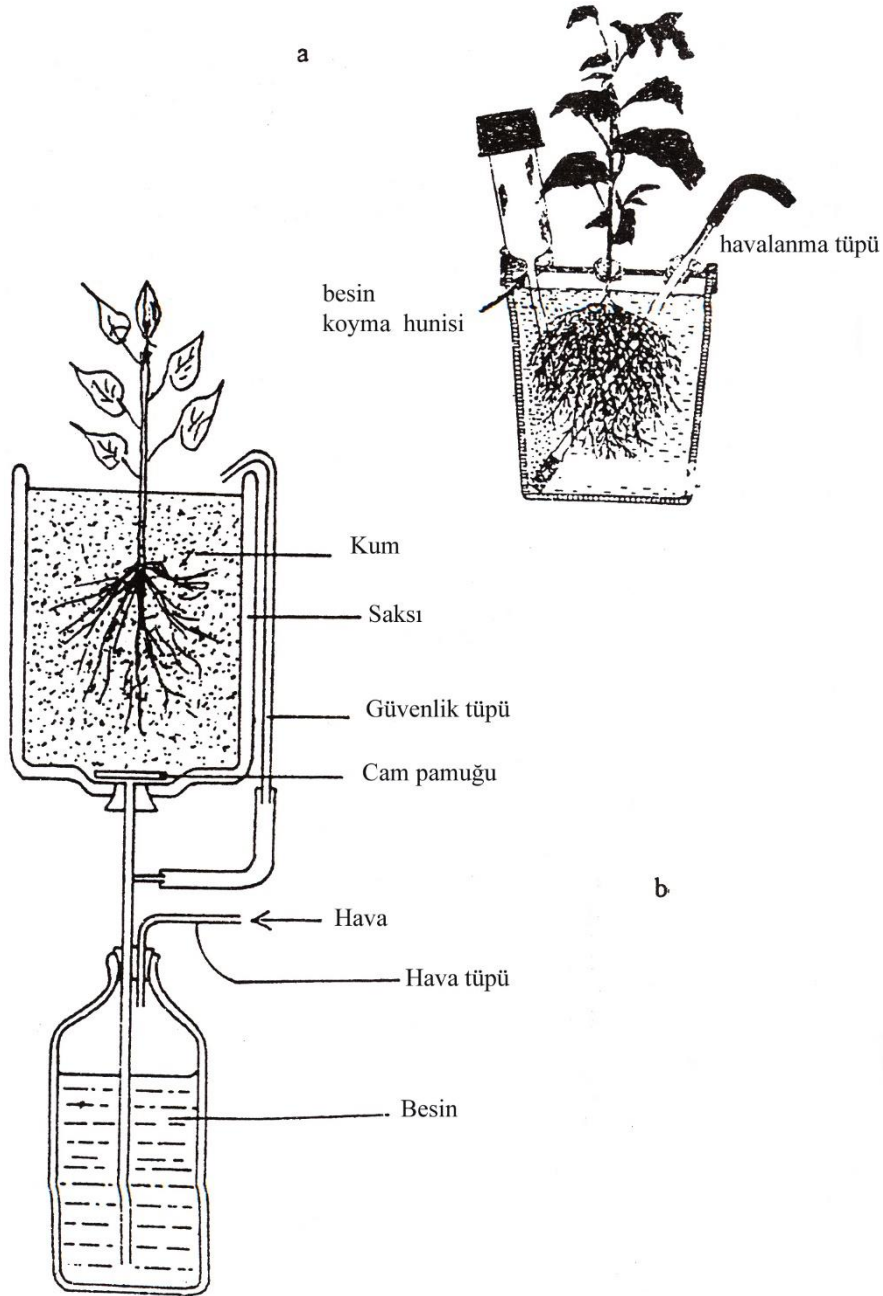
Sodyum esas element olmadığı halde halofit bitkiler için (örneğin; *Atriplex*) ihtiyaç duyulan bir elementtir. Bu bitkiler bol miktarda tuz alarak osmotik basınçlarını artırır ve böylece çorak topraklardan su almaları mümkün olur. Bünyelerindeki fazla tuzu da yapraklarındaki tuz keselerinde biriktirerek dışarı atarlar. C₄ bitkileri için de Na gerekli bir elementtir.

Bitkilerin çoğu için toksik olan selenyum elementi geven (*Astragalus*) bitkilerinde bol miktarda bulunur. Yapılan araştırmalar, fosfora hassas olan bu bitkilerde selenyumun fosfor

fazlalığında görülen fosfor toksisitesini engelleme görevi yaptığı anlaşılmıştır. selenyum böylece bir çeşit panzehir görevi yapmaktadır.

At kuyruğu (*Equisetum*) bitkilerinde ve silisli su yosunlarının kabuklarında bol miktarda silisyum elementi bulunur. Buğday gibi başka bitkilerdede az miktarda silisyum vardır. Bazı bitkilerde bu elementin Fe ve Mn toksisitesini azaltıcı etkiye sahip olduğu anlaşılmıştır.

Bazı su yosunlarında B₁₂ vitamini sentezi için ve azot bakterilerinde azot fiksasyonu için kobalt elementine ihtiyaç olduğu bilinmektedir. Yine bazı bitkilerde titanyum elementi tesbit edilmiş ve bu bitkiler için bu elementin gerekli olduğu anlaşılmıştır.



Şekil 2.1. Su kültürü (a) ve alttan sulamalı kum kültürü (b) (Kacar, 1977).



Şekil 2.2. Tüpte agar besi ortamında embriyodan büyütülmüş bitkicikler.

Bununla beraber, kurşun, civa ve gümüş gibi ağır metal elementleri bitkiler için kuvvetli toksik elementlerdir. Tungsten, germanyum ve alüminyum elementleri de bitkilerin çoğu için toksiktirler. Cu, Zn, Mn, Mo gibi mikroelementler bitkilerde az miktarda bulunmalıdır. Bunların fazlası toksik etki gösterir. Ancak bazı bitkiler bu toksisiteye toleranslı olduklarından zarar görmezler. Mesela bakırca zengin topraklarda bazı bitkiler bakırı fazla miktarda aldıkları halde zarar görmezlerken bu bitkileri yiyen hayvanlarda hemoliz gibi kan hastalıkları görülmüştür. Molibden zengin topraklarda yetişen bazı otlarda Mo miktarı 100 ppm civarında olduğunda bu otları yiyen hayvanlarda ishal görülmüştür.

2.4. BİTKİLERDE MİNERAL MADDE (İYON) ALINIMI

Bitkiler hayatları boyunca topraktan su yanında suda çözünmüş maddeleri de almak zorundadır. Bitki kökleri topraktaki mineralleri ancak iyonlar halinde alabilirler. Bu yüzden mineral alınımına iyon alınımı da denebilir. Bitkilerde iyon alınımı su alınımı kadar basit olmayıp daha karmaşık ve izahı zor olaylardan oluşur. İyon alınımı bazı prensiplerin ışığında izah edilmektedir. Bunları önce passif ve aktif iyon alım mekanizmaları olarak ikiye ayırabiliriz.

2.4.1. Passif İyon Alınımı

Herhangi bir metabolik olaya bağlı olmaksızın ve enerji kullanılmadan sadece diffüzyon gibi olaylarla gerçekleşen iyon alınımıdır. Bir bitki düşük iyon yoğunluğuna sahip bir ortamdan alınıp daha yüksek iyon yoğunluğuna sahip bir ortama konulduğunda başlangıçta hızlı daha sonra ise yavaşlayan bir iyon alınımı olur. Başlangıçtaki hızlı iyon alınımının passif, daha sonraki yavaş iyon alınımının ise aktif yolla olduğu tesbit edilmiştir. Buna göre passif iyon alınımında bir iyon yoğunluğu tedrici söz konusudur. Yani iyonlar çok yoğun oldukları ortamdan az yoğun oldukları ortama doğru diffüzyonla geçerler. Aktif iyon alınımında enerji kullanıldığı için böyle bir tedrici farkına ihtiyaç göstermez.

Araştırmalar iyonların sadece iyon yoğunluk tedricine bağlı olarak meydana gelmediğini çünkü bazen bitkideki iyon yoğunluğunun dış ortamdan fazla olması halinde bile passif iyon alınımının devam ettiği görülmüştür. Bu bakımdan passif iyon alınımı bazı prensiplerin ışığında çeşitli şekillerde izah edilmektedir.

1. Kitle akımı: Bitkide transpirasyon hızlandığında beliren bir iyon alınımıdır. Transpirasyonun etkisiyle köklerden su alınımı artmakta ve buna bağlı olarak topraktaki iyonlar kitle halinde suyla birlikte sürüklenerek köklerden içeri girmektedir. Bununla beraber olayda transpirasyonun etkisinin direkt mi dolaylı mı olduğu hususu aydınlatılmış değildir. Bazı araştırmacılar transpirasyonun etkisiyle ksilemdeki tuzların yukarıya çekildiğini dolayısıyla ksilemde tuz konsantrasyonunun azalması sebebiyle köklerin iyon alma kapasitesinin arttığını belirtmektedirler.

2. İyon alışverişi: Bu prensibe göre, iyon alışveriş dengesi ancak hücre fazla aldığı iyonun yerine kendi iyonlarından aynı miktarda dışarı vermekle sağlanabilir. Mesela, bir bitkiye amonyum sülfat $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ verildiğinde NH_4^+ katyonları içeriye alınırken buna mukabil aynı miktarda hidrojen iyonu H^+ dışarıya verilir ve dış ortam asitleşir. Buna **fizyolojik asitleşme** adı verilir. Eğer bitkiye potasyum nitrat KNO_3 verilirse NO_3^- anyonu içeri alınır buna mukabil hidroksil iyonları (OH^-) dışarıya verilir ve dış ortam bazikleşir. Buna da **fizyolojik bazlaşma** denir.

3. Donan dengesi: İyon alışverişinin farklı bir açıdan izahı olan bu prensip iyonların elektrik yükleriyle ilgilidir. Hareket yeteneği fazla olan küçük iyonlar hücre zarının her iki tarafına kolayca geçebilirler. Ancak bunlardan bir kısmı kendi yüklerine zıt olan ve zarı geçemeyen büyük iyonlar tarafından tutulurlar. Bunun sonucu zarın bir tarafında zarı geçemeyen büyük iyonlarla bunlara bağlı küçük iyonlar ve diğer tarafta da hareketli küçük iyonlar bulunacak şekilde bir iyon dengesi tesis edilir. Buna bu görüşü ileri süren araştırmacının ismine izafeten Donan dengesi adı verilmiştir. Bu denge aşağıdaki eşitlikle ifade edilir:

$$\frac{\text{İçteki pozitif iyon konsantrasyonu}}{\text{Dıştaki pozitif iyon konsantrasyonu}} = \frac{\text{Dıştaki negatif iyon konsantrasyonu}}{\text{İçteki negatif iyon konsantrasyonu}}$$

Mesela bir hücrede 6 tane zarı geçemeyen anyona 6 potasyum iyonu bağlı olsun. Bu hücreyi KCl çözeltisine koyduğumuzda içte ve dışta iyon dağılımı değişecektir. Bu değişim Donnan dengesiyle şöyle açıklanır. Dışarıda da 6 KCl bulunduğunu farzederek yukarıdaki eşitliğe göre hücreye 2 potasyum ve 2 klor iyonu alındığında Donnan dengesi sağlanmış olur.

$$\frac{\text{İçteki K}^+ (8)}{\text{Dıştaki K}^+ (4)} = \frac{\text{Dıştaki Cl}^- (4)}{\text{İçteki Cl}^- (2)}$$

Buna göre yukarıdaki eşitliği sadeleştirdiğimizde $2 = 2$ sonucu ortaya çıkar.

4. İyon birikimi: Bitkide bir iyonun, bitkinin bulunduğu ortamdakinden çok daha fazla yoğunlukta bulunması yani birikmesi bazen görülebilir. Bu durum bazı bitkilerde bariz bir şekilde görülür. Mesela; alglerde K^+ deniz suyundakinden yüzlerce kat daha fazla olabilmektedir. İyonların bu şekilde birikmesi çeşitli yollarla izah edilir. Alınan iyonlar çeşitli moleküllere adsorbe olarak tutunmakta veya çözünmeyen maddelerle birleşerek çökelmekte ya da kristalleşebilmektedirler. Böylece nötralize olan iyonlar hücrelere toksik olmadıklarından daha fazla alınabilmektedir.

5. İyon antagonizması: Farklı değerliğe sahip iyonların bitki tarafından alınmasında iyonların birbirine zıt etki göstermeleri olayına **iyon antagonizması** denir. Bir değerlikli iyonlar (Na^+ , K^+ gibi) hücrelerde iyon olarak fazla miktarda bulunmaları halinde toksik etki gösterirler. Mesela; bazı enzimleri inhibe ederler, hücre bölünmesini yavaşlatırlar. Bu durum ortamda tek tip tuz bulunması halinde meydana gelir. Buna karşın ortama az miktarda çok değerlikli iyonlar (Ca^{++} , Mg^{++} gibi) ilave edildiğinde bu iyonlar hücre zarının kolloidal yapısında değişikliğe sebep olarak bir değerlikli iyonlara karşı zarın geçirgenliğini azaltırlar. Bu durum böylece bitkileri toksik etkiden koruyan bir mekanizmadır. Bir iyonun antagonistik etki göstermesi için çok az miktarda bulunması yeterlidir. Fazla olması halinde karşıt iyonun alınımını tamamen engelliyebileceği için bitkide o iyonun eksikliğine sebep olur. Buğdayda yapılan bir araştırmada 0,12 m NaCl bulunan bir ortamda toksik etki görülürken ortama 0,0012 m CaCl ilave edilmesi toksik etkinin giderilmesi için yeterli olmuştur.

6. Membran (zar) potansiyeli: Biyolojik zarlarda iç ve dış yüzeyleri arasında bir elektrik potansiyel farkı bulunur. Genellikle iç taraf dışa göre daha elektronegatifdir. Zarın bir tarafında zardan geçemeyen iyonların bulunması veya anyon ve katyonların zarın iki tarafında eşit olmıyan bir dağılım göstermeleri zar potansiyeline sebep olur. Bu durum geçici olup zar potansiyelinin etkisiyle iki taraf arasında iyon dengesi kurulmak üzere tekrar iyon geçişi olur. Kloroplast ve mitokondrinin iç zarlarında fotosentez ve solunum sırasında H^+ iyonlarının geçişi de zar potansiyeli sebebiyle ve muhtemelen **kolaylaştırılmış diffüzyon** yoluyla meydana gelmektedir.

2.4.2. Aktif İyon Alınımı

Yapılan araştırmalarda bitkilerde iyon alınımının ortamdaki oksijen konsantrasyonuna paralel olarak artış gösterdiği belirlenmiştir. Artan oksijen yoğunluğu belirli bir düzeye kadar köklerden iyon alınımını artırmaktadır. Araştırmacılar bundan hareketle iyon alınımının sadece pasif yolla değil aktif yolla yani enerji kullanılarak da olabileceğini buldular. Çünkü ortamdaki oksijen kök hücrelerinde solunumda kullanılarak enerji (ATP) elde edilmektedir. Nitekim kökte solunum hızı ile iyon alınımı arasında paralellik olduğu çeşitli deneylerle gösterilmiştir. İyonların aktif yolla da alındığı bugün bilinmekle beraber bu alınının mekanizması tam olarak aydınlatılmamıştır. Bu hususta çeşitli görüşler ileri sürülmüştür.

1 mol ATP'nin hidroliziyle 7,4 Kkal enerji açığa çıkmaktadır. Bu enerji bir veya birkaç iyonun zardan geçmesi için yeterlidir. İyonların zarlardaki elektron taşınım sisteminden elde edilen enerjiyle taşındığı ileri sürülmektedir. Bu görüş ilk olarak İsveçli fizyolog Lundegardh tarafından ileri sürülmüştü fakat olayı tam olarak açıklayamıyordu. Daha sonra Mitchell tarafından sunulan ATP sentez teorisi (kemiosmotik teori) olaya daha fazla açıklık getirmektedir.

İyonların taşınması için esas olarak iki şeye ihtiyaç vardır.

1. Taşıyıcı Protein (muhtemelen ATPaz enzimi)
2. Enerji (ATP)

Zarın dış yüzeyinde her iyon kendi taşıyıcısı ile birleşerek bir kompleks yapar. Oluşan taşıyıcı-iyon kompleksi zarın iç yüzeyine hareket eder. Burada kompleks parçalanır ve serbest kalan iyon iç boşluğa bırakılır. Taşıyıcı molekül tekrar zarın dış yüzeyine döner.

İyon-taşıyıcı kompleksinin hareket mekanizması hususunda çeşitli görüşler vardır.

1. Taşıyıcı, bir iyonla birleştiği zaman lipidlerde çözünebilir bir kompleks oluşturur ve bu kompleks zarın lipoprotein kısmından diffüzyon ile geçerek iyonu içeri bırakır.
2. Kompleks, zar içinde yarım rotasyon hareketi yaparak iyonu iç kısma bırakır ve yine yarım rotasyon hareketiyle başka bir iyon almak üzere zarın dış yüzeyine döner.
3. Taşıyıcı, zar yüzeyine yapışıcı bir madde olabilir ve zardaki porlardan kayma hareketiyle içeri geçebilir. Hücre zarlarında varlığı bilinen fosfatitlerle iyon taşınımı bu görüşü desteklemektedir.
4. Eğer taşıyıcı kasılabilen bir proteinse bunun uzayıp iyonu içeri aktarması ve kasılıp tekrar uzaması suretiyle zar boyunca iyonları aktarmaları mümkündür.

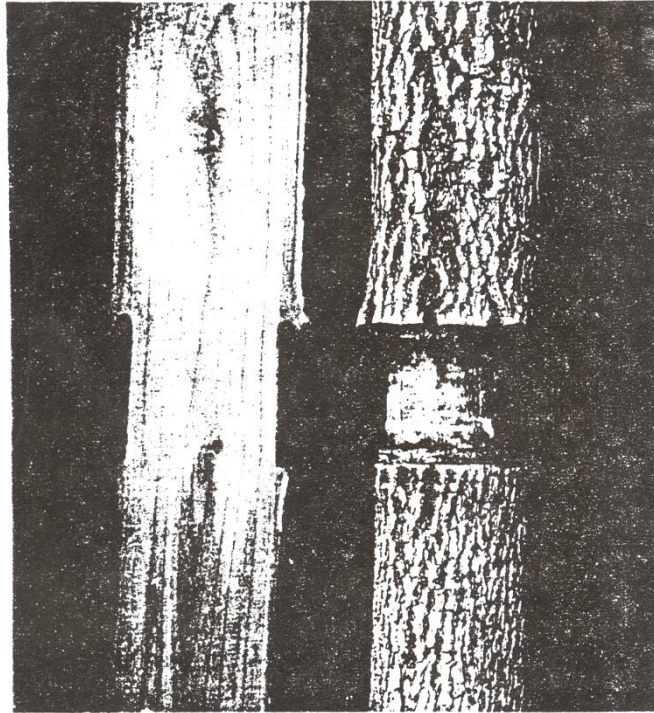
2.5. BİTKİLERDE ORGANİK MADDE TAŞINIMI

Bitkide fotosentez sonucu sentezlenen organik maddelerin bitkinin diğer kısımlarına hangi yolla ve nasıl taşındığı araştırılmış ve floemdeki kalburlu borularla taşındığı anlaşılmıştır. Bu hususta yapılan ilk deney **halkalama deneyidir**. Bir bitki gövdesinden floemin bulunduğu kabuk kısmı soyularak halka şeklinde çıkarılmıştır. Bir süre sonra soyulan kısmın yukarısı şişkinleşerek kalınlaşmış alt kısmı ise gelişmemiştir (**Şekil 2.3**). Bu durum organik maddelerin floemde taşındığını göstermiştir. Benzer şekilde gövdenin halka şeklinde bir bölgesine sıcak

su buharı püskürtülerek kabuk kısmı öldürüldüğünde yine yukarı kısmın kalınlaştığı alt kısmın gelişmediği görülmüştür. Bir başka deneyde ise bitkiye radyoaktif CO_2 vererek fotosentez yaptırılmış ve bir süre sonra floem ve diğer dokular analiz edildiğinde radyoaktif işaretli organik maddelerin hemen tamamı floemde tesbit edilmiştir.

Floemde hangi tip organik maddelerin daha çok taşındığı araştırılmış bunun için **Afid** denilen yaprak böcekleri kullanılmıştır. Aphidler floemdeki sıvıyı emerek beslenirler. Böcek emici ağzıyla sıvıyı emerken hemen ağız kısmı jilette kesilip içindeki sıvı dışarı akıtılır ve sıvı analiz edildiğinde şekerlerden en fazla sakkaroz rastlanmıştır. Heksoz şekerlerin çok az miktarda olduğu görülmüştür. Azotlu maddelerden en fazla amidler ve amino asitlere rastlanmıştır.

Bu deneylerde organik maddelerin yukarıdan aşağıya doğru floemde taşındığı anlaşılmıştır. Ancak organik maddeler sadece yukarıdan aşağıya değil aynı zamanda aşağıdan yukarıya ve yanal olarak da taşınabilmektedir. Yukarıdan aşağıya taşınım yapraklardan depo organlarına (Kök, gövde, meyva, yumru, rizom vs.) doğru iken aşağıdan yukarıya taşınım genellikle ilkbahar başlangıcında yaprakların teşekkülü sırasında depo organlarından yaprak ve tomurcuklara doğru olmaktadır. Yanal taşınım ise gövde içinde floemden öz ışınları veya başka hücrelerle korteks dokusuna doğru olmaktadır. Şu halde organik maddeler, sentezlendikleri yerden (kaynak) kullanılacakları yere veya depolanacakları yere yukarıdan aşağıya veya depolandıkları yerden kullanılacakları yere aşağıdan yukarı taşınmaktadırlar. Başlangıçta gelişmekte olan genç yapraklar yaşlı yapraklardan maddeleri çeken bir depo durumunda iken büyüklüklerinin 1/3'üne eriştiklerinde artık kaynak durumuna geçerler. Çünkü yeterli fotosentez kapasitesine ulaşmışlardır.



Şekil 2.3. Bir ağaçta halkalama deneyi.

Organik maddelerin floemde taşınım hızları da araştırılmış ve bitki türüne göre çok değişmekle birlikte şekerlerin amino asitlerden daha hızlı taşındıkları görülmüştür **Tablo 2.3'**de sakkarozun taşınım hızı çeşitli bitkilerde karşılaştırılabilir.

Kalburlu boruların esasında tam bir boru şeklinde olmayışları yani kalburlu plakların mevcudiyeti organik madde taşınımının sadece pasif yolla değil aynı zamanda aktif transportla

da olduğunu düşündürmüştür. Nitekim bitki gövdesinde belirli bir kısım solunum zehirleriyle muamele edildiğinde organik madde taşınımı büyük oranda azalmıştır.

Tablo 2.3. Çeşitli bitkilerde sakkarozun taşınım hızı.

Bitki	Taşınım Hızı (cm / saat)
Şeker Pancarı	85-100
Söğüt	100
Şeker kamışı	270
Kabak	50
Soya fasulyesi	100

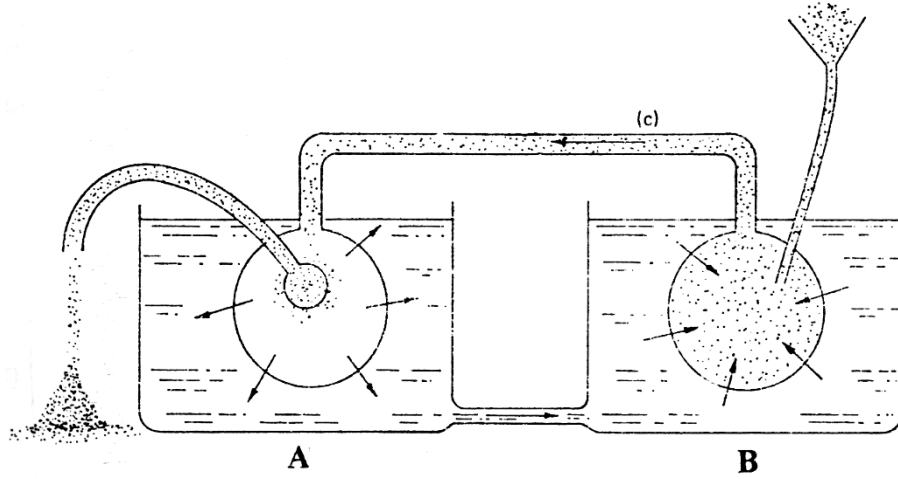
2.5.1. Floemde Organik Madde Taşınım Mekanizmaları

a. Pasif Taşınım: Bu konuda iki görüş vardır.

1. Kitle Akımı: Bu görüşe göre organik maddelerin sentezlendiği doku ile taşınacağı doku arasındaki osmotik basınç farkı sebebiyle organik maddeler osmotik basıncın yüksek olduğu yerden düşük olduğu dokuya doğru kalburlu borularla taşınır. Bunu bir model üzerinde şöyle gösterebiliriz (**Şekil 2.4**).

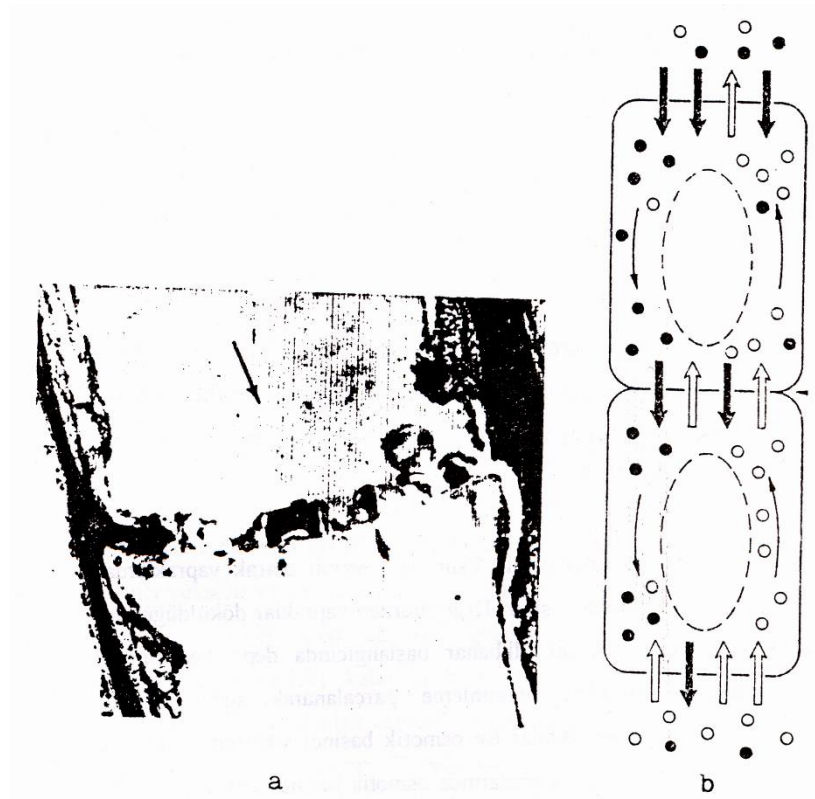
Yukarıdaki modelde A ve B osmometreleri boruyla birbirine bağlanmış ve saf su içerisine konulmuştur. B hücresine çok yoğun şeker çözeltisi (OB yüksek), A hücresine de az yoğun şeker çözeltisi (OB düşük) konulduğunda B hücresi hızla su alacaktır ve turgoru artacaktır. İçeri giren su moleküllerinin yaptığı turgor basıncının etkisiyle B deki şeker A ya hareket edecektir. Benzer şekilde bu modeli bitkiye uyguladığımızda, mesela yapraklar B osmometresi kökler de A osmometresi olsun. Yapraklarda fotosentezle devamlı şekerler sentezlediğinden yaprak hücrelerinin osmotik basıncı yükselir ve su alarak turgor durumu artar turgor basıncının etkisiyle şekerler ve diğer hücre zarından geçebilen küçük moleküller mezofil hücresinden floemdeki kalburlu boru hücresine geçerler ve yukarıdan aşağıya doğru mevcut olan osmotik basınç basamaklanması yardımıyla kök hücrelerine kadar taşınırlar. Burada kalburlu borular modeldeki A ve B osmometrelerini birleştiren boru gibi görev yapar.

Organik maddeler depo organlarına taşındıktan sonra burada suda çözünmeyen formlarda (nişasta, protein vs.) depolanır. Bu yüzden depo organlarının osmotik basıncı düşük kalır ve devamlı olarak yapraklardan depo yerlerine doğru madde taşınır. Kışa girerken yapraklar döküldüğünden madde taşınımı durur. Ancak ilkbahar başlangıcında depo yerlerindeki organik maddeler hidrolitik enzimlerce parçalanarak suda çözünen formlarına dönüştürülürler. Bunlar ise osmotik basıncı artırır. Yapraklar bulunmadığından bitkinin üst kısımlarında osmotik basınç daha düşüktür bu durumda organik maddeler aşağıdan yukarıya doğru taşınırlar. Yaprakların ve çiçeklerin teşekkülünde ve apikal büyümede kullanılırlar. Kitle akımı ile taşınım, enerji gerektirmediğinden pasif bir taşınımdır.



Şekil 2.4. Kitle akımı hipotezini açıklayan çift osmometre modeli. Şeker çözeltisi konulan osmometre kesesi (B), şekerin diffüzyonla (C) borusundan geçerek geldiği diğer osmometre kesesi (A) (Bidvell, 1979).

2. Protoplazmik Akım: Hücrelerde rotasyon ve sirkülasyon hareketleri diye adlandırılan protoplazmik hareketler eskiden beri bilinmektedir. Sitoplazmanın hareketiyle birlikte organik maddeler de hücre içinde sürüklenirken aynı durum komşu kalburlu boru hücresinde de olmaktadır. Bu hareketlerin etkisiyle organik maddeler kalburlu plaklardaki sitoplazmik uzantılarla geçiş yaparlar (**Şekil 2.5**). Yaşlı kalburlu boru elemanlarında bu hareketler ya hiç yok veya çok yavaş olduğundan bu görüş ancak genç kalburlu borulardaki taşınımı açıklayabilir.



Şekil 2.5. Floemdeki bir kalburlu plağın büyütülerek çekilmiş fotoğrafı (a) ve sitoplazmik akım görüşünü açıklayan şekil (b) (●) Aşağıya taşınım, (○) Yukarıya taşınım (Bidvell, 1979).

b) Aktif Transport: Pasif taşınım mümkün olmadığında aktif transport devreye girer. Buna göre organik maddeler, enerji kullanarak kalbur plaklarda bulunan taşıyıcı enzimler vasıtasıyla bir kalburlu boru hücresinden diğerine nakledilir. Bu iş için gerekli enerji her kalburlu hücrenin bitişiğinde bulunan arkadaş hücresinden sağlanır. Arkadaş hücrelerinde mitokondri sayısının fazla olması ve solunum hızının yüksek olması olayla paralellik gösterir.