

Tuzluluğun bitkiler üzerine etkileri

Yazan: h. Zafer can



Toprak eriyiğinde artan tuz yoğunluğu, bitki kök bölgesinde birikerek bitkilere zararlı hale gelir. Tuzluluğun bitkilerde yaptığı zarar, bitki-su ilişkileri üzerine etkiler (ozmotik etki) ve beslenme düzeni üzerine etkiler (toksik etki) olarak başlıca iki ana başlık altında incelenebilir. Tuzluluğun bitkiler üzerinde yaptığı asıl yıkıcı etki, bitkinin enerji dengesinin bozulmasıdır. Tuzluluğun su ve beslenme düzeni üzerine yaptığı zararlı etkilerin aynı zamanda bitkinin enerji dengesini bozarak bitki gelişimini yavaşlattığı ve dolayısı ile verimi düşürdüğü bilinmektedir.

Tuzluluğun bitki su düzeni ve beslenme dengesi üzerine yaptığı zararlı etkiler sonucunda, bitkilerde vejetatif gelişme ve gaz alışverişi yavaşlamakta, önemli verim düşüklükleri meydana gelmektedir.

Tuzluluğun bitki su düzeni üzerine etkileri
tuzluluğun bitki beslenme düzeni üzerine etkileri
tuzluluğun enerji dengesi üzerine etkileri

tuzluluğun bitki su düzeni üzerine etkileri

suyun canlılar için önemi bilinmektedir. Bitkilerdeki yaşam, tamamen sıvı ortamda sürdürülmekte ve su biyolojik moleküllerin yapısal bütünlüğü için, dolayısı ile hücre, doku ve organizmaların yaşamsal işlevleri için temel oluşturmaktadır. Metabolik olaylarda reaksiyona giren tüm elementler, suda çözülmüş halde bulunurlar. Su ayrıca bir çok metabolik olayda bizzat reaksiyona girer. Protoplazmadaki tüm makro moleküller ve nükleik asitler su molekülleri ile kurdukları bağlar sayesinde kendilerine özgü yapıları kazanmışlardır. Tüm bunların yanında yaşam için gerekli olan difüzyon, ozmoz, turgor, plazmoliz, protoplazmik

hareketler ve madde taşınımı gibi tüm fizyolojik olaylar suyun kendine özgü özellikleri sayesinde gerçekleşmektedir. Toprak solüsyonu içerisinde bulunan mineral ve besin elementlerinin bitki bünyesine alınmasında, suyun mükemmel bir çözügen olması çok önemli bir rol oynamaktadır. Yaşam için bu derece önemli olan suyun noksanlığı halinde bitkilerde tüm yaşamsal olaylar geriler yada tamamen durur.

Dünyanın bir çok bölgesinde bitkisel üretimi sınırlayan en önemli faktör kuraklıktır. Bitkilerde su stresi iki şekilde ortaya çıkmaktadır. Birincisi, toprakta bitkinin alabileceği yeterli suyun bulunmaması, diğeri ise toprakta yeterli su bulunmasına rağmen suyun bitki tarafından alınmamasıdır. Toprak solüsyonunda bulunan suyun bitki kökleri tarafından alınmamasının en önemli sebebi ise tuzluluktur ve bu durum fizyolojik kuraklık olarak tanımlanır.

Bitkilerde su alınımı, “suyun, difüzyon yolu ile, biyolojik membrandan geçişi” olarak tanımlanabilen ozmoz yolu ile gerçekleşmektedir. Ozmoz olayının difüzyon olayından farkı iki solüsyon arasında seçici geçirgen bir membranın bulunmasıdır. Tüm canlı hücrelerde membranlar, hücrenin farklı yapılarını birbirlerinden ayırırlar ve bu yapılar arasında madde alışverişini sağlarlar. Seçici geçirgen niteliğinde olan membranlar, su ve co₂ gibi yüksüz küçük maddelerin geçişine izin verirlerken, yüklü ve büyük moleküllerin geçişine engel olurlar. Difüzyon olayında konsantrasyon farklılığı, ksilem akışında ise basınç farklılığı suyun hareketini sağlarken; ozmoz olayında su hareketi hem konsantrasyon hem de basınç farkına bağlı olarak gelişmektedir. Ozmoz olayında suyun hareketini sağlayan bu iki kuvvetin toplamı, suyun serbest enerjisini oluşturmakta ve kimyasal potansiyel değeri olarak kabul edilmektedir. Suyun kimyasal potansiyeli, suya eşlik eden serbest enerjidir. Suyun bu kimyasal potansiyel değeri, bitki fizyologları tarafından “su potansiyeli” olarak tanımlanmaktadır.

Genel olarak bir maddenin kimyasal potansiyeli, konsantrasyon, basınç, çekim ve elektriksel potansiyel olmak üzere başlıca dört faktörün etkisi altındadır. Suyun kimyasal potansiyeli incelendiğinde, su molekülleri yüksüz olduğundan, elektriksel potansiyelin su potansiyeli üzerine etkisinin olmadığı görülmektedir. Bu sebeple, su potansiyelinin konsantrasyon, basınç ve çekim faktörlerinin etkisi altında değiştiği söylenebilir ve aşağıdaki eşitlikle ifade edilir:

$$y = y^* + f_{\text{konsantrasyon}} + f_{\text{basınç}} + f_{\text{çekim}}$$

y^* , suyun standart olarak kabul edilen durumunun, yani saf suyun çevre basıncı altında sahip olduğu potansiyelin ifadesidir ve sıfır olarak kabul edilir. Konsantrasyon, basınç ve çekim faktörlerinin, suyun bu standart durumu üzerine yaptıkları etkiler, suyun belli koşullardaki potansiyelini belirler.

Su içinde çözülmüş halde bulunan madde konsantrasyonunun su potansiyeli üzerine yaptığı etki, p ile gösterilir ve suda çözülmüş halde bulunan maddelerin toplam konsantrasyonu, standart durumda (y^*) bulunan suyun potansiyelini azaltacağından, $(-p)$ olarak kabul edilir.

Basınç (p), solüsyonun su potansiyeli üzerine uyguladığı hidrostatik basınçtır. Bir solüsyonun hidrostatik basıncı, solüsyonun su potansiyelini artırıcı yöndedir. Bitki hücreleri rijit hücre duvarlarına sahip olduklarından büyük bir hidrostatik basınç değerine sahiptirler ve bu basınç değeri, bitki fizyolojisinde turgor basıncı olarak tanımlanmaktadır.

Yerçekimi, suyun aşağıya doğru hareket etmesine sebep olur. Ancak, teorik olarak

yerçekiminin su potansiyeli üzerine etkisinin olduğu kabul edilse de bitki fizyolojisi açısından düşünüldüğünde toprak solüsyonundan bitkiye, bitkiden atmosfere su akışında yerçekiminin su potansiyeli üzerine yaptığı etki önemsenmeyecek düzeydedir.

Tüm bu bilgilerin ışığı altında, bir solüsyonun toplam su potansiyeli, şu eşitlik ile gösterilebilir:

$$y = p - p$$

su, ozmotik teoriye göre, yüksek potansiyelli solüsyondan düşük potansiyelli solüsyona geçme eğilimindedir. Yukarıdaki eşitlik göz önüne alındığında, su transferi, konsantrasyonu düşük solüsyondan konsantrasyonu yüksek solüsyona olacaktır.

Suyun topraktan bitkiye ve bitkiden atmosfere hareketi tamamen fiziksel bir olaydır. Suyun bitki kökleri tarafından toprak solüsyonundan çekilip alınabilmesi için kök su potansiyelinin toprak su potansiyelinden düşük olması, bir başka deyiş ile kök ozmotik basıncının toprak ozmotik basıncından daha yüksek olması gerekmektedir.

Bitki su alımını aşağıdaki basit eşitlik ile belirlenir:

$$q = k l a (y_s - y_r)$$

eşitlikte k, toprağın hidrolik geçirgenliği, l, etkili kök uzunluğu, a, kök sisteminin geometrik yapısı ile ilgili katsayı ve y_s ile y_r ise sırası ile toprak solüsyonunun ve köklerin su potansiyelleridir. Eşitlikten de görülebileceği gibi, bitki köklerinin toprak solüsyonundan suyu alabilmesi diğer faktörler göz ardı edildiğinde tamamen toprak solüsyonu ve bitki köklerinin su potansiyellerine bağlıdır ve toprak solüsyonu su potansiyeli düşüğe su alımı da düşmektedir. Bitki hücresinin su alımı, bitki hücresi su potansiyeli ile toprak solüsyonu su potansiyeli eşitleninceye kadar devam eder.

Toprak solüsyonundaki suda eriyebilir toplam tuz konsantrasyonu, toprak solüsyonunun suyu bünyesinde daha yüksek bir ozmotik basınç ile tutmasına sebep olmaktadır. Bir başka deyişle, toprak solüsyonu ozmotik potansiyeli bitki köklerinin sahip olduğu ozmotik potansiyel karşısında düşmektedir. Yüksek ozmotik potansiyelli ortamdan düşük ozmotik potansiyelli ortama geçme eğiliminde olan suyun, bitki kökleri tarafından alınımı zorlaşmakta ve toprak solüsyonu içindeki tuz konsantrasyonuna bağlı olarak tamamen durabilmektedir.

Toprak solüsyonundaki suda eriyebilir tuz konsantrasyonunun artması ile azalan bitki su alımını, toprakta yeterli suyun bulunmasına rağmen, bitkinin bu sudan yararlanamamasına sebep olmakta, bitkilerde su noksanlığı görülmektedir. Toprak solüsyonunda konsantrasyonu artan eriyebilir tuzların sebep olduğu bu fizyolojik su stresi, tuzluluk stresinin bitkilerde yaptığı sekonder zararlanma olarak kabul edilebilir.

Yüksek bitkiler topraktan aldıkları suyu transpirasyon yolu ile su buharı halinde atmosfere bırakırlar ve toprak ile atmosfer arasında bir transfer kanalı oluştururlar. Suyun bu doğal akışında toprak solüsyonu su potansiyeli ile atmosferdeki su potansiyeli arasındaki fark rol oynar. Su, kök, gövde, dal, yaprak, stoma ve yaprak yüzeyi gibi bitkinin çeşitli kısımlarından geçerek atmosfere ulaşır. Bitki bünyesinde gerçekleşen tüm bu aşamalar bitkinin genlerince

kontrol edilir. Normal koşullarda su alımı ve transpirasyon arasında bir eşitlik söz konusudur. Ancak su alımının kısıtlanması sonucunda, transpirasyon yolu ile bitkinin kaybettiği su miktarı toprak solüsyonundan alınabilen su miktarından daha fazla olacaktır ve sonuç olarak bitki bünyesinde su noksanlığı başlayacaktır.

Bitkilerde su noksanlığının ilk belirtileri, bitki su potansiyelinin ve buna bağlı olarak, oransal su içeriğinin düşmesidir. Bunu takiben bitkide su noksanlığının gözle görülebilen ilk belirtisi olan yapraklardaki canlılığını kaybetme ve solma görülmeye başlanır. Bu sebeple bitkilerde su noksanlığının saptanmasında, yaprak su potansiyeli ve yaprak oransal su içeriğinin saptanması oldukça büyük bir öneme sahiptir.

Ozmotik stres altında bulunan bitkilerde, bitkinin genetik özelliklerine bağlı olmakla beraber, genel olarak iki farklı mekanizma gözlenmektedir. Bunlar, su kaybını azaltıcı ve su alımını artırıcı yönde gelişen mekanizmalardır. Bitkilerde su kaybını azaltıcı yönde gelişen mekanizmalar: kutikula tabakasının kalınlaşması, stoma sayısının azalması, stomaların kapanması, toplam yaprak alanının azalması, sürgün gelişiminin yavaşlaması buna karşılık kök gelişiminin hızlanması; dolayısı ile sürgün/kök oranının düşmesidir. Su alımını artırıcı yönde gelişen mekanizmalar ise toprak solüsyonu ile bitki arasında bitki aleyhine bozulan ozmotik dengenin tekrar sağlanması esasına dayanmaktadır. Ozmotik dengenin tekrar oluşturulup su alımının artırılması için düşen toprak solüsyonu ozmotik potansiyeli karşısında bitkinin kendi ozmotik potansiyelini düşürmesi, bir başka deyişle hücrelerde madde birikimi yolu ile konsantrasyonun artırılması gerekmektedir. Madde birikimi, bitkilerin tuza dayanımlarına bağlı olarak değişmekle beraber, vakuollerde iyon, stoplazmada toksik olmayan madde birikimi şeklinde olmaktadır.

Kurak ve tuzlu topraklarda yetiştirilen bitkilerde gelişmenin gerilemesi çok eski tarihlerden beri bilinen bir gerçektir. Ancak vejetatif gelişmedeki bu geriliğinin bilimsel sebepleri uzun yıllar saptanamamıştır. Bitki-su ilişkilerinin termodinamik esaslarının ortaya konması ile birlikte, bitki gelişimindeki bu gerilemenin sebepleri, su alımının düşmesine paralel olarak bitkide turgor basıncının düşmesine bağlanmıştır. Bitkilerde turgor düşüklüğü, hücre büyümesini yavaşlatmaktadır. Ozmotik stres altındaki bitkilerde gelişmenin yavaşlamasının sadece turgor basıncındaki düşüşe bağlanamayacağı görüşünde olan bir çok çalışma mevcuttur. Ozmotik stres sonucunda, turgor basıncında düşüş olmadan da bitki gelişiminin yavaşlayabildiği de bildirilmiştir. Her iki görüşün de buldukları ortak nokta, ozmotik stres sonucunda bitkilerde gelişmenin gerilediği ve stres koşulları ortadan kalktığında, gelişmenin tekrar normale döndüğüdür. Bitki gelişimindeki gerileme, daha önce de belirtildiği gibi, hem ozmotik stresin, hem de ozmotik düzenlemenin bir sonucudur ve bitkilerde ozmotik düzenleme mekanizmaları işlemeye başlamadan önce, henüz turgor basıncında düşme meydana gelmeden, kök yada yapraklardan gelen muhtemelen hormonal bir mesaj olduğu düşünülmektedir.

Bu görüş çok önceleri ortaya atılmıştır ve “bitkiler içinde buldukları çevrede meydana gelen ozmotik stresi nasıl algılayıp ozmotik düzenleme mekanizmalarını başlatabilmektedirler” sorusuna yanıt aranmaya başlanmıştır. Son çalışmalar, ozmotik stres sonucunda plazmalemmada bazı fiziksel ve kimyasal değişmelerin meydana geldiğini ve bu değişimlerin bitkilerde spesifik genleri aktive ettiğini ortaya koymaktadır.

Moleküler düzeyde yapılan çalışmalar, bitkilerde su stresi sonucunda gelişen bir çok mekanizmanın artan aba konsantrasyonuna bağlı olarak başladığını göstermektedir.

Aba, su ve tuz stresleri esnasında stomaların kapanmasında etkili bir rol oynamaktadır. Bu mekanizma üç aşamada gerçekleşir: (1) aba yaprak mezofil hücrelerinden ayrılarak hücreler arası boşluğa geçer (2) hücreler arası boşluktan transpirasyon akımı ile stoma hücrelerine taşınır (3) bitki dokularında aba birikimi meydana gelir.

Bitkilerde stomaların açılıp kapanması başta potasyum iyonu (k^+) olmak üzere, iyonların stoma hücreleri ve epidermis hücreleri arasındaki hareketleri sonucunda gerçekleşmektedir. Stoma hücreleri, potasyuma karşı oldukça duyarlı davranmaktadırlar. Stoma hücrelerinin normal fonksiyonlarını yerine getirebilmeleri, epidermis hücrelerinde yeterli düzeylerde k^+ iyonu varlığı ile yakından ilişkilidir.

Su stresi ve ozmotik stres sebebi ile bitkilerde turgor basıncının düşmesi ile birlikte aba sentezi artar ve aba, hücreler arası boşluğa geçer. Buradan transpirasyon akımı ile stoma hücrelerine ulaşan aba hücre membranının permeabilitesini artırır. Membran permeabilitesinin artması ile başta k^+ olmak üzere bitişik epidermis hücresine iyon taşınımı olur. İyonların komşu epidermis hücresinde ozmotik potansiyeli düşürmeleri sonucunda, stoma hücrelerinde mevcut bulunan su ozmotik olarak komşu epidermis hücresine geçer. Sonuçta stoma hücrelerinin su kaybetmesi sebebi ile stomalar kapanır. Aba, sitoplazmada sentezlenir ve kloroplastlarda depolanır. Aba birikiminin kloroplastlarda olmasının sebebi, fotosentetik metabolizmanın stromalarda ph değerinin yükselmesine sebep olmasıdır. Thylakoid membranlar ışık aldıklarında stromadan bir h^+ iyonu alırlar ve sonuçta stromada yüksek bir ph değerine ulaşılır diğer bir çok faktörün yanında, su stresi, elektron transferi ve fotofosforilasyon reaksiyonlarını inhibe eder ve h^+ iyonu transferinde aksaklıklar olur bunun sonucunda kloroplastlarda aba birikimi yavaşlar.

Ozmotik stres sonucunda ortaya çıkan su noksanlığına adaptasyonda, stomaların kapanması oldukça önemlidir. Ancak bitkilerde su kaybını azaltıcı yönde gelişen bu mekanizma, temelde gaz alışverişini sınırlayan bir mekanizma olduğundan bitkilerde co_2 alımını da sınırlamakta, dolayısı ile net fotosentez miktarı da düşmektedir.

Genel olarak çoğu bitkide, yüksek nacl konsantrasyonları, fotosentez oranını önemli boyutlarda düşürmektedir. Yüksek nacl konsantrasyonlarında yetişen bitkilerde, net fotosentez miktarının düşmesi, nacl nin yapraklarda sebep olduğu toksik etki sonucunda görülen nekrozlara ve yaprak tarafından fikse edilen co_2 miktarının düşmesine paralel olarak gelişmektedir.

Bitkilerde, toprak solüsyonunda konsantrasyonu artan tuzların sebep olduğu ozmotik stres sonucunda, stoma geçirgenliğinin azalması, bir başka deyişle stoma rezistansının (r_s) artması ve kutikula kalınlığındaki artış ile yaprak yüzeyi rezistansının (r_b) artması yapraklarda gaz alışverişinin, dolayısı ile co_2 alımının düşmesine sebep olmaktadır. Yapraklarda co_2 fiksasyonunun düşmesinde etkili olan bir diğer önemli faktör ise, mezofil rezistansının (r_m) artması, yani mezofil hücrelerinin co_2 fiksasyonunun düşmesidir. Su ve ozmotik stresin net fotosentez miktarı üzerine yaptığı olumsuz etkiler daha çok, yaprak yüzeyi (r_b) ve stoma (r_s) rezistansları üzerinde olurken, mezofil rezistansı üzerine olumsuz etkiler esas olarak iyonların toksik etkilerinin metabolizma üzerindeki olumsuz etkilerine bağlı olarak gelişmektedir.

Bir yaprağın gaz alışverişini kontrol eden toplam difüzyon rezistansı (r_{yaprak}), yaprak iç rezistansı ve yaprak dış rezistansı olarak incelenebilir. Yaprak iç rezistansı, mezofil (r_m) hücrelerince kontrol edilmektedir. Yaprak dışı rezistans ise, yaprak yüzeyi (r_b), stoma (r_s) ve kutikula (r_c) tarafından kontrol edilmektedir. Toplam yaprak gaz difüzyon rezistansı ve

yaprak toplam rezistansını oluşturan tüm faktörlerin arasındaki eşitlik şu şekilde verilmektedir:

$$r_{\text{yaprak}} = r_b + r_m + (r_s \cdot r_c / (r_s + r_c))$$

aşağıdaki eşitlik, bitkilerdeki CO₂ fiksasyonunu genel olarak açıklamaya yeterlidir.

$$\text{CO}_2 \text{ fiksasyonu} = d \text{ CO}_2 / (r_s) + (r_b) + (r_m)$$

eşitlikte d CO₂, yaprak dış ortamındaki ve iç ortamındaki CO₂ konsantrasyonları farkını vermektedir. Buna göre CO₂ fiksasyonu, stoma, yaprak yüzeyi ve mezofil rezistanslarına bağlı olarak yaprak tarafından atmosferden alınan CO₂ miktarı ile artmaktadır.

Transpirasyonda kullanılan birim su miktarına karşılık olarak, net fotosentez miktarı olarak tanımlanan su kullanım kapasitesi (wue = water use efficiency), su stresi koşullarında yetiştirilen bitkiler açısından oldukça önemli bir kavramdır ve aşağıdaki eşitlik ile ifade edilir:

$$wue = p_n / e$$

net fotosentez miktarı, stoma rezistansına (r_s) ve mezofil rezistansına (r_m) bağlı olarak değişmektedir ve r_m/r_s oranı, net fotosentez miktarındaki azalmanın daha çok stoma geçirgenliğinin düşüklüğünden mi yoksa mezofil hücrelerinin CO₂ fiksasyon kapasitelerinin düşüklüğünden mi kaynaklandığı sorusuna yanıt vermektedir.

Tuz stresi altındaki bitkilerde yapraklarda sukkulentleşme görülmektedir. Yapraklarda sukkulentleşmenin artması, yapraklarda su miktarının artması ve buharlaşma yüzeyinin azaltılması yönünde gelişen ve daha çok halofitik mekanizmalardır. Sukkulentleşmenin tuz toleransı açısından önemi, yapraklarda (%) tuz konsantrasyonu yükselmeden tuz alımının devam etmesine olanak sağlamasıdır.

Yapraklarda sukkulentleşme, birim yaprak alanındaki su miktarı ile ifade edilmekte ve yaprak sukkulens indeksi (S₁), aşağıdaki şekilde hesaplanmaktadır.

$$S_1 = w_f - w_d / \text{yaprak alanı}$$

tüm bu mekanizmaların toplam bir sonucu olarak, bitki ve birim zaman başına toplam fotosentez miktarı düşmektedir. Bitki başına net fotosentez miktarındaki azalma, toplam yaprak sayısındaki ve özellikle, yaprak alanındaki ortalama düşüşe paralel olarak gelişmektedir ve daha çok ozmotik etkinin bir sonucudur.

Bitkilerde su stresi sonucunda konsantrasyonu artan absizik asitin, stoma davranışları üzerindeki bu etkisinin yanında, bitkilerin su stresine dayanımları üzerinde görülen etkileri de bildirilmektedir. Artan absizik asit konsantrasyonları, özellikle yaşlı yaprakların dökülmesine, dolayısıyla ile, toplam transpirasyon alanının azalmasına sebep olmaktadır. Absizik asit'in bir diğer önemli özelliği, köklerden su akışını artırmasıdır. Absizik asitin bu özelliği, bitkilerin su ilişkilerini düzenleyici niteliktedir.

Stomaların kapanmasının yanı sıra, birim alandaki stoma sayısında ve yaprak alanında azalma ve kutikula kalınlığında artış, su ve ozmotik stres altında bulunan bitkilerde, transpirasyonu

azaltıcı yönde gelişen diğer önemli mekanizmalardır. Bunun yanında, artan kök/sürgün oranı, azalmış olan toplam transpirasyon alanı karşısında alınan su miktarının artması açısından çok önemlidir.

Ozmotik stres altındaki bitkilerde görülmekte olan tüm bu mekanizmalar, bitkinin su kaybını azaltıcı yönde gelişen mekanizmalardır. Bozulan ozmotik dengenin bitki tarafından yeniden düzenlenmesinde, bitkinin su alımını artırıcı yönde gelişen adaptasyon mekanizmalarıdır. Daha önce belirtildiği gibi, toprak solüsyonunda konsantrasyonu artan eriyebilir tuz miktarı, toprak solüsyonunun ozmotik potansiyelini düşürmekte ve bitki su alımı zorlaşmaktadır. Düşük olan toprak solüsyonu ozmotik potansiyeli karşısında bitkinin ozmotik potansiyelinin de bitki tarafından düşürülmesi, ozmotik kurallara göre, bitkilerde madde birikiminin sağlanması ile mümkün olmaktadır.

Tuzluluğun beslenme düzeni üzerine etkileri

tuzluluk, bitkilerin beslenme düzeni üzerinde başlıca iki önemli etkiye sahiptir. Birincisi, bitki dokularında biriken iyonların direkt toksik etkisi, diğeri ise, bazı iyonların birikimi sonucunda, bitkilerde beslenme dengesizliğinin ortaya çıkmasıdır.

Toprak solüsyonunda konsantrasyonu artan suda eriyebilir tuzların bitki bünyesine alınması, taşınımı, vakuollerde birikimi ve bitkiden uzaklaştırılması gibi bir çok mekanizma, bitki metabolizmasına önemli bir ek yük bindirmektedir. Bu teoriye göre ortamdan tuz alımı ile solunum arasında sıkı bir korelasyon vardır. Tuz alınımı ile ortaya çıkan bu solunum “iyonik solunum” olarak tanımlanmıştır. Solunumdaki bu artış, tuz absorpsiyonu için gerekli olan enerjinin sağlanmasına bağlanmıştır.

Suda eriyebilir tuzların toprak solüsyonunda birikerek bitkilerde ozmotik strese sebep olmalarının yanı sıra, özellikle klor (cl), ve sodyum (na) iyonlarının bitki gelişimi üzerinde olumsuz etkileri vardır. Bitki dokularında iyon konsantrasyonunun, bitkinin tolere edebileceği miktarın üzerine çıkması, bazı iyonların bitkide toksik etkilerde bulunmasına sebep olur ve bu etki “spesifik iyon etkisi” olarak tanımlanır.

Tuzlu topraklarda, özellikle, deniz suyunun sulama suyuna karışması sonucunda meydana gelen tuzlanmada, toprak solüsyonunda en fazla bulunan ve yapraklarda yüksek konsantrasyonlarda birikerek, bitkilerde en çok toksisiteye sebep olan iyonlar, sodyum ve klor iyonlarıdır. Sodyumun spesifik etkileri daha çok asma, turunçgiller, avokado ve sert çekirdekli gibi odunsu bitkilerde görülür.

Sodyum, öncelikle köklerde ve gövdenin alt kısımlarında birikim gösterir. Ancak uzun süre ve yüksek konsantrasyonlarda birikim meydana gelirse, sodyum taca da taşınmaya başlar ve zararlı etkilerini göstermeye başlar. Sodyum toksisitesinin belirtileri, yaşlı yapraklarda görülür ve yaprak ucundan başlayıp yaprak kenarları boyunca yanıklıklar ve doku ölümleri şeklinde kendini belli eder. Sodyum, aynı zamanda bitkinin gelişimi üzerinde de olumsuz etkilere sahiptir ve bu etkisi, daha çok bitkilerde beslenme dengesi üzerine yaptığı olumsuz etkilerden kaynaklanmaktadır. Yüksek sodyum konsantrasyonları, bitkilerde kalsiyum, potasyum ve magnezyum noksanlıklarına sebep olmaktadır. Sodyumun bitki gelişimi üzerine yaptığı bir diğer olumsuz etki ise, toprak strüktürünün fiziksel özelliklerini bozmasıdır. Toprak solüsyonunda konsantrasyonu artan sodyum, bitki köklerinde kalsiyum noksanlığına sebep olur. Klor, toprak suyu ile birlikte kolayca hareket eder ve köklerden alınımı hızlı ve kolaydır. Bitkiye alınan klor, sürgünlere taşınıp yapraklarda birikir. Klor toksisitesinin ilk belirtileri,

yaprak ucu ve kenarlarında kloroz şeklinde başlar ve daha sonra, kuruma ve yanıklıklar meydana gelir. Klor toksisitesinde doku ölümleri çok hızlı ve şiddetlidir.

Avokado, mango, şeftali başta olmak üzere sert çekirdekli meyveler, pekan, turuncgiller ve birçok sebze türleri ile tarla bitkileri, özellikle klor toksisitesine oldukça hassastırlar ve hassas olan bu bitkilerin yapraklarında görülen ve ileri aşamalarda yaprakların % 50 sini kaplayabilen nekrotik dokular, bitkilerin net fotosentez miktarları üzerinde oldukça önemli düşüslere sebep olmaktadır.

Sodyumun, bitki bünyesindeki zararlı etkilerinin yanında, toprakların fiziksel ve kimyasal yapıları üzerinde de önemli olumsuz etkileri vardır ve bu olumsuz etkiler de bitki bünyesi üzerinde oldukça önemli zararlı etkilere sahiptirler. Toprak solüsyonu iyon değişim kompleksinde konsantrasyonu artan na^+ , düşük su alımına ve zayıf havalanmaya sebep olmakta, toprak, küçük topraklar halinde dağılmaktadır. Bu koşullar altında, ca^{++} bitki köklerinden ayrılır ve bitkide ca^{++} noksanlığı gözlenir. Tuzlu topraklarda, k^+ konsantrasyonu na^+ karşısında oldukça düşük kalmakta ve k^+ noksanlığı görülmektedir.

Halofitlerde tuzların bitki bünyesine alınıp ozmotik regülasyonda kullanıldıktan sonra, özelleşmiş dokular yardımı ile toksik bir etki gözlenmeden bitkiden atılabilmesine karşılık, glikofitlerde, bitkinin tolere edebileceği miktardan yüksek tuz konsantrasyonlarında, iyonların toksik etkileri gözlenmektedir. Türler arasında iyon birikimi yönünden büyük farklar bulunmaktadır.

Toprak solüsyonunda ve bitki bünyesinde na/ca , na/k ve na/mg oranları bitki gelişimi açısından oldukça önemlidir. Halofit bitkilerde tuzluluğun sebep olduğu iyonik dengesizlik bitki tarafından tolere edilebilmektedir. Çünkü na ve cl iyonları vakuollere oranla sitoplazmada çok daha az bulunmaktadır. Aynı zamanda vakuollerde ca , k ve mg konsantrasyonları düşmekte ve bitki bu yolla sitoplazmadaki iyon dengesini koruyabilmektedir. K , bitki bünyesinde en hareketli iyondur ve diğer inorganik katyonlar ile yer değiştirmemektedir. Bir çok enzim k iyonuna bağlı olarak aktif olabilmektedir.

Çözünabilir enzimler, elektrolitlere karşı oldukça hassastırlar ve enzimlerde gözlenen bu hassasiyet halofit ve halofit olmayan bitkilerde aynıdır. Normal koşullarda, sitoplazmada 100-200 mm k^+ konsantrasyonuna karşılık, 1 mm na^+ konsantrasyonu, enzim fonksiyonları için optimum koşulları oluşturmaktadır (flowers et al. 1977; martinez, 1995). Ancak, tuzlu koşullarda, na^+/k^+ oranının artması, bitkilerde ağır fizyolojik değişimlerin meydana gelmesine sebep olmakta, nişasta miktarında ve azotlu bileşiklerin birikiminde düşüsler gözlenmektedir. Karbonhidrat metabolizmasındaki bu değişiklikler, pyruvate kinase ve phosphofruktokinase başta olmak üzere düzenleyici enzimlerin inaktivasyonlarına bağlı görülmektedir. Yüksek bitkilerde optimum k ve mg konsantrasyonları klorofil ve protein sentezi için oldukça önemlidir. K ve mg iyonlarının sitoplazmada optimum konsantrasyonlarda bulunması, fotosentezin bir çok aşamasında oldukça önemli bir yer tutmaktadır.

Klorofil biyosentezinin ilk aşaması olan magnesium-chelatase enziminin katalizasyonunda mg , porfirinin yapısına katılmaktadır. Magnesium-chelatase enzimi aktive olabilmek için, atp ile birlikte mg' a gereksinim duymaktadır. Bitki hücrelerinde toplam proteinlerin yaklaşık % 25 i kloroplastlarda lokalize olmaktadır. Bu sebeple bitkilerde yükselen na/mg oranı, kloroplastların yapı ve fonksiyonlarını bozmakta, sonuçta bitkilerde net fotosentez oranı düşmektedir.

Kalsiyum (ca) hücre duvarlarının stabilitesi ve mekanik sağlamlığının oluşmasında oldukça önemli bir yapısal role sahiptir. Ca⁺⁺ birikimi, peptik polimerlerin karşılıklı bağlanmasında etkili olarak hücre duvarının mekanik sağlamlığını artırmaktadır. Bitkilerde ca noksanlığı, toprak solüsyonunda ca konsantrasyonunun yetersiz olmasından yada toprak solüsyonunda yeterli miktarlarda bulunmasına rağmen su stresi yada ozmotik stres sonucunda bitki tarafından yeterli düzeylerde alınamamasından kaynaklanmaktadır.

Kalsiyum, hücre duvarının orta lamelinde yüksek konsantrasyonlarda bulunmaktadır. Dikotiledonlu bitkilerde orta lamelde, özellikle düşük ca konsantrasyonlarında, kalsiyumun pektatlara bağlanması ile, yüksek bir katyon değişim kapasitesi bulunmaktadır. Apoplastta na⁺ konsantrasyonunun artması ile ca⁺ orta lamelden ayrılmakta ve hücre duvarının stabilitesi ortadan kalkmaktadır.

Vakuol, hücre duvarı ve endoplazmik retikulumun aksine, cytosolde ca konsantrasyonu çok düşüktür ve serbest kalsiyum olarak 0.1-.0.2 µm konsantrasyonlarında bulunmaktadır ve fosfatların çökmesini engellemektedir. Bunun yanında ca “sekonder messenger” görevi görmektedir.

Tuz stresi altındaki bitkilerde ca, sitoplazma ve vakuoller arasında yüksek bir ph değeri yaratarak na⁺/h⁺ kanalı ile, na⁺ un sitoplazmadan vakuollere taşınmasını sağlamaktadır. Kalsiyum, plazma membranlarının seçici geçirgenliğini artırarak, nacl nin bitki gelişmesini yavaşlatıcı etkisini azaltmaktadır.

Tuzluluğun enerji dengesi üzerine etkileri

bitkilerde ozmotik ve iyonik stresin yaptığı zararlı etkiler yanında, tuz stresine adaptasyon esnasında, bitki gelişimi için gerekli olan enerji harcanmakta bitkiler için stres koşullarının en zararlı etkisi ortaya çıkmaktadır. Stres sonucunda bitkilerde gözlenen enerji dengesizliği, bitkinin gelişme fonksiyonlarında kullanılması gereken asimilatların ozmotik adaptasyonda kullanılması ve enerji rezervlerinin iyon taşınımında harcanması (iyonik solunum) sonucunda ortaya çıkmaktadır. Ancak iyonik solunumun toplam solunumun sadece çok küçük bir kısmını oluşturduğu bildirilmiştir.

Tuz stresi altındaki bitkilerde inorganik fosfat alımının azaldığı ve toprak solüsyonunda bulunan tuzların alınımı, taşınımı, vakuollerde depolanması ve bitkiden uzaklaştırılması esnasında atp kullanımının arttığı bildirilmektedir. Bu bilgilere dayanarak, tuz stresi altındaki bitkilerde, enerji dengesinin bozulması, bitkideki atp noksanlığına bağlanabilir.

Bitkilerde tuz toleransı

bitkilerde tuz toleransı sadece genetik yapıya bağlı olarak değişmemekte, üretim ve çevre koşullarına da bağlı kalmaktadır. Bitki, toprak, su ve diğer çevre faktörleri ile üretimde kullanılan kültürel yöntemler, bitkinin tuz toleransı üzerinde etkili olmaktadır. Bu sebeple, sadece bitkinin yetiştiği ortamın tuz konsantrasyonunun ve bitkinin genetik özelliklerinin bilinmesi, bitkinin tuz toleransının saptanmasında yeterli olmamaktadır.

Bitkilerde tuz toleransının saptanmasında kullanılan üç farklı yöntem bulunmaktadır.

(1) bitkinin tuzlu koşullarda canlı kalma yeteneği,

- (2) bitkinin tuzlu koşullarda sahip olduğu gelişme ve verim durumu,
(3) bitkinin tuzlu koşullarda normal koşullarla karşılaştırmalı olarak sahip olduğu göreceli gelişme ve verim durumu.

Bitkinin tuzlu koşullarda canlı kalma yeteneği, ekoloji alanında çalışan araştırmacılar için bir anlam ifade etmektedir. Ancak, tarımcılar için fazla bir önemi yoktur. Çünkü, yetiştiricilik açısından incelendiğinde, bitkilerin canlı kalıp kalmaması değil ekonomik anlamda alınan verim önemlidir. Sadece gelişme ve verim durumunun incelenmesi de ekonomistler açısından önem taşımaktadır. Fakat, çevresel faktörlerin ve kullanılan kültürel yöntemlerin de bitkilerde tuz toleransını etkiliyor olması, tuz toleransının belirlenmesinde bitkinin sadece gelişme ve verim durumunun incelenmesini yetersiz kılmaktadır. Tuzlu koşullarda göreceli verim ve gelişme durumunun incelenmesi ise, çevre faktörlerinin etkisinin de hesaba katılıyor olması açısından tarım alanında çalışan araştırmacılar için bitkilerde tuz toleransının saptanmasında en etkili yöntem olarak kabul edilmektedir.

Bitkilerde tuz toleransı, toprak ekstraktının elektriksel geçirgenliğine (ece) bağlı olarak, göreceli verim durumu hesaplanarak saptanmakta ve aşağıdaki eşitlik ile ifade edilmektedir.

$$Yr = 100 - b (ece - a)$$

eşitlikte, yr göreceli verim, a: bitki için tuz zararının görülmeye başlandığı eşik değeri (dsm-1) ($1 \text{ ds m}^{-1} = 1 \text{ mmho cm}^{-1}$), b: eşik değeri üzerindeki birim tuzluluk artışı başına verimdeki yüzde azalma, ece: kök bölgesi toprak ekstraktının elektriksel geçirgenliği (ds m^{-1}). Bu eşitlikte, tuz toleransının belirlenmesinde alınan esas, tuzsuz koşullarda verimin % 100 olarak kabul ediliyor olması ve bitkide tuz zararının görülmeye başladığı eşik tuzluluk değeri üzerindeki birim artış başına verimdeki % azalmanın saptanmasıdır.

Bitkilerde halofitik mekanizmalar

bitkilerin ozmotik strese karşı adaptasyon gösterme yetenekleri ve eğer ozmotik strese adapte olabiliyorlarsa, adaptasyonun oluş şekli açısından bitkiler arasında oldukça önemli farklar olduğu görülmektedir.

Halofitler tuz dengelerini düzenleyebilirler, fazla tuz birikimi olduğu takdirde tuzu özel bezeleri yardımı ile atabilirler yada yaprak salgıları ile tuz hareket eder ve tuz, yapraklardan dışarı atılabilir.

Bitkiler tuz toleransı yönünden başlıca üç grupta toplanabilirler. Bu gruplandırmaya göre, birinci grupta halofitler yer almaktadır. Bu grup içinde yer alan, suaeda maritima ve atriplex numinularia, 200-500 mm gibi çok yüksek nacl konsantrasyonlarında bile gelişmelerine hızla devam etmektedirler. Ancak yine aynı grupta yer alan atriplex hastata, spartina townsendii ve şeker pancarı, tuza yüksek tolerans göstermekle beraber, yüksek nacl konsantrasyonlarında yavaş gelişmektedirler. İkinci grup içinde yer alan bitkiler, festuca rubra ssp. Gibi tuzu bitkiden uzaklaştırmaya yarayan özel bezelere sahip olmamakla beraber tuza toleranslı olan bitkilerdir. Bu gruba örnek olarak pamuk domates gösterilebilir. Üçüncü grupta ise, çok hassas glikofitler yer almaktadır. Tuzluluğun çok ciddi problemler yarattığı bu gruba, turuncgiller, avokado ve sert çekirdekli meyveler örnek olarak gösterilebilirler.

Halofitlerin tuzluluğa dayanım mekanizmaları oldukça değişik olabilmektedir. Ancak ozmotik düzenlemenin yapılma şekli açısından incelendiğinde, halofitlerin toprak solüsyonundan tuzu

bünyelerine rahatlıkla alıp hiç bir zarar görmeden ozmotik düzenlemede bu tuzlardan yararlanabildikleri ve ozmotik düzenlemeden sonra kullandıkları iyonları yine hiç bir zararlanma görmeden kendi bünyelerinden uzaklaştırma yeteneğinde oldukları görülecektir.

Su stresi altındaki bitkilerde, ozmotik düzenleme olayları sonucunda stres yenilebilmektedir. Bitkilerde ozmotik düzenleme, hücrelerde ozmotik potansiyeli düşürücü yönde madde birikimi şeklinde olmakta, sonuçta bir çok bitki, bu yolla bitkide turgor basıncı kaybı olmadan ve hücre hacmi azalmadan bitki topraktan tekrar yeterli miktarda suyu alabilmektedir.

Bir çok halofit bitkide, ozmotik düzenleme, topraktan tuz absorpsiyonu ve vakuollerde tuzların depolanması şeklinde olmaktadır. Aynı zamanda vakuolar ozmotik potansiyeli dengelemek amacı ile sitoplazmada toksik olmayan organik madde birikimi meydana gelmektedir. Toksik olmayan maddeler, çoklu -oh grupları taşıyan polyollerdir. Bu maddeler genellikle şekerler ve gliseroldür. Tuz stresi altında bulunan glikofitlerde ise ozmotik düzenlemede kullanılan başlıca organik madde şekerlerdir.

Hücre dışı tuz konsantrasyonunun hücre içi toksik olmayan madde birikimi ile dengelenmesinde bitki tarafından kullanılan maddelere "ozmolit" adı verilmekte ve bu maddelerin konsantrasyonu sitoplazma içinde çok yüksek miktarlara ulaşabilmektedir. Ozmolitler, düşük molekül ağırlığına sahip, yüksüz yada zwitteriyonik, bitki tarafından kolayca kabul edilebilir, hücre metabolizmasında normal olarak bulunan oransal olarak toksik olmayan maddelerdir ve genellikle düşük miktarlarda bulunurlar. Bu maddeler: prolin ve glutamin gibi aminoasitler, glycine-betaine gibi modifiye amino asitler, biyogenik aminler ve trehalose, glycerol ve inositol gibi polyollerdir.

Prolin birikimi, su stresi toleransında indikatör olarak kabul edilmiştir. Bir grup araştırmacı, tuz toleransı yüksek bitkilerde prolin birikiminin, hassas olan bitkilere oranla daha fazla olduğunu kabul ederken, diğer bir grup araştırmacı prolin birikimi ile tuz toleransı arasında herhangi bir korelasyon bulunmadığını savunmaktadır.

Prolin birikimi, su stresi yanında yüksek ve düşük sıcaklıklar ile beraber ve tuzlu koşullar altında da ortaya çıkmaktadır. Bitki hücre ve dokularında, su potansiyelinin düşmesi ile prolin birikimi meydana gelmekte, ve genel olarak bu birikim yaprak kuru ağırlığının % 10' una kadar ulaşabilmektedir. Bu birikim çok genel bir yaklaşım olmak ile beraber, 1 gram yaprak kuru ağırlığı başına yaklaşık 20-30 mg olarak bildirilmektedir.

Stres altında bulunan bitkilerde ozmolit birikimi oldukça karmaşık bir olay olarak kabul edilmektedir. Bitkilerde ozmolit birikimi, aslında metabolik bir ihtiyaç sebebi ile meydana gelmektedir ve sonuçta ozmoregülasyonda da kullanılabilir. Prolin birikiminin, ozmoregülasyon yanında, stres esnasında enzimlerin korunmasında ve klorofil yapımında kullanıldığı bilinmektedir. Prolin, su stresi altındaki bitkilerde enzim miktarının korunmasında, tuz stresi altındaki bitkilerde de, malate dehydrogenase inhibisyonunun azalmasında önemli rol oynamaktadır.

Ozmolitler enzim aktivitesinin korunması yanında, sitoplazma hidrasyonunun korunmasında ve protein stabilitesinin sağlanması gibi bazı yaşamsal olayların devamında önemli roller üstlenmektedirler.