

*Review***Role of lichen secondary metabolites and pigments in UV-screening phenomenon in lichens**

Ahmed Ali AL-AMOODY[✉], Damla YAYMAN[✉], Tuğçe KAAN[✉], Elif Aysu ÖZKÖK[✉], Ahmet ÖZCAN[✉], Ezgi ÖZEN[✉], Gülşah ÇOBANOĞLU ÖZYİĞİTOĞLU*[✉]

Marmara University, Faculty of Arts and Science, Department of Biology, Göztepe Campus, Istanbul, Turkey.

*Corresponding author e-mail: gcoban@marmara.edu.tr

Abstract: There are various protection mechanisms developed by living beings in response to the environmental stress conditions they encounter in their natural habitats. Many animals, plants, lichens and fungi have developed a function called screening to protect themselves against harmful rays from the sun. They reflect some of the ultraviolet rays (UV radiation) they absorb with their biofluorescence feature in different wavelength colors. In this review article, "UV-screening" by lichens spreading in terrestrial ecosystems and their symbionts (green alga, cyanobacteria and lichenized fungi) to protect themselves against adverse effects of ultraviolet radiation has been discussed based on numerous articles reviewed in the literature. It is known that lichens-specific secondary metabolites play an active role in this UV-screening event by absorbing and again reflecting light. The current information about the mechanism of UV-screening, changes depending on the lichen species and environmental conditions, and also possible protective functions of unique aromatic compounds (lichen secondary metabolites) and pigments produced by lichens, roles in UV-screening phenomenon has been presented in detail. In addition, methods used to observe damage caused by UV effect and screening in lichens are briefly mentioned, examples of some lichen species with screening are also included.

Keywords: lichen, secondary metabolites, UV screening, pigment

Citing: Al-Amoody, A.A., Yayman, D., Kaan, T., Özkök, E.A., Özcan, A., Özen, E., & Çobanoğlu Özyiğitoğlu, G. 2020. Role of lichen secondary metabolites and pigments in UV-screening phenomenon in lichens. *Acta Biologica Turcica*, 33(1): 35-48.

Likenlerde UV-ışınma olayında sekonder metabolitlerin ve pigmentlerin rolü

Özet: Canlıların doğal yaşam alanlarında karşılaştıkları çevresel stres koşullarına tepki olarak geliştirdikleri çeşitli koruma mekanizmaları bulunmaktadır. Güneşten gelen zararlı ışınlar karşısında kendilerini korumak amacıyla birçok hayvan, bitki, liken ve mantar türü ışınma denilen bir fonksiyon geliştirmiştir. Emdikleri morötesi ışınların (UV radyasyon) bir kısmını sahip oldukları biyofloresans özelliği ile farklı dalga boyundaki renklerde yansıtırlar. Bu derleme makalede, karasal ekosistemlerde yayılış gösteren likenlerin ve onları oluşturan ortakyaşarlarının (yeşil algler, siyanobakteriler ve likenleşmiş mantarlar) ultraviyole güneş ışınlarının olumsuz etkilerinden korunmak amacıyla yaptıkları “UV-ışınma”, çok sayıda kaynaktan taranan bilgilere dayalı olarak ele alınmıştır. Bu UV-ışınma olayında, likenlere özgü sekonder metabolitlerin, ışığı soğurup tekrar yayarak aktif rol aldıkları bilinmektedir. Likenlerin ürettiği aromatik bileşiklerin (liken sekonder metabolitlerinin) ve liken pigmentlerinin UV-koruyucu görevleri, ışımadaki rolleri, bu olayda liken türlerine ve çevresel koşullara bağlı değişimler ve UV-ışınmanın mekanizması hakkında bugünkü bilgiler detaylı olarak ortaya koyulmuştur. Ayrıca, likenlerde UV etkisi sonucu oluşan hasarın ve ışınmanın gözlemlenmesinde kullanılan yöntemlerden kısaca bahsedilmiş, ışınma görülen liken türlerinden bazı örneklerle yer verilmiştir.

Anahtar Kelimeler: liken, sekonder metabolit, UV ışınma, pigment

Giriş

Canlılar doğal yaşam alanlarında karşılaştıkları stres koşullarında çeşitli biçimlerde kendilerini koruma mekanizmaları geliştirmişlerdir. Sucul ya da karasal ekosistemlerde yaşam süren hayvanlarda, örneğin deniz altındaki mercanlar, balıklar, karada akrepler ve sürüngenler çeşitli renklerde parlamalarıyla ilgi çekmiştir. Öyle ki birçok sektördeki teknolojik ürünlere ilham kaynağı olmuştur. Bu olay parlama, biyolojik parlama, ışık yayma, ışık saçma, yakamoz yapma, ışıldama ya da ışınma gibi terimlerle ifade edilmektedir. Işık saçma özelliği canlılarda “biyoluminesans” (kimyasal süreç ile ürettiği ışığı yayma, ışık kaynağı canlı) diye tanımlanırken (Ekici, 2012), bundan farklı olarak ışınma ise “biyofloresans” özelliği olup güneşten gelen ışıkla (morötesi ışınlar gibi) dış yüzeydeki moleküllerin uyarılması sonucu soğurulan ışığın bir kısmının farklı dalga boyundaki renklerde yansıtılmasıdır (Jeng, 2019).

Literatürdeki çok sayıda araştırma, bitkilerde ve mantarlarda olduğu gibi, likenlerin de ultraviyole (UV) güneş ışınlarından (UV radyasyondan) zarar görmemek için “ışınma” yaptıklarını göstermektedir. Birçok fonksiyona sahip olan likenlere özgü sekonder metabolitlerin bu olayda ışığı soğurup tekrar yayarak aktif rol aldıkları bilinmektedir. Liken bileşiklerinin biyotik

faktörlere (likene zarar verici mikroorganizmalar gibi) karşı olduğu kadar fazla radyasyonun neden olabileceği zarar verici (DNA hasarı gibi) abiyotik çevre faktörlerine karşı da koruyucu (UV-filtresi ve yansıtıcı) görev üstlendikleri anlaşılmaktadır.

Bu derleme çalışmasında, likenlere özgü bileşiklerin ve pigmentlerin UV-koruyucu rolleri ile birlikte, likenlerde ışınma olayının nasıl gerçekleştiği, ışınmanın biyokimyasal işleyiş mekanizması, liken türlerine ve habitat koşullarına bağlı değişimleri hakkında günümüze kadar toplanan bilgiler sunulmaktadır.

Likenler Neden Işınma Yapar?

Likenler dünyadaki en eski karasal habitat canlılarıdır. Fotosentetik ortak olarak yeşil alglerin (Chlorophyta) ve/veya mavi-yeşil alglerin (Cyanobacteria) bazı mantarlar (çoğunlukla Ascomycetes) ile simbiyotik birlikleri likenleri (likenleşmiş mantarları) oluşturur. Çoğu liken bilimci tarafından mutualizm kabul edilen bu ortak yaşamda, mantar (mikobiyont), alg (fotobiyont) için mineral ve su sağlarken fotobiyont ise fotosentez yoluyla karbonhidrat üreterek besin sağlar. Bunun yanında mikobiyont, fotobiyontu dış faktörlerden koruyarak elverişli bir ortam sağlamış olur. Likenler diğer yüksek bitkilerde bulunan kök, kütikula, stoma gibi gelişmiş

yapılara sahip değildir. Tallus olarak adlandırılan ve bir likeni oluşturan yapı, dış ortamdaki havadan partiküllerle birlikte zararlı ışınları doğrudan içine alabilmektedir. Likenlerin yavaş büyüyor olması ve her türlü değişik habitata uyum sağlama kabiliyetleri onların hava kirliliğinin biyolojik göstergesi olarak kullanılmasına imkan vermektedir. Likenler kutup bölgelerinden tropik bölgelere, ovalardan en yüksek dağlara kadar dünya çapında bir dağılım gösterirler. Dünyada yaklaşık 20000 tür liken bulunmaktadır (Çobanoğlu Özyiğitoğlu ve ark., 2016). Likenleri özel kılan ve onları diğer ökaryotik organizmalardan ayıran özellik, poikilohidrik olmaları, kurumaya tolerans gösterme yetenekleri ve daha sonra tekrar nemlendiklerinde biyolojik faaliyetlerini hızla geri kazanmalarıdır. Ayrıca ürettikleri eşsiz liken maddeleri onları diğer organizmaların besin kaynağı olmalarına karşı korumaktadır. Bu liken sekonder metabolitleri aynı zamanda kendilerini çevresel stres faktörlerine (UV-Ultraviyole, FAR-Fotosentetik Aktif Radyasyon, yüksek ışık gibi) karşı koruyan maddelerdir (Mafole ve ark., 2019). Likenler yüksek sıcaklıklar, yüksek tuz konsantrasyonları, kuraklık, UV ışınları ve yüksek ışık gibi zorlu stres koşullarına tolerans gösterebilmektedir (Wiedmann ve ark., 2019).

Likenler, bazı bitkiler, deniz canlıları ve mantarlarda da görüldüğü gibi, fazla ışığa maruz kaldıklarında floresan ışığa sergileme kabiliyetine sahiptir. Güneşten gelen kısa dalga boyu UV ışınları, diğer canlılar için zararlı olduğu gibi likenlerin de büyüme ve gelişmelerinde olumsuz etkenlerdir. Gerekinden fazla UV ışınlarının likenlerde ortakların yaşam fonksiyonlarına zarar verdiği bilinmektedir. Fotobiyontun fotosentez etkinliğinin azalması, kloroplastların bozulması ve DNA hasarı gibi etkilerinin yanı sıra, liken fotobiyontundan sağladığı besine bağlı olan mikobiyontun gelişimi üzerinde de olumsuz etkileri bulunmaktadır (Singh ve ark., 2014, Vaczi ve ark., 2018).

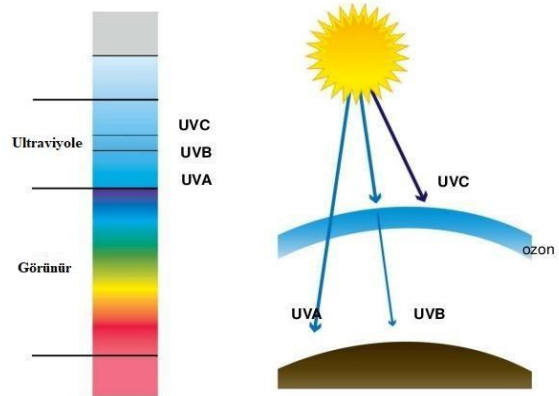
Likenler bu zararlı ışınlardan kendilerini korumak için UV filtresi gibi çalışan sekonder metabolitler üreterek "ışın yapma" kabiliyetine sahiptirler. Aslında evrimsel süreçte kazandıkları biyofloresans (pasif ışık saçma) özellikleri sayesinde kullanamadıkları fazla ışınları yansıtırlar. Işıma olarak adlandırılan bu olay, likenlerin morötesi ışıkta (floresan ve UV) farklı renkte parlamasıyla gözlemleyebildiğimiz kısımdır (Nguyen ve ark., 2013; Lucking ve ark., 2014). Işıma yapan türlerde üretilen parietin, melanin gibi bazı pigmentlerin koruyucu etkileri

1960'lardan bu yana çeşitli çalışmalarda rapor edilmiş olmakla birlikte, çok sayıdaki liken bileşiklerinin hangi durumlarda ne kadar artış gösterdikleri daha fazla araştırılmaya ihtiyaç duyulan bir konudur.

Ultraviyole (UV) Işınım Nedir?

Ultraviyole (UV) ışınım (radyasyon), hayatımız boyunca devamlı olarak maruz kaldığımız bir tür "görünmez ve iyonlaştırıcı olmayan" ışınım şeklidir. Atmosferde en fazla emilen ışınlar kısa dalga boylarına sahip ultraviyole ışınlardır (100-400 nm). UV ışınım atmosfer tarafından hem emilir hem de dağıtılır. Güneş ışınlarının açısı, yükseklik, atmosferik dağılım, bulutlar, sis, duman, kirli hava, su buharı ve yüzey yansımaları (albedo) bu ışınımın miktarında değişime neden olan faktörlerdir. UV ışınım, ekosistem seviyesinde türlerin rekabet dengesini, simbiyotik ilişkilerini, biyojeokimyasal döngülerini ve fitoplankton verimliliğini etkilemektedir. Sonuç olarak UV ışınların artışı, doğal dengede önemli değişimlere neden olmaktadır (Kenar ve Ketenoğlu, 2009; Deda ve Atmaca, 2002).

Ultraviyole ışınlar insan gözü tarafından menekşe rengi olarak fark edilebilir. UV ışınlar, dalga boylarına göre 200-290 nm UV-C, 290-320 nm UV-B, 320-400 nm UV-A olmak üzere 3 gruba ayrılır (Şekil 1).



Şekil 1. Ultraviyole ışınların yerküreye gelişi.

UV-A (320–400 nm): Yeryüzüne tamamı ulaşan ışınlardır. Yüksek enerji seviyesi olan UV-A ışınları, insanlar da dahil olmak üzere organik moleküllere ve yapılara kalıcı hasar verebilir (Lucking ve ark., 2014).

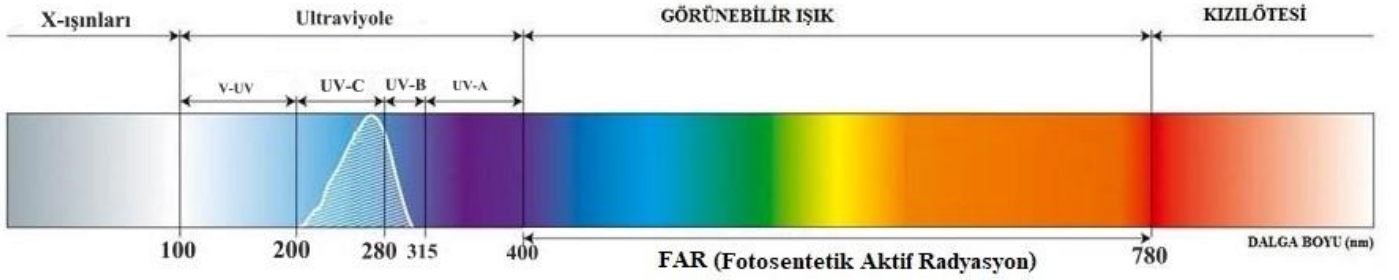
UV-B (290-320 nm): UV-B radyasyonunun büyük bir kısmı ozon tarafından emilirken ancak çok az bir kısmı yer yüzeyine kadar ulaşabilir. Stratosferik ozon tabakasının incelmeye ile dünya yüzeyine ulaşan UV-B ışınlarında bir

artış meydana gelmesi canlılar için yüksek tehlike arz etmektedir. UV-B'nin etkileri fizyolojik düzeyde iyi tespit edilmesine rağmen, hücresel ve moleküler mekanizmalar hakkında hala çok az şey bilinmektedir. Son çalışmalar UV-B'nin gen ekspresyonu üzerindeki etkileri ile fotosentez gibi bir takım önemli fizyolojik süreçleri etkilediğini göstermiştir. UV-B ışınları özellikle dünyadaki güneş ışınımına bağlı olan fotosentetik organizmalar için yaygın bir stres faktörüdür (Mackerness, 2000; Zhang, 2006). UV-B'nin etkileri bitkilerde likenlerden daha iyi bilinmektedir. Likenlerin yaşadığı habitatlarda güneş ışığına maruz kalan alanlarda

çok fazla UV-B ışınımı bulunur (Chowdhury ve ark., 2016).

UV-C (200-280 nm): Ozon tabakası tarafından tutulduğu için, normal atmosfer şartlarında yeryüzüne ulaşamayan ışınlardır. Son yıllarda ozon tabakasında oluşan incelmeler ve delikler nedeni ile yeryüzüne doğrudan ulaştığı için önemi artmıştır (Deda ve Atmaca, 2002).

Işık spektrumunda (Şekil 2) dalga boyları 400-700 nm aralığındaki görünür ışık, "FAR = Fotosentetik Aktif Radyasyon (İng. PAR=Photosynthetically Active Radiation)" olup fotosentez olayında etkin kullanılan güneş ışınları anlamına gelmektedir.



Şekil 2. Işık spektrumunda UV ışınlarının yeri.

Ozon, atmosferde yeryüzüne en yakın troposfer ve stratosfer tabakaları içerisinde bulunmaktadır. Atmosferdeki toplam ozonun %10'unu oluşturan ve insan kaynaklı olan "kötü ozon" troposferik ozondur. Stratosfer katmanında, dünya yüzeyinin 10 ila 30 km yukarısında bulunan ozon molekülleri, UV-C ışınlarını tamamen, UV-B ışınlarını ise kısmen emer. Atmosferdeki toplam ozonun %90'ını oluşturan stratosferik ozondur ve güneşten gelen zararlı UV ışınlarını emmesi (tutması) nedeniyle "iyi ozon" olarak isimlendirilmektedir. Bu nedenle, stratosferik ozon konsantrasyonundaki herhangi bir potansiyel azalma, UV-B ışınımında (kısa dalga boyu aralığında enerji parametreleri açısından yüksek) bir artışa yol açacağı için çok önemlidir (Hall, 2002).

Likenler Üzerinde UV Işınlarının Etkileri

Ozon tabakasının en fazla incelendiği Arktik ve Antarktika bölgelerinde, likenler fotosentetik açıdan aktif biyokütlenin niceliksel olarak önemli bir bölümünü temsil ederler. UV-B ışınları, bulunduğu enlemlerdeki farklı güneş açılarına ve ozon tabakası kalınlığındaki değişime bağlı olarak Kuzey Kutup ovaları ve Orta Avrupa dağları arasında farklılık gösterir. Ek olarak, UV-B ışınımı her 1000 m yükseklikte yaklaşık olarak %20 artar. Bu nedenle

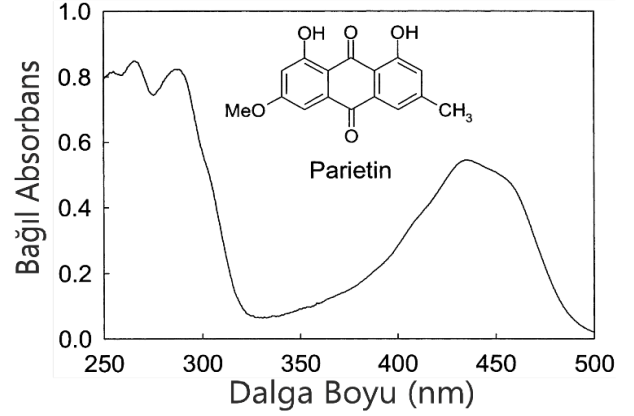
Alpler'de, 2000-3000 m yükseklikteki likenler büyüme mevsimi boyunca Arktik Svalbard'daki likenlerden 3 ila 5 kat daha fazla biyolojik olarak etkili UV-B ışınları almaktadır (Nybakken ve ark., 2004).

Ozon tabakasının incelmeye sonucu UV-B ışınlarının artması gelecekteki doğal ekosistemler için önemli bir stres faktörü olabilir. UV ışığı yüksek enerji seviyesine sahip olduğundan canlı dokularına zararlıdır. Birçok tür kendine göre 'güneş kremi' etkisi denilen korumalar geliştirmiştir. UV-B, *Cetraria islandica* (L.) Ach. ve *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. likenlerinde yapılan deneylerde, özellikle melanin oluşumunu desteklemeyen çevre koşulları altında, büyüme oranlarını düşürmüştür. Liken gelişiminde UV-B'nin her iki simbiyontun üzerinde etkisi olduğu görülmekte iken, mikobiyontun fotobiyontu göre daha hassas olduğu belirtilmiştir (Chowdhury ve ark., 2016).

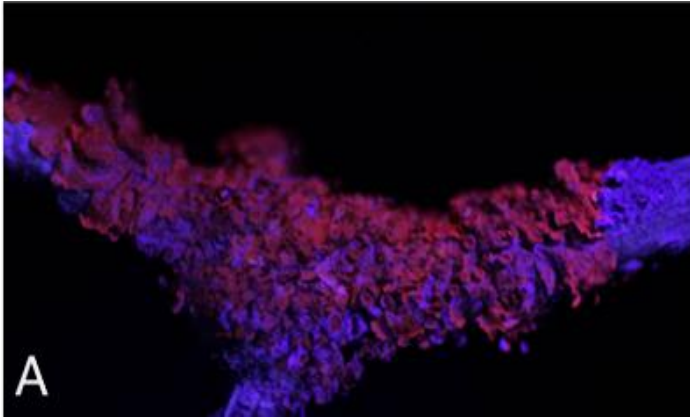
Likenler UV ışınları gibi zararlı dış etkenlere karşı kendilerini korumaktadır. Bu korumayı da kendilerine özgü sekonder metabolitleri yardımı ile yapmaktadırlar. Likenlerde UV-koruma fonksiyonuna sahip bu sekonder metabolitler, liken bileşikleriyen olarak da adlandırılan, farklı biyosentez yollarına sahip heterojen bileşik gruplarıdır. Çoğu liken bileşiği UV-B'yi güçlü bir şekilde emer.

Özellikle parietin ve melanin pigmentleri güçlü UV-B kısa görünür dalga boylarını absorbe ederek ışımaya yaparlar (Şekil 3, 4).

Likenler ışımaya yapmanın yanı sıra, termal yayılım, antioksidan savunma, makromolekül aktivasyonu ve membran onarımı gibi çeşitli foto koruyucu mekanizmaları olan organizmalardır. Likenlerin önemli koruma mekanizması fenolik bileşikler (depsidonlar, depsidler, difenil eterler), antrakinonlar, ksantonlar veya şikimik asit türevleri (kalisin, mikospronisler, sitonemin) gibi UV ışınını absorbe edebilen bileşiklerin üretimidir. Bu bileşikler fotostabiliteyi sağlamak için UV ışınlarını absorbe eder ve floresan veya ısı olarak yayarlar. Bu nedenle beyaz likenler aniden sarı, pembe veya mavi parlayabilir (Nguyen ve ark., 2013).



Şekil 3. *Xanthoria parietina* (L.) Th.Fr. etanol çözeltisinden elde edilen parietinin absorbans spektrumu (Solhaug ve ark., 2003).



Şekil 4. a) Parietin maddesi üreterek ışımaya yapan yapraklı liken türü *Xanthoria parietina*, b) doğal ışıkta *X. parietina* (foto: Lucking R.).

Bitkilerin biyotik strese (bitki patojenleri gibi) karşı savunma bileşikleri olarak ürettiği sekonder metabolitler onları abiyotik (UV gibi) koşullara uyum sağlamada da desteklemektedir. UV (A-B) ışınımının sıcaklık, FAR, su stresi gibi diğer faktörlerle birlikte etkileri, bitki sekonder metabolitlerinin seviyelerinde belirgin değişiklikler göstermektedir (Uddin, 2019). Benzer şekilde likenlerin de biyokimyası coğrafi yayılışlarına bağlı olarak küresel ısınma ve özellikle hava kirliliğinden olumsuz etkilenir (Çobanoğlu Özyiğitoğlu ve ark., 2016). Doğal habitatlarında, üzerinde buldukları özortamda (substratta) maruz kaldıkları su miktarı, güneş radyasyonu (UV ışınları) ve sıcaklık gibi abiyotik iklimsel faktörler liken türlerinde kimyasal değişikliklerin ortaya çıkmasına neden olabilmektedir. Çevresel koşullar likenlerdeki sekonder metabolitlerin türünü ve konsantrasyonunu güçlü bir şekilde etkiler. Melanin ve antrakinonların konsantrasyonları UV-B ışığının miktarına bağlı olarak değişir; mikobiyontun fotobiyontla kıyasla bu tür

değişikliklere göre daha duyarlı bir ortak olduğu düşünülmektedir. Yazın sıcak-kurak ortamlardaki liken türlerinde melanin, psoromik, norstiktik, salazinik, stiktik, usnik asitler ve zeorin bulunurken, antrakinonlar, atranorin, fumar protosettrarik asit içeren veya liken metabolitleri olmayan liken türleri genellikle daha bol yağışlı ve daha serin olan bölgelerde bulunmaktadır (Paukov ve ark., 2019).

Rancan ve ark. (2002) tarafından Şili likenlerinden ekstre edilen bazı bileşiklerin UV ışınlarına (UV-B) karşı koruma sağlayabildiği rapor edilmiştir. Ozon tabakasının incilmesi nedeniyle özellikle UV-B'nin yoğun olduğu yüksek bölgelerde bulunan bu likenlerin UV-B ışınlarının güçlü bir emilimi ile uyarılarak metabolitleri sentezlediği ve zararlı ışınlar karşı kendileri için koruma sağladıkları belirtilmiştir.

Yüksek ışık yoğunluğuna maruz kalan likenler, yapısında bulunan mikobiyontların ve ışığa duyarlı fotosentetik alg simbiyontlarının korunmasını sağlayan

morfolojik özelliklere sahiptir. 1960'larda yapılan ilk çalışmalarda, Kuzey Carolina'da farklı mikro-habitatlarda yetişen *Cladina subtenuis* usnik asit konsantrasyonunun habitatın ışık yoğunluğu ile bir bağlantısı olduğu keşfedilmiştir. Usnik asit üretiminin potansiyel olarak fitotoksik ışık yoğunluğuna bir cevap olabileceği öne sürülmüştür. Antrakinin ve parietin içeren likenlerle yapılan diğer çalışmalar da bu pigmentlerin konsantrasyonunda habitatteki ışık yoğunluğuna bağlı benzer değişiklikler olduğunu göstermiştir. Işık yoğunluğu farklılık gösteren habitatlara nakledilen *Xanthoria* cinsine ait bir türün tallusları canlılığını kaybetmemiş ve yeni habitat koşullarına cevap olarak, morfolojik özelliklerinde ve parietin içeriğinde değişiklikler göstermiştir (Lawrey, 1986).

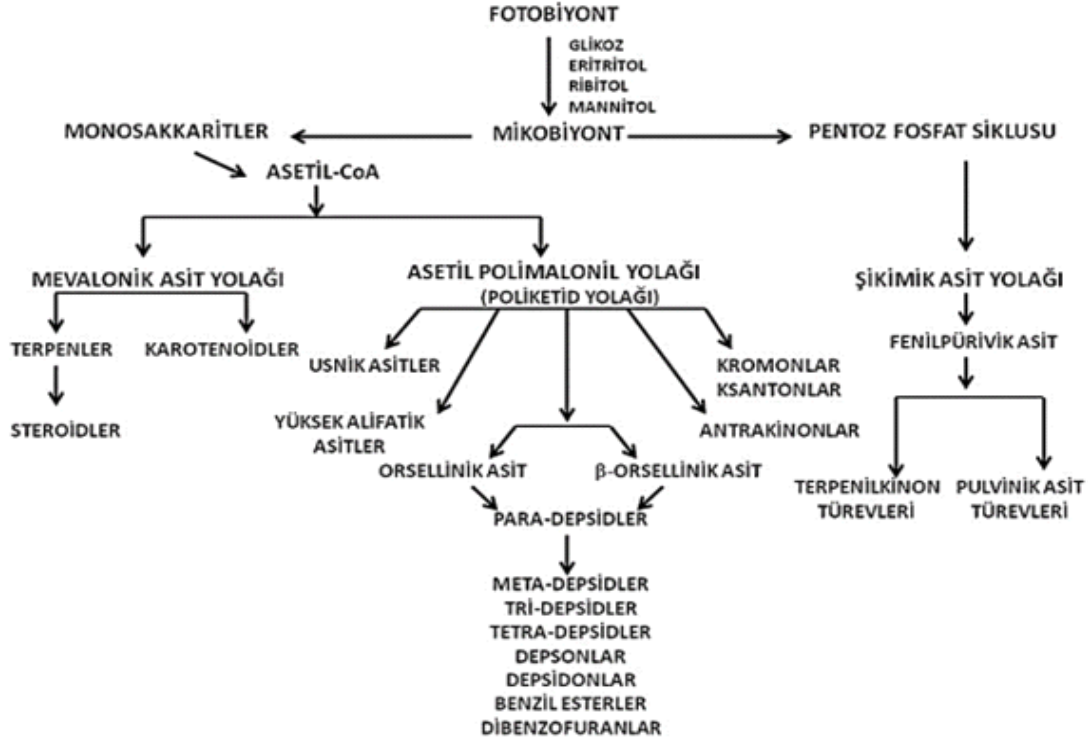
Vaczi ve ark. (2019), liken mikobiyont ve fotobiyontlarının UV-koruyucu rollerini potansiyelini tespit etmek için çok katmanlı florometre cihazı ile mavi-yeşil uyarıcı ışık vererek UV-B veya UV-A ışığından gelen floresanı karşılaştıran floresan uyarma oranı (Fluorescence Excitation Ratio-FER) tekniği kullanmışlardır. FER uygulaması sonucunda, izole edilen alglerde UV-A ışımaya oranının %13–16 kadar olduğu, bozulmamış liken talluslarında ise UV-A'nın %92–95'i korunduğu tespit edilmiştir. İncelenen *Nephroma arcticum* ve *Umblicaria spodochoa* likenlerinin korteksi, altındaki fotobiyont tabakaya çok az UV-B ve UV-A iletilmiştir. Bu durumda, üst liken korteksinin fotobiyontlar için yüksek UV-B toleransı sağlayan etkili bir fungal güneş ışımaya ekranı oluşturduğu anlaşılmaktadır. Buna karşılık, izole edilmiş fotobiyontların UV-B ışımaya yoktur ve bu nedenle algler doğadaki mantar ortaklarına bağlıdır sonucu çıkmaktadır (Vaczi ve ark., 2019).

UV Koruyucu Liken Metabolitleri ve Sentezi

Liken ortakyaşamı, bir kısmı mikobiyont ve bir kısmı fotobiyont ortakları tarafından sentezlenen proteinler, aminoasitler, polioller, karotenoidler, polisakkaritler ve vitaminler gibi pek çok canlıda bulunan ve yaşamsal işlevler ile ilişkili intraselüler “primer metabolitler” üretmektedir. Bununla birlikte liken, temel yaşamsal işlevler ile doğrudan ilişkisi olmayan “sekonder

metabolitler” üretmektedir (Romagni ve ark., 2002; Shukla ve ark., 2010). Bu bileşikler tallus içerisinde ekstraselüler bulunur ve tipik olarak mantar hiflerinde ve alg hücrelerinin yüzeyinde kristaller oluşturur (Johnson ve ark., 2011; Manojlovic ve ark., 2012). Likenlerin ürettiği sekonder metabolitler, 100 yıldan uzun bir süredir araştırmacıların dikkatini çekmiştir. Birçok araştırmacıya göre genellikle liken metabolitleri mikobiyont tarafından sentezlenmekte ve kortekste (atranorin, parietin, usnik asit gibi) veya korteksin dış yüzeyleri üzerinde ve medulla tabakasında hücre dışı küçük kristaller şeklinde (örneğin, fsodik asit, fsodaik asit, protoketerik asit) birikmektedir (Huneck, 1999; Nash, 1996; Yamamoto, 1993; Yoshimura ve ark., 1994). Yapılan çalışmalarda liken metabolitlerinin biyosentez mekanizması incelenmiş ve sentez yolları belirlenmiştir. Buna göre, liken içinde fotobiyont tarafından üretilen monosakkaritler mikobiyontta geçtikten sonra glikoliz veya pentoz fosfat döngülerinden birine girerek başlıca üç yolak ile çoğu asit özellikte farklı kimyasal bileşikler meydana getirmektedirler. Asetil-Polimalonil (Poliketid) Yolağı, Şikimik Asit Yolağı ve Mevalonik Asit Yolağı olmak üzere üç yolak sayesinde liken sekonder metabolitlerinin sentezi gerçekleşmektedir (Şekil 5). Bunlardan likenler için en önemli olan yolak ise depsidler, depsidonlar vb. likenlere has metabolitlerin çoğunun sentezlendiği asetil-polimalonil yolağıdır (Çobanoğlu Özyiğitoğlu ve ark., 2016).

Liken sekonder metabolitleri; depsidler, depsidonlar, dibenzofuranlar, ksantonlar, terpenler gibi çeşitli kimyasal gruplar halinde olup mikobiyont metabolizmasından türevlenmişlerdir (Johnson ve ark., 2011; Manojlovic ve ark., 2012). Bugüne kadar kimyasal yapısı aydınlatılmış olan yaklaşık 1050 liken sekonder metaboliti bilinmektedir (Stocker-Wörgötter, 2008). Antibiyotik, antimikotik, antiviral, antienflamatuar, analjezik, antipiretik, antiproliferatif ve sitotoksik etkiler dahil olmak üzere eşsiz ve çeşitli biyolojik aktivitelere sahip liken metabolitleri tıpta kullanımlarıyla ilgi çekerler. Bu maddeler ayrıca kimyasal özellikleri esas alan taksonomik belirleyici olarak liken kemotaksonomisinde kullanılırlar (Johnson ve ark., 2011; Manojlovic ve ark., 2012; Molnar ve Farkas, 2010; Shukla ve Joshi, 2010).



Şekil 5. Liken metabolitlerinin biyosentez yolları (Çobanoğlu Özyiğitoğlu ve ark., 2016).

Liken metabolitlerinin günümüzde hala üretimleri ve rolleri konusunda bilinmeyen noktalar mevcuttur (Goga ve ark., 2018). Alifatik, sikloalifatik, aromatik ve terpenik bileşikler içeren bu maddeler, yüksek bitkilere kıyasla benzersizdir (Huneck, 2001; Müller, 2001).

Likenlerin poikilohidrik doğası ve atronorin, usnik asit, zeorin, triterpinler gibi sekonder kimyasal maddeleri yaygın bulundurması onları strese karşı korumaya yardımcı olmaktadır. Likenlerde sekonder metabolitlerin üretiminden sorumlu gen ekspresyonları yüksek ışık, UV'ye maruz kalma, sıcaklık dalgalanmaları ve mevsimsel değişiklik gibi çevresel faktörlerden etkilenmektedir (Deduke ve ark., 2012; Goga ve ark., 2018). Dolayısıyla liken türlerinin değişen çevresel stres koşullarına cevap olarak ürettikleri koruyucu sekonder metabolitler de değişiklik göstermektedir.

Sekonder metabolitler floresan ışığa kapasitesine sahiptir. Bunun anlamı yüksek enerjili ultraviyole ışığının molekül tarafından yakalanarak düşük enerjili görünür ışığa dönüştürülmesidir. Bu fazla ışık enerjisi daha sonra fotosentetik işlemde kullanılabilen veya basitçe likenlerden ışık veya ısı olarak yayılabilmektedir (Lucking ve ark., 2014).

Yapılan çalışmalar sonucu likenlerin ürettiği bazı

fenolik bileşiklerin UV-B ışığını güçlü bir şekilde absorbe ettiği, bu ajanların foto koruyucu ve antioksidan kapasitelerinden dolayı kozmetik kremlerde koruyucu olarak kullanılabilmesi görülmüştür (Müller, 2001). Likenler, UV-B emici pigmentler ve antosiyaninler gibi antioksidanları da sentezleyerek, etkili bir hasar onarım sistemi ile UV-B stresine karşı direnç gösterebilmişlerdir (Singh ve ark., 2011).

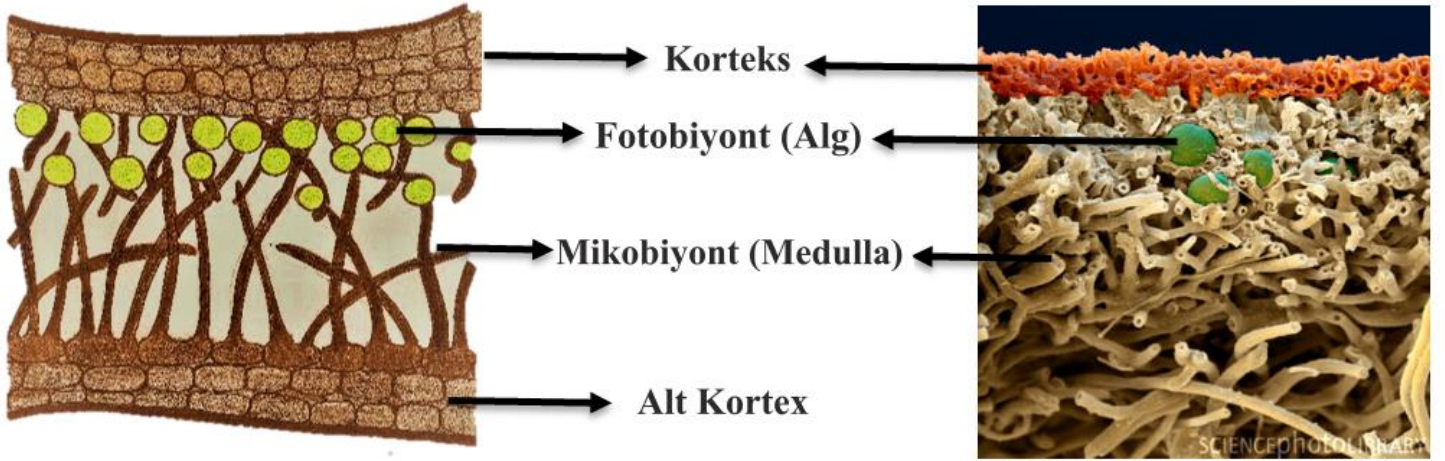
Birçok doğal ürün ve bileşiklerin; örneğin yüksek bitkilerden elde edilen flavonoid, siyanobakterilerden veya alglerden izole edilen mikosporin benzeri amino asitler, depsidonlar (lobarik asit, pannarin), depsidler (atranorin, jiroforik asit), difenileterler (epiforellik asit), dibenzofuran türevleri (usnik asit) ve biskanton (sekalonik asit) gibi liken maddelerinin UV ışınlarına karşı koruyucu işlevleri olduğu kabul edilmiştir (Zhao ve ark., 2016). Liken bileşiklerinin bu özellikleri kimyasal gruplarına göre değişiklik göstermektedir. Bileşiklerin kimyasal özellikleri onların hangi aralıktaki dalga boyuna sahip UV ışınlarını filtreleyebileceğini belirlemektedir. Örneğin depsidler MeOH çözücüsünde 247-276 nm ve EtOH çözeltisinde 281-318 nm dalga boyu UV emerken, depsidonlar ise 250-270 nm ve 295-333 nm aralığında UV emici özellik göstermiştir. Depsidler arasında bulunan

atranorin, difraktaik, divarik ve evernik asitler ve tridepsid jiroforik asit, depsidonlardan ise orsellinik asit türevleri UV filtreleri olarak sayılmaktadırlar (Nguyen ve ark., 2013).

Liken Pigmentlerinin UV Koruyucu Rolü

UV ışığı yüksek enerji seviyesine sahip olduğundan canlı dokularına zararlıdır. Bitkilerde UV kaynaklı bozulmalar, UV emici pigmentler, flavonoidler, antosiyaninler ve karotenoidlerin aktivasyonu ile azaltılabilmektedir (Deda

ve Atmaca, 2002; Uddin ve ark., 2019). Likenlerde de benzer bir durum söz konusudur. Renkli sekonder metabolitlerin bir kısmı fotobiyontun üstünde perde oluşturacak şekilde korteks tabakasında yer alırken, çoğunluğu medullanın üst kısmındaki fotobiyont tabakasında yüksek konsantrasyonlarda bulunur (Şekil 6). UV filtreleri olarak işlev gören bu renkli bileşikler, "pigmentler", UV-B ışımının olumsuz etkilerine karşı koruyucu potansiyele sahiptir (Solhaug ve ark., 2003).



Şekil 6. Liken tallusunun anatomik yapısı, solda (çizim: Bal N.); *Xanthoria elegans* (Link) Th.Fr. tallus kesitinin SEM mikrografı, sağda (foto: <https://www.sciencephoto.com>).

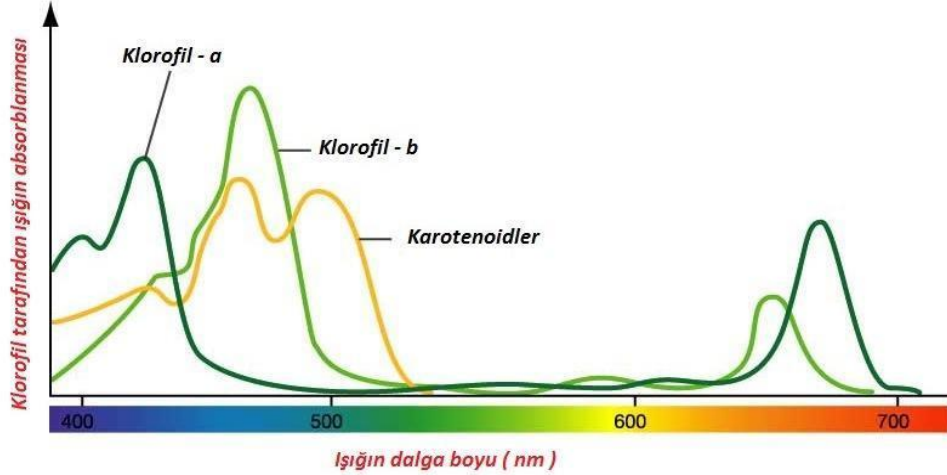
Likenleşmeye katılan algin fotosentetik pigment içeriğinde klorofil a, klorofil b, karotenoidler, fikosiyaniin, lutein ve β -karotenin yanı sıra lipit çözünen antioksidan alfa-tokoferol de bulunur. Pigmentlerin incelenmesi; likenler, briyofitler ve yeşil alglerde UV ışınımının etkisini tespit etmek için morfolojik ve anatomik çalışmalar yerine kullanılan etkili parametrelerdir (Nguyen ve ark., 2013).

Yüksek bitkilerde floresan ışımaya yapan klorofiller gibi liken fotobiyontunda bulunan klorofil pigmentleri de karakteristik bir floresana sahiptir (Şekil 7). Bu nedenle "güneş kremi" pigmenti olmayan likenler bile UV ışığı altında koyulaşabilir. Liken tallusundaki fotosentetik yapılar ve UV koruyucu bileşikler içeren dış korteks mikobiyont tarafından korunmuştur. UV ışığı özellikle *Cladonia* ve *Lecanora* cinslerinin bazı türlerinde renk değiştirebilir.

Fotosentezde yardımcı pigmentler olarak görev alan karotenoidler, UV-korumaya dolaylı olarak katılırlar.

Karotenoidler; karotenler (oksijen içermeyen moleküller, örneğin β -karoten) ve ksantofiller (hidroksi, epoksi veya keto grupları içinde oksijen atomları içerenler, örneğin lutein) olarak iki gruba ayrılırlar (Nguyen ve ark., 2013).

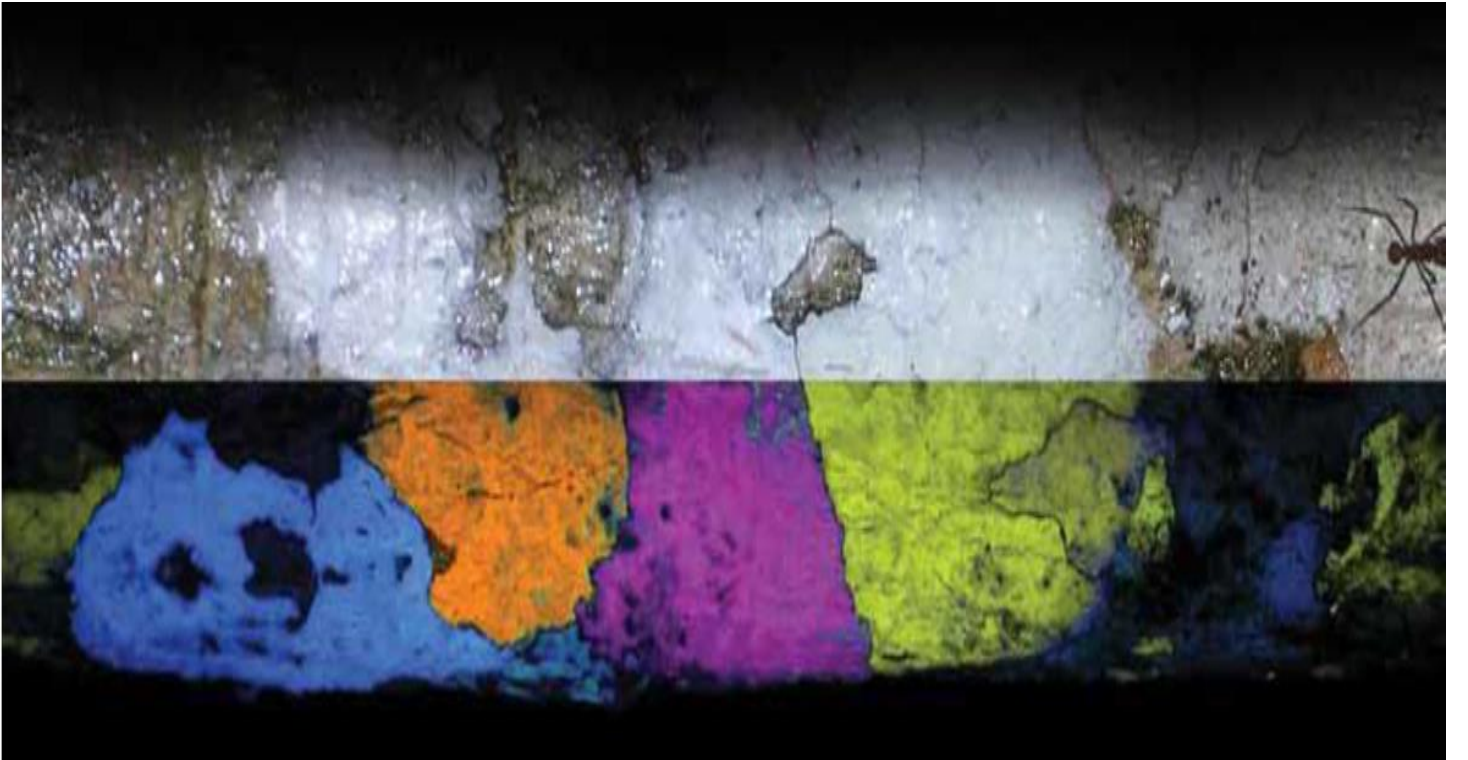
Antarktika'daki yosun ve liken üzerindeki deneyler, uzun süreli UV-B maruziyetinin sonunda, toplam klorofil düzeylerinin aşamalı olarak azaldığını, UV-B emici bileşiklerin, fenoliklerin ve karotenoidlerin düzeylerinin ise kademeli olarak arttığını göstermiştir (Singh ve ark., 2014). Antarktika karasal habitatlarında epilitik bir liken olan *Xanthoria elegans*'da, UV koruyucu bileşikler olan parietin ve β -karoten öncelikle likenin gün ışığına maruz kalan yüzeyini oluşturan üst kortekste yoğunlaşmıştır. Bundan dolayı UV-B ışımaya yanıt olarak mikobiyont ortağı tarafından üretilen liken fenoliklerinde bir artış gözlenmiştir (Mafolle ve ark., 2019). Aynı zamanda UV ye maruz kalan *Cladonia* spp. türlerinde de UV-B ışınlarına karşı koruyucu bir role sahip olabilecek fenolik bileşiklerde artış gözlenmiştir (Buffoni Hall, 2002).



Şekil 7. Klorofiller ve karotenoidlerin absorbe ettiği ışık dalga boyları.

En yaygın madde olarak adlandırılan likeksanton, likenlerde parlak sarı floresan üretir. Diğer bir madde olan ksantonlar ise spektrumda turuncu floresan ışık yayarlar. Likenlerde mavi floresan ışımaya ise genellikle alektronik asit veya benzer bileşikler neden olur (Şekil 8). Normal ışık koşullarında bu ışımaya görünmez çünkü

floresan, likenlerin beyaz görünmesini sağlayan genel ışık spektrumunun arkasındaki arka plan sinyali olarak kaybolur. Ancak gece boyunca süren ışımaya, insan gözüyle görülebilen dalga boylarının ötesinde belirli bir dalga boyunda (365 nm) ışık yayan bir ultraviyole ışık kaynağı kullanılarak gözlemlenebilir (Lucking ve ark., 2014).



Şekil 8. Kosta Rika'da tropik bir ağaç dalındaki likenlerin gece normal ışıkta (üstte) ve 354 nm UV ışık altında (altta) çekilen fotoğrafı (foto: Lucking R.).

Bir pigmentin UV-ışımaya rolünün incelenmesi için 4 kriter önerilmiştir: 1) Pigmenti oluşturan metabolit UV

ışınlarını absorbe etmelidir, 2) Işıma aktivitesi *in vivo* olarak gösterilmelidir, 3) Pigmentin biyosentezi, ilgili ışın

tarafından uyarılabilir olmalıdır, 4) Pigmentin koruma rolü olmalıdır. Bu koruma, DNA onarımı gibi diğer mekanizmaların aktivitesinden ayırt edilmelidir (Solhaug ve ark., 2003).

Likenlerde en yaygın bulunan kortikal pigmentler melaninler, usnik asit, atranorin ve parietin gibi liken maddeleridir. Bu bileşiklerin bazılarının sentezi de UV ışığı ile uyarılır ve üst korteksin UV geçirgenliğini azaltır. Yine bu bileşiklerin çoğu, kristal yapıları ile FAR ışınımını yansıtarak alg katmanındaki ışık seviyesini önemli ölçüde azaltırlar (Roberta ve ark., 2002). Yapılan gözlemler, likenlerin kendilerini yüksek ışığın etkisine karşı korumak için usnik asit, atranorin ve parietin gibi klasik liken maddelerini daha sık kullandıklarını göstermektedir. Melanik bileşikler olan likenlerin genellikle açık habitatlarda bir arada buldukları, aynı zamanda *Flavocetraria* ve *Cladonia* gibi atranorin veya usnik asit içeren bazı likenlerin güneşe maruz kaldıklarında melanik bileşikler ürettikleri rapor edilmiştir (Mafole ve ark., 2019).

Melaninlerin stres toleransında genel bir rol oynadığı düşünülmektedir. *X. parietina*'da parietin ve *Lobaria pulmonaria*'da melanin pigmentlerinin ışık emici ve yansıtıcı rolleri sayesinde UV radyasyon ile uyarılmaya bağlı olarak sentezlendiği vurgulanmıştır. Doğal alanda güneş ışığına maruz bırakılan *L. pulmonaria*'da tallus yavaş yavaş renk değiştirmiş, bir hafta içinde melanin oluşmaya başlamış ve tallus koyu kahverengi olmuştur (Solhaug ve ark., 2003).

Liken antrakinin bileşiklerinden olan parietin gibi renkli liken bileşiklerinin çoğu güçlü bir şekilde UV-B'yi absorbe etmekte ve buna ek olarak fotosentetik açıdan aktif ışınların parçacıklarını emmektedir. Açık habitatların likenlerinin yüksek seviyedeki güneş ışınlarına karşı oldukça dirençli olduğu ve flavonoidler gibi UV-B dalga boyu seçici pigmentlerin hızla birikebildiği belirlenmiş, gölgeye adapte olmuş orman likenlerinin ise düşük direnç gösterdiği belirtilmiştir (Caldwell ve ark., 1983).

En çok çalışılan parietin pigmenti, kortikal liken antrakinin olup güçlü UV-B ve mavi ışık emilimine sahip bir UV koruyucu olarak işlev görmektedir (Nguyen ve ark., 2013). Parlak sarı-turuncu bir pigment olan parietin maddesinin UV emici rolü ile likenlerdeki UV ışınlarının etkisini azaltabileceği rapor edilmiştir (Gauslaa ve Ustvedt, 2003).

Pannarin gibi klor türevli liken maddeleri içeren bazı depsidonların atranorin ile birlikte, foto koruma

kapasitesine sahip oldukları ve bu nedenle UV-A ve UV-B ışığının zararlı etkilerine karşı koruyucu ajanlar olduğu gösterilmiştir (Müller, 2001). *Letharia vulpina*'nın ürettiği kortikal pigment vulpinik asidin UV-A ve UV-B ışınımının kayda değer bir miktarını emmesine rağmen, UV-B-koruyucu bir rol için yeterli olmadığı bildirilmiştir. Vulpinik asidin FAR'a karşı fonksiyonu test edildiği başka bir çalışmada, en iyi mavi ışığı emdiği ve yansıttığı kaydedilmiştir (Phinney ve ark., 2018).

Gün boyunca yüksek ışık altında kalan organizma, UV ışınımını daha az zararlı enerji formuna dönüştürmek amacıyla adaptasyon geçirmiştir. Işık spektrumunda kahverengiden siyaha kadar değişen koyu pigmentler (genellikle melanin) aşırı ışınımı ısıya dönüştürmektedir. Bu, dağlık alanlar gibi yüksek UV ışınlarına sahip soğuk ortamlarda faydalı bir adaptasyon olsa da, sıcak bir ortamda, organizmayı aşırı ısınma sebebiyle ve dehidrasyonla öldürebilmektedir. Bu nedenle ormandaki birçok liken başka bir çözümü tercih ederek, renk olarak görülebilen pigmentler yerine, floresan kapasitesine sahip sekonder maddeleri seçmektedir. Bu da yüksek UV ışığının molekül tarafından yakalandığı ve daha düşük enerjiyle görünür ışığa dönüştürüldüğü anlamına gelmektedir. Molekülün doymamış çift bağlar tarafından oluşturulan iki aromatik halkasından dolayı, liken UV ışını altında parlak sarı bir şekilde parlar. Bu bağların uzun UV ışınımını emerek düşük enerjide görünür ışığa dönüştürdüğü, böylece likenin UV ışınından zarar görmediği belirtilmiştir (Lücking, 2014). UV'nin aksine, yüksek FAR (400 ila 700 nm dalga boylarında), dolaylı olarak ısı stresine neden olan mikobiyont üzerinde çok az etkiye sahiptir. Hidrasyondan sonra daha hızlı bir kuruma oranı olduğu için bir likenin metabolik olarak aktif kaldığı süreyi azaltacaktır. Bununla birlikte, yüksek FAR oksidatif strese ve geçici veya kalıcı fotoinhibisyona (fotosentezin gerilemesine) neden olabilir. Fotoinhibisyon, doğrudan veya dolaylı olarak, fotosistemlerin emdikleri ışık enerjisini kullanmadığı durumlarda bu enerjinin oksijeni aktive etmesiyle ortaya çıkan zararlı ROS (Reaktif Oksijen Türleri) üretiminin uyarılmasından kaynaklanmaktadır (Solhaug ve ark., 2003).

Lobaria pulmonaria gibi hafif melanize türlerde bile melanizasyon tallus sıcaklığını 3C° ye kadar artırabilir (Mafole ve ark., 2017). Yakın kızılötesi radyasyonun %100'üne yakını emen *Parmeliaceae* familyasına ait siyah likenlerde, melanizasyonun neden olduğu sıcaklık

artışlarının daha büyük olması muhtemeldir. Melaninler mantarları potansiyel olarak ölümcül olan yüksek sıcaklıklardan koruyabilirken, tallus sıcaklığındaki daha küçük ve uzun süreli artışların genel tallus sağlığı üzerindeki uzun vadeli etkilerini tahmin etmek zordur. Bunun anlamı, melanize likenlerin soluk türler kadar hızlı gelişmemeleri olabilir (Mafole ve ark., 2019). Melaninlerin ve tipik liken bileşiklerinin likenlerdeki güneş perdeleri olarak göreceli avantajlarını ve dezavantajlarını anlamak için daha fazla çalışmaya ihtiyaç bulunmaktadır.

İndoller ve tirozin oksidasyonundan türetilmiş diğer ara ürünleri içeren melaninin düzensiz ışık emici bir polimer olduğu, ışık koruyucu fonksiyonu ve canlıların ısı dengesinde rol oynadığı bilinmektedir (Riley, 1997). Omurgalıların yüzeyinde ana pigment olan melaninler, kamuflaj amaçlı ve ısı dengeleyici olarak hayvansal ve bitkisel canlı gruplarında ve çeşitli habitatlarda gelişen birçok liken türünde yaygındır. Likenlerdeki melanin pigmentleri örneğin *Heterodermia* sillerinde, *Parmelia* ve *Nephroma* cinsine ait türlerin alt korteksinde veya *Bryoria* cinsinin bazı türlerinde tüm tallus boyunca gelişimin bir parçası olarak sentezlenebilir. Diğer durumlarda, melaninler, UV ile uyarılarak, örneğin *Lobaria* gibi cinslerin üst korteksinde yayılırlar (Mafole ve ark., 2019).

Mantar melaninlerinin biyosentezi kısaca şöyledir. Çoğu fungal melanin, tirozin ve onun metabolitinin (DOPA veya eumelanin) tirozinaz veya mantarın hücre duvarında yer alan bir oksidaz enzimi örneği olan lakkaz yardımı ile polimerizasyonu sonucunda sentezlenir. Bazı durumlarda poliketid sentaz kullanarak dihidroksinaftalin (DHN) veya allomelaninlerin oksidaz (lakkaz gibi) ile polimerizasyon aşamasının ardından melanin meydana gelir. Melaninler, hücre yüzeyinde birikir veya hücre dışı boşluğa salınabilir (Mafole ve ark., 2019).

Tüm mantarlar melanin üreten türler içerir. Melaninlerin kimyasal olarak yapısal karmaşıklıkları nedeniyle tanımlanması zordur, ancak mantarlarda çoğunlukla eumelanin veya allomelanin gruplarına aittirler. Likenlerde melaninlerin mikobiyontu yüksek UV'ye ve fotobiyontu yüksek FAR'a karşı koruduğuna dair kanıtlar mevcuttur. Bununla birlikte, melaninlerin likenlerin bir dizi biyotik ve abiyotik strese karşı hayatta kalmasına yardımcı oldukları muhtemel görünmektedir. Genel olarak melanik likenler, polar (kutup) ve dağlık bölgeler gibi yüksek seviyelerde abiyotik stres olan ortamlarda daha yaygın gibi görünmektedir ancak bu

habitatlarla sınırlı değildir (Mafole ve ark., 2019).

Likenlerde, melanin pigmentlerinin mikobiyontu özellikle melanizasyonu tetikleyici yüksek UV-B'ye karşı ve fotobiyontu yüksek FAR'a karşı koruduğuna dair kanıtlar bulunmaktadır. Yüksek UV ve FAR seviyeleri hem mantarlarda hem de alglerde ROS oluşumunu artırır, ancak liken simbiyozu, izole simbiyotik ortaklara kıyasla ROS süpürme mekanizmalarının etkinliğini artırır. Melanin bir antioksidan olarak, mantarı reaktif oksijen türevlerinden korur. Melanin pigmentleri, örneğin *Lobaria* cinsindeki gibi, üst korteksindeki UV ile çevresel olarak uyarılır. Liken melaninlerinin biyosentetik yolları bilinmemektedir ve kimyasal yapısı belirsizliğini hala korumaktadır (Mafole ve ark., 2019).

Likenlerin bazı türlerinde melaninler gibi üst kortekste bulunan güneş ışını emici bileşiklerin ve usnik asit, parietin gibi karbon bazlı sekonder metabolitlerin sentezi UV-B ışınması ile tetiklenebilir. Bu bol miktarda bulunan mantar pigmentleri, fotobiyontların üzerinde onları aşırı güneş ışınlarından koruyan bir tabaka oluşturarak UV-ışınları ve FAR'ı yansıtırlar (Chowdhury ve ark., 2016).

Siyanobakteri fotobiyontlar ile karakterize edilen siyanolikenler, ilginç UV-A güneş koruyucuları, örneğin mikosporinler, mikosporin-benzeri aminoasitler ya da lipit çözülebilir bir pigment olan sitonemin üretirler. Güçlü ışına, doğrudan güneş ışığına maruz kalan türlerin bilinen antioksidan aktiviteleri ile ilişkili bulunmuştur (Nguyen ve ark., 2013).

UV Etkilerinin ve Işımanın Gözlemlenmesinde Kullanılan Yöntemler

Çevresel faktörlerin ve özellikle UV radyasyon stresinin likenler üzerindeki potansiyel etkilerinin incelenmesinde ve oluşan hasarın ölçümünde çeşitli araştırma yöntemleri kullanılmıştır. Bunlardan bazıları şunlardır:

- Fotosentetik pigmentlerin ayrı ayrı UV-emici ve yansıtıcı rollerinin belirlenmesi (Cockell ve Knowland, 1999; Nguyen ve ark., 2013; Lucking ve ark., 2014; Chowdhury ve ark., 2016; Mafole ve ark., 2019).
- Klorofil içeriği ve degradasyonunun (bozulmasının) floresan mikroskopisi ile tespit edilmesi ve incelenmesi (Kauppi, 1980; Ronen ve Galun, 1984; Boluda ve ark., 2014; Karakoti ve ark., 2014).
- Liken sekonder metabolitlerinin kromatografik yöntemlerle belirlenmesi ve karşılaştırılması (Huneck 1999, 2001).
- Liken maddelerinin tallus içindeki dağılımlarının

- floresan mikroskopisi ile belirlenmesi (Kauppi ve Verseghy-Patay, 1990).
- Antioksidan enzimlerin sentezinin, yolaklarının ve gen ekspresyon seviyelerinin belirlenmesi gibi moleküler mekanizmaların incelenmesi (Li ve ark., 2019).
- Hücre canlılığı üzerindeki etkileri için TUNEL metodu ile apoptotik inceleme, DNA fragmentasyonunun (parçalanmasının) ve hasarının tespit edilmesi (Ünal ve Uyanıkgil, 2009).
- Fotosentez etkinliği (Fotosistem I, II, FAR) gibi fizyolojik parametrelerin incelenmesi (Phinney ve ark., 2018).
- Liken simbiyontlarının büyüme hızı (Chowdhury ve ark., 2016), üreme kapasitesi gibi likenlerin verdiği yanıtların incelenmesi.

Sonuçlar ve Değerlendirme

Likenlerde üretilen sekonder metabolitlerin ve/veya pigmentlerin bilinen pek çok biyolojik rollerinin yanı sıra (Huneck, 1999), güneşin zararlı dalga boyundaki UV ışınlarına karşı emici, doğal filtreleyici ve yansıtıcı davranarak koruyucu görev üstlendikleri ortaya çıkmıştır. Doğal ortamlarındaki ışık yoğunluğuna göre, likenlerde pigment üretiminin ve tallustaki dağılımının UV ile uyarılarak değiştiği tespit edilmiştir (Buffoni Hall ve ark., 2002). Yaklaşık 50 yıl önce başlayan çalışmalardan günümüze kadar gelen bilgi birikimi, likenlerin maruz kaldıkları fazla radyasyondan “ışırma yapma” yoluyla kendilerini koruyabildiklerini göstermiştir (Nguyen ve ark., 2013; Lucking ve ark., 2014). Savunma aracı olarak pigmentlerin ve diğer liken bileşiklerinin görev aldığı bu “UV-ışırma” olayının gözlemlenebilmesi için bir morötesi ışık kaynağı kullanılması gerekmektedir.

Bu derleme çalışmasından çıkarılan net sonuçlar ise şunlardır:

- UV ışınları liken gelişimi üzerinde olumsuz etkiler göstermektedir.
- UV-B'nin her iki simbiyontun gelişiminde de etkisi olduğu, mikobiyontun fotobiyonta göre daha duyarlı olduğu rapor edilmiştir.
- UV ışınlarına karşı, savunma amaçlı olarak üretilen liken sekonder metabolitlerinin oranları habitat koşullarına ve stres faktörlerine göre değişim göstermektedir.
- Doğal ekosistemlerinde değişen ışık yoğunluğuna bağlı olarak likenler, UV-koruma amaçlı pigmentasyon değişimi göstermektedir.

- Likenler maruz kaldıkları fazla radyasyondan UV ile uyarılan belirli pigmentlerin “ışırma yapma” yeteneği ile kendilerini koruyabilmektedir.
- Likenler ürettiği fenolikler, antrakinonlar, ksantonlar ve şikimik asit türevleri gibi UV ışınını emebilen bileşiklerle koruma mekanizması geliştirmişlerdir.
- Bileşikler kimyasal özelliklerine göre dalga boyu seçici davranarak UV ışınlarını filtreleyebilmektedir.
- Liken bileşikleri absorbe ettiği UV ışınlarını fotostabiliteyi sağlamak için floresan veya ısı olarak yayarlar ve likenler farklı renklerde parlarlar.
- Likenlerde biyotik ve abiyotik strese rağmen hayatta kalmada ‘güneş kremi’ denilen melanik pigmentlerin önemli rolü olduğu tespit edilmiştir.
- Liken fotobiyontunda bulunan klorofil pigmentleri de yüksek bitkilerde olduğu gibi floresan ışırma yaparlar.
- Likenlerdeki ışırmanın gözlemlenmesi, UV-ışık kaynağı altında inceleme yapılması ve floresan mikroskopisi ile mümkündür.
- Liken simbiyontları arasında, fotobiyontun değil mikobiyontun çok yüksek UV-koruyucu rolü bulunmaktadır.
- UV-filtreleyici olarak ve ışırmada mikobiyont daha etkindir.
- Mantar pigmentleri (parietin, melanin gibi) kortikal geçirgenliği azaltarak UV ışınlarının ve yüksek FAR'ın fotobiyonta ulaşmasını ve zarar görmesini engeller.
- Likenler, UV emici pigmentlerin yanında antioksidanları da sentezleyerek etkili bir hasar onarım sistemi ile strese karşı direnç sağlayabilmektedir.

Likenlerde doğal UV koruyucu maddelerin üretimindeki farklılıklar, likenlerin büyüdüğü çevresel koşullara bağlıdır. Yapılan gözlem ve incelemeler, üretilen metabolitlerin bu organizmaların ışık gibi dış stres faktörlerine karşı evrimsel bir tepkisi sonucu geliştiğine işaret etmektedir. Bu metabolitler, fotosentez için gerekli ışığı kesmeden, fazla UV ışınlarının emilmesini sağlar ve böylece likene zarar vermesini önlerler. Genellikle güneş koruyucular tek başlarına değil, DNA hasarını önleyebilen diğer UV filtreleri veya antioksidanlarla birlikte etkili olmaktadır.

Teşekkür

Bu derleme makalemizde kendisinin izni ile yer verdiğimiz bazı fotoğraflar için Dr. Robert Lucking'e teşekkür ederiz.

Kaynaklar

- Boluda C.G., Rico V.J., Hawksworth D.L. 2014. Fluorescence microscopy as a tool for the visualization of lichen substances within *Bryoria* thalli. *The Lichenologist*, 46(5): 723–726. doi: 10.1017/S0024282914000292.
- Buffoni Hall R.S., Bornman J.F., Bjorn L.O. 2002. UV-induced changes in pigment content and light penetration in the fruticose lichen *Cladonia arbuscula* ssp. *mitis*. *Journal of Photochemistry and Photobiology*, 66: 13-20. doi: [https://doi.org/10.1016/S1011-1344\(01\)00270-6](https://doi.org/10.1016/S1011-1344(01)00270-6).
- Buffoni Hall R.S. 2002. Effects of increased UV-B radiation on the lichen *Cladonia arbuscula* spp. *mitis*: UV absorbing pigments and DNA damage. Department of Cell and Organism Biology, Lund University. ISBN 91-628-5362-7.
- Caldwell M.M., Robberecht R., Flint S.D. 1983. Internal filters: prospects for UV-acclimation in higher plants. *Physiol Plants*, 445-450. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1983.tb04206.x>.
- Cockell C.S., Knowland J. 1999. Ultraviolet radiation screening compounds. *Cambridge University Press*, 74(3): 311-345. doi: <https://doi.org/10.1017/S0006323199005356>.
- Chowdhury D.P., Solhaug K.A., Gauslaa Y. 2016. Ultraviolet radiation reduces lichen growth rates. *Symbiosis*, 27-34. doi: 10.1007/s13199-016-0468-x.
- Deda G., Atmaca L.S. 2002. Ultraviyole ve Göz. *Journal of Retina*, 10: 196-201.
- Deduce C., Timsina B., Piercey-Normore M.D. 2012. Effect of Environmental Change on Secondary Metabolite Production In Lichen Forming Fungi. In: Young S., (Ed.) *International Perspectives on Global Environmental Change*. InTech, pp: 197-230.
- Ekici Ö.K. 2012. Biyoluminesans: Işıldayan Canlılar, Biyolojik Işıldama. *TÜBİTAK Bilim ve Teknik Dergisi*, Ağustos, 36-45. (In Turkish)
- Gauslaa Y., Ustvedt E.M. 2003. Is parietin a UV-B or a blue light screening pigment in lichens *Xanthoria parietina*? *Photochem Photobiol Sci*, 2: 424-432.
- Goga M., Elecko J., Marcincinova M., Rucova D., Backorova M., Backor M. 2018. Lichen Metabolites: An Overview of Some Secondary Metabolites and Their Biological Potential. In: J.-M. Méryllon, K. G. Ramawat (eds.), *Co-Evolution of Secondary Metabolites*, Springer Nature, Switzerland, pp: 1-36. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-319-76887-8_57-1.
- Huneck S. 1999. The Significance of Lichens and Their Metabolites. *Die Naturwissenschaften*, 86: 559-570.
- Huneck S. 2001. New results on the chemistry of lichen substances. In: W. Herz, H. Falk, G.W. Kirby, R.E. Moore (Eds.), *Progress in the Chemistry of Organic Products*. Springer, New York. pp: 1-276.
- Jeng M.L. 2019. Biofluorescence in Terrestrial Animals, with Emphasis on Fireflies: A Review and Field Observation. *Intech Open*. Pp: 1-25. doi: <http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.86029>.
- Johnson J.C., Bennett J.P., Biro M.S., Duque-Velasquez C.J., Rodriguez M.C., Bessen A.R., Rocke E.T. 2011. Degradation of the Disease-Associated Prion Protein by a Serine Protease from Lichens. *PLoS ONE* 6(5): e19836. doi:10.1371/journal.pone.0019836.
- Karakoti N., Bajpai R., Upreti D.K., Mishra G.K., Srivastava A., Nayaka S. 2014. Effect of metal content on chlorophyll fluorescence and chlorophyll degradation in lichen *Pyxine coccoides* (Sw.) Nyl.: a case study from Uttar Pradesh, India. *Environmental Earth Sciences*, 71: 2177–2183.
- Kauppi M. 1980. Fluorescence microscopy and microfluorometry for the examination of pollution damage in lichens. *Annales Botanici Fennici*, 17(2): 163-173.
- Kauppi M., Versegny-Patay K. 1990. Determination of the distribution of lichen substances in the thallus by fluorescence microscopy. *Annales Botanici Fennici*, 27(2): 189-202.
- Kenar N., Ketenöğlü O. 2009. Güneş Kaynaklı Ultraviyole Radyasyonunun Karasal Ekosistemler Üzerine Etkileri. *S Ü Fen Fak. Fen Derg.* 33: 67-77. (In Turkish)
- Lawrey D.J. 1986. Biological Role of Lichen Substances. *The Bryologist*, 89(2): 111-122.
- Li C., Liu S., Zhang W., Chen K., Zhang P. 2019. Transcriptional profiling and physiological analysis reveal the critical roles of ROS-scavenging system in the Antarctic moss *Pohlia nutans* under Ultraviolet-B radiation. *Plant Physiology and Biochemistry*, 134: 1-10.
- Lucking R., Dal-Forno M., Moncada B., Chaves J.L., Lawrey J.D. 2014. The Enchanted Jungle. *Fungi*, 7: 2-3.
- Mackerness S.A.H. 2000. Plant responses to ultraviolet-B (UV-B: 280–320 nm) stress: What are the key regulators? *Plant Growth Regulation*, 32: 27-39.
- Mafole T.C., Chiang C., Solhaug K.A., Beckett R.P. 2017. Melanisation in the old forest lichen *Lobaria pulmonaria* reduces the efficiency of photosynthesis. *Fungal Ecology*, 29: 103-110.
- Mafole C.T., Solhaug A.K., Minibayeva V.F., Beckett P.R. 2019. Occurrence And Possible Roles Of Melanic Pigments In Lichenized Ascomycetes. *Fungal Biology Reviews*, 33: 159-165.
- Manojlovic T.N., Vasiljevic J.P., Maskovic Z.P., Juskovic M., Bogdanovic-Dusanovic G. 2012. Chemical Composition, Antioxidant, and Antimicrobial Activities of Lichen *Umbilicaria cylindrica* (L.) Delise (Umbilicariaceae). *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 1-8. doi:10.1155/2012/452431.
- Molnar K., Farkas E. 2010. Current results on biological activities of lichen secondary metabolites: a review. *Zeitschrift für Naturforschung*, 65c: 157-173.
- Müller K. 2001. Pharmaceutically relevant metabolites from lichens. *Appl Microbiol Biotechnol*, 56: 9-16.

- Nash III TH. 2008. Lichen Biology. 2nd ed., Cambridge University Press, Cambridge. 486 p.
- Nguyen, K.H., Chollet-Krugler M., Gouault N., Tomasi S. 2013. UV-protectant metabolites from lichens and their symbiotic partners. *The Royal Society of Chemistry*, 30: 1490-1508.
- Nybakken L., Solhaug K.A., Bilger W., Gauslaa Y. 2004. The lichens *Xanthoria elegans* and *Cetraria islandica* maintain a high protection against UV-B radiation in Arctic habitats. *Oecologia*, 140: 211-216.
- Özyiğitoğlu G., Açıkgöz B., Sesal C. 2016. Lichen secondary metabolites synthesis pathways and biological activities. *Acta Biologica Turcica*, 29(4): 150-163. (In Turkish)
- Paukov A., Teptina A., Morozova M., Kruglova E., Favero-Longo S.E., Bishop C., Rajakaruna N. 2019. The Effects of Edaphic and Climatic Factors on Secondary Lichen Chemistry: A Case Study Using Saxicolous Lichens. *Diversity*, 11(94): 1-18. doi:10.3390/d11060094.
- Phinney N.H., Gauslaa Y., Solhaug K.A. 2018. Why chartreuse the pigment vulpinic acid screens blue light in the lichen *Letharia vulpina*. *Planta*, 249(3): 709-718.
- Rancan F., Rosan S., Boehm K., Fernandez E., Hidalgo E.M. 2002. Protection against UVB irradiation by natural filters extracted from lichens. *Journal of Photochemistry and Photobiology*, 68: 133-139.
- Riley P.A. 1997. Molecules in focus: Melanin. *Int J Biochem Cell Biol.*, 29: 1235-1239.
- Romagni J.G., Dayan F.E. 2002. Structural diversity of lichen metabolites and their potential use. In: R.J. Upadhyay (Ed.), *Advances in Microbial Toxin Research and Its Biotechnological Exploitation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp: 151-169.
- Ronen R., Galun M. 1984. Pigment Extraction from Lichens with Dimethyl Sulfoxide (DMSO) And Estimation of Chlorophyll Degradation. *Environmental and Experimental Botany*, 24(3): 239-245.
- Shukla V., Joshi G.P., Rawat M.S.M. 2010. Lichens as a potential natural source of bioactive compounds: a review. *Springer, Phytochemistry Reviews*, 9: 303-314.
- Singh J., Singh R.P. 2014. Adverse Effects of UV-B Radiation on Plants Growing at Schirmacher Oasis, East Antarctica. *Toxicol. Int.*, 21: 101-106.
- Singh J., Dubey K.A., Singh P.R. 2011. Antarctic Terrestrial Ecosystem and Role of Pigments in Enhanced UV-B Radiations. *Rev. Environ. Sci. Biotechnol.*, 10: 63-77.
- Solhaug K.A., Gauslaa Y., Nybakken L., Bilger W. 2003. UV-induction of sun-screening pigments in lichens. *New Phytologist*, 158: 91-100. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00708.x.
- Stocker-Wörgötter E. 2008. Metabolic diversity of lichen-forming ascomycetous fungi: culturing, polyketide and shikimate metabolite production, and PKS genes. *Nat. Prod. Rep.*, 25: 188-200. doi: 10.1039/B606983P.
- Uddin M. 2019. Environmental Factors on Secondary Metabolism of Medicinal Plants. *Acta Scientific Pharmaceutical Sciences*, 3(8): 34-46.
- Ünal D., Uyanıkgil Y. 2009. UV-B induces cell death in the lichen *Physcia semipinnata* (J.F. Gmel). *Turk J Biol*, 35: 137-144. (In Turkish)
- Vaczi P., Gauslaa Y., Solhaug K.A. 2018. Efficient fungal UV-screening provides a remarkably high UV-B tolerance of photosystem II in lichen photobionts. *Plant physiology and biochemistry*, 132: 89-94.
- Váczi P., Gauslaa Y., Solhaug K.A. 2019. Reprint of Efficient fungal UV-screening provides a remarkably high UV-B tolerance of photosystem II in lichen photobionts. *Plant physiology and biochemistry*, 134: 123-128.
- Wiedmann N.D., Sadowsky A., Convey P., Ott S. 2019. Physiological life history strategies of photobionts of lichen species from Antarctic and moderate European habitats in response to stressful conditions. *Polar Biology*, (42): 395-405. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2430-2>.
- Yamamoto Y., Miura Y., Higuchi M., Kinoshita Y. 1993. Using Lichen Tissue Cultures in Modern Biology. *The Bryologist*, 96(3): 384-393.
- Yoshimura I. 1994. Lichen substances in cultured lichens. *J. Hattori Bot. Lab.*, 76: 249-261.
- Zhang H. 2006. p53 plays a central role in UVA and UVB induced cell damage and apoptosis in melanoma cells. *Cancer Lett.*, 244: 229-238.