

## Bitkilerde Allokasyonu Etkileyen Faktörler

Hasan KORKMAZ<sup>1</sup>, Safnaz ALKAN<sup>2</sup>

**ÖZET:** Allokasyon organizmaların büyüme, hayatta kalma ve üreme fonksiyonlarını yerine getirmek üzere, kaynakları (enerji, biyomas, besin elementleri, vs.) organları arasında paylaşmasıdır. Bitkiler oldukça değişkenlik gösteren ekolojik faktörler ve bitkiye bağlı içsel faktörlerin (genetik, ontogenik, yaş, yaşam formu, vs.) etkisiyle, optimal bir kaynak paylaşım (allokasyon) modeli geliştirerek başarılı olmaya çalışırlar. Bu nedenle bitkiler evolüsyonel süreçler içinde, hayatta kalmalarını sağlayan birbirinden oldukça farklı allokasyon modelleri oluşturmuşlardır.

**Anahtar Kelimeler:** Allokasyon modeli, ekofizyoloji, ekolojik faktörler

## Factors Affecting to Allocation in Plants

**ABSTRACT:** Allocation is the sharing of resources (energy, biomass, nutrients, etc.) between organs in order to fulfill the growth, survival and reproductive functions of organisms. Plants try to be successful by developing an optimal pattern of resource sharing (allocation) with the influence of highly variable ecological factors and plant-related internal factors (genetic, ontogenic, age, lifeform, etc.). For this reason, plants have formed very different allocation patterns that allow them to survive in evolutionary processes.

**Keywords:** Allocation pattern, ecological factors, ecophysiology

<sup>1</sup> Hasan KORKMAZ (0000-0002-0011-1590), Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Samsun, Türkiye

<sup>2</sup> Safnaz ALKAN (0000-0003-0542-186X), Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Biyoloji Bölümü, Samsun, Türkiye  
Sorumlu yazar/Corresponding Author: Hasan KORKMAZ, hasank@omu.edu.tr

## GİRİŞ

Bitkiler, yaşamları boyunca makro ve mikro besin maddelerini biriktirir ve yeniden dağıtırlar ve besinlerin ve asimilatların farklı organ ve dokularındaki dağılımı, bitkinin büyümesi ve gelişimi boyunca sürekli bir akış halindedir. (Bennett et al., 2012; Ludewig and Flügge, 2013). Sınırlı olması nedeniyle bitkilerde, bir fonksiyon için gerekli kaynağın taşınması, diğer bir fonksiyon için kaynak aktarımının azalmasına yol açar. Bu nedenle bitki, yaşam kaynaklarını “minimum enerjiden maksimum fayda sağlama” prensibine göre, en ekonomik biçimde kullanmak zorundadır. Ekofizyolojinin önemli bir konusu olan allokasyon, organizmaların büyüme, hayatta kalma, savunma ve üreme faaliyetleri için, sınırlı kaynakları (enerji, biyomas, besin elementleri, vs.) taşınması ve bu fonksiyonları yerine getirmek üzere paylaşırması olarak tanımlanmaktadır (Bazzaz et al., 2005; Schultz et al., 2013). Bu nedenle bitkiler hayatta kalabilmek için, gerek ekolojik faktörler ve gerekse bitkiye bağlı içsel faktörlerin (genetik, ontogenik, yaş, yaşam formu, vs.) oldukça değişkenlik göstermesi nedeniyle, optimal bir kaynak taşıma (allokasyon) modeli geliştirerek başarılı olmaya çalışırlar. Uzun geçmişten bu yana üzerinde oldukça fazla araştırmalar sürdürülmüş olan allokasyon, modern ekolojinin en başarılı teorilerinden biri olan bitkilerin yaşam öyküsü özellikleri teorisinin temel kavramıdır (Weiner, 2004).

## BİTKİLERDE GÖRÜLEN ALLOKASYON MODELLERİ

Bitkilerdeki allokasyon modelleri farklı kaynak materyalleri üzerinden araştırılmıştır. Bunlar: 1-Biyomas allokasyonu, 2-Besin allokasyonu (N, P, K, mineraller, vs.) 3-Enerji allokasyonu ve 4-Üreme (reproduktif) allokasyonu araştırmalarıdır.

**Biyomas Allokasyon Modeli:** Bitkinin farklı organları arasındaki (kök, gövde, yaprak, çiçek, meyve, tohum, vs.) kuru kütle paylaşımının oransal (toprak altı biyomas/toplam biyomas, toprak üstü biyomas/toplam biyomas, kök biyoması/gövde biyoması, yaprak biyoması/gövde biyoması, generatif organ biyoması/vejetatif organ biyoması) olarak ifade edilmesidir (Cheng et al., 2007). Bu oranlar türe, bireyin ontojenisine ve çevresel parametrelere göre değişkenlik gösterir. Bu nedenle biyomas allokasyon modeli, bitkinin değişik organları arasındaki organografik ilişkilerinin değerlendirilmesinde de önemli olduğundan, çeşitli türlerin taksonomik ve ekolojik özellikleri bakımından da önemlidir. Ayrıca biyomas allokasyon modeli büyüme, üreme, rekabet yeteneği ve sürgün boyutu gibi gelişmelerde bitkinin performansını etkiler.

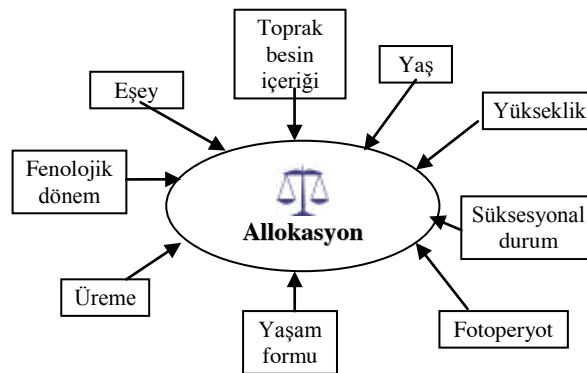
**Besin Allokasyonu:** Gerek kökler vasıtasıyla topraktan alınan mineral maddelerin (N, P, K, Mg, Ca, vs.) gerekse, sentezlenen karbonlu bileşiklerin bitkinin farklı organları arasındaki paylaşımıdır.

**Enerji Allokasyonu:** Bitkinin fotosentez için kullandığı güneş radyasyonunun değişik doku ve organlara (kök, gövde, yaprak ve meyve) dağılım modelidir.

**Üreme (Reproduktif) Allokasyonu:** Bitkilerin üreme özelliklerine bağlı olarak, kaynaklarını generatif ve vejetatif organları arasındaki oransal paylaşımıdır.

## ALLOKASYON MODELİNİ DÜZENLEYEN BAŞLICA FAKTÖRLER

Bitkilerin allokasyon modellerini oluşturmasını etkileyen başlıca dışsal faktörler toprak besin içeriği, süksesyonal durum, yükseklik, fotoperiyot; içsel faktörler ise yaşam formu, yaş, üreme, fenolojik dönem ve eşey durumu olarak belirlenmiştir (Şekil 1).



Şekil 1. Bitki allokasyon modelini oluşturan faktörler

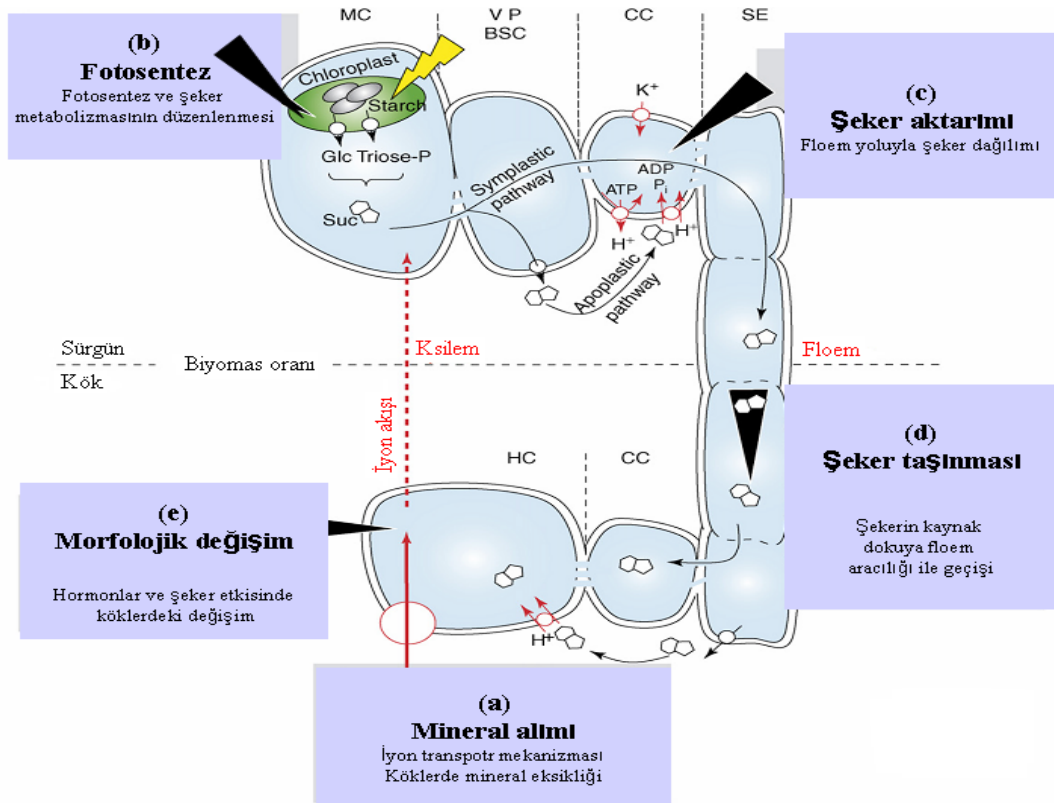
Her bitki türü, etkisini farklı çevrelerde değişik boyutlarda gösteren bu faktörlere göre, performansını geliştiren optimal bir allokasyon modeli oluşturarak başarılı olmaya çalışır.

### Toprak Besin İçeriğinin Allokasyona Etkisi

Toprak heterojen bir çevre olması nedeniyle, bitkilerin değişik allokasyon modelleri oluşturmasına neden olur. Bitkiler genel olarak, toprak besinleri (N, P, K, Mg, vs.) sınırlı olduğunda toprak altı kısımlarına, yeterli olduğunda ise toprak üstü organlarına daha fazla besin aktardıkları bilinmektedir (Tilman, 1988). Bu durum toprak üstü organlardaki metabolik değişimlerin ve köklere karbonhidrat transferinin bir sonucudur. Örneğin *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) da topraktaki nitrojen, fosfor ve magnezyum eksikliğinde köklerde artış, sürgünlerde azalma; potasyum eksikliğinde ise köklerde bir azalma ve sürgünde ise oransal olarak bir artış gözlenir (Hermans et al., 2006). Çünkü, topraktaki azot, fosfor ve potasyum eksikliği farklı genlerin ekspresyonu sonucu, sürgünlerde düşük ya da fazla karbonhidrat toplanmasına neden olmaktadır. Çünkü *A. thaliana* da karbonhidrat

konsantrasyonuna bağlı, sürgün ve kök arasındaki biyomas allokasyonunun değişmesi sonucu, bitki kök sisteminin büyüme ve morfolojisi de değişir. Bu durum mineral eksikliğinin, primer metabolizmayı gerçekleştiren genlerin ekspresyonlarına etkisinden kaynaklanmaktadır. Çünkü, topraktaki nitrojen ve fosfor eksikliğinde, yapraklarda sentezlenen karbonhidrat miktarı artar, sentezlenen karbonhidratlar simplastik ve apoplastik yolla floeme aktarılır ve floem vasıtasıyla köklere taşınır. Köklere daha fazla karbon taşınması ve hormonların da etkisiyle, kök/sürgün oranında bir artış olur. Bu yüzden N ve P eksikliği, primer fotosentez, dokular arasındaki şeker metabolizması ve karbonhidrat dağılımını etkiler (Hermans et al., 2006) (Şekil 2).

K ve Mg eksikliğinde ise bitkinin yapraklarında karbonhidrat oluşmasına rağmen, kök biyomasında nadiren bir artışa neden olduğu belirlenmiştir. Bu durum fotosentetik değişimden çok, yapraklardan taşınan sukrozun bir sonucudur. Nitrojen eksikliğinde bitkilerde fotosentezin azalması, yapraklarda şeker artışından kaynaklanır. Çünkü şeker, metabolizmada feedback etkisi oluşturur ve fotosentezi gerçekleştiren birçok geni etkiler (Şekil 2).



**Şekil 2.** Topraktaki besin eksikliğine karşı sentezlenen karbonhidratları floem vasıtasıyla köklere allokasyon yolu (Hermans et al., 2006). (MC, mezofil hücre; VP, vasküler parankima; CC, arkadaş hücreleri; SE, kalburlu element)

Tateno et al., (2004) *Fagus crenata* ve *Quercus crispula* orman ekosisteminde, topoğrafyaya bağlı değişen toprak azot gradienti ile (net azot mineralizasyon oranı ve nitrifikasyon oranı), bitkilerin toprak altı ve toprak üstü biyomas allokasyon modelleri arasındaki ilişkiyi inceledikleri çalışmalarında, toplam biyomasın yamaçların aşağı kısımlarında yukarı kısımlarına göre daha yüksek olduğunu, yukarı kesimlere doğru çıktıkça gövde, dal ve yaprak gibi toprak üstü biyomasın azalırken, özellikle de ince köklerin biyomasının arttığını tespit etmişlerdir. Bir başka ifadeyle yamacın aşağısından yukarı doğru gidildikçe toplam NPP (net primer produktivite) de çok fazla bir değişiklik gözlenmezken, yüksek kesimlerde toprak altı organlarının NPP'sinin, (toplam NPP'ye oranı) artışı gözlenmiştir. Yani yukarı doğru çıkıldıkça toprak üstü NPP azalırken toprak altı NPP'nin anlamlı bir şekilde arttığı tespit edilmiştir.

Burada, aşağı kesimlerde toprak üstü kısımlara yapılan allokasyon, ormanın dikey tabakalaşmasının belirlenmesinde de önemlidir. İnce kök üretimi azot düşük topraklarda, azotun alınabilmesi için önemli bir adaptasyondur. Sonuç olarak toprak üstü ve toprak altı organlar arasında allokasyon ilişkisi, ormanların strüktüründe ve azot döngülerinde yeni varyasyonların oluşumunda, yönlendirici bir güç olarak işlev görür. Szabó and Czeller (2012) yaptıkları çalışmada *Daucus carota* (Apiaceae) ve

*Cucurbita pepo* var. *giromontia* (Cucurbitaceae) türlerinin, topraktaki ağır metal (Co, Cu, Fe, Mn, Ni and Zn) birikimine maruz kalmaları durumunda, ağır metal içerikli bileşikler depo kök ve meyve gibi organlarından çok yapraklarına alloke ettiklerini belirlemişlerdir.

### Fotoperiyodun Allokasyon Modeli Üzerine Etkisi

Işıklanma süresi ve şiddetindeki değişimler, bitkinin fotosentez metabolizmasını doğrudan etkilediği için, oluşan karbonhidratların bitkideki taşınma modelini ve fidelerinin gelişmesini de etkilenmektedir (Poorter and Nagel, 2000; Gignoux et al., 2016). Çünkü düşük ışık şiddetinde gelişen bitkiler, yüksek ışık isteğindeki bitkilere göre daha az besine ihtiyaç duyarlar ve fotosentezde daha az miktarda C tutulurken, yavaş büyüme ve stoma iletkenliğin az olması nedeniyle daha az su kullanırlar (Poorter et al., 2012).

Konuyla ilgili yapılan bir çalışmada Mehrotra et al. (1998), *Artemisia vulgaris* (Asteraceae) ve *Arisaema concinnum* (Araceae) türlerinin her ikisinin de açık kanopi populasyonlarında, biyomasın çoğunu tohum ve meyve gibi reproduktif organlara; kapalı kanopi habitatlarında ise gövde ve toprak altı organlarına alloke ettiklerini bildirmişlerdir. Yapraklara yapılan kaynak allokasyonu ise kapalı kanopilerde, açık alanlara göre daha az olmuştur (Çizelge 1).

**Çizelge 1.** Açık ve kapalı kanopide toprak altı, gövde, yaprak ve üreme organları arasındaki % biyomas dağılımı (Mehrotra et al., 1998)

Türler	Toprak altı:sürgün	Toprak altı	Gövde	Yaprak	Üreme Organları	Tohum sayısı:toplam biyomas (g)	Tek tohum (mg)
Açık kanopi							
<i>A.concinnum</i>	0.34±0.003	25.13±0.2	7.04±0.21	3.32±0.1	67.52±1.7	318.60±2.13	0.64±0.004
<i>A. vulgaris</i>	0.37±0.01	27.85±0.51	40.85±0.7	20.93±1.6	7.18±0.2	49.19±2.09	0.05±0.002
Kapalı kanopi							
<i>A.concinnum</i>	0.67±0.01	40.09±0.27	9.45±0.5	5.0±0.1	46.50±1.4	148.40±2.09	0.05±0.006
<i>A. vulgaris</i>	0.60±0,01	37.69±0.28	44.54±0.4	15.11±0.38	2.65±0.05	11.76±0.24	0.02±0.003

Aynı çalışmada kök/sürgün oranı açık kanopide  $0.36\pm 0.01$ , kapalı kanopide  $0.65\pm 0.02$  olup, fotoperyot bitkilerin toprak altı ve toprak üstü biyomas

allokasyonunu yaklaşık 2 katı bir farkla etkilediği belirlenmiştir (Çizelge 2) (Mehrotra et al., 1998).

**Çizelge 2.** Açık ve kapalı kanopi sitelerinde ölçülen biyomas değerleri (Mehrotra et al., 1998)

Site*	Toprak altı	Gövde	Yaprak	Üreme Organları	Sürgün	Toplam	Kök:Sürgün
Açık Kanopi	6.89±1.53	3.93±0.49	2.15±0.33	13.76±5.73	19.83±0.31	26.99±0.31	0.36±0.01
Kapalı Kanopi	11.89±2.15	6.22±0.90	2.44±0.19	9.68±4.10	18.09±2.18	29.99±3.79	0.65±0.02

\*P<0.01

Açık kanopi ve kapalı kanopide gelişen bitkilerin tohum sayısı/bitki, tohum sayısı/toplam biyomas, tohum kütlesi/toplam kütle oranları Çizelge 3 de verilmiştir. Burada üremeye katılan tohum

karakterlerinin fotoperyodun yüksek olduğu açık kanopide, fotoperyodun düşük olduğu kapalı kanopiye göre oldukça yüksek değerlerde olduğunu görmekteyiz (Çizelge 3).

**Çizelge 3.** İki farklı sitedeki tohum karakterlerindeki değişim (Mehrotra et al., 1998)

Site*	Tohum sayısı: bitki	Tohum sayısı: Toplam biyomas	Tohum kütlesi: toplam kütle
Açık kanopi	6863±2783	184.03±59.87	0.347±0.130
Kapalı kanopi	3227±997	81.83±31.06	0.236±0.097

\*P<0.001

Benzer şekilde lian yaşam formundaki *Smilax excelsa* (Smilacaceae) üzerinde yapılan bir çalışmada, kapalı orman örtüsü altında bulunan *S. excelsa* bireylerinin besinlerini (% N, P, K), daha çok vejetatif organlarına (rizom, gövde, yaprak), açık kanopide bulunan bireylerin ise kaynaklarını generatif organlarına (çiçek ve meyve) aktardıkları belirlenmiştir (Korkmaz et al., 2012). Çünkü bitki reproduktif organlarının optimal performansını gerçekleştirebilmesi, vejetatif organlara göre daha fazla ışığa ihtiyaç gösterir (Kılınç ve Kutbay, 2008). Bu nedenle, açık kanopiler altındaki lian formundaki bitkiler, destek dokularına (ör. gövdelerine) minimum yatırım yaparken, makro besin maddelerini yapraklara veya üreme organlarına tahsis ederler (Kaneko and Homma, 2006; Hermans et al., 2006).

### Süksesyon ve Allokasyon

Yapılan allokasyon araştırmalarına göre, vejetasyonun erken süksesyonal döneminde tohumdan üreme, geç dönemlerinde ise vejetatif çoğalmanın baskın hale geçtiği belirlenmiştir. Nitekim Gleeson and Tilman (1990) yaptıkları bir çalışmada, 20 yıldan yaşlı çayırarda üreme organlarına olan biyomas

aktarımının, %8 den %1 e düştüğünü belirlemişlerdir. Başka bir çalışmada ise Silvertown and Dodd (1996) süksesyonun başındaki türlerin tek yıllık ve generatif allokasyon, son aşamasındaki türlerin ise çok yıllık ve vejetatif allokasyon gösterdiklerini bildirmişlerdir. Çünkü süksesyonun erken dönemindeki vejetasyonlarda yayılış gösteren türlerin, adaptasyon sağlayabilmeleri için morfolojik ve fizyolojik bakımdan değişkenlik gösteren değerlere sahip olmaları gerekir. Buna karşın nisbeten daha istikrarlı çevresel değerlere sahip klimaks vejetasyonlardaki türlerin ise plastisite değerleri ve allokasyon modellerindeki değişimler daha düşüktür.

Konuyla ilgili olarak Gonçaves et al., (2005), Amazon ormanlarında yayılış gösteren ağaç formundaki *Swietenia macrophylla* (Meliaceae) ve *Dipteryx odorata* (Fabaceae) türlerinde, süksesyonal süreç ile kaynak allokasyon modelleri arasındaki ilişkiyi araştırmışlardır. Bunun için iki türün fideleri gölgede ( $260 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) ve tam ışıktaki ( $2000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) yetiştirilmiş ve yaprak alanı (LA) yaprak kuru kütlesi (LDM), spesifik yaprak alanı (SLA) ve yapraklardaki makro ve mikro besin ölçümleri yapılmıştır. Araştırmadan elde edilen sonuçlara göre *S. macrophylla* orta



süksesyonal basamaklara uygun bir tür olup, çok daha fazla morfolojik ve fizyolojik plastisiteye sahipken, diğerine göre daha az plastisiteye sahip *D. odorata* ise geç süksesyonal basamaklara uygun bir türdür. Çünkü orta süksesyonal basamaktaki bir vejetasyonun çevresel parametreleri, geç süksesyonal dönemdeki bir vejetasyona göre çok daha fazla değişkenlik gösterir (Bazzaz, 1979).

### **Yüksekliğin Allokasyon Modeli Üzerine Etkisi**

Yükseklik diğer çevresel faktörlerin (sıcaklık, ışık, nem oranı ve gazların basıncı) etkisini de değiştiren önemli bir çevresel parametre olup, farklı yüksekliklerde yayılmış gösteren bitkilerin allokasyon modeli üzerinde de etkisini gösterir.

Konuyla ilgili yapılan bir çalışmada Fabbro and Körner (2004), alpin habitatlarda (2700 m) yaşayan bitkilerin toprak üstü toplam biyomasının, aşağı kesimlerde (600 m) yaşayanlar göre üç kat daha az olduğunu belirlemiştir. Buna karşın her iki yükseklikteki çiçek boyutları hemen aynı olmasına rağmen, çiçekte toplanan biyomas miktarından alpin yüksekliktekilerin üç kat daha fazla olduğunu ve her iki yükseklikte de yaprak için ayrılan biyomas miktarının birbirine yakın olduğunu bildirmiştir. Bu sonuçlar alpin bitkilerin kaynaklarını, toprak üstü kısımlarından özellikle üreme organlarına ve toprak altı organlarına alloke ettiklerini (taşıdıklarını) gösterir.

Yükseklik gradienti boyunca bitki boyutlarındaki azalma, bitkide gözlemlenen ilginç yapısal değişimlerdenidir. Örneğin çiçek boyutu büyüklük bakımından yüksekliğe bağlı olarak değişmediği halde, gövdeye olan oranı yüksekliğe bağlı olarak arttığı için, alpin bitkilerin daha çok reproduktif organlarına yatırım yaptığına inanılır. Bu durum alpin kesimlerde az sayıda bulunan böcekleri cezbetmek için artırılmış bir çabaya ihtiyaç duyduğunu gösterir. Çünkü düşük yüksekliklerde, orta boylu çiçekler bile reproduktif sürece katılma şansına sahip iken, alpin yüksekliklerde yalnızca en büyük ve en parlak çiçeklerin döllenme ve tohum üretme şansı vardır (Fabbro and Körner, 2004). Çünkü, yükseklik artışından kaynaklanan olumsuz etmenler (sıcaklık vs.) nedeniyle ortaya çıkan, polinatör ziyaretindeki düşüş, diğer çeşitli mekanizmalar ile dengelenmelidir. Nitekim, *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae) nın alpin ve alçak alan popülasyonları karşılaştırılmış ve yükseklerde az sayıdaki polinatör aktivitesinin,

daha uzun stigmaya sahip olma eğilimi ile telafi edildiği belirlenmiştir (Bingham and Orthner, 1998).

Alpin türlerle ilgili birçok çalışma, dış çaprazlama (outcrossing) sonucu genetik çeşitliliğin arttığını göstermiştir (Körner, 1999). Yine alpin bitkilerde çiçek alanının bitkinin toplam boyutuna oranının fazla oluşu, böcekleri çekme amacıyla çiçek ömrünün uzatılması, yine bazı alpin bitkilerin kendini gölgeleyerek fotosentezi azaltması gibi özellikler, çiçeğe yapılan yatırımın alpin bitkiler için önemli avantajlar sağladığını ortaya koyar (Fabbro and Körner, 2004).

### **Yaşa Bağlı Allokasyon Modeli**

Gerek çok yıllık gerekse tek yıllık bitkilerin, yaşam dönemlerine bağlı bir çok metabolik özelliklerinde bazı önemli değişimler ortaya çıkar. Nitekim çok yıllık türlerde yıl olarak yaşa bağlı, tek yıllıklarda ise aylar ve özellikle mevsimlere bağlı önemli allokasyon farklılaşmaları gözlenir. Örneğin tek yıllık bir çok türde, çimlenmeden çiçeklenme dönemine kadar olan süreçte (vejetatif dönem) yaprak, gövde ve sürgünlere biyomas allokasyonu daha fazla oranlarda sağlanırken, generatif dönemde çiçek, meyve ve tohum gibi organlara madde taşınması daha fazla oranlarda gerçekleştirilmektedir (Hunt, 1990). Bu genel durum optimal şartlar için geçerli olup, stresli çevrelerde bitki köklerine allokasyonu artırmakta, bu durum ise bitkinin yavaş gelişmesine neden olmaktadır (Geng et al., 2007).

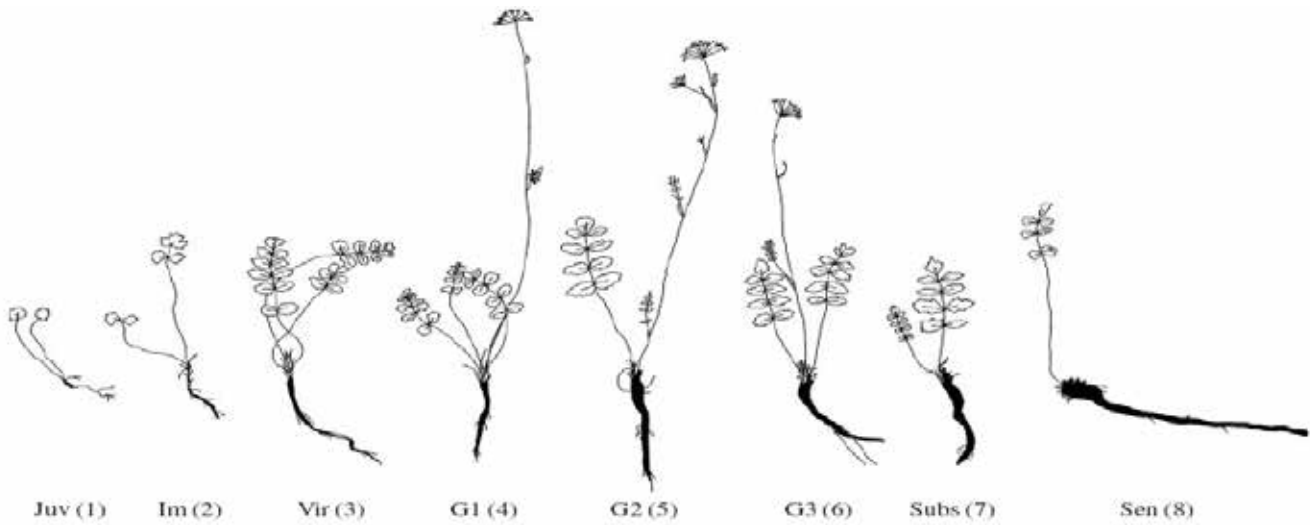
Çok yıllık bitkilerdeki allokasyon modeli, yaşam süresine bağlı olarak, tek yıllıklara göre daha farklıdır. Genel olarak bitkinin dayanıklılığı ve rekabet gücü belli bir yaş döneminden sonra azalır (Falinska, 1985; Carlsson and Callaghan, 1991). Nitekim genç ve olgun dönemdeki ağaçlarda, boy ve birim yaprak alanı başına düşen kuru kütle oranı artarken, yaş artışı ile birlikte boy artışı nedeniyle su alınabilirliği de azalır (Greenwood, 1995). Çok yıllık *Leontodon hispidus* (Asteraceae) da yaşa bağlı olarak yaprak kuru kütle oranı artarken, toplam bitki kütlesi başına düşen yaprak alanı azaldığı tespit edilmiştir (Niinemets, 2004).

Bitkilerde yaşa bağlı değişikliklerin başında, bitki boyutundaki artışa bağlı olarak yaprak boyutunun artışı gelir (Gatsuk et al., 1980; Zhukova, 1987). Bu durum daha geniş yaprakların oluşması yani, biyomasın büyük bir kısmının petiyol ve gövdede toplanmasına neden olur. Böylece laminada dengeyi sağlayabilmek için destek yapıda (yaprak eksenini) daha fazla biyomasa

ihtiyaç ortaya çıkar. Bu nedenle çok yıllık bitkiler yaş artışıyla birlikte, toplam biyomas dağılımı bakımından, fotosentez gerçekleştiren yapıları ve ışık tutma yüzeylerini azaltırken, destek doku (petiol, gövde, dal) için ayrılan biyomaslarını artırır.

Bitkilerin kök, gövde, çiçek gibi organlarının özellikleri, mutlak yaştan çok ontogenetik (yaş dönemi safhası) durumuna bağlıdır. Çünkü bitkideki

ontogenetik değişiklikler allokasyonda da önemli farklılaşmalara neden olur (Niinemets, 2004). Nitekim, Gatsuk et al., (1980) çok yıllık otsu bir tür olan *Pimpinella saxifraga* (Apiaceae) üzerine yaptığı bir çalışmada, erken ve genç dönemlerde bitkinin toprak üstü organlarına (yaprak), geç ve yaşlılık dönemlerinde ise toprak altı organlarına (kök) daha fazla biyomas allokasyonu sağladığını tespit etmiştir (Şekil 3).



Şekil 3. *Pimpinella saxifraga* nın ontogenetik yaş skalasına bağlı biyomas allokasyonu (Gatsuk ve ark. 1980).

1: fidan (Juv.), 2: gençlik öncesi (Im.), 3: erken genç (Vir.), 4: genç (G1); 5: olgun (G2); 6: olgunluk sonu (G3), 7: yaşlılık öncesi (Subs.) 8: yaşlı (Sen.)

Çünkü genç dönemlerde fotosentetik aktiviteyi sağlamak için, özellikle yapraklara biyomas allokasyonu yüksek oranlardadır. Çimlenmeden yaşlılık dönemine kadar gerek yaprakçık alanı, gerek orta damar çapı ve gerekse yaprakçık sayısı artar. Yaşlılık döneminde ise bitki, topraktan su ve besinlerini sağlayabilmek için kök büyümesini artırır (Niinemets, 2005).

Başka bir çalışmada ise Asaeda et al., (2006) *Phragmites australis* (Poaceae) in yaşlı rizom segmentlerinde yapısal olmayan karbonhidrat miktarının, genç segmentlere göre daha düşük oranda bulunduğunu ve buna bağlı olarak, yaşlı segmentlerdeki ölüm oranının daha yüksek olduğu belirlemişlerdir.

#### Yaşam Formunun Allokasyon Üzerine Etkisi

Bitkilerin allokasyon modellerinin yaşam formuna bağlı olarak da değiştiği belirlenmiştir.

Örneğin *Hydrangea* (Hydrangeaceae) cinsine ait lian formundaki türlerin, çalı formunda olanlara oranla, biyomaslarını daha çok yaprak ve üreme organlarına alloke ettikleri belirlenmiştir (Kaneko and Homma, 2006). Çünkü lian formundaki bitkiler diğer bitkilere sarılarak yükselmeye ve ışık almaya çalıştıkları için, ince bir gövdeye sahip olup, topraktan besin alımı için ince kökler üretmeleri yeterlidir. Bu nedenle lian formundaki *Hydrangea petiolaris* (Hydrangeaceae), yaprak ve reproduktif organlarına maksimum, kök ve gövdelerine minimum allokasyon yapar. Bu nedenle lian yaşam formuna sahip *H. petiolaris* türü ile çalı formundaki diğer türlerin reproduktif organlarının özellikleri de farklıdır (Çizelge 4). Bu durum lianların evrimsel süreçleri bakımından da önemlidir (Kaneko and Homma, 2006).

**Çizelge 4.** Dört *Hydrangea* türünün üreme organlarının özellikleri (Kaneko and Homma, 2006).

Türler	Çiçek Sayısı	Çiçek başına düşen tohumların sayısı	Tohum kütleli (mg:1000 tohum)	Çiçeklerin boyu (mm)
<i>H. petiolaris</i> (lian)	142	1.2 x 104	62	14.0
<i>H. paniculata</i> (çalı)	14	0.8 x 104	80	2.1
<i>H. macrophylla</i> var. <i>megacarpa</i> (çalı)	14	1.2 x 104	17	1.6
<i>H. hirta</i> (çalı)	5	1.0 x 104	30	1.4

### Eşey Durumu ve Allokasyon

Eşey dağılımı bakımından hermafrodit türler ile monoik ve dioik türler arasında, allokasyon modelleri bakımından farklılaşmalar mevcuttur. Burada amaç garantili generatif üremeyi destekleyen bir kaynak taşıma modeli oluşturmaktır. Çoğu angiosperm hermafrodit tür, erkek ve dişi fonksiyonlarına eşit kaynak dağılımı yaparak başarılı olurlar (Lylod and Bawa, 1984). Angiospermlerin küçük bir kısmı ginodioiktir ve aynı populasyonda ortaya çıkan dişi ve hermafrodit bireyler farklı büyüklükte olup, eşeyler arasında çiçek morfolojisi bakımından farklılıklar mevcuttur (Eckhart, 1992; Williams and Fenster, 1998). Nitekim, ginodioik *Sidelcea oregana* subsp. *spicata* (Malvaceae) türünde dişiler, hermafroditlere göre daha küçük korolla ve daha az nektara sahip çiçekler üretirler. *Aralia*, *Fragaria* ve *Salix* cinslerine ait bir çok dioik türde ise, dişi çiçekler erkek çiçeklerden daha küçük korollaya sahiptir. Bunun yanında dioik *Chenopodium* türlerinde, erkek bireylerin tozlaşma döneminde, dişi bireylerin ise döllenmeden sonraki tohum ve meyve oluşumu dönemlerinde, generatif organlarına besin taşınmasını aktive ettikleri belirlenmiştir. Dioik türlerden *Rubus chamaemorus* (Rosaceae) un dişi çiçeklerinin erkek çiçeklerden daha az nektar ürettikleri belirlenmiştir. Dişi çiçeklerin erkek çiçeklerden daha küçük cezbedici yapılara sahip olmasına neden olarak, ovüllerin döllenmesi için az sayıda polinatör tarafından ziyaret edilmesinin yeterli olduğu görüşü öne sürülmüştür. Bunun yanında döllenmeyi ve tohum oluşumunu garantilemek için dişi çiçeklerde, ovül oluşumu daha önceliklidir. Ayrıca *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae) un dişi bireylerinin, hermafroditlerden daha fazla tohum ürettikleri belirlenmiştir (Ramula and Mutikainen, 2003).

### Fenolojik Döneme Bağlı Allokasyon

Bitkilerde çimlenmeden itibaren tekrar tohum olgunlaştırmaya kadar geçen süreç, fenolojik fazlar olarak adlandırılan değişik aşamalardan oluşur. Vejetatif ve generatif dönemler olarak ayırt edilen fenolojik fazlara bağlı olarak da bitkilerde, kaynak taşınma oranları değişiklikler göstermektedir. Konuyla ilgili bir çok çalışmada bitkilerin, vejetatif dönemlerinde toprak üstü, generatif dönemlerinde ise toprak altı organlarına allokasyon yaptıkları gözlenmiştir (Pirdal, 1989; Kılınç ve Yüksel, 1995; Kutbay ve Kılınç, 1995). Örneğin Korkmaz et al. (2006) *Trachystemon orientalis* (Boraginaceae) in vejetatif dönemde daha çok toprak üstü, generatif dönemde ise toprak altı organlarına organik madde taşınmasını gerçekleştirdiğini belirlemişlerdir. Burada sözü edilen çalışmalardaki türler vejetatif çoğalan türler olup, gelecek yıl oluşturacakları sürgünleri için, toprak altı organları olan rizom, yumru ve soğan gibi organlarına madde taşınmasını gerçekleştirmektedirler.

### Reproduktif Allokasyon

Bitkiler vejetatif çoğalmalarını rizom, soğan, yumru, vs. gibi vejetatif organlarıyla gerçekleştirirken, generatif çoğalmalarını tohumlarıyla sağlarlar. Türün çoğalmada kullandığı yöntemine göre allokasyon modeli de değişmektedir. Çünkü reproduktif allokasyon stratejisi özellikle istilacı türlerin, değişen çevreye uyum sağlamasında anahtar rol oynar (Wang et al., 2017). Uygun allokasyon modeli sayesinde bitki, genetik olarak belirlenmiş yetenekleriyle çevreye verdiği cevabı en uygun duruma getirmeye çalışır ve üreme potansiyelini en üst düzeye çıkararak, gelecek neslin üremesi ve hayatta kalmasını da garantiye alır (Bennett et al., 2012).



Bitkiler, üreme stratejileri bakımından diğer canlı organizmalar gibi, r ya da k üreme stratejisine sahip olanlar olarak, iki farklı gruba ayrılırlar. Örneğin çoğu otsu bitki türü, reproduktif üreme için “r-stratejisi” benimser ve her bir tohum için minimum yatırım kaynağı kullanarak binlerce küçük tohum üretir. Buna karşın, birçok ağaç türü birey başına daha az sayıda üreme organına yatırım yaparken, her bir reproduktif üreme organını bir sonraki nesli korumak ve beslemek için önemli miktarda kaynak ile desteklenmektedir. Örneğin, tek yıllık otsu bir tür olan *Arabis* in üreme propagülü, <1 mg ağırlığında bir tohum; oysa bir hindistancevizi meyvesi tipik olarak >1 kg ağırlığındadır. Bu nedenle bitkiler reproduktif üreme potansiyellerini en iyi duruma getirmek için, besin maddelerini, kaynaklardan ihtiyaç duyulan organlarına, oldukça iyi düzenlenmiş bir allokasyon modeliyle mobilize etmelidirler (Bennett et al., 2012).

*Styrax obassia* (Styracaceae) türü ile yapılan bir çalışmada, reproduktif sürgünlerdeki nişasta miktarının meyve üretiminde kullanıldığı için, reproduktif olmayanlara göre daha düşük olduğu, ayrıca meyve üreten sürgünlerin dönem sonunda hemen hepsinin

öldüğü belirlenmiştir. Bunun yanında, yaprak sayıları aynı olmasına karşın, meyveli sürgünlerin yaprak alanı, yaprak nitrojen miktarı ve kütlesi, meyvesiz sürgünlerin yapraklarından daha azdır (Miyazaki et al., 2002). Çünkü gelişen meyvelere, komşu yapraklardan sürekli bir karbon taşınması olmaktadır (de Jonk, 1986; Reekie and Bazzaz; 1987). Başka bir çalışmada ise Hiura et al., (1996) *Fagus crenata* (Fagaceae) tohum büyüklüğü ile yaprak büyüklüğünün negatif ilişkili olduğunu bildirmişlerdir. Çünkü bitki, meyve ve tohum üretimi sırasında generatif ve vejetatif organları arasında bir allokasyon tercihi yapmaktadır.

## SONUÇ

Sonuç olarak allokasyon yani kaynakların taşınması ve kullanımı, bitkiler için rekabette hayatta kalma, adaptasyon ve üremede başarılı olma bakımından oldukça önemli bir strateji olarak karşımıza çıkmaktadır. Bu nedenle bitkiler uzun evolüsyonel gelişme süreçleri içinde, kendileri için en uygun allokasyon modellerini oluşturarak başarılı olmaya çalışmaktadırlar.

## KAYNAKLAR

- Asaeda T, Manatunge J, Roberts J, Hai DN, 2006. Seasonal dynamics of resource translocation between the aboveground organs and age-specific rhizome segments of *Phragmites australis*. *Environmental and Experimental Botany*, 57: 9-18.
- Bazzaz FA, 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 351-71.
- Bazzaz FA, Reekie EG, 2005. Reproductive allocation in plants. Elsevier Academic Press, California. 247 p.
- Bennett, E, Roberts, JA, Wagstaff, C, 2012. Manipulating resource allocation in plants. *Journal of Experimental Botany*, 63: 3391-3400.
- Bingham RA, Orthner AR, 1998. Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, 391: 238-239.
- Carlsson BA, Callaghan TV, 1991. Simulation of fluctuating populations of *Carex bigelowii* tillers classified by type, age and size. *Oikos*, 60: 231-240.
- Cheng DL, Wang GX, Li T, Tang QL, Gong CM, 2007. Relationships among the stem, aboveground and total biomass across Chinese Forests. *Journal of Interactive Plant Biology*, 49: 1573-1579.
- de Jong TM, 1986. Fruit effects on photosynthesis in *Prunus persica*. *Physiologia Plantarum*, 66: 149-153.
- Eckhart VM, 1992. Resource compensation and the evolution of gynodioecy in *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae). *Evolution*, 46: 1313-1328.
- Fabbro T, Körner C, 2004. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora*, 199: 70-81.
- Falinska K, 1985. 1985. The demography of coenopopulations of forest herbs. In: White J, (ed.) The population structure of vegetation. *Handbook of vegetation science*, Vol. III. Dordrecht/Boston/Lancaster: Dr W. Junk Publishers. 241-264 pp.
- Gatsuk LE, Smirnova OV, Vorontzova LI, Zaugolnova LB, Zhukova LA, 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology*, 68: 675-696.
- Geng YP, Pan XY, Xu CY, Zhang WJ, Li B, Chen JK, 2007. Plasticity and ontogenetic drift of biomass allocation in response to above- and below-ground resource availabilities in perennial herbs: a case study of *Alternanthera philoxeroides*. *Ecological Research*, 22: 255-260.
- Gignoux J, Konaté S, Lahoreau G, Le Roux X, Simioni G, 2016. Allocation strategies of savanna and forest tree seedlings in response to fire and shading: outcomes of a field experiment. *Scientific Reports*, 6:38838 | DOI: 10.1038/srep38838.
- Gleeson SK, Tilman D, 1990. Allocation and the transient dynamics and succession on poor soils. *Ecology*, 71:1144-1155.
- Gonçalves JFC, Vieira G, Marengo RA, Ferraz JPS, Junior UMS, Barros FCF, 2005. Nutritional status and specific leaf area of mahogany and tonka bean under two light environments. *Acta Amazonica*, 35: 23-27.
- Greenwood MS, 1995. Juvenility and maturation in conifers: current concepts. *Tree Physiology*, 15: 433-438.
- Hermans C, Hammond JP, White PJ, Verbruggen N, 2006. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends in Plant Science*, 11 (12), 610-617.

- Hiura T, Koyama H, Igarashi T, 1996. Negative trend between seed size and adult leaf size through the geographical range of *Fagus crenata*. *Ecosciense* 3: 226-228.
- Hunt R, 1990. Basic growth analysis. Unwin Hyman, London. 112 p.
- Kaneko Y, Homma K, 2006. Differences in the allocation patterns between liana and shrub *Hydrangea* species. *Plant Species Biology*, 21: 147-153.
- Kılınç M, Yüksel Ş, 1995. A morphological, anatomical and ecological study on *Pancretium maritimum* L. (Amaryllidaceae). *Tr. J. Bot.*, 19: 309-320.
- Kılınç M, Kutbay H G, 2008. Bitki Ekolojisi. Palme Yay., Ankara. 362 s.
- Korkmaz H, Alkan S, Mumcu Ü, 2012. Spatio-temporal variations in allocation of macronutrients in *Smilax excelsa* L. (Liliaceae). *Revue D'écologie (Terre & Vie)*, 67 (2): 149-156.
- Kutbay HG, Kılınç M, 1995. An autoecological study on *Galanthus rizehensis* Stern (Amaryllidaceae). *Tr. J. Bot.*, 19: 235-240.
- Korkmaz H, Yıldız M, Kutbay HG, Yalçın E, Bilgin A, 2006. Macroelement changes of *Trachystemon orientalis* (L.) G. Don (Boraginaceae) under different forest communities. *Ekológia (Bratislava)*, 25: 113-125.
- Körner C, 1999. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer, Berlin. 345 p.
- Ludewig F, Flügge U-I, 2013. Role of metabolite transporters in source-sink carbon allocation. *Frontiers in Plant Science*, 4: 1-16.
- Lylod DG, Bawa KS, 1984. Modification of gender of seed plants in varying conditions. *Evolutionary Biology*, 17: 255-338.
- Mehrotra P, Mehrotra P, Rawat YS, 1998. Canopy effect on the dry matter allocation in different components of evergreen and non-evergreen forb species of Kumaun Himalaya. *Current Science of Bangalore*, 75: 1399-1402.
- Miyazaki Y, Hiura T, Kato E, Funada R, 2002. Allocation of resources to reproduction in *Styrax obassia* in a masting year. *Annals of Botany*, 89: 767-772.
- Niinemets Ü, 2004. Adaptive adjustments to light in foliage and whole-plant characteristics depend on relative age in the perennial herb *Leontodon hispidus*. *New Phytologist*, 162: 683-696.
- Niinemets Ü, 2005. Key plant structural and allocation traits depend on relative age in the perennial herb *Pimpinella saxifraga*. *Annals of Botany*, 96: 323-330.
- Pirdal M, 1989. Studies on the autoecology of *Asphodelus aestivus* Brot. *Doga TU Botanik D.*, 13: 89-101.
- Poorter, H, Nagel, O, 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27: 595-607.
- Poorter, H, Niklas KJ, Reich, PB, Oleksyn, J, Poot, P, Mommer, L, 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193: 30-50.
- Ramula S, Mutikainen P, 2003. Sex allocation of females and hermaphrodites in the gynodioecious *Geranium sylvaticum*. *Annals of Botany*, 92: 207-213.
- Reekie EG., Bazzaz, FA. 1987. Reproductive effort in plants. 1. Carbon allocation to reproduction. *American Naturalist*, 129: 876-896.
- Silvertown JW, Dodd M, 1996. Comparing plants and connecting traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, 351: 1233-1239.
- Schultz JC., Appel HM, Ferrieri AP., Arnold TM, 2013. Flexible resource allocation during plant defense responses. *Frontiers in Plant Science*, 4: 1-11.
- Szabó Gy., Czeller K, 2012. Similarities in the Allocation of Metallic Elements in Dietary Plants. *Geografijos metraštis*, 45: 98-107.
- Tateno R, Hishi T, Takeda H, 2004. Above- and belowground biomass and net primary production in cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen. *Forest Ecology and Management*, 193: 297-306.
- Wang C, Zhou J, Liu J, Wang L, Xiao H, 2017. Reproductive Allocation Strategy of Two Herbaceous Invasive Plants Across Different Cover Classes. *Polish Journal of Environmental Studies*, 26: 355-364.
- Tilman, D., 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton. 376 p.
- Weiner J., 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6: 207-215.
- Williams CF, Fenster CB, 1998. Ecological and genetic factors contributing to the low frequency of male sterility in *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 85: 1243-1250.
- Zhukova LA, 1987. Dinamika tsenopopulyatsii lugovyh rastenii [Coenopopulation dynamics of meadow plants]. Moskovskii Gosudarstvennyi Pedagogicheskii Institut Imeni V. I. Lenina. Doctor of Biology Dissertation.