

BÖLÜM 30

Bitkide Su ve Çözür Maddelerin Hareketi

Akçaağaçtan Şeker Eldesi Baharda havanın ısınması ile birlikte akçaağacın (*Acer saccharum*) kök ve gövdesinde depo edilmiş nişasta, akışkan ve sukroz içeren bitki özüne dönüşerek ksilem ile yaprak tomurcuklarına çıkar. Bitki özü ağacın gövdesine açılan delikten toplanır ve kaynatılarak şurup haline getirilir – 1 litre akçaağaç şurubu üretmek için 40 litre bitki özü gerekir. Yapraklar görünmeye başladığında bitki özünün akışı durur.

BÖLÜM ÖZETİ

Su ve İnorganik Besinlerin Bitki Gövdesindeki Hareketi

Su ve İyonların Kökler Tarafından Absorpsiyonu

Asimilat Taşınımı: Maddelerin Floemdeki Hareketi

Bitkiler hem organik ve inorganik maddeleri, hem de suyu gövdelerinde taşırlar. Söz konusu taşıma kapasitesi, bitki bileşenlerinin temel yapı ve işlevlerinde ve aynı zamanda gelişimlerinde ve genel görünümünün oluşmasında kritik öneme sahiptir. Bitkide uzun mesafeli taşınmada görev alan dokular ksilem ve floemdir. Bölüm 23'ten 25'e kadar anlatıldığı üzere, bu dokuların her ikisi de, bitkinin her yerine nüfuz etmiş boşluksuz bir veziküler sistem oluşturur. Ksilem ve floem, hem yapısal hem de işlevsel bakımdan birbirleri ile yakından ilişkilidir. Çoğu zaman, ksilemin suyu ileten, floemin ise gıdaları ileten doku olduğunu düşünsek de, bunların işlevleri örtüşür. Örneğin floem bitki içinde büyük hacimlerde su taşır. Aslında floem, bir çok bitki türünün gelişmekte olan meyvesinde olduğu gibi, henüz gelişmekte olan çoğu bitki bölümü için suyun temel kaynağıdır. Buna ek olarak maddeler floemden ksileme taşınır ve bitki içinde yeniden dolaştırılır.

Bitkilerdeki “dolaşımın” ilk araştırmacıları, hayvanlardaki kan dolaşım yollarının ve pompalama mekanizmalarının bir benzerini arayan onyedinci yüzyıl hekimleridir. Onsekizinci yüzyılda ksilemde su ve çözünmüş minerallerin taşınmasının anlaşılmasına yönelik önemli atılımlar yapılmıştır. Ondokuzuncu yüzyılın sonunda, uzun boylu bitkilerde suyun taşınması konusunda, mantıklı bir mekanizma ortaya atılmıştır. Ancak gıda-taşıyıcı doku olarak floem'in geniş çapta kabul görmesi, 1920'ler ve 1930'lardan önce olmamıştır. O günden bu güne floem taşınmasının anlaşılması konusunda uzun bir yol kat edilmiştir.

KONTROL NOKTALARI

Bu bölümü okuduktan sonra aşağıdakilere yanıt verebilir durumda olacaksınız:

1. Terleme nedir ve neden “kaçınılmaz bela” olarak anılır?
2. Stomatanın açılıp kapanmasında turgorun rolünü ve bekçi hücre duvarlarındaki selüloz mikrofibrillerin konumlarının rolünü anlatınız.

3. Suyun uzun boylu ağaçların tepesine hareketi, kohezyon-gerilim teorisi ile nasıl izah edilir?
4. Şekerlerin üretici dokulardan kullanıcı dokulara hareketi, ozmotik olarak oluşturulan basınç-akış mekanizması ile nasıl izah edilir?
5. Apoplastik ve simplastik floem yükleyici bitkiler, hangi mekanizma ile şekerleri kalburlu boru-arkadaş hücre kompleksine taşırlar?

Su ve İnorganik Besinlerin Bitki Gövdesinde Taşınması

Bitkiler Terleme Yoluyla Büyük Miktarda Su Kaybeder

İngiliz bir hekimi olan Stephen Hales onsekizinci yüzyılın başlarında bitkilerin hayvanlardan çok daha fazla miktarlarda su alabileceğine dikkat çekmiştir. Bir insanın 24 saatte alıp verdiği suyun bir ayçiçeği bitkisince 17 katının alınıp verildiğini hesaplamıştır (Figür 30-1). Gerçekten de herhangi bir bitkinin absorbe ettiği toplam su miktarı oldukça fazladır – benzer ağırlıktaki herhangi bir hayvanın tükettiğinden çok daha fazladır. Hayvanlar daha az su kullanır çünkü suyun büyük bölümü vücutlarında kan plazması ve diğer akışkanlar şeklinde defalarca döndürülür. Bitkilerde kökler tarafından alınan suyun yaklaşık olarak yüzde 99'u su buharı olarak havaya bırakılır. Tablo 30-1 bazı üretim bitkilerinin tek bir üretim mevsiminde bıraktıkları su miktarlarını göstermektedir. Ancak, bu su miktarları, Kuzey Karolayna'nın güney batısındaki yaprağını döken ormanlarda büyüyen tek bir ağacın bir günde kaybettiği su miktarı ile karşılaştırıldığında – 200 ila 400 litre (50 ila 100 galon) – sönük kalır. Bitkilerden su buharının kaybolması terleme olarak bilinir ve gövdenin toprak üstündeki tüm bölümlerini içerse de, terlemenin en önemli organı yapraklardır.

Bitkiler terleme için neden bu denli su kaybeder? Bu sorunun yanıtı, yaprakların başlıca işlevi olan ve bitkinin tüm gövdesi için gereken besinin kaynağı olan fotosentezin ihtiyaçları göz önünde bulundurularak verilebilir. Fotosentez için gerekli olan enerji güneş ışığından gelir. Bu nedenle bitkiler maksimum fotosentez için – aynı zamanda geniş terleme yüzeyine neden olan - maksimum yüzey alanına sahip olmalıdır. Ancak güneş ışığı fotosentezin gereksinimlerinden sadece biridir; kloroplastların karbon dioksit de ihtiyacı vardır. Çoğu zaman, gerekli olan karbon dioksit, bitkiyi çevreleyen havada yeterince bulunur. Ancak karbon dioksitin difüzyon ile bitki hücresine girebilmesi için çözeltiliye geçmesi gerekir, çünkü plazma membranı karbon dioksitin gaz formuna neredeyse geçirimsizdir. Bu nedenden dolayı gazın, nemli bir hücre yüzeyi ile kontak halinde olması gerekir – ancak su bir taraftan doygun olmayan havaya maruz kalır ve buharlaşma oluşur. Başka bir deyiş ile fotosentez için karbon dioksit alımı ve terleme yoluyla suyun kayıp edilmesi, yeşil bitkinin yaşamında kaçınılmaz şekilde birbirine bağlı durumdadır.

30-1 Hale'nin ayçiçeği 1700'lerin başında Stephen Hale'nin bitki gövdesi boyunca suyun hareketini incelediği deneydeki ayçiçeği bitkisinin diyagramı. Hales bitkilerce alınan suyun büyük bölümünün terleme yoluyla kaybedildiğini bulmuştur.

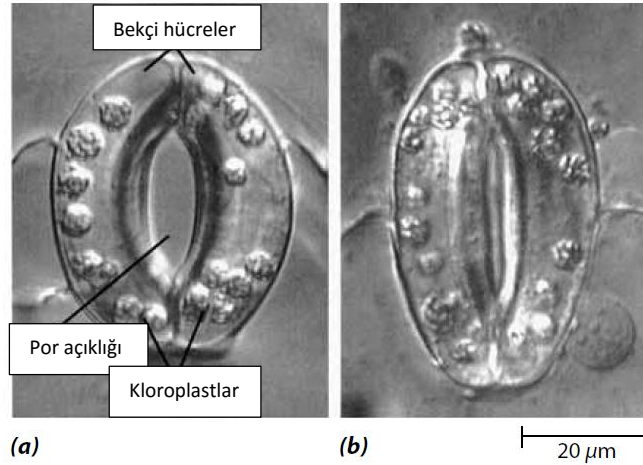
Tablo 30-1 Bir Bitkiden Bir Üretim Mevsiminde Terleme Yolu ile Oluşan Su Kaybı

Bitki	Su Kaybı (litre)
Börülce (<i>Vigna sinensis</i>)	49
Patates (<i>Solanum tuberosum</i>)	95
Buğday (<i>Triticum aestivum</i>)	95
Domates (<i>Solanum lycopersicum</i>)	125
Mısır (<i>Zea mays</i>)	206

Su Buharı Yapraktan Atmosfere Stomata ile Yayılır

Terleme – zaman zaman “kaçınılmaz bela” olarak da anılır – bitkiye oldukça zarar veren bir durum haline gelebilir. Aşırı terleme (su alımını geçen oranlarda su kaybı) bazı bitkide büyümeyi engellerken bazılarında ise dehidrasyon ile ölüme neden olur. Bitkiler, uzun evrimsel geçmişlerine karşın, hem fotosentez için mutlak gerekli olan karbon dioksitin girişine olanak tanıyan hem de terleme ile su buharı kaybını engelleyen bir yapı oluşturamamıştır. Ancak bir dizi özel adaptasyon mekanizması su kaybını minimize ederken aynı zamanda karbon dioksit alımını da artırır.

Kütikül Su Kaybına Karşı Etkili Bir Bariyerdir Yaprak yüzeyini kaplayan mumsu kütikül tabakası, yüzeyin büyük oranda su ve karbondioksit geçirimsiz olmasına neden olur (sayfa 23). Bu koruyucu dış katmandan sadece terleme yolu ile oldukça az miktarda su kaybı gerçekleşir. Ayrıca gövde üzerinde bulunan lentisellerden de küçük miktarlarda su kaybı olur (bkz. Figür 26-10d ve 26-11). Vasküler bitkilerde terleme yolu ile en fazla su kaybı stomata üzerinden gerçekleşir (Figür 30-2; ayrıca bkz. Figür 23-25, 23-26 ve 25-24). Stomatal terlemenin iki aşaması vardır: (1) suyun hücre duvarı yüzeylerinden buharlaşarak yaprak içinde hücreler arası boşluğa geçişi ve (2) hücreler arası boşlukta bulunan su buharının stomata yolu ile atmosfere difüzyonu (bkz. Figür 30-23).



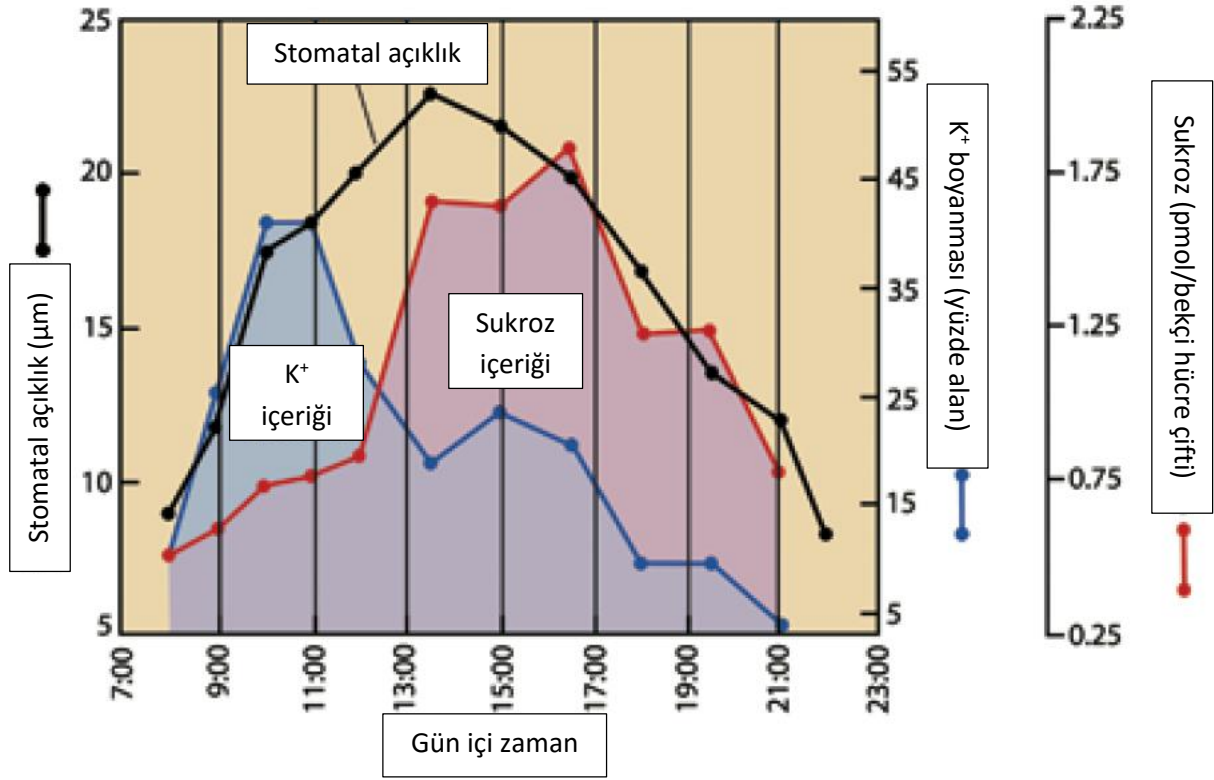
30-2 Stomata (a) Açık ve (b) kapalı durumdaki stomatanın bakla bitkisi (*Vicia faba*) yaprak epiderimisi üzerindeki görünümü. Açık ve kapalı durumdaki bekçi hücrelerin farklı şekline dikkat ediniz. Şekil değişimi daha çok bekçi hücre duvarının yapısı ile ilgilidir.

Stomatanın Açılıp Kapanması Yaprak Yüzeyinden Gerçekleşen Gaz Değişimlerini Kontrol Eder Önceki bölümde anlatıldığı üzere (sayfa 657 ve 658) bekçi hücrelerinin şekil değiştirmesi stomatal porların açılıp kapanmasına neden olur (Figür 30-2). Stomata, primer bitki gövdesinin tüm toprak üstü aksamında yer almakla birlikte, en fazla yapraklarda bulunur. Stomatal yoğunluk – milimetrekaredeki stoma sayısı – fazlaca olabilir ve yaprağın bir bölümünden diğer bölümüne farklılık gösterir. Stomatal yoğunluğun alt ve üst epidermis arasındaki farkını karşılaştıran bazı örnekler: yulaf (*Avena sativa*), 45/50; mısır (*Zea mays*), 108/98; tütün (*Nicotiana tabacum*), 190/50; kara meşe (*Quercus velutina*), 405/0 ve ıhlamur ağacı (*Tilia americana*), 891/0. Stomata, yaprak içerisinde ince duvarlı mezofil hücrelerini çevreleyen bal peteği görünümlü hava boşluklarına doğru açılır. Bu boşluklar toplam yaprak hacminin yüzde 15 ile 40'ını içerir ve mezofil hücrelerinin ıslak yüzeyinden buharlaşan su buharı ile doymuş durumdadır. Stomatal porlar yaprak yüzeyinin sadece yüzde birini oluşturduğu halde bitkinin terleme yolu ile kaybettiği suyun yüzde 90'ından fazlası stomata üzerinden gerçekleşir. Kalan bölüm kütikül üzerinden kaybedilir.

Stomatanın kapanması sadece yapraktan su buharı kaybını engellemekle kalmaz, aynı zamanda yaprağa karbon dioksit girişini de engeller. Ancak bitki solunum sürecinde bir miktar karbon dioksit üretmeye devam eder ve yeterli ışık olduğu sürece, stomatalar kapalı bile olsa, bu karbon dioksit ile düşük düzeyde fotosenteze devam edilebilir.

Stomatal Hareketler Bekçi Hücrelerin Turgor Basıncındaki Değişimlerin Sonucunda Oluşur Bölüm 27'de su stresi sırasında absisik asidin stomatal hareketler üzerine etkisi incelenmiştir. Yeterli düzeyde sulanan bitkilerde stomatal hareketleri kontrol eden dominant sinyal ışıktır. Stomata, sabahları yaprak yüzeyine gelen ışık miktarı arttıkça açılır, ışık miktarı azaldıkça da kapanır. Stomatal açılma bekçi hücrelerine çözünür maddelerin aktif olarak alınması ile gerçekleşir. Çözünür madde birikimi (ve bunun sonucunda bekçi hücrelerde su potansiyelinin düşmesi) suyun bekçi hücrelere ozmotik olarak girişine ve sonuç olarak çevredeki epidermal hücrelerden daha yüksek bir turgor basıncının oluşmasına neden olur. Stomatal kapanma ise bunun tersi yönündeki süreçle gerçekleşir: bekçi hücrelerdeki çözünür madde miktarının azalması ile (ve bunun sonucunda bekçi hücrelerde su potansiyelinin artması) su bekçi hücrelerden dışarı çıkar ve turgor basıncı azalır.

Sonuç olarak, çözünür maddelerin aktif taşınımı ile oluşturulan su potansiyel gradyenti boyunca, pasif ozmotik hareket ile giren ve çıkan su bekçi hücrelerde turgor'un sağlanmasına veya kaybedilmesine neden olur. Bölüm 27'de anlatıldığı üzere bu mekanizmada rol alan temel çözünür madde potasyum iyonudur (K^+). Bekçi hücrelerine K^+ alımı, mavi-ışıkla-aktifleşen plazma membranı H^+ -ATPase ile kontrol edilen proton (H^+) gradiyenti ile sağlanır. Söz konusu K^+ alımına klor iyonlarının (Cl^-) katılımı ile birlikte bekçi hücre kloroplastlarında nişastadan sentezlenen malat²⁻ birikimi eşlik eder.

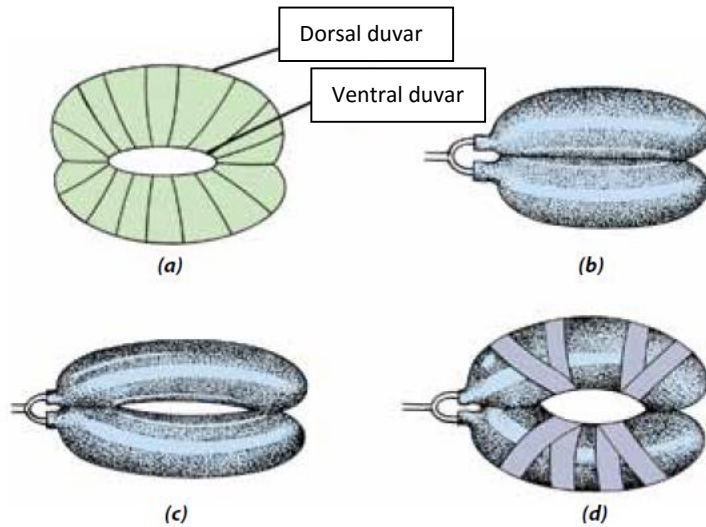


30-3 Stomatal Açılma ve Kapanma Bu grafik bakla bitkisinde bekçi hücrelerin potasyum (K⁺) ve sukroz içeriğine bağlı olarak stomatal por açıklığının gün içerisindeki değişimini göstermektedir. Stomatal açılımda rol alan dominant ozmotikum (veya ozmotik olarak aktif olan çözünen madde) sabahları potasyum iken, öğleden sonra ve akşamüzeri ise değişimden sorumlu olan ozmotikum sukrozdur. (1 pikomol veya pmol, = 10⁻¹² mol)

Bekçi hücre plazma membranı üzerinde lokalize olan **Phototropin**'ler mavi ışığın fotoreseptörüdür. Bir kloroplast karetenoid pigmenti olan zeaksantin de bekçi hücrelerde mavi ışık fotoresepsiyonuna dahil olmaktadır. Bazı araştırmalarda bekçi hücrelerde K⁺'nin yanında sukroz'un da primer ozmotikum (veya ozmotik olarak aktif olan çözünen madde) maddesi olduğu, sabahları açılmanın erken aşamalarında K⁺'nin dominant ozmotikum olduğu ancak öğleden sonra sukrozun bunun yerini aldığı gösterilmiştir (Figür 30-3). Sukroz'un orijini bekçi hücre kloroplastlarında nişastanın hidrolizinden elde edilen glukoz ve früktoza dayanmaktadır. Gün sonundaki stomatal kapanma, sukroz miktarının azalması ile paralellik gösterir. Buna göre stomatal açılma K⁺ alımı ile, stomatal kapanma ise sukroz miktarındaki azalma ile ilişkilidir.

Bekçi Hücre Duvarlarındaki Selüloz Mikrofibrillerin Radyal Oryantasyonu Por Açılımı İçin Gereklidir

Stomatal hareketlerin oluşmasında bekçi hücre duvarlarının yapısı önemli role sahiptir. Bekçi hücre çiftinin genişmesi sırasında iki fiziksel engel hücrelerin eğilmesini ve bu sayede por'un açılmasını sağlar. Bu engellerden ilki bekçi hücre duvarlarındaki selüloz mikrofibrillerin radyal oryantasyonudur (Figür 30-4a). Bu **radyal misellenme** bekçi hücrelerin bir taraftan uzarken diğer taraftan enine genişlemesine engel olur. İkinci engelleme bekçi hücrelerin birbirine bağlandığı uç noktalarda oluşur. Bu ortak duvar stomanın açılıp kapanması sırasında neredeyse sabit kalır. Sonuç olarak bekçi hücrelerde turgor basıncının artması, dış (dorsal) duvarların ortak duvarlara oranla daha fazla dış yönlü hareket etmesini sağlar. Bu sırada radyal misellenme de hareketi por tarafındaki (ventral) duvara iletir ve por açılır. Aşağıda 30-4b'den d'ye kadar olan figürlerde balonlarla yapılan bazı deneylerle stomatal hareketlerde radyal misellenmenin rolü gösterilmektedir.



30-4 Bekçi hücrelerde radyal misellenme (a) Bekçi hücre çiftinde hücre duvarı üzerinde selüloz mikrofibrillerin dizilişini gösteren çizgiler. (b) Radyal misellenmenin stoma açılışına etkisini modellemek üzere kısmen şişirilmiş iki balonun uçlarından yapıştırılması. (c) aynı balonların şişirilerek daha yüksek basınçlı hale getirilmesi. Dar bir açıklık görülebilir durumda. (d) Radyal misellenmenin simülasyonu için bant yapıştırıldıktan sonra tam olarak şişirilmiş balon çifti. Sonuç olarak açıklık oldukça artmıştır.

Karbon Dioksit Konsantrasyonu ve Sıcaklık da Stomatal Hareketleri Etkiler Çoğu türde karbon dioksit konsantrasyonunun artması stomatanın kapanmasına neden olur. Bu tepkinin boyutu türden türe ve bitkinin yaşadığı su stresine bağlı olarak büyük oranda değişim gösterir. Mısır bitkisinde (*Zea mays*) stomata karbon dioksit değişimine saniyeler içerisinde yanıt verir. Karbon dioksit düzeyinin sezinlendiği yer bekçi hücreleridir.

Normal aralıklar dahilinde (10 ila 25°C) sıcaklık değişimi stomatal hareketlere çok az etki yapar, ancak 30 ila 35°C üzerindeki sıcaklıklar kapanmaya neden olur. Bitki karbon dioksit olmayan hava içerisinde tutulduğunda kapanma engellenebilir, bu da sıcaklık değişimlerinin aslında yaprak içi karbondioksit konsantrasyonu etkileyerek çalıştığına işaret etmektedir. Sıcaklığın artması solunumun artmasına ve bununla birlikte hücreler arası karbon dioksit konsantrasyonunun artmasına yol açar ki bu da muhtemelen sıcaklığa bağlı stomatal kapanmanın gerçek nedenidir. Sıcak iklimlerde çoğu bitki gün ortasında stomalarını kapatır. Bunun nedeni karbon dioksitin yaprakta birikmesi ve yapraklarda terleme yoluyla oluşan su kaybının absorpsiyonla alınan sudan daha fazla olması nedeniyle dehidrate olmalarıdır.

Stomata sadece çevresel faktörlere tepki vermez, aynı zamanda bitki tarafından kontrol edilen günlük açılma kapanma ritimleri gösterir - yani bir sirkadyan ritme sahiptir (sayfa 665).

Suksulentlerin bir çoğu – kaktüsler, ananas (*Ananas comosus*) ve kaya kuruğu familyasının üyeleri (*Crassulaceae*) – stomalarını terleme koşullarının en uygunsuz olduğu gece vakti açar (Figür 30-5). Bu tür bitkilere özgü olan crassulacean asit metabolizmasında (CAM) gözlenen karbon akışı C4 bitkilerinden pek farklı değildir (sayfa 145). CAM bitkileri gece stomaları açıkken karbon dioksit alarak bunu organik asitlere çevirir. Gün içerisinde stomaları kapalı durumda iken bu organik asitlerden serbest bırakılan karbon dioksit fotosentezde kullanılır. Bu şekilde, CAM bitkilerinin yaşam ortamındaki yüksek ışık yoğunluğu ve su stresi koşullarında önemli bir avantaj sağlamış olur.

Uzun bir zaman C3 bitkilerinin stomalarını karanlıkta kapatarak terlemenin sifıra indiği kabul edilmiş, ancak sonradan elde edilen kanıtlar çoğu ağaç türü ve çalılıarın karanlıkta stomalarını tamamen kapatmadığına işaret etmiştir. Bazı türlerde, **nöktürnal terleme** (gece terlemesi) olarak anılan yaprakların gece su kaybı, günlük su kullanımın önemli bir bölümünü oluşturur. Örneğin besince fakir Brezilya cerradolarında (savanlarında), toplam günlük terlemenin %28 veya daha fazlasını nöktürnal su kaybı oluşturabilir. Nöktürnal terleme sayesinde – gündüzden daha az buharlaşma olan zamanlarda, artan stoma açıklığı ve buna bağlı buharlaşma ile - besin alımının arttırıldığı sanılmaktadır.



(a)



(b)

30-5 CAM bitkileri (a) Crassulacean asit metabolizmasına (CAM) ilk olarak burada görülen *Sedum* (*Crassulaceae* familyası) benzeri kaya koruklarında rastlanmıştır. **(b)** CAM, su ve sıcaklık stresinin hüküm sürdüğü bölgelerde yetişen bitkilere özgüdür. Burada görülen beavertail kaktüsü (*Opuntia basilaris*) Kaliforniyadaki Joshua Tree Ulusal Parkında fotoğraflanmıştır.

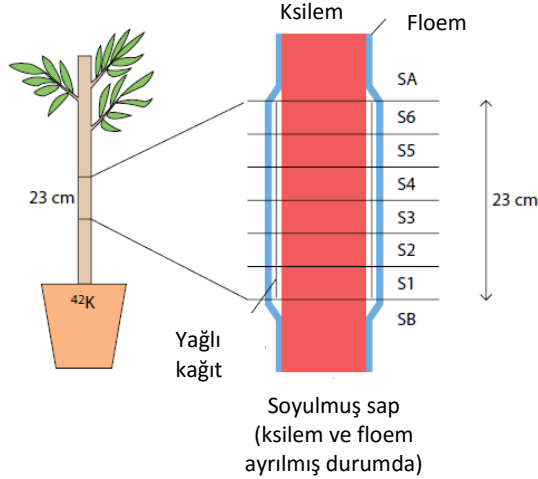
Çevresel Faktörler Terleme Miktarına Etki Yapar Stomatal açılma ve kapanma terleme miktarına etki yapan en önemli bitkisel faktörler olsa da, çevrede ve bitkinin kendisinde bulunan diğer bazı faktörlerde terleme üzerinde etkilidir. Bunlar arasında en önemlisi sıcaklıktır. Sıcaklığın her 10°C artışıyla suyun buharlaşması da iki kat artar. Ancak buharlaşma yaprak yüzeyini soğuttuğu için, yüzey sıcaklığı, bunu çevreleyen havanınki kadar hızlı yükselmez. Önceden belirtildiği üzere 30° ila 35°C üzerinde stomalar kapanır.

Ortamın nem düzeyi de önemlidir. Çünkü terleme miktarı buhar basıncında oluşan farklılık ile orantılıdır. Söz konusu buhar basınç farkı, yaprak yüzeyi ile hücreler arası boşluk arasındaki farktır. Su kaybı, su buharı ile doymuş olan hava koşullarında çok daha yavaş olur. Nem oranının genellikle yüksek olduğu gölgelik ormanlarda büyüyen bitkilerin yaprakları oldukça geniştir, çünkü bu bitkilerin temel sorunu su kaybı değil, yeterince ışık almamadır. Buna karşın, otlak ve benzeri açık alanlarda yetişen bitkiler ise karakteristik olarak stomaları derinde, kalın kütikula tabakalı ve küçük yüzey alanına sahip dar yapraklara sahiptir. Çayır bitkileri kullanabildikleri kadar ışığı alırlar, ancak sürekli olarak çevredeki havanın düşük nem içeriğinden ötürü aşırı su kaybı tehlikesi altındadır.

Hava akımları da terleme miktarına etki yapar. Sıcak bir günde gelen esinti teninizin serinlemesine neden olur çünkü teninizin yakında birikmiş olan su buharını uzaklaştırarak suyun vücudunuzdan buharlaşmasını hızlandırır. Buna benzer şekilde rüzgarlar da yaprak yüzeyindeki su buharını uzaklaştırarak buhar basınç farkına etki yapar. Bazen havanın çok nemli olduğu durumlarda rüzgar yaprağı soğutarak terlemeyi azaltabilir. Kuru rüzgarlar ise buharlaşmanın ve buna bağlı olarak terlemenin artmasına neden olur.

Su Ksilem Kanallarında ve Trakeidlerde Taşınır

Su bitkiye köklerden girer ve yapraklardan dışarıya verilir. Peki su nasıl bir yerden diğerine gider, hem de uzun dikey mesafeler boyunca? Bu soru nesiller boyunca botanikçileri oldukça meraklandırmıştır. Suyun yükselirken izlediği yol oldukça net bir şekilde bilinmektedir. Kesilen bir bitki sapı, içerisinde zararsız bir boya olan suya daldırılarak (sapın su içerisinde kesilmesi önerilir, bu şekilde ksilemin iletim elemanlarına hava girişi engellenmiş olur) sıvının yapraklara ulaştığı yol izlenebilir. Boya ksilemin iletim elemanlarını net bir şekilde ortaya çıkartır. Radyoaktif izotopların kullanıldığı deneylerde de suyun gerçekten ksilem kanalları (veya trakeidlerin) içerisinde hareket ettiği doğrulanmıştır. Figür 30-6'da anlatılan deneyde ksilem ve floem birbirinden ayrılmaya çalışılmıştır. Bu ayrımın yapılmadığı önceki deneylerde ise belirsiz sonuçlara ulaşılmıştır, çünkü ksilem'den floem'e doğru önemli miktarda yatay yönlü hareket söz konusudur. Deneyde görüldüğü üzere, söz konusu yatay hareketin su ve minerallerin topraktan yaprağa taşınmasında bir önemi bulunmamaktadır.



Sap segmenti	Ksilemde ⁴² K (ppm)	Floemde ⁴² K (ppm)
Üst bölge	SA	53
	S6	11.6
Orta bölge	S5	0.9
	S4	0.7
	S3	0.3
	S2	0.3
Alt bölge	S1	20
	SB	84

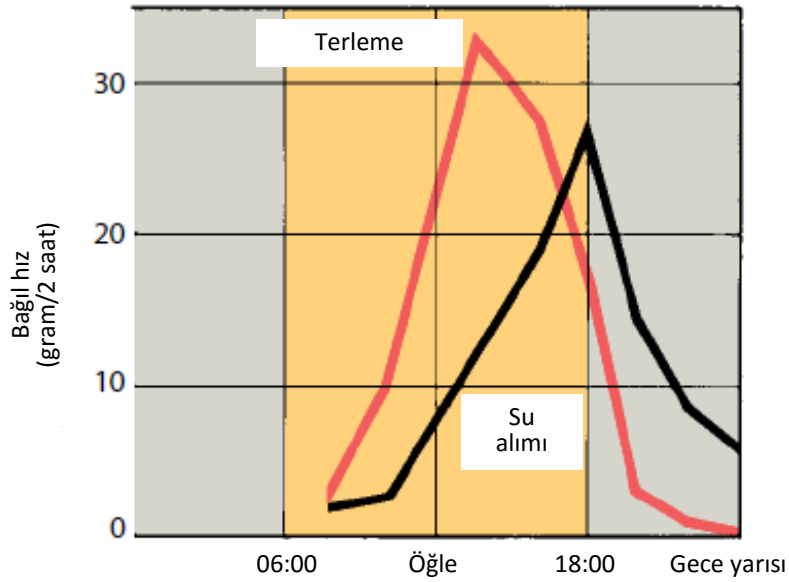
30-6 Ksilemde su ve iyon hareketi Toprak suyuna ilave edilen radyoaktif potasyum (⁴²K) su ve inorganik iyonların yukarı yönlü hareketinde kullanılan yolun ksilem olduğunu göstermektedir. Ksilem ve floem arasına yağlı kağıt yerleştirilerek izotopun yatay taşınımı engellenmiştir. Sapın her bir segmentinde bulunan ⁴²K miktarı tabloda verilmiştir. Sapın soyulmuş kısmından alınan segmentlerin floeminde belirlenen düşük ⁴²K değerlerine dikkat ediniz.

Yüksek Ağaçların Tepesine Su Çekilerek Gelir: Kohezyon-Gerilim Teorisi Suyun gittiği yolu artık bildiğimize göre, bundan sonraki soru, suyun nasıl hareket ettiği. Mantığımız iki olasılığın bulunduğunu öne sürmektedir: su, ya aşağıdan itilmekte, ya da yukarıdan çekilmektedir. İleride göreceğimiz üzere bu olasılıklardan ilki doğru değildir. Kısacası tüm bitkilerde kök basıncı olması söz konusu değildir (bkz. sayfa 719), olanlarda ise yüksek bir ağacın tepesine kadar çıkartacak düzeyde değildir. Dahası yukarıda anlatılan basit deney (kesilmiş sap ile ilgili olan) kök basıncının çok önemli olmadığını göstermektedir. Bu durumda geriye suyun yukarıdan çekildiği hipotezi kalmaktadır ve bu hipotez mevcut kanıtların tamamına göre doğrudur.

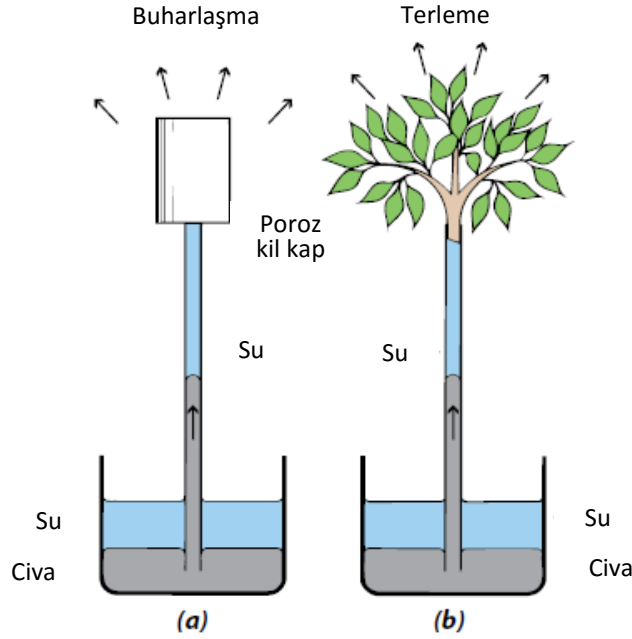
Terleme sırasında, yaprak içerisinde hücre duvarı yüzeylerinden hücreler arası boşluğa doğru sürekli olarak buharlaşan su, eş zamanlı olarak hücre içerisinden gelen su ile tamamlanır. Buharlaşan su, hücre içerisinde çözünür durumdaki maddelere geçirimsiz olan, ancak suya tamamen geçirimli olan plazma membranından geçerek gelmektedir. Sonuç olarak hücre içerisinde çözünen madde konsantrasyonu artmakta (hücre doymuş hale gelmekte) ve hücrelerin su potansiyeli düşmektedir. Bu sırada söz konusu doymuş hücrelerle bu hücrelerin hemen yanındaki daha az doymuş durumda olan hücreler arasında bir su potansiyeli gradiyenti (potansiyel farkı) kurulmuş olur. Doymuş hücreler diğerlerinden sürekli olarak su almaya devam eder ve sonuçta bu olaylar zinciri bir damara ulaştığında ksilemde bulunan suya bir "çekme" veya gerilim uygular. Oluşan bu gerilim, su moleküllerinin sıra dışı kohezyon özelliği sayesinde sapa ve burandan da köke kadar iletilir. Sonuç olarak su köklerden alınır, ksilemde çekilerek yükselir ve suyu atmosfere buharlaştırarak kaybeden hücrelere dağıtılır (Figür 30-7). Bu su kaybı köklerin su potansiyelini daha negatif yapar ve topraktan su alım kapasitesini artırır. Dolayısıyla, terleme ve/veya

yaprakta su kullanımı ile düşen su potansiyeli, yaprak yüzeyi ile kök yüzeyi arasında bir su potansiyeli gradientinin oluşmasına neden olur. Söz konusu su potansiyeli gradiyenti, suyun toprak-bitki-atmosfer sürecindeki hareketini sağlayan gücü oluşturmaktadır.

Suyun bu hareket teorisine **kohezyon-gerilim teorisi** adı verilmektedir, çünkü teori suyun gerilim altında kalmasını sağlayan kohezyon özelliğine dayanmaktadır (Figür 30-8). Ancak bu teori kohezyon-gerilim-adhezyon teorisi olarak da adlandırılmaktadır, çünkü su moleküllerinin gerek ksilem trakeid ve kanallarının çeperlerine, gerekse yaprak ve kök hücre duvarlarına adhezyonu, suyun yukarı yönlü hareketinde en az kohezyon ve gerilim kadar önemlidir. Suyun yol boyunca hareket ettiği hücrelerin duvarları, suyu çok iyi çekebilecek şekilde evrimleşmiştir. Bu yüzey, suyu yerçekimine karşı birkaç kilometre yüksekliğinde bir su kolonu oluşturabilecek bir güç ile tutabilir.



30-7 Terleme ve su alımı Dişbudak ağaçlarında (*Fraxinus*) ölçülen su hareketleri: su alımındaki artışı terlemedeki artış izlemektedir. Bu veriler, suyun alımı için gereken gücün, suyun kaybı ile sağlandığını öne sürmektedir.



30-8 Kohezyon-gerilim teorisinin demonstrasyonu (a) Bu basit fiziksel sistemde kilden yapılmış poroz bir kap ince cam boruya geçirilerek su ile doldurulmuştur. Cam boru su ile dolu haldeyken beher içerisindeki civanın içerisine daldırılmıştır. Su bir taraftan kil kabın yüzeyinden buharlaşırken bir taraftan da sürekli bir kolon halinde cam boru içerisinde “yukarı çekilmektedir”. Su boru içerisinde yükselirken civa yukarı çekilerek suyun yerini almaktadır. **(b)** Yaprakların terlemesi de benzer bir negatif basıncın oluşmasını sağlayacak düzeyde su kaybına neden olur.

YEŞİL ÇATILAR: SERİN BİR ALTERNATİF

Yukarıdan bakıldığında tipik bir şehirin manzarası çoğunlukla düz, siyah ve cansız çatılardan ibarettir. Bu çatılar ile birlikte asfalt yollar ve kaldırımlar sıcaklığı büyük oranda absorbe ederek, şehrin etrafındaki kırsal alana göre birkaç derece hatta daha fazla ısınmasına ve adeta bir “kentsel sıcak adaya” dönüşmesine neden olmaktadır. Sıcak bir çatı hemen altındaki binayı ısıtarak binanın soğutulması için kullanılan yakıtın artmasına ve sonuç olarak küresel ısınmaya katkı yapar. Çatılardan aşağıya akan yağmur suları şehir kanalizasyon sistemini doldurarak nehirleri de diğer su yollarını kirletebilir.

Son zamanlarda, şehirlerdeki çatıların probleminden çok çözüm olabilmesi için yeni bir akım başlamıştır. Büyüyen bitkilerle kaplı “yeşil çatılar”, altlarında bulunan binalara yalıtım sağlarken aynı zamanda hemen üzerindeki havayı serinletir ve yağmur sularını arıtarak yavaşça deşarj edilmesini sağlar. Yeşil çatılar basit ve neredeyse bakıma gereksinim duymayacak şekilde olabileceği gibi, kentsel insanın yaratıcı zekasıyla karmaşık ve zengin şekilde de planlanabilir.

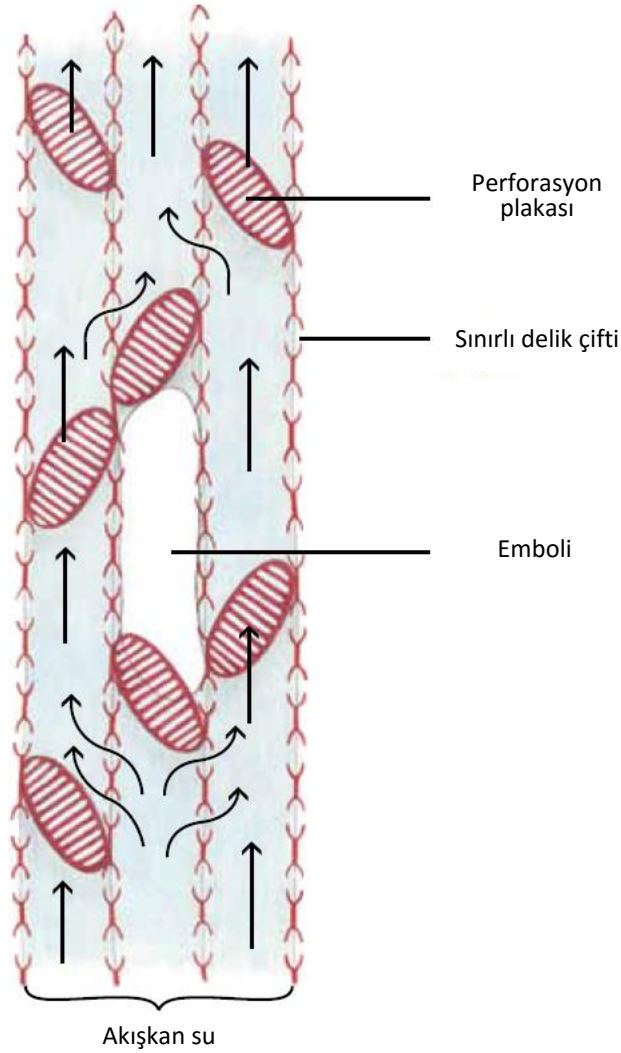
Yeşil çatının kurulumundaki ilk aşama su geçirmez membranın döşenmesidir. Daha sonra drenaj yapıları, kök bariyeri ve toprak katmanı serilir. Bu farklı katmanların kendisi de bir miktar yalıtım yaparak binanın kışın sıcak, yazın ise serin kalmasına yardımcı olur. Ancak asıl serinletici etki bitkiler tarafından sağlanır. Bitkiler terleme yoluyla ortama su verir ve insanın terlemesindekine benzer bir mekanizmayla buharlaşan su ortamından ısıyı alır. Bu prosesle soğutulan çatının sıcaklığı dış ortam sıcaklığının birkaç derece altında tutulabilir ve sıcaklık standart bir çatıya göre oldukça düşük kalır. Toprak ve kökler yağmur suyunu absorbe eder, atmosferik kirleticileri filtreler ve yüzey akışını yavaşlatır. Sesleri de absorbe ettiğinden yeşil çatılı bir bina daha sessizdir.

Yeşil çatı, binada yaşayanlar için parsellere ayrılmış bir kentsel bahçe şeklinde olabileceği gibi çiçekler, çimler ve çalılarla bezenmiş şekilde de yapılabilir. Bu tür çatılar yoğun bakım gerektirir, ancak basit çatıların yapılması da mümkündür. Geniş iklim adaptasyonu, kuraklığa dayanımı ve yavaş büyümesi nedeni ile Crassulaceae familyasına ait olan suksulent alpin grubundan sedum türleri az bakımlı çatılar için oldukça popüler bir tercihtir. Bu tür çatılar bir kez kurulduğunda yıl boyunca binanın içinde ve dışındaki çevreye olumlu şekilde etkilerken sadece ara sıra yabancı ot temizliği ve budamaya ihtiyaç duyulur.

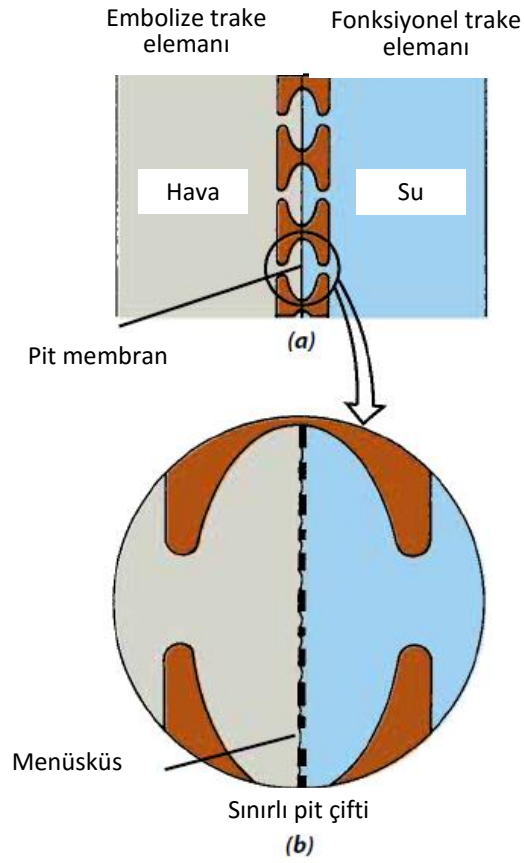
Kentsel Bahçe Şikago belediyesi 2000 yılında belediya binasının tepesine bir yeşil çatı inşa ederek siyah asfaltın yerine 150’den fazla türü temsil eden 20.000 kadar bitkinin olduğu kapsamlı bir bahçe inşa etmiştir. Rüzgar, kuraklık ve zayıf toprak koşullarına dayanabilme yeteneklerine göre seçilen bitkiler arasında bazı çayır çimleri, çalılar, asmalar ve sedumları da içeren çiçekli bitkiler bulunmaktadır. Yeşil çatı hava kalitesini iyileştirme ve yağmur sularının kontrollü şekilde deşarj edilmesi yanında binanın soğutma giderlerini de azaltmıştır. Bahçe yaban hayatı ile doludur – özellikle kuş ve kelebekler, bunlardan bazıları nesli tükenme tehlikesi altındadır – ve iki kovan dolusu İtalyan bal arısı kolonisi her yıl yüzlerce kilo kaliteli “çatı balı” üretmektedir.

Hava Kabarcıkları Ksilemdeki Suyun Sürekliliğini Bozabilir Kökler küçük partikülleri süzerek kabarcık oluşturabilecek çekirdek oluşumlarını engeller ve bu sayede ksilemdeki suyun kohezyonu artırılır. Suyun kohezyonu aynı zamanda ksilem iletim demetlerinin – kanal ve trakeidler - dar yapısı sayesinde de artar. Köklerin sağladığı filtrelemeye karşı kabarcık oluşumu engellenemeye bilir ve bu durum ağaçlar için normaldir. Kavitasyon (su kolonunun bozulması) ve buna bağlı emboli oluşumu (kanal ve trakeidlerin hava ya da su buharı ile dolması) kohezyon-tansiyon mekanizmasının sonunu getirir (Figür 30-9). Embolize olan ksilem iletim demetleri suyu iletemez. Neyse ki bitişik iletim demetleri arasında yer alan ve pit membran çiftleri arasında uzanan hava-su menüsküsünün oluşturduğu yüzey gerilimi, hava kabarcıklarının porlar arasında sıkışıp kalmasını engelleyerek kabarcığın tek bir kanal veya trakeid içerisinde izole olmasına yardımcı olur (Figür 30-10). Konifer trakeidlerinde havanın geçişi pit membranın yatay olarak yer değiştirmesi ile engellenir, halka şekilli disk pit membran açıklığını tek yönlü olarak kapatarak hava kabarcığını burada yakalar (Figür 30-11, bkz. Figür 26-22). Bu nedenle pit membranlar suyun güvenli bir şekilde taşınması için büyük önem arz eder (bkz. 544. ve 545. sayfalardaki tartışma).

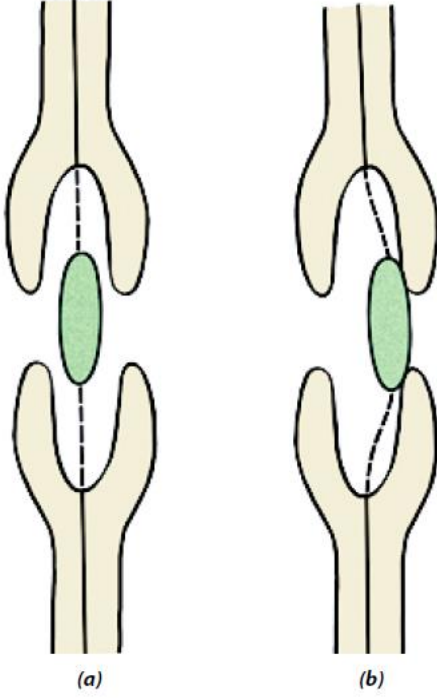
Emboli oluşumlarının çoğu, önceden embolize olmuş iletim demetine bitişik bir duvarın porlarından veya pit membrandan, ksilem kanalına veya trakeide doğru emilen hava ile tetiklenir. "Air seeding" adı verilen bu proses, duvar veya pit membranın basınç farkının por boyunca uzanan hava-su menüsküsünün yüzey gerilimini aştığı durumlarda oluşur (Figür 30-10b). Havanın penetrasyonuna en çok büyük porlar maruz kalır. Bitkiler, örneğin bir kanal veya trakeidin fiziksel hasar sonucu (böcek ısırması veya dal kırılması gibi) hava ile dolması gibi durumlarda oluşan bu tip emboliye oldukça hassastır. Donma da emboli oluşumunu teşvik edebilir, çünkü hava buz içerisinde çözünmez ve ksilem öz suyunda – ksilemin içerdiği akışkan sıvı – çözülmüş durumda hava vardır. Bunların yanı sıra, kuraklık ile indüklenen ksilem fonksiyon bozukluklarının da bitkiler için ciddi bir problem olduğu yeni yeni anlaşılmaktadır.



30-9 Embolize olmuş iletim elemanı Su buharından oluşan emboli bir iletim elemanını bloke ederek buradaki suyun iletimini engellemiştir. Ancak su pit membranlardan geçerek yandaki iletim elemanları üzerinden iletmeye devam edebilir. Burada gösterilen iletim elemanları merdiven yapılı perforasyon plakaları ile karakterize edilmektedir.

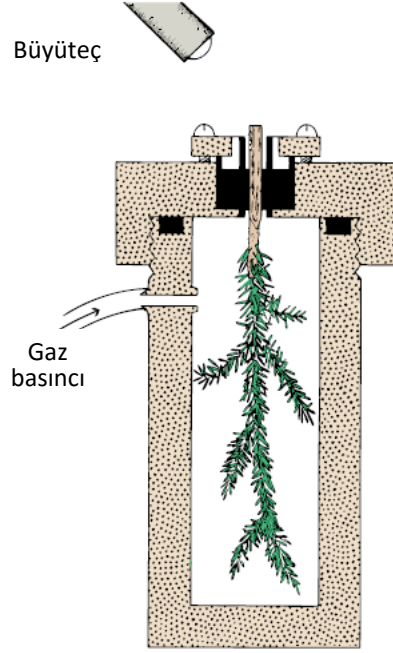


30-10 Embolize trake elemanı (a) Trake elemanları arasındaki pit membranı gösteren diyagram, trake elemanlarından biri embolize (hava ile dolu) durumda olduğundan fonksiyonel değildir. (b) Pit membranın detayı. Bir trake elemanı embolize olduğunda, pit membranın porları boyunca uzanan hava-su menüsküsünün yüzey gerilimi sayesinde, havanın hemen yandaki diğer trake elemanına geçişi engellenir. Burada gösterilen sınırlı delik çiftinde, konifer trakeidlerinin pit membranlarına özgü geçirimsiz kalın halka (torus) bulunmamaktadır. Bu halkalar bazı kapalı tohumlularda kanal membranları arasındaki pit membranlarda da bulunur.



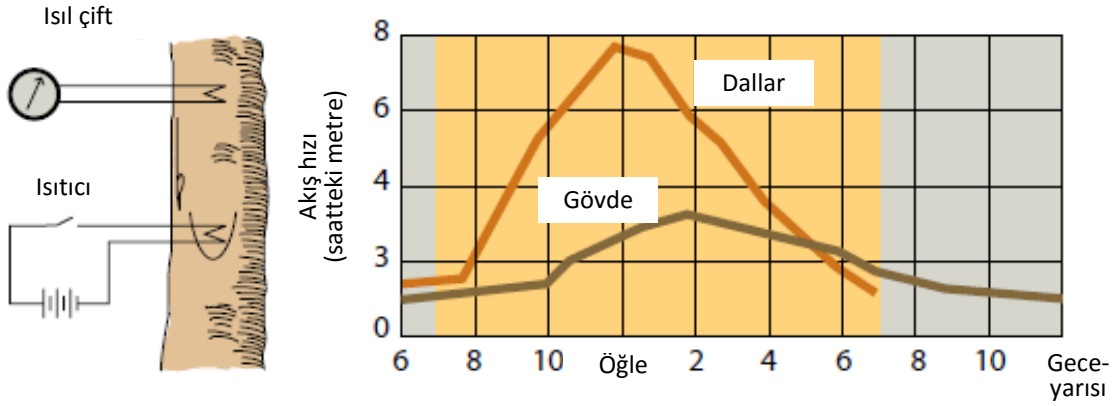
30-11 Konifer trakeidinde sınırlı pit çiftleri (a) Pit membranda yatay kayma öncesi ve **(b)** sonrası. Yatay kaymada, membranın merkezindeki torus adı verilen geçirimsiz kalınlaşma bölgesi (yeşil renkte) deliklerden birini bloke eder. Bu durum, margo adı verilen (kesikli çizgiler) ve torus'u çevreleyen geçirimli membran bölümünün esnek yapısı sayesinde mümkün olabilmektedir.

Kohezyon-Gerilim Teorisi Teste Tabi Tutulabilir Kohezyon-gerilim teorisi nasıl test edilir? Bu teorinin direkt olarak test edilmesinin bir yolu, gövde gibi büyük dokuların su potansiyellerinin basınç odası ile (basınç bombası da denilmektedir) belirlenmesidir. Basınç odası, bitkiden alınan bir bölümün (örneğin bir dal parçası) negatif hidrostatik basıncı (veya gerilimi) ölçer. Burada, ksilemin su potansiyelinin bitki parçasındaki yakını olduğu varsayılır. Örneğin, terlemekte olan bir ağacın dalı kesildiğinde kanalların içerisinde gerilim altında tutulan su kolonları aniden kesilen yerden içeri çekilir. Bu sırada kesilme yüzeyi kuru görünür. Dal, ölçüm yapılmak üzere, Figür 30-12'de görüldüğü gibi bir basınç odasına yerleştirilir. Ardından dalın kesilme yüzeyinde su kolonlarının eğimli yüzeyleri görününceye (büyüteç ile büyütüldüğünde) değin odaya gaz (hava veya azot) verilerek basınçlandırılır. Suyun kesilme yüzeyine geri dönmesi için gereken basıncın büyüklüğüne "denge basıncı" adı verilir ve bu basıncın büyüklüğü (ters işaretli olmak üzere) dal kesilmeden önce ksilemdeki negatif basınca veya gerilime eşittir. Bu metot ile elde edilen sonuçlar, kohezyon-gerilim teorisinin öngörülleri ile tamamen uyum içerisinde. Basınç odası ile ksilem geriliminin ne denli doğru ölçüldüğü halen sorgulanmaktadır, ancak diğer çalışmalar ksilemde büyük gerilimlerin var olduğunu teyit edebilir niteliktedir.



30-12 Kesilmiş bir dalda bitki su potansiyelinin belirlenmesi Dal kesildiğinde, ksilem suyunun – dal kesilmeden önce negatif basınç veya gerilim altında olan - bir bölümü kesilme yüzeyinden içeri kaçar. Burada ksilemin su potansiyelinin tüm dalınkine çok yakın olduğu var sayılır. Dal basınç odasına yerleştirilir ve sapın kesik tarafından su çıkıncaya değin basınç artırılır. Suyun her iki yönde hareket etmesi için de eşit miktarda basınç gerektiği varsayılırsa, suyun dışarı çıkması için gereken pozitif basıncın aslında dal kesilmeden önceki gerilime eşit olduğu söylenebilir.

Kohezyon-gerilim teorisi ile uyumlu olan ikinci veri grubu, suyun hareketinin ağacın tepe noktasında başladığına işaret etmektedir. Bir ağacın farklı bölgelerinde suyun akış hızı, zekice tasarlanmış bir metot kullanılarak belirlenmiştir. Bu metotta küçük bir ısıtıcı eleman ksilem içeriğini birkaç saniye süreyle ısıtmakta ve ardından ısınan ksilem öz suyunun belirli bir noktadan geçtiği an hassas bir ısı çift (thermocouple) ile belirlenmektedir (Figür 30-13). Grafikte gösterildiği üzere gündüz vakti gerilim yaprakların yakınında arttıkça su önce dallarda ardından gövdede hareket eder. Akşamüzeri yapraklardan su kaybı azaldıkça suyun hareketi de önce dallarda, sonra da gövdede azalır. Geniş kanallı (200 ila 400 mikrometre çaplı) ağaçlarda saatte 16 ila 45 metre gibi çok yüksek gün ortası hızları (göğüs hizasında ölçülen) görülürken dar kanallılar (50 ila 150 mikrometre çaplı) ise saatte 1 ila 6 metre gibi daha düşük gün ortası hızlara sahip olur.

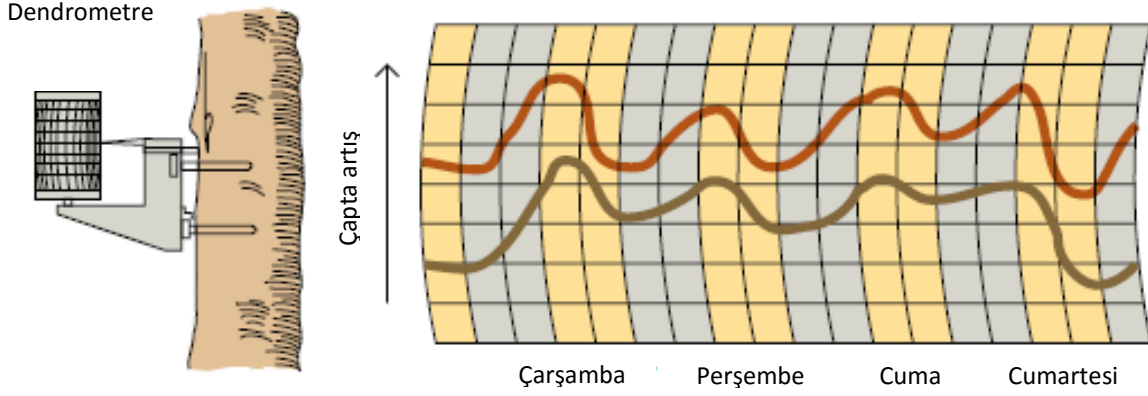


30-13 Özsu akış hızının ölçümü Ksileme sokulan küçük bir ısıtıcı eleman yükselmekte olan özsuyu birkaç saniye ısıtır. Isıtıcı elemanın üzerindeki ısıl çift buradan geçen ısı dalgasını kayıt eder. Deneyi yapan kişi iki olay arasında geçen zamanı kayıt eder. Grafikte gösterildiği üzere gündüz vaktinde özsu akış hızı önce dallarda sonrasında gövdede artar. Akşam vaktinde akış hızı önce dallarda sonra da gövdede azalır.

Destekleyici nitelikte olan üçüncü veri grubu ağaç gövdesindeki anlık değişimlerin ölçülmesi ile elde edilmiştir (Figür 30-14). Bazı araştırmacılar, gövdenin içine çekilerek büzülmesinin ksilemde su geçişi sırasında oluşan negatif basınçtan kaynaklandığını düşünmektedir. Kanal duvarlarına sıkıca bağlanan suyun duvarları içeri çektiği kabul edilmektedir. Sabah terleme başladığında, köklerden ksileme henüz su ulaşmadan suyun yukarı çekilmesi sonucunda önce gövdenin üst kısmı, ardından da gövdenin alt kısmı büzülür. Günün sonuna doğru terleme yavaşladığında ise gövdenin alt kısmından önce üst kısmı genişler. Gövde çapındaki değişimlerin kısmen veya büyü koranda suyun ksileme veya ksilemden yanıl hareketinin sonucu olarak, ksilem basıncındaki değişimlerden kaynaklandığını gösteren bazı bulgular vardır.

Burada, su moleküllerinin buharlaşması – ve dolayısı ile su ve inorganik besinlerin bitki içinde taşınması– için gereken enerjinin bitkiden değil, direkt olarak güneşten sağlandığına dikkat etmek gerekir. Ayrıca suyun hareketinin, su moleküllerinin olağan üstü kohezyon ve adhezyon özellikleri sayesinde mümkün olduğuna ve bitkilerin de buna çok iyi adapte olduğuna dikkat edilmelidir.

Kohezyon-gerilim teorisi bazen de “terleme-çekme teorisi” olarak adlandırılır. Ancak bu yetersiz bir tanımdır çünkü “terleme-çekme” teorisinde suyun yaprağa doğru hareketi için terlemenin zorunlu olduğu ima edilmektedir. Terleme suyun ilerleme hızını arttırsa da, suyun yaprak içerisindeki diğer kullanım yolları da suyu yaprağa doğru hareket ettiren güçlerin oluşmasına neden olur.



30-14 Ağaç gövde çapının salınımı Dendrometre ile ağaç gövdesinde iki farklı yükseklikte küçük günlük salınımların kayıt edilmesi. Grafikte gösterildiği üzere, gündüz, alt gövdeden önce üst gövdede büzülme oluşur. Bu veriler, yapraklardaki terleme ile suyun henüz köklerden tamamlanmadan önce gövdeden çıktığına işaret etmektedir. Gri şeritler gece, sarı şeritler ise gündüzü temsil etmektedir.

Su ve İyonların Kökler Tarafından Absorpsiyonu

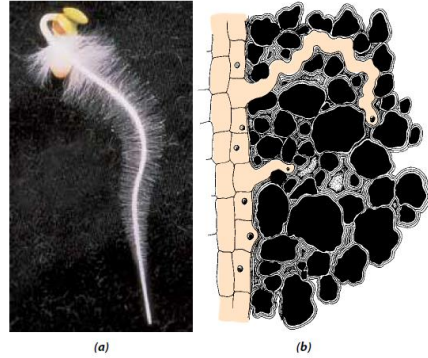
Ağaç Yüksekliğinin Sınırı

Gördüğümüz üzere, yüksek ağaçların ksileminde suyun yükselmesi için uygulanan gerilim altında dahi, komşu iki su molekülü birbirinden ayrılmadan kalabilme gücüne sahiptir. Ağaçlar içerisinde en uzun 115.6 metre (379.3 feet) ile Sekoyadır (*Sequoia sempervirens*). *S. Sempervirens*'de ağaç boyunun sınırları üzerine yapılan bir çalışmada en uzun sekiz Sekoya ağacında (115.6 metre olan ağaç dahil) su kolonuna uygulanan en büyük gerilimin embolizme yakın olduğunu göstermiştir. Öyle ise bu değer ağaç yüksekliğini kontrol altında tutan önemli bir faktör olabilir. Aynı çalışmada, ağaç yüksekliği ile birlikte yerçekiminden dolayı artan su stresi ve artan mesafe direncinin yaprak büyümesini sınırladığı ve yapraklarda fotosentezin azalmasına neden olduğu belirtilmiştir. Bu azalma ağaç yüksekliğine başka türlü sınırlamalar da getirebilir. Mekanik bir hasar olmaksızın en uzun ağaç yüksekliğinin 122 ila 130 metre olabileceği tahmin edilmektedir.

Kök Tüpleri Köklerin Su Alımını Kolaylaştırır

Kök sistemi bitkinin toprağa tutunmasına hizmet eder, bunun da ötesinde yapraklardan terleme ile kaybeden büyük miktarlardaki suyun topraktan alımını sağlar. Bitkinin topraktan aldığı suyun büyük bölümü genç köklerde üzerinden alınır (bkz. Bölüm 24). Absorpsiyon direk olarak genç köklerin epidermisi üzerinden gerçekleşir. Kök ucunun birkaç milimetre üzerinde bulunan kök tüpleri absorpsiyon için oldukça büyük bir yüzey alanı sağlar (Figür 30-15; Tablo 30-2). Su, kök tüplerinden, bir eksodermis (Kaspari şeridi olan bir subepidermal hücre katmanı) olarak farklılaşmış olan korteks dış katmanında hareket eder. Su buradan endodermis (kortikal hücrelerin en iç katmanı) içerisinde ilerler ve sonra da veziküler silindire geçer. Ksilem iletim elemanlarına ulaşan su kök ve gövde içerisinde yukarı doğru

hareket ederek terleme ile büyük bölümünün atmosfere kaybedildiği yapraklara ulaşır. Sonuç olarak, toprak-bitki-atmosfer yolu, suyun hareketi için bölünmez bir süreç olarak görülebilir.



30-15 Kök tüyleri (a) Bir turp (*Raphanus sativus*) fidesinin ana kökü üzerinde onlarca kök tüyü oluşumu. **(b)** Kök tüyleri toprak parçacıklarıyla çevrelenmiş durumda, her bir parçacık etrafında bir su katmanı ile kaplı durumda.

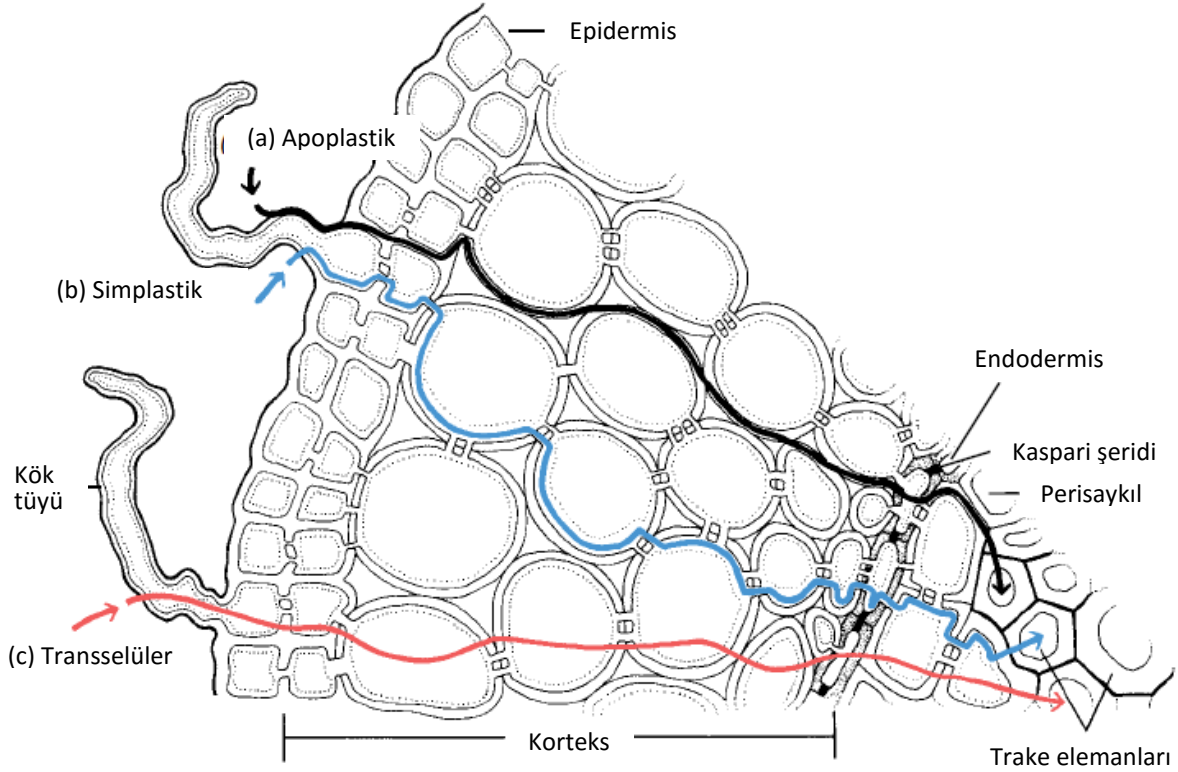
Tablo 30-2 Üç bitki türünde kök yüzeyindeki kök tüylerinin yoğunluğu

Bitki	Kök tüyü yoğunluğu (santimetre kare başına)
Loblolly çamı (<i>Pinus taeda</i>)	217
Yalancı Akasya (<i>Robinia pseudoacacia</i>)	520
Çavdar (<i>Secale cereale</i>)	2500

J. F. Ferry, Fundamentals of Plant Physiology (New York: Macmillan Publishing Company, 1959).

Su Kök İçerisinde Olası Üç Yoldan Biri veya Daha Fazlasını Takip Edebilir Suyun kök içerisinde izlediği yol daha çok kökü oluşturan çeşitli dokuların farklılaşma düzeyine bağlıdır. Su bu dokulardan geçerken olası üç yoldan biri ya da daha fazlasını takip eder: (1) **apoplastik** (hücre duvarları vasıtası ile protoplastın etrafından), (2) **simplastik** (plazmodezmata vasıtası ile bir protoplasttan diğerine) ve/veya (3) **transselüler** (plazma membranı ve tonoplast üzerinden bir hücreden diğerine) (Figür 30-16). Örneğin eksodermisi olmayan bir kökte su apoplastik olarak endodermise kadar ilerler. Ancak su endodermise ulaştığında endodermal hücrelerin radyal ve çapraz duvarlarındaki geçirimsiz Kaspary şeridi nedeniyle burada sıkı biçimde dizilmiş durumda olan hücrelerin plazma membranlarından ve protoplastlarından çapraz olarak geçmeye zorlanır (sayfa 565 ve 568). Buna karşın, eksodermise sahip köklerde sıkı biçimde dizili bulunan eksodermal hücrelerin radyal ve çapraz duvarlarında bulunan Kaspary şeridi, bu hücre katmanından suyun apoplastik geçişine engel olur. Su bu tür hücrelerden geçerken ya simplastik ya da transselüler yolu takip eder (transselüler yolun geçirgenliği büyük oranda plazma membranındaki akuaporinlerce belirlenir). Ancak eksodermal hücrelerin dıştaki teğet duvarlarında süberin tabakası varsa

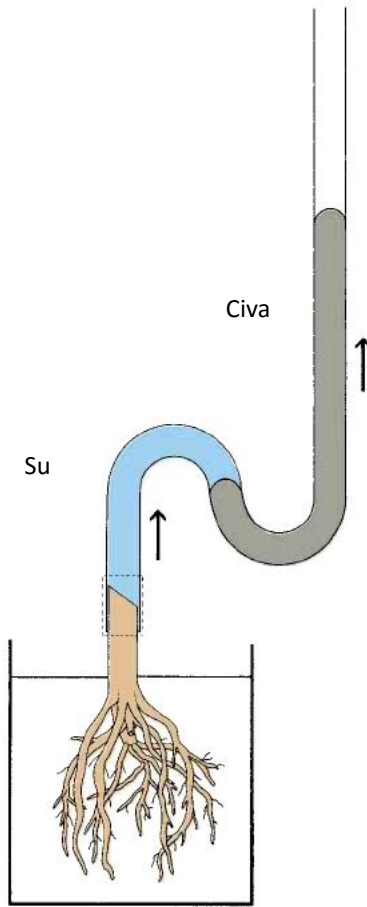
bu yüzeyden geçiş simplast ile sınırlı olabilir. Suyun eksodermisten çapraz geçişi sonrasında korteks içerisindeki hareketi yukarıda listelenen olası üç yoldan biri veya daha fazlası ile gerçekleşir.



30-16 Suyun kök içerisine hareketi Suyun topraktan alınıp epidermis ve korteks üzerinden geçerek kökün trake veya su taşıyıcı elemanlarına iletiildiği olası yollar. (a) apoplastik yol (siyah çizgi) hücre duvarları arasından geçer; (b) Simplastik yol (mavi çizgi) bir protoplasttan diğerine plazmodezmata ile geçer; ve (c) transselüler yolda (kırmızı çizgi) su bir hücreden diğerine plazma membranı ve tonoplastı geçerek ilerler. Burada gösterilen kökte eksodermis (Kaspary şeridine sahip bir subepidermal hücre katmanı) bulunmamaktadır. Apoplastik yolu takip eden suyun ksileme geçişi sırasında endodermal hücrelerin Kaspary şeritleri tarafından bu hücrelerin plazma membranı ve protoplastlarından geçmeye zorlandığına dikkat ediniz. Endodermisin iç yüzeyinde plazmam membranını geçen su buradan bir kez daha apoplastik yola girerek trake elemanlarının lüminasına geçiş bulur. İnorganik iyonlar epidermal hücler tarafından aktif olarak absorbe edilir ve korteks üzerinden simplastik yolu takip ederek parenkima hücrelerine ulaşır ve buradan da trake elemanlarına salgılanır.

Terleme Olmadığında Kökler Pozitif Basınç Oluşturabilir Suyun kök içerisindeki hareketini sağlayan güç, kök yüzeyindeki toprak çözeltisi ile ksilem özsuyu arasındaki su potansiyel farkından gelir. Geceleri olduğu gibi, terlemenin çok az veya hiç olmadığı zamanlarda su potansiyel farkı ksileme salgılanan iyonlarca sağlanır. Kök veziküler dokusu endodermis ile çepeçevre sarılı olduğundan iyonlar ksilemden dışarı doğru kaçamaz. Bu durumda ksilemin su potansiyeli daha da düşer ve su ozmoz yoluyla çevredeki

hücrelerden ksileme hareket edere. Bu aşamada **kök basıncı** denilen bir pozitif basınç oluşarak su ve çözülmüş iyonları ksilemden yukarı iter (Figür 30-17).

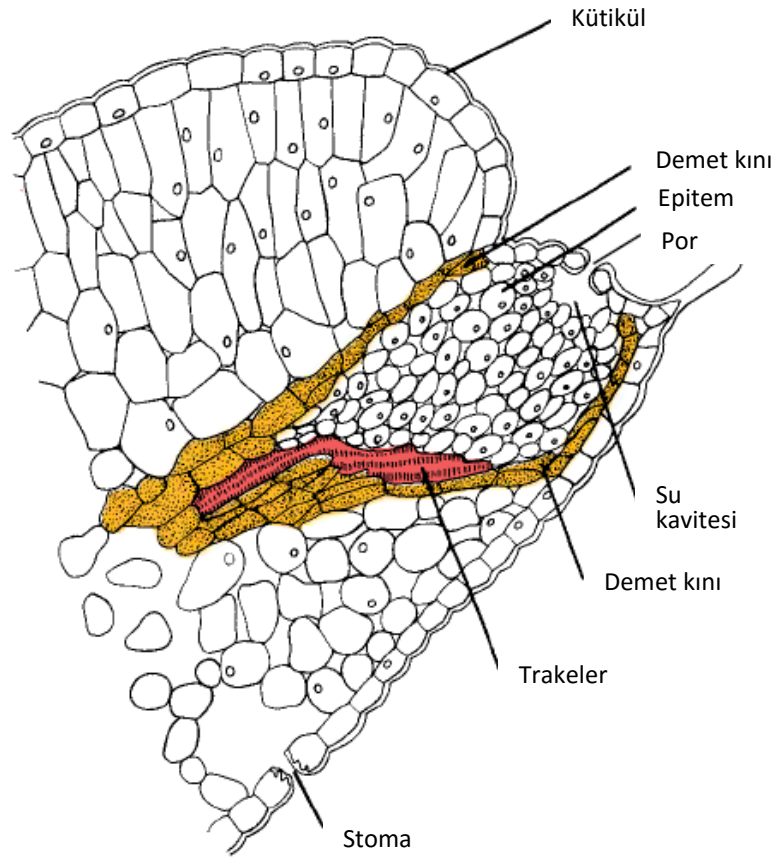


30-17 Kök basıncı Kök basıncının kesilmiş bitki kökü kullanılarak gösterimi. Bitki köklerinin suyu alması civa'nın cam boru içerisinde yükselmesine neden olur. Bu metot ile 0.3 ila 0.5 megapaskallık basınçların oluşabildiği gösterilmiştir.

Sabahın erken saatlerinde yaprak uçlarında çiğ tanesi gibi görünen damlacıkların oluşumu kök basıncının etkisini göstermektedir (Figür 30-18). Bu damlacıklar çiğ değildir – çiğ havadan yoğunlaşarak gelen sudur – ve **guttasyon** (Latince gutta damla anlamındadır) adı verilen bir süreç ile yaprağın içinden gelmektedir. Yaprak kenar ve uçlarında bulunan ve hidatod adı verilen özel yapılardan – genelde açılıp kapanma yeteneğini kaybetmiş stomalardan - dışarı salgılanırlar (Şekil 30-19). Gutasyonda su aslında kök basıncı ile yapraktan dışarı zorlanır.



30-18 Gutasyon Kök basıncının diğer bir görünüm şekli olan gutasyon damlaları resimdeki aslan pençesi'nin (*Alchemilla vulgaris*) yaprak kenarlarında görünmektedir. Bu damlacıklar çevredeki su buharının yoğunlaşması ile değil, yaprak kenarı boyunca oluşum gösteren hidatod adındaki yapılardan dışarıya çıkmaya zorlanan su damlalarıdır (bkz. Figür 30-19).

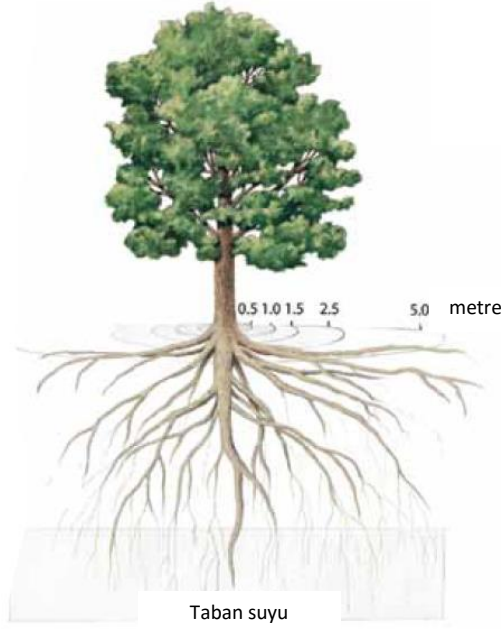


30-19 Hidatod Taşkıran çiçeği (*Saxifraga lingulata*) yaprağında hidatod'un uzunlamasına görünümü. Hidatod, bir veziküler demetin son bulunduğu noktadaki terminal trakeler, çok sayıda hücreler arası boşluğa sahip ince duvarlı bir parenkima (epitem) ve bir epidermal pordan oluşur. Trakeler, porun hemen arkasındaki su kavitesine boşaltım yapan epitem ile direk kontak durumundadır. Epidermal porlar genelde açılıp kapanma yetisi bulunmayan stomalardır. Demet kını veziküler demeti çevreler.

Suyun bitki içerisinde hızla hareket ettiği gün ortasında ve basıncın hiçbir zaman tepe noktasından dışarı su çıkışına neden olamayacağı yüksek ağaçlarda kök basıncının önemi en azdır. Dahası çam gibi koniferler dahil çoğu bitkide kök basıncı oluşmaz. Buna göre, kök basıncı daha çok iyonların ksileme pompalanma mekanizmasının bir yan etkisi olarak görülmelidir ve ancak özel koşullarda dolaylı şekilde suyun gövdeye taşındığı bir mekanizma olarak dikkate alınmalıdır.

Çoğu Bitki Toprak Suyunu Hidrolik Olarak Geri Dağıtır Suyun kökler vasıtası ile nemli topraktan kuru toprağa pasif olarak hareketine **hidrolik geri dağıtım** denilir. Geceleri veya terlemenin düşük olduğu dönemlerde (KAM bitkilerinde gündüzleri) oluşur ve gücünü kök ve toprak arasındaki su potansiyel farkından alır. Su hidrolik olarak yukarı (hidrolik kaldırma), aşağı (hidrolik alçalma) veya yatay yönde geri dağıtılabılır. Hidrolik geri dağıtımın çim, suksulent, ağaç ve çalı gibi bir çok bitki türünde olduğu belirlenmiştir.

Hidrolik dağıtımın birçok geri kazanımı vardır. Örneğin derin köklü bitkilerce toprağın alt katmanlarından yüzeye doğru iletilen sudan derin köklü olmayan bitkiler de fayda sağlar (Figür 30-20). Bunun tersine toprak yüzeyi yağmurlarla ıslandığında su ağaç kökleri ile aşağı doğru toprağın kuru olan katmanlarına iletilir. Suyun aşağı yönlü hareketinden bitki de faydalanmış olur çünkü bu şekilde yüzey toprağında su baskını oluşmaz. Suyun hidrolik geri dağıtımının canlı meşe ağaçları (*Quercus agrifolia*) ve bunların mikorizal simbiyozları arasında olageldiği gösterilmiş, mikorizal hifler bu şekilde uzun süreli kuraklık sonrasında dahi toprakta kalabilmiştir. Amazonlardaki ağaçlarda görülen hidrolik geri dağıtımın Amazon iklimi üzerinde önemli etkiye sahip olduğu anlaşılmıştır. Kurak mevsimde (Temmuzdan Kasıma kadar) fotosentez ve terleme önemli miktarda artar. Terleme için gerekli olan su kurak mevsimde büyük oranda toprağın üst katmanlarındaki sudan karşılanır – toprağın üst katmanlarındaki su önceki yağışlı mevsimde doymun hale gelen alt depo katmanlardan hidrolik kaldırma yolu ile gelir. Hidrolik kaldırmanın Amazon havzasında kurak mevsimdeki terleme oranını yaklaşık olarak % 40 oranında arttırdığı hesaplanmıştır.



Türler	Ağaç tabanından uzaklık				
	0.5 m	1.0 m	1.5 m	2.5 m	5.0 m
Ördek otu (<i>Podophyllum peltatum</i>)	%	53%	50%	9%	0%
False Solomon's seal (<i>Smilacina racemosa</i>)		58	5	0	0
Yabani çilek (<i>Fragaria virginiana</i>)		54	50	13	1
Çayır sedefi (<i>Thalictrum dioicum</i>)		50	11	2	0
Yabani zencefil (<i>Asarum canadense</i>)		21	8	0	0
Büyük çiçekli trillium (<i>Trillium grandiflorum</i>)		18	0	0	0
Goldenrod (<i>Solidago flexicaulis</i>)		19	6	0	0
Yaban mersini (<i>Vaccinium vacillans</i>)		10	5	1	0
Kadife out (<i>Holcus lanatus</i>)		7	0	0	0
Kadeh çiçeği (<i>Lindera benzoin</i>)		6	0	0	0
Ak ıhlamur (<i>Tilia heterophylla</i>)		1	0	1	0
Amerikan kayını (<i>Fagus grandifolia</i>)		0	0	0	0

30-20 Hidrolik kaldırmanın yakındaki bitkilere etkisi Çizelgede bir akçaağaç (*Acer saccharum*) yanında yetişen bitki türlerinin ksileminde bu ağaç tarafından hidrolik kaldırma ile sağlanan suyun ortalama yüzdesi gösterilmektedir. Görüldüğü üzere bitkiler akçaağaca yakınlaştıkça ağacın hidrolik kaldırmasından daha fazla yararlanmaktadır.

Terleme Yapan Bitkilerde Su Absorpsiyonu Pasif Yolla Olabilir Terlemenin fazla olduğu zamanlarda kök ksilemindeki iyonlar **terleme akıntısına** kapılıp uzaklaştırılırlar ve endodermis üzerinden gerçekleşen ozmotik hareket azalır. Böyle zamanlarda terleme yapan gövdenin oluşturduğu kuvvet ile kökler pasif absorbe edici yüzeylere dönüşür ve suyu kütle akımıyla yukarı çeker. Bazı araştırmacılar terleme yapan bitkilerin kökleri ile aldıkları suyun tamamına yakınının bu şekilde pasif olarak alındığına inanmaktadır.

Terlemenin hızlı olduğu periyotlarda su kök tüylerinin etrafından o kadar hızlı alınır ki kök etrafındaki toprak susuz kalır. Su daha sonra topraktaki küçük porların içerisinden geçerek kök uzağından kök yakınına doğru hareket eder. Genelde kökler büyüyerek ihtiyaç duyulan suya ulaşır, ancak kuru topraktaki kök büyümesi söz konusu değildir. Normal koşullarda elma ağacının kökü günde ortalama 3 ila 9 milimetre büyür, çayır otlarının kökleri günde 13 milimetreden fazla büyüebilir ve mısır bitkisinin ana kökü günde ortalama 52 ila 63 milimetre büyür. Bu tip hızlı büyümenin oldukça çarpıcı sonuçları vardır: dört aylık bir çavdar bitkisinin (*Secale cereale*) 10.000 km den fazla kökü ve milyarlarca kök tüyü vardır.

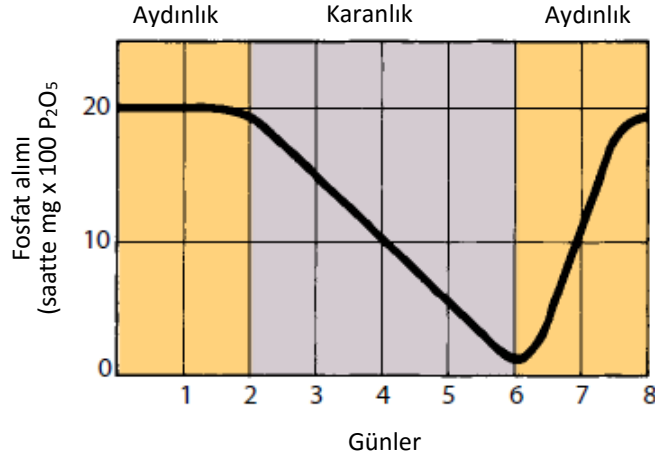
İnorganik Besinlerin Köklerce Alımı Enerji Gerektiren bir Prosestir İnorganik iyonların alımı ya da absorpsiyonu, epidermis üzerinden, büyü koranda genç köklerin kök tüyleri ile gerçekleşir. Yeni bulgular iyonların kökte epidermisten endodermise doğru izlediği ana yolun simplastik yol olduğunu

göstermektedir – bu da bir protoplasttan diğerine plazmodezmata üzerinden gerçekleşir. Simplastik yol ile iyon alımı epidermal hücrelerin plazma membranında başlar. Daha sonra iyonlar, epidermal-kortikal hücre duvarındaki plazmodezmata vasıtası ile epidermal hücre protoplastlarından ilk kortikal hücre katmanına (olasılıkla bir eksodermis) geçer (Figür 30-16). İyonların kök içerisine doğru hareketi endodermis vasıtası ile kortikal simplastta devam eder – yine bir protoplasttan diğerine plazmodezmata üzerinden – ve buradan da difüzyon ile veziküler silindirin parenkima hücrelerine geçer.

Tohumlu bitkilerin çoğunda topraktan besin alımı, kök sistemi üzerinde doğal olarak gelişen mikorizal mantarlarca etkilenmektedir (sayfa 312). Mikorizalar özellikle fosforun absorpsiyon ve taşınımında önemlidir, ancak bunun dışında çinko, mangan ve bakırın da absorpsiyonunu arttırdığı gösterilmiştir. Bu besinler toprakta genelde hareketli değildir ve bu mineraller bakımından kök ve kök tüyleri çevresinde hızlı bir biçimde tüketim bölgeleri oluşabilir. Mikorizaların hif ağı kolonize olan köklerden birkaç santimetre dışarı uzanarak daha büyük bir toprak hacminin etkin şekilde kullanılmasını sağlar.

Kök hücrelerinin mineral kompozisyonu bitkinin büyüdüğü ortamından oldukça farklıdır. Örneğin bir çalışmada bezelyede (*Pisum sativum*) kök hücrelerinin K^+ iyon konsantrasyonu besin çözeltisinden 75 kat fazla bulunmuştur. Diğer bir çalışmada ise bir şalgam türünde (*Brassica napus var. napobrassica*) hücre vakuolünün dış ortam çözeltisinin 10.000 katı K^+ iyonu içerdiği gösterilmiştir.

Maddeler konsantrasyon gradiyentinin aksi yönünde difüzyon gösteremeyeceğinden mineral maddelerin **aktif taşınım** yolu ile absorbe edildiği anlaşılmaktadır (sayfa 85). Gerçekten de mineral alımı enerji-bağımlı bir proses olarak bilinir. Örneğin kökler oksijensiz kaldığında veya solunumu engelleyecek şekilde zehirlendiklerinde mineral alımı şiddetli biçimde azalır. Buna benzer şekilde ışısız kalan bitkiler de karbonhidrat rezervleri tükendikten sonra tuz alımını azaltacak (Figür 30-21) ve en sonunda mineralleri toprak çözeltisine geri verecektir. İyonların, veziküler silindirin parenkima hücrelerinden ksilemin olgunlaşmış kanallarına (trakeidlere) nasıl geçtiği önemli bir tartışma konusudur. Bir zamanlar iyonların parenkima hücrelerinden kanallara pasif şekilde geçtiği sanılmaktaydı, ancak günümüzde iyonların parenkima hücrelerinden kanallara yüklenmesinin veya salınımının sıkı biçimde regüle edilen ve enerji gerektiren bir proses olduğunu gösteren önemli bulgular vardır. Buna göre, topraktan ksilem kanallarına iyon taşınımı için iki aktif (veya enerji-bağımlı) olaya gereksinim vardır: (1) epidermal hücrelerin plazma membranlarından alım ve (2) kanallara bitişik parenkima hücrelerinin plazma membranlarından kanal içine salınım.



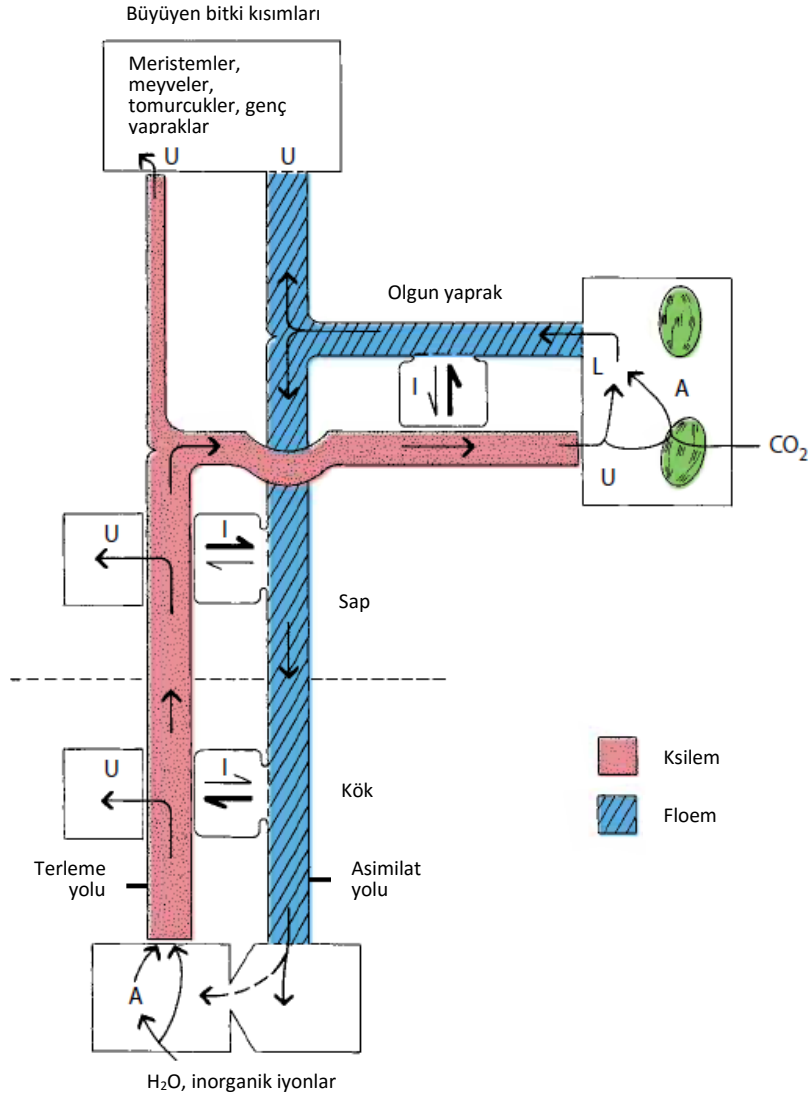
30-21 Besin alımı için enerji gereksinimi Mısır bitkisinin fosfat absorpsiyon hızı (P_2O_5 olarak; bkz. sayfa 702) dört günlük sürekli karanlıktan sonra neredeyse sıfıra düşmüştür. Işık verildiğinde absorpsiyon yükselmeye başlamıştır. Bu ve diğer veriler mineral iyon alımının enerji gerektiren bir proses olduğunu gösterir.

İnorganik Besinler Terleme ve Asimilat Yollarında Karşılıklı Olarak Değiştirilir İnorganik iyonlar ksilem kanallarına (veya trakeidlere) salgılandığında terleme yolu ile yukarı doğru hızlıca taşınır. Bazı iyonlar yanal olarak ksilemden kök ve gövde etrafındaki dokulara geçerken diğerleri yapraklara kadar taşınır (Figür 30-22).

İyonların yaprak içerisinde izlediği yol hakkındaki bilgilerimiz kök içerisinde izlediği yol hakkında bilinenden çok daha azdır. İyonlar yaprak içerisinde, su ile birlikte yaprak apoplastında ve hücre duvarları arasında taşınır. Bazı iyonlar terleme yolu üzerinde kalabilir ve su kaybının ana bölgelerine – stoma ve diğer epidermal hücrelere ulaşır. İyonların çoğu muhtemelen köktekine benzer bir taşıyıcı mekanizma ile yaprak hücrelerinin protoplastına geçer. Daha sonra bu iyonlar floem de dahil olmak üzere yaprağın diğer bölgelerine doğru simplastik yoldan (plazmodezmata üzerinden protoplastlarla) hareket eder. İnorganik iyonlar yaprak yüzeyinden de küçük miktarlarda absorbe edilir, bunun bir sonucu olarak mikrobelerin direk yapraklara gübreleme amaçlı uygulanması bazı tarla bitkileri için standart bir tarımsal uygulama haline gelmiştir.

Ksilem yolu ile yaprağa taşınan iyonların önemli bir bölümü yaprak damarlarında floeme geçer ve asimilat yolunda sukroz ile birlikte yapraktan dışarı taşınır (Figür 30-22; bkz. bir sonraki bölümde asimilat taşınımı). Örneğin beyaz acı baklada (*Lupinus albus*) yapılan bir çalışmada veziküler olarak meyveye alınan azot ve kükürdün yüzde 80'den fazlasının, fosfor potasyum, magnezyum ve çinkonun yüzde 70 ila 80'inin floem ile taşındığı gösterilmiştir. Bu tür inorganik iyonların gelişmekte olan meyveye taşınımı floemdeki sukroz akışına eşlenik olarak gerçekleşmektedir.

Besinler floemde aşağı yönlü asimilat yolunda ilerlerken köklere ulaştığında ksileme yukarı yönlü terleme yoluna transfer edilir ve bu şekilde bitki içerisinde bir besin geri dönüşümü oluşabilir (Figür 30-22). Sadece floemde hareket edebilen iyonlar – floem-mobil iyonlar – büyük oranda yapraktan dışarı hareket edebilir. Örneğin K^+ , Cl^- ve fosfat (HPO_4^{2-}) kolayca yapraktan dışarı çıkarken Ca^{2+} ise nispeten hareketsizdir (immobil). Bor, demir ve kalsiyum gibi kimi çözünür maddeler floem-immobil olarak nitelendirilirler.



30-22 Terleme ve Asimilat Yollarında Karşılıklı Değişim Şekilde su, inorganik iyonlar ve asimilatların bitki içerisindeki sirkülasyonu gösterilmiştir. Kök tarafından alınan su ve inorganik iyonlar ksilem içerisinde terleme yolu boyunca yukarı doğru hareket eder. Su ve iyonların bir bölümü yanal hareket ile kök ve gövde dokularına giderken, bir bölümü ise büyümekte olan bitki bölümlerine ve olgun yapraklara gider. Yapraklarda su ve inorganik iyonların önemli bir bölümü floem'e geçer ve buradan da sukroz ile birlikte asimilat yolu ile taşınır. Henüz büyümekte olan bitki bölümleri terleme yolu ile su alımında yeterince etkin değildir ve bu nedenle su ve besinlerin büyük bölümü floem üzerinden alınır. Floem ile kök geçen su ve çözünür maddeler burada tekrar ksileme geçerek transpirasyon yolu ile yeniden sirküle edilir.

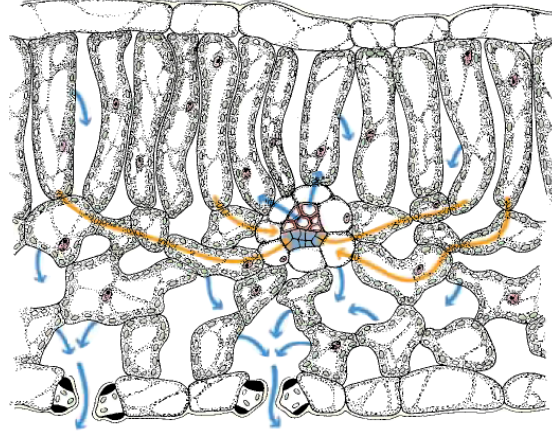
Şekildeki A sembolü ham maddelerin çevreden absorbe ve asimile edildiği özel bölgeleri temsil etmektedir; L ve U sembolleri yükleme ve boşaltma bölgelerini; ve I sembolü de ksilem ve floem arasında geçiş olan temel noktaları göstermektedir.

Asimilat Taşınımı: Maddelerin Floem İçerisindeki Hareketi

Su ve inorganik çözünür maddeler bitki içerisinde ksilem'in transpirasyon yolunda yukarı doğru ilerlerken, fotosentez sırasında üretilen şekerler ise floem'in **asimilat yolu** ile yapraktan dışarı doğru hareket eder (Figür 30-23). Şekerler sadece kullanılmak üzere büyüyen gövde ve kök uçlarına taşınmakla kalmaz, aynı zamanda meyve, tohum, sap ve kök depo parenkiması gibi depolama bölgelerine de taşınır (Figür 30-22). Maddelerin floemde taşınması "**translokasyon**" olarak adlandırılır.

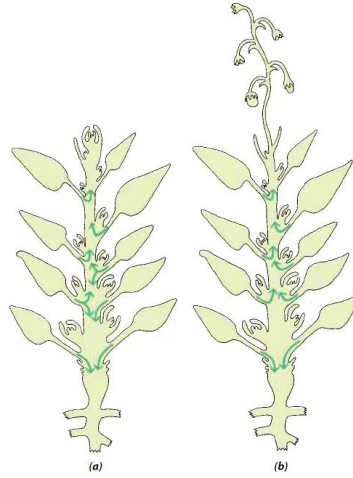
Asimilat hareketinin üretici-tüketici yönlü bir yol izlediği bilinmektedir. Asimilat çözeltilerinin temel **üretim** yeri fotosentez yapan yapraklar olsa da depo dokuları da önemli bir **üretici** görevi görür. Kendi besin ihtiyacını karşılayamayan diğer tüm bitki bölümleri **tüketici** rolünde olup gerekli asimilatları üretim dokulardan sağlarlar. Buna göre, depo dokuları asimilatları aldığı anda tüketici, verdiği anda ise üretici rolünde olabilir.

Üretici-tüketici ilişkileri nispeten basit ve direkt olabilir. Örneğin bazı genç fidelerde rezerv besin içeren kotiledonlar ana üreticiyi temsil ederken büyümekte olan kökler ise ana tüketiciyi temsil eder. Yaşlı bitkilerde yukarıda bulunan yeni olgunlaşmış yapraklar asimilatları çoğunlukla gövdenin ucuna doğru gönderirken aşağıdaki yapraklar ise asimilatları öncelikli olarak köklere ve ortadaki yapraklar ise her iki yöne doğru gönderirler (Figür 30-24a). Asimilat dağıtımındaki bu düzen vejetatif büyümeden generatif büyümeye geçişle birlikte belirgin şekilde değişime uğrar. Gelişmekte olan meyveler çok rekabetçi tüketicilerdir ve yakınlardaki hatta sıklıkla uzaktaki yapraklardan gerçekleşen asimilat taşınımını tekellerine alarak çoğu kez vejetatif büyümenin büyük oranda azalmasına neden olurlar (Figür 30-24b).



30-23 Su ve fotosentez ürünlerinin yaprak içerisinde izlediği yol Yaprak şekli, terleme yolu ile gelen su moleküllerinin minör bir damarın ksileminden hareket ederek mezofil hücrelerine geçişini, mezofil hücre duvarlarının yüzeyinden buharlaşmasını ve sonunda açık olan stomalardan difüzyon ile yapraktan çıkışını (mavi oklar) göstermektedir.

Fotosentez sırasında üretilen şeker moleküllerinin (fotosentat) mezofil hücrelerinden aynı minör damarın floemine girişi ve asimilat yoluna katılması da (turuncu oklar) şekilde ayrıca gösterilmektedir. Palisat parenkima hücrelerinde üretilen şekerler moleküllerinin süngersi parenkima hücrelerine taşındığı ve buradan da süngersi hücreler vasıtasıyla yatay olarak floem'e geçtiği sanılmaktadır.

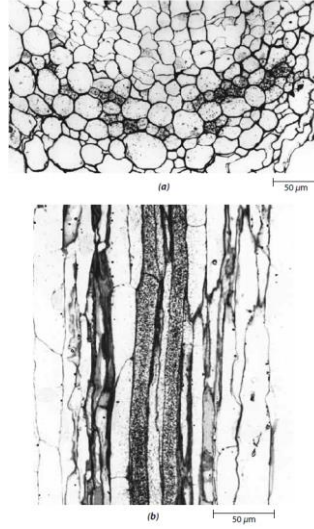


30-24 Genç ve yaşlı bitkide asimilat taşınması Şekil (a) vegetatif dönemde ve (b) meyve olum döneminde bitkide asimilat taşınmasını göstermektedir. Oklar her iki dönemde asimilatların taşındığı yönü göstermektedir.

Radyoaktif İzleyicilerin Kullanıldığı Deneyle Kalburlu Borularda Şeker Taşındığını Göstermektedir

Floemin asimilat taşınımındaki rolünü destekleyen ilk bulgular dış kabuk halkası çıkartılmış ağaçlarda yapılan gözlemlerde elde edilmiştir. Bölüm 26'da anlatıldığı üzere yaşlı dalların dış kabukları büyük oranda floemden oluşmaktadır. Fotosentez yapan bir ağaç gövdesinden halka çıkartıldığında (dış kabuk soyulduğunda) halkanın yukarı bölümündeki kabuk zamanla şişer, bu da fotosentez yapan yapraklardan gelen ve floem boyunca aşağıya inen asimilatların burada birikerek yeni odun ve kabuk dokusu oluşturduğunu gösterir.

Floem'in asimilat taşınımındaki rolü hakkında çok daha ikna edici bulgular, radyoaktif izleyiciler kullanılarak elde edilmiştir. Radyoaktif asimilatların (örneğin ^{14}C -işaretli sukroz) kullanıldığı deneyler bu tür bileşiklerin floemde hareket ettiğini göstermekle kalmamış, aynı zamanda şekerlerin kalburlu borularda taşındığını kesin olarak göstermiştir (Figür 30-25).

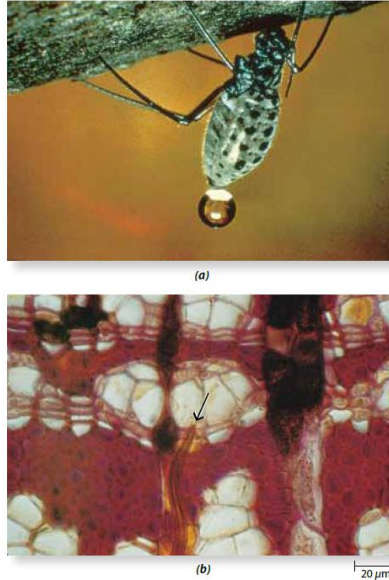


30-25 Kalburlu borularda şeker taşınması Bakla (*Vicia faba*) sapından alınan veziküler demetlerin (a) enine ve (b) boyuna kesitinin mikrootoradyografları. Bu sapın bir yaprağı 35 dakika boyunca $^{14}\text{CO}_2$ 'de tutulmuştur. Bu süre içerisinde $^{14}\text{CO}_2$ şekerlere dönüşmüş ve bitkinin diğer bölümlerine taşınmıştır. Yaprak kesitlere ayrılmış ve kesitler 32 gün süre ile otoradyografik film üzerinde bekletilmiştir. Film banyo edildiğinde dokuların altında kalan bölgelerde gözlenen radyoaktivitenin (film üzerinde koyu noktalar şeklinde) neredeyse tamamının kalburlu borularla sınırlı olduğu görülmüştür.

Afidler Floem Arařtırmalarında Byk Fayda Saęlamıřtır

Maddelerin floemdeki hareketine dair elde edilen deęerli bilgilerin byk blm afidlerin – bitkilerin suyunu emen kk bcekler – kullanıldıęı arařtırmalardan saęlanmıřtır. Afid trlerinin çoęu floem ile beslenir. Bu afidler stylet adı verilen modifiye aęız blmlerini sap ya da yapraęa sokarak stylet'in ucu iletim yapan bir kalburlu boruyu delene kadar ilerletilir (Figr 30-26). Kalburlu borunun turgor basıncı ile kalburlu boru ierisindeki su afidin sindirim yoluna iletilir ve afidin arkasından damlacık Őeklinde dıřarı ıkar. Beslenen afidler anestezi ile uyutularak (styletlerini kaburlu borudan ıkartmamaları iin) styletleri kesilirse kalburlu borudan zsu ıkıřı birkaç saat devam eder. Bu zsu bir mikropipet ile toplanabilir. Bu Őekilde toplanan z suyun analizi sonucunda yzde 10 ila 25 kuru madde ierdięi ve bunun da çoęu bitkide yzde doksandan fazlasının Őeker – genelde sukroz – olduęu gsterilmiřtir. Buna ek olarak amino asitler, eřitli protein ve RNA'lar, bazı hormonlar ve magnezyum, fosfat, potasyum ve klor gibi inorganik znr maddeler de floemde tařınmaktadır.

Afid ve radyoaktif izleyicilerin kullanıldıęı alıřmalardan elde edilen veriler floemde asimilatların boyunca hareketinin olduka hızlı olduęuna iřaret etmektedir. rneęin stylet ularının bulunduęu blgede kalburlu boru ierisindeki zsu saatte 100 santimetrelilik hızla hareket etmektedir.



30-26 Afidler ve floem arařtırmaları (a) İhlamur aęacı (*Tilia americana*) zerinde beslenen bir afid (*Longistigma caryae*) bir kalburlu boruyu delmiř. Bir damlacıęın ya da kalburlu boru z suyunun afid'den dıřarı ıktıęı grlebilir. Afidlerin floem'in fonksiyonlarını arařtırmak iin deęerli bir ara olduęu kanıtlanmıřtır. **(b)** Bir afidin ihlamur aęacının sekonder floemindeki kalburlu boru ierisindeki modifiye aęız blmn (stylet) gsteren fotomikrograf. Resimdeki ok stylet'in ucunu gstermektedir.

Ozmotik olarak oluşturulan Basınç Akışı Floem Taşınmasına Güç Verir

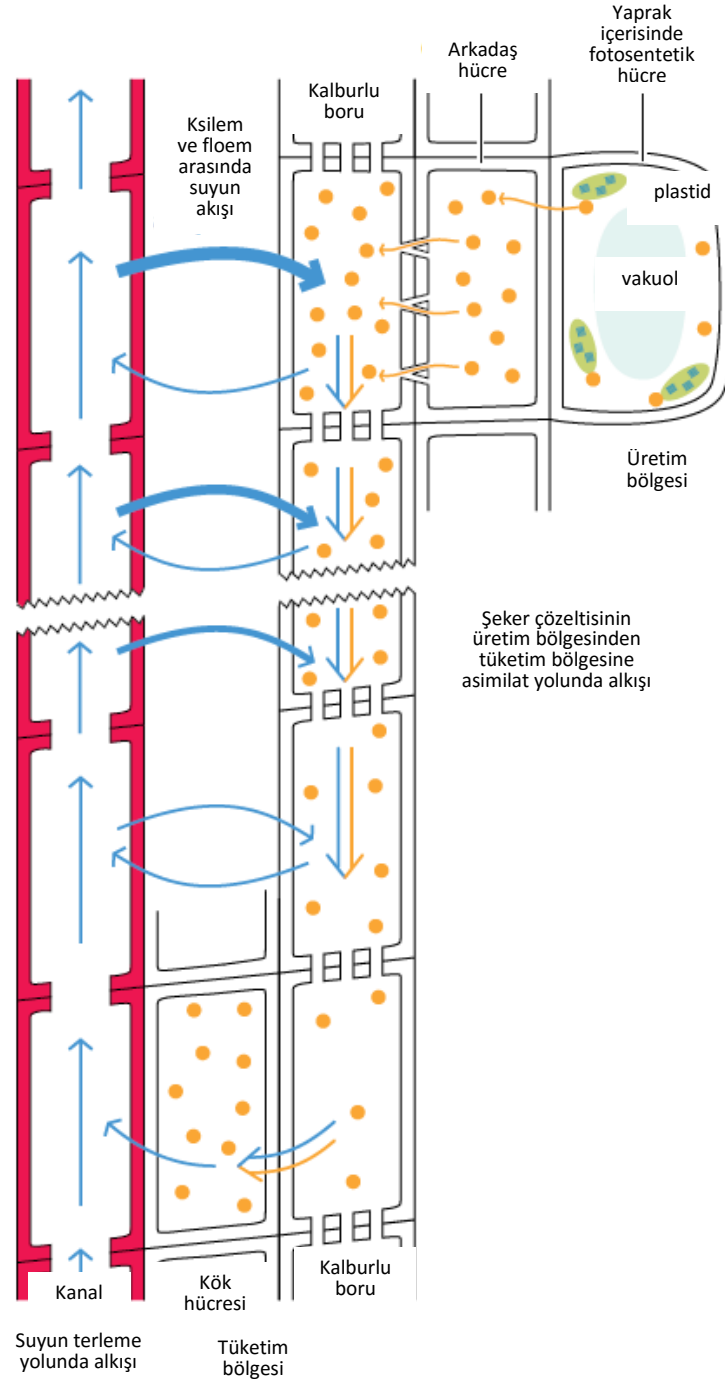
Floem'in kalburlu borularında asimilat taşınmasını açıklamak üzere birkaç mekanizma ortaya atılmıştır. İlk açıklanan mekanizma olasılıkla difüzyondur ve bunu sitoplazmik akım mekanizması takip etti. Bitki hücrelerinde görülen normal difüzyon ve sitoplazmik akımlar birer taşınma mekanizması olarak pek ilgi görmedi, nitekim asimilat taşınım hızları bilinmeye başladığında (tipik olarak saatte 50 ila 100 santimetre) her iki mekanizmanın da kalburlu borular ile uzun mesafeli taşınmayı açıklayamadığı anlaşıldı.

Floemde taşınma mekanizmasını açıklamak üzere alternatif hipotezler öne sürülse de, bunlardan sadece biri, basınç-akış hipotezi floem üzerine yapılan deneysel ve yapısal çalışmalardan elde edilen verileri destekleyecek nitelikteydi.

İlk kez 1927'de Alman bitki fizyoloğu Ernst Münch tarafından ortaya atılan ve o günden bu yana modifiye edilen basınç-akış hipotezi, kalburlu borularda uzun mesafeli asimilat taşınmasını açıklayıcı en basit ve en çok kabul gören hipotez olmuştur. Bu en basit açıklamadır, çünkü asimilat taşınmasına güç veren tek şeyin ozmoz olduğunu kabul eder.

Özetle **basınç-akış hipotezi**, asimilatların üretici bölgelerden tüketici bölgelere ozmotik olarak oluşturulan bir turgor basınç gradiyenti ile taşındığını öne sürer. Örneğin, fotosentez yapan yaprakların mezofil hücrelerinde üretilen sukroz mezofilden minör damara taşınır, burada kalburlu boruya geçer ve kalburlu boruda mezofil hücrelerinden daha yüksek bir sukroz konsantrasyonu oluşur (Figür 30-27). **Floem yüklenmesi** olarak adlandırılan bu proses sonucunda kalburlu boru içerisindeki su potansiyeli düşer ve terleme yoluyla yaprağa giren su ozmoz ile kalburlu borulara geçer. Üretim bölgesindeki kalburlu borulara suyun geçişi ile birlikte sukroz da pasif olarak büyümekte olan dokulara veya depo kök gibi tüketim bölgelerine taşınarak burada kalburlu borudan dışarı alınır. Tüketim bölgesinde sukrozun alınması ile birlikte kalburlu borularda su potansiyeli artar ve su kalburlu borudan dışarı çıkar. Burada sukroz büyüme veya solunumda kullanılır, veya tüketim bölgesinde depolanabilir. Suyun büyük bölümü ise ksileme geri dönerek terleme yolunda resirküle edilir.

Burada dikkat edilecek olursa basınç-akış hipotezi, şeker çözeltisinin hareket ettiği kalburlu boruları pasif bir role atamıştır. Basınç-akış mekanizmasında aktif taşınma da söz konusu olabilir, ancak bu direkt olarak kalburlu borularda uzun mesafeli taşınmada söz konusu değildir. Aktif taşınma apoplastik floem yüklenmesi sırasında ve bir olasılıkla da şekerlerin tüketim bölgelerinde floemden alınması sırasında (bkz. aşağıdaki bölüm) oluşmaktadır.



30-27 Basınç-akış hipotezi Şekilde ozmotik olarak oluşturulan basınç-akış mekanizmasına göre şekerlerin floemde taşınmasını görülmektedir. Şeker molekülleri (sarı noktalar) üretim bölgesinde (sağ üst) kalburlu boru-arkadaş hücre kompleksine yüklenir. Artan şeker konsantrasyonu ile su potansiyeli düşer ve ksilemden gelen su osmoz yolu ile kalburlu boruya geçer. Şekerler tüketim bölgesinde alınır ve şeker konsantrasyonu düşer, sonuç olarak su potansiyeli yükselir ve su kalburlu boruyu terk eder. Suyun üretim bölgesinde kalburlu boruya girişi ve tüketim bölgesinde çıkışı ile şeker molekülleri, su ile birlikte üretim ve tüketim bölgeleri arasında ozmotik olarak oluşan gradiyent boyunca pasif olarak taşınır. Üretim ve tüketim bölgeleri arasında bulunan kalburlu boruyu çevreleyen seçici-geçirgen membran

plazma membranıdır. Bunun bir sonucu olarak su, sadece üretim ve tüketim bölgelerindeki kalburlu borulara giriş-çıkış yapmakla kalmaz fakat tüm yol boyunca geçiş yapabilir. Bulgular üretim bölgesinde kalburlu boruya giren orijinal su moleküllerinin ancak pek azının tüketim bölgesine kadar ulaşabildiğini göstermektedir, çünkü bu su molekülleri yol boyunca floem apoplastından kalburlu borulara geçen diğer su molekülleri ile yer değiştirmektedir.

Floem Yüklmesi Apoplastik veya Simplastik Olabilir Sukrozun mezofil hücrelerinden minör damarların kalburlu boru–arkadaş hücre kompleksine doğru izlediği yol tamamen simplastik – plazmodezmata üzerinden hücreden hücreye – olabilir. Alternatif olarak sukroz, kalburlu boru–arkadaş hücre kompleksine aktif olarak yüklmeden önce de apoplasta (hücre duvarları) geçebilir. Apoplastik yüklemede kalburlu boru–arkadaş hücre kompleksleri ile diğer yaprak hücre tipleri arasında neredeyse hiç plazmodezmal bağlantı bulunmazken (Figür 30-28a) simplastik yüklemede ise arkadaş hücreler mezofil simplastına sayısız plazmodezmata ile bağlıdır (Figür 30-28b).

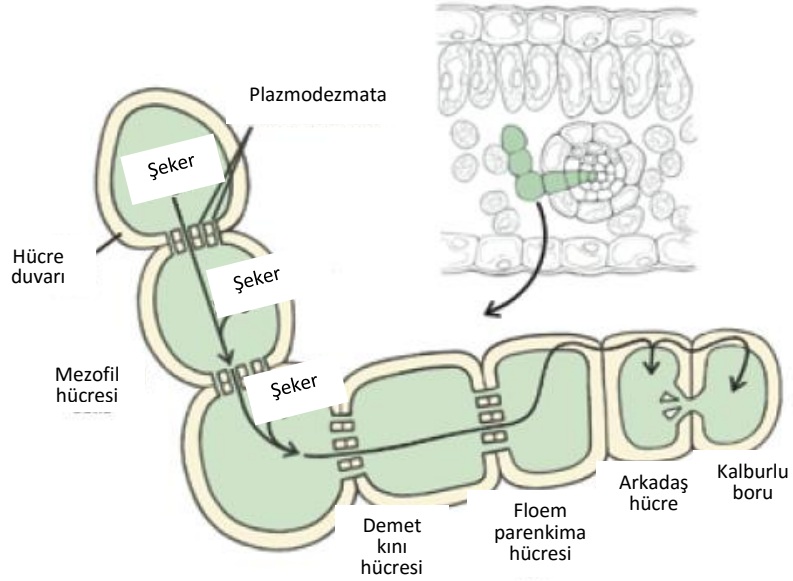
Apoplastik yükleme çoğunlukla otsu bitkilerde görülmekte ve sukrozun kalburlu boru–arkadaş hücre kompleksine pompalanması için enerjiye gerek duyulmaktadır (Figür 30-29). Apoplastik sukroz yüklmesi plazma membranına bağlı bir H^+ -ATPaz tarafından gerçekleştirilir. Bu enzim ATP'nin hidrolizinden aldığı enerjiyi kullanarak protonları (H^+) membranın karşı tarafına pompalar. Söz konusu temel aktif taşınma sırasında proton ile motive edilen güç kullanılarak sukrozun ve bazı durumlarda şeker alkollerin (sorbitol ve mannitol) spesifik taşıyıcılarla kalburlu boru–arkadaş hücre kompleksine taşınması sağlanır. Bu tip ikincil aktif taşınma **sukroz-proton simportu** veya sukroz-proton birlikte taşınımı olarak bilinmektedir (sayfa 85).

Simplastik stratejiler içerisinde floem yüklmesi için **polimer tuzaklama** olarak adlandırılan bir mekanizmayı kullanan strateji de aktif bir procestir ancak bu mekanizma simportları içermez. Bu mekanizmada mezofilde sentezlenen sukroz plazmodezmata üzerinden demet kını hücrelerine difüze olur ve buradan da çok sayıdaki plazmodezmata üzerinden **aracı hücre** (intermediary cell) denilen özel arkadaş hücrelere geçer (Figür 30-30). Aracı hücrelerde sukroz raffinoz ve stachyose sentezinde kullanılır. Bu proses ile şeker konsantrasyonu apoplastik yükleme yapan bitkilerde bulunan oranlara yükseltilir. Raffinoz ve stachyose moleküllerinin nispeten büyük olmalarından ötürü bu polimerler demet kınına geri difüze olamazlar, ancak aracı hücre-kalburlu boru duvarındaki bol miktarda bulunan por-plazmodezmata bağlantıları üzerinden kalburlu borulara difüze olabilirler. Bu mekanizmada enerji, mezofil ile floem arasında bir konsantrasyon gradiyenti oluşturmak için kullanılır. Polimer tuzaklayan türler ile büyüme formları arasında bir korelasyon bulunmamaktadır.

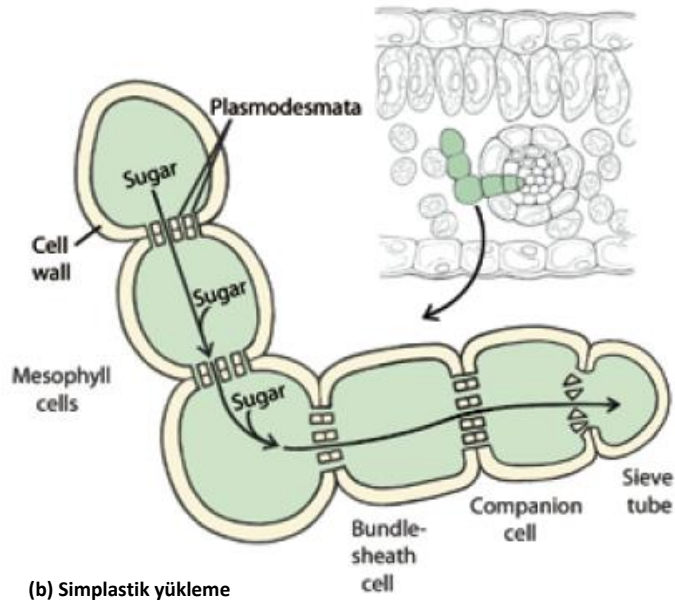
Bazı türlerin (örneğin *Amborella trichopoda*, *Coleus blumei*, ve *Cucurbita maxima*) minör damarları hem aracı hücre hem de “sıradan” arkadaş hücrelerini bulundurur. Buna göre aynı türde hem apoplastik hem de simplastik yükleme olabilir.

Bu aktif mekanizmaların aksine çoğu ağaç türünün pasif simplastik yükleme yaptığı belirlenmiştir. Bu türlerde mezofilden kalburlu boru-arkadaş hücre kompleksine geçişte bir konsantre etme aşaması bulunmamaktadır. Bu türler aracı hücre içermedikleri gibi raffinoz veya stachyose da taşımazlar. Bu

bitkilerde Őeker konsantrasyonu mezofil hücresinde kalburly boru-arkadaŐ hücresinden daha yųksektir ve iki hųcre grubu arasındaki konsantrasyon gradiyenti Őeker molekųllerinin plazmodezmatadan difųze olarak kalburly borulara geçiŐini saĐlar. Burada oluŐan turgor basıncı, basınç akıŐı oluŐumu ve uzun mesafeli taŐınmanın gerçekteŐmesi iŐin yeterlidir. İlginç olarak bu da Mųnch'ųn basınç-akıŐ hipotezinin bir bųlųmųnų oluŐturmaktadır.

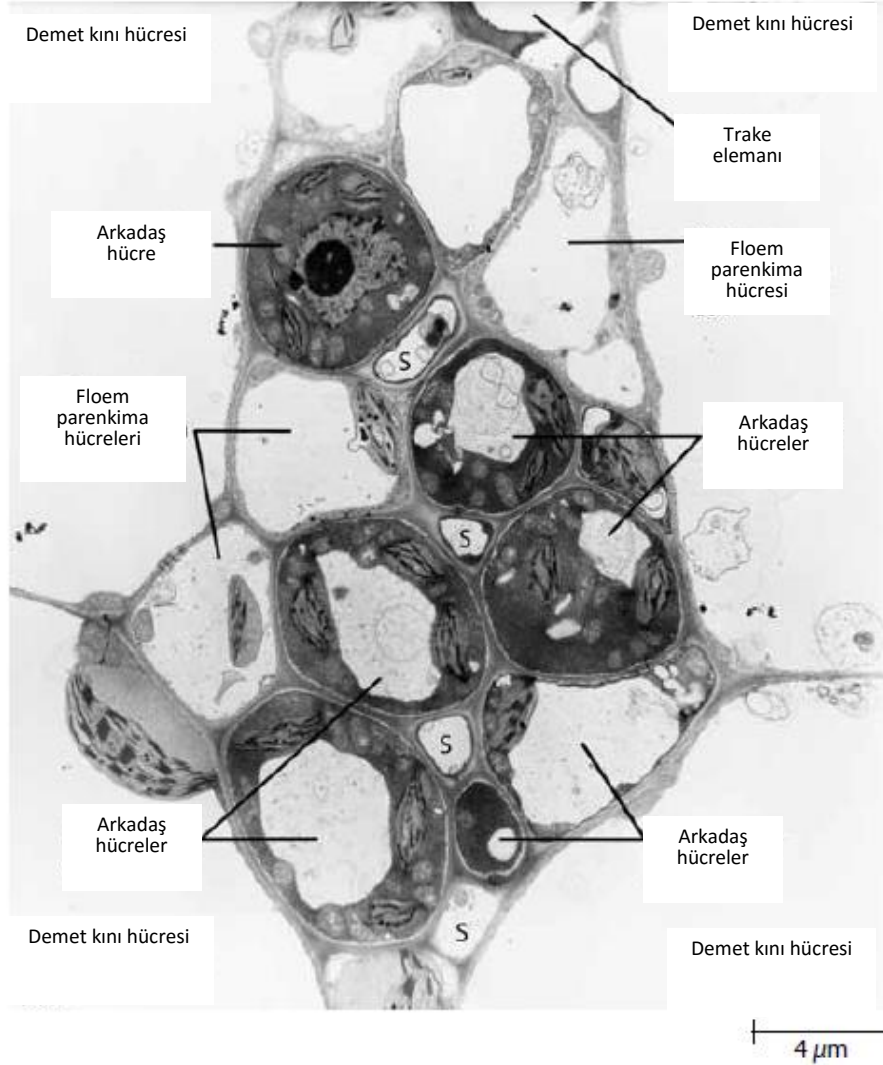


(a) Apoplastik yükleme

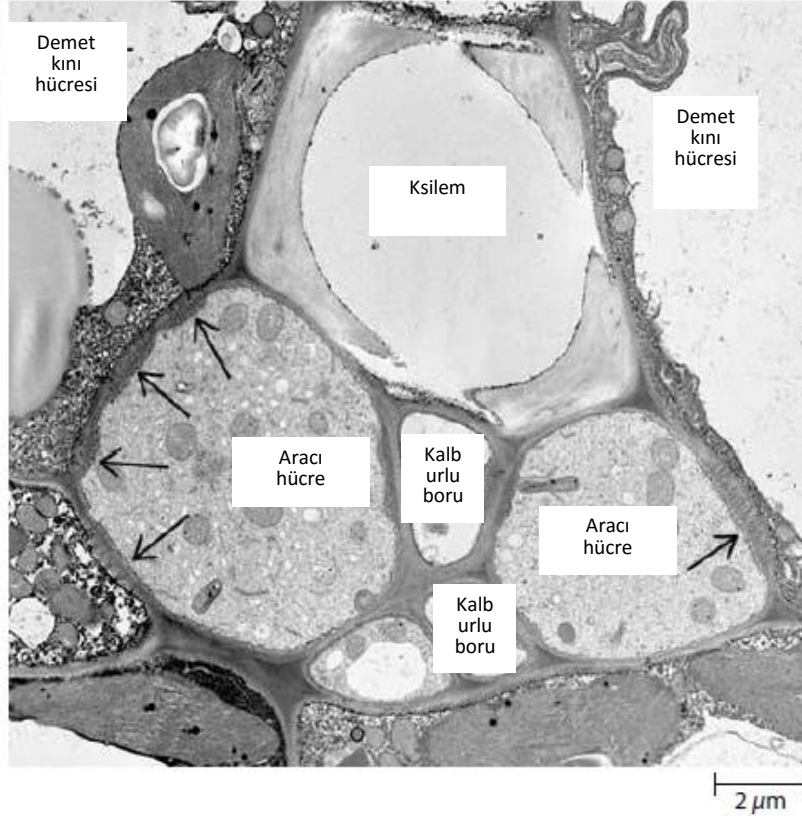


(b) Simplastik yükleme

30-28 Üretim (fotosentez yapan) yapraklarında floem yüklenme yolları (a) Apoplastik floem yüklemesi yapan türlerde üretim (fotosentez yapan) yapraklarının mezofil hücrelerinde üretilen şekerler önce (plazmodezmata üzerinden) simplastik bir yol izler, ancak sonrasında kalburlu boru-arkadaş hücre kompleksine aktif yüklenmeden hemen önce, apoplasta (hücre duvarı) geçer. (b) Simplastik floem yüklemesi yapan türlerde şekerler, mezofilden kalburlu borulara kadar tamamen plazmodezmata içerisinde hareket eder.



30-29 Şeker pancarı (*Beta vulgaris*) yaprağının minör damarı Şeker kamışı apoplastik yükleme yapan bir bitkidir. Bu enine kesitte damarda dört kalburlu boru (S) ve yedi "sıradan" arkadaş hücre görünmektedir. Minör damarlara özgü bir biçimde kalburlu borular, bunlara eşlik eden arkadaş hücrelere göre çok küçük kalmıştır. Bu durum arkadaş hücrelerin apoplasttan sukrozu aktif olarak alıp kalburlu borulara iletmesi olan görevlerinin bir yansımasıdır. Bir trake elemanının bir bölümü dışında (üstte) damarın ksilemi gösterilmemiştir.



30-30 Aracı hücreleri olan *Fuchsia triphylla* yaprağının minör damarı *Fuchsia*, polimer tuzaklama mekanizmasını kullanarak simplastik yükleme yapan, aracı hücre adı verilen uzmanlaşmış arkadaş hücrelerden faydalanan bir türdür. Bu damarda iki kalburlu boru ve iki aracı hücre bulunmaktadır. Oklar plazmodezmata bölgesinde demet kını ve aracı hücreler arasındaki kalınlaşmış hücre duvarını göstermektedir.

Floem Boşaltımı ve Tüketici Hücrelere Taşınma Apoplastik veya Simplastik Olabilir Floemde taşınan şeker ve asimilatların tüketim dokularında kalburlu borulardan dışarı çıkışı **floem boşaltımı** olarak adlandırılır. Asimilatların boşaltımından hemen sonra oluşan taşınma olaylarına *post-floem* veya *post-kalburlu boru* taşınımı denilmektedir.

Genç yapraklar ve kökler gibi büyümekte olan vegetatif tüketim bölgelerinde tüketici hücrelere boşaltım ve taşınma olayları genelde simplastiktir. Diğer tüketim dokularında ise boşaltım apoplastiktir. Gerçek boşaltım prosesi büyük olasılıkla pasif olmakla birlikte tüketim dokularına taşınma süreci metabolik aktiviteye bağlıdır. Örneğin, simplastik boşaltım yapan bitkilerde kalburlu boru ve tüketici hücreler arasındaki konsantrasyon gradiyentini sağlamak üzere enerjiye gereksinim duyulur. Apoplastik boşaltımın süre geldiği şeker pancarı kökü ve şeker kamışı sapı gibi depo organlarında ise tüketici hücrelerde yüksek konsantrasyonlarda şeker birikimi için enerjiye gerek vardır.

ÖZET

Veziküler Bitkide Suyun Büyük Bölümü Stomatadan Terleme yoluyla Kaybolur

Bitki köklerinden alınan suyun büyük bölümü su buharı olarak havaya verilir. Terleme adı verilen bu proses fotosentez için büyük öneme sahip olan yapraktan CO₂ alımı ile zorunlu bir biçimde bağlantılıdır.

Bir çift bekçi hücre şekil değiştirerek stoma ya da por'un açık veya kapalı konuma getirilmesini sağlayabilir. Stomanın kapanması yapraktan su buharı kaybını önler. Stomatal hareketler bekçi hücrelerin turgor basıncındaki değişimlerin ve bekçi hücre duvarlarının radyal misellenmesinin bir sonucudur. Turgor değişimleri bekçi hücrelerin çözünür madde düzeyindeki değişimlerle yakın ilişkilidir. Stoma, bekçi hücreler turgid durumundayken açık, flasit (turgorunu kaybetmiş) durumdayken ise kapalı konumdadır.

Yeterince Sulanmış Bitkilerde Stomatal Hareketleri Kontrol Eden Dominant Sinyal Işıktır

Mavi ışık bekçi hücre plazma membranındaki proton-pompa ATPaz'ı aktive ederek stomatal hareketleri düzenler. Sabahları stoma açılmasında görev yapan temel çözünür madde potasyumdur. Potasyum çıkışı ile sukroz dominant ozmotikum haline gelir. Günün sonunda stomaların kapanması ile sukrozun azalması paralellik gösterir ve bunun sonucunda bekçi hücreler turgorunu kaybeder.

Su Köklerden Yapraklara Doğru Ksilemin İletim Demetleri – Kanal ve Trakeidler – İçerisinde Hareket Eder

Yüksek bitkilerin tepesine ksilem yolu ile suyun hareket mekanizması için günümüzde geniş oranda kabul görmüş en geçerli teori kohezyon-gerilim teorisidir. Bu teoriye göre su bitki gövdesi içerisinde yukarı doğru çekilmektedir. Bu çekim veya gerilime suyun yapraklardan terleme ile kaybı ve/veya yapraklarda

kullanımı neden olmakta ve sonuçta yapraktan kök yüzeyindeki toprak çözeltisine değin bir su potansiyel gradiyenti oluşmaktadır. Suyun kohezyon özelliği gerilime dayanıklı olmasını sağlar. Ksilem iletim demetlerinde emboli oluşumu – hava ya da su buharı varlığı – kohezyon-gerilim mekanizmasını çökertebilir. Neyse ki, bitişik trake elemanları arasında bulunan sınırlı pit-çiftlerinin pit membranları, çoğu durumda embolize olmuş bir kanaldaki havanın fonksiyonel bir kanala geçmesine engel olur.

Suyun Köklerden Alımı Büyük Oranda Kök Tüpleri Üzerinden Gerçekleşir

Kök tüpleri su alımı için oldukça geniş bir yüzey alanı sağlar. Bazı bitkilerde terleme çok az veya yok olduğunda topraktan su alımı pozitif basınç oluşumuna, diğer adıyla kök basıncına neden olur. Bu ozmotik alım topraktan inorganik iyonların canlı kök hücrelerince ksileme taşınmasına bağlıdır ve suyun guttasyon ile yaprak ucu ya da kenarlarında bulunan özel yapılardan (hidatod) dışarı çıkmasına neden olabilir. Suyun kök içerisinde izlediği yol apoplastik, simplastik ya da hücreden hücreye şeklinde olabilir, ancak apoplastik hareket endodermiste kaspari şeridi ile bloke edilir. Su ksileme hareketi sırasında endodermal hücrelerin protoplastlarından ve plazma membranlarından geçmelidir.

Çoğu bitki toprak suyunu hidrolik olarak dağıtır. Hidrolik dağıtım, bitki köklerinin toprağın nemli bölgelerindeki suyu alarak kuru bölgelere taşıdığı ve geceleri oluşan bir prosestir. Su hidrolik olarak yukarı, aşağı veya yatay yönlü olarak dağıtılabilir.

İnorganik Besinler Toprak Çözeltisinde İyon Olarak Bitkilere Elverişli Duruma Geçer

Bitkiler ihtiyaç duydukları iyonları bünyelerine almak için metabolik enerji kullanır. Topraktan ksilem kanallarına iyon taşınması için iki aktif (enerji gerektiren) olaya gereksinim duyulur: iyonların epidermal hücrelerin plazma membranlarından içeri alım ve parenkima hücrelerinin plazma membranlarından kanallara iletimi. İnorganik iyonlar epidermisten ksileme genellikle simplastik bir yol izler. Yaprğa ksilem yolu ile taşınan inorganik iyonların önemli bir bölümü yaprak damarlarının floemine geçiş yapar ve asimilat yolu ile yapraktan geri gönderilir. Mikorizal mantarlar çoğu tohumlu bitkide topraktan besin alımını artırır.

Floemde Asimilat Hareketi Üretici'den Tüketici'ye doğru Gerçekleşir

Afid ve radyoaktif izleyiciler floemde maddelerin hareketi konusunda yapılan çalışmalara önemli düzeyde fayda sağlamıştır. Kalburlu boruların öz suyu şeker (genelde sukroz), amino asitler, proteinler, RNA'lar, hormonlar ve floem-mobil iyonlardan oluşan karmaşık yapıda organik ve inorganik bileşenler içerir. Floemde maddelerin boyuna hareket hızı sukroz'un sudaki normal difüzyon hızını büyük oranda geçer; floem hızı tipik olarak saatte 50 ila 100 santimetredir.

Basınç-akış hipotezine göre asimilatlar, üretimden tüketim bölgelerine doğru ozmotik olarak oluşan turgor basınç gradiyenti boyunca hareket eder. Şekerler üretim bölgesinde kalburlu boru-arkadaş hücre kompleksine yüklenir. Bu durum kalburlu boruda su potansiyelinin düşmesine ve ozmoz yolu ile kalburlu boruya su geçişine neden olur. Bu sırada tüketim bölgesinde şekerlerin alımı oradaki kalburlu borunun su potansiyelini artırır. Üretim bölgesinde suyun kalburlu borulara girişi ve tüketim bölgesinde çıkışı ile

şeker molekülleri de pasif bir biçimde su içerisinde üreticiden tüketiciye doğru oluşan konsantrasyon gradiyenti boyunca taşınır.

Floem yüklenmesi apoplastik veya simplastik olabilir. Apoplastik yükleme sukroz-proton simportu gerektiren aktif bir prosestir. Raffinoz ve stachyose taşıyan türler aktif simplastik yükleyicilerdir. Bunlarda aracı hücre denilen özelleşmiş arkadaş hücreleri vardır ve polimer tuzaklama mekanizmasını kullanırlar. Pasif simplastik yükleyicilerde mezofilde yüksek miktarlarda üretilen şekerler, minör damarların kalburlu borularına konsantrasyon gradiyenti boyunca difüze olur.

SORULAR

1. Işık, potasyum iyonları ve sukrozun stomatal hareketlerdeki rolünü açıklayınız.
2. Şu faktörlerden her birinin terleme hızına olan etkisini açıklayınız: sıcaklık, nem, hava akımları.
3. Basit bir şekil çizerek bir su molekülünün terleme yolu boyunca kök tüyünden başlayarak yaprak dışındaki atmosfere kadar izlediği yolu gösterin. Bu yol üzerinde ilgili tüm doku ve hücre katmanlarını işaretleyiniz.
4. Pit membranları suyun güvenli bir biçimde taşınmasında büyük öneme sahiptir. Açıklayınız.
5. Kohezyon-gerilim teorisini hangi bulgular desteklemektedir?
6. Kök basıncı ve guttasyon arasındaki ilişkiyi açıklayınız.
7. Hidrolik geri dağıtımın bitkilere olan faydasını açıklayınız.
8. İnorganik besinlerin alımı enerji gerektiren bir prosestir. Açıklayınız.
9. Hangi bulgular kalburlu boruların floem'in besin-iletken kanalları olduğunu destekler?
10. Apoplastik ve simplastik floem yüklenmesinin ayrımını yapınız.