

BİTKİLERDE KARBONDİOKSİT ÖZÜMLEME MEKANİZMALARI

A. Vahap KATKAT*

ÖZET

Bazı bitkilerin atmosfer karbondioksiti ve su buharından yararlanarak ürettikleri organik maddeler öteki bitkilere göre çok daha fazla olabilmektedir. Bu durum bitkilerdeki fotosentez metabolizmalarındaki farklılıktan ileri gelmektedir. Son yıllarda yapılan çalışmalara göre bitkilerde fotosentez sırasında karbondioksitin özümleme mekanizmaları üçe ayrılmaktadır: a) C₃ tipi bitkiler, b) C₄ tipi bitkiler ve c) KAM tipi bitkiler.

Fotosentez etkinliğini kontrol eden bu mekanizmaların çözümlenmesi ile bitkilerin verimlilikleri artırılabilir. Bu nedenle atmosfer karbondioksitinin özümlemesinin çeşitli biyokimyasal reaksiyonlarını incelemek ve fotosentez etkinliği kavramını açıklığa kavuşturmak gerekmektedir.

RESUME

Les Mecanismes D'assimilation Du Gaz Carbonique Dans Les Plantes

Certaines plantes sont beaucoup plus efficaces que d'autres pour produire de la matière organique à partir du gaz carbonique de l'air et de la vapeur d'eau. D'après les travaux qui effectuent dans les dernières années, les mécanismes d'assimilation du gaz carbonique dans les plantes partagent en trois: a) Les plantes en C₃, b) Les plantes en C₄ et c) Les plantes CAM.

Avec le démêlage des mécanismes qui contrôlent l'efficacité photosynthétique, on peut augmenter la productivité des plantes cultivées. Pour cette raison, il est nécessaire d'explicitier le concept d'efficacité photosynthétique et de décrire plusieurs réactions biochimiques de la fixation du CO₂ atmosphérique.

GİRİŞ

Bitkiler ve bazı özel bakteriler mineral maddelerden direkt olarak yararlanarak insan beslenmesinde önemli yeri olan organik maddelerin üretilmesini sağlamaktadırlar. Bitkilerin üretim kapasitelerinin sınırsız olmaması ve çok fazla nüfus artışı nedeniyle yakın gelecekte dünyadaki yiyecek maddelerinin üretim miktarı, tüketim

* Doç. Dr.; Uludağ Üniversitesi Ziraat Fakültesi Toprak Bölümü

miktari karşılayamaz duruma düşecektir. Günümüzde öncelikle petrol ve fosil orijinli enerjinin olası kıtlığı ile ilgilenilmekte olup dünyamızdaki aşırı enerji isteği karşısında karbonlu kaynakların ya da besin maddelerinin tümünün yetersiz kalacağı belirtilmektedir. Gerçekten karbon kaynakları sürekli olarak besin maddeleri ya da enerji haline dönüşmektedir.

Atmosfer karbondioksitinin su varlığında ışık enerjisi yardımı ile özel pigment moleküllerinin katalizörlüğü altında indirgenmesi olan "Fotosentez Olayı" gerek geçmişteki ve gerekse günümüzdeki karbonun kaynağını oluşturmaktadır. O halde enerji kaynaklarının sürekliliğini ve dünya nüfusunun beslenmesini sağlamak için fotosentez olayının etkinliğinin artırılması gerekmektedir.

Bitkilerdeki fotosentez etkinliğinin artırılması fotosentez sonucu oluşan organik maddelerin oluş mekanizmalarının iyi bilinmesine bağlı bulunmaktadır. Bu nedenle atmosfer karbondioksitinin özümleme mekanizmaları üzerinde çok geniş çalışmalar yapılmaktadır. Bazı bitkilerin atmosfer karbondioksiti ve su buharından yararlanarak ürettikleri biyomas (canlı organik kütle), öteki bitkilere oranla çok daha fazla olabilmektedir. Bu durum bitkilerdeki fotosentez metabolizmalarındaki farklılıktan ileri gelmektedir.

FOTOSENTEZİ SINIRLANDIRAN ETMENLER

Fotosentezin toplam reaksiyonları yaklaşık yüze yakın aşamada gerçekleşmekte olup, bu aşamalar da iki alt fazda cereyan etmektedir. Önce ışık reaksiyonları daha sonra da karanlık reaksiyonlar gelmektedir. Işık suyun oksijen ve hidrojene ayrışması için gerekli enerjiyi sağlamaktadır. Daha sonra hidrojen karbondioksitin dolaylı olarak indirgenmesinde rol alarak karbonhidrat bileşiklerine dönüşmesini sağlamaktadır.

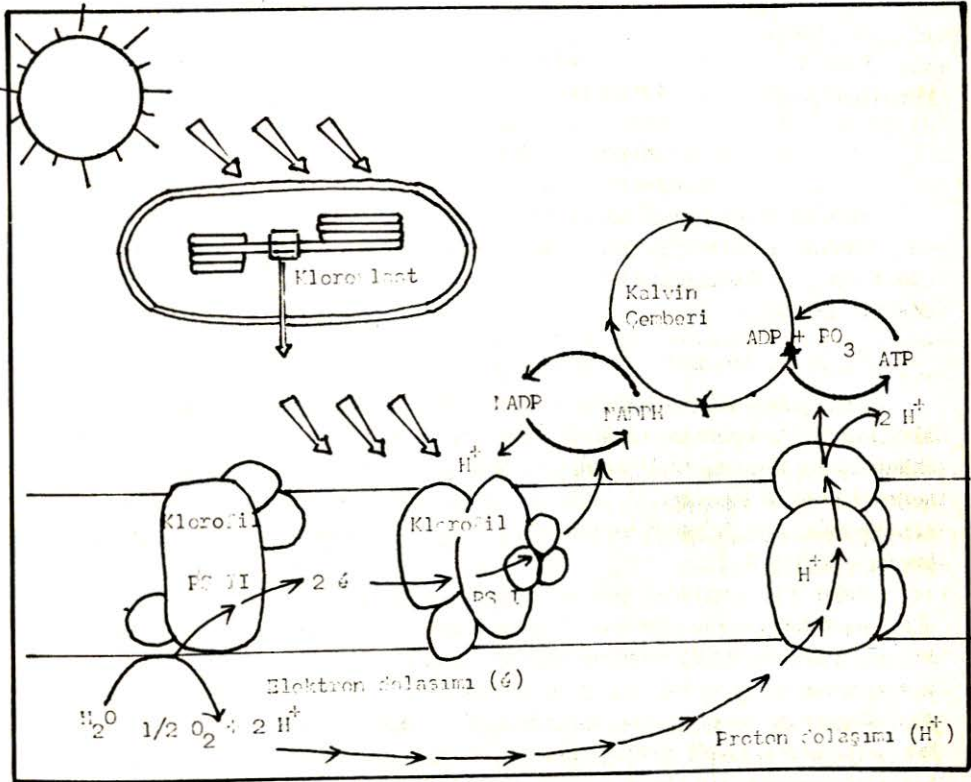
Karmaşık organizmalı yüksek bitkilerde kompleks pigment maddeleri ve özellikle klorofiller ışık reaksiyonları sırasında fiziksel güneş enerjisini kimyasal enerji şekline dönüştürmektedirler. Genellikle kloroplastlarda yer alan bu pigmentler ışık enerjisini elektron taşınım zinciri yardımı ile elde ederler. Işık reaksiyonlarının enerji randımanları fotosentezin toplam etkinliğini belirlemektedir. İdeal deney koşullarında zayıf ışık intensitesi altında (toplam güneş ışığının yaklaşık % 3'ü civarında) enerji randımanı yaklaşık % 12 civarındadır.

Düşük ışık yoğunluğu düzeyinde (orman bitki örtüsü altındaki bölümlerde) CO₂ fiksasyon hızı, ışık intensitesi arttıkça artış göstermektedir. Bitkilerin çoğunluğu için ışık fotosentezi sınırlandırıcı etmenlerin başında yer almaktadır. Belli bir ışık intensitesinin üzerinde fotosentez etkinliği ile ışık arasındaki ilişki linear olmamakta, en yüksek güneşlenmenin % 25'inde bir plato oluşturmaktadır. Bazı kültür bitkilerinde (buğday, şeker pancarı, fasulye), kısmi güneşlenme koşulları altında CO₂ fiksasyon hızı maksimuma ulaşabilmektedir. Bu gözlemin pratik sonuçlarından birisi ele alınan kültür bitkilerinin maksimum fotosentez etkinliğine ulaşması, bu bitki yapraklarının yatay yerine eğik olması durumunda daha kolay olduğunun ortaya konulmasıdır. Gerçekten bu durumda güneş ışınları bitkinin alt kısımlarındaki yapraklara daha kolay ulaşmaktadır. Toprak yüzeyinin birim ünitesinde maksimum fotosentezin oluşmasını sağlayan ışık intensitesi altında bu anatomik modifi-

kasyon ile fotosentez etkinliđi 2 ya da 3 katına ıkarılabilmektedir. Gnmzde da-
ha verimli tahıl eřitleri bu prensibe gre seleksiyona tabi tutulmaktadır.

Ancak ışık fotosentezi sınırlayan tek etmen deđildir. Gerekten fotosentez etkinliđi bazı bitki eřitlerinde en yksek fotosentezin oluřmasını sađlayan ışık in-
tensitesi altında bile, atmosfer karbondioksitinin dřk olması durumunda sınırlı kalmaktadır.

Atmosfer karbondioksitinin bitkiler tarafından absorpsiyonu ya da fotosentez, kloroplastlarda ışığa duyarlı membranlara arpan ışınlarla oluřan enerjiye gerek duymaktadır. Fotosentezin ışık reaksiyonları suyun iki elemanı olan hidrojen ve oksijene paralanması ile bařlamaktadır. Elektrojen potansiyel sayısı reaksiyon zincirinden sonra karbondioksitin karbondihidrojenlere (CH_2O) indirgenmesini sađlamaktadır (řekil: 1).



řekil: 1
Fiziksel ışık enerjisinin kloroplastlarda kimyasal enerjiye dnřm

řekil 1'de grldđ gibi ışık klorofil kapsayan iki fotosistem aracılıđı ile toplanmaktadır. Bunlar Fotosistem I ve Fotosistem II'dir. Klorofiller elektron alıcılarını bir araya getirmektedirler. Burada ışık enerjisi kimyasal enerjiye evrilmektedir.

Bu enerji bir alıcı olan NADP de toplanmakta ve NADP, NADPH'a dönüşmektedir. Bu aşamada fotosentezin karanlık reaksiyonları başlamakta ve karbondioksit karbondihidratlara $(CH_2O)_n$ dönüşmektedir.

Bu durumu artan karbondioksit konsantrasyonu altında fotosentez etkinliğini ölçerek göstermek mümkündür. Karbondioksit asimilasyonu, havadaki karbondioksit konsantrasyonunun 4 katına çıktığında (binde 1,2) plato oluşturma (doygunluk gösterene) kadar doğrusal olmayan bir şekilde artış göstermektedir (Katkat ve ark. 1986).

Karbondioksit ile zenginleştirilmiş atmosfere sahip sera yetiştiriciliğinde çeşitli bitkilerde verimliliğin önemli düzeylerde artış gösterdiği saptanmıştır. Bu durum uzun zamandan beri tarımcılar ve özellikle bahçe bitkileri yetiştiricileri tarafından bilinmektedir. Ancak bu durum tüm kültür bitkileri için geçerli olmamakta ve tüm bitkilere genelleştirme yapılamamaktadır.

FOTOSENTEZ METABOLİZMA MEKANİZMALARI

Karmaşık organizmalı yüksek bitkilerin fotosentez metabolizma mekanizmaları üzerinde yapılan geniş çalışmalar sonucunda bitkilerin genel olarak 3 grupta toplanabileceği belirtilmiştir (Moyses, 1976). Bunlar:

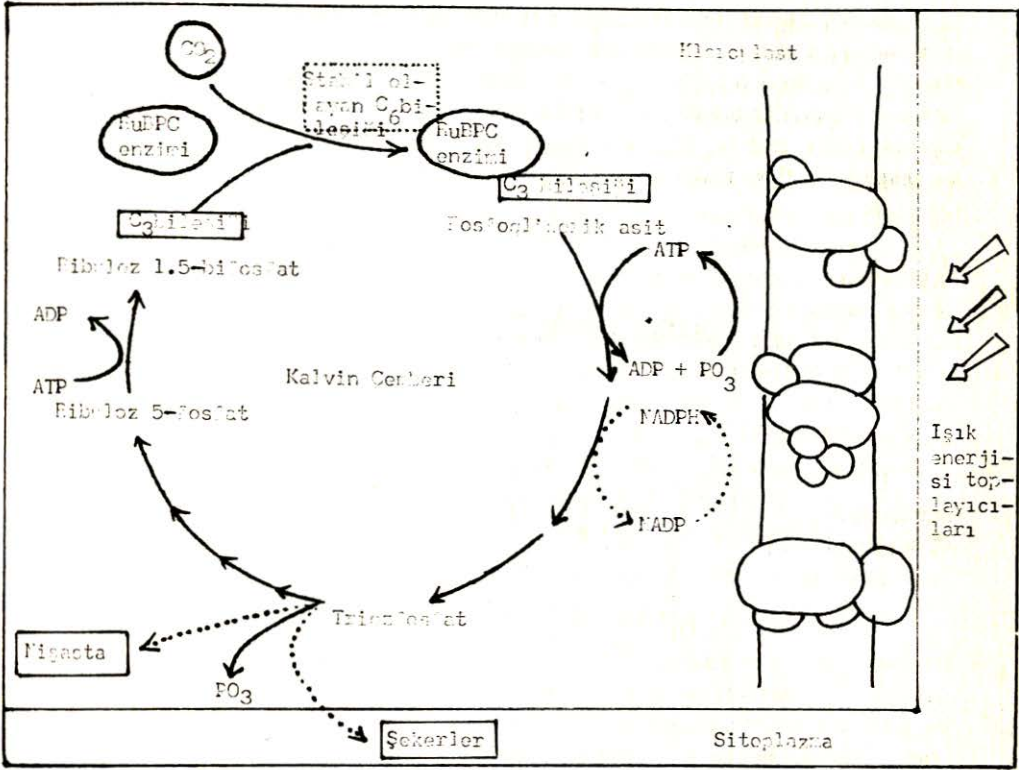
- a) C_3 tipi metabolizmaya sahip bitkiler,
- b) C_4 tipi metabolizmaya sahip bitkiler,
- c) KAM tipi metabolizmaya sahip bitkiler.

Anatomik, sitolojik, fizyolojik ve biyokimyasal özellikleri arasında farklılık olan bu 3 grup bitkinin atmosfer karbondioksitini fikse etme şekilleri de değişiktir (Katkat, 1986).

C_3 Tipi Bitkilerde Karbondioksit Özümleme Mekanizmaları

1950 yılları başında Kalvin isimli Amerikalı araştırmacı ve çalışma arkadaşları bitkilerdeki kloroplastlar tarafından gerçekleştirilen karbondioksit fiksasyonunda cereyan eden kimyasal reaksiyonların özelliklerini ortaya koymuşlardır. Bu çalışmalarda radyoaktif karbon C^{14} kullanılması ile karbondioksitin yapraklardan girişinden itibaren organik bileşikler halinde $(CH_2O)_n$ taşınmasına kadar izlediği yol belirlenmiştir (Şekil: 2).

Şekil 2'de görüldüğü gibi bir molekül karbondioksit kloroplastlar içerisinde hücre metabolizmasına girmekte, 5 karbon atomu kapsayan ribuloz 1.5-bifosfat ile ribuloz 1.5-bifosfat karboksilaz enzimi aracılığı ile birleşerek stabil olmayan 6 karbon atomlu ara bir bileşik oluşturmaktadır. 6 karbon atomlu bu ara bileşik hemen birbirinin aynısı iki bileşiğe parçalanmaktadır. Bu parçalanma sonucu 3 karbon atomlu 2 molekül fosfogliserik asit oluşmaktadır. Bu tip bitkilerde atmosfer karbondioksitinin ışık altındaki fotosentetik fiksasyonu sonucunda oluşan ilk kararlı bileşiğin 3 karbon atomlu fosfogliserit asit olması nedeni ile bu tür bitkilere C_3 tipi metabolizmaya sahip bitkiler adı verilmektedir. Birbirini izleyen 14 ara reaksiyondan sonra fosfogliserik asit şekerlere dönüşmektedir. Birbirini izleyen bu reaksiyonların tümüne Kalvin çemberi reaksiyonları adı da verilmektedir. Şekerler daha sonra hücre metabolizmasında kullanılmak üzere kloroplastlardan çıkarak sitoplazmaya geçmektedirler.



Şekil: 2
C₃ tipi bitkilerdeki fotosentezin metabolizma reaksiyonları

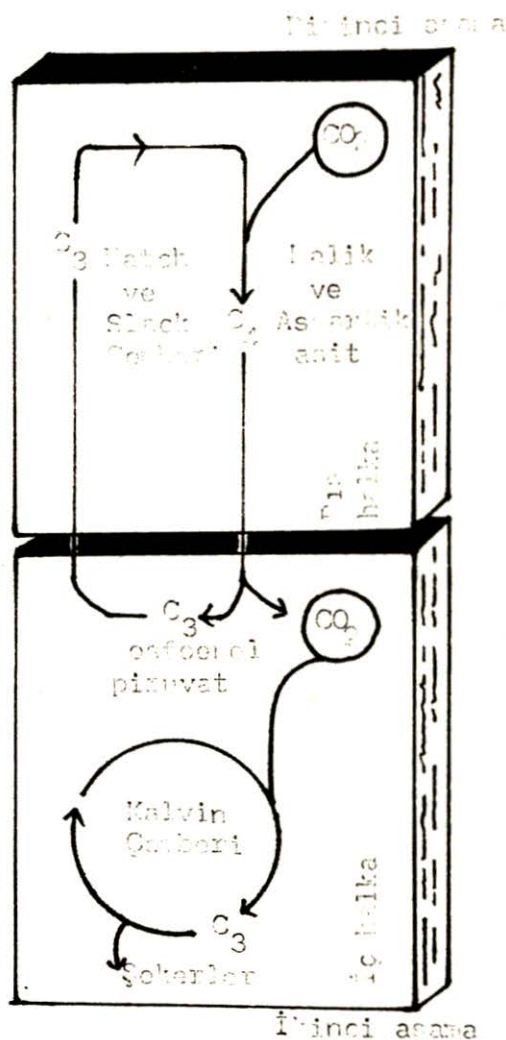
Karbondioksitin alıcısı olan ribuloz 1,5-bifosfat bu reaksiyonlar zincirini besleyebilmesi için düzenli olarak yenilenmektedir (Somerville ve Somerville, 1984). Kültüre alınan bitkilerin çoğu ile yüksek ağaçların tümü C₃ tipi metabolizmaya sahiptirler. Örneğin buğday, arpa, yulaf, domates, patates, ıspanak, şeker pancarı ile meyve ağaçlarının tümü bu gruba girmektedir.

C₄ Tipi Bitkilerde Karbendioksit Özümleme Mekanizmaları

Avustralya'lı iki araştırmacı Hatch ve Slack tarafından 1966 yılında başlatılan çalışmalar sonucunda bazı bitkilerde atmosfer karbendioksitinin ışık altında değişik bir mekanizma ile fiksede edildiği ortaya konulmuştur. Bu reaksiyonların çok hızlı cereyan etmesi ve C¹⁴ ile etiketleme süresinde meydana gelen bir kaç saniye fark bu mekanizmanın ortaya konulmasının gecikmesine neden olmuştur.

Bu tip bitkilerde atmosfer karbendioksiti ile ilk aşamada fosfoenolpiruvat tarafından fosfoenolpiruvat karboksilaz enzimi aracılığı ile fiksede edilerek okzaloasetik asit oluşturulmakta bu bileşik de hemen malik ve aspartik asite dönüşmektedir. Atmosfer karbendioksitinin fotosentetik fiksasyonu sonucunda oluşan ilk kararlı ürünlerin 4 karbon atomlu malik ve aspartik asitler olması nedeni ile bu tür bitkilere C₄ tipi metabolizmaya sahip bitkiler adı verilmektedir.

Mezofil dokusu hücrelerindeki kloroplastlarda meydana gelen ilk aşamadan sonra oluşan malik ve aspartik asitler parenkima perivasküler dokusundaki kloroplastlara aktararak burada parçalanmakta ve karbondioksit açığa çıkmaktadır. Burada açığa çıkan karbondioksit ikinci aşamada C_3 tipi metabolizma reaksiyonlarında olduğu gibi ribuloz 1.5-bifosfat tarafından ribuloz 1.5-bifosfat karboksilaz enzimi aracılığı ile fikse edilerek 3 karbon atomlu fosfoglisirik asit oluşturulmaktadır (Şekil: 3).



Şekil: 3
 C_4 tipi bitkilerdeki fotosentezin
 metabolizma reaksiyonları

Hatch ve Slack (1970), bu tip metabolizmaya sahip bitki gruplarında birbirinden farklı aşamalarda gerçekleşen bu biyokimyasal reaksiyonların cereyan edebilmesi için özel bir anatomik yapının bulunması gerektiğini belirtmişlerdir. Gerçekten C_4 tipi bitkilerin yapraklarında iki ayrı tip kloroplast hücreleri bulunmaktadır. Bu hücreler bitki özsuynunu taşıyan iletim kanallarının etrafında iki ayrı halka şeklinde yerleşmişlerdir. Bu yerleşim genellikle Kranz tipi yapılaşma diye anılmaktadır (Bourdu, 1976). İç içe bulunan iki hücre halkası birbirinden farklı fonksiyonlara sahiptirler. Dış halka hücrelerindeki kloroplastlar ilk aşamanın gerçekleşmesini sağlayarak 4 karbon atomlu bileşikler oluştururlar. Burada ne Calvin çemberi reaksiyonları ne de ribuloz 1.5-bifosfat enzimleri mevcut değildir. İç halka hücrelerindeki kloroplastlarda ise ribuloz 1.5-bifosfat ile ribuloz 1.5-bifosfat karboksilaz enzimi yer almakta ve C_3 tipi bitkilerinde olduğu gibi fonksiyon göstermektedirler.

C_4 tipi metabolizmaya sahip bitkiler çeşitli familyalarda yer almaktadırlar. Örneğin Aizoaceae, Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Compositae, Cyperaceae, Euphorbiaceae ve Gramineae familyalar sayılabilir. Yalnız buğdaygil familyasında altıyüz çeşit bitki bu tip metabolizmaya sahiptir. Tahıl üretiminde önemli bir yer tutan mısır, sorgun ve darı ile şeker üretimini sağlayan şeker kamışı C_4 tipi metabolizmaya sahip bitkilerdendir.

KAM Tipi Bitkilerde Karbondioksit Özümleme Mekanizmaları

C_4 tipi metabolizmanın varlığı tropikal orijinli bitkilerde ortaya konulduktan sonra araştırmacılar özellikle Crassulaceae familyasına ait bitkiler ile sukulent tipi bitkilerde değişik bir metabolizma çeşidi daha belirlemişlerdir. Bu tür bitkilerde atmosfer karbondioksitinin ilk fiksasyonu, öteki bitkilerin karşısı olarak gece gerçekleştirilmektedir.

C_4 tipi bitkilere benzer şekilde fosfoenolpiruvat, fosfoenolpiruvat karboksilaz enzimi aracılığı ile atmosfer karbondioksidini gece fikse etmekte ve okzaloasetik asiti oluşturmaktadır. Okzaloasetik asit de hemen malik asite indirgenmektedir. Tüm karanlık süresince KAM tipi bitkiler malik asiti bünyelerinde biriktirmekte, ertesi gün bitki gözenekleri ışık etkisi ile kapanmakta ve malik asiti parçalayarak karbondioksiti açığa çıkarmaktadırlar. Bu karbondioksit ribuloz 1.5-bifosfat karboksilaz enzimi aracılığı ile ribuloz 1.5-bifosfat tarafından fikse edilerek fosfoglisirik asit oluşturulmaktadır (Queiroz ve ark. 1972).

KAM tipi metabolizmaya sahip en az on iki bitki familyası bulunmaktadır. Agavaceae, Compositae, Cactaceae, Crassulaceae, Orchidaceae ve Liliaceae bu familyalar grubuna girmektedir. Bu bitkilerin genellikle yüksek sıcaklık ve susuzluk gibi çöl koşullarına adapte olma yetenekleri oldukça yüksektir. Gerçekten KAM tipi bitkilerin gözenekleri ışıkta kapanmakta ve gaz değişimi en düşük düzeye inmektedir.

SONUÇ

Üç ayrı metabolizma mekanizmasına sahip bitkilerin fotosentez sonucunda ürettikleri organik madde miktarları da birbirlerinden farklı olmaktadır. Bu bitkilerin iklim koşullarına adapte olmaları gözenek açıklıklarına bağlı bulunmaktadır. Ör-

neğin arid bölge koşullarına adapte olan bitkilerin gözenek açıklıkları daha az olmaktadır. C₄ ve KAM tipi bitkilerde optimum sıcaklık derecelerinin C₃ tipi bitkilere oranla daha fazla olmasına karşın gözenek açıklıkları daha azdır. Gerçekten C₃ tipi bitkilerde optimum fotosentez 15-25°C arasında gerçekleşirken C₄ ve KAM tipi bitkilerde 30-45°C arasında gerçekleşmektedir. Bu nedenle net fotosentez hızı C₄ tipi bitkilerde C₃ tipi bitkilere oranla daha fazladır. Yapılan araştırmalarda fotosentez sonucunda oluşturulan organik maddelerin nakledilmesinin C₄ tipi bir bitki olan mısırdaki, C₃ tipi bir bitki olan şeker pancarına oranla 3 kez daha hızlı olduğu belirlenmiştir. Buna göre uygun iklim koşullarında C₄ tipi bitkilerde toplam büyüme, C₃ tipi bitkilerden en az iki kez daha fazla olmaktadır.

KAYNAKLAR

- BOURDU, R. 1976. Discussion sur les caractéristique structurales et infrastructurales des feuilles en fonction de l'appartenance aux trois types métaboliques. *Physiol. veg.* 14 (3), 551-561.
- HATCH, M.D. and SLACK, C.R. 1970. Photosynthetic CO₂ - fixation pathways. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 21: 141-162.
- KATKAT, A.V. 1986. Bitki Fizyolojisi. U.Ü. Ziraat Fakültesi Ders Notları, No: 22, Bursa.
- KATKAT, A.V., FERRON, F., COUDRET, A. et COSTES, C. 1986. Action d'énergies lumineuses élevées sur la photosynthèse et la photorespiration chez le blé. *Agronomie*, 6 (4), 337-344.
- MOYSE, A. 1976. Les types métabolique des plantes: C₄ et CAM. *Physiol. veg.* 14: 533-550.
- QUEIROZ, O., CELATI, C. et MOREL, C. 1972. Sur le métabolisme acide des Crassulacées. *Physiol. vég.* 10: 765-781.
- SOMERVILLE, C.R. et SOMERVILLE, S.C. 1984. Les photosynthèse des plantes. *La Recherche Nr.* 154, 490 Vol. 15.