Bitki Fizyolojisi ve Gelişimi

ALTINCI BASKIDAN ÇEVİRİ

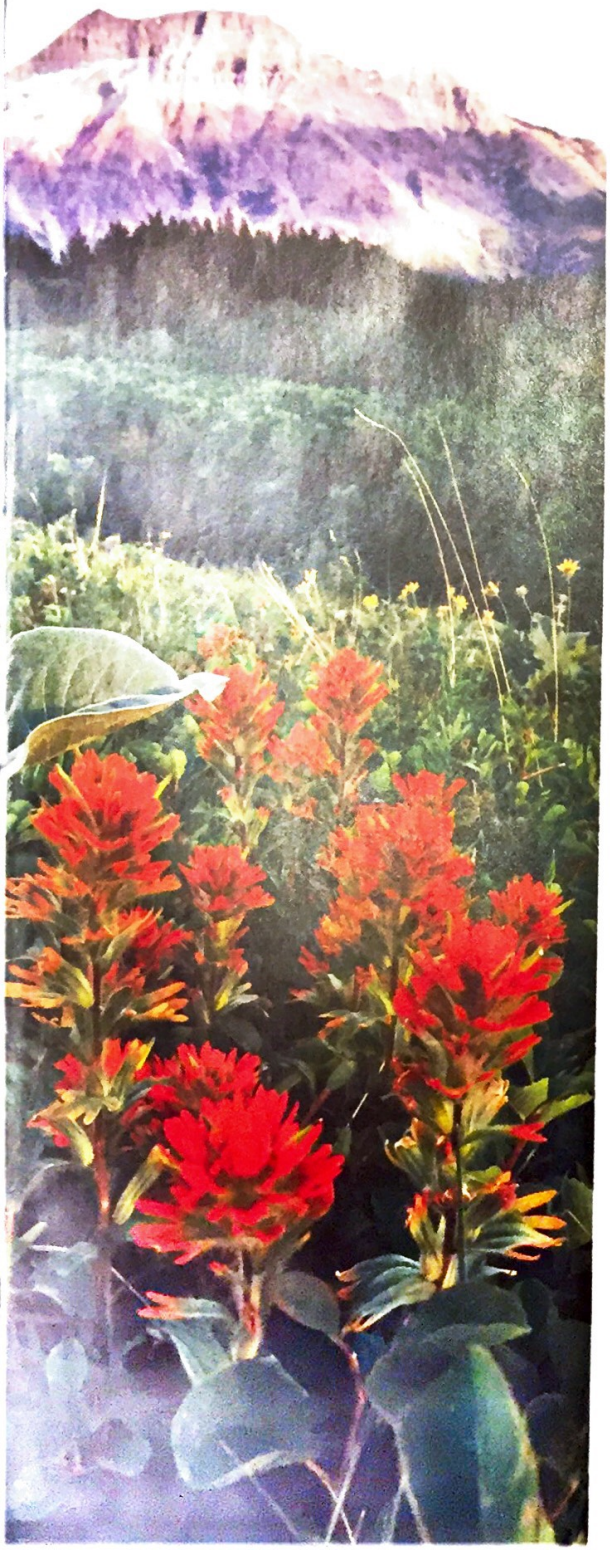
Lincoln Taiz • Eduardo Zeiger
Ian Max Møller • Angus Murphy

PALME YAYINEVİ

Çeviri Editörü: Prof. Dr. İsmail Türkan

Bitki Fizyolojisi ve Gelişimi

ALTINCI BASKIDAN ÇEVİRİ



Lincoln Taiz
Professor Emeritus, University of California, Santa Cruz

Eduardo Zeiger
Professor Emeritus, University of California, Los Angeles

Ian Max Møller
Associate Professor, Aarhus University, Denmark

Angus Murphy
Professor, University of Maryland

Çeviri Editörü
Prof. Dr. İsmail Türkan
Ege Üniversitesi, İzmir

PALME YAYINEVİ
ANKARA, 2019

Çeviri Kurulu

Çeviri Editörü Prof. Dr. İsmail TÜRKAN
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, İZMİR

Prof. Dr. İsmail TÜRKAN
(Önsöz, Bölüm 1, 2, 7, 8, 10, 15, 16,19, 20, 24, Sözlük, Dizin)
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, İZMİR

Dr. Öğr. Üyesi Barış UZİLDAY
(Bölüm 15)
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, İZMİR

Dr. Rengin ÖZGÜR
(Bölüm 15)
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, İZMİR

Prof. Dr. Asım KADIOĞLU
(Bölüm 3)
Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Fakültesi
Biyoloji Bölümü, TRABZON

Prof. Dr. Melike BOR
(Bölüm 23)
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, İZMİR

Doç. Dr. A. Hediye SEKMEN
(Bölüm 23)
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, İZMİR

Prof. Dr. Mustafa YILDIZ
(Bölüm, 11, 14, 18)
Afyon Kocatepe Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi
Moleküler Biyoloji ve Genetik Bölümü, AFYON

Dr. Öğr. Üyesi Hakan TERZİ
(Bölüm, 11, 14, 18)
Afyon Kocatepe Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi
Moleküler Biyoloji ve Genetik Bölümü, AFYON

Prof. Dr. Serpil ÜNYAYAR
(Bölüm 6)
Mersin Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, MERSİN

Dr. Öğr. Üyesi Ayşin GÜZEL DEĞER
(Bölüm 6)
Mersin Üniversitesi Teknik Bilimler Meslek Yüksekokulu
Gıda İşleme Bölümü Gıda Teknolojisi Programı, MERSİN

Prof. Dr.. Yasemin EKMEKÇİ
(Bölüm 13)
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi
Biyoloji Bölümü, ANKARA

Doç. Dr. Levent ÖZTÜRK
(Bölüm 5)
Sabancı Üniversitesi
Mühendislik ve Doğa Bilimleri Fakültesi,
Moleküler Biyoloji, Genetik ve
Biyomühendislik Programı, İSTANBUL

Prof. Dr. Atilla ERİŞ
(Bölüm 21)
Bilgi Üniversitesi Mühendislik ve Doğa Bilimleri Fakültesi
Genetik ve Biyomühendislik Bölümü, İSTANBUL

Prof. Dr. Hatice GÜLEN
(Bölüm 21)
Bilgi Üniversitesi Mühendislik ve Doğa Bilimleri Fakültesi
Genetik ve Biyomühendislik Bölümü, İSTANBUL

Dr. Müge KESİCİ
(Bölüm 21)
Bilgi Üniversitesi Mühendislik ve Doğa Bilimleri Fakültesi
Genetik ve Biyomühendislik Bölümü, İSTANBUL

Prof. Dr. Yüksel KELEŞ
(Bölüm 22)
Mersin Üniversitesi Eğitim Fakültesi, MERSİN

Prof. Dr. Gülriz BAYÇU
(Bölüm 9)
İstanbul Üniveristesi Fen Fakültesi
Biyoloji Bölümü, İSTANBUL

Prof. Dr. Faik Ahmet AYAZ
(Bölüm 12)
Karadeniz Teknik Üniversitesi Fen Fakültesi
Biyoloji Bölümü, TRABZON

Prof. Dr. Atalay SÖKMEN
(Bölüm 17)
Konya Gıda ve Tarım Üniversitesi
Tarım ve Doğa Bilimleri Fakültesi
Bitkisel Üretim ve Teknolojileri Bölümü, KONYA

Prof. Dr. Füsun YÜREKLİ
(Bölüm 22)
İnönü Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi
Biyoloji Bölümü, MALATYA

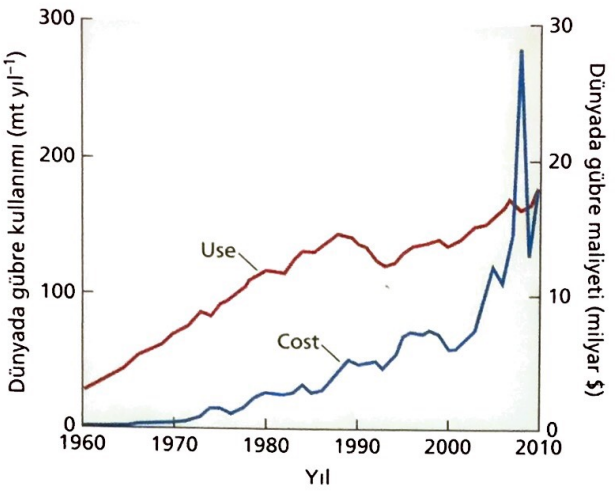
Doç. Dr. Ferit KOCAÇINAR
(Bölüm 4)
Kahramanmaraş Üniversitesi Orman Fakültesi
Orman Mühendisliği Bölümü, KAHRAMANMARAŞ

5 Mineral Beslenme

Mineral besinler, bitkilerin topraktan inorganik iyon formunda aldığı azot, fosfor ve potasyum gibi elementlerdir. Sürekli olarak organizmalar arasında dolaşım halinde olsa da, mineral besinlerinin **biyosfere** girişi ağırlıklı olarak bitkilerin kök sistemleri üzerinden sağlandığı için, bitkiler bir anlamda yer kabuğunun "madencileri" gibi davranır. Köklerin geniş yüzey alanı ve toprak çözeltisinden düşük konsantrasyonlardaki inorganik iyonları absorbe edebilme kapasitesi, bitkilerin mineral alımını etkili şekilde artırır. Mineral elementler kökler tarafından absorbe edildikten sonra bitkilerin farklı bölümlerine taşınarak sayısız biyolojik aktivitede yer alır. Mineral besinlerin alımında çoğu zaman mikorizal mantarlar ve azot bağlayıcı bakteriler gibi diğer organizmalar da köklere eşlik eder.

Bitkilerin mineral besinleri nasıl elde ettikleri ve kullandıklarını araştıran çalışma alanına **mineral beslenme** denir. Bu araştırma alanı modern tarımsal uygulamaların geliştirilmesine, çevrenin korunmasına ve bunların yanında doğal ekosistemlerde bitkilerin ekolojik ilişkilerini anlamaya odaklanmıştır. Tarımda yüksek verim, mineral besinlerle gübrelemeye bağlıdır. Gerçekten de çoğu üretim bitkisinin verimi, absorbe edilen gübre miktarı ile doğru orantılıdır. Gıda gereksinimini karşılamak için gübrelerde kullanılan temel mineral elementlerin (azot, fosfor ve potasyum) dünya genelindeki yıllık tüketimi, 1960 yılında 30 milyon metrik tondan, 1990 yılında 143 milyon metrik tona istikrarlı bir şekilde artmıştır. Bunu takip eden on yıl boyunca, artan maliyetleri dengelemek için daha dikkatli bir şekilde kullanıldığından, gübre tüketimi nispeten sabit kalmıştır. Son birkaç yılda ise yıllık tüketim 180 milyon metrik tona ulaşmıştır (**Şekil 5.1**).

Tarım sektöründe kullanılan enerjinin yarıdan fazlası azotlu gübrelerin üretimi, dağıtımı ve uygulanması için harcanmaktadır. Diğer taraftan, fosforlu gübrelerin üretimi yenilenemeyen kaynaklara bağlı olup, bu kaynakların tüketiminin içinde bulunduğumuz yüzyıl içerisinde maksimum düzeye çıkması beklenmektedir. Üretim bitkileri, yetiştirildikleri toprağa uygulanan gübrelerin tipik olarak ancak yarısından daha azını kullanır. Geriye kalan mineraller yeraltı ve yüzey suları ile yıkanabilir, toprak parçacıklarına bağlanabilir ya da hava kirliliği veya iklim değişimine katkıda bulunabilir.



Şekil 5.1 Dünya genelinde son elli yılda gübre tüketimi ve maliyeti. (After http://faostat3.fao.org/faostat-gateway/go/to/download/R/*/E.)

Gübre yıkanması sonucunda Birleşik Devletlerde birçok su kuyusunun nitrat (NO_3^-) konsantrasyonu içme suyu için belirlenenmiş federal standardın üzerine çıkmıştır ve aynı sorun dünyanın diğer bölgelerindeki tarım alanlarında da bulunmaktadır. İnsan aktivitesi ve atmosferik azot boşalımı olarak bilinen süreç ile azotun yağmur suları ile toprağa ulaşması, çevreye nitrat (NO_3^-) ve amonyum (NH_4^+) formunda daha fazla azotun serbest bırakılmasına neden olmakta ve dünya genelindeki ekosistemleri değiştirmektedir.

Diğer taraftan bitkiler, hayvan atıklarını geri dönüştürebilir ve ağır metal gibi sağlığa zararlı materyalleri toksik atık yığınlarından uzaklaştırmak için kullanılabilir. Bitki-toprak-atmosfer ilişkilerinin karmaşık yapısından dolayı, mineral beslenme çalışmalarına atmosfer kimyacıları, toprak bilimcileri, hidroloji uzmanları, mikrobiyologlar, ekoloji uzmanları ve ayrıca bitki fizyologları dahil olur.

Bu bölümde bitkilerin besin ihtiyaçları, spesifik besin eksikliği semptomları ve bitkilerin uygun şekilde beslenmesi için gübre kullanımı gibi konular tartışılacaktır. Daha sonra, toprak yapısı (katı, sıvı ve gaz bileşenlerin düzeni) ve kök morfolojisinin inorganik besinlerin çevreden bitkiye transferine nasıl etki yaptığı incelenecektir. Son olarak, çoğu bitkide besin alımında anahtar rol oynayan simbiyotik mikorizal ilişkiler konusu tanıtılacaktır. Bölüm 6'da çözünmüş madde taşınmasının diğer yönleri, Bölüm 13'de ise besin asimilasyonu ele alınacaktır.

Esansiyel Besinler, Eksiklikler ve Bitki Bozuklukları

Sadece bazı elementlerin bitkiler için esansiyel olduğu belirlenmiştir. **Esansiyel element,** bitkinin yapı veya metabolizmasının bir iç bileşeni olan, ya da yokluğu, bitki büyümesi, gelişmesi veya çoğalmasında çeşitli anomalilere neden olan ve bitkinin yaşam döngüsünü tamamlamasına engel olabilen element olarak tanımlanır. Bitkilere esansiyel elementlerin yanı sıra su ve güneş enerjisi verildiğinde, normal büyüme için gereksinim duydukları tüm bileşikleri sentezleyebilirler. Yüksek bitkilerin birçoğu için esansiyel olduğu

TABLO 5.1 Çoğu bitki tarafından ihtiyaç duyulan esansiyel elementlerin dokudaki düzeyi

Element	Kimyasal sembol	Kuru maddedeki konsantrasyonu (%veya ppm)	Molibdene göre atomların göreceli sayısı
Su veya karbon dioksitten elde edilenler			
Hidrojen	H	6	60,000,000
Karbon	C	45	40,000,000
Oksijen	O	45	30,000,000
Topraktan elde edilenler			
Makrobesinler			
Azot	N	1.5	1,000,000
Potasyum	K	1.0	250,000
Kalsiyum	Ca	0.5	125,000
Magnezyum	Mg	0.2	80,000
Fosfor	P	0.2	60,000
Kükürt	S	0.1	30,000
Silisyum	Si	0.1	30,000
Mikrobesinler			
Klor	Cl	100	3,000
Demir	Fe	100	2,000
Bor	B	20	2,000
Mangan	Mn	50	1,000
Sodyum	Na	10	400
Çinko	Zn	20	300
Bakır	Cu	6	100
Nikel	Ni	0.1	2
Molibden	Mo	0.1	1

Kaynak: Epstein 1972, 1999
*Mineral olmayan elementler (H, C, O) ve makrobesinlerin değerleri yüzde cinsinden verilmiştir. Mikrobesinlerin değerleri milyonda kısım cinsinden verilmiştir.

bilinen elementler, Tablo 5.1'de listelenmiştir. Listede yer alan ilk üç element (hidrojen, karbon ve oksijen) su veya karbondioksitten kazanıldığı için mineral besin olarak kabul edilmezler.

Esansiyel elementler genellikle bitki dokusu içerisindeki göreceli konsantrasyonlarına göre *makrobesinler* ve *mikrobesinler* olarak sınıflandırılırlar. Bazı durumlarda makrobesinler ve mikrobesinler'in doku konsantrasyonları arasındaki farklar Tablo 5.1'de gösterilenler kadar fazla değildir. Örneğin, yaprak mezofili gibi bazı bitki dokuları, kükürt kadar demir ve magnezyum kadar mangan içerebilir. Elementler, çoğu zaman bitkinin minimum gereksiniminden daha yüksek konsantrasyonlarda bulunur.

Bazı araştırmacılar, makrobesinler ve mikrobesinler şeklinde yapılan sınıflandırmanın, fizyolojik olarak açıklanmasının zor olduğunu savunmuştur. Konrad Mengel ve Ernest Kirkby esansiyel elementlerin biyokimyasal rolleri ve fizyolojik fonksiyonlarına göre sınıflandırılmalarını önermiştir. Tablo 5.2 bitki besinlerinin dört temel gruba ayrıldığı bu tip bir sınıflandırmayı göstermektedir.

1. Azot ve kükürt esansiyel elementlerin birinci grubunu oluşturur. Bitkiler bu besinleri, karbon ile kovalent bağlar oluşturup organik bileşikler yapmak için, oksidasyon

TABLO 5.2 Mineral bitki besinlerinin biyokimyasal işlevlerine göre sınıflandırılması

Mineral besin	İşlev
Grup 1	**Karbon bileşiklerinin yapısına giren besinler**
N	Aminoasitlerin, amidlerin, proteinlerin, nükleik asitlerin, nükleotidlerin, koenzimlerin, heksozaminlerin, v.b. yapısına girer.
S	Sistein, sistin ve metiyonin komponentidir. Lipoik asit, koenzim A, tiyamin, pirofosfat, glutatyon, biyotin, 5'-adenilsülfat ve 3'-fosfoadenozin'in yapısına girer.
Grup 2	**Enerji depolanması veya yapısal bütünlük için önemli besinler**
P	Şeker fosfatların, nükleik asitlerin, nükleotidlerin, koenzimlerin, fosfolipidlerin, fitikasit v.b. yapıların bileşenidir. ATP'nin yer aldığı reaksiyonlarda anahtar role sahiptir.
Si	Hücre duvarlarında amorf silika olarak biriktirilir. Hücre duvarlarının rijidite ve elastikiyeti gibi mekanik özelliklerine katkıda bulunur.
B	Mannitol, mannan, polimannuronikasit ve diğer hücre duvarı bileşenleri ile kompleks oluşturur. Hücre uzaması ve nükleik asit metabolizmasına katılır.
Grup 3	**İyonik formlarda kalan besinler**
K	40'dan fazla enzimde kofaktör olarak gereksinim duyulur. Hücre turgoru ve hücre elektronötralitesi sağlanmasında ana katyondur.
Ca	Hücre duvarının orta lamelinin bir bileşenidir. ATP ve fosfolipidlerin hidrolizine katılan bazı enzimler tarafından kofaktörü olarak ihtiyaç duyulur.
Mg	Fosfat transferini sağlayan birçok enzim için gereklidir. Klorofil molekülünün bir bileşenidir.
Cl	O_2 açığa çıkartan fotosentetik reaksiyonlar için gereklidir.
Zn	Alkol dehidrogenaz, glutamik dehidrogenaz ve karbonik anhidraz v.b. bileşenidir.
Na	C_4 ve CAM bitkilerinde fosfoenolpiruvat rejenerasyonuna katılır. Bazı fonksiyonlarda potasyumun yerini alabilir.
Grup 4	**Redoks reaksiyonlarına katılan besinler**
Fe	Fotosentez, azot bağlanması ve solunuma katılan sitokromların ve hem-olmayan demir proteinlerin bileşenidir.
Mn	Bazı dehidrogenaz, dekarboksilaz, kinaz, oksidaz ve peroksidazların aktivitesi için gereklidir. Katyonla aktive edilen diğer enzimlere ve fotosentetik oksijen evolüsyonuna katılır.
Cu	Askorbik asit oksidaz, tirosinaz, monoamin oksidaz, üratoksidaz, sitokromoksidaz, fenolaz, lakkaz ve plastosiyanin'in bileşenidir.
Ni	Üreazın bileşenidir. Azot bağlayan bakterilerde hidrogenaz'ın bileşenidir.
Mo	Nitrogenaz, nitrat redüktaz ve zantin dehidrogenaz'ın bileşenidir.

Kaynak: Evans ve Sorger 1996 ve Mengel ve Krikby 2001'den sonra.

ve redüksiyon içeren biyokimyasal reaksiyonlar ile asimile eder (ör. aminoasitler, nükleik asitler ve proteinler).

2. İkinci grup, enerji depolama reaksiyonları veya yapısal bütünlüğün sağlanmasında önemlidir. Bu gruptaki elementler, çoğunlukla element grubunun bitki dokusundaki bir organik moleküle (ör. şeker fosfat) kovalent bağ ile bağlandığı fosfat, borat ve silikat esterleri olarak bulunur.
3. Üçüncü grup, ya bitki suyu içerisinde çözünmüş serbest iyon, ya da hücre duvarında bulunan pektik asit gibi maddelere elektrostatik bağlı iyon şeklinde bulunur.
4. Demir gibi metalleri içeren dördüncü grup ise elektron transferine katılan reaksiyonlarda önemli role sahiptir.

Çoğu elementin birden fazla fonksiyonu olmasından dolayı, bu sınıflandırma sisteminin keskin sınırları olmadığı akıldan çıkarılmamalıdır. Örneğin mangan, elektron transfer reaksiyonlarında rol oynayan metallerin yer aldığı dördüncü grupta sınıflandırılmasına karşın, aynı zamanda iyonik formda kalan bir element olduğu için 3. grupta da yer alabilir.

Esansiyel olmadığı halde doğal olarak bulunan alüminyum, selenyum ve kobalt gibi bazı elementler bitki dokularında birikebilir. Örneğin, çoğu bitkide kuru maddenin her bir gramında 0,1 ile 500 µg kadar alüminyum bulunmasına ve besin çözeltisine az miktarda alüminyum ilavesi ile bitki büyümesinin teşvik edilmesine karşın, alüminyum bir esansiyel element olarak kabul edilmez. Bitkilerin selenyuma spesifik bir gereksinimi olduğu bilinmemekle birlikte *Astragalus*, *Xylorhiza* ve *Stanleya* cinslerinin birçok türü selenyum biriktirir. Kobalt, azot bağlayan mikroorganizmalardaki birkaç enzimin yapısında bulunan kobalamin'in (B_{12} vitamini ve bunun türevleri) bir parçasıdır ve bu nedenle kobalt eksikliği azot bağlayan nodüllerin gelişimini ve işlevini durdurur, ancak azot bağlamayan bitkilerde kobalta gereksinim duymaz. Üretim bitkilerinde bu tip esansiyel olmayan elementler genelde çok düşük miktarlarda bulunur.

İlerleyen bölümlerde bitkilerde besin elementlerinin rollerinin incelendiği yöntemler anlatılmaktadır.

Beslenme çalışmalarında özel teknikler kullanılır

Bir elementin esansiyel olduğunu göstermek için, bitkilerin sadece araştırmaya konu edilen elementin bulunmadığı deneysel koşullar altında yetiştirilmesi gerekir. Toprak gibi kompleks bir ortamda yetiştirilen bitkilerle bu şartların sağlanması oldukça zordur. 19. yüzyılda aralarında Nicolas-Théodore de Saussure, Julius von Sachs, Jean-Baptiste-Joseph-Dieudonné Boussingault ve Wilhelm Knop'un yer aldığı bazı araştırmacılar bu problemi çözmek için bitki köklerini sadece inorganik tuz içeren bir **besin çözeltisine** daldırarak yetiştirmişlerdir. Bu araştırmacıların toprak veya organik madde olmadan da bitkilerin normal şekilde büyüdüğünü göstermesi, bitkilerin bütün ihtiyaçlarını sadece mineral besin elementleri, su, hava (CO_2) ve güneş ışığı ile karşılayabildiklerini tartışmasız şekilde kanıtlamıştır.

Bitkilerin toprak olmaksızın kökleri bir besin çözeltisine daldırılmış şekilde yetiştirildiği tekniğe **çözelti kültürü** ya da **hidroponik** adı verilir. Hidroponik kültürün (**Şekil 5.2A**) başarılı olabilmesi için ya besin çözeltisinin çok geniş hacimli olması, ya da köklerin besin alımı sırasında çözeltinin mineral besin konsantrasyonu ve pH'ında büyük değişimler oluşmasın diye besin çözeltisinin sık aralıklarla düzenlenmesi gerekir. Kök sistemine yeterli düzeyde oksijen sağlanması da kritik olup, bunun için çözeltiye bol miktarda hava kabarcığı uygulanabilir.

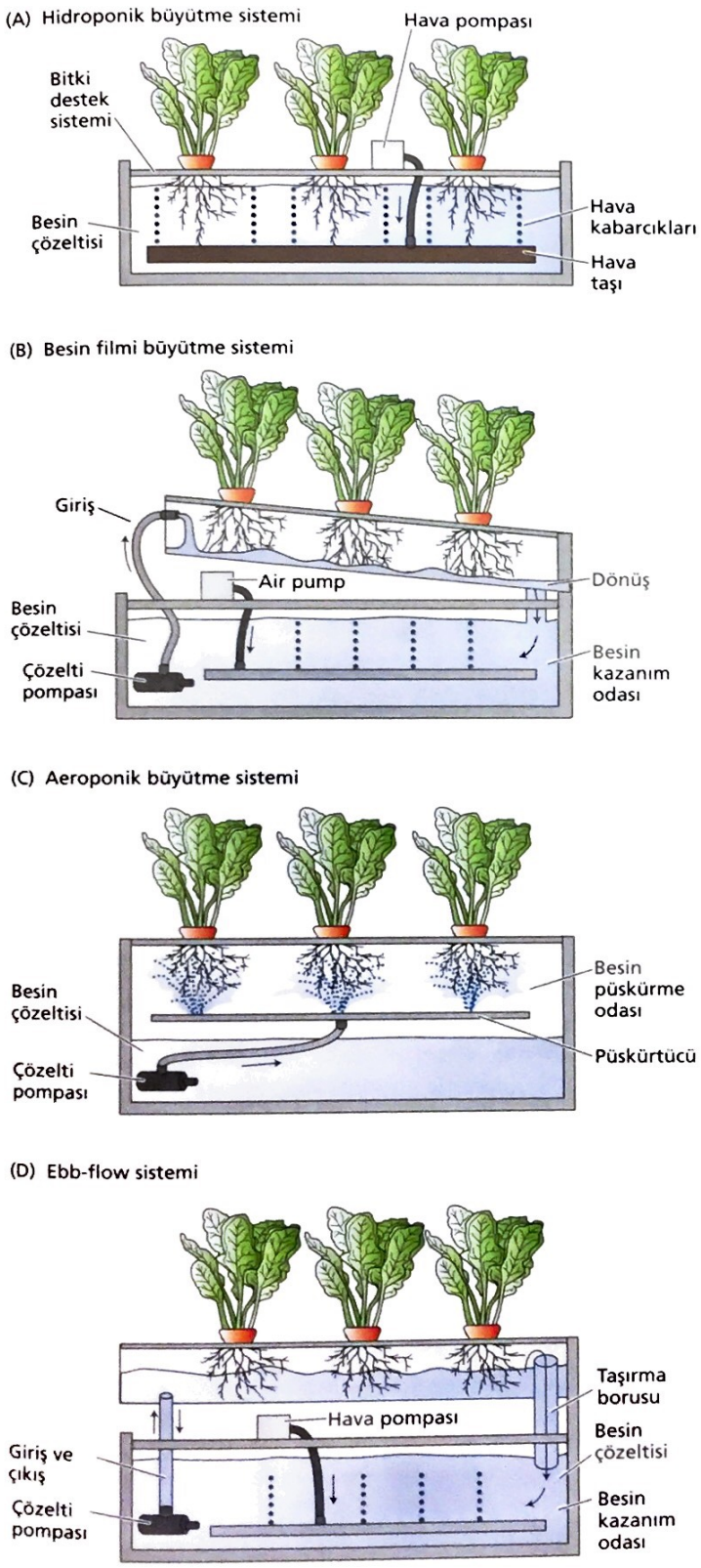
Domates (*Solanum lycopersicum*), hıyar (*Cucumis sativus*) ve kenevir (*Cannabis sativa*) gibi çoğu sera ve iç mekân bitkisinin ticari üretiminde hidroponik kullanılır. Ticari hidroponik kültürlerde bitkiler kum, çakıl, vermikülit, taşyünü, poliüretan köpük ya da genleştirilmiş kil gibi destekleyici bir materyal içerisinde yetiştirilir. Besin çözeltisi destekleyici materyal içerisine uygulanır, eski çözelti ise süzülerek ortamdan uzaklaştırılır. Hidroponik kültürlerde kullanılan başka bir yöntemde, bitki kökleri bir oluk üzerine yatırılır ve besin çözeltisi oluk boyunca ince bir tabaka halinde köklerin üzerinden akıtılır. **Besin film büyütme sistemi**, köklerin bol miktarda oksijen alabilmesini sağlar (**Şekil 5.2B**).

"Geleceğin bilimsel araştırma ortamı" olarak öne çıkartılan başka bir teknik ise bitkilerin **aeroponik** ortamda yetiştirilmesidir. Bu teknikte bitki kökleri havada asılı şekilde büyütülür ve besin çözeltisi sürekli şekilde köklere püskürtülür (**Şekil 5.2C**). Bu yaklaşım kök çevresindeki gazlı ortamın kolayca manipüle edilmesini sağlar, ancak hızlı bitki büyümesini sürdürebilmek için hidroponik kültüre göre çok daha yüksek oranda besin konsantrasyonu kullanımını gerektirir. Bu ve diğer teknik zorluklardan dolayı aeroponik kullanımı yaygın değildir.

Çözelti kültüründe kullanılan diğer bir yöntem ise **ebb-flow** sistemidir (**Şekil 5.2D**). Bu tip sistemlerde besin çözeltisi periyodik olarak bitki köklerinin batması için yükseltilir ve sonra alçaltılarak köklerin nemli bir ortamda kalması sağlanır. Aeroponik'de olduğu gibi, ebb-flow sisteminde de, hidroponik ya da besin filmi sistemlerinden daha yüksek konsantrasyonlarda besine ihtiyaç duyulur.

Besin çözeltileri bitkilerin hızlı büyümesine destek olur

Yıllar boyunca besin çözeltilerinde sayısız formülasyon kullanılmıştır. Almanya'da Knop tarafından geliştirilen ilk formülasyonlar sadece KNO_3, $Ca(NO_3)_2$, KH_2PO_4, $MgSO_4$ ve bir demir tuzu içermekteydi. O dönemlerde kullanılan besin çözeltilerinin, bitkinin gereksinim duyduğu bütün besinleri



Şekil 5.2 Farklı tiplerde çözelti kültürü sistemleri. (A) Standart hidroponik kültürde bitkiler, destek sisteminin tabanından, içerisinde besin çözeltisi bulunan tank içerisine sarkıtılır. Gözenekli bir yapıya sahip hava taşına pompalanan hava, küçük kabarcıklar oluşturarak çözeltinin oksijen ile sürekli olarak doygun kalmasını sağlar. (B) Besin filmi tekniğinde, ana rezervuardan bir pompa ile pompalanan besin çözeltisi, eğik tankın tabanı boyunca akarak dönüş borusundan aşağıdaki rezervuara döner. (C) Aeroponik sistemde, yüksek basınç pompası kapalı tank içerisindeki besin çözeltisini köklere püskürtür. (D) Ebb-flow sisteminde bitki köklerinin bulunduğu üst odacık, periyodik olarak bir pompa kullanılarak besin çözeltisi ile doldurulur. Pompa kapatıldığında, çözelti pompanın içerisinden geçerek ana rezervuara boşalır. (Epstein ve Bloom 2005'den sonra.)

içerdiğine inanılmaktaydı. Ancak bu deneyler, günümüzde esansiyel olduğu bilinen diğer elementlerle (bor ve molibden gibi) kontamine olmuş kimyasallar kullanılarak yapılmıştı. Tablo 5.3'de daha modern bir besin çözeltisinin formülasyonu gösterilmektedir. Bu formülasyon, Amerika Birleşik Devletleri'nde modern mineral beslenme araştırmalarının geliştirilmesinde öncülük yapan araştırmacı Dennis R. Hogland'ın ardından, modifiye **Hoagland çözeltisi** adı ile anılmaktadır.

Modifiye Hoagland çözeltisi, hızlı bitki büyümesi için gerekli olduğu bilinen tüm mineral elementleri içerir. Bu elementlerin konsantrasyonları, toksik semptomlar yaratmayacak ya da tuzluluk stresine neden olmayacak şekilde, mümkün olan en yüksek seviyede ayarlanmıştır. Bu nedenle toprakta bitki kökleri etrafındaki konsantrasyonlardan onlarca kat daha fazla olabilir. Örneğin, toprakta çözeltisinde bulunan fosfor konsantrasyonu normalde 0,06 $\mu g\ g^{-1}$ ya da 2 µM'dan düşük olmasına karşın, burada 62 $\mu g\ g^{-1}$ ya da 2 mM olarak önerilmiştir. Bu tür yüksek başlangıç konsantrasyonları, besin takviyesi yapılmayan bir ortamda bitkilerin uzun süreler boyunca yetiştirilmesine olanak tanır, ancak genç bitkilere zarar da verebilir. Bu nedenle çoğu araştırmacı, ortamda ve bitki dokusunda besin konsantrasyonu dalgalanmalarını en aza indirgemek için, besin çözeltilerini birkaç kat seyrelterek kullanır ve sık sık yeniler.

Bu modifiye Hoagland formülasyonunun diğer önemli bir özelliği de azotun hem amonyum (NH_4^+) hem de nitrat (NO_3^-) olarak tedarik edilmesidir. Azot, hem katyonların (pozitif yüklü anyon) hem de anyonların (negatif yüklü anyon) dengeli bir karışımı olarak uygulandığında, sadece nitrat anyonu uygulandığında sıkça gözlenen ortam pH'ındaki hızlı yükselişin önüne geçilir. Bitkiler, ortam pH'ı nötr tutulsa dahi,

TABLO 5.3 Bitkilerin büyütülmesi için kullanılan modifiye edilmiş bir Hoagland besin çözeltisinin kompozisyonu

Bileşik	Molekül ağırlığı	Stok çözelti konsantrasyonu	Stok çözelti konsantrasyonu	Bir litrelik son çözeltideki stok çözelti hacmi	Element	Elementin son konsantrasyonu	
	g mol^{-1}	mM	g L^{-1}	mL		µM	ppm
Makrobesinler							
KNO_3	101.10	1,000	101.10	6.0	N	16,000	224
$Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$	236.16	1,000	236.16	4.0	K	6,000	235
$NH_4H_2PO_4$	115.08	1,000	115.08	2.0	Ca	4,000	160
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	246.48	1,000	246.49	1.0	P	2,000	62
					S	1,000	32
					Mg	1,000	24
Mikrobesinler							
KCl	74.55	25	1.864	2.0	Cl	50	1.77
H_3BO_3	61.83	12.5	0.773		B	25	0.27
$MnSO_4 \cdot H_2O$	169.01	1.0	0.169		Mn	2.0	0.11
$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	287.68	1.0	0.288		Zn	2.0	0.03
$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	249.68	0.25	0.062		Cu	0.5	0.13
H_2MoO_4 (%85 MoO_3)	161.97	0.25	0.040		Mo	0.5	0.03
NaFeDTPA	468.20	64	30.0	0.3–1.0	Fe	16.1–53.7	1.00–3.00
Opsiyonel*							
$NiSO_4 \cdot 6H_2O$	262.86	0.25	0.066	2.0	Ni	0.5	0.03
$Na_2SiO_3 \cdot 9H_2O$	284.20	1,000	284.20	1.0	Si	1,000	28

Kaynak: Epstein ve Bloom 2005'den sonra

Not: Besin çözeltisinin hazırlanışı sırasında çökelmenin önlenmesi için stok çözeltiden alınan makrobesinler birbirinden ayrı şekilde ilave edilir. Demir dışındaki tüm mikrobesinleri içeren bir karışık stok çözelti hazırlanır. Demir, sodyum ferrik dietilentriaminpentaasetet (NaFeDTPA, ticari adı Ciba-Geigy Sequestrene 330 Fe, bkz. Şekil 5.3); mısır gibi bazı bitkiler tabloda gösterildiği üzere daha yüksek konsantrasyonda demire gereksinim duyar.

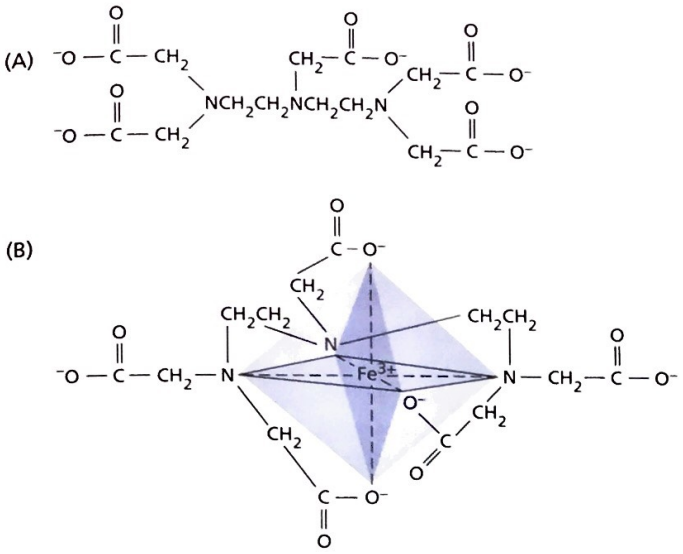
*Nikel, genellikle diğer kimyasalların içeriğinde eser miktarda kirletici madde olarak bulunduğundan ayrıca kullanmaya gerek olmaya bilir. Silisyum kullanıldığında bunun ilk önce ilave edilmesi ve çökelmenin önlenmesi için pH'ın HCl ile düzenlenmesi gerekir.

amonyum (NH_4^+) ve nitrat'a (NO_3^-) aynı anda erişimleri olduğunda daha iyi büyür. Çünkü, iki azot formunun aynı anda absorbe ve asimile edilmesi, bitkide inorganik katyon-anyon dengesini düzenler.

Demirin bitki alımı için serbest halde tutulması, besin çözeltileri ile ilgili önemli bir problemdir. Demir, çözeltiye $FeSO_4$ veya $Fe(NO_3)_2$ gibi inorganik tuz olarak uygulandığında, özellikle alkali koşullarda demir hidroksit olarak çökelir. Eğer ortamda fosfat tuzları varsa çözünmez demir fosfatlar da oluşur. Demir çökeldiğinde bitki tarafından alınması fiziksel olarak imkansız olup, bu durum ancak demir tuzlarının sık periyotlarla ilave edilmesi ile önlenebilir. İlk araştırmacılar bu problemi demir ile birlikte sitrik asit veya fosforik asit kullanımı ile çözmüştür. Bu tür bileşiklere **şelatör** denilmektedir. Şelatörler, demir ve kalsiyum gibi katyonlarla, kovalent bağlar yerine iyonik güçlerle tutulan çözünür kompleksler oluşturur. Şelatlı katyonlar bu nedenle, fiziksel olarak bitki için erişilebilir durumda kalır.

Daha modern çözeltilerde etilendiamintetraasetik asit (EDTA), dietilentriaminepentaasetik asit (DTPA, ya da pentetik asit) ya da etilendiamin-N,N'-bis(o-hidroksifenilasetik) asit (*o,o* EDDHA) gibi kimyasal şelatör ajanlar kullanılır. Şekil 5.3 de DTPA'nın yapısı gösterilmektedir. Demirin kök hücreleri tarafından alımı sırasında şelatör kompleksine ne olduğu tam olarak bilinmemektedir. Demir, kök yüzeyinde ferrik demir'den (Fe^{3+}) ferröz demir'e (Fe^{2+}) indirgendiği sırada şelatörden serbest bırakılır. Şelatör ise besin çözeltisine (ya da toprağa) geri difüze olabilir ve yeniden Fe^{3+}'ya veya başka bir metal iyonuna bağlanabilir.

Kök içerisine alınan demir, bitki hücrelerinde organik bileşiklerle şelatlanarak çözünür halde tutulur. Bu tipteki bir organik demir şelatörü olarak sitrik asit önemli rol oynaya-



Şekil 5.3 Şelatör ve şelatlı katyon. Dietilentriaminpentaasetik asit (DTPA) şelatörünün kendisi (A) ve Fe^{3+}'e şelatlı halinin kimyasal yapısı (B). Demir, karboksilat gruplarındaki üç azot atomu ve üç iyonize oksijen atomu ile etkileşime girerek DTPA'ya bağlanır. Oluşan halka yapı metalik iyonu kenetleyip etkili bir şekilde çözelti içerisindeki reaktivitesini nötr hale getirir. Demir'in kök yüzeyinden alımı sırasında Fe^{3+} indirgenerek, DTPA-demir kompleksinden Fe^{2+} olarak alınır. Şelatör ise daha sonra, serbest haldeki diğer Fe^{3+}'e bağlana bilir.

bilir. Demirin ksilemde uzun mesafeli taşınmasına bir demir-sitrik asit kompleksinin katıldığı düşünülmektedir.

Mineral eksiklikleri, bitki metabolizmasını ve fonksiyonlarını bozar

Esansiyel bir element yeteri kadar sağlanamazsa, karakteristik eksiklik semptomları ile kendini gösteren besin bozukluklarına neden olur. Hidroponik kültürde bir esansiyel besin elementinin bulunmaması sonucu ortaya çıkan semptomlar, rahatlıkla bu element ile ilişkilendirilebilir. Örneğin bazı eksiklikler, yaprakta belirli şekillerde renk değişimlerinin oluşmasını başlatabilir. Toprakta yetişen bitkilerde ise mineral eksikliklerin teşhisini yapmak, aşağıdaki nedenlerden dolayı daha zor olabilir:

- Birkaç elementin eksikliği, farklı bitki dokularında aynı anda oluşabilir.
- Bir elementin eksikliği ya da aşırı miktarda oluşu, başka bir elementin eksikliğine veya aşırı miktarda birikimine neden olabilir.
- Virüslerin neden olduğu bazı bitki hastalıkları, besin eksikliklerine benzer semptomlar oluşturabilir.

Bitkideki besin eksikliği semptomları, bir esansiyel elementin yetersiz olması durumunda ortaya çıkan metabolik bozuklukların ifadesidir. Söz konusu bozukluklar, esansiyel elementlerin normal bitki metabolizması ve fonksiyonlarında oynadığı rollerle ilgilidir (Tablo 5.2 de listelenmiştir).

TABLO 5.4 Mineral elementlerin bitkideki hareketliliğine ve eksiklik durumunda yer değiştirme (retranslokasyon) eğilimine göre sınıflandırılması

Hareketli	Hareketsiz
Azot	Kalsiyum
Potasyum	Kükürt
Magnezyum	Demir
Fosfor	Bor
Klor	Bakır
Sodyum	
Çinko	
Molibden	

Not: Elementler bitkide bulunuş miktarına göre listelenmiştir.

Esansiyel elementlerin her birinin farklı ve çok sayıda metabolik reaksiyonda yer almasına karşın bitki metabolizmasındaki fonksiyonları için bazı genel ifadeler kullanılabilir. Esansiyel elementler genellikle bitki yapısında, metabolizmasında ve hücresel ozmoregülasyonda işlev görür. Daha spesifik roller, Ca^{2+} ya da Mg^{2+} gibi iki değerli katyonların bitki membranlarında geçirgenliği değiştirebilmesi ile ilişkili olabilir. Ayrıca, bu elementlerin bitki metabolizmasındaki spesifik rollerinin ortaya çıkarılması için araştırmalar devam etmektedir. Örneğin kalsiyum iyonları sitozolde anahtar rol oynayan enzimlerin düzenlenmesi için sinyal görevi görür. Sonuç olarak, çoğu esansiyel elementin bitki metabolizması içerisinde birden fazla rolü bulunmaktadır.

Akut bir eksiklik semptomunun belirli bir esansiyel element ile ilişkilendirilmesi için, söz konusu elementin yaşlı yapraklardan genç yapraklara ne kadar gidebildiği bir ipucu olarak kullanılabilir. Azot, fosfor ve potasyum gibi bazı elementler bir yapraktan diğerine kolayca hareket ederken, bor, demir ve kalsiyum gibi diğer elementler ise çoğu bitki türünde nispeten hareketsizdir (Tablo 5.4). Eğer bir esansiyel element hareketli ise, bu elemente özgü gelişen eksiklik semptomları öncelikle yaşlı yapraklarda oluşma eğilimi gösterir. Bunun aksine, hareketsiz esansiyel elementlerin semptomları ise öncelikle genç yapraklarda görünür. Besin mobilizasyonunun tam mekanizması henüz bilinmemekle birlikte, sitokinin gibi bitki hormonlarının bunda rol oynadığı sanılmaktadır (bkz. Bölüm 15). İleri ki bölümlerde, Tablo 5.2 de gruplandırıldığı üzere, esansiyel elementlerin spesifik eksiklik semptomları ve fonksiyonel rolleri açıklanacaktır. Ancak, birçok semptomun bitki türüne bağlı olduğu unutulmamalıdır.

GRUP 1: KARBON BİLEŞİKLERİNİN YAPISINDA YER ALAN BESİN ELEMENTLERİNİN EKSİKLİKLERİ Bu ilk grupta azot ve kükürt bulunur. Azotun topraktaki bitkiye elverişli miktarı, doğal ve tarımsal ekosistemlerin çoğunda

bitki üretkenliğini sınırlar. Bunu aksine, topraklar genelde fazla miktarda kükürt içerir. Söz konusu farka rağmen azot ve kükürt, sahip oldukları geniş oksidasyon-redüksiyon kapasitesi bakımından, kimyasal olarak benzerdir (bkz. Bölüm 13). Yaşamda en çok enerji gerektiren reaksiyonlar, okside olmuş inorganik bileşiklerin indirgenmiş organik bileşiklere çevrildiği reaksiyonlardır. Örneğin; bitki köklerince topraktan absorbe edilen nitrat ve sülfat, bitki içerisinde aminoasitler gibi oldukça indirgenmiş organik bileşiklere dönüştürülür.

AZOT Azot, bitkilerin en çok ihtiyaç duyduğu mineral elementtir (bkz. Tablo 5.1). Klorofil, aminoasit ve nükleik asit gibi birçok bitki hücre bileşeninin yapısında yer alır. Bu nedenle azot eksikliği bitki büyümesini hızla engeller.

Eksiklik şiddetlendiğinde, bir çok türde, özellikle bitkinin alt tarafındaki yaşlı yapraklarda kloroz (yaprakların sararması) görülür (bu bölümde anlatılan azot eksikliği ve diğer mineral eksikliklerine ait resimler için **WEB TEMASI 5.1**'e bakınız). Şiddetli azot eksikliğinde bu yapraklar tamamen sarı (veya bronz) renk alarak dökülür. Azot yaşlı yapraklardan mobilize olabildiği için, başlangıçta genç yapraklarda bu semptomlar görülmeyebilir. Bu nedenle, azot eksikliği olan bir bitkide üst yapraklar açık yeşil, alt yapraklar ise sarı veya bronz renkte olabilir.

Azot eksikliği yavaş bir şekilde geliştiğinde, bitkilerde sap belirgin şekilde ince ve çoğu zaman odunsu bir yapıya sahip olabilir. Bu odunsu yapı, amino asitlerin ya da azot içeren diğer bileşiklerin sentezinde kullanılamayan karbonhidratların aşırı miktarda birikiminden kaynaklanabilir. Azot metabolizmasında kullanılmayan bu karbonhidratlar, antosiyanin sentezinde kullanılabilir ve bu pigmentin birikmesine yol açabilir. Bu durum, domates ve bazı mısır çeşitlerinde (*Zea mays*) azot eksikliği olan bitkilerin yaprak, petiol ve saplarının mor bir renk almasıyla kendisini gösterir.

KÜKÜRT Kükürt bazı aminoasitlerde bulunur (sistein, sistin ve metiyonin gibi) ve aynı zamanda koenzim A, 5-adenozilmetiyonin, biyotin, vitamin B_1 ve pantotenik asit gibi metabolizma için esansiyel olan bazı vitamin ve koenzimlerin yapısında yer alır.

Azot eksikliğinde görülen yaprak klorozu, büyümenin engellenmesi ve antosiyanin birikimi gibi çoğu semptom, kükürt eksikliğinde de benzer şekilde gözlenir. Kükürt ve azot'un her ikisinin de proteinlerin bileşeni olmasından dolayı bu benzerlik şaşırtıcı değildir. Ancak kükürt eksikliğine bağlı gelişen kloroz, azot eksikliğindeki gibi yaşlı yapraklardan ziyade, genellikle başlangıçta genç ve olgun yapraklarda gözlenir. Çünkü, azotun aksine, kükürt birçok türde genç yapraklara kolayca taşınamaz. Yine de, kükürt klorozu bazı bitki türlerinde eş zamanlı olarak bütün yapraklarda, hatta ilk önce yaşlı yapraklarda oluşabilir.

GRUP 2: ENERJİ DEPOLANMASINDA VEYA YAPISAL BÜTÜNLÜKTE ÖNEMLİ OLAN MİNERAL BESİNLERİN EKSİKLİĞİ Bu grup içerisinde fosfor, silisyum ve bor yer alır. Fosfor ve silisyumun bitki dokusundaki yüksek konsantrasyonu, bunların makrobesinler olarak sınıflandırılmasına izin verir. Buna karşılık bor ise, çok daha düşük konsantrasyonlarda bulunduğu için, mikrobesin olarak kabul edilir. Bu elementler genellikle bitki içerisinde fosfat (PO_4^{3-}) gibi inorganik asitler ile bir karbon alkolü (X-O-C-R, burada X elementi karbon içeren C-R molekülüne oksijen atomu O ile bağlıdır) arasında ester bağları olarak bulunurlar.

FOSFOR Fosfor (fosfat olarak, PO_4^{3-}) bitki hücrelerindeki önemli bileşenlerin bütünleyici komponentidir. Fotosentez ve solunumun ara ürünleri olan şeker fosfatlar ve ayrıca bitki membranlarını oluşturan fosfolipidler bunlara örnek verilebilir. Fosfor aynı zamanda bitki enerji metabolizmasında kullanılan nükleotidlerin (ATP gibi), DNA'nın ve RNA'nın bir bileşenidir.

Fosfor eksikliğinin karakteristik semptomları, tüm bitkide bodurlaşmış büyüme ve yapraklarda koyu yeşil renge dönüşme, malformasyon ve **nekrotik benek** olarak adlandırılan küçük ölü hücre dokularının oluşumu şeklinde gözlenir (resimler için bkz. **WEB TEMASI 5.1**).

Bazı türler, azot eksikliğinde olduğu gibi, fosfor eksikliğinde de fazla miktarda antosiyanin üretebilir ve bu da yapraklara hafif mor bir renk verir. Fosfor eksikliğindeki mor renge dönüşüm, azot eksikliğinin aksine, kloroz ile ilişkili değildir. Aslında, yapraklar koyu yeşilimsi-mor bir renk alır. Fosfor eksikliğinde, buna ek olarak, ince gövde oluşumu (odunsu olmayan) ve yaşlı yaprakların ölümü gibi semptomlar da yer alır. Ayrıca bitkinin olgunlaşma süreci de gecikebilir.

SİLİSYUM Sadece Equisetaceae familyasının üyeleri (bunlara "*Scouring rushes*" denmektedir çünkü bir zamanlar bunların bol kumlu silis içeren külleri tencerelerin ovalanarak temizlenmesi için kullanılmıştır) yaşam döngelerini tamamlamak için silisyuma ihtiyaç duyar. Yine de diğer birçok tür, dokularında önemli miktarda silisyum biriktirir ve yeterince silisyum uygulaması yapıldığında daha iyi büyüme, fertilite ve strese dayanıklılık gösterir.

Silisyum eksikliği olan bitkiler yatma (toprak yüzeyine devrilme) ve mantar enfeksiyonlarına daha duyarlıdır. Silisyum, ağırlıklı olarak, endoplazmik retikulum, hücre duvarı ve hücreler arası boşlukta hidrate amorf silika ($SiO_2 \cdot nH_2O$) formunda bulunur. Silisyum aynı zamanda polifenoller ile de kompleks oluşturarak hücre duvarlarının güçlenmesinde lignine eşlik eder. Buna ek olarak silisyum, alüminyum ve mangan dahil birçok metalin toksisitesini azaltabilir.

BOR Borun bitki metabolizmasındaki çoğu fonksiyonu tam olarak bilinmemektedir. Buna karşın, bulgular borun hücre duvarındaki RGE II (rhamnogalacturonan II, küçük bir pek-

tik polisakkarit) ile çapraz bağlar oluşturduğu ve hücre uzaması, nükleik asit sentezi, hormonal tepkiler, membran fonksiyonu ve hücre döngüsünün regülasyonunda rol oynadığını göstermektedir. Bor eksikliği olan bitkiler, tür ve bitki yaşına bağlı olarak, çok çeşitli semptomlar gösterebilir.

Genç yapraklarda ve uç tomurcuklarda gözlenen siyah nekrozlar bor eksikliği için karakteristiktir. Genç yapraklardaki nekrozlar özellikle yaprak ayasının alt kısmında oluşur. Saplar normalden daha sert ve kırılgan olabilir. Aynı zamanda apikal baskınlık da kaybolarak, bitkinin yüksek oranda dallanmasına sebep olabilir. Ancak, dalların terminal uçları kısa sürede hücre farklılaşmasının inhibisyonundan dolayı nekrotik hal alır. Meyveler, kalın kök ve tüber gibi yapılar, iç dokuların parçalanmasına bağlı olarak anomaliler ya da nekrozlar gösterebilir (bkz. **WEB MAKALESİ 5.1**).

GRUP 3: İYONİK FORMDA KALAN MİNERAL BESİNLERİN EKSİKLİKLERİ Bu grup, en çok bilinen mineral elementleri kapsamaktadır: makrobesinlerden potasyum, kalsiyum ve magnezyum ve mikrobesinlerden klor, çinko ve sodyum. Bu elementler sitozol veya vakuolde çözünmüş iyon olarak ya da elektrostatik bağlı veya daha büyük karbon içeren bileşiklerle ligand oluşturarak bulunabilir.

POTASYUM Bitkilerde K^+ katyonu olarak bulunan potasyum, hücrelerin ozmotik potansiyel regülasyonunda önemli rol oynar (bkz. Bölüm 3 ve 6). Potasyum, aynı zamanda, solunum ve fotosenteze katılan birçok enzimi aktivite eder.

Potasyum eksikliğinde gözlenen ilk semptom, kenarlarda gelişen beneklenme veya klorozdur. Bu kloroz daha sonra yaprağın uç kısmında, kenarlarında ve damarları arasında nekroza dönüşür. Çoğu tek çenekli bitkide bu lezyonlar, başlangıçta yaprak uçlarında ve kenarlarda, daha sonra da yaprak tabanına doğru yayılarak gözlenir. Potasyum, genç yapraklara mobilize olabildiği için, bu semptomlar başlangıçta bitkinin alt tarafındaki daha olgun yapraklarda görülür. Ayrıca yapraklar kıvrılabilir ve buruşabilir. Potasyum eksikliği olan bitkilerde sap ince, zayıf ve boğum aralığı anormal derecede kısadır. Potasyum eksikliği olan mısır bitkilerinin köklerinde, toprakta bulunan kök çürüklüğü mantarına duyarlılık artar. Söz konusu duyarlılığın artışı ve bunun yanında potasyum eksikliğinin sap gelişimi üzerine etkisi, bitkinin yatma (toprak üzerine devrilme) eğilimini oldukça arttırır.

KALSİYUM Kalsiyum iyonları (Ca^{2+}) bitkide iki farklı role sahiptir: (1) Ca^{2+}'nın membran lipidlerinin asidik gruplarına (fosfo- ve sülfolipidler) bağlandığı ve özellikle yeni bölünen hücreleri ayıran orta lamelde pektinlerle çapraz bağ oluşturduğu yapısal/apoplastik rol; ve (2) Ca^{2+}'nın ikincil mesajcı olarak bitkide çevresel uyarana tepkiyi başlatan sinyal rolü. İkincil haberci gibi davrandığı işlevde Ca^{2+}, bitki hücrelerinde sitozolik bir protein olan **kalmodulin**'e bağlanabilir. Kalmodulin-Ca^{2+} kompleksi daha sonra kinaz, fosfataz, ikinci mesajcı sinyal proteinleri ve hücre iskelet proteinleri gibi proteinlerin yer aldığı birçok farklı protein tipine bağlanır. Böylece, transkripsiyon kontrolü ve hücre sağ kalımından, kimyasal sinyallerin salınmasına kadar birçok hücresel süreci düzenler (bkz. Bölüm 15).

Kalsiyum eksikliğinin karakteristik semptomları arasında, hücre bölünmesi ve hücre duvarı oluşumunun en hızlı olduğu kök veya genç yaprak uçları gibi genç meristematik bölgelerde gözlenen nekroz yer alır. Yavaş büyüyen bitkilerde nekroz, genel bir kloroz ve genç yaprakların aşağı doğru sarkmasından önce oluşabilir. Aynı zamanda genç yapraklarda deformasyonda görülebilir. Kalsiyum eksikliği olan bitkinin kök sistemi kahverengimsi, kısa ve oldukça dallanmış şekilde görülebilir. Bitkinin meristematik bölgelerinin prematüre olarak ölümü şiddetli bodurlaşmaya neden olabilir.

MAGNEZYUM Bitki hücrelerinde magnezyum iyonları (Mg^{2+}) solunum, fotosentez ve RNA ile DNA'nın sentezinde yer alan enzimlerin aktivasyonunda spesifik role sahiptir. Mg^{2+} aynı zamanda klorofil molekülünün halka yapısının bir parçasıdır (bkz. Şekil 7.6A). Yaprak damarları arasındaki kloroz magnezyum eksikliğinin karakteristik semptomu olup, magnezyum katyonlarının yüksek hareketliliğinden dolayı ilk olarak yaşlı yapraklarda meydana gelir. Yaprak damarları arasında oluşan bu tip kloroz, klorofilin iletim demetlerinde, demetler arasındaki hücrelere kıyasla daha uzun süre etkilenmeden kalmasının bir sonucudur. Magnezyum eksikliğinin şiddetli olduğu durumda yapraklar sarı ve beyaz renge dönüşebilir. Magnezyum eksikliğinin diğer bir semptomu da yaprakların olgunlaşmadan kuruyup dökülmesidir.

KLOR Klor elementi bitkilerde klorid iyonu (Cl^-) olarak bulunur. Klor, fotosentezde oksijenin açığa çıktığı suyun bölünme reaksiyonu için gereklidir (bkz. Bölüm 7). Klor, ayrıca, yaprak ve kökte hücre bölünmesi içinde gerekli olabilir. Klor eksikliği olan bitkilerde, yaprak uçlarının solmasını takiben, genel yaprak klorozu ve nekrozu gelişebilir. Hatta yaprak büyümesinde gerileme de gözlenebilir. Yapraklar sonuçta bronz bir renk alabilir (bronzlaşma). Klor eksikliği olan bitki kökleri kısa kalır ve kök uçlarının yakınında kalınlaşma görülür.

Klorid iyonlarının çözünürlüğü yüksektir ve rüzgarlarla taşınan deniz suyu yağmur yağdığında toprağa iletildiği için genellikle toprakta yeteri kadar klor mevcuttur. Bu nedenle doğal ya da tarımsal alanlarda yetişen bitkilerde klor eksikliği nadiren görülen bir durumdur. Birçok bitki kloru normal işlevleri için gereksinim duydukları konsantrasyonların çok daha üzerinde absorbe eder.

ÇİNKO Bir çok enzim aktivitesinde çinko iyonlarına (Zn^{2+}) ihtiyaç duyulur ve bazı bitkilerde klorofil biyosentezi için de çinko gerekli olabilir. Çinko eksikliği, boğum arası büyüme-

nin azalması ile karakterizedir ve bunun sonucu olarak da bitki yaprakları rozetleşme adı verilen, zemine yakın bölgelerde dairesel kümeleşme şeklinde yayılan bir büyüme gösterir. Ayrıca, yapraklar küçük ve biçimsiz, kenarları buruşuk görünümlü olabilir. Bu semptomlar oksin indol-3-asetik asidin (IAA) yeterli miktarlarda üretilme kabiliyetinin azalması sonucu olarak gelişebilir. Mısır, süpürge darısı (sorgum) ve fasulye gibi bazı türlerde yaşlı yapraklarda damarlar arası kloroz ve sonrasında beyaz nekrotik beneklerin geliştiği gözlenir. Bu kloroz, klorofil sentezinde çinkonun gerekliliğinin bir ifadesi olabilir.

SODYUM Karbon asimilasyonunda C_4 ve crassulacean asit metabolizması (CAM) yollarını kullanan türler (bkz. Bölüm 8) sodyum iyonlarına (Na^+) ihtiyaç duyabilir. Bu bitkilerde sodyum, C_4 ve CAM yollarında ilk karboksilasyon için substrat olan fosfoenolpiruvatın yenilenmesi için elzemdir. Sodyum eksikliği altındayken bu bitkiler kloroz ve nekroz gösterir ve hatta çiçek oluşumu engellenebilir. Bir çok C_3 türü de düşük konsantrasyonlardaki Na'dan fayda sağlayabilir. Sodyum iyonları hücre genişlemesini artırarak büyümeyi stimüle eder ve ozmotik aktif çözünen madde olarak, kısmen potasyum iyonlarının yerini alabilir.

GRUP 4: REDOKS REAKSİYONLARINDA YER ALAN MİNERAL BESİNLERİN EKSİKLİĞİ Beş mikrobesinden oluşan bu grupta demir, mangan, bakır, nikel ve molibden metalleri bulunur. Bunların tamamı tersiyer oksidasyon-redüksiyon tepkimelerine girebilir (ör. $Fe^{2+} \leftrightarrow Fe^{3+}$), elektron transferi ve enerji dönüşümünde önemli rol alır. Bu mikrobesinler genellikle sitokrom, klorofil ve protein (genelde enzimler) gibi büyük moleküllerle ilişkilidir.

DEMİR Demir, elektron transferine katılan (redoks reaksiyonları) sitokrom gibi enzimlerin yapısında yer alması nedeni ile önemli role sahiptir. Bu rolde demir, elektron transferi sırasında Fe^{2+}'den Fe^{3+}'e okside olur.

Magnezyum eksikliğinde olduğu gibi, demir eksikliğinin de karakteristik semptomu damarlar arası klorozdur. Ancak magnezyum eksikliğinden farklı olarak, demir eksikliği semptomları başlangıçta genç yapraklarda gözlenir, çünkü demir yaşlı yapraklardan kolayca mobilize olmaz. Şiddetli veya uzun süren eksikliklerde damarlar da klorotik hale dönüşerek yaprağın tamamı beyazlaşabilir. Yapraklardaki klorotikleşmenin nedeni, demirin kloroplastlarda bazı klorofil-protein komplekslerinin sentezi için gerekli olmasıdır. Demirin düşük mobilizasyonu, büyük olasılıkla bunun yaşlı yapraklarda çözünmez formdaki oksit ya da fosfat bileşikleri şeklinde çökelmesinden kaynaklanır. Demirin çökelmesi, bu metalin uzun mesafeli taşınması için floem'e mobilizasyonunu da azaltır.

MANGAN Mangan iyonları (Mn^{2+}) bitki hücrelerinde birkaç enzimi aktive eder. Özellikle sitrik asit (Krebs) döngüsünde yer alan dekarboksilaz ve dehidrogenazlar mangan iyonları ile aktive edilir. Mn^{2+}'ın en iyi bilinen fonksiyonu, sudan oksijenin ayrıştığı fotosentetik reaksiyondur (bkz. Bölüm 7). Mangan eksikliğinin önemli semptomu, küçük nekrotik lekeler ile birlikte oluşan damarlar arası klorozdur. Bu tip kloroz, bitki türü ve büyüme hızına bağlı olup, genç veya yaşlı yapraklarda ortaya çıkabilir.

BAKIR Demir gibi, bakır da Cu^+'nın Cu^{2+}'ya okside olduğu redoks reaksiyonlarına katılan enzimlerle ilişkilidir. Fotosentezin ışık reaksiyonlarında elektron transferine katılan plastosiyanin, bu enzimler için bir örnek oluşturur. Bir çok bitki türünde bakır eksikliğinin ilk semptomu, beraberinde nekrotik lekelerin de olabildiği, yaprağın koyu yeşil renge dönüşmesidir. Nekrotik lekeler ilk olarak genç yaprakların uçlarında gözlenir ve daha sonra yaprağın kenarından aşağıya doğru yayılır. Aynı zamanda yapraklarda büzülme ve şekil bozukluğu da olabilir. Tahıllarda yaprak uçlarında kıvrılma ile birlikte beyaz renkte kloroz ve nekroz görülebilir. Şiddetli bakır eksikliğinde yapraklar olgunlaşmadan dökülebilir ve çiçekler steril olabilir.

NİKEL Üreaz enzimi yüksek bitkilerde nikel (Ni^{2+}) içeren tek enzim olarak bilinir. Ancak bazı azot bağlayan mikroorganizmalar da, bağlama sırasında oluşan hidrojen gazının bir bölümünün geri kullanımını sağlayan enzim (hidrogenaz) için nikele (N^+'dan N^{4+}'ya kadar) gereksinim vardır (bkz. bölüm 13). Nikel eksikliği olan bitkilerin yapraklarında, üre birikimi nedeni ile yaprak uç nekrozu gözlenir. Bitkilerin nikele olan gereksinimlerinin çok az olmasından dolayı nikel eksikliği sık rastlanan bir durum değildir. Bu nedenle arazi koşullarında nikel eksikliğine sadece güney batı Amerika'da yetiştirilen pikan cevizi ağaçlarında rastlanmıştır (bkz. Tablo 5.1).

MOLİBDEN Molibden iyonları (Mo^{+4}'den Mo^{+6}'ya kadar), aralarında nitrat redüktaz, nitrogenaz, zantin dehidrogenaz, aldehid oksidaz ve sülfit oksidazın da bulunduğu bir çok enziminin yapısına girer. Nitrat redüktaz, bitki hücresinde nitrat asimilasyonu sırasında nitratın nitrit'e redüksiyonunu katalizler. Nitrogenaz ise azot bağlayan mikroorganizmalarda azot gazını amonyağa dönüştürür (bkz. Bölüm 13). Molibden eksikliğinin ilk belirtisi damarlar arasında yaygın kloroz ve yaşlı yapraklarda nekroz oluşumudur. Karnabahar veya brokoli gibi bazı bitkilerde, yapraklarda nekroz oluşmaksızın, kıvrılma ve bunu takip eden ölüm görülebilir (whiptail hastalığı). Aynı zamanda çiçek oluşumu da engellenebilir veya çiçekler olgunlaşmadan dökülebilir.

Molibdenin hem nitrat asimilasyonu hem de azot bağlanmasındaki rollerinden dolayı, azot kaynağının başat olarak nitrat olduğu veya bitkinin simbiyotik azot bağlanmasına bağımlı olduğu durumlarda, molibden eksikliğine bağlı azot eksikliği oluşabilir. Bitkilerin molibden gereksinimi çok az olmasına karşın (bkz. Tablo 5.1.) bazı topraklar (Avustralya'daki asidik topraklar gibi) gerekli konsantrasyonu sağlayamaz.

Bu tür topraklara çok düşük bir maliyetle molibden uygulandığında bitkisel üretim önemli miktarda arttırılabilir.

Bitki dokularının analizi mineral eksiklikleri ortaya çıkartır

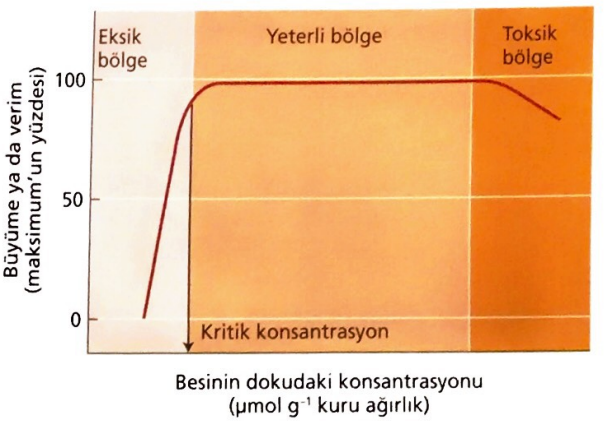
Büyüme ve gelişme sırasında bitkinin mineral elementlere olan gereksinimi değişebilir. Üretim bitkilerinde büyümenin belirli aşamalarındaki besin konsantrasyonları ekonomik olarak önemli olan bitki bölümlerinin (yumru, tane v.b.) verimini etkiler. Çiftçiler verimin optimizasyonu için toprak ve bitki dokusuna ait besin analiz değerlerini kullanarak, gübre takvimleri oluşturur.

Toprak analizi kök bölgesinden alınan toprak numunelerindeki besin konsantrasyonlarının kimyasal olarak belirlenmesidir. Bu bölümde daha sonra anlatılacağı üzere, toprağın kimyasal ve biyolojik yapısı karmaşıktır. Bu nedenle toprak analizlerinin sonuçları, örnekleme yöntemi, numunelerin saklama koşulları ve besin ekstraksiyon tekniğine bağlı olarak değişir. Daha da önemlisi, toprak analizi sadece toprakta bulunan besinlerin bitki kökleri için potansiyel miktarını gösterebilir, ama bitkinin belirli bir besine gerçekte ne kadar ihtiyaç duyduğu ya da absorbe edebileceği hakkında bilgi vermez. Bu ek bilgiye ulaşmanın en iyi yolu bitki doku analizidir.

Bitki doku analizinin doğru kullanımı, bitki büyümesi (ya da verimi) ile bitki doku numunelerinin besin konsantrasyonu arasındaki ilişkinin iyi bilinmesini gerektirir. Herhangi bir besinin doku içerisindeki konsantrasyonu, büyüme sırasında besinin absorpsiyonu ve seyrelme miktarı arasındaki dengeye bağlı olduğu unutulmamalıdır. Şekil 5.4 bir besin maddesinin artan doku konsantrasyonlarına karşılık büyümenin verdiği yanıtı üç bölgede (eksik, yeterli ve toksik) tanımlar. Bir doku numunesinin besin konsantrasyonu düşük olduğunda büyüme azalır. Eğrinin **eksik bölgesinde** besin miktarı ve absorpsiyonundaki artış direk olarak büyüme ve verim artışı ile ilişkilidir. Besin miktarı ve absorpsiyonu artmaya devam ederken, besin ilavesinin büyüme ya da verim ile ilişkisinin kalmadığı, ancak doku konsantrasyonun artmaya devam ettiği bir noktaya ulaşılır. Eğrinin bu bölgesi **yeterli bölge** olarak adlandırılır.

Eğrinin eksiklik bölgesi ile yeterlilik arasındaki geçiş noktası ise **kritik besin konsantrasyonunu** gösterir (bkz. Şekil 5.4). Kritik besin konsantrasyonu, maksimum büyüme veya verim ile ilişkili besinin minimum doku konsantrasyonu olarak tanımlanabilir. Dokudaki besin konsantrasyonu yeterli bölgenin ötesine geçtiğinde, büyüme ve verim de toksisiteye bağlı olarak düşer. Eğrinin bu bölgesi **toksik bölgedir**.

Araştırmacılar, büyüme ve dokuların besin konsantrasyonu arasındaki ilişkiyi anlamak için, bitkileri, araştırılan besin dışındaki tüm besinlerin yeterli miktarlarda bulunduğu toprak veya besin çözeltisinde yetiştirir. Deneyin başlangıcında, araştırmaya konu edilen besin, farklı bitki gruplarına artan konsantrasyonlarda uygulanır. Daha sonra, bu besinin



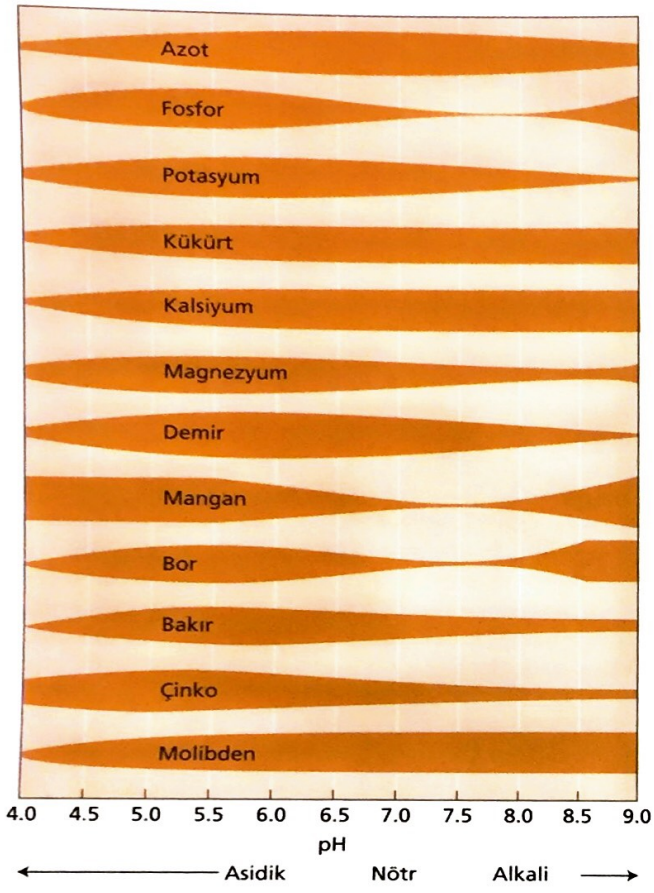
Şekil 5.4 Verim (ya da büyüme) ile bitki dokusundaki besin konsantrasyonu arasındaki ilişki; eksik, yeterli ve toksik bölgeleri tanımlar. Verim ya da büyüme, gövde kuru ağırlığı ya da boy olarak ifade edilebilir. Bu tip bir verinin elde edilmesi için bitkiler, sadece bir esansiyel besinin farklı, diğer tümünün ise yeterli konsantrasyonda olduğu koşullarda yetiştirilir. Söz konusu esansiyel besin için kullanılan farklı konsantrasyonun etkisi, bitki büyümesi sırasında büyüme ya da verime yansır. Bu besin için kritik doku konsantrasyonu, verim ya da büyümenin azaldığı noktanın altındadır.

belirli bitki dokularındaki konsantrasyonu ve bitki büyümesi ya da verim ile ilgili bir parametre arasındaki ilişkiye bakılır. Her bir element, doku ve doku yaşı için birkaç farklı eğri oluşturulur.

Tarım topraklarında azot, fosfor ve potasyum (NPK) elementlerinin genelde az oluşundan dolayı, birçok çiftçi rutin olarak bu elementler için minimum düzeyde bir büyüme ve verim yanıtını dikkate alır. Bir besin elementinin eksikliğinden şüphe edildiğinde, büyüme veya verim düşmeden söz konusu eksikliğin giderilmesi için gerekli adımlar atılır. Çoğu bitkide yüksek verim ve kaliteli gıda alınması için gereken gübreleme programlarının hazırlanmasında, bitki analizlerinin faydalı olduğu kanıtlamıştır.

Beslenme Eksikliklerinin Giderilmesi

Geleneksel ve geçimlik tarım uygulamalarının çoğunda mineral elementlerin geri dönüşümü teşvik edilir. Bitkiler besinleri topraktan absorbe eder, insanlar ve hayvanlar lokal olarak yetiştirilen bu bitkileri tüketir ve besinler bitki artığı ve organik gübre olarak toprağa geri döner. Bu tip tarım sistemlerinde besinlerin ana kaybı, çözünmüş iyonların yıkanarak taşınmasından kaynaklanır. Özellikle nitrat drenaj suları ile yıkanıp uzaklaşabilir. Asidik topraklara kireç (CaO, $CaCO_3$ ve $Ca[OH]_2$ karışımı) ilavesi ile toprak alkaliliği arttırılarak nitrat dışındaki besinlerin yıkanması azaltılabilir, çünkü birçok mineral element pH'ın 6 dan yüksek olduğu



Şekil 5.5 Toprak pH'ının, organik topraklarda besin elementlerinin kullanılabilirliğine etkisi. Yatay barın kalınlığı, besinin bitki kökleri için kullanılabilirlik derecesini gösterir. pH'ın 5.5 ile 6.5 arasında olduğu durumda bu besinlerin tamamı kullanılabilir durumdadır. (Lucas ve Davis 1961'den sonra.)

durumda daha az çözünür bileşikler oluşturur (Şekil 5.5). Ancak, yıkamadaki bu azalma, başta demir olmak üzere bazı elementlerin kullanılabilirliğinin azalması pahasına kazanılmış olabilir.

Endüstriyel ülkelerin yüksek verime dayalı tarımsal üretim sistemlerinde büyük miktarlarda bitki biyokütlesi üretim bölgesinden uzaklaştırılır ve bitki artıklarının üretim bölgesine geri dönüşü de pek mümkün olmaz. Besinlerin bu şekilde tek yönlü olarak tarım topraklarından uzaklaştırılması, kaybedilen besinlerin gübreleme yöntemiyle tekrar bu topraklara kazandırılmasını önemli kılar.

Gübre uygulaması ile ürün verimi arttırılabilir

Kimyasal gübrelerin çoğu, makrobesinlerden azot, fosfor ve potasyum'un inorganik tuzlarını içerir (bkz. Tablo 5.1). Bu üç besinden sadece birini içeren gübrelere *düz gübre* denir. Süperfosfat, amonyum nitrat ve potasyum klorid bazı düz gübrelere örnek olarak verilebilir. İki ya da daha fazla mineral besin içeren gübrelere ise kompoze gübre ya da karışık gübre adı verilir ve paket etiketlerinin üzerindeki "10-14-10" gibi numaralar, N, P ve K'un gübre içerisindeki yüzdelerini gösterir.

Tarımsal üretimde uzun dönem içerisinde bitkilerin tüketimi öyle bir noktaya gelebilir ki mikrobesinlerin de toprağa ilavesi zorunlu hale gelir. Toprağa mikrobesinlerin ilavesi, daha önceden var olan bir noksanlığı düzeltmek içinde gerekli olabilir. Örneğin, nemli bölgelerdeki çoğu asidik ve kumlu topraklar bor, bakır, çinko, mangan, molibden ve demir bakımından eksik olup bu besinlerin ilavesinden yararlanılabilir.

Kimyasallar aynı zamanda toprak pH'nı değiştirmek için de toprağa uygulanabilir. Şekil 5.5'de gösterildiği üzere toprak pH'ı mineral besinlerin tamamının kullanılabilirliğini etkiler. Daha önce anlatıldığı üzere toprağa kireç ilavesi asidik toprakların pH'nı arttırabilir; elementel kükürt ilavesi ise alkali toprakların pH'ını düşürebilir. Toprağa kükürt uygulandığında mikroorganizmalar bunu absorbe eder ve sonrasında toprağı asidik hale getiren sülfat ve hidrojen iyonlarını serbest bırakır.

Organik gübreler, organik tarım uygulamaları için özel olarak onaylıdır. Kimyasal gübrelerin aksine, bunların kaynağı sodyum nitrat ve ham kaya fosfatı (fosforit) gibi doğal kayaç birikimleri veya bitki ve hayvan yaşamının kalıntılarıdır. Doğal kayaç yığınları, kimyasal olarak inorganik olmalarına karşın, "organik" tarımda kabul görmektedir. Bitki ve hayvan kalıntıları organik bileşik formunda birçok besin elementi içerir. Bitkilerin bu kalıntılardaki besinleri kullanabilmesi için, öncelikle organik bileşiklerin toprak mikroorganizmaları tarafından **mineralizasyon** adı verilen süreçte parçalanması gerekir. Mineralizasyon; sıcaklık, su ve oksijen düzeyi, pH ve topraktaki mikroorganizmaların tipi ve sayısı gibi birçok faktöre bağlıdır. Bu nedenle mineralizasyon hızı çok değişken olup, organik kalıntılardaki besinlerin bitkilerin kullanımına uygun formlara dönüştürülmesi günler, aylar veya yıllar alabilir. Mineralizasyon hızının yavaşlığı, organik gübrenin etkin biçimde kullanımını engeller. Bu nedenle, tek başına organik gübreleme yapılan çiftliklerde çok daha fazla azot ve fosfor ilavesi gerekebilir. Bu tip çiftliklerde besin kayıpları, kimyasal gübre kullanılan çiftliklere oranla daha fazla olabilir. Organik gübre kalıntıları toprakların çoğunda fiziksel yapıyı geliştirir, kuraklık sırasında su tutulumunu iyileştirir, yağışlı günlerde ise drenaj arttırır. Bazı gelişmekte olan ülkelerde elde bulunan veya satın alınabilen tek gübre türü organik gübrelerdir.

Bazı Mineral Besinler Yapraklardan Absorbe Edilebilir

Gübre formunda toprağa uygulanan besinlerin absorpsiyonuna benzer şekilde, çoğu bitki, yapraktan uygulanan mineral besinleri de absorbe edebilir. Bu süreç **yaprak uygulaması** olarak bilinmektedir. Bazı durumlarda bu metot, besinlerin toprağa uygulanmasına göre daha fazla agronomik fayda sağlayabilir. Yaprak uygulaması, özellikle hızlı büyüme sırasında, uygulama zamanı ile bitkinin alımı arasında geçen süreyi kısaltabilir. Yaprak uygulaması, topraktan alınması güç besinlerin bitkiye sağlanması için de çözüm olabilir. Örneğin, demir, mangan ve bakır gibi mineral besinlerin yapraktan uygulanması topraktan uygulamadan daha etkili olabilir, çünkü bu mineraller toprak parçacıklarına adsorbe olduğundan kök sistemine kolayca erişemez.

Yapraktan uygulanan besinler, çözeltinin yaprağa ince bir film tabakası şeklinde uygulanması durumunda bitkiye daha fazla alınmaktadır. Besin çözeltisinin ince bir film tabakası şeklinde uygulanabilmesi, genellikle çözeltiye yüzey gerilimini azaltan Tween 80 gibi deterjanlar veya yeni geliştirilen organosilikon yüzey-aktif maddelerin ilavesini gerektirir. Bitki içerisine besin hareketi kütikül içerisine difüzyon ve yaprak hücrelerine alım süreçlerini kapsamakta, ayrıca stoma gözenekleri üzerinden de besin alımı söz konusu olabilmektedir.

Yapraktan besin uygulamasının başarılı olması için, yapraklarda oluşabilecek olası zararın en aza indirilmesi gerekir. Yaprak uygulaması buharlaşmanın yüksek olduğu sıcak bir günde yapıldığında, yaprak yüzeyinde yanıklara ve hasarlanmaya neden olan tuz birikimi oluşabilir. Serin günlerde ya da akşam saatlerinde uygulamak, bu problemi hafifletmeye yardımcı olur. Uygulama çözeltisine kireç ilavesi birçok besinin çözünürlüğünü azaltır ve toksisiteyi de sınırlar. Yaprak uygulamaları özellikle meyve ağaçları ve bağlarda ekonomik olarak başarılı şekilde kullanılmaktadır. Bunların yanı sıra tahıllarda da kullanılmaktadır. Topraktan uygulanan besinlerin bir eksikliği gidermek için çok yavaş kalacağı durumlarda, yapraktan uygulanan besinler bir meyve bahçesini veya bağı kurtarabilir. Buğdayda büyümenin geç dönemlerinde yapraktan uygulanan azot, tane protein içeriğini arttırır.

Toprak, Kökler ve Mikroplar

Toprak; fiziksel, kimyasal ve biyolojik anlamda karmaşıktır. Katı, sıvı ve gaz fazlarında dağılım gösteren maddelerin heterojen bir karışımıdır (bkz. Bölüm 4). Bu fazların tümü mineral elementler ile etkileşim halinde bulunur. Toprağın katı fazındaki inorganik parçacıklar potasyum, fosfor, kalsiyum, magnezyum ve demir için rezerv oluşturur. Bu katı faz ile azot, fosfor, kükürt ve diğer bazı elementleri içeren organik bileşikler de ilişki içerisinde bulunmaktadır. Toprağın sıvı fazı, toprak parçacıkları arasındaki boşluklarda tutulan toprak çözeltisini içerir. Sıvı faz, çözünmüş mineral iyonları içerir ve aynı zamanda iyonların kök yüzeyine hareketi için gerekli ortamı sağlar. Oksijen, karbon dioksit ve azot gibi gazlar toprak çözeltisinde çözünmüş durumdadır, ancak kökler gaz değişimini ağırlıklı olarak toprak parçacıkları arasındaki hava dolu boşluklar aracılığı ile yapar.

Biyolojik anlamda toprak, bitki kökleri ve mikroorganizmaların etkileşim içerisinde olduğu bir ekosistemdir. Mikroorganizmaların büyük bölümü besinlerin organik kaynaklardan serbest kalması (mineralize olması) için anahtar bir rol oynamaktadır. Serbest kalan besinlerin bir bölümü daha sonra bitkiler tarafından direk olarak alınabilir. Bazı toprak koşulları altında, serbest-yaşayan mikroplar mineral besinleri alabilmek için bitkiler ile yarışabilir. Bunun aksine, mikorizal mantarlar ve azot bağlayan bakteriler gibi diğer özel organizmalar ise, bitkiler ile karşılıklı fayda (simbiyoz veya ortakyaşarlık) sağlayan birliktelikler oluşturabilir. Bu bölümde toprak özellikleri, kök yapısı ve simbiyotik mikorizal ilişkilerin bitki mineral beslenmesine etkisi gibi önemli konular tartışılacaktır. Bitkilerin azot bağlayan bakterilerle olan ilişkileri ise Bölüm 13'de ele alınacaktır.

Negatif yüklü toprak parçacıkları mineral besinlerin adsorpsiyonunu etkiler

Hem inorganik hem de organik toprak parçacıkları yüzeylerinde ağırlıklı olarak negatif yüklere sahiptir. İnorganik toprak parçacıklarının çoğu, oksijen atomlarına bağlı katyonik formda alüminyum (Al^{3+}) ve silisyumun (Si^{4+}) tetrahedral düzendeki kristal kafesleri olup, böylece alüminatları ve silikatları oluştururlar. Daha az yüke sahip katyonlar kristal kafesteki Al^{3+} ve Si^{4+} ile yer değiştirdiğinde, inorganik toprak parçacıkları da negatif yük ile yüklenmiş olur.

Organik toprak parçacıkları, toprak mikroorganizmalarının çeşitli düzeylerde ayrıştırdığı ölü bitki, hayvan ve mikroorganizmalardan meydana gelmektedir. Organik parçacıkların yüzeyindeki negatif yük, toprağın bu bileşeninde bulunan karboksilik ve fenolik gruplardaki hidrojen iyonlarının çözünmesinden kaynaklanır. Dünyadaki toprakların çoğu organik ve inorganik parçacıkların agregatlarından (yığışanlarından) oluşur.

Topraklar parçacık büyüklüğü ile sınıflandırılır:

- Çakıl 2 mm'den büyük parçacıkları içerir.
- Kaba kum 0,2 ve 2 mm arasındaki parçacıkları içerir.
- İnce kum 0,02 ve 0,2 mm arasındaki parçacıkları içerir.
- Tın 0,002 ve 0,02 mm arasındaki parçacıkları içerir.
- Kil 0,002 mm'den (2 µm) küçük parçacıkları içerir.

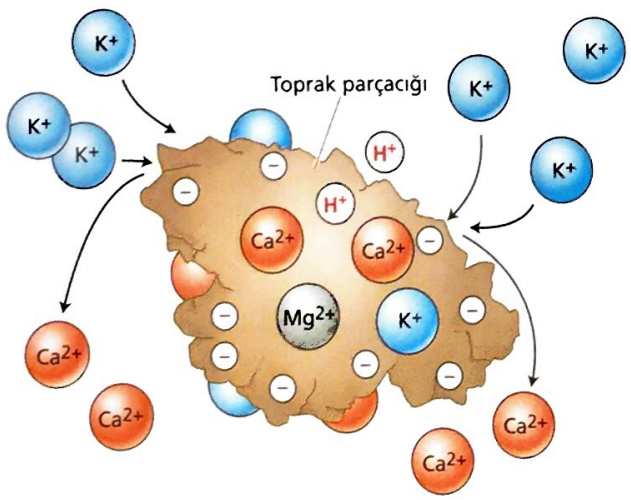
Silikatlı kil mineralleri yapı ve fiziksel özelliklerindeki farklara göre üç ana gruba –kaolinit, illit ve montmorillonit– ayrılır (Tablo 5.5). Kaolinit grubu genellikle iyi ayrışmış topraklarda bulunurken montmorillonit ve illit grupları ise az ayrışmış topraklarda bulunur.

TABLO 5.5 Toprakta bulunan üç ana tip silikatlı kil mineralinin özelliklerinin karşılaştırması

Özellik	Kil tipi		
	Montmorillonit	İllit	Kaolinit
Boyut (μm)	0,01-1,0	0,1-2,0	0,1-5,0
Şekil	Düzensiz tanecikli	Düzensiz tanecikli	Altıgen kristal
Kohezyon	Yüksek	Orta	Düşük
Su ile şişme kapasitesi	Yüksek	Orta	Düşük
Katyon değişim kapasitesi (miliekivalen 100 g^{-1})	80-100	15-40	3-15

Kaynak: Brady 1974

Amonyum (NH_4^+) ve potasyum (K^+) gibi mineral katyonlar, ya inorganik ve organik toprak parçacıklarının negatif yüklü yüzeylerine, ya da toprak parçacıkları tarafından oluşturulan kafes yapıların içerisinde adsorbe olurlar. Bu katyon adsorpsiyonu toprak verimliliği için önemli bir faktördür. Su toprak içerisinde hareket ederken, toprak parçacıklarının yüzeyine adsorbe olan mineral katyonlar kolayca yıkanmaz ve bu sayede bitki köklerinin erişebileceği bir besin rezervi sağlanmış olur. Bu şekilde adsorbe edilen mineral besinler, **katyon değişimi** (Şekil 5.6) olarak bilinen süreç içerisinde diğer katyonlarla yer değiştirilebilir. Bir toprağın iyonları adsorbe etme ve değiştirebilme düzeyi *katyon değişim kapasitesi (KDK)* olarak adlandırılır ve bu büyük oranda toprağın tipine bağlıdır. Yüksek katyon değişim kapasitesine sahip bir toprak genelde daha büyük mineral besin rezervine sahiptir.



Şekil 5.6 Bir toprak parçacığının yüzeyinde katyon değişiminin prensibi. Toprak parçacığının yüzeyi negatif yüklü olduğundan katyonlar adsorbe edilir. Toprağa, örneğin potasyum (K^+) gibi bir katyonun ilave edilmesi, diğer katyonları yerinden çıkararak köklerin bu katyonları alımını sağlayabilir.

Nitrat (NO_3^-) ve klor (Cl^-) gibi mineral anyonlar toprak parçacıkları üzerindeki negatif yükler tarafından itilme eğiliminde olduğundan genellikle toprak çözeltisi içerisinde çözünmüş halde bulunur. Bu nedenle tarım topraklarının çoğunda anyon değişim kapasitesi katyon değişim kapasitesine göre daha küçüktür. Özellikle nitrat, toprak çözeltisinde serbest halde bulunduğundan, suyun toprak içerisindeki hareketi boyunca yıkanmaya elverişli durumdadır.

Fosfat iyonları ($H_2PO_2^-$) alüminyum ve demir içeren toprak parçacıklarına bağlanabilir, çünkü pozitif yüklü demir ve alüminyum iyonları (Fe^{2+}, Fe^{3+} ve Al^{3+}) fosfat ile değiştirilebilen hidroksil iyon grupları (OH^-) ile ilişkili durumdadır. Fosfat iyonları ayrıca Ca_2^+, Fe_3^+ ve Al_3^+ ile kuvvetli şekilde reaksiyona girerek çözünmez inorganik bileşikler oluşturur. Sonuç olarak fosfat hem düşük hem de yüksek pH'larda sıkıca bağlı durumdadır. Fosfatın toprak içerisindeki hareketlilik ve erişilebilirliğinin düşük oluşu, bitki büyümesini sınırlandırabilir. Mikorizal simbiyoz oluşumları (bu bölümde daha sonra ele alınacaktır) söz konusu düşük hareketlilik sorununun aşılmasına yardımcı olur. Ayrıca acı bakla (*Lupinus Albus*) ve Proteaceae üyeleri (ör. *Macadamia, Banskia, Protea*) gibi bazı bitkiler köklerinden toprağa büyük miktarlarda organik anyon veya proton salgılayarak demir, alüminyum ve kalsiyum fosfatlarda bağlı bulunan fosfatın serbest kalmasını sağlar.

Sülfat (SO_4^{2+}), ortamda Ca^{2+}'nın varlığında jips ($CaSO_4$) oluşturur. Jips, çok düşük çözünürlüğe sahip olsa da, bitki büyümesine yeterli olacak miktarda sülfatı serbest bırakır. Asit karakterde olmayan toprakların büyük bölümünde oldukça fazla Ca^{2+} bulunduğundan bu topraklarda sülfatın hareketliliği düşüktür ve yıkanmaya karşı duyarlı değildir.

Toprak pH'sı besinlerin erişilebilirliğini, toprak mikroplarını ve kök büyümesini etkiler

Hidrojen iyonu konsantrasyonu (pH) toprakların önemli bir özelliğidir çünkü bitki köklerinin ve toprak mikroorganizmalarının büyümesine etki yapar. Kök büyümesi pH'ın 5,5 ve 6,5 arasında olduğu hafif asidik topraklarda genellikle daha iyi olabilmektedir. Mantarlar genelde asidik topraklar-

da (pH'ın 7'den az olduğu) daha iyi gelişirken bakteriler ise alkali (pH'ın 7'den yüksek olduğu) topraklarda daha yaygındır. Toprağın pH'sı topraktaki besinlerin erişilebilirliğini belirler (bkz. Şekil 5.5). Asidite, K^+, Mg^{2+}, Ca^{2+} ve Mn^{2+}'yi serbest bırakan kayaçların ayrışmasını teşvik eder ve karbonat, sülfat ve bazı fosfatların çözünürlüğünü arttırır. Besinlerin çözünürlüğünün artması toprak çözeltisindeki konsantrasyonlarının artmasına neden olur ve köklerden besin alımı daha kolay hale gelir.

Toprak pH'ını düşüren en önemli faktörler organik maddenin ayrışması, bitki ve mikropların amonyum asimilasyonu ve yağış miktarıdır. Organik maddenin ayrışması sonucunda karbon dioksit açığa çıkar. Karbon dioksit, aşağıdaki reaksiyondaki gibi toprak suyu ile denge halindedir:

$$CO_2 + H_2O \leftrightarrow H^+ + HCO_3^-$$

Bu reaksiyonda hidrojen iyonları açığa çıkarak toprağın pH'ını düşürür. Organik maddenin mikrobiyal ayrışması da amonyak/amonyum (NH_3/NH_4^+) ve hidrojen sülfit (H_2S) açığa çıkartır. Bunlar toprakta yükseltgenerek nitrik asit ve sülfürik asit gibi kuvvetli asitleri oluşturur. Bitki kökleri topraktan amonyum iyonlarını alıp bunları amino asitlere asimile ederken bir taraftan da hidrojen iyonları üreterek çevrelerindeki toprağa salgılarlar (bkz. Bölüm 13). Hidrojen iyonları aynı zamanda toprak parçacıklarının yüzeyindeki K^+, Mg^{2+}, Ca^{2+} ve Mn^{2+} ile yer değiştirir. Bu iyonlar daha sonra toprağın üst katmanlarından yıkandığında geriye daha asitli bir toprak bırakır. Bunun aksine kurak bölgelerde kayaçlarının ayrışmasıyla toprağa K^+, Mg^{2+}, Ca^{2+} ve Mn^{2+} iyonlarını serbest bırakılır, ancak düşük yağış nedeniyle bu iyonlar toprağın üst katmanlarından yıkanmadığı için toprak alkali olarak kalır.

Topraktaki mineral iyon fazlalığı bitki büyümesini geriletir

İçerisinde çok fazla mineral iyon bulunan topraklara tuzlu toprak denir. Bu tip topraklarda mineral iyonların konsantrasyonu suyun erişilebilirliğini azaltacak kadar yüksek ise veya gerekli olan miktarın çok üzerine çıkarsa bitki büyümesi engellenebilir (bkz. Bölüm 24). Sodyum klorür ve sodyum sülfat tuzlu topraklarda en sık görülen tuzlardır. Toprakta mineral iyon fazlalığı kurak ve yarı kurak bölgelerde önemli bir sorun olabilir, çünkü yüzeye yakın toprak katmanlarından yıkanma için yeterli yağış yoktur.

Sulu tarımda uygulanan su miktarı, tuzların kök bölgesinden aşağıya yıkanması için yeterli olmadığında toprak tuzlanması daha da artar. Sulama suyu metreküp başına yüz ila bin gram arasında mineral iyon bulundurabilir. Tarımsal üretim bitkileri ortalama olarak hektar başına 10.000 m^3 suya ihtiyaç duyar. Sonuç olarak, her üretim döneminde toprağa 1000 ile 10.000 kg arasında mineral iyon uygulanabilir. Ancak, uzun dönemde bu mineral iyonlar toprakta birikerek yüksek konsantrasyonlara çıkabilir.

Tuzlu topraklarda bitkiler **tuz stresi** ile karşıya karşıyadır. Çoğu bitki düşük konsantrasyondaki tuzdan bile olumsuz şekilde etkilenirken diğer bazı bitkiler ise yüksek tuz konsantrasyonlarında dahi yaşamlarını sürdürebilir (**tuza dayanıklı bitkiler**) hatta daha da iyi gelişim gösterebilir (**halofitler**). Bitkilerin yüksek tuza tolerans mekanizmaları karmaşıktır (bkz. Bölüm 24). Bu mekanizmalar biyokimyasal sentez, enzim aktivasyonu ve membran transport sistemlerini içerir. Bazı bitki türlerinde ortamda fazla bulunan mineral iyonlar alınmaz ve kök dışında tutulur; diğerlerinde ise alınır ancak yapraklardaki tuz bezelerinden dışarı salınır. Çoğu bitki, sitozolde toksik düzeyde iyon birikimini engellemek için bunları vakuolde biriktirir. Tuza duyarlı olan üretim bitkilerinde dayanıklılığı arttırmak için Bölüm 24'de detaylı bir şekilde anlatılan hem klasik bitki ıslahı hem de biyoteknolojik yöntemlerin kullanıldığı çalışmalar yapılmaktadır.

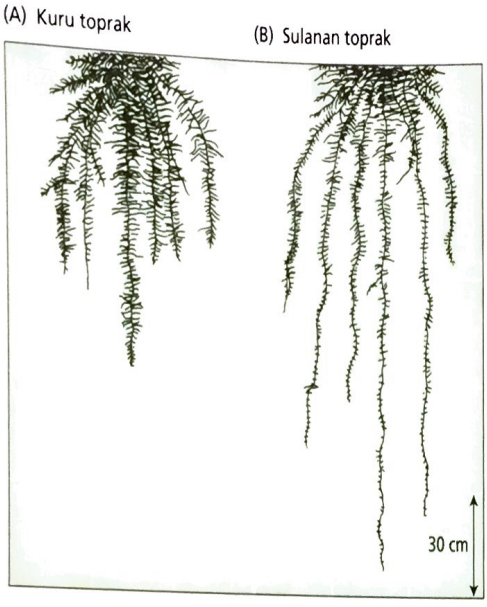
Mineral iyon fazlalığıyla ilişkili diğer bir problem ise hem bitki hem de insanda şiddetli toksisiteye neden olan ağır metal birikimidir (bkz. **WEB DENEME 5.2**). Söz konusu ağır metaller çinko, bakır, kobalt, nikel, cıva, kurşun, kadmiyum, gümüş ve kromdur.

Bazı bitkiler ileri kök sistemleri geliştirir

Bitkilerin hem suyu hem de mineral besinleri topraktan alması, ileri kök sitemi gelişimi ve organik anyon salınımı ya da mikorizal simbiyoz oluşumu gibi diğer çeşitli özelliklere bağlıdır. 1930'ların sonunda, H. J. Dittmer 16 hafta büyütülen bir kışlık çavdar bitkisinin kök sistemini incelemiştir. Bitkinin 13 milyon primer ve lateral kök ucuna, 500 km'den fazla uzunluğa ve 200 m^2 yüzey alanına sahip olduğunu hesaplamıştır. Bu bitki ayrıca 300 km^2'den fazla yüzey alanı sağlayan 10^{10}'dan fazla kök tüyüne sahipti. Tek bir çavdar bitkisinin toplam kök yüzey alanı bir profesyonel basketbol sahası kadardı. Başka bitki türleri ise buna benzer bir ileri kök sistemi geliştiremeyebilir. Bu durumda besin absorpsiyon kapasitesi azalabilir ve mikorizal simbiyozlara olan bağımlılık artabilir (aşağıda anlatılmıştır).

Çölde yetişen bir meskuite'nin kökleri (*Prosopis* genusu) yer altı suyuna erişmek için 50 metreden fazla aşağıya uzanabilir. Tek yıllık üretim bitkilerinin kökleri genellikle 0,1 ile 2,0 m derine ve 0,3 ile 1,0 m yana uzanır. Bahçelerde bir m ara ile dikilmiş ağaçların ana kök sistemleri ağaç başına 12 ile 18 km toplam uzunluğa ulaşabilir. Doğal ekosistemlerde yıllık kök üretimi kolaylıkla gövde üretimini geçebilir. Bu nedenle çoğu anlamda bitkinin toprak üstü bölümleri aslında sadece "buzdağının tepesi"'ni temsil eder. Buna karşın, kök sistemlerinde gözlem yapmak zordur ve genellikle özel teknikler gerektirir (bkz. **WEB KONUSU 5.2**).

Koşullar uygun olduğunda bitki kökleri yıl boyunca sürekli olarak büyüyebilir. Ancak kök gelişimi **rizosfer** adı verilen kökün hemen çevresindeki mikro ortamın su ve mineral içeriğine bağlıdır. Rizosfer besinlerce fakir ya da çok kuru ise kök büyümesi yavaştır. Rizosfer koşulları iyileştiğinde kök büyümesi de artar. Eğer gübreleme ve sulama yoluyla gereğinden fazla besin ve su sağlanırsa kök büyümesi gövde büyümesiyle orantılı şekilde ilerlemez. Bu tür koşullarda bit-



Şekil 5.7 Buğdayın (tek çenekli) fibröz kök sistemi. (A) Kuru toprakta büyüyen olgun (3 aylık) bir buğday bitkisinin kök sistemi. (B) Sulanan toprakta büyüyen olgun bir buğday bitkisinin kök sistemi. Kök sisteminin morfolojisinin, toprakta bulunan su miktarından etkilendiği açıkça görülebilir. Olgun bir fibröz kök sisteminde primer kök uçları ayırt edilemez durumdadır. (Weaver 1926'dan sonra).

ki büyümesi karbonhidrat-sınırlı hale gelir ve göreceli olarak küçük bir kök sistemi tüm bir bitkinin besin ihtiyacını karşılar. Toprak üstü bölümlerinin hasat edildiği bitkilerde, gübreleme ve sulama, kaynakların kökten çok gövde ve üreme organlarında birikmesini sağlar. Kaynakların birikim paterninde oluşan bu değişim, çoğu zaman daha yüksek verim alınmasına neden olur.

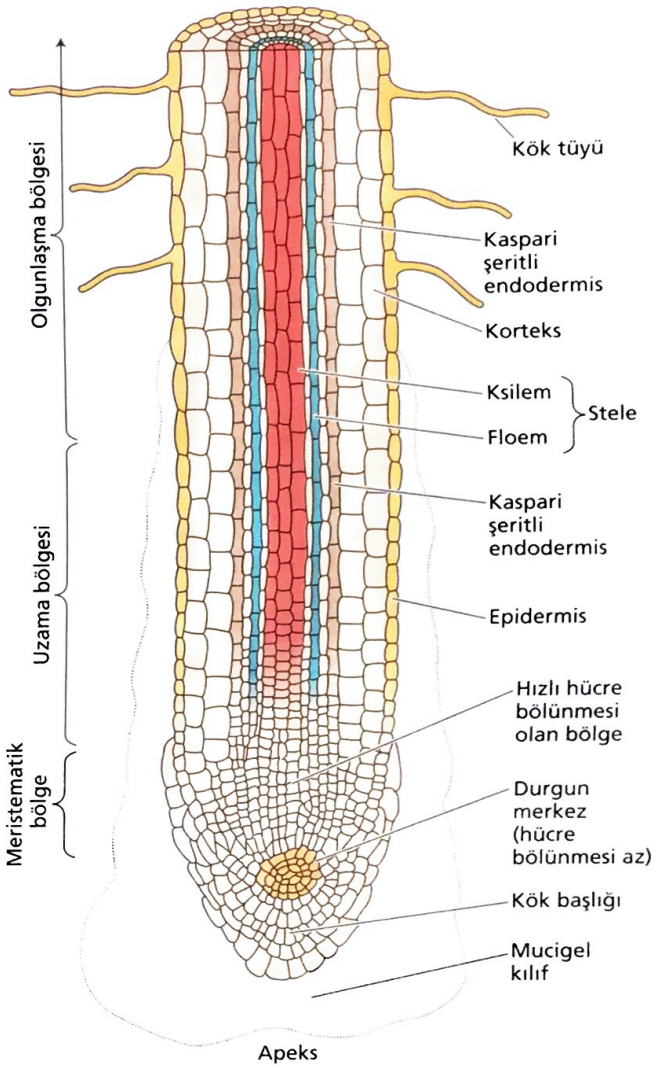
Kök sistemleri farklı şekillerde olup benzer yapılar üzerine kuruludur

Kök sisteminin şekli bitki türleri arasında büyük farklılık gösterir. Tek çenekli bitkilerde kök gelişimi üç ile altı **primer** (veya *seminal*) **kök** ucunun çimlenen tohumdan çıkmasıyla başlar. Büyümenin ilerlemesiyle bitki, **nodal** veya **ayraç** kökler adı verilen yeni adventif kökler oluşur. Zamanla primer ve nodal kök uçları büyüyüp çatallanarak karmaşık fibröz kök sistemini oluşturur (**Şekil 5.7**). Fibröz kök sistemlerinde köklerin tamamı genelde benzer çaptadır (çevresel koşulların ya da patojenik etkileşimlerin kök yapısını modifiye ettiği durumlar hariç), ve böylece ana kök ucunun tanınması mümkün olamaz.

Tek çeneklilerin aksine çift çenekliler tek ana kök ucu olan kök sistemine sahiptir. **Kazık kök** adı verilen bu sistemde ikincil kambiyal aktivite sonucu ana kök kalınlaşabilir. Bu ana kök ucundan lateral kökler gelişerek oldukça çatallanmış bir kök sistemi oluşur (**Şekil 5.8**).

Hem tek hem de çift çeneklilerde kök sisteminin gelişimi kök apikal meristem aktivitesine ve yanal kök meristemlerinin oluşumuna bağlıdır. **Şekil 5.9**'da bir bitki kökünün apikal bölgesi genel olarak verilmiştir. Burada meristematik, uzama ve olgunlaşma bölgelerinden oluşan üç aktivite bölgesi tanımlanmıştır.

Şekil 5.8 Yeterli düzeyde sulanan iki farklı çift çeneklinin kazık kök sistemi: (A) şeker pancarı ve (B) yonca. Şeker pancarının kök sistemi 5 aylık, yoncanınki ise 2 yıllık büyümeyi temsil etmektedir. Her iki çift çeneklinin kök sisteminde bir ana dik eksen oluşumu gözlenebilir. Şeker pancarında kazık kök sisteminin üst bölümü, bu bölümdeki dokuların depolama görevi üstlendiği için kalınlaşmıştır. (Weaver 1926'dan sonra).



Şekil 5.9 Kök apikal bölgesinin uzunlamasına kesiti. Meristematik hücreler kök ucunda lokalize olmuştur. Bu hücreler kök başlığını ve kökün üst dokularını oluşturur. Uzama bölgesinde hücreler farklılaşarak ksilem, floem ve korteksi oluşturur. Epidermal hücrelerde oluşan kök tüyleri, ilk önce olgunlaşma bölgesinde ortaya çıkar.

Meristematik bölge'deki hücreler hem kökün alt tarafına doğru bölünerek fonksiyonel kök dokusunu oluşturmakta, hem de kök uç bölgesine doğru bölünerek kök başlığını oluşturmaktadır. Kök başlığı, toprak içerisinde uzayan kökün narin meristematik hücrelerini korur. Kök başlığı *mucigel* olarak adlandırılan ve kök ucunu kaplayan jelatin benzeri bir madde salgılar. Mucigel'in işlevi tam olarak bilinmemekle birlikte toprak içerisinde kök'ün kolayca ilerlemesi için kayganlaştırıcı görevi, kök ucunun kurumasının önlenmesi, besinlerin köke alımının kolaylaştırılması ve kök ile toprak mikroorganizmaları arasında ilişki sağlanması gibi fonksiyonlarının olduğu bilinmektedir. Köklerin aşağı yönlü büyümesini sağlayan bir sinyal niteliğindeki yerçekimi, kök ucu tarafından algılanabilir. Bu duruma **gravitropik tepki** adı verilir (bkz. Bölüm 18).

Hücre bölünmesi kök ucunda göreceli olarak yavaştır. Bu nedenle bu bölgeye **durgun merkez** denir. Birkaç jenerasyon süren yavaş hücre bölünmesi sonrasında kök ucundan yaklaşık olarak 0,1 mm uzaklaşan kök hücreleri daha hızlı bölünmeye başlar. Kök ucundan yaklaşık olarak 0,4 mm uzaklıkta hücre bölünmesi tekrar yavaşlar ve hücreler tüm yönlere doğru genişler.

Uzama bölgesi kök ucundan yaklaşık olarak 0,7 ile 1,5 mm uzağında başlar (bkz. Şekil 5.9). Hücreler bu bölgede hızla uzayarak son bir kez bölünüp **endodermis** adı verilen merkezi bir halka oluşturur. Bu endodermal hücre katının duvarları kalınlaşır ve radyal duvarlarda süberin birikerek **kaspari şeridi** oluşur. Kaspari şeridi hidrofobik bir yapıda olup kök içerisine su ve çözünür maddelerin apoplastik hareketini engeller (bkz. Şekil 4.4).

Endodermis kökü iki bölgeye ayırır: dışa doğru korteks ve içe doğru stele. Stele kökün iletim demetlerini içerir: **floem** gövdeden kök, meyve ve tohumlara metabolitleri taşır, **ksilem** ise su ve çözünen maddeleri taşır.

Floem kök ucunda oldukça önemli bir görev sahip olduğundan dolayı ksilemden daha çabuk gelişir. Büyümekte olan apikal bölgelerdeki hücre bölünmesi ve uzamasını desteklemek üzere floemden büyük miktarlarda karbonhidrat akışı sağlanmalıdır. Karbonhidratlar hızla büyüyen hücrelere enerji kaynağı ve organik bileşiklerin sentezi için gerekli olan karbon iskeletlerini sağlar. Altı karbonlu şekerler (heksozlar) kök içerisinde ayrıca ozmotik olarak aktif madde görevini görür. Floemin henüz gelişmediği kökün uç bölgesinde karbonhidrat hareketi simplastik taşınmaya bağlı olduğundan göreceli olarak yavaştır. Durgun merkezde hücre bölünmesinin yavaşlığı bu orta bölgeye karbonhidratın yeterli miktarda gelememesi veya bu bölgenin yükseltgenmiş durumda tutulmasından kaynaklanabilir.

Kök tüyleri su ve çözünür maddelerin absorpsiyonu için geniş yüzey alanına sahiptir ve kökün toprakta tutunmasını sağlar. Kök tüyleri ilk önce **olgunlaşma bölgesinde** ortaya çıkar (bkz. Şekil 5.9) ve burada ksilem gövdeye önemli miktarda su ve çözünür maddeyi taşıyabilme kapasitesine sahiptir.

Kökün Farklı Bölümleri Farklı Mineral İyonları Absorbe Eder

Minerallerin kök sistemine giriş yaptığı bölgenin anlaşılması ilgi çekici bir araştırma konusu olmuştur. Bazı araştırmacılar besinlerin sadece kök uçlarından veya çatallanma bölgelerinden absorbe edildiğini öne sürerken, bazıları ise besinlerin

tüm kök yüzeyi boyunca absorbe edildiğini öne sürmektedir. Deneysel kanıtlar ise, araştırılan bitki türü ve besine bağlı olarak her ikisinin de mümkün olabileceğini desteklemektedir:

- Arpa bitkisinde (*Hordeum vulgare*) kalsiyum absorpsiyonunun apikal bölge ile sınırlı olduğu görülmektedir.
- Demir, arpa ve diğer türlerde apikal bölgeden alındığı gibi, mısırdakine benzer olarak kök yüzeyinin tamamından da alınabilir.
- Potasyum, nitrat, amonyum ve fosfat kök yüzeyinin tüm bölgelerinden serbestçe absorbe olabilmekte, ancak mısırda potasyum iyon birikimi ve nitrat absorpsiyonu en çok uzama bölgesinde görünmektedir.
- Amonyum anyonu mısır, çeltik ve sulak alan bitki türlerinde, uzama bölgesine kıyasla kök uçlarından daha hızlı absorbe edilir. Kozalaklı bitkilerde kökten amonyum ve nitrat alımı kök bölgesine göre önemli varyasyon gösterir ve kökün büyüme ve olgunlaşma hızı ile ilişkili olabilir.
- Bazı türlerde kök ucu ve kök tüyleri fosfat absorpsiyonunda en aktif bölgedir. Kök tüy gelişiminin zayıf olduğu türlerde ise fosfat ve diğer besinlerin alımında hifler ve arbüsküler mikorizal mantarlar önemli rol oynar. Bu tür simbiyoz oluşumları da besinlerin alındığı kök bölgesini değiştirebilir.

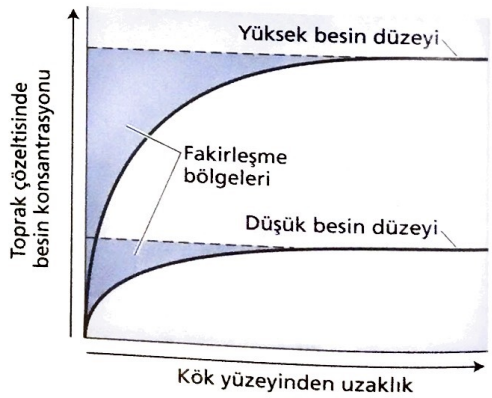
Besinlerin apikal kök bölgesinden daha fazla alınması, bu dokularda daha fazla besin gereksinimi olması ve dokuları çevreleyen toprakların besinleri daha erişilebilir şekilde bulundurmasından kaynaklanabilir. Örneğin hücre uzaması, potasyum, klor ve nitrat iyonlarının hücre içi ozmotik potansiyeli arttırmak üzere birikimine bağlıdır (bkz. Bölüm 14). Meristemde hücre bölünmesini desteklemek üzere tercih edilen azot kaynağı amonyumdur, çünkü meristematik dokularda yüksek karbonhidrat gereksinimi vardır ve amonyumun organik azot bileşiklerine bağlanması sırasında kullanılan enerji, nitrat bağlanmasına göre daha azdır (bkz. Bölüm 13). Kök ucu ve kök tüyleri, toprak içerisinde besinlerin henüz tüketilmediği bölgelere doğru büyür.

Besinler toprak içerisinde kök yüzeyine doğru hem kütle akımı hem de difüzyonla hareket eder (bkz. Bölüm 3). Kütle akımında besinler, toprak içerisinde köke doğru ilerleyen su ile birlikte taşınır. Kütle akımı ile köke kazandırılan besinlerin miktarı, suyun toprak içerisinde bitkiye doğru olan akış hızına ve dolaysı ile transpirasyon hızına ve toprak çözeltisindeki besinlerin konsantrasyonuna bağlıdır. Kütle akımı, hem suyun akış hızı hem de besin konsantrasyonunun yüksek olduğu durumlarda, besin ihtiyacını karşılamada önemli rol oynar. Sonuç olarak, nitrat gibi yüksek çözünürlüklü besinler büyük oranda kütle akımı ile taşınır, ancak fosfat ve çinko gibi düşük çözünürlüklü besinler için kütle akımının önemi daha azdır.

Difüzyonda mineral besinler, yüksek konsantrasyona sahip ortamdan daha düşük konsantrasyondaki ortama doğru hareket eder. Köklerin besin alımı, kök yüzeyindeki besin konsantrasyonunun azalmasına ve kökü çevreleyen toprak çözeltisinde bir konsantrasyon gradyanı oluşmasına neden olur. Besinlerin konsantrasyon gradyanı boyunca difüzyonu ve bunun yanı sıra transpirasyon sonucu oluşan kütle akımı, kök yüzeyinde besin erişilebilirliğini arttırabilir.

Herhangi bir besinin kök absorpsiyon hızı yüksek ve aynı zamanda toprak çözeltisindeki konsantrasyonu düşük olduğu durumda, kütle akımı toplam besin ihtiyacının ancak çok küçük bir bölümünü sağlayabilir. Bu koşullarda bitkinin besin absorpsiyonu transpirasyon hızından bağımsız hale gelir ve besinlerin kök yüzeyine hareketi difüzyon hızına bağlı olur. Difüzyon hızı kök bölgesinde yeterince besin bulunmasını sağlayamazsa, kök yüzeyinin hemen yanında bir **besin fakirleşme bölgesi** oluşur (**Şekil 5.10**). Bu bölge, besinin toprak içerisindeki mobilitesine bağlı olarak kök yüzeyinden 0,2 ile 2,0 mm'ye kadar uzanabilir. Besin fakirleşme bölgesi özellikle fosfat için önemlidir.

Fakirleşme bölgesinin oluşumu, mineral beslenme hakkında önemli bir mesaj verir. Kökler, rizosferdeki mineral kaynaklarını sürekli olarak tüketmektedir. Köklerin bu mineralleri topraktan alabilme yetenekleri, sadece toprak çözeltisinden mineral alım hızına değil, aynı zamanda toprağın henüz fakirleşmemiş bölgelerine doğru sürekli olarak büyüyebilme yeteneğine bağlıdır. Sürekli büyümenin olmadığı durumda ise kök yüzeyine yakın bölgedeki mineraller hızlıca tükenebilir. Bu nedenle, besinlerin topraktan dengeli şekilde alımı, hem kök sisteminin besin alım kapasitesine, hem de köklerin toprağın kullanılmamış bölümlerine doğru büyüme yeteneğine bağlıdır. Fakirleşme bölgesinin etkileri ile başa çıkabilmek için bitkinin mikorizal simbiyoz oluşturabil-



Şekil 5.10 Toprakta bitki köklerine yakın yerlerde besin fakirleşme bölgesi oluşumu. Kök hücrelerinden alınan besin miktarı, kütle akışı veya toprak çözeltisinden difüzyon ile geri kazandırılan besin miktarını aştığında bir besin fakirleşme bölgesi oluşur. Söz konusu fakirleşme kök yüzeyi yakınındaki bölgede bulunan besinlerde bölgesel azalmaya neden olur. (Mengel ve Kirkby 2001'den sonra.)

me yeteneği kritik öneme sahiptir, çünkü mantar simbiyont (ortakyaşar) lifleri fakirleşme bölgesinin ötesine kadar büyür. Bu mantar yapılar besinleri kök uzağından (arbüsküler mikorizalar söz konusu olduğunda 25 cm'ye kadar) alıp hızla köklere taşıyarak topraktaki yavaş difüzyon sorunu ile başa çıkabilir.

Besinlerin erişilebilirliği kök büyümesini etkiler

Yaşamlarının büyük bölümünde kısıtlı hareket imkanına sahip bitkiler, bulundukları çevrede oluşan değişimler ile başa çıkmak durumundadır, çünkü elverişsiz koşullar oluştuğunda bundan uzaklaşıp giderek korunamazlar. Toprak üstündeki ışık yoğunluğu, sıcaklık ve nem, hem gün içerisinde hem de kanopi (bitki yeşil örtüsü) boyunca büyük değişkenlik gösterirken, CO_2 ve O_2 ise bunlara kıyasla önemli bir değişim göstermez. Bunun aksine toprak altında kökler sıcaklık ekstremlerinden korunur, ancak toprak altındaki CO_2 ve O_2 konsantrasyonu ile su ve besinlerin miktarı, mekânsal ve zamansal anlamda son derece heterojendir. Örneğin, topraktaki inorganik azot konsantrasyonu, birkaç santimetre mesafe veya birkaç saat içerisinde bin katlık fark gösterebilir. Bitkiler, söz konusu heterojenite karşısında, en uygun koşullara erişebilme çabasındadır.

Kökler, topraktaki kaynaklara doğru yönelmek için – gravitropizm, tigmotropizm, kemotropizm ve hidrotropizm hareketleri ile – toprak altındaki çevresel şartları algılar. Bu tepkilerin bazılarında oksin dahil olur (bkz. Bölüm 18). Toprak içerisinde kök büyümesinin ne düzeyde olacağı topraktaki besinlerin konsantrasyonuna bağlıdır (**Şekil 5.11**). Fakir topraklarda besinlerin yetersiz oluşu nedeni ile kök büyümesi oldukça azdır. Toprakta besinlerin erişilebilirliği arttıkça kökler de gelişim gösterir.

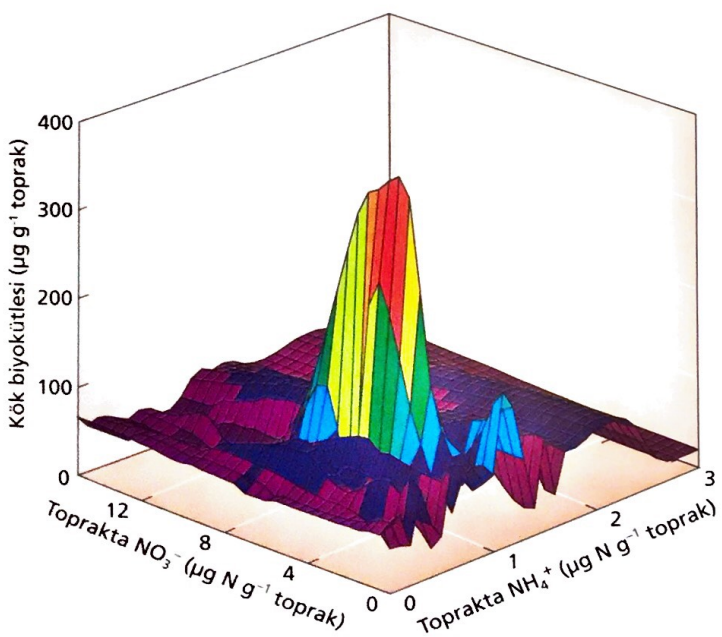
Topraktaki besin miktarı optimal konsantrasyonu aştığında, kök büyümesi karbonhidrat-sınırlı bir hal alarak yavaşlar. Toprakta besin konsantrasyonu yüksek olduğunda az miktarda kök – yazlık buğdayda kök sisteminin %3,5'i ve marulda %12'si – gereken tüm besinleri sağlamaya yeterli olur. Bitki bu durumda kök büyümesi için ayrılan kaynaklarını azaltarak, bu kaynakları gövdeye ve üreme yapılarına paylaştırır. Kaynak dağılımındaki bu değişim, üretim bitkilerinde gübreleme ile verim artışı için bir mekanizmadır.

Mikorizal simbiyozlar köklerin besin alımını kolaylaştırır

Buraya kadar işlenen konular mineral elementlerin köklerden alımına odaklanmıştır. Ancak bu olay genellikle kök sisteminin bir **mikoriza** (Yunancadaki mantar ve kök kelimelerinden türemiş olup çoğulu *mikorozalar*'dır) oluşturmak üzere mikorizal mantarlarla ilişkiye girmesi ile değişir. Konukçu bitki, ilişki içerisinde olduğu mikorizal mantara karbonhidrat temin eder ve karşılığında da mantardan besin alır. Konukçu bitkide kuraklık ve hastalıklara toleransın arttığına dair bulgular da vardır.

Bir çok önemli üretim bitkisi dahil olmak üzere, doğadaki karasal bitki türlerinin yaklaşık %90'ında iki ana tipte – arbüsküler mikorizalar ve ektomikorizalar – mikorizal simbiyoz yaygındır. Bunların tahminen %80'lik büyük bölümü yeni tanımlanan Glomermycota mantar filumu ile, farklı türlerde kapalı ve açık tohumlular, eğrelti otu ve koyun otu'nın arbüsküler mikorizal simbiyozudur. Arbüsküler mikorizalar, otsu türlerde ve çeşitli meyve ağaçlarındaki önemi nedeni ile, özellikle besince fakir topraklarda yapılan tarımsal üretim için hayati öneme sahiptir. Arbüsküler mikoriza, ilk karasal bitkilerin fosillerinde de rastlanan en eski tip mikorizadır. Bu simbiyoz muhtemelen 450 milyon yıl önce bitkilerin karaya çıkmasını da kolaylaştırmıştır, çünkü ilk karasal bitkilerin yer altı organları da zayıftır.

Buna karşın, ektomikorizal simbiyozlar daha yakın bir zamanda ortaya çıkmıştır. Ektomikorizal simbiyozlar çok daha az sayıda bitki türünde, özellikle Pinaceae (çamlar, karaçam, köknar), Fagaceae (kayın, meşe, kestane), Salicaceae (kavak, titrek kavak), Betulaceae (kuş ağacı) ve Myrtaceae (*Eucalyptus*) familyalarına ait ağaçlarda oluşur. Fungal ortaklar ya Basidomycota ya da daha az sıklıkta Ascomycota'ya aittir. Bu simbiyozlar ağaçların beslenmesinde, bu nedenle de oldukça geniş alana sahip boreal ormanların üretkenliğinde büyük rol oynar.

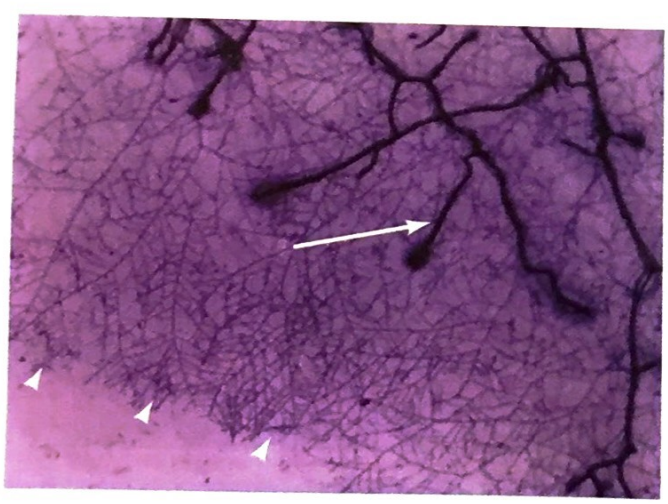


Şekil 5.11 Toprakta ekstrakte edilebilir NH_4^+ ve NO_3^-'ün bir fonksiyonu olarak kök biyokütlesi. Kök biyokütlesi (µg kök kuru ağırlığı g^{-1} toprak) önceden iki yıl nadasa bırakılmış sulanan bir tarlada büyüyen domates için topraktan ekstrakte edilebilir NH_4^+ ve NO_3^-'a (µg ekstrakte edilebilir N g^{-1} toprak) karşı çizilmiştir. Renkler düşükten (mor) yükseğe (kırmızı) biokütledeki farkları göstermektedir. (Bloom vd. 1993'den sonra)

Özellikle, Salicaceae (*Salix* [söğüt] ve *Populus* [kavak ve titrek kavak]) Myrtaceae (*Eucalyptus*) familyalarına ait bazı bitki türleri hem arbüsküler hem de ektomikorizal simbiyozlar oluşturabilir. Bazı bitkilerin ise hiçbir şekilde mikoriza oluşturmadığı bilinmektedir. Bunlardan bazıları için Brassicaceae familyasından lahana (*Brassica oleracea*) ve model bitki *Arabidopsis thaliana;* Chenopodiaceae'den ıspanak (*Spinacea oleracea*) ve Proteaceae'den Makadamya fındığı (*Macadamia integrifolia*) örnek verilebilir.

Bitkilerde doğal şartlarda oluşabilen mikorizalar bazı tarımsal uygulamalar sonucunda azalır veya ortadan kalkabilir. Bu uygulamalar toprağı su ile doygun hale getirme (çeltik pirinci mikoriza oluştururken normal pirinç oluşturmaz), sürüm ile toprağın bozunumu, yüksek konsantrasyonlarda gübre uygulaması, toprak fumigasyonu ve bazı fungusit uygulamalarını içerir. Bu tür uygulamalar besin alımı için mikorizaya oldukça bağımlı olan mısır gibi bitkilerde verimi düşürebilir. Mikorizalar, çözelti kültüründe veya hidroponik ortamda da oluşmazlar. Bununla birlikte bitkilerin çoğunluğu için mikoriza oluşumu normal bir durum olup, mikorizanın olmaması ise bazı tarımsal uygulamaların sonucu olan yapay bir durumdur.

Mikorizalar bitki kök sitemini değiştirir ve bitkinin mineral besin alımını etkiler, ancak bunun nasıl yapıldığı mikorizanın tipine göre değişir. Arbüsküler mikorizal mantarlar konukçu bitki köklerinin dışına doğru toprağı tarayan oldukça dallanmış bir hif (2 ile 10m çapında ince ipliksi yapılar) sistemi (miselyum) oluşturur (**Şekil 5.12**). Farklı arbüsküler mikorizal mantarların toprağı tarayabildikleri mesafeler de farklı olup, kökün 25 cm uzağından dahi fosfat transferi yapabildiği belirlenmiştir. Miselyum, aynı zamanda toprak içerisindeki parçacıkların agregat dayanıklılığını da arttırarak toprak yapısını geliştirir. Hifler toprak içerisinde, kök çevresinde oluşan fakirleşme bölgesinin çok daha ötesine uzayarak, fosfat gibi hareketsiz besinleri fakirleşme bölgesi dışından absorbe edebilir. Hifler aynı zamanda toprakta köklerin giremeyeceği kadar dar olan boşluklara da girebilir.

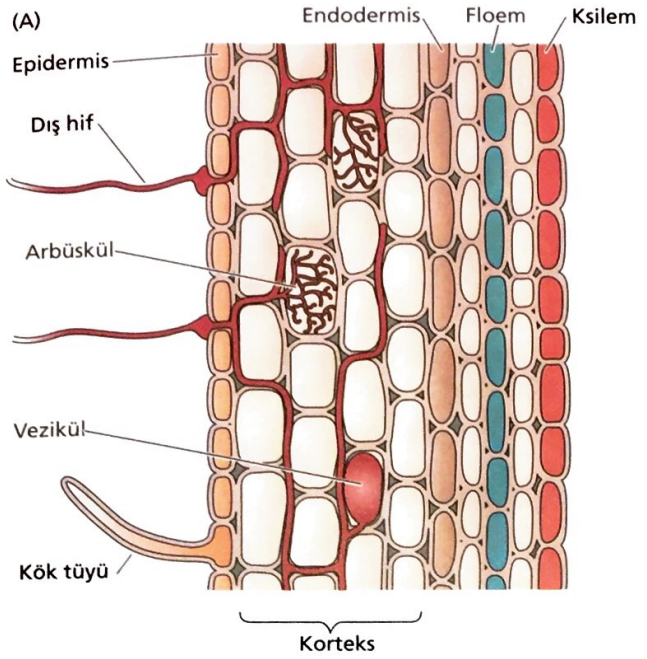


Şekil 5.12 Süs eriğinin (*Prunus cerasifera*) kolonize köklerinden dışarı uzanan intakt *Glomus mosseae* miselyum'unun görünümü. Kök dışına doğru ilerleyen miselyum cephesi ok başları ile, bitki kökleri ise ok ile belirtilmiştir. Kök ve hifler arasındaki uzunluk ve çap farkı oldukça büyüktür. (Smith ve Read 2008'den).

Konukçu bitkinin arbüsküler mikorizal kökleri, mikorizal olmayan köklerle neredeyse aynı görünür ve mantarın varlığı sadece boyama ve mikroskopi ile ortaya çıkar. Toprak içerisinde veya başka bitkilerin köklerindeki sporlardan büyüyen arbüsküler mikorizal mantar hifleri kök epidermisine girer. Daha sonra kök korteksinde kolonize olarak hücreler arası boşluklarda uzayan ve **arbüskül** (Arum tipi kolonizasyon; **Şekil 5.13A**) adı verilen oldukça dallanmış yapılar veya karmaşık **hifal sarmallar** ile (Paris tipi kolonizasyon; **Şekil 5.13B**) kortikal hücreleri istila eder. Mantar, korteks ile sınırlı olup hiçbir zaman endodermise giremez veya kökün stele'sinde kolonize olamaz. Bu yapılar simbiyontlar arasındaki temas yüzeyini arttırır ve aynı zamanda fungal hücrelerden bitki hücrelerine besin taşınmasına dahil olan bitki membranı ile çevrilidir. Bu giriş süreci, genetik olarak kontrol edilen bir yol olup, milyonlarca yıl sonra baklagil köklerinin azot bağlayan bakterilerle kolonizasyonu için de benimsenmiştir (bkz. Bölüm 13).

Fosfat, direk olarak kök korteksine mantar tarafından iletilir. Fungal arbüskül ya da sarmallardan gelen bu fosfat bitki hücresince alınır. Bazı **fosfat taşıyıcıları** (bkz. Bölüm 6) spesifik olarak veya tercihen sadece kök korteksinde arbüskül ve sarmalları çevreleyen bitki membranlarında ifade edilir, mikorizal olmayan köklerde ise ifade edilmez. Bu taşıyıcılar, mantardan bitkiye fosfat taşınmasında anahtar rol oynar.

Arbüsküler mikorizal mantarların hifleri, hızlı büyüme, yüksek etkinlikte absorpsiyon ve fosfat gibi besinleri hızlı şekilde kök hücrelerine iletime kapasitesine sahiptir. Bu da, mikorizal köklerin topraktan çok daha etkin ve daha az kaynak kullanarak faydalanabileceği anlamına gelir. Çoğu bitki türü, arbüsküler mikorizal mantar kolonizasyonuna fosfat alımında artış ve buna bağlı büyüme olarak yanıt verir. Bu durum, özellikle topraktaki fosfor yetersiz düzeyde olduğunda gözlenir. Ancak verilen bu yanıtlar oldukça geniş bir aralıktadır ve pozitif, sıfır, hatta negatif yanıtlar gözlenmiştir. Negatif yanıtlar, mantarın çok fazla karbonhidrat kullanması ve bitkiye yeteri kadar besin verememesi şeklinde açıklanabilir. Bu durumda mantar, kök epidermisinden direk olarak absorbe edilen fosfat miktarını azaltsa da fosfat taşınmasında aktif kalır. Pozitif yanıtların az oluşu, bitki ve mantar simbiyontlar arasındaki "karşılıklı konuşmanın", köklerin besinleri absorbe etme şekline müdahalesinden kaynaklanır. Toprakta yüksek miktarlarda fosfat bulunması, arbüsküler mikorizal

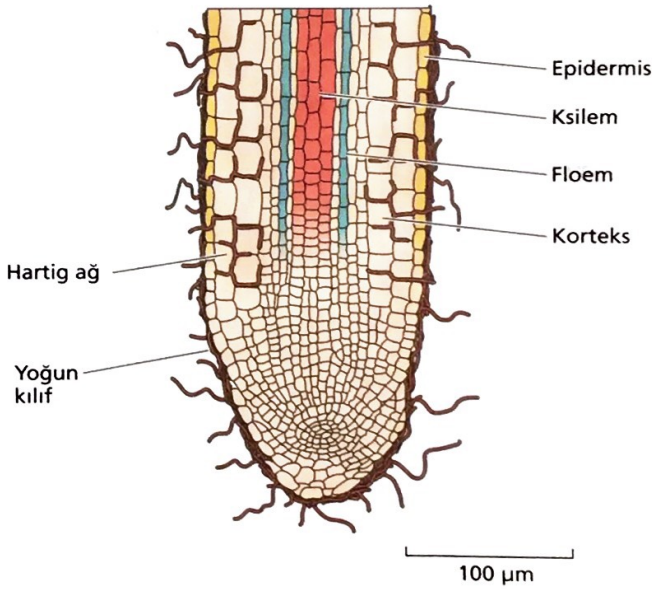


Şekil 5.13 Kök korteksinin iki ana formda arbüsküler mikorizal kolonizasyonunun şematik görünümü. (A) Kök kortikal hücrelerinde oldukça çatallanmış hücre içi arbüskül oluşumu ile karakterize Arum tipi kolonizasyon. (B) Bazıları küçük, arbüskül benzeri (arbüskülat sarmallar denilen) çatallanma gösteren ve kök kortikal hücrelerinde hücre içi hifal sarmal oluşumları ile karakterize Paris tipi kolonizasyon.

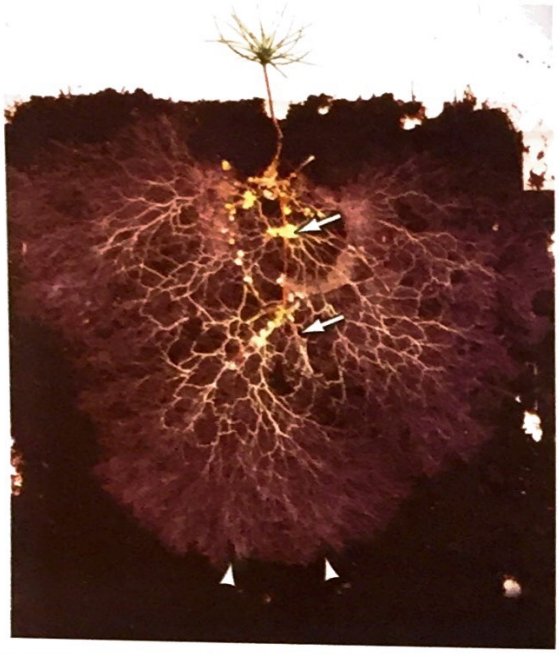
oluşumların bitkide fosfat alımı, büyüme ve verime yaptığı uyarıcı etkileri azaltabilir. Ancak bitkinin fosfat beslenmesi ile mantarın kolonizasyonu ve aktivitesinin kontrolü konularında henüz yeterli bilgi bulunmamaktadır.

Artan gübre fiyatlarına karşı bitki beslenmesinin optimizasyonu için arbüsküler mikorizal simbiyoz'dan yararlanma, simbiyotik partnerlerin besin alımında nasıl birlikte hareket ettiklerinin anlaşılmasına bağlıdır. Arbüsküler mikorizal mantarların fosfat ve çinko gibi hareketsiz besinlerin alımında önemli olduğu bilinmekte olup, bunların azot alımını arttırmadaki rolü henüz bilinmemektedir.

Ektomikoriza ile kolonize kökler, kolonize olmayanlardan kolayca ayrılabilir, çünkü büyüme daha yavaştır ve kökler daha kalın ve çatallı olarak görünür. Mantar, tipik olarak, kök çevresinde kalın bir kılıf ya da *mantle* (örtü) şeklinde miselyum oluşturur. Hiflerin bir kısmı epidermal hücrelerin arasına ve bazen de kortikal hücrelerin (kozalaklılarda olduğu gibi) arasına girer (**Şekil 5.14**). Fungal hifler kök hücrelerine girmez, ancak **Hartig ağ** olarak adlandırılan bir hif ağı şeklinde kökü çevreler. Hartig ağ, besinlerin taşındığı simbiyontlar arasında oldukça geniş bir kontak alanı oluşmasını sağlar. Fungal miselyum toprak içerisinde uzayıp yoğun kılıfın dışına da çıkabilir ve burada bireysel hifler, miselyal



Şekil 5.14 Bir ektomikorizal kökün uzunlamasına kesitinin şematik gösterimi. Fungal hifler (kahve renkte) kök yüzeyinde yoğun bir fungal kılıf oluşturur ve epidermal ve kortikal hücrelerin aralarına girerek Hartig ağı oluşturur. Hifler aynı zamanda toprak içerisinde de yaygın olarak büyüyerek yoğun miselyum ve/veya miselyal diziler oluşturur (Rovia vd. 1983'den sonra.)



Şekil 5.15 Bir ektomikorizal mantar ile kolonize mikorizal kökçüklerin (üst ok) görüldüğü, orman toprağında ve gözlem odacığında büyütülmüş çam fidesi. Toprakta ilerleyen yoğun hiflerin miselyal cephesi (ok başları) ile agregatlaşmış miselyal sarmallar (alt ok) arasındaki farka dikkat ediniz. (D.J. Read'den alınmıştır.)

yelpazeler (**Şekil 5.15**) veya miselyal diziler olarak bulunabilir. Yelpazeler, özellikle topraktan ve organik maddeden besinlerin alımında önemli rol oynar.

Ektomikorizal mantarlar, ormanlarda bulunan birçok zehirli mantar, kurtmantarı ve yermantarı türünün yetişmesini sağlar. Fungal miselyum miktarı çoğu zaman o kadar yoğundur ki, bunun toplam ağırlığı kökün kendi ağırlığından çok daha fazladır. Kök dokusu ile ilişkili olarak, fungal yapıların düzen ve biyokimyasal aktivitesi, ektomikorizal köklerden besin alımının önemli yönlerini ve besinlerin mantardan bitkiye hangi formda alınacağını belirler. Ayrıca topraktaki tüm besinlerin, kök hücrelerine erişmeden önce, kök epidermisini kaplayan bu fungal yapıdan geçmesi gerekir. Mantar bu nedenle fosfat ve inorganik azot formları (nitrat ve amonyum) dâhil, topak çözeltisindeki tüm besinlerin alımında önemli rol alır. Mantarın inorganik azot alımına gerçekte ne kadar dahil olduğu ve azotun yeterli olmadığı durumda mantarın köklerle ne düzeyde yarıştığı, aktif araştırma konularıdır. Toprakta gelişim gösteren fungal miselyum, toprak organik maddesi içerisinde de oldukça yaygın şekilde büyür (bkz. Şekil 5.15). Hifler, çözünemez formdaki organik azot ve fosforu çözünür forma çevirerek bitkiye taşıma konusunda özel bir yeteneğe sahiptir. Ektomikorizal mantarlar, böylece, konukçu bitkinin organik besin kaynaklarına erişebilmesini, serbest-yaşar mineralleştirici organizmalarla yarışmadan kaçınmasını ve çok düşük miktarlarda inorganik besin içeren organik orman topraklarında büyüyebilmesini sağlar.

Besinler mikorizal mantarlar ile kök hücreleri arasında hareket eder

Besinlerin topraktan mikorizal mantar aracılığı ile kök hücrelerine hareketi, mantar ve bitki simbiyontlarının her ikisinde yapı ve işlevlerin karmaşık entegrasyonunu gerektirir. Mantar ve bitkinin birleştiği noktadaki ara yüzeyler taşınma için kritik bölgeler olup, her iki organizmanın plazma membranı ve değişken miktarda hücre duvarı materyali içerir. Bu nedenle mantardan bitkiye besin hareketi potansiyel olarak bu iki membran tipinin kontrolü altındadır ve Bölüm 6'da anlatılan düzenleyici taşınma sürecine tabidir. Besinlerin mikorizal mantar ile topraktan bitkiye hareketi, besinin mantar tarafından topraktan alınması (minimum gereklilik), besinin mantar hifleri (ve mevcut olduğunda miselyal sarmallar) boyunca uzun mesafeli taşınması, ara yüzeyin iki membranı arasındaki apoplastik bölgeye bırakılması (veya sızması) ve bitki plazma membranı üzerinden alınmasını kapsar. Taşınan besinin formu, taşınma mekanizması ve taşınma miktarı, çözülmesi gereken önemli konulardır. Ara yüzeyde mantardan apoplastik bölgeye geçişi düzenleyen mekanizmalar çok az anlaşılmasına karşın, bitkiye alım konusu daha çok ilgi çekmiştir. Fosfatın bitkiye alım aşaması aktif bir süreç olup, hem enerji, hem de hücre içindeki mantar yapıları çevreleyen bitki membranlarında (özellikle veya tercihen kökler mikorizal olduğunda) ifade edilen fosfat taşıyıcılarının bulunmasını gerektirir.

Azotun taşınması ise daha karmaşık ve tartışmalıdır. Bitki azot beslenmesindeki rolü uzun zaman önce kabul edilen ektomikorizalarda mantardan bitkiye taşınan organik azot formu (glutamin, glutamin ve alanin veya glutamat), inorganik azot asimilasyonuna katılan enzimlerin dağılımına ve mantar ile bitki simbiyontlarının türüne bağlıdır. Bir miktar azot, amonyum veya amonyak formunda da taşınabilir. Yukarıda değinildiği üzere, arbüsküler mikorizaların konukçu bitkiye azot alımı ve taşınmasını ne ölçüde arttırdığı tam olarak anlaşılamamıştır.

ÖZET

Bitkiler, güneş ışığındaki enerjiyi kullanarak, tüm bileşenlerini karbon dioksit, su ve mineral elementlerden sentezleme yeteneğine sahip ototrofik organizmalardır. Mineral besinler, tüm organizmalar içerisinde sürekli bir döngü içerisinde olmasına karşın, biyosfere ağırlıklı olarak bitkilerin kök sistemleri ile girer. Mineral elementler köklerden absorbe edildikten sonra sayısız biyolojik işlevi yerine getirmek üzere bitkinin çeşitli bölümlerine gönderilir.

Esansiyel Besinler, Eksiklikler ve Bitki Bozuklukları

- Bitki besleme araştırmaları belirli mineral elementlerin bitki yaşamı için esansiyel (mutlak gerekli) olduğunu göstermiştir (**Tablo 5.1, 5.2**).
- Bu elementler bitki doklarında bulunan miktarlarına göre makrobesinler veya mikrobesinler olarak sınıflandırılır (**Tablo 5.1**).
- Bazı görsel semptomlar, yüksek bitkilerde belirli besinlerin eksikliği için tanı koymaya yarayabilir. Besin bozuklukları, besinlerin bitkilerde anahtar rol oynadığı için ortaya çıkabilir. Besinler, organik bileşiklerin yapısında, enerji depolanmasında, bitki yapılarında, enzim kofaktörü olarak veya elektron transfer reaksiyonlarında görev alır.
- Mineral beslenme çalışmaları, belirli besinlerin gereksiniminin karakterizasyonuna olanak veren çözelti kültüründen yararlanılarak yapılabilir (**Şekil 5.2; Tablo 5.3**).
- Toprak ve bitki doku analizleri bitki-toprak sisteminin beslenme durumu hakkında bilgi sağlayabilir ve eksiklik veya toksisite'den kaçınmak için önlem alınmasına yönelik öneriler getirebilir (**Şekil 5.4**).

Besin Eksikliklerinin Giderilmesi

- Bitkiler, modern ve yüksek üretim koşullarında yetiştirildiğinde, topraktan önemli miktarda besin uzaklaştırır.
- Eksikliklerin önlenmesi için özellikle azot, fosfor ve potasyum gibi besinler gübre formunda toprağa geri verilebilir.
- Besinlerin inorganik formlarda uygulanmasını sağlayan gübrelere kimyasal gübre denir. Bitki ve hayvan atıklarından, veya doğal kayaç yataklarından elde edileler ise organik gübre olarak kabul edilir. Bitkiler, her iki durumda da besinleri daha çok inorganik iyonlar şeklinde absorbe eder. Gübrelerin çoğu toprağa uygulanırken bir kısmı ise yapraklara püskürtülür.

Toprak, Kökler ve Mikroplar

- Toprak fiziksel, kimyasal ve biyolojik anlamda karmaşık bir ortamdır. Bir toprağın su ve besinleri ne düzeyde sağlayabileceğini, toprak parçacıklarının büyüklüğü ve toprağın katyon değişim kapasitesi belirler. (**Tablo 5.5; Şekil 5.6**)
- Toprağın pH'ı da mineral elementlerin bitkiye ne düzeyde sağlanabileceği üzerine büyük etki yapar.
- Toprakta, özellikle sodyum ya da ağır metaller gibi mineral elementler fazla miktarda bulunduğunda, bitki büyümesi olumsuz şekilde etkilenebilir. Bazı bitkiler yüksek miktarlardaki mineral elementlere dayanıklı olabilir. Birkaç bitki türü ise (örneğin halofitler ve sodyum) bu ekstrem koşullarda daha iyi gelişebilir.
- Bitkiler topraktan besin alabilmek için yaygın kök sistemleri geliştirebilir (**Şekil 5.7., 5.8**), mikorizal mantarlar ile simbiyoz oluşturabilir, proton ve organik anyonlar üretip toprağa salgılayabilir.
- Kökler sürekli besin aldığından yakın çevrelerindeki toprağı besin bakımından fakirleştirir (**Şekil 5.10**).
- Bitkilerin büyük bölümü mikorizal mantarlarla simbiyoz oluşturma yeteneğine sahiptir.
- Mikorizal mantar hifleri, köklerin toprakta erişebildiği bölgeyi genişleterek besin alımına yardımcı olur (**Şekil 5.12, 5.14, 5.15**). Arbüsküler mikorizalar mineral besinlerin, özellikle de fosforun alımını kolaylaştırırken, ektomikorizalar ise organik kaynaklardan azot alımında önemli rol oynar.
- Bitkiler bunun karşılığında mikorizal mantara karbonhidrat sağlar.

WEB MATERYALİ

- **WEB TEMASI 5.1 Esansiyel Mineral Eksikliği Semptomları** Eksiklik semptomları her bir esansiyel element için karakteristiktir ve eksikliğin tanısına yardımcı olur. Bu temadaki renkli fotoğraflar domateste her bir esansiyel element için eksiklik semptomlarını temsil eder.
- **WEB TEMASI 5.2 Köklerin Toprak Altında Gözlenmesi** Doğal koşullar altında büyüyen köklerin araştırılması, köklerin toprak altında gözlenmesini gerektirir. Bu temada en gelişmiş teknikler anlatılmıştır.

- **WEB MAKALESİ 5.1 Bitkilerde borun işlevleri: Hücre Duvarının Ötesine Bakış** Mikroorganizma ve yüksek bitkilerin büyüme ve gelişimde B'un olası esansiyel rolleri için uzun bir liste sunar.
- **WEB MAKALESİ 5.2 Yemeklerden Metallere ve Geriye** Ağır metal birikimi bitkiler için toksiktir. Toksisiteye dahil olan moleküler süreçlerin anlaşılması, bilim insanlarına daha iyi fitoremediyasyon bitkileri geliştirmelerinde yardımcı olmaktadır.

available at plantphyis net

Önerilen Okumalar

Armstrong, F. A. (2008) Why did nature choose manganese to make oxygen? Philos. *Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 363: 1263–1270.

Baker, A. J. M., and Brooks, R. R. (1989) Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements—A review of their distribution, ecology and phytochemistry. *Biorecovery* 1: 81–126.

Berry, W. L., and Wallace, A. (1981) Toxicity: The concept and relationship to the dose response curve. *J. Plant Nutr.* 3: 13–19.

Bucher, M. (2007) Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. *New Phytol.* 173: 11–26.

Burns, I. G. (1991) Short- and long-term effects of a change in the spatial distribution of nitrate in the root zone on N uptake, growth and root development of young lettuce plants. *Plant Cell Environ.* 14: 21–33.

Connor, D. J., Loomis, R. S., and Cassman, K. G. (2011) Crop Ecology: Productivity and Management in Agricultural Systems, 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.

Cordell, D., Drangerta, J.-O., and White, S. (2009) The story of phosphorus: Global food security and food for thought. Glob. *Environ. Change* 19: 292–305.

Epstein, E., and Bloom, A. J. (2005) *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*, 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Fageria, N., Filho, M. B., Moreira, A., and Guimaraes, C. (2009) Foliar fertilization of crop plants. *J. Plant Nutr.* 32: 1044–1064.

Feldman, L. J. (1998) Not so quiet quiescent centers. *Trends Plant Sci.* 3: 80–81.

Fox, T. C., and Guerinot, M. L. (1998) Molecular biology of cation transport plants. Annu. Rev. *Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 49: 669–696.

Jackson, R. B., Canadell, J., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. A., and Schulze, E.-D. (1996) A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* 108: 389–411.

Jeong, J., and Guerinot, M. L. (2009) Homing in on iron homeostasis in plants. *Trends Plant Sci.* 14: 280–285.

Jones, M. D. and Smith, S. E. (2004) Exploring functional definitions of mycorrhizas: Are mycorrhizas always mutualisms? *Can. J. Bot.* 82: 1089–1109.

Kochian, L.V. (2000) Molecular physiology of mineral nutrient acquisition, transport and utilization. *In Biochemistry and Molecular Biology of Plants*, B. Buchanan, W. Gruissem and R. Jones, eds. American Society of Plant Physiologists, Rockville, Md.

Larsen, M. C., Hamilton, P. A., and Werkheiser, W. H. (2013) Water quality status and trends in the United States. In: Monitoring Water Quality: Pollution Assessment, Analysis, and Remediation, 1st ed. Ahuja, S., ed., Elsevier, Amsterdam. pp. 19–57.

Loomis, R. S., and Conner, D. J. (1992) Crop Ecology: *Productivity and Management in Agricultural Systems*. Cambridge University Press, Cambridge.

Mengel, K., and Kirkby, E. A. (2001) *Principles of Plant Nutrition*, 5th ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.

Sattelmacher, B. (2001) The apoplast and its significance for plant mineral. *New Phytol.* 149: 167–192.

Smith, S. E., and Read, D. J. (2008) *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd ed. Academic Press and Elsevier, Oxford.

Smith, F. A., Smith, S. E., and Timonen, S. (2003) Mycorrhizas. In: *Root Ecology*, H. de Kroon and E. J. W. Visser, eds. Springer, Berlin. pp. 257–295.

Zegada-Lizarazu, W., Matteucci, D. and Monti, A. (2010) Critical review on energy balance of agricultural systems. *Biofuels, Bioprod. Biorefin.* 4: 423–446.