

**ODUNSU BİTKİLER VE BUNLARLA OTLAYAN  
MEMELİ HAYVANLAR ARASINDAKİ KİMYASAL  
ETKİLEŞİMLER**

Chemically Mediated Interactions between Woody Plants and  
Browsing Mammals

**Yazan: John P. BRYANT, Paul B. REICHARDT and  
T.P. CLAUSEN**

**Çeviren: A. Haluk TÜRKER**

**Doğu Akdeniz Ormancılık Araştırma Enstitüsü**

Eastern Mediterranean Forestry Research Institute

P.K. 18 33401 TARSUS

---

**DOĞU AKDENİZ ORMANCILIK ARAŞTIRMA MÜDÜRLÜĞÜ**

**DOA DERGİSİ (Journal of DOA)**

**Sayı: 13 Sayfa: 17-43 Yıl: 2007**

---

Bu yazı; “*Journal of Range Management*” (1992) isimli 45(1) sayılı derginin 18-24 sayfaları arasında yer alan ve John P. Bryant, Paul B. Reichardt ve T.P. Clausen tarafından yazılan “*Chemically Mediated Interactions between Woody Plants and Browsing Mammals*” başlıklı makaleden tercüme edilmiştir.

## KISA ÖZET

İkincil (sekonder) metabolitlerin (bitki metabolizması için ikinci derecede önemli maddeler) farklı bir grubu, memeli hayvanların odunsu bitkilerle beslenmesini engellemektedir. Bununla beraber, bütün ikincil metabolitler eşit derecede etkili olan caydırıcı maddeler değildir ve beslenmeyi engelleyiciler olarak bu maddelerin etkileri kendi yapısal özellikleriyle ilişkilidir. İkincil metabolitlerin caydırıcılığının temelindeki fizyolojik sebep yeterince anlaşılmasına rağmen, eldeki mevcut bilgiler, zehirlenme etkisinin sindirimin engellenmesinden çok daha önemli olduğunu göstermektedir.

Kaynak kısıtlılığı, odunsu bitkilerin ikincil metabolit üretimini etkilemektedir. Verimsiz yaşam alanlarına adapte olan türler, verimli yaşam alanlarına adapte olan türlerden kimyasal olarak daha fazla toksik madde içermektedir. Kaynak kısıtlılığı ayrıca karbon temelli metabolitlerin üretiminin artmasına ve azot içeren ikincil metabolitlerin üretiminin azalmasına yol açarak besi maddesi stresli kimyasal savunmanın fenolojik göstergesini etkilemektedir. Işık stresi ise bu maddelerin üretiminde ters etkilere sahiptir.

Ayrıca memelilerin otlaması, odunsu bitkilerin kimyasal savunma mekanizmalarını etkilemektedir. Otlama, bazı durumlarda bitkinin savunma mekanizmasının artmasına ve bazı durumlarda da azalmasına neden olmaktadır. Memeli hayvanların otlamasının odunsu bitkilerin kimyasal savunma mekanizmalarını değiştirebilmesi halinde meydana gelen üç durum burada tartışılmaktadır.

---

**Anahtar Kelimeler:** Kimyasal Savunma, İkincil Metabolit, Odunsu Bitki.

This paper was translated from John P. Bryant, Paul B. Reichardt ve T.P. Clausen, 1992: *Chemically Mediated Interactions between Woody Plants and Browsing Mammals*. Journal of Management 45(1), January 1992, pp. 18-24. Authours are with the Institute of Arctic Biology, University of Alaska, Fairbanks 99775; and with the Department of Chemistry, University of Alaska, Fairbanks 99775, respectively.

## **ABSTRACT**

A diverse array of secondary metabolites deters feeding by mammals on woody plants. However, not all secondary metabolites are equally deterrent and the potencies of these substances as antifeedents is related to their structures. Although the physiological reason underlying deterrence by secondary metabolites is not well understood, the available evidence indicates that toxicity is more important than digestion inhibition.

Resource limitation influences the production of secondary metabolites by woody plants. Species that are adapted to unproductive habitats are more chemically defended than species that are adapted to productive habitats. Resource limitation also affects the phenotypic expression of chemical defense with nutrient stress favoring increased production of carbon-based secondary metabolites and reduced production of nitrogen-containing secondary metabolites. Light stress has the opposite effects on the production of these substances.

Herbivory by mammals also affects the chemical defenses of woody plants. In some cases browsing results in increased defense and in others decreased defense. Three circumstances of woody plants are discussed.

---

**Key Words:** Chemical Defense, Secondary Metabolite, Woody Plant.

## 1. GİRİŞ

Memeli otçul hayvanların yem seçimi hakkındaki açıklamalar, besin veya enerji alımının optimizasyonu üzerinde durmuştur (WESTOBY, 1974, BELOVSKY, 1978). Bu teorik kapsam, buğdaygiller ve buğdaygil benzeri bitkiler (graminoid) ile bunlarla otlayan memeli otçullar arasındaki etkileşimleri yorumlamada faydalı olmaktadır (SINCLAIR ve ark., 1975). Bununla birlikte, bu teorik kapsam memeli otçulların niçin mevcut kullanılabilir odunsu bitkilerden ziyade özellikle bazı odunsu bitkilerle beslendiğini açıklayamamaktadır (BRYANT ve KUROPAT, 1980, OWEN-SMITH ve NOVELLIE, 1982). Bu yetersiz açıklamaya yanıt olarak graminoidlere kıyasla, odunsu bitkilerdeki ikincil metabolitlerin oldukça yüksek konsantrasyonlarının bu duruma neden olduğu söylenebilir (BRYANT ve ark., 1991b). Belirli bitki topluluklarını barındıran Kuzey kutbundan tropikal bölgelere kadar olan yerlerde koruyucu ikincil metabolitlerden kaçınmak, yem veya enerji seçiminden ziyade memeli otçulların seçici otlamasının daha önemli bir sebebidir (PALO ve ROBBINS'in yeniden incelemesi 1991).

Odunsu bitkilerde otçul memelilerin seçici otlamasını açıklamak için gelecekte yapılacak girişimler, otçul memelilere karşı olan kimyasal savunma şekillerini de kapsmalıdır. Bu durum, koruyucu maddelerin teşhisini ve onların faaliyet şekillerinin aydınlatılmasını gerektirmektedir. Ayrıca, koruyucu maddelerin üretimini etkileyen faktörlerin anlaşılmasını da gerektirecektir. Biz burada, odunsu bitkiler ve bunlarla otlayan memeli hayvanlar arasındaki kimyasal etkileşimlerin bu yönlerini dikkate almaktayız.

## 2. MEMELİ OTÇULLARA KARŞI BİTKİLERİN KİMYASAL SAVUNMA MEKANİZMALARI

### 2.1. Kimyasal Savunma Mekanizmasının Özelliği

Yaklaşık on yıl önce, memeli otçullara karşı bitkilerin kimyasal savunma mekanizması hakkındaki bilgi, ikincil metabolitlerin (örneğin; reçine, fenollü bileşikler, alkaloidler) değişik sınıflarının yoğunluklarının otçul hayvanların bitki tüketimiyle sıklıkla ters ilişkili olduğu düşüncesiyle

sınırlıydı (FREELAND ve JANZEN, 1974, BRYANT ve KUROPAT, 1980, VAN SOEST, 1982, ROBBINS, 1983). Ayrıca, memelilere karşı bitkilerin savunmasında toksinlerin oynadığı potansiyel rol de fark edilmiştir (FREELAND ve JANZEN, 1974) ve bazı bireysel bitki metabolitlerinin savunma amacıyla varolduğu kanıtlanmıştır (ROSENTHAL ve JANZEN, 1979).

Son on yılda kimyacılar, moleküler temele dayalı tekniklere yönelerek, memeli otçullara karşı bitkilerin kimyasal savunma mekanizmaları konusundaki düşünceye 2 şekilde etkiye bulunmuşlardır (REICHARDT ve ark., 1987). Bunlardan birincisi, bir bitkinin kimyasal niteliklerine bir hayvanın göstermiş olduğu tepki, bitkilerin içerdiği genel madde sınıflarına değil özel kimyasal maddelere dayandırılmalıdır. İkinci düşünce ise, bir memeli hayvanın bir bitkiden kaçınması veya onu reddetmesi; (1)bitki dokularındaki bazı gerekli temel besin elementlerinin eksikliğine veya (2)lezzetsiz olan veya memeli hayvanın fizyolojisini zararlı şekilde etkileyen belirli fitokimyasalların (bitkisel kimyasal maddeler) varlığına dayandırılmalıdır. Ayrıca, kimyasal savunma mekanizmasına ilişkin bu iki düşünce aynı maddelere bağımlı da bağımsız da olabilir. Bu şekildeki kimyasal düşünce tarzı araştırmaların yönünü, fitokimyasal sınıflardan bitki/hayvan etkileşimine neden olan özel kimyasal maddelere yönlendirmiştir.

Muhtemelen en iyi incelenmiş bitki/memeli hayvan arasında oluşan kimyasal etkileşim, kışı dormant geçiren kuzeyin odunsu bitkileriyle kar ayakkabılı yaban tavşanı (*Lepus americanus*) arasında olmaktadır. Kar ayakkabılı yaban tavşanları, kışın odunsu bitkileri tüketimlerinde bitkilerin gelişme formlarına (yapraklarını döken türlere oranla her zaman yeşil olan türler), bitki türlerine, bitki gelişim safhalarına (yetişkinlere oranla genç olanlar) ve bitki kısımlarına göre çok seçici davranmaktadırlar (BRYANT ve KUROPAT, 1980). Bu şekildeki seçiciliğin birçok yönleri ikincil metabolitlerle ilişkilidir ve bu ilişkilerden ortaya çıkan durumları incelemede faydalı olmaktadır.

Kar ayakkabılı yaban tavşanlarına karşı odunsu bitkilerin kimyasal savunmalarının en dikkat çekici özelliği, yenilmekten caydıran düşük molekül ağırlıklı fitokimyasalların çok çeşitli olmasıdır. Bireysel monoterpenler (SINCLAIR ve ark., 1988a, REICHARDT ve ark.,

1990b), triterpenler (REICHARDT ve ark., 1984) ve fenoller (CLAUSEN ve ark., 1986, JOGIA ve ark., 1989) anlaşılması güç biyosentetik kökenli diğer maddelerin yaptığı gibi yaban tavşanlarını bitkiyi yemekten alıkoyarlar (REICHARDT ve ark., 1990a).

Bununla birlikte, bu genel biyosentetik sınıflara ait bütün fitokimyasalların benzer faaliyetlere sahip olmadığı da çok açıktır. Örneğin; kafur, beyaz ladin ağacının (*Picea glauca*: Moench, Voss) kimyasal savunmasına katkıda bulunur, fakat yapısal olarak kafura benzeyen monoterpen bornil asetat ise aynı işlevi yapmaz (SINCLAIR ve ark., 1988a). Benzer şekilde, REICHARDT ve ark., (1990b)'nın bildirdiğine göre balsam kavak ağacının (*Populus balsamifera* L.) tomurcuklarında teşhis edilmiş 6 monoterpenden sadece cineol, bitkinin tavşanlara lezzetsiz gelmesinde önemli katkıda bulunur. Savunma kimyasalları için yapısal-aktivite arasında yakın bir ilişki bulunduğu düşüncesi, benzer çalışmalar tarafından daha ileriye götürülmüştür. Örneğin; pinosilvin güçlü bir caydırıcıdır, pinosilvin metil eter etkilidir, fakat daha az kuvvetlidir ve pinosilvin dimetil eter ise hemen hemen neredeyse etkisizdir (CLAUSEN ve ark., 1986). Benzer şekilde, genç balsam kavak ağacında bulunan 2,4,6 trihidroksidihidrokalon, yaban tavşanlarını caydırmaktadır (JOGIA ve ark., 1989), fakat yeşil kızılâğaçta (*Alnus crispa* subsp. *crispa*; Ait., Pursh) bulunan yapısal olarak benzer yapıda olan pinostrobin ise aynı etkiyi yapmamaktadır (CLAUSEN ve ark., 1986).

Otlamaya karşı odunsu bitkilerin kimyasal savunma şekli, bireysel metabolitlerin konsantrasyonları ve potansiyellerinin sonucu olmakla birlikte, herhangi bir bitkide bu durum oldukça kompleks olabilir. Bunun tipik örneği, yaban tavşanlarına karşı balsam kavak ağacının kimyasal savunma mekanizmasıdır. JOGIA ve ark., (1989), olgun bitkilere nazaran genç olan bitkilerin savunmasında öncelikli olarak rol oynayan maddenin 2,4,6 trihidroksidihidrokalon olduğunu düşünmektedir. Diğer taraftan, REICHARDT ve ark., (1990b), genç ve olgun kavak ağaçları arasındaki lezzetlilik farkının genellikle iki gelişme aşamasındaki salikaldehid ve 6-hidroksisikloheksenon'un konsantrasyon farklılıklarına bağlı olduğunu iddia etmektedir. Bu iki çalışma birlikte değerlendirildiğinde, bireysel fitokimyasallar söz konusu olmasına rağmen, genç kavak ağaçlarının kimyasal savunmasının bir dizi metabolitlerin eklemeli ve/veya

sinerjistik (birlikte çalışan) etkilerinin bir sonucu olduğunu ortaya koymaktadır.

## **2.2. Düşük Molekül Ağırlıklı Savunma Mekanizmalarının Fizyolojik Etkileri**

Önemli bir husus da, seçici yemleme için belirtilen fizyolojik hususların caydırıcılıkla karşılıklı ilişkili olmasıdır. Her ne kadar birbirleriyle örtüşse de, kimyasal savunma mekanizmaları özel toksinler halinde ve sindirim inhibitörleri (engelleycileri) olarak gruplandırılmışlardır (FEENY, 1976, RHOADES ve CATES, 1976). Deneysel kanıtlar, memeliler için düşük molekül ağırlıklı metabolitlerin caydırıcı toksinler olduklarını göstermektedir. Örneğin; kar ayakkabılı yaban tavşanları (REICHARDT ve ark., 1984, 1990a,b), microtine kemirgen hayvanları (BAZLI ve JUNG, 1980, JUNG ve BATZLI, 1981) ve çalı kuyruklu ağaç sıçanlarına (*Neotoma lepida*) (MEYER ve KARAZOV, 1989) yüksek konsantrasyonlu bu maddeleri içeren fidan ve ağaçların lezzetsiz olan sürgünleri veya bu ağaç kısımlarının özleriyle birlikte suni besinler verildiğinde, hayvanlar yaşama payı ihtiyaçlarından daha düşük miktarda yem tüketmişlerdir. Bu sonuçlar, protein-karbonhidrat sindiriminin engellenmesinden daha çok besin alımının azaltılmasıyla zehirlenmeden kaçınıldığını göstermektedir (BRYANT ve ark., 1991c, MEYER ve KARAZOV, 1991). MEYER ve KARAZOV, (1989) tarafından yapılan kreozot çalısının (*Larrea tridentata*; Moc. Ses. ExDC., Vail.) caydırıcı fenolik reçineleri üzerindeki çalışmayla da desteklenmiştir. Bu reçineler in vitro protein sindirimi (yapay ortamdaki sindirim) açısından çok kompleks yapıda olmalarına rağmen (RHOADES ve CATES, 1976), normal şartlarda kreozot çalısını yiyebilen ağaç sıçanının in vivo protein sindirimini (yaşayan organizmadaki sindirim) etkilememektedir. Yaban tavşanları yüksek konsantrasyonlarda caydırıcı kimyasallar içeren herdem yeşil kozalaklı ağaçları ve huş ağacının sürgünlerini yediklerinde, dışkılarındaki azot kaybı artmaktadır (REICHARDT ve ark., 1984, SINCLAIR ve ark., 1988b). Ancak, idrardaki büyük orandaki sodyum ve azot kaybı (PEHRSON, 1983a,b.; REICHARDT ve ark., 1984) ise böbreğin çalışmasının toksik engellenmesini ve artan detoksifikasyonu (zehirlenmenin giderildiğini) göstermektedir.

### 2.3. Memeli Hayvanlara Karşı Koruyucu Olan Tanenler

Memeli hayvanlara karşı kimyasal koruyucu olan düşük molekül ağırlıklı metabolitlerin önemi anlaşıldığında, koruyucu olarak tanenlere bakış da değişmeye başlamıştır. Tanenler genel olarak proteinleri ayrıştırmaya yetenekli yüksek molekül ağırlıklı (>500 amu) suda çözünebilen polifenoller olarak tanımlanırlar. 1980'li yılların başında tanenlerin 2 genel tipi bilinmekteydi; Bunlar, kondense (yoğunlaştırılmış) ve hidrolize (hidrolize olabilen) tanenlerdir. Bununla birlikte, o zamanlar, kondense tanenlere karşı hidrolize tanenler dışında, tanenlerin yapısal unsurları ekolojik çalışmalarda nadiren dikkate alınmıştır. Çünkü tanenlerin miktarının tanenlerin kalitesinden daha önemli olduğu düşünülmüştür. (FEENY, 1976, RHOADES ve CATES, 1976).

Bununla beraber, tanen strüktürünün elementleri günümüzde rutin bir şekilde aydınlatılmıştır. Bir zamanlar tanen izolasyonlarının çok zahmetli olduğu düşünülmekteydi, günümüzde ise bu iş kolayca hatta büyük ölçeklerde yapılmaktadır (PROVENZA ve ark., 1991). Sonuç olarak, ticari tanımlamaların veya analitik işlemler için standartların kullanımı, ilgili bitkilerden izole edilmiş nitelikli tanenlerle kısmen yer değiştirmektedir (HAGGERMAN ve BUTLER, 1989). Bu yaklaşım, yenilmekten caydırıcılar olan yapısal olarak farklı kondense tanenlerin etkinliklerinin çok çeşitli olduğunu göstermiştir (CLAUSEN ve ark., 1990).

Tanenlerin memeli hayvanlarda öncelikli olarak sindirimi engelleyici etki yaptığı iddiası tartışmalıdır. Kondense tanen içeren bitkilerin bilinçli olarak az miktarda yenilmesi, sindirimin engellenmesiyle ilgili olarak direkt ilişkili değildir. Gerçektende, memeli hayvanlar tanen içeren bitkileri yemeyebilirler, çünkü tanenler kırgınlığa, halsizliğe neden olurlar, tanenler ayrıca protein veya hücre duvarı bileşenleri ile ilişkili değildirler (PROVENZA ve ark., 1991). Kondense tanenlerin depolimerizasyonu, özellikle de procyanidin'ler (HEMINGWAY ve MCGRAW, 1983), çoğu memeli otçul hayvanın sindirim sistemi bölümlerindekine benzer asidik şartlar altında kolayca meydana gelmektedir (BUTLER ve ark., 1986, CLAUSEN ve ark., 1990). Bu yüzden, bazı kondense tanenlerin memeli hayvanlar için toksik olduğu ortaya çıkmaktadır (BUTLER ve ark., 1986, PROVENZA ve ark., 1991).

### 3. KAYNAK KISITLILIĞI VE DEJENERASYONA KARŞI ODUNSU BİTKİLERİN EVRİMSEL TEPKİLERİ

#### 3.1. Kalıtsal Yavaş Büyüme

Verimsiz çorak toprak, kurak toprak, gölgelik yer gibi kısıtlı yaşam alanlarının tipik bitkileri, hızlı büyümeyi destekleyecek yeterli kaynakları genellikle bulamazlar. Kaynak kısıtlılığına bitkilerin ilk evrimsel tepkisi, düşük maksimum potansiyele sahip büyüme hızı olmuştur (GRIME, 1977, CHAPIN, 1980). Buna ek olarak, yavaş büyüyen türler, genellikle mineral besinleri alım kabiliyetini sınırlandıran düşük besin alım kapasitesine (CHAPIN, 1980) ve karbon alım kabiliyetini sınırlandıran düşük bir fotosentez oranına sahiptirler (PEARCY ve ark., 1987).

Düşük maksimum potansiyele sahip büyüme hızı, kaynaklar kısıtlı olduğunda bitkiye seçici olarak avantaj sağlamasına karşılık (GRIME, 1977, CHAPIN, 1980), ortamda otçul hayvanlar bulunduğunda ise dezavantaj sağlamaktadır. Belirli sayıdaki otçullar, ana kaynakların çoğunu ve hızlı büyüyen türlerden daha çok yavaş büyüyen türlerin net üretimlerini yok ederler (COLEY ve ark., 1985). Ayrıca, yavaş büyüyen türlerin besin alımı ve karbon fiksasyonundaki sınırlı olan kabiliyeti, otçulların bitkiye zarar vermesinden sonra bitkinin tekrar büyümesi için gerekli besin kaynaklarını alım kabiliyetini de azaltmaktadır (BRYANT ve ark., 1983). Sonuç olarak, mevcut kaynaklar bitkinin normal büyümesini sınırladığı için, otçulları caydırmak için bitkinin savunma geliştirme seçimi artmaktadır (BRYANT ve ark., 1983, COLEY ve ark., 1985).

Buna karşılık, verimli yaşam alanlarında evrim geçirmiş olan bitki türleri, komşularıyla rekabet edebilmek ve mevcut kaynaklara hakim olabilmek için hızlı büyüme özellikleri nedeniyle seleksiyona uğramışlardır (GRIME, 1977, CHAPIN, 1980). Bu yaşam alanlarında, enerjik olarak masraflı kimyasal savunmadan daha çok büyümede direkt olarak karbon kazanımı için güçlü bir seleksiyon vardır. Hızlı büyüyen türler genellikle yüksek bir yaprak ve sürgün yenileme oranına sahiptir. Hızlı yaprak ve sürgün yenilemesiyle ilişkili olan kaçınılmaz besin ve karbon kayıpları (CHAPIN ve KEDROWSKI, 1983), verimsiz çorak toprak veya gölgelik yerlerde büyümeye uyum sağlamış bitkilere kıyasla güçlü bir selektif

baskı unsuru değildir, çünkü böyle ortamlarda besin ve ışık daha bol bulunmaktadır. Ayrıca, hızlı büyüme, yüksek bir besin alım kapasitesi ve yüksek fotosentez oranı unsurlarının hepsi, otçulların zararını engelleyen savunmalara daha az ihtiyaç duyulduğu için otçulların zararından sonra, yeniden hızlı büyümeye imkan tanımaktadır (BRYANT ve ark., 1983).

### 3.2. Herdem Yeşil Büyüme Formu

Herdem yeşil büyüme formu çoğu zaman verimsiz yaşam alanlarıyla ve memeli hayvanlarda düşük sindirilebilirlik oranı ve lezzetlilikle ilişkilendirilir (BRYANT ve KUROPAT, 1980, BRYANT ve ark., 1983, COLEY ve ark., 1985). Düşük besi maddesine sahip yaşam ortamlarında yaprakların yavaş kuruyup dökülmesi, büyüme mevsimi ortasında her yaprağın dökülmesiyle birlikte içerdikleri azot ve fosforun yaklaşık olarak yarısını kaybetmesi nedeniyle avantaj sağlamaktadır (CHAPIN ve KEDROWSKI, 1983). Aynı şekilde, karbon temini potansiyelinin düşük olduğu koyu gölgelik yerlerde yetişen bitkilerde de karbon kaybı yaprakların yavaş dökülmesiyle en alt düzeye indirilmektedir (GRIME, 1977). Buna karşılık, yaprakların uzun süre dökülmeden kalmasının büyük dezavantajları da vardır. Uzun yaşayan yapraklar kısa ömürlülere göre daha uzun süre elverişsiz çevre koşullarıyla karşı karşıya kalırlar. Yüksek lif ve düşük su içeriği ve birçok herdem yeşil bitkide bulunan kalın kutikula (epidermis) tabakası, kış donu ve yaz kuraklığı gibi elverişsiz koşullara karşı gösterilen uyum özellikleridir (LEVITT, 1972). Lif, mum ve kütin memeli hayvanlar tarafından büyük ölçüde sindirilemezler ve bunlar yapraklardaki enerjiyi ve daha kolay sindirilebilen besi maddelerinin oranını düşürürler (VAN SOEST, 1982, ROBBINS 1983).

Ayrıca, yapraklarında besin rezervlerini ve karbonu daha çok depoladıklarından, herdem yeşil türler yapraklarını döken türlerden ayırt edilirler (CHAPIN, 1980). Sonuç olarak, otlama genellikle yaprağını döken bir türden ziyade herdem yeşil bir türe daha çok zarar vermektedir (GARRISON, 1972, BRYANT ve CHAPIN, 1986). Böylece, otlamaya karşı genellikle herdem yeşil türlerin olgun yaprakları, yapraklarını döken türlerin olgun yapraklarından daha fazla oranda kimyasal madde içermektedir (BRYANT ve ark., 1983, COLEY ve ark., 1985).

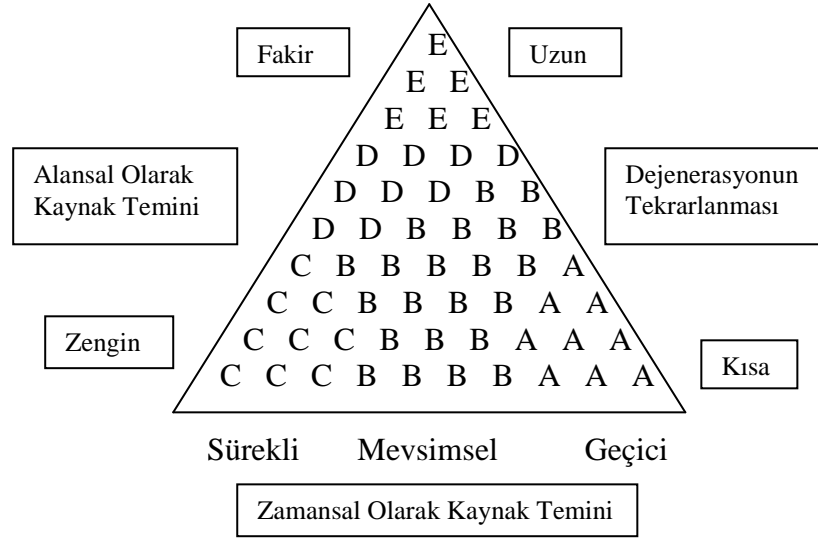
### 3.3. Dejenerasyona Karşı Adaptasyonlar

Birçok ekosistemdeki verimli yaşam alanları, ağaçların gölgelemesini kaldıran ve yangın sonucu oluşan besin minerallerini sağlayan doğal yangın gibi dejenerasyonlarla ilişkilendirilirler (CHAPIN ve VAN CLEVE, 1981). Sonuç olarak, ikincil süksesyonun başlarında egemen olan hızlı büyüyen odunsu türler, yok edilen toprak üstü kısımlarının tekrar hızlı bir şekilde büyümesine imkan tanıyan özellikler için sık sık seleksiyona uğrarlar (KRAMER ve KOZLOWSKI, 1979). Bu adaptasyonlar ayrıca, otçullara karşı savunma yapma ihtiyacının azalmasına neden olarak bitkiye, otçulların zararından sonra tekrar gelişme imkanı tanımaktadır (BRYANT ve ark., 1983).

### 3.4. Tekrarlanan Gelişme-Savunma Döngüsü

Özet olarak, evrim yoluyla bitkiler farklı yaşam formları geliştirmişlerdir ve bu yaşam formları alansal ve zamansal olarak kaynak elverişliliği dejenerasyonunda ortaya çıkan güçlüklerle karşı özelleşmiştir (Şekil 1). Dejenerasyonun tekrarlanma süresi kısa olduğunda (yaklaşık 10 yıldan daha az bir süre) besin maddeleri kısa sürede elverişli hale gelir ve büyüme besin maddesinden çok su tarafından kısıtlanır, bu durumda yüksek gelişme kapasitesine ve zayıf kimyasal savunma mekanizmasına sahip hızlı gelişme özelliğindeki buğdaygil benzeri bitkiler vejetasyona hakim olur (CHAPIN ve VAN CLEVE, 1981, SCHULTZE ve CHAPIN, 1987). Böyle türlerin hakim olduğu verimli mera ekosistemleri, örneğin Doğu Afrika'nın Serengeti Ovaları, büyük biyokütleli otçul memeli hayvanları besleyebilmektedir (BELL, 1982, MCNAUGHTON ve GEORGIADIS, 1986). Tekrarlanma süresi uzadığında ise, odunsu türler aşamalı olarak vejetasyon içerisinde daha önemli hale gelirler. Şiddetli mevsimsel kuraklığın herdem yeşil türlerin miktarını sınırlandırdığı savanalarda ve katinga'da yapraklarını döken türler dominanttır. Bu biyomlarda zayıf kimyasal savunma mekanizmasına sahip hızlı büyüyen türler eutropik (iyi nitelikli) habitatların ve miombo gibi güçlü kimyasal savunma mekanizmasına sahip vejetasyon ise dystropik (kötü nitelikli) habitatların ayırt edici özelliğini oluşturur. Bu yüzden, eutropik savanalar otlayan memeli hayvanlar için iyi nitelikli besin olan odunsu vejetasyon ile ve dystropik savanalar ise otlayan memeli hayvanlar için fakir nitelikli besin olan odunsu vejetasyon ile karakterize edilir (BELL, 1982).

- A -Buğdaygil ve buğdaygil benzeri türler
- B -Hızlı büyüyen yaprağını döken odunsu türler
- C -Hızlı büyüyen herdem yeşil odunsu türler
- D -Yavaş büyüyen yaprağını döken odunsu türler
- E -Yavaş büyüyen herdem yeşil odunsu türler



**Şekil 1. Zamansal ve Alansal Olarak Kaynak Temininin ve Dejenerasyonun Tekrarının Değişimi Ölçüsünde Bitki Yaşam Formlarının Dağılımı.**

Figure 1. Distribution of Plant Life Forms on Gradients of Resource Supply Over Time and Space and the Return Time of Disturbance.

Suyun büyümeyi daha az sınırladığı durumlarda, besin elementleri bakımından fakir ve/veya gölgeli habitatlarda zamanla güçlü savunmaya sahip herdem yeşil bitkiler hakim hale gelir. Bu yüzden, arktik tundrada, kuzey ormanlarında (BRYANT ve KUROPAT, 1980) ve tropikal yağmur ormanlarında besin elementleri bakımından fakir toprakların ve gölgeli habitatların vejetasyonunda, biyokütlesi düşük olan memeli otçullara karşı güçlü savunmaya sahip ve doğal olarak yavaş büyüyen herdem yeşil bitkiler ortama hakim olur.

#### **4. KAYNAK KISITLILIĞINA ODUNSU BİTKİLERİN FENOTİPİK TEPKİLERİ**

Bütün bitkiler düşük kaynak mevcuduna karşı, büyüme oranında ve kaynak kullanım oranında azaltmaya giderek, esasında aynı tarzda fizyolojik olarak uyum göstermektedir (CHAPLIN, 1991). Bu merkezileştirilmiş stres tepkisi hormonal olarak idare edilir. Ancak besin, su ve karbon dengelerinde karmaşık değişimler de söz konusudur. Bu dengeler bitkilerin ikincil metabolizma için kaynakların paylaşılmasını güçlü bir şekilde etkilemektedir (BRYANT ve ark., 1983).

##### **4.1. Besin Kısıtlılığı**

Besin elementleri toprakta daha az miktarda bulunduğu, bitkiler topraktan daha az miktarda besin elementi absorbe ederler. Besin konsantrasyonundaki bir azalma doğrudan RuBP karboksilaz, klorofil ve fosfolipid içeriğini, dolaylı olarak da yaprak alanının büyümesini azaltarak fotosentez oranını indirger (MOONEY, 1972, INGESTAD ve LUND, 1979). Bununla beraber, besin stresi altında bitkinin büyümesi, genellikle fotosentezden daha çok mineral besinler tarafından sınırlandırılır. Bu yüzden besin stresi altındaki bitkiler, karbonhidratları bitkinin büyüme ihtiyacından daha fazla depolarlar (CHAPIN, 1980, 1991). Bu fazla karbonhidrat, azot içermeyen örneğin, karbolik asitler ve terpenler gibi karbon temelli ikincil metabolitlerin artan üretimi için kullanılır (BRYANT ve ark., 1983). Sonuç olarak, odunsu bitkilerin büyümesi besinlerle sınırlı olduğunda, karbon temelli ikincil metabolitlerin konsantrasyonları genellikle artmaktadır (WONG, 1973, BRYANT ve ark., 1983, GERSHENZON, 1984). Ayrıca, bitkiler azot stresi altında olduklarında, alkaloidler gibi (CULVENOR, 1973) azot içeren ikincil metabolitlerin üretimi genellikle azalmaktadır (BRYANT ve ark., 1983).

Azot gübrelmesi çoğu defa fotosentezden daha fazla bitki büyümesini teşvik etmektedir (CHAPIN, 1980). Bu durum meydana geldiğinde, karbonhidrat oranı azalmakta ve sonuç olarak da karbon temelli ikincil metabolitlerin sentezi için hammadde kısıtlılığı çekilmektedir (WONG, 1973, BRYANT ve ark., 1983). Bununla birlikte, azot arzı bitkinin ihtiyaç duyduğu miktarı aştığında bitki dokularındaki azot miktarı ve azot

içeren ikincil metabolitlerin sentezi artar (CULVENOR, 1973, BRYANT ve ark., 1983).

#### **4.2. Işık Kısıtlılığı**

Bitkinin yetersiz ışıktan dolayı karbon stresine gösterdiği fenotipik tepki, aslında yukarıda bahsedilen durumların tersi şeklindedir. Fotosentez azalmakta ve sonuç olarak da karbonhidrat konsantrasyonu azalmakta ve böylelikle büyüme karbon tarafından sınırlanmaktadır. Genellikle büyüme oranındaki azalma, besin elementlerinin alımındaki azalmadan daha büyük oranda olmaktadır (CHAPIN, 1980). Bu yüzden, yapraklardaki ve sürgünlerdeki azot konsantrasyonu, büyümeyi sağlayacak gerekli oranın üzerinde depolanır. Bu koşullar altında, çoğu defa karbon temelli ikincil metabolit konsantrasyonunda bir azalma ve azot içeren ikincil metabolitlerin konsantrasyonunda ise bir yükselme olmaktadır, çünkü böyle koşullar altında azot karbona oranla oldukça “ucuza mal olmaktadır” (BRYANT ve ark., 1983).

#### **4.3. Su Kısıtlılığı**

Su kısıtlılığına odunsu bitkilerin ikincil metabolizmalarının tepkisi çok karmaşıktır ve yeterince anlaşılammıştır (GERSHENZON, 1984). Su stresi hafif olduğunda, karbon temelli ikincil metabolitlerin konsantrasyonları artabilmekte, fakat şiddetli kuraklık genellikle bir azalışa neden olmaktadır (LORIO, 1986). Bu değişim göstermektedir ki şiddetli su kısıtlılığı büyümeden daha çok fotosentezin azalmasına neden olmakta iken hafif kuraklık fotosentezden daha çok büyümeyi azaltmaktadır. Su kısıtlılığı ayrıca azot içeren ikincil metabolitlerin üretimini de etkilemektedir (CULVENOR, 1973), fakat belirli bir durumdaki değişimin yönü önceden tahmin edilememektedir.

#### **4.4. Statik ve Dinamik İkincil Metabolitler ile İlgili Tepkiler**

Tüm ikincil metabolitler kaynak kısıtlılığına eşit derecede tepki göstermezler (REICHARDT ve ark., 1991). Çünkü hammadde arzının, metabolik havuzun bir parçası olan dinamik ikincil metabolitlerin

üretiminden çok statik ikincil metabolitler gibi metabolik son ürünlerin üretimini etkilemesi daha olasıdır. Örneğin; metabolik havuzun bir parçası olan fenolik glikositler, monoterpenler ve diterpenler gibi dinamik ikincil metabolitlerin konsantrasyonları, bitkinin yüzeyinde depolanan lignin, kondense tanen polimerleri veya triterpenler gibi statik metabolitlerin konsantrasyonlarına oranla besin veya ışık kısıtlılığundan daha az etkilenmektedir.

## **5. MEMELİ HAYVANLARIN OTLAMASINA KARŞI GÖSTERİLEN TEPKİLER**

Memeli hayvanlar tarafından otlamak, odunsu bitkilerin kimyasal savunma mekanizmalarını etkilemektedir. Bazı durumlarda otlamak odunsu bitkinin savunma mekanizmasını artırmasına neden olurken, bazı durumlarda da savunma mekanizmasının azalmasına neden olur (BRYANT ve ark., 1991a,b). Burada, otlamanın odunsu bitkilerin kimyasal savunma mekanizmalarını değiştirebildiği 3 yolu tartışacağız.

### **5.1. Sürgünler: Genç Hale Dönme**

Memeli hayvanlar tarafından şiddetli olarak otlanıldığında olduğu gibi odunsu bitkilerin olgun çağında budanması, bitkinin genç çağına yeniden dönmesine neden olan genetik bir değişime yol açar (KOZLOWSKI, 1971). Birçok odunsu bitkinin genç çağı olgun çağından daha güçlü kimyasal savunmaya sahip olduğundan, genç hale dönme ayrıca otlayan memeli hayvanların yedikleri sürgünlerin kimyasal savunmasında bir artışa da neden olmaktadır (BRYANT ve ark., 1983, 1991a,b). Bu artış, büyüme için gerekli karbon ihtiyacının düşük olduğu dormant mevsimde ve genç çağın kimyasal savunması sebebiyle şiddetli olarak selekte edilmiş odunsu bitki populasyonlarında en yüksektir (BRYANT ve ark., 1983, 1989).

Buna karşılık, genç çağdaki bitkinin otlanması, genç çağdaki kimyasal savunmayı azaltabilen bir karbon stresine neden olmaktadır (BRYANT ve ark., 1983). Genç safhanın kimyasal savunmasının otlama sonucu gelişiminin, toprak altı organlarındaki karbon rezervleri kısıtlı olan bitkilerde örneğin, herdem yeşil kozalaklı ağaçlar ve genç fidanlarda

meydana gelmesi en olasıdır. Büyük toprak altı karbon rezervleri, dejenerasyona adapte olmuş gelişmiş türlerin savunma mekanizmasının iyileştirilmesi başlamadan önce daha şiddetli olarak otlanmaya yol açabilir.

## 5.2. Sürgünler: İternodların Ortalama Yaşındaki Değişim

Birçok odunsu türlerin genç sürgünleri, yaşlı sürgünlerden daha yüksek oranda savunma mekanizmasına ait olan ikincil metabolit konsantrasyonu içermektedir (BRYANT ve ark., 1991a,b). Sonuç olarak, seçici beslenme için yeterince küçük ağız yapısına sahip otlayan memeli hayvanlar da çoğu defa bu yaşlı sürgünleri yemektedir. Örneğin; keçiler karaçalının (*Cologyne ramosissima* Torr.) yaşlı sürgünlerini seçerek beslenirler, çünkü yaşlı sürgünler genç sürgünlerden daha düşük oranda kondense tanen içermektedir (PROVENZA ve MALECHEK, 1983, PROVENZA ve ark., 1991), koyunlar ise büyük yavşanın (*Artemisia tridentata* Nutt.) yaşlı sürgünlerini seçerek beslenirler, çünkü büyük yavşanın yaşlı sürgünleri genç sürgünlerden daha düşük oranda monoterpen içermektedir (YABANN ve ark., 1987). Odun sıçanları kreozot çalısının genç sürgünlerini yaşlı sürgünlerden daha az yerler, çünkü kreozot çalısının genç sürgünleri yaşlı sürgünlerden daha yüksek oranda fenolik reçine içermektedir (MEYER ve KARAZOV, 1989). Kuzey bölgesi ormanlarındaki kar ayakkabılı yaban tavşanları ve dağ yaban tavşanları yaşlı sürgünlerle beslenirler ve büyük çeşitliliğe sahip odunsu türlerin genç sürgünlerini yemezler, çünkü bu türlerin genç sürgünleri yaşlı sürgünlerden daha yüksek oranda toksik madde içermektedir (BRYANT ve ark., 1991a,b).

Şiddetli otlanmadan sonra yeniden büyüme, genç sürgünlerin biyokütlesinde bir artışa neden olabilir. Eğer bu genç sürgünler yaşlı sürgünlerden daha yüksek oranda toksik madde içeriyorsa, şiddetli otlanma ayrıca bu sürgünlerin toksik madde oranında bir artışa neden olabilir (BRYANT ve ark., 1991a,b). Genç sürgünlerin biyokütlesindeki artışın neden olduğu toksik madde artışı, odunsu bitkilerin her iki büyüme çağında da meydana gelmektedir. Bununla birlikte, bu artış genç çağda en yüksektir, çünkü genç çağın genç sürgünleri olgun çağın genç sürgünlerinden daha yüksek oranda toksik madde içerir (BRYANT ve ark., 1983, 1991a,b).

### 5.3. Yapraklar: Yaşlanmanın Geri Dönüşümü

Odunsu bitkilerin sürgün uçları memeli hayvanlar tarafından yenildiğinde, apikal (tepe) egemenliği ortadan kaldırılır ve büyüme gözleri tahrip edilir. Sonuç olarak, geri kalan büyüme gözleri arasındaki besinler için yapılan rekabet azalmakta ve yaprak gelişimi, karbon temelli ikincil metabolitlerin yapraklar tarafından üretimini kısıtlayabilen karbonhidrat ihtiyacı sebebiyle (BRYANT ve ark., 1991a,b) artmaktadır (MOORBY ve WARING, 1963). Örneğin; Amerikan geyiği tarafından huş ağacının otlanması (DANELL ve HUSS-DANELL, 1984) ve zürafa ve impala tarafından *Acacia nigrescens*'in otlanması durumlarında, yaprak azotunda ve yaprak gelişiminde artış ve yaprak taneninde ise azalış meydana gelmektedir. Sonuç olarak, otlanmış bitkilerin yapraklarının otlanması, otlanılmamış bitkilerin yapraklarına oranla artmıştır.

## 6. SONUÇLAR

Meraların ve yaban hayatının yaşam alanlarının idaresi, otçul hayvanların beslendiği otun kalitesini etkileyen faktörlerin anlaşılmasına ihtiyaç duymaktadır (HEADY, 1975, STODDART ve ark., 1975). Ot kalitesi, genellikle besinlerin veya enerjinin sindirilebilirliğiyle eşit sayılmıştır (VAN SOEST, 1982, ROBBINS, 1983). Bu yüzden, ot kalitesinin kimyasal temelini anlamak için yapılan girişimler, lif veya besinlerin konsantrasyonlarının ölçümü üzerinde yoğunlaşmıştır. İkincil metabolitler dikkate alındığında, en fazla dikkate alınan husus onların sindirimi engelleme potansiyelleridir. Örneğin; bu hususta tanenler oldukça önemli olarak görülmektedir, çünkü tanenler protein ve liflerin sindirimini azaltabilmektedir (örneğin; ROBBINS ve ark., 1987, LINDROTH, 1988) ve sindirim sistemi mikroorganizmalarının lifleri yıkıma uğratmasını engelleyebileceği için monoterpenler dikkate alınmıştır (örneğin; NAGY ve ark., 1964, OH ve ark., 1967, SCHWARTZ ve ark., 1980a).

İkincil metabolitlerin bu faaliyet şekillerinin farkına varılmasına rağmen, beslenmeden caydırıcılığa ve toksik duruma daha az önem verilmiştir (ARNOLD ve HILL, 1972, STODDART ve ark., 1975, LAYCOCK, 1978, SCHWARTZ, 1980b). Bununla birlikte, geçmiş on yılda

ekolojistler ve kimyagerler arasında yapılan işbirliği, tanenleri ve monoterpenleri kapsayan birçok ikincil metabolitin caydırıcılık ve toksik olma kombinasyonu ile memeli hayvanların otçulluğunu etkilediğini göstermeye başlamıştır (BRYANT ve ark., 1991c, MEYER ve KARAZOV, 1991).

Bu hipotez göstermektedir ki günümüzde hayvanların besin tedarik etme teorisi, memeli otçulların niçin bazı odunsu türlerle, belirli gelişme safhalarındaki bitkilerle ve belirli bitki kısımlarıyla beslendiğini ve niçin diğer türlerle, gelişme safhalarıyla ve bitki kısımlarıyla beslenmediğini açıklayamamaktadır. Çünkü bir odunsu vejetasyonla beslenen memeli hayvan açısından, besin tedarik etme zamanının optimizasyonu veya besin veya enerji alımının optimizasyonu muhtemelen zehirlenmeden kaçınmadan daha az önemlidir.

Besin tedariki modellerinin otlatma sistemi modellerine pratik yönetim araçları olması için, caydırıcılık ve toksik olmanın maruz bıraktığı gerçekçi kısıtlamaları içermesi gerekmektedir. Bu kısıtlamaların doğru olarak uygulanması, otlanmaya ve bitkilerin faaliyet biçimlerine karşı odunsu bitkileri gerçekten koruyan ikincil metabolitlerin tanımlanmasına ihtiyaç duyacaktır. Ayrıca memeli hayvanların bu kimyasal mekanizmalara karşı koymak için kullandıkları biyokimyasal, fizyolojik ve davranış mekanizmalarının derinliğine anlaşılması gerekir. Bununla birlikte, şu an için bu bilgi son derece sınırlıdır. Bu yüzden, odunsu bitkiler ve bunlarla otlayan memeli otçullar arasındaki etkileşimlere aracı olan kimyasalların deneysel çalışmalarıyla bu bilgiyi elde etmek için yapılan artan girişimler, otlatma ekosistemlerinin daha iyi yönetilmesi için kritik düzeydedir.

Kimyasal ekolojinin son on yılda yaptığı araştırmanın ortaya çıkardığı bir başka genelleme de, kaynak kısıtlılığı ve odunsu bitkilerin kimyasal savunma mekanizmaları arasında bir bağlantı olduğudur (BRYANT ve ark., 1983, COLEY ve ark., 1985). Biz, bu genellemenin ekosistem idaresi açısından da büyük bir etkiye sahip olduğu kanaatindeyiz.

Dünyanın her yerindeki artan besin talebi, daha fazla alanda tarla bitkilerinin yetiştirilmesi için birçok verimli habitatların kullanılmasına neden olmaktadır. Sonuç olarak, çiftlik hayvanları ve yaban hayvanları en az verimli olan habitatlarda beslenmeye mecbur bırakılmaktadır. Bu

habitatların vejetasyonu genellikle, otçullara karşı etkili kimyasal savunma mekanizmalarına sahip, kaynak kısıtlılığına adapte olmuş bazı odunsu bitkileri içermektedir. Bu habitatta, memeli otçulların daha lezzetli olan odunsu türlerle seçici olarak beslenmesi, vejetasyona kimyasal savunma mekanizmasına sahip odunsu türlerin hakim duruma gelmesine neden olabilmektedir (BRYANT ve CHAPIN, 1986, MALECHEK ve ark., 1986, BRYANT ve ark., 1991c). Hayvanların otlamasının sebep olduğu vejetasyondaki bu değişimin hızlı bir şekilde meydana gelen bir sonucu da, evcil ve yaban hayvanlarının biyokütle üretimleri için habitatın sahip olduğu potansiyelin azalmasıdır. Otlayan memeli hayvanlar, besin olarak büyük ölçüde elverişsiz olacak kadar çok toksik madde içeren vejetasyonla beslenmeye zorlandığında, hem hayvanların sayısı hem de hayvanların biyokütlesi azalacaktır (BELL 1984, BRYANT ve CHAPIN, 1986).

Bu şekilde otlamanın vejetasyonda neden olduğu değişim ayrıca ekosistem verimliliğinde daha fazla dejenerasyona neden olan sonuçlar doğurmaktadır (BRYANT ve CHAPIN, 1986, PASTOR ve ark., 1989, BRYANT ve ark., 1991c). Bu durum, otçullara karşı kimyasal savunma mekanizmalı ve ayrıca çürümesi yavaş olan ölü bitki kalıntısı üreten, kaynak kısıtlılığına adapte olmuş odunsu bitkiler sebebiyle olmaktadır. Sonuç olarak, kimyasal savunma mekanizmalı türlerin vejetasyonda dominant olmasına neden olan hayvanların selektif otlamasının, ekosistemdeki besin maddeleri (özellikle de azot) döngüsünün hızında azalmaya neden olması da olasıdır. Sırasıyla, besin maddesi döngüsündeki azalma besin maddesi alımını da kısıtlamakta, bunun sonucunda da karbon temelli ikincil metabolitlerin üretimi daha çok artmaktadır. Bu maddelerin konsantrasyonları yapraklarda artıkça, memeli otçullar için besin olarak bu yaprakların kalitesi daha çok azalmakta ve böylece ölü bitki kalıntısının ayrışma hızı da azalmaktadır. Ayrıca, azalan toprak verimliliği, doğal yangınlarla veya zararlı böceklerin aşırı artışıyla yok edilmedikleri sürece vejetasyondaki hakimiyetleri garanti altına alındığı için kaynak kısıtlılığına adapte olmuş odunsu türlerin devamlılıklarına daha fazla destek olur. Bu durum, ekosistemlerin toprak ve kaynak dejenerasyonunu ve ekosistemlerin evcil ve yaban hayvanlarını besleme potansiyellerini kötüleştirir.

## YARARLANILAN KAYNAKLAR

- ARNOLD, G.W., HILL, J.L. 1972:** Chemical factors affecting selection of food plants by ruminants. P. 72-102. In: J.B. Harbone (ed.), *Phytochemical ecology*. Academic Press, N.Y.
- BATZLI, G.O., JUNG, H.G. 1980:** Nutritional ecology of microtine rodents: Resource utilization near Atkasook, Alaska. *Arct. Alp. Res.* 12: 483-499.
- BELL, R.H.V. 1982:** The effect of soil nutrient availability on community structure in African ecosystems. P. 193-216. In: B.J. Huntley and B.H. Walker (eds.), *Ecological studies Vol. 42: The ecology of tropical savannas*. Springer-Verlag, N.Y.
- BELL, R.H.V., MCSHANE, T.O. 1984:** Tree response to elephant damage. p. 133-136. In: R.H. Bell and E. McShane-Caluzi (eds.), *Conservation and wildlife management in Africa*, U.S. Peace Corps Off Train Prog Support, For. Nat. Res. Sector, U.S. Govt. Printing Office, Washington, D.C.
- BELOVSKY, G.E. 1978:** Diet optimization in a generalist herbivore: The moose. *Theor. Popl. Biol.* 14: 105-134.
- BRYANT, J.P., CHAPIN, F.S., III, 1986:** Browsing-woody plant interactions during boreal forest plant succession. P. 213-225. In: K. Van Cleve, F.S. Chapin, III, P.W. Flanagan, L.A. Viereck, and C.T. Dyrness (eds.), *Forest ecosystems in the Alaskan Taiga*. Springer-Verlag, N.Y.
- BRYANT, J.P., CHAPIN F.S., III, and KLEIN, D.R. 1983:** Carbon / Nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.
- BRYANT, J.P., KUROPAT, P.J. 1980:** Selection of winter forage by subarctic browsing vertebrates: The role of plant chemistry. *Annu. Rev. Ecol. and Syst.* 11: 261-285.
- BRYANT, J.P., DANELL, K., PROVENZA, F.P., REICHARDT, P.B. and CLAUSEN, T.P. 1991a:** Effects of mammals browsing upon the chemistry of deciduous woody plants. In: D.W. Tallamy and M.J. Raup (eds), *Phytochemical induction by herbivores*. John Wiley and Sons. N.Y.
- BRYANT, J.P., KUROPAT, P.J., REICHARDT, P.B. and CLAUSEN, T.P. 1991b:** Controls over the allocation of resources by woody plants to chemical antiherbivore defense. In: T.P. Palo and C. Robbins (eds) *Chemical defenses of plants against mammals*. CRC Press, Boca Raton, Fla.
- BRYANT, J.P., PROVENZA, F.D., PASTOR, J., REICHARDT, P.B., CLAUSEN, T.P., DU TOIT, J.T. 1991c:** Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. 1991. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*
- BRYANT, J.P., TAHVANAINEN, J., SULKINOJA, M., JULKUNEN-TITTO, R., REICHARDT, P. and GREEN, T. 1989:** Biogeographic evidence for the evolution of chemical defense by boreal birch and willow against mammalian browsing. *Amer. Natur.* 134: 20-34.
- BUTLER, L.G., ROGLER, J.C., MEHANSHO, H. and CARLSON, D.M. 1986:** Dietary effects of tannins. P. 141-157. In: V. Cody, E. Middleton, and J.B.

Harborne (eds.), Plant flavonoids in biology and medicine: Biochemical, pharmacological and structure-activity relationships. Alan R. Liss, N.Y.

**CHAPIN, F.S., III, 1980:** The mineral nutrition of wild plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11:233-260.

**CHAPIN, F.S., III, 1991:** Integrated responses of plants to stress. *BioScience* 41: 29-36.

**CHAPIN, F.S., III, VAN CLEVE, K. 1981:** Plant nutrient absorption and retention under differing fire regimes. P. 301-321. In: Mooney, H.A., T.M. Bonnicksen, J.L. Christensen, J.E. Lotan, and W.A. Reiners, (eds.), Fire regime and ecosystem properties. USDA Forest Serv., Gen. Tech. Rep., Washington, D.C.

**CHAPIN, F.S., III, KEDROWSKI, R.A. 1983:** Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in deciduous and evergreen taiga trees. *Ecology* 64:376-391.

**CLAUSEN, T.P., BRYANT, J.P. and REICHARDT, P.B., 1986:** Defense of winter-dormant green alder against snowshoe hares. *J. Chem. Ecol.* 12: 2117-2131.

**CLAUSEN, T.P., PROVENZA, F.D., BURRITT, E.A., BRYANT, J.P. and REICHARDT, P.B. 1990:** Ecological implications of condensed tannin structure: a case study. *J. Chem. Ecol.* 16:2318-92.

**COLEY, P.D., BRYANT, J.P. and CHAPIN, F.S., III, 1985:** Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.

**CULVENOR, C.C. 1973:** Alkaloids. P. 375-379. In: G.W. Butler, and R.W. Bailey (eds.), Chemistry and biochemistry of herbage. Academic Press, N.Y.

**DANELL, K., HUSS-DANELL, K. 1985:** Feeding by insects on birches affected by moose browsing. *Oikos* 44: 75-81.

**DU TOIT, J.T., BRYANT, J.P. and FRISBY, K. 1990:** Regrowth and palatability of *Acacia* shoots following pruning by African savanna browsers. *Ecology* 71: 149-154.

**FEENY, P. 1976:** Plant apparency and chemical defense. p. 1-40. In: J.W. Wallace, R.L. Mansell (eds.), Recent advances in phytochemistry: Vol. 10: Biochemical interactions between plants and insects, Plenum, N.Y.

**FREELAND, W.J., JANZEN, D.H. 1974:** Strategies in herbivory by mammals: The role of plant secondary compounds. *Amer. Natur.* 108: 269-289.

**GARRISON, G.A. 1972:** Carbohydrate reserves and response to use. p. 271-286. In: Wildland shrubs-their biology and utilization. USDA Forest Serv. Gen. Tech. Rep. In: T-1. Logan, Utah: Utah State Univ.

**GERSHENZON, J. 1984:** Changes in levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. *Recent Adv. Phytochem.* 18: 273-320.

**GRIME, J.P., 1977:** Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Natur.* 111: 1169-1194.

**HAGGERMAN, A.E., BUTLER, L.G. 1989:** Choosing appropriate methods and standards for assaying tannin. *J. Chem. Ecol.* 15: 1795-1810.

**HEADY, HAROLD F. 1975:** Rangeland management. McGraw-Hill Book Co., N.Y.

- HEMINGWAY, R.W., MCGRAW, G.W. 1983:** Kinetics of acid-catalyzed cleavage of procyanidins. *J. Wood. Chem. Tech.* 3: 421-435.
- INGESTAD, T., LUND, A. 1979:** Nitrogen stress in birch seedlings: I. Growth technique and growth. *Physiol. Plant.* 45: 137-148.
- JANZEN, D.H. 1974:** Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipteroocarpaceae. *Biotropica* 6: 69-103.
- JOGIA, M.K., SINCLAIR, A.R.E. and ANDERSON, R.J. 1988:** An antifeedant in balsam poplar inhibits browsing by snowshoe hares, *Oecologia (Berl.)* 79: 189-192.
- JUNG, H.G., BATZLI, G.O. 1981:** Nutritional ecology of microtine rodents: Effects of plant extracts in the growth of arctic microtines. *J. Mamm.* 62: 286-292.
- KRAMER, P.J., KOZLOWSKI, T.T. 1979:** Physiology of woody plants. Academic Press, N.Y.
- KOZLOWSKI, T.T. 1971:** Growth and development of trees. Vol. I. Academic Press, N.Y.
- LAYCOCK, W.A. 1978:** Coevolution of poisonous plants and large herbivores on rangelands. *J. Range Manage.* 31: 335-352.
- LEVITT, J. 1972:** Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, N.Y.
- LINDROTH, R.L. 1988:** Adaptations of mammals to plant chemical defenses. p. 425-446. In: K. Spencer (ed.), *Chemical mediation of coevolution*. Academic Press, N.Y.
- LORIO, P.L., J. R. 1986:** Growth-differentiation balance: A basis for understanding southern pine beetle-tree interactions. *Forest Ecol. and Manage.* 14: 259-273.
- MALECHEK, J.C., BALPH, D.F. and PROVENZA, F.D. 1986:** Plant defenses and herbivore learning: Their consequences for livestock grazing systems. p. 193-208. In: O. Gudmundsson (ed.), *Grazing research at northern latitudes*. Plenum, N.Y.
- MCNAUGHTON, S.J., GEORGIADIS, N.J. 1986:** Ecology of African grazing and browsing mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 39-65.
- MEYER, M.W., KARAZOV, W.H. 1989:** Antiherbivore chemistry of *Larrea tridentate*: Effects of woodrat (*Neotoma lepida*) feeding and nutrition. *Ecology* 70: 953-961.
- MEYER, M.W., KARAZOV, W.H. 1991:** Deserts. In: T. Palo, and C. Robbins (eds.), *Plant defenses against mammalian herbivory*. CRC Press: Boca Raton, Fla.
- MOONEY, H.A., 1972:** The carbon balance of plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 3: 315-346.
- MOORBY, J., WARING, P.J. 1963:** Aging in woody plants. *Ann. Bot., N.S.* 106: 291: 309.
- NAGY, J.G., STEINHOFF, H.W. and WARD, G.M. 1964:** Effects of essential oils of sagebrush on deer rumen microbial function. *J. Wildl. Manage.* 28: 785-790.

**OH, H.K., JONES, M.B. and LONGHURST, W.M. 1967:** Comparison of rumen microbial inhibition resulting from various essential oils isolated from relatively unpalatable plant species. *Appl. Microbiol.* 16: 39-44.

**OWEN-SMITH, N. NOVELLIE, P. 1982:** What should a clever kuda eat? *Amer. Natur.* 119: 151-178.

**PALO, T.R., ROBBINS, C.T. 1991:** Plant chemical defense against mammalian herbivores. CRC Press, Boca Raton, Fla.

**PASTOR, J., NAIMEN, R.J., DEWEY, B. and MCLNNES, P. 1988:** Moose, microbes, and the boreal forest. *BioScience* 38: 770-777.

**PEARCY, R.W., BJORKMAN, O., CALDWELL, M.M., KEELEY, J.E., MONSON, R.K. and STRAIN, B.R. 1987:** Carbon gain by plants in natural environments. *BioScience* 37: 21-29.

**PEHRSON, A. 1983a:** Digestibility and retention of food components in caged mountain hares (*Lepus timidus* L.) during the winter. *Holarctic Ecology.* 6: 395-403.

**PEHRSON, A. 1983b:** Maximal winter browse intake in captive mountain hares. *Finnish Game Res.* 41: 47-55.

**PROVENZA, F.D., MALECHEK, J.C. 1983:** Tannin allocation in blackbrush (*Coleogyne ramosissima*). *Biochem. Syst. and Ecol.* 3: 223-238.

**PROVENZA, F.D., BURRITT, E.A., CLAUSEN, T.P., BRYANT, J.P. and REICHARDT, P.B., et al. 1991:** Conditioned flavor aversion: A mechanism for goats to avoid condensed tannins in blackbrush. *Amer. Natur.* 136: 810-828.

**REICHARDT, P.B., BRYANT, J.P., CLAUSEN, T.P. and WIELAND, G.D. 1984:** Defense of winter-dormant Alaska paper birch against snowshoe hares. *Oecologia* 65: 58-69.

**REICHARDT, P.B., CLAUSEN, T.P. and BRYANT, J.P. 1987:** Plant secondary metabolites as feeding deterrents to vertebrate herbivores. p. 37-42. In: F.D. Provenza, J.T. Flinders, E.D. McArthur (eds.). *Proc. Symp. on Plant-Herbivore Interactions.* USDA Forest Serv. Gen. Tech. Rep. INT-222, Ogden / Intermountain Res. Sta.

**REICHARDT, P.B., BRYANT, J.P., ANDERSON, B.J., PHILLIPS, D. and CLAUSEN, T.P., et al., 1990a:** Germacrone defends Labrador tea from browsing by snowshoe hares. *J. Chem. Ecol.* 16: 1961-1970.

**REICHARDT, P.B., BRYANT, J.P., MATTES, B.R., CLAUSEN, T.P. and CHAPIN, F.S., III, et al. 1990b:** The winter chemical defense of balsam poplar against snowshoe hares. *J. Chem. Ecol.* 16: 1941-1960.

**REICHARDT, P.B., CHAPIN, F.S., III, BRYANT, J.P., MATTES, B.R. and CLAUSEN, T.P. 1991:** Carbon / nutrient balance as a predictor of plant defense in Alaska balsam poplar: Potential importance of metabolite turnover. *Oecologia (Berl.)*.

**RHOADES, D.F., GATES, R.G. 1976:** Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. p. 168-213. In: J.W. Wallace, R.L. Mansell (eds.), *Recent advances in phytochemistry: Vol. 10: Biochemical interactions between plants and insects,* Plenum, N.Y.

- ROBBINS, C.T. 1983:** Wildlife nutrition. Academic Press, N.Y.
- ROBBINS, C.T., HANLEY, T.A., HAGGERMAN, A.E., HJELJORD, O., BAKER, D.L., SCHWARTZ, C.C. and MAUTZ, W.W. 1987:** The role of phenolics in defending plants against ruminants: Reduction in protein availability due to tannins. *Ecology* 89: 98-107.
- ROSENTHAL, G.A., JANZEN, D.H. 1979:** Herbivores: Their interactions with secondary plant metabolites. Academic Press, N.Y.
- SCHWARTZ, C.C., REGLIN, W.L. and NAGY, J.G. 1980a:** Deer preference for juniper forage and volatile oil treated foods. *J. Wildl. Manage.* 44: 114-120.
- SCHWARTZ, C.C., REGLIN, W.L. and NAGY, J.G. 1980b:** Juniper oil yield, terpenoid concentration, and antimicrobial effects on deer. *J. Wildl. Manage.* 44: 107-113.
- SCHULZE, E.D., CHAPIN, F.S., III, 1987:** Plant specialization to environments of different resource availability p. 120-148. In: A.D. Schulze and H. Zwolfer (eds.), *Ecological studies*, Vol. 61. Springer-Verlag, Berlin.
- SINCLAIR, A.R.E. 1975:** The resource limitation of trophic levels in tropical grassland ecosystems. *J. Animal. Ecol.* 44: 497-520.
- SINCLAIR, A.R.E., JOGIA, M.K. and ANDERSON, R.J. 1988a:** Camphor from juvenile white spruce as an antifeedent for snowshoe hares. *J. Chem. Ecol.* 14: 1505-1514.
- SINCLAIR, A.R.E., KREBS, C.J., SMITH, J.N.M. and BOUTIN, S. 1988b:** Population biology of snowshoe hares, III. Nutrition plant secondary compounds and food limitation. *J. Anim. Ecol.* 57: 787-806.
- STODDART, L.A., SMITH, A.D. and BOX, T.W. 1975:** Range management. New York: McGraw-Hill.
- VAN SOEST, P. 1982:** Nutritional ecology of the ruminant. O & B Books. Corvallis, Ore.
- WESTOBY, M. 1974:** An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *Amer. Natur.* 108: 290-304.
- WONG, E. 1973:** Plant phenolics. p. 265-316. In: G.W. Butler, and R.W. Bailey (eds.). *Chemistry and biochemistry of herbage*. Academic Press, N.Y.
- YABANN, W.K., BURRITT, E.A. and MALECHEK, J.C. 1987:** Sagebrush (*Artemisia tridentata*) monoterpenoid concentrations as factors in diet selection by free-grazing sheep. p. 64-70. In: F.D. Provenza, J.T. Flinders, E.D. McArthur (eds.), *Proc. Symp. on Plant-Herbivore Interactions*. USDA Forest Serv. Gen. Tech. Rep. INT-222, Ogden / Intermountain Res. Sta.