

Parazit Çiçekli Bitkilerin Gelişimi ve Hayat Tipleri

Burak SÜRME¹, Hamdi Güray KUTBAY², Hakan YILMAZ²

ÖZET: Bitkiler âleminde önemli bir yeri işgal eden parazit çiçekli bitkiler, sahip oldukları farklı özelliklerden dolayı araştırmacıların ilgisini çekmişlerdir. Son yıllara kadar basit bir şekilde gruplandırılan bu bitkiler, biyoloji bilimindeki gelişmeler ışığında tekrar araştırılmaktadır. Morfolojik ve anatomik özelliklerinin yanı sıra fizyolojileri ve hayat döngülerinin bazı aşamalarındaki farklılıklar yeniden dikkate alınan özelliklerdir. Yeryüzünün biyolojik çeşitliliğinde parazit çiçekli bitkiler, angiospermilerin yaklaşık %1'ini kapsar ve 22 angiosperm familyasında 20 cins ile yaklaşık 4000 bitki türüne sahiptir. Parazit çiçekli bitkilerin başlıca ayırt edici özelliği; konukçularına tutunmayı ve beslenmeyi sağlayan havstoryumlarıdır. Havstoryum yapılarının keşfi ve incelenmesi daha önce parazit bitkiler olarak tanımlanan birçok hetetrofik bitki türünün farklı gruplarda değerlendirilmesine neden olmuştur. Parazit bitkilerin hayat döngülerinin tamamlanmasında konukçu organizmalar oldukça önemlidir. Tohum çimlenmesinden havstoryum oluşumuna, beslenme şekillerinden konukçu seçimine kadar birçok özelliğin konukçu-parazit arasındaki ilişkilere dayandığı belirlenmiştir. Ayrıca konukçu organizmalardan salınan farklı biyokimyasal uyarıcıların da parazit çiçekli bitkilerin gelişiminde etkili olduğu bulunmuştur. Konukçuya bağımlılıklarına göre parazit bitkiler önceleri tam ve yarı parazit olarak gruplandırılmışsa da elde edilen yeni bulgularla daha detaylı bir gruplandırma yapılmıştır.

Anahtar kelimeler: Parazit çiçekli bitkiler, *havstoryum*, *angiosperm*, morfoloji

Development and Life Types of Parasitic Flowering Plants

ABSTRACT: Parasitic flowering plants, occupied an important place in the kingdom of plants, have been interesting for researchers because they have different features. These plants have been classified in a very simple manner; however developments in the science of biology requires re-classification. Not only morphological and anatomical features but also differences in physiology and life cycle stages should be taken into account for re-classification. Parasitic flowering plants represent about 1% of angiosperms plants in bio-diversity of the earth and they have got 22 angiosperm family and 270 genera, consequently have got approximately 4,000 parasitic flowering plant species. The main distinguishing feature of parasitic flowering plants is their "haustorium" which is plant parts for attachment to their hosts and penetration to host's xylem and floem. Discovery and investigation of haustorium structure caused re-classification of some heterotrophic plants which were previously described as parasitic plants. Host plants are very important for completion of the parasitic plants life cycle. Parasitic-host plants interactions support seed germination, haustorium formation, nutrition types and selection of host. Different biochemical stimulant molecules are effective on these important processes. Parasitic plants were grouped by holo and hemiparasite previously depending on host cell dependencies but due to new findings, they have been grouped again.

Keywords: Parasitic flowering plants, *haustorium*, *angiosperm*, morphology

¹ Karamanoğlu Mehmetbey Üniversitesi, Kamil Özdağ Fen Fakültesi, Biyoloji, Karaman, Türkiye

¹ Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji, Samsun, Türkiye

Sorumlu yazar/Corresponding Author: Burak SÜRME, burakurmen@gmail.com

GİRİŞ

Yeryüzünün biyolojik çeşitliliğinde önemli olan parazit çiçekli bitkiler son yıllara kadar bilim alemince gereğince incelenmemiştir. Angiospermilerin yaklaşık %1'ini parazit çiçekli bitkiler oluşturmaktadır. Nickrent et al. (1998) 22 angiosperm familyasına ait 20 cins içinde yaklaşık 4000 parazit çiçekli bitki türü tespit edildiğini bildirmiştir.

Parazit çiçekli bitkilerin ayırt edici başlıca özelliği; konukçularına tutunmayı, beslenmeyi sağlayan ve bu bitkiler için özelleşmiş olan havstoryumlarıdır. Bunun yanı sıra fizyoloji ve biyokimyasal özelliklerinin tam olarak anlaşılabilmesi, her zaman için bu bitkilerin araştırılmaya değer olmasını sağlamıştır. Parazit çiçekli bitkilerin bir kısmı, tarım zararlısı iken bazı türler ise kozmetik, dekorasyon ve yem vb. amaçlarla da kullanılmaktadır. Bunun yanı sıra çok çeşitli renklere ve ilginç çiçek yapılarına sahip olmaları kendilerine olan hayranlığı da arttırmaktadır.

Canlılar besin ihtiyaçlarını iki şekilde sağlarlar. Ya kendi besinlerini öncül bileşiklerden sentezleyerek ya da dışarıdan hazır olarak; çevresindeki inorganik maddelerden kendi besinini sentezleme yeteneğine sahip olmayan, besinleri hazır olarak temin edenler heterotrof canlılardır. Heterotrofik bitkiler ise havstoryumlu parazitler ve mikotroflar olmak üzere ikiye ayrılır. Havstoryumlu parazitler; havstoryum (parazit ve konukçu arasında fiziksel bağlantıyı sağlayan yapı) adı verilen özelleşmiş bir organ vasıtasıyla konukçularına tutunarak gerekli besin, su ve minerallerin alınmasını sağlar (McGraw, 2008). Mikotrofik bitkiler ise mantarları parazitleyen bitkilerdir. Mikorizal bağlantılar keşfedilmeden önce bu bitkiler saprofit veya parazit bitkiler olarak tanımlanmıştır (Fuman et al., 1971).

Mikotrofluk, parazitlenen bir mikorizal mantar vasıtasıyla karbonhidrat ve diğer besinlerin elde edilmesidir. Mikorizalar yüksek yapılı bitkilerin kökleriyle birliktelik oluştururlar ve bu nedenle mikotrofik bitkilerin, dolaylı olarak ağaçları parazitlediği de düşünülebilir. Mikotrofik bitkiler, dikotil ve monokotil familyalara ait yaklaşık 400 üzerinde türe sahiptir. *Monotropa* sp. L. en çok karıştırılan mikotroftur (Bjorkmann, 1960). Klorofil olmaması ve heterotrofik olarak besinlerini temin etmesi, parazit bir bitki olarak yorumlanmasına neden olmaktadır. Bu bitkiler, ağaçların köklerine bağlı olan mikorizal mantarlarla ilişki kurdukları için

fotosentez yapmadan hayatlarını sürdürebilirler. Bu bitkiler mantarları parazitlediği halde bunlara parazit bitkiler denmemiştir. Çünkü havstoryumal parazitler gibi besinlerini havstoryum vasıtasıyla konukçu kökünden elde etmezler. Bidartondo (2005) yaptığı bir çalışmada, bazı bitkilerin (biryofitler, likofitler, eğreltiler, *Parasitaxus* sp., monokotil ve dikotiller) özellikle tohum ve gametofitlerin ilk yerleşmesinde ve hayat döngülerinin bazı safhalarında mikotrofik olduklarını belirlemiştir. Örneğin; *Burmannia galeola* ve *B. flava* türleri erken hayat döngülerinde mikotrofik olmalarına rağmen daha sonra fotosentez yeteneği kazandıkları görülmüştür.

Heterotrofik angiospermiler kadar yoğun popülasyona sahip olmamasına rağmen, dünyamızda yayılış gösteren gymnosperm heterotrofik bitkiler de vardır. Heterotrofik gymnosperm bir bitki türü olan *Parasitaxus usta* ilk defa Yeni Kaledonya'da yoğun ormanlık alanlarda Vieillard tarafından (1861) keşfedilmiş ve tanımlanmıştır (De Laubenfels, 1972). Podocarpaceae familyasından olan bu bitki, odunsu bir çalı veya küçük bir ağaç olarak tanımlanabilir. Bu bitki daima kendi familyasına (Podocarpaceae) ait olan *Falcatifolium taxoides* Brongn & Gris bitkisinin kökleriyle bağlantılıdır. Bu bitkide de havstoryum oluşmadığı için parazit olup olmaması konusunda bir çelişki vardır. Bu iki bitki arasındaki bağlantılar kök aşısına benzetilmiş (Köpke et al., 1981), yapılan son araştırmalar konukçu kambiyumunun hem *Parasitaxus* türü hem de bir mikoriza tarafından enfekte edildiği saptanmıştır (Woltz et al., 1995). Böylece parazit bir bitki olduğu düşünülen *Parasitaxus usta*'nın bir mikotrofik olduğu ortaya çıkmıştır.

PARAZİT ÇİÇEKLİ BİTKİLER

Parazit bitkiler kendileri için uygun habitatlardaki yeterli ışık ve besin için rekabet yeteneklerini kaybettiklerinden dolayı, genellikle besince fakir topraklarda görülürler. Bu bitkilerin evrimlerine bakıldığında; rekabetçi özelliklerini kaybettiklerinden dolayı daha az popülasyona sahip ve kendileri için daha az uygun olan habitatlara yerleşmek zorunda kaldıkları görünür. Böylece çok uygun olmayan habitatlara kolonize olabilmek, canlılıklarını sürdürebilmek için besinlerini başka bir bitkiden temin etme metodu geliştirerek diğer bitkiler için parazit olmaya başladılar. Parazitler saprofitlerin (çürükçül) tersine organik maddeleri ölü organizmalardan sağlamazlar.

Bunun yerine bir konukçuya nüfuz ederek (yapışarak) canlı organizmanın metabolizmasıyla direkt bağlantı kurarlar (Sauerborn, 1991).

Parazit bitkiler; geliştirmiş oldukları özel organlar vasıtasıyla konukçu bitkiye yerleşen ve konukçuların vasküler dokularına nüfuz ederek, besin, su ve mineral ihtiyaçlarını konukçu bitkiden karşılayan organizmalardır. Sahip oldukları bu özel organa **havstoryum** denir. Parazit bitkilerde başlıca şu değişiklikler meydana gelir: a) Yaprakların büyüklükleri azalır veya kaybolur. b) Vejetatif organların büyüklükleri kısalmış; örneğin yaprak saplarına ihtiyaçları yoktur. c) Köklerini kaybederler. d) Klorofillerini kaybederler (Yarıparazit olanlar hariç). e) Fotosentezden sorumlu olan genlerini kaybederler (Yarıparazit olanlar hariç). Bunun yanında bazı parazit bitkiler klorofille sahiptirler ve fotosentez yapabilirler. Parazit bitkiler hem bu özelliklerine hem de konukçuyla olan ilişkilerine göre gruplandırılmıştır.

Tam parazitler: Besin ve su ihtiyaçlarının tamamını konukçu ksilem ve floeminden sağlayan parazit bitkilerdir. Klorofil bulunmadığından fotosentez yetenekleri yoktur. Çoğu tam parazit, konukçu kökünde meydan gelir, ancak *Cuscuta* cinsinin bazı türleri (*Cuscuta europaea*) RUBİSCO, tilakoid, klorofil ve ışığa bağlı CO₂ fiksasyonunu kaybeden gövde parazitleridir (Machado and Zetsche, 1990). *Rafflesia* takımının bazı üyeleri de gövde parazitleridir (*Apodanthes*, *Pilostyles*, *Rafflesia*). Fakat bu parazitlerin ilk olarak konukçu köküne yerleştiği ve endofit gelişiminin devam etmesi sonucu gövdeye yerleştiği bulunmuştur (Kuijt, 1969). Tam parazitler konukçu bitkide buldukları yere göre; kök tam parazitleri ve gövde tam parazitleri olarak da gruplandırılabilir.

Yarı parazitler: Klorofil bulduran parazit bitkilerdir. Fotosentez (hayat döngülerinin en az bir safhası boyunca) yeteneklerine sahip olmalarına rağmen su ve mineralleri konukçu bitkiden havstoryum yoluyla alırlar. Yarı parazit bitkileri, konukçuya bağımlılık derecelerine göre iki gruba ayırabiliriz.

Seçici yarı parazit bitkiler: Hayat döngülerini tamamlamak için konukçuya ihtiyaç duymayan fakat fotosentez yapabilmek için konukçuya bağımlı olan parazit bitkilerdir. Havstoryumları ile devamlı olarak konukçu köküne bağlantılıdır. Bazı parazit

Scrophulariaceae türlerinin (*Bartsia*, *Euphrasia*, *Melampyrum*, *Odontites*, *Pedicularis* ve *Rhinanthus*) konukçu olmadan çiçeklenip meyve meydana getirdikleri deneylerle gösterilmiştir (Weber, 1981; Mann and Musselman, 1981). Bazı parazit bitki türleri ise seçici ve zorunlu yarı parazitlik arasında bir geçici safhada bulunurlar. Meselâ, *Oxalis phyllanthi*'nin filizleri, havstoryum gelişiminden önce meydan gelir fakat konukçuyla bağlantı kuramazlarsa en fazla 6 ay hayatta kaldıkları görülmüştür (Pate et al. 1990a; Pate et al., 1990b). Seçici ve zorunlu yarı parazit bitkilerin ayrımını yapmada, parazitlik öncesi safha boyunca parazit bitkinin çiçek ve meyve oluşturabilme yeteneğine bakılır. Seçici yarı parazit bitkilere ilginç bir örnek *Oxyria alba* bitkisi verilebilir. Bu bitki konukçusu olmaksızın saksıda birkaç yıl hayatta kalabilir ve çiçeklenebilir fakat bu saksı bitkisinin daha sonra ölmesinin sebebi belirlenememiştir.

Zorunlu yarı parazit bitkiler: Bu tip bitkiler yarı parazitlerin aksine hayat döngülerini tamamlamak için bir konukçuya tutunmak zorundadırlar. Zorunlu yarı parazitler, tam parazitliğe doğru bir ilerleme gösterirler. Zorunlu yarı parazit bitkiler primitif (ilkel veya basit) ve gelişmiş yarı parazit bitkiler olmak üzere iki tipe ayrılırlar.

Basit zorunlu yarı parazitler: Misodendraceae, Loranthaceae ve bazı Viscaceae familyalarının gövde parazitleri bu gruptadırlar. Bu bitkiler fotosentetik beslenirler fakat gövde parazitleri olduklarından konukçu bitkiden bağımsız var olamazlar. Loranthaceae familyasında bulunan bazı kök parazit bitkileri, (*Atkinsonia*, *Nuytsia*, *Gaiadendron*) familyanın diğer üyelerinin aksine bu gruptan hariç tutulabilir. *Atkinsonia* (Menzies, 1959), *Gaiadendron* (Kuijt, 1963), *Nuytsia* (Main, 1947) filizleri yılın çoğu ayında konukçudan bağımsız olarak bulunabilir. *Nuytsia* için bu safha geçicidir çünkü kendisi için bir konukçu bulamazsa 6 – 9 ay içinde ölecektir. Ancak diğer türlerin ilginç bir şekilde gübre veya hormon uygulamasıyla en az 3 yıl daha hayatları uzatılabilmiştir. Viscaceae familyasının *Arceuthobium* hariç diğer altı cinsi ise ilkel zorunlu parazittir. Çünkü *Arceuthobium* gelişme için gerekli olan enerjinin yaklaşık % 30'unu olgun sürgünleri vasıtasıyla elde eder (Hull and Leonard, 1964).

Gelişmiş zorunlu yarı parazitler: Bu parazit bitkiler sadece konukçu ksilemine tutunmakla kalmazlar aynı zamanda floeme bağlanarak konukçu

karbonunu da elde ederler (Nickrent, 2002). Bu beslenmenin sonucu olarak, bu parazit bitkiler hayat döngülerinin bazı safhalarında fotosentez yapma yeteneklerini kaybederler. Bu gruba giren parazit bitkiler; *Cuscuta*, *Cassytha*, *Phacellaria*, *Arceuthobium* cinlerine ait bazı türler ile *Striga gesnerioides* türüdür.

PARAZİT ÇİÇEKLİ BİTKİLERİN GELİŞİMİ

Son zamanlarda biyoloji bilimindeki ilerlemeler parazit bitkilerin gelişimi hakkında daha güvenilir bilgiler sunmuştur. Bugün elde ettiğimiz bu bilgiler doğrultusunda parazit bitkilerin iki bilim dalına göre düzenlenebileceğini göstermiştir. Bu bilim dalları; moleküler gelişim ve moleküler filogeni basamaklarıdır. Gelişme biyolojisi alanındaki büyük ilerlemeler, bize parazit bitkilerin moleküler seviyede incelenmesini sağlamış ve genetik değişim üzerine yapılan çalışmalarda bilim insanlarına mükemmel modeller oluşturmuşlardır. Çünkü parazit bitkiler tipik kara bitkilerine göre farklı genetik mutantlar sunar (McGraw, 2008). Aslında tam parazitleri düşündüğümüzde bir bitki tanımlamak oldukça zordur. Çünkü tipik bitkilerin özelliği olan fotosentez yeteneği tam parazitlerde kaybolmuştur. Moleküler seviyede meydana gelen bu farklılıklar aynı zamanda morfolojik değişimlere de sebep olmuştur. Meselâ, bitkinin tipik fotosentez organlarının tamamen kaybolması veya körelmesi, bazı parazit bitkilerin sınıflandırma çalışmalarını zorlaştırmıştır. Fakat son zamanlarda, moleküler bilgiler kullanılarak bu durum düzeltilmeye başlanmış ancak karşımıza, başka şaşırtıcı durumları ortaya çıkarmıştır.

Moleküler filogenetik gelişim: Filogeni, ilk olarak bir organizma grubunun gelişimi boyunca gerçekleşen “kollara ayrılma” olaylarıyla ilgilidir. Parazit bitkilerin dikkate alınmasıyla şu soru ortaya çıkmıştır: “Parazitlik, angiospermiler arasında ne kadar sürede meydana gelmiştir?” Daha önceki morfolojik temelli sınıflandırmalar birçok hipotezin ortaya çıkmasına sebep olmuştur (Nickrent et al., 1998). Fakat farklı araştırmacılar, bu bitkilerin özellikle de tam parazitlerin ilişkileri hakkında zıt fikirler öne sürmüşlerdir. Böylece son zamanlara kadar bu soruya kesin bir yanıt verilememiştir. Tüm parazit angiospermiler, angiosperm filogeninde yer alırlar. Çekirdek, plastid ve mitokondri genleri

kullanılarak yapılan analizler en doğru sonuçları verir. Bu sonuçlar, parazitliğin çiçekli bitkilerin 12 atasından bağımsız olarak meydana geldiğini gösterir (McGraw, 2008).

Moleküler gelişim: Makro moleküllerdeki (DNA, RNA ve protein) değişimlerin oranları, modelleri ve o değişiklikleri belirleyen mekanizmaları dikkate alır. Bu moleküller, filogeni ile çok yakın ilişkileri olan aktif bir alandır.

Önceki görüşlerden biri moleküler saatle ilgilidir. Yani birim zamanda DNA'daki baz sayısındaki değişimlerdir. Başlangıçta, farklı organizmal atalarda DNA'daki baz sayısındaki değişimlerin sürekli olduğu düşünülmüşse de sonraki çalışmalar, bu durumun tüm organizmalar ve genler için aynı olmadığını göstermiştir (McGraw, 2008). Yavaş üreyen organizmalar, hızlı üreyenlerden daha az yer değiştirmeye (DNA baz sayısı) sahiptir. *Balanophora* ve *Rafflesia* gibi angiosperm tam parazitinin ribozomal genlerinin DNA sekansları elde edildiğinde parazit olmayan ototrofik bitkilerde görülenden 3,5 kat daha büyük olan yer değiştirme oranlarına sahip olduğu bulunmuştur (Nickrent et al., 2004). Çünkü bu parazitler hızlı nesil verme sürelerine sahip değillerdir ve aynı zamanda bazı hızlı nesil veren bitki (*Arabidopsis* sp.) türleri gibi aynı oranda artış göstermediği de belirlenmiştir. Böylece nesil verme süresi üzerinde başka faktörlerinde etkili olduğu düşünülmüştür.

Parazit bitkiler plastid genomu gelişimini inceleyen çalışmalarda da önemlidir. Tam parazit bir angiospermin plastid ve plastomuna daha sonra ne oldu ki fotosentez yapma yeteneklerini kaybetmişlerdir? Bu soruya, Kuzey Amerika'daki kayın ağaçlarının köklerinde tam parazit olarak yaşayan *Epifagus* bitkisi üzerinde yapılan çalışmalarla cevap verilmeye çalışılmıştır. Bu çalışmalardan elde edilen sonuçlar *Epifagus*'un tam plastom sekansı, tipik bir angiosperm plastomunun yaklaşık yarı büyüklüğünde olduğunu göstermiştir. Bu farklılığın başlıca fotosentez ve solunum genlerinin kaybıyla ortaya çıktığı düşünülmüştür. Yakın zamanda, *Cuscuta* ve *Pholisma* gibi parazit bitkilerinde de sekans belirleme çalışmaları yapılmış ve onlarda da bu genin olmadığı saptanmıştır. Bu değerlendirmeler parazit bitkilerin gelişiminde moleküler değişimlerin son derece etkili olduğunu göstermektedir (Nickrent et al., 2005).

PARAZİT ÇİÇEKLİ BİTKİLERİN GELİŞİMİ VE BÜYÜMESİ

Tohum çimlenmesi: Parazit çiçekli bitkiler, diğer bitkilerin aksine gelişimlerinin ilk safhalarında tamamen konukçuya bağımlıdır. Bunun en bariz örneği; parazit çiçekli bitki tohumlarının çimlenmesi için konukçudan salınması gereken kimyasal uyarıcılardır. Scrophulariaceae, Orobanchaceae, Balanophoraceae, Rafflesiaceae, Hydnoraceae ve Lennoaceae familyalarına ait tohumlarının tümü çimlenmek için konukçu kökünden salınan kimyasal sinyale ihtiyaçları vardır. Bu kimyasal uyarılar sadece tohumun çimlenmesini değil aynı zamanda havstoryum gelişimi gibi diğer fonksiyonel özelliklerinde ortaya çıkmasını sağlarlar (Stewart and Press, 1990). Çimlenmeyi başlatan bu kimyasal sinyallerin dikkat çeken iki özelliği; düşük miktarda aktif ve kararsız yapıya sahip olmalarıdır. Bu nedenle araştırmacılar bu moleküllere yoğunlaşmışlardır. Çimlenmeyi uyarıcı kimyasal madde ilk olarak, parazit olmayan pamuk bitkisinden elde edilmiştir (Cook et al., 1966). Strigol adı verilen bu molekül toprakta düşük miktarlarda bulunmasına rağmen çimlenmeyi aktif hale getirmektedir (Bouwmeester et al., 2003).

Farklı bir uyarıcı, *Striga* sp. parazit bitkisinin konukçusu olan *Sorghum bicolor* (L.) Moench var. *technicum* (Körn.) kökünden izole edilmiştir. İzole edilen bir başka bileşik ise, hem *Striga* sp. hem de *Alectra* sp. için konukçu olan börülce bitkisinin kök salgılarından izole edilen ve ksantin halkası, doymamış C₁₂- karboksilik asit, glisin ve aspartik asidin bir dipeptidini içeren moleküldür (Stewart and Press, 1990). Pamuk, süpürge darısı ve börülcedeki çimlenme uyarıcıları çok farklı yapılara sahiptir ve bu moleküllerin belirli miktarlarda, canlıda çimlenme uyarıcısı olarak görev yaptığı belirlenmiştir. Bu uyarıcı bileşikler başlıca kinetin, absisik asit, skopoletin, inositol, metionin, sodyum hipoklorit ve etilen içerir (Visser et al., 1984). Fakat canlıda bu bileşiklerin hangisinin etkili olduğu hâlâ belirlenmemiştir. Bu bileşiklerinin sudaki yüksek ve aşırı düşük miktarlarının çimlenme uyarıcı yerine allelokimyasal özellikler gösterdiği tespit edilmiştir (Netzly et al., 1988).

Havstoryum başlangıcı ve gelişimi: Kimyasalların farklı bir çeşidinin de parazit bitkilerde, havstoryum başlangıcından sorumlu olduğu bulunmuştur. İlk izole edilen havstoryum

başlatıcı moleküller; *Astragalus gummifer*'den elde edilen ksenognosin A ve B olarak isimlendirilen fenilpropanoidlerdir (Lynn et al., 1981). *Agalinis* sp. tarafından parazitlenen *Lespedeza sericea*'nın köklerinden izole edilen pentasiklik triterpen ise havstoryum başlatıcısı olarak teşhis edilen soyasapoenoldir. Bu molekül fenilpropanoidlerden çok farklı biyosentetik orijinli olup ksenognosinlere göre daha az aktiviteye ve öneme sahiptir. Havstoryum başlatıcıları 10⁻⁸-10⁻¹⁰ mol.m⁻³ yoğunluk dizilerinin üstünde aktiftirler (Steffens et al., 1986).

Hem çimlenme uyarıcıları hem de havstoryum başlatıcıları, kök parazitlerinde yer ve konukçu seçiminde etkili olduğu düşünülmüştür. Herbivor böceklerde olduğu gibi parazit bitkilerin de tanıma ipuçları olarak konukçu koruyucu bileşiklerini kullanma ihtimalinden söz edilmiştir (Atsatt, 1977). Bu kimyasallar, normalde karşılaşılan yoğunluk üstündeki miktarlarda parazit bitkiler için zehirlidir. Kimyasalların çoğu ya allelopatik ya da biyosentetik olarak fitoaleksinlerle ilişkilidirler (Netzly et al., 1988).

Havstoryum anatomisi ve morfolojisi: Olgun bir havstoryum (*Amyema* sp. veya *Lysiana* sp.), parazit ve konukçu arasında güçlü bir aşılama sağlayan, ikinci derecede kalınlaşmış karmaşık bir yapıya sahiptir (Pate, 2001). Batı Avustralya'da bulunan *Ola x phyllanthi* (Labill) R.Br. türündeki trakeit elementleri, havstoryumun iç yüzeyinde yer alan konukçu damarları arasında luminal devamlılık kurar (Kuo and Pate, 1990). Havstoryumu kuşatan parankima dokuları bulunur. Havstoryum fonksiyonlarından kaynaklanan anatomik özelliklerden bir diğeri ise, ikinci derece bir eş dokuya sahip olmasıdır. Bu doku sayesinde havstoryumun çevresel olarak bir genişleme kapasitesine sahiptir (Pate, 2001).

Havstoryum görevi: Havstoryum parazit angiospermlere özgü olarak 3 fonksiyona sahiptir; bağlanma/tutunma, nüfuz etme, su ve çözelti alımı. Bununla birlikte, farklı türlerde fonksiyonel, benzerlik, morfolojik ve anatomik olarak görev bakımından çeşitlilik gösterebilirler. Bunu takiben havstoryumun nüfuz etmesi ve bağlanması, kökten parazite su ve besin transferinde öncelikli fonksiyonlarıdır. Konukçu ve parazit arasındaki apoplastik devamlılığın varlığı, yarı parazit havstoryumlarının çözelti transferinde pasif bir rol oynadığı görülmüştür (Raven, 1983). Birkaç türün havstoryumunda yapılan çalışmalar,

mitokondri, ribozom, diktiyozom ve iyi gelişmiş endoplazmik retikulum gibi hücre organellerinin yüksek yoğunlukta olmasıyla parankimanın varlığını ortaya koymuştur (Kuo et al., 1989). Bu hücreler *Striga* sp.'de olduğu gibi ya havstoryumla ya da *Ola*x ve *Viscum* türlerinde olduğu gibi havstoryumun iç yüzeyi içindeki ksilem elementleriyle bağlantılıdır (Stewart and Press, 1990). Histokimyasal çalışmalar *Striga hermonthica*'nın havstoryumal hücrelerindeki yüksek enzim aktivitelerinin varlığını göstermiştir. *Striga hermonthica*'nın ksilem öz suyunda bulunan karbonhidratlar, amino asitler ve organik asitler *Sorghum bicolor* konukçusundakilerden farklıdır (Press, 1989). Parazit ksilem öz suyundaki karbonhidrat yoğunlukları konukçudaki yoğunluklarından 5 kat daha fazladır ve temel farklılık konukçu ksileminin öz suyunda bulunmayan mannitoldür. Organik asit kompozisyonunda da farklılıklar vardır. Süpürge darısının öz suyunun ana bileşenleri malat ve sitratdır. Vampir otunda ise sitrat yoktur; fakat süpürge darısı öz suyunda olmayan şikimik asit ise parazit bitkinin öz suyunda bulunur. Bu sonuçlar; kök ksileminden havstoryuma giren azot ve karbonlu bileşiklerin parazit bitkinin sürgününe girmeden önce havstoryum hücreleri içinde aktif olarak metabolizma faaliyetlerine katıldığını gösterir. Konukçu ve parazit bitki öz suyunun metabolit kompozisyonundaki farklılıklar, kök yarı parazitleri ve ökse otlarının diğer türleri için de aynı olduğu bulunmuştur. Çözelti transferinin düzenlenmesiyle ilişkili biyokimyasal fonksiyonların özelleştiren havstoryum hücrelerinin parazit bitkilerin beslenmesinde aktif metabolik bir rol oynadığını göstermiştir (Stewart and Press, 1990).

Parazit bitkilerde büyüme düzenleyicileri:

Parazit bitkiler, konağın ksileminden ve bazı durumlarda ise konukçunun floeminden faydalanır. Böylece konukçu içinde taşınan büyüme düzenleyicilere ulaşmış olurlar. Kusküt ve ökse otları gibi gövde parazitleri kök sistemlerinden yoksundurlar ve belirli bazı bitki büyüme düzenleyicilerinin sentezini gerçekleştirmek için konukçularına bağımlıdır. Rafflesiaceae'nin endofitik türleri çiçek ve konukçuya doğru çatallaşan vejetatif yapılarını bünyesinde bulundurlar. Bu gibi türlerde, büyüme ve çoğalma tepkileri konukçu bitkinin büyüme düzenleyicileri tarafından yönetilir (Stewart and Press, 1990). Günümüzde, bitki büyüme düzenleyicilerini sentezleme kapasiteleri için yüksek derece özelleşmiş parazit bitkiler için yeterli bilgi mevcut değildir.

Okonkwo (1987) parazit bitkinin eksojen büyüme düzenleyicileri için gerekli olmayan mineral tuzlar ve karbon kaynaklarıyla beraber yetiştirildiğinde *Striga hermonthica*'nın gelişim ve morfolojisinin normal olduğu, aksine *Striga asiatica*'nın normal tohum gelişimini gerçekleştirmesi için sitokin ve öksin ilavesine gerek duyduğunu belirtmiştir. Günümüzde, zorunlu parazitlerin bitki büyüme düzenleyicileri için konukçularına bağımlı olduğunun net bir kanıtı yoktur. Fakat farklı bir durum, dış morfolojisi bakımından konukçularına benzeyen Avustralya'daki bazı ökse otlarının yapraklarında görülür. Barlow ve Wiens (1997) konukçuya olan bu benzerliğin, parazit bitkinin herbivorlara karşı korunmasını sağladığını bildirmiştir. Atsatt (1977) bu benzerlikte, konukçu sitokininin bir rol oynadığını düşünmüş fakat konukçu ve parazit arasındaki bu benzerliğin önemli sebeplerinin ne olduğu net olarak bilinmemektedir. Onun hipotezi, konukçu ksilemindeki bitki büyüme düzenleyicilerin kompozisyonuyla parazit bitkinin yaprağındaki bitki büyüme düzenleyicilerin yoğunluklarının birbirine yakın olduğudur. Böylece ökse otu yapraklarında meydana gelen hücre bölünmeleri (büyüme) üzerinde etkili olduğunu düşünmüştür. Ökse otunun ksilem öz suyunda bulunan sitokinlerin analizi ile yine benzer türlerin öz suyundaki sitokinlerin tip ve miktarları incelendiğinde konukçularıyla arasında yakın bir ilişkinin olduğunu ortaya koymuştur. Fakat *Amyema* sp.'nin canlı dışı kültür deneyleri incelendiğinde yaprak filizi şekillerinin doğadaki türleriyle benzer olduğu görülmüştür. *A. cambagei*'nin canlı dışında kültüre edilmiş filizleri ise *Casuarina cunninghamiana* konukçusunun yapraklarına (dar iğne benzeri yapraklar) şaşırtıcı bir benzerlik gösterdiği görülmüştür (Stewart and Press, 1990).

SONUÇ

Sonuç olarak parazit çiçekli bitkiler, angiospermilerin küçük bir grubunu oluşturmalarına rağmen sahip oldukları farklı özelliklerden dolayı her zaman ilgi çekici olmuşlardır. Tarım zararlısı türlerinin yanı sıra bazı türleri insanoğlu tarafından çeşitli amaçlarla kullanılmakta; bunların başında dekorasyon, kozmetik ve hayvan yemi olarak kullanılması gelmektedir. En çok dikkat çeken özellikleri ise diğer çiçekli bitkilerden oldukça farklı olan fizyolojik ve biyokimyasal süreçlere sahip olmasıdır. Halen bir parazit bitkinin gelişimi özellikle konukçu seçimi

ve konukçu parazit arasındaki ilişkiler tam olarak açıklanamamıştır. Bu ilişkilerin sağlanması için konukçu ve parazit tarafından salınan sinyal moleküller halen araştırılmakta, konukçu parazit devamlılığının nasıl sağlandığı belirlenmeye çalışılmaktadır. Parazit çiçekli bitkiler için genel bir morfolojik tanım yapılamamış, yaşamış oldukları bölgelere göre oldukça farklı görünümlere sahip oldukları görülmüştür. Bu nedenle yapılan gruplandırma çalışmaları özellikle konukçuya bağımlılık derecelerine göre yapılmıştır.

KAYNAKLAR

- Atsatt, P.R., 1977. The insect herbivore as a predictive model in parasitic seed plant biology. *American Naturalist*, 111:579-586.
- Barlow, B.A., Wiens, D., 1977. Host-parasite resemblance in Australian mistletoes: the case for cryptic mimicry. *Evolution* 31: 69-84.
- Bidartondo, M.I., 2005. The evolutionary ecology of myco-heterotrophy. *New Phytologist*, 167: 335-352.
- Bjorkmann, E., 1960. *Monotropa hypopitys* L., an epiparasite on tree roots. *Physiologia Plantarum*, 13:308-327.
- Bouwmeester, H.J., Matusova, R., Zhongkui, S., Beale, M.H., 2003. Secondary metabolite signalling in host-parasitic plant interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 6: 358-364.
- De Laubenfels, D.J., 1972. Flore de la Nouvelle Caledonia et Dependances. No. 4. gymnospermes. Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- Furman, T.E., Trappe, J.M., 1971. Phylogeny and ecology of mycotrophic achlorophyllous angiosperms. *Quarterly Review Biology*, 46: 219-225.
- Hull, R.J., Leonard, O.A., 1964. Physiological aspects of parasitism in mistletoes (*Arceuthobium* and *Phoradendron*). 2. The photosynthetic capacity of mistletoes. *Plant Physiology*, 39: 1008-1017.
- Köpke, E., Musselman, L.J., De Laubenfels, D.J., 1981. Studies on the anatomy of *Parasitaxus ustus* and its root connections. *Phytomorptamy*, 31:85-92.
- Kuijt, J., 1963. On the ecology and parasitism of the Costa Rican tree mistletoe, *Gaiadendron punctatum* (Ruiz and Pavón) G. Don. *Canadian Journal of Botany*, 41: 927-938.
- Kuijt, J., 1969. *The Biology of Parasitic Flowering Plants*. University of California Press, Berkeley, CA.
- Kuo, J., Pate, J.S., 1990. Anatomy and ultrastructure of haustoria in selected West Australian parasitic angiosperms. In: *Proceedings of the XIIth International Congress for Electron Microscopy*. San Francisco Press, San Francisco, pp 690-691.
- Kuo, J., Pate, J.S., Davidson, N.J., 1989. Ultrstructure of the haustorial interface and apoplastic continuum between host and the root hemi-parasites *Oxalophyllanthi* (Labill.) R. Br. (Oleaceae). *Protoplasma*, 150:27-39.
- Lynn, D.G., Steffens, J.C., Kamut, V.S., Graden, D.W., Shabonowitz, J., Riopel, J.L., 1981. Isolation and characterization of the first host recognition substances for parasitic angiosperms. *Journal of the American Cytological Society*, 103:1868-1870.
- Machado, M.A., Zetsche, K., 1990. A structural, functional and molecular analysis of plastids of the tamparasites *Cuscuta reflexa* and *Cuscuta europaea*. *Planta*, 181: 91-96.
- Main, A., 1947. Artificial propagation of *Nuytsia floribunda*. *Western Australian Naturalist*, 1: 25-31.
- Mann, W.F.J., Musselman, L.J., 1981. Autotrophic growth of southern root parasites. *American Midland Naturalist*, 106: 203-205.
- McGraw, H., 2008. *Yearbook of Science & Technology*. 251-253.
- Menzies, B.P., Mckee, H.S., 1959. Root parasitism in *Atkinsonia ligustrina* (A. Cunn. ex F. Muell.) F. Muell. *Linnean Society of New South Wales*, 84: 118-127.
- Netzly, D.H., Riopel, J.L., Ejeta, G., Butler, L.G., 1988. Germination stimulants of witchweed (*Striga asiatica*) from hydrophobic root exudate of sorghum (*Sorghum bicolor*). *Weed Science*, 36:441-446.
- Nickrent, D.L., 2002. Plantas parásitas en el mundo. Capítulo 2, pp. 7-27 In J. A. López-Sáez, P. Catalán and L. Sáez [eds.], *Plantas Parásitas de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Mundi-Prensa Libros, S. A., Madrid.
- Nickrent, D.L., Blarer, A., Qiu, Y.L., Russell, R.V., Anderson, F.E., 2004. Phylogenetic inference in Rafflesiales: the influence of rate heterogeneity and horizontal gene transfer. *BMC Evolutionary Biology*, 4:40 doi:10.1186/1471-2148-4-40.
- Nickrent, D.L., Der, J.P., Anderson, F.E., 2005. Discovery of the photosynthetic relatives of the "Maltese mushroom" *Cynomorium*. *BMC Evolutionary Biology*, 5:38 doi:10.1186/1471-2148-5-38
- Nickrent, D.L., Duff, R., Colwell, A., 1998. Molecular phylogenetic and evolutionary studies of parasitic plants. In: Soltis DE, Soltis PS, Doyle JJ (eds) *Molecular systematics of plants II: DNA sequencing*. Kluwer, Boston, pp 211-241
- Okonkwo, S.N.C., 1987. *Developmental studies on witchweeds. Parasitic weeds in agriculture 1. Striga*. Florida: CRC Press. pp. 63-74.
- Pate, J.S., 2001. Haustoria in action: case studies of nitrogen acquisition by woody xylem-tapping hemi-parasites from their hosts. *Protoplasma*, 215:204-217.
- Pate, J.S., Davidson, N.J., Kuo, J., Milburn, J.A., 1990a. Water relations of the root hemi-parasites *Oxalophyllanthi* (Labill) R. Br. (Oleaceae) and its multiple hosts. *Oecologia*, 84: 186-193.
- Pate, J.S., Kuo, J., Davidson, N.J., 1990b. Morphology and anatomy of the haustorium of the root hemi-parasites *Oxalophyllanthi* (Oleaceae), with special reference to the haustorial interface. *Annals of Botany*, 65: 425-436.
- Press, M.C., 1989. Autotrophy and heterotrophy in root hemi-parasites. *Trends in Evolution and Ecology*, 4:258-263.

- Raven, J.A., 1983. Phytophages of ksilem and phloem: a comparison of animal and plant sap-feeders. *Advances Ecological Research*, 13:135-234.
- Sauerborn, J., 1991. The economic importance of the phytoparasites *Orobanchae* and *Striga*. In: Ransom, J.K., Musselman, L.J., Worsham, A.D., Parker, C. (Eds.), *Proceedings of the Fifth International Symposium of Parasitic Weeds*. CIMMYT, Nairobi, Kenya, pp. 137-143.
- Steffens, J.C., Lynn, D.G., Riople, J.L., 1986. An haustorial inducer for the root parasite *Agalinis purpurea*. *Phytocyaristry*, 25:2291-2298.
- Stewart, G.R., Press, M.C., 1990. The physiology and biocyaristry of parasitic angiosperms. *Annual Review of Plant Physiology and Molecualar Biology*, 41:127-151.
- Visser, J.H., Dorr, I., Kollmann, R., 1984. The hyaline body of the root parasite *Alectra orobanchoides* Benth. (Scrophulariaceae) its anatomy, ultrastructure and histocyaristry. *Protoplasma*, 121:146-156.
- Weber, H.C., 1981. Untersuchungen an parasitischen Scrophulariaceen (Rhinanthoideen) in Kulture. I. Keimung und Entwicklungsweise. *Flora*, 171: 23-38.
- Woltz, P., Stockey, R.A., Gondran, M., Cherrier, J.F., 1994. Interspecific parasitism in the gymnosperms: unpublished data on two endemic New Caledonian Podocarpaceae using scanning electron microscopy. *Acta Botanica Gallica*, 141(6/7):731-746.