



Derleme (Review)

Cilt 1 - Sayı 3: 114-124 / Temmuz 2018
(Volume 1 - Issue 3: 114-124 / July 2018)

JİPSLİ TOPRAKLARDA YAŞAYAN BİTKİLERDE ADAPTASYON MEKANİZMALARINI VE KOMÜNİTE DAĞILIŞINA ETKİLERİ

Ayşegül ÇAYCI¹, Erkan YALÇIN^{1*}, Adnan AKÇİN²

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

² Amasya Üniversitesi, Suluova Meslek Yüksekokulu, Bitkisel ve Hayvansal Üretim Bölümü, 05500, Amasya, Türkiye

Gönderi: 21 Mayıs 2018; **Yayınlanma:** 01 Temmuz 2018
(**Submission:** May 21, 2018; **Published:** July 01, 2018)

Özet

Bu çalışmada jipsli topraklarda yaşayan bitkilerin az bilinen fiziksel, kimyasal, anatomik uyum mekanizmaları ve komünite dağılışına etkileri açıklanmıştır. Özel bir bitki örtüsünü destekleyen yüksek jips içerikli topraklar jipsofil bitkilerin uyum sağladığı habitatı göstermektedir. Jips içeren topraklar bitki yaşamı için özel bir fiziksel ve kimyasal çevredir. Bu derlemede, öncelikle jipsli toprakların fiziksel ve kimyasal özellikleri açıklanmış, sonra bitkilerdeki jipsofilliğin fiziksel, kimyasal, anatomik uyum mekanizmalarıyla devam edilmiş ve jipsli substratlarda komünitelerin dağılışı hakkında genel bir bakışla derleme bitirilmiştir.

Anahtar sözcükler: Adaptasyon, Ekofizyoloji, Jips, Jipsofil, Komünite dağılışı

The adaptation mechanisms of plants living in gypsiferous soils and the effects on community distribution

Abstract: In this study, the less known physical, chemical and anatomical adaptation mechanisms of plants which have lived in gypsiferous soils and their effects on the distribution of communities were explained. Soils with high gypsum content support specific vegetation, indicating a habitat to which gypsophile plants have adapted. Gypsum soils are a specific physical and chemical environment for plant life. In this review, it was first described the physical and chemical properties of gypsum soils, then summarized the physical, chemical and anatomical adaptation mechanisms of gypsophily in plants and it was finished the review by providing an overview of the distribution of communities on gypsum substrates.

Keywords: Adaptation, Ecophysiology, Gypsum, Gypsophile, Community distribution

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

1. Giriş

Beyaz renkli ve bir kimyasal tortul taş olan jips, alçıtaşı olarak da isimlendirilir. Ancak alçıtaşı, kimyasal bileşimi kalsiyum sülfat olan ve tortul kütlelerde rastlanan bir mineraldir (Karahan ve Erşahin, 2016). Jips, tabiatıta iki farklı şekilde bulunur. Bunlar, kristal halde su ihtiva eden kalsiyum sülfat ($Ca_2SO_4 \cdot 2H_2O$) ya da su ihtiva etmeyen, susuz kalsiyum sülfat olan anhidrit ($CaSO_4$) şeklindedir (Özdeniz ve ark., 2016). Jips ($CaSO_4 \cdot 2H_2O$), sıcak iklim bölgelerinde, evaporasyon yoluyla oluşan bir mineraldir. Deniz ve tuzlu göl sularının, 90 °C den daha düşük sıcaklıklarda buharlaşması sonucunda oluşur (Akpulat ve Çelik, 2005).

Jips topraklar (gypsum soils) ve jipsli topraklar (gypsyferous soils) bazen yanlışlıkla birbirlerinin yerine kullanılmaktadır. Şayet toprak özellikleri jips tarafından tayin ediliyorsa "jips toprak", eğer jipsin toprak özellikleri üzerine etkisi kısmi ise "jipsli toprak" ifadesi kullanılır (Karahan ve Erşahin, 2016). Jips içeriği % 2'den fazla olan topraklar, jipsli topraklar olarak adlandırılmakta olup bu toprakların alt tabakalarında jips içeriği % 14'ten fazladır (Akpulat ve Çelik, 2005).

Biyolojik çeşitliliğin temel nedenlerinden biri de "edafik adalar" olarak adlandırılan ekstrem edafik koşullarda gerçekleşen uyumsal açılımlardır (Özdeniz ve ark., 2016). Edafik koşullara karşı adaptasyon sergileyen bitkiler, jips gibi özel bir toprak tipinde rekabet yeteneklerini aktif olarak kullanarak yaşayan ve bu toprak tipi dışında rekabet yeteneklerini kaybeden uzman (specialist) strese dayanıklı model sergilerler. Bu durumun aksine bazı türler özel adaptasyonlara sahip olmayıp strese karşı tolerans gösteren sığınmacı (refuge) model sergilerler (Mota ve ark., 2017). Yüksek oranda edafik endemizmin görüldüğü jipsli topraklar jeolojik veya edafik adalar olarak isimlendirilir. Burada yetişen habitat uzmanı bitkiler, izolasyon ve habitatlarının bozulmasından etkilenerek yok olma tehlikesiyle karşı karşıya kalacaklardır (Damschen ve ark., 2012).

Meyer (1986), bitki türlerini jipsli ve jips içermeyen topraklarda dağılımlarına göre, jipsofil, jipsoklin, jipsovag, evsizler (waifs) ve jipsofoblar şeklinde sınıflandırmıştır. Sadece jipsli toprakta yaşayabilen türler jipsofillerdir. Hem jips toprağı üzerinde hem de jips bulunmayan toprakta yaşayan türler jipsovaglar olarak adlandırılır. Jipsoklinler ise genellikle jips içeriği yüksek topraklarda yaşayabilirlerken aynı zamanda killi ve yüksek oranda bor içeren topraklar gibi olağandışı substratlarda da yayılış gösteren türlerdir (Duvigneaud, 1968; Meyer, 1986).

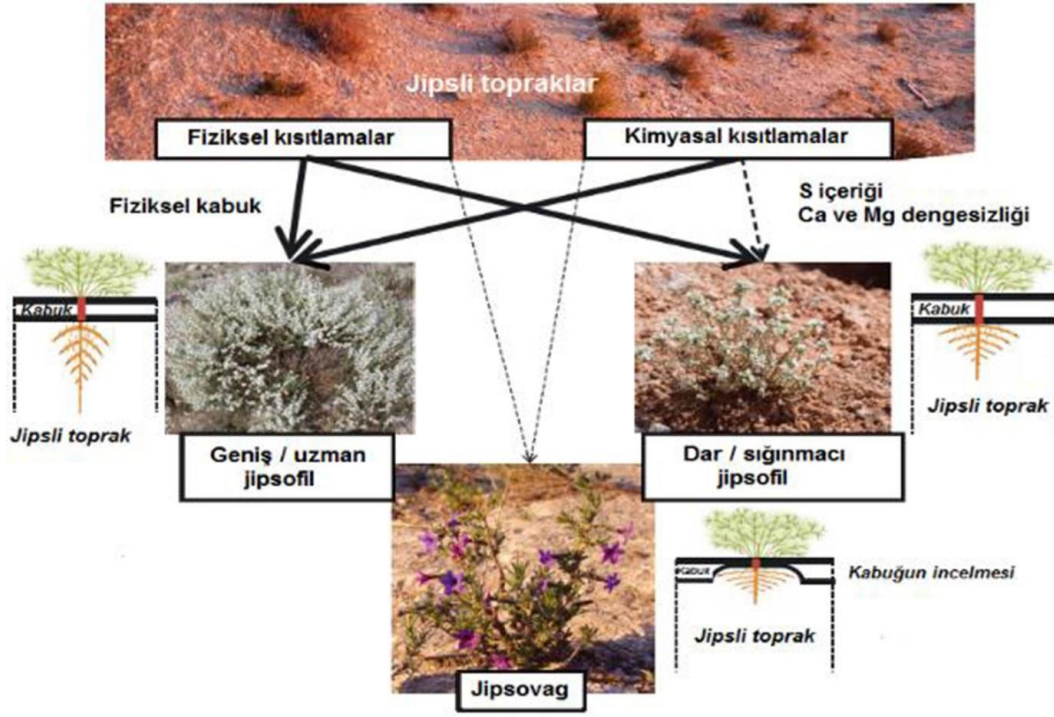
Bu çalışmayla, mevcut literatür ışığında jipsli topraklarda yaşayan bitkilerin fiziksel, kimyasal, anatomik uyum mekanizmaları açıklanmaktadır. Az bilinen konulardan birisi olan evrimsel süreçlerle jipsli topraklara bitki adaptasyonunun nasıl olduğu açıklanırken, komünite dağılışıyla ilişkisi de ortaya konmuştur.

2. Bitkilerin Jips İçeren Topraklara Adaptasyon Stratejileri

Kurak iklimlerdeki jipsli topraklar bitki yaşamı için fiziksel ve kimyasal olmak üzere iki tip sınırlamaya sahiptir. Jipsli topraklarda yaşayan bitki türleri bu sınırlamalara karşı sahip oldukları yetenek bakımından üç kategoriye ayrılır. Geniş yayılış alanına sahip jipsofil türler, erken yaşam dönemlerinde toprak yüzeyindeki sert fiziksel kabuğa nüfuz ederek çimlenebilme yeteneğine sahip uzman bitkiler olup, jipsli toprakların kimyasal kısıtlamalarına karşı koyabilmek için fizyolojik uyum yeteneğine de sahiptirler. Sığınmacı bitkiler olan dar yayılışlı jipsofiller, jipsli toprakların fiziksel kısıtlamalarının üstesinden başarıyla gelir ancak bu topraklar için özel adaptasyona sahip olmamalarına rağmen kimyasal kısıtlamalar için belli düzeyde tolerans sergilerler. Jipsli topraklar için uzmanlık sergilemeyen jipsovaglar, fiziksel kabuğun incelmesine ihtiyaç duyarlar ve sadece bu durumda kimyasal kısıtlamaları tolere edebilirler. Çevredeki jips içermeyen topraklarda daha rekabetçidirler (Escudero ve ark., 2015).

Jipsli topraklara bitki adaptasyonu ile ilgili iki hipotez vardır. İlki kimyasal hipotez olup, yüksek S ve Mg içeriği, makro besin yetersizliği veya yüksek su filtrasyonu gibi özelliklerin jipsofilliğin nedeni olduğunu kabul eder (Duvigneaud ve Denaeyer-De Smet, 1968; Boukhris ve Lossaint, 1975). İkincisi ise fiziksel hipotez olup jipsli toprakların esneklikten yoksun ve mekanik dayanıksızlığa sahip olması nedeniyle bitki ömrünü sınırlayan esas faktör olduğunu ileri sürmüştür (Parsons, 1976). Meyer (1986)' e göre, jipsli toprakların bitki yaşamı için sınırlandırıcı özelliğinin, toprağın kimyasal nitelikleri değil, toprak yüzeyindeki sert kabuk varlığı ve bu kabuğun kalınlığı belirler ve bu durum fiziksel hipotezi destekler. Jipsofil vejetasyonun çoğunlukla fiziksel toprak kabuğunun yaygın olarak görüldüğü kurak ve yarı kurak iklimler ile sınırlı oluşu da bu fiziksel hipotezi desteklemektedir (Şekil 1).

Bazı araştırmacılar, jipsli topraklarda yüksek su süzme kapasitesi nedeniyle besin ve suyun düşük miktarda tutulduğunu, bu durumun da kurak mevsimde bitkilerde su açığı artırabileceğini ileri sürmüşlerdir (Guerrero-Campo ve ark., 1999; Herrero ve Porta, 2000). Bunun aksine bazı yazarlar, yaz aylarında çevresindeki diğer toprak tiplerine göre, jipsli topraklarda daha fazla su bulunduğunu tespit etmişlerdir; bu sonuç da birçok jipsofilin geciken çiçeklenme fenolojisini açıklamaktadır (Meyer ve García-Moya, 1989; Aragon ve ark., 2009).



Şekil 1. Jipsofilliğin kavramsal modeli (Escudero, 2015).

Jipsli toprakta karakteristik olarak fazla miktarda bulunan $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, 40°C 'nin üzerinde ve daha düşük sıcaklıklarda çözülmüş tuzların varlığına rağmen sahip olduğu ilk su molekülünü serbest bırakma yeteneğine sahiptir (Freyer ve Voigt, 2003). Jipsli toprakların bu özelliği büyük ölçüde keşfedilmemiştir. Bu özellik birçok jipsofil bitkinin geciken fenolojisini ve yaz kuraklığı sırasında jipsli toprakların üst yüzeyinde izole edici fiziksel ve biyolojik kalın bir kabuk tabakası oluşturması ve böylece yaz mevsiminde evapotranspirasyonu engellemesi ile de açıklanmaktadır (Meyer ve ark., 1992; Escudero ve ark., 1999; Castillo-Monroy ve ark., 2011). Ancak, yarı kurak bölgelerde jipsli toprakların suyu yeterince tutamaması, bu bölgelerde su açığının artmasına neden olur.

3. Jipsli Topraklarda Bitkileri Karşılaman Ekolojik ve Fiziksel Koşullar

Jips veya kireçli topraklar gibi spesifik substratlar veya toprak tiplerine sahip habitatlar, esas olarak, oluştukları yerlerde meydana gelir. Ancak, jips veya kireç oluşumu, su ve rüzgar erozyonu ile yeni yerlere taşınması sonucu oluştuğu için bu habitatlarda toprak özelliklerinin oluşmasına veya değişmesine katkıda bulunurlar. Jipsli topraklar genellikle 400 mm'den az yağışlı kurak ve yarı kurak alanlarda oluşur (Rabizadeh ve ark., 2017). Jips birikimlerine katıksız (saf) jips halinde rastlamak ender olmaktadır. Birikimler, genellikle jips + CaCO_3 veya jips + toprak zerreleri karışımı halinde görülmektedirler. Jips kristallerini, doğada bazen üzeri CaCO_3 'la kaplanmış olarak da görmek mümkündür. Jips, bitkiler için önemli besin elementleri olan Ca ve S için iyi bir kaynaktır

(Shainberg ve ark., 1989). Alkali ve sodik toprakları iyileştirmek için yaygın olarak jips kullanılır. (Bennett ve ark., 2016).

Jipsli topraklar ile kurak iklimlerin dağılışı arasında bağlantı vardır. Bu durum kurak çevrelerde yoğun buharlaşmanın ortaya çıkardığı kılcal yükselme mekanizmalarının en üst toprak horizonunda jips birikimine yol açması ve böylece jipsli fiziki bir yüzeysel kabuk oluşturması sonucu ortaya çıkar (Verheye ve Boyadgiev, 1997; Herrero ve ark., 2009). Jipsin en çarpıcı özelliği düşük çözünürlüğüdür. Bu özellik, jipsli toprağın bitki örtüsü üzerindeki ekolojik etkisinin, tuzlu topraklardan çok kalkerli topraklara yakın olduğu anlamına gelmektedir (Herrero ve Porta, 2000). Tipik tuzlu toprakların aksine jipsin ozmotik potansiyeli önemli ölçüde arttırmadığı ve kalkerli topraklar gibi iyonlara özgü toksisitesinin neredeyse sıfır olduğu düşünülmüştür (Herrero ve ark., 2009). Buna karşın bazı bitki fizyologları (Ruiz ve ark., 2003), topraktaki yüksek sülfat konsantrasyonlarının toksik hale gelebileceğini ve besleyici madde alımına müdahale edeceğini öne sürerler (Boscaiu ve ark., 2011). Jipsin tuzluluğa bağlı osmotik stress oluşturduğu ve kuraklık şartlarına ilaveten jipsli ekosistem bitkilerinde prolin biyosentezinin tetikleyen ikincil bir mekanizma oluşturduğu da görülmüştür (Boscaiu ve ark., 2013). Jipsli topraklarda kimyasal olarak sınırlayıcı faktörler, makro besin yetersizlikleri (N, P ve K), bazı besin elementlerinin fazlalığı (Ca, Mg ve S), iyonik antagonizma ($\text{Ca}^{2+} / \text{Mg}^{2+}$), bazı mikro besinlerin eksikliği veya toksisitesidir (Meyer, 1986; Merlo ve ark., 2009). Bazı taksonomik soylar, jipsli topraklardaki kısıtlamalarla başa çıkmak için ön yeterliliklere sahip olabilirler. Bazı

familyalar ve cinsler, diğerlerine oranla çok sayıda jips uzmanına sahiptir. Örneğin, *Nyctaginaceae*, *Amaranthaceae*, *Plumbaginaceae* ve *Caryophyllaceae* gibi ve alt sınıf *Caryophyllidae*' deki birkaç familya, *Gypsophila* cinsi gibi jipsli habitatlarda yaygındır. Jipsli topraklara bitki ön adaptasyonunun altında yatan süreçler iyi anlaşılmamıştır, ancak düşük besin seviyelerine karşı toleransın gelişmesi gerekmektedir (Antonovics, 1971). *Brassicaceae*, *Resedaceae* ve *Capparidaceae* familyalarına ait birçok jips uzmanının sülfür biriktirebilmesi ve herbivorluktan korunma için adaptasyon sayılabilecek jipsofil bitkilerin yapraklarında sekonder organik kükürt bileşiklerinin varlığı jipsli topraklarda yaşamının bir ön adaptasyonu olarak düşünülür (Parsons, 1976). *Gypsophila struthium* Loeft., *Helianthemum squamatum* L., *Helianthemum alypoides* Losa & Rivas Goday, *Helianthemum syriacum* (Jacq.) DumCours ve *Lepidium subulatum* L.' da kükürt birikimi kaydedilmiştir (Ruiz ve ark., 2003). Bu bitkiler kuru kütlelerinde kükürdü 30 gkg⁻¹' den fazla biriktirebilir ve bu kükürdün de % 50'den fazlası sülfat olarak birikebilir (Al-Ani ve ark., 1971; Boukhris ve Lossaint, 1972). Kükürdün organik bileşiklere dahil edilmesi, *Lepidium subulatum* gibi bazı jipsofillerin jipsli topraklara toleransını belirleyen temel bir metabolik süreç olarak bildirilmiştir (Ruiz ve ark., 2003).

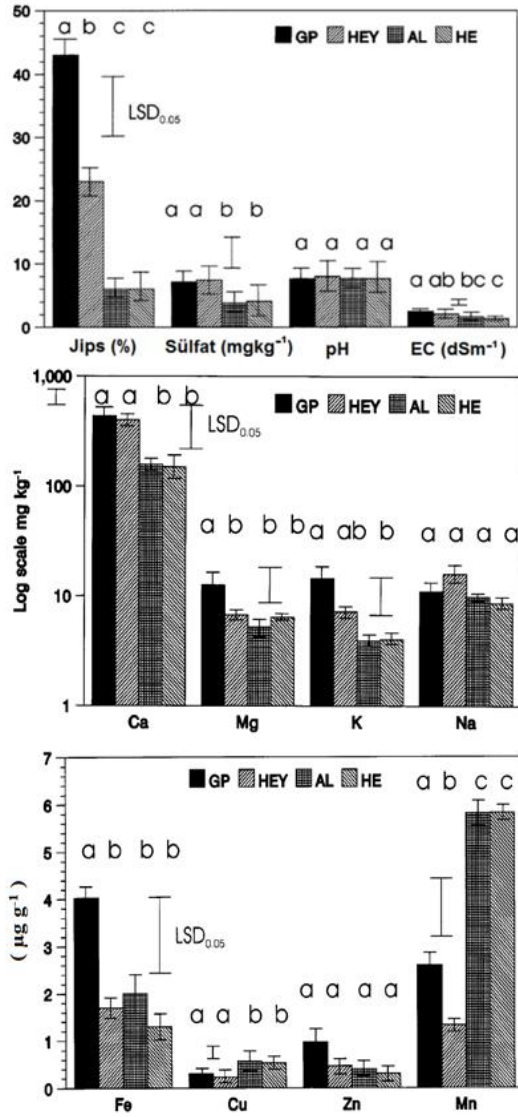
4. Jipsli Topraklarda Yaşayan Bitkilerde Toprağın Kimyasal Koşullarına Adaptasyon

Jipsli topraklara bitkilerin adaptasyonu ile ilgili olan kimyasal hipotez, yüksek S ve Mg içeriği, makro besin yetersizliği veya yüksek su filtrasyonu gibi özelliklerin jipsofilliğin nedeni olduğunu kabul eder (Duvigneaud ve Denaeyer-De Smet, 1968; Boukhris ve Lossaint, 1975). Yakın tarihli bir çalışmada, kimyasal hipotez, jipste büyüyen çeşitli türlerin yaprak kimyasal bileşimini ve bunların yayılış gösterdikleri bölgeler gibi çok sayıda varyasyon kaynaklarının istatistiksel olarak kontrolünü içeren detaylı bir değerlendirme ile revize edilmiştir (Palacio ve ark., 2007a). Jipsovag ve jipsofiller yapraklarının kimyasal bileşimi (jipsovaglar yapraklarında daha düşük konsantrasyonlarda S, Ca, Mg, N, P ve toplam kül içermektedirler) ile kolaylıkla ayırt edilmiştir (Duvigneaud ve Denaeyer De Smet, 1973; Duvigneaud, 1968). Duvigneaud ve Denaeyer (1966), jipsofil bitki dokularında Ca, Mg ve S konsantrasyonlarını K'dan daha yüksek düzeyde tutma eğilimi sergilediğini rapor etmiştir. Fakat daha sonra yapılan çalışmalar Mg miktarının bu genel duruma uymadığını ileri süren farklı sonuçlar ortaya koymuştur (Bölükbaşı ve ark.,2016). Bu farklılıklar, endemizmin doğasını ve kökenini tanımlamak için Gankin ve Major (1964) tarafından önerilen sığınma ve uzmanlık modelleri ile uyumludur. Palacio ve ark., (2007b), dar olarak dağılış gösteren jipsofillerin dokularının kimyasal bileşiminin

jipsovaglara daha yakın olduğunu ileri sürmüştü ve bu sonuca göre jipsli topraklardaki kimyasal kısıtlamalarla baş etmeye yönelik özel kimyasal adaptasyonlara sahip olmadıklarını ileri sürmüştür. Bu yüzden bu türler sığınma modeliyle uyumludur. Buna karşılık, bölgesel olarak baskın jipsofiller, bu topraklarda aşırı miktarda bulunan elementleri (S, Ca veya Mg gibi) ve daha az bulunan N ve P gibi makro besin maddelerini dokularında biriktirmek için bariz bir yetenek göstermiştir ve bu durum uzman modele karşılık gelmektedir (Alvarado ve ark., 2000; Palacio ve ark., 2007b; Pérez-García ve ark., 2018).

Jipsli toprakların bir başka özelliği de yüksek konsantrasyonlarda Ca⁺² iyonuna ve yüksek Ca/Mg oranına sahip olmasıdır (Boukhris ve Lossaint, 1975; Merlo ve ark., 2009). Bu durum kısmi olarak Mn ve Zn gibi bazı mikro besin elementlerinin ve özellikle makro besin elementi P' un immobilize olmasından sorumludur (Escudero ve ark., 2015). Jipsli topraklarda yayılış gösteren bitkilerin rizosfer bölgesinde SO₄⁺², Fe⁺³, K⁺, ve Zn⁺² yüksek konsantrasyonlarda (Şekil 2) bulunmuştur (Oyonarte ve ark., 2002; Kijjanapanich ve ark., 2014). Jipsli topraklarda sülfat iyonlarının yüksek konsantrasyonu bitkiler için tehlike oluşturur (Capaldi ve ark., 2015).

Canadas ve ark., (2014) jipsin tohum çimlenmesi üzerine etkisini incelemek için jipsofil, jipsovag ve kalsikoller (kalkerli toprakta yetişen bitki) ile yaptıkları çalışmada, topraktaki jips konsantrasyonunun jipsovag türlerin tohum çimlenmesi üzerinde önemli bir negatif etkisi olduğunu, jipsofillerde ise pozitif etkisi olduğunu göstermiştir. Kalsikollerde ise tohum çimlenmesi diğerlerinden daha fazla gerçekleşmiştir. Bu sonuçlara göre jips tohum çimlenmesinde kimyasal bir sınırlama getirmez, fakat çözünür tuzların tohum çimlenmesi üzerinde inhibe edici bir etkiye sahip olduğu görülmüştür (Canadas ve ark., 2014).



Şekil 2. Jipsli topraklarda yayılış gösteren bitkilerin rizosfer bölgesinde Jips, pH, EC, kimyasal element ve bileşiklerin konsantrasyonları (Oyonarte vd, 2002). GP: *Gypsophila struthium*; HEY: *Helianthemum syriacum* (Jipsli topraklarda yetişen); AL: *Anthyllus citysoides* L.; HE: *Helianthemum syriacum* (Jipsli olmayan topraklarda yetişen).

5. Jipsli Topraklarda Yaşayan Bitkilerde Toprağın Fiziksel Koşullarına Adaptasyon

Jips, toprakta fidelerin çıkışını ve tohum gelişimini engelleyerek sert bir yüzey kabuklanmasına neden olabilir (Maestre ve ark., 2013). Bridges ve Burnham (1980) geniş yayılışlı bitkilerin (generalist) jipsli topraklara kökleriyle nüfuz etmede zorluk çektiklerini bulmuşlardır. Çünkü jipsli toprakların en belirgin fiziksel özelliklerinden biri de toprak yüzeyindeki sert kabuk varlığıdır (Şekil 3.a).

Romao ve Escudero (2005), jipsovag fidanlarının aksine, jipsofil fidelerinin, jipsli toprakların yüzeyinde tipik olarak oluşan sert fiziksel kabuğa (yüzey kabuğunun dayanıklılığı 900-1200 kPa' dır) etkili bir şekilde nüfuz

edebildiklerini ileri sürmüşlerdir. Bu sert kabuk tabakasına nüfuz edebilme yeteneği jipsofillere seçici bir avantaj kazandırırken, jipsovaglar sert toprak kabuğunun dayanıklılığının daha düşük olduğu jipsofil standların civarına yerleşebilirler. Romao ve Escudero (2005), İberik yarımadasının geniş yayılışlı jipsovag bir türü olan *Teucrium capitatum* L.' un yetiştiği jipsli toprakların en üst sert kabuk tabakasını işleyerek ortadan kaldırdıklarında, yeni çimlenen bireylerin sayısını bu sert toprak kabuğunun üzerinde çimlenenlere göre altı kat daha fazla olduğunu bulmuşlardır. *Helianthemum squamatum* L. İberik yarımadasında jips içeriği bakımından farklı jipsli substrat tipleri üzerinde gelişebilen geniş yayılış alanına sahip jipsofil türdür. *Helianthemum squamatum*' un farklı miktarda jips içeren topraklarda yetişebilmesini sağlayan evrimsel fizyolojik adaptasyon yeteneğine ilave olarak musilajlaşan tohum kabuğunun yapışkan özelliği sert toprak kabuğuna tutunarak geniş alanlarda kısmen yetişmesini sağlamıştır (Escudero ve ark, 1997; Escudero ve ark, 2000; Romao ve Escudero, 2005).



Şekil 3. Kurak ve yarı kurak iklimlerde yaygın olarak görülen a. Fiziksel toprak kabuğu, b. Biyolojik toprak kabuğu: likenlerden sarı renkli tal yapısına sahip olan *Fulgensia subbracteata* (Nyl.) Poelt., gri renkli tal yapısına sahip olanlar ise *Toninia sedifolia*(Scop.) Timdal' dır (Maestre, 2006).

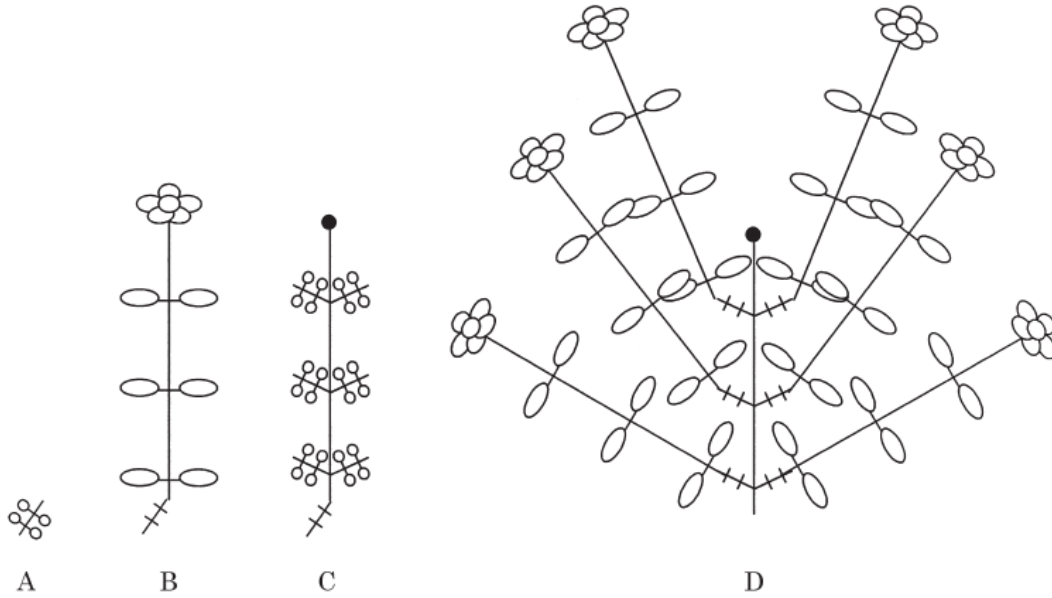
Belli bir süre jipsli topraklarda, fiziksel kabuğun bir parçası gibi değerlendirilen ve jipsli ekosistemlerin en göze çarpan bileşeni biyolojik toprak kabuğu (BSC) dur (Şekil 3.b). Biyolojik toprak kabuğu baskın olarak liken türlerinden oluşan ve bunlara bazı algler, karayosunu ve

ciğer otları gibi diğer türlerin de iştirak ettiği bir toprak tabakası olarak düşünülmektedir. Biyolojik toprak kabuğu diğer fonksiyonlarının yanı sıra, azot (Belnap, 2002; Castillo-Monroy ve ark., 2010) ve karbon (Maestre ve Cortina, 2003) döngüsünde kilit rol oynar, toprağın stabilize olmasını, sedimentlerin tutulmasını, toprağın hidrolojik koşullarını ve enzim aktivitesini düzenleme, besin elementlerinin mobilitesini ve döngüsünü etkileyen diğer kimyasal bileşikler ayarlama gibi görevler sergiler (Maestre ve ark., 2002; Belnap, 2006; Eldridge ve ark., 2010; Chamizo ve ark., 2012a,b). Son yıllarda yapılan az sayıda çalışmaları (Escudero ve ark., 2007; Maestre ve ark., 2011), biyolojik toprak kabuğunu oluşturan bu türlerin *Campanula fastigiata* Dufour ex DC, *Reseda stricta* Pers. ve *Helianthemum squamatum* gibi jipsofil türlerin jipsli substratlarda tutunmasını ve rekabetini kolaylaştırdığı görülmüştür. Luzuriaga ve ark., (2012) özellikle kurak yıllarda likenlerden oluşan toprak kabuk yapısının tek yıllık jips

komünitelerinde genel örtüş ve tür kompozisyonunu belirleyerek etkin olduğunu bulmuştur. Bu sonuçlar jipsli topraklarda tek yıllık lokal bitki komünitelerinin gelişimini etkileyen faktörler arasında liken-bitki etkileşimlerinin önemli olduğunu ortaya koymaktadır.

6. Jipsli Topraklarda Yaşayan Bitkilerde Morfolojik Adaptasyon

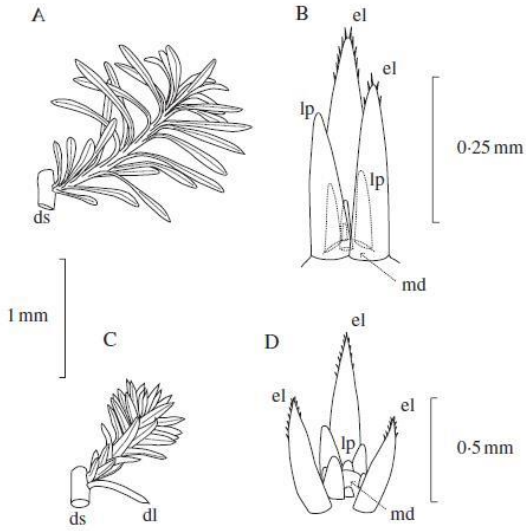
Jipsofil bitkiler kuraklığa karşı adaptasyon özellikleri sergiler. Örneğin birçok jipsofil çalımı tür küçük, sert kserofitik yapraklara sahiptir ve yıl boyunca fotosentetik biyokütlesi salınımlar sergiler. Jipsofil bitkiler kurak yaz mevsimine göre yağışların bol olduğu ilkbaharda daha büyük ve üretken yapraklara sahiptir. Bu özel yaprak yapısı mevsimsel dimorfizm olarak isimlendirilir (Şekil 4) ve iki farklı bitki türü gibi fizyolojik ve morfolojik görünüme sahip olarak mevsimsel bir adaptasyon gösterir (Palacio ve ark., 2006; Palacio ve ark., 2007b).



Şekil 4. Kurak Akdeniz ikliminde mevsimsel sürgün ve yaprak dimorfizminin gelişim şeması, (A) kış mevsiminde indirgenmiş veya dökülmüş yapraklar taşıyan sürgün (brakiblast), (B) ilkbaharda bu sürgünün aktif uç tomurcuğundan yeniden gelişen geniş yapraklı ve uzun internodlu genç sürgünler (dolikoblast), bu uzama ilbahar sonunda duraksar ve uç tomurcuk çiçek durumuna (infloresans) döner (C) ilkbahar sonunda dökülmüş veya indirgenmiş yapraklı dolikoblastın tekrar brakiblasta dönüşümü gerçekleşir ve böylece yaz kuraklığına adapte olan gövde görünüşü ortaya çıkar, (D) Uygun yağışlı mevsimde (takip eden sonbahar veya bir sonraki yılın ilkbaharı) brakiblastların tekrar uç tomurcuklarından yeni dolikoblastlar halinde gelişimi (Aronne ve de Micco, 2001).

Bu strateji kurak Akdeniz ve yarıkurak iklimlerin mevsimsel değişimlerine karşı bir adaptasyondur (Aronne ve De Micco, 2001). Jipsofil ve jipsovag çalımı türleri arasında yaygın olarak görülen çıplak büyüme tomurcukları (Şekil 5) mevsimsel ve tahmin edilemeyen iklimlerde fırsatçı gelişim yeteneği şeklinde değerlendirilir (Palacio ve Montserrat-Martí, 2005). İlk çalışmalar jipsofillerde sukculens özelliğinin yaygın olarak bulunduğunu ileri sürmüştür (Duvigneaud ve

Denaeyer-De Smet, 1973; Parsons, 1976). Çok sayıda jipsli toprak uzmanı (specialist) bitki arasında hakim olarak gözlenen sukculens, yüksek sülfür içeriği ile ilişkili olabilir, bu özellik muhtemelen sülfirik asitlerin toksik etkilerinin seyreltilmesine izin vermektedir (Parsons, 1976). Büyük miktarlarda Ca, ve çoğunlukla S ve Mg biriktiren türlerde çoğunlukla sukculens yaprak yapısı göze çarpar (Moore ve ark., 2014).



Şekil 5. Jipsofil ve jipsovag çalimsı türler arasında yaygın olarak görülen çıplak büyüme tomurcukları (Palacio ve Montserrat-Martí, 2005). *Lepidium subulatum*, (jipsofil) (A) ve (B) ve *Linum suffruticosum* L., (jipsovag) (C) ve (D)' da kısa sürgün ve apikal meristem morfolojisi; ds,vegetatif uzun sürgün; dl, uzun sürgün yaprağı; lp, yaprak primordiumu; md, meristematik koni. Yaprak primordiumları yalnızca genişleyen kısa sürgün yaprakları tarafından sarıldığı için tomurcuklar çıplak olarak kabul edilmektedir.

Jipsofil ve jipsovag bitkilerin düşük sıcaklıklarda etkili çimlenme, tohum ve meyve heteromorfizmi ve tohum dormansisi ile çimlenmeyi garantiye almak için çeşitli stratejiler sergiledikleri gözlenmiştir (Escudero ve ark., 1997; Escudero ve ark., 1999). Jipsofil bitkilerde görülen musilajlı tohum kabuğu (Escudero ve ark., 1997; Romao ve Escudero, 2005) çimlenme için suyu tutucudur ve bir yere yapışma özelliği ile tohumun uzaklaşmasını engelleyen özel bir çevre oluşturur (Guterman ve Shem-Tov, 1996, 1997; Zaady ve ark., 1997).

7. Jipsli Toprak Yapısının Bitki Dağılışı Üzerindeki Etkileri

Jipsli topraklar, kökenleri, jeolojik yaşı veya içerdiği jips miktarı ne düzeyde olursa olsun genel olarak bitki gelişimini etkilemektedir (Guerrero-Campo ve ark., 1999a, b; Herrero, 2004). Jipsli topraklar üzerinde uzun çalı ve ağaçlar seyrek olarak bulunurken, vejetasyon çoğunlukla çalimsı, kısa ömürlü çok yıllıklar (iki yıllık bitkiler, otsular ve çok yıllık otlar) ve tek yıllıklardan oluşmaktadır (Braun-Blanquet ve Bolós, 1957).

Kurak ve yarı kurak çevrelerde kolaylaştırıcı ve rekabetçi karşılıklı etkileşimlerin populasyon ve komünite dinamikleri üzerinde potansiyel rolü incelenmiştir. De la Cruz ve ark. (2008), *Helianthemum squamatum*'daki fide ölüm hızının mekansal-zamansal

dinamiklerini incelemiştir. Araştırmacılar *Helianthemum squamatum* fideleri ile hem türdeş, hem de farklı türden yetişkin jipsofiller (*Teucrium pumilum* Loeffl. ex L., *Herniaria fruticosa* L., *Thymus lacaitae* Pau ve *Koeleria castellana* Boiss. ve Reuter) arasında aynı yılın belirli bir mevsiminde ve iklim koşullarına bağlı olarak rekabetten kolaylaştırmaya doğru bir değişim olduğunu buldular.

Soliveres ve ark. (2010), abiyotik stres koşullarında jips kökenli habitatlarda bakıcı bitki *Stipa tenacissima* L. ile onun himayesi altında olan jipsofil çalı *Lepidium subulatum* arasındaki etkileşimde zamansal ve mekansal değişimin ontogenetik gelişmeyi nasıl yönlendirdiğini incelemiştir. *Stipa tenacissima*'nın, *Lepidium subulatum* üzerinde ömür boyu süren net kolaylaştırıcı etkisi bulunmuştur. Rekabetin jipsofil çalı *Lepidium subulatum*'un yaşlandıkça kademeli olarak azalması ontogeninin başından sonuna kadar niş farklılaşması olduğunu ortaya koymuştur.

Jipsli habitatlarda bitki komüniteleri, çok küçük mekansal ölçeklerde belirgin geçişler göstermektedir. Jipsli habitatların bitki komünitelerindeki bu keskin geçişler, birçok vejetasyon araştırmasında ayrıntılı olarak tanımlanmıştır (Braun-Blanquet ve Bolos, 1957; Rivas-Martínez ve Costa, 1970). Güneye bakan yamaçlardan ziyade kuzeye bakan yamaçlarda büyük olasılıkla gölgeleme ile iyileşen nem koşulları sert fiziksel toprak kabuğunu zayıflatarak (Rivas-Martínez ve Costa, 1970) keskin vejetasyon geçişlerine yol açmaktadır (Rivas-Martínez ve Costa, 1970; Meyer, 1986). Topoğrafya, jipsli tepelerde bitki dağılımını kontrol eden anahtar faktördür (Escudero ve ark., 1999, 2000; Guerrero-Campo ve ark., 1999a, b; Pueyo ve ark., 2007, 2008). Meksika'nın kuzeyinde, tür dağılımı ile topoğrafya, toprak yüzey özellikleri ve jips sedimentleri içeren kalkerli alüvyonun derinliği arasında güçlü bir ilişki de gözlenmiştir (Meyer ve Garcia Moya, 1989; Meyer ve ark., 1992). Örneğin, *Bouteloua chasei* Wall gibi bazı jipsovagların büyümesi ancak, kalkerli alüvyon tabakası yeterince ince ise mümkündür. Fiziksel toprak kabuğunun kalınlığı, su, besin maddeleri ve çözünmüş tuzların miktarı (Guerrero-Campo ve ark., 1999b) gibi abiyotik faktörler jipsli toprakların bitki yaşamını sınırlayıcı özelliklerini belirlemektedir. Çalimsı jipsofillerin birçoğu besin maddelerinin ve tuzların biriktiği ve fiziksel jips kabuğundan yoksun düşük rakımlı ve düz taban alanlarında varlık gösteremezler. Jipsofil vejetasyondaki değişim, jipsofil bitki türleri etrafında toplanmanın kritik olduğu tipik yama-parça şeklindeki değişim modeline karşılık gelmektedir (Olano ve ark., 2012). Bu yüzden jipsli habitatlar ve bunlar üzerindeki bitki dağılışı "habitat-adalar" şeklinde dünya üzerinde varlıklarını devam ettirmektedir (Pérez-García ve ark., 2018).

Çoğu geniş yayılışlı jipsofiller, çok etkili dağılışı mekanizmalarına sahip değildir (Escudero ve ark., 1999, 2000). Bu özellik, tohumların, uzun mesafeli dağılışını tehlikeye atarak, ana bitki çevresinde kümelenerek sabit kaldığını ifade etmektedir. Jipsofillerin kısa mesafeli

tohum dağılımı, jips alanlarına (Escudero ve ark., 2000) ait tipik çok dar yayılışlı endemizmi ortaya çıkarmaktadır. İzole olmuş alanlarda bir fırsat bulup kolonileşmek için uzun zamana ihtiyaç duymaları nedeniyle jips türlerinin evrimsel olarak yaşlı taksonlar olduğu ileri sürülmektedir (Moore ve Jansen, 2007). Bazı yazarlar, bazı jipsofillerin (bitkiler, likenler ve bryofitler dahil olmak üzere) Batı / Doğu Akdeniz ile Orta Asya bölgesi arasında Pleistosen öncesinden köken alan parçalı bir dağılışa sahip olduğunu ileri sürmüştür (Braun-Blanquet ve Bolos, 1957; Barreno, 1991; Egea ve Alonso, 1996).

8. Sonuç ve Tartışma

Jipsofil bitkiler; gerçek uzmanlardan [*bu habitatlarda aşırı bulunan S, Ca ve Mg gibi elementleri, bu topraklarda az miktarda bulunan N ve P gibi makro besin elementlerini biriktirme yeteneğine sahiptirler* (Guerrero Campo ve ark., 1999b; Palacio ve ark., 2007a)], sığınma uzmanlarına (*bu sınırlamalar ile başa çıkabilen sınırlı dağılış gösteren jipsofiller*) ve jipsovaglara (*jipssiz habitatlarda optimum dağılım gösteren genelci (=generalist) türler*) kadar uzanır.

Jips habitatları, tarihsel olarak, özel bir korumaya ihtiyaç duyulmayan, verimsiz toprağa sahip alanlar olarak algılanmıştır. Kentsel atıkların atıldığı çöplük olarak kullanılan bozulmuş ve ağaçlandırılması gereken yerler olarak yorumlanmışlardır (Vicente-Serrano ve ark., 2012). Günümüzde, yüksek oranda endemizme sahip olmasından (Meyer ve ark., 1992; Akpulat ve Çelik, 2005; Sosa ve De-Nova, 2012) ve yerel veya bölgesel floristik çeşitliliğe büyük oranda katkısından dolayı korunmaya değer habitatlar olarak kabul edilmektedirler. Bu kadar kıymetli olmasına karşın, jips ekosistemlerin, herbivorluk (Pueyo ve ark., 2008), iklim değişikliği (Matesanz ve ark., 2009; Vicente-Serrano ve ark., 2012; Maestre ve ark., 2013), madencilik istismları (Mota ve ark., 2004), yangın olayları, tarım veya kentsel gelişim gibi tehditlere karşı hassasiyetini ortaya koymuş çok az sayıda bilimsel çalışma vardır.

Son yıllardaki koruma çabaları, nesli tehdit altında olan türleri içeren ulusal veya bölgesel kırmızı listelere birçok jipsofil türün dahil olmasına yol açmıştır. Örneğin jipsofil çalılar ve açık alanlarda yetişen kısa ömürlü çayırılar, Avrupa Direktifinin öncelikli korunan habitatları ve yabani fauna ve flora koruma listelerine (Direktif 92/43 / CEE, 1992) dahil edilmiştir. Koruma politikalarını geliştirmede bir kriter olarak jipsofil florası kullanılmıştır (Martínez-Hernandez ve ark., 2011). Jipsli alanlarda yürütülen koruma faaliyetlerinden hiçbiri, biyolojik çeşitlilik bakımından çok önemli olmasına ve ekosistemin yapısı ve işleyişinin devamında anahtar rol oynamasına rağmen biyolojik toprak kabuğunu oluşturan likenler ve yosunlar gibi bu çevrelerin önemli biyolojik bileşenleri üzerinde odaklanmamıştır (Mota ve ark., 2011). Küresel değişim etmenlerinin baskısı altındaki jips ekosistemlerinin ve bunların bileşenlerinin

geleceği, iklim değişiminin yapı ve işleyişi üzerinde oluşturacağı baskı nedeniyle belirsizdir. Maestre ve ark. (2013), havanın ortalama sıcaklığının 2-3 °C artışının, 4 yılda biyolojik toprak kabuğu örtüşünde ~% 44'lük ciddi bir azalmaya neden olduğunu göstermiştir. Biyolojik kabuğun baskın olduğu mikro alanlarda, havanın ısınması topraktan CO₂ çıkışını önemli ölçüde arttırırken ve toprağa net CO₂ girişini azaltmıştır. Aromatik bileşikler gibi zor ayrışan C kaynaklarının artmasıyla oluşan biyokabuk kayıpları ve bakterilere kıyasla mantarların bolluğu artmıştır. Bu değişimler C döngüsünü etkileyecek ve orta ve uzun vadede toprağın C stoğunu azaltacaktır.

Peyzaj parçalanması ve insan kaynaklı bozulma gibi diğer küresel değişim etkisi, jipsli alanlarda ayrıca önemli olacaktır (Matesanz ve ark., 2010). Jipsli habitatlardaki çalışmalar, jipsli yama büyüklüklerinin ve bunların daha büyük jips alanlarına uzaklıklarının, bitki komünitelerinin tür kompozisyonunu ve çeşitliliğini büyük ölçüde etkilediğini ortaya koymuştur (Pueyo ve ark., 2007; Vicente Serrano ve ark., 2012). Ayrıca, yüksek otlatma baskısı bu farklılıkları homojenize eder ve bazı nadir jipsofilleri tehdit edebilir (Pueyo ve ark., 2007). Potansiyel olarak istilacı bitkilerin jipsli bitki komünitelerine yerleşme dinamiklerinin olumsuz etkileri olduğuna dair kanıtlar da bildirilmiştir (Matesanz ve ark., 2008). Bu sonuçları göz önüne alırsak, küresel değişim, jips organizmalarının geleceğini, işlevlerini ve ekosistem servislerini derinden etkileyebilir.

Jips ekosistemlerini içeren gelecek çalışmalar, ekoloji, evrim, fizyoloji ve genetik alanlarını bir araya getirmelidir. Topraklarda düşük Ca / Mg oranına tolerans gibi bazı mekanizmalar da jips sendromuyla ilişkili olabilir ve bu nedenle gelecekte daha fazla araştırmaya ihtiyaç duymaktadır. Ada benzeri jips habitatları, yalnızca evrimsel soruları test etmek için değil, aynı zamanda komünite ekolojisi ve ekosistem işleyişi ile ilgili sıcak konular hakkındaki bilgimizi derinleştirmek için ideal modellerdir. Örneğin, birlikte varolma teorisi (Hillerislanbers ve ark., 2012), jips ve kalkerli topraklar arasında oluşan keskin ekotonları keşfetmek ve jips takımadalarında gelişen metakomüniteleri araştırarak yeni bilgiler sağlayabileceklerdir.

Kaynaklar

- Akpulat HA, Çelik N. 2005. Flora of gypsum areas in Sivas in the eastern part of Cappadocia in Central Anatolia, Turkey. *J Arid Environ*, 61: 27-46.
- Al-Ani TA, Aviv IM, Abdulaziz AI, Ouda NA. 1971. Plant indicators in Iraq. II. Mineral composition of native plants in relation to soils and selective absorption. *Plant Soil*, 35: 29-36.
- Alvarado JJ, Ruiz JM, López-Cantarero I, Molero J, Romero L. 2000. Nitrogen metabolism in five plant species characteristic of Gypsiferous soils. *J Plant Physiol*, 156: 612-616.
- Anonymous. 1992. Directive 92/43/CEE of the Council of the European Community on the Conservation of Habitats and

- Wild Fauna and Flora. European Community, Brussels Belgium DOCE 206/1992, Serie L, 7-50.
- Antonovics J. 1971. The effects of a heterogeneous environment on the genetics of natural populations. *Am Sci*, 59: 593-599.
- Aronne G, De Micco V. 2001. Seasonal dimorphism in the Mediterranean *Cistus incanus* L. subsp. *incanus*. *Ann Bot-London*, 87: 789-794.
- Aragón CF, Méndez M, Escudero A. 2009. Survival costs of reproduction in a short-lived perennial plant, live hard, die young. *Am J Bot*, 96: 904-911.
- Barreno E. 1991. Phytogeography of terricolous lichens in the Iberian Peninsula and Canary Islands. *Botanika Chronika*, 10: 199-210.
- Belnap J. 2002. Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah USA. *Biol Fert Soils*, 35: 128-135.
- Belnap J. 2006. The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydrol Process*, 20: 3159-3178.
- Bennett JM, Marchuk A, Raine SR, Dalzell SA, Macfarlane, DC. 2016. Managing land application of coal seam water: A field study of land amendment irrigation using saline-sodic and alkaline water on a Red Vertisol. *J Environ Manage*, 184: 178-185.
- Böluğbasi A, Kurt L, S Palacio. 2016. Unravelling the mechanisms for plant survival on gypsum soils: an analysis of the chemical composition of gypsum plants from Turkey. *Plant Biol*, 18: 271 - 279.
- Boscaiu M, Bautista I, Donat P, Lidon A, Llinares J, Lull C, Mayoral O, Vicente O. 2011. Plant responses to abiotic stress. *Curr Opin Biotech*, 22: S130.
- Boscaiu M, Bautista I, Lidón A, Llinares J, Lull C, Donat P, Mayoral O, Vicente O 2013 Environmental-dependent proline accumulation in plants living on gypsum soils. *Acta Physioli Plant*, 35:2193-2204.
- Boukhris M, Lossaint P. 1972. Spécificité biogéochimique des plantes gypsophiles de Tunisie. *Oecolog Plantar*, 7: 45-68.
- Boukhris M, Lossaint P. 1975. Aspects ecologiques de la nutrition minerale de plantes gypsicoles di Tunisie. *Rev Ecol Biol Sol*, 12: 329-348.
- Braun-Blanquet J, Bolós O. 1957. Les groupements végétaux du bassin moyen de l'Ebre et leur dynamisme. *Anales de la Estaci'on Experimental de Aula Dei*, 5: 1-266.
- Bridges EM, Burnham CP. 1980. Soils of the state of Bahrain. *J Soil Sci*, 31: 689-707.
- Capaldi FR, Gratão PL, Reis AR, Lima LW, Azevedo RA. 2015. Sulfur metabolism and stress defense responses in plants. *Trop Plant Biol*, 8: 60-73.
- Castillo-Monroy AP, Maestre FT, Delgado-Baquerizo M, Gallardo A. 2010. Biological soil crusts modulate nitrogen availability in semi-arid ecosystems, insights from a Mediterranean grassland. *Plant Soil*, 333: 21-34.
- Castillo-Monroy AP, Maestre FT, Rey A, Soliveres S, García-Palacios P. 2011. Biological soil crusts are the main contributor to soil CO₂ efflux and modulate its spatio temporal variability in a semi-arid ecosystem. *Ecosystems*, 14: 835-847.
- Chamizo S, Cantón Y, Lázaro R, Solé-Benet A, Domingo F. 2012a. Crust composition and disturbance drive infiltration through biological soil crusts in semiarid ecosystems. *Ecosystems*, 15: 148-161.
- Chamizo S, Cantón Y, Rodríguez-Caballero E, Domingo F, Escudero A. 2012b. Runoff at contrasting scales in a semiarid ecosystem, a complex balance between biological soil crust features and rainfall characteristics. *J Hydrol*, 452: 130-138.
- Damschen EI, Harrison S, Ackerly DD, Fernandez-Going BM, Anacker BL. 2012. Endemic plant communities on special soils: early victims or hardy survivors of climate change? *J Ecol*, 100: 1122-1130.
- De la Cruz M, Escudero A, Maestre F, Romao RL. 2008. Where do seedlings go? A spatio-temporal analysis of early mortality in a semiarid specialist. *Ecography*, 31: 1-11.
- Duvigneaud P, Denaeyer-De Smet SDD. 1966. Accumulation du soufre dans quelques espe'ces gypsophiles d'Espagne. *B Soc Roy Bot Belg*, 99: 263-269.
- Duvigneaud P, Smet, SDD. 1968. Essai de classification chimique (elements mineraux) des plantes gypsicoles du Bassin de l'Ebre. *B Soc Roy Bot Belg*, 101: 279-291.
- Duvigneaud P, Smet, SDD. 1973. Considérations sur l'écologie de ' la nutrition minerale des tapis végétaux naturels. *Oecolog Plantar*, 8: 219-246.
- Egea JM, Alonso FL. 1996. Patrones de distribucion en la flora liquénica xerófila del sureste de España. *Acta Botánica Malacitana*, 21: 35-47.
- Eldridge D, Bowker MA, Maestre FT, Alonso P, Mau RL, Papadopoulos J, Escudero A. 2010. Interactive effects of three ecosystem engineers on infiltration in a semi-arid Mediterranean grassland. *Ecosystems*, 13: 499-510.
- Escudero A, Carnes L, Pérez-García F. 1997. Germination of gypsophytes and gypsosvags in semiarid central Spain. *J Arid Environ*, 36: 487-497.
- Escudero A, Somolinos RC, Olano JM, Rubio A. 1999. Factors controlling the establishment of *Helianthemum squamatum* (L.) Dum., an endemic gypsophile of semi-arid Spain. *J Ecol*, 87: 290-302.
- Escudero A, Iriondo JM, Olano JM, Rubio A, Somolinos R. 2000. Factors affecting the establishment of a gypsophyte, the case of *Lepidium subulatum*. *Am J Bot*, 87: 861-871.
- Escudero A, Martínez I, de la Cruz A, Otálora MAG, Maestre FT. 2007. Soil lichens have species-specific effects on the seedling emergence of three gypsophile plant species. *J Arid Environ*, 70: 18-28.
- Escudero A, Palacio S, Maestre TF, Luzuriaga LA. 2015. Plant life on gypsum: A review of its multiple facets. *Biol Rev*, 90: 1-18.
- Freyer D, Voigt W. 2003. Crystallization and phase stability of CaSO₄ and CaSO₄ - Based salts. *Monatsh Chem*, 134: 693-719.
- Gankin R, Major J. 1964. *Arctostaphylos myrtifolia*, its biology and relationship to the problem of endemism. *Ecology*, 45: 792-808.
- Guerrero-Campo J, Alberto F, Hodgson J, García-Ruiz JM, Montserrat-Martí G. 1999a. Plant community patterns in a gypsum area of NE Spain. I. Interactions with topographic factors and soil erosion. *J Arid Environ*, 41: 401-410.
- Guerrero-Campo J, Alberto F, Maestro-Martínez M, Hodgson J, Montserrat-Martí G. 1999b. Plant community patterns in a gypsum area of NE Spain. II. Effects of ion washing on topographic distribution of vegetation. *J Arid Environ*, 41: 411-419.
- Gutterman Y, Shem-Tov S. 1996. Structure and function of the mucilaginous seed coats of *Plantago coronopus* inhabiting the Negev Desert of Israel. *Isr J Plant Sci*, 44: 125-133.
- Gutterman Y, Shem-Tov S. 1997. The efficiency of the strategy of mucilaginous seeds of some common annuals of the Negev adhering to the soil crust to delay collection by ants. *Isr J Plant Sci*, 45: 317-327.
- Herrero J, Porta J. 2000. The terminology and the concepts of gypsum-rich soils. *Geoderma*, 96: 47-61.
- Herrero J. 2004. Revisiting the definitions of gypsic and petrogypsic horizons in soil taxonomy and world reference base for soil resources. *Geoderma*, 120: 1-5.
- Herrero J, Artieda O, Hudnall WH. 2009. Gypsum, a tricky material. *Soil Sci Soc Am J*, 73: 1757-1763.

- Hillerislambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfields MM. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annu Rev Ecol Evol*,43: 227–248.
- Karahan G, Erşahin S. 2016. Jips: özellikleri, çevresel davranışları ve toprak ıslah maddesi olarak kullanımı. *Anadolu Orman Araştırmaları Dergisi*, 2: 45-53.
- Kijjanapanich P, Annachhatre AP, Esposito G, Lens PNL. 2014. Use of organic substrates as electron donors for biological sulfate reduction in gypsiferous mine soils from Nakhon Si Thammarat (Thailand). *Chemosphere*, 101: 1–7.
- Luzuriaga AL, Sánchez AM, Maestre FT, Escudero A. 2012. Assemblage of a semi-arid annual plant community, abiotic and biotic filters act hierarchically. *Plos One*, 7: e41270.
- Maestre FT, Cortina J. 2003. Small-scale spatial patterns of CO₂ efflux in a Mediterranean semiarid steppe. *Appl Soil Ecol*, 23: 199–209.
- Maestre FT, Huesca MT, Zaady E, Bautista S, Cortina J. 2002. Infiltration, penetration resistance and microphytic crust composition in contrasted microsites within a Mediterranean semi-arid steppe. *Soil Biol Biochem*, 34: 895–898.
- Maestre FT, Bowker MA, Cantón Y, Castillo-Monroy AP, Cortina J, Escolar C, Escudero A, Lázaro R, Martínez I. 2011. Ecology and functional roles of biological soil crusts in semi-arid ecosystems of Spain. *J Arid Environ*, 75: 1282–1291.
- Maestre FT, Escolar C, Ladrón de Guevara M, Quero JL, Lázaro R, Delgado-Baquerizo M, Ochoa V, Berdugo M, Gozalo B, Gallardo A. 2013. Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands. *Glob Change Biol*, 19: 3835–3847.
- Martínez-Hernández F, Pérez-García FJ, Garrido-Becerra JA, Mendoza-Fernández AJ, Medina-Cazorla JM, Martínez-Nieto MI, Merlo-Calvente ME, Mota JF. 2011. The distribution of Iberian gypsophilous flora as a criterion for conservation policy. *Biodivers Conserv*, 20: 1353–1364.
- Matesanz S, Escudero A, Valladares F. 2008. Additive effects of a potentially invasive grass and water stress on the performance of seedlings of gypsum specialists. *Appl Veg Sci*, 11: 372–380.
- Matesanz S, Escudero A, Valladares F. 2009. Influence of three cooccurring global change drivers on the survival, growth, phenology and reproduction of a Mediterranean shrub. *Ecology*, 90: 2609–2621.
- Matesanz S, Gianoli E, Valladares F. 2010. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Year in Evolutionary Biology. Ann Ny Acad Sci*, 1206: 35–55.
- Merlo ME, Gil C, Sola AJ, Jiménez ML, Rodríguez ML, Mota JF. 2009. Can gypsophytes distinguish different types of gypsum habitats? *Acta Bot Gallica*, 156: 63–78.
- Meyer SE. 1986. The ecology of gypsophile endemism in the eastern Mojave desert. *Ecology*, 67: 1303–1313.
- Meyer S, García-Moya E. 1989. Plant community patterns and soils moisture regime in gypsum grasslands of north central Mexico. *J Arid Environ*, 16: 147–155.
- Meyer SE, García-Moya E, Lagunes-Espinoza LC. 1992. Topographic and soil surface effects on gypsophile plant community patterns in central Mexico. *J Veg Sci*, 3: 429–438.
- Moore MJ, Jansen RK. 2007. Origins and biogeography of gypsophily in the Chihuahuan Desert plant group *Tiquilia* subg. *Eddya* (Boraginaceae). *Syst Bot*, 32: 392–414.
- Mota JF, Sola AJ, Jiménez-Sánchez ML, Pérez-García FJ, Merlo ME. 2004. Gypsicolous flora, conservation and restoration of quarries in the southeast of the Iberian Peninsula. *Biodivers Conserv*, 13: 1797–1808.
- Moore MJ, Mota JF, Douglas NA, Olvera HF, Ochoterena H. 2014. The ecology, assembly and evolution of gypsophile floras. In: N Rajakaruna, RS Boyd, T Harris, editors. *Plant ecology and evolution in harsh environments*, UK: Nova Science Pub Inc; p. 97-128.
- Mota JF, Garrido-Becerra JA, Merlo ME, Medina-Cazorla JM, Sánchez-Gómez P. 2017. The edaphism: gypsum, dolomite and serpentine flora and vegetation. In: Loidi J, editor. *The vegetation of the Iberian Peninsula*. New York: Springer, Cham. Inc; p. 277-354.
- Olano JM, Caballero I, Escudero A. 2012. Soil seed bank recovery occurs more rapidly than expected in semi-arid Mediterranean gypsum vegetation. *Ann Bot-London*, 109: 299–307.
- Oyonarte C, Sanchez G, Urrestarazu M, Alvarado JJ. 2002. A Comparison of Chemical Properties between Gypsophile and Nongypsophile Plant Rhizospheres. *Arid Land Res Manag*, 16:47-54, 2002.
- Özdeniz E, Bölükbaşı A, Kurt L, Özbey BG. 2016. Jipsofil Bitkilerin Ekolojisi. *Toprak Bilimi ve Bitki Besleme Dergisi*, 4: 57 – 62.
- Parsons RF. 1976. Gypsophily in plants: a review. *Am Midl Nat*, 96: 1–20.
- Palacio S, Montserrat-Martí G. 2005. Bud morphology and shoot growth dynamics in two species of Mediterranean sub shrubs co-existing in gypsum outcrops. *Ann Bot-London*, 95: 949–958.
- Palacio S, Millard P, Montserrat-Martí G. 2006. Aboveground biomass allocation patterns within Mediterranean sub-shrubs: a quantitative analysis of seasonal dimorphism. *Flora*, 201: 612–622
- Palacio S, Escudero A, Montserrat-Martí G, Maestro M, Milla R, Albert MJ. 2007a. Plants Living on Gypsum: Beyond the Specialist Model. *Ann Bot-London*, 99: 333–343.
- Palacio S, Maestro M, Montserrat-Martí G. 2007b. Relationship between shoot-rooting and root-sprouting abilities and the carbohydrate and nitrogen reserves of Mediterranean dwarf shrubs. *Ann Bot-London*, 100: 865–874
- Pérez-García FJ, Akhani H, Parsons RF, Silcock JL, Kurt L, Özdeniz E, Spampinato, G, Musarella CM, Salmerón-Sánchez E, Sola F, Merlo ME, Martínez-Hernández F, Mendoza-Fernández AJ, Garrido-Becerra JA, Mota JF. 2018. A first inventory of gypsum flora in the Palearctic and Australia. *Mediterranean Botany*, 39: 35-49.
- Pueyo Y, Alados CL, Maestro M, Komac B. 2007. Gypsophile vegetation patterns under a range of soil properties induced by topographical position. *Plant Ecol*, 189: 301–311.
- Pueyo Y, Alados CL, Barrantes O, Komac B, Rietrerck M. 2008. Differences in gypsum plant communities associated with habitat fragmentation and livestock grazing. *Ecol Appl*, 18: 954–964.
- Rabizadeh F, Zare-Maivan H, Kazempour S. 2017. Endemic gypsophytes composition delimited by soil properties and altitude from calciphytes and halophytes in the South-Central Alborz Ranges. *Nord J Bot*, <https://doi.org/10.1111/njb.01568>.
- Romao R, Escudero A. 2005. Gypsum physical soil surface crusts and the existence of gypsophytes in semi-arid central Spain. *Plant Ecol*, 181: 1–11.
- Ruiz JM, Lopez-Cantarero I, Rivero RM, Romero L. 2003. Sulphur phytoaccumulation in plant species characteristics of gypsiferous soils. *Int J Phytoremediat*, 5: 203–210.
- Shainberg I, Sumner ME, Miller WP, Farina MPW, Pavan MA, Fey MY. 1989. Use of gypsum on soils: A review, In: Stewart BA, editor. *Advances in Soil Science*, New York: Springer-Verlag Inc; p. 1-111.

- Soliveres S, Desoto L, Maestre FT, Olano JM. 2010. Spatio-temporal heterogeneity in abiotic factors can modulate multiple ontogenetic shifts between competition and facilitation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12: 227-234.
- Sosa V, De-Nova JA. 2012. Endemic angiosperm lineages in México, hotspots for conservation. *Acta Bot Mex*, 100: 293-315.
- Verheye WH, Boyadgiev TG. 1997. Evaluating the land use potential of gypsiferous soils from field pedogenic characteristics. *Soil Use Manage*, 13: 97-103.
- Zaady E, Gutterman Y, Boeken B. 1997. The germination of mucilaginous seeds of *Plantago coronopus*, *Reboudia pinnata* and *Carrichtera annua* on cyanobacterial soil crust from the Negev Desert. *Plant Soil*, 190: 247-252.