

Küresel İklim Değişikliğinin Fotosentez Üzerine Etkileri

İlkay YAVAŞ^{*1}, Aydın ÜNAY²¹ Aydın Adnan Menderes Üniversitesi, Koçarlı Meslek Yüksek Okulu, Çakmar Aydın² Aydın Adnan Menderes Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarla Bitkileri Bölümü, Çakmar Aydın

Öz: Küresel iklim değişikliğinin sonucu olarak artan karbondioksit, sıcaklık ve kuraklık faktörleri ve karşılıklı etkileşimleri fotosentezi etkilemektedir. Bitkilerde C₃ ve C₄ gibi farklı fotosentez mekanizmalarının yanı sıra C₄ bitkilerinde NAD-malik enzim (NAD-ME), NADP-malik enzim (NADP-ME) ve PEP karboksilaz olmak üzere üç alt tür olduğu gözlenmektedir. NAD-ME bitkilerinin kurak koşullar altında su kullanım etkinliği, NADP-ME bitkilerine göre daha fazla olup, NAD-ME C₄ bitkileri artan CO₂ koşullarında daha iyi büyüme ve fotosentez etkinliğine sahiptir. C₄ bitkileri artan CO₂ koşullarına, diğer bitki türlerine göre daha az tepki göstermekte buna karşın suyu ve azotu daha etkin kullanmaktadır. Bu nedenle buğday ve çeltik başta olmak üzere bazı C₃ bitkilerine C₄ yolunun aktarılması yönünde ıslah çalışmaları devam etmektedir

Anahtar Kelimeler: C₃, C₄, kuraklık, sıcaklık, fotosentez**The Effects of Global Climate Change on Photosynthesis**

Abstract: As a consequence of global climate change, increasing carbon dioxide, temperature and drought factors and their interactions are affecting photosynthesis. In addition to different photosynthesis mechanisms such as C₃ and C₄ in plants, C₄ plants have three subspecies: NAD-malic enzyme (NAD-ME), NADP-malic enzyme (NADP-ME) and PEP carboxylase. The NAD-ME plants had more water use efficiency under arid conditions than NADP-ME plants, NAD-ME C₄ plants have better growth and photosynthesis activity under increasing CO₂ conditions. C₄ plants show less response to increased CO₂ conditions than other plant species on the other hand, it uses water and nitrogen more effectively. For this reason, some C₃ crops especially wheat and rice are undergoing breeding experiments to transfer the C₄ pathway.

Keywords: C₃, C₄, drought, temperature, photosynthesis**GİRİŞ**

Küresel iklim değişikliğinin bitkisel üretime etkileri, verim, gıda güvenliği, kültür bitkilerinin coğrafik dağılımı ve türlerin kompozisyonu, zararlı ve hastalıklar üzerine etkisi, C₃/C₄ ve kültür bitkisi/yabancı ot etkileşimleri, tohumluk üretimi ve tozlanma gibi ana başlıklar altında incelenmektedir (Singh ve ark., 2013). Yirmi üç kültür bitkisine ait alanın daralacağı buna karşın 20 bitkinin alanının artacağı öngörülmektedir (Lane ve Jarvis, 2007). Ekolojik olarak en fazla alan artışı hint darısı (*Pennisetum glaucum* L.), ayçiçeği, soya, kum darısı ve nohutta olurken bürülce, yer fıstığı ve patates yabancı türlerinin 2050 yılına kadar yok olacağı bildirilmiştir.

Küresel iklim değişikliği sürecinde artan sıcaklığın olumsuz etkileri ile CO₂ artışının yol açtığı olumlu etkiler denge oluşturmaktadır (Prasad ve ark., 2005). Sıcaklık stresinin bitkiler için en önemli bir biyolojik fonksiyon olan fotosentez üzerinde oldukça kritik etkiye sahip olduğu bildirilmiştir (Ding ve ark., 2016). CO₂ içeriğinin artması ile birlikte bazı bitkilerin bundan olumlu yönde etkileneceği hatta CO₂ miktarının artmaya başladığı sanayi devriminden bu yana bu bitkilerdeki verim artışının CO₂ içeriğindeki artışa bağlı olduğu tartışılmaktadır. Sıcaklıkların artması bitki gelişim dönemlerini kısaltmakta, ekimde ve hasatta erkenciliğe yol açmaktadır (Bayraç ve Doğan, 2016). Küresel iklim değişikliğinin beraberinde getireceği yeni çevre koşullarının ıslah çalışmalarındaki seleksiyon ölçütlerini etkileyeceği belirtilmiştir (Singh ve ark., 2013). Bitki ıslahı yönünden küresel iklim değişikliği senaryolarına göre ıslah hedefleri geliştirilmiştir (Ceccarelli ve ark., 2010). Sıcaklık ve CO₂ içeriğindeki artışların bitkilerdeki fotosentez kapasitesini nasıl etkileyeceği konusunda çok sayıda çalışma yapılmıştır. Bu çalışmalar kültür bitkileri ile birlikte bitki florası yayılışının C₃ veya C₄ bitkisi yönünde olup olmayacağı

konusunda yoğunlaşmıştır. Yeryüzündeki farklı sıcaklık ve yağış rejimlerinin C₃ bitkileri ile birlikte C₄ bitkileri içerisindeki farklı alt tiplerinin yayılışına olan etkileri ortaya konulmuştur. Bu derlemede özellikle fotosentez üzerinden gelecekteki değişikliğin hangi bitki türlerinde önemli olacağını belirlemek, bitkiler üzerine etkili çevresel faktörlerin fotosentez mekanizmasında yol açtığı farklılıklar ve C₃ bitkilerine C₄ fotosentez yolunu aktarmadaki ıslah çalışmalarının başarısının ortaya konulması amaçlanmıştır.

C₃ ve C₄ Bitkilerinde Fotosentez

C₃ ve C₄ bitkilerinde ışık reaksiyonları benzer olmasına karşın CO₂ özümleme reaksiyonları farklılık göstermektedir. Aynı zamanda C₄ fotosentezi içerisinde mezofil hücrelerinde gerçekleşen 4 karbonlu asitleri dekarboksilasyona uğratan enzimler farklıdır. Bu farklılığa göre C₄ fotosentez mekanizması üç alt sınıfa ayrılmaktadır. Bunlar NAD'ye bağlı malik enzim (NAD-ME), NADP'ye bağlı malik enzim (NADP-ME) ve PEP karboksikazdır (PEPCK) (Hatch, 1987). Mısır (*Zea mays*), şeker kamışı (*Saccharum* sp.) ve sorgum (*Sorghum bicolor*) gibi bitkiler NADP-ME C₄ alt sınıfında yer almakta buna karşın dallı darı (*Panicum virgatum* L.), hint darısı (*Pennisetum glaucum* L.) ve horozibiği (*Amaranthus* sp.) gibi bitkiler NAD-ME tipini oluşturmaktadır (Rao ve Dixon, 2016). NAD-ME ve NADP-ME tipleri çift çeneklilerde hemen hemen eşit sayıda tür içermekte iken NADP-ME tek çeneklilerde daha yaygın durumdadır.

Artan CO₂ koşullarında karşı foto-solunumun azalması ve

Sorumlu Yazar: iyavas@adu.edu.tr**Geliş Tarihi:** 29 Mart 2018**Kabul Tarihi:** 8 Ekim 2018

fotosentez etkinliğinin yüksek olması nedeniyle C₄ fotosentez mekanizması verimliliği artırmanın yolu olarak öngörülmüştür (Leegood, 2002). *Atriplex* sp. (tuz çalısı) cinsinin C₃ ve C₄ türleri melezlenmiş olmasına rağmen C₄ bitkilerindeki fotosentez anatomisi, artan PEP karboksilaz etkinliği ve düşük doyma noktası gibi özelliklerin kalıtımı bitki ıslahının başarısını kısıtlamıştır. Buna karşın genetik mühendisliğindeki ilerlemeler tütün, patates ve çeltik gibi bitkilerde C₃ yolunun içerisine C₄ yolunun genetik manipülasyonunu olası kılmıştır (Matsuoka ve ark., 2001). C₄ fotosentezindeki karmaşık anatomik yapıyı üretmekten veya aktarmaktan ziyade C₄ yolunun enzimlerinin üretimi üzerinde durulmuştur. Son yıllarda CO₂ özümlemesinde mezofil ve demet kını hücreleri yerine tek hücre tipli C₄ yolu üzerinde yoğunlaşmıştır. Bu tarzdaki bitki tipi olarak bir su bitkisi olan *Hydrilla verticillata* bulunmuştur (Leegood, 2002).

Karbondioksit Artışının Bitkiler Üzerine Etkisi

Genel bir değerlendirme yapıldığında CO₂ içeriğindeki artışın fotosentez üzerinde pozitif bir etkiye sahip olduğu düşünülmektedir. Bitkiler tarafından stomatal olarak alınan atmosferik karbondioksit yaprak dokusunda mezofil hücreleri arasındaki boşluklarda bulunmaktadır. Teorik olarak, ortam nemli olduğunda bile su kaybını sağlayan iki ortam arasındaki potansiyel farklılık CO₂ alınımı için olan potansiyel farklılıktan 50 kat daha büyüktür. Hatta kuru hava koşullarında bu fark daha da yüksektir ve böylelikle stomatal direnç azalmakta ve daha fazla CO₂ emilimi gerçekleşmektedir. Ancak bu gerçekleşirken su kayıpları artmaktadır (Vince ve Zoltan, 2011).

Temel çalışmalarda, hücreler arası boşlukta yer alan içsel CO₂ içeriği ışık şiddetinin yeterli olduğu durumlarda fotosentezde kullanılması sonucu azalmaktadır (Whiteman ve Koller, 1967). Bu nedenle CO₂ artışının bitkiler üzerine etkilerinin belirlendiği sera çalışmalarında su ve azot etkileşimi yanında ışığın optimum kılınması önem taşımaktadır. Bu çalışma kusurlarını ortadan kaldıran FACE (Free-Air CO₂ Enrichment) yöntemiyle açık alanda CO₂ içeriği artışının incelendiği çalışmalarda; CO₂ artışının stoma iletkenliği ve yaprakta stoma sayısını azalttığı bildirilmiştir (Teng ve ark., 2006; Leakey ve ark., 2009; Xu ve ark., 2016; Swann ve ark., 2016). Ayrıca, Teng ve ark. (2006) tarafından CO₂ artışının olduğu koşullarda kloroplast sayısı, genişliği ve alanı, karbonhidrat tane iriliği artarken, granum tilakoid membran sayısının azaldığı buna karşın stroma tilakoid membran miktarının arttığı (Griffin ve ark., 2001) saptanmıştır.

CO₂ ve sıcaklık fotosentezi etkileyen iki önemli faktördür. Mevcut atmosferik CO₂ içeriği C₃ bitkilerinin fotosentez kapasitesini sınırlamaktadır. Buna karşın küresel iklim değişikliği ile birlikte olası CO₂ içeriğinin artması bu bitkilerin fotosentez kapasitesini olumlu yönde etkileyebilir. CO₂ miktarı artışına bitkilerin tümü aynı tepkiyi vermemektedir. C₄ bitkileri diğer bitki türlerine göre CO₂ miktarı artışına daha az tepki göstermektedir. C₄ bitkilerinde PEP karboksilaz enzimi 4 karbonlu okzalasetat asidini oluşturmak için bikarbonat (HCO₃⁻)'ı kullanmaktadır. Yani atmosferden mezofil hücrelerine giren CO₂ karbonik anhidraz tarafından hızla bikarbonata dönüştürülür (Badger

ve Price, 1994). PEP karboksilaz enzimi azot asimilasyonu ve amino asit biyosentezi için gerekli malat ve oksalasetat'ın yenilenmesinde rol oynamaktadır. PEP karboksilaz aktivitesi yoluyla malat sentezi sitoplazmada pH düzenlemesini de kapsamaktadır. Bu enzim ayrıca stoma açma-kapama hücrelerindeki rolüyle atmosfer ve yaprak dokusu arasındaki CO₂ ve su değişimini düzenlemektedir. Ana görev olarak da mezofil hücrelerindeki C₄ fotosentezinin karboksilasyon zincirini katalize etmektedir. Yaprak dokusunun fotosentezdeki CO₂ asimilasyon kapasitesi büyük oranda Rubisco içeriğine bağlıdır. Atmosferdeki düşük veya orta düzeydeki CO₂ içeriği C₃ bitkilerindeki Rubisco'nun karboksilasyon aktivitesini sınırlamaktadır. Yüksek CO₂ içeriğinde fotosentezin ışık reaksiyonlarındaki elektron taşıma oranına bağlı olarak CO₂ alıcısı olan Ribuloz 1,5-bisfosfatın tekrar üretiminde Calvin-Benson döngüsünün kapasitesi etkili olmaktadır. İki önemli C₃ bitkisi olan buğday ve çeltiğin karşılaştırıldığı çalışmalarda buğdaydaki Rubisco enziminin karboksilasyon/oksijenaz etkinliğinin daha yüksek olduğu bildirilmiştir (Nagai ve Makino, 2009). C₄ bitkilerinde mezofil hücrelerde sentezlenen 4 karbonlu bileşikler demet kını hücrelerindeki CO₂ kaynağıdır. Bu nedenle C₄ bitkilerinin düşük CO₂ koşullarında bile fotosentez hızı yüksektir. Teorik olarak, asimile edilen net CO₂ miktarının birim yaprak azot içeriğine olan oranı "fotosentetik azot kullanım etkinliği" (Leakey ve ark., 2009); net fotosentezde yaprak karbon kazancının birim yaprak başına transpirasyonla su kaybına oranı "fotosentetik su kullanım etkinliği" (Way ve ark., 2014) olarak tanımlanmıştır. CO₂ miktarının arttığı koşullarda C₄ bitkilerinin C₃ bitkilerine oranla suyu ve azotu daha etkin kullandığı belirlenmiştir (Sage ve Percy, 1987; Leakey ve ark., 2009).

C₃ ve C₄ bitkilerinin içerisinde yer aldığı çok sayıda bitki türü ile yapılan çalışmalarda maksimum karboksilasyon oranı, elektron aktarım oranı, her iki parametrenin birbirlerine oranı ve rubisco içeriğinin artan CO₂ koşullarına tepki olarak azaldığı belirtilmiştir. Benzer şekilde belli bir yaprak alanı ve kütlede azot ve klorofil içeriğinin azaldığı saptanmıştır. Buna karşın artan CO₂ koşullarına tepki olarak birim alan yaprakta şeker ve nişasta miktarının arttığı tespit edilmiştir (Ainsworth ve ark., 2004).

C₃ bitkisi olan pamuk ile yapılan çalışmalarda CO₂ içeriğindeki artışların optimum sıcaklıklarda bitki büyümesi için karbon asimilasyonunu arttırarak verimi artıracacağı öngörülmüştür. Buna karşın yüksek sıcaklık koşullarında düşük koza ağırlığı nedeniyle verimin azalacağı saptanmıştır (Reddy ve ark., 1995). Bunun yanında artan CO₂ miktarına maruz kalan pamuk bitkisinde karbon: azot (C:N) oranı, tanin, gospol, bitki boyu, biyokütle, yaprak alanı ve azot içeriğinin önemli ölçüde daha yüksek olduğu gözlenmiştir (Gao ve ark., 2010). Atmosfer içeriğindeki interaksiyonlar da önemli olmaktadır. CO₂ ve O₃ seviyelerindeki birlikte artış incelendiğinde; yüksek CO₂ seviyesinin stomatal iletkenliği azalttığı buna karşın stoma yoluyla girişi engelleyerek ozonun neden olduğu oksidatif hasarı iyileştirdiği tespit edilmiştir (Oksanen ve ark., 2001; Abdelhaliem ve Al-Huqail, 2016).

CO₂ özümleme mekanizması olarak C₃, C₄ ve CAM bitkileri olarak gruplandırılrsa da C₃-C₄, C₃-CAM (*Sedum telephium*),

C₄-CAM ve C₄ benzeri türler (*Flaveria brownii*) de bulunmaktadır. Bu geçiş formlarının en yaygın olanı C₃-C₄ (*Flaveria pubescens*; *Cleome* spp.; *Panicum* spp., *Alternanthera* spp.) geçiş formundaki bitkilerdir. Bu bitkiler fotorespirasyon oranlarının düşük olması ve bu nedenle sıcak ve kurak iklimlere uyumları ile dikkati çekmektedir. C₃ ve C₄ bitkileri arasındaki geçiş formlarının olması C₃ bitkilerine C₄ yolunun aktarılması ıslahını beraberinde getirmiştir. Yukarıdaki farklılıklara karşın tüm C₄ bitkilerinin sıcak ve kurak iklimlerde daha yüksek büyüme oranlarına sahip olduğu bildirilmiştir. Bu nedenle buğday ve çeltik gibi iki C₃ bitkisine C₄ fotosentez yolunun aktarılması amaçlanmaktadır. Buğdayda yapraklarda olmayan bu mekanizmanın karyopsis durumundaki perikarp dokusunda olduğu belirlenmiştir. Çalışmalarda C₃ bitkisine C₄ yolunun aktarımı ile küresel iklim değişikliğine uyum amaçlanmıştır. Çeltikte ise geçiş formlarındaki genlerin fonksiyonel işleyişleri transkriptom çalışmalarıyla belirlenmiştir. C₄ çeltiğin transgenik olarak başarıyla ulaşması sonrasında yerel çeşitlere bu mekanizmanın aktarılması amaçlanmaktadır (Wang ve ark., 2016).

Sıcaklık Artışı

İklim değişikliğinin en belirgin olumsuz etkisi, bitki gelişimi üzerine yüksek sıcaklığın zararlı etkileri nedeniyle. Bunun olumsuz etkileri çoğunlukla kuraklık ve tuzluluk stresi ile birlikte değerlendirilmektedir. Artan sıcaklıkların olumsuz etkileri arasında en önemli olanı gelişme dönemi sürelerinin farklılaşması olarak belirtilmiştir (Ulukan, 2010; Önen ve Özcan, 2010; Bita ve Gerats, 2013; Sayılğan, 2016). Sıcaklığın meristem/organ büyümesini teşvik ederek daha hızlı gelişime neden olacağı ve bunun büyüyen organlara asimile edilen sürenin kısalmasına, daha küçük bitki organeli ve daha az biokütle birikimine yol açacağı (Morison ve Lawlor, 1999) ve genellikle generatif döneme erken geçişi (Hedhly ve ark., 2008) meydana getireceği vurgulanmıştır. Morfolojik olarak bitki yapısının değişeceği ve hipokotil ile petiollerin gölgeden kaçış tepkisine benzer olarak uzayacağı belirtilmiştir (Hua 2009). Yüksek sıcaklıklar bitkiyi tüm gelişim evrelerinde etkilemekle birlikte özellikle tozlanma ve tane dolum gibi gelişme dönemleri üzerindeki etkisi oldukça yüksektir (Bayraç ve Doğan, 2016).

Sıcaklık stresinin enzim aktivitesi, membran akışkanlığı, protein kompleksleri oluşumu, klorofil sentezi, fotosentez ve solunumu içeren bitki hücre fonksiyonlarında değişikliğe neden olacağı vurgulanmıştır. İklim değişikliklerinin gece gündüz sıcaklık farklılıklarında değişikliklere yol açacağı (Önen ve Özcan, 2010) ve özellikle de minimum sıcaklıkları artıracığı düşünülmektedir (Pathak ve ark., 2009; Ton, 2011).

C₄ bitkilerinin fotosentez verimliliği üzerine sıcaklığın etkisini saptamak amacıyla yürütülen çalışmalar yüksek sıcaklıktan ziyade düşük sıcaklıklar üzerine yoğunlaşmıştır. Buna karşın yüksek sıcaklığın etkisini belirlemek için yapılan çok az sayıda çalışmada 38 °C'nin üzerindeki yaprak sıcaklıklarının mısır bitkisindeki net fotosentezi engellediği fakat fotosistem II etkinliğinin 45 °C'nin üzerindeki sıcaklıklarda bile devam ettiği saptanmıştır. C₄ bitkilerinin CO₂ özümleme mekanizmasındaki fosfoenolpirüvat karboksilaz enziminin 40 °C'nin üzerindeki sıcaklıklarda etkinliğinin azaldığı buna karşın pirüvat fosfat dikinaz

etkinliğinin ise 45 °C'nin üzerindeki sıcaklıklarda bile devam ettiği bulunmuştur. Tüm bunlara karşın hem C₃ hem de C₄ fotosentez mekanizmasındaki Rubisco enzimi etkinliğinin ise 32.5 °C'yi aşan sıcaklıklarda azaldığı ve 45 °C'nin üzerinde etkinliğini tamamen yitirdiği saptanmıştır. Bu, bitkilerdeki fotosentetik etkinliğin Rubisco enzimine bağlı olduğu (Crafts-Brandner ve Salvucci, 2002; Feller, 2016) ve buna bağlı olarak CO₂ değişim oranının (CER) azaldığı (Law ve Crafts-Brandner, 1999) saptanmıştır. Aynı şekilde her ikisi de C₃ bitkisi olan buğday ve çeltiğin fotosentez etkinliği üzerine sıcaklığın etkisinin belirlendiği çalışmada buğdayın performansının çeltikten daha iyi olduğu ve bunun buğdaydaki Rubisco enzim aktivitesinin daha yüksek olmasından kaynaklandığı ifade edilmiştir (Nagai ve Makino, 2009).

Buğdayda yüksek sıcaklık stresi tilakoid membranların zararını artırmakta ve bu zararlanma klorofil kaybını beraberinde getirmektedir. Bu nedenle klorofil miktarının saptanmasının buğdayda yapılacak ıslah çalışmalarındaki gözlem analizlerinde başarı ile kullanılabilirliği belirlenmiştir (Bita ve Gerats, 2013). Benzer şekilde çeltikte yüksek sıcaklığa toleranslı genotip yüksek fotosentez kapasitesine sahip, yapraklarda yeşil kalma süresi uzun ve dolayısı ile membran termostabilitesi yüksek olarak tanımlanmıştır (Scafaro ve ark., 2010).

Kuraklık

Küresel iklim değişikliği modelleri kuraklık ve sıcak hava dalgası gibi sıra dışı olayların sıklığının artacağını göstermektedir. Artan CO₂ ve sıcaklığın beraberinde getirdiği kuraklık bitki fizyolojisinde önemli değişikliklere yol açmaktadır. Aslında en önemli değişiklik; artan CO₂ koşullarında kuraklık ile birlikte yaprak sıcaklığının artması ve sonucunda stomaların daha az açık olması nedeniyle transpirasyonun bitki iç sıcaklığını düşürememesidir (Feller, 2016). Beraberinde CO₂ artışında stomatal iletkenliğin azalması transpirasyon oranının azalmasına bağlı olarak su kullanım etkinliğini artırmaktadır. Buna karşın kuraklık stresi metabolizma ve fotosentezin engellenmesine neden olmaktadır. Stres koşullarında bitkilerin hayatta kalma yeteneği bitki türlerine, büyüme devresine, süresine ve su eksikliğinin şiddetine bağlı olarak değişmektedir (Tátraı ve ark., 2016).

Olası iklim değişikliklerinin bir sonucu olan su yetersizliği ve azot gibi koşullara adaptasyon yönünden C₄ fotosentez kapasitesinin alt türlere göre değiştiği belirlenmiştir. C₄ tipi içerisinde yer alan çim türleri ile ilgili araştırmalar NAD-ME alt türlerinin daha çok kurak alanlarda gözlemlendiğini, NADP-ME tiplerinin ise yıllık yağış miktarı ve dağılımının optimum olduğu alanlarda yaygınlaştığı saptanmıştır. NAD-ME çimleri kurak koşullarda yaprak yapısı ve daha hızlı yaprak kıvrılma oranı nedeniyle önemli bir şekilde daha fazla su kullanım etkinliği artışı sağlamaktadır (Ghannoum ve ark., 2002; Liu ve Osborne, 2015). Buna karşın NADP-ME tiplerinde yüksek azot kullanım etkinliği saptanmıştır.

SONUÇ

Küresel iklim değişikliği ve sera gazlarının olumsuz etkileri dünyanın farklı bölgelerinde önemli bir şekilde hissedilmekte ve giderek önem kazanmaktadır. Küresel iklim değişimi nedeniyle CO₂ miktarındaki artış, fotosentez ve karbon

asimilasyon hızını etkilemesi nedeniyle C₃ bitkilerinin büyümesini ve verimini etkileyecektir. C₄ bitkileri sıcaklık artışı ile beraber su kayıplarını azaltmak için stomalarını kapatacak oksijenaz aktivitesi artacak ve yapraklarda depolanan CO₂'i kullanacaktır. C₃ bitkileri ise CO₂ yerine bitkide depolanan O₂'yi kullanacaktır. Bu durum C₄ bitkilerini ön plana çıkaracaktır. Küresel iklim değişiminin negatif etkilerinin en fazla C₃ bitkisi olan buğdayda gözleneceği, buna karşın C₄ bitkisi olan mısır ve sorgum bitkilerinin veriminin ise daha yüksek olacağı tahminlenmektedir. Ayrıca tuzlu koşullar stomaların kapanmasına yol açacak, CO₂ fiksasyonunun sınırlandırılması sonucu oksijenaz aktivitesi artış gösterecektir.

KAYNAKLAR

Abdelhaliem E, Al-Huqail AA (2016). Detection of protein and DNA damage induced by elevated carbon dioxide and ozone in *Triticum aestivum* L. using biomarker and comet assay. *Genetics and Molecular Research*, 15:DOI <http://dx.doi.org/10.4238/gmr.15028736> [Erişim Tarihi: 10.10.2017]

Ainsworth EA, Rogers A, Nelson R, Long SP (2004). Testing the 'source-sink' hypothesis of down-regulation of photosynthesis in elevated CO₂ in the field with single gene substitutions in *Glycine max*. *Agricultural and Forest Meteorology* 122: 85-94.

Badger MR, Price GD (1994). The Role of Carbonic Anhydrase in Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45: 369-392.

Bayraç HN, Doğan E (2016). Türkiye'de İklim Değişikliğinin Tarım Sektörü Üzerine Etkileri. *Eskişehir Osmangazi Üniv. İİBF Derg.* 11(1):23-48.

Bitá CE, Gerats T (2013). Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in Plant Sci.* 4 (273): 1-18.

Ceccarelli S, Grando S, Maatougui M, Michael M, Slash M, Haghparast R, Rahmanian R, Taher A, Al-Yassin A, Benbelkacem A, Labdi M, Mimoun H, Nachit M (2010). Plant breeding and climate changes. *Journal of Agricultural Science* 148: 627-637.

Crafts-Brandner SJ, Salvucci ME (2002). Sensitivity of photosynthesis in a C₄ plant, maize, to heat stress. *Plant Physiol.* 129: 1773-1780.

Ding X, Jiang Y, He L, Zhou Q, Yu J, Hui D, Huang D (2016). Exogenous glutathione improves high root-zone temperature tolerance by modulating photosynthesis, antioxidant and osmolytes systems in cucumber seedlings. *Scientific Reports* 6: 35424 DOI: 10.1038/srep35424 [Erişim Tarihi: 25.02.2018]

Feller U (2016). Drought stress and carbon assimilation in a warming climate: Reversible and irreversible impacts. *Journal of Plant Physiology* 203: 84-94.

Gao F, Chen F, Ge F (2010). Elevated CO₂ lessens predation of *Chrysopa sinica* on *Aphis gossypii*. *Entomol. Exp. Appl.* 135: 135-140.

Ghannoum O, von Caemmerer S, Conroy JP (2002). The effect of drought on plant water use efficiency of 9 NAD-ME and 9 NADP-ME C₄ grasses. *Functional Plant Biology* 29:1337-1348.

Griffin KL, Anderson OR, Gastrich MD, Lewis JD, Lin G, Schuster W, Seemann JR, Tissue DT, Turnbull M, Whitehead D (2001). Plant growth in elevated CO₂ alters mitochondrial number and chloroplast fine structure. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 98: 2473-2478.

Hatch MD (1987). C₄ photosynthesis: a unique blender of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. *Biochimica et Biophysica Acta* 895: 357-369.

Hedhly A, Hormaza JI, Herrero M (2008). Global warming and sexual plant reproduction. *Trends Plant Sci.* 1: 30-36.

Hua J (2009). From freezing to scorching, transcriptional responses to temperature variations in plants. *Current Opinion Plant Biology* 12: 568-573.

Lane A, Jarvis A (2007). Changes in climate will modify that geography of crop suitability: agricultural Biodiversity can help with adaptation. *Open Access J.* 4:1 (ICRISAT).

Law RD, Crafts-Brandner SJ (1999). Inhibition and Acclimation of Photosynthesis to Heat Stress Is Closely Correlated with Activation of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase. *Plant Physiol.* 120(1): 173-182.

Leakey ADB, Ainsworth EA, Bernacchi CJ, Rogers A, Long SP, Ort DR (2009). Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *Journal of Experimental Botany* 60 (10): 2859-2876.

Leegood RC (2002). C₄ photosynthesis: principles of CO₂ concentration and prospects for its introduction into C₃ plants. *Journal of Experimental Botany* 53: 581-590.

Liu H, Osborne CP (2015). Water relations traits of C₄ grasses depend on phylogenetic lineage, photosynthetic pathway, and habitat water availability. *J. Exp. Bot.* 66: 761-773.

Matsuoka M, Furbank RT, Fukayama H, Miyao M (2001). Genetic engineering of C₄ photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 52: 297-314.

Morison JIL, Lawlor DW (1999). Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plants growth. *Plant, Cell & Environment* 22: 659-682.

Nagai T, Makino A (2009). Differences Between Rice and Wheat in Temperature Responses of Photosynthesis and Plant Growth. *Plant Cell Physiol.* 50(4): 744-755.

Oksanen E, Sober J, Karnosky DF (2001). Impacts of elevated CO₂ and/or O₃ on leaf ultrastructure of aspen (*Populus tremuloides*) and birch (*Betula papyrifera*) in the Aspen FACE experiment. *Environmental Pollution* 115: 437-446.

Önen H, Özcan S (2010). İklim Değişikliğine Bağlı Olarak Yabancı Ot Mücadelesi. Ed. Sayılı, M. 2010. İklim Değişikliğinin Tarıma Etkileri ve Alınabilecek Önlemler. T.C. Kayseri Valiliği İl Tarım Müdürlüğü. 2: 336-357. Fidan Ofset, Kayseri.

- Pathak H, Aggrawal PK, Singh SD (2009). Climate change impact, adaptation and mitigation in agriculture: methodology for assesment and applications. Indian Agricultural Research Institute. New Delhi. p:302.
- Prasad P, Vara V, Allen Jr LH, Boote KJ (2005). Crop responses to elevated carbon dioxide and interaction with temperature: grain legumes. *J. Crop Improv.* 13: 113-155.
- Rao X, Dixon RA (2016). The differences between NAD-ME and NAD-ME subtypes of C4 Photosynthesis: More than Decarboxylating Enzymes. *Frontiers in Plant Science.* 7:1525.
- Reddy KR, Hodges HF, McKinion JM (1995). Carbon dioxide and temperature effects on pima cotton growth. *Agriculture, Ecosystems and Environment.* 54:17-29.
- Sage RF, Pearcy RW (1987). The Nitrogen Use Efficiency of C₃ and C₄ Plants II. Leaf nitrogen effects on the gas exchange characteristics of *Chenopodium album* L. and *Amaranthus retroflexus* L. *Plant Physiology* 84: 959-963.
- Sayılgan Ç (2016). Küresel Sıcaklık Artışının Buğdayda Beklenen Etkileri ve Yüksek Sıcaklığa Toleranslılığın Fizyolojik Göstergeleri. *YYÜ Tar. Bil. Derg.* 26(3): 439-447.
- Scafaro AP, Haynes PA, Atwell BJ (2010). Physiological and molecular changes in *Oryza meridionalis* Ng. a heat-tolerant species of wild rice. *J.Exp.Bot.* 61: 191-202.
- Singh PR, Prasad PVR, Reddy KR (2013). Impacts of Changing Climate and Climate Variability on Seed Production and Seed Industry. *Advances in Agronomy.* 118: 49-84.
- Swann ALS, Hoffman FM, Koven CD, Randerson JT (2016). Plant responses to increasing CO₂ reduce estimates of climate impacts on drought severity *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113(36): 10019-10024.
- Tátrai ZA, Sanoubar R, Pluhár Z, Mancarella S, Orsini F, Gianquinto G (2016). Morphological and Physiological Plant Responses to Drought Stress in *Thymus citriodorus*. 8 pages. <http://dx.doi.org/10.1155/2016/4165750> [Erişim Tarihi: 18.09.2017]
- Teng N, Wang J, Chen T, Wu X, Wang Y, Lin J (2006). Elevated CO₂ induces physiological, biochemical and structural changes in leaves of *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol.* 172(1):92-103.
- Ton P (2011). Cotton and climate change: impacts and options to mitigate and adapt. International Trade Center. Geneva, Switzerland. [Erişim Tarihi: 10.10.2017]
- Ulukan H (2010). Global Climate Change, Greenhouse Gases (GHGs) and Cultivated Plants. *Ankara University Journal of Environmental Sciences.* 2(1): 71-79.
- Vince Ö, Zoltán M (2011). Photosynthetic activity and environmental factors. *Plant Physiology*, http://www.tankonyvtar.hu/en/tartalom/tamop425/0010_A_Book_angol_01_novenelettan/ch03s03.html [Erişim Tarihi: 15.11.2017]
- Wang P, Vlad D, Langdale JA (2016). Finding the genes to build C4 rice. *Current Opinion in Plant Biology.* 31: 44-50
- Way DA, Katul GG, Manzoni S, Vico G (2014). Increasing water use efficiency along the C₃ to C₄ evolutionary pathway: a stomatal optimization perspective. *Journal of Experimental Botany.* 65 (13): 3683-3693.
- Whiteman PC, Koller D (1967). Interactions of carbon dioxide concentration, light intensity and temperature on plant resistance to water vapour and carbon dioxide diffusion. *New Phytol.* 66: 463-473.
- Xu Z, Jiang Y, Jia B, Zhou G (2016). Elevated-CO₂ Response of Stomata and Its Dependence on Environmental Factors. *Frontiers in Plant Sci.* Volume 7, Article 657.

