

Adventif Kök Oluşumunun Mekanizması ve Köklenme Süresince Meydana Gelen Değişimler

Hartmann ve Kester (1983), çeliklerde yenilenmenin üç safhada meydana geldiğini bildirmişlerdir.

1. Çeliğin kesim yüzeyindeki canlı hücreler zarar görerek ölürler. Ksilemin yüzeye bakan ölü hücreleri açığa çıkararak havayla temas ederler. Fakat nekrotik bir yapı oluşur ve yarayı kapatıp, ksilemi mantarimsı bir madde ile tıkarlar ve kesim yüzeyini kurumadan korurlar.

2. Bu nekrotik yapının gerisinde kalan canlı hücreler birkaç gün sonra bölünmeye başlarlar. Çoğunlukla parankimatik hücrelerden oluşan bir tabaka (kallus) meydana gelir, ancak bu yara peridermi kolay köklenen türlerde olmayabilir.

3. Vasküler kambiyum ve floeme yakın belli hücreler adventif kök vermeye başlarlar. Böylece sürgündeki anatomik değişiklikler bu dönemde incelenebilir (Linoakis 1984).

Nemeth (1986) ise, adventif kök oluşumunu çelik alma veya yaralamayı takiben primordiyum oluşumu ile kök çıkışı ve büyümesi olmak üzere iki gelişme safhasında incelenebileceğini bildirmektedir.

Bitki hücrelerinin adventif kök oluşumu yetenekleri bir çok farklı içsel ve dışsal faktörün etkileşmesine bağlıdır. Çelikte adventif köklerin uyarımı ve farklılaşmasının fizyolojik mekanizması konusunda yapılan çok sayıda çalışmaya rağmen, halen yeterli bilgi sağlanamamıştır (Bartolini et al 1988). Bouillenne'e (1964) göre, ortho dihidroksi fenoller (köklenme kofaktörleri) yaprak ve tomurcuklarda üretilerek ve kök bölgesine taşınmakta, oksin ve polifenol oksidazlarla birlikte, köklenmeyi uyaran kompleks bir yapı oluşturarak, primordiyum başlangıcı ve kök büyümesine yardım etmektedirler.

Özellikle zor köklenen çeliklerde, kök oluşumunu uyarmak amacıyla, şimdiye kadar çok değişik kimyasal ve biyokimyasal bileşikler denenmiştir. Adventif kök oluşumunun ilk safhasında IAA, gen aktivatörü rolünde, kök primordiyumunun erken oluşumunu uyarmaktadır (Nemeth 1986).

Hartmann and Kester (1983), bitkileri adventif kök oluşumunda yer alan maddelerle ilişkilerine göre sınıflandırmışlardır.

1. Dokuları oksin de dahil kök oluşumu için gerekli bütün doğal maddeleri içerirler. Çelikleri hazırlanıp, uygun çevre koşulları sağlandığında, çok hızlı kök oluşumu meydana gelmektedir.

2. Doğal olarak meydana gelen kofaktörleri yeterli, ancak oksin sınırlı miktardadır. Oksin uygulaması ile köklenme büyük oranda artmaktadır.

3. Doğal oksin miktarı çok az veya bulunmazken, içsel kofaktörlerden bir veya daha fazlasının aktiviteleri eksiktir. Doğal olarak oluşan ve kök oluşumu için gerekli bir veya daha fazla sayıdaki maddenin eksikliği nedeniyle, dıştan oksin uygulamasına az veya hiç tepki vermemektedir.

Köklenmenin mekanizması

Çeliklerin köklenme mekanizması ile ilgili birçok teori ortaya atılmıştır. Altman (1972), çelikte kök başlangıcının genel kuramsal şemasını çıkarmıştır. Çoğu odunsu türlerin odun çeliğindeki zayıf köklenmenin, yoğun sklerenkima ile ilişkisi bulunmaktadır. Ciampi (1964), skleridlerin sıklığı ve olgunluğa doğru artan hücre duvarı odunlaşmasının derecesi ile sürgün kabuğundaki dokuların ölmüş veya zararlanmış bir yapı kazanmasının zeytin çeşitleri arasındaki köklenme farklılığının nedeni olabileceğini bildirmektedir. Beakbane (1969), ise sklerenkima dokusunun ligninleşmiş kalın duvarlarının, köklenmesi zor olan *Fagus*, *Prunus* ve *Quercus* türlerinde adventif kök oluşumunu, fizyolojik veya mekanik olarak engellediğini bildirmektedir. Oysa Davies and Hartmann (1988), kök primordiyumunun gelişmesinin, sklerenkima tarafından engellenmesinden çok, köklenme başlangıcının kolay olup olmamasına bağlı olduğunu bildirmektedirler. Williams et al (1984), 16 odunsu bitki türündeki zayıf köklenmenin, sklerenkimanın engellemesinden çok, korteks suberizasyonu ile ilgili olduğunu gözlemişlerdir. Davies and Hartmann (1988), köklenmenin biyokimyasal, fizyolojik ve morfolojik açıdan, daha yoğun olarak incelenmesi gerektiğini bildirmektedirler.

Bitki dokularının adventif kök oluşturma yetenekleri çok farklı içsel ve dışsal faktörlerin etkileşmelerine bağlıdır. Kök oluşumunu uyarmak amacıyla yapılan dışsal uygulamalar, aslında, içsel faktörler ile interaksiyona girerek, etkisini

göstermektedir.

Büyüme düzenleyicilerden oksin, kök oluşumu ve gelişiminde esas etkili faktörlerden biri olduğu halde, oksinin etkinliğini azaltıcı (IAA oksidaz enzimi, düşük sıcaklık ve nem gibi) veya artırıcı (gençlik kısırlığı, yüksek nem ve sıcaklık) çok sayıda içsel ve dışsal faktörler de söz konusudur.

Köklenme mekanizmasının karmaşıklığında, araştırmacılar çok değişik bileşikler üzerinde durmuşlardır. Aslında karbonhidratlar, lipid benzeri bileşikler, terpenik laktonlar, absizik asit ve fenolik bileşikler gibi, birçok biyokimyasal bileşiğin köklenme üzerine etkilerinin tek başlarına olmadığı ifade edilmektedir (Altman 1972, Hartmann and Kester 1983 ve Gurumurti et al 1985).

Köklenme mekanizmasının tam olarak anlaşılabilmesi için, çelikte köklenme bölgesinde ve kök primordiyumun inisiyal hücrelerindeki biyokimyasal değişimlerin tanımlanması gerekmektedir. Ancak halen net olarak açıklanmış bir sonuç bulunmamaktadır. Hernekadar Gaspar and Commans (1987), adventif kök gelişimi yönünden, türler arasında anatomik benzerliklerin olduğunu belirtmiş olsalar bile, Ciampi (1964) ve Beakbame (1969), köklenmesi zor olan tür veya çeşitlerin anatomik yapılarının, kolay köklenenlere göre farklı olduğunu bildirmektedirler.

Davies and Hartmann (1988), adventif kök oluşumunun fizyolojisini daha iyi anlamak için, "Köklenmenin seyrinin biyokimyasal, sitokimyasal ve anatomik incelenmesinin" yapılması gerektiğini hedef olarak vurgulamıştır.

Anatomik ve histolojik farklılıklar

Odunsu bitki türlerinin dal çeliklerinde adventif kök oluşumunun farklı dokulardan başladığına dair bulgular bulunmaktadır. Odunsu bitkilerde, adventif kökler, genelde genç sekonder floem kaynaklıdır (Davies and Hartmann 1988). Ancak Hartman and Kester (1983) ışın hücrelerinden, kambiyumdan veya özden de meydana geldiğini bildirmektedirler. Klepper (1987) adventif kök primordiyumun oluşumunun dedifferensiyasyon kabiliyetinde olan parankimatik hücrelerin yanındaki ksilem demetlerinin varlığına bağlı ve kompleks hormonal dengeyle ilişkili olduğunu, Bhella and Roberts (1975) ise, köklenmesi zor olan türlerde adventif kökün, kallus dokusundan meydana geldiğini bildirmişlerdir.

Ciampi (1964), Goodin (1965), Beakbane (1969), Edwards and Thomas

(1980) ve Williams et al (1984) bazı odunsu türlerin dal çeliklerindeki köklenme zorluğunun yoğun sklerifikasyon, ligninleşme (sklerenkimada) veya mantarlaşıma (kortekste) ile ilişkili olduğunu ileri sürmüşlerdir. White and Lovell (1984) olgun *Griselinia lucida*'da köklenmenin zayıf olmasını, fiberlerin bütün bir zincir olarak bulunmasına bağlamışlar, ancak bunun çıkış için mekanik bir engel olmadığını ifade etmişlerdir. Davies and Hartmann (1988) ise, kambiyal aktivitenin ilk fazının (kök inisiyasyonu) engellenmesinin nedenini ya ilk uyarının etkisinin olgun bitkilerde az olduğuna ya da çok az fiber içeren genç bitkilerin daha az tepki vermesine bağlamaktadırlar.

Gurumurti et al (1985), adventif kök oluşumunun mekanizması ile özellikle köklenmesi zor olan türlerde, daha yoğun bir şekilde oluşan kallusun, oluşum mekanizmasını şematik olarak açıklamışlardır. Araştırmacılar aslında her iki teorinin temelinde, çelik bünyesindeki karbonhidrat / oksin dengesinin yer aldığını belirtmişlerdir. Buna göre,

- Karbonhidrat fazla, oksin az ise sürgün, oksin fazla karbonhidrat az ise kök, oksin ve karbonhidrat oranlarındaki dengesizlikte ise, yalnızca kallus meydana gelmektedir. Oluşan kallusu takiben oksin seviyesinde yükselme meydana gelirse, çelikte kök, ancak eğer oksin yerine anti oksinler ve fenolik bileşiklerde artış meydana gelirse, o zaman sürgün oluşumu uyarılmaktadır.

- Adventif kök oluşumunun her safhasında karbonhidratlar etkili iken, oksin veya bunun oksidasyon ürünleri, genetik kopyalama (RNA'nın) seviyesinde uyarıcı rol oynamaktadır.

Hartmann and Kester (1990), adventif kök oluşum mekanizmasından söz ederlerken, çeliklerde oluşan köklerin aslında yara kökleri olduğunu ve çeliklerde kesildikten köklenene kadar geçen sürenin, üç safhaya ayrılabilceğini bildirmektedirler. Yara iyileştirme ve kök rejenerasyonu olarak tanımladığı bu safhalar yanında, adventif kök oluşumunu da anatomik yönden dört safhada incelemişlerdir.

1) Önceden gelişmiş, farklılaşmış bazı hücrelerin bölünebilme (meristematik) özelliği kazanması (dediferensiyasyon),

2) Dediferansiyasyonla meristematik özellik kazanmış vasküler demetlerin veya vasküler dokunun yakınındaki belirli hücrelerin kök inisiyallini oluşturması,

3) Bu kök inisiyallerinin kök primordiyumu şeklinde organize olması ve gelişmesi

4) Kök primordiyumunun, çeliğin vasküler dokuları ile bağlantılar kurup, çeliğin diğer dokularını geçerek dışarı çıkması ve büyümesi.

Araştırmacılar ayrıca odunsu bitki türlerine ait çeliklerde adventif kök oluşum yerlerini de aşağıda gösterildiği gibi belirtmişlerdir.

Adventif kök oluşum yerleri	Cinsi
Kambiyum ve ışın	
- kambiyum ve floem'in ışın hücreleri	Acantophanac, Cupressus
- öz ışınları	Vitis
- Kambiyum	Acanthus
- Fasikular kambiyum	Clematic
- Floem ışın parankimasi	Ficus, Hedera
- ışına bağlı olarak sekonder floem	Malus, Camellia
- kambiyuma yakın floem alanı	Pistacia
- kambiyum ve iç floem ışınları, yaprak geçitleri	Griselinia
Göz ve yaprak geçitleri	
- kambiyum dışında küçük gruplarda	Rosa, Pinus, Larix, Malus
Perisaykl	Acanthus
Kallus, iç	
- düzensiz parankimatik dokular	Abies, Juniperus, Sequoia
Kallus, dış	
- kallus dokuları (dıştaki)	Abies, Cedrus, Larix, Pinus, Sequoia
- kabuk ve dip kallusu	Citrus
- çelik dibi kallusu	Pseudotsuga
Diğer	
- lentisellerin hiperhidrik dışa büyümeleri . . .	Tamarix

Weaver'e (1972) göre, odunsu çok yıllık bitkilerde, bir veya daha fazla sekonder ksilem ve floem tabakası bulunmaktadır. Bu nedenle adventif kökler genç sekonder floem dokusundan oluşmakta, ancak bazen kambiyumdan, vasküler ışınlardan veya özden de meydana gelmektedir. Kök inisiyalleri küçük meristematik

hücre gruplarıdır. Bunlar bölünmeye devam ederek çok sayıda küçük hücreden ibaret grupları oluştururlar. Daha sonra bunlar gelişerek fark edilebilir, yeni kök primordiyumlarını meydana getirirler. Hücre bölünmesi devam eder ve sonuçta her hücre grubu bir kök ucu oluşturmaya başlar. Yeni kök primordiyumunda, bir iletim sistemi gelişir ve yakındaki iletim demetine bağlanır. Kök ucu dışarı doğru büyüyerek korteks ve epidermisi geçer ve sonuçta dışarı çıkar.

Yamamoto et al (1995a) yetmiş gün boyunca toprak seviyesinden 8 cm yüksekliğindeki su birikintisi içinde bırakılan *Fraxinus*'un saksı bitkilerinde, aşırı sudan dolayı hiperhidrik dokular oluşturduğunu ve bunların su içindeki sürgünlerin lentisellerinin yakınındaki dokulardan oluştuğunu belirtmişlerdir. Araştırmacılar adventif köklerin bu hiperhidrik dokulardan meydana geldiğini ve suda bırakma sonucu dokularda etilen üretiminin arttığını saptamışlardır. *Alnus* bitkisinde yaptığı bir çalışmada ise Yamamoto et al (1995b), aşırı su ortamında adventif köklerin hipertrofid lentisellerden büyüdüğünü gözlemişlerdir.

Baraldi et al (1995), daha yoğun kallus oluşturan, köklenmesi zor *Doyenne d'Hiver*'de, inisiyal bölünmenin indüklenme kapasitesinin daha etkili, ancak oluşan kök primordiyumu sayısının ve kök gelişiminin kolay köklenen *Conference*'e göre, oransal olarak daha düşük olduğunu gözlemişlerdir.

Köklenmenin artık indüksiyon, hücrel aktivasyon, oriyantasyon, organizasyon ve köklenme diye sınıflandırılmadığını bildiren Moncousin (1991a), adventif kök oluşumunun görünür sitolojik olayların kaybolması, sorumlu hücrelerin nusellusunun açılması, genişlemesi, kambiyumunun periklinal bölünmesi, morfogenetik olarak köke benzer yapıların ve kök meristemlerinin oluşması ile ilk kök çıkışı gibi histositolojik safhalara ayrılabilceğini ifade etmiş ve ayrıca her bir safhadaki metabolik markırlara ilişkin bilgiler vermiştir.

Diğer yandan Moncousin (1991b) en iyi köklenmeyi, hazırlandığı zaman, metabolik aktivitesi en yüksek, O-dihidroksifenol içeriği en düşük, etilen üretimi zayıf çeliklerden elde ettiğini, bununda sadece gençleştirilmiş materyallerin, optimum hormonal koşullarla kombinasyonunda sağlanabildiğini bildirmiştir.

Shawky et al (1988), armut çeliklerinde kök oluşumunun anatomisini incelemişler ve kökün kambiyum dokularından kaynaklandığını, ancak bazılarının