

DERLEME/REVIEW

KARNİVOR BİTKİLER Gül Nilhan TUĞ¹

ÖZ

Karnivor bitkiler besin bakımından fakir topraklarda veya sulara yaşayan ve topraktan veya sudan alamadıkları besinleri diğer canlılardan elde eden bitkilerdir. Böcekler, protozoonlar, balık ve böcek larvaları ve küçük rotiferlerden oluşan besinlerini yakalamak için farklı mekanizmalara sahiptirler. Bazı karnivor bitkiler besin elde etmek için avlarını kendileri sindirirken, diğerleri yakalanan avın çürümesini bekler veya sindirim işlemi simbiyotik ilişkide buldukları bakteriler tarafından gerçekleştirilir. Dünya üzerinde 600 civarında karnivor bitki tespit edilmiştir. Bu derlemede karnivor bitkilerle ilgili temel bilgilerin verilmesi amaçlanmıştır.

Anahtar kelimeler: Karnivor bitkiler, *Pinguicula*, *Nepenthes*, *Utricularia*, *Dionaea*, *Drosera*.

CARNIVOROUS PLANTS

ABSTRACT

Plants feeding on other organisms to overcome the nutrient deficiency of soils and waters are called as carnivorous plants. They have different mechanisms to capture their preys which can be insects, protozoa, fish and insect larvas and small rotifera. Some use their own enzymes to digest these preys, others wait for decomposition of the preys or have symbiotic relationship with some bacteria that digest the prey for them. Carnivorous plants depend on insects not only as nutrient supply but also as pollinator. All are angiosperms and most of them reproduce sexually, except for genus *Aldrovanda*. There are 600 carivorous plants on the world. In this review it is aimed to give the basic information about carnivorous plants of the world with focus on Turkey.

Key Words: Carnivorous plants, *Pinguicula*, *Nepenthes*, *Utricularia*, *Dionaea*, *Drosera*.

1. GİRİŞ

Bitkiler genellikle fotosentetik ototroflardır, sadece güneş ışığı, su, CO₂ ve bazı minerallerle kendi besinlerini üretirler. Bitki yapılarının ve fonksiyonlarının çoğu çevresel kaynakların düşük konsantrasyonlarına tepki olarak gelişir. Hayvanların normalde yaptığı gibi diğer canlıları azot, fosfor, aminoasit ve bazı minerallerin kaynağı olarak kullanan bitkiler **karnivor bitkiler** olarak adlandırılmaktadırlar. Yakaladıkları avların çoğunlukla böcek olması nedeniyle **böcekçil bitkiler** olarak da bilinirler. Bu derlemede karnivor bitkilerin genel özellikleri, yaşam alanlarında eksik

olan besinleri elde ediş şekilleri, üremeleri, yaşam alanları, evrimleri ve Türkiye'deki yayılışları hakkında bilgi verilmesi amaçlanmıştır.

Karnivor bitkiler üzerindeki çalışmalar Carl Linnaeus tarafından *Dionaea muscipula*'nın teşhis edilmesi ile başlamıştır. Karnivor bitkiler ile ilgili ilk fizyolojik çalışmalar ise Charles Darwin öncülüğünde başlamıştır. Darwin yaptığı çalışmalarla karnivorluğun besin bakımından fakir topraklara karşı geliştirilmiş bir adaptasyon olduğu fikrini ortaya atmıştır. Darwin'in deneyleri yakalanan avın karnivor bitkiler için azot kaynağı olarak önemini ortaya koymuştur. Bu deneyler

¹ Ankara Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü Tandoğan/Ankara **Faks:** 0312 223 2395
E-posta: tug@science.ankara.edu.tr

20. yüzyılda karnivor bitkilerde av ve besin alımı arasındaki ilişki ile ilgili çalışmaların başlangıcı ve temeli olmuştur. Karnivor bitkilerin güneşli, nemli ve besin bakımından fakir alanlarda yayılış göstermeleri karnivorluğun bitkinin hayatta kalması üzerinde önemli yararları olduğunu ortaya koymaktadır. Bitkiler tarafından karnivorlukla kazanılan yararların topraktaki gerekli besinler azaldığında arttığı düşünülmektedir (Givnish vd. , 1984). Bitkisel karnivorinin bedelinin düşük fotosentez ve yüksek solunum hızı olduğunu belirten hipotezler bulunmaktadır (Knight, 1992).

Karnivor bitkiler ve diğer bitkiler arasında temelde çok büyük farklar yoktur. Hatta karnivor bitkilerin sahip olduğu bazı özellikler (hayvanların bitkiye çekilmesi, tozlaştırıcı ajanların bir süre bitki içinde tutulması, yakalanması gibi) karnivor olmayan bitkilerde de bulunmaktadır. Bir bitkinin karnivor olarak nitelendirilebilmesi için bazı özellikleri taşıması gerekmektedir. Bu özellikler;

1. avı çekmek ve yakalamak
2. avdan besin elde etmek
3. elde edilen besinleri kendi gelişimi ve yaşamı için kullanmak şeklinde sıralanabilir.

Yakalanan avdan besin elde edilmesi bu özelliği potansiyel düşmanları hareketsiz kılan veya öldüren sadece savunmaya yönelik adaptasyonlardan ayırmaktadır (Adamec, 1997). Avın çekilmesi ve yakalanmasının ayrı bir özellik olarak belirlenmesinin sebebi ise birçok bitkinin yüzeylerinde çürüyen hayvanlardan bazı besinleri absorbe etmeleridir (Givnish vd., 1984). Ancak karnivor olarak tanımlanmış cinsler incelendiğinde bu üç özelliğin birden bir bitkinin karnivor olup olmadığına karar verilirken aranmasının çok da gerekli olmadığı görülmektedir. *Utricularia*, *Pinguicula*, *Aldrovanda* gibi karnivor bitkiler avı çekecek göz alıcı yapılardan mahrumdurlar (Meyers ve Strickler 1979). *Sarraceniaceae*, *Nepenthaceae* ve *Cephalotaccaceae* familyalarındaki ibrikli bitkiler ise avlarını pasif olarak yakalarlar, ancak avlarını yakalamak için belirgin morfolojik özelliklere sahip tuzaklar geliştirmişlerdir (Givnish vd., 1984). Bazı ibrikli bitkiler ise, *Darlingtonia* ve *Heliamphora* gibi, sindirim bezlerinden yoksundurlar ve avlarının parçalanması için bakterilere ve diğer organizmalara bağımlıdır.

Goebel 1893'de karnivorluğun önemini şu şekilde açıklamıştır; "karnivorluk bitkiler için yararlıdır ancak vazgeçilmez değildir".

2. AVIN BİTKİYE ÇEKİLMESİ VE YAKALANMASI

Karnivor bitkiler böcekler ve diğer küçük hayvanlardan oluşan avlarını çekmek için değişik adaptasyonlar geliştirmişlerdir. Tuzağın yapısındaki nektar, renk ve koku avı tuzağa doğru çeker. *Utricularia dichotoma*'nın korollasında ve bazen yaprakları, çiçek sapı ve tuzaklarında bulunan antosiyaninin avı çektiği bilinmektedir (Reut ve Fineran, 2000). *Pinguicula* türlerinin mantar benzeri bir koku ile avlarını çektiğine dair bazı bilgiler bulunsa da kokunun etkisinin tespit

edilmesi mümkün değildir. İbrikli bitkilerde böcekler parlak, çiçek benzeri renkleri ve ayrıca balözü, çürümüş et, mantar kokuları ve şeker bakımından zengin salgılar ile ibrik şeklindeki tuzaklara çekilmektedir (Raven ve Johnson, 1989). *Pinguicula* türlerinde yaprak yüzeyindeki bezler içinde avın yakalandığı yapışkan mukopolisakkarit üretilir (Heslop-Harrison ve Knox, 1971). Tuzağa çekilen avın kaçıışı düz, mumlu çeperler, aşağı dönük tüyler ve ibrik sıvısı içindeki sersemletici ve uyuşturucu maddeler ile engellenmektedir.

Tuzak yapraklar yaşlandıkça yakaladıkları av miktarı ve yakalama hızı azalmaktadır. Bu durum yaprağın avı çekme ve yakalama yeteneğindeki azalma ile açıklanabilir. Avı bitkiye çektiği düşünülen kokular yaprak gençken en yüksek seviyededir. *Pinguicula*'da avı yakalayan salgı tüyleri yaprağın sadece belli bir kısmında vardır (Heslop-Harrison ve Knox, 1971). Bu bezler yenilenemezler ve bu nedenle sadece bir defa av yakalayabilirler (Heslop-Harrison, 1978). Bu özelliğin av yakalama kapasitesini düşürdüğü düşünülmektedir.

3. TUZAK MEKANİZMALARI

Karnivor bitkilerin tuzak mekanizmaları metamorfoz geçirmiş yaprak veya yaprak saplarından oluşur. Tuzak mekanizmalarına göre karnivor bitkiler iki ana gruba ayrılabilir.

3.1. Hareketli (Aktif) Tuzak Mekanizmaları

Bu tuzak mekanizmalarının avı yakalayan kısımları hareketlidir. Hareketli tuzak mekanizmalarını da kendi aralarında üçe ayırabiliriz.

3.1.1. Aktif Yapışkan Yaprak

Oblong-eliptik, kenarları içeriye doğru kıvrık, soluk yeşil-sarımsı, yapışkan ve kaygan yapıya sahip olan yapraklar tuzak mekanizmasını oluşturur. Bazı karnivor bitkilerde iki tip salgı farklı iki bez tarafından salgılanır. *Pinguicula*'da uzun boylu, saplı hücreler yapışkan bir madde salgılayarak avı yakalarken sapsız hücreler sindirim enzimlerini salgılar. Salgılaşma ancak av tarafından uyarılma olursa gerçekleşir. Yaprak üzerinde bulunan salgı tüylerinden salgılanan musilaj, avı sararken yaprağın orta kısmında bir çukur oluşacak şekilde bir çökme gerçekleşir. Uyarılma sonucunda salgı hücrelerinin çeperlerinde ve kofullarında depolanmış enzimler yaprak yüzeyine çıkar. Böylece oluşan çukur içinde biriken sıvı böceğin boğulmasını ve sıvı içindeki enzimlerde sindirimini sağlar. Sindirim tamamlandıktan sonra sıvı geri emilir. Küçük bir böcek yakalandığında havuz yaklaşık bir saatte maksimum boyutlarına ulaşır ancak büyük bir böcek yakalandığında aşırı salgılanma olur. Bu durumda salgılaşma saatler boyu sürer ve miktarı yapraktaki enzim rezervini aşar; bu damar sistemi yoluyla başka yerlerden bu yaprağa sindirim enzimleri taşındığını gösterir. Aşırı uyarılmış olan yaprakta sindirim tamamlanamaz ve sindirim ürünleri emilemez, sonuçta yaprak çürümeye başlar (Heslop-Harrison, 1978). Yaprakın uç kısmı bir

süre sonra aya üzerine kıvrılır. Bunun sebebinin sapsız salgı tüylerine daha geniş bir emilim yüzeyi sağlamak, şiddetli yağmurlarda enzim miktarının seyrelmesini önlemek ve yaprağı korumak olduğu düşünülmektedir. Bu tip tuzak mekanizması *Lentibulariaceae* familyasından *Pinguicula* türlerinde görülmektedir. Sağnak yağmur etkisiyle sadece büyük miktarda potansiyel besin kaybedilmez ayrıca bitkinin avlanma etkinliği de azalır. Çünkü kaybedilen avı yakalamak ve sindirmek için kullanılan salgı bezleri yeniden oluşturulamaz (Heslop-Harrison, 1978; Karlsson vd., 1987). *Drosera* cinsinin bazı türlerinde aktif yapışkan yaprak bulunurken bazı türlerinde tuzak mekanizması pasif yapışkan yaprakta oluşur.

3.1.2. Dişli Kapan:

Yaprak ayası orta damar boyunca birbiri üzerine kapanacak olan kenarları dişli iki lobdan oluşur. DiPalma ve arkadaşları (1966) her iki lobunda iç yüzeylerinde dokunmaya hassas tüyler bulunduğunu tespit etmişlerdir. Bu tüylere temas edildiği zaman iki lob birbiri üzerine kapanarak avı yakalar. Daha sonra tuzak içindeki hücrelerden sindirim enzimleri salgılanır. Araştırmalar sonucunda Balotin ve DiPalma (1962) tarafından *Dionaea* bitkisinin tuzak mekanizmasında elektriksel bir sistemin bulunduğu ortaya çıkarılmıştır. Bitkinin tuzak yapraklarının her iki lobunda da iç yüzeyde üçgen şeklinde dizilmiş üçer adet tüy bulunmaktadır ve bu tüyler fiziksel uyarıları elektriksel uyarılara dönüştürebilme özelliğine sahiptirler. Tüy, uyarıldığı zaman dipteki hücrelerin elektriksel özelliklerinde ani değişimler oluşur ve elektrik sinyalleri bitki dokuları boyunca iletilerek büyük motor hücrelerine ulaştırılır. Bu sinyaller yaprağın iç kısımlarındaki hücrelerin zarlarının geçirgen bir hal almasını ve içlerindeki suyun boşalmasını sağlar. Hidrolik basıncı kaybeden hücreler büzülür ve bunun sonucunda yaprak hızla kapanır. Bu kapanışın ardından bitki yapraktaki bezler aracılığı ile adeta avın tadına bakarak avın protein yapısını inceler. Av protein içeriyorsa tuzak daha sıkı kapanır ve sindirim enzimleri salgılanmaya başlar. Eğer protein içermiyorsa tuzak yavaş yavaş açılır. Bir yaprak ölmeden önce ancak 3-4 defa tuzak görevi yapabilir. Bu nedenle bitki tuzağın gereksiz yere kapanmasını önler. Tuzak loblarının içindeki uyarı tüylerinden birine 30 saniye içinde iki defa dokunulmazsa veya iki ayrı tüye temas edilmezse tuzak kapanmaz. Yaprak av ile yağmur damlasını birbirinden ayıracak kadar hassastır (Balotin ve DiPalma, 1962).

3.1.3. Emme Kapan

Utricularia'nın tuzak yapısı ve fonksiyonu ile ilgili çalışmalar Thompson'un (1880) *U. dichotoma* ile yaptığı çalışmalarla başlamıştır. Bu tip hareketli tuzak mekanizmalarında tuzak kese veya baloncuk şeklindedir. Tuzak veya kese içi boş, yumurta şeklinde, 0,3-0,5 mm uzunluğundadır ve incelen kısmında içeri doğru açılan bir kapak bulunur (Richards, 2001). Tuzağa avı çekici özellik veren salgı tüyleri uzun ve kısa saplı tiplerden oluşur ve şekerli bir musilaj salgılar. Uyarı tüyleri ise çok hücreli, sert kılsı yapıda ve genellikle

dört tanedir. Baloncukun iç yüzeyinde kapağa yakın bölgede avın dışarıya çıkışına engel olan bifid tüyler ve geri kalan kısmında ise kuadrifid salgı tüyleri bulunur. Tuzak boşken büzüşmüş durumdadır, yani yan çeperler birbirine yakındır ve tuzak içinde çok az su bulunur. Av tarafından uyarı tüyleri uyarıldığı zaman kapak içeri doğru açılır ve yan çeperler birbirinden ayrılırken negatif hidrostatik basınç oluşur böylece suyla beraber av da içeri girer ve kapak kapanır. Suyun çoğu iç çeperdeki yıldız tüyler tarafından dışarı pompalanır. Na ve K'un kese çeperinden aktif olarak içeri alınması lümen ve çevresindeki çözelti arasında potansiyel farkı oluşturur. Potansiyel farklılığı uyarının iletilmesinde görevlidir. Kesenin iç çeperinden çeşitli enzimler salgılanır (Heslop-Harrison, 1978; Richards, 2001; Adamec, 2000). Tuzak içindeki su dışarı pompalanırken azalan su miktarı ile yakalanmış olan avlar kese iç yüzeyine çöker ve sindirilir, ayrıca içi boşalmaya başlayan tuzak yeniden kurulmuş olur.

Bu tip tuzaklara plankton, küçük rotifer, balık ve su sineği larvaları yakalanır. Bu keseler yapılarında yapraklara oranla daha az klorofil içerirler ve fotosentez hızları daha düşüktür (Knight, 1992). Bu tip tuzak mekanizmaları sucul karnivor bitkiler olan *Utricularia* ve *Aldrovanda* cinslerinde görülmektedir. Tuzak sayısı türden türe farklılık göstermektedir ve bu sayı çevre koşullarının etkisiyle 20-200 arasında değişmektedir (Knight ve Frost, 1991; Adamec, 1997).

3.2. Hareketsiz (Pasif) Tuzak Mekanizmaları:

Bu tip tuzak mekanizmalarında tuzağı oluşturan kısımlar hareketsizdir. Üç ana başlık altında gruplandırılabilirler.

3.2.1. İbrik (Sarnıç) Tuzak

İbrik şeklindeki tuzakların şekilleri bitkinin yaşına, ışık koşullarına, yaprakların yerden yüksekliğine ve türlere göre değişiklik gösterir. İbrik şeklindeki tuzaklar yaprak veya yaprak sapının metamorfoza uğraması sonucunda oluşan yapılardır. Bu tip tuzak mekanizması *Nepenthes*, *Heliophora*, *Darlingtonia*, *Sarracenia*, *Cephalotus* gibi cinslerde görülür. İbrikli tuzağa sahip karnivor bitkilerde tuzak yapısında yapısal ve işlevsel farklılıklar gösteren bölgeler bulunmaktadır. Buna göre ibrik üç bölgeye ayrılabilir:

1. İbrik ağzı; Sert, kaygan ve içeriye doğru kıvrık tüylerle örtülü, parlak gösterişli ve renkli desenli bir bölgedir. Bu bölgede ayrıca nektar salgılayan salgı tüyleri de bulunmaktadır. Bu bölgenin üzerinde bazen bir kapak bulunur. Bu kapak hem böceklerle konma bölgesi sağlar hem de fazla yağmur suyunun ibriğe dolmasını engeller. Böylece ibrik içindeki enzim konsantrasyonları seyrelmez.
2. İbrik ortası olarak adlandırabileceğimiz bölgede avın yukarı tırmanmasını engelleyen ve çabuk kopan epikutikular mum plakları, musilaj ve aşağı doğru dönük uçlu tüyler bulunur.
3. Üçüncü bölge çok sayıda hem salgılama hem de emilim yapabilen salgı tüylerinin bulunduğu sindi-

rim bölgesidir. İbrikli tuzağı olan bitkilerde ibrikler genellikle aylar boyunca yaşamlarını sürdürebilir ve avlarının bozulmakta olan artıkları ile dolu olurlar (Heslop-Harrison, 1978).

3.2.2. Yapışkan Yaprak

Bu tip tuzak mekanizmasına sahip cinslere verilebilecek en iyi örnek *Drosophyllum*'dur. Bu cinsin tuzak yapraklarının her iki yüzünde de saplı ve sapsız salgı tüyleri bulunur. Bu tüylerin baş kısımlarından salgılanan musilaj, avı yaprak üzerinde tutar. Sapsız salgı tüyleri ise fosfataz, proteaz gibi enzimler salgılayarak önce sindirimi daha sonra da sindirim ürünlerinin geriye emilimini sağlar.

Bu tip tuzak mekanizması *Drosera* cinsine ait türlerde de görülmektedir. Yaprakların üzerinde bulunan salgı tüylerinin yapısındaki yapışkan nektar sineklerin, kelebeklerin ve hatta küçük farelerin bitkiye yapışıp kalmasını sağlamaktadır (Heslop-Harrison, Y., 1978). Hayvanların kurtulma çabaları daha çok yapışkan madde salgılanmasına sebep olmaktadır. Salgı tüyleri yavaş yavaş avın üzerine kıvrılarak avı yapışkan maddenin üzerine bastırır. Bitkide bir sinir sistemi olmamasına rağmen salgı tüyleri doğru yöne kıvrılırlar. Kum taneleri ve yağmur damlaları bazı böceklerden ağır olmasına rağmen tuzağı harekete geçirmez. Tuzağı çalıştıran avın hareketleridir. Bu tuzak mekanizmasına sahip türlerin bazılarında sadece salgı tüyleri değil yaprak da av üzerine kıvrılabilir. Av boğularak öldürülür ve daha sonra sindirilir. Salgı tüylerinin eski haline dönmesi 1-2 haftayı bulmaktadır. Yapraklar ölmeden önce 3-4 böcek sindirebilirler.

3.2.3. Yeraltı Tuzak Yaprakları

Lentibulariaceae familyasına üye olan *Genlisea* cinsi güney Amerika ve tropik Afrika'da besin bakımından fakir beyaz kumullarda ve nemli kayalarda yetişir. Bu cinsin kökleri yoktur ve uzunlukları 15 cm'yi bulabilen uzun, ince boruları andıran klorofilsiz yer altı yaprakları tuzak mekanizmasını oluşturur. Bu tuzakların uçları çatallaşır ve yapılarında ise protozoa ile aynı boyutlara sahip ve onları miknatis gibi kendine çeken küçük yarıklar bulunur. Bitkinin salgıladığı çekici maddeler protozoonları içeri çekmekte ve boruların içinde bulunan sert kıvrık kıllar ise avın geriye dönmesini engellemektedir. Av sonuçta sindirim kesesine ulaşarak sindirilir. Yapılan deneylerde *Genlisea*'nın protozoayı kemotaksis ile çektiği belirlenmiştir. S³⁵ ile işaretlenen protozoonları kullanılarak *Genlisea*'nın tuzak yapısı incelenmiş ve protozoonların tuzağa girdiği ve iki gün sonra S³⁵'in rozet yapraklara ulaştığı tespit edilmiştir (Barthlott vd., 1998).

4. AVIN ÖLDÜRÜLMESİ VE SİNDİRİLMESİ

Tuzak içine giren av eğer tuzak ibrik şeklinde ise dipteki sıvı içinde boğularak, yapışkan yaprakta ise sıkıştırılarak öldürülür. Bunun dışında ölüm sindirilmeye

işlemi sırasında gerçekleşir. Karnivor bitkilerin avlarını sindirmek için enzimlere ihtiyaçları vardır. Enzim salgılanması ise ancak gerekli minerali veya besini içeren av yakalandığında gerçekleşir. Darwin'in *Pinguicula* ve *Drosera* türleri ile yaptığı deneyler sindirim salgılarının azotlu pek çok bileşik ile uyarılarak enzim saldırdığını ancak şeker veya sodyum karbonat ile uyarılmadığını bulmuştur.

Karnivor bitkilerin çoğu enzimlerini kendisi üretirken bazıları yakaladıkları avın çürütmesini bekler ve ayrıışan maddeleri absorbe eder. Bazıları ise sindirim işleminde hem kendi enzimlerini hem de simbiyotik ilişkide buldukları bakterilerin enzimlerini kullanır. Bitkiler aleminde yaygın olarak bulunan salgı tüyleri karnivor bitkilerde sindirim bezleri içerir. *Drosera* yapraklarındaki ucu şişkin emergensler hem sindirim enzimlerini salgılar hem de sindirim sonucu oluşan ürünleri absorbe eder. İbrikli bitkilerden bazı *Heliamphora* türlerinin ve *Sarracenia purpurea*'nın ibrikleri su ile doludur, bütün diğer *Sarracenia* ve *Nepenthes* türlerinde ibrikler sindirim enzimleri ile doludur. Bakteriyel ve bitki enzimleri yakalanan avı sindirir ve ürünler bitkinin gelişimi için kullanılır (Plummer ve Kethley, 1964).

İbrik şeklindeki tuzaklarda ise enzimler ibriğin içine salınarak burada bir enzim havuzu oluşturulur ve içine düşen av sindirilir. Lüttge'nin *Nepenthes*'ler ile yaptığı çalışmalarda madde alımının bitki köklerinin topraktan mineral alım mekanizmasına çok benzediğini ortaya koymuştur. Sanki bitki her ibrik içinde kendine zengin bir toprak çözeltisi hazırlamakta ve ihtiyaç duyduğu mineralleri buradan almaktadır. İbrik içinde çoğunlukla bakterilerden oluşan ve sindirime yardımcı olan doğal bir flora bulunmaktadır. Sindirim başladıktan bir süre sonra sıvı alkali bir özellik kazanır ve bu noktadan sonra bitki enzimlerinin sindirimdeki rolü ortadan kalkar.

Karnivor bitkilerin salgıladıkları enzimler üzerinde pek çok araştırma yapılmış ve bu enzimlerin bitkilere göre dağılımı aşağıdaki şekilde bulunmuştur;

Çizelge.1: Karnivor bitkilerde tespit edilen enzimler

Enzim	Bulunduğu Bitki
Peroksidaz	<i>Drosera, Drosophyllum</i>
Ribonükleaz	<i>Nepenthes, Pinguicula, Cephalotus</i>
Esteraz & Asit fosfataz	<i>Nepenthes, Drosera, Drosophyllum, Dionaea, Pinguicula, Utricularia, Aldrovanda, Cephalotus</i>
Proteaz	<i>Sarracenia, Nepenthes, Darlingtonia, Heliamphora, Drosera, Drosophyllum, Dionaea, Pinguicula, Utricularia</i>

5. GEREKLİ MADDELERİN EMİLİMİ VE KULLANILMASI: BESLENME

Karnivor bitkilerin en olağan beslenme şekli fotosentezdir. Bütün karnivor bitkiler yeşildir ve CO₂ fikse ederler, buna rağmen bazılarının gelişmesi (özellikle akuatik olanların) kısmen avdan alınan organik maddelere bağlıdır (Ellison ve Gotelli, 2001). Her ne kadar tuzakların fotosentez hızı yapraklardan düşük de olsa

(Knight, 1992) karnivorluk yüksek yaprak biyokütlesi ve ayrıca birim yaprak oranını arttırması nedeniyle bitkinin toplam fotosentez hızını arttırabilir (Givnish vd., 1984).

Karnivor bitkiler daha çok böceklerle beslenmektedir. Bazen *Dionaea* cinslerinin ve büyük *Nepenthes*'lerin küçük kuşları, fareleri ve kurbakaları yakaladığı bilinmektedir, ancak bu avların sağlıklı olmayan bireyler oldukları için tuzağa yakalandıkları düşünülmektedir. Sulara yaşayan karnivor bitkiler ise su örümceği, böcek ve balık larvaları gibi küçük su canlıları ile beslenmektedirler. Tuzak mekanizması toprak altında olan *Genlisea* ise toprakta yaşayan protozoonlar ile beslenmektedir.

Bir bitkinin karnivorluğunun derecesi avından elde ettiği besinlerin önemi ile kökleriyle aldığı besinlerin karşılaştırılması ile ortaya çıkar. Bazı türler böceklerden aldıkları besinlere aşırı derecede bağımlıdır, buna karşın diğerleri olgunlaşana kadar ve hatta çiçek açana kadar herhangi bir böcek besini olmaksızın hayatta kalabilirler. Aslında laboratuvar ve arazi deneyleri bazı *Pinguicula* ve *Drosera* türlerinin fakültatif karnivorlar olduğunu ortaya koymuştur, gelişmeleri hem av hem de mineral besinler tarafından uyarılmaktadır (Karlsson vd. Pate, 1992; Karlsson vd., 1991; Schulze vd., 1997). Hayvansal besin kaynağı hayatta kalma, gelişme, vejetatif üreme, eşeyli üreme başarısı ve musilaj salgılanmasını arttırmaktadır.

Karnivor bitkilerde besinlerin sadece bir kısmı avdan elde edilirken geri kalan topraktan sağlanmaktadır. Farklı karnivor bitkilerde azotun %24 - %76'sı avdan elde edilmektedir (Schulze vd., 1997). Bununla beraber bitkilere toprak aracılığı ile ekstra besin verildiğinde büyüme veya üremede gözle görülür bir artış saptanmamıştır (Thoren ve Karlsson, 1998). Daha eski çalışmalar ise *Pinguicula* türlerinin topraktan besin aldığını ve büyüdüklerini ortaya koymuştur (Karlsson ve., 1991).

Darwin karnivor bitkilerin yakalanan avları azot ve fosfor kaynağı olarak kullandıklarını göstermiş ve bu nedenle sindirim mekanizmaları çalışılmıştır. Buna karşın, böcek yakalamanın karnivor bitkilerin gelişimi üzerindeki etkisi ile ilgili çok az çalışma yapılmıştır. *Drosera intermedia* böceklerin elimine edildiği ancak besin bakımından zengin bir ortamda yetiştirildiği zaman biyomas birikiminde farklılık olmadığı gözlenmiştir. Buna karşın hem böceklerin olmadığı hem de interspesifik rekabette bulunduğu *Lysimachia terrestris* ile aynı ortamda yetiştirildiği zaman biyomasda azalma gözlenmiştir. Türler arası rekabetin söz konusu olduğu besin bakımından zengin topraklarda yetiştirildiği zaman böceklerle beslenmenin gelişmesini olumlu etkilediği bulunmuştur (Wilson, 1985). Ayrıca, *Pinguicula* azotla zenginleştirilmiş agar ve böceklerle beslendikten sonra daha fazla gelişmiştir (Karlsson vd., 1987). Dökülen yapraklardan besin emilimi karnivor bitkilerde alternatif bir besin kaynağıdır. İçinde böcek artıkları olan tuzaklar büyüme se-

zonu sonunda toprağa düşüp çürüdükleri zaman turbalıklarda bölgesel bir besin artışı olur (Lamont, 1982). Bütün karnivor bitkiler azot bakımından sınırlıdır ancak *Sarracenia purpurea* azot birikiminin etkilerinin araştırılmasında özellikle iyi bir materyaldir. Çünkü bu tür, ibrikleri içinde yağmur suyu depolar ve azotun biyolojik alımı doğrudan ibriklerden gerçekleşir (Adamec, 1997; Bledzki ve Ellison, 1998). Bu nedenle bu bitkiler asidik yağışlardan kaynaklanan azot birikiminin en iyi indikatörleridirler. Buna ek olarak, ibrikli bitkiler azot bakımından fakir ombrotrophic (yağmurla beslenen) bataklıklarda yaşarlar, buralarda azot girişi temel olarak atmosferik çözünmeye bağlıdır (Hemond, 1983). Azot birikimindeki küçük artışlar bitki gelişimini ve verimliliğini arttırabilir. Ancak kronik uzun dönem artışlar bitkinin besinsel bozuklukları, düşen büyüme hızı ve azalan soğuk toleransı gibi birçok zararlı etkiye sahiptir. *Aldrovanda* mineral besinlerin ve ayrıca organik karbonun büyük kısmını avdan elde eder. *Utricularia*'larda kese içinde yakalanan canlıların yararları hakkında iyi kanıtlar bulunmaktadır. Yakalanan paramesyumların kısmen K ve Mg kaynağı olarak kullanıldığı ve bir noddaki kese sayısının artışı in- düklediği bulunmuştur (Adamec, 1997, 2000).

Utricularia'nın substrattan besin absorbe eden gerçek kökleri yoktur. Ayrıca bütün stolonları ve tuzakları geçirgen olmayan kutikula ile örtülüdür. Bunun yerine bitkinin bütün vejetatif organlarında dış bezler bulunur ve bu bezlerin uç hücreleri geçirgendir. Dış bezlerin iki ana görevi olduğuna inanılmaktadır. Gelişmenin başlangıç aşamalarında iyon absorbe ederler ve böylece köklerin yokluğunda bitkiye bir şekilde besin sağlanmış olur. Tuzağın oluşumunun ileri aşamalarında, bezler yapısal olarak yeniden düzenlenir ve daha sonra tuzağın yeniden kurulmasıyla sonuçlanacak şekilde suyun bitki dışına atılmasını sağlar.

Böcek yakalanması ile elde edilen fosfor da bitkinin gelişimi ve üremesi üzerinde yararlı etkilere sahiptir. Böcek vücutlarından N, P, S, Ca, Mg ve K alındığı deneylerle ispatlanmıştır.

Sarracenia alata'nın gelişiminin, gübrelenmiş bataklık toprağında azaldığını bulmuştur. Bu bulgular topraktaki yüksek besin seviyelerinin bazı karnivor bitkilerin özellikle köklerinin gelişimini engelleyebildiğini göstermektedir. Veri eksikliği nedeniyle bu etkinin sadece bazı türlere has bir özellik mi olduğu yoksa kök ve yaprak beslenmesi koşulları arasındaki rekabetin aşırı bir sonucu mu olduğu veya uygun olmayan pH sonucu mu olduğu açık değildir. Bununla beraber *Dionaea* dahil bazı bitki türleri nispeten yoğun besin konsantrasyonlarında iyi gelişebilmekte ve genellikle bu koşullara tolerans göstermektedir. Buna karşın, invitro koşullarda besin solüsyonunda yetiştirilen karnivor bitkiler bazı etçil özelliklerini kaybetmektedirler. Örneğin; invitro yetiştirilen *Drosera capillaris* fonksiyonunu yerine getirmeyen tentaküller oluştururken *Dionaea* hareketsiz yaprak lobları oluşturur.

Bütün sucul karnivor bitki türleri köksüzdür, ya su yüzeyinin altında serbest olarak yüzerler veya yakala-

yıcı sürgünleri ile hafifçe tutunurlar; bazı türler amfi-bidir. Bütün gerekli besinleri sudan yada avdan sürgünleri aracılığı ile alırlar. Bütün karasal karnivor bitkilerin aksine sucul karnivor bitki türleri çok hızlı apikal büyüme gösterir ve günde 1-2,8 yaprak halkası oluşturur (Friday; 1989). Basal uç sürekli olarak dökülür ve çürür. Eğer avdan salgılanan organik maddeler tuzaklar tarafından absorbe edilmezse avlı tuzaklar çürür.

Karnivor bitkilerin tuzaklarının bütün aminoasitleri, bazı dipeptitleri ve üreyi absorbe ettiği bilinmektedir (Plummer ve Kethley, 1964; Lüttge, 1965). Aminoasitler için hem alım afinitesi hem de alım kapasitesi yüksektir. C¹⁴ ile işaretlenmiş alg proteini verilen yapraklarda sindirim ürünü aminoasitler izlenmiş ve 2-3 saat içinde yaprağa girdikleri, 12 saatte bitkinin sapına ve köklerdeki büyüme noktalarına ulaştıkları tespit edilmiştir. İletim için su iletim dokusu kullanılmaktadır. Absorbe edilen aminoasitler çeşitli bileşiklere çevrilirler (Heslop-Harrison ve Knox, 1971).

Karnivor bitkiler bütün bu uygun olmayan koşullara yavaş büyüyerek adapte olmuşlardır. Toprakta yüksek miktarda mineral besin almaya ihtiyaçları yoktur. Çünkü besinleri organlarında depolayabilirler ve yeniden kullanabilirler. Zayıf gelişmiş kök sistemi bütün karnivor bitkilerin ortak özelliğidir. Kökler genellikle kısa zayıf dallanmış ve bilinmeyen bir şekilde hem O₂'sizliğe hem de H₂S'e toleranslı hale gelmişlerdir. Kökler kolay bir şekilde yeniden oluşabilirler. Genel olarak mineral besin alma kapasiteleri sınırlıdır ve bundan doğan açık avdan alınan besinle kapatılır. Özellikle ibrikli bitkilerde kapana düşen av miktarı oldukça fazladır. İbrikler genellikle aylar boyunca yaşamlarını sürdürebilirler ve avlarının bozulmakta olan atıkları ile dolu olurlar. Kapanları kısa ömürlü olan bitkilerde ise bir büyüme mevsiminde yakalanan toplam av miktarını saptamak zordur. Örneğin, *Pinguicula grandiflora* hemen hemen beş günde bir yaprak verir ve yaprak rozetinin çapı hiçbir zaman 8 cm'yi geçmez, ancak mevsim boyunca 400 cm²'lik bir yakalama alanı oluştururlar (Heslop-Harrison, 1978). Ayrıca *Pinguicula* 'ların havada uçan polenleri de böcekleri sindirdikleri ve besin kaynağı olarak kullandıkları da bilinmektedir.

Pate ve Dixon yapmış oldukları araştırmada N¹⁵ izotopu içeren maya ile besledikleri meyve sinekleri ile *Drosera*'ları beslemişlerdir. *Drosera*'lar bir önceki mevsimde oluşan soğanlardan büyürler ve bu soğanlar içinde depolanmış azotun büyük bir kısmı arginin amino asidinin yapısında bulunur. Deney sonucunda deney bitkilerinin soğanlarındaki arginin'in % 40 N¹⁵ içerdiği bulunmuştur. Bu sonuç bu cinsin varlığını sürdürebilmesi için avlarından elde ettikleri besinlerin önemini ortaya koymaktadır.

Givnish ve arkadaşları (1984) karnivorluk yolu ile alınan mineral besinlerin sadece besince fakir, güneşli ve nemli ortamlarda karnivorluğun maliyeti ile karşılaştırıldığında pozitif fotosentetik yararlar sağladığını ortaya koymuşlardır, buna karşın gölgeli ortamlarda ve

düşük CO₂ bulunan koşullarda fotosentez üzerinde oluşan negatif etki avdan alınan organik karbon ile karşılanmaktadır. Avdan salınan organik maddeler tuzak tarafından absorbe edilmezse avlı tuzak çürür. Av cesetlerinden veya akuatik ortamdan alınan organik maddelerden doğrudan faydalanma ile ilgili 3 tip kanıt bulunmuştur: a) işaretlenmiş organik maddelerin veya avlardan C¹⁴'ün tuzaklarla alınması, b) karnivor bitkilerin gelişiminin CO₂ kıtlığında av yakalanması ile arttırılması ve c) bazı akuatik karnivor bitki türlerinde gelişme ve büyüme için sudaki organik maddelere kesinlikle ihtiyaç duyulması.

6. KARNİVOR BİTKİLERDE ÜREME

Karnivor bitkilerde diğer çiçekli bitkiler gibi tohumla eşeyli olarak veya vejetatif yolla eşeysiz olarak çoğalırlar. Bu bitkilerin çoğunda tohum oluşturan çiçekler bulunur. Bazıları ise, *Pinguicula* ve *Utricularia* gibi, eşeysiz olarak da çoğalır. Karnivor bitkilerin hayat döngüsü diğer çiçekli bitkilerin hayat döngüsü gibidir. Avrupa'da yetişen *Aldrovanda* türleri sürgünlerin uçtan dallanması ile sadece vejetatif olarak ürerler. Bunun dışında karnivor bitkilerin çiçekleri böceklerle tozlaşmaktadır, bu durum tozlaşma ve av yakalanması arasında bir uyumsuzluk gibidir. Buna karşın karnivor bitkilerin çoğu çok yıllıktır ve vejetatif yolla da üreyebilmektedirler. Böylece gelecekteki büyümeye katkıda bulunan avlanma av-tozlaştırıcı uyumsuzluğunun neden olduğu tohum azalmasını dengeleyebilirler (Ellison ve Gotelli, 2001; Zamora, 1999).

Birçok karnivor bitkide çiçekler ve tuzaklar arasındaki spatial ve temporal ayırım av ve tozlaştırıcı ayırımını arttırmaktadır. Bu durumun tek istisnası *Pinguicula vallisnerifolia*'dır. Bu bitkide çiçekler ve ilk foksiyonel karnivor yapraklar, aynı sezonda ve birbirlerine yakın gelişirler. (Ellison ve Gotelli, 2001).

7. KARNİVOR BİTKİLERİN YAŞAMA ALANLARI

Karnivor bitkiler, bitkilerin elde edebileceği besinler bakımından oldukça fakir nitrat bakterilerinin çoğalmasını engelleyen O₂'ni az bataklık ve turbalık alanlar ile azot bakımından yetersiz toprak ve sularda yaşamaktadırlar. Karnivor bitkiler ışık ve sudan çok, besin girişinin gelişmeyi ve üremeyi sınırladığı güneşli ve nemli açık ortamlarda yaşarlar (Givnish vd., 1984, Zamora vd., 1997). Ayrıca karnivor bitkiler diğer türlerle rekabetin az olduğu yerlerde yetişirler.

Karnivor bitkilerin neden genellikle açıklık alanlarla sınırlı kaldıklarını açıklayan iki hipotez bulunmaktadır.

1. Karnivor bitkiler gölgeye toleranslı değildirler. Çünkü ışık daha sınırlı hale geldikçe tuzak yaprakların oluşturulmasının yararları azalmakta ve böylece gölgeli ortamlarda fotosentez daha az verimli olmaktadır (Givnish vd., 1984).

2. Tuzak yaprakların avları çekme etkinliği rekabet ettiği vejetasyonla örtüldüğü zaman ciddi bir şekilde tehlikeye girmektedir (Gibson, 1983).

Her iki hipotezde karnivor bitkilerin yoğun vejetasyonda diğer bitki tipleri ile karşılaştırıldığında zayıf rekabetçiler olduğunu ortaya koymaktadır.

Karnivor bitkiler bütün dünya üzerinde bulunmaktadır. Ancak tür çeşitliliği ve yoğunluğu Guayana'nın dağlık kısımları, güneydoğu ABD ve batı Avustralya'nın nemli, açık ve besin bakımından fakir habitatlarında en yüksek seviyededir (Givnish vd., 1984).

Karnivor bitkilerin yaşadığı topraklar çoğunlukla asidiktir. Ancak bazıları nötr veya nispeten bazik topraklarda yaşarlar. Yaşam ortamları genellikle yüksek miktarda yavaş ayrışan organik madde içerir (bitki artıkları). Su baskını sebebiyle toprak kısmen veya tamamen O₂'sizdir. Islak topraklarda organik maddelerin çözünmesi toksik H₂S konsantrasyonunun yüksek olmasına ve düşük redoks potansiyeline sebep olmaktadır. Bu koşullarda Fe ve Mn çözünebilir ve bitki kökleri için toksik hale gelebilir. Bu sırada bazı mikroelementler ise bitkilerin kullanamayacağı hale gelebilir. Bu topraklardaki birincil uygun olmayan ekolojik faktör olan düşük seviyedeki kullanılabilir makro besinler sorunu karnivorluk ile aşılar. Bu alanlarda karnivor olmayan bitkiler gerekli besinleri elde etmekte zorlanmakta ve çoğu zaman varlıklarını sürdürmemektedirler. Ancak karnivor bitkiler bu besinleri elde etmek için daha farklı yöntemler geliştirdiklerinden bu alanlarda yaşayabilmektedirler. Bitkilerin gelişmesi için gerekli besinlerin yeterli miktarlarda bulunmadığı koşullarda hayvanlar ile bu açığı kapatmak karnivor bitkilere karnivor olmayan bitkilere karşı bir üstünlük sağlamaktadır. Karnivor bitkiler rekabet edecekleri diğer türlerin olduğu ortamlarda varlıklarını sürdürmezler. Ancak rakip karnivor olmayan bitki sayısı az ise besin bakımından zengin ortamlarda varlıklarını sürdürebilmektedirler.

Utricularia ve *Aldrovanda* gibi sucul karnivor bitkiler suyun akıntı ile sirküle edilmediği, çürüyen bitkilerden açığa çıkan kimyasalların bu durgun su kütlelerinde yoğunlaştığı sulak alanlarda, turbiyerlerde, yaşarlar. Tanenler gibi asidik bileşikler suda birikerek suyun asiditesini artırır. Su asidik olduğu zaman parçalanmada görev alan mikroorganizmaların çoğu çalışmaz, bunun sonucunda ölen bitkiler çürümez ve şişerler. Düşük miktardaki çürüme bitkiler için daha az besin demektir. Bunun yanı sıra toprak çok asidik olduğu zaman bitkilerin besinleri özümsemesi zorlaşır. Bu faktörler; azalan çürüme ve asidik ortamdan besin alımının zorlaşması ve sulak alanların ve asidik toprakların besin bakımından fakir olmasına sebep olur. Bunun sonucunda bu bölgelerde yaşamalarını kolaylaştıracak adaptasyonlara sahip bitkiler varlıklarını sürdürebilirler.

Karnivor bitkilerin bazıları çok özel habitatlarda varlıklarını sürdürmektedirler. Bu durum yaşam alanlarını sınırlamaktadır. Örnek olarak Güney Amerika'da

Bromeliacea familyasına ait bitkilerin yapraklarının oluşturduğu doğal çukurlarda biriken su havuzlarında yaşayan *Utricularia*'ları verebiliriz. Yaşam alanları sınırlı olsa da rekabet tamamen ortadan kalkmıştır ki bu da bir avantajdır. *Nepenthes* cinsinin bir türünün Florida'nın kuzeyinde bulunan yaşama alanı olan bataklıklar her kış uzun aylar boyunca donmuş halde kalır. En fazla Avustralya'da bulunan *Drosera*'lar ise yağışlı kış aylarında donma noktasına yakın gece sıcaklıklarında büyürlerken gündüz sıcaklığının 50 °C'ı geçtiği kurak yaz mevsiminde durgun kalırlar. Portekiz ve Fas'ın kumlu kıyı düzlüklerinde yaşayan bir *Drosophyllum* türü ise kuraklığa dayanıklıdır ve ihtiyaç duyduğu suyun bir kısmını denizdeki sisten almaktadır. *Sarracenia* türlerinin önemli bir kısmı güneydoğu ABD'nin kıyı şeridinde çeşitli nemli habitatlarda yetişmektedirler.

8. HABİTAT KAYBI VE KARNİVOR BİTKİLER ÜZERİNDEKİ ETKİLERİ

Karnivor bitkilerin yaşam alanları değişik şekillerde zarar görmektedir;

- Karnivor bitkiler sulak alanlarda veya su baskınına uğramış alanlarda yaşamaktadırlar ve bu alanlar değişik kullanım amaçları için (park, yol, tarla, ev vb.) kurutulmaktadır.
- İnsan kaynaklı su kirleticileri de suyun kalitesini düşürdükleri ve içeriğini değiştirdikleri için karnivor bitkilere zarar vermektedir.
- Karnivor bitkileri sadece yaşam alanlarının zarar görüyor olması tehdit etmemektedir. Bunun yanı sıra koleksiyoncuların karnivor bitkiler üzerinde tehlikeli boyutlara varan etkileri bulunmaktadır. Doğadaki bitkiler koleksiyoncular tarafından bilinçsizce toplanmaktadır.

Bu tehditler sonucunda karnivor bitkilerden bazılarının nesli tehlike altına girmiş ve sonuçta koruma altına alınmışlardır. Bazı karnivor bitkiler CITES kapsamında.

CITES'da iki önemli ek bulunmaktadır. Ek 1'deki türler daha fazla koruma gerektirenlerdir.

Ek 1 ile koruma altına alınmış olan karnivor bitkiler:

1. *Sarracenia*: *S. jonesii* ssp. *jonesii*, *S. alabamensis* (= *S. alabamensis* ssp. *alabamensis*, *S. rubra* ssp. *alabamensis*), *S. oreophila*

2. *Nepenthes*: *N. rajah*, *N. khasiana*

Ek 2'deki karnivor bitkiler ise şunlardır: Ek 1'e girmemiş olan bütün *Sarracenia*'lar, *Darlingtonia californica*, *Cephalotus follicularis*, *Dionaea muscipula*, *Byblis*'in bütün türleri, Ek 1'e girmemiş olan bütün *Nepenthes*'ler.

9. KARNİVOR BİTKİLERİN EVRİMİ

Bitkilerde karnivorluk tarih boyunca birbirinden bağımsız olarak farklı zamanlarda evrimleşmiştir (Albert vd., 1992). Elde edilebilir besin miktarının az olduğu yerlerde yetişen bitkiler besin alımını arttıracak

özel adaptasyonlar geliştirmişlerdir. Bitkilerdeki Karnivorluk bu adaptasyonlardandır.

Karnivor bitkilerin evrimi çok iyi bilinmemektedir. Bunun sebebi karnivor bitkilerin sert değil de yumuşak bir yapıya sahip olmaları bunun sonucu olarak fosilleşmemeleri veya fosilleşme şansını arttıracak kadar çok sayıda yaprak geliştirmemeleridir. Buna karşın *Aldrovanda vesiculosa*'nın ve atalarının iyi durumdaki bir fosili bulunmuştur. Maalesef bu kayıt tohumdur ve bu bitkinin atalarının fosilleşmiş sadece bir yaprağı tespit edilmiştir.

Karnivor bitkilerin evrimi ile ilgili direkt kanıtların eksik olmasına karşın elde edilen verilerle bazı sonuçlar çıkarılabilmektedir. Bu sonuçlar;

1. Bütün karnivor bitkiler angiospermdir (çiçekli bitkilerdir). Buna göre çiçekli bitkilerin ortaya çıktığı 60-125 milyon yıldan önce evrimleşmiş olamazlar.
2. Böceklerden sonra evrimleşmiş olmaları gerekir çünkü tozlaşma için veya en azından beslenme amacıyla böceklere ihtiyaçları vardır.
3. Değişik zamanlarda evrimleşmişlerdir, çünkü karnivor bitkilerin çoğu farklı ve birbirleriyle ilişkisi olmayan familyalara aittirler.

Karnivor bitkiler arasındaki filogenetik ilişkiler büyük oranda benzerlik ve evrimsel yakınlık gösteren morfolojik karakterlere dayandırıldığı için karışıklıklar bulunmaktadır. Örneğin, yapışkan yapraklar 5 dikotiledon familyası (*Lentibulariaceae*, *Roridulaceae*, *Byblidaceae*, *Droseraceae* ve *Dioncophyllaceae*), ibrikli tuzaklar 3 dikotiledon familyası (*Sarraceniaceae*, *Nepenthaceae* ve *Cephalotaceae*) ve 1 monokotiledon familyasında (*Bromeliaceae*) birbirinden bağımsız olarak evrimleşmiştir. Birçok araştırmacı Darwin'in *Roridula*, *Byblis* ve *Droseraceae*'nin yapışkan yapraklı tuzaklarının homolog oldukları yönündeki görüşünü kabul etmektedir. 1980'lerin sonuna kadar araştırmacılar karnivor bitkilerin ortak atadan geldiklerini düşünmekteydiler. Ancak modern moleküler veriler karnivor bitkilerin polifletik orijinli olduklarını ortaya koymakta ve hatta *Drosera* ve *Drosophyllum* cinslerini içeren *Droseraceae* familyasında yapışkan tuzakların homoplastik olduğunu savunmaktadır. Kloroplast MatK gen dizilerine bağlı filogenetik analizler *Droseraceae*'nin polifletik olduğunu ve *Drosophyllum*'un kendi familyasına aktarılması gerektiğini önermektedir (Ellison ve Gotelli, 2001).

Karnivor bitkilerin tuzak mekanizmaları incelendiği zaman ibrik şeklindeki yapıların benzerlerinin karnivor olmayan bitkilerde de görüldüğü ortaya çıkar. Çiçek, yaprak veya yaprak sapı metamorfozu sonucunda ortaya çıkan bu yapılar *Aristolochia* türlerinin çiçeklerinde tozlaşma sırasında böceğin içeride bir süre tutulması için kullanılmaktadır. İbriksi yapılar aşağı bitki gruplarından *Hepaticaceae*'nin ve *Pterodophyta*'nin bazı üyelerinde de görülmektedir. Bu yapı kuraklığa karşı su depolanması amacı ile kullanılmaktadır.

Asclepiadiaceae familyasından *Dischidia rafflesiana*'nın ibrik şeklini almış yaprakları karıncalar tarafından besin depo etmek amacı ile kullanılmaktadır. *D. rafflesiana* ibrik içindeki ek köklerle çözülmüş organik maddeleri absorbe eder.

Mirmekofitler ile karnivor bitkiler hem habitat hem de beslenme biçimleri bakımından benzerlikler taşımaktadırlar. Her iki bitki grubu da besin bakımından fakir, yetersiz mineral içeren topraklarda yaşamaktadırlar. Mirmekofitlere örnek olarak *Rubiaceae* familyasından *Pydnopytum formicarum* ve *Myrmecodia tuberosa*'yı verebiliriz. Bu bitkilerin tüber gövdesi üzerinde düz ve pürüzlü yapıda iki tip oyuk bulunmaktadır. Düz yapılı oyuklarda karıncalar yaşarken, pürüzlü yapıdaki oyuklarda karıncaların taşıdığı böcek kalıntıları biriktirilmektedir. Böcek kalıntılarının biriktirildiği pürüzlü yapıdaki oyukların yüzeyinde bulunan epidermis hücrelerinin absorpsiyon kapasiteleri çok yüksektir ve böcek kalıntılarında çeşitli mineral ve besinleri absorbe ederler. Sonucunda P³², S³⁵ sülfat ve S³⁵ methionin içeren ballı su ile yapılan çalışmada bu su ile beslenen karıncalar işaretlenmiş ve radyoaktivitenin bitkiye geçişinin boşaltım ürünleri yoluyla olduğu tespit edilmiştir (Rickson, 1979).

Droseraceae familyasından *Drosera* ve *Dionaea* ile *Drosophyllaceae* familyasından *Drosophyllum* birbirlerine yakın özelliklere sahiptir. *Dionaea*'nın evriminde *Ranunculaceae* familyasından *Caltha dionaeifolia* türünün önemli bir yeri olduğu tespit edilmiştir. Bu bitkinin yapraklarının da dişli kapan gibi her iki kenarı dişlidir. Ancak salgı ve emilim tüyleri ile uyarı tüyleri bulunmamaktadır.

Bunlara göre karnivor bitkilerin sahip olduğu özelleşmiş tuzak mekanizmalarının pek çok bitkide bulunduğu ancak işlevlerinin beslenme olmadığı veya kendilerinin beslenmeyi sağlayacak veya sindirim ürünlerini kullanmalarını sağlayacak yapıda olmadığı bilinmektedir. Bu yapıların karnivor bitkilerin evriminde birer basamak oluşturduğu düşünülmektedir.

Brocchinia'nın iki türü de karnivor özellik taşımaktadır. *Brocchinia reducta* karnivor bitkiler için önerilen kriterlere sahiptir; avı çekmek için nektar benzeri bir koku salgılamaktadır, avı yakalamasına yardım eden dikey, mumlu yaprakları vardır ve gelişmiş trichomeleri ile ölü avdan salınan besinleri absorbe edebilir. *Brocchinia* tuzakları yaprak rozetlerinden oluşmaktadır. Ancak besin alımının bitki üzerindeki etkileri ile ilgili yeterli veri bulunmamaktadır. *B. reducta* bilinen karnivor bitkiler arasında en az özelleşmiş olanıdır. İlginç bir durum olarak *Utricularia*'nın *Brocchinia*'nın yaprakları arasındaki su kütlelerinde yaşamaya adapte olmuş böceklerle beslenmekte olduğunu belirtebiliriz.

Dünyanın birçok yerinde yaygın olan *Capsella bursa-pastoris*'in tohumları ıslatıldığı zaman küçük sucul hayvanlara yapışkan bir madde salgılar, yapışkan hayvan zamanla ölür. Çürüyen hayvan çimlenmekte

olan tohum için gübre görevi görür. Bu özelliği sebebiyle *Capsella bursa-pastoris*'in sivrisinek kontrolünde kullanılabilmesi düşünülmüştür. Ancak bu bitkinin karnivor bitkiler gibi sadece sulak alanlarda yetişmesi onun yerine pek çok farklı habitatta yetişiyor olması ve sadece tohumlarında böyle bir özelliğin bulunması bitkiyi gerçek karnivor olarak kabul etmemizi engellemektedir.

Çok yıllık bir cins olan *Roridula*'nın iki türünün (*R. dentata* ve *R. gorgonias*) karnivor olduğu düşünülmektedir. Bu bitkiler *Drosera* gibi böcekleri yakalayan yapışkan salgı tüyleri ile kaplı yapraklara sahiptir. Yapışkan madde mukus değil reçinedir ve yakalanan hayvanlardan besin elde edilmemektedir. Buna göre dar anlamda *Roridula*'nın bu iki türü karnivor bitki değildir. Ancak, bu bitki üzerinde yaşayan böcekler bulunmaktadır ve bu böcekler yakalanan av üzerinden beslenirken yaprak üzerine bıraktıkları dışkılarından da bitki gerekli besinleri elde etmektedir. Bu durumda *Roridula*'nın bu türlerinin karnivor olup olmadığı sorusu sorulduğunda bu bitkilerin ne karnivor ne de karnivor olmayan bitkiler kategorisine girmediği ve arada bir yerlerde olduğu cevabı verilir. Bazı çevreler bu cinsin üyelerini yarı karnivor olarak adlandırır.

Yapılmış olan çalışmalar sonucunda köklerle alınabilecek inorganik azot bakımından fakir ortamlarda yaşayan tank broeliadların yaprakları arasında oluşan su birikintilerinde fauna ve floranın varlığı belirlenmiştir (Laessle, 1961). Bu sıvı içinde bulunan canlı hayvanların boşaltım ürünleri ve çürümekte olan hayvanlar, amino asitler ve diğer ürünler zengin azot kaynağı oluştururlar (Plummer ve Kethley, 1964) ve bu kaynak absorpsiyon kapasitesi yüksek olan yaprak yüzeyindeki hücreler tarafından yapıya yani bitkiye alınır (Benzing, 1970).

Puya raimondii And dağlarında yaşayan lanseolat yapraklarının kenarları uzun-sert dikenlerle kaplı bir bitkidir. *Bromeliaceae* familyasının üyesi olan bu türün de yüksek absorpsiyon kapasitesi olan yaprakları köklerin besin alma görevini elinden almıştır. *Puya*'lar topraktan alamadıkları besinlerin bir kısmını üzerlerine yuva yapan kuşların dışkılarından bir kısmını da yaprak kenarlarındaki dikenlere saplanarak ölen ve çürüten kuşlardan sağlamaktadırlar. Besinlerini hayvanlardan elde ettikleri için bu bitkiler karnivor olarak kabul edilebilir ancak belirgin tuzak mekanizmalarının olmaması nedeniyle tam olarak karnivor olarak nitelendirilmemişlerdir. Bunun sebebi olarak da yaprak kenarlarında bulunan dikenlerin avlanma amacıyla değil de And aylarına karşı savunma amacıyla geliştirilmiş olması gösterilebilir (Benzing, 1970; Benzing vd., 1976; Rees ve Roe, 1980).

10. KARNİVOR BİTKİLERLE BERABER YAŞAYAN CANLILAR

Karnivor bitkilerin hayvanlarla olan ilişkileri sadece av-avcı ilişkisi ile sınırlı değildir. Karnivor bitkilerin tuzaklarının yarattığı korunaklı ortamlarda yaşayan pek çok canlı vardır. Bunlara örnek olarak

Pinguicula'ların tuzak yapraklarında yaşayan akarlar ve bütün bir besin ağını içeren *Nepenthes* ibrikleri verilebilir (Antor ve Garcia, 1995). *Pinguicula*'lar ve karıncalar arasında hırsızlığa dayalı, kleptobiotik, bir ilişki de söz konusudur. Karıncalar *Pinguicula* tuzaklarının yakalamış olduğu avları çalarak onlarla beslenirler (Zamora, 1999; Thoren, 1998).

Karnivor bitkilerin çoğunun fitotelm olarak adlandırılan sıvı dolu ibriklerinde veya oyuklarında oldukça fazla omurgasız larvaları, böcek, örümcek, protozoa, rotifer ve bakteriler kendilerine uygun ve korunaklı bir yaşam alanı bulurlar (Kitching, 2000). *Sarracenia* ibrikleri protozoalara, rotiferlere ve dipter larvalarına beslenme ve çoğalma yeri sunmaktadır. *Pseudomonas fluorescens* ve *Serratia marcescens* gibi mikroorganizmaların fitotelm içerisinde yaşadıkları bilinmektedir. Ayrıca *Sarracenia leucophylla*'nın ibrikleri çevresinde yaşayan örümceklerde bulunmaktadır, tehlike anında bu örümcekler ibriğin iç kısımlarına saklanırlar. Malezya ağaç kurbağaları yumurtalarını ibrikli bitkilerin içine bırakır. Yumurtaların sindirim enzimlerini nötralize ettiği ve böylece korunaklı ve besince zengin bir ortamda yavruların geliştiği düşünülmektedir. Küçük sivrisinek (*Wyeomyia smithii*) larvaları *Sarracenia* türlerinin ibriklerinde yaşarlar. *S. purpurea*'nın ibriğinde ise tatarcık böceği (*Metriocnemus knabi*) yaşamaktadır.

Darlingtonia bitkisinin kendine ait sindirim enzimleri yoktur. Bunun yerine ibriğin dibindeki sıvıda yaşayan bakteriler besinleri ayrıştırır ve bitki bunları absorbe eder. *Darlingtonia*'nın tozlaşmasında ise bazı örümcekler etkilidir.

Drosera'nın yaprak rengi ile uyumlu olan *Apiomerus* cinsine ait türler bu bitkinin yapraklarında ve yaprak saplarında yaşarlar. Bitkinin yapışkan salgısı bu böcekleri tutamaz ve bu böcekler yakalanan avlardan geriye kalanları hortumları ile emerler. Böceklerin dışkıları ise *Drosera* tarafından sindirilir ve emilir.

11. DÜNYA ÜZERİNDEKİ KARNİVOR BİTKİLER

Birbirinden ayrı evrimleşmiş monokotiledonlara ve dikotiledonlara ait en azından 6 farklı angiosperm alt sınıfına dahil yaklaşık olarak 600 tür ve alt tür karnivor olarak tanımlanmış olup bunların bir kısmı insan etkisi sonucunda yok olmuştur (Albert vd., 1992; Ellison ve Gotelli, 2001).

Bütün karnivor bitkiler, bitkiler aleminin *Antophyto* diviziyosuna aittirler. Bu divizyo angiospermilerin tamamını içermektedir. Neredeyse bütün karnivor bitkiler *Dicotyledonae* sınıfındadırlar. Sadece *Bromeliaceae* familyasının üyeleri monokotildir. Karnivor bitkiler pek çok defa farklı şekillerde evrimleştikleri için farklı ordo, familya ve cinslere aittirler.

Karnivor bitkilerin daha yüksek taksonomik kategorilerde gruplandırılmasında herkesin kabul ettiği tek

bir yol yoktur. En çok kabul edilen sisteme göre karnivor familyalar ve cinsler Çizelge 2’de verilmiştir.

12. TÜRKİYE’DEKİ KARNİVOR BİTKİLER

Türkiye’de doğal olarak yetişen 7 karnivor bitki türü bulunmaktadır. Bunlar *Lentibulariaceae* ve *Droseraceae* familyalarına ait türlerdir (Davis, 1967,1978).

Çizelge. 2: Karnivor bitki familya ve cinsleri

Familya	Cins	Tür sayısı
<i>Sarraceniaceae</i>	<i>Darlingtonia</i>	1
	<i>Heliophora</i>	6
	<i>Sarracenia</i>	10
<i>Nepenthaceae</i>	<i>Nepenthes</i>	89
<i>Droseraceae</i>	<i>Aldrovanda</i>	1
	<i>Dionaea</i>	1
	<i>Drosera</i>	152
<i>Drosophyllaceae</i>	<i>Drosophyllum</i>	1
<i>Dioncophyllaceae</i>	<i>Triphyophyllum</i>	1
<i>Passifloraceae</i>	<i>Passiflora</i>	1
<i>Byblidaceae</i>	<i>Byblis</i>	5
<i>Cephalotaceae</i>	<i>Cephalotus</i>	1
<i>Lentibulariaceae</i>	<i>Genlisea</i>	20
	<i>Pinguicula</i>	78
	<i>Utricularia</i>	221
<i>Martyniaceae</i>	<i>İbicella</i>	1
<i>Bromeliaceae</i>	<i>Brocchinia</i>	2
	<i>Catopsis</i>	1

12.1. Lentibulariaceae

Karasal veya sucul fakültatif karnivor otsu bitkilere aittir. Yapraklar alternat veya tabanda rozet şeklinde, tam veya çok parçalıdır. Çiçek sapı brakteli veya braktesiz, çiçekler soliter veya çiçek durumu rasemöz şeklinde bulunur. Kaliks bilabiattır. Korolla bilabiattır ve mahmuzludur. Stamen iki tane ve epipetaldir. Ovaryum superior, unilokular, plasentasyon serbest-merkezeldir. Meyve yuvarlak kapsül, tohumlar ise küçük ve çok sayıdadır.

Lentibulariaceae familyasının *Pinguicula* ve *Utricularia* cinslerine ait 4 tür yurdumuzda yayılış göstermektedir. Aşağıdaki anahtarlar korolla boyuna mahmuz dahil değildir, mahmuzun boyu ayrıca verilmiştir.

Bu familyanın iki cinsi Türkiye’de doğal olarak yetişmektedir.

1. Yapraklar tabanda rozet şeklinde, tam kenarlı; çiçek sapı braktesiz, çiçekler soliter.....1.*Pinguicula*

1. Yapraklar alternat, çok parçalı; çiçek sapı brakteli, çiçek durumu rasemöz

.....2.*Utricularia*
Pinguicula L. ; yurdumuzda iki türle temsil edilir. *P. crystallina* Sm. güneybatı Anadolu’da Kütahya, Muğla, Burdur ve Denizli’de yayılış gösteren Doğu Akdeniz elementi olan bir türdür. *P. pontica* Casper subsp. *pontica* ise Bursa Kastamonu, Gümüşhane, Çoruh, Erzurum, Rize ve İçel’de yayılış göstermektedir. Öksin elementidir.

Utricularia L.; Çoğunlukla durgun sularda serbest yaşayan köksüz bitkilerdir. Yurdumuzda üç türle temsil edilmektedir. *U. minor* L.; nadir bulunur, Bolu’dan steril bir kayıt bulunmaktadır. *U. australis* R. Br.; E-dirne, İstanbul, Sakarya, Ankara, Sinop, Çanakkale, İzmir, Antalya, Hatay ve Hakkari’den kayıtlar bulunmaktadır. Avrupa-Sibirya elementidir. *U. vulgaris* L.; Kuzeybatı ve İç Anadolu’da nadir olarak bulunur. Bolu, Kars, Bitlis ve Isparta’dan Kayıtları bulunmaktadır. Avrupa-Sibirya elementidir.

12.2. Droseraceae

Böcekçil otsu bitkilerdir. Rozet şeklindeki yapraklarında böcekleri yakalayan yapışkan salgı tüyleri veya yaprak kenarlarında kıllar bulunur. Çiçek durumu simözdür. Genellikle tomurcukta içe kıvrık olan çiçekler hermafrodit ve aktinomorfudur. Sepal (4) 5, petal 5, stamen genellikle 5 tanedir.Ovaryum superior, 3-5 karpelli, unilokular ve parietal plasentasyonludur. Stilus 3-5 tane ve serbesttir. Meyve lokulisit kapsüldür. Tohumlarında etli endosperm bulunur. Türkiye’de tek bir cinsi bulunmaktadır.

Drosera L.; Doğu Karadeniz bölgesinde yayılış gösteren iki türü bulunmaktadır. *D. rotundifolia* L.; Çoruh ve Trabzon’dan toplanmıştır. *D. intermedia* Hayne; Rize’den toplanmıştır. Bu iki türle beraber 2000 yılında yayınlanmış olan Flora of Turkey and East Aegean Islands’ın 11. cildinde üçüncü bir türde tanımlanmıştır; *D. longifolia* L. Bu türün varlığı Balansa’nın materyalleri ile belirlenmiştir ancak materyalin tanımlanması ile ilgili şüpheler sebebi ile Türkiye’deki yayılışı da şüphelidir. *D. longifolia* olarak tanımlanmış olan materyal Rize’den turbalık bataklık alanlardan toplanmıştır.

13. SONUÇ

Bitkilerde karnivorluğun belirli temel özelliklere dayandığı uzun yıllardan beri bilinmektedir. Avı çekmek ve yakalamak, avdan besin elde etmek ve elde edilen besinleri kendi gelişimi ve yaşamı için kullanmak olan bu özelliklerin evrimsel kökeni eldeki kanıtların yetersizliği nedeniyle tam olarak tespit edilememiştir. Buna karşın hepsinin angiosperm olmasıgünümüzden 60-125 milyon yıl önce, tozlaşma ve beslenme bakımından bağımlı oldukları böceklerden sonra ve farklı familyalardan oldukları için de farklı zamanlarda evrimleştikleri gibi sonuçlar çıkarılabilir.

Karnivor bitkiler besin bakımından yetersiz, özellikle azot, ortamlarda geliştirmiş oldukları yapılarla diğer bitkilere karşı avantaj sağlarlar. Ancak zayıf rekabetçiler olmaları nedeniyle diğer bitkilerle rekabet etmeleri gereken ortamlarda gelişemezler. Genel özelliklerine bakıldığı zaman karnivor bitkiler ve diğer angiosperm benzer yapılarla sahiptirler.

Karnivor bitkilerin sınıflandırılmasıyla ilgili değişik sistemler uygulanmaktadır. Bu nedenle, sınıflandırma ordo ve familya düzeyinde farklı sonuçlar ortaya

koymaktadır. Yapılan çalışmalara göre dünya üzerinde 6 ordoya bağlı 11 familyanın 18 cinsinde yaklaşık 600 kadar karnivor bitki türü bulunmuştu tespit edilmiştir. Bunlardan iki familyaya ait 3 cinsin 8 türü Türkiye’de doğal olarak yetişmektedir.

KAYNAKLAR

- Adamec, L. (1997). Mineral Nutrition of Carnivorous Plants, A Review. *Botanical Reviews* 63, 273-299.
- Adamec, L. (1997). Photosynthetic Characteristics of the Aquatic Carnivorous Plant *Aldrovanda vesiculosa*. *Aquatic Botany* 59, 297-306.
- Adamec, L. (2000). Rootless Aquatic Plant *Aldrovanda vesiculosa*, Physiological Polarity, Mineral Nutrition and Importance of Carnivory. *Biologia Plantarum* 43(1), 113-119.
- Albert, A.A., Williams, S.E. ve Chase, M.W. (1992). Carnivorous Plants, *Phylogeny and structural evolution* 257, 1491-1495.
- Anchor, R.J. ve Garcia, M.B. (1995). A New Mite-plant Association, Mite Living Amidst the Adhesive traps of a Carnivorous Plant. *Oecologia* 101, 51-54.
- Arber, A. (1941). On the Morphology of the Pitcher-Leaves in *Heliamphora*, *Sarracenia*, *Darlingtonia*, *Cephalotus* and *Nepenthes*. *Annals of Botany* 5, 563-578.
- Balotin, N.M. ve DiPalma, J.R. (1962). Spontaneous Electrical Activity of *Dionaea muscipula*. *Science* 138, 1338-1339.
- Barthlott, W., Porembski, S., Fischer, E. ve Gemmel, B. (1998). First protozoa-trapping plant found. *Nature* 392, 447.
- Benzing, D.H. (1970). Availability of exogenously supplied nitrogen to seedling of the *Bromeliaceae*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 97(3), 154-159.
- Benzing, D.H., Henderson, K., Kessel, B. ve Sulak, J. (1976). The Absorptive Capacities of Bromeliad trichomes. *American Journal of Botany* 63(7), 1009-1014.
- Bledzki, L.A. ve Ellison, A.M. (1998). Population Growth and Production of *Habrotrocha rosa* Donner (Rotifera, Bdelloidea) and Its Contribution to the Nutrient Supply of its host, the Northern Pitcher Plant, *Sarracenia purpurea* L. (*Sarraceniaceae*). *Hydrobiologia* 385, 193-200.
- Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna ve Flora (CITES) Appendix I ve II.
- Davis, P.H. (1967). The flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol.2, ss.352-353. University of Edinburgh.
- Davis, P.H. (1978). The flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol.6, ss.108-111. University of Edinburgh.
- DiPalma, J.R., McMichael, R. ve DiPalma, M. (1966). Touch Receptor of Venus Flytrap, *Dionaea muscipula*. *Science* 152, 539-540.
- Ellison, A.M. ve Gotelli, N.J. (2001). Evolutionary Ecology of Carnivorous Plants. *Trends In Ecology and Evolution* 16(11), 623-629.
- Friday, L.E. (1989). Rapid Turnover of Traps in *Utricularia vulgaris* L. *Oecologia* 80, 272-277.
- Givnish, T.J., Burkhardt, E.L., Happel, R.E. ve Weintraub, J.D. (1984). Carnivory in the Bromeliad *Brocchinia reducta*, with a Cost/benefit Model for the General Restriction of Carnivorous Plants to Sunny, Moist, Nutrient-poor Habitats. *The American Naturalist*, 124(4), 479-497.
- Güner, A., Özhatay, N., Ekim, T. ve Başer, D. (2000). The Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol.11, ss.70-71. University of Edinburgh.
- Hemond, H.F. (1983). The nitrogen budget of thoreau’s bog. *Ecology* 64(1), 99-109.
- Heslop-Harrison, Y. (1978). Carnivorous Plants. *Sci. Am.* 238, 104-115.
- Heslop-Harrison, Y. ve Knox, R.B. (1971). A Cytochemical Study of the Leaf-Gland Enzymes of Insectivorous Plants of the Genus *Pinguicula*. *Planta* 96, 183-211.
- Karlsson, P.S., Thoren, L.M. ve Hanslin, H.M. (1994). Prey Capture by Three *Pinguicula* Species in A Subarctic Environment. *Oecologia* 99, 188-193.
- Karlsson, P.S. ve Pate, J.S. (1992). Contrasting Effects of Supplementary Feeding of Insects or Mineral Nutrients on the Growth and Nitrogen and Phosphorous Economy of Pygmy Species of *Drosera*. *Oecologia* 92, 8-13.
- Karlsson, P.S., Nordell, K.O., Carlsson, B.A. ve Svensson, B.M. (1991). The Effect of Soil Nutrient Status on Prey Utilization In Four Carnivorous Plants. *Oecologia* 86, 1-7.

- Karlsson, P.S., Nordell, K.O., Eirefelt, S. ve Svensson, A. (1987). Trapping Efficiency of Three Carnivorous *Pinguicula* species. *Oecologia* 73, 518-521.
- Knight, S.E. ve Frost, T.M. (1991). Bladder Control in *Utricularia macrorhiza*, Lake-Specific Variation In Plant Investment In Carnivory. *Ecology* 72(2), 728-734.
- Knight, S.E. (1992). Costs of Carnivory in the Common Bladderwort, *Utricularia macrorhiza*. *Oecologia* 89, 348-355.
- Küçükler, O. (1991). Bitkisel Karnivoriye Giden Yol. 2(2), 110-125.
- Laessle, A.M. (1961). A Micro-Limnological Study of Jamaican Bromeliads. *Ecology* 42(3), 499-517.
- Lamont, B. (1982). Mechanisms for Enhancing Nutrient Uptake in Plants, with Particular Reference to Mediterranean South Africa and Western Australia. *The Botanical Review* 48, 597-673.
- Lüttge, U. (1965). Untersuchungen zur Physiologie der Carnivoren-drüsen. *Planta* 66, 331-344.
- Meyers, D.G. ve Strickler, J.R. (1979). Capture enhancement in A Carnivorous Aquatic Plant, Function of Bristles in *Utricularia vulgaris*. *Science* 203, 1022-1025.
- Plummer, G.L. ve Kethley, J.B. (1964). Foliar Absorption of Aminoacids, Peptides and Other Nutrients by the Pitcher Plant *Sarracenia falva*. *Bot. Gaz.* 125, 245-260.
- Plummer, G.L. (1963). Soils of the Pitcher Plant Habitats in the Georgia coastal plain. *Ecology* 44(4), 727-734.
- Raven, P.H. ve Johnson, G.B. (1989). *Biology*, Second Edition. Times Mirror/ Mosby College Publishing.
- Rees, W.E. ve Roe, N.A. (1980). *Puya raimondii* and birds, an Hypothesis on Nutrient Relationships. *Canadian Journal of Botany* 58, 1262-1268.
- Reut, M.S. ve Fineran, B.A. (2000). Ecology and Vegetative Morphology of the Carnivorous Plant *Utricularia dichotoma* (*Lentibulariaceae*) in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 38, 433-450.
- Richards, J.H. (2001). Bladder Function in *Utricularia purpurea* (*Lentibulariaceae*) is Carnivory Important? *American Journal of Botany* 88(1), 170-176.
- Rickson, F.R. (1979). Absorption of Animal Tissue Breakdown Products Into A Plant Stem-the Feeding of A Plant by Ants. *American Journal of Botany* 66(1), 87-90.
- Schulze, W., Schulze, E.D., J.S. Pate ve Gillison, A.N. (1997). The Nitrogen Supply From Soils and Insects During Growth of the Pitcher Plants *Nepenthes mirabilis*, *Cephalotus follicularis* and *Darlingtonia californica*. *Oecologia* 112, 464-471.
- Thoren, L.M. ve Karlsson, P.S. (1998). Effects of Supplementary Feeding on Growth and Reproduction of Three Carnivorous Plant Species in A Subarctic Environment. *Journal of Ecology* 86, 501-510.
- Thoren, L.M. (1998). Resource Economy of Carnivorous Plants, Interactions Between Prey Capture and Plant Performance In Three Subarctic *Pinguicula* Species. Ph D. Thesis, Department of Ecology, Plant Ecology, Lund University.
- Wilson, Scott D. (1985). The growth of *Drosera intermedia* in nutrient-rich habitats, the role of insectivory and interspecific competition. *Canadian Journal of Botany* 63, 2468-2469.
- Zamora, R. (1999). Conditional Outcomes of Interactions, the Pollinator-Prey Conflict of An Insectivorous Plant. *Ecology* 80(3), 786-795.
- www.carnivorousplant.org
www.janschlauserscarnivorousplantdatabase



1974 yılında Trabzon'da doğdu. Orta Doğu Teknik Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümünden mezun olduktan sonra 1998 yılında Ankara Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümünde yüksek lisans eğitimine başladı. Halen aynı üniversitede doktora öğrenimine devam etmekte ve araştırma görevlisi olarak çalışmaktadır.