

Orman Fakültesi
Orman İnşaatı Enstitüsü
Gün. 1963

SERİ B

CİLT XIII

SAYI

2

1963

İSTANBUL ÜNİVERSİTESİ
ORMAN FAKÜLTESİ
DERGİSİ



BİTKİLERDE ORGANİK MADDELERİN UZAK TRANSPORTU*

Yazan : Prof. Dr. Hubert ZIEGLER

Çeviren : Dr. M. SELİK

WILLIAM HARVEY (1628)'in büyük kan dolaşımını keşfinden sonra, gelişmiş bitkilerde de maddelerin uzak transportuna yarayan benzer bir mekanizmanın mevcudiyeti aranmış, fakat çok geçmeden bitkilerde, transport maddelerinin bu neviden bir dolaşım akımını seyr halinde tutabilecek merkezi bir pompanın yokluğu teslim olunmuştur.

Daha HARVEY'in yaşadığı asırda, 1675, Bolonya'lı tabip MARCELLO MALPIGHI belki de ilk bitki fizyolojisi tecrübelerinden biri olan önemli bir deneme yapmıştı: Kendisi bir dalm kabuğunu odun tabakasına kadar olmak üzere (bu gün ötedenberi bir çok defalar denemiş olan bu metodu halkalama olarak tavsif etmekteyiz.) kaldırmış ve bir kaç zaman sonra kesit yerinin üst tarafında kalınlık büyümesinin arttığını, buna karşılık alt tarafta kalan kısmın ise büyümeden kaldığını tesbit etmiş ve bu tesbite dayanarak "besin suyunun üst kısımlardan alt kısımlara doğru geriye aktığı" neticesine varmış bulunuyordu.

Bitkisel sıvı maddeler akımının tabiatine dair sarıh bir kanaat edinmek ancak yüz seneyi müteceviz bir zaman sonra Fotosentez olayının keşfi ile yaprakların fonksiyonu ve böylece bitkisel beslenmenin mahiyetinin esaslı bir şekilde açıklanmasıyla mümkün olmuştu. Bu gün gelişmiş bitkilerde, karışık bir şekilde mekân ve fonksiyon bakımından birbirini içine girmiş üç büyük transport sisteminin gelişmiş olduğunu bilmekteyiz.

*) Bu makale Alman tabiat bilgin ve Tabipleri cemiyetinin Münih'te 10. Eylül. 1962 tarihinde yapılan 102'inci kongresinde verilen ve "Die Naturwissenschaften" dergisinin 1963, Heft 6 (S. 177-178) Springer Verlag/Berlin—Göttingen—Heidelberg, nüshasında "Ferntransport organischer Stoffe in den Pflanze" adı altında neşredilen konferansın almanca aslında Springer-Verlag ve müellifin müsaadeleriyle tercüme olunmuştur.

Bitkisel Uzak Transport Sistemleri :

Gaz transportu ([1]’le mukayese et) hücreler arası boşluklar ve odunun ölü dokusunun bir kısmından ibaret olan özel bir havalandırma sistemi ile olur. Bu sistem dış hava ile ayarlanabilen (Stomalar) veya ayarlanamıyan (dolayısıyla ancak kaba olarak) kapıcılarla (Lentizel’ler) irtibat halinde bulunur. Havalandırma sistemi su ile kaplanmaktan çok ihtiamlı bir şekilde korunmuştur. Bu “iç atmosfer” bitki için mühim olan gazlerin mübadelesini (herşeyden önce Karbondioksit, oksijen ve subuharı), bunların gaz halindeki diffuzyon süratleri sıvı ortamlardaki süratlerine nazaran 10’unun bir çok defalar üssü kadar taccel edilmiş olduğundan, fevkâlade kolaylaştırır.

Suyun-Uzak transportu ([2], [3]’le mukayese et) iletim demetlerindeki odun, dolayısıyla odun kısımlarının ölü borularında olur. Bitki bu işi metabolizma enerjisinin asgari bir kısmını kullanarak başarır: Su akımı için muharrik kuvvet hemen tamamı itibariyle yaprakların tebahhuratı ile, yani netice itibariyle güneş enerjisi sayesinde temin olunur. Bilindiği üzere yapraklar köklerin aksine atmosfer tabakasının muazzam emmesine (çoğunlukla yüzlerce atmosfer) maruzdurlar. Bitki bu sebeple toprakla hava arasındaki nisbi buhar basıncının eğimi içine sokulmuş bulunmaktadır. İletim yolları bizatihi polarize değildirlir. Buhar basıncı eğimi tersine döndüğünde, meselâ yüksek haya rutubeti ve kuvvetli toprak emme kuvveti (normal olarak ancak tecrübelerde tahakkuku kabil olan şartlar) hallerinde, akım istikameti de ters dönecektir.

“Tranpirasyon akımı”, buharlanma emmesine olan tabiliğinden ötürü isabetle su akımı olarak da isimlendirildiği üzere, kökle topraktan alınan tuzları ve bundan başka kök metabolizması ürünlerini, meselâ azot ve kükürt bileşikleri ([4]’le mukayese et) taşır ve dağıtır. Muayyen zamanlarda su iletim borularında şeker de (taze ağırlığın yüzde bir kaçına kadar) bulunabilir, meselâ ilkbaharda bazı ağaçların özsularında olduğu gibi. Fakat bu şeker muhtevası genç sürgünlerin beslenmesinde hiç bir kayde değer önemi haiz bulunmamaktadır. Bu hâdise muhtemelen, daha ziyade, kışın herhangi bir transpirasyon akımının yokluğu sebebiyle bu cüz’i miktardaki maddelerin birikmiş olmasına ve canlı hücrelerin ihtiva ettikleri bu maddeleri komşu, plazmasız, su ihtiva eden hücrelere aktarılmasını tamamen önleyememelerine hamledilebilir [5]. Şeker ihtiva eden öz suları bu sebepten sadece su iletim boru-

ları senelerce fonksiyon gösteren yapraklarını döken ağaçlarda görülür (Dağmık traheli türler).

Organik materyalin uzak transportu ise buna karşılık hemen tamamı itibariyle canlı hücrelerde olmaktadır: Floem'in elekli boruları dolayısıyla elekli hücre demetlerinde vukubulan boyuna sevk ve öz ışınları doku şeritlerindeki radyal iletim. Her iki ulaştırma sistemi — su iletim yolları gibi — polarize değildir ve esas itibariyle her iki istikâmette (yukarı ve aşağı dolayısıyla dıştan içe ve içten dışa) madde iletimine kabiliyetlidir.

Floem'in Yapısı :

Elekli hücre demetleri (Pteridophyta [Egretiller] ve Gymnosperm'lerde) elekli borular gibi (Angiosperm'ler ve — biraz farklı bir şekilde — bazı ileri derecede gelişmiş Esmer aklerde) pek çok sayıda birbirinin yanında yer alan ve boyuna istikâmette uzamış elemanlardan, elekli hücreler dolayısıyla elekli borular element'leri, oluşan (Şekil : 1) doku sistemleridir. Bunlar olgunlaşmaları sırasında kendilerini ulaştırma fonksiyonunu üzerlerine almaya kabiliyetli kılan çok cezri bir farklılaşmaya maruz kahlırlar.

Bu değişikliğe evvelimde hücrelerin aralarındaki plasma bağlantıları duçar olur. Bu bağlantı, paransimatik hücrelerde ve keza genç floem elemanlarında çapları çoğunlukla normal mikroskopun görme sınırında bulunan plasmodesmlerle garanti altına alınmıştır. Elektron mikroskobu ile alınan resimlerde bu iplikçiklerin bazen endoplazma reticulum'u çıkıntıları tarafından kat'edildiği ([6], [7] (Resim: 2) ile mukayese et) dikkatini çeker. Elekli elemanların olgunlaşmaları sırasında enine ve kısmen de boyuna zarlardaki plasmodesm'ler çok fazla genişler. (Resim : 3). Bu genişleme bitkinin filogenetik gelişme derecesiyile artan bir ölçüde olur [8] ve bunlar elekli saha veya elekli levha içerisinde bulunan elek delikçiklerini doldururlar (Resim : 4, 5). Elek delikçikleri de keza endoplazma reticulum'unun elemanları tarafından kat'edilmiştir. (Resim : 6). Bunların sayıları plasmodesmlere nazaran çok fazla artmıştır ([10], [11]. Elek delikçiklerinin cidarları — bazı basit geçitler gibi [12] — karakteristik bir polisakkarid, kallose, ile kaplanmıştır. Kallose'nin, içerisinde glikoz artıklarının β -1, 3- bağlantıları ile birbirine tutundukları dalanmamış bir polygluçan olduğu ortaya konmuştur (Resim: 7). [13] ile mukayese et). Elek delikçiklerindeki kallose örtüleri yaşlanan elekli borularda ve benzer şekilde iletim borularının

zarara uğraması halinde kalınlaşır ve bunu takiben de plasmanın katettiği elek delikçikleri çaplarını küçültürler. Hattâ bu delikçikleri tamamen tıkayarak, elekli borulardaki madde transportunun ortadan kalkmasına sebep olabilirler. İstisnâ olarak kallose enzimatik yollardan yeniden eritebilir (meselâ Vitis'de olduğu gibi [14]); bu yönde müessir bir enzim "Kallase" son zamanlarda daha yakından incelenmiş bulunmaktadır [15].

Tonoplast, olgunlaşmış normal hücrelerde vokuolleri Sitoplazmadan ayıran zar, olgun elekli boru elemanlarında — en aşağı elekli levha üstüne rastlayan kısımda — değişikliğe uğrar (Resim : 3); bu sebepten elekli boruların dolayısıyla elekli borular elemanlarının hücre usaresini ihtiva eden kısmın vokuol değil, lumen olarak adlandırmaktayız.

Elekli hücre ve elekli boru elemanlarının olgunlaşmasında en calibi dikkat olay Mitokondri ve plastid'lerde de köklü değişikliklere sebep olan hücre çekirdeğinin kaybolması hâdisesidir (Resim : 8). Bu çekirdek kaybolması, bunun endoplasma — reticulum'u mikrokapillar sisteminin genel bir madde transportu için serbest bırakılması ile ilgili olduğunun farz olunması mümkün olsa bile [10], henüz şimdilik iletim fonksiyonu ile bir münasebet haline getirilememektedir. Bu endoplazma — reticulum'u elekli element'lerde — en azından bazı türlerde — pek çok uzunluğuna seyreden ve elek delikçiklerindeki mütekabil teşekküllerle irtibat halinde bulunan (Resim : 9) tubular strüktürlerden meydana getirilmiştir.

Olgun çekirdeksiz elekli hücre ve elekli boru elemanlarına, özel, çekirdek ihtiva eden yardımcı hücreler tahsis edilmiş bulunmaktadır. Halen bu hücrelerin fonksiyonlarını herşeyden evvel elekli borulara madde giriş ve çıkışı tanzim ve elekli borular metabolizmasını sevki idare olarak mütalea etmekteyiz. Bu yardımcı hücreler Angiosperm'lerde elekli boru elemanlarının kardeş hücreleri olan, yoldaş hücrelerinden (Resim : 8), Gymnosperm ve Pteridophyterlerde, özel, elekli borulara bitişik floem paransimi veya öz ışını hücrelerinden, "protein hücreleri" (Resim: 1), ibarettir. Bunlar herhalükârdâ canlı hücre çekirdeği ve billhassa çok sayıda mitokondri'ye sahip olup, elekli elementlerle sayısız plasmodesmler vasıtasıyla irtibat halinde bulunurlar.

Floem Transportunun Hızı :

Elekli borularda vukubulan transportun hızı muhtelif şekilde — billhassa isotoplar yardımı ile — kolayca ölçülebilir. Bütün itimada şa-

yan ölçüler sonunda takriben saatte 0,5 —1 m.'ye kadar olan değerler elde edilmiştir. Şu halde bir şeker molekülü en boylu ağaçlarda dahi tepeden köke kadar ulaşabilmek için sadece bir kaç güne muhtaç demektir.

Transport Mekanizması :

Bu "hızlı transport"un mekanizması halen bitki fiziolojisinin en çok münakaşası yapılan problemlerinden biridir. Fikir birliği sadece, bunun için normal bir diffuzyonun muharrrik kuvvetinin kâfi gelebileceği hususunda mevcut bulunmaktadır. Zira diffuzyon yolu ile konsantrasyon dengesine erişilinceye kadar geçecek olan zaman, kat'edilecek mesafenin karesi ile artacağından, floemde mevcut diffuzyon farkları, sürtünme mukavemeti ve temperatur muvacehesinde, metrelerce yolun kat'edilmesi yılların geçmesini zaruri kılacaktır.

Bu gün Floem transportunun gerçekleşmesi hakkında temelden farklı iki kanaat temsil edilmektedir:

Bunlardan birisi, münferit maddelerin elekli boruların plasmasında birbirinden müstakil olarak, konsantrasyon eğimleri boyunca ilerlediklerini ve bu esnada diffuzyon hızını aşan sür'atin herhangi bir şekilde fakat henüz meçhul, bununla beraber herhalükârda metabolizma ile ilgili olan bir tarzda husule gelmesi lâzım geldiğini kabul etmektedir.

Bu "faal hale getirilmiş diffuzyon" görüşünün temsilcileri muhtelif elekli hücreler dolayısıyla elekli borular elemanlarında (Resim: 9) endoplazma — reticulum'unun borucuklar sisteminin pek bariz şekilde gelişmiş olmasından hareketle sınır yüzeyleri boyunca bir madde ilerleyişini — muhtemelen "carrier"e (taşıyıcı madde) bağlı olarak imkân dahilinde görmeye temayül etmiş olabilirler.

Ancak böyle bir tasavvurun karşısında aşağıdaki üç itiraz çıkmaktadır:

1. İletilen maddelerin hiç değilse esas fraksiyonu, şeker, elekli borularda kimyasal olarak bir taşıyıcıya bağlı olmadan serbest olarak seyretmektedir.

2. Çok çeşitli yapı, molekül büyüklüğü ve yüzey gerilim aktivitesine sahip bileşiklerden pek çoğu elekli borularda aynı süratle nakledilirler ve bu bileşikler — bildiğimiz kadar — daima birlikte seyredirler.

3. Bu hipotezde ayrıca terkibi bakımından bütün teferruatı itibarıyla sevkedilen materyale intibak eden elekli boruların hücre usaresinin önemi izahsız kalmaktadır (yukarıya bak).

Bu gün ekseri müellifler tarafından temsil edilen ikinci görüş elekli borulardaki transport için bir konveksiyon, yani bir kitle akımını, hayvan ve bitki'lerde (keza transpirasyon akımında da) bütün diğer uzak transport sistemlerinde gerçekleşmiş olduğu üzere, sorumlu kılmaktadır. Burada çeşitli seyr kabiliyetinde olan maddelerin müştereken ve birlikte eritken madde olan su ile elekli boruların lümenlerinde harekete getirilmesi gerekmektedir.

Orman Botanikçisi MÜNCH 1926 senesinde bu ikinci görüşü teori haline getirmiş [18] ve model denemelerle desteklemiştir [5]. Bunlardan en tanınmış olanı (Şekil : 10) da gösterilmiş bulunmaktadır.

A hücresi % 10'luk şeker eriyiği (+ Kongo kırmızısı), B hücresi su ihtiva etmektedir. Her iki hücre R cam borusu vasıtasıyla irtibat halinde bulunan osmotik bir sistem teşkil ederler. Bu sistem taşıyıcı kapların içindeki sudan semipermeabl zarlarla ayrılmıştır. A hücresinin osmotik emmesi kaptan su alınması neticesini doğurur. Bu alınan su boyanmış eriyiği cam boru vasıtasıyla komşu hücreye doğru iter. Husule gelen hidrolik basınç dolayısıyla bu esnada su B hücresinin zarından dışarıya doğru itilir. Bu akım için lüzumlu muharrik kuvvet A ile B arasındaki osmotik farktan dolayı husule gelmektedir.

MÜNCH A hücresini assimilasyon dokusu (reseerve madde harekete getiren doku), B hücresini de assimilat sarfeden veya depo eden alıcı dokularla, aradaki irtibatı sağlayan cam boruyu da elekli borular sistemi ile bir tutmuştu. MÜNCH'ün "Symplast" olarak adlandırdığı bu dokunun tamamı modeldeki osmotik sisteme benzetilmiş olmaktadır. Symplast, su veren ve su alan dokudan, Xylem'in ölü elemanlarından (MÜNCH'e göre Apoplast) semipermeabl sınır tabakalarıyla ayrılmış bulunmaktadır.

Bu duruma göre bir dolaşımın mevcut olduğuna dair eski kanaat "kitle akımı teorisi" inde tekrar kendini göstermiş olmaktadır. Ancak burada bahis konusu olan besin maddelerinin dolaşımı değil, bilakis topyekün suyun bir kısmı, yani assimilatlar tarafından Apoplast'dan osmotik olarak emilen ve bunlarla düşük osmotik değerli yerlere akan ve bilahere — alıcı dokularda osmotik bakımdan müessir maddeler kulanıldıktan sonra — tekrar transpirasyon akımına geçen su miktarıdır.

MÜNCH Floem'de kitle akımı halinde seyreden su iştirakini bitki içerisinde hareket halinde bulunan topyekûn suyun % 5'i kadar hesaplamıştı.

Şimdi şu noktaya dikkatimizi tevcih edelim: MÜNCH'ün anladığı mânada bir kitle akımı şu üç esası şart kılmaktadır:

1. Akım yönünde osmotik bir eğim.
2. İletim sisteminin su alan ve su veren dokulara karşı semipermeabilesi.
3. Akan bir eriyik için gidiş yolunun boyuna istikamette kat'edilebilir olması.

Şayet bu üç esas mevcutsa, o takdirde bir kitle akımı sadece olabilir değil, olmak mecburiyetindedir. Şimdi, assimilat ileten bir bitkide bu şartlar bakımından durum nasıldır? Bunu inceleyelim:

Zamanla, birinci şartın, yani yaprakta assimilasyon yapan kloroplastlardan kökte nişasta sentezi yapan Leukoplastlara kadar, MÜNCH'ün evvelce kabul ettiği şekilde, devamlı bir osmotik eğimin gerçekleşmemiş olduğu ortaya konulmuştur. Zaten, bütün Symplast içerisinde sadece osmotik eğimden ileri gelen ve yöneltilen, hiç bir mâniaya rastlamayan böyle bir akım maksada uygun olmuş olmazdı. Zira bu akım assimilatları, kendilerine en acil şekilde nerede ihtiyaç bulunuyorsa oraya getirilmeleri lâzımgelirken, bunların konsantrasyonlarının en az olduğu yere sevkedecekti.

Şu halde açıklanan mânasiyle bir kitle akımı ancak elekli borularda kabiliyasavvurdur. Buna karşılık maddelerin iletim borularına girişi ve bunlardan çıkışı enzimatik reaksiyonlar yardımı ve metabolizma enerjisinin dahli suretiyle cereyan etmekte ve böylece bitki için ayarlamalar yönünden bir inkân vücuda getirilmiş olmaktadır. Bu aktif hâdiseler sırasında münferit maddeler az veya çok mahiyet değiştirir, çoğunlukla bir konsantrasyon eğimine doğru sevk edilir, kısmen de selektif olarak transport dışı bırakılır (aşağıya bak).

Acaba elekli borularda bahsi geçen şartlar mevcut mudur?

Akım istikametinde bir osmotik eğimin varlığı şimdiye kadar bütün araştırılmış vakalarda pek çeşitli müşahitler tarafından tesbit edilmiş bulunmaktadır ([19], [20], [21], [22]). Cüzi bir yoğunluk nispetinde bulunan ve bu sebepten, tek başına âmir durumda olan osmotik topye-

kün değere tesirleri olmayan maddeler elekli borularda seyr istikâmetinde dikkati çekecek bir tarzda daha yoğun bir hale gelebilirler. Bu hâdise bir akım içerisinde passiv olarak birlikte sürüklenme olayını bilhassa ortaya koymaktadır (meselâ Fosfat [21]; oligosakkarid'ler).

İkinci esas, elekli boruların semipermeabilitesi, her türlü şüpheden arı olarak ispat edilmiştir. Elekli borular, hatta olgun ve fonksiyon gösterenleri de dahil, plasmolize [23], [24] olurlar. İnanıncı diğer belgeleri ZIMMERMANN [25] ortaya koymuş bulunmaktadır.

Üçüncü nokta, yani elekli boruların akmakta olan bir eriyik için bonyuna istikamette kat'edilebilir olması, nazari bir kontrol bakımından, halen bütün teoremin kritik noktasını teşkil etmektedir. Filhakika olgun elekli borularda tonoplastların kaybolması ile (yukarıya bak) kuvvetli bir mâni bertaraf edilmiş olmaktadır. Fakat acaba elek delikçiklerindeki plasma bir kitle akımı için aşılması gayri kabil herhangi bir engel değil midir? ve delikçiklerdeki endoplasma — reticulum'unun bahsi geçen tabuler element'leri bir kitle akımı ile ne gibi bir münasebet halinde bulunmaktadırlar?

Elek delikçikleri plasmasının muğlak bünyesinin tetkikinde (Şekil: 6) önce akan bir eriyiğin elek delikçiklerinden saatte takriben 10 m. lik bir hızla geçişinin (elek porları elekli borular enine kesit yüzeyinin takriben % 10'unun teşkil ettiklerinden, hız burada yükselmektedir) muhtemel bulunmadığını kabule temayül olunmuştu.

Bu konuda elekli boruların muhtevası ile geçinen bitlerin (Aphide, Coccide'elr) beslenme münasebetlerinin tetkiki sırasında [26,] [27], [28], [29], [30], [31] ile mukayese et) kazanılmış tecrübeler çok öğreticidir. Bu hayvanlar kıl kadar ince, bükülme kabiliyetindeki emme organları ile iletim borularını ve elekli boruların lumenlerini sıhhatli bir şekilde delmek kabiliyetindedirler (Resim : II a, b). Uyuşturulmuş ve emme vaziyetinde bulunan bitin emme organı enine kesilecek olursa, bu takdirde basınç altında bulunan elekli boru muhtevası, bu mikrokanül vasıtasıyla, sıvının terkinde önemli bir değişiklik olmaksızın, saatler ve günlerce akar (Şekil: 12). Bu durumda elekli borularda bir kitle akımının mevcut olduğu tamamen şüpheden arı bulunmaktadır. Aksi halde delinmiş olan elekli boru element'inin fasılasız olarak aynı yoğunluktaki şeker eriyiği ile saniyede üç ila on defa doldurulmakta olduğunu kabul etmek mecburiyeti hasıl olacaktı [30].

Bu hâdisenin önemine karşı akla gelebilecek şüphe, tecrübe şartları dolayısıyla bu akışa sebebiyet verilmiş olacağıın imkân dahilinde olusudur. Filhakika bitin özel bir tesiriyle (meselâ tükruk maddeleriyle) veya delinen iletim sisteminde açılan delik yüzünden husule gelen ani gevşeme sebebiyle elek delikçikleri dolgusu uzaklaştırılmış olabilir. Bu pek muhtemel değildir, fakat şimdiye kadar da ciddi olarak çürütülemediştir.

Şu halde toplayacak olursak, elekli borularda bir kitle akımı için lüzumlu esasların çok muhtemel bir şekilde gerçekleşmiş olduğunu ve bu sebepten, bu teorik mülâhazalarla dahi böyle bir eriyik akımının mevcut olduğunu ifade edebiliriz.

Fakat tabiatıyla bu kadar mühim bir beyanı tecrübi olarak da desteklemek ihtiyacı ortaya çıkmaktadır.

Bunun için en yakın yol olan, bir kitle akımı olması halinde floemde vukubulan geniş ölçüdeki su yer değiştirme hâdisesini radyoaktif olarak işaretlenmiş su ile takip etme imkânı BIDDULPH ve CORY [32] tarafından kullanılmış bulunmaktadır. Bunlar $^{32}\text{PO}_4$, $^{14}\text{CO}_2$ ve THO^1 'yu fasulye yapraklarına aynı zamanda tatbik ederek ağır suyun (mütebaki isotoplarla birlikte) gövde kaidesine doğru saatte 86,5 cm'lik bir hızla seyrettiğini tesbit etmişlerdir. Bu değer görüldüğü üzere, assimilatların malûm seyr hızlarına intibak etmektedir. Maalesef bu tesbitin ispat kudreti transportun her türlü şüpheden ari bir şekilde lokalize edilmiş olmaması yüzünden biraz tahdit edilmiş olmaktadır. Bundan başka GAGE ve ARONOFF [33] yaptıkları benzer tecrübelerde tamamen ters neticelelere varmış bulunmaktadır. Bunların tecrübelerinde THO bitkilerde assimilatlarla birlikte seyretmemiştir.

ZIEGLER ve VIEWEG [34] problemin açıklanması çalışmalarında, daha önce kan dolaşımı ve transpirasyon akımı araştırmalarında uygunluğu anlaşılmış bulunan bir metodu kullanmışlardır [36]. Bunlar bu iş için bilhassa elverişli bir objede, Heracleum Mantegazzianum'un yaprak sapı iletim demetlerinde floem'i lokal olarak hafifçe ısıtmışlar ve hareket implusleri'nin naklini termoelektrik olarak takip ederek, sıcaklık impluslerinin assimilatlarla saatte 35 ila 70 cm. ye kadar bir hızla yaprak sapına doğru seyrettiğini tespit etmişlerdir. Bu keyfiyet mevzuubahs tecrübe şartları altında ancak sulu bir eriyiğin akımı ile izah olunabilir.

1) THO = (T), Tritium'la işaretlenmiş su.

Bu suretle Floem'de bir kitle akımı olduğunun bir sıra direkt ve indirekt deliller sayesinde en azdan olaganüstü ihtimal dahiline konmuş olduğu neticesine varabiliriz.

Nakledilen Maddeler :

Transport mekanizmasına dair münakaşalar dolayısıyla maalesef assimilat uzak transportunun diğer mühim problemleri, herşeyden önce seyreden maddelerin tabiatı sorusu, uzun zaman lâyük oldukları öneme sahip olamamışlardır. Şayet, kitle akımı teorisine göre kabul edilebileceği üzere, elekli boruların lumen muhtevası transport sıvısı ile aynı ise, bu takdirde probleme kolaylıkla cevap verilebilir: **Bu** elekli boru muhtevası floem'in maksada uygun bir şekilde kesilmesi (TH. HARTIG [37] veya Aphide metodu yardımı ile kolaylıkla analiz edilebilecek miktarlarda elde edilebilir.

Son senelerde bu muhtevanın analizi intensif bir şekilde yapılmıştır. Bu çalışmalar sırasında — yukarıda zikredildiği üzere — elekli borular muhtevası terkinin, radyoaktif maddelerin seyrlerinin tetkikinin de gösterdiği üzere, kalitatif ve kantitatif olarak transport maddeleriyle intibak ettiği ortaya konmuştur. Sevkedilen maddelerin esas kitlesi şekerden ve çoğunlukla sakkaroz'dan ibaret bulunmaktadır. Bunların yanında ayrıca pek çok organik azot ve kükürt bileşikleri, organik asitler, vitaminler, nuclein asitleri ve bunların elemanları, hormonlar (büyükten maddeler) ve anorganik iyonlar tesbit olunmuştur.

Burada sadece bilhassa enteresan bir kaç tesbite işaret etmiş olalım. Her şeyden önce — bilhassa isotop denemelerinde ([40]'la mukayese et) — Kalsiyum iyonun transpirasyon akımında bulunduğu, fakat floemde nakledilmediği anlaşılmış bulunmaktadır. Bu sebeple elekli borular kalsiyum bakımından ekstrem derecede fakirdir [41], [42]. Bu tespit bir sıra enteresan neticeler ortaya çıkarmıştır. Meselâ yaprakların kalsiyum muhtevasının (kuru ağırlığı nisbetle) diğer tuzlara tezat olarak geceleyin daima gündüze nazaran daha yüksek bulunduğu dair eski yanlış tesbit, iyonun yapraklardan nakledilmemesiyle açıklanmış olmaktadır. Kalsiyum miktarının geceleyin kuru ağırlığa kıyasla elbette relativ olarak fazla olması gerekir, çünkü gece esnasında kuru ağırlık assimilasyonun olmaması, assimilat naklinin ve solunumun devam etmesi neticesi azalmaktadır [21].

Malûm olduğu üzere yer fıstığı (*Arachis hypogaea*)'nin meyveleri toprakta olgunlaşır. Olgunlaşma sırasında meyveler bitki tarafından pratik

olarak münhasıran Gynophor'un floemi ile beslenir ve bu sebeptendir ki, ancak bunlar kendileri için mutlaka lüzumlu olan kalsiyumu ilâve olarak topraktan alabildikleri takdirde gelişebilirler! [41], [45].

Münhasıran veya büyük kısmı itibariyle assimilat akımı vasıtasıyla beslenmekte olan bütün organlar (meselâ bir çok meyve ve yumurtalar) kalsiyumun hareketsizliği dolayısıyla bu iyon itibariyle çok fakirdirler. Aynı hâdise, beslenmelerini münhasıran elekli borular vasıtasıyla yapan bütün hayvan ve bitkiler için de caridir. Xylem parazitleri bol miktarda kalsiyum temin edebildikleri için, bu organizmaların veya onların salgılarının kalsiyum muhtevası bu her iki muhtelif beslenme tipinin tefriki için kullanılabilir. Bu hem bitkisel (ANSIAUX [44], [45], tablo ile mukayese et) ve hem de hayvansal parazitler için caridir. Meselâ bir elekli boru paraziti *Aphis platanoides* (*Acer platanoides* üzerinde)'in salgısı içinde cüz'i miktarda kalsiyum bulunurken, *Aphora salicis*'in (*Salix irorata*) salgıladığı köpük içerisinde 166 γ /10 mg'lik dikkati çekecek kuru madde bulunur. *Aphora salicis*'ler transpirasyon akımı parazitleridir (Şekil 13 [46] ile mukayese et).

(Tablo) — Bitkisel Floem ve Xylem parazitleri ve sistematik bakımdan bunlara yakın ototrof türlerde en mühim anorganik katyonların yüzde iştirakleri ([44]'le mukayese et)

Tür	Katyonların toplamına yüzde iştirak		
	K	Ca	Mg
<i>Orobanche ramosa</i> ¹	80	3	17
<i>Veronica arvensis</i> ²	30	48	22
<i>Cuscuta europaea</i> ¹	87	5	8
<i>Convolvulus arvensis</i> ²	32	49	20
<i>Monotropa hypoptys</i> ¹	79	12	9
<i>Vaccinium myrtillus</i> ²	27	45	28
<i>Viscum album</i> ³ kavak üzerinde	17	59	24
Konukçu dal	5	81	14
<i>Viscum album</i> ³ Çam üzerinde	30	51	19
Konukçu dal	3	77	20

1) Floem paraziti. 2) Ototrof tür. 3) Xyemli paraziti.

Bitkilerin az miktarda muhtaç oldukları bor elemanı da bu bakımdan kalsiyuma benzer. Kezalik Bor da floemde hiç veya pek az hareket kabiliyetindedir ve sadece transpirasyon akımı ile sevkolunur. Bu

keyfiyet önce Bor'un elekli borular muhtevasında mevcut olmamasından anlaşılmış [21] ve daha sonra çeşitli şekillerde teyid olunmuştur. SCHOLZ [47] bir tütün yaprağını kaidesinden ikiye ayırmış ve ayrılan kısımları köklendirerek (Resim: 14), bir köke Bor vermiş, diğerine vermemiştir. Neticede Bor'un yaprak üzerinden ikinci kök demetine nakledilmediğini ve ikinci kökün bu sebepten büyüme bakımından gerilediğini tesbit etmiştir. GARIN ve THELLIER [48] Rhapsanus — sativus yapraklarını Bor isotopu ile beslemişler (Bor'un herhangi bir kullanışlı ışık veren, uzun ömürlü isotopu bilinmemektedir) ve bitki içinde isotopu nötronlarla bombardıman ederek, bu bombardıman altında teşekkül eden α — parçacıklarını fotoğrafla tespit etmişlerdir. Bu suretle Bor'un sadece aplikasyon yerinde bulunduğu ve bitki içinde hareket etmediği tespit olunmuştur.

Bu neticeler de elekli borular muhtevası ile naklolunan sıvının aynı olduğuna dair önemli belgeler olarak zikredilebilir.

Maddelerin Giriş ve Çıkışı :

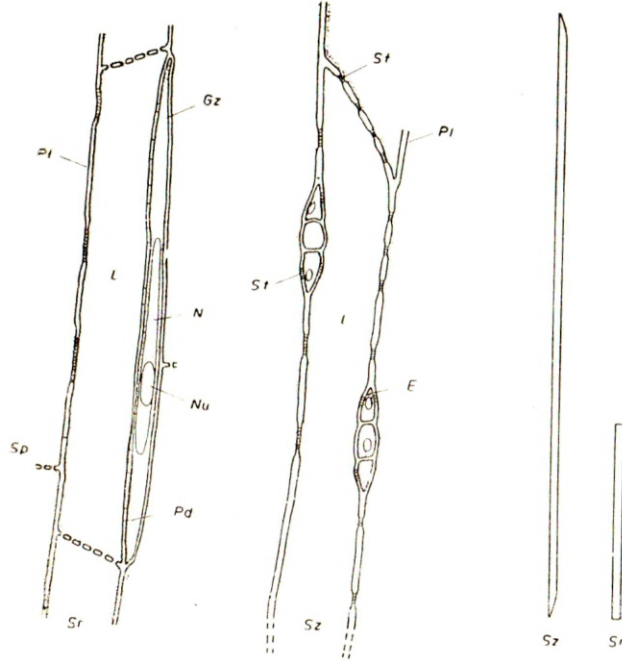
Bu hâdiseler — bildiğimiz kadar — aktif olarak cereyan etmektedir. Detayları bakımından her iki hâdise de henüz pek az izah olunmuş durumdadır.

Öz Işınlarda Transport :

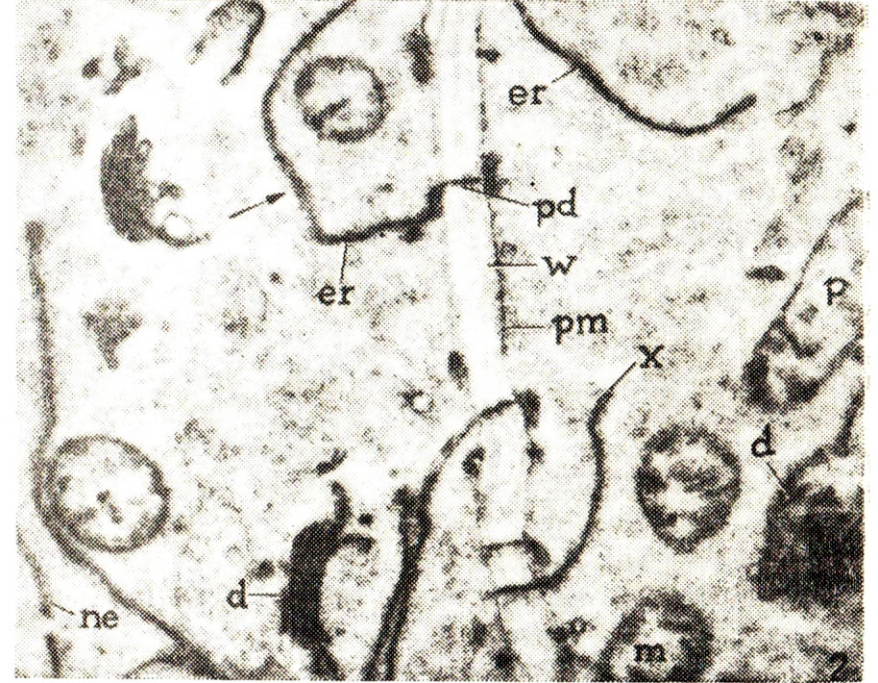
Öz ışınlarındaki madde iletimi, yani radial transport sistemleri (Resim : 15) hakkında da henüz pek az şey bilmekteyiz. Fakat bu arada Kayın ve Akasya gövdelerinde ^{14}C işaretli glüközün seyr hızı tayinleri, burada da mekanik kuvvet olarak normal bir diffüzyonun kafi olmadığı neticesini [49] vermiştir. Hızlandırma mekanizmasının mahiyeti ve sevkedilen maddelerin nevelerine dair henüz hiç bir şey bilmekteyiz.

LITERATUR

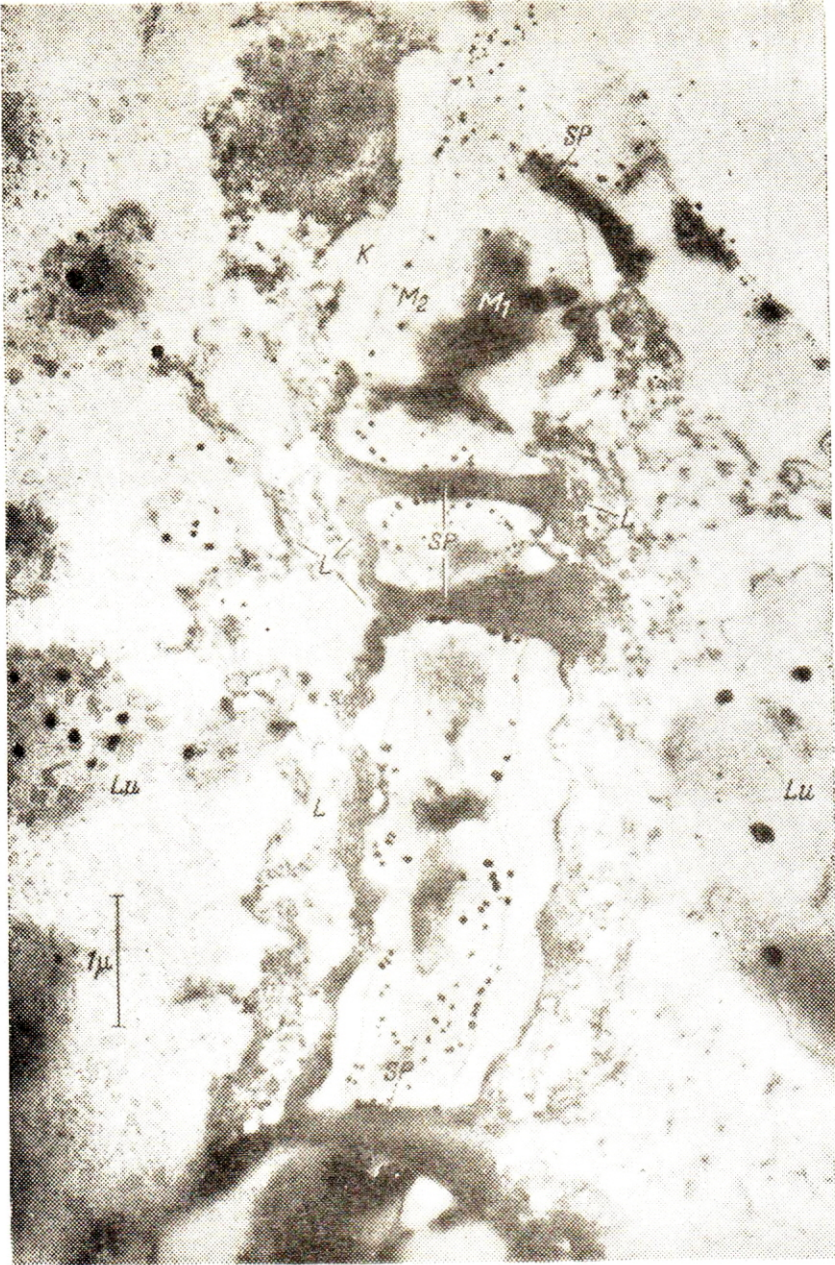
- [1] HUBER, B., u. H. ZIEGLER: Atmung und Wasserhaushalt. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. XII/2, S. 150—160. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1960. — [2] HUBER, B.: Die Gefäßleitung. In Handbuch der Pflanzenphysiologie; Bd. III, S. 541—582. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956. — [3] HUBER, B. Saftströme der Pflanzen. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956. — [4] BOLLARD, E. G.: Ann. Rev. Plant Physiol. 11, 141—166 (1960). — [5] MÜNCH, D.: Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena: Fischer 1930. — [6] PORTER, K. R., u. R.D. MACHADO: J. Biophys. Biochem. Cytol. 7, 167—180 (1960). — [7] SITTE, P.: Protoplasma 59, 447—522 (1958). — ESAU, K.: Plant Anatomy. New York: Wiley and Sons 1953. — [9] ZIEGLER, H.: Protoplasma (im Druck). — [10] ZIEGLER, H.: Planta 55, 1—12 (1960). — [11] KOLLMANN, R.: Planta 53, 67—107 (1960). — [12] CURRIER, H. B., u. S. STRUGGER: Protoplasma 45, 552—559 (1956). — [13] KESSLER, G.: Eer. schweiz. botan. Ges. 68, 5—43 (1958). — [14] ESAU, K.: Hilgardia 18, 217—296 (1948). — [15] ESCHRICH, W.: Z. Bot. 49, 153—218 (1961). — [16] RESCH, A.: Planta 44, 75—98 (1954). — [17] KOLLMANN, R., u. W. SCHUMACHER: Planta 57, 583—607 (1961). — [18] MÜNCH, E.: Ber. dtsch. bot. Ges. 44, 68—71 (1926). — [19] PFEIFFER, M.: Flora [Jena] 132, 1—47 (1937). — [20] HUBER, B., E. SCHMIDT u. H. JAHNEL: Tharandt. forstl. Jb. 88, 1017—1050 (1937). — [21] ZIEGLER, H.: Planta 47, 447—500 (1956). — [22] ZIMMERMANN, M.: Plant Physiol. 32, 545—553 (1939). — [24] CURRIER, H. B., K. ESAU u. V. I. CHEADLE: Amer. J. Bot. 42, 68—81 (1955). — [25] ZIMMERMANN, M.: Translocation of Organic Substances in the Phloem of Trees. In: The Physiology of Forest Trees (Ed. K. V. THIMANN). New York: Ronald Press Comp. 1958. — [26] KENNEDY, J. S., u. T. E. MITTLER: Nature [Lond.] 171, 528 (1953). — [27] MITTLER, T. E.: J. Exp. Biol. 34, 334—341 (1957). — 35, 74—84 (1958). — [28] ZIEGLER, H., u. T. E. MITTLER: Z. Naturforsch. 14b, 278—281 (1959). — [29] WEATHERLEY, P. E., A. J. PEEL u. G. P. HILL: J. Exp. Bot. 10, 1—16 (1959). — [30] ZIMMERMANN, M.: Science 133, 73—79 (1961). — [31] DEHN, M. v.: Naturwissenschaften 48, 229 (1961). — [32] BIDDULPH, O., u. R. CORH: Plant Physiol. 32, 608—619 (1957). — [33] GAGE, R. S., u. S. ARONOFF: Plant Physiol. 35, 53—64 (1960). — [34] ZIEGLER, H., u. G. H. VIEWEG: Planta 56, 402—408 (1961). — [35] REIN, H.: Abderhaldens Handbuch der biologisc-



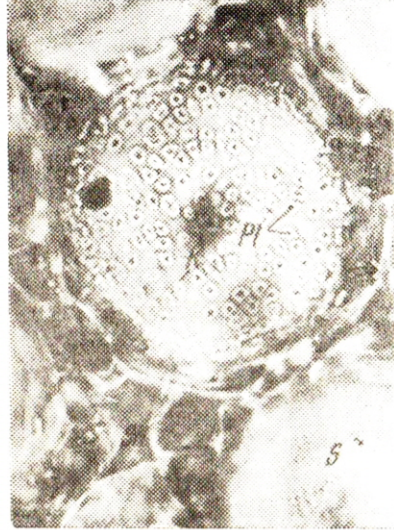
(Resim : 1) — Bir elekli hücre Sz kısmı ile bir elekli boru element'i (Sr)'nin şeması (Gz refakat hücresi, E öz ışım protein — Strasburger — hücresi); — Büyütme takriben 200 defa — sağ tarafta Sz ve Sr'in ortalama boyutlarının aynı oran dahilinde (Büyütme takriben 60 defa) mukayesesi. Elekli hücreler normal olarak elekli boru elemanlarından mühim nisbette daha uzundur! Pe Sitoplazma, Sp elekli levha, St Elekli geçit



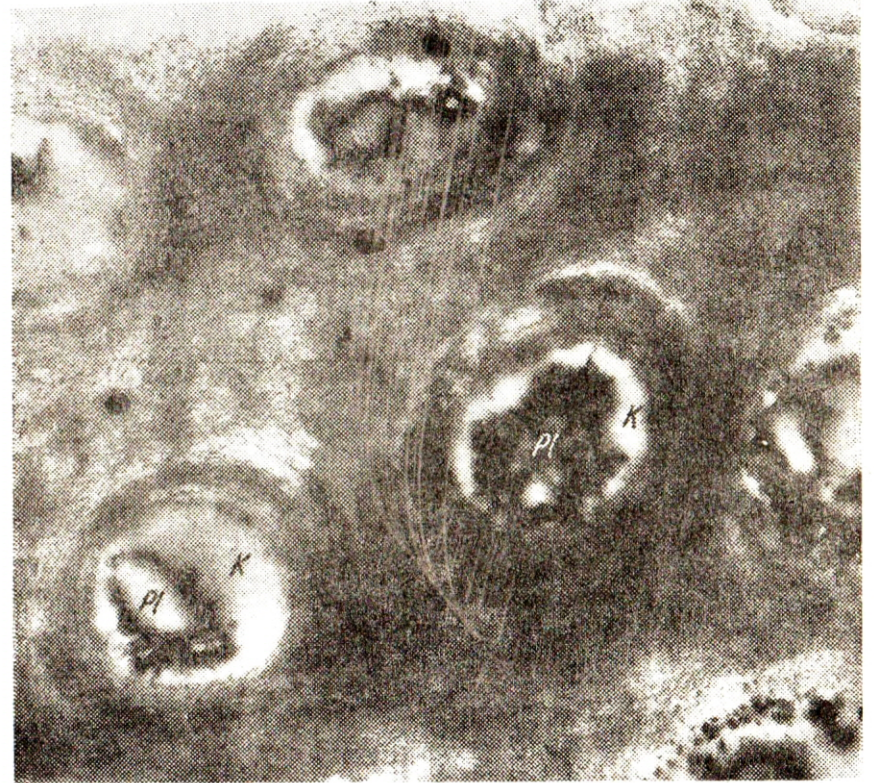
(Resim : 2) — Soğan kökü ucundan iki komşu hücrenin elektron mikroskobu ile alınmış resmi. Hücre zarı (w), Endoplazma Reticulum'u (er) ile irtibat halinde bulunan plasmodesm'lerle (pd) katedilmiş durumda. pm plazma membranı, d Dictyosom (p proplastid, ne çekirdek membranı, m Mitokondri'ler; x harfi bir Endoplazma — Reticulum'u haznesinin uç kısmını, ok işareti hazne sınır yüzeylerinde bir bükülmeyi göstermektedir. Bükülme dolayısıyla



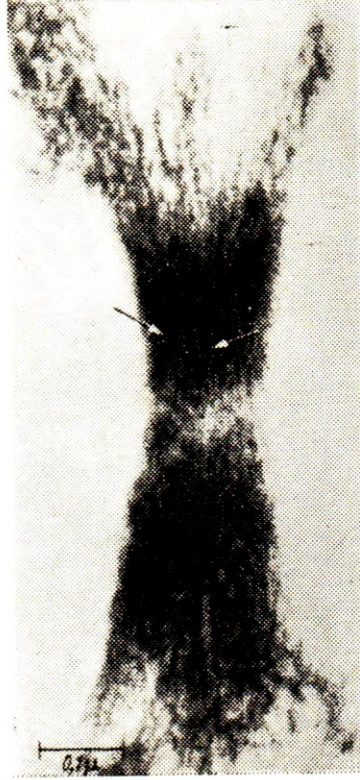
(Resim : 3) — *Heracleum Mantegazzianum*'un bir elekli levhasından ince kesit. Boyuna kesilmiş elek delikçikleri (Sp) plasma ile dolmuştur. Lamel strüktürü gösteren (L) elekli boru plasması. Tonoplast yok. M_1 primer zar, M_2 sekonder zar, elekli levhada Kallose birikintisi, elekli boru lumeni (Lu)
Büyütme 17.000 defa (ZEIGLER [10]'e göre)



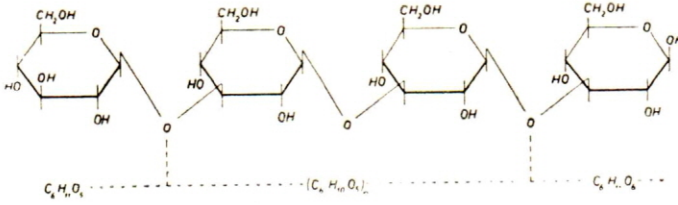
(Resim : 4) — *Macrocyctis pyrifera* esmer alg'ının Cauloid'indeki bir elekli borucuğun elek levhasının üstten görünüşü S elekli borucuk, Sh elek hüfü, K Kallose, Pl elek delikçiklerindeki plasma, Büyütme 540 defa (ZEIGLER [9]' den)



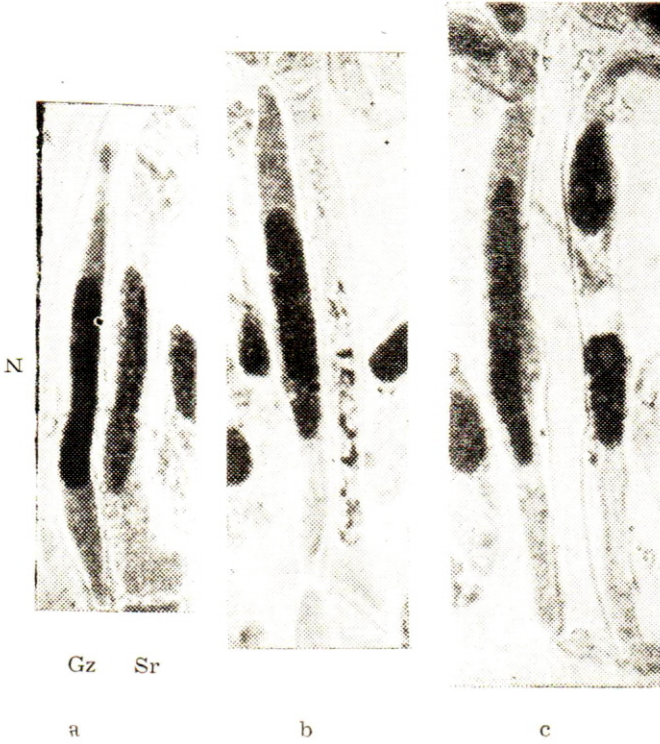
(Resim : 5) — *Macrocyctis pyrifera*'ya ait bir elek levhasından bir kısma ait elektron mikroskobu ile alınmış resim (üstten görünüş) C elek delikçikleri



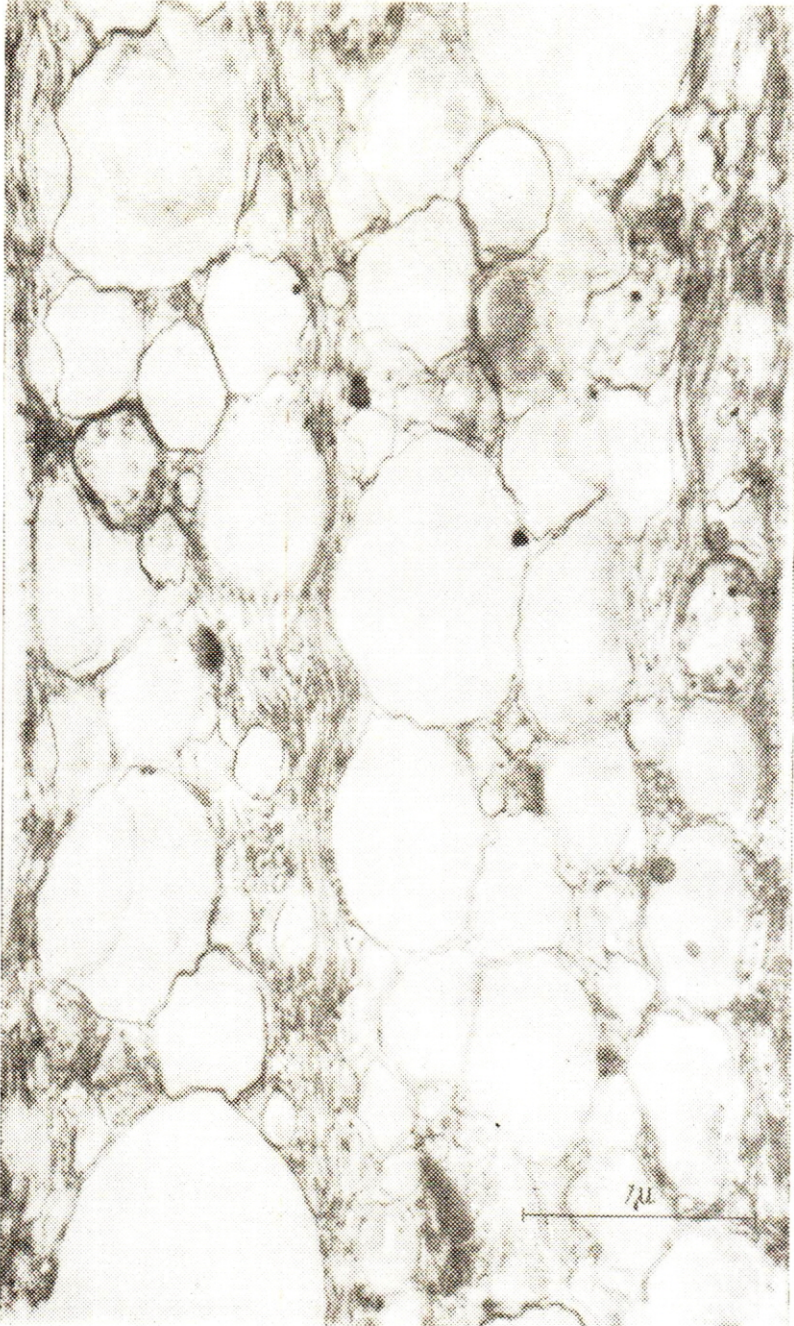
(Resim : 6) — *Passiflora coerulea*'ya ait bir elek delikçisinde plasmatik bağlantı köprülerinin ince strüktürü. Elek delikçiği boyuna istikamette, bazı yerlerde "boru" veya "çift membran" — Strüktürü intibamı veren plasma demetleri tarafından kat'edilmiştir. Büyütme 120.000 defa (KOLLMAN [11]'dan).



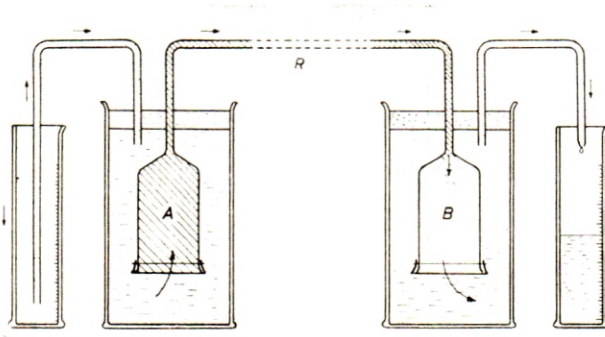
(Resim : 7) — Kallose'nin yapı formülü [13].



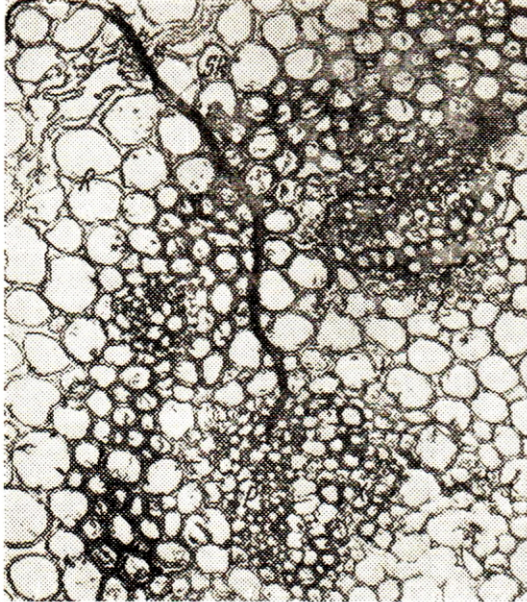
(Resim : 8) — *Vicia faba* Funiculus'unda elekli boru elemanları ile bunların refakat hücrelerinin muhtelif gelişme safhaları. Ezme preparatı, Alkol — Sirke asidi ile boyanmış. a elekli boru (Sr) element'inin normal boyanmış çekirdeği (N), ferakat hücresi (Gz)'nin nitensiv boyanmış çekirdeği. b elekli boru element'inde çekirdek kaybununun başlangıcı. c elekli boru elementinde çekirdek tamamen kaybolmuş, refakat hücresinde ise intensiv olarak boyanmış durumda. Her iki element'in Sitoplazmaları arasındaki yoğunluk farkına da dikkat! (RESCH [16]'dan)



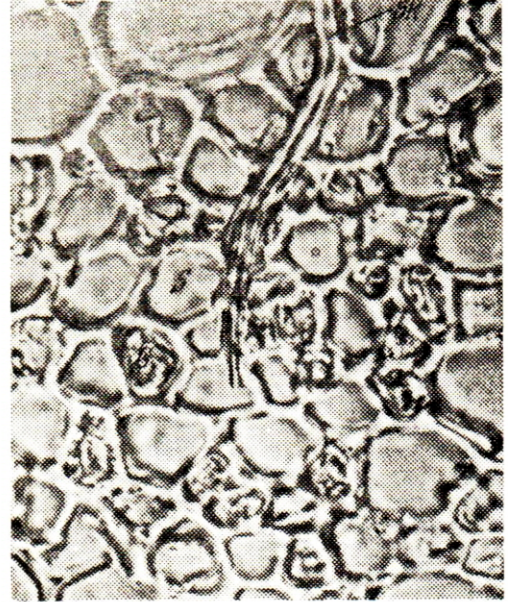
(Resim : 9) — *Metasequoia glyptostroboides* in istirahat halindeki rüstemine ait bir elekli hücrenin Sitoplazması. Çok sayıda Endoplazma — Reticulum'u ince borucukları vakuolleri ihtiva eden protoplastları münhasıran boyuna müteyaccib olarak katetmektedir. Büyütme 43.000 defa (KOLLMAN ve



(Resim : 10) — Bir kitle akımının var olduğunu göstermek üzere MÜNCH [5] tarafından vaz'edilen model tecrübe. İzahat metinde.

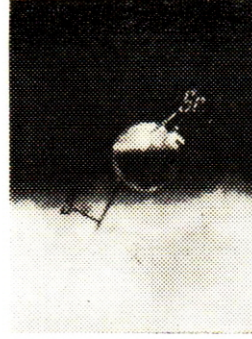


a



b

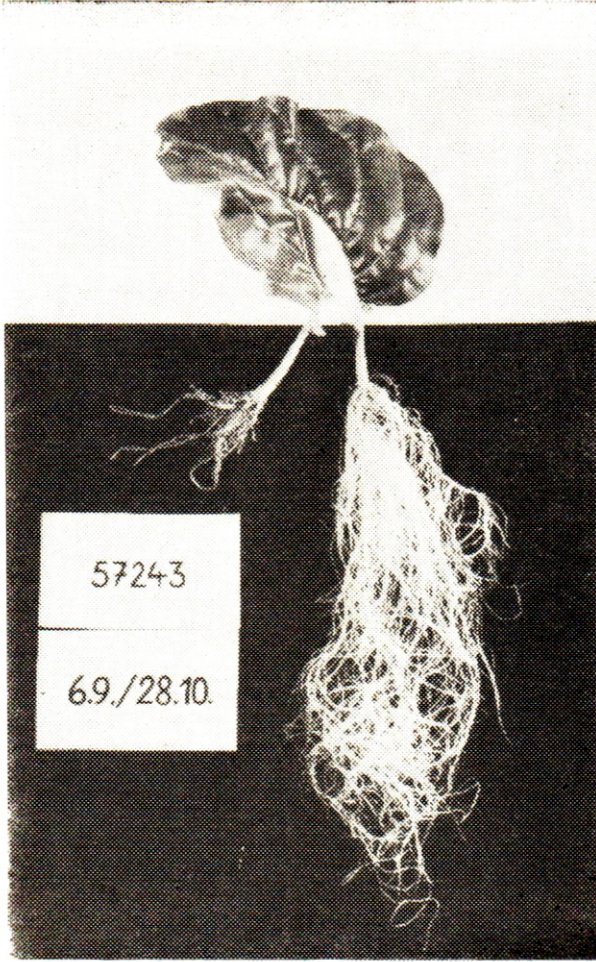
(Resim : 11 a ve b) — *Anthracum liliago*'nun gövdesinde *Aphis spec.*'in emici hortumunun yolu. a Büyütme 230 defa, SR emici hortum, P Floem, X xylem, R Kabuk, S elekli boru, G refakat hücresi.



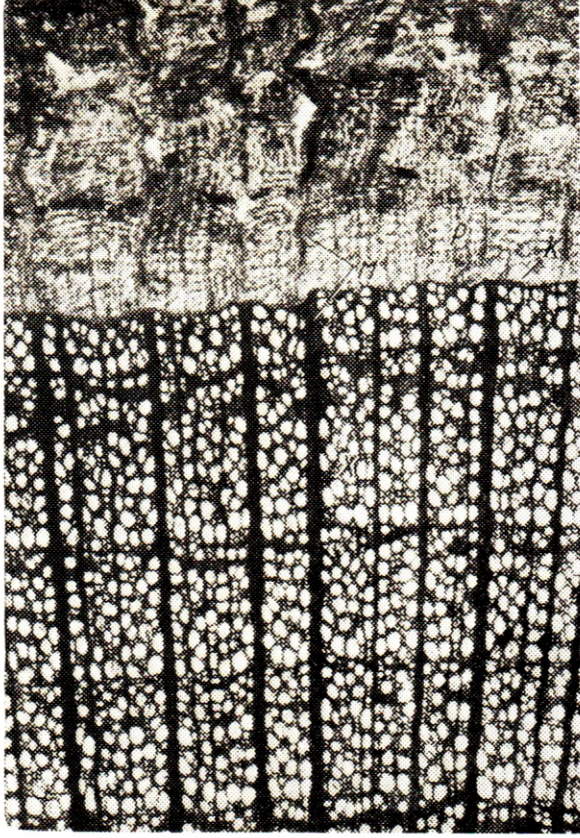
(Resim : 12) — *Salix viminalis* gövdesi üzerinde *Tuberolachnus salignus*'un kesilmiş hortumunun delici kılı (S), borucu'ktan çıkan bir damla elekli boru muhtevası ile birlikte (ZIEGLER MITTLER [28] den).



(Resim : 13) — *Philaenus spumarius*'un *Aposeris foetida* yaprağında, Xylem'in bir trahesine (T) açılan delme kanalı. Büyütme 1300 defa.



(Resim : 14) — Kök sistemi ikiye ayrılmış *Nicotiana rustica* yaprak çeliği. Sağ tarafa Bor verilmiş, sol tarafa verilmemiştir. Tafsilat metinde (SCHLOZ'a göre [47])



(Resim : 15) — Hodera helix gövdesinden enine kesit.
Büyütme 30 defa. M öz ışını, X xylem, P Floem, K
Kambiyum, R Kabuk.