

## DERLEME/REVIEW

# YÜKSEK BİTKİLERDE AZOTUN ASİMİLASYONU

## Hülya ARSLAN<sup>1,2</sup>, Gürcan GÜLERYÜZ<sup>1</sup>

### ÖZ

Azot, bitki gelişimini belirleyen temel besin maddelerinden biridir. Yüksek bitkiler azotu topraktan inorganik yapıda ( $\text{NO}_3^-$  ve  $\text{NH}_4^+$ ) alır. Nitrat ve amonyum toprakta organik maddenin mineralizasyonu sonucu oluşur. Toprakta inorganik yapıda alınan azot, bitkide çeşitli reaksiyonlar ile amonyağa indirgendikten sonra organik yapılara katılır. Bu çalışmada toprakta azotun mineralizasyon kademeleri ve bitkilerce inorganik formlarının indirgenme ve özümleme şekilleri kaynağa dayanarak açıklanmaya çalışılmıştır.

**Anahtar Kelimeler:** Azot, Mineralizasyon, Nitrat, Amonyum, Bitkilerce indirgenme.

## NITROGEN ASSIMILATION IN HIGHER PLANTS

### ABSTRACT

Nitrogen is one of the most important mineral nutrients limiting the plant growth. Higher plants take up nitrogen in inorganic forms ( $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$ ) from soil. Nitrate and ammonium occur by the mineralization of organic matter in the soil. Inorganic nitrogen taken up by plant roots from soil is firstly reduced to ammonia and then is incorporated into organic compounds. In this study, the mineralization stages of nitrogen in the soil, the reduction and assimilation pathways of inorganic nitrogen forms by plants are discussed.

**Key Words:** Nitrogen, Mineralization, Nitrate, Ammonium, Reduction by plants.

## 1. GİRİŞ

Bitkilerin yapısında bulunan bileşiklerdeki elementlerin oransal durumuna bakıldığında azotun karbon, hidrojen ve oksijenden daha düşük oranda bulunduğu görülür (Hasman, 1972; Haynes, 1986). Bitki kuru ağırlığının %1.5-5'ini meydana getiren azot (Haynes, 1986), miktar olarak çok düşük bir oranda bulunmasına rağmen yapısına katıldığı organik bileşiklerin bitki hayatı ve biyokimyasal olaylardaki rolünden dolayı temel besin elementlerinin başında gelir (Haynes, 1986; Gebauer ve Schulze, 1997).

Bitkilerdeki azotlu bileşiklerin en önemlileri amino asitler, dolayısıyla proteinlerdir. Azot, bitkilerde sadece proteinlerin yapısına değil, kalıtım materyali olan nükleik asitlerin yapısına girer ve çeşitli enzimlerin koenzim kısmını oluşturan bazı vitaminlerde de bulunur. Bunun yanında *Apocyanaceae*, *Papaveraceae*, *Ranuncu-*

*laceae* ve *Solanaceae* gibi familyaların üyelerinde rastlanan alkaloidler de azotlu bileşiklerdendir (Zeybek, 1985; Akman, 1993; Baytop, 1999).

Yüksek bitkiler azotu topraktan inorganik formda alabilirler. İnorganik azot toprakta nitrat ( $\text{NO}_3^-$ ) ve amonyum ( $\text{NH}_4^+$ ) halinde bulunur. Bu nedenle, yüksek bitkilerin azot metabolizması her şeyden önce bu azot formlarının topraktaki miktarı ve dolayısıyla organik azotun mineralizasyonu ile ilişkilidir. Bitkiler tarafından alınan bu azot formları bitki yapısında bir seri indirgenme olayından sonra organik yapılara girer. Bu indirgenme olayında ise dış ortamın mineral azot konsantrasyonu, pH, ışık, bitki türü gibi faktörler rol oynar ve tüm bunlar bitkilerin azot beslenmesini şekillendirir. Ekosistemlerin verimliliğinde topraktaki azot mineralizasyonu (Ellenberg, 1964; Rehder, 1976; Gökçeoğlu ve Rehder, 1977; Woodmansee vd., 1978; Woodmansee ve

1 Uludağ Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Görükle, 16059, BURSA.

Faks: 0-224-4428022; Tel: 0-224-4429256-8/1411

2 E-mail: arslanh@uludag.edu.tr

Geliş: 18 Kasım 2000; Düzeltme: 27 Temmuz 2001; Kabul: 17 Ekim 2001.

Duncan, 1980; Runge, 1983; Vaughn vd., 1986; Gökçeoğlu, 1988; Güteryüz ve Gökçeoğlu, 1994) ve çeşitli taksonomik gruplara ait türlerdeki nitrat redüktaz aktivitesi önemli bir indikatör olarak görülmektedir (Ellenberg, 1977; Lee ve Stewart, 1978; Al Gharbi ve Hipkin, 1984; Smirnoff ve Stewart, 1985; Lee vd., 1986; Gebauer vd., 1988; Widmann vd., 1990; Gebauer ve Schulze, 1997; Güteryüz ve Arslan, 1999).

Bu derlemede nitratın yüksek bitkilerce topraktan hangi metabolik yolla alınıp indirgendiği kaynakçaya dayanılarak açıklanacaktır. Ancak, konunun daha iyi anlaşılabilmesi için azot döngüsü ve bu döngüdeki önemli aşamaları oluşturan serbest azotun fiksasyonu ile organik maddenin topraktaki mineralizasyonu da kısaca açıklanacaktır.

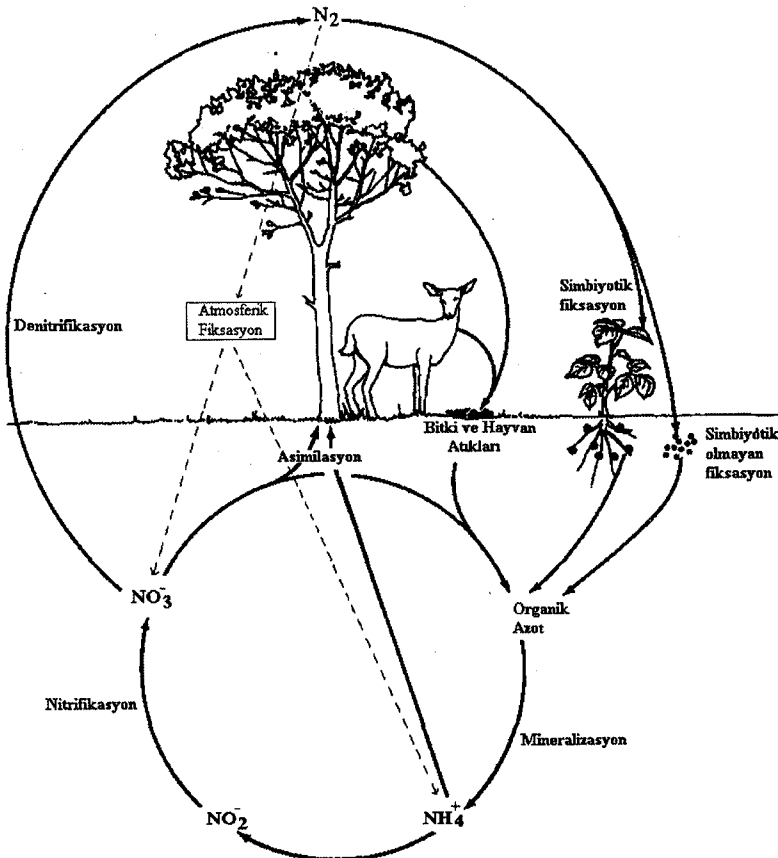
## 2. AZOT DÖNGÜSÜ

Bitkilerin yapı ve fonksiyonlarında çok önemli rol oynayan azot, doğada bir döngü halindedir. Bu döngüde azotun temel kaynağı atmosferde gaz halinde bulunan serbest azot ( $N_2$ ) ve organik maddenin yapısında bulunan bağlı azottur. Doğada azot döngüsü üç ana kademeyi kapsar; (1) serbest azotun yüksek enerji fiksas-

yonu (atmosferik fiksasyon) ile oluşan amonyak ve nitratların yağmur suyu ile yeryüzüne taşınması, simbiyotik yolla veya serbest yaşayan organizmalarca (maviyeşil algler ve serbest bakteriler) biyokimyasal olarak organik forma indirgenmesi, (2) organik maddenin parçalanarak mineralleşmesi (amonifikasyon, nitrifikasyon ve denitrifikasyon) ile mineral azotun ( $NO_3^-$  ve  $NH_4^+$ ) oluşumu, (3) mineral azotun bitkilerce alınıp tekrar organik yapıya katılması ve tüketicilere aktarılması (Şekil 1).

### 2.1 Serbest Azotun ( $N_2$ ) Fiksasyonu

Gaz halindeki serbest azot, atmosferin en önemli bileşeni olduğu halde pek çok bitki için alınabilir formda değildir. Bitkilerce alınabilir forma dönüşebilmesi için serbest azotun fikse edilmesi gerekir. Fiksasyon esnasında moleküler azot iki atomuna ayrılır. Serbest atomlar iki molekül amonyağı oluşturmak üzere hidrojenle birleşir. Bu işlem, önemli miktarda enerji gerektirir. Azot döngüsünde, serbest azotun fiksasyonu iki yolla gerçekleşir. Bunlardan birisi yüksek enerjili fiksasyondur (Atmosferik fiksasyon). Bu fiksasyon tipinde, serbest azot suyun hidrojeni ve oksijeni ile reaksiyona



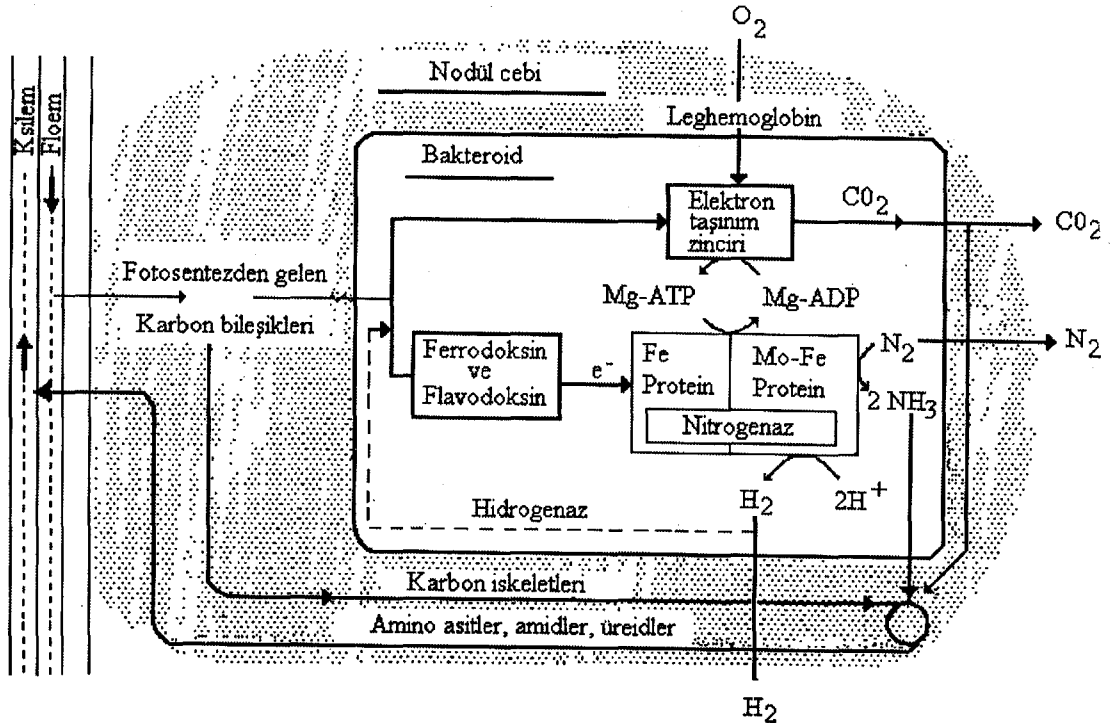
Şekil 1. Ekosistemi Oluşturan Organizmalar Arasındaki Genel Azot Döngüsü (Plaster, 1992'e göre yeniden düzenlenmiştir).

girerek amonyağı ( $N_2 \rightarrow NH_3$ ) ve nitrata oluşturur. Bu reaksiyonda gerekli olan yüksek enerji kozmik radyasyon, meteorit sürüklenmeleri ve şimşek tarafından sağlanır. Biyokimyasal olmayan bu reaksiyon sonucu oluşan amonyak ve nitrat ( $H_2NO_3$  olarak) yeryüzüne yağmur ile ulaşır (Smith, 1992).

Havanın serbest azotunun ikinci fiksasyon şekli biyolojik fiksasyondur. Biyolojik olarak azotun fiksasyonunda bakteriler ve mavi-yeşil algler iş görmektedir. Bunlardan bir kısmı serbest olarak karasal ve sucul ekosistemlerde yaşarken, bir kısmı yüksek bitkiler ile birlik oluştururlar. Toprakta serbest yaşayan en önemli azot fikse edici bakteriler aerobik *Azotobacter* ve anaerobik *Clostridium* genuslarına ait türler, mavi-yeşil alglerden en yaygın olanları ise hem toprak hem de sucul ortamlarda bulunan *Nostoc* ve *Calothrix* genuslarına ait türlerdir (Smith, 1992; Marschner, 1995). Simbiyotik ilişki ile azot fiksasyonunda nodüllü *Fabaceae* üyeleri ile *Rhizobium* bakterileri, *Alnus* (*Betulaceae*) ve *Casuarina* (*Casuarinaceae*) gibi yüksek bitkiler ile *Actinomyces* grubu (*Frankia* genusu) mantarlar, tatlı su eğreltillerinden *Azolla* cinsine ait türler ile mavi-yeşil alglerden *Anabaena azolla* arasındaki birlikler iş görmektedir. Ayrıca, bazı liken türleri de (*Nostoc* genusuna ait mavi-yeşil algleri ile mantar birlikleri; örneğin, *Collema tunaeforme* ve *Peltigera rufescens* türleri) simbiyotik yolla azotun fiksasyonunda rol oynamaktadır. Serbest azotun fiksasyonu nitrogenaz etkenliği ile gerçekleşmektedir (Smith, 1982; Marschner, 1995). Simbiyotik fiksasyonda, azotun fikse edilebilmesi için öncelikle

konukçu bitkide nodül oluşumunun gerçekleşmesi gerekir. Nodül oluşumu ve serbest azotun fiksasyon mekanizmaları kapsamlı ve karmaşıktır. Bu nedenle bu derlemede serbest azotun amonyağa kadar indirgenme mekanizması çok kısa olarak verilecektir. Fiksasyonda iş gören nitrogenaz, iki ayrı kısımdan ibarettir. Bunlar, demir ve demir ile molibdeni birarada içeren kısımlardır. Enzim oksijene çok duyarlıdır ve yüksek oksijen konsantrasyonlarında geri dönüşümsüz olarak yapısı bozulur (Atlas ve Bartha, 1987; Marschner, 1995). Nitrogenaz etkenliği ATP, indirgenmiş ferrodoksin, diğer sitokromlar ve koenzimlerin varlığına bağlıdır. Konakçı bitki enerji kaynağı olarak floem yoluyla nodüllere sukroz sağlar. Bunun oksidatif yıkımı sonucu ATP ile indirgeyiciler üretilir ve önemli miktarda karbondioksit açığa çıkar. Dışarıdan nodüllere oksijen taşınımı ise Leghemoglobin tarafından düzenlenir ve nitrogenazın aktif olabileceği düzeyde tutulur (Marschner, 1995). Serbest azotun fiksasyonu sonucu oluşan ana ürün olan amonyak (Campbell, 1977; Brill, 1981; Marschner, 1995) amidler, amino asitler ve üreidlerin sentezlendiği sitoplazmaya verilir. Bu bileşikler geçit hücreleri yoluyla kök ksilemine ve gövdeye transfer edilir (Şekil 2) (Marschner, 1995).

Genel olarak yüksek bitkilerden, sadece nodül oluşturan *Fabaceae* türleri ile nodüllü legümen olmayan bitki türlerinin atmosferik azotun fiksasyonunda iş gördüğü düşüncesi yaygındır. Bununla beraber, son yıllarda yapılan araştırma sonuçları nodül oluşturmeyen türlerin de havanın serbest azotunu fikse edebildiğini



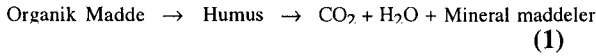
Şekil 2. Serbest Azotun Nitrogenaz Etkenliği İle Fiksasyon Mekanizması (Evans ve Barber, 1977; Marschner, 1995).

ortaya koymaktadır. Örneğin, Bryan vd., (1996) *Mimosaceae*, *Caesalpinjiaceae* ve *Fabaceae* (*Papilionaceae*) familyalarına ait nodül oluşturmeyen türlerin de serbest azotu fikse edebildiğini göstermişlerdir.

## 2.2 Toprakta Azot Mineralizasyonu

Doğadaki azot döngüsüne katılan azotun diğer önemli kaynağını ise organik madde oluşturur ve organik maddeye bağlı olan bu azot formu ise kararlı (immobilize) form olarak isimlendirilir (Plaster, 1992). Biyokimyasal yolla organik maddenin parçalanmasıyla amonyak ve nitrat oluşur. Organik maddenin parçalanması, her aşamasında farklı organizma gruplarının iş gördüğü humifikasyon, amonifikasyon, nitrifikasyon ve denitrifikasyon safhalarından geçerek gerçekleşir. Organik maddenin parçalanmasıyla oluşan mineral azot yüksek bitkilerce özümленerek tekrar organik yapılara katılır (Runge, 1983).

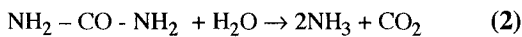
### Humifikasyon Mineralizasyon



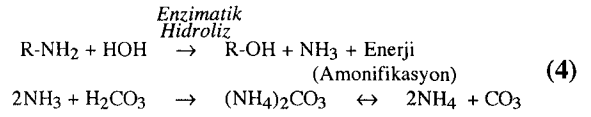
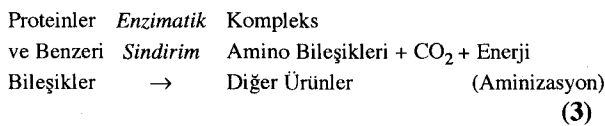
Bitkilerin kullanabildiği azot kaynakları toprakta farklı mikroorganizma gruplarının iş gördüğü mineralizasyon ile oluşur ve ekosistem verimliliğinin sürekliliği için gereklidir (Runge, 1983). Mineralizasyon; *nitrifikasyon* ve *amonifikasyon* olmak üzere iki aşamada gerçekleşir (Saatçi, 1975; Atlas ve Bartha, 1987; Plaster, 1992).

Canlı ve ölü organik maddedeki azot formu indirgenmiş amonyum formunda bulunur. Amonifikasyon, organik bağlı azotun amonyağa dönüştürüldüğü bir safhadır. Birçok bitki, hayvan ve mikroorganizma bu süreci yürütmeye yeteneğindedir. Organizma atıkları toprak ve sudaki heterotrofik bakteri ve funguslar tarafından amino asitlere ve daha sonra amonyağa kadar ayrıştırılır. Bu aşamada iş gören organizmalar bu sayede enerji sağlarlar. Basit bir azotlu bileşikten, örneğin üreden, amonyağın oluşumu aşağıdaki reaksiyonla gösterilmektedir (Atlas ve Bartha, 1987);

### Üreaz



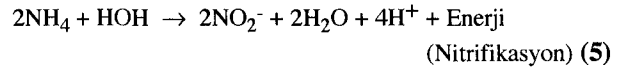
Organik maddenin yapısında bulunan bağlı azotun amonyak oluşumuna kadar geçirdiği süreçler aşağıdaki şekilde özetlenebilir (Saatçi, 1975):



Mineralizasyonun ileri aşaması olan nitrifikasyon, amonyum iyonları önce nitrite daha sonra da nitrat iyonlarına yükseltgenir. Nitrifikasyon sınırlı sayıdaki ototrof bakterilerce yürütülür (Focht ve Verstraete, 1977). Nitrifikasyonun iki aşaması (nitritin ve nitratın oluşması) farklı iki mikrobiyal populasyon tarafından gerçekleştirilir. Ancak, her iki işlev bir denge halinde yürür ve nitrit birikimi meydana gelmez. Amonyanın nitrite, nitritin de nitrate yükseltgenmesi enerji açığa çıkaran süreçlerdir. Nitrifikasyon bakterileri kemotrofturlar ve karbondioksiti özümlemek için nitrifikasyon ile oluşan enerjiyi kullanırlar. İlk reaksiyonda moleküler oksijen nitrit molekülüne verilir. Yükseltgenme çok aşamalı bir reaksiyondur ve hidroksilamin (NH<sub>2</sub>OH) ve diğer bazı ara ürünler oluşur. Bu reaksiyon aynı zamanda hidrojen iyonlarını oluşturur ve reaksiyonun gerçekleştiği ortamın pH'ı düşer. Nitrifikasyonun ikinci aşamasında nitrat oluşumu için bir su molekülünden oksijen alınır. Nitrifikasyonun her iki aşaması da aerobik koşullarda gerçekleşir. Nitritin yükseltgenmesi nitrifikasyonunun ayrı bir safhasını oluşturur. Bu aşama düşük miktarda enerji verimi ve nitrat oluşumu ile sonuçlanır (Atlas ve Bartha, 1987; Plaster, 1992).

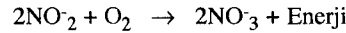
### Enzimatik

#### Oksidasyon



### Enzimatik

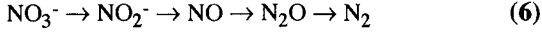
#### Oksidasyon



Topraklarda, amonyağı nitrite yükseltgeyebilen dominant genus *Nitrosomonas*, nitriti nitrate yükseltgeyebilen dominant genus ise *Nitrobacter*'dir. Amonyayı nitrite yükseltgeyebilen diğer bakteriler *Nitrosospira*, *Nitrosococcus* ve *Nitrosolobus* genuslarına ait türlerdir. *Nitrobacter*'e ilaveten *Nitrosospira* ve *Nitrococcus* genusunun üyeleri de nitriti nitrate yükseltgeyebilir (Atlas ve Bartha, 1987). Walker (1978) *Nitrosolobus* genusunun tarım topraklarında hakim olduğunu bildirmiştir. Heterotrofik bakteri ve mantarları içeren diğer bazı mikroorganizmalar sınırlı oranda azotlu bileşikleri yükseltgeyebilirler, fakat heterotrofik nitrifikasyon amonyağın nitrit ve nitrat iyonlarına dönüşümüne fazla katkı sağlamamaktadır (Atlas ve Bartha, 1987).

Mineralizasyonda oluşan nitratın bir kısmı bazı bakteriler tarafından serbest azot formuna dönüştürülür ve atmosfere verilir. Bu işleme ise *denitrifikasyon* adı verilir (Atlas ve Bartha, 1987). Oksijen yerine nitrat kullanan denitrifiye edici bakteriler anaerobik bakteriler oldukla-

rı için bu süreç suya doymun topraklarda daha hızlı gerçekleşir (Plaster, 1992). *Paracoccus denitrificans*, *Thiobacillus denitrificans* ve değişik *Pseudomonas* türleri nitratı nitrit, nitrik asit, nitrozoksit ve moleküler azota dönüştürerek nitratın indirgenmesini tamamlar. Denitrifikasyon süreci kısaca aşağıdaki şekilde ifade edilebilir (Atlas ve Bartha, 1987):



Focht (1982)'e göre toprakta, *Pseudomonas* ve *Alcaligenes* temel denitrifiye edici genuslardır ve bazı şartlar altında *Azospirillum*, *Rhizobium*, *Rhodospseudomonas* ve *Propionibacterium* genuslarının da denitrifiye edici türleri içerdiği ifade edilmektedir (Atlas ve Bartha, 1987).

Organik maddenin parçalanması sırasında, parçalanmada iş gören bakteriler bu süreçte enerji sağlarken, bunun sonucunda mineral azot ve diğer temel besinler serbest kalır. Bu besinler bakteriler tarafından da kullanılır (Freckman, 1988). Buna göre, organik bileşiklerin mineralizasyonu ile oluşan mineral azot, hem yüksek bitkiler hem de mikroorganizmalar tarafından kullanılmaktadır. Yüksek bitkiler, mikrobiyal gereksinimlerden arta kalan mineral azotu kullanırlar. Bu nedenle, toplam mineral azot üretimi için "*Bürüt Mineralizasyon*", mikrobiyal ihtiyaçların dışında kalan üretim için ise "*Net Mineralizasyon*" kavramları önerilmiştir (Zöttl, 1958; Runge, 1983).

Doğal koşullarda bitki köklerinince alınabilir inorganik azot miktarı toprağın tipi, iklim, enlem, mevsim ve mikrobiyal etkenlik gibi ortam etmenlerine bağlı olmaktadır (Ellenberg, 1977; Runge, 1983). Bu nedenle, toprakta azotun mineralizasyonu ve bitkilerce alınımı çeşitli ekosistemlerin verimliliğini belirlemede önemli bir indikatör olarak kullanılmaktadır. Örneğin; Billings vd. (1951) otlak alan ekosistemlerinde azot formunun, kontrol edici bir faktör olduğunu azot akış modeli ile açıklamışlardır. Dünyada, topraktaki yıllık mineral azot verimine göre çeşitli ekosistemler karşılaştırılmaktadır (Ellenberg, 1964; Rehder, 1976; Woodmansee vd., 1978; Woodmansee ve Duncan, 1980; Runge, 1983; Vaughn vd., 1986; Gökçeoğlu, 1988; Güteryüz ve Gökçeoğlu, 1994).

### 2.2.1. Azot Mineralizasyonunu Etkileyen Ortam Etmenleri

Toprakta organik azotun mineralizasyonu bir çok ortamsal faktöre bağlı olarak gerçekleşir. Bu ortamsal faktörler arasında organik maddenin yapısı, toprağın nem içeriği ve maksimal su tutma kapasitesi, pH, sıcaklık, mikrobiyal biomas ve diğer besin elementlerinin miktarı sayılabilir (Stanford ve Smith, 1972; Singer ve Munns, 1999).

Organik maddenin ayrışmasını etkileyen parametrelerin en önemlilerinden birisi ölü materyalin C/N oranıdır (Runge 1974, 1983; Köhler vd., 1995). Çünkü hıttaki azot içeriği mikrobiyal aktiviteye bağlı olarak hemen hemen sabit kalırken, karbonhidrat miktarı ve dolayısıyla da C/N sürekli düşer (Anderson, 1973; Seastedt, 1984). Böylece, kolayca ayrıştırılabilir karbonhidratların varlığı sınırlanır ve ölü materyalin enerji içeriğinde azalma meydana gelir. Magill ve Aber (2000), organik madde niteliğinin net mineralizasyon ve net nitrifikasyon üzerine etkisini tayin etmek için inkübasyon deneyleri yapmışlardır. Araştırmacılar, net mineralizasyonun glukoz ilave edilen inkübe edilmiş topraklarda, humik asit gibi kompleks karbon bileşikleri ilave edilen topraklardan yüksek olduğunu saptamışlardır. Ayrıca net mineralizasyonun organik bağlı azot ile ilişkili olduğu, C/N oranı ile ters orantılı olarak değiştiği de saptanmıştır (Harmsen ve Van Schreven, 1955; Zöttl, 1960a). Ancak Runge (1983) bu ilişkilerin görülebilmesinin aynı humus tipi ve aynı parçalanma derecesindeki materyallerin karşılaştırılması ile mümkün olabileceğini bildirmektedir.

Toprak nemi direk olarak mikrobiyal aktiviteyi, dolaylı olarak da azot mineralizasyonunu etkiler. Biyolojik bir işlev olan mineralizasyonun hızı suyun alınabilirlik oranı ile ilişkilidir. Singer ve Munns (1999)'a göre bitki gelişimi için uygun olan optimum toprak nemi seviyeleri mikrobiyal parçalanma için de uygundur. Toprak, neme tamamen doyurulduğunda, artan anaerobik şartlar nedeniyle organik madde parçalanması yavaşlar. Casmann ve Munns (1980) toprak nemi ile toprak sıcaklığı arasında önemli bir ilişki olduğunu ve bu ilişkinin net mineralizasyon üzerinde önemli bir etkisinin olduğunu tespit etmişlerdir. Araştırmacılar nem içeriğinin düşük olduğu durumda net azot mineralizasyonunun toprak suyu tarafından etkilendiğini ifade etmişlerdir. Vaughn vd. (1986)'a göre toprağın su içeriği bitki-toprak sisteminden azot kaybını da etkileyebilir. Bitki tarafından alınabilir azot formu olan inorganik azot ( $\text{NO}_3^-$ ), toprak sisteminde kolayca hareket edebilir. Bu hareket nitratın alınışını artırırken, bitkiler ve diğer mikroorganizmalar tarafından kullanılmayan kısmının toprak suyu ile yıkanarak uzaklaşmasına yol açar (Singer ve Munns, 1999). Özellikle nemli (doymun olmayan) şartlar, toprakta kullanılabilir azotun artışına sebep olan mikrobiyal parçalanma ile azot mineralizasyonu artırır. Fakat, nispeten yüksek nem içeriği toprak havalanma koşullarını anaerobiğe dönüştürdüğü için denitrifikasyon ile azot kaybına da sebep olmaktadır (Runge, 1983). Artan oksijen eksikliği ile amonifikasyon azalır ve denitrifikasyon, örneğin gaz halindeki ürünlerin oluşumu ile nitrat kaybı artar. Nispeten kurak şartlarda net azot verimi artan su içeriğine bağlı olarak maksimuma doğru artış gösterirken, optimum su içeriğinin aşılması

keskin bir azalmaya yol açar (Runge 1983; Güleriyüz; 1998). Zöttl (1960b), pH'ı 5.8, C/N oranı 15 ve toprak sıcaklığının 20°C olduğu şartlarda, ince yapılı humusta maksimum su tutma kapasitesinin mineralizasyon üzerine etkisini araştırmış ve sonunda en uygun maksimum su tutma kapasitesinin (MSK) %60 olduğunu saptamıştır.

Vaughn vd. (1986) yaptıkları alan çalışmasında Amerika'nın Kuzey Kaliforniya bölgesinin Akdeniz ikliminin hüküm sürdüğü tek yıllık vejetasyon topraklarında mineralizasyon ile nem arasındaki ilişkinin pozitif, sıcaklık ile negatif olduğunu tespit etmişlerdir. Araştırmacılar, bu bölgede mineralizasyonun sıcaklığa nazaran toprağın nem içeriğine daha duyarlı olduğunu bildirmişlerdir. Antonopoulos (1999) ise benzer olarak topraktaki organik azotun mineralleşme oranının çevresel faktörlere, özellikle de sıcaklık ve su içeriğine; ve temel farklılıkların 25°C'den daha yüksek sıcaklıklar ile doygunluğa yakın veya daimi solgunluk noktasına yakın su içerikleri arasında olduğunu saptamıştır.

Sıcaklık, topraktaki azot mineralizasyonunu etkileyen temel faktörlerden biridir. Genel anlamda, bitki gelişimi için uygun olan sıcaklık şartları mikrobiyal parçalanma için gerekli sıcaklık şartlarına oldukça benzerdir (Myrold, 1987). Sıcaklık değişimleri mikrobiyal etkenliğe, dolayısıyla topraktaki mineral azot oluşumunun temeli olan mikrobiyal parçalanmaya doğrudan etki eder. Sıcaklığın pozitif etkisi nemli dönemde erişilen optimum nem seviyeleri ile ilişkili olup mikrobiyal parçalanma ve toprak azot mineralizasyonu için gerekli uygun ortamı oluşturur. Runge (1983)'e göre, azot mineralizasyonu mikroorganizmaların aktif olabildiği 0-70°C arasındaki tüm sıcaklık aralığında meydana gelmekte; ancak farklı bölgelere ait toprakların mikrobiyal popülasyonlarının farklı sıcaklık gereksinimlerine sahip olması nedeniyle mineralizasyonun gerçekleştiği sıcaklık sınırları da oldukça farklılık göstermektedir. Örneğin, tropikal topraklarda maksimum net mineralizasyonun nispeten yüksek sıcaklıklarda olduğu ifade edilmektedir (Ishaque ve Cornfield, 1974; Myers, 1975). Billes vd. (1971) ise Akdeniz iklimine ait iki farklı toprakta optimum mineralizasyon için oldukça farklı (28-50°C) sıcaklık değerleri tespit etmişlerdir.

Nitrifikasyon, amonifikasyona göre sıcaklığa daha kuvvetle bağımlıdır ve bu en azından optimal sıcaklık sınırları için geçerlidir (Runge 1983). Focht ve Verstraet (1977) ototrofik nitrifiyicilerden *Nitrosomonas* ve *Nitrobacter* genuslarının sıvı kültürde 5-40°C'lik sıcaklık aralığında büyüme gösterdiklerini ve geri kalan genuslar için, *Nitrococcus* hariç tutulursa (minimum 2°C), daha dar sıcaklık aralığı bildirmişlerdir. Runge (1983), nitrat oluşumunun düşük oranda da olsa bu sıcaklık aralıklarının dışında, örneğin; heterotrofik mikroorganizmalarca desteklenen topraklarda 40°C'nin üzerinde de

meydana gelebildiğini ifade etmektedir. Düşük sıcaklıkların mineralizasyonu uyardığı çeşitli araştırmacılar tarafından ifade edilmektedir. Ehrhardt (1961), doğal alanlarda ilkbaharda tespit ettiği yüksek mineral azot verimliliğini "don etki fazı" ile açıklamıştır. Nitekim, Gerlach (1973) toprak sıcaklığının 0°C'den 20°C'ye yükselmesinden sonraki ilk birkaç saat içinde amonyum ve nitrat miktarlarında aşırı artış gözlemiştir. Bu don etki fazı, donmaya bağlı olarak topraktaki kısmi sterilizasyon ve mikrobiyal popülasyondaki azalma ile açıklanmaktadır (Campbell vd., 1971; Agarwal vd., 1971; Runge, 1983). Laboratuvarında kontrollü şartlarda ise genellikle optimum sıcaklık olarak 15-25°C arasındaki sıcaklıklar kullanılmaktadır (Zöttl 1960; Clarholm, 1981, 1984, 1985; Freckman, 1988; Köhler vd., 1995; Brussaard vd., 1995; Güleriyüz, 1998).

Toprak mikroflorası içerisinde yer alan Funguslar asite hoşgörülü mikroorganizmalar oldukları için, doğada asidik yapılı topraklar ve benzeri yerlerdeki organik maddenin humusa kadar parçalanmasında önemli etkiye sahiptirler. Asidik pH koşulları mineralleşmede iş gören bakteriler için uygun olmamaktadır. Genel olarak hafif asit ile hafif alkali topraklarda (pH 6.0-8.0) nitrat hakim iken, artan asidite amonyum lehine üstün olma eğilimini artırır. Fakat asidik topraklarda nitrat üretiminin var olduğu da yapılan birçok araştırma ile gösterilmiştir (Zöttl, 1960c; Runge, 1974). Runge (1983), ekstrem olan asidik topraklarda nitrat oluşumundan sorumlu olan organizma ve süreçleri kesin olarak açıklamamakla birlikte, bunun 3 olasılıkla olabileceğini ifade etmektedir:

- a- Lokal olarak ortam pH değerleri ile birlikte mikro alanlarda bilinen kemotrofik nitrifiyicilerin aktivitesi,
- b- Asidik koşullara nitrifikasyon bakterilerinin adaptasyonu,
- c- Heterotrofik NO<sub>3</sub> üreticileri

Organik materyalin parçalanmasında toprakta yaşayan makro ve mikrofaunanın, özellikle de protozoa, nematodlar ve mikroarthropodların etkisi bulunmaktadır. Laboratuvar şartlarında "Microcosm" adı verilen düzenekle yapılan araştırmalar sonunda; mikrobiyal organizmalar ile beslenen toprak faunasının azot mineralizasyonunda önemli etkisi bulunduğu, özellikle de yüksek C/N oranına sahip ve mikroorganizmaların azotu az oranda serbest bırakma gücünde olduğu toprak katmanlarında iyileştirici etki yaptığı; ayrıca, Arthropod'ların mikroflora ve suya bağımlı mikrofaunanın büyük ölçüde inaktif olduğu kurak şartlarda net mineralizasyonun sürmesinde rol oynadığı çeşitli araştırmacılar tarafından bildirilmiştir (Clarholm, 1981, 1984, 1985; Seastedt, 1984; Ingham vd., 1985; Moore vd., 1988; Sohlenius vd., 1988; Kuikman ve Veen, 1989; Persson, 1989; Ver-

hoef ve Brussaard, 1990; Brussaard vd., 1995). Kajak (1995) bakterilerle beslenen predatör mikrofaunanın (Protozoa, Nematod) organik maddenin ayrışma oranını, buna bağlı olarak da azot ve fosfor mineralizasyonunu arttırdığını microcosm deneyleri ile göstermiştir.

Toprak faunası, doğal ekosistemlerdeki verimliliği belirgin olarak etkileyebilmektedir. Lavelle vd. (1994) bu etkinin; büyük ölçüde toprağın fiziksel ve kimyasal özelliklerinin değişmesiyle meydana getirildiğini; bu değişikliklerin hayvan atıkları ve sebep oldukları çevresel değişimlerle ortaya çıktığını; ayrıca, topraktaki hayvan topluluklarının bolluğu ve çeşitliliğinin toprak kalitesinin indikatörleri olduğunu; çünkü toprak organik maddesinin dinamiğini, besin ve su içeriğini, porozite ve tane büyüklüğü gibi fiziksel parametreleri etkilediğini bildirmişlerdir. Toprak faunasının topraktaki aktiviteleri, alınabilir azot miktarını artırarak bitki verimliliğini de artırır (Yeates ve Coleman, 1982; Ingham vd., 1985). Nitekim, microcosm deneylerinde, bakteri ve bakteri yiyen canlıların olmadığı ortamda yetişen bitkilerin (*Bouteloua gracilis*) kuru ağırlıklarının canlı bulunduran ortamlarda yetişen bitkilerden daha düşük olduğu ve daha yavaş geliştikleri saptanmıştır (Ingham vd., 1985; Coleman, 1986).

Freckmann (1988), bakteriler ile beslenen nematodların organik maddenin ayrıştırılmasında; (1) mikropları yiyerek ve organik maddelerin inorganik maddelere ayrışma oranını düzenleyerek, (2) mikropları su ve toprak içerisinde dağıtarak, (3) saprofitik ve bitki patojeni bakterilerle beslenerek ve mikrobial komünitenin kompozisyonunu etkileyerek, (4) toprakta nematodlarla beslenen mantarlar (*Nematophagous fungi*) gibi mikroflora ve fauna için bir besin elementi kaynağı ve yem olarak, (5) bitki simbiyotlarının fonksiyonunu ve dağılımını etkileyerek katkıda bulunduğunu bildirmektedir. Bazı araştırmacılara göre (Persson, 1983; Rosswall ve Paustian, 1984) nematodlar ve mikrobial olarak beslenen diğer toprak hayvanları tarafından verilen düşük moleküler yapıları azotun miktarı net azot mineralizasyonunun önemli bir kısmını oluşturabilmektedir.

### 3. YÜKSEK BİTKİLERCE NİTRAT (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) ve AMONYUM (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) ALINIMI ve ASİMİLASYONU

#### 3.1. Amonyum ve Nitrat İyonlarının Alınım Mekanizmaları

Yüksek bitkiler topraktan azotu nitrat formunda tercih etmelerine karşın topraktaki amonyum da önemli bir azot kaynağını oluşturur (Marschner, 1995). Amonyum ve nitrat iyonlarının topraktan alınım mekanizması bitkilerin iyon alınım mekanizmaları olarak bilinen pasif ve aktif alınım mekanizmaları ile açıklanmaktadır. Haynes (1986)'e göre bitkilerce NH<sub>4</sub><sup>+</sup>'un alınımında zamana bağlı iki safha gözlenir. Düşük sıcaklık ve metabolik engelleyicilerin etkili olmadığı safha pasif

alınım safhasıdır. Böyle bir alınım, bitkiler amonyum içermeyen bir besin solüsyonundan tek azot kaynağı olarak amonyum içeren bir solüsyona bırakıldığında önemli olabilir. Alınımın ikinci safhası düşük sıcaklık ve metabolik engelleyicilerin her ikisine de duyarlı olan amonyumun aktif absorpsiyonunu yansıtır. Pilbeam ve Jan (1999)'a göre amonyum bitkilerdeki aktif alınım tarafından alınır. Yani alınım, plazmalemma'nın negatif potansiyeline amonyum iyonlarının yönelmesiyle gerçekleşir; bu potansiyel elektrojenik H<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-pompa (Fellenberg, 1978; Haynes 1986; Marschner, 1995) gibi hareket eden hidrojene bağlı ATP'az (H<sup>+</sup>-ATP'az) tarafından yenilenir (Ullrich, 1992). Buna göre, muhtemelen iki amonyum alınım sistemi bulunmaktadır (Mack ve Tischner, 1994). Bunlardan birisi, uyarılabilir ve dış ortamdaki düşük amonyum konsantrasyonlarında iş gören sistemdir. Bu nedenle de bu sistem "Düşük Eğilimli Taşınım Sistemi; Low-Affinity Transport System (LATS)" olarak isimlendirilir. Diğer taşıyıcı sistemin amonyuma karşı eğilimi yüksek olduğundan "Yüksek Eğilimli Taşınım Sistemi; High-Affinity Transport Sistem (HATS)" olarak anılır ve ilk safhada iyon alınım oranını yüksektir (Pilbeam ve Jan, 1999).

Nitratın, yüksek bitkilerce topraktan alınımı metabolik olarak kontrol edilen bir süreçtir. Bitkilerde nitrat alınımı ile ilgili özel bir aktif taşıma sistemi tanımlanmıştır (Hewitt, 1975; Rao ve Rains, 1976) ve amonyum alınımında olduğu gibi ATP'ye bağımlı olduğu ifade edilmektedir. Bitki kökleri tarafından nitratın alınımı, "transmembran nitrat redüktaz tetrameri" adı verilen (Jackson vd., 1973), ve bitki hücrelerinin plazmalemmasında lokalize olan (Huffaker ve Rains, 1978) bir protein tarafından yürütülür (Pilbeam ve Jan, 1999).

Pilbeam ve Jan (1999) bitki dokularındaki nitrat miktarının toprak solüsyonundan daha yüksek olduğu durumda, bitkiler tarafından nitrat alınımının aktif bir süreç olduğunu; ve bunun için gerekli enerjinin de kökün iç ve dış ortamındaki konsantrasyon değişimine bağlı olduğunu ifade etmişlerdir. Nitekim, Clarkson ve Hanson (1980) *Lolium perenne* ile yaptıkları çalışmada 1.5 mmol.m<sup>-3</sup> solüsyondan bir mol nitrat alınması için 28 kJ'lük bir enerjiye, buna karşın 15 mmol. m<sup>-3</sup> nitrat solüsyonundan bir mol nitrat alınması için 9 kJ'lük bir enerjiye ihtiyaç duyulduğunu tespit etmişlerdir. Bu enerji, iyonların plazma zarından geçişi ile ilgili kurama uygun olarak (Marschner, 1995) iyon taşıyıcılarının işlevinde kullanılır ve hidrojene bağlı ATP'az (H<sup>+</sup>-ATP'az) tarafından sağlanır (Pilbeam ve Jan, 1999).

Bitkilerde amonyumun alınım mekanizmasında açıklandığı gibi nitrat alınımını yürüten iki taşıyıcı sistem bulunmaktadır. Bunlardan birisi, düşük dış nitrat konsantrasyonlarında iş görür (HATS) ve bu iyonla karşı eğilimi yüksektir. Diğer taşıyıcı sistem ise, dış ortamda-

ki yüksek nitrat konsantrasyonlarında iş görür ve bu iyonun karşı eğilimi düşüktür (LATS). HATS'ın aktivitesi ortamdaki nitrat tarafından uyarılabilirken, LATS için böyle bir uyarılma söz konusu değildir. Bu durumda LATS, HATS'nin uyarılmasında iş gören taşıyıcı sentezi için ihtiyaç duyulan indirgenmiş azotu topraktan nitrat formunda almakla yükümlüdür (Pilbeam ve Jan, 1999). Siebrech vd.. (1995) göre genelde kök uçları tarafından alınan nitrat yeni taşıyıcıların uyarılması için önemli olabilmektedir.

Nitratın alınışı bazı ortamsal faktörler tarafından etkilenir. Bunlardan birisi topraktaki amonyum iyonudur. Bu iyonun nitrat alınımı üzerinde negatif yönde bir etkisi bulunmaktadır ve alınım işlevini kesinlikle engeller (Rao ve Rains, 1976; Ayling, 1993). Bu etki sırasında pozitif yüklü amonyum iyonları plazmalemmayı depolarize eder, bu da H<sup>+</sup>-ATP'az aktivitesini etkileyerek nitrat alınımını sınırlar (Pilbeam ve Jan, 1999).

Nitrat ve amonyum alınımı enerji gerektiren biyokimyasal süreçler olduğundan her iki mekanizmanın da karbonhidrat miktarına bağımlı olduğu açıktır. Birçok araştırmacı, nitrat alınım mekanizmasının yürütülmesi için, kökler tarafından sürekli bir enerjiye ihtiyaç duyulduğunu belirtmektedir (Jackson vd., 1973; Pearson ve Steer, 1977). Nitekim, gün ortasında maksimuma ulaşan günlük nitrat alınım modeli ve buna uyumlu olan fotosentez ürünlerinin yapraklardan taşınım modeli (Pearson ve Steer, 1977), fotosentetik ürünler ile nitrat alınımı arasındaki korelasyonu açıklamaktadır (Haynes, 1986).

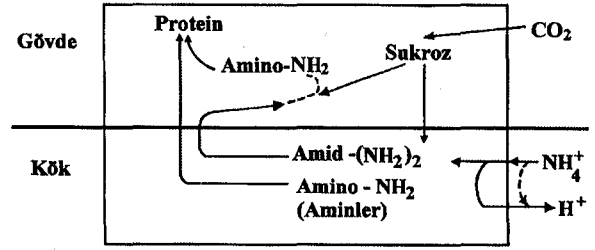
Nitrat alınımı katyon alınımını uyarırken, anyon alınımını engeller (Haynes, 1986). Nitrat alınımı oldukça spesifik bir işlev olarak görülmesine ve diğer anyonların (örn; Cl<sup>-</sup>, Br<sup>-</sup> ve SO<sub>4</sub><sup>-</sup>) varlığından çok etkilenmemesine karşın, dış ortamdan nitrat alınımı ile diğer anyonların alınımında bir azalma meydana gelmektedir (Rao ve Rains, 1976).

Nitrat alınımı etkileyen faktörlerden bir diğeri ise sıcaklık olup, düşük sıcaklıklarda nitrat alınımını amonyum alınımından daha çok etkilendiği ifade edilmektedir (Clarkson ve Warner, 1979; Haynes, 1986). Nitrat alınımı genellikle 23°C'de amonyum alınımından fazladır ve bu alınım 35°C'ye kadar artış göstermektedir (Lycklama, 1963; Haynes, 1986).

### 3.2. Amonyum ve Nitratın Asimilasyonu

Yüksek bitkilerce azotun asimilasyonunda temel olan molekül amonyaktır. Amonyak molekülü ise çeşitli kaynaklar tarafından sağlanır (Marschner, 1995);

1. Simbiyotik azot (N<sub>2</sub>) fiksasyonu,
2. Kökler tarafından topraktan alınan amonyum (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>),

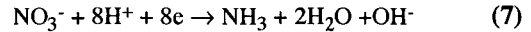


Şekil 3. Toprakтан Alınan Amonyumun Köklerde Asimilasyon Modeli (Marschner, 1995).

3. Kökler tarafından topraktan alınan ve indirgenen nitrat (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>),
4. Fotorespirasyon (ışıkta solunum) ile açığa çıkan amonyak (NH<sub>3</sub>)

Bitkilerin nitrattan sonra tercih ettikleri azot kaynağı olan ve kökler tarafından topraktan alınan amonyum iyonlarının asimilasyonundaki temel basamaklar; kök hücrelerine alınım, yük dengesini sağlamak için H<sup>+</sup> iyonlarının verilmesiyle amino asitlere ve amidlere katılımdır (Marschner, 1995) (Şekil 3).

Nitrat, bitki besini olarak organik yapılara girmek ve bitkideki temel fonksiyonlarını yerine getirmek için öncelikle amonyağa indirgenmek zorundadır. Bitki hayatı için nitratın amonyağa indirgenmesi ve özümlemesinin önemi, karbondioksitin indirgenmesi ve özümlemesine eşdeğerdedir. Nitrat indirgenmesi iki enzim tarafından katalizlenir (Beevers ve Hageman, 1983; Haynes, 1986; Solomonson ve Barber, 1990; Marschner, 1995; Pilbeam ve Jan, 1999). Bunlardan ilki Nitrat Redüktaz (NR) olup, nitratın nitrite indirgenmesini katalizler. Diğeri ise, Nitrit Redüktaz (NiR) olup, nitratın amonyağa indirgenmesinden sorumludur. Kabul edilen nitrat indirgenme yolu aşağıdaki şekildedir (Gebauer ve Schulze, 1997):



Nitrat indirgenmesinde iş gören anahtar enzim niteliğindeki NR molekülü flavin adenin dinükleotid (FAD), Sitokrom (Cyt.) ve molibden içeren prostetik gruplara sahiptir. Birkaç saatlik yarılanma süresine sahip olan enzim (Marschner, 1995; Gebauer ve Schulze, 1997), yüksek bitkilerin sitoplazmasında lokalize olmuştur ve elektron verici olarak ya nikotin adenin dinükleotid (NADH) veya nikotin adenin dinükleotid fosfat [NAD(P)H]'a ihtiyaç gösterir (Haynes, 1986; Solomonson ve Barber, 1990; Marschner, 1995; Campbell, 1999). Enzimin molekül ağırlığı, bulunduğu organizma grubuna göre değişmektedir (200 000-600 000) (Notton ve Hewit, 1979; Marschner, 1995).

Nitrat redüktaz, bitkinin fotosentetik dokularının temel enzimlerinden biri olarak kabul edilmektedir (Pilbeam ve Jan, 1999). Kökteki durumu çok açık olmakla beraber, bu organların, epidermal hücrelerinde



yer aldığı (Rufty vd., 1986) ve muhtemelen de apikal bölgede daha fazla bulunduğu bildirilmektedir (Wallace, 1973). Bununla beraber, kök sisteminin yaşlı kısımlarında ilk düşünülenden daha yüksek aktivite ile ilgili kanıtlar da elde edilmiştir (Oaks ve Long, 1992). Arpa kökleri üzerindeki deneylerde, enzimin kök hücrelerinin hem sitoplazma hem de membrana bağlı formunun olduğu (Ward vd., 1988) ve gövdedeki NR gibi nitrat tarafından uyarıldığı ifade edilmektedir (Oaks vd. 1972).

Yüksek bitkilerde nitrat redüktazın genel olarak substratı tarafından uyarılabilir bir enzim olduğu kabul edilmekte ve nitratın nitrat redüktaz sentezini uyardığı düşünülmektedir (Guerrero vd., 1981; Haynes 1986; Marschner, 1995). Ancak, nitrat yokluğunda önemli miktarda enzim gelişmiş bitkilerde de saptanmıştır (Haynes, 1986). Nitrat redüktaz, nitratı alamayan bitkilerde çok düşük düzeyde bulunmakta, fakat nitrat ilave edilmesi sonucunda birkaç saat içerisinde enzim uyarılabilir. Nitekim, Lohdi ve Ruess (1988), Freden vd. (1991) kök ve topraküstü organlarında NRA'nın bir çok geniş yapraklı ağaç türünde topraktaki nitrat ile uyarıldığını saptamışlardır. Ayrıca, Lee ve Stewart (1978) potansiyel nitrat redüktaz sentezinin nitrat kaynağı ile ilişkili olduğunu, farklı ekolojik ortamlara uyum sağlamış bitkilerdeki enzim aktivitesi ile göstermiştir.

Nitrat redüktazı uyarıcı bir faktör ise ışıktır (Marschner, 1995). Işık, nitrat redüktazın aktivitesi için gerekli indirgeyiciyi [NAD(P)H] fotosentez yoluyla sağlayarak nitrat redüktazı uyarabilir. Guerrero ve ark. (1981)'a göre fotosentetik dokularda ATP sentezinin artışı genel protein sentezini ve dolayısıyla da nitrat redüktaz sentezini artırır. Aynı zamanda ışık, yaprak sitoplazmasındaki nitrat düzeylerini arttırarak uyarılmayı da etkileyebilir. Bu etki ise ya nitratın yapraklara hareketinin artmasıyla ya da depo ortamı olan vakuolden metabolik ortam olan sitoplazmaya nitratın hareketi ile gerçekleşir (Haynes, 1986).

Bazı bitkilerde amonyum veya belirli amonyum metabolizması ürünleri, aktif nitrat redüktaz sentezinin düzenlenmesinde çok önemli bir role sahiptir (Guerrero vd., 1981) ve nitrat tarafından uyarılan nitrat redüktaz aktivitesini önler (Oaks vd., 1977).

Artan sıcaklıklar (20°C'tan 40°C'ye) nitrat redüktaz aktivitesini arttırabilir. Buna karşın optimum sıcaklığın üzerindeki sıcaklıklar, türe bağlı olarak nitrat redüktazı inaktive eder (Haynes, 1986).

Su stresi de nitrat redüktazın aktivitesini azaltan faktörlerden birisidir. Bu etki ya yaprak dokusuna nitrat akışının azalmasıyla ya da protein sentezinin engellenmesiyle meydana gelir (Haynes, 1986).

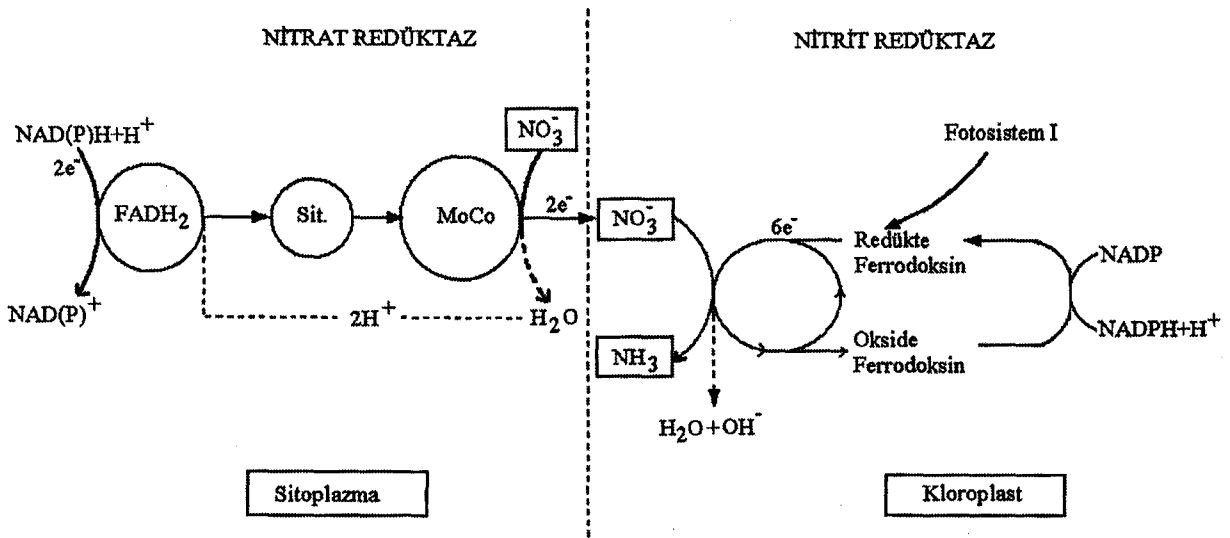
Nitrat redüktazın aktivitesini belirleyen temel etmenlerden en önemlisi ise topraktaki besin elementleri-

dir. Bu elementlerden molibden ve kükürt nitrat redüktazın yapısında yer aldığı için aktif nitrat redüktaz sentezi için elzem elementlerdir (Haynes, 1986; Marschner, 1995; Gebauer ve Schulze, 1997).

Nitrat indirgenmesinde iş gören enzimlerden diğeri Nitrit Redüktaz (NiR) olup, fotosentetik dokuların temel enzimlerinden biri olduğu (Pilbeam ve Jan, 1999), fakat kök eksenine boyunca da eşit dağılım gösterdiği saptanmıştır (Polisetty ve Hageman, 1983). Kök hücreleri içerisindeki dağılımı plastidlerle sınırlıdır (Dalling vd., 1972). Bu enzim serbest ara ürünler oluşturmadan nitriti amonyağa dönüştürmektedir. Düşük molekül ağırlığına sahip olan enzim, yapraklarda kloroplastlarla köklerde ise proplastidlerle ilişkilidir (Beevers ve Hageman, 1983). Yeşil yapraklarda elektron verici olarak indirgenmiş ferrodoksin kullanılır. İndirgenmiş ferrodoksin ışıpta fotofosforilasyonun Fotosistem I devrinden, karanlıkta ise solunum reaksiyonlarıyla oluşturulur (Marschner, 1995). Emes ve Fowler (1983)'e göre köklerde nitrit redüktazın aktivitesi oksidatif pentoz fosfat yolunun aktivitesi ile ilişkilidir. Enerji ferrodoksin benzeri bir madde veya piridin nükleotidi yoluyla enzime aktarılmasına rağmen, köklerde nitrit redüktazın aktivitesinin indirgeyici olarak NADH veya NAD(P)H'a bağlı olduğu kabul edilmektedir (Redinbaugh ve Campbell, 1981; Suzuki vd., 1985).

Nitratın organik yapılara dahil edilmeden önce amonyağa indirgenmesi iki indirgenme olayından ibarettir ve ilk indirgenme aşamasında elektronlar NAD(P)H'tan alınarak FAD, Sitokrom ve molibden üzerinden oksijene verilerek oksijen uyarılır. Bu devre H<sub>2</sub>O ve NO<sub>2</sub><sup>-</sup> oluşumu ile son bulur. İkinci aşamada ise oluşan nitrite indirgenmiş ferrodoksinde aktarılan elektronlarla amonyak oluşur (Marschner, 1995) (Şekil 4).

Yapraklarda ışığa bağlı olarak gün içinde enzimin etkinliğinde ve dolayısıyla nitratın indirgenmesinde günlük değişim görülür (Gebauer vd., 1984). Köklerde ise belirgin bir model yoktur. Ancak son yapılan bir araştırmada, Jiang ve Hull (2000) *Poa pratensis* L. türünün köklerinde nitrat redüktaz aktivitesinin gün içinde değişim gösterdiğini, fakat yapraklarda bu değişimin anlamlı olmadığını saptamışlardır. Gövdede nitrat indirgenmesi ışık şiddetinin yüksek olduğu saatlerde hızlanır, ışık şiddetinin düşük olduğu saatlerde ise azalır. Düşük ışık şiddeti altında gelişmiş bitkilerin nitrat redüktaz aktivitesi düşüktür, aktivite bitkiler yüksek ışık şiddeti koşullarına getirildiği zaman artar. Bitkiler düşük ışık altında geliştikleri zaman nitrat redüktazın düşük aktivite göstermesine bağlı olarak yüksek nitrat konsantrasyonları içerirler. Marschner (1995)'e göre, bitkilerde nitrat indirgenmesinde görülen bu günlük model bazı sebze türlerinin hasat zamanını tayin etmek için kullanılabilir. Yetiştiriciliği yapılan bazı *Chenopodiace-*



Şekil 4. Yaprak Hücrelerinde Nitrat Asimilasyon Reaksiyonları Dizisi (Beevers ve Hageman, 1983; Marschner, 1995).

*ae* familyası üyelerinde, örneğin, ispanakta hasat zamanı bu modele göre ayarlanarak bitkideki nitrat konsantrasyonu düşük tutulabilir ve besin yoluyla insan vücuduna alınacak olan nitrat miktarı azaltılarak nitrat zehirlenmesi riski ortadan kaldırılabılır.

Stewart vd. (1987)'a göre kök sisteminde meydana gelen serbest azot ( $N_2$ ) ve amonyum asimilasyonunun aksine nitrat indirgenmesi hem kök hem de gövde de oluşur. Bununla beraber, kökler ve gövdede indirgenen nitrat miktarı açısından bitki türleri arasında farklılıklar bulunmaktadır. Ullrich (1987)'e göre nitratın bitki organlarındaki indirgenme durumu çok açık olmamakla beraber, köklerdeki nitrat indirgenmesinin bitkide gerçekleştirilen tüm nitrat indirgenmesine katkısına göre 3 grup altında toplamak mümkündür. Birinci grubu, temel olarak nitratı köklerde indirgeyen ve tipik olarak odunsu bitkilerin yer aldığı bitkiler oluşturur (Bollard, 1956; 1960; Pate, 1980; Martin vd., 1981). İkinci gruptakiler ise hem kök hem de gövdelerinde nitrat indirgeyebilen türlerdir. Birçok tek yıllık ve çok yıllık otsular bu grupta yer alır (Deane-Drummond vd., 1979; Crafts-Brandner ve Harper, 1982; Andrews vd., 1984). Üçüncü grupta temel nitrat indirgenme bölgesi olarak gövdenin yer aldığı, köklerde nitrat indirgenmesinin oluşmadığı veya çok az olduğu türler yer alır. Hızlı gelişen birçok türde gövde nitrat indirgeyen bölgedir (Stewart vd., 1987). Stadler ve Gebaure (1992)'e göre birçok araştırmacı (Pate, 1980; Runge, 1983; Mengel, 1984; Andrews, 1986) odunsu bitkilerin nitratı tercihen köklerinde indirgediğini kabul etmektedir. Fakat Smirnoff vd. (1984) ve Al Gharbi ve Hipkin (1984) ise bu durumun her zaman geçerli olmadığını gösteren ilk araştırmacılarıdır. Nitekim bu araştırmacılar, farklı habitatlarda yetişen önemli sayıda ağaç türünün yapraklarında nitrat redüktaz aktivitesi olduğunu göstermişlerdir. Stadler ve Gebauer

(1992)'ın element içeriği yönünden zengin bir alanda yetişen *Fraxinus excelsior*'da nitratın tercihen yapraklarda indirgenmediği ve nitrat indirgenmesinin ancak %10'unun köklerde gerçekleştiği ile ilgili sonuçları bunu desteklemektedir. Güleriyüz ve Arslan (1999) ülkemizde *Verbascum* türleri ile yaptıkları çalışmada, incelenen türlerde tüm bitki kısımlarında nitrate redüktaz eaktivitesinin olduğunu ancak en yüksek aktivitenin yapraklarda meydana geldiğini saptamışlardır.

Yaprakta gerçekleşen nitrat indirgenmesinin kökte gerçekleşen nitrat indirgenmesine nazaran daha düşük bir enerji ihtiyacı gösterdiği ifade edilmektedir (Sprent, 1980; Schrader ve Thomas, 1981; Raven, 1985). Bu görüşe göre, nitrat asimilasyonu için fotosentez tarafından oluşturulan ATP ve indirgeyicilerin fazlası kullanılır. Stewart vd. (1987)'e göre, ışık şiddeti optimum fotosentetik etkenlik için yeteri kadar yüksek olmadığı durumda nitrat ve karbondioksit indirgeyici ve ATP için rekabete girer ve enerji avantajı sağlanamaz. Araştırmacılar, fotosentezin ışıkla doyurulduğu koşullarda yapraktaki nitrat asimilasyonunun, köklerdeki asimilasyona nazaran önemli bir avantaja sahip olacağını bildirmişlerdir.

Azot asimileyiçi reaksiyonların olduğu bölgeler hem topraktaki azot tipine ( $NO_3^-$  ve  $NH_4^+$ ) hem de ilgili bitki türüne göre değişir. Tek azot kaynağı  $NH_4^+$  olduğunda, asimilasyonun hemen hemen tamamı köklerde meydana gelir (Findenegg vd., 1989). Amonyum verilen bitkilerin köklerinde, nitrat verilen bitkilerin köklerinden daha yüksek PEP-karboksilaz aktivitesi olduğu (Schweizer ve Erismann, 1985), bunun amonyumlu ortamda gelişen bitkilerin köklerindeki aminoasit sentezi için organik asit ihtiyacından olduğuna dair deneysel kanıtlar bulunmaktadır (Pilbeam ve Jan, 1999).

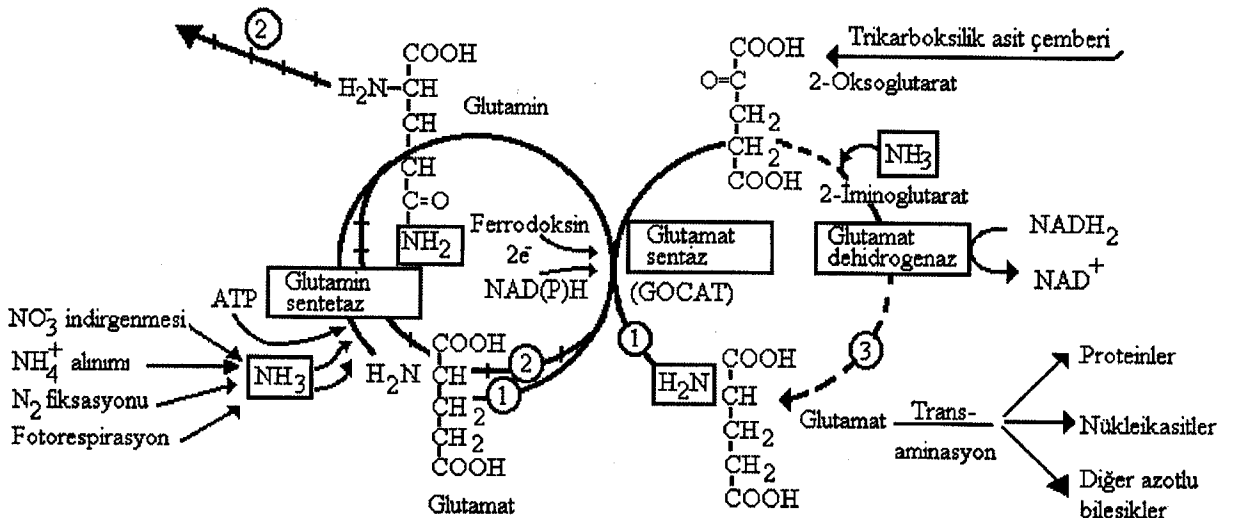
Pate (1973)'e göre nitrat azotu verilen bitkiler için temel asimilasyon bölgesi yapraklardır, buna karşın farklı türler arasında kökler ve gövde de oluşan toplam asimilasyonun kesin oranlarında önemli bir değişim vardır. Ancak, bu oranlar bitki yaşıyla değişebilmektedir, ve örneğin buğday ve fasulyede köklerde indirgenme oranınının yaşlanma ile azaldığı görülmüştür (Ashley vd., 1975; Breteler ve Hanicshten Cate, 1980; Talouizte vd., 1984).

Farklı bitki organlarındaki asimileme edilen nitrattın oranı bitkiye verilen nitrat oranı ile de değişir. Morgan ve ark.(1985),  $0.5 \text{ mol m}^{-3}$  nitrattan  $20 \text{ mol m}^{-3}$  nitrate transfer ettiği mısır fidelerinde köklerdeki nitrat indirgenme miktarının sabit kaldığını, buna karşın gövdeye taşınan miktarın arttığını belirlemiştir. Sutherland vd. (1985) ise farklı nitrat konsantrasyonlarında gelişen *Vicia* bitkilerinde ksilemdaki nitrattın toplam azota oranının ortamdaki en yüksek nitrat konsantrasyonunda en yüksek olduğunu saptamışlardır. Bu, Pilbeam ve Jan (1999)'a göre gelişme ortamındaki yüksek nitrat konsantrasyonunun köklerdeki nitrat redüktaz aktivitesini arttırdığına, fakat dış ortamdaki konsantrasyonun belirli bir sınırın üzerinde olduğu zaman ise daha fazla nitrattın gövdeye taşındığına bir kanıt oluşturmaktadır.

Yüksek bitkilerde, kökler tarafından amonyumun alınması, nitrattın alınması ve indirgenmesi ile oluşan amonyak, bitki dokusu için zehirli olması nedeniyle hemen organik yapılara girmek zorundadır. Amonyakın organik yapılara girişi "Glutamin sentetaz-Glutamat sentaz" yolu adı verilen mekanizma ile gerçekleşir (Haynes, 1986; Marschner, 1995; Pilbeam ve Jan, 1999) (Şekil 5).

Bu yolda glutamat amonyak akseptörü olarak görev yapar ve glutamin sentetazın etkisiyle glutamin olu-

şur. Bu enzimin köklerde, hem sitoplazma hem de plastidlerde bulunan formu bulunmaktadır, buna karşın yapraklarda sitoplazma ve plastidlerde farklı izozimleri vardır (Mann vd., 1979; Mc Nally vd., 1983). Amonyak asimilasyonunda görev yapan diğer enzim glutamat sentaz, amin grubunun glutaminden 2-ketoglutarik asite taşınmasını katalize eder. Bu gerçekte iki formdadır; bunlardan birisi elektron verici olarak NADH, diğeri NAD(P)H kullanır. NADH formu bitkilerde özellikle kök nodüllerinde daha yaygındır (Lea vd., 1992). Glutamat sentazın yapraklarda bulunan üçüncü formu ferrodoksin bağımlıdır (Botella vd., 1988). Amin grubunun transferinde iş gören 2-ketoglutarik asit ise trikarboksilik asit çemberinden sağlanır. Bu tepkime için ya indirgenmiş ferrodoksin, ya da NAD(P)H gereklidir. İndirgenmiş ferrodoksin fotosentezin ışık kademesini kapsayan fotofosforilasyonun Fotosistem I devrinden, NAD(P)H ise solunum reaksiyonlarından sağlanır. Bu reaksiyonda, biri amonyak asimilasyon devrini sürdürmek için gerekli olan, diğeri ise proteinlerin sentezinde kullanılan iki glutamat molekülü oluşur. Nitrat indirgenmesi ve amonyak asimilasyonu dengeli bir şekilde yürütülmek zorundadır. Eğer dokuda amonyak konsantrasyonu yüksek ise bunun zehirli etkisini azaltmak için asimilasyon devresinde oluşan glutamin molekülleri yakalanabilir. Amonyak asimilasyonunda ilk yol olarak kabul edilen yol ise glutamat dehidrogenaz enziminin rol aldığı yoldur. Bu yolda trikarboksilik asit çemberinden sağlanan glutarik asit bu enzimin katalizörlüğünde glutamik asiti verir. Bu enzim kök mitokondrieleri ve yaprak hücrelerinde lokalizedir ve amonyak için eğilimi fazla değildir. Hücre içi amonyak konsantrasyonunun çok düşük tutulması için gerekli olan aktiviteyi gösteremediğinden amonyak asimilasyonunun esas yolu olan "glutamin sentetaz-glutamat sentaz" yolu ATP



Şekil 5. Amonyak Assimilasyon Yolları [Düşük amonyak konsantrasyonunda (1) ve yüksek amonyak konsantrasyonunda (2) Glutamin sentetaz-Glutamat sentaz yolu, Glutamat dehidrogenaz yolu (3). GOGAT: Glutamin-oksoglutarat aminotransferaz] (Marschner, 1995).

formunda bir enerjiye ihtiyaç gösterir (Marschner, 1995).

Amino grubu halindeki azot sonradan diğer transaminasyon reaksiyonlarıyla çeşitli aminoasitlere transfer edilir ve aminoasitler proteinlere katılır. Köklerdeki amonyum ve nitratın asimilasyonunun amino asit ürünleri ya köklerdeki proteinlerde toplanır veya ksilem içinde gövdeye taşınırlar. Birçok bitkide köklerden diğer organlara taşınan temel amino asit glutamin (Pilbeam ve Kirkby, 1992), bazı türlerde ise asparagindir (McClure ve Israel, 1979). Bu nedenle glutamin ve asparagin habercileri olan oksoglutarik asit ve okzalo asetik asit sentezi bitkilerin azot asimilasyonunda gerekli olan amino asitlerdir. Bunun genellikle trikarboksilik asit çemberinden ve PEP karboksilaz etkenliği ile oluştuğu düşünülmektedir (Pilbeam ve Jan, 1999).

Fotorespirasyon ile oluşan amonyak diğer yollarla elde edilen amonyak kadar olmasa da C<sub>3</sub> bitkilerinde amonyak asimilasyon devrine önemli ölçüde girer. Bu bitkilerde fotosentezde CO<sub>2</sub> akseptörü olarak iş gören ribulozdifosfat (RuDP), aynı zamanda oksijen molekülünü de indirgeyebilme yeteneğindedir. Ribulozdifosfat, oksijen molekülünü indirgediği durumda glikolat oluşur. Glikolat burada amonyak akseptörü olarak kullanılır ve glisin meydana gelir. Glisin daha sonra mitokondrilere giderek serin molekülünü oluşturur. Bu sırada CO<sub>2</sub> ve NH<sub>3</sub> açığa çıkar (Hess, 1981; Taiz ve Zieger, 1991). Oluşan amonyak "glutamin sentetaz-glutamin sentaz" yoluyla organik yapılara katılır.

Bu yola katılan amonyanın diğer kaynağı ise serbest azotun fiksasyonudur. Fiksasyonla serbest azot, iki atomuna ayrılmakta, azot atomları hidrojen ile birleştikten sonra iki molekül amonyak oluşturur. Bu amonyak yine "glutamin sentetaz-glutamin sentaz" yoluyla organik yapılara katılır (Marschner, 1995; Pilbeam ve Jan, 1999).

#### 4. SONUÇ

Bitkilerin canlılığının ve metabolik faaliyetlerinin devamı için elzem olan azot, doğada bir döngü halindedir. Atmosferdeki serbest azot (N<sub>2</sub>), azot döngüsünün önemli bir kaynağını oluşturur. Fakat bu azotun yüksek bitkilerce özümlelenmesi için fikse edilip amonyak kadar indirgenmesi gerekir (Marschner, 1995). Bu fiksasyon ise atmosferik, simbiyotik ve simbiyotik olmayan süreçlerle gerçekleşir (Smith, 1992). Yüksek bitkiler topraktan azotu inorganik formda (NO<sub>3</sub><sup>-</sup> ve NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) alabilirler. İnorganik azotun kaynağı mineralizasyondur. Mineralizasyonda organik bağlı azot, amonyak ve nitrit üzerinden amonyum ve nitrate dönüşerek yüksek bitkiler için azot kaynaklarını oluşturur.

Bitkiler tarafından alınan nitratın organik yapılara girmeden önce uğradığı biyokimyasal süreçlerin, mineralizasyon sırasındaki süreçlerin tam tersi olduğu düşünülebilir. Toprakta organik bağlı azot, amonyak ve nitrit üzerinden nitrate dönüşürken, bu olay bitki bünyesinde nitratın nitrit üzerinden amonyak dönüşmesi ve organik yapılara katılması ile son bulur. Yüksek bitkiler tarafından alınan amonyum ise direk olarak amonyak üzerinden organik yapılara katılır.

Sonuç olarak, havanın serbest azotunun fiksasyonu ile asimileme sürecinin dışında yüksek bitkiler azot beslenmesi için topraktaki nitrat ve amonyumdan yararlanır. Dolayısıyla bitkilerin azot beslenmesi, topraktaki mineralleşme oranı, bitki türlerinin topraktaki nitratı ve amonyumu indirgeme kapasitesi ile ilişkilidir.

#### KAYNAKÇA

- Agarwall, S.S., Singh, B.R. ve Kanehiro, Y. (1971). Soil nitrogen and carbon mineralization as affected by drying-rewetting cycles. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 35, 96-100.
- Akman, Y. (1993). *Bitki Biyolojisine Giriş*. Botanik. Palme Yayınları, Ankara.
- Al Gharbi, A. ve Hipkin, C.R. (1984). Studies on nitrate reductase in British angiosperms. I. Comparison of nitrate reductase activity in ruderal, woodlandedge and woody species. *New Phytol.* 7, 629-639.
- Anderson, J.M. (1973). The breakdown and decomposition of sweet chesnut (*Castanea sativa* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf litter and two deciduous woodland soils. *Oecologia* 12, 275-288.
- Andrews, M., Sutherland, J.M., Thomas, R.J. ve Sprent, J.I. (1984). Distribution of nitrate reductase activity in six legumes: the importance of the stem. *The New Phytologist* 98, 301-310.
- Andrews, M. (1986). The partitioning of nitrate assimilation between root and shoot of higher plants. *Plant, Cell and Environment* 9, 511-519.
- Antonopoulos, V.Z. (1999). Comparison of different models to simulate soil temperature and moisture effects on nitrogen mineralization in the soil. *J. of Plant Nutr. and Soil Sci.* 162(6), 667-675.
- Ashley, D.A., Jackson, W.A. ve Volk, R.J. (1975). Nitrate uptake and assimilation by wheat seedlings during initial exposure to nitrate. *Plant Physiol.* 55, 1102-1106.

- Atlas, R.M. ve Bartha, R. (1987). *Microbial Ecology* 2<sup>nd</sup> Edition, Benjamin/Cummings Publ. California, ss.333-342.
- Ayling, S.M. (1993). The effect of ammonium ions on membrane potential and anion flux in roots of barley and tomato. *Plant, Cell Environ.* 16, 297-303.
- Baytop, T. (1999). *Türkiye'de Bitkiler ile Tedavi*. (Geçmişte ve Bugün). 2. Baskı. Nobel Tıp Kitabevleri.
- Beevers, L. ve Hageman, R.H. (1983). Uptake and reduction of nitrate: Bacteria and Higher Plants. *Encyclopedia of Plant Physiology*. Eds.: A. Lauchli, R.L. Bielecki, 15a, 351-375, New Series.
- Billes, G., Losaint, P. ve Cortez, J. (1971). L'active biologique des sols dans les ecosystemes mediterraneens II. Mineralisation de l'azote. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 8, 533-552.
- Billings, W.D., Golley, F., Lange, O.L. ve Olson, J.S. (1951). Grassland simulation model. *Ecological Studies*. 26, 186-203, Springer Verlag, New York.
- Bollard, E.N. (1956). Nitrogenous compounds in plant xylem sap. *Nature* 178, 1189-1190.
- Bollard, E.N. (1960). Transport in the xylem. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 11, 141-166.
- Botella, J.R., Verbelen, J.P. ve Valpuesta, V. (1988). Immunological localization of glutamine synthetase in green leaves and cotyledons of *Lycopersicon esculentum*. *Plant Physiol.* 87, 255-257.
- Breteler, H. ve Hanischten Cate, C.H. (1980). Fate of nitrate during initial nitrate utilization by roots of dwarf bean. *Plant Physiol.* 24, 1099-1103.
- Brill, W. (1981). Biological nitrogen fixation. *Scientific American*. 245(3), 68-81.
- Brussaard, L., Noordhuis, R., Geurs, M. ve Bouwman, L.A. (1995). Nitrogen mineralization in soil in microcosms with or without bacterivorous nematodes and nematophagous mites. *Acta Zool. Fennica* 196, 15-21.
- Bryan, J.A., Berlyn, G.P. ve Gordon, J.C. (1996). Toward a new concept of the evolution of symbiotic nitrogen fixation in the Leguminosae. *Plant and Soil* 186(1), 151-159.
- Campbell, C.A., Biederbeck, V.O. ve Warder, F.G. (1971). Influence of simulated fall and spring conditions on the soil system: Effect on soil nitrogen. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 35, 480-483.
- Campbell, R. (1977). *Microbial Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- Campbell, W.H. (1999). Nitrate reductase structure, function and regulation: Bridging the Gap between Biochemistry and Physiology. *Annu. Rev. Plant Mol. Biol.* 50, 277-303.
- Cassman, K.G. ve Munns, D.N. (1980). Nitrogen mineralization as affected by soil moisture, temperature, and depth. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44, 1233-1237.
- Clarholm, M. (1981). Protozoan grazing of bacteria in soil-impact and importance. *Microb. Ecol.* 7, 343-350.
- Clarholm, M. (1984). Heterotrophic, free-living Protozoa: neglected microorganisms with an important task in regulating bacterial populations. *Current Perspectives in Microbial Ecology*. Eds.: M.L. Klug, C.A. Reddy, ss.321-326, Am. Soc. Microbiol. Washington, DC.
- Clarholm, M. (1985). Possible roles of roots, Bacteria, Protozoa and Fungi in supplying nitrogen to plants. *Ecological Interactions in Soil*. Eds.: A.H. Fitter, D. Atkinson, D.J. Read, M.B. Usher, Special Publication Number 4 of The British Ecological Society. ss.355-365, Blackwell Scientific Publications
- Clarkson, D.T. ve Warner, A.J. (1979). Relationships between root temperature and the transport of ammonium and nitrate ions by Italian and perennial ryegrass (*Lolium multiflorum* and *Lolium perenne*). *Plant Physiol.* 64, 557-561.
- Clarkson, D.T. ve Hanson, J.B. (1980). The mineral nutrition of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31, 239-298.
- Coleman, D.C. (1986). The role of microfloral and faunal interactions in affecting soil processes. *Microfloral and faunal Interactions in Natural and Agro-ecosystems*. Eds.: M.J. Mitchell, J.P. Nakas, ss.317-348, Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers Dordrecht.
- Crafts-Brandner, S.J. ve Harper, J.E. (1982) Nitrate reduction by roots of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) seedlings. *Plant Physiol.* 69, 1298-1303.
- Dalling, M.J., Tolbert, N.E. ve Hageman, R.H. (1972). Intracellular location of nitrate reductase. II. Wheat roots. *Biochim. Biophys. Acta.* 283, 513-519.
- Deane-Drummond, C.E., Clarkson, D.T. ve Johnson, C.B. (1979). The effect of shoot removal and mallet on the activity of nitrate reductase assayed in vivo in barley roots (*Hordeum vulgare* cv. Midas). *Plant Physiol.* 64, 660-662.

- Ehrhardt, F. (1961). Untersuchungen über den Einfluss des Klimas auf die Stickstoffnachlieferung von Waldhumus in verschiedenen Höhenlagen der Tiroler Alpen. *Forstwiss Centralbl*, 80, 193-215.
- Ellenberg, H. (1964). Stickstoff und Wasserversorgung. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 77, 82-92.
- Ellenberg, H. (1977). Stickstoff als Standortfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. *Oecol. Plant.* 12, 1-22.
- Emes, M.J. ve Fowler, M.W. (1983). The supply of reducing power for nitrite reduction in plastids of seedling pea roots (*Pisum sativum* L.). *Planta*. 158, 97-102.
- Evans, H.J. ve Barber, L.E. (1977). Biological nitrogen fixation for food and fiber production. *Science*, 197, 332-339.
- Fellenberg, G. (1978). Entwicklungsphysiologie der Pflanzen. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Findenegg, G.R., Nelemans, J.A. ve Arnozis, P.A. (1989). Effect of external pH and Cl on the accumulation of ammonium ions in the leaves of sugar beet. *J. Plant Nutr.* 12, 593-602.
- Focht, D. D. ve Verstraete, W. (1977). Biochemical ecology of nitrification and denitrification. *Adv. Microb. Ecol.* 1, 135-214.
- Freckman, D. W. (1988). Bacterivorous nematodes and organic-matter decomposition. *Agric. Ecosys. and Environ.* 24, 195-217.
- Fredeen, A.L., Griffin, K. ve Field, C.B. (1991). Effects of light quantity and quality and soil nitrogen status on nitrate reductase activity in rainforest species of genus *Piper*. *Oecologia* ss.441-446.
- Gebauer, G., Melzer, A. ve Rehder, H. (1984). Nitrate content and nitrate reductase activity in *Rumex obtusifolius* L. I. Differences in organs and diurnal changes, *Oecologia* 63, 136-142.
- Gebauer, G., Rehder, H. ve Wollenweber, B. (1988). Nitrate, nitrate reduction and organic nitrogen in plants from different ecological and taxonomic groups of Central Europea. *Oecologia* 75, 371-385.
- Gebauer, G. ve Schulze, E.-D. (1997). Nitrate nutrition of Central European forest trees. *Trees-Contributions to Modern Tree Physiology*. Eds.: H. Rennenberg, W. Eschrich, H. Ziegler, ss.273-291.
- Gerlach, A (1973). Methodische Untersuchungen zur Bestimmung der Stickstoffnetto-mineralisation. *Scr. Geobot* (Göttingen) s.5.
- Gökçeoğlu, M. ve Rehder, H. (1977). Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. III. Communities of lower altitudes dominated by *Carex sempervirens* Vill. and *Carex ferroginea* Scop. *Oecologia* 28, 317-331.
- Gökçeoğlu, M. (1988). Nitrogen mineralization in volcanic soil under grassland, scrub and forest vegetation in Aegeon region of Turkey. *Oecologia* 77, 242-249.
- Guerrero, M.G., Vega, J.M. ve Losada, M. (1981) The assimilatory nitrate reducing system and its regulation. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 32, 169-204.
- Güleryüz, G. ve Gökçeoğlu, M. (1994). Uludağ (Bursa) alpin bölgesi bazı bitki topluluklarında mineral azot oluşumu ve yıllık verimlilik. *Tr. J. of Botany* 18, 65-72.
- Güleryüz, G. (1998). Nitrogen mineralization in the soils of some grassland communities in the alpine region of Uludağ in Bursa-Turkey. *Tr. J. of Botany* 22, 59-63.
- Güleryüz, G. ve Arslan, H. (1999). Nitrate reductase activity in *Verbascum* L. (*Scrophulariaceae*) species from the Eastern Mediterranean in dependence on altitude. *Tr. J. of Botany* 23, 89-96.
- Harmsen, G.W. ve Schreven van D.A. (1955). Mineralization of organic nitrogen in soil. *Adv. Agron.* 7, 299-398.
- Hasman, M. (1972). *Bitkilerin Metabolizma Fiziyojisi*. İstanbul Üniversitesi Yayınları, No: 112, Sayı 1743, İstanbul.
- Haynes, R.J. (1986). Uptake and assimilation of mineral nitrogen by plants. *Physiological Ecology. A series of Monographs, Texts and Treatises. Mineral Nitrogen in the plant-soil system*. Ed.: R.J. Haynes, ss.303-362, Academic Press. London and Orlando.
- Hess, D. (1981). Pflanzenphysiologie. Molekulare und biochemisch-physiologische Grundlagen von Stoffwechsel und Entwicklung. ss.114-118, Verlag Eugen Ulmer Stuttgart.
- Hewitt, E.J. (1975). Assimilatory nitrate-nitrite reduction. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 26, 73-100.
- Ingham, R.E., Trofymow, J.A., Ingman, E.R. ve Coleman, D.C. (1985). Interactions of Bacteria, Fungi, and their Nematode grazers: Effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecol Monographs*. 55(1), 119-140.
- Ishaque, M. ve Cornfield, A.H. (1974). Nitrogen mineralization and nitrification in relation to incubation temperature in an acidic Bangladesh soil lac-

- king autotrophic nitrifying organisms. *Trop Agric.* 51, 37-41.
- Jackson, W.A., Flesher, D. ve Hageman, R.H. (1973). Nitrate uptake by darkgrown corn seedlings: Some characteristics of apparent induction. *Plant Physiol.* 51, 120-127.
- Jiang, Z.C. ve Hull, R.J. (2000). Diurnal patterns of nitrate assimilation in Kentucky bluegrass. *J. Plant Nutr.* 23(4), 443-456.
- Kajak, A. (1995). The role of soil predators in decomposition processes. *Eur. J. Entomol.* 92, 573-580.
- Köhler, H-R., Wein, C., Reiss, S., Storch, V. ve Alberti, G. (1995). Impact of heavy metals on mass and energy flux within the decomposition process in deciduous forests. *Ecotoxicol.* 4, 114-137.
- Kuikman, P.J. ve Van Veen, J.A. (1989) The impact of protozoa on availability of bacterial nitrogen to plants. *Biol. Fertil Soils.* 8, 13-18.
- Lavelle, P., Dangerfield, M., Fragosa, C., Eschenbrenner, V., Lopez-Hernandez, D., Pashanası, B. ve Brussaard, L. (1994). The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. In: *The Biological Management of Tropical Soil Fertility* (Eds.: P.L. Woormer, M.J. Swift), ss.137-169, A Wiley-Sayce Publication.
- Lea, P.J., Blackwell, R.D. ve Joy, K.W. (1992). Ammonia assimilation in higher plants. *Nitrogen Metabolism of Plants*. Eds.: K. Mengel, D.J. Pilbeam, ss.153-186, Oxford Univ. Press Oxford.
- Lee, J. A. ve Stewart, G. R. (1978). Ecological aspects of nitrogen assimilation. *Av. Bot. Res.* 6, 1-43.
- Lee, J.A., Woodin, S.J. ve Press, M.C. (1986). Nitrogen assimilation in an ecological concept. *Fundamental Ecological and Agricultural Aspects of Nitrogen Metabolism in Higher Plants*. Eds.: H. Lambers, J.J. Neetson, I. Stulen, ss.331-346, Nijhoff Publ. Dordrecht Boston Lancaster.
- Lohdi, M.A.K. ve Rues, R.W. (1988). Variation in soil nitrifiers and leaf nitrate reductase activity of selected tree species in a forest community. *Soil. Biol. Biochem.* 20, 939-943.
- Lycklama, J. (1963). The absorption of ammonium and nitrate by perennial ryegrass. *Acta. Bot. Neer.* 2, 361-423.
- Mack, G. ve Tischner, R. (1994). Constitutive and inducible net  $\text{NH}_4^+$  uptake of barley (*Hordeum vulgare* L.) seedlings. *J. Plant Physiol.* 144, 351-357.
- Magill, A.H. ve Aber, J.D. (2000). Dissolved organic carbon and nitrogen relationships in forest litter as affected by nitrogen deposition. *Soil Biol. & Biochem.* 32(5), 603-613.
- Mann, A.F., Fenten, P.A. ve Stewart, G.R. (1979). Identification of two forms of glutamine synthetase in barley. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 85, 515-521.
- Marschner, H. (1995). *Mineral nutrition of higher plants*. 2<sup>nd</sup> Print. Academic Press. London.
- Martin, F., Chemardin, M. ve Gadai, P. (1981). Nitrate assimilation and nitrate circulation in Australian pine. *Physiol. Plant.* 53, 105-110.
- McClure, P.R. ve Israel, D.W. (1979). Transport of nitrogen in the xylem of soybean plants. *Plant Physiol.* 64, 411-416.
- McNally, S.F., Hirel, B., Gadai, P., Mann, A.F. ve Stewart, G.R. (1983). Glutamine synthetase of higher plants. Evidence for a specific isoform content related to their possible physiological role and their compartmentation within the leaf. *Plant Physiol.* 72, 22-25.
- Mengel, K. (1984). Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Moore, J.C., Walter, D.E. ve Hunt, H.W. (1988). Arthropod regulating of micro-and mesobiota in belowground detrital food webs. *Ann. Rev. Entomol.* 33, 419-439.
- Morgan, M.M., Jackson, W.A. ve Volk, R.J. (1985). Concentration-dependence of the nitrate assimilation pathway in maize roots. *Plant Sci.* 38, 185-191.
- Myers, R.K.J. (1975). Temperature effects on ammonification and nitrification in a tropical soil. *Soil Biochem.* 7, 83-86.
- Myrold, D.D. (1987). Relationship between microbial biomass nitrogen and a nitrogen availability index. *Soil. Sci. Soc. Am. J.* 51, 1047-1049.
- Notton, B.A. ve Hewitt, E.J. (1979). Structure and properties of higher plant nitrate reductase especially *Spinacia oleracea*. *Nitrogen Assimilation of Plants*. Eds. E.J. Hewitt, C.V. Cutting, ss.227-244, Academic Press, London and Orlando.
- Oaks, A., Aslam, M. ve Boesel, I. (1977). Ammonium and amino acids as regulators of nitrate reductase in corn roots. *Plant Physiol.* 59, 391-394.
- Oaks, A. ve Long, D. (1992).  $\text{NO}_3^-$  assimilation in root systems: with special reference to *Zea mays* (cv. W64A X W182E). *Nitrogen Metabolism of Plants*. Eds.: K. Mengel, D.J. Pilbeam, ss.91-102, Oxford Univ. Press Oxford.

- Oaks, A., Wallace, W. ve Stevens, D. (1972). Synthesis and turnover of nitrate reductase in corn roots. *Plant Physiol.* 50, 649-654.
- Pate, J.S. (1973). Uptake, assimilation and transport of nitrogen compounds by plants. *Soil Biol. and Biochem.* 5, 109-119.
- Pate, J.S. (1980). Transport and partitioning of nitrogenous solutes. *Annu. Rev. Plants Physiol.* 31, 313-340.
- Pearson, C.J. ve Steer, B.T. (1977). Daily changes in nitrate uptake and metabolism in *Capsicum annum*. *Planta* 137, 107-112.
- Perrson, T. (1989). Roles of animals in C and N mineralization. *Plant and Soil.* 115, 241-245.
- Pilbeam, D. J. ve Kirkby, E. A. (1992). Some aspects of the utilization of nitrate and ammonium by plants. *Nitrogen Metabolism of Plants*. Eds. K. Mengel, D.J. Pilbeam, ss.55-70, Oxford Univ. Press Oxford.
- Pilbeam, D.J. ve Jan, A.U. (1999). Root absorption and assimilation of inorganic nitrogen. *Nitrogen Nutrition and Plant Growth*. Eds. H.S. Srivastava, R.P. Singh, ss.23-43, Science Publishers, Inc.
- Plaster, E.J. (1992). *Soil Science and Management*. 2nd Edition. Delmar Publishers Inc., New York, ss.146-171.
- Polisetty, R. ve Hageman, R.H. (1983). Variation in nitrate accumulation, nitrate reductase activity and nitrite reductase activity along primary and nodal roots of corn (*Zea mays* L.) seedlings. *Plant Cell Physiol.* 24, 1163-1168.
- Rao, K.P. ve Rains, W.P. (1976). Nitrate absorption by barley. II. Influence of nitrate reductase activity. *Plant Physiol.* 57, 759-762.
- Raven, J.A. (1985). Regulation of pH and osmolarity generation in vascular land plants: costs and benefits in relation to efficiency of use of water, energy and nitrogen. *The New Phytologist.* 101, 25-77.
- Redinbaugh, M.G. ve Campbell, W.H. (1981). Purification and characterization of NAD(P)H: nitrate reductase and NADH: nitrate reductase from corn roots. *Plant Physiol.* 68, 115-120.
- Rehder, H. (1976). Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. II. Phytomass and nutrient relations in the *Caricetum firmae*. *Oecologia* 24, 49-62.
- Rosswall, T. ve Paustin, K. (1984). Cycling of nitrogen in modern agricultural systems. *Plant and Soil* 76, 3-21.
- Runge, M. (1974). Die Stickstoff-Mineralisation in Boden eines sauerhumus-Buchenwaldes. I. Mineralstickstoff-gehalt und Netto-Mineralisation. *Oecol. Plant.* 9, 201-218.
- Runge, M. (1983). Physiology and ecology of nitrogen nutrition. *Encyclopedia of Plant Physiology*. Eds.: O.L. Lange; P.S. Nobel; C.B. Osmond, H. Ziegler, N S 12C, ss.164-200, Springer, Berlin Hiedelberg New York.
- Roswall, T. ve Paustian, K. (1984). Cycling of nitrogen in modern agricultural systems. *Plant and Soil.* 76, 3-21.
- Rufty, T.W.Jr., Thomas, J.F., Remmler, J.L., Campbell, W.H. ve Volk, R.J. (1986). Intercellular localization of nitrate reductase in roots. *Plant Physiol.* 82, 675-680.
- Saatçi, F. (1975). *Toprak İlimi*. Ege Üniv. Ziraat Fak. Yayınları, 214, 153-180.
- Schrader, L.E. ve Thomas, R.J. (1981). Nitrate uptake, reduction and transport in the whole plant. *Nitrogen and Carbon Metabolism*. Ed.: J.D. Bewley, ss.49-93, Martinus Nijhoff/Dr. Junk, Amsterdam.
- Schweizer, P. ve Erismann, K.H. (1985). Effect of nitrate and ammonium nutrition nonnodulated *Phaseolus vulgaris* L. on phosphoenolpyruvate carboxylase and pyruvate kinase activity. *Plant Physiol.* 78, 455-458.
- Seastedt, T.R. (1984). The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Ann. Rev. Entomol.* 29, 25-46.
- Siebrech, S., Mack, G. ve Tischner, R. (1995). Function and contribution of the root tip in the induction of NO<sub>3</sub><sup>-</sup> uptake along the barley root axis. *J. Exp. Bot.* 46, 1669-1676.
- Singer, M.J. ve Donald, N.M. (1999). *Soils: An Introduction*. Prentice-Hall, Inc. New Jersey.
- Smirnoff, N., Todd, P. ve Stewart, G.R. (1984). The occurrence of nitrate reduction in the leaves of woody plants. *Ann. Bot.* 54, 363-374.
- Smirnoff, N. ve Stewart, G.R. (1985). Nitrate assimilation and translocation by higher plants. Comparative physiology and ecological consequences. *Plant Physiol.* 64, 133-140.
- Smith, D.W. (1982). Nitrogen fixation. *Experimental Microbial Ecology*. Eds.: R.G. Burns, J.H. Slater, ss.212-220, Blackwell Scientific Publications, Oxford, England.
- Smith, R. L. (1992). *Elements of Ecology*. Harper Collins Publishers Inc. New York.



- Sohlenius, B., Bostrom, S. ve Sandor, A. (1988). Carbon and nitrogen budgets of nematodes in arable soil. *Biol. Fertile. Soils.* 6, 1-8.
- Solomonson, L.P. ve Barber, M.J. (1990). Assimilatory nitrate reductase: functional properties and regulation. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 41, 225-253.
- Sprent, J. I. (1980). Root nodule anatomy, type of export product and evolutionary origin in some *Leguminosae*. *Plant, Cell and Environ.* 3, 35-43.
- Stadler, J. ve Gebauer, G (1992). Nitrate reduction and nitrate content in ash trees (*Fraxinus excelsior* L.): distribution between compartments, site comparison and seasonal variation. *Trees* 6, 236-240.
- Stanford, G. ve Smith, S.J. (1972). Nitrogen mineralization potentials of soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 36, 465-472.
- Stewart, G.R., Sumar, N. ve Patel, M. (1987). Comparative aspects of inorganic nitrogen assimilation in higher plants. *Inorganic Nitrogen Metabolism*. Eds.: W.R. Ullrich, R.J. Apericio, P.J. Syrett, F. Castillo, ss.38-44, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- Sutherland, J.M., Andrews, J., McInroy, A. ve Sprent, J.I. (1985). The distribution of nitrate assimilation between root and shoot in *Vicia faba* L. *Ann. Bot.* 56, 259-263.
- Suzuki, A., Oaks, A., Jaquot, J.-P., Vidal, J. ve Gadal, P. (1985). An electron transport system in maize roots for reactions of glutamate synthase and nitrite reductase. Physiological and immunochemical properties of the electron carrier and pyridine nucleotide reductase. *Plant Physiol.* 78, 374-378.
- Taiz, L. ve Zeiger, E. (1991). *Plant Physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company. California.
- Talouizte, A., Giraud, G., Moyses, A., Marol, F. ve Champigny, M. L. (1984). Effect of previous nitrate deprivation on <sup>15</sup>N-nitrate absorption and assimilation by wheat seedlings. *J. Plant Physiol.* 116, 113-122.
- Ullrich, W.R. (1992). Transport of nitrate and ammonium through plant membranes. *Nitrogen Metabolism of Plants*. Eds.: K. Mengel, D.J. Pilbeam, ss.121-137, Oxford Univ. Press, Oxford.
- Vaughn, C.E., Center, D.M. ve Jones, M.B. (1986). Seasonal fluctuations in nutrient availability in some Northern California annual range soils. *Soil Science* 141(1), 43-51.
- Verhoef, H.A. ve Brussaard, L. (1990). Decomposition and nitrogen mineralization in natural and agroecosystems: the contribution of soil animals. *Biogeochem.* 11, 175-211.
- Walker, N. (1978). On the diversity of nitrifiers in nature. *Microbiology*. Ed.: D. Schlessinger. Am. Soc. Microbiol. Washington DC.
- Wallace, W. (1973). The distribution and characteristics of nitrate reductase and glutamate dehydrogenase in the maize seedling. *Plant Physiol.* 52, 191-196.
- Ward, M.R., Tischner, R. ve Huffaker, R.C. (1988). Inhibition of nitrate transport by anti-nitrate reductase in roots of barley seedling. *Plant Physiol.* 88, 1141-1145.
- Widmann, K., Gebauer, G., Rehder, H. ve Ziegler, H. (1990). Biomass production and nitrogen contents of the CAM plants *Kalanchoe daigremontiana* and *K. tubiflora* in cultures with different nitrogen and water supply. *Oecologia* 82, 478-483.
- Woodmansee, R.G., Dodd, J.L., Bowman, R.A., Clark, F.E. ve Dickinson, C.E. (1978). Nitrogen budget of a shortgrass prairie ecosystem. *Oecologia* 34, 363-376.
- Woodmansee, R.G. ve Duncan, D.A. (1980). Nitrogen and phosphorus dynamics and budgets in annual grasslands. *Ecology* 61(4), 893-904.
- Yeates, G.W. ve Coleman, D.C. (1982). Nematodes and decomposition. *Nematodes in Soil Ecosystems*. Ed.: D.W. Freckman, ss.55-80, Texas Univ. Press, Austin, TX.
- Zeybek, N. (1985). *Farmasotik Botanik*. Kapalı Tohumlu Bitkiler (Angiospermae) Sistematigi ve Önemli Maddeleri. E.Ü. Eczacılık Fak. Yayınları, Yayın No:1, Ege Üniv. Basımevi, Bornova-İzmir.
- Zöttl, H. (1958). Die Bestimmung der Stickstoffmineralisation in Waldhumus durch den Brutversch. *Z. Pflanzenernahrung. Dueng. Bodenkd.* 81, 35-50.
- Zöttl, H. (1960a). Dynamik der Stickstoffmineralisation im organischen Waldbodenmaterial. I. Beziehung Zwischen Brutomminalisation und Nettominalisation. *Plant Soil* 13, 166-182.
- Zöttl, H. (1960b). Metodische Untersuchungen zur Bestimmung der Mineralstickstoff-Nachlieferung des Waldbodens. *Forstwiss. Centrabl.* 79, 72-90.
- Zöttl, H. (1960c). Dynamik der Stickstoffmineralisation im organischen Waldbodenmaterial. III. PH-Wert und Mineralstickstoff-Nachlieferung. *Plant Soil* 13, 207-223.



**Hülya Arslan**, 1968 yılında Yenişehir (Bursa)'de doğdu. 1985 yılında Uludağ Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümüne girdi ve 1989 yılında mezun oldu. Aynı yıl Uludağ Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsünde

yüksek lisansa başladı. 1990 yılında Uludağ Üniversitesi Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümüne Araştırma Görevlisi olarak atandı. Yüksek lisansını tamamladıktan sonra aynı enstitüde doktora başladı ve 1999 yılında tamamladı. Şu anda Öğretim Görevlisi olarak görev yapmaktadır. Araştırmacının Bitki Ekolojisi, Coğrafi Bilgi Sistemleri ve Eko-Fizyoloji alanlarında çalışmaları bulunmaktadır.



**Gürcan Gülerüz**, 1962 yılında İzmir'de doğdu. Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü Botanik Ana bilim dalından 1983 yılında mezun oldu. Aynı üniversitenin Sağlık Bilimleri Enstitüsü Tıbbi Biyoloji ve Genetik Ana bilim dalında "Linear Alkil Benzen Sodyum Sülfonat'ın *Paramecium* sp. Üzerine Etkileri" konulu

yüksek lisans tezini 1986 yılında tamamladı. Aynı yıl, Uludağ Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümünde araştırma görevlisi olarak göreve başladı. Uludağ Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Biyoloji Anabilim Dalında tamamladığı "Uludağ Alpin Zonu Bazı Bitki Topluluklarında Besin Maddesi Dolaşımı ve Verimlilik Üzerinde Araştırmalar" konulu tezi ile 1992 yılında bilim doktoru unvanını aldı. U.Ü. Fen-Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümde, Yardımcı Doçent Doktor olarak öğretim üyesi kadrosuna 1993 yılında atandı. Halen aynı kurumda öğretim üyesi olarak çalışmaktadır. Araştırmacının Bitki Ekolojisi, Besin Dolaşımı, Coğrafi Bilgi Sistemleri ve Eko-Fizyoloji alanlarında çalışmaları bulunmaktadır.