



Derleme (Review)

Cilt 1 - Sayı 2: 68-82 / Nisan 2018

(Volume 1 - Issue 2: 68-82 / April 2018)

EKOSİSTEMLERDE YAPRAĞIN EKOLOJİK FONKSİYONLARI

Erkan YALÇIN^{1*}

¹ Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, 55139, Atakum, Samsun, Türkiye

Gönderi: 07 Mart 2018; **Yayınlanma:** 01 Nisan 2018
(Submission: March 07, 2018; **Published:** April 01, 2018)

Özet

Bu çalışmada yüksek yapılı bitkilerde vejetatif bir organ olan yaprağın fiziksel, kimyasal özellikleri ve bunların ekosistem fonksiyonları üzerindeki etkisi açıklanmaya çalışılmıştır. Yapraklar yüksek yapılı bitkilerde önemli ekofizyolojik indikatörlerdir. Fiziksel özelliklerinin yanı sıra yaprak kimyasal içeriği fizyoloji ve fonksiyon ile yakın ilişkilidir. Yapraklar üzerinde yürütülen çalışmalar ekosistem gelişimi ve bitki fonksiyonel özellikleri hakkında değerli bilgiler vermektedir.

Anahtar sözcükler: Besin elementleri, Bitki, Ekoloji, Ekosistem, Yaprak

Leaf ecological functions in ecosystems

Abstract: In this study, the physical and chemical properties of leaf which is a vegetative organ of high structured plants and their effects on the biology and ecosystem functions were tried to be explained. Leaves are the important ecophysiological indicators in the higher plants. Physical properties as well as leaf chemical contents are closely related to physiology and function. Many studies conducted on the leaves provide valuable information about the ecosystem development and plant functional characteristics.

Keywords: Nutrients, Plant, Ecology, Ecosystem, Leaf

***Corresponding author:** Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, 55139, Atakum, Samsun, Türkiye
Email: erylalcin@omu.edu.tr (E. YALÇIN)

1. Giriş

Morfolojik olarak yaprak sınırlı büyüme göstermesinden dolayı kısa sürgün olarak kabul edilir. Ekofizyoloji, bitkilerin fizyolojik özellikleri ile bu fizyolojik özellikler üzerinde etkili olan toprak, meteoroloji, bitki örtüsü ve diğer canlılar gibi çevre faktörlerinin ilişkisini inceleyen bilim dalıdır (Landsberg ve Sands, 2011). Fonksiyonel özellik bir organizmanın sahip olduğu ekosistemdeki rolünü veya

performansını gösterebilen öne çıkan ve göze çarpan özelliğidir. Yapraklar fotosentezin yanı sıra, kuraklık stresi karşısında stoma fonksiyonlarıyla gerekli cevaplar oluşturma (Chaves ve ark., 2003), yüksek ışık şiddeti ile UV radyasyonuna karşı koyma, reaktif oksijen çeşitlerini (ROS) zararsız hale getirmek için antioksidant bileşikler üretme gibi işlevler üstlenmişlerdir (Agati ve ark., 2013). Yaprak morfolojisi, fizyolojisi ve fenolojisi atmosfer

kirleticilerini tutma ve bünyesinde alıkoyma (Manes ve ark., 2012), dolaşımdaki karbonu bağlama (Sedjo ve Sohngen, 2012), ısı akışını azaltarak iklimi düzenleme ve bunu takiben terleme ile hava sıcaklığını düşürme (bu özellikle şehir ormanları ve ağaçları için önemlidir), sklerofili ve dayanıklı yapısal özellikleri ile biyotik ve abiyotik tehlikelerin kontrolü (de Bello ve ark., 2010) ve içerdiği mineral besin elementlerinin döngüsü yoluyla toprak verimliliğini ıslah etme (Aponte ve ark., 2013) gibi ekosistem servisleriyle de ilişkilidir.

Yaprak besin elementleri konsantrasyonu ve birim yaprak alanına düşen kütle (LMA) miktarı, fotosentez ve solunumla güçlü korelasyonlar sergiler. Yaprakta yüksek LMA değerinin sonucu olarak düşük besin elementi konsantrasyonları ve CO₂ bağlama kapasitesinde azalma görülmektedir (Poorter ve ark., 2009). Aynı zamanda, LMA' nın daha yüksek olması bitki gelişiminde gerekli ve ortamdaki miktarı yetersiz besin elementlerinin kullanımını optimize etmek için bir strateji olarak düşünülmektedir (Reich, 1993). Yapılan çok sayıda çalışma yüksek LMA düzeyine sahip türlerin çoğunlukla düşük yağış alan, fakat yüksek sıcaklık ve güneş radyasyonuna sahip alanlarda yayılış gösterdiğini göstermektedir (de la Riva ve ark., 2016). Yapraklarla yapılan ekofizyolojik araştırmalar gelecekte artan atmosferik karbondioksit miktarına bağlı olarak yüksek mezofil direnci ve LMA' ya sahip güçlü gymnosperm ve herdem yeşil angiosperm karasal ekosistemlerde doğal seçim yoluyla hakim olacağını göstermektedir (Soh ve ark., 2017).

Bu çalışmanın amacı, yüksek yapılı bitkilerde vejetatif bir organ olan yaprağın fiziksel özellikleri, besin elementi ekonomisi ve değişen ekosistem fonksiyonları arasındaki ilişkileri mevcut literatür bilgisine göre açıklamaktır. Farklı ekosistemlerde yayılış gösteren bitkilerin yapraklarında yapılan analizler bazen birbiriyle çelişen bazen de destekleyen bulgular sunmaktadır. Yaprak ekofizyolojik özelliklerine ait bulgular ekosistem ve küresel iklim değişikliği arasındaki ilişkilere ışık tutmaktadır. Bu derleme yaprak gibi basit görünen bir organın son derece değişken fiziksel ve kimyasal özellikleri hakkında elde edilen bulgular ile bunların küresel ekosistem değişimlerine bağlı olarak sergileyeceği muhtemel sonuçları ortaya koymuştur.

2. Yaprığın Morfolojik Özellikleri

Bitkiler fonksiyonel olarak her dem yeşil ve yaprak dökken şeklinde sınıflandırılabilir. Yaprığın morfolojik özellikleri ve yaşı buna bağlı olarak değişmektedir. Stres faktörleri tüm bitkinin ve bir çok organın gelişimini ve verimliliğini azalttığı için yaprak alanı, yaprak eni ve boyu, yaprak kalınlığı, yaprak yaş ve kuru ağırlığı gibi yaprağın büyüklük parametreleri tek başına önemli ekolojik indikatörlerdir. Bu parametrelerin bir

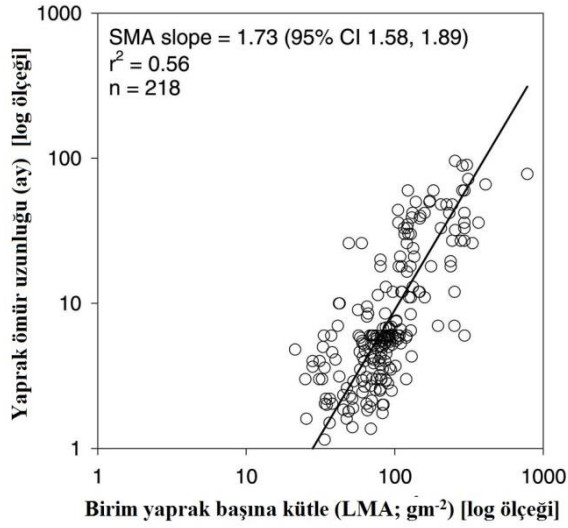
çoğunun kayba uğramasından kaçınmak için kurutulmamış taze yaprak örneklerinde ölçülmesi gerekir. Yaprakların toplandıktan sonra aynı gün içerisinde hava geçirmez plastik kaplar içerisinde ve soğuk şartlar uygulanarak laboratuvara getirilmesi tercih edilir. Yaprak alanı optik planimetre veya resim tarayıcı ile ölçülür. Bu yöntem yaprak boyu ve enini ölçmek için de kullanılabilir. Taze ağırlık hassas terazi ile ölçülür. Yaprak kuru ağırlığı 70°C'lik etüvde 72 saatlik kurutmadan sonra ölçülür.

Birim yaprak alanına düşen kütle (LMA; g cm⁻², mg mm⁻²) yaprak kütesinin (kuru ağırlık cinsinden) yaprak alanına oranı olarak tanımlanır. Spesifik yaprak alanı (SLA), LMA' nin tersi (SLA = 1/LMA) olup yaprak yüzeyinin birim kütle başına gelişimi olarak ifade edilir (Bussotti ve Pollastrini, 2015). Morfolojik bir özellik olan LMA (ya da tersi SLA), maksimum fotosentez oranı gibi yaprak fonksiyonları (Quero ve ark., 2006), türün potansiyel gelişim oranı gibi tüm bitki aktiviteleri (Ruiz-Robledo ve Villar, 2005) ve ayrışma oranları gibi ekosistem süreçleriyle de ilişkilidir (Lopez-Iglesias ve ark., 2014). LMA, yaprak yoğunluğu (LD, g mL⁻¹) ve yaprak hacminin alanına oranı (LVA, mL m⁻², yaprak kalınlığı olarak da adlandırılır) adı verilen başlıca iki bileşenden meydana gelmektedir. Bunlar arasındaki ilişki aşağıdaki şekilde gösterilir (de la Riva ve ark., 2016).

$$LMA (g m^{-2}) = LVA (mL m^{-2}) \times LD (g mL^{-1})$$

LMA' nın bu iki bileşenin eşit oranda LMA'daki varyasyon üzerinde etkili oldukları (Villar ve ark., 2013), birbirleriyle negatif korelasyon sergiledikleri (Shipley, 1995) ve birbirlerinden bağımsız olarak da değişkenlik gösterdikleri (Castro-Díez ve ark., 2000) rapor edilmiştir.

Yüksek LMA değeri yüksek yoğunlukta mezofil dokusunun sonucu olabilir ya da kalın bir yaprak demektir. Kuru madde konsantrasyonu ve yaprak kalınlığı ekolojik olarak farklı yorumlandığından, LMA' nın ekolojik öneminin yanlış değerlendirilmesine yol açabilmektedir (Witkowski ve ark., 1994; Wilson ve ark., 1999; Lamont ve ark., 2002). Ağaç formundaki türlerin birim yaprak alanına düşen kütle (LMA) ve kuru madde konsantrasyonu değerlerinde görülen artış ekolojik bir gradient boyunca kuraklık stresindeki artış ile birlikte gözlenmiştir (Castro-Díez ve ark., 1997; Roderick ve ark., 2000; Bruschi ve ark., 2003; Bussotti ve ark., 2005). Yüksek LMA' ya sahip türler çeşitli habitatlarda daha uzun ortalama yaprak ömrüne sahip olma eğilimindedirler (Şekil 1; Reich ve ark., 1997; Diemer, 1998; Ryser ve Urbas, 2000; Williams-Linera, 2000; Wright ve Westoby, 2002). Daha uzun ömürlü olmanın ekstra yapısal dayanıklılık gerektirdiği görülmüştür (Coley, 1988; Reich ve ark., 1991; Wright ve Cannon, 2001).



Şekil 1. Çok sayıda habitattan alınan 218 türün yaprak ömür uzunluğu ve yaprak birim alanı başına düşen kütle arasındaki korelasyon (Reich ve ark., 1997), SMA: standart ana eksen, CI: güven aralığı.

Daha yüksek LMA bitki yaprağını yıpranma ve yırtılmaya karşı korur ve herbivorları caydırır. Daha ince daha sert yapraklar kendilerini yaygın ve genel bir savunma formu haline getirmenin yoludur (Coley, 1983; Cunningham ve ark., 1999) fakat uzun yaprak ömrü aynı zamanda tanenlerin, fenollerin ve diğer savunma bileşiklerinin nispeten daha yüksek oranda allokasyonu ile ilişkilidir (Coley, 1988). Birçok habitattan elde edilen veriler LMA ve yaprak büyüklüğünün negatif korelasyon gösterdiğini ortaya koymaktadır (Ackerly ve Reich, 1999). SLA ve yaprak büyüklüğünün, azalan yağış ve toprak besin elementi miktarıyla doğru orantılı olduğu görülmüştür (Fonseca ve ark., 2000; Ackerly ve ark., 2002; Bilgin ve ark., 2004).

Özgül (spesifik) yaprak alanı (SLA) bitkinin büyüme ve gelişmesi üzerinde önemli bir role sahiptir ve aynı zamanda ışık absorpsiyonunda önemlidir (Valladares ve ark., 2011). Doğan ve ark. (2015) *Hedera helix* L. (İngiliz sarmaşığı)' de SLA' nın mevsimsel olarak en yüksek seviyeye yaz mevsiminde ulaştığını ve yükseklik gradiyenti boyunca azaldığını rapor etmişlerdir.

3. Yaprakın Kimyasal Özellikleri

Kimyasal analizler (makro, mikro besin elementleri, iz elementler, stabil izotoplar) için toplanan yapraklar kağıt torbalar veya delikli polietilen torbalarda saklanırlar. Şayet örnekler toplanır toplanmaz laboratuvara getirilmeyecekse veya analiz edilmeyecekse havalandırılan bir odada kurutulmalıdır (hava kurusu). Kurutmadan sonra yapraklar birkaç gün saklanabilir. Geniş yaprakların laboratuvarında veya depoda saklanmasını kolaylaştırmak için saplarından

ayrılması ve bileşik yaprakların ana eksenenden koparıldıktan sonra saklanması tavsiye edilir.

Elementel analizler bitkinin beslenme durumu hakkında bilgi sağlar (Van den Driessche, 1974). Yapraklardaki farklı mineral elementlerin optimal ve kritik seviyeleri birçok orman ağaç türleri ve fonksiyonel grupları için Bonneau (1988), Bergmann (1992), Rautio ve ark. (2010), Mellert ve Göttlein (2012) tarafından rapor edilmiştir. Her bir elementin optimal düzeyden sapan konsantrasyonları elementlerin birbirine göre oranlarını değiştirerek beslenme dengesizliklerine yol açabilir. Yapraklardaki azot içeriği (yaprak kuru ağırlığı ve yaprak alan cinsinden ifade edilir) ekolojik indeks ile son derece ilişkilidir çünkü fotosentez ile bağlantısı vardır (Niinemets, 2010). Atmosferik azot birikiminin bir sonucu olarak yaprakta artan azot içeriği beslenme dengesizliklerine yol açabilir (Duquesnay ve ark., 2000). Yapraklardaki yüksek azot konsantrasyonları bitkilerin gelişimi, besin elementi döngüsü, toprak altı çeşitlilik, su kalitesi ve ekstrem hava olaylarına karşı yaprak hassasiyetini ve bitki zararlılarının saldırılarının artışı ile ilişkili olarak orman ekosistemlerini etkiler (de Vries ve ark., 2009). Azot içeriği senesens sırasında yapraklar dökülmeden önce geri emilim (rezorbsiyon) olayı nedeniyle azalır (Norby ve Jackson, 2000; Kılıç ve ark., 2010). Yaprak azotu Rubisco ve diğer fotosentetik proteinlerin konsantrasyonlarını yansıtır (Lambers ve ark., 2008). Tüm türlerde yaprak azotunun benzerliği birim yaprak alanında birim yaprak kütlelerine göre daha fazladır (Reich ve ark., 1997). Yaprak azotunun yüksek olması fotosentetik kapasiteyi artırmaktadır. Düşük N konsantrasyonları birim alandaki yaprak yoğunluğunu artırmaktadır. Yani düşük yaprak N içeriği daha yoğun yaprak yapısı oluşturmaktadır. Bunun sonucunda yaprağın fotosentetik kapasitesinde azalma ortaya çıkmaktadır (Niinemets ve ark., 2002). Yüksek yoğunluğa sahip mezofil genellikle su bakımından kısıtlı olan Akdeniz komuniteleri ve yarı çöl gibi çevrelere bir adaptasyon şeklinde ortaya çıkar (Niinemets, 2001).

Genellikle yaprak birim kuru biyokütlesi başına N ve P konsantrasyonları rakımın artışına bağlı olarak azalır ve birim alan başına yaprak kütleleri (LMA) artar (Soethe ve ark., 2008). Yaprakın fiziksel ve kimyasal özellikleriyle fotosentez ve solunum gibi temel kimyasal işlemler dünyadaki birçok bitkide gözlenmiş ve bu gözlemlerin sonucunda N ve P elementleri yaprağın C bağlama kapasitesini etkileyen başlıca besin elementleri olarak belirlenmiştir (Wright ve ark., 2004; Reich ve ark., 2009). Chapin (1991), C₃ fotosentez yolunu kullanan bir bitki yaprağının sahip olduğu azotun % 26'sını CO₂ fiksasyonuna (Rubisco), % 19' unu da ışığı hasat eden komplekslere harcadığını tespit etmiştir. Bu yüzden yaprağın N içeriği genellikle fotosentetik kapasite ile ilişkilidir (Field ve Mooney,

1986; Evans, 1989). Yaprağın fosfor içeriği de fotosentez için ribuloz 1,5 bifosfat (RuBP) döngüsünde, yeni proteinlerin ve nükleik asitlerin (DNA ve RNA) sentezinde ve ATP transformasyonu için önemlidir (Sterner ve Elser, 2002). N ve P bitki gelişimi için özel bir öneme sahiptir. Farklı biyomlar arasında bu önem ortaya çıkmaktadır (Ågren, 2004; Hessen ve ark., 2004). Azot ve fotosentez arasındaki ilişki yaprakta değişen fosfor konsantrasyonundan etkilenmektedir (Reich ve ark., 2009). Düşük sıcaklık ortalamasına sahip habitatlarda yetişen bitkilerin yapraklarında daha yüksek oranda N, P ve Mg konsantrasyonları ölçülmüştür. Bu sonuç böylesi ekolojik koşullarda metabolik aktivite ve büyüme oranlarını zenginleştirmek için adaptif bir özellik olarak düşünülmektedir (Reich ve ark., 1996; Weih ve Karlsson 2001).

Çinko hücre proteinlerinin parçalanması ve farklı formlara dönüşmesinden sorumlu metalo endopeptidazların ayrılmaz bir parçası olarak bilinmektedir. Bu katabolik süreç senesense uğramış yapraklardan, azotun amino asitler şeklinde etkili bir geri emilimi için (rezorbsiyon) gereklidir (Killingbeck, 2008). Muhtemelen düşük N geri emilim verimliliği yaprakta yetersiz çinko konsantrasyonunun bir sonucudur. Aşırı miktarda çinko bitkilerde toksik olmakla beraber binlerce proteinin temel bileşenini de oluşturur (Broadley ve ark., 2007). Killingbeck (2008) tarafından Chihuahuan çölünde yaprak dökken bir çalı türü ile yapılan çalışmada yaprağın N ve Zn elementlerinin geri emilimi arasında önemli ilişkiler gözlenmiştir (Housman ve ark., 2012).

Proteaceae familyasının bazı türleri yapraklarında yüksek miktarda mangan (Mn) biriktirmektedir (Jaffré, 1979; Shane ve Lambers, 2005). Bu durum bitkilerin köklerinden salınan büyük miktarlardaki organik asitlerin bir sonucu olarak ortaya çıkmaktadır. Bu organik asitler hem mangan çözünürlüğünü artırır (Godo ve Reisenauer, 1980; Jauregui ve Reisenauer, 1982), hem de emilen fosforu taşınabilir hale getirmektedir (Lambers ve ark., 2006). Bu yüzden topraktaki fosfor verimliliğinin düşmesi yalnızca yaprakta düşük P konsantrasyonunun ortaya çıkmasına ve senesente fosforun daha yüksek oranda geri emilmesine yol açmamakta, aynı zamanda kökleriyle mikorizal ilişki sergilemeyen türlerde fosforun alınabilmesi için köklerden organik asitlerin salınmasının bir göstergesi olarak çok yüksek konsantrasyonlarda yapraklardaki Mn içeriğinin artışına sebep olmaktadır (Hayes ve ark., 2014).

Biyomineralizasyon süreçlerinde kalsiyum (Ca) organizmaların çoğunda en fazla bulunan katyondur ve kalsiyumdan oluşan mineraller biyomineral olarak bilinenlerin yaklaşık %50' sini karşılamaktadır (Weiner ve Dove, 2003). Kalsiyum temel bir bitki besin elementidir ve hücre metabolizmasında birçok temel

fonksiyonda iş görmektedir. İki değerlikli Ca katyonu vakuolde inorganik ve organik anyonlar için dengeleyici bir katyondur (White ve Broadley, 2003). Yaprakta Ca konsantrasyonu 1-50 mg/g kuru kütle başına değişmektedir (Hawkesford ve ark., 2011). Doğada Ca eksikliği nadir görülür, fakat aşırı toprak kalsiyumu kalkerli topraklardan Ca sevmeyen bitki topluluklarını uzaklaştırmaktadır. Yüksek yapılı bitki familyalarında en çok bulunan Ca bileşiği, kalsiyum oksalattır ve pek çok bitki dokusunda hücre içi ve hücre dışı alanlarda gözlenmektedir (Bouropulos ve ark., 2001; Franceschi ve Nakata, 2005). Bitkilerde C ve Ca kristal formunda depolanmaktadır ve bitkilerde toplam Ca' un %90' ı kalsiyum oksalat formundadır. Kalsiyum oksalat bitkilerde, hücre içi iyon dengesinde (Na ve/veya K), herbivorluğa karşı bitki savunmasında, dokuların sertlik ve desteklenmesinde, oksalik asit, alüminyum ve/veya ağır metallerin detoksifikasyonunda, ışığın yakalanması ve yansıtılmasında ve Ca miktarının düzenlenmesinde rol oynamaktadır (Nakata, 2003; Franceschi ve Nakata, 2005). Bitkilerde nadir olarak kalsiyum sülfat formasyonunda kristaller de vardır, fakat bu kristallerin bitki fonksiyonlarındaki rolü hakkında çok az şey bilinmektedir. Bu kristaller mezofil vakuollerinde ve tuz salgı bezlerinde, öz bölgesinde, sekonder ksilemin öz kollarında ve konifer yaprak yüzeylerinde asit yağmurundan sonra ortaya çıkan bir semptom olarak görülmüştür (He ve ark., 2012).

Birçok bitkide bakır (Cu) iz element olarak bulunmakta ve geri emilmektedir. Mineral besin elementleri bitki gelişimini hem sınırlayıcı özellikleri, hem de toksisiteyle etkiler. Al ve Mn toksisitesi genellikle asit topraklarda görülürken (White ve Brown, 2010), alkalın topraklar P, Fe, Cu, Mn ve Zn bakımından fakirdir (Lynch ve Clair, 2004). Son yıllarda yapılan çalışmalar bu besin elementlerinin birçoğunun birlikte C döngüsünü düzenleyerek ekosistemlerin fonksiyon ve süreçlerini etkileyebileceği ileri sürülmüştür (Townsend ve ark., 2011). Mesela, Mn meşe ve çamlar gibi birçok ağaç formundaki türün ölü örtüsünde (litter) ligninin parçalanmasını artırır (Davey ve ark., 2007; Berg ve ark., 2010), molibden (Mo) tropikal ormanlarda N fiksasyonunu yönlendirmektedir (Barron ve ark., 2009). Kurşun ve kadmiyum gibi ağır metaller trafik ve endüstriyel aktivitelerden kaynaklanan eser miktardaki kirleticilerdir. Ağır metal içeriklerinin kuru kül ağırlığı (DAW: "dry ash weight") bakımından ifade edilmesi gerekir, böylece farklı yaprak büyüklükleri ve morfolojilerinin ortaya çıkardığı seyreltme etkisi azalır (Luyssaert ve ark. 2002).

Bitki dokularındaki N:P oranları hesaplanarak N ve P elementlerinden kaynaklanan değişimler karşılaştırılır (Güsewell ve Koerselman, 2002; Venterink ve ark., 2003). Yaprak N veya P konsantrasyonları vejetasyonda tür çeşitliliği ile türlerin karakteristik

özelliklerini de sınırlar (Roem ve Berendse, 2000). Yaprak N:P oranı >16 ise komünite biyokütle üretiminde, P elementi; oran <14 ise N elementi, N:P oranı 12 ile 14 arasında ise N ve P elementleri birlikte sınırlayıcı olmaktadır (Aerts ve Chapin, 2000). Doğal ortamlarda karasal bitkilerin yapraklarında ortalama N:P oranı 12 - 13 arasındadır (Elser ve ark., 2000; Güsewell ve Koerselman, 2002; Knecht ve Göransson, 2004).

Yaprakta ölçülen C ve N içeriği birbiriyle yakından ilişkili olup ışığın absorbe edilmesinden sorumludurlar. Birim yaprak alanı başına düşen yaprak kütlesi, artan radyasyon miktarıyla doğrusal bir ilişki sergiler. Yaprak azotunun büyük bir kısmı gölgeye tolerans gösteren türlerde ışığın hasat edilmesi için harcanır. Nispi ışık radyasyonu yapraklardaki yapısal karbon oranını etkileyebilir. Kullanılabilir ışık miktarının artışı *Fagus sylvatica* L.' da (Kausch ve Haas, 1966) ve *Salix aquatica* Smith' da lignin içeriğini arttırmıştır (Waring ve ark., 1985). *F. sylvatica*' da ışık miktarının artışı ile hücre duvarının polisakkarit miktarı azalmıştır. Lignin diğer karbonhidratlardan daha fazla C ve enerji içerdiğinden doğrudan güneş radyasyonu alan yapraklarda C içeriği artmaktadır (Kutbay ve ark., 2003).

4. Yaprak Besin Elementleri ve Geri Emilimi (Rezorpsiyon)

Bitkide hayatsal olayların sonuçlanmasına sebep olan bozulma süreçlerinin tümü "Senesens = Belli bir yaşlanma kademesi" olarak isimlendirilir. Bitkide gençlik, olgunluk ve senesens devamlılık içinde belirip kendilerine özgü etkinlikler gösteren özel ve tipik kademeler olarak bilinirler. Genel olarak senesens; bir bireyin hayatında metabolik faaliyetlerin azaldığı ve bitkinin fizyolojisinde ölüm öncesi tipik değişimlerin belirdiği bir çeşit tipik yaşlanma kademesi olarak tanımlanır (Aerts, 1996). Bu nedenle senesens, bir organ veya organizmada yaşamsal faaliyetleri bozan ve durduran bir olay olarak kabul edilir. Bitkilerde organların senesensi için tipik örnek olarak, yaprakların davranışı gösterilir (Kutbay ve ark., 2003). Yapraklarda fotosentez hızı ve etkinliği kademeli olarak artar ve belli bir zirveye ulaşır. Buna paralel olarak yaprağın gelişim ve genişlemesi de artarak devam eder. Sonra kademeli olarak fotosentez hızı ve etkinliği düşmeye başlar ve yaprak giderek sararma ile belirginleşen senesens oluşumuna yönelir (Özbucak ve ark., 2008). Bu dönüşüm, genellikle yaprağın büyüme bakımından azami iriliğine vardığında başlar. Bu esnada, solunumda da tipik bir azalma görülür.

Besin elementlerinin geri Emilimi (rezorpsiyon), ağaç ve çalılarda senesense uğramış yapraklardan besin elementlerinin önemli bir kısmının yaprak dökülme zamanına kadar dayanıklı dokulara transfer edilmesidir

(Chapin, 1980; Vitousek, 1982; Aerts, 1996; Aerts ve Chapin, 2000; Kutbay ve ark., 2005; Rejmánková, 2005). Besin elementi geri Emilimi, yaprak senesensinin bütünleyici bir kısmını oluşturmaktadır (Richardson ve ark., 1999). Senesense uğramış yapraklardan geri alınan mineral besin elementleri genç yapraklar ve üreme yapıları gibi yeni oluşan dokulara taşınır ya da daha sonra kullanılmak amacıyla sürekli dokularda saklanır. Böylece besin elementlerinin yaprak dökülmesiyle kaybı önlenerek yeniden kullanılması sağlanır ve alıkonma süresi artar. Bu fizyolojik aktivite bir sonraki yıl yeni yaprak üretimi için oldukça önemli bir mekanizmadır ve ekosistem düzeyinde etkili bir fonksiyondur (Vitousek, 1982). Besin yönünden fakir çevrelerde besin kayıplarının bu şekilde azaltılması, bitki popülasyonlarının gelişimini olumlu yönde etkilemektedir. Son yıllarda yapılan çalışmalar, verimsiz ve fakir habitatlarda, besin elementi kayıplarını en aza indirmenin bitkiler için avantaj sağladığını göstermektedir. Bu şekilde bitki, topraktaki besin elementlerine olan bağımlılığını azaltmaktadır (Pugnaire ve Chapin, 1993).

Bitkilerin yapraklarındaki besin elementi konsantrasyonunun mevsimsel değişimi dikkat çekicidir. Yapraklar fotosentez, solunum, transpirasyon, gaz değişimi ve besin elementlerinin depolanmasını kapsayan, fizyolojik aktiviteyi idare eden primer organlardır. Bu yüzden yaprak besin elementi içeriği, tüm bitkinin besin elementi durumunu belirlemede oldukça önemlidir (Marschner ve ark., 1997; Xue ve Luo, 2002). Çok yıllık bitkilerin toprak üstü organlarındaki besinlerin birikimi ve geri alınımı oldukça dinamik süreçler olup besinler pek çok faktörün etkisiyle dallardan yapraklara, yapraklardan dallara sürekli olarak hareket eder (Marschner ve ark., 1997; Lamaze ve ark., 2003; Milla ve ark., 2005). Besin elementlerinin geri Emilimi (rezorpsiyon) karbon döngüsünün ve kaynak kullanım verimliliğinin, ölü örtü ayrışması ve bitki rekabetinin de dahil olduğu ekosistem süreçlerinin önemli bir kısmını etkiler (Vergutz ve ark., 2012).

Yaprakta besin elementlerinin geri Emilim miktarı, bitkilerin besin elementi kullanım yeterliliğini ifade eden önemli yollardan biridir. Bunun sayesinde bitki, yıllık ölü örtü (litter) yolu aracılığıyla besin elementi kaybını azaltmış olur. Böylece bitki topraktaki besin elementlerine olan bağımlılığını da bir dereceye kadar azaltır (Killingbeck ve Costigan, 1988; Xue ve Luo, 2002). Yapraklardan besin elementlerinin geri Emilimi, besin elementlerinin yaprak dökülmesiyle kaybolmasını engelleyerek yeniden kullanılmasını sağlar. Buna ek olarak besin elementlerinin ortalama alıkonma süresi artmış olur. Bu mekanizma ile bitkiler, depo besin elementlerini olumsuz çevre koşullarında kullanarak gelişimlerini devam ettirebilir. Besin elementlerinin yapraklardan geri Emilimi, hem tür ve

hem de populasyon düzeyinde önemli bir koruma mekanizmasıdır (Richardson ve ark., 1999; Grime, 2002).

Yaprakların sahip olduğu mineral element konsantrasyonundaki varyasyon, türler ve gelişme formları arasındaki fizyolojik farklılıktan kaynaklanmaktadır (Hobbie ve Gough, 2002). Azot ve fosfor bitkinin yaşamsal faaliyetlerinde hayati derecede önemli olup en önemli büyüme sınırlayıcı besin elementleri arasında yer alır (Chapin, 1980). Kalsiyum, potasyum ve magnezyum gibi temel katyonlarla birlikte karasal ekosistemlerde bitki gelişimi ve populasyon dinamikleri üzerinde önemli bir rol oynamaktadır (Vitousek ve Howarth, 1991). Ilıman kuşakta yayılış gösteren ormanlarda, bitkilerin ihtiyaç duyduğu besin elementlerinin büyük bir çoğunluğu organik maddenin mineralizasyonundan ve ekosistem içerisindeki döngülerden absorbe edilir. Bahsedilen bu yollarla N, P, K ve Ca gibi besin elementleri için, sırasıyla % 93, % 89, % 88 ve % 65 oranında geri emilim söz konusudur (Chapin, 1991; Vergutz ve ark., 2012).

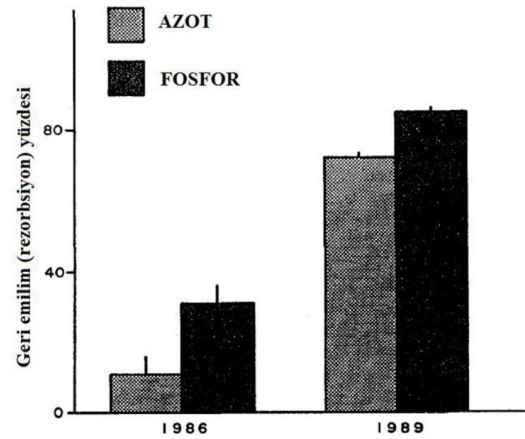
Vasküler bitkilerin büyüme ve gelişme periyotlarında azot ve fosfor yüksek bir dinamizme sahiptir. Senesens döneminde sürekli dokulara transfer edilen bu elementlerin dinamizmi düşmektedir (Chapin, 1980). Yaprak azot ve fosfor içeriklerinin, komünite seviyesinde vejetasyonun kompozisyonu, işleyişi ve besin elementlerini sınırlayan bir indikatör olarak kullanılabilceğini gösteren çalışmalar mevcuttur (Trémolières ve ark., 1998). Çok yıllık odunsu türlerde besin elementi geri emilimi ile ilgili araştırmalarının çoğu karasal ekosistemlerde primer üretimi en çok sınırlayan elementler oldukları için azot ve fosfor üzerine yoğunlaşmıştır (Chapin, 1980; Hagen-Thorn ve ark., 2006). Rezorbsiyon, bitkiler tarafından besin elementlerini korumaya yönelik geliştirilen bütün stratejilerin en önemlisidir. Rezorbsiyon rekabet, besin elementlerinin alınması ve biyomas üretimi gibi yaşamsal olayları etkilemektedir. Çoğu organizma doğrudan veya dolaylı bir şekilde bitki dokularında depolanmış mevcut besin elementlerine ölü örtü (litter) olarak bağımlıdır. Ölü örtünün (litter) %70' i dökülen yapraklardan meydana geldiğinden, rezorbsiyonun ekosistemlerin birçoğu için kilit taşı bir yaşam olayı olduğu açık bir şekilde görülecektir (Killingbeck, 1996).

Bitki besin elementi geri emiliminin (rezorbsiyonunun) iklimle, toprak karakterleriyle ve bitki özellikleriyle ilişkilerini konu alan çalışmalar oldukça fazla olmasına rağmen, mekânsal ve küresel seviyede ilişkilerin tanımlanmasında pek çok bilinmez halen devam etmektedir (Chapin ve Moilanen, 1991; Kazakou ve ark., 2007; Yuan ve Chen, 2009).

4.1. Potansiyel ve gerçekleşen rezorbsiyon

Mevcut literatürde besin elementlerinin rezorpsiyonu ile ilgili veriler çoğunlukla tek yıllık çalışmalardan

gelmiştir (Killingbeck, 1996). Bitki bireyleri ya da bitki populasyonları çevresel faktörlerden yaşamları boyunca aynı biçimde etkilenmezler. Yaprak besin elementi rezorpsiyon oranları ekolojik faktörlerin etkisiyle yıldan yıla değişkenlik göstermektedir. Bu yüzden bitki türlerine ait bireylerin yapraklarındaki besin elementlerinin en yüksek düzeyde geri emilimini tespit etmek, tek yıllık çalışma ve gözlem ile mümkün değildir. Böyle sonuçlar bitkinin yaprak besin elementi rezorpsiyon yeteneğini gerçekte var olandan daha az tespit etme riski taşır. May ve Killingbeck (1990), Killingbeck (1992), bitki yaprak besin elementlerinin en yüksek düzeyde gerçekleştiği rezorpsiyon oranına "potansiyel rezorpsiyon" adını vermiştir. Tek yıllık gözlem ile yapılan bir çalışmada ölçülecek rezorpsiyon miktarına da "gerçekleşen rezorpsiyon" adı verilmiştir. Killingbeck, (1996) yaprak besin elementi rezorpsiyon miktarını sağlıklı olarak ölçmede üç yıllık süre boyunca örnekleme yapılmasını tavsiye etmiştir. Habitattaki mevcut su miktarı, yaprak dökümünün zamanı, gölge gibi çeşitli çevresel parametreler bazı yıllarda besin elementlerinin korunmasında gerçekleşen rezorpsiyon miktarının potansiyel rezorpsiyon miktarından daha az olmasına neden olabilir. Yaprak besin elementlerinin yıllar arasında ne kadar değişken olduğuna dair bir örnek, çölde yetişen bir çalı *Ocotillo* (*Fouquieria splendens*)' ya ait verilerdir (Şekil 2).



Şekil 2. *Ocotillo* (*Fouquieria splendens*)' ya ait rezorpsiyon verileri (Killingbeck 1993).

Bu yaprak döken kurakçıl çöl çalışmasının tek bir populasyonunda azot rezorpsiyonu 3 yıllık gözlem sonucunda %11 ile %72 arasında değişkenlik göstermiştir (Killingbeck, 1993). *Ocotillo*' da eğer bu %11' lik değer kullanılsaydı ve bu şekilde yayınlansaydı bitkinin potansiyel rezorpsiyon yeteneği daha az olarak hatalı bir şekilde literatürde yer alacaktı. Ne yazık ki bu şekilde tek yıllık çalışma ile sonuçlandırılmış çok sayıda yayın göze çarpmaktadır.

Bitkilerde yaprak besin elementlerinin rezorbsiyonu ile yapılan çalışmalarda iki farklı rezorbsiyon çeşidini ifade eden terim vardır. Bunlar rezorbsiyon verimliliği (efficiency) ve rezorbsiyon kullanım yeterliliği (proficiency)' dir.

Rezorbsiyon verimliliği (efficiency), yaprakların en olgun olduğu fenolojik dönemde ölçülebilen en yüksek yaprak besin elementi konsantrasyonu ile yaşlanarak sararıp dökülmeye yüz tuttuğu senesens döneminde ölçülebilen en düşük konsantrasyonu arasındaki farkın yüzde ifadesine denir.

Rezorbsiyon kullanım yeterliliği (proficiency), yaprakların yaşlanarak sararıp dökülmeye yüz tuttuğu senesens döneminde ölçülebilen en düşük besin elementi konsantrasyonuna denir.

Bu terimlerin her ikisi de yüksek yapılı bitkilerde yaprak besin elementlerinin geri emilimi (rezorbsiyon) mekanizmasını açıklamada geçerli olarak kullanılan ve karşılaştırılan terimlerdir. Verimlilik ve yeterliliğin aynı olaya temelde farklı yaklaşımlar olduğu görülmektedir. Her ikisi de ekolojik olarak önemlidir fakat rezorbsiyon olayının evrimini ve fonksiyonunu farklı şekilde aydınlatmaktadır. Verimlilik değeri bireyler, populasyonlar ve komünitelerin yapraklarında bulunan besin elementlerini birbirlerine göre hangi derecelerde koruyabildiklerini ve bunu takiben besin element alımını ne derece azalttıkları gibi konuları aydınlatacak verileri sağlamaktadır. Verimliliğin rezorbsiyon ölçümü olarak eşsiz bir özelliği hem besin elementi ihtiyacını (yeşil yaprak besin içeriği), hem de besin elementinin geriye emilen miktarını bize göstermesidir.

Yeterlilik değeri, senesens yapraklarında besin elementlerinin en az (mutlak) seviyesi olup, besin elementi kayıplarını en aza indirmenin tanımlayıcı değeridir. Örneğin, besin elementlerini korumak için yapılacak bir seçimin tartışmasız bir şekilde senesens yapraklarında azotun %0.3 olduğu bir populasyonda %1.3 olan diğer bir populasyona göre daha güçlü olacağı şeklinde düşünülür. Rezorbsiyon verimliliği ve yeterliliği arasındaki farklılıklara rağmen, bunlar birbirinin tamamlayıcısı olup yapılan çalışmalarda besin ekonomisini eksiksiz olarak aydınlatmak için birlikte kullanılmalıdır.

4.2. Yaprak besin elementlerinin geri emilimini ölçme ve hesaplama

Rezorbsiyon ile ilgili yapılan çalışmalarda yaprak besin elementlerinin iki farklı ölçme birimi göze çarpar. Bunlardan birincisi yapraklardaki besin elementleri değişiminin, birim yaprak kütlelerine oranla miktarının ölçülmesi sonucu elde edilen birimdir. Bu birim genellikle mg g⁻¹ cinsinden ifade edilir. Analiz edilen yaprak kütlelerinde ölçülen besin elementinin ne kadar bulunduğunu göstermektedir.

İkincisi, yapraklardaki besin elementi miktarının birim

yaprak alanına düşen kütlesi olarak ölçülmesidir. Bu $\mu\text{g cm}^{-2}$ ya da mg dm^{-2} cinsinden ifade edilmektedir. Analiz edilen yapraklarda ölçülen besin elementi kütlelerinin birim yaprak alanında ne kadar bulunduğunu göstermektedir. Kullanılan birime göre hesaplanan rezorbsiyon oranları ve bitkinin rezorbsiyon başarısı değişmektedir. Eldeki verileri diğer çalışmalarla karşılaştırmada besin elementi miktarını ölçen birimlere dikkat edilmelidir. Rezorbsiyon verimliliği (efficiency) Killingbeck (1996)'e göre şöyle hesaplanmaktadır;

$$(\%) (\text{NuRV}) = (\text{Numax} - \text{Nusen}) / \text{Numax} \times 100$$

Burada;

NuRV: Ölçülen besin elementinin rezorbsiyon verimliliği (birimi % olarak elde edilmektedir).

Numax: Yaprakların en olgun olduğu aydaki besin elementi içeriği. Bu içerikler yaprak alanına (g dm^{-2}) ve kütlelerine (mg g^{-1}) oranlanarak belirlenir.

Nusen: Yaprakların senesens dönemindeki minimum besin elementi içeriği. Bu içerikler yaprak alanına (g dm^{-2}) ve kütleyle (mg g^{-1}) oranlanarak belirlenir

Rezorbsiyon kullanım yeterliliği (proficiency) hesaplanırken senesens yapraklarındaki en düşük besin elementi içeriği alınır (Killingbeck, 1996). Element içeriği, verimlilik hesaplamasında olduğu gibi, birim alan başına veya birim kütle başına düşen besin elementi konsantrasyonu şeklinde hesaplanır.

Vergutz ve ark. (2012) besin elementlerinin geri emilim miktarını hesaplamada kütle kaybını da (van Heerwaarden ve ark., 2003) dikkate almak gerektiğini vurgulamıştır. Vergutz ve ark. (2012), kütle kaybını bir düzeltme faktörü olarak hesaplamış ve bu düzeltme faktörünü MLCF (Mass Loss Correction Factor: Kütle Kaybı Düzeltme Faktörü) olarak isimlendirmiştir. Vergutz ve ark. (2012)' ye göre MLCF küresel bir düzeltme faktörüdür. Besin elementi geri emilim verimliliğinin hesaplanması için yeni bir formül önermişlerdir. Bu formül şöyle ifade edilmektedir.

$$\text{MLCF (g)} = \text{Senesens yaprakların kütlesi} / \text{Yeşil yaprakların kütlesi}$$

$$\text{Besin Elementlerinin Geri Emilim Verimliliği} = (1 - \text{Senesens yapraklarındaki besin elementi konsantrasyonu} / \text{Yeşil yapraklardaki besin elementi konsantrasyonu} \times \text{MLCF}) \times 100$$

Kütle kaybını dikkate almadan yapılan rezorbsiyon hesaplamaları, ölçülen besin elementi konsantrasyonu birimini kütle bazlı (mg g^{-1}) ya da alan bazlı (mg dm^{-2}) gibi kullandığında %6-10 arasında hatalı sonuçlar

vermiştir. Bu yüzden Vergutz ve ark. (2012) rezorbsiyon hesaplamalarında MLCF' nin kullanılması gerektiğini ileri sürmüştür.

4.3. Yaprak besin elementlerinin geri emiliminin komünite dinamiklerine etkisi

Komünite ve ekosistem düzeyinde besin elementlerinin korunmasına katkı sağlayan geri emilim mekanizması besin elementleri bakımından fakir çevrelerde daha büyük geri emilim oranlarına sahip türlerin daha başarılı olarak seçilimini sağlamaktadır. Bu fikir tartışmalıdır. Bu bakış açısını destekleyen çalışmalar içerisinde besin elementleri bakımından fakir serpantin toprakta N geri emiliminin verimli topraklardan daha fazla olmasına rağmen, P geri emiliminde bir farklılığın olmadığı bildirilmiştir (Pugnaire ve Chapin, 1993). Havaii' de *Metrosideros polymorpha* Gaud.' da senesens yaprakları verimli bir alanda N bakımından fakir bir alana göre daha düşük N geri emilimine sahiptir (Treseder ve Vitousek, 2001). Ilıman yağmur ormanlarında yapılan bir çalışmada farklı gelişim düzeylerine sahip topraklarda N ve P geri emiliminin, alanın yaşına bağlı olarak toprakta azalan besin elementi konsantrasyonuna karşılık artış gösterdiği tespit edilmiştir (Richardson ve ark., 2004). Ayrıca bu ekosistemde geri emilim yeterliliği fosfor için %0.07' den 0.01' e, azot için ise %1.5' ten 0.3' e azaldığı tespit edilmiştir.

Birçok çalışmada bir tezat olarak geri emilim verimliliğinin alanın besin elementi statüsü ile değişmediği, azot fikse eden türler hariç birçok bitki türü için alan verimliliği ve yaşam formunun eşit önemi olduğu gösterilmiştir (Minoletti ve Boerner, 1994; Doğan ve ark., 2015). Farklı coğrafyalarda yayılış gösteren 40 tür ile yapılan bir derlemede azot geri emiliminin toprak verimliliği düşük alanlara bir adaptasyon olmadığı (Chapin ve Kedrowski, 1983) ileri sürülmüştür. Bu çalışmada seçilen ağaç türleri, toprakları düşük N içeriğine sahip alanlarda yüksek N içeriğine sahip alanlara göre yaprak dökümünden önce geri emilen N yüzdesi bakımından çok az bir farklılık ya da birçok kez benzerlik göstermiştir. Aerts (1996) tarafından yapılan bir meta analiz derlemesinde 226 herdem yeşil 278 yaprak dökün tür incelenmiştir ve besin elementlerinin geri emilimi verimliliği üzerinde toprak besin elementi verimliliğinin kontrol edici bir gücü olmadığı sonucuna varılmıştır. Avustralya' da 73 adet yerli herdem yeşil bitki türü üzerinde yapılan çalışmada (Wright ve Westoby, 2003) iki farklı yağış zonunda alanın toprak besin elementi miktarıyla N ve P geri emilim verimliliği arasında bir ilişki bulunmamıştır. Bazı çalışmalarda ise, besin elementlerinin geri emilim yeterliliği besin elementi içeriği fakir topraklarda daha düşüktür. Hindistan' da kurak tropik alanlarda yetişen 90 ağaç türü arasında daha fakir besin elementi içeriğine sahip topraklarda bulunan türler N ve P için diğerlerinden daha düşük

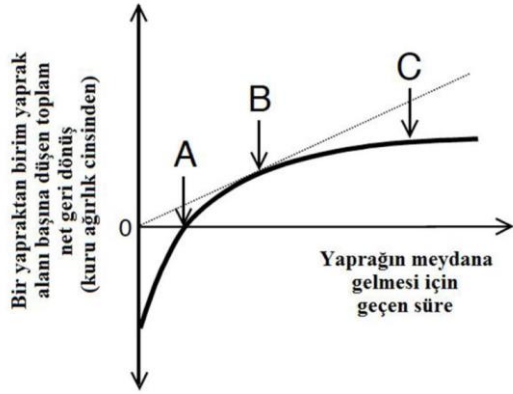
besin elementi verimliliğine sahiptirler (Lal ve ark., 2001). Koniferler (kozalaklı bitkiler) (Crane ve Banks, 1992), *Populus* türleri (Pregitzer ve ark., 1990) ve simpatrik *Quercus* türleri (Knops ve Koenig, 1997) birbirine benzer sonuçlar vermiştir. Besin ekonomisinin bir indikatörü olarak bilinen ömür uzunluğu (Escudero ve ark., 1992; Reich ve ark., 1997; Eckstein ve ark., 1999; Baptista Haddad ve ark., 2004) ve besin elementlerinin geri emilimi arasında hiçbir ilişkinin olmadığı da rapor edilmiştir. Herdem yeşillerde, birim yaprak kütlesi başına düşük besin elementi konsantrasyonu, senesens sırasında besin elementlerinin geri emilim miktarından çok daha fazlasının uzun süre yapraklarda alıkonmasına neden olmaktadır (Aerts, 1999).

Çin' in yarı kurak bölgesinde yayılış gösteren 28 bitki türü (bunlardan 5' i ağaç formundadır) (Yuan ve ark., 2005) ve Himalaya ormanlarında 26 ağaç türü için yapılan çalışmada yaprak gelişiminin en yüksek düzeyde olduğu yeşil ile senesens yaprak besin elementi konsantrasyonu arasında pozitif korelasyon gösterilmiştir. Yapraklardaki besin elementinin başlangıç miktarlarıyla birlikte ökaliptus türlerinde, ağaçların gelişim modelleri besin elementlerinin geri emilimini belirleyen anahtar faktörlerdir (Saur ve ark., 2000). Gelişme mevsiminin başlangıcındaki yüksek N, P ve K içerikleri takip eden aylarda geri emilen miktarlar ile pozitif korelasyon sergilemiştir. Buna uygun olarak *Pinus radiata* D. Don yapraklarında geri emilen N miktarı ve toplam miktar arasında pozitif doğrusal korelasyon bulunmuştur (Crane ve Banks, 1992). Kobe ve ark. (2005) tarafından küresel bir veri seti kullanılarak (%63' ü ağaç türlerinden oluşmuştur) yapılan yaprak besin elementi konsantrasyonlarının istatistiksel analizi, senesens yapraklarındaki N ve P konsantrasyonlarının, bu elementlerin yaprak gelişiminin en yüksek olduğu andaki N ve P konsantrasyonları ile hem türler arası hem de tür içinde pozitif ilişkili olduğunu göstermiştir. Bu yüzden besin elementlerinin geri emilim verimliliği yaprakların en iyi gelişim gösterdiği durumda artan N ve P miktarıyla azalmaktadır. Yaprak dökün ve herdem yeşil türler, senesens ve yeşil yaprak konsantrasyonları arasında yaygın bir ilişkiye sahiptir. Herdem yeşiller daha düşük yaprak besin elementi konsantrasyonlarına sahiptir.

5. Yaprak Ekonomisi, LMA ve Yaprak Ömür Uzunluğu Teorisi

Kikuzawa (1995)' nin yaprak ömür uzunluğu teorisi, zamana bağlı olarak yapraklardaki besin elementlerinin geri alınan miktarını gösteren grafik üzerinde (Şekil 3) iyi anlaşılabilir. Bu geri kazanım, yaprak alan birimi başına net elde edilen kuru ağırlık olarak ifade edilir. Birim yaprak kütlesi başına düşen üretim maliyeti

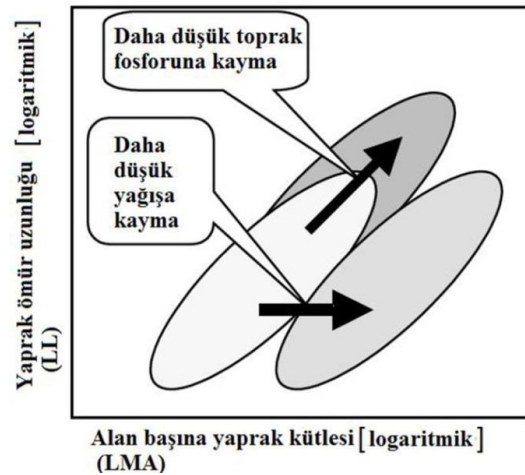
türler arasında nispeten çok az değişir (Chapin, 1989; Poorter ve De Jong, 1999; Villar ve Merino, 2001).



Şekil 3. Yaprak ömür uzunluğu teorisinin esasları (Kikuzawa 1995). Grafik eğrisi birim yaprak alanından geri alınan toplam kuru kütle, yaprak fotosentezini destekleyen yaprak ve kök solunumunun net maliyetini ve gövde aktivitesini göstermektedir. Grafik eğrisi başlangıçta kuruluş maliyetleri (yaprak alanı başına kütle olarak) nedeniyle negatiftir, sonra yaprağın ömür uzunluğuna bağlı olarak pozitif ve doğru artar. Yapılan yatırımın geri ödenme zamanı A noktasıdır. Birim yaprak alanı başına birim zamanda net kuru kütle geri kazanımı başlangıç noktasından itibaren grafik eğrisinin sahip olduğu eğimdir. Ömür uzunluğunun B noktasında bu en yüksektir. B' deki bu optimum ve A' daki geri ödeme zamanı eğer toplam kuru kütle kazanım eğrisi daha sığ olursa (yavaş bir geri kazanım) veya başlangıçtaki yatırım miktarı daha fazla olur ise (birim alan başına daha yüksek yaprak kütlesi), ömür uzunluğu artışına doğru kayar. C' de muhtemelen yaprak net kuru madde geri kazanımını daha fazla sürdürememiştir.

Birim yaprak alanına düşen kütlesi (LMA) düşük olan türler birim yaprak kütlesi başına daha yüksek fotosentez kapasitesine sahiptirler (Field ve Mooney, 1986; Reich ve ark., 1997; Niinemets, 1999; Wright ve ark., 2001). Kütle başına daha çok ışık yakalama alanına sahip olan düşük LMA' lı türler yapraklarında daha yüksek azot konsantrasyonlarına (Field ve Mooney, 1986; Reich ve ark., 1997; Diemer, 1998) ve stomadan kloroplastlara kadar daha kısa difüzyon yollarına da sahiptirler (Parkhurst, 1994). Yüksek LMA' ya sahip türlerde yaprak kütlesi başına daha düşük azot miktarı kısmi bir zıtlığı ya da uzlaşmayı zorlamakta (çünkü daha yüksek lif konsantrasyonu, hücre duvarı konsantrasyonu gibi yaprak özellikleri azot bakımından zengin mezofil dokusuna daha az yer ayrılmasına yol açmaktadır) ve kısmi olarak azotun yapraktaki miktarı, LMA ve yaprak ömür uzunluğu (LL) arasında bir koordinasyonun varlığını göstermektedir.

Düşük LMA, yüksek fotosentetik kapasite ve genellikle bitki kısımlarının daha hızlı devri, mekana bağlı olarak ortaya çıkan ışık ve toprak kaynaklarına karşı esnek cevaplara izin verir (Grime, 1994), böylece düşük LMA' ya sahip türler yüksek LMA' lı türler üzerinde kısa süreli avantaj kazanır. Buna karşın yüksek LMA ve uzun yaprak ömrüne sahip türler daha uzun süreli avantajlara sahiptirler. Besin elementlerinin ortalama daha uzun alıkonma süresi (Escudero ve ark., 1992; Eckstein ve ark., 1999; Aerts ve Chapin, 2000) izole olmuş bir habitatta ortamdaki azotun etkin bir şekilde paylaşılmasına izin verir (Aerts ve van der Peijl, 1993). Daha verimli topraklar üzerindeki türlere nazaran besin elementleri bakımından fakir topraklarda bulunan türler yüksek LMA ve uzun yaprak ömrüne (LL' ye) doğru geçiş sergilerler (Monk, 1966; Reich ve ark., 1992). Düşük yağış miktarı ve yüksek gölgelenme şartlarında farklı bir paralel LMA-LL ilişkisine kaymaktan ziyade, düşük besin içeriğine sahip topraklarda da yüksek besin içeriğine sahip habitatlardaki LMA-LL ilişkisine benzer şekilde daha yüksek LMA ve LL' ye doğru geçişin olduğu son zamanlarda yapılan çalışmalarda gösterilmiştir (Şekil 4).



Şekil 4. Wright ve ark. (2002) tarafından gözlenen yaprak ömür uzunluğu (LL) ve alan başına yaprak kütlesi (LMA) ilişkisinin şematik gösterimi. Her oval balon verilen bir habitat için türlerin dağılışı göstermektedir. Toprakta düşük fosfor konsantrasyonu içeren türler yüksek alan başına yaprak kütlesi (LMA) ve daha uzun yaprak ömür uzunluğuna (LL) sahip olma eğilimindedir. Yağışın az olduğu habitatların türleri de yüksek LMA ya sahip olma eğilimindedir, ancak daha kısa yaprak ömür uzunluğuna doğru bir önceki modele paralel bir kayma gösterirler.

6. Sonuç ve Tartışma

Yaprak morfolojik ve kimyasal özellikleri, ekosistem

fonksiyonlarında karbon kazanımı ve ayrışma gibi önemli ekofizyolojik süreçlerle ilişkili olarak temel bir yer edinmiştir (Poorter ve ark., 2009). Yapraktaki karbon ve azot konsantrasyonu ile yaprak anatomik ve morfolojik özellikleri arasında güçlü ilişkiler vardır. Yaprak karbon miktarı LMA, LD ve LVA ile pozitif korelasyonlar gösterirken, yaprak azot miktarı negatif ilişki sergilemektedir. Yüksek azot içeriğine sahip ölü örtü (litter) üreten düşük LMA değerine sahip türler ayrışma sürecini hızlandırarak net azot mineralizasyonunu da hızlandırır. Böylece ekosisteminin azot kazancı üzerinde etkili olurken, azot ihtiyacı fazla olan türlerin lehine rekabetçi bir tercih sunarlar (Weng ve ark., 2017). İstilacı türler yerli türleri ve benzersiz ekosistemleri tehdit etmektedirler. İstilacı türler, yerli türlere nazaran daha yüksek yaprak alanına, azot ve fosfor içeriğine sahip olup, toprak azot stoklarına ve ekosistemlerin azot döngüsü oranları üzerinde önemli etkilere sahiptir (Bardgett, 2017).

LMA ve LD çevre faktörleriyle de önemli ilişkiler sergiler. Toprak nem içeriği ile LMA ve LD negatif korelasyon gösterir ve bu yüzden yüksek LMA ve LD değerlerine sahip türler çoğunlukla düşük su miktarına sahip habitatlarda yayılış gösterirler (de la Riva ve ark., 2016). LMA aynı zamanda bitki ekolojik stratejilerinin ölçümü ve kategorizasyonunda kullanılan önemli bir yaprak özelliği olmanın (Westoby ve ark., 2002) yanı sıra, yaprak ömür uzunluğu ve savunma kimyasıyla da korelasyon sergiler (Wright ve Westoby, 2002; Soh ve ark., 2017).

Yapraklardan besin elementi geri emilimi (rezorbsiyon), besin elementlerinin vejetasyonda alıkonma süresini uzatmakta, bitkisel kaynaklı ölü örtünün (litter) ayrışma hızını, besin elementlerinin alınış miktarını, bitkiler arasındaki rekabeti, karbon döngüsünü ve kaynak kullanım verimliliğini etkilemektedir (Ares ve Gleason, 2007). Yaprak besin elementlerinin geri emilim verimliliği ve yeterliliği, herhangi bir coğrafik alanda verimlilik gradiyenti boyunca türlerin buna uygun bir şekilde sıralanmasına yol açarak komünite dinamikleri üzerinde de etkili olmaktadır. Yapılan meta analiz sonuçları en yüksek besin elementi geri emiliminin erken süksesyonal safhada gerçekleştiğini ve geri emilim oranlarından elde edilen bulgulara göre bu aşamadaki türlerin kaynakları korumada daha seçici olduğunu ortaya koymuştur (Bhaskar ve ark., 2016). Yaşlı topraklardan zamana bağlı olarak yıkanma yoluyla bitki besin elementleri (özellikle fosfor gibi) azalmakta ve bitki dokularında da bu element konsantrasyonları azalarak, geri emilim ile besin elementlerini daha verimli kullanma stratejileri ortaya çıkmaktadır (Fujii ve ark., 2018). Malezya ve Yeni Zelanda gibi ülkelerin tropikal dağlık alanlarında yaşlı topraklarda meydana gelen bu değişimler sonucunda kozalaklı (konifer) *Podocarpaceae* familyasına ait çok daha etkili geri

emilim seçilimine sahip bitkilerin hakim duruma geçtikleri görülmüştür (Kitayama ve ark., 2004).

Yüksek yapılı bitkilerde vejetatif bir organ olan yaprak fiziksel ve kimyasal özelliklere sahip olup, zamana ve mekana bağlı olarak bu özellikleri varyasyon sergilemektedir. Yaprığın bu özellikleri ekologlar tarafından uzun bir zamandan beri izlenmekte ve küresel modeller ortaya konmaktadır. Büyük bir dinamizm sergileyen ekosistemlerde yaprak fiziksel ve kimyasal özelliklerine bakılarak bitki-bitki, bitki-çevre ilişkileri ve küresel değişimler hakkında değerlendirmeler yapılmaktadır. Özellikle yaprak besin elementleri ekosistem fonksiyonlarında meydana gelen dolaşımdaki karbondioksit miktarının artması, küresel ısınma ve kuraklık, aşırı azot birikimi, ve istilacı türlerin artışı gibi değişimlerle korelasyon sergilemektedir (Penuelas ve ark., 2013). Yaprak üzerinde yürütülen bu çalışmalar özellikle orman ekosistemlerinin devamı için önemli olmakla beraber, gelecekte uygulamalı bilimlerde kullanılacak önemli veriler sağlayacaktır. Küresel olarak yapraklardan geri emilen azot ve fosforun ortalama miktarı sırasıyla %62 ve %65 olarak hesaplanmıştır (Vergutz ve ark., 2012). Azot ve fosforun hesaplanan geri emilim miktarı bitki fonksiyonel tipleri (Aerts, 1996), toprak besin elementi durumu (Kobe ve ark., 2005) ve büyük ölçüde yağış ve sıcaklık gibi iklim parametreleriyle düzenlenmektedir (Suseela ve ark., 2015). İklim değişikliği bitkilerin fenolojisini değiştirerek besin elementi geri emilim miktarlarını da değiştirecektir. Sözelgesi küresel ısınma gelişme mevsimini uzatacak, senesensi geciktirecek ve potansiyel olarak besin elementlerinin geri emilimini de azaltacaktır. Bu yüzden yaprak besin elementlerinin geri emilim süreci küresel ekosistem değişimleri hakkında önemli bilgiler içermektedir. Bu alanda uzun yıllar boyunca yapılacak çalışmalardan elde edilen sonuçlar veri bankasında toplanarak küresel ekosistem fonksiyonlarındaki değişimler ile yaprak ekofizyolojisi arasındaki ilişkileri aydınlatacaktır.

Kaynaklar

- Ackerly DD, Reich PB. 1999. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *Am J Bot*, 86: 1272-1281.
- Ackerly D, Knight C, Weiss S, Barton K, Starmer K. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, 130: 449-457.
- Aerts R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns. *J Ecol*, 84: 597-608.
- Aerts R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *J Exp Bot*, 50: 29-37.
- Aerts R, Chapin III FS. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited. *Adv Ecol Res*, 30: 1-67.

- Aerts R, Van der Peijl MJ. 1993. A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos*, 144-147.
- Agati G, Brunetti C, Di Ferdinando M, Ferrini F, Pollastri S, Tattini M. 2013. Functional role of flavonoids in photoprotection: new evidence, lessons from the past. *Plant Physiol Biochem*, 72: 35-45.
- Ågren GI. 2004. The C: N: P stoichiometry of autotrophs-theory and observations. *Ecol Lett*, 7: 185-191.
- Aponte C, Garcia LV, Maranon T. 2013. Tree species effects on nutrient cycling and soil biota: a feedback mechanism favouring species coexistence. *For Ecol Manage*, 309: 36-46.
- Ares A, Gleason SM. 2007. Foliar nutrient resorption in tree species. In: Scaggs AK, editor. *New research on forest ecology*. New York: New York Science Publishers, Inc; p. 1-32.
- Baptista Haddad CR, Lemos DP, Mazzafera P. 2004. Leaf life span and nitrogen content in semideciduous forest tree species (*Croton priscus* and *Hymenaea courbaril*). *Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.)*, 61: 462-465.
- Bardgett RD. 2017. Plant trait-based approaches for interrogating belowground function. *Biol Environ*, 117B: 1-13.
- Barron A R, Wurzburger N, Bellenger JP, Wright SJ, Kraepiel AM, Hedin LO. 2009. Molybdenum limitation of symbiotic nitrogen fixation in tropical forest soils. *Nat Geosci*, 2: 42-45.
- Berg B, Davey MP, De Marco A, Emmett B, Faituri M, Hobbie SE, Johansson MB, Liu C, McLaugherty C, Norell L, Rutigliano FA, Vesterdal L, De Santo AV. 2010. Factors influencing limit values for pine needle litter decomposition: a synthesis for boreal and temperate pine forest systems. *Biogeochemistry*, 100: 57-73.
- Bergmann W. 1992. *Colour Atlas: Nutritional Disorders of Plants*. Jena: Gustav Fischer Verlag.
- Bhaskar R, Porder S, Balvanera P, Edwards EJ. 2016. Ecological and evolutionary variation in community nitrogen use traits during tropical dry forest secondary succession. *Ecology*, 97: 1194-1206.
- Bilgin A, Yalçın E, Kutbay HG, Kök T. 2004. Foliar N and P dynamics of *Heracleum platytaenium* (Apiaceae) in relation to edaphic characteristics along an elevation gradient in northern Turkey. *Ann Bot Fennici*, 41: 85-93.
- Bonneau M. 1988. La diagnostic foliaire. *Rev For Fr*, 40: 19-28.
- Bouropoulos N, Weiner S, Addadi L. 2001. Calcium oxalate crystals in tomato and tobacco plants: morphology and in vitro interactions of crystal-associated macromolecules. *Chem Eur J*, 7: 1881-1888.
- Broadley MR, White PJ, Hammond JP, Zelko I, Lux A. 2007. Zinc in plants. *New Phytol*, 173: 677-702.
- Bruschi P, Grossoni P, Bussotti F. 2003. Within-and among-tree variation in leaf morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. natural populations. *Trees*, 17: 164-172.
- Bussotti F, Pollastri M. 2015. Evaluation of leaf features in forest trees: Methods, techniques, obtainable information and limits. *Ecol Ind*, 52, 219-230.
- Bussotti F, Prancrazi M, Matteucci G, Gerosa G. 2005. Leaf morphology and chemistry in *Fagus sylvatica* (beech) trees as affected by site factors and ozone: results from CONECOFOR permanent monitoring plots in Italy. *Tree Physiol*, 25: 211-219.
- Castro-Díez P, Villar-Salvador P, Pérez-Rantomé C, Maestro-Martínez M, Montserrat-Martí G. 1997. Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (Fagaceae) species along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees*, 11: 127-134.
- Castro-Díez P, Puyravaud JP, Cornelissen JHC. 2000. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, 124: 476-486.
- Chapin FS. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann Rev Ecol Syst*, 11: 233-260.
- Chapin III FS. 1989. The cost of tundra plant structures: evaluation of concepts and currencies. *Am Nat*, 133: 1-19.
- Chapin FS. 1991. Integrated responses of plants to stress. *BioScience*, 41: 29-36.
- Chapin III FS, Kedrowski RA. 1983. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology*, 64: 376-391.
- Chapin III FS, Moilanen L. 1991. Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves. *Ecology*, 72: 709-715.
- Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS. 2003. Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant. *Funct Plant Biol*, 30: 239-264.
- Coley PD. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol Monogr*, 53: 209-234.
- Coley PD. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia*, 74: 531-536.
- Crane WJB, Banks JCG. 1992. Accumulation and retranslocation of foliar nitrogen in fertilised and irrigated *Pinus radiata*. *Forest Ecol Manag*, 52: 201-223.
- Cunningham SA, Summerhayes B, Westoby M. 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecol Monogr*, 69: 569-588.
- Davey MP, Berg B, Emmett BA, Rowland P. 2007. Decomposition of oak leaf litter is related to initial litter Mn concentrations. *Can J Botany*, 85: 16-24.
- De Bello F, Lavorel S, Díaz S, Harrington R, Cornelissen JHC, Bardgett RD, Berg MP, Cipriotti P, Feld CK, Hering D, da Silva PM, Potts SG, Sandin L, Sousa JP, Storkey J, Wardle DA, Harrison PA. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodivers Conserv*, 19: 2873-2893.
- De Vries W, Solberg S, Dobbertin M, Sterba H, Laubhann D, Van Oijen M, Evans C, Gundersen P, Kros J, Wamelink GWW, Reinds GJ, Sutton MA. 2009. The impact of nitrogen deposition on carbon sequestration by European forests and heathlands. *Forest Ecol Manag*, 258: 1814-1823.

- De la Riva EG, Olmo M, Poorter H, Ubera JL, Villar R. 2016. Leaf mass per area (lma) and its relationship with leaf structure and anatomy in 34 mediterranean woody species along a water availability gradient. *PLoS ONE*, 11: e0148788. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148788>
- Diemer M. 1998. Life span and dynamics of leaves of herbaceous perennials in high-elevation environments: 'news from the elephant's leg'. *Funct Ecol*, 12: 413-425.
- Doğan A, Yalçın E, Sürmen B, Kutbay H G. 2015. Seasonal and altitudinal changes in leaf nutrient concentrations of *Hedera helix* L.(Araliaceae). *Rev Ecol- Terre Vie*, 70: 166-181.
- Duquesnay A, Dupouey JL, Clement A, Ulrich E, Le Tacon F. 2000. Spatial and temporal variability of foliar mineral concentration in beech (*Fagus sylvatica*) stands in northeastern France. *Tree Physiol*, 20: 13-22.
- Eckstein RL, Karlsson PS, Weih M. 1999. Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-arctic regions. *New Phytol*, 143: 177-189.
- Elser JJ, Fagan WF, Denno RF, Dobberfuhl DR, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham SS, McCauley E, Schulz KL, Siemann EH, Sterner RW. 2000. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 408: 578-580.
- Escudero A, Del Arco JM, Sanz IC, Ayala J. 1992. Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia*, 90: 80-87.
- Evans JR. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*, 78: 9-19.
- Field C, Mooney HA. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish T, editor. *On the Economy and Form and Function*. Cambridge: Cambridge University Press; p. 25-55.
- Fonseca CR, Overton JM, Collins B, Westoby M. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *J Ecol*, 88: 964-977.
- Franceschi VR, Nakata PA. 2005. Calcium oxalate in plants: formation and function. *Annu Rev Plant Biol*, 56: 41-71.
- Fujii K, Shibata M, Kitajima K, Ichie T, Kitayama K, Turner BL. 2018. Plant-soil interactions maintain biodiversity and functions of tropical forest ecosystems. *Ecol Res*, 33: 149-160.
- Godo GH, Reisenauer HM. 1980. Plant effects on soil manganese availability. *Soil Sci Soc Am J*, 44: 993-995.
- Grime JP. 1994. The role of plasticity in exploiting environmental heterogeneity. In: Caldwell MM, Pearcy RW, editors. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above-and belowground*, London: Academic Press, p. 1-19.
- Grime JP. 2002. Declining plant diversity: empty niches or functional shifts. *J Veg Sci*, 13: 457-460.
- Güsewell S, Koerselman W. 2002. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Perspect Plant Ecol*, 5: 37-61.
- Hagen-Thorn A, Varnagiryte I, Nihlgård B, Armolaitis K. 2006. Autumn nutrient resorption and losses in four deciduous forest tree species. *Forest Ecol Manag*, 228: 33-39.
- Hawkesford M, Horst W, Kichey T, Lambers H, Schjoerring J, Moller IS, White P. 2011. Functions of macronutrients. In: Marschner P, editor. *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. London: Academic Press; p. 135-178.
- Hayes P, Turner BL, Lambers H, Laliberté E. 2014. Foliar nutrient concentrations and resorption efficiency in plants of contrasting nutrient-acquisition strategies along a 2-million-year dune chronosequence. *J Ecol*, 102: 396-410.
- Hessen DO, Ågren GI, Anderson TR, Elser JJ, de Ruiter PC. 2004. Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry. *Ecology*, 85: 1179-1192.
- He H, Bleby TM, Veneklaas EJ, Lambers H, Kuo J. 2012. Morphologies and elemental compositions of calcium crystals in phyllodes and branchlets of *Acacia roborum* (Leguminosae: Mimosoideae). *Ann Bot-London*, 5:887-896.
- Hobbie SE, Gough L. 2002. Foliar and soil nutrients in tundra on glacial landscapes of contrasting ages in northern Alaska. *Oecologia*, 131: 453-462.
- Housman DC, Killingbeck KT, Evans RD, Charlet TN, Smith SD. 2012. Foliar nutrient resorption in two Mojave Desert shrubs exposed to Free-Air CO₂ Enrichment (FACE). *J Arid Environ*, 78: 26-32.
- Jaffré T. 1979. Accumulation du manganèse par les Protéacées de Nouvelle Calédonie. *CR Acad Sci. Série D: Sci Nat*, 289: 425-428.
- Jauregui MA, Reisenauer HM. 1982. Dissolution of oxides of manganese and iron by root exudate components. *Soil Sci Soc Am J*, 46: 314-317.
- Kausch W, Haas W. 1966. Ligningehalte der zellwände bei sonnen-und schattenblättern der blutbuche (*Fagus sylvatica* L. cv. *Atropunicea*). *Naturwissenschaften*, 53: 89-89.
- Kazakou E, Garnier E, Navas ML, Roumet C, Collin C, Laurent G. 2007. Components of nutrient residence time and the leaf economics spectrum in species from Mediterranean old-fields differing in successional status. *Funct Ecol*, 21: 235-245.
- Kılıç DD, Kutbay HG, Özbucak T, Hüseyinova R. 2010. Foliar resorption in *Quercus petraea* subsp. *iberica* and *Arbutus andrachne* along an elevational gradient. *Ann For Sci*, 67: 213.
- Kikuzawa K. 1995. The basis for variation in leaf longevity of plants. *Vegetatio*, 121: 89-100.
- Killingbeck KT, Costigan SA. 1988. Element resorption in a guild of understory shrub species: niche differentiation and resorption thresholds. *Oikos*, 53: 366-374.
- Killingbeck KT, May JD, Nyman S. 1990. Foliar senescence in an aspen (*Populus tremuloides*) clone: the response of element resorption to interramet variation and timing of abscission. *Can J Forest Res*, 20: 1156-1164.
- Killingbeck KT. 1992. Inefficient nitrogen resorption in a population of ocotillo (*Fouquieria splendens*), a drought-deciduous desert shrub. *Southwest Nat*, 37: 35-42.
- Killingbeck K T. 1993. Nutrient resorption in desert shrubs. *Rev Chil Hist Nat*, 66: 345-355.

- Killingbeck KT. 1996. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77: 1716-1727.
- Killingbeck KT. 2008. Can zinc influence nutrient resorption? A test with the drought-deciduous desert shrub *Fouquieria splendens* (ocotillo). *Plant Soil*, 304: 145-155.
- Kitayama K, Aiba S, Takyu M, Majalap N, Wagai R. 2004. Soil phosphorus fractionation and phosphorus-use efficiency of a Bornean tropical montane rain forest during soil aging with podzolization. *Ecosystems*, 7: 259-274
- Knecht MF, Göransson A. 2004. Terrestrial plants require nutrients in similar proportions. *Tree Physiol*, 24: 447-460.
- Knops JM, Koenig WD. 1997. Site fertility and leaf nutrients of sympatric evergreen and deciduous species of *Quercus* in central coastal California. *Plant Ecol*, 130: 121-131.
- Kobe RK, Lepczyk CA, Iyer M. 2005. Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology*, 86: 2780-2792.
- Kutbay HG, Yalçın E, Bilgin A. 2003. Foliar N and P resorption and foliar nutrient concentrations in canopy and subcanopy of a *Fagus orientalis* forest. *Belg Journ Bot*, 136: 35-44.
- Kutbay HG, Ok T, Bilgin A, Yalçın E. 2005. Seasonal nutrient levels and foliar resorption in *Juniperus phoenicea*. *Belg Journ Bot*, 138: 67-75.
- Lal CB, Annapurna C, Raghubanshi AS, Singh JS. 2001. Effect of leaf habit and soil type on nutrient resorption and conservation in woody species of a dry tropical environment. *Can J Bot*, 79: 1066-1075.
- Lamaze T, Pasche F, Pornon A. 2003. Uncoupling nitrogen requirements for spring growth from root uptake in a young evergreen shrub (*Rhododendron ferrugineum*). *New Phytol*, 159: 637-644.
- Lambers H, Shane MW, Cramer MD, Pearse SJ, Veneklaas EJ. 2006. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits. *Ann Bot-London*, 98: 693-713.
- Lambers H, Raven JA, Shaver GR, Smith SE. 2008. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends Ecol Evol*, 23: 95-103.
- Lamont BB, Groom PK, Cowling RM. 2002. High leaf mass per area of related species assemblages may reflect low rainfall and carbon isotope discrimination rather than low phosphorus and nitrogen concentrations. *Funct Ecol*, 16: 403-412.
- Landsberg JJ, Sands P. 2011. *Physiological ecology of forest production: principles, processes and models*. First ed. Burlington: Academic Press Elsevier Inc.
- Lopez-Iglesias B, Olmo M, Gallardo A, Villar R. 2014. Short-term effects of litter from 21 woody species on plant growth and root development. *Plant Soil*, 381: 177-191.
- Luyssaert S, Raitio H, Mertens J, Vervaeke P, Lust N. 2002. Should foliar cadmium concentrations be expressed on a dry weight or dry ash weight basis. *J Environ Monitor*, 4: 408-412.
- Lynch JP, Clair SBS. 2004. Mineral stress: the missing link in understanding how global climate change will affect plants in real world soils. *Field Crop Res*, 90: 101-115.
- Manes F, Incerti G, Salvatori E, Vitale M, Ricotta C, Costanza R. 2012. Urban ecosystem services: tree diversity and stability of tropospheric ozone removal. *Ecol Appl*, 22: 349-360.
- Marschner P, Crowley DE, Higashi R M. 1997. Root exudation and physiological status of a root-colonizing fluorescent pseudomonad in mycorrhizal and non-mycorrhizal pepper (*Capsicum annuum* L.). *Plant Soil*, 189: 11-20.
- Mellert KH, Göttlein A. 2012. Comparison of new foliar nutrient thresholds derived from van den Burg's literature compilation with established central European references. *Eur J For Res*, 131: 1461-1472.
- Milla R, Castro-Díez P, Maestro-Martínez M, Montserrat-Martí G. 2005. Relationships between phenology and the remobilization of nitrogen, phosphorus and potassium in branches of eight Mediterranean evergreens. *New Phytol*, 168: 167-178.
- Minoletti ML, Boerner REJ. 1994. Drought and site fertility effects on foliar nitrogen and phosphorus dynamics and nutrient resorption by the forest understorey shrub *Viburnum acerifolium* L. *Am Midl Nat*, 131: 109-119.
- Monk CD. 1966. An ecological significance of evergreenness. *Ecology*, 47: 504-505.
- Nakata PA. 2003. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. *Plant Sci*, 164: 901-909.
- Niinemets Ü. 1999. Research review. Components of leaf dry mass per area-thickness and density-alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytol*, 144: 35-47.
- Niinemets Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82: 453-469.
- Niinemets Ü, Portsmouth A, Truus L. 2002. Leaf structural and photosynthetic characteristics, and biomass allocation to foliage in relation to foliar nitrogen content and tree size in three *Betula* species. *Ann Bot*, 89: 191-204.
- Niinemets Ü. 2010. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecol Res*, 25: 693-714.
- Norby RJ, Jackson RB. 2000. Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytol*, 147: 3-12.
- Özbucak TB, Kutbay HG, Kılıç DD, Korkmaz H, Bilgin A, Yalçın E, Apaydın Z. 2008. Foliar resorption of nutrients in selected sympatric tree species in gallery forest Black Sea region. *Pol J Ecol*, 56: 227-237.
- Parkhurst DF. 1994. Diffusion of CO₂ and other gases inside leaves. *New Phytol*, 126: 449-479.
- Penuelas J, Poulter B, Sardans J, Ciais P, van der Velde M, Bopp L, Boucher O, Godderis Y, Hinsinger P, Llusia J, Nardin E, Vicca S, Obersteiner M, Janssens IA. 2013. Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. *Nature Commun*, 4: 2934.
- Poorter H, De Jong ROB. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of

- field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytol*, 143: 163-176.
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol*, 182: 565-588.
- Pregitzer KS, Dickmann DI, Hendrick R, Nguyen PV. 1990. Whole tree carbon and nitrogen partitioning in young hybrid poplars. *Tree Physiol*, 7: 79-93.
- Pugnaire FI, Chapin III FS. 1993. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen Mediterranean species. *Ecology*, 74: 124-129.
- Quero JL, Villar R, Marañón T, Zamora R. 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytol*, 2006: 170: 819-834.
- Rautio P, Fürst A, Stefan K, Raitio H, Bartels U. 2010. Sampling and analysis of needles and leaves. Manual Part XII. Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests, UNECE, ICP Forests Programme Coordinating Centre, Hamburg.
- Reich PB. 1993. Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates: The blind men and the elephant retold'. *Funct Ecol*, 7: 721-725.
- Reich PB, Uhl C, Walters MB, Ellsworth DS. 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia*, 86: 16-24.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1992. Leaf lifespan in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol Monogr*, 62: 365-392.
- Reich PB, Oleksyn J, Tjoelker MG. 1996. Needle respiration and nitrogen concentration in Scots pine populations from a broad latitudinal range: a common garden test with field-grown trees. *Funct Ecol*, 10: 768-776.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94: 13730-13734.
- Reich PB, Oleksyn J, Wright IJ. 2009. Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia*, 160: 207-212.
- Rejmánková E. 2005. Nutrient resorption in wetland macrophytes: comparison across several regions of different nutrient status. *New Phytol*, 167: 471-482.
- Richardson CJ, Ferrell GM, Vaithyanathan P. 1999. Nutrient effects on stand structure, resorption efficiency, and secondary compounds in Everglades sawgrass. *Ecology*, 80: 2182-2192.
- Richardson SJ, Peltzer DA, Allen RB, McGlone MS, Parfitt RL. 2004. Rapid development of phosphorus limitation in temperate rainforest along the Franz Josef soil chronosequence. *Oecologia*, 139: 267-276.
- Roderick ML, Berry SL, Noble IR. 2000. A framework for understanding the relationship between environment and vegetation based on the surface area to volume ratio of leaves. *Funct Ecol*, 14: 423-437.
- Roem WJ, Berendse F. 2000. Soil acidity and nutrient supply ratio as possible factors determining changes in plant species diversity in grassland and heathland communities. *Biol Conserv*, 92: 151-161.
- Ruíz-Robledo J, Villar R. 2005. Relative growth rate and biomass allocation in ten woody species with different leaf longevity using phylogenetic independent contrasts (PICs). *Plant Biol*, 7: 484-494.
- Ryser P, Urbas P. 2000. Ecological significance of leaf life span among Central European grass species. *Oikos*, 91: 41-50.
- Saur E, Nambiar EKS, Fife DN. 2000. Foliar nutrient retranslocation in *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiol*, 20: 1105-1112.
- Sedjo R, Sohngen B. 2012. Carbon sequestration in forests and soils. *Ann Rev Res Econ*, 4: 127-144.
- Shane MW, Lambers H. 2005. Manganese accumulation in leaves of *Hakea prostrata* (Proteaceae) and the significance of cluster roots for micronutrient uptake as dependent on phosphorus supply. *Physiol Plantarum*, 124: 441-450.
- Shipley B. 1995. Structured interspecific determinants of specific leaf area in 34 species of herbaceous angiosperms. *Funct Ecol*, 9: 312-319.
- Soethe N, Lehmann J, Engels C. 2008. Nutrient availability at different altitudes in a tropical montane forest in Ecuador. *J Trop Ecol*, 24: 397.
- Soh WK, Wright IJ, Bacon KL, Lenz TI, Steinthorsdottir M, Parnell AC, McElwain JC. 2017. A new paleo-leaf economic proxy reveals a shift in ecosystem function in response to global warming at the onset of the Triassic period. *Nat Plants*, 3: 17104.
- Sterner RW, Elser JJ. 2002. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. NJ: Princeton University Press.
- Suseela V, Tharayil N, Xing B, Dukes JS. 2015. Warming and drought differentially influence the production and resorption of elemental and metabolic nitrogen pools in *Quercus rubra*. *Glob Change Biol*, 21: 4177-4195.
- Townsend AR, Cleveland CC, Houlton BZ, Alden CB, White JW. 2011. Multi-element regulation of the tropical forest carbon cycle. *Front Ecol Environ*, 9: 9-17.
- Trémolières M, Sánchez-Pérez JM, Schnitzler A, Schmitt D. 1998. Impact of river management history on the community structure, species composition and nutrient status in the Rhine alluvial hardwood forest. *Plant Ecol*, 135: 59-78.
- Treseder KK, Vitousek PM. 2001. Potential ecosystem-level effects of genetic variation among populations of *Metrosideros polymorpha* from a soil fertility gradient in Hawaii. *Oecologia*, 126: 266-275.
- Valladares F, Gianoli E, Saldaña A. 2011. Climbing plants in a temperate rainforest understorey: searching for high light or coping with deep shade? *Ann Bot-London*, 108: 231-239.
- Van den Driessche R. 1974. Prediction of mineral nutrient status of trees by foliar analysis. *Bot Rev*, 40: 347-394.
- Van Heerwaarden LM, Toet S, Aerts R. 2003. Nitrogen and phosphorus resorption efficiency and proficiency in six sub-

- arctic bog species after 4years of nitrogen fertilization. *J Ecol*, 91: 1060-1070.
- Venterink H, Wassen MJ, Verkoost AWM, De Ruiter PC. 2003. Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands. *Ecology*, 84: 2191-2199.
- Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, Novais RF, Jackson RB. 2012. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecol Monogr*, 82: 205-220.
- Villar R, Merino J. 2001. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. *New Phytol*, 151: 213-226.
- Villar R, Ruiz-Robledo J, Ubera JL, Poorter H. 2013. Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: An anatomical analysis of 26 woody species. *Am J Bot*, 100: 1969-1980.
- Vitousek P. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am Nat*, 119: 553-572.
- Vitousek PM, Howarth RW. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur. *Biogeochemistry*, 13: 87-115.
- Waring RH, McDonald AJS, Larsson S, Ericsson T, Wiren A, Arwidsson E, Ericsson A, Lohammar T. 1985. Differences in chemical composition of plants grown at constant relative growth rates with stable mineral nutrition. *Oecologia*, 66: 157-160.
- Weih M, Karlsson PS. 2001. Growth response of Mountain birch to air and soil temperature: is increasing leaf-nitrogen content an acclimation to lower air temperature? *New Phytol*, 150: 147-155.
- Weiner S, Dove PM. 2003. An overview of biomineralization processes and the problem of the vital effect. *Rev Mineral Geochem*, 54: 1-29.
- Weng E, Farrior CE, Dybzinski R, Pacala, SW. 2017. Predicting vegetation type through physiological and environmental interactions with leaf traits: evergreen and deciduous forests in an earth system modeling framework. *Global Change Biol*, 23: 2482-2498.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu Rev Ecol Syst*, 33: 125-159.
- White PJ, Broadley MR. 2003. Calcium in plants. *Ann Bot-London*, 92: 487-511.
- White PJ, Brown PH. 2010. Plant nutrition for sustainable development and global health. *Ann Bot-London*, 105: 1073-1080.
- Williams-Linera G. 2000. Leaf demography and leaf traits of temperate-deciduous and tropical evergreen-broadleaved trees in a Mexican montane cloud forest. *Plant Ecol*, 149: 233-244.
- Wilson PJ, Thompson KEN, Hodgson JG. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol*, 143: 155-162.
- Witkowski ETF, Lamont BB, Obbens FJ. 1994. Commercial picking of *Banksia hookeriana* in the wild reduces subsequent shoot, flower and seed production. *J Appl Ecol*, 31: 508-520.
- Wright IJ, Cannon K. 2001. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Funct Ecol*, 15: 351-359.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high-and low-rainfall and high-and low-nutrient habitats. *Funct Ecol*, 15: 423-434.
- Wright IJ, Westoby M. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytol*, 155: 403-416.
- Wright IJ, Westoby M. 2003. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Funct Ecol*, 17: 10-19.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J, Navas ML, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker M, Veneklaas E, Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821-827.
- Xue LI, Luo S. 2002. Seasonal changes in the nutrient concentrations of leaves and leaf litter in a young *Cryptomeria japonica* stand. *Scand J Forest Res* 17: 495-500.
- Yuan ZY, Li LH, Han XG, Huang JH, Jiang GM, Wan SQ, Zhang WH, Chen, QS. 2005. Nitrogen resorption from senescing leaves in 28 plant species in a semi-arid region of northern China. *J Arid Environ*, 63: 191-202.
- Yuan ZY, Chen HY. 2009. Global-scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperature and precipitation. *Global Ecol Biogeogr*, 18: 11-18.