

AUXIN TESİR MEKANİZMASI İZAHINDAKİ FARKLI GÖRÜŞLER

Prof. Dr. YUSUF VARDAR
Ege Üniv. Botanik Enstitüsü

I — Giriş :

Bilgin PAAL'ın (1909) büyümenin organlar arasında iletilen bir ajan tarafından kontrol edildiğini beyân etmesinden sonra; BOYSEN-JENSEN, SÖDING'in müteakip araştırmaları nihayet hormon fizyolojisinin bânisi büyük WENT'in (1932) de Yulaf Koleoptillerinden özel metodu ile büyütücü bir maddeyi (Auxin) ispat etmesini takiben, bitki fizyolojisinde hormon devrinin başladığı ifade olunabilir. Daha sonraki yıllarda THIMANN'ın (1935) *Rhizopus*'tan izole ettiği Indol - 3 - Acetic Acid (Hetero - Auxin) in çeşitli bitkilerin farklı organlarında bulunan en önemli büyüme maddesi olduğunun (HAAGEM - SMITH, 1942; BONNER ve WILDMAN, 1946) ve bu maddenin bitkilerin büyümelerindeki vâsi ve genel rolünün anlaşılmasıyla büyüme hormonları, haklı olarak bir çok fizyologların araştırma bakımından alâkalarını toplıyan bir konu oldular. Bu kesif araştırmalardan, bitkilerde mevcut büyüme maddelerinin müesir olabilen zekilden «Aktif şekil» gayri, inaktif olan «öncül» ve «bağlı» şekillerde de bulunabilecekleri anlaşıldı. Sonra bunların kimyasal olarak çeşitli benzerleri sentetik bir şekilde elde edildi. Aynı istikametteki araştırmalarda tabii ve sentetik büyümeye ket vurucu maddelerinin (inhibitörler) rollerini de ortaya koymuşlar ve neticede daha genel olan «Büyüme Regülâtörleri» gibi terimlerin kullanılmasına yol açmışlardır.

Bu araştırmalara paralel olarak bitkilerde bulunan auxin'in çeşitli metabolik olaylara ve hücre kademesindeki bir çok fizyolojik, biosimik reaksiyonlara tesir icra edip bu reaksiyonlara müdahale ettikleri ortaya kondu. Kısaca ifade olunmak istenirse: Auxin'in; su permeabilitesini arttırdığı, su alınmasını ve dolayısıyla anyon alınmasını teşvik ettiği, protoplasma viskozitesinde azalmaya sebep olduğu, solunumu şiddetlendirdiği, protein sentezini hızlandırdığı, çe-

per özelliklerinde değişimlere sebep olduğu, enzim aktivitesini stimüle ettiği söylenebilir. Enteresan olan cihet bu kadar vâsi ve çeşitli olaylara özel bir molekülün mikro ve sub-mikro kesafetlerde müessir olabilmesidir.

Auxin muamelesine bitkilerce verilen morfolojik ve morfogenetik olan cevaplar, hücrenin fizyolojik fonksiyonlarının bir ifadenişinden ibarettir. Nasıl olursa olsun yukarıda açıklanan ve auxin tesiri altında düzenlenebilen bütün olaylar için daima şu sual hatıra gelir: «Bu olay Auxin'in direkt tesiri ile mi hasıl lomoştur, yoksa olay auxin tesirinin indirekt iir tezahürü müdür?»

Maalesef nebat fizyolojisindeki kesif araştırmalar bu iki mütenavip cevabı bir çok hususlar için el'an kesin olarak aydınlatamamıştır. Bir taraftan auxin'in mesul olduğu reaksiyonların çokluğu; diğer taraftan auxin'in regüle edici tesirlerinin hücre sistemlerindeki vâsi değişkenliği, hassaten özel fizyolojik ve biyosimik şartların ortaya konulması istikametinde müessir bir esas reaksiyonun (Master-Reaktion) mevcut olduğuna dair olan görüşü kuvvetlendirmektedir. Buna mukabil bildiğiniz gibi büyüme, çok çeşitli olan ve farklı kademeleri ilerledikçe sayısız kimyasal reaksiyonların muhasalası olan bir neticedir. Bunun için denilebilir ki, büyümeyi bir tek ana ve esas vetire ile izah güçtür. Bunun içinde düşünülebilir ki; büyümenin çeşitli kademelerinde özel maddelerin müdahesi ile ilerleyen çeşitli biyosimik reaksiyonlar vardır ve büyüme hormonu bu farklı biyosimik reaksiyonlar için özel bir morfojenetik maddeyi harekete geçirici bir role mâliktir.

Her iki cephesi ile meseleyi mütalâa eden bir çok araştırmacı, bu yönde yapılan çeşitli araştırmalarıyla auxin tesir mekanizmasına dair bir çok ve farklı görüşler ortaya atmışlardır. Bu çeşitli teorilerin izahına geçmeden evvel derhâl söyleyebiliriz ki, bugün bilinen ve beyân olunmuş görüşlerin hiç biri, auxin'in büyümedeki tesirinin mahiyetini bütünü ile izaha muktedir olamamışlardır.

II — İleri sürülen farklı görüşler :

a) Auxin enzim aktivitesi üzerinde müessir olarak rol oynar:

Auxin'in bazı enzimal faaliyetlerdeki ket vuruculuğunun bilinişi çok eskidir. Ancak 1942 de BERGER ve AVERY'nin bazı hallerde auxin'in özel dehidrogenaz faaliyetlerinde tenbih ediciliğini tesbit ettikten sonradır ki, Auxin'in enzim faaliyetinde stimülasyona da sebep olduğu anlaşıldı.

Auxin tesirinin enzimler yolu ile icra olunduğu hususunda daha alâka çekici bir teoriyi 1942 de NORTHEN ortaya atmıştır. Bu araştırmacı auxin'in sitoplâzma viskozitesinde azalma tevlid ettiğini gördü ve bunun için auxin'in sitoplâzmanın proteinik bileşiminde disosiasyona sebep olduğunu farzettii. Bu hasil olan disosiasyon sebebiyle su permeabilitesi ve osmotik değer artışının meydana geldiği bunun da enzim aktivitesini arttırdığını ifade etti.

Hakikaten 1939 da HAND protein disosiasyonunun hafif de olsa bir enzim aktivitesi stimülasyonuna sebep olduğunu gördü. Tabii bu vâki değişmelerle teneffüsün şiddetlendiği ve büyümenin hızlandığı tasavvur edilebilir. Yine NORTHEN ortaya koydu ki: Proteinlerde disosiasyon çok yüksek derecelere eriştiğinde, bu tesirin enzim ve teneffüs üzerindeki stimülâtiv rolü zıt yöne dönebilir. Araştırmacı bu müşahedesine dayanarak kesif auxin konsantrasyonlarının büyümedeki inhibitiv tesirini izaha çalışır.

Diğer taraftan auxin tesiri ile hasil olan sitoplâzma-viskozite değişmeleri protein bileşiklerinin hidratasyonuna tâbi bir husus ise; auxin tesirine maruz kalmış hücrelerdeki hidratasyon suyunda bir artış beklenir. Halbuki LEVITT (1948) hücre hidratasyon suyunda böyle bir değişmeyi bulamadı.

Ayrıca BLANK ve DENEL (1943) oldukça düşük bazı auxin kesafetlerinde dahi protoplâzma viskozitesinde tipik bir değişme bulamadılar. Bunun için de NORTHEN'in iddiası tatminkâr olmaktan uzaktır.

Auxin tesirinin enzimler yolu ile yapıldığı hususunda diğer bir görüşü 1951 de THIMANN vazetti. THIMANN sülfidril grupları ihtiva eden bir enzimin büyümeye karıştığını ve bu tip enzimleri bloke edici zehirlerin auxin tesirinde de antagonistik bir tesir icra ettiklerini gördü. Onun için dedi ki ; Auxinin kendisi herhangi bir enzimi aktive edici ajan olmaktan ziyade; büyüme enzimlerinin gayri faal olmalarında önleyici bir etki gösterir.

Diğer taraftan BONNER (1949) ile onun talebeleri yaptıkları incelemelerde auxin'in hücrede teneffüs ve büyüme olaylarının beraber yürütülmesinde müdahalesi olduğuna dair bir çok indirekt deliller elde ettiler. Bunun için de, auxin'in büyümede lüzumlu olan enerjiyi sağlayıcı teneffüs kademelerinde rolü olduğunu düşünerek auxin'in fosforilativ enerjinin mübadelesine müdahale ettiği kabul edilir. Çünkü bu araştırmacılar gördüler ki:

1 — Dinitrofenol ve Arsenat gibi fosfarilizasyona mâni olucu ajanlar sistemde mevcut olduklarında auxin tesir icra edemez ve,

2 - Fosforilizasyon reaksiyonları umumiyetle büyümeyi de tahdit edicidirler.

Bu görüş oldukça enteresan olmakla beraber kanatimizce bazı indirekt delillerle desteklenmesi icap eder.

b) Auxin'in Moleküler Reaksiyona Dahil olarak tesir ettiği hususundaki görüşler :

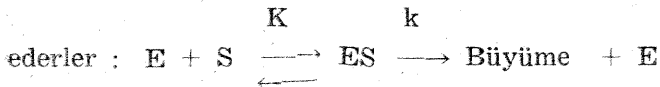
Auxin'in bu yolla etki yaptığını ilk farzeden 1942 de SKOOG ve mesai arkadaşları oldular. Bunlar auxin'in bir koenzim gibi müessir olduğunu düşünmüşlerdir. Bu görüşe göre bir koenzim olan auxin uygun bir apoenzim ile bir ünite teşkil eder ve koenzim kendi moleküler konfigurasyonuna uygun bir substratla temasa geçebildiğinde büyüme olayı tezahür eder. Koenzim ile substrat'ın moleküler konfigurasyonu uygunlukları, auxin'in tam müessiriyetini ortaya koyar. Bu araştırmalar yüksek auxin kesafetlerindeki inhibitiv etkiyi fazla ko-enzim (auxin) molekülünün yeter derecede apoenzim ve uygun substrat bulamamalarına ve auxin moleküllerinin birbirine mâni olucu tesirlerine atfetmişlerdir.

1953 te VELDSTRA auxin etkisini auxindeki halka yapısının yağdaki solübilite derecesi ile auxin moleküllerinin suda eriyebilme dereceleri arasındaki münasebete tâbi bir husus olarak ifade etti.

Auxin molekülünün bu iki özelliği arasında farzettiği bu korelasyon oldukça komplikedir. Buna rağmen araştırmacı bir auxin molekülünde lipofilik ve hidrofilik özellikler balanse oldukları vakit, auxin tesirinin en iyi oduğu, bu özellikler arasındaki balansasyon'un bozulma derecesi nispetinde tesirin zayıfladığını kabul eder. Aynı istikamette başka bir izahı MUIR ve mesai arkadaşları (1949) farzettiler. Bu araştırmacılara göre auxin'in bir sistemdeki substrata kendi molekülündeki halka ile orto-durumda veya yan-zincirle temasa geçmiş oranı büyümede auxin aktivitesinin bir ölçüsü olarak mütalâa olunur.

Auxin'in bizzat kendisinin enzim olduğunu ve bu yolla etki yaptığını iddia eden görüşler de ortaya atılmıştır. Bu görüşlere göre auxin bir substrat ile birleşir ve bir kompleks teşkil eder ikinci bir kademede teşkil olunan bu kompleks parçalanarak büyümeyi sağlar.

Bu görüşe sahip olanlar düşüncelerini aşağıdaki gibi formüle



Bu formülde :

- E = Enzim (auxin) kabul edici Substrat (Reseptör).
S = Auxin, ES = İkisinin bileşimi (kompleks)
K = Auxin'in kabul edici tarafından çekiliş derecesi
k = Büyümedeki müessiriyet derecesi.

Burada iki kinetik değer K ve k dir, ki bunlar her auxinde farklı ve bu değerlerin durumu o auxin'in göstereceği aktivite derecesi için önemlidirler.

Bu görüş, FOSTER ve mesai arkadaşlarının 1952 de vazettikleri ve E ile S arasındaki birleşmenin iki noktadan olması veya olmaması halinin düşünülmesiyle (Two point attachment teorisi) daha modern bir veche kazanmıştır. Bu görüşe göre bir auxin molekülü bir noktadan substrata yapışması halinde aktif değildir.

Bu teoride kesif konsantrasyonlarda auxin moleküllerinin birbirlerine moleküler müdahalesi düşünülür ve iki nokta ile kâfi derecede substrat yapışması sağlanamadığı için auxin'in ket vurucu (inhibitiv) tesir gösterdiği kabul edilir. Burada yukarıdaki formülde E olarak işaret olunan substrattaki auxin kabul edicileri (Reseptörleri) hakkında bir kaç söz söylemek faydalı olacaktır.

1953 te SIEGEL ve GALSTON alkali ve asit vasatta stabil olan bağh-auxin diye adlandırdıkları bir auxin- protein bileşimini tesbit ettiler. Ayrıca herhangi bir sistemde ATP nin mevcut olması halinde auxin protein arasındaki bağlantıyı kuran reaksiyonda bir kolaylaşmayı müşahade ettiler. Bundan dolayı da bağlantıyı kuran reaksiyonun vukubulması için enerjiye lüzum beyân olunmuştur. Aynı araştırmacılar bu bileşimin, 1952 de FOSTER ve arkadaşlarının fazzettikleri auxin- reseptör bileşimi alarak da düşünebileceğini rapor etmişlerdir.

LEOPOLD ve GUERNSEY 1953 te, bir sistemde auxin mevcutken Co-A dan sulfidril gruplarının enzimatik kaybolmasının vuku bulduğunu ve bu vukubuluşun auxin'in müessiriyetiyle paralel olduğunu gördüler. Buna göre auxin'in Co-A ile bir thiol esterinin teşkil edilebileceği, ve auxin - Co-A bileşiminin enerjice zengin bir bileşik olabileceği farzedilmiştir. Hakikaten Co-A nın büyümeyi ve bhusus auxin'in teşviki ile tezahür eden büyümeyi stimüle ettiği de tespit edilmiştir. Bu müşahadede de Co-A nın bir auxin reseptörü olabileceği fikrini desteklemektedir. Ayrıca malûmdur ki, Co-A metabolik olayların anahtarı durumundadır. Bu hal ise auxin'in çok cepheli olan tesir ediciliğini izah etmekte kolaylık sağlar.

C) Auxin'in Ozmotik Yolla Etki Yaptığına Dair Görüşler :

Büyümedeki hacim arttısının büyük kısmı su alınmasına atfedilebilir. Bundan dolayı basit olarak büyümeyi izah etmek gayesi ile hücrede su alınması mekanizmasının aydınlatılması hususuna bazı araştırmacılarca özel bir önem atfedilmiştir. Su alınması ile pek tabiidir ki, hücre sitoplazmasının kendisinde, bhusus hücre ozmatik değerinde ve nihayet hücre çeperi ile plâzmik zarların özelliklerinde değişmeler meydana gelir. Bu sayede hücre çeperi ekstensibilitesi ve hücre permeabilitesi değişebilir. Bu durum nazarı itibare alınarak auxin'in bilhassa bu iki özellik üzerinde müessir olarak büyümede rol oynadığı müdafaa olunmuştur. İlk defa 1935 de CZAJA su alınmasında hücre sitoplazmasının ozmotik değer değişimlerinin rolünü ifade etmiştir. Bunun için kendisi auxin'in hücre usaresi ozmotik değerini yükselterek su alınmasına ve dolayısıyla büyümeye direkt bir etki yaptığını düşünmüştür. Mamafih 1944 te Van OVERBEEK ve 1951 de HACKETT aksine ozmotik değerde azalma ile hemahenk olan bir büyümeyi elde ettiler.

Bu bakımdan çok enteresan bir istidlâli COMMONER ve mesâî arkadaşları 1942 ve 1943 yıllarında yaptılar. Bu araştırmacılar dediler ki: Mademki su alınışı büyümede teneffüs mekanizması ile bağılılık arzeder. Tuz alınmasını indükte eden bir teneffüsle sür'atlendirilen suyun ozmotik alınışı olayında büyümenin tabii bir sonuç olacağı ifade olunabilir. Bu hale göre de auxin, tuzların, teneffüs şiddetlenmesi ile alınışını stimüle eder. Bu alınan tuzlar ise hücrede ozmotik değeri arttırtırlar. Neticede su alınışı ve büyüme vukubulur. Bu teoriye karşı en büyük güçlüğü ortaya koyan müşahedeyi Van OVERBEEK yaptı. Çünkü bu araştırmacı büyümenin, ozmotik değerdeki bir düşüğe paralel olarak teşvik edildiğini tespit etmiştir.

Ayrıca 1942 de REINDERS'in saf suda (Tuz alınmasının vukubulamıyacağı bir şartta) dahi büyüme görmüş olması da yukarıdaki görüşe zittir. Mamafih özel olarak işaret edelim ki, 1940 da STEWART ve mesâî arkadaşları saf suya biraz tuz ilâvesinin büyümeyi kolaylaştırdığını görmüş olması COMMONER'in teorisini destekler bir müşahede sayılabilir. Daha sonra yine REINDERS su alınmasının aerob şartlarda devam ettiğini ve anearob şartlarda derhâl durduğunu gördü. Aynı şekilde teneffüs inhibitörlerinin su alınışını da durdurdukları müşahede edildi.

Bu ve bu istikamette müteakiben HACKETT ve THIMANN (1952) ın buldukları neticelere göre auxin tesiri ile su alınmasındaki teşvik ediciliğin hücrenin oksidatif metabolizmasıyla bağılılığı ispat-

landı. Halbuki 1953 te BONNER ve mesai arkadaşları dinitrofenol ilâvesiyle teneffüse mâni olmadan, su alınmasını bloke etmeğe muvaffak oldular. Onun için de su alınması mekanizmasının enerji fosforilizasyonu ile ilgisini ifade ettiler.

Şüphe yok ki, su alınması büyümeye müessirdir. Ancak bu olayın büyümenin sebebi mi yoksa neticesi mi olduğunu tâyin edebilmek halen oldukça güçtür.

Nitekim BURSTRÖM yaptığı çeşitli denemelere dayanarak su alınmasının büyüme için sebep değil; fakat büyümenin neticesi olduğunu ifade etmiştir. Onun için ozmotik bir tedrice karşı aktif su alınışı ile nebat hücresi büyümesini izah edebilmek halen mevcut delillerle oldukça güç bir husustur. Ayrıca COMMONER'in görüşü kabul edilmeyince de ozmotik su alınmasına tâbi bir büyümeyi anlamak güçtür. Yok eğer başka faktörler varsa, o zaman da bunların sistematik olarak yeniden araştırılması gerekmektedir.

d) Auxin'in Hücre Çeperine Etki Göstererek Tesir Ettiğine Dair Görüşler :

HEYN (1940) da auxin tatbiki ile hücre çeperi ekstensibilite ve fleksibilitesinde bariz bir artışı gösterdi. Araştırmacı bu neticenin, basit olarak turgor tazyikinde düşüşe tâbi bir su alınmasına sebep olacağını kabul etti. Bu görüşü kritik eden COMMONER ve MAZIA (1942) tipik bir şekilde gevşek doku teşkil etmiş olan hücrelerde dahi auxin'e verilen bir cevap şeklinde su alınışının devam ettiğini ziddia olarak ortaya atmışlardır.

Aynı görüşü BURSTRÖM (1953) de müdafaa etmiştir. Ayrıca denilebilir ki: Primer auxin tesiri çeper plâstisitesine ise, iso ve hipertonic ortamda büyüme olmamalıdır. Fakat BONNER hipertonic ortamda dahi büyüme olacağını iddia etmiştir. Bu naksedici durumdan dolayı da bu nokta el'an münakaşalıdır.

e) Auxin'in Toksik Metabolizma Yolu İle Etkisi Haktknda Görüşler :

Auxin'in inhibitiv ve toksik olan tesirinin, büyümeyi teşvik edici tesirinden fizyolojik manâda farklı olduğunda nandurucu sebepler vardır. (1951 BURSTRÖM).

Eğer auxin'in teşvik edici ve toksik olan etkisi hakikaten birbirinden farklı iseler, auxin'in toksik tesirlerinin igörücülükleri ile büyümeye sebep olan tesirlerinin mekanizmalarını ayrı olaylar olarak düşünmek lâzımdır. Mamafih bu hususta tatmin edici izah ve incelemeler henüz tam yapılmış değildir.

III — Netice :

Görülüyor ki, auxin tesir mekanizmasının esasını el'an çözülmemiştir. Fakat bugün kat'i olarak inanıyoruz ki, auxin büyümenin yapıcı kademeleri için elzem olan bazı proteinik maddelerle reaksiyona girer. Mevcut deliller auxin'in enzimatik faaliyetleri çok ve tipik bir ester olan Co-enzim A ile bağlantı kurmaktadır. Bunun tam izahı detaylı kinetik incelemelere muhtaçtır. İstikbâlde bu hususun aydınlanması enteresan olacağı nisbette teorik ve pratik bakımdan büyüme ile auxin bilgimiz için çok ileri bir hamle olacaktır.

«Deney hakikatin kaynağı», «Zaman hakikatin müdafii» olduğuna göre kendimizi deneylere hasredip zamanı beklemek en iyisi değildir?