



T.C.
KAHRAMANMARAŞ SÜTÇÜ İMAM ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

**KURAKLIK STRESİ KOŞULLARINDA *MORICANDIA*, *FLAVERIA* ve
CLEOME CİNSLERİNİN FİZYOLOJİK ÖZELLİKLERİNİN
İNCELENMESİ ve FOTORESPİRASYON ORANLARININ
MODELENMESİ**

EMRE YAZAR

DOKTORA TEZİ
BİYOMÜHENDİSLİK VE BİLİMLERİ ANABİLİM DALI

KAHRAMANMARAŞ 2018

T.C.
KAHRAMANMARAŞ SÜTÇÜ İMAM ÜNİVERSİTESİ
FEN BİLİMLERİ ENSTİTÜSÜ

KURAKLIK STRESİ KOŞULLARINDA
MORICANDIA*, *FLAVERIA* ve *CLEOME
CİNSLERİNİN FİZYOLOJİK ÖZELLİKLERİNİN
İNCELENMESİ ve FOTORESPİRASYON
ORANLARININ MODELLENMESİ

EMRE YAZAR

Bu tez,
Biyomühendislik ve Bilimleri Anabilim Dalında
DOKTORA
derecesi için hazırlanmıştır.

KAHRAMANMARAŞ 2018

Kahramanmaraş Sütçü İmam Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü öğrencisi Emre YAZAR tarafından hazırlanan “Kuraklık Stresi Koşullarında *Moricandia*, *Flaveria* ve *Cleome* Cinslerinin Fizyolojik Özelliklerinin İncelenmesi ve Fotorespirasyon Oranlarının Modellenmesi” adlı bu tez, jürimiz tarafından 19/06/ 2018 tarihinde oy birliği / oy çokluğu ile Biyomühendislik ve Bilimleri Anabilim Dalında Doktora tezi olarak kabul edilmiştir.

Doç. Dr. Ferit KOCAÇINAR, (DANIŞMAN)
Orman Müh. A.B.D., K.S.Ü.

Prof. Dr. Ahmet KORKMAZ, (ÜYE)
Bahçe Bitkileri, K.S.Ü.

Prof. Dr. İsmail AKYOL, (ÜYE)
Tarımsal Biyoteknoloji, K.S.Ü.

Prof. Dr. Serpil ÜNYAYAR, (ÜYE)
Biyoloji, Mersin Üniversitesi

Prof. Dr. İbrahim ORTAŞ, (ÜYE)
Tarla Bitkileri, Çukurova Üniversitesi

Yukarıdaki imzaların adı geçen öğretim üyelerine ait olduğunu onaylarım.

Doç. Dr. Mustafa ŞEKKELİ
Fen Bilimleri Enstitüsü Müdürü

TEZ BİLDİRİMİ

Tez içindeki bütün bilgilerin etik davranış ve akademik kurallar çerçevesinde elde edilerek sunulduğunu, ayrıca tez yazım kurallarına uygun olarak hazırlanan bu çalışmada, alıntı yapılan her türlü kaynağa eksiksiz atıf yapıldığını bildiririm.

(İmza)

Emre YAZAR

Bu çalışma EU-FP7 (Avrupa Birliđi 7. Çerçeve Programı) tarafından desteklenmiştir.
Proje No: 289582

Not: Bu tezde kullanılan özgün ve başka kaynaktan yapılan bildirişlerin, çizelge, şekil ve fotoğrafların kaynak gösterilmeden kullanımı, 5846 sayılı Fikir ve Sanat Eserleri Kanunundaki hükümlere tabidir.

**KURAKLIK STRESİ KOŞULLARINDA *MORICANDIA*, *FLAVERIA* ve *CLEOME*
CİNSLERİNİN FİZYOLOJİK ÖZELLİKLERİNİN İNCELENMESİ ve
FOTORESPİRASYON ORANLARININ MODELLENMESİ
(DOKTORA TEZİ)**

EMRE YAZAR

ÖZET

Bu çalışmada, yakın akraba türler içeren, birbirlerinden farklı yaşam ortamına ve koşullarına sahip üç cins; *Cleome*, *Moricandia* ve *Flaveria*, 21. Yüzyılın sonlarına doğru yaşanması beklenen yüksek sıcaklık, kuraklık ve yüksek atmosferik CO₂ altında, fizyolojik açıdan incelenmiştir. Bu üç cinsin farklı fotosentetik izyollarına sahip, C₃, C₄ ve C₂ bitkileri seçilmiştir. *Moricandia* cinsi veya Brassicaceae familyası bilinen herhangi bir C₄ türü içermediği için çalışmada bu familyanın C₂ ve diğer C₃ türleri kullanılmıştır.

Bitkiler, gaz değişimi, anatomi, su iletimi ve enzim analizlerine tabi tutularak, her bir cins kendi türleri ile karşılaştırılmıştır. Ayrıca, gaz değişimi analizlerinden elde edilen veriler ile fotorespirasyon modellemeleri yapılmıştır. Bitkilerin, gövde ksilem yapısı ile su iletimleri de incelenerek karşılaştırmalı olarak sunulmuştur. Ayrıca, stoma anatomileri ve sayıları da incelenerek, kuraklık ve artan sıcaklıkta stoma açıklıkları ölçülmüştür. Ek olarak, bitkilerin büyüme oranları da ölçülmüş ve birbirleri ile karşılaştırılmıştır.

Çalışmanın sonucunda, her bir cinse ait C₄ bitkilerinin, yakın akraba C₂ ve C₃ türlerine göre, söz konusu streslerde ve bunların aynı anda etki ettiği durumlarda gerek gaz değişimi gerekse de diğer fizyolojik parametreler açısından, daha iyi adaptasyon gösterdikleri belirlenmiştir.

Fotorespirasyonun, C₃ ve C₂ bitkilerinin görece düşük asimilasyon hızlarının önündeki tek engel olmadığı, diğer önemli fizyolojik farklılıkların bu bitkilerin asimilasyon oranlarına etki ettiği de bulgular arasındadır. Buna ek olarak, ileride atmosferde artması beklenen CO₂ oranının, fotorespirasyonun önüne geçeceği, fakat sıcaklık ve kuraklık beraber etki ettiklerinde, C₃ ve C₂ bitkilerinde, fotorespirasyon olmasa bile, bu bitkilerin yaşamında fizyolojik açıdan olumsuz etkiler göstereceği, karşılaştırmalı olarak ve birçok farklı senaryo ile ortaya konulmuştur.

Anahtar Kelimeler: Kuraklık stresi, yüksek sıcaklık stresi, gaz deęiřimi, Fotorespirasyon, C₃ izyolu, C₃-C₄ izyolu, C₄ izyolu, gvde anatomisi, su iletimi, stoma anatomisi, stoma aıklığı, C₄ enzimleri.

Kahramanmarař St Imam niversitesi
Fen Bilimleri Enstits
Biyomhendislik ve Bilimleri Anabilim Dalı, Haziran/2018

Daniřman: Do. Dr. Ferit KOCAINAR
Sayfa sayısı: 196



**PHOTORESPIRATON MODELS and DETERMINATION of PHYSIOLOGICAL
PROPERTIES of *MORICANDIA*, *FLAVERIA* and *CLEOME* GENERA UNDER
DROUGHT STRESS
(Ph.D. THESIS)**

EMRE YAZAR

ABSTRACT

In this study, three genera with closely related plant species, with different living environments and conditions, *Cleome*, *Moricandia*, and *Flaveria* have been studied physiologically under high temperature, drought and elevated atmospheric CO₂, which are expected to occur towards the end of the 21st Century. C₃, C₄ and C₂ plants with different photosynthetic pathways of these three genera were selected. C₂ and other C₃ species of Brassicaceae used in this study for the presence of any C₄ species of this family.

The plants were subjected to gas exchange, anatomy, hydraulic conductivity and enzyme assesments, and all genera were compared with their species. In addition, models of photorespiration were constructed with data obtained from gas exchange analyzes. The hydraulic conductivity of the plants was also examined and compared along with xylem structure. Moreover, by examining stomata anatomies and numbers, stomatal apertures were measured under drought and increased temperature stresses. Also, growth analysis of plants was conducted, and comparisons made for all species.

As a result of the study, it was found that C₄ plants of each genera had better adaptations than their relatives of C₂ and C₃ under the stresses mentioned above, and in the cases, where they affect the same at the same time, either by gas exchange or by other physiological parameters.

Photorespiration was not the only negative factor for lower assimilation rates of C₃ and C₂ plants, but also the other important physiological differences affected the assimilation rates of these plants. In addition, the results showed that the expected elevation in atmospheric CO₂ in the future may prevent the photorespiration, but drought and high temperatures will have negative effects on C₃ and C₂ plants, even if there are no effects of photorespiration.

Key Words: Drought stress, high-temperature stress, gas exchange, photorespiration, C₃ pathway, C₃-C₄ pathway, C₄ pathway, stem anatomy, hydraulic conductivity, stoma anatomy, stomatal aperture, C₄ enzymes.

Kahramanmaraş Sütçü İmam University
Graduate School of Natural and Applied Sciences
Department of Bioengineering and Sciences, June/2018

Supervisor: Assoc. Prof. Ferit KOCACINAR

Page numbers: 196



TEŞEKKÜRLER

Tez çalışmamda ve diğer çalışmalarımnda her türlü maddi ve manevi desteğini ve yardımını benden esirgemeyen, bilgi ve deneyimleriyle bana yol gösteren, danışman hocam Doç. Dr. Ferit KOCAÇINAR'a teşekkürlerimi sunarım.

Kıymetli bilgi, tecrübe ve desteklerinden faydalandığım EU FP7 projesinin baş koordinatörü hocam Prof. Dr. Richard C. LEEGOOD'a, güler yüzleri ile tecrübelerini paylaştan, Prof. Dr. Julian M. HIBBERD'e ve Prof. Dr. Peter WESTHOFF'a ve ekibine, bilgi ve tecrübelerini benimle paylaşmaktan geri durmayan Dr. Bernard GENTY'e, bu okuduklarını anlamayacak olsalar da teşekkürlerimi sunarım. Eşsiz desteklerinden dolayı Prof. Dr. İsmail AKYOL'a ve Prof. Dr. Ahmet KORKMAZ'a, laboratuvar çalışmalarındaki desteklerinden, tecrübelerini paylaşmasından ve sabrından dolayı Dr. Öğr. Üyesi Bülent AKGÜN'e, laboratuvarında beraber çalıştığımız bütün saygıdeğer araştırmacı arkadaşlarıma, Yüksek Orman Mühendisi Lütfi ER'e, stoma anatomileri konusunda fikirlerinden ve diğer birçok desteğinden dolayı Yüksek Orman Mühendisi Oğuzhan BİLGİLİ'ye, enzim çalışmaları konusunda bilgilerini esirgemeyen Yüksek Ziraat Mühendisi Şebnem KÖKLÜ'ye, sera çalışmalarındaki destekleri için Yüksek Ziraat Mühendisi Mesut KENGER'e, teşekkürlerimi sunarım.

Maddi manevi benden hiçbir desteğini esirgemeyen, sonsuz sevgi ve ilgileriyle destekleyen aileme teşekkür ederim.

Emre YAZAR



Esra, Emir ve Elif'e

İÇİNDEKİLER

Sayfa No

ÖZET.....	I
ABSTRACT.....	III
TEŞEKKÜRLER	V
İÇİNDEKİLER	VII
ŞEKİLLER DİZİNİ	1
TABLolar DİZİNİ	XIV
SİMGELER VE KISALTMALAR DİZİNİ.....	XV
1-GİRİŞ	1
2. ÖNCEKİ ÇALIŞMALAR.....	6
2.1. C ₃ Fotosentetik izyolu.....	6
2.2. C ₄ Fotosentetik İzyolu	7
2.3. C ₃ -C ₄ Ara Türleri	12
2.4. C ₂ Oksidatif Fotosentetik Karbon Döngüsü: Fotorespirasyon	14
2.5. Farklı fotosentetik izyollarının eko-fizyolojik açıdan karşılaştırılması.....	17
2.5.1. Kuraklık stresi	17
2.5.2. Sıcaklık stresi	18
2.5.2.1. Yüksek sıcaklık stresi.....	19
2.5.2.2. Düşük sıcaklık stresi	21
2.5.3. <i>Flaveria</i> cinsi ile ilgili çalışmalar	22
2.5.4. Brassicaceae familyası ile ilgili çalışmalar	24
2.5.5. <i>Cleome</i> Cinsi ile İlgili Çalışmalar	25
2.5.6. Fotorespirasyon Ölçümü ile İlgili Çalışmalar	26
2.5.7. Su İletimi.....	28
2.5.8. Stoma Kontrolü	30
3. MATERYAL VE METOT.....	33
3.1. Materyal.....	33
3.1.2. Bitki Materyali.....	33
3.1.2.1. <i>Flaveria</i>	35

3.1.2.2. <i>Cleome</i>	35
3.1.2.3. Brassicaceae	36
3.2. Metot	36
3.2.1. Enzim Aktivitesi.....	37
3.2.2. Fizyolojik Analizler	39
3.2.2.1. Fotorespirasyon oranının Gaz Değişimi ve Floresans Ölçümünden Modellenmesi.....	40
3.2.3. Anatomi Analizleri	43
3.2.3.1. Gövde Anatomisi.....	43
3.2.3.2. Stoma Açıklığı.....	43
3.2.4. Su iletimi	43
3.2.5. İstatistiki Analizler.....	44
4. BULGULAR	45
4.1. <i>Cleome</i> Cinsi	46
4.1.1. Gaz Değişimi.....	46
4.1.1.1. Laisk Eğrileri.....	46
4.1.1.2. Sıcaklığa Cevap Eğrileri	47
4.1.1.3. Işığa Cevap Eğrileri	51
4.1.1.4. A-C _i Eğrileri	58
4.1.2. Büyüme Oranları	62
4.1.3. Anatomi Çalışmaları.....	64
4.1.3.1. Gövde Anatomisi.....	64
4.1.3.2. Stoma Açıklığı ve Anatomisi	65
4.1.4. Su İletimi.....	70
4.1.5. Enzim Ölçümleri.....	71
4.2. Brassicaceae Familyası	72
4.2.1. Gaz Değişimi.....	72
4.2.1.1. Laisk Eğrileri.....	72
4.2.1.2. Sıcaklığa Cevap Eğrileri	74
4.2.1.4. A-C _i Eğrileri	84
4.2.2. Brassicaceae Familyasında Büyüme Oranları.....	88
4.2.3. Anatomi Çalışmaları.....	90
4.2.3.1. Gövde Anatomisi.....	90

4.2.3.2. Stoma Anatomisi ve Açıklığı	91
4.2.4. Su İletimi.....	93
4.2.5. Enzim Ölçümleri.....	96
4.3. Flaveria Cinsi.....	98
4.3.1. Gaz Değişimi.....	98
4.3.1.1. Laisk Eğrileri.....	98
4.3.1.2. Sıcaklığa Cevap Eğrileri	99
4.3.1.3. Işığa Cevap Eğrileri	101
4.3.1.4. A-C _i Eğrileri	107
4.3.2. Büyüme Oranları	111
4.3.3. Flaveria Cinsinde Anatomi Çalışmaları	113
4.3.3.1. Gövde Anatomisi.....	113
4.3.3.2. Stoma Açıklığı ve Anatomisi	114
4.3.4. Su İletimi.....	118
4.3.5. Enzim Aktivitesi.....	119
5. TARTIŞMA.....	121
5.1. Cleome cinsi	121
5.1.1. Gaz Değişimi.....	121
5.1.2. Büyüme Oranları	124
5.1.3. Anatomi Verileri.....	125
5.1.3.1. Gövde Anatomisi.....	125
5.1.3.2. Stoma Anatomisi ve Açıklığı	126
5.1.4. Su iletimi.....	127
5.1.5. C ₄ Enzim Aktivitesi	128
5.2. Brassicaceae Familyası.....	128
5.2.1. Gaz Değişimi.....	128
5.2.2. Büyüme Oranları	131
5.2.3. Anatomi Verileri.....	132
5.2.3.1. Gövde Anatomisi.....	132
5.2.3.2. Stoma Anatomisi ve Açıklıkları	132
5.2.4. Su İletimi.....	133
5.2.5. C ₄ Enzim Aktiviteleri.....	134
5.3. Flaveria cinsi.....	135

5.3.1. Gaz Deęiřimi.....	135
5.3.2. Byme Oranları	142
5.3.3. Anatomi Verileri.....	143
5.3.3.1. Gvde Anatomisi.....	143
5.3.3.2. Stoma Anatomisi ve Aıklıkları	144
5.3.4. Su İletimi.....	144
5.3.5. C ₄ Enzim Aktiviteleri.....	145
6. SONU VE NERİLER	147
KAYNAKLAR	149
ZGEMİř	172



ŞEKİLLER DİZİNİ

	<u>Sayfa No</u>
Şekil 2.1. Temel C ₃ Fotosentetik İzyolu	6
Şekil 2.2. C ₄ Fotosentetik İzyolu	9
Şekil 2.3. Fotorespirasyon CO ₂ pompası	13
Şekil 2.4. Fotorespirasyon Döngüsü	15
Şekil 4.1. <i>Cleome</i> cinsine ait Laisk eğrileri.....	47
Şekil 4.2. C ₃ <i>T. hassleriana</i> (Th) ve C ₄ <i>G. gynandra</i> (Gg)'nin iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarında değişen sıcaklığa karşılık gaz değişimi değerleri.....	50
Şekil 4.3. C ₃ <i>T. hassleriana</i> ve C ₄ <i>G. gynandra</i> için 25°C ve 35°C yaprak sıcaklığında A-PAR ve fotorespirasyon modeli	52
Şekil 4.4. C ₃ <i>T. hassleriana</i> ve C ₄ <i>G. gynandra</i> için 25°C ve 35°C yaprak sıcaklığında transpirasyon hızları.	54
Şekil 4.5. C ₃ <i>T. hassleriana</i> ve C ₄ <i>G. gynandra</i> için 25°C ve 35°C yaprak sıcaklığında stoma iletkenliği (g _s).	55
Şekil 4.6. C ₃ <i>T. hassleriana</i> ve C ₄ <i>G. gynandra</i> için 25°C ve 35°C yaprak sıcaklığında su kullanım etkinliği.	56
Şekil 4.7. C ₃ <i>T. hassleriana</i> için, g _m değerleri ve Vo/Vc oranları.....	57
Şekil 4.8. C ₃ <i>T. hassleriana</i> 'nın ışığa cevap eğrilerinin modellerinde kullanılan ortalama J (ETR) µmol m ⁻² s ⁻¹ değerleri.	58
Şekil 4.9. C ₃ <i>T. hassleriana</i> ve C ₄ <i>G. gynandra</i> için A-C _i eğrileri.....	59
Şekil 4.10. C ₃ <i>T. hassleriana</i> için A-C _c , g _m -C _i ve Vo/Vc-C _i eğrileri.....	61
Şekil 4.11. <i>Cleome</i> cinsleri için gövde enine kesitleri.....	64
Şekil 4.12. Artan sıcaklıklara karşılık C ₃ <i>T. hassleriana</i> ve C ₄ <i>G. gynandra</i> türlerine ait stoma açıklıkları.....	66
Şekil 4.13. C ₃ <i>T. hassleriana</i> ve C ₄ <i>G. gynandra</i> 'nın stoma sayıları.....	67
Şekil 4.14. <i>Cleome</i> cinsine ait stoma görüntüleri.....	68
Şekil 4.15. <i>Cleome</i> cinsine ait stoma görüntüleri.....	69
Şekil 4.16. C ₃ <i>T. hassleriana</i> ve C ₄ <i>G. gynandra</i> 'nın su iletimi.....	71
Şekil 4.17. Brassicaceae familyasına ait Laisk eğrileri.....	73
Şekil 4.18. Brassicaceae familyasının sıcaklığa cevap eğrileri.....	75
Şekil 4.19. Brassicaceae familyasında 25°C ve 35°C yaprak sıcaklığında, net fotosentez hızı ışığa cevap eğrileri ve modelleri.....	78

Şekil 4.20. Brassicaceae familyasında 25°C y ve 35°C yaprak sıcaklığında, artan ışık şiddetine karşılık transpirasyon hızı eğrileri.....	80
Şekil 4.21. Brassicaceae familyasında 25°C ve 35°C yaprak sıcaklığında artan ışık şiddetine karşılık stoma iletkenliği eğrileri.	81
Şekil 4.22. Brassicaceae familyasında 25°C ve 35°C yaprak sıcaklığında, SKE-PAR eğrileri.	82
Şekil 4.23. Brassicaceae familyası için Vo/Vc oranları ve g _m değerleri.....	83
Şekil 4.24. Brassicaceae familyasında ışığa cevap eğrilerinin modellerinde kullanılan ortalama J (ETR) (µmol m ⁻² s ⁻¹) değerleri.....	84
Şekil 4.25. Brassicaceae familyası için A-C _i eğrileri.....	85
Şekil 4.26. Brassicaceae familyasında A-C _c , g _m -C _i ve Vo/Vc-C _i eğrisi	87
Şekil 4.27. Brassicaceae familyasında gövde enine kesitleri.	90
Şekil 4.28. Brassicaceae familyasının türlerinde sıcaklığa karşılık stoma açıklığı.....	92
Şekil 4.29. Brassicaceae familyasında stoma görüntüleri.....	93
Şekil 4.30. Brassicaceae familyasında stoma görüntüleri.....	94
Şekil 4.31. Brassicaceae familyasına ait türlerin stoma sayıları.....	95
Şekil 4.32. Brassicaceae familyasının türlerine ait su iletimi.....	96
Şekil 4.33. <i>Flaveria</i> cinsine ait Laisk eğrileri.	98
Şekil 4.34. <i>Flaveria</i> cinsine ait sıcaklığa cevap eğrileri.	100
Şekil 4.35. <i>Flaveria</i> cinsinde 25°C ve 35°C yaprak sıcaklığında, net fotosentez hızı ışığa cevap eğrileri.	102
Şekil 4.36. <i>Flaveria</i> cinsinde 25°C ve 35°C yaprak sıcaklığında transpirasyon hızına karşılık ışığa cevap eğrileri.....	103
Şekil 4.37. <i>Flaveria</i> cinsinde 25°C ve 35°C yaprak sıcaklığında g _s -PAR eğrileri....	104
Şekil 4.38. <i>Flaveria</i> cinsinde 25°C ve 35°C yaprak sıcaklığında SKE-PAR eğrileri.	105
Şekil 4.39. <i>Flaveria</i> cinsi için Vo/Vc oranları ve g _m değerleri	106
Şekil 4.40. <i>Flaveria</i> cinsinde ışığa cevap eğrilerinin modellerinde kullanılan ortalama J (ETR) µmol m ⁻² s ⁻¹ değerleri.....	107
Şekil 4.41. <i>Flaveria</i> cinsi için A-C _i eğrileri.	108
Şekil 4.42. <i>Flaveria</i> cinsine ait A-C _c , g _m -C _i ve Vo/Vc-C _i eğrileri.	110
Şekil 4.43. <i>Flaveria</i> cinsine ait ksilem enine kesitleri.....	113
Şekil 4.44. <i>Flaveria</i> cinsine ait sıcaklığa karşılık stoma açıklıkları.....	115
Şekil 4.45. <i>Flaveria</i> cinsine ait türlerin stoma sayıları.	115
Şekil 4.46. <i>Flaveria</i> cinsine ait stoma görüntüleri.....	116

Şekil 4.47. <i>Flaveria</i> cinsine ait stoma görüntüleri.....	117
Şekil 4.48. <i>Flaveria</i> cinsi türlerine ait su iletimi.....	119



TABLolar DİZİNİ

Sayfa No

Tablo 2.1. C ₄ türlerinin üç alt biyokimyasal tipi arasındaki ana farklılıklar	10
Tablo 2.2. C ₃ ve C ₄ bitkilerinin bazı verim değerleri açısından karşılaştırılması.	12
Tablo 3.1 Çalışmada incelenen türler ve bu türlerin fotosentetik izyolu ve biyokimyasal tipi.....	34
Tablo 3.2. Yaprak sıcaklığı 25°C olduğunda fotosentetik parametreler ve aktivasyon enerjileri.....	42
Tablo 4.1. C ₃ <i>T. hassleriana</i> ve C ₄ <i>G. gynandra</i> 'nın iyi sulanmış ve kuraklık stresi koşullarında büyüme oranları ve su potansiyelleri.	63
Tablo 4.2. C ₃ <i>T. hassleriana</i> ve C ₄ <i>G. gynandra</i> 'nın ksilem anatomisi ölçüm verileri.	65
Tablo 4.3. C ₃ <i>T. hassleriana</i> ve C ₄ <i>G. gynandra</i> 'nın C ₄ enzim aktiviteleri ve toplam klorofil sayıları.....	72
Tablo 4.4. Brassicaceae familyasında büyüme verileri ve su potansiyelleri.	89
Tablo 4.5. Brassicaceae familyasında ksilem anatomi parametreleri.....	91
Tablo 4.6. Brassicaceae familyasının türlerine ait C ₄ enzim aktiviteleri ve toplam klorofil sayıları.....	97
Tablo 4.7. <i>Flaveria</i> cinsine ait büyüme verileri ve su potansiyelleri.....	112
Tablo 4.8. <i>Flaveria</i> cinsinde ksilem anatomi parametreleri.	114
Tablo 4.9. <i>Flaveria</i> türlerine ait C ₄ enzim aktiviteleri ve toplam klorofil sayıları. ..	120

SİMGELER VE KISALTMALAR DİZİNİ

A	: CO ₂ asimilasyon hızı, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yaprak s}^{-1}$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
A_n-A_{net}	: net CO ₂ asimilasyon hızı, $A+R_d$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
A_{mod}	: Modellenmiş CO ₂ asimilasyon oranı, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
ADP	: Adenozin di fosfat
AOT	: Aktif oksijen türleri (O ₂ ⁻ , ¹ O ₂ , H ₂ O ₂ ve OH ⁻), AOS
ATP	: Adenozin tri fosfat
C_a	: Ortamdaki CO ₂ miktarı, atmosferik CO ₂ miktarı, $\mu\text{mol mol}^{-1}$, ppm
C_c	: Kloroplastik CO ₂ oranı, $\mu\text{mol mol}^{-1}$, ppm
C_i	: İnterselüler (hücreler arası) CO ₂ miktarı, $\mu\text{mol mol}^{-1}$, ppm
D	: Damar
DKH	: Demet kını hücresi
E	: Transpirasyon hızı, $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
F_m	: Karanlığa adapte olmuş yaprakların maksimum floresans sinyali, Volt
F_m'	: Stabil haldeki fotosentez altında indirgenmiş F sinyali ışığı, Volt
F_s	: Stabil haldeki floresans sinyali, Volt
Φ_{PSII}	: Fotosistem II'nin verimi, birimsiz
Φ_{max}	: Maksimum kuantum verimi, birimsiz
GDC	: Glisin dekarboksilaz
g_m	: Mezofil CO ₂ iletkenliği, $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
g_s	: G _{H2O} , Stoma H ₂ O iletkenliği, $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
J	: Elektron transport oranı, $\mu\text{mol elektron m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, ETR
KAM	: Krassulasyen asit metabolizması, CAM
K_h	: Gövde su iletimi, $(\text{kgm}^{-1}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}) \times 10^{-5}$
K_L	: Yaprak spesifik su iletimi, $(\text{kgm}^{-1}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}) \times 10^{-4}$
K_{LS}	: Lümen spesifik su iletimi, Kocacinar conductivity, $(\text{kgm}^{-1}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1})$
K_s	: Ksilem spesifik su iletimi, $(\text{kgm}^{-1}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1})$
MH	: Mezofil hücresi

MVD	: Maksimum damar çapı, MDÇ, μm
NAD-ME	: Nikotin amid-dinükleotid malik-enzim
NADH	: Nikotin-amid dinükleotid + H^+
NADP-ME	: Nikotin amid-dinükleotid-fosfat mailk-enzim
NADPH	: Nikotin-amid dinükleotid fosfat + H^+
NUE	: Nitrogen use efficiency, azot kullanım etkinliği, A/N_{leaf} , AKE
PAR	: Photosynthetic Active Radiation, fotosentetik aktif radyasyon, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, μE
PEPC	: Fosfoenol piruvat karboksilaz
PEPCK	: Fosfoenol piruvat karboksikinaz
R_d	: V_c ve $0.5 V_o$ değerlerinin Γ^* noktasına eşit olduğu andaki, fotorespirasyon olmadan, ışıklı ortamda total mitokondrial solunum, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
R_{PR}	: Fotorespirasyonda kaybedilen teorik CO_2 miktarı, mmol mol^{-1}
R_{RPR}	: Bağlı fotorespirasyon oranı $0.5 V_o/V_c$, birimsiz
R_n	: Fotorespirasyon olmadan, ışıksız ortamda mitokondrial solunum, karanlık solunum, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
RH	: Bağlı nem, birimsiz %
RuBisCO	: ribuloz 1,5-bisfosfat karboksilaz/oksijenaz
RuBP	: ribuloz-1,5-bisfosfat
RUE	: Radiation use efficiency, ışık kullanım etkinliği, g (MJ PAR)^{-1} , IKE
SE	: Standart error, Standart hata
V_c	: RuBisCO enziminin karboksilasyon hızı, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
V_o	: RuBisCO enziminin oksijenasyon hızı, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
VF	: mm^2 'ye düşen damar sayısı,
VMD	: Ortalama damar çapı, ODÇ, μm
VPD	: Buhar basıncı açığı, kPa
WUE	: Water use efficiency, Su kullanım etkinliği, A/E , $\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$, (SKE)
WW	: Well-watered, iyi sulanmış kontrol grubu
WS	: Water-stressed, kuraklık stresi altındaki grup
Γ	: CO_2 kompensasyon noktası, $\mu\text{mol mol}^{-1}$
Γ^*	: Işıklı solunum altında CO_2 kompensasyon noktası, $\mu\text{mol mol}^{-1}$

1-GİRİŞ

İnsan nüfusundaki sürekli artış ve bu artışın getirdiği besin ve yakıt gibi talepler, bu taleplerin karşılanacağı bitki kaynaklarının yaygınlaşması ve giderek artan miktarda üretimleri ile doğru orantılı olmaktadır. Ayrıca, petrol, kömür ve doğal gaz gibi fosil yakıt rezervlerinin geri dönüşümsüz olarak sürekli azalması, bitki biyokütlesinin, bu yakıtlara alternatif bir enerji kaynağı olarak kullanılma zorunluluğunu her geçen gün arttırmaktadır. Bununla beraber, bitkilerin endüstriyel alanda kullanımı da bitki biyokütlesi talebini arttırmaktadır. Nüfus artışının sonucu olan tüm bu talep artışları, gelecekte besin krizlerinin oluşabileceğinin göstergesidir. 1961 ile 2012 yılları arasında insan nüfusu 3 milyardan 7 milyara çıkmıştır ve 2050 yılında da yaklaşık 9.3 milyar olması beklenmektedir (Boserup, 2005). Bunun yanında, 2050 yılına kadar kullanılabilir tarım alanlarının günümüzdeki miktarı ile yaklaşık aynı miktarda kalması veya daha da azalması beklenmekte ve böylelikle kişi başına düşen kullanılabilir tarım arazisinin düşmesi öngörülmektedir (Maurino ve Weber, 2012). Ayrıca, bu senaryoda ekilebilir tarım arazilerinin erozyon, tuzluluk ve artan şehir alanları tarafından tehdit altında olması ve diğer azaltıcı faktörler ile kaybedilmesi göz önünde bulundurulmamıştır.

Kişi başına düşen ekilebilir arazinin azalmasına zıt olarak, Yeşil Devrim sayesinde kişi başına düşen günlük besin kalorisi üretimi 1961 ile 2007 yılları arasında yaklaşık 1.3 kat artarak 2200 kcal gün⁻¹ birey⁻¹ miktarından, 2794 kcal gün⁻¹ birey⁻¹ miktarına yükselmiştir (Maurino ve Weber, 2012). Aynı süre zarfında insan popülasyonunun 2.2 kat arttığı göz önüne alındığında bu üretim miktarı önemli bir başarı gibi görünse de Birleşmiş Milletler Gıda ve Tarım Organizasyonu (FAO) istatistiki verilerine göre geçen 50 sene boyunca azotlu gübrelerin kullanım oranı yaklaşık 7.3 kat, fosfatlı gübrelerin kullanım oranı ise 3 kattan fazla miktarda artış göstermiştir (Elser ve Bennet, 2011). Bu gübrelerin kullanımı artan nüfusun ihtiyaçlarını karşılamak için gerekli iken orta ve uzun vadeli üretimde sürdürülebilir olmamaktadır (Maurino ve Weber, 2012). Özellikle fosfat mineralinin doğada kısıtlı miktarda olması ve sürekli kullanılmasından dolayı kısa zamanda tükeneceği tahmin edilmektedir (Elser ve Bennet, 2011). Ayrıca birçok bitkinin üretimindeki artış hızı azalmakta, neredeyse verimleri üst limit noktasına ulaşmaktadır (Zhu vd., 2010). Örnek verilecek olursa, uzun bir sürede elde edilmiş deneysel verilere göre çeltik üretim verimi Asya'da, ıslah çalışmaları ile yapılabilecek bir

C₃ bitkisinin birim alana üretim artışı sınırına yaklaşmıştır (Cassman, 1994; Kropff vd., 1994; Sheehy, 2001).

Bütün bu durumlar göz önüne alındığında, daha az kaynak kullanarak daha fazla bitki üretimi yapılması ve bu üretimin sürdürülebilir olmasının gerekliliği ortaya çıkmaktadır. Geleneksel bitki üretim metotları bu zamana kadar olan ihtiyacı karşılamıştır. Fakat bu metotlar, mineral besinler ve su gibi girdilerin çok fazla kullanılmasını gerektirmektedirler. Bu girdiler ile yapılan üretim miktarı artık maksimum sınırına dayanmıştır. Daha fazla girdi ile üretimin artırılması mümkün olmayacaktır. Günümüzde geliştirilmeye çalışılan metotlar, geleneksel metotlar gibi aşırı girdi talep etmekten ziyade, bitkilerin çeşitli yöntemler ile (genetik mühendisliği, çaprazlama vd.) fotosentetik aktivitelerinin artırılması veya fotosentetik özelliklerinin ve yapılarının başka canlılara (mayalar ve bakteriler gibi) aktarılması üzerinedir. Amaç daha farklı biyoteknolojik yaklaşımlar ile bitkilerin fotosentetik özelliklerini geliştirerek birim zamanda ve alanda daha fazla üretim yapılmasını sağlamaktır.

Fotosentez, güneş ışığındaki enerjiyi karbonhidrat, protein ve yağlardaki indirgenmiş karbonlara dönüştürerek dünya üzerindeki hayat için temel oluşturur. Bilindiği üzere, bitkiler ortamdaki karbondioksiti bünyelerine alırlar ve atmosfere oksijen vererek küresel karbon döngüsünü ve atmosferin içeriğini tayin ederler. Genel olarak bitkilerin fotosentetik aktivitelerinin artırılması, RuBisCO (ribuloz 1,5-bisfosfat karboksilaz/oksijenaz) enzimini hedef almaktadır. Çünkü, RuBisCO bitki fotosentezinin en önemli enzimi ve kısıtlayıcı faktörüdür (Yokota ve Shigeoka, 2008) ve karboksilaz aktivitesinin yanı sıra bir diğer fonksiyonu olan oksijenaz yapısından ötürü verimsiz bir enzimdir (Leegood, 2013). RuBisCO bu çift yönlü yapısından dolayı ribuloz-1,5-bisfosfatı (RuBP) oksijenasyona uğrattığında ortaya 3-fosfoglisirik asit ile fosfoglikolat çıkar (Sage vd., 2012). Oluşan 3-fosfoglisirik asit Calvin döngüsüne yeniden katılırken, fosfoglikolatın döngüye yeniden katılabilmesi için birçok metabolik işlemden geçmesi, bu esnada da enerji harcanması gerekmektedir.

İsmi fotosentezin Calvin-Benson-Bassham döngüsünde oluşan, nişasta ve karbonhidratların öncül molekülü üç karbonlu, ilk stabil ürün gliseraldehit-3-fosfattan alan C₃ fotosentetik iz yolunu kullanan bitkilerin, ismi karboksilasyon sonucu oluşan ve CO₂ demet kını hücrelerine taşıyan dört karbonlu malattan alan C₄ iz yolunu kullanan bitkiler gibi karbon konsantrasyon mekanizmaları olmadığı için fotosentez esnasında RuBisCO enzimi oksijenasyona uğramaktadır (Sage vd., 2011c). Bu oksijenasyonun sonucunda

ortaya çıkan metabolitlerin tekrardan Calvin-Benson döngüsüne dâhil edilmesi metabolizması yani “fotorespirasyon”, C₃ bitkilerinin fotosentetik verimlerinin ve su kullanım etkinliklerinin C₄ bitkilerine göre düşük olmasına sebebiyet vermektedir. C₃ bitkilerinde fotorespirasyon, 25°C sıcaklığın üzerinde, fotosentezin verimini yaklaşık olarak %20-25 oranında düşürmektedir (Ehleringer vd., 1991). Bahsedilen sıcaklık değeri göz önüne alındığında dünya florasının çok büyük bir bölümü fotosentetik potansiyelinde düşüş yaşamaktadır.

Dünya üzerindeki 260.000 bitki türünden, tropiklerde yaşayanların yaklaşık 160.000’i C₃ türü, 20.000’e yakını C₄ ve krassulasyen asit metabolizması (KAM) türüdür (Sage, 2013). Tarımsal bitkilerin büyük çoğunluğunu oluşturan C₃ bitkilerindeki fotorespirasyonda oluşan kaybın önüne geçilmesi veya azaltılması, azalan dünya kaynaklarının ve kısıtlı sayıdaki ekilebilir arazinin sürdürülebilir olarak kullanılmasında çok büyük önem arz etmektedir (Peterhänsel vd., 2008; Busch, 2013). Bundan dolayı, dünya çapında bu soruna çok büyük bütçeli projeler ile çözüm getirilmeye çalışılmaktadır. Avrupa Birliği’nin 7. Çerçeve kapsamındaki 8 milyon Avro ile desteklenen “3to4: Converting C₃ to C₄ photosynthesis for sustainable agriculture” (<http://www.3to4.org>), Illinois Üniversitesinden Steve Long’un, Bill & Melinda Gates vakfı tarafından 25 milyon dolar ile desteklenen “Engineering Improved Photosynthesis to Effect Increased Crop Yields” konulu (<http://www.life.illinois.edu/long/Long.html>) ve C₃ fotosentetik iz yolunu kullanan pirincin C₄ fotosentetik iz yoluna dönüştürülmesi için IRRI (International Rice Research Institute) tarafından yürütülen “C₄ Rice” (<http://c4rice.irri.org/>) projeleri bu konunun ne kadar önemli olduğunu göstermektedir.

Bitkilerde, modellemelerin ve deneysel analizlerin sonuçlarının işaret ettiği maksimum ürün verimi dört ana faktör ile belirlenmektedir; (a) büyüme sezonu esnasında bitkinin aldığı ışık, (b) bu ışığın fotosentetik olarak aktifliği, (c) ışık kullanım etkinliği (IKE) ve (d) hasat indeksidir (Mitchell ve Sheehy, 2006). Yeşil Devrim’in bir kazancı olarak (a), (b) ve (d) parametrelerinin en yüksek olduğu zamanlar tespit edilerek bu faktörlerin en uygun ve en fazla olacağı koşullarda ekim yapılmış, bu parametreler ile ilgili tüm geliştirme koşulları denenmiştir. Fakat (c) parametresi, yani RUE, bitkiye bağlı olan bir faktördür ve IKE de iki değişkene bağlıdır (Zhu vd., 2010). Bunlardan ilki maksimum kuantum verimi (Φ_{max}) olup, 25°C’nin üzerinde C₃ fotosentetik iz yolunu kullanan bitkilerdeki fotorespirasyon metabolizması kaybı yüzünden C₄ fotosentetik iz yolunu kullanan bitkilerde daha yüksek değer almaktadır (Ehleringer ve Pearcy, 1983). İkincisi

ise, ışık seviyeleri doygunluğun üzerinde artmaya başladığında, karbon metabolizmasının yaprak tarafından sođurulan ışık enerjisini tam anlamıyla kullanamaması sonucu kuantum veriminin düşmesidir (Zhu vd., 2010). Ilıman koşullarda, yeterli su ve gübre olduğunda C₄ bitkilerinin fotosentezi, C₃ bitkilerinde olduğu gibi kısıtlanmaz yani IKE, 25 ile 30°C'de C₄ bitkilerinde C₃ bitkilerine göre %50 daha yüksektir, böylelikle ürün verimleri de daha yüksektir (Sage ve Zhu, 2011). Verimin artırılması için C₃ bitkilerinin IKE değerlerinin artırılması, diđer bir deyişle C₄ bitkilerindeki mevcut yapının C₃ bitkilerine aktarılması veya C₃ bitkilerindeki fotosentezi olumsuz yönde etkileyen fotorespirasyon mekanizmasının iyi anlaşarak, baskılanması ya da iyileştirilmesi gerekmektedir.

Fotorespirasyon esnasında harcanan enerji, bitkinin daha çok kaynak talep etmesine ve bununla birlikte fotosentezden ziyade başka bir metabolik reaksiyonla uğraşmasına neden olur. Fotorespirasyonun sebep olduğu bu kayıp, C₃ bitkilerinin C₄ bitkilerine göre RUE değerlerinin düşük olmasının ana sebebidir. Doğal olarak, bitkilerde fotosentetik verimi artırmak için, fotorespirasyonun baskılanması veya düzenlenmesi ya da RuBisCO enziminin modifikasyonu gerekli görölmektedir. Fakat, RuBisCO enziminin modifiye edilmesi ya da oksijenasyon aktivitesinin durdurulması çalışmaları şu an için başarısızlığa uğramıştır (Spreitzer ve Salvucci, 2002; Parikh vd., 2006). Bundan ötürü daha farklı iyileştirmeler önerilmektedir. Bunlardan ilki; fotorespirasyon ağının yapay olarak bypass edilmesi (Maurino ve Peterhänsel, 2010), diğeri ise C₄ fotosentezinin özelliklerinin C₃ bitkilerine aktarılmasıdır (Matsuoka vd., 2001; Mitchell ve Sheehy, 2006; Hibberd vd., 2008). Örneğin, fosfoglikolatın metabolize edilmesi sadece bitkilere özgü bir olay değildir. Alglerde, siyanobakterilerde ve hatta hetetrof bakterilerde bile fosfoglikolat metabolizması görölmektedir. Örnek olarak, *Escherichia coli* glikolatı karbon kaynağı olarak kullanabilmekte ve glikolatı üç aşamalı reaksiyonlar ile gliserata dönüştürerek indirgenmiş azot kullanmadan metabolize etmektedir. Böylelikle harcanan enerji daha düşük olmaktadır. *E. coli*'nin sahip olduğu bu izyolunun, model bitki olan *Arabidopsis thaliana*'nın kloroplastlarına aktarılması ile, *A. thaliana* transgenik bitkilerinin daha fazla biyokütle ürettikleri ve fotorespirasyon sonucu fotosentetik kayıplarının daha az olduğu ortaya konulmuştur (Kebeish vd., 2007).

Daha önceki çalışmalarda denenmiş fotorespirasyonu baskılama ve engelleme ya da fotosentez geliştirme uygulamalarının neredeyse tamamı C₃ bitkileri üzerinedir. Çünkü C₄ ve KAM bitkileri karbon konsantrasyon mekanizmaları vasıtasıyla fotorespirasyonun önüne geçmektedirler. Bu bitkilerde oluşmuş verimli yapının C₃ bitkilerine aktarılması, şu

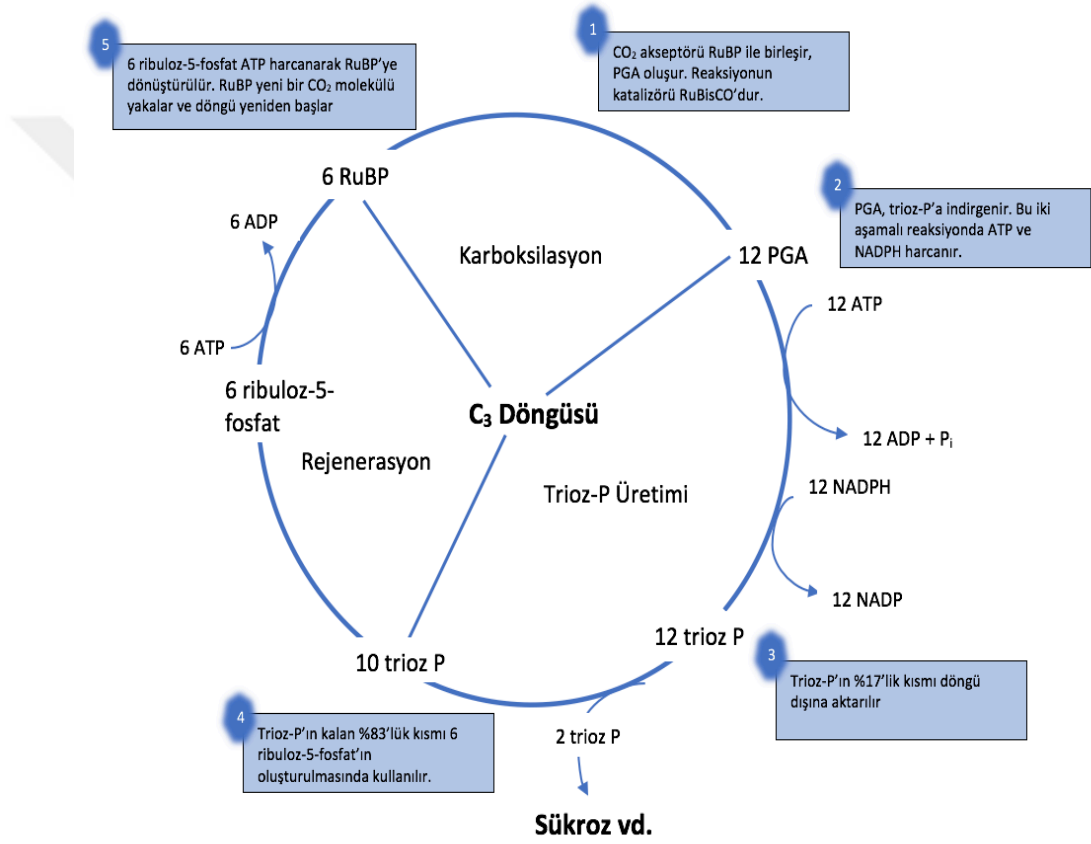
anki alıřmalarda nemli bir yer tutmaktadır (Oakley vd., 2014). Bununla beraber C₄ fotosentezinin daha iyi anlařılması da insan nfusunun artan yakıt ve yiyecek talebini karřılamak iin eřit derecede nemlidir.

Bu tez alıřmasında ise; yakın akraba C₃, C₄ ve C₃-C₄ ara trlerinin, kuraklık stresi altında fotosentez hızlarının, fotorespirasyon miktarlarının, su kullanım verimlerinin, gvde anatomilerinin, stoma aıklıklarının ve ayrıca karbon partisyonlarının, byme sezonu boyunca baėıl byme oranlarının ve son rnlerinin karřılařtırmalı olarak ortaya konulması hedeflenmiřtir. Bunun yanında, C₄ fotosentezine zg enzimlerin aktiviteleri arařtırılmıřtır. Bylelikle, iinde bulunduėumuz yzyılın sonlarına doėru oluřması ngrlen; yksek CO₂, yksek sıcaklık ve su kıtlıėı altında bu bitkilerin fizyolojik aıdan nasıl davranacaėı ve bu řartlardan ne dzeyde etkilenecekleri, fotorespirasyon modelleri alıřmanın merkezine konularak incelenmiřtir.

2. ÖNCEKİ ÇALIŞMALAR

2.1. C₃ Fotosentetik izyolu

Bütün fotosentetik ökaryotlar, temel olan CO₂ indirgenme reaksiyonlarıyla, doğrudan veya bazı modifikasyonlar ile Şekil 2.1'de de görüleceği üzere fotosentezin C₃, yani Calvin-Benson-Bassham döngüsünde veya diğer adıyla redüktif pentoz fosfat (RPP) döngüsünde, RuBisCO enzimini kullanırlar. Bu döngü sonucunda, RuBP'a karboksilasyon reaksiyonu ile atmosferik CO₂ bağlanır.



Şekil 2.1. Temel C₃ Fotosentetik İzyolu, Calvin-Benson-Bassham Döngüsü (Lambers vd. 2008'den). Neredeyse tüm fotosentetik ökaryotların mezofil hücresinde gerçekleşen C₃ reaksiyonu üç ana aşamadan oluşur, RuBP'ye CO₂ bağlanma aşaması olan karboksilasyon, üç karbonlu bileşiklerin fosfatlandığı indirgenme aşaması ve RuBP'nin yeniden oluştuğu rejenarasyon aşaması. P_i: inorganik fosfatı ifade etmektedir.

Ribuloz-1,5-bisfosfat (RuBP) ve CO₂, karbon indirgenme veya Calvin döngüsünün başlıca substratlarıdır. Bu döngünün başlıca enzimi ise ribuloz-1,5-bisfosfat karboksilaz/oksijenaz (RuBisCO)'dur (Şekil 2.1). RuBP'nin Rubisco tarafından karboksilasyonunun ilk ürünü, üç karbon atomuna sahip bir bileşik olan fosfogliserik asit

(PGA), dolayısıyla bu döngü C₃ fotosentezi olarak isimlendirilmiştir. Fotosentezin ışık reaksiyonlarında üretilen ATP ve NADPH'nın tüketimi ile PGA, inorganik fosfat (P_i) karşılığında sitosole taşınan bir trioz-fosfata (trioz-P) indirgenir. Sitosolda, trioz-P, sakkaroz ve diğer metabolitleri üretmek için floem yoluyla taşınır veya doğrudan yapraklarda kullanılır. Kloroplastta kalan trioz-P'nin büyük çoğunluğu, ATP ve NADPH'in tüketildiği Calvin döngüsünün bir parçası olan bir dizi reaksiyonla RuBP'ı rejenere etmek için kullanılır (Şekil 2.1). Kloroplastta kalan trioz-P'nin yaklaşık %17 kadarı, kloroplastın içinde depolanan veya taşınan nişastayı üretmek için kullanılır. Gece boyunca nişasta hidrolize olabilir ve bu reaksiyonun ürünü trioz-P sitoplazmaya verilir (Lambers vd., 2008; Taiz ve Zeiger, 2010). Calvin döngüsü üç aşamadan oluşmaktadır (Şekil 2.1):

1. CO₂ alıcısı, ribuloz-1,5-bisfosfatın karboksilasyonu, Calvin döngüsünün ilk stabil bileşiği olan iki molekül 3-fosfogliseratın oluşumu,
2. 3-fosfogliseratın indirgenmesi ile bir karbonhidrat olan gliseraldehit-3-fosfatın (trioz-P) oluşumu,
3. CO₂ alıcısı ribuloz-1,5 bisfosfatın, gliseraldehit-3-fosfat kullanılarak rejenerasyonu.

CO₂ içerisindeki karbon doğada en çok yükseltgenmiş hali ile (+4) bulunmaktadır. İlk stabil ara ürün olan 3-fosfogliserat içerisinde ise bir elektron indirgenmiş halde (+3) bulunur. Gliseraldehit-3-fosfatta ise daha da indirgenmiş (+1) haldedir. Bu sebepten ötürü Calvin döngüsü “indirgenme” ya da “fotosentetik karbon indirgenmesi” olarak adlandırılır. Nihai üründe ise karbon tamamen indirgenmiş bir şekilde organik bileşiklerin içerisinde bulunur (Taiz ve Zeiger, 2010).

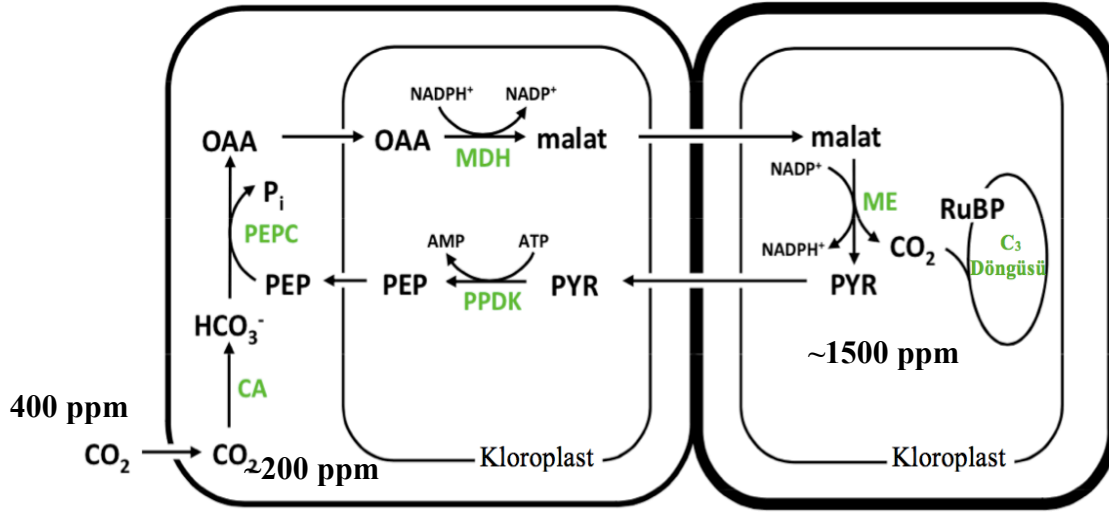
2.2. C₄ Fotosentetik İzyolu

C₄ fotosentezinin 1960'ların ortalarında keşfedilmesinden günümüze kadar geçen sürede, bu izyolu ile ilgili muazzam keşifler, araştırmalar ve bulgular elde edilmiştir. C₄ fotosentezi, yaklaşık 25 ile 30 milyon yıl önce Oligosen döneminde artan sıcaklık, kuraklık ve atmosferik CO₂ konsantrasyonunun aşırı düşmesine bir cevap olarak evrimleşmiş ve tropik ile subtropik iklimlerde C₄ türleri 6 ile 10 milyon yıl önce Miyosen periyodunun sonlarına doğru otlaklarda baskın türler olmaya başlamıştır (Sage, 2004). Evrimsel açıdan, farklı bitkilerdeki C₄ izyolları çok yakınsaktırlar ve birbirlerinden bağımsız olarak yaklaşık 60 defadan fazla evrimleşmişlerdir (Sage, 2004; Sage vd., 2011a; Sage vd., 2012).

C₄ bitkileri, C₃ bitkilerine göre daha az sayıda tür içermelerine karşın (C₄ bitkileri ~7500 tür, C₃ bitkileri ~250.000 tür) dünya üzerindeki üretimin dörtte birinden sorumlu olup, orta-ılıman kuşak ile tropik enlemlerde baskındırlar (Sage vd, 1999; Edwards vd., 2010).

C₄ bitkileri, Şekil 2.2’de görüleceği üzere C₃ bitkilerinden farklı bir anatomiye sahip olup, fotosentez reaksiyonu için, Şekil 2.1’de (aynı zamanda C₂, C₄, KAM bitkileri ve tüm fotosentetik ökaryotlar için de Calvin-Benson-Bassham döngüsü) görülen C₃ bitkilerinden farklı olarak birbirine komşu iki hücre kullanılmaktadır. Bu karakteristik C₄ yapısının ismi Kranz anatomisi olup, bu yapı karbon yoğunlaştırma (konsantrasyon) mekanizmasına (CCM) olanak sağlamaktadır. Bu duruma aykırı olarak, kranz anatomisine sahip olmayan, tek hücreli CCM’e sahip karasal C₄ bitkileri (*Chenopodioideae*; *Suaeda aralocaspica*, *Bienertia cycloptera*, *B. sinuspersici* ve *B. kavirense*) (Voznesenskaya vd., 2002) ile Kranz anatomisine sahip olmayan sucül C₄ bitkisi (*Hydrilla verticillata*) bulunmaktadır (Holaday ve Bowes, 1980). Fakat bu bitkilerde CCM iç kompartımanlarda yapılmaktadır.

Yaprak anatomisi açısından birçok C₄ bitkisinde, C₃ bitkilerine göre daha fazla damar (D) vardır. Demet kını hücreleri (DKH) genişlemiş, mezofil hücreleri ise (M) her bir DK hücresinin etrafında bir halka oluşturmuştur. Bu durum yapraktaki hücrelerde, D-DKH-MH-MH-DKH-D şeklinde tekrar eden bir yapı oluşturmaktadır (Langdale ve Nelson, 1991; Dengler ve Nelson, 1999; Marshall vd., 2007; Muhaidat vd., 2007; McKown ve Dengler, 2009). Metabolitlerin etkin ve verimli bir şekilde transferi için C₄ bitkilerinin mezofil ve demet kını hücreleri arasındaki plazmodezmatal bağlar C₃ bitkilerine göre daha fazladır. Kloroplastlar, C₄ bitkilerinin mezofil hücrelerinde indirgenmişken, demet kını hücrelerinde daha büyüktürler ve ek bölünme safhalarından geçerler (Hatch, 1987; Marshall vd., 2007). Ayrıca C₄ bitkileri, C₃ bitkilerine göre daha fazla damar yoğunluğuna sahiptir (Williams vd., 2012). C₄ bitkilerinin yapraklarındaki bu morfolojik farklılaşma fotosentezin biyokimyasını da etkilemiş ve anatomi ile biyokimya koordineli bir şekilde gelişmiştir (Hatch, 1987; Sage, 2004; Marshall vd., 2007).



Mezofil Hücresi

Demet Kını

Şekil 2.2. C₄ Fotosentetik İzyolu (Taiz ve Zeiger, 2010'dan). Görüleceği üzere, iki farklı hücre C₄ fotosentetik izyolu için özelleşmiş durumdadır. Atmosferden mezofil hücresine alınan CO₂, burada RuBisCO'nun tanıyamayacağı HCO₃⁻'a dönüştürülür. Daha sonra, bu HCO₃⁻, 3C'lu bir bileşiğe bağlanarak, 4C'lu bir bileşik oluşturulur. Bu bileşik daha sonra demet kını hücresine gelir ve burada bu bileşikten, C₄ izyoluna özel bir enzim tarafından bir CO₂ molekülü kopartılır. Bu CO₂ Calvin döngüsüne katılırken, geriye kalan 3C'lu bileşik döngüye devam eder. Böylelikle, demet kını içerisindeki RuBisCO etrafında CO₂ konsantre edilmiş olur.

C₄ döngüsünün biyokimyası incelendiğinde, atmosferdeki CO₂ önce mezofil hücresine alınarak, karbonik anhidraz (CA) enzimi ile bikarbonat'a (HCO₃⁻) çevrilir (Şekil 2.2). Bikarbonat, RuBisCO gibi oksijenaz aktivitesi olmayan ve bikarbonata aşırı duyarlı fosfoenol piruvat karboksilaz (PEPC) enzimi aracılığı ile kloroplastta bulunan üç karbonlu fosfoenol piruvat (PEP) ile birleşerek, dört karbonlu oksaloasetata dönüşür. Daha sonra, oksaloasetat indirgenerek 4 karbonlu aspartat oluşur. Bu aspartat ise, deamine edilerek malata dönüştürülür (Williams vd., 2012). Sonrasında, malat veya aspartat, demet kınına geçer ve burada kendisinden nikotin amid-dinükleotid malik-enzim (NAD-ME) ya da nikotin amid-dinükleotid-fosfat malik-enzim (NADP-ME) veya fosfoenol piruvat karboksikinaz (PEPCK) enzimi aracılığı ile bir molekül CO₂ koparılır ve üç karbonlu bir bileşiğe dönüşür (Lambers vd., 2008; Taiz ve Zeiger, 2010). Bu alt biyokimyasal tiplerin enzimlerinin her biri demet kınının farklı bölgelerinde bulunur, NAD-ME kloroplastta, NAD-ME mitokondride ve PEPCK sitosolda, bahsedilen reaksiyonları gerçekleştirmektedir (Lambers vd., 2008). Genel olarak C₄ bitkilerinde PEPCK enzimi bulunsa da aynı fonksiyonu gerçekleştiren NAD-ME ve NADP-ME kullanan türler de vardır ve değişen ortam koşullarına göre bitkinin kullandığı enzimin değişebileceği öne

sürülmüştür (Furbank, 2011; Sommer vd., 2012). Tablo 2.1’de farklı biyokimyasal alt tiplerin özellikleri verilmiştir.

Tablo 2.1. C₄ türlerinin üç alt biyokimyasal tipi arasındaki ana farklılıklar (Lambers 2008’den). MH: mezofil hücre, DKH: demet kını hücreyi ifade etmektedir. ^aBazı NADP-ME tek çenekli C₄ bitkilerinin (ör: *Zea mays*) DKH’larındaki kloroplastlarında sadece PSI bulunmaktadır.

Biyokimyasal Alt-tip	Dekarboksilasyonun gerçekleştiği yer	Hareket yönüne göre substratlar		
		MH’dan DKH’ya	DKH’dan MH’ye	DKH’da bulunan fotosistemler
NADP-ME	Kloroplast	Malat	Piruvat	I ve II ^a
NAD-ME	Mitokondri	Aspartat	Alanin	I ve II
PEPCK	Sitosol	Aspartat ve Malat	Alanin ve PEP	I ve II

Dört karbonlu bileşikten koparılan CO₂ Calvin-Benson döngüsüne katılır. Piruvat ise tekrardan mezofil hücrenin kloroplastına geçerek, piruvat fosfat dikinaz enzimi (PPDK) ile fosfoenol piruvata dönüştürülür. Tüm bu döngü C₄ fotosentetik izyolu olarak adlandırılır (Ehleringer vd., 1991). Bu döngü sayesinde C₄ bitkileri, her döngü için bir ya da iki ATP harcıyarak demet kınındaki CO₂ seviyelerini maksimum düzeyde tutarlar ve sıcaklığa bağlı olarak fotorespirasyonu %80’den daha fazla oranda baskırlar (Kanai ve Edwards, 1999; Sage vd., 2011b). Buna ek olarak demet kınındaki yüksek CO₂ seviyesini, RuBisCO enzimini CO₂ doygunluk noktasına yakın bir seviyede çalıştırdığı için RuBisCO’nun sıcak iklimlerde *in vivo* katalitik etkisini 2 ile 5 kat arasında artırmaktadır (Ghannoum vd., 2011; Sage ve Zhu, 2011). Ayrıca, C₄ bitkilerinin mezofil hücrelerinde, kendilerine çok yakın akraba olan C₃ bitkilerine göre daha az kloroplast bulunur (Stata vd., 2014). Bu sayede C₄ bitkilerinin atmosfere daha yakın olan mezofil hücrelerinde Calvin döngüsünün gerçekleşme ihtimali ortadan kaldırılıp, CO₂ kaybı ve fotorespirasyon riski azaltılmış olmaktadır.

Özetlemek gerekirse, atmosferden alınan CO₂, mezofil hücrelerinde hemen bikarbonata çevrilir. Oksijenasyon aktivitesi olmayan bir enzim tarafından, üç karbonlu bir bileşik ile birleştirilir, dört karbonlu bileşiklere dönüştürülür ve atmosfere uzak olan demet kını hücrelerine taşınır (Marshall vd., 2007). Burada, dört karbonlu bileşikten tekrar CO₂ kopartılarak RuBisCO etrafında karbon konsantrasyonu sağlanır. C₄ bitkileri bu sistem sayesinde RuBisCO'nun oksijenasyon reaksiyonunun önüne geçmektedirler (Sage, 2004).

CO₂ konsantrasyon mekanizmasının fotosentez, SKE ve AKE üzerine direk etkisinin yanı sıra, C₄ izyolunun ılıman iklimlerde bitki büyümesi üzerinde ikincil etkileri de vardır. C₄ bitkileri RuBisCO'yu daha etkili kullandıkları için birim özümlenen CO₂ başına, C₃ bitkilerine göre %50 ile 80 arasında daha az RuBisCO'ya ihtiyaç duyarlar (Ghannoum vd., 2011; Sage ve Zhu, 2011). Bunun sayesinde azot rezervlerini en etkili şekilde kullanabilirler. Örneğin, ışık için rekabetin olduğu şartlarda C₄ türleri C₃ türlerine göre daha az azot kullanarak, birim yaprak alanında daha yüksek AKE elde ederler (Sage ve Zhu, 2011). Ayrıca C₄ bitkileri, su kullanım etkinliklerinin daha iyi olması sayesinde benzer C₃ bitkileri ile kıyaslandığında daha düşük yaprağa özel su iletkenliğine (birim yaprak alanı başına hidrolik iletim) sahiptirler (Kocaçınar vd., 2008).

Özetlenecek olursa; C₄ bitkileri, aynı ekolojik şartlardaki C₃ bitkilerine göre Tablo 2.2'de de görüleceği üzere karbon fiksasyonu, azot ve su kullanımını konusunda 1.3 ile 4 kat daha yüksek verime sahiplerdir (Ehleringer ve Pearcy, 1983; Long, 1999; Sage, 2004; Kocaçınar vd., 2008; Skillman, 2008; Evans, 2013).

C₄ bitkilerinin yüksek verimi ve kaynakları kullanım etkinliği (Tablo 2.2), C₃ bitkilerine transfer edildiğinde veya C₃ bitkilerinin fotorespirasyonunun önüne geçilerek fotosentetik verimleri artırıldığında, su ve azot kullanım etkinlikleri artacağından sulanma ve gübrenme ihtiyaçları azalacak, verimleri artacak ve böylelikle birim alanda daha yüksek biyokütle verimine sahip olacaklardır (Barker vd., 2010; Gregory vd., 2010; Sage ve Zhu, 2011).

C₄ bitkileri ile ilgili, C₃ bitkilerine göre bu derece olumlu sonuçlar elde edilmiş olsa da yeni çalışmalar, C₄ bitkilerinin, kaçak (leakiness) adı verilen bir olgusunu ortaya çıkartmıştır (Ubierna vd., 2011; Ubierna vd., 2013; Belassio ve Griffiths, 2014a ve b). Bu olay, C₃ reaksiyonu ile, C₄ izyolunun CO₂ pompasının uyumsuz çalışması sonucu mezofil ve demet kını hücreleri arasından, toplam C_i oranının en fazla %5'ine varan CO₂ kaçıdır (Ubierna vd., 2011). Daha yeni çalışmalarda ise, araştırmacılar, C₄ fotosentezinin bu

durumdan arındırılması ve daha da yüksek performanslara ulaştırılması konusunu tartışmaktadırlar (von Caemmerer ve Furbank, 2016).

Tablo 2.2. C₃ ve C₄ bitkilerinin bazı verim değerleri açısından karşılaştırılması.

	C ₃	C ₄	Kaynak
Maksimum Üretkenlik (t. ha ⁻¹ yıl ⁻¹)	10-30	60-80	Sage, 2004
Maksimum Büyüme Hızı (g. m ⁻² d ⁻¹)	5-20	40-50	Taylor vd., 2010
Su Kullanım Etkinliği (g CO ₂ kg ⁻¹ H ₂ O)	1-3	2-6	Kocacinar ve Sage, 2003
Azot Kullanım Etkinliği (kg kuru ağırlık kg ⁻¹ N)	53-81	66-130	Sage ve Pearcy, 1987
Işık Kullanım Etkinliği (g/MJ IPAR)	2.2-2.8	2.8-3.5	Kiniry vd., 1989

2.3. C₃-C₄ Ara Türleri

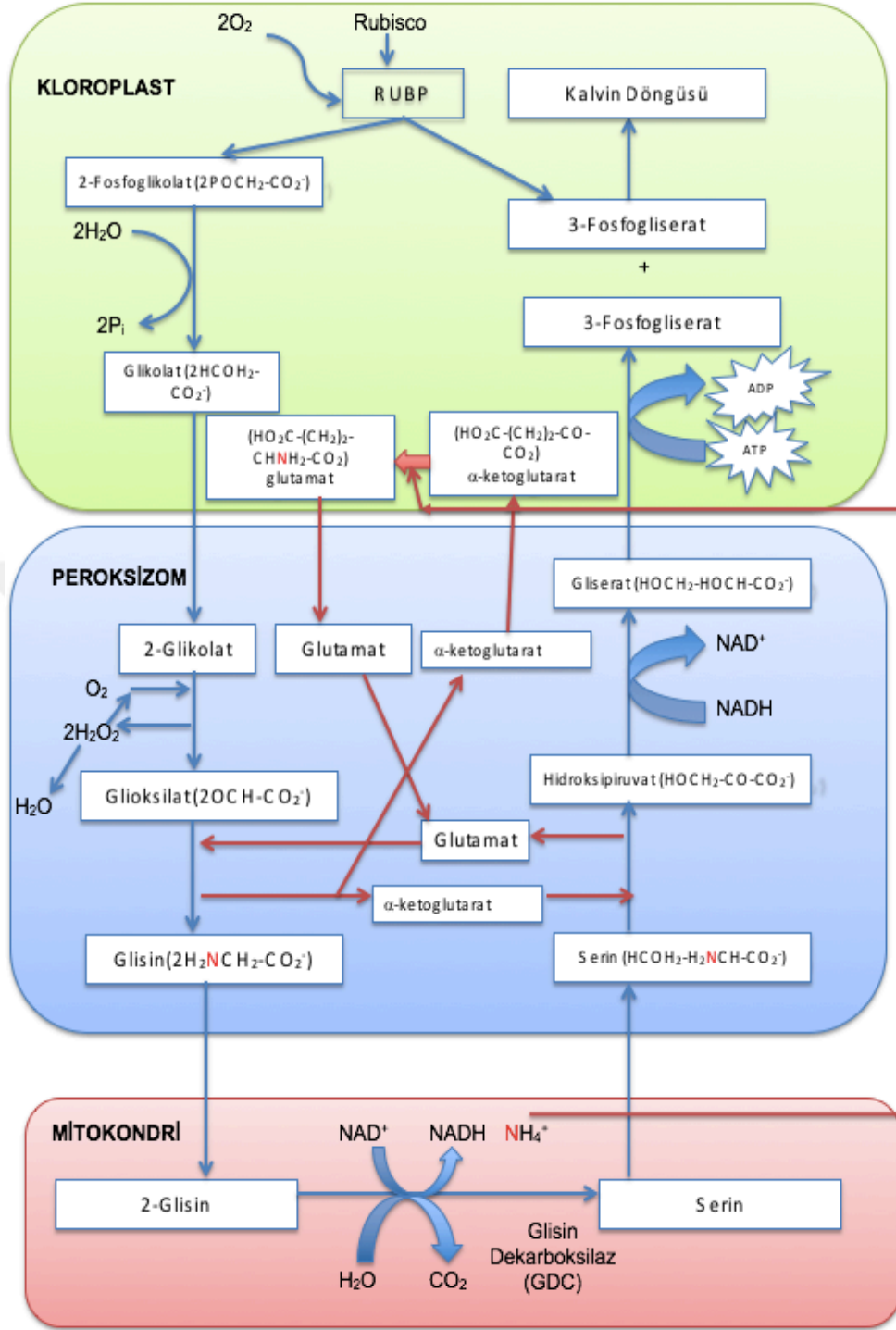
C₃-C₄ ara türleri, CO₂ kompensasyon noktaları (Γ) dahil olmak üzere, CO₂ asimilasyon oranı ve O₂ ile fotosentezlerine ket vurulması -fotorespirasyon- açısından C₃ ve C₄ türleri arasında yer almaktadırlar (Şekil 2.3). C₃ bitkilerinin, C₄ bitkilerine doğru evriminde bir ara basamaktır ve C₃ bitkilerine göre CO₂ kompensasyon noktaları düşüktür (Rawsthorne, 1992; Sage vd., 2011a; Sage vd., 2012). Bu ara türlerin yaprakları Kranz anatomisi benzeri bir yapıda olup, demet kını hücreleri çok sayıda kloroplasta ve mitokondriye sahiptir (Ueno vd., 2007). Fakat C₃ türlerinden farklı olarak, C₃-C₄ ara türlerinin mezofil mitokondrisinde bulunan GDC kompleksi, dört alt üniteden (P, H, L ve T), P alt ünitesine sahip değildir ve bundan dolayı etkili çalışmak için P proteinine ihtiyacı olan GDC kompleksi işlevsiz kalmaktadır (Rawsthorne vd., 1998; Monson ve Rawsthorne, 2000). Buna rağmen demet kını hücrelerindeki mitokondrilerin içerisindeki GDC kompleksinde tüm proteinler mevcut olup, buradaki kompleks eksiksiz olarak çalışmaktadır (Rawsthorne vd., 1998; Ueno 2007). Bu durum ilk olarak *Moricandia arvensis*'te ortaya konmuştur (Rawsthorne vd., 1988; Monson, 1999). Ayrıca, *M.*

Bunlar; C₃ bitkileri ile C₄ veya C₃-C₄ bitkilerini çaprazlama, C₃-C₄ ara türlerini genetik veya eko-fizyolojik açıdan inceleyerek C₃ bitkilerinin genlerini manipüle etme, mezofilde GDC'nin azaltılması, mitokondrilere yeni fonksiyon eklenmesi ve mezofil hücrelerinden RuBisCO'nun uzaklaştırılması olarak özetlenebilir (Busch, 2013; Leegood, 2013; Sage, 2013; Oakley vd., 2014).

2.4. C₂ Oksidatif Fotosentetik Karbon Döngüsü: Fotorespirasyon

İsminden de anlaşılacağı üzere, RuBisCO enzimi karboksilasyon reaksiyonunun yanı sıra oksijenasyon reaksiyonunu da katalizlemektedir. RuBisCO, her ne kadar substrat olarak O₂ yerine CO₂'i daha çok tercih etse de C₃ bitkilerinin mezofil hücrelerinde, CO₂ miktarının çok düşük olması ve RuBisCO'nun hemen yanında O₂ üretilmesi ve en önemlisi atmosferdeki O₂ miktarının (210.000 ppm) CO₂'e (400 ppm) göre çok daha yüksek olması gibi nedenlerle oksijenasyon işleminin gerçekleşmesi kaçınılmazdır (Florian vd., 2013; Stata ve Sage, 2015). RuBisCO'nun bu özelliği taksonomiden bağımsız olarak bütün bitki türlerinde ve fotosentetik canlılarda görülmektedir (Taiz ve Zeiger, 2010). Kloroplastta, bir molekül O₂'nin, RuBP'nin enediol izomeri ile birleşmesi sonucu fotorespirasyon metabolizması başlar. RuBP'ın oksijenasyonu ile oluşan beş karbonlu bileşik kararsızdır ve hemen iki karbonlu 2-fosfoglikolat ve üç karbonlu 3-fosfogliserata ayrıştırılır. Bu fenomen Tolbert (1997) tarafından, oluşan iki karbonlu fosfoglikolata ithafen 'C₂ metabolizması' olarak adlandırılmıştır (Sage vd., 2011c). Oluşan moleküllerden fosfogliserat kloroplastta Calvin-Benson döngüsüne katılır. Diğer molekülün, fosfoglikolatın, Calvin-Benson döngüsüne dahil olmadan önce bir karbon daha kazanması gerekmektedir. Çünkü fosfoglikolatın bugüne kadar bilinen bir metabolik fonksiyonu olmadığı ve hatta yüksek miktarlarının bitkiler için zararlı olduğu bilinmektedir (Gowik ve Westhoff, 2011).

Şekil 2.4'te görüleceği üzere fosfoglikolatın, Calvin-Benson döngüsüne dahil olacağı fosfogliserata dönüştüğü fotorespirasyon metabolizması için kloroplast, peroksizom ve mitokondri devreye girmektedir (Lambers vd., 2010). Fotorespirasyonun döngüsü sırasında 1 molekül CO₂, NH₃ ve H₂O₂ açığa çıkmaktadır (Tolbert, 1997). Buna ek olarak yeni araştırmalar, kloroplast, mitokondri ve peroksizoma dördüncü bir hücrel kompartıman daha eklemektedir; bu kompartıman sitosoldür (Ferne vd., 2013). Çünkü sitosolde glikolatı, glioksilata dönüştüren glioksilat redüktaz enziminin izoformları (Simpson vd., 2008) ve peroksizomal hidroksipiruvat redüktaz reaksiyonunun bir bypass'ı bulunmaktadır (Timm vd., 2008). Bir CO₂ molekülü, mitokondride Glisin dekarboksilaz (GDC) enzimi aracılığıyla 2 adet Glisin molekülü, bir aminoasit olan serine dönüşürken



Şekil 2.4. Fotorespirasyon Döngüsü (Taiz ve Zeiger, 2010'dan). Fotorespirasyon üç ana organelde gerçekleşirken sitosolde aktif olarak kullanılır. Kloroplastta oksijen bağlanan RuBP, sitosolden peroksizoma geçer, burada glisine dönüşerek, tekrardan sitosol aracılığı ile mitokondriye taşınır. Mitokondride, glisin serin aminoasitine dönüştürülür, buradan tekrar peroksizoma taşınarak, burada gliserata dönüştürülür. Gliserat, kloroplasta gelerek, ATP harcanarak 3 karbonlu fosfogliserata dönüştürülür. Bu bileşik C₃ döngüsüne katılır ve döngü tamamlanır. Kırmızı oklar azotun döngüsüne işaret etmektedir. Bu döngü esnasında sitosol de aktif olarak kullanılmaktadır.

açığa çıkmaktadır (Douce ve Heldt, 2000; Wingler vd., 2000; Keys ve Leegood, 2002; Ueno vd., 2007).

C₃ bitkilerinde fotorespirasyon tahmini olarak fotosentezde bağlanan CO₂'in %25'inin kaybolmasına neden olmakta ve fotorespirasyonla beraber kuraklık ve yüksek sıcaklığında dahil olmasıyla fotosentezdeki verim kaybı %30 ila %40'ı bulmaktadır (Sharkey, 1988; Ehleringer vd., 1991; Bauwe vd., 2010; Gowik ve Westhoff, 2011; Raines, 2011; Sage vd., 2012). Ayrıca, fotorespirasyon esnasında yüksek miktarda organik bağlı azot ortaya çıkar ve bu azotun tekrar asimilasyonu yüksek enerji gerektirir (Leegood vd., 1995). Bununla beraber peroksizomda ortaya çıkan gliseratın fosfatlanması ATP enerjisi gerektirmektedir (Şekil 2.4). Şöyle ki, her 2 molekül gliserat için 12.5 ATP gerekmektedir ki bu bitkinin ödemesi gereken çok yüksek bir enerji bedelidir (Peterhänsel vd., 2010). RuBisCO enziminin oksijenasyonu sadece fotosentezi ilgilendiren bir olay gibi görünse de azot asimilasyonu, solunum ve redoks uyarılması gibi diğer işlemleri de etkilemektedir (Florian vd., 2013).

C₃ bitkilerinde fotorespirasyonun azaltılması için ek mekanizmalar bulunmaktadır. Bunlar; CO₂ için mezofil iletkenliğinin (g_m) gelişmiş olması ve fotorespirasyonda kaybedilen CO₂'in yeniden yakalanması için mitokondrilerin ve kloroplastların mezofil hücrelerinin kenarında bulunması gibi mekanizmalardır (Sage ve Stata, 2015). Bu mekanizmalara rağmen yüksek sıcaklık, kuraklık ve tuzluluk C₃ bitkilerinde fotorespirasyonu arttıran faktörlerdir (Sage, 2004; Sage ve Stata, 2015). Özellikle yüksek sıcaklık doğrudan fotorespirasyonu ve karanlık respirasyonu artırmaktadır (Sharkey, 1988; Busch vd., 2013; Evans ve von Caemmerer, 2013). Yüksek sıcaklıklarda CO₂'in çözünürlüğünün O₂'e göre düşük olması, CO₂'in substrat olarak uygunluğunu olumsuz yönde etkilemektedir (Jordan ve Ogren, 1984). Kuraklık ve tuzluluk stoma açıklığının kapanmasına sebep olarak hücreler arası CO₂ seviyesinin düşmesine neden olurlar, böylelikle bitkide CO₂ substratı eksikliği sonucu fotorespirasyon artar (Sage, 2004).

Bu stres koşulları altında fotorespirasyon, C₃ fotosentezinin C₄ fotosentezine göre su kullanım etkinliği (SKE-WUE), azot kullanım etkinliği (AKE-NUE), ışık kullanım etkinliği (IKE-RUE), büyüme oranı, yaralanmadan iyileşme, üreme oranı ve rekabet açısından verimsiz olmasına neden olmakta ve tüm bu sebeplerden ötürü C₃ fotorespirasyonunun anlaşılması, düzenlenmesi veya baskılanması çalışmaları bitki fizyolojisinin ve tarımsal araştırmaların uzun zamandır konusu olmaktadır (Sage, 2004; Ueno vd., 2007; Leegood, 2013). Ayrıca, fotorespirasyonun, C₄ fotosentezinin ve C₃-C₄

ara türlerinin ortaya çıkmasında itici güç olduğu da belirtilmektedir (Bauwe, 2011; Mallman vd., 2014; Bräutigam ve Gowik, 2016; von Caemmerer ve Furbank, 2016). Busch vd. (2018) ise fotorespirasyonun, karboksilasyonu azaltsa da döngü esnasında nitrojen ortaya çıkartarak (Şekil 2.4), karbon asimilasyon miktarını arttırdığını ve böylece C₃ bitkilerinin hayatta kalma şanslarını yükselttiğini belirtmişlerdir.

Fotorespirasyonun önüne geçilip verim potansiyelinin artırılması için C₃ bitkilerinin yerine C₄ bitkilerini yetiştirmek en kolay çözüm gibi görünse de dünyanın en fazla yetiştirilen 12 ekininden sadece şeker kamışı ve mısır C₄ bitkisidir (Sage ve Zhu, 2011). Buğday, şeker pancarı, pirinç, soya fasülyesi, pamuk, yer fıstığı ve manyok (*Manihot esculenta*; cassava) gibi C₃ bitkileri düşük rakımların en çok yetiştirilen türleridir. Ayrıca tarımsal ormancılıkta ve ormancılıkta kullanılan bitkilerin büyük çoğunluğunda C₃ bitkileridir. Bu durum sadece enerji bitkilerinde farklıdır (Brown, 1999). En çok yetiştirilen biyoenerji bitkileri mısır, şeker kamışı, *Mischantus* (filotu) ve dallı darı C₄ bitkileridir (Sage ve Zhu, 2011).

2.5. Farklı fotosentetik izyollarının eko-fizyolojik açıdan karşılaştırılması

2.5.1. Kuraklık stresi

Dünya karasal alanının üçte biri su kıtlığı yaşamaktadır (IPCC, 2013). Bazı iklim değişikliği tahminleri, kurak alanların sürekli olarak arttığını ve gelecekte de artacağını bildirmektedir (Alfonso ve Brüggemann, 2012). Buna ek olarak, yakın gelecekte su kıtlığı ve yağışların azalması ile beraber artan sıcaklıklar, bitkilerin verimini düşürecektir. Bunun yanında artan atmosferik CO₂ miktarının da ekin verimlerine bir katkı sağlayacağı düşünülmektedir (Vanaja vd., 2011).

Kuraklık stresi, bitkilerin fotosentetik sistemlerini ve dolayısıyla büyümelerini etkilemektedir. Bitkinin kuraklık stresine ilk olarak verdiği yanıt stomalarının kapanması ve böylelikle mezofil hücrelerine CO₂ difüzyonunun azalarak, asimilasyon oranının düşmesidir (Boyer, 2011). Ayrıca, bitki kuraklık stresi altında iken fotosentetik organlara düşen yoğun ışık, biyolojik moleküllerin, biyokimyasal reaksiyonların ve zarların yapısını tehdit eden aktif oksijen radikallerini (AOT: O₂⁻, ¹O₂, H₂O₂ ve OH⁻) üretir (Nayyar ve Gupta, 2006).

Kuraklık stresinin, stomaların kapanması ile stoma ve mezofil iletkenliğini etkileyerek doğrudan fotosentezi azalttığı veya fotosentetik sisteme metabolik olarak zarar vererek bitki hayatını olumsuz etkilediği ve hatta bu iki zararın birleşerek bitkinin hayatta kalma oranını düşürdüğü konuları tartışılmaktadır (Flexas vd., 2006; Hura vd., 2007; Vico

ve Porporato, 2008). Tipik bir C₃ bitkisinde, kuraklık stresi bu belirtilen fizyolojik zararların neredeyse hepsine sebep olmaktadır. Buna rağmen C₄ bitkileri, yüksek su kullanım ve radyasyon kullanım etkinlikleri ile fotorespirasyonu ortadan kaldırmaları sayesinde, C₃ bitkilerine kıyasla kuraklık stresinden daha az etkilenmektedirler.

C₃ ve C₄ bitkilerinin kuraklık stresi altında, arazi koşullarında eko-fizyolojik açıdan karşılaştırılmaları kolay değildir. Çünkü, kuraklığın süresi ve periyodu, kuraklık esnasındaki sıcaklık değerleri ve bitkilerin dormansi süreleri ile hayatta kalma yetenekleri karşılaştırmayı zorlaştıran faktörlerdir (Martin vd., 1992). Buna ek olarak, C₃ ve C₄ türleri her ne kadar doğal koşullar altında beraber yaşasalar da birçok ekosistemde sadece bir tanesi dominant durumdadır (Su vd., 2012).

C₃ ve C₄ türlerinin kuraklık stresi altında eko-fizyolojik özelliklerinin karşılaştırıldığı detaylı derleme çalışmaları Zhu (2002) ve Chaves vd. (2009) tarafından yapılmıştır.

2.5.2. Sıcaklık stresi

İklim değişikliği, bitkilerin yaşadığı yıllık, mevsimsel ve günlük ortalama sıcaklıklarda artışlara neden olmaktadır. Örneğin, ortalama yüzey sıcaklığı 1990'dan 2000'e kadar 0.6°C artmış, 2100'e kadar ise 1.4 ile 5°C aralığında bir artış beklenmektedir (van Vuuren vd., 2007; Wang vd., 2008; Kumar vd., 2012). Buna ek olarak, birkaç gün sürecek sıcaklık şokları, sıcak dalgalar şeklinde gelişen olağanüstü yüksek sıcaklık dönemlerinin sıklığı ve şiddetinde de artışlar olacağı öngörülmektedir (Haldimann ve Feller, 2004).

Sıcaklık stresi, yüksek sıcaklık stresi (optimum büyüme koşullarının üzerindeki sıcaklıklar) ve soğuk stresi (optimum büyüme koşullarının altındaki sıcaklıklar) şeklinde iki grupta incelenebilir. Soğuk stresi de iki gruba ayrılabilir; üşüme (-chilling- genellikle 0°C'nin üstünde) ve don (0°C ve altındaki sıcaklıklar).

Her bitkinin farklı koşullar talep etmesinden dolayı, belirli bir sıcaklık bazı bitki türleri için stresli olabilirken, bir başka bitki için optimum büyüme durumu olabilir ki optimum büyüme koşulları bitkiden bitkiye değişkendir (Mahajan ve Tutaja, 2005).

Fotosentez, bitkilerde sıcaklığa en duyarlı süreçlerden biri olduğu için hem düşük hem de yüksek sıcaklıklar, fotosenteze geri dönüşümsüz olarak ket vurur (Sage ve Kubien, 2007; Yamori vd., 2014). Çünkü hem ışık (elektron taşıma zinciri, PSI ve PSII) hem de karanlık döngüsünde (Calvin-Benson-Bassham döngüsü) yer alan PS II (Berry ve Björkman, 1980) ve RuBisCO aktivaz (Eckardt ve Portis, 1997) termo-kararsız parçalardır

(Wang vd., 2008). Ancak bu inhibisyon, fotosentetik izyolları açısından farklılık gösterir, C₄ bitkileri, C₃ bitkilerine göre yüksek sıcaklıkta daha yüksek asimilasyon değerleri gösterir (Kubien ve Sage, 2004) ve C₃ bitkileri, C₄ bitkilerine göre soğuga daha yüksek toleranslıdır (Sage, 2002). Bu olayların, özellikle de türlerin orijinal habitatına bağlı olarak bazı istisnaları vardır (Friesen vd., 2014; Yamori ve ark., 2014; Wertin ve ark., 2015). Hem C₃ hem de C₄ bitkilerinin düşük ve yüksek sıcaklıkta verdiği tepkiler, Sage ve Kubien (2007) ile Sage vd. (2011b) tarafından ayrıntılı olarak gözden geçirilmiş ve bu fotosentetik izyolları ve KAM türleri ile Yamori vd. (2014), tarafından ayrıntılı bir karşılaştırma yapılmıştır.

2.5.2.1. Yüksek sıcaklık stresi

Yüksek sıcaklık, morfoloji, fizyoloji, biyokimya ve gen ekspresyonunda değişimlere yol açarak, çeşitli organizasyonel düzeylerde bitkilere birçok yönden zarar verebilir (Wahid vd., 2007; Kumar vd., 2012). C₄ türleri C₃ türlerine göre yüksek sıcaklığa da toleranslılardır. Bundan ötürü kurak, yarı kurak ve yüksek sıcaklıklı arazilerde yayılış gösterirler (Sage, 2004). Genel olarak, C₃ ve C₄ türleri için optimum fotosentez sıcaklık aralığı sırasıyla 16 ile 24°C ve 27-35°C arasındadır (Du vd., 2011). Bu sıcaklıkların üzerine 5°C çıkılması, net karbon asimilasyonunu dramatik bir şekilde azaltabilir, hatta ek bir + 2°C de fotosentez üzerinde gözlemlenebilir bir düşüşe neden olabilir. Örneğin, Wertin vd. (2015), yedi yıl süren bir saha çalışmasında, Colorado Platosu'nda çöldeki muson yağışları ile beraber değiştirilmiş sıcaklıklarda (çöl koşulları üzerine (30-35°C) +2 veya +4°C) iki C₄ bitkisi (*Atriplex confertifolia* ve *Plueraphis jamesii*) ile bir C₃ bitkisini (*Achantherum hymenoides*) incelemişlerdir. Artan sıcaklığın C₃ bitkisinin büyüme oranlarında ve net fotosentez hızında düşüşe sebep olduğunu ve stomatal iletkenliğini arttırdığını rapor etmişlerdir. Ayrıca, C₄ türlerinin artan sıcaklıktan olumsuz etkilenmediğini fakat çölde soğuk koşullar ortaya çıkarsa net fotosentezinin önemli ölçüde azaldığını bildirmişlerdir.

Yüksek sıcaklıklar ile beraber yüksek CO₂ konsantrasyonları, C₃ ve C₄ bitkilerinin eko-fizyolojik karşılaştırmasında önemli konulardan biridir, çünkü yüksek CO₂, stoma iletkenliğini ve transpirasyonunu azaltarak C₃ bitkilerine fayda sağlayabilir (Ainsworth vd., 2002; Wang vd., 2008). Buna karşın, C₃ ve C₄ bitkilerinde yüksek CO₂ konsantrasyonları, stoma iletkenliğini sırasıyla %20 ve %50 oranında azaltmıştır (Sage, 1994; Sage, 2002; Wang vd., 2008). Bundan dolayı, bir C₄ bitkisinin herhangi bir CO₂ konsantrasyonunda bir C₃ bitkisine kıyasla daha düşük stoma iletkenliği, daha düşük su kaybına neden olabilir.

Dolayısıyla, bu durum C₄ bitkilerinde ısıya bağlı hasarı artırabilecek daha yüksek yaprak sıcaklıklarına neden olabilir. Wang vd. (2008), bu hipotezi akut ısı stresi altında birkaç tarımsal C₃, C₄ ve KAM türünü karşılaştırarak test etmiştir. Türler mevsimsel büyüme davranışlarına göre, yani soğuk mevsim için (*Pisum sativum* L., *Chenopodium album* L. ve *Triticum aestivum* L.) ve sıcak mevsim için (*Glycine max* L., *Helianthus annuus* L. ve *Lycopersicon esculantum* L.) C₃ türleri seçilmiş, C₄ bitkileri (*Z. mays* L., *Sorghum bicolor* L. ve *Amaranthus retroflexus* L.) ve KAM türleri (*Agave americana* L. ve *Ferocactus wislizenii* Britt. & Rose) ise sıcak toleranslı özellikleri nedeniyle seçilmiştir. Sonuçlar, yüksek CO₂'in, C₃ bitkilerinin sıcaklık toleransını net fotosentez açısından akut sıcaklık stresine karşı arttırdığını, ancak C₄ türleri ve KAM türlerinde fotosentez hızını azalttığını göstermiştir. Bu sonuç, C₃ bitkilerinin yüksek CO₂ konsantrasyonları altında, artan sıcaklığın sebep olduğu fotorespirasyonun olumsuz etkilerini kolayca aşabileceğini göstermektedir. Ancak, yüksek sıcaklıklarda (35-40°C) RuBisCO aktivaz aktivitesinin büyük ölçüde azaldığı unutulmamalıdır (Feller vd., 1998). Bu nedenle, C₃ türlerinde 35-40 °C'nin üzerindeki sıcaklıklarda, yüksek CO₂ miktarı fotosentetik elektron transportu üzerinde olumsuz etkilere sebep olarak, fotosentezi de olumsuz yönde etkilemektedir (Wang vd., 2008).

Diğer bir karşılaştırmada Hamilton vd. (2008), yüksek CO₂ miktarının, C₃ ve C₄ türlerindeki fotosentezin akut sıcaklık stresine karşı toleransı üzerine odaklanmıştır. Karşılaştırma, iki C₃ türü (*P. sativum* ve *C. album*) ve iki C₄ türü (*Z. mays* ve *A. retroflexus*) ile yapılmış ve bitkiler çalışma boyunca her gün dört saat akut yüksek sıcaklık stresine maruz bırakılmıştır. Çalışmanın sonuçları, Wang vd. (2008) ile benzerlik taşımaktadır ve yüksek miktardaki CO₂, C₃ türlerinin yüksek sıcaklığa karşı toleransını artırırken, C₄ türlerinin termo toleransını azaltmıştır.

Yüksek sıcaklık, AOT'un aşırı üretimi nedeniyle bitkilerde oksidatif hasara neden olur (Liu ve Huang, 2000; Kumar vd., 2012). Bu stresi aşmak için, diğer abiyotik stres durumlarında olduğu gibi, bitkiler çeşitli enzimatik ve enzimatik olmayan antioksidanlar üretirler. C₃ ve C₄ bitkilerinin yüksek sıcaklık stresine karşı antioksidatif cevapları, Kumar vd. (2012), tarafından mısır ve pirinç arasındaki karşılaştırma ile araştırılmıştır. Sonuçta, 40°C'ye kadar her iki bitkinin de etkili bir şekilde enzim (Süperoksit dismutaz: SOD, katalaz: CAT, Askorbat peroksidaz: APX ve Glutasyon redüktaz: GR) üretebildiğini ve bu sıcaklık noktasından sonra her iki bitkide de enzim konsantrasyonunda ciddi bir düşüş olduğunu göstermiştir. Ancak, mısırın büyümesi, enzimatik ve enzimatik olmayan

antioksidanların daha yüksek üretilmesine atfedilerek, piriñten daha az inhibe olduđu vurgulanmıřtır.

2.5.2.2. Düşük sıcaklık stresi

C₄ bitkilerinin C₃ bitkilerine kıyasla, sođuđa karřı duyarlılıđı için çeřitli hipotezler önerilmiřtir. Bunlardan biri, 10°C'nin altında karbon konsantre eden mezofil enzimlerinin, özellikle de PEPC ve piruvat ortofosfat dakinazın (PPDK) başarısızlıđıdır (Sugiyama, 1973; Long, 1983; Kubien ve Sage, 2004; Friesen vd., 2014). Ek olarak, düşük sıcaklık NADP-malat dehidrogenaza (NADP-MDH) ciddi zarar verebilir ve bu durum fotoinhibisyona sebep olabilir (Freisen vd., 2014). Düşük sıcaklıkta C₄ fotosentezinin düşen performansına yönelik bir diđer açıklama, düşük bir RuBisCO kapasitesi ile sınırlandırılmasıdır. Bu durum, kloroplastta daha az enzim miktarına sahip C₄ bitkileri için asimilasyon miktarı düşüşü anlamına gelmektedir (Kubien ve Sage, 2004). Bu hipotez Sage (2002) ve Kubien ve Sage (2004), tarafından düşük sıcaklıklarda yetiřtirilen C₃ ve C₄ bitkileri karřılařtırılarak test edilmiřtir. İlk çalışmada, çok çeřitli C₃ ve C₄ türleri, gaz deđiřimi, RuBisCO içeriđi ve RuBisCO k_{cat} aktivitesi açısından sadece düşük sıcaklıklarda deđil, aynı zamanda hem sera kořullarındaki bitkilerde hem de arazi kořullarında yetiřtirilen bitkiler ile yüksek sıcaklıklarda da karřılařtırılmıřtır. Sera çalışmasının sonuçları, serin ortamların C₃ bitkilerinin, k_{cat} ve aktivasyon enerjisi açısından C₄ bitkilerine benzer bir RuBisCO aktivitesi ifade etmesine neden olduđunu göstermiřtir. Ayrıca, C₃ bitkileri düşük sıcaklıklarda C₄ bitkilerinden daha yüksek net karbon asimilasyon hızı göstermiřlerdir. İkinci çalışmada, sođuđa toleranslı bir C₄ bitkisi (*Muhlenbergia glomerata*) ile bir C₃ türü (*Calamodigrostis canadensis*), gaz deđiřimi ve RuBisCO içeriđi açısından karřılařtırılmıřtır. Bu türler Kanada kırsalında birlikte bulunurlar ve geniř enlem aralıklarında yařam alanlarına sahiptirler. Daha önceki çalışmaların sonuçları ile örtüşen sonuçlar ortaya çıkmıřtır; düşük RuBisCO içeriđi düşük sıcaklıklarda C₄ bitkisi için düşük fotosentetik performansa sebep olmaktadır (Kubien ve Sage, 2004).

Daha yeni bir çalışmada, Friesen vd. (2014), sođuk direncine sahip fil otu (*Miscanthus* spp.) ve řeker kamıřı (*Saccharum* spp.) türlerini ve bu türlerin melezlerini, gaz deđiřimi ve klorofil floresansı açısından karřılařtırmıřtır. Her iki bitki türü de C₄ fotosentetik izyoluna sahiptir. *M. giganteus*, yaprak ve rizom donma toleransı ile birlikte en iyi net karbon asimilasyon oranını göstermiřtir. Bu da hibrid C₄ bitkilerinin saf ırk C₄ bitkilerine göre daha yüksek sođuk toleransına sahip olabileceđini ima etmektedir.

2.5.3. *Flaveria* cinsi ile ilgili çalışmalar

Fizyoloji ve anatomi çalışmalarında model bir cins olarak kullanılan *Flaveria* cinsi, KAM fotosentezi hariç, bilinen bütün fotosentetik izyollarını içeren birbirleri ile çok yakın akraba bitki türlerine sahiptir (Sage, 2004; Kocaçınar vd., 2008). *Flaveria* cinsinde eko-fizyolojik, anatomik, hibritleştirme ve moleküler düzeyde birçok çalışma yapılmasının sebebi bu avantajlardır (Brown vd., 2005).

Powell (1978), 16 adet C₃, C₄ ve C₃-C₄ *Flaveria* türünü, tür içi ve cins içi olarak çaprazlamıştır. Çaprazlamalar sonucu *Flaveria*'nın tür içi parental jenerasyonlarından yaklaşık olarak yarı yarıya steril/fertil F₁ jenerasyonları elde edilmiştir, cins içi hibritleştirmede steril bitki oranı neredeyse %100'e yakın bulunmuştur. Bu çalışmaların bir sonucu olarak, *Flaveria robusta*, *F. ramosissima* ve *F. bidentis*'in evrimsel olarak aynı soydan geldiği tahmin edilmiştir.

Brown vd. (1986), *Flaveria linearis* Lag. (C₃-C₄ ara türü) ile *F. trinveria* (Spreng.) Mohr (C₄) türünü karşılaştırmıştır. Ayrıca, bu bitkilerden hibritleme yaparak, hibrit bitkilerde parental jenerasyon ile eko-fizyolojik açıdan karşılaştırmışlardır. Hibritlerin enzimatik açıdan ve CO₂ kompensasyon noktası açısından C₄ parental jenerasyonu ile aynı olduğunu fakat fotosentetik açıdan en düşük değere sahip C₃-C₄ ara türünün %60'ı ve %74'ü değerlere sahip olduklarını rapor etmişlerdir. Demet kını oluşumunun C₃-C₄ ara türlerinden daha iyi olduğunu bildirmişler, hibritlerin C₄ fotosentezinin bazı özelliklerini aldığını ama tam anlamıyla C₄ iz yolunu kullanamadıkları hipotezini öne sürmüşlerdir. Benzeri bir çalışmada ise, Holaday vd. (1988), *Flaveria pringlei* (C₃) ile *F. brownii* (C₄-benzeri) türlerini tersinir (resiprok) olarak çaprazlamıştır. Hibritler ile parental bitkilerin C₄ fotosentetik izyolu enzim aktivitelerini ve CO₂ kompensasyon noktalarını karşılaştırmışlardır. Sonuç olarak hibritlerin, enzim aktivitesi açısından C₄ bitkilerine göre %7 ile 17 civarında değerler gösterdiğini, C₃ bitkilerine göre 3 ile 5 kat arasında değişen aktivite gösterdiklerini bildirmişlerdir. Hibritlerin, karbon asimilasyonu açısından C₃ fotosentetik iz yoluna sahip parental bitkilere göre (17.5 µmol.m⁻² s⁻¹) yüksek (21.1 ile 20.6 µmol.m⁻² s⁻¹) değerler ortaya koyduğu, C₄ fotosentetik iz yoluna sahip parental bitkilere (25.8 µmol.m⁻² s⁻¹) göre ise düşük değerlere sahip oldukları rapor edilmiştir. Başka bir çalışmada ise, Cameron vd. (1989), C₄ *Flaveria trinervia* ile C₄-benzeri *Flaveria brownii* ve C₃-C₄ ara türü olan *Flaveria linearis* ile C₃ türü *Flaveria pringlei* Gand. 'i çaprazlanmıştır. Bivalent kromozom çiftlenmesi görülen *F. brownii* x *F. linearis* hariç diğer hibritlerde düzensiz kromozom çiftlenmesi yüzünden

düşük üretkenlik elde edilmiştir. C₄ parental jenerasyonuna sahip hibritlerde CO₂ kompensasyon noktasının neredeyse C₄ ve C₄-gibi parental jenerasyonla aynı olduğunu ve C₃-C₄ ara tür parental jenerasyona sahip hibritlerde ise kompensasyon noktasının en düşük olduğunu ortaya koymuşlardır. Ayrıca, hibritlerin parental jenerasyonu C₃-C₄ ara türü olsa bile demet kını hücrelerinin çok iyi geliştiğini, fakat organel açısından C₄ parental jenerasyonuna göre daha az gelişmiş olduğunu belirtmişlerdir. Karbon asimilasyonu ve enzim aktivitesi açısından da C₄ ve C₄-gibi parental jenerasyondan düşük değerlere sahip olup C₃ ve C₃-C₄ ara türü parental jenerasyonundan daha yüksek değerlere sahip olduğunu bildirmişlerdir.

Bu başarılı çaprazlama çalışmaları, *Flaveria* cinsinin farklı fotosentetik izyoluna sahip bireylerinin aslında birbirleri ile çok yakın akraba olduklarını göstermektedir. Bu durum, birçok çalışma için, *Flaveria* cinsinin model olarak kullanılmasının sebebi olmaktadır (Brown vd., 2005).

Dias ve Brüggemann (2007), yakın akraba C₃ (*F. pringlei*), C₃-C₄ ara türü (*F. floridana*), C₄ -benzeri (*F. brownii*) ve C₄ türü (*F. trinervia*) *Flaveria* türlerini eko-fizyolojik ve enzim içerikleri açısından karşılaştırmışlardır. C₄ türü, diğer fotosentetik izyollarına sahip bitkilere göre yüksek karbon asimilasyonu oranı gösterirken, artan CO₂ konsantrasyonlarında, aradaki farkın azaldığı gözlenmiştir. Ayrıca, stoma iletkenliği açısından da C₄ türünün diğer fotosentetik izyollarına sahip bitkilere kıyasla yüksek performans gösterdiğini bildirmişlerdir.

Sudderth vd., (2007), birçok *Flaveria* türünü eko-fizyolojik, enzim ve anatomik açıdan karşılaştırmışlardır. Bu karşılaştırma sonucunda karbon asimilasyonu açısından C₄ fotosentetik izyoluna sahip *F. kochiana*'nın diğer tüm bitkilerden daha yüksek performansa sahip olduğunu bildirmişlerdir. Ayrıca, karşılaştırmaya konu olan tüm parametrelerde, C₄ bitkisinin, diğer fotosentetik izyoluna sahip bitkilere göre yüksek performans gösterdiğini belirtmişlerdir.

Kocaçınar vd. (2008), *Flaveria* cinsinde fotosentetik izyolunun ksilem yapısı ve fonksiyonu üzerine yaptıkları çalışmada, C₄ türlerinin yüksek su kullanım etkinliğinin ksilem iletimi ve yapısı ile ilişkili olduğunu ortaya koymuşlardır. Bu çalışmadan önce, Kocaçınar (2004) ve Kocaçınar ve Sage (2003), su iletimi ve ksilem yapısı açısından, birçok C₃ ve C₄ *Flaveria* türlerini incelemişlerdir. Bu çalışmalarının sonucunda, fotosentetik izyolunun ksilem yapısını etkilediğini bildirmişlerdir. Ayrıca, C₄ bitkilerinin,

C₃ bitkilerine göre, daha güvenli fakat daha yavaş su iletimine sahip olduğunu bildirmişlerdir.

Bahsedilen çalışmaların yanı sıra, *Flaveria* cinsi ile ilgili birçok çalışma mevcuttur (Ku vd., 1983; Bauwe, 1984; Moore vd., 1988; Furbank vd., 1996; Huxman ve Monson, 2003). Tüm bu çalışmaların odak noktası, farklı fotosentetik izyollarına sahip yakın akraba *Flaveria* türlerinin fizyolojilerinin anlaşılması ve bu izyollarının fizyolojik açıdan birbirleri ile karşılaştırılmasıdır. Bu çalışmalara ek olarak, C₄ bitkilerinin detaylı fotosentez modeli çalışmaları ve CO₂ kaybı fikri ilk olarak *F. bidentis*'te incelenmiştir (Ubierna vd., 2011; Ubierna vd., 2013).

2.5.4. Brassicaceae familyası ile ilgili çalışmalar

Brassicaceae familyası birçok bitki türüne sahip olmakla birlikte, bilinen bir C₄ türü içermemektedir. Buna rağmen, *Moricandia* cinsi doğal fotorespirasyon bypass'ına sahiptir ve yakın akraba C₃ ve C₃-C₄ ara türü içeren bir cinstir (Monson ve Rawsthorne, 2000). Bu cinsin, tür içi ve türler arası hibritleştirme şansı çok yüksektir (Ueno vd., 2007). Bu durum, *Flaveria* cinsinde bahsedildiği gibi, bu familyanın türlerinin de birbirleri ile çok yakın akraba olduklarına işaret etmektedir.

Moricandia ve *Brassica* türlerinin su kullanım etkinliği, büyüme, fotosentez ve stoma iletkenliği 80'li yıllardan beri araştırılmaktadır. Monson vd. (1984), McVetty vd. (1989), bahsedilen iki cinste eko-fizyolojik karşılaştırma yapmışlardır. Yapılan bu çalışmalarda, C₃-C₄ ara türü olan, *M. arvensis*'in diğer türlere oranla çok yüksek asimilasyon oranına, düşük bir kompensasyon noktasına ve etkili bir su kullanım etkinliğine sahip olduğu bildirilmiştir. Bunun nedeni olarak, *M. arvensis*'in dimorfik bir mitokondriye ve doğal fotorespirasyon bypass'ına sahip olması gösterilmiştir. Monson ve Rawsthorne (2000), sadece *Moricandia* cinsini inceledikleri çalışmalarında, önceki çalışmalara benzer sonuçları bildirmişlerdir. Schlüter vd. (2016) ise, *Moricandia* cinsini antioksidan enzim aktiviteleri ile beraber, net asimilasyon oranları ve kompensasyon noktaları açısından incelemişlerdir. Yine bu çalışmada da diğer türlere göre, *M. arvensis* türünün düşük kompensasyon noktası ve yüksek asimilasyon oranına vurgu yapmışlardır.

Brassicaceae familyasında hibritleştirme ve bu hibritlerin eko-fizyolojik olarak karşılaştırılması çalışmaları 90'lı yılların başlarında hız kazanmıştır. Örneğin, Jørgensen ve Andersen (1994) *Brassica napus* L. ile *B. campestris* ssp. *campestris* L.'i, *B. napus*'un fenotipik özelliklerinin, *B. campestris*'e geçmesi amacıyla çaprazlamışlardır. Moleküler

markör teknolojileri ile (Random amplified polymorphic DNA; RAPD analizi) elde ettikleri verilerle, %93'e yakın başarı sağladıklarını ortaya koymuşlardır. Rawsthorne vd., (1998) C₃-C₄ ara türü *Moricandia nitens* ile C₃ *Brassica napus*'u seksüel ve embriyo kurtarma metodu kullanarak cins içi çaprazlamışlardır. Hibritlerin demet kını oluşumunun C₃ parental jenerasyona benzediğini, fakat CO₂ kompensasyon noktası açısından C₃-C₄ parental jenerasyonuna yakın olduğunu bildirmişlerdir. Ayrıca, immunogold işaretleme metodu ile GDC kompleksinin P proteinin miktarının C₃-C₄ ara türünde sadece demet kını hücrelerinde, C₃ bitkisinde mezofil ve demet kını hücresinde, hibrit bitkide ise demet kını hücrelerinde mezofil hücrelerinin iki katı olduğu rapor edilmiştir. Bang vd. (2007), C₃-C₄ ara türü *Moricandia arvensis* ile C₃ *Brassica oleracea*'ı embriyo kurtarma tekniği ile cins içi çaprazlamışlar, diploid kromozoma sahip ve polen fertilitesi çok yüksek hibritler elde etmişlerdir. Ueno vd. (2007), C₃-C₄ ara türü *Moricandia arvensis* ile C₃ *Brassica oleracea*'ı cins içi tersinir olarak çaprazlamışlardır. Hibritlerin fizyolojik ve anatomik açıdan C₃-C₄ parental jenerasyonuna çok yakın olduğunu, fotorespirasyonun C₃ parental jenerasyonuna göre düşük olduğunu rapor etmişlerdir. Geng vd. (2013), *Brassica rapa* ile *B. carinata*, *B. nigra* ile *B. napus* ve *B. juncea* ve *B. napus* ile *B. carinata*'yı tür içi çaprazlayarak, fertil diploid hibritler elde etmişlerdir. Bu çalışmaların başarısından anlaşılacağı üzere, Brassicaceae familyası birbirine çok yakın akraba ve farklı fotosentetik izyollarına sahip bitkiler içermektedir.

2.5.5. Cleome Cinsi ile İlgili Çalışmalar

Genelde peyzaj çalışmalarında kullanılan *Cleome* cinsi, birbirine çok yakın akraba C₄ ve C₃ türleri olan *Gynandropsis gynandra* ve *Tarenaya hassleriana*'yı içerdiği için araştırmacılar tarafından çok ilgi görmüştür (Aparadh vd., 2012).

Koteyeva vd. (2011a), *Cleome* cinsinin içerisindeki çeşitliliği, *Cleome* cinsinden değişik fotosentetik izyolunu kullanan türleri seçerek enzim aktivitesi, gaz değişimi, anatomik farklılıkları açısından karşılaştırmışlardır. Bunu takiben Bräutigam vd. (2011), *Cleome spinosa* (C₃) ve *C. gynandra* (C₄) türlerinde mRNA sekansı yaparak, özellikle NADP-ME'yi kodlayan yapının iki türde tespiti ve iki tür arasındaki anatomik farklılıkları meydana getiren gen bölgelerini ortaya koymuşlardır. Böylelikle bu iki tür arasında çok az bir fark bulunduğunu bildirmişlerdir. Bu çalışmalarının sonucunda türlerin isimleri, bu tez çalışmasında bahsi geçen isimlerine güncellenmiştir. Bu bilginin ışığında Tsai vd. (2012), *T. hassleriana* (C₃) ile *G. gynandra* (C₄) arasında, *Agrobacterium*'u vektör olarak

kullanarak deneme amaçlı stabil gen transferini (pCHS; vektör, Gen: *nptII*; 795 bp) gerçekleştirdiklerini bildirmişlerdir.

Kocaçınar (2015), *Cleome* cinsinin birbirine yakın akraba C₃ ve C₄ türlerini fotosentetik, hidrolik ve büyüme açısından karşılaştırarak; C₄ fotosentetik izyoluna sahip *G. gynandra*'nın, C₃ fotosentetik izyoluna sahip *T. hasslerina*'ya göre daha verimli su kullanım etkinliğine ve ksilem güvenliğine sahip olduğunu ortaya koymuştur. Ayrıca net karbon asimilasyon oranı açısından C₄ bitkisinin, akraba C₃ türüne göre neredeyse iki kat daha fazla net asimilasyon yaptığını bildirmiştir.

2.5.6. Fotorespirasyon Ölçümü ile İlgili Çalışmalar

Fotorespirasyonun anlaşılması ve modellenmesi ile ilgili çalışmalar, 70'li yıllarda, RuBisCO enziminin kinetiğinin modellenmesi ile başlamıştır (von Caemmerer, 2000). Fotorespirasyonun ölçülmesinde yeni trendler, RuBisCO enziminin karboksilasyon özelliğinin yanı sıra oksijenasyon özelliğinin ortaya konulması ile başlamış ve kinetik çalışmaları, gaz değişimi- klorofil floresansı ölçümleri, karbon izotop ölçümleri, oksijen izotopu ölçümleri, fotorespirasyonda açığa çıkan amonyumun ölçülmesi, nükleer manyetik rezonans ölçümleri ve tüm bu ölçümlerin modellenmesi vasıtasıyla fotorespirasyonun ölçülmesi literatürdeki yerlerini almıştır (Busch, 2013). Fotosentezin en stabil ve en çok kabul gören modelleri, Farquhar vd. (1980)'nin ve von Caemmerer (2000)'in çalışmalarında ortaya koydukları modellerdir. Bu modeller, C₃, C₃-C₄ ara türleri ve kısmen C₄ türleri için ortaya konulmuş olup, RuBisCO kinetiği, gaz değişimi ve klorofil floresans ölçümleri ile örtüşmektedirler. Sonraki araştırmacılar, bu modelleri ilerleterek ve güncelleyerek fotorespirasyonun ve diğer birçok parametrenin ölçülmesinde daha hassas modeller ortaya koymakla beraber ayrıca bu modellerin stabilitesini onaylamışlardır (Ubierna vd., 2011; Bellasio ve Griffiths, 2014).

Atkin vd. (1997), *Poa* sp. yapraklarında karanlık ve ışık altında solunum değerlerini gaz değişimi vasıtasıyla ölçmüştür. Değişen düşük ışık şiddetleri altında (100, 200 ve 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), bitkilere düşük CO₂ miktarları vererek (30-90 ppm), fotorespirasyon yokluğunda; mitokondriyal ışıklı solunum (R_d), karanlık ortamda solunum (R_n) ve bu değer için kompensasyon noktası (Γ^*) değerlerini ortaya koymuşlardır.

Rho vd. (2011), Atkin vd. (1997)'nin çalışmalarına benzer olarak, *Fragaria x ananassa* bitkisinde fotorespirasyon yokluğunda; mitokondriyal ışıklı solunum (R_d), karanlık ortamda solunum (R_n) ve bu değer için kompensasyon noktası (Γ^*) değerlerini

ortaya koymuşlardır. Ayrıca, elde ettikleri bu değerleri kullanarak, kloroplastik CO₂ konsantrasyonu (C_c) ve mezofil iletkenliği (g_m) değerlerini, Farquhar vd. (1980), von Caemmerer (2000) ve Pons vd. (2009)'deki modellere göre hesaplamışlardır.

Aynı yıl içerisinde, Ubierna vd. (2011) *F. bidentis* bitkisinde; karbon izotop, gaz değişimi ve klorofil floresans ölçümlerini kullanarak C₄ bitkilerinin düşük ışık şiddeti altındaki (PAR<800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) verimini incelemiş, modellemelere “ J ” değerlerini (elektron transport oranı; ETR: J , ATP üretimi J_{ATP} , modellenmiş ATP üretimi; J_{MOD}) de dahil ederek, C₄ bitkilerinin fotosentetik izyolu döngüleri esnasında oluşan “kaçak” CO₂ miktarını (Leakiness; ϕ) ortaya koymuşlardır. Bunun yanında demet kını ve mezofil hücrelerinin CO₂ için iletkenliğinin (sırasıyla; g_{BS} , g_m), mezofil ve demet kını hücrelerinin CO₂ miktarlarının (sırasıyla; C_M , C_{BS}) ve demet kını ile mezofil hücrelerinin O₂ miktarlarının (sırasıyla; O_{BS} , O_M) gaz değişimi ve floresans ölçümlerinden nasıl hesaplanması gerektiğini ve modellerini ortaya koymuşlardır.

Sonraki yıllarda, Ubierna vd. (2013), *F. bidentis*, *Zea mays* ve *Miscanthus x giganteus* bitkilerinde, önceki çalışmalarına ek olarak yüksek ışık altında (>800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR) da ölçümler gerçekleştirmişlerdir. Önceki çalışmalarını, yeni dahil ettikleri türler için düşük ışık altında da doğrulamış, yüksek ışık şiddeti altında RuBisCO enziminin oksijenasyon kinetiği (V_o) değerlerinin sıfıra yaklaştığını, dolayısıyla yüksek ışık altında C₄ bitkilerinde fotorespirasyonun gerçekleşmediğini ve modellerin doğruluğunu rapor etmişlerdir.

Ubierna vd. (2013)'ten bir yıl sonra Bellasio ve Griffiths (2014a ve b) *Zea mays* bitkisinde; Ubierna vd. (2011) ve (2013)'te yapılan çalışmaları tekrarlamışlardır. Ayrıca, önceki çalışmalara ek olarak “ J ” modellerini güncelleyerek daha önce bahsi geçen parametrelerin, gaz değişimi ve klorofil floresans ölçümleri ile ortaya konulabileceğini (Leakiness; ϕ haricindeki parametreler) göstermişlerdir.

Aynı yıl içerisinde, Gandin vd. (2014), C₃-C₄ ara türü olan *Salsola divaricata* bitkisinde değişen sıcaklık koşulları altında gaz değişimi, klorofil floresansı ve karbon izotop ölçümleri ile fotosentezin ve solunumun değişimini, birbirleri ile ilişkisini ve olası fotorespirasyon miktarlarını ortaya koymuşlardır.

Tüm bu çalışmaların ve burada belirtilmemiş daha fazlasının ışığında, günümüzde yapılan moleküler çalışmalar ise, C₄ izyolunun yeni genler ve özelliklerin evrimi ile değil, ataları olan C₃ bitkilerinin var olan enzimlerinin ve düzenleme ağlarının

modifikasyonundan ortaya çıktığını göstermektedir (Agepati ve Sage, 2011). Karbon konsantrasyon mekanizmasında bahsi geçen enzimlerin tamamı (PEPC, NADP-ME, NAD-ME ve PEPCK) C₃ bitkilerinde de mevcut olup, farklı metabolik olayların düzenlenmesinde (PEPC; krebs çemberinde biyosentetik öncül moleküllerin taşınımında, PEPCK; yağlar ve resinlerde, vasküler dokularda, bekçi hücrelerinde, meyve ile köklerde ve tohumda gerçekleşen karboksilasyon reaksiyonlarında, NAD-ME; organik asitlerin metabolizmasında ve çeşitli hücre içi regülasyon mekanizmalarında ve NADP-ME; yaralanmaya karşı cevaplarda, meyve olgunlaşmasında ve vasküler dokudan organik asitlerin taşınmasında) kullanılmaktadır (Sage, 2004). Ayrıca, C₄ bitkileri tam anlamıyla bir C₃ döngüsü de kullanmak zorunda olmalarına rağmen, karbon konsantrasyon mekanizmaları sayesinde fotorespirasyonu tamamen ortadan kaldırmaktadırlar. Bu durum, C₃ bitkilerinde ortaya çıkan fotorespirasyonun ve C₄ fotosentezinin tarihi devirlerde ortaya çıkmış ortam koşullarındaki abiyotik değişikliğe (artan sıcaklık, kuraklık, tuzluluk ve atmosferik CO₂ konsantrasyonundaki düşüş; fotorespirasyonu artıran faktörler) bir cevap olarak C₃ bitkilerinde fotosenteze destek olmak için, dolayısıyla esasen bitkinin yaşamına destek için evrimleştiği teorisini desteklemektedir (Sage, 2004; Sage, 2013; Sage ve Stata, 2015). Ayrıca, Sage (2004), insan evriminin bir basamağı olan *Homo erectus*'un iki ayağının üzerinde durmasını, Afrika savanalarında yayılış gösteren uzun boylu C₄ otları ile ilişkilendirmektedir.

2.5.7. Su İletimi

Bitkilerde su iletimi, köklerin ucundan başlayıp, yaprak kanopisine kadar devam eden, kesintisiz bir sistemdir (Soil-plant-atmosphere continuum, toprak-bitki-atmosfer devamlılığı). Bu sistem, negatif basınç altında ve suyun adhezyon-kohezyon kuvveti ile çalışmaktadır. Toprakta bulunan suyun negatif basıncı ile atmosferdeki su buharının negatif basıncı arasındaki fark sayesinde (basınç gradiyenti), bitkiler suyu köklerinden en uçtaki yapraklarına kadar taşımaktadır (Taiz ve Zeiger, 2010). Bu proses ksilem boruları aracılığıyla yapılmaktadır. Bitki gövdelerinde ksilem, iki farklı fonksiyonel yapıda bulunmaktadır. Bunlardan ilki, dar çapa, kısa boya ve fazla yoğunluğa sahip fakat güvenli iletimi sağlayan damarlardır. İkincisi ise, geniş çapa, uzun boya ve daha az yoğunluğa sahip ve hızlı iletimi sağlayan damarlardır (Zimmermann, 1983; Tyree vd., 1994; Kocaçınar ve Sage, 2003; Kocaçınar, 2004). Bu yapıyı şekillendiren faktörlerden bir tanesi yaprak kanopisinin su talebi olup, çok terleyen bitkilerde hızlı ve çok su iletimi gerektiren yapı ortaya çıkarken, daha az terleyen bitkilerde tam tersi olan yapı gözlenmektedir

(Kocaçınar ve Sage, 2003). Ancak, su iletimi yeterli suyun varlığında sorunsuz devam etmekteyken, kuraklık stresi gibi faktörler devreye girdiğinde su iletimi kopmakta ve ksilem başarısızlıkları ortaya çıkmaktadır. Bu durumda, büyük çapta ve az sayıda olan damarlar fonksiyonlarını kaybettiğinde (kavitasyona uğradığında), küçük çapta ve çok sayıda olan damarlara göre çok daha fazla su iletimi kaybına neden olmaktadır (Comstock ve Sperry, 2000). Bunun nedeni, Hagen-Poiseuille kütle akış denklemi incelendiğinde daha rahat anlaşılabilir:

$$\text{Hacimsel akış miktarı} = \left(\frac{\pi r^4}{8\eta}\right) \left(\frac{\Delta\psi_p}{\Delta x}\right) \quad (2.1)$$

bu denklemde;

r: borunun yarıçapını,

$\frac{\Delta\psi_p}{\Delta x}$ = basınç gradyentini,

η =sıvının akışkanlığını ifade eder.

Denklem 2.1’de dikkati çeken nokta, r^4 ifadesidir ki, her 1 birimlik çap artışına, akış oranı 4. kuvvetine çıkarak cevap vermektedir. Böylelikle, daha büyük çapa sahip borunun iletim kaybının, daha küçük çapa sahip boruya göre çok daha fazla olacağı rahatlıkla görülmektedir (Taiz ve Zeiger, 2010).

Farklı fotosentetik izyollarının, farklı SKE değeri ile sonuçlandığı, benzer veya aynı yaşam koşullarına sahip türlerde C_3 bitkilerinin daha düşük, C_4 bitkilerinin daha yüksek ve C_2 bitkilerinin ise bu iki fotosentetik izyolunun arasında yer aldığı önceki birçok çalışmada bildirilmiştir (Kocacınar vd., 2008; Leegood, 2013). Transpirasyon farkından kaynaklanan bu durumun, iletime yansıdığı ve bunun da C_3 , C_2 ve C_4 bitkilerinde ksilem yapısını etkilediğini ilk olarak Kocaçınar ve Sage (2003) belirtmiştir. Bahsedilen çalışmada ve bundan sonra yaptıkları çalışmalarda, birçok otsu ve odunsu C_3 , C_2 ve C_4 bitkisini, iletim, ksilem anatomisi ve su kullanım etkinliği açısından karşılaştırmışlardır (Kocaçınar ve Sage, 2003; Kocaçınar, 2004; Kocaçınar ve Sage, 2004; Kocaçınar vd., 2008). Tüm bu çalışmalarının sonucunda, C_3 bitkilerinin, C_2 ve C_4 bitkilerine göre çok yüksek gövde su iletimi (K_h), ksilem spesifik iletimi (K_s) ve yaprak spesifik iletimine (K_L) sahip olduğunu bildirmişlerdir. Ayrıca, ksilem spesifik iletimini modifiye ederek -toplam gövde iletiminin ksilem alanına bölünmesi ile elde edilir-, literatüre lümen spesifik iletimi terimini (K_{LS})

kazandırmışlardır. Lümen spesifik iletimi ise, toplam gövde iletiminin lümen yani toplam damar alanına bölünmesi ile elde edilir ve C₃ bitkilerinde, C₄ bitkilerine göre yüksek değerler vermektedir (Kocaçınar ve Sage, 2003). İletimin farklılığı, C₃ bitkilerinin geniş çapta damarlara, daha uzun borulara sahip ksilem yapısına ve bazen daha geniş yaprak kanopisine sahip olmasından ileri gelmektedir. Fakat, C₃ bitkileri, yüksek negatif basınçlar ile ksilem iletim kaybı denemelerine tabi tutulduğunda (xylem vulnerability), daha düşük basınçlar altında çok yüksek oranda ve hızlı bir şekilde iletim kaybı vermektedir (Kocaçınar, 2004). Bu denemeler, benzer yaşam koşullarına sahip veya akraba C₄ türleri ile yapıldığında, C₃ bitkileri kadar kaybın olmadığı gözlenmiştir (Kocaçınar, 2004). Bu sonuçlar şunu işaret etmektedir: C₄ bitkileri dar çapta ve çok sayıda damarları sayesinde kuraklık stresi altında (yüksek negatif basınç), C₃ bitkilerine göre iletimlerini daha rahat korumaktadır.

2.5.8. Stoma Kontrolü

Bütün gelişmiş bitkiler, gaz değişimlerini yaprak yüzeylerinde bulunan ve stoma adı verilen µm boyutlarında porlar ile sağlamaktadır. Fotosentezde kullanılacak CO₂'in girişi ve fotosentez sonrası O₂'nin çıkışı, solunumda atmosfere verilen CO₂'in çıkışı ile atmosferden alınan O₂'nin girişi bu açıklıklardan sağlanmaktadır. Bununla beraber, fotosentez esnasında CO₂ girişi olurken, terleme ile atmosfere buharlaşan H₂O'nun çıkışı bu porlar sayesinde gerçekleşmektedir. Bu gaz değişimi olaylarında, stomanın bir bileşik için geçirgenliğine, bahsedilen bileşiğin stoma iletkenliği adı verilmektedir. Stoma iletkenliği, bu porların açıklığına, atmosferdeki CO₂ miktarına, stoma yoğunluğuna ve bitki bünyesindeki su miktarına bağlıdır (Franks vd., 2012). Stoma açıklığı ise, bu açıklığı çevreleyen bekçi hücreleri tarafından kontrol edilmektedir. Bekçi hücreleri, açılma ve kapanma cevabını, bünyelerinde bulunan su, nişasta, iyonlar ve H₂O₂ gibi sinyal molekülleri ve ABA gibi hormonların hareketi ve atmosferde bulunan CO₂ ve H₂O gibi gazlar ile gerçekleştirmektedir (Outlaw ve Manchester, 1978; Huang vd., 2009).

Değişik fotosentetik izyollarının, abiyotik stresler varlığında stoma açıklıklarını nasıl kontrol ettikleri ile ilgili literatürde çok fazla çalışmaya rastlanmamıştır. Fakat, stoma iletkenliği ile ilgili sayısız çalışma mevcuttur. Osborne ve Sack (2012) çalışmalarında, bu konuyu detaylı bir şekilde ele almışlardır. Güncel çalışmalardan, Urban vd. (2017a ve b), C₃ bitkilerinde sıcaklığa karşılık stoma iletkenliğini incelemiş ve stoma iletkenliği ile transpirasyonun, net asimilasyon oranı ile korelasyon göstermediğini bildirmişlerdir. Franks vd. (2012) ise, güncel, buzul çağı ve gelecekte tahmin edilen CO₂

konsantrasyonlarında, C₃ bitkisi *Oryza sativa*'da (pirinç) stoma iletimini incelemiş, stoma açıklıklarının CO₂ konsantrasyonuna doğru orantılı olarak cevap verdiğini ortaya koymuşlardır.

Bellasio vd. (2018) ise, çöl koşullarına adapte olmuş C₃ ve C₄ otsu ve odunsu türlerinin stomaya bağlı veya stomaya bağlı olmayan kısıtlarını incelemişlerdir. Çeşitli CO₂ miktarları altında yaptıkları çalışmalarında (200, 400 ve 800ppm), C₃ türlerinin stomatal limitasyondan, C₄ bitkilerine göre daha çok etkilendiğini ortaya koymuşlardır. Ayrıca, artan CO₂ konsantrasyonlarının, C₃ türlerinin stomatal limitasyonlarını en aza indirdiğini, böylelikle de C₄ bitkilerinden daha yüksek asimilasyon oranları gösterdiklerini de eklemişlerdir. Sonuç olarak, artan CO₂ konsantrasyonlarının, C₃ bitkileri için stomatal limitasyondan kurtarıcı etkiye sahip olacağını fakat C₄ bitkileri için asimilasyon artırıcı etkiye sahip olmayacağını belirtmişlerdir. Bu çalışmaların yanı sıra, kuraklık stresinde stoma açıklığının daraldığını bildiren diğer çalışmalar da mevcuttur (Ackerson, 1980; Tardieu ve Davies, 1992; Araújo vd., 2011).

Literatürde geçen tüm bu çalışmalar ışığında, fotorespirasyonun ve buna doğrudan veya dolaylı yoldan etki eden fizyolojik parametrelerin, farklı fotosentetik izyollarına sahip yakın akraba bitki türlerinde detaylı olarak incelenmesinin gerekliliği göze çarpmaktadır. Özellikle, fotorespirasyonun ölçümü ve modellenmesi ile ilgili literatürde eksiklikler mevcuttur. Bu tez çalışmasında, öncelikle, 21. Yüzyılın son dönemlerinde yaşanması beklenen ekolojik koşullar (yüksek sıcaklık, kuraklık ve artan CO₂ konsantrasyonları) altında, farklı fotosentetik izyollarına ve farklı yaşam koşullarına sahip yakın akraba türlerin fotorespirasyonun modellenmesi hedeflenmiştir. Daha sonra, fotorespirasyon ile doğrudan veya dolaylı yoldan alakalı, gaz değişimi, su iletimi, enzim aktivitesi, stoma açıklığı ve yapısı, gövde anatomisi gibi fizyolojik parametreler incelenmiştir. Bu parametrelerin arasında, stoma açıklığı ölçümü ve bunun sıcaklık ile ilişkilendirilmesi minvalinde bir çalışmaya literatürde rastlanmamıştır.

Bu çalışma için denenmiş hipotez;

H0: İçinde bulunduğumuz yüzyılın sonlarına doğru oluşması beklenen ekolojik koşullar bitkilerin fizyolojileri üzerinde bir etki yaratmaz,

H1: İçinde bulunduğumuz yüzyılın sonlarına doğru oluşması beklenen ekolojik koşullar bitkilerin fizyolojileri üzerinde bir etki yaratır, şeklindedir.

Bu hipotezde sözü geçen, fizyoloji kelimesi, genel anlamda olmayıp, bir üst paragrafta sıralanan parametreleri içermektedir.



3. MATERYAL VE METOT

Bu tezin amacı, *Flaveria*, *Cleome* ve *Moricandia* cinslerinde C₃ fotorespirasyonunu anlamak, kuraklık stresinin C₃, C₄ ve C₂ türlerinde, gaz değişimi, su kullanım etkinliği, su iletimi, stoma ve gövde anatomisini, enzim aktivitesi ile büyüme ve gelişmeleri üzerindeki etkisini araştırmak, stres koşulları altında olmayan iyi sulanmış kontrol grubu bitkileriyle aynı ölçümleri gerçekleştirerek, karşılaştırılmalı olarak ortaya koymaktır. Bu amaç doğrultusunda seçilen bitki materyali ve çalışmanın metodu bu bölümde verilmiştir.

3.1. Materyal

3.1.2. Bitki Materyali

Bitkiler, KSÜ (Avşar Kampüsü, Kahramanmaraş)'nın Kuzeyinde bulunan serada yetiştirilmiştir. Tüm bitkiler 4.0 l saksılarda veya ihtiyaca göre 2.0 l hacmindeki plastik torbalarda; torf, perlit, vermikülit ve kırmızı toprak (sırasıyla v/v/v/v %25, %12.5, %12.5 ve %50) karışımına tohum olarak ekilmiştir. Kuraklık stresi denemelerinin haricindeki bitkiler yaz aylarında iki günde veya günde bir, bahar aylarında ise üç günde veya dört günde bir sulanmışlardır. Kuraklık stresinin oluşması için, bitkiler su potansiyelinin durumuna göre haftada bir veya 10 günde bir sulanmıştır. Çalışmada kullanılmış türler detaylı olarak Tablo 3.1'de gösterilmiştir.

Bitkilerin ihtiyacına göre, 1 ila 1.5 hafta aralığında 1X Hoagland besin çözeltisi ile gübrenmiştir. Bitki büyümesinin optimum koşullarının sağlanması için, bitkiler maksimum gün ortası ışınımının 1200 ile 1600 $\mu\text{mol foton m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aralığında ve sıcaklığın gündüz/gece oranının 20-25/15-20°C aralığında olduğu 2014, 2015, 2016 ve 2017 yıllarının bahar aylarında, 25 Şubat ile 25 Mayıs aralığında 90 gün boyunca yetiştirilmiştir.

Tablo 3.1 Çalışmada incelenen türler ve bu türlerin fotosentetik izyolu ve biyokimyasal tipi (C₄ bitkileri için).

Tür	Fotosentetik İzyolu	Biyokimyasal Tipi	Kranz Tipi	Habitat	Kaynak
<i>Tarenaya hassleriana</i>	C ₃	---	---	Sub-tropik, ılıman iklimler, kısmen çöller	Aparadh vd., 2012; Kocaçınar, 2015
<i>Gyandropsis gynandra</i>	C ₄	NAD-ME	Atriplicoid		
<i>Flaveria robusta</i>	C ₃	---	---		
<i>Flaveria ramosissima</i>	C ₃ -C ₄	---	Kranz-benzeri	Çöller, tropik, aşırı kurak ve sıcak zonlar	Muhaidat vd., 2007; Sudderth vd., 2007; Kocaçınar vd., 2008;
<i>Flaveria bidentis</i>	C ₄	NADP-ME	Atriplicoid		
<i>Moricandia arvensis</i>	C ₃ -C ₄	---	Kranz-benzeri		
<i>Moricandia moricandioides</i>	C ₃	---	---	Soğuk, yüksekliğin fazla olduğu zonlar, kısmen ılıman iklimler	Ueno vd., 2007; Schlüter vd., 2017
<i>Brassica oleraceae</i>	C ₃	---	---		

3.1.2.1. *Flaveria*

Asteraceae familyasına ait Kuzey Amerika orijinli *Flaveria* cinsi, 21 tür ile temsil edilmektedir. Bu cins, C₃, C₃-C₄ ara türleri ve C₄ türlerini içerir ve yarı nemli, yarı kurak, kurak ve yüksek sıcaklığa sahip çölleşmiş alanlarda yayılış gösterirler (Sage, 2004; Sage vd., 2011a). *Flaveria* türlerinin C₃ ve C₄ türleri birbirlerine enzimatik ve anatomik açıdan çok benzemektedir (Svensson vd., 2003; Sage, 2004; Gowik vd., 2011). *F. robusta* Rose ile *F. bidentis* (L.) Kuntze'nin ve *F. ramosissima* Klatt'ın gametik kromozom sayıları aynı olup (n=18), aynı soydan gelmektedirler (Keil ve Stuessy, 1977; Powell, 1978; Robinson vd., 1981). Bu tez çalışmasında, C₃-C₄ ara türü olarak *F. ramosissima*'nın seçilmesinin nedeni bazı C₄ soylarının atası olması (*F. bidentis* dahil) (Sage vd., 2011a) ve anatomik olarak Kranz-benzeri bir yapıya sahip olmasıdır (Monson vd., 1984). Ayrıca, *F. robusta*, *F. ramosissima*'nın atasıdır (Powell, 1978). Bu cinsin, bu çalışmada kullanılan türlerinde, C₃ ile C₄ türlerinin PEPC proteini amino-asit seviyesinde %96 benzerlik göstermekte iken enzim kinetikleri çok farklı sonuç vermektedir (Brown vd., 2005). Örnek olarak, C₄ türlerinin PEPC enziminin K_m değeri C₃ türlerinkinden on kat daha fazladır (Svensson vd., 1997). Özetle, literatürde bahsedilen bu çalışmalardan da görüleceği üzere, bu cinsin seçilmesinin nedeni farklı fotosentetik izyollarına sahip yakın akraba türlere sahip olmasıdır.

Çalışmada kullanılan *Flaveria* türlerinden, C₂ *F. ramosissima* ve C₄ *F. bidentis* Doç. Dr. Ferit Kocaçınar'dan (KSÜ), C₃ *F. robusta* ise, Dr. Udo Gowik'ten (Düsseldorf Üniversitesi, Düsseldorf, Almanya) temin edilmiştir.

3.1.2.2. *Cleome*

Cleome cinsi genellikle tropik ve subtropik bölgelerde yayılış gösteren, 180 ile 200 tür içeren bir cinstir (Aparadh vd., 2012). Ülkemizde sadece C₃ *C. ornithopodioides* türü ile temsil edilmektedir (Carlström, 1984). C₄ *C. gynandra* L. (syn: *Gyandropsis gynandra* (L.) Briq.) üzerinde en çok çalışma yürütülmüş, kendi kendini dölleyebilme özelliğine sahip bir türdür (Brown vd., 2005). *C. spinosa* Jacq. (syn: *Tareneya hassleriana* (Jacq.) Raf., *Cleome sandwicensis* A. Gray) ise, tıbbi bir bitki olmasının yanı sıra bahçe düzenlemelerinde ornamental bir tür olarak kullanılır (Tsai vd., 2012). *Cleome* türleri ile bilinen çaprazlama çalışmaları olmamakla beraber, sadece bir çalışmada *C. spinosa* ile *C. gynandra* arasında transformasyon denenmiştir

(Tsai vd., 2012). Bu iki türün gametik kromozom sayısı sırasıyla $n=16$ ve $n=17$ 'dir (Aparadh vd., 2012). *C. spinosa*'nın ve *C. gynandra*'nın gametik kromozom sayısı tartışmalı bir konu olmakla beraber, bazı araştırmacılar iki türün de gametik kromozom sayılarını $n=10$ olarak bildirmişlerdir (Aparadh vd., 2012). Yapılan genetik incelemelerde ise, bu iki türün birbirine çok yakın akraba oldukları belirtilmiştir (Bräutigam vd., 2011). Tüm bu bilgiler ışığında, bu iki tür seçilmiş ve bu çalışmada kullanılmıştır. Türler, Prof. Dr. Rowan F. Sage'ten (Toronto Üniversitesi, Toronto, Kanada) temin edilmiştir.

3.1.2.3. Brassicaceae

C_4 fotosentetik iz yoluna sahip olmayan Brassicaceae familyası içerisindeki türler arasında çok sayıda eko-fizyolojik çalışmalar yapılmıştır (Ueno vd., 2007). Bu familya üzerinde çok durulmasının sebebi; C_3 - C_4 ara türleri olan *Moricandia*, *Diploaxis* ve *Brassica* gibi türlerinin C_4 döngüsüne gerek olmadan glisin dekarboksilasyon sistemi ile fotorespirasyonu bypass ederek, etkisini azaltmalarıdır (Monson ve Rawthorne, 2000; Bang vd., 2003; Ueno vd., 2007). C_2 *Moricandia arvensis* (L.) DC. (syn: *Brassica arvensis* L.)'in kromozom sayısı $2n=28$ 'dir (Bang vd., 2003). Ayrıca, *M. arvensis* anatomik olarak Kranz-benzeri bir yapıya sahip olup, fotorespirasyonu bypass edebilen doğal bir mekanizması vardır (Monson vd., 1984). *B. oleracea* ise, bu familyayı temsil eden en genel, en bilinen ve en çok yetiştirilen C_3 türü olduğu için seçilmiştir. *M. arvensis* ve *M. moricandioides* hem Dr. Urte Schlüter'den (Düsseldorf Üniversitesi, Düsseldorf, Almanya) hem de Kew Kraliyet Botanik Bahçesi'nden (Wakehurst, West Sussex, Birleşik Krallık), *B. oleracea* ise, Bayer Crop Science firmasından (Bayer, Leverkusen, Almanya) temin edilmiştir.

3.2. Metot

Bu çalışmada fotorespirasyonun modellenmesi ve eko-fizyolojik karşılaştırma yapmak için, birbirine çok yakın C_3 , C_4 türleri ve C_3 - C_4 ara türleri incelenmiştir. Bitkiler, kuraklık ve yüksek sıcaklık stresi koşulları altında ve optimal koşullar altında eko-fizyolojik ve anatomik düzeyde incelenmiş ve karşılaştırılmıştır.

Tüm türlerde bağıl büyüme oranı, hasat indeksi, karbon partiyonu ve su potansiyeli ölçülmüştür. Büyüme evresi boyunca çoklu örneklemeler yapılarak, bağıl büyüme oranı ile beraber son ürün miktarı ortaya konulmuştur. Yapraklar, gövdeler, kökler ve üreme organları gibi büyük dokular ayrılarak karbon partiyonu ve hasat

indeksi ortaya konulmuştur. C₃ ve C₃-C₄ *Moricandia* ve C₃ *Brassica* türleri arasında, C₃ ile C₄ *Cleome* türleri arasında, C₃, C₄ türleri ve C₃-C₄ *Flaveria* ara türleri arasında eko-fizyolojik açıdan karşılaştırma yapılmış ve bahsedilen türlerden C₃ türleri ile C₃-C₄ ara türlerinde fotorespirasyon ve buna bağlı parametreler modellenmiştir. Daha sonra kuraklık stresi koşulu altında bitkiler yetiştirilmiştir. Gaz değişimi, büyüme, stoma açıklığı, su ilişkileri ve hidrolik iletkenlik tüm türlerde ortaya konmuştur. Ayrıca, bütün türlerde C₄ fotosentezine özgü enzimler optimal koşullar ve stres koşulları altında incelenerek, ara türler için C₄ fotosentezi izyoluna benzerlik ve yakınlık araştırılmıştır. Tüm türlerde stres koşullarının sonucu olarak, gövde ve stoma anatomisindeki değişimler ışık mikroskopunda gözlemlenmiştir.

3.2.1. Enzim Aktivitesi

Tüm bitkilerde PEP karboksilaz (PEPC), NADP-ME, NAD-ME ve PEP karboksikinaz (PEPCK) aktivitesi Sage vd. (2011c)'de belirtilen metoda göre, RuBisCO aktivitesi ise Gerard ve Driscoll (1996)'da belirtilen metoda göre yaprak parçaları bitkiden koparıldıktan hemen sonra gerçekleştirilmiştir. Bu yapraklar, gaz değişimi ölçümleri tamamlandıktan sonra bitkilerden alınmış, hemen yaş ağırlığı hesaplanmıştır. Tüm örnekler buz ile havanda dövülmüş, her örnek enzime özel olarak hazırlanmış ve soğukta bekletilmiş ekstraksiyon solüsyonu (Genel içeriği: 50 mM HEPES (4-(2-hidroksietil)-1-piperazin-etansülfonik asit) (pH 7.5), 10 mM MgCl₂, 2.5 mM MnCl₂, 5mM DTT, 0.2 mM EDTA (etilen-diamin-tetra-asetikasit), %5 BSA ve %2.5 (w/v) çözülmeyen PVP) ile 10000xg'de 4°C'de 10 dakika santrifüj ile homojenize edilmiştir (Sudderth vd., 2007). Daha sonra, süpernatant uzaklaştırılmış solüsyona, her örnek için olarak hazırlanmış reaksiyon çözeltisi ve her enzim için reaksiyonu başlatacak kimyasal eklenmiş, 340 nm'de 5 saniye sıklıkta 3 dakika süresince Shimadzu marka, UV-1800 model (Shimadzu Corp., Kyoto, Japonya) spektrofotometre cihazı ile 4.5 ml küvetlerde absorbans değerleri ölçülmüştür. Enzimlerin genel ölçüm sıcaklığı RuBisCO hariç (30°C), 25°C'dir.

PEP karboksilaz aktivitesi, malat dehidrogenaz yardımı ile OAA üretimi ve NADH oksidasyonu birleştirilerek ölçülmüştür. Reaksiyon çözeltisi; 50 mM Bicine (pH: 8.0), 5mM MgCl₂, 2 mM DTT, 2 mM NaHCO₃, 1 mM glikoz 6-fosfat, 5 mM PEP, 0.25 mM NADH, 2.5 ünite ml⁻¹ malat dehidrogenaz ve enzim ekstraktından oluşturulmuştur. Çözeltiyeye PEP eklenerek reaksiyon başlatılmıştır.

NAD-ME ve NADP-ME aktivitesi, sırasıyla NADH ve NADPH'nin oluşum reaksiyonu ile ölçülmüştür. NADP-ME için reaksiyon çözeltisi; 50 mM Tris-HCl (pH: 8.2), 1 mM EDTA, 20 mM MgCl₂, 2 mM DTT, 0.5 mM NADP⁺, 5 mM Na-malat ve enzim ekstraktından oluşmaktadır. Reaksiyon malatın eklenmesi ile başlatılmıştır. NAD-ME için reaksiyon çözeltisi; 25 mM HEPES (pH: 7.2), 5 mM DTT, 0.2 mM EDTA, 2.5 mM NAD⁺, 5 mM Na-malat, 8 mM (NH₄)₂SO₄, 75 µM koenzim A, 2 mM MnCl₂, 25 µM NADH ve enzim ekstraktıdır. Reaksiyon MnCl₂ eklenerek başlatılmıştır.

PEPCK aktivitesi, OAA (oksalasetik asit)'in nükleotid bağlı ölçümü ve malat dehidrogenaz ile NADH oksidasyonu ile ölçülmüştür. Reaksiyon çözeltisi; 80 mM MES (2-(4-morfolino) etansülfonik asit) (pH: 6.7), 0.25 mM NADH, 5 mM DTT, 5 mM MnCl₂, 2 mM PEP, 2 mM ADP, 10 mM KHCO₃ ve 5 ünite ml⁻¹ malat dehidrogenazdır. PEPCK reaksiyonu ADP eklenerek başlatılmıştır.

RuBP karboksilaz aktivitesinin ölçümü için, (pH: 7.6), 10 mmol l⁻¹ MgCl₂ içeren 40 mmol l⁻¹ Tris-HCl, 0.25 mmol l⁻¹ EDTA ve 5 mmol l⁻¹ indirgenmiş glutation içeren RuBisCO ekstraksiyon çözeltisi hazırlanmıştır. Daha sonra, 0.2 mL NADH (5 mmol l⁻¹), 0.2 ml ATP (50 mmol l⁻¹), 0.1 ml enzim ekstraktı, 0.2 ml kreatin fosfat (50 mmol l⁻¹), 0.2 ml NaHCO₃ (0.2 mmol l⁻¹), 1.4 ml reaksiyon tamponu (12 mmol l⁻¹ MgCl₂ ve 0.4 mmol l⁻¹ EDTA içeren 0.1 mol l⁻¹ Tris-HCl tamponu (pH: 7.8)), 0.1 ml kreatinfosfokinaz (160 ünite ml⁻¹), 0.1 ml fosfoglisereat kinaz (160 ünite ml⁻¹), 0.1 ml gliseraldehit-3-fosfat dehidrogenaz (160 ünite ml⁻¹), ve 0.3 ml d_{H2O} içeren reaksiyon çözeltisi hazırlanmıştır. 0.1 ml ribuloz 1,5-bisfosfat (RuBP) eklenerek reaksiyon başlatılmıştır.

Klorofil ölçümü için yaprak diskleri alınarak tartılmış, bu tartılan diskler %80'lik aseton ile ezilerek homojenize edilmiştir. Daha sonra, klorofil *a* ve *b* sırasıyla, 663.3 ve 646.6 nm dalga boylarında absorbans ölçümü ile tespit edilmiştir (Porra vd., 1989; Pengelly vd., 2010).

3.2.2. Fizyolojik Analizler

Uygulamaların bitkilerde meydana getirdiği su potansiyeli sonuçlarını belirlemek amacıyla fidanlarda gün ortası su potansiyeli ölçümleri yapılmıştır. Bitki su potansiyelinin belirlenmesinde basınç çemberi tekniği kullanılmıştır. Bitki su potansiyeli ölçümlerinde, ölçümler Basınç Çemberi cihazı (PMS Instruments Company, Oregon, ABD) ile yapılmıştır. Bitkilerin yapraklarının su kullanım etkinliği (SKE):

$$SKE = \frac{A}{E} = \frac{C_a (1 - C_i / C_a)}{1.6 (e_i - e_a)} \quad (3.1)$$

denklemden hesaplanmıştır. (3.1) no'lu denklemde; A= CO₂ asimilasyon hızını, E= transpirasyon hızını, C_i=yapraktaki hücreler arası CO₂ miktarını, C_a= ortamdaki CO₂ miktarını, e_i=yaprak içi hücreler arası buhar basıncını, e_a=ortamdaki buhar basıncını ifade etmektedir (Ghannoum vd., 2011).

Bitkilerde, yaprak gaz değişimi parametreleri taşınabilir GFS-3000 Model (Walz GmbH, Effeltrich, Almanya) fotosentez-floresans sistemi cihazı ile ölçülmüştür. Ölçümlere günlük olarak sabah, stomaların açık olduğu saatte başlanmış ve GFS-3000 Model taşıyıcı programı bilgisayara aktararak bitkilerin CO₂ asimilasyon hızı (A), transpirasyon hızı (E), stoma iletkenliği (g_s), yapraktaki interselüler CO₂ miktarı (C_i), mitokondriyal ışıklı solunum değeri (R_d), kompensasyon noktaları (Γ-Γ*), PSII ile ilgili parametreler (Φ_{II}, F_s, F'_m) ve elektron transport oranı (ETR, J) ölçülmüştür. Bu ölçümler neticesinde, A-PAR, A-C_i ve A-T eğrileri ile E-T, g_s-T, SKE-T, E-PAR, g_s-PAR ve SKE-PAR eğrileri oluşturulmuştur.

Laisk Eğrileri, 25°C yaprak sıcaklığında, 100, 200 ve 600 PAR ışık şiddetinde değişen CO₂ konstrasyonlarına göre ve %55 bağıl nemde, n=3 olmak üzere ölçülmüştür. Işık eğrileri ise, 25 ve 35°C yaprak sıcaklığında, 400 ppm C_a değerinde, %55 bağıl nemde ölçülmüştür (n=5). A-C_i eğrileri ise; C₃ bitkileri için 1500 PAR ışık altında ve 30°C yaprak sıcaklığında, C₄ bitkileri içinse 2000 PAR ışık altında ve 35°C yaprak sıcaklığında ölçülmüştür (n=5). Bunun dışında, her bir cinsin bahsedilen eğriler için optimum ölçüm parametrelerinin farklı olmasından ötürü, cinslere ait bulgular kısmında, o eğri için kullanılan değerler detaylı olarak açıklanmıştır.

Bu analizlerden sonra bitkilerin yaprak yüzey alanı LI-COR marka, LI-3000C model (LI-COR Corp., Nebraska, ABD) yaprak yüzey alanı ölçüm cihazı ile

ölçülmüş, bitkilerin yaş ağırlıkları ve kuru ağırlıkları ortaya konmuştur. Ölçülmüş olan yaş ve kuru ağırlık değerleri kullanılarak, Taylor vd. (2010)'a göre hasat indeksi, bağıl büyüme oranı, kök/gövde oranı ve büyüme oranı değerleri hesaplanmıştır.

3.2.2.1. Fotorespirasyon oranının Gaz Değişimi ve Floresans Ölçümünden Modellenmesi

Fotorespirasyon sonucunda salınan CO₂ miktarı doğrudan ölçülebilir bir değer olmamakla birlikte, gaz değişimi ve floresans ölçümlerinin birleştirilmesi ile RuBisCO kinetik denklemlerinden çıkartılabilmektedir (Busch, 2013).

C₃ bitkileri için; fotorespirasyon ile kompensasyon noktası arasındaki ilişki von Caemmerer (2000)'deki denklemlere göre:

$$\Gamma_* = \frac{0.5 V_{o\max} K_c O}{V_{c\max} K_o} \quad (3.2)$$

denkleminde; $V_{c\max}$ ve $V_{o\max}$ sırasıyla karboksilasyon ve oksijenasyonun maksimum hızlarını, K_c ve K_o sırasıyla karboksilasyon ve oksijenasyonun Michaelis-Menten sabitlerini göstermektedir. Burada RuBisCO'nun karboksilasyon (V_c) ve oksijenasyon hızları (V_o), kolaylıkla Γ_* ve karboksilasyon bölgesindeki CO₂ konsantrasyonundan (C_c) hesaplanabilir:

$$\frac{V_o}{V_c} = \frac{2\Gamma_*}{C_c} \quad (3.3)$$

V_o ve V_c 'de net CO₂ assimilasyon hızı (A) ile bağlantılıdır:

$$A = V_c - 0.5V_o - R_d \quad (3.4)$$

Bu denklemde, R_d ışık altında mitokondride gerçekleşen solunum oranıdır. Oksijenasyon oranı önündeki 0.5 katsayısı, her iki oksijenasyon reaksiyonu başına bir CO₂ salınımından kaynaklanmaktadır. Denklem (3.3.) ve (3.4.) yeniden düzenlenirse:

$$A = \left(\frac{C_c}{2\Gamma_*} - 0.5 \right) V_o - R_d \quad (3.5)$$

Buradan, fotorespirasyonda salınan CO₂ oranı (R_{PR}) oksijenasyon oranının yarısı olarak:

$$R_{PR} = 0.5V_o = \frac{A+R_d}{\frac{C_c}{\Gamma_*}-1} \quad (3.6)$$

denkleminde hesaplanmıştır. (3.6) no'lu denklemdeki A ve R_d değerleri gaz değişimi ölçümünden hesaplanmıştır. Ayrıca bağıl fotorespirasyon oranı:

$$R_{RPR} = \frac{0.5V_o}{V_c} \quad (3.6.1)$$

denkleminde hesaplanmıştır (von Caemmerer, 2000; Sage ve Stata, 2015). C_c değeri ise:

$$C_c = C_i - \frac{A_n}{g_m} \quad (3.7)$$

Burada, A_n net karbon asimilasyonu hızıdır;

$$A_n = A + R_d \quad (3.7.1)$$

Mezofil iletkenliği (g_m) ise, CO₂'in hücreler arası boşluktan karboksilasyon merkezine iletkenliğidir (von Caemmerer, 2000); gaz değişimi ölçümleri ve klorofil floresans ile ölçülmüştür (Warren, 2006; Rho vd., 2011).

$$g_m = \frac{A_n}{C_i - \frac{\Gamma_*(J+8(A_n+R_d))}{J-4(A_n+R_d)}} \quad (3.7.2)$$

Bu denklemde J, elektron transfer oranıdır ve:

$$J = PPF \times \Phi_{PSII} \times \alpha_{yaprak} \times 0.5 \quad (3.7.3)$$

denkleminde hesaplanır, bu denklemde PPF; fotosentetik aktif radyasyonu, Φ_{PSII} ise PSII'nin fotokimyasal verimini, α_{yaprak} yaprak absorbanasını, 0.5 ise PSII'nin foton absorpsiyon katsayısını ifade etmektedir ve Φ_{PSII} şu şekilde ifade edilebilir:

$$\Phi_{PSII} = (F'_m - F_s) / F'_m \quad (3.7.4)$$

burada F'_m, PSII'nin ışığa adapte olmuş durumdaki yapraklarında maksimum floresansı, F_s ise stabil durumdaki floresansı belirtir.

Γ* değeri ise C* (interselüler boşluktaki CO₂ konsantrasyonu) ve R_d değerinin g_m değerine oranından hesaplanır.

$$\Gamma_* = C_* + \frac{R_d}{g_m} \quad (3.8)$$

Bu denklemler ile oluşturulan modeller, 25°C sıcaklık için geçerlidir. Değişik sıcaklıklardaki parametreler için:

$$\text{Parametre}(T) = \text{Parametre}(25^\circ\text{C}) Q_{10}^{[(T-25)/10]} \quad (3.9)$$

dönüşümü kullanılmıştır. Denklem 3.9'da kullanılan Q_{10} değerleri Tablo 3.2'de verilmiştir.

Tablo 3.2. Yaprak sıcaklığı 25°C olduğunda fotosentetik parametreler ve aktivasyon enerjileri. (von Caemmerer, 2000'den). *Verilen ilk değer, C_i değeri kullanıldığında dikkate alınmalıdır, ikinci değer ise; $C_i=C_c$ kabulü için geçerlidir. **yaprakın fotosentetik kapasitesine göre değişiklik gösterebilir. *** $Q_{10}(25^\circ\text{C}) = \exp(13.6 \times 10^{-3}E)$.

Parametre	Değer	E (kJ mol ⁻¹)	$Q_{10}(25^\circ\text{C})$ ***
K_c (μbar)	260 veya 404*	59.36	2.24
K_o (mbar)	179 veya 248*	35.94	1.63
Γ_* (μbar)	38.6 veya 37*	23.4	1.37
V_{cmax} (μmol m ⁻² s ⁻¹)	80**	58.52	2.21
V_{omax} (μmol m ⁻² s ⁻¹)	0.25 x V_{cmax}	58.52	2.21
R_d (μmol m ⁻² s ⁻¹)	0.01-0.02 x V_{cmax}	66.4	2.46
J_{max} (μmol m ⁻² s ⁻¹)	1.5-2 x V_{cmax}	37	1.65

Tüm bu denklemler ışığında R_{PR} (fotorespirasyon oranı)'nın, ışıklı ortamdaki kompensasyon noktası ile (Γ_*) çok yakın ilişkili olduğu görülmektedir. Bu sebepten ötürü, bu çalışmada düşük ışık, optimum sıcaklık (25°C) ve düşük CO₂ (50-130 ppm) koşulları altında modifiye A- C_i eğrileri (Laisk eğrileri) oluşturulmuş, bu eğrilerden elde edilen (Γ_*) değerleri ve R_d değerleri Atkin vd. (1997)'deki metoda göre (Laisk metodu) C₃ bitkilerinde ve C₃-C₄ ara türlerinde fotorespirasyonda salınan CO₂ miktarı modellenmiş ve A/PAR eğrileri ile A- C_i eğrileri fotorespirasyon oranına göre, her bir A değeri için yeniden düzenlenmiştir (Laisk, 1977; Atkin vd., 1997). Bununla beraber, aynı bitkiler için değişen ışık koşullarında ve CO₂ konsantrasyonlarında g_m , V_o/V_c ve C_c eğrileri de oluşturulmuştur.

3.2.3. Anatomi Analizleri

3.2.3.1. Gövde Anatomisi

Anatomi çalışmaları için, bitki gövde örnekleri Koteyeva vd. (2011b)'de belirtilen metoda göre muamele edilmiştir. Bu metoda göre örnekler önce 4°C'de %2'lik (v/v) formaldehit-asetik asit (FAA)'de bekletilmiş, sonrasında standart etanol dehidrasyon prosedüründen geçirilmiştir. Dehidrasyon işleminden sonra, plastik kasetler içerisinde parafine (Sigma-Aldrich, Missouri, ABD) gömülmüştür. Daha sonra bu kasetlerden, Leica marka RM-2255 model mikrotom cihazı (Leica GmbH, Wetzlar, Almanya) ile enine kesit alınmıştır.

Elde edilen kesitler, %1 safranin kırmızısı ve %1 fast green ile boyanmıştır. Daha sonra Nikon marka, H-550L model (Nikon, Tokyo, Japonya) DS-Fi-1 kameralı ışık mikroskobu ve NIS-Elements D (Nikon, Tokyo, Japonya) yazılımı ile görüntülenmiştir.

3.2.3.2. Stoma Açıklığı

Tüm türler için yapraklarda sıcaklık eğrileri oluşturulurken, her bir sıcaklık değerinde stoma açıklığı ölçümü yapılmıştır. Bu ölçümlere başlanmadan önce her bir bitki türünün altı adet bireyinden örnek alınarak stoma sayıları da belirlenmiştir. Stomalarla ilgili ölçümler yapılmadan önce ön denemeler yapılarak, türlerin epistomatik veya hipostomatik stoma yerleşimi yapısından hangisine sahip olduğu belirlenmiştir. Ölçüm için, silikon bazlı hızlı yapıştırıcı, her bir sıcaklık değerinde ölçüm yapıldığı anda yaprakların stoma bulunan yüzeylerine sürülmüştür. Yaklaşık 2 sn donma süresine sahip bu yapıştırıcının oluşturduğu doku, yaprak yüzeylerinden alınarak lam ve lamel arasında 3.2.3.1'de bahsedilen mikroskop ile görüntülenmiş ve ölçümleri yapılmıştır.

3.2.4. Su iletimi

Su iletimi ölçümleri Kocaçınar ve Sage (2003), Kocaçınar ve Sage (2004) ve Sperry vd. (1988)'deki metotlara göre yapılmıştır. Gövde su iletimi (K_h), her bir tür için 0.2 ila 1.5 cm çapa ve 7 ila 10 cm boya sahip 5-10 bitkiden alınan gövde örnekleri ile gerçekleştirilmiştir. Örnekler, ilk olarak su altında kesilmiş daha sonra olası embolizmi gidermek için içlerinden perfüzyon çözeltisi (2 günlük periyotlarla hazırlanan, 0.2 µm filtreden geçirilmiş ddH₂O) yüksek basınç altında geçirilerek yıkanmıştır. Bu işleminden sonra, kesitlerin hacimsel akış oranı, yerçekimi ile sağlanan

4 ila 19 kPa basınç aralığında ölçülmüştür. Her kesit için, basınç-akış eğrisi oluşturulmuş, bu eğrinin eğimi ile gövde uzunluğu çarpılarak K_h hesaplanmıştır. Eğrilerin lineer regresyon analizi yapılmış ve 0.98 ile 0.9999 olduğu görülmüştür.

Ksilem spesifik iletimi ise (K_s), K_h değerlerinin 3.2.3.1’de ölçülen ksilem enine kesitlerindeki ksilem alanına bölünmesi ile elde edilmiştir. Lümen spesifik iletimi (Kocacinar conductivity; K_{LS}) ise, ksilem enine kesitinde tüm damarların alanı ölçülerek (90° ark belirlenip, sonra elde edilen alan 360° ’a dışdeğerleyerek/ekstrapolasyon yapılarak), K_h değerinin bu alana bölünmesi ile elde edilmiştir. K_L , yani yaprak spesifik iletimi ölçümünde ise, elde edilen kesitin üzerinde kalan yaprak alanı tespit edilmiş ve K_h değeri bu değere bölünerek hesaplanmıştır (Kocaçınar, 2004).

3.2.5. İstatistikî Analizler

Bu çalışma sonunda elde edilen boy ve çap artımı, su potansiyeli, su iletimi, stoma açıklığı ve anatomi verileri tek yönlü varyans analizine (ANOVA) tabi tutulmuş, türlerin ve bu türlerin uygulamaları arasındaki farkların karşılaştırılması Fisher LSD karşılaştırma testi ($\alpha=0.05$ önem seviyesinde) kullanılarak Sigma-Plot (Systat, San Jose, CA, ABD) paket programı yardımıyla yapılmıştır. Bütün ölçümler Sapphiro-Wilk normal dağılım testine tabi tutulmuş, normal dağılım göstermeyenler logaritmik transformasyona tabi tutulmuş ve karşılaştırılmıştır.

4. BULGULAR

Cleome, *Flaveria* cinsi ve Brassicaceae familyasında yapılan ölçümler, cinsler kendi içerisinde bölümlere ayrılarak değerlendirilmiştir.

Tüm bu bahsedilen başlıklar altında, bitkiler için ilk olarak Laisk eğrileri, sonrasında ise sıcaklık eğrileri oluşturulmuştur. Bu sıcaklıklardan 25°C fotorespirasyonun çok düşük olduğu ve Kuzey Yarım Küre’de vejetasyon döneminin ilk evrelerindeki sıcaklık değeri iken, 35°C sıcaklık ise, bitkilerde yüksek aktivite kaybı yaşanmadan fotorespirasyonun etkisinin en iyi gözlenebildiği sıcaklıktır. Bu sıcaklıklardan 25°C’nin altında, düşük fotorespirasyon gözlenirken, aktivite de düşük olmakta, 35°C’nin üstünde ise, yüksek fotorespirasyon gözlemlenirken, yüksek aktivite kaybı da yaşanmaktadır. Sıcaklık eğrileri sonucunda belirlenen iki sıcaklık değeri olan 25 ve 35°C yaprak sıcaklığında fotosentetik aktif radyasyona karşılık cevap eğrileri ve bunların modelleri oluşturulmuştur. Bu eğriler sonucunda C₃ ve C₃-C₄ ara türleri için 1500 PAR fotorespirasyonun en yüksek olduğu ışık değeri olarak belirlenmiştir. Sıcaklık ve PAR’ın fotorespirasyona en uygun olduğu bu değerler kullanılarak A-C_i eğrileri ve bu eğrilerin modelleri oluşturulmuştur.

Gaz değişimi ölçümleri ve modellemeleri esnasında, sıcaklık eğrileri ölçülürken, türlere ait stoma sayısı ve açıklığı anlık, ölçüm sırasında elde edilen yüzey kopyalama yolu ile tespit edilmiştir. Ayrıca, gaz değişimi ölçümleri yapılan bu yapraklardan alınan örneklerden toplam klorofil sayısı ile C₄ enzim aktiviteleri de ölçülmüştür.

Bitkiler çiçeklenme dönemine ulaşmadan, ksilem hidrolik iletimleri ölçülmüş, bu ölçümler için kullanılmayan bitkiler ise üreme dönemine kadar yetiştirilerek büyüme ölçümleri yapılmıştır. Daha sonra, ksilem iletimi ölçülen bitkilerde, ksilem enine kesitleri alınarak anatomi ölçümleri gerçekleştirilmiştir.

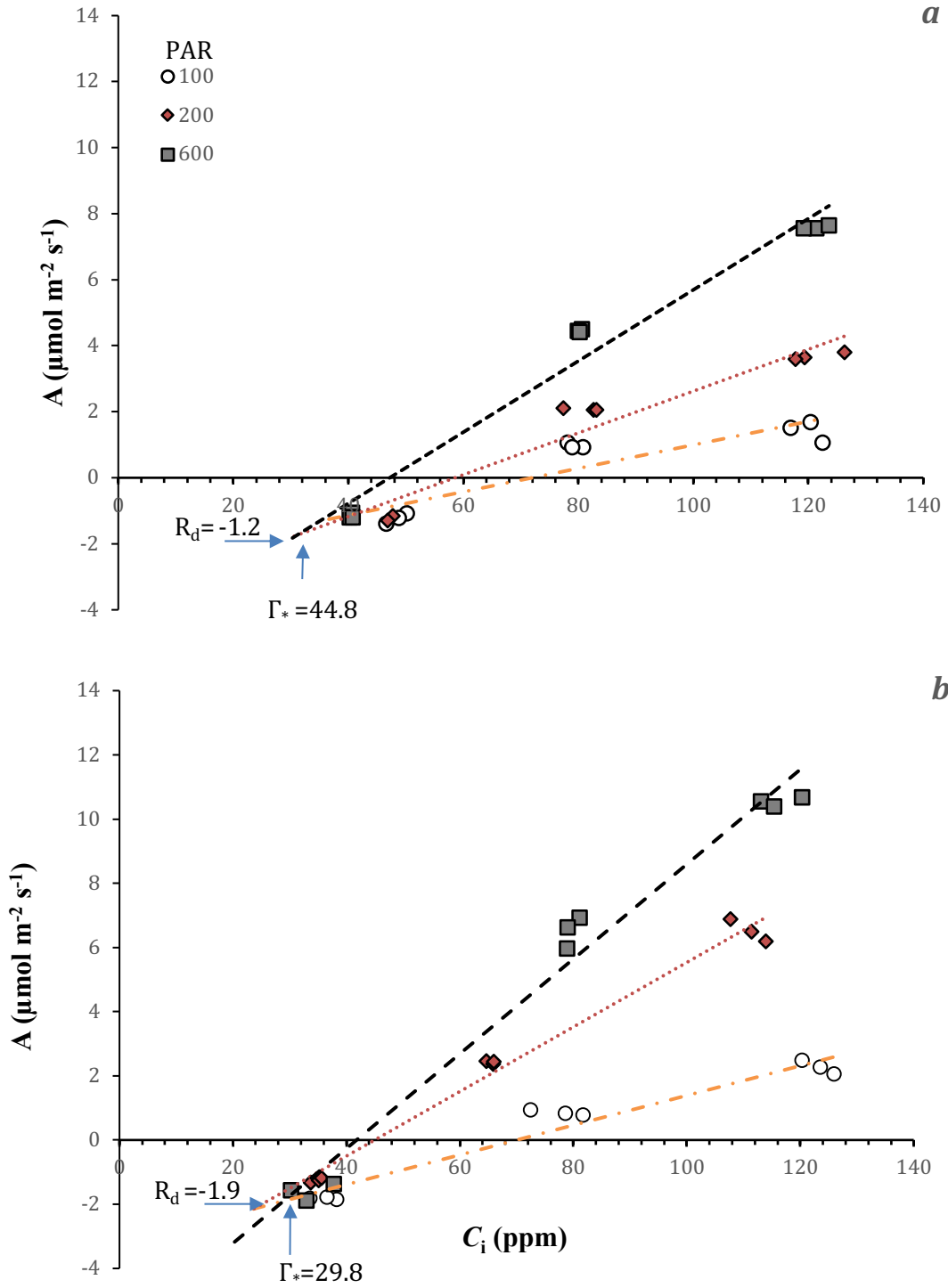
4.1. *Cleome* Cinsi

4.1.1. Gaz Değişimi

4.1.1.1. Laisk Eğrileri

C₃ fotosentetik izyoluna sahip *T. hassleriana* bitkisinin fotorespirasyon oranının, mezofil iletkenliğinin ve kloroplastik CO₂ oranının modellenmesi için ilk olarak Laisk eğrileri oluşturulmuştur (Şekil 4.1a). Aynı zamanda, C₄ fotosentetik izyoluna sahip *G. gynandra* bitkisi için de aynı eğriler oluşturulmuştur (Şekil 4.1b). C₄ bitkisi için eğrinin oluşturulmasının sebebi C₃ bitkisi ile karşılaştırma yapmaktır. Her türden 3'er adet bitkide ölçümler yapılmıştır. Şekil 4.1'deki sonuçlar bu 3 bitkinin ortalamasını göstermektedir. Ölçümler 25°C yaprak sıcaklığında, %55 bağıl nem oranında (RH) ve Şekil 4.1'in lejantında gösterilen PAR değerlerinde (100, 200 ve 600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) gerçekleştirilmiştir. PAR ve C_i değerlerinin bu seviyede düşük tutulmasının sebebi; bitkileri fotosentezden daha çok, mitokondriyal ışıklı respirasyon noktasına yaklaştırmaktır (Atkin vd., 1997). Bu eğrilerde korelasyon çizgilerinin kesiştikleri noktanın x eksenini (CO₂ değer eksenini) ışıklı CO₂ kompensasyon (Γ^*) noktasını belirtirken, y eksenini (A_n eksenini) R_d noktasını belirtmektedir. İki türde de R_d noktasının A_n ekseninde negatif olmasının nedeni, respirasyonun fotosenteze göre negatif işaretli olmasıdır. Şekil 4.1a incelendiğinde, *T. hassleriana*'nın, Şekil 4.1b'de verilen *G. gynandra*'ya yakın Γ^* ve R_d değerlerine sahip olduğu görülmektedir. Fakat, Γ^* açısından C₄ bitkisi daha düşük değerler gösterirken, R_d açısından C₃ bitkisi daha düşük değerler göstermiştir (Şekil 4.1).

Laisk eğrilerinden elde edilen R_d ve Γ^* değerleri ve diğer eğrilerdeki her bir ölçüm noktası için elde edilen J (ETR) değeri, başlık 3.2.3.1'de belirtilen denklemlere entegre edilmiştir. Böylelikle, C₃ bitkisi *T. hassleriana*'nın iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamaları için ışığa cevap eğrileri ve A-C_i eğrilerinde fotorespirasyon oranı, mezofil iletkenliği ve kloroplastik CO₂ miktarları hesaplanmıştır.



Şekil 4.1. *Cleome* cinsine ait Laisk eğrileri. C_3 *T. hassleriana* (a), C_4 *G. gynandra* (b). $n=3$, Lejant (a) PAR değerlerini ifade etmektedir. Ölçümler sırası ile 100, 200 ve 600 PAR'da ve 25°C yaprak sıcaklığında gerçekleştirilmiştir.

4.1.1.2. Sıcaklığa Cevap Eğrileri

T. hassleriana ve *G. gynandra*'nın iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarında değişen sıcaklık değerlerine karşılık net CO₂ asimilasyon oranı (A_n),

transpirasyon oranı (E), stoma iletkenliği (g_s) ve su kullanım etkinliği (SKE) ölçülmüştür (Şekil 4.2). Ölçümler her bir bitki türünden ve bu bitki türlerinin iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarından 5'er adet bitkide yapılmıştır, Şekil 4.2'de noktalar 5 ayrı bitkinin ortalamasını, hata çubukları \pm standart hatayı göstermektedir. Ölçümler esnasındaki PAR değeri C_3 bitkileri için $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ iken C_4 bitkileri için $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, her iki tür için C_a değeri 400 ppm ve RH değeri ise %55'dir. Her bir sıcaklık değeri için ölçümler fotosentez değeri sabitlendiğinde alınmıştır.

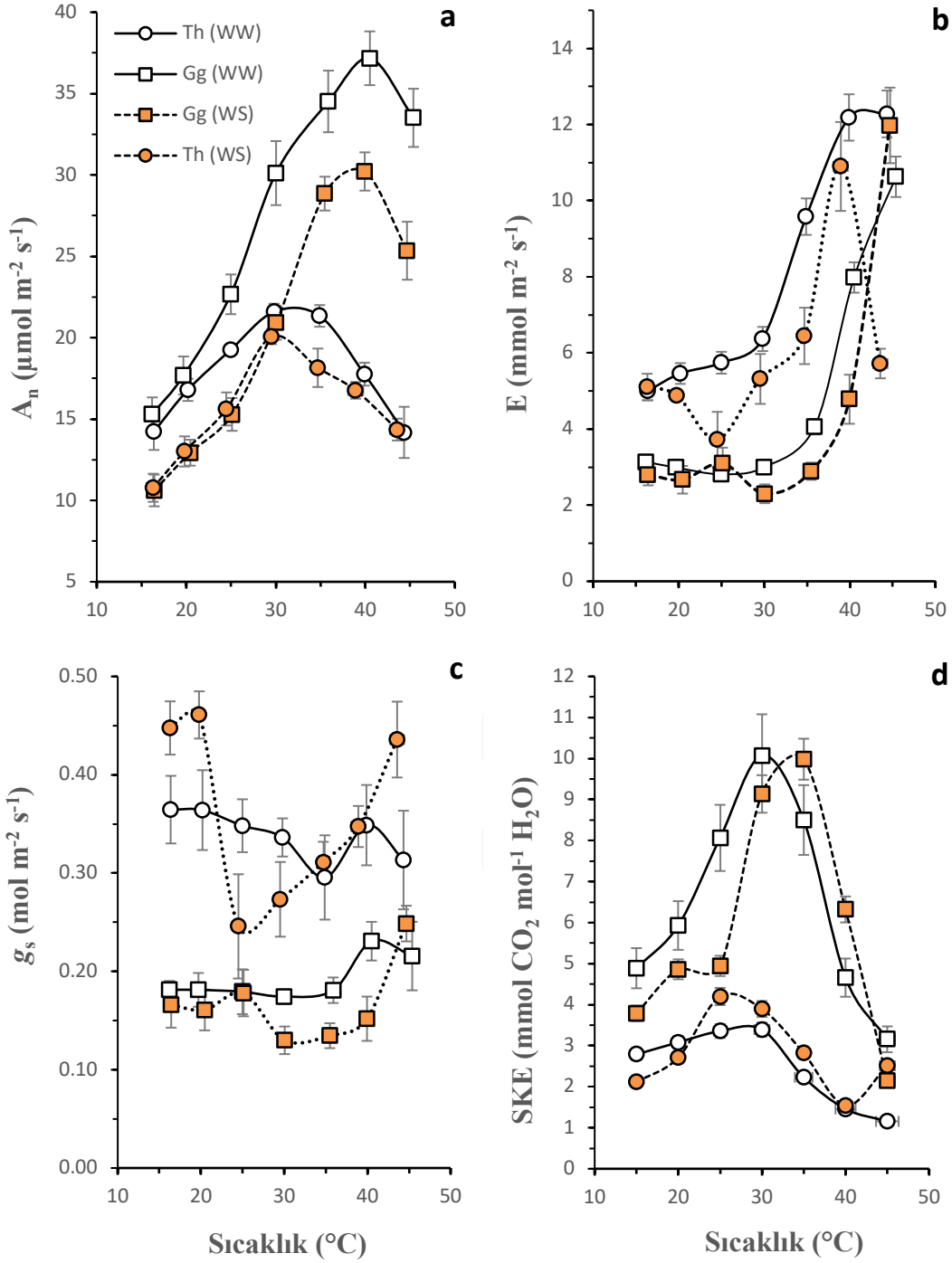
Şekil 4.2a'da görüleceği üzere her bir sıcaklık değerinde en yüksek CO_2 asimilasyon oranını C_4 türünün iyi sulanmış uygulaması göstermiştir. Yüksek sıcaklıklarda iyi sulanmış koşullar altında C_4 türleri C_3 türlerine göre iki kat daha fazla asimilasyon oranı göstermişlerdir. Buna karşılık, kuraklık stresi her iki fotosentetik izyolunda asimilasyon hızının ciddi oranda düşmesine sebep olmuştur. Kuraklık stresi, C_4 türünde düşük sıcaklıklarda yaklaşık olarak %30, yüksek sıcaklıklarda ise %20'ye yakın asimilasyon kaybına sebep olmuştur. Kuraklık stresi altındaki C_3 türünde ise, 35°C sıcaklığa kadar asimilasyonu %20 düşürmüştü fakat, $40-45^\circ\text{C}$ sıcaklıkta iyi sulanmış koşullar ile kuraklık stresi arasında fark kalmamıştır (Şekil 4.2a).

İyi sulanmış koşullar altında, C_4 türü en yüksek CO_2 asimilasyonuna 40°C sıcaklık altında ulaşmıştır ($37.17 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). İyi sulanmış koşullar altında, 20°C yaprak sıcaklığına kadar C_3 ile C_4 türleri aynı asimilasyon hızını gösterirken, 25°C ve üzerindeki bütün sıcaklıklarda C_4 bitkileri C_3 bitkilerine nazaran daha yüksek fotosentez hızı göstermişlerdir. Kuraklık stresi altında ise, en yüksek fark 35 , 40 ve 45°C yaprak sıcaklığında gözlenmiştir. Ayrıca, 20°C sıcaklık değerine kadar C_3 bitkisinin iyi sulanmış uygulaması, C_4 bitkisinin iyi sulanmış uygulamasına çok yakın değerler gösterirken, en yüksek asimilasyon oranına 30°C sıcaklıkta ulaşmıştır ($21.33 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Kuraklık stresi uygulaması incelendiğinde, 30°C yaprak sıcaklığından sonra C_4 türünün kuraklık stresi altındaki bitkileri 35 ve 40°C sıcaklık değerlerinde, sırasıyla 28.85 ve $30.21 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ asimilasyon hızlarına ulaşmışlardır. C_3 türünün iyi sulanmış uygulaması bu değerden sonra 35 ve 40°C sıcaklık değerlerinde sırasıyla 20.92 ve $17.75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ asimilasyon hızı göstermiştir. C_3 türünün kuraklık stresi uygulaması ise diğer türlere göre en düşük değerlerini bu sıcaklık değerinden sonra göstererek asimilasyon hızı yaklaşık $16.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ civarında kalmıştır. Her iki

türün, her iki uygulaması da 40°C yaprak sıcaklığından sonra net asimilasyon değerlerinde düşüş yaşamışlardır (Şekil 4.2a).

Şekil 4.2b incelendiğinde ise, düzenli sulama koşullarında C₃ türleri C₄ türlerine göre düşük asimilasyon hızları gösterirken, bütün sıcaklıklarda yüksek transpirasyon hızına sahip olmuşlardır. C₃ bitkileri neredeyse 2 kat daha fazla transpirasyon hızı göstermiştir. Genel olarak sıcaklık artışı, transpirasyon artışına sebep olmuş, özellikle 30°C yaprak sıcaklığından sonra, her iki türde ve bütün sıcaklıklarda eksponansiyel artış gözlenmiştir. Kuraklık stresi, her iki türde de düşük sıcaklıklar altında transpirasyon hızında bir değişikliğe sebep olmazken, yüksek sıcaklıklarda transpirasyon hızında ciddi artışlara sebep olmuştur (Şekil 4.2b). Benzer şekilde bütün sıcaklık değerlerinde, C₃ bitkilerinde stoma iletkenliği, C₄ bitkilerinden daha yüksek bulunmuştur. Kuraklık stresi, stoma iletkenliğinde önemli bir farka sebep olmazken, sıcaklık değişimi ile beraber C₃ türlerinde farklılıklar göstermiştir. Kuraklık stresi, C₃ türlerinin stoma iletkenliğinin 15-20°C yaprak sıcaklığında yüksek, 25-30°C aralığında düşük, 40°C de iyi sulanmış uygulamasına benzer ve 45°C’de ise daha yüksek çıkmasına sebep olmuştur. C₄ bitkilerinde stoma iletkenliği 25°C’ye kadar iyi sulanmış ve kuraklık stresi altında aynı bulunurken, 30, 35 ve 40°C sıcaklıklarda iyi sulanmış bitkilerde stoma iletkenliği daha yüksek, 45°C’de ise benzer bulunmuştur (Şekil 4.2c).

Su kullanım etkinliği C₄ bitkilerinde oldukça yüksek bulunmuştur. C₃ türleri ile kıyaslandığında, SKE düşük sıcaklıklarda 2 katı iken, yüksek sıcaklıklarda 3 katına kadar çıkmıştır. (Şekil 4.2d). Ayrıca, C₄ bitkilerinde, uygulamadan bağımsız olarak SKE sıcaklık arttıkça artmış, 30°C sıcaklıkta maksimuma ulaşmıştır. Daha sonraki sıcaklıklarda, giderek düşmüştür. C₄ türünün iyi sulanmış uygulamasında bahsedilen sıcaklık değerinde yaklaşık 10 mmol CO₂ mol⁻¹ H₂O iken, C₃ türünün benzer uygulamasında, 3 mmol CO₂ mol⁻¹ H₂O civarı bulunmuştur. Düşük sıcaklıklarda kuraklık stresi, C₃ bitkilerinde SKE’yi etkilemezken, C₄ bitkilerinde düşümlere sebep olmuş, 45°C sıcaklığa kadar iyi sulanmış bitkilerden daha yüksek SKE’ye sebep olmuştur.



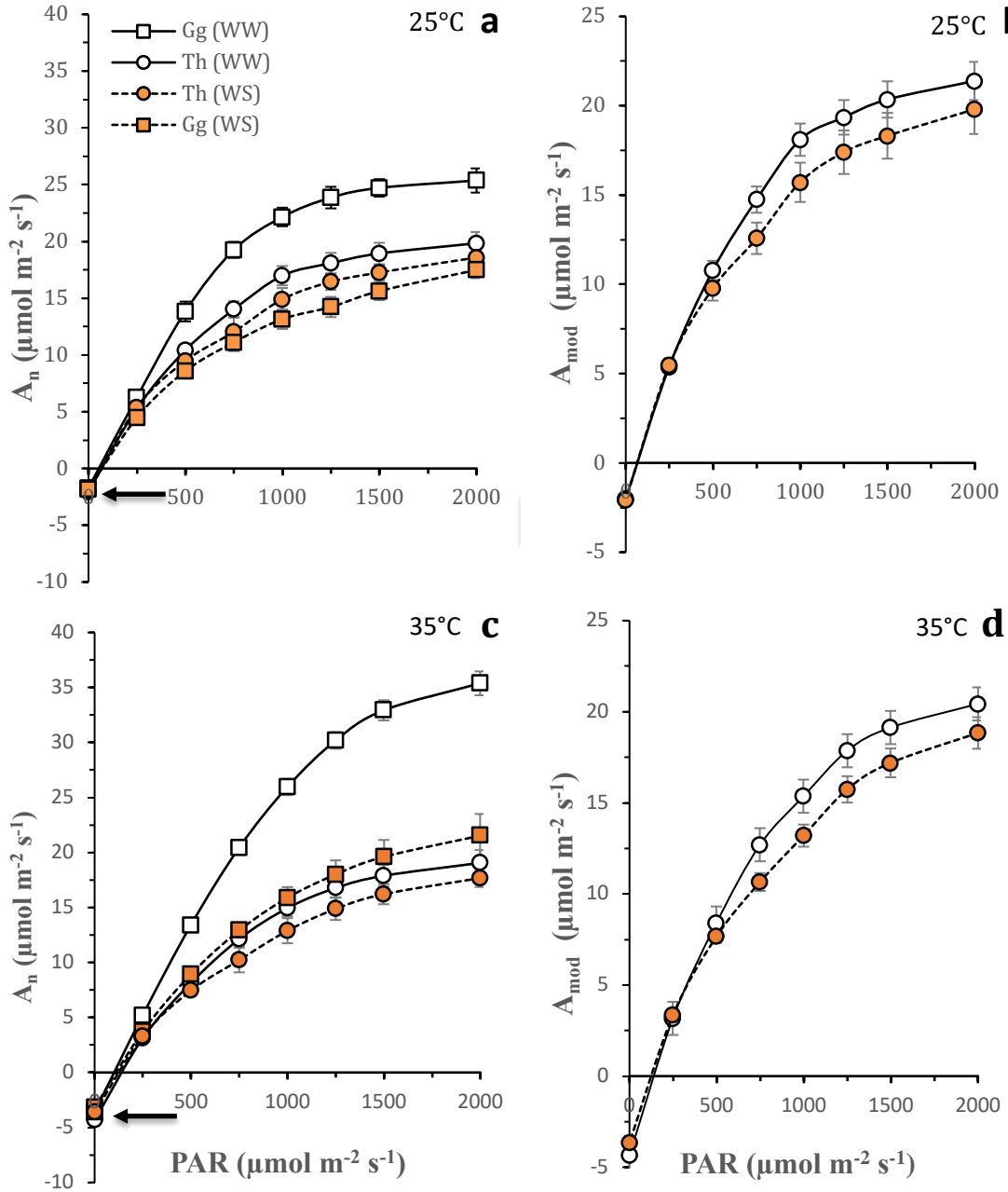
Şekil 4.2. *C3* *T. hassleriana* (Th) ve *C4* *G. gynandra* (Gg)'nin iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarında değişen sıcaklığa karşılık gaz değişimi değerleri. Net fotosentez hızı (a), transpirasyon hızı (b), stoma iletkenliği (c) ve su kullanım etkinliği (d). WW: iyi sulanmış, WS: su stresi, $n=5$, \pm SH, Lejant (a) tüm grafikler için geçerlidir. Ölçümler esnasındaki PAR değeri *C3* bitkileri için $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ iken *C4* bitkileri için $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, her iki tür için C_a değeri 400 ppm ve RH değeri ise %55'tir. Her bir sıcaklık değeri için ölçümler, fotosentez değeri sabitlendiğinde alınmıştır.

4.1.1.3. Işığa Cevap Eğrileri

Işığa cevap eğrileri oluşturmak için *Cleome* cinsinin iki üyesi olan *T. hassleriana* (C₃) ve *G. gynandra* (C₄)'nın iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarının her birinden 5 adet bitki seçilmiş, sonuçlar bu 5 bitkinin ortalaması üzerinden verilmiştir. Ölçümlere, 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ışık şiddeti değerinden başlanmış her kademedeki PAR 250 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ artırılarak 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ değerine ulaşılan kadar A_n (Şekil 4.3), E (Şekil 4.4), g_s (Şekil 4.5) ve SKE (Şekil 4.6) olarak ölçülmüştür. Her bir ışık değerinde fotosentez değerinin sabitlenmesi beklenerek, ölçümler sabit değere noktasına ulaştığında ölçüm alınmıştır. Ölçümler, fotorespirasyonun etkisinin düşük olduğu 25°C ve fotorespirasyonun etkisinin yüksek olduğu 35°C yaprak sıcaklıklarında, 400 ppm C_a değerinde ve %55 bağıl nem (RH) altında gerçekleştirilmiştir. Ayrıca C₃ türü için modellenmiş CO₂ asimilasyon hızı (A_n + fotorespirasyonda kaybedilen asimilasyon) A-PAR grafiğinde (Şekil 4.3c ve d) gösterilmiştir. Bununla beraber C₃ türü için mezofil iletkenliği (g_m) (Şekil 4.7a ve b) ve oksijenasyon/karboksilasyon hızı oranı (V_o/V_c) modellenmiştir (Şekil 4.7b).

Şekil 4.3'te görüleceği üzere iki farklı sıcaklık uygulamasında da en yüksek net CO₂ asimilasyon hızı, C₄ *G. gynandra*'nın iyi sulanmış bitkilerinde bulunmuştur (Şekil 4.3a ve b). C₄ türünün iyi sulanmış bitkileri 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR altında, 25 ve 35°C sıcaklıklarda, sırasıyla 25.67 ve 35.37 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ CO₂ asimilasyon hızı göstermiştir. C₄ türünün iyi sulanmış uygulamasına en yakın net CO₂ asimilasyon değerini, 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR noktasında, 25°C sıcaklık değerinde, C₃ bitkisinin iyi sulanmış uygulamasının modeli göstermekte iken (21.68 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 35°C sıcaklık altında ise, C₄ bitkisinin stres uygulaması göstermektedir (21.53 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Kuraklık stresi altında, her iki bitki türü 25°C'de en düşük net CO₂ asimilasyonu değerlerine (C₃; 18.21 ve C₄; 17.48 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ulaşmıştır. Aynı ışık şiddetinde, 35°C sıcaklık altında ise en düşük A_n değerini C₃ bitkisinin stres uygulaması (17.62 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) göstermiştir. C₃ bitkisinin stres uygulamasının model değeri ise (18.83 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), kendi stres grubunun aktüel değerinin biraz üzerinde yer almaktadır. Belirtilen sıcaklık altında, C₃ bitkisinin iyi sulanmış uygulaması ve ona ait olan model neredeyse aynı A_n değerini ($\sim 20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) göstermektedir. Her iki sıcaklık değeri altında, C₃ bitkisinin stres uygulamasına ait modellerin, aktüel değere göre çok fark oluşturmamasının nedeni ölçülen J (ETR) değerlerinin düşük olmasıdır (Tablo 4.1).

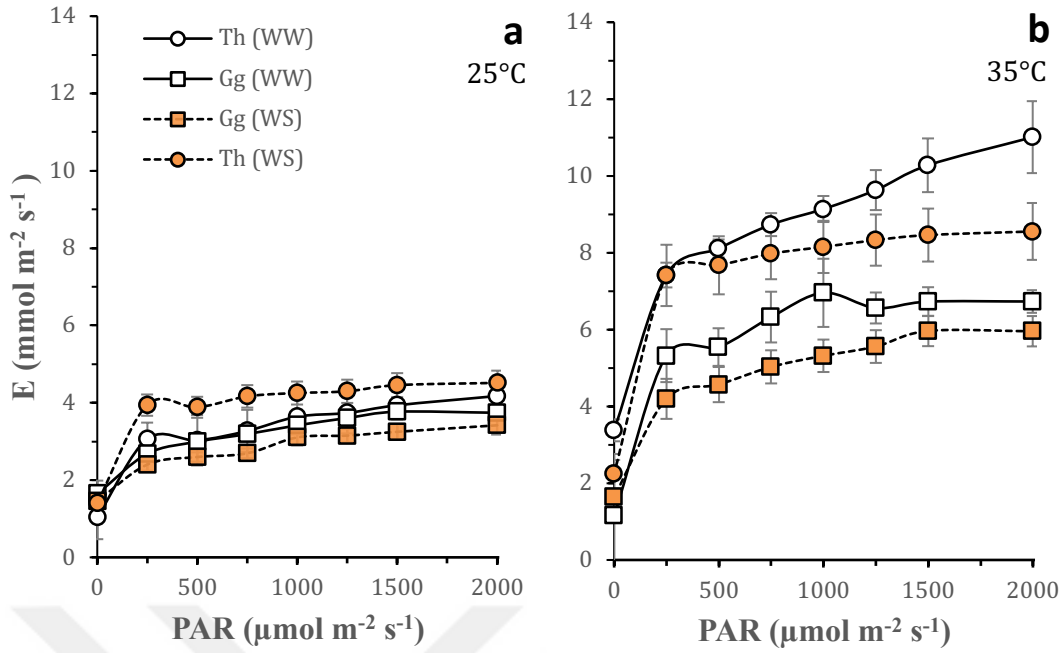
Su stresi, artan ışık şiddetinde ve her iki sıcaklıkta C_4 bitkilerinde net asimilasyonu azaltırken, C_3 bitkilerinde ciddi bir düşüşe neden olmamıştır (Şekil 4.3).



Şekil 4.3. C_3 *T. hassleriana* (Th) ve C_4 *G. gynandra* (Gg) için 25°C yaprak sıcaklığında A -PAR (a) ve fotorespirasyon modeli (b), 35°C yaprak sıcaklığında A -PAR (c) ve fotorespirasyon modeli (d). WW: iyi sulanmış, WS: su stresi, $n=5$, hata çubukları \pm SH. Lejant (a) dört grafik için geçerlidir. Ölçümler karanlıktan, 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR değerine kadar yapılmıştır. Ölçümler, fotorespirasyonun etkisinin düşük olduğu 25°C ve fotorespirasyonun etkisinin yüksek olduğu 35°C yaprak sıcaklıklarında, 400 ppm C_a değerinde ve %55 RH altında gerçekleştirilmiştir. Oklar, karanlığa adapte olmuş bitkilerde R_n noktasına işaret etmektedir.

Değişen ışık şiddetine göre transpirasyon hızlarına bakıldığında karanlıkta ($0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ve en yüksek PAR değerinde ($2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en yüksek transpirasyon hızını 35°C sıcaklıkta C_3 bitkisinin iyi sulanmış uygulaması göstermiştir (3.37 ve $11 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Şekil 4.4). Aynı sıcaklıkta, C_4 bitkisinin iyi sulanmış uygulaması, C_3 bitkisinin iyi sulanmış uygulamasından neredeyse %50 daha düşük (1.15 ve $6.72 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) transpirasyon hızı gösterirken, stres grubu tüm PAR değerlerinde iyi sulanmış uygulamasından yaklaşık $0.5-1 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aralığında daha az transpirasyon hızı göstermiştir. Yaprak sıcaklığının 25°C olduğu uygulamada ise, karanlıkta kayda değer bir fark bulunmasa da $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR değerinde C_3 bitkisinin stres ve iyi sulanmış uygulaması (4.54 ve $4.17 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), C_4 bitkisinin iyi sulanmış ve stres uygulamasına (3.76 ve $3.17 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) göre daha yüksek transpirasyon değerlerine sahiptir (Şekil 4.4).

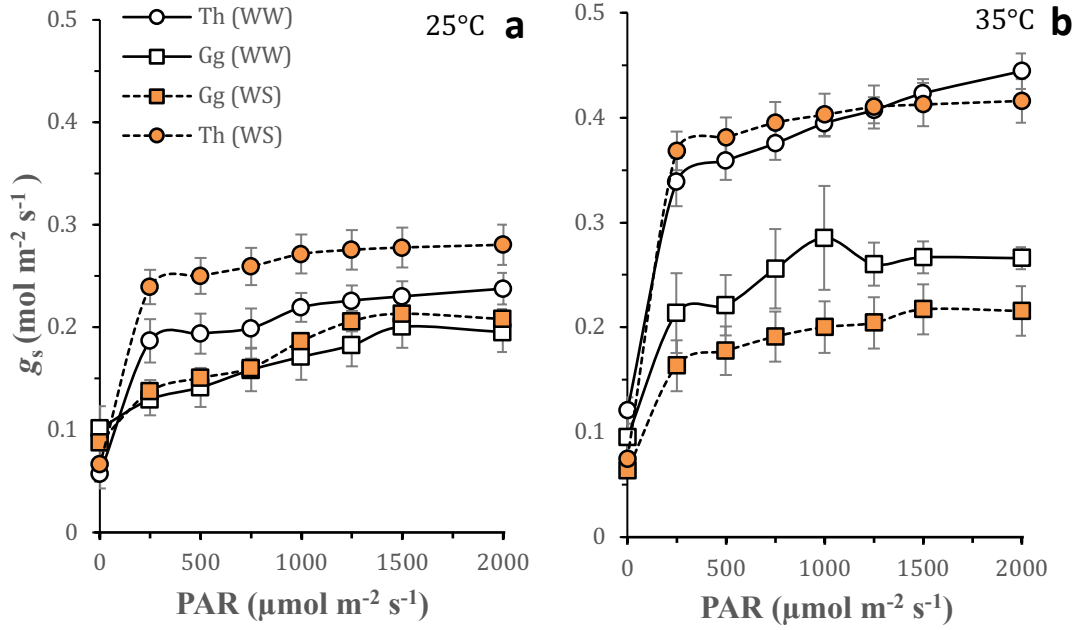
Düşük sıcaklık, C_3 türünün transpirasyon hızının daha düşük olmasına sebep olmuştur. Sıcaklık arttığında, iyi sulanmış bitkilerin transpirasyonu daha 250 PAR değerinden sonra daha yüksek olmuştur. C_4 bitkilerinde ise, her iki sıcaklık değerinde iyi sulanmış uygulamalar, kuraklık stresinde daha fazla transpirasyon göstermiştir. Fakat, 25°C yaprak sıcaklığında bu fark düşük ve istatiki olarak önemsiz iken, 35°C yaprak sıcaklığında bu fark önemli olmuştur. Ayrıca, sıcaklık artışı karanlık transpirasyonunun görünümünde değişikliğe sebep olmuştur. Şöyle ki, 25°C yaprak sıcaklığında C_3 türünün her iki uygulaması, karanlıkta yüksek sıcaklığa göre daha az transpirasyon gösterirken, 35°C yaprak sıcaklığında C_4 bitkisi, düşük sıcaklığa göre karanlıkta daha az transpirasyon göstermeye başlamıştır (Şekil 4.4).



Şekil 4.4. C_3 *T. hassleriana* (Th) ve C_4 *G. gynandra* (Gg) için 25°C yaprak sıcaklığında (a) ve 35°C yaprak sıcaklığında (b) değişen ışık şiddetine karşılık transpirasyon hızları (E). WW: iyi sulanmış, WS: stres grubu, n=5, hata çubukları \pm SH, Lejant (a) iki grafik içinde geçerlidir.

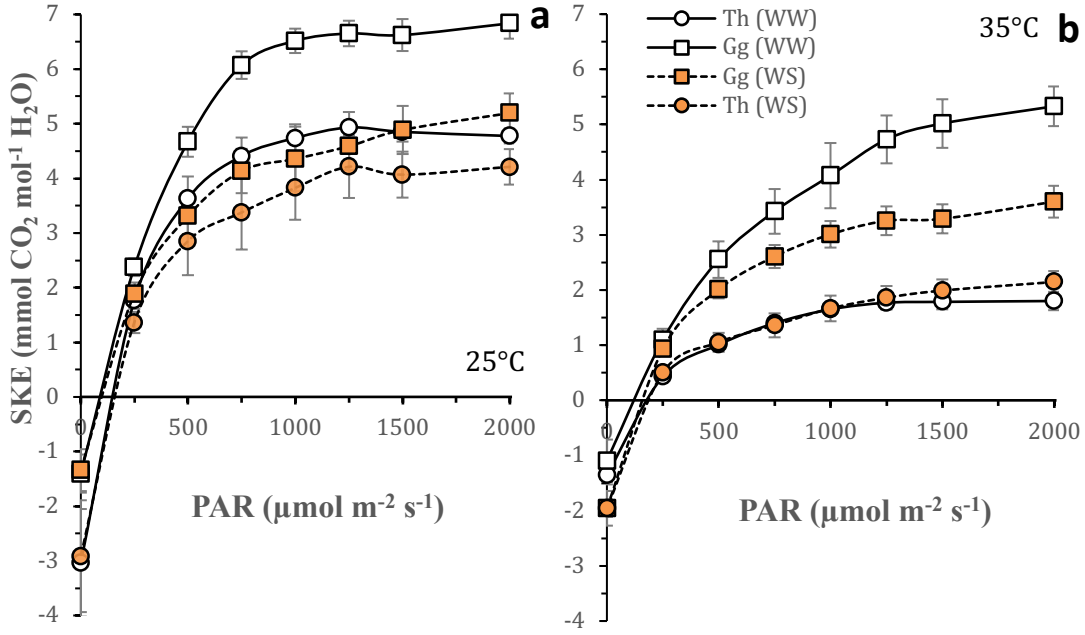
Stoma iletkenliği incelendiğinde, C_3 bitkisinin iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamasının her iki sıcaklık değerinde de C_4 bitkisinin her iki uygulamasından da yüksek olduğu görülmektedir. Yaprak sıcaklığı 25°C iken, türler arasındaki fark, iyi sulanmış uygulamalar arasında yaklaşık $0.04 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 'dir. Kuraklık stresi uygulamaları arasında ise, bu değer 2 katı olarak ölçülmüştür (Şekil 4.5a).

Yaprak sıcaklığı 35°C olduğunda, fark daha da belirginleşerek iyi sulanmış uygulamada yaklaşık $0.2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, kuraklık stresi grubunda ise yaklaşık $0.25 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ olarak ölçülmüştür. Düşük sıcaklıkta, transpirasyon hızına benzer şekilde C_3 bitkilerinin stres uygulaması daha yüksek değerlere sahipken, C_4 türünün stres grubu, iyi sulanmış grubundan daha yüksek değerlere sahiptir. Buna rağmen, 35°C yaprak sıcaklığında, C_3 bitkilerinin stoma iletkenliği, her iki uygulamada artmış ve uygulamalar arasında istatistik olarak önemli bir fark kalmamıştır. C_4 türünün iki uygulaması ile aralarındaki fark çok açılmıştır (Şekil 4.5b).



Şekil 4.5. C₃ *T. hassleriana* (Th) ve C₄ *G. gynandra* (Gg) için 25°C yaprak sıcaklığında (a) ve 35°C yaprak sıcaklığında (b) değişen ışık şiddetine karşılık stoma iletkenliği (g_s). WW: iyi sulanmış, WS: stres grubu, n=5, hata çubukları ± SH, Lejant (a) iki grafik içinde geçerlidir.

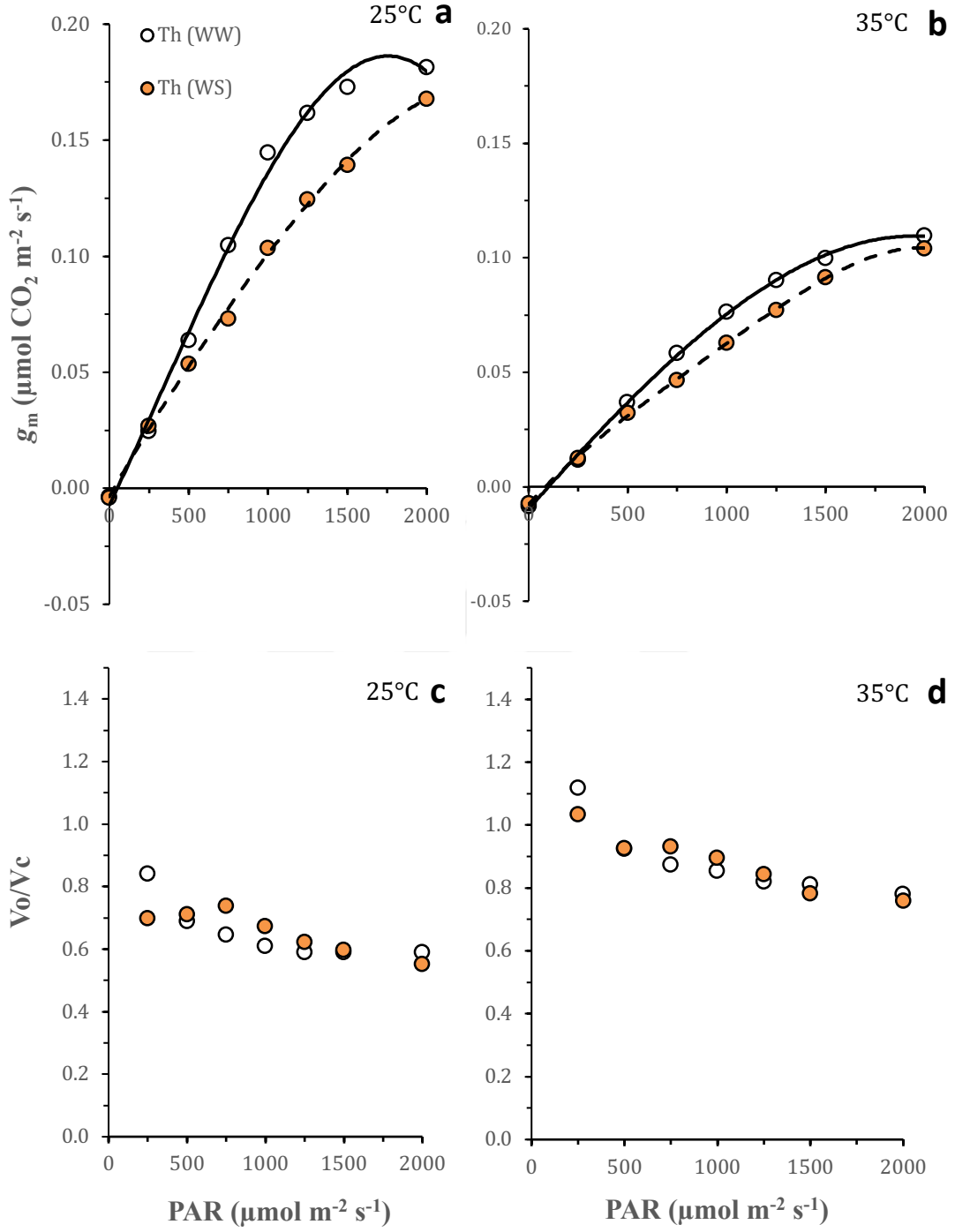
Su kullanım etkinliği bahsi geçen sıcaklık değerleri ve her bir PAR değeri için hesaplanmıştır. C₄ bitkileri, düşük transpirasyon ve yüksek A_n değerleri sayesinde her sıcaklık değerinde ve uygulamadaki SKE C₃ bitkilerinin aynı sıcaklık ve uygulamadaki SKE değerlerine göre yüksektir. Düşük sıcaklıkta, iyi sulanmış C₃ ve C₄ türleri arasında 1.5 kata yakın bir fark var iken, sıcaklık arttıkça bu fark neredeyse 5 katına çıkmıştır. Ayrıca, düşük sıcaklıkta, C₃ bitkisinin iyi sulanmış uygulaması ile kuraklık stresi uygulaması arasında önemli bir fark varken, sıcaklık artışı ile SKE’de benzer değerler gözlenmiştir (Şekil 4.6).



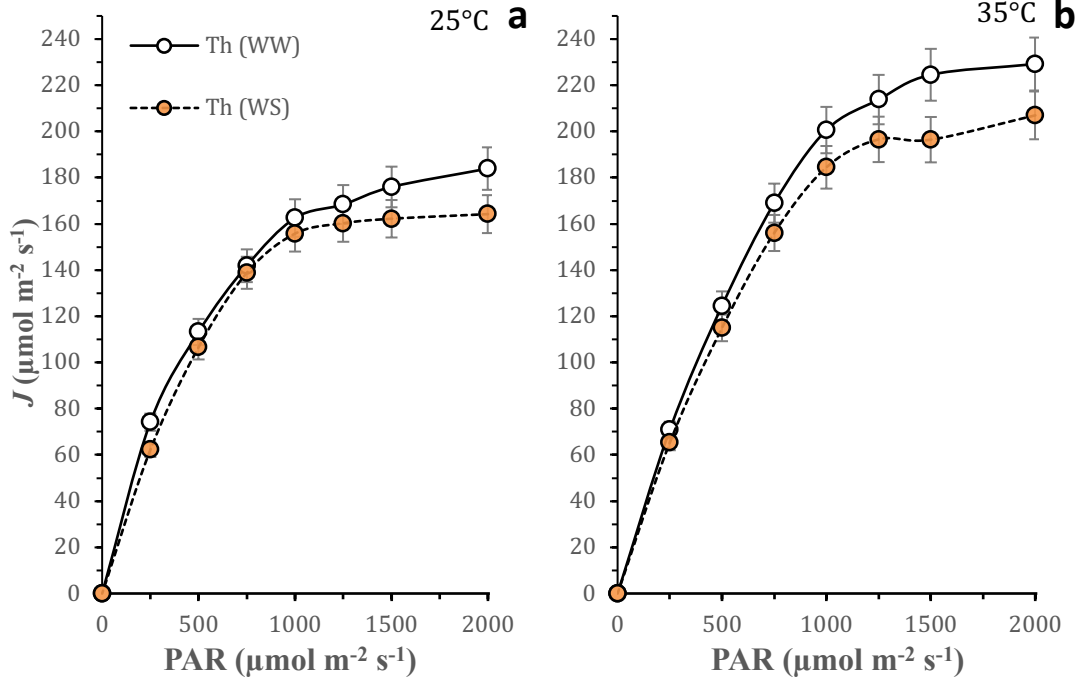
Şekil 4.6. C_3 *T. hassleriana* (Th) ve C_4 *G. gynandra* (Gg) için 25°C yaprak sıcaklığında (a) ve 35°C yaprak sıcaklığında (b) değişen ışık şiddetine karşılık su kullanım etkinliği. WW: iyi sulanmış, WS: stres grubu, n=5, hata çubukları \pm SH. Lejant (b) iki grafik için geçerlidir.

Modellemeler için ölçümler esnasında elde edilen J değerleri kullanılmıştır (Tablo 4.1). Şekil 4.7’de, modellemeler sonucunda elde edilen mezofil iletkenliği ve V_o/V_c oranları verilmiştir. Yaprak sıcaklığının 25°C olduğu uygulamada, V_o/V_c oranı PAR arttıkça fotorespirasyonun olmadığı noktaya (<0.5) doğru yaklaşmıştır. Bu esnada mezofil iletkenliği tepe noktasına ulaşmıştır. (Şekil 4.7a ve c). Sıcaklığın 35°C olduğu uygulamada ise, 25°C yaprak sıcaklığına göre düşük mezofil iletimi ve yüksek fotorespirasyondan dolayı yüksek oksijenasyon hızı gözlenmiştir (Şekil 4.7b ve d).

PAR arttıkça mezofil iletkenliği artarken, V_o/V_c oranı düşmektedir. PAR arttıkça, C_3 bitkilerinin fotosistemi tam anlamıyla aktive edildiği için, RuBisCO daha yüksek verimler ile çalışmakta, bu da daha fazla CO_2 ihtiyacı doğuracağı için g_m ve karboksilasyon hızı beraber artmaktadır. Bu verinin ışığında, Şekil 4.3 yeniden incelendiğinde, C_3 bitkisinin tüm uygulamalarda ve her bir sıcaklıkta aktüel A_n değerleri ile modellenmiş A_n değerleri arasındaki farkın PAR arttıkça azaldığı gözlenmektedir. Kuraklık stresi, yaprak sıcaklığı fark etmeksizin düşük mezofil iletkenliğine ve yüksek oksijenasyon hızına sebep olmaktadır (Şekil 4.7).



Şekil 4.7. *C₃ T. hassleriana* için, g_m değerleri (a-b) ve V_o/V_c oranları (c-d). Yaprak sıcaklığı 25°C (a-c) ve 35°C (b-d), WW: iyi sulanmış, WS: stres grubu, n=5, Lejant (a) dört grafik için geçerlidir. Eğriler polinomik trendi göstermektedir.

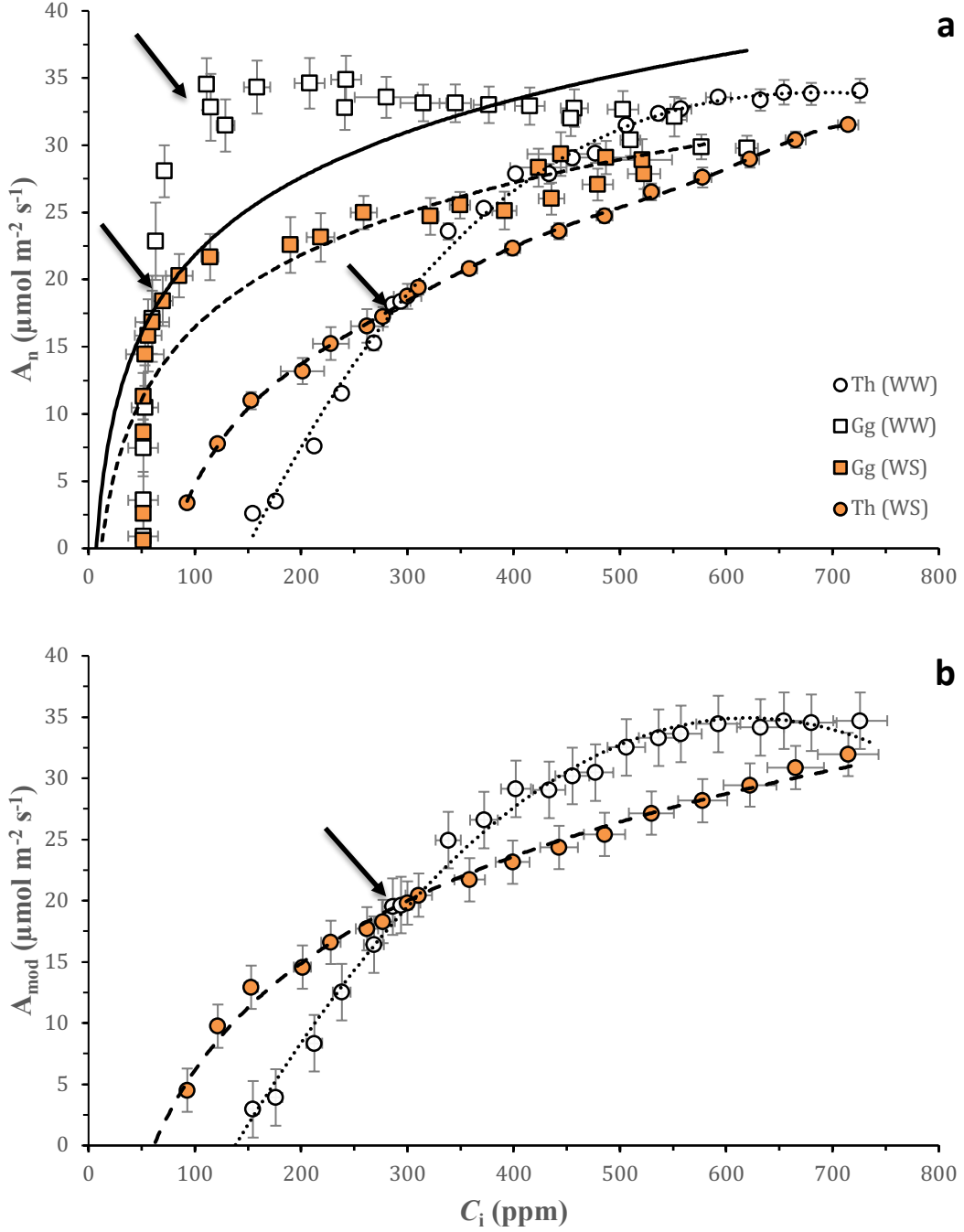


Şekil 4.8. C₃ *T. hassleriana*'nın ışığa cevap eğrilerinin modellerinde kullanılan ortalama *J* (ETR) μmol m⁻² s⁻¹ değerleri. WW: iyi sulanmış, WS: su stresi, n=5, ± SH, 0 PAR noktasında tüm değerler 0'dır.

4.1.1.4. A-C_i Eğrileri

C₃ ve C₄ bitkilerinin iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarında değişen CO₂ konsantrasyonlarına karşı net CO₂ asimilasyon hızlarını incelemek amacıyla A-C_i eğrileri oluşturulmuştur (Şekil 4.9). C₃ bitkisi için modeller, ortalama aktüel A_n değerinin üzerine fotorespirasyonun eklenmesi ile oluşturulmuştur. Modeller yardımıyla A-cc (Şekil 4.10a) ve değişen CO₂ konsantrasyonlarında g_m (Şekil 4.10b) ile Vo/Vc (Şekil 4.10c) eğrileri oluşturulmuştur.

Işığa cevap eğrileri için verilen *J* değerleri, A-C_i eğrileri için verilmemiştir. Çünkü, A- C_i eğrileri sabit ışık altında oluşturulmuştur. İyi sulanmış uygulamalar için 200-250 μmol m⁻² s⁻¹ civarı ETR ölçülmüştür. Kuraklık uygulamasında bu değerler 90-150 μmol m⁻² s⁻¹ aralığında değişmektedir.



Şekil 4.9. C_3 *T. hassleriana* (Th) ve C_4 *G. gynandra* (Gg) için $A-C_i$ eğrileri. Aktüel ölçüm değerleri (a) ve modellenmiş eğriler (b). WW: iyi sulanmış, WS: stres grubu, $n=5$, hata çubukları \pm SH. Lejant (a) iki grafik için geçerlidir. C_4 bitkileri için $35-40^\circ\text{C}$ sıcaklıkta ve $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR, C_3 bitkileri içinse, $30-35^\circ\text{C}$ yaprak sıcaklığında ve $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR, %55 RH koşullarında ölçülmüştür. Eğriler polinomik trendi, oklar ise $400 \text{ ppm } C_a$ 'yı göstermektedir.

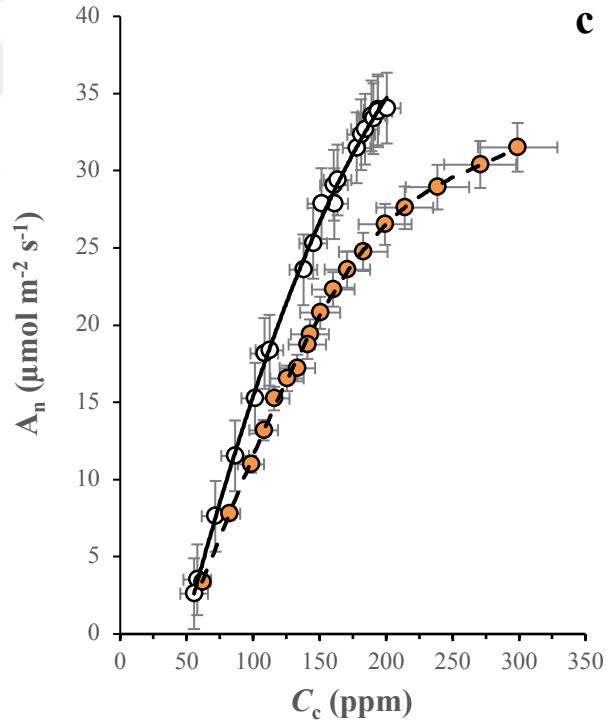
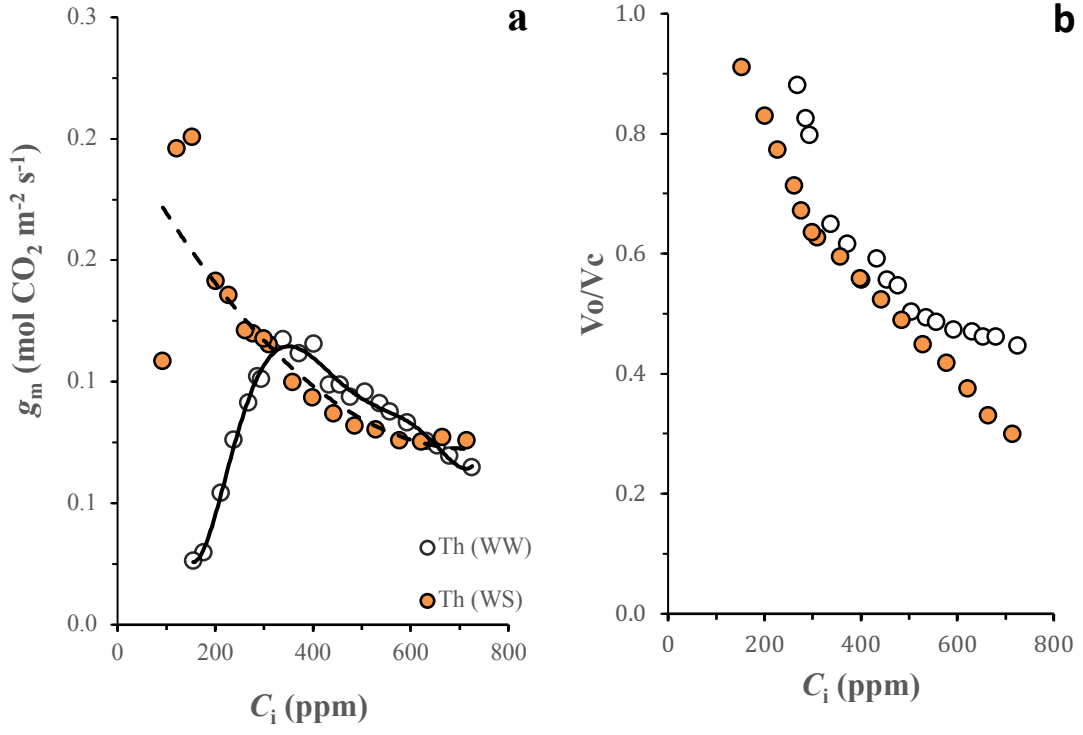
Atmosferik CO_2 konsantrasyonunda ($\sim 400 \text{ ppm}$), net asimilasyon, C_4 bitkisinin iyi sulanmış ($31.46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ve kuraklık stresi uygulamasında ($22.57 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), C_3 bitkisinin iyi sulanmış ($16.55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ve kuraklık stresi

uygulamasının ($15.26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) neredeyse 1.5-2 katı deęerlere ulařmıřtır. Bu noktadaki C_i deęerleri aısından, bitkiler arasında neredeyse 200 ppm'lik bir fark bulunmakta, C_4 trlerinin kendi ierisindeki uygulamaları arasında da neredeyse 100 ppm'lik bir fark grlmektedir. Kompensasyon noktaları (Γ) aısından, C_4 bitkisi her iki uygulamada, C_3 bitkisinden yaklaşık 120 ppm daha dřktr. C_3 bitkisinde, her iki uygulama iin fotorespirasyon oranı yaklaşık %8 ila %10 aralıęında olduęundan, modellenmiř deęerler, aktel deęerlere ok yakın ıkmaktadır.

Kuraklık stresi, C_4 bitkisinde kompensasyon noktası deęiřiklięine sebep olmazken, C_3 trnde kompensasyon noktasında azalmaya sebep olmuřtur. Ayrıca, her iki bitkide de net asimilasyon dřř, yaklaşık $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ anından sonra bařlamıřtır. Fakat, kuraklık stresi altında C_3 bitkisi ok fazla asimilasyon kaybı gstermezken, C_4 bitkisinde asimilasyon kaybı yksek olmuřtur.

Mezofil iletkenlięi, kuraklık ve iyi sulanmıř gruplarda, 200-300 ppm C_i noktasına kadar birbirine zıt grnme sahipken, bu deęerlerden sonra aynı trendi gstererek azalma eęilimine girmiřtir (řekil 4.10a). Uygulamalardan baęımsız olarak Oksijenasyon/karboksilasyon hızlarının oranı, hcreler arası CO_2 miktarı arttıça hızlı bir dřme eęilimi gstermiř, fakat 350-400 ppm'den sonra yavařca azalmaya devam etmiřtir (řekil 4.10b). Kloroplastik CO_2 konsantrasyonuna karřılık A_n eęrisi incelendięinde, 100 ppm C_e 'den sonra iyi sulanmıř uygulama ile kuraklık stresi uygulaması arasındaki asimilasyon hızı makası aılmaya bařlamıřtır. Ayrıca, kloroplast CO_2 aısından doygunluęa ulařtıktan sonra her iki uygulama da yksek asimilasyon deęerlerine ulařmıřtır (řekil 4.10c).

Genel olarak CO_2 eęrileri incelendięinde, artan CO_2 miktarının C_4 bitkisinin net asimilasyon hızını etkilemedięi, C_3 bitkisinde ise uygulamadan baęımsız olarak asimilasyona yksek miktarda katkı yaptıęı gzlenmektedir (řekil 4.10c). Modellemeler incelendięinde ise, artan CO_2 miktarının, mezofil iletkenlięini stabil bir duruma getirdięi, oksijenasyon hızını dřrdę grlecektir (řekil 4.10b).



Şekil 4.10. C_3 *T. hassleriana* (Th) için $A-C_c$ eğrileri (a), g_m-C_i eğrileri (b) ve V_o/V_c-C_i eğrileri (c). WW: iyi sulanmış, WS: stres grubu, $n=5$, hata çubukları \pm SH. Lejant (a) üç grafik için geçerlidir. Eğriler polinomik trendi göstermektedir.

4.1.2. Büyüme Oranları

C₃ ve C₄ bitkilerinin iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarına ait büyüme oranları ve su potansiyelleri Tablo 4.1’de verilmiştir.

Toplam yaş ve kuru ağırlıklara bakıldığında, C₃ bitkisi iki uygulamada da C₄ bitkisinden daha yüksek değerlere sahip olmasına karşın, hasat indeksi ve bağıl büyüme oranı parametrelerinde, C₄ bitkisinin iyi sulanmış uygulaması daha yüksek değerlere sahiptir. Bunun sebebi, ölçüm yapılan süre içerisinde C₄ bitkisinin daha hızlı büyümesidir. Ayrıca, kök gövde oranı olarak C₃ türü hem iyi sulanmış koşullarda hem de su stresi altında C₄ türünden yüksek değerlere sahipmiş gibi görünse de kuraklık stresi grupları arasında istatistiki bir fark bulunmamaktadır. Buna ek olarak, C₃ türü 993 cm² iyi sulanmış uygulamasında ve 729 cm² kuraklık uygulamasında yaprak yüzey alanı ile her iki uygulamada da C₄ türünün yaklaşık 3 katı yaprak yüzey alanına sahiptir (Tablo 4.1).

Gün ortası su potansiyelleri incelendiğinde, kontrol gruplarının iyi sulandığı ve stres gruplarının da ciddi bir su stresi (>-2 MPa) ile karşı karşıya olduğu görülmektedir (Tablo 4.1).

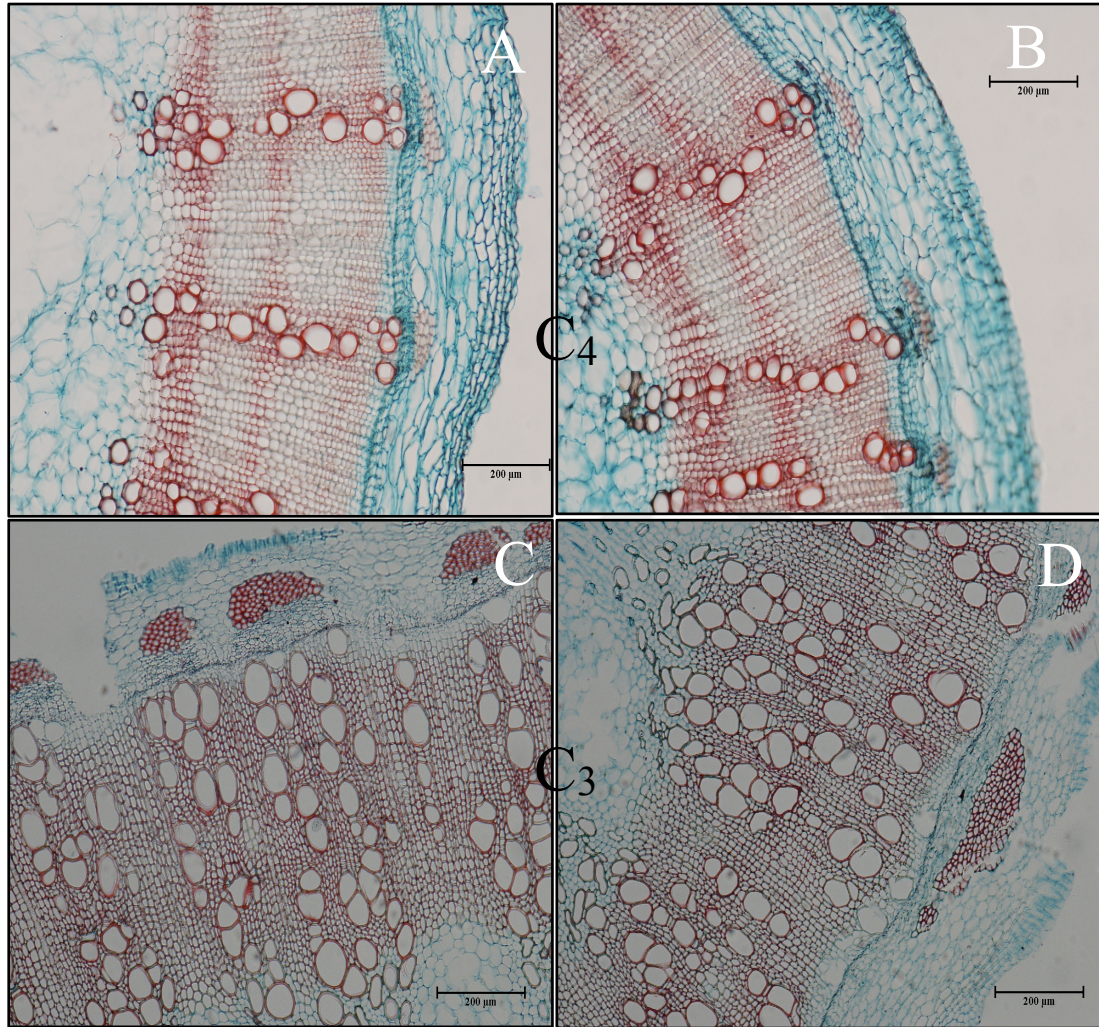
Tablo 4.1. C₃ *T. hassleriana* ve C₄ *G. gynandra*'nın iyi sulanmış ve kuraklık stresi koşullarında büyüme oranları ve su potansiyelleri. WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=5, ± SH, Th= *T. hassleriana*, Gg= *G. gynandra*, Sütünlardaki farklı harfler değişik önem derecelerini ifade etmektedir (p≤0.05).

Türler/ Uygulama	Kök/Gövde oranı	Büyüme Oranı (gr g ⁻¹)	Bağlı Büyüme Oranı (gr gr ⁻¹ g ⁻¹)	Hasat İndeksi	Toplam Yaş Ağırlık (gr)	Toplam Kuru Ağırlık (gr)	Yaprak Yüzey Alanı (cm ²)	Su Potansiyeli (MPa)
Th WW	0.25±0.02 ^a	0.40±0.01 ^a	0.21±0.03 ^b	0.17±0.01 ^b	111.77±3.05 ^b	24.37±0.72 ^a	993.46±79.5 ^a	-1.56±0.12
Th WS	0.13±0.03 ^c	0.19±0.009 ^c	0.18±0.04 ^b	0.18±0.01 ^b	81.05±3.10 ^d	11.94±0.72 ^d	729.27±10.8 ^b	-2.24±0.24
Gg WW	0.17±0.006 ^b	0.36±0.02 ^b	0.29±0.02 ^a	0.26±0.1 ^b	125.45±1.46 ^a	18.54±0.16 ^b	376.59±11.7 ^c	-1.26±0.08
Gg WS	0.11±0.009 ^c	0.34±0.009 ^b	0.23±0.07 ^a	0.13±0.02 ^c	94.88±2.72 ^c	14.98±0.57 ^c	299.04±11.3 ^c	-2.12±0.18

4.1.3. Anatomi Çalışmaları

4.1.3.1. Gövde Anatomisi

C₃ ve C₄ türlerinin iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarının gövde enine kesitleri Şekil 4.11’de verilmiştir. Her bir fotoğraftaki siyah şerit 200 µm uzunluğu göstermektedir.



Şekil 4.11. *Cleome* cinsleri için gövde enine kesitleri. C₄ *G. gynandra* iyi sulanmış (A), C₃ *T. hassleriana* iyi sulanmış (C), *G. gynandra* kuraklık stresi (B) ve *T. hassleriana* kuraklık stresi (D). Skala 200µm, 100X büyütme.

T. hassleriana ve *G. gynandra*'nın ksilem için maksimum damar çapı (MDC), ortalama damar çapı (ODÇ) ve mm²'ye düşen damar frekansı (VF) Tablo 4.2'de verilmiştir.

Şekil 4.11 incelendiğinde, kuraklık ve iyi sulanmış uygulamalar dahil olmak üzere C₃ türü *T. hassleriana*'nın, C₄ *G. gynandra*'ya göre daha çok ve daha geniş iletim borularına sahip olduğu görülmektedir. Tablo 4.2'de verilen ölçümler bu durumu desteklemekle beraber, C₃ bitkisinin maksimum damar genişliği dışında, diğer parametreler kuraklık stresinden etkilenmemiştir (Tablo 4.2).

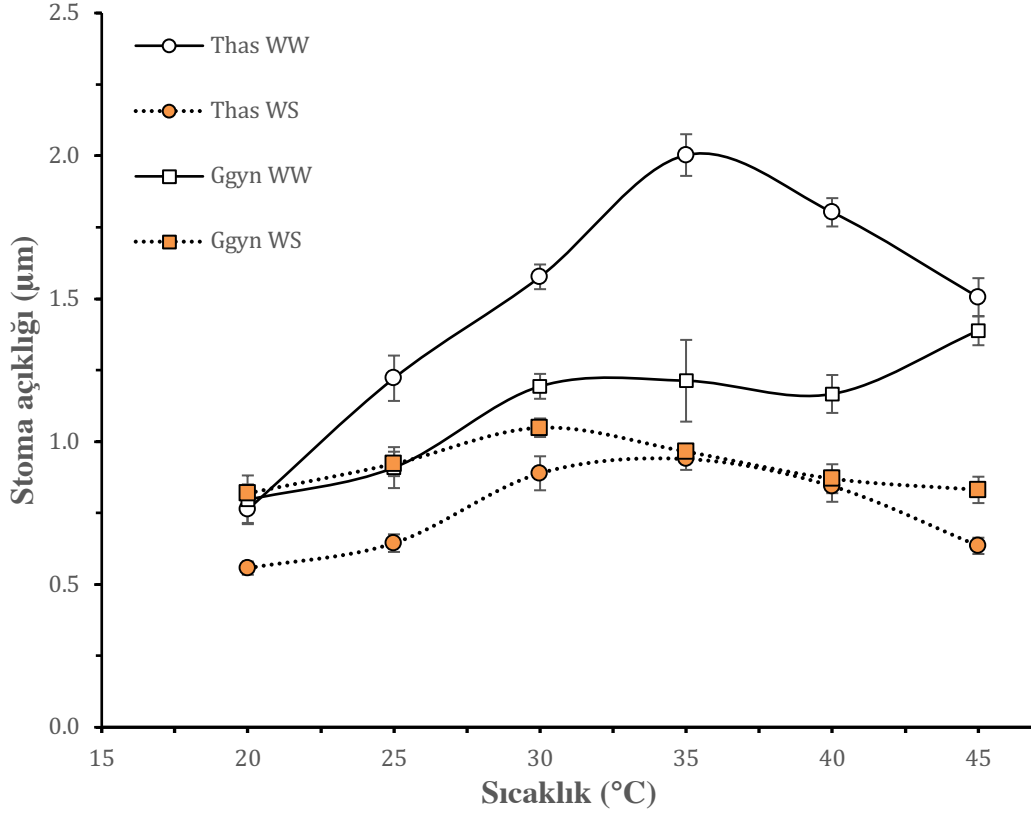
Tablo 4.2. C₃ *T. hassleriana* ve C₄ *G. gynandra*'nın ksilem anatomisi ölçüm verileri. MDÇ: maksimum damar çapı, ODÇ: ortalama damar çapı ve VF: damar sayısını, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=5, ± SH, sütunlardaki farklı harfler bulunduğu sütundaki değişik önem derecelerini ifade etmektedir (p≤0.05).

		MDÇ (µm)	ODÇ (µm)	VF (no: mm ²)
<i>T. hassleriana</i> (WW)	C ₃	95.4 ± 1.7 ^a	84.8 ± 2.2 ^a	77 ± 10 ^a
<i>T. hassleriana</i> (WS)		80.5 ± 3.4 ^b	80.2 ± 3.1 ^a	78 ± 8 ^a
<i>G. gynandra</i> (WW)	C ₄	69.1 ± 4.7 ^c	52.4 ± 3.5 ^b	55 ± 8 ^b
<i>G. gynandra</i> (WS)		67.3 ± 1.9 ^c	47.3 ± 1.5 ^b	65 ± 6 ^b

4.1.3.2. Stoma Açıklığı ve Anatomisi

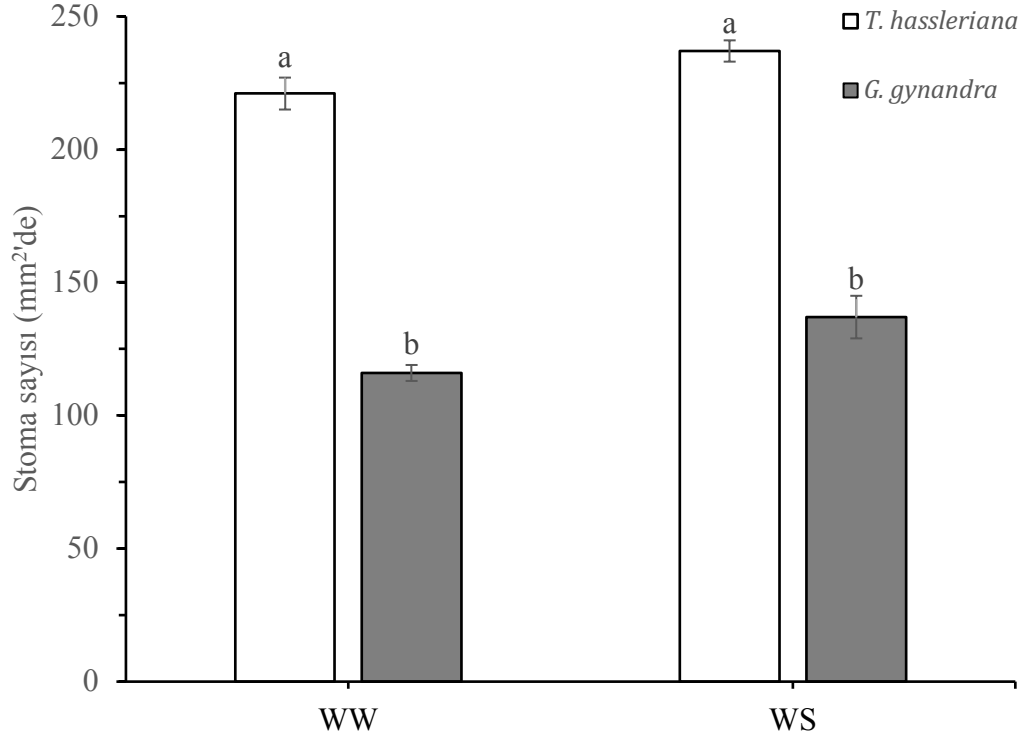
T. hassleriana ve *G. gynandra* türlerinde, sıcaklığa cevap eğrileri oluşturulurken, stoma anatomileri de incelenmiştir. Her bir sıcaklık değerinde bitkilerin yapraklarından örnekler alınarak stoma açıklıkları ve sayımları yapılmıştır (Şekil 4.12, Şekil 4.13 ve Şekil 4.14).

C₃ bitkisinde iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamaları, sıcaklık arttıkça, 35°C'ye kadar stoma açıklığını arttırmıştır. Bu trende benzer bir durum sıcaklığa cevap eğrilerinde de görülmektedir (Şekil 4.2a). C₄ bitkisi ise, iyi sulanmış uygulamasında 30°C'ye kadar stoma açıklığını arttırmış, 40°C'ye kadar sabit bir gidişat göstermiş ve 45°C'de tekrardan stoma açıklığını arttırmıştır. Diğer taraftan, kuraklık stresi altında ise, yine 30°C'ye kadar stoma açıklığı artmış fakat sonrasında 45°C'ye kadar düşüş göstermiştir (Şekil 4.12).



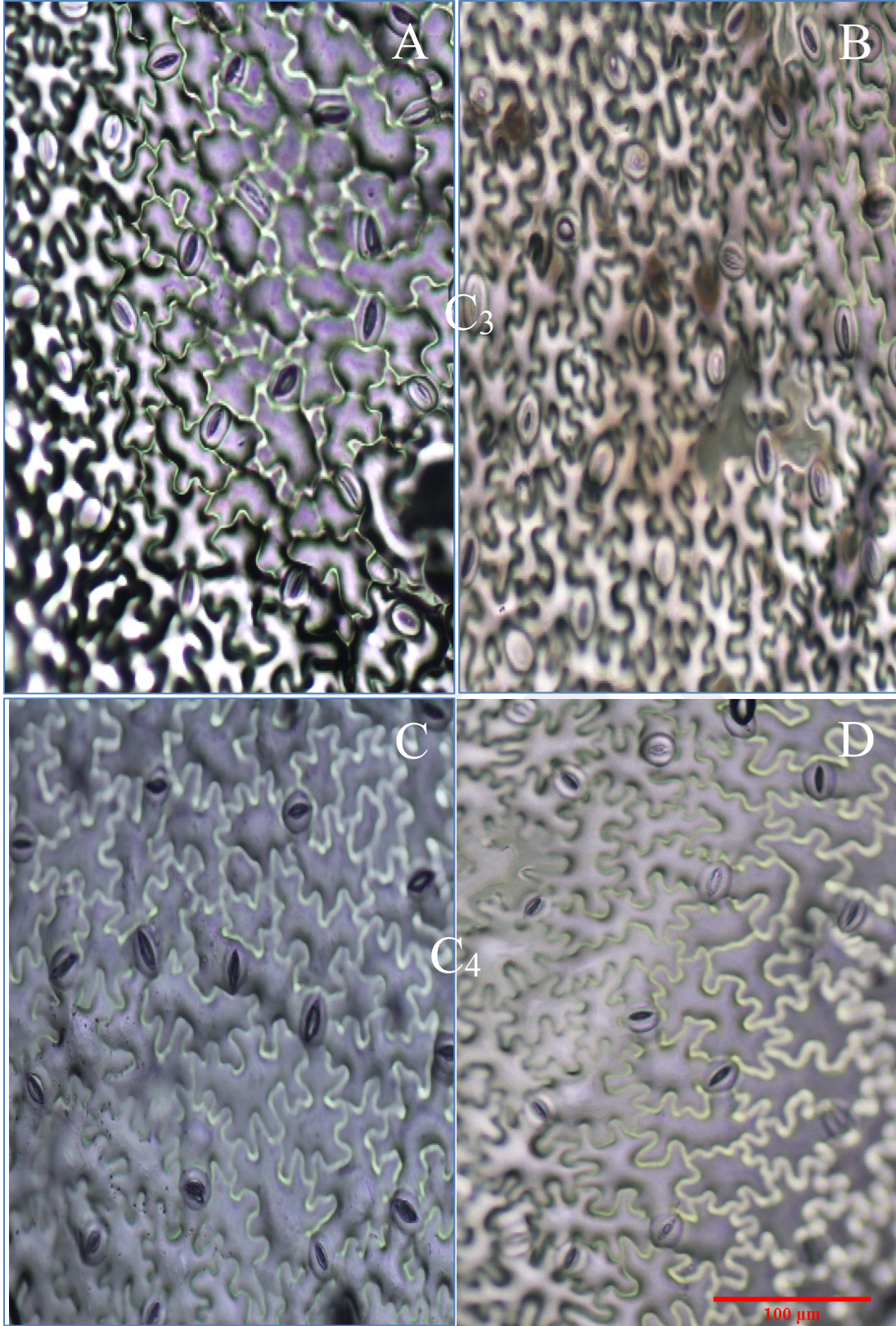
Şekil 4.12. Artan sıcaklıklara karşılık C_3 *T. hassleriana* ve C_4 *G. gynandra* türlerine ait stoma açıklıkları. WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, $n=25$, \pm SH, Sıcaklık eğrilerindeki ölçüm şartları bu ölçüm için de geçerlidir.

Stoma açıklığı açısından C_4 bitkisinin kuraklık ve iyi sulanmış uygulamaları arasında 30°C 'ye kadar önemli bir fark görülmezken, bu sıcaklıktan sonra, aradaki fark $0.5\mu\text{m}$ 'ye kadar çıkmıştır. Ayrıca, 30 ve 40°C sıcaklıklar arasında, C_3 bitkisinin iyi sulanmış uygulaması ile diğer uygulamalar arasındaki $1\mu\text{m}$ 'e varan fark dikkat çekmektedir (Şekil 4.12). C_3 ve C_4 türünün kuraklık stresi uygulamaları arasında 35 ile 40°C sıcaklıklarda önemli bir fark gözlenmezken, iyi sulanmış uygulamalarda, 45°C yaprak sıcaklığında da önemli bir fark gözlenmemiştir. Kuraklık stresi ve artan sıcaklıklar, her iki türde de stoma açıklığının daralmasına sebep olmuştur (Şekil 4.12).

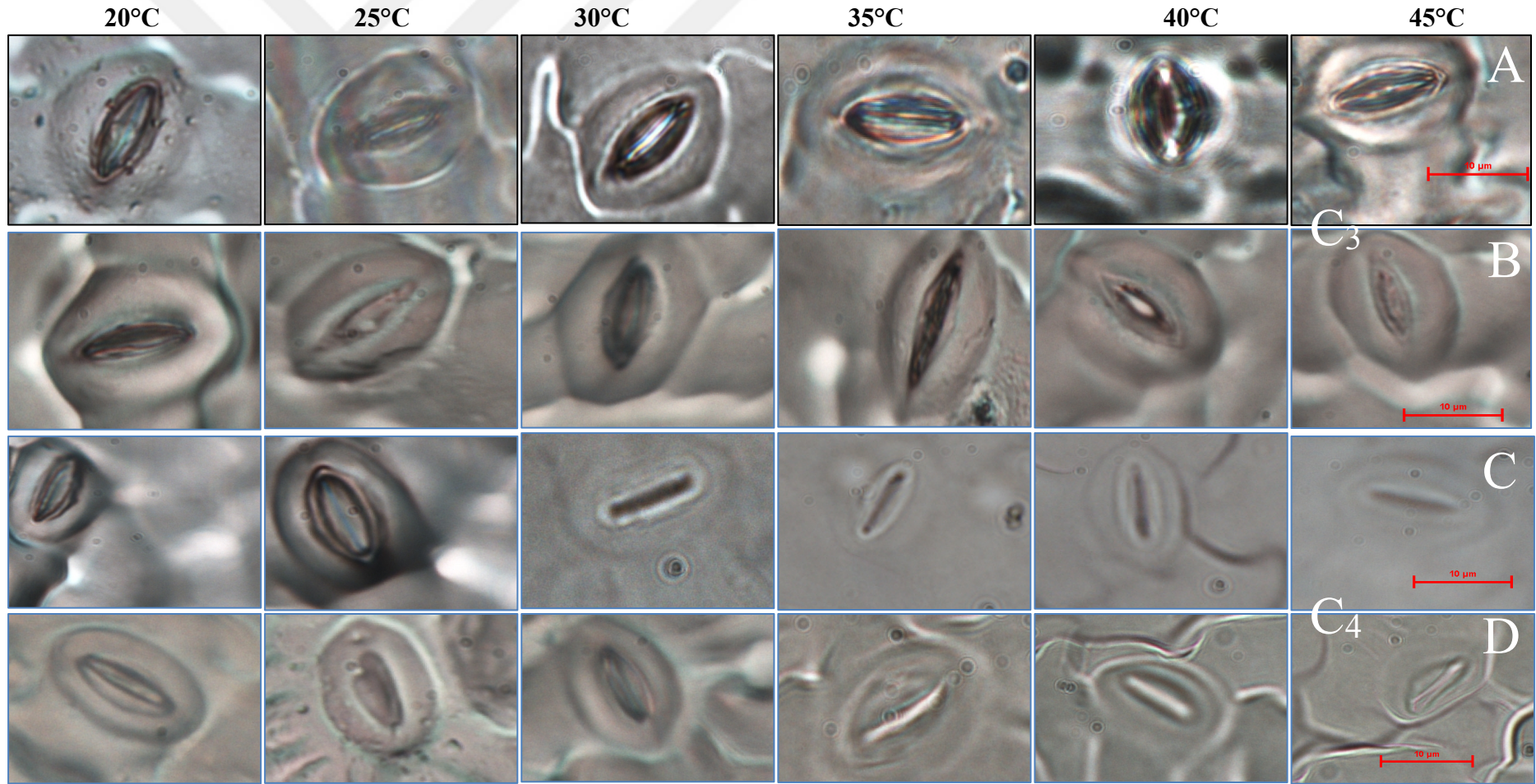


Şekil 4.13. C₃ *T. hassleriana* ve C₄ *G. gynandra*'nın stoma sayıları. WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=25, ± SH, harfler farklı önem derecesini göstermektedir (p≤0.05).

Stoma sayıları incelendiğinde, C₃ bitkisinin mm²'de daha fazla stomaya sahip olduğu görülmektedir (Şekil 4.13). Neredeyse C₄ bitkisinin iki katı kadar stomaya sahip olan C₃ bitkisine, birim stoma boyutu açısından bakıldığında, C₄ bitkisi ile yaklaşık aynı uzunlukta stomalara sahip olduğu Şekil 4.14 ve Şekil 4.15'te açıkça görülmektedir. Yapılan ön ölçümlerde, iki bitki türünün de amfistomatik olduğu fakat stoma yoğunluğunun daha çok hipostomatik yönde olduğu tespit edilmiştir. Kuraklık stresi uygulaması, bitkilerin kendi uygulamaları arasında istatistiki fark yaratmamıştır (Şekil 4.13).



Şekil 4.14. *Cleome* cinsine ait stoma görüntüleri. C₃ *T. hasslerina* iyi sulanmış uygulama (A), kuraklık stresi uygulaması (B), C₄ *G. gynandra* iyi sulanmış (C) ve kuraklık uygulaması (D). Büyütme 200x, skala (D) 100 µm ve tüm fotoğraflar için geçerlidir. Fotoğraflar 20°C yaprak sıcaklığına aittir.



Şekil 4.15. *Cleome* cinsine ait stoma görüntüleri. C₄ *G. gynandra* iyi sulanmış (A), kuraklık uygulaması (B). C₃ *T. hasslerina* iyi sulanmış uygulama (C) ve kuraklık stresi uygulaması (D), Büyütme 1000x, skalalar 10 µm ve tüm fotoğraflar için geçerlidir.

4.1.4. Su İletimi

C_3 *T. hassleriana* ve C_4 *G. gynandra*'nın su iletimi incelendiğinde, C_3 bitkisinin kuraklık uygulamasının yaprak su iletimi haricinde, C_4 bitkisinden çok daha yüksek iletim değerlerine sahip olduğu gözlemlenmiştir (Şekil 4.16).

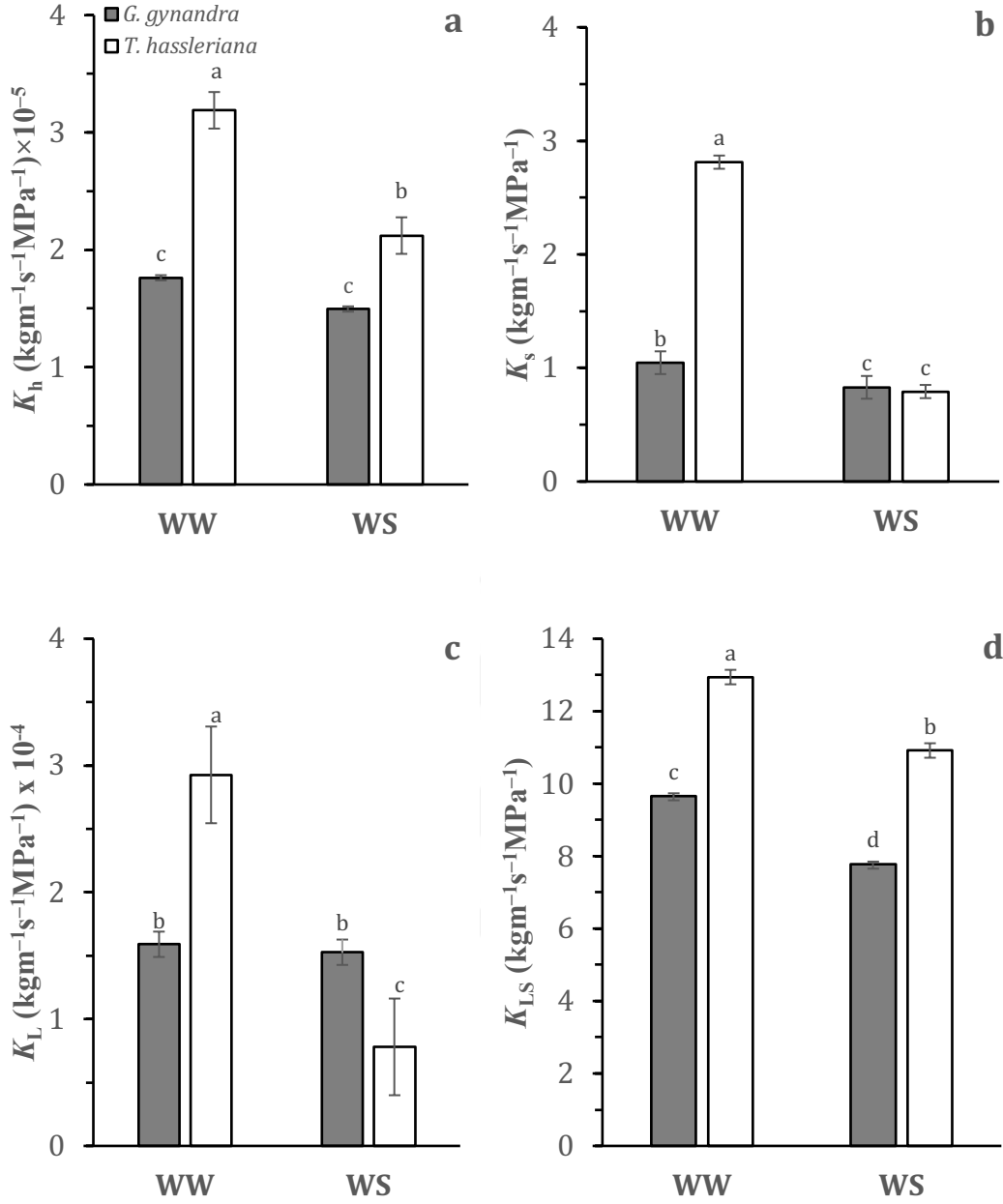
Gövde su iletimi açısından bakıldığında, iyi sulanmış uygulamada C_3 bitkisi, C_4 bitkisine göre neredeyse 2 kat daha fazla iletme sahiptir. Kuraklık stresi altında, C_4 bitkisinin gövde su iletiminde herhangi bir önemli değişiklik gözlenmezken, C_3 türünde yaklaşık $1-1.5$ ($\text{kgm}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) $\times 10^{-5}$ 'lik bir düşüş gözlenmiştir (Şekil 4.16a).

Ksilem spesifik iletiminde ise, iyi sulanmış uygulamalara bakıldığında C_3 türü, C_4 türüne göre neredeyse 3 kat daha fazla ksilem iletimine sahiptir. Kuraklık stresi altında C_4 türü yüksek bir düşüş göstermezken C_3 türü ile aralarında istatistiki bir fark kalmamaktadır. Fakat, her iki tür de kendi uygulamaları ile kıyaslandığında istatistiki olarak daha düşük ksilem iletimi göstermişlerdir (Şekil 4.16b).

Yaprak su iletiminde C_4 bitkisi kuraklıktan etkilenmeyip, yaklaşık olarak 1.6 ($\text{kgm}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) $\times 10^{-4}$ değerini korurken, iyi sulanmış koşullarda neredeyse 2 kat daha fazla iletme sahip C_3 bitkisinde, kuraklık stresi altında yüksek bir yaprak iletimi kaybı kendini göstermektedir (Şekil 4.16c).

Lümen spesifik iletiminde, kuraklık ve iyi sulanmış uygulamalar arasında önemli bir değişim yokmuş gibi görünse de her iki bitki türünde gözlenen azalış istatistiki açıdan önemli çıkmış, uygulamadan bağımsız olarak C_3 bitkisi, C_4 bitkisinden yaklaşık olarak 3 ($\text{kgm}^{-1} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) daha yüksek su iletimi göstermiştir (Şekil 4.16d).

Genel olarak Şekil 4.16 incelendiğinde, iyi sulanmış koşullar altında C_4 bitkisinin, C_3 bitkisine göre daha düşük iletim değerlerine sahip olduğu, fakat kuraklık stresi koşullarında, iletiminde çok büyük bir kayıp olmadığı görülmektedir. Diğer taraftan C_3 bitkisinin, kuraklık stresi altında iletiminde çok yüksek kayıplar gözlenmiştir (Şekil 4.16).



Şekil 4.16. C_3 *T. hassleriana* ve C_4 *G. gynandra*'nın su iletimi. Gövde su iletimi (a), ksilem spesifik su iletimi (b), yaprak spesifik su iletimi (c) ve lümen spesifik su iletimi (d). WW: iyi sulanmış uygulama, WS: su stresi, $n=5-10$, \pm SH, değişik harfler farklı önem derecelerini göstermektedir ($p \leq 0.05$), lejant (a) tüm grafik için geçerlidir.

4.1.5. Enzim Ölçümleri

C_4 döğüsü enzimlerinin aktivitesi ve klorofil miktarları açısından bakıldığında, C_3 ve C_4 bitkileri arasında ve bu bitkilerin uygulamaları arasında yüksek oranda bir fark görülmektedir (Tablo 4.3). NAD-ME biyokimyasal yapısına sahip C_4

G. gynandra en yüksek aktiviteyi bu enzimde göstermiştir. Kuraklık stresi altında NAD-ME aktivitesi her iki tür için de düşüş göstermiştir (Tablo 4.3).

Her iki bitkininde kuraklık uygulamasından bağımsız olarak NADP-ME aktiviteleri düşüktür ve 10 ile 20 $\mu\text{mol mg klorofil}^{-1} \text{ saat}^{-1}$ aralığındadır. Buna karşın, C_4 bitkisinin bu enzim için aktivitesi, C_3 *T. hassleriana* bitkisinin neredeyse 2 katıdır. Bununla beraber, iki bitki de bu enzimin aktivitesi açısından kuraklık stresinden etkilenmemiştir (Tablo 4.3).

G. gynandra'nın PEPCK aktivitesi, her iki uygulamada da NAD-ME aktivitesinin yarısı kadardır. Bu durumun nedeni, tartışma kısmında detaylı olarak belirtilmiştir. *T. hassleriana* incelendiğinde ise, *G. gynandra*'nın %5'i kadar aktivite gözlenmiştir.

RuBisCO aktivitesi, C_3 bitkisinde, C_4 bitkisinin iki katı olarak ölçülmüş, istatistiki açıdan kuraklık stresinden etkilenmemiştir. Benzer şekilde C_4 bitkisinin RuBisCO aktivitesi de kuraklık stresinden etkilenmemiştir (Tablo 4.3). Klorofil miktarlarına bakıldığında, birim yaprak alanına düşen miktar (m^2) açısından, C_3 bitkisi, C_4 bitkisinden 100-150 mg daha fazla klorofille sahiptir (Tablo 4.3).

Tablo 4.3. C_3 *T. hassleriana* ve C_4 *G. gynandra*'nın C_4 enzim aktiviteleri ve toplam klorofil sayıları. WW: iyi sulanmış, WS: su stresi, n=6, \pm SE, farklı harfler geçerli satır için istatistiki önemi göstermektedir ($p \leq 0.05$).

TÜR/ ENZİM	<i>T. hassleriana</i> WW	<i>T. hassleriana</i> WS	<i>G. gynandra</i> WW	<i>G. gynandra</i> WS
	$\mu\text{mol mg klorofil}^{-1} \text{ saat}^{-1}$			
NAD-ME	9.11 \pm 1.16 ^c	5.92 \pm 1.03 ^d	589.31 \pm 22.2 ^a	524.48 \pm 20.42 ^b
NADP-ME	16.41 \pm 4.32 ^b	10.67 \pm 3.84 ^b	26.18 \pm 4.203 ^a	23.308 \pm 3.86 ^a
PEPCK	16.05 \pm 2.55 ^c	10.43 \pm 2.27 ^d	250.42 \pm 11.06 ^a	222.87 \pm 10.17 ^b
RuBisCO	587.03 \pm 62.47 ^a	557.68 \pm 55.6 ^a	258.12 \pm 33.93 ^b	250.37 \pm 31.22 ^b
Klorofil (mg m^{-2})	637.84 \pm 73.45 ^a	605.94 \pm 69.78 ^a	538.91 \pm 37.99 ^b	495.79 \pm 34.95 ^b

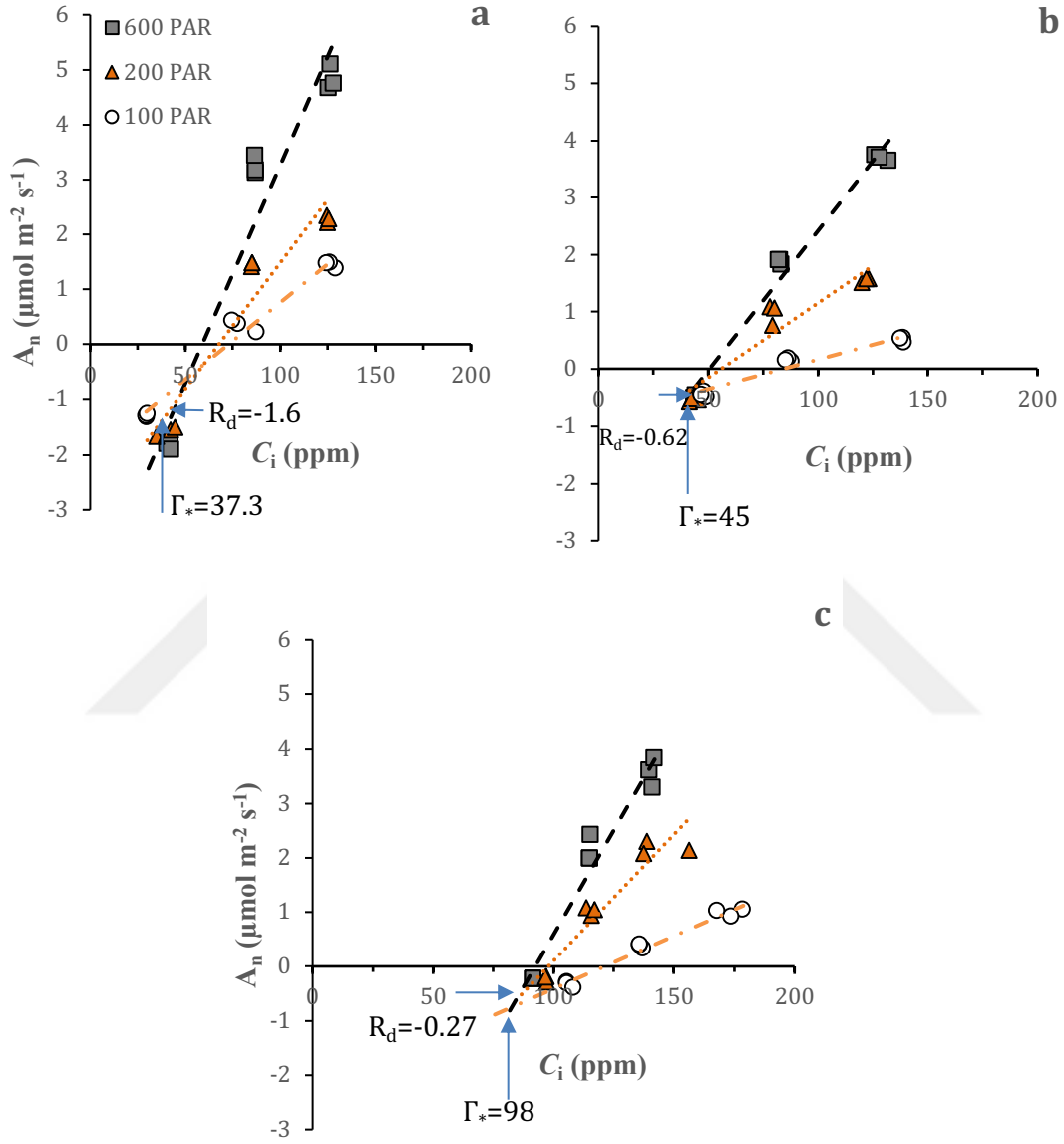
4.2. Brassicaceae Familyası

4.2.1. Gaz Değişimi

4.2.1.1. Laisk Eğrileri

Brassicaceae familyasının; *Moricandia arvensis* (C_2), *M. moricandioides* (C_3) ve *B. oleracea* (C_3) bitkilerinin fotorespirasyon oranları, V_o/V_c oranları, kloroplastik CO_2 konsantrasyonları ve mezofil iletkenliklerinin modellenebilmesi için Laisk eğrileri oluşturulmuştur.

Şekil 4.17’de görüldüğü üzere, C_i ve PAR değerleri standart A- C_i eğrilerine göre çok düşük tutulmuştur (C_i : 0-150 ppm, PAR: 100, 200 ve 600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Eğrilerin bu şekilde oluşturulmasının nedeni bitkileri ışık altında mitokondriyal respirasyona yaklaştırmaktır.



Şekil 4.17. Brassicaceae familyasına ait Laisk eğrileri. C_2 *M. arvensis* (a), C_3 *M. moricandioides* (b) ve C_3 *B. oleracea* (c), $n=3$, \pm SE, Lejant (a) PAR değerlerini ifade etmekle beraber üç tür için de geçerlidir. Ölçümler, %55 RH ve 25°C yaprak sıcaklığında gerçekleştirilmiştir. Üç farklı PAR değerinin korelasyon çizgilerinin kesiştiği noktada; C_i eksenini Γ^* değerini, A_n eksenini ise R_d değerini işaret etmektedir.

Laisk eğrileri incelendiğinde, en yüksek Γ^* değerine C_3 bitkisi *B. oleracea*'nin sahip olduğu ve diğer C_3 bitkisi *M. moricandioides*'in neredeyse C_3 - C_4

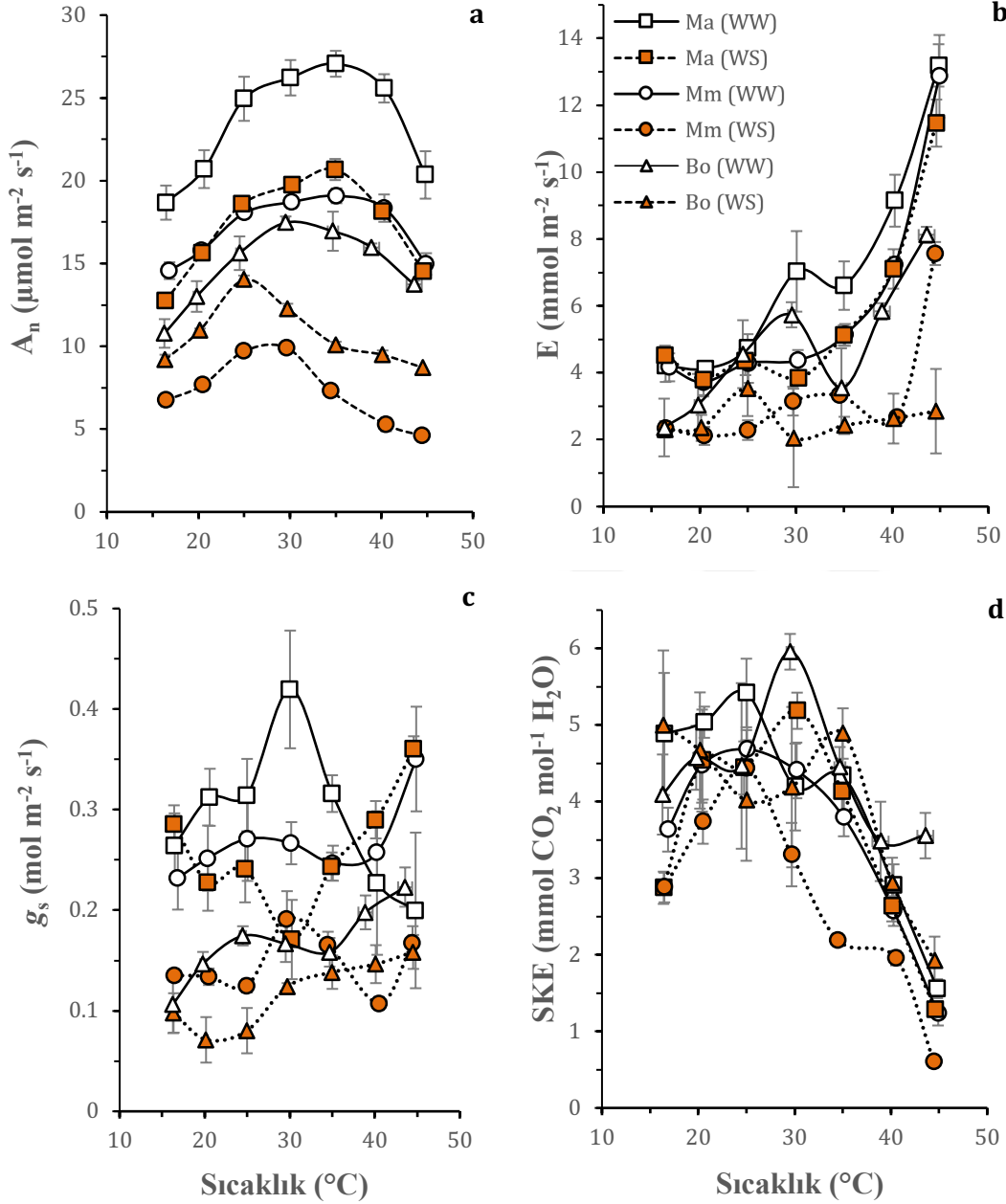
ara türü *M. arvensis*' ile aynı değerlere sahip olduğu görülmektedir. R_d değeri açısından, Γ^* trendinin tam tersi bir durum söz konusudur (Şekil 4.17).

4.2.1.2. Sıcaklığa Cevap Eğrileri

M. arvensis, *M. moricandioides* ve *B. oleracea* türlerinde iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarında değişen sıcaklığa bağlı olarak A_n değerleri ölçülüp, sıcaklığa cevap eğrileri oluşturulmuştur (Şekil 4.18). Her bir bitki türü ve bu bitki türlerinin her iki uygulaması için 5 adet bitkiden alınan ölçümler $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR, 400 ppm C_a ve %55 RH değerlerinde gerçekleştirilmiştir. Her bir sıcaklık değeri için A_n değerinin sabitlenmesi beklenerek ölçüm yapılmıştır, noktalar ortalamayı, \pm çubuklar standart hatayı göstermektedir.

Sıcaklık artışı her üç bitkinin, her üç uygulamasında da net asimilasyon hızı artışına sebep olmuştur. Fakat bu durum sürekli olarak devam etmemiş, belirli bir sıcaklıktan sonra bütün bitkiler ve uygulamalarında A_n hızını düşürmüştür (Şekil 4.18a). *M. arvensis* (C_2) bitkisinin iyi sulanmış uygulaması, diğer bitki türlerinin iyi sulanmış uygulamaları ile karşılaştırıldığında her sıcaklık değeri için en yüksek A_n değerlerine sahip olmuştur (Şekil 4.18a). Buna ek olarak, aynı türün kuraklık stresi uygulamasının A_n değerleri, diğer türlerin kuraklık stresi gruplarına göre çok daha yüksektir. İyi sulanmış uygulama göz önünde tutulduğunda *M. arvensis*, en yüksek A_n değerine ($27.06 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 35°C sıcaklıkta ulaşmıştır. Diğer taraftan, *M. moricandioides* (C_3), en yüksek A_n değerine ($19.02 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $30\text{-}35^\circ\text{C}$ sıcaklık aralığında ulaşırken, *B. oleracea* (C_3) en yüksek A_n değerine ($17.46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 30°C sıcaklıkta ulaşmıştır (Şekil 4.18a).

Kuraklık stresi uygulamaları incelendiğinde, her üç türde de A_n değerinin iyi sulanmış uygulamalara göre düşük olduğu gözlenmektedir. En yüksek A_n değeri 35°C sıcaklıkta *M. arvensis* ($20.67 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) bitkisinde gözlenirken, *B. oleracea* en yüksek değerine 25°C sıcaklıkta ($14.01 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ulaşmış, en düşük A_n tepe noktası değerini ise *M. moricandioides* 30°C sıcaklıkta ($9.89 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) göstermiştir (Şekil 4.18a). Kuraklık stresi, C_2 bitkisinin asimilasyon hızında sabit oranlı bir düşüşe sebep olurken, C_3 bitkilerinde 25°C sıcaklıktan sonra hızlı bir düşüşe sebep olmuştur. Diğer önemli bir nokta ise, C_2 bitkisinin kuraklık stresi uygulamasının da *M. moricandioides*'in iyi sulanmış grubu hariç olmak üzere diğer türlerin tüm gruplarının asimilasyon hızlarından yüksek olmasıdır (Şekil 4.18a).



Şekil 4.18. Brassicaceae familyasının sıcaklığa cevap eğrileri. Net fotosentez hızı (a), transpirasyon hızı (b), stoma iletkenliği (c) ve su kullanım etkinliği (d). Ma: C_2 *M. arvensis*, Mm: C_3 *M. moricandioides*, Bo: C_3 *B. oleracea*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, $n=5$, \pm SH, Lejant (b) tüm grafikler için geçerlidir. Ölçümler, $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR, 400 ppm C_a ve %55 RH değerlerinde gerçekleştirilmiştir.

Bütün türlerin iyi sulanmış uygulamalarında sıcaklık arttıkça, transpirasyon hızı artış göstermiştir. Ancak, *M. arvensis*, iyi sulanmış ve stres uygulamasında sıcaklık ile doğru orantılı olarak artan bir transpirasyon hızı trendi göstermiştir. Diğer iki C_3 bitkisi, iyi sulanmış uygulamalarında benzer trendi gösterirken, kuraklık stresi altında 30-35 °C sıcaklıklarda, önce yükseliş daha sonra da $1-2 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 'lik

düşüşler göstermişlerdir. *M. arvensis* ve *M. moricandioides*'in iyi sulanmış uygulamaları arasında büyük oranda bir fark görülmezken, her iki bitki uygulamadan bağımsız olarak *B. oleracea*'den yaklaşık 1.5 kat fazla transpirasyon hızı sergilemiştir. Yüksek sıcaklıklarda *B. oleracea*'nın iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamaları, diğer türlerin benzer uygulamalarına göre daha düşük transpirasyon hızı göstermiştir (Şekil 4.18b).

Stoma iletkenliği açısından, C₃ bitkilerinin iyi sulanmış uygulamaları, kendi stres uygulamalarına göre daha yüksek değerlere sahiptir. C₃-C₄ ara türü, stres ve iyi sulanmış uygulamasında, kendi içerisinde tam tersi bir trend göstermiş, iyi sulanmış uygulamasında 30-35°C'de maksimum değere ulaşmış (yaklaşık 0.45 mol m⁻² s⁻¹) sıcaklık arttıkça bu değer %50'sinden de düşük (yaklaşık 0.2 mol m⁻² s⁻¹) bir değer göstermiştir. Genel olarak stoma iletkenliği, *Moricandia* cinslerinde 30°C sıcaklıktan sonra azalış eğilimi gösterirken, *Brassica* cinsinde ve *M. arvensis*'in kuraklık stresi uygulamasında genel olarak artış eğilimi göstermiştir (Şekil 4.18c).

Brassicaceae familyasının bitkilerinin artan sıcaklıkla beraber SKE'leri incelendiğinde, uygulamadan ve türden bağımsız olarak genel düşüş trendi gözlenmiştir. Transpirasyon (4.17b) ve net fotosentez (4.17a) verileri ile beraber incelendiğinde, C₃-C₄ ara türünün diğer bitkilerinden daha yüksek net fotosentez ve transpirasyon hızı verilerine sahip olduğu görülmektedir. Bu durum su kullanım etkinliği verilerine de yansımıştır. Genel olarak tüm bitkilerin iyi sulanmış uygulamaları, görece düşük sıcaklıklarda ortalama (15-25°C) 4 mmol CO₂ mol⁻¹ H₂O civarında su kullanım etkinliği gösterirken, sıcaklıklar arttıkça iyi sulanmış ve stres uygulamaları arasındaki fark azalarak, 1-2 mmol⁻¹ CO₂ mol⁻¹ H₂O civarına gerilemektedir (Şekil 4.18d).

4.2.1.3 Işığa Cevap Eğrileri

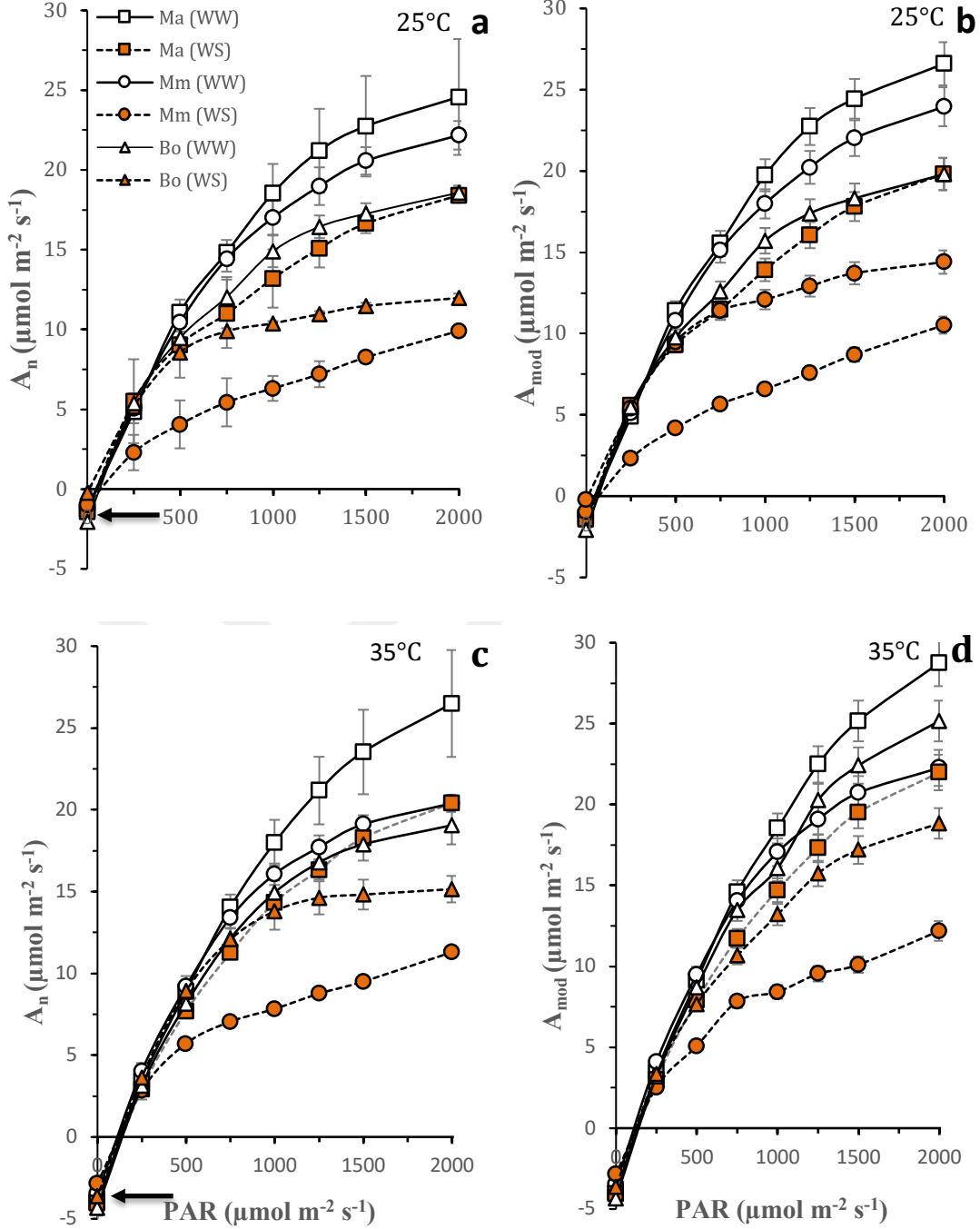
Brassicaceae familyasında belirtilen bitkiler ve bu bitkilerin iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamaları için A_n ölçülerek, ışığa cevap eğrileri oluşturulmuştur (Şekil 4.19). Işığa cevap eğrilerinin A_n değerleri karanlıkta (0 µmol m⁻² s⁻¹ PAR) ölçülmeye başlanmış, ışık şiddeti 2000 µmol m⁻² s⁻¹ PAR değerine kadar kademeli olarak 250 µmol m⁻² s⁻¹ PAR ile arttırılmıştır. Her kademedeki fotosentez değeri sabitlendiğinde ölçüm alınmıştır. Bütün bitkilerin stres ve iyi sulanmış uygulamalarından 5 adet bitki seçilmiştir, semboller ortalamayı, hata çubukları standart hatayı ifade etmektedir. Ölçümler 25 ve 35°C yaprak sıcaklığında, 400 ppm

C_a deęerinde ve %55 RH'ta gerekleřtirilmiřtir. Őekil 4.19 (c) ve (d)'de grlen modeller net fotosenteze fotorespirasyondaki asimilasyon kayıp miktarının eklenmesi ile oluřturulmuřtur.

A-PAR eęrilerine ek olarak, belirtilen bitkiler ve bu bitkilerin iyi sulanmıř ve stres uygulamalarında; transpirasyon hızı (Őekil 4.20), stoma iletkenlięi (Őekil 4.21) ve su kullanım etkinlięi (Őekil 4.22) eęrileri de oluřturulmuřtur. Bununla birlikte, V_o/V_c (Őekil 4.23) ve mezofil iletkenlięi (Őekil 4.23) modellenerek, eęrileri oluřturulmuřtur.

Her iki sıcaklık altında dřk ışık řiddetinde trler arasında fark bulunmazken ışık řiddeti arttıķa, A_n farkı da artmıřtır. Őekil 4.19a ve b iin aktel A_n deęerleri temel alındıęında, her iki sıcaklık uygulamasında, 2000 PAR ışık altında, *M. arvensis*'in iyi sulanmıř uygulamasının en yksek A_n deęerine sahip olduęu (25°C 'de $25.57 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ve 35°C 'de $26.49 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) grlmektedir. Bu tr, *M. moricandioides* ve *B. oleracea*'nın iyi sulanmıř uygulamaları takip etmiřtir.

Őekil 4.19'da C_3 bitkilerinin iyi sulanmıř uygulamaları incelendięinde, 2000 PAR ışık altında, sıcaklık farkının *M. moricandioides*'te yaklaşık $2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 'lik bir asimilasyon deęiřimine sebep olduęu (25°C ; $22.17 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 35°C ; $20.49 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), *B. oleracea*'da ise ok byk bir fark oluřturmadıęı (25°C ; $18.57 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 35°C ; $18.83 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) grlmektedir. *M. moricandioides*'in 25°C yaprak sıcaklıęında modellenmiř A_n deęeri ve aktel A_n deęeri karřılařtırıldıęında fotorespirasyon oranının (%4), 35°C yaprak sıcaklıęındaki fotorespirasyon oranına (%10) gre dřk olduęu grlmektedir. *B. oleracea*'da ise 25°C yaprak sıcaklıęında fotorespirasyon oranı %5 civarında iken, yaprak sıcaklıęı 35°C 'ye ıktıęında %38'e varan fotorespirasyon oranı gzlenmiřtir. *M. arvensis*'in modellenmiř A_n deęeri incelendięinde, sıcaklıktan baęımsız olarak fotorespirasyon oranının yaklaşık %8 civarında olduęu gzlenmiřtir (Őekil 4.19b ve d).



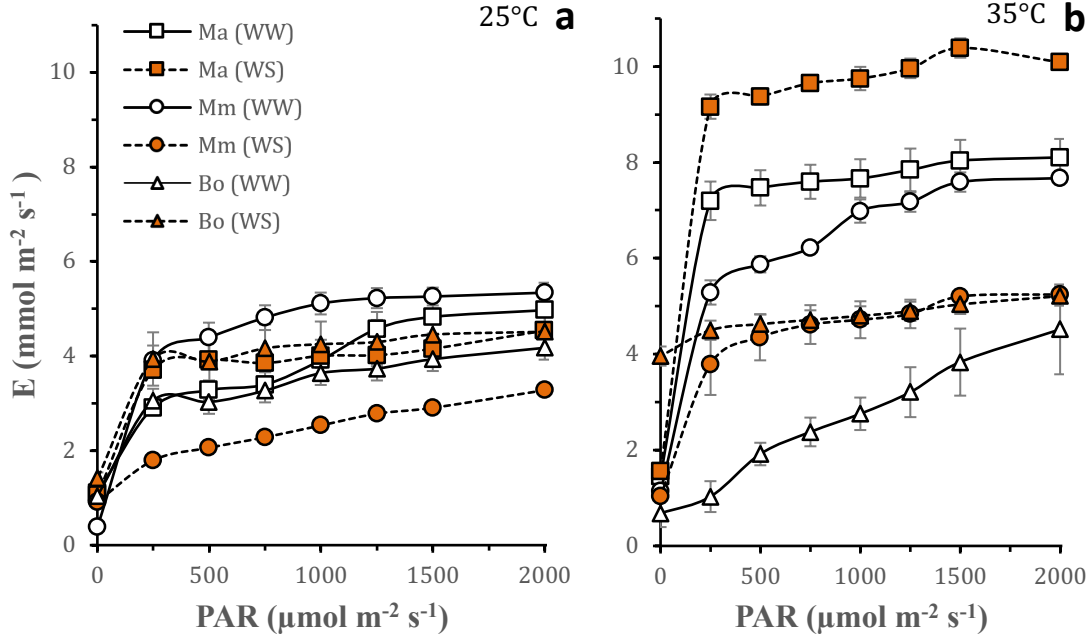
Şekil 4.19. Brassicaceae familyasında 25°C ve 35°C yaprak sıcaklığında, net fotosentez hızı ışığa cevap eğrileri (a-c) ve modelleri (b-d). Ma: *C₂ M. arvensis*, Mm: *C₃ M. moricandoides*, Bo: *C₃ B. oleracea*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=5, ± SH, Lejant (a) dört grafik için geçerlidir. Ölçümler, 25 ve 35°C yaprak sıcaklığında, 400 ppm *C_a* değerinde ve %55 RH'ta gerçekleştirilmiştir. Oklar, *R_n* değerine işaret etmektedir.

Kuraklık stresi uygulamaları incelendiğinde, *M. arvensis* tıpkı iyi sulanmış uygulamasında olduğu gibi her iki sıcaklık uygulamasında (25°C'de 18.41 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 35°C'de 20.4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), en yüksek *A_n* değerlerine sahiptir. Aynı bitkinin

modeli incelendiğinde, 25°C yaprak sıcaklığında fotorespirasyon oranı %7 civarında iken, yaprak sıcaklığı 35°C'ye çıktığında %9 civarında fotorespirasyon oranı gözlenmiştir ve bu fark istatistiki olarak önemli bulunmuştur (Şekil 4.19)

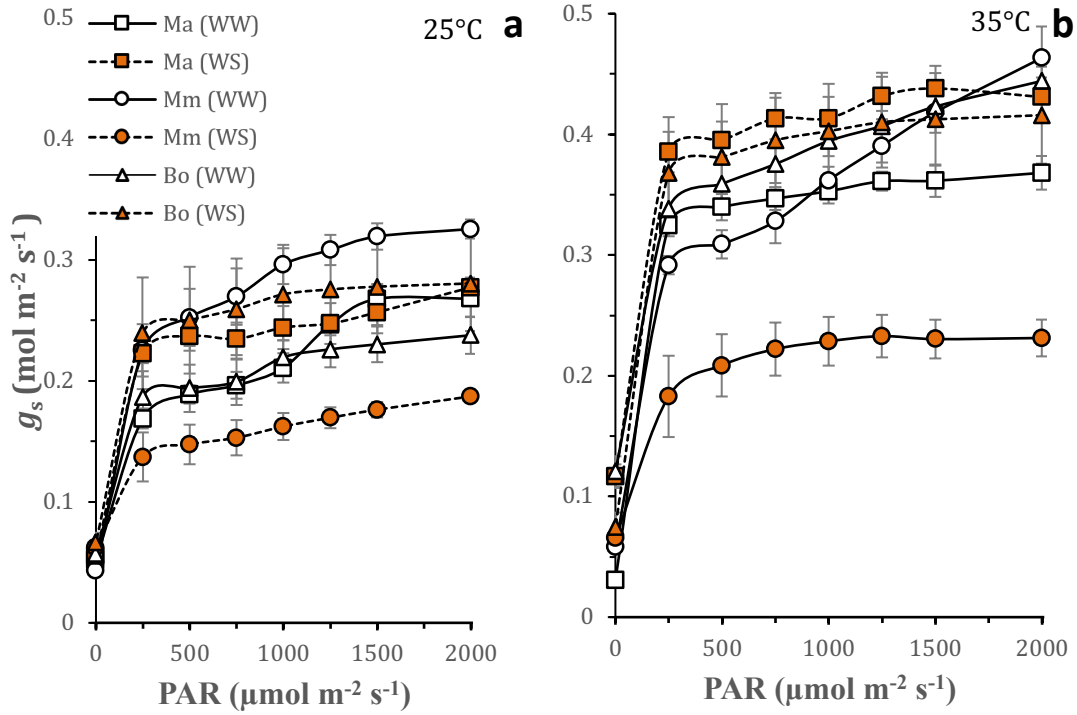
C₃ *M. moricandioides*, üç bitki türü içerisinde kuraklık stresinden en çok etkilenen türdür. Asimilasyon değerleri açısından (25°C'de 9.91 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 35°C; 11.29 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) *B. oleracea* ile kıyaslandığında (25°C; 11.97 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 35°C; 15.14 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) bu fark çok rahat görülmektedir. Fakat fotorespirasyon açısından *M. moricandioides* (25°C; %11, 35°C; %9), *B. oleracea*'ya göre (25°C; %12, 35°C; %20) daha düşük değerlere sahiptir (Şekil 4.19).

Şekil 4.19'da değişen ışık şiddetlerine ve yaprak sıcaklığına göre Brassicaceae familyasının iyi sulanmış ve kuraklık uygulamalarında transpirasyon hızları verilmiştir. Işık şiddetinin maksimum olduğu anda, *M. arvensis*'in kuraklık stresi ve iyi sulanmış uygulamalarında 35°C yaprak sıcaklığında, diğer bitkilere göre en yüksek transpirasyon hızını (iyi sulanmış: 8.1 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, stres: 10.08 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) göstermektedir. Benzer şekilde, *M. moricandioides* aynı sıcaklık değerinde her iki uygulamada da yüksek transpirasyon hızlarına (iyi sulanmış: 7.67 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, stres: 5.24 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ulaşmıştır. Yaprak sıcaklığının 25°C olduğu şartlarda türler arasında kayda değer bir transpirasyon hızı farkı görülmekle beraber, *B. oleracea* iki yaprak sıcaklığı değerinde ve iki uygulamada da diğer bitkilere göre düşük transpirasyon hızı (3-4 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) göstermiştir. Sıcaklık artışı bütün bitkilerde transpirasyon hızı artışına sebep olurken, *B. oleracea*'nın iyi sulanmış uygulamasında düşüşe sebep olmuştur. Sıcaklık artışı, aynı türün kuraklık stresi uygulamasında ise istatistiki olarak önemli bir değişikliğe sebep olmuştur.



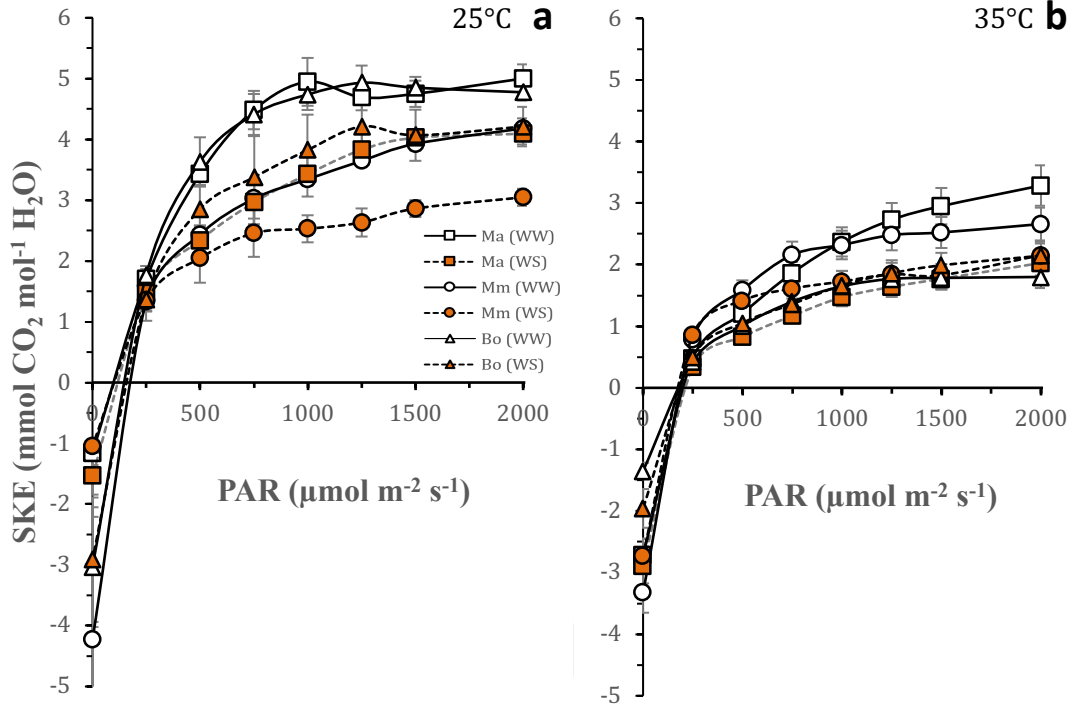
Şekil 4.20. Brassicaceae familyasında 25°C yaprak sıcaklığında (a) ve 35°C yaprak sıcaklığında (b), artan ışık şiddetine karşılık transpirasyon hızı eğrileri. Ma: C₂ *M. arvensis*, Mm: C₃ *M. moricandioides*, Bo: C₃ *B. oleracea*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=5, ± SH, Lejant (a) iki grafik için geçerlidir.

Şekil 4.21’de stoma iletkenliği incelendiğinde, transpirasyon sonuçlarının benzeri bir trend izlenmiştir. Transpirasyona benzer şekilde, artan sıcaklık bütün türlerde stoma iletkenliğinin artmasına sebep olmuştur. En yüksek değerler, en yüksek ışık şiddetinde, C₃ bitkilerinin 35°C yaprak sıcaklığındaki iyi sulanmış uygulamalarına aittir (*M. moricandioides*: 0.463 mol m⁻² s⁻¹, *B. oleracea*: 0.444 mol m⁻² s⁻¹). Aynı türlerin, aynı sıcaklık ve ışık şiddeti altında, stres uygulamasında stoma iletkenliği değerleri sırasıyla 0.231 ve 0.415 mol m⁻² s⁻¹’dir. Aynı sıcaklıkta ve iyi sulanmış uygulamada, *M. arvensis* 0.368 mol m⁻² s⁻¹ stoma iletkenliğine sahipken, stres uygulaması 0.430 mol m⁻² s⁻¹ stoma iletkenliği ile C₃ türlerinin değerlerine yaklaşmaktadır. Yaprak sıcaklığının 25°C olduğu iyi sulanmış uygulamada, 35°C sıcaklıktaki eğilim devam etmektedir (Şekil 4.21a ve b). Stoma iletkenliği değerleri ise, her tür için yaklaşık 0.1 mol m⁻² s⁻¹ azalmıştır. Bu sıcaklıktaki stres uygulamasında ise, en yüksek değer *B. oleracea* (0.28 mol m⁻² s⁻¹)’da en düşük değer *M. moricandioides* (0.187 mol m⁻² s⁻¹)’te gözlenmiştir (Şekil 4.21b). Sıcaklık artışı ve PAR artışı ile beraber *M. moricandioides*’in iyi sulanmış uygulaması en yüksek stoma iletkenliği değerlerine ulaşırken, kuraklık stresi uygulaması ise en düşük değerleri göstermiştir (Şekil 4.21).



Şekil 4.21. Brassicaceae familyasında 25°C yaprak sıcaklığında (a) ve 35°C yaprak sıcaklığında (b) artan ışık şiddetine karşılık stoma iletkenliği eğrileri. Ma: C_2 *M. arvensis*, Mm: C_3 *M. moricandioides*, Bo: C_3 *B. oleracea*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, $n=5$, \pm SH, Lejant (a) iki grafik için geçerlidir.

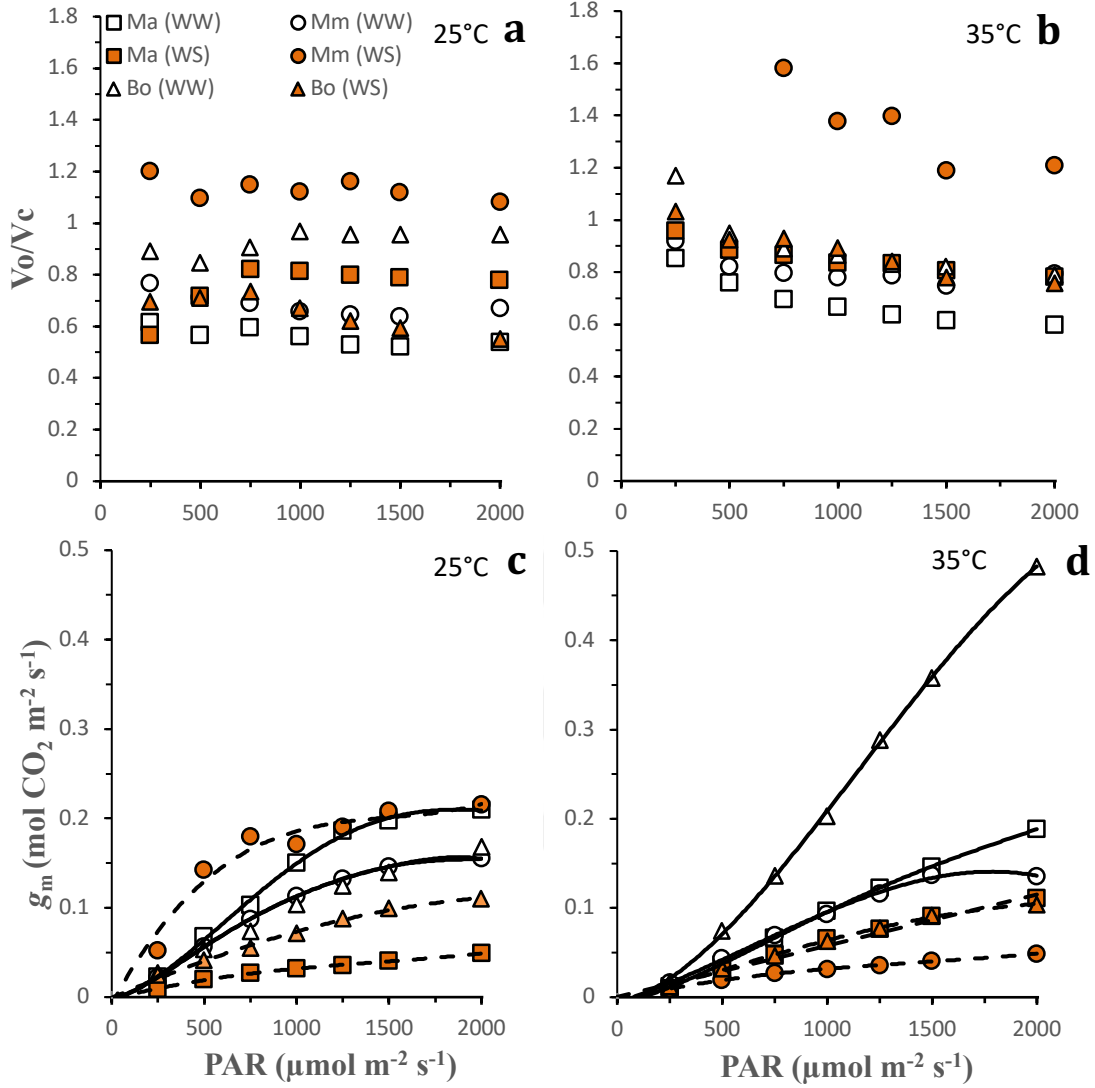
Brassicaceae familyasına ait türlerin farklı yaprak sıcaklığında ve değişen ışık şiddetlerinde SKE Şekil 4.22’de verilmiştir. İyi sulanmış uygulamada, 2000 PAR’da, *M. arvensis* her ne kadar yüksek transpirasyon hızına sahip olsada A_n değerinin yüksek olmasından ötürü 25 ve 35°C yaprak sıcaklığında en yüksek SKE değerini (25°C’de $5 \text{ mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ 35°C’de $3.28 \text{ mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) göstermiştir. *B. oleracea*, 25°C sıcaklıkta *M. arvensis*’e yakın bir değer gösterse de ($4.77 \text{ mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$), 35°C sıcaklıkta tüm türler arasında en düşük değeri ($1.8 \text{ mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) göstermiştir. *M. moricandioides*’in iyi sulanmış uygulamasında, 25°C yaprak sıcaklığında, *B. oleracea*’nın aynı sıcaklık değerindeki stres uygulaması ile yaklaşık aynı SKE değerini ($4.22 \text{ mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) göstermiştir. *M. moricandioides*’in 25 ve 35°C sıcaklık değerlerinde stres uygulamaları sırasıyla 3.04 ve $2.65 \text{ mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ su kullanım etkinliği göstermiştir. Genel olarak, artan sıcaklık bütün bitkilerin SKE’nde düşüşe sebep olmaktadır. Ayrıca, tüm bitkilerde kuraklık stresi ile iyi sulanmış uygulama arasındaki fark sıcaklık arttıkça, azalma eğilimi göstermiştir (Şekil 4.22).



Şekil 4.22. Brassicaceae familyasında 25°C yaprak sıcaklığında (a) ve 35°C yaprak sıcaklığında (b), SKE-PAR eğrileri. Ma: C₂ *M. arvensis*, Mm: C₃ *M. moricandioides*, Bo: C₃ *B. oleracea*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=5, ± SH, Lejant (a) iki grafik için geçerlidir.

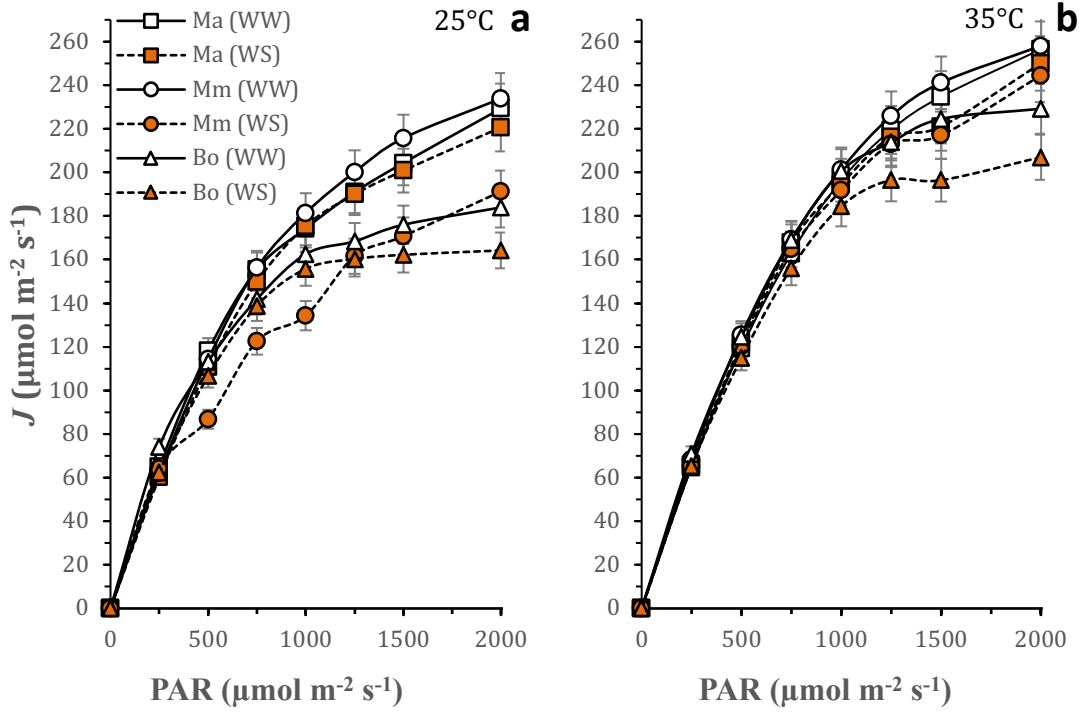
Vo/Vc oranları açısından, düşük sıcaklıkta, türler ve uygulamaları artan ışık şiddetine karşılık lineer bir trend gösterirken, sıcaklık arttığında azalan polinomik bir trend göstermektedirler. Brassicaceae familyasında, 35°C yaprak sıcaklığında ve iki uygulamada da en yüksek Vo/Vc oranıyla beraber en yüksek mezofil iletkenliğini *B. oleracea* göstermektedir. Buna karşılık, *M. arvensis* en düşük Vo/Vc oranlarına sahiptir fakat yine de karboksilasyon hızının oksijenasyonun önüne geçemediği (>0.5) görülmektedir. Bunun nedeni *M. arvensis*'in diğer C₃-C₄ türleri gibi ilkel bir karbon konsantrasyon mekanizmasına sahip olmaması ve bu mekanizma sayesinde fotorespirasyonda gerçekleşen CO₂ kaybını azaltamamasıdır. Bütün uygulamalarda, 35°C yaprak sıcaklığında, PAR arttıkça Vo/Vc değerinin azaldığı ve g_m değerinin arttığı gözlenmiştir (Şekil 4.23). Düşük sıcaklıkta, *B. oleracea*'nın iyi sulanmış uygulaması diğer türlerden daha yüksek oksijenasyon hızına sahipken, daha düşük mezofil iletkenliğine sahiptir. Sıcaklık artışında oksijenasyon trendi değişmezken, mezofil iletkenliği önemli ölçüde artmıştır. Aynı bitkinin kuraklık uygulaması, düşük sıcaklık altında 250 PAR değerinden sonra diğer bitkilerin kuraklık uygulamasından daha düşük oksijenasyon göstermiştir. Diğer C₃ türü, *M. moricandioides*'in

oksijenasyon hızları en yüksek değerlere sahip olup, 1'in üzerindeki değerler yüksek fotorespirasyona işaret etmektedir.



Şekil 4.23. Brassicaceae familyası için V_o/V_c oranları (a-b) ve g_m değerleri (c-d). Yaprak sıcaklığının 25°C (a-c) ve 35°C (b-d) olduğu uygulamalar, Ma: C_2 *M. arvensis*, Mm: C_3 *M. moricandioides*, Bo: C_3 *B. oleracea*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=5, Lejant (a) dört grafik için geçerlidir. Eğriler polinomik trendi göstermektedir.

Modellemelerde kullanılan J (ETR) değerleri Şekil 4.24'te verilmiştir. Şekil 4.24 incelendiğinde kuraklık stresi altında, tüm bitkilerde ETR düşüşü gözlenmektedir. Ayrıca, sıcaklık artışı da kuraklık stresi veya iyi sulanmış uygulamalardan bağımsız olarak J değerlerinde artışa sebep olmuştur (Şekil 4.24).

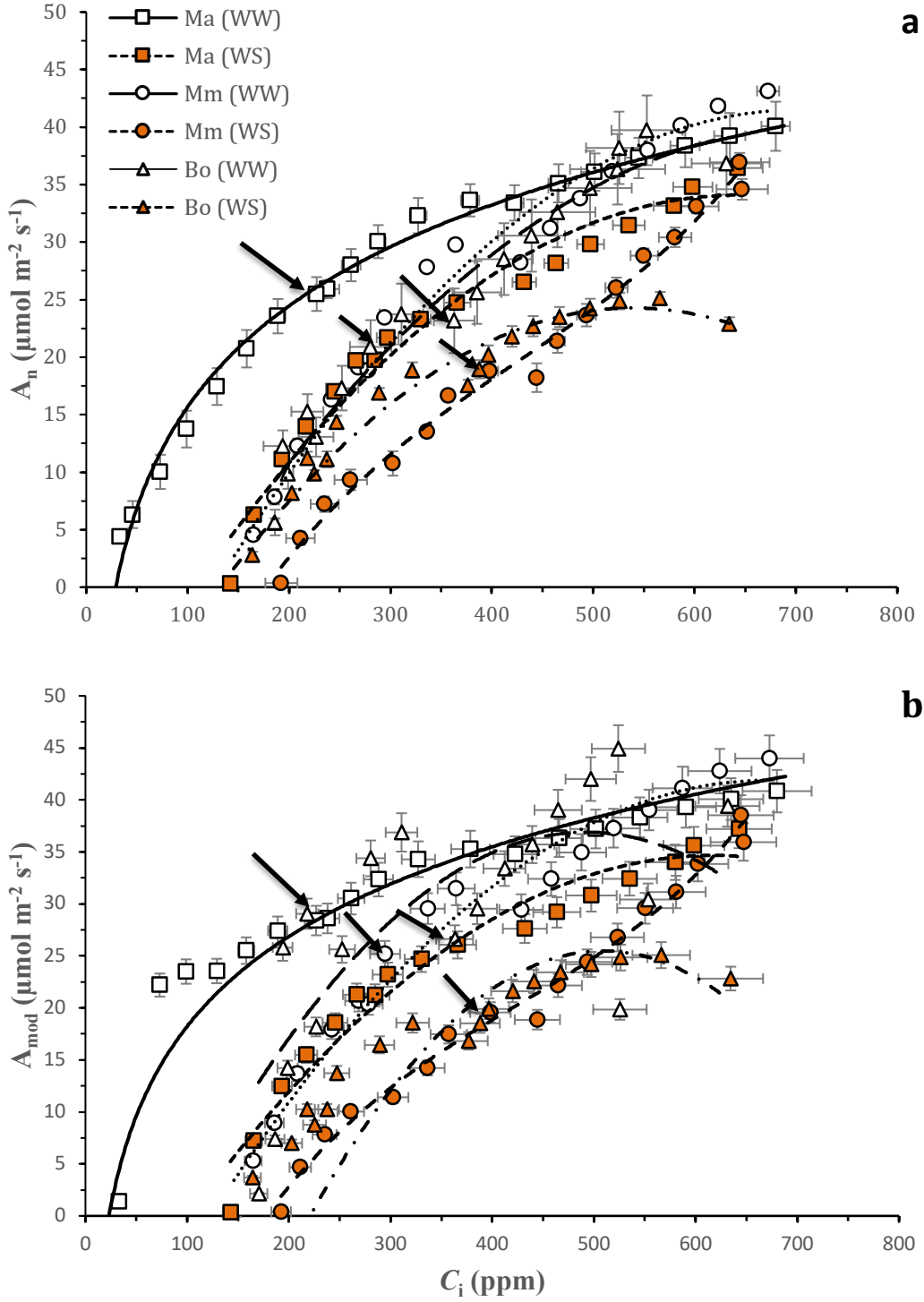


Şekil 4.24. Brassicaceae familyasında ışığa cevap eğrilerinin modellerinde kullanılan ortalama J (ETR) ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) değerleri. WW: iyi sulanmış, WS: su stresi Ma: C₂ *M. arvensis*, Mm: C₃ *M. moricandioides*, Bo: C₃ *B. oleracea*, n=5, \pm SH, 0 PAR noktasında tüm değerler 0'dır

4.2.1.4. A-C_i Eğrileri

Brassicaceae familyasının türlerinde, iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarında, değişen CO₂ konsantrasyonlarına karşılık A_n değerleri ölçülerek A-C_i eğrileri oluşturulmuştur (Şekil 4.25). Ayrıca, A_n değerleri fotorespirasyon oranına göre modellenerek A-C_i eğrilerinde gösterilmiştir. Bunun yanında, modelleme kullanılarak A-C_c (Şekil 4.26a), g_m-C_i (Şekil 4.26b) ve V_o/V_c-C_i (Şekil 4.26c) eğrileri oluşturulmuştur. A-C_i eğrileri için, J değerleri sabit ışık altında ölçüldüğünden, türler ve uygulamaları için stabil olarak devam etmiş ve Şekil 4.24'te olduğu gibi sunulmamıştır.

İyi sulanmış uygulamalarda 400 ppm C_a noktası baz alındığında, en yüksek A_n değeri 25.91 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ile *M. arvensis* türüne aittir (Şekil 4.25). Bu noktada bitki %12.5 fotorespirasyon oranına sahiptir. Bu değer aktüel fotosentez değerine uyarlanıp model oluşturulduğunda, bu bitkinin A_n değeri yaklaşık 27-28 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ olmaktadır. Belirtilen noktada, *M. moricandioides* ve *B. oleracea* bitkilerinin iyi sulanmış uygulamaları birbirlerine çok yakın değerlere (18.62 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ve 17.96 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) sahip olup, fotorespirasyon oranları arasında çok büyük bir fark yoktur.



Şekil 4.25. Brassicaceae familyası için $A-C_i$ eğrileri. Aktüel ölçüm değerleri (a) ve modellenmiş eğriler (b). Ma: C_2 *M. arvensis*, Mm: C_3 *M. moricandioides*, Bo: C_3 *B. oleracea*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, $n=5$, hata çubukları \pm SH, Lejant (a) iki grafik için geçerlidir. Ölçümler, 30 °C yaprak sıcaklığında, 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR ışık şiddetinde ve %55 RH'ta gerçekleştirilmiştir. Eğriler polinomik trendi, oklar 400 ppm C_a 'yı göstermektedir.

Bu fotorespirasyon oranları kullanılarak model oluşturulduğunda, *M. moricandioides*'te çok büyük bir fark oluşmamakla beraber, *B. oleracea* neredeyse 30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fotosentez değerine ulaşmaktadır. Bitkilerin kuraklık stresi uygulamalarının asimilasyon değerleri incelendiğinde, 400 ppm C_a 'da, *M. arvensis* 19.76 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ile en yüksek değere sahipken, fotorespirasyon oranı %10 civarında bulunmuştur. Böylelikle modellenmiş A_n değeri 21.36 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ olmaktadır. Bu CO_2 noktasında (400 ppm C_a), iyi sulanmış uygulama ile aralarında yaklaşık 50 ppm C_i farkı oluşmuştur. *B. oleracea* ve *M. moricandioides* incelendiğinde, birbirlerine çok yakın değerlere sahip oldukları (yaklaşık 13.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ve fotorespirasyon oranlarının da iyi sulanmış uygulamada olduğu gibi (sırasıyla %23 ve %7) çok farklı olduğu görülmektedir.

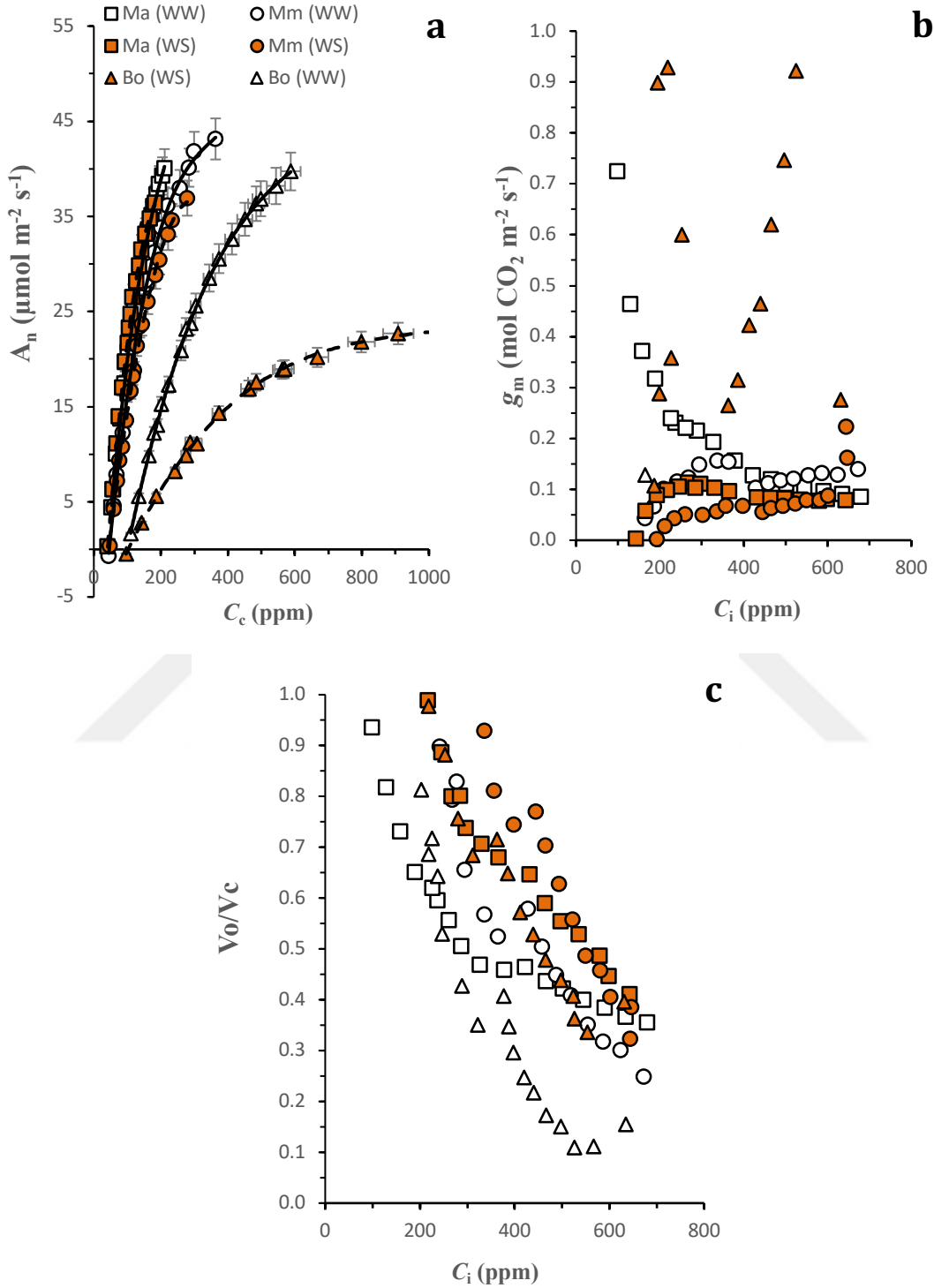
Kompensasyon noktaları (Γ) incelendiğinde *M. arvensis*'in iyi sulanmış uygulamasının neredeyse bir C_4 bitkisi gibi düşük Γ noktasına (45 ppm) sahip olduğu görülmektedir. Kuraklık stresi altında bu türün ve diğer türlerin, Γ değerlerinin 150-200 ppm aralığında olduğu görülmektedir (Şekil 4.25a ve b).

Kloroplastik CO_2 noktalarına karşılık asimilasyon hızları incelendiğinde, iyi sulanmış bitkilerin ve *B. oleracea*'nın kuraklık uygulaması haricindeki kuraklık uygulanmış bitkilerin çok hızlı bir şekilde doyumluğa ulaştığı ve C_c miktarında aşırı yükselmeyi beklemeden 200-400 ppm aralığında asimilasyonlarını arttırdıkları görülmektedir (Şekil 4.26a). Ayrıca, *B. oleracea*'nın iyi sulanmış uygulaması, diğer bitkilerin iyi sulanmış uygulamalarından önemli şekilde ayrılmaktadır (Şekil 4.26a).

Mezofil iletkenliği açısından bakıldığında ise, C_2 *M. arvensis*'in, artan CO_2 oranlarına, azalan mezofil iletkenliği ile cevap verdiği, diğer bitkilerin ise stabil değerlere sahip olduğu görülmektedir. Ancak, *B. oleracea*'nın kuraklık stresi uygulaması aşırı düzensiz bir trende sahip olmakla beraber, 200 ve 400 ppm C_i noktalarına kümelenmiş artan bir mezofil iletkenliği trendine sahiptir (Şekil 4.26b). Daha açık bir ifadeyle, bu türün kuraklık uygulamasında, hücreler arası CO_2 miktarı sabit kalıp, buna karşılık mezofil iletkenliğinin değiştiği gözlenmiştir.

Oksijenasyon hızı/karboksilasyon hızı oranı düşük CO_2 konsantrasyonlarında bütün bitkiler ve uygulamaları için yüksek bulunmuştur. Hücreler arası CO_2 miktarı arttıkça bütün türlerde oksijenasyon hızı azalarak, karboksilasyon hızı artmıştır. Türlerin kuraklık stresi uygulamaları incelendiğinde, iyi

sulanmış uygulamalarına göre, oksijenasyonu azaltmak için daha yüksek hücreler arası CO₂ konsantrasyonlarına ihtiyaç duydukları görülmektedir (Şekil 4.26c).



Şekil 4.26. Brassicaceae familyasında $A-C_c$ eğrisi (a), g_m-C_i eğrisi (b) ve V_o/V_c-C_i eğrisi (c). Ma: C_2 *M. arvensis*, Mm: C_3 *M. moricandioides*, Bo: C_3 *B. oleracea*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, $n=5$, \pm SH, Lejant (a) üç grafik için geçerlidir. Eğriler polinomik trendi göstermektedir.

4.2.2. Brassicaceae Familyasında Büyüme Oranları

Brassicaceae familyası türlerinin ve onlara ait iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarının büyüme parametreleri ve su potansiyelleri Tablo 4.4'te verilmiştir. Değerler 5 adet bitkinin ortalamasını, \pm değerler ise standart hatayı ifade etmektedir.

Türler, büyüme ve bağıl büyüme oranları açısından karşılaştırıldığında, *M. arvensis* türünün iyi sulanmış uygulaması en yüksek büyüme değerine sahip olup, neredeyse *B. oleracea*'nın her iki uygulamasının iki katı büyüme oranı göstermiştir. Fakat, *M. arvensis* kök ve gövde oranı açısından diğer iki türün gerisinde kalmıştır. *B. oleracea*'nın iyi sulanmış ve kuraklık uygulaması, her iki bitkinin kuraklık ve iyi sulanmış uygulamaları ile karşılaştırıldığında, aynı uygulamalar açısından daha yüksek değerlere sahiptir. Kuraklık stresi, kök/gövde oranını her üç türde de düşürmüştür (Tablo 4.4).

İyi sulanmış koşullarda bağıl büyüme oranları incelendiğinde, *Moricandia* cinsinin iki bireyi arasında istatistiki olarak bir fark gözlenmemiştir. Ayrıca, kuraklık stresi uygulamaları da birbirine çok yakın bağıl büyüme oranlarına sahiptir. İyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulaması arasında, bağıl büyüme oranı açısından istatistiki olarak bir fark bulunmayan *B. oleracea* ise, her iki uygulamada da diğer bitkilerin gerisinde kalmıştır (Tablo 4.4).

Hasat indeksi açısından, *B. oleracea* türünün her iki uygulaması diğer iki bitkinin neredeyse 4 katı değere sahiptir. Toplam yaş ve kuru ağırlıklara bakıldığında, daha geniş ve uzun gövdeye sahip olan C₂ *M. arvensis*, diğer iki C₃ bitkisinden daha çok biyokütle üretmiştir. Fakat yaprak yüzey alanı açısından en düşük değerlere sahiptir. Ayrıca, *B. oleracea* diğer iki bitkiye göre çok yüksek yaprak yüzey alanı değerine sahip olduğu bulunmuştur. Kuraklık stresinden etkilenmiş olsa da diğer iki bitkinin 4-4.5 katı yaprak yüzey alanına sahip olmuştur (Tablo 4.4).

Gün ortası su potansiyelleri incelendiğinde, tüm türlerin kuraklık uygulamalarının yoğun kuraklık stresi seviyesinde (>2.5 MPa) oldukları, iyi sulanmış uygulamalarının da yeterli su içeriğine sahip olduğu görülmektedir (Tablo 4.4).

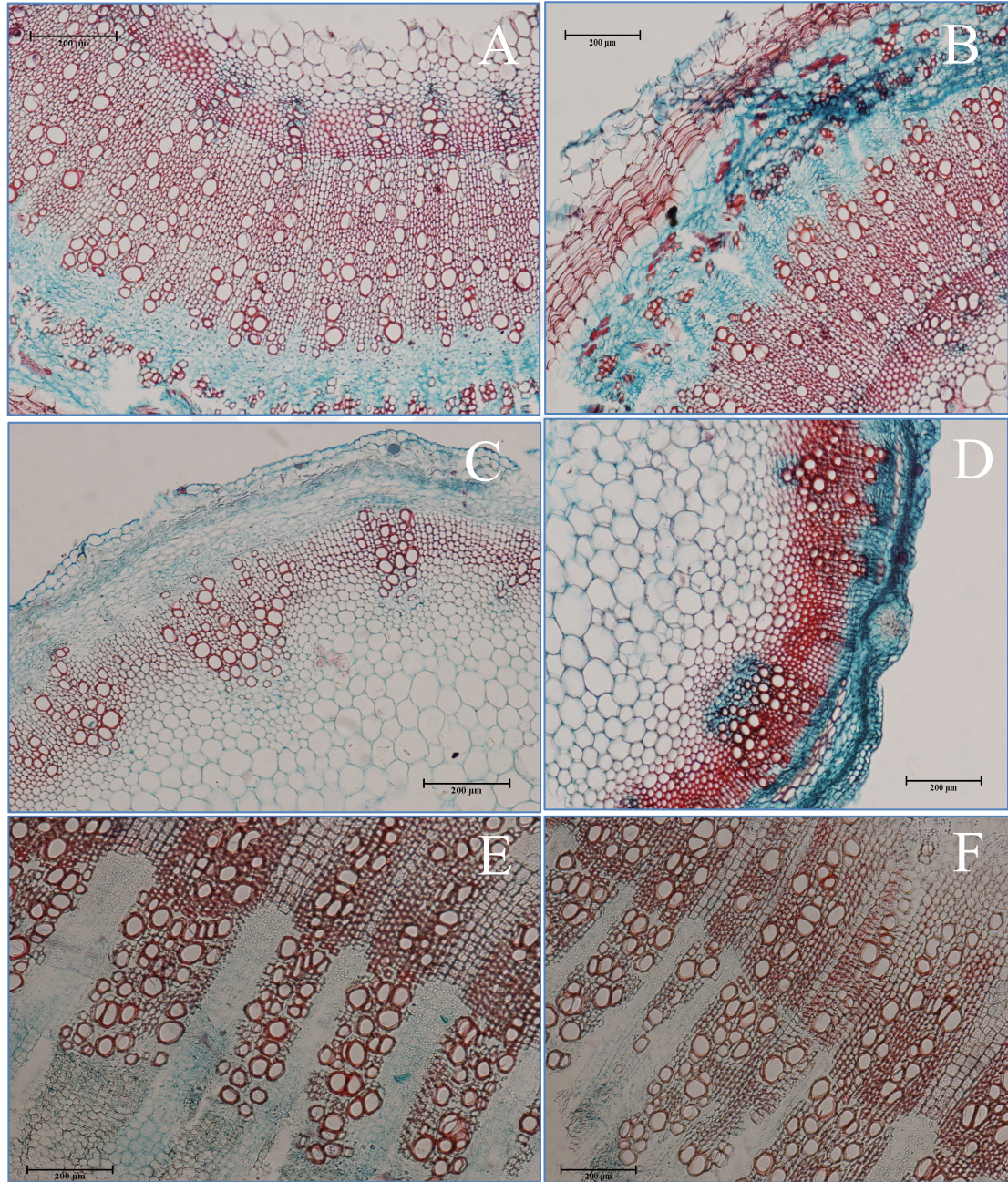
Tablo 4.4. Brassicaceae familyasında büyüme verileri ve su potansiyelleri. Ma: C₂ *M. arvensis*, Mm: C₃ *M. moricandioides*, Bo: C₃ *B. oleracea*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=5, ± SH, farklı harfler sütunlar için değişik önem derecesini göstermektedir (p≤0.05).

Türler	Kök/Gövde Oranı	Büyüme Oranı	Bağlı Büyüme Oranı	Hasat İndeksi	Toplam YaşAğırlık	Toplam Kuru Ağırlık	Yaprak Yüzey Alanı	Su Potansiyeli
	---	(gr g ⁻¹)	(gr gr ⁻¹ g ⁻¹)	----	(gr)	(gr)	(cm ²)	(MPa)
<i>Ma Ww</i>	0.1±0.07 ^c	0.7±0.07 ^a	0.312±0.01 ^a	0.11±0.02 ^d	119.7±1.23 ^a	14.12±0.59 ^a	416.59±27.86 ^d	-1.74±0.08
<i>Ma Ws</i>	0.07±0.005 ^d	0.50±0.09 ^b	0.243±0.01 ^b	0.10±0.01 ^d	107.6±1.37 ^b	12.26±0.38 ^b	344.64±12.20 ^e	-2.92±0.07
<i>MmWw</i>	0.18±0.004 ^b	0.60±0.06 ^a	0.305±0.015 ^a	0.11±0.01 ^d	107.17±1.30 ^b	12.64±0.43 ^b	493.46±22.79 ^c	-1.88±0.05
<i>Mm Ws</i>	0.13±0.01 ^c	0.40±0.07 ^{bc}	0.265±0.011 ^b	0.13±0.03 ^c	88.01±0.75 ^c	8.27±0.72 ^c	249.27±11.54 ^f	-2.6±0.15
<i>Bo Ww</i>	0.21±0.009 ^a	0.36±0.013 ^c	0.223±0.004 ^c	0.45±0.16 ^a	90.8±2.9 ^d	11.79±1.45 ^b	2291.05±257.3 ^a	-1.77±0.12
<i>Bo Ws</i>	0.14±0.002 ^c	0.31±0.002 ^d	0.207±0.03 ^c	0.35±0.11 ^b	67.83±7.34 ^e	8.97±0.31 ^c	1237.17±139 ^b	-2.6±0.39

4.2.3. Anatomi Çalışmaları

4.2.3.1. Gövde Anatomisi

Brassicaceae familyasına ait türlerin gövde enine kesitleri Şekil 4.27'de verilmiştir.



Şekil 4.27. Brassicaceae familyasında gövde enine kesitleri. C₂ *M. arvensis* (A)-(B), C₃ *M. moricandioides* (C)-(D) ve C₃ *B. Oleracea* (E)-(F). İyi sulanmış uygulamalar (A), (C) ve (E) iken, kuraklık stresi uygulamalarını ise (B), (D) ve (F)'dir, Skala 200µm, 100x büyütme.

Kesitlerde yapılmış ksilem ölçümleri; en büyük damar çapı (MDC), ortalama damar çapı (ODÇ) ve mm²'ye düşen toplam damar sayısı (VF) Tablo 4.5'te verilmiştir. Veriler, her bitki türü ve her uygulama için 6 adet bitkinin ortalamasını, farklı harfler değişik önem derecesini ($p \leq 0.05$) ifade etmektedir.

M. arvensis'in en düşük maksimum damar çapına ve ortalama damar çapına sahipken, en yüksek damar frekansına sahip olduğu bulunmuştur (Tablo 4.5). *B. oleracea* ise, iyi sulanmış uygulamasında en yüksek çap değerlerine sahipken, kuraklık stresi altında damar çapı ve ortalamasında bir düşüş yaşamıştır (Tablo 4.5 ve Şekil 4.27). En düşük damar frekansı *M. moricandioides*'e aittir. Diğer taraftan, *M. arvensis* ve *M. moricandioides* kuraklık stresinden düşük olsa da etkilenmekle beraber, ksilem anatomi parametreleri açısından *B. oleracea*'daki gibi istatistiki bir fark göstermemişlerdir (Tablo 4.5).

Tablo 4.5. Brassicaceae familyasında ksilem anatomi parametreleri. C₂ *M. arvensis*, C₃ *M. moricandioides* ve C₃ *B. oleracea*, MDC: maksimum damar çapı, ODÇ: ortalama damar çapı, VF: damar sayısı, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=6, ± SH, sütunlardaki farklı harfler değişik önem derecesini ifade etmektedir ($p \leq 0.05$).

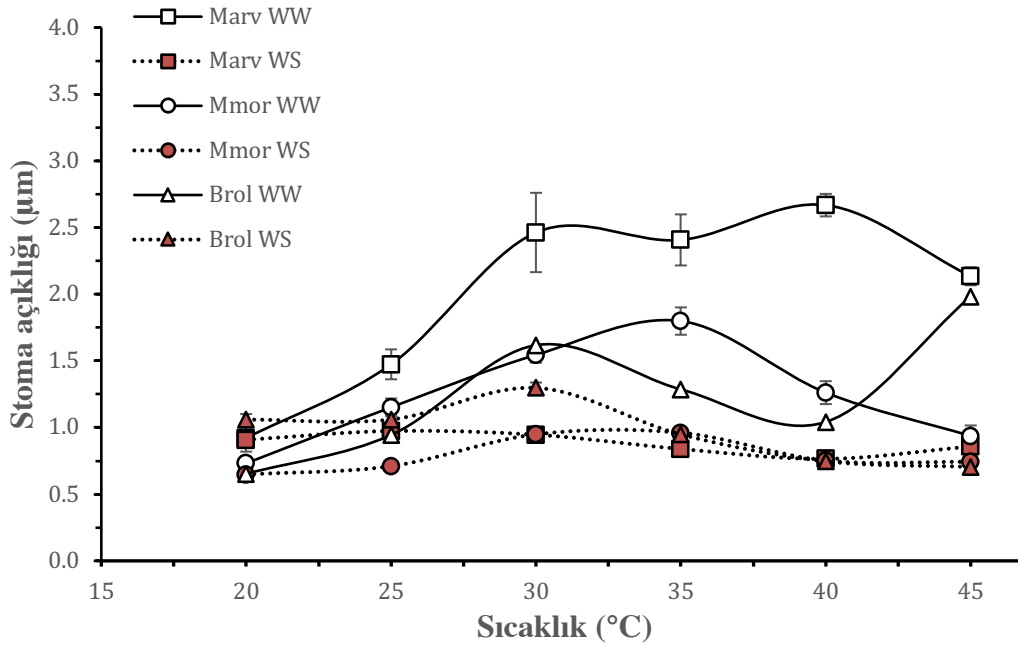
		MDC (µm)	ODÇ (µm)	VF (mm ² ,de)
<i>M. arvensis</i> (WW)	C ₂	34.5 ± 2.8 ^{cd}	25.1 ± 3.2 ^c	99 ± 6 ^a
<i>M. arvensis</i> (WS)		31.6 ± 2.4 ^d	23.1 ± 4.1 ^c	97 ± 5 ^a
<i>M. moricandioides</i> (WW)		40.8 ± 3.7 ^c	25.9 ± 2.7 ^c	45 ± 8 ^c
<i>M. moricandioides</i> (WS)	C ₃	37.2 ± 3.1 ^c	25 ± 2.5 ^c	41 ± 7 ^c
<i>B. oleracea</i> (WW)		94.3 ± 2.5 ^a	62.4 ± 1.6 ^a	67 ± 10 ^b
<i>B. oleracea</i> (WS)		86.1 ± 2.4 ^b	58.6 ± 1.8 ^b	69 ± 8 ^b

4.2.3.2. Stoma Anatomisi ve Açıklığı

Brassicaceae familyası, artan sıcaklık değerleri altında, stoma açıklığı açısından incelendiğinde, C₃-C₄ ara türü *M. arvensis*'in iyi sulanmış uygulamasının 20°C üzerindeki sıcaklıklarda en yüksek stoma açıklığına sahip olduğu görülmektedir (Şekil 4.28) Düşük sıcaklıklarda *M. moricandioides*'in iyi sulanmış uygulaması, yaklaşık 0.5-1 µm fark ile *M. arvensis*'i takip etmekte ve 35°C ve 45°C sıcaklıklar hariç, *B. oleracea* ile arasında önemli bir fark gözlenmemektedir. Yaprak sıcaklığı 30°C'yi geçtikten sonra *M. arvensis*'in iyi sulanmış uygulaması 45°C sıcaklığa kadar stabile yakın bir stoma açıklığı göstermekle beraber, diğer iki C₃ bitkisinin iyi

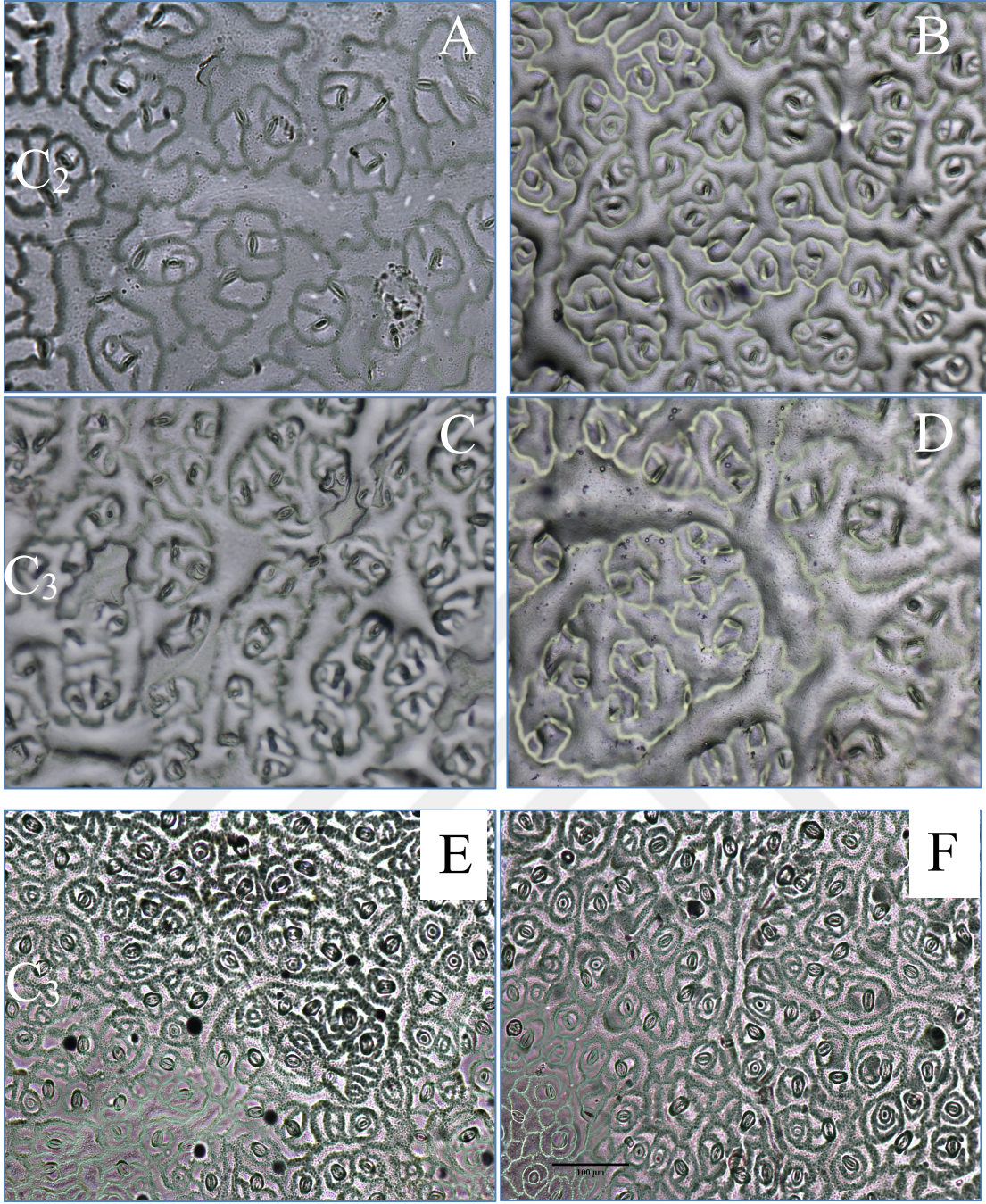
sulanmış uygulamalarında 35°C'den sonra düşüş gözlenmiştir. Fakat, *B. oleracea*'nın iyi sulanmış uygulaması, 45°C sıcaklıkta stoma açıklığını 1 µm arttırarak, 2 µm seviyesine çıkartmıştır (Şekil 4.28).

Kuraklık stresi uygulamaları incelendiğinde, her üç bitkininde stoma açıklıklarında azalma gözlenmiştir (Şekil 4.28). Bu azalma artan sıcaklıklar ile birlikte daha çok artmıştır. Genel olarak kuraklık stresi altında, yaklaşık olarak stoma açıklıkları 0.5-1 µm arasında seyretmektedir. Kuraklık stresi altında, *B. oleracea* stoma açıklığı olarak diğer iki tür gibi çok yüksek bir düşüş yaşamazken, 45°C sıcaklık altında 2 µm'ye varan bir düşüş göstermiştir (Şekil 4.28).

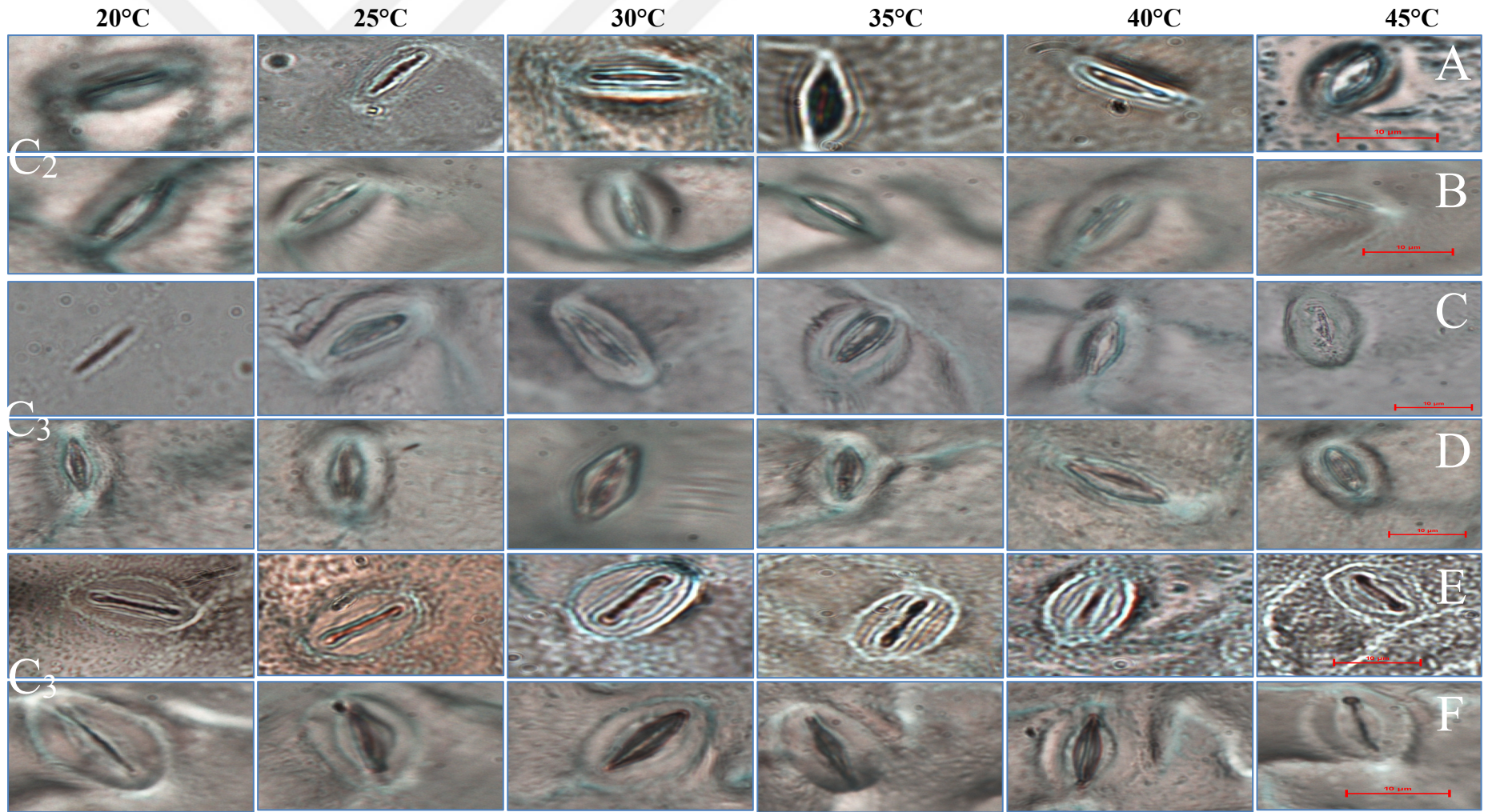


Şekil 4.28. Brassicaceae familyasının türlerinde sıcaklığa karşılık stoma açıklığı. Ma: C₂ *M. arvensis*, Mm: C₃ *M. moricandioides*, Bo: C₃ *B. oleracea*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=25, ± SH. Ölçüm değerleri, sıcaklık eğrileri oluşturulurken kullanılan ölçüm değerleri ile aynıdır.

M. arvensis, *M. moricandioides* ve *B. oleracea*'ya ve bu bitkilerin farklı uygulamalarına ait stoma açıklığı görüntüleri Şekil 4.29 ve Şekil 4.30'da görülmektedir. Stoma boyutları açısından bakıldığında *Moricandia* cinsinin, *B. oleracea*'nın stomalarına göre 1-2 µm daha küçük olduğu görülmektedir. Stoma yerleşimi açısından her iki C₃ türü hipostomatik yoğunluk gösteren amfistomatik yapıya sahipken, C₃-C₄ ara türü ise epistomatiktir.

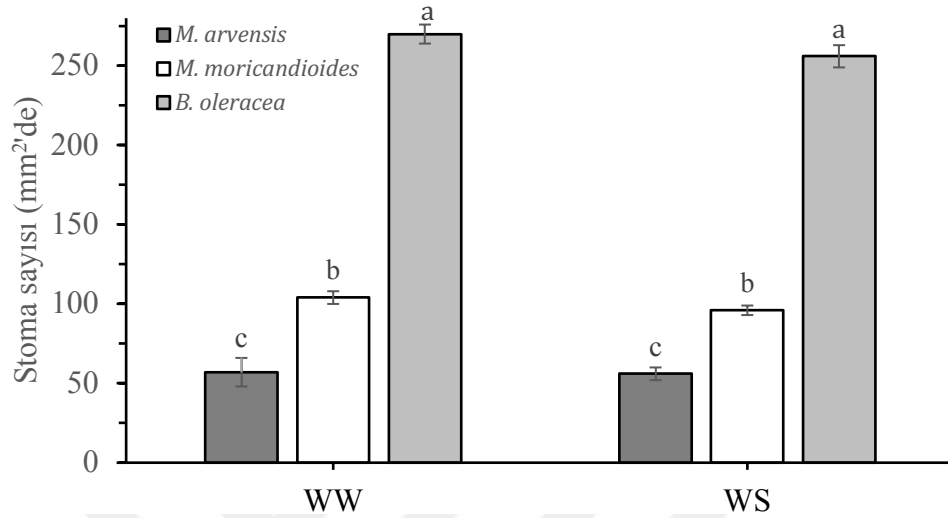


Şekil 4.29. Brassicaceae familyasında stoma görüntüleri. C_2 *M. arvensis* (A)-(B), C_3 *M. moricandioides* (C)-(D) ve C_3 *B. Oleracea* (E)-(F). İyi sulanmış uygulamalar (A), (C) ve (E) iken, kuraklık stresi uygulamalarını ise (B), (D) ve (F)'dir, Skala (F) 100µm, 200x büyüme. Fotoğraflar 20°C yaprak sıcaklığını temsil etmektedir.



Şekil 4.30. Brassicaceae familyasında stoma görüntüleri. C₂ *M. arvensis* (A)-(B), C₃ *M. moricandioides* (C)-(D) ve C₃ *B. Oleracea* (E)-(F). İyi sulanmış uygulamalar (A), (C) ve (E) iken, kuraklık stresi uygulamalarını ise (B), (D) ve (F)'dir, Skala 10µm, 1000x büyütme.

Brassicaceae familyasına ait türlerin mm² alandaki stoma sayıları Şekil 4.31’de verilmiştir. En fazla stoma sayısı *B. oleracea*’da görülürken (~270), en az stomaya *M. arvensis* (~56) sahiptir. Türlerin stoma sayıları açısından, kuraklık ve iyi sulanmış uygulamalarında istatistiki olarak fark bulunmamaktadır (Şekil 4.31).



Şekil 4.31. Brassicaceae familyasına ait türlerin stoma sayıları. C₂ *M. arvensis*, C₃ *M. moricandioides*, C₃ *B. oleracea*, WW: İyi sulanmış, WS: Su stresi, n=25, ± SH, harfler farklı önem derecesini göstermektedir (p≤0.05).

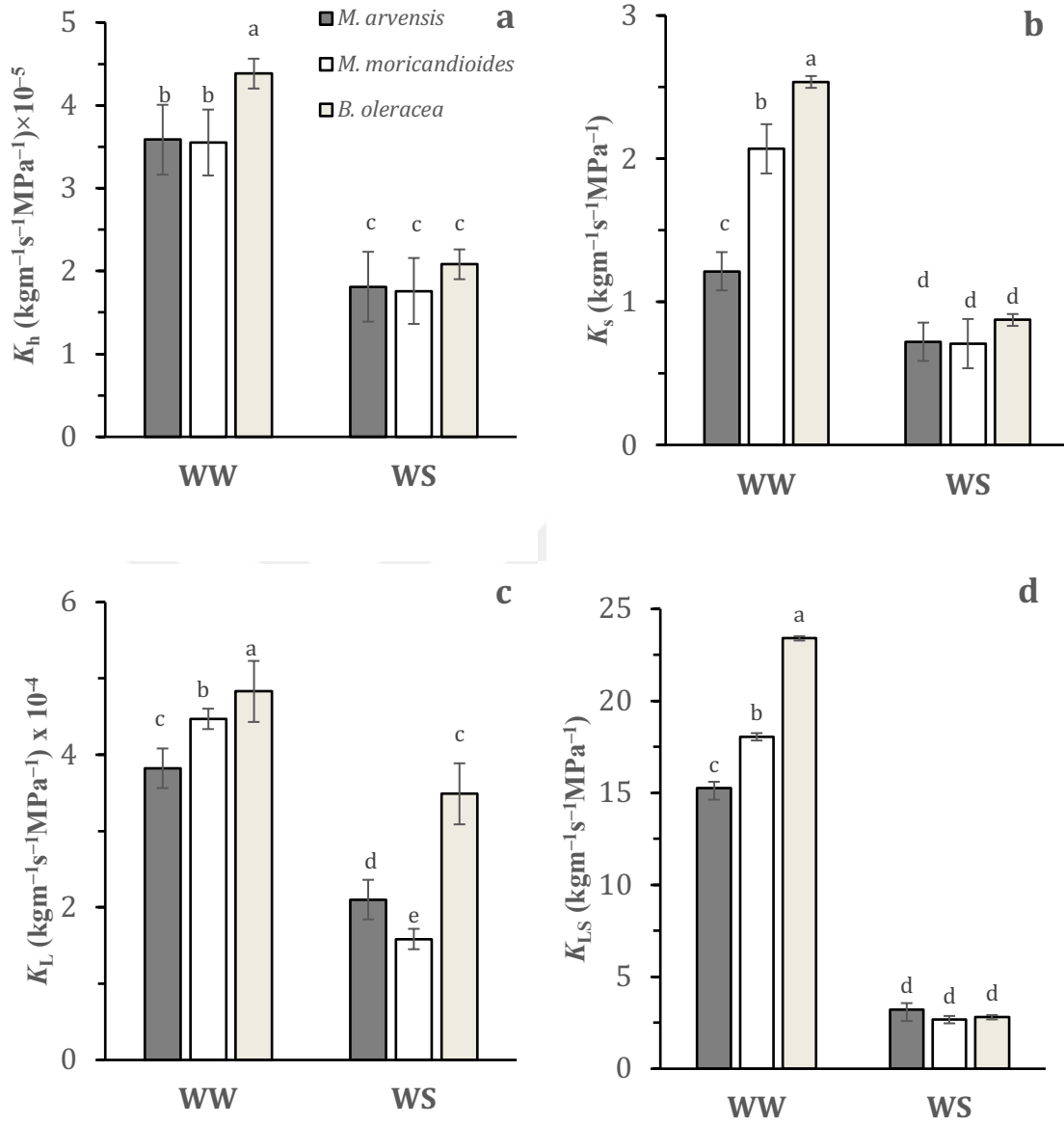
4.2.4. Su İletimi

C₃ *B. oleracea*’nın iyi sulanmış uygulamasının en yüksek su iletim değerine sahip olduğu görülmektedir (Şekil 4.32a). *Moricandia* cinsleri ise neredeyse birbirlerine eşit su iletimi göstermekle beraber, *B. oleracea*’dan %20 daha az gövde su iletimi göstermişlerdir. Kuraklık stresi uygulaması incelendiğinde ise, her üç bitki yaklaşık %50-55 iletim kaybına uğramışlar, $1.7-2 \text{ (kgm}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}) \times 10^{-5}$ gövde su iletimi civarına gerilemişlerdir (Şekil 4.32a).

Ksilem spesifik iletiminde ise, iyi sulanmış uygulamasında C₃ bitkileri ile C₃-C₄ ara türü arasındaki fark %50 civarında olmuştur. Kuraklık stresi uygulaması incelendiğinde, türler arasında istatistiki bir fark gözlenmezken, kuraklık uygulaması her üç bitki türünde ciddi düzeyde ksilem spesifik hidrolik iletiminin düşmesine neden olmuştur (Şekil 4.32b). Lümen spesifik iletimi, ksilem spesifik iletiminin bir benzeri trende sahiptir. Fakat, tüm türlerde, kuraklık stresi altında iletim kaybının en çok görüldüğü parametredir (Şekil 4.32d).

Yaprak spesifik iletiminde, ksilem spesifik iletimine benzer bir trend gözlemlenmiştir. C₃ türleri, iyi sulanmış uygulamalarında, C₃-C₄ ara türünden daha yüksek iletim göstermişlerdir (Şekil 4.32c). Kuraklık stresi uygulamasına

bakıldığında, en yüksek iletim kaybının (yaklaşık %65) C₃ *M. moricandioides* türünde olduğu, en az kaybın ise, %47 ile C₃ bitkisi *B. oleracea*'da olduğu görülmektedir.



Şekil 4.32. Brassicaceae familyasının türlerine ait su iletimi. Gövde su iletimi (a), ksilem spesifik su iletimi (b), yaprak spesifik su iletimi (c) ve lümen spesifik su iletimi (d). C₂ *M. arvensis*, C₃ *M. moricandioides*, C₃ *B. oleracea*, WW: iyi sulanmış, WS: su stresi, n=5-10, ± SH, değişik harfler farklı önem derecelerini göstermektedir (p≤0.05), lejant (a) tüm grafik için geçerlidir.

4.2.5. Enzim Ölçümleri

Brassicaceae familyasının türlerine ait C₄ enzim aktiviteleri ve toplam klorofil miktarları Tablo 4.6'da verilmiştir. Tablo 4.6 incelendiğinde, uygulamadan

bağımsız olarak, tüm türlerin klorofil sayıları arasındaki farkların istatistiki olarak önemsiz olduğu dikkat çekmektedir (Tablo 4.6).

PEPCK haricinde, diğer C₄ enzimleri tüm bitkilerde eser miktarda aktivite göstermişlerdir. Ayrıca, C₄ enzim aktivitelerinde, kuraklık stresi yüksek bir kayba sebep olmamıştır. C₃-C₄ ara türü ve C₃ *Moricandia*, C₃ *B. oleracea*'ya göre çok yüksek PEPCK aktivitesi göstermiştir. C₃-C₄ ara türü, C₃ *Moricandia*'nın yaklaşık 1.5 katı PEPCK aktivitesi gösterirken, bu oran C₃ *B. oleracea* ile kıyaslandığında 15 katı bulmuştur. Kuraklık stresi altında, C₃ *Moricandia*'da önemli miktarda PEPCK aktivite düşüşü gözlenmiştir (Tablo 4.6).

NAD-ME ve NADP-ME enzimleri, diğer türlere göre, C₂ türünde 3-4 kat yüksek bulunmuştu (Tablo 4.6).

Kuraklık stresi de C₃ türlerinde RuBisCO enzim aktivitesini etkilemiştir. Bununla beraber, C₃-C₄ ara türü iyi sulanmış uygulamasında, diğer bitkilerin iyi sulanmış uygulamasına göre yaklaşık 100-130 µmol mg klorofil⁻¹ saat⁻¹ daha düşük RuBisCO aktivitesi göstermiştir. Diğer taraftan kuraklık stresi altında, C₃-C₄ ara türü istatistiki olarak önemli bir aktivite kaybı yaşamazken, C₃ bitkilerine göre, C₂ *M. arvensis*'in aktivite seviyesine düşüş gözlenmiştir (Tablo 4.6).

Tablo 4.6. Brassicaceae familyasının türlerine ait C₄ enzim aktiviteleri ve toplam klorofil sayıları. C₂ *M. arvensis*, C₃ *M. moricandioides*, C₃ *B. oleracea*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=6, ± SH, farklı harfler geçerli satır için değişik önem derecelerini göstermektedir (p≤0.05).

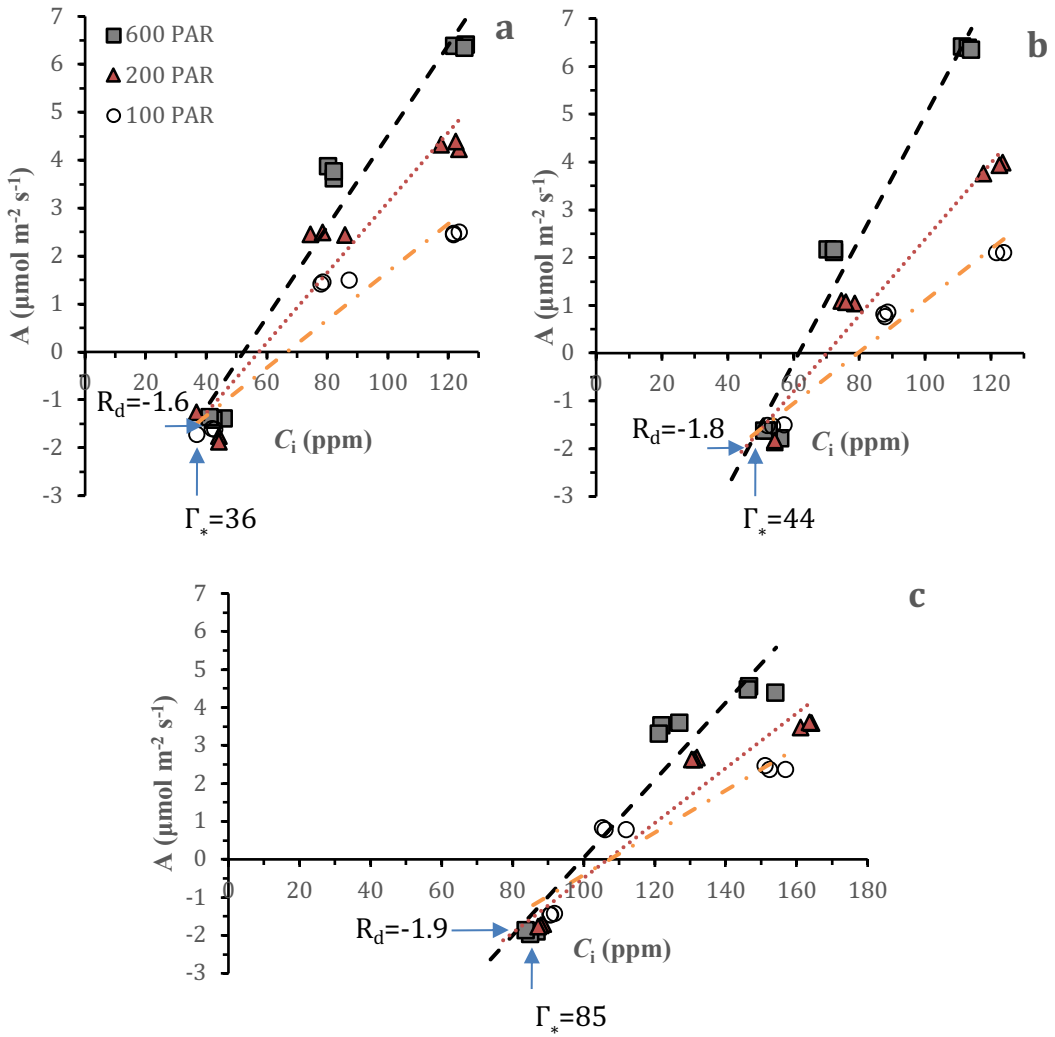
TÜR/ ENZİM	<i>M. arvensis</i> (WW)	<i>M.</i> <i>arvensis</i> (WS)	<i>M.</i> <i>moricandioides</i> (WW)	<i>M.</i> <i>moricandioides</i> (WS)	<i>B.</i> <i>oleracea</i> (WW)	<i>B.</i> <i>oleracea</i> (WS)
µmol mg klorofil ⁻¹ saat ⁻¹						
NAD-ME	32.5±4.5 ^a	31.4±4 ^a	13.7± 2.5 ^b	12.31±2 ^b	7.4±1 ^c	6.9±1 ^c
NADP-ME	17.3±2.7 ^a	16.6±2 ^a	4.8±1 ^c	4.24± 0.7 ^c	9.3±2 ^b	8.9± 2 ^b
PEPCK	91.6±17.1 ^a	75.6±16 ^a	57.5±5.8 ^b	44.3±3.1 ^c	6.5±1 ^d	6±0.7 ^d
RuBisCO	430.9±30 ^b	417±36 ^b	570.7±29 ^a	451±26 ^b	561±19 ^a	412±17 ^b
Klorofil (mg m ⁻²)	684.5 ±64 ^a	614±59 ^a	613 ±77 ^a	539±68 ^a	657±72 ^a	473±52 ^b

4.3. *Flaveria* Cinsi

4.3.1. Gaz Değişimi

4.3.1.1. Laisk Eğrileri

Çalışmada incelenen diğer familya ve cinslerde olduğu gibi, *Flaveria* cinsini temsil eden bireylerde de modellemelerde kullanılacak (R_d) ve Γ^* değerlerini tespit edebilmek için Laisk eğrileri oluşturulmuştur (Şekil 4.33). Ölçümler %55 RH, 25°C yaprak sıcaklığında gerçekleştirilmiştir. Üç farklı PAR değerinin korelasyon çizgilerinin kesiştiği noktada; C_i eksenini Γ^* değerini, A_n eksenini ise R_d değerini işaret etmektedir.



Şekil 4.33. *Flaveria* cinsine ait Laisk eğrileri. C_4 *F. bidentis* (a), C_2 *F. ramosissima* (b) ve C_3 *F. robusta* (c), $n=3$, Lejant (a) tüm grafikler için geçerlidir. Ölçümler %55 RH, 25°C yaprak sıcaklığında gerçekleştirilmiştir. Üç farklı PAR değerinin korelasyon çizgilerinin kesiştiği noktada; C_i eksenini Γ^* değerini, A_n eksenini ise R_d değerini işaret etmektedir.

C₄ bitkisi olan *F. bidentis*, C₃-C₄ ara türü olan *F. ramosissima* ve C₃ *F. robusta*'ya göre en düşük mitokondriyal respirasyon ve kompensasyon noktasına sahip olmuştur. C₃ *F. robusta*, diğer iki türe göre çok yüksek, neredeyse C₄ *F. bidentis*'in iki katı mitokondriyal solunum ve kompensasyon noktasına sahip olurken, C₂ bitkisi *F. ramosissima* ise, C₃ ve C₄ bitkileri arasında değerler göstermiştir (Şekil 4.33).

4.3.1.2. Sıcaklığa Cevap Eğrileri

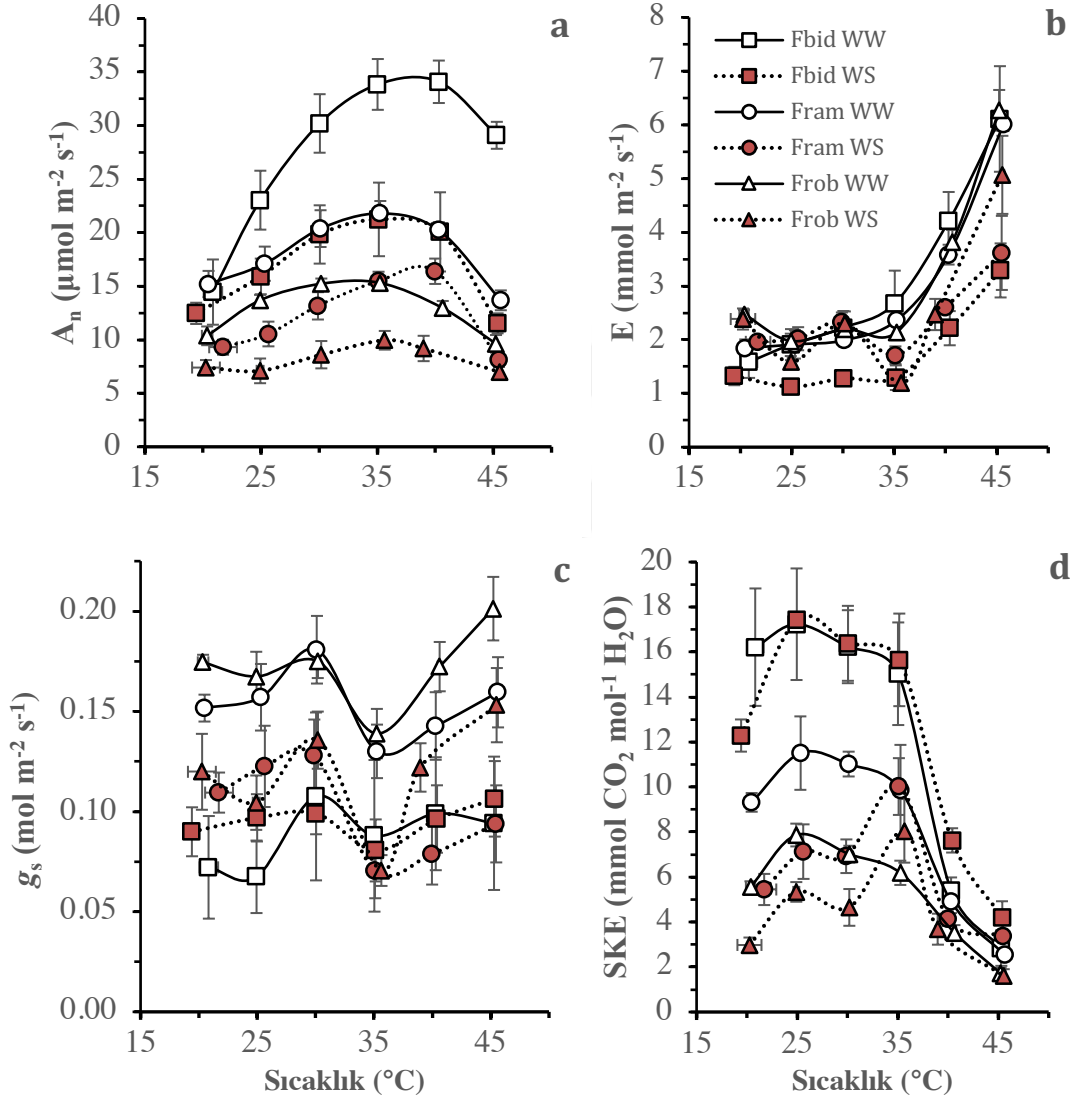
Gaz değişimi açısından, *Flaveria* cinsine ait sıcaklığa cevap eğrileri Şekil 4.34'te verilmiştir. Sıcaklığa bağlı olarak net asimilasyon hızı incelendiğinde, C₄ *F. bidentis*'in iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarının diğer iki bitkinin benzer uygulamaları ile karşılaştırıldığında en yüksek asimilasyon değerlerine sahip olduğu görülmektedir. C₄ *F. bidentis* türü özellikle 20°C'den sonra artan sıcaklıklarda C₃-C₄ ara türünden ve C₃ türünden daha yüksek A_n değerlerine sahip olmuştur. Bunu C₃-C₄ ara türü takip etmiştir. En düşük A_n değeri, C₃ türünde bulunmuştur. C₄ bitkisinde en yüksek A_n 40°C'de, C₃-C₄ ara türünde 35°C'de iken, C₃ türü *F. robusta*'da 30°C'de bulunmuştur (Şekil 4.34a).

Kuraklık stresi bütün fotosentetik tiplerde ciddi fotosentez kayıplarına neden olmuştur. Kuraklık stresi altında, 30-45°C sıcaklık aralığında, *F. bidentis*, iyi sulanmış uygulamasına göre, yaklaşık 10-11 µmol m⁻² s⁻¹ net asimilasyon düşüşü yaşarken, diğer iki türde neredeyse tüm sıcaklık değerlerinde bu miktar yaklaşık 4-5 µmol m⁻² s⁻¹'dir (Şekil 4.34a).

Transpirasyon söz konusu olduğunda, tüm türlerin iyi sulanmış uygulamaları, ölçüme başlanılan en düşük sıcaklıkta, yaklaşık 2 mmol m⁻² s⁻¹ değerinden başlayıp, 45°C sıcaklığa kadar 3 katı artış göstererek 6 mmol m⁻² s⁻¹ seviyesine yükselmişlerdir. Kuraklık stresi altında, *F. bidentis* transpirasyon hızını, iyi sulanmış uygulamaya göre yarı yarıya azaltırken, 30-35°C sıcaklığa kadar diğer türlerde buna benzer bir değişim gözlenmemiştir. Fakat, 35°C sıcaklıktan sonra, C₃ ve C₃-C₄ ara türünde de benzer düşüş trendine rastlanmıştır. Bütün bitkilerde ve uygulamalarında, transpirasyon hızı artışı 35°C yaprak sıcaklığından sonra gerçekleşmiştir (Şekil 4.34b).

F. bidentis'in stoma iletkenliği, stres uygulamasından bağımsız bir şekilde 0.075-0.1 mol m⁻² s⁻¹ aralığında sabite yakın bir şekilde ilerlerken, *F. robusta*'nın iyi sulanmış uygulaması 35°C sıcaklık haricinde, C₄ bitkisinden 1.5-2 kat yüksek stoma

iletkenliği göstermiştir. C₃-C₄ ara türünün iyi sulanmış uygulamasında ise, bahsedilen sıcaklık değerinden sonra, C₄ bitkisinden 0.1 mol m⁻² s⁻¹ daha yüksek stoma iletkenliği değerleri ölçülmüştür. Kuraklık stresi bu iki türün stoma iletkenliğinde, %50-%75'e yakın düşüşe sebep olmuştur. (Şekil 4.34c).



Şekil 4.34. *Flaveria* cinsine ait sıcaklığa cevap eğrileri. Net fotosentez hızı (a), transpirasyon hızı (b), stoma iletkenliği (c) ve su kullanım etkinliği (d). Fbid: C₄ *F. bidentis*, Fram: C₂ *F. ramosissima*, Frob: C₃ *F. robusta*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=5, hata çubukları \pm SH, Lejant (b) tüm grafikler için geçerlidir. Ölçümler, C₃, C₂ ve C₄ türleri için sırasıyla 1500, 1800 ve 2000 PAR, %55 RH ve 400 ppm C_a değerinde gerçekleştirilmiştir.

SKE, 35°C sıcaklık değerine kadar, *F. bidentis*'in iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamasında, *F. ramosissima*'nın iyi sulanmış uygulamasından 6 mmol CO₂ mol⁻¹ H₂O daha yüksek, *F. robusta*'nın iyi sulanmış uygulamasından ise, 10 mmol CO₂ mol⁻¹ H₂O daha yüksek bulunmuştur (Şekil 4.34d). Aynı bitkilerin stres

uygulamalarında ise, *F. bidentis* ile aralarındaki bu fark sırasıyla, 10 ve 12 mmol CO₂ mol⁻¹ H₂O'a kadar çıkmıştır. Yaprak sıcaklığının 35°C olduğu değerden sonra ise fark azalarak, 1-3 mmol CO₂ mol⁻¹ H₂O civarına kadar gerilemiştir. Bitkiler genel olarak incelendiğinde, su kullanım etkinliğinde, iyi sulanmış uygulamalarında, 25°C yaprak sıcaklığından sonra düzenli bir düşüş gözlenmiştir. Kuraklık stresi altında ise, C₃ ve C₂ türlerinde 35°C yaprak sıcaklığına kadar dalgalanmalar gözlenirken, bu sıcaklıktan sonra düzenli bir düşüş yaşanmıştır. C₄ bitkisinde ise, 25°C sıcaklık değerinden sonra, düzenli bir düşüş gözlemlenmiştir. (Şekil 4.34d).

4.3.1.3. Işığa Cevap Eğrileri

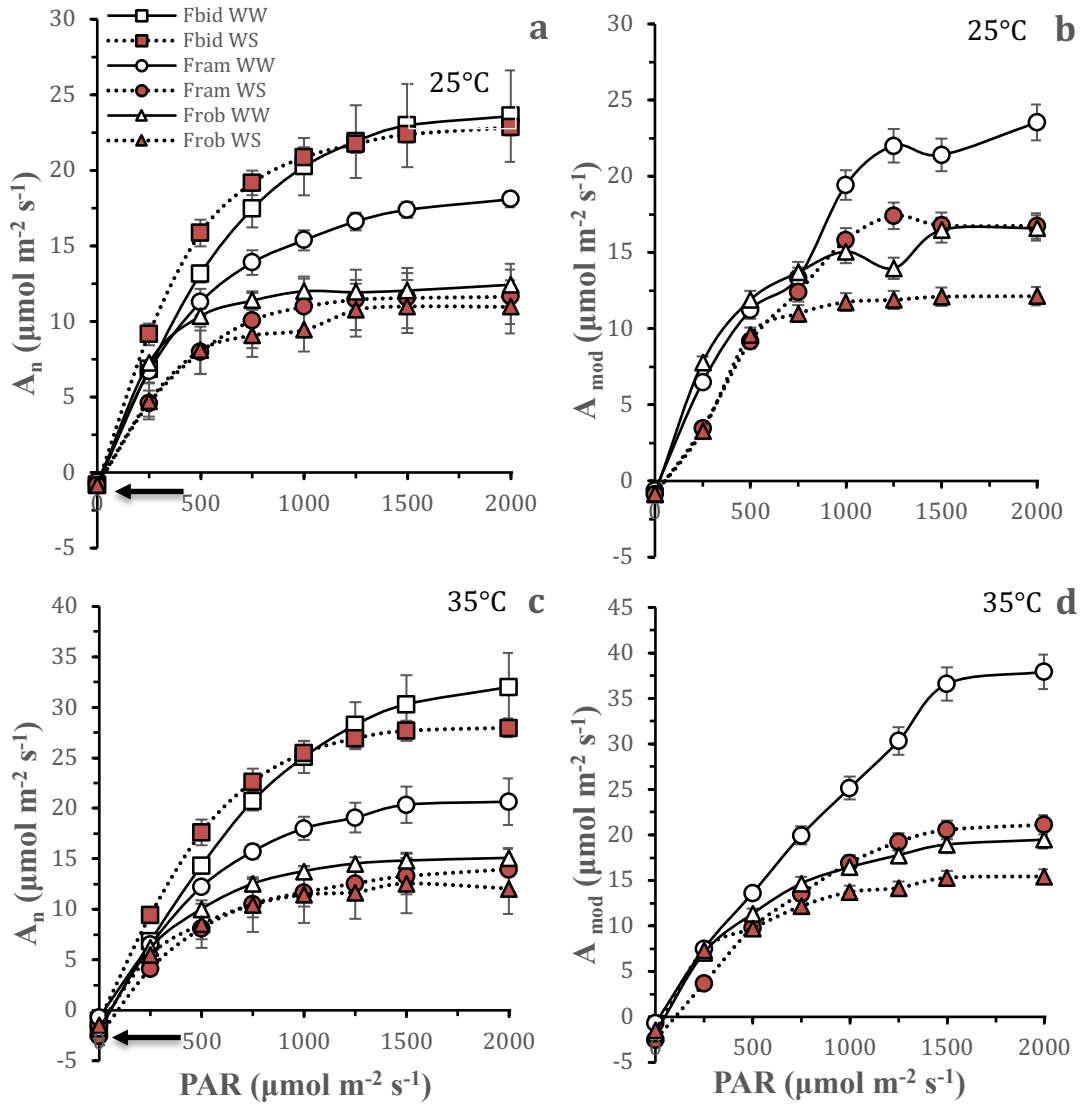
Bütün bitkilerde karanlıktan, 2000 µmol m⁻² s⁻¹ fotosentetik aktif radyasyon değerine kadar, 250 µmol m⁻² s⁻¹ artan ışık şiddetlerinde ışığa cevap eğrileri oluşturulmuştur (Şekil 4.35'ten 4.38'e kadar). Daha sonra bu eğriler kullanılarak, Laisk eğrilerinde elde edilen değerler ile birlikte, bitkiler için modellemeler yapılmıştır (Şekil 4.35b ve d, Şekil 4.39).

Flaveria cinsinin farklı iki sıcaklıktaki (25 ve 35°C) net asimilasyon hızı incelendiğinde, sıcaklık değeri ve streten etkilenmeksizin, C₄ *F. bidentis*'in en yüksek net fotosentez değerlerine sahip olduğu bulunmuştur (Şekil 4.35a). *F. bidentis*'i, 25°C sıcaklıkta yaklaşık 4 µmol m⁻² s⁻¹'lik net asimilasyon farkıyla *F. ramosissima*'nın iyi sulanmış uygulaması takip etmektedir. Türler arasında en düşük asimilasyon değerlerine, C₂ türünün kuraklık stresi uygulaması ve C₃ türünün iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamaları sahiptir. Özellikle 1000 PAR değerinden sonra, bahsi geçen bitkiler ve uygulamaları arasında istatistiki olarak bir fark gözlenmemiştir.

Yaprak sıcaklığı 35°C olduğunda ise C₄ bitkisi ile C₂ bitkisinin iyi sulanmış uygulamaları arasındaki asimilasyon farkı, özellikle yüksek PAR altında, 12 µmol m⁻² s⁻¹ değerine ulaşmıştır (Şekil 4.35c). Dikkati çeken diğer bir nokta ise, her iki sıcaklık değerinde de *F. bidentis* ve *F. robusta* kuraklık stresi altında, *F. ramosissima* gibi yüksek asimilasyon kaybı göstermemiştir (Şekil 4.35a ve c).

Modellenmiş net asimilasyon hızları incelendiğinde, *F. ramosissima*'nın ve *F. robusta*'nın iyi sulanmış ve kuraklık uygulamasının aktüel değerleri ile modellenmiş değerleri arasındaki fark göze çarpmaktadır. *F. ramosissima* için, 25°C sıcaklıkta ve 1250 µmol m⁻² s⁻¹ ışık altında, en yüksek artış 4 µmol m⁻² s⁻¹ net asimilasyon hızı ile gözlenmiştir. Bu durum, %25 asimilasyon artışına işaret ederken,

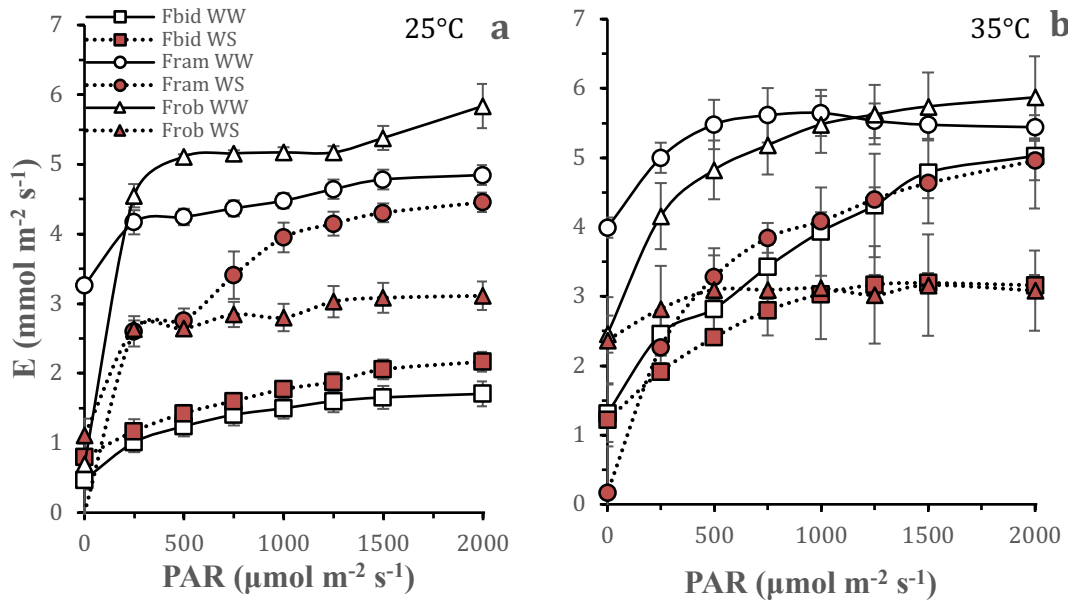
$R_{PR} \sim \%17$ civarındadır. *F. robusta*'da ise bu oran en yüksek artış'ın olduğu 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ışık şiddetinde, $\%50$ 'yi bulmaktadır ($R_{PR} \sim \%10$). Model grafiği 35°C sıcaklık için incelendiğinde, *F. ramosissima*'nın iyi sulanmış uygulaması için 25°C'de gözlenen makasın daha da açılarak, 1250 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ışıktan sonra, C_4 bitkisinin aktüel ölçüm değerlerinin üzerine çıktığı görülmüştür. Bu durum, *F. ramosissima*'nın aktüel değeri ile kıyaslandığında $\%50$ 'ye varan bir artışa işaret etmektedir ($R_{PR} \sim \%32$). *F. robusta*'nın iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulaması ise, 35°C sıcaklık değerinde, 25°C sıcaklık değerinde gösterdiği artışı devam ettirmiştir. Bu türün her iki uygulaması için, $\%25$ 'e varan bir artış söz konusudur (Şekil 4.35b ve d).



Şekil 4.35. *Flaveria* cinsinde 25°C ve 35°C yaprak sıcaklığında, net fotosentez hızı ışığa cevap eğrileri. Aktüel ölçüm (a-c) ve modellenmiş değerler (b-d), Fbid: C_4 *F. bidentis*, Fram: C_2 *F. ramosissima*, Frob: C_3 *F. robusta*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, $n=5$, hata çubukları \pm SH, Lejant (a) tüm grafikler için geçerlidir. Oklar, R_n parametresini göstermektedir.

Artan ışık şiddetlerinde, 25°C yaprak sıcaklığında bitkilerin transpirasyon hızlarına bakıldığında, uygulamadan bağımsız olarak *C₄ F. bidentis*'in 1-2 mmol m⁻² s⁻¹ aralığında en düşük transpirasyon hızına sahip olduğu gözlemlenmiştir (Şekil 4.36a). *C₄* bitkisinin iki uygulaması arasındaki fark, ışık şiddeti arttıkça açılmaya başlamıştır. En yüksek transpirasyon hızını, *C₄* türünün 3-4 katı terleme hızıyla *C₃ F. robusta*'nın iyi sulanmış bitkileri göstermiştir (Şekil 4.36a). *C₃-C₄* ara türü ise, iyi sulanmış uygulamasında *C₃* bitkisinin iyi sulanmış uygulamasına yakın değerler göstermiştir. Bu tür, kuraklık stresi altında ise, *C₃* bitkisinin kuraklık stresi uygulamasının yaklaşık 1.5 katı transpirasyon hızına sahiptir. Kuraklık stresi, *C₄* bitkisi hariç, diğer bitkilerde stoma iletkenliğinde düşüşe sebep olmuştur (Şekil 4.36a).

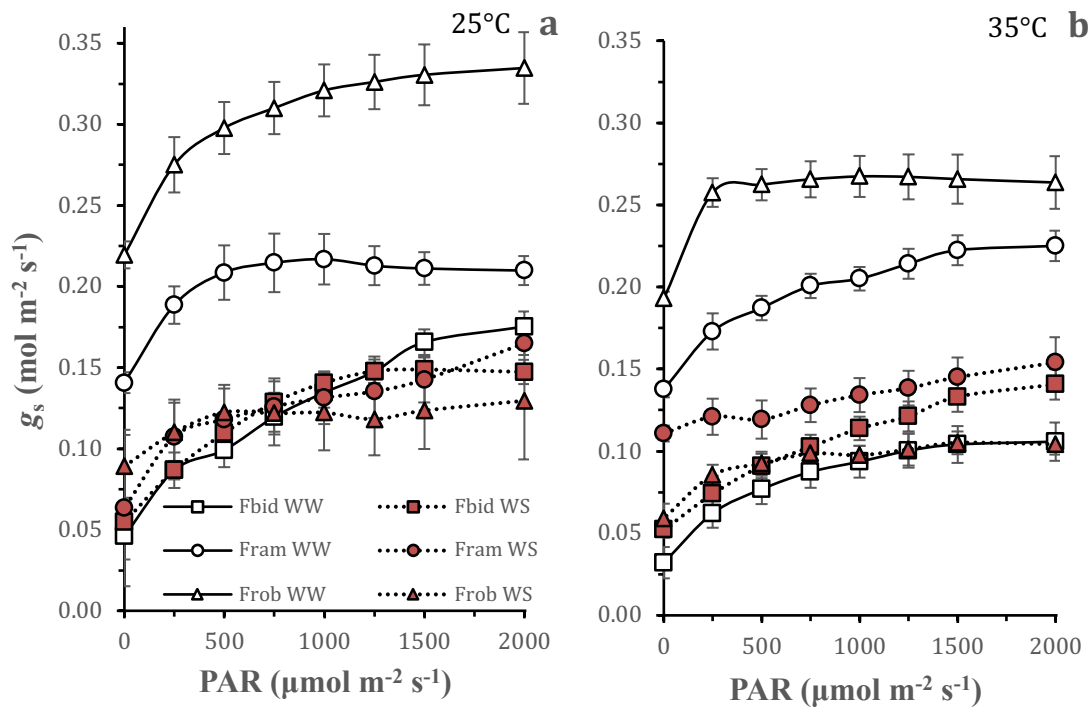
Sıcaklık arttığında ise, *C₃-C₄* ara türünün ve *C₄* bitkisinin iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarının terleme hızlarında artış görülmüş, *C₃* bitkisi ise 25°C yaprak sıcaklığına benzer transpirasyon hızı göstermiştir (Şekil 4.36b). *C₃-C₄* ara türünde gözlenen artış 1-2 mmol m⁻² s⁻¹ civarında iken, *C₄* bitkisinde yaklaşık 2-3 mmol m⁻² s⁻¹'dir. *C₃* bitkisinde ise düşük sıcaklık ile yüksek sıcaklık arasında, iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarının arasında önemli bir fark yoktur (Şekil 4.36b).



Şekil 4.36. *Flaveria* cinsinde 25°C yaprak sıcaklığında (a) ve 35°C yaprak sıcaklığında (b) transpirasyon hızına karşılık ışığa cevap eğrileri. Fbid: *C₄ F. bidentis*, Fram: *C₂ F. ramosissima*, Frob: *C₃ F. robusta*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=5, hata çubukları, ± SH, Lejant (a) her iki grafik için geçerlidir.

Yaprığın 25°C olduğu sıcaklıkta gerçekleştirilen stoma iletkenliği ölçümlerinde en yüksek değerler C₃ *F. robusta*'nın iyi sulanmış bitkilerinde bulunmuştur (Şekil 4.37a). Kendisine en yakın grup olan C₃-C₄ ara türünün iyi sulanmış uygulaması ile aralarında 0.1 mol m⁻² s⁻¹'lik bir fark vardır. Ayrıca, C₄ bitkisinin iyi sulanmış uygulaması ile bu fark yaklaşık 0.13 mol m⁻² s⁻¹'dir. Kuraklık stresi uygulamaları incelendiğinde, en yüksek değerler C₃-C₄ ara türüne aitken, en düşük değerler C₃ *F. robusta*'ya aittir. (Şekil 4.37a).

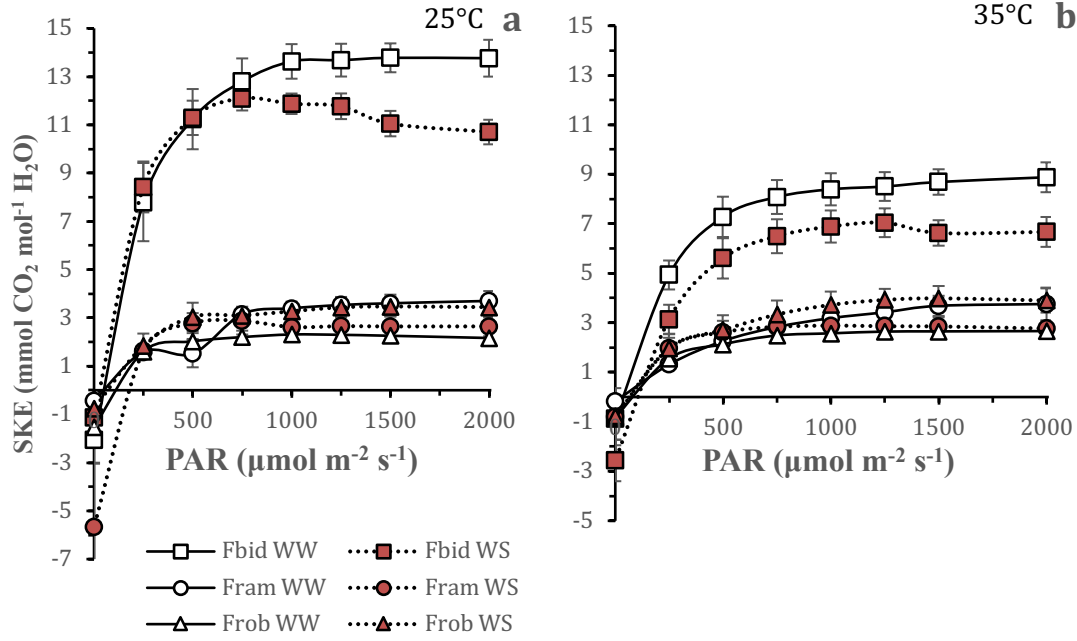
Yaprak sıcaklığı 35°C'ye çıkarıldığında ise, 25°C yaprak sıcaklığında gözlenen trend devam etmiştir. En yüksek g_s, C₃ bitkilerinin iyi sulanmış uygulamasında gözlemlenmiş, onu C₃-C₄ ara türü takip etmiş, en düşük g_s ise C₄ *F. bidentis*'te gözlemlenmiştir. Kuraklık stresi ise, C₃ ve C₃-C₄ ara türünde g_s'nin ciddi oranda düşmesine sebep olmuştur (Şekil 4.37b).



Şekil 4.37. *Flaveria* cinsinde 25°C yaprak sıcaklığında (a) ve 35°C yaprak sıcaklığında (b) g_s-PAR eğrileri. Fbid: C₄ *F. bidentis*, Fram: C₂ *F. ramosissima*, Frob: C₃ *F. robusta*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=5, hata çubukları ± SH, Lejant (a) her iki grafik için geçerlidir.

Flaveria cinsinin belirtilen türlerinde ve uygulamalarında, artan fotosentetik aktif radyasyona karşılık SKE hesaplanmıştır (Şekil 4.38). Yaprak sıcaklığı ve uygulama farketmeksizin, C₄ *F. bidentis* türü diğer iki türden 4-5 kat daha yüksek SKE göstermiştir. Buna rağmen, diğer türler kuraklık stresi söz konusu olduğunda çok

fazla kayıp göstermezken, *F. bidentis* yaklaşık 2-3 mmol CO₂ mol⁻¹ H₂O SKE kaybına uğramıştır. Ayrıca, bütün bitkilerin SKE'si 35°C yaprak sıcaklığında, 25°C'ye göre düşüş göstermişlerdir. Bahsedilen sıcaklık değerinde *F. bidentis*, en yüksek SKE değerine sahipken, 25°C yaprak sıcaklığına göre neredeyse yarı yarıya SKE kaybı göstermiştir (Şekil 4.38).



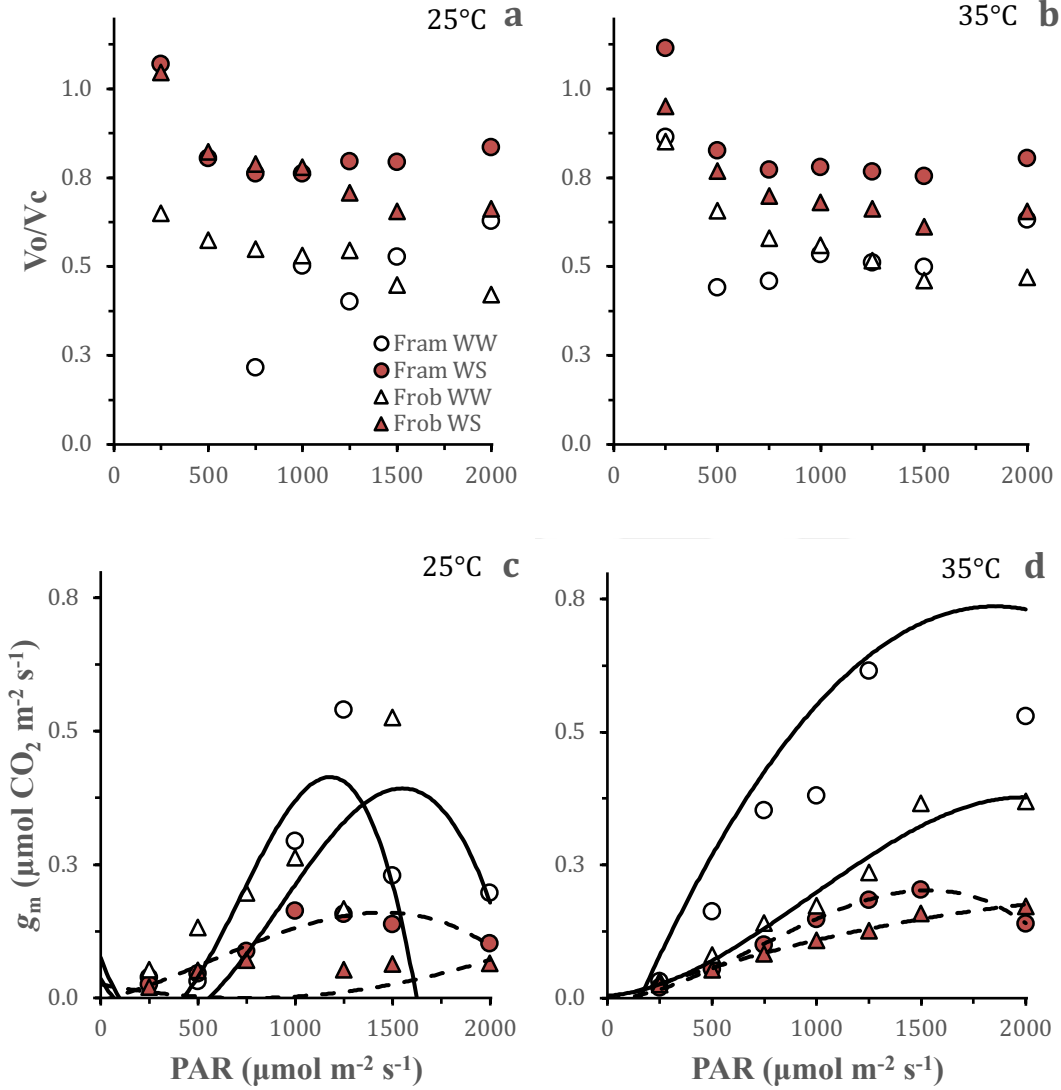
Şekil 4.38. *Flaveria* cinsinde 25°C yaprak sıcaklığında (a) ve 35°C yaprak sıcaklığında (b) SKE-PAR eğrileri. Fbid: C₄ *F. bidentis*, Fram: C₂ *F. ramosissima*, Frob: C₃ *F. robusta*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=5, ± SH, Lejant (a) her iki grafik için geçerlidir.

Başlık 4.3.1.1'de, Laisk eğrileri ile elde edilmiş ışıklı mitokondriyal solunum değerleri kullanılarak, artan PAR değerleri için her iki yaprak sıcaklığında ve her iki uygulamada, *F. ramosissima* ve *F. robusta* için g_m ve V_o/V_c değerleri modellenmiştir (Şekil 4.39).

V_o/V_c oranlarına bakıldığında, C₃ bitkisi *F. robusta*'nın iyi sulanmış uygulaması her iki yaprak sıcaklığında, artan PAR ile ters orantılı bir trend göstermiştir. Kuraklık stresi altında ise, 0.8 oranına yakın değerlerde dalgalanma göstermiştir. Her iki yaprak sıcaklığında, *F. ramosissima*'nın kuraklık stresi grubu 1500 PAR'a kadar V_o/V_c oranında düşüş gösterirken, iyi sulanmış uygulaması artan bir trend sergilemiştir (Şekil 4.39a ve b).

Her iki bitkinin, her iki yaprak sıcaklığında ve her iki uygulamasında da g_m değerleri PAR ile doğru orantılı hareket etmiştir. Ancak, bu durum 1500 PAR'a kadar

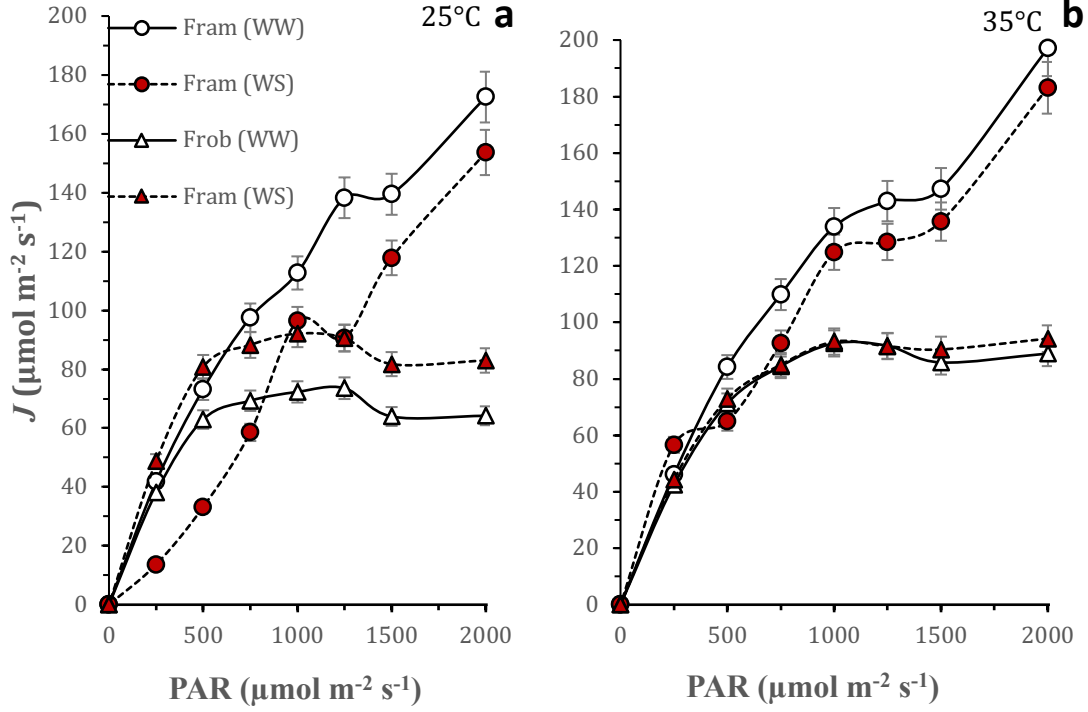
geçerli olup, daha sonrasında g_m 'de bir düşüş ortaya çıkmıştır. Kuraklık stresi altında, çok yüksek bir artış gözlenmezken, iyi sulanmış uygulamada artış açıkça görülmektedir. Ayrıca, kuraklık stresinde türler arasında çok yüksek bir fark gözlenmezken, iyi sulanmış uygulamalarda C_2 bitkisinin daha yüksek değerlere sahip olduğu görülmektedir (Şekil 4.39c ve d).



Şekil 4.39. *Flaveria* cinsi için V_o/V_c oranları (a-b) ve g_m değerleri (c-d), 25°C yaprak sıcaklığında (a-c) ve 35°C yaprak sıcaklığında (c-d), Fbid: C_4 *F. bidentis*, Fram: C_2 *F. ramosissima*, Frob: C_3 *F. robusta*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=5, Lejant (a) her iki grafik için geçerlidir. Eğriler polinomik trendi göstermektedir.

Flaveria cinsinde, *F. ramosissima* ve *F. robusta* için modellemelerde kullanılan J (ETR) değerleri Şekil 4.40'ta verilmiştir. C_3 - C_4 ara türünde, kuraklık stresi ile beraber J değerlerinde düşüş yaşanırken, C_3 bitkisinde az da olsa bir artış

gözlemlenmiştir. Ayrıca, her iki uygulama için C_2 bitkisinin ETR değerleri, C_3 bitkisinin 2 katıdır (Şekil 4.40).



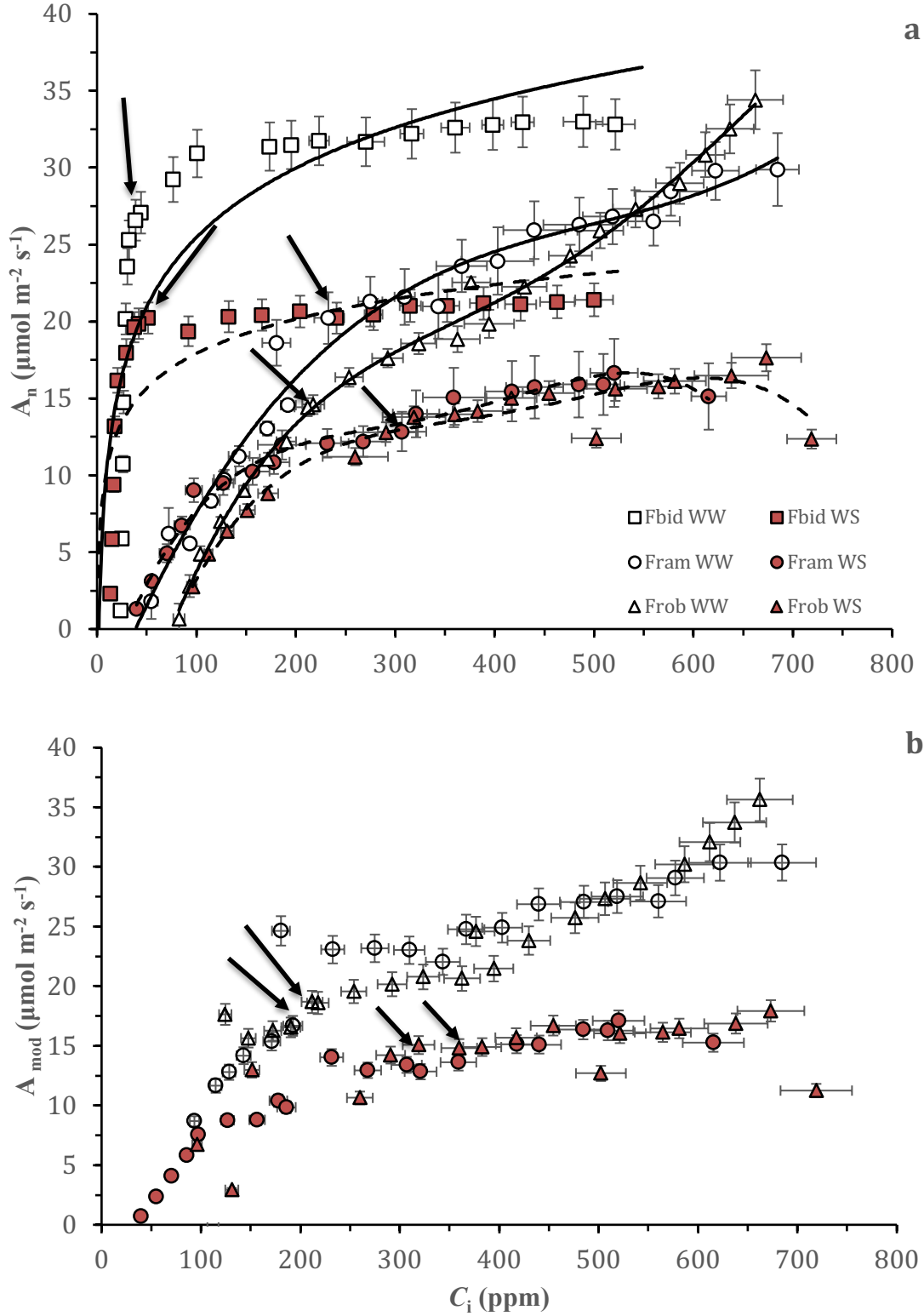
Şekil 4.40. *Flaveria* cinsinde ışığa cevap eğrilerinin modellerinde kullanılan ortalama J (ETR) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ değerleri. WW: iyi sulanmış, WS: su stresi Fram: C_2 *F. ramosissima*, Frob: C_3 *F. robusta*, $n=5$, $\pm\text{SH}$, 0 PAR noktasında tüm değerler 0'dır.

4.3.1.4. A- C_i Eğrileri

Flaveria cinsinin C_3 , C_3 - C_4 ve C_4 türlerinde, artan CO_2 karşılık net fotosentez ölçümü yapılarak A- C_i eğrileri oluşturulmuştur (Şekil 4.41a). Daha sonra, bu eğrilerden elde edilen veriler ile fotorespirasyonun olmadığı senaryoya göre, C_3 ve C_3 - C_4 ara türleri için A- C_i eğrileri oluşturulmuştur (Şekil 4.41b).

F. bidentis'in iyi sulanmış uygulaması, 24 ppm C_i 'a denk gelen kompensasyon noktasından sonra çok küçük artışlar ile $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ civarına net fotosentez değerine ulaşmıştır (Şekil 4.41a). Bu durum 400 ppm C_a değerine kadar devam etmiş, bu andan sonra net fotosentezde istatistiki olarak önemli artışlar görülmeyip, C_i değeri kademeli olarak artmıştır. Aynı bitkinin kuraklık stresi uygulaması, benzer trendi göstermiş fakat bahsedilen kırılma noktası $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ net asimilasyon değeri yakınlarında gerçekleşmiştir. C_3 - C_4 ara türü ve C_3 bitkisine bakıldığında ise, C_3 - C_4 ara türü 50-55 ppm civarı kompensasyon noktasına sahipken, C_3 bitkisi *F. robusta* 82-90 ppm civarında bir kompensasyon noktasına sahip

olmuştur. Bu iki bitkinin, kuraklık veya iyi sulanmış grubunda, net asimilasyon değerleri C_i ile doğru orantılı olarak artmaktadır.



Şekil 4.41. *Flaveria* cinsi için $A-C_i$ eğrileri. Aktüel ölçüm değerleri (a) ve modellenmiş eğriler (b). Fbid: C_4 *F. bidentis*, Fram: C_2 *F. ramosissima*, Frob: C_3 *F. robusta*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, $n=5$, \pm SH, Lejant (a) her iki grafik için geçerlidir. Eğriler polinomik trendi, oklar 400 ppm C_a 'yı göstermektedir.

Hatta, C₃-C₄ ara türü *F. ramosissima*, iyi sulanmış uygulamasında 630 ppm C_i değerinden sonra 32 µmol m⁻² s⁻¹ net asimilasyon göstererek, C₄ bitkisinin iyi sulanmış uygulamasının önüne geçmiştir. Bu iki bitkinin kuraklık uygulamaları arasında, 300 ppm C_i değerine kadar net asimilasyonda önemli farklılıklar gözlenirken, bu değerden sonra A_n değerleri arasındaki fark azalmaya başlamıştır. C_i değeri 700 ppm civarına yaklaştığında ise her iki tür için de fark neredeyse iki kata ulaşmaktadır. Diğer taraftan, *F. bidentis*'in iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamaları arasındaki fark sürekli olarak 8-10 µmol m⁻² s⁻¹ aralığında seyretmiştir. C₂ ve C₃ bitkilerinde ise 200 ppm C_i değerine kadar kuraklık ve iyi sulanmış uygulamalar arasında fark gözlenmezken, bu değerden sonra bu türlerin iyi sulanmış uygulamaları neredeyse eksponansiyel olarak artan asimilasyon değerleri göstermeye başlamışlardır (Şekil 4.41a).

Modelleme sonucundaki değerler incelendiğinde, C₃-C₄ ara türünün kompensasyon noktasının azaldığı, C₃ bitkisinin ise aktüel değerleri ile istatistiki bir fark göstermediği tespit edilmiştir. Her iki bitkinin iyi sulanmış uygulamalarına bakıldığında, 300-400 ppm C_i bandına kadar fotorespirasyonun %10-15 civarında seyrettiği, bu noktadan sonra 700 ppm değerine kadar azalarak %4-5 civarına gerilediği görülmektedir. Stres gruplarında ise benzer trend mevcut olsa da 300 ppm C_i değerine kadar fotorespirasyon %7-8 civarında bir etki gösterirken, bu değerden sonra %1-2 etki göstermiştir (Şekil 4.41b).

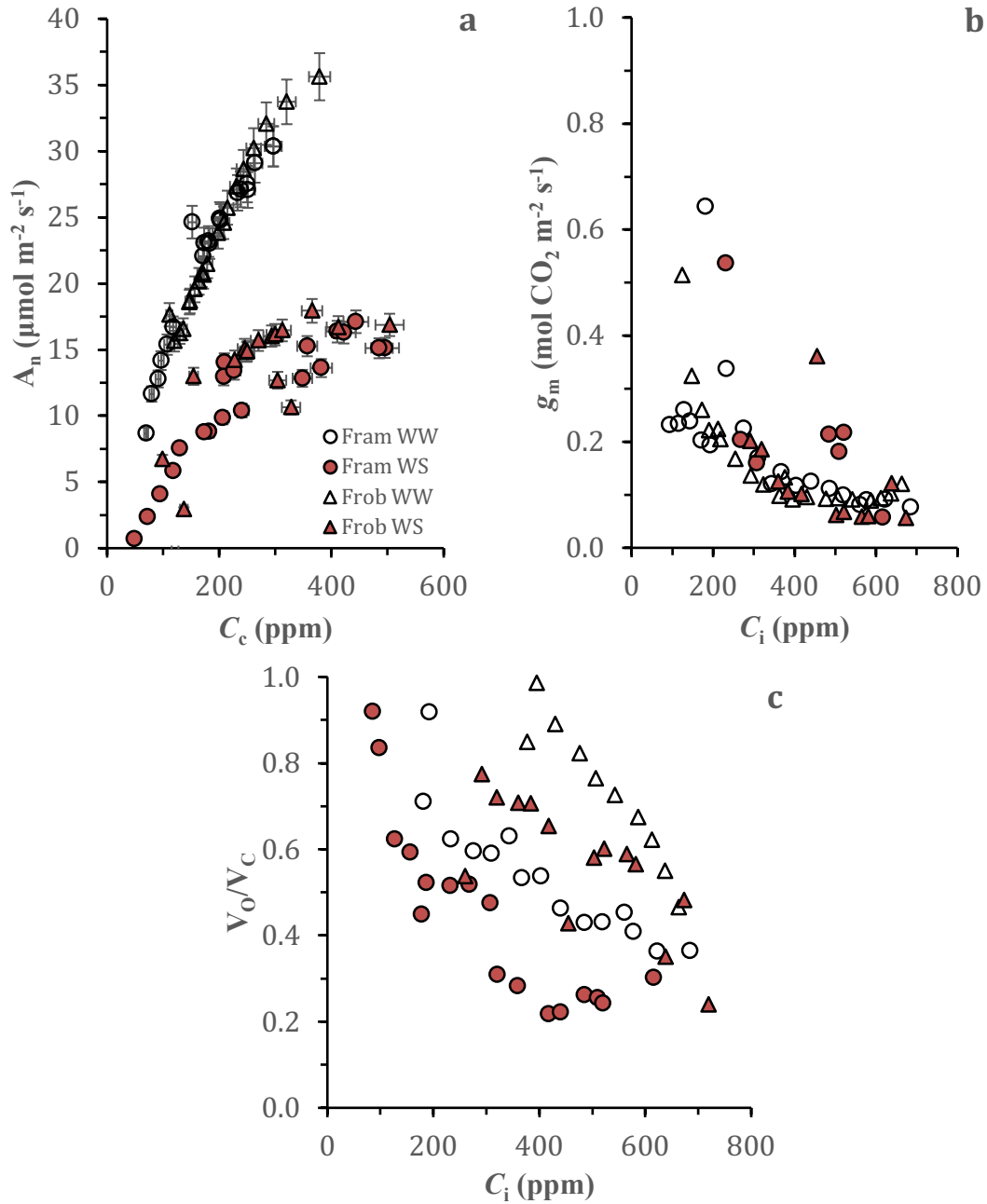
F. ramosissima ve *F. robusta*'nın aktüel A-C_i eğrilerinden modelleme aracılığıyla, A- C_c, g_m- C_i ve V_o/V_c-C_i eğrileri oluşturulmuştur (Şekil 4.42).

A_n-C_c eğrisi incelendiğinde, her iki bitkinin A_n-C_i eğrisine benzer trendlere sahip olduğu görülmektedir. Her iki bitkinin iyi sulanmış uygulamaları arasında neredeyse belirli bir fark gözlenmezken, iki uygulamanın da kloroplast içerisindeki CO₂ miktarının artışına benzer ve hızlı cevap verdiği görülmektedir. Şöyle ki, her 100 birim C_c artışına 5-7.5 µmol m⁻² s⁻¹ net asimilasyon artışı iki bitkide de görülmektedir. Fakat stres altındayken, iki bitki de kloroplast içerisindeki CO₂ oranı yanı C_c'nin artışına daha yavaş ve düşük asimilasyon cevabı vermişlerdir (Şekil 4.42a).

Uygulama ve tür farkı olmadan, mezofil CO₂ iletkenliği, g_m, C_i arttıkça azalan bir trend göstermiştir. Her iki bitkide ve bu bitkilerin kuraklık stresi uygulamalarında, 300 ppm C_i değerine kadar hızlı bir düşüş yaşayan g_m, bu değerden

sonra 0.05 ile 0.12 mol CO₂ m⁻² s⁻¹ bandında stabile yakın bir trende sahiptir (Şekil 4.42b).

Oksijenasyon hızının, karboksilasyon hızına oranına bakıldığında, iki bitki için de düşük C_i'de oran çok yüksek iken, C_i arttıkça tüm bitkiler, neredeyse fotorespirasyonun olmadığı (<0.5) çizginin altında değerlere sahip olmuşlardır (Şekil 4.42c).



Şekil 4.42. *Flaveria* cinsine ait A-C_c eğrisi (a), g_m-C_i eğrisi (b) ve V_o/V_c-C_i (c) eğrisi. Fram: C₂ *F. ramosissima*, Frob: C₃ *F. robusta*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=5, ±SH, Lejant (a) tüm grafikler için geçerlidir.

4.3.2. Büyüme Oranları

Flaveria cinsinde büyüme oranlarına bakıldığında, C₄ bitkisi *F. bidentis*, büyüme ve bağıl büyüme oranları açısından, kuraklık stresinden etkilenmeden diğer türlerin önünde yer alıyor gibi görünse de C₃ *F. robusta*'nın iyi sulanmış uygulaması ile aralarında istatistiki olarak bir fark bulunmamaktadır (Tablo 4.7). Ayrıca, C₄ bitkisinin toplam yaş ve kuru ağırlık bakımından, diğer iki bitkiden daha yüksek bulunmuştur. Bu bitkinin, kuraklık stresi uygulaması sonucunda elde edilen toplam kuru ağırlığı, diğer iki türün iyi sulanmış uygulaması kadar toplam kuru ağırlığa sahip olmuştur (Tablo 4.7).

Kök ve gövde oranları açısından, uygulamadan bağımsız olarak C₃ bitkisi en yüksek değerleri göstermekte iken, C₂ bitkisi yakın değerler ile bu bitkiyi takip etmekte, C₄ bitkisi ise en düşük değerleri göstermiştir (Tablo 4.7).

Hasat indeksleri incelendiğinde C₃ *F. robusta*'nın hem iyi sulanmış hem de kuraklık stresi uygulamasının, diğer bitkilerden daha yüksek değerlere sahip olduğu görülmektedir. Bağıl büyüme oranlarında ise tam tersi bir durum gözle çarpılmaktadır. C₄ bitkisi daha yüksek bağıl büyüme oranına sahipken, C₃ bitkisi daha az bağıl büyüme oranına, C₂ bitkisi ise en düşük bağıl büyüme oranına sahip olmuştur (Tablo 4.7).

Yaprak yüzey alanı açısından, uygulamadan bağımsız olarak, C₃ bitkisi en fazla yüzey alanına sahipken, C₄ bitkisi en düşük yaprak yüzey alanına sahip olup, C₂ bitkisi, bu iki bitkinin arasında yer almıştır (Tablo 4.7).

Su potansiyellerine bakıldığında, kuraklık uygulamasının bitkileri yüksek seviyede (>-2.5 MPa) kuraklık stresine maruz bıraktığı, iyi sulanmış uygulamaların ise yeterli miktarda sulanmış oldukları (<-1.5 MPa) görülmektedir (Tablo 4.7).

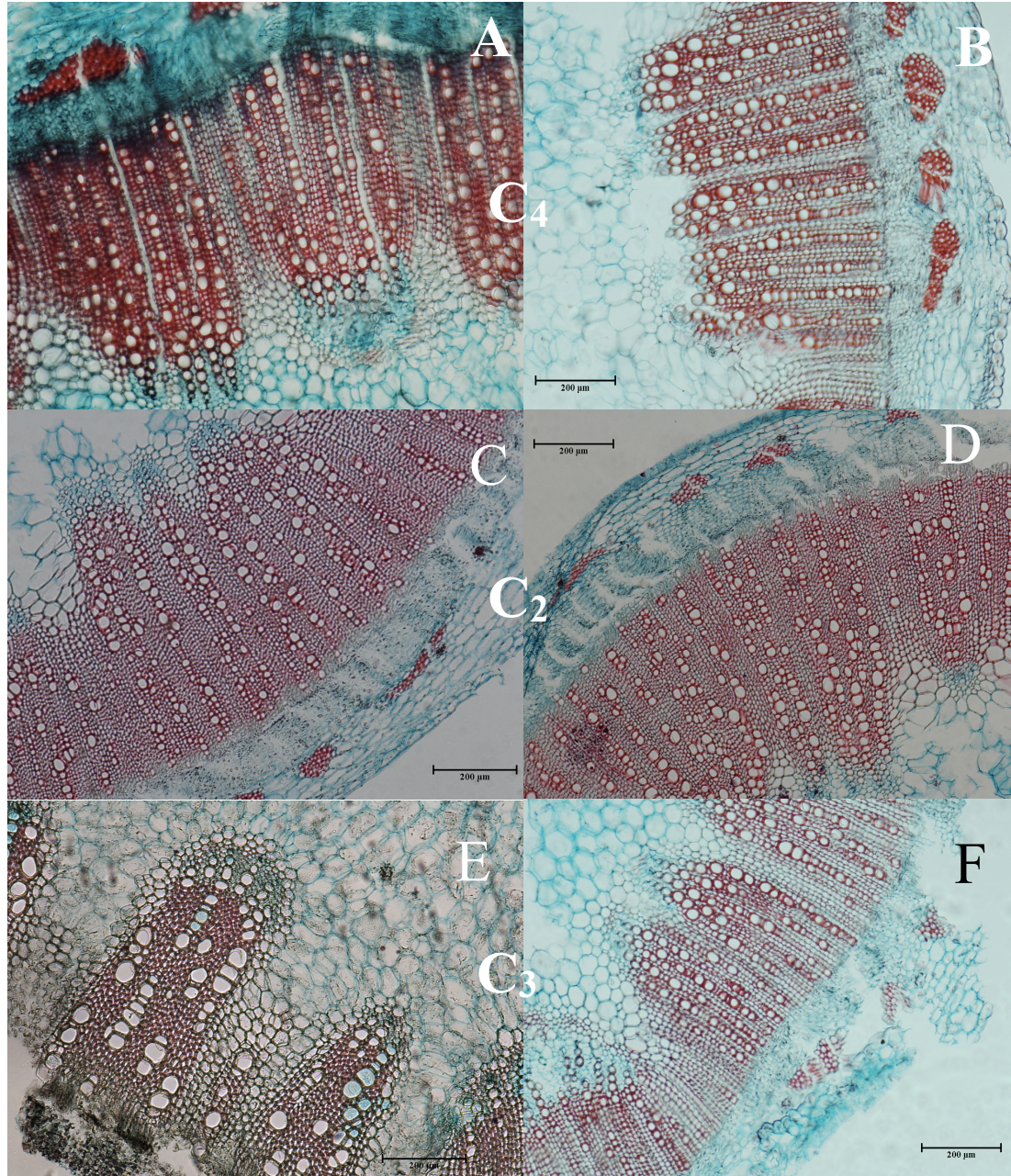
Tablo 4.7. *Flaveria* cinsine ait büyüme verileri ve su potansiyelleri. Fb: *C₄ F. bidentis*, Fr: *C₂ F. ramosissima*, Fr*: *C₃ F. robusta*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=5, ± SH, sütunlara ait farklı harfler değişik önem derecesini göstermektedir (p≤0.05).

Türler Uygulama	Kök/Gövde Oranı ----	Büyüme Oranı (gr g ⁻¹)	Bağlı Büyüme Oranı (gr gr ⁻¹ g ⁻¹)	Hasat İndeksi -----	Top. YaşAğır. (gr)	Toplam Kuru Ağırlık (gr)	Yaprak Yüzey Alanı (cm ²)	Su Potansiyeli (MPa)
Fb WW	0.29±0.07 ^b	0.4±0.07 ^a	0.41±0.023 ^a	0.25±0.09 ^d	110.7±3.43 ^a	26.12±1.5 ^a	726.19±15.86 ^c	-1.55±0.18
Fb WS	0.24±0.05 ^b	0.36±0.009 ^a	0.351±0.019 ^a	0.24±0.05 ^d	65.4±2.22 ^c	16.26±1.28 ^b	644.64±10.3 ^d	-2.95±0.16
Fr WW	0.30±0.04 ^b	0.29±0.008 ^b	0.333±0.015 ^b	0.29±0.01 ^b	95.17±2.3 ^b	18.64±6.21 ^b	879.46±25.1 ^b	-1.24±0.05
Fr WS	0.27±0.01 ^b	0.23±0.017 ^c	0.321±0.009 ^b	0.27±0.07 ^c	56.02±6.72 ^c	9.27±4.12 ^c	649.27±21.35 ^d	-2.88±0.15
Fr* WW	0.42±0.009 ^a	0.36±0.013 ^a	0.311±0.006 ^c	0.34±0.1 ^a	90.8±6.9 ^b	19.79±7.15 ^b	1091.05±38.2 ^a	-1.17±0.1
Fr* WS	0.30±0.002 ^b	0.31±0.022 ^b	0.295±0.002 ^c	0.30±0.08 ^b	67.83±5.43 ^c	8.97±3.38 ^c	821.57±39.1 ^b	-2.96±0.23

4.3.3. *Flaveria* Cinsinde Anatomi Çalışmaları

4.3.3.1. Gövde Anatomisi

Flaveria cinsine ait ksilem enine kesitleri Şekil 4.43'te verilmiştir. Bu enine kesitlerden bitkilerin, ortalama damar çapları, en geniş damar çapları ve damar sayıları ölçülerek Tablo 4.9'da verilmiştir.



Şekil 4.43. *Flaveria* cinsine ait ksilem enine kesitleri. C_4 *F. bidentis* (a-b), C_2 *F. ramosissima* (c-d) ve C_3 *F. robusta* (e-f). Sol sütun iyi sulanmış uygulamayı, sağ sütun kuraklık stres grubunu göstermektedir. Skalalar 200µm (a) fotoğrafı için de geçerlidir, 100x büyütme.

Tablo 4.8’de verilen anatomi verileri incelendiğinde, en büyük damar çapına C₃ bitkisi *F. robusta*’nın sahip olduğu, en küçük damar çapına ise C₃-C₄ ara türü *F. ramosissima*’nın sahip olduğu görülmektedir. Damar yoğunluğu açısından C₄ ve C₃-C₄ ara türü arasında istatistiki olarak bir fark yoktur ve her iki bitkinin damar yoğunluğu C₃ bitkisinin damar yoğunluğundan fazladır. C₄ ve C₃ bitkisinin ortalama damar çapı C₃-C₄ ara türüne göre daha yüksektir. Kuraklık stresinin ksilem anatomi parametrelerini etkilemediği görülmektedir (Tablo 4.8).

Tablo 4.8. *Flaveria* cinsinde ksilem anatomi parametreleri. C₄ *F. bidentis*, C₂ *F. ramosissima*, C₃ *F. robusta*, MDC: maksimum damar çapı, ODC: ortalama damar çapı, VF: damar sayısı, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=6, ± SH, sütunlardaki farklı harfler değişik önem derecesini ifade etmektedir (p≤0.05).

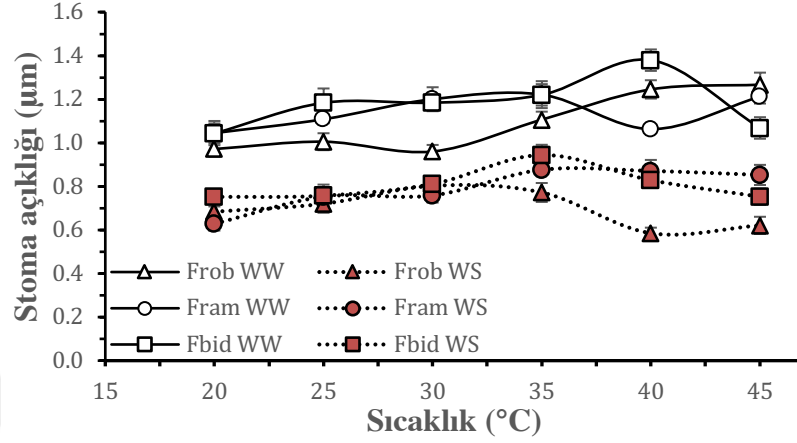
		MDC (µm)	ODÇ (µm)	VF (no: mm ²)
<i>F. bidentis</i> (WW)	C ₄	69.7 ± 4.8 ^a	30.1 ± 2.9 ^a	164 ± 6 ^a
<i>F. bidentis</i> (WS)		65.6 ± 3.4 ^a	29.2 ± 4.1 ^a	160 ± 4 ^a
<i>F. ramosissima</i> (WW)	C ₂	58.8 ± 3.7 ^b	23.7 ± 2.7 ^b	165 ± 8 ^a
<i>F. ramosissima</i> (WS)		57.2 ± 2.1 ^b	24.2 ± 1.5 ^b	168 ± 9 ^a
<i>F. robusta</i> (WW)	C ₃	70.1 ± 2.5 ^a	27.3 ± 1.6 ^a	106 ± 10 ^b
<i>F. robusta</i> (WS)		68.1 ± 2.4 ^a	25.6 ± 2.8 ^a	101 ± 8 ^b

4.3.3.2. Stoma Açıklığı ve Anatomisi

Flaveria cinsinin türlerinde artan sıcaklık değerlerine karşılık, stoma açıklığı ölçümleri gerçekleştirilmiştir (Şekil 4.44). En geniş stoma açıklığı, 40°C sıcaklığa kadar *F. bidentis*’in iyi sulanmış uygulamasında gözlemlenmiştir. Bu sıcaklık değerine kadar, 30-35°C sıcaklıkta C₃-C₄ ara türü *F. ramosissima* ile aralarında istatistiksel olarak bir fark bulunmamaktadır. Bu sıcaklık değerinden sonra, 45°C’de, *F. bidentis*’in iyi sulanmış uygulamasının stoma açıklığı diğer iki bitkinin iyi sulanmış uygulamasının altında kalmıştır.

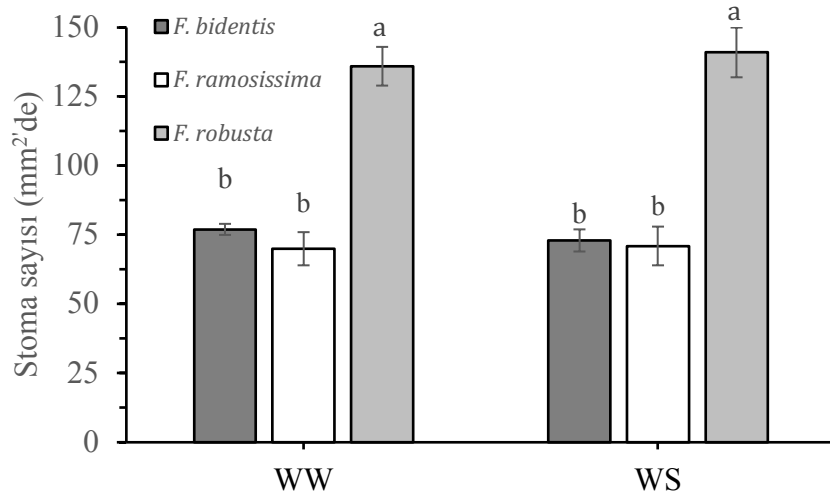
Bitkilerin kuraklık stresi uygulaması incelendiğinde, C₄ bitkisi iyi sulanmış uygulaması ile aynı trendi devam ettirmiştir fakat azalış için kırılma noktası 35°C yaprak sıcaklığına gerilemiştir. Diğer bitkilerde de stoma açıklığı daralmış, *F. bidentis* iyi sulanmış uygulaması ile aynı trendi göstermiştir. *F. ramosissima* ise, 35°C yaprak sıcaklığından sonra, iyi sulanmış uygulama ile tam tersi bir trend göstermiştir. Stres altında, tüm türler neredeyse yarı yarıya stoma açıklıklarını azaltarak, 1-1.2 µm aralığından, 0.6-0.8 µm aralığına kadar düşüş yaşamışlardır (Şekil 4.44).

Bitkilere ve bu bitkilerin farklı uygulamalarına ait stoma görüntüleri Şekil 4.46'da ve Şekil 4.47'de verilmiştir. Tür içi stoma boyutları arasında istatistiki bir fark gözlenmezken, türlerin amfistomatik özellik gösterdiği ve hipostomatik yoğunluğa sahip oldukları tespit edilmiştir. Ölçümler ve görüntülemeler bu bilgi göz önünde tutularak, hipostomatik bölge olan yaprak altından gerçekleştirilmiştir.

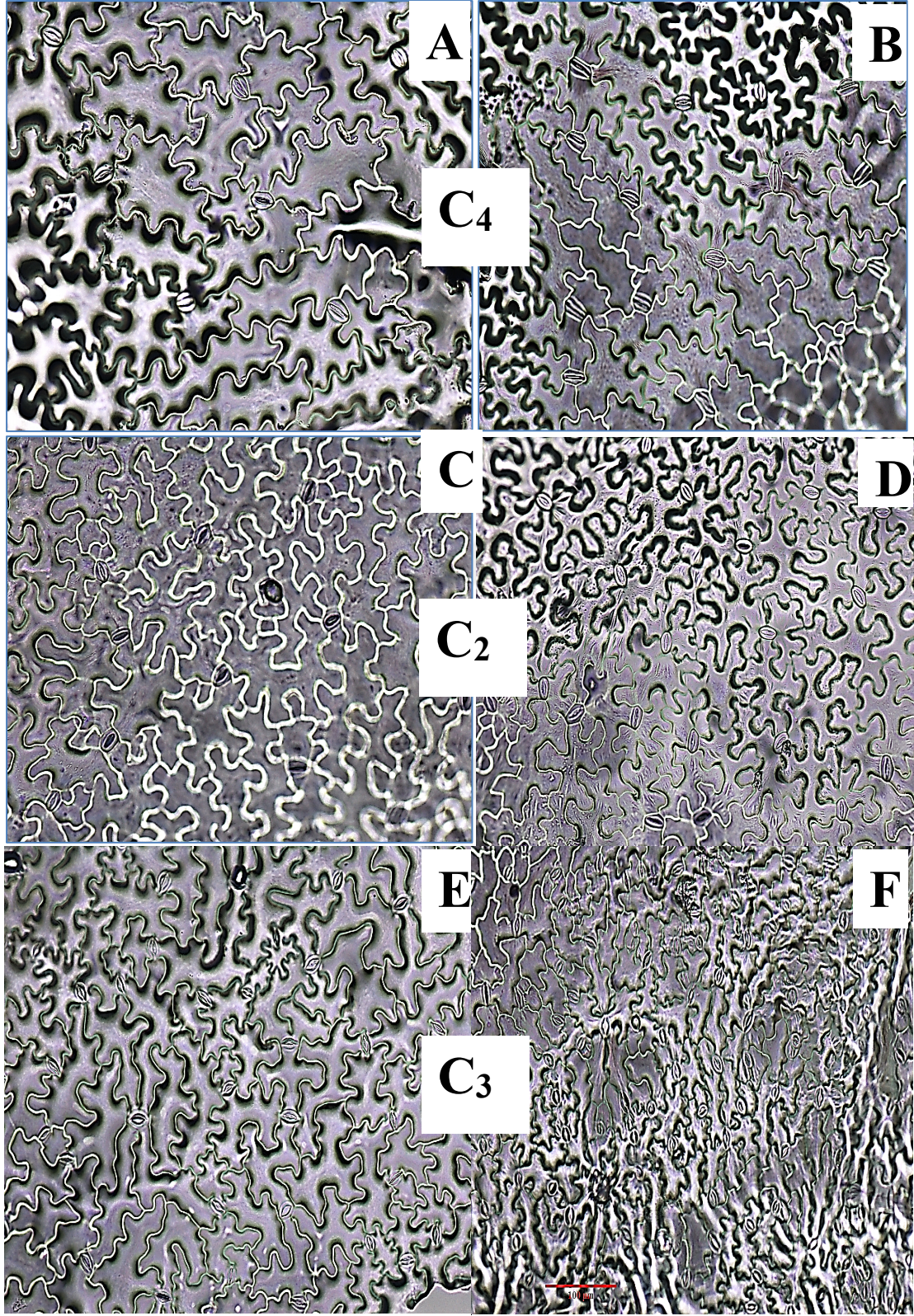


Şekil 4.44. *Flaveria* cinsine ait sıcaklığa karşılık stoma açıklıkları. Fbid: *C₄ F. bidentis*, Fram: *C₂ F. ramosissima*, Frob: *C₃ F. robusta*, WW: iyi sulanmış WS: Su stresi, n=25, ± SH.

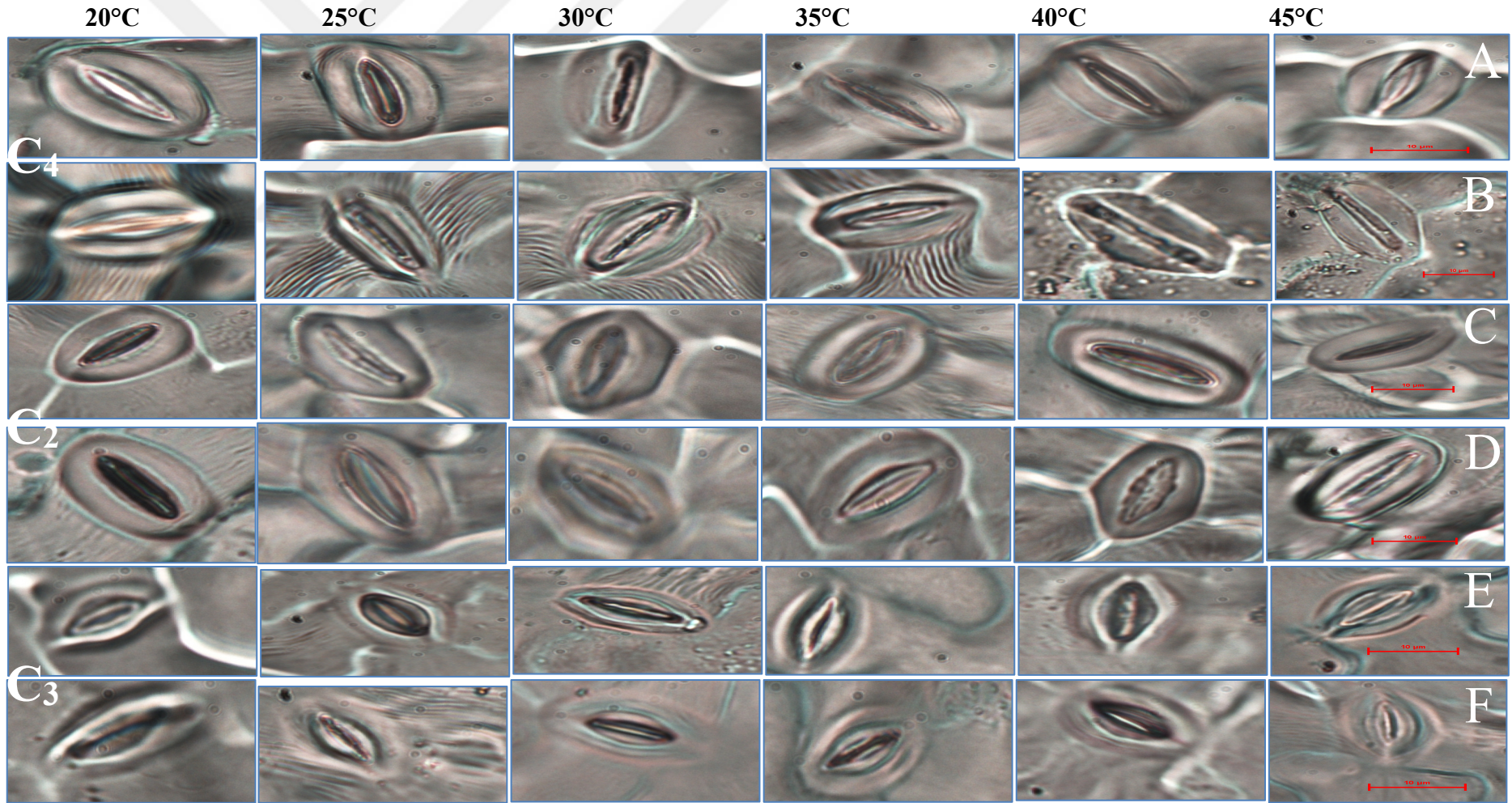
Flaveria cinsinin türlerinde yapılan stoma sayımlarında, mm² başına en yüksek stoma sayısı, *C₃* bitkisi *F. robusta*'ya ait olduğu bulunmuştur (Şekil 4.45). *F. ramosissima* ve *F. bidentis*'in neredeyse iki katı stomaya sahip *F. robusta*'nın, mm²'de stoma sayısı yaklaşık 136-142 civarındadır. *F. ramosissima* ve *F. bidentis* arasında istatistiki olarak bir farka rastlanmamıştır. Bitkilerin stoma sayısı kuraklık stresinden etkilenmemiştir (Şekil 4.44).



Şekil 4.45. *Flaveria* cinsine ait türlerin stoma sayıları. *C₄ F. bidentis*, *C₂ F. ramosissima*, *C₃ F. robusta*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=25, ± SH, harfler farklı önem derecesini göstermektedir (p<0.05).



Şekil 4.46. *Flaveria* cinsine ait stoma görüntüleri. C_4 *F. bidentis* (A-B), C_2 *F. ramosissima* (C-D) ve C_3 *F. robusta* (E-F). Sol sütun iyi sulanmış uygulamayı, sağ sütun kuraklık stresi uygulamasını göstermektedir. Skala (F) 100µm tüm fotoğraflar için geçerlidir, 200x büyütme. Fotoğraflar 20°C yaprak sıcaklığına aittir.



Şekil 4. 47. *Flaveria* cinsine ait stoma görüntüleri. C₄ *F. bidentis* (A-B), C₂ *F. ramosissima* (C-D) ve C₃ *F. robusta* (E-F). Sol sütun iyi sulanmış uygulamayı, sağ sütun kuraklık stresi uygulamasını göstermektedir. Skalalar 10µm tüm fotoğraflar için geçerlidir, 1000x büyütme.

4.3.4. Su İletimi

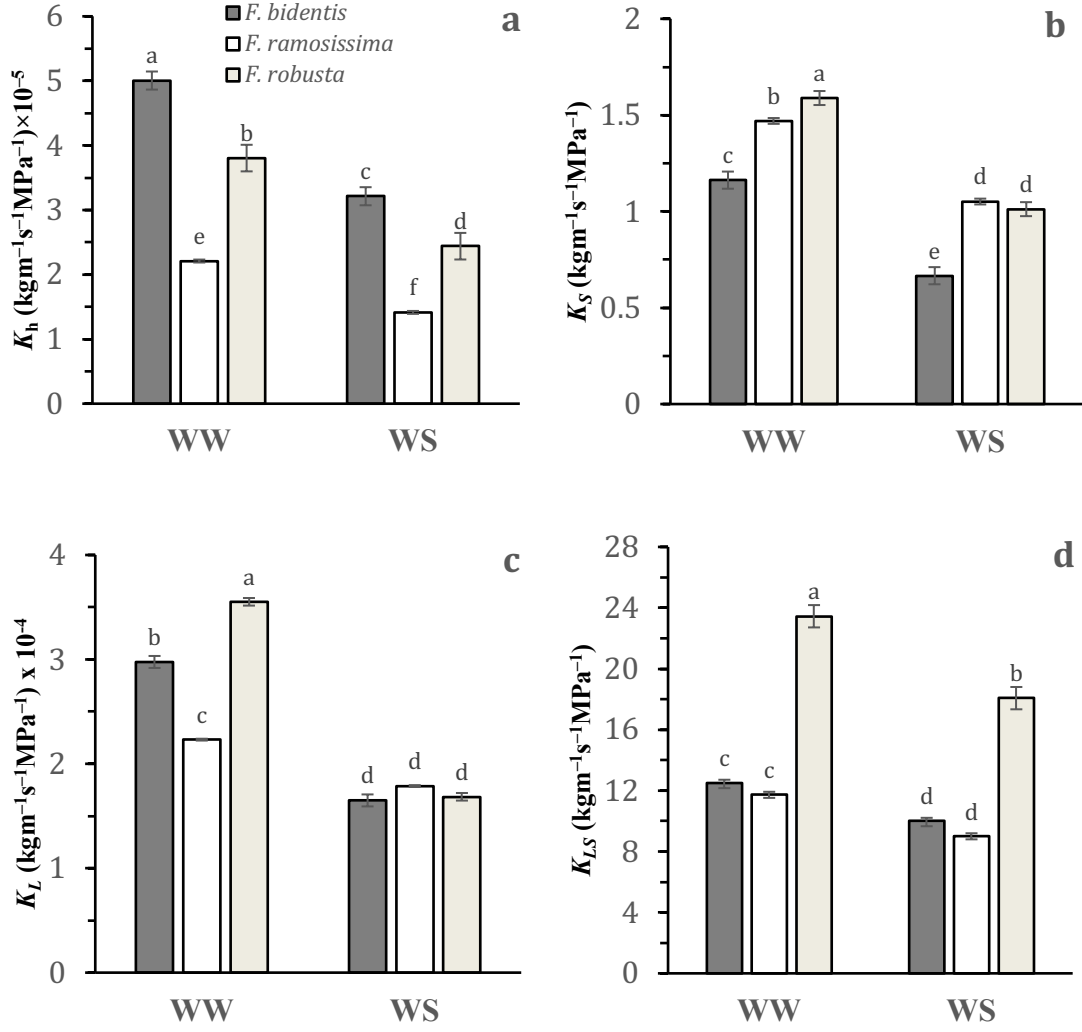
Flaveria cinsine ait üç farklı fotosentetik izyoluna sahip bitkilerde, Şekil 4.47’de verilen su iletimi ölçümleri gerçekleştirilmiştir (Şekil 4.48).

Bu ölçümlerden gövde su iletimi (K_h) incelendiğinde, en yüksek su iletimine, yaklaşık $5 \text{ kgm}^{-1}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}\times 10^{-5}$ ile *F. bidentis*’in iyi sulanmış uygulamasının sahip olduğu görülmektedir. Kuraklık stresi altında yaklaşık $2 \text{ kgm}^{-1}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}\times 10^{-5}$ kayıp olsa da yine *F. bidentis*’in diğer bitkilerden daha yüksek gövde iletimine sahip olduğu görülmektedir. *F. ramosissima*, diğer bitkilerden daha düşük gövde su iletimi göstermiş fakat kuraklık stresi altında iletim kaybı, $0.8 \text{ kgm}^{-1}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}\times 10^{-5}$ ile sınırlı kalmıştır. *F. bidentis* ve *F. robusta* ise, sırasıyla 2 ve 1 $\text{kgm}^{-1}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}\times 10^{-5}$ bir iletim kaybına uğramışlardır (Şekil 4.48a).

Ksilem spesifik iletiminde, gövde su iletiminde görülen durum değişerek, *F. robusta* en yüksek iletim değerini göstermiştir. Fakat bitkiler arasında gövde iletiminde görülen yüksek fark, ksilem spesifik iletiminde oluşmamakla birlikte, kuraklık stresi altında, *F. ramosissima* neredeyse *F. robusta* ile aynı değer olan $1 \text{ kgm}^{-1}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}$ spesifik iletimi göstermiştir. *F. bidentis* ise hem iyi sulanmış hem de kuraklık stresi uygulamalarında en düşük spesifik iletim değerlerine sahip ve kuraklık stresi altında %50’ye varan bir iletim kaybına uğramıştır (Şekil 4.48b).

Yaprak spesifik iletiminde, K_s ’de olduğu gibi *F. robusta*’nın iyi sulanmış uygulaması en yüksek K_L ’ye sahip olduğu bulunmuştur (Şekil 4.48c). C₄ bitkisi ile yaklaşık $0.5 \text{ kgm}^{-1}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}\times 10^{-4}$ ve C₃-C₄ ara türü ile yaklaşık $1 \text{ kgm}^{-1}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}\times 10^{-4}$ iletim farkı bulunan C₃ bitkisi, kuraklık stresi altında neredeyse yarı yarıya iletim kaybına uğramıştır. Kuraklık stresi altında, bitkiler arasında yaprak spesifik iletimi açısından, istatistiki olarak bir fark gözlenmemiştir (Şekil 4.48c).

Lümen spesifik iletimi ise, K_s ve K_L ’de gözlenen fark, C₃ bitkisinin iyi sulanmış uygulamasında, diğer bitkilere oranla 2 kata kadar çıkmıştır. Sonrasında, kuraklık stresi altında C₃ bitkisinde $5 \text{ kgm}^{-1}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}$ ’lık bir K_{LS} iletim kaybı gözlemlense de diğer iki bitkiden 1.5 kat daha fazla lümen spesifik ilettime sahiptir. C₄ bitkisinin ve C₃-C₄ ara türünün iyi sulanmış ve kuraklık uygulamaları, kendi içlerinde, istatistiki açıdan iletim farkı göstermemişlerdir (Şekil 4.48d).



Şekil 4.48. *Flaveria* cinsi türlerine ait su iletimi. Gövde su iletimi (a), ksilem spesifik su iletimi (b), yaprak spesifik su iletimi (c) ve lümen spesifik su iletimi (d). C₄ *F. bidentis*, C₂ *F. ramosissima*, C₃ *F. robusta*, WW: iyi sulanmış, WS: su stresi, n=5-10, ± SH, değişik harfler farklı önem derecelerini göstermektedir (p≤0.05), lejant (a) tüm grafik için geçerlidir.

4.3.5. Enzim Aktivitesi

Flaveria cinsine ait türlerin, C₄ enzim aktiviteleri ve klorofil miktarları Tablo 4.9’da verilmiştir.

Bir NADP-ME C₄ alt türü olan *F. bidentis*’in bu enzime ait aktivitesi, C₃-C₄ ara türüne göre 8, C₃ bitkisine göre 16 kat daha yüksek bulunmuştur (Tablo 4.9). NAD-ME açısından, tüm bitkiler birbirlerine yakın aktivite göstermişlerdir. Fakat, C₃ bitkisinin aktivitesi diğer bitkilerden önemli düzeyde düşük bulunmuştur.

PEPCK aktivitesi en yüksek C₃-C₄ ara türünde görülürken, C₄ bitkisi, bu bitkinin yarısı kadar aktivite göstermiştir. C₃ bitkisi ise, 16-22 µmol mg klorofil⁻¹ saat

¹ aktivite göstermiştir. Bu değer C₃-C₄ ara türünün yaklaşık %14'ü kadardır (Tablo 4.9).

RuBisCO aktivitesi ve klorofil miktarı açısından, C₄ bitkisi diğer iki bitkiden daha düşük değerlere sahip olduğu bulunmuştur. Diğer iki bitkide ise, RuBisCO aktivitesi iyi sulanmış uygulamada, C₃ bitkisinde 100 µmol mg klorofil⁻¹ saat⁻¹ ile daha yüksektir. Stres altında ise, C₃-C₄ ara türü ile C₃ türü arasında önemli bir fark bulunmamıştır. Klorofil sayısı açısından da bu iki tür arasında gerek iyi sulanmış gerekse de stres uygulamalarında önemli bir fark gözlenmezken, C₄ türünün toplam klorofil miktarı bu türlere göre daha düşük bulunmuştur (Tablo 4.9).

Tablo 4.9. *Flaveria* türlerine ait C₄ enzim aktiviteleri ve toplam klorofil sayıları. Fbid: C₄ *F. bidentis*, Fram: C₂ *F. ramosissima*, Frob: C₃ *F. robusta*, WW: iyi sulanmış, WS: Su stresi, n=6, ± SE, farklı harfler geçerli satır için değişik önem derecelerini göstermektedir (p<0.05).

TÜR/ ENZİM	<i>F. bid</i> (WW)	<i>F. bid</i> (WS)	<i>F. ram</i> (WW)	<i>F. ram</i> (WS)	<i>F. rob</i> (WW)	<i>F. rob</i> (WS)
µmol mg klorofil ⁻¹ saat ⁻¹						
NAD-ME	83.8±1.4 ^b	80.5 ± 1.31 ^b	86.2±2.2 ^a	80.6±2.08 ^b	64.2±6.3 ^c	48.15±5.7 ^d
NADP-ME	862.1±19.3 ^a	829.6±18.1 ^b	148.9±4.2 ^c	140.7 ± 3.9 ^c	50.4 ± 2.2 ^d	37.8±2 ^c
PEPCK	72.5± 3.1 ^c	69.4±3.6 ^c	145.3±9 ^a	135.3±8.4 ^b	22.5 ±3.6 ^d	17±3.2 ^d
RuBisCO	354.1 ±30 ^d	346±28 ^d	504.71±29 ^b	464.3±26.1 ^c	604.5 ±36 ^a	498±32.3 ^c
Klorofil (mg m ⁻²)	511.9±35.7 ^b	484 ±34 ^b	667.3±66.3 ^a	627.2±62.3 ^a	645.2±60.2 ^a	594 ±48.2 ^a

5. TARTIŞMA

5.1. *Cleome* cinsi

5.1.1. Gaz Değişimi

Laisk eğrileri açısından, her iki *Cleome* bitkisi için literatürde daha önce ölçülmüş R_d değerlerine rastlanmamaktadır. Fakat, Yin vd. (2011) ve Ubierna vd. (2011)'nin çalışmalarında mevcut olan C_3 ve C_4 bitkilerinin R_d değerlerine bakıldığında, bu tez çalışmasında elde edilen değerlerin C_3 ve C_4 türlerinin genel beklentisinden çok uzak olmadığı görülmektedir (Şekil 4.1). Ayrıca, bu çalışmadaki Γ^* değerleri, Rho vd. (2011)'nin çalışmasında ölçülmüş Γ^* değerleri ile de örtüşmektedir.

Bu bilgiler ışığında, ışığa cevap eğrilerinin dikey eksenle kesiştiği noktalar R_n olarak kabul edilebilir. Fakat, ışık yokluğunda ölçülen R_n noktası, Laisk metodu ile ölçülen R_d noktası ile birleştirilip, toplam mitokondriyal solunum ile ilgili bir yorum yapılamaz. Çünkü, Laisk metodu C_i konsantrasyonu ve değişen ışık şiddetleri ile R_d değerini ölçerken, Kok metodu (ışık eğrisinin eksene değdiği noktanın R_n kabul edilmesi) sabit C_i değeri ile R_n ölçmektedir (Wang vd., 2001). Bu tez çalışmasında, R_n ve R_d 'nin ölçümlerinde aynı metod (Kok veya Laisk) kullanılmadığı için, bu türler ve çalışmanın diğer türleri için R_n değerine ve toplam mitokondriyal solunuma, bulgular ve tartışmada yer verilmemiştir.

Sıcaklığa cevap eğrileri ile ilgili Yamori vd. (2014), birbirlerine yakın C_3 , C_4 ve KAM türleri ile yaptıkları çalışmada, C_3 türleri için, bu çalışmaya benzer şekilde (Şekil 4.2a) eğrinin kırılma noktasını 30°C ve bu noktadaki asimilasyon hızının ise yaklaşık olarak $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ olduğunu bildirmişlerdir. Aynı çalışmada, yine bu çalışmaya benzer şekilde C_4 bitkileri için eğrinin tepe noktası 40°C olarak bildirilmiş ve bu sıcaklıktaki asimilasyon noktası yaklaşık olarak $35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ olarak ölçülmüştür. Bu çalışmaya benzer olarak Sage ve Kubien (2007) ile Sage vd. (2011b), birbirlerine yakın birçok C_3 ve C_4 bitkisini değişen sıcaklık değerleri açısından karşılaştırmışlar, Şekil 4.2a'da ölçülmüş sonuçlara yakın sonuçlar Sage ve Kubien, (2007), Sage vd. (2011b) tarafından bildirmişlerdir. Ayrıca, yine bu çalışmada gözlemlenen, 25°C yaprak sıcaklığına kadar asimilasyon açısından C_3 bitkisinin önde olması, bahsi geçen çalışmalarda ve bu çalışmaların içerisindeki literatürde kendine yer bulmakta ve bu olay C_3 türlerinin bir özelliği kabul edilmektedir.

Dwyer vd. (2007), C₄ türlerinin, C₃ türlerine göre yüksek sıcaklıklarda daha fazla asimilasyon hızı göstermesini fotosentetik kimyasının farklı olmasına bağlamaktadır. Ayrıca, çalışmalarının sonucunda daha yüksek sıcaklık koşullarında yetişen C₄ türlerinin, bu sıcaklığa adapte olarak beklenenin üstünde asimilasyon değeri gösterdiğini de bildirmişlerdir. Bu durum Şekil 4.2a'da 30°C sıcaklık değerinden sonra, kuraklık stresi altındaki C₄ türlerinin asimilasyon değerlerinin C₃ türünün iyi sulanmış uygulamasının asimilasyon değerlerinden yüksek olmasını açıklamaktadır. Sıcaklık artışında RuBisCO'nun yönelimi, CO₂'den daha çok, O₂'e doğru olmakta, C₄ bitkileri CCM sayesinde, RuBisCO'yu CO₂ ile doyurdukları için, C₃ bitkileri gibi sıcaklık artışlarında net asimilasyon kaybı yaşamamaktadırlar (Sage, 2002).

Kocaçınar (2015), *T. hassleriana* ve *G. gynandra*'yı 30°C sıcaklıkta ekofizyolojik olarak karşılaştırdığı çalışmada, ışığa cevap eğrileri oluşturmuştur. Bahsi geçen çalışmada, 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR noktasında, C₄ bitkisinin A_n değeri 30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ civarında iken, C₃ bitkisinin A_n değeri 16 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ civarındadır. Bu çalışmada da 35°C sıcaklık değerinde, C₄ bitkisi için daha yüksek bir değer elde edilmiş iken, C₃ bitkisi için daha düşük bir değer elde edilmiştir. Bunun nedeni olarak sıcaklık 30°C'nin üzerine çıktıkça C₃ bitkisinin A_n değerinin düşmesi ve C₄ bitkisinin A_n değerinin artması gösterilebilir (Şekil 4.3b).

Şekil 4.4 incelendiğinde, C₄ bitkileri, C₃ bitkilerine göre çok daha düşük oranda transpirasyon hızı gösterirken, C₃ bitkileri, özellikle de 25°C'nin üstündeki sıcaklıklarda çok daha yüksek transpirasyon göstermişlerdir. Bu durum, C₄ bitkilerinin karbon konsantrasyon mekanizmaları sayesinde, düşük stoma açıklığı sağlayıp, daha az terleyerek, dolayısıyla da daha düşük miktarda su kullanarak C₃ türlerine göre daha yüksek A_n hızları elde etmelerinden kaynaklanmaktadır (Kocacınar ve Sage, 2003; Taiz ve Zeiger, 2010).

Şekil 4.5'te görülen her iki sıcaklık değerinde de C₄ türleri aynı uygulamaya sahip (iyi sulanmış ve kuraklık stresi) C₃ bitkilerine göre çok daha düşük stoma iletkenliği değerlerine sahiptirler. Bunun nedeni, daha önce belirtildiği gibi, transpirasyon ile olduğunda, C₄ bitkilerinin stomatal açıklıklarını C₃ bitkilerine göre daha dar tutmalarıdır (Way vd., 2014).

Bilindiği üzere, C₄ bitkileri SKE açısından C₃ bitkilerine göre daha verimlidir (Leegood vd., 1995; von Caemmerer, 2000; Kocacinar ve Sage, 2003; Taiz ve Zeiger, 2010; Furbank, 2011; Koteyeva vd., 2011; Ubierna vd., 2011; Ubierna vd., 2013; Leegood, 2013; Bellasio ve Griffiths, 2014; Kocacinar, 2015). Bu çalışmada da bu görüngü değişmemiştir (Şekil 4.6).

Genel olarak *Cleome* cinsi için ışık eğrilerine bakıldığında literatürden farklı bir durum olmadığı gözlenmektedir. Bunun yanında, bu cins için bilinen modelleme çalışmaları bulunmamaktadır. Bu sebepten ötürü, modeller literatürde farklı, fakat benzer yaşam koşullarına sahip türler ile yapılmış çalışmalar ile karşılaştırılmıştır. C₃ türü için elde edilen oksijenasyon/karboksilasyon hızı oranları ve mezofil iletkenliği değerleri (Şekil 4.7), Rho vd. (2011) ve von Caemmerer (2000), ile karşılaştırıldığında benzerlikler göstermektedir.

Şekil 4.9'daki A-C_i eğrileri incelendiğinde, tipik C₄ ve C₃ davranış trendi görülmektedir. Özellikle de 400 ppm C_i değerinden sonra, her iki uygulama için C₃ bitkilerinin RuBisCO'su CO₂'e doyduğundan dolayı, modeller ile aktüel değerler birbirleriyle örtüşmektedir. Bu durum, V_o/V_c ve g_m eğrilerinde de kendini göstermektedir. Atmosferik CO₂ konsantrasyonlarından yüksek (C_a>400) olan bu değerler, RuBisCO'nun oksijenasyon hızını düşürürken karboksilasyon hızını artırmaktadır (Leegood, 2013; Sage ve Stata, 2015). Fakat, dikkati çeken en önemli fark, PAR eğrilerinde modellenen V_o/V_c değerlerinden farklı V_o/V_c değerlerinin ortaya çıkmış olmasıdır. PAR eğrileri incelendiğinde (Şekil 4.7b), 35°C sıcaklık altında V_o/V_c değerleri, fotorespirasyonun düşük olduğu değerlere inmezken, Şekil 4.10'da, C_i'in 600 ppm ve üzeri olduğu anlarda, V_o/V_c değerlerinin 0.3-0.4 civarına indiği görülmektedir. Bu durum, içinde bulunduğumuz yüzyılın sonları için tahmin edilen yüksek CO₂ miktarlarında, C₃ bitkilerinin fotorespirasyondan etkilenmeden net asimilasyon hızlarının yüksek olacağına işaret etmektedir (Sage, 1994). Fakat, bu durum iyi sulanmış C₃ bitkileri için geçerlidir. Bu çalışmada, kuraklık stresi söz konusu olduğunda, düşük V_o/V_c oranları ile beraber düşük net asimilasyon değerleri de gözlenmiştir. Diğer taraftan C₄ bitkisi, her iki uygulamasında da CO₂ artışına cevap göstermeyerek, durağan net asimilasyon değerleri göstermiştir (Şekil 4.9a). Ayrıca, net asimilasyon değerlerinin, kuraklık stresinden C₃ bitkisi kadar etkilenmediği aynı grafikte rahatlıkla görülmektedir. Buna ek olarak, C₃ bitkisinin kuraklık stresi uygulaması, fotorespirasyonun etkisi üzerine eklenerek oluşturulmuş

modellerde bile, C₄ bitkisinin kuraklık uygulamasının aktüel net fotosentez değerlerinin önüne geçememektedir (Şekil 4.9). Fakat iyi sulanmış koşullarda, asimilasyon açısından bir C₃ bitkisi, artan CO₂ konstrasyonu ile C₄ bitkilerinin önüne geçecektir. Bellasio vd. (2018), bu olayın nedeninin stomatal limitasyondan kaynaklandığını vurgulamışlardır. Artan CO₂, C₃ bitkilerinin stomatal limitasyonunu ortadan kaldırarak asimilasyon artışına sebebiyet vereceği de belirtilmiştir. Bu tez çalışmasının sonuçları Bellasio vd. (2018) ile karşılaştırıldığında, benzer bir durum rahatlıkla gözlenmektedir (Şekil 4.9).

Bütün gaz değişimi verileri bir bütün olarak incelendiğinde, özellikle de fotorespirasyonun aktif olarak etkili olduğu şartlar altında, C₄ bitkisinin, C₃ bitkisinden çok daha verimli asimilasyon gerçekleştirdiği, daha az transpirasyon hızı gösterdiği, daha düşük stoma iletkenliğine sahip olduğu ve su kullanımının daha etkin olduğu açıkça görülmektedir.

Yüzyılın sonları için tahmin edilen şartlarda, mevcut şartlardan daha yüksek CO₂ miktarları altında bile olsa, C₄ bitkilerinin, C₃ bitkilerinden daha iyi adapte olabileceği söylenebilir. Çünkü, yüzyılın sonlarına doğru sadece CO₂ artışı görülmeyecek, aynı zamanda sıcaklık artışı ve sıcaklık şokları da görülecektir (Haldimann ve Feller, 2004). Bu durum ve kuraklık stresinin artması, ayrıca RuBisCO'nun yönelimini etkileyecek ve C₃ bitkilerinde, bu çalışmanın da verilerinde görüldüğü gibi, fotorespirasyondan bağımsız olarak, yüksek asimilasyon kayıplarına, yüksek terlemeye ve yüksek stoma iletkenliğine sebep olacaktır.

5.1.2. Büyüme Oranları

Cleome cinsinin büyüme oranlarında dikkati çeken nokta C₄ bitkilerinin, C₃ bitkilerine göre az su kullanmalarından ötürü, Percy vd. (1981) ve Kocaçınar (2015) tarafından belirtildiği gibi kök sistemine daha az yatırım yapmalarındadır. Fakat bu durum, habitat, toprak azot miktarı ve sıcaklık gibi etkenler tarafından etkilenebilir (Taylor vd., 2010).

Yaprak yüzey alanı açısından C₃ bitkisi, C₄ bitkisine göre daha yüksek değerlere sahiptir. Kocaçınar (2015), bu türler ile yaptığı çalışmada benzer trendi gözlemlemiştir. Bu çalışmada, kuraklık stresi altında da yaprak yüzey alanı ölçümleri yapılmış, C₃ bitkisinin yaprak yüzey alanının, C₄ bitkisinden fazla olduğu gözlemlenmiştir (Tablo 4.1). Bu fark, C₄ bitkilerinin CCM sayesinde daha düşük

yaprak yüzey alanından daha etkili asimilasyon yapması ve yaprak biyokütlesine daha az yatırım yapması ile açıklanabilir (Sage, 2002).

Büyüme oranlarına ve bağıl büyüme oranlarına bakıldığında, iyi sulanmış bitkilerde, C₄ türünün, C₃ türüne göre daha yüksek değerlere sahip olduğu görülmektedir. Sage ve Pearcy (1987), benzer yaşam koşullarına sahip C₃ ve C₄ bitkileri ile ilgili yaptıkları çalışmalarında, C₄ bitkilerinin her zaman daha yüksek büyüme ve bağıl büyüme oranlarına sahip olduğunu bildirmişler, bunun nedenini de C₄ bitkilerinin asimilasyon hızının ve AKE oranının yüksekliği ile ilişkilendirmişlerdir (Sage ve Pearcy, 1987).

Hasat indeksi, toplam tohum ve çiçek ağırlığının, bitki ağırlığına indekslenmesi ile hesaplanmıştır. İyi sulanmış uygulamada, C₄ bitkisi, C₃ bitkisinden daha fazla miktarda tohum üretmiştir. Kuraklık stresi altında ise, C₃ bitkisi, C₄ bitkisine göre çok hızlı bir şekilde çiçeklenme evresine girerek tohum üretimine başlamıştır. Erken senesasyon, yani erken yaprak dökümü ve bununla beraber görülen erken çiçeklenme, genelde kuraklık stresi altında olur (Muneé-Bosch ve Alegre, 2004). C₃ bitkisi, C₄ bitkisine göre kuraklığa daha az toleranslı olduğu için, C₄ bitkisinden daha erken senesasyona girerek, daha az gövde, yaprak, kök materyali fakat daha fazla tohum üretmiştir. Bunun bir sonucu olarak, kuraklık stresi grubunda hasat indeksi değerlerinin, C₄ bitkisinden daha yüksek olduğu görülmektedir.

5.1.3. Anatomi Verileri

5.1.3.1. Gövde Anatomisi

Tablo 4.2'de görüldüğü üzere C₄ bitkisi her iki uygulamada da C₃ bitkisine göre daha az sayıda ve daha dar iletim elemanlarına sahiptir. Bunun nedeni olarak aynı koşullar altında yetişen C₄ türlerinin, benzer C₃ türlerine göre daha yüksek SKE değerine sahip olması, dolayısıyla daha düşük miktarda su kullanarak daha yüksek miktarda CO₂ asimile etmesi gösterilebilir (Kocacinar ve Sage, 2003; Kocacinar vd., 2008; Kocacinar, 2015). Böylelikle, C₄ bitkisinin gövde iletim sistemine yapacağı yatırım azalmakta ve daha güvenli bir iletime sahip ksilem yapısına sahip olmaktadır.

Kuraklık stresi, anatomi parametrelerine önemli bir etkide bulunmamıştır. Kuraklık stresi altında, beklenen tek etki iletim elemanlarının çeperlerinin kalınlaşmasıdır, benzer yaşta ve benzer yaşam koşullarına sahip bitkilerde bunun

haricinde ksilem anatomisinde önemli bir deęişiklik gözlenmeyeceęi belirtilmiştir (Salih vd., 1999).

5.1.3.2. Stoma Anatomisi ve Açıklığı

Bitkilerde stoma açıklığı, kuraklık stresi varlığında daralmaktadır (Ackerson, 1980; Tardieu ve Davies, 1992). Daha genel bir ifade ile, su varlığında, stomaların bekçi hücreleri osmotik basınç artışıyla, stoma açıklığını artırır (Araújo vd., 2011). Bu çalışmada, Şekil 4.2c ve Şekil 4.4, Şekil 4.12 ile beraber incelendiğinde bu durum daha iyi görülmektedir. Kuraklık stresi altında, C₃ ve C₄ bitkilerinin stoma açıklıklarında, iyi sulanmış uygulamasına göre düşüş yaşanmıştır. Ayrıca, bahsedilen şekiller birlikte incelendiğinde, iki türün stoma iletkenliği ile stoma açıklıklarının birbiri ile örtüştüğü görülmektedir. Örneğin, C₄ türünün stoma iletkenliği hem iyi sulanmış hem de kuraklık stresi uygulamalarında sabite yakın bir çizgide seyretmiş, stoma açıklığı da benzeri bir trend göstermiştir.

Sıcaklık artışıyla beraber, uygulamalardan bağımsız olarak, C₄ bitkisinde sabite yakın stoma açıklığı korunurken, C₃ bitkisinde 35°C yaprak sıcaklığına kadar stoma açıklığı artmıştır. Rogers vd. (1979) yaptıkları çalışmada, *Vicia faba* türünde, sıcaklığın belirli bir yere kadar (35-40°C) stoma açıklığını artırdığını, bu değerlerden sonra açıklıkta daralma gözlendiğini belirtmişlerdir (Rogers vd., 1979). Yakın zamanda yapılmış bir çalışmada, Urban vd. (2017a) tarafından iki adet odunsu türü; *Pinus taeda* ve *Populus deltoides x nigra*'yı deęişen sıcaklığa karşın, stoma açıklığı ve gaz deęişimi açısından incelemişlerdir. Çalışmalarının sonucunda, sıcaklığın stoma açıklığını arttırdığını, stoma iletminin de stoma açıklığı ile doğru orantılı olduğunu fakat net asimilasyonun 40°C ve üzeri sıcaklıklarda, stoma trendini takip etmediğini bildirmişlerdir. Bu çalışmada da iki bitkinin, bahsi geçen çalışmanın bulgularına benzer şekilde bir trende sahip oldukları görülmektedir. Buna ek olarak, C₄ bitkisinde, kuraklık stresi altında g_s ve stoma açıklığının iyi sulanmış uygulamaya göre çok deęişmedięi gözlenmektedir. Bunun sebebi olarak, C₄ bitkilerinin ortam şartlarına karşılık stoma duyarlılıklarının düşük olması gösterilebilir (Oborne ve Sack, 2012).

Genellikle C₃ türleri, C₄ türlerinden daha fazla stomaya sahiptirler (Way, 2012). Mevcut çalışmada Şekil 4.13'te verilen stoma sayıları incelendiğinde, C₃ bitkisinin, C₄ bitkisine göre daha fazla stomaya sahip olduęu görülmektedir. Çünkü, C₃ türleri, C₄ türleri gibi CCM'a sahip olmadıklarından, yaprak hücreleri içerisine daha fazla CO₂ almak zorundadırlar (Sage, 2004). Fakat bu durum, daha önce de

belirtildiği gibi, C₄ türlerine göre, C₃ türlerinin yaprak hücreleri içerisine daha fazla O₂ girmesine, daha çok terlemeye ve daha çok su kullanımına sebep olmaktadır (Leegood, 2013).

5.1.4. Su iletimi

Bitki su iletimi, SKE ile birlikte incelenmesi gereken bir parametredir. Çünkü bitkinin su kullanımı verimi doğrudan su talebi ile ilişkilidir (Kocaçınar, 2015). Ayrıca, bitkinin su iletimi g_s ile doğrudan ilişkili olup, bundan dolayı net asimilasyon ile de yüksek korelasyon içindedir (Kocaçınar vd., 2008). C₄ türleri, C₃ türlerine göre, absorbe edilen birim CO₂ başına çok daha az su talep etmelerinden dolayı, daha yüksek SKE değerlerine sahip olmaktadır (Taiz ve Zeiger, 2010). Şekil 4.16 incelendiğinde, C₃ bitkisinin, özellikle de iyi sulanmış uygulamasının, C₄ bitkisinden daha yüksek su iletimi değerlerine sahip olduğu görülmektedir (Şekil 4.16). Şöyle ki, *T. hassleriana* iyi sulanmış uygulamasında, *G. gynandra*'ya göre 1.8, 2.7 ve 1.8 kat daha fazla K_h , K_s ve K_L değerleri göstermiştir. Kuraklık stresi altında, bitkiler arasındaki fark azalmıştır ve C₄ bitkisi ksilem iletiminden çok büyük kayıplar vermezken, C₃ bitkisinde %50 iletim kaybı gözlenmiştir. Ayrıca, Şekil 4.16c'deki K_L değerine bakıldığında, C₄ bitkisinin gerisinde kaldığı görülmektedir. C₃ türlerinin, özellikle de odunsu türlerin, kuraklık arttıkça yüksek iletim kayıplarına uğraması ile ilgili çalışmalar literatürde mevcuttur (Tyree ve Sperry, 1988; Kocaçınar ve Sage, 2003; Kocaçınar, 2004). Diğer taraftan, aynı yaşam ortamını paylaşan veya yakın akraba C₃ ve C₄ türleri incelendiğinde, birim su potansiyeli için C₃ türleri, C₄ türlerinden daha fazla K_h kaybına uğramaktadırlar (Kocaçınar, 2004).

Tüm bu iletim kaybı, C₃ bitkisinin, C₄ bitkisine göre, görece büyük ve çok sayıda iletim elemanına sahip olmasıyla ilişkilendirilebilir. Çünkü, kuraklık stresi, bitkilerde embolizme sebep olmakta, C₃ bitkilerinin, C₄ bitkilerine göre daha çok su taşıyan iletim elemanlarını tıkadığında, daha çok iletim kaybına uğramalarına sebep olmaktadır. C₄ türleri, C₃ türlerine göre, görece küçük iletim elemanlarına sahiptir ve bu elemanlar embolizme uğrasa bile, küçük boyutlarından dolayı fazla iletim kaybına sebep olmamaktadırlar (Kocaçınar vd., 2008). Ayrıca, C₃ bitkisinin kuraklık stresi uygulamasında, Şekil 4.16c'de görülen K_L kaybı, Şekil 4.16a K_h 'deki kayıp ve Tablo 4.1'de verilen yaprak yüzey alanları ile beraber incelenmelidir. Çünkü, C₃ bitkisi K_h 'de ve K_s 'de iletim kaybına uğrararken, yaprak yüzey alanından fazla bir kayba uğramamıştır. Bu durum, K_L 'de çok yüksek bir düşüşe sebep olmuştur (Şekil 4.16).

5.1.5. C₄ Enzim Aktivitesi

G. gynandra daha önce de belirtildiği gibi, bir NAD-ME tipi C₄ türüdür. Fakat bu durum, *G. gynandra*'nın orta yaşı geçmiş yaprakları için geçerlidir, çok genç yaprakları C₃-C₄ arası bir fotosentetik reaksiyon gösterir, daha yaşlı veya ölmeye yakın yapraklarında ise yüksek PEPCK ile NAD-ME aktivitesi gözlenir (Sommer vd., 2012). Bu çalışmada, gaz değişimi ve stoma anatomisi ölçülen yapraklardan alınan örnekler ile enzim aktivitesi tespit edildiğinden, bahsedilen bu olay rahatlıkla gözlenmektedir. C₄ bitkisi her iki uygulamada, C₃ bitkisinin kuraklık uygulamasının neredeyse 10 katı NAD-ME aktivitesi göstermiştir (Tablo 4.3). Ayrıca, C₄ bitkisinin PEPCK aktivitesi, NAD-ME aktivitesinin yarısı kadardır. Bu durum, yapraklarının olgunluğa yakın olduğunun da bir işaretidir (Sommer vd., 2012).

RuBisCO aktivitesine bakıldığında, C₃ bitkisi, C₄ bitkisinin neredeyse iki katı RuBisCO aktivitesine sahiptir. Bu gözlem, beklenen bir durumu işaret etmektedir. C₃ türleri, birim yaprak alanında C₄ türlerine göre daha fazla RuBisCO'ya ihtiyaç duyacaktır. Çünkü, C₄ türleri CCM kullanarak daha az RuBisCO ile daha yüksek asimilasyon hızlarına ulaşırken, C₃ türlerinde böyle bir mekanizma olmadığı için, daha fazla RuBisCO için yatırım yapmak zorundadırlar (Sage, 2002; Wang vd., 2012). Benzer bir durum, fotosentezin gerçekleştiği, dolayısıyla RuBisCO'nun içerisinde yer aldığı klorofillerin miktarları için de geçerlidir (Sage, 2002).

5.2. Brassicaceae Familyası

5.2.1. Gaz Değişimi

Brassicaceae familyasının türleri için Şekil 4.17'den elde edilen Γ^* ve R_d değerleri, bu türlerin iyi sulanmış ve kuraklık stresi altındaki bireylerinin A-PAR ve A-C_i eğrilerinde ölçülen aktüel fotosentez değerlerini modellemek için kullanılmıştır. Bu üç tür için literatürde herhangi bir Laisk eğrisi oluşturulmamış olmasına karşın, bu çalışmadaki Laisk eğrileri, von Caemmerer (2000)'de C₃ ve C₃-C₄ ara türleri için oluşturulmuş Laisk eğrileri ile örtüşmektedir. Ayrıca, C₃-C₄ ara türlerinin fotorespirasyonlarının hesaplanması başlık 3.2.2.1'de bahsedilen denklemlerin, von Caemmerer (2000)'deki bu türler için modifiye edilmiş sürümleri ile yapılmıştır.

Artan sıcaklıklarda C₃-C₄ ara türünün, diğer iki C₃ bitkisine göre sıcaklık ve kuraklığa tolerant olduğu ve artan sıcaklığa C₄ türlerine benzer bir biçimde, esnek olmayan bir A_n cevabı verdiği görülmektedir. Bu durum, Kranz benzeri anatomiye ve dolayısıyla C₄ türleri ile kıyaslandığında ilkel bir karbon konsantrasyon

mekanizmasına sahip bu bitkiler için şaşırtıcı değildir (Şekil 4.18a). Fakat, transpirasyon hızı, stoma iletkenliği ve SKE değerleri incelendiğinde, C₃ türleri ile, verimlilik açısından, aralarında çok büyük bir fark olmadığı gözlenebilir (Şekil 4.18). Monson ve Rawsthorne (2000), *Moricandia* cinsleri ile yaptıkları çalışmada, C₃-C₄ ara türü için benzer gaz değişimi cevaplarını bildirmişlerdir. Buna ek olarak çok daha önce yapılmış bir çalışmada, (Monson vd., 1984) ara türlerin, asimilasyon açısından artan sıcaklığa benzer C₃ akraba türlerine göre daha toleranslı olduğu bildirilmiştir.

Monson vd., (1984) *Moricandia* sp. ile ilgili yaptıkları çalışmalarında, C₃-C₄ ara türünün, C₃ türlerine göre A_n açısından çok daha yüksek performans gösterdiğini ve bu yüksek performansın, sıcaklık artışlarından çok fazla etkilenmediğini bildirmişlerdir (Monson vd., 1984). Yine başka bir çalışmada, Ueno vd. (2007), C₃ türleri (*B. oleracea*) ve C₃-C₄ ara türleri (*M. arvensis*) A_n açısından kıyaslanmış ve C₃-C₄ ara türünün çok daha yüksek performans ortaya koyduğu bildirilmiştir. Bu çalışmada da bu durum değişmemekle beraber (Şekil 4.19), bitkilerin fotorespirasyon oranları da ortaya konularak türler arasındaki fotosentetik verim farkına daha geniş bir bakış açısı getirilmek istenmiştir (Şekil 4.19b ve d). Modellenmiş eğriler incelendiğinde, C₃ bitkilerinin kuraklık ve iyi sulanmış uygulamaları dahil, 25°C sıcaklıkta, yaklaşık 2-3 µmol m⁻² s⁻¹ civarında net fotosentez fazlası gösterirlerken (R_{PR}~%5-7), 35°C sıcaklıkta ise, 25°C sıcaklığın iki kat fazlası net fotosentez hızı göstermişlerdir (R_{PR}~%10-38). C₃-C₄ ara türü ise, C₃ türlerine göre daha düşük fotorespirasyon oranları göstermiştir. C₃ bitkileri için modellenen fotorespirasyon miktarları, Leegood (2013)'te bahsi geçen fotorespirasyon miktarları ile uyum içerisindedir. C₃-C₄ ara türünde modellenen düşük fotorespirasyon oranı, bu türün doğal fotorespirasyon bypass sistemi ile ilişkili olabilir (Monson ve Rawsthorne, 2000). C₃-C₄ ara türü, düşük oranda fotorespirasyon gösterdiği gibi, benzer şartlar altında yetiştirilmiş bir C₄ türünün aktüel A_n değerlerine yakın model A_n değerlerine (A_{mod}) ulaşmıştır.

Bilindiği üzere, C₃-C₄ ara türleri her ne kadar da A_n açısından benzer C₃ bitkilerine göre daha yüksek performans gösterse de SKE ve NUE açısından C₃ türlerine benzer performans göstermektedir (Monson vd., 1984; Monson ve Rawsthorne, 2000; Ueno vd., 2007; Leegood, 2013; Schlüter vd., 2016). Bu çalışmada elde edilen bulgular önceki araştırmaların bulguları ile uyumluluk göstermektedir. A_n değeri, SKE'ni etkileyen faktörlerden bir tanesi iken, bir diğeri de

transpirasyondur. Bitkilerde, transpirasyon hızının yüksek olması, asimile edilen CO₂ miktarına karşılık daha fazla su tüketildiği anlamına gelmektedir (Taiz ve Zeiger, 2010).

Sıcaklık arttıkça C₃ türlerinin stoma iletkenliği artmış ve C₃-C₄ ara türlerinde de aynı durum gözlenmiştir. Her ne kadar C₃-C₄ ara türleri Kranz benzeri yapıya sahip olsalar da tam performansta çalışan bir karbon konsantrasyon mekanizmaları yoktur (Sage vd., 2012). Bundan ötürü sıcaklık artışı sonucunda, tıpkı C₃ türleri gibi, stoma iletkenliklerinin ve transpirasyonlarının artması beklenmektedir. Bu çalışmada da Şekil 4.18b, 4.18c ve 4.28 ile 4.21 incelendiğinde, C₃-C₄ ara türlerinin, C₃ türleri gibi davrandığı görülmektedir. Ayrıca, C₃ türlerinin sıcaklık artışına cevap olarak stoma iletkenliklerini ve transpirasyon hızlarını arttırabileceği, bunun nedeninin de bitkinin soğuması için olduğu Crawford vd. (2012) çalışmalarında ortaya koymuşlardır. Diğer taraftan, C₃ bitkilerinde, stoma açıklığı, transpirasyon hızı ve asimilasyon hızlarının, sıcaklık arttıkça herhangi bir korelasyon göstermeyeceğinin altını çizmektedir (Urban vd., 2017).

Şekil 4.20'de, *M. arvensis* yüksek transpirasyon değerlerini, A_n değerlerinin yüksek olması ile telafi ederek en yüksek SKE değerini göstermiştir (Şekil 4.22). Bunun yanında *B. oleracea*'nın kuraklık stresi uygulaması düşük transpirasyon değerleri gösterse de A_n değerleri düşük olduğu için, SKE değerleri de düşük çıkmaktadır. Literatürdeki birçok çalışmada, C₃-C₄ ara türü olan bitkilerin C₃ ve C₄ türlerinin arasında bir A_n performansı gösterdiği fakat buna rağmen SKE ve NUE değerlerinin C₃ türlerine yakın ve hatta bazı türlerde daha düşük olduğu bildirilmiştir (Monson ve Rawsthorne, 2000). Bu çalışmada da C₃-C₄ ara türünün A_n değerleri incelendiğinde (Şekil 4.19) C₃ türlerine göre daha yüksek olduğu fakat transpirasyon hızları ve stoma iletkenlikleri incelendiğinde (Şekil 4.20 ve 4.21) C₃ türlerinden daha yüksek olduğu gözlenmektedir. Su kullanım etkinliği açısından karşılaştırıldığında ara tür en iyi performansı göstermesine rağmen, aynı şartlarda yetişmiş ve aynı koşullarda ölçümleri yapılan herhangi bir C₄ bitkisinin çok altında bir performans göstermektedir. Literatürde bu iki yönlülüğün (yüksek A_n ve yüksek E) tam anlamıyla bir açıklaması bulunmamasına rağmen, ara türlerin stoma açıklığını yüksek tutup, ilkel karbon konsantrasyon mekanizmaları ile CO₂ kaçağını azalttıkları ve bu sebepten ötürü C₃ türlerinden daha yüksek A_n değerine sahip olurken, daha çok terlemeye maruz kaldıkları düşünülmektedir (Monson ve Rawsthorne, 2000).

Bu çalışmanın sonuçlarına benzer olarak, Schlüter vd. (2016), C_i değeri yükseldikçe C_3 *M. moricandioides*'in, C_3 - C_4 ara türü *M. arvensis*'ten daha yüksek asimilasyon değerlerine sahip olduğunu bildirmişlerdir. Fakat, Schlüter vd. (2016), bu tez çalışmasına göre, A- C_i ölçümlerini 5°C daha düşük sıcaklıkta ve 500 PAR daha düşük ışık şiddetinde gerçekleştirmiştir (Schlüter vd., 2016). Bu değerlerin, belirli bir CO₂ noktasından sonra net asimilasyona çok fazla etki etmeyeceği öngörülebilir. Çünkü, RuBisCO ve ETR (J) limitleri belirli bir CO₂ noktasından sonra kırılmaktadır ki bu iki faktör ışık şiddeti ve sıcaklıkla pozitif korelasyon içerisindedir (Sage ve Kubien, 2007). Ayrıca, kompensasyon noktaları açısından da bu tez çalışmasında ölçülen değerler ile örtüşen değerler (*M. arvensis* ~20 ppm C_i , *M. moricandioides* ~60 ppm C_i ; Şekil 4.25) bahsedilen çalışmalarda görülmektedir (Schlüter vd., 2016).

Şekil 4.25'te verilen A- C_i eğrisinin modellenmesi sonucunda elde edilen A_n - C_c , g_m - C_i ve V_o/V_c - C_i eğrileri Şekil 4.26'da verilmiştir. *M. arvensis* ve *B. oleracea*'nın iyi sulanmış uygulaması en düşük V_o/V_c değerlerine sahiptir (Şekil 4.26c). Üç bitkininde kuraklık stresi uygulamaları, iyi sulanmış uygulamalarına göre, aynı C_i değerlerinde, daha yüksek V_o/V_c değerlerine sahiptirler. Bunun nedeni ise, kuraklık stresi altında fotorespirasyonun etkisini artırmasıdır (Chastain vd., 2014). Kloroplastik CO₂ konsantrasyonları (Şekil 4.26a) incelendiğinde, *M. arvensis* ve *M. moricandioides*'in her iki uygulamasında A_n değerlerinin lineer bir şekilde C_c karşısında arttığı gözlenirken, *B. oleracea*'nın iki uygulamasında A_n değerlerinin logaritmik şekilde arttığı görülmektedir. Mezofil iletkenliği incelendiğinde (Şekil 4.26b) *B. oleracea*'nın kuraklık stresi uygulaması dışındaki bitkilerde düzenli bir değişim gözlenmektedir. Bu grubun nominal değerler göstermemesinin nedeni J (ETR) değerlerinin, A- C_i ölçümü yapılırken kullanılan sabit PAR değerinde genellikle birbirine yakın çıkmasıdır (Bkz. Şekil 4.24, türler için aynı ışık değerlerindeki J değerleri), bu durum da g_m üzerine doğrudan etki yapmakta, g_m 'de diğer model parametrelerinin hepsine etki etmektedir (Atkin vd., 1997).

5.2.2. Büyüme Oranları

Tablo 4.4'te verilmiş Brassicaceae familyasının büyüme oranları incelendiğinde, *Moricandia* cinsinin iki üyesinin, *Brassica* cinsine göre hem büyüme hem de bağıl büyüme oranlarının yüksekliği dikkati çekmektedir. McVetty vd. (1989), yaptıkları bir çalışmada, bu çalışma ile aynı iki *Moricandia* türünü ve *B. campestris* ile *B. napus*'u büyüme açısından karşılaştırmış, bu tez çalışmasında elde

edilen büyüme, bağıl büyüme ve hasat indeksi sonuçlarına yakın değerler rapor etmişlerdir (McVetty vd., 1989). Ayrıca, aynı çalışmada *Brassica* üyelerinin yaprak yüzey alanlarının *Moricandia* cinslerinden düşük olduğu da belirtilmiştir. Bu çalışmada ise, *Brassica* cinsinin incelenen C₃ bitkisi *B. oleracea*'dır. Literatürde bu bitkinin farklı denemeler altında olsa da iyi sulanmış uygulamasının yüksek yaprak yüzey alanı üretimi dikkat çekmektedir (Beacham vd., 2017; Johansen vd., 2017; Zhang., 2017). Bu çalışmalardan abiyotik stresi inceleyen, Beacham vd. (2017)'in çalışmasında, abiyotik stres altında yaprak yüzey alanı ve büyüme oranında görülen düşüş, bu tez çalışmasının verileri ile benzerlik göstermektedir.

Hasat indeksinin *B. oleracea*'da yüksek, diğer iki *Moricandia* cinsinde düşük tespit edilmesinin nedeni, bu çalışmanın diğer cinslerinde incelendiği gibi tohum miktarının biyokütleyle oranı ile incelenmeyerek, yaprak yüzey alanının biyokütleyle oranı şeklinde incelenmiş olmasıdır (Tablo 4.4).

5.2.3. Anatomi Verileri

5.2.3.1. Gövde Anatomisi

Moricandia cinsinin gövde anatomisi ile ilgili literatürde çok fazla çalışma bulunmamaktadır. Fakat, C₃ ve C₃-C₄ ara türlerinin, gövde anatomisi açısından incelendiği (karşılaştırıldığı) birçok çalışma mevcuttur (Kocaçınar ve Sage, 2003; Kocaçınar 2004; Kocaçınar ve Sage, 2004; Kocaçınar vd., 2008). Bu çalışmalar da incelendiğinde, C₃ bitkilerinin ODC ve MDC açısından C₃-C₄ türlerinden daha yüksek değerlere sahip oldukları, VF açısından da daha düşük değerlere sahip oldukları görülmektedir. Mevcut çalışmada, Tablo 4.5 incelendiğinde benzeri bir durum kendini göstermektedir. Sadece *B. oleracea*'da kuraklık stresinde MDC ve ODC değerleri istatistiki bir düşüş göstermiştir (Tablo 4.5). Ksilem parametreleri, kuraklıktan etkilenen parametreler olmasa da genel olarak gövde kuraklıktan etkilenebilir ve bu durumda bahsedilen değerlerde değişiklik gözlemlenebilir (Shao vd., 2008).

5.2.3.2. Stoma Anatomisi ve Açıklıkları

Şekil 4.31'de Brassicacea familyasının stoma sayıları incelendiğinde, en yüksek değerlere C₃ bitkisi *B. oleracea*'nın sahip olduğu görülmektedir. Yuan vd. (2009), *B. oleracea*'nın stoma sayılarını ve bekçi hücrelerinin kloroplast miktarlarını inceledikleri çalışmalarında, *B. oleracea*'nın stoma sayısının yaklaşık olarak mm²'de

300 olduğunu bildirmişlerdir (Yuan vd., 2009). Bu çalışmada da bu değere yakın bir değer (~270 mm²'de) ölçülmüştür. Başka bir çalışmada, Beebe ve Evert (1990), *M. arvensis*'in stoma sayısını mm²'de 57 civarı ölçmüşlerdir (Beebe ve Evert, 1990). Bu çalışmada da neredeyse benzer bir değer ölçülmüştür (Şekil 4.31). Literatürde, *M. moricandioides* ile ilgili bir çalışmaya rastlanmamış olsa da C₃ bitkilerinin tipik stoma sayısından daha az stoma sayısına sahip olduğu gözlemlenmiştir. Fakat, bu bitki daha önce de belirtildiği gibi amfistomatiktir ve Şekil 4.31'deki değerler sadece hipostomatik yoğunluğu yansıtmaktadır. Bu sebepten ötürü, toplam stoma sayısının Şekil 4.31'de verilen değerlerden çok daha yüksek olacağı açıktır. Diğer bitkiler ile literatürde yapılan karşılaştırmada ise, benzer yaprak bölgelerinden yapılan ölçümler dikkate alınmıştır.

Stoma açıklığı incelendiğinde, bitkilerin iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamaları arasındaki büyük farklılık dikkati çekmektedir (Şekil 4.28). Bölüm 5.1.3.2'de belirtildiği gibi, türler kuraklık stresi altında stoma açıklıklarını daraltmaktadırlar.

Stoma açıklığındaki daralma veya açılma tek başına incelenmemeli, Şekil 4.18b ve c ile, yani sıcaklığa karşılık transpirasyon hızı ve stoma iletkenliği verileri ile beraber ele alınmalıdır. Bitkilerin bahsedilen eğrilerde gösterdikleri trendler, stoma açıklığı trendi ile örtüşmektedir. C₃-C₄ ara türü ve diğer iki C₃ türü, sıcaklık arttıkça stoma açıklıklarını artırmış (45°C haricinde) (Şekil 4.28) ve bu sebepten ötürü transpirasyon hızı ve stoma iletkenlikleri de artmıştır (Şekil 4.18). Daha önce Urban vd. (2017a) tarafından tartışıldığı gibi, 40°C'ye kadar sıcaklığın stoma açıklığını arttırdığı ve kuraklığın ise stoma açıklığını azalttığını Şekil 4.27'de de görmek mümkündür.

5.2.4. Su İletimi

Brassicacea familyasının bu çalışmada incelenen türleri için su iletimi çalışmaları ile ilgili, literatürde büyük bir eksiklik vardır. Fakat başka C₃, C₄ ve C₃-C₄ ara türlerinin su iletimleri ile ilgili çok fazla çalışma mevcuttur (Kocaçınar ve Sage, 2003; Kocaçınar, 2004; Kocaçınar vd., 2008; Kocaçınar, 2015). Bu çalışmalar incelendiğinde, C₃ türlerinin K_h değerlerinin, benzer yaşam koşullarına sahip ve akraba C₄ ve C₃-C₄ ara türlerine göre yüksek olduğu görülmektedir. Ayrıca, C₃ türlerinin kuraklık stresi altında gövde su iletimi kaybının görece yüksek olduğu da yine bu çalışmaların sonucunda bildirilmiştir. Şekil 4.32a incelendiğinde, *B.*

oleracea'nın bahsi geçen trend ile uyum gösterdiği, fakat C_3 *M. moricandioides*'in tipik bir C_3 türü gibi davranmadığı görülmektedir. Bunun nedeni olarak ise, Şekil 4.27 ve Tablo 4.5'te verilen, *M. moricandioides*'e ait damar çapları ileri sürülebilir. Tipik bir C_3 türüne göre daha dar ve daha az damara sahip olan *M. moricandioides*'in gövde su iletimi de görece düşük olmaktadır.

İyi sulanmış uygulamalarda K_S açısından bakıldığında, C_3 türlerinin, C_3 - C_4 ara türüne göre daha yüksek ksilem spesifik iletimine sahip olduğu, kuraklık stresi altında ise, C_2 türünün diğer bitkilere göre iletim kaybına uğramadığı görülmektedir (Şekil 4.32b).

K_L değerleri göz önünde bulundurulduğunda, C_3 bitkilerinin, C_3 - C_4 ara türünden daha yüksek değerlere sahip olduğu görülecektir (Şekil 4.32c). K_L ve SKE doğrudan ilişkilidir ve aralarında bir ters orantının varlığı Kocaçınar vd. (2008) tarafından rapor edilmiştir. C_3 türlerine göre, C_4 türleri gibi yüksek bir SKE'ne sahip olmayan C_3 - C_4 ara türlerinde, düşük K_L genellikle gözlenen bir olaydır (Kocaçınar ve Sage, 2005). Bu duruma henüz kesin bir açıklama getirilememekle birlikte, C_3 ile C_4 türleri arasında bir köprü kabul edilen C_3 - C_4 ara türlerinin, düşük K_L 'ye geçişte bir basamak olmaları ile ilgili olduğu düşünülmektedir (Kocaçınar vd., 2008).

K_{LS} ise, K_S 'nin trendini izlemektedir (Şekil 4.32d). Her iki değer de ksilem anatomisinin bir sonucudur. Gövde iletimi yüksek, damar genişliği veya ksilemin tamamının genişliği düşük oldukça, K_{LS} ve K_S değeri de yüksek olmaktadır.

Genel olarak, C_3 - C_4 ara türünde ölçülen değerler, C_3 bitkileri ile karşılaştırıldığında, ksilem güvenliğinin, bu bitkilere göre yüksek olduğu görülmektedir. C_4 türlerinin tipik özelliği olan az çok sayıda ve küçük damarlı ksilem yapısı ve bunun bir yansıması olan düşük su iletimi, tipik bir C_4 türü gibi olmasa da bu türde de gözlenmiştir.

5.2.5. C_4 Enzim Aktiviteleri

Brassicaceae familyasında bilinen bir C_4 türü bulunmamaktadır (Ueno vd., 2007). Fakat, bir C_3 - C_4 ara türüne ait ilkel bir CCM mekanizmasında, C_4 enzimleri aktif olarak rol oynayabilir (Holaday vd., 1981). Bunu incelemek için yapılan enzim analizlerinde, *M. arvensis*'in çok düşük C_4 enzim aktivitesine sahip olduğu Tablo 4.6'da görülmektedir. Benzer bir sonucu Holaday vd. (1981) yaptıkları çalışmanın sonucunda bildirmişlerdir. Başka C_3 - C_4 türleri ile *M. arvensis*'i kıyasladıkları çalışmalarında, *M. arvensis*'in C_4 enzimlerinin (NADP ve NADP-ME) çok düşük

olduğunu, dolayısıyla diğer C₃-C₄ ara türlerine göre farklı mekanizmalar ile fotorespirasyonun üstesinden geldiğini belirtmişlerdir (Holaday vd., 1981). Dikkati çeken bir diğer nokta, *M. arvensis*'in, diğer türlere göre yüksek PEPCK aktivitesine sahip olduğudur. Fakat, bu aktivite miktarı yine de bir C₄ bitkisinin veya PEPCK aktivitesi gösteren bir C₃-C₄ ara türünün çok altındadır (Ashton vd., 1990).

M. arvensis, RuBisCO aktivitesi açısından ise, literatürdeki C₃-C₄ ara türleri ile benzerlik göstermektedir (Ku vd., 1983). Diğer iki C₃ bitkisi ise, tipik yüksek C₃ RuBisCO aktivitesi göstermişlerdir (Sage, 2002). Fakat, klorofil miktarı açısından bitkiler ve uygulamaları arasında istatistiki bir farka rastlanmamıştır. C₃-C₄ ara türü, her ne kadar fotorespirasyonun üstesinden belirli bir oranda gelse de tam bir CCM'ye sahip olmadığı için, C₃ bitkileri kadar klorofil miktarına ihtiyaç duymaktadır (Pinto vd., 2011).

5.3. *Flaveria* cinsi

5.3.1. Gaz Değişimi

Flaveria cinsinin gaz değişimi açısından modellenmesi ile ilgili literatürde birçok çalışma mevcuttur (Ku vd., 1991; Ubierna vd., 2011; Ubierna vd., 2013; Bellasio ve Griffiths, 2014a ve b; Mallman vd., 2014; Alonso-Cantabrana ve von Caemmerer, 2016). Bahsedilen çalışmaların neredeyse tamamı, *F. bidentis* türü üzerine yoğunlaşmıştır. Mevcut tez çalışmasında *F. bidentis* için ölçülen R_d ve Γ* değerleri (1.5 μmol m⁻² s⁻¹ ve ~40 ppm C_i), literatürdeki çalışmalar ile karşılaştırıldıklarında, neredeyse birebir örtüşükleri görülmektedir (Ubierna vd., 2011). *F. ramosissima* için ölçülen ve *F. bidentis*'e çok yakın olan değerler ise, bahsedilen çalışmalarda ölçülen C₃-C₄ ara türü *Flaveria*'lara göre sapma göstermemiştir (Alonso-Cantabrana ve von Caemmerer, 2016). *F. robusta*'nın ölçüm değerleri ise, Mallman vd. (2014)'de verilen değerlere çok yakındır (Mallman vd., 2014). Ayrıca, bu çalışmada kullanılan türleri ve başka *Flaveria* türlerini hem fotosentez hem de fotorespirasyon açısından inceledikleri çalışmalarında, Ku vd. (1991)'nin sonuçları ile de birbirine çok yakın sonuçlar elde edilmiştir.

Şekil 4.33'te görüleceği üzere, C₄ bitkisi ve C₃-C₄ ara türü, çok düşük ışıklı solunum kompensasyon noktasına ve değerine sahiptirler. C₃ bitkisi ise, görece daha yüksek değerlere sahiptir. Çünkü, RuBisCO enzimini CO₂ ile besleyip fotosentezi başlatmak için gereken C_i değeri, benzer şartlar altında, her zaman için yakın akraba C₄ ve C₃-C₄ ara türlerine göre daha yüksek olacaktır (von Caemmerer, 2000).

Literatürde, bu çalışmada kullanılan bitkiler ile ilgili sıcaklık eğrileri konusunda bir eksiklik bulunmaktadır. Fakat, başka C₃, C₃-C₄ ara türü ve C₄ *Flaveria* türlerinin sıcaklığa cevap eğrilerini, Ku vd. (1991) yaptıkları çalışmalarında sunmuşlardır (Ku vd., 1991). Ayrıca, *Flaveria* türüne ait olmasa da birçok çalışmada yakın akraba ve benzer yaşam koşullarına sahip bitkilerin veya sadece bir fotosentetik izyoluna ait türlerin sıcaklık eğrileri oluşturulmuş ve detaylı olarak incelenmiştir (von Caemmerer, 2000; Sage ve Kubien, 2007; Sage vd., 2011b; Yamori vd., 2014; Dusenge ve Way, 2017; Ubierna vd., 2017). Tüm bu çalışmaların ışığında Şekil 4.34'un verileri incelendiğinde, C₄ *F. bidentis*'in, diğer iki bitkiden hem kuraklık hem de iyi sulanmış uygulamalarında çok daha iyi asimilasyon performansı göstermesi şaşırtıcı olmamaktadır. *F. ramosissima* ise tipik bir C₃-C₄ ara türü olarak, C₄ *F. bidentis* ile C₃ *F. robusta*'nın arasında bir net asimilasyon performansı göstermiştir (Şekil 4.34a). Yaprak sıcaklığı 40°C olduktan sonra tüm türlerde ve onların uygulamalarında, net asimilasyon hızında bir düşüş gözlenmiştir. RuBisCO'nun katalitik aktivitesi ile ilgili olan bu durum fotosentetik izyolundan bağımsızdır (von Caemmerer, 2000; Sage, 2002). Ancak, C₃ bitkisi ve C₃-C₄ ara türü 35°C sıcaklıktan sonra düşüş göstermeye başlarken, C₄ bitkisi 40°C sıcaklığa kadar asimilasyon hızını artırmış ve 45°C sıcaklıkta da büyük bir asimilasyon kaybı yaşamamıştır. Bunun nedeni, diğer fotosentetik izyollarında görülen, yüksek sıcaklık ve kuraklık altında PEPC enziminin O₂ ile inhibisyonunun, C₄ türlerinde görülmemesi ve RuBisCO'nun belirli bir noktaya kadar CO₂ ile doyurulmaya devam etmesidir (Ku vd., 1991). Buna ek olarak, yüksek sıcaklıklarda elektron transferinin olumsuz etkilenmesi, fotosenteze ket vurmaktadır (Sage ve Kubien, 2007). Ayrıca, 25°C'den düşük sıcaklıklarda C₃ bitkisinin ve C₃-C₄ ara türünün, C₄ bitkisine göre daha yüksek asimilasyon göstermesi, yine RuBisCO'nun karakteristik bir özelliği ile ilgilidir. Düşük sıcaklıklarda, RuBisCO, CO₂'e daha çok yönelim göstermekte, stomaları C₄ bitkisine göre daha açık olan C₃ ve C₃-C₄ ara türlerinde içeriye giren CO₂'i daha etkili kullanmakta ve inorganik fosfat (P_i) rejenasyonu bu fotosentetik tiplerde, C₄ türlerine göre daha iyi olmaktadır (Sage ve Kubien, 2007).

Çalışmada incelenen tüm *Flaveria* bitkilerinde, sıcaklıkla beraber transpirasyon hızında artış gözlenmiştir (Şekil 4.34b). Özellikle, tüm türlerin iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarında, 35°C sıcaklığa kadar düşük seyreden transpirasyon hızı, bu değerden sonra 40°C'de yaklaşık 1.5 kat artarken, 45°C'de ise 2 kata yakın artış göstermiştir. Kuraklık stresi uygulamasında ise, tıpkı fotosentez,

stoma iletkenliđi ve SKE gibi, özellikle yüksek sıcaklıklarda (>30°C) iyi sulanmış uygulamaya göre yüksek oranda bir düşüş görölmektedir. Bunun nedeni, sıcaklık artışı birlikte kuraklık stresinin bitkinin fizyolojik proseslerini, özellikle de fotosentetik prosesleri olumsuz etkilemesi benzer şekilde Zandalinas vd. (2017) tarafından da rapor edilmiştir. Bitkilerin iyi sulanmış uygulamalarının, kuraklık stresi uygulamalarına göre daha fazla terlemesi, toprakta bulunan fazla suyun etkisiyle açıklanabilir (Osborne ve Sack, 2012). Bu durumu, Osborne ve Sack (2012) çalışmalarında, hidrolik iletim kaybı olmayan C₃ ve C₄ bitki türlerinin, hidrolik iletim kaybı olanlara göre daha çok terlediđini göstererek açıklamışlardır (Osborne ve Sack, 2012). Duursma vd., (2015) yaptıkları çalışmalarında ise, iyi sulanmış bitkilerde transpirasyonun, sıcaklıkla beraber arttığını, 40-45°C sıcaklıktan sonra düşüşe geçtiđini bildirmişlerdir (Duursma vd., 2015). Bu çalışmada ise, ölçümler 45°C sıcaklıkta sonlandırıldıđından, diđer çalışmalarda bahsedilen düşüşü görmek mümkün olmamaktadır (Şekil 4.34b).

Şekil 4.34c'de yer alan sıcaklığa karşılık stoma iletkenliğine bakıldığında, iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamasında en yüksek stoma iletkenliđi deđerleri, C₃ *F. robusta*'ya aittir. C₃-C₄ ara türü ile C₃ bitkisi arasında çok yüksek bir fark bulunmamakla birlikte, her iki uygulamada da en düşük deđerler C₄ *F. bidentis*'te ölçülmüştür. Bütün bitkilerde ve uygulamalarında, sıcaklık artışı ile beraber stoma iletkenliđi de artmıştır. Bilinenin aksine bir durum oluşturmayan bu görüntü, daha önceki çalışmalarla örtüşmektedir. Urban vd. (2017b) yaptıkları çalışmada, özellikle C₃ bitkilerinde, sıcaklık artışıyla beraber transpirasyon hızının ve stoma iletkenliğinin arttığını bildirmişlerdir. Bunun nedeni olarak, sıcaklık artışında C₃ bitkilerinin, fotosentezlerini arttırmak, terleme ve bekçi hücrelerinin turgor ile su kaybını telafi etmek için stomalarını daha çok açmaları olduđunu öne sürmüşlerdir (Urban vd., 2017b). Başka bir çalışmada ise, von Caemmerer ve Evans (2014), C₃ türlerinde stoma iletkenliğinin sıcaklıkla beraber arttığını ve her birim sıcaklıkta C₄ türünden fazla olduđunu, C₄ türünün stoma iletkenliğinin de sabite yakın seyrettiđini bildirmişlerdir.

Sıcaklığa karşılık, *Flaveria* cinsinin türlerinin su kullanım etkinliđi incelendiğinde, en yüksek deđerlerin C₄ bitkisi *F. bidentis*'in iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamasında elde edildiđi ve deđerlerin oldukça azalarak, sırasıyla C₃-C₄ ara türünün iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamasına ve C₃ bitkisinin iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamasına ait olduđu görölmektedir (Şekil 4.34d). Ayrıca, sıcaklık

arttıkça türler ve uygulamalar arasındaki fark azalmaktadır. Her ne kadar, düşük sıcaklıkta C₄ bitkisinden daha yüksek net fotosentez değerine sahip olsalar da C₃-C₄ ara türü ve C₃ bitkisinin transpirasyon hızları C₄ bitkisinin çok üzerinde olduğu için, su kullanım etkinlikleri de C₄ bitkisine göre düşük olmaktadır (Şekil 4.34a, b ve c).

Artan ışık altında *Flaveria* cinsine ait bitkiler ve bu bitkilerin uygulamalarının net asimilasyon hızları incelendiğinde, yaprak sıcaklığı ve uygulama farkı olmaksızın C₄ *F. bidentis*'in diğer bitkilere olan üstünlüğü görülmektedir. *F. bidentis*'e en yakın asimilasyon değerleri, *F. ramosissima*'nın iyi sulanmış uygulamasında ölçülmüştür. Daha sonra, *F. ramosissima*'nın kuraklık stresi uygulaması ve *F. robusta*'nın iyi sulanmış uygulaması gelmekte ve en düşük değerleri *F. robusta*'nın kuraklık stresi uygulaması göstermektedir (Şekil 4.35a ve c). Fakat, modellere bakıldığında, *F. ramosissima*'nın, fotorespirasyonun etkisi altında olmadığı zaman, C₄ bitkisini geride bırakan asimilasyon değerlerine sahip olduğu görülmektedir (Şekil 4.35b ve d). Özellikle 35°C yaprak sıcaklığında bu durum çok daha rahat gözlenmektedir (Şekil 4.35d). Ayrıca, *F. robusta*'nın model değerlerinin de neredeyse *F. ramosissima*'nın aktüel değerlerine yaklaştığı görülmektedir (Şekil 4.35b ve d). Bu çalışmada ölçülen değerler, *Flaveria* cinsi için literatürde daha önce ölçülen net asimilasyon değerleri ile örtüşmektedir (Krall vd., 1991; Huxman ve Monson, 2003; Ubierna vd., 2013). Ancak, daha önce bu çalışmada kullanılan bitkileri kapsayan fotorespirasyon çalışması ve modelleri ile ilgili detaylı bir çalışma bulunmadığı için, karşılaştırma ve tartışma başka *Flaveria* C₃ ve C₃-C₄ ara türlerini içeren çalışmalar ile yapılmıştır. Mallmann vd. (2014), gen ekspresyonu ve fotorespirasyonu beraber inceledikleri çalışmalarında, C₃-C₄ ara türü *Flaveria*'ların, C₃ *Flaveria*'lara göre fotorespirasyonda görev alan genleri daha fazla sentezlediklerini bildirmişlerdir (Mallmann vd., 2014). Bu durumda, C₃-C₄ ara türünde, C₃ bitkisine göre daha fazla fotorespirasyon görülmesi şaşırtıcı değildir. Fakat, gen ifadenmesi C₃-C₄ bitkisinin fotorespirasyon sorununu etkili bir şekilde çözebildiğini veya çözmeye çalıştığını göstermekte iken, C₃ türünde daha az fotorespirasyon gerçekleştiği ile ilgili bir sonuca işaret etmemektedir (Kümpers vd., 2017). Ayrıca, her ne kadar C₄ türü ile C₃-C₄ türü fizyolojik ve yapısal açıdan benzer olsalar da ve bir önceki çalışmada bahsedildiği gibi C₃-C₄ ara türü fotorespirasyonun önüne geçme konusunda belirli genlere sahip olsa da fotorespirasyonun gelecekte ve hatta günümüzde bu bitkilerde yüksek asimilasyon kayıplarına sebep olacağı görülmektedir (Şekil 4.35).

Artan ışık şiddetinde, transpirasyon hızları incelendiğinde, her iki yaprak sıcaklığında da benzer bir trend gözlenmiştir. Bu trende göre, C₄ bitkisi hem iyi sulanmış hem de kuraklık stresi uygulamalarında en düşük transpirasyon hızına sahipken, en yüksek transpirasyon hızına C₃ *F. robusta* sahiptir. Fakat, kuraklık stresi uygulamalarında, C₃-C₄ ara türü, C₃ bitkisinden daha çok transpirasyon göstermiştir. Genel olarak, 35°C yaprak sıcaklığında tüm bitkilerde, 25°C yaprak sıcaklığına göre daha çok transpirasyon gerçekleşmiştir (Şekil 4.36). Bahsedilen yaprak sıcaklıklarındaki transpirasyon hızları gerek iyi sulanmış uygulamanın değerleri ve gerekse kuraklık stresi uygulamasının değerleri açısından, birçok çalışmadaki C₃, C₃-C₄ ve C₄ türlerinin değerleri ile uyum içerisindedir (Brown vd., 1986; Monson ve Jaeger, 1991; von Caemmerer, 2000; Osborne ve Sack, 2012; Kocaçınar, 2015).

Flaveria cinsinin türlerine ait stoma iletkenliğinin artan ışık şiddetine cevabı Şekil 4.37'de görülmektedir. Farklı fotosentetik izyollarına sahip bu bitkilerin stoma iletkenlikleri beklendiği üzere C₄ bitkisi en düşük ve C₃ bitkisi en yüksek olacak şekilde bir trend gözlenmiştir. Ayrıca, yaprak sıcaklığı arttıkça stoma iletkenliği açısından tüm bitkilerde belirgin bir düşüş görülmektedir. Trendin bu şekilde olmasının nedeni, daha önce de açıklandığı gibi, C₄ bitkilerinin daha düşük stoma açıklığı ile, daha az terlemeye ve daha çok net asimilasyona sahip olmasıdır (Way vd., 2014). Transpirasyon hızı ve stoma iletkenliği, genellikle C₃ türlerinde sıcaklıkla beraber artmaktadır (Urban vd., 2017a ve b). Buna rağmen, yaprak sıcaklığı 10°C arttığında, C₃ bitkisinde ve C₃-C₄ ara türünde, istatistiki olarak önemsiz de olsa, belirli bir miktarda stoma iletkenliği kaybı yaşanmıştır. Fakat, sıcaklığa cevap eğrileri ve stoma açıklığı beraber incelendiğinde genel trendin bozulmadığı görülmektedir (Şekil 4.34 ve Şekil 4.44).

Net fotosentezin transpirasyona oranı, yani su kullanım etkinliği, *Flaveria* cinsleri ve farklı uygulamaları için hesaplanarak, Şekil 4.38'te verilmiştir. Şekil 4.38a'da görüleceği üzere, iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamalarında C₄ bitkisi, C₃ bitkisine göre neredeyse 5 kat daha fazla su kullanım etkinliğine sahiptir. Yaprak sıcaklığı arttığında ise, diğer bitkiler ile C₄ bitkisi arasında fark 4 kata kadar azalmıştır (Şekil 4.38b). C₄ haricindeki bitkilerde, su kullanım etkinliği sıcaklık ile çok fazla değişmezken, C₄ bitkisinde 2-3 mmol CO₂ mol⁻¹ H₂O düşüş dikkat çekmektedir. Bunun nedeni, sıcaklıkla beraber artan transpirasyon hızıdır (Şekil 4.36b). *Flaveria* cinsinin C₄ fotosentetik izyoluna sahip bireyleri, C₃ ve C₃-C₄ ara türleri ile kıyaslandığında, her zaman daha yüksek SKE'ne sahiptirler (Kocaçınar ve Sage,

2003). Ayrıca, C₃-C₄ ara türleri, C₃ türleri ile SKE açısından neredeyse aynı performansı göstermektedir (Kocaçınar ve Sage, 2003; Kocaçınar vd., 2008). C₃-C₄ ara türlerinin bu davranışının sebebini detaylı ve yeterli bir şekilde açıklayan çok fazla çalışma literatürde mevcut olmamakla birlikte, genellikle bu durumun nedeni, bu bitkilerde tam bir konsantrasyon mekanizmasının mevcut olmamasından dolayı, C_i miktarını arttırmak için stomalarını açmalarına, böylelikle de transpirasyon hızlarını ve stoma iletkenliğini arttırmalarına bağlanmaktadır (Vogan ve Sage, 2011).

İki farklı yaprak sıcaklığında, değişen ışık şiddetine göre modellenmiş değerler Şekil 4.39'da verilmiştir. RuBisCO enziminin, oksijenasyon ile karboksilasyon hızlarının bir oranı olan Vo/Vc incelendiğinde, her iki bitkide ve bu bitkilerin uygulamalarında ışık şiddeti arttığında az da olsa oksijenasyonda bir azalma olduğu, fakat genel olarak bitkilerin fotorespirasyonun, daha doğrusu oksijenasyonunun önüne geçemediği (Vo/Vc<0.5 şartını sağlamadıkları) görülmektedir (Şekil 4.39a ve b). Diğer bir taraftan, mezofil iletkenliği artan ışık şiddeti ile birlikte, az da olsa bir artış göstermiştir (Şekil 4.39c ve d). Ancak, her iki parametredeki artış veya azalış yüksek miktarlarda gerçekleşmemiştir (Şekil 4.39). Tazoe vd. (2009) artan ışık veya CO₂ miktarı altında C₃ türlerini inceledikleri çalışmalarında, bu çalışmaya benzer trendleri rapor etmişlerdir. Ayrıca, bu çalışmanın yanında, mezofil iletkenliğini inceleyen başka araştırmacılar da mezofil iletkenliğinde, ışık veya CO₂ artışı ile yüksek bir artış olmayacağını bildirmişlerdir (Pons vd., 2009; Tazoe vd., 2009; Tholen vd., 2012).

Şekil 4.41a'da, *Flaveria* cinsinin türlerine ait A-C_i eğrileri görülmektedir. C₄ bitkisinin iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulaması, düşük kompensasyon noktası ve A₄₀₀ noktasına kadar net fotosentezini artırıp, kompensasyon noktasına yakın değerler üzerinden net asimilasyon maksimumuna ulaşması ile dikkat çekmektedir. C₃-C₄ ara türü, C₄ bitkisine yakın kompensasyon noktasına sahip olsa da artan CO₂ konsantrasyonlarına C₃ bitkisi gibi reaksiyon vermektedir. İyi sulanmış uygulamada, C_i'in 500 ppm'i geçtiği noktadan sonra (C_a~650ppm), C₃ bitkisi ve C₃-C₄ ara türü, C₄ bitkisinin net asimilasyon miktarının üzerinde asimilasyon yapmaktadırlar. Bu durum, RuBisCO'nun doyumluğa ulaşması ile açıklanabilir (von Caemmerer, 2000). Diğer bir açıklama da yüksek CO₂ konsantrasyonlarının C₃ bitkilerinin stomatal limitasyonlarını azaltması olarak öne sürülebilir (Bellasio vd., 2018). C₄ bitkisi ise, CCM sayesinde çok erken doyumluğa ulaşmakta ve net asimilasyonu sabit bir şekilde devam ettirmektedir. Çünkü, atmosferik CO₂ konsantrasyonu seviyesinde bile

($C_a \sim 400$ ppm), C_4 bitkisinin demet kımı hücrelerinde 1500 ppm civarı CO_2 bulunmaktadır (Bkz. Şekil 2.2, Sage vd., 2012). Modellenmiş eğriler incelendiğinde, aktüel değerler ile, özellikle de 300 ppm C_i değerinden sonra ($C_a \sim 450-500$ ppm) çok büyük farklılık gözlenmemektedir (Şekil 4.41b). Bunun sebebi, daha önce bahsedildiği gibi RuBisCO'nun doygunluğa ulaşması ve artık hücreler arasındaki yüksek CO_2 konsantrasyonundan dolayı, oksijenasyona eğilim göstermemesidir (Sage, 2002). Kuraklık stresi altında ise, tüm bitkilerin asimilasyon hızları düşüş göstermiş, fakat C_4 bitkisi yine de C_3 ve C_3-C_4 ara türünden daha yüksek asimilasyon göstermiştir. Kuraklık stresi koşullarında, hücreler arası ortamda ne kadar CO_2 bulunursa bulunsun veya CCM ne kadar etkili çalışırsa çalışsın, Calvin döngüsü etkili çalışmayacağından, RuBisCO doygunluğa ulaşsa bile net asimilasyon hızı düşecektir (Tezara vd., 1999).

A- C_i eğrilerinden elde edilen modeller incelendiğinde, C_3 bitkisinin ve C_3-C_4 türünün iyi sulanmış uygulamalarının, kloroplastik CO_2 miktarındaki artışa, net fotosentez hızını yükselterek cevap verdikleri, fakat kuraklık stresi altında bu cevabın sınırlandığı görülmektedir (Şekil 4.42a). Bunun nedeninin, bir önceki paragrafta açıklandığı gibi Calvin döngüsünün kuraklık stresi altında etkisiz çalışması olduğu belirtilmektedir (Tezara vd., 1999). Mezofil iletkenliği ise, her iki türde ve bu türlerin her iki uygulamasında 200 ppm C_i civarına kadar düşüş göstermiş, daha sonra sabite yakın bir şekilde devam etmiştir (Şekil 4.42b). Bu durumun sebebi ışığa cevap eğrilerinde bahsedilen, ışığın ve yüksek CO_2 miktarının g_m 'yi arttırmamasıdır (Tholen vd., 2012). V_o/V_c oranları ise, beklenildiği üzere, tüm bitkilerde CO_2 miktarı ile ters orantılı olarak bir trend izlemiştir. Çünkü RuBisCO, C_i arttıkça, CO_2 açısından doygunluğa yaklaşmış ve O_2 'ye olan yönelimini kaybetmiştir (Sage, 2002) (Şekil 4.42c).

Genel olarak *Flaveria* cinsinin gaz değişimi grafikleri incelendiğinde, C_4 türü *F. bidentis*'in, kuraklık stresinde dahil olmak üzere, C_3 *F. robusta* ve C_3-C_4 ara türü *F. ramosissima*'ya göre yüksek performans gösterdiği görülecektir. Ancak, modeller incelendiğinde, özellikle *F. ramosissima*'nın fotorespirasyonun etkisinde olmadığı kabul edildiği durumlarda, C_4 bitkisini asimilasyon açısından geride bıraktığı da dikkati çekmektedir.

5.3.2. Büyüme Oranları

Flaveria cinsinin farklı fotosentetik izyoluna sahip bireyleri, büyüme açısından karşılaştırıldığında, C₄ bitkisinin diğer iki bitki türüne göre daha yüksek biyokütle üretim performansı değerlerine sahip olduğu görülmektedir. Büyüme oranı açısından C₃ ve C₄ bitkilerinin iyi sulanmış uygulamaları arasında istatistiki olarak önemli bir fark gözlenirken, bağıl büyüme açısından önemli bir fark gözlenmemiştir (Tablo 4.7). Fakat, yaş ve kuru madde miktarlarında önemli derecede bir fark gözlenmiştir. C₄ bitkisinin, görece yüksek asimilasyon özelliği, diğer iki bitkiye göre hızlı büyümesine ve yüksek organik materyal birikimine önemli derecede katkıda bulunmuştur. Ayrıca, kök/gövde oranının düşüklüğü de dikkati çekmektedir. Bunun nedeninin, *Cleome* cinsinde tartışıldığı gibi, C₄ türlerinin daha az suya ihtiyaç duyması ve kök sistemine daha az yatırım yapması olduğu öne sürülebilir (Percy vd., 1981; Kocaçınar, 2015). Bu çalışma ile benzer trendler daha önceki C₄ türleri ile benzer C₃ türlerinin karşılaştırıldığı çalışmalarda da vurgulanmıştır (Sage ve Percy, 1987; Kocaçınar, 2015).

Yaprak yüzey alanı açısından, iyi sulanmış uygulamalarda, C₃ bitkisi en yüksek değerlere ulaşırken, kendisini C₃-C₄ ara türü ve C₄ bitkisi izlemektedir. Kuraklık stresi altında, bütün bitkilerde yaprak yüzey alanında bir azalma gözlenmiştir. C₃ bitkilerinin, daha fazla RuBisCO miktarına, doğal olarak daha fazla klorofil miktarına, sonuç olarak daha fazla yaprak yüzeyine ihtiyaçları vardır. Diğer bir ifade ile, C₄ türleri birim alanda daha az hücreler arası boşlukla daha yüksek asimilasyon yaptıkları için daha az yüzey alanına ihtiyaç duymaktadırlar (Dengler vd., 1994).

Hasat indeksi açısından, C₃ ve C₃-C₄ ara türünün, iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamaları altında, C₄ bitkisinden yüksek değerlere sahip olduğu görülmektedir. Hasat indeksi hesaplanırken, tohum/kuru madde oranının kullanılması bu görüngüye sebep olmuştur. Çünkü, C₄ bitkisi, diğer iki türe göre daha fazla kuru maddeye sahip olduğu için, aynı miktarda veya daha fazla tohum üretse de düşük hasat indeksi değerine sahip olmaktadır.

Büyüme oranları genel olarak incelendiğinde, C₄ bitkisinin kuraklık stresinden diğer türler kadar etkilenmediği görülmektedir. Dikkati çeken diğer bir nokta ise, C₃-C₄ ara türünün iyi sulanmış ve kuraklık stresi uygulamasının büyüme değerleri diğer iki bitkiden düşük görünse de kuraklık stresi altında en az kayıp bu bitkide gerçekleşmiştir. Bunun nedeni olarak, *Flaveria* cinsine ait türlerin doğal

ortamlarının kurak ve yarı-kurak ortamlar olması ve *F. ramosissima*'nın neredeyse iğne yapraklı yapısıyla bahsedilen alanlara adaptasyonunun yüksek olması gösterilebilir (McKown vd., 2005; Sudderth vd., 2007; Kocaçınar vd., 2008).

5.3.3. Anatomi Verileri

5.3.3.1. Gövde Anatomisi

Tablo 4.8'de *Flaveria* cinsine ait türlerin gövde ksilem damarlarında ölçülmüştür. Daha önce, *Flaveria* cinsine ait birçok türde ve bu çalışmada kullanılan bitkilerde ksilem anatomileri ve damar özellikleri, Kocaçınar ve Sage (2003), Kocaçınar (2004) ve Kocaçınar vd. (2008)'de detaylı olarak incelenmiştir. Bahsedilen çalışmalar incelendiğinde, C₃ ve C₄ türlerinin birbirlerine benzer şekilde ve 70 µm'ye yakın maksimum damar çapına sahip oldukları, yine istatistiki olarak farksız bir ortalama damar çapına sahip oldukları, ancak, C₃ türlerinin damar yoğunluğu açısından C₄ bitkisinin 1.5 katına yakın damara sahip oldukları belirlenmiştir. C₃-C₄ ara türleri açısından incelendiğinde, bu çalışmalarda, bu bitkilerin C₃ ve C₄ bitkilerinden daha düşük MDÇ ve ODÇ değerlerine sahip olduğu, fakat en az C₄ bitkileri kadar damar yoğunluğuna sahip oldukları da bildirilmiştir (Kocaçınar ve Sage, 2003; Kocaçınar, 2004; Kocaçınar vd., 2008). Bu çalışmada, bahsedilen çalışmalar ile Tablo 4.8'de yakın değerler ölçülmüştür. C₄ ve C₃-C₄ ara türlerinin, daha çok sayıda ve küçük damarlara sahip olması, ksilem güvenliğinin bu türlerde yüksek olduğuna ve su iletiminin ise tam tersi olarak, C₃ bitkilerine göre yavaş gerçekleştiğine bir işarettir (Kocaçınar vd., 2008). Bu durum, bitkilere kuraklık stresi altında önemli bir avantaj sağlar. Çünkü, damar yoğunluğunun fazla ve çaplarının düşük olması, kuraklık stresi koşullarında, hava tohumlanmasına karşı iletimin devam etmesini destekleyen önemli bir anatomik özelliktir. C₃ bitkilerinde, görece sayıca az ve büyük damarlar tıkanıldığında, iletimin önemli bir kısmı kaybedilmektedir (Kocaçınar, 2004). Bu durum, birbirine zıt, iki yönlü bir yapı ortaya çıkarmıştır; bir bitki ya güvenli fakat yavaş su iletimi gerçekleştirecektir, ya da hava tohumlanma riski ile hızlı bir su iletimine sahip olacaktır. C₄ türlerinin, su ihtiyacı az, diğer bir ifade ile su kullanım etkinlikleri yüksek olduğundan, hızlı bir iletime veya miktar olarak fazla bir iletime ihtiyaçları kalmamakta, böylelikle kuraklık stresi altında C₃ türlerine göre rahatlıkla su iletimleri ve asimilasyonlarını devam ettirmektedirler (Kocaçınar vd., 2008).

5.3.3.2. Stoma Anatomisi ve Açıklıkları

Flaveria cinsinde sıcaklık artışı C₃ ve C₃-C₄ bitkilerinin iyi sulanmış uygulamalarında, stoma açıklığının artmasına sebep olmuştur (Şekil 4.44). C₄ bitkisinin stoma açıklığı ise, 40°C sıcaklıkta bir düşüş göstermişse de genel olarak sabit bir trend izlemiştir. Tüm bitkilerde, kuraklık stresinde stoma açıklıkları daralmıştır. Bu çalışmanın diğer cinslerinin tartışmalarında belirtildiği gibi, kuraklık stresi stomaların kapanmasına sebep olmaktadır ki *Flaveria* cinsinde de bu durum değişmemiştir (Ackerson, 1980; Tardieu ve Davies, 1992; Araújo vd., 2011). Ayrıca, C₃ ve C₃-C₄ bitkilerinde, sıcaklık artışı ile stoma açıklığının arttığı ve stoma açıklığına bağlı parametrelerinde arttığı (Şekil 4.34b ve c) görülmektedir. Bu durum, Urban vd. (2017a ve b)'nin çalışmalarında tespit ettikleri trendle benzerdir (Urban vd., 2017a ve b). Stoma açıklığının, stoma iletkenliği ve transpirasyona etkisi doğrudan olmakla beraber, su kullanım etkinliğine etkisi de göz önünde bulundurulmalıdır. Sıcaklıkla beraber stoma açıklığı arttıkça bitkiler daha çok terlemiş, bu sebepten ötürü de SKE'leri azalmıştır (Şekil 4.34d).

Stoma sayıları açısından bakıldığında, C₄ ve C₃-C₄ ara türünün stoma sayıları arasında istatistiki bir fark bulunmamakta, C₃ bitkisinin ise, bu bitkilere göre neredeyse iki kat daha fazla stomaya sahip olduğu görülmektedir (Şekil 4.45). Benzer şekilde, *Flaveria* cinsinde de birim alanda, C₃ bitkilerinin, C₄ ve C₃-C₄ ara türlerine göre daha fazla stomaya sahip olduğu Way (2012) tarafından da rapor edilmiştir.

5.3.4. Su İletimi

Flaveria cinsinin, bu çalışmada kullanılan türler dahil olmak üzere, birçok C₃, C₄ ve C₂ türünün su iletimi ile ilgili literatürde çok sayıda çalışma mevcuttur (Kocaçınar ve Sage, 2003; Kocaçınar, 2004; Kocaçınar ve Sage, 2005; Kocaçınar vd., 2008). Bu çalışmada, bahsi geçen çalışmalara yakın sonuçlar elde edilmiştir (Şekil 4.48). Bahsi geçen çalışmalardan, Kocaçınar vd. (2008) çalışmalarında, *F. bidentis*'in, aynı bir C₃ türü gibi yüksek K_h değerine sahip olduğunu, fakat K_L , K_S ve K_{LS} değerinin düşük olduğunu rapor etmişlerdir. Bunun nedeni olarak, Kocaçınar vd. (2008) damar çaplarını işaret etmiştir. Tablo 4.8'de verilen damar çapları incelendiğinde, C₄ bitkisinin, C₃ benzeri damar çapına sahip olduğu görülecektir (Tablo 4.8). Bunun haricinde, K_L , K_S ve K_{LS} değerleri açısından, C₄ türü, C₃ türüne göre daha düşük değerlere sahiptir. Fakat, genel olarak gaz değişimi verileri sonucunda elde edilen su kullanım etkinliği incelendiğinde, *F. bidentis*'in daha az su

ile, daha yüksek fotosentetik değerlere ulaştığı görülecektir. Böylelikle, daha düşük bir iletim şaşırtıcı bir sonuç olmaktan çıkmaktadır. Ayrıca, kuraklık stresi altındaki iletim kayıpları incelendiğinde, C₄ bitkisinin görece daha düşük iletim kaybı, ksilem güvenliğine ve daha iyi SKE'ye işaret etmektedir. Bu durum, C₃-C₄ ara türü için de geçerli olmuştur. Genel olarak, kuraklık stresine dayanıklı türler olarak bilinen *Flaveria* cinsinde, çalışmanın diğer cinslerine göre iletim kaybı daha düşüktür.

5.3.5. C₄ Enzim Aktiviteleri

Flaveria cinsine ait C₄ enzimlerinin aktiviteleri ve klorofil miktarları Tablo 4.9'da sunulmuştur. Bir NADP-ME C₄ türü olan *F. bidentis*'in, bu enzim için aktivite değeri, diğer C₄ enzimlerine göre çok daha yüksek ölçülmüştür. Bu değerler, benzer C₄ türleri olan *F. trinervia* ve *F. kochiana*'ya yakın değerlerdir (Sudderth vd.,2007). Benzer şekilde, PEPCK ve NAD-ME değerleri de bu türler ile birbirine yakındır (Sudderth vd., 2007). RuBisCO aktivitesi ve klorofil içeriği açısından bakıldığında, Furbank vd. (1996)'da ölçülmüş değerler ile yakınlık gözlenmiştir (Furbank vd., 1996). *Flaveria* cinsinin, C₃-C₄ ara türleri ise, birçok çalışmada enzim aktivitesi açısından incelenmiştir (Ku vd., 1983; Bauwe, 1984; Moore vd., 1988; Sudderth vd., 2007). Bu çalışmalardan, Ku vd. (1983)'nin çalışmalarında, *F. ramosissima* ve diğer C₂ *Flaveria* türleri incelenmiş ve C₄ türleri ile karşılaştırmalar yapılmıştır (Ku vd., 1983). Bu tez çalışmasında görüldüğü gibi, karşılaştırılma yapılan C₄ türlerinin “spesifik” C₄ enzimleri haricinde, diğer enzim aktiviteleri açısından, C₃-C₄ ara türlerinin, C₄ bitkilerine benzer sonuçlara sahip olduklarını bildirmişlerdir (Ku vd., 1983). Bu durum, Ku vd. (1983)'e göre C₂ *Flaveria* cinsleri, eser miktarda da olsa, C₄ türlerinin kullandığı izyolunu kullanıyor olabimesidir. C₃ bitkilerinde ise, düşük miktarda da olsa C₄ enzim aktivitesi gözlenmiştir. C₃ bitkileri, C₄ enzimlerine sahiptirler, fakat bu enzimler fotosentez haricindeki metabolik proseslerde kullanılmaktadırlar (Ferne vd., 2013).

RuBisCO aktivitesi ve klorofil miktarları, daha önce tartışıldığı gibi, C₄ bitkisinde, diğer iki bitkiye göre daha düşüktür. Bunun nedeni, C₄ bitkisinin CCM sayesinde daha az RuBisCO miktarına, böylelikle de daha az klorofil miktarına ihtiyaç duymasıdır (Sage, 2002).

Mevcut tez çalışmasının bütün verileri genel olarak incelendiğinde, 21. Yüzyılın sonlarına doğru oluşması beklenen olumsuz iklim koşullarının, C₄ bitkilerini yüksek düzeyde etkilemeyeceği, C₂ bitkilerinin ise C₃ bitkilerine karşı avantajlarını

koruyacakları söylenebilir. C₃ bitkileri incelendiğinde, artan atmosferik CO₂ konsantrasyonunun, genel olarak bitkilerin performansına yüksek oranda katkı yapacağı açıktır. Fakat kuraklık stresi, bu katkının olumlu yönlerine ket vuracağı da açıktır.



6. SONUÇ VE ÖNERİLER

21. yüzyılın sonlarına doğru yaşanması beklenen, yüksek sıcaklık, kuraklık ve artan atmosferik CO₂ koşulları altında, benzer yaşam ortamını paylaşan ve birbirleri ile akraba olan, fakat farklı fotosentetik izyoluna sahip türlere fizyolojik açıdan bakıldığında, artan CO₂ miktarının, C₃ ve C₂ türlerinde, iyi sulanmış koşullar altında fotosentezi, C₄ türlerinin seviyesine yaklaştırdığı tespit edilmiştir. Fakat, kuraklık ve yüksek sıcaklık sahneye çıktığında, C₄ türlerinin diğer fotosentetik izyollarına sahip türlere göre haln avantajını koruduğu görülmektedir. C₄ türlerinin stoma kontrollerinin, CCM sayesinde stabil olduğu ve bunun su iletimlerinden, gaz değişimi hızlarına kadar her bir fizyolojik parametreyi önemli bir şekilde desteklediği de görülmüştür.

İçinde bulunduğumuz yüzyılın, ileride oluşması beklenen olumsuz iklim koşulları altında, C₄ türlerinin bu koşullara adaptasyon sağlayacağı rahatlıkla ifade edilebilir. Ayrıca, C₂ türleri incelendiğinde, bu türlerinde belirli bir noktaya kadar adaptasyon sağlayacağı söylenebilir. Güncel araştırmaların konusu olan, C₄ mühendisliği veya diğer bir tabirle, C₃ türlerinin C₄ türlerine dönüştürülmesi çalışmalarına, C₂ türlerinin de eklenmesi gerekmektedir. Gerek doğal gerekse C₄ fotosentezini taklit ederek belirli bir seviyede fotorespirasyonu engelleyen ya da engellemeye çalışan bu C₂ türlerinin daha çok mercek altına alınması, C₄ fotosentezine çok daha uzak duran C₃ türlerine göre daha avantajlı olacaktır.

Fotorespirasyon açısından ele alındığında, fotorespirasyonda kaybolan CO₂, net fotosenteze dahil edilse bile, C₃ ve C₂ türlerinin asimilasyon değerlerinin, özellikle de kuraklık stresi altında, C₄ türlerinin gerisinde kaldığı görülmüştür. Fotorespirasyon ölçümleri, modellerin dışında karbon izotopu gibi yöntemler ile de geliştirilmelidir. Matematiksel olarak da modeller üzerinde geliştirme çalışmalarına devam edilmelidir.

Son yıllarda bitki fizyolojisi alanında araştırmacılar, metabolizma ve genetik açıdan mühendislik çalışmalarına yoğun bir şekilde eğilmektedirler. Fakat, bu çalışmaların nihai durumlarının test edileceği fizyoloji ve anatomi çalışmaları da hem mühendislik çalışmalarının sonuçlarını izlemek hem de bitkilerin yapısını ve “modus operandi” lerini (çalışma prensiplerini) anlamak açısından elzemdir ve göz ardı edilmemelidir. Çünkü, bitkilerin çalışma sistemi ve yapıları anlaşılmadan, nelerin üzerinde durulmasının veya nelerin değiştirilmesi ve geliştirilmesinin anlaşılması mümkün olmayacaktır. İleriki zamanlarda, araştırmacılar, bu C₃, C₂, C₄ ve CAM

türlerinin stoma işlevi, gaz değişimi ve anatomileri konularına daha çok eğilmelidirler.

Çünkü bu bilgiler, fotosentetik izyollarının işlevlerinin ve yapılarının anlaşılmasında ve bu bilgiler ile bu türler üzerinde yapılacak mühendisliğin ilerlemesinde önem arz etmektedir.

Mevcut tez çalışması için kurulan,

H0: İçinde bulunduğumuz yüzyılın sonlarına doğru oluşması beklenen ekolojik koşullar bitkilerin fizyolojileri üzerinde bir etki yaratmaz,

H1: İçinde bulunduğumuz yüzyılın sonlarına doğru oluşması beklenen ekolojik koşullar bitkilerin fizyolojileri üzerinde bir etki yaratır, şeklindeki hipotezin, H0 öcnülünün reddi ve H1 öcnülünün kabulü, mevuct çalışmanın sonuçları incelendiğinde, mümkün olmaktadır. Mevcut çalışmada, sıcaklığa göre değişen stoma açıklığı literatüre kazandırılmış yeni bir olgudur. İleride yapılacak çalışmalarda, gaz değişimi işlemlerinin kapısı olan stomaların benzer metotlar ile, farklı koşullar altında incelenmesi önerilmektedir.

KAYNAKLAR

- Ackerson, K. C. 1980. Stomatal response of cotton to water stress and abscisic acid as affected by water stress history. *Plant Physiol.* 65: 455-459.
- Agepati, S., and Sage, R. F. 2011. Introduction. In: Agepati S. Raghavendra and Rowan F. Sage (eds.), *C₄ Photosynthesis and Related CO₂ Concentrating Mechanisms*, pp. 17–25.
- Ainsworth, E. A., Davey, P. A., Bernacchi C. J., Dermody, O. C., Heaton, E. A., Moore, D. J., et al. 2002. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on soybean (*Glycine max*) physiology, growth and yield. *Global Change Biology.* 8: 695-709.
- Alonso-Cantabrana, H., von Caemmerer, S. 2016. Carbon isotope discrimination as a diagnostic tool for C₄ photosynthesis in C₃-C₄ intermediate species. *Journal of Experimental Botany.* 67 (10): 3109-3121.
- Alfonso, S. U., and Brüggemann, W. 2012. Photosynthetic responses of a C₃ and three C₄ species of the genus *Panicum* (s.l.) with different metabolic subtypes to drought stress. *Photosynth Res.* 112: 175-191.
- Aparadh et al., 2012. Taxonomy and Physiological Studies in Spider Flower (*Cleome* species): A Critical Review. *Plant Sciences Feed.* 2 (3): 25- 46.
- Apel, P., Bauwe, H., Bassuner, B., and Maass, I. 1988. Photosynthetic properties of *Flaveria cronquistii*, *Flaveria palmeri*, and hybrids between them. *Biochemie und Physiologie Der Pflanzen.* 183: 291-299.
- Araújo W. L., Fernie, A. R., and Nunes-Nesi, A. N. 2011. Control of stomatal aperture. *Plant Signal Behav.* 6 (9): 1305-1311.
- Ashton, A. R., Burnell, J. N., Furbank, R. T., Jenkins, C. L. D., and Hatch, M. 1990. Enzymes of C₄ photosynthesis. In: Dey, P. M., Harborne, J. B. eds, *Methods in Plant Biochemistry: Volume 3, Enzymes of Primary Metabolism*. Academic Press, London, UK, 39-72.
- Atkin, O. K., Westbeek, M. H. M., Cambridge, M. L., Lambers H., and Pons T. L. 1997. Leaf Respiration in Light and Darkness¹: A comparison of Slow- and Fast Growing *Poa* Species. *Plant Physiol.* 113: 961-965.

- Bang, S.W., Mizuno, Y., Kaneko, Y., Matsuzawa, Y., and Bang, K.S. 2003. Production of intergeneric hybrids between *Diploaxis tenuifolia* (L.) DC. and *Raphanus sativus* L. *Breed. Sci.* 5: 231-236.
- Bang, S.W., Sugihara, K., Jeung, B. H., Kaneko, R., Satake, E., Kaneko, Y., and Matsuzawa, Y. 2007. Production and characterization of intergenic hybrids between *Brassica oleracea* and a wild relative *Moricandia arvensis*. *Plant Breeding*. 126: 101-103.
- Barker, R., Meinzen-Dick, R., Shah, T., Tuong, T. P., and Levine, G. 2010. Managing irrigation in an environment of water scarcity. In: Pandey S., Byerlee D., Dawe D., Dobermann A., Mohanty S., Rozelle S., Hardy B. eds. *Rice in global economy. Strategic research and policy issues for food security*. Los Banos, Philippines: International Rice Research Institute, 265-296.
- Bauwe, H. 1984. Photosynthetic enzyme activities and immunofluorescence studies on the localization of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in leaves of C₃, C₄, and C₃-C₄intermediate species of *Flaveria* (Asteraceae). *Biochemie und Pyhsiologie der Pflanzen*. 179 (4): 253-268.
- Bauwe, H., Hagemann, M., and Fernie, A. R. 2010. Photorespiration: players, partners and origin. *Trends in Plant Science*. 15: 330-336.
- Bauwe, H. 2011. Photorespiration: The bridge to C₄ photosynthesis. In Raghavendra A. S., Sage R. F. eds. *C₄ photosynthesis and related CO₂ concentrating mechanisms*. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 81-108.
- Beacham, A. M., Hand, P., Pink, D. A. C., and Monaghan, J. M. 2017. Analysis of *Brassica oleracea* early stage abiotic stress responses reveals tolerance in multiple crop types and for multiple sources of stress. *J. Sci. Food. Agric.* doi: 10.1002/jfsa.8411.
- Beebe, D. U., and Evert, R. F. 1990. The Morphology and anatomy of the leaf of *Moricandia arvensis* (L). DC. (Brassicaceae). *Bot. Gaz.* 151 (2): 184-203.
- Bellasio, C., and Griffiths, H. 2014a. Acclimation of C₄ metabolism to low light in mature maize leaves could limit energetic losses during progressive shading in a crop canopy. *Journal of Experimental Botany*. 65 (13): 3725-3736.

- Bellasio, C., and Griffiths, H. 2014b. Acclimation of low light by C₄ maize: implications for bundle sheath leakiness. *Plant, Cell and Environment*. 37: 1046-1058.
- Bellasio, C., Quirk, J., and Beerling, D. J. 2018. Stomatal and non-stomatal limitations in savanna trees and C₄ grasses grown at low, ambient and high atmospheric CO₂. *Plant Science*. DOI: 10.1016/j.plantsci.2018.05.028.
- Björkman, O., Gauhl, E., and Nobs, M. A. 1969. Comparative studies of *Atriplex* species with and without β -carboxylation photosynthesis. *Carnegie Institution of Washington Yearbook*. 68: 620-633.
- Boserup, E. 2005. The Conditions of Agricultural Growth: The Economics of Agrarian Change under Population Pressure. Routledge, Taylor & Francis Group, New York, U.S.A. pp:137.
- Boyer, J. S. 2011. Drought decision-making. *Journal of Experimental Botany*. doi: 10.1093/jxb/err118.
- Bräutigam, A., Kajala, K., Wullenweber, J., Sommer, M., Gagneul D., Weber, K. L., Carr, K. M., Gowik, U., Maß, J., Lercher, M. J., Westhoff, P., Hibberd, J. M., and Weber, A. P. M. 2011. An mRNA Blueprint for C₄ Photosynthesis Derived from Comparative Transcriptomics of Closely Related C₃ ve C₄ Species. *Plant Physiol*. 155: 142-156.
- Bräutigam, A., and Gowik, U. 2016. Photorespiration connects C₃ and C₄ photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*. 67 (10): 2953-2962.
- Brown, R. H., Basset, C. L., Cameron, R. G., Evans, P. T., Bouton, J. H., Black, C. C., Sternberg, L. O'R., and DeNiro, M. J. 1986. Photosynthesis of F₁ hybrids between C₄ and C₃-C₄ species of *Flaveria*. *Plant Physiol*. 82: 211-217.
- Brown, R. H., and Bouton, J. H. 1993. Physiology and genetics of interspecific hybrids between photosynthetic pathways. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 44: 435-456.
- Brown, R. H. 1999. Agronomic implications of C₄ photosynthesis. In: Sage R. F., Monson R. K. eds. *C₄ plant biology*. San Diego, CA, U.S.A. Academic Press, 473-507.

- Brown, N. J., Parsley, K., and Hibberd, J. M. 2005. The Future of C₄ research- maize, *Flaveria* or *Cleome*? *Trends in Plant Science*. 10 (5): 215-221.
- Busch, A. F. 2013. Current methods for estimating the rate of photorespiration in leaves. *Plant Biology*. 15: 648-655.
- Busch, A. F., Sage, T. L., Cousins, A. B., Sage, R. F. 2013. C₃ plants enhance rates of photorespiration by re-assimilating photorespired and respired CO₂. *Plant, Cell and Environment*. 36: 200-212.
- Busch, A. F., Sage, R. F., Farquhar, G. D. 2018. Plants increase CO₂ uptake by assimilating nitrogen via the photorespiratory pathway. *Nature Plants*. 4: 46-54.
- von Cammerer, S. 2000. Biochemical models of leaf photosynthesis. CSIRO publishing. Collingwood, Australia. pp: 159.
- von Cammerer, S., and Evans, J. R. 2014. Temperature responses of mesophyll conductance differ greatly between species. *Plant, Cell and Environment*. 38 (4): 629-637.
- von Caemmerer, S., and Furbank, R. T. 2016. Strategies for improving C₄ photosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology: Physiology and Metabolism*. 31: 125-134.
- Cameron, R. G., Bassett, C. L., Bouton, J. H., and Brown, R. H. 1989. Transfer of C₄ photosynthetic characters through Hybridization of *Flaveria* species. *Plant Physiol*. 90:1538-1545.
- Carlström, A. 1984. A Revision of *Cleome* Series *Ornithopodioides* Tzelev (Capparaceae). In: *Willdenowia*. Bd. 14, H. 1: 119-130.
- Cassman, K.G. 1994. Breaking the yield barrier: Proceedings of a workshop on rice yield potential in favorable environments. IRRI, 29 November- 4 December 1993.
- Chastain, D. R., Snider, J. L., Collins, G. D., Perry, C. D., Whitaker, J., and Bryd, A. 2014. Water deficit in field-grown *Gossypium hirsutum* primarily limits net photosynthesis by decreasing stomatal conductance, increasing photorespiration, and increasing the ratio of dark respiration to gross photosynthesis. *Journal of Plant Physiol*. 171 (17): 1576-1585.

- Chaves, M. M., Flexas, J., and Pinheiro, C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plants to cell. *Annals of Botany*. 103: 551-560.
- Comstock, J. P., and Sperry, J. S. 2000. Theoretical considerations of optimal conduit length for water transport in vascular plants. *New Phytologist*. 148: 195-218.
- Crawford, A.J., McLahlan, D. H., Hetherington, A. M., Franklin, K. A. 2012. High temperature exposure increases plant cooling capacity. *Current Biology*. 22 (10): 396-397.
- Dengler, N. C., Dengler, R. E., Donnelly, P. M., and Hattersley, P. W. 1994. Quantative leaf anatomy of C3 and C4 grasses (Poaceae): Bundle sheath and mesophyll surface area relationships. *Annals of Botany*. 73 (3): 241-255.
- Dengler, N. C., and Nelson, T. 1999. Leaf Structure and development in C₄ plants. In: Sage R. F., Monson R. K. Eds, *C₄ plant biology*. San Diego, CA: Academic Press, 133-172.
- Douce, R., and Heldt, H. W. 2000. Photorespiration. In R. C. Leegood, T.D. Sharkey and S. von Caemmerer eds., *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, Germany: 115- 136.
- Du, H., Wang, Z., Yu, W., Liu, Y., and Huang, B. 2011. Differential metabolic responses of perennial grass *Cynodon transvaalensis* x *Cynadaon dactylon* (C₄) and *Poa pratensis* (C₃) to heat stress. *Physiol. Plant*. 141: 251-264.
- Dusenge, M. E., and Way, D. A. 2017. Warming puts the squeeze on photosynthesis-lessons from tropical trees. *Journal of Experimental Botany*. 68 (9):2073-2077.
- Duursma, R. A., Barton, C. V. M., Lin, Y. S., Medlyn, B. E., Eamus, D., Tissue, D. T., Ellsworth, D. S., and McMurtie, R. E. 2015. The peaked response of transpiration rate to vapour pressure deficit in field conditions can be explained by the temperature optimum of photosynthesis. *Agricultural and Forest Meteorology*. 190: 2-10.
- Dwyer S.A., Ghannoum O., Nicotra A. and von Caemmerer, S. 2007. High temperature acclimation of C₄ photosynthesis is linked to changes in photosynthetic biochemistry. *Plant, Cell and Environment*. 30: 53–66.

- Eckardt, N., and Portis, A. R. 1997. Heat denaturation profiles of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RuBisCO) and RuBisCO activase and the inability of RuBisCO activase to restore activity of heat-denatured RuBisCO. *Plant Physiol.* 113: 243-248.
- Edwards, E. J., Osborne, C. P., Strömberg, C. A. E., and Smith, S. A., The C grasses consortium. 2010. The origin of C₄ grasslands: integrating evolutionary and ecosystem science. *Science.* 328: 587-591.
- Ehleringer, J. R., and Pearcy, R. W. 1983. Variation in quantum yield for CO₂ uptake among C₃ and C₄ plants. *Plant Physiol.* 73: 555-559.
- Ehleringer, J.R., Sage, R.F., Flanagan, L.B., and Pearcy, R.W. 1991. Climate change and the evolution of C₄ photosynthesis. *Trends Ecol Evol.* 6:95-99.
- Elser, J., and Bennet, E. 2011. Phosphorus cycle: a broken biochemical cycle. *Nature.* 478: 29-31.
- Evans, J. R. 2013. Improving Photosynthesis. *Plant. Physiol.* 162: 1780-1793.
- Evans, J. R., and von Caemmerer, S. 2013. Temperature response of carbon isotope discrimination and mesophyll conductance in tobacco. *Plant, Cell and Environment.* 36: 745-756.
- Farquahar, G. D., von Caemmerer, S., and Berry, J. A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta.* 149: 78-90.
- Feller, U., Crafts-Bender, S. J., and Salvucci M. E. 1998. Moderately high temperature inhibits ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RuBisCO) activase-mediated activation of RuBisCO. *Plant Physiol.* 116: 539-546.
- Fernie, A. R., Bauwe, H., Eisenhut, M., Florian, A., Hanson, D. T., Hagemann, M., Keech O., Mielewczik, M., Nikoloski, Z., Peterhänsel, C., Roje, S., Sage, R. F., Timm, S., von Cammerer, S., Weber, A. P. M., and Westhoff, P. 2013. Perspectives on plant photorespiratory metabolism. *Plant Biology.* 15:748-753.
- Flexas, J., Bota, J., Galmés, J., Medrano, H., and Ribas-Carbó, M. 2006. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiol. Plant.* 100, 424-432.

- Florian, A., Araujulo, W.L., and Fernie, A.R. 2013. New Insights into photorespiration obtained from metabolomics. *Plant Biol.* 15:656-666.
- Franks, P. J., Leitch, I. J., Ruzsala, E. M., Hetherington, A. M., and Beerling, D. J. 2012. Physiological framework for adaptation of stomata to CO₂ from glacial to future concentrations. *Phil Trans of The Royal Soc B.* 367: 537-546.
- Friesen, P. C., Peixoto, M. M., Busch, F. A., Johnson, D. C., and Sage, R. F. 2014. Chilling and frost tolerance in *Mischantus* and *Saccharum* genotypes bred for cool temperature climates. *Journal of Experimental Botany.* 65: 3749-3758.
- Furbank, R. T. 2011. Evolution of C₄ photosynthetic mechanism: are there really three C₄ acid decarboxylation types? *Journal of Experimental Botany.* 62: (9), 3103-3108.
- Gandin, A., Koteyeva, N. K., Voznesenskaya, E. V., Edwards, G. E., and Cousins, A. B. 2014. The acclimation of photosynthesis and respiration to temperature in the C₃-C₄ intermediate *Salsola divaricata*: induction of high respiratory CO₂ release under low temperature. *Plant, Cell and Environment.* 37: 2601-2612.
- Geng, X. X., Chen, S., Astarini, I. A., Yan, G. J., Tian, E., Meng, J., Li, Z. Y., Ge, X. H., Nelson M. N., Mason, A. S., Pradhan, A., Zhou, W. J., and Cowling, W. A. 2013. Doubled haploids of novel trigonomic from various interspecific crosses. *Plant Cell. Tiss. Organ Cult.* 113: 501-511.
- Gerard, V. A., and Driscoll, T. A. 1996. A spectrophotometric assay for RuBisCO activity: application to the kelp *Laminaria saccharina* and implications for radiometric assays. *J. Phycol.* 32: 880-884.
- Gregory, D. J., Haefele, S. M., Buresh, R. J., and Singh U. 2010. Fertilizer use, markets and management. In: Pandey S., Byerlee D., Dawe D., Dobermann A., Mohanty S., Rozelle S., Hardy B. eds. *Rice in global economy*. Strategic research and policy issues for food security. Los Banos, Philippines: International Rice Research Institute, 231-263.
- Ghannoum, O., Evans, J. R., von Caemmerer, S. 2011. Nitrogen and water use efficiency in C₄ plants. In: Raghavendra A. S., Sage R. F. eds. *C₄*

- photosynthesis and related CO₂ concentrating mechanisms*. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 129-146.
- Gowik, U., Bräutigam, A., Weber, K. L., Weber, A. P. M., and Westhoff, P. 2011. Evolution of C₄ Photosynthesis in the Genus *Flaveria*: How Many and Which Genes Does It Take to Make C₄? *Plant Cell*. 23:2087-2105.
- Gowik, U., and Westhoff, P. 2011. The Path from C₃ to C₄ Photosynthesis. *Plant Physiol*. 155:56-63.
- Haldimann, P., and Feller, U. 2004. Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural conditions closely correlates with a reversible heat-dependent reduction of activation site of ribulose 1-5 biphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant, Cell and Environment*. 27: 1169-1183.
- Hamilton, E. W., Heckathorn, S. A., Joshi, P., Wang, D., and Baura, D. 2008. Interactive effects of elevated CO₂ and growth temperature on the tolerance of photosynthesis to acute heat stress in C₃ and C₄ species. *Journal of Integrative Plant Biology*. 50: 1375-1387.
- Hatch, M. D. 1987. C₄ photosynthesis- a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. *Biochim. Biophys. Acta*. 895: 81-106.
- Hibberd, J. M., Sheehy, J. E., and Langdale, J. A. 2008. Using C₄ photosynthesis to increase the yield of rice-rationale and feasibility. *Current Opinion in Plant Biology*. 11: 228-231.
- Holaday, A. S., and Bowes, G. 1980. C₄ acid metabolism and dark CO₂ fixation in a submersed aquatic macrophyte (*Hydrilla verticillata*). *Plant Physiol*. 65 (2): 331- 335.
- Holaday, A. S., Shieh, Y. J., Lee, K. W., and Chollet, R. Anatomical, ultrastructural and enzymic studies of leaves of *Moricandia arvensis*, a C₃-C₄ intermediate species. *Bioenergetics*. 637 (2): 334-341.
- Holaday, A. S., Brown, R. H., Bartlett, J. M., Sandlin, E. A., and Jackson, R. C. 1988. Enzymic and Photosynthetic Characteristics of Reciprocal F₁ Hybrids of *Flaveria pringlei* (C₃) and *Flaveria brownii* (C₄-Like Species). *Plant Physiol*. 87: 484-490.

- Huang, X. Y., Chao, D. Y., Gao, J. P., Zhu, M. Z., Shi, M., and Lin H. X. 2009. A previously unknown zinc finger protein, DST, regulates drought and salt tolerance in rice via stomatal aperture control. *Genes and Development*. 25: 1805-1817.
- Hura, T., Hura, K., Grezesiak, M., and Rzepka, A. 2007. Effect of long-term drought stress on leaf gas exchange and fluorescence parameters in C₃ and C₄ plants. *Acta Physiol. Plant*. 29: 103-113.
- Huxman, T. E., and Monson, R. K. 2003. Stomatal responses of C₃, C₃-C₄ and C₄ *Flaveria* species to light and intercellular CO₂ concentration: implications for the evolution of stomatal behaviour. *Plant, Cell and Environment*. 26 (2): 313-322.
- IPCC, 2013. "Summary for policymakers," in Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, eds T. F. Stocker, G. K. Qin, M. Plattner, S. K. Tignor, J. Allen, A. Boschung et al. (Cambridge: Cambridge University Press).
- Johansen, T. J., Mølmann, J. A. B., Bengtsson, G. B., Schreiner, M., Velasco, P., Hykkerud, A. L., Cartea, E., Lea, P., Skaret, J., and Seljåsen, R. 2017. Temperature and light conditions at different latitudes affect sensory quality of broccoli florets (*Brassica oleracea* L. var. *italica*). *J. Sci. Food Agric*. doi: 10.1002/jsfa.8196.
- Jordan, D. B., and Ogren, W. L. 1984. The CO₂/O₂ specificity of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Planta*. 161: 308-313.
- Jørgensen, R. B., and Andersen B. (1994). Spontaneous hybridization between oilseed rape (*Brassica napus*) and weedy *B. campestris* (Brassicaceae): A risk of growing genetically modified oilseed rape. *American Journal of Botany*. 81 (12): 1620-1626.
- Kanai, R., and Edwards, G. E. 1999. The biochemistry of C₄ photosynthesis. In: Sage R. F., Monson R. K. Eds, *C₄ Plant Biology*. Academic Press, San Diego, CA, pp 321-351.

- Kebeish, R., Niessen, M., Thiruveedhi, K., Bari, R., Hirsch, H. J., Rosenkranz, R., Stabler, N., Schonfeld, B., Kreuzaler, F., Peterhansel, C. 2007. Chloroplastic photorespiratory bypass increases photosynthesis and biomass production in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Biotechnology*. 25: 593-599.
- Keil, D. J., and Stuessy, T. F. 1977. Chromosome counts of Compositae from Mexico and the United States. *Amer J Bot.* 64 (4): 791-798.
- Keys, A. J., and Leegood, R. C. 2002. Photorespiratory carbon and nitrate cycling: evidence from studies of mutant and transgenic plants. In C. H. Foyer ve G. Noctor eds., *Photosynthetic Nitrogen Assimilation and Associated Carbon and Respiratory Metabolism*. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht. 115-134.
- Kiniry, J.R., Jones, C. A., O'toole, J.C., Blanchet, R., Cabelguenne, M., Spanel, D. A. 1989. Radiation-use efficiency in biomass accumulation prior to grain-filling for five grain-crop species. *Field Crops Research*. 20 (1): 51-64.
- Kocacinar, F., and Sage, R. F. 2003. Photosynthetic pathway alters xylem structure and hydraulic function in herbaceous plants. *Plant, Cell and Environment*. 26: 2015-2026.
- Kocacinar, F. 2004. Photosynthetic Pathway and Hydraulic Architecture in Higher Plants. PhD Thesis. University of Toronto, Toronto, Canada.
- Kocacinar, F., and Sage, R. F. 2004. Photosynthetic pathway alters hydraulic structure and function in woody plants. *Oecologia*. 139: 214-223.
- Kocacinar, F., and Sage, R. F. 2005. Hydraulic properties of the xylem in plants of different photosynthetic pathways. In: Holbrook, N. M., and Zwieniecki, M. A. eds, *Vascular Transport in Plants*. Elsevier Academic Press, Burlington, MA, U.S.A.:517-536.
- Kocacinar, F., McKown, A. D., Sage, T. L., Sage, R. F. 2008. Photosynthetic pathway influences xylem structure and function in *Flaveria* (Asteraceae). *Plant, Cell and Environment*. 31: 1363-1376.
- Kocacinar, F. 2015. Photosynthetic, hydraulic and biomass properties in closely related C₃ and C₄ species. *Physologia Plantarum*. 153 (3): 454-466.

- Koteyeva, N. K., Voznesenskaya, E. V., Roalson, E. H., and Edwards, G. E. 2011a. Diversity in forms of C₄ in the genus *Cleome* (Cleomaceae). *Annals of Botany*. 107:269-283.
- Koteyeva, N. K., Voznesenskaya, E. V., Berry, J. O., Chuong, S. D. X., Franceschi, V. R., and Edwards, G. E. 2011b. Developmental of structural and biochemical characteristics of C₄ photosynthesis in two types of Kranz anatomy in genus *Sueda* (family Chenopodiaceae). *Journal of Experimental Botany*. 62: 3197-3212.
- Krall, J. P., Edwards, G. E., and Ku, M. S. B. 1991. Quantum yield of Photosystem II and efficiency of CO₂ fixation in *Flaveria* (Asteraceae) species under varying light and CO₂. *Australian Journal of Plant Physiology*. 18 (4): 369-383.
- Kropff, M. J., Cassman, K. G., Peng, S., Matthews, R. B., and Setter, T. L. 1994. Quantative understanding of yield potential. In: *Breaking the yield barrier*. 21-38.
- Ku, M. S. B., Monson, R. K., Littlejohn, R. O., Nakamoto, H., Fisher, D. B., and Edwards, G. E. 1983. Photosynthetic characteristics of C₃-C₄ intermediate *Flaveria* species. *Plant Physiol*. 71: 944-948.
- Ku, M. S. B., Wu, J., Dai, Z., Scott, R. A., Chu, C., and Edwards, G. E. 1991. Photosynthetic and Photorespiratory characteristics of *Flaveria* species. *Plant Physiol*. 96: 518-528.
- Kumar, S., Gupta, D., and Nayyar, H. 2012. Comparative response of maize and rice genotypes to heat stress: status of oxidative stress and antioxidants. *Acta Physiol. Plant*. 34: 75-86.
- Kümpers, B. M. C., Burgess, S. J., Reyna-Llorens, I., Smith-Unna, R., Bournnell, C., and Hibberd, J. M. 2017. Shared characteristics underpinning C₄ leaf maturation derived from analysis of multiple C₃ and C₄ species of *Flaveria*. *Journal of Experimental Botany*. 68 (2): 177-189.
- Langdale, J. A., and Nelson, T. 1991. Spatial regulation of photosynthetic development in C₄ plants. *Trends Genet*. 7:191-196.

- Lambers, H., Chapin, F. S., Pons, T. L. 2008. Chapter 2: Photosynthesis, Respiration and Long-Distance Transport. *Plant Physiological Ecology*. Springer Ltd. 10- 99.
- Laisk, A. K. 1977. Kinetics of Photosynthesis and Photorespiration in C₃ plants. Nauka, Moscow.
- Leegood, R. C., Lea, P. J., Adcock, M. D., and Häusler, R. E. 1995. The regulation and control of photorespiration. *Journal of Experimental Botany*. 46: 1397-1414.
- Leegood, R. C. 2013. Strategies for engineering C₄ photosynthesis. *Journal of Plant Physiol*. 170: 378-388.
- Liu, X., Huang, B. 2000. Heat stress injury in relation to membrane lipid peroxidation in creeping bentgrass. *Crop Sci*. 40: 503-510.
- Long, S. P. 1983. C₄ photosynthesis at low temperatures. *Plant Cell and Environment*. 6: 345-363.
- Long, J. J., Berry, J. O. 1996. Tissue-specific and light-mediated expression of the C₄ NAD-dependent malic enzyme of amaranth mitochondria. *Plant Physiol*. 112: 473-482.
- Long, S. P. 1999. Environmental Responses. In: Sage R. F., Monson R. K. eds. *C₄ plant biology*. San Diego, CA, U.S.A.: Academic Press, 215-249.
- Mahajan, S., and Tutaja, N. 2005. Cold, salinity and drought stress: An overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 444: 139-158.
- Mallman, J., Heckmann, D., Bräutigam, A., Lercher, M. J., Weber, A. P. M., Westhoff, P., and Gowik, U. 2014. The role of photorespiration during the evolution of C₄ photosynthesis in the genus *Flaveria*. *eLife*. 3: 1-23.
- Marshall, D. M., Muhaidat, R., Brown, N. J., Liu, Z., Stanley, S., Griffiths, H., Sage, R. F., and Hibberd, J. M. 2007. *Cleome*, a genus closely related to *Arabidopsis*, contains species spanning a developmental progression from C₃ to C₄ photosynthesis. *The Plant Journal*. 51: 886-896.

- Martin, C. E., Harris, F. S., and Norman, J. 1991. Ecophysiological Responses of C₃ Forbs and C₄ grasses to drought and rain on tallgrass prairie in Northeastern Kansas. *Bot. Gaz.* 152, 257-262.
- Matsuoka, M., Furbank, R. T., Fukuyama, H., Miyao, M. 2001. Molecular engineering of C₄ photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology.* 52: 297-314.
- Maurino, V. G., Drincovich, M. F., Andreo, C. S. 1996. NADP-malic enzyme isoforms in maize leaves. *Biochemistry and Molecular Biology International.* 38: 239-250.
- Maurino, V. G., Peterhansel, C. 2010. Photorespiration: current status and approaches for metabolic engineering. *Current Opinion in Plant Biology.* 13: 249–256.
- Maurino, V. G., and Weber, A. P. M. 2012. Engineering photosynthesis in plants and synthetic microorganisms. *Journal of Experimental Botany.* 64: 743-751.
- McKown, A. D., Moncalvo, J. M., and Dengler, N. C. 2005. Phylogeny of *Flaveria* (Asteraceae) and inference of C₄ photosynthesis evolution. *American Journal of Botany.* 92: 1911–1928.
- McKown, A. D., and Dengler, N. G. 2009. Shifts in leaf vein density through accelerated vein formation in C₄ *Flaveria*. *Annals of Botany.* 104: 1085-1098.
- McVetty, P. B. E., Austin, R. B., and Morgan C. L. 1989. A comparison of Growth, Photosynthesis, Stomatal Conductance and Water Use Efficiency of *Moricandia* and *Brassica* species. *Annals of Botany.* 64, 87-94.
- Mitchell, P., and Sheehy, J. 2006. Supercharging rice photosynthesis to increase yield. *New Phytologist.* 171: 688-693.
- Monson, R. K., Edwards, G. E., Ku, M. S. B. 1984. C₃-C₄ intermediate photosynthesis in plants. *Bioscience.* 34: 563-574.
- Monson, R. K., Jaeger, C. H. 1991. Photosynthetic Characteristics of C₃-C₄ Intermediate *Flaveria floridana* (Asteraceae) in Natural Habitats: Evidence of Advantages to C₃-C₄ Photosynthesis at High Leaf Temperatures. *American Journal of Botany.* 78 (6): 795-800.

- Monson, R. K. 1999. The origins of C₄ genes and evolutionary pattern in the C₄ metabolic phenotype. In: Sage R. F., Monson R. K. eds. *C₄ plant biology*. San Diego, CA, USA: Academic Press, 377-410.
- Monson, R.K. and Rawsthorne, S. 2000. CO₂ assimilation in C₃-C₄ intermediate plants. In R.C. Leegood, T.D. Sharkey and S. von Caemmerer eds, *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*. Kluwer Academic Publ., Dordrecht. 533-550.
- Moore, B. D., Monson, R. K., Ku, M. S. B., and Edwards, G. E. 1988. Activities of principal photosynthetic and photorespiratory enzymes in leaf mesophyll and bundle sheath protoplasts from the C₃-C₄ intermediate *Flaveria ramosissima*. *Plant Cell Physiology*. 29 (6): 999-1006.
- Muhadiat, R., Sage, R. F., and Dengler, N. G. 2007. Diversity of Kranz anatomy and biochemistry in C₄ eudicots. *American Journal of Botany*. 94 (3): 362-381.
- Munné-Bosch, S., and Alegre, L. 2004. Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. *Functional Plant Biology*. 31 (3): 203-216.
- Nayyar, H., and Gupta, D. 2006. Differential sensitivity of C₃ and C₄ plants to water deficit stress: Association with oxidative stress and antioxidants. *Environ and Exp Bot*. 58: 106-113.
- Oakley, J. C., Sultmanis, S., Stinson, C. R., Sage, T. L., and Sage, R. F. 2014. Comparative studies of C₃ and C₄ *Atriplex* hybrids in the genomics era: physiological assessments. *Journal of Experimental Botany*. 65 (6): 1-11. Printed online: doi:10.1093/jxb/eru106.
- Osborne, C. P., and Sack, L. 2012. Evolution of C₄ plants: a new hypothesis for an interaction of CO₂ and water relations mediated by plant hydraulics. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 367(1588): 583-600.
- Osmond, C. B., Björkman, O., Anderson, D. J. 1980. *Physiological Processes in Plant Ecology: Toward a Synthesis with Atriplex*. Berlin: Springer-Verlag.
- Outlaw, W. H., and Manchester, J. 1978. Guard cell starch concentration quantitatively related to stomatal aperture. *Plant Physiol*. 64: 79-82.

- Parikh, M. R., Greene, D. N., Woods, K. K., Matsumura, I. 2006. Directed evolution of RuBisCO hypermorphs through genetic selection in engineered *E. coli*. *Protein Engineering Design and Selection*. 19: 113-119.
- Pearcy, R. W., Tumosa, N., Williams, K. 1981 Relationships between growth, photosynthesis and competitive interactions for a C₃ and a C₄ plant. *Oecologia*. 48: 371–376.
- Pengelly, J. J. L., Sirault, X. R. R., Tazoe, Y., Evans, J. R., Furbank, R. T., and von Caemmerer, S. 2010. Growth of C₄ dicot *Flaveria bidentis*: photosynthetic acclimation to low light through shifts in leaf anatomy and biochemistry. *Journal of Experimental Botany*. 61 (14): 4109-4122.
- Peterhänzel, C., Niessen, M., Kebeish, R.M. 2008. Metabolic engineering towards the enhancement of photosynthesis. *Photochemistry and Photobiology*. 84: 1317-1323.
- Peterhänzel, C., Hörst, I., Niessen, M., Kebeish, R.M., Kürkcüoglu, S., and Kreuzaler, F. 2010. Photorespiration. *The Arabidopsis Book*. 8: 130-150.
- Pinto, H., Tissue, D. T., and Ghannoum, O. *Panicum milioides* (C₃-C₄) does not have improved water or nitrogen economies relative to C₃ and C₄ congeners exposed to industrial-age climate change. *Journal of Experimental Botany*. 62 (9): 3223-3234.
- Pons, T. L., Flexas, J., von Caemmerer, S., Evans, J. R., Genty, B., Ribas-Carbo, M., and Brugnoli, E. 2009. Estimating mesophyll conductance to CO₂: methodology, potential errors, and recommendations. *Journal of Experimental Botany*. 60 (8): 2217-2234.
- Porra, R. J., Thompson, W. A., and Kreidmann, P. E. 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophyll *a* and *b* extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta*. 975: 384–394.
- Powell, A. M. 1978. Systematics of *Flaveria* (Flaveriinae—Asteraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 65 (2): 590-636.

- Raines, C. A. 2011. Increasing photosynthetic carbon assimilation in C₃ plants to improve crop yield: current and future strategies. *Plant Physiol.* 155: 36-42.
- Rawsthorne, S., Hylton, C. M., Smith, A. M., Woolhouse, H. W. 1988. Photorespiratory metabolism and immunogold localisation of photorespiratory enzymes between bundle sheath and mesophyll cells in leaves of the C₃ and C₃-C₄ intermediate species of *Moricandia arvensis* (L.). DC. *Planta.* 176: 527-532.
- Rawsthorne, S. 1992. C₃-C₄ photosynthesis. Linking physiology to gene expression. *Plant J.* 2: 267-274.
- Rawsthorne, S., Morgan, C. L., O'Neill, C. M., Hylton, C. M., Jones, D. A., Freen, M. L. 1998. Cellular expression pattern of the glycine decarboxylase P protein in leaves of an intergeneric hybrid between the C₃-C₄ intermediate species *Moricandia nitens* and the C₃ species *Brassica napus*. *Theor. Appl. Gen.* 96: 922-927.
- Rho, H., Yu, D. J., Kim, S. J., Chun, C., and Lee H. J. 2011. Estimation of Carboxylation Efficiency from Net CO₂ assimilation Rate as a Function of Chloroplastic CO₂ concentration in Strawberry (*Fragaria x ananassa* cv. Maehyang) Leaves. *Hort Environ Biotechnol.* 52 (6): 547-552.
- Robinson, H., Powell, A. M., King, R. M., and Weedin, J. F. 1981. Chromosome Numbers in Compositae, XII: Heliantheae. *Smithsonian Con to Bot.* No:52. 1-28.
- Rogers, C. A., Powell, R. D., and Sahrpe, P. J. H. 1979. Relationship of temperature to stomatal aperture and potassium accumulation in guard cells of *Vicia faba*. *Plant Physiol.* 63: 388-391.
- Sage, R. F., and Percy, R. W. 1987. The Nitrogen use Efficiency of C₃ and C₄ Plants. *Plant Physiol.* 84 (3): 954-958.
- Sage, R. F. 1994. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: The gas-exchange perspective. *Photosynthesis Research.* 39: 351-368.
- Sage, R. F., Wedin, D. A., Li, M. 1999. The biogeography of C₄ photosynthesis. In Sage R.F., Monson R.K. eds. *C₄ plant biology*. San Diego CA: Academic Press, 313-373.

- Sage, R. F. 2002. Variation in the k_{cat} of RuBisCO in C_3 and C_4 plants and some implications for photosynthetic performance at high and low temperature. *Journal of Experimental Botany*. 53: 609-620.
- Sage, R.F. 2004. The Evolution of C_4 photosynthesis. *New Phytol*. 161: 341-370.
- Sage, R. F. and Kubien, D. S. 2007. The temperature response of C_3 and C_4 photosynthesis. *Plant Cell and Environment*. 30 (9): 1086-1106.
- Sage, R. F., and Zhu, X. G. 2011. Exploiting the engine of C_4 photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*. 62: 2989-3000.
- Sage, R. F., Christin, P-A., Edwards, E. J. 2011a. The C_4 plant lineages of planet Earth. *Journal of Experimental Botany*. 62: 3155-3169.
- Sage, R. F., Kocacinar, F., Kubien, D. S. 2011b. C_4 photosynthesis and temperature. In: Raghavendra A. S., Sage R. F. eds. *C_4 photosynthesis and related CO_2 concentrating mechanisms*. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 161-195.
- Sage, T. L., Sage, R. F., Vogan, P. J., Rahman, B., Johanson, D. C., Oakley, J. C., and Heckel, M. A. 2011c. The occurrence of C_2 photosynthesis in Euphorbia subgenus *Chamaesyce* (Euphorbiaceae). *Journal of Experimental Botany*. 62 (9): 3183-3195.
- Sage, R. F., Sage, T. L., Kocacinar, F. 2012. Photorespiration and Evolution of C_4 photosynthesis. *Annual Rev Plant Biol*. 63: 19-47.
- Sage, R.F. 2013. Photorespiratory compensation: a driver for biological diversity. *Plant Biol*. 15: 624-638.
- Sage, R. F., and Stata M. 2015. Photosynthetic diversity meets biodiversity: The C_4 plant example. *Journal of Plant Physiology*. 172: 104-119.
- Salih, A. A., Ali, I. A., Lux, A., Luxova, M., Cohen, Y., Sugimoto, Y., and Inanaga, S. 1999. Rooting, water uptake, and Xylem structure adaptation to drought of two *Sorghum* cultivars. *Crop Sci*. 39: 168-173.
- Schlüter, U., Bräutigam, A., Gowik, U., Melzer, M., Christin, P. A., Kurz, S., Mettler-Altmann, T., and Weber, A. P. M. 2016. Photosynthesis in C_3 - C_4 intermediate *Moricandia* species. *Journal of Experimental Botany*. 68 (2): 191-206.

- Shao, H. B., Chu, L. Y., Jaleel, C. A., and Zhao, C. X. 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Plant Biol and Pathol.* 331: 215-225.
- Sharkey, T. D., 1988. Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiol Plant.* 73: 147-152.
- Sheehy, J. E., Dionoara, M. J. A., Mitchell P. L. 2001. Spikelet numbers, sink size and potential yield in rice. *Fields Crops Res.* 71 (2): 77-85.
- Simpson, J. P., Di Leo, R., Dhanoa, P. K., Allan, W. L., Makhmoudova, A., Clark, S. M., Hoover, G. J., Mullen, R. T., Shelp, B. J. 2008. Identification and characterization of a plastid-localized *Arabidopsis* glyoxylate reductase isoform: comparison with a cytosolic isoform and implications for cellular redox homeostasis and aldehyde detoxification. *Journal of Experimental Botany.* 59: 2545-2554.
- Skillman, J. B. 2008. Quantum yield variation across the three pathways of photosynthesis: not yet out of the dark. *Journal of Experimental Botany.* 59: 1647-1661.
- Sommer, M., Bräutigam, A., and Weber, A. P. M. 2012. The dicotyledonous NAD malic enzyme C₄ plant *Cleome gynandra* displays age dependent pasticity of C₄ decarboxylation biochemistry. *Plant Biol.* 14: 62-629.
- Sperry, J. S., Donnelly, J. R., and Tyree, M. T. 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Journal of Experimental Botany.* 44: 1075-1082.
- Spreitzer, R. J., and Salvucci, M. E. 2002. RUBISCO: Structure, Regulatory Interactions, and Possibilities for a Better Enzyme. *Annual Review of Plant Biology.* 53: 449-475.
- Stata, M., Sage, T. L., Rennie, T. D., Khoshravesh, R., Sultmanis, S., Khaikin, Y., Ludwig, M., and Sage, R. F. 2014. Mesophyll cells of C₄ plants have fewer chloroplasts than those of closely related C₃ plants. *Plant, Cell and Environment.* 37: 2587-2600.

- Su, P., Yan, Q., Xie, T., Zhou, Z., and Gao, S. 2012. Associated growth of C₃ and C₄ desert plants helps the C₃ species at the cost of C₄ species. *Acta Physiol. Plant.* 34: 2057-2068.
- Sudderth, E. A., Muhaidat, R. M., McKown, A. D., Kocacinar, F., and Sage, R. F. 2007. Leaf anatomy, gas exchange and photosynthetic enzyme activity in *Flaveria kochina*. *Functional Plant Biology.* 34: 118-129.
- Sugiyama, T. 1973. Purification, molecular and catalytic properties of pyruvate phosphate dikinase from the maize leaf. *Biochemistry.* 12: 2862-2868.
- Svensson P. et al., 1997. Evolution of C₄ phosphoenolpyruvate carboxylase. *Archives of Biochem and Biophys.* 141: 180-188.
- Svensson, P., Bläsing, O. E., and Westhoff, P. 2003. Evolution of C₄ phosphoenolpyruvate arboxylase. *Archives of Biochem and Biophys.* 414: 180-188.
- Taiz, L., and Zeiger, E. 2010. Photosynthesis: Carbon Reactions. *Plant Physiol.* Sinauer Inc. Sunderland, MA, USA., 146-170.
- Tardieu, F., and Davies, W. J. 1992. Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status. *Plant Physiol.* 98: 540-545.
- Taylor, S. H., Hulme, S. P., Rees, M., Ripley, B. S., Woodward, F. I., and Osborne, C. P. 2010. Ecophysiological traits in C₃ and C₄ grasses: a phylogenetically controlled screening experiment. *New Phytologist.* 185: 780–791.
- Tazoe, Y., von Caemmerer, S., Badger, M. R., and Evans, J. R. 2009. Light and CO₂ do not affect the mesophyll conductance to CO₂ diffusion in wheat leaves. *Journal of Experimental Botany.* 60 (8): 2291-2301.
- Tezara, W., Mitchell, V. J., Driscoll, S. D., and Lawlor, L. D. 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature.* 401: 914-917.
- Timm, S., Nunes-Nesi, A., Paemik, T., Morgenthal, K., Wienkoop, S., Keerberg, O., Weckwerth, W., Kleczkowski, L. A., Fernie, A. R., and Bauwe, H. 2008. A cytosolic pathway for the conversion of hydroxypyruvate to glycerate during photorespiration in *Arabidopsis*. *The Plant Cell.* 20: 2848-2859.

- Tholen, D., Ethier, G., Genty, B., Pepin, S., and Zhu, X. G. 2012. Variable mesophyll conductance revisited: theoretical background and experimental implications. *Plant Cell and Environment*. 35 (12): 2087-2103.
- Tolbert, N.E. 1997. The C₂ oxidative photosynthetic carbon cycle. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 48: 1-25.
- Tsai, Y-T., Chen, P-Y., and To, K-Y. 2012. Plant regeneration and stable transformation in the floricultural plant *Cleome spinosa*, a C₃ plant closely related to the C₄ plant *C. gynandra*. *Plant Cell Rep.* 31:1189-1198.
- Tyree, M. T., Davis, S. D., and Cochard, H. 1994. Biophysiological perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability dysfunction. *IAWA Journal*. 15: 335-360.
- Tyree, M. T., and Sperry, J. S. 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? *Plant Physiol.* 88: 574-580.
- Ubierna, N., Sun, W., and Cousins, A. B. 2011. The Efficiency of C₄ photosynthesis under low light conditions: assumptions and calculations with CO₂ isotope discrimination. *Journal of Experimental Botany*. 62 (9): 3119-3134.
- Ubierna, N., Sun, W., Kramer, D. M., and Cousins A. B. 2013. The efficiency of C₄ photosynthesis under low light conditions in *Zea mays*, *Miscanthus x giganteus* and *Flaveria bidentis*. *Plant, Cell and Environment*. 36: 365-381.
- Ubierna, N., Gandin, A., Boyd, R. A., and Cousins, A. B. 2017. Temperature response of mesophyll conductance in three C₄ species calculated with two methods: ¹⁸O discrimination and *in vitro* V_{pmax}. *New Phytologist*. 214 (1): 66-80.
- Ueno, O., Bang S. W., Wada, Y., Kobayashi, N., Kaneko, R., Kaneko, Y., and Matsuzawa, Y. 2007. Inheritance of C₃-C₄ Intermediate Photosynthesis in Reciprocal Hybrids Between *Moricandia arvensis* (C₃-C₄) and *Brassica oleracea* (C₃) that Differ in their Genome Constitution. *Plant Prod. Sci.* 10 (1): 68-79.
- Urban, J., Ingwers, M. W., McGuire, M. A., and Teskey, R. O. 2017a. Increase in leaf temperature opens stomata and decouples net photosynthesis from stomatal

- conductance in *Pinus taeda* and *Populus deltoides* x *nigra*. *Journal of Experimental Botany*. 68 (7): 1757-1767.
- Urban, J., Ingwers, M. W., McGuire, M. A., and Teskey, R. O. 2017b. Stomatal conductance increases with rising temperature. *Plant Signaling and Behavior*. doi:10.1080/15592324.2017.1356534.
- Vanaja, M., Yadav, S. K., Archana, G., Lakshmi J. N., Reddy, P. R. R., Vagheera, P., et al., 2011. Response of C₄ (maize) and C₃ (sunflower) crop plants to drought stress and enhanced carbon dioxide concentration. *Plant, Soil Environ*. 5: 207-215.
- Vico, G., and Porporato, A. 2008. Modelling C₃ and C₄ photosynthesis under water-stressed conditions. *Plant Soil*. 313: 187-203.
- Vogan, P. J., and Sage, R. F. 2011. Water-use efficiency and nitrogen-use efficiency of C₃-C₄ intermediate species of *Flaveria* Juss. (Asteraceae). *Plant, Cell and Environment*. 34 (9): 1415-1430.
- Voznesenskaya, E., Franceschi, V. R., Kiirats, O., Artyusheva, E. G., Freitag, H., and Edwards, G. E. 2002. Proof of C₄ photosynthesis without Kranz anatomy in *Bienertia cycloptera* (Chenopodiaceae). *The Plant Journal*. 31 (5): 649–662.
- van Vuuren, D., den Elzen, M., Lucas, B., Eickhout, B., Strangers, B., van Ruijven B., et al. 2007. Stabilizing greenhouse gas concentrations at low levels: an assessment of reduction strategies and costs. *Climatic Change*. doi: 10.1007/s10584-006-9172-9.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., and Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: an overview. *Environ. Exp. Bot*. 61: 199-223.
- Wang, X., Lewis, J. D., Tissue, D. T., Seeman, J. R., and Griffin, K. L. 2001. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on leaf dark respiration of *Xanthium strumarium* in light and in darkness. *PNAS*. 98 (5): 2479-2484.
- Wang, D., Heckathorn, S. A., Barua, D., Joshi, P., Hamilton, E. W., and LaCroix, J. J. 2008. Effects of elevated CO₂ on the tolerance of photosynthesis to acute heat stress in C₃, C₄ and CAM species. *American Journal of Botany*. 95: 165-176.

- Wang, C., Guo, L., Li, Y., and Wang, Z. 2012. Systematic comparison of C₃ and C₄ plants based on metabolic network analysis. *BMC. Syst. Biol.* 6 (2): 2-9.
- Warren, C. 2006. Estimating the internal conductance to CO₂ movement. *Functional Plant Biology.* 33: 431-442.
- Way, D. A. 2012. What lies between: the evolution of stomatal traits on the road to C₄ photosynthesis. *New Phytologist.* 193: 291-293.
- Way, D. A., Katul, G. G., Manzoni, S., and Vico, G. 2014. Increasing water use efficiency along the C₃ to C₄ evolutionary pathway: a stomatal optimization perspective. *Journal of Experimental Botany.* 66 (17): 1-11.
- Wertin, T. M., Reed, S. C., and Belnap, J. (2015). C₃ and C₄ plant responses to increased temperatures and altered monsoonal precipitation in a cool desert on the Colorado Plateau, USA. *Oecologia.* 177: 997-1013
- Williams, B. P., Aubry, S., and Hibberd, J. M. 2012. Molecular evolution of genes recruited into C₄ photosynthesis. *Trends in Plant Science.* 17 (4): 1360-1385.
- Wingler, A., Lea, P., Quick, W. P., and Leegood, R. C. 2000. Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 355: 1517-1519.
- Yamori, W., Hikosaka, A., and Way, D. A. 2014. Temperature response of photosynthesis in C₃, C₄, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis Research.* 119: 101-117.
- Yin, X., Sun, Z., Struik, P. C., van der Putten, P. E. L., van Ieperen, W., and Harbinson, J. 2011. *Plant, Cell and Environment.* 34: 2183-2199.
- Yokota, A., and Shigeoka, S. 2008. Engineering photosynthetic pathways. *Advances in Plant Biochemistry and Molecular Biology.* 1: 81-105.
- Yuan, S. X., Liu, Y. M., Fang, Z. Y., Yang, L. M., Zhuang, M., Zhang, Y. Y., and Sun, P. T. 2009. Study on relationship between ploidy level of microscope-derived plants and the number of chloroplasts in stomatal guard cells in *Brassica oleracea*. *Agricultural Sciences in China.* 8 (8): 939-946.

- Zandalinas, S. I., Mittler, R., Balfagón, D., Arbona, V., and Gómez-Cadenas, A. 2017. Plant adaptations to combination of drought and high temperatures. *Physiol. Plant.* doi:10.1111/ppl.12540.
- Zimmermann, M. H. 1983. Xylem structure and the ascent of Sap. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Zhang, J., Wang, Y., Wang, P., Zhang, Q., Yan, C., Yu, F., Yi, J., and Fang, L. 2017. Effect of different levels of nitrogen, phosphorus, and potassium on root activity and chlorophyll content in leaves of *Brassica oleracea* seedlings grown in vegetable nursery substrate. *Horticulture, Environment, and Biotechnology.* 58 (1): 5-11.
- Zhu, J. K. 2002. Salt and drought stress transduction in plants. *Annual Review of Plant Biol.* 53: 247-273.
- Zhu, X-G., Long, S. P., and Ort, D. R. 2010. Improving Photosynthetic Efficiency for Greater Yield. *Annual Review of Plant Biol.* 61: 235-261.

ÖZGEÇMİŞ

Kişisel Bilgiler

Adı, Soyadı: Emre YAZAR

Uyruğu: T.C.

Doğum Tarihi ve Yeri: 15.10.1985/ İzmir

Telefon: 0 (546) 683 82 68

e-posta : emreyazar@ksu.edu.tr

İş Deneyimi

<u>Yıl</u>	<u>Yer</u>	<u>Görev</u>
2010-2012	K.S.Ü.	Araştırma Görevlisi
2015-2018	K.S.Ü.	Araştırma Görevlisi

Eğitim

<u>Derece</u>	<u>Eğitim Birimi</u>	<u>Mezuniyet tarihi</u>
Doktora	KSÜ/FBE. Biyomühendislik ve Bil. ABD.	2018
Yüksek Lisans	KSÜ/FBE. Biyomühendislik ve Bil. ABD.	2012
Lisans	AÜ/İktisat Fakültesi, İktisat Bölümü	2018
Lisans	KSÜ/Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü	2009
Lise	Tarsus A.K.B.A.L.	2003

Yabancı Dil

İngilizce

Yayınlar

Uluslararası Hakemli Dergilerde Yayınlanan Yayınlar

- Yazar, E.**, Cırık, K., Çınar Ö. 2011 Pilot Ölçekli Mezofilik Kesikli Anaerobik Reaktörde Peynir Altı Suyu Arıtımı ve Biyogaz Üretimi. KSU JES. 14 (3): 28-32.
- Yazar, E.**, Cırık, K., Ozdemir, S., Akman, D., Cuci, Y., and Cinar, O. 2016. Optimization of Two-Stage and Single-Stage Anaerobic reactors treating cheese whey. K.S.U. Journal of Engineering Sciences. 19 (1), 25-36.

3. Akgün, B., **Yazar, E.**, Kocacinar, F. 2018. Photosynthetic Responses and of *Amygdalus arabica* L. and *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. to Drought Stress under Field Conditions. Siberian Journal of Forest Science. Accepted, In Press.

Uluslararası Sempozyumlarda Yayınlanan Bildiriler

4. Cırık K, Basak S, Kılıc A., Ozgun D., Aydogmus D., Ozdemir S., **Yazar E.**, Gezginici M., Cınar O. 2012. Textile Industry and Its Environmental Impact. 3rd International Symposium on Sustainable Development. May 31-June1. Sarajevo.
5. Cırık K., Özdemir V., **Yazar E.**, Çınar Ö. 2010. "Recent Developments in Biogas Production from Pulp and Paper Industry Wastewaters" 2nd International Symposium on Sustainable Development, June 8-9, Sarajevo.
6. **Yazar, E.**, Akgün, B., and Kocaçınar, F. 2017. Stomatal and Gas Exchange Responses to Increasing Temperature and Drought Stress in Closely Related C₃, C₂ and C₄ *Flaveria* Species. The International Forestry and Environment Symposium "Climate Change and Tree Migration", Trabzon, Turkey, 7-10 November 2017.
7. Akgün, B., **Yazar, E.**, Kocaçınar, F. 2017. Photosynthetic Responses of *Amygdalus arabica* L. and *Atriplex canescens* (Pursh) Nutt. to Drought Stress Under Field Conditions. International Forestry and Environment Symposium, 07-10 November, Trabzon-Turkey.
8. Akgün, B., Okumuş, A., **Yazar, E.** 2017. Determination the Age of Monumental *Platanus orientalis* (L.) Trees at the Gaziantep Region. International Forestry and Environment Symposium, 07-10 November, Trabzon-Turkey.
9. Bilgili, O., **Yazar, E.**, Akgün, B., Kocaçınar, F. 2017. Trial of *Miscanthus X giganteus* Plants at a Marginal Trial Field and Determination of Their Adaptability, Biomass Production and Biofuel Potential. International Forestry and Environment Symposium, 07-10 November, Trabzon-Turkey.
10. Akgün, B., **Yazar, E.**, Kocaçınar, F. 2018. Eco-physiological Responses of Drought Tolerant Woody Species to Desert Conditions in Karapınar. Ecology symposium. 19-22 June, Kastamonu-Turkey.

Ulusal Sempozyumlarda Yayınlanan Bildiriler

11. Akgün, B., **Yazar, E.**, Antakyalı, M., ve Kocaçınar, F. 2015. Konya-Karapınar'da Yetişen *Populus euphratica* ve *Haloxylon persicum* Türlerinin Fizyolojik Özelliklerinin Belirlenmesi. 1. Ulusal Bitki Fizyolojisi Sempozyumu. 31 Ağustos-4 Eylül 2015. Erzurum, Türkiye.
12. **Yazar, E.**, Akgün, B., Antakyalı, M., ve Kocaçınar, F. 2015. Kuraklık stresi koşullarında yakın akraba C_3 *Tarenaya hassleriana* ve C_4 *Gyandropsis gynandra*'nın eko-fizyolojik özelliklerinin belirlenmesi. 1. Ulusal Bitki Fizyolojisi Sempozyumu. 31 Ağustos-4 Eylül 2015. Erzurum, Türkiye.

