

Çevresel Stres Koşullarına Maruz Kalan Bitkilerde Fotosentez ve Fitohormon Seviyelerindeki Değişiklikler

İlkay YAVAŞ¹

Emre İLKER²

¹Aydın Adnan Menderes Üniversitesi Koçanlı MYO, Bitkisel ve Hayvansal Üretim Bölümü, Aydın, Türkiye

²Ege Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Tarla Bitkileri Bölümü, İzmir, Türkiye
iyavas@adu.edu.tr

Öz

Bitkiler yaşamları boyunca çevresel streslere ve bunların kombinasyonlarına maruz kalmaktadırlar. Tüm bitkilerde temel fizyolojik bir süreç olan fotosentez, bu stres faktörlerinden ciddi bir şekilde etkilenmektedir. Çevresel streslerin fotosentez üzerindeki etkileri ya stoma ve mezofil yoluyla CO₂'nin sınırlanması ve fotosentetik metabolizmada değişiklikler gibi doğrudan ya da oksidatif stres gibi dolaylı etkilerdir. Fitohormonlar ise hem bitki büyüme ve gelişmesi için gerekli olup hem de abiyotik stres koşullarına karşı tepkilerin düzenlenmesinde önemli bir rol oynamaktadırlar. Bu derlemede, çevresel stres koşullarına maruz kalan bitkilerde fotosentez ve fitohormonların rolü ele alınmıştır.

Anahtar kelimeler: Fitohormon, Fv/Fm, PSI, PSII, stres

Changes in Photosynthesis and Phytohormone Levels in Plants Exposed to Environmental Stress Conditions

Abstract

Plants are exposed to environmental stresses and their combinations throughout their lives. Photosynthesis, a basic physiological process in all plants, is severely affected by these stress factors. The effects of environmental stresses on photosynthesis are either direct effects such as limitation of CO₂ by stomata and mesophyll and changes in photosynthetic metabolism or indirect effects such as oxidative stress. Phytohormones, on the other hand, are essential both for plant growth and development and play an important role in regulating responses to abiotic stress conditions. In this review, the role of photosynthesis and phytohormones in plants exposed to environmental stress conditions are discussed.

Keywords: Phytohormone, Fv / Fm, PSI, PSII, stress

1. Giriş

Abiyotik stres faktörleri tüm dünyada gıda güvenliğini tehdit etmekte ve bitkisel üretimi etkilemektedir. Bu değişikliklerin doğal ekosistemler ve insan sağlığı üzerinde oldukça zararlı etkilere sahip olduğu zaten bilinmektedir. 1888-2012 yılları arasında kara ve okyanus yüzey sıcaklıklarının 0.8 °C arttığı bildirilmektedir. Yüzey sıcaklıklarının nasıl ve ne kadar yükseleceği konusunda belirsizlikler olsa da, dünya çapında ortalama yüzey sıcaklığının 2100 yılına kadar 1.4-5.8 °C artacağı öngörülmektedir. Ayrıca sıcak hava dalgalarının daha yoğun ve daha uzun süreceği, düşük sıcaklıkta geçen periyotların önemli ölçüde azalacağı öngörülmektedir (Morales ve ark., 2020). Bitkiler sıklıkla stres kombinasyonları ile karşı karşıya kalmaktadırlar. Düşük sıcaklık, tuzluluk, kuraklık, su taşkını, oksidatif stres ve ağır metallere maruz kalma dâhil olmak üzere abiyotik stres faktörleri ve bakteri, virüs, mantar gibi patojenlerden kaynaklanan enfeksiyonlar dâhil, biyotik stres faktörleri her yıl ciddi ürün kayıplarına neden olmaktadır. Abiyotik stres koşullarının fotosentezin engellenmesinden, bitki verimliliğinin azalmasına kadar olumsuz

birçok etkisi bulunmaktadır (Walawwe, 2014). Fotosentez, abiyotik stresin başlangıcında ciddi boyutta etkilenen en önemli süreçlerden birisidir. Kurak koşullarda elektron taşıma zincirinde yer alan proteinler ve kloroplastik ve mitokondriyal ATP alt üniteleri, bitkinin fizyolojik işlevlerini devam ettirebilmesi için, enerji üretimini artırmak ve stres kaynaklı hasarı engellemek için ifade düzeylerini değiştirmiştir. Stres koşullarında mitokondriyal elektron taşıma zinciri (ETC) enerji metabolizmasını desteklemek için çeşitli mekanizmalara sahiptir. Ayrışım proteinleri (UCP) ve alternatif dehidrogenazlar, kuraklık stresinde bu mekanizmalardan ikisini temsil etmektedir. Kuraklık koşulları altında hem sitokrom, hem de alternatif oksidaz (AOX) aktiviteleri etkilenmektedir. Bu nedenle de kuraklıkta solunum aracılı karbon akışının sürdürülebilmesi ve fotosentez metabolizmasının desteklenmesi için AOX solunumu oldukça önemlidir (Balkan Nalçaiyi, 2018).

Fotosistem II (PSII) protein kompleksi, abiyotik strese karşı en savunmasız fotosentez bileşenidir. D1 proteini, foto inhibisyon sırasında PSII onarımında yer alan iki PSII proteininden birisidir. D1 proteini, D2 proteinine bağlanmakta ve oksijen oluşturan kompleksten (OEC) plastokinon havuzuna elektron taşınması için gerekli kofaktörleri taşımaktadır. Son bulgular sitokininlerin (CK) PSII hasar onarım sürecine doğrudan dâhil olduğunu göstermektedir. Bu nedenle, çeşitli çevresel stres koşullarına maruz kalan bitkilerde fotosentez ve hormon seviyelerindeki değişiklikleri birbiriyle bağlantılı bir süreç olarak değerlendirmek gerekmektedir. Farklı hormonlar ve bu hormonlar tarafından düzenlenen transkripsiyon faktörleri, fotosentezde yer alan genlerin ekspresyonunu, PSII kompleksinin etkinliğini ve abiyotik stres koşullarında klorofil birikimini teşvik etmektedir.

1.1. Stres Koşullarının Fotosentez Üzerine Etkisi

Sürekli stres altında bulunan bitkilerde fotoinhibisyon kaçınılmaz bir durumdur. Bununla birlikte, fotoinhibisyon derecesi PSII'nin bozulması ve onarım mekanizmaları arasındaki dengeye bağlıdır (Murata ve ark., 2007). Üretilen ROS'lar normal şartlar altında antioksidatif savunma sistemi tarafından söndürülmektedir. Fakat kuraklık stresi gibi herhangi bir stres faktörüne maruz kaldıklarında, antioksidatif savunma sistemi bileşenleri ROS detoksifikasyonunda yeterli gelememekte ve bu durum ROS artışına neden olmaktadır. PSII'de foto-zarar, fotosentetik organizmalarda meydana gelen önemli bir reaksiyondur (Takahashi ve Murata, 2008) ve fotosentetik organizmalar, hasarlı PSII'nin birikmesini önlemek için onarım mekanizmaları geliştirmiştir. PSII'nin onarım mekanizmaları, FtsH ve Deg proteazları kullanılarak D1 proteininin proteolitik degradasyonu, D1 sentezi dâhil olmak üzere birkaç adımdan oluşmaktadır. Çalışmalar, bitkilerin D1 proteininin ışık altında iyileşme sürecini arttırdığını ve işlemin tam karanlıkta geciktiğini göstermiş, iyileşmenin sıcaklığa bağlı olduğunu saptanmıştır (Walawwe, 2014). Her ne kadar fotoinhibisyon PSII'ye zarar verme oranı ve onarımı arasındaki dengenin bir sonucu olsa da, devam eden şiddetli stres koşulları PSII'nin geri dönüşümsüz olarak inhibisyonuna neden olmaktadır (Takahashi ve Murata, 2008). Nishiyama ve ark. (2001), PSII'deki foto hasarın, PSII'nin reaksiyon merkezinde D2 proteini ile bir heterodimer oluşturan D1 proteinine verilen hasar ve ardından D1 proteininin hızlı bozunmasından kaynaklandığını vurgulamışlardır. Stres faktörleri PSII'deki zarara ilave olarak PSI'de de bir takım sorunlar oluşturur. PSI, stres bileşenlerinin detoksifikasyonunda daha zayıf olduğundan PSI' in strese bağlı kalıcı hasara uğraması PSII' ye göre daha olasıdır.

PSI'nın fotoinhibisyonu ilk olarak don sıcaklıklarında salatalık yapraklarında keşfedilmiştir. Ardından kahve, pamuk ve fasulye gibi bitkilerde de gözlenmiştir (Walawwe, 2014). Bununla birlikte, patates ve *A. thaliana* gibi soğuğa toleranslı bazı

bitkilerde de PSI'nın foto inhibisyonu gözlenmiştir (Havaux ve Davaud, 1994; Zhang ve Scheller, 2004). PSI'de üretilen hidroksil radikallerinin (OH^-) demir, kükürt merkezlerini bozduğu bulunmuştur. Reaksiyon merkezi alt birimlerinin bozulması, PsaB, PsaA ve diğer küçük alt birimlerin parçalanması, PSI de üretilen ROS'lar nedeniyle olmaktadır (Walawwe, 2014).

1.2. Tuz Stresi

Tuzlulaşma, toprakta sodyum, magnezyum ve kalsiyum da dâhil olmak üzere toprağın verimliliğini azaltan çözünür tuzların birikmesi olayıdır. Tuzdan etkilenen topraklar, nemli tropik bölgelerden kutup bölgelerine kadar tüm iklim bölgelerinde gözlenebilmektedir. Topraktaki tuzluluk bitkiler, algler ve siyanobakteriler dâhil olmak üzere fotosentetik organizmaları iki şekilde etkilemektedir.

İlk olarak tuz, toprağın negatif su potansiyelinden kaynaklanan düşük su içeriği nedeniyle bitkilerde veya diğer fotosentetik organizmalarda ozmotik stresi tetiklemektedir.

İkincisi ise, sitozoldeki yüksek Na^+ ve Cl^- seviyeleri ve hücre içi K^+/Na^+ oranındaki değişiklikler nedeniyle oluşan iyonik streştir.

Tuzlu topraklar, yüksek konsantrasyonlarda çözünür tuzların birikmesinden kaynaklanmaktadır. Artan bitki su ihtiyacı ve tuzlu topraklardaki su potansiyelinin azalması, fizyolojik su stresine neden olmaktadır. Bu nedenle, Cl^- ve Na^+ gibi iyonların birikimi, bitkilerde sadece iyon dengesizliklerine değil, aynı zamanda iyon toksisitesine yol açmakta ve tüm bunların sonucunda bitki verim ve kalitesi düşmektedir (Kwon ve ark., 2019). Tuzluluk, bitkinin büyüme ve gelişmesini etkileyen en önemli çevresel streslerden birisidir. En önemli fizyolojik süreçlerden birisi olan fotosentez, bitki kuru maddesinin %90'ını karşılamaktadır. Fotosentez ve transpirasyon oranı, çevresel stresin etkilerini yansıtmakta ve miktarını belirlemektedir. Tuzlu koşullarda yetiştirilen bitkilerin fotosentez kapasitesi, tuzluluk türüne, süresine, bitki yaşına ve türüne bağlı olarak azalmaktadır (Najar ve ark., 2019). Tuzluluğa, reaktif oksijen türlerinin (ROS) oluşmasına bağlı olarak oksidatif stres eşlik etmektedir. Tuzluluğa verilen kısa vadeli tepkiler arasında stomaların kapanması gelmektedir. Daha uzun süreçte ise metabolik süreçler yavaşlamakta, bitkide erken yaşlanma ve hücre ölümleri gözlenmektedir (Walawwe, 2014; Najar ve ark., 2019).

Tuzluluğun bitkiler üzerindeki doğrudan etkisi, su emilimini etkileyerek büyümeyi engellemesi, böylece bitki boyu, taze ve kuru ağırlık azalmasına ve bitki organ farklılaşmasının engellenmesine neden olmasıdır. Ayrıca yüksek tuz seviyelerinin neden olduğu pH artışı, metabolizma, besin emilimi ve iyon dengesindeki değişiklikler yoluyla bitki büyümesini de olumsuz yönde etkilemektedir (Zhang ve ark., 2019a).

Yaprak klorofil (Chl) içeriğindeki tuzun neden olduğu değişiklikler, biyosentezde bozunma ve hızlandırılmış pigment bozulmasıdır. Chl bozunması sürecinde, Chl b, Chl a'ya dönüştürülebilir ve böylece Chl a içeriği artış gösterebilir. Tuz stresi Chl içeriğini azaltmasına rağmen, azalmanın boyutu bitki türlerinin tuz toleransına bağlı olarak değişmektedir. Tuza toleranslı türlerde Chl içeriğinin arttığı, tuza duyarlı türlerde ise tam tersine azalma gösterdiği bilinmektedir. Fakat bazı monokotil ve dikotil bitkiler üzerinde yürütülen çalışmalarda, Chl birikiminin tuza tolerans göstergesi olmadığı gözlenmiştir (Noreen ve ark., 2010; Akram ve Ashraf, 2011; Monirifar ve Barghi, 2009; Sabir ve ark., 2009).

Tuzluluğun *Medicago truncatula* bitkisinin fotosentezi üzerindeki etkisi, stomatal iletkenliğin sınırlanmasından ziyade PSII aktivitesinin azalmasıyla ilişkili bulunmuştur. Fotosentez, PSII hasarının neden olduğu CO_2 asimilasyonunun engellenmesiyle birlikte azalma göstermiştir (Najar ve ark., 2019).

Arpa üzerinde yapılan bir çalışma yüksek Na⁺ konsantrasyonlarının Ca⁺² ve K⁺ alımını, stoma iletkenliğini azaltarak fotosentez etkinliğini azalttığını göstermiştir (Tavakkoli ve ark., 2010). Tuz, yapraklardaki klorofil ve karotenoid gibi fotosentetik pigmentler üzerinde önemli bir etkiye sahiptir ve bu durum, yaprak klorozuna ve yaşlanmaya neden olmaktadır. Stres koşullarında yaprakların, kökleri ve gövdeye kıyasla daha fazla Na⁺ ve Cl⁻ biriktirdiği gözlenmiştir (Ferreira ve ark., 2001). Klorofil-a ve karotenoidlere kıyasla, protoklorofil ve klorofil-b değerlerindeki düşüşün artan tuz miktarına bağlı olduğu gözlenmiştir (Walawwe, 2014).

Domateste tuzun yapraklardaki toplam klorofil ve karoten içeriğini etkilediği, protein ve lipid bileşiminde değişikliğe yol açtığı saptanmıştır (Khavari-Nejad ve Mostofi, 1998). Parida ve ark. (2002), *Bruguiera parviflora* bitkisinde artan tuz miktarı ile birlikte yaprak protein içeriğinin azaldığını belirlemişlerdir. Ayrıca yüksek tuz konsantrasyonuna maruz kalan yer fıstığının (*Arachis hypogaea* L.) belirli polipeptitlerde artışa, diğerlerinde ise azalmaya yol açtığı gözlenmiştir (Hassanein, 1999).

Fotosentez, tuz stresinden önemli derecede etkilenmektedir. Topraktaki tuzluluk, fotosentez üzerinde kısa ve uzun vadede etkilere neden olmaktadır. Bitkilerin su alımını önleyerek, kuraklık stresine yol açmaktadır. Terleme nedeniyle bitkiler su kaybını azaltmak için stomalarını kapatmaktadırlar. Düşük CO₂ asimilasyonu nedeniyle de fotosentez engellenmektedir. Fasulye (*Phaseolus vulgaris*), ayçiçeği (*Helianthus annuus*) ve pamuk (*Gossypium hirsutum*), bitkilerinde de asimilasyondaki azalma stomaların kapanması ile ilişkili bulunmuştur (Kwon ve ark., 2019). Başlangıçta stoma kapanması nedeniyle düşük fotosentez oranı meydana gelse de, tuz stresinin daha şiddetli hale gelmesi sonucu fotosentez, metabolik bozukluklardan dolayı engellenmektedir (Walawwe, 2014). Stepien ve Johnson (2009), *A. thaliana*'nın yüksek tuz konsantrasyonlarına maruz kaldığında, PSI ve PSII'nin fotokimyasını, toplam yaprak klorofil içeriğini etkilediğini, halofit bir bitki olan *Thellungiella salsuginea*'nın ise bu durumdan etkilenmediğini vurgulamışlardır. Tuz stresi fasulye bitkisinde kloroplast yapısını etkilemiş, klorofil miktarının azalması ile fotosentez oranında düşüş gözlenmiştir (Ma ve ark., 2012). Klor kaynaklı tuzluluk, tütünde nisbi nem içeriğinin azalmasına yol açarak, fotosentez kapasitesi sınırlandırmış ve bu durum oksin ve giberellin hormonlarının azalmasına yol açmıştır (Wang ve ark., 2020).

Soya fasulyesinde, GsCBRLK proteinlerinin, ROS'u temizleyerek ve Ca⁺²/kalmomodulin aracılığıyla GsCBRLK aşırı ekspresyonunun fizyolojik etkileriyle bağlantılı olan fotosentezi artırarak tuzluluk toleransını iyileştirdiğini vurgulanmıştır (Ji ve ark., 2016). Tuza toleranslı tatlı sorgum bitkilerinde ise sürgünlerde yüksek oranda tuz birikimi gözlenmiş, fotosistemlerin yapısı korunarak fotosentez etkinliği ve sükröz sentetaz aktivitesi artış göstermiştir (Yang ve ark., 2020a).

1.3. Kuraklık Stresi

Toprakta yeterli düzeyde suyun bulunmadığı ve transpirasyon oranının fazla olduğu durumlarda bitkilerde su stresi meydana gelmektedir. Sitozolda çözünen maddelerin birikmesi, su kaybı nedeniyle meydana gelmektedir. Bitki hücrelerindeki su eksikliği, bitkinin büyümesini ve gelişmesini kısıtlayarak hücrenin turgor durumunu kaybetmesine yol açmaktadır (Walawwe, 2014; Sharifi ve Mohammadkhani, 2016).

Kuraklığın bitki-su ilişkilerini etkilemesinin dışında, stomatal kapanma, gaz değişimini kısıtlama, terlemeyi azaltma ve fotosentezi engelleme gibi diğer fizyolojik süreçler üzerinde de olumsuz etkilere neden olduğu gözlenmektedir. Kuraklık nedeni ile fotosentez ciddi bir şekilde kısıtlanmaktadır. Kuraklık stresi altındaki bitkilerde erken yaşlanma ve büyümenin engellenmesi nedeniyle fotosentez oranında düşüş gözlenmektedir

(Siddique ve ark., 2016). Düşük fotosentez oranları başlangıçta stomanın kapanması nedeniyle oluşmakta ve daha sonra kuraklık koşulları altında metabolik bozulma ile daha şiddetli hale gelmektedir (Walawwe, 2014).

Bitki büyümesi çok sayıda fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler süreç tarafından kontrol edilmesine rağmen, fotosentez bitki büyümesi ve gelişmesine önemli ölçüde katkıda bulunan tüm yeşil bitkilerdeki en temel ve karmaşık fizyolojik süreçlerden birisi olup, tüm aşamalarında stres faktörlerinden ciddi bir şekilde etkilenmektedir. Fotosentez, fotosentetik pigmentler, fotosistemler, elektron taşıma sistemi ve CO₂ indirgeme yolları dâhil olmak üzere çeşitli komponentleri içermekte ve stres nedeniyle meydana gelen hasar sonucu, bitkilerin fotosentez kapasiteleri azalmaktadır (Ashraf ve Harris, 2013).

Kuraklık stresi sadece fotosentetik pigmentlere önemli bir zarar vermekle kalmaz, aynı zamanda tilakoid membranların da bozulmasına neden olur. Bu nedenle, kuraklık stresine maruz kalan bitkilerde fotosentetik kapasitede bir azalma beklenmektedir. Uzun süreli kuraklık stresine maruz kalan buğday bitkilerinde toplam klorofil içeriği, nisbi nem içeriği ve klorofil a/b azalma göstermiş, ayrıca bu azalmanın hassas genotiplerde daha belirgin olduğu saptanmıştır. Tozlanma dönemi sonrası kuraklık stresine maruz kalan ve kuraklık stresine hassas genotiplerde net fotosentez oranı ile stomatal iletkenliğin önemli ölçüde azaldığı gözlenmiştir. Tüm genotiplerde fotosentetik parametreler ile absisik asit içeriği arasında negatif önemli bir korelasyon olduğu vurgulanmıştır (Sharifi ve Mohammadkhani, 2016). Chl içeriğindeki azalma, kuraklık stresi altında yaygın olarak gözlenen bir olgudur. Bazı araştırmacılar kuraklık stresi altında Chl birikiminin arttığını vurgularken (Pirzad ve ark., 2011), bazı araştırmacılar ise kuraklık stresinin buğdaydaki Chl içeriği üzerine önemli bir etkisinin olmadığını bildirmişlerdir (Kulshretha ve ark., 1987).

Kuraklık stresi altında Chl b'deki azalmanın Chl a'dan daha fazla olduğu bilinmektedir. Buğdayda, kurak koşullar altında kuraklığa dayanıklı çeşitlerde Chl a/b oranında hafif bir artış gözlenirken, hassas çeşitlerde ise önemli düzeyde azalmalar saptanmıştır (Ashraf ve Wu, 1994). Bu farklılıklar, fotosentetik sistemlerin oluşumundaki daha düşük bir fotosistem PSII/PSI oranına doğru kaymadan kaynaklanıyor olabilir (Ashraf ve Harris, 2013).

Kuraklık, CO₂'nin yapraklara girmesini, karboksilasyon merkezi tarafından emilmesini etkilemekte ve net fotosentez oranının (P_n) azalmasına yol açabilmektedir. Şiddetli kuraklık stresi koşullarında, fotosistem II ve antioksidan enzim sisteminin hasarı, fotosentez oranının düşmesinde stomatal olmayan sınırlayıcı faktörler arasındadır. Hafif ve orta şiddetteki kuraklık stresi koşullarında, ışık emilimindeki azalma, ısı dağılımı ve enzim aktivitesinin düzenlenmesi ile birlikte patates çeşitlerinin fotosentetik organ fonksiyonları stabilize edilmiştir (Li ve ark., 2017). C₄ bitkileri, C₃ bitkilerinden daha yüksek su kullanım etkinliğine sahiptir. Bu nedenle C₄ bitkilerinde fotosentezin kuraklığa C₃ bitkilerinden daha az duyarlı olduğu düşünülmektedir (Cabido ve ark., 2007). Kuraklık, klorofil sentezini engelleyerek bitkilerin klorofil içeriğini de etkilemektedir. Karotenoid ve ksantofiller ise kuraklığa daha az duyarlıdır (Walawwe, 2014).

Kuraklığın fotosentez kapasitesinin azalmasında ribuloz-1.5-bifosfatın (RuBP) rejenerasyonunun bozulması nedeniyle olumsuz bir etkisi olduğu ortaya konmuştur. Bunun ATP sentezinin azalmasına bağlı olabileceği düşünülmektedir (Walawwe, 2014). Kuraklık stresi altında tütün bitkilerinin Rubisco aktivitelerindeki azalmanın öncelikle CO₂ ve Mg⁺² aktivasyondaki değişikliklerin sonucu olarak ortaya çıkmadığı, daha ziyade bağlayıcı inhibitörlerin varlığından kaynaklandığı ileri sürülmektedir (Parry ve ark., 2002). Pamuk bitkisinde net fotosentez oranı, transpirasyon oranı, karboksilasyon etkinliği ve Rubisco aktivitesinin kuraklık stresi ile azaldığı gözlenmiştir (Pandey ve ark., 2003).

Kuraklık stresi, arpa genotiplerinde D1 proteininin azalmasına yol açmıştır. Hafif kuraklık stresi koşullarında stoma iletkenliği fotosentezi sınırlayan temel faktördür (Ghotbi-Ravandi ve ark., 2014). Kurak koşullara bitkilerin ilk tepkisi, su kaybını önlemek için stomalarını kapatması ve bunun sonucunda fotosentez için gerekli olan CO₂ absorpsiyonunun azalmasıyla ortaya çıkan fotosentezdeki azalmadır. Bununla birlikte, stomatal sınırlama fotosistem II (PSII) zararı, azalan elektron transferi ve karboksilasyon etkinliği, fotosentezi sınırlayan önemli faktörlerdir (Ghotbi-Ravandi ve ark., 2014).

Mısırdaki orta derecede kuraklık stresi PSII'nin fotokimyasal etkinliğini düşürmüştür, fakat PSI'nin etkinliği zarar görmemiştir. Ayrıca şiddetli kuraklık stresi PSII'den PSI'ye kadar tam elektron taşıma zincirini engellemiştir (Liu ve ark., 2018).

1.4. Yüksek Sıcaklık Stresi

Optimum sıcaklık değerlerinin üzerindeki sıcaklıklar, bitki büyümesi ve gelişimi üzerinde geri dönüşü olmayan hasara yol açmaktadır ve bu durum sıcaklık stresi olarak adlandırılmaktadır (Chalanika De Silva ve Asaeda, 2017). Yüksek sıcaklıklar, bitkilerin daha hızlı gelişmesine neden olmakta, dolayısıyla vejetasyon süresi kısalmakta, bu da daha düşük verimle sonuçlanmaktadır (Morales ve ark., 2020). Sıcaklık stresinin bitkilerde büyüme ve döllenme üzerinde olumsuz etkileri olduğu bilinmektedir (Walawwe, 2014). Bitkilerdeki en karmaşık fizyolojik süreçlerden birisi olan fotosentez, CO₂'in indirgenmesi, fotosistemler ve elektron taşıma sistemi dâhil olmak üzere çok sayıda bileşeni içermektedir. Bunlar arasında, fotosistem II (PSII), sıcaklığa en duyarlı olanıdır. Sharkey (2005), plastokinon ve döngüsel elektron transferinin azalmasının orta şiddetteki sıcaklık stresi ile uyarılabileceğini vurgulamıştır. Orta şiddetteki ısı stresi ayrıca Rubisco faaliyetlerinde bir azalmaya neden olmaktadır. Rubisco oksijenaz, bitki hücreleri için toksik olabilen H₂O₂ üretimini neden olmaktadır (Song ve ark., 2014). Yüksek sıcaklıklar, *A. thaliana* bitkilerinin boyunu kısaltmakta ve çiçeklenmeyi hızlandırmaktadır (Kipp, 2007). Yüksek sıcaklığa maruz kalan *Artemisia tridentata* ve *Erigeron speciosus* bitkilerinde PSII'de kuantum etkinliğinin azaldığı fakat NPQ'da artış olduğu gözlenmiştir (Loik ve ark., 2000). Fasulye bitkisinde yüksek sıcaklıkta mikrosporogenesis sırasında anormal bir polen ve anter gelişimi saptanmıştır (Porch ve Jahn, 2001). Ketende (*Linum usitatissimum* L.) ise çimlenme, çiçeklenme, tohum oluşumu, polen canlılığının sıcaklık stresi altında azalma gösterdiği ortaya çıkmıştır (Cross ve ark., 2003). Yüksek sıcaklığa maruz kalma, ister kısa vadede ister uzun vadede olsun, fotosentezin azalmasına yol açarak, bitkilerde büyüme ve verimi olumsuz etkileyen fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler değişikliklere neden olmaktadır. Altı saatten daha kısa süren yüksek sıcaklık stresi sonrası *Populus euphratica* bitkilerinde fotosentezin tamamen iyileşmediği fakat on iki saatin üzerindeki sıcaklık stresi sonrası, elektron taşınımının azaldığı, fotosistemlerin hasar gördüğü ve H₂O₂ üretimine neden olarak fotosentez kapasitesinin tam olarak iyileşmediği gözlenmektedir (Song ve ark., 2014).

Yüksek sıcaklık stresine maruz kalan bitkilerde Chl biyosentezi azalmaktadır. Plastidlerde meydana gelen Chl biyosentezindeki bozunma, yüksek sıcaklıktan etkilenen süreçlerin ilkidir. Yüksek sıcaklık stresi altındaki bitkilerde daha az Chl birikimi, bozulmuş Chl sentezine veya hızlandırılmış Chl bozunmasına ya da her ikisinin kombinasyonu ile ilişkili olabilir. Yüksek sıcaklık koşullarında Chl biyosentezinin inhibisyonu, Chl biyosentez mekanizmasına dahil olan çok sayıda enzimin yok edilmesinden kaynaklanmaktadır (Ashraf ve Harris, 2013).

Bir C4 bitkisi olan mısırdaki yüksek sıcaklık koşullarında (35, 40, 45 °C) malondialdehit (MDA) ve hidrojen peroksit (H₂O₂), karotenoid ve antosiyanin içeriğinin önemli bir şekilde arttığı, sıcaklık değeri arttıkça klorofil ve Fv/Fm oranının azaldığı

gözlenmiştir. Ayrıca 45 °C'lik sıcaklıklarda süperoksit dismutaz (SOD), katalaz (CAT), askorbat peroksidaz (APX) ve glutatyon redüktaz (GR) enzim aktiviteleri belirgin bir şekilde artış göstermiştir. Sıcaklığa toleranslı 20 günlük mısır genotipinde 35 °C'nin üzerindeki sıcaklıklar nedeniyle oluşan stres sonucu, enzimatik ve enzimatik olmayan antioksidan seviyeleri artmıştır (Yüzbaşıoğlu ve ark., 2017).

Tatlı mısır bitkilerinde yüksek sıcaklıkların fotosentez oranını azalttığı gözlenmiştir (Ben-Asher ve ark., 2008). Yüksek sıcaklık stresi mısırdaki kloroplast ve mitokondriyal yapının bozulmasına yol açmış, yaprak alanını, stomatal iletkenliğini ve fotosentez oranını azaltmış ve bu nedenle büyümeyi sınırlamıştır (Li ve ark., 2020).

Bu nedenle, araştırmacılar hala çok pahalı ve zaman alıcı teknikler olsa dahi, ıslah ve genetik çalışmaları yürüterek, sıcaklığa dayanıklı genotiplerin geliştirilmesi yoluyla bitkilerin sıcaklığa toleransını iyileştirmeye çalışmaktadırlar (Morales ve ark., 2020).

1.5. Düşük Sıcaklık Stresi

Sıcaklık bitkilerde fizyolojik ve biyokimyasal süreçleri etkilemektedir. Birçok bitkide 40 °C'nin üzerindeki ve 10 °C'nin altındaki sıcaklıklarda, fotosentezin azalması veya engellenmesi nedeniyle büyüme yavaştır. Bitkiler için optimum gelişme sıcaklıklarının üzerindeki veya altındaki sıcaklıklarda en çok etkilenen fizyolojik süreçler fotosentez, büyüme ve solunumdur. Aynı şekilde hücre zarının viskozitesi, geçirgenliği ve akışkanlığındaki değişiklikler gibi biyokimyasal değişiklikler de ortaya çıkmaktadır. Ayrıca antioksidan enzimler, Ribuloz-1.5-bifosfat karboksilaz/oksijenaz (RuBisCO), fosfoenol piruvat karboksilaz (PEP-durum), piruvat fosfat dikinaz (PPDK), adenosin trifosfat (ATP) sentezinde değişiklikler veya inhibisyon bildirilmiştir (Ojeda-Peárez ve ark., 2017).

Düşük sıcaklıklar, dünyada özellikle tropikal ve subtropikal bölgelerdeki bitkilerde, zayıf büyüme ve gelişmeye neden olmaktadır. Düşük sıcaklıklara bitkilerin tolerans seviyeleri orijin bölgesine bağlı olarak değişmektedir. Hassas bitkilerde 10 ila 12 °C'nin altındaki sıcaklıklarda gözle görülür fizyolojik bozukluklar ortaya çıkmaktadır. Sıfırın altındaki sıcaklıklar ise bitkilerin donmasına neden olmaktadır (Walawwe, 2014).

Ani sıcaklık düşüşlerinin (25 °C'den 10 °C'ye) bitki karbon transferini geciktirdiği vurgulanmıştır (Barthel ve ark., 2014). Düşük sıcaklıklara (2, 5 ve 8 °C) maruz kalan sorgum bitkilerinde büyüme azalmakta, azot alım etkinliği ise düşmektedir (Ercoli ve ark., 2004). Fotosentez, düşük sıcaklığa oldukça duyarlıdır. Düşük sıcaklık koşullarında fotosentezdeki azalma ile birlikte birçok bitkide tipik bir stres tepkisi olan şeker birikimi eşlik etmektedir (Hajihashemi ve ark., 2018).

Don sıcaklıkları, fotosentez üzerinde olumsuz etkiye neden olmaktadır. Reaksiyon merkezlerinin aşırı uyarılması nedeniyle elektron taşıma zincirinde oksidatif hasar meydana gelmektedir (Walawwe, 2014). Düşük sıcaklık koşullarında genç buğday kulakçıklarında absisik asit içeriğinde artış gözlenmiş, fakat oksin ve giberellin içeriği azalmıştır (Zhang ve ark., 2019b). Düşük sıcaklık değerleri arpada malondialdehit (MDA) içeriğinin artmasına yol açmış, salisilik asit (SA) uygulaması ile azalma gözlenmiştir. Soğuk stresi koşullarında SA uygulamasının, soğuğa toleranslı arpa çeşidinde H₂O₂ içeriğini 17, 24 ve 31. günlerde önemli düzeyde artırdığı, buna karşın hassas çeşitlerde azalttığı gözlenmiştir. H₂O₂ içeriğindeki değişim ise, antioksidan enzim aktivitelerindeki değişiklik ile ilişkilendirilmiştir (Mutlu ve ark., 2016). *Stevia rebaudiana* düşük sıcaklık koşullarında daha düşük PSII verimliliğine sahip olsa da, karbonhidrat ve yaprak kütlesindeki artış, PSII'deki hasarın, verimliliğindeki azalmadan kaynaklı olmadığını göstermektedir (Hajihashemi ve ark., 2018).

1.6. Ağır Metal Stresi

Kurşun, kadmiyum, krom, demir, kobalt, bakır, nikel, civa ve çinko dahil 60'tan fazla metali içeren ağır metaller düşük konsantrasyonlarda bile toksik etkiye sahip metallerdir (Okçu ve ark., 2009). Sanayi devriminden bu yana özellikle, kadmiyum, arsenik, kurşun, civa ve çinko toprak ve su kaynaklarını kirleterek bitkilerde önemli verim kayıplarına neden olmaktadır (Bücker-Neto ve ark., 2017).

Buğdayda kadmiyum toksisitesine karşı dışarıdan indol asetik asit (IAA) ve SA uygulamasının (Agami ve Mohamed, 2013), *Arabidopsis thaliana*'da ise giberellik asitin (GA) nitrik oksit birikimini azaltarak, kadmiyum (Cd) toksisitesini iyileştirdiği ortaya çıkmıştır (Zhu ve ark., 2012). Kadmiyum ve nikel uygulaması çeltik gelişimini engellemiş, karbonhidrat birikimini artırmıştır. GA3 ilavesi ile ağır metallerin olumsuz etkisi kısmen tersine çevrilmiştir. Net fotosentez oranı, hormon ilavesi sonrası Cd uygulanan bitkilerde geçici olarak iyileşmiştir (Moya ve ark., 1995). Buğday fidelerine kurşun (Pb) ve Cd uygulaması çözünür protein miktarını artırmıştır (Ergün ve Öncel, 2012).

Davidia involucrata bitkisinde gaz değişim parametreleri ağır metal stresine karşı oldukça duyarlı olup, artan ağır metal konsantrasyonları ile net fotosentez oranı azalmıştır (Yang ve ark., 2020b). Fitoremediasyon, ağır metallerle kirlenmiş topraklar için bir temizleme teknolojisidir. Ağaçlar, büyük biyokütleleri nedeniyle, yüksek oranda kirlenici konsantrasyonlarına dayanabildikleri için ağır metallerin ıslahında oldukça idealdir. Bitkilerde fotosentez, yapraklarda ağır metal birikimi ile dolaylı olarak azalmakta, bu da stomaların işleyişini dolayısıyla fotosentez ve terleme oranlarını etkilemektedir (Chandra ve Kang, 2016).

2. Abiyotik Stres Koşullarında Fotosentez Üzerine Hormonların Etkisi

2.1. Oksinler

Buğday tohumlarının indol asetik asit (IAA) ile ön muamelesinin, kadmiyum (Cd) kaynaklı ağır metal toksisitesinin ROS tutucu enzimlerin gelişmiş aktiviteleri yoluyla etkilerini iyileştirdiği bildirilmiştir (Agami ve Mohamed, 2013). Karotenoidler, tekli oksijen toksisitesine karşı bitkilerin ilk savunma mekanizması olarak kabul edilmektedir. Bu nedenle bitkilerde karotenoid ve diğer düşük moleküler ağırlıklı metabolitlerin birikimindeki artışın tekli oksijen oluşumunu inhibe ettiği ileri sürülmektedir (Gururani ve ark., 2015). IAA ile muamele edilen bitkilerde ROS üretimi engellendiğinden mısır fidelerinin büyümesinde artış gözlenmiştir. Kurak koşullar altında ak üçgül bitkilerinde IAA uygulamasının ise, kuraklık hasarını önlemede önemli bir rolü olduğu saptanmıştır (Zhang ve ark., 2020).

2.2. Brassinosteroidler

Brassinosteroidler (BR'ler), bitki savunma, büyüme, gelişme, abiyotik stres toleransı ve fotosentetik karbon fiksasyonunda çok çeşitli fonksiyonları ile bilinen bitki hormonlarıdır (Gururani ve ark., 2015). BR-mutant hücre dizileri üzerinde yapılan çeşitli çalışmalar, BR'lerin sadece bitki büyümesi ve gelişmesinde önemli rol oynamadığını, aynı zamanda normal ve stres koşulları altında fotosentez elemanlarını ve PSII kuantum etkinliğini düzenledikleri de ortaya konmuştur (Gururani ve ark., 2015). Yu ve ark. (2004) *Cucumis sativus*'ta BR uygulamasının kuantum veriminde, Fv/Fm ve Rubisco enzim aktivitesinde belirgin bir artışa neden olduğunu bildirmişlerdir. BR'nin klorofil moleküllerinin kaybını, Cd veya alüminyum kaynaklı metal toksisitesine maruz kalan çeşitli bitkilerde karbonik anhidraz aktivitesindeki azalmayı ortadan kaldırdığı gözlenmiştir (Gururani ve ark., 2015). Yüksek sıcaklık stresine maruz kalan domates bitkilerinde BR

uygulaması ile daha yüksek ROS aktivitesi saptanmıştır (Ogweno ve ark., 2008). Ispanak yapraklarındaki fotosentetik pigment içeriği 24-Epibrassinolid (24E) ve 20-hidroksiekdison (20E) uygulamaları sonrası değişmezken, mısır bitkilerinde (özellikle 20E) uygulaması klorofil a, klorofil b ve karotenoid içeriğini artırmıştır (Rothová ve ark., 2014). Bu nedenle BR uygulamasının PSII'de verilen tepkilerdeki olası farklılıkların bitki çeşidine bağlı olarak değişebileceği ortaya çıkmıştır. BR'lerin dışarıdan biber bitkilerine (*Capsicum annuum*) uygulanması, PSII'de fotokimyasal olmayan söndürmenin ve ışığın etkin kullanımını koruyarak ya da arttırarak kuraklığın fotosentez üzerindeki zararlı etkilerini azalttığı gözlenmiştir (Hu ve ark., 2013).

2.3. Strigolaktonlar

Strigolaktonlar (SL'ler), özellikle sürgün dallanmasını, LHC proteinlerini ve diğer fotosentetik birimleri kodlayan genlerin düzenlenmesi gibi çeşitli gelişim süreçlerini yönettiği bilinen karotenoid türevli bitki hormonlarının yeni bir sınıfıdır (Gururani ve ark., 2015). Hem SL'lerin hem de ABA'nın karotenoid türevi hormonlar olduğu ve SL'lerin LHCB genlerini indüklediği bilinmektedir. Strigolaktonlar kök gelişimi, sürgünlerde dallanma, üreme ve yaprak yaşlanması gibi çeşitli bitki gelişim süreçlerinde rol oynamaktadır (Mostofa ve ark., 2018). MAX2 mutant bitkileri, tuz stresine karşı artan hassasiyet ve stomaların kapanması ve strese duyarlı genlerin ekspresyonu üzerindeki etkiler dahil olmak üzere bozulmuş ABA ile tepki göstermektedir. ROS, ABA sinyalleme sırasında ikinci mesajcı olarak bilinmektedir. Bu nedenle respiratory burst oxidase homolog (RBOH) SL'ye bağlı sürgün ve kök dallanma düzenlemesine ve ayrıca diğer stres tepkilerine dahil olmaktadır (Pandey ve ark., 2016). SL'ler, bitkilerin abiyotik stres koşullarına adaptasyonu için çeşitli fizyolojik ve moleküler süreçlerin düzenlenmesinde önemli rollerinin bulunması nedeniyle önemi giderek artmıştır (Mostofa ve ark., 2018). SL'ler tek ve çift çenekli bitkilerde köklerde üretilmektedir. Sentezlendikten sonra ise, ya sürgünlere taşınmakta ya veya ilk olarak *Petunia hybrida* bitkisinde tanımlandığı gibi ABC taşıyıcı PDR1 tarafından rizosfere sızmaktadır. F-box proteini MAX2 ve α /-kat hidrolaz D14 / DAD2, yüksek bitkilerde *Sesbania cannabina* ve arbüsküler mikorizal funguslar arasındaki simbiyotik ilişkinin artırılması, bitkilerin büyümesini ve tuzlu toprakların verimliliğini artırma açısından oldukça önemlidir (Ren ve ark., 2018). Hücre içindeki SL içeriğinin azalması ya da SL sinyallemesinin bozulması, bitkilerin büyümesi sırasında tuz stresini tolere etme yeteneğini tehlikeye sokmaktadır. Bitkilerin tuz stresine tepkisinde α/β - hidrolaz reseptörünün (D14) ve karrikin duyarsız- 2'nin (KAI2) fonksiyonel analizlerinin, SL sinyallemesinin tuz stresine bitki toleransını nasıl düzenlediğine dair uygun bir öngörü sağlamak için paralel araştırma yapılması gerekmektedir (Mostofa ve ark., 2018). Tuz stresi altında, AMF varlığında marul bitkisinin köklerinde SL üretimi Photosistem II etkinliği ve büyümedeki artış ile pozitif ilişkili bulunmuştur (Aroca ve ark., 2013). Ayrıca stoma iletkenliğinin de arttığı saptanmıştır. AMF ile simbiyotik ilişki içerisinde olan *Pasteuria ramosa*'nın köklerinde, ABA üretimi ve ABA - biyosentetik geninin ekspresyonu NINE- CIS- EPOXYCAROTENOID DIOXYGENASE2 (LsNCED2), SL kaynaklı tohum çimlenmesi ile pozitif bir ilişki göstermiştir (Aroca ve ark., 2013). Bu nedenle simbiyotik koşullar altında tuz toleransı için bu iki hormon arasında bir etkileşim olduğu düşünülmektedir.

2.4. Giberellinler

Giberellik asit (GA) veya giberellinler, tohum çimlenmesi, meyve gelişimi, yaprak büyümesi, gövde uzaması ve çiçeklenme gibi süreçlerde, abiyotik stres toleransında ve fotosentezin uyarılmasında önemli rol oynayan bitki büyüme hormonudur. Yüksek oranda

GA birikimi olan transgenik *Arabidopsis* bitkilerinde, hipokotil uzunluğu ve boğum arasında artış, soluk yeşil yapraklar ve erken çiçeklenme gözlenmiştir (Coles ve ark., 1999).

Ashraf ve ark. (2002), GA3 ile muamele edilen buğday bitkilerinde fotosentez kapasitesinin arttığını, yüksek tuz stresinin yan etkilerini hafiflettiğini, iyon birikimi ve vejetatif büyüme ile artan biyomas gözlemlemiştir. Soya fasulyesi ve bakla bitkilerinde GA3'ün kısa süreli uygulanması, net fotosentez oranı, stoma iletkenliği ve karboksilasyon etkinliğinin artmasını sağlamıştır (Yuan ve Xu, 2001). Bu bitkilerde gözlenen fotosentez artışı ribuloz-1.5-bisfosfat karboksilazın aktivitesindeki artışa bağlanmıştır. Abiyotik stres koşullarının fotosentez üzerine etkisi ile ilgili çalışmalar, GA'in stres altındaki bitkilerin fotosentez etkinliğini önemli bir şekilde değiştirdiğini ortaya koymuştur. Yüksek tuz stresi koşullarında mısır bitkisinde yapraktan GA3 uygulamasının klorofil, prolin birikimi ve ROS enzimlerinin aktivitesini artırarak olumsuz etkileri azalttığı saptanmıştır (Tuna ve ark., 2008).

GA3 uygulaması tuz stresine maruz kalan hardal bitkilerinde fotosentez etkinliğini, kuru maddeyi, yaprak klorofil içeriğini ve stoma iletkenliğini artırmıştır (Shah, 2007). Dışarıdan GA3 uygulamasının tuz stresinin zararlı etkilerini hafiflettiği ve hardal bitkilerinde artan net fotosentez oranının, daha yüksek klorofil içeriği ve artan biyomasa neden olduğu gözlenmiştir (Afroz ve ark., 2005).

GA3'ün kalsiyum klorür ile birlikte uygulanması tuzluluk stresine maruz kalmış keten bitkilerinde membran zararının ve lipid peroksidasyonunun azalmasını, fotosentezin artmasını, klorofil birikimini ve etkili bir antioksidan sistemi aktivitesini sağlamıştır (Khan ve ark., 2010a).

Ağır metal toksisitesine maruz kalan bitkilerde GA uygulamasıyla fotosentezin ve stres toleransının arttığı saptanmıştır (Gururani ve ark., 2015). Soya bitkisinin yetiştiği Cd içeren besi ortamına GA3 uygulamasının, bitki büyümesini, net CO₂ asimilasyon oranını iyileştirip, klorofil içeriğini artırdığı gözlenmiştir. Bu durum gibberellinlerin fotosentez artışındaki rolünü ortaya koymuştur (Ghorbanli ve ark., 1999).

2.5. Sitokininler

Sitokininler (CK) esas olarak köklerde ve sürgünlerde hücre bölünmesinden sorumlu olan bir grup fitohormon olarak bilinmektedir. Şiddetli kuraklık stresine maruz kalan transgenik tütün hatlarında aşırı sitokin birikimi olmakta, PSI, PSII ve sitokrom b6f (Cytb6f) kompleksini kodlayan fotosentetik genlerin ekspresyonunu artırdığı gözlenmektedir (Rivero ve ark., 2010). Cortleven ve ark. (2014) sitokin miktarı azalmış olan *Arabidopsis* mutantlarında D1 proteini seviyelerinin önemli ölçüde düşmesi nedeniyle, yüksek ışık stresine daha duyarlı olduklarını vurgulamışlardır. Bu durum, CK'lerin, gelişmiş bitkilerde yüksek ışık stresi altında foto-koruyucu mekanizmanın düzenlenmesinde önemli bir rol oynadığını açıkça göstermektedir.

2.6. Etilen

Gaz formunda bir fitohormon olan etilenin (ET), bitki büyümesini olumsuz yönde etkilediği, biyotik ve abiyotik stres koşullarına tepkide ve yaşlanma dâhil olmak üzere çeşitli fizyolojik süreçlerde rol oynadığı bilinmektedir. Bununla birlikte, ET'nin olumsuz çevresel koşullarında birikmesinin, bitki hücrelerinde oksidatif strese neden olduğu ve bunun da fotosentezi engellediği bilinmektedir (Gururani ve ark., 2015). ET ayrıca *Arabidopsis*'te sıcaklık kaynaklı foto-oksidatif strese karşı korumada rol oynamaktadır (Larkindale ve ark., 2002). Düşük seviyelerde ET üreten transgenik tütün hatlarında ise

daha az ROS birikimi ve fotosentez oranında artış gözlenmiştir (Wi ve ark., 2010). Ayrıca kadmiyum kaynaklı ağır metal stresinde hardal bitkilerinde daha yüksek Fv/Fm gözlenmiştir (Masood ve ark., 2012).

2.7. *Jasmonatlar (JA)*

JA'nın yüksek tuz stresi koşullarında çeşitli fotosentetik parametreleri etkilediği bildirilmiştir. Yüksek tuz stresine maruz kalan çeltik bitkilerine JA uygulaması, tuzun radio-carbon dioxide ($^{14}\text{CO}_2$) fiksasyon oranı üzerindeki inhibitör etkisini hafifletmiş, Fv/Fm oranını ve yaprak su potansiyelini artırmış, daha yüksek fotosentez oranı elde edilmiştir (Gururani ve ark., 2015). Benzer sonuçlar Velitcukova ve Fedina (1998) ve Tsonev ve ark. (1998) tarafından bezelye ve arpa bitkilerinde yüksek tuz stresine maruz kalan bitkilerde de gözlenmiştir.

2.8. *Absisik Asit*

ABA, tohum dormansisi, embriyo olgunlaşması, stoma kapanması ve yaşlanma gibi bitkinin gelişim süreçlerinde önemli bir rol oynamasının yanı sıra hastalıklara ve abiyotik stres koşullarına karşı toleransı da teşvik etmektedir. Fidelere ABA uygulamasının klorofil ve karotenoid birikimini artırdığı ayrıca su stresine maruz kalan bitkilerde PSII kompleksinin verimliliğini koruduğu gözlenmiştir (Haisel ve ark., 2006). ABA'nın arpa yapraklarındaki fotosentetik oksijen gelişimi üzerindeki in vivo etkisi, ABA'nın kloroplastın yapısını bozarak PSII reaksiyon merkezlerinin işleyişini etkilediği ortaya konmuştur (Maslenkova ve ark., 1989). Düşük sıcaklıklarda ABA ile muamele edilen arpa fidelerinde PSII'de fotoinhibisyona karşı kısmi koruma sağladığı gözlenmiştir. Ayrıca tuz stresi koşullarında dışarıdan uygulanan ABA'nın PSII etkinliğinde ki azalmayı hafiflettiği bildirilmiştir. Xu ve ark. (2012), LHC proteinlerinin ekspresyonu ile ABA sinyalizasyonu arasında yakın bir ilişki olduğunu vurgulamışlardır. Farklı gelişim dönemlerinde bitkiler üzerinde yapılan çalışmalar, ABA uygulamasının LHCB protein ailesinin birkaç geninin ekspresyonunu düzenlediğini ortaya koymuştur. Buna karşılık, başka bir çalışmada, ABA'nın düşük konsantrasyonlarının LHCB ekspresyonunu artırdığı vurgulanmıştır. Bu çalışmalar arasındaki farklılık, farklı bitki türleri, farklı bitki gelişim dönemleri veya LHCB ekspresyonunu etkileyen bazı çevresel faktörlerden kaynaklanabilmektedir (Gururani ve ark., 2015).

2.9. *Salisilik Asit (SA)*

Salisilik Asit (SA), bitkilerin abiyotik ve biyotik streslere verdiği tepkilerdeki rolü nedeniyle iyi bilinen bir bitki büyüme düzenleyicisidir. SA, bitki büyümesi, Rubisco aktivitesi, stoma kapanması, kloroplast yapısı ve fotosentetik pigmentlerin birikmesi gibi fotosentezi çeşitli yönleri ile etkilemektedir. Bitkilerdeki kontrollü SA seviyeleri, optimum fotosentez ve redoks homeostazının sürdürülmesi için temel bir gereklilik olarak kabul edilmektedir (Gururani ve ark., 2015).

SA, stomaların kapanmasına neden olmakta, PSII'yi yavaşlatarak fotosentezi etkilemektedir. Sıcaklık stresi altındaki asma yapraklarına SA uygulaması, PSII hasarını hafifleterek, fotosentetik kapasiteyi artırmakta ve asimilatların dağılımını ayarlayarak termotoleransı uyarılmaktadır. Hardal ve patates bitkilerinde ise SA uygulaması ile termotoleransın uyarılması, hidrojen peroksit (H_2O_2) içeriği ve katalaz aktivitesinde gözlenen azalma ile ilişkili bulunmuştur (Gururani ve ark., 2015). Buğdayda yapraktan salisilik asit uygulamasının karbon asimilasyonu, Rubisco aktivitesi ve fotosentetik karbon döngüsü üzerindeki etkisinin, tuz toleransının uyarılmasından ve bitki büyümesinin teşvik edilmesinden kaynaklı olduğu vurgulanmıştır (Arfan ve ark., 2007). Ekim öncesi arpa

tohumlarının SA ile ıslatılması yüksek tuzluluğa bir tepki oluşturmuş, bu da fotosentetik pigmentlerin koruyarak membran bütünlüğünü artırmıştır (El-Tayeb, 2005). Mısır bitkilerinde yapraktan SA uygulaması ile birlikte net fotosentez oranı, klorofil a, klorofil b ve karotenoidler gibi fotosentetik pigmentler birikmiştir (Khodary, 2004).

Tuz stresine maruz kalan hardal bitkilerinde 0.5 mM SA uygulamasının fotosentezi artırdığı, askorbat-glutasyon enzimlerindeki artış ile sodyum klorür (NaCl) kaynaklı tuz stresinin etkilerini azalttığı gözlenmiştir. Yüksek tuz stresi altında salisilik asit uygulaması ile *Brassica juncea* bitkilerinde Fv/Fm, net fotosentez oranı, Rubisco, su kullanım etkinliği, stomatal iletkenlik, hücreler arası CO₂ konsantrasyonu, yaprak alanı ve bitki kuru maddesi gibi önemli fotosentez ve büyüme parametrelerinde iyileşmeler bildirilmiştir (Nazar ve ark., 2015).

Tuz stresi koşullarında *Vigna radiata* L. bitkilerinin yapraklarına 0.5 mM SA uygulamasının fotosentez üzerindeki olumsuz etkileri ortadan kaldırdığı saptanmıştır. ROS enzim aktivitesinin artması ile birlikte glutasyon içeriği de artış göstermiştir (Khan ve ark., 2010b). Benzer şekilde, NaCl kaynaklı tuz stresi koşullarında pamuk fidelerine yapraktan uygulanan 0.1 mM SA konsantrasyonunun PSII aktivitesini, net fotosentez oranını, transpirasyon oranını ve ROS enzim aktivitesini artırdığı bildirilmiştir (Liu ve ark., 2014). Tuz stresine maruz kalan *Jatropha* yapraklarına 5 mM SA uygulamasının net fotosentez oranını, CO₂ asimilasyonunu ve antioksidan enzim aktivitesini artırarak tuz stresinin etkilerini önemli ölçüde azalttığı bildirilmiştir. Tüm bu sonuçlar, SA'in etkilerinin bitki türüne bağlı olduğu kadar doza da bağlı olabileceğini göstermiştir (Gururani ve ark., 2015).

Salisilik asit, tuzluluk ve sıcaklık stresine karşı stres toleransı sağlamanın yanı sıra, fotosentezi artırarak kuraklığa ve metal toksisitesine karşı toleransı uyarmaktadır. SA uygulamasının bitki hücrelerinde kuraklığa bağlı oksidatif zararı azaltan askorbat peroksidaz, glutasyon-S-transferaz, 2-Cys peroksiredoksin ve dehidroaskorbat redüktaz gibi antioksidanları tetiklediğini göstermektedir (Gururani ve ark., 2015). Kuraklığa maruz kalan mısır (Rao ve ark., 2012), buğday (Kang ve ark., 2013) ve çeltik (Farooq ve ark., 2009), bitkilerinde SA uygulamasının, klorofil içeriği, Fv/Fm, net fotosentez oranı, stoma iletkenliği ve ROS enzim aktivitelerinde belirgin bir artış sergilediği gözlenmektedir.

Sonuç

Fotosentez, bitki büyümesi üzerine doğrudan etkisi olan ve çevresel strese karşı oldukça hassas olan fizyolojik bir fonksiyondur. Abiyotik stres, fotosentetik pigmentleri, çözünür proteinleri, tilakoid membranlardaki proteinleri, elektron taşıma zincirini, fotofosforilasyonu ve CO₂ fiksasyonunu etkileyerek fotosentezi baskılamaktadır. Fotosentezin inhibisyonu nedeniyle de bitki büyümesi engellenmektedir. Bununla birlikte, tolerans seviyelerine bağlı olarak, bitkiler abiyotik strese farklı tepkiler vermektedirler. Bu nedenle, bitkilerdeki stres tepkilerinin fizyolojisini anlamak için abiyotik stresin bitkiler üzerindeki etkilerinin belirlenmesi oldukça önemlidir. Stres kaynaklı meydana gelecek hormon değişimleri fotosentez etkinliği üzerine etkide bulunmaktadır. Bu etkileşimlerin stres altındaki bitkilerin hayatta kalmasını ve fotosentezi nasıl etkilediği net değildir. Bu nedenle strese duyarlı hormonlar ile bunlar arasındaki etkileşimlerin kapsamlı bir şekilde anlaşılmasının, fotosentezde etkili, abiyotik strese karşı toleranslı bitkilerin gelişimini büyük ölçüde kolaylaştıracağı düşünülmektedir. Ayrıca fotosentetik olarak uzun süre aktif kalabilen, dolayısıyla daha uzun süre yeşil kalma özelliğine sahip bitkiler üzerinde daha fazla araştırma yapılması gerekmektedir. Bu nedenle, bitki CO₂ asimilasyonunun etkinliğinin ve gelecekte öngörülen çevresel koşullara hazırlık olarak su ve besin kullanım etkinliğinin iyileştirilmesi üzerine de çalışmaya devam edilmesi sağlanmalıdır.

Kaynakça

- Afroz, S., Mohammad, F., Hayat, S., Siddiqui, M. H. (2005). Exogenous application of gibberellic acid counteracts the Ill effect of sodium chloride in mustard. *Journal of Plant Physiology*, 29: 233-236.
- Agami, R. A., Mohamed, G. F. (2013). Exogenous treatment with indole-3-acetic acid and salicylic acid alleviates cadmium toxicity in wheat seedlings. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 94: 164-171. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2013.04.013.
- Akram, M. S., Ashraf, M. (2011). Exogenous application of potassium dihydrogen phosphate can alleviate the adverse effects of salt stress on sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Plant Nutrition*, 34(7), 1041-1057. DOI: 10.1080/01904167.2011.555585.
- Arfan, M., Athar, H. R., Ashraf, M. (2007). Does exogenous application of salicylic acid through the rooting medium modulate growth and photosynthetic capacity in two differently adapted spring wheat cultivars under salt stress. *Journal of Plant Physiology*, 164(6), 685-694. DOI: 10.1016/j.jplph.2006.05.010.
- Aroca, R., Ruiz-Lozano, J. M., Zamarreño, Á. M., Paz, J. A., García-Mina, J. M., Pozo, M. J., López-Ráez, J. A. (2013). Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences strigolactone production under salinity and alleviates salt stress in lettuce plants. *Journal of Plant Physiology*, 170(1), 47-55. DOI: 10.1016/j.jplph.2012.08.020.
- Ashraf, M., Harris, P. J. C. (2013). Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*, 51: 163-190.
- Ashraf, M., Karim, F., Rasul, E. (2002). Interactive effects of gibberellic acid (GA3) and salt stress on growth, ion accumulation and photosynthetic capacity of two spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in salt tolerance. *Plant Growth Regulation*, 36: 49-59.
- Ashraf, M., Wu, L. (1994). Breeding for salinity tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 13(1), 17-42. DOI: 10.1080/07352689409701906.
- Balkan Nalçaiyi, B. S. (2018). *Ayçiçeği (Helianthus annuus L.) genotiplerinde kuraklığa dayanıklılığın fizyolojik, biyokimyasal ve moleküler düzeyde incelenmesi*. (Doktora tezi). Hacettepe Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, 217 s. Ankara.
- Barthel, M., Cieraad, E., Zakharova, A., Hunt, J. E. (2014). Sudden cold temperature delays plant carbon transport and shifts allocation from growth to respiratory demand. *Biogeosciences*, 11, 1425-1433. DOI: 10.5194/bg-11-1425-2014.
- Ben-Asher, J., Garcia, A., Garcia, Y., Hoogenboom, G. (2008). Effect of high temperature on photosynthesis and transpiration of sweet corn (*Zea mays* L. var. *rugosa*). *Photosynthesis*, 46: 595-603.
- Bücker-Neto, L., Paiva, A. L. S.; Machado, R. D., Arenhart, R. A., Margis-Pinheiro, M. (2017). Interactions between plant hormones and heavy metals responses. *Genetics and Molecular Biology*, 40 (Suppl. 1), 373-386. DOI: 10.1590/1678-4685-gmb-2016-0087.
- Cabido, M., Pons, E., Cantero, J. J., Lewis, J. P., Anton, A. (2007). Photosynthetic pathway variation among C 4 grasses along a precipitation gradient in Argentina. *J of Biogeography*, 35(1), 131-140. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2007.01760.x.
- Chalanika De Silva, H. C., Asaeda, T. (2017). Effects of heat stress on growth, photosynthetic pigments, oxidative damage and competitive capacity of three submerged macrophytes. *Journal of Plant Interactions*. 12, 228-236 DOI: 10.1080/17429145.2017.1322153.
- Chandra, R., Kang, H. (2016). Mixed heavy metal stress on photosynthesis, transpiration rate, and chlorophyll content in poplar hybrids. *Forest Science and Technology*, 12(2), 55-61. DOI: 10.1080/21580103.2015.1044024.
- Coles, J. P., Phillips, A. L., Croker, S.J., García-Lepe, R. Lewis, M. J., Hedden, P. (1999). Modification of gibberellin production and plant development in Arabidopsis by sense and antisense expression of gibberellin 20-oxidase genes. *Plant Journal*, 17(5), 547-556. DOI: 10.1046/j.1365-313X.1999.00410.x.
- Cortleven, A., Nitschke, S., Klaumunzer, M., AbdElgawad, H., Asard, H., Grimm, B., Riefler, M., Schmulling, T. (2014). A novel protective function for cytokinin in the light stress response is mediated by the Arabidopsis Histidine Kinase2 and Arabidopsis Histidine Kinase3 receptors. *Plant Physiology*, 164: 1470-1483. DOI: 10.1104/pp.113.224667.
- Cross, R. H., McKay, S. A. B., G. Mchughen, A., Bonham-Smith, P. C. (2003). Heat-stress effects on reproduction and seed set in *Linum usitatissimum* L. (flax). *Plant. Cell & Environment*, 26: 1013-1020. DOI: 10.1046/j.1365-3040.2003.01006.x.
- El-Tayeb, M. A. (2005). Response of barley grains to the interactive effect of salinity and salicylic acid. *Plant Growth Regulation*, 45: 215-224.

- Ercoli, L., Mariotti, M., Masoni, A., Arduini, I. (2004). Growth responses of sorghum plants to chilling temperature and duration of exposure. *European Journal of Agronomy*, 21(1), 93-103. DOI: 10.1016/S1161-0301(03)00093-5.
- Ergün, N., Öncel, I. (2012). Effects of some HMs and HM hormone interactions on wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Gun 91) seedlings. *African Journal of Agricultural Research*, 7(10), 1518-1523. DOI: 0.5897/AJAR11.839.
- Farooq, M., Basra, S. M. A., Wahid, A., Ahmad, N., Saleem, B. A. (2009). Improving the drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) by exogenous application of salicylic acid. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 195(4), 237-246. DOI: 10.1111/j.1439-037X.2009.00365.x.
- Ferreira, R. G., Tavora, F. J. A. F., Hernandez, F., Felipe, F. (2001). Dry matter partitioning and mineral composition of roots, stems and leaves of guava grown under salt stress conditions. *Pesqui. Agropecuaria Bras*, 36(1), 79-88. DOI: 10.1590/S0100-204X2001000100010.
- Ghorbanli, M., Kaveh, S., Sepehr, M. (1999). Effects of cadmium and gibberellin on growth and photosynthesis of *Glycine max*. *Photosynthetica*, 37: 627-631.
- Ghotbi-Ravandi, A. A., Shahbazi, M., Shariati, M., Mulo, P. (2014). Effects of mild and severe drought stress on photosynthetic efficiency in tolerant and susceptible barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 200(6), 403-415. DOI: doi.org/10.1111/jac.12062.
- Gururani, M. A., Mohanta, T. K., Bae, H. (2015). Current understanding of the interplay between phytohormones and photosynthesis under environmental stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 16(8), 19055-19085. DOI: 10.3390/ijms160819055.
- Haisel, D., Pospíšilová, J., Synková, H., Schnablová, R., Bařková, P. (2006). Effects of abscisic acid or benzyladenine on pigment contents, chlorophyll fluorescence, and chloroplast ultrastructure during water stress and after rehydration. *Photosynthetica*, 44: 606-614.
- Hajihashemi, S., Noedoost, F., Geuns, J. M. C., Djalovic, I., Siddique, K. H. M. (2018). Effect of cold stress on photosynthetic traits, carbohydrates, morphology, and anatomy in nine cultivars of *Stevia rebaudiana*. *Front. Plant Sci.* 9: 1430. 1-12, DOI: 10.3389/fpls.2018.01430.
- Hassanein, A. M. (1999). Alterations in protein and esterase patterns of peanut in response to salinity stress. *Biologia Plantarum*, 42: 241-248.
- Havaux, M., Davaud, A. (1994). Photoinhibition of photosynthesis in chilled potato leaves is not correlated with a loss of Photosystem-II activity. *Photosynthesis Research*, 4: 75-92.
- Hu, W. H., Yan, X. H., Xiao, Y. A., Zeng, J. J., Qi, H. J., Ogweno, J. O. (2013). 24-Epibrassinosteroid alleviate drought-induced inhibition of photosynthesis in *Capsicum annum*. *Scientia Horticulturae*, 150: 232-237. DOI: 10.1016/j.scienta.2012.11.012.
- Ji, W., Koh, J., Li, S., Zhu, N., Dufresne, C.P., Zhao, X., Chen, S., Li, J. (2016). Quantitative proteomics reveals an important role of GsCBRLK in salt stress response of soybean. *Plant and Soil*, 402: 159-178. DOI: 10.1007/s11104-015-2782-0.
- Kang, G. Z., Li, G. Z., Liu, G. Q., Xu, W., Peng, X. Q., Wang, C. Y., Zhu, Y. J., Guo, T. C. (2013). Exogenous salicylic acid enhances wheat drought tolerance by influence on the expression of genes related to ascorbate-glutathione cycle. *Biol. Plant*, 57: 718-724.
- Khan, M. N., Siddiqui, M. H., Mohammad, F., Naeem, M., Khan, M. M. A. (2010a). Calcium chloride and gibberellic acid protect linseed (*Linum usitatissimum* L.) from NaCl stress by inducing antioxidative defence system and osmoprotectant accumulation. *Acta Physiologiae Plantarum*, 32: 121-132. DOI: 10.1007/s11738-009-0387-z.
- Khan, N. A., Syeed, S., Masood, A., Nazar, R., Iqbal, N. (2010b). Application of salicylic acid increases contents of nutrients and antioxidative metabolism in mungbean and alleviates adverse effects of salinity stress. *International Journal of Plant Biology*, 1(1), 1-8. DOI: doi.org/10.4081/pb.2010.e1.
- Khavari-Nejad, R. A., Mostofi, Y. (1998). Effects of NaCl on photosynthetic pigments, saccharides, and chloroplast ultrastructure in leaves of tomato cultivars. *Photosynthetica* 35: 151-154.
- Khodary, S. E. A. (2004). Effect of salicylic acid on the growth, photosynthesis and carbohydrate metabolism in salt-stressed maize plants. *International Journal of Agriculture and Biology*, 6: 5-8.
- Kipp, E. (2007). Heat stress effects on growth and development in three ecotypes of varying latitude of *Arabidopsis*. *Applied Ecology and Environmental Research*, 6(4), 1-14.
- Kulshrethta, S., Mishra, D. P., Gupta, R. K. (1987). Changes in contents of chlorophyll, proteins and lipids in whole chloroplasts and chloroplast membrane fractions at different water potential in drought resistant and sensitive genotypes of wheat. *Photosynthetica*, 21(1), 65-70.

- Kwon, O. K., Mekapogu, M., Kim, K. S. (2019). Effect of salinity stress on photosynthesis and related physiological responses in carnation (*Dianthus caryophyllus*). *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 60: 831-839.
- Larkindale, J., Knight, M. R. (2002). Protection against heat stress-induced oxidative damage in *Arabidopsis* involves calcium, abscisic acid, ethylene, and salicylic acid. *Plant Physiology*, 128(2), 682-695. DOI: 10.1104/pp.010320.
- Li, J., Cang, Z., Jiao, F., Bai, X., Zhang, D., Zhai, R. (2017). Influence of drought stress on photosynthetic characteristics and protective enzymes of potato at seedling stage. *J. Saudi Soc. Agric. Sci*, 16(1), 82-88. DOI: 10.1016/j.jssas.2015.03.001.
- Li, Y-T., Xu, W-W., Ren, B-Z., Zhao, B., Zhang, J., Liu, P. (2020). High temperature reduces photosynthesis in maize leaves by damaging chloroplast ultrastructure and photosystem II. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 206(5), 548-564. DOI: 10.1111/jac.12401.
- Liu, J., Guo, Y. Y., Bai, Y. W., Camberato, J. J., Xue, J. O., Zhang, R. H. (2018). Effects of drought stress on the photosynthesis in maize. *Russian Journal of Plant Physiology*, 65: 849-856.
- Liu, S., Dong, Y., Xu, L., Kong, J. (2014). Effects of foliar applications of nitric oxide and salicylic acid on salt-induced changes in photosynthesis and antioxidative metabolism of cotton seedlings. *Plant Growth Regulator* 73: 67-78.
- Loik, M. E., Redar, S. P., Harte, J. (2000). Photosynthetic responses to a climate-warming manipulation for contrasting meadow species in the Rocky Mountains, Colorado, USA. *Functional Ecology*, 14(2), 166-175. DOI: 10.1046/j.1365-2435.2000.00411.x.
- Ma, Q., Yue, L. J., Zhang, J. L., Wu, G. Q., Bao, A. K., Wang, S. M. (2012). Sodium chloride improves photosynthesis and water status in the succulent xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum*. *Tree Physiology*, 32(1), 4-13. DOI: 10.1093/treephys/tpr098.
- Maslenkova, L. T., Zanev, Y., Popova, L. P. (1989). Effect of abscisic-acid on the photosynthetic oxygen evolution in barley chloroplasts. *Photosynthesis Research*. 21: 45-50.
- Masood, A., Iqbal, N., Khan, N. A. (2012). Role of ethylene in alleviation of cadmium-induced photosynthetic capacity inhibition by sulphur in mustard. *Plant, Cell & Environment*, 35(3), 524-533. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02432.x.
- Monirifar, H., Barghi, M. (2009). Identification and selection for salt tolerance in alfalfa (*Medicago sativa* L.) ecotypes via physiological traits. *Notulae Scientia Biologicae*, 1(1), 63-66. DOI: 10.15835/nsb113498.
- Morales, F., Ancín, M., Fakhret, D., González-Torralba, J., Gámez, A. L., Seminario, A., Soba, D., Ben Mariem, S., Garriga, M., Aranjuelo, I. (2020). photosynthetic metabolism under stressful growth conditions as a bases for crop breeding and yield improvement. *Plants*, 9(1), 88. DOI: 10.3390/plants9010088
- Mostofa, M. G., Li, W., Nguyen, K. H., Fujita, M., Tran, L. P. (2018). Strigolactones in plant adaptation to abiotic stresses: An emerging avenue of plant research. *Plant, Cell, Environment*. 41(10), 2227-2243. DOI: 10.1111/pce.13364.
- Moya, J. L., Ros, R., Picazo, I. (1995). Heavy metal-hormone interactions in rice plants: Effects on growth, net photosynthesis, and carbohydrate distribution. *Journal of Plant Growth Regulation*, 14: 61-67.
- Murata, N., Takahashi, S., Nishiyama, Y., Allakhverdiev, S. I. (2007). Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1767(6), 414-421. DOI: 10.1016/j.bbabi.2006.11.019.
- Mutlu, S., Atıcı, Ö., Nalbantoğlu, B., Mete, E. (2016). Exogenous salicylic acid alleviates cold damage by regulating antioxidative system in two barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars. *Frontiers in Life Science*, 9(2), 99-109. DOI: 10.1080/21553769.2015.1115430.
- Najar, R., Aydi, S., Sassi-Aydi, S., Zarai, A., Abdelly, C. (2019). Effect of salt stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in *Medicago truncatula*. *Plant Biosystems.-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 153(1), 88-97. DOI: 10.1080/11263504.2018.1461701.
- Nazar, R., Umar, S., Khan, N.A. (2015). Exogenous salicylic acid improves photosynthesis and growth through increase in ascorbate-glutathione metabolism and S assimilation in mustard under salt stress. *Plant Signaling & Behavior*, 10(3): e1003751. DOI: 10.1080/15592324.2014.1003751.
- Nishiyama, Y., Yamamoto, H., Allakhverdiev, S. I., Inaba, M., Yokota, A., Murata, N. (2001). Oxidative stress inhibits the repair of photodamage to the photosynthetic machinery. *EMBO Journal*, 20(20), 5587-5594. DOI: 10.1093/emboj/20.20.5587.

- Noreen, Z., Ashraf, M., Akram, N. A. (2010). Salt-induced modulation in some key gas exchange characteristics and ionic relations in pea (*Pisum sativum* L.) and their use as selection criteria. *Crop Pasture Science*, 61: 369-378. DOI: 10.1071/CP09255.
- Ogweno, J. O., Song, X. S., Shi, K., Hu, W. H., Mao, W. H., Zhou, Y. H., Yu, J. Q., Nogués, S. (2008). Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 27: 49-57.
- Ojeda-Peárez, Z. Z., Jimeñez-Bremont, J. F., Delgado-Sánchez, P. (2017). Continuous high and low temperature induced a decrease of photosynthetic activity and changes in the diurnal fluctuations of organic acids in *Opuntia streptacantha*. *PLoS ONE* 12(10). DOI: 10.1371/journal.pone.0186540.
- Okcu, M., Tozlu, E., Kumlay, A., Pehlivan, M. (2009). Ağır metallerin bitkiler üzerinde etkileri. *Iğdır Üniversitesi, Alinteri*, 17(B), 14-26.
- Pandey, A., Sharma, M., Pandey, G. K. (2016). Emerging roles of strigolactones in plant responses to stress and development. *Front. Plant Sci.* 7: 434. DOI: 10.3389/fpls.2016.00434.
- Pandey, D. M., Goswami, C. L., Kumar, B. (2003). Physiological effects of plant hormones in cotton under drought. *Biologia Plantarum*, 47: 535-540.
- Parida, A., Das, A. B., Das, P. (2002). NaCl stress causes changes in photosynthetic pigments, proteins, and other metabolic components in the leaves of a true mangrove, *Bruguiera parviflora*, in hydroponic cultures. *Journal of Plant Biology*, 45(1), 28-36.
- Parry, M. A. J., Andralojc, P. J., Khan, S., Lea, P. J., Keys, A. J. (2002). Rubisco activity: Effects of drought stress. *Annals of Botany*, 89(7), 833-839. DOI: 10.1093/aob/mcf103.
- Pirzad, A., Shakiba, M.R., Zehtab-Salmasi, S., Mohammadi, S.A., Darvishzadeh, R., Samadi, A. (2011). Effect of water stress on leaf relative water content, chlorophyll, proline and soluble carbohydrates in *Matricaria chamomilla* L. *Journal of Medicinal Plants Research*, 5(12), 2483-2488. DOI: 10.5897/JMPR.9000503.
- Porch, T.G., Jahn, M. (2001). Effects of high-temperature stress on microsporogenesis in heat sensitive and heat-tolerant genotypes of *Phaseolus vulgaris*. *Plant, Cell & Environment*, 24(7), 723-731. DOI: 10.1046/j.1365-3040.2001.00716.x.
- Rao, S. R., Qayyum, A., Razaq, A., Ahmad, M., Mahmood, I., Sher, A. (2012). Role of foliar application of salicylic acid and L-tryptophan in drought tolerance of maize. *Journal of Animal and Plant Sciences*, 22(3), 768-772.
- Ren, C. G., Kong, C. C., Xie, Z. H. (2018). Role of abscisic acid in strigolactone-induced salt stress tolerance in arbuscular mycorrhizal *Sesbania cannabina* seedlings. *BMC Plant Biology*, 18: 74. DOI: 10.1186/s12870-018-1292-7.
- Rivero, R. M., Gimeno, J., van Deynze, A., Walia, H., Blumwald, E. (2010). Enhanced cytokinin synthesis in tobacco plants expressing PSARK: IPT prevents the degradation of photosynthetic protein complexes during drought. *Plant and Cell Physiology*, 51(11), 1929-1941. DOI: 10.1093/pcp/pcq143.
- Rothová, O., Holá, D., Kočová, M., Tůmová, L., Hnilička, F., Hnilíčková, H., Kamlar, M., Macek, T. (2014). 24-Epibrassinolide and 20-hydroxyecdysone affect photosynthesis differently in maize and spinach. *Steroids*, 85: 44-57. DOI: 10.1016/j.steroids.2014.04.006.
- Sabir, P., Ashraf, M., Hussain, M., Jamil, A. (2009). Relationship of photosynthetic pigments and water relations with salt tolerance of proso millet (*Panicum miliaceum* L.) accessions. *Pakistan Journal of Botany*, 41(6), 2957-2964.
- Shah, S. H. (2007). Effects of salt stress on mustard as affected by gibberellic acid application. *General and Applied Plant Physiology*, 33: 97-106.
- Sharifi, P., Mohammadkhani, N. (2016). Effect of drought stress on photosynthesis factors in wheat genotypes during grain anthesis. *Cereal Research Communications*, 44(2), 229-239. DOI: 10.1556/0806.43.2015.054.
- Sharkey, T. D. (2005). Effects of moderate heat stress on photosynthesis: importance of thylakoid reactions, Rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermotolerance provided by isoprene. *Plant, Cell, Environment*. 28(3), 269-277. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2005.01324.x.
- Siddique, Z., Jan, S., Imadi, S.R., Gul, A., Ahmad, P. (2016). *Drought stress and photosynthesis in plants*. (P. Ahmad Ed.). Wiley Online Library. DOI: 10.1002/9781119054450.
- Song, Y., Chen, Q., Ci, D., Shao, X., Zhang, D. (2014). Effects of high temperature on photosynthesis and related gene expression in poplar. *BMC Plant Biol.* 14: 111.

- Stepien, P., Johnson, G.N. (2009). Contrasting responses of photosynthesis to salt stress in the glycophyte *Arabidopsis* and the halophyte *Thellungiella*: Role of the plastid terminal oxidase as an alternative electron sink. *Plant Physiology*, 149: 1154-1165. DOI: 10.1104/pp.108.132407.
- Takahashi, S., Murata, N. (2008). How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends in Plant Science*, 13(4), 178-182. DOI: 10.1016/j.tplants.2008.01.005
- Tavakkoli, E., Rengasamy, P., McDonald, G. K. (2010). High concentrations of Na⁺ and Cl⁻ ions in soil solution have simultaneous detrimental effects on growth of faba bean under salinity stress. *Journal of Experimental Botany*, 61(15), 4449-4459. DOI: 10.1093/jxb/erq251.
- Tsonev, T. D., Lazova, G. N., Stoinova, Z. G., Popova, L. P. (1998). A possible role for jasmonic acid in adaptation of barley seedling to salinity stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 17(3), 153-159.
- Tuna, A. L., Kaya, C., Dikilitas, M., Higgs, D. (2008). The combined effects of gibberellic acid and salinity on some antioxidant enzyme activities, plant growth parameters and nutritional status in maize plants. *Environmental and Experimental Botany*, 62(1), 1-9. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2007.06.007.
- Velitcukova, M., Fedina, I. (1998). Response of photosynthesis of *Pisum sativum* to salt stress as affected by methyl jasmonate. *Photosynthetica*, 35: 89-97
- Walawwe, S. A. (2014). *Regulation of Photosynthesis in Plants Under Abiotic Stress*. University of Manchester. Faculty of Life Sciences. ProQuest Dissertations Publishing, 306 p. England.
- Wang, L., Xu, J.Y., Jia, W., Chen, Z., Xu, Z.C. (2020). Chloride salinity in a chloride-sensitive plant: Focusing on photosynthesis, hormone synthesis and transduction in tobacco. *Plant Physiology and Biochemistry*, 153: 119-130. DOI: 10.1016/j.plaphy.2020.05.021.
- Wi, S. J., Jang, S. J., Park, K. Y. (2010). Inhibition of biphasic ethylene production enhances tolerance to abiotic stress by reducing the accumulation of reactive oxygen species in *Nicotiana tabacum*. *Molecules and Cells*, 30: 37-49.
- Xu, Y. H., Liu, R., Yan, L., Liu, Z. Q., Jiang, S. C., Shen, Y. Y., Wang, X. F., Zhang, D. P. (2012). Light-harvesting chlorophyll a/b-binding proteins are required for stomatal response to abscisic acid in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 63(3), 1095-1106. DOI: 10.1093/jxb/err315.
- Yang, Y., Zhang, L., Huang, X., Zhou, Y., Quan, Q., Li, Y., Zhu, X. (2020b). Response of photosynthesis to different concentrations of heavy metals in *Davidia involucreata*. *PLoS ONE* 15(3). DOI: 10.1371/journal.pone.0228563.
- Yang, Z., Li, J. L., Liu, L. N., Xie, Q., Sui, N. (2020a). Photosynthetic regulation under salt stress and salt-tolerance mechanism of sweet sorghum. *Frontiers in Plant Science* 15. DOI: 10.1722.10.3389/fpls.2019.01722.
- Yu, J. Q., Huang, L. F., Hu, W. H., Zhou, Y. H., Mao, W. H., Ye, S. F., Nogués, S. (2004). A role for brassinosteroids in the regulation of photosynthesis in *Cucumis sativus*. *Journal of Experimental Botany*, 55(399), 1135-1143. DOI: 10.1093/jxb/erh124.
- Yuan, L., Xu, D. (2001). Stimulation effect of gibberellic acid short-term treatment on leaf photosynthesis related to the increase in Rubisco content in broad bean and soybean. *Photosynthesis Research*. 68: 39-47.
- Yüzbaşıoğlu, E., Dalyan, E., Akpınar, I. (2017). Changes in photosynthetic pigments, anthocyanin content and antioxidant enzyme activities of maize (*Zea mays* L.) seedlings under high temperature stress conditions. *Trakya University Journal of Natural Sciences*, 18(2), 97-104.
- Zhang, S., Scheller, H. V. (2004). Photoinhibition of photosystem I at chilling temperature and subsequent recovery in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 45(11), 1595-1602. DOI: 10.1093/pcp/pch180.
- Zhang, T., Zhang, Z., Li, Y., He, K. (2019a). The effects of saline stress on the growth of two shrub species in the Qaidam Basin of Northwestern China. *Sustainability*, 11(3), 838. DOI: 10.3390/su11030828.
- Zhang, Y., Li, Y., Hassan, M.J., Li, Z., Peng, Y. (2020). Indole-3-acetic acid improves drought tolerance of white clover via activating auxin, abscisic acid and jasmonic acid related genes and inhibiting senescence genes. *BMC Plant Biology*, 20(1), 1-12. DOI: 10.1186/s12870-020-02354-y.
- Zhang, W., Wang, J., Huang, Z., M, L., Xu, K., Wu, J., Fan, Y., Ma, S., Jiang, D. (2019b). Effects of low temperature at booting stage on sucrose metabolism and endogenous hormone contents in winter wheat spikelet. *Frontiers in Plant Science*, 10: 498. DOI: 10.3389/fpls.2019.00498.
- Zhu, X. F., Jiang, T., Wang, Z. W., Lei, G. J., Shi, Y. Z., Li, G. X., Zheng, S. J. (2012). Gibberellic acid alleviates cadmium toxicity by reducing nitric oxide accumulation and expression of IRT1 in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Hazardous Materials*, 239-240, 302-307. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2012.08.077.