

BAHÇE BİTKİLERİNİN HASAT SONRASI FİZYOLOJİSİ AÇISINDAN ETİLENİN ÖNEMİ, BİYOSENTEZİ VE İŞLEYİŞ MEKANİZMASI

BIOSYNTHESIS, ACTION AND IMPORTANCE OF ETHYLENE WITH REGARD TO POSTHARVEST PHYSIOLOGY OF HORTICULTURAL CROPS

Yılmaz FİDAN, Gökhan SÖYLEMEZOĞLU

Ankara Üniversitesi Ziraat Fakültesi Bahçe Bitkileri Bölümü, ANKARA

ÖZET: Etilen, büyüme, gelişme ve yaşlanma olaylarında birçok safhaları düzenleyen bir bitki hormonudur. Etilen meydana geldiği yer ve zamana bağlı olarak hasat edilen bahçe bitkileri ürünleri için yararlı yada zararlı olabilir. Bu nedenle etkili bir hasat sonrası fizyolojisi, etilenini etkilerini bizim pratik ihtiyaçlarımıza uyumunu sağlayacak bir kontrol mekanizmasını gerektirmektedir. Herşeyden evvel etilenin bu tür tepkileri vermeden önce bitkiler tarafından sentezlenmesi yada dışsal kaynaklardan tedariki zorunludur.

Diğer hormonlarda olduğu gibi, etilenin ana reaksiyonu sırasıyla uyarıcı aktive edilmiş kompleksi oluşturan bir alıcıya bağlı olduğu düşünülmektedir. Bu ana reaksiyon daha sonra genetik şifrenin değişimi ve oldukça geniş fizyolojik tepkimeleri içeren reaksiyonlar zincirini uyarılmaktadır.

Bu makalede, bahçe bitkilerinin hasat sonrası fizyolojisi açısından etilenin önemi, biyosentezi ve işleyiş mekanizması açıklanmıştır.

SUMMARY: Ethylene is a plant hormone which regulates many aspects of growth, development and senescence. Depending upon where and when ethylene occurs, it may be beneficial or harmful to harvested horticultural crops. Efficient postharvest technology therefore requires the ability to control ethylene effects to suit our practical needs. Before ethylene can exert such responses, it has to be biosynthesized by the plants or supplies from external sources.

As in the case of other hormones, ethylene is thought to bind to a receptor, forming an activated complex which in turn triggers the primary reaction. The primary reaction then initiates the chain of reactions, including modification of gene expression, and leading to a wide variety of physiological responses.

In this article, biosynthesis, action and importance of ethylene in terms of postharvest physiology of horticultural crops are given.

GİRİŞ

Etilenin bitki büyüme ve gelişmesindeki rolü çok eski zamandan beri bilinmektedir. Son zamanlarda bu grup bileşiklerin önemi fizyolojik olayların çok daha etraflı incelenmesine paralel olarak daha da artmıştır.

Olgunlaşma hormonu olarak bilinen etilen havadan biraz hafif (1,5 g/l), suda az, yağda iyi çözünen bir gazdır. Etilen -103°C'de kaynar ve hava içerisinde % 2,75-28,6 dozları arasında patlayıcı bir etkiye sahiptir.

Etilen birçok meyve, çiçek vb. tarafından özellikle olgunlaşma döneminde salgılanır. Havada 0,005 ppm olarak etki sınırı altında bulunur (KARAÇALI, 1990).

ETİLENİN BİYOSENTEZİ VE İŞLEYİŞ MEKANİZMASI

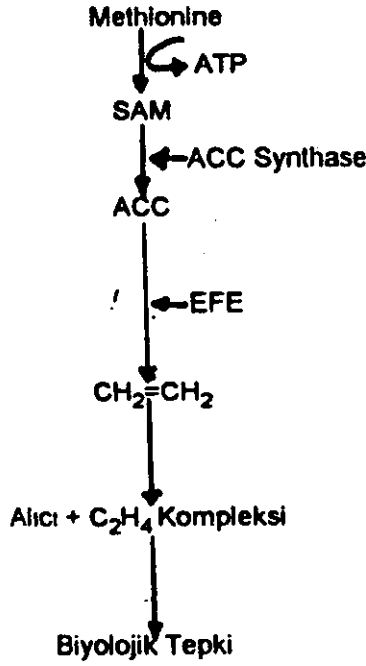
Etilen büyüme, gelişme ve yaşlanma olaylarında birçok safhaları düzenleyen bir bitki hormonudur. Etilen meydana geldiği yer ve zamana bağlı olarak bahçe bitkileri ürünleri üzerinde yararlı yada zararlı etkiye sahip olabilmektedir. Bu sebeple etkili bir hasat sonrası fizyolojisi, etilenin etkilerini bizim pratik ihtiyaçlarımıza uyumunu sağlayacak bir kontrol mekanizmasını gerektirmektedir.

Herşeyden evvel edilen, bu tür tepkileri vermeden önce bitkiler tarafından sentezlenmesi yada dışsal kaynaklardan tedariki zorunludur.

Diğer hormonlarda olduğu gibi, etilenin ana reaksiyonu sırasıyla uyarıcı aktive edilmiş kompleksi oluşturan bir alıcıya bağlı olduğu düşünülmektedir. Bu ana reaksiyon, daha sonra genetik şifrenin değişimi ve oldukça geniş fizyolojik tepkimeleri içeren reaksiyonlar zincirini uyarılmaktadır (YANG, 1985; STAVROULAKIS, 1990).

Şekil 1 ve 2'de etilen ve tepkeleri arasındaki olaylar zinciri ile etilen ve poliaminlerin başlıca oluşum yolları gösterilmiştir.

LIEBERMAN ve MAPSON (1966), methioninin, bakır ve askorbik asit içeren bir sistemde etilene dönüştüğü üzerindeki gözlemine dayanarak bunun habercisi olduğunu ifade etmişlerdir. MURR ve YANG (1974), SAM'in Methioninin etilene çeviriminde epkimenin ortalarında yer aldığını göstermişlerdir. SAM, CO₂'i formik asit, amonia etilen ve 5-S-methylthioadenozin'e (MTA) indirgenir. MTA ise 5-S-methylthiribose (MTR)'un habercisidir. MTR daha sonra MTR-1-P ve sonra da methionin boyunca α-keto-f-methyl-thio bütirik asite dönüşür.



Şekil 1. Etilen ve tepkileri arasındaki olaylar zinciri (YANG, 1985)

SAM: S-adenosylmethionine

ACC: 1-aminocyclopropan-1-carboxylic acid

EFE: Ethylene Forming Enzyme

Elmalarda C'lu methioninle yapılan analizler, ACC'nin etilene dönüşümünde bir vasıta olduğunu göstermiştir ki bu çevirim için O₂ gereklidir. SAM'in ACC'ye dönüşümünden sorumlu enzimin ise ACC synthase olduğu ve bu aşama ise etilen biyosentezinin oranını sınırlandıran aşama olarak kabul edilmektedir (STAVROULAKIS,1990).

Böylelikle şekil 1'den de görülebileceği gibi etilenin etkisini düzenlemede kullanılabileceğimiz 4 adet idare düzeyi vardır.

1. Etilenin ilavesi yada uzaklaştırılması ile dokudaki etilen miktarının kontrolü,
2. Dokudaki etilen düzeyinin etilen biyosentezinin engellenmesi yada uyarılması yoluyla düzenlenmesi,
3. Etilenin sözkonusu olan alıcıya bağlanma özelliklerinin değiştirilmesi yada alıcının miktarının değiştirilmesi ve
4. Etilen bağımlı genetik şifrenin kontrolü (YANG, 1985).

ETİLEN BİYOSENTEZİNİN DÜZENLENMESİ

ADAM ve YANG (1979), olgunlaşan elmalarda etilen biyosentezinin aşamalarını izah etmişlerdir. O zamandan beri bu izah yolunun diğer tüm bitki dokularına uygulanabilir olduğu gösterilmektedir. Günümüzde etilen biyosentezinin düzenlenmesi ve işleyiş mekanizması Şekil 3'te gösterilmiştir.

Buradan da görüldüğü gibi SAM'i, ACC'ye dönüştüren ACC synthase enzimi etilen biyosentezini kontrol etmede ana noktadır. ACC synthase bir pridoxal enzim gibi görülür. Çünkü enzimin maksimum aktiviteye ulaşabilmek için pyridoxal fosfat'a ihtiyacı vardır. Yine bu enzimin gerek in vivo gerekse in vitro koşullarda pyridoxal fosfat bağlı enzimler için çok kuvvetli bir engelleyici olarak bilinen AVG ve AOA tarafından sentezi engellenir.

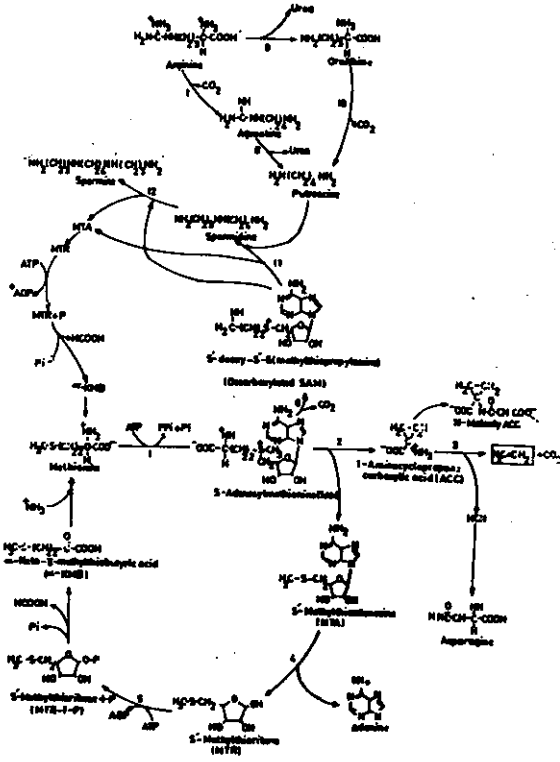
Yapılan araştırmalar sonucu SAM'in ACC'ye dönüşümünün bitki dokularında sınırlı oranda gerçekleştirilen bu reaksiyonla olduğu tespit edilmiştir. Nitekim, ACC'nin kök, gövde, yaprak, çiçek, meyve gibi değişik kısımları içeren bitki organlarına uygulanması, etilen üretiminde oldukça önemli bir artışla sonuçlanmıştır. Bu da göstermektedir ki, ACC'yi etilene çeviren enzim (EFE) çoğu bitki dokularında mevcuttur. Böyle olmakla beraber, bu enzim günümüze dek kesin olarak tanımlanmamış olup, kimyasal olarak kararsız çabuk değişen membran bağımlı bir enzim olduğu kabul edilmektedir.

Doğal koşullarda etilen üretimi, çeşitli gelişme ve çevresel faktörler tarafından düzenlenir. Örneğin tohumun çimlenmesi, meyvenin olgunlaşması, çiçek, yaprak dökümü ve absizyon gibi gelişmenin belirli aşamaları etilen sentezine neden olur. Yine yaralanma, üşüme, kuraklık gibi çevresel faktörler de etilenin sentezlenmesine sebep olmaktadır.

Etilen klimakterik meyvelerin olgunlaşmasında temel bir rol oynamaktadır. HOFFMAN ve YANG (1980), olgunlaşma sırasında içsel ACC miktarındaki değişiklikleri incelemişlerdir. Klimakterik öncesi olgun olmayan avokado, muz ve domates meyvelerinde ACC miktarının çok düşük olduğunu (0.1 nmol/g'dan daha az) tespit etmişlerdir. Fakat özellikle olgunlaşmayla paralellik gösteren etilen üretiminin fazla olduğu dönemde ise oldukça yoğun bir artış gözlenmiştir.

Klimakterik öncesi elma ve kantalop dokularına ACC uygulaması, etilen üretiminde çok az bir artışa neden olurken, klimakterik dönemde etilen üretimindeki artış bunun bir kaç yüz katıdır. Böylece ACC düzeyinin eksikliği yanında klimakterik öncesi meyve dokularında ayrıca ACC'nin etilene dönüşüm yeteneğinin de zayıf olduğu görülmektedir. Böyle olmakla beraber unutulmamalıdır ki, klimakterik öncesi örneğin domates meyvelerine uygulanan ACC, olgunlaşmayı önemli ölçüde sınırlandırmıştır. Ayrıca, buradan ACC uygulamasının neden olduğu etilen üretiminde az miktardaki artış, olgunlaşma işlemlerini uyarmada yeterli olabilir.

Etilen uygulamasıyla artan otokatalitik etilen üretimi olgunlaşan meyvelerin ve bazı (yaşlanan) dokuların ortak bir özelliğidir.



Şekil 2. Etilen ve poliaminlerin başlıca oluşum yolları (STAVROULAKIS 1990)

Böylelikle AVG ve AOA'nın belirli bahçe ürünlerinde kullanımının oldukça umut verici olduğu gözlenmektedir. Fakat unutulmamalıdır ki, SAM'ın ACC'ye dönüşümü, ACC'nin etilene dönüşümünden AVG ve AOA'ya karşı daha hassastır.

Bu engelleyicilere karşı tepkinin elde edilmesi onların hızlı ACC sentezinin başlangıcından evvel uygulanmasını gerektirir. Etilen üreten doku ne zaman düşük düzeyde ACC içerir ve yüksek oranda etilen ürettiğinde, ACC'nin dönüşüm oranı yüksek olup, doku sonuçta AVG ve AOA'nın engelleyiciliğine duyarlıdır. Örneğin elma dokusu sadece 2-10 nmol/g ACC içermesi ve AVG'ye karşı çok hassas olarak bilinmesine rağmen 5 nmol/g saat gibi yüksek bir oranda etilen üretir.

Diğer engelleyiciler ACC'nin etilene dönüşümünü engelleme kapasitesine sahiptirler.

EFE'nin biyokimyasal mekanizmasının daha iyi anlaşıldığı zaman bunun sentezini engelleyecek daha spesifik inhibitörlerin geliştirilmesi mümkün olabilecektir.

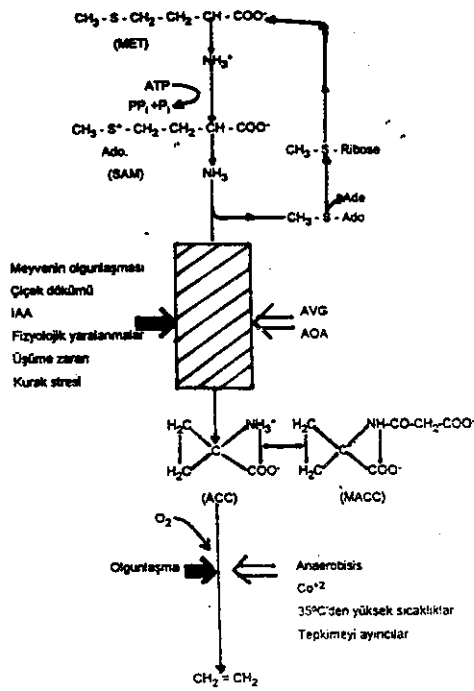
ETİLENİN ETKİ ŞEKLİ

BURG ve BURG (1967), etilenin biyolojik aktivitesi için sözkonusu olan yapısal gereksinimlerin kararlı ve sabit olefin-gümüş komplekslerine benzediklerini gözlemlemişlerdir. Bu gözlemler onları, bitkilerde etilenin kendi etkisini metal içeren bir alıcıya dönüşümlü bir bağlamayla uyardığı görüşünü benimsemeye yönlendirmiştir. Bakır ise bu görüşe en yakın bir aday olarak gösterilmekle beraber, kesin bir delil şu ana dek bulunamamıştır (YANG, 1985; STAVROULAKIS, 1990).

Son zamanlarda olgun olmayan domates ve kantalop meyvelerine 6-12 saat gibi bir süre etilen uygulamışlar ve bu şekilde gerçekleştirilen kısa süreli etilen uygulamalarının ACC'nin etilene dönüşüm kapasitesini oldukça önemli oranda artırdığını fakat ACC miktarında ise önemli bir artışa neden olmadığı gözlemlenmiştir. Böylelikle dışsal etilen uygulamasının ACC synthase'ın sentezinden önce EFE enziminin sentezine sebep olduğu açığa çıkarılmıştır (YANG, 1985).

ACC synthase'ın inhibitörleri AOA ve AVG ile etilen üretiminin engellenmesi bir çok bitki organ ve dokuları üzerinde denenmiştir. AVG ve AOA önemli derecede etilen üretimini önleyerek, kesme karanfil çiçeklerinin ömrünü uzatmıştır.

Hasattan önce elma ağaçlarına püskürtülerek uygulanan AVG, meyve olgunlaşmasını ve hasat ömür döngülerini geciktirerek meyvenin daldan kopma direncini arttırmıştır. Yine bu tür uygulamayla haziran dökümlerinin ortadan kaldırdığı da araştırmacılar tarafından tespit edilmiştir. Buna benzer olarak araştırmacılar armutlarda AVG uygulamasının olgunlaşmayı geciktirdiğini bildirmişlerdir.



Enzim sentezini artırıcı etki (==>)
 Reaksiyonu engelleyici etki (= =>)
 Met: Methionin, Ado: Adenozin, Ade: Adenin,
 MACC: 1-malonylamino-cyclopropane-
 1-carboxylic acid

ETİLENİN ALICIYA BAĞLANMA KARAKTERLERİNİN DEĞİŞİMİ

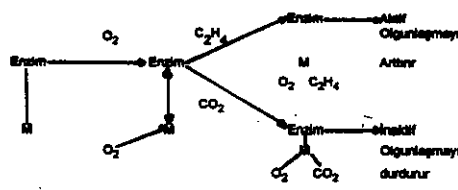
Vegetatif dokularda, doz-tepki ilişkileri için gözlemlenen etilenle dolaylı olarak ilgili olan olaylar benzerdirler ve 0,01-0,1 ve 10 μ l eşik, yarı maksimum ve maksimum dozları ifade ederler.

Araştırmalar göstermiştir ki klimakterik öncesi meyvelerde olgunlaşmayı uyarmak için gerekli olan etilen konsantrasyonları farklı ürünlere göre oldukça değişiklik göstermektedir. Örneğin muz 0,1 μ l gibi çok düşük bir doz gerektirirken, honeydew kavununda bu değer 3 μ l'dir. Tabiki bu durum aynı çeşidin değişik olgunluk aşamaları içinde de oldukça farklılık göstermektedir.

Metal ihtiva eden alıcılarında diğer bağlarla ilişkisi bulunması zorunluluğundan dolayı, bu bağların yapısı ve miktarının etilen ile alıcı arasındaki bağın uyumunu büyük oranda etkileyebileceği fikrini benimsemek mantıklı bir izahat tarzı olarak görülmektedir. Buna paralel olarak BURG ve BURG (1967), kinetik çalışmalarından etilenin alıcıya bağlanma

Şekil 3. Etilen biyosentezinin düzenlenmesi

eğiliminin O_2 ve CO_2 gibi bir takım faktörlere bağlı olduğu sonucuna varmışlardır. Oksijen bağlanma eğilimini arttırırken, karbondioksit ise azaltmaktadır (Şekil 4).



Şekil 4. CO_2 ve O_2 ile etilenin olgunlaşma üzerindeki etkileşimleri (WILLS ve ark., 1977)

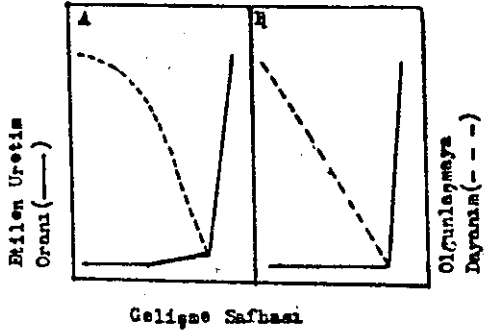
Bununla beraber meyve dokularının etilene tepkilerinin diğer bitki hormonları tarafından da etkilendiği bilinmektedir. McMURCHIE ve ark. (1972), meyvelerdeki etilen üretiminin iki farklı sistem tarafından düzenlendiğini belirtmişlerdir. Buna göre sistem 1, büyüme esnasında düşük düzeydeki etilen üretiminden sorumludur. Sistem 2 ise, olgunlaşmayla paralellik gösteren etilen üretimindeki otokatalitik artıştan sorumludur. Yine araştırmacılar klimakterik olmayan meyvelerin sistem 1'e sahip olduklarını fakat sistem 2'den yoksun olduklarını belirtmişlerdir.

Son zamanlarda yapılan araştırmalar, etilenin her iki sistemde de ACC synthase yoluyla üretildiğini göstermiştir (TUCKER ve GRIERSON 1987).

Klimakterik öncesi meyvede, olgunlaşmaya ve etilenin etkisine dayanım o kadar yüksektir ki olgunlaşma olayları başlatılamaz. Meyve olgunlaşma aşamasına girdiğinde ise, etilenin etkisine karşı dayanımda oldukça önemli bir azalma, bir başka deyişle etilenin etkisine karşı duyarlılıkta artış meydana gelmektedir. Bu işlemin ise içsel etilen tarafından kontrol edildiği düşünülmektedir.

Etilenin etkisine karşı dayanımda meydana gelen azalış, etilenle yapılan dışsal uygulamalarla arttırılmakta ve düşük O_2 /yüksek CO_2 koşullarıyla etilenin ortamdaki uzaklaştırılması sonucunda da bu

dayanımda meydana gelen azalış geciktirilmektedir. Etilenin etkisine karşı dayanım meyve dokularının içsel etilen seviyesinden etkilenmeye başladıkları noktaya geldiği zaman olgunlaşma uyarılır ki, bu da etilenin otokatalitik senteziyle sonuçlanır (sistem 2).



Şekil 5. Meyvenin olgunlaşması esnasında olgunlaşmaya dayanım ve etilen üretim oranlarındaki değişimler

Böyle olmakla beraber, olgunlaşmanın başlamasını uyaran önemli faktör, dayanımdaki azalış bir başka deyişle duyarlılığın artışıdır. Bu sonuca göre olgunlaşmadan önce sistem 1 ile izah edilen üretimdeki artış, olgunlaşma için önceden gerekli değildir. Gerçekten de klimakterik meyvelerde içsel etilen konsantrasyonu ölçümleri iki şekilde açıklanmıştır. 1. tip meyve (şekil 5a); bu tür meyvelerde olgunlaşmanın başlangıcından önce etilen konsantrasyonu belirgin bir şekilde artar (Muz, Domates gibi). 2. tip meyve (şekli 5b); etilen üretimindeki artış olgunlaşmanın başlangıcından evvel meydana gelmez (Avokado, Elma, Cherimoya gibi) (YANG, 1985; STAVROULAKIS, 1990)

ETİLEN VE BUNA BAĞIMLI GENETİK ŞİFRENİN DÜZENLENMESİ

Bezelye fidelerinde büyümenin engellenmesi gibi bazı etilen tepkileri birkaç dakika içerisinde gözlemlenebilir. Bununla birlikte etilenin oluşturduğu birçok tepkilerin gözlemlenmesi saatler hatta günler alır.

Protein sentezinin başlangıçta, etilenin etki mekanizması dışında yer aldığı düşünülmekteydi. Fakat birbirini izleyen araştırmalar RNA ve protein sentezinin birçok etilen ve bununla ortak tepkimelere dahil olduğu sonucunu ortaya çıkarmıştır (YANG, 1985).

Etilenin RNA ve protein sentezi üzerinden enzim aktivitesini arttırdığına ilişkin kantılar vardır. Bu ilişki peroksidazlar, fosfatazlar ve fenol enzimleri için saptanmıştır. Ayrıca dışsal etilen uygulamalarında protein sentezi ve RNA sentezini arttırdığı tespit edilmiştir (KARAÇALI 1990). Sonuçta etilenin iki farklı genetik düzey üzerinde doğrudan ve dolaylı olarak rol oynadığı hipotezi ortaya atılmıştır. Bunlardan biri taşınım mekanizması ve diğeri ise özel bir takım mesajların değişimidir (YANG, 1985).

Etilenin hücrel zarlarla yerleşik veya stoplazmada bulunan enzimlerin yapısında küçük değişiklikler yaparak bunları aktif hale getirdiği hipotezi ileri sürülmüştür. Nitekim etilen, bağlı durumda bulunan enzimleri serbest ve suda erir hale getirir. Bu değişiklikler ise enzimlerin zarlardan geçişlerini de kolaylaştırabilmektedir (KARAÇALI 1990).

Ayrıca bitki bünyesinde etkileri etilen tarafından düzenlenen birçok enzim vardır. Bunlar etkiledikleri olaylarla birlikte Çizelge 1'de gösterilmiştir.

Çizelge 1. Fonksiyonları Etilen tarafından düzenlenen enzimler (Abeles, 1985)

Kopma

Cellulase (HERTON ve OSBORN, 1967)

Polygalacturonase (HASHINAGA ve ark., 1981)

Olgunlaşma

Cellulase (PESIS, FUCHS ve PATTERSON, 1967)

Chlorophylase (LOONEY ve PATTERSON, 1967)

Invertase (JEFFERY ve ark., 1984)

Laccase (MAYER ve HAREL, 1981)

Malate dehydrogenase (RHODES ve ark., 1968)

Polygalacturonase (GRIERSON, TUCKER ve ROBERTSON, 1981)

Yaşlanma

Ribonuclease (SACHER, ENGSTROM ve BROOMFIELD, 1979)

Stres

Beta-1,3-glucanase (ABELES ve ark., 1971)

Chitinase (BOLLER ve ark., 1983)

Hydroxycinnamate CoA ligase (RHODES, WOOLTORTON ve HILL, 1981)

Cinnamate-4-hydroxylase (RHODES, WOOLTORTON ve HILL, 1981)

Phenylalanine ammonia Lyase (RHODES, WOOLTORTON ve HILL, 1981)

Phenylalanine rich glycoprotein (TOPPAN, ROBY ve ESQUERRE-TUGAYE, 1982)

Fonksiyonu Bilinmeyenler

Ethylene mono-oxygenase (ABELES ve DUNN, 1984)

Peroxidase (GAHAGAN, HOLM ve ABELES, 1968)

SONUÇ

Bahçe ürünlerinin hasat sonrası fizyolojisi açısından, özellikle de klimakterik meyvelerin uygun bir şekilde depolanabilmesi, hasat edildiği zamanki tazelikliğini koruması ve en uygun bir şekilde olgunlaştırılabilmesi, bu ürünlerin muhafazasında başarıyı etkileyen en önemli faktörlerden biri olan etilen biyosentezi ve işleyiş mekanizmasının bilinmesine ve buna göre en uygun aşamalarda müdahale edilerek ürünlerin hasat sonrası muhafaza ömürlerini uzatacak önlemlerin alınmasıyla mümkün olacaktır. Şüphesiz ürünlerin hasat sonrası muhafaza ömürlerinin uzatılmasına yönelik uygulamaların başarılı bir şekilde gerçekleştirilebilmesi için etilenin klimakterik ve klimakterik olmayan meyvelere etkisiyle birlikte etilenin antagonistlerinin de çok iyi bir şekilde irdelenmesi gerekir.

KAYNAKLAR

ABELES, F.B., 1985. Ethylene and Plant Development: An Introduction, London.

BURG, S.P. and BURG, E.A., 1962. The role of Ethylene in the fruit ripening. *Plant Physiology*. 37: 179-189.

KARAÇALI, İ., 1990. Bahçe Ürünlerinin Muhafazası ve Pazarlanması. Ege Üniversitesi Ziraat Fakültesi Yayınları No: 494, Bornova, İzmir.

STAVROULAKIS, G., 1990. Postharvest Physiology of Pears. Handouts. MAICH-CHANIA, Greece, 30 p.

TUCKER, G.A. and GRIERSON, D., 1987. The Biochemistry of Plants. Vol: 12, Academic Press Inc., London.

WILLS, R.B.H., HALL, E.G., LEE, T.H., McGLASSON, W.B. and GRAHAM, D., 1977. An Introduction to Postharvest Fruits and Vegetables. Food Tech., Univ. N.S. Wales, Australia, 78-82.

YANG, S.F., 1985. Biosynthesis and Action of Ethylene. *Hortscience*, Vol. 20(1).