



## Derleme (Review)

Cilt 2- Sayı 3: 92-105 / Temmuz 2019

(Volume 2- Issue 3: 92-105 / July 2019)

# TOHUMDA DORMANSİ VE ÇİMLENME

Mehtap BOYRAZ<sup>1\*</sup>, Hasan KORKMAZ<sup>2</sup>, Alper DURMAZ<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji Ana Bilim Dalı, 55200, Samsun, Türkiye

<sup>2</sup>Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, 55200, Samsun, Türkiye

**Gönderi:** 15 Şubat 2019; **Kabul:** 11 Mart 2019; **Yayınlanma:** 01 Temmuz 2019

**(Received:** February 15, 2019; **Accepted:** March 11, 2019; **Published:** July 01, 2019)

### Özet

Embriyonik radikülün tohum kabuğundan çıkmasıyla sağlanan çimlenme, dormansi sayesinde yılın en uygun döneminde gerçekleştirilir. Böylece yeni nesil genç bireylerin uygun olmayan mevsimsel şartlarda ortaya çıkması önlenerek, türün varlığını sürdürmesi ve popülasyonun yeni habitatlarına yerleşmesi de sağlanır. Tohumların yeni biyomlarına yayılma süreçlerinde ortaya çıkan anatomik, morfolojik ve fizyolojik adaptasyonlar, aynı zamanda farklı dormansi çeşitlerinin de oluşmasını sağlamıştır. Buna göre tohumlu bitkilerde görülen tüm dormansi çeşitlerini, kendi içinde seviye ve tiplerine ayrılacak şekilde beş ana sınıf altında tanımlamak mümkündür. Bunlar: Fiziksel dormansi (PY), Morfolojik dormansi (MD), Morfofizyolojik dormansi (MPD), Fizyolojik dormansi (PD) ve Kombinasyonel dormansi (PY + PD) dir.

**Anahtar kelimeler:** Tohum, Dormansi, Çimlenme


### Dormancy and Germination on Seeds


**Abstract:** Germination occur the emergence of the embryonic radicle from the seed testa and this is carried out in the most suitable period of the year thanks to dormancy. Thus, it is ensured that the new generation of young individuals cannot emerge in unsuitable seasonal conditions and that the species continues to exist and that the population can settle in the new habitats. The anatomical, morphological and physiological adaptations that occur in the distribution processes of the seeds to the new biomes have also resulted in the formation of dormancy kinds. Accordingly, it is possible to define all types of dormancy in seed plants under five main classes in such a way that they are divided into levels and types. These include: Physical dormancy (PY), Morphological dormancy (MD), Morphophysiological dormancy (MPD), Physiological dormancy (PD) and Combinational dormancy (PY + PD).


**Keywords:** Seed, Dormancy, Germination

\*Corresponding author: Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, 55200, Atakum, Samsun, Türkiye

E mail: mboyraz55@yahoo.com (M. BOYRAZ)

Mehtap BOYRAZ  <https://orcid.org/0000-0001-7951-9101>

Hasan KORKMAZ  <https://orcid.org/0000-0002-0011-1590>

Alper DURMAZ  <https://orcid.org/0000-0001-6927-3283>

**Cite as:** Boyraz M, Korkmaz H, Durmaz A. 2019. Dormancy and germination on seeds. BSJ Eng Sci, 2(3): 92-105.

## 1. Giriş

Olumsuz çevresel faktörlerin, canlı yaşamı için ekstrem boyutlara ulaştığı dönemlerde, hayatta kalmayı başarabilecek adaptasyonlar geliştirmek, türün neslinin devamı bakımından kritik önemdedir. Sözcüğüme göre değişen aşırı soğuk ya da sıcak veya kurak dönemlerde gelecek nesilleri oluşturacak birey, yapı ve organların canlılıklarını sürdürebilmeleri de bu adaptasyonlara bağlıdır. Farklı canlı gruplarında değişik yöntemlerle gerçekleştirilen, ekstrem çevresel faktörlerden kaçma, bir çok hayvan türünde göç, kış uykusu gibi davranışlarla sağlanırken, bitkilerde canlılık fonksiyonlarının minimum düzeye indirildiği "dormansi" davranışıyla sağlanır. Dormansi, canlılar dünyasındaki tüm yaşam formlarında meydana gelen ve gelişmenin durdurulduğu doğal bir durumdur (Willis ve ark., 2014). Metabolizmanın minimum düzeyde olduğu bu dönem, bitkinin diğer birçok metabolik aktivitelerinin (büyüme, üreme, vs.) durdurulduğu bir uyku (dinlenme = inaktif olma) durumudur. Tohumlu bitkilerin sporlarında görülen dormansi davranışı, tohumlu bitkilerin birçok organlarında ve farklı biçimlerde (tomurcuk dormansisi, yumru dormansisi, soğan dormansisi, tohum dormansisi) görülse de, temel amaç ve metabolik durum hemen hemen aynıdır: Türün veya bireyin varlığını ekstrem şartlarda da devam ettirebilmek için, metabolizmayı minimum düzeyde tutmak ve böylece gelişme-çimlenme zamanını kontrol etmek.

Bitkilerin generatif üreme aracı olan tohumlar, farklı çevresel faktörlere sahip yeni biyomlarına yerleşebilmek için, genetik mutasyonlara ve adaptasyonlara zorlanmaktadır. Tohumdaki özellikle fizyolojik, anatomik ve morfolojik adaptasyonlar, tohumun dormansi çeşidinin de belirlenmesinde etkili oldukları için önemlidirler. Nitekim, özellikle evlasyonel süreçlerde, tohumdaki embriyo/endosperm oranının gittikçe artması, dormansi çeşidinin de değişimini sağlamıştır (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006).

Biz bu makalemizde, bitkilerin generatif üremesini sağlayan tohumlarında, olumsuz faktörlerden kaçmak için kullanılan tohum dormansi davranışını, çeşitlerini ve çimlenmenin nasıl gerçekleştirildiğini açıklamaya çalışacağız.

## 2. Dormansi ve Çimlenme Arasındaki İlişki

Tohumda dormansi ve çimlenme, bitkinin yaşam döngüsünde birbiriyle doğrudan ilişkili ve adeta antagonistik gelişen olaylardır. Nitekim dormansinin sürdürülmesi yüksek ABA/GA oranına bağlıyken, dormansinin kırılması GA biyosentezinin artışı ve ABA bozulmasının sonucunda düşük ABA/GA, etilen ve brassinosteroid asit oranına bağlıdır (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006). Bu nedenle dormansiyi, tüm çevresel faktörler uygun olduğunda bile, dışarıdan herhangi bir müdahale olmadan tohumun uyku durumu olarak tanımlarken, çimlenmeyi dormansisinin değişik

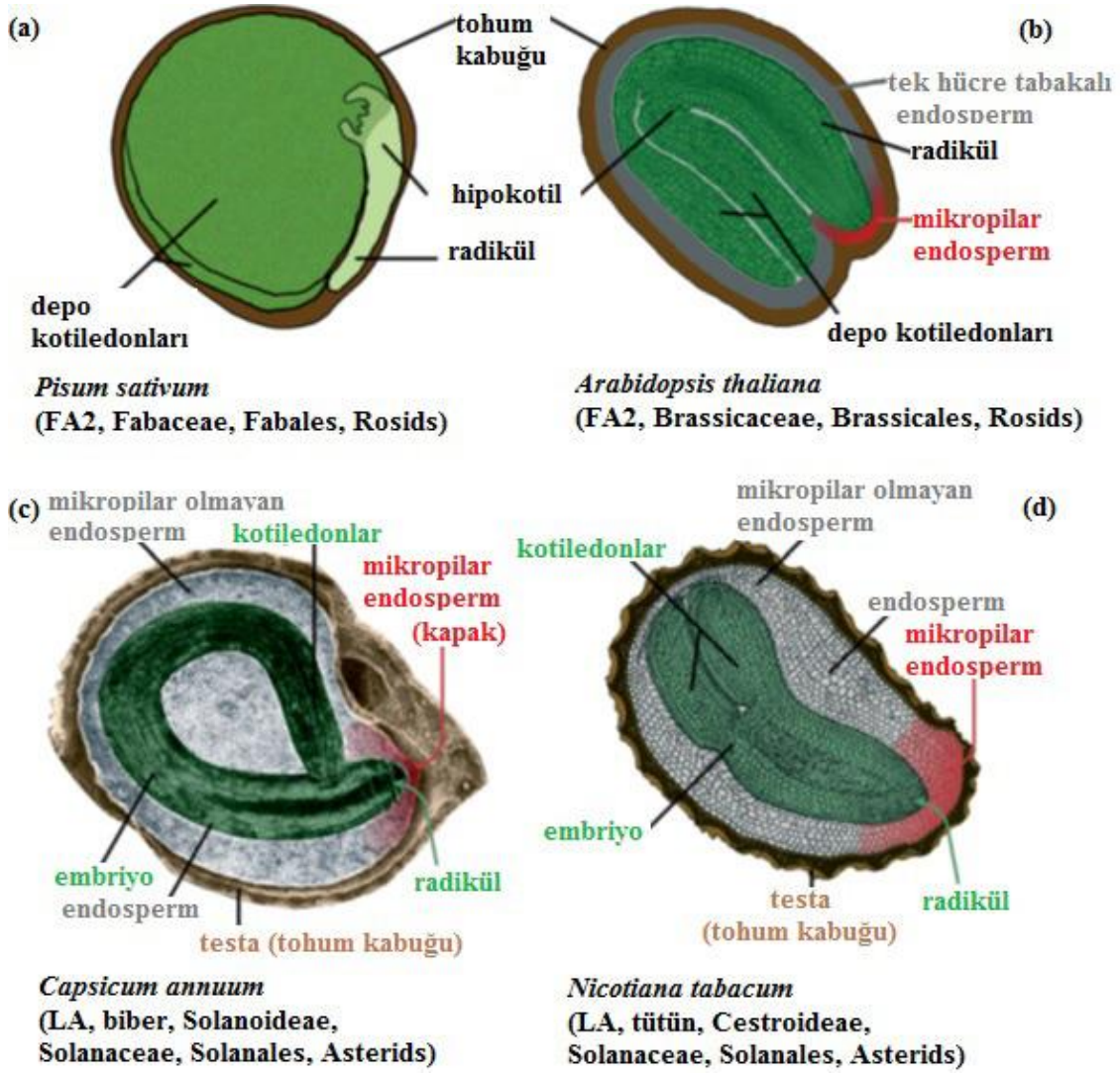
yöntemlerle kırılmasıyla, tohumda metabolik aktivitenin başlamasına bağlı embriyonun gelişerek, radikülün tohum kabuğundan çıkması olarak tanımlamak mümkündür. Dormansi, tohumun çimlenme zamanını kontrol eden ve genetik temeli olan bir blokaj mekanizması olarak işlev gördüğünden, tohumun uygun olmayan dönemlerde çimlenmesini önleyerek, türün hayatta kalmasını ve devamlılığını sağlayan bir işlev de görür.

Bitkilerin yaşam döngüsündeki önemli özelliklerden biri olan tohum dormansisi, türün kolonizasyon ve kuruluş başarısının kritik bir belirleyicisi olduğu gibi, dormansinin derecesi ve çeşidi, tohumun çimlenme zamanını da düzenleyerek popülasyonların doğal seçilimi üzerinde güçlü bir etki oluşturur. Dormansi nedeniyle çimlenmenin ertelenmesi, tohuma yeni lokasyonundaki uygun dönemde çimlenmesini sağlayarak, farklı mevsimsel özelliklere sahip yeni bir popülasyonun kolonizasyonunu sağlayabilir (Willis ve ark., 2014). Dormansi, tohum olgunlaşması sırasında kurulan ve çevresel faktörler uygun oluncaya kadar çimlenme üzerinde kontrol uygulayan bir mekanizmadır (Finch-Savage ve Footitt, 2017). Bu nedenle dormansi, tohumlu bitkilerinin üreme başarısına büyük olasılıkla ciddi faydalar getirebilecek bir özelliktir (Baroux ve Grossniklaus, 2019). Buna göre tohumdaki dormansi ve çimlenme süreçleri, birbiriyle çok yakın hatta biri diğerinin devamı olarak gelişen eko-fizyolojik bir olaylar dizisidir.

## 3. Dormansinin Kökeni ve Çeşitlenmesi

Tohum dormansinin kökeni ve çeşitlenme süreçleri ile, bitkilerde farklı embriyo ve tohum tiplerinin oluşması süreçlerinin dinamikleri arasında yakın ilişki vardır (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006). Çünkü tohumlu bitkiler yeni biyomlara yayılma süreçlerinde, farklı ekolojik parametrelere sahip habitatlara tutunabilmek için, tohumlarının morfolojik, anatomik ve fizyolojik birçok özellikleriyle de uyum sağlamak zorundadırlar. Nitekim, sitoplazmik genomlarda ve sitonükleer etkileşimlerde intraspesifik varyasyonun, *Arabidopsis*'de çimlenmeyi etkilediği ve nükleer ve sitoplazmik genomların doğal varyantları arasında ko-adaptasyonu bozan yeni sitonükleer kombinasyonları kullandığı rapor edilmiştir (Boussardon ve ark., 2019; Loddo ve ark., 2019). Bunun sonucunda embriyo, endosperm, tohum kabuğu, vs. nin yapısında meydana gelen farklılaşmalar (Şekil 1), tohumun dormansi özelliklerini de doğrudan etkiler.

Şekil 1'de görüldüğü gibi embriyo (2n) iki tabaka tarafından kuşatılmıştır. Bunlar: endosperm (3n, canlı hücreler) ve testa (2n, ölü hücreler) dir.



**Şekil 1.** Olgun bir Angiosperm tohumunun önemli kısımlarındaki yapısal farklılaşmalar (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006).

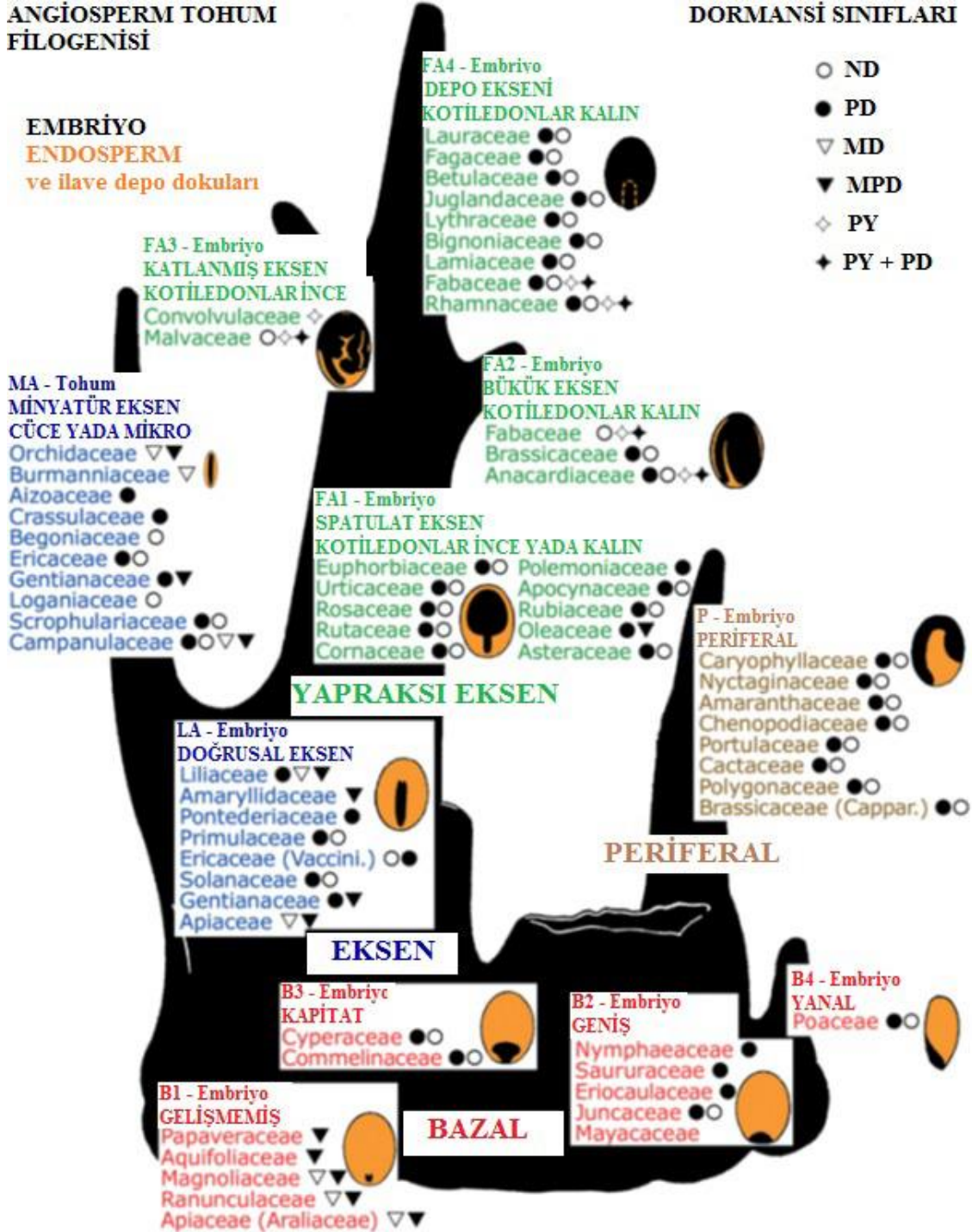
Birçok türde endosperm içeriği, tohum gelişimi sırasında kotiledonlara aktararak depolanır, a: *Pisum sativum*'un olgun tohumları endospermsizdir (depo besinler kotiledonlarda stoklanmıştır), b: *Arabidopsis thaliana* tek hücre tabakalı bir endosperme sahip ve embriyonun depo kotiledonları karakteristiktir, c ve d: Mikropilar endosperm birkaç hücre tabakalıdır ve Solanaceae tohumlarının çimlenmesinde bir sınırlama oluşturur (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006).

Tohum dormansisi, bitkinin en savunmasız yaşam evrelerinden birinde, ekolojik çevre ile arasındaki etkileşimi düzenleyerek, çimlenmesini sağladığı için kritik öneme sahiptir. Bu etkileşim, çeşitli hassasiyet derecelerinde ve farklı fizyolojik, morfolojik ve anatomik mekanizmalarla gerçekleşir (Linkies ve ark., 2010). Tohum dormansisinin anatomik ve fizyolojik çeşitliliği, karmaşık bir evrimsel geçmişi işaret eder. Bu durum bir takım araştırmacıların dormansi çeşitlerini sınıflandırarak kategorik hale getirmesini gerektirmiştir (Nikolaeva, 1999; Baskin ve Baskin, 2003). Dormansinin sınıflar halinde çeşitlenmesi, tohumun dağılması sırasındaki embriyonun gelişim durumuna (tipine), tohumun fiziksel

özelliklerine ve tohumların çevresel uyarılara karşı fizyolojik tepkilerine göre değişir (Willis ve ark., 2014). Angiosperm tohumlarındaki en belirgin morfolojik farklılaşma, embriyo/tohum boyutlarındaki oran olduğu için, özellikle tohumların sınıflandırılmasında kullanılabilir temel bir tohum özelliği olarak ele alınmıştır. Çünkü genel olarak tohumun gelişimi sırasında endospermdeki besinlerin, depo kotiledonlarına aktarılmasıyla embriyonun pozisyonu değişir. Bu nedenle farklı bitki gruplarındaki embriyo/tohum oranları arasındaki bu farklılaşmaların, tohum dormansisinin çeşitlenmesi üzerindeki etkileri analiz edilmiştir (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006). Nitekim Martin (1946), tohumları iç morfolojisine göre yani, farklı "embriyo/endosperm" oranlarına sahip tohum tiplerini tanımlamış ve onları tohum evrimsel eğilimlerine göre filogenetik olarak sınıflandırmıştır (Şekil 2; Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006). Çünkü tohumları iç morfolojik, özellikle de embriyo şekli ve endosperm ile bağlantılı embriyo büyüklüğüne dayalı sınıflandırmak, bitkilerin filogenetik ilişkisini belirleme bakımından da uygundur (Forbis ve ark., 2002).

Tohum filogenetik sınıflandırma sisteminde de görüleceği gibi (Şekil 2), tohumların farklı ortamlara cevap olarak geliştirdikleri morfolojik ve fizyolojik özelliklerindeki değişimler ile dormansi tiplerinde de büyük bir çeşitlilik meydana gelmiştir (Vleeshouwers ve ark., 1995; Li ve Foley, 1997; Baskin ve Baskin, 2004; Donohue, 2005). Diğer taraftan Martin (1946), 1827 bitki türünü embriyonun şekli, büyüklüğü ve pozisyonu ile endosperm ve diğer ilave depo dokuları bakımından gruplandırarak,

bazal embriyo (B; B1-B4), linear eksen (LA), periferik embriyo (P), minyatür eksen (MA), ve yapraklı eksen (FA; FA1-FA4) tohum tiplerini önermiştir. Buna göre bazal embriyoya sahip (B; B1, B2, B3 ve B4) tohum tipleri, bol endospermli ve küçük embriyoludur (embriyo siyah) ve ilkel Angiospermiler arasındaki en yaygın tohum tipidir.



Şekil 2. Angiosperm tohumlarındaki embriyo ve endosperm iç morfolojik yapısına göre düzenlenmiş tohum filogenetik soy ağacı ve familya bazında dormansi sınıfları (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006).

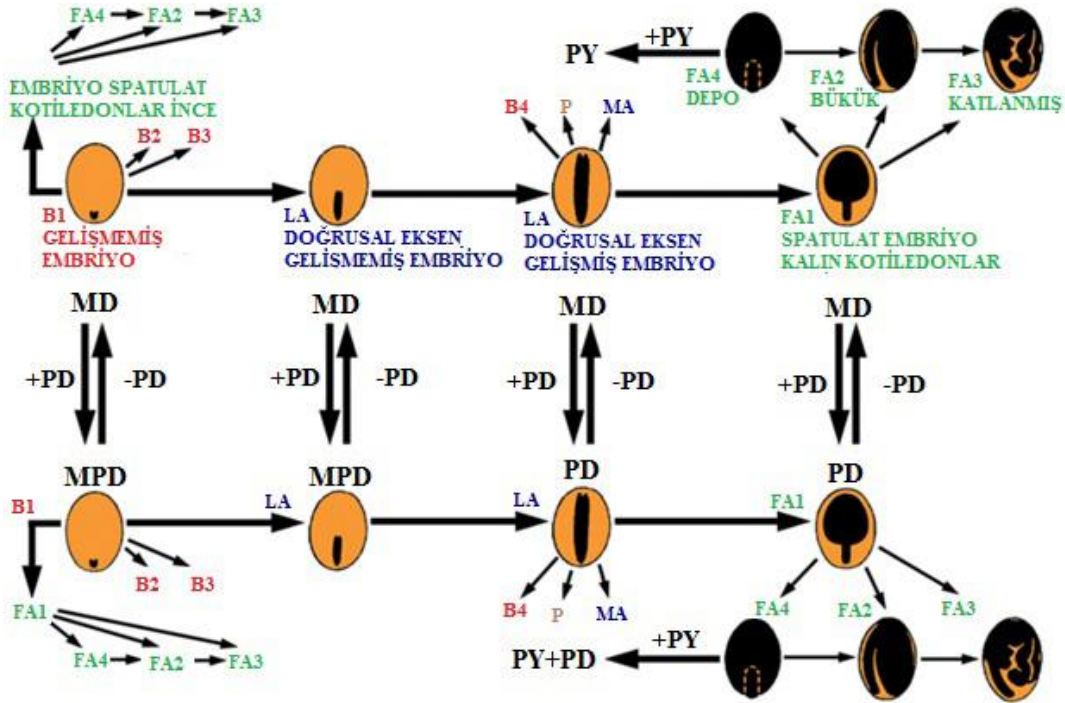
Daha gelişmiş endospermik LA (linear eksen) tip tohumlarda, embriyo doğrusal bir eksene sahiptir ve endosperm orta-yüksek bolluكتadır. LA tip tohumlar daha çok Asterid'lerde örneğin endospermik Solanaceae tohumlarında görülür. Bunlardan gelişmiş FA tip (yapraksı eksen) tohumlarda embriyo yapraksı (foliate) eksene sahiptir ve tohumların endospermi ya çok az ya da hiç yoktur, çünkü besinler önemli oranda kotiledonlarda stoklanmıştır. FA1, FA2, FA3 ve FA4 alt tipleri vardır. FA tip tohumlar Rosidler'de örneğin, olgun tohumlarında endospermi hemen hemen bulunmayan Brassicaceae türlerinde görülür. MA (minyatür aksil=eksen) tohum tipinde, tohum mikro düzeyde küçük olup (cüce; 0.3-2.0 mm ve mikro  $\leq 0.2$  mm) linear eksene sahip embriyoları gelişmemiştir (rudimentar veya underdeveloped) ve endospermileri de yoktur. P (periferal) tohum tipinde, genellikle uzun olan embriyo; kotiledonlar tarafında bükülmüş olup, kısmen testa ile bitişik ve tohumun  $\frac{3}{4}$  ünü kaplayacak derecede endospermi kuşatmıştır (Şekil 2) (Martin 1946; Baskin ve Baskin, 2005; Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006).

Forbis ve ark. (2002) ise farklı tohum tipleri için embriyo/tohum oranlarını hesaplamışlar ve filogenetik bakımdan, E:S oranı düşükten, daha yüksek E:S oranlarına doğru değiştiğini belirlemişlerdir. Yani ilkel bitkilerde E:S oranı düşük iken, gelişmiş bitkilere doğru E:S oranı artmaktadır.

Embriyo şekillerinin dormansi üzerindeki fonksiyonları hakkındaki kanıtlar eksik olmakla birlikte Forbis ve ark. (2002)'nin bulguları, embriyo boyutlarındaki oransal

değişmeler ile tohum dormansi evolüsyonu arasında bir ilişki olduğunu desteklemektedir (Şekil 3). İlkel Gymnospermlerin tohumlarında da küçük bir embriyonun bulunması, artan E:S oranı kuralının Gymnospermler için de geçerli olduğunu gösterir (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006).

Angiospermler ve Gymnospermlerin filogenetik süreçlerindeki embriyo boyutunun endosperm veya tohuma göre nisbi artışı, dormansinin evolüsyonu bakımından oldukça fonksiyonel bir öneme sahiptir (Baskin ve Baskin, 1998, 2004; Forbis ve ark., 2002; Nikolaeva, 1999). Örneğin, bazal (B) tip tohumlarda (bazı türler için özelleşmiş tipik dormansiler hariç) morfolojik ve morfofizyolojik dormansi bulunur (Şekil 2). Morfolojik dormansi tüm tohumlu bitkilerde dormansi tipi bakımından en ilkel dormansi sınıfını oluşturur. Çünkü gelişmemiş (underdeveloped) embriyoya sahip olan tohumlar, çimlenme için uzun bir zamana ihtiyaç duydukları için, çimlenme bakımından ilkel bir strateji olarak kabul edilir. MD ve MPD sadece ilkel Angiospermler için değil, aynı zamanda Zamiaceae, Ginkgoaceae, Podocarpaceae ve Taxaceae gibi ilkel Gymnospermler için de böyledir. MD ye sahip tohumların, daha iri embriyoya sahip türlere evolüsyonu sonucunda, dormant olmayan tohumlar oluşmuştur. Bunun yanında MD ye sahip tohumların, fizyolojik boyutu da olan dormansi özelliklerinin oluşması, MPD'li tohumların ortaya çıkmasını sağlamıştır. Bu durum embriyo boyutunun artması sayesinde, PD'ye sahip tohumların gelişmesini sağlar (Şekil 3) (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006).



Şekil 3. Angiospermlerde tohum tipi ve dormansi sınıfına göre tohum evolüsyonunun genel yönü (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006).

Şekil 3'ten de görüleceği gibi küçük embriyolu ve bol endospermli tohumlar ilkel olup (B1 tohum tipi) genel

evolüsyonel trend ok yönünde endospermin azaldığı veya tamamen kalktığı ve embriyonun tohumun büyük kısmını

kapladığı yöne doğru gelişir (LA den FA tohum tipine doğru). Her bir tohum tipindeki (B1, LA ve FA1) fizyolojik dormansinin bulunup bulunmaması dormansi sınıfındaki değişikliği işaret eder. Benzer değişimler diğer tohum tiplerinde de olabilmektedir. Bazı özel türlerde fiziksel dormansi (PY), FA4-tip tohumda nondormansi (ND) veya fizyolojik dormansi (PD) yan dal olarak görülmektedir (Şekil 3). Bu tip değişimler diğer tohum tiplerinde de görülebilir (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006).

Willis ve ark. (2014)'e göre ilkel tohumlardaki dormansinin morfofizyolojik olması gerektiği düşüncesi, ilkel dönemlerde tohumdaki çevresel etkilere cevapların, fizyolojik olarak düzenlendiği düşüncesinden kaynaklanmaktadır. Buna göre tohumlu bitkilerdeki dormansinin, fizyolojik çevresel faktörlere göre düzenlenmesinin ilk tohumlar kadar eski olabileceği düşüncesi, atasal dormansi durumunun MPD olduğunu göstermektedir. Dağılma dönemindeki tohumlardaki olgun embriyoların büyüklüğünün artmasına bağlı olarak PD ve MD ayrılırken, evrimsel değişkenlik ile homoplasideki (kökeni aynı fonksiyonu farklı yapılar) artış da üst üste gelmiştir. Buna göre özellikle fizyolojik dormansi (PD), başta nondormansi (ND) olmak üzere diğer dormansi sınıflarının art arda geliştiği bir "evrimsel merkez" işlev görmüştür (Baskin ve Baskin, 1998; Forbis ve ark., 2002; Willis ve ark., 2014). Fiziksel dormansi (PY) ise, spesifik seçici faktörlere adapte olabildiği ve sadece birkaç bitki grubuyla sınırlı olduğu için, bitki gruplarının yüksek tükenme riskleri ile bağlantılı görünmektedir. ND, tohumlu bitkiler arasında yaygın olmasına rağmen, evrimsel olarak geliştirilmiş geçici bir durum gibi görünüyor. PD'nin evrimi, artan türleşme oranları ile de ilişkilidir (Willis ve ark., 2014).

Sonuç olarak, temelde dormansinin fizyolojik mekanizmalarla düzenlenmiş olması nedeniyle, çevresel faktörlere bağlı yönlendirmeler, tohumlu bitkilerde dormansinin temel evrim modellerini düzenlemiş görünmektedir. Yani, bitkilerde olumsuz çevresel faktörlere fizyolojik bakımdan uyum sağlayabilecek genetik bir temel vardır. Bu genetik temelli yetenek, tohumun da çevresel olumsuzluklara karşı uyum sağlaması için kullanılarak, yani bir takım fizyolojik mekanizmalar geliştirilerek (tohumda ABA birikimi gibi) embriyonun fizyolojik dormant hale getirilmesi sağlanmıştır. İlkel dönemdeki embriyo tam gelişmemiş olduğu için MPD, atasal dormansi olarak karşımıza çıkar (Willis ve ark., 2014).

Dormansinin moleküler temelleri hakkındaki bilgilerimiz eksik olmakla birlikte, tohumlu bitkilerde dormansi ve çimlenmeyi kontrol eden moleküler mekanizmaların en azından bir kısmını açıklayan kanıtlar mevcuttur (Willis ve ark., 2014). Nitekim iki ana bitki hormonu olan ABA ve GA, tüm tohumlu bitkilerde ortaktır ve dormansinin düzenlenmesinde merkezi bir rol oynamaktadırlar. Son zamanlarda yapılan araştırmalara göre, Angiospermler arasında dormansiyi ABA ile etkileşim yoluyla düzenleyen DOG1 ve MFT gibi genlerin homolog olduğu görülmektedir

(Ashikawa ve ark., 2010, 2013; Graeber ve ark., 2010, 2012). Ayrıca, fitokromlar ve FLC gibi, tohumlu bitkilerde homolog olan ve çevresel olarak duyarlı birkaç genin de çimlenmeyi etkilediği bulunmuştur (Mathews ve Sharrock, 1997; Casal ve Sanchez, 1998; Mathews, 2006; Chiang ve ark., 2013). Bu ve benzeri bulgular, dormansideki çevresel tepkileri fizyolojik olarak kontrol eden moleküler mekanizmaların kökeninin, tohumlu bitkiler tarihinde ortak ve derin olabileceği hipotezini desteklemektedir (Willis ve ark., 2016).

Dormansinin tamamen ortadan kalktığı ND hali, neredeyse diğer tüm dormansi durumlarından köken alabilen, ancak PD'den evrimleşmesi daha muhtemel olan filogenik bir uçtur. Evolüsyonun bağımsız olarak tekrarlandığı görüşüne göre ND durumu, çevresel şartlara uyum bakımından önemli ve tercih edilebilir olabileceğini göstermektedir. ND'nin ortaya çıkması (yani dormansinin kaybı), uzun süreli riskten korunmak ve istikrarlı ortamlara uyum sağlama bakımından, evriminin bir uç noktası olduğu tartışılmıştır (Ellner, 1985; Venable, 1989). ND hızlı çimlenmeyi teşvik ederek büyüme süresini uzatır ve reproduktif üremeyi hızlandırarak rekabet avantajını artırır. ND ayrıca çimlenme kısıtlamaları olmadığı için yeni ortamlara kolonizasyon sırasında da tercih edilebilir.

Dormansiyi yöneten genetik varyasyonların, türler içerisinde doğal olarak gerçekleştiği (Kochankova ve Mandak, 2009; Bentsink ve ark., 2010; Fernandez-Pascual ve ark., 2013) ve bu nedenle dormansi durumunun araştırılması için, genetik çeşitlilik gösteren türlere odaklanmak, dormansinin altında yatan genetik temelin yanı sıra, kaybını veya kazanımını destekleyen seçici etkenleri araştırmak için umut verici bir yol olacaktır. ND'nin evrimsel değişkenliğini daha iyi anlamak için, bu alternatif hipotezlerin daha ince ölçekli filogenetik analizlerle olduğu kadar saha ve genetik çalışmalarla da test edilmesi gerekir (Willis ve ark., 2014).

#### 4. Tohum Dormansi Sınıfları

Dormansi, çimlenmeyi sınırlandıran çevresel faktörlerin (sıcaklık, ışık, nem, vs.) etkili olduğu, absisik asit ve giberellin gibi bitkisel hormonların aracılık ettiği, genetik bir yapı tarafından yönetilen doğal bir tohum özelliğidir. Dormant olmayan tohumların çok geniş alanlardaki varyantları (genotipleri) ise, geniş bir ekolojik aralıkta çimlenme kapasitesine sahiptirler (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006). Baskin ve Baskin (2004) tarafından yapılmış tanımlamaya göre ise; dormant bir tohum, çimlenmeye elverişli normal fiziki çevresel faktörlerin bir kombinasyonu altında (sıcaklık, ışık / karanlık, vb.) olsa bile, herhangi bir uyaran dış müdahale olmaksızın çimlenemez. Bu durumda dormant tohumlar, ancak özgün dış uyaran etkisiyle dormansisi kırıldıktan sonra çimlenebilirler.

Tohum bilimciler tarafından, tohumlarda farklı ekolojik adaptasyonlara bağlı kazanılmış anatomik ve fizyolojik farklılaşmalar sonucu ortaya çıkan, farklı dormansi davranışlarının kategorizasyonu üzerine yapılmış

çalışmalara göre, tohumlu bitkileri nondormant, primer dormant ve sekonder dormant olmak üzere üç ana kategori halinde gruplandırmak mümkündür. Dormant olmayan bir tohum, genetik olarak herhangi bir dormansi özelliğine sahip olmayıp, uygun çevresel faktörler kombinasyonu oluştuğunda, herhangi bir dış müdahale gereksizdir (saf suda bile) çimlenme kapasitesine sahiptir. Elbette, dormant olmayan bir takson veya genotipin tohumları bile (belki de çiçeklenme dönemindeki ana çevre ve pozisyona bağlı olmak kaydıyla), çevre faktörlerinin belirli bir kombinasyonu (sıcaklık, ışık / karanlık, vb.) mevcut olmadıkça çimlenemez (Baskin ve Baskin, 2004). Bu çevresel faktörlerden bazılarının yetersiz olması halinde nondormant tohumun çimlenememesi haline ise "durgun haldedir (=quiescence)" demek doğru olur (Baskin ve Baskin, 2003).

Primer dormanside olgunlaşan tohumun çimlenmesi, ana bitki üzerindeyken, genetik olarak bloke edilmiş haldedir ve dağıldıktan sonra, uygun bir dış etken (soğuk/sıcak şoku, fiziksel/kimyasal uyaran, vs.) uygulanmadan çimlenme gerçekleşmez. Örneğin; olgun ve suya geçirgen dormant tohumlar ana bitki üzerindeki olgunlaşma süreçlerinde, ABA'nın katılımı ile tetiklenen primer dormansiye sahip olurlar (Hilhorst, 1995; Kucera ve ark., 2005).

Sekonder dormansi ise primer dormant tohumun, çimlenme başlangıcı evresindeyken, uygun olmayan çevresel faktörlerle karşılaştığında, çimlenme süreçlerini durdurarak, tekrar dormant hale geçmesidir. Böylece daha yavaş dormansi kaybeden tohumlar, değişen ortam

sıcaklıkları nedeniyle, çimlenme penceresini kapatarak, uygunsuz bir zamanda, geç çimlenmeyi önlemek için ikincil bir dormansi indüklenebilir (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006). Ayrıca aktif transkripsiyon bakımından primer ve sekonder dormansiler arasında güçlü benzerlikler olmasına karşın, protein sentez kapasitesi bakımından farklılıklar vardır (Cadman ve ark., 2006). Tohum dağılımından sonra, birincil dormansinin tersine ikincil dormansi, derin olmayan fizyolojik dormansi ile indüklenebilir yani, tohum sekonder dormansiye girebilir. Çoğunlukla tohum bankalarındaki tohumların yıllık dormansi döngüleri böyledir (Baskin ve Baskin, 1998, 2004; Hilhorst, 1998, Fenner ve Thompson, 2005). Yani doğal çevre şartlarına cevap olarak oluşturulmuş birincil dormansi kırılrsa bile, eğer dormansiyi tamamen sona erdirmek ve çimlenmeyi indüklemek için yeterli şartlar yoksa (örneğin, ışık ve/veya nitrat), tohumda ikincil dormansi kısa bir süre sonra başlatılacaktır. Sekonder dormansi de kaybedilebilir fakat çimlenme için şartlar uygun düzeye gelmedikçe, (örneğin toprağın sürülmesi) tekrar tekrar dormansi ortaya çıkar (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006). (URL 1). Kategorik primer dormansi hali Baskin ve Baskin (2003) tarafından tohumun, embriyonun ve çimlenmenin bir takım özelliklerine göre dormansi sınıfları, seviyeleri, seviyeler de tipler halinde hiyerarşik olarak gruplandırılmış ve herhangi bir tohumun dahil olduğu primer dormansi sınıfının belirlenebilmesi için de dikotom bir tayin anahtarı düzenlemiştir (Tablo 1).

**Tablo 1.** Tohumlarda dormansiyi belirleyen dikotom tayin anahtarı (Baskin ve Baskin, 2003)

1.	Tohum / meyve kabuğu suya geçirimsiz, embriyo tam gelişmiştir.	2
2.	Çimlenme, tohum ya da meyve kabuğu kazandıktan sonra (scarified) yaklaşık iki hafta içinde gerçekleşir (genellikle çok daha az sürede).	Fiziksel Dormansi
2.	Çimlenme, tohum ya da meyve kabuğu kazandıktan sonra birkaç saat içinde, su emilimini yapmasına rağmen, yaklaşık 2 hafta içinde (genellikle biraz daha uzun bir süre içinde) bile gerçekleşmez.	Fiziksel ve Fizyolojik Dormansinin Kombinasyonu
1.	Tohum/meyve kabuğu suya geçirimlidir; embriyo ya tam gelişmiş ya da az gelişmiş.	3
3.	Embriyo farklılaşmamış veya farklılaşmışsa da, az gelişmiş (küçük).	4
4.	Embriyo farklılaşmamış	Morfofizyolojik veya Morfolojik Dormansinin Özel Tipi
4.	Embriyo farklılaşmış ancak az gelişmiş (küçük)	5
5.	Olgunlaşmış tohumlardaki embriyolar birkaç gün ile 1-2 hafta arasında büyür (uzar) ve tohumlar yaklaşık 30 gün içinde çimlenir.	Morfolojik Dormansi
5.	Olgunlaşmış tohumlardaki embriyolar birkaç hafta içinde bile büyümeye başlamaz ve tohumlar 30 gün içinde çimlenmezler.	Morfofizyolojik Dormansi
3.	Embriyo farklılaşmış ve tamamen gelişmiştir (uzamış)	6
6.	Tohumlar yaklaşık 30 gün içinde çimlenmezler	Fizyolojik Dormansi
6.	Tohumlar yaklaşık 30 gün içinde çimlenir	Non-Dormant

#### 4.1. Fiziksel Dormansi (PY)

Fiziksel dormansi, su alınmasını kontrol eden tohum veya meyve kabuğundaki palizat hücrelerinin suya geçirgen olmayan tabakalarından kaynaklanır. Fiziksel dormansiye

sahip tohumlarda; mekanik kazıma (scapel ile çizmek), konsantre sülfirik asitle skarifikasyon, kaynar suya daldırma veya yüksek sıcaklıklarda (35/20°C ve 40/25°C) inkübe etmek, etanol, kuru sıcaklık uygulaması gibi

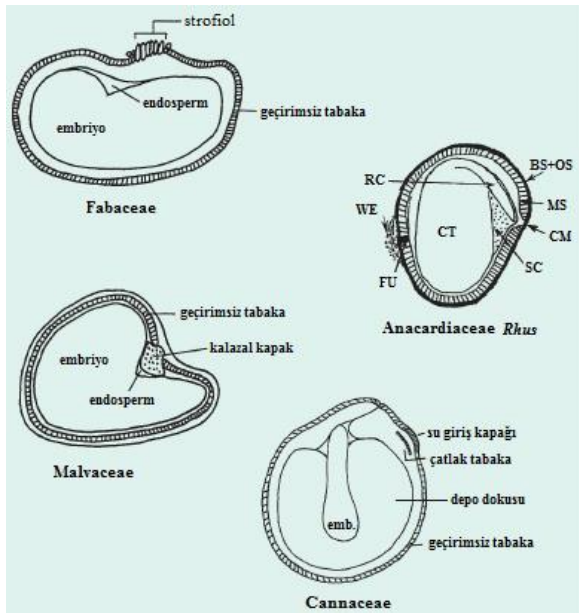
yöntemler farklı taksonlarda dormansiyi kırabilir (Tablo 2).

**Tablo 2.** *Senna marilandica* ve *S. obtusifolia* tohumlarında dormansiyi kırmada çeşitli uygulamaların etkinlik dereceleri (Baskin ve Baskin, 2003)

Uygulama	<i>S. marilandica</i>	<i>S. obtusifolia</i>
Asitle aşındırma	++++	+++++
Kaynatma	+	+++++
Yakma	0 veya -	0 veya -
Kuru sıcaklık	0	++
Kuru depolama	0	0 veya -
Etanol	++	+++++
Dondurma ve çözündürme	0	0
Yüksek sıcaklıkta inkübasyon	0	++++
Mekanik kazıma	++++	+++++
Sıcaklık değişimleri	0 veya -	0 veya -
Islatma ve kurutma	0	0

- = negatif etki, 0 = etki yok, + = hafif etkili, +++++ = çok etkili

Doğal ve yapay (mekanik aşınma hariç) şartlar altında PY kırılmış tohumlarda, tipik olarak tohum veya meyve kabuğunda özel bir anatomik yapıya sahip bir açıklığın (su boşluğu) olduğu varsayılmaktadır (Şekil 4) ve su bu açıklık üzerinden embriyoya taşınır (Baskin ve Baskin, 2003). Böylece suyun taşınması tohumun dormansiden çıkıp, metabolik aktivasyonu hızlandırarak, çimlenme için gerekli tepkimeler zincirinin başlamasını sağlar.



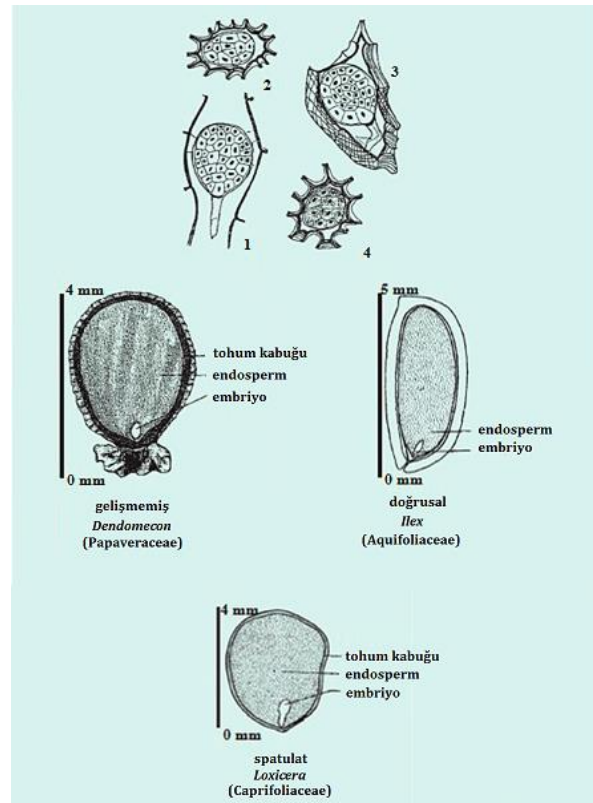
**Şekil 4.** Çimlenme birimlerinin anatomisi (*Rhus* sp. de tohum ve endokarp; Cannaceae Fabaceae ve Malvaceae de sadece tohum). *Rhus* sp. nin endokarpındaki karpelar mikropil (CM) su alım boşluğu işlevi görürken, Cannaceae de su giriş kapağı, Fabaceae de strofiol ve Malvaceae de de kalazal boşluk aynı işlevi görür. *Rhus* sp. Tohumu için; BS: brakisklereid, CM: karpelar mikropil, CT: kotiledon, FU: funikulus, MS: makrosklereid, OS: osteosklereid, RC: radikül, SC: tohum kabuğu, WE: beyaz sızıntı. BS, MS ve OS

*Rhus* sp. endokarpındaki suya geçirimsiz tabakalardır (Baskin ve Baskin, 2003).

Mekanik veya kimyasal skarifikasyon, derin olmayan fizyolojik dormansideki tohumlarda da çimlenmeyi teşvik eder. Tohumların PY'de olup olmadığını belirlemek için, mekanik olarak kazınmış ve kazınmamış (kontrol) tohumlarda su alımı karşılaştırılmalıdır. Herhangi bir yöntemle kazınmış tohumlar su emerken, kazınmamış tohumların sadece küçük bir yüzdesi su emer. Genellikle, tohumların çoğu PY'ye sahip bir türün tohum grubunda, geçirimsizlik bariyeri nedeniyle gelişmeyi başaramayan az sayıda tohum vardır (Baskin ve Baskin, 2003).

#### 4.2. Morfolojik Dormansi (MD)

MD'li tohumlarda, embriyo ya küçük (az gelişmiş=underdeveloped) ve farklılaşmamıştır veya küçük (az gelişmiş) ve farklılaşmış yani kotiledon (lar) ve radikül ayırt edilebilir (Şekil 5). Gelişmemiş ve farklılaşmamış embriyoların tohumlarının çimlendirilmesi uzmanlaşmış bir çalışma alanıdır (Baskin ve Baskin, 1998).



**Şekil 5.** Orchidaceae nin farklılaşmamış embriyoları 1. *Dactylorhiza*; 2, 3. *Ophrys*; 4. *Anacamptis*. Üç Dikotiledon familyasındaki gelişmemiş fakat farklılaşmış embriyolar. (Baskin ve Baskin, 2003).

MD, boyut bakımından gelişmemiş (underdeveloped) fakat farklılaşmış (örneğin kotiledonlar ve hipokotil-radikül belirgin) embriyolara sahip tohumlarda belirgindir. Bu embriyolar fizyolojik olarak dormant değildirler ve kendi başına çimlenmek için dormansiyi kırma ön-muamelesine ihtiyaç duymazlar. Ancak büyümek ve filizlenmek için zamana ihtiyaç duyarlar (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006). Burada dormansi dönemi, "embriyo büyümesinin tamamlanması" için gereken zamandır ve bundan sonra radikül ortaya çıkar. Bir



tohumun MD olduğunu belirlemek için çimlenme süresi (cut-off time) yaklaşık 30 gündür. Bu nedenle, çimlenmesi 30 günden daha uzun süren tohumların, MPD olduğu düşünülür (Baskin ve Baskin 2003).

#### 4.3. Morfofizyolojik Dormansi (MPD)

Morfofizyolojik dormansiye sahip tohumlar, yetersiz gelişim gösteren bir embriyo ile dormansinin fizyolojik bir bileşenine sahiptir. Bu nedenle, çimlenmek için dormansi kırma ön muamelesine ihtiyaç duyarlar (Baskin ve Baskin,

2004). Tohumlar, bazı durumlarda GA uygulamasıyla eş değer, sıcak ve / veya soğuk stratifikasyon kombinasyonu gibi, bir dormansi kırma işlemi gerektirir (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006). MPD olan tohumlarda, embriyo büyümesi (radikül ortaya çıkışı), MD'li tohumlardan çok daha uzun bir süre gerektirir. Tohum dormansisinin kırılması ve çimlenmesi protokolüne göre, bilinen sekiz farklı seviyede MPD vardır (Tablo 3; Baskin ve Baskin, 2004).

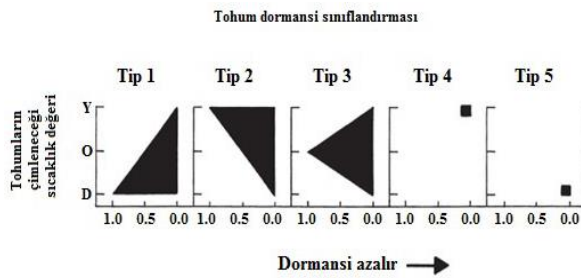
**Tablo 3.** Morfofizyolojik dormansinin (MPD) seviyelerine göre, dormansiyi kırmak için gerekli sıcaklık ve sıcaklık katlaması (Baskin ve Baskin, 2003)

MPD tipi	Sıcaklık ihtiyacı		
	Dormansinin kırılması	Embriyo gelişmesinin	GA <sub>3</sub> in dormansiyi kırması
Derin olmayan basit	ılık veya soğuk	ılık	evet
Orta basit	ılık + soğuk	ılık	evet
Derin basit	ılık + soğuk	ılık	evet / hayır
Derin basit epikotil	ılık + soğuk	ılık	evet / hayır
Derin basit çift	soğuk + ılık + soğuk	ılık	?
Derin olmayan kompleks	soğuk	soğuk	evet
Orta kompleks	soğuk	soğuk	evet
Derin kompleks	soğuk	soğuk	hayır

#### 4.4. Fizyolojik dormansi (PD)

Tohumlarda en yaygın görülen dormansi sınıfıdır ve Gymnospermlerin ve tüm büyük Angiosperm klad'larının tohumlarında bulunur. Ilıman tohum bankalarında ve doğada en çok görülen dormansi sınıfıdır. PD aynı zamanda *Arabidopsis thaliana*, *Helianthus annuus*, *Lactuca sativa*, *Lycopersicon esculentum*, *Nicotiana sp.*, *Avena fatua* ve çeşitli tahıllar da dahil olmak üzere, çoğu model tohum türünün laboratuvarında en fazla bulunan dormansi halidir. PD, kendi içinde üç seviyeye ayrılır: derin, orta ve derin olmayan fizyolojik dormansi (Tablo 4).

Ayrıca, dormansi kırılması sırasındaki sıcaklığa, fizyolojik tepkilerin değişme şekillerine dayanarak, derin olmayan PD'lerin beş tipinin olduğu da bildirilmiştir (Şekil 6) (Baskin ve Baskin, 2004).



**Şekil 6.** Tohumlarda derin olmayan dormansi tipleri (Baskin ve Baskin, 2003).

#### 4.5. Kombinasyonel Dormansi (PY + PD)

PY+PD li tohumlarda, tohum (veya meyve) kabuğu suya geçirimsizdir ve embriyo ise fizyolojik dormansi halindedir. Fizyolojik bileşen ise bilinen tüm örneklerde derin olmayan seviyede görülmüştür (Baskin ve Baskin, 1998). Tek yıllık kış bitkilerinin bazı taksonlarının (*Geranium*, *Trifolium*) olgunlaşmış tohumlarının bir kısmının embriyoları, şartlı dormansiye sahiptir ve tohum kabuğunun su geçirimsiz olmasına rağmen, tohum olgunlaşmasından birkaç hafta sonra kuru depolamada veya tarlada dormansiden çıkarlar. *Cercis* ve *Ceanothus* gibi cinslerdeki embriyolar, daha derin bir şekilde dormantirler, fakat yine de derin değildirler ve bu nedenle tohumlar çimlenmeden önce, birkaç hafta soğuk katlama (stratification) gerektirir, yani çimlenmeden önce PY kırılır ve sonra tohumlar su emer (Baskin ve Baskin, 1998). Tohum dormansisi üzerine yapılmış birçok tanımlama ve terimler arasındaki farklı kullanımlar ekolojist ve fizyolojistler arasında karmaşaya neden olur. Baskin ve Baskin (2003) kendi sınıflandırma sistemine göre dormansi çeşitlerini, seviyelerini ve sınıflarını düzenlemiştir. Bu hiyerarşik sistem 'tam tohum ekolojistlerinin' (whole-seed ecologists), çimlenmenin dormansi tarafından kontrolünü yansıtır ve gelecekteki çalışmalarda da geniş bir kullanım alanına sahiptir.

**Tablo 4.** Derin, orta ve derin olmayan fizyolojik dormant tohumların özellikleri (Baskin ve Baskin, 2003)

Derin	Çıkarılan embriyo anormal fide üretir GA çimlenmeyi teşvik etmez Tohumlar çimlenmek için yaklaşık 3-4 ay soğuk katlamaya ihtiyaç duyar
Orta	Çıkarılan embriyo normal fide üretir GA bazı türlerde çimlenmeyi teşvik eder (ancak hepsinde değil) Tohumlarda dormansiyi kırmak için 2-3 aylık soğuk katlama gerekir Kuru depolama soğuk katlama süresini kısaltabilir
Derin olmayan	Çıkarılan embriyo normal fide üretir GA çimlenmeyi teşvik eder Türlere bağlı olarak soğuk (yaklaşık 0 - 10 °C) veya ılık ( $\geq 15$ °C) katlama, dormansiyi kırar Tohumlar kuru depolamadan sonra olgunlaşabilir Kazıma çimlenmeyi teşvik edebilir

MD, MPD, PY, PY+PD ve derin PD hakkında moleküler düzeyde oldukça az bilgi vardır. Buna karşın derin olmayan PD'nin mekanizması hakkında son dönemlerde yapılmış fizyolojik ve moleküler çalışmalar oldukça fazladır. Bu çalışmalara göre, dormansiyi belirleyen asıl moleküler mekanizmayı embriyo ve coat (coat=testa+tegmen) elemanları belirler (Hilhorst, 1995; Bewley, 1997a; Kucera ve ark., 2005). Bu yüzden "embriyo" ve "coat dormansi (coat=testa+tegmen)" iki mekanizma arasında farklılıklardan dolayı farklı anlamlarda kullanılır. Baskin ve Baskin (2004) 'whole seed' sınıflandırma sisteminde, 'embriyo' ve 'coat dormansisi' kavramlarını, sınıflandırma sisteminin en azından bir kısmı için kullanılmamasını önerirler. Çünkü "embriyo dormansi" ve "coat dormansi" (coat=testa+tegmen), PD'nin bir elemanı olup, onlar arasındaki interaksiyonlar PD'nin derecesini belirler.

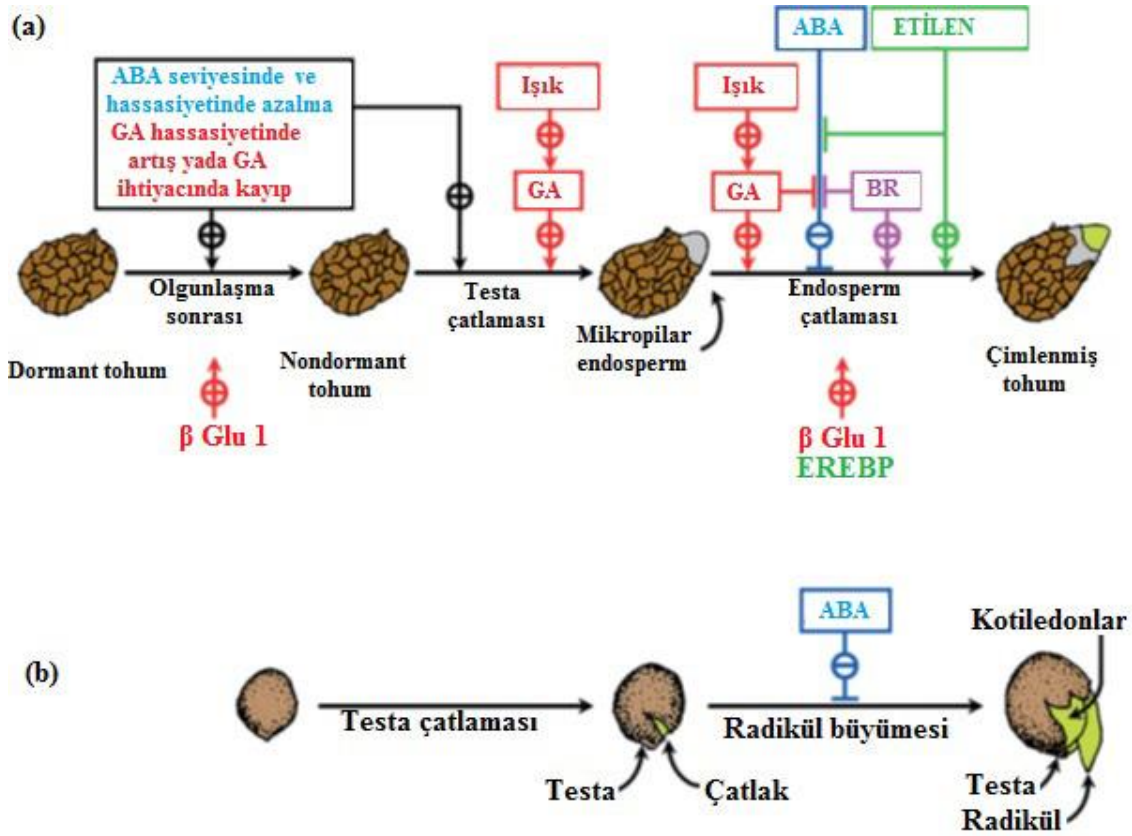
Embriyo dormansisi embriyonun büyümesi ve gelişmesinin durdurulmasıyla karakterizedir ve bu yüzden embriyo gelişmez. Coat dormansisi ise embriyoyu kaplayan tüm tabakalar tarafından, çimlenmenin bloke edilmesiyle karakterizedir. Örneğin nondormant bir embriyo, coat dormant bir durumda ise üstündeki tabakaları kaldırıldığında embriyo büyüyüp gelişecektir. Coat burada embriyoyu kaplayan herhangi bir tabaka anlamında ve geniş bir çerçevede kullanılmıştır. Örneğin testa, endosperm veya perikarp (meyvenin etli kısmı) coat kavramı içerisinde değerlendirilebilir. Bu arada 'testa dormansi' ve 'endosperm dormansi' kavramları da bu özel yapılarla ilgili olarak da kullanılabilir. Sözelimi gelişmiş bir testa ve endosperm mekanik dayanıklılığı yüzünden dormant kalan bir tohum, embriyonun büyüme potansiyelinden daha büyük bir dirence sahip demektir. Böylece *A. tahaliana* ve Solanaceae türlerinde olduğu gibi, tohum model sistemindeki derin olmayan PD oluşma nedeni olarak ortaya çıkar (Hilhorst, 1995; Bewley, 1997b; Koornneef ve ark., 2002; Leubner-Metzger, 2003). Bu durumda Baskin (2004) yapmış olduğu hiyerarşik dormansi sınıflandırması, embriyo dormansisi ve coat dormansisi ya da testa dormansi, endosperm dormansi gibi kavramları dikkate almadığı için, bir tohumunun hangi tip dormansiye girdiğini belirlerken, Baskin ve Baskin (2004) in yapmış olduğu sınıflandırmada tam olarak yeri

bulunamaz veya tanımlanamayabilir. (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006).

## 5. Tohumda Dormansinin Kırılması ve Çimlenme

Dormant tohumlar çimlenme için bütün fiziksel faktörlerin uygun bir kombinasyonu altında olsa bile, çimlenme kapasitesine sahip olmadıkları için, ancak nondormant hale geldikten sonra çimlenebilirler (Baskin ve Baskin, 2003). Dormansi davranışı farklı çevrelere adapte olmuş türlerde, farklı özellikler gösterir ve ancak, dormansinin kırılmasıyla tohumda çimlenme başlayabilir. Örneğin *Nicotiana* sp. ve *Brassica napus* tohumlarında farklı yapısal ve adaptasyonel özellikleri nedeniyle dormansinin kırılması ve çimlenmenin düzenlenmesi süreçleri farklı gelişir (Şekil 7).

Şematizasyonda da görüleceği gibi (a) *Nicotiana* sp. tohumunun çimlenmesi testa çatlamasını izleyen endosperm çatlaması olarak iki aşamada gerçekleşir. Önce olgun tohumdaki dormansi, kuru oda şartlarındaki birkaç ay içinde kırılır ve çimlenme hazırlıkları gerçekleşir. Ya da ışık+giberellin etkisine bağlı su alınımıyla da çimlenme başlayabilir. Burada ABA endosperm çatlamasını inhibe ederken, kabuk çatlamasını inhibe etmez. GA, etilen ve brassinosteroids (BRs), ABA'in inhibitör etkisini ortadan kaldırarak endosperm çatlamasını sağlar. I  $\beta$ -1,3-glucanase geni ( $\beta$ Glu I) endosperm çatlamadan hemen önce, mikropilar endospermde transkripsiyonla harekete geçerek, ABA'in etkisini inhibe eder. Bu indüklemeye özellikle radikül çıkışının olduğu mikropilar endospermde gerçekleşir. Işık, GA ve etilen endosperm çatlamasını teşvik ederken; ABA, düşük turgor ve karanlık,  $\beta$ Glu I ekspresyonunu inhibe eder. (EREBP =ethylene-responsive element binding protein: etilene duyarlı element bağlayıcı proteinin transkripsiyon faktörü olarak işlev görür) (b) *Brassica napus* tohumunun çimlenmesi tek aşamada gerçekleşir. Türün olgun tohumları endospermsiz olduğu için testa çatlamasını takiben radikül uzaması ile çimlenme tamamlanır. Burada ABA, testa çatlamasını inhibe etmez, fakat radikül büyümesini inhibe eder (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006).



**Şekil 7.** *Nicotiana* (a) ve *Brassica napus* (b) da dormansinin kırılması ve çimlenmenin düzenlenmesi (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006).

Tanımı gereği çimlenme, dormansisi kırılmış kuru tohum tarafından su alımıyla başlayan ve embriyonik eksenin uzaması sonucu radikülün tohum kabuğu dışına çıkmasıyla sona eren olayları içerir (Bewley, 1997a; Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006). Çimlenmede su kuru tohum tarafından 3 aşamada (fazda) alınır ve bunu embriyo büyümesi izler (Şekil 8). Başlangıç fazında (Faz 1) suyun alınması (imbibition) hızlıdır. Plato fazında ise (Faz 2) su alınmasında artış veya azalma olmaksızın aynı düzeyde devam eder. Faz 3 su alımının daha da arttığı bir dönem olup, embriyo eksenini uzar ve çimlenmenin tamamlanması için embriyoyu saran tabakalar (coat ve testa) tamamen kırılırlar ve radikül çıkışı gerçekleşir (Finch-Savage ve Leubner-Metzger, 2006). Çimlenmenin tamamlanması için embriyoda hücre büyümesi gereklidir ve genellikle tohum kabuğunun çatlayarak radikül çıkışının sağlanmasının yeterli olduğu kabul edilir (görülebilir çimlenme) (Bewley, 1997a; Kucera ve ark., 2005).

Su alımıyla birlikte, tohumun olgunlaşma sürecinde oluşturulan ve tohumda metabolik aktivitenin yeniden başlatılması için gerekli olan yapı ve enzimler de yeniden aktive olurlar (Bewley, 1997a) (Şekil 8).

Örneğin; tohum dokularında ATP üretecek mitokondriler, su alımından sonra birkaç saat içinde, nişasta depolanan tohumlarda önceden mevcut olan organellerin onarılması, yağ depolanan tohumlarda ise yeni mitokondrilerin

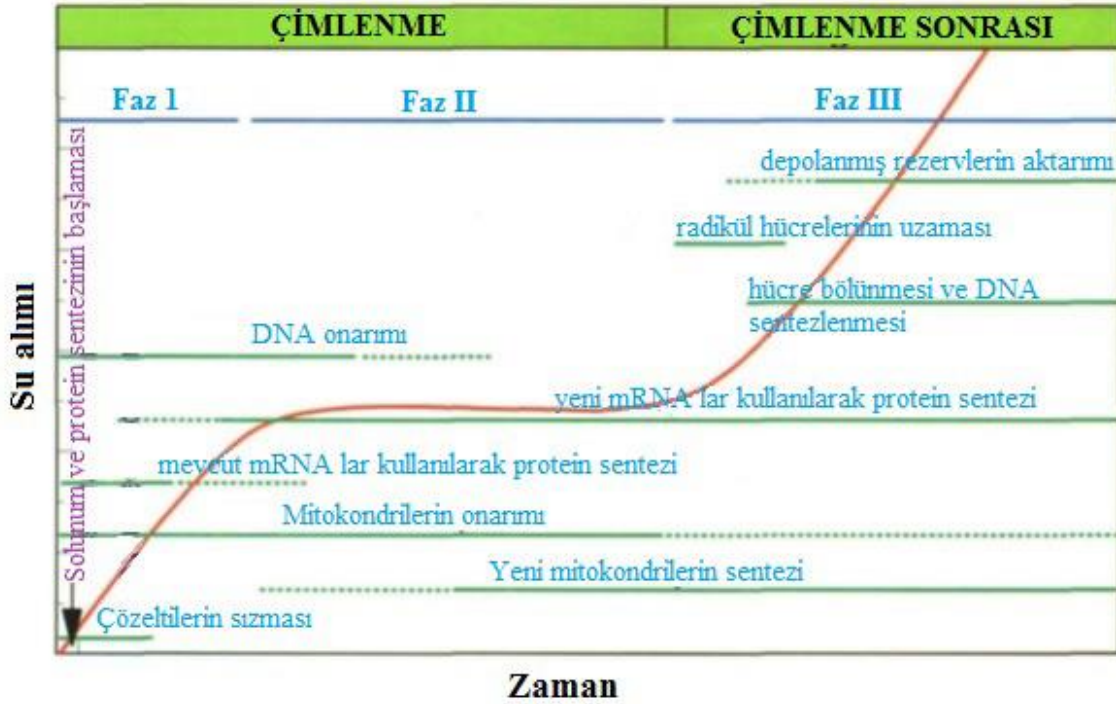
üretimiyle birlikte (Morohashi ve Bewley, 1980; Morohashi, 1986), gerekli Krebs çemberi enzimlerini ve terminal oksidazları üretirler (Ehrenshaft ve Brambl, 1990; Attucci ve ark., 1991).

Bunun yanında, su alınmasıyla birlikte protein sentezinin yeniden başlaması için gerekli tüm bileşenler embriyo hücrelerinde mevcut olup, başlangıçta protein sentezi mevcut ribozomlar üzerinden sağlanırken, yeni ribozomlar ve ilk polizom kompleksi saatler içinde üretilir ve kullanılır (Dommes ve Van de Walle, 1990). Ayrıca kuru embriyoda önceden oluşturulmuş ve bazıları önceki gelişim süreçleriyle ilişkili mesajları içeren mRNA'lar da, çimlenmenin erken safhalarında geçici olarak kullanılabilirler (Comai ve Harada, 1990; Lane, 1991). Çimlenme ilerledikçe diğer hücre metabolizması için gerekli olan "büyüme ve onarım" reaksiyonları proteinlerini kodlayan yeni mRNA'lar da kopyalanır (Bewley ve Marcus, 1990). Sadece çimlenmeye özel bir protein indikatörü bulunmamış olması nedeniyle, çimlenme süreçlerinde belirlenmiş olan mRNA'ların çoğunun, depolanan ana rezervlerin (endosperm) mobilizasyonu ve dönüşümü ile ilişkili enzimleri şifrelediği düşünülmektedir. Bu mRNA'lar çimlenmenin yanında, fide büyümesi sırasında önemli olan postgerminatif olaylarla da doğrudan ilişkilidirler (Bewley, 1997a) (Şekil 8).

Tohumun su alımından sonra radikül hücrelerdeki DNA sentezi ise iki ayrı tarzda gerçekleşir. Birincisi, su

alımından hemen sonra ve muhtemelen, mitokondriyal DNA'nın sentezinin yanı sıra olgunlaşma, kuruma ve rehidrasyon süreçlerinde hasar görmüş DNA'nın onarımı

ile, ikincisi ise postgerminatif hücre bölünmesi ile ilişkili DNA sentezidir (Zlatnova ve ark., 1987; Osborne ve Boubriak, 1994).



**Şekil 8.** Tohumda çimlenme ve sonrasında (postgerminatif) embriyo büyümesi dönemindeki metabolik süreçler (Gelişmelerin süresi türlere ve çimlenme şartlarına bağlı olarak birkaç saat ile birkaç hafta arasında değişir) (Bewley, 1997a).

### 5.1. Radikülün Uzaması

Radikül uzaması, kök kapağı ile hipokotilin tabanı arasında yer alan embriyonik kök eksenli hücrelerinin turgoru ile oluşan bir süreçtir (Cosgrove, 1997). Radikül büyümesinin başlaması için muhtemel üç sebep vardır. Birincisi, çimlenmenin geç dönemlerinde, radikül hücrelerde çözünen maddelerin birikmesinden dolayı (belki de radikül hücrelerin içinde bulunan polimerik rezervlerin hidrolizi sonucu), ozmotik potansiyelinin daha negatif hale gelmesidir ki, ozmotik potansiyeldeki bu düşüş, su alımının artmasına bağlı artan turgor nedeniyle hücre uzamasını artırır (Bewley, 1997a).

İkincisi, radikül hücre duvarlarının uzayabilir özellikle olması nedeniyle, hücrelerinin uzamasına izin vermesidir. Radikül hücre duvarının gevşemesi ise, mikrofibrilleri birbirine bağlayan ksiloglukan moleküllerinin, ksiloglukan endotransglukosilaz (XET) etkisiyle parçalanması ve böylece mikrofibrillerin birbirinden ayrılmasıyla sağlanır. Hücre duvarını gevşeten proteinler için diğer bir alternatif etken, hücre duvarı polimerleri (örneğin matrix polisakkaritleri ve selüloz mikrofibrilleri) arasındaki hidrojen bağlarını bozma yeteneğine sahip olan expansinlerdir. Expansinler, örneğin salatalık hipokotillerinin genişlemesinde güçlü bir şekilde rol oynamaktadır (McQueen-Mason ve Cosgrove, 1995; Cosgrove, 1997).

Üçüncüsü, radikül ucunu çevreleyen tohum dokularının zayıflayarak, ucun uzamasına izin vermesidir. Radikül

büyümesi başlamadan önce hücrenin osmotik basıncında (OB) herhangi bir değişiklik olmaz. Kuşatan yapılar tarafından kısıtlanmadığı takdirde, radikül hücrelerinin turgor potansiyeli (TP), uzamayı sürdürebilmesi için yeterli yeteneğe sahiptir. Birçok çimlenen tohumda testa su alımı sırasında çatlak ve bu dönemde büyümeyi engelleyen sadece radikül hücre duvarlarının sertliğidir (Schopfer ve Plachy, 1985). Bazı tohumlarda ise radikül hücrelerdeki turgor basıncı tek başına hücre duvarını delmek için yetersizdir. Çünkü radikül hücre büyümesi üzerinde çevredeki kuşatan yapılar tarafından ciddi bir kısıtlama vardır. Örneğin marul, tütün ve domates tohumlarında endosperm, kavunda ise perisperm radikül uzamasını kısıtlayıcı bir yapı ve fonksiyona sahiptir. Çimlenmenin tamamlanması için bu dirençli yapıların direncinde bir azalma gereklidir. Çimlenme testleri sırasında yapılan ölçümler, biber tohumlarının endospermde (Watkins ve Cantliffe, 1983) ve kavun tohumlarının perispermde, embriyo kök kapağını örten yapıların mekanik direncinde bir düşüş olduğunu ortaya koymuştur (Welbaum ve ark., 1995). Dirençteki bu düşüşün nedeni muhtemelen, endosperm kendisi tarafından üretilen ve salgılanan hemiselülazlar gibi, hücre duvarı hidrolazlarıdır (Bewley, 1997a).

### Çıkar ilişkisi

Yazarlar bu çalışmada hiçbir çıkar ilişkisi olmadığını beyan etmektedirler.

**Kaynaklar**

- Ashikawa I, Abe F, Nakamura S. 2010. Ectopic expression of wheat and barley DOG1-like genes promotes seed dormancy in *Arabidopsis*. *Plant Sci*, 179: 536-542.
- Ashikawa I, Abe F, Nakamura S. 2013. DOG1-like genes in cereals: investigation of their function by means of ectopic expression in *Arabidopsis*. *Plant Sci*, 208: 1-9.
- Attucci S, Carde J. P, Raymond P, Saint-Ges V, Spiteri A, Pradet A. 1991. Oxidative phosphorylation by mitochondria extracted from dry sunflower seeds. *Plant Physiol*, 95: 390-398.
- Baroux C, Grossniklaus U. 2019. Seeds-An evolutionary innovation underlying reproductive success in flowering plants. In Grossniklaus U. Editor. *Current topics in developmental biology*. 50 Hampshire Street, 5th Floor, Cambridge, MA 02139, United States; 131, 605-642.
- Baskin CC, Baskin JM. 1998. *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego: Academic Press.
- Baskin JM, Baskin CC. 2003. Classification, biogeography, and phylogenetic relationships of seed dormancy., In: Smith RD, Dickie JB, Linnington SH, Pritchard HW, Probert RJ, Editors. *Seed conservation: Turning science into practice*. Kew: Royal Botanic Gardens; p. 517-544.
- Baskin JM, Baskin CC. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Sci Res*, 14: 1-16.
- Baskin JM, Baskin CC. 2005. Underdeveloped embryos in dwarf seeds and implications for assignment to dormancy class. *Seed Sci Res*, 15: 357-360.
- Bentsink L, Hanson J, Hanhart CJ, Blankestijn-de Vries H, Coltrane C, Keizer P, El-Lithy M, Alonso-Blanco C, de Andrés MT, Reymond M et al. 2010. Natural variation for seed dormancy in *Arabidopsis* is regulated by additive genetic and molecular pathways. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 107: 4264-4269.
- Bewley JD. 1997a. Seed germination and dormancy. *Plant cell*, 9: 1055-1066.
- Bewley JD. 1997b. Breaking down the walls—a role for endo- $\beta$ -mannanase in release from seed dormancy?. *Trends Plant Sci*, 2: 464-469.
- Bewley JD, Marcus A. 1990. Gene expression in seed development and germination. In: Chon WE, Moldave K, Editors. *Progress in nucleic acid research and molecular biology*, Vol 38. San Diego: Academic Press, p. 165-193.
- Boussardon C, Martin-Magniette ML, Godin B, Benamar A, Vittrant B, Citerne S, Mary-Huard T, Macherel D, Rajjou L ve Budar F. 2019. Novel cytonuclear combinations modify *Arabidopsis thaliana* seed physiology and vigor. *Front Plant Sci*, 10.32 doi: 10.3389/fpls.2019.00032.
- Casal JJ, Sánchez RA. 1998. Phytochromes and seed germination. *Seed Sci Res*, 8: 317-329.
- Cadman CSC, Toorop PE, Hilhorst HWM, Finch-Savage WE. 2006. Gene expression profiles of *Arabidopsis Cvi* seed during cycling through dormant and non-dormant states indicate a common underlying dormancy control mechanism. *Plant J*, 46: 805-822.
- Chiang GCK, Barua D, Dittmar E, Kramer EM, de Casas RR, Donohue K. 2013. Pleiotropy in the wild: the dormancy gene DOG1 exerts cascading control on life cycles. *Evol*, 67: 883-893.
- Comai L, Harada JJ. 1990. Transcriptional activities in dry seed nuclei indicate the timing of the transition from embryogeny to germination. *Proc Natl Acad Sci USA*, 87: 2671-2674.
- Cosgrove DJ. 1997. Relaxation in a high-stress environment: the molecular bases of extensible cell walls and cell enlargement. *Plant Cell*, 9: 1031-1041.
- Dommes J, Van de Walle C. 1990. Polysome formation and incorporation of new ribosomes into polysomes during germination of the embryonic axis of maize. *Physiol Plant*: 79: 289-296.
- Donohue K. 2005. Seeds and seasons: interpreting germination timing in the field. *Seed Sci Res*, 15: 175-187.
- Ehrenschaft M, Brambl R. 1990. Respiration and mitochondrial biogenesis in germinating embryos of maize. *Plant Physiol*, 93: 295-304.
- Ellner S. 1985. ESS germination strategies in randomly varying environments. II. Reciprocal yield-law models. *Theor Popul Biol*, 28: 80-116.
- Fenner M, Thompson K. 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fernández-Pascual E, Jiménez-Alfaro B, Caujapé-Castells J, Jaén-Molina R, Díaz TE. 2013. A local dormancy cline is related to the seed maturation environment, population genetic composition and climate. *Ann Bot*, 112: 937-945.
- Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol*, 171: 501-523.
- Finch-Savage WE, Footitt S. 2017. Seed dormancy cycling and the regulation of dormancy mechanisms to time germination in variable field environments. *J Exp Bot*, 68: 843-856.
- Forbis TA, Floyd SK, Queiroz AD 2002. The evolution of embryo size in angiosperms and other seed plants: implications for the evolution of seed dormancy. *Evol*, 56: 2112-2125.
- Graeber K, Linkies A, Müller K, Wunchova A, Rott A, Leubner-Metzger G. 2010. Cross-species approaches to seed dormancy and germination: conservation and biodiversity of ABA-regulated mechanisms and the Brassicaceae DOG1 genes. *Plant Mol Biol*, 73: 67-87.
- Graeber KAI, Nakabayashi K, Miatton E, Leubner-Metzger G, Soppe WJ. 2012. Molecular mechanisms of seed dormancy. *Plant Cell Envir*, 35: 1769-1786.
- Hilhorst HW 1995. A critical update on seed dormancy. I. Primary dormancy. *Seed Sci Res*, 5: 61-73.
- Hilhorst HW. 1998. The regulation of secondary dormancy. The membrane hypothesis revisite. *Seed Sci Res*, 8: 77-90.
- Kochánková J, Mandák B. 2009. How do population genetic parameters affect germination of the heterocarpic species *Atriplex tatarica* (Amaranthaceae)? *Ann Bot*, 103: 1303-1313.
- Koornneef M, Bentsink L, Hilhorst H. 2002. Seed dormancy and germination. *Curr Opin Plant Biol*. 5: 33-36.
- Kucera B, Cohn MA, Leubner-Metzger G. 2005. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Sci Res*, 15: 281-307.
- Lane BG. 1991. Cellular desiccation and hydration: developmentally regulated proteins, and the maturation and germination of seed embryos. *The FASEB Journal*, 5: 2893-2901.
- Leubner-Metzger G. 2003. Functions and regulation of  $\beta$ -1, 3-glucanases during seed germination, dormancy release and after-ripening. *Seed Sci Res*, 13: 17-34.
- Li B, Foley ME. 1997. Genetic and molecular control of seed dormancy. *Trends Plant Sci*, 2: 384-389.
- Linkies A, Graeber K, Knight C, Leubner-Metzger G. 2010. The evolution of seeds. *New Phytol*, 186: 817-831.
- Loddo D, Bozic, D, Calha IM, Dorado J, Izquierdo J, Ščepanović M, Baric K, Carlesi S, Leskovsek R, Peterson D, Vasileiadis VP, Veres A, Vrbničanin S, Masin R. 2019. Variability in seedling emergence for European and North American populations of *Abutilon theophrasti*. *Weed Res*, 59: 15-27, doi: 10.1111/wre.12343.
- Martin AC. 1946. The comparative internal morphology of seeds. *Am Midl Nat*, 36: 513-660.
- Mathews S, Sharrock RA. 1997. Phytochrome gene diversity.

- Plant Cell Environ, 20: 666-671.
- Mathews S. 2006. Phytochrome-mediated development in land plants: red light sensing evolves to meet the challenges of changing light environments. *Mol Ecol* 15: 3483-3503.
- McQueen-Mason SJ, Cosgrove DJ. 1995. Expansin mode of action on cell walls (analysis of wall hydrolysis, stress relaxation, and binding). *Plant Physiol*, 107: 87-100.
- Morohashi Y, Bewley JD. 1980. Development of mitochondrial activities in pea cotyledons during and following germination of the axis. *Plant Physiol*, 66: 70-73.
- Morohashi Y. 1986. Patterns of mitochondrial development in reserve tissues of germinated seeds: a survey. *Physiol Plant*, 66: 653-658.
- Nikolaeva MG. 1999. Patterns of seed dormancy and germination as related to plant phylogeny and ecological and geographical conditions of their habitats. *Russ J Plant Physiol*, 46: 369-373.
- Osborne DJ, Boubriak II. 1994. DNA and desiccation tolerance. *Seed Sci Res*, 4: 175-185.
- Schopfer P, Plachy C. 1985. Control of seed germination by abscisic acid: III. Effect on embryo growth potential (minimum turgor pressure) and growth coefficient (cell wall extensibility) in *Brassica napus* L. *Plant Physiol*, 77: 676-686.
- URL 1: <https://t24.com.tr/haber/30-bin-yillik-cicek,197647> (erişim tarihi:15.02.2019).
- Venable DL. 1989. Modeling the evolutionary ecology of seed banks. *Ecol of Soil Seed Banks*, 67: 60-384.
- Vleeshouwers LM, Bouwmeester HJ, Karssen CM. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *J Ecol*, 83: 1031-1037.
- Watkins JT, Cantliffe DJ. 1983. Mechanical resistance of the seed coat and endosperm during germination of *Capsicum annuum* at low temperature. *Plant Physiol*, 72: 146-150.
- Welbaum GE, Muthui W, Wilson JH, Grayson RL, Fell RD. 1995. Weakening of muskmelon perisperm envelope tissue 4. *J Exp Bot*, 46: 391-400.
- Willis CG, Baskin CC, Baskin JM, Auld JR, Venable DL, Cavender-Bares J, NESCent Germination Working Group. 2014. The evolution of seed dormancy: environmental cues, evolutionary hubs, and diversification of the seed plants. *New Phytol*, 203: 300-309.
- Zlatanova JS, Ivanov PV, Stoilov LM, Chimshirova KV, Stanchev BS. 1987. DNA repair precedes replicative synthesis during early germination in maize. *Plant Mol Biol*, 10: 139-144.